



فیزیولوژی گیاهان زراعی تکمیلی

(رشته علوم کشاورزی)

دکتر حمداله اسکندری

امروزه کتاب‌خوانی و علم‌آموزی، نه تنها یک وظیفه‌ی، که یک واجب دینی است.

مقام معظم رهبری

در عصر حاضر یکی از شاخص‌های ارزیابی رشد، توسعه و پیشرفت فرهنگی هر کشوری میزان تولید کتاب، مطالعه و کتاب‌خوانی مردم آن مرز و بوم است. ایران اسلامی نیز از دیرباز تاکنون با داشتن تمدنی چندهزارساله و مراکز متعدد علمی، فرهنگی، کتابخانه‌های معتبر، علما و دانشمندان بزرگ با آثار ارزشمند تاریخی، سرآمد دولت‌ها و ملت‌های دیگر بوده و در عرصه‌ی فرهنگ و تمدن جهانی بسان خورشیدی تابناک همچنان می‌درخشد و با فرزندان نیک نهاد خویش هنرنمایی می‌کند، چه کسی که در دنیا با دانشمندان فرزانه و نام‌آور ایرانی همچون ابوعلی سینا، ابوریحان بیرونی، فارابی، خوارزمی و ... و همچنین شاعران برجسته‌ای نظیر فردوسی، سعدی مولوی، حافظ و ... آشنا نباشد و در مقابل عظمت آنها سر تعظیم فرود نیاورد. تمامی این افتخارات ارزشمند، برگرفته از میزان عشق و علاقه فراوان ملت ما به فراگیری علم و دانش از طریق خواند و مطالعه منابع و کتاب‌های گوناگون است. به شکرانه‌ی الهی تاریخ و گذشته ما، همیشه شکوفمند و پر بار است، ولی اکنون در این زمینه در چه جایگاهی قرار داریم؟ آمار و ارقام ارائه‌شده از سوی مجامع و سازمان‌های فرهنگی در مورد سرانه‌ی مطالعه‌ی هر ایرانی، برایمان چندان امیدوارکننده نمی‌باشد و رهبر معظم انقلاب اسلامی نیز از این وضعیت بارها اظهار گله و ناخشنودی نموده‌اند.

کتاب، دروازه‌ای به سوی گستره‌ی دانش و معرفت است و کتاب خوب، یکی از بهترین ابزارهای کمال بشری است. همه‌ی دستاوردهای بشر در سراسر عمر جهان، در میان دست‌نوشته‌هایی است که انسان‌ها پدید آورده و می‌آورند. در این مجموعه‌ی بی‌نظیر تعالیم الهی، درس‌های پیامبران به بشر، و همچنین علوم مختلفی است که سعادت بشر بدون آگاهی از آنها امکان‌پذیر نیست. کسی که با دنیای زیبای و زندگی‌بخش کتاب ارتباط ندارد بی‌شک از مهم‌ترین دستاورد انسانی و نیز از بیشترین معارف الهی و بشری محروم است. با این دیدگاه، به‌روشنی می‌توان ارزش و مفهوم رمزی عمیق در این حقیقت تاریخی را دریافت که اولین خطاب خداوند متعال به پیامبر گرامی اسلام(ص) این است که "بخوان!" و در اولین سوره‌ای که بر آن

فرستاده‌ی عظیم‌الشان خداوند، فرود آمده، نام قلم به تجلیل یاد شده‌است: "إِقْرَأْ وَ رَبُّكَ
الْأَكْرَمُ. الَّذِي عَلَّمَ بِالْقَلَمِ" در اهمیت عنصر کتاب برای تکامل جامعه‌ی انسانی، همین
بس که تمامی ادیان آسمانی و رجال بزرگ تاریخ بشری، از طریق کتاب جاودانه
مانده‌اند.

دانشگاه پیام‌نور با گستره‌ی جغرافیایی ایران شمول خود با هدف آموزش
برای همه، همه‌جا و همه‌وقت به‌عنوان دانشگاهی کتاب محور در نظام آموزش عالی
کشورمان، افتخار دارد جایگاه اندیشه‌سازی و خردورزی بخش عظیمی از جوانان
جویای علم این مرز و بوم باشد. تلاش فراوانی در ایام طولانی فعالیت این دانشگاه
انجام پذیرفته تا با بهره‌گیری از تجربه‌های گرانقدر استادان و صاحب‌نظران برجسته
کشورمان، کتاب‌ها و منابع آموزشی شاخص و خودآموز تولید شود. در آینده هم، این
مهم با هدف ارتقای سطح علمی، روزآمدی و توجه بیشتر به نیازهای مخاطبان دانشگاه
پیام‌نور با جدیت ادامه خواهد داشت. به‌طور قطع استفاده از نظرات استادان،
صاحب‌نظران و دانشجویان محترم ما را در انجام این وظیفه‌ی مهم و خطیر یاری‌رسان
خواهد بود. پیشاپیش از تمامی عزیزانی که با نقد، تصحیح و پیشنهادهای خود ما را در
انجام این وظیفه‌ی خطیر یاری می‌رسانند، سپاسگزاری می‌نمایم. لازم است از تمامی
اندیشمندانی که، تاکنون دانشگاه پیام‌نور را منزلگاه اندیشه‌سازی خود دانسته و ما را در
تولید کتاب و محتوای آموزشی درسی یاری نموده‌اند، صمیمانه قدردانی گردد. موفقیت
و بهروزی تمامی دانشجویان و دانش‌پژوهان عزیز آرزوی همیشگی ماست.

ابوالفضل فراهانی

رئیس دانشگاه پیام‌نور

فهرست مطالب

پیشگفتار

۱	فصل اول - مفاهیم انرژی
۱	۱-۱- نور مورد استفاده در فتوسنتز
۳	۲-۱- تشعشع در جوامع گیاهی
۵	۱-۲-۱- تأثیر زاویه برگ در نفوذ نور به درون جامعه گیاهی
۶	۲-۲-۱- نقطه جبران نوری و نقطه اشباع نوری
۸	۳-۲-۱- تمایل برگ و راندمان فتوسنتز
۸	۴-۲-۱- کاهش تشعشع و سرعت رشد گیاه
۱۱	۵-۲-۱- مزایا و معایب جوامع دارای برگ‌های عمودی
۱۳	۶-۲-۱- آرایش برگ‌ها
۱۴	۷-۲-۱- کارایی مصرف نور
۱۶	۸-۲-۱- آناتومی برگ و جذب نور
۱۸	۹-۲-۱- کنترل جذب نور توسط حرکات کلروپلاست و برگ
۲۰	۳-۱- تطابق گیاهان در سایه
۲۲	۴-۱- بازده نوری فتوسنتز
۲۶	۵-۱- اثرات تابش اضافی
۲۹	فصل دوم - فتوسنتز
۲۹	۱-۲- کلیات
۳۴	۲-۲- رنگدانه‌های فتوسنتزی
۳۴	۱-۲-۲- کلروفیل‌ها
۳۶	۲-۲-۲- کاروتنوئیدها
۳۷	۳-۲- انتقال دی اکسید کربن تا محل انجام فتوسنتز
۴۱	۴-۲- کنترل پتانسیل اسمزی سلول‌های لوبیایی شکل روزنه
۴۱	۱-۴-۲- اثر یون‌های پتاسیم

۴۱	۲-۴-۲- نقش اسید آسزیک در باز و بسته شدن روزنه‌ها
۴۲	۲-۴-۳- تحریک باز شدن روزنه‌ها توسط نور (آبی)
۴۲	۲-۵- انتقال CO_2 در فاز مایع تا محل فتوسنتز در کلروپلاست
۴۴	۲-۶- مقاومت لایه مرزی
۴۶	۲-۷- مقاومت روزنه‌ای
۴۶	۲-۸- مقاومت مزوفیلی
۴۷	۲-۹- تثبیت دی اکسید کربن
۴۷	۲-۹-۱- چرخه کلوین
۵۳	۲-۹-۲- مسیر متابولیسمی در گیاهان C_4
۵۵	۲-۹-۳- مقایسه گونه‌های C_3 و C_4
۵۷	۲-۹-۴- تثبیت CO_2 در گیاهان گوشتی (CAM)
۶۱	فصل سوم - تنفس نوری
۶۱	۳-۱- مقدمه
۶۳	۳-۲- مسیر تنفس نوری
۶۴	۳-۳- واکنش‌های آنزیمی در تنفس نوری
۷۰	۳-۴- انتقال ترکیبات حدواسط تنفس نوری
۷۱	۳-۵- تعادل انرژی
۷۳	۳-۶- آیا تنفس نوری یک فرایند همیشه مضر است؟
۷۷	۳-۸- پیچیدگی متابولیکی
۸۱	فصل چهارم - تنفس
۸۱	اهداف کلی یادگیری
۸۱	۴-۱- مقدمه
۸۳	۴-۲- میتوکندری
۸۴	۴-۳- گلیکولیز
۸۸	۴-۳-۱- فاز مصرف انرژی در گلیکولیز
۸۸	۴-۳-۲- مسیرهای جانبی گلیکولیز در گیاهان
۹۰	۴-۳-۳- تأمین NADH برای گلیکولیز در غیاب اکسیژن توسط فرایند تخمیر
۹۱	۴-۳-۴- تنظیم گلیکولیز گیاهی توسط محصولات آن
۹۲	۴-۴- مسیر پنتوز فسفات
۹۴	۴-۵- چرخه اسید سیتریک (چرخه کربس)
۹۷	۴-۶- زنجیره انتقال الکترون و سنتز ATP در غشای داخلی میتوکندری
۹۹	۴-۷- آنزیم‌های اختصاصی زنجیره انتقال الکترون میتوکندری‌های گیاهی
۹۹	۴-۸- اثر عوامل محیطی بر تنفس
۱۰۰	۴-۸-۱- اثر اکسیژن بر تنفس
۱۰۱	۴-۸-۲- دما
۱۰۱	۴-۸-۳- غلظت دی اکسید کربن

۱۰۲ ۹-۴- تنفس در اندام‌ها و دوره‌های مختلف رشد گیاه

۱۰۵ فصل پنجم - انتقال مواد فتوسنتزی

۱۰۵ ۱-۵- مقدمه

۱۰۶ ۲-۵- مسیر انتقال

۱۰۶ ۳-۵- انتقال قندها توسط عناصر غربالی آوند آبکش

۱۰۷ ۲-۳-۵- سطح غربالی ویژگی برجسته عناصر غربالی

۱۰۹ ۳-۳-۵- سلول‌های همراه به عناصر غربالی کمک می‌کنند

۱۱۳ ۴-۵- الگوهای انتقال: منبع به مخزن

۱۱۳ ۵-۵- الگوی آناتومیکی و نموی در انتقال مواد فتوسنتزی

۱۱۵ ۶-۵- مواد انتقالی در آوند آبکش: ساکارز، آمینواسیدها، هورمون‌ها و برخی یون‌های معدنی

۱۱۶ ۱-۶-۵- قندها به شکل غیر احیا شده منتقل می‌شوند

۱۱۸ ۷-۵- اثرات متقابل آوند آبکش و آوند چوب در انتقال ترکیبات نیتروژنی

۱۱۹ ۸-۵- میزان انتقال و جابجایی مواد فتوسنتزی

۱۲۰ ۹-۵- مکانیسم انتقال مواد فتوسنتزی در آوند آبکش: مدل جریان فشاری

۱۲۰ ۱-۹-۵- شیب فشار مواد فتوسنتزی را جابجا می‌کند

۱۲۲ ۲-۹-۵- عدم حساسیت سرعت انتقال به تأمین انرژی توسط بافتهای مسیر انتقال

۱۲۳ ۱۰-۵- بارگیری آوند آبکش: از کلروپلاست تا عناصر غربالی

۱۲۴ ۱-۱۰-۵- مواد فتوسنتزی از مسیرهای سیمپلاست و آپوپلاست از سلول‌های مزوفیلی به

عناصر غربالی منتقل می‌شوند

۱۲۶ ۲-۱۰-۵- انتقال هم جهت پروتون و قند در مسیر آپوپلاستیک

۱۲۸ ۳-۱۰-۵- مدل تله پلیمری توجیه‌کننده بارگیری در برگ

۱۲۹ ۱۱-۵- تأثیر گونه و اقلیم بر نحوه بارگیری آوند آبکش

۱۳۱ ۱۲-۵- تخلیه آوند آبکش

۱۳۲ ۱-۱۲-۵- تخلیه آوند آبکش هم به صورت سیمپلاست و هم به صورت آپوپلاست می‌تواند انجام

شود

۱۳۴ ۱۳-۵- انتقال به بافت‌های مخزن نیاز به انرژی دارد

۱۳۴ ۱۴-۵- تغییر حالت برگ از حالت مخزن به منبع تدریجی است

۱۳۷ فصل ششم - تسهیم مواد فتوسنتزی

۱۳۷ ۱-۶- مقدمه

۱۳۹ ۲-۶- تقسیم فعالیت

۱۴۰ ۳-۶- انواع منبع-مخزن

۱۴۴ ۴-۶- اندازه‌گیری مخزن

۱۴۴ ۱-۴-۶- اندازه مخزن

۱۴۵ ۲-۴-۶- ظرفیت و قدرت مخزن

۱۴۵ ۵-۶- اندازه‌گیری منبع

۱۴۸ ۱-۵-۶- انتقال از منبع

۱۵۰	۶-۶- تسهیم مواد فتوسنتزی در مرحله رشد رویشی
۱۵۲	۶-۷- تخصیص مواد در مرحله رشد زایشی
۱۵۵	۶-۸- پویایی منبع و مخزن
۱۵۶	۶-۸-۱- تأثیر مخزن
۱۵۸	۶-۸-۲- پیوند منبع- مخزن
۱۵۹	۶-۹- محدودیت‌ها در منبع و مخزن
۱۵۹	۶-۹-۱- منبع به عنوان یک عامل محدودکننده
۱۶۲	۶-۹-۲- محدودیت عملکرد از سوی ظرفیت مخزن
۱۶۶	۶-۹-۳- افزایش اندازه‌ی مخزن برای بهبود عملکرد
۱۶۹	۶-۱۰- کنترل منبع و مخزن با فعالیت‌های زراعی
۱۷۰	۶-۱۱- پاسخ گیاهان به کمبود مواد غذایی از طریق تغییر در نحوه تسهیم مواد فتوسنتزی

فصل هفتم - تبعیض ایزوتوپ‌های کربن

۱۷۷	۷-۱- مقدمه
۱۷۷	۷-۲- تأثیرات ایزوتوپ
۱۷۹	۷-۳- ترکیب و تبعیض ایزوتوپ
۱۸۰	۷-۳-۱- تعاریف
۱۸۰	۷-۳-۲- ترکیب ایزوتوپی منبع هوا
۱۸۲	۷-۴- اندازه‌گیری آنی تبعیض ایزوتوپ‌های کربن
۱۸۳	۷-۵- تئوری تبعیض ایزوتوپ‌های کربن در طول فتوسنتز
۱۸۴	۷-۵-۱- فتوسنتز گیاهان سه کربنه
۱۸۴	۷-۵-۲- فتوسنتز گیاهان چهار کربنه
۱۸۸	۷-۵-۳- گیاهان حد واسط سه کربنه و چهار کربنه
۱۸۹	۷-۵-۴- گیاهان CAM
۱۹۰	۷-۶- تأثیر عوامل محیطی بر تبعیض ایزوتوپ کربن
۱۹۲	۷-۶-۱- نور
۱۹۲	۷-۶-۲- آب
۱۹۳	۷-۶-۳- شوری
۱۹۴	۷-۶-۴- آلودگی هوا
۱۹۵	۷-۷- کارایی مصرف آب در گیاهان سه کربنه
۱۹۵	۷-۸- کارایی تنفسی و تبعیض ایزوتوپ کربن
۱۹۶	۷-۹- از بوته تا کانوبی
۱۹۹	۷-۱۰- تبعیض ایزوتوپ کربن و شاخص‌های رشد گیاه
۲۰۰	۷-۱۱- کنترل ژنتیکی تبعیض
۲۰۱	

فصل هشتم - فلورسانس کلروفیل

۲۰۵	۸-۱- مقدمه
۲۰۵	۸-۲- فرایندها در سطح تیلاکوئیدی

۲۰۷	۸-۲-۱- غشای تیلاکوئیدی و زنجیره خطی انتقال الکترون
۲۰۹	۸-۲-۲- فلورسانس کلروفیل
۲۱۱	۸-۲-۳- فرایندهای فوتوشیمیایی و غیر فوتوشیمیایی
۲۱۲	۸-۲-۴- اثرات تنش
۲۱۵	۸-۳-۳- فلورسانس سریع کلروفیل
۲۱۷	۸-۳-۱- مقادیر فلورسانس پایه
۲۱۸	۸-۳-۲- کاربرد در فیزیولوژی تنش گیاهان
۲۲۰	۸-۴-۴- فلورسانس آهسته کلروفیل
۲۲۳	۸-۴-۱- پارامترهای اصلی فلورسانس آهسته
۲۲۶	۸-۴-۲- اجزای اصلی کاهش غیر شیمیایی فلورسانس
۲۲۸	۸-۴-۳- کاربرد در فیزیولوژی تنش
۲۲۸	۸-۴-۴- چرخه نور-تاریکی
۲۲۹	۸-۴-۵- تنش آب
۲۳۲	۸-۵-۵- تصویرسازی از فلورسانس کلروفیل
۲۳۲	۸-۵-۱- اصول کلی
۲۳۴	۸-۵-۲- کاربرد در فیزیولوژی تنش گیاهان

فصل نهم - اثر تنش‌های غیر زیستی

۲۴۱	۹-۱- مقدمه
۲۴۵	۹-۲- تنش سرما
۲۴۷	۹-۲-۱- مقاومت گیاهان در برابر اختلالات ناشی از سرما
۲۵۱	۹-۳- تنش دماهای بالا
۲۵۲	۹-۳-۱- اثرات تنش گرما بر غشا و متابولیسم
۲۵۵	۹-۳-۲- پروتئین‌های شوک گرمایی
۲۵۶	۹-۴- تنش تشعشع
۲۶۱	۹-۵- تنش شوری
۲۶۴	۹-۵-۱- مکانیسم‌های مقابله با غلظت بالای نمک
۲۶۵	۹-۵-۲- دفع انرژی خواه نمک از آوندهای چوبی
۲۶۵	۹-۵-۳- انتقال سدیم از برگ‌ها به ریشه‌ها و تراوش از طریق غده‌های نمکی
۲۶۶	۹-۶- تنش خشکی
۲۶۷	۹-۶-۱- پاسخ روزنه‌ها به تنش خشکی
۲۷۰	۹-۶-۲- اثرات خشکی بر ظرفیت بیوشیمیایی دستگاه فتوسنتزی
۲۷۲	۹-۶-۳- اثر تنش خشکی بر تنفس
۲۷۳	۹-۶-۴- تأثیر تنش خشکی بر سنتزهای پروتئینی
۲۷۴	۹-۶-۵- مکانیسم‌های تحمل به خشکیدگی در گیاهان

فصل دهم - فیزیولوژی عملکرد گیاهان زراعی

۲۸۱	۱۰-۱- مقدمه
-----	-------------

۲۸۲	۲-۱۰- تغییرات جهانی اقلیم و تأثیر آن بر عملکرد گیاهان زراعی
۲۸۳	۳-۱۰- استفاده از ذخائر ساقه به عنوان عاملی مهم در عملکرد گیاهان زراعی
۲۸۵	۴-۱۰- فرایندهای فیزیولوژیکی مؤثر بر عملکرد گیاهان زراعی
۲۸۶	۵-۱۰- فیزیولوژی عملکرد گندم
۲۸۶	۱-۵-۱۰- اجزای عملکرد گندم
۲۸۷	۲-۵-۱۰- عوامل مؤثر بر تعداد دانه
۲۸۸	۳-۵-۱۰- عوامل مؤثر بر وزن دانه
۲۸۹	۴-۵-۱۰- عوامل مؤثر بر سرعت رشد دانه
۲۹۰	۵-۵-۱۰- نیتروژن به عنوان عامل تعیین کننده عملکرد گندم
۲۹۰	۶-۵-۱۰- تنش کمبود آب و فیزیولوژی عملکرد گندم
۲۹۲	۶-۱۰- فیزیولوژی عملکرد ذرت
۲۹۶	۱-۶-۱۰- اجزای عملکرد دانه
۲۹۸	۲-۶-۱۰- عملکرد بالقوه و تحمل تنش در ذرت
۳۰۰	۷-۱۰- فیزیولوژی عملکرد سویا
۳۰۰	۱-۷-۱۰- شاخص سطح برگ، دریافت نور و فتوسنتز کانوپی
۳۰۳	۲-۷-۱۰- روابط منبع-مخزن در سویا
۳۰۴	۳-۷-۱۰- اثر تنش های محیطی
۳۰۶	۸-۱۰- فیزیولوژی عملکرد چغندر قند
۳۱۳	۹-۱۰- فیزیولوژی عملکرد برنج
۳۱۵	۱-۹-۱۰- برهمکنش عملکرد برنج با شرایط محیطی
۳۲۰	۱۰-۱۰- فیزیولوژی عملکرد باقلا
۳۲۰	۱-۱۰-۱۰- تولید مواد فتوسنتزی
۳۲۱	۲-۱۰-۱۰- توسعه سطح برگ
۳۲۳	۳-۱۰-۱۰- تسهیم مواد فتوسنتزی
۳۲۵	۴-۱۰-۱۰- تأمین عناصر غذایی
۳۲۹	فهرست منابع

پیشگفتار

فیزیولوژی گیاهان زراعی به عنوان شاخه‌ای از علم فیزیولوژی گیاهی، تلاش دارد با پی بردن به فرایندهای درونی گیاهان زراعی و روابط فیزیولوژیک شرایط محیطی با گیاهان زراعی، در مدیریت و بهبود عملکرد گیاهان زراعی مؤثر باشد.

کتاب حاضر مباحث تکمیلی در فیزیولوژی گیاهان زراعی مطابق با سرفصل‌های مصوب این درس را در بر می‌گیرد. تلاش شده است علاوه بر اینکه مطالب به زبان ساده و گویا مطرح شوند، تمامی مباحث ضروری نیز پوشش داده شوند. به‌طوری که علاوه بر ارائه مطالب تکمیلی در مباحثی چون فتوسنتز و انتقال مواد فتوسنتزی (که پیش‌تر در مقطع کارشناسی و درس فیزیولوژی گیاهان زراعی مطرح شدند)، مطالب جدیدی در زمینه فیزیولوژی گیاهان زراعی از جمله فلورسانس کلروفیل، تبعیض ایزوتوپ‌های کربن و فیزیولوژی عملکرد گیاهان زراعی مورد بحث قرار بگیرند.

همان‌طور که خداوند متعال در قرآن کریم اشاره فرموده‌اند، آنچه هیچ خلل و نقصی ندارد، تنها نظام خلقت خداوندی است (فَارْجِعِ الْبَصَرَ هَلْ تَرَى مِنْ فُطُورٍ: چشمانت را به سوی آفریده‌ها برگردان و با دقت در آنها بنگر، آیا خلل و نقصانی در آنها می‌بینی؟ قرآن کریم- سوره مبارکه ملک) و سوای آن، ناگزیر از خلل و کاستی است. اگر چه مؤلف تمام تلاش خود را به‌کار گرفت تا مطالب به‌طور ساده و البته کامل، بیان شوند، با این حال این اثر علمی نیز به‌عنوان یک اثر بشری، خالی از اشکال نمی‌باشد. براین اساس، از کلیه همکاران گرامی و صاحب‌نظران ارجمند، تقاضا می‌نماید با ارسال نظرات و پیشنهادات خود، اینجانب را در جهت تکمیل کتاب و کاهش نواقص موجود، یاری فرمایند.

دکتر حمداله اسکندری

۱۳۹۳

فصل اول

مفاهیم انرژی

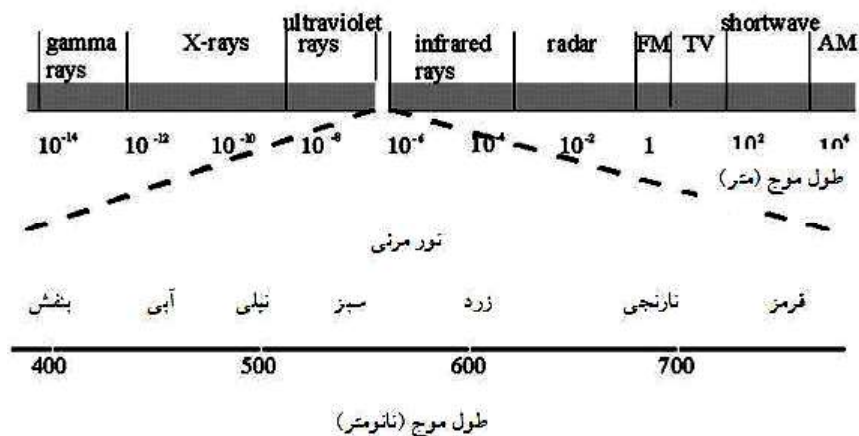
اهداف یادگیری

- شناخت فیزیک نور مورد استفاده در فتوسنتز
- آشنایی با تأثیر آرایش جوامع گیاهی در بهره‌برداری از تشعشعات خورشیدی
- تبیین تأثیر موفولوژی بر کارایی استفاده از نور
- شناخت اثرگذاری فیزیولوژی و آناتومی برگ در جذب نور

۱-۱- نور مورد استفاده در فتوسنتز

نور قابل رویت بخشی از طیف تابشی خورشید است که به عنوان منبع انرژی برای فتوسنتز گیاهان به کار می‌رود. قسمت مرئی طیف تابشی خورشید را می‌توان توسط یک منشور ساده به رنگ‌های متفاوت که در واقع مبین طول موج‌های مختلف نوری تشکیل‌دهنده‌ی آن است، تفکیک نمود.

در این طیف، به ترتیب نورهای بنفش، آبی، نیلی، سبز، زرد، نارنجی و قرمز وجود دارند. طول موج ناحیه مرئی طیف خورشید، از حدود ۴۰۰ نانومتر در یک طرف طیف در ناحیه بنفش، تا حدود ۷۶۰ نانومتر در طرف دیگر طیف در ناحیه قرمز می‌باشد. مقدار کمی از تشعشع نورانی خورشید در ناحیه ماوراء بنفش می‌باشد که به مقدار بسیار جزئی توسط کلروفیل جذب شده و در فتوسنتز به کار می‌رود. از آنجا که حس شناخت رنگ اشیاء به علت انعکاس نوری است که به آن می‌تابد، رنگ سبز نیز مبین انعکاس نور سبز توسط گیاهان می‌باشد. به عبارت دیگر نور سبز به مقدار بسیار کمی جذب می‌شود و عملاً در فتوسنتز نقشی ندارد (مک کری، ۱۹۷۲).



شکل ۱-۱. طول موج‌های طیف مرئی نور خورشید (مک کری، ۱۹۷۲).

انرژی خورشید دارای خصوصیتی است که توسط دو تئوری مربوط به هم شامل تئوری امواج الکترومغناطیس و تئوری کوانتوم تشریح می‌شود. تئوری امواج الکترومغناطیس بیان می‌کند که نور در فضا به صورت موج حرکت می‌کند. تعداد امواجی که در یک زمان معین از یک نقطه معین عبور می‌کند، فرکانس یا تواتر خوانده می‌شود. براساس تئوری کوانتوم، نور در فضا براساس جریانی از ذرات به نام فوتون حرکت می‌کند. انرژی موجود در یک فوتون «یک کوانتوم» و جمع آن «کوانتا» خوانده می‌شود. از آنجا که انرژی موجود در یک فوتون متناسب با فرکانس آن است، کوانتوم را می‌توان به صورت طول موج بیان کرد. به طوری که انرژی موجود در هر فوتون با طول موج آن نسبت عکس و با فرکانس یا تواتر رابطه مستقیم دارد:

$$V = C / \lambda \quad E = hV \quad E = hc / \lambda$$

که در آن V تواتر یا فرکانس، C سرعت نور، λ طول موج، E انرژی موجود در فوتون و h ثابت پلانک (برابر 6.62×10^{-27} ژول بر ثانیه) می‌باشند. از آنجا که مقدار انرژی فوتون عملاً بسیار کم می‌باشد، مقدار انرژی نورانی جذب شده، از طریق یک مول محاسبه می‌شود. به عبارت دیگر تعداد N بسته نوری (کوانتا) لازم است تا یک مول

(تعداد N مولکول) از ماده مورد نظر فعال شود:

$$N = ۶/۰۲ \times ۲۳^{۱۰} = \text{عدد آووگادور}$$

$$E = \frac{hC}{\lambda} = \frac{(6.02 \times 10^{23})(662 \times 10^{-27})(2.9 \times 10^{10})}{\lambda}$$

$$E = \frac{1.197 \times 18}{\lambda}$$

مقدار انرژی بر حسب کالری بر مول برابر می شود با:

$$E = \frac{2.86}{\lambda}$$

از آنجا که در رابطه فوق طول موج بر حسب سانتی متر است، بعد از تبدیل آن به نانومتر خواهیم داشت:

$$E = \frac{2.86 \times 10^7}{\lambda}$$

با استفاده از این رابطه و با داشتن طول موج می توان مقدار انرژی طول موج های مختلف را محاسبه کرد. به طور مثال، انرژی نور آبی با ۴۵۰ نانومتر برابر ۶۳۵۵۵ کالری در مول است. از آنجا که بیشتر بازده فتوسنتزی در طول موج ۴۰۰-۷۰۰ نانومتر حاصل می شود، لذا اندازه گیری مقدار نور مورد استفاده در فتوسنتز بر اساس غلظت جریان فوتون در این طول موج ها انجام می شود. مقدار نوری که بدین طریق اندازه گیری می شود تشعشعات فعال فتوسنتزی (PAR^1) یا غلظت جریان فتوسنتزی ($PPFD^2$) نامیده می شود که اغلب بر حسب میکرومول بر مترمربع در ثانیه بیان می شود (امام و نیک نژاد، ۱۳۸۳).

۱-۲- تشعشع در جوامع گیاهی

جوامع گیاهی نور مستقیم مستقیم خورشید را دریافت می کنند. برگ های بالایی جامعه گیاهی، هم اشعه مستقیم و هم اشعه غیرمستقیم را دریافت می کنند، در حالی که برگ های قرار گرفته در پایین جامعه گیاهی مقدار کمتری از اشعه مستقیم خورشید را

1. Photosynthetically Active Radiation = PAR

2. Photosynthetic Photon Flux Density = PPFD

جذب می‌کنند. پس از برخورد تشعشع به یک برگ، سه حالت ممکن است رخ دهد:

- مقداری از تشعشع منعکس می‌شود (در حدود ۱۵-۱۰ درصد کل تشعشع)
- مقداری از نور تشعشع یافته از داخل برگ عبور می‌کند که میزان آن به قطر برگ بستگی دارد (حدود ۱۵-۱۰ درصد از کل تشعشع)
- بخشی از نور نیز توسط رنگدانه‌های برگ جذب می‌شود که تفاوت کل نور دریافتی و مقدار نور منعکس شده و عبور یافته از برگ می‌باشد.

کاهش شدت تشعشع در محلول‌های رنگی یا سوسپانسیون‌های دارای سلول جلبک‌ها، تقریباً مشابه کاهش تشعشع در جامعه گیاهی می‌باشد. این کاهش تشعشع (استهلاک) از قانون لامبرت-بیر^۱ پیروی می‌کند. طبق این قانون، لایه‌های دارای ضخامت یکسان، مقدار مساوی از تشعشعی که از آنها می‌گذرد را جذب می‌کند. در جامعه گیاهی، لایه‌های دارای ضخامت یکسان براساس واحد شاخص سطح برگ بیان می‌شود. میزان نوری که از منبع (خورشید) وارد جامعه گیاهی می‌شود ضمن عبور از طبقات برگ‌ها، به تدریج از شدت آن کاسته می‌شود. بین میزان جذب نور (استهلاک نور) و مقدار سطح برگ رابطه‌ای وجود دارد (کوچکی و سرمدنیا، ۱۳۸۶):

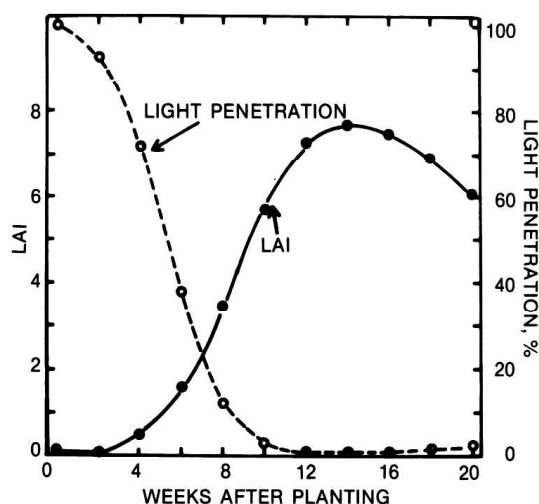
$$\frac{I_i}{I_0} = e^{-K \cdot LAI}$$

که در آن I_0 تشعشع فعال فتوسنتزی در بالای جامعه گیاهی، I_i تشعشع فعال فتوسنتزی در زیر لایه i ام برگ‌ها، LAI شاخص سطح برگ، K ضریب استهلاک نوری یا ضریب خاموشی و e پایه لگاریتم طبیعی که برابر $2/718$ می‌باشد. بنابراین، مقدار نور خورشید که در یک جامعه گیاهی نفوذ می‌کند تحت تأثیر شاخص سطح برگ و نحوه آرایش برگ قرار دارد. ضریب کاهش تشعشع (K) مقدار کاهش نور در جامعه گیاهی را با عدد بیان می‌کند. مقدار K در واقع نشان‌دهنده‌ی نحوه آرایش برگ‌هاست که عمده‌تاً شامل زاویه برگ‌ها و چگونگی تجمع برگ‌ها در داخل کانوپی می‌باشد. مقدار نوری که به جامعه گیاهی نفوذ می‌کند و یا به عبارت دیگر مقدار استهلاک نور، به شاخص سطح برگ و ضریب استهلاک (این ضریب خود تحت تأثیر زاویه تابش خورشید، عرض

جغرافیایی و آرایش برگ‌ها در جامعه گیاهی قرار دارد. آرایش برگ‌ها نیز به نوبه خود تحت تأثیر زاویه برگ‌ها و تجمع و تراکم برگ‌ها قرار دارد) بستگی دارد. در شکل دو رابطه بین میزان نفوذ نور در جامعه گیاهی و شاخص سطح برگ نشان داده شده است به طوری که هر چه شاخص سطح برگ بیشتر می‌شود از نفوذ نور به درون جامعه گیاهی کاسته می‌شود (فیتز، ۲۰۰۲).

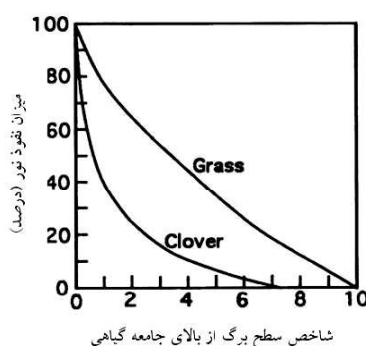
۱-۲-۱- تأثیر زاویه برگ در نفوذ نور به درون جامعه گیاهی

انواع زاویه برگ توسط دویت در سال ۱۹۶۵ تعریف شد (نقل از سان و همکاران، ۱۹۹۸). به طوری که زاویه برگ‌ها از حالت افقی (زاویه برگ کمتر از ۳۵ درجه نسبت به حالت افقی) تا حالت عمودی (بیشتر از ۶۰ درجه نسبت به حالت افقی) در تغییر هستند. زاویه برگ‌ها بر دریافت تشعشع و توزیع آن در جامعه گیاهی اثر می‌گذارد. جامعه گیاهی شبر که برگ‌های افقی دارد به سطح برگ کمتری برای دریافت حداکثر نور نیاز دارد در حالی که جامعه گیاهی گندمیانی که دارای برگ‌های عمودی هستند به سطح برگ بیشتری برای این منظور نیاز دارند. مقادیر تقریبی استهلاک نور (ضریب K) برای جامعه گیاهی شبر ۰/۶ و برای گندمیان ۰/۲۵ می‌باشد.



شکل ۱-۲. رابطه بین میزان نفوذ نور در جامعه گیاهی و سطح برگ (چن و بلیک، ۱۹۹۲)

شکل ۳-۱ میزان نفوذ نور در جامعه گیاهی شبدر (به عنوان جامعه گیاهی با برگ های افقی) و ریگراس (به عنوان جامعه گیاهی با برگ های عمودی) را نشان می دهد که در آن، در جامعه گیاهی شبدر، زمانی ۹۵ درصد تشعشع خورشید جذب می شود که شاخص سطح برگ ۵ باشد در حالی که در مورد ریگراس ۹۵ درصد نور خورشید در شاخص سطح برگ ۹ جذب می شود. بنابراین، شاخص سطح برگ بحرانی^۱ برای شبدر و ریگراس به ترتیب ۵ و ۹ می باشد (شکل ۳). شاخص سطح برگ بحرانی، شاخص سطح برگی است که در آن حداقل ۹۵ درصد نور خورشید جذب شود. بنابراین، نحوه آرایش برگ ها باعث تفاوت در شاخص سطح برگ بحرانی در جوامع گیاهی مختلف می شود (لومیس و ویلیامز، ۱۹۶۹).



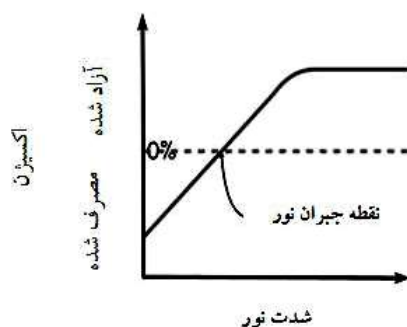
شکل ۳-۱. رابطه بین شاخص سطح برگ و میزان نفوذ نور در جامعه گیاهی شبدر و ریگراس (لومیس و ویلیامز، ۱۹۶۹)

۲-۲-۱- نقطه جبران نوری و نقطه اشباع نوری

نقطه جبران نور، شدت نوری است که در آن میزان فتوسنتز و تنفس با هم برابر می شود. به عبارت دیگر، در نقطه اشباع نوری میزان فتوسنتز خالص (تفاوت فتوسنتز ناخالص و تنفس) صفر می شود. در واقع، در طول شب که گیاه نور دریافت نمی کند، فتوسنتزی هم انجام نمی گیرد و گیاه فقط دارای تنفس است. اما با شروع روز و طلوع خورشید، با برخورد اولین تشعشعات خورشیدی به گیاه، فتوسنتز شروع می شود. با این حال، هنوز میزان تنفس بیشتر از فتوسنتز است. هر چه از شروع روز می گذرد با افزایش شدت نور، میزان فتوسنتز

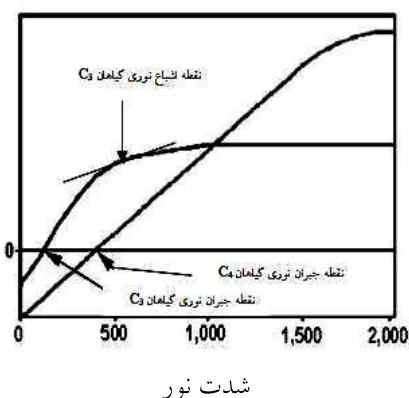
۷ مفاهیم انرژی

نیز افزایش پیدا می‌کند تا آنجا که به شدت نوری می‌رسیم که در آن میزان فتوسنتز با تنفس برابر می‌شود. به این شدت نور، نقطه جبران نور گفته می‌شود.



شکل ۱-۴. نقطه جبران نور شدت نوری است که در آن میزان فتوسنتز خالص صفر می‌شود (میزان فتوسنتز - اکسیژن آزاد شده - با تنفس - اکسیژن مصرف شده - برابر است)

نقطه اشباع نوری شدت نوری است که در آن میزان فتوسنتز به حداکثر خود می‌رسد. گیاهان سه کربنه دارای نقطه اشباع نوری هستند بدین معنی که در یک شدت نور خاص، میزان فتوسنتز آنها با افزایش شدت نور افزایش پیدا نمی‌کند. در حالی که در گیاهان چهار کربنه با افزایش شدت نور، فتوسنتز افزایش پیدا می‌کند و معمولاً نقطه اشباع نوری نشان نمی‌دهند (جانسون و تورنلی، ۱۹۸۴). به عبارت دیگر، هر چه شدت نور افزایش پیدا می‌کند میزان فتوسنتز گیاهان چهار کربنه نیز افزایش پیدا می‌کند.



شکل ۱-۵. تغییرات فتوسنتز گیاهان سه کربنه و چهار کربنه

۱-۲-۳- تمایل برگ و راندمان فتوستنز

فتوستنز برگ در شدت نور کم، حداکثر کارایی از نظر میزان دی اکسید کربن تثبیت شده در واحد نور را دارا می‌باشد. غالباً، وقتی برگ‌های منفرد در نور مستقیم قرار می‌گیرند به حالت اشباع نوری می‌رسند (به این معنی که با افزایش شدت نور، میزان فتوستنز آنها افزایش پیدا نمی‌کند و ثابت می‌ماند). در یک جامعه گیاهی که برگ‌ها افقی هستند، برگ‌های بالایی به اشباع نوری می‌رسند ولی برگ‌های پایین‌تر به دلیل قرار گرفتن در سایه، میزان فتوستنز آنها کاهش می‌یابد. در یک جامعه گیاهی که برگ‌ها دارای زاویه افقی هستند، در صورتی که نور به‌طور یکنواخت روی سطوح برگ‌های آن توزیع شود، کارایی بیشتری وجود دارد. چنین توزیع مساوی نور روی برگ‌ها، زمانی به‌دست می‌آید که هنگامی که خورشید در اوج خود قرار دارد، زاویه برگ‌های بالایی عمودی باشد (کینگ، ۱۹۹۷) (جدول ۱-۱).

جدول ۱-۱. رابطه بین زاویه برگ‌ها با میزان جذب نور و میزان نفوذ نور از برگ‌ها (کینگ، ۱۹۹۷).

درجه نسبت به افق	سطح نور مؤثر روی برگ (درصد)	نفوذ نور (درصد)
۰	۱۰۰	۰
۳۰	۸۷	۱۳
۴۵	۷۱	۲۹
۶۰	۵۰	۵۰
۷۵	۲۶	۷۴
۸۵	۹	۹۱

۱-۲-۴- کاهش تشعشع و سرعت رشد گیاه

یک کرت آزمایشی نشان داده شده است. (لامبرز و همکاران، ۱۹۹۸). جدول یک بیانگر مفهوم افزایش فتوستنز از طریق افزایش زاویه برگ از حالت افقی است. به‌عنوان مثال، هنگامی که برگ‌ها دارای زاویه ۷۵ درجه نسبت به حالت افقی می‌باشند و منبع تشعشع هم به حالت عمودی قرار دارد، در این صورت میزان تشعشع مفید روی برگ ۲۶ درصد تشعشع است که بر روی برگ افقی (زاویه صفر) می‌تابد. در این حالت، چون عکس‌العمل فتوستنز در برابر نور به‌صورت منحنی غیر خطی است و کارایی فتوستنز به ازای هر واحد تشعشع دریافتی در شدت نور کم، بیشتر است بنابراین، برگ‌های

عمودی دارای کارایی بیشتری هستند. به عنوان مثال، در مورد شبدرقرمز، وقتی برگ‌ها در زاویه ۷۵ درجه نسبت به افق قرار گرفته‌اند، فقط ۲۶ درصد نور را دریافت می‌کنند ولی فتوسنتز برگ نسبت به برگ‌های افقی حدود ۲۱ درصد کاهش می‌یابد. کاهش جزئی فتوسنتز برگ‌های بالایی به علت زاویه عمودی برگ‌ها اجازه می‌دهد که نور بیشتری به داخل کانوپی نفوذ نماید. از نظر تئوری، هنگامی که شاخص سطح برگ بالاست، با زاویه عمودی برگ‌ها، فتوسنتز جامعه گیاهی و سرعت رشد گیاه (CGR)^۱ به میزان چشمگیری افزایش می‌یابد. در جدول ۱-۲ رابطه‌ی بین نحوه قرار گرفتن

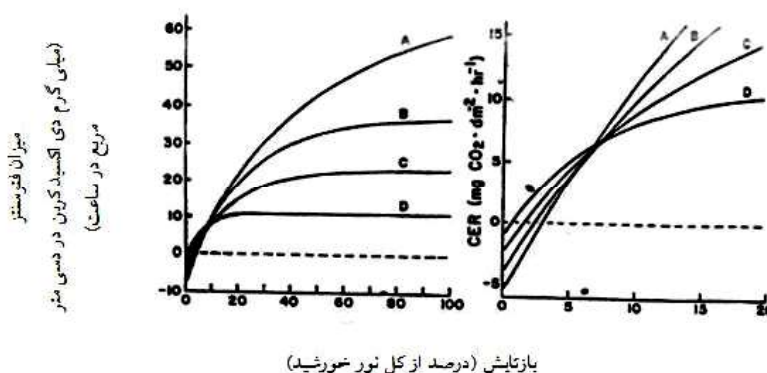
جدول ۱-۲. رابطه بین زاویه برگ، میزان فتوسنتز برگ، شاخص سطح برگ و میزان فتوسنتز کل یک کرت آزمایشی (لامبرز و همکاران، ۱۹۹۸).

زاویه برگ نسبت به افق	میزان فتوسنتز برگ ($mg\ CO_2 \cdot ds^{-2} \cdot h^{-1}$) (سطح برگ)	شاخص سطح برگ	میزان فتوسنتز کل ($mg\ CO_2 \cdot ds^{-2} \cdot h^{-1}$) (سطح زمین)
۰	۳۳	۱	۳۳
۶۰	۳۱	۲	۶۲
۷۵	۲۶	۴	۱۰۴
۸۵	۱۲	۱۰	۱۲۰

برگ‌ها، فتوسنتز برگ، شاخص سطح برگ و فتوسنتز کل گونه‌های C_4 معمولاً در نور مستقیم خورشید به مرحله اشباع نوری نمی‌رسند (یعنی هر چه شدت نور افزایش پیدا کند میزان فتوسنتز آنها نیز افزایش می‌یابد). این بدان معنی است که گونه‌های C_4 نسبت به گونه‌های C_3 از سطوح بالای تشعشع به‌طور کارآمدتری استفاده می‌کنند. با این حال در حالت کلی، در تشعشع کم، کارایی نسبت به تشعشع کامل خورشید بیشتر است. برای مثال، شکل چهار نشان می‌دهد هنگامی که تشعشع در سطح برگ‌ها ۲۵ و ۵۰ درصد نور کامل خورشید است سرعت تبادل دی اکسید کربن آنها در مقایسه با نور کامل خورشید مساوی ۴۵ و ۷۲ درصد است. تأثیر زاویه و مقدار برگ بر میزان سرعت رشد گیاه در جوامع گیاهی ذرت و شبدر مطالعه شده است (شکل هفت). همان‌طور که در شکل مشخص است، شاخص سطح برگ بحرانی (که در آن ۹۵ درصد نور جذب می‌شود) برای جوامع گیاهی دارای برگ‌های افقی پایین‌ترین و برای جوامع گیاهی

1. Crop Growth Rate = CGR

دارای برگ‌های عمودی بالاترین مقدار را داراست. در جوامع گیاهی دارای برگ‌های افقی، حداکثر CGR در شاخص سطح برگ زیر سه به دست می‌آید در حالی که در یک جامعه گیاهی دارای برگ‌های عمودی به شاخص سطح برگ چهار و یا بیشتر نیاز است تا CGR بیشتر از جامعه گیاهی دارای برگ‌های افقی شود. در شاخص سطح برگ پایین، سایه اندازی بین برگ‌ها ناچیز است و در این شرایط جوامع گیاهی دارای برگ‌های افقی نسبت به جوامع گیاهی دارای برگ‌های عمودی به علت تابش بیشتر نور روی سطح برگ، دارای مزیت هستند. در حالی که در شاخص سطح برگ بالا، توزیع نور روی سطح برگ جوامع گیاهی دارای برگ‌های عمودی یکنواخت‌تر است چون



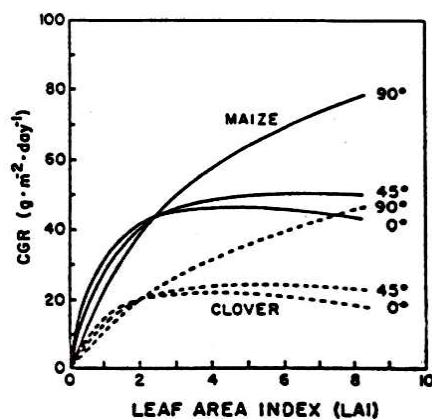
شکل ۱-۶. نمودار سمت راست، قسمت سایه دار نمودار سمت چپ می‌باشد. حروف بیانگر گونه‌های زیر می‌باشد: A: گونه‌های ۴ کربنه مانند ذرت، سورگوم، نیلوفر آبی؛ B: گونه‌های آفتاب دوست سه کربنه با کارایی بالا مانند سویا، پنبه و یونجه؛ C: گونه‌های سه کربنه با کارایی کمتر مانند شبدر قرمز؛ D: گونه‌های سایه پسند (لومیس و ویلیامز، ۱۹۶۹).

برگ‌های بالایی این جوامع نور کمتری جذب کرده و اجازه می‌دهند که نور بیشتری توسط برگ‌های پایین جذب شود (مارشال و بیسکو، ۱۹۸۰). در این صورت جوامع عمودی نسبت به جوامع افقی برتری دارند (جدول سه). در گیاهان، رابطه تشعشع و فتوسنتز به صورت منحنی است بدین معنی که در واحدهای نوری پایین، رانندگی فتوسنتز بالاتر است و بعد از رسیدن به اشباع نوری، با افزایش نور میزان فتوسنتز افزایش پیدا نمی‌کند. برای مثال، در مورد پنبه (به عنوان یک گیاه سه کربنه) و ذرت (به عنوان یک گیاه چهار کربنه) دو حالت مشاهده می‌شود. بدین صورت که پنبه به

حالت اشباع نوری می‌رسد ولی در اینحالت ذرت به اشباع نوری نرسیده است. تأثیر زاویه برگ بر کارایی فتوسنتزی ذرت و پنبه مشابه است به‌طوری که در زاویه برگ عمودی، کارایی فتوسنتزی برگ هر دو گیاه نسبت به حالت افقی برگ‌ها بیشتر است. با این حال، در هر دو حالت برگ‌های افقی و عمودی، کارایی فتوسنتزی گیاهان ۴ کربنه (ذرت) بیشتر از گیاهان ۳ کربنه (پنبه) می‌باشد.

۱-۲-۵- مزایا و معایب جوامع دارای برگ‌های عمودی

تریناس و انگلس در سال ۱۹۷۵ در چهار مطالعه‌ای که روی چغندر قند، جو، برنج و چای انجام دادند، رابطه‌ی بین سرعت رشد گیاه (CGR) و زاویه برگ را اندازه‌گیری کردند. سرعت رشد گیاه در جوامع گیاهی با برگ‌های عمودی حدود ۱۹ تا ۱۰۸ درصد بزرگتر از جوامع گیاهی با برگ‌های افقی بود. آنها همچنین در ۱۴ مطالعه که روی گندم، جو، برنج و ذرت انجام دادند میزان عملکرد دانه را در ارتباط با زاویه برگ اندازه‌گیری کردند. در سه مورد عملکرد دانه جوامع گیاهی با برگ‌های افقی ۵ تا ۱۸ درصد برتری داشتند و در ۱۱ مورد عملکرد جوامع گیاهی با برگ‌های عمودی ۴ تا ۶۸ درصد برتری داشتند. در تمام مطالعات، مشاهده شد که جوامع گیاهی با برگ‌های عمودی هنگامی در عملکرد برتری دارند که تراکم بوته‌ها زیاد و شاخص سطح برگ آنها نزدیک به حد بحرانی و یا بیشتر باشد.



شکل ۱-۷. سرعت رشد گیاه (CGR) ذرت و شبدر در شاخص سطح برگ‌ها و زاویه برگ متفاوت (نقل از کوچکی و سرمدنیا، ۱۳۸۳).

در تحقیقی دیگر بر روی ۳۰۰ واریته جو و یولاف مشاهده شده که فقط ۲۰ رقم از آنها دارای برگ‌های غیر عمودی بودند که البته عملکرد مناسبی نیز داشته‌اند. اما تمام واریته‌های دارای برگ‌های عمودی عملکرد نسبتاً بالایی نشان دادند که بیان می‌کند گیاهان با برگ‌های عمودی در مدت زمان طولانی‌تری به شاخص سطح برگ مطلوب می‌رسند و در این زمان CGR بیشتری نسبت به گیاهان با برگ‌های افقی خواهند داشت.

به‌طور کلی رقم‌های اصلاح شده، دارای برگ‌های عمودتری نسبت به گونه‌های وحشی هستند. در طبیعت، معمولاً برگ گیاهان وحشی (غیر اهلی) افقی‌تر است چرا که در طبیعت مساله رقابت مطرح است. برای مثال، در طبیعت، علف‌های هرزی موفق‌ترند که برگ‌های افقی‌تری نسبت به بقیه دارند.

جدول ۱-۳. کارایی فتوسنتزی برگ گیاهان پنبه (سه کربنه) و ذرت (۴ کربنه) در شرایط برگ افقی و عمودی (مارشال و بیسکو، ۱۹۸۰).

ذرت	پنبه	
۱۰۰	۱۰۰	نور در بالای کانوپی (درصد)
۵۰	۲۶	کارایی فتوسنتزی (درصد)
۱۰	۱۰	نور در پایین کانوپی (درصد)
۱۰	۱۰	کارایی فتوسنتزی (درصد)
۶۰	۳۶	مجموع (درصد)
۵۰	۵۰	نور در بالای کانوپی (درصد)
۳۵	۲۲	کارایی فتوسنتزی (درصد)
۵۰	۵۰	نور در پایین کانوپی (درصد)
۳۵	۲۲	کارایی فتوسنتزی (درصد)
۷۰	۴۳	مجموع (درصد)

در جوامع گیاهی بخصوص غلات، زمانی که برگ‌ها افقی هستند، اگر علف‌های هرز کنترل نشوند فقط سه درصد کاهش عملکرد دیده شده است در حالی که اگر برگ‌ها عمودی باشند و علف‌های هرز کنترل نشوند کاهش عملکرد چشمگیر خواهد بود. به‌طوری که در مزارع گندم با برگ عمودی که علف‌های هرز کنترل نشدند، ۴۴ درصد از میزان عملکرد دانه کاسته شد. بنابراین، میزان آسیب‌پذیری جوامع گیاهی با

برگ عمودی، بیشتر از جوامع گیاهی با برگ افقی است. این موضوع اهمیت کنترل علف‌های هرز را روشن‌تر می‌سازد. واریته‌های پا بلند با برگ‌های افقی در رقابت با علف‌های هرز موفق‌تر هستند. البته اگر علف‌های هرز وجود نداشته باشند، در شرایط یکسان، پتانسیل عملکرد دانه واریته‌های پاکوتاه با برگ عمودی بیشتر خواهد بود (جدول ۴-۱).

جدول ۴-۱. تأثیر زاویه برگ، ارتفاع بوته و علف‌های هرز بر عملکرد دانه گندم (نورمن و کمپل، ۱۹۸۹).

عملکرد بدون علف هرز (تن در هکتار)	عملکرد همراه با علف هرز (تن در هکتار)	افت عملکرد (درصد)
۳/۸۷	۲/۳۳	۴۴
۳/۸	۳/۰۱	۳

۱-۲-۶- آرایش برگ‌ها

برخی از گیاهان زاویه خاصی با خورشید دارند. برای مثال ذرت علی‌رغم کاشت در ردیف‌های شمالی- جنوبی یا شرقی- غربی، عمدتاً برگ‌ها را به سمت شرقی- غربی نگه می‌دارد. میزان جذب نور در واریته‌هایی که برگ‌ها را در حالت شرقی- غربی نگه می‌دارند، بیشتر است. برخی گیاهان مانند کاهوی خاردار، عمدتاً برگ‌ها را در سمت شرقی- غربی نگه می‌دارند که به گیاه قطب نما معروف است.

در گیاهان برگ پهن، زاویه برگ‌ها غالباً نسبت به خورشید تغییر می‌کند که به آن خورشید گرایی^۱ می‌گویند. بسیاری از گیاهان زراعی از جمله بقولات، پنبه، آفتابگردان دارای این نوع حرکت می‌باشند. برگ‌های برخی از آنها در جهت عمودی بر نور خورشید قرار دارد. در حالی که در برخی دیگر از برگ‌ها، با شعاع تابش خورشید زاویه تشکیل می‌دهند. در شرایط ابری، سویا برگ‌های خود را به‌طور عمودی نسبت به روشن‌ترین سمت آسمان قرار می‌دهد در حالی که نسبت به شعاع مستقیم تابش خورشید تمایل پیدا می‌کند (نورمن و کمپل، ۱۹۸۹).

تراکم عمودی برگ‌ها بر نور مستقیم در داخل جامعه گیاهی اثر می‌گذارد. یک برگ که بلافاصله در زیر برگ دیگر قرار گرفته است، می‌تواند نسبت به موقعیت خود

1. Heliotropic movement

هم در سایه برگ دیگر قرار بگیرد و هم نور خورشید را به طور مستقیم دریافت کند. به طور کلی سه حالت در آرایش برگ روی ساقه مشاهده می شود (دانکن، ۱۹۶۹):

- متقابل: به طوری که روی هر گره دو برگ به صورت روبرو دیده می شود.

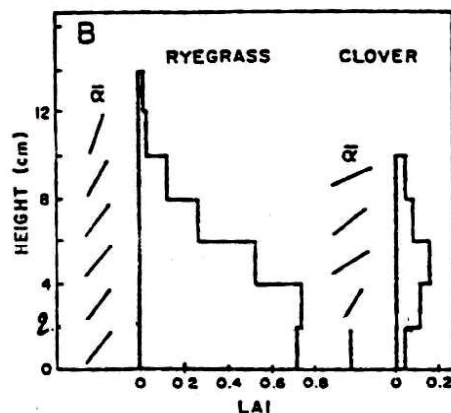
- متناوب: روی هر گره فقط یک برگ قرار دارد.

- فراهم: روی هر گره چند برگ قرار دارد.

رابطه بین فاصله برگ ها و عرض برگ به صورت زیر است:

$$D = 2 \cdot W$$

که در آن D فاصله بین دو برگ است و W عرض برگ می باشد. هر چه فاصله میان برگ ها بیشتر و برگ ها عرض کمتری داشته باشند، عبور نور از میان کانوپی بیشتر خواهد بود. شکل هشت، توزیع سطح برگ در طبقات مختلف کانوپی در دو گیاه شبدر و ری گراس را نشان می دهد.



شکل ۸-۱. شاخص سطح برگ شبدر و ریگراس در طول کانوپی (لومیس و ویلیامز، ۱۹۶۹)

۱-۲-۷- کارایی مصرف نور^۱

نور یکی از مولفه های اصلی رشد و تولید زیست توده در گیاهان بوده و تولید ماده خشک در شرایط بدون تنش براساس معادله زیر تابعی از زمان و تلفیقی از میزان تشعشع فعال فتوسنتزی دریافت شده (I)، کسری از تشعشع که توسط گیاه جذب

1. Radiation Use Efficiency=RUE