

بررسی ذخایر ساقه و انتقال مجدد آنها در برخی ارقام و لاین‌های جو تحت تنش خشکی انتهایی فصل

راضیه سرآبادانی تفرش^{۱*}، زهرا سادات شبر^۲، مریم شهبازی^{۳،۴}، محمد رضا بی همتا^۵ و ماهرخ شربتخواری^۳
^۱ گروه بیوتکنولوژی کشاورزی، دانشگاه پیام نور، تهران، ایران، ^۲ گروه زیست‌شناسی سیستم‌ها، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران، ^۳ دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران، ^۴ گروه فیزیولوژی مولکولی، پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، کرج، ایران، ^۵ گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تهران، کرج، ایران،
(تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۱۱/۳۰، تاریخ پذیرش نهایی: ۱۳۹۷/۰۶/۱۴)

چکیده

خشکی انتهایی فصل یکی از عوامل اصلی محدود کننده عملکرد در جو محسوب می‌شود. در شرایط تنش، به علت محدود شدن فتوسنتز جاری، اهمیت ذخایر ساقه بیشتر و سهم آن در تولید محصول نهایی قابل توجه خواهد بود. به منظور بررسی اثر تنش خشکی آخر فصل بر عملکرد، ذخایر ساقه و روند انتقال مجدد ساقه در ۶ رقم و لاین جو، آزمایشی در دو سطح آبیاری نرمال و تنش خشکی به صورت کرت های خرد شده در قالب طرح بلوک های کامل تصادفی در سه تکرار در پلات‌های آزمایشی مجهز به شلتر واقع در پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران در سال زراعی ۱۳۸۹-۹۰ به اجرا در آمد. آبیاری برای همه گیاهان تا شروع گلدهی بر اساس ظرفیت زراعی خاک صورت می‌گرفت. در شروع گلدهی تیمار تنش به صورت قطع آبیاری اعمال شد. نمونه برداری از میانگرمه های ساقه گیاهان تحت تنش و نرمال از زمان شروع گلدهی به فاصله ۷ روز تا زمان رسیدگی فیزیولوژیکی (۶ مرحله) به منظور اندازه گیری مشخصات پدانکل، میانگرمه ماقبل آخرو میانگرمه های زیرین انجام پذیرفت. نتایج نشان داد که بیشترین ذخیره سازی ماده خشک و انتقال مجدد ارقام و لاین های جو تحت هر دو شرایط نرمال و تنش مربوط به میانگرمه ماقبل آخر بود. میانگرمه های زیرین و پدانکل در رتبه های دوم و سوم قرار گرفتند. در شرایط تنش، کارایی انتقال مجدد میانگرمه ماقبل آخر ۲۰ درصد افزایش داشت. همچنین خشکی باعث القا انتقال مجدد در رقم متحمل شد؛ به طوری که در شرایط تنش بالاترین میزان ماده خشک انتقال یافته و کارایی انتقال مجدد مربوط به رقم متحمل یوسف و کمترین به رقم حساس موروکو بود. در شرایط تنش همبستگی مثبت و معنی داری بین عملکرد دانه و انتقال مجدد از میانگرمه ماقبل آخر ($r^2 = .99$) مشاهده شد. پاسخ متفاوت گیاهان متحمل و حساس جو به خشکی از نظر انتقال مجدد، بیانگر آن است که بررسی تنوع در توان ذخیره سازی و انتقال مجدد در شرایط نرمال و خشکی امکان ایجاد گیاهان متحمل در برنامه‌های اصلاحی را فراهم می‌آورد.

کلمات کلیدی: انتقال مجدد کربن، تنش خشکی، جو، ذخیره سازی مواد فتوسنتزی

مقدمه

محصولات کشاورزی در سراسر جهان می‌باشد (Bonet, 1995)

خشکی یکی از تنش‌های مهم غیر زیستی محدود کننده تولید . ایران با متوسط بارش‌های آسمانی ۲۵۰ میلی متر در سال، در

1996., Yang *et al.*, 2000., Ma *et al.*, 2014., Khoshro *et al.*, 2014., Sharbatkhri *et al.*, 2016). نیمه خشک (مانند ایران) که تنش خشکی معمولاً در انتهای فصل رشد اتفاق می‌افتد، اهمیت ذخایر کربوهیدرات‌های محلول در ساقه به علت محدود شدن فتوسنتز جاری بیشتر شده و سهم آن در تولید محصول نهایی به بیش از ۵۰٪ (۵۷٪ در گندم و ۷۴٪ در جو) می‌رسد (Brooks *et al.*, 1982). Gopts و همکاران (2011) در بررسی خود بر روی دو رقم حساس و متحمل گندم نشان دادند که تحت تنش خشکی انتقال مجدد ذخایر ساقه و کارایی انتقال مجدد در هر دو رقم افزایش داشت ولی در رقم متحمل این افزایش بیشتر بود. جودی و همکاران (۱۳۸۹) سهم ذخایر ساقه را در تشکیل عملکرد دانه گندم در شرایط تنش خشکی بیشتر از شرایط نرمال رطوبتی گزارش کردند. همچنین آنها به همبستگی مثبت و معنی دار عملکرد دانه و انتقال مجدد ذخایر ساقه تحت شرایط تنش خشکی اشاره کردند که این نشان دهنده القاء انتقال مجدد در ارقام بررسی شده در آزمایشات آن‌ها بود. در همین راستا Ma و همکاران (2014) نشان دادند که در شرایط تنش خشکی شدید نسبت به تنش خشکی ملایم میزان انتقال مجدد ذخایر ساقه گندم در پر شدن دانه بیشتر می‌شود. در مقابل نتایج متفاوتی در بررسی دو ژنوتیپ گندم در مطالعه ای که Mohammadi Bazargani و همکاران (2011) انجام دادند، مشاهده شد. آنها نشان دادند که تنش خشکی بر روی یکی از ژنوتیپ‌ها از لحاظ کارایی انتقال مجدد، اثر القایی داشت، در حالی که در ژنوتیپ دیگر تنش خشکی باعث کاهش در مقدار این صفت شد.

در فرآیند انتقال مجدد عوامل عمده‌ای تاثیرگذار می‌باشند که از مهمترین آن‌ها می‌توان به قدرت ذخیره سازی از یک سو و از سوی دیگر به توان انتقال مجدد اشاره نمود. توانایی و پتانسیل ساقه در ذخیره مواد، تحت عنوان ظرفیت ذخیره ساقه تعریف می‌شود. پتانسیل ذخیره ساقه به عنوان یک مخزن توسط طول ساقه و چگالی وزن خشک ساقه تعیین می‌شود، چگالی وزن ساقه برابر وزن خشک ساقه به ازای هر واحد طول ساقه می‌باشد (Blum, 1998). با توجه به تفاوت در طول و چگالی

زمره مناطق خشک و نیمه خشک جهان قرار گرفته است (Ghamarinia and Gowing, 2005). جو چهارمین دانه غله ای دنیا بعد از گندم، ذرت و برنج براساس ارزش تجاری می‌باشد. در بیشتر مناطق کشت جو به ویژه در مناطق مدیترانه ای مرحله پر شدن دانه با وقوع تنش خشکی همراه است (Gonzalea *et al.*, 1999). از آنجایی که تولید این محصول با خشکی انتهای فصل و دمای بالا محدود می‌شود، بررسی برای انتخاب ژنوتیپ‌های پر محصول و خصوصیات فیزیولوژیکی برتر که در برابر تنش خشکی تحمل بهتری نشان می‌دهند، ضروری می‌باشد (Gonzalea *et al.*, 1999). به‌طور کلی رشد و نمو دانه به تأمین کربن از دو منبع وابسته می‌باشد: منبع اول فتوسنتز جاری است که به صورت کربوهیدرات‌های تولید شده بعد از گلدهی که مستقیماً به دانه انتقال می‌یابند و در وحله بعد انتقال مجدد مواد ذخیره‌ای از ساقه که این جز در شرایط خاص اهمیت بیشتری می‌یابد. (Gallager *et al.*, 1975, Daniels *et al.*, 1982, Kabata *et al.*, 1992). مطلوب تقریباً ۷۰ الی ۹۰ درصد عملکرد نهایی دانه گندم از فتوسنتز جاری در طول دوره پرشدن دانه تأمین می‌شود (Ausein *et al.*, 1977, Bidinger *et al.*, 1977). در شرایط مطلوب با آبیاری مناسب سهم انتقال مجدد مواد ذخیره ای ساقه ناچیز می‌باشد و تنها حدود ۶ الی ۱۰ درصد (بسته به ژنوتیپ) تخمین می‌شود (Yang, 1996, Ehdai and Wains, 2000). شرایط تنش از جمله خشکی تولید مواد فتوسنتزی گیاه ممکن است کاهش یابد. در چنین حالتی کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای گیاه به ویژه ساقه غلات به عنوان یکی از منابع مهم برای پرشدن دانه مطرح می‌شود (Yang and Zhang, 2006, Ma *et al.*, 2014, Khoshro *et al.*, 2014, Sharbatkhari *et al.*, 2016). زمان رشد رویشی که همراه با شرایط نسبتاً مطلوب محیطی است و میزان تولیدات فتوسنتزی بیشتر از نیاز مخزن‌ها بوده در میانگروه‌های مختلف ساقه ذخیره می‌شوند و در مراحل انتهایی رشد به دانه منتقل می‌شود. بر اساس گزارشات متعددی تحت شرایط تنش خشکی سهم انتقال مجدد از ساقه در گندم به میزان بیشتر از ۴۰٪ افزایش می‌یابد (Ehdai and Wains, 2006).

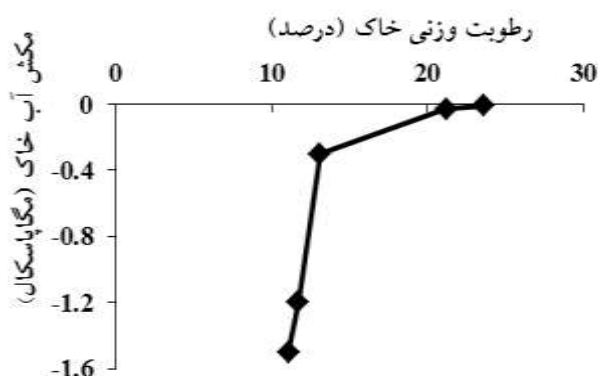
سازوکارهای تحمل به خشکی در جو را دو چندان می‌کند. بنابراین هدف این پژوهش بررسی پاسخ‌های متفاوت ارقام و لاین‌های حساس و متحمل جو از لحاظ توان ذخیره‌سازی و انتقال مجدد به تفکیک میانگروه‌ها در شرایط نرمال و تنش رطوبتی بود.

مواد و روش‌ها

در پژوهش حاضر ۴ رقم و دو لاین پیشرفته جو (*Hordeum vulgare* L.) بر اساس آزمایشات قبلی مورد مطالعه قرار گرفتند (سرآبادانی و همکاران، ۱۳۹۲)، که از بین آنها رقم یوسف به عنوان متحمل به خشکی (Nikkhah, 2008)، موروکو به عنوان رقم حساس (Xue, 2009) و فجر ۳۰ و نصرت به عنوان ارقام نیمه حساس و لاین‌های ۱۷ و ۶۷ به عنوان لاین‌های پیشرفته (Nikkhah, 2008) بودند. این آزمایش در کرت‌های آزمایشی در کف گلخانه (زمین گلخانه) به صورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی در ۳ تکرار در پژوهشگاه بیوتکنولوژی کشاورزی ایران (واقع در کرج) انجام شد. سقف گلخانه به منزله شلتر و برای ایجاد فضای کنترل شده بوده است. در این آزمایش عامل اصلی رژیم آبیاری در ۲ سطح (بدون تنش و تنش خشکی) و عوامل فرعی ۶ ژنوتیپ جو بودند. خاک مورد نیاز برای این آزمایش از مزرعه موسسه نهال و بذر واقع در کرج تهیه شد. بذور با فاصله ۵ سانتیمتر روی خطوط برای هر ژنوتیپ کاشته شدند و فاصله بین خطوط ۱۰ سانتیمتر در نظر گرفته شد به طوری که هر ژنوتیپ در ۳ خط ۲ متری قرار گرفتند. آبیاری تا زمان شروع گلدهی با کد ۶۱ زادوکس (زادوکس و همکاران ۱۹۷۴) به صورت قطره‌ای و بر اساس نیاز گیاه صورت می‌گرفت. شروع گلدهی طبق تعریف در گیاه جو زمانی است که سنبله‌ها هنوز به طور کامل از غلاف خارج نشده باشند (Nelson et al., 2001). منحنی رطوبتی خاک مورد استفاده به صورت رابطه بین مکش آب خاک (مگا پاسکال) و میزان آب موجود در خاک (درصد رطوبت وزنی خاک) در شکل ۱ نشان داده شده است. نقطه ظرفیت زراعی و نقطه

وزنی میانگروه‌های جو به نظر می‌رسد که مقادیر متفاوتی از کربوهیدرات‌ها در میانگروه‌های مختلف ذخیره شود. جو زمستانه در میانگروه‌های پایینی بیشترین تخصیص اسیمیلات‌ها در طول پر شدن دانه را دارد (Bonnet and Incolle, 1992a) ولی در مطالعات دیگر، پدانکل و میانگروه ماقبل آخر بیشترین ذخیره را در جو دارا بودند (Daniels et al., 1982). برآورد میزان تخصیص اسیمیلات‌های ذخیره شده به دانه بستگی به ژنوتیپ، شرایط آزمایش و روش اندازه‌گیری کربوهیدرات‌های ذخیره شده دارد (Ehdaie et al., 2006., Ma et al., 2014). توان انتقال مجدد به عنوان دومین جزء تعیین کننده مقدار مشارکت مواد ذخیره‌ای در عملکرد دانه توسط عواملی مانند اندازه مخزن، رقم و شرایط محیطی تعیین می‌شود (Ehdaie et al., 2006., Blum, 1998). بر همین اساس Yang و همکاران (2002) گزارش کردند که با وجود توان ذخیره سازی بالای اندام‌های رویشی در برخی ارقام برنج، این گیاهان قادر به انتقال این مواد به دانه نبودند که منجر به کاهش عملکرد در آن‌ها گردید. این محققان علت این موضوع را فعالیت پایین مخزن در گیاهان مورد نظر و ناتوانی آن‌ها در جذب بیشتر مواد ذخیره شده در اندام‌های رویشی دانستند. در همین زمینه Gupta و همکاران (2011) نیز داشتن قدرت مخزن بالا را دلیل عمده جذب حداکثری کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای در ساقه گیاهان متحمل‌تر عنوان کردند.

یکی از استراتژی‌های مورد توجه در ارقام سازگار با تنش‌های محیطی محدود کننده رشد مانند خشکی، افزایش سهم انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول در ساقه طی دوره پر شدن دانه است که از طریق افزایش ذخایر ساقه در طول رشد، افزایش میزان انتقال مجدد مواد ذخیره شده و همچنین افزایش طول دوره یا سرعت انتقال مواد قابل دستیابی است. در این زمینه اطلاعات زیادی در مورد گیاه جو به ویژه ارقام ایرانی در دست نیست، لذا نظر به وسعت مسئله خشکی در کشور از یک سو و تحمل به خشکی جو و توسعه برنامه کشت این گیاه در مناطقی که آب کافی برای کشت سایر گیاهان استراتژیک در دسترس نیست از سوی دیگر، اهمیت مطالعه



شکل ۱- منحنی رطوبتی خاک به صورت رابطه بین مکش آب خاک (مگا پاسکال) و میزان آب موجود در خاک (درصد رطوبت وزنی خاک) در بررسی اثرات تنش خشکی انتهای فصل بر ارقام و لاین های جو.

پدانکل، ماقبل آخر و میانگرمه های زیرین محاسبه گردید. وزن مخصوص میانگرمه ها از تقسیم وزن به طول آن میانگرمه بدست آمد. میزان انتقال مجدد از تفاضل وزن هر میان گره در زمان حداکثر وزن آن و رسیدگی فیزیولوژیک محاسبه شد. راندمان انتقال مجدد نیز از تقسیم میزان ماده خشک انتقال یافته از هر میانگرمه به حداکثر وزن همان میانگرمه پس از گلدهی بدست آمد (Ehdaie et al., 2006).

(Ehdaie et al., 2006) وزن میانگرمه در زمان رسیدگی

فیزیولوژیک- حداکثر وزن میانگرمه بعد از گلدهی= انتقال مجدد

حداکثر وزن میان گره پس از گلدهی/میزان ماده خشک انتقال

(Ehdaie et al., 2006) یافته از میانگرمه =راندمان انتقال مجدد

برای اندازه گیری زیست توده (عملکرد بیولوژیک)، مقدار

ماده خشک کل بخش هوایی ۱۵ گیاه در هر تکرار بعد از

خشکاندن در آون به مدت ۷۲ ساعت با ترازوی دقیق، توزین

شد. لازم به ذکر است که برای این منظور، در نمونه گیری از

اندام هوایی یک ساقه اصلی برداشت و اندازه گیری شد و

نتیجه در تعداد پنجه ها ضرب شد. برای اندازه گیری عملکرد

دانه سنبله های همین بوته ها جدا شده و مقدار عملکرد دانه با

ترازوی دقیق توزین شد. شاخص برداشت با استفاده از

داده های عملکرد دانه و ماده خشک بدست آمد. به منظور

اندازه گیری پوکی دانه نیز در هر تکرار در سه سنبله تعداد

دانه های پر نشده مورد شمارش قرار گرفت.

تجزیه واریانس، همبستگی و مقایسه میانگین با استفاده از

پژمردگی دائم به ترتیب محل تلاقی مکش های ۰/۰۳ و مگاپاسکال و ۱/۵ مگاپاسکال در منحنی رطوبتی خاک می باشد. میزان نیاز گیاه به آبیاری هر بار با استفاده از دستگاه رطوبت سنج، نمونه گیری رطوبتی خاک و با توجه به ظرفیت زراعی خاک محاسبه می شد. بافت خاک لومی و ظرفیت زراعی خاک ۲۱ درصد بود. ارزیابی حجم آب مصرفی گیاه با استفاده از کنتوری که در ابتدای مسیر ورودی آب قرار داده شده بود، صورت می گرفت. در زمان شروع مرحله گلدهی (زمانی که بطور متوسط ۵۰٪ بوته ها به مرحله شروع گلدهی رسیده باشند) تیمار تنش به صورت قطع آبیاری اعمال شد. رطوبت خاک در کرت های شاهد و تحت تنش در هر مرحله نمونه برداری با نمونه گیری رطوبتی تعیین شد.

به منظور تعیین مقدار ذخیره سازی و انتقال مجدد مواد

ذخیره شده در ساقه از روش اندازه گیری تغییرات وزن خشک

ساقه استفاده گردید. نمونه برداری بصورت تصادفی از بین ساقه

های اصلی علامت گذاری شده با طول یکسان در ۶ مرحله از

شروع گرده افشانی (زمان صفر گرده افشانی) تا زمان ۲۸ روز

پس از آن به فاصله ۷ روز (در زمان های ۰، ۷، ۱۴، ۲۱ و ۲۸

روز پس از گرده افشانی) و همچنین در زمان رسیدگی

فیزیولوژیک از میانگرمه های ساقه (پدانکل، ماقبل آخر و میانگرمه

های پایینی) به طور جداگانه برای هر ۶ ژنوتیپ انجام گرفت.

نمونه ها سریعاً در آون ۸۰ درجه سانتیگراد به مدت ۴۸ ساعت

خشک گردیدند. سپس طول و وزن خشک میانگرمه های

معنی داری (حداقل در سطح $P < 0.05$) کاهش داد. همچنین تنوع بالایی از لحاظ طول میانگروه‌های مختلف در بین ارقام و لاین‌های مختلف مورد بررسی در این آزمایش مشاهده شد (جدول ۲). در تمامی ارقام و لاین‌ها میانگروه‌های زیرین‌بیشترین و میانگروه ماقبل آخر کمترین سهم را در ارتفاع ساقه داشتند. همان‌طور که در جدول ۲ مشاهده می‌شود طول هیچ یک از میانگروه‌های ارقام موروکو و یوسف تحت تنش رطوبتی تغییری نکرده است، که این احتمالاً به علت به حداکثر رسیدن طول ساقه این ارقام در زمان شروع گلدهی می‌باشد. از آن جایی که بیشترین ارتفاع ساقه مربوط به طول میانگروه‌های زیرین و پدانکل می‌باشد، یک ارتباط مثبت و معنی داری بین عملکرد بیولوژیک و طول این میانگروه‌ها در شرایط تنش دیده می‌شود ولی در عین حال تنها پدانکل همبستگی مثبتی با عملکرد دانه نشان داد و هیچ گونه ارتباط معنی داری بین میانگروه‌های زیرین و عملکرد دانه مشاهده نشد (جدول ۳) که این نشان دهنده تأثیر طول بیشتر این میانگروه در افزایش کاه و کلش و نه افزایش عملکرد دانه می‌باشد. این موضوع احتمالاً می‌تواند نشان دهنده عدم تأثیر ارتفاع بیشتر گیاه در عملکرد دانه تحت شرایط تنش باشد که این با نتایج برخی از پژوهشگران در بی اثر بودن یا تأثیر منفی داشتن ارتفاع بیشتر در عملکرد دانه تحت تنش خشکی انتهای فصل، مطابقت دارد (Joudi *et al.*, 2012). از طرفی برخی محققان معتقدند که ارقام گندم با ارتفاع متوسط (نیمه پا کوتاه) به دلیل حساسیت کمتر به ورس در شرایط تنش افت عملکرد کمتری را در مقایسه با ارقام پا بلند دارند (Singh *et al.*, 2001). این موضوع در گیاه جو که نسبت به ورس حساسیت بیشتری در مقایسه با گندم دارد حائز اهمیت است، در پژوهش حاضر نیز دیده می‌شود که گیاهان با ارتفاع متوسط مانند یوسف عملکرد بالاتری را نسبت به سایر ارقام نشان می‌دهند.

وزن میانگروه‌ها: میانگروه‌های زیرین با متوسط 0.78 میلی گرم در شرایط نرمال بیشترین وزن را در میان میانگروه‌های ساقه به خود اختصاص داد. پس از آن پدانکل و میان‌گروه ماقبل آخر به ترتیب با متوسط 0.22 و 0.21 میلی گرم وضعیت مشابهی

آزمون چند دامنه‌ای دانکن، با نرم‌افزار SAS، MSTATC و انجام و نمودارها با استفاده از نرم افزار Excel رسم شد.

نتایج و بحث

خشکی انتهایی اعمال شده در این بررسی موجب کاهش عملکرد، اجزای عملکرد از جمله تعداد دانه و زیست توده در ارقام و لاین‌های مورد بررسی به جز رقم یوسف شد (جدول ۱). در شرایط این آزمایش رقم یوسف بالاترین عملکرد و تعداد دانه در شرایط تنش را نشان داد و تفاوتی از لحاظ عملکرد دانه و تعداد دانه در شرایط تنش و شاهد در این رقم مشاهده نشد، در حالیکه رقم حساس موروکو و رقم نیمه حساس فجر ۳۰ بیشترین میزان کاهش عملکرد دانه (حدود ۵۰ درصد) و ارقام نیمه حساس (فجر ۳۰ و لاین ۱۷) بیشترین میزان کاهش تعداد دانه (حدود ۴۵ درصد) را در شرایط تنش نسبت به شاهد دارا می‌باشد (جدول ۱). تنوع موجود در ارقام از نظر پاسخ به خشکی و کاهش عملکرد دانه به ویژه در ارقام حساس بیانگر حساسیت گیاه جو به خشکی انتهایی می‌باشد که با نتایج Samarah و همکاران (۲۰۰۹) که بر روی ارقام دیگری از جو بررسی کردند مطابقت دارد. بیشترین درصد افزایش تعداد دانه‌های پوک در شرایط تنش نسبت به شاهد به رقم موروکو اختصاص داشت (۸۱ درصد). خشکی همچنین موجب کاهش معنی دار شاخص برداشت در رقم فجر ۳۰ شده، ولی در سایر ارقام شاخص برداشت در شرایط شاهد و تنش تفاوت معنی داری نشان نداد (جدول ۱)، اگرچه افزایش جزئی در شاخص برداشت رقم یوسف در شرایط تنش مشاهده گردید (جدول ۱). به نظر می‌رسد حفظ عملکرد دانه در شرایط تنش در رقم یوسف با هزینه کاهش زیست‌توده و افزایش میزان انتقال مواد فتوسنتزی به دانه صورت پذیرفته است.

طول میانگروه‌ها: رشد طولی میانگروه‌های مختلف ارقام و لاین‌ها در زمان‌های متفاوتی به حداکثر میزان خود رسید که علت آن تنوع فنولوژیکی بالا در بین آن‌ها بود. تنش خشکی به‌طور متوسط طول میانگروه‌های مختلف را تحت تنش به‌طور

جدول ۱- مقایسه میانگین ژنوتیپ های جو از نظر عملکرد و اجزای آن در شرایط بدون تنش و تنش خشکی انتهای فصل

ژنوتیپ های جو	پوکی دانه در سنبله		شاخص برداشت		عملکرد بیولوژیکی		عملکرد دانه		دانه در بوته	
	تنش	تعداد	تنش	شاهد	تنش	شاهد	تنش	شاهد	تنش	تعداد
نصرت	۵/۶۶۷ ^b	۵ ^{bc}	۰/۱۴۰۷ ^{bc}	۰/۱۴۰۵ ^{bc}	۲۸۱۷/۰۷ ^{ef}	۴۰۶۱/۲ ^{bc}	۳۹۳/۶ ^{bc}	۵۷۱/۵ ^a	۴۴/۶۴ ^{de}	۶۸/۰۶ ^b
فجر ۳۰	۸ ^a	۵/۶۶۷ ^b	۰/۱۰۸۷ ^{cd}	۰/۱۸۹۹ ^a	۲۱۷۷/۲ ^{gh}	۲۴۶۱/۶ ^{fg}	۲۳۳/۱ ^e	۴۶۷/۱ ^b	۳۵/۶۴ ^e	۶۵/۴۴ ^b
یوسف	۳/۳۳۳ ^d	۴/۸۳۳ ^{bc}	۰/۱۷۶۴ ^a	۰/۱۲۷۵ ^{bc}	۳۵۶۸ ^{cd}	۴۸۱۲/۱۳ ^a	۶۲۰/۱ ^a	۶۱۵/۳ ^a	۸۳/۸۹ ^a	۸۳/۴۲ ^a
موروکو	۹ ^a	۱/۶۶۷ ^e	۰/۱۱۹۴ ^{cd}	۰/۱۵۸۴ ^{ab}	۱۱۹۹/۷ ⁱ	۱۷۵۵/۱ ^h	۱۴۲ ^f	۲۷۴/۸ ^{de}	۲۱/۳۶ ^f	۳۶/۴۲ ^e
لاین ۶۷	۳/۶۶۷ ^{cd}	۴/۸۳۳ ^{bc}	۰/۱۱۳۱ ^{cd}	۰/۱۲۷۲ ^{bc}	۳۰۱۲/۵۸ ^{ef}	۳۱۱۴/۷ ^{de}	۳۳۶/۵ ^{cd}	۳۹۴/۱ ^{bc}	۴۸/۳۱ ^d	۵۱/۱۷ ^{cd}
لاین ۱۷	۷/۸۳۳ ^a	۶ ^b	۰/۰۸۷۷ ^d	۰/۱۰۶۸ ^{cd}	۲۹۴۳/۷۱ ^{ef}	۴۱۵۸/۹ ^b	۲۵۷/۲ ^{de}	۴۴۳/۷ ^b	۳۳/۹۴ ^e	۶۰/۵۸ ^{bc}
میانگین	۶/۲۵۱	۴/۶۶۷	۰/۱۲۴۳	۰/۱۴۱۷	۲۶۱۹/۷۱	۳۳۹۳/۹۷	۳۳۰/۴	۴۶۱/۰۸	۴۴/۶۳	۶۰/۸۵

برای هر صفت میانگین هایی که دارای حروف مشترک هستند، براساس آزمون چند دامنه ای دانکن در سطح احتمال پنج درصد تفاوت معنی داری ندارند.

جدول ۲- طول میانگرمه های ساقه اصلی ارقام و لاین های جو تحت شرایط تنش و نرمال رطوبتی

طول میانگرمه های مختلف (سانتی متر)

ژنوتیپ	پدانکل		ماقبل آخر		میانگرمه های زیرین	
	نرمال	تنش	نرمال	تنش	نرمال	تنش
نصرت	۲۷/۸۷ ^a	۲۵/۱۶ ^b	۱۷/۳۴ ^a	۱۷/۲۱ ^a	۶۰/۱۳ ^e	۵۵/۶ ^f
فجر ۳۰	۱۸/۹۳ ^f	۱۷/۰۳ ^g	۱۳/۰۷ ^e	۱۲/۷۴ ^{ef}	۴۵/۸۷ ^h	۴۵/۳۳ ^h
یوسف	۲۲ ^d	۲۲/۱۶ ^d	۱۵/۵۱ ^b	۱۵/۳۳ ^b	۶۱/۱۷ ^{de}	۵۹/۹ ^e
موروکو	۱۶/۱۷ ^h	۱۵/۷ ^{hi}	۱۴/۶۸ ^{cd}	۱۴/۲۵ ^d	۵۱/۱۴ ^g	۵۱/۴۲ ^g
لاین ۶۷	۱۸/۸۲ ^f	۱۵/۳۳ ⁱ	۱۲/۵۲ ^f	۱۲/۴۴ ^f	۶۶/۰۹ ^c	۶۲/۴۱ ^d
لاین ۱۷	۲۴/۱۹ ^c	۲۱/۱۸ ^e	۱۷/۰۷ ^a	۱۴/۷۲ ^c	۷۱/۵۶ ^a	۶۹/۳۶ ^b

برای هر میانگرمه به طور مجزا میانگین هایی که دارای حروف مشابه لاتین هستند، تفاوت معنی داری در سطح آماري ۵٪ در آزمون چند دامنه ای دانکن نشان نمی دهند.

ارقام و لاین های جو مورد تغییر وزن میانگرمه ها، از روند یکسانی تبعیت نکرد که این امر نشان می دهد که فرایند ذخیره سازی مواد فتوسنتزی در این سه میانگرمه مستقل از یکدیگر است (Ehdaie *et al.*, 2006., Joudi *et al.*, 2012., Ma *et al.*, 2014., Khoshro *et al.*, 2014., Sharbatkhari *et al.*, 2016) عواملی که باعث ایجاد تنوع ژنتیکی در وزن میانگرمه ها می شود به طور کامل شناخته نشده است. تفاوت در عرضه کربن که

داشتند. در شرایط تنش نیز نتایج مشابهی بدست آمد. ارقام و لاین های جو از نظر وزن میانگرمه های پدانکل، میان گره ماقبل آخر و میانگرمه های زیرین تفاوت معنی داری با یکدیگر داشتند (جدول ۴). در هر دو شرایط تنش و نرمال رطوبتی رقم موروکو کمترین وزن هر سه میانگرمه را به خود اختصاص داد. بیشترین وزن میان گره پدانکل مربوط به رقم نصرت و بیشترین وزن میانگرمه های زیرین و ماقبل آخر مربوط به رقم یوسف بود. در

جدول ۳- ماتریس ضرایب همبستگی ساده بین طول، وزن و وزن مخصوص میانگرمه‌ها و عملکرد ارقام و لاین‌های جو در شرایط تنش خشکی انتهای فصل

۹	۸	۷	۶	۵	۴	۳	۲	۱				
وزن مخصوص میانگرمه‌های زیرین	وزن میانگرمه‌های زیرین	طول میانگرمه‌های زیرین	وزن مخصوص میانگرمه‌های ماقبل آخر	وزن میانگرمه‌های ماقبل آخر	طول میانگرمه‌های ماقبل آخر	وزن مخصوص پدانکل	وزن پدانکل	طول پدانکل	عملکرد زی‌توده	شاخص برداشت	عملکرد دانه	تعداد دانه در سنبله
								۱	۰/۵°	۰/۳۹۹۸۵	۰/۵۷°	۰/۴۰۳۷۶
							۱	۰/۹۳°	۰/۷۰°	۰/۳۳۵۸۱	۰/۶۵°	۰/۵۱°
						۱	۰/۸۷°	۰/۶۳°	۰/۸۳°	۰/۱۸۲۶۳	۰/۶۴°	۰/۵۷°
					۱	۰/۲۷۹۹۷	۰/۷°	۰/۹°	۰/۱۸۴۳۶	۰/۴۵۲۰۳	۰/۳۹۲۴۱	۰/۲۰۸۴۶
				۱	۰/۶۱°	۰/۸۸°	۰/۹۴°	۰/۸۴°	۰/۸۳°	۰/۴۴۱۰۹	۰/۸۱°	۰/۷۱°
			۱	۰/۹۲°	۰/۲۶۱۲۹	۰/۹۳°	۰/۸۱°	۰/۶°	۰/۹۳°	۰/۳۰۲۷۵	۰/۷۹°	۰/۷۵°
		۱	۰/۵۷°	۰/۵۲°	۰/۱۶۲۱۷	۰/۳۷۳۶۶	۰/۳۴۳۶۳	۰/۲۸۴۲۱	۰/۵۶°	-۰/۰۹۶۶۳	۰/۲۸۶۹۴	۰/۲۵۳۳۲
	۱	۰/۷۶°	۰/۹۲°	۰/۹۳°	۰/۴۵۲۹۵	۰/۸۱°	۰/۸۰°	۰/۶۷°	۰/۸۶°	۰/۲۷۸۷۶	۰/۷۲°	۰/۶۴°
۱	۰/۹۴°	۰/۵۱°	۰/۹۳°	۰/۹۷°	۰/۵۳°	۰/۸۹°	۰/۹°	۰/۷۶°	۰/۸۶°	۰/۴۱۲۹۱	۰/۸۰°	۰/۷۱°

و به ترتیب نشان دهنده معنی‌داری در سطح ۵٪ و ۱٪ می‌باشد.

جدول ۴- وزن میانگرمه‌های ساقه اصلی ارقام و لاین‌های جو تحت شرایط تنش و نرمال رطوبتی

وزن میانگرمه‌های مختلف (میلی گرم)

میانگرمه‌های زیرین		میانگرمه‌های ماقبل آخر		پدانکل		ژنوتیپ
تنش	نرمال	تنش	نرمال	تنش	نرمال	
۱/۱۲۲ ^c	۱/۰۱۷ ^d	۰/۲۷۹ ^{ab}	۰/۲۷ ^{bc}	۰/۳۱۵ ^a	۰/۳ ^a	نصرت
۰/۵۳۷ ^f	۰/۵۱۱ ^f	۰/۱۶۲ ^g	۰/۱۳۷ ^h	۰/۱۸۲ ^c	۰/۱۸۷ ^c	فجر ۳۰
۱/۱۶۲ ^b	۱/۲۴۷ ^a	۰/۲۸۲ ^a	۰/۲۸۱ ^a	۰/۲۵۹ ^b	۰/۲۵۵ ^b	یوسف
۰/۴۳ ^g	۰/۴۴۵ ^g	۰/۱۰۳ ⁱ	۰/۱۰۱ ⁱ	۰/۰۸۸۹ ^e	۰/۱۳۶ ^d	موروکو
۱/۰۴ ^d	۰/۹۴۶ ^e	۰/۲۰۳ ^e	۰/۱۸۴ ^f	۰/۱۷ ^{cd}	۰/۱۸۶ ^c	لاین ۶۷
۱/۱۰۷ ^c	۱/۱۳۳ ^{bc}	۰/۲۳۵ ^d	۰/۲۶۷ ^c	۰/۲۴ ^b	۰/۲۵۶ ^b	لاین ۱۷

برای هر میانگرمه به طور مجزا میانگین‌هایی که دارای حروف مشابه لاتین هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح آماری ۵٪ در آزمون دانکن نشان نمی‌دهند.

مورفولوژیکی نیز در این امر دخیل‌اند. ارقامی که میانگرمه‌های خود را به سرعت توسعه داده و وارد فاز زایشی می‌شوند فرصت کافی برای تجمع مواد فتوسنتزی را خواهند داشت. با

خود وابسته به سرعت اسیمیلاسیون و تسهیم شیره پرورده می‌باشد، می‌تواند به عنوان یکی از عوامل ایجاد چنین تفاوتی مطرح شود (Rusksa et al., 2006). تفاوت‌های فنولوژیکی و

این وجود رابطه عوامل ذکر شده با مقدار تجمع مواد ثابت نبوده و از رقمی به رقم دیگر فرق می‌کند. Xue و همکاران (2008) تعداد ۱۶ لاین گندم با گرده افشانی یکسان را از نظر مقدار ذخیره‌سازی کربن در مرحله گرده افشانی مقایسه کرده و به تفاوت‌های معنی‌دار ارقام از نظر تجمع قندها در ساقه اشاره کردند. این محققان علت چنین تنوعی را تفاوت در مقدار فتوسنتز، کارایی استفاده از کربن و تسهیم کربن بین ذخیره سازی و سایر فرایندهای فنولوژیکی (مانند تنفس نگهداری، رشد و غیره) عنوان کردند.

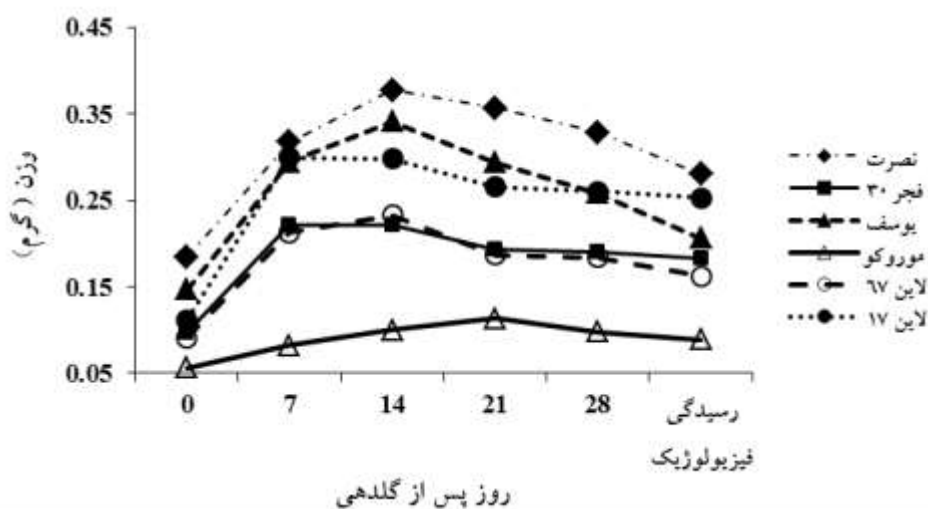
تنش خشکی تأثیر معنی‌داری بر وزن میانگرم پدانکل نداشت، درحالیکه میانگین وزن میانگرم ماقبل آخر و میانگرم-های زیرین را افزایش داد. در توجیه این افزایش می‌توان اشاره کرد که در شرایط نرمال رطوبتی باتوجه به وجود تنفس نگهداری و حتی تنفس رشدی به خصوص در دهه اول پس از گلدهی قسمتی از مواد ذخیره ای اندام‌های رویشی به ویژه میانگرم‌ها، صرف تنفس شده و در نتیجه میزان این ذخایر کمتر می‌شود (Bonnet and Incolle, 1992a). این در حالیست که در شرایط تنش خشکی این ذخایر کمتر صرف زنجیره تنفسی شده و به عبارتی بیشتر ذخیره می‌شود (Mohammadi and Bazargani *et al.*, 2011) و باعث افزایش وزن میانگرم‌های برخی ارقام ولاین‌ها تحت شرایط تنش می‌شود.

بر طبق نتایج وزن هر سه میانگرم دستخوش روزهای پس از گلدهی می‌باشد و بین روزهای مختلف از لحاظ وزن میانگرم‌ها تفاوت معنی‌داری وجود دارد. نتایج نشان داد که طی روزهای پس از گلدهی (مرحله پر شدن دانه) در تمامی ارقام و ولاین‌های جو حداکثر وزن پدانکل و میان گره ماقبل آخر در فاصله زمانی ۲۱-۷ روز پس از گلدهی به دست می‌آید، که با نتایج تحقیقات سایرین مطابقت دارد (جودی و همکاران Ehdai *et al.*, 2006, Rawson *et al.*, 1971, Ma *et al.*, ۱۳۸۹, 2014., Khoshro *et al.*, 2014., Sharbatkhari *et al.*, 2016). وزن این دو میانگرم برای تمامی ارقام و ولاین‌های جو بعد از حصول حداکثر، تا زمان رسیدگی فیزیولوژیک در هر دو شرایط نرمال و تنش رطوبتی کاهش یافت (شکل ۲ و ۳). کاهش وزن میانگرم پدانکل ارقام فجر ۳۰، یوسف، موروکو و

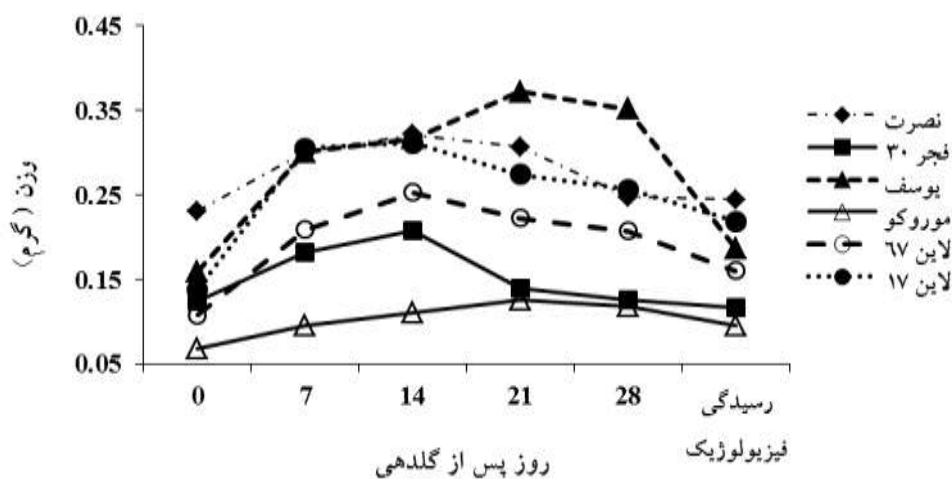
لاین ۱۷ در شرایط تنش خشکی زودتر از شرایط نرمال آغاز گردید (داده‌ها نشان داده نشده‌اند). این موضوع با توجه به نزدیک بودن این میانگرم به مخزن (دانه) نشان دهنده نیاز بیشتر دانه به استفاده از ذخایر ساقه در زمان محدود شدن فتوسنتز گیاه (به علت تنش خشکی) می‌باشد.

حداکثر وزن میان گره ماقبل آخر برای برخی ارقام و ولاین-ها از جمله ارقام نصرت، یوسف و لاین ۱۷ در شرایط تنش خشکی زودتر از شرایط نرمال به دست آمد. شدت کاهش وزن میان گره ماقبل آخر در بعضی ارقام از جمله یوسف پس از رسیدن به حداکثر وزن، بیشتر بود، این در حالی بود که کاهش وزن در رقم موروکو به کندی صورت گرفته و میزان آن بسیار ناچیز بود (داده‌ها ارائه نشده‌اند).

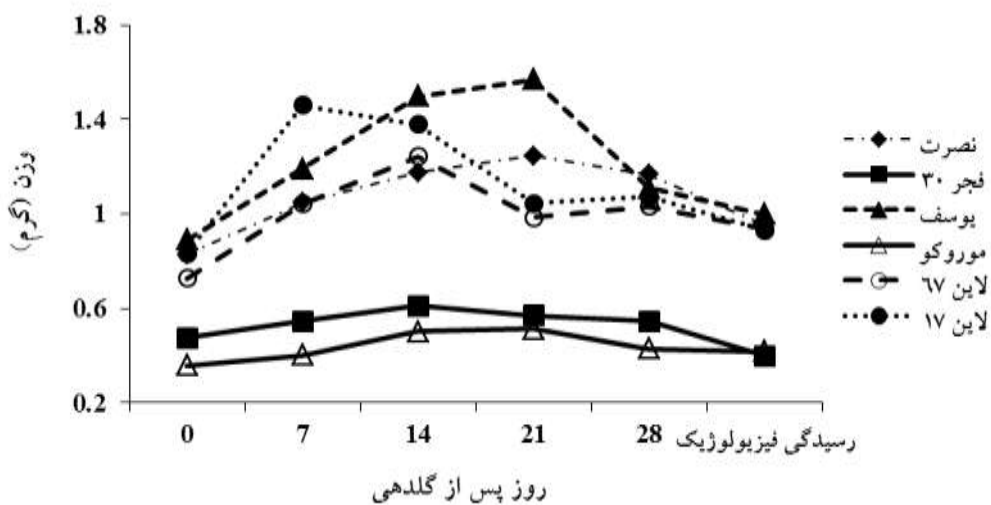
طی روزهای پس از گلدهی (مرحله پر شدن دانه) در تمامی ارقام و ولاین‌های جو حداکثر وزن میانگرم‌های زیرین در فاصله زمانی ۲۸-۱۴ روز پس از گلدهی به دست آمد (شکل ۴). این تأخیر در به حداکثر رسیدن وزن این میانگرم نسبت به دو میانگرم بالاتر (با توجه به دور بودن این میانگرم به مخزن (دانه)، نشان دهنده این نکته می‌تواند باشد که انتقال ذخایر میان گره‌های زیرین به دانه پس از انتقال ذخایر پدانکل و میان گره ماقبل آخر به دانه با کمی تأخیر صورت می‌گیرد. در این ارتباط Cruz-Aguado و همکاران (2000) فرض کردند که در هنگام انتقال مجدد کاهش وزن پدانکل بر اثر انتقال مجدد می‌تواند توسط ورود مواد از میانگرم ماقبل آخر جبران شود. بعد از انتقال مواد ذخیره شده از میانگرم ماقبل آخر به پدانکل، مواد ذخیره شده در میانگرم‌های زیرین شروع به انتقال کرده و کاهش مواد در آن را جبران می‌کنند. این بدان مفهوم است که یک توالی در آزاد سازی مواد فتوسنتزی از میانگرم‌ها وجود دارد. این فرضیه با نتایج به دست آمده در این پژوهش مطابقت دارد. کاهش وزن میانگرم‌های زیرین برای ارقام موروکو، یوسف و لاین ۱۷ در شرایط تنش خشکی زودتر از شرایط نرمال آغاز گردید. شدت کاهش وزن میانگرم‌های زیرین در بعضی ارقام از جمله یوسف پس از رسیدن به حداکثر وزن در ۲۱ روز پس از گلدهی بیشتر بود، این در حالی بود که کاهش



شکل ۲- تغییرات وزن پدانکل ارقام و لاین‌های جو در طی روزهای پس از



شکل ۳- تغییرات وزن میان‌گره ماقبل آخر ارقام و لاین‌های جو در طی روزهای پس از گلدهی



شکل ۴- تغییرات وزن میانگره‌های زیرین ارقام و لاین‌های جو در طی روزهای پس از گلدهی

وزن در رقم موروکو و فجر ۳۰ به کندی صورت گرفته و میزان آن بسیار ناچیز بود (شکل ۴).

میانگره‌ها مشاهده شد. با توجه به نتایج به دست آمده بین روزهای مختلف از لحاظ وزن مخصوص میانگره های مختلف، تفاوت معنی داری وجود داشت.

نتایج نشان داد که وزن مخصوص میانگره ها طی روزهای پس از گلدهی (مرحله پر شدن دانه) در تمامی ارقام و لاین های جو روند نسبتاً مشابهی با وزن آنها داشت. کاهش وزن مخصوص میانگره پدانکل ارقام فجر ۳۰، یوسف و موروکو در شرایط تنش خشکی زودتر از شرایط نرمال آغاز گردید. در ارتباط با وزن مخصوص میانگره ماقبل آخر دو رقم نصرت و یوسف در شرایط تنش خشکی زودتر از شرایط نرمال به حداکثر مقدار خود رسیدند. پس از به دست آمدن حداکثر، کاهش وزن مخصوص میان گر ماقبل آخر در رقم یوسف سریعتر و با شیب تند تری نسبت به سایر ارقام اتفاق افتاد. این در حالی است که روند کاهش در رقم موروکو بسیار ناچیز و به کندی صورت گرفت. ارتباط مثبت و معنی داری بین وزن مخصوص میانگره ها با وزن آنها دیده شد که با نتایج سایر محققان در این راستا مطابقت دارد (جودی و همکاران، ۱۳۸۹).

همبستگی مثبت و معنی داری بین وزن مخصوص میانگره پدانکل و میانگره های زیرین با طول آن ها مشاهده شد، این درحالی است که وزن مخصوص میان گر ماقبل آخر با طول آن ارتباط خاصی را نشان نمی دهد (جدول ۳). در این خصوص Ehdai و همکاران (2006) بر این باورند که در این موارد تأثیر افزایش وزن میانگره برای بهبود وزن مخصوص آن بیشتر از تأثیر کاهش طول خواهد بود.

میانگره پدانکل: در بین ارقام و لاین های جو در ارتباط با حداکثر وزن خشک و وزن مخصوص پدانکل (تجمع ذخایر) تحت شرایط نرمال و تنش رطوبتی تفاوت معنی داری وجود داشت. بالاترین و کمترین میزان حداکثر وزن خشک پدانکل در شرایط نرمال به ترتیب مربوط به ارقام نصرت و موروکو بود. در شرایط تنش خشکی رقم نصرت به همراه یوسف دارای حداکثر وزن بالاتر و رقم موروکو دارای حداکثر وزن پایبتری بود (جدول ۶). این تنوع در گزارشات سایر محققان نیز دیده شد (Ehdai et al., 2006). تنش خشکی حداکثر وزن

رابطه مثبت و معنی داری بین وزن هر سه میانگره با عملکرد دانه و تعداد دانه در شرایط تنش خشکی مشاهده شد، ولی این همبستگی برای میانگره ماقبل آخر بیشتر بود (جدول ۳). این موضوع می تواند نشان دهنده تأثیر به سزای این میانگره در زمان محدود شدن فتوسنتز گیاه (به علت تنش خشکی) به منظور انتقال ذخایر خود برای پر شدن دانه باشد. بین وزن و طول میانگره ها رابطه مثبت و معنی داری در شرایط تنش دیده شد. چنین ارتباطی توسط Joudi و همکاران (۱۳۸۹)، Ehdai و همکاران (2006) و Cruz-Aguado و همکاران (1999) نیز در گیاه گندم گزارش شده است (جدول ۳).

وزن مخصوص میانگره ها: وزن مخصوص میانگره ها که

از طریق تقسیم وزن میانگره به طول آن محاسبه می شود که نشان دهنده چگالی وزنی یا ضخامت میانگره بوده و از عوامل مهم در قدرت ذخیره سازی مواد فتوسنتزی محسوب می شود (Blum, 1998). بالا بودن این متغیر نشان می دهد که در یک واحد طولی از میانگره ذخیره سازی بالایی صورت گرفته است.

میانگره های زیرین و میان گر ماقبل آخر با متوسط حدود ۰/۰۱۴ شرایط مشابهی از لحاظ وزن مخصوص داشتند و میانگره پدانکل کمترین وزن مخصوص را در شرایط نرمال داشت. این الگو در شرایط تنش نیز دیده شد. تفاوت معنی داری در وزن مخصوص هر سه میانگره ارقام و لاین های مختلف جو دیده شد (جدول ۵). در هر دو شرایط نرمال و تنش کمترین وزن مخصوص هر سه میانگره مربوط به رقم موروکو بود. در بین سایر ارقام تفاوت معنی داری در ارتباط با وزن مخصوص پدانکل در شرایط نرمال مشاهده نشد، ولی در شرایط تنش رقم نصرت بیشترین وزن مخصوص پدانکل را به خود اختصاص داد. بیشترین وزن مخصوص میان گر ماقبل آخر در هر دو شرایط نرمال و تنش مربوط به رقم یوسف و بیشترین وزن مخصوص میانگره های زیرین مربوط به رقم یوسف (در شرایط نرمال) و رقم نصرت (در شرایط تنش) بود (جدول ۵). از لحاظ تأثیر تنش بر وزن مخصوص میانگره ها نتایج مشابهی با با نتایج به دست آمده در ارتباط با وزن خشک

جدول ۵- وزن مخصوص میانگرمه های ساقه اصلی ارقام و لاین های جو تحت شرایط تنش و نرمال رطوبتی

وزن مخصوص میانگرمه های مختلف (میلی گرم بر سانتیمتر)

زیرین میانگرمه های		میان گره ماقبل آخر		پدانکل		ژنوتیپ
تنش	نرمال	تنش	نرمال	تنش	نرمال	
۰/۰۲ ^a	۰/۰۱۷ ^c	۰/۰۱۶ ^b	۰/۰۱۶ ^b	۰/۰۱۲ ^a	۰/۰۱۱ ^{ab}	نصرت
۰/۰۱۲ ^g	۰/۰۱۱ ^h	۰/۰۱۳ ^d	۰/۰۱۰ ^e	۰/۰۱۰ ^{ab}	۰/۰۰۹۸ ^{ab}	فجر ۳۰
۰/۰۱۹ ^b	۰/۰۲۰ ^a	۰/۰۱۸ ^a	۰/۰۱۸ ^a	۰/۰۱۱ ^{ab}	۰/۰۱۱ ^{ab}	یوسف
۰/۰۰۸۳ ⁱ	۰/۰۰۸۷ ⁱ	۰/۰۰۷۲ ^f	۰/۰۰۶۹ ^f	۰/۰۰۵۶ ^c	۰/۰۰۵۷ ^c	موروکو
۰/۰۱۷ ^{cd}	۰/۰۱۴ ^f	۰/۰۱۶ ^b	۰/۰۱۵ ^c	۰/۰۱۱ ^{ab}	۰/۰۰۹۸ ^{ab}	لاین ۶۷
۰/۰۱۶ ^{de}	۰/۰۱۶ ^e	۰/۰۱۶ ^b	۰/۰۱۶ ^b	۰/۰۱۱ ^{ab}	۰/۰۱ ^{ab}	لاین ۱۷

برای هر میانگرمه به طور مجزا میانگین‌های دارای حروف مشابه، تفاوت معنی‌داری در سطح آماری ۰.۰۵٪ در آزمون دانکن نشان نمی‌دهند.

جدول ۶- حداکثر وزن خشک میانگرمه های مختلف در ارقام و لاین های جو تحت شرایط نرمال و تنش رطوبتی.

حداکثر وزن میانگرمه های مختلف (گرم)

میانگرمه های زیرین		میان گره ماقبل آخر		پدانکل		ژنوتیپ
تنش	نرمال	تنش	نرمال	تنش	نرمال	
۱/۲۹ ^c	۱/۲ ^d	۰/۳۵ ^c	۰/۳۵ ^c	۰/۳۸ ^a	۰/۳۷ ^a	نصرت
۰/۶۲ ^e	۰/۶ ^e	۰/۲۳ ^f	۰/۱۹ ^g	۰/۲۲ ^f	۰/۲۳ ^{ef}	فجر ۳۰
۱/۵۸ ^b	۱/۷۲ ^a	۰/۴۲ ^a	۰/۳۸ ^b	۰/۳۸ ^a	۰/۳۳ ^b	یوسف
۰/۵۵ ^e	۰/۵۸ ^e	۰/۱۲ ^h	۰/۱۳ ^h	۰/۱۱ ^g	۰/۱۲ ^g	موروکو
۱/۲۶ ^{cd}	۱/۲۳ ^{cd}	۰/۲۷ ^e	۰/۲۴ ^f	۰/۲۳ ^{ef}	۰/۲۳ ^e	لاین ۶۷
۱/۵۵ ^b	۱/۶۱ ^b	۰/۳۱ ^d	۰/۳۴ ^c	۰/۳۰ ^d	۰/۳۱ ^c	لاین ۱۷

برای هر میانگرمه به طور مجزا میانگین‌هایی که دارای حروف مشابه لاتین هستند، تفاوت معنی‌داری در سطح آماری ۰.۰۵٪ در آزمون دانکن نشان نمی‌دهند.

قرار گرفت (جدول ۷). دلیل رتبه بندی متفاوت ارقام و لاین ها در ارتباط با این دو صفت، به تفاوت طول این میانگرمه در ارقام و لاین های مختلف بر می گردد. برای مثال با توجه به طول بیشتر پدانکل رقم نصرت نسبت به رقم یوسف، بالاتر بودن حداکثر وزن مخصوص پدانکل رقم یوسف نسبت به نصرت نشان دهنده میزان وزن خشک بالاتر این رقم در واحد سطح میانگرمه پدانکل می باشد. تنش خشکی حداکثر وزن مخصوص میانگرمه پدانکل را تنها در ارقام یوسف (به میزان ۲۱ درصد) و لاین ۶۷ (به میزان ۱۵ درصد) افزایش داد و تأثیر

خشک میانگرمه پدانکل را تنها در رقم یوسف به میزان ۱۴ درصد افزایش و در لاین ۱۷ به میزان ۴ درصد کاهش داد و تأثیر معنی داری در حداکثر وزن خشک پدانکل سایر ارقام نداشت (جدول ۶).

رتبه بندی ارقام و لاین ها در ارتباط با حداکثر وزن مخصوص با کمی تفاوت نسبت به وزن خشک پدانکل صورت گرفت؛ به طوری که در هر دو شرایط نرمال و تنش رقم یوسف دارای حداکثر وزن مخصوص بالاتری نسبت به سایرین بود و حتی با اختلاف معنی داری بالاتر از رقم نصرت

جدول ۷ - حداکثر وزن مخصوص میانگره های مختلف در ارقام و لاین های جو تحت شرایط نرمال و تنش رطوبتی

حداکثر وزن مخصوص میانگره های مختلف (گرم بر سانتیمتر)						
ژنوتیپ	پدانکل		میان گره ماقبل آخر		میانگره های زیرین	
	نرمال	تنش	نرمال	تنش	نرمال	تنش
نصرت	۰/۰۱۲۰ ^{cd}	۰/۰۱۴۰ ^{bc}	۰/۰۲۰۰ ^{de}	۰/۰۲۰۹ ^{bcd}	۰/۰۱۹۸ ^c	۰/۰۲۴۰ ^b
فجر ۳۰	۰/۰۱۱۰ ^d	۰/۰۱۲۰ ^{cd}	۰/۰۱۴۰ ^f	۰/۰۱۸۰ ^e	۰/۰۱۳۰ ^d	۰/۰۱۳۰ ^d
یوسف	۰/۰۱۴۰ ^{bc}	۰/۰۱۷۰ ^a	۰/۰۲۲۰ ^b	۰/۰۲۷۰ ^a	۰/۰۲۷۰ ^a	۰/۰۲۶۰ ^a
موروکو	۰/۰۰۷۰ ^e	۰/۰۰۶۹ ^e	۰/۰۰۸۳ ^g	۰/۰۰۸۳ ^g	۰/۰۱۱۰ ^e	۰/۰۱۰۰ ^e
لاین ۶۷	۰/۰۱۲۰ ^{cd}	۰/۰۱۴۰ ^{bc}	۰/۰۱۹۰ ^{de}	۰/۰۲۲۰ ^{bc}	۰/۰۱۹۰ ^c	۰/۰۲۰۰ ^c
لاین ۱۷	۰/۰۱۳۰ ^{bcd}	۰/۰۱۳۰ ^{bcd}	۰/۰۲۱۰ ^{bcd}	۰/۰۲۰۶ ^{cd}	۰/۰۲۳۰ ^b	۰/۰۲۳۰ ^b

برای هر میانگره به طور مجزا میانگین های دارای حروف مشابه، تفاوت معنی داری در سطح آماری ۵٪ در آزمون دانکن نشان نمی دهند.

جدول ۸ - مقدار انتقال مجدد بر اساس وزن خشک میانگره های مختلف در ارقام و لاین های جو تحت شرایط نرمال و تنش رطوبتی.

مقدار انتقال مجدد بر اساس وزن خشک میانگره های مختلف (گرم)						
ژنوتیپ	پدانکل		میان گره ماقبل آخر		میانگره های زیرین	
	نرمال	تنش	نرمال	تنش	نرمال	تنش
نصرت	۰/۰۸۴ ^d	۰/۱۱۰ ^c	۰/۱۰۵ ^{cd}	۰/۱۱۰ ^{cd}	۰/۳۰۰ ^{bc}	۰/۲۸۰ ^{bc}
فجر ۳۰	۰/۰۳۶ ^{ij}	۰/۰۴۳ ^{hi}	۰/۰۸۳ ^{ef}	۰/۱۰۰ ^d	۰/۲۰۰ ^{cd}	۰/۲۲۰ ^{bcd}
یوسف	۰/۱۳۰ ^b	۰/۱۶۰ ^a	۰/۱۷۰ ^b	۰/۲۶۰ ^a	۰/۶۱۰ ^a	۰/۶۴۰ ^a
موروکو	۰/۰۲۵ ^j	۰/۰۲۷ ^j	۰/۰۲۶ ^g	۰/۰۲۶ ^g	۰/۱۴۰ ^d	۰/۱۶۰ ^d
لاین ۶۷	۰/۰۶۷ ^{ef}	۰/۰۷۳ ^{de}	۰/۰۷۶ ^f	۰/۱۱۰ ^{cd}	۰/۳۱۰ ^b	۰/۳۱۰ ^b
لاین ۱۷	۰/۰۵۳ ^{gh}	۰/۰۵۹ ^{fg}	۰/۰۹۷ ^{de}	۰/۱۲۰ ^c	۰/۶۸۰ ^a	۰/۶۱۰ ^a
میانگین	۰/۰۶۶	۰/۰۷۹	۰/۰۹۲	۰/۱۲۰	۰/۳۷۰	۰/۳۶۹

برای هر میانگره به طور مجزا میانگین های دارای حروف مشابه، تفاوت معنی داری در سطح آماری ۵٪ در آزمون دانکن نشان نمی دهند.

سایر محققان نیز وجود تنوع در بین ارقام را تأیید می کنند (Joudi et al, 2012., Ehdai et al, 2006., Xue et al, 2009., Ehdai and Wainies, 1996). تنش خشکی میانگین انتقال مجدد وزن خشک پدانکل را در ارقام نصرت و یوسف به طور معنی داری افزایش داد. درصد این افزایش در رقم متحمل یوسف بیشتر بود. در عین حال تنش تأثیری در سایر ارقام و لاین ها نداشت (جدول ۸). نتایج آزمایشات Gupta و همکاران (2011) نیز نشان داد که تحت تنش خشکی انتقال

معنی داری در حداکثر وزن مخصوص پدانکل سایر ارقام نداشت (جدول ۷).

نتایج نشان داد که تنوع قابل توجهی در ارتباط با میزان ماده خشک انتقال یافته از پدانکل (بر اساس وزن خشک و وزن مخصوص) در بین ارقام و لاین های جو تحت شرایط نرمال و تنش رطوبتی وجود دارد. مقدار این انتقال بر اساس وزن خشک، در شرایط نرمال از ۲۵ میلی گرم در رقم موروکو تا ۱۳۱ میلی گرم در رقم یوسف متغیر بود (جدول ۸). نتایج

نرمال و تنش تفاوت معنی داری با یکدیگر داشتند. بیشترین و کمترین میزان تجمع وزن خشک میان گره ماقبل آخر در شرایط نرمال و تنش به ترتیب مربوط به ارقام نصرت و موروکو بود. حداکثر وزن خشک میانگره ماقبل آخر در ارقام یوسف، فجر ۳۰ و لاین ۶۷ تحت تنش خشکی افزایش و در لاین ۱۷ کاهش یافت. در عین حال سایر ارقام تحت تنش خشکی تفاوت معنی داری را نشان ندادند (جدول ۶). رتبه بندی ارقام و لاین‌ها در ارتباط با این صفت نسبتاً مشابه وزن خشک پدانکل صورت گرفت (جدول ۷). مشابه با میزان حداکثر وزن خشک میان گره ماقبل آخر، تنش خشکی حداکثر وزن مخصوص این میانگره را نیز در ارقام یوسف، فجر ۳۰ و لاین ۶۷ افزایش و تأثیر معنی داری در حداکثر وزن مخصوص میان گره ماقبل آخر سایر ارقام نداشت (جدول ۷).

در بین ارقام ولاین‌های جو تحت شرایط نرمال و تنش رطوبتی تفاوت معنی داری در ارتباط با میزان انتقال مجدد از میانگره ماقبل آخر (بر اساس وزن خشک) مشاهده شد. مقدار این انتقال در شرایط نرمال از ۲۶ میلی گرم در رقم موروکو تا ۱۷۰ میلی گرم در رقم یوسف و در شرایط تنش نیز از ۲۶ (در رقم موروکو) تا ۲۶۰ میلی گرم (در رقم یوسف) متغیر بود (جدول ۸). تنش خشکی میانگین انتقال مجدد وزن خشک میان گره ماقبل آخر را از ۹۲ میلی گرم در شرایط نرمال تا ۱۲۱ میلی گرم در شرایط تنش افزایش داد. مطابق با این نتایج، سعیدی و مرادی (۱۳۹۰) و Gupta و همکاران (2011) نیز در آزمایشات خود نشان دادند که میزان انتقال مجدد از میانگره ماقبل آخر تحت تنش خشکی افزایش داشت. در همین راستا همچنین Bonnett و Incoll (1992) نشان دادند که شرایط محیطی از جمله تنش که انتقال اسیمیلات‌های جاری را در طول پر شدن دانه کاهش می‌دهند، سبب تقاضای بیشتر ذخیره ساقه در طول پر شدن دانه و در نتیجه افزایش انتقال مجدد آن‌ها به دانه می‌شوند. با این وجود پاسخ ارقام و لاین‌ها به تنش خشکی متفاوت از یکدیگر بود به طوری که تنش خشکی میانگین انتقال مجدد وزن خشک میان گره ماقبل آخر را اگرچه در ارقام فجر ۳۰، یوسف، لاین ۶۷ و لاین ۱۷ به طور معنی

مجدد ذخایر ساقه و کارایی انتقال مجدد در ارقام گندم افزایش داشت ولی در رقم متحمل این افزایش بیشتر بود.

با توجه به این که اجزای تشکیل دهنده انتقال مجدد شامل مقدار تجمع ذخایر (حداکثر وزن ساقه پس از گلدهی) و میزان انتقال این ذخایر به دانه (حداقل وزن ساقه در طی پر شدن دانه) می‌باشد (Ehdaie et al., 2006)، لذا تفاوت مقدار انتقال مجدد بین ارقام مختلف، می‌تواند ناشی از تفاوت یک یا هر دو جزء از اجزای انتقال مجدد باشد. بر این اساس رقمی که دارای توان ذخیره سازی بالاتری نسبت به سایر ارقام باشد، لزوماً مقدار انتقال مجدد بالاتری ندارد. به طور مثال اگرچه رقم نصرت در شرایط نرمال رطوبتی دارای حداکثر وزن خشک پدانکل بالاتری نسبت به سایر ارقام می‌باشد و در شرایط تنش همراه با رقم یوسف در گروه اول آماری قرار می‌گیرد (جدول ۶) ولی میزان انتقال مجدد ذخایر این رقم در هر دو شرایط نرمال و تنش نسبت به رقم یوسف به طور معنی داری پایتتر است (جدول ۸). لذا با وجود تشابه دو رقم نصرت و یوسف در میزان ذخیره سازی مواد در پدانکل، علت بالاتر بودن انتقال مجدد در رقم یوسف احتمالاً به قدرت بالای مخزن در جذب بیشتر مواد از ساقه (Gupta et al., 2011) از یک طرف و فعالیت بیشتر آنزیم‌های هیدرولیز کننده و انتقال دهنده کربوهیدرات‌های ساقه از طرف دیگر بر می‌گردد (Zhang et al., 2009). در همین راستا در ارتباط با حداکثر وزن مخصوص پدانکل در شرایط نرمال، با وجودی که ارقام نصرت، یوسف و دو لاین ۱۷ و ۶۷ همگی دارای حداکثر وزن مخصوص مشابهی بوده و از نظر آماری در یک گروه قرار می‌گیرند (جدول ۷) ولی میزان انتقال مجدد بر اساس وزن مخصوص پدانکل در رقم نصرت به طور معنی داری پایتتر بود. این موضوع روشن می‌کند که این رقم با وجود داشتن ذخایر بالا، در انتقال این مواد به دانه ضعیفتر از ارقام دیگر عمل کرده و احتمالاً دارای توان پایین مخزن در جذب حداکثر مواد از ساقه می‌باشد.

میانگره ماقبل آخر: ارقام و لاین‌های جو از نظر حداکثر وزن خشک و وزن مخصوص میانگره ماقبل آخر نیز در شرایط

داری افزایش داد ولی در عین حال تأثیری در دو رقم موروکو و نصرت نداشت (جدول ۸). این تنوع در بین ارقام در پاسخ به تنش خشکی در آزمایشات سایر محققان نیز دیده می شود (جودی و همکاران ۱۳۸۹ و *Mohammadi Bazargani et al.*, 2011). همینطور که دیده می شود در بین ارقام و لاین های مختلف که تحت تأثیر تنش افزایش داشتند، رقم متحمل یوسف افزایش قابل توجه تری را نشان داد. *Gupta* و همکاران (2011) نیز در بررسی خود بر روی دو رقم حساس و متحمل گندم نشان دادند که تحت تنش خشکی انتقال مجدد ذخایر ساقه و کارایی انتقال مجدد در هر دو رقم افزایش داشت ولی در رقم متحمل این افزایش بیشتر بود. این افزایش انتقال مجدد تحت تنش می تواند به علت تقاضای بیشتر مخزن در شرایط محدود شدن فتوسنتز جاری باشد، جاییکه *Kuhbauch* و *Thome* (1989) اعلام کردند که تقاضای مخزن دانه فاکتور اولیه و اصلی تعیین کننده انتقال مجدد ساقه می باشد.

ارقام و لاین ها در ارتباط با میزان ماده خشک انتقال یافته از میان گره ماقبل آخر (بر اساس وزن مخصوص) کم و بیش رتبه بندی مشابهی با مقدار انتقال مجدد وزن خشک آن میان گره داشتند، به طوری که در هر دو شرایط نرمال و تنش ارقام یوسف و موروکو به ترتیب دارای بیشترین و کمترین مقدار انتقال مجدد بر اساس وزن مخصوص میان گره ماقبل آخر بودند. تنش خشکی میانگین انتقال مجدد وزن خشک میانگرمه ماقبل آخر را بر اساس وزن مخصوص افزایش داد. با این وجود پاسخ ارقام و لاین ها به تنش خشکی متفاوت از یکدیگر بود. بر این اساس تنش خشکی میانگین انتقال مجدد از میان گره ماقبل آخر (بر اساس وزن مخصوص) را در ارقام نصرت و یوسف و لاین ۶۷ به طور معنی داری افزایش داد و در عین حال تأثیری در سایر ارقام و لاین ها نداشت (جدول ۹).

همانطور که در ارتباط با میانگرمه پدانکل بحث شد، تفاوت ارقام و لاین های جو در از لحاظ میزان انتقال مجدد از میانگرمه ماقبل آخر نیز وابسته به هر دو جزء انتقال مجدد (میزان تجمع مواد و مقدار انتقال آن به دانه) می باشد. برای مثال اگر رقم یوسف را به عنوان پیشتاز هم در تجمع ذخایر در میان گره

ماقبل آخر و هم در انتقال این ذخایر به دانه در هر دو شرایط نرمال و تنش کنار بگذاریم؛ در مقایسه سایر ارقام دیده می شود که در شرایط تنش اگرچه رقم نصرت دارای حداکثر وزن خشک بالاتری نسبت به دو لاین ۱۷ و ۶۷ می باشد (جدول ۶) ولی از نظر انتقال مجدد ذخایر، دو لاین ۱۷ و ۶۷ مشابه نصرت عمل کرده و احتمالاً به علت داشتن قدرت مخزن بالاتر در جذب ذخایر ساقه نسبت به رقم نصرت ماده خشک بیشتری را به دانه انتقال می دهند (جدول ۸). نتایج کم و بیش مشابهی در ارتباط با انتقال مجدد براساس وزن مخصوص میان گره ماقبل آخر دیده می شود. در مجموع در ارقام مورد بررسی، در بین اجزای تشکیل دهنده انتقال مجدد به خصوص در شرایط تنش جزء دوم (انتقال مواد به دانه) از اهمیت بالاتری برخوردار است و ارقام صرف داشتن ذخایر بیشتر دارای انتقال مجدد بالاتری نخواهند بود. در همین ارتباط *Zhang* و همکاران (2009) نیز نشان دادند که در ارقام گندم تحت شرایط تنش، میزان و سرعت انتقال کربوهیدرات های محلول ساقه به دانه اهمیت بیشتری نسبت به میزان مطلق این مواد در ساقه داشت.

میانگرمه های زیرین: در بین ارقام و لاین های جو در ارتباط با حداکثر وزن و وزن مخصوص میانگرمه های زیرین (تجمع ذخایر) تحت شرایط نرمال و تنش رطوبتی تفاوت معنی دار دیده شد. رقم یوسف و لاین ۱۷ دارای بیشترین حداکثر وزن خشک میانگرمه های زیرین در هر دو شرایط نرمال و تنش بودند و ارقام موروکو و فجر ۳۰ دارای کمترین مقدار بودند. اگر چه نتایج تجربه واریانس نشان داد که تنش خشکی تأثیر معنی داری در حداکثر وزن خشک میانگرمه های زیرین ارقام و لاین های جو نداشت ولی مقایسات میانگین ها با آزمون چند دامنه ای دانکن تفاوت معنی داری در دو رقم یوسف و نصرت تحت تنش خشکی نسبت به نرمال نشان داد (جدول ۶). نتایج نسبتاً مشابهی در مورد رتبه بندی ارقام و لاین ها در ارتباط با وزن مخصوص با وزن خشک میانگرمه های زیرین به دست آمد (جدول ۷).

نتایج نشان داد که تنوع قابل ملاحظه ای در ارتباط با میزان

جدول ۹- مقدار انتقال مجدد بر اساس وزن مخصوص میانگرمه های مختلف در ارقام و لاین های جو تحت شرایط نرمال و تنش رطوبتی.

مقدار انتقال مجدد بر اساس وزن مخصوص میانگرمه های مختلف (گرم بر سانتیمتر)

ژنوتیپ	پدانکل		میان گره ماقبل آخر		میانگرمه های زیرین	
	نرمال	تنش	نرمال	تنش	نرمال	تنش
نصرت	۰/۰۰۲۳ ^e	۰/۰۰۳۵ ^{cde}	۰/۰۰۵۴ ^f	۰/۰۰۷۷ ^{de}	۰/۰۰۵۰ ^b	۰/۰۰۵۶ ^b
فجر ۳۰	۰/۰۰۲۴ ^{de}	۰/۰۰۲۵ ^{de}	۰/۰۰۶۵ ^{ef}	۰/۰۰۷۸ ^{de}	۰/۰۰۴۴ ^{bc}	۰/۰۰۴۸ ^b
یوسف	۰/۰۰۵۶ ^b	۰/۰۰۸۰ ^a	۰/۰۱۰۰ ^{bc}	۰/۰۱۷۰ ^a	۰/۰۱۰۰ ^a	۰/۰۱۱۰ ^a
موروکو	۰/۰۰۱۸ ^e	۰/۰۰۱۷ ^e	۰/۰۰۱۹ ^g	۰/۰۰۲۳ ^g	۰/۰۰۲۷ ^c	۰/۰۰۲۹ ^c
لاین ۶۷	۰/۰۰۴۷ ^{bc}	۰/۰۰۴۰ ^{bcd}	۰/۰۰۷۰ ^{de}	۰/۰۱۰۰ ^b	۰/۰۰۵۳ ^b	۰/۰۰۵۲ ^b
لاین ۱۷	۰/۰۰۳۲ ^{cde}	۰/۰۰۲۹ ^{cde}	۰/۰۰۷۶ ^{de}	۰/۰۰۸۷ ^{cd}	۰/۰۰۹۸ ^a	۰/۰۱۰۰ ^a
میانگین	۰/۰۰۳۳	۰/۰۰۳۸	۰/۰۰۶۵	۰/۰۰۹۰	۰/۰۰۶۲	۰/۰۰۶۵

برای هر میانگرمه به طور مجزا میانگین‌های دارای حروف مشابه، تفاوت معنی‌داری در سطح آماری ۰.۰۵٪ در آزمون دانکن نشان نمی‌دهند.

متوسط انتقال مجدد از میانگرمه ماقبل آخر به خصوص تحت شرایط تنش خشکی، به مقدار بالایی از سایر میانگرمه‌ها بیشتر است (جدول ۹). در آزمایشی مشابه Joudi و همکاران (2012) نشان دادند که متوسط انتقال مجدد از میانگرمه ماقبل آخر در شرایط نرمال ۲۶ درصد بیشتر از متوسط انتقال مجدد از میانگرمه پدانکل بود که با نتایج تحقیق حاضر مطابقت دارد. همچنین در تحقیق Ma و همکاران (2014) بر روی دو رقم گندم مشخص شد که میان گره ماقبل آخر بیشترین مواد فتوسنتزی را در خود تجمع داده و بالاترین نقش را در انتقال مجدد در گیاه متحمل داشت. نتایج مشابهی در مطالعه-ی Wardlaw و Willenbrink (1994) بر روی سه رقم گندم گزارش شده است. Daniels و همکاران (1982) در مطالعه بر روی گیاه جو نشان دادند که پدانکل و میانگرمه ماقبل آخر و برگ غلاف بیشترین ذخیره را دارا می‌باشند. در همین راستا Khoshro و همکاران (2014) نیز نشان دادند که میزان بیشینه انتقال مجدد در دو میان گره پدانکل و میان گره ماقبل آخر در رقم متحمل گندم بیشتر از میان گره های زیرین بود. در آزمایشی دیگر در جو زمستانه گزارش شده که میانگرمه‌های زیرین بیشترین تخصیص اسیمسلات‌ها در طول پر شدن دانه را دارند (Bonnett and Incoll, 1992a). چنانچه مشاهده می‌شود با توجه به تنوع گسترده موجود در نتایج محققان مختلف، می

انتقال مجدد از میانگرمه‌های زیرین (بر اساس وزن خشک و وزن مخصوص) در بین ارقام و لاین‌های جو تحت شرایط نرمال و تنش رطوبتی وجود دارد. بیشترین میزان ماده خشک انتقال یافته از میانگرمه‌های زیرین تحت هر دو شرایط نرمال و تنش مربوط به رقم یوسف و لاین ۱۷ و کمترین مقدار آن مربوط به رقم موروکو بود (جدول ۸). نتایج سایر محققان نیز این تنوع در بین ارقام را تأیید می‌کند (Joudi et al., 2012., Ehdai et al., 2006., Xue et al., 2009., Ehdai and Waines, 1996., Ma et al., 2014., Mohammadi Bazargani 2011) تنش خشکی تأثیر معنی‌داری در انتقال مجدد ماده خشک از میانگرمه های زیرین (بر اساس هر دو صفت وزن و وزن مخصوص) نداشت.

در مقایسه میزان انتقال مجدد از میانگرمه‌های مختلف، متوسط انتقال مجدد از میانگرمه ماقبل آخر (بر اساس وزن خشک) در شرایط نرمال و تنش خشکی به ترتیب ۹۲ و ۱۲۰ میلی گرم بود که نسبت به متوسط انتقال مجدد از میانگرمه پدانکل به ترتیب ۲۸ و ۳۴ درصد بیشتر بود (جدول ۸). در عین حال متوسط انتقال مجدد ماده خشک از میانگرمه‌های زیرین تحت هر دو شرایط نرمال و تنش رطوبتی بالاتر از دو میانگرمه دیگر است که دلیل این امر طول بیشتر این میانگرمه می‌باشد. متوسط انتقال مجدد از میانگرمه ها (بر اساس وزن مخصوص) نشان می‌دهد که در یک طول مشخص از میانگرمه،

توان این طور استنباط کرد که تفاوت های مشاهده شده در رتبه بندی میانگروه ها بر اساس میزان تجمع و انتقال ذخایر آنها وابسته به نوع گیاه و ویژگی های ذاتی و ژنتیکی ارقام می باشد. در شرایط تنش ارتباط مثبت و معنی داری بین عملکرد دانه با انتقال مجدد از میانگروه پدانکل ($r^2=0/9$)، میان گره ماقبل آخر ($r=0/9$) و میانگروه های زیرین ($r^2=0/65$) دیده می شود. این نتایج نشان می دهد که بهبود انتقال مجدد در شرایط تنش همراه با افزایش عملکرد خواهد بود، که این نتایج با نتایج Joudi و همکاران (2012) در مورد گندم همخوانی دارد. به طوریکه در ارقام با انتقال مجدد بالا مانند یوسف، در شرایط تنش و محدود شدن اسمیلاتهای جاری، افزایش انتقال مجدد از میانگروه ها می تواند ثبات عملکرد این رقم را نسبت به سایر ارقام توجیه کند. در این ارتباط Dreccer و همکاران (2009) اشاره کردند که ارقام گندم با ذخایر بالای کربوهیدرات های محلول و انتقال مجدد در مقایسه با انواع با انتقال مجدد کم دارای عملکرد مشابه و یا بالاتر بودند.

کارایی انتقال مجدد: بیشترین میانگین کارایی انتقال مجدد ارقام ولاین های جو تحت هر دو شرایط نرمال و تنش مربوط به میانگروه ماقبل آخر بود. میانگروه های زیرین و پدانکل در رتبه های دوم و سوم قرار گرفتند. این موضوع با نتایج سعیدی و مرادی (۱۳۹۰) نیز مطابقت دارد. در بین ارقام و ولاین های مختلف جو از نظر کارایی انتقال مجدد در تمامی میانگروه ها تفاوت معنی داری مشاهده می شود. بیشترین و کمترین کارایی انتقال مجدد به ترتیب مربوط به رقم یوسف با ۶۶ و موروکو با ۲۵ درصد می باشد. کارایی انتقال مجدد در شرایط نرمال، ۱۹ درصد در رقم نصرت تا ۴۰ درصد در رقم یوسف برای پدانکل، ۲۲/۶۸ در رقم موروکو تا ۴۵ درصد در رقم یوسف برای میان گره ماقبل آخر و ۲۴/۵۸ در رقم مروکو تا ۴۳ درصد در ولاین ۱۷ برای میانگروه های زیرین متغیر بود. بر همین منوال کارایی انتقال مجدد در شرایط تنش، از ۲۰/۳۲ در رقم فجر ۳۰ تا ۴۷ درصد در رقم یوسف برای پدانکل، ۲۸ در رقم موروکو تا ۶۳/۵۹ درصد در رقم یوسف برای میان گره ماقبل آخر و ۲۳/۴۲ در رقم نصرت تا ۴۳ درصد در رقم یوسف برای

میانگروه های زیرین متغیر بود (جدول ۱۰). پاسخ ارقام و ولاین ها و میانگروه ها به تنش از نظر کارایی انتقال مجدد متفاوت از یکدیگر بود. این تنوع در پاسخ، در نتایج سایر محققان نیز دیده می شود (Joudi et al., 2012., Ehdai et al., 2006). کارایی انتقال مجدد میانگروه های پدانکل و میانگروه های زیرین تحت تأثیر تنش تغییر معنی داری نکرد، این در حالی است که میان گره ماقبل آخر در ارتباط با این صفت افزایش ۲۰ درصدی را نشان دادند. کارایی انتقال مجدد در شرایط تنش در تعدادی از ارقام و ولاین ها افزایش، در تعدادی ثابت و در تعدادی دیگر نیز کاهش یافت (جدول ۱۰). در بین ارقام و ولاین ها، کارایی انتقال مجدد میان گره ماقبل آخر رقم متحمل یوسف بیشترین افزایش را (۴۱ درصد) تحت تنش نشان داد. این نتایج در تأیید آزمایشات Gupta و همکاران (2011)، Ma و همکاران (2014)، Khoshro و همکاران (2014) و Sharbatkhari و همکاران (2016) می باشد که نشان دادند که تنش خشکی باعث افزایش بیشتر کارایی انتقال مجدد در رقم متحمل می شود. توانایی بالای تجمع ذخایر ساقه، القاء بالاتر انتقال مجدد و کارایی آن تحت تنش در رقم متحمل نسبت به ارقام حساس، فرضیه Aprile و همکاران (2009) و Gupta و همکاران (2011) را قوت می بخشد که ارقام متحمل نسبت به ارقام حساس، از طرفی دارای توانایی بالاتر سنتز، ذخیره سازی و انتقال کربوهیدرات های محلول ساقه بوده و از طرف دیگر دارای قدرت بالاتر مخزن برای دریافت این ذخایر می باشند، این باعث می شود که ارقام متحمل تحت تنش مکانیزم های محافظتی خود را سریعتر و کارآمد از ارقام حساس فعال کنند. بیشترین میزان ارتباط کارایی انتقال مجدد با عملکرد و اجزای آن مربوط به میانگروه ماقبل آخر ($r^2=0/83$) است که نشان دهنده به کارگیری مکانیزم های کارآمدتر این میانگروه در انتقال حداکثر مواد ذخیره شده در آن به منظور پر شدن دانه می باشد. در تحقیق حاضر یک رابطه بسیار نزدیک بین مقدار انتقال مجدد مواد و کارایی انتقال مجدد از میانگروه ها دیده شد. برای مثال همبستگی مقدار انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد میانگروه ماقبل آخر $r^2=0/98$ بود. این بدان مفهوم است که

جدول ۱۰- کارایی انتقال مجدد (درصد) میانگره‌های مختلف در ارقام و لاین‌های جو تحت شرایط نرمال و تنش رطوبتی.

کارایی انتقال مجدد (درصد) میانگره‌های مختلف						
ژنوتیپ	پدانکل		میان‌گره ماقبل آخر		میانگره‌های زیرین	
	نرمال	تنش	نرمال	تنش	نرمال	تنش
نصرت	۱۹/۲۹ ^f	۲۴/۷۶ ^{de}	۲۷/۶۲ ^f	۳۶/۶ ^e	۲۵/۲۹ ^c	۲۳/۴۲ ^c
فجر ۳۰	۲۱/۰۳ ^{def}	۲۰/۳۲ ^{ef}	۴۶/۱۹ ^b	۴۳/۶۶ ^{bc}	۳۳/۷۲ ^b	۳۶/۵۴ ^b
یوسف	۳۹/۵۹ ^b	۴۶/۸۴ ^a	۴۴/۹۱ ^{bc}	۶۳/۵۹ ^a	۳۶/۵۱ ^b	۴۲/۹۸ ^a
موروکو	۲۵/۵۳ ^d	۲۳/۹۲ ^{def}	۲۲/۶۸ ^g	۲۷/۹۷ ^f	۲۴/۵۸ ^c	۲۷/۵۰ ^c
لاین ۶۷	۳۷/۷۲ ^b	۳۰/۰۸ ^c	۳۸/۸۵ ^{de}	۴۷/۳۴ ^b	۲۸/۳۳ ^c	۲۵/۶۸ ^c
لاین ۱۷	۲۴/۷۸ ^{de}	۲۲/۱ ^{def}	۳۶/۶۱ ^e	۴۲/۱۹ ^{cd}	۴۳/۰۱ ^a	۴۲/۳۷ ^a
میانگین	۲۷/۹۹	۲۸/۰۰	۳۶/۱۴	۴۳/۵۶	۳۱/۹۱	۳۳/۰۸۲

برای هر میانگره به طور مجزا میانگین‌های دارای حروف، تفاوت معنی‌داری در سطح آماری ۵٪ در آزمون دانکن نشان نمی‌دهند.

مقادیر بالا و پایین انتقال مجدد از میانگره‌ها هماهنگ با کارایی بالا و پایین انتقال مجدد در میانگره‌های مذکور می‌باشد. به عنوان مثال رقم متحمل یوسف با مقدار انتقال مجدد بالا در بین ارقام و لاین‌های مختلف در شرایط تنش خشکی، از نظر کارایی انتقال مجدد نیز دارای رتبه اول بود. لذا به نظر می‌رسد که اصلاح انتقال مجدد در ارقام و لاین‌های جو مقدار کارایی انتقال مجدد را نیز به طور غیر مستقیم تغییر دهد. نتایج مشابهی در تحقیقات جودی و همکاران (۱۳۸۹) بر روی ارقام گندم مشاهده شد.

نتیجه‌گیری کلی

نتایج حاضر نشان داد تفاوت قابل ملاحظه‌ای برای ذخیره سازی و انتقال مجدد کربن در بین ارقام و لاین‌های جو مورد بررسی وجود داشت. خشکی باعث القا انتقال مجدد ذخایر ساقه به دانه در رقم متحمل به خشکی در جو شد و در شرایط تنش کمترین میزان ماده خشک انتقال یافته و کارایی انتقال مجدد در رقم حساس مشاهده شد. از لحاظ مقایسه سهم میانگره‌های مختلف در کارایی انتقال مجدد در شرایط تنش خشکی، بین عملکرد دانه و انتقال مجدد از میانگره ماقبل آخر بیشترین ارتباط مشاهده شد.

مطالعه اجزای تشکیل دهنده انتقال مجدد در ارقام جو به خصوص در شرایط تنش نشان داد که داشتن ذخایر بیشتر

(جزء اول) همواره کافی نبوده و در بسیاری موارد انتقال مواد به دانه (جزء دوم) از اهمیت بالاتری برخوردار می‌باشد. در مجموع ارقام متحمل به خشکی نسبت به ارقام حساس، دارای توانایی بالا برای سنتز، ذخیره‌سازی و انتقال کربوهیدرات‌های محلول ساقه بوده و نیز قدرت بالای مخزن برای دریافت این ذخایر می‌باشند. تفاوت ظرفیت ذخیره سازی و نیز قابلیت انتقال مجدد در ارقام مورد بررسی نشان می‌دهد که امکان دست‌ورزی و اصلاح صفات مذکور در فعالیت‌های به نژادی جو وجود دارد. بدیهی است با توجه به پیچیده بودن و چندژنی بودن روند انتقال مجدد، تغییر این صفات کار آسانی نبوده و نیازمند مطالعات جامع و گسترده است. دخیل بودن عوامل مختلف بر ذخیره‌سازی و انتقال کربن و نیز تفاوت این عوامل از یک گیاه زراعی به گیاه دیگر و یا از یک محیط به محیط دیگر از عوامل مهم دیگر در این موضوع می‌باشد.

سپاسگزاری

بدین وسیله نویسندگان مراتب تشکر خود را دکتر حمیدرضا نیک خواه عضو هیات علمی موسسه تهیه و اصلاح بذر و نهال برای در اختیار گذاشتن بذور جو و از پژوهشکده بیوتکنولوژی کشاورزی ایران به دلیل فراهم آوردن امکانات مالی و اجرایی این پروژه مصوب ابراز می‌دارند.

منابع:

- جودی، م.، احمدی، ع.، محمدی، و.، عباسی، ع.، محمدی، ح.، اسماعیل پور، م.، بیات، ز و بهروز، ت. (۱۳۸۹) بررسی تجمع و آزاد سازی مواد فتوسنتزی ساقه در ارقام زراعی گندم های ایران تحت شرایط فاریاب و تنش خشکی طی فاز رشد زایشی. مجله علوم گیاهان زراعی ایران. ۴۱ (۲): ۳۲۸-۳۱۵.
- سرآبادانی تفرش، ر.، بی همتا، م.، ر.، شبر، ز. س.، شهبازی، م.، نقوی، م.، ر.، کرمی، ا و دهقانی سانچ، ح. (۱۳۹۲) اثر تنش خشکی انتهای فصل بر عملکرد و برخی از ویژگی های فیزیولوژیکی چند رقم و لاین جو. مجله پژوهش آب در کشاورزی. ۲۷ (۴): ۵۳۵-۵۴۹.
- سعیدی، م و مرادی، ف. (۱۳۹۰) اثر تنش خشکی پس از گرده افشانی بر انتقال مجدد کربوهیدراتهای محلول از میانگره آخر و ماقبل آخر به دانه های در حال رشد دو رقم گندم نان. مجله علوم زراعی ایران. ۱۳ (۳): ۵۶۴-۵۴۸.
- Aprile, A., Mastrangelo, A. M., Leonardis, A. M. D., Galiba, G., Roncaglia, E., Ferrari, F., Bellis, L. D., Turchi, L., Giuliano, G. and Cattivelli, L. (۲۰۰۹) Transcriptional Profiling in Response to Terminal Drought Stress Reveals Differential Responses along the Wheat Genome. *BMC Genomics* 10. p. 279.
- Austin, R. B., Edrich, J. A., Ford, M. A. and Blackwell, R. D. (1977) The fate of dry matter, carbohydrates and ¹⁴C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Annals of Botany* 41: 1309-1321.
- Bidinger, F., Musgrave, R. B. and Fisher, R. A. (1977) Contribution of stored pre-anthesis assimilate to grain yield in wheat and barley. *Nature* 270: 431-433.
- Blum, A. (1998) Improving wheat grain filling under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica* 100: 77-83.
- Bonnett, G. D. and Incoll, L. D. (1992a) Effect on the stem of winter barley of manipulating the source and sink during grain filling: Changes in accumulation and loss of mass from internodes. *Journal of Experimental Botany* 44: 75-82.
- Brooks, A., Jenner, C.F. and Aspinall, D. (1982) Effect of water deficit on endosperm starch granules and grain physiology of wheat and barley. *Australian Journal of plant physiology* 9: 423-436.
- Chang, T. T., C. F. Konzak. and Zadoks, J. C. (1974) A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14: 415-421.
- Cruz-Aguado, J. A., Reyes, F., Rodes, R., Perez, I. P. and Dorado, M. (1999) Effect of source-sink ratio on partitioning of dry matter and ¹⁴C-photoassimilate in wheat during grain filling. *Annals of botany* 83: 655-665.
- Cruz-Aguado, J. A., Rodes, R., Perez, I. P. and Dorado, M. (2000) Morphological characteristics and yield components associated with accumulation and loss of dry matter in internodes of wheat. *Field Crops Res* 66: 129-139.
- Daniels, R. W., Alcock, W. B. and Scarisbrick, D. H. (1982) A reappraisal of stem reserve contribution to grain yield in spring barley (*Hordeum vulgare* L.). *Journal of Agricultural Science (Cambridge)* 98: 347-355.
- Dreccer, M.F., Herwaarden, A.F. and Chapman, S.C. (2009) Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Research* 112: 43-54.
- Ehdaie, B. and Waines, J. G. (1996) Genetic variation for contribution of preanthesis assimilates to grain yield in spring wheat. *Journal of Genetics Breeding* 50: 47-56
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A. and Waines, J. G. (2006) Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: I. Postanthesis changes in internode dry matter. *Crop Science* 46: 735-746.
- Gallagher, J. N., Biscoe, P. V. and Scott, R. K. (1975) Barley and its environment. V. Stability and grain weight. *Journal of Applied Ecology* 12: 319-336.
- Ghamarnia, H. and Gowing, J. W. (2005) Effect of water stress on three wheat cultivars pp 15-19
- Gonzalez, A., Martin, I. and Ayerbe, L. (1999) Barley yield in water-stress conditions The influence of precocity, osmotic adjustment and stomatal conductance. *Field crops research* 62: 23-34
- Guo, P., Baum, M., Grando, S., Ceccarelli, S., Bai, G., Li, R., von Korff, M., Varshney, R. K., Graner, A. and Valkoun, J. (2009) Differentially expressed genes between drought-tolerant and drought-sensitive barley genotypes in response to drought stress during the reproductive stage. *Journal of Experimental Botany* 60:3531-3544.
- Gupta, A. K., Kaur, K. and Kaur, N. (2011) Stem Reserve Mobilization and Sink Activity in Wheat under Drought Conditions. *American Journal of Plant Sciences* 2: 70-77
- Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A., Vergauwen, R., Mohammadi, H. and Van den Ende, W. (2012) Comparison of fructan dynamics in two wheat cultivars with different capacities of accumulation and remobilization under drought stress. *Physiologia Plantarum* 144: 1-12

- Khoshro, H.H., Taleei, A., Bihamta, M.R., Shahbazi, M., Abbasi, A and Ramezanpour, S.S. (2014) Expression analysis of the genes involved in accumulation and remobilization of assimilates in wheat stem under terminal drought stress *Plant Growth Regulation* 74:165-176
- Kobata, T., Palta, J. A. and Turner, N. C. (1992) Rete of development of postanthesis water deficits and grainfilling of spring wheat. *Crop Science* 32: 1238-1242.
- Kuhbauch, W. and Thome, U. (1989) Nonstructural carbohydrates of wheat stems as influenced by sink-source manipulations. *Journal of Plant Physiology* 134: 243-250.
- Ma, J., Huang, G.B., Yang, D.L., and Chai, Q. (2014) Dry Matter Remobilization and Compensatory Effects in Various Internodes of Spring Wheat under Water Stress. *Crop Science* 54:331–339.
- Mohammadi Bazargani, M., Sarhadia, E., Shahnejat Bushehrib, A. A., Matrosc, A., Mockc, H. P., Naghavi, M. R., Hajihoseinie, V., Mardia, M., Hajirezaeic, M. R., F. Moradid., Ehdaie, B. and Hosseini Salekdeh, G. (2011) A proteomics view on the role of drought-induced senescence and oxidative stress defense in enhanced stem reserves remobilization in wheat. *Journal of Proteomics* 74 (10): 1959–1973.
- Nelson, J. E., K. D. Kephart., Bauer, A. and Connor, J. F. (2001) Growth stress of wheat, barley and wild oat: A strategic step of to timing of field operations. http://weeds.Montana.edu/crop/growth_stages_book/p_2_3_4_5.htm.
- Nikkhah, H. R. (2008) Final reports of project evaluation of terminal drought tolerance in barley advanced line and cultivars. Seed and Plant Improvement Institute press. pp 72 (In Persian).
- Rawson, H. M. and Evans, L. T. (1971) The contribution of stem reserves to grain development in a range of wheat cultivars of different height. *Aust. Journal of agricultural research* 22: 851-863.
- Ruuska, S.A., Rebetzke, G. J., van Herwaarden, A. F., Richards, R. A., Fettell, N. A., Tabe, L. and Jenkins, C.L.D. (2006) Genotypic variation in water-soluble carbohydrate accumulation in Wheat. *Functional Plant Biology* 33:799-809.
- Samarah, N. H., Alqudah, A. M., Amayreh, J. A. and McAndrews, G. M. (2009) The Effect of Late-terminal Drought Stress on Yield Components of Four Barley Cultivars. *Journal of Agronomy & Crop Science* 195:427-441.
- Sharbatkhari, M., Shobbar, Z., Galeshi, S. and Nakhoda, B. (2016) Wheat stem reserves and salinity tolerance: molecular dissection of fructan biosynthesis and remobilization to grains. *Planta*. 244(1):191-202
- Singh, R. P., Espino, J. H., Rajaram, S. and . Crossa, J. (2001) Grain yield and other traits of tall and dwarf isolines of modern bread and durum wheats. *Euphytica* 119: 241-244.
- Wardlaw, I. and Willenbrink, J. (1994) Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase. *Australian Journal of Plant Physiology* 21: 255-271.
- Xue, G. P., McIntyre, C. L., Rattey, A. A., van Herwaarden, A. F. and Shorter, R. (2009) Use of dry matter content as a rapid and low-cost estimate for ranking genotypic differences in water-soluble carbohydrate concentrations in the stem and leaf sheath of *Triticum aestivum*. *Crop and Pasture Science* 60: 51-59.
- Xue, G.P., McIntyre, C.L., Jenkins, C.L., Glassop, D., van Herwaarden, A. F. and Shorter, R. (2008) Molecular dissection of variation in carbohydrate metabolism related to water soluble carbohydrate accumulation in stems of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiology* 146: 441–454.
- Yang, J. and Zhang, J. (2006) Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist* 169:223-236.
- Yang, J., Peng, S., Zhang, Z., Wang, Z., Visperas, R. M. and Zhu, Q. (2002) Grain and dry matter yields and partitioning of assimilate in Japonica/Indica hybrid rice. *Crop Science* 42, 766–772.
- Yang, J., Zhang, J., Zhu, Q. and Wang, L. (2000) Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat. *Crop Science* 40: 1645-1655.
- Zhang, J., Dell, B., Conocono, E., Waters, I., Setter, T. and Appels, R. (2009) Water deficits in wheat: fructan exohydrolase (1-FEH) mRNA expression and relationship to soluble carbohydrate concentrations in two varieties. *New Phytologist* 181: 843–850.

Evaluation of stem reserves and remobilization in barley lines and cultivars under terminal drought stress

Razieh Sarabadani Tafreshi*¹, Zahra Sadat Shobbar², Maryam Shahbazi^{3,4}, Mohammadreza Bihanta⁵, Mahrokh Sharbatkhari³

¹Department of Agricultural Biotechnology, Payame Noor University, Tehran, Iran

²Department of Systems Biology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

³Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran

⁴Department of Molecular Physiology, Agricultural Biotechnology Research Institute of Iran, Education and Extension Organization (AREEO), Karaj, Iran

⁵Department of Agronomy and Plant breeding, Agriculture College, Tehran University, Karaj, Iran
(Received: 19/02/2018, Accepted: 05/09/2018)

Abstract

Terminal drought is regarded as one of the major factors limiting the yield of barley. Under this condition, Barley crops may depend more on stem reserves for grain filling than on current photosynthesis. To investigate the effects of terminal drought on yield, stem reserves and the mechanism of remobilization in six barley breeding lines and genotypes, the experiment was conducted in a split-plot design with three replications (block) at two controlled plots (well-watered and drought stressed). Plants were grown under well-watered conditions until anthesis; the drought treatment was started by withholding water at the anthesis. At seven day intervals after anthesis (in six stages) peduncle, penultimate and lower internodes samples were collected from well-watered and drought-stressed plants. Internodes length, weight and specific weight measured after six days of harvest. The results showed that maximum accumulation and release of stored, was found in penultimate followed by lower internodes. The rate of dry matter translocation was much higher in drought stress condition. Dry matter mobilized from penultimate was significantly correlated with grain yield ($r^2= 0.99$) in stressed plants. Two barley genotypes Yousef and Morocco had highest and lowest dry matter translocation and remobilization efficiency respectively. Significant genotypic variations for accumulation and remobilization were observed under both conditions indicated that these traits can be manipulated in barley breeding programs.

Keywords: Barley, Terminal drought, Carbon remobilization, Stem reserves