



Effects of Drought Stress on Sink Capacity and Grain-Filling Process in Wheat: Focus on Endosperm Cell Division Characteristics

Sara Sadat Afjeh¹ | Ali Ahmadi² | Pouria Mostafaie³

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

Article Info

Article type:
Research Article

Article history:

Received: May 20, 2025

Revised: June 03, 2025

Accepted: June 25, 2025

Extended Abstract

Introduction. Drought stress is a major environmental constraint on wheat (*Triticum aestivum* L.) productivity, especially in arid and semi-arid regions. It negatively impacts critical physiological processes during the reproductive stage, resulting in significant reductions in grain yield. Grain filling is a crucial and highly susceptible phase to drought stress, as it relies on a delicate balance between photosynthetic assimilate production and the sink strength of developing grains. Sink strength defined by the ability of developing grains to accumulate assimilates, is mainly determined by the endosperm cell division rate and the active cell division period. This study aimed to clarify the physiological mechanisms of grain yield reduction under drought stress in wheat, focusing on grain-filling dynamics, endosperm cell division, and sink capacity in two contrasting cultivars: Shoosh (drought-sensitive) and Hamoon (drought-tolerant).

Materials and Methods. The study was conducted as a factorial experiment based on a randomized complete block design (RCBD) with three blocks (replications). The experimental factors were as follows: (1) two spring bread wheat cultivars (Hamoon and Shoosh), and (2) two levels of moisture regimes, including well-watered (WW, 70% of field capacity) and drought stress (DS, 50% of field capacity), starting from the beginning of stem elongation (Zadoks growth stage 30) onwards. Measurements included grain yield per spike, grain number per spike, final grain weight, and several grain-filling parameters. Specifically, we examined endosperm cell number, cell division rate, active cell division period, grain-filling rate, and active grain-filling period. Sampling was done at regular intervals from anthesis (Zadoks growth stage 60) to physiological maturity (Zadoks growth stage 92) to create a comprehensive profile of grain development for each treatment. Curve-fitting models were used to determine cell division and grain-filling dynamics, and correlation analyses were performed to evaluate the relationships between physiological traits and final grain yield.

Results and Discussion. Our results demonstrated that drought stress adversely affected all grain-filling parameters, leading to significant yield losses, particularly in the drought-sensitive cultivar (Shoosh). The reduction in grain yield per spike was primarily due to a decline in final grain weight. This yield component was strongly associated with indicators of sink strength, especially endosperm cell number and grain-filling rate. The resistant cultivar (Hamoon) exhibited a more stable yield under drought stress by maintaining a higher cell division rate and a longer grain-filling duration. From four to 12 days after anthesis, the endosperm cell number was higher under drought conditions than under well-watered conditions, especially in the tolerant cultivar. This was linked to an early increase in the cell division rate and a slight improvement in the grain-filling rate, resulting in minor early increases in grain weight. The early occurrence of peak values for cell division and grain-filling rates may indicate a drought-escape strategy, where plants accelerate development to complete grain filling before water becomes critically limited. While this strategy offers temporary advantages, it often leads to smaller grains. In contrast, the gradual and sustained development observed in Hamoon suggests that drought tolerance enables continued grain filling under stress conditions. Notably, strong positive correlations between final grain weight and traits such as maximum grain-filling rate, endosperm cell number, and active cell division period highlight the critical role of sink capacity in determining wheat yield under drought stress. These relationships were consistent across treatments, confirming their significance as selection criteria for breeding.

Conclusion. The findings showed that drought stress effectively reduces wheat grain yield by disrupting physiological processes related to grain filling, including decreased rates and duration of endosperm cell division, grain-filling rate, and sink capacity. Meanwhile, compensatory responses such as an initial increase in cell division and grain-filling rates during the early stages of grain filling, especially in resistant cultivars, can be considered drought escape mechanisms. Although these responses temporarily enhance sink efficiency, they are inadequate to sustain final yield. The variation in responses among cultivars suggests that maintaining sink capacity during drought stress is crucial for plants' resilience to drought conditions. Accordingly, improving traits related to source and sink dynamics, particularly by selecting genotypes with more stable cell division capacity and effective grain-filling rates, can be an effective strategy in breeding and crop management programs to enhance the sustainability of wheat yields under water-limited conditions.

Keywords:

Drought tolerance, endosperm cell number, grain growth and development, source-sink relationships, wheat.

Cite this article: Afjeh, 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*, 56(4), 17-31. DOI: 10.22059/ijfcs.2025.395511.655138.



© The Authors.

Publisher: University of Tehran Press.

DOI: [10.22059/ijfcs.2025.395511.655138](https://doi.org/10.22059/ijfcs.2025.395511.655138)



انتشارات دانشگاه تهران

علوم گیاهان زراعی ایران

شماره الکترونیکی: ۸۰۸۲-۲۴۲۳

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

اثر تنش کم آبیاری بر ظرفیت مخزن و فرآیند پر شدن دانه در گندم: تمرکز بر ویژگی‌های تقسیم سلولی آندوسپرم

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

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

اطلاعات مقاله	چکیده
نوع مقاله: مقاله پژوهشی تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۰۲/۳۰ تاریخ بازنگری: ۱۴۰۴/۰۳/۱۳ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۴/۰۴/۰۴ کلیدواژه‌ها: تعداد سلول‌های آندوسپرم، رشد و توسعه دانه، روابط منبع-مخزن، سازگاری با تنش خشکی، گندم.	خشکی عامل اصلی محدودکننده عملکرد گندم در جهان است که با اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیکی، از جمله تقسیم سلولی آندوسپرم و پر شدن دانه، قدرت مخزن را تحت تأثیر قرار می‌دهد. این پژوهش با هدف بررسی اثر تنش خشکی بر ظرفیت مخزن و فرآیند پر شدن دانه، با تمرکز بر ویژگی‌های تقسیم سلولی آندوسپرم، طی فصل رشد ۱۴۰۰-۱۳۹۹ در گلخانه گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران انجام شد. دو رقم گندم با حساسیت متفاوت به کم آبیاری (هامون: مقاوم، شوش: حساس) تحت دو سطح رطوبتی شامل آبیاری مطلوب (۷۰ درصد ظرفیت زراعی) و تنش کم آبیاری (۵۰ درصد ظرفیت زراعی) بررسی شدند. نتایج نشان داد که تنش کم آبیاری باعث ۳۱/۷۰ درصد کاهش در عملکرد دانه در شوش و ۲۵/۳۴ درصد در هامون شد. همچنین، تنش کم آبیاری به طور معنی داری وزن نهایی دانه، سرعت و دوره پر شدن دانه را در هر دو رقم کاهش داد. کاهش تعداد نهایی سلول‌های آندوسپرم (۴۱/۶۶ درصد در شوش و ۲۹/۴۱ درصد در هامون) و کوتاه شدن دوره تقسیم سلولی (حدود ۴-۵ روز)، به طور مستقیم قدرت مخزن را محدود کرد و منجر به افت نرخ پر شدن دانه شد. در واقع، کاهش تقسیم سلولی، انتقال مواد به دانه را مختل کرده و نقش مهم این فرآیند را در تنظیم سرعت پر شدن دانه نشان داد. در مجموع، پایداری بیشتر فعالیت سلولی در رقم هامون، موجب حفظ بهتر ظرفیت مخزن و عملکرد نهایی آن در شرایط کم آبیاری شد. این نتایج بر اهمیت انتخاب ژنوتیپ‌هایی با توان تقسیم سلولی مطلوب در شرایط خشکی تأکید دارد.

استناد: افجه، س.، احمدی، ع.، و مصطفایی، پ. (۱۴۰۴). اثر تنش کم آبیاری بر ظرفیت مخزن و فرآیند پر شدن دانه در گندم: تمرکز بر ویژگی‌های تقسیم سلولی آندوسپرم. *علوم گیاهان زراعی ایران*، ۵۶(۴)، ۳۱-۱۷.
DOI: 10.22059/ijfcs.2025.395511.655138



© نویسندگان

ناشر: موسسه انتشارات دانشگاه تهران.

۱. مقدمه

گندم (*Triticum aestivum* L.) یکی از اصلی‌ترین محصولات کشاورزی در جهان به شمار می‌آید که نقشی حیاتی در تأمین امنیت غذایی ایفا می‌کند. این محصول استراتژیک، با فراهم کردن حدود ۲۰ درصد از کالری و پروتئین مصرفی انسان‌ها، بخش مهمی از نیازهای تغذیه‌ای جمعیت دنیا را برآورده می‌سازد (Limenie & Alehegn, 2025). بر اساس گزارش‌های سازمان خواربار و کشاورزی ملل متحد، سطح زیر کشت گندم در جهان بیش از ۲۶۶ میلیون هکتار بوده و میزان تولید سالانه آن به حدود ۷۷۹ میلیون تن می‌رسد (FAO, 2023). در ایران نیز گندم یکی از محصولات راهبردی بخش کشاورزی به شمار می‌آید، به‌طوری‌که سطح زیر کشت آن سالانه نزدیک به ۶/۳ میلیون هکتار است و تولید سالانه آن به حدود ۱۳/۵ میلیون تن می‌رسد (FAO, 2023). قابلیت بالای گندم در انطباق با طیف گسترده‌ای از شرایط آب‌وهوایی، موجب شده است که این گیاه در بیش از ۱۲۵ کشور دنیا کشت شود و نقش برجسته‌ای در اقتصاد کشاورزی بسیاری از کشورها ایفا کند (Kumari & Mohapatra, 2023; Mostafaie et al., 2024). با وجود این مزایا، تولید پایدار گندم با چالش‌های جدی روبه‌رو است. رشد مداوم جمعیت جهانی که پیش‌بینی می‌شود تا سال ۲۰۵۰ به ۷/۹ میلیارد نفر برسد، همراه با تغییرات اقلیمی فشار زیادی بر منابع تولید غذا وارد خواهد کرد (Hosseini et al., 2023; Nyaupane et al., 2024). از سوی دیگر، کاهش منابع آب و خاک حاصلخیز، محدودیت‌های بیشتری برای گسترش سطح زیر کشت و افزایش تولید ایجاد می‌کند (Mao et al., 2023). باتوجه‌به این چالش‌ها، دستیابی به پایداری در تولید گندم مستلزم بهبود ویژگی‌های ژنتیکی و فیزیولوژیکی ارقام، و توسعه راهکارهای مدیریتی مؤثر برای بهره‌برداری بهینه از منابع طبیعی است. تمرکز بر این حوزه‌ها نقشی کلیدی در تضمین امنیت غذایی جهانی در دهه‌های آینده خواهد داشت.

در کنار چالش‌های جهانی برای افزایش تولید گندم، تنش‌های محیطی، به‌ویژه خشکی، یکی از مهم‌ترین موانع در مسیر دستیابی به عملکرد پایدار محسوب می‌شود (Ovenden et al., 2017). خشکی، به‌ویژه در طول دوره حساس پر شدن دانه، اثرات عمیقی بر رشد و توسعه دانه‌ها بر جای می‌گذارد (Liu et al., 2016; Liu et al., 2020; Zhang et al., 2020). تنش خشکی با کاهش نرخ فتوسنتز خالص، محدود کردن انتقال مواد فتوسنتزی به دانه‌ها، و تسریع روند پیری برگ‌ها، ظرفیت منبع گیاه را به‌شدت محدود می‌کند (Abid et al., 2017; Ovenden et al., 2017; Luo et al., 2021; Zarea, 2025). این تغییرات عمدتاً تحت تأثیر افزایش سطح هورمون‌هایی نظیر اتیلن و اسیدآبسیزیک، و کاهش میزان کلروفیل برگ‌ها رخ می‌دهد (Luo et al., 2021; Li et al., 2023). در نتیجه این اختلالات فیزیولوژیک، سرعت پر شدن دانه کاهش یافته و دوره‌ی فعال پر شدن دانه کوتاه می‌شود که در نهایت به افت قابل توجه وزن دانه‌ها منجر می‌شود (Abid et al., 2017; Ovenden et al., 2017; Luo et al., 2021; Mostafaie et al., 2024; Mostafaie et al., 2025b; Zarea, 2025). از آنجایی‌که وزن دانه یکی از عوامل تعیین‌کننده اصلی عملکرد نهایی گندم است، هرگونه کاهش در وزن دانه می‌تواند کاهش چشمگیر عملکرد محصول را به دنبال داشته باشد (Jamil et al., 2025).

فرآیند پر شدن دانه که شامل ذخیره ترکیبات عمده‌ای چون نشاسته، پروتئین‌ها و چربی‌ها در آندوسپرم است، به تولید و انتقال مؤثر مواد فتوسنتزی از اندام‌های منبع به دانه‌های در حال رشد وابسته است (Mostafaie et al., 2024; Chen et al., 2025; Liu et al., 2025a). بنابراین، کاهش کارایی این مسیر انتقال، با افت وزن هزار دانه و در نهایت کاهش عملکرد اقتصادی محصول همراه خواهد بود. از منظر دینامیک منبع و مخزن، موفقیت در توسعه آندوسپرم دانه که در آن تقسیم سلولی فعال در مراحل ابتدایی پر شدن دانه صورت می‌گیرد، نقش کلیدی در تعیین ظرفیت نهایی دانه ایفا می‌کند (Dante et al., 2014; Abid et al., 2017; Liu et al., 2025b). تنش خشکی با مهار فعالیت آنزیم‌های تنظیم‌کننده چرخه سلولی مانند سیکلین‌ها^۱ و کینازهای وابسته به سیکلین^۲ و همچنین افزایش سطح هورمون اسیدآبسیزیک، موجب محدود شدن تقسیم سلولی در آندوسپرم می‌شود و در نتیجه ظرفیت مخزن دانه کاهش می‌یابد (Farooq et al., 2009; Qi & Zhang, 2020; Liu et al., 2022; Kaur et al., 2024). این اختلالات در فرآیند تقسیم سلولی و ذخیره‌سازی مواد، به‌طور مستقیم بر وزن دانه

1. cyclin complex

2. cyclin-dependent kinase (CDK)

تأثیر گذاشته و در نهایت موجب کاهش شدید عملکرد نهایی محصول می‌شود (Li et al., 2018; Gasparis & Miłoszewski, 2023).

از آنجایی که وزن دانه به شدت تحت تأثیر فرآیند پر شدن دانه قرار دارد، در شرایط تنش خشکی توجه به مکانیسم‌های تنظیم‌کننده این فرآیند اهمیت ویژه‌ای می‌یابد. بنابراین، درک دقیق مکانیسم‌های تأثیرگذار بر وزن دانه، به‌ویژه در شرایط تنش خشکی، اهمیت ویژه‌ای در برنامه‌های اصلاح نباتات و مدیریت زراعی دارد. هدف پژوهش حاضر، بررسی اثرات خشکی بر فرآیند پر شدن دانه در گندم، با تأکید بر تغییرات فیزیولوژیکی تقسیم سلولی آندوسپرم، نرخ و مدت پر شدن دانه و ارتباط این تغییرات با عملکرد نهایی گندم می‌باشد.

۲. روش‌شناسی پژوهش

۲-۱. مواد گیاهی

بر اساس مطالعه پیشین که در آن ۱۲ رقم گندم بهاره ایرانی با بیشترین تنوع ژنتیکی و دامنه گسترده‌ای از مقاومت به خشکی بررسی شدند (Mostafaie et al., 2025a)، دو رقم برای این پژوهش انتخاب شدند: رقم *هامون* به‌عنوان رقم مقاوم به خشکی و رقم *شوش* به‌عنوان رقم حساس. اطلاعات مربوط به برخی از ویژگی‌های ارقام مورد استفاده، در جدول ۱ ارائه شده است. این ارقام از مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، بخش تحقیقات غلات (کرج، ایران) تهیه شدند (<http://www.spii.ir>).

جدول ۱. اطلاعات تفصیلی دو رقم گندم بهاره ایرانی.

Table 1. Detailed information on two Iranian spring wheat cultivars.

Characteristics	Hamoon	Shoosh
Pedigree	Falat/ Roshan	CBRD-3/STORK X DICOCCOIDES
Drought response	Drought resistance	Drought sensitive
Year of release	2002	2014
Days to maturity (days)	145	150
Average grain yield (Kg ha ⁻¹)	6420	5596

اطلاعات موجود در جدول از مؤسسه اصلاح و تهیه نهال و بذر کرج (<http://www.spii.ir>) به‌دست آمده است.

The information in the table was obtained from the Seed and Plant Improvement Institute, Karaj, Iran. (<http://www.spii.ir>).

۲-۲. آزمایش‌های گلخانه‌ای

این تحقیق در گلخانه گروه زراعت و اصلاح نباتات دانشگاه تهران، طی فصل رشد ۱۴۰۰-۱۳۹۹ انجام شد. شرایط محیطی شامل ۱۶ ساعت روشنایی با استفاده از 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 تنظیم شد. در طول دوره آزمایش، رطوبت نسبی گلخانه در بازه ۵۵ تا ۶۰ درصد حفظ شد. بذور ارقام انتخابی در گلدان‌های پلاستیکی (هر یک حاوی ۱۴ بذر) کشت شدند. این گلدان‌ها با شش کیلوگرم از ترکیب خاک زراعی، ماسه و ورمی‌کمپوست با نسبت حجمی ۲:۱:۱ پر شدند. مشخصات شیمیایی این بستر کشت در جدول ۲ ارائه شده است. هر واحد آزمایشی شامل هشت گلدان بود. در مرحله سه‌برگی (مرحله ۱۳ مقیاس رشد زادوکس)، عمل تنک‌کردن گیاهچه‌ها به‌صورت دستی انجام شد و در نهایت، ده بوته سالم در هر گلدان برای ادامه بررسی‌ها باقی ماندند.

جدول ۲. برخی از ویژگی‌های شیمیایی خاک مورد استفاده.

Table 2. Selected chemical properties of the soil used.

Chemical Property	Value
Organic matter (mg g ⁻¹)	12.2
Total nitrogen (mg g ⁻¹)	0.86
Available nitrogen (mg kg ⁻¹)	133.2
Effective phosphorus (mg kg ⁻¹)	57.3
Available potassium (mg kg ⁻¹)	163
Electrical conductivity (dS m ⁻¹)	2.23

۳-۲. طراحی آزمایش

آزمایش به صورت فاکتوریل در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی (RCBD) با سه تکرار اجرا شد. فاکتورهای آزمایش شامل دو رقم گندم (هامون و شوش) و دو سطح رژیم رطوبتی شامل آبیاری مطلوب (۷۰ درصد ظرفیت زراعی، Mostafaie et al., 2024) و تنش خشکی (۵۰ درصد ظرفیت زراعی، Mostafaie et al., 2024) بودند. تمامی گیاهان تا شروع ساقه‌روی (مرحله ۳۰ مقیاس رشد زادوکس) تحت شرایط آبیاری یکسان (۷۰ درصد ظرفیت زراعی) رشد کردند. پس از این مرحله، در تیمار تنش خشکی، آبیاری زمانی انجام می‌شد که رطوبت خاک به ۵۰ درصد ظرفیت زراعی کاهش می‌یافت، درحالی‌که تیمار شاهد تا رسیدگی فیزیولوژیکی (مرحله ۹۲ مقیاس رشد زادوکس) تحت آبیاری مطلوب باقی ماند. برای پایش رطوبت خاک در گلدان‌ها از روش توزین استفاده شد (Gan et al., 2004; Ma et al., 2014; Mostafaie et al., 2024).

۴-۲. نمونه‌برداری

برای نمونه‌برداری، ۶۰ سنبله اصلی با تاریخ گرده‌افشانی یکسان در هر تیمار و تکرار علامت‌گذاری شدند. سپس، پنج سنبله مشابه در مرحله گرده‌افشانی (مرحله ۶۰ مقیاس رشد زادوکس) برداشت شده و هر هفته پنج سنبله دیگر تا رسیدن گیاهان به رسیدگی فیزیولوژیکی جمع‌آوری شدند. پس از برداشت، سنبله‌ها بلافاصله به خشک‌کن منتقل شدند تا به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۷۲ درجه سانتی‌گراد خشک شوند. سپس، دانه‌های آن‌ها برای تعیین عملکرد دانه در سنبله، تعداد دانه در سنبله، وزن دانه، نرخ پر شدن دانه و دوره فعال پر شدن دانه استفاده شدند (Mostafaie et al., 2024).

علاوه‌براین، پنج سنبله علامت‌گذاری‌شده از هر تیمار و تکرار، هر هفت روز یک‌بار از مرحله گرده‌افشانی تا ۲۸ روز پس از گرده‌افشانی برداشت شدند تا تعداد سلول‌های آندوسپرم و نرخ تقسیم سلولی آندوسپرم بررسی شود. سپس، ده دانه از هر سنبله، به مدت ۴۸ ساعت در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد در محلول کارنوی (مخلوطی از اتانول مطلق، اسیداستیک گلاسیال و کلروفرم به نسبت ۹:۳:۱ حجمی) تثبیت شدند. پس از تثبیت، دانه‌ها در اتانول ۷۰ درصد در دمای منفی ۲۰ درجه سانتی‌گراد، تا زمان پردازش بیشتر نگهداری شدند.

۵-۲. پارامترهای پر شدن دانه

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

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

نرخ پر شدن دانه (GFR^۳) با استفاده از مشتق معادله (۱) محاسبه شد:

$$GFR = \frac{AKBe^{-Kt}}{(1 + Be^{-Kt})^{\frac{N+1}{N}}} \quad (2)$$

در معادلات (۱) و (۲)، متغیر W وزن دانه در زمان‌های مختلف (میلی‌گرم)، A وزن نهایی دانه (میلی‌گرم) و t مدت زمان پس از گلدهی (روز) است. ضرایب B (شیب منحنی رشد)، K (میزان رشد نهایی دانه) و N (شکل منحنی رشد) با استفاده از مدل‌سازی رگرسیونی تخمین زده شدند. دوره فعال پر شدن دانه (AGFP^۴، برحسب روز) به عنوان بازه زمانی بین t₁ و t₂ تعریف شد که در آن وزن دانه (W) از پنج تا ۹۵ درصد وزن نهایی (A) افزایش می‌یابد.

۶-۲. جداسازی و شمارش سلول‌های آندوسپرم در دانه‌ها

در این مطالعه، از روش Singh & Jenner (1982) برای جداکردن و شمارش تعداد سلول‌های آندوسپرم استفاده شد، همانطوری که در مطالعه Liang et al. (2001) توضیح داده شده است. تعداد سلول‌های آندوسپرم برای هر زمان خاص (ECN^۵) و نرخ تقسیم سلولی (CDR^۶) با تطبیق معادله‌ای که برای فرآیند پر شدن دانه در این مطالعه استفاده شده است، برآورد شد.

3. Grain-filling rate

4. Active grain-filling period

5. Endosperm cell number

6. Cell division rate

دوره فعال تقسیم سلولی (ACDP^۲) معادل بازه‌ای بود که طی آن مقدار تعداد سلول‌های آندوسپرم بین ۵٪ (t₁) تا ۹۵٪ (t₂) از مقدار نهایی تعداد سلول‌های آندوسپرم قرار داشت.

۲-۷. تجزیه آماری

تجزیه و تحلیل واریانس (ANOVA) با نرم‌افزار SAS (9.4M6, SAS Institute Inc.) و مقایسه میانگین‌ها با آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح پنج درصد انجام شد. همچنین مدل‌های رگرسیون با نرم‌افزار SigmaPlot برازش داده شده و میزان تطابق آنها با مقادیر R² و RMSE بررسی شد.

۳. یافته‌های پژوهش و بحث

۳-۱. عملکرد دانه و اجزای عملکرد

طبق نتایج جدول ۳، تنش خشکی عملکرد دانه در سنبله و اجزای عملکرد را به‌طور معنی‌داری کاهش داد ($p < 0.01$). کاهش عملکرد دانه در رقم هامون ۲۵/۳۴ درصد و در رقم شوش ۳۱/۷۰ درصد بود. همچنین تنش خشکی، وزن نهایی دانه و تعداد دانه در سنبله را به‌ترتیب در رقم هامون به میزان ۹/۱۹ درصد و ۱۸/۰۶ درصد و در رقم شوش به میزان ۱۷/۶۸ درصد و ۱۷/۸۳ درصد نسبت به شرایط آبیاری مطلوب کاهش داد. بر اساس این نتایج، رقم هامون، همان‌طور که انتظار می‌رفت، تحمل خشکی بیشتری نسبت به رقم شوش نشان داد.

جدول ۳. تغییرات عملکرد دانه و اجزای آن در دو رقم گندم هامون و شوش.

Table 3. Variations in grain yield and its components between the two wheat cultivars, Hamoon and Shoosh.

Cultivars	Treatments	GY (g. spike ⁻¹)	GN (NO. spike ⁻¹)	FGW (mg)
Hamoon	WW	1.46a	26.9a	54.40a
	DS	1.09b	22.04b	49.40b
Shoosh	WW	0.82c	21.93b	37.15c
	DS	0.56d	18.02c	30.58d
S.O.V	Replication (R)	0.004 ^{ns}	0.055 ^{ns}	0.034 ^{ns}
	Cultivar (C)	1.026**	60.615**	975.783**
	Moisture (M)	0.297**	57.684**	100.398**
	C × M	0.009 ^{ns}	0.676 ^{ns}	1.848*
	Error	0.007	0.703	0.269
CV (%)	-	8.69	3.77	1.21

داده‌های مربوط به هر رقم، میانگین سه تکرار (n=3) تحت شرایط آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS) هستند. مقادیری که دارای حروف کوچک مشابه هستند، از نظر آماری در سطح احتمال ۰/۰۵ $p \leq$ بر اساس آزمون دانکن تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند. GY: عملکرد دانه در سنبله، GN: تعداد دانه در سنبله، FGW: وزن نهایی دانه، ns: بدون تفاوت معنی‌دار، *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$.

The data for each cultivar are means (n=3) averaged according to well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions. Values with the same lowercase letters are not significantly different among various treatments at $p \leq 0.05$ by Duncan's tests. GY, grain yield per spike; GN, grain number per spike; FGW, final grain weight. ns, not significant; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

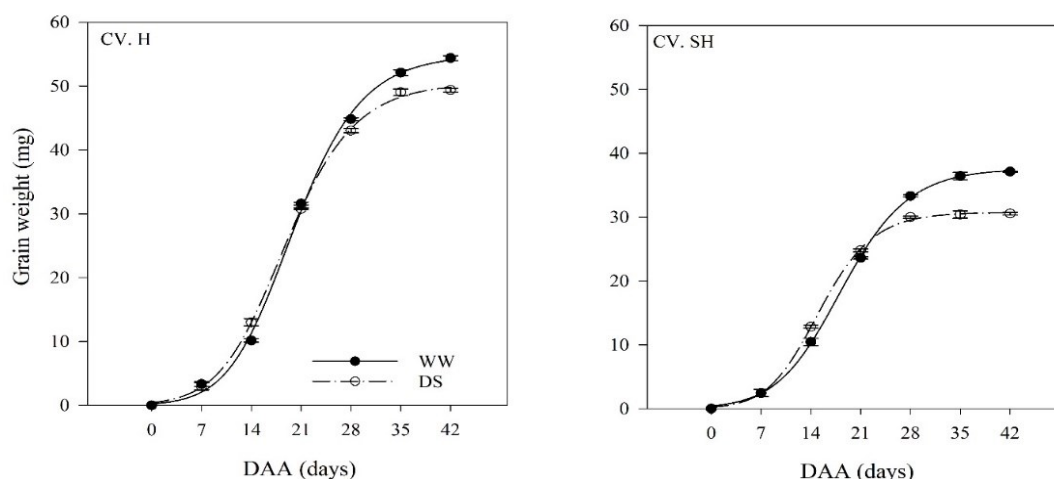
۳-۲. نرخ و دوره فعال پر شدن دانه

کاهش معنی‌داری در نرخ پر شدن دانه، دوره فعال پر شدن دانه و وزن دانه (در اکثر دوره‌های آزمایش) تحت شرایط تنش خشکی در هر دو رقم مقاوم و حساس مشاهده شد ($p < 0.01$) (شکل‌های ۱ و ۲، جدول ۴). در هر دو رقم، وزن دانه از حدود هفت تا ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی در شرایط تنش خشکی بیشتر از شرایط آبیاری مطلوب بود، اما پس از ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی این روند معکوس شد (شکل ۱).

نرخ پر شدن دانه به‌تدریج افزایش یافت و در حدود ۱۲ تا ۲۰ روز پس از گرده‌افشانی به اوج خود رسید که بسته به رقم گندم و شرایط رطوبتی متفاوت بود و سپس کاهش یافت (شکل ۲). زمان رسیدن به حداکثر نرخ پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی زودتر از شرایط آبیاری مطلوب رخ داد (شکل ۲). در مراحل اولیه پر شدن دانه (تا حدود ۱۴ روز پس از گرده‌افشانی)، نرخ پر شدن

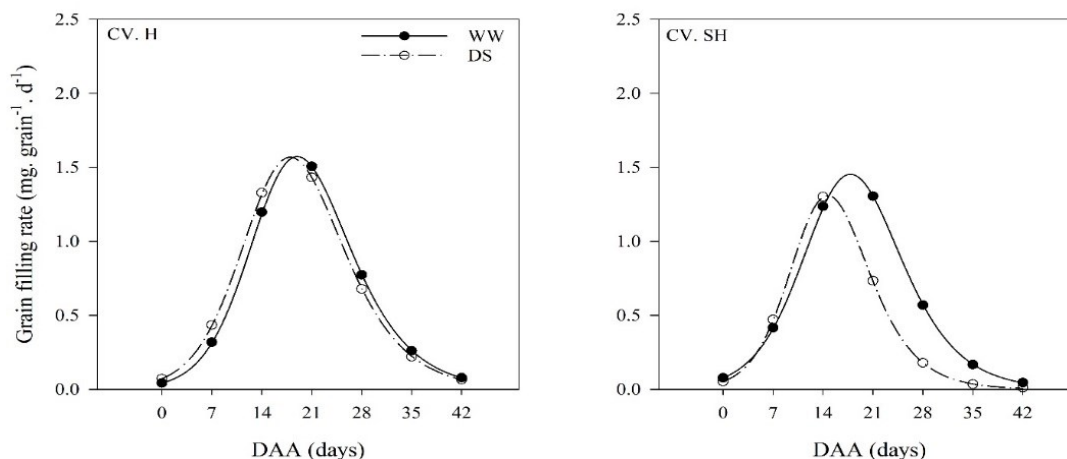
دانه در شرایط تنش خشکی کمی بیشتر از شرایط آبیاری مطلوب بود، اما پس از آن روند تغییر کرد و نرخ پر شدن دانه در شرایط آبیاری مطلوب به‌طور قابل توجهی بالاتر بود (شکل ۲).

همچنین، تنش خشکی دوره فعال پر شدن دانه را به‌طور معنی‌داری کاهش داد (جدول ۴). در مجموع، رقم مقاوم هامون در هر دو شرایط رطوبتی، دارای دوره فعال پر شدن دانه طولانی‌تر و نرخ پر شدن دانه بالاتری نسبت به رقم شوش بود (شکل‌های ۱ و ۲، جدول ۴).



شکل ۱. روند تغییر وزن دانه در سنبله اصلی طی روزهای پس از گرده‌افشانی (DAA) در دو رقم گندم تحت شرایط مختلف تیماری. تیمارها شامل آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS) برای ارقام هامون (CV. H) و شوش (CV. SH) بودند. میله‌های عمودی نشان‌دهنده میانگین خطای استاندارد حاصل از سه تکرار هستند.

Figure 1. 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 Hamoon (CV. H) and Shoosh (CV. SH) cultivars. The vertical bars represent $\pm$ the standard error of the mean of three replicates.



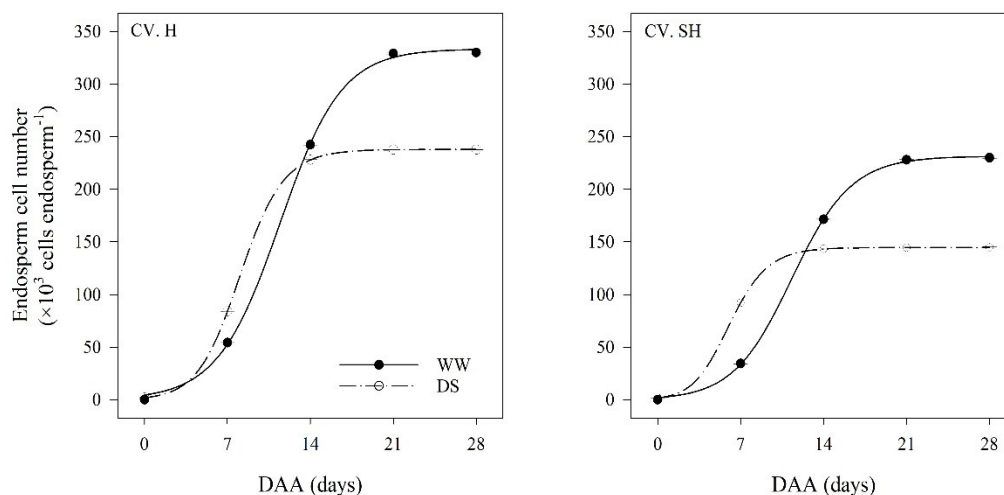
شکل ۲. نرخ پر شدن دانه در روزهای پس از گرده‌افشانی (DAA) در دو رقم گندم، تحت شرایط مختلف تیماری. تیمارها شامل آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS) برای ارقام هامون (CV. H) و شوش (CV. SH) بودند.

Figure 2. 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 Hamoon (CV. H) and Shoosh (CV. SH) cultivars.

۳-۳. پارامترهای تقسیم سلولی

الگوی تغییرات تعداد سلول‌های آندوسپرم شبیه به تغییرات وزن دانه بود؛ به این صورت که ابتدا با سرعت زیاد و به‌صورت صعودی افزایش پیدا کرد و بسته به رقم و شرایط رطوبتی، بین ۱۰ تا ۲۱ روز پس از گرده‌افشانی به بیشترین مقدار خود رسید

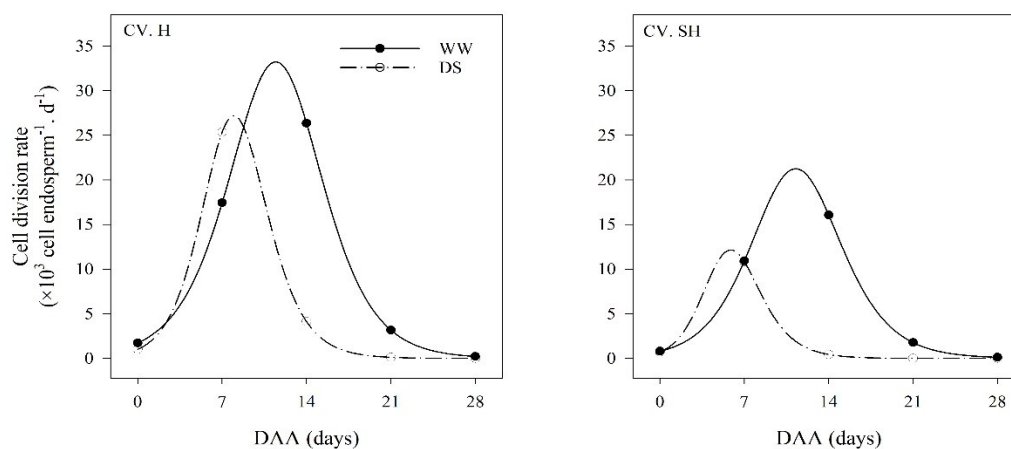
(شکل ۳). سپس، این روند ثابت شد و تغییر قابل توجهی نداشت (شکل ۳). به طور کلی، از حدود چهار تا ۱۲ روز پس از گرده افشانی، تعداد سلول های آندوسپرم در شرایط تنش خشکی بیشتر از شرایط آبیاری مطلوب بود، اما پس از این بازه، روند تغییر کرد و شرایط آبیاری مطلوب برتری یافت (شکل ۳). در پایان دوره، تنش خشکی موجب کاهش تعداد نهایی سلول های آندوسپرم شد؛ به طوری که این کاهش در رقم هامون حدود ۲۹/۴۱ درصد و در رقم شوش حدود ۴۱/۶۶ درصد بود (شکل ۳).



شکل ۳. روند تغییر تعداد سلول آندوسپرم در سنبه اصلی طی روزهای پس از گرده افشانی (DAA) در دو رقم گندم، تحت شرایط مختلف تیماری. تیمارها شامل آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS) برای ارقام هامون (CV. H) و شوش (CV. SH) بودند. میله های عمودی نشان دهنده میانگین خطای استاندارد حاصل از سه تکرار هستند.

Figure 3. Changes in main spike endosperm cell number with the day after anthesis (DAA) of two wheat cultivars under different treatment conditions. Treatments were well-watered (WW) and drought stress (DS) in Hamoon (CV. H) and Shooosh (CV. SH) cultivars. The vertical bars represent $\pm$ the standard error of the mean of three replicates.

همان طور که انتظار می رفت، نرخ تقسیم سلولی در ابتدای مرحله پر شدن دانه بالا بود و بسته به رقم و شرایط رطوبتی، بین پنج تا ۱۳ روز پس از گرده افشانی به بیشینه خود رسید (شکل ۴). پس از این بازه، این نرخ به طور چشمگیری کاهش یافت (شکل ۴). تنش خشکی در تمامی مراحل تقسیم سلولی آندوسپرم اثرگذار بود و از حدود هفت روز پس از گرده افشانی، موجب کاهش نرخ تقسیم سلولی در هر دو رقم مورد بررسی شد (شکل ۴).



شکل ۴. نرخ تقسیم سلولی آندوسپرم در روزهای پس از گرده افشانی (DAA) در دو رقم گندم تحت شرایط مختلف تیماری. تیمارها شامل آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS) برای ارقام هامون (CV. H) و شوش (CV. SH) بودند.

Figure 4. Changes in cell division 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 Hamoon (CV. H) and Shooosh (CV. SH) cultivars.

افزون براین، تنش خشکی به‌طور معنی‌داری سایر شاخص‌های مرتبط با تقسیم سلولی آندوسپرم را نیز تحت تأثیر قرار داد ($p < 0.01$) (جدول ۴). بر این اساس، دوره فعال تقسیم سلولی در رقم هامون حدود چهار روز و در رقم شوش حدود پنج روز کاهش یافت. به‌طور کلی، در هر دو شرایط رطوبتی، رقم هامون نسبت به رقم شوش، تعداد نهایی سلول‌های آندوسپرم و نرخ تقسیم سلولی بالاتری داشت و همچنین از دوره فعال تقسیم سلولی طولانی‌تری برخوردار بود (شکل‌های ۳ و ۴، جدول ۴).

جدول ۴. تغییرات دوره فعال پر شدن دانه و دوره فعال تقسیم سلولی بین دو رقم گندم هامون و شوش.

Table 4. Variations in the active grain-filling period and active cell division period between the two wheat cultivars, Hamoon and Shoosh.

Cultivars	Treatments	AGFP (days)	ACDP (days)
Hamoon	WW	26.42a	14.99a
	DS	25.18b	10.63b
Shoosh	WW	24.32b	14.23a
	DS	21.90c	9.21c
S.O.V	Replication (R)	0.160 ^{ns}	0.037 ^{ns}
	Cultivar (C)	21.708**	3.575*
	Moisture (M)	10.046**	66.035**
	C × M	1.044 ^{ns}	0.323 ^{ns}
	Error	0.314	0.482
CV (%)	–	2.29	5.66

داده‌های مربوط به هر رقم، میانگین سه تکرار ($n=3$) تحت شرایط آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS) هستند. مقادیری که دارای حروف کوچک مشابه هستند، از نظر آماری در سطح احتمال $p \leq 0.05$ بر اساس آزمون دانکن تفاوت معنی‌داری با یکدیگر ندارند. AGFP: دوره فعال پر شدن دانه، ACDP: دوره فعال تقسیم سلولی. ^{ns}: بدون تفاوت معنی‌دار، * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

The data for each cultivar are means ($n=3$) averaged according to well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions. Values with the same lowercase letters are not significantly different among various treatments at $p \leq 0.05$ by Duncan's tests. AGFP, active grain-filling period; ACDP, active cell division period. ns, not significant; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

جدول ۵. تجزیه رگرسیون مدل رشد ریچاردز برای وزن دانه (GW) و تعداد سلول آندوسپرم (ECN) در دو رقم گندم هامون و شوش تحت شرایط آبیاری مطلوب (WW) و تنش خشکی (DS).

Table 5. Regression analysis of the Richards growth model for grain weight (GW) and endosperm cell number (ECN) in two wheat cultivars, Hamoon and Shoosh, under well-watered (WW) and drought stress (DS) conditions.

Trait	Cultivars	Treatments	A	B	K	N	R ²	Adj. R ²	SEE
GW	Hamoon	WW	54.87**	17.24 ^{ns}	0.18*	0.53*	0.99	0.99	1.30
		DS	50.45**	16.09*	0.18**	0.59*	0.99	0.99	0.58
	Shoosh	WW	37.61**	24.21 ^{ns}	0.19**	0.71*	0.99	0.99	0.34
		DS	30.77**	21.05*	0.23**	0.63*	0.99	0.99	0.34
ECN	Hamoon	WW	333.37*	87.97 ^{ns}	0.38*	1.04*	0.99	0.99	3.77
		DS	237.9**	52.84*	0.52**	0.83*	1.00	1.00	0.18
	Shoosh	WW	231.49**	74.46 ^{ns}	0.39*	0.91*	0.99	0.99	2.97
		DS	144.63**	18.75*	0.56*	0.67*	1.00	1.00	0.14

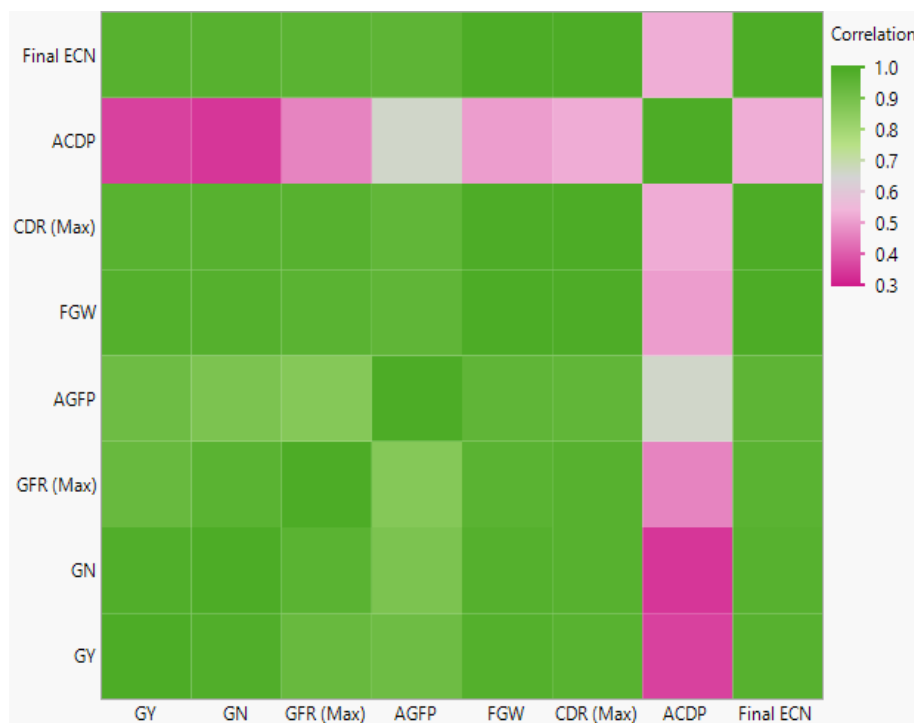
A: مقدار بیشینه برآورد شده برای متغیر وابسته، B: ضریب شیب منحنی رشد، k: ضریب نرخ رشد، N: ضریب شکل منحنی رشد، R²: ضریب تعیین، Adj. R²: ضریب تعیین تعدیل شده، SEE: خطای استاندارد برآورد. ^{ns}: بدون تفاوت معنی‌دار، * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

A, estimated maximum value of the dependent variable; B, slope coefficient of the growth curve; k, growth rate constant; N, shape parameter of the growth curve; R², coefficient of determination; Adj. R², adjusted coefficient of determination; SEE, standard error of estimate. ^{ns}, not significant; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

۳-۴. آنالیز همبستگی

نتایج تحلیل همبستگی در شرایط آبیاری مطلوب نشان داد که عملکرد دانه در سنبله با تمامی صفات مرتبط با پر شدن دانه، همبستگی مثبت و بسیار معنی‌داری دارد ($p < 0.01$) (شکل ۵). بیشترین میزان همبستگی مربوط به تعداد دانه در سنبله ($r = 0.99$) و وزن هزار دانه ($r = 0.98$) بود. همچنین، رابطه قوی و معنی‌داری میان عملکرد با تعداد نهایی سلول‌های آندوسپرم ($r = 0.97$) و حداکثر نرخ تقسیم سلولی ($r = 0.97$)، حداکثر نرخ پر شدن دانه ($r = 0.93$) و طول دوره فعال پر شدن ($r = 0.92$) مشاهده شد.

وزن نهایی دانه نیز در این شرایط همبستگی بسیار بالایی با تعداد نهایی سلول‌های آندوسپرم ($r = 0.99$)، حداکثر نرخ تقسیم سلولی ($r = 0.99$) و حداکثر نرخ پر شدن دانه ($r = 0.96$) نشان داد. همچنین، حداکثر نرخ پر شدن دانه با تعداد نهایی سلول‌های آندوسپرم ($r = 0.96$) و حداکثر نرخ تقسیم سلولی ($r = 0.97$) همبستگی معنی‌داری داشت. این یافته‌ها بر اهمیت صفات مرتبط با فعالیت سلولی آندوسپرم و پر شدن دانه در بهبود وزن و عملکرد دانه تأکید دارند.

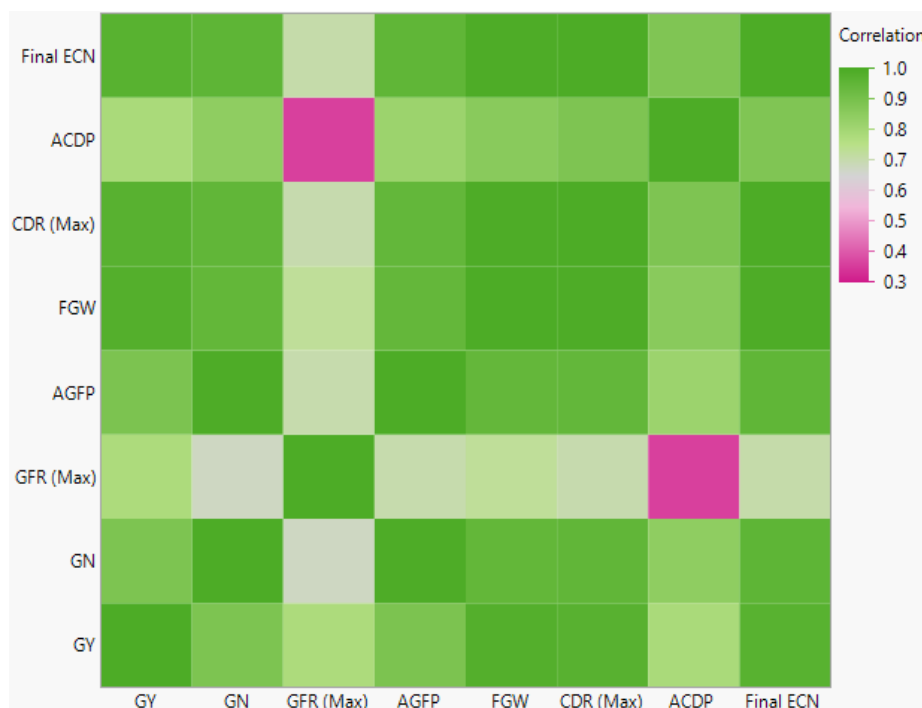


شکل ۵. نقشه حرارتی همبستگی بین صفات مورد مطالعه در شرایط آبیاری مطلوب. GY: عملکرد دانه در سنبله، GN: تعداد دانه در سنبله، GFR (Max): حداکثر نرخ پر شدن دانه، AGFP: دوره فعال پر شدن دانه، FGW: وزن نهایی دانه، CDR (Max): حداکثر نرخ تقسیم سلولی، ACDP: دوره فعال تقسیم سلولی، Final ECN: تعداد نهایی سلول‌های آندوسپرم.

Figure 5. Heatmap correlation between the studied traits under well-watered conditions. GY, grain yield per spike; GN, grain number per spike; GFR (Max), maximum grain-filling rate; AGFP, active grain-filling period; FGW, final grain weight; CDR (Max), maximum cell division rate; ACDP, active cell division period; Final ECN, final endosperm cell number.

در شرایط تنش خشکی، عملکرد دانه همچنان با اغلب صفات پر شدن دانه همبستگی مثبت و معنی‌داری داشت ($p < 0.05$) (شکل ۶). در این شرایط، بیشترین همبستگی به‌ترتیب با وزن هزار دانه، تعداد دانه در سنبله و تعداد نهایی سلول‌های آندوسپرم (r در بازه ۰/۸۸ تا ۰/۹۸) مشاهده شد.

تحت این شرایط رطوبتی، شاخص‌های مرتبط با تقسیم سلولی، شامل دوره فعال ($r = 0.78$) و حداکثر نرخ تقسیم سلولی ($r = 0.97$)، نیز رابطه نسبتاً قوی با عملکرد داشتند. وزن نهایی دانه نیز با تعداد نهایی سلول‌های آندوسپرم ($r = 0.97$) و حداکثر نرخ تقسیم سلولی ($r = 0.97$) همبستگی بسیار معنی‌داری نشان داد (شکل ۶).



شکل ۶. نقشه حرارتی همبستگی بین صفات مورد مطالعه در شرایط تنش خشکی. GY: عملکرد دانه در سنبله، GN: تعداد

دانه در سنبله، GFR (Max): حداکثر نرخ پر شدن دانه، AGFP: دوره فعال پر شدن دانه، FGW: وزن نهایی دانه،

CDR (Max): حداکثر نرخ تقسیم سلولی، ACDP: دوره فعال تقسیم سلولی، Final ECN: تعداد نهایی سلول‌های آندوسپرم.

Figure 6. Heatmap correlation between the studied traits under drought stress conditions. GY, grain yield per spike; GN, grain number per spike; GFR (Max), maximum grain-filling rate; AGFP, active grain-filling period; FGW, final grain weight; CDR (Max), maximum cell division rate; ACDP, active cell division period; Final ECN, final endosperm cell number.

شواهد زیادی وجود دارد که نشان می‌دهد تنش خشکی با کاهش نرخ و مدت زمان پر شدن دانه که عمدتاً به دلیل کاهش قدرت منبع و مخزن است، بر عملکرد دانه در گندم تأثیر منفی می‌گذارد (Ahmadi & Baker, 2001; Abid *et al.*, 2017; Ovenden *et al.*, 2017; Yan *et al.*, 2019; Slafer *et al.*, 2023; Mostafaie *et al.*, 2024). قدرت مخزن تابعی از اندازه مخزن است که عمدتاً از طریق تعداد دانه، نرخ تقسیم سلولی آندوسپرم، طول دوره فعال تقسیم سلولی و تعداد سلول آندوسپرم تعیین می‌شود و همچنین تحت تأثیر فعالیت مخزن نیز قرار می‌گیرد (Fan & Li, 2019; Hütsch *et al.*, 2019; Pegler *et al.*, 2023; Slafer *et al.*, 2023). یافته‌های این پژوهش نشان داد که تنش خشکی، عملکرد دانه در سنبله را به‌ویژه در رقم حساس به‌طور معنی‌داری کاهش می‌دهد (جدول ۳). این کاهش عمدتاً ناشی از افت تعداد دانه در سنبله و وزن نهایی دانه بود (جدول ۳). وزن نهایی دانه تحت تأثیر شاخص‌های مرتبط با فرآیند پر شدن دانه، به‌ویژه نرخ و دوره فعال پر شدن دانه قرار دارد (Mostafaie *et al.*, 2024). این دو پارامتر در شرایط تنش خشکی کاهش معنی‌داری نشان دادند (شکل ۲، جدول ۴) که این نتایج با گزارش‌های پیشین نیز هم‌خوانی دارد (Abid *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2020; Zhang *et al.*, 2020). از سوی دیگر، نتایج به‌دست‌آمده نشان داد که تنش خشکی اثر منفی قابل‌توجهی بر شاخص‌هایی نظیر تعداد دانه در سنبله، نرخ تقسیم سلولی آندوسپرم، دوره فعال تقسیم سلولی و تعداد سلول‌های آندوسپرم دارد (شکل‌های ۳ و ۴، جداول ۳ و ۴). کاهش این پارامترها نشان می‌دهد که تنش خشکی با محدود کردن ظرفیت مخزن، فرآیند پر شدن دانه را مختل کرده و در نتیجه موجب کاهش نرخ پر شدن دانه شده است. یافته‌های مطالعات پیشین نیز تأیید می‌کنند که نرخ تقسیم سلولی و تعداد سلول‌های آندوسپرم، عوامل کلیدی در جذب مؤثر مواد فتوسنتزی به بافت‌های مخزن محسوب می‌شوند و نقش تعیین‌کننده‌ای در تنظیم نرخ پر شدن دانه ایفا می‌کنند (Liang *et al.*, 2001; Yang *et al.*, 2003; Fu *et al.*, 2011; Abid *et al.*, 2017).

کاهش تقسیم سلولی در آندوسپرم تحت تنش خشکی که در این مطالعه مشاهده شد، احتمالاً از طریق مکانیسم‌هایی مانند برهم‌خوردن تعادل هورمون‌های رشد و همچنین اختلال در عملکرد آنزیم‌های تنظیم‌کننده چرخه سلولی رخ داده است. بر اساس مطالعات پیشین، تنش خشکی معمولاً موجب کاهش سطوح سیتوکینین‌ها و اکسین در دانه می‌شود؛ این هورمون‌ها نقش کلیدی در تقسیم سلولی و توسعه آندوسپرم دارند (Zhang et al., 2009; Zhang et al., 2016; Abid et al., 2017; Li et al., 2018). همچنین، تنش خشکی باعث افزایش تجمع اسیدآسزیک شده که از یک سو تقسیم سلولی را سرکوب می‌کند و از سوی دیگر با افزایش گونه‌های فعال اکسیژن (ROS) و آسیب به میتوکندری، مرگ برنامه‌ریزی شده سلولی (PCD) را در آندوسپرم تسریع می‌کند (Li et al., 2018). همچنین، تنش خشکی با مهار فعالیت آنزیم‌های کلیدی تنظیم‌کننده چرخه سلولی مانند سیکلین‌ها و کینازهای وابسته به سیکلین، موجب اختلال در پیشروی چرخه سلولی و محدودشدن تقسیم سلولی در آندوسپرم می‌شود که در نهایت کاهش ظرفیت مخزن دانه را به دنبال دارد (Qi & Zhang, 2020; Liu et al., 2022). بنابراین، به نظر می‌رسد کاهش تقسیم سلولی آندوسپرم تحت خشکی می‌تواند ناشی از مجموعه‌ای از تغییرات فیزیولوژیک و مولکولی باشد که مسیرهای هورمونی، آنزیمی و اکسیداتیو را تحت تأثیر قرار می‌دهند.

بر اساس یافته‌های این پژوهش، اثرات منفی تنش خشکی بر شاخص‌های مربوط به اندازه مخزن در رقم حساس (شوش) به مراتب شدیدتر از رقم مقاوم (هامون) بود که این امر تا حدی می‌تواند پر شدن ضعیف دانه در رقم شوش را توضیح دهد (شکل‌های ۱ تا ۴، جدول ۳). این نتایج نشان می‌دهد که بخشی از سازوکار مقاومت به خشکی ممکن است با حفظ ظرفیت مخزن در شرایط تنش خشکی مرتبط باشد.

نتایج تجزیه و تحلیل دقیق‌تر اثرات منفی تنش خشکی بر شاخص‌های مرتبط با اندازه مخزن نشان داد که تنش خشکی منجر به وقوع زود هنگام زمان حداکثر نرخ تقسیم سلولی و زمان حداکثر نرخ پر شدن دانه و همچنین کاهش طول دوره‌های فعال تقسیم سلولی و پر شدن دانه می‌شود (شکل‌های ۲ و ۴، جدول ۴). این تغییرات که در رقم حساس به خشکی مشهودتر بود، احتمالاً به محدودشدن عرضه مواد فتوسنتزی در شرایط تنش خشکی نسبت داده می‌شود (Zhang et al., 2014; Liu et al., 2020; Mostafaie et al., 2024). این پاسخ‌های فیزیولوژیک با مکانیسم‌های فرار^۸ از خشکی هم‌راستا هستند که گیاهان از طریق کوتاه کردن دوره رشد خود برای مقابله با استرس‌های اواخر فصل به کار می‌گیرند (Mostafaie et al., 2024; Rijal et al., 2021).

نتایج این پژوهش نشان داد که تنش خشکی در مراحل اولیه پس از گرده‌افشانی موجب افزایش تعداد سلول‌های آندوسپرم و نرخ تقسیم سلولی به‌ویژه در رقم مقاوم شد. با این حال، این روند در مراحل بعدی معکوس شد (شکل‌های ۳ و ۴). افزایش جزئی در نرخ پر شدن دانه و وزن دانه نیز همزمان با این تغییرات مشاهده شد (شکل‌های ۱ و ۲). به‌طور کلی، افزایش اولیه نرخ تقسیم سلولی آندوسپرم و نرخ پر شدن دانه ممکن است به‌عنوان یک واکنش جبرانی به کاهش طول دوره‌های فعال تقسیم سلولی و پر شدن دانه در شرایط تنش خشکی تفسیر شود. این امر به‌وضوح افزایش اولیه تعداد سلول‌های آندوسپرم و وزن دانه را در این شرایط توضیح می‌دهد. مطالعات پیشین نیز نشان داده‌اند که یکی از مکانیسم‌های مقاومت به خشکی، تنظیم بهینه زمان‌بندی فرآیندهای تقسیم سلولی و پر شدن دانه است که این پژوهش نیز آن را تأیید کرد (Abid et al., 2016; Liu et al., 2020; Mostafaie et al., 2024). با این حال، اگرچه گیاهان تحت شرایط خشکی ممکن است به‌طور موقت شاهد افزایش نرخ تقسیم سلولی آندوسپرم و نرخ پر شدن دانه باشند، این تغییرات می‌تواند در نهایت به کاهش عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی شدید منتهی شود. در این راستا، نیاز به انجام بررسی‌های بیشتر برای شناسایی عواملی که می‌توانند این فرآیندهای فیزیولوژیکی را در ارقام مقاوم بهبود بخشند، احساس می‌شود. این اقدام می‌تواند گامی مؤثر در جهت بهبود عملکرد دانه در شرایط تنش خشکی باشد.

8. Reactive oxygen species

9. Programmed cell death

10. Escape mechanisms

۴. نتیجه‌گیری

یافته‌های این پژوهش نشان داد که تنش خشکی با اختلال در فرآیندهای فیزیولوژیکی مرتبط با پر شدن دانه، از جمله کاهش نرخ و مدت زمان تقسیم سلولی آندوسپرم، نرخ پر شدن دانه و ظرفیت مخزن، نقش مؤثری در کاهش عملکرد دانه گندم دارد. در این میان، واکنش‌های جبرانی مانند افزایش اولیه نرخ تقسیم سلولی و پر شدن دانه در مرحله آغازین توسعه دانه، به‌ویژه در رقم مقاوم، می‌تواند به‌عنوان یکی از سازوکارهای فرار از خشکی تلقی شود. این واکنش‌ها اگرچه به‌طور موقت کارایی مخزن را بهبود می‌بخشند، اما در شرایط خشکی شدید، برای حفظ عملکرد نهایی کافی نیستند. تفاوت واکنش بین ارقام نشان می‌دهد که حفظ ظرفیت مخزن در شرایط تنش، عاملی کلیدی در تعیین توانایی گیاه برای مقابله با خشکی است. بر این اساس، بهبود صفات مرتبط با دینامیک منبع و مخزن، به‌ویژه از طریق انتخاب ژنوتیپ‌هایی با توان تقسیم سلولی پایدارتر و نرخ پر شدن مؤثرتر، می‌تواند به‌عنوان راهبردی مؤثر در برنامه‌های اصلاحی و مدیریت زراعی برای افزایش پایداری عملکرد گندم در شرایط محدودیت منابع آبی مدنظر قرار گیرد.

۵. تعارض منافع

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

۶. منابع

- Abid, M., Tian, Z., Ata-Ul-Karim, S.T., Cui, Y., Liu, Y., Zahoor, R., ..., & Dai, T. (2016). Nitrogen nutrition improves the potential of wheat (*Triticum aestivum* L.) to alleviate the effects of drought stress during vegetative growth periods. *Frontiers in Plant Science*, 7, 981. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00981>.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2698-4>.
- 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. <https://doi.org/10.1023/A:1013827600528>.
- Che, Z., Bie, S., Wang, R., Ma, Y., Zhang, Y., He, F., & Jiang, G. (2025). Mild deficit irrigation delays flag leaf senescence and increases yield in drip-irrigated spring wheat by regulating endogenous hormones. *Journal of Integrative Agriculture*. <https://doi.org/10.1016/j.jia.2025.03.009>.
- Dante, R.A., Larkins, B.A., & Sabelli, P.A. (2014). Cell cycle control and seed development. *Frontiers in Plant Science*, 5, 493. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00493>.
- Fan, Y., & Li, Y. (2019). Molecular, cellular and Yin-Yang regulation of grain size and number in rice. *Molecular Breeding*, 39(12), 163. <https://doi.org/10.1007/s11032-019-1078-0>.
- FAO. (2023). Available online at: <https://www.fao.org/faostat/en/#data>.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N.S.M.A., Fujita, D.B.S.M.A., & Basra, S.M. (2009). Plant drought stress: Effects, mechanisms and management. In *Sustainable agriculture* (pp. 153-188). Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-2666-8_12.
- Fu, J., Huang, Z., Wang, Z., Yang, J., & Zhang, J. (2011). Pre-anthesis non-structural carbohydrate reserve in the stem enhances the sink strength of inferior spikelets during grain filling of rice. *Field Crops Research*, 123(2), 170-182. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.05.015>.
- 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. <https://doi.org/10.4141/P03-109>.
- Gasparis, S., & Miłoszewski, M.M. (2023). Genetic basis of grain size and weight in rice, wheat, and barley. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(23), 16921. <https://doi.org/10.3390/ijms242316921>.
- Hosseini, M., Saidi, A., Maali-Amiri, R., Khosravi-Nejad, F., & Abbasi, A. (2023). Low-temperature acclimation related with developmental regulations of polyamines and ethylene metabolism in wheat recombinant inbred lines. *Plant Physiology and Biochemistry*, 205, 108198. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108198>.

- Hütsch, B.W., Jahn, D., & Schubert, S. (2019). Grain yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) under long-term heat stress is sink-limited with stronger inhibition of kernel setting than grain filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 205(1), 22-32. <https://doi.org/10.1111/jac.12298>.
- Jamil, M., Ahmad, W., Sanwal, M., & Maqsood, M.F. (2025). Gene editing and GWAS for digital imaging analysis of wheat grain weight, size and shape are inevitable to enhance the yield. *Cereal Research Communications*, 1-20. <https://doi.org/10.1007/s42976-025-00630-x>.
- Kaur, R., Yadu, B., Chauhan, N.S., Parihar, A.S., & Keshavkant, S. (2024). Nano zinc oxide mediated resuscitation of aged *Cajanus cajan* via modulating aquaporin, cell cycle regulatory genes and hormonal responses. *Plant Cell Reports*, 43(4), 110. <https://doi.org/10.1007/s00299-024-03202-1>.
- Kumari, B., & Mohapatra, S. (2023). Wheat production, trade, consumption, and stocks. *Wheat Science: Nutritional and Anti-Nutritional Properties, Processing, Storage, Bioactivity, and Product Development*, 33. <https://doi.org/10.1201/9781003307938>.
- Li, C., Li, C., Wang, B., Zhang, R., Fu, K., Gale, W.J., & Li, C. (2018). Programmed cell death in wheat (*Triticum aestivum* L.) endosperm cells is affected by drought stress. *Protoplasma*, 255, 1039-1052. <https://doi.org/10.1007/s00709-018-1203-7>.
- Li, C., Zhang, X., Guo, W., Fu, K., Li, C., & Li, C. (2023). Impact of ethylene and abscisic acid on programmed cell death in endosperm and grain filling of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Growth Regulation*, 42(7), 4275-4289. <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10891-z>.
- Liang, J., Zhang, J., & Cao, X. (2001). Grain sink strength may be related to the poor grain filling of indica-japonica rice (*Oryza sativa*) hybrids. *Physiologia Plantarum*, 112(4), 470-477. <https://doi.org/10.1034/j.13993054.2001.1120403.x>.
- Limenie, A.D., & Alehegn, M. (2025). Genetic engineering for cereal crop yield improvement and disease resistant breeding. *The Scientific World Journal*, 2025(1), 6743917. <https://doi.org/10.1155/tswj/6743917>.
- Liu, Y., Liang, H., Lv, X., Liu, D., Wen, X., & Liao, Y. (2016). Effect of polyamines on the grain filling of wheat under drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 100, 113-129. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.01.003>.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.07.024>.
- Liu, J., Wu, M.W., & Liu, C.M. (2022). Cereal endosperms: Development and storage product accumulation. *Annual Review of Plant Biology*, 73(1), 255-291. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-070221-024405>.
- Liu, B., Meng, S., Yang, J., Wu, J., Peng, Y., Zhang, J., & Ye, N. (2025). Carbohydrate flow during grain filling: Phytohormonal regulation and genetic control in rice (*Oryza sativa*). *Journal of Integrative Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/jipb.13904>.
- Liu, S., Wu, J., Mawia, A.M., Wei, X., Cao, R., Jiao, G., ..., & Tang, S. (2025b). A novel transcription factor *OsMYB73* affects grain size and chalkiness by regulating endosperm storage substances' accumulation-mediated auxin biosynthesis signalling pathway in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 23(4), 1021-1038. <https://doi.org/10.1111/pbi.14558>.
- Luo, Y., Li, W., Huang, C., Yang, J., Jin, M., Chen, J., ..., & Wang, Z. (2021). Exogenous abscisic acid coordinating leaf senescence and transport of assimilates into wheat grains under drought stress by regulating hormones homeostasis. *The Crop Journal*, 9(4), 901-914. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2020.08.012>.
- 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. <https://doi.org/10.2135/cropsci2013.03.0141>.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2023.09.001>.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00344-024-11535-0>.
- Mostafaie, P., Afjeh, S.S., Ahmadi, A., & Abooie, F. (2025a). 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. <https://doi.org/10.1007/s00425-025-04855-2>.
- Mostafaie, P., Ahmadi, A., & Afjeh, S.S. (2025b). Evaluation of the relationship between stem reserve remobilization, drought resistance, and grain-filling parameters in spring wheat cultivars under drought stress conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 56(3), 127-145. <https://doi.org/10.22059/IJFCS.2025.389473.655125>.

- 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. <https://doi.org/10.1080/23311932.2023.2296094>.
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00122-017-2969-2>.
- Pegler, J.L., Grof, C.P., & Patrick, J.W. (2023). Sugar loading of crop seeds—a partnership of phloem, plasmodesmal and membrane transport. *New Phytologist*, 239(5), 1584-1602. <https://doi.org/10.1111/nph.19058>.
- Qi, F., & Zhang, F. (2020). Cell cycle regulation in the plant response to stress. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1765. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01765>.
- Richards, F.J. (1959). A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany*, 10(2), 290-301. <https://doi.org/10.1093/jxb/10.2.290>.
- 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. <http://doi.org/10.26480/mjsa.02.2021.67.76>.
- Singh, B.K., & Jenner, C.F. (1982). A modified method for the determination of cell number in wheat endosperm. *Plant Science Letters*, 26(2-3), 273-278. [https://doi.org/10.1016/0304-4211\(82\)90101-8](https://doi.org/10.1016/0304-4211(82)90101-8).
- 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. <https://doi.org/10.1093/jxb/erac410>.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.12.019>.
- Yang, J., Zhang, J., Wang, Z., & Zhu, Q. (2003). Hormones in the grains in relation to sink strength and postanthesis development of spikelets in rice. *Plant Growth Regulation*, 41, 185-195. <https://doi.org/10.1023/B:GROW.0000007503.95391.38>.
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01753.x>.
- Zarea, M.J. (2025). The regulatory roles of phytohormones in the wheat grain-filling process. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1-18. <https://doi.org/10.1007/s00344-024-11587-2>.
- Zhang, H., Tan, G., Yang, L., Yang, J., Zhang, J., & Zhao, B. (2009). Hormones in the grains and roots in relation to post-anthesis development of inferior and superior spikelets in japonica/indica hybrid rice. *Plant Physiology and Biochemistry*, 47(3), 195-204. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2008.11.012>.
- Zhang, B., Li, W., Chang, X., Li, R., & Jing, R. (2014). Effects of favorable alleles for water-soluble carbohydrates at grain filling on grain weight under drought and heat stresses in wheat. *Plos One*, 9(7), e102917. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102917>.
- Zhang, W., Cao, Z., Zhou, Q., Chen, J., Xu, G., Gu, J., ..., & Zhang, H. (2016). Grain filling characteristics and their relations with endogenous hormones in large-and small-grain mutants of rice. *Plos One*, 11(10), e0165321. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165321>.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2020.04.018>.