

بررسی رابطه انتقال مجدد ذخایر ساقه با مقاومت به خشکی و پارامترهای پر شدن دانه در ارقام گندم بهاره تحت تنش خشکی

پوریا مصطفایی^۱ | علی احمدی^۲ | سارا سادات افجه^۳

۱. گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران. رایانامه: p.mostafaie@ut.ac.ir
۲. گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران. رایانامه: ahmadia@ut.ac.ir
۳. گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران. رایانامه: sarasadat.afjeh@ut.ac.ir

چکیده

انتقال مجدد ذخایر ساقه، صفتی تعیین کننده برای حفظ پایداری عملکرد در شرایط تنش خشکی است. به منظور بررسی ارتباط آن با مقاومت به خشکی ارقام گندم بهاره و پارامترهای پر شدن دانه، آزمایشی در دو سطح آبیاری مطلوب و تنش خشکی (از مرحله شروع ساقه روی) به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با ۳ تکرار در گلخانه گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران در فصل رشد ۹۹-۱۳۹۸ اجرا شد. نتایج مرحله اول آزمایش نشان داد که تنش خشکی، به طور میانگین در بین دوازده رقم مورد مطالعه، باعث کاهش ۳۵ درصدی عملکرد دانه در سنبله و ۳۱ درصدی تعداد دانه در سنبله شد. این کاهش در ارقام حساس مشهودتر بود. همچنین تنش خشکی باعث افزایش ۴ درصدی کارایی انتقال مجدد شد، در حالی که انتقال مجدد را کاهش داد. این کاهش عمدتاً به دلیل کاهش ۲۹ درصدی انتقال مجدد در میانگرمهای زیرین بود. در مرحله دوم آزمایش، ارقام شبرنگ (مقاوم مطلق و نسبی) و چمران (حساس مطلق و نسبی) با توجه به نتایج مرحله اول انتخاب شدند. نتایج نشان داد که کاهش عملکرد تحت تنش خشکی بیشتر به کاهش تعداد و وزن نهایی دانه مربوط می شود، که خود تحت تأثیر کاهش نرخ و دوره فعال پر شدن دانه قرار داشت. تجزیه و تحلیل همبستگی نشان داد که تحت تنش خشکی بین انتقال مجدد، نرخ و دوره فعال پر شدن دانه ارتباط مثبت و معنی داری وجود دارد ($P < 0.01$). این نتایج بر اهمیت انتخاب و اصلاح ارقام گندم با ظرفیت بالا برای انتقال مجدد و دوره طولانی تر پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی تأکید می کند و می تواند راهحلی مؤثر برای بهبود عملکرد در مناطق کم آب باشد.

واژه های کلیدی: گندم، تنش خشکی، مقاومت به خشکی، پارامترهای پر شدن دانه، انتقال مجدد ذخایر ساقه

Evaluation of the Relationship Between Remobilization of Stem Reserves, Drought Resistance, and Grain-Filling Parameters in Spring Wheat Cultivars Under Drought Stress Condition

Abstract

Stem reserve remobilization is crucial for maintaining yield stability under drought stress. An experiment was conducted under well-watered and drought-stress conditions (starting at the stem elongation stage) to investigate its relationship with drought resistance in spring wheat cultivars and grain-filling parameters. The study followed a factorial design within a randomized complete block design (RCBD) with three replications. It was carried out in the greenhouse of the Department of Agronomy and Plant Breeding, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran, during the 2019–2020 growing season. The first stage of the experiment indicated that, on average, drought stress reduced grain yield per spike by 35% and grain number per spike by 31% among the twelve studied cultivars. These reductions were more evident in the sensitive cultivars. Additionally, drought stress increased remobilization efficiency by 4% while reducing the total remobilization amount, primarily due to a 29% decrease in the remobilization of the lower internodes. In the second stage of the experiment, Shabrang (absolute and relative resistant) and Chamran (absolute and relative sensitive) cultivars were chosen based on the results of the first stage. The results indicated that yield reduction under drought stress conditions was primarily due to decreases in grain number and final grain weight, which were influenced by reductions in the active grain-filling period and grain-filling rate. Correlation analysis revealed a significant positive relationship between remobilization, the active grain-filling period, and the grain-filling rate under drought stress conditions ($P < 0.01$). These results emphasize the importance of selecting and breeding wheat cultivars with high remobilization capacity and a longer grain-filling period under drought-stress conditions, which can be an effective solution for improving yields in water-limited areas.

Keywords: Wheat, Drought stress, Drought resistance, Grain-filling parameters, Stem reserve remobilization.

۱. مقدمه

گندم (*Triticum durum* و *Triticum aestivum* L.) به دلیل نقش حیاتی در تأمین امنیت غذایی و سازگاری گسترده با شرایط متنوع اقلیمی، یکی از مهم‌ترین محصولات زراعی در ایران و جهان محسوب می‌شود. با این حال، گیاهان زراعی، از جمله گندم، اغلب با محدودیت‌های محیطی مانند خشکسالی، به‌ویژه در مرحله پر شدن دانه، مواجه هستند (Ovenden *et al.*, 2017). تغییرات اقلیمی، از جمله پدیده گرمایش جهانی که در دهه‌های اخیر شدت یافته است، معمولاً باعث کاهش منابع آبی در طول فصل رشد غلات می‌شود (Mao *et al.*, 2023). برآوردها نشان می‌دهد که حدود ۲۰ تا ۲۵ درصد از سطح زیر کشت گندم در جهان با خطر خشکسالی مواجه است (Grzesiak *et al.*, 2019). خشکسالی می‌تواند عملکرد گندم را تا ۷۶ درصد کاهش دهد (Grzesiak *et al.*, 2019; Naseer *et al.*, 2022). این کاهش را می‌توان عمدتاً به محدودیت در فتوسنتز، برهم خوردن تعادل میان بافت‌های تأمین‌کننده کربن (منبع) و جذب‌کننده کربن (مخزن) و کاهش سرعت و مدت زمان پر شدن دانه نسبت داد (Abid *et al.*, 2017; Ovenden *et al.*, 2017; Saeidi *et al.*, 2019). پیش‌بینی می‌شود که با ادامه تغییرات اقلیمی، تأثیرات زیان‌بار خشکسالی‌های مکرر بر عملکرد دانه گندم حتی شدیدتر از گذشته شود (Panda *et al.*, 2023; Nyaupane *et al.*, 2024).

برای مقابله با چالش‌های ناشی از خشکسالی، شناسایی و بهبود فرایندهای فیزیولوژیکی مؤثر در مقاومت به خشکی از اهمیت بالایی برخوردار است. مقاومت به خشکی ارقام را می‌توان از دو جنبه ارزیابی کرد: ۱- ارقام با مقاومت مطلق (Ys) و ۲- ارقام با مقاومت نسبی (Yp-Ys) (Mostafaie *et al.*, 2024). مقاومت مطلق به عملکرد دانه در شرایط تنش اشاره دارد و هدف آن شناسایی ارقامی است که حتی در شرایط نامطلوب نظیر تنش خشکی نیز عملکرد قابل توجهی دارند. این نوع مقاومت معمولاً به ویژگی‌های ژنتیکی یا فیزیولوژیکی گیاه مربوط است که به آنها امکان تحمل شرایط نامطلوب را می‌دهد. مقاومت نسبی بر کاهش عملکرد دانه تحت تنش خشکی نسبت به شرایط مطلوب تاکید دارد. در اینجا، تفاوت بین عملکرد در شرایط بدون تنش (Yp) و شرایط تنش (Ys) محاسبه می‌شود. ارقامی که کمترین کاهش عملکرد را نشان دهند، به عنوان مقاوم‌ترین ارقام از نظر نسبی شناخته می‌شوند. این روش بیشتر به توانایی گیاه در حفظ عملکرد نزدیک به پتانسیل ژنتیکی خود در شرایط تنش مربوط است. این دو معیار، نقشی کلیدی در انتخاب ژنوتیپ‌های مقاوم ایفا می‌کنند و می‌توانند تحت تأثیر فرایندهای فیزیولوژیکی مختلف قرار بگیرند.

از بین فرایندهای فیزیولوژیکی مختلف، ذخیره‌سازی مواد فتوسنتزی در ساقه و انتقال مجدد این ذخایر به طرف دانه‌های در حال پر شدن از فرایندهای مهم و مؤثر در عملکرد پایدار گندم می‌باشند (Liu *et al.*, 2020; Mostafaie *et al.*, 2024). به‌طور کلی، منابع تأمین کربن برای پر شدن دانه‌ها در گندم عبارت‌اند از: فتوسنتز جاری (که فرآورده‌های آن به‌طور مستقیم به دانه‌ها منتقل می‌شود) و انتقال مجدد کربوهیدرات‌های محلول ذخیره‌شده در اندام‌های رویشی گیاه (Yang & Zhang, 2001; Joudi *et al.*, 2012). کربوهیدرات‌های محلول می‌توانند از زمان ساقه‌روی تا فاز اولیه دوره پر شدن دانه در ساقه و غلاف برگ تجمع یابند و به‌عنوان کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای موقتی عمل کنند (Gardner, 2017; Gaur *et al.*, 2022). در واقع زمانی که، منابع فتوسنتزی کربوهیدرات‌های محلول را با سرعتی بیشتر از نیاز مخازن مختلف سنتز می‌کنند، این کربوهیدرات‌های محلول مازاد می‌تواند به‌طور مداوم در میانگره‌های مختلف ساقه گندم (شامل دم گل آذین، ماقبل آخر و میانگره‌های زیرین) تجمع یابند و در زمان ۷ الی ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی به حداکثر مقدار خود برسند (Ehdaie *et al.*, 2006; Ovenden *et al.*, 2017). مطالعات پیشین نشان داده‌اند در شرایطی که خشکسالی منجر به اختلال در فتوسنتز جاری می‌شود، انتقال مجدد این ذخایر از مهم‌ترین فرایندهای فیزیولوژیکی برای حفظ و بهبود عملکرد گندم در دوره پر شدن دانه است (Ahmadi *et al.*, 2009; Mostafaie *et al.*, 2024).

¹ Peduncle

² Penultimate

³ Lower internodes

به‌طور کلی، کربوهیدرات‌های محلول ذخیره‌شده در ساقه بیش از ۴۰ درصد وزن خشک ساقه را شامل می‌شود (Li *et al.*, 2020)، که در شرایط مطلوب می‌تواند تا ۲۰ درصد در عملکرد نهایی دانه مشارکت کند (Dreccer *et al.*, 2009). در حالی که در شرایط تنش خشکی که پرشدن دانه وابستگی بیشتری به انتقال مجدد دارد سهم این مشارکت می‌تواند تا ۵۰ درصد افزایش یابد (Zhang *et al.*, 2017; Ovenden *et al.*, 2013). با این حال، اطلاعات موجود در مورد رابطه بین انتقال مجدد ماده خشک ذخیره‌شده در ساقه و پارامترهای پر شدن دانه، از جمله نرخ پر شدن دانه و دوره فعال پر شدن دانه، و ارتباط آنها با مقاومت به خشکی در ارقام مختلف گندم تا حدی محدود است.

در این مطالعه، ۱۲ رقم گندم با درجات مختلف مقاومت به خشکی و با حداکثر تنوع ژنتیکی مورد بررسی قرار گرفتند. اهداف این مطالعه عبارتند از: ۱- تعیین روابط میان میزان انتقال مجدد ذخایر ساقه و کارایی آن با مقاومت مطلق و نسبی ارقام گندم به تنش خشکی و ۲- ارزیابی ارتباط بین میزان انتقال مجدد ذخایر ساقه با پارامترهای پر شدن دانه، به‌ویژه دوره فعال پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی در ارقام متفاوت از نظر مقاومت به خشکی.

۲. روش‌شناسی پژوهش

۲-۱. آزمایشات گلخانه‌ای

پژوهش حاضر در گلخانه گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران، در فصل رشد ۹۹-۱۳۹۸، تحت شرایط ۱۶ ساعت روشنایی با نور تکمیلی ($300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) در دمای ۲۲ درجه سانتی‌گراد و ۸ ساعت تاریکی در دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد اجرا شد. رطوبت نسبی گلخانه در طول آزمایش بین ۵۵ تا ۶۰ درصد نگه داشته شد.

بذور ارقام در گلدان‌های پلاستیکی (۱۴ بذر در هر گلدان) پر شده از ۶ کیلوگرم مخلوط خاک مزرعه، ماسه و ورمی کمپوست با نسبت ۲:۱:۱ کشت شدند. در جدول ۱ برخی خواص شیمیایی خاک آورده شده است. هر واحد آزمایشی شامل هشت گلدان بود. در مرحله سه برگی (مرحله ۱۳ زادوکس)، گیاهچه‌ها به صورت دستی تنک شدند و ده گیاهچه سالم در هر گلدان برای ارزیابی‌های بعدی باقی ماندند. جدول ۱- برخی از خصوصیات شیمیایی خاک.

Table 1. Some soil chemical properties.

Chemical properties	Amount
Organic matter (mg g^{-1})	12.5
Total N (mg g^{-1})	0.84
Available N (mg kg^{-1})	132.2
Effective P (mg kg^{-1})	56.8
Available K (mg kg^{-1})	164
EC (dS m^{-1})	2.21

۲-۲. مواد گیاهی

بر اساس مطالعات (Mahmoudi *et al.*, 2021)، که ارقام گندم با تنوع ژنتیکی بالا، از اقلیم‌های مختلف ایران و با ویژگی‌های متفاوت از نظر مقاومت به خشکی را در شرایط مزرعه‌ای بررسی کردند، ۱۲ رقم گندم زراعی گرمسیری شامل شیرنگ و دنا (ارقام دوروم)، کریم (رقم دیم)، شوش، هامون، دز، مهرگان، زاگرس، رسول، مغان ۳، آرتا و چمران انتخاب شده و در مرحله اول آزمایش مورد بررسی قرار گرفتند.

در مرحله دوم آزمایش، ارقام منتخب از مرحله اول، شامل شیرنگ و چمران، که بر اساس مقاومت نسبی و مطلق به تنش خشکی انتخاب شده بودند، برای ارزیابی ارتباط بین میزان انتقال مجدد ذخایر ساقه با پارامترهای پر شدن دانه، به‌ویژه دوره فعال پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی مورد استفاده قرار گرفتند. این ارقام از نظر مقاومت به خشکی و صفات مورد ارزیابی با یکدیگر تفاوت‌های قابل توجهی داشتند، به‌گونه‌ای که رقم شیرنگ دارای بالاترین مقاومت مطلق و نسبی و رقم چمران دارای پایینترین مقاومت مطلق و نسبی بود.

۲-۳. طراحی آزمایش، نمونه‌برداری و محاسبه صفات

آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه تکرار طراحی شد. فاکتورهای آزمایش به شرح زیر بودند: ۱- دوازده رقم گندم بهاره و ۲- دو سطح رژیم رطوبتی شامل آبیاری مطلوب (۷۰ درصد ظرفیت زراعی، Papi *et al.*, 2016) و تنش خشکی (۵۰ درصد ظرفیت زراعی، Mostafaie *et al.*, 2024). گیاهان تا مرحله شروع ساقه‌روی (مرحله ۳۰ زادوکس) در شرایط مشابه از نظر آبیاری (۷۰٪ ظرفیت زراعی) رشد کردند. تنش خشکی از زمان شروع ساقه‌روی (مرحله ۳۰ زادوکس) با اعمال آبیاری در سطح ۵۰ درصد ظرفیت زراعی آغاز شد، در حالی که آبیاری گلدان‌های گیاهان شاهد تا رسیدگی فیزیولوژیکی (مرحله ۹۲ زادوکس) در ۷۰ درصد ظرفیت زراعی ادامه یافت. برای اندازه‌گیری محتوای آب خاک در گلدان‌ها از روش توزین استفاده شد (Gan *et al.*, 2004; Ma *et al.*, 2014).

به منظور نمونه‌برداری برای مرحله اول آزمایش، حدود ۱۰ ساقه اصلی هم‌اندازه در زمان ظهور سنبله‌ها (مرحله ۵۹ زادوکس) انتخاب و علامت‌گذاری شدند. نیمی از این ساقه‌ها در زمان حداکثری ذخایر ساقه (۱۶ روز پس از گرده‌افشانی، Joudi and Van Den Ende, 2018) برداشت و نیمی دیگر در زمان رسیدگی فیزیولوژیکی (مرحله ۹۲ زادوکس) جمع‌آوری شدند. نمونه‌های برداشت‌شده به منظور به حداقل رساندن تنفس و تلفات وزنی، به مدت ۴۸ ساعت در آون با دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد خشک شدند. سپس سنبله از ساقه اصلی جدا شد تا اجزای عملکرد تعیین گردد. وزن هر ساقه به تفکیک میانگین‌ها اندازه‌گیری شد و سپس با استفاده از این مقادیر، صفات زیر محاسبه گردید:

الف) انتقال مجدد ذخایر ساقه (Ehdaie *et al.*, 2006):

$$RE = DW_{max} - DW_{mat} \quad (۱)$$

ب) کارایی انتقال مجدد ذخایر ساقه (Ehdaie *et al.*, 2006):

$$RE\% = (RE / DW_{max}) \times 100 \quad (۲)$$

در روابط ۱ و ۲، RE انتقال مجدد ذخایر ساقه (میلی‌گرم)، RE% کارایی انتقال مجدد ذخایر ساقه (درصد)، DW_{max} حداکثر وزن خشک ساقه و DW_{mat} وزن خشک ساقه در مرحله بلوغ فیزیولوژیکی (مرحله ۹۲ زادوکس) را نشان می‌دهند. در روابط ذکر شده طبق مطالعات (Ma *et al.*, 2014)، از تلفات تنفس چشم‌پوشی و این تلفات برای ارقام و شرایط محیطی آزمایش، یکسان در نظر گرفته شده است.

همچنین جهت اجرای مرحله دوم آزمایش، در هر تیمار و تکرار، ۳۵ ساقه اصلی با تاریخ گرده‌افشانی یکسان علامت‌گذاری شدند؛ سپس، پنج ساقه اصلی مشابه در زمان گرده‌افشانی (مرحله ۶۰ زادوکس) و با فواصل ۷ روزه تا ۴۲ روز پس از گرده‌افشانی برداشت گردیدند. خوشه‌ها از ساقه‌های اصلی جدا شده و به مدت ۴۸ ساعت در آون با دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد خشک شدند و دانه‌های آن‌ها برای تعیین پارامترهای پر شدن دانه مورد استفاده قرار گرفت.

پارامترهای پر شدن دانه با استفاده از معادله رشد Richards (1959)، که توسط Yang *et al.* (2006) توضیح داده شده است، محاسبه شدند:

$$W = \frac{A}{(1 + Be^{-Kt})^{\frac{1}{N}}} \quad (۳)$$

برای محاسبه نرخ پر شدن دانه (GFR)^۴ از مشتق معادله (۳) استفاده شد:

$$GFR = \frac{AKBe^{-Kt}}{(1 + Be^{-Kt})^{\frac{N+1}{N}}} \quad (۴)$$

در معادله ۳ و ۴، W وزن دانه در هر زمان مشخص (میلی‌گرم)، A وزن نهایی دانه (میلی‌گرم)، t زمان پس از گلدهی (روز) را نشان می‌دهند، و ضرایب B (ضریب شیب منحنی)، K (ضریب حد نهایی رشد دانه) و N (ضریب شکل منحنی) با استفاده از رگرسیون تعیین شدند.

⁴ Grain-filling rate

دوره فعال پر شدن دانه (AGFP^۵ برحسب روز) به عنوان بازه زمانی تعریف شد که طی آن W بین ۵ درصد (t_1) و ۹۵ درصد (t_2) از A قرار داشت.

۲-۴. تجزیه آماری

تجزیه و تحلیل واریانس (ANOVA) با استفاده از نرم افزار SAS (9.4M6, SAS Institute Inc.) و مقایسه میانگین ها با استفاده از آزمون چند دامنه ای دانکن در سطح ۵ درصد انجام شد. مدل های رگرسیون با استفاده از نرم افزار SigmaPlot (SyStat Software Inc.) برازش داده شدند و میزان تطابق آنها با استفاده از مقادیر R^2 و RMSE ارزیابی شدند.

۳. یافته های پژوهش و بحث

۳-۱. عملکرد دانه در سنبله

عملکرد دانه با تشکیل مخزن فیزیولوژیکی، برای دریافت مواد پرورده و سپس پر شدن آن از طریق یک منبع که ظرفیت فتوسنتزی گیاه است، شکل می گیرد (Asseng *et al.*, 2017; Carrera *et al.*, 2024). تنش خشکی از طریق کاهش قدرت منبع و مخزن فیزیولوژیکی (با توجه به زمان اعمال تنش، شدت تنش و مرحله فنولوژیک گیاه) بر عملکرد دانه تأثیر می گذارد (Mostafaie *et al.*, 2024). طبق نتایج جدول ۲، اثر اصلی رژیم آبیاری، رقم و همچنین اثر متقابل رژیم آبیاری و رقم بر عملکرد دانه در سنبله معنی دار بود. تفاوت زیادی از لحاظ عملکرد دانه در سنبله در بین ارقام مورد مطالعه در هر دو رژیم رطوبتی دیده شد (جدول ۳). به طوری که دامنه تغییرات عملکرد دانه در سنبله در شرایط عدم تنش از ۰/۶۶ تا ۱/۴۷ گرم در سنبله و در شرایط تنش خشکی از ۰/۴۹ تا ۱/۰۲ گرم در سنبله متغیر بود، که نشان می دهد تنش خشکی باعث کاهش دامنه تغییرات عملکرد دانه در سنبله می شود.

⁵ Active grain-filling period

جدول ۲- تجزیه واریانس تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه در سنبله، انتقال مجدد ماده خشک و کارایی آن در میانگره‌های دم گل آذین، ماقبل آخر، میانگره‌های زیرین و کل ساقه.

Table 2. Analysis of variance for grain number per spike, grain yield per spike, dry matter remobilization, and remobilization efficiency in the peduncle, penultimate internodes, lower internodes, and the entire main stem.

Organ	Source of variation	df	MS			
			Grain number per spike	Grain yield per spike	Dry matter remobilization	Remobilization efficiency
Peduncle	Replication (R)	2	-	-	4.222 ^{ns}	0.621 ^{ns}
	Cultivar (C)	11	-	-	4198.813 ^{**}	1631.051 ^{**}
	Moisture (M)	1	-	-	747.555 ^{**}	316.971 ^{**}
	C × M	11	-	-	279.646 ^{**}	262.511 ^{**}
	Error	46	-	-	14.685	5.925
	CV (%)	-	-	-	8.12	9.38
Penultimate	Replication (R)	2	-	-	35.722 ^{ns}	10.352 ^{ns}
	Cultivar (C)	11	-	-	4110.771 ^{**}	2213.677 ^{**}
	Moisture (M)	1	-	-	2167.013 ^{**}	1.725 ^{ns}
	C × M	11	-	-	1128.468 ^{**}	775.064 ^{**}
	Error	46	-	-	24.954	20.464
	CV (%)	-	-	-	9.69	12.39
Lower internodes	Replication (R)	2	-	-	59.180 ^{ns}	14.560 ^{ns}
	Cultivar (C)	11	-	-	7873.267 ^{**}	3649.526 ^{**}
	Moisture (M)	1	-	-	14112 ^{**}	664.914 ^{**}
	C × M	11	-	-	561.030 ^{**}	795.372 ^{**}
	Error	46	-	-	38.542	38.789
	CV (%)	-	-	-	7.60	13.30
Entire main stem	Replication (R)	2	0.142 ^{ns}	0.008 [*]	264.430 ^{ns}	8.884 ^{ns}
	Cultivar (C)	11	72.373 ^{**}	0.192 ^{**}	33513.438 ^{**}	1622.615 ^{**}
	Moisture (M)	1	940.550 ^{**}	2.952 ^{**}	31542.347 ^{**}	33.391 ^{ns}
	C × M	11	26.287 ^{**}	0.091 ^{**}	2741.165 ^{**}	144.894 ^{**}
	Error	46	0.259	0.001	142.633	13.864
	CV (%)	-	2.56	4.29	6.59	10.54

df: درجه آزادی، MS: میانگین مربعات. ^{ns} غیر معنی‌دار و ^{**} معنی‌دار در سطح احتمال ۱ درصد را نشان می‌دهند.

df: degree of freedom; MS: mean squares. ns, not significant; **, P<0.01.

عملکرد جزء صفاتی است که به شدت تحت تاثیر عوامل محیطی قرار می‌گیرد (Chowdhury *et al.*, 2021). در این مطالعه، خشکی به‌طور میانگین در بین ارقام باعث کاهش ۳۵ درصدی عملکرد دانه در سنبله شد (جدول ۳). به عنوان قاعده کلی، تنش خشکی با اثر بر قدرت منبع و یا قدرت مخزن سبب کاهش رشد و عملکرد می‌شود، به‌گونه‌ای که مکانیزم‌های سازگاری مانند افزایش انتقال مجدد ذخایر ساقه به دانه‌ها نیز نتوانسته‌اند این کاهش عملکرد را به طور کامل جبران کنند. کاهش عملکرد دانه در سنبله در شرایط تنش خشکی، در تحقیقات قبلی نیز مشاهده شده است (Ahmadi *et al.*, 2009; Liu *et al.*, 2020).

جدول ۳- مقایسه میانگین عملکرد دانه در سنبله بر حسب گرم در دوازده رقم گندم، تحت شرایط آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS).

Table 3. Mean comparisons of grain yield per spike (g) in twelve wheat cultivars under well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions.

Cultivar	Rank (WW)	Grain yield per spike (g)			
		WW (Yp)	Rank (DS)	DS (Ys)	%Variation (Yp-Ys)
Dena	11	0.7 jk	7	0.69 jk	-1
Shoosh	10	0.86 h	6	0.75 ij	-13
Hamoon	1	1.47 a	2	0.97 g	-34
Shabrang	2	1.4 ab	1	1.02 g	-27
Dez	6	1.21 def	9	0.61 kl	-50
Mehregan	8	1.18 ef	11	0.59 l	-50
Zagros	3	1.34 bc	8	0.67 jkl	-50
Rasoul	7	1.19 ef	5	0.75 ij	-37
Moghan 3	5	1.25 de	3	0.88 h	-30
Karim	12	0.66 kl	10	0.6 l	-9
Arta	9	1.14 f	4	0.8 hi	-30
Chamran	4	1.29 cd	12	0.49 m	-62
Average	-	1.14	-	0.73	-35

معنی‌داری‌هایی که در هر ستون با حروف یکسان مشخص شده‌اند، در سطح ۵ درصد آزمون چند دامنه‌ای دانکن با یکدیگر تفاوت قابل توجهی ندارند. Yp: عملکرد دانه در شرایط بدون تنش خشکی، Ys: عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی.

Means followed by the same letter within each column are not significantly different at the 5% probability level, according to the Duncan Multiple Range Test. Yp, grain yield under non-stress conditions; Ys, grain yield under drought stress conditions.

همانطور که قبلاً اشاره شد (بخش مقدمه)، حفظ پتانسیل عملکرد دانه در شرایط تنش می‌تواند یک معیار فیزیولوژیک برای مقاومت به تنش در نظر گرفته شود، از این رو برای انتخاب ارقام مقاوم به تنش خشکی بر مبنای عملکرد، دو معیار می‌توان در نظر گرفت: ۱- ارقام با مقاومت مطلق (Ys) و ۲- ارقام با مقاومت نسبی (Yp-Ys) (Mostafaie *et al.*, 2024). بر اساس نتایج این مطالعه (جدول ۳)، رقم شبرنگ به دلیل مقاومت مطلق و نسبی بالا، در هر دو شرایط تنش و شاهد به عنوان یک رقم برتر شناخته شد. در مقابل، ارقام چمران، مهرگان و دز به دلیل مقاومت مطلق و نسبی پایین، در دسته ارقام حساس قرار گرفتند. از سوی دیگر، رقم کریم به‌رغم دسته‌بندی در گروه ارقام حساس مطلق به دلیل پتانسیل عملکرد پایین، به دلیل تغییرات کمتر عملکرد دانه در سنبله در شرایط تنش نسبت به شاهد، در گروه ارقام مقاوم نسبی قرار گرفت. این تفاوت در عملکرد ارقام مختلف نشان‌دهنده لزوم بررسی مقاومت از دو منظر مطلق و نسبی است، زیرا ارزیابی هم‌زمان این دو معیار می‌تواند به شناسایی دقیق‌تر ارقام با عملکرد برتر در شرایط مختلف کمک کند.

۳-۲. تعداد دانه در سنبله

تعداد دانه در سنبله به عنوان معیاری از قدرت مخزن ارقام مورد مطالعه در این آزمایش در نظر گرفته شد. از این رو می‌توان گفت، تعداد دانه بالا در سنبله به معنی بالا بودن ظرفیت مخزن در یک رقم می‌باشد (Slafer *et al.*, 2023). طبق نتایج جدول ۲ اثر اصلی رژیم آبیاری، رقم و همچنین اثر متقابل رژیم آبیاری و رقم بر تعداد دانه در سنبله معنی‌دار بود.

با توجه به تنوع ژنتیکی بین ارقام، تعداد دانه در سنبله ارقام مورد مطالعه در هر دو رژیم رطوبتی تفاوت معنی داری داشت (جدول ۴). دامنه تغییرات این صفت در شرایط آبیاری مطلوب از ۱۲/۸ الی ۲۹ عدد در سنبله و در شرایط تنش خشکی از ۹/۶ الی ۲۱/۲۷ عدد در سنبله متغیر بود.

به طور میانگین در بین ارقام، تنش خشکی سبب کاهش ۳۱ درصدی تعداد دانه در سنبله نسبت به شرایط شاهد شد (جدول ۴). گزارش شده است که مراحل بحرانی برای تعیین تعداد دانه گندم، از مرحله طویل شدن ساقه آغاز می شود و تا گرده افشانی ادامه می یابد (Slafer *et al.*, 2023). از آنجایی که در این مطالعه تنش خشکی از مرحله طویل شدن ساقه اعمال شد، کاهش تعداد دانه ارقام مورد مطالعه تحت تنش خشکی قابل توجیه است. مطالعات قبلی گزارش کرده اند که عرضه مواد فتوسنتزی ساخته شده پیش از گرده افشانی، با جلوگیری از مرگ تعدادی از گلچه ها تأثیر چشمگیری بر تعداد دانه در سنبله های در حال توسعه دارد (Ferrante *et al.*, 2013; Dreccer *et al.*, 2014; Guo *et al.*, 2016).

ارقام مختلف واکنش های متفاوتی به تنش خشکی نشان دادند (جدول ۴). ارقامی که مقاومت مطلق بالایی داشتند (شبرنگ، هامون و آرتا)، از نظر تعداد دانه در سنبله در شرایط تنش خشکی نیز جزو ارقام برتر بودند. در مقابل، ارقام با مقاومت مطلق پایین (کریم، دز و مهرگان) تعداد دانه کمتری داشتند. همچنین، ارقام با مقاومت نسبی بالا (دنا و شبرنگ)، کمترین تغییرات تعداد دانه را در شرایط تنش نسبت به شاهد نشان دادند. در حالی که ارقام حساس نسبی (دز، زاگرس و مهرگان) بیشترین تغییرات را تجربه کردند. این نتایج نشان می دهند که ارقام با مقاومت مطلق و نسبی بالا، تعداد دانه بیشتری در شرایط تنش خشکی دارند. احتمالاً تعداد دانه بالا در شرایط تنش خشکی از طریق افزایش قدرت مخزن و تخصیص مواد فتوسنتزی به دانه باعث افزایش پایداری در عملکرد می شود. لذا می توان، افزایش تعداد دانه در سنبله را برای حصول عملکرد بیشتر در برنامه های اصلاحی مد نظر قرار داد.

جدول ۴- مقایسه میانگین تعداد دانه در سنبله در دوازده رقم گندم، تحت شرایط آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS).

Table 4. Mean comparisons of grain number per spike in twelve wheat cultivars under well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions.

Grain number per spike					
Cultivar	Rank (WW)	WW	Rank (DS)	DS	%Variation
Dena	10	20.2 g	3	18.87 h	-7
Shoosh	11	18.5 h	9	14.52 k	-22
Hamoon	3	27.83 b	2	20.4 ef	-27
Shabrang	8	22.91 f	1	21.27 g	-7
Dez	5	25.62 cd	11	13.38 g	-48
Mehregan	6	24.65 de	10	14.08 lm	-43
Zagros	2	28.5 ab	8	14.8 kl	-48
Rasoul	9	21.3 g	6	16.33 jk	-23
Moghan 3	4	26.4 c	5	17.96 h	-32
Karim	12	12.8 m	12	9.6 n	-25
Arta	1	29 a	4	18 h	-38
Chamran	7	24 ef	7	15.75 ij	-34
Average	-	23.47	-	16.24	-31

معنی دارهایی که در هر ستون با حروف یکسان مشخص شده اند، در سطح ۵ درصد آزمون چند دامنه ای دانکن با یکدیگر تفاوت قابل توجهی ندارند.

Means followed by the same letter within each column are not significantly different at the 5% probability level, according to the Duncan Multiple Range Test.

۳-۳. انتقال مجدد

۳-۳-۱. انتقال مجدد کل ساقه

پر شدن دانه در غلات، از جمله گندم، مرحله‌ای حیاتی در تشکیل عملکرد است (Liu *et al.*, 2016; Yáñez *et al.*, 2017). کمبود آب در این مرحله، تخریب کلروفیل برگ را تسریع کرده و موجب اختلال در تثبیت کربن و پیری زودرس می‌شود (Astaneh *et al.*, 2021). تحت این شرایط، که در آن پیری برگ تحریک شده و فتوسنتز جاری تقلیل می‌یابد، پر شدن دانه ممکن است بیشتر از فتوسنتز جاری، به انتقال مجدد ذخایر ساقه و غلاف برگ متکی باشد (Ahmadi *et al.*, 2009; Thapa *et al.*, 2022; Murchie *et al.*, 2023). نتایج نشان داد که در بین ارقام مورد مطالعه از نظر میزان انتقال مجدد ماده خشک در هر دو رژیم رطوبتی، تنوع قابل توجهی وجود دارد (جدول ۵). دامنه تغییرات این صفت در شرایط آبیاری مطلوب از ۹۳ الی ۳۳۳ میلی گرم و در شرایط تنش خشکی از ۴۱ الی ۲۷۷ میلی گرم متغیر بود.

جدول ۵- مقایسه میانگین انتقال مجدد ماده خشک بر حسب میلی گرم در کل ساقه دوازده رقم گندم، تحت شرایط آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS).

Table 5. Mean comparisons of dry matter remobilization (mg) in the entire main stem of twelve wheat cultivars under well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions.

Cultivar	Rank (WW)	Remobilization (mg)		DS	%Variation
		WW	Rank (DS)		
Dena	7	198ghij	6	187hijk	-6
Shoosh	9	129l	10	75n	-42
Hamoon	8	175jk	8	161k	-8
Shabrang	3	253cd	1	277bc	+9
Dez	1	333a	3	215fg	-35
Mehregan	4	238def	7	177ijk	-26
Zagros	6	219efg	4	211gh	-4
Rasoul	12	93mn	12	41o	-56
Moghan 3	2	301b	5	201ghi	-33
Karim	10	124l	9	83n	-33
Arta	11	119lm	11	47o	-60
Chamran	5	239def	2	244de	+3
Average	-	202	-	160	-21

معنی‌دارهایی که در هر ستون با حروف یکسان مشخص شده‌اند، در سطح ۵ درصد آزمون چند دامنه‌ای دانکن با یکدیگر تفاوت قابل توجهی ندارند.

Means followed by the same letter within each column are not significantly different at the 5% probability level, according to the Duncan Multiple Range Test.

در شرایط آبیاری مطلوب، ارقام دز، مغان ۳ و شبرنگ بیشترین انتقال مجدد را داشتند. در حالی که در شرایط تنش خشکی، ارقام شبرنگ و چمران بالاترین میزان انتقال مجدد را نشان دادند. از سوی دیگر، ارقام رسول، آرتا، کریم و شوش در هر دو رژیم رطوبتی کمترین میزان انتقال مجدد را داشتند. اختلافات مشاهده‌شده در توان انتقال مجدد ماده خشک ذخیره‌شده در ساقه این ارقام را می‌توان به تفاوت در تخصیص و تبدیل مواد فتوسنتزی تولیدی به کربوهیدرات‌های محلول ذخیره‌ای در ساقه نسبت داد. علاوه بر این، احتمالاً توانایی تبدیل فروکتان به ساکارز (فرم اصلی انتقال قند در گندم) و فروکتوز توسط آنزیم‌های مرتبط (فروکتان آگروهیدرولازها) در زمان پر شدن دانه نیز می‌تواند یکی از عوامل تأثیرگذار بر تفاوت‌های مشاهده‌شده در انتقال مجدد ارقام باشد (Yáñez *et al.*, 2017).

ارقام مختلف واکنش‌های متفاوتی به تنش خشکی نشان دادند (جدول ۵)، به‌طوری که رقم شبرنگ، با مقاومت مطلق و نسبی بالا، در هر دو رژیم رطوبتی انتقال مجدد بالایی داشت. همچنین رقم شبرنگ و دنا (ارقام دوروم) که مقاومت نسبی بالایی داشتند، کمترین تغییرات انتقال مجدد در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط عدم تنش را به خود اختصاص دادند. لذا به نظر می‌رسد که این ارقام می‌توانند برای اهداف اصلاحی به کار گرفته شوند. امروزه گندم‌های دوروم، به دلیل مقاومت بالا در برابر شرایط نامساعد محیطی، به طور گسترده در برنامه‌های اصلاح نباتات مورد توجه قرار گرفته‌اند (Groli *et al.*, 2024).

ارتباط بین عملکرد دانه و انتقال مجدد ماده خشک از ساقه به دانه‌های در حال توسعه ممکن است بسته به رقم و شرایط محیطی (تنش خشکی) متفاوت باشد (Ma et al., 2014; Li et al., 2020; Liu et al., 2020; Ershadimanesh et al., 2024). در شرایط عدم تنش، یک رابطه مثبت و معنی‌دار ($P < 0.05$) بین انتقال مجدد با عملکرد دانه در سنبله ($r = 0.398$) و تعداد دانه در سنبله ($r = 0.392$) دیده شد، این در حالی است که چنین ارتباطی در شرایط تنش خشکی مشاهده نشد (شکل ۱). شایان ذکر است که این اصل در همه ارقام صادق نبوده و در برخی ارقام ممکن است ارتباطی بین صفات ذکر شده وجود نداشته باشد. این عدم ارتباط را می‌توان تا حدودی به محدودیت مخزن در شرایط تنش نسبت داد. همچنین در مطالعات محققان دیگر نیز رابطه مشخص و ساده‌ای بین عملکرد با انتقال مجدد گزارش نشده است (Dreccer et al., 2009; Mahmoudi et al., 2021). در این مطالعه رقم هامون در هر دو شرایط رژیم رطوبتی با وجود داشتن عملکرد بالا (رتبه ۱ در شاهد و رتبه ۲ در تنش خشکی)، انتقال مجدد بالایی ندارد (رتبه ۸ در هر دو رژیم رطوبتی). در مقابل، رقم شیرنگ از لحاظ عملکرد دانه و انتقال مجدد جز ارقام برتر در این مطالعه بود. این نتایج نشان می‌دهد که اصلاح ارقام برای بهبود انتقال مجدد کار آسانی نبوده و احتمالا صفات فیزیولوژیکی مرتبط با روابط منبع و مخزن بایستی بیشتر مورد بررسی قرار گیرند.

۳-۲-۳. انتقال مجدد میانگره‌های مختلف ساقه

با توجه به اهمیت و نقش متفاوت هر یک از میانگره‌های ساقه (دم گل آذین، ماقبل آخر و میانگره‌های زیرین) در انتقال مجدد ماده خشک (Ehdaie et al., 2006; Liu et al., 2020)، در این مطالعه میانگره‌های مختلف ساقه به طور جداگانه بررسی شد. نتایج تجزیه واریانس مربوطه در جدول ۲ نشان داده شده است.

طبق نتایج، میانگره‌های زیرین با میانگین ۹۶ و ۶۸ میلی گرم به ترتیب در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی بیشترین انتقال مجدد را داشتند و در رتبه اول قرار گرفتند (جدول ۶). میانگره‌های ماقبل آخر و دم گل آذین به ترتیب در رتبه‌های بعدی قرار گرفتند. احتمالا به دلیل طولانی‌تر بودن دوره رشد و نمو میانگره‌های زیرین (Ehdaie et al., 2006)، بخش زیادی از ذخایر مواد فتوسنتزی در این میانگره انباشته شده است، که به نوبه خود می‌تواند آن را به یک منبع اصلی برای انتقال مجدد ماده خشک پس از گرده‌افشانی تبدیل کند. ازسوی دیگر، بررسی تغییرات غلظت کربوهیدرات‌های محلول ساقه و فعالیت آنزیم‌های دخیل در تجزیه فروکتان (اگزوهیدرولازها) در مطالعه قبلی نشان داد که فعالیت این آنزیم‌ها در میانگره‌های زیرین نسبت به میانگره‌های ماقبل آخر و دم گل آذین بالاتر است، که این موضوع نشان‌دهنده بالا بودن میزان انتقال مجدد در این میانگره می‌باشد (Wardlaw and Willenbrink, 2000).

جدول ۶- مقایسه میانگین انتقال مجدد ماده خشک بر حسب میلی گرم در میانگره‌های ساقه دوازده رقم گندم، تحت شرایط آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS).

Table 6. Mean comparisons of dry matter remobilization (mg) in stem internodes of twelve wheat cultivars under well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions.

Cultivar	Remobilization (mg)								
	Peduncle			Penultimate			Lower internodes		
	WW	DS	%Variation	WW	DS	%Variation	WW	DS	%Variation
Dena	64c	75b	+17	50gh	22kl	-56	84fg	90def	+7
Shoosh	15j	25i	+67	52g	15lm	-71	62h	22j	-65
Hamoon	63cd	56def	-11	68de	65ef	-4	54hi	41i	-24
Shabrang	90a	87a	-3	80c	98b	+22	53fg	76g	-8
Dez	64cd	65c	+2	115a	47ghi	-59	157a	103bcd	-34
Mehregan	52f	43g	-17	37ij	37ij	0	149a	97cdef	-35
Zagros	52ef	36gh	-31	54g	75cde	+39	113b	100bcde	-11
Rasoul	33hi	16j	-52	18klm	9lm	-50	42i	17j	-60
Moghan3	93a	54ef	-42	57fg	40hi	-30	151a	108bc	-28
Karim	10jk	8jk	-20	27jk	23kl	-15	88efg	52hi	-41
Arta	7k	10jk	+43	49gh	17klm	-61	63h	20j	-68
Chamran	61cde	53ef	-13	77cd	105ab	+27	101bcd	86fg	-15

Average	50	44	-12	57	46	-19	96	68	-29
---------	----	----	-----	----	----	-----	----	----	-----

معنی‌داری‌هایی که در هر ستون با حروف یکسان مشخص شده‌اند، در سطح ۵ درصد آزمون چند دامنه‌ای دانکن با یکدیگر تفاوت قابل توجهی ندارند. Peduncle: میانگره دم گل آذین، Penultimate: میانگره ماقبل آخر، Lower internodes: میانگره‌های زیرین.

Means followed by the same letter within each column are not significantly different at the 5% probability level, according to the Duncan Multiple Range Test.

به‌طور کلی، تنش خشکی موجب کاهش ۱۲، ۱۹ و ۲۹ درصدی میانگین انتقال مجدد به ترتیب در دم گل آذین، ماقبل آخر و میانگره‌های زیرین شد (جدول ۶). این نتایج با یافته‌های تحقیقات قبلی همراستا است (Ehdaie *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2020). در مطالعات پیشین، این کاهش در انتقال مجدد به دو عامل اصلی نسبت داده شده است: اول، نقش کربوهیدرات‌های محلول در تنظیم اسمزی، به‌طوری که برخی ارقام گندم با ذخیره کربوهیدرات‌ها در ساقه‌های خود، قادر به بهبود تنظیم اسمزی و افزایش جذب آب هستند (Plaut *et al.*, 2004) و دوم، محدودیت در قدرت منبع و مخزن تحت تنش خشکی (Mostafaie *et al.*, 2024).

۳-۴. کارایی انتقال مجدد

۳-۴-۱. کارایی انتقال مجدد کل ساقه

کارایی انتقال مجدد ذخایر ساقه، می‌تواند معیاری از کارایی سیستم آنزیمی دخیل در فرایند انتقال مجدد باشد (Mostafaie *et al.*, 2024). نتایج تجزیه واریانس داده‌ها در جدول ۲ نشان داده شده است.

جدول ۷- مقایسه میانگین کارایی انتقال مجدد ماده خشک بر حسب درصد در کل ساقه دوازده رقم گندم، تحت شرایط آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS).

Table 7. Mean comparisons of remobilization efficiency (%) in the entire main stem of twelve wheat cultivars under well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions.

Cultivar	Rank (WW)	Remobilization efficiency (%)		Rank (DS)	DS	%Variation
		WW				
Dena	2	55.38b		2	65.42a	+18
Shoosh	9	25.48ghi		10	16.01jk	-37
Hamoon	11	21.22ij		8	28.37fghi	+34
Shabrang	3	43.77c		3	56.3b	+29
Dez	1	58.68b		1	70.44a	+27
Mehregan	5	39.5cde		6	31.73efgh	-20
Zagros	8	27.73fghi		7	31.14fgh	+12
Rasoul	10	21.42hij		11	11.08kl	-48
Moghan 3	4	40.97cd		5	42.98c	+5
Karim	7	33.65defg		9	25.4hi	-25
Arta	12	16.65jk		12	7.43l	-55
Chamran	6	33.9def		4	45.38c	+38
Average	-	34.61		-	35.97	+4

معنی‌داری‌هایی که در هر ستون با حروف یکسان مشخص شده‌اند، در سطح ۵ درصد آزمون چند دامنه‌ای دانکن با یکدیگر تفاوت قابل توجهی ندارند.

Means followed by the same letter within each column are not significantly different at the 5% probability level, according to the Duncan Multiple Range Test.

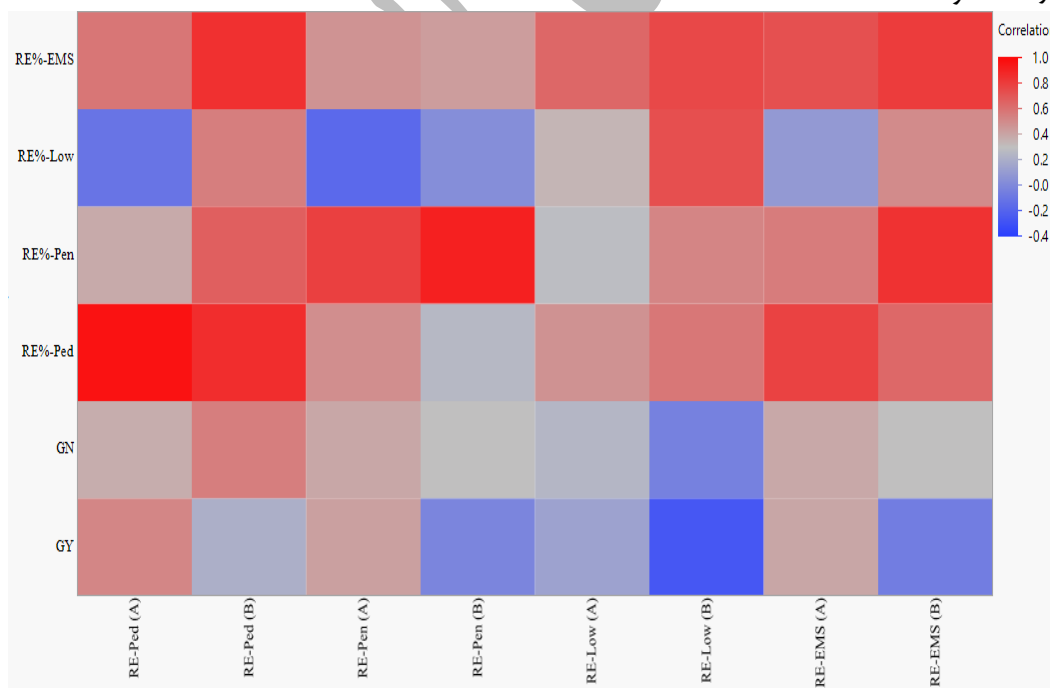
طبق نتایج جدول ۷، دامنه تغییرات این صفت در شرایط آبیاری مطلوب از ۱۶/۶۵ الی ۵۸/۶۸ درصد و در شرایط تنش خشکی از ۷/۴۳ الی ۷۰/۴۴ درصد متغیر بود. ارقام دز، دنا و شیرنگ بیشترین کارایی انتقال مجدد ماده خشک را در هر دو رژیم رطوبتی دارا بودند. همچنین رقم آرتا، رسول و شوش در هر دو رژیم رطوبتی کارایی انتقال مجدد ماده خشک پایینی داشتند. علت کارایی پایین این ارقام را احتمالاً می‌توان، تخصیص مواد فتوسنتزی به ترکیبات ساختاری که قابلیت انتقال مجدد ندارند دانست (Mahmoudi *et al.*, 2021).

همانطور که اشاره شد، کارایی انتقال مجدد ممکن است به نوعی بازتاب‌دهنده کارایی سیستم آنزیمی دخیل در فرآیند انتقال مجدد یا قدرت مخزن باشد. مطالعات قبلی نشان داده‌اند که غلظت mRNA فروکتان اگزوهیدرولازها با کارایی انتقال مجدد مرتبط است (Zhang *et al.*, 2009; Joudi *et al.*, 2012; Khoshro *et al.*, 2014). بنابراین، برای شناسایی پتانسیل ژنتیکی موجود، ارقام با ذخیره‌سازی بالا ولی کارایی انتقال مجدد پایین و برعکس آن، باید از نظر فعالیت آنزیم‌ها و ناقلین دخیل در فرآیند انتقال مجدد و ویژگی‌های مخزن به‌طور دقیق‌تری بررسی شوند.

به‌طور میانگین در بین ارقام تنش خشکی باعث کاهش ۴ درصدی کارایی انتقال مجدد کل ساقه شد (جدول ۷). می‌توان این افزایش در کارایی انتقال مجدد ذخایر ساقه را به‌عنوان فرایندی مهم و پشتیبان عملکرد در شرایط تنش خشکی در نظر گرفت.

در این مطالعه شاهد تفاوت ارقام از نظر کارایی انتقال مجدد در شرایط تنش خشکی بودیم (جدول ۷). رقم شبرنگ با مقاومت مطلق و نسبی بالا، در هر دو رژیم رطوبتی کارایی انتقال مجدد بالایی داشت. همچنین، از بین ارقام چمران، دز و مهرگان (ارقامی با مقاومت مطلق و نسبی پایین)، رقم مهرگان بیشترین کاهش کارایی انتقال مجدد ماده خشک را در شرایط تنش خشکی نسبت به شاهد نشان داد. در حالی که ارقام چمران و دز از این قاعده مستثنی بودند و شاهد افزایش کارایی انتقال مجدد ماده خشک در این ارقام در شرایط تنش خشکی بودیم. احتمالاً دلیل این امر را می‌توان به کاهش دوره پرشدن دانه تحت شرایط تنش خشکی نسبت داد. در بخش‌های بعدی به تفصیل به این موضوع پرداخته خواهد شد. انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای ساقه به دانه‌های در حال توسعه در گندم نیازمند شروع فرآیند پیری گیاه است (Yang and Zhang, 2006). تنش خشکی با افزایش اسید آبسازیک (ABA) و کاهش سیتوکینین در گندم باعث پیری زودرس می‌شود، که منجر به انتقال بیشتر و سریع‌تر کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای ساقه به دانه‌ها و افزایش سرعت پرشدن دانه می‌گردد، اما دوره پرشدن دانه را کوتاه‌تر می‌کند (Khan *et al.*, 2021; Muhammad Aslam *et al.*, 2022; Mostafaie *et al.*, 2024). با این حال، افزایش کارایی انتقال مجدد کربوهیدرات‌های ذخیره‌ای ساقه برای جبران کاهش دوره پرشدن دانه در شرایط تنش خشکی کافی نیست (Blum *et al.*, 1994).

یک رابطه مثبت و معنی‌دار ($P < 0.01$) بین انتقال مجدد و کارایی انتقال مجدد در شرایط آبیاری مطلوب ($r = 0.731$) و تنش خشکی ($r = 0.811$) مشاهده شد (شکل ۱). به نظر می‌رسد انتخاب ارقام بر اساس انتقال مجدد، باعث افزایش کارایی انتقال مجدد ماده خشک ذخیره‌شده در ساقه خواهد شد.



شکل ۱- نقشه حرارتی همبستگی بین انتقال مجدد کل ساقه و میانگره های مختلف آن با عملکرد دانه در سنبله، تعداد دانه در سنبله و کارایی انتقال مجدد در شرایط آبیاری مطلوب (A) و تنش خشکی (B). RE: انتقال مجدد ماده خشک، RE%: کارایی انتقال مجدد، GY: عملکرد دانه در سنبله، GN: تعداد دانه در سنبله، Ped: میانگره دم گل آذین، Pen: میانگره ماقبل آخر، Low: میانگره های زیرین، EMS: کل ساقه.

Fig. 9. Heat map correlation between dry matter remobilization of the entire main stem and its various internodes with grain yield per spike, grain number per spike, and remobilization efficiency under well-watered (A) and drought stress (B) conditions. RE, dry matter remobilization; RE%, remobilization efficiency; GY, grain yield per spike; GN, grain number per spike; Ped, peduncle internode; Pen, penultimate internode; Low, lower internodes; EMS, entire main stem.

۳-۴-۲. کارایی انتقال مجدد میانگره های مختلف ساقه

به دلیل تفاوت در توان میانگره های مختلف ساقه از نظر کارایی انتقال مجدد (Ehdaie *et al.*, 2006)، میزان کارایی انتقال مجدد به تفکیک میانگره (دم گل آذین، ماقبل آخر و میانگره های زیرین) نیز مورد بررسی قرار گرفت. طبق نتایج جدول ۸، میانگره های زیرین با میانگین ۴۹/۵۸ و ۴۳/۷۸ درصد به ترتیب در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی بیشترین کارایی انتقال مجدد را دارا بود و در رتبه اول قرار گرفت. همچنین، میانگره ماقبل آخر با میانگین ۳۶/۳۳ و ۳۶/۶۵ درصد به ترتیب در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی در رتبه دوم و دم گل آذین با میانگین ۲۳/۸۴ و ۲۸/۰۴ درصد به ترتیب در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی در رتبه سوم قرار گرفتند. در نتیجه، میانگره های زیرین نقش مهمی در پر شدن دانه تحت شرایط تنش خشکی دارند، به طوری که مطالعات قبلی پیشنهاد کردند که قسمت های پایینی ساقه می توانند به منبع اصلی در طی پر شدن دانه تبدیل شوند (Hou *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2020). گذشته نشان داده اند که تا پیش از تکمیل طویل شدن دم گل آذین (تا زمان گرده افشانی)، تجمع کربوهیدرات ها در این بخش صورت نمی گیرد (Ehdaie *et al.*, 2006; Murchie *et al.*, 2023). از سوی دیگر، تحقیقات پیشین تأکید کرده اند که میانگره های زیرین پیش از گرده افشانی به حداکثر طول خود می رسند (Ehdaie *et al.*, 2006; Mostafaie *et al.*, 2024). بنابراین، این میانگره ها با داشتن طول کافی و زمان بیشتر برای ذخیره کربوهیدرات ها، می توانند در دوره پر شدن دانه به منبع اصلی تبدیل شوند.

جدول ۸- مقایسه میانگین کارایی انتقال مجدد ماده خشک بر حسب درصد در میانگره های ساقه دوازده رقم گندم، تحت شرایط آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS).

Table 8. Mean comparisons of remobilization efficiency (%) of stem internodes in twelve wheat cultivars under well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions.

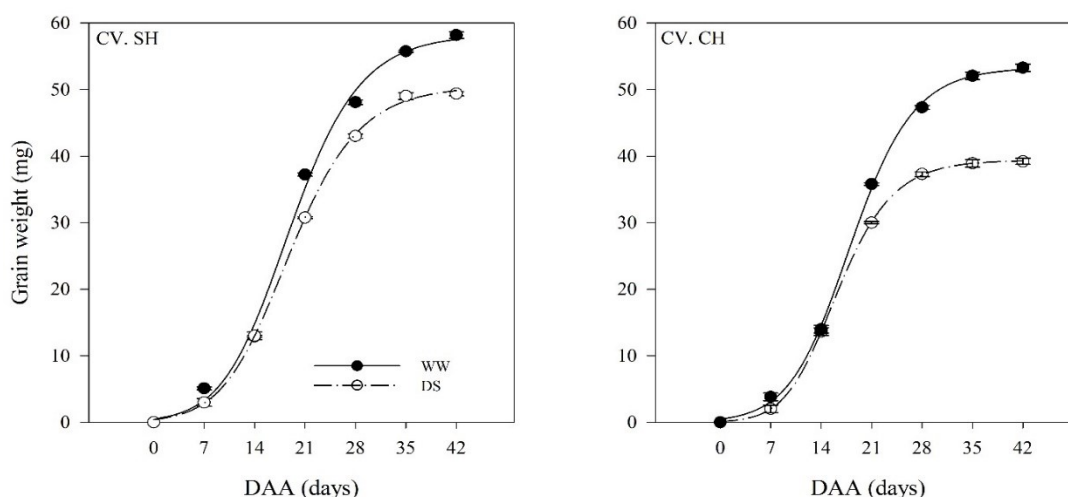
Cultivar	Remobilization efficiency (%)					
	Peduncle		Penultimate		Lower internodes	
	WW	DS	WW	DS	WW	DS
Dena	36.74def	73.88a	56.31c	29.12efgh	89.52bc	82.57c
Shoosh	5.89no	9.81n	38.79de	13.18jk	55.4de	21.63ijk
Hamoon	24.78jkl	36.04efg	28.08fgh	33.3efg	17.34jkl	18.52jkl
Shabrang	43.91c	39.9cde	27.2fgh	82.27ab	35.67gh	43.19fgh
Dez	33.58fgh	53.95b	57.41c	55.04c	62.96de	103.51a
Mehregan	25.57jk	23.24kl	73.03b	21.98hij	66.39d	47.53fg
Zagros	19.98lm	17.82m	21.11hij	44.14d	32.15hij	32.79hi
Rasoul	17.7m	9.82n	30.49efgh	7.74k	32.61hi	17.16jkl
Moghan 3	41.53cd	31.36ghi	15.37ijk	30.79efgh	49.76ef	64.44d
Karim	5.6no	6.18no	24.97ghi	23.96ghi	99.39ab	50.09ef
Arta	3.01o	4.74no	28.08fgh	10.11k	19.82ijkl	7.81l
Chamran	27.78ijk	29.64hij	35.89def	88.14a	37.22fgh	36.05gh
Average	23.84	28.04	36.33	36.65	49.58	43.78

معنی دارهایی که در هر ستون با حروف یکسان مشخص شده اند، در سطح ۵ درصد آزمون چند دامنه ای دانکن با یکدیگر تفاوت قابل توجهی ندارند. Peduncle: میانگره دم گل آذین، Penultimate: میانگره ماقبل آخر، Lower internodes: میانگره های زیرین.

Means followed by the same letter within each column are not significantly different at the 5% probability level, according to the Duncan Multiple Range Test.

۳-۵. پارامترهای پر شدن دانه و ارتباط آنها با عملکرد دانه و انتقال مجدد ذخایر ساقه در دو رقم با مقاومت به خشکی متفاوت

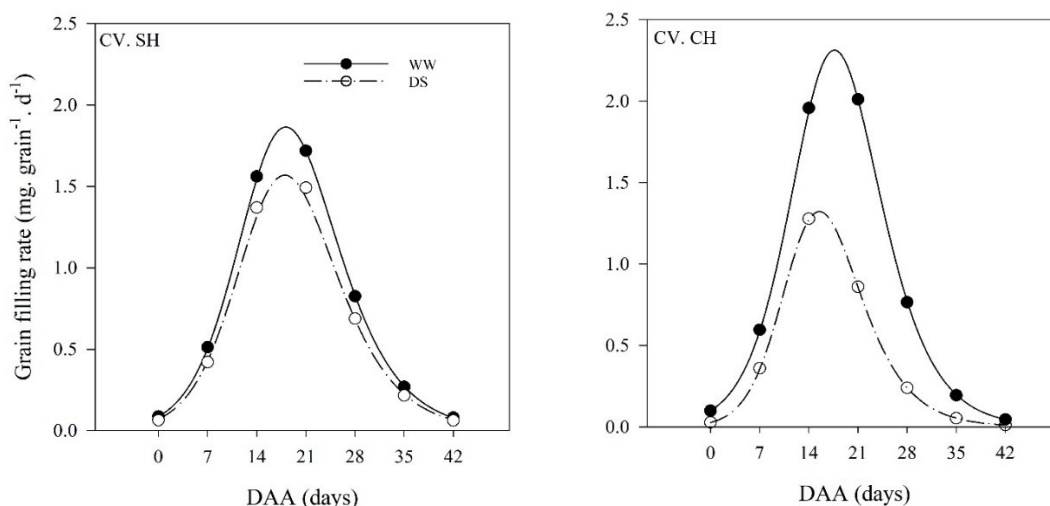
خشکی بر جنبه‌های مختلف رشد و توسعه گیاه، از جمله پر شدن دانه گندم، تأثیر می‌گذارد (Zhang *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2020). همان‌طور که پیش‌تر اشاره شد، تیمار تنش خشکی اعمال‌شده از مرحله طویل شدن ساقه، باعث کاهش معنی‌داری در عملکرد دانه در ارقام مورد مطالعه گردید. در بررسی دقیق‌تر در مرحله دوم آزمایش، میزان کاهش عملکرد دانه در رقم چمران (رقم حساس مطلق و نسبی) بیشتر از رقم شیرنگ (رقم مقاوم مطلق و نسبی) بود (جدول ۳). به نظر می‌رسد این کاهش عملکرد عمدتاً به دلیل کاهش وزن نهایی دانه (۱۲/۱۵ درصد در رقم شیرنگ و ۲۶/۴۰ درصد در رقم چمران) و تعداد دانه در سنبله باشد (جدول ۴ و شکل ۲). وزن نهایی دانه به نوبه خود می‌تواند تحت تأثیر نرخ پر شدن دانه و دوره فعال پر شدن دانه قرار گیرد (Liu *et al.*, 2020; Mostafaie *et al.*, 2024)، که هر دو تحت تأثیر تنش خشکی کاهش یافتند (شکل‌های ۳ و ۴).



شکل ۲- تغییرات وزن دانه سنبله اصلی در روزهای پس از گرده‌افشانی (DAA) در دو رقم گندم تحت شرایط مختلف تیماری. تیمارها شامل آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS) در ارقام شیرنگ (Cv. SH) و چمران (Cv. CH) بودند.

Fig. 2. Changes in main spike grain weight with the day after anthesis (DAA) of two wheat cultivars under different treatment conditions. Treatments were well-watered (WW) and drought stress (DS) in Shabrang (Cv. SH) and Chamran (Cv. CH) cultivars.

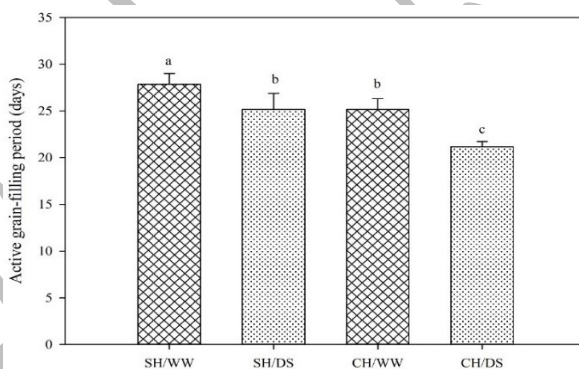
در رقم شیرنگ، کاهش نرخ پر شدن دانه (در زمان حداکثری) و دوره فعال پر شدن دانه به ترتیب ۲۶/۲۰ درصد و ۹/۷۲ درصد بود. در مقابل، در رقم چمران این کاهش‌ها به ترتیب ۴۰/۳۶ درصد و ۱۵/۸۹ درصد بود که نشان‌دهنده حساسیت بالای این رقم به تنش خشکی است (شکل‌های ۳ و ۴). به نظر می‌رسد که اثرات نامطلوب خشکی بر نرخ پر شدن دانه و دوره فعال پر شدن دانه تا حدی به دلیل کاهش عرضه مواد فتوسنتزی (افزایش محدودیت منابع) باشد. از سوی دیگر، با توجه به روابط منبع و مخزن، کاهش عرضه مواد فتوسنتزی ممکن است از طریق کاهش فعالیت آنزیم‌های مخزن، باعث محدودیت مخزن شود و در نتیجه کاهش نرخ پر شدن دانه و دوره فعال پر شدن دانه را توجیه کند. یافته‌های مطالعات قبلی نشان می‌دهد که خشکی با کاهش فعالیت آنزیم‌های soluble starch و ADP-glucose pyrophosphorylase باعث محدودیت در نرخ پر شدن دانه و دوره فعال پر شدن دانه می‌شود و در نهایت منجر به توقف پر شدن دانه در گندم می‌گردد (Ahmadi and Baker, 2001; Li *et al.*, 2023).



شکل ۳- تغییرات نرخ پر شدن دانه در روزهای پس از گرده‌افشانی (DAA) در دو رقم گندم تحت شرایط مختلف تیماری. تیمارها شامل آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS) در ارقام شبرنگ (Cv. SH) و چمران (Cv. CH) بودند.

Fig. 3. Changes in grain-filling rate with the day after anthesis (DAA) of two wheat cultivars under different treatment conditions. Treatments were well-watered (WW) and drought stress (DS) in Shabrang (Cv. SH) and Chamran (Cv. CH) cultivars.

تحت تنش خشکی، نرخ پر شدن دانه در ارقام سریع‌تر به حداکثر مقدار خود رسید (به طور متوسط ۱۶ روز پس از گرده‌افشانی) (شکل ۳). یکی از راه‌های مقابله با تنش خشکی، کاهش دوره رشد است که به مکانیسم فرار از خشکی معروف است (Rijal *et al.*, 2021). بر این اساس، به نظر می‌رسد که غلات، از جمله گندم، در اوایل دوره پر شدن دانه، نرخ پر شدن دانه را برای جبران کوتاه شدن دوره فعال پر شدن دانه افزایش می‌دهند.

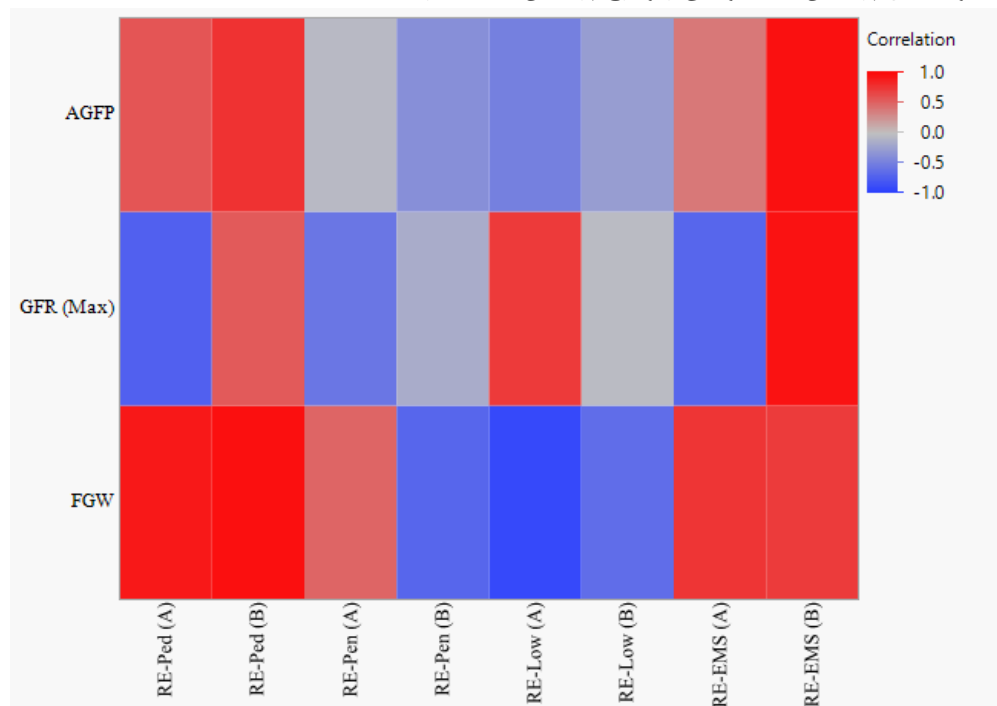


شکل ۴- تفاوت در دوره فعال پر شدن دانه بین دو رقم گندم شبرنگ (Cv. SH) و چمران (Cv. CH) در شرایط آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS). ستون‌های دارای حروف کوچک یکسان نشان‌دهنده تفاوت‌های ناچیز بین تیمارهای مختلف با سطح معنی داری $P \leq 0.05$ بر اساس آزمون دانکن هستند.

Fig. 4. Differences in the active grain-filling period between two wheat cultivars, Shabrang (Cv. SH) and Chamran (Cv. CH), under well-watered (WW) and drought-stress (DS) conditions. Bars with the same lowercase letters indicate no significant differences among treatments at $P \leq 0.05$ according to Duncan's test.

تجزیه و تحلیل همبستگی نشان داد که بین انتقال مجدد ذخایر کل ساقه و دوره فعال پر شدن دانه ($r = 0.972$) و نرخ حداکثری پر شدن دانه ($r = 0.963$)، ارتباط مثبت و معنی‌داری وجود دارد ($P < 0.01$) (شکل ۵). با این حال، این روابط تحت شرایط آبیاری مطلوب ضعیف‌تر و یا حتی غیرمعنی‌دار بود ($P > 0.05$) (شکل ۵). به نظر می‌رسد که دوره طولانی‌تر و نرخ بالاتر پر شدن دانه، انتقال کارآمد مواد ذخیره‌شده در ساقه را تسهیل می‌کند، و این امر به بهبود عملکرد نهایی کمک می‌کند. این یافته‌ها نشان می‌دهند که برنامه‌های

اصلاحی برای بهبود تحمل به خشکی در گندم می‌تواند بر افزایش کارایی انتقال مجدد ماده خشک تمرکز کنند، به ویژه با انتخاب ژنوتیپ‌هایی که دوره فعال پر شدن دانه طولانی‌تر و نرخ پر شدن دانه بالاتری دارند.



شکل ۵- نقشه حرارتی همبستگی بین انتقال مجدد کل ساقه و میانگره‌های مختلف آن با پارامترهای پر شدن دانه در شرایط آبیاری مطلوب (A) و تنش خشکی (B). RE: انتقال مجدد ماده خشک، AGFP: دوره فعال پر شدن دانه، GFR (Max): حداکثر نرخ پر شدن دانه، FGW: وزن نهایی دانه، Ped: میانگره دم گل آذین، Pen: میانگره ماقبل آخر، Low: میانگره‌های زیرین، EMS: کل ساقه اصلی.

Fig. 5. Heat map correlation between remobilization of the entire main stem and its various internodes with grain filling parameters under well-watered (A) and drought stress (B) conditions. RE, dry matter remobilization; AGFP, active grain filling period; GFR (Max), maximum grain filling rate; FGW, final grain weight; Ped, peduncle internode; Pen, penultimate internode; Low, lower internodes; EMS, entire main stem.

۴. نتیجه‌گیری کلی

نتایج این پژوهش نشان داد که تنوع ژنتیکی بالایی برای انتقال مجدد ذخایر ساقه و کارایی آن در بین ارقام گندم بهار مورد بررسی وجود دارد. در شرایط آبیاری مطلوب، ارقامی همچون دز، مغان ۳ و شبرنگ بیشترین میزان انتقال مجدد ماده خشک را داشتند، در حالی که ارقام آرتا، رسول، کریم و شوش کمترین میزان انتقال مجدد را نشان دادند. در شرایط تنش خشکی، رقم شبرنگ (مقاوم مطلق و نسبی) انتقال مجدد بالایی داشت. یافته‌ها نشان دادند که تنش خشکی، به‌طور میانگین در بین ارقام، موجب بهبود کارایی انتقال مجدد ماده خشک می‌شود. این افزایش در ارقام مقاوم مانند شبرنگ مشهودتر بود. این امر حکایت از سازگاری‌های تطبیقی در این ارقام برای بهره‌برداری بهینه از ذخایر ساقه تحت شرایط خشکی دارد. بنابراین، شناسایی ارقام مقاوم به تنش خشکی با در نظر گرفتن مقاومت مطلق و نسبی، که علاوه بر فتوسنتز مطلوب، از مکانیسم انتقال مجدد برای حفظ عملکرد بهره می‌برند، می‌تواند به بهبود تولید در مناطق خشک کمک کند. در خصوص مقایسه سهم میانگره‌های مختلف ساقه در انتقال مجدد و کارایی آن، میانگره‌های زیرین در جایگاه نخست قرار داشتند و پس از آن میانگره ماقبل آخر و میانگره دم گل آذین به ترتیب در رتبه‌های بعدی قرار گرفتند. تجزیه و تحلیل دقیق‌تر مرحله دوم مطالعه نشان داد که ارتباط مثبت و معناداری بین انتقال مجدد با نرخ و دوره پر شدن دانه تحت تنش خشکی وجود دارد. رقم شبرنگ، که دوره پر شدن دانه طولانی‌تری داشت، قادر به انتقال مجدد بیشتری از ساقه به دانه بود و عملکرد بهتری در شرایط تنش خشکی نشان داد. به نظر می‌رسد اصلاح ارقام گندم با ظرفیت بالاتر انتقال مجدد و دوره طولانی‌تر پر شدن دانه،

استراتژی امیدبخشی برای بهبود تحمل به خشکی و حفظ پایداری عملکرد در شرایط کم‌آبی باشد. پیشنهاد می‌شود که تحقیقات آینده به بررسی دقیق‌تر مکانیزم‌های فیزیولوژیکی دخیل در انتقال مجدد ماده خشک، از جمله آنزیم‌های مرتبط با تجزیه و انتقال کربوهیدرات‌ها و نقش هورمون‌هایی مانند ABA تحت تنش خشکی بپردازند.

۵. تعارض منافع

نویسندگان اظهار می‌نمایند که هیچگونه تعارض منافی در رابطه با نشر این مقاله وجود ندارد.

۶. منابع

- Abid, M., Shao, Y., Liu, S., Wang, F., Gao, J., Jiang, D., ... & Dai, T. (2017). Pre-drought priming sustains grain development under post-anthesis drought stress by regulating the growth hormones in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Planta*, 246, 509-524.
- Ahmadi, A., & Baker, D. A. (2001). The effect of water stress on the activities of key regulatory enzymes of the sucrose to starch pathway in wheat. *Plant Growth Regulation*, 35, 81-91.
- Ahmadi, A., Joudi, M., & Janmohammadi, M. (2009). Late defoliation and wheat yield: little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research*, 113(1), 90-93.
- Asseng, S., Kassie, B. T., Labra, M. H., Amador, C., & Calderini, D. F. (2017). Simulating the impact of source-sink manipulations in wheat. *Field Crops Research*, 202, 47-56.
- Astaneh, N., Bazrafshan, F., Zare, M., Amiri, B., & Bahrani, A. (2021). Nano-fertilizer prevents environmental pollution and improves physiological traits of wheat grown under drought stress conditions. *Scientia Agropecuaria*, 12(1), 41-47.
- Blacklow, W. M., Darbyshire, B., & Pheloung, P. (1984). Fructans polymerised and depolymerised in the internodes of winter wheat as grain-filling progressed. *Plant Science Letters*, 36(3), 213-218.
- Blum, A., Sinmena, B., Mayer, J., Golan, G., & Shpiler, L. (1994). Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. *Functional Plant Biology*, 21(6), 771-781.
- Carrera, C. S., Savin, R., & Slafer, G. A. (2024). Critical period for yield determination across grain crops. *Trends in Plant Science*, 29(3), 329-342.
- Chowdhury, M. K., Hasan, M. A., Bahadur, M. M., Islam, M. R., Hakim, M. A., Iqbal, M. A., ... & Islam, M. S. (2021). Evaluation of drought tolerance of some wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes through phenology, growth, and physiological indices. *Agronomy*, 11(9), 1792.
- Dreccer, M. F., van Herwaarden, A. F., & Chapman, S. C. (2009). Grain number and grain weight in wheat lines contrasting for stem water soluble carbohydrate concentration. *Field Crops Research*, 112(1), 43-54.
- Dreccer, M. F., Wockner, K. B., Palta, J. A., McIntyre, C. L., Borgognone, M. G., Bourgault, M., ... & Miralles, D. J. (2014). More fertile florets and grains per spike can be achieved at higher temperature in wheat lines with high spike biomass and sugar content at booting. *Functional Plant Biology*, 41(5), 482-495.
- Ehdaie, B., Alloush, G. A., Madore, M. A., & Waines, J. G. (2006). Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. Postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates. *Crop science*, 46(5), 2093-2103.
- Ershadimanesh, K., Siosemardeh, A., & Hoseinpanahi, F. (2024). Evaluation of source-sink manipulation through defoliation treatments in promising bread wheat lines under optimal irrigation and rainfed conditions. *Frontiers in Agronomy*, 6, 1393267.
- Ferrante, A., Savin, R., & Slafer, G. A. (2013). Is floret primordia death triggered by floret development in durum wheat?. *Journal of experimental botany*, 64(10), 2859-2869.
- Gan, Y., Angadi, S. V., Cutforth, H., Potts, D., Angadi, V. V., & McDonald, C. L. (2004). Canola and mustard response to short periods of temperature and water stress at different developmental stages. *Canadian journal of plant science*, 84(3), 697-704.
- Gardner, F. P., Pearce, R. B., & Mitchell, R. L. (2017). *Physiology of crop plants*. Scientific publishers.
- Gaur, A., Jindal, Y., Singh, V., Tiwari, R., Kumar, D., Kaushik, D., ... & Sheoran, S. (2022). GWAS to identify novel QTNs for WSCs accumulation in wheat peduncle under different water regimes. *Frontiers in Plant Science*, 13, 825687.
- Guo, Z., Slafer, G. A., & Schnurbusch, T. (2016). Genotypic variation in spike fertility traits and ovary size as determinants of floret and grain survival rate in wheat. *Journal of experimental botany*, 67(14), 4221-4230.
- Groli, E. L., Frascaroli, E., Maccaferri, M., Ammar, K., & Tuberosa, R. (2024). Dissecting the effect of heat stress on durum wheat under field conditions. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1393349.

- Grzesiak, S., Hordyńska, N., Szczyrek, P., Grzesiak, M. T., Noga, A., & Szechyńska-Hebda, M. (2019). Variation among wheat (*Triticum easativum* L.) genotypes in response to the drought stress: I–selection approaches. *Journal of Plant Interactions*, 14(1), 30-44.
- Hou, J., Huang, X., Sun, W., Du, C., Wang, C., Xie, Y., ... & Ma, D. (2018). Accumulation of water-soluble carbohydrates and gene expression in wheat stems correlates with drought resistance. *Journal of plant physiology*, 231, 182-191.
- Joudi, M., Ahmadi, A., Mohamadi, V., Abbasi, A., Vergauwen, R., Mohammadi, H., & 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), 1-12.
- Joudi, M., & Van Den Ende, W. (2018). Genotypic variation in pre-and post-anthesis dry matter remobilization in Iranian wheat cultivars: associations with stem characters and grain yield. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 54(3), 123.
- Khan, I., Awan, S. A., Ikram, R., Rizwan, M., Akhtar, N., Yasmin, H., ... & Ilyas, N. (2021). Effects of 24-epibrassinolide on plant growth, antioxidants defense system, and endogenous hormones in two wheat varieties under drought stress. *Physiologia plantarum*, 172(2), 696-706.
- Khoshro, H. H., Taleei, A., Bihamta, M. R., Shahbazi, M., Abbasi, A., & 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.
- Li, M., Liu, Y., Ma, J., Zhang, P., Wang, C., Su, J., & Yang, D. (2020). Genetic dissection of stem WSC accumulation and remobilization in wheat (*Triticum aestivum* L.) under terminal drought stress. *BMC genetics*, 21, 1-14.
- Li, C., Fu, K., Guo, W., Zhang, X., Li, C., & Li, C. (2023). Starch and sugar metabolism response to post-anthesis drought stress during critical periods of elite wheat (*Triticum aestivum* L.) endosperm development. *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(9), 5476-5494.
- Liu, Y., Zhang, P., Li, M., Chang, L., Cheng, H., Chai, S., & Yang, D. (2020). Dynamic responses of accumulation and remobilization of water soluble carbohydrates in wheat stem to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 155, 262-270.
- Ma, J., Huang, G. B., Yang, D. L., & Chai, Q. (2014). Dry matter remobilization and compensatory effects in various internodes of spring wheat under water stress. *Crop Science*, 54(1), 331-339.
- Mao, H., Jiang, C., Tang, C., Nie, X., Du, L., Liu, Y., ... & Wang, X. (2023). Wheat adaptation to environmental stresses under climate change: Molecular basis and genetic improvement. *Molecular Plant*, 16(10), 1564-1589.
- Mahmoudi, R., Ahmadi, A., Abbasi, A. R., & Mohammadi, V. A. (2021). Stem carbohydrate reserves and its relationship with remobilization in wheat. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 52(2), 51-66. (In Farsi).
- Mostafaie, P., Afjeh, S. S., Ahmadi, A., & Oveisi, M. (2024). Exogenous Spermine Promotes Grain Filling in Spring Wheat by Enhancing the Accumulation and Remobilization of Stem Reserves Under Drought Stress Conditions. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1-20. Ahmadi.
- Muhammad Aslam, M., Waseem, M., Jakada, B. H., Okal, E. J., Lei, Z., Saqib, H. S. A., ... & Zhang, Q. (2022). Mechanisms of abscisic acid-mediated drought stress responses in plants. *International journal of molecular sciences*, 23(3), 1084.
- Murchie, E. H., Reynolds, M., Slafer, G. A., Foulkes, M. J., Acevedo-Siaca, L., McAusland, L., ... & Carmo-Silva, E. (2023). A ‘wiring diagram’ for source strength traits impacting wheat yield potential. *Journal of Experimental Botany*, 74(1), 72-90.
- Naseer, M. A., Hussain, S., Nengyan, Z., Ejaz, I., Ahmad, S., Farooq, M., & Xiaolong, R. (2022). Shading under drought stress during grain filling attenuates photosynthesis, grain yield and quality of winter wheat in the Loess Plateau of China. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 208(2), 255-263.
- Nyaupane, S., Poudel, M. R., Panthi, B., Dhakal, A., Paudel, H., & Bhandari, R. (2024). Drought stress effect, tolerance, and management in wheat—a review. *Cogent Food & Agriculture*, 10(1), 2296094.
- Ovenden, B., Milgate, A., Lisle, C., Wade, L. J., Rebetzke, G. J., & Holland, J. B. (2017). Selection for water-soluble carbohydrate accumulation and investigation of genetic× environment interactions in an elite wheat breeding population. *Theoretical and Applied Genetics*, 130, 2445-2461.
- Panda, K. C., Singh, R. M., Singh, V. K., Singla, S., & Paramaguru, P. K. (2023). Impact of climate change induced future rainfall variation on dynamics of arid-humid zone transition in the western province of India. *Journal of Environmental Management*, 325, 116646.
- Papi, M., Ahmadi, A., & Rafiei, H. R. (2016). Response of three wheat cultivars to different moisture regimes during vegetative and reproductive stages under field conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 47(3), 377-391. (In Farsi).

- Plaut, Z., Butow, B. J., Blumenthal, C. S., & Wrigley, C. W. (2004). Transport of dry matter into developing wheat kernels and its contribution to grain yield under post-anthesis water deficit and elevated temperature. *Field Crops Research*, 86(2-3), 185-198.
- Richards, F. J. (1959). A flexible growth function for empirical use. *Journal of experimental Botany*, 10(2), 290-301.
- Rijal, B., Baduwal, P., Chaudhary, M., Chapagain, S., Khanal, S., Khanal, S., & Poudel, P. B. (2021). Drought stress impacts on wheat and its resistance mechanisms. *Malays. J. Sustain. Agric*, 5, 67-76.
- Saeidi, M., Moradi, F., & Abdoli, M. (2017). Impact of drought stress on yield, photosynthesis rate, and sugar alcohols contents in wheat after anthesis in semiarid region of Iran. *Arid Land Research and Management*, 31(2), 204-218.
- Slafer, G. A., Foulkes, M. J., Reynolds, M. P., Murchie, E. H., Carmo-Silva, E., Flavell, R., ... & Griffiths, S. (2023). A 'wiring diagram' for sink strength traits impacting wheat yield potential. *Journal of Experimental Botany*, 74(1), 40-71.
- Thapa, S., Rudd, J. C., Jessup, K. E., Liu, S., Baker, J. A., Devkota, R. N., & Xue, Q. (2022). Middle portion of the wheat culm remobilizes more carbon reserve to grains under drought. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 208(6), 795-804.
- Wardlaw, I. F., & Willenbrink, J. (2000). Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling. *New Phytologist*, 148(3), 413-422.
- Xu, Z. Z., Yu, Z. W., & Wang, D. (2006). Nitrogen translocation in wheat plants under soil water deficit. *Plant and Soil*, 280(1), 291-303.
- Yan, S., Wu, Y., Fan, J., Zhang, F., Qiang, S., Zheng, J., ... & Zou, H. (2019). Effects of water and fertilizer management on grain filling characteristics, grain weight and productivity of drip-fertigated winter wheat. *Agricultural Water Management*, 213, 983-995.
- Yáñez, A., Tapia, G., Guerra, F., & Del Pozo, A. (2017). Stem carbohydrate dynamics and expression of genes involved in fructan accumulation and remobilization during grain growth in wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes with contrasting tolerance to water stress. *PLoS One*, 12(5), e0177667.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., Zhu, Q., & Liu, L. (2001). Water deficit-induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. *Agronomy Journal*, 93(1), 196-206.
- Yang, J. C., Zhang, J. H., Wang, Z. Q., Zhu, Q. S., & Liu, L. J. (2003). Involvement of abscisic acid and cytokinins in the senescence and remobilization of carbon reserves in wheat subjected to water stress during grain filling. *Plant, Cell & Environment*, 26(10), 1621-1631.
- Yang, J., Zhang, J., Liu, K., Wang, Z., & Liu, L. (2006). Abscisic acid and ethylene interact in wheat grains in response to soil drying during grain filling. *New phytologist*, 171(2), 293-303.
- Zhang J, Dell B, Conocono E, Waters I, Setter T, Appels R (2009) Water deficits in wheat: fructan exohydrolase (1-FEH) mRNA expression and relationship to soluble carbohydrate concentrations in two varieties. *New Phytol* 181(4):843–850
- Yang, J., & Zhang, J. (2006). Grain filling of cereals under soil drying. *New phytologist*, 169(2), 223-236.
- Zhang, Y. P., Zhang, Y. H., Xue, Q. W., & Wang, Z. M. (2013). Remobilization of water soluble carbohydrates in non-leaf organs and contribution to grain yield in winter wheat under reduced irrigation.
- Zhang, P., Liu, Y., Li, M., Ma, J., Wang, C., Su, J., & Yang, D. (2020). Abscisic acid associated with key enzymes and genes involving in dynamic flux of water soluble carbohydrates in wheat peduncle under terminal drought stress. *Plant physiology and biochemistry*, 151, 719-728.