

بررسی تاثیر طول روز، کمیت و کیفیت نور بر فنولوژی و نمو علف هرز تاج خروس

Effects of day length, light spectral quality and quantity on phenology and development of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.)

مجید آقاعلیخانی^۱، ایرنا راجکان^۲، کلارنس، ج - سوانتون^۳ و م. تولنار^۴

چکیده

نمو فنولوژیک گونه‌های علف هرزی که در زیر سایه انداز یک گیاه زراعی رشد می‌کنند ممکن است علاوه بر دما و طول روز تحت تاثیر کمیت نور (PPFD) و کیفیت تشعشع (نسبت R:FR) نیز قرار گیرند. به منظور کتی نمودن اثرات PPFD و R:FR بر فنولوژی، نمو و تجمع ماده خشک تاج خروس ریشه قرمز (*Amaranthus retroflexus* L.) آزمایشی در شرایط محیطی کنترل شده انجام شد. گیاهچه‌های تاج خروس از مرحله یک برگگی تا آغاز تشکیل بذر تحت سه تیمار نوری مرکب از PPFD/R:FR در اتاقک‌های رشد مورد بررسی قرار گرفتند. تیمارها عبارت بودند از: (۱) PPFD و R:FR زیاد ($55 \cdot \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$) زیاد (۱/۴) (HH); (۲) PPFD کم ($18 \cdot \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$) و R:FR زیاد (۱/۴) (LH); (۳) PPFD کم ($18 \cdot \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$) و R:FR کم (۰/۸) (LL). آزمایش با سه تکرار در دو طول روز ۱۲ و ۱۶ ساعته انجام شد. نتایج نشان داد که افزایش PPFD (تیمار HH در مقابل LH) سرعت ظهور برگ (RLA) را در هر دو طول روز تسریع نموده است. همچنین تیمار نوری غنی از نور قرمز دور، (LL)FR اثر PPFD کم بر سرعت ظهور برگ در طول روز ۱۲ ساعته را خنثی نمود اما در طول روز بلند چنین تأثیری نداشت. هنگامی که RLA به ازای PPFD تجمعی در طول زمان محاسبه شد، میانگین RLA در طول روز ۱۶ ساعته ۱۴٪ بیشتر از طول روز ۱۲ ساعته بود. ظهور مراحل نمو زایشی شامل ظهور آغازه زایشی، گلدهی و آغاز تشکیل بذر را به تعویق انداخت. تغییر ارتفاع گیاه یکی از اثرات تلفیقی کمیت و کیفیت نور بود. کل تجمع بیوماس و اختصاص ماده خشک به استثنای تجمع ماده خشک ساقه تحت تأثیر PPFD قرار گرفت. در مجموع نتایج این تحقیق نشان داد که هم کمیت و هم کیفیت تشعشع بر فنولوژی تاج خروس تأثیر دارند.

واژه‌های کلیدی: تاج خروس ریشه قرمز، (*Amaranthus retroflexus* L.)، PPFD، R:FR، نمو، تجمع ماده خشک.

مقدمه

خصوص دوره بحرانی کنترل و آستانه خسارت علف هرز انجام شده، بر زمان رویش علف هرز نسبت به گیاه زراعی به عنوان عامل مهم تعیین کننده افت عملکرد گیاه زراعی تأکید کرده‌اند (Cowan et al., 1998; Dieleman et al., 1995, and Kenzevic et al., 1994). نشان داده شده است که تأخیر در زمان رویش تاج خروس تا پس از مرحله ۹-۷ برگگی رشد ذرت

تاج خروس ریشه قرمز (*Amaranthus retroflexus* L.) یکی از علف‌های هرز رایج در بسیاری از مناطق کشاورزی است (Horak and Loughin, 2000; Weaver, 1984) که حضور آن می‌تواند عملکرد گیاهان زراعی مختلف را کاهش دهد (Weaver and McWilliams, 1980). تحقیقاتی که در

ماده خشک متمرکز شده‌اند (Ballar and Casal, 000). مقالات معدودی که به تشریح واقعی واکنش‌های نمو گیاه در برابر PPF و R:FR پرداخته‌اند پارامترهای نموی بسیار محدودی (نظیر سرعت طویل شدن ساقه، طول مدت یک پلاستوکرون، تشکیل اولین و دومین برگ) را مورد ارزیابی قرار داده‌اند (Stuefer and Huber, 1998). اغلب این اطلاعات در طی یک دوره کوتاه از چرخه زندگی یک گیاه (به طور مثال ۱۴ روز) جمع آوری شده است (Ballar et al., 1991). با وجود این در مورد تأثیر کمیت و یا کیفیت تشعشع بر فنولوژی یک گیاه در طول دوره رشد آن اطلاعات کمی در دسترس می‌باشد.

بسیاری از علف‌های هرز که در سیستم‌های کشاورزی متنوع به خوبی رشد می‌کنند، بخش عمده‌ای از چرخه زندگی خود را در سایه انداز زیرین گیاه زراعی سپری کرده و در معرض مقادیر کم PPF و نسبت کوچک R:FR قرار می‌گیرند. بنابراین PPF و R:FR بر فنولوژی گونه‌های مختلف علف هرز را می‌توان به عنوان عوامل مهم تعیین کننده استراتژی بقای یک علف هرز و نتیجه رقابت علف هرز گیاه زراعی، مورد توجه و دقت نظر قرار داد. تاکنون هیچ گونه اطلاعاتی در خصوص اثرات توأم طول روز، کمیت و کیفیت نور بر فنولوژی و نمو تاج خروس ریشه قرمز در منابع علمی یافت نشده است. بنابراین تعیین اثرات فتوپریود، PPF و ورودی و R:FR از مرحله یک برگگی تا آغاز تشکیل بذر تاج خروس ریشه قرمز بر سرعت ظهور برگ، فنولوژی و تجمع بیوماس و اختصاص ماده خشک آن به عنوان هدف این تحقیق در نظر گرفته شد.

مواد و روش‌ها

نحوه کشت و استقرار تیمارها

کلیه مراحل آزمایش تا رسیدن به مرحله یک برگگی (زمانی که اولین برگ بعد از برگ‌های کوتیلدوننی باز شده و به موازات سطح زمین قرار گیرد) در یک اتاق رشد با شرایط محیطی کنترل شده انجام شد و پس از آن بوته‌های تاج خروس به اتاقک‌های رشد (Growth cabinets) منتقل شدند. بذرها

در مقایسه با رویش آن در مراحل اولیه رشد ذرت (۵-۳ برگگی)، فنولوژی و تجمع ماده خشک تاج خروس را به تعویق انداخته است (McLachlan et al., 1993b). گزارش کنزویچ و همکاران (Kenzevic et al., 1994) نیز حاکی از آن است که وقتی تاج خروس پس از مرحله هفت برگگی ذرت در مزرعه بروید تأثیری بر کاهش عملکرد ذرت ندارد. بنابراین فنولوژی علف‌های هرز (از جمله نمو و طول مدت چرخه زندگی) احتمالاً یکی از مهم‌ترین عوامل تعیین کننده نتیجه رقابت علف هرز - گیاه زراعی می‌باشد.

تاکنون فنولوژی تاج خروس ریشه قرمز بر حسب دو عامل مهم یعنی دما (McLachlan et al., 1993a) و طول روز (Huang et al., 2000) تشریح شده است. مک لاک لان و همکاران (McLachlan et al., 1993b) به کاهش سرعت ظهور برگ (Rate of Leaf Appearance) RLA تاج خروس در شرایطی که زیر سایه انداز گیاه زراعی رشد می‌کرده اشاره نموده‌اند. حتی اگر به تأخیر افتادن نمو تاج خروس در زیر سایه انداز ذرت به کاهش سطح PPF یا غلظت جریان فوتون فتوسنتزی (Photosynthetically Photon Flux Density) نسبت داده شده باشد، تأثیر بالقوه کیفیت نور بر نمو تاج خروس در تحقیقات آینده نباید از نظر دور داشته شود.

نوری که از شاخ و برگ یک گیاه زراعی عبور کرده است از نظر طول موج قرمز دور یا FR (۷۴۰-۷۳۰ نانومتر) غنی است و مقدار طول موج قرمز (R) (۶۷۰-۶۶۰ نانومتر) آن ناچیز است. علت اصلی این امر جذب انتخابی نور قرمز و عبور و بازتابش نور قرمز دور به وسیله برگ‌های سبز می‌باشد. در نتیجه نسبت R:FR (کیفیت نور) از حدود ۱/۲ در بالای پوشش گیاهی به حدود ۱-۰/۱ در زیر سایه انداز کاهش می‌یابد (Rousseaux et al., 1999). نسبت R:FR به عنوان یکی از ویژگی‌های فتومورفونیک تشعشع شناخته شده که بسیاری از خصوصیات مورفولوژیک گیاهان (نظیر طویل شدن ساقه، شاخه دهی، چیرگی انتهایی، توزیع سطح برگ و...) را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Ballar and Casal, 2000).

اکثر تحقیقاتی که در جهت شناخت اثرات کمیت نور بر گیاهان انجام شده‌اند عمدتاً بر تغییرات مورفولوژیک و توزیع

کوددهی پس از دومین نمونه برداری فقط در گلدان‌های آزمایش طول روز بلند (۱۶ ساعت) انجام شد.

طرح آزمایشی و اندازه‌گیری‌ها:

آزمایش در قالب طرح بلوک‌ها، کامل تصادفی با سه تکرار طراحی شد. در هر تکرار تیمارها به طور تصادفی به یکی از سه اتاقک رشد منسوب شدند. به منظور به حداقل رسانیدن تغییرات بین گلدان‌ها در داخل هر اتاقک رشد جای گلدان‌ها هر سه روز یکبار به طور چرخشی تعویض می‌شد. تعداد برگ در ساقه اصلی در فواصل زمانی دو تا سه روزه شمارش گردید. زمان وقوع هر یک از مراحل فنولوژیک شامل ظهور آغازه زایشی، گلدهی و آغاز تشکیل بذر ثبت شد. تمام پارامترها بر اساس تعداد روز پس از سبز شدن گیاهچه مشخص گردید. ارتفاع گیاهچه هر سه روز یکبار از سطح گلدان تا نوک جوان‌ترین برگ یا نوک گل آذین اندازه‌گیری شد. نمونه‌برداری به منظور تعیین ماده خشک، در سه زمان مختلف از چرخه زندگی گیاه انجام پذیرفت. در آزمایش طول روز کوتاه (۱۲ ساعت) اولین، دومین و سومین نمونه برداری به ترتیب در مراحل ظهور آغازه زایشی، گلدهی و آغاز تشکیل بذر انجام شد. به دلیل تفاوت در زمان رسیدن تیمارهای مختلف به مراحل مشخص نمو، نمونه برداری زمانی انجام شد که تمام تیمارها به مرحله مورد نظر رسیده بودند. عملیات نمونه برداری در آزمایش طول روز بلند (۱۶ ساعت) با کمی تغییرات همراه بود، زیرا بین تیمارها از نظر وقوع مراحل نمو اختلاف بیشتری وجود داشت. به این ترتیب اولین نمونه برداری برای تمام تیمارها در آزمایش اخیر پس از ظهور آغازه زایشی در تیمار HH انجام شد. دومین و سومین نمونه برداری به ترتیب ۱۰ و ۲۰ روز پس از برداشت نخست صورت پذیرفت. در هر نمونه‌برداری ده بوته به طور تصادفی از هر تیمار انتخاب و برای برآورد ماده خشک مورد استفاده قرار گرفت. بوته‌های مزبور به برگ (پهنک و دم‌برگ)، ساقه، گل آذین (در صورت وجود) و ریشه (پس از شستن) تفکیک شد. پس از اندازه‌گیری کل سطح برگ به کمک دستگاه (LI-3000, LI-COR Inc) نمونه‌های گیاهی تا رسیدن به وزن ثابت درون آون الکتریکی (با دمای ۸۰°C) خشک و سپس توزین شدند. تجزیه و تحلیل

تاج خروس مورد استفاده در این آزمایش، در سال ۱۹۹۹ از مزارع منطقه Woodstock, Ontario جمع آوری و در دمای چهار درجه سانتیگراد نگهداری شده بود. تعداد پنج عدد بذر در عمق ۵/۰ سانتیمتری گلدان‌های پلاستیکی (به قطر ۱۵ سانتیمتر) حاوی محیط رشد (۶۵-۵۵ درصد پیت ماس اسفنجی، پرلیت، دولومیت، ورمیکولیت و عامل مرطوب کننده) (LA4. MIX AGGREGATE PLUS, Sun (Grow Horticulture Inc.) کشت شد. در داخل اتاق رشد درجه حرارت شب / روز، ۲۵/۲۰ درجه سانتیگراد، PPFD در بالای گلدان‌ها $400 \mu\text{mol.m}^{-2}.S^{-1}$ و طول روز ۱۶ ساعت بود. آبیاری گلدان‌ها به هنگام نیاز انجام شد. گلدان‌ها قبل از انتقال به اتاقک‌های رشد با یک محلول غذایی حاوی P, N, K, Ca و Mg و ریز مغذی‌ها تقویت شدند. در ضمن پس از انتخاب بوته‌های همگون در مرحله یک برگگی گیاهچه‌های اضافی تنک شده و فقط یک بوته در هر گلدان نگه داشته شد. تعداد ۱۲۰ گلدان درون اتاقک‌های رشد (۴۰ گلدان در هر اتاقک رشد) قرار داده شده و درجه حرارت شب/روز داخل اتاقک به صورت ۲۵/۱۵ درجه سانتیگراد تنظیم شد. سه تیمار کمیت / کیفیت نور به شرح زیر در اتاقک‌ها استقرار یافتند: (۱) PPFD زیاد و R:FR زیاد (High PPFD, High R:FR=HH)؛ (۲) PPFD کم و R:FR زیاد (Low PPFD, High R:FR=LH) و (۳) PPFD کم و R:FR کم (Low PPFD, Low R:FR=LL). جزئیات مربوط به منبع نور مورد استفاده در آزمایش، سطوح PPFD و نسبت‌های R:FR در جدول ۱ ارائه شده است. کمیت نور با استفاده از نورسنج نقطه‌ای (LI-190 SA Point quantum sensor) اندازه‌گیری شد. تعیین طول موج‌های مختلف و نسبت‌های R:FR با استفاده از یک طیف سنج متصل به یک نورسنج نقطه‌ای اندازه‌گیری شد. هم‌کمیت و هم‌کیفیت نور در بالای پوشش گیاهی اندازه‌گیری شد. آزمایش در طول روزهای کوتاه (۱۲ ساعت) و بلند (۱۶ ساعت) انجام شد. در داخل اتاقک رشد، پس از اولین نمونه برداری گلدان‌ها در هر دو آزمایش (۱۲ ساعته و ۱۶ ساعته) با محلول غذایی تقویت شدند، در حالی که سومین نوبت

داده‌های آزمایش با استفاده از نرم‌افزار آماری PROC GLM (SAS Institute, Inc, 1990) و به روش انجام گردید.

نتایج و بحث

نمو

سرعت ظهور برگ (RLA) تاج خروس تحت تیمار PPFD زیاد از مقدار نظیر آن در تیمار PPFD کم، بیشتر بود (جدول ۲). به طور مثال در ۳۶ روز پس از رویش در آزمایش طول روز بلند، سرعت ظهور برگ در تیمار PPFD زیاد ۰/۸ (برگ در روز) و در تیمار PPFD کم برابر با ۰/۶۷ (برگ در روز) بود. تولناز (Tollenaar, 1999) گزارش نموده است که سرعت ظهور برگ ذرت در PPFD زیاد ۱۶٪ بیشتر از مقدار نظیر آن در تیمار PPFD کم بوده است. سرعت ظهور برگ تاج خروس ریشه قرمز که در مزرعه رشد یافته بود بین ۰/۱۵ تا ۰/۸۵ برگ در روز متغیر و این تفاوت مربوط به میزان سایه (کاهش مقدار PPFD) بود که توسط سایه انداز ذرت ایجاد شده بود (McLachlan et al., 1993a).

برتری ۴۰ درصدی RLA در تمام تیمارهای آزمایش طول روز بلند نسبت به آزمایش طول روز کوتاه (جدول ۲) را می‌توان تا اندازه‌ای به شدت تشعشع نسبت داد. به عبارت دیگر تفاوت در PPFD بیش از تفاوت فتوپریود در بروز این اختلاف نقش داشته است، زیرا اولاً، بوته‌های تاج خروس در طول روز ۱۶ ساعته نسبت به طول روز ۱۲ ساعته PPFD روزانه بیشتری دریافت کرده بودند (به طور مثال برای تیمار HH این مقدار برای طول روز ۱۲ ساعته و ۱۶ ساعته به ترتیب ۲۳/۸ و ۳۱/۷ مول در متر مربع در روز بود و برای تیمارهای LH و LI نیز مقدار PPFD دریافتی روزانه در آزمایش طول روز ۱۲ ساعته و ۱۶ ساعته به ترتیب ۷/۸ و ۱۰/۴ مول در متر مربع در روز بود) ثانیاً مقدار تجمعی PPFD در طی دوره محاسبه RLA در طول روز ۱۲ ساعته ۵۸٪ کمتر از طول روز ۱۶ ساعته بود (به طور مثال مقدار PPFD تجمعی در طی ۲۰ روز پس از سبز شدن در طول روز ۱۲ ساعته ۴۷۶ مول و در طی ۳۹۶ روز پس از سبز شدن در طول روز ۱۶ ساعته

۱۱۴۱/۲ مول بود). کائو و ماس (Cao and Moss, 1989) گزارش کرده‌اند که با افزایش طول روز از ۸ به ۱۶ ساعت سرعت ظهور برگ در گندم (*Triticum aestivum* L.) ۱۷٪ و در جو (*Hordeum vulgare* L.) ۴۳٪ افزایش یافت، اما در نتایج ایشان مشخص نشده است که فزونی RLA به افزایش طول روز، بیشتر بودن PPFD تجمعی روزانه یا هر دو مرتبط بوده است.

صرف نظر از افزایش PPFD ورودی، زیاد شدن طول روز از ۱۲ به ۱۶ ساعت در تحقیق حاضر نیز منجر به طولانی‌تر شدن فتوپریود گردید. محاسبه RLA در دوره‌هایی با PPFD تجمعی مشابه در دو آزمایش طول روز بلند و کوتاه نشان داد که میانگین RLA در تمام تیمارها در طول روز ۱۶ ساعته در حدود ۱۴٪ بیشتر از مقادیر نظیر در آزمایش طول روز ۱۲ ساعته بود ($P\text{-Value} = ۰/۰۰۲$) (جدول ۲). این امر نشان می‌دهد که بزرگتر بودن RLA در طول روز ۱۶ ساعته نسبت به ۱۲ ساعته را می‌توان تا اندازه‌ای به فتوپریود نسبت داد زیرا تعداد برگ در ۱۵ روز پس از رویش در طول روز ۱۶ ساعته (۶/۷ برگ) کمی کمتر از تعداد برگ در مرحله ۲۰ روز پس از رویش در طول روز ۱۲ ساعته (۸/۴ برگ) بود (جدول ۲) و RLA نیز در طی مراحل انتهایی نمو گیاه بیشتر از مراحل اولیه نمو بود (داده‌ها نشان داده نشده است)، با وجود این ما معتقدیم که اثر برآورد شده طول روز بر RLA در جدول ۲ ممکن است کمتر از مقدار حقیقی باشد. نتیجه بررسی منابع علمی مرتبط با موضوع تحقیق نشان می‌دهد این برای اولین بار است که مؤثر بودن فتوپریود بر سرعت ظهور برگ تاج خروس گزارش می‌شود. هیوانگ و همکاران (Huang et al., 2000) گزارش نمودند که RLA تاج خروس ریشه قرمز تحت طول روزهای کوتاه (۱۲ ساعت و کمتر از آن) ۰/۲۶ و ۰/۲۷ برگ در روز و در شرایط طول روزهای بلند (۱۴ و ۱۶ ساعت) ۰/۳۱ و ۰/۵۷ برگ در روز بود. با وجود این در آزمایش ایشان، سرعت ظهور برگ در طول روز ۱۶ ساعته در طی یک زمان طولانی‌تری در مقایسه با طول روز کوتاه محاسبه شد، به همین دلیل اثر PPFD تجمعی و فتوپریود بر سرعت ظهور برگ با یکدیگر اختلاط پیدا کردند. گزارش تولناز

(Tollenaar, 1999) نیز حاکی از آن است که RLA ذرت تحت تاثیر فتوپریود قرار نگیرد.

اثر کیفیت نور بر سرعت ظهور برگ فقط تحت تیمار طول روز ۱۲ ساعته مشاهده شد، به گونه‌ای که در تیمار LL (PPFD کم و R:FR کم) سرعت ظهور برگ ۲۰٪ بیشتر از تیمار LH (PPFD کم و R:FR زیاد) بود (جدول ۲). تیمار R:FR کم در آزمایش طول روز ۱۲ ساعته اثر PPFD زیاد را خنثی کرد. در تحقیق حاضر تیمار LL رژیم نوری خاصی را شبیه سازی می‌کند که در زیر سایه انداز گیاه زراعی حاصل می‌شود، در حالی که تیمار LH نوعی تیمار سایه مصنوعی است، که در شرایط طبیعی یافت نمی‌شود. بنابراین واکنش تاج خروس ریشه قرمز به تیمارهای نوری ممکن است نتیجه نوعی سازگاری باشد. نتایج تحقیق این پژوهش نشان می‌دهد مطالعاتی که تحت شرایط بدون سایه (مانند تیمار LH) انجام می‌شوند ممکن است برای بررسی تداخل علف هرز - گیاه زراعی کاربردی نداشته باشند.

زمان ظهور آغازه زایشی، گلدهی و آغاز تشکیل بذر در تمام تیمارهای نوری در آزمایش طول روز ۱۶ ساعته در مقایسه با طول روز ۱۲ ساعته به تعویق افتاد (جدول ۳). این نتیجه قابل پیش بینی بود چرا که تاج خروس یک گونه روز کوتاه اختیاری یا FSD (Facultative short-day plant) است (Huang et al., 2000)، و در روزهای بلندتر (بیش از ۱۲ ساعت) مراحل نمو آن به تعویق می‌افتد. در هر دو آزمایش (طول روز ۱۲ و ۱۶ ساعته) زمان وقوع مراحل فنولوژیک یاد شده تحت تاثیر PPFD کم در مقایسه با PPFD زیاد دستخوش تأخیر شد (جدول ۳). با وجود این تفاوت بین تیمارهای نوری در طول روز ۱۶ ساعته آشکارتر بود. تیمار LH بیش از سایر تیمارهای تحت تاثیر افزایش طول روز واقع شد. به طور مثال مراحل فنولوژیک ظهور آغازه زایشی، گلدهی و آغاز تشکیل بذر در بوته‌های تاج خروس رشد یافته تحت تیمار نوری LH در طول روز ۱۶ ساعته، در مقایسه با طول روز ۱۲ ساعت به ترتیب ۱۳/۳، ۱۷ و ۱۶/۷ روز دیرتر حادث شد. بروز همین مراحل فنولوژیک در تیمار نوری HH تحت شرایط طول روز ۱۶ ساعت به ترتیب ۷، ۹/۳ و

۹/۷ روز با تأخیر همراه بود. علاوه بر PPFD کم، نسبت به R:FR زیاد نیز مرحله ظهور آغازه زایشی تحت طول روز ۱۲ ساعت را دو روز و در طول روز ۱۶ ساعت، ۶/۳ روز به تعویق انداخت.

تأثیر نسبت R:FR بر آغاز گلدهی و آغاز تشکیل بذر کمتر مشخص بود. تحت طول روز ۱۲ ساعت ظهور آغازه زایشی صرف نظر از نوع تیمار نوری در یک مرحله مشابه (۴/۵ برگگی) حادث شد، در حالی که تحت طول روز ۱۶ ساعت ظهور آغازه زایشی در تیمارهای HH و LL در مرحله ۱۰/۴ برگگی و در تیمار LH در مرحله ۱۴/۳ برگگی (برگ ۳/۳ = $LSD_{0.05}$) واقع شد (داده‌ها نشان داده نشده است). تعداد کل برگ‌ها تحت تاثیر تیمار نوری قرار نگیرد (جدول ۴). گزارش تولنار (Tollenaar, 1999) نیز نشان داد که ظهور گل تاجی و تعداد کل برگ‌های ظاهر شده در ذرت تحت تاثیر سطوح شدت تشعشع PPFD قرار نرفته است.

مورفولوژی

در حالتی که نسبت R:FR بزرگ بود بوته‌های تاج خروس در تیمار PPFD زیاد نسبت به بوته‌های رشد یافته تحت تاثیر PPFD کم، بلندتر بودند (جدول ۴). اما در مقایسه با تیمارهای PPFD کم (HH, LL) در تیماری که R:FR کوچک بود بوته‌های تاج خروس بلندتر بودند و ارتفاع بوته در تیمار R:FR کوچک تفاوت معنی داری با بوته‌های رشد یافته تحت شرایط PPFD زیاد نداشت (جدول ۴). بنابراین ارتفاع یک بوته تاج خروس تحت تاثیر دو عامل: میزان PPFD و نسبت R:FR قرار گرفت. در شرایط طول روز ۱۲ و ۱۶ ساعت روند مشابهی در این خصوص مشاهده شد. مواردی که اثرات PPFD و R:FR بر ارتفاع بوته را مورد بررسی قرار داده و نتایج این بخش از تحقیق را تأیید می‌کنند در منابع علمی یافت می‌شود، اگرچه طویل شدن گیاه معمولاً R:FR کوچک نسبت داده شده است (Smith and Whitelam, 1997; Morgan and Smith, 1976; Morgan et al., 1983; Kasperbauer and Karlen, 1974).

در تحقیق مک لاک لان و همکاران (McLachlan et al., 1993b) که در آن بوته‌های تاج خروس

خشک در تمام سه نمونه برداری مشابه بود. الگوی تأثیر پذیری وزن خشک قسمت‌های مختلف گیاه از PPFD مشابه وزن خشک کل تاج خروس بود (داده‌ها نشان داده نشده است). مک لاک لان و همکاران (McLachlan et al., 1993b) گزارش نمودند که در اثر کاهش PPFD در زیر سایه اندازه ذرت کل وزن خشک تاج خروس کاهش یافت. نسبت R:FR بر تجمع وزن خشک کل هیچ یک از نمونه برداری‌ها تأثیر نداشت. با وجود این تعجب آور بود که معلوم شد وزن خشک بوته‌ها در تیمار LL در زمان روز پس از سبز شدن (DAF) ۲۴ و طول روز ۱۲ ساعت دو برابر بیشتر از وزن خشک بوته‌های تاج خروس در تیمار LH بود (۰/۰۷۲ / P-Valuc۰) (شکل ۱).

اگرچه مقدار PPFD (جدول ۱) و سطح برگ در دو تیمار مزبور مشابه بودند.

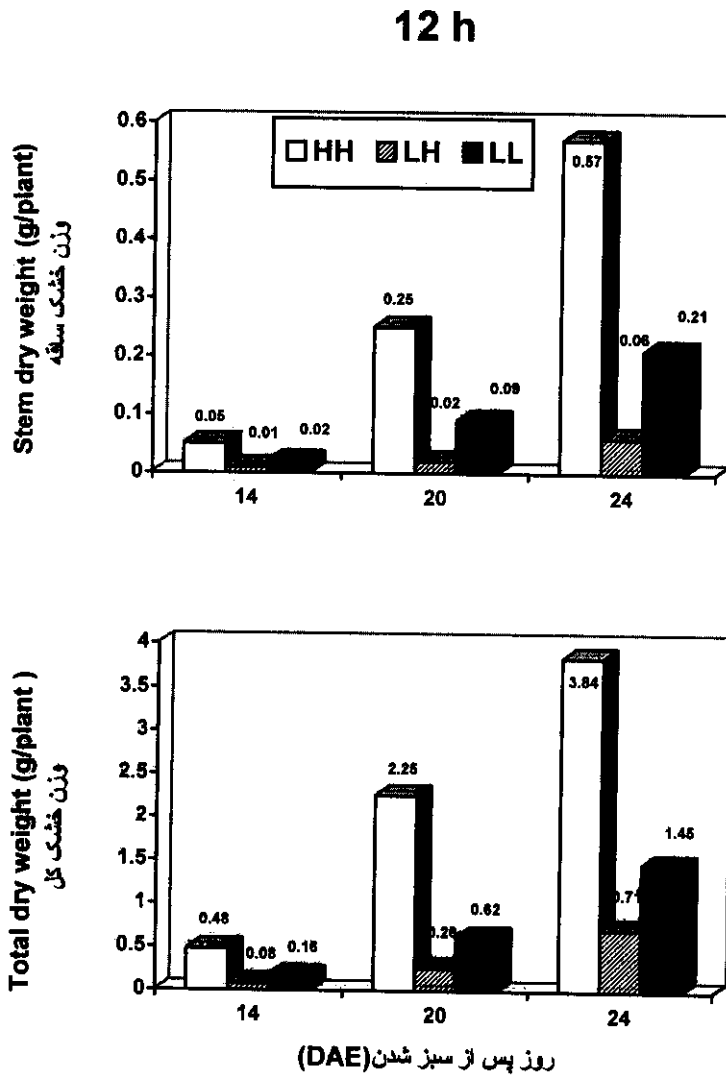
بر اساس گزارش‌های مختلف در بررسی منابع، پیشگویی واکنش تجمع ماده خشک تاج خروس به تیمارهای R:FR دشوار است. به طور مثال وزن خشک گیاه *Eichhornia crassipes* (Methy et al., 1990) و *Impatiens capensis* (Schmitt and Wulff, 1993) تحت تأثیر نسبت R:FR قرار نگرفت، هم‌چنین بالار و همکاران (Ballar et al., 1991) با اعمال تیمارهای مختلف R:FR بر تک بوته‌های تاج خروس (*Amaranthus quitensis*) تفاوتی در وزن خشک مشاهده نکردند. با وجود این گزارش استوفر و هابر (Stuerer and Huber, 1998) حاکی از آن است که وزن خشک دو گونه از جنس *Potentilla* در تیمار سایه شدید (RFR کوچک) بیشتر از وزن خشک آن در تیمار سایه طبیعی (RFR زیاد) بود. به طور مشابه، هنگامی که تیمار کیفیت نور بر تمام سایه اندازه (*Amaranthus quitensis*) اعمال شد، بوته‌هایی که در R:FR کم رشد کرده بودند در مقایسه با بوته‌های رشد کرده در R:FR زیاد، وزن خشک بیشتری تولید کرده و به طور معنی‌داری سنگین‌تر بودند (Ballare et al., 1991). در مورد اخیر تفاوت در وزن خشک به داشتن ساقه (مخزن) بزرگتر در بوته‌های رشد یافته در R:FR کوچک نسبت داده شده است. ایشان اظهار داشته‌اند که وجود مخزن بزرگتر از طریق یک مکانیسم پس‌خور (Feed back) فتوسنتز بیشتر

ریشه قرمز در زیر سایه اندازه کانوپی رشد یافته بودند ارتفاع بوته با مقدار PPFD عبود کرده از ذرت مرتبط بود. بوته‌هایی که در سایه بیشتر (عبور کمتر PPFD) رشد کرده بودند در اکثر موارد کوتاه‌تر از بوته‌هایی بودند که خارج از سایه اندازه ذرت رشد یافته بودند. در مقابل بگونیا و همکاران (Begonia et al., 1988) به افزایش قابل توجه ارتفاع سویا همگام با کاهش مقدار PPFD و ثبات R:FR اشاره کرده‌اند. نتایج تحقیق حاضر نشان داد که ارتفاع بوته تاج خروس نتیجه برهمکنش PPFD و R:FR می‌باشد. تعیین این که آیا این اثرات متقابل در سطوح مختلف PPFD تغییر می‌کند یا خیر نیازمند مطالعه بیشتر می‌باشد.

علاوه بر ارتفاع بوته، چیرگی انتهایی و کاهش شاخه دهی در دو لپه‌ای‌ها یکی دیگر از ویژگی‌هایی است که شدیداً تحت تأثیر کاهش نسبت R:FR قرار می‌گیرد (Smith and Whitlam, 1997). در پژوهش حاضر تعداد شاخه‌های فرعی بیش از نسبت R:FR تحت تأثیر PPFD قرار گرفت. در شرایط زیاد تعداد شاخه‌های فرعی در بوته‌های تاج خروس نسبت به تیمار PPFD کم در هر دو تیمار طول روز بیشتر بود، در حالی که بین تیمارها نسبت R:FR از نظر تعداد شاخه‌های فرعی تفاوتی مشاهده نشد (جدول ۴). کاهش شاخه دهی در تاج خروس‌های رشد یافته در زیر سایه اندازه ذرت به محدودیت نوری (کاهش PPFD) تحمیل شده بر گیاهچه‌های تاج خروس نسبت داده شده است (McLachlan et al., 1993b). شایان توجه است که در تحقیق اخیر نسبت R:FR اعمال شده بر بوته‌های تاج خروس نیز کاهش یافت و واکنش تعداد شاخه‌های فرعی به تیمار نوری احتمالاً نتیجه اثرات مختلف PPFD و R:FR می‌باشد. بگونیا و همکاران (Begonia et al., 1988) گزارش نموده‌اند که در تیمار PPFD کم و R:FR کم در سویا نمو جوانه‌های محوری و تبدیل آن‌ها به شاخه‌های فرعی مستقل از یکدیگر کاهش یافتند.

تجمع بیوماس و اختصاص ماده خشک

افزایش کمیت نور از ۱۸۰ به ۵۵۰ ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$) منجر به افزایش کل تجمع ماده خشک در هر دو تیمار طول روز گردید (شکل ۱ و جدول ۵). اثر PPFD بر تجمع ماده



شکل ۱- اثر PPF و نسبت R:FR بر وزن خشک کل و ساقه تاج خروس ریشه قرمز در طول روزهای ۱۲ و ۱۶ ساعت. تجزیه آماری داده‌ها در جدول ۵ ارائه شده است.

Fig. 1. Effect of PPF and R:FR ratio on stem and total dry weight of redroot pigweed under 12- and 16-h day lengths. (Statistical analysis is provided in table 5).

جدول ۱- ویژگی‌های منبع نور در اتاقک‌های رشد

Table 1. Characteristics of light source in growth cabinets

ترکیب لامپ‌ها (نیمار نوری) Lamp combination (Treatment)	PPFD $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{S}^{-1}$	توزیع طیف نوری (nm)			R:FR*
		Spectral distribution (% PPFD)			
		400-500	500-600	600-700	
۱۲ عدد لامپ از نوع Vita-Lite به علاوه ۱۲ عدد لامپ آفتابی ۱۰۰ وات (HH) 12x Vita-Lite Duro-Test plus 12x100 W. incandescent bulbs (HH)	550	20	39	41	1.4
۴ عدد لامپ از نوع Sylvania Cool White به علاوه ۱۲ عدد لامپ آفتابی ۴۰ وات (LH) 4x Sylvania Cool White plus 12x40 W. incandescent bulbs (LH)	180	18	49	33	1.4
۴ عدد لامپ مهتابی Vita-Lite به علاوه ۱۲ عدد لامپ آفتابی ۱۰۰ وات (LL) 4x Vita-Lite Duro-Test plus 12x100 W. incandescent bulbs (LL)	180	15	35	50	0.8

* مقادیر نورهای R و FR به ترتیب در طول موج‌های ۶۳۵ ± ۵ و ۷۳۵ ± ۵ نانومتر اندازه‌گیری شد.

* The R and FR values are measured at 645 ± 5 nm and 735 ± 5 nm, respectively.

جدول ۲- اثرات PPFD و نسبت R:FR بر سرعت ظهور برگ تاج خروس در طول روز ۱۲ و ۱۶ ساعت

Table 2. Effects of PPFD and R:FR ratio on the leaf appearance (leaf/day) of redroot pigweed under 12-

and 16h day length

نیمار Treatment	سرعت ظهور برگ (تعداد برگ در روز) Rate of leaf appearance (leaf/day)					
	12 h		16 h			
	20	R ²	15	R ²	36	R ²
	DAE		DAE		DAE	
HH	0.48ab	0.99	0.55a	0.98	0.80a	0.98
LH	0.36c	0.98	0.43b	0.99	0.63b	0.98
LL	0.43b	0.99	0.48ab	0.99	0.67b	0.98
Mean (LH and LL)	0.40		0.46		0.65	
	تعداد برگ Leaf number					
HH	8.7a		7.6a		24.8a	
LH	7.4b		6.2a		21.5a	
LL	8.4ab		6.7a		23.0a	
1,SD _{0.05}	1.1		1.4		3.7	

ضرایب رگرسیونی دارای حروف مشابه در هر ستون، مطابق آزمون استیوونت - نیومن - کیول در سطح $\alpha = 0.05$ تفاوت معنی‌دار ندارند.

Regression coefficients within a column followed by the same letter are not significantly different according to student-newman-Keuls test at $\alpha=0.05$.

جذب طول موج‌های ۶۰۰-۵۰۰ نانومتر برای یک برگ بالغ ذرت (۰/۷) نسبت به یک برگ جوان (۰/۵) بیشتر بود.

در آزمایش ۱۲ ساعت طول روز، نسبت اندام هوایی به ریشه (Shoot:Root) تحت تاثیر تیمارهای کمیت / کیفیت نور واقع نشد (جدول ۶). این در حالی است که نسبت اندام هوایی به ریشه یک بوته ذرت به طور مثبت تحت تاثیر افزایش PPFD قرار گرفت (Tollenaar, 1999). نتایج تحقیق کاسپر باور و کارلن (Kasperbauer and Karlen, 1994) نشان داد که وقتی نسبت R:FR در نور تاییده بر برگ‌های ذرت افزایش یافت، نسبت اندام هوایی به ریشه دچار کاستی شد. با وجود این، در تیمار طول روز ۱۶ ساعت این نسبت در بوته‌های تیمار HH در تمام نمونه برداری‌ها کوچکتر از مقدار نظیر آن در بوته‌های تیمار LH و LL بود (جدول ۶). نسبت R:FR در طول روز ۱۶ ساعت تأثیری بر هدایت یا جهت‌گیری ماده خشک تاج خروس به سمت اندام هوایی و ریشه نداشت. با این همه ممکن است اثر کمیت و کیفیت نور بر اختصاص ماده خشک تاج خروس بین اندام‌هایی و ریشه تحت طول روز ۱۶ ساعت با مرحله نمو گیاه اختلاط یافته باشد، چرا که بوته‌های تاج خروس در تیمارهای مختلف نوری هنگام برداشت در مرحله مشابهی از نمو نبودند (به طور مثال پس از فرا رسیدن مرحله ظهور آغازه زایشی در تیمار HH، بقیه تیمارها با ۱۰ روز اختلاف به این مرحله رسیدند). تحقیقات نشان داده است که اختصاص ماده خشک بین ریشه و اندام هوایی در ذرت با توجه به مرحله نمو گیاه شدیداً دستخوش تغییر می‌شود (Tollenaar, 1989).

وزن ویژه برگ (مقدار بافت فتوسنتزی در واحد سطح برگ) معیاری از بلوغ گیاه و تأثیر میزان PPFD در هر دو طول روز مورد آزمایش بود (جدول ۶). در داخل هر یک از تیمارهای طول روز، بوته‌هایی که در تیمار نوری HH رشد یافته بودند در مقایسه با تیمارهای HH و LL در تمام نمونه‌برداری‌ها وزن ویژه برگ بیشتری داشتند. نسبت R:FR نیز تأثیری بر وزن ویژه برگ نداشت. این در حالیست که در ذرت وزن ویژه برگ شدیداً از میزان PPFD دریافتی تأثیر می‌پذیرد (Tollenaar, 1999) ولی نسبت R:FR تأثیر چندانی بر آن ندارد (Kasperbauer and Karlen, 1994). علاوه بر این

برگ‌ها را برانگیخته است (برای دسترسی به منابع بیشتر به مأخذ Ballere et al, 1991 مراجعه کنید). در تحقیق حاضر نیز مشاهده شد که وزن خشک ساقه در تیمار LL نسبت به LH در زمان ۲۴ DAE در طول روز ۱۲ ساعته، ۳/۵ برابر بیشتر بود. احتمال فتوسنتز بیشتر ساقه در تیمار LL را نباید از نظر دور داشت زیرا ساقه بوته‌های تاج خروس در این تیمار واجد بافت‌های فتوسنتزی بودند. در این حالت مساحت ساقه بوته‌های بلندتر بیشتر بود و وقتی با سطح برگ جمع شود ممکن است مقدار فتوسنتز کل در بوته‌های رشد یافته در تیمار LL را افزایش دهد. علاوه بر این ممکن است توزیع طول موج‌های مختلف طیف مرئی در هر یک از سطوح PPFD نیز در اختلاف وزن خشک کل در تیمارهای LH و LL سهمیم باشد. برای مثال، ۵۰٪ PPFD در تیمار LH در محدوده نور سبز (۶۰۰-۷۰۰nm) در حالی که ۵۰٪ PPFD در تیمار LL در محدوده نور قرمز (۶۰۰-۷۰۰nm) قرار داشت (جدول ۱). ایرل و تولنار (Earl and Tollenaar, 1997) نشان دادند که میزان جذب PPFD برای یک برگ ذرت در محدوده طول موج ۶۰۰-۵۰۰ نانومتر در مقایسه با جذب طول موج‌های ناحیه ۴۰۰-۵۰۰ و ۶۰۰-۷۰۰ نانومتر شدیداً کاهش می‌یابد. با فرض مشابه بودن الگوی جذب نور برگ‌های تاج خروس و ذرت می‌توان تجمع کمتر ماده خشک در تیمار LH نسبت به تیمار LL را تا اندازه‌ای به کاهش جذب PPFD توسط برگ‌ها در تیمار LH نسبت داد.

کاهش تفاوت در وزن خشک کل بین تیمارهای LL و LH در طول روز ۱۶ ساعت نسبت به طول روز ۱۲ ساعت (شکل ۱) را می‌توان به طولانی‌تر بودن دوره تجمع ماده خشک (۳۶ در مقابل ۲۴ روز پس از سبز شدن) نسبت داد. هم‌چنین این احتمال وجود دارد که میزان جذب نور در محدوده ۶۰۰-۵۰۰ نانومتر توسط برگ‌ها در تیمار LH در طول زمان به دلیل سن برگ‌ها بهبود یافته باشد (به طور مثال برگ‌های تاج خروس در آزمایش طول روز ۱۶ ساعت (۳۶ DAE) سن‌تر از برگ‌های تیمار طول روز ۱۲ ساعت (۲۴ DAE) بودند) که در نتیجه از نظر فتوسنتز کارآمدتر ظاهر شدند. چنان که ایرل و تولنار (Earl and Tollenaar, 1997) گزارش کردند

جدول ۳- تأثیر PPFDF و نسبت R:FR بر زمان بروز مراحل نمو زایشی تاج خروس

Table 3. PPFDF and R:FR ratio effects on time (DAE) from seeding emergence to initiation of development stages of redroot pigweed under 12- and 16-h day length

طول روز Day length	تیمار Treatment	سبز شدن تا ظهور آغازه زایشی Emergence floral primordium initiation	سبز شدن تا آغاز گلدهی Emergence flowering initiation	سبز شدن تا آغاز تشکیل بذر Emergence-seed set initiation
12h	HH	11.0a	18.0a	23.0a
12h	LH	14.0c	20.3c	24.3b
12h	LL	12.0b	19.0b	24.0b
	LSD _{0.05}	0.0	0.7	0.7
16h	HH	18.0a	27.3a	32.7a
16h	LH	27.3c	37.3b	41.0b
16h	LL	21.0b	34.7b	38.7b
	LSD _{0.05}	0.8	2.7	2.4

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون، در سطح $\alpha=0.05$ تفاوت معنی داری ندارند.

Means within a column followed by the same letters are not significantly different at $\alpha=0.05$

جدول ۴- تعداد نهایی برگ، سطح برگ (متر مربع در بوته)، ارتفاع (سانتیمتر) و تعداد شاخه فرعی تاج خروس تحت شرایط مختلف PPFDF و R:FR در طول روزهای ۱۲ و ۱۶ ساعته

Table 4. Final leaf number, leaf area ($m^2 plant^{-1}$), height (cm) and branch number of pigweed plants under various PPFDF and R:FR treatments under the 12- and 16-h day lengths at last sampling time

طول روز Day length	تیمار Treatment	تعداد نهایی برگ نهایی Final leaf number	ارتفاع Height	تعداد شاخه فرعی Branch number
12h	HH	8.7a(0.3)	17.6a(1.8)	4.8a(0.3)
	LH	9.2a(0.7)	9.7b(2.3)	2.5b(1.1)
	LL	8.7a(0.7)	22.3a(4.7)	3.1b(0.5)
	Contrast	P-value		
	PPFDF effect:	0.252	0.512	0.011
	HHvs(LH+LL)/2			
16h	HH	24.5a(3.7)	42.6a(8.0)	11.6a(2.7)
	LH	24.0a(1.8)	28.0b(2.4)	9.6ab(1.7)
	LL	24.5a(2.2)	52.5a(0.9)	9.2b(0.9)
	Contrast	P-value		
	PPFDF effect:	0.780	0.499	0.042
	HHvs(LH+LL)/2			

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ستون و تیمار طول روز، در سطح $\alpha=0.05$ تفاوت معنی داری ندارند.

Means within a column followed by the same letters are not significantly different at $\alpha=0.05$.

جدول ۵- خلاصه جدول مقایسه میانگین‌های تجمع و اختصاص ماده خشک تاج خروس در تیمارهای نوری مختلف

Table 5. Summary of mean comparisons for dry matter accumulation and partitioning of pigweed grown under different light treatments

طول روز Day length	اندام گیاهی Plant part	زمان نمونه برداری Sampling time (DAE)	تیمار Treatment			احتمال معنی‌دار بودن مقایسه متعامد Contrast (P-value)
			HH	LH	LL	HHvsAvg (LH+LL)
12h	ساقه Stem	14	a	b	b	0.016
		20	a	b	b	0.001
		24	a	c	b	0.001
	کل Total	14	a	b	b	0.003
		20	a	b	b	0.001
		24	a	b	b	0.001
16h	ساقه Stem	18	a	b	ab	0.032
		28	a	b	ab	0.012
		38	a	b	ab	0.053
	کل Total	18	a	b	ab	0.033
		28	a	b	b	0.003
		38	a	b	ab	0.024

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ردیف، در سطح $\alpha = 0.05$ تفاوت معنی‌داری ندارند.

Means within a row followed by the same letters are not significantly different at $\alpha=0.05$.

جدول ۶- وزن ویژه برگ (گرم بر متر مربع) و نسبت تاج به ریشه (گرم بر گرم) تاج خروس در تیمارهای نوری مختلف

Table 6. Specific leaf weight (gm^{-2}) and shoot:root ratio (gg^{-1}) of pigweed plants grown under different light treatments

طول روز Day Length	زمان نمونه برداری Sampling time (DAE)	وزن ویژه برگ Specific leaf weight			نسبت تاج به ریشه Shoot:root ratio		
		HH	LH	LL	HH	LH	LL
12h	14	38.7a	20.8b	21.0b	1.38a	1.24a	1.12a
	20	47.4a	22.8b	30.6b	1.60a	2.37a	2.39a
	24	56.4a	26.9c	38.6b	1.97a	1.98a	1.89a
16h	18	49.6a	25.4b	25.2b	1.71b	2.55a	2.59a
	28	66.8a	30.1b	31.9b	1.38b	2.07a	2.13a
	38	96.0a	44.4b	49.8b	1.58b	2.23a	2.43a

میانگین‌های دارای حروف مشترک در هر ردیف و صفت در سطح $\alpha = 0.05$ تفاوت معنی‌داری ندارند.

Means within a row and parameter followed by the same letters are not significantly different at $\alpha=0.05$.

برگ، تعداد کل برگ‌های ظاهر شده، ظهور آغازه زایشی، و گلدهی و تشکیل بذر) و ارتفاع بوته تحت تأثیر PPF و R:FR واقع شدند. به استثنای هدایت ماده خشک به ساقه، تجمع و اختصاص ماده خشک فقط از PPF دریافتی تأثیر پذیرفتند. به این ترتیب در مطالعاتی که به منظور کمی نمودن مکانیسم‌های فیزیولوژیک مؤثر در تداخل علف هرز - گیاه زراعی انجام می‌شود، می‌بایست اثرات کمیت نور و کیفیت تشعشع بر فنولوژی تاج خروس هر دو مورد توجه قرار گیرند.

مشخص شده است که واکنش یک گیاه به R:FR از نظر اختصاص ماده خشک می‌تواند از گونه‌ای به گونه دیگر متفاوت باشد (Ballare and Casal, 2000).

نتیجه گیری کلی

نتایج این تحقیق نشان داد که رشد و نمو تاج خروس ریشه قرمز تحت تأثیر کمیت PPF و کیفیت R:FR نور رسیده به گیاه قرار می‌گیرد. شاخص‌های عمده نمو (مانند سرعت ظهور

References

- Ballare, C. L., and J. J. Casal 2000. Light signals perceived crop and weed plants. *Field Crops Research* **67**:149-160.
- Ballare, C. G., A. L. Scopel and R. A. Sanchez 1991. On the opportunity cost of the photosynthate invested in elongation reactions mediated by phytochrome. *Oecologia* **86**:561-567.
- Begonia, G. B., R. J. Aldrich and C. J. Nelson 1988. Effects of simulated shade on soybean photosyntheses, biomass partitioning and axillary bud development. *Photosynthetica* **22**:309-319.
- Cao, W., and D. N. Moss 1989. Daylength effect on leaf emergence and phyllochron on wheat and barley. *Crop Sci.* **29**:1018-1021.
- Cowan, P., S. E. Weaver and C. J. Swanton, 1998. Interference between pigweed (*Amaranthus spp.*), barnyardgrass (*Echinochloa crusgalli*), and soybean (*Glycine max*). *Weed Sci.* **46**:533-539.
- Dieleman, A., A. S. Hamill S. F. Weise and C. J. Swanton 1995. Empirical models of pigweed (*Amaranthus spp.*) interference in soybean (*Glycine max*). *Weed Sci.* **43**:612-618.
- Earl, H. J. and M. Tollenaar 1997. Maize leaf absorbance of photosynthetically active radiation and its estimation using a chlorophyll meter. *Crop Sci.* **37**:436-440.
- Horak, M. J. and T. M. Loughin 2000. Growth analysis of four *Amaranthus* species. *Weed Sci.* **48**:347-355.
- Huang, J. Z., A. Shrestha M. Tollenaar W. Deen H. Rahimian and C. J. Swanton 2000. Effects of photoperiod on the phenological development of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.). *Can. J. of Plant Sci.* **80**:929-938.
- Kaspervauer, M. J., and D. L. Karlen 1994. Plant spacing and reflected far-red light effects on phytochrome-regulated photosynthate allocation in corn seedlings. *Crop Sci.* **34**:1564-1569.
- Kenezovic, S. Z., S. F. Weise and C. J. Swanton 1994. Interference of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) in corn (*Zea mays*). *Weed Sci.* **42**:568-573.
- Methy, M., P. Alpert and J. Roy 1990 Effects of light quality and quantity on growth of the clonal plant *Eichhornia crassipes*. *Oecologia* **84**:265-271.
- McLachlan, S. M., C. L. Swanton S.F Weise and M. Tollenaar 1993a. Effect of Corn-induced shading and temperature in rate of leaf appearance in redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.). *Weed Sci.* **41**:590-593.

- McLachlan, S. M., M. Tollenaar C. L. Swanton and S. F. Weise 1993b. Effect of corn-induced shading on dry matter accumulation, distribution, and architecture of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*). Weed Sci. 41:568-573.
- Morgan, D. C., D. A. Rook I. J. Warrington and H. L. Turnbull 1983. Growth and development of *Pinus radiata* D. Don: the effect of light quality. Plant, Cell and Environment 6:691-701.
- Morgan, D. C. and Smoth H. 1976. Linear relationship between phytochrome photoequilibrium and growth in plants under simulated natural radiation. Nature 262:210-211.
- Rousseaux M. C., A. T. Hall and R. A. Sanchez 1999. Light environment, nitrogen content, and carbon balance of basal leaves of sunflower canopies. Crop Sci. 39:1093-110.0.
- Schmitt, J., and R. D. Wulff 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. Trends in Ecology and Evolution 8:47-51.
- Smith, H., and G. C. Whitelam 1997. The shade avoidance syndrome: multiple responses mediated by multiple phytochromes. Plant, Cell and Environment 20:840-844.
- Stuefer, J. F., and H. Huber 1998. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. Oecologia 117:1-8.
- Tollenaar, M., 1999. Duration of the grain-filling period in maize is not affected by photoperiod and incident PPFD during the vegetative phase. Field Crops Research 62:15-21.
- Tollenaar, M., 1989. Response of dry matter accumulation in maize to temperature. I. Dry matter partitioning. Crop Sci. 29:1239-1246.
- Weaver, S. E., 1984. Differential growth and competitive ability of *Amaranthus retroflexus*, *A. powellii* and *A. hybridus*. Can. J. of Plant Sci. 64:715-724.
- Weaver, S. E., and E. L. McWilliams 1980. The biology of Canadian weeds. 44. *Amaranthus retroflexus* L., *A. powellii* S. Wats. and *A. hybridus* L. Can. J. of Plant Sci.e 60:1215-1234.