

مطالعه تغییرات روزانه تبادلات گازی برگ گیاهان بادرنجبویه، نعنای گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری در شهرستان اهواز

محمد محمودی سورستانی^{*۱}

تاریخ ارسال: ۱۳۹۲/۱۱/۱۹

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۱۲/۱۱

چکیده

چهار گیاه بادرنجبویه، نعنای گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری در شرایط آب و هوایی اهواز کشت و تغییرات روزانه فتوسنتز خالص، هدایت روزانه‌ای و نرخ تعرق توسط دستگاه LCA_4 اندازه‌گیری شدند. بیشترین نرخ فتوسنتز خالص بادرنجبویه، نعنای گربه‌ای و ریحان بوشهری در ساعت ۹ صبح، زمانی که شدت جریان فتونی فتوسنتزی به ترتیب ۱۴۸۸، ۱۵۹۸ و ۱۶۴۵ میکرومول فتون بر متر مربع در ثانیه بود، ثبت گردید. بیشترین نرخ فتوسنتز خالص ریحان مقدس، زمانی که شدت جریان فتونی فتوسنتزی ۱۸۲۱ میکرومول فتون بر متر مربع در ثانیه بود، مشاهده گردید. شدت نور زیاد باعث بازدارندگی نوری در چهار گیاه گردید. نقطه اشباع گیاهان مورد مطالعه در شرایط منطقه حدود ۱۵۰۰ میکرومول فتون بر متر مربع در ثانیه بود. روند تغییرات فتوسنتز خالص گیاهان با هدایت روزانه‌ای همبستگی مثبت و معنی‌داری داشت. همچنین هدایت روزانه‌ای همبستگی مثبت و معنی‌داری با نرخ تعرق گیاهان داشت. بیشترین کارایی مصرف آب به جز نعنای گربه‌ای که در ساعت ۱۰ ثبت گردید، در سایر گیاهان در ساعت ۹ مشاهده شد. چهار گیاه مورد مطالعه بیشترین عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتز در ساعت ۷ داشتند. اختلاف معنی‌داری بین چهار گیاه از نظر صفات دمای برگ، هدایت روزانه‌ای، نرخ فتوسنتز، کارایی مصرف آب و عملکرد کوانتومی فتوسنتز مشاهده شد. بادرنجبویه به دلیل هدایت روزانه‌ای بالاتر نسبت به سایر گیاهان، دمای برگ کمتری داشت. بیشترین فتوسنتز خالص، کارایی مصرف آب و عملکرد کوانتومی در ریحان مقدس مشاهده گردید. در مجموع، با توجه به صفات مذکور به نظر می‌رسد که ریحان مقدس و ریحان بوشهری بتوانند شرایط اقلیمی اهواز را تحمل نمایند.

واژه‌های کلیدی: تعرق، دمای برگ، کارایی فتوسنتز، کارایی مصرف آب، هدایت روزانه‌ای

مقدمه

شده در اندام‌های گیاه تامین می‌گردد. ساخت مونوترپن‌های گیاه به میزان فتوسنتز بستگی دارد به طوری که در یک تحقیق ژنوتیپی که فتوسنتز بیشتری داشته است، مقدار اسانس بیشتری نیز از پیکر رویشی آن استخراج شده است (۱۱). نور، دما و رطوبت در طول روز تغییر زیادی می‌کند و روی وضعیت روزانه‌ای و میزان دی‌اکسید کربن درونی برگ و همچنین آنزیم‌های دخیل در فتوسنتز اثر می‌گذارند. تحقیقات قبلی روی گیاهان نشان داده که دمای مناسب برای فتوسنتز ۲۰ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد می‌باشد. افزایش دمای سطح برگ بیشتر از دامنه ذکر شده، باعث کاهش فتوسنتز گیاه می‌شود. با افزایش دما، کارایی فتوسنتز به دلیل افزایش تنفس نوری، کاهش پیدا می‌کند و همچنین سبب آسیب به دستگاه فتوسنتزکننده گیاه می‌گردد. فتوسیستم نوری II به عنوان عضو حساس به دما در دستگاه فتوسنتز گیاه شناخته شده است (۲۱). بنابراین تغییرات دما و شدت تابش نور خورشید در طول روز اثر معنی‌داری روی پارامترهای فتوسنتزی

شرایط اقلیمی منطقه مدیترانه باعث بروز تنش‌های محیطی در طول تابستان (دما و تابش زیاد و همراه با کمبود رطوبت خاک) و محدودیت‌های رشدی گیاهان شده است. گیاهان بایستی با تغییر در صفات مرفوفیزیولوژیکی با شرایط منطقه سازگار شوند. تغییر در صفات فیزیولوژیکی مثل فتوسنتز و وضعیت آبی گیاه و ارتباط آن‌ها با صفات مرفوفیزیولوژیکی نقش بسیار مهمی در سازگاری گونه‌ها به محیط‌های تنش‌زا دارند (۱۵). فتوسنتز تعیین‌کننده اصلی رشد و عملکرد گیاهان است و توانایی حفظ آن در شرایط تنش‌های محیطی جهت ثبات عملکرد اهمیت بسیار زیادی دارد. بخش مهمی از کربن مورد نیاز جهت ساخت ترکیبات اسانس از فتوسنتز جاری و مواد ذخیره

۱- استادیار گروه علوم باغبانی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز
(Email: m.mahmoodi@scu.ac.ir) * - نویسنده مسئول

تبادلات گازی چهار گیاه از خانواده نعنای کشت شده در استان خوزستان طراحی و اجرا گردید.

مواد و روش ها

این پژوهش در مزرعه تحقیقاتی گروه علوم باغبانی دانشگاه شهید چمران اهواز (۴۰°۴۸' طول شرقی و ۲۰°۳۱' عرض شمالی و ارتفاع از سطح دریا ۱۸ متر) طی سال‌های ۹۲-۹۱ به صورت آزمایش فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار انجام گردید. فاکتور اول، اندازه‌گیری تبادلات گازی در زمان‌های مختلف روز (ساعت‌های ۷، ۹، ۱۰، ۱۱، ۱۲، ۱۳، ۱۷ و ۲۰) و فاکتور دوم، نوع گیاه (بادرنجبویه، نعنای گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری) بود. بذور دو گیاه بومی منطقه معتدله (بادرنجبویه و نعنای گربه‌ای) در آبان و گیاهان بومی منطقه گرمسیری (ریحان مقدس و ریحان بوشهری) در اواخر بهمن در شاسی کشت شدند. نشاء گیاهان مذکور پس از رسیدن به مرحله هشت برگی، به زمین اصلی منتقل و با فاصله ردیف ۴۰ و روی ردیف ۲۰ سانتی‌متر کشت شدند. در ادامه دوره رشد گیاه، مراقبت‌های لازم از جمله آبیاری، کوددهی و حذف علف‌های هرز در صورت لزوم انجام گرفت. تبادلات گازی برگ گیاهان در اواسط خردادماه طی سه روز متوالی در دامنه دمایی ۲۶ تا ۴۲ درجه سانتی‌گراد، رطوبت نسبی ۱۱ تا ۳۱ درصد و شدت نور ۳۶ تا ۲۱۱۳ میکرومول فتون بر متر مربع در ثانیه ثبت گردید. اندازه‌گیری و ثبت خصوصیات تبادلات گازی شامل شدت جریان فتونی فتوسنتزی (PPFD)، دمای برگ، نرخ فتوسنتز خالص (Pn)، تعرق (E)، نرخ هدایت روزنه‌ای (g_s)، کارایی مصرف آب (WUE) و عملکرد کوانتومی فتوسنتز (AQY) در برگ‌های جوان و توسعه یافته و سالم گیاه (برگ پنجم و ششم)، با استفاده از محفظه برگی پارکینسون (مجهز به حس‌گرهای دما و تراکم جریان فتونی فتوسنتزی) و دستگاه قابل حمل تجزیه‌کننده گاز فروسرخ متصل به آن، انجام پذیرفت. برای محاسبه کارایی مصرف آب و عملکرد کوانتومی فتوسنتز به ترتیب از نسبت‌های Pn/E و Pn/PPFD استفاده گردید. برای تجزیه و تحلیل داده‌ها، از نرم افزار آماری SAS و برای انجام مقایسه میانگین، از آزمون چنددامنه دانکن در سطوح ۱ و ۵ درصد استفاده شد.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که شدت جریان فتونی فتوسنتزی، دمای برگ، نرخ هدایت روزنه‌ای، نرخ تعرق، نرخ فتوسنتز خالص، کارایی مصرف آب و عملکرد کوانتومی فتوسنتز تحت تاثیر زمان در طول روز و همچنین نوع گیاه قرار گرفتند. همچنین نتایج نشان داد که اثر متقابل زمان و نوع گیاه روی صفات شدت جریان

گیاهان دارند (۱۰). گیاهانی که توانایی تطابق سیستم فتوسنتزی خود را با شرایط محیطی تغییر یافته داشته باشند، می‌توانند در شرایط محیطی جدید کارایی فتوسنتز و رشد مناسبی داشته باشند (۸). واکنش فتوسنتزی گونه‌های مختلف و حتی ژنوتیپ‌های یک گونه گیاهی به تغییرات شرایط محیطی، متفاوت است. به‌عنوان مثال، لیو و همکاران (۹) تغییرات روزانه سه گونه از بید را مورد بررسی قرار دادند و مشخص شد که نرخ فتوسنتز خالص گونه ماتسودانا^۱ نسبت به دو گونه دیگر کمتر است و حداکثر نرخ فتوسنتز خالص آن، حدود ۷۵ درصد فتوسنتز خالص گونه گودرجوی^۲ می‌باشد. علاوه بر آن منحنی تغییرات روزانه فتوسنتز آن‌ها نیز متفاوت بود. در نهایت نتیجه گرفتند که تحمل گونه ماتسودانا (گونه غیربومی) به شرایط نوری، دمای بالا و خاک فقیر نسبت به دو گونه دیگر کمتر است. در تحقیق دیگری تبادلات گازی و روابط آبی سه کولتیوار انگور^۳ در شرایط اقلیمی مدیترانه بررسی و مشخص شد که بین کولتیوارهای مختلف از نظر این پارامترها اختلاف معنی‌داری وجود دارد و دلیل آن تفاوت در میزان کلروفیل a و b و پتانسیل آبی کولتیوارهای مختلف بود (۱۴).

امروزه با توجه به افزایش تقاضای مواد اولیه گیاه دارویی، این گیاهان در مناطقی غیر از خاستگاه اصلی آنها کشت می‌شوند. اخیراً چهار گیاه بادرنبویه^۴، نعنای گربه‌ای^۵، ریحان مقدس^۶ و ریحان بوشهری^۷ از خانواده نعنای به استان خوزستان معرفی شده است و در مرحله بررسی سازگاری گیاه به شرایط اقلیمی منطقه می‌باشد. در این مرحله، بررسی خصوصیات اکوفیزیولوژیکی گیاه جهت ارزیابی تحمل شرایط محیطی منطقه اهمیت بسیار زیادی دارد. اکثر تحقیقات روی این گیاهان، در زمینه تغییرات درصد و اجزای اسانس و همچنین خواص دارویی آن‌ها بوده است (۱، ۱۳، ۱۸ و ۲۰) و تاکنون تغییرات روزانه پارامترهای گازی آن‌ها در شرایط مزرعه‌ای بررسی نشده است. استان خوزستان بیشترین تعداد روز بحرانی برای رشد و نمو گیاهانرا دارد (۱۶) و تنش گرمایی پایان فصل در شرایط آب و هوایی خوزستان یکی از مهم‌ترین عوامل مهم محدود کننده رشد گیاهان است (۱۲). با عنایت به این مسئله که بخشی از مراحل رشد و نمو گیاهان چندساله در شرایط تنش‌زای انتهای فصل مناطق گرم قرار می‌گیرد (۱۷) و از آنجائی که که آگاهی از پاسخ گیاهان به محیط تنش‌زای اطراف آن در استقرار کشت گیاهان دارویی بسیار حائز اهمیت است (۳)، تحقیق حاضر با هدف بررسی روند تغییرات روزانه

- 1- *Salix matsudana*
- 2- *Salix gordejvii*
- 3- *Vitisvinifera*L.
- 4- *Melissa officinalis*
- 5- *Nepetacataria*
- 6- *Ocimum sanctum*
- 7- *Ocimumbasilicum* var. *Thyrsiflora*

ساعت‌های روز تابع شدت جریان فتوسنتزی و دمای محیط بود. بیشترین دمای برگ گیاهان بادرنجبویه، نعنای گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری به ترتیب ۴۸/۳، ۴۷/۵، ۴۸/۱ و ۴۷/۷ درجه سانتی‌گراد در ساعت ۱۳ ثبت گردید. دمای برگ گیاهان در بعد از ظهر کاهش یافت ولی نسبت به دمای ساعات‌های ابتدایی صبح بالاتر بود (شکل ۲). دمای برگ گیاه نعنای گربه‌ای در همه ساعات‌های روز نسبت به بادرنجبویه اندکی بالاتر بود که ارتباط نزدیکی با نرخ هدایت روزانه‌ای و تعرق گیاه داشت.

هدایت روزانه‌ای

نرخ هدایت روزانه‌ای در اوایل روز بسیار کم بود و با افزایش شدت تابش، به طور معنی‌داری افزایش یافت. بیشترین مقدار (۵۸/۳ میلی‌مول H₂O بر متر مربع در ثانیه) در ساعت ۹ (پیک اول) ثبت گردید. نرخ هدایت روزانه‌ای در ساعت ۱۰ کاهش یافت و پس از اندکی افزایش در ساعت ۱۱، در میانه روز تغییر محسوسی نداشت. در ساعت ۱۷ پیک دوم (۳۳/۳ میلی‌مول H₂O بر متر مربع در ثانیه) مشاهده گردید و پس از آن به طور معنی‌داری کاهش یافت (شکل ۳).

فتونی فتوسنتزی، دمای برگ و نرخ فتوسنتز خالص معنی‌دار گردید (جدول ۱). بنابراین گیاهان مورد آزمایش در زمان‌های مختلف روز از نظر صفات فوق با هم اختلاف داشتند.

شدت جریان فتونی فتوسنتزی

شدت جریان فتونی فتوسنتزی دریافتی توسط چهار گیاه مورد مطالعه در ساعت ۷ صبح بسیار کم بود و در ساعات‌های ابتدایی صبح سریعاً افزایش یافت. مقدار این صفت در ساعت ۱۳ به بیشترین مقدار رسید و پس از آن به تدریج تا ساعت ۲۰ کاهش یافت. بیشترین شدت جریان فتونی فتوسنتزی دریافتی توسط گیاهان بادرنجبویه، نعنای گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری به ترتیب ۲۱۰۳/۳، ۲۰۲۷/۳ و ۲۰۷۷/۶ میکرومول فتون بر متر مربع در ثانیه بودند (شکل ۱).

دمای برگ

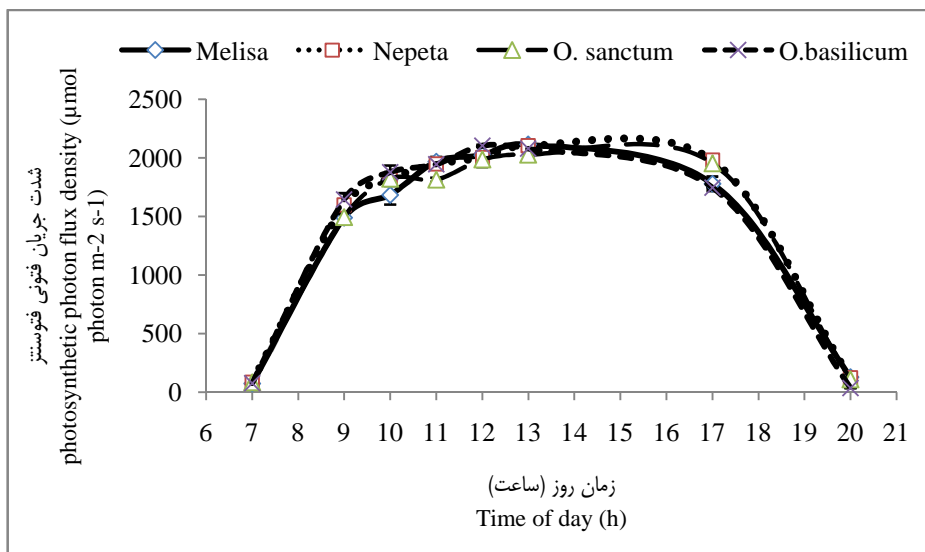
کمترین دمای برگ در ساعت ۷ صبح ثبت گردید که در گیاهان بادرنجبویه، نعنای گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری به ترتیب ۲۴/۲، ۲۵/۷، ۲۵/۵ و ۲۴/۷ درجه سانتی‌گراد بود. دمای برگ در سایر

جدول ۱- تجزیه واریانس صفات اندازه‌گیری شده چهار گیاه در زمان‌های مختلف روز

Table 1- Analysis of variance of measured traits of four plants at different times during the day

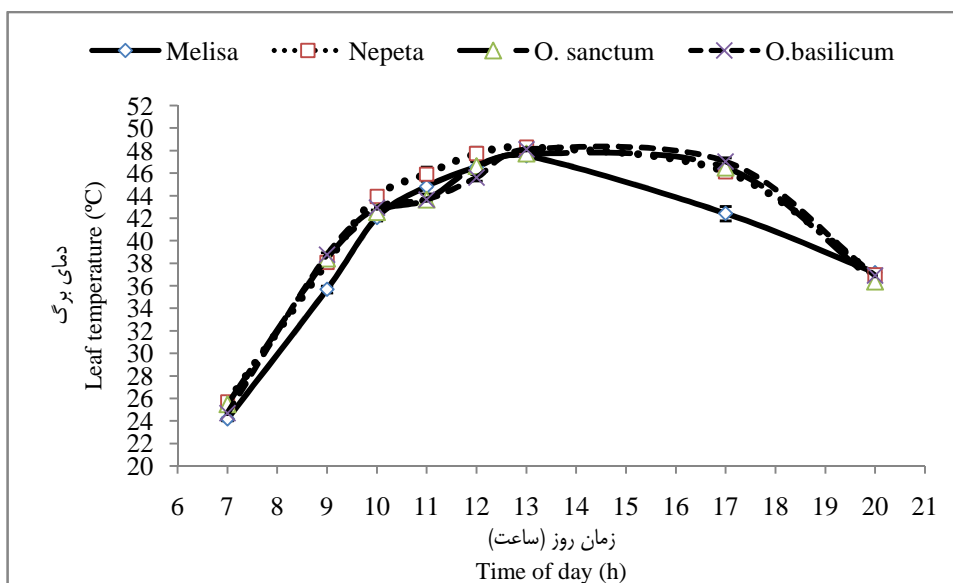
Mean Square								
منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی DF	شدت جریان فتونی فتوسنتزی Photosynthetic Photon Flux Density	دمای برگ Leaf Temperature	هدایت روزانه‌ای Stomatal Conductance	تعرق Transpiration	فتوسنتز خالص Net Photosynthesis	کارایی مصرف آب Water Use Efficiency	عملکرد کواتومی فتوسنتز Apparent Quantum Yield
بلوک Block	2	1962.6 ^{ns}	0.52 ^{ns}	0.00005 ^{ns}	0.201 ^{ns}	4.51 ^{ns}	0.62 ^{ns}	0.41 ^{ns}
زمان Time	7	8491833.3	685.3	0.0044	13.39	223.2	0.95	4.21
گیاه Plant	3	13626.7	9.6	0.0012	1.82	104.5	0.74	2.55
زمان×گیاه Time×plant	21	14531.1	2.8	0.0002 ^{ns}	0.38 ^{ns}	7.32	0.13 ^{ns}	0.06 ^{ns}
خطا Error	62	3878.8	0.4	0.0001	0.32	2.47	0.15	0.14
ضریب تغییرات Coefficient of Variation (%)		4.36	1.58	14.28	27.37	20.46	20.86	14.62

توضیحات: ^{ns} و ** به ترتیب عدم تفاوت معنی‌دار و معنی‌داری در سطح احتمال ۱ درصد
Note: ^{ns} and ** show not significant, significant at 1% level, respectively



شکل ۱- تغییرات روزانه شدت جریان فتونی فتوسنتزی در یافتی توسط گیاهان بارنجبویه، نعناع گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری در شرایط آب هوایی اهواز

Figure 1- Diurnal changes in photosynthetic photon flux density received by lemon balm, catnip, holy basil and sweet basil in Ahwaz weather conditions



شکل ۲- تغییرات روزانه دمای برگ گیاهان بارنجبویه، نعناع گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری در شرایط آب و هوایی اهواز

Figure 2- Diurnal changes in leaf temperature of lemon balm, catnip, holy basil and sweet basil in Ahwaz weather conditions

گیاهان مختلف باشد به طوری که مشخص شده است که اندازه روزنه برگ ریحان نسبت به لوبیا کوچک‌تر است ولی هدایت روزنه‌ای ریحان سه تا چهار برابر لوبیا است و علت آن تراکم بیشتر روزنه در ریحان می‌باشد (۶). علاوه بر آن ممکن است اختلاف مشاهده شده در هدایت روزنه‌ای گیاهان مختلف که به اندازه روزنه مرتبط است، تحت تاثیر میزان پتاسیم و همچنین تغییر نشاسته به قندهای ساده مثل گلوکز و استاکیوز قرار گیرد (۶). در تحقیق روی ریحان مشخص

نتایج مقایسه میانگین آزمون دانکن نرخ هدایت روزنه‌ای چهار گیاه مورد مطالعه را در دو گروه قرار داد. گروه اول شامل گیاهان بادرنجبویه، ریحان مقدس و ریحان بوشهری و گروه دوم نعناع گربه‌ای بود که کمترین نرخ هدایت روزنه‌ای در این گیاه ثبت گردید (جدول ۲).

تفاوت در نرخ هدایت روزنه‌ای گیاهان مختلف ممکن است به دلیل باز و بسته بودن روزنه‌ها و همچنین تعداد و اندازه روزنه‌های

مطابقت داشت. نتایج تحقیقات قبلی، نتایج بدست آمده در این تحقیق را تأیید می‌نماید. حداکثر نرخ تعرق در گیاه سنجد (*Calligonum mongolicum*) و (*Elaeagnus angustifolia*) در ساعت‌های ۱۴ و ۱۵ (همزمان با حداکثر دمای محیط) مشاهده شده است و علت آن مکانیسم کاهش دمای برگ عنوان شده است در حالی که در گیاه صنوبر *Populus hirsuta* حداکثر نرخ تعرق با حداکثر دمای محیط همزمان نبوده است و علت آن عدم توانایی گیاه در جذب آب از خاک و تامین آب مورد نیاز برای تعرق بوده است (۵). بنابراین برخی از گیاهان به منظور جلوگیری از کاهش بیش از حد محتوای نسبی آب برگ، میزان هدایت روزنه‌ای را کاهش و از این طریق از هدر رفت آب گیاه طی پروسه تعرق جلوگیری می‌نمایند. این پارامتر در مورد گیاهان در شرایط آب و هوایی استان خوزستان اهمیت بسیار زیادی دارد و به نظر می‌رسد که طی ماه‌های گرم سال گیاهانی می‌توانند شرایط دمای بالای محیط را تحمل نمایند که ریشه‌های آن‌ها توانایی تامین آب مورد نیاز گیاه جهت رشد و همچنین پروسه تعرق را داشته باشد تا از این طریق باعث کاهش دمای درونی برگ گیاه گردیده و از صدمات وارده به دستگاه فتوسنتزی برگ جلوگیری نماید.

شده است که افزایش میزان پتاسیم و کاهش نشاسته با اندازه روزنه ارتباط دارد به طوری که در زمان حداکثر هدایت روزنه‌ای گیاه، مقدار زیادی پتاسیم و قندهای گلوکز و استاکیوز در سلول‌های نگهبان روزنه مشاهده می‌شود و در عوض مقدار نشاسته کاهش می‌یابد (۶).

نرخ تعرق

روند تغییرات نرخ تعرق گیاهان بصورت منحنی با یک پیک بود. این صفت در قبل از ظهر به تدریج افزایش و در ساعت ۱۱ به بیشترین مقدار (۲/۹۴ میلی‌مول H₂O بر متر مربع در ثانیه) رسید. مقدار این صفت در میانه روز نسبتاً ثابت بود ولی بعد از ساعت ۱۷ تا غروب آفتاب با شیب تندی کاهش یافت (شکل ۳). نتایج مقایسه میانگین آزمون دانکن نشان داد که کمترین مقدار نرخ تعرق در نعنای گربه‌ای وجود دارد و سایر گیاهان در یک گروه قرار گرفتند (جدول ۲). علت این اختلاف ممکن است به تعداد و اندازه روزنه و توانایی ریشه آن‌ها در جذب آب ارتباط داشته باشد. همبستگی مثبت و معنی‌داری بین نرخ تعرق با هدایت روزنه‌ای و دمای برگ گیاهان بادرنجبویه (به ترتیب $r = 0.83$ ، $r = 0.84$)، نعنای گربه‌ای ($r = 0.85$ ، $r = 0.65$)، ریحان مقدس ($r = 0.84$ ، $r = 0.81$) و ریحان بوشهری ($r = 0.89$ ، $r = 0.70$) بدست آمد که با یافته‌های روزبان و همکاران (۱۹)

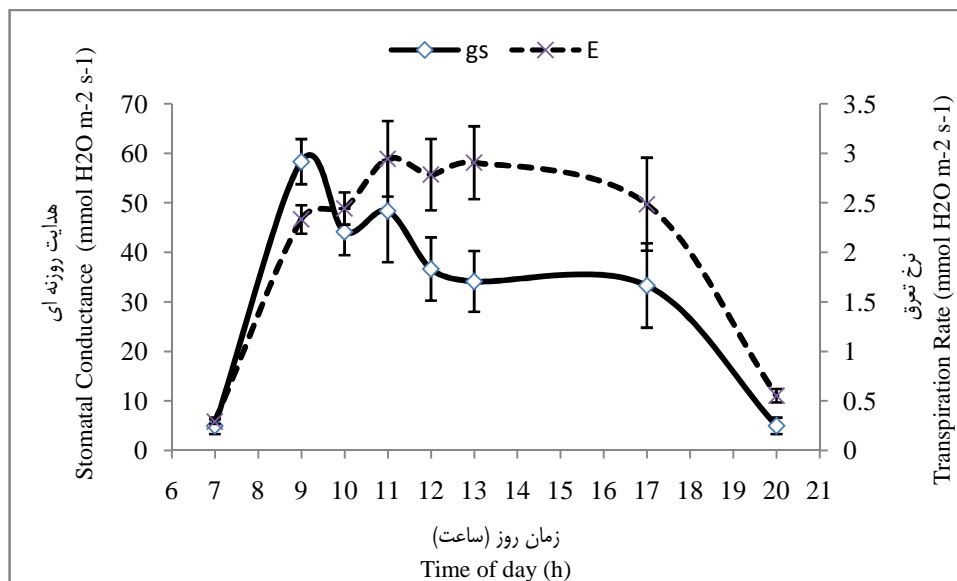
جدول ۲- مقایسه میانگین‌های صفات اندازه‌گیری شده در گیاهان بادرنجبویه، نعنای گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری در شرایط آب و هوایی اهواز

Table 2- Mean comparison of the of measured traits of lemon balm, catnip, holy basil and sweet basil in Ahwaz weather conditions

نوع گیاه Plant type	Traits						عملکرد کوانتومی فتوسنتز Apparent Quantum Yield ($\mu\text{m CO}_2 \cdot \mu\text{m photon}^{-1}$)
	شدت جریان فتونی فتوسنتزی photosynthetic Photon flux Density ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	دمای برگ Leaf Temperature (°C)	هدایت روزنه‌ای Stomatal Conductance ($\text{m H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	تعرق Transpiration Rate ($\text{mm H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	فتوسنتز خالص Net Photosynthesis ($\mu\text{m CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	مصرف آب Water Use Efficiency ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol H}_2\text{O}^{-1}$)	
بادرنجبویه Lemon balm	1406.9 ^b	40.04 ^c	0.034 ^a	2.09 ^a	5.98 ^c	2.88 ^b	5.77 ^c
نعنای گربه‌ای Catnip	1457.2 ^a	41.58 ^a	0.022 ^b	1.70 ^b	6.00 ^c	3.55 ^{ab}	5.44 ^c
ریحان مقدس Holy basil	1410.7 ^b	40.9 ^b	0.036 ^a	2.27 ^a	10.28 ^a	4.58 ^a	9.16 ^a
ریحان بوشهری Basil (Boushehr i)	1438.6 ^{ab}	40.95 ^b	0.038 ^a	2.29 ^a	8.44 ^b	4.03 ^a	7.17 ^b

اعداد با حروف مشترک در هر ستون با توجه به آزمون دانکن دارای اختلاف معنی‌دار ($P < 0.05$) نمی‌باشند

Means within a column followed by the same letter (s) are not significantly different ($P < 0.05$) by Duncan test



شکل ۳- تغییرات روزانه هدایت روزنه‌ای و نرخ تعرق گیاهان بادرنجبویه، نعناع گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری در شرایط آب و هوایی اهواز

Figure 3- Diurnal changes in stomatal conductance and transpiration rate of lemon balm, catnip, holy basil and sweet basil in Ahwaz weather conditions

نرخ فتوسنتز خالص (۱۳/۷۵ میکرومول CO₂ بر متر مربع در ثانیه) ریحان بوشهری در ساعت ۹ مشاهده شد و سپس در میانه روز کاهش و در ساعت ۱۳ اندکی افزایش و در بعداز ظهر به تدریج کاهش یافت. نرخ فتوسنتز خالص در گیاه ریحان مقدس مشابه گیاهان قبلی در ساعت‌های ابتدایی صبح افزایش و در ساعت ۱۰ به بیشترین مقدار (۱۵/۴۷ میکرومول CO₂ بر متر مربع در ثانیه) رسید. پس از آن شروع به کاهش نمود و در ساعت ۱۳ افزایش جزئی نشان داد و تا ساعت ۱۷ تغییر معنی‌داری نداشت. نکته قابل توجه نرخ فتوسنتز خالص گیاه بین ساعت‌های ۹ تا ۱۷ بود که نسبتاً بالا بود (شکل ۴) و این نشان می‌دهد که این گیاه فصل گرم برای رشد و نمو نیاز به دمای بالاتری دارد.

همبستگی مثبت و معنی‌داری بین نرخ هدایت روزنه‌ای با فتوسنتز خالص در گیاهان بادرنجبویه (r=۰/۹۴)، نعناع گربه‌ای (r=۰/۸۲)، ریحان مقدس (r=۰/۸۱) و ریحان بوشهری (r=۰/۸۷) بدست آمد که با یافته‌های روزبان و همکاران (۱۹) مطابقت داشت. در تحقیق حاضر، گیاه بادرنجبویه علی‌رغم داشتن هدایت روزنه‌ای نسبتاً بالا در میانه روز، نرخ فتوسنتز خالص کمتری داشت که نشان می‌دهد گیاه جهت کاهش دمای برگ از طریق تعرق بیشتر، هدایت روزنه‌ای بیشتری داشته است ولی نتوانسته از نور تابنده شده حداکثر فتوسنتز را داشته باشد و به نظر می‌رسد که محدودیت‌های غیرروزنه‌ای از جمله کاهش رنگیزه‌های فتوسنتزی، اختلال در واکنش‌های مرحله روشنایی و تاریکی، در کاهش فتوسنتز این گیاه نقش بیشتری دارند. همچنین هدایت روزنه‌ای گیاه نعناع گربه‌ای در میانه روز نسبت به سایر گیاهان

در بین گیاهان مورد مطالعه، دو گونه ریحان و تا حدودی بادرنجبویه با افزایش هدایت روزنه‌ای و کاهش نسبی دمای برگ می‌توانند با شرایط محیطی سازگار شوند در حالیکه نعناع گربه‌ای علی‌رغم داشتن برگ‌های با رنگ سبز متمایل به آبی و انعکاس بخشی از نور تابنده شده، به دلیل نداشتن هدایت روزنه‌ای مناسب و عدم توانایی کاهش دمای برگ نمی‌تواند شرایط استان خوزستان را تحمل نماید.

نرخ فتوسنتز خالص

نرخ فتوسنتز خالص در گیاه بادرنجبویه در ساعت‌های ابتدایی صبح بسیار کم بود و با گذشت زمان افزایش معنی‌داری یافت به طوری که در ساعت ۹ به بیشترین مقدار (۸/۹۷ میکرومول CO₂ بر متر مربع در ثانیه) رسید. پس از کاهش جزئی در ساعت ۱۰، مجدداً در ساعت ۱۱ (۸/۴ میکرومول CO₂ بر متر مربع در ثانیه) افزایش یافت. نرخ فتوسنتز خالص بین ساعت‌های ۱۳ تا ۱۷ تغییر زیادی نشان نداد و نهایتاً با کاهش شدت تابش در غروب (ساعت ۲۰) به طور معنی‌داری کاهش یافت. روند تغییرات نرخ فتوسنتز خالص در گیاه نعناع گربه‌ای بصورت منحنی با دو پیک بود. نرخ فتوسنتز خالص در ساعت‌های اولیه صبح با افزایش شدت تابش و دما، به طور معنی‌داری افزایش و در ساعت ۹ به بیشترین مقدار (۱۱/۲ میکرومول CO₂ بر متر مربع در ثانیه) رسید و پس از آن کاهش یافت. پیک دوم (۶/۴۹ میکرومول CO₂ بر متر مربع در ثانیه) در ساعت ۱۷ مشاهده گردید و سپس با کاهش شدت نور، کاهش معنی‌داری یافت. بیشترین

نوع گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری در شدت جریان فتونی (و دمای برگ) به ترتیب ۱۴۸۸ (۳۵/۶۸)، ۱۵۹۸ (۳۸/۰۶)، ۱۸۲۱ (۴۲/۵۳) و ۱۶۴۵ میکرومول فتون (۳۸/۷۶ درجه سانتی‌گراد) بدست آمد که نشان می‌دهد ریحان مقدس برای فتوسنتز به دما و شدت تابش بیشتری نیاز دارد و شرایط اقلیمی منطقه را بهتر می‌تواند تحمل نماید (۱۹).

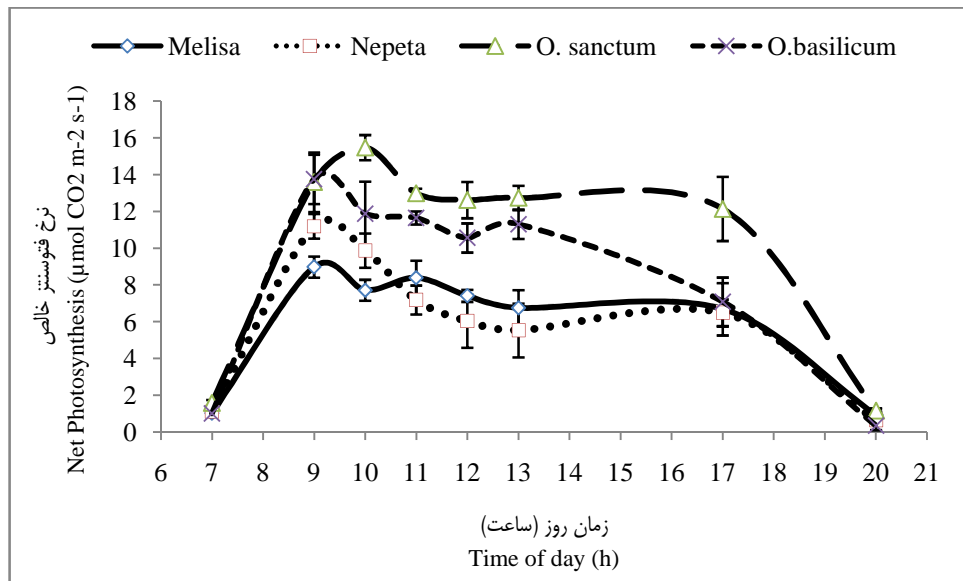
نتایج مقایسه میانگین نرخ فتوسنتز خالص نشان داد که چهار گیاه مورد مطالعه، در سه گروه جداگانه قرار می‌گیرد. بیشترین مقدار (۱۰/۲۸ میکرومول CO_2 بر متر مربع در ثانیه) در گیاه ریحان مقدس مشاهده و کمترین مقدار هم در گیاهان بادرنجبویه و نعنای گربه‌ای ثبت گردید. ریحان بوشهری نیز در گروه جداگانه‌ای قرار داشت و متوسط نرخ فتوسنتز خالص آن ۸/۴۴ میکرومول CO_2 بر متر مربع در ثانیه بود (جدول ۲). نتایج بدست آمده در این تحقیق با نتایج بدست آمده توسط لیو و همکاران (۹) مطابقت داشت. آن‌ها سازگاری دو گونه بومی و یک گونه غیربومی درخت بید در منطقه هاندانشانداک کشور چین بررسی کردند و نتیجه گرفتند که گونه‌های بومی منطقه از نظر پارامترهای تبادلات گازی بر گونه غیربومی برتری دارد. در یک تحقیق روی اسطوخودوس و رزماری مشخص شده که گیاه اسطوخودوس نسبت به رزماری، فتوسنتز خالص و هدایت روزنه‌ای کمتری دارد که دلیل آن هم بسته شدن روزنه‌های اسطوخودوس در میانه روز جهت حفظ محتوای نسبی آب برگ ذکر شده است (۱۵). در تحقیق حاضر هم گیاه نعنای گربه‌ای نسبت به سایر گیاهان فتوسنتز کمتری داشت که دلیل مذکور می‌تواند نتایج بدست آمده را توجیه نماید. از طرفی میزان کلروفیل، تعداد و تراکم روزنه‌ها حتی در ژنوتیپ‌های مختلف یک گونه گیاهی متفاوت است و می‌تواند باعث اختلاف در میزان فتوسنتز آن‌ها شود (۲ و ۴).

کارایی مصرف آب

کارایی مصرف آب گیاه بصورت منحنی با دو پیک بود. پیک اول (۵/۱۱ میکرومول CO_2 بر میلی‌مول H_2O) در ساعت ۹ ثبت گردید که با زمان‌های ثبت بعدالظهر اختلاف معنی‌داری داشت. سپس مقدار این صفت به تدریج کاهش یافت و در ساعت ۱۷ پیک دوم (۳/۳۴ میکرومول CO_2 بر میلی‌مول H_2O) مشاهده شد (شکل ۶). علت کاهش کارایی مصرف آب در میانه روز، کاهش فتوسنتز و افزایش تعرق گیاه بود. مقایسه میانگین چهار گیاه مورد مطالعه از نظر کارایی مصرف آب نشان داد که بیشترین مقدار این صفت در گیاهان ریحان مقدس (۴/۵۷ میکرومول CO_2 بر میلی‌مول H_2O) و ریحان بوشهری (۴/۰۳ میکرومول CO_2 بر میلی‌مول H_2O) و کمترین مقدار در گیاه بادرنجبویه (۲/۸۷ میکرومول CO_2 بر میلی‌مول H_2O) مشاهده شد و گیاه نعنای گربه‌ای (۳/۵۵ میکرومول CO_2 بر میلی‌مول H_2O) در گروه حدواسط قرار داشت (جدول ۲).

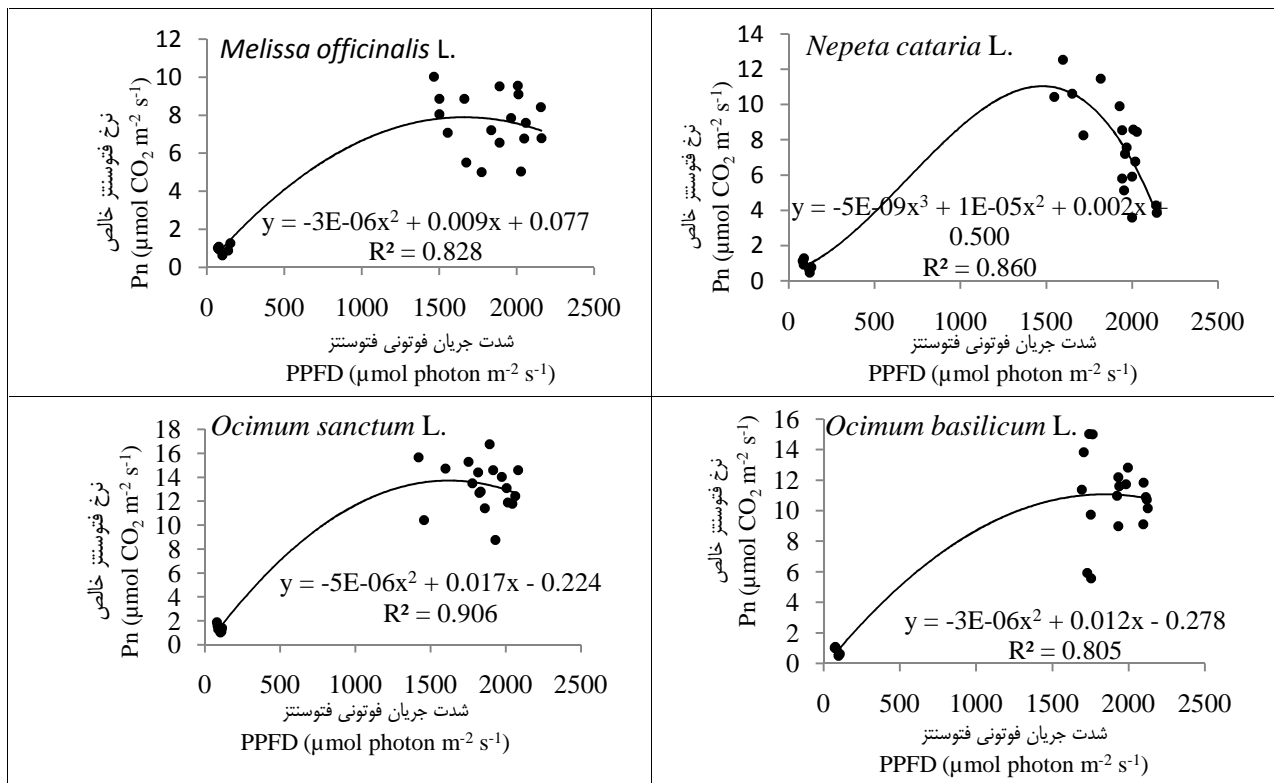
پائین‌تر بود که منجر به افزایش دمای برگ و احتمالاً کاهش فعالیت آنزیم روئیسکو و در مجموع تشدید محدودیت‌های غیرروزنه‌ای برای فتوسنتز این گیاه گردیده است.

معمولاً تابش زیاد نور خورشید و دمای بالا همزمان با خشکی در میانه روز، منجر به بازدارندگی نوری می‌گردد (۷). نرخ فتوسنتز خالص به جز در گیاه نعنای گربه‌ای، در سایر گیاهان تابعی درجه دو از تراکم جریانی فتونی دریافتی گیاهان بود. به نظر می‌رسد که گیاهان مورد مطالعه در تراکم جریان فتونی حدود ۱۵۰۰ میکرومول فتون به نقطه اشباع نوری می‌رسند و افزایش بیشتر تراکم جریان فتونی نه تنها باعث افزایش فتوسنتز خالص گیاه نمی‌شود، بلکه مقدار این صفت را کاهش می‌دهد. کاهش نرخ فتوسنتز در نعنای گربه‌ای در شدت نور بالاتر از ۱۵۰۰ میکرومول فتون، نسبت به سایر گیاهان بیشتر بود (شکل ۵). علت کاهش فتوسنتز در شدت نورهای بالاتر، محدودیت‌های روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای است (۲۲) که گیاه نمی‌تواند از نور تابیده شده استفاده حداکثری داشته باشد. کاهش نرخ فتوسنتز خالص میانه روز در گیاهانی که روزنه‌های آنها باز است، به دلیل محدودیت‌های غیرروزنه‌ای است. بر عکس، برخی از گیاهان جهت حفظ مقدار رطوبت داخلی گیاه، روزنه‌های آنها در میانه روز که کسر فشار بخار آب بالا است، بسته می‌شود، در این حالت، عامل محدود کننده فتوسنتز، کاهش هدایت روزنه‌ای و تامین دی‌اکسید کربن مورد نیاز می‌باشد (۵). در تحقیق حاضر، چهار گیاه مورد مطالعه گیاهانی علفی و حساس به کمبود آب بودند بنابراین جهت حفظ رطوبت برگ، هدایت روزنه‌ای در میانه روز به طور معنی‌داری کاهش یافت که بیانگر کنترل باز و بسته شدن روزنه‌های آن‌ها می‌باشد (۱۵). گیاهان مورد بررسی علی‌رغم داشتن رویه یکسان هدایت روزنه‌ای در میانه روز، اختلاف معنی‌داری از نظر نرخ هدایت روزنه‌ای و همچنین نرخ فتوسنتز خالص در میانه روز داشتند به طوری که گیاهان بومی منطقه گرمسیری (ریحان مقدس و ریحان بوشهری) نسبت به گیاهان بومی منطقه معتدله (بادرنجبویه و نعنای گربه‌ای) نرخ فتوسنتز خالص بیشتری داشتند. علاوه بر آن میزان فتوسنتز گیاهان تحت تاثیر دما، میزان دی‌اکسیدکربن و نور تابیده شده قرار می‌گیرد و از آنجائی که میزان موارد مذکور در طول روز تغییر محسوسی می‌کند، بنابراین نرخ فتوسنتز خالص گیاه در زمان‌های مختلف روز تغییرات معنی‌داری نشان می‌دهد (۱۰). گونگ و همکاران (۵) گزارش کردند که حداکثر نرخ فتوسنتز خالص گیاهان مزوفیت^۱ زودتر از گیاهان زروفیت^۲ اتفاق می‌افتد و گیاهان مختلف تفاوت معنی‌داری از نظر نرخ فتوسنتز خالص در طول روز دارند که باعث سازگاری گیاه به یک منطقه خاص می‌گردد. در تحقیق حاضر، حداکثر فتوسنتز خالص گیاهان بادرنجبویه،

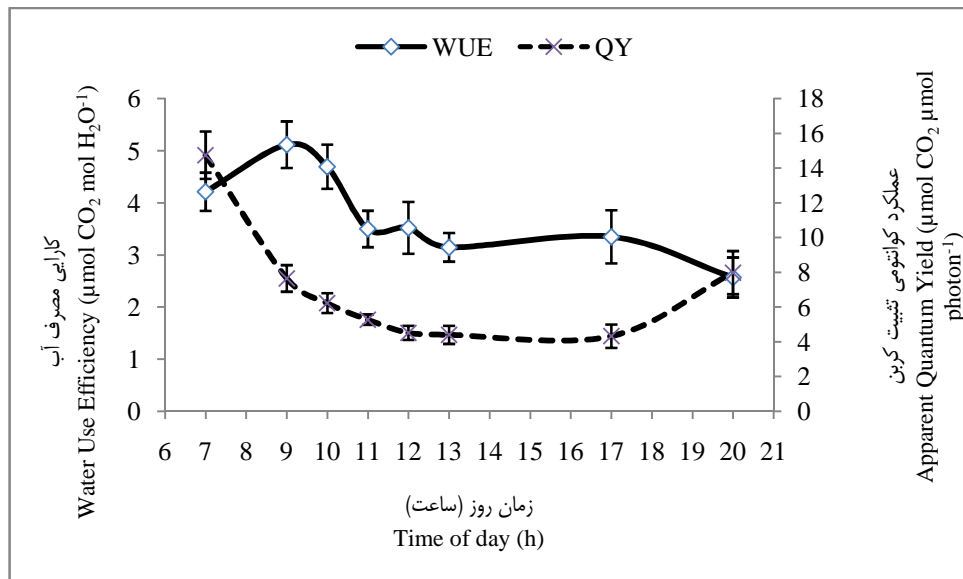


شکل ۴- تغییرات روزانه فتوسنتز خالص گیاهان بارنجبویه، نعناع گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری در شرایط آب و هوایی اهواز

Figure 4- Diurnal changes in net photosynthesis of lemon balm, catnip, holy basil and sweet basil in Ahwaz weather conditions



شکل ۵- رابطه رگرسیونی بین نرخ فتوسنتز خالص با شدت جریان فتونی فتوسنتزی در گیاهان بارنجبویه، نعناع گربه‌ای، ریحان مقدس
Figure 5- Regression relation between net photosynthesis (Pn) and photosynthetic photon flux density (PPFD) of lemon balm, catnip, holy basil and sweet basil



شکل ۶- تغییرات روزانه کارایی مصرف آب و کارایی مصرف نور گیاهان بادرنجبویه، نعناع گربه‌ای، ریحان مقدس و ریحان بوشهری در شرایط آب و هوایی اهواز

Figure 6- Diurnal changes in water use efficiency and apparent quantum yield leaves of lemon balm, catnip, holy basil and sweet basil in Ahwaz weather conditions

تندی کاهش و بعد از آن تا ساعت ۱۷ تغییر معنی‌داری نداشت. در ساعت ۲۰ مجدداً افزایش یافت (شکل ۶). این نتایج با یافته‌های روزبان و همکاران (۱۹) مطابقت داشت. آن‌ها نیز بیشترین مقدار عملکرد کوانتومی تثبیت کربن در دو رقم پسته در ساعت ۷ گزارش نمودند و نتیجه گرفتند که این صفت تحت تاثیر دمای برگ قرار می‌گیرد. به طور کلی بیشترین عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن (۹/۱۶ میکرومول CO₂ بر میکرومول فتون) در گیاه ریحان مقدس و کمترین مقدار در گیاهان بادرنجبویه (۵/۷۶ میکرومول CO₂ بر میکرومول فتون) و نعناع گربه‌ای (۵/۴۴ میکرومول CO₂ بر میکرومول فتون) ثبت گردید. ریحان بوشهری از نظر این صفت در گروه جداگانه‌ای قرار گرفت (جدول ۲). عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن چهار گیاه مورد مطالعه تابعی درجه ۲ از دمای برگ بود. همانطور که در شکل ۷ مشاهده می‌شود، عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی گیاه روند یکسانی داشتند، به طوری که مقدار این صفت به موازات افزایش دمای برگ از ۲۵ درجه سانتی‌گراد به بعد با شیب نسبتاً یکسانی کاهش یافت. مناسب‌ترین دما جهت حداکثر عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتز پسته حدود ۲۴ درجه سانتی‌گراد می‌باشد که نتایج بدست آمده در این تحقیق را تأیید می‌نماید (۱۹).

نتیجه‌گیری کلی

با توجه به مجموع شاخص‌های بررسی شده در این آزمایش، به نظر می‌رسد گیاه ریحان مقدس و بعد ریحان بوشهری می‌تواند در

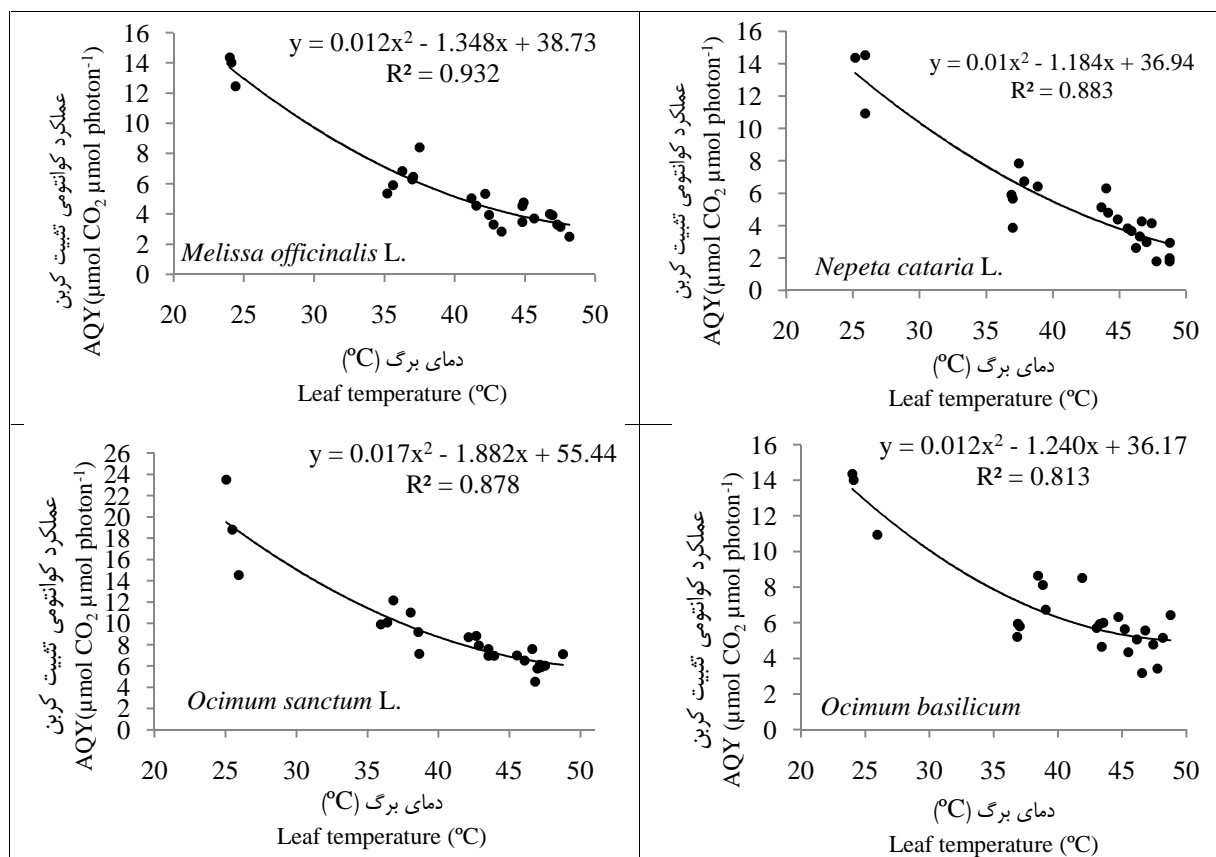
کارایی مصرف آب شاخص مهمی برای اندازه‌گیری توانایی گیاه در حفظ و استفاده مناسب از آب است. از این شاخص برای شناسایی گیاهان مناسب پرورش در مناطق بیابانی و همچنین جنگل‌ها استفاده می‌شود. گیاهانی که شاخص کارایی مصرف آب بالایی داشته باشند یا به عبارتی فتوسنتز بیشتر و تعرق کمتری داشته باشند جهت کشت در مناطق بیابانی توصیه می‌شود. در مقابل، گیاهانی که کارایی مصرف آب بالایی دارند و علت آن فتوسنتز بسیار زیاد و همزمان نرخ تعرق بیشتر نسبت به گروه اول است، برای رویشگاه‌های مرطوب مناسب هستند. گروه سوم گیاهانی هستند که کارایی مصرف آب کمی دارند و جهت رشد مناسب، نیاز به آبیاری کافی دارند (۵). مهم‌ترین عامل محدود کننده رشد گیاهان در استان خوزستان دمای بالا و همچنین شوری خاک می‌باشد. بنابراین گیاهی که بتواند از خاک شور، آب کافی جهت تعرق مناسب جذب نماید و دمای درونی برگ در حد متعادل تری حفظ کند و علاوه بر آن فتوسنتز بالاتری داشته باشد، می‌تواند شرایط اقلیمی و ادا فیزیکی منطقه را تحمل نماید. با توجه به نتایج بدست آمده، شاید بتوان گیاهان ریحان مقدس و ریحان بوشهری برای پرورش در منطقه مورد مطالعه (گرم) و نعناع گربه‌ای جهت مناطق با مشکل کم آبی توصیه نمود.

عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن

روند تغییرات عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن در گیاهان مورد مطالعه نسبتاً یکسان بود. بیشترین عملکرد کوانتومی تثبیت فتوسنتزی کربن در ساعت ۷ مشاهده شد و سپس تا ساعت ۱۱ با شیب

گربه‌ای به دلیل محدودیت‌های روزنه‌ای و غیرروزنه‌ای فتوستنتز، رشد کافی در طول ماه‌های گرم سال ندارد و در طول تابستان گیاه از بین می‌رود.

شرایط مذکور فتوستنتز کافی داشته و به رشد خود در طول ماه‌های گرم سال ادامه دهند. بادرنجبویه به دلیل هدایت روزنه‌ای بالا تا حدودی می‌تواند شرایط استان را تحمل نماید ولی رشد آن در اواخر بهار و تابستان به دلیل فتوستنتز کم، محدود می‌شود. گیاه نعناع



شکل ۷- رابطه رگرسیونی بین عملکرد کوانتومی تثبیت فتوستنتزی کربن با دمای برگ در گیاهان بارجبویه، نعناع گربه‌ای، ریحان مقدس
Figure 7- Regression relation between apparent quantum yield (AQY) and leaf temperature of oflemom balm, catnip, holy basil and sweet basil

منابع مالی پژوهش و امکانات آزمایشگاهی تقدیر و تشکر می‌نماید.

سپاسگزاری

نویسندگان مقاله از دانشگاه شهید چمران اهواز به جهت تامین

منابع

- 1- Aharizad S., Rahimi M.H., Moghadam M., and Mohebalipour N. 2012. Study of genetic diversity in lemon balm (*Melissa officinalis*L.) populations based on morphological traits and essential oils content. *Annals of Biological Research*, 3 (12):5748-5753.
- 2- Chandra S., Lata H., Khan I.A., and Elsohly M.A. 2011. Temperature response of photosynthesis in different drug and fiber varieties of *Cannabis sativa* L. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 17(3):297-303.
- 3- Fattahi M., Nazeri V., Sefidkon F., and Zamani Z. 2013. Autecology of *Dracocephalum kotschyi* Bioss. in Iran. *Iranian Journal of Medicinal and Aromatic plants*, 29 (2): 325-342. (in Persian with English abstract)
- 4- Fu Q.S., Zhao B., Wang Y.J., Ren S., and Guo Y.D. 2010. Stomatal development and associated photosynthetic performance of capsicum in response to differential light availabilities. *Photosynthetica*, 48 (2): 189-198.
- 5- Gong J.R., Zhao A.F., Huang Y.M., Zhang X.S., and Zhang C.L. 2006. Water relations, gas exchange,

- photochemical efficiency, and peroxidative stress of four plant species in the Heihe drainage basin of northern China. *Photosynthetica*, 44 (3): 355-364.
- 6- Kang Y., Outlaw W.H.J., Fiore G.B., and Riddle K.A. 2007. Guard cell apoplastic photosynthate accumulation corresponds to a phloem-loading mechanism. *Journal of Experimental Botany*, 58 (15/16): 4061-4070.
 - 7- Lambers H. 1998. Responses to availability of water. p. 154-191. In Lambers et al (ed.) *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York – Berlin – Heidelberg.
 - 8- Lee S.H., Tewari R.K., Hahn E.J., and Paek K.Y. 2007. Photon flux density and light quality induce changes in growth, stomatal development, photosynthesis and transpiration of *Withania somnifera* (L.) Dunal. *Plantlets. Plant Cell Tissue Organ Culture*, 90: 141-151.
 - 9- Liu M.Z., Jiang G.M., Li Y.G., Gao L.M., Niu S.L., Cui H.X., and Ding L. 2003. Gas exchange, photochemical efficiency, and leaf water potential in three *Salix* species. *Photosynthetica*, 41 (3): 393-398.
 - 10- MahmoodiSourestani M. 2013. Diurnal variations of gas exchange characteristics in leaves of anise hyssop (*Agastache foeniculum*) under normal, drought stress and recovery conditions. *Journal of Medicinal Plants and By-products*, 1: 91-101.
 - 11- Misra A., Dwivedi S., Srivastava A.K., Tewari D.K., Khan A., and Kumar R. 2006. Low iron stress nutrition for evaluation of Fe-efficient genotype physiology, photosynthesis, and essential monoterpene oil (s) yield of *Ocimum sanctum*. *Photosynthetica*, 44 (3): 474-477.
 - 12- Modhej A. 2008. A study of the effect of terminal heat stress on source restriction and grain yield in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes under khuzestan conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 39 (1): 89-97. (in Persian with English abstract)
 - 13- Moradkhani H., Sargsyan E., Bibak H., Naseri B., Sadat-Hosseini M., Fayazi-Barjin A., and Meftahizade H. 2010. *Melissa officinalis* L., A valuable medicine plant: A review. *Journal of Medicinal Plants Research*, 4 (25): 2753-2759.
 - 14- Moutinho-Pereira J., Magalhaes N., Goncalves B., Bacelar E., Brito M., and Correia C. 2007. Gas exchange and water relations of three *Vitis vinifera* L. cultivars growing under Mediterranean climate. *Photosynthetica*, 45 (2): 202-207.
 - 15- Munne-Bosch S., Nogues S., and Alegre L. 1999. Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytologist*, 144, 109-119.
 - 16- Noohi K., Fattahi A., and Fateh Sh. 2013. The impact of heat stress on the citrus crop in southern Iran. *Journal of Climate Research*, 3 (9): 13-22. (in Persian)
 - 17- Rahnema A. 2010. The study on the relative tolerance of rapeseed (*Brassica napus* L.) to heat stress and drought of late season in the southern of Khuzestan. *Crop Physiology Journal*, 2 (1): 93-110. (in Persian)
 - 18- Raina A.P., Kumar A., and Dutta M. 2013. Chemical characterization of aroma compounds in essential oil isolated from ‘Holy Basil’ (*Ocimum tenuiflorum* L.) grown in India. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 60 (5): 1727-1735.
 - 19- Roozban M.R., Arzani K., and Latifi S.M. 2009. Diurnal variations in photosynthetic gas exchange in two Iranian pistachio (*Pistacia vera* L.) cultivars. *Seed and Plant Production Journal*, 25 (3): 285-300. (in Persian with English abstract)
 - 20- Safaei-Ghomi J., Jafari-Bidgoli Z., and Batooli H. 2009. Volatile constituents analysis of *Nepeta cataria* from central Iran. *Chemistry of Natural Compounds*, 45 (6): 913-915.
 - 21- Thompson L.K., Blaylock R., Sturtevant J.M., and Brudvig G.W. 1989. Molecular basis of the heat denaturation of photosystem II. *Biochemistry*, 28: 6686-6695.
 - 22- Wilson K.B., Baldocchi D.D., and Hanson P.J. 2000. Quantifying stomatal and non-stomatal limitations to carbon assimilation resulting from leaf aging and drought in mature deciduous tree species. *Tree Physiology*, 20: 787-797.