

بررسی برخی خصوصیات مورفولوژیک و فیزیولوژیک مؤثر بر عملکرد و اجزاء عملکرد ژنوتیپ‌های گندم تحت شرایط کم‌آبیاری

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

طهماسب حسین پور^۱، سید عطاء اله سیادت^۲، رضا مامقانی^۳، مسعود رفیعی^۴

چکیده

جهت تعیین مهم‌ترین خصوصیات مورفولوژیک مؤثر بر عملکرد دانه گندم، آزمایشی در سال زراعی ۱۳۷۸-۷۹ در کوهدشت با ده ژنوتیپ گندم بهاره دیم در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار اجرا گردید. نتایج تجزیه واریانس نشان داد که ژنوتیپ‌های گندم از نظر عملکرد دانه، عملکرد کاه، عملکرد بیولوژیکی، وزن سنبله و وزن هزار دانه دارای اختلاف معنی‌دار اما از نظر تعداد سنبله در متر مربع اختلاف معنی‌دار نداشتند. همچنین ژنوتیپ‌ها در ارتباط با درجه-روز رشد دریافتی جهت تکمیل مراحل فنولوژیکی مختلف با هم اختلاف معنی‌دار نداشتند. در بین ژنوتیپ‌های مورد بررسی ژنوتیپ زاگرس با حدود ۵۶۰ گرم در متر مربع، بیشترین ماده خشک تولیدی را داشت و ژنوتیپ شماره ۲ (Pik/Opata CM) با تولید نهایی ۳۶۰ گرم ماده خشک در متر مربع، کمترین تولید را داشت. حداکثر شاخص سطح برگ (LAI) در مرحله گرده افشانی (۳/۲۶) مربوط به ژنوتیپ Kasyan/Genaro81 بود که بالاترین عملکرد دانه (۱۵۸۳ کیلوگرم در هکتار) را به خود اختصاص داد و حداقل شاخص سطح برگ در مرحله گرده افشانی (۲/۴) را ژنوتیپ‌های "Seri82/Vee"s، "Maya74"s داشتند. این ژنوتیپ‌ها دارای عملکرد دانه کمتری هم بودند. (به ترتیب ۱۳۲۸ و ۱۰۷۲ کیلوگرم در هکتار). روند سرعت رشد محصول (CGR) ژنوتیپ‌ها در ابتدا کند و پس از دریافت ۵۰۰ درجه-روز رشد افزایش یافت و حداکثر سرعت رشد محصول ژنوتیپ‌ها با دریافت تقریبی ۹۰۰-۸۰۰ درجه-روز رشد مصادف با مرحله گرده افشانی حاصل گردید. بیشترین سرعت رشد محصول در مرحله گرده افشانی مربوط به ژنوتیپ‌های Dovin-1 و Descenocido = 7 (حدود ۱/۳ گرم بر متر مربع بر ده درجه-روز رشد) و کمترین سرعت رشد محصول در مرحله گرده افشانی 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.

واژه‌های کلیدی: گندم دیم، شاخص‌های مورفولوژیک، ماده خشک کل، شاخص سطح برگ، سرعت رشد محصول، فنولوژیک، درجه-روز رشد.

تجزیه و تحلیل عوامل مؤثر بر عملکرد و اجزای آن از اهمیت زیادی برخوردار است. غالباً محققان بیشتر از

مقدمه

شناخت و بررسی شاخص‌های فیزیولوژیک رشد در

تاریخ پذیرش: ۱۳۸۲/۵/۹

تاریخ دریافت: ۱۳۸۱/۳/۲۹

۳ و ۲- دانشجویان دانشگاه شهید چمران اهواز

۱ و ۴ به ترتیب محقق و عضو هیأت علمی مرکز تحقیقات کشاورزی لرستان.

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 محل‌های متفاوت به علت شرایط محیطی گوناگون چندان مفید نمی باشد (Gilmore and Rogers, 1958). به منظور رفع این نقص و دستیابی به شاخص‌های ثابت و پایدار برای تخمین رشد گیاه و تعیین زمان وقوع مراحل فیزیولوژیکی امروزه استفاده از شاخص‌های تجمع حرارتی مانند درجه-روز رشد (Growth Degree Day) به جای تقویم زمانی متداول شده است. این شاخص‌ها خصوصاً برای مقایسه ژنوتیپ‌ها با الگوهای مختلف رشد و نمو بسیار معتبرتر می باشند.

رادمهر (۱۳۷۶) به نقل از راوسون (Rawson, 1987) گزارش نمود. واریته‌های گندم قرمز زودرس بهاره به ۱۴۷۵ تا ۱۵۰۰ درجه - روز و واریته‌های دیررس به ۱۸۸۰ 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 شاخص‌هایی 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 (Net Assimilation Rate) و دوام سطح برگ (Leaf Area Duration) 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 شاخص‌های

مهم مورد استفاده در تجزیه و تحلیل رشد گیاه هستند، مطالعه گردد. متوسط سرعت رشد محصول برای گیاهان C₃ و C₄ 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 شاخص‌های رشد به علت سایه اندازی و وجود برگ‌های پیر در میان اجتماع گیاهی و هم چنین 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 کار برده می شود. کریمی و سدیک (Karimi and Siddique, 1991) با استفاده از GDD شاخص‌های رشد ژنوتیپ‌های قدیمی و مدرن گندم‌های استرالیایی را با هم مقایسه نمودند و اختلاف در عملکرد دانه بین ژنوتیپ‌ها، گندم را به اختلاف در CGR در زمان گرده افشانی نسبت دادند. بر اساس تحقیقات انجام شده توسط خلیفه (Khalifa, 1998)، توارث پذیری صفات زودرسی مانند تعداد روز تا ظهور سنبله، گرده افشانی و رسیدن دانه در ارقام زودرس تحت تأثیر ژن‌های افزایشی و غیر افزایشی می باشد ولی نقش ژن‌های افزایشی در سیستم ژنتیکی این صفات بسیار مهم می باشد و پیشنهاد نمود که انتخاب در طی نسل‌های در حال تفکیک باید بر اساس بهره‌گیری از این صفات باشد. کریمی و نکویی (۱۳۷۲)، اظهار داشتند با توجه به همبستگی قوی بین عملکرد دانه ژنوتیپ‌های گندم و میانگین سرعت رشد محصول، می توان نتیجه‌گیری نمود که میانگین سرعت رشد محصول به تنهایی 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

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 ۷۹-۱۳۷۸ در ایستگاه تحقیقات کشاورزی دیم کوهدشت با عرض جغرافیایی ۳۶° و ۳۳° و طول جغرافیایی ۴۰°، ۴۷° 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 متری با فاصله خطوط ۲۰ سانتیمتر در سطح ۷/۲ مترمربع به وسیله بذر کار آزمایشی کشت گردید و در سطح ۴/۸ مترمربع (شش خط چهار متری) 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 ۴۵۰ میلیمتر است، ولی در طول فصل زراعی ۷۹-۱۳۷۸ کل بارندگی ۲۶۳/۲ میلیمتر بود که از این مقدار ۶۳ میلیمتر قبل از کاشت و مابقی (۲۰۰/۲ میلیمتر) بعد از کاشت آزمایش نازل گردید (جدول ۱).

میانگین حداکثر و حداقل دمای سالیانه به ترتیب برابر ۲۱ و ۳/۹ درجه سانتیگراد بود. با توجه به میزان 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 پلاسما ها و ارزیابی ژنوتیپ ها در شرایط تنش، از آبیاری تکمیلی در دو مرحله (سنبله دهی و دانه بندی) به میزان تقریبی ۵۰ میلیمتر در مجموع دو مرحله استفاده گردید.

خاک مزرعه دارای بافت لوم با pH برابر ۷/۷ بود و کود شیمیایی مصرفی بر اساس تجزیه خاک و تعیین حد بحرانی عناصر موجود در خاک شامل ۴۶ کیلوگرم

انجام شده در دو زمان متوالی نمونه برداری محاسبه می شود و در طول فصل زراعی معمولاً سیر نزولی دارد (گاردنر و همکاران، ۱۳۷۳، Coelho and Date, 1980). دیویدسون و کمپبل (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 افشانی 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 تربیتکاله همبستگی وجود ندارد.

تنش خشکی در مقایسه با سایر تنش ها ناگهانی اتفاق می افتد ولی گسترش آن تدریجی است، به طوری که در انتهای دوره بروز 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). تنش بر شاخص سطح برگ و سرعت رشد آن نیز اثر داشته به طوری که باعث کاهش ۲۵ درصد شاخص سطح برگ در ذرت و ۲۰ 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 افشانی با عملکرد بیولوژیک 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 معیارهایی

جدول ۱- آمار هواشناسی فصل زراعی ۷۹-۱۳۷۸ کوهدشت

Table1. Crop growing season meteorological details for Kohdasht in 1999-2000

Month	ماه های سال	بارندگی Rainfall(mm)	درجه حرارت مطلق		متوسط درجه حرارت Mean temp. (C°)
			Abs.temp. (C°) Max	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 بارندگی Mean temp. and total rainfall		263.2	26	-2	12

۱۴ روزه از ۰/۵ متر طولی خط دوم با رعایت حاشیه نمونه گیری به عمل آمد و پس از انتقال به آزمایشگاه نسبت به جدا کردن برگ از بقیه اندام های گیاه اقدام گردید. سطح برگ های گیاهان برداشت شده با اندازه گیری طول و بزرگترین عرض برگ ها انجام گرفت و سپس از رابطه زیر مساحت برگ ها محاسبه گردید (Gomez, 1972):

مساحت برگ = طول برگ × بزرگترین عرض برگ × ۰/۷۵
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 آن ها 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 رانست به شاخص حرارتی درجه روز رشد نشان دهد انجام گرفت و پس از محاسبه ضرایب رگرسیونی و برازش آن ها مشخص

نیروژن خالص از منبع اوره و ۲۳ کیلوگرم فسفر خالص به صورت فسفات تریپل و ۲۵ کیلوگرم پتاس به صورت کلرور پتاسیم در هکتار بود که تمامی کود فسفاته و پتاسه قبل از کاشت و نصف کوده اوره همزمان با کاشت و مابقی به صورت سرک در زمان بارندگی 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 فونوکسپروپ اتیل استفاده و علاوه بر آن وجین دستی نیز انجام گرفت.

در طول دوره رویش و پس از برداشت صفاتی نظیر تعداد روز تا سنبله دهی، رسیدن دانه، مساحت برگ، پرچم، طول پدانکل، ارتفاع بوته، تعداد سنبله در متر مربع، تعداد دانه در سنبله، وزن هکتولتر، 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 فرمول های ۱-۳ تعیین گردید.

با مشتق گرفتن از معادلات لگاریتمی فرمول های 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 بر ۱۰ درجه - روز رشد به صورت زیر محاسبه گردید:

$$RGR_{TDM} = d (\ln TDM / dt) = b + 2 ct$$

$$RGR_{LDM} = d (\ln LDM / dt) = b' + 2 ct$$

$$RGR_{LAI} = d (\ln LAI / dt) = b'' / 2 \sqrt{t} + c'' + 2 d''t$$

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

نتایج و بحث

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

نتایج این بررسی نشان داد که بین ژنوتیپ ها از نظر عملکرد دانه تفاوت بسیار معنی دار وجود دارد، ژنوتیپ شماره ۳ (Kayson/Genaro 81) با ۱۵۳۸ کیلوگرم در هکتار بالاترین عملکرد را داشت، گرچه از نظر آماری با ژنوتیپ های ۴، ۵ و ۱۰ تفاوت معنی دار نداشت، پایین ترین عملکرد (۱۰۷۲ کیلوگرم در هکتار) مربوط به ژنوتیپ شماره ۷ (Maya 74"/s"/On//N60) بود (جدول ۲).

در بین اجزاء عملکرد دانه ژنوتیپ ها 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 ژنوتیپ ها 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 می کنند. 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 - Dezfouli, 1990).

$$\ln TDM = a + bt + ct^2 \quad (1)$$

$$\ln LDM = a' + b't + c't^2 \quad (2)$$

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

که در روابط بالا $a, b, c, a', b', c', a'', b'', c'', d''$ ضرایب رگرسیونی، t ، درجه روز رشد تجمعی پس از کاشت، TDM ، ماده خشک کل، LDM ، وزن خشک برگ و LAI ، شاخص سطح برگ می باشد. 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 - Dezfouli, 1990; Gilmore, 1958, Karimi and Siddique, 1991).

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

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

که در این رابطه GDD ، درجه روز رشد، n ، تعداد روزهای رشد، T_{max} ، حداکثر دمای شبانه روز، T_{min} ، حداقل دمای شبانه روز و T_b ، دمای پایه می باشد.

دمای پایه برای گندم از کاشت تا ظهور سنبله پنج درجه سانتیگراد و از ظهور سنبله تا رسیدگی فیزیولوژیکی نه درجه سانتیگراد منظور گردید (رادمهر، ۱۳۷۶؛ James Cook and Veseth, 1991).

محاسبات آماری و ترسیم روند شاخص های رشد با استفاده از نرم افزار Quatro Pro (نسخه پنجم) انجام گرفت.

معادلات برآورد ماده خشک تولیدی و شاخص

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

درجه - روز رشد دریافتی ژنوتیپ‌ها 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 تنش باعث کوتاه شدن دوره رشد می گردد بنابراین دلیل تناقض، علاوه بر انتخاب دمای پایه برای گندم می تواند تأخیر در شروع بارندگی های پاییزه، تأخیر در جوانه زنی و زودرسی اجباری در پایان فصل رشد (به دلیل ایجاد تنش خشکی) باشد و این امر سبب گردیده تا طول دوره رشد ژنوتیپ‌های گندم کوتاه شود. به طور کلی شرایط مختلف محیطی و خصوصیات ژنتیکی متفاوت ژنوتیپ‌ها نیز می تواند باعث عدم نتیجه گیری یکسان در آزمایش‌ها شود.

خصوصیات فیزیولوژیک:

الگوی تجمع ماده خشک

در اغلب گیاهان، رشد از الگوی خاصی تبعیت می کند که نمودار آن سیگموئیدی است. در این بررسی روند تجمع ماده خشک کلیه ژنوتیپ‌ها 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 ژنوتیپ‌های مختلف گندم نشان می دهد که اختلاف بین ژنوتیپ‌ها تا مرحله ساقه دهی اندک، اما پس از این مرحله، اختلاف‌ها قابل ملاحظه گردید. کاهش وزن خشک اندام های هوایی در اواخر فصل رشد به دلیل زرد شدن برگ ها و منفی شدن فتوسنتز خالص بوده است.

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

دانه مربوط به ژنوتیپ شماره ۹ (Dovin-1)، برابر ۲۲ گرم و حداکثر آن مربوط به ژنوتیپ شماره ۳ (Kayson/Genaro 81)، برابر ۳۱ گرم بود.

عملکرد بیولوژیک و عملکرد کاه نیز در بین ژنوتیپ‌ها معنی دار بود. رقم زاگرس، با داشتن ۵۵۷۸ کیلوگرم در هکتار و ژنوتیپ شماره ۲ (Pik/OpataCM)، با ۳۵۵۲ کیلوگرم در هکتار به ترتیب بیشترین و کمترین عملکرد بیولوژیک را داشتند. بیشترین عملکرد کاه (۴۰۷۳ کیلوگرم در هکتار) و کمترین عملکرد کاه (۲۳۹۰ کیلوگرم در هکتار) نیز مربوط به همین دو ژنوتیپ بود. شاخص برداشت نیز در میان ژنوتیپ‌های مورد مطالعه مشابه بود.

بر اساس نتایج به دست آمده می توان اظهار داشت که عملکرد دانه، عملکرد کاه، عملکرد بیولوژیک و وزن هزار دانه ژنوتیپ‌ها از مهم ترین صفاتی بودند که در میان ژنوتیپ‌ها تفاوت بسیار معنی دار داشتند.

مراحل فتولوژیکی

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

اگر چه معمولاً دوره رشد طولانی تر باعث افزایش عملکرد دانه می شود، اما در این آزمایش چون ژنوتیپ‌ها در شرایط آبیاری محدود ارزیابی گردیدند، بنابراین ژنوتیپ‌های 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 ژنوتیپ‌های زودرس با عملکرد مطلوب باشد. در غلات، زودرسی یکی از مکانیزم‌های مهم گریز از سرما و خشکی آخر فصل، به شمار می‌رود. این مکانیزم، تحت تأثیر بهاره شدن، طول روز و تابش خورشید قرار می‌گیرد. زودرسی، هم برای

بررسی برخی خصوصیات مورفولوژیک و فیزیولوژیک...

جدول ۲- مقایسه میانگین عملکرد دانه، اجزای آن و بعضی خصوصیات مورفولوژیک ژنوتیپ های گندم

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

شماره رقم Ent.No.	ژنوتیپ ها Genotypes	تعداد دانه در سنبله Grain/spike	تعداد سنبله در متر مربع Spike/m ²	وزن هزار دانه Thousand kernel weight (g)	عملکرد تنه Grain yield (kg/ha)	عملکرد کاه Straw yield (kg/ha)	عملکرد بیولوژیکی Biological yield (kg/ha)	شاخص برداشت Harvest index (%)
1	Celtia CM	20 ^a	331 ^a	28 ^b	1411 ^{ab}	3291 ^b	4703 ^{bc}	30 ^a
2	Pik/Opata CM	19 ^a	344 ^a	25 ^{cd}	1161 ^{bc}	2390 ^c	3552 ^d	33 ^a
3	Kasyan/Genaro81	20 ^a	425 ^a	31 ^a	1583 ^a	3218 ^b	4802 ^{bc}	33 ^a
4	Tr8010200	19 ^a	425 ^a	29 ^{ab}	1536 ^a	3593 ^{ab}	5130 ^a	31 ^a
5	Descenocido-7	15 ^a	406 ^a	24 ^{de}	1505 ^a	3416 ^{ab}	4921 ^{ab}	31 ^a
6	Kvz/Bjy's	14 ^a	319 ^a	27 ^{bc}	1312 ^{ab}	2921 ^{bc}	4234 ^{cd}	31 ^a
7	Maya74's"/On/N60	20 ^a	325 ^a	24 ^{de}	1072 ^c	3447 ^{ab}	4520 ^{bc}	28 ^a
8	Sen82/Vee's"/Snb's"	16 ^a	381 ^a	27 ^{bc}	1328 ^{ab}	3359 ^{ab}	4687 ^{bc}	28 ^a
9	Dovin-1	16 ^a	381 ^a	22 ^e	1135 ^{bc}	3395 ^{ab}	4531 ^{bc}	26 ^a
10	Zagros	18 ^a	394 ^a	28 ^b	1505 ^a	4072 ^a	5578 ^a	27 ^a
C.V%		26.8	24.8	6.31	13.6	13.3	10.3	14.7

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 فنولوژیک و مورفولوژیک ژنوتیپ های گندم

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

شماره و رقم Emt.No.	ژنوتیپ ها Genotypes	مساحت برگ پرچم Flag leaf area(cm ²)	وزن محلول تر Test weight (kg/100 lit)	طول پدانکل Peduncle length (cm)	دوره روز رشد تا سنبله دهی Growing degree day to heading (°C)	روز تا رسیدن Days to maturity	ارتفاع بوته Plant height (cm)	دوره رشد Growing degree day (°C)
1	Celtia CM	9b	75bc	20ab	797bc	178d	65ab	1138c
2	Plk/Opatá CM	10ab	74de	21ab	820ab	181ab	68ab	1176 ab
3	Kasyan/Genaro81	10ab	76ab	19b	806ab	181ab	67ab	1173 ab
4	Tr8010200	9b	75bc	21ab	782d	180bc	70ab	1165 bc
5	Descenocido-7	8b	77a	19ab	784cd	178d	61bc	1157 cd
6	Kvz/Biy's	9b	74e	20ab	820ab	182a	65ab	1190 a
7	Máya74's/On/N60	11ab	72f	23a	825a	181ab	72a	1179 ab
8	San82/Vee's/Snb's	10ab	76b	18b	806ab	180bc	59c	1164 bc
9	Dovin-1	13a	76ab	21ab	806ab	181ab	66ab	1173 ab
10	Zagros	11ab	76ab	23a	789cd	179cd	70ab	1151 de
C.V%		23.4	0.91	10.5	1.35	0.6	9.5	1.1

در مونتون میانگین هایی که دارای حداقل یک حرف مشترک باشند از نظر آماری در سطح 5٪ اختلاف معنی داری ندارند (آزمون چند دامنه ای دانکن).

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 اواخر فصل رشد منفی می شود.

از آن جا که معادلات سرعت رشد با استفاده از مشتق تغییرات 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 جایی که تجمع ماده خشک در ژنوتیپ های مختلف به حداکثر رسیده است، صفر و بعد از آن منفی شده است.

همان طور که در شکل ۲-ا مشاهده می شود، با افزایش سن گیاه سرعت رشد نسبی ژنوتیپ ها به صورت خطی (با شیب های متفاوت) کاهش داشته اند شیب خط منحنی سرعت رشد نسبی بیانگر سرعت تجمع ماده خشک در ژنوتیپ ها است زیرا عموماً بالا بودن این شاخص بیانگر سرعت استقرار بهتر ژنوتیپ در ابتدای فصل رشد می باشد، بنابراین ژنوتیپ شماره ۹ (Dovin-1) نسبت به بقیه ژنوتیپ ها از شیب تندتری برخوردار بوده و این امر می تواند نشانگر استقرار مطلوب تر این ژنوتیپ در ابتدای فصل رشد باشد. کمترین شیب خط مربوط به ژنوتیپ 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 کندتر آن نسبت به دیگر ژنوتیپ ها باشد.

سرعت رشد محصول

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

الگوی سرعت رشد محصول ژنوتیپ های مورد بررسی، مشابه نتایج گزارش ارائه شده توسط پژوهشگران دیگر بود (لباسچی و همکاران، ۱۳۷۳؛ Davidson and Campbell 1984؛

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

شاخص سطح برگ

شاخص سطح برگ نشان دهنده سطح فتوسنتز 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 افشانی (۳/۲۶) مربوط به ژنوتیپ شماره ۳ (Kayson/Genaro 81) بود که بالاترین عملکرد دانه (۱۵۸۳ کیلوگرم در هکتار) را نیز داشته است.

حداقل شاخص سطح برگ در مرحله گرده افشانی (۲/۴) را ژنوتیپ های شماره ۷ و ۸ (Maya 74"s"/On/N60, Seri82/Vee"s"/Snb"s") داشتند که این ژنوتیپ ها دارای عملکرد دانه کمتری هم بودند (شکل ۱-د). همبستگی مثبت بین شاخص سطح برگ با عملکرد دانه قبلاً نیز گزارش شده است (Karimi and Siddique, 1991).

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

سرعت رشد نسبی

میزان سرعت رشد نسبی ژنوتیپ 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 کمپبل، کول هو و دیل (Davidson and Campbell, 1984؛ Coelho and Dale, 1980) گزارش شده است.

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

(Karimi and Seddique, 1991).

با توجه به این که افزایش LAI تا حد بحرانی باعث دریافت نور بیشتر و در نتیجه فتوسنتز بیشتر می گردد، بنابراین CGR نیز افزایش می یابد. به همین دلیل برخی از ژنوتیپ ها با LAI و LDM بیشتر عموماً CGR بالاتری را به خود اختصاص داده اند، به عنوان مثال ژنوتیپ شماره ۹ با داشتن LAI بیشتر و وزن خشک برگ بیشتر، بالاترین CGR را در بین ژنوتیپ ها به خود اختصاص داده است (حدود ۱/۳ 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 حداکثر سرعت رشد محصول و عملکرد دانه در بین ژنوتیپ ها مشاهده گردید.

سرعت جذب خالص

سرعت جذب خالص، حاصل ضرب سرعت رشد محصول در شاخص سطح برگ می باشد و گویای این واقعیت است که در زمان رسیدن تجمع ماده خشک به حداکثر که در آن سرعت رشد محصول صفر می گردد، سرعت جذب خالص نیز صفر و از آن پس منفی می شود. روند سرعت جذب خالص ژنوتیپ ها با دریافت تقریبی ۳۰۰ درجه - روز رشد تا مرحله دریافت ۱۰۰۰ درجه - روز رشد بر هم منطبق بود، اما پس از آن تفاوت ها بیشتر و ژنوتیپ شماره ۷ بیشترین کاهش را داشت که این امر می تواند به علت زرد شدن و ریزش سریع تر برگ ها باشد (شکل ۲-ب).

بیشترین سرعت جذب خالص برای ژنوتیپ ها شماره ۲، ۷ و ۸ در ابتدای فصل، زمانی که اکثر برگ ها 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 فاقد اهمیت می باشد. ملاحظه می گردد که سرعت رشد محصول و سرعت جذب خالص ژنوتیپ های شماره ۵ و ۶ به ترتیب پس از

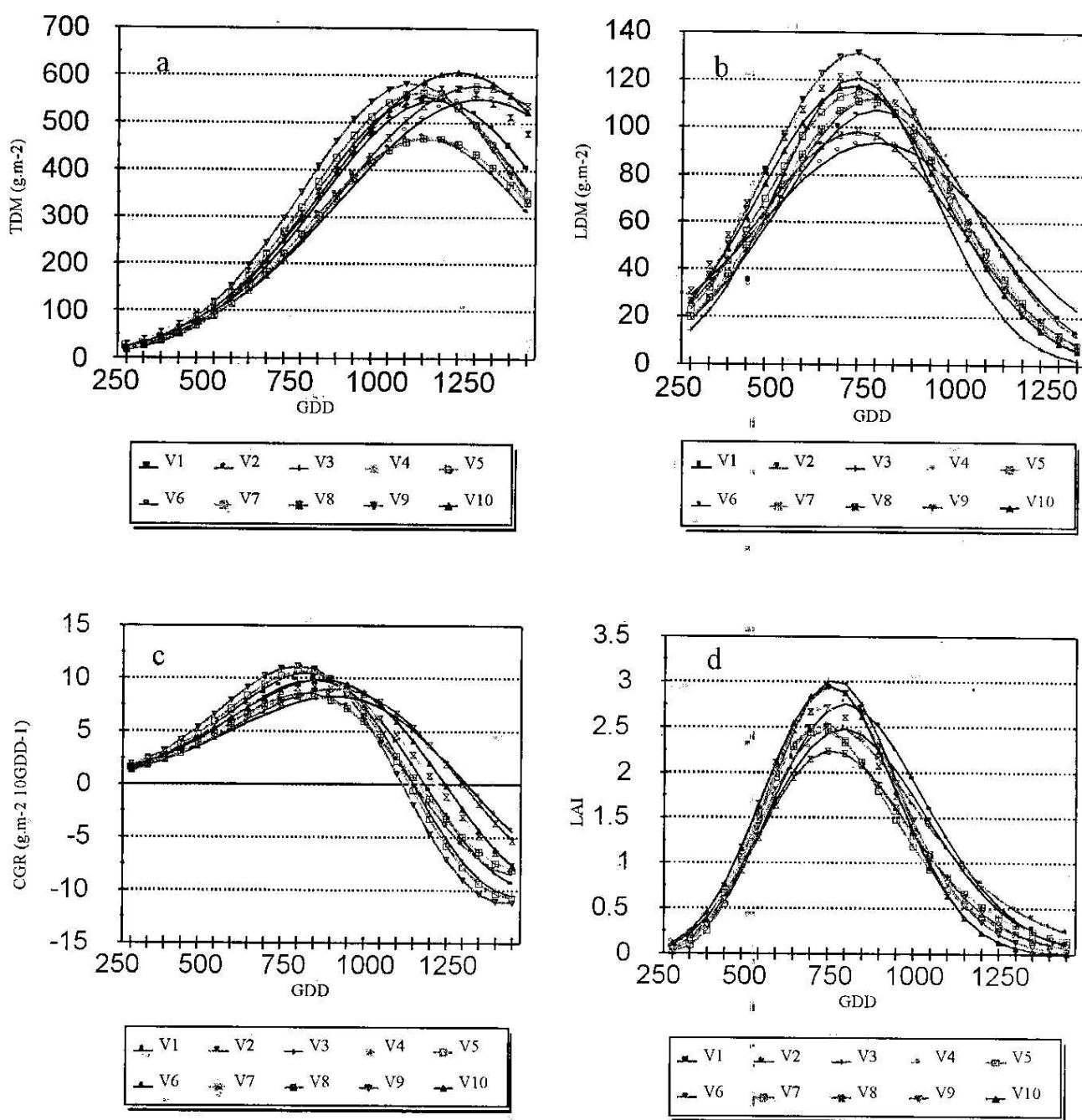
دریافت ۱۰۵۰ و ۱۲۵۰ درجه - روز رشد به طور هم زمان صفر گردید. زمانی که سطح زمین توسط برگ ها پوشیده می شود، NAR ثابت و با رسیدن LAI به حداکثر، NAR صفر و پس از آن با ریزش برگ ها NAR منفی شده است.

کاهش سرعت جذب خالص ژنوتیپ شماره ۴ کندتر بود و به نظر می رسد این ژنوتیپ توانسته است سطح فتوسنتزی خود را برای مدت بیشتری حفظ نماید و با وجود تنش خشکی ایجاد شده در پایان فصل رشد از نور به شکل مطلوب تری استفاده نموده و در بین ژنوتیپ ها عملکرد دانه بالاتری داشته است. قابل ذکر است که سرعت جذب خالص بالا نمی تواند دلیلی برای عملکرد بیشتر باشد، بلکه فقط معیاری از بازده فتوسنتز بالاتر است.

نسبت وزن برگ

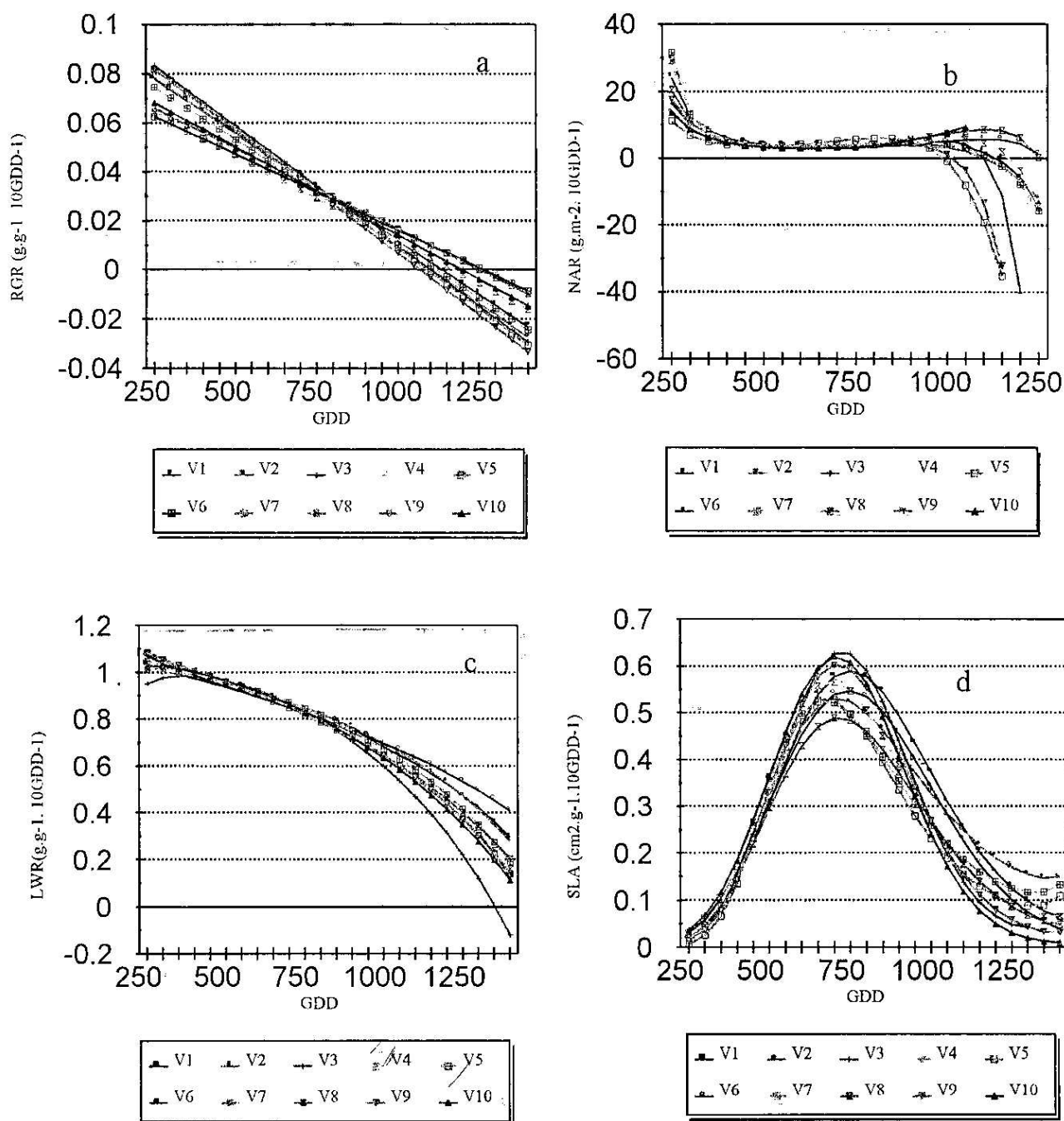
این صفت شاخصی از میزان وزن برگ در قبال وزن خشک گیاه است که از یک میزان معین ماده خشک کل گیاه، سهم برگ ها را تعیین می نماید و این مؤلفه میزان پر برگی گیاه را نشان می دهد.

چون گیاه در ابتدای چرخه زندگی روی افزایش و گسترش برگ ها سرمایه گذاری می کند، پس نسبت وزن برگ (LWR) در ابتدا زیاد و پس از آن با افزایش و گسترش اندام های دیگر مانند ساقه، سنبله و این نسبت کاهش پیدا کرده است. نتایج نشان داد که در ژنوتیپ های مختلف چون در ابتدای فصل رشد وزن خشک کل گیاه با وزن خشک برگ برابر است بنابراین نسبت وزن برگ (LWR) معادل یک می باشد و از آن پس افزایش تجمع ماده موجب افزایش ماده خشک کل بر وزن خشک برگ ها و در نتیجه کاهش LWR گردید. ژنوتیپ شماره ۶ ($Kvz/Bjy''s''$) با تجمع کمتر TDM دارای LWR بیشتری (۰/۴) گرم بر گرم بر ده درجه - روز رشد) در انتهای فصل رشد بود ولی ژنوتیپ شماره ۳ (Kasyan/Genaro81) با تجمع TDM بیشتر از LWR کمتری (۰/۱) گرم بر گرم بر ده درجه - روز رشد



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.

در انتهای فصل رشد بر خوردار بود (شکل ۲-۵).
سطح ویژه برگ

سطح ویژه برگ نشانگر ظرافت برگ است زیرا نسبت سطح برگ را به وزن برگ نشان می دهد، هر چه سطح ویژه برگ (SLA) بیشتر باشد، برگ ها نازکتر و بر عکس هر چه SLA کمتر باشد برگ ها ضخیم تر هستند. ژنوتیپ های با برگ های ضخیم تر برای شرایط تنش مناسب تر می باشند زیرا برگ های ضخیم دارای تعداد لایه های مزوفیلی بیشتر، غلظت کلروپلاست در واحد سطح بیشتر، عبور نور کمتر و نتیجتاً دارای فتوسنتز بیشتری خواهند بود (گاردنر و همکاران، ۱۳۷۳).

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

مغایرت داشت (گاردنر و همکاران، ۱۳۷۳) چون ژنوتیپ ها با سطح ویژه برگ بیشتر دارای عملکرد دانه بیشتری بودند. به نظر می رسد شرایط تنش خشکی ایجاد شده باعث گردید تا ژنوتیپ های 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 تنش خشکی فاکتورهای دیگری مانند زودرسی، واکسی بودن برگ ها، طول ریشک و پدانکل نیز می توانند در افزایش عملکرد مؤثر باشند.

نتیجه گیری

نتایج نهایی این آزمایش نشان داد که در بین ژنوتیپ های مورد بررسی، ژنوتیپ های شماره ۳، ۴ و ۱۰ (Kayson/Genaro81, Tr8010200, Zagros) از نظر بسیاری از ویژگی های 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 ژنوتیپ ها برتری داشته و افزایش کمی این مجموعه صفات به این ژنوتیپ ها اجازه داد تا با وجود شرایط تنش رطوبتی ایجاد شده با استفاده بهینه از عوامل محیطی، عملکرد قابل قبولی تولید نمایند.

References

منابع مورد استفاده

- رادمهر، م. ۱۳۷۶. تأثیر تنش گرمایی بر فیزیولوژی رشد و نمو گندم. دانشگاه فردوسی مشهد. ۲۰۱ صفحه.
- گاردنر، ف. پ. آر. بی پیرس و ر. آل. میشل. ۱۳۷۳. فیزیولوژی گیاهان زراعی. ترجمه: سرمدنیا، 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 مرفولوژیک و فیزیولوژیک شش ژنوتیپ تربیتکاله در خوزستان، نهال و بذر جلد ۱۴، شماره ۲، صفحات ۲۳-۲۰.
- کریمی، م. و ح. نکویی. ۱۳۷۲: شاخص های فیزیولوژیکی و اجزاء مؤثر بر عملکرد دانه ژنوتیپ ها گندم، خلاصه مقالات اولین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران، دانشگاه تهران، دانشکده کشاورزی کرج، صفحات ۷۹-۸۰.
- کریمی، م. ۱۳۷۳. آنالیز شاخص های رشد بر اساس واحد گرمایی، مقالات کلیدی اولین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات ایران، دانشگاه تهران، دانشکده کشاورزی، صفحات ۲۴۲-۲۳۵.

لباسچی، م.، ع. رضایی و م. کریمی. ۱۳۷۳. بررسی شاخص های فیزیولوژیکی رشد مؤثر بر عملکرد یولاف و ژنوتیپ ها جو. فصلنامه پژوهش و سازندگی شماره ۲۴، صفحات ۴۶-۵۱.

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.