Sari Agriculture Sciences and Natural Resources University

Journal of Crop Breeding Vol. 17, Issue 2, 2025 p: 170-182 OPEN ACCESS

Research Paper

The Factors Influencing the Yield of Sunflower Hybrids in Second Cropping System from a Molecular Physiology Perspective

Masood Soltani Najafabadi[1]

1- Assistant Professor, Department of Genetic and National Plant Gene-Bank, Seed and Plant Improvement Institute, Agricultural Research, Education, and Extention Organization (AREEO), Karaj, Iran, (Corresponding author: m.soltanin@areeo.ac.ir)

Received: 12 September, 2024 Revised: 20 October, 2024 Accepted: 25 January, 2025

Extended Abstract

Background: Sunflower is a cash crop with widespread cultivation worldwide due to its high adaptability to various climatic conditions. The cultivation of sunflower has accelerated due to the production and introduction of hybrid varieties that exhibit the phenomenon of heterosis. In Iran, the sunflower cultivation system has recently focused on second cropping, which requires tolerance to low temperatures during seed filling stage. The formation of yield in crop plants results from the interaction between two components: carbon-producing organs, source, and storage organs, sink. Identifying these components and regulating their relationships aids breeders in the direction of plant variety improvement. Although studies have been conducted on the relationships between source and sink and their interactions in sunflowers worldwide and in Iran, there is no report on the involvement of molecular components determining hybrid performance. Additionally, no study has been conducted on the physiological changes of hybrids during the hybrid breeding of sunflowers in Iran. This research aimed to identify strategies used in sunflower hybrids for yield formation under second cropping conditions, that is exposure to ambient temperature of 15°C, and to investigate the physiological molecular changes associated with yield formation in hybrids that have been bred and introduced over a 30-year period in Iran.

Methods: The research was conducted over two experiments (in different years and locations) on three hybrids: Azargol, Farrokh, and Ghasem under second cropping conditions. The cultivation conditions were set so that the seed filling period would be exposed to temperatures of 15° C. At the onset of pollination, leaf number, leaf area, dry leaf weight, dry weight of receptacle base, and five uppermost stem nodes were measured; at physiological maturity, capitulum dry weight, capitulum diameter, dry weight of five uppermost stem nodes, 1000 seed weight, number of achene (filled and unfilled) per capitulum, and yield per plant were measured and counted. Eight days after pollination began, invertase enzyme expression levels in the receptacle base tissue were measured using Real-Time PCR technology. Data analysis was performed through combined analysis and mean comparison after ensuring normality.

Results: The results from combined analysis indicated no significant interaction effects between experiments and hybrids for all traits studied. Regarding source-related traits, the Ghasem hybrid was significantly higher than the other two hybrids, while Azargol hybrid had significantly lower dry leaf weight. Thus, in terms of source strength, Azargol hybrid had the lowest value among the three hybrids. The dry weight of receptacle base and upper stem nodes in Azargol hybrid were equivalent to Farokh hybrid and significantly higher than Ghasem hybrid. Additionally, there was no significant difference in the number of achenes per head between Azargol and Farokh hybrids. However, 1000 seed weight and seed yield for Azargol hybrid were significantly higher than for Farokh hybrid. The amount of non-structural carbohydrates stored in the receptacle base and five uppermost stem nodes in Azargol hybrid was significantly higher than in the other two hybrids, while the contribution of remobilization from receptacle base and the five uppermost stem nodes to seeds as well as current photosynthesis contribution to yield formation was statistically equal among all three hybrids. *Invertase* gene expression levels eight days after pollination began were significantly higher in Azargol hybrid compared to the other two hybrids.

Copyright ©2025 Soltani Najafabadi. Published by Sari Agricultural Sciences and Natural Resources University.
This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 Unported License which allows users to read, copy, distribute and make derivative works for non-commercial purposes from the material, as long as the author of the original work is cited properly.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]

[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]

Despite having higher source strength in Ghasem hybrid, the dry weight of the receptacle base and the five uppermost stem nodes were lower than those of the other two hybrids, likely due to some resistance in translocating assimilates from leaves to sink. The equal number of akene and dry matter weights in receptacle base and the five uppermost stem nodes at pollination onset for Azargol and Farokh hybrids alongside a higher 1000 seed weight in Azargol hybrid likely resulted from greater invertase enzyme activity in its receptacle base tissue. This enzyme facilitates sustained phloem sap flow toward the capitulum as a temporary sink, ultimately leading to increased 1000 seed weight. One function of this enzyme is to protect tissues against low temperatures; therefore, special attention to high levels of this enzyme's expression in capitulum tissue could enhance breeding programs in second cropping system of sunflowers. On the other hand, examining physiological components affecting yield formation in hybrids introduced over a 30-year period indicates a focus on early maturity that has led to reduced yields. If performance formation relationships are considered from both physiological and molecular point of view as a roadmap for sunflower breeding, it will be possible to create early-maturing hybrids while maintaining yield.

Conclusion: Focusing on molecular physiology aspects of biological processes leads to a shift in breeders' perspectives and increases the efficiency of breeding programs. Considering the activity of enzymes involved in starch and sugar metabolism, such as invertases, can increase yield despite low source strength while enabling tolerance to low temperatures during seed filling.

Keywords: Invertase enzyme, low-temperature tolerance, second cropping system, source-sink relationships, sunflower

How to Cite This Article: Soltani Najafabadi, M. (2025). The Factors Influencing the Yield of Sunflower Hybrids in Second Cropping System from a Molecular Physiology Perspective. *J Crop Breed,* 17(2), 170-182. DOI: 10.61882/jcb.2024.1589

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]

[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]

مقاله پژوهشی

عوامل موثر در شکل‌گیری عملکرد هیبریدهای آفتابگردان در کشت دوم از دیدگاه فیزیولوژی مولکولی

مسعود سلطانی نجف آبادی [۱]

۱- استادیار سازمان تحقیقات، اموزش و ترویج کشاورزی ،کرج، موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، بانک ژن گیاهی ملی ایران، کرج، ایران، (نویسنده مسوول: m.soltanin@areeo.ac.ir)

تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۰۶/۲۲ تاریخ ویرایش: ۱۴۰۳/۰۷/۲۹ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۱۱/۰۶
صفحه: ۱۷۰ تا ۱۸۲

چکیده مبسوط:

مقدمه و هدف: آفتابگردان یکی از گیاهان اقتصادی با ارزش بوده که به‌واسطه سازگاری بالا با انواع شرایط آب و هوایی، کشت گسترده‌ای در جهان دارد. کشت آفتابگردان به‌دلیل تولید و معرفی ارقام هیبرید که پدیده هتروزیس را بروز می‌دهند، توسعه یافته است. در ایران اخیرا تمرکز کشت آفتابگردان به کشت دوم متمایل شده است که مستلزم تحمل دماهای پایین در زمان پر شدن دانه می‌باشد. شکل‌گیری عملکرد گیاهان زراعی نتیجه بر همکنش اجزای تولید کننده هیدروکربن‌ها یعنی منبع، با اجزای ذخیره کننده آنها یعنی مخزن است. شناسایی این اجزاء و تنظیم روابط بین آنها به‌نژادگران را در انتخاب شیوه‌های اصلاح ارقام زراعی کمک می‌کند. هرچند مطالعاتی در زمینه روابط بین منبع و مخزن و برهمکنش آنها در آفتابگردان در جهان و ایران انجام شده است، در خصوص مشارکت مؤلفه‌های مولکولی تعیین کننده عملکرد هیبریدها مطالعات کمی انجام شده است. همچنین مطالعه‌ای بر روی روند تغییرات فیزیولوژیکی هیبریدها در دوره اصلاح و معرفی هیبرید آفتابگردان در ایران انجام نشده است. این تحقیق به‌منظور شناسایی راهکارهای مورد استفاده در هیبریدهای آفتابگردان برای تشکیل عملکرد در شرایط کشت دوم، در مواجهه با دماهای ۱۵ درجه سانتی‌گراد، و همچنین بررسی تغییرات فیزیولوژی مولکولی تشکیل عملکرد در هیبریدهایی که در یک دوره ۳۰ ساله در ایران اصلاح و معرفی شده‌اند انجام گرفت.

مواد و روش‌ها: تحقیق در دو آزمایش با سال و مکان متفاوت (مجموعاً دو محیط) بر روی سه هیبرید آذرگل، فرخ و قاسم در شرایط کشت دوم انجام شد. شرایط کشت به‌گونه‌ای فراهم شد که زمان پرشدن دانه‌ها با دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد مواجه شوند. در زمان شروع گرده‌افشانی، تعداد برگ، سطح برگ و وزن خشک برگ، وزن خشک طبق و پنج گره بالایی ساقه، و در زمان رسیدگی فیزیولوژیکی، وزن خشک طبق، قطر طبق، وزن خشک پنج گره بالایی ساقه، وزن هزار دانه، تعداد فندقه (پر و پوک) روی طبق و عملکرد تک بوته اندازه‌گیری و شمارش شد. هشت روز بعد از شروع گرده افشانی، سطح بیان ژن *اینورتاز* در بافت کف طبق به‌کمک تکنیک Real-Time PCR اندازه‌گیری شد. تجزیه مرکب و مقایسه میانگین داده‌ها پس از اطمینان از نرمال بودن آنها انجام شد.

یافته‌ها: نتایج تجزیه مرکب داده‌ها حاکی از معنی‌دار نبودن اثرات متقابل بین محیط و هیبرید برای تمامی صفات مورد بررسی بود. از نظر صفات مرتبط با قدرت منبع، هیبرید قاسم با اختلاف معنی‌دار از دو هیبرید دیگر برتر بود و هیبرید آذرگل به‌طور معنی‌داری کمترین وزن خشک برگ را داشت. بنابراین از نظر قدرت منبع هیبرید آذر گل کمترین مقدار را در بین سه هیبرید دیگر داشت. وزن خشک طبق و گره‌های بالایی ساقه در هیبرید آذرگل برابر با هیبرید فرخ و به‌طور معنی‌داری بیشتر از هیبرید قاسم بود. همچنین تعداد فندقه در طبق هیبرید آذرگل و فرخ بایکدیگر تفاوت معنی‌داری نداشت. با این وجود، وزن هزار دانه و عملکرد دانه هیبرید آذرگل به‌طور معنی‌داری بیشتر از هیبرید فرخ بود. مقدار کربوهیدرات‌های غیرساختمانی ذخیره شده در کف طبق و بخش‌های بالایی ساقه در هیبرید آذرگل به‌طور معنی‌داری بیشتر از دو هیبرید دیگر بود در حالی‌که سهم انتقال مجدد از کف طبق و بخش‌های بالایی ساقه به دانه‌ها و نیز سهم فتوسنتز جاری در تشکیل عملکرد بین هر سه هیبرید از نظر آماری برابر بود. سطح بیان ژن *اینورتاز* هشت روز پس از آغاز گرده افشانی در هیبرید آذرگل به‌طور معنی‌داری بیشتر از دو هیبرید دیگر بود. با وجود قدرت بالاتر منبع در هیبرید قاسم، وزن خشک طبق و بخش‌های بالایی ساقه در این هیبرید کمتر از دو هیبرید دیگر بود که احتمالا ناشی از نوعی مقاومت در انتقال مواد اسیمیلاتی ساخته شده از برگ به اندام‌های مخزن است. برابر بودن تعداد فندقه و وزن مواد خشک طبق و بخش‌های بالایی ساقه در شروع گرده افشانی در هیبرید آذر گل و فرخ و در عین حال وزن هزار دانه بیشتر در هیبرید آذرگل احتمالا از بیان بیشتر ژن *اینورتاز* در کف طبق هیبرید آذر گل ناشی شده است. این آنزیم باعث تداوم برقراری جریان شیره پرورده به سوی کف طبق به عنوان مخزن موقت شده که در نهایت منجر به افزایش وزن هزار دانه می‌شود. یکی از وظایف این آنزیم محافظت بافت در مواجهه با دماهای پایین است، بنابراین در برنامه اصلاح آفتابگردان برای کشت دوم، توجه ویژه به سطوح بالای بیان این ژن در کف طبق می‌تواند باعث بهبود برنامه‌های اصلاحی آفتابگردان شود. از سوی دیگر بررسی مؤلفه‌های فیزیولوژیکی مؤثر در تشکیل عملکرد در هیبریدهای معرفی شده در یک دوره سی ساله تمرکز بر زودرسی بوده که موجب کاهش عملکرد شده است. چنانچه روابط شکل‌گیری عملکرد از دو جنبه فیزیولوژیکی و مولکولی به‌عنوان نقشه راه اصلاح آفتابگردان موردتوجه قرار گیرد، امکان ایجاد هیبریدهای زودرس با حفظ عملکرد وجود خواهد داشت.

نتیجه‌گیری کلی: تمرکز بر جنبه‌های فیزیولوژی و مولکولی فرآیندهای زیستی باعث تغییر نگرش به‌نژادگران و افزایش کارآیی برنامه‌های اصلاحی می‌شود. در نظر گرفتن فعالیت آنزیم‌های دخیل در متابولیسم نشاسته و قندها، نظیر اینورتازها، باعث افزایش عملکرد با وجود قدرت کم منبع شده و امکان تحمل دماهای پایین در زمان پر شدن دانه را فراهم می‌نماید.

واژه‌های کلیدی: آفتابگردان، آنزیم اینورتاز، تحمل دماهای پایین، روابط منبع و مخزن، کشت دوم

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]

[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]

مقدمه

آفتابگردان یکی از گیاهان روغنی مهم در جهان است. محتوی روغن دانه آفتابگردان بین ۴۵ تا ۵۵ درصد متغیر بوده و دارای کیفیت خوبی به لحاظ خوراکی می‌باشد (Carter, 1978). به‌دلیل قابلیت سازگاری وسیع این گیاه با انواع شرایط اقلیمی و محیطی، کشت و تولید آن در بسیاری از نقاط جهان رواج و گسترش دارد (Carter, 1978; Vear, 2016). در ایران کشت آفتابگردان دارای سابقه حدود ۱۵۰ ساله است و به دو صورت کشت اول و کشت دوم اجرا می‌شود. کشت دوم آفتابگردان پس از برداشت محصولات دیگر (مانند گندم یا جو) می‌تواند منجر به افزایش درآمد کشاورزان شود. این روش به‌ویژه در مناطقی که فصل رشد طولانی‌تری دارند، اقتصادی‌تر است. لازمه موفقیت‌آمیز بودن کشت دوم آفتابگردان، استفاده از ارقام متحمل به دماهای پایین در زمان پر شدن دانه است.

اصلاح آفتابگردان عمدتاً مبتنی بر تولید ارقام هیبرید است که ضمن داشتن عملکردهای بالا، دارای یکنواختی و سهولت عملیات داشت و برداشت هستند (Dimitrijevic & Horn, 2018). روند اصلاح ارقام هیبرید آفتابگردان در دنیا بر افزایش شاخص برداشت استوار بوده است (Canavar *et al.,* 2010; Keipp *et al*., 2019). به‌عبارت بهتر، تخصیص بیشتر بیوماس تولیدی به تولید دانه. هرچند موفقیت‌های بزرگی در این خصوص حاصل شده است، پیشرفت بیشتر در این مسیر نیازمند شناخت روابط حاکم بر شکل‌گیری عملکرد این گیاه می‌باشد.

شکل‌گیری عملکرد در گیاهان زراعی مستلزم هماهنگی و تنظیم روابط بین بخش فوتوسنتز کننده (منبع) و بخش ذخیره کننده مواد اسیمیلاتی (مخزن) است (Smith *et al*., 2018; Zhang & Flottmann, 2018). مطالعات متعددی در خصوص رابطه بین منبع و مخزن در آفتابگردان انجام گرفته است. برخی مطالعات بر اهمیت تقویت منبع (Alkio *et al*., 2003; Hassanzadehdelouei *et al*., 2023) و گروهی دیگر بر نقش کلیدی مخزن (Yarnia &Rahmati, 2006) و تعدادی نیز بر اثر متقابل مخزن و منبع (Pincovici *et al*., 2018) در شکل‌گیری عملکرد در شرایط نرمال تأکید داشته‌اند.

آفتابگردان به‌لحاظ ظرفیت و میزان بالای فوتوسنتزی (English *et al*., 1979) مانند گیاهان C4 رفتار می‌نماید (Evans, 1996; Rawson & Constable, 1980). اما محدودیت‌های فیزیولوژیکی مانند شاخص برداشت پایین (English *et al*., 1979) و مدیریت ناکافی تخصیص مواد اسیمیلاتی به دانه‌ها (English *et al*., 1979) سبب شده که توجه محققین به بهبود عملکرد این گیاه معطوف شود.

برای شناسایی ساز و کار برتری هیبریدها نسبت به والدین (Alone *et al*., 2003) دانستن نقاط گلوگاهی تشکیل عملکرد از ضروریات است. اجزای مهم تأثیرگذار بر شکل‌گیری عملکرد که در مطالعات متعدد به آنها پرداخته شده است عبارتند از: قدرت منبع (Sadras *et a*l., 1993)، قدرت مخزن (Saadatmand *et al*., 2024)، مقاومت در برابر انتقال مواد اسیمیلاتی از برگ‌ها به مخزن، فراهمی مواد اسیمیلاتی در زمان شکل‌گیری گلچه‌ها و اندازه مخزن (Saadatmand *et al*., 2024). مطالعات انجام شده روی فیزیولوژی عملکرد آفتابگردان اغلب بر سنجش قدرت منبع و مخزن به روش‌های فیزیولوژیک مانند اعمال مداخلات در حجم مخزن، مانند حذف دانه‌ها از روی طبق(Yarnia & Rahmati, 2006) و یا تغییر قدرت منبع مانند حذف برگ‌ها (Asl *et al*., 2013) بوده است. سعادتمند و همکاران (Saadatmand *et al*., 2024) به بررسی رابطه بین قدرت منبع و مخزن در تعدادی لاین اینبرد آفتابگردان پرداختند و به نقش مهم تداوم جریان مواد اسیمیلاتی به طبق، به‌عنوان مخزن موقت، اشاره نمودند (Saadatmand *et al*., 2024). همچنین نقش آنزیم اینورتاز در برقراری جریان اسیمیلاتی تعیین کننده معرفی شد. اینورتازها آنزیم‌هایی هستند که به‌طور برگشت ناپذیری هیدرولیز سوکروز به گلوکز و فروکتوز را کاتالیز می‌نمایند (Draffehn *et al*., 2010). این گروه آنزیم‌ها نقش مهمی در تخصیص کربن بین بافت منبع و مخزن ایفا می‌نمایند و همچنین در نمو گیاه و پاسخ به تنش‌های زیستی (Bonfig *et al*., 2010) و غیرزیستی (Abbas *et al*., 2022) نقش دارند. هرچند گزارشاتی چند در خصوص نقش اینورتازها در تخصیص کربن بین اندام‌ها در گیاهان منتشر شده است (Abbas *et al*., 2022; Bi *et al*., 2018; Saadatmand *et al*., 2024; Yan *et al*., 2019)، هنوز گزارشی در خصوص روابط فیزیولوژی مولکولی دخیل در شکل‌گیری عملکرد هیبریدهای آفتابگردان در دسترس نیست. بنابراین یکی از اهداف این مطالعه، بررسی نقش آنزیم اینورتاز کف طبق آفتابگردان در چند هیبرید آفتابگردان در شکل‌گیری عملکرد فندقه است.

تحقیقات انجام شده در آرژانتین بر روی هیبریدهای معرفی شده در طی یک دوره ۶۰ ساله نشان داد که جهت برنامه‌های اصلاحی در راستای افزایش تخصیص مواد اسیمیلاتی به‌طرف دانه‌ها (Pereira *et al*., 2000) بوده است. با این اطلاعات، تداوم برنامه‌های اصلاحی برای افزایش عملکرد در این کشور بر تولید بیوماس بیشتر متمرکز گردید (Smith *et al*., 2018). با وجودی‌که در ایران اصلاح و معرفی ارقام هیبرید در آفتابگردان دارای یک سابقه حدود ۳۰ ساله است، هنوز مطالعه‌ای در خصوص روند فیزیولوژیکی اصلاح آفتابگردان در طی این زمان در ایران انجام نشده است. بنابراین هدف دوم این مطالعه، بررسی تغییرات روابط فیزیولوژی بین اجزای تشکیل دهنده عملکرد در هیبریدهای آفتابگردان در یک دوره ۳۰ ساله است.

مواجه شدن مراحل رشد رویشی با دماهای بالا (بین ۳۰ تا ۳۴ درجه سانتی‌گراد) در آفتابگردان برای رشد و تولید بیوماس بالا و فراهمی مواد اسیمیلاتی برای انتقال به دانه‌های در حال نمو ضروری است (English *et al*., 1979). با این‌حال، در کشت دوم، زمانی که دوره پر شدن دانه با دماهای پایین مواجه می‌شود، وجود ساز و کار تحمل گیاه به لحاظ تقویت انتقال مواد اسیمیلاتی به دانه‌ها، شکل‌گیری عملکرد دانه را تضمین می‌نماید. در این راستا، بررسی ساز و کار فیزیولوژی مولکولی ارقام مختلف آفتابگردان با پاسخ متفاوت عملکردی در دماهای پایین به منظور تقویت این ساز و کارها در تولید ارقام هیبرید جدید واجد این نوع تحمل هدف سوم این مطالعه می‌باشد.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]

[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]

مواد و روش‌ها

آزمایش در دو سال ۱۳۹۳و ۱۳۹۶ (در مجموع دو محیط) به‌ترتیب در مزرعه تحقیقاتی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، کرج (SPII) و دانشکده کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس (TMU) با شرایط اقلیمی مندرج در جدول ۱ اجرا شد.

مواد ژنتیکی شامل سه هیبرید سینگل کراس آفتابگردان با اسامی آذرگل، قاسم و فرخ بودند که از بخش تحقیقات دانه‌های روغنی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر تهیه شد.

کشت

آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با سه تکرار در هر محیط انجام شد. هر کرت شامل چهار ردیف سه متری و تیمارها شامل سه هیبرید سینگل کراس آفتابگردان بودند.

به‌منظور مواجه شدن زمان پر شدن دانه با دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد، در هر محیط، مطابق (Najafabadi *et al*., 2023) و بر اساس آمار بیست ساله هواشناسی، کشت در سه نوبت انجام گرفت تا ژنوتیپ‌های با تاریخ رسیدگی فیزیولوژیک مختلف، دمای حدود ۱۵ درجه سانتی‌گراد را در زمان پر شدن دانه تجربه نمایند. در طی فصل رشد، عملیات داشت مطابق دستورالعمل‌های فنی، کوددهی مطابق آزمایش تجزیه خاک و مبارزه با علف‌های هرز به روش دستی انجام شد. پس از اتمام گرده افشانی در هر طبق، کل طبق به‌منظور جلوگیری از خسارت پرندگان با کاغذ روزنامه پوشانده شد.

اندازه‌گیری صفات و نمونه‌گیری

در هر کرت، تعداد ده بوته در حال رقابت از دو خط میانی کرت و پس از حذف نیم متر حاشیه از دو انتها، انتخاب و برای اندازه‌گیری صفات مورد استفاده قرار گرفتند. سنجش تعداد برگ، وزن خشک برگ و سطح برگ در زمان شروع گلدهی انجام شد.

جدول ۱- مشخصات خاک، مختصات جغرافیایی و پارامترهای اقلیمی دو محل انجام آزمایش

Table 1. Soil, geographic, and climatologic parameters for the two experiments

محل آنجام آزمایش	ویژگی‌های خاک Soil attributes		طول جغرافیایی Longitude	عرض جغرافیایی Latitude	ارتفاع از سطح دریا Height from sea level	بارندگی سالیانه Annual precipitation	دما Temperature			
	بافت خاک Soil texture	اسیدیته pH					تیر June	مرداد July	شهریور Aug.	مهر Sep.
SPII*	Sandy Clay Loam	8	51° 6' East	35° 49' North	1313	243	26.2	34	30.4	23.5
TMU**	Clay Loam	7.4	51° 10' East	35° 44' North	1353	247.3	23.4	28.2	22.9	18.1

*SPII: Seed and Plant Improvement Institute, ** TMU: Tarbiat Modares University

برگ‌های هر بوته پس از جدا شدن، مورد شمارش قرار گرفته و سپس سطح هر برگ توسط دستگاه سنجش سطح برگ (Licor 3100, USA) اندازه‌گیری شد. مجموع سطح برگ‌های هر بوته به‌عنوان سطح برگ بوته در نظر گرفته شد. وزن خشک اندام‌ها (برگ، فندقه، طبق و ساقه) پس از خشک شدن در آون در دمای ۷۰ درجه سانتی‌گراد به کمک ترازوی دیجیتال با دقت ۰/۰۱ گرم اندازه‌گیری شد. در زمان رسیدگی فیزیولوژیک، که مصادف با زرد شدن پشت طبق‌ها است، وزن فندقه‌ها (پوک و پر) هر طبق اندازه‌گیری و به‌عنوان عملکرد تک بوته تعیین شد. وزن خشک طبق در شروع گرده‌افشانی و در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک اندازه‌گیری شد. قطر عرضی طبق در مرحله رسیدگی فیزیولوژیک به‌کمک خط‌کش اندازه‌گیری شد. از فرمول مساحت دایره برای محاسبه مساحت طبق استفاده شد. میانگین مساحت اشغال شده توسط هر فندقه از تقسیم مساحت طبق به تعداد فندقه‌های روی آن (پوک و پر) محاسبه گردید. برای همه صفات ذکر شده، میانگین صفات اندازه‌گیری شده روی ده بوته به‌عنوان ارزش صفت برای کرت در نظر گرفته شد. هشت روز بعد از شروع گرده‌افشانی، قطعات با وزن تقریبی دو گرم از کف طبق و همچنین پنج گره انتهایی ساقه جدا شده و بلافاصله توسط نیتروژن مایع فریز شدند.

کربوهیدرات‌های غیرساختمانی (NSC) کف طبق و پنج گره بالایی ساقه از طریق فرمول زیر محاسبه شد.

$$NSC = (Ws1+Wc1) - (Ws2 + Ws2)$$

که W نشان‌دهنده وزن خشک، s و c به‌ترتیب نشان دهنده ساقه و کف طبق و ۱ و ۲ به‌ترتیب گویای وزن در زمان هشت روز بعد از شروع گرده‌افشانی و زمان رسیدگی فیزیولوژیک است. همچنین این مقدار به‌عنوان مقدار انتقال مجدد مواد اسیمیلاتی (Remobilization) در نظر گرفته می‌شود. مقدار فوتوسنتز جاری (CP) از فرمول زیر محاسبه شد:

$$CP = Y-NSC$$

که Y مبین عملکرد فندقه است.

سهم فتوسنتز جاری (CP%) و انتقال مجدد (Remob%) در عملکرد فندقه به شرح زیر محاسبه شد:

$$CP\% = \frac{Y - CP}{Y}$$

$$Remob\% = \frac{Y - NSC}{Y}$$

تغییرات محتوی نشاسته برگ و تجزیه تحلیل سطح بیان ژن

محتوی کربوهیدرات نامحلول در نمونه‌های فریز شده کف طبق و گره‌های ساقه به‌روش Sheligl (1986) اندازه‌گیری شد.

تغییرات سطح بیان ژن *اینورتاز* (با شماره دسترسی XM_035988205.1) در بافت کف طبق مطابق روش ذکر شده در سعادتمند و همکاران (Saadatman *et al.,* 2024) اندازه‌گیری شد. به این منظور از آغازگرهای طراحی شده برای این ژن (Saadatmand *et al.*, 2024) و ژن کنترل داخلی *اکتین* (به شماره دسترسی DY915068, Ochogavía *et al*., 2017) به‌کمک تکنیک Real-Time PCR استفاده شد (جدول ۲). بیان این ژن در نمونه‌های بافتی هشت روز بعد از شروع گرده‌افشانی (Saadatmand *et al*., 2024) سنجیده شد و نتایج برای هر ژنوتیپ به‌صورت $40-\Delta C_t$ برای شش سنجش

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]

[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]

(دو محیط و هر محیط سه تکرار) به‌صورت میانگین ± انحراف استاندارد ارایه گردید. برای این سنجش، نمونه‌های گرفته شده از بوته‌های هر کرت با یکدیگر مخلوط شدند. سطح بیان نرمال شده *اینورتاز* بر اساس ژن کنترل داخلی *اکتین* به‌صورت $40-\Delta C_t$ نشان داده می‌شود که Ct تعداد چرخه‌ای است که سیگنال ساطع شده از معرف سایبرگرین در یک واکنش PCR در مرحله نمایی تکثیر به یک حد آستانه از پیش تعیین شده برسد و ΔC_t حاصل تفاضل Ct ژن *اینورتاز* از Ct ژن کنترل داخلی است.

جدول ۲- نام و توالی آغازگرهای مورد استفاده در این تحقیق
Table 2. Name and sequences for the primers used in this investigation

Gene Name نام ژن	Primer Name نام آغازگر	Primer Sequences (5'----3') توالی آغازگر
Invertase	INV F	CCAAAAACATATCGGACCC
	INV R	CCATAATCATACTGTAACC
Actin	ACTIN F	CAGGCCGTGCTTTCCCTCTA
	ACTIN R	GGTCACGACCAGCGAGATCA

تجزیه و تحلیل داده‌ها

تجزیه واریانس مرکب داده‌ها بر روی دو محیط و مقایسه میانگین داده‌ها با استفاده از آزمون چنددامنه‌ای دانکن با استفاده از نرم‌افزار R نسخه ۴. ۳. ۱ انجام گرفت. قبل از تجزیه واریانس، نرمال بودن داده‌ها با استفاده از آزمون گولموگرف اسمیرف به‌کمک نرم‌افزار SPSS نسخه ۲۷ بررسی شد داده‌های مربوط به صفت وزن خشک کف طبق در زمان گرده‌افشانی نرمال نبودند که پس از حذف داده‌های پرت، با تبدیل داده‌های مناسب (تبدیل زاویه‌ای)، داده‌ها نرمال شدند.

نتایج و بحث

نتایج تجزیه واریانس مرکب روی ویژگی‌های برگ سه هیبرید آفتابگردان، وزن خشک طبق در شروع گرده افشانی، عملکرد تک بوته، وزن هزار دانه و مقدار هیدروکربن‌های غیرساختمانی حاکی از عدم وجود اثر متقابل بین محیط و هیبرید روی این صفات بود (جدول ۳). بنابراین، امکان انجام مقایسات میانگین برای این صفات بر روی دو آزمایش برای هر هیبرید وجود داشت.

مطابق جدول ۳، اختلاف معنی‌داری بین هیبریدها از نظر وزن هزار دانه، تعداد فندقه در طبق و قطر طبق وجود نداشت. با این‌حال با توجه به حساسیت آزمون چند دامنه‌ای دانکن در استخراج اثرات همپوشان بین تیمارها، تجزیه مقایسه میانگین کلیه صفات مورد بررسی انجام گرفت.

جدول ۳- تجزیه واریانس مرکب صفات مختلف سه هیبرید آفتابگردان در دو محیط
Table 3. Combined analysis of variance for three sunflower hybrids over two environments

SOV	DF	Leaf No	Leaf Area	Leaf Weight	RBWA	SWA	CD	Achene No	1000SW	Area Cap.	Yield	NSC	Rem Cont.	Cur Phot. Count.
Env.	1	2.01*	0.09ns	5.7ns	5.2ns	0.1ns	3.4ns	25540ns	32.8*	0.2*	0.6ns	0.7ns	0.2ns	1.2ns
Env	4	0.02	0.35	0.3	0.5	0.006	1.94	23056	34.6	0.5	1.05	0.67	1.9	0.9
Hybrid	2	5.8**	0.2**	11.7*	1.8ns	31.4**	2.7ns	81056*	37.7*	1.15**	79**	23*	7.89ns	1.2ns
Hybrid × Env.	2	0.9ns	0.01ns	0.3ns	3.1ns	0.8ns	1.9ns	9503ns	3.47ns	0.01ns	0.8ns	0.9ns	3.8ns	0.032ns
Error	8	0.3	0.07	1.4	2.4	0.3	0.6	11673	6.2	0.02	0.28	0.2	2.48	0.52

*, **, and *** indicate significant differences at $p < 0.05$, $p < 0.01$, and $p < 0.001$, respectively. ns: no significant effect
Env: Environment

* ، ** و *** به‌ترتیب نشان‌دهنده معنی‌داری در $p < 0.05$ ،$p < 0.01$ و $p<0.001$ هستند. ns: عدم وجود اثرات معنی‌دار

Leaf No: Total leaf number per plant, Leaf Area: Sum of leave area per plant, Leaf Weight: Sum of leaves weight per plant, RBWA: Receptacle base dry mass at anthesis, SWA: the five uppermost nodes dry mass at anthesis, CD: Capitulum diameter, Achene No: total number of filled and empty achene per capitulum, 1000SW: 1000-seed weigh, Area Cap: Average area used for each kernel, Yield: Kernel dry weight per plant, NSC: Non-structural carbohydrates, Remob Cont.: Contribution of remobilization to the kernel yield, Current photosynthesis Count.: Contribution of current photosynthesis to the kernel yield

Leaf No: تعداد برگ در بوته، Leaf Area: مجموع سطح برگ تک‌بوته، Leaf Weight: مجموع وزن برگ‌های تک‌بوته، RBWA: وزن خشک کف طبق در زمان گرده‌افشانی، SWA: وزن خشک پنج گره فوقانی ساقه در مرحله گرده‌افشانی، CD: قطر طبق، Achene No: تعداد فندقه، 1000SW: وزن هزار دانه، Area Cap: متوسط مساحت اشغال شده توسط هر فندقه روی طبق، Yield: عملکرد فندقه،NSC: کربوهیدرات‌های غیر ساختمانی، .Remob Cont: سهم مشارکت انتقال مجدد در عملکرد فندقه، Current Photo Count: سهم مشارکت فتوسنتز جاری در عملکرد فندق

صفات مرتبط با برگ

مقایسه میانگین تعداد برگ هیبریدهای مختلف حاکی از آن بود که هیبرید آذرگل دارای بیشترین تعداد برگ در بوته است و دو هیبرید فرخ و قاسم از این نظر به‌طور معنی‌داری در رتبه بعدی قرار دارند (شکل ۱- الف). بیشترین مقدار وزن خشک برگ، که معیاری از تجمع کربوهیدرات‌ها و قدرت فوتوسنتزی برگ می‌باشد، در هیبرید قاسم مشاهده شد و هیبرید آذرگل به‌طور معنی‌داری دارای کمترین وزن خشک برگ بود (شکل ۱-ب). از نظر مجموع سطح برگ در بوته، اختلاف معنی‌داری بین هیبریدها وجود داشت به‌طوری که بیشترین سطح برگ مربوط به هیبرید فرخ و کمترین آن برای هیبرید آذرگل بود (شکل ۱-ج).

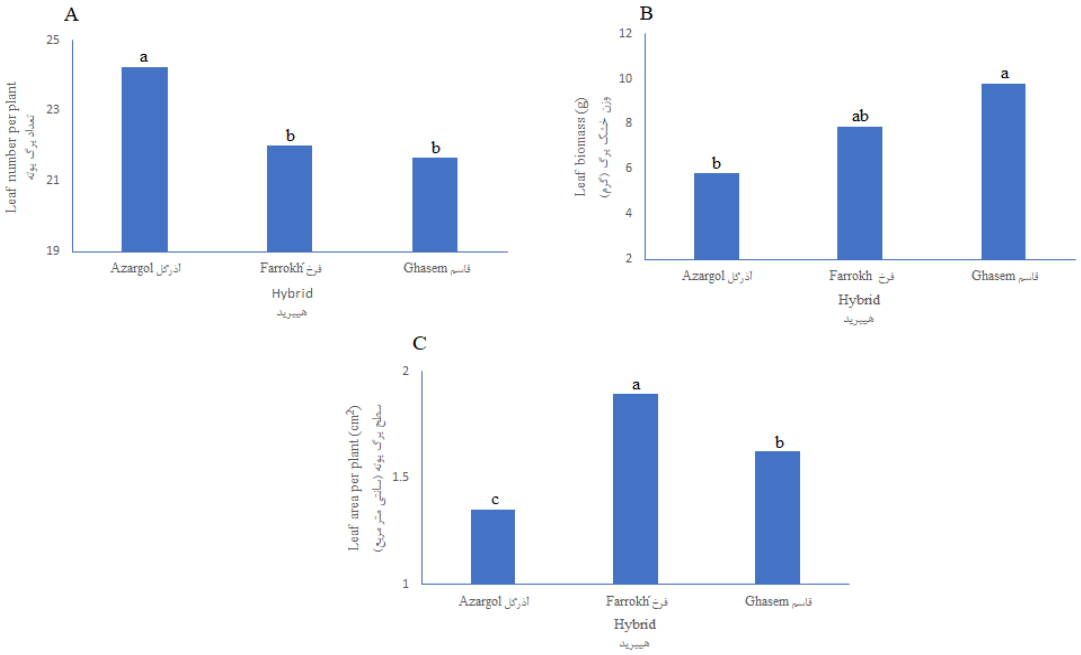
قدرت منبع توسط وزن خشک برگ و میزان فتوسنتز تعیین می‌شود (White *et al*., 2016). اینگلیش و همکاران گزارش نمودند که در آفتابگردان، برگ‌های بالایی بوته دارای میزان فتوسنتز بالایی هستند که معیاری از فعالیت منبع است (English *et al*., 1979). در مطالعه حاضر، هیبرید قاسم دارای بیشترین مقدار وزن خشک برگ بوده که می‌تواند دلالت بر قدرت بیشتر منبع در این هیبرید نسبت به دو هیبرید دیگر باشد.

فراهمی ماده خشک در زمان گرده‌افشانی

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]
[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]

اختلاف معنی‌داری بین وزن خشک طبق در شروع گرده‌افشانی بین دو هیبرید آذرگل و فرخ مشاهده نگردید، اما این دو هیبرید اختلاف معنی‌داری با هیبرید قاسم به‌لحاظ وزن خشک طبق در شروع گرده افشانی داشتند (شکل ۲-الف). بنابراین کربوهیدرات (ساختمانی و غیر ساختمانی) بیشتری در زمان شروع گرده‌افشانی در طبق هیبریدهای آذرگل و فرخ وجود داشته است. اختلاف معنی‌داری در وزن خشک پنج گره بالایی ساقه بین هیبریدهای مورد بررسی مشاهده نگردید (شکل ۲-ب). همچنین مقدار کربوهیدرات (ساختمانی و غیر ساختمانی) موجود در کف طبق در شروع گرده افشانی به مراتب بیشتر از قسمت بالایی ساقه بود. بنابراین انرژی مساوی برای هر دو هیبرید آذرگل و فرخ جهت تشکیل گلچه‌ها بر روی طبق و شکل‌گیری فندقه‌ها (مخزن) وجود داشته است.

تعداد نهایی فندقه‌ها در آفتابگردان در زمان شکل‌گیری گلچه‌های لوله‌ای تعیین می‌شود (Dosio *et al.*, 2011). ساخت و شکل‌گیری گلچه‌ها نیاز به تأمین انرژی از طریق مواد اسیمیلاتی در دسترس دارد. مقدار این مواد از طریق ماده خشک موجود در کف طبق در زمان شروع گرده‌افشانی تخمین زده می‌شود (Moola Ram & Davari, 2011). ماده خشک در دسترس برای تشکیل گلچه‌ها در هیبرید قاسم به‌طور معنی‌داری کمتر از دو هیبرید دیگر بود. با توجه به اینکه وزن خشک برگ در زمان گرده‌افشانی در این هیبرید به‌طور معنی‌داری بیشتر از دو هیبرید دیگر بود، به احتمال زیاد بارگیری مواد اسیمیلاتی از برگ و تخلیه آنها در محل طبق در این هیبرید دچار موانعی است. این مانع می‌تواند مانعی فیزیکی مانند مقاومت آوندی و یا مانعی بیوشیمیایی مانند فعالیت ناقلین سوکروز در دو طرف غشای سلولی آوندهای آبکش باشد. تشکیل گلچه‌ها بر روی طبق فرایندی است که در زمان قبل از گرده افشانی انجام می‌گیرد و نیازمند وجود ماده خشک کافی و انرژی است (Dosio *et al.*, 2011). ناکافی بودن مواد اسیمیلاتی در هیبرید قاسم در شروع گرده افشانی و تداوم آن در مراحل پر شدن دانه می‌تواند باعث کاهش تعداد فندقه و نیز وزن هزار دانه در این هیبرید شود.

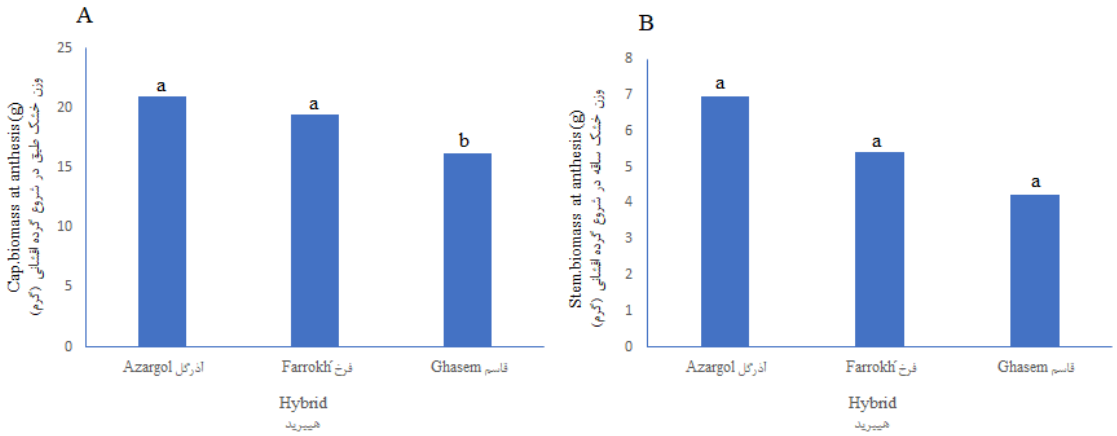


شکل ۱- مشخصات مربوط به برگ سه هیبرید آفتابگردان در شروع گرده افشانی. الف- تعداد برگ بوته، ب- وزن خشک برگ و ج- مجموع سطح برگ بوته. در هر پانل، میانگین‌هایی که واجد حروف مشترکی می‌باشند، فاقد تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

Figure 1. Leaf attributes of three sunflower hybrid at the beginning of anthesis. A- leaf number per plant, B-leaf biomass, and C- leaf area per plant. In each panel, means having common letters are not significantly different at $p< 0.05$.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]

[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]



شکل ۲- وزن خشک در زمان شروع گرده‌افشانی در سه رقم هیبرید آفتابگردان. الف- در کف طبق و ب- ساقه. برای هر صفت، میانگین‌هایی که واجد حروف مشترکی می‌باشند، فاقد تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

Figure 2. Biomass at the beginning of anthesis in three sunflower hybrids in A- the Capitulume base and B-the stem. For each trait, means having common letters are not significantly different at $p< 0.05$.

صفات مرتبط با مخزن

اختلاف معنی‌داری در قطر طبق بین سه هیبرید مشاهده گردید. در این خصوص قطر طبق هیبرید آذرگل و فرخ از نظر آماری مشابه بود. قطر طبق هیبرید قاسم به‌طور معنی‌داری کمتر از هیبرید آذرگل بود (شکل ۳-الف). اهمیت قطر طبق به‌لحاظ موقعیت طبق به‌عنوان جایگاه تشکیل و استقرار فندقه‌ها می‌باشد. تعداد فندقه (مجموع فندقه پوک و پر) بر روی طبق هیبرید آذرگل به‌طور معنی‌داری بیشتر از این تعداد بر روی طبق هیبرید قاسم بود، اما تعداد فندقه تشکیل شده بر روی طبق‌های هیبرید آذرگل و فرخ از نظر آماری یکسان بود (شکل ۳-ب).

اختلاف معنی‌داری بین وزن هزار دانه سه هیبرید وجود داشت (شکل ۳-ج). بیشترین وزن هزار دانه مربوط به هیبرید آذرگل بود. وزن هزار دانه دو هیبرید دیگر از نظر آماری مشابه بود. اختلاف معنی‌داری بین عملکرد تک بوته سه هیبرید مورد بررسی مشاهده گردید (شکل ۳-د). این عملکرد از طریق توزین فندقه‌های غیرپوک (پر) طبق هر بوته آفتابگردان به‌دست آمد. بیشترین عملکرد تک‌بوته مربوط به هیبرید آذرگل و کمترین آن برای هیبرید قاسم مشاهده گردید. هیبرید فرخ دارای عملکردی مابین این دو هیبرید بود.

هیبریدهای آفتابگردان روغنی واجد یک طبق می‌باشند. بنابراین اجزای سازنده عملکرد تک بوته به‌صورت حاصلضرب تعداد دانه در طبق در وزن هزار دانه در نظر گرفته می‌شود. در این مطالعه وزن هزار دانه هیبرید آذرگل به‌طور معنی‌داری بیشتر از دو هیبرید دیگر بود. بنابراین، انتقال مواد اسیمیلاتی به دانه‌های در حال پر شدن این هیبرید بیشتر از دو هیبرید دیگر بوده است.

قدرت مخزن از طریق تعداد گلچه‌های روی طبق آفتابگردان تخمین زده می‌شود (Palmer & Steer, 1985). هرچه تعداد گلچه‌ها زیادتر باشد، تقاضا برای مواد اسیمیلاتی بعد از گرده‌افشانی افزایش یافته و بنابراین قدرت مخزن افزایش می‌یابد. با توجه به اینکه تعداد فندقه موجود (مجموع دانه‌های پر و خالی) در طبق هیبرید آذرگل مشابه با هیبرید فرخ و به‌طور معنی‌داری بیشتر از هیبرید قاسم بود، این‌گونه استنباط می‌شود که قدرت مخزن در دو هیبرید آذرگل و فرخ مساوی همدیگر و بزرگ‌تر از هیبرید قاسم بود. با این‌حال این سؤال باقیست که چرا وزن هزار دانه هیبرید فرخ به‌طور معنی‌داری کمتر از هیبرید آذرگل است؟

نمو و پر شدن فندقه‌ها توسط سه عامل ممکن است محدود شوند:

۱- محدودیت فضایی بر روی طبق و فشار مکانیکی وارده از سوی فندقه‌های در حال تشکیل (Hernández, 2015; Lindström *et al*., 2006; Sinsawat & Steer, 1993)، ۲- مواد اسیمیلاتی ناکافی (Alkio & Grimm, 2003; Kühbauch & Thome, 1989) و ۳- رقابت بین فندقه‌های در حال پر شدن (Behbahanzadeh *et al*., 2012; Sinsawat & Steer, 1993; Steer *et al*., 1988).

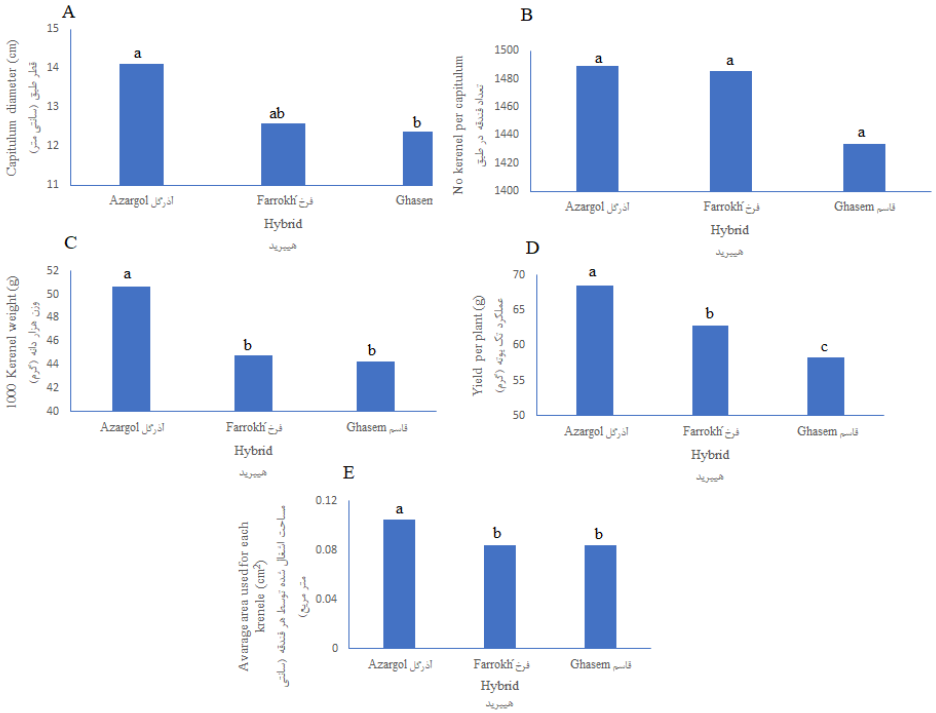
قطر طبق به‌عنوان معیاری برای فضای در دسترس و موجود برای فندقه‌ها در نظر گرفته می‌شود (Sinsawat & Steer, 1993). با این‌حال با محاسبه مساحت کف طبق از طریق فرمول مساحت دایره و تقسیم تعداد فندقه‌های هر طبق به این مساحت، فضای اشغال شده توسط هر فندقه برآورد گردید. فضای در دسترس برای هر فندقه بین دو هیبرید قاسم و فرخ با یکدیگر تفاوت معنی‌داری نداشت، هرچند هر دو این هیبرید از نظر این صفت با آذرگل تفاوت معنی‌دار داشتند. از طرفی تعداد فندقه بین دو هیبرید آذرگل و فرخ برابر بود (شکل ۳-ه). بنابراین عاملی به جز اندازه مخزن ممکن است سبب تفاوت در وزن هزار دانه شده باشد .

سهم انتقال مجدد و فتوسنتز جاری در شکل‌گیری عملکرد دانه

بر اساس نتایج تغییرات محتوی نشاسته کف طبق (داده‌ها نشان داده نشده‌اند)، هشت روز پس از شروع گرده‌افشانی در طبق همه هیبریدها، انتقال مجدد از طبق آغاز می‌گردد. بنابراین زمان شروع اندازه‌گیری‌های تغییرات ماده خشک در طبق و بخش‌های بالایی ساقه هشت روز پس از شروع گرده‌افشانی بود. تغییرات ماده خشک کف طبق و پنج گره فوقانی ساقه از زمان شروع گرده‌افشانی تا رسیدگی فیزیولوژیک در بین سه

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]
[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]

هیبرید از طریق اختلاف بین مجموع ماده خشک طبق و پنج گره فوقانی ساقه در شروع گرده‌افشانی با همین مجموع در زمان رسیدگی فیزیولوژیک محاسبه گردید (شکل ۴-الف). این مقادیر که کربوهیدرات‌های غیر ساختمانی نیز نامیده می‌شوند در حقیقت بیان کننده مقدار انتقال مجدد مواد اسیمیلاتی از کف طبق و گره‌های فوقانی ساقه به فندقه‌ها است.



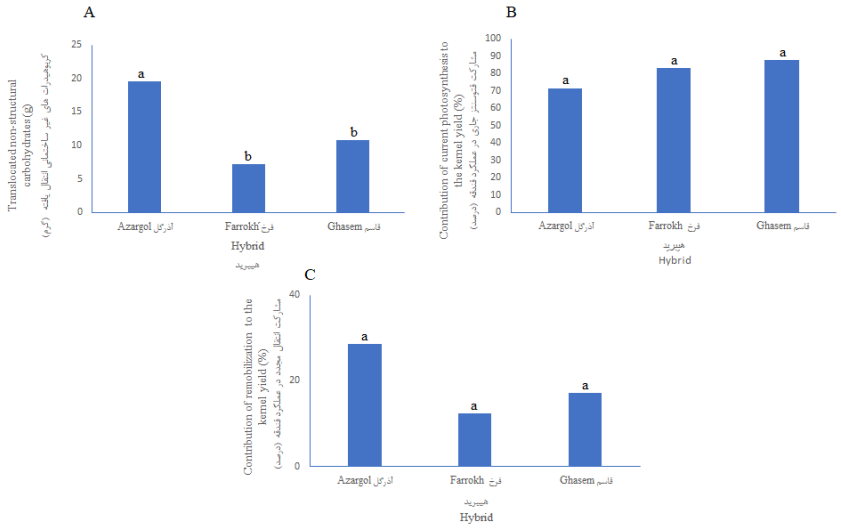
شکل ۳- صفات مرتبط با مخزن سه هیبرید سینگل کراس آفتابگردان. الف-قطر طبق، ب- تعداد فندقه در طبق، ج- وزن هزار دانه، د- عملکرد تک بوته و ه- مساحت اشغال شده توسط هر فندقه. برای هر صفت، میانگین‌هایی که واجد حروف مشترکی می باشند، فاقد تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

Figure 3. Sink related attributes of three sunflower single crosses. A- Capitulum diameter, B-Number of kernel per capitulum, C-1000 kernel weight, D- yield per plant, and E- Average area used for each. For each trait, means having common letters are not significantly different at $p< 0.05$.

مقدار انتقال مجدد (یا هیدروکربن‌های غیز ساختمانی) در هیبرید آذرگل به‌طور معنی‌داری بیشتر از دو هیبرید دیگر بود و دو هیبرید قاسم و فرخ از این حیث برابر بودند (شکل ۴-الف). تفاضل مقدار انتقال مجدد از عملکرد دانه برآوردی از مقدار مواد اسیمیلاتی منتقل شده به دانه‌ها با منشاء فوتوسنتز جاری است. درصد مشارکت فوتوسنتز جاری در شکل‌گیری عملکرد در هر سه هیبرید بیشتر از مشارکت ناشی از انتقال مجدد بود (شکل ۴-ب و ج). بین هیبریدها از نظر سهم فوتوسنتز جاری و نیز سهم انتقال مجدد اختلاف معنی‌داری مشاهده نگردید (شکل ۴-ب و ج).

برای دو هیبرید آذرگل و فرخ، مقدار ماده خشک در دسترس در شروع گرده‌افشانی و نیز درصد تأثیر مشارکت فتوسنتز جاری و انتقال مجدد از نظر آماری برابر بود، بنابراین موضوع فراهم نبودن مواد اسیمیلاتی ناکافی در خصوص این دو هیبرید منتفی می‌باشد. از سوی دیگر، وقتی فضای کافی و مواد اسیمیلاتی کافی و برابر در اختیار فندقه‌های در حال نمو قرار گیرد، عامل رقابت بین فندقه‌های در حال پر شدن چندان مطرح نمی‌باشد بنابراین، موضوع تاثیر رقابت بین فندقه‌های در حال پرشدن در خصوص دو هیبرید آذرگل و فرخ نمی‌تواند سبب تفاوت معنی‌دار وزن هزار دانه بین این دو هیبرید باشد.

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]
[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]



شکل ۴- انتقال مجدد مواد اسیمیلاتی از طبق و پنج گره فوقانی ساقه در زمان شروع گرده‌افشانی. الف- کربوهیدرات‌های غیر ساختمانی منتقل شده از کف طبق و پنج گره فوقانی ساقه به فندقه‌ها، ب- مشارکت فتوسنتز جاری و ج- مشارکت انتقال مجدد در عملکرد فندقه سه هیبرید آفتابگردان. مقدار میانگین‌هایی که واجد حروف مشترکی می باشند، فاقد تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۵ درصد هستند.

Figure 4. Remobilization of assimilates from receptacle base and the five uppermost nodes of the stem at first anthesis. A- Non-structural carbohydrates mobilized from the receptacle base and the five uppermost nodes of the stem, Contribution of B- current photosynthesis and C- remobilization to the kernel yield. For each trait, means having common letters are not significantly different at $p< 0.05$

بیان ژن *اینورتاز*

سطح بیان ژن *اینورتاز* در بافت کف طبق سه هیبرید آفتابگردان هشت روز پس از شروع گرده‌افشانی اندازه‌گیری شد. نتایج حاکی از این بود که بیان ژن *اینورتاز* در هیبرید آذرگل به‌طور معنی‌داری بیشتر از دو هیبرید دیگر بود و سطح بیان این ژن در دو هیبرید فرخ و قاسم برابر بود (شکل ۵).

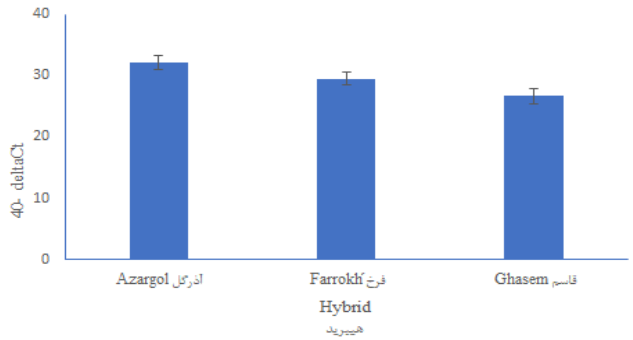
کف طبق در آفتابگردان به‌عنوان مخزن واسطه و موقت ایفای نقش می‌نماید (Hall *et al*., 1989; Pereira *et al*., 2008). بدین معنی که مواد اسیمیلاتی از آوندهای آبکش نخست در کف طبق تخلیه می‌شوند و آن‌گاه با ساز و کاری متفاوت، از کف طبق به دانه‌های در حال نمو منتقل می‌شوند. پس از تخلیه مواد اسیمیلاتی (که عمدتاً از سوکروز تشکیل شده‌اند (Farrar *et al*., 2000) در کف طبق، چنانچه سوکروز به همان شکل باقی بماند منجر به ایجاد فیدبک منفی بر روی انتقال و تخلیه مواد اسیمیلاتی شده (Farrar & Minchin, 1991) و در نتیجه شیب ورود مواد اسیمیلاتی به‌سوی کف طبق کاهش می‌یابد. برای جلوگیری از این مشکل، آنزیم‌های هیدرولیز کننده سوکروز نظیر اینورتازها با هیدرولیز سوکروز به گلوکز و فروکتوز (Sturm, 1999) از تجمع سوکروز در محل تخلیه (کف طبق) ممانعت نموده و بنابراین شیب انتقال مواد اسیمیلاتی به‌سمت کف طبق حفظ می‌شود (Roitsch & Tanner, 1996). این موضوع در بیشتر بودن بیان ژن *اینورتاز* در کف طبق هیبرید آذرگل نسبت به هیبرید فرخ و قاسم قابل مشاهده است. همچنین این موضوع در بیشتر بودن مقدار کربوهیدرات‌های غیرساختمانی قابل انتقال به طبق در هیبرید آذرگل نسبت به دو هیبرید دیگر نیز قابل مشاهده بود. مشابه بودن مقدار کربوهیدرات‌های غیر ساختمانی و نیز سطح بیان ژن *اینورتاز* بین دو هیبرید فرخ و قاسم می‌تواند تأییدی بر نقش مهم آنزیم اینورتاز در برقراری جریان شیره پرورده به کف طبق باشد. نقش آنزیم اینورتاز در تسهیل انتقال مواد اسیمیلاتی و قدرت مخزن در ذرت (Bi *et al*., 2018) گزارش شده است.

اندازه منبع در دو هیبرید فرخ و آذرگل به‌طور معنی‌داری کمتر از قاسم بود، لیکن مقدار ماده خشک در کف طبق در زمان شروع گرده‌افشانی در این دو هیبرید با هم برابر و بیشتر از هیبرید قاسم بود. فعالیت آنزیم اینورتاز در هیبرید آذرگل بیشتر از هیبرید فرخ و قاسم بود و شاید به‌همین دلیل تخلیه مواد مواد اسیمیلاتی در کف طبق به‌عنوان مخزن واسطه در هیبرید آذرگل بیشتر از دو هیبرید دیگر بوده است. این موضوع باعث فراهم بودن مواد اسیمیلاتی بیشتر برای فندقه‌های هیبرید آذرگل شده و وزن هزار دانه آن‌را به‌طور معنی‌داری افزایش داده است. با توجه به تعداد مساوی تعداد فندقه بین هیبرید آذرگل و فرخ، عملکرد دانه هیبرید آذر گل به‌طور معنی‌داری بیشتر از هیبرید فرخ شده است.

اجرای این تحقیق به‌گونه‌ای تنظیم گردید تا مرحله پر شدن دانه در سه هیبرید آفتابگردان با دمای ۱۵±۲ درجه سانتی‌گراد مواجه گردد که مشابه شرایط دمایی زمان پر شدن دانه در کشت دوم آفتابگردان در نواحی معتدل است. نتایج آزمایش حاکی از برتری هیبرید آذرگل به‌عنوان نماینده هیبریدهای نسل اول آفتابگردان در ایران در این شرایط بود. با این‌حال زمان طولانی دوره رشدی این هیبرید (حدود ۱۱۰ روز بین سبز شدن تا رسیدگی فیزیولوژیک) باعث رویگردانی از این هیبرید پر عملکرد به‌سوی ایجاد هیبریدهای زودرس شده است. بررسی‌های گوناگون حاکی از افزایش فعالیت آنزیم اینورتاز در شرایط دماهای پایین نسبت به دمای نرمال (۳۲ درجه سانتی‌گراد) است (Xu *et al*., 2017). همچنین، از سوی دیگر فعالیت آنزیم‌های دخیل در تجزیه سوکروز (مانند اینورتازها) با

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]
[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]

تحمل و سبز و فعال بودن بافت در شرایط سرما مرتبط می‌باشد (Teper-Bamnolker *et al*., 2023). با در نظر گرفتن این موضوع که علایم رسیدگی فیزیولوژیک در آفتابگردان زرد شدن پشت طبق می‌باشد، بالا بودن بیان آنزیم اینورتاز در کف طبق هیبرید آذرگل ممکن است باعث تاخیر در بروز علایم زردی پشت طبق و رسیدگی فیزیولوژیک باشد. با توجه به نقش مهم آنزیم اینورتاز در برقراری جریان مواد اسیمیلاتی به مخزن، به نظر می‌رسد چنانچه اصلاح و انتخاب در جهت فعالیت و بیان متوسط (حدواسط هیبرید آذرگل با قاسم) آنزیم اینورتاز در مخزن موقت (کف طبق) باشد، ایجاد هیبریدهای با عملکرد بالا و مناسب در شرایط کشت دوم موفقیت‌آمیز باشد.



شکل ۵- سطح بیان ژن *اینورتاز* (40-deltaC$_t$) در کف طبق سه هیبرید آفتابگردان هشت روز بعد از شروع گرده‌افشانی. بیان این ژن بر اساس ژن کنترل داخلی *اکتین* نرمال گردید و سپس برای سهولت مقایسات، از عدد ۴۰ کسر گردید. نتایج به‌صورت میانگین ± انحراف استاندارد ارائه شده است. (n=6)

Figure 5. Expression level of *invertase* at the receptacle base in three sunflower hybrids eight days after starting the anthesis. The gene expression was normalized based on the internal control gene, *Actin*, followed by subtracting the normalized data from 40. The data are shown as mean± sd (n=6)

نتیجه‌گیری کلی

مطالعات متعددی بر روی عوامل مؤثر در شکل‌گیری عملکرد دانه آفتابگردان انجام شده است؛ برخی مطالعات بر نقش مهم منبع و برخی دیگر بر نقش مهم تأکید نموده‌اند. اطلاع از نحوه شکل‌گیری عملکرد و تفکیک مؤلفه‌های مهم تاثیرگذار بر شکل‌گیری عملکرد، به به‌نژادگران در مدیریت برنامه‌های اصلاحی و انتخاب راهبرد فیزیولوژیکی در به‌نژادی کمک شایانی می‌نماید. تلفیق مفاهیم فیزیولوژی مولکولی با اطلاعات فیزیولوژی گیاهی مسیر را برای درک بسیاری از وقایع مبهم گذشته باز نموده است.

در مجموع در این پژوهش مشاهده شد که مکانیسم‌های تعیین کننده عملکرد دانه در زمینه‌های ژنتیکی گوناگون آفتابگردان متنوع بوده و از الگوی یکسانی پیروی نمی‌نماید: در هیبریدی نظیر قاسم، با دارا بودن منبع قوی، به احتمال زیاد وجود نوعی مقاومت در برابر انتقال مواد اسیمیلاتی به طبق مانع شکل‌گیری عملکرد متناسب با اندازه منبع قوی می‌شود و در هیبریدی مانند آذرگل، با ضعف نسبی منبع، برقراری شیب غلظت مواد اسیمیلاتی از آوندهای آبکش به‌سوی کف طبق، عملکرد بالا را سبب می‌شود.

این بررسی بر روی سه هیبرید از سه نسل مختلف آفتابگردان ایرانی انجام گرفت. آذرگل نماینده اولین نسل‌های هیبرید ایرانی و سپس فرخ و بعد قاسم می‌باشد. آذرگل دارای بیشترین ارتفاع بوته و قاسم دارای کمترین ارتفاع بوته در بین این سه هیبرید است. همچنین دوره زمانی از سبز شدن تا رسیدگی فیزیولوژیک به‌صورت کاهشی از هیبرید آذرگل به‌سمت هیبرید قاسم است. بنابراین، روند اصلاح و معرفی هیبریدها در دوره زمانی ۳۰ ساله در راستای زودرسی و پاکوتاهی بوده است. هرچند وجود همبستگی مثبت و معنی‌دار بین روز تا رسیدگی فیزیولوژیک و عملکرد دانه گزارش شده است، چنانچه روابط شکل‌گیری عملکرد از دو جنبه فیزیولوژیکی و مولکولی به‌عنوان نقشه راه اصلاح آفتابگردان مورد توجه قرار گیرد، امکان ایجاد هیبریدهای زودرس با حفظ عملکرد وجود خواهد داشت. نتیجه این تحقیق تأکید تمرکز همزمان بر فیزیولوژی عملکرد و جنبه‌های مولکولی آن برای تقویت مخزن و در نهایت افزایش عملکر بود. همچنین انتخاب مواد ژنتیکی آفتابگردان برای فعالیت بیشتر آنزیم اینورتاز می‌تواند باعث حفظ تولید و عملکرد در شرایط سرمای آخر فصل گردد و بنابراین در انتخاب و اصلاح هیبرید های آفتابگردان برای کشت دوم مورد استفاده قرار گیرد.

تشکر و قدر دانی

اجرای این پژوهش با حمایت مالی مؤسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر با گرنت شماره ۲-۰۳-۰۳-۹۲۲۲۵ و صندوق حمایت از پژوهشگران کشور تحت گرنت شماره ۹۲۰۱۷۹۴۸ انجام گردید.

References

Abbas, A., Shah, A. N., Shah, A. A., Nadeem, M. A., Alsaleh, A., Javed, T., Alotaibi, S. S., & Abdelsalam, N. R. (2022). Genome-wide analysis of invertase gene family, and expression profiling under abiotic stress conditions in potato. *Biology*, *11*(4), 539 .https://doi.org/10.3390/biology11040539

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]

[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]

Alkio, M., & Grimm, E. (2003). Vascular connections between the receptacle and empty achenes in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Experimental Botany*, *54*(381), 345-348. https://doi.org/10.1093/jxb/erg019

Alkio, M., Schubert, A., Diepenbrock, W., & Grimm, E. (2003). Effect of source-sink ratio on seed set and filling in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant, Cell & Environment*, *26*(10), 1609-1619. https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2003.01077.x

Alone, R., Mate, S., Gagare, K., & Manjare, M. (2003). Heterosis in sunflower (*Helianthus annus* L.). *Indian Journal of Agricultural Research*, *37*(1), 56-59 .

Asl, Z. M. Z., Eivazi, A. R., Asilan, K. S., & Far, S. M. (2013). Investigation on sink and source realtions and seed yield and ita components in sunflower. 2nd National Conference on Climate Change and its Impact on Agriculture and the Environment, Urmia. [in Persian]

Behbahanzadeh, S. A., Akbari, G., Farahani, L., & Irannejad, H. (2012). Morphological and qualitative propreties of sunflower seeds in different levels of source and sink reduction. *International Journal of Agriculture: Research and Review*, *2*(5), 618-623 .

Bi, Y.-J., Sun, Z.-C., Zhang, J., Liu, E.-Q., Shen, H.-M., Lai, K.-L., Zhang, S., Guo, X.-T., Sheng, Y.-T., & Yu, C.-Y. (2018). Manipulating the expression of a cell wall invertase gene increases grain yield in maize. *Plant Growth Regulation*, *84*, 37-43 .https://doi.org/10.1007/s10725-017-0319-7

Bonfig, K. B., Gabler, A., Simon, U. K., Luschin-Ebengreuth, N., Hatz, M., Berger, S., Muhammad, N., Zeier, J., Sinha, A. K., & Roitsch, T. (2010). Post-translational derepression of invertase activity in source leaves via down-regulation of invertase inhibitor expression is part of the plant defense response. *Molecular Plant*, *3*(6), 1037-1048. https://doi.org/10.1093/mp/ssq053

Canavar, Ö., Ellmer, F., & Chmielewski, F. (2010). Investigation of yield and yield components of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in the ecological conditions of Berlin (Germany). *Helia*, 33(53), 117-130.

Carter, J. F. (1978). Sunflower science and technology.

Dimitrijevic, A., & Horn, R. (2018). Sunflower hybrid breeding: from markers to genomic selection. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 2238 .https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02238

Dosio, G. A., Tardieu, F., & Turc, O. (2011). Floret initiation, tissue expansion and carbon availability at the meristem of the sunflower capitulum as affected by water or light deficits. *New Phytologist*, *189*(1), 94-105. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03445.x

Draffehn, A. M., Meller, S., Li, L., & Gebhardt, C. (2010). Natural diversity of potato (*Solanum tuberosum*) invertases. *BMC Plant Biology*, *10*, 1-15. https://doi.org/10.1186/1471-2229-10-271

English, S., McWilliam, J., Smith, R., & Davidson, J. (1979). Photosynthesis and partitioning of dry matter in sunflower. *Functional Plant Biology*, *6*(2), 149-164. https://doi.org/10.1071/PP9790149

Evans, L. T. (1996). *Crop Evolution, Adaptation and Yield*. Cambridge University Press.

Farrar, J., & Minchin, P. (1991). Carbon partitioning in split root systems of barley: relation to metabolism. *Journal of Experimental Botany*, *42*(10), 1261-1269. https://doi.org/10.1093/jxb/42.10.1261

Farrar, J., Pollock, C., & Gallagher, J. (2000). Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants. *Plant Science*, *154*(1), 1-11. https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00260-5

Hall, A., Connor, D., & Whitfield, D. (1989). Contribution of pre-anthesis assimilates to grain-filling in irrigated and water-stressed sunflower crops I. Estimates using labelled carbon. *Field Crops Research*, *20*(2), 95-112. hthttps://doi.org/10.1016/0378-4290(90)90044-C

Hassanzadehdelouei, M., Madani, A., & Yazdanparast, N. (2023). Impact of source, sink manipulation on sunflower yield physiology under different water availability conditions. *Annals of Arid Zone*, *62*(4), 381-385. https://doi: 10.59512/aaz.2023.62.4.13

Hernández, L. F. (2015). Spatial constraints also regulates final achene mass in the sunflower (*Helianthus annuus* L.) capitulum. *International Journal of Plant Biology*, *6*(1), 6014. https://doi.org/10.4081/pb.2015.6014

Keipp, K., Hütsch, B. W., & Schubert, S. (2019). How does the harvest index affect water-use efficiency and nutrient-utilization efficiency of sunflowers (*Helianthus annuus* L.)? *Journal of Agronomy and Crop Science*, *205*(5), 519-532. https://doi.org/10.1111/jac.12342

Kühbauch, W., & Thome, U. (1989). Nonstructural carbohydrates of wheat stems as influenced by sink-source manipulations. *Journal of Plant Physiology*, 134(2), 243-250. https://doi.org/10.1111/jac.12342

Lindström, L. I., Pellegrini, C. N., Aguirrezábal, L. A. N., & Hernández, L. F. (2006). Growth and development of sunflower fruits under shade during pre and early post-anthesis period. *Field Crops Research*, *96*(1), 151-159. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.06.006

Moola Ram, M. R., & Davari, M. (2011). Seed setting and filling problem in sunflower and its management-a review *International Journal of Agronomy and Plant Production*, *2*(2), 33-56.

Najafabadi, M. S., Mirfakhraei, S. R. G., & Saatadmand, M. (2023). Introducing an index to selection sunflower genotypes for second planting date. *Journal of Crop Breeding*, *15*(45), 149-163. [In Persian]

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]

[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]

Ochogavía, A. C., Novello, M. A., Picardi, L. A., & Nestares, G. M. (2017). Identification of suitable reference genes by quantitative real-time PCR for gene expression normalization in sunflower. *Plant Omics*, *10(4).*

Palmer, J., & Steer, B. (1985). The generative area as the site of floret initiation in the sunflower capitulum and its integration to predict floret number. *Field Crops Research*, *11*, 1-12. https://doi.org/10.1016/0378-4290(85)90088-7

Pereira, M. L., Berney, A., Hall, A. J., & Trápani, N. (2008). Contribution of pre-anthesis photoassimilates to grain yield: Its relationship with yield in Argentine sunflower cultivars released between 1930 and 1995. *Field Crops Research*, 105(1-2), 88-96. https://doi.org/10.1016/j.fcr.2007.08.002

Pereira, M. L., Trapani, N., & Sadras, V. (2000). Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995: Part III. Dry matter partitioning and grain composition. *Field Crops Research,* 67(3), 215-221. https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00096-4

Pincovici, S., Cochavi, A., Karnieli, A., Ephrath, J., & Rachmilevitch, S. (2018). Source-sink relations of sunflower plants as affected by a parasite modifies carbon allocations and leaf traits. *Plant Science*, *271*, 100-107. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2018.03.022

Rawson, H., & Constable, G. (1980). Carbon production of sunflower cultivars in field and controlled environments. I. Photosynthesis and transpiration of leaves, stems and heads. *Functional Plant Biology*, *7*(5), 555-573. https://doi.org/10.1071/PP9800555

Roitsch, T., & Tanner, W. (1996). Cell wall invertase: bridging the gap. *Botanica Acta*, *109*(2), 90-93. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1996.tb00547.x

Saadatmand, M., Soltani Najafabadi, M., & Mirfakhraei, S. R. (2024). Exploring Source-Sink Relationship for the Formation of Grain Yield in Sunflower. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 26(6), 1373-1388. https://doi.org/10.22034/JAST.26.6.1373

Sadras, V., Connor, D., & Whitfield, D. (1993). Yield ,yield components and source-sink relationships in water-stressed sunflower. *Field Crops Research*, 31(1-2), 27-39. https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90048-R

Sheligl, H. (1986). Die verwertung orgngischer souren durch chlorella lincht. *Planta Journal*, 47, 51.

Sinsawat, V., & Steer, B. T. (1993). Growth of florets of sunflower (*Helianthus annuus* L.) in relation to their position in the capitulum, shading and nitrogen supply. *Field Crops Research*, *34*(1), 83-100. https://doi.org/10.1016/0378-4290(93)90113-2Smith, M. R., Rao, I. M., & Merchant, A. (2018). Source-sink relationships in crop plants and their influence on yield development and nutritional quality. *Frontiers in Plant Science*, *9*, 1889. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01889

Steer, B., Hocking, P., & Low, A. (1988). Dry matter, minerals and carbohydrates in the capitulum of sunflower (*Helianthus annuus*): Effects of competition between seeds, and defoliation. *Field Crops Research*, *18*(1), 71-85. https://doi.org/10.1016/0378-4290(88)90060-3

Sturm, A. (1999). Invertases. Primary structures, functions, and roles in plant development and sucrose partitioning. *Plant Physiology*, *121*(1), 1-8. https://doi.org/10.1104/pp.121.1.1

Teper-Bamnolker, P., Roitman, M., Katar, O., Peleg, N., Aruchamy, K., Suher, S., Doron-Faigenboim, A., Leibman, D., Omid, A., & Belausov, E. (2023). An alternative pathway to plant cold tolerance in the absence of vacuolar invertase activity. *The Plant Journal*, *113*(2), 327-341. https://doi.org/10.1111/tpj.16049

Vear, F. (2016). Changes in sunflower breeding over the last fifty years. *OCL Oilseeds and fats crops and lipids*, *23*(2), 1-8. https://doi.org/10.1051/ocl/2016006

White, A. C., Rogers, A., Rees, M., & Osborne, C. P. (2016). How can we make plants grow faster? A source–sink perspective on growth rate. *Journal of Experimental Botany*, 67(1), 31-45. https://doi.org/10.1093/jxb/erv447

Xu, X.-x., Hu, Q., Yang, W.-n., & Jin, Y. (2017). The roles of cell wall invertase inhibitor in regulating chilling tolerance in tomato. *BMC Plant Biology*, 17, 1-13. https://doi.org/10.1186/s12870-017-1145-9

Yan, W., Wu, X., Li, Y., Liu, G., Cui, Z., Jiang, T., Ma, Q., Luo, L., & Zhang, P. (2019). Cell wall invertase 3 affects cassava productivity via regulating sugar allocation from source to sink. *Frontiers in Plant Science*, *10*, 541.

Yarnia, B., & Rahmati, A. (2006). Evaluation of sink-source relations in two sunflower hybrids. *New Finding in Agriculture*, *1*(2), 111-123. [In Persian]

Zhang, H., & Flottmann, S. (2018). Source-sink manipulations indicate seed yield in canola is limited by source availability. *European Journal of Agronomy*, *96*, 70-76. https://doi.org/10.1016/j.eja.2018.03.005

[Downloaded from jcb.sanru.ac.ir on 2026-11-11]

[DOI: 10.61882/jcb.2024.1589]