

اثر برگ‌زدایی بر عملکرد و اجزای عملکرد ارقام گندم تحت شرایط تنش خشکی

مهنار بهروزی^۱، یحیی امام*^۲ و هادی پیرسته‌انوشه^۳

(۱) دانش‌آموخته کارشناسی ارشد گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران.

(۲) استاد گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران.

(۳) استادیار مرکز ملی تحقیقات شوری، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، یزد، ایران.

* نویسنده مسئول: Yaemam@shirazu.ac.ir

تاریخ پذیرش: ۹۴/۰۷/۳۰

تاریخ دریافت: ۹۴/۰۵/۲۲

چکیده

اگرچه رابطه مبدا-مقصد در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط مطلوب، می‌تواند متفاوت باشد، اما پژوهش‌های اندکی به این موضوع پرداخته‌اند. در پژوهش حاضر رابطه مبدا-مقصد تحت شرایط تنش خشکی در یک آزمایش مزرعه‌ای در قالب طرح آماری بلوک‌های کامل تصادفی به روش کرت‌های دوبار خرد شده در دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز در سال زراعی ۹۳-۱۳۹۲ مورد بررسی قرار گرفت. تیمارها شامل رژیم آبیاری در دو سطح آبیاری مطلوب و قطع آبیاری در گلدهی در کرت‌های اصلی، ارقام گندم پیشتاز، چمران و مرودشت در کرت‌های فرعی و تیمار بدون برگ‌زدایی و برگ‌زدایی همه برگ‌ها به جز برگ‌پرچم در زمان ساقه‌دهی و گلدهی در کرت‌های فرعی بودند. نتایج نشان داد که تنش خشکی و برگ‌زدایی باعث کاهش معنی‌دار طول سنبله، تعداد دانه در سنبله، وزن هزار دانه، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه و همچنین بهره‌وری آب در هر سه رقم گردید. تاخیر در برگ‌زدایی، اثر منفی آن را بر عملکرد و اجزای عملکرد ارقام گندم کاهش داد، به‌طوری‌که برگ‌زدایی در مراحل ساقه‌دهی و گل‌دهی به ترتیب با ۶۸/۴ و ۳۱/۴ درصد کاهش در عملکرد دانه میانگین ارقام همراه بود. کاهش عملکرد دانه در تیمار برگ‌زدایی در زمان ساقه‌دهی به دلیل کاهش تعداد دانه و در تیمار برگ‌زدایی در زمان گلدهی باعث کاهش وزن دانه بود. تیمار برگ‌زدایی، توانست بخشی از افت عملکرد و اجزای عملکرد در اثر تنش خشکی را تعدیل کند، از سوی دیگر، رقم چمران بیش‌ترین تحمل را به تنش خشکی و برگ‌زدایی داشت، بنابراین، در این شرایط کارکرد رقم چمران بیش‌تر خواهد بود. با توجه به تحمل بالاتر رقم چمران به تنش خشکی و برگ‌زدایی، استفاده از این رقم در مناطق مواجه با محدودیت رطوبت شایسته پژوهش‌های بلندمدت با جزئیات بیش‌تری است.

واژه‌های کلیدی: برگ‌پرچم، گلدهی، ساقه‌دهی، مبدا و مقصد.

مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) مهم‌ترین غله دنیا، بیش‌ترین سطح زیر کشت زمین‌های کشاورزی را به خود اختصاص داده است (امام، ۱۳۹۲). از آن‌جا که منشأ گندم ناحیه هلال حاصلخیز در شرق مدیترانه است، بوته‌های گندم از ابتدای تکامل، در خشکی را به‌عنوان مهم‌ترین فاکتور محدودکننده محیطی تجربه کرده‌اند (پیرسته انوشه و امام، ۱۳۹۱). خشکی معمول‌ترین و مهم‌ترین تنش محیطی است که باعث کاهش قابل توجه رشد و عملکرد گندم و سایر گیاهان زراعی می‌گردد. واکنش گندم به تنش آبی سازوکار پیچیده‌ای دارد که شامل تغییرات مولکولی و گسترش آن به کل فعالیت‌های متابولیسمی و اثرگذاری آن بر مورفولوژی و فنولوژی گیاه می‌باشد (شهراسبی و همکاران، ۱۳۹۴). بیش‌تر زمین‌های زراعی ایران در مناطق خشک و نیمه خشک واقع شده‌اند و به‌دلیل کمبود آب، تنش در گیاهان رخ می‌دهد و عملکرد گندم در این مناطق کاهش می‌یابد. تنش خشکی بسته به شدت آن موجب کاهش عملکرد و اجزای عملکرد گندم می‌گردد (Ahmadi and Bajelan, 2008). عملکرد دانه غلات ترکیبی از تعداد بوته‌ها در واحد سطح، تعداد سنبله بارور در هر بوته، تعداد سنبلک در سنبله، تعداد دانه در سنبلک و میانگین وزن هر دانه می‌باشد (امام، ۱۳۹۲). کاهش هر یک از اجزای عملکرد در اثر تنش خشکی در نهایت منجر به کاهش عملکرد دانه می‌شود. تنش خشکی از جمله عواملی است که با کاهش اجزای عملکرد، باعث کاهش عملکرد دانه در واحد سطح می‌گردد. وقوع تنش خشکی در مرحله گرده‌افشانی باعث کاهش تعداد سنبلک بارور می‌شود. تعداد سنبله در واحد سطح و تعداد دانه در سنبله اجزای عملکرد حساس نسبت به تنش خشکی هستند (امام، ۱۳۹۲؛ Lopes and Reynolds, 2010). جزء دیگر عملکرد اقتصادی میانگین وزن دانه است. وقوع تنش خشکی از مرحله گرده‌افشانی تا رسیدگی باعث کاهش میانگین وزن دانه‌ها می‌شود (Abdoli et al., 2013; Wang et al., 2014). فرآیند پرشدن دانه به‌وسیله عوامل ژنتیکی و محیطی تنظیم می‌شود. تنش خشکی باعث کاهش معنی‌دار عملکرد بیولوژیک، شاخص برداشت و کارایی مصرف آب گندم نیز می‌گردد (پیرسته انوشه و امام، ۱۳۹۱؛ Ahmadi and Bajelan, 2008). بهبود عملکرد در جریان به‌نژادی گیاهان زراعی با تجمع ماده خشک در دانه همراه بوده است. به‌علاوه با تغییر تسهیم ماده خشکی که محصول فتوسنتز بوده، عملکرد دانه افزایش یافته است. بنابراین رهیافت‌های مربوط به بهبود عملکرد دانه شامل افزایش تسهیم به دانه، تاخیر پیری برگ و افزایش طول دوره پر شدن دانه بوده است. هیدرات‌های کربن مورد استفاده در دانه گندم از فتوسنتز جاری و انتقال ذخایر ذخیره شده در ساقه‌ها و برگ‌های تامین می‌شود (Abdoli et al., 2013; Slafer et al., 2014). تسهیم^۱ مواد پرورده به دانه به‌وسیله مبدا^۲ و مقصد^۳ تحت تاثیر

¹ Partitioning

² Source

³ Sink

قرار گرفته و به‌وسیله ارتباط‌های آوندی، ظرفیت ذخیره بافت‌های غیر دانه‌ای و نیازهای رقابتی بافت‌ها تنظیم می‌شود (امام و ثقه الاسلامی، ۱۳۸۴). عملکرد و اجزای عملکرد دانه می‌تواند تحت تأثیر دست‌ورزی مبدا- مقصد قرار بگیرد که احتمالاً در شرایط تنش خشکی این اثر متفاوت خواهد بود (Moriondo *et al.*, 2003). به‌منظور شناسایی سازوکارهای کنترل‌کننده پر شدن دانه، دستکاری قدرت مبدا و اندازه مقصد در پژوهش‌های متعددی مورد بررسی قرار گرفته است. برخی شواهد نشان داده است که بیش‌ترین عملکردهای دانه با تعادل بین مبدا و مقصد همراه بوده است (Zhang *et al.*, 2010). برگ‌زدایی از طریق کاهش فتوسنتز به‌صورت غیرمستقیم باعث کاهش عملکرد شده و در مواردی که عملکرد اقتصادی، اندام‌های هوایی گیاه باشد، به‌طور مستقیم عملکرد را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Moriondo *et al.*, 2003). به‌طور کلی برگ‌زدایی کلیه فرآیندهای رشد و نمو و در نتیجه اندام‌های هوایی را تحت تأثیر قرار می‌دهد. ارتفاع گیاه، شاخص سطح برگ، جذب نور و فتوسنتز، وزن خشک اندام‌های هوایی، عملکرد و اجزای عملکرد تحت تأثیر سوء برگ‌زدایی قرار گرفته‌اند (Mangen *et al.*, 2005). در بررسی اثر تغییر نسبت مبدا- مقصد به وزن خشک دانه در سه گیاه زراعی گندم، ذرت و سویا گزارش شد که در این سه گیاه، محدودیت عملکرد به علت محدود بودن مقصد می‌باشد (Borass *et al.*, 2004). از سوی دیگر، حذف برگ‌ها در شرایط تنش خشکی در زمان قبل از گلدهی، ممکن است با کاهش تعداد دانه‌های عقیم، از طریق بهبود کارایی استفاده از آب، باعث بهبود عملکرد دانه شود (مهرآیین و همکاران، ۱۳۹۲). در گزارش دیگری اعلام شد که حذف برگ‌های گندم در اواخر مرحله پنجه‌دهی، موجب افزایش ۲۲ درصدی در کارایی مصرف آب شده است (Zhu *et al.*, 2004). در مطالعه دیگری (Abdoli *et al.*, 2013) مشاهده شد که تنش خشکی موجب افزایش انتقال مجدد ماده خشک به‌ویژه از میان‌گره‌های پایینی ساقه می‌گردد. با توجه به مقدار زیاد تجمع ماده خشک در میان‌گره‌های پایینی، افزایش کارایی انتقال مجدد این میان‌گره‌ها می‌تواند منجر به افزایش معنی‌دار عملکرد دانه گندم در مناطق خشک و نیمه خشک گردد. به‌نظر می‌رسد، به‌دلیل عدم وجود محدودیت مبدا در گندم و یا به عبارت دیگر عدم توانایی دانه‌ها در پذیرش تمامی مواد پرورده تولید شده کاهش سطح برگ حداقل در بعضی از مراحل رشدی گیاه، موجب کاهش عملکرد نخواهد شد (Borass *et al.*, 2004; Serrago *et al.*, 2013). با توجه به مطالب بالا، در شرایط تنش خشکی امکان تغییر رابطه مبدا-مقصد وجود دارد. با این وجود پژوهش‌های اندکی به این موضوع پرداخته‌اند. به‌ویژه هنگامی که تفاوت ژنتیکی ارقام نیز مطرح باشد.

بنابراین، هدف از انجام پژوهش حاضر بررسی اثر برگ‌زدایی در زمان‌های مختلف بر عملکرد و اجزای عملکرد سه رقم گندم چمران، پیش‌تاز و مرودشت در شرایط متفاوت آبیاری بود.

مواد و روش‌ها

این مطالعه به صورت یک آزمایش مزرعه‌ای در دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز در منطقه باجگاه واقع در ۱۲ کیلومتری شمال غربی شیراز با طول جغرافیایی ۲۹ دقیقه و ۷ درجه شرقی، عرض جغرافیایی ۵۲ دقیقه و ۴۶ درجه شمالی و ارتفاع ۱۸۱۰ متر از سطح دریا اجرا شد. پژوهش حاضر به صورت کرت‌های دوبار خرد شده در قالب بلوک‌های کامل تصادفی در سه تکرار انجام شد. رژیم آبیاری در دو سطح آبیاری مطلوب (شاهد) و قطع آبیاری در مرحله گلدهی (تنش خشکی) در کرت‌های اصلی، سه رقم گندم چمران، پیشتاز و مرودشت در کرت‌های فرعی و سه تیمار برگ‌زدایی شامل عدم برگ‌زدایی، برگ‌زدایی در مراحل ساقه رفتن و گل‌دهی در کرت‌های فرعی مقایسه گردید. پس از عملیات خاک‌ورزی و آماده سازی زمین، کرت‌هایی به مساحت شش مترمربع (۳×۲ متر) تهیه و در هر کرت هشت خط به طول ۳ متر ایجاد شد. فاصله بین کرت‌های فرعی و کرت‌های فرعی ۵۰ سانتی‌متر و بین کرت‌های اصلی یک متر و بین تکرارها یک و نیم متر در نظر گرفته شد. بذرها یک‌نواخت رقم‌های گندم در عمق ۳-۴ سانتی‌متری با دست و با تراکم ۲۵۰ بذر در مترمربع کشت شدند. قبل از کاشت، همه فسفر مورد نیاز به میزان ۱۱۰ کیلوگرم در هکتار سوپرفسفات تریپل (۴۶ درصد P_2O_5) و یک سوم نیتروژن مورد نیاز به صورت اوره (۴۶ درصد) به میزان ۵۰ کیلوگرم نیتروژن در هکتار به خاک اضافه گردید. بقیه کود نیتروژن در مراحل ساقه‌رفتن و گل‌دهی هر کدام به میزان ۵۰ کیلوگرم در هکتار به کرت‌های آزمایشی اضافه شد. ارقام مورد استفاده از کلکسیون ارقام آزمایشگاه غلات دانشکده کشاورزی دانشگاه شیراز تامین گردید (جدول ۱). اجرای سطوح برگ‌زدایی در دو مرحله شروع ساقه رفتن ($ZGS=31$) و گلدهی ($ZGS=60$) با استفاده از قیچی باغبانی بر روی کل بوته‌های هر کرت و کل برگ‌های هر بوته به جز برگ پرچم انجام شد. میزان رطوبت کرت‌های آبیاری مطلوب در طول فصل رشد و کرت‌های تنش خشکی تا زمان گلدهی در حد ظرفیت مزرعه (۲۲/۳ درصد وزنی) نگهداری شد. بدین ترتیب که ۷۲ ساعت پیش از آبیاری نمونه خاک گرفته می‌شد و با تعیین میزان رطوبت خاک، مقدار آبیاری تا رسیدن به حد ظرفیت مزرعه محاسبه شد. حجم آب آبیاری با استفاده از کنتور اندازه‌گیری گردید. از گلدهی تا آخر فصل رشد، آبیاری کرت‌های تنش خشکی قطع گردید. در این زمان بارندگی نیز اتفاق نیفتاد.

جدول ۱: برخی ویژگی‌های ارقام گندم مورد استفاده

رقم	سال معرفی	منطقه رشدی	ارتفاع (سانتیمتر)	رسیدگی	متوسط عملکرد (تن در هکتار)	تحمل به خشکی
چمران	۱۳۷۶	گرم	۹۰-۱۰۰	زودرس	۶/۲	متحمل
پیشتاز	۱۳۸۱	معتدل	۹۰-۹۵	نیمه زودرس	۸/۷	نیمه متحمل
مرودشت	۱۳۷۸	معتدل	۹۵-۱۰۵	متوسط رس	۶/۷	غیرمتحمل

در انتهای فصل رشد ۲۰ ساقه اصلی از ناحیه مرکزی هر کرت به‌طور تصادفی برداشت و طول سنبله و تعداد دانه در هر سنبله تعیین گردید. ساقه‌ای که بیش‌ترین رشد و بزرگترین سنبله را داشت، به‌عنوان ساقه اصلی در نظر گرفته‌شد. پس از رسیدگی کامل مزرعه، یک مترمربع از درون هر کرت با رعایت اثر حاشیه برداشت شد. وزن خشک کل نمونه به‌عنوان عملکرد بیولوژیک و وزن دانه‌ها پس از جداسازی به‌عنوان عملکرد دانه در نظر گرفته شد. برای به‌دست آوردن وزن هزار دانه، از توزین چهار نمونه صدتایی بذر استفاده شد. شاخص برداشت نیز از نسبت عملکرد دانه به عملکرد بیولوژیک به‌دست آمد.

تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها با استفاده از نرم‌افزار آماری SAS (نسخه ۹/۱) انجام شد و میانگین‌ها با آزمون دانکن در سطح احتمال یک درصد مقایسه شدند.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که طول سنبله تحت تاثیر معنی‌دار رقم، خشکی و برگ‌زدایی در سطح یک درصد قرار گرفت (جدول ۲). تنش خشکی در مقایسه با تیمار شاهد باعث کاهش طول سنبله به‌مقدار ۲۴/۷ درصد شد. در بین ارقام بیش‌ترین و کم‌ترین مقدار این ویژگی به‌ترتیب مربوط به رقم پیش‌تاز و مرودشت بود.

همچنین در بین سطوح برگ‌زدایی بیش‌ترین و کم‌ترین میزان طول سنبله به‌ترتیب مربوط به تیمار بدون برگ‌زدایی و برگ‌زدایی در زمان ساقه‌دهی بود (جدول ۳). ارقام گندمی که سنبله بزرگ و ریشک‌های بلندتری دارند و همچنین توانایی زیادتری در جابه‌جایی مواد پرورده از غلاف برگ، پدانکل و میان‌گره‌های پایین‌تر دارند، عملکرد را تحت شرایط محدودیت مبدا حفظ می‌کند (Ahmadi *et al.*, 2009). در مطالعه‌ای، گزارش شد که بیش‌ترین طول بلال ذرت از تیمار شاهد و کمترین آن در تیمار ۱۰۰ درصد برگ‌زدایی به‌دست آمد. با تاخیر در برگ‌زدایی روندی افزایشی در طول بلال مشاهده شد. کم‌ترین اثر برگ‌زدایی بر طول بلال از تیمار برگ‌زدایی در زمان پیدایش نیمی از ابریشم‌ها و بیش‌ترین اثر آن در تیمار برگ‌زدایی ۳۰ روز پس از پیدایش نیمی از ابریشم‌ها به‌دست آمد (Emam *et al.*, 2013). تعداد دانه تحت تاثیر معنی‌دار خشکی، رقم، برگ‌زدایی و برهمکنش خشکی-برگ‌زدایی در سطح احتمال یک درصد قرار گرفت (جدول ۲). اثر زمان برگ‌زدایی بر میانگین تعداد دانه در سنبله معنی‌دار بود، به‌طوری‌که بیش‌ترین میانگین تعداد دانه در سنبله در تیمار بدون برگ‌زدایی (۳۱/۲۹) و کم‌ترین میزان در تیمار برگ‌زدایی زمان شروع ساقه‌رفتن (۲۸/۴) مشاهده شد (جدول ۳). بیش‌تر بودن تولید مواد فتوسنتزی به‌دلیل تعداد بیشتر برگ‌ها از جمله دلایل اصلی افزایش تعداد دانه در تیمار بدون برگ‌زدایی بود (Lauer *et al.*, 2004). حذف زود هنگام می‌تواند بر تعداد دانه در سنبله اثرگذار باشد و با اثر بر الگوی گلدهی موجب کاهش عملکرد دانه شود (Bijanazadeh and Emam, 2010).

جدول ۲: نتایج تجزیه واریانس تنش خشکی، رقم گندم، برگ‌زدایی و برهمکنش‌های آن‌ها بر عملکرد و اجزای عملکرد ارقام گندم

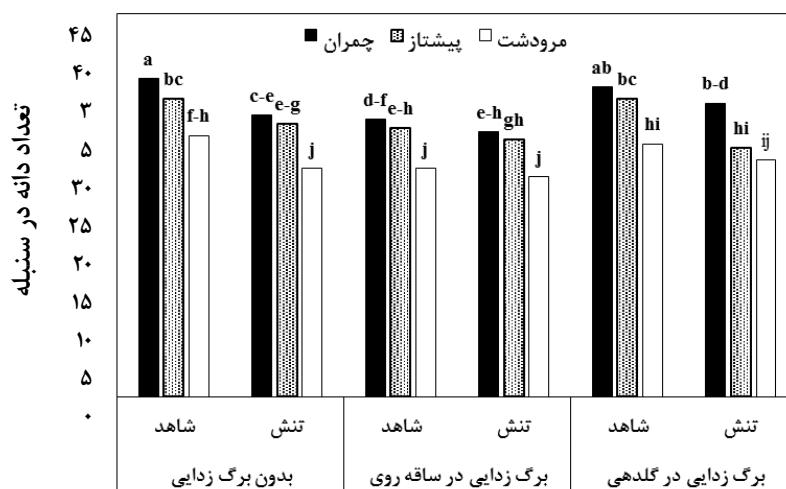
میانگین مربعات							
منابع تغییر	درجه آزادی	طول سنبله	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه	عملکرد بیولوژیک	عملکرد دانه	شاخص برداشت
بلوک	۲	۰/۱۷ ^{ns}	۶/۵۷*	۴/۵۶ ^{ns}	۷۳۳۹/۶۹ ^{ns}	۲۴۴۴/۸۹ ^{**}	۲/۳۱ ^{ns}
خشکی	۱	۵۷/۹۵ ^{**}	۵۰۳/۲۹ ^{**}	۱۵۳/۰۶ ^{**}	۱۰۳۶۱۱۳/۷۳ ^{**}	۲۲۵۶۵۲/۷۷ ^{**}	۱۰۱۳/۹۶ ^{**}
خطای کرت اصلی	۲	۰/۶۷	۰/۶۹	۰/۸۸	۸۱۹/۶۳	۱۰۲۳/۹۵	۳۸/۶۹
رقم	۲	۰/۰۶ ^{**}	۶۶/۸۵ ^{**}	۱۸۳/۷۹ ^{**}	۲۷۸۹۲/۴۰ ^{ns}	۲۵۸۸۴/۳۲ ^{**}	۲۶۲/۶۲ ^{**}
خشکی × رقم	۲	۰/۱۲ ^{ns}	۱/۳۳ ^{ns}	۲/۱۵ ^{ns}	۲۰۹/۱۷ ^{ns}	۴۶۶۴/۴۸ ^{**}	۲/۱۳ ^{ns}
خطای کرت فرعی	۸	۰/۱۵	۱/۸۱	۲/۵۸	۳۴۲۲/۰۶	۹۵۸/۲۴	۸/۰۳
برگ‌زدایی	۲	۱/۹۰ ^{**}	۳۹/۱۰ ^{**}	۵۸/۳۷ ^{**}	۳۳۳۷۳۳/۳۸ ^{**}	۱۵۰۸۴۲/۴۵ ^{**}	۸۲/۷۸ ^{**}
خشکی × برگ‌زدایی	۲	۰/۰۵ ^{ns}	۳۹/۳۵ ^{**}	۲/۶۱ ^{ns}	۲۲۲۶۳۸/۴۱ ^{**}	۱۰۱۵۲۴/۵۷ ^{**}	۱۹۴/۵۳ ^{**}
رقم × برگ‌زدایی	۴	۰/۱۱ ^{ns}	۰/۴۵ ^{ns}	۲/۲۷ ^{ns}	۱۳۴۰۵/۹۰ ^{**}	۲۳۲۸/۸۸ ^{**}	۰/۹۶ ^{ns}
خشکی × رقم × برگ‌زدایی	۴	۰/۰۶ ^{ns}	۰/۶۹ ^{ns}	۴/۰۱ ^{ns}	۳۲۷۰/۱۱ ^{ns}	۱۰۷۴/۳۴ ^{ns}	۱/۵۴ ^{ns}
خطا	۲۴	۰/۲۱	۱/۳۷	۱/۷۵	۲۶۱۶/۱۷	۴۰۳/۰۲	۶/۸۰
ضریب تغییرات	-	۶/۳۱	۴/۰۰	۴/۰۷	۴/۶۶	۴/۱۸	۶/۶۳

ns: غیر معنی‌دار؛ * و **: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال پنج و یک درصد.

جدول ۳: میانگین اثرات تنش خشکی، رقم گندم و برگ‌زدایی بر عملکرد و اجزای عملکرد

تنش خشکی	ارقام	تیمار	طول سنبله (سانتی‌متر)	تعداد دانه در سنبله	وزن هزار دانه (گرم)	عملکرد بیولوژیک (گرم در مترمربع)	عملکرد دانه (گرم در مترمربع)	شاخص برداشت (درصد)
تنش خشکی		آبیاری نرمال	۸/۳۸a	۳۲/۷۳a	۳۴/۱۸a	۱۲۰۷/۷۵a	۵۲۰/۲۷a	۴۴/۶۷a
		قطع آبیاری	۶/۳۱b	۲۶/۶۳b	۳۰/۸۱b	۸۵۸/۱۶b	۲۷۰/۱۰b	۳۸/۳۵b
ارقام	چمران	پیش‌تاز	۷/۴۹b	۲۹/۳۲b	۳۳/۱۷b	۱۰۶۹/۲۸a	۴۰۰/۴۹b	۴۴/۰۸b
		مرودشت	۶/۷۱c	۲۷/۹۶c	۲۹/۰۲c	۹۴۰/۴۳b	۲۹۰/۴۱c	۳۵/۳۹c
		عدم برگ‌زدایی	۷/۶۹a	۳۱/۲۹a	۳۴/۴۸a	۱۰۹۷/۰۰a	۵۰۶/۳۷a	۴۴/۲۱a
	برگ‌زدایی	مرحله ساقه دهی	۷/۳۱b	۲۹/۳۵b	۳۲/۰۵b	۱۰۳۵/۶۰b	۳۹۵/۱۲b	۳۸/۲۹c
		مرحله گلدهی	۷/۰۴b	۲۸/۴۰c	۳۰/۹۶c	۹۶۶/۲۵c	۳۰۰/۷۶c	۴۲/۰۲b

در هر ستون و برای هر اثر اصلی میانگین‌های دارای حروف یکسان بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

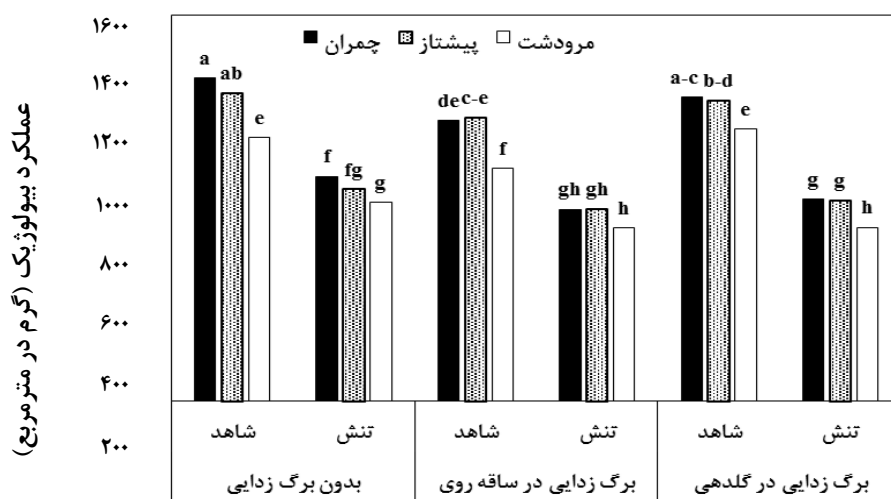


شکل ۱: اثر تنش خشکی و برگ‌زدایی بر تعداد دانه در سنبله ارقام مختلف گندم.

میانگین‌های با حروف یکسان بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

رقم چمران و رقم مرودشت نیز به ترتیب دارای بیش‌ترین و کم‌ترین وزن هزار دانه بودند. کم‌ترین آن در تیمار و وزن هزار دانه رقم مرودشت حساسیت بیشتری به محدودیت مبدا و تنش خشکی در مقایسه با ارقام دیگر داشتند. تیمارهای برگ‌زدایی دیرتر، اثر مثبتی بر میانگین وزن دانه داشته و پس از برگ‌زدایی مقدار هیدرات‌های کربن محلول ساقه به سرعت کاهش پیدا کرد. این موضوع حاکی از تسریع مصرف هیدرات‌های کربن محلول ساقه در رشد دانه‌ها می‌باشد (Zhang et al., 2010; Serrago et al., 2013). در راستای این یافته‌ها، در پژوهشی که عملکرد گندم رقم قدس تحت تاثیر دو شرایط آبیاری مطلوب و تنش متوسط خشکی بررسی شده بود، مشخص شد که تنش خشکی وزن هزار دانه گندم رقم قدس را به میزان ۲۵/۲ و ۲۱/۸ درصد به ترتیب در دو سال ۲۰۰۳-۰۴ و ۲۰۰۴-۰۵ کاهش داد (Ahmadi et al., 2009). در مطالعه‌ای بیان شده است که افزایش شدت برگ‌زدایی در ذرت از طریق کاهش وزن دانه باعث کاهش عملکرد شد (مهرآیین و همکاران، ۱۳۹۲). همچنین در مطالعه‌های دیگری گزارش شده است که برگ‌زدایی بر وزن نهایی دانه و مدت پر شدن دانه اثر می‌گذارد (Zhu et al., 2004; Echarte et al., 2006). تیمارهای برگ‌زدایی، که قبل از تعیین تعداد دانه اعمال شدند از طریق تغییر تعداد دانه و تیمارهایی که بعد از تعیین تعداد دانه اعمال شدند، از تغییر وزن هر دانه، بر عملکرد دانه اثر گذاشته بودند. به‌علاوه مشخص گردید که انتقال مجدد مواد ذخیره شده از ساقه به دانه، اثر برگ‌زدایی شدید بر نمو دانه را تا حدودی تعدیل کرد (امام و نیک‌نژاد، ۱۳۹۰). تغییرات وزن نهایی در ذرت به برهمکنش بین ظرفیت مبدا و اندازه مقصد در دوره پر شدن دانه وابسته است (Andrade et al., 2005). در یک مطالعه دوساله مشخص شد که برگ‌زدایی جزئی در مراحل آبستنی و گلدهی اثر معنی‌داری بر وزن هزار دانه گندم در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی نداشت، در حالی‌که برگ‌زدایی کامل در هر دو شرایط در سال دوم به طور معنی‌داری وزن هزار دانه گندم را

کاهش داد (Ahmadi *et al.*, 2009). اثر خشکی، برگ‌زدایی و برهمکنش خشکی-برگ‌زدایی، رقم-برگ‌زدایی در سطح احتمال یک درصد بر عملکرد بیولوژیک معنی‌دار گردید (جدول ۲). تنش خشکی عملکرد بیولوژیک را به مقدار ۲۹ درصد در شرایط تنش نسبت به شاهد کاهش داد. بیش‌ترین و کم‌ترین عملکرد بیولوژیک به‌ترتیب در تیمارهای بدون برگ‌زدایی و در برگ‌زدایی در زمان ساقه‌دهی مشاهده شد (جدول ۳). ارقام چمران و مرودشت نیز به‌ترتیب دارای بیش‌ترین و کم‌ترین عملکرد بیولوژیک بودند. کاهش شدید عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه در رقم مرودشت می‌تواند نشان‌دهنده حساسیت بیشتر این رقم به تنش خشکی پس از گلدهی در مقایسه با رقم چمران باشد. تنش خشکی عملکرد بیولوژیک را کاهش داد که بیش‌ترین کاهش در برگ‌زدایی زمان ساقه‌دهی و رقم مرودشت بود (شکل ۲). کاهش عملکرد بیولوژیک تحت اثر تنش خشکی در گندم توسط پژوهشگران دیگر گزارش شده است (پیرسته انوشه و امام، ۱۳۹۱؛ رخ‌افروز و همکاران، ۱۳۹۵). کمبود آب در مرحله گلدهی و گرده‌افشانی، باعث کاهش تولید ماده خشک از طریق نمو غیرطبیعی کیسه جنینی، عقیمی دانه‌گرده و در نهایت کاهش تعداد دانه‌های بارور می‌شود (Farooq *et al.*, 2014). پژوهش‌های متعددی نشان داده است که تنش خشکی از طریق کاهش سطح برگ‌ها و اختلال در روند جذب و انتقال عناصر غذایی، عرضه مواد پرورده را کاهش داده و موجب کاهش عملکرد بیولوژیک می‌شود (Abdoli *et al.*, 2013; Albacete *et al.*, 2014).



شکل ۲: اثر تنش خشکی و برگ‌زدایی بر عملکرد بیولوژیک در ارقام مختلف گندم.

میانگین‌های با حروف یکسان بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

اثر خشکی، رقم و برگ‌زدایی و برهمکنش خشکی-رقم، خشکی-برگ‌زدایی و رقم - برگ‌زدایی بر عملکرد دانه در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار گردید (جدول ۲). تنش خشکی سبب کاهش ۴۸ درصدی عملکرد دانه شد (جدول ۳)

که به دلیل اثر آن بر اجزای عملکرد دانه بود (جدول ۴). اثر سطوح برگ‌زدایی بر عملکرد متفاوت بود؛ به طوری که بیش‌ترین و کم‌ترین عملکرد دانه مربوط به تیمار بدون برگ‌زدایی و برگ‌زدایی در زمان ساقه‌دهی بود. به نظر می‌رسد کاهش عملکرد در زمان برگ‌زدایی ساقه‌دهی به علت کاهش تعداد دانه و در زمان گلدهی به علت کاهش وزن دانه باشد؛ چنان‌چه عملکرد دانه با اجزای تعداد دانه و وزن هزار دانه همبستگی مثبت و معنی‌داری نشان داد (جدول ۴). در بین ارقام نیز، چمران و مرودشت به ترتیب بیش‌ترین و کم‌ترین عملکرد دانه را داشتند (جدول ۳). کمبود آب از یک سو با اثر بر اندازه سطح برگ، سطوح فعال فتوسنتزی را کاهش داد و از سوی دیگر با افت محتوای رطوبت نسبی و پتانسیل آب برگ زمینه کاهش فتوسنتز در واحد سطح برگ را فراهم آورد و در مجموع باعث کاهش عملکرد دانه گردید (لک و همکاران، ۱۳۸۵). به نظر می‌رسد با که تاخیر در حذف برگ‌ها از شدت اثر منفی آن بر عملکرد دانه گندم کاسته شده باشد (شکل ۳). به علاوه انتقال مجدد مواد ذخیره شده به سمت سنبله، اثر افت مساحت برگ‌های فتوسنتز کننده را جبران کرده است.

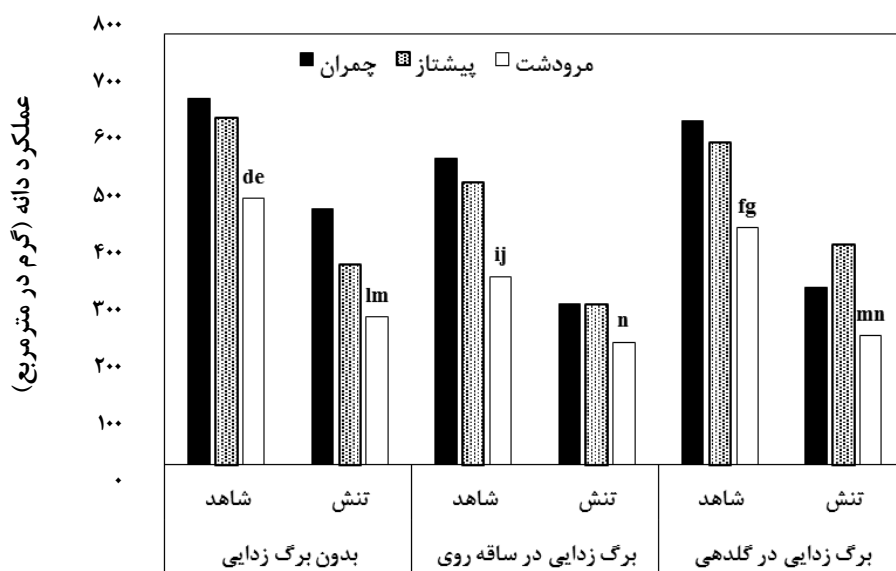
جدول ۴: همبستگی عملکرد دانه با اجزای عملکرد

عملکرد بیولوژیک	وزن هزار دانه	تعداد دانه در سنبله	طول سنبله
عملکرد دانه	۰/۷۹۵*	۰/۹۵۰**	۰/۸۷۹**

** و *: به ترتیب معنی‌دار در سطوح احتمال یک و پنج درصد.

برگ‌زدایی از طریق کاهش فتوسنتز به صورت غیرمستقیم باعث کاهش عملکرد شده و در مواردی که عملکرد اقتصادی، اندام‌های هوایی گیاه باشد، به طور مستقیم عملکرد را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Moriondo *et al.*, 2003; Albacete *et al.*, 2014). برخی پژوهشگران بیان داشته‌اند که در شرایط حذف سطوح کم تا متوسط از مبداء، گیاه با استفاده از ذخایر موجود در اندام‌های هوایی، به‌ویژه مواد هیدروکربنی غیرساختمانی ساقه، توزیع متعادل‌تر مواد فتوسنتزی و استفاده کارآمدتر از سطح برگ باقی‌مانده، در مقابل تنش کمبود مواد پرورده مقاومت می‌کند (Bijanazadeh and Emam, 2010; Lopes and Reynolds, 2010; Emam *et al.*, 2013). در یک مطالعه (Abdoli *et al.*, 2013)، گزارش شده است که کمبود آب پس از گلدهی اثر معنی‌داری بر رشد گندم نداشت، ولی به طور معنی‌داری انتقال مجدد ماده خشک و انتقال مجدد از میان‌گره‌های پایینی را به ترتیب به میزان ۱۶/۸ و ۱۷ درصد افزایش داد. در بین گیاهان زراعی، اساس فیزیولوژیک تولید ماده خشک وابسته به رابطه بین مبداء و مقصد و پتانسیل مبداء برای انجام فرآیند فتوسنتز و پتانسیل مقصد برای ذخیره و انتقال مجدد تولیدات فتوسنتزی است، به نحوی که وقتی ظرفیت مقصد کم است، عملکردهای زیاد به دست نمی‌آید. به علاوه، در شرایطی هم که ظرفیت مقصد فیزیولوژیک بالاست، اما اندازه مبداء محدود است، باز هم عملکرد بالایی حاصل نخواهد شد (Borass *et al.*, 2004; Alam *et al.*, 2008). در پژوهش حاضر، رقم چمران تحت شرایط شاهد و

عدم برگ‌زدایی بیش‌ترین مقدار عملکرد دانه را داشت (شکل ۲). شاخص برداشت تحت تاثیر معنی‌دار اثر خشکی، رقم، برگ‌زدایی و برهمکنش خشکی- برگ‌زدایی در سطح احتمال یک درصد قرار گرفت (جدول ۲). در پژوهش انجام شده در بین رقم‌ها تفاوت معنی‌دار مشاهده شد. به‌طوری‌که بیش‌ترین میزان این ویژگی مربوط به رقم چمران می‌باشد.



شکل ۳: اثر تنش خشکی و برگ‌زدایی بر عملکرد دانه در ارقام مختلف گندم.

میانگین‌های با حروف یکسان بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

شاخص برداشت در تیمار بدون برگ‌زدایی نسبت به تیمار برگ‌زدایی همه برگ‌ها به جز برگ پرچم در مرحله ساقه-دهی بالاتر بود (جدول ۳). این موضوع دور از انتظار نیست، زیرا صفات مرتبط با آن نیز واکنش مشابهی به زمان برگ‌زدایی نشان دادند. در یک مطالعه (Abdoli *et al.*, 2013) مشخص شد که دست‌ورزی در نسبت مبدا-مقصد به شدت بر سطح ذخیره ساقه پس از گلدهی اثر می‌گذارد. متوسط شاخص برداشت در اثر برگ‌زدایی کاهش یافت. میزان شاخص برداشت در تیمار تنش (۲۷ درصد) کمتر از تیمار آبیاری مطلوب بود (جدول ۳). کمبود آب از جمله عوامل محدود کننده رشد و نمو گیاه می‌باشد، که علاوه بر کاهش عملکرد ماده خشک، موجب اختلال در تسهیم کربوهیدرات‌ها به دانه و کاهش شاخص برداشت می‌شود (پیرسته‌انوشه و امام، ۱۳۹۱؛ Farooq *et al.*, 2014). تنش خشکی، شاخص برداشت را در همه ارقام کاهش داد که بیش‌ترین کاهش در برگ‌زدایی زمان ساقه‌دهی مشاهده شد (شکل ۴). تنش خشکی شاخص بهره‌وری آب را در هر سه رقم به‌طور معنی‌داری کاهش داد (شکل ۵) با این وجود رقم پیش‌تاز تحمل بالاتری به تنش خشکی داشت. تنش خشکی با کاهش ۲۲/۴، ۱۸/۹ و ۲۳/۳ درصدی شاخص بهره‌وری آب در به ترتیب چمران، پیش‌تاز و مروشدت همراه بود. رقم چمران در هر دو شرایط تنش و شاهد دارای بیش‌ترین شاخص بهره‌وری آب بود. صفریان و عبدالشاهی (۱۳۹۳) نیز نشان دادند که رقم چمران دارای شاخص بهره‌وری آب بالاتری نسبت به سایر ارقام است.



شکل ۴: اثر تنش خشکی و برگ‌زدایی بر شاخص برداشت در ارقام مختلف گندم.

میانگین‌های با حروف یکسان بر اساس آزمون دانکن در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌داری ندارند.

برگ‌زدایی در هر دو مرحله به‌طور کلی باعث کاهش شاخص بهره‌وری آب گردید، به‌جز رقم پیش‌تاز تحت تنش خشکی که تیمار برگ‌زدایی در مرحله گلدهی موجب افزایش ۱۰ درصدی شاخص بهره‌وری آب گردید (شکل ۵). شهراسبی و همکاران (۱۳۹۴) بیان کردند که تغییرات شاخص بهره‌وری آب به تفاوت اثر تنش خشکی بر سرعت فتوسنتز و مصرف آب از طریق تعرق بستگی دارد. آن‌ها نشان دادند که گندم در شرایط دیم، کمترین بهره‌وری آب را دارد. رضوی (۱۳۸۵) نیز گزارش داد که کاهش تعداد آبیاری منجر به کاهش بهره‌وری آب شد. کارایی مصرف آب رابطه مستقیمی با عملکرد گندم دارد و در برنامه‌های به‌نژادی در نواحی تحت اثر تنش خشکی برای افزایش عملکرد گندم از این صفت استفاده می‌شود. البته هنوز، مطالعه‌های کمی در مورد ژنتیک کارایی مصرف آب وجود دارد (صفریان و عبدالشاهی، ۱۳۹۳).

نتیجه‌گیری

نتایج این بررسی نشان داد که غلظت‌های عصاره‌ی جلبک دریایی، زمان و نحوه‌ی مصرف آن هر کدام به‌طور جداگانه بر اکثر صفات اندازه‌گیری شده در این پژوهش اثر معنی‌داری داشتند به‌طوری‌که با افزایش غلظت مصرف، صفات مربوط به ریشه و اندام‌های هوایی افزایش داشتند. به نظر می‌رسد که عصاره‌ی جلبک دریایی مانند یک محرک رشد عمل نموده و رشد ریشه را در ابتدا تحت اثر قرار داده و موجب افزایش گستردگی و رشد بهتر آن می‌شود که بهبود در رشد ریشه، بر اندام‌های هوایی گیاه گل‌رنگ نیز اثر مثبت گذاشته و موجب افزایش توسعه‌ی آن‌ها شده است. در این آزمایش در مرحله‌ی رشد رویشی تعدادی از صفات از جمله صفات ریشه‌ای و صفات مرفولوژیکی ارتفاع اولین شاخه از سطح خاک، تعداد شاخه-

ی فرعی و قطر غوزه‌ی اصلی تحت مصرف عصاره‌ی جلبک دریایی به خوبی رشد نمودند. مصرف ۱/۵ و ۲ لیتر در هکتار عصاره‌ی جلبک دریایی در اکثر صفات در یک گروه آماری قرار گرفتند و اختلاف معنی‌داری با هم نداشتند ولی مصرف آن در مرحله‌ی زایشی موجب افزایش ۵۴/۰۸ درصدی عملکرد بیولوژیک نسبت به مصرف آن در مرحله‌ی رشد رویشی گیاه شد و این می‌تواند به دلیل اثر تحریک‌کنندگی این ماده بر برگ‌ها و تولید و انتقال بیش‌تر مواد فتوسنتزی به مخزن (غوزه‌ها) باشد. نحوه‌ی مصرف این ماده نیز می‌تواند تغییراتی را در رشد گیاه ایجاد نماید. لازم به ذکر است که نتایج این آزمایش به دلیل یک ساله بودن، به تنهایی نمی‌تواند تمامی جوانب و مکانیسم عمل عصاره‌ی جلبک دریایی و اثر آن بر گیاه گلرنگ را نشان دهد و با توجه به این‌که تحقیقات کمی بر پارامترهای ریشه‌ی گلرنگ در کشور صورت گرفته و اثر استفاده از عصاره‌ی جلبک دریایی بر گیاه گلرنگ و سایر گیاهان کم‌تر بررسی شده است در نتیجه نیاز به تحقیقات بیش‌تری در این زمینه می‌باشد.

منابع

- امام، ی. ۱۳۹۲. به‌زراعی غلات. مرکز نشر دانشگاهی. ۱۹۲ ص.
- امام، ی. و نیک‌نژاد، م. ۱۳۹۰. مقدمه‌ی ای بر فیزیولوژی عملکرد گیاهان زراعی. انتشارات دانشگاه شیراز. ۵۷۱ ص.
- امام، ی. و وثقه‌الاسلامی، م. ج. ۱۳۸۴. عملکرد گیاهان زراعی، فیزیولوژی و فرآیندها. انتشارات دانشگاه شیراز. ۵۹۴ ص.
- پیرسته‌انوشه، ه. و امام، ی. ۱۳۹۱. واکنش عملکرد و اجزای عملکرد دانه گندم نان و ماکارونی به تنظیم‌کننده‌های رشد در شرایط تنش خشکی. مجله تنش‌های محیطی در علوم زراعی. جلد ۵، ص ۱۷-۱.
- رخ افروز، خ.، امام، ی. و پیرسته‌انوشه، ه. ۱۳۹۵. اثر کلرمکوات کلراید بر عملکرد و اجزای عملکرد سه رقم گندم تحت شرایط تنش خشکی. مجله تولید و فرآوری محصولات زراعی و باغی. جلد ۶، شماره ۲۰، ص ۱۱۱-۱۲۳.
- رضوی، ر. ۱۳۸۵. بررسی کارایی مصرف آب گندم و تاثیر تنش خشکی در مراحل رشد و تاثیر آن بر عملکرد و کیفیت دانه. مجموعه مقالات نهمین کنگره علوم زراعت و اصلاح نباتات، کرج، ایران.
- شهراسبی، ص.، امام، ی.، رونقی، ع. و پیرسته‌انوشه، ه. ۱۳۹۴. اثر تنش خشکی و کود نیتروژن بر عملکرد دانه و کارایی مصرف نیتروژن گندم رقم سیروان در شرایط استان فارس. مجله علوم زراعی ایران. جلد ۱۷ شماره ۴. ص ۳۶۳-۳۴۹.
- صفریان، ع.، و عبدالشاهی، ر. ۱۳۹۳. مطالعه توارث کارایی مصرف آب گندم نان در شرایط تنش خشکی. نشریه

تولید گیاهان زراعی. جلد ۷، شماره ۱: ص. ۱۹۹-۱۸۱.

لک، ش.، نادری، ا.، سیادت، ع.، آینه‌بند، ا.، نورمحمدی، ق. و موسوی، ه. ۱۳۸۵. تاثیر سطوح مختلف آبیاری، نیتروژن و تراکم بوته بر عملکرد، اجزای عملکرد و انتقال مجدد مواد فتوسنتزی ذرت دانه‌ای در شرایط آب و هوایی خوزستان. مجله علوم و فنون کشاورزی و منابع طبیعی. جلد ۱۱، ص ۱۴-۱.

مهرآیین، س.، مقصودی، ک. و امام، ی. ۱۳۹۲. اثر حذف برگ‌های بالا و پایین بلال بر عملکرد دانه و اجزای عملکرد ذرت دانه‌ای هیبرید سینگل کراس ۷۰۴. مجله علوم زراعی ایران، جلد ۱۵، ص ۱۶۵-۱۵۲.

Abdoli, A., Saeidi, M., Jalali-Honarmand, S., Mansourifar, S. and Ghobadi, M.E. 2013. Effect of post-anthesis water deficiency on storage capacity and contribution of stem reserves to the growing grains of wheat cultivars. *Plant Knowledge Journal*, 2: 99-107.

Ahmadi, H. and Bajelan, B. 2008. Heritability of drought tolerance in wheat. *American Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Science*, 3: 632-635.

Ahmadi, A., Joudi, M. and Janmohammadi, M. 2009. Late defoliation and wheat yield: Little evidence of post- anthesis source limitation. *Field Crops Research*, 113: 90-93.

Alam, M. S. Rahman, A. H. M. M., Nesa, M. N., Khan, S. K. and Siddquie, N. A. 2008. Effect of source and/or sinkrestriction on the grain yield in wheat. *Journal of Applied Science and Research*, 4: 258-261.

Albacete, A. A., Cristina, M. A. and Francisco P. A. 2014. Hormonal and metabolic regulation of source-sink relations under salinity and drought: From plant survival to crop yield stability. *Biotechnology Advances*, 32: 12-30.

Andrade, F. H., Sadras, V.O., Vega, C. R. C. and Echarte, L. 2005. Physiological determinants of crop growth and yield in maize, sunflower and soybean. *Journal of Crop Improvement*, 14: 51-101.

Emam, Y., Sedaghat, M. and Bahrani, H. 2013. Responses of maize (SC704) yield and yield components to source restriction. *Iran Agricultural Researches*, 32:31-40

Bijan-zadeh, E. and Emam, Y. 2010. Effect of source-sink manipulation on yield components and photosynthetic characteristic of wheat cultivars (*Triticum aestivum* and *T. durum* L.). *Journal of Applied Science*, 10: 564-569.

Borass, L., Slafer, G. A. and Otegui, M. E. 2004. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. *Field Crops Research*, 86: 131-146.

Carcova, J., Andrieu, B. and Otegui, M. E. 2003. Silk elongation in maize: relationship with flower development and pollination. *Crop Science*, 43: 914-920.

Echarte, L., Andrade, F.H., Sadras, V.O. and Abbate, P. 2006. Kernel weight and its responses to source manipulations during grain filling in Argentinean maize hybrids released in different decades. *Field Crops Research*, 96: 307-312.

Farooq, M., Hussain, M. and Siddique, K. H. 2014. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 33: 331-349.

Lauer GJ, Roth, G.W. and Bertram, M. G. 2004. Impact of defoliation on corn forage yield. *Agronomy Journal*, 96: 1459- 1463.

Lopes, M. S. and Reynolds, M. P. 2010. Partitioning of assimilates to deeper roots is associated with cooler canopies and increased yield under drought in wheat. *Functional Plant Biology*, 37: 147-156.

Mangen, T.F, Thomison, P.R. and Strachan, S. D. 2005. Early season defoliation effects on topcross high oil corn production. *Agronomy Journal*, 97: 823-831.

Moriondo, M., Orlondini, S. and Villalobos, F. 2003. Modelling compensatory effects of defoliation on leaf area growth and biomass of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Agronomy Journal*, 19: 161-171.

Serrago, R.A., Alzueta, I., Savin, R. and Slafer, G.A. 2013. Understanding grain yield responses to source–sink ratios during grain filling in wheat and barley under contrasting environments. *Field Crops Research*, 150: 42-51.

Slafer, G.A., Savin, R. and Sadras, V.O. 2014. Coarse and fine regulation of wheat yield components in response to genotype and environment. *Field Crops Research*, 157: 71-83

Wang, X., Vignjevic, M., Jiang, D., Jacobsen, S. and Wollenweber, B. 2014. Improved tolerance to drought stress after anthesis due to priming before anthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) var. Vinjett. *Journal of Experimental Botany*, 362: 1-16.

Zhang, H., Turner, N. C. and Poole, M. L. 2010. Source–sink balance and manipulating sink–source relations of wheat indicate that the yield potential of wheat is sink-limited in high-rainfall zones. *Crop and Pasture Science*, 61: 852-861.

Zhu, G.X., Midmore, D. J., Radford, B. J. and Yule, D.F. 2004. Effect of timing of defoliation on wheat (*Triticum aestivum* L.) in central Queensland I. Crop response and yield. *Field Crops Research*, 88: 211-226.