

بررسی برخی خصوصیات مرفولوژیک و فیزیولوژیک مؤثر بر عملکرد و اجزاء عملکرد ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط کم آبیاری

Study of some morphological and physiological characteristics affecting grain yield and yield components in bread wheat genotypes under reduced irrigation

طهماس حسن، یور^۱، سید عطاء الله سیادت^۲، رضا مامقانی^۳، مسعود رفیعی^۴

حکیم

جهت تعیین مهمنه ترین خصوصیات مرفوفیزیولوژیک مؤثر بر عملکرد دانه گندم، آزمایشی در سال زراعی ۱۳۷۸-۷۹ در کوهدهشت با ده ژنوتیپ گندم بهاره دیم در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار اجراء گردید. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که ژنوتیپ‌های گندم از نظر عملکرد دانه، عملکرد کاه، عملکرد گیاه، عملکرد بیولوژیکی، وزن سنبله و وزن هزار دانه دارای اختلاف معنی دار اما از نظر تعداد سنبله در متر مربع اختلاف معنی دار نداشتند. همچنین ژنوتیپ‌ها در ارتباط با درجه- روز رشد دریافتی جهت تکمیل مراحل فنولوژیکی مختلف با هم اختلاف معنی دار نداشتند. در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی ژنوتیپ زاگرس با حدود ۵۶۰ گرم در متر مربع، کمترین ماده خشک تولیدی را داشت و ژنوتیپ شماره ۲ (Pik/Opata CM) با تولید زاید ۳۶۰ گرم ماده خشک در متر مربع، کمترین تولید را داشت. حداکثر شاخص سطح برگ (LAI) در مرحله گرده افزانی نهایی (۳/۲۶) مربوط به ژنوتیپ ۸۱ Kasyan/Genaro81 بود که بالاترین عملکرد دانه (۱۵۸۳ کیلوگرم در هکتار) را به خود اختصاص داد و حداقل شاخص سطح برگ در مرحله گرده افزانی (۲/۴) را ژنوتیپ‌های "Maya74"s، Seri82//Vce"s، Dovin-1 و Descenocido می‌دانند. این ژنوتیپ‌ها در ابتدای گذرهای کمتری هم بودند. (به ترتیب ۱۳۲۸ و ۱۰۷۲ کیلوگرم در هکتار). روند سرعت رشد محصول (CGR) ژنوتیپ‌ها در ابتدای ۹۰۰ درجه - روز رشد مصادف با مرحله گرده افزانی حاصل گردید. بیشترین سرعت رشد محصول ژنوتیپ‌ها با دریافت تقویتی در مرحله ۸۰۰ درجه - روز رشد مصادف با مرحله گرده افزانی حاصل گردید. یعنی در بین ژنوتیپ‌های گرده افزانی مربوط به ژنوتیپ‌های ۱- Dovin و ۷ Descenocido (حدود ۱/۳ گرم بر متر مربع بر ده درجه - روز رشد) و کمترین سرعت رشد محصول در مرحله گرده افزانی مربوط به ژنوتیپ‌های "Maya 74"s، Kvz/Bjy"s، (حدود ۰/۸ گرم بر متر مربع بر ده درجه - روز رشد) بود. رابطه خطی مثبت ($r=0.89$) میان حداکثر سرعت رشد محصول و عملکرد دانه در بین ژنوتیپ‌ها مشاهده گردید. نتایج آزمایش نشان داد ژنوتیپ‌های شماره ۳، ۴ و ۱۰ از نظر برخی از صفات فیزیولوژیکی و آگرونومیکی نسبت به دیگر ژنوتیپ‌ها برتری داشتند.

واژه های کلیدی: گندم دیم، شاخص های مرفوفیزیولوژیک، ماده خشک کل، شاخص سطح برگ، سرعت رشد مخصوصاً، فنولوژیک، درجه- روز رشد.

تجزیه و تحلیل عوامل مؤثر بر عملکرد و اجزای آن از
اهمت زیادی، بخوبی دارد. غالباً محققان بیشتر از

۴۰۳

شناخت و بررسی شاخص‌های فیزیولوژیک رشد در

١٣٨٢/٥/٩ : سیار سخن ندوش

تاریخ دریافت: ۱۳۸۱/۳/۲۹

۳۲- دانشگاه شهید چمران اهواز

دستوری کشانی که تجاه قادت کشاورزی را مستعار می‌نماید.

مهم مورد استفاده در تجزیه و تحلیل رشد گیاه هستند، مطالعه گردد. متوسط سرعت رشد محصول برای گیاهان C_3 و C_4 به ترتیب معادل ۲۰ و ۳۰ گرم در متر مربع در روز گزارش شده است (گاردنر و همکاران، ۱۳۷۳). واردلا و پورتر (Wardlaw and Porter, 1967) گزارش نمودند، به طور کلی کاهش ماده خشک در انتهای فصل در نتیجه منفی شدن شاخص های رشد به علت سایه اندازی و وجود برگ های پیر در میان اجتماع گیاهی و همچنین فتوستتر خالص منفی در نتیجه استفاده جامعه گیاهی از فتوستتر جاری برای تنفس می باشد.

سرعت رشد محصول، افزایش وزن خشک یک جامعه گیاهی در واحد سطح مزرعه در واحد زمان است و به طور وسیعی در تجزیه و تحلیل رشد محصولات به کاربرده می شود. کریمی و سدیکی (Karimi and Siddique, 1991) با استفاده از GDD شاخص های رشد ژنتیپ های قدیمی و مدرن گندم های استرالیایی را با هم مقایسه نمودند و اختلاف در عملکرد دانه بین ژنتیپ ها، گندم را به اختلاف در CGR در زمان گرده افشاری نسبت دادند. بر اساس تحقیقات انجام شده توسط خلیفه (Khalifa, 1998)، توارث پذیری صفات زودرسی مانند تعداد روز تا ظهور سنبله، گرده افشاری و رسیدن دانه در ارقام زودرس تحت تأثیر ژن های افزایشی و غیر افزایشی می باشد ولی نقش ژن های افزایشی در سیستم ژنتیکی این صفات بسیار مهم می باشد و پیشنهاد نمود که انتخاب در طی نسل های در حال تفکیک باشد بر اساس بهره گیری از این صفات باشد. کریمی و نکویی (۱۳۷۲)، اظهار داشتند با توجه به همبستگی قوی بین عملکرد دانه ژنتیپ های گندم و میانگین سرعت رشد محصول، می توان نتیجه گیری نمود که میانگین سرعت رشد محصول به تنها ۹۹ درصد از تغییرات عملکرد در دانه را توضیح می دهد.

سرعت رشد نسبی بیان کننده وزن خشک اضافه شده نسبت به وزن اولیه در یک فاصله زمانی معین است، میانگین سرعت رشد نسبی با توجه به اندازه گیری

نتیجه نهایی یعنی عملکرد نهایی به اطلاعاتی در زمینه میزان تولید ماده خشک نیاز دارند، زیرا حوادث طول مدت رشد و نمو ممکن است تأثیر مشخصی روی نتیجه نهایی داشته باشد (گاردنر و همکاران، ۱۳۷۳). استفاده از شاخص تعداد روز تا هر یک از مراحل اصلی رشد برای مقایسه گیاهان مختلف در محل های متفاوت به علت شرایط محیطی گوناگون چندان مفید نمی باشد (Gilmore and Rogers, 1958). به منظور رفع این نقص و دستیابی به شاخص های ثابت و پایدار برای تخمین رشد گیاه و تعیین زمان وقوع مراحل فیزیولوژیکی امروزه استفاده از شاخص های تجمع حرارتی مانند درجه - روز رشد (Growth Degree Day) به جای تقویم زمانی متداول شده است. این شاخص ها خصوصاً برای مقایسه ژنتیپ ها با الگوهای مختلف رشد و نمو بسیار معتبرتر می باشند.

رادمهر (۱۳۷۶) به نقل از راووسون (Rawson, 1987) گزارش نمود. واریته های گندم قرمز زودرس بهاره به ۱۴۷۵ تا ۱۵۰۰ درجه - روز و واریته های دیررس به ۱۸۰ درجه روز برای تکمیل چرخه زندگی (از کاشت تا رسیدن) نیاز دارند. به طور کلی در آمریکای شمالی گندم بهاره به ۱۵۰۰ تا ۱۶۰۰ و گندم پاییزه به ۲۰۰۰ تا ۲۵۰۰ درجه - روز بر حسب واریته و تاریخ کاشت نیاز دارند.

مهم ترین شاخص هایی که در مطالعه فیزیولوژی رشد گیاهان کاربرد فراوان دارند سرعت رشد محصول (Crop Growth Rate)، میزان رشد نسبی (Relative Growth Rate)، شاخص سطح برگ (Leaf Area Index)، نسبت سطح برگ (Leaf Area Ratio)، سرعت جذب خالص (Leaf Area Duration) و دوام سطح برگ (Net Assimilation Rate) می باشند (کریمی، ۱۳۷۳). واتسون (Watson, 1952)، اظهار داشت، تولید و تجمع ماده خشک می تواند توسط دو شاخص مهم سرعت رشد محصول و سرعت رشد نسبی که از شاخص های

برای انتخاب در جهت بهبود عملکرد این گیاهان در برنامه های به نژادی در شرایط دیم بوده است.

مواد و روش ها

این بررسی با استفاده از ده ژنوتیپ پیشرفته گندم بهاره دیم در سال زراعی ۱۳۷۸-۷۹ در ایستگاه تحقیقات کشاورزی دیم کوهدهشت با عرض جغرافیایی $36^{\circ} 33'$ و طول جغرافیایی $40^{\circ} 47'$ و با ارتفاع ۱۲۰۰ متر از سطح دریا در شرایط دیم اجرا گردید.

آزمایش در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی با چهار تکرار و هر ژنوتیپ در شش خط شش متري با فاصله خطوط 20 سانتيمتر در سطح $7/2\text{ متر مربع}$ به وسیله بذر کار آزمایشی کشت گردید و در سطح $4/8\text{ متر مربع}$ (شش خط چهار متري) برداشت گردید. اولین بارندگی مؤثر بعد از کاشت در تاریخ دهم آذرماه ۱۳۷۸ نازل گردید. متوسط بارندگی دراز مدت سالانه در منطقه یاد شده قریب 450 میلیمتر است، ولی در طول فصل زراعی $1378-79$ کل بارندگی $263/2\text{ میلیمتر}$ بود که از این مقدار 63 میلیمتر قبل از کاشت و مابقی ($200/2\text{ میلیمتر}$) بعد از کاشت آزمایش نازل گردید (جدول ۱).

میانگین حداکثر و حداقل دمای سالیانه به ترتیب برای 21 و $3/9$ درجه سانتیگراد بود. با توجه به میزان و پراکنش نامناسب بارندگی در سال اجرای آزمایش، این سال یکی از سال های خشک محسوب می شود و به وجود آمدن چنین وضعیت اقلیمی طی سی سال گذشته در منطقه کم سابقه بوده است، به همین دلیل به خاطر حفظ ژرم پلاسم ها و ارزیابی ژنوتیپ ها در شرایط تنفس، از آبیاری تکمیلی در دو مرحله (سبلره دهی و دانه بندی) به میزان تقریبی 50 میلیمتر در مجموع دو مرحله استفاده گردید.

خاک مزرعه دارای بافت لوم با $\text{pH}=7/7$ بود و کود شیمیایی مصرفی بر اساس تعزیه خاک و تعیین حد بحرانی عناصر موجود در خاک شامل 46 کیلوگرم

انجام شده در دو زمان متوالی نمونه برداری محاسبه می شود و در طول فصل زراعی معمولاً سیر تزویی دارد (گاردنر و همکاران، ۱۳۷۳؛ Coelho and Date, 1980). دیویدسون و کمپل (Davidson and Campbell, 1984)، گزارش نمودند میزان RGR در گندم در اوایل فصل رشد بالا می باشد و با گذشت زمان کاهش می یابد به طوری که در مرحله خمیری شدن بذر مقدار آن منفی می گردد. آن ها هم چنین اظهار داشتند مقدار سرعت رشد محصول (CGR) با گذشت زمان تقریباً تا نزدیک مرحله گرده افزایش یافته و پس از آن به سرعت کاهش یافته و سپس به صفر رسیده و نهایتاً در مرحله خمیری بودن دانه ممکن است منفی گردد. سیادت و همکاران (۱۳۷۷)، گزارش نمودند بین عملکرد دانه و NAR مقدار کلروفیل برگ ارقام تربیتیکاله همبستگی وجود ندارد.

تنفس خشکی در مقایسه با سایر تنفس ها ناگهانی اتفاق می افتد ولی گسترش آن تدریجی است، به طوری که در انتهای دوره سروز خشکی شدت می یابد، برگ های رشد یافته در شرایط کمبود آب معمولاً کوچکتر بوده و سطح ویژه برگ (SLA) کاهش پیدا می نماید (Dale and Daiels 1995). تنفس بر شاخص سطح برگ و سرعت رشد آن نیز اثر داشته به طوری که باعث کاهش 25 درصد شاخص سطح برگ در ذرت و 20 درصد در سورگوم شده است (Sayer, 1994). کریمی و سدیک (Karimi and Siddique, 1991) اظهار داشتند، شاخص سطح سبز (Green Area Index) نیز از شاخص های تعیین کننده رشد می باشد، وجود همبستگی قوی بین شاخص سطح سبز در مرحله گرده افزایی با عملکرد مرفولوژیک و عملکرد دانه گندم، گویای اهمیت این شاخص در بررسی های فیزیولوژیک رشد می باشد.

هدف از اجرای این تحقیق تعیین مهم ترین ویژگی های مرفولوژیک و فیزیولوژیک مؤثر بر عملکرد ژنوتیپ های گندم به منظور دستیابی به معیار هایی

جدول ۱- آمار هواشناسی فصل زراعی ۷۹-۱۳۷۸ کوهدشت

Table 1. Crop growing season meteorological details for Kohdasht in 1999-2000

Month	ماه های سال	بازندگی Rainfall(mm)	درجه حرارت مطلق		متوسط درجه حرارت Mean temp. (C°)
			Abs.temp. (C°) Max	Abs.temp. (C°) Min	
Sept. 23-Oct. 22.	مهر	0.2	34.2	4	20
Oct. 23-Nov. 21.	آبان	63.3	26.6	-1.8	12.5
Nov. 22-Dec. 21.	آذر	68	20.4	-5.8	8
Dec. 22-Jan. 20	دی	50.4	20.6	-6.4	5.5
Jan. 21-Feb. 19	بهمن	53.2	16.2	-6.8	4.1
Feb. 20-Mar. 20	اسفند	0.8	20.2	-6.8	6.5
Mar. 21-Apr. 20	فروردین	19.5	28.4	-1	13.5
Apr. 21-May 21	اردیبهشت	8	32.2	1.2	16.5
May 22-Jun. 21	خرداد	0	38.2	8.4	24
Jun. 22-Jul. 22	تیر	0	-	-	-
Jul. 23-Aug. 22	مرداد	0	-	-	-
Aug. 23-Sept. 22	شهریور	0	-	-	-
متوسط درجه دما و مقدار کل بازندگی Mean temp. and total rainfall			263.2	26	-2
					12

۱۴ روزه از ۰۵۰ متر طولی خط دوم با رعایت حاشیه نمونه گیری به عمل آمد و پس از انتقال به آزمایشگاه نسبت به حدا کردن برگ از بقیه اندام های گیاه اقدام گردید. سطح برگ های گیاهان برداشت شده با اندازه گیری طول و بزرگ ترین عرض برگ ها انجام گرفت و سپس از رابطه زیر مساحت برگ ها محاسبه گردید (Gomez, 1972):

$$\text{مساحت برگ} = \text{طول برگ} \times \text{بزرگ ترین عرض برگ} \times 0.75$$

پس از تعیین مساحت برگ ها، شاخص سطح برگ (LAI) از طریق جمع سطح برگ ها در واحد سطح زمین برای هر ژنوتیپ محاسبه گردید و سپس برگ ها و اندام های هوایی به طور جداگانه به مدت ۴۸ ساعت در آون با دمای ۷۰ درجه سانتیگراد خشک گردید. سپس با توزین آنها با ترازوی حساس، وزن خشک برگ (LDM) و وزن خشک کل گیاه (TDM) در هر مرحله در واحد سطح تعیین گردید.

محاسبه شاخص های رشد از طریق انتخاب بهترین معادله ای که روند تغییرات وزن خشک کل به وزن خشک برگ و شاخص سطح برگ را نسبت به شاخص حرارتی درجه-روز رشد نشان دهد انجام گرفت و پس از محاسبه ضرایب رگرسیونی و برآش آنها مشخص

نیتروژن خالص از منبع اوره و ۲۳ کیلوگرم فسفر خالص به صورت فسفات تریلیل و ۲۵ کیلوگرم پتاس به صورت کلرور پتاسیم در هکتار بود که تمامی کود فسفاتی و پتاسیم قبل از کاشت و نصف کوده اوره همزمان با کاشت و مابقی به صورت سرک در زمان بازندگی در مرحله پنجه زنی استفاده گردید. در مرحله پنجه زنی جهت مبارزه با علف های هرز پهن برگ و باریک برگ از علفکش های تری نبورون متیل و فونوکسایپوب اتیل استفاده و علاوه بر آن وجین دستی نیز انجام گرفت.

در طول دوره رویش و پس از برداشت صفاتی نظری تعداد روز تا سنبله دهی، رسیدن دانه، مساحت برگ پرچم، طول پدانکل، ارتفاع بوته، تعداد سنبله در متر مربع، تعداد دانه در سنبله، وزن هکتولیتر، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیک، عملکرد دانه، عملکرد کاه و شاخص برداشت یادداشت برداری و محاسبه گردید.

تجزیه واریانس صفات مورد بررسی به کمک نرم افزار کامپیوتری C-MSTAT- و مقایسه میانگین صفات با آزمون چند دامنه ای دانکن انجام گرفت.

جهت تعیین شاخص های رشد مؤثر بر عملکرد طی نه مرحله از اندام های هوایی ژنوتیپ ها در فواصل زمانی

سطح برگ با استفاده از روش رگرسیون بین وزن خشک اندازه گیری شده و شاخص سطح برگ در هر مرحله پس از محاسبه ضرایب رگرسیونی طبق فرمول‌های ۱-۳ تعیین گردید.

با مشتق گرفتن از معادلات لگاریتمی فرمول‌های ۱-۳، میزان رشد نسبی وزن خشک کل (RGR-TDM)، وزن خشک برگ (RGR-LDM) و شاخص سطح برگ (RGR-LAI) به صورت گرم بر گرم برابر ۱۰ درجه - روز رشد به صورت زیر محاسبه گردید:

$$\text{RGR TDM} = d \left(\ln \frac{\text{TDM}}{dt} \right) = b + 2ct$$

$$\text{RGR LDM} = d \left(\ln \frac{\text{LDM}}{dt} \right) = b' + 2ct$$

$$\text{RGR LAI} = d \left(\ln \frac{\text{LAI}}{dt} \right) = b'' / 2\sqrt{t} + c'' + 2d't$$

سرعت رشد محصول (CGR) نیز از حاصلضرب مقدار ماده خشک در سرعت رشد نسبی (CGR = TDM, RGR) سرعت جذب خالص از رابطه NAR = CGR/LAI و وزن ویژه برگ از رابطه LWR=LW/TDM محاسبه گردید.

نتایج و بحث

عملکرد دانه و اجزای آن، عملکرد بیولوژیک، عملکرد کاه و شاخص برداشت

نتایج این بررسی نشان داد که بین ژنوتیپ‌ها از نظر عملکرد دانه تفاوت بسیار معنی دار وجود دارد، ژنوتیپ شماره ۳ (Kayson/Genaro ۸۱) با ۱۵۳۸ کیلوگرم در هکتار بالاترین عملکرد را داشت، گرچه از نظر آماری با ژنوتیپ‌های ۴، ۵ و ۱۰ تفاوت معنی دار نداشت، پایین‌ترین عملکرد (۱۰۷۲ کیلوگرم در هکتار) مربوط به ژنوتیپ شماره ۷ (Maya 74's /On/N60) بود (جدول ۲).

در بین اجزاء عملکرد دانه ژنوتیپ‌ها مورد بررسی از نظر صفات تعداد دانه در سنبله و تعداد سنبله در متر مربع با یکدیگر تفاوت معنی دار نداشتند و فقط وزن هزار دانه ژنوتیپ‌ها دارای تفاوت معنی دار بود. حداقل وزن هزار

گردید که تغییرات وزن خشک گیاه و وزن خشک برگ از معادله درجه دوم و تغییرات شاخص سطح برگ از معادله درجه دوم رادیکالی پیروی می‌کنند. در این آزمایش جهت کاهش وابستگی واریانس به میانگین از لگاریتم طبیعی در هر کدام از این صفات استفاده به عمل آمد (Buttery, 1969; Hashemi – Dezfooli, 1990)

$$\text{LnTDM} = a + bt + ct^2 \quad (1)$$

$$\text{LnLDM} = a' + b't + c't^2 \quad (2)$$

$$\text{LnLAI} = a'' + b'' \sqrt{t} + c''t + d''t^2 \quad (3)$$

که در روابط بالا، a, b, c, a', b', c', a'', b'', c'' کاشت، TDM، ماده خشک کل LDM، وزن خشک

برگ و LAI، شاخص سطح برگ می‌باشد. چون معیار حرارتی در مقایسه با زمان از نوسانات فصلی کمتری برخوردار است، در این مطالعه برای محاسبه شاخص رشد به جای زمان از معیار درجه روز- رشد (GDD) استفاده شد (Hashemi – Dezfooli, 1990؛ Gilmore, 1958, Karimi and Siddique, 1991)

درجه روز رشد در مراحل مختلف رشد و تمیز گیاه با استفاده از آمارهای هواشناسی کشاورزی منطقه و دمای پایه (Base temperature) و دمای حداقل و حداقله گیاه و با استفاده از رابطه زیر محاسبه گردید:

$$\text{GDD} = \sum_n [(T_{\text{max}} + T_{\text{min}}) / 2] - T_b$$

که در این رابطه GDD، درجه روز رشد، n، تعداد روزهای رشد، Tmax، حداقل دمای شباهه روز، Tmin، حداقله دمای شباهه روز و Tb، دمای پایه می‌باشد. درجه سانتیگراد و از ظهور سنبله پنج فیزیولوژیکی نه درجه سانتیگراد منظور گردید (James Cook and Veseth, 1991)

محاسبات آماری و ترسیم روند شاخص‌های رشد با استفاده از نرم افزار Quattro Pro (نسخه پنجم) انجام گرفت.

معادلات برآورده ماده خشک تولیدی و شاخص

تحمل به گرمای آخر فصل و هم برای فرار از خشکی،
صفت ارزشمندی است.

درجه - روز رشد دریافته ژنتیپ‌ها از کاشت تا رسیدن فیزیولوژیکی بین ۱۱۴۰ تا ۱۱۹۰ درجه - روز رشد در نوسان بود و این یافته با نتایج ارائه شده توسط رادمهر (۱۳۷۶) در تناقض بود. چون معمولاً هر گونه تنفس باعث کوتاه شدن دوره رشد می‌گردد بنابراین دلیل تناقض، علاوه بر انتخاب دمای پایه برای گندم می‌تواند تأخیر در شروع بارندگی‌های پائیزه، تأخیر در جوانه‌زنی و زود رسی اجباری در پایان فصل رشد (به دلیل ایجاد تنفس خشکی) باشد و این امر سبب گردیده تا طول دوره رشد ژنتیپ‌های گندم کوتاه شود. به طور کلی شرایط مختلف محیطی و خصوصیات ژنتیکی متفاوت ژنتیپ‌ها نیز می‌تواند باعث عدم نتیجه گیری یکسان در آزمایش‌ها شود.

خصوصیات فیزیولوژیک:

الگوی تجمع ماده خشک

در اغلب گیاهان، رشد از الگوی خاصی تبعیت می‌کند که نمودار آن سیگموئیدی است. در این بررسی روند تجمع ماده خشک کلیه ژنتیپ‌ها نسبت به زمان بر حسب درجه - روز رشد به شکل معادله درجه دوم بود و این روند با الگوی ارائه شده توسط سایر محققین مطابقت داشت (گاردنر و همکاران، ۱۳۷۳).

مقایسه الگوی تجمع ماده خشک بین ژنتیپ‌های مختلف گندم نشان می‌دهد که اختلاف بین ژنتیپ‌ها تا مرحله ساقه دهی اندک، اما پس از این مرحله، اختلاف‌ها قابل ملاحظه گردید. کاهش وزن خشک اندام‌های هوایی در اواخر فصل رشد به دلیل زرد شدن برگ‌ها و منفی شدن فتوستتر خالص بوده است.

در بین ژنتیپ‌های مورد بررسی رقم زاگرس با تولید ماده خشک نهایی حدود ۵۵۸ گرم در متر مربع، بیشترین ماده خشک تولیدی را داشت و ژنتیپ شماره ۲ (Pik/Opata CM) با تولید نهایی ۳۵۵ گرم ماده خشک در واحد سطح، کمترین تولید را داشت (جدول ۲). که ژنتیپ‌های با تولید ماده خشک نهایی

دانه مربوط به ژنتیپ شماره ۹ (Dovin-I)، برابر ۲۲ گرم و حداقل آن مربوط به ژنتیپ شماره ۳ (Kayson/Genaro 81)، برابر ۳۱ گرم بود.

عملکرد بیولوژیک و عملکرد کاهنیز در بین ژنتیپ‌ها معنی دار بود. رقم زاگرس، با داشتن ۵۵۷۸ کیلو گرم در هکتار و ژنتیپ شماره ۲ (Pik/OpataCM) با ۳۵۵۲ کیلو گرم در هکتار به ترتیب بیشترین و کمترین عملکرد بیولوژیک را داشتند. بیشترین عملکرد کاه (۴۰۷۳ کیلو گرم در هکتار) و کمترین عملکرد کاه (۲۴۹۰ کیلو گرم در هکتار) نیز مربوط به همین دو ژنتیپ بود. شاخص برداشت نیز در میان ژنتیپ‌های مورد مطالعه مشابه بود.

بر اساس نتایج به دست آمده می‌توان اظهار داشت که عملکرد دانه، عملکرد کاه، عملکرد بیولوژیک و وزن هزار دانه ژنتیپ‌ها از مهم‌ترین صفاتی بودند که در میان ژنتیپ‌ها تفاوت بسیار معنی دار داشتند.

مراحل فیلوزیکی

ژنتیپ‌های گندم از لحاظ دوره رشد از کاشت تا رسیدن فیزیولوژیکی با هم اختلاف داشتند، این تفاوت در درجه - روز رشد دریافته جهت تکمیل چرخه زندگی ژنتیپ‌های مورد بررسی منعکس می‌باشد (جدول ۳).

اگر چه معمولاً دوره رشد طولانی تر باعث افزایش عملکرد دانه می‌شود، اما در این آزمایش چون ژنتیپ‌ها در شرایط آبیاری محدود ارزیابی گردیدند، بنابراین ژنتیپ‌های زودرس تر دارای عملکرد دانه بیشتر بودند و این نتایج با گزارش‌های ارائه شده توسط محققین دیگر مطابقت داشت (Khalifa, 1998)، پس یکی از استراتژی‌های انتخاب گندم در شرایط آبیاری محدود باید انتخاب ژنتیپ‌های زودرس با عملکرد مطلوب باشد. در غلات، زودرسی یکی از مکانیزم‌های مهم گریز از گرما و خشکی آخر فصل، به شمار می‌رود. این مکانیزم، تحت تأثیر بهاره شدن، طول روز و تابش خورشید قرار می‌گیرد. زودرسی، هم برای

جدول ۲- مقایسه میانگین عملکرد دانه، اسزای آن و بعضی خصوصیات مرغوب‌بازاری زیرتیپ های گندم

Table 2. Mean comparison for grain yield components and some morphophysiological characteristics of bread wheat genotypes

شماره رزق Ent No.	زیرتیپ ها Genotypes	تعداد دانه در سلسله Grain/spike	وزن هزار دانه Spike/m ²	تعداد سلسله در متوجه Thousand kernel weight(g)	عملکرد کله Grain yield(kg/ha)	عملکرد یارویی Straw yield(kg/ha)	عملکرد بیولوژیکی Biological yield(kg/ha)	شاخص گردش Harvest index(%)
1	Celtia CM	20 ^a	331 ^a	28 ^b	1411ab	3291 ^b	4703 ^{bc}	30 ^a
2	PikOpata CM	19 a	344 ^a	25cd	1161bc	2390 ^c	3552d	33 ^a
3	Kasyan/Gentaro81	20 a	425 ^d	31a	158 ^a	3218 ^b	4802bc	33 ^a
4	Tr8010200	19 a	425 ^a	29ab	153 ^a	3593ab	5130a	31a
5	Descenocido-7	15 a	406 ^a	24de	150 ^a	3416 ^{ab}	4921ab	31a
6	KvZ/Bjy's	14 a	319 ^d	27bc	1312ab	2921bc	4234cd	31a
7	Maya74 ^{r's} /On/N60	20 a	325 ^a	24de	1072 ^c	3447ab	4520bc	28 ^a
8	Seri82/Vec ^{r's} /Snb ^{r's}	16 a	381 ^a	27bc	1328ab	3359ab	4687bc	28 ^a
9	Dovin-1	16 a	381 ^a	22e	1135bc	3395ab	4531bc	26 ^a
10	Zagros	18 a	394 ^a	28b	1505a	4072 ^a	5578 ^a	27 ^a
	C.V%	26.8	24.8	6.31	13.6	13.3	10.3	14.7

در هر سترن میانگین هایی که دارای حداقل یک حروف مشترک باشند از نظر آماری در سطح ۱/۵٪ اختلاف معنی داری ندارند (آزمون چند دامنه ای داکچی).

Means with similar letters in each column , are not significantly different at the 5% probability level according to Duncan's Multiple Range Test.

جدول ۳- مقایسه میانگین بعضی خصوصیات فلزیک و مرغوزیک دزدیب های گندم

Table 3. Mean comparison for phenological and morphological characteristics of bread wheat genotypes

ردیف شماره، Ent. No.	نام گونه‌ها، Genotypes	مساحت پرورشی Flag leaf area(cm ²)	وزن مکعبی Test weight (kg/100 ht)	طول پذیری Pedicel length (cm)	درجه رشد Growing degree day to heading (°C)	روزهای رسیدن Days to maturity	ارتفاع گیاه Plant height (cm)	درجه رشد Growing degree day (°C)
1	Celtia CM	9b	75bc	2hab	797bc	178d	65ab	1138e
2	Pk/Opata CM	10ab	74de	2lab	820ab	181ab	68ab	1176ab
3	Kasyan/Genaro81	10ab	76ab	19b	806ab	181ab	67ab	1173ab
4	Tr8010200	9b	75bc	2lab	782d	180bc	70ab	1165bc
5	Deseocidet-7	8b	77a	19ab	784cd	178d	61bc	1157cd
6	KyzBiy's	9b	74e	20ab	820ab	182a	65ab	1190a
7	Maya74's/Om/N60	11ab	72f	23a	825a	181ab	72a	1179ab
8	Seri82/Vee's/Sub's*	10ab	76b	18b	806ab	180bc	59c	1164bc
9	Dovin-1	13a	76ab	21ab	806ab	181ab	66ab	1173ab
10	Zagros	11ab	23a	789cd	179cd	70ab	1151dc	
	C.V%	23	0.9	10.5	1.35	0.6	9.5	1.1

* در مر سرمن میانگین هایی که دارای حداقل ۵۰٪ بیشتر از نظر آماری تأثیر نداشتند، معمولاً دارای چند دامنه ای دارکن.^a

Means with similar letters in each column , are not significantly different at the 5% probability level according to Duncan's Multiple Range Test

و افزایش مقدار تنفس ، رشد گیاه در اوآخر فصل رشد منفی می شود.

از آن جا که معادلات سرعت رشد با استفاده از مشتق تغیرات وزن خشک نسبت به زمان تعیین می گردند و مشتق در نقطه حداکثر صفر می باشد ، بنابراین سرعت های رشد در محدوده بین ۱۱۰۰ تا ۱۲۰۰ درجه - روز رشد ، یعنی جائی که تجمع ماده خشک در ژنتیپ های مختلف به حداکثر رسیده است ، صفر و بعد از آن منفی شده است.

همان طور که در شکل ۲-۲ مشاهده می شود ، با افزایش سن گیاه سرعت رشد نسبی ژنتیپ ها به صورت خطی (با شب های متفاوت) کاهش داشته اند شب خط منحنی سرعت رشد نسبی بیانگر سرعت تجمع ماده خشک در ژنتیپ ها است زیرا عموماً بالا بودن این شاخص بیانگر سرعت استقرار بهتر ژنتیپ در ابتدای فصل رشد می باشد ، بنابراین ژنتیپ شماره ۹ (Dovin-1) نسبت به بقیه ژنتیپ ها از شب تندتری برخوردار بوده و این امر می تواند نشانگر استقرار مطلوب تر این ژنتیپ در ابتدای فصل رشد باشد. کمترین شب خط مربوط به ژنتیپ شماره ۷ (Maya 74's"/On/N60) می باشد و همین امر نیز می تواند یکی از دلایل کاهش سرعت تجمع ماده خشک و استقرار کندر آن نسبت به دیگر ژنتیپ ها باشد.

سرعت رشد محصول

سرعت رشد محصول ژنتیپ ها در ابتداء کند و پس از دریافت حدود ۵۰۰ درجه - روز رشد افزایش سریعی داشت و حداکثر CGR ژنتیپ ها با دریافت تقریبی ۸۰۰-۹۰۰°C از کاشت تا گرده افشاری حاصل گردید (شکل ۱-۲) ، که با درجه - روز رشد ژنتیپ ها از کاشت تا سنبله دهی مطابقت داشت (جدول ۲).

الگوی سرعت رشد محصول ژنتیپ های مورد بررسی ، مشابه تایج گزارش ارائه شده توسط پژوهشگران دیگر بود (لیاسچی و همکاران ، ۱۳۷۳؛ Davidson and Campbell 1984) .

بیشتر ، دارای عملکرد دانه بیشتر و ژنتیپ های با تولید ماده خشک نهایی کمتر ، دارای عملکرد دانه کمتر بودند.

شاخص سطح برگ

شاخص سطح برگ نشان دهنده سطح فتوسترن کننده و قابلیت گیاه در جذب انرژی تشعشعی و تبدیل آن به ماده خشک می باشد ، در این بررسی حداکثر شاخص سطح برگ در مرحله گرده افشاری (Kayson/Genaro 81/۳۲۶) مربوط به ژنتیپ شماره ۳ (Kayson/Genaro 81/۳۲۶) بود که بالاترین عملکرد دانه (۱۰۸۳ کیلو گرم در هکtar) را نیز داشته است.

حداقل شاخص سطح برگ در مرحله گرده افشاری (Maya 74's"/On/N60، Seri82//Vee's"/Snb's") داشتند که این ژنتیپ ها دارای عملکرد دانه کمتری هم بودند (شکل ۱-d). همیستگی مثبت بین شاخص سطح برگ با عملکرد دانه قبل نیز گزارش شده است (Karimi and Siddique, 1991)

یکی از اثرات تنفس خشکی ، کوچک شدن برگ ها می باشد و در این آزمایش نیز اثرات تنفس خشکی باعث گردید که شاخص سطح برگ برای کلیه ژنتیپ ها پایین باشد. کوچک تر شدن برگ ها تحت تأثیر تنفس خشکی توسط دیل و دایلز (Dale and Daiels, 1995) نیز گزارش شده است.

سرعت رشد نسبی

میزان سرعت رشد نسبی ژنتیپ ها در اوایل فصل رشد بالا و به تدریج همراه با رشد گیاه ، به دلیل افزایش سایه اندازی برگ های بالایی بر روی برگ های پایینی و پیر شدن تدریجی برگ های اولیه کاهش پیدا نمود. نتایج مشابهی در تأیید این روند توسط دیویدسون و کمپل ، (Davidson and Campbell, 1984) کول هو و دیل : (Coelho and Dale, 1980)

سرعت رشد نسبی با توجه با تغیرات فتوسترن و تنفس گیاه تغییر می یابد و به همین دلیل با گذشت زمان

دریافت ۱۰۵۰ و ۱۲۵۰ درجه-روز رشد به طور هم زمان صفر گردید. زمانی که سطح زمین توسط برگ‌ها پوشیده می‌شود، NAR ثابت و با رسیدن LAI به حداقل، NAR صفر و پس از آن با ریزش برگ‌ها NAR منفی شده است.

کاهش سرعت جذب خالص ژنوتیپ شماره ۴ کنتر بود و به نظر می‌رسد این ژنوتیپ توانسته است سطح فتوستراتی خود را برای مدت بیشتری حفظ نماید و با وجود تنفس خشکی ایجاد شده در پایان فصل رشد از نور به شکل مطلوب‌تری استفاده نموده و در بین ژنوتیپ‌ها عملکرد دانه بالاتری داشته است. قابل ذکر است که سرعت جذب خالص بالا نمی‌تواند دلیلی برای عملکرد بیشتر باشد، بلکه فقط معیاری از بازده فتوسترات بالاتر است.

نسبت وزن برگ

این صفت شاخصی از میزان وزن برگ در قبال وزن خشک گیاه است که از یک میزان معین ماده خشک کل گیاه، سهم برگ‌ها را تعیین می‌نماید و این مؤلفه میزان پربرگی گیاه را نشان می‌دهد.

چون گیاه در ابتدای چرخه زندگی روی افزایش و گسترش برگ‌ها سرمایه گذاری می‌کند، پس نسبت وزن برگ (LWR) در ابتدای زیاد و پس از آن با افزایش و گسترش اندام‌های دیگر مانند ساقه، سنبله و این نسبت کاهش پیدا کرده است. نتایج نشان داد که در ژنوتیپ‌های مختلف چون در ابتدای فصل رشد وزن خشک کل گیاه با وزن خشک برگ برابر است بنابراین نسبت وزن برگ (LWR) معادل یک می‌باشد و از آن پس افزایش تجمع ماده موج افزایش ماده خشک کل بر وزن خشک برگ‌ها و در نتیجه کاهش LWR گردید. ژنوتیپ شماره ۶ (Kvz/Bjy "s") با تجمع کمتر TDM دارای LWR بیشتری (۰.۱۰ گرم بر گرم بر ده درجه-روز رشد) در انتهای فصل رشد بود ولی ژنوتیپ شماره ۳ LWR با تجمع کمتری (Genaro81/Kasyan) بیشتر از

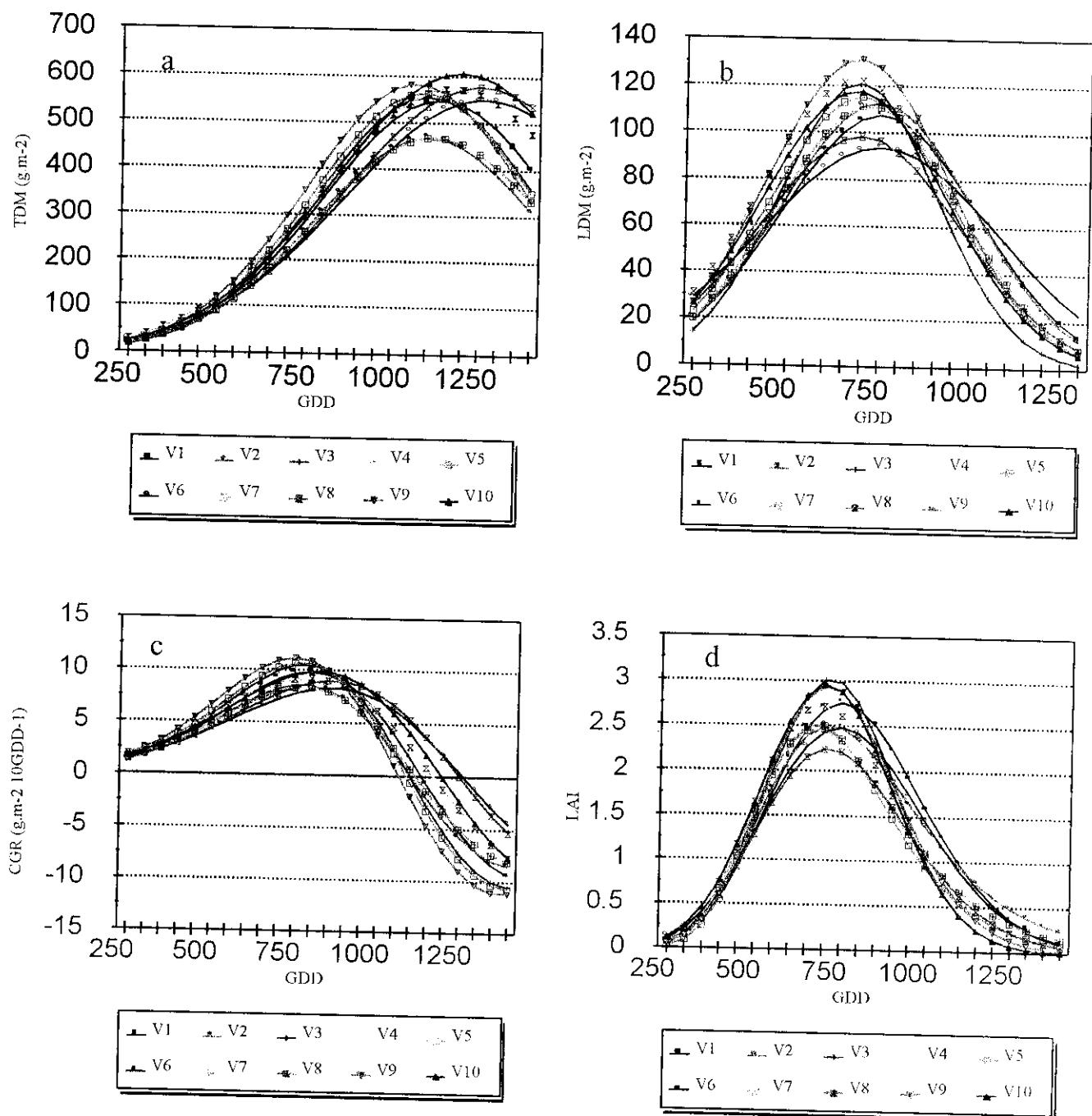
Karimi and Seddique, 1991). با توجه به این که افزایش LAI تا حد بحرانی باعث دریافت نور بیشتر و در نتیجه فتوسترات بیشتر می‌گردد، بنابراین CGR نیز افزایش می‌یابد. بهمین دلیل برخی از ژنوتیپ‌ها با LAI و LDM بیشتر عموماً CGR بالاتری را به خود اختصاص داده‌اند، به عنوان مثال ژنوتیپ شماره ۹ با داشتن LAI بیشتر و وزن خشک برگ بیشتر، بالاترین CGR را در بین ژنوتیپ‌ها به خود اختصاص داده است (حدود $1/3$ گرم بر متر مربع بر ده درجه روز رشد).

همبستگی مثبت و قوی بین CGR و عملکرد دانه توسط افراد دیگر گزارش شده است (کریمی و نکویی، ۱۳۷۲؛ Karimi and Seddique, 1991)، رابطه خطی مثبت ($r=0.89$) میان حداقل سرعت رشد محصول و عملکرد دانه در بین ژنوتیپ‌ها مشاهده گردید.

سرعت جذب خالص

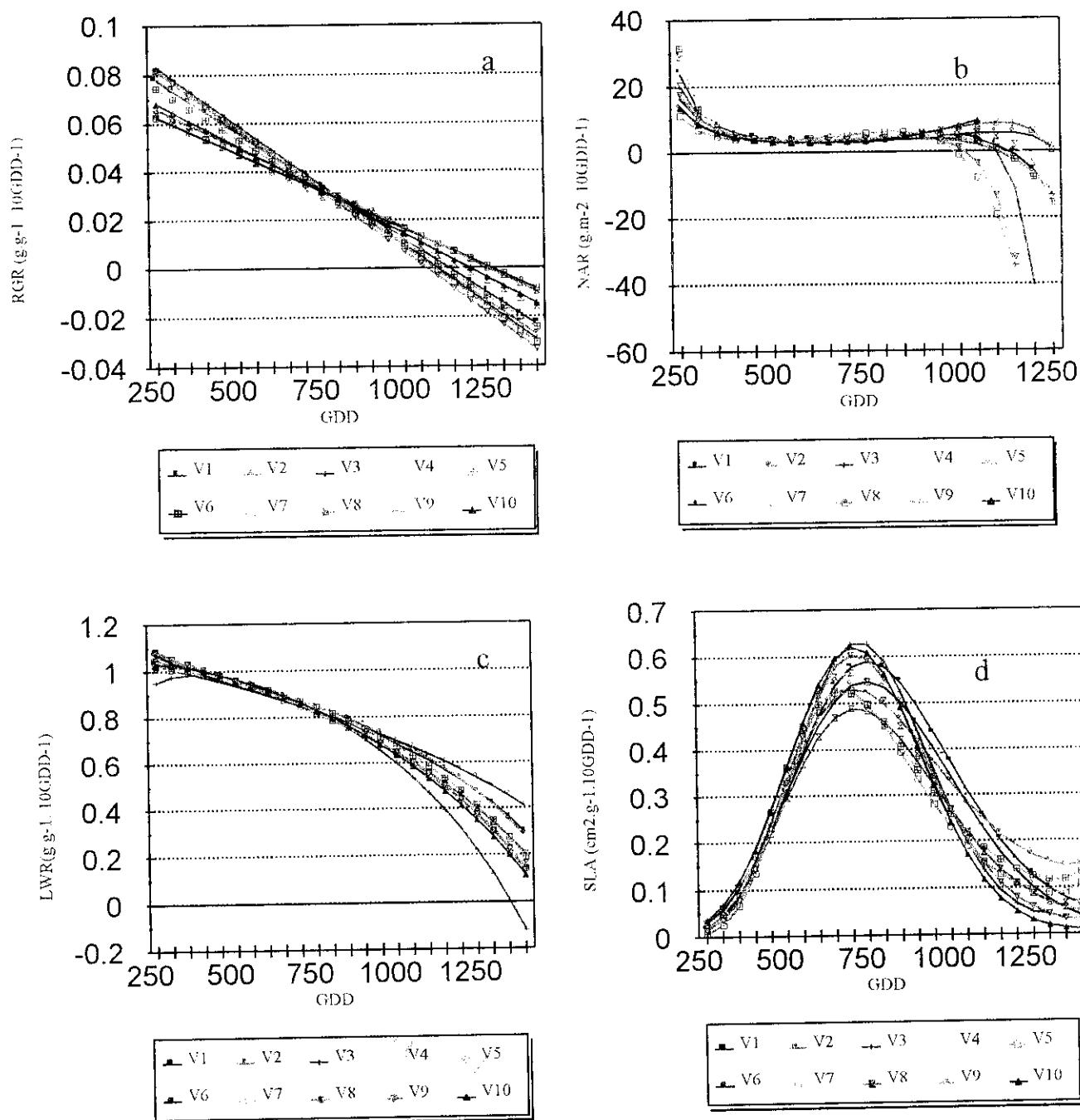
سرعت جذب خالص، حاصلضرب سرعت رشد محصول در شاخص سطح برگ می‌باشد و گویای این واقعیت است که در زمان رسیدن تجمع ماده خشک به حداقل که در آن سرعت رشد محصول صفر می‌گردد، سرعت جذب خالص نیز صفر و از آن پس منفی می‌شود. روند سرعت جذب خالص ژنوتیپ‌ها با دریافت تقریبی 30° درجه - روز رشد تا مرحله دریافت ۱۰۰ درجه - روز رشد بر هم منطبق بود، اما پس از آن تفاوت‌ها بیشتر و ژنوتیپ شماره ۷ بیشترین کاهش را داشت که این امر می‌تواند به علت زرد شدن و ریزش سریع تر برگ‌ها باشد (شکل ۲-۶).

بیشترین سرعت جذب خالص برای ژنوتیپ‌ها شماره ۲، ۷ و ۸ در ابتدای فصل، زمانی که اکثر برگ‌ها در معرض نور مستقیم خورشید قرار داشتند، مشاهده گردید، اما این برتری به دلیل پایین بودن LAI در این زمان، از نظر تولید ماده خشک فقد اهمیت می‌باشد. ملاحظه می‌گردد که سرعت رشد محصول و سرعت جذب خالص ژنوتیپ‌های شماره ۵ و ۶ به ترتیب پس از



شکل ۱ - مقایسه تجزیه و تحلیل رشد: (a: تجمع ماده خشک کل ، b: ماده خشک برگ ، c: سرعت رشد محصول ، d: شاخص سطح برگ) ژنوتیپ های گندم

Fig. 1. Comparison of growth analysis (a : TDM , b : LDM , c : CGR , d : LAI) for bread wheat genotypes.



شکل ۲- مقایسه تجزیه و تحلیل رشد: (a: سرعت رشد نسبی ، b: سرعت جذب خالص ، c: نسبت وزن برگ، d: سطح ویژه برگ) ژنوتیپ های گندم.

Fig. 2. Comparison of growth analysis (a : RGR , b : NAR , c : LWR , d : SLA) for bread wheat genotypes.

مغایرت داشت (گاردنر و همکاران، ۱۳۷۳) چون ژنوتیپ‌ها با سطح ویژه برگ بیشتر دارای عملکرد دانه بیشتری بودند. به نظر می‌رسد شرایط تنفس خشکی ایجاد شده باعث گردید تا ژنوتیپ‌های مورد بررسی، پتانسیل عملکرد واقعی خود را نشان ندهند و این امر سبب گردیده تا در برخی موارد نتایج متناقضی مشاهده گردد. زیرا در شرایط تنفس خشکی فاکتورهای دیگری مانند زودرسی، واکسی بودن برگ‌ها، طبلو ریشك و پدانکل نیز می‌توانند در افزایش عملکرد مؤثر باشند.

نتیجه گیری

نتایج نهایی این آزمایش نشان داد که در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی، ژنوتیپ‌های شماره ۳، ۴ و ۱۰ (Kayson/Genaro81، Tr8010200، Zagros) بسیاری از ویژگی‌های فیزیولوژیکی و آگرونومیکی مانند زودرسی، ارتفاع مناسب بوته، طول پدانکل، وزن هزار دانه بالا، عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک مطلوب و تحمل بهتر به شرایط آبیاری محدود، نسبت به دیگر ژنوتیپ‌ها برتری داشته و افزایش کمی این مجموعه صفات به این ژنوتیپ‌ها اجازه داد تا با وجود شرایط تنفس رطوبتی ایجاد شده با استفاده بهینه از عوامل محیطی، عملکرد قابل قبولی تولید نمایند.

References

- رادمهر، م. ۱۳۷۶. تأثیر تنفس گرمایی بر فیزیولوژی رشد و نمو گندم. دانشگاه فردوسی مشهد. ۲۰۱ صفحه.
- گاردنر، ف. پ. آر. بی پیرس و ر. ال. میشل. ۱۳۷۳. فیزیولوژی گیاهان زراعی. ترجمه: سرمندیان، غ. و ع. کوچکی، دانشگاه مشهد. ۴۶۸ صفحه.
- سیادت، ع.، ا. هاشمی دزفولی و ف. قوشچی. ۱۳۷۷. بررسی میزان عملکرد در مقایسه همبستگی برخی خصوصیات مرفوولوژیک و فیزیولوژیک شش ژنوتیپ تریتیکاله در خوزستان، نهال و بذر جلد ۱۴، شماره ۲، صفحات ۲۰-۲۳.
- کریمی، م. و ح. نکویی. ۱۳۷۲: شاخص‌های فیزیولوژیکی و اجزاء مؤثر بر عملکرد دانه ژنوتیپ‌ها گندم، خلاصه مقالات اولین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران، دانشگاه تهران، دانشکده کشاورزی کرج، صفحات ۷۹-۸۰.
- کریمی، م. ۱۳۷۳. آنالیز شاخص‌های رشد بر اساس واحد گرمایی، مقالات کلیدی اولین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران، دانشگاه تهران، دانشکده کشاورزی، صفحات ۲۴۲-۲۳۵.

در انتهای فصل رشد برخوردار بود (شکل ۲-۵).

سطح ویژه برگ

سطح ویژه برگ نشانگر ظرفت برگ است زیرا نسبت سطح برگ را به وزن برگ نشان می‌دهد، هر چه سطح ویژه برگ (SLA) بیشتر باشد، برگ‌ها نازک‌تر و بر عکس هر چه SLA کمتر باشد برگ‌ها ضخیم‌تر برای شرایط هستند. ژنوتیپ‌های با برگ‌های ضخیم‌تر بازی تنفس مناسب‌تر می‌باشند زیرا برگ‌های ضخیم دارای تعداد لایه‌های مزوفیلی بیشتر، غلظت کلروپلاست در واحد سطح بیشتر، عبور نور کمتر و نتیجتاً دارای فتوسترنز بیشتری خواهند بود (گاردنر و همکاران، ۱۳۷۳).

در این بررسی سطح ویژه برگ ژنوتیپ‌ها در ابتدای رشد اختلاف زیادی نداشتند ولی در مرحله گرده افشاری که مصادف با دریافت تقریبی ۸۰۰-۹۰۰ درجه - روز رشد بود، اختلاف سطح ویژه برگ‌ها بیشتر گردید (شکل ۲-۶). در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی، ژنوتیپ‌های شماره ۳ و ۱۰ با داشتن سطح ویژه برگ بیش از ۰/۶ سانتیمتر مربع بر گرم برد درجه - روز رشد، بیشترین سطح ویژه برگ را داشتند و ژنوتیپ شماره ۸ با سطح ویژه برگ کمتر از ۰/۵ سانتیمتر مربع بر گرم برد درجه - روز رشد کمترین سطح ویژه برگ را داشت. نتایج به دست آمده با نتایج دیگران

منابع مورد استفاده

- کریمی، م. آنالیز شاخص‌های رشد بر اساس واحد گرمایی، مقالات کلیدی اولین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران، دانشگاه تهران، دانشکده کشاورزی، صفحات ۲۴۲-۲۳۵.

لیاسجی، م. ع. رضایی و م. کریمی. ۱۳۷۳. بررسی شاخص های فیزیولوژیکی رشد مؤثر بر عملکرد یولاف و ژنتیپ ها جو. فصلنامه پژوهش و سازندگی شماره ۲۴، صفحات ۵۱-۶۴.

- Buttery, B.R. 1969. Analysis of the growth of soybean as affected by plant population and fertilizer. *Can. J. Plant. Sci.* **46**:675-684.
- Coelho, D. T. and R. F. Dale. 1980. An energy crop growth variable and temperature function for predicting corn growth and development, planting to silking. *Agron. J.* **72**:503-510.
- Dale, R. and A. Daiels. 1995. A weather – soil variable for estimating soil moisture stress and corn yield. *Agron. J.* **87**:115 – 121.
- Davidson, H. R. and C. A. Campbell. 1984. Growth rates, harvest index and moisture use of Manitou Spring wheat as influenced by nitrogen, temperature and moisture. *Can. J. Plant Sci.* **64**:825 – 839.
- Gilmore, E. C. J. and J. S. Rogers. 1958. Heat units as a method of measuring maturity in corn. *Agron. J.* **50**:611 – 615.
- Gomez, K. A. 1972. Techniques for field experiments with rice IRRI. Los Bonos Philippines. P. 18.
- Hashemi – Dezfouli, A. 1990. Manipulation of crowding stress in corn. Ph. D. Dissertation Univ. of Mass. Amherst. P. 159.
- James Cook, R. and R. J. Veseth. 1991. Wheat health management. American Physiological Society. U. S. A. 152 Pages.
- Karimi, M. M. and H. M. Siddique. 1991. Crop growth and relative growth rates of old and modern wheat cultivars. *Aust. J. Agric. Res.* **42**:13 – 20.
- Khalifa, M.A.1998. Genetics of earliness in bread and durum wheat pp.256-257. In: AE Stinkard (ed.) Proceedings of the 9th International Wheat Genetics Symposium. Volume 1. Saskatoon, Saskatchewan, Canada.
- Sayer, W. 1994. Tillage effects on dryland wheat and sorghum production in the southern Great Plains. *Agron. J.* **86**:310 – 317.
- Wardlaw, I. F. and H. K. Porter. 1967. The distribution of stem sugar in wheat during grain development. *Aust. J. Biol. Sci.* **20**:309 – 318.
- Watson, D. J. 1952. The Physiological basis of variation in yield. *Adv. Agron.* **4**:101 – 145.