



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

Pouria Mostafaie¹ | Ali Ahmadi² | Sara Sadat Afjeh³

1. Department of Agronomy and Plant Breeding, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran. E-mail: p.mostafaie@ut.ac.ir
2. Corresponding Author, Department of Agronomy and Plant Breeding, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran. E-mail: ahmadi@ut.ac.ir
3. Department of Agronomy and Plant Breeding, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran. E-mail: sarasadat.afjeh@ut.ac.ir

Article Info

Article type:
Research Article

Article history:

Received: February 04, 2025
Revised: April 11, 2025
Accepted: April 11, 2025

Keywords:

Drought resistance,
drought stress,
grain-filling parameters,
stem reserve remobilization,
wheat.

Extended Abstract

Introduction. Wheat (*Triticum aestivum* L. and *Triticum durum*) is one of the most important crops globally. However, wheat production is often limited by drought stress (DS), particularly during the grain-filling stage, and climate change is expected to exacerbate these effects. Approximately 20–25% of wheat-growing areas worldwide experience drought, which can reduce grain yield per spike (GY) by up to 76%, primarily due to limitations in photosynthesis, disruption of the source–sink balance, and a shortened active grain-filling period (AGFP). To address the challenges posed by drought, it is essential to identify and enhance the physiological processes that contribute to drought resistance. The drought resistance of cultivars can be assessed from two perspectives: (1) absolute resistance, indicated by grain yield under stress conditions (Ys), and (2) relative resistance, defined by the yield reduction between non-stress and stress conditions (Yp–Ys). Among the physiological mechanisms contributing to yield stability, the accumulation of soluble carbohydrates in the stem and their remobilization to develop grains are essential. Under drought conditions, remobilized stem reserves can account for up to 50% of final grain yield. Despite their significance, the relationships between stem reserve remobilization (RE), grain-filling parameters, and drought resistance remain poorly understood. Therefore, this study evaluates 12 genetically diverse wheat cultivars with varying drought resistance to clarify these relationships under DS conditions.

Materials and Methods. We conducted a factorial experiment based on a randomized complete block design (RCBD) with three replications. The experimental factors included (1) twelve spring bread wheat cultivars and (2) two moisture regimes: well-watered (WW, 70% of field capacity) and DS (50% of field capacity), beginning at the start of stem elongation (Zadoks growth stage 30). Measurements included GY, grain number per spike (GN), final grain weight (FGW), RE and its efficiency (RE%), along with several grain-filling parameters. Sampling occurred at regular intervals from anthesis (Zadoks growth stage 60) to physiological maturity (Zadoks growth stage 92).

Results and Discussion. The first stage of the experiment showed that, on average, DS reduced GY by 35% and GN by 31% among the twelve cultivars studied, with more pronounced reductions in sensitive cultivars. Additionally, DS increased RE% by 4% while reducing the total RE amount, mainly due to a 29% decrease in the RE of the lower internodes. In the second stage, Shabrang (absolutely and relatively drought-resistant) and Chamran (absolutely and relatively drought-sensitive) were selected based on the results of the first stage. The findings indicated that yield reduction under DS conditions was primarily due to declines in GN and FGW, which were influenced by reductions in AGFP and grain-filling rate (GFR). Correlation analysis revealed a significant positive relationship between RE, AGFP, and GFR under DS conditions ($p < 0.01$). These results highlight the importance of selecting and breeding wheat cultivars with high RE capacity and longer AGFP under drought conditions as an effective strategy for improving yields in water-limited areas.

Conclusion. The results of this study demonstrated significant genetic variation among the evaluated spring wheat cultivars in terms of RE and its efficiency. Under WW conditions, cultivars such as Dez, Moghan 3, and Shabrang exhibited the highest RE levels, while Arta, Rasoul, Karim, and Shoosh showed the lowest. Under DS conditions, the cultivar Shabrang, classified as both absolutely and relatively drought resistant, maintained a high RE capacity. Overall, DS increased RE% across cultivars, with a more pronounced increase in tolerant genotypes such as Shabrang, indicating adaptive mechanisms for more efficient use of stem reserves in water-limited conditions. Further analysis in the second phase of the study revealed a significant positive relationship between RE and both the rate and duration of grain filling under DS conditions. Shabrang, which exhibited a longer AGFP, was able to remobilize greater amounts of reserves from the stem to the grains, achieving a higher yield under drought conditions. These findings suggest that breeding wheat cultivars with greater RE capacity and extended AGFP is a promising strategy for improving drought resistance and maintaining yield stability in water-limited environments. Future research should focus on the underlying physiological mechanisms of RE, including carbohydrate metabolism-related enzymes and the role of hormones like abscisic acid (ABA) under DS conditions.

Cite this article: Mostafaie, P., Ahmadi, A., & Afjeh, S. (2025). Evaluation of the relationship between remobilization of stem reserves, drought resistance, and grain-filling parameters in spring wheat cultivars under drought stress condition. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 56(3), 127-145. DOI: 10.22059/ijfcs.2025.389473.655125.





انتشارات دانشگاه تهران

علوم گیاهان زراعی ایران

شماره الکترونیکی: ۸۰۸۲-۲۴۲۳

Homepage: <https://ijfcs.ut.ac.ir/>

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. نویسنده مسئول، 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

اطلاعات مقاله	چکیده
نوع مقاله: مقاله پژوهشی تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۱۱/۱۶ تاریخ بازنگری: ۱۴۰۴/۰۱/۲۲ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۱/۲۲ کلیدواژه‌ها: انتقال مجدد ذخایر ساقه، پارامترهای پر شدن دانه، تنش خشکی، گندم، مقاومت به خشکی.	انتقال مجدد ذخایر ساقه، صفتی تعیین‌کننده برای حفظ پایداری عملکرد در شرایط تنش خشکی است. به‌منظور 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 ساقه‌روی) به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک کامل تصادفی با سه 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، به‌طور 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 چهار درصدی کارایی انتقال مجدد شد؛ درحالی‌که انتقال مجدد را کاهش داد. این کاهش عمدتاً به دلیل کاهش ۲۹ درصدی انتقال مجدد در میانگین‌های زیرین بود. در مرحله دوم آزمایش، ارقام شیرنگ (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 می‌شود، 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 معنی‌داری وجود دارد ($p < 0.01$). این نتایج بر اهمیت انتخاب و اصلاح ارقام گندم با ظرفیت بالا برای انتقال مجدد و دوره طولانی‌تر پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی تأکید می‌کند و می‌تواند راه‌حلی مؤثر برای بهبود عملکرد در مناطق کم‌آب باشد.

استناد: مصطفایی، پ.، احمدی، ع.، و افجه، س. (۱۴۰۴). بررسی رابطه انتقال مجدد ذخایر ساقه با مقاومت به خشکی و پارامترهای پر شدن دانه در ارقام گندم بهاره تحت تنش خشکی. *علوم گیاهان زراعی ایران*، ۵۶(۳)، ۱۲۷-۱۴۵.
DOI: 10.22059/ijfcs.2025.389473.655125



© نویسندگان

ناشر: موسسه انتشارات دانشگاه تهران.

۱. مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) و (*Triticum durum* 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، برهم‌خوردن 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; Afjeh *et al.*, 2025; Ovenden *et al.*, 2017; Saeidi *et al.*, 2017; Yan *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 فرآیندهای 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 تأکید 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 فرآیندهای فیزیولوژیکی مختلف قرار بگیرند.

از بین فرآیندهای 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 عبارتند 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 میانگه‌های مختلف ساقه گندم (شامل دم‌گل‌آذین^۱، ماقبل آخر^۲ و میانگه‌های زیرین^۳) تجمع یابند و در زمان هفت 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 فرآیندهای فیزیولوژیکی برای حفظ و بهبود عملکرد گندم در دوره پر شدن دانه است (Ahmadi *et al.*, 2009; Mostafaie *et al.*, 2024).

به طور کلی، کربوهیدرات‌های محلول ذخیره شده در ساقه بیش از ۴۰ درصد وزن خشک ساقه را شامل می‌شوند (Li *et al.*, 2020) که در شرایط مطلوب می‌توانند تا ۲۰ درصد در عملکرد نهایی دانه مشارکت کنند (Dreccer *et al.*, 2009). در حالی که در شرایط تنش خشکی که پر شدن دانه وابستگی بیشتری به انتقال مجدد دارد سهم این مشارکت می‌تواند تا ۵۰ درصد افزایش یابد (Zhang *et al.*, 2013; Ovenden *et al.*, 2017). با این حال، اطلاعات موجود در مورد رابطه بین انتقال مجدد ماده خشک ذخیره شده 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، به ویژه دوره فعال پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی در ارقام متفاوت از نظر مقاومت به خشکی.

۲. روش‌شناسی پژوهش

۲-۱. آزمایش‌های 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 هشت 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 بذری در هر گلدان) پر شده از شش 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 سه‌برگی (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 شبرنگ 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 شبرنگ 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، به ویژه 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؛ به گونه‌ای که رقم شبرنگ 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؛ درحالی‌که 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 & 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 و سپس با استفاده از این مقادیر، صفات زیر محاسبه شد:

الف) انتقال مجدد ذخایر ساقه (Ehdaie et al., 2006): $RE = DW_{max} - DW_{mat}$ (۱)

ب) کارایی انتقال مجدد ذخایر ساقه (Ehdaie et al., 2006): $RE\% = (RE / DW_{max}) \times 100$ (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 هفت تا ۴۲ روز پس از گرده‌افشانی برداشت شدند. 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:

$$W = \frac{A}{(1 + B e^{-Kt})^{\frac{1}{N}}} \quad (3)$$

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

$$GFR = \frac{AKB e^{-Kt}}{(1 + B e^{-Kt})^{\frac{N+1}{N}}} \quad (4)$$

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. دوره فعال پر شدن دانه (AGFP) برحسب روز) به عنوان بازه زمانی تعریف شد که طی آن W بین پنج (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 چنددامنه ای دانکن در سطح پنج 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 پژوهشی 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 (باتوجه 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.

عملکرد جزء صفاتی است که به شدت تحت تأثیر عوامل محیطی قرار می گیرد (Chowdhury et al., 2021). در این مطالعه، خشکی به طور 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 می شود، به گونه ای که مکانیزم های سازگاری مانند افزایش انتقال مجدد ذخایر ساقه به دانه ها نیز نتوانسته اند 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).

همانطور که قبلاً اشاره شد (بخش مقدمه)، حفظ پتانسیل عملکرد دانه در شرایط تنش می تواند 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 می توان 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 شیرنگ 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 به رغم دسته بندی در گروه ارقام حساس مطلق به دلیل پتانسیل عملکرد پایین و 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 نشان دهنده لزوم بررسی مقاومت از دو منظر مطلق و نسبی است، زیرا ارزیابی هم زمان این دو معیار می تواند به شناسایی دقیق تر ارقام با عملکرد برتر در شرایط مختلف کمک کند.

جدول ۲. تجزیه واریانس تعداد دانه در سنبله، عملکرد دانه در سنبله، انتقال مجدد ماده خشک و کارایی آن در میانگروه‌های دم‌گل‌آذین، ماقبل آخر، میانگروه‌های 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 یک درصد را نشان می‌دهند.

df: degree of freedom; MS: mean squares. ^{ns}, not significant; ^{**}, $p < 0.01$.

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.

Grain yield per spike (g)					
Cultivar	Rank (WW)	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

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون، براساس آزمون چنددامنه‌ای دانکن تفاوت آماری معنی‌داری با یکدیگر در سطح پنج درصد 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.

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 می توان گفت تعداد دانه بالا در سنبله به معنی بالا بودن ظرفیت مخزن در یک رقم می باشد (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 معنی دار 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

میانگین های با حروف مشابه در هر ستون، براساس آزمون چنددامنه ای دانکن تفاوت آماری معنی داری با یکدیگر در سطح پنج درصد 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، مرحله ای 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 می شود

(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	Remobilization (mg)				%Variation
	Rank (WW)	WW	Rank (DS)	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

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون، براساس آزمون چنددامنه‌ای دانکن تفاوت آماری معنی‌داری با یکدیگر در سطح پنج درصد 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؛ درحالی‌که در شرایط تنش خشکی، ارقام شبرنگ و چمران بالاترین میزان انتقال مجدد را نشان دادند. ازسوی 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. علاوه‌براین، احتمالاً توانایی تبدیلی فروکتان به ساکارز (فرم اصلی انتقال قند در گندم) و فروکتوز توسط آنزیم‌های مرتبط (فروکتان اگزوهیدرولازها) در زمان پر شدن دانه نیز می‌تواند یکی از عوامل تأثیرگذار بر تفاوت‌های مشاهده‌شده در انتقال مجدد ارقام باشد (Yañez *et al.*, 2017; Mostafaie *et al.*, 2025).

ارقام مختلف واکنش‌های متفاوتی به تنش خشکی نشان دادند (جدول ۵)؛ به‌طوری‌که 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 به‌کار گرفته شوند. امروزه گندم‌های دوروم، به دلیل مقاومت بالا در برابر شرایط نامساعد محیطی، به‌طور 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 (Drecker *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 جزء ارقام برتر در این مطالعه بود. این نتایج نشان می‌دهد که اصلاح ارقام برای بهبود انتقال مجدد کار آسانی نبوده و احتمالاً صفات فیزیولوژیکی مرتبط با روابط منبع و مخزن بایستی بیشتر مورد بررسی قرار گیرند.

۳-۲-۳. انتقال مجدد میانگره‌های مختلف ساقه

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

طبق نتایج، میانگره‌های زیرین با میانگین ۹۶ و ۶۸ میلی‌گرم به‌ترتیب در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی بیشترین انتقال مجدد را داشتند و در رتبه اول قرار گرفتند (جدول ۶). میانگره‌های ماقبل آخر و دم‌گل‌آذین به‌ترتیب در رتبه‌های بعدی قرار گرفتند. احتمالاً به دلیل طولانی‌تر بودن دوره رشد و نمو میانگره‌های زیرین (Ehdaie *et al.*, 2006)، بخش زیادی از ذخایر مواد فتوسنتزی در این میانگره‌ها 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 (اکزوهیدرولازها) در مطالعه قبلی نشان داد که فعالیت این آنزیم‌ها در میانگره‌های زیرین نسبت به میانگره‌های ماقبل آخر و دم‌گل‌آذین بالاتر است که این موضوع نشان‌دهنده بالا بودن میزان انتقال مجدد در این میانگره می‌باشد (Wardlaw & Willenbrink, 2000).

جدول ۶. مقایسه میانگین انتقال مجدد ماده خشک بر حسب میلی‌گرم 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

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون، براساس آزمون چنددامنه‌ای دانکن تفاوت آماری معنی‌داری با یکدیگر در سطح پنج درصد ندارند. Peduncle: میانگره دم‌گل‌آذین، 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 به‌ترتیب در دم‌گل‌آذین، 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؛ به‌طوری‌که 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.

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 شبرنگ 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 به تخصیص مواد فتوسنتزی به ترکیبات ساختاری که قابلیت انتقال مجدد ندارند نسبت داد (Mahmoudi *et al.*, 2021).

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.

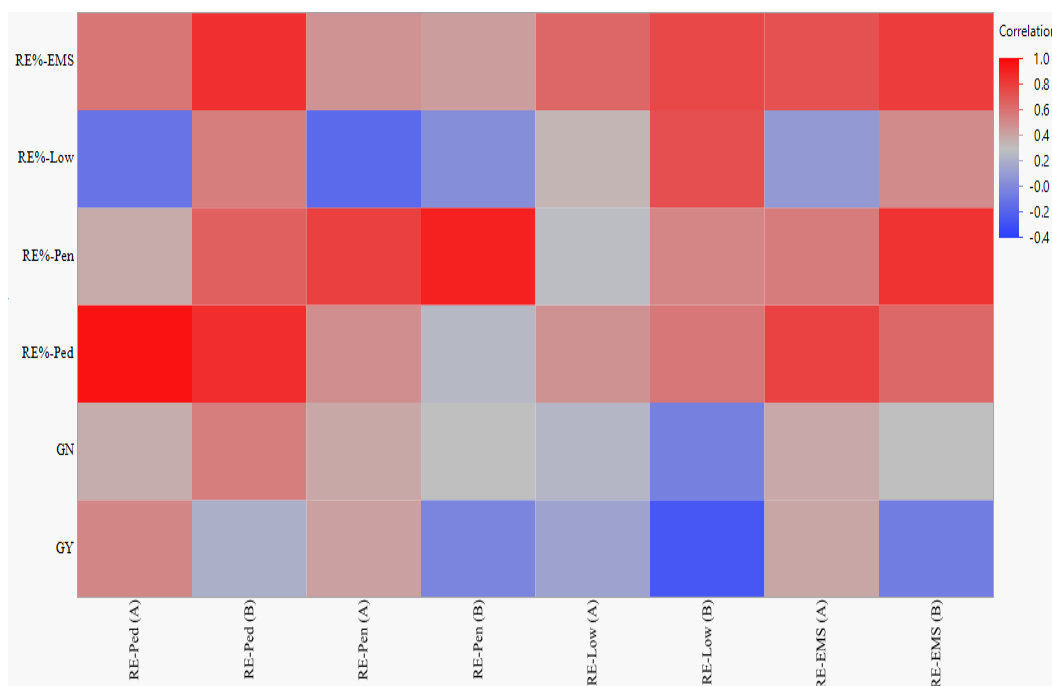
Remobilization efficiency (%)					
Cultivar	Rank (WW)	WW	Rank (DS)	DS	%Variation
Dena	2	55.38b	2	65.42a	+18
Shoosh	9	25.48ghi	10	16.01jk	-37
Hamoon	11	21.22ij	8	28.37fghi	+34
Shabrang	3	43.77c	3	56.3b	+29
Dez	1	58.68b	1	70.44a	+27
Mehregan	5	39.5cde	6	31.73efgh	-20
Zagros	8	27.73fghi	7	31.14fgh	+12
Rasoul	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

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون، براساس آزمون چنددامنه‌ای دانکن تفاوت آماری معنی‌داری با یکدیگر در سطح پنج درصد 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.

همانطور که اشاره شد، کارایی انتقال مجدد ممکن است به نوعی بازتاب‌دهنده کارایی سیستم آنزیمی دخیل در فرایند 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 فرایند انتقال مجدد و ویژگی‌های مخزن به‌طور دقیق‌تری بررسی شوند.

به‌طور میانگین در بین ارقام تنش خشکی باعث کاهش چهار 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؛ درحالی 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 & Zhang, 2006). تنش خشکی با افزایش اسیدآبسیزیک (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 میانگره‌های 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 دم‌گل‌آذین، Pen: میانگره ماقبل آخر، Low: میانگره‌های زیرین، EMS: کل ساقه.

Figure 1. 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 میانگره‌های مختلف ساقه

به دلیل تفاوت در توان میانگره‌های مختلف ساقه از نظر کارایی انتقال مجدد (Ehdaie et al., 2006)، میزان کارایی انتقال مجدد به تفکیک میانگره (دم‌گل‌آذین، ماقبل آخر و میانگره‌های زیرین) نیز مورد بررسی قرار گرفت. طبق نتایج جدول ۸، میانگره‌های 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، میانگرمه ماقبل آخر با میانگین ۳۶/۳۳ و ۳۶/۶۵ درصد به ترتیب در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی در رتبه دوم و دم‌گل‌آذین با میانگین ۲۳/۸۴ و ۲۸/۰۴ درصد به ترتیب در شرایط آبیاری مطلوب و تنش خشکی در رتبه سوم قرار گرفتند. در نتیجه، میانگرمه‌های زیرین نقش مهمی در پر شدن دانه تحت شرایط تنش خشکی دارند؛ به‌طوری‌که مطالعات قبلی پیشنهاد کردند که قسمت‌های پایینی ساقه می‌توانند به منبع اصلی در طی پر شدن دانه تبدیل شوند (Hou *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2020). مطالعات گذشته نشان داده‌اند که تا پیش از تکمیل طویل‌شدن دم‌گل‌آذین (تا زمان گرده‌افشانی)، تجمع کربوهیدرات‌ها در این بخش صورت نمی‌گیرد (Ehdaie *et al.*, 2006; Murchie *et al.*, 2023). از سوی دیگر، تحقیقات پیشین تأکید کرده‌اند که میانگرمه‌های زیرین پیش از گرده‌افشانی به حداکثر طول خود می‌رسند (Ehdaie *et al.*, 2006; Mostafaie *et al.*, 2024). بنابراین، این میانگرمه‌ها با داشتن طول کافی و زمان بیشتر برای ذخیره کربوهیدرات‌ها، می‌توانند در دوره پر شدن دانه به منبع اصلی تبدیل شوند.

جدول ۸. مقایسه میانگین کارایی انتقال مجدد ماده خشک بر حسب درصد در میانگرمه‌های 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.

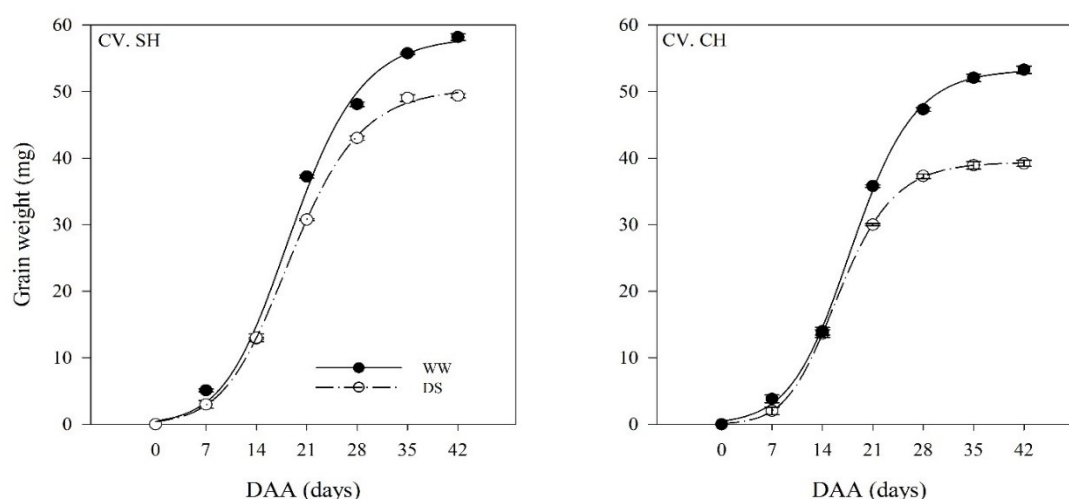
Cultivar	Remobilization efficiency (%)					
	Peduncle		Penultimate		Lower internodes	
	WW	DS	WW	DS	WW	DS
Dena	36.74def	73.88a	56.31c	29.12efgh	89.52bc	82.57c
Shoosh	5.89no	9.81n	38.79de	13.18jk	55.4de	21.63ijk
Hamoon	24.78jkl	36.04efg	28.08fgh	33.3efg	17.34jkl	18.52jkl
Shabrang	43.91c	39.9cde	27.2fgh	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

میانگین‌های با حروف مشابه در هر ستون، براساس آزمون چنددامنه‌ای دانکن تفاوت آماری معنی‌داری با یکدیگر در سطح پنج درصد ندارند. Peduncle: میانگرمه دم‌گل‌آذین، Penultimate: میانگرمه ماقبل آخر، Lower internodes: میانگرمه‌های 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

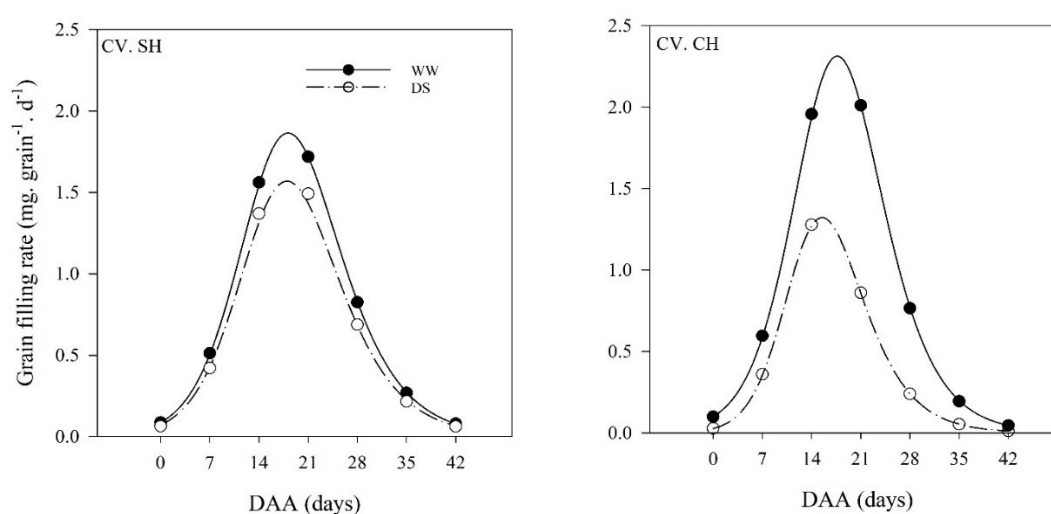
خشکی بر جنبه‌های مختلف رشد و توسعه گیاه، از جمله پر شدن دانه گندم، تأثیر می‌گذارد (Zhang *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2020). همان‌طور که پیش‌تر اشاره شد، تیمار تنش خشکی اعمال‌شده از مرحله طویل‌شدن ساقه، باعث کاهش معنی‌داری در عملکرد دانه در ارقام مورد مطالعه شد. در بررسی دقیق‌تر در مرحله دوم آزمایش، میزان کاهش عملکرد دانه در رقم چمران (رقم حساس مطلق و نسبی) بیشتر از رقم شبرنگ (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 شبرنگ 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 شبرنگ (Cv. SH) و چمران (Cv. CH) بودند.

Figure 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.

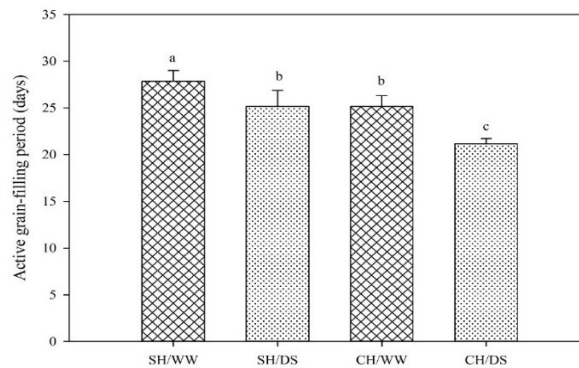
در رقم شبرنگ، کاهش نرخ پر شدن دانه (در زمان حداکثری) و دوره فعال پر شدن دانه به ترتیب ۲۶/۲۰ درصد و ۹/۷۲ درصد بود. در مقابل، در رقم چمران این کاهش‌ها به ترتیب ۴۰/۳۶ درصد و ۱۵/۸۹ درصد بود که نشان‌دهنده حساسیت بالای این رقم به تنش خشکی است (شکل‌های ۳ و ۴). به نظر می‌رسد که اثرات نامطلوب خشکی بر نرخ پر شدن 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 synthase 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 & 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.

Figure 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 (به‌طور 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 معنی‌داری $p \leq 0.05$ بر اساس آزمون دانکن هستند.

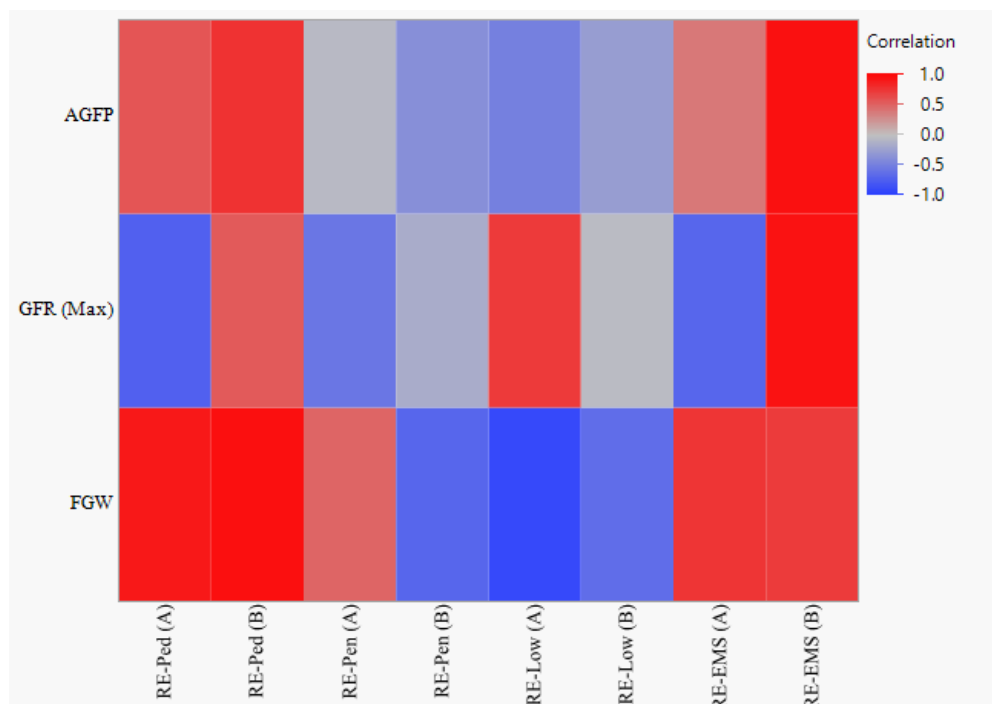
Figure 4. Differences in the active grain-filling period between two wheat cultivars, Shabrang (Cv. SH) and Chamran (Cv. CH), under well-watered (WW) and drought-stress (DS) conditions. Bars with the same lowercase letters indicate no significant differences among treatments at $p \leq 0.05$ according 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، به‌ویژه با انتخاب ژنوتیپ‌هایی که دوره فعال پر شدن دانه طولانی‌تر و نرخ پر شدن دانه بالاتری دارند.

۴. نتیجه‌گیری

نتایج این پژوهش نشان داد که تنوع ژنتیکی بالایی برای انتقال مجدد ذخایر ساقه و کارایی آن در بین ارقام گندم بهاره مورد بررسی وجود دارد. در شرایط آبیاری مطلوب، ارقامی همچون دز، مغان ۳ و شبرنگ بیشترین میزان انتقال مجدد ماده خشک را داشتند؛ درحالی‌که 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 میانگروه‌های مختلف ساقه در انتقال مجدد و کارایی آن، میانگروه‌های زیرین در جایگاه نخست قرار داشتند و پس از آن میانگروه ماقبل آخر و میانگروه دم‌گل‌آذین به‌ترتیب 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 کم آبی باشد. پیشنهاد می‌شود که تحقیقات آینده به بررسی دقیق‌تر مکانیسم‌های 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.



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 دم‌گل‌آذین، Pen: میانگره ماقبل آخر، Low: میانگره‌های زیرین، EMS: کل ساقه اصلی.

Figure 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.

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.
- Afjeh, S.S., Ahmadi, A., & Mostafaie, P. (2025). Effects of drought stress on sink capacity and grain-filling process in wheat: Focus on endosperm cell division characteristics. *Iranian Journal of Field Crop Science*.
- 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., & Hoseeinpanahi, 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., Szczurek, 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 Persian).
- 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.
- Mostafaie, P., Afjeh, S.S., Ahmadi, A., & Abooie, F. (2025). Assimilate partitioning to stem non-structural carbohydrates and their remobilization to developing grains in spring wheat under drought stress conditions. *Planta*, 262(6), 1-21.
- 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 Persian).
- 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. *Malaysian Journal of Sustainable Agriculture*, 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). Absciscic 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 Phytologist*, 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). Absciscic 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.