مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی
جلد پنجم، شماره اول، نیمه اول ۹۱
۱-۱۷

تنش‌های محیطی در علوم زراعی
Environmental Stresses in Crop Sciences

واکنش عملکرد و اجزای عملکرد دانه گندم نان و ماکارونی به تنظیم‌کننده‌های رشد در شرایط تنش خشکی در مزرعه و گلخانه

هادی پیرسته انوشه[۱]، یحیی امام[۲*]

۱. دانشجوی دکتری، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز؛ ۲. استاد دانشکده کشاورزی، دانشگاه شیراز

تاریخ دریافت: ۹۰/۱۲/۲؛ تاریخ پذیرش: ۹۱/۷/۱۶

چکیده

یکی از راه های جبران کاهش عملکرد گندم در اثر تنش خشکی، به عنوان مهم‌ترین عامل محدودکننده عملکرد، می‌تواند کاربرد تنظیم کننده‌های رشد باشد. بدین منظور، تأثیر دو تنظیم کننده رشد سایکوسل و سالیسیلیک اسید بر عملکرد و اجزای عملکرد دانه دو رقم گندم روشن و یاواروس در شرایط متفاوت آبیاری (مطلوب، تنش ملایم و تنش شدید) در پژوهشی دو مرحله‌ای در مزرعه تحقیقاتی (آزمایش اسپلیت فاکتوریل بر پایه طرح بلوک‌های کامل تصادفی) و گلخانه تحقیقاتی (طرح کاملاً تصادفی) دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز در سال زراعی ۸۹-۱۳۸۸ مورد بررسی قرار گرفت. نتایج این مطالعه نشان داد که تنش خشکی موجب کاهش شدید طول سنبله، تعداد دانه در سنبلک، تعداد دانه و سنبلک در سنبله، عملکرد دانه، عملکرد بیولوژیک و شاخص برداشت گردید. بیشترین و کمترین اثر خشکی به ترتیب مربوط به عملکرد بیولوژیک و وزن هزار دانه بود. کاربرد تنظیم کننده‌های رشد سبب افزایش طول سنبله، اجزای سنبله، وزن هزار دانه و عملکرد دانه گردید. کاربرد سالیسیلیک اسید با افزایش، و سایکوسل با کاهش عملکرد بیولوژیک همراه بود. سایکوسل همچنین شاخص برداشت را افزایش داد. پاسخ عملکرد و اجزای عملکرد دانه به تنش خشکی و کاربرد سایکوسل و سالیسیلیک اسید در رقم روشن نسبت به یاواروس بیشتر بود. به نظر می‌رسد که رقم روشن دارای عملکرد دانه بیشتر و رقم یاواروس دارای مقاومت بیشتری به تنش خشکی بود. اگرچه تنش خشکی موجب کاهش اغلب اجزای عملکرد گندم شد، لیکن تنظیم‌کننده‌های رشد موجب جبران بخشی از کاهش عملکرد ناشی از خشکی گردیدند؛ بنابراین، این تنظیم‌کننده‌های رشد به ویژه سایکوسل برای استفاده در شرایط تنش خشکی قابل توصیه می‌باشند.

واژه‌های کلیدی: **سایکوسل، سالیسیلیک اسید، شاخص برداشت، سنبله گندم**

مقدمه

در بین غلات دانه‌ای، گندم (*Triticum* spp.) مهم‌ترین گیاه زراعی به شمار می‌رود و دارای گونه‌های متعددی است. اگرچه بیشترین سطح زیر کشت (۹۰ درصد) و بیشترین میزان تولید (۹۴ درصد تولید) مربوط به گندم نان (گونه *T. aestivum*) می‌باشد، لیکن، گندم ماکارونی (گونه *T. durum*) نیز دارای ارزش تجاری قابل توجهی است (Emam, 2011). خشکی همواره به عنوان مهم‌ترین عامل محدود کننده‌ی عملکرد دانه گندم شناخته می‌شود (Pessarakli, 2001). در مناطق خشک و نیمه خشک، گیاه گندم برای اینکه بتواند عملکرد مناسبی داشته باشد، بایستی بتواند دوره‌های کم آبی را در طول رشد خود تحمل کند (Gebbing et al., 1999). با وجود دستاوردهای مهم در جهت درک پاسخ‌های فیزیولوژیک و مولکولی گندم به کمبود آب، هنوز فاصله‌ی بزرگی بین عملکرد آن در شرایط مطلوب و شرایط تنش آبی وجود دارد (Luigi et al., 2008). لذا، نیاز به کاربرد روش‌های دیگری مانند استفاده از مواد تنظیم کننده رشد[۱] (PGR)، نظیر سایکوسل و سالیسیلیک اسید انکار ناپذیر به نظر می‌رسد.

سایکوسل در فرمولاسیون‌های گوناگون با نام تجاری سایکوسل و علامت اختصاری CCC و با نام شیمیایی تری متیل آمونیوم کلراید شناخته می‌شود (Cartwright and Waddington, 1982). سایکوسل به شکل کریستال و

[1] . Plant Growth Regulator

نگارنده پاسخگو: یحیی امام. آدرس: شیراز- دانشگاه شیراز- دانشکده کشاورزی. پست الکترونیک: Yaemam@shirazu.ac.ir

Archive of SID
www.SID.ir

قابل حل در آب بوده و از آن به عنوان تنظیم کننده رشد گیاهی استفاده می‌شود (Humphries, 1968). این ماده پیش‌تر برای کنترل خوابیدگی در گندم مورد استفاده قرار می‌گرفت، ولی امروزه با اصلاح ارقام نیمه پاکوتاه گندم، که نسبت به خوابیدگی مقاوم هستند، کاربرد آن‌ها بیشتر از نظر تنظیم‌کنندگی رشد دارای اهمیت است (Emam, 2011). هنگامی که هیچ خوابیدگی رخ نمی‌دهد، سایکوسل باز هم محصول گندم را افزایش می‌دهد؛ این تأثیر، با توجه به زمان کاربرد، به علت افزایش تعداد سنبله‌ها، تعداد سنبلک‌ها در سنبله، و یا به دلیل افزایش تعداد پنجه‌های بارور در هر بوته می‌باشد (Ma and Smith, 1991). افزایش عملکرد دانه در اثر کاربرد سایکوسل توسط بسیاری از پژوهشگران در غلات مختلفی مانند گندم (Rajala, 2003; Dahmer et al., 2007; Shekoofa and Emam, 2008)، جو (Ma and Smith, 1991; Emam and Karimi, 1996)، برنج (Akinrinde, 2006) و یولاف (Rajala and sainio, 2001) گزارش شده است. همچنین سایکوسل می‌تواند موجب افزایش تعداد دانه در بوته (با افزایش تعداد سنبلچه‌ها و گلچه‌ها در سنبله) گردد (Ma and Smith, 1991). گزارش پژوهشگران حاکی از آن است که سایکوسل می‌تواند مقاومت به خشکی را در یولاف (Rajala, 2004) و جو (Emam and Dastfal, 1997) افزایش دهد.

سالیسیلیک اسید، دیگر تنظیم کننده رشد، به طور گسترده‌ای در سنتز مواد آلی و اعمال گیاهی به عنوان یک هورمون کاربرد دارد، که از متابولیسم سالیسین[1] مشتق شده است و از آمینواسید فنیل آلانین تولید می‌شود (Hayat and Ahmad, 2007). بیشتر اوقات ترکیبات سالیسیلیک اسید شامل ترکیبات گلوکوزیدی هستند، همچنین ترکیبات سالیسیلیک اسید به صورت متیل سالیسیلات در برگ‌های بلوط، شبدر قرمز و تنباکو یافت شده است (Yalpani et al., 1992). سالیسیلیک اسید تحت تأثیر فاکتورهای غیر زنده‌ی نامطلوب، در بافت‌های گیاهی تجمع می‌یابد و در افزایش مقاومت گیاه به تنش‌های محیطی شرکت می‌کند (Kaydan et al., 2006). همچنین کاربرد بیرونی آن برای افزایش مقاومت گیاهان در برابر اثرات تنش زنده و غیر زنده‌ی ناسازگار استفاده شده است (Abdou et al., 2001; Hussein et al., 2007). محدودیت منابع آب در کشور نویسندگان را بر آن داشت تا در پژوهشی تأثیر دو تنظیم کننده رشد سالیسیلیک اسید و سایکوسل را بر عملکرد و اجزای عملکرد دو رقم گندم نان روشن (*T. aestivum* L. cv. Roshan) و گندم ماکارونی رقم یاواروس (*T. durum* L. cv. Yavarous) در شرایط متفاوت آبیاری ارزیابی و مقایسه کنند.

مواد و روش‌ها

پژوهش حاضر در سال زراعی ۸۹-۱۳۸۸ در مزرعه پژوهشی دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز در منطقه باجگاه، واقع در ۱۲ کیلومتری شمال غربی شیراز با عرض جغرافیایی ′۴۶ °۵۲ شرقی، طول جغرافیایی ′۷ °۲۹ شمالی و ارتفاع ۱۸۱۰ متر از سطح دریا، طراحی و اجرا شد. این پژوهش به صورت آزمایش اسپلیت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار به اجرا درآمد. پیش از اجرای آزمایش و برای اطلاع از وضعیت فیزیکوشیمیایی خاک، اقدام به نمونه برداری مرکب از خاک مزرعه (بافت رسی شنی) از عمق صفر تا سی سانتی‌متری شد (جدول ۱). علاوه بر انجام پژوهش مزرعه‌ای، یک آزمایش گلخانه‌ای در قالب طرح کاملاً تصادفی به منظور بررسی دقیق‌تر تیمارها در محیط کنترل شده و مقایسه نتایج گلخانه‌ای با مزرعه‌ای، نیز طراحی و اجرا شد.

تیمارها شامل فاکتور اول رژیم آبیاری {آبیاری مطلوب، اعمال تنش ملایم و شدید}، فاکتور دوم ارقام گندم {گندم نان (*T. aestivum* L.) رقم روشن و گندم ماکارونی (*T. durum* L.) رقم یاواروس (جدول ۲)}، و فاکتور سوم کاربرد تنظیم کننده رشد {عدم کاربرد تنظیم کننده (شاهد)، کاربرد شاخساره‌ای سایکوسل (غلظت ۲/۵ گرم در لیتر) و سالیسیلیک اسید (غلظت ۷ میلی مولار)} بودند. تیمار رژیم آبیاری در مزرعه به صورت آبیاری در حد ظرفیت مزرعه[2] (FC) تا زمان رسیدن فیزیولوژیک (بدون تنش به عنوان شاهد)، قطع آبیاری در مرحله برجستگی دوگانه تا پایان فصل رشد (به عنوان تنش شدید) و قطع آبیاری در مرحله گلدهی تا پایان فصل رشد (به عنوان تنش ملایم) و در گلخانه به صورت آبیاری در حد ظرفیت مزرعه (بدون تنش به عنوان شاهد)، ۷۵٪ ظرفیت مزرعه (به

[1]. Salicin
[2]. Field Capacity

Archive of SID

www.SID.ir

عنوان تنش ملایم) و ۵۰٪ ظرفیت مزرعه (به عنوان تنش شدید) اعمال شد. آبیاری با شیلنگ انجام و حجم آبیاری با استفاده از کنتور اندازه‌گیری شد. حجم آبیاری و میزان بارش در جدول ۳ آمده است.

جدول ۱ .ویژگی‌های فیزیکوشیمیایی خاک مورد استفاده در آزمایش در عمق صفر تا ۳۰ سانتیمتری

Table1. Physical and chemical characteristics of soil used for the experiment.

هدایت الکتریکی EC ($dS.m^{-1}$)	رس Clay (%)	سیلت Silt (%)	شن Sand (%)	نیتروژن کل N (%)	کربن آلی OC (%)	فسفر P ($mg.kg^{-1}$)	پتاسیم K ($mg.kg^{-1}$)	اسیدیته pH
0.97	39	40	21	0.14	1.06	21.5	561	7.8

جدول ۲. ویژگی‌های زراعی گندم رقم‌های روشن و یاواروس

Table2. Description of the cultivars used for the experiment.

ویژگی Character	(Cultivar) رقم Roshan روشن	Yavarous یاواروس
سال معرفی Year of release	۱۳۳۷ 1958	۱۳۷۵ 1996
منشاء Origin	اصفهان Isfahan	مرکز بین‌المللی سیمیت CIMMYT
ارتفاع Height	استاندارد Normal	نیمه پاکوتاه Semi-dewarf
رسیدگی Maturity	نیمه زودرس Semi-early maturity	دیررس Late-maturity
عادت رشدی Growth habit	مناطق کمی گرم و معتدله سردسیر A little warm and cold temperate regions	گرم و معتدل Warm and temperate

جدول ۳. حجم آب آبیاری در تیمارهای مختلف رژیم آبیاری و مقدار بارش در آزمایش مزرعه ای

Table3. Irrigation water in different water regimes and amount of precipitation in the field experiment.

رژیم آبیاری Water regime	بارش Precipitation (mm)	حجم آب آبیاری Irrigation Water Applied (mm)	بارش+آبیاری Irrigation+ Precipitation (mm)
بدون تنش Non-drought stress	285.4	417.92	703.32
تنش ملایم Moderate drought stress	285.4	357.52	642.92
تنش شدید Severe drought stress	285.4	209.2	494.6

پیش از شروع آزمایش در پاییز، خاک‌ورزی در آزمایش مزرعه‌ای شامل شخم عمیق، دو بار دیسک عمود برهم و لولر بود. قبل از کاشت همه کود فسفره به صورت سوپرفسفات تریپل به میزان ۱۱۰ کیلوگرم در هکتار و یک سوم کود نیتروژن‌دار مورد نیاز به میزان ۵۰ کیلوگرم در هکتار به صورت اوره به خاک اضافه گردید. مابقی کود اوره در مراحل ساقه رفتن و گلدهی هر کدام به میزان ۵۰ کیلوگرم در هکتار اضافه شد. کاشت کرت‌های آزمایشی با

Archive of SID

www.SID.ir

تراکم ۲۵۰ بوته در متر مربع با دست در تاریخ ۱۸ آبان ماه ۱۳۸۸ صورت گرفت. کرت‌های اصلی به رژیم آبیاری و کرت‌های فرعی به تلفیق فاکتورهای نوع تنظیم کننده رشد و رقم گندم اختصاص یافت. مساحت هر کرت آزمایشی ۶ مترمربع (۲×۳ متر)، و شامل ۳ پشته و ۶ ردیف کاشت بود. کرت‌های آزمایشی بلافاصله پس از کاشت آبیاری شدند. میزان آبیاری هر کرت، با استفاده از کنتور تعیین گردید. کنترل علف‌های هرز به صورت وجین دستی و استفاده از علفکش‌های 2,4-D (۲/۵ لیتر در هکتار) و گرانستار (۲۵ گرم در هکتار) در طول فصل انجام شد.

در آزمایش گلخانه‌ای در مهرماه ۱۳۸۹، ۷۲ گلدان پلاستیکی ۵ لیتری (قطر ۲۵ سانتیمتر) با خاک مزرعه پژوهشی دانشگاه شیراز، پر گردید. میزان آبیاری بر اساس روش سلول فشاری و تعیین درصد رطوبت وزنی مشخص گردید. بر این اساس میزان FC برای خاک مورد استفاده، ۲۲/۳ درصد به دست آمد. برای ایجاد درصدهای مختلف از FC و اعمال تنش خشکی از توزین مداوم گلدان‌ها در هر نوبت آبیاری و محاسبه مقدار آب مورد نیاز تا سطح تیمار مربوطه استفاده شد. کاشت به صورت ۷ بوته در گلدان با دست صورت گرفت که بعد از استقرار کامل بوته‌ها، به ۵ بوته در هر گلدان تنک گردید. دمای حداقل و حداکثر گلخانه به ترتیب ۲۸ و ۱۴ درجه سانتی‌گراد و رطوبت نسبی بین ۵۵ تا ۶۰ درصد بود، همچنین بوته های گندم روزانه در معرض ۱۴ ساعت روشنایی (ترکیبی از لامپ فلورسنت و مهتابی) بودند. آزمایش گلخانه‌ای تا مرحله رسیدن فیزیولوژیک دانه‌ها ادامه داشت.

بوته‌های گندم در مرحله برجستگی دوگانه، با آب (به عنوان شاهد)، محلول تنظیم کننده‌های سایکوسل (با غلظت ۲/۵ گرم در لیتر) و یا سالیسیلیک اسید (با غلظت ۷ میلی مولار) و به صورت کاربرد شاخساره‌ای تیمار شدند. محلول سایکوسل با آب گرم و محلول سالیسیلیک اسید با آب گرم و اتانول تهیه شدند. محلول‌پاشی به اندازه‌ای صورت گرفت که کل بوته‌ها از محلول مورد نظر خیس شده باشند، بر این اساس حجم محلول پاشی حدود ۴۰۰ لیتر در هکتار بود. این عمل در صبح زود که تبخیر حداقل باشد و در هوای آرام انجام شد. تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها با استفاده از نرم افزار MINITAB و SAS انجام شد و میانگین‌ها با آزمون LSD در سطح ۱٪ مقایسه شدند. نمودارها با کمک برنامه Excel رسم شدند.

نتایج و بحث

طول سنبله

در آزمایش مزرعه‌ای طول سنبله تحت تأثیر معنی‌دار تنش خشکی در سطح احتمال ۱ درصد، رقم و تنظیم کننده رشد در سطح احتمال ۵ درصد قرار گرفت (جدول ۴). در آزمایش گلخانه‌ای نیز اثر تنش خشکی، تنظیم کننده رشد، رقم و برهمکنش تنظیم کننده-رقم در سطح ۱٪ و همچنین اثر برهمکنش سه‌گانه بر طول سنبله در سطح ۵٪ معنی‌دار شد (جدول ۵). در هر دو شرایط مزرعه و گلخانه-ای، تنش خشکی موجب کاهش طول سنبله گردید. در مزرعه بین تنش ملایم و شدید (جدول ۶) و در گلخانه بین شاهد و تنش ملایم (جدول ۷) تفاوت معنی‌داری در طول سنبله مشاهده نشد. کاهش طول سنبله ناشی از تنش ملایم و شدید به ترتیب ۱۲ و ۲۲ درصد در شرایط مزرعه-ای و ۷ و ۲۱ درصدی در شرایط گلخانه بود.

تنش خشکی در مراحل اولیه می‌تواند از طریق کوتاه کردن زمان نمو و همچنین افزایش سرعت نموی موجب کاهش طول سنبله گردد (Emam and Seghatoeslami, 2005). تنش خشکی همچنین از طریق تأثیر منفی بر مریستم انتهایی که تشکیل دهنده سنبله است می‌تواند سبب کوتاهی سنبله گردد (Oosterhuis and Cartwirght, 1983). کاهش طول سنبله در اثر تنش می‌تواند موجب کاهش تعداد دانه در سنبله شود، همان‌طور که در این پژوهش، بوته‌های رشد کرده در شرایط تنش، دارای سنبله کوتاه‌تر و تعداد دانه در سنبله کمتری بودند. در هر دو آزمایش انجام شده، تنظیم کننده‌های رشد اثر مثبتی بر طول سنبله داشتند و کاربرد سایکوسل و سالیسیلیک اسید با ازدیاد طول سنبله در هر دو رقم گندم همراه بود. در شرایط مزرعه (جدول ۶)، تأثیر سایکوسل و در شرایط گلخانه (جدول ۷)، تأثیر سالیسیلیک اسید بر طول سنبله از دیگری بیشتر بود. این نتایج در مورد اثر مثبت سایکوسل بر طول سنبله با نتایج شکوفا و امام (Shekoofa and Emam, 2008) و حیات و همکاران (Hayat et al., 2009) و در مورد اثر مثبت سالیسیلیک اسید بر طول سنبله با نتایج امین و همکاران (Amin et al., 2008)، شاکیروا و همکاران (Shakirova et al., 2003) و اقبال واشرف (Iqbal and Ashraf, 2006) مشابه بود.

Archive of SID

www.SID.ir

جدول ۴. تجزیه واریانس اثرات تنش خشکی، تنظیم کننده‌های رشد گیاهی و رقم بر عملکرد دانه و اجزای آن در گندم نان و ماکارونی در آزمایش مزرعه ای

Table 4. Variance analysis of drought stress, PGRs, cultivar and their interactions on bread and durum wheat grain yield and its components in the field experiment

منابع تغییر S.O.V	درجه آزادی df	میانگین مربعات MS: طول سنبله Ear length	تعداد دانه در سنبلک Seeds per spikelet	تعداد سنبلک در سنبله Spikelets per ear	تعداد دانه در سنبله Grains per ear	وزن هزار دانه 1000 grains weight	عملکرد دانه Grain yield	عملکرد بیولوژیک Biological yield	شاخص برداشت Harvest index
تنش خشکی Drought Stress	2	26.961**	*0.348	138.541**	537.696**	282.218**	1.701**	9.873**	0.012**
بلوک Block	3	22.754	0.201	102.912	435.982	219.023	0.992	7.063	0.001
خطای اصلی Error a	6	3.234	0.101	11.231	98.128	13.271	0.012	0.632	0.010
تنظیم کننده رشد PGR (P)	2	*4.001	0.386**	71.167*	**412.163	66.564**	0.033**	0.614**	0.014**
رقم Cultivar (C)	1	169.893*	7.986*	24.50*	16.389 ns	57.221*	0.069**	4.365**	0.108**
تنظیم کننده×رقم P×C	2	0.357 ns	0.116**	0.500 ns	0.696 ns	3.186 ns	0.056**	0.106*	0.001 ns
تنش× رقم S×C	2	0.023 ns	0.022 ns	3.041 ns	102.0289**	3.120 ns	0.0184**	0.278**	0.002ns
تنش× تنظیم کننده S×P	4	0.178 ns	0.146*	*6.834	96.036**	5.475*	0.035**	0.030 ns	0.023*
برهمکنش سه گانه S×P×C	4	0.087 ns	0.004ns	0.417 ns	651.935*	10.514*	0.002*	0.052 ns	0.002 ns
خطا Error	45	1.605	0.073952	3.548	0.945	4.547	0.001	0.022	0.002
ضریب تغییرات (٪) CV (%)		*14.35*	*7.42*	*5.12*	*15.21*	*9.82*	*17.23*	*21.23*	*20.22*

ns، * و ** به ترتیب نشانگر عدم وجود اثر معنی دار، و اثر معنی دار در سطوح ۵ و ۱ درصد.

ns, * and ** are non-significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

جدول ۵. تجزیه واریانس اثرات تنش خشکی، تنظیم کننده‌های رشد گیاهی و رقم بر عملکرد دانه و اجزای آن در گندم نان و ماکارونی در آزمایش گلخانه‌ای

Table 5. Variance analysis of drought stress, PGRs, cultivar and their interactions on bread and durum wheat grain yield and its components in the greenhouse experiment

منابع تغییرات S.O.V	درجه آزادی df	میانگین مربعات MS: طول سنبله Ear length	تعداد دانه در سنبله Grains per ear	وزن هزار دانه 1000 grains weight	عملکرد دانه Grain yield	عملکرد بیولوژیک Biological yield	شاخص برداشت Harvest index
تنش خشکی Drought Stress	2	36.028**	704.042**	0.563ns	12.813**	54.722**	0.018**
تنظیم کننده رشد PGR (P)	2	8.163**	269.682**	1.412ns	0.763**	14.094**	0.016**
رقم Cultivar (C)	1	172.981**	2348.408**	12.768*	0.001ns	3.740**	0.216**
تنظیم کننده×رقم P×C	2	0.507**	14.762**	0.350ns	0.029ns	12.602**	0.001ns
تنش× رقم S×C	2	0.086ns	88.757**	0.188ns	0.014ns	0.016ns	0.012**
تنش× تنظیم کننده S×P	4	0.302ns	2.203ns	0.218ns	0.095**	0.362**	0.011**
برهمکنش سه گانه S×P×C	4	0.353*	16.710**	0.054*	0.010*	0.431**	0.003*
خطا Error	45	1.196	1.736	1.782	0.017	0.048	0.001
ضریب تغییرات (٪) CV (%)		*6.65*	*11.21*	*6.03*	*11.32*	*14.32*	*2.12*

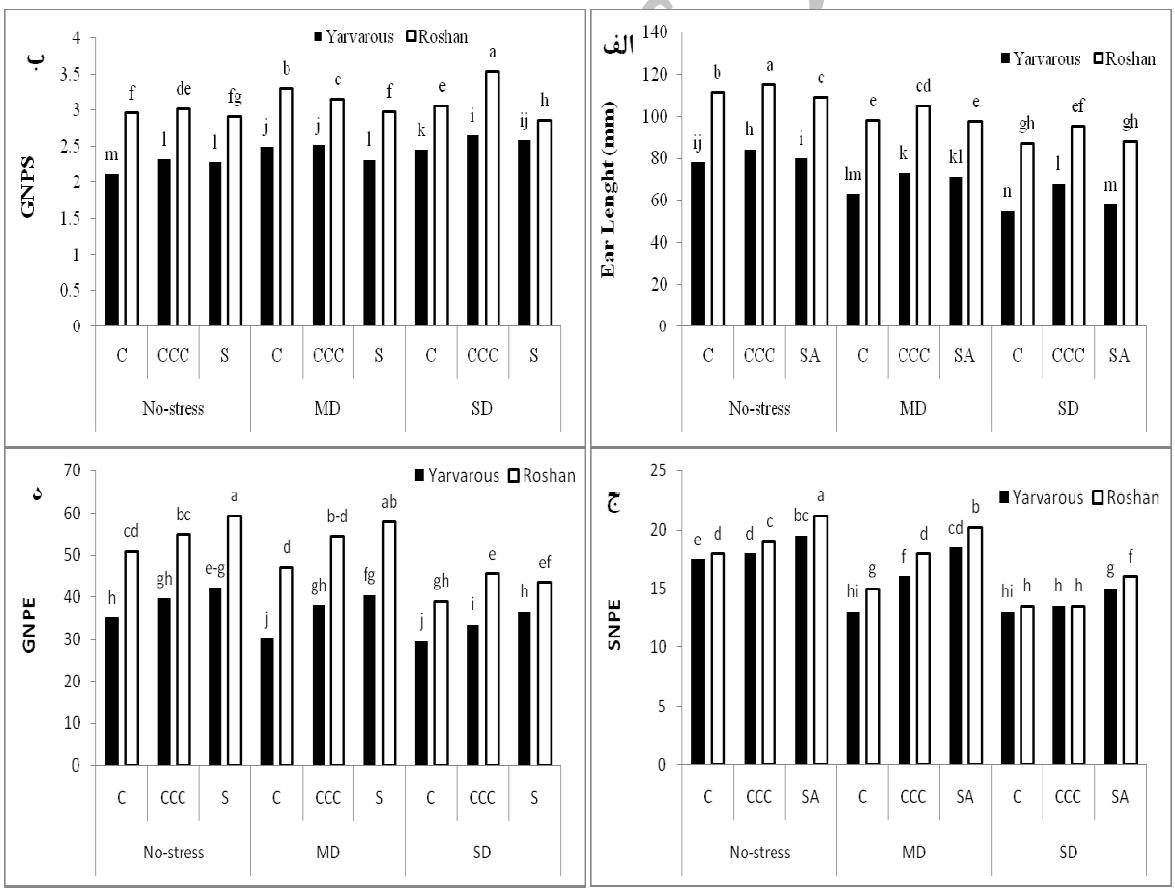
ns، * و ** به ترتیب نشانگر عدم وجود اثر معنی دار، و اثر معنی دار در سطوح ۵ و ۱ درصد.

ns, * and ** are Non-significant, significant at the 5% and 1% probability levels, respectively.

Archive of SID

www.SID.ir

در آزمایش مزرعه‌ای، روند تغییرات طول سنبله تحت تأثیر تنظیم کننده‌های رشد در شرایط آبیاری مطلوب و تنش‌های ملایم و شدید یکسان بود (شکل ۱-الف)، لیکن سایکوسل و سالیسیلیک اسید سبب جبران افت طول سنبله ناشی از تنش خشکی گردیدند. در آزمایش گلخانه‌ای نیز اثر هر دو تنظیم کننده رشد بر طول سنبله در شرایط تنش خشکی نسبت به اثر آن‌ها در شرایط آبیاری مطلوب بیشتر بود. تنظیم کننده‌های رشدی در شرایط خشکی اثر بهتری داشتند (شکل ۱-الف). این اثر را می‌توان به کند شدن سرعت نمو توسط سایکوسل و سالیسیلیک اسید و به وجود آمدن فرصت بیشتر برای رشد و طویل شدن سنبله مرتبط دانست (Humphries, 1968). روند تغییرات طول سنبله بین رقم روشن و یاواروس در شرایط مزرعه و گلخانه مشابه بود. بین رقم‌ها تفاوت قابل توجهی از لحاظ طول سنبله وجود داشت (جدول‌های ۶ و ۷). رقم روشن سنبله بلندتری نسبت به یاواروس داشت (شکل‌های ۱-الف و ۴-ج). طول سنبله صفتی است که تا حدودی به رقم وابسته است که تفاوت بین ارقام روشن و یاواروس نیز به همین موضوع مرتبط است. با توجه به اینکه سنبله‌های بلندتر دارای تعداد دانه بیشتری هستند، لذا طول سنبله به طور غیرمستقیم در عملکرد دانه نقش مهمی دارد. از آنجا که تنظیم کننده‌های رشد در شرایط مطلوب و خشکی اثر مثبت و فزاینده‌ای بر طول سنبله داشتند، لذا می‌توان نقش سایکوسل و سالیسیلیک اسید را در افزایش پتانسیل عملکرد دانه در هر دو شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی توجیه کرد.



شکل ۱. تأثیر تیمارهای سایکوسل (CCC)، سالیسیلیک اسید (SA) و شاهد (C) بر طول سنبله (الف)، تعداد دانه در سنبلک (ب)، تعداد سنبلک در سنبله (ج) و تعداد دانه در سنبله (د) تحت شرایط متفاوت آبیاری مطلوب (Non-stress)، تنش‌های ملایم (MD) و شدید (SD) خشکی در دو رقم گندم در مزرعه.

Fig. 1. Effects of cycocel (CCC), salicylic acid (SA) and control (C) on ear length (A), grain number per spikelet (GNPS; B), spikelet number per ear (SNPE; C) and grain number per ear (GNPE) under different water regimes: control (non-stress), moderate (MD) and severe (SD) drought stress of two wheat cultivars in field.

www.SID.ir

جدول ۶. مقایسه میانگین اثرات تنش خشکی، تنظیم کننده های رشد و رقم بر عملکرد دانه و اجزای آن در گندم نان و ماکارونی در آزمایش مزرعه‌ای

Table 6. Mean comparison of effects of drought stress and PGRs on grain yield and its components of bread and durum wheat cultivar in the field experiment

Treatment	تیمار	طول سنبله Ear length (cm)	تعداد دانه در سنبله Seeds per spikelet	تعداد سنبلک در سنبله Spikelet per ear	تعداد دانه در سنبله Grains per ear	وزن هزار دانه 1000 grains weight (g)	عملکرد دانه Grain yield ($g.m^{-2}$)	عملکرد بیولوژیک Biological yield ($g.m^{-2}$)	شاخص برداشت Harvest index (%)
Drought Stress	تنش خشکی								
Control	شاهد	9.61a	2.83a	18.87a	48.21a	40.28a	909.2a	2366.3a	39.548a
Moderate D.	خشکی ملایم	8.45b	2.77a	16.79b	45.86b	35.76b	701.2b	1756.1b	40.495a
Severe D.	خشکی شدید	7.50b	2.02b	14.08c	39.10c	33.55c	380.7c	1084.0c	36.221b
PGR	تنظیم کننده رشد								
Control	شاهد	8.20b	2.23b	15.40b	39.80c	34.69b	620.7b	1613.9b	38.950b
CCC	سایکوسل	8.98a	2.66a	16.13b	45.53b	37.93a	685.0a	1677.4b	41.099a
Salicylic acid	سالیسیلیک اسید	8.39ab	2.86a	18.41a	47.85a	36.97a	685.4a	1916.4a	36.215c
Cultivar	رقم								
Yavarous	یاوروس	6.98b	2.40b	16.00b	37.25b	37.20a	632.6b	1489.5b	42.6429a
Roshan	روشن	10.06a	3.07a	17.16a	51.53a	36.04b	694.8a	1981.7a	34.8668b

میانگین های دارای حروف یکسان در هر ستون برای هر تیمار اختلاف معنی داری ندارند.

In each column means followed by similar letter for each treatment are not significantly different (LSD ≤ 0.01).

جدول ۷. مقایسه میانگین اثرات تنش خشکی، تنظیم کننده های رشد و رقم بر عملکرد دانه گندم نان و ماکارونی و اجزای آن در آزمایش گلخانه‌ای

Table 7. Mean comparison of effects of drought stress and PGRs on grain yield and its components of bread and durum wheat cultivar in the greenhouse experiment.

Treatment	تیمار	طول سنبله Ear length (cm)	تعداد دانه در سنبله Grains per ear	وزن هزار دانه 1000 grains weight (g)	عملکرد دانه Grain yield ($g.m^{-2}$)	عملکرد بیولوژیک Biological yield ($g.m^{-2}$)	شاخص برداشت Harvest index (%)
Drought Stress	تنش خشکی						
Control	شاهد	9.08a	44.60a	40.59a	2.32a	5.19a	45.29a
Moderate D.	خشکی ملایم	8.59a	38.31b	40.64a	1.66b	3.68b	45.96a
Severe D	خشکی شدید	7.2b	33.81c	40.35a	0.86c	2.17c	40.91b
PGR	تنظیم کننده رشد						
Control	شاهد	7.88b	35.41b	40.25a	1.42b	3.24c	43.74b
CCC	سایکوسل	8.48ab	42.10a	40.72a	1.77a	3.79b	46.85a
Salicylic acid	سالیسیلیک اسید	9.05a	40.21a	40.60a	1.64a	4.01a	41.57b
Cultivar	رقم						
Yavarous	یاوروس	6.92b	33.20b	41.95a	1.62a	3.26b	49.53a
Roshan	روشن	10.02a	44.62a	40.01b	1.61a	4.10a	38.57b

میانگین های دارای حروف یکسان در هر ستون برای هر تیمار اختلاف معنی داری ندارند.

In each column means followed by similar letter for each treatment are not significantly different (LSD ≤ 0.01).

تعداد دانه در سنبله

تجزیه واریانس آزمایش مزرعه‌ای نشان داد که تعداد دانه در سنبله تحت تأثیر معنی‌دار تنش، تنظیم کننده‌های رشد، برهمکنش تنش تنظیم کننده‌ها، تنش-رقم در سطح احتمال ۱ درصد و برهمکنش سه‌گانه در سطح احتمال ۵٪ قرار گرفت (جدول ۴). در آزمایش گلخانه‌ای نیز اثر تنش خشکی، تنظیم کننده‌های رشد، رقم، برهمکنش تنظیم کننده-رقم، برهمکنش تنش-رقم و برهمکنش سه‌گانه بر تعداد دانه در سنبله در سطح احتمال ۱ درصد معنی دار گردید (جدول ۵).

از هر دو آزمایش نتایج نسبتاً مشابهی به دست آمد، بدین ترتیب که تنش خشکی تعداد دانه در سنبله را کاهش داد و این کاهش به شدت تنش وابسته بود. به طور میانگین بیشترین و کمترین میزان دانه در سنبله به ترتیب در تیمار آبیاری مطلوب و تنش شدید به دست آمد (جدول‌های ۶ و ۷). اثر تنش خشکی در کاهش تعداد دانه در سنبله در

www.SID.ir

گلخانه به طور قابل توجهی از مزرعه بیشتر بود. به طوری که تنش ملایم و شدید در شرایط مزرعه به ترتیب موجب ۴/۸ و ۱۸/۸ درصد کاهش ولی در شرایط گلخانه به ترتیب موجب ۱۴/۱ و ۲۴/۱ درصد کاهش در تعداد دانه در هر سنبله گردید. این تفاوت را می‌توان به توسعه بیشتر ریشه‌ها در شرایط مزرعه و در نتیجه توانایی بیشتر گیاه برای تحمل تنش خشکی نسبت داد (Emam, 2011). کاهش تعداد دانه در اثر تنش خشکی در پژوهش لوایگای و همکاران (Luigi et al., 2008) و اوسترهیوز و کارترایت (Oosterhuis and Cartwright, 1983) نیز گزارش شده است. این اثر منفی می‌تواند به دلیل نقش خشکی در کند کردن تشکیل آغازه‌های سنبلک یا تقسیم میوز در گامت‌ها و باروری تخمک‌ها و نمو زودتر دانه‌ها باشد (Boyer, 1996).

در هر دو آزمایش تنظیم کننده‌های رشد اثر مثبتی بر تعداد دانه در سنبله داشتند. در شرایط آزمایش مزرعه این تعداد دانه در سنبله‌های تحت تیمار سایکوسل به میزان ۱۴ درصد و در سنبله‌های تحت تیمار سالیسیلیک اسید به میزان ۲۰ درصد نسبت به شاهد بیشتر بود (جدول ۶). تأثیر مثبت تنظیم کننده‌های رشد بر تعداد دانه در سنبله در تنش خشکی شدید نسبت به تنش خشکی ملایم کمتر بود (شکل ۱-د). در شرایط آزمایش گلخانه‌ای نیز، اگرچه هر دو تنظیم کننده رشد سبب افزایش معنی‌دار تعداد دانه-های موجود در سنبله شدند، لیکن، سالیسیلیک اسید اثر افزایشی بیشتر و غیر معنی‌داری نسبت به سایکوسل داشت (جدول ۷). تنظیم کننده‌های رشد به طور میانگین ۱۶/۲۱ درصد دانه‌های موجود در سنبله گندم را در مقایسه با شاهد افزایش دادند (شکل ۳-الف). افزایش تعداد دانه در سنبله در اثر تیمار سایکوسل در گندم (Shekoofa and Emam, 2008; Sliman and Ghandorah, 1992) و جو (Emam and Karimi, 1996) گزارش شده است. با کاربرد سایکوسل تسهیم مواد پرورده به رشد رویشی کمتر شده و سهم دانه‌ها از این مواد افزایش می‌یابد. بنابراین، می‌توان دلیل افزایش تعداد دانه را نتیجه‌ی کاهش نسبت گلچه‌های عقیم قبل از پر شدن دانه دانست (Rajala, 2004). افزایش تعداد دانه در سنبله در اثر کاربرد شاخساره ای سالیسیلیک اسید توسط پژوهشگران متعددی گزارش شده است (Shakirova, 2003; Amin et al., 2008). امین و همکاران (Amin et al., 2008) فرضیه افزایش نسبت تسهیم مواد پرورده به دانه را در پی کاربرد سالیسیلیک اسید تایید کرده‌اند.

کاهش و افزایش تعداد دانه در سنبله به ترتیب در اثر خشکی و کاربرد این دو تنظیم کننده رشد (شکل‌های ۱-د و ۳-الف) را می‌توان با اثر آن‌ها بر تعداد دانه در سنبلک و سنبلک در سنبله (شکل‌های ۱-ب و ۱-ج) نیز مرتبط دانست. می‌توان به نقش طول سنبله هم اشاره کرد، همچنان که در پژوهش حاضر تنش خشکی سبب کاهش و تنظیم کننده‌های رشد موجب افزایش طول سنبله شدند (شکل ۱-الف). همچنین تعداد دانه‌های رقم روشن از یاواروس بیشتر بود (جدول‌های ۶ و ۷). تفاوت بین تعداد دانه در سنبله‌های دو رقم در خشکی شدید نسبت به شرایط شاهد کمتر بود. این موضوع می‌تواند به مقاومت بیشتر به خشکی در رقم یاواروس مرتبط باشد. در تیمارهای تنش خشکی، به ویژه خشکی شدید، رقم یاواروس افت کمتری از نظر تعداد دانه در سنبله نشان داد (شکل ۱-د و ۳-الف). تعداد دانه در سنبله با افزایش مخزن نقش مستقیمی در عملکرد دانه دارد، لذا اثر جبران کنندگی تنظیم کننده‌های رشد بر کاهش تعداد دانه در سنبله تحت شرایط تنش خشکی می‌تواند موجب افزایش عملکرد در این شرایط گردد. این موضوع به معنای نقش حمایتی سایکوسل و سالیسیلیک اسید از گندم در برابر تنش خشکی می‌باشد. حیات و همکاران (Hayat et al., 2009) نقش تعدیل زندگی سالیسیلیک اسید بر اثر تنش خشکی در کاهش تعداد دانه را اثبات کرده‌اند.

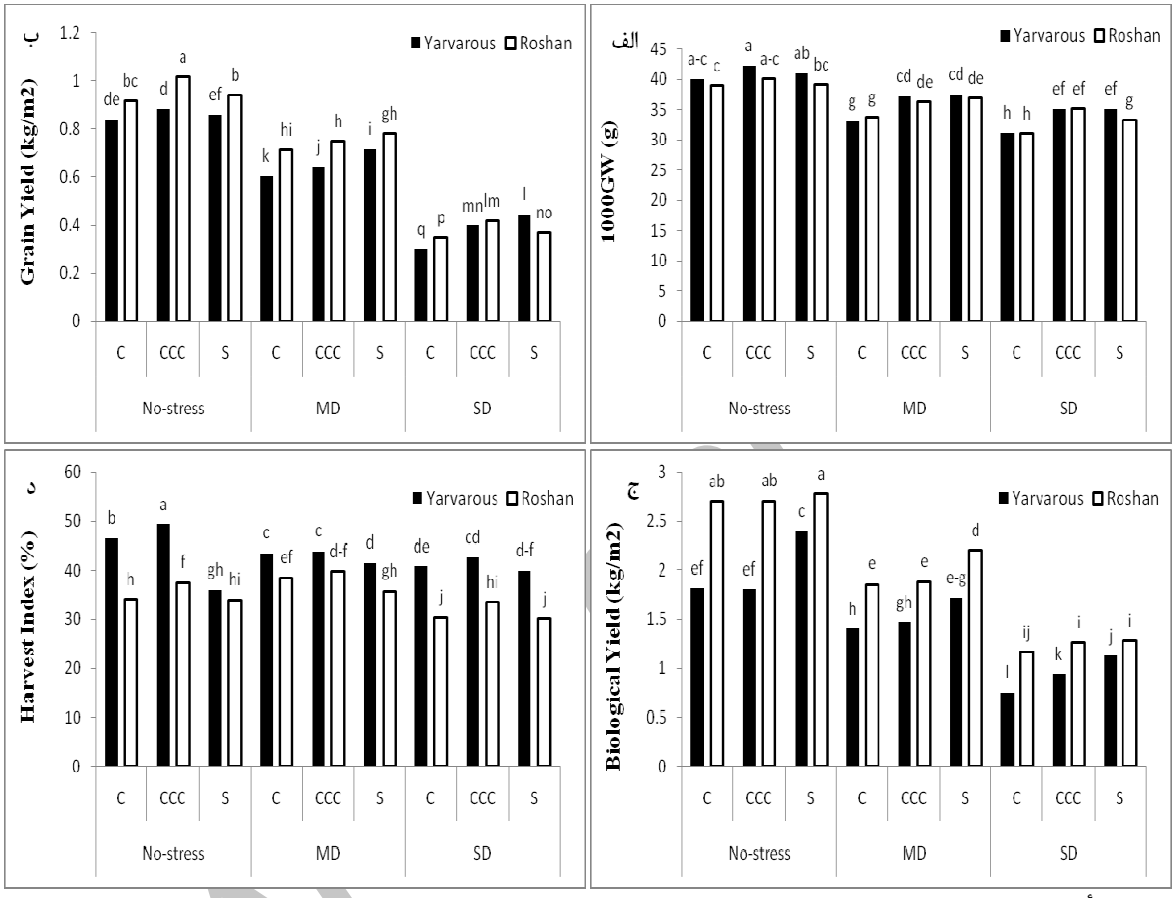
وزن هزار دانه

در آزمایش مزرعه‌ای، وزن هزار دانه به طور معنی‌داری تحت تأثیر تنش خشکی و تنظیم کننده رشد در سطح ۱٪، برهمکنش تنش-تنظیم کننده و برهمکنش سه‌گانه در سطح ۵٪ قرار گرفت (جدول ۴). تجزیه واریانس داده‌های آزمایش گلخانه‌ای نیز نشان داد که اثر رقم و برهمکنش سه‌گانه در سطح ۵٪ بر وزن هزار دانه معنی‌دار بود (جدول ۵). در شرایط مزرعه‌ای، تنش خشکی سبب کاهش معنی-دار وزن هزار دانه گردید (جدول ۶ و شکل ۲-الف). کاهش وزن هزار دانه در اثر تنش شدید (۱۶/۷٪ کمتر نسبت به شاهد) از تنش ملایم (۱۱/۲٪ کمتر نسبت به شاهد) بیشتر بود (جدول ۶). نتایج به دست آمده مبنی بر کاهش وزن هزار دانه‌ی گندم در شرایط تنش با نتایج امام و دستفال

Archive of SID

www.SID.ir

(Emam and Dastfal, 1997) مطابقت می‌نماید. این کاهش از آنجا ناشی می‌شود که تنش خشکی منجر به کاهش فتوسنتز در گیاه شده و این خود باعث کاهش تولید مواد فتوسنتزی می‌گردد (Pessarakli, 2001). همچنین تنش خشکی انتقال مواد غذایی را از برگ‌ها به دانه‌ها کاهش می‌دهد (Oosterhuis, 1983). باید به این نکته نیز توجه نمود که خشکی باعث رسیدن سریع دانه‌ها شده، در نتیجه خود در کاهش وزن دانه گیاه مؤثر است. با این وجود، در شرایط گلخانه بین دانه‌های پرشده در شرایط تنش خشکی با شرایط مطلوب تفاوت معنی داری مشاهده نشد (جدول ۷).



شکل ۲. تأثیر تیمارهای سایکوسل (CCC)، سالیسیلیک اسید (SA) و شاهد (C) بر وزن هزار دانه (الف)، عملکرد دانه (ب)، عملکرد بیولوژیک (ج) و شاخص برداشت (د) تحت شرایط متفاوت آبیاری مطلوب (non-stress)، تنش‌های ملایم (MD) و شدید (SD) خشکی در دو رقم گندم در مزرعه.

Fig. 2. Effect of cycocel (CCC), salicylic acid (SA) and control (C) on thousand grain wight (1000GW; A), grain yield (B), biological yield (C) and harvest index (D) under different water regimes: control (non-stress), moderate (MD) and severe (SD) drought stress of two wheat cultivars in field.

در مزرعه تنظیم کننده‌های رشد نیز تأثیر مثبتی بر وزن هزار دانه گندم داشتند (جدول ۴). اگرچه وزن دانه‌ها در اثر تیمار با سایکوسل از سالیسیلیک اسید بیشتر بود، لیکن تفاوت بین دو تنظیم کننده از نظر آماری معنی‌دار نبود (جدول ۶). بین تیمارهای کاربرد شاخساره‌ای سایکوسل و سالیسیلیک اسید در شرایط آبیاری مطلوب تفاوت چندانی نبود، اما با اعمال تنش این تفاوت بیشتر شد (شکل ۲-الف)، به عبارت دیگر تنظیم کننده‌های رشد در شرایط خشکی اثر بهتری بر وزن هزار دانه داشتند. اثر هر دو تنظیم کننده رشدی در گلخانه به صورت افزایشی ولی غیر معنی‌دار نبود (جدول ۷). نتایج تأثیر سایکوسل بر وزن هزار دانه در مزرعه با نتایج اسلیمن و گندورا (Sliman

www.SID.ir

and Ghandorah, 1992) و در شرایط گلخانه با نتایج ساینیو و راجالا (Sainio and Rajala, 2001) مطابقت دارد. پیش از این برخی پژوهشگران در مطالعات خود دریافتند که وزن هزار دانه در اثر تیمار با سالیسیلیک اسید بدون تغییر مانده (Sainio and Rajala, 2001) و یا این که کاهش می‌یابد (Sliman et al., 1994; Peltonen and Sainio, 1997). این امر به دلیل آن است که کاربرد سایکوسل، باعث به وجود آمدن عواملی مثل رقابت برای دریافت مواد فتوسنتزی توسط پنجه‌ها می‌شود که دارای سنبله و تعداد دانه بیشتر هستند. تشکیل پنجه‌های بارور وابسته به مواد فتوسنتزی جریان یافته از ساقه اصلی است (Rajala and Sainio, 2001)؛ از آن جا که در این آزمایش اعمال سایکوسل بعد از تثبیت تعداد پنجه‌ها بود، بنابراین نمی‌تواند بر تعداد پنجه‌ها و رقابت بین آن‌ها اثر بگذارد. برخی پژوهشگران دیگر نیز افزایش وزن هزار دانه را در نتیجه افزایش فتوسنتز گزارش کرده‌اند (Akinrinde, 2006; Alam et al., 2007).

گزارش شده است که کاربرد سالیسیلیک اسید باعث افزایش وزن دانه‌های گندم گردید (Amin et al., 2008). همچنین، نتایج مشابهی در گندم توسط سایر پژوهشگران (Shakirova et al., 2003; Iqbal and Ashraf, 2006) نیز گزارش گردیده است. این افزایش می‌تواند به دلیل افزایش فتوسنتز برگ و افزایش جریان مواد پرورده رشد بهتر گیاه (Metwally et al., 2003) و تأمین مواد مورد نیاز برای پر کردن دانه‌ها (Hayat and Ahmad, 2007) و یا حتی طولانی شدن دوره سبزمانی برگ‌ها بوده باشد. در هر دو آزمایش ما وزن هزار دانه رقم یاواروس به طور معنی‌داری از رقم روشن بیشتر بود (جدول‌های ۶ و ۷؛ شکل ۲-الف). وزن هزار دانه رقم یاواروس در مزرعه و گلخانه به ترتیب ۲/۷ و ۲/۱ درصد از رقم روشن بیشتر بود (جدول‌های ۶ و ۷). چون وزن دانه به عنوان مهم‌ترین مقصد فیزیولوژیک در نظر گرفته می‌شود (Emam, 2011)، لذا افزایش وزن هزار دانه اثر مستقیم بر عملکرد دانه دارد. رقم یاواروس از این نظر پتانسیل بیشتری برای ازدیاد عملکرد دانه دارد.

عملکرد دانه

عملکرد دانه در مزرعه به طور معنی‌داری تحت تأثیر تنش خشکی، تنظیم کننده رشد، رقم و همه برهمکنش‌های دوگانه در سطح احتمال ۱ درصد و برهمکنش سه‌گانه در سطح احتمال ۵ درصد قرار گرفت (جدول ۴). در گلخانه نیز اثر تنش خشکی، تنظیم کننده رشد، برهمکنش تنش-تنظیم کننده در سطح احتمال ۱ درصد و برهمکنش سه‌گانه در سطح احتمال ۵ درصد بر عملکرد دانه گندم معنی‌دار گردید (جدول ۵). عملکرد دانه در هر دو آزمایش مزرعه‌ای و گلخانه‌ای تحت تأثیر تنش خشکی کاهش یافت و هماهنگ با افزایش شدت تنش خشکی، کاهش عملکرد حاصل از تنش خشکی نیز بیشتر شد (جدول‌های ۶ و ۷). شدت کاهش در تنش شدید خشکی در هر دو شرایط مزرعه (۵۸/۱ درصد) و گلخانه (۶۳ درصد) بسیار مشخص بود. روند تغییرات عملکرد دانه تحت تأثیر تنش ملایم و شدید خشکی در گلخانه بیشتر از مزرعه بود (جدول ۷).

در هر دو شرایط مزرعه و گلخانه، تنظیم کننده‌های رشد باعث افزایش عملکرد دانه شدند. اگرچه در هر دو شرایط آزمایشی تفاوت بین سایکوسل و سالیسیلیک اسید معنی‌دار نبود، لیکن تأثیر افزاینده سایکوسل از سالیسیلیک اسید بیشتر بود (جدول ۶). تفاوت بین اثر سایکوسل و سالیسیلیک اسید بر عملکرد دانه در گلخانه نسبت به مزرعه بیشتر بود (جدول ۷). سایکوسل و سالیسیلیک اسید در مزرعه به ترتیب سبب افزایش ۱۰/۵ و ۱۰/۳ درصدی و در گلخانه به ترتیب سبب افزایش ۲۴/۶ و ۱۵/۴ درصدی عملکرد دانه شدند. تنظیم کننده‌های رشد بیشترین تأثیر افزاینده خود را در شرایط تنش شدید بروز دادند (شکل‌های ۲-ب و ۳-ب). این موضوع نشان دهنده نقش تعدیل کنندگی اثرات منفی تنش خشکی توسط هر دو تنظیم کننده رشدی بود. در گزارشات مختلف، مقدار افزایش عملکرد دانه گندم در اثر کاربرد شاخساره‌ای سایکوسل، ۱۵ درصد (Sliman and Ghandorah, 1992)، صفر تا ۲۰ درصد (Ma and Smith, 1991)، و ۱۰ تا ۲۰ درصد (Emam and Karimi, 1996) اعلام شده است.

در مورد افزایش عملکرد دانه در اثر کاربرد شاخساره‌ای سالیسیلیک اسید نیز نتایج مشابهی در پژوهش‌های پیشین گزارش شده است (Amin et al., 2008; Shakirova et al, 2003). امین و همکاران (Amin et al., 2008) بیان کردند که عملکرد دانه گندم تحت تأثیر محلول پاشی ۱۰۰ و ۲۰۰ میلی گرم سالیسیلیک اسید افزایش قابل توجهی داشت. افزایش عملکرد دانه در اثر کاربرد سایکوسل و

Archive of SID

www.SID.ir

سالیسیلیک اسید می‌تواند به دلیل اثر مثبت و افزاینده آن‌ها بر اجزای عملکرد دانه باشد. همان‌طور که پیش از این بحث شد، در این آزمایش سایکوسل و سالیسیلیک اسید به طور میانگین تأثیر مثبتی بر وزن هزار دانه و تعداد دانه در گیاه داشتند؛ بنابراین، افزایش عملکرد دانه تحت تأثیر کاربرد شاخساره‌ای این دو تنظیم کننده رشد قابل پیش-بینی بود. به نظر می‌رسد افزایش عملکرد در این مطالعه بیشتر ناشی از ازدیاد تعداد دانه در سنبله بود تا وزن دانه. در این رابطه می‌توان گفت افزایش دانه به صورت افزایش مقصدهای فیزیولوژیک یا کاهش دانه‌های عقیم بروز کرده است. در هر دو شرایط مزرعه و گلخانه، عملکرد دانه رقم روشن نسبت به یاواروس بیشتر بود (جدول‌های ۶ و ۷). در گلخانه تفاوت معنی‌داری بین ارقام از نظر عملکرد دانه دیده نشد (جدول ۷)، اما در مزرعه ارقام قادر به بروز ویژگی‌های خود شدند (جدول ۶). در این شرایط رقم روشن تحت تیمار سالیسیلیک اسید افزایش عملکردی از ۲ (شرایط بدون تنش) تا ۵ درصد (شرایط تنش شدید)، و تحت تیمار سایکوسل افزایش عملکردی از ۱۰ (شرایط بدون تنش) تا ۱۹ درصد (شرایط تنش شدید) داشت. کاربرد شاخساره‌ای سایکوسل توانست عملکرد رقم یاواروس را حدود ۵ تا ۳۱ درصد افزایش دهد. این میزان‌ها برای تأثیر افزاینده سایکوسل بر عملکرد دانه رقم روشن از ۲ تا ۴۷ درصد متغیر بود. به طور میانگین سایکوسل توانست افزایش عملکردی در حدود ۱۱ درصد ایجاد کند (جدول‌های ۶ و ۷؛ شکل‌های ۲-ب و ۳-ب).

یاواروس در تیمار تنش شدید و تحت کاربرد سالیسیلیک اسید عملکرد دانه بیشتری نسبت به رقم روشن داشت (شکل‌های ۲-ب و ۳-ب). با توجه به درصد کاهش عملکرد دانه در اثر تنش خشکی، به نظر می‌رسد که رقم یاواروس در شرایط تنش تحمل بهتری نسبت به رقم روشن داشت. این موضوع می‌تواند به دلیل کاهش کمتر اجزای عملکرد در اثر تنش خشکی در رقم یاواروس نسبت به رقم روشن باشد (شکل‌های ۱-ب، ۱-ج، ۱-د، ۲-الف و ۳-الف). با توجه به نتایج آزمایش و مقایسه صفات مورد اندازه‌گیری می‌توان گفت که عملکرد دانه گندم بیشترین پاسخ را به تیمارهای به‌کاربرده شده بروز داد.

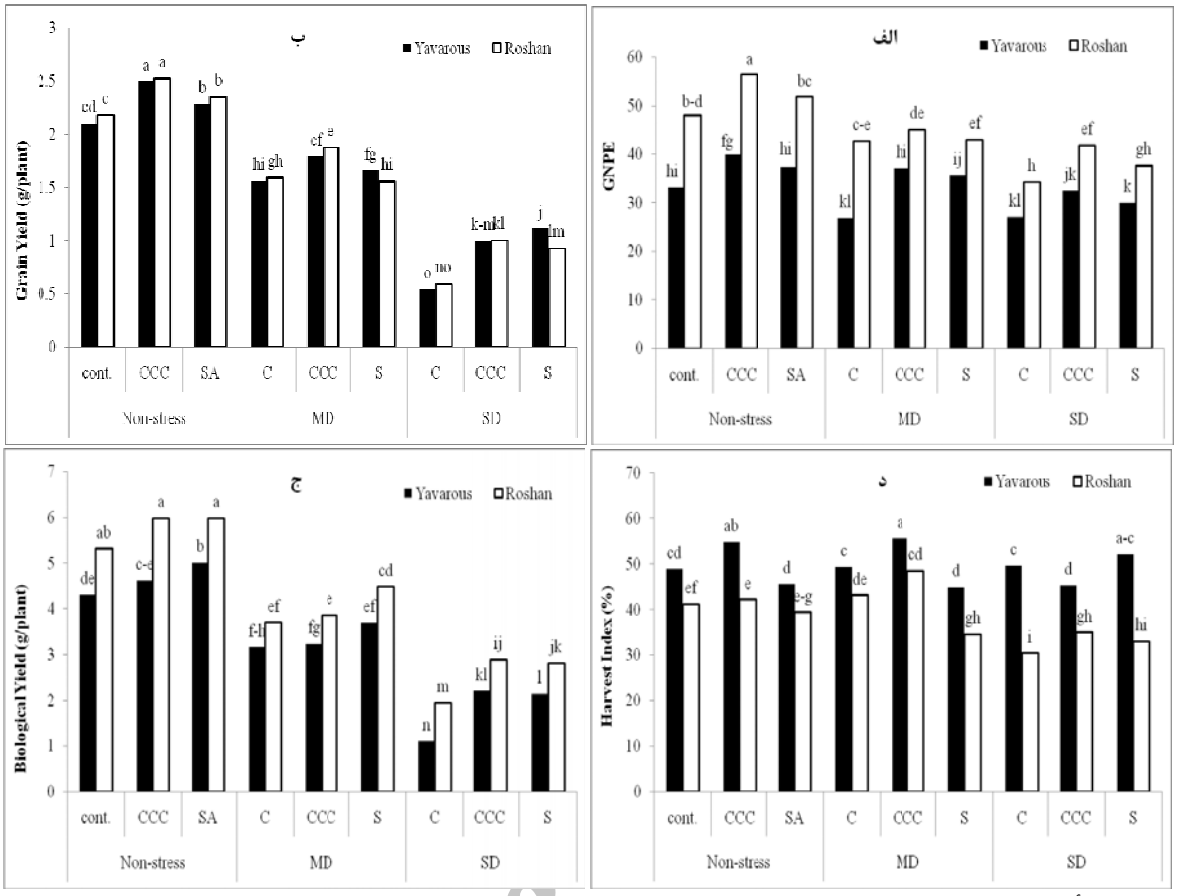
عملکرد بیولوژیک

تجزیه واریانس آزمایش مزرعه‌ای نشان داد که عملکرد بیولوژیک گندم تحت تأثیر معنی‌دار تنش خشکی، تنظیم کننده رشد، رقم و برهمکنش تنش-رقم در سطح احتمال ۱ درصد و همچنین تحت تأثیر برهمکنش تنظیم کننده رشد-رقم در سطح احتمال ۵٪ قرار گرفت (جدول ۴). همچنین در آزمایش گلخانه‌ای نیز همه اثرات اصلی و برهمکنش‌ها به جز برهمکنش تنش خشکی-رقم بر عملکرد بیولوژیک در سطح احتمال ۱٪ معنی‌دار گردید (جدول ۵). در هر دو آزمایش مزرعه‌ای و گلخانه‌ای تنش خشکی عملکرد بیولوژیک را کاهش داد، که این کاهش بسته به شدت تنش متغیر بود (جدول ۶ و ۷). تنش ملایم و شدید به ترتیب ۲۵ و ۵۴ درصد در مزرعه و ۲۹ و ۵۸ درصد در گلخانه از عملکرد بیولوژیک گندم کاستند. عملکرد بیولوژیک شامل وزن خشک تمام بخش‌های هوایی گیاه است که تحت شرایط آب و هوایی، خاک و گیاه قرار می‌گیرد (Emam and Seghatoeslami, 2005)، و مسلماً خشکی با اثرات متفاوتی که به صورت مستقیم و غیر مستقیم دارد (مانند کاهش تورژسانس، بستن روزنه‌ها و ...) سبب کاهش تولید ماده خشک می‌گردد (Pessarakli, 2001). تنش خشکی بسته به شدت تنش موجب کاهش اندازه شاخساره می‌شود، بنابراین، از آنجا که عملکرد بیولوژیک (بیوماس) به کل ماده خشک تولید شده شامل (دانه، ساقه، برگ) گفته می‌شود، کاهش عملکرد بیولوژیک تحت تأثیر تنش قابل توجیه است (Emam and Seghatoeslami, 2005).

در مزرعه اگرچه سایکوسل تأثیر کم (۴٪) و غیر معنی-داری بر عملکرد بیولوژیک گندم داشت، لیکن سالیسیلیک اسید به میزان ۱۸/۷ درصد بر عملکرد بیولوژیک گیاه افزود. سایکوسل به طور کلی دارای اثر معنی‌داری بر عملکرد بیولوژیک نبود، اما وقتی که گیاه با تنش مواجه شد سایکوسل توانست اثرات منفی تنش خشکی را تا حدی

Archive of SID

www.SID.ir



شکل ۳. تأثیر تیمارهای سایکوسل (CCC)، سالیسیلیک اسید (SA) و شاهد (C) بر تعداد دانه در سنبله (الف)، عملکرد دانه (ب)، عملکرد بیولوژیک (ج) و شاخص برداشت (د) تحت شرایط متفاوت آبیاری مطلوب (Non-stress)، تنش‌های ملایم (MD) و شدید (SD) خشکی در دو رقم گندم در گلخانه. علامت I برای هر ستون خطای استاندارد است.

Fig. 1. Effect of cycocel (CCC), salicylic acid (SA) and control (C) on grain number per ear (GNPE; A), grain yield (B), biological yield (C) and harvest index (D) under different water regimes: control (non-stress), moderate (MD) and severe (SD) drought stress of two wheat cultivars in greenhouse. "I" represents standard error.

تعدیل نماید و عملکرد بیولوژیک را به صورت معنی‌داری افزایش دهد (شکل ۲-ج). همچنین در تنش شدید برتری تأثیر سالیسیلیک اسید نسبت به سایکوسل کاهش یافت. حداقل تفاوت بین سالیسیلیک اسید و سایکوسل در تیمار تنش شدید به دست آمد. عدم تغییر عملکرد بیولوژیک تحت تأثیر سایکوسل در مطالعات دیگری نیز نشان داده شده است (Green, 1986; Khajeh et al., 2008). در شرایط گلخانه‌ای نیز هر دو تنظیم کننده رشد گیاهی تأثیر افزاینده و معنی‌داری بر وزن خشک کل گندم داشتند (جدول ۷). تأثیر سالیسیلیک اسید در مقایسه با سایکوسل به طور معنی‌داری بیشتر بود. سایکوسل و سالیسیلیک اسید به طور میانگین به ترتیب موجب افزایش ۱۶/۹ و ۲۳/۷ درصدی وزن خشک بوته‌های گندم شدند. در این شرایط سایکوسل بیشترین اثر خود را در شرایط تنش شدید خشکی اعمال کرد (شکل ۳-ج). به نظر پژوهشگران، استفاده از تنظیم کننده رشد، بر روی عملکرد بیولوژیک دارای اثرات متفاوتی است (Alam et al., 2007). چنان چه، در پژوهش حاضر در آزمایش مزرعه‌ای، سالیسیلیک اسید دارای اثر افزاینده‌ای بر عملکرد بیولوژیک بود، در حالی که سایکوسل بی تأثیر بود. در گلخانه هر دو تنظیم کننده رشد اثر مثبتی بر عملکرد بیولوژیک داشتند (شکل‌های ۲-ج و ۳-ج). حتی در شرایط متفاوت آبیاری نیز، اثرات تنظیم کننده‌های رشد متفاوت است. داده‌ها حاکی از آن بود که در شرایط آبیاری مطلوب تفاوت مشخصی بین سالیسیلیک اسید و سایکوسل بود، ولی این تفاوت در تنش‌های ملایم و شدید، کم و کمتر گردید.

تفاوت ارقام به دلیل ویژگی منحصر به رقم، در هر دو شرایط مزرعه و گلخانه نسبتاً مشابه بود. بر اساس نتایج این

Archive

www.SID.ir

پژوهش، رقم روشن دارای عملکرد بیولوژیک بیشتری نسبت به رقم یاواروس بود (جدول‌های ۶ و ۷)، اما این تفاوت در تنش ملایم کم و در تنش شدید کمتر شد و در تنش شدید و کاربرد سالیسیلیک اسید به حداقل خود رسید. تأثیر مثبت و افزاینده تنظیم کننده‌های رشد، به خصوص سالیسیلیک اسید بر رقم یاواروس نسبت به رقم روشن بیشتر بود (شکل‌های ۲-ج و ۳-ج). گروهی از پژوهشگران در مطالعات خود نشان داده‌اند که سایکوسل سبب کاهش رشد اندام‌های هوایی و کاهش نسبت کاه به ریشه می‌گردد (Emam and Dastfal. 1997; Rajala and Sainio, 2001; Rajala, 2004). در این رابطه شکوفا و امام (Shekoofa and Emam, 2008) اعلام کردند که کاربرد سایکوسل روی شاخ و برگ گیاه، آهنگ نموی و رشد طولی ساقه را در گندم کاهش می‌دهد و این کاهش آهنگ نموی در بوته‌های تیمار شده با سایکوسل در مرحله قبل از گلدهی ابتدا با کاهش تجمع ماده خشک (البته به صورت موقت) همراه است ولی پس از مرحله گلدهی این روند برعکس شده به نحوی که وزن خشک نسبت به شاهد در هنگام گلدهی زیادتر شده و در پایان عملکرد دانه هم بیشتر می‌شود. مشاهده شده است که کاربرد برگی سالیسیلیک اسید بر گیاهان سویا و ذرت با غلظت‌های 10^{-3} و 10^{-5} مولار بر ارتفاع گیاه و طول ریشه اثری نداشته، لیکن، باعث افزایش رشد شاخساره گردید (Metwally et al., 2003).

شاخص برداشت

بر اساس نتایج جدول تجزیه واریانس مزرعه (جدول ۴)، شاخص برداشت گندم تحت تأثیر معنی‌دار تنش خشکی، تنظیم کننده رشد و رقم در سطح احتمال ۱٪ و برهمکنش تنش خشکی-تنظیم کننده رشد در سطح احتمال ۵٪ قرار گرفت. نتایج جدول تجزیه واریانس گلخانه نیز نشان داد که اثر تنش خشکی، تنظیم کننده رشد، رقم، برهمکنش تنش-تنظیم کننده، برهمکنش تنش-رقم در سطح احتمال ۱٪ و برهمکنش‌های سه‌گانه در سطح احتمال ۵٪ بر شاخص برداشت گندم اثر معنی داری داشت (جدول ۵). روند تغییرات شاخص برداشت تحت تأثیر تنش خشکی در مزرعه و گلخانه نسبتاً مشابه بود (جدول‌های ۶ و ۷)، ولی میزان تغییرات در این دو شرایط با هم متفاوت بود. به طور کلی شاخص برداشت در گلخانه (۴۴٪) در مقایسه با مزرعه (۳۸/۷٪) بیشتر بود. در هر دو شرایط، شاخص برداشت در تنش ملایم خشکی افزایش غیر معنی‌داری داشت، ولی تنش شدید خشکی موجب کاهش معنی‌دار شاخص برداشت گردید (جدول‌های ۶ و ۷). تنش ملایم خشکی در مزرعه و گلخانه به ترتیب سبب افزایش ۲/۶ و ۱/۵ درصدی در شاخص برداشت شد. این میزان برای تنش شدید خشکی در مزرعه و گلخانه به ترتیب کاهش ۸/۱ و ۹/۶ درصدی بود.

دیده شده است که شاخص برداشت جو تحت تأثیر تنش خشکی کاهش معنی‌داری می‌یابد (Khajeh, 2008). برخی پژوهشگران بر این باورند که تنش خشکی به طور یکسانی عملکرد دانه و عملکرد بیولوژیک را تحت تأثیر قرار می‌دهد و لذا این شاخص کمتر تحت تأثیر محیط افزایش یا کاهش می‌یابد (Blum et al., 1990; Kaydan et al., 2006).

افزایش غیر معنی‌دار شاخص برداشت تحت تنش ملایم در پژوهش حاضر نشان دهنده آن است که تنش ملایم (قطع آبیاری در مرحله کامل شدن غلاف برگ پرچم) اگرچه عملکرد دانه و بیولوژیک را کاهش می‌دهد، لیکن، تأثیر کاهنده بیشتری بر عملکرد بیولوژیک دارد. همچنین کاهش این شاخص تحت تنش خشکی شدید (قطع آبیاری در مرحله گلدهی) نیز ضمن کاهش بیشتر عملکرد دانه و بیولوژیک تأثیر کاهنده بیشتری بر عملکرد دانه دارد. این تفاوت را می‌توان به این موضوع مرتبط دانست که از این مرحله به بعد گیاه رشد رویشی چندانی ندارد و بیشتر مواد پرورده صرف پر شدن دانه خواهد شد (Gebbing et al., 1999).

در هر دو آزمایش، تأثیر دو تنظیم کننده رشد گیاهی بر شاخص برداشت متفاوت بود، چنانچه سایکوسل اثر افزایشی و سالیسیلیک اسید اثر کاهشی بر شاخص برداشت داشت. البته اثر کاهشی سالیسیلیک اسید نسبت به شاهد در مزرعه معنی‌دار (جدول ۶) و در گلخانه غیر معنی‌دار (جدول ۷) بود. در شرایط مزرعه، افزایش شاخص برداشت گندم تحت تأثیر سایکوسل به طور میانگین نسبت به شاهد و سالیسیلیک اسید حدود ۵/۴ و ۱۳/۴ درصد و در گلخانه حدود ۷/۱ و ۱۲/۷ درصد بود. البته تفاوت بین اثرات تیمارهای تنظیم کننده های رشد گیاهی در شرایط تنش کمتر شد (شکل‌های ۲-د و ۳-د).

Archive of SID

www.SID.ir

استفاده از تنظیم کننده‌ها تا حدودی با حفظ ماده خشک، شاخص برداشت را زیاد می‌کند. همان‌طور که در بخش‌های پیشین گفته شد، سایکوسل سبب افزایش معنی‌دار عملکرد دانه (شکل‌های ۲-ب و ۳-ب) و افزایش غیر معنی‌دار عملکرد بیولوژیک (جدول ۶) گردید. به همین دلیل تأثیر سایکوسل بر شاخص برداشت گندم مثبت و افزایشی بوده است. تغییرات شاخص برداشت تحت تأثیر سایکوسل نتایج متفاوتی را، از افزایش (Shekoofa and Emam, 2008) تا عدم تغییر (Emam et al., 1996; Khajeh et al., 2008) نشان داده است. بهبود در شاخص برداشت با کاربرد سایکوسل از طریق کاهش در ارتفاع گیاه زراعی و تخصیص بیشتر مواد به مقصدهای فیزیولوژیک امکان‌پذیر است (Emam and Seghatoeslami, 2005). عقیده بر این است که کاربرد سایکوسل و اثرات آن بر روی شاخص برداشت بسته به رقم و گونه متفاوت بوده (Rajala et al., 2003) و شاخص برداشت از ویژگی‌های به نسبت ثابت هر رقم است (Emam, 2011).

برخلاف سایکوسل، سالیسیلیک اسید تأثیر افزاینده معنی‌داری بر هر دو عملکرد دانه و بیولوژیک داشت (جدول‌های ۶ و ۷؛ شکل‌های ۲-د و ۳-د)، لیکن، تأثیر افزاینده‌ای که بر عملکرد بیولوژیک داشت حدود ۷۹/۸ درصد بیشتر از تأثیر افزاینده بر عملکرد دانه بود، لذا تأثیر منفی بر شاخص برداشت خواهد داشت. البته کاهش شاخص برداشت در اثر کاربرد سالیسیلیک اسید به معنی کاهش عملکرد نیست. متوالی و همکاران (Metwally et al., 2003) گزارش کردند که اگرچه سایکوسل اثر مثبت محدودی بر عملکرد دانه های جو داشت، اما بر وزن خشک اندام‌های هوایی جو تأثیر قابل توجهی داشت و در نتیجه شاخص برداشت را کاهش داد.

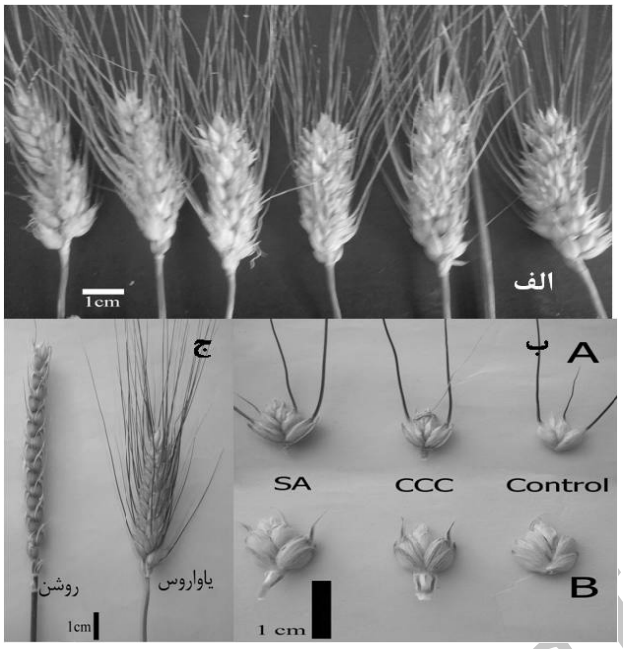
شاخص برداشت رقم یاواروس از رقم روشن بیشتر بود (جدول‌های ۶ و ۷). افزایش شاخص برداشت رقم یاواروس نسبت به روشن به دلیل ارتفاع متفاوت این دو رقم می‌باشد. تفاوت بین دو رقم در تنش ملایم خشکی به حداقل خود رسید. با توجه به تفاوت بین دو رقم، رقم یاواروس دارای پایداری شاخص برداشت بیشتری در شرایط مختلف تنش خشکی و تحت تیمارهای کاربرد تنظیم کننده رشد بود که این ویژگی شاخص مهمی برای تشخیص ارقام مقاوم به خشکی محسوب می‌شود (Blum et al., 1990). در شرایط تنش شدید و مخصوصاً با کاربرد سالیسیلیک اسید حداکثر تفاوت بین ارقام به وجود آمد (شکل‌های ۲-د و ۳-د).

نتیجه گیری

ویژگی تعدیل کنندگی تنظیم کننده‌های رشد بر اثرات منفی تنش خشکی در مورد عملکرد و اجزای عملکرد دانه گندم و اجزای آن نسبتاً مشابه بود. اثرات منفی خشکی به دلیل فضای کمتر برای توسعه ریشه، کاهش رطوبت و کم بودن عمق گیاهان زراعی در گلخانه نسبت به مزرعه بیشتر بود. از سوی دیگر، نتایج نشان داد که اثر مثبت سایکوسل و سالیسیلیک اسید بر عملکرد گندم در شرایط مطلوب و نقش تعدیل کنندگی تنظیم کننده‌ها بر اثر منفی خشکی در شرایط اعمال تنش خشکی در گلخانه نسبت به مزرعه بیشتر بود. با توجه به نتایج این پژوهش تنش خشکی سبب کاهش مشخص و قابل توجهی در رشد و عملکرد گندم می‌گردد که اثر منفی خشکی بسته به شدت و زمان اعمال تنش متفاوت بود. همچنین تنظیم کننده‌های رشد سالیسیلیک اسید و سایکوسل توانستند بخشی از خسارت ناشی از خشکی را جبران کنند. اگرچه رقم روشن دارای رشد و عملکرد دانه بیشتری بود، اما حساسیت بیشتری به خشکی داشت. به طور کلی می‌توان برای افزایش رشد و عملکرد در شرایط مطلوب و کاهش افت در شرایط تنش، استفاده از تنظیم کننده‌های سالیسیلیک اسید و سایکوسل با غلظت‌های مناسب قابل توصیه است. همچنین رقم روشن برای مناطق بدون محدودیت و رقم یاواروس برای مناطق دارای محدودیت منابع آبی قابل توصیه باشد. در این میان زمان مصرف و غلظت کاربرد نیز می‌تواند تأثیرگذار باشد که نیازمند پژوهش‌های تکمیلی است.

Archive of SID

www.SID.ir



شکل ۴. تأثیر تنظیم کننده های رشد بر ویژگی‌های سنبله: الف، سنبله های رقم یاواروس تیمار شده با محلول پاشی سالیسیلیک اسید؛ ب: اثر سایکوسل (CCC) و سالیسیلیک اسید (SA) بر تعداد دانه در سنبلک رقم‌های یاواروس (A) و روشن (B)؛ ج: تفاوت بین طول سنبله های ارقام روشن و یاواروس گندم

Figure 4. Effect of PGRs on ear characteristic: I, treated ear (Yavarous cv.) by salicylic acid endougenous application; II, effect of cycocel (CCC) and salicylic acid (SA) on grain number per spiklet in wheat cultivars (A, Yavarous; B, Roshan); III, differenct between ear length of Roshan and Yavarous cultivars

Archive of SID

منابع

Amin, A.A., Li, S., Rashad, M., Fatma, A., Gharib, A.E., 2008. Changes in morphological, physiological and reproductive characters of wheat plants as affected by foliar application with salicylic acid and ascorbic acid. Aust. J. Basic Appl. Sci. 2, 252-261.

Blum, A., Ramaiah, S., Kansamasu, E.T., Paulsen, G.M., 1990. Wheat recovery from drought stress at the tillering stage of development. Field Crops Res. 24, 67-85.

Boyer, J.S., 1996. Advanced in drought tolerance in plants. Adv. Agron. 56, 187-218.

Dahmer, M., Green, A., Alford, J., Tassara, H., Oakes, L., Kostansek, E., Malefyt, T., 2007. Current and potential commercial applications of the suppression of ethylene action by 1-MCP in plant. CSSA Symposium, New Orleans, LA.

Emam, Y., 2011. Cereal Crop Production. 4th Ed. Shiraz University Press, Shiraz, Iran. 190p. [In Persian].

Emam Y., Seghatoeslami, M.J., 2005. Crop Yield, Physiology and Processes. Shiraz University Press. Shiraz, Iran. 599pp. [In Persian]

Emam, Y., Karimi, H.R., 1996. Influence of chloromequat chloride on five winter barley cultivars. Iranian Agric. Res. 15, 89-104. [In Persian with English Summary]

Emam, Y., Dastfal, M., 1997. Above and below ground responses of winter barely plants to chlormequat in moist and drying soil. Crop Res. 14, 457- 470.

www.SID.ir

Gebbing, T., Schnyder, H., Kuhbauch, W., 1999. The utilization of pre-anthesis reserves in grain filling of wheat. Plant Cell Environ. 22, 851-858.

Green, C.F., 1986. Modifications to the growth and development of cereals using chlorocholine chloride in the absence of lodging. Field Crops Res. 14, 117-133.

Hayat S., Ahmad, A., 2007. Salicylic Acid - A Plant Hormone. Springer. ISBN 1402051832. 410pp.

Hayat, Q., Hayat, S., Irfan, M., Ahmad, A., 2009. Effect of exogenous salicylic acid under changing environment: A review. Environ. Exp. Bot. 134, 1-12.

Humphries, E.C., 1968. CCC and cereals. Field Crop Abst. 21, 91-99.

Hussein, M.M., Balbaa, L.K., Gaballah, M.S., 2007. Salicylic acid and salinity effects on growth of maize plants. Res. J. Agric. Biol. Sci. 3, 321-328.

Iqbal, M., Ashraf, M., 2006. Wheat seed priming in relation to salt tolerance, growth, yield and level of free salicylic acid and polyamines. Ann. Bot. Fennici. 43, 250-259.

Kaydan, D., Yagmur, M., Okut, N., 2006. Effects of salicylic acid on the growth and some physiological characters in salt stressed wheat (*Triticum aestivum* L.). Tarim Bilimleri Dergisi. 13, 114-119.

Khajeh, N., Emam, Y., Pakneyat, H., Kamgarhaghighi, A.A., 2008. Interaction of plant growth regulator chlormequat chloride (CCC) and drought stress on growth and grain yield of three barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.). Iranian Field Crop Sci. J. 39, 215-224 [In Persian with English Summary].

Luigi C., Rizza, F., Farnaz, B., Mazzucotelli, E., Mastrangelo, A.M., Francia, E., Mare, C., Alessandro, T., Stanca, M.A., 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. Field Crops Res. 105, 1- 14.

Ma, B.L., Smith, D.L., 1991. Apicial development of spring barley in relation to chloromequat and ethephon. Agron. J. 83, 270-274.

Metwally, A., Finkmeier, A., George, M., Dietz, K., 2003. Salicylic acid alleviates the cadmium toxicity in barley seedling. Plant Physiol. 1321, 272-281.

Oosterhuis, D.M., Cartwirght, P.M., 1983. Spike differentiation and floret survival in semidwarf spring wheat as affected by water stress and photoperiod. Crop Sci. 23, 711-717.

Peltonen, J., Sainio, P.P., 1997. Breaking uniculm growth habit of spring cereal at high latitudes by crop management. Tillering, grain yield and yield components. J. Agron. Crop Sci. 178, 87-95.

Pessarakli, M., 2001. Handbook of Plant and Crop Physiology. 2nd Ed. Marcel Dekker, Inc. New York. 997 pp.

Rajala, A., 2003. Plant Growth Regulators to Manipulated Cereal Growth in, Northern Growing Conditions. PhD Thesis of University of Helsinki. Finland. 53pp.

Rajala, A. 2004. Plant growth regulators to manipulate oat stands. Agric. Food Sci. Finland. 13, 186-197.

Rajala, A., Sainio, P.P., 2001. Plant growth regulator effects on spring cereal root and shoot growth. Agron. J. 93, 936-943.

Reynolds, M.P., van Beem J., van Ginkel, M., Hoisington, D., 1996. Breaking the yield

Archive of SID

www.SID.ir

barriers in wheat: a brief summary of the outcomes of an international consultation. In: Reynolds, M.P., Rajaram S., McNab, A., (eds.), Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers. Mexico: CIMMYT, 1–10.

Sainio, P.P., Rajala, A., 2001. Chlormequat chloride and ethephon affect growth and yield formation of conventional, naked and dwarf oat. Agric. Food Sci. Finland. 10, 165-174.

Shakirova, F.M., Sakhabutdinova, A.R., Bezrukova, M.V., Fathkutdinova, R.A., Fatkhutdinova, D.R., 2003. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. Plant Sci. 164, 317-324.

Shekoofa, A., Emam, Y., 2008. Effect of nitrogen fertilization and plant growth regulators (PGRs) on yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) cv Shiraz. J. Agric. Sci. Technol. 10, 101-108.

Sliman, Z.T., Ghandorah, M.O., 1992. Response of two wheat cultivars to chlormequat (CCC) application. J. King Saud Univ. Agric. Sci. 4, 57-65.

Sliman, Z.T., Refay, Y.A., Mostafa, K.A., 1994. Effects of cycocel rate and time of application on performance of two bread wheat cultivars. Res. Bult. 44, 5-19.

Yalphani, N., Schulz, M., Davis, M.D.P., Balke, N.E., 1992. Partial purification of an inducible uridine-5-diphosphate glucose: Salicylic acid glucosyl transferase from oat root. Plant Physiol. 100, 457-463.

Archive of SID

www.SID.ir