



Recovery Potential of Sensitive and Tolerant Genotypes of Sunflower Post Drought Stress Conditions

Nasrin Akbari ¹ | Reza Darvishzadeh ²✉

1. Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran.
2. Corresponding Author, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran. E-mail: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

Article Info

Article type:
Research Article

Article history:

Received: January 18, 2023
Received in revised form:
June 04, 2023
Accepted: June 21, 2023
Published online: December
22, 2023

Keywords:

Antioxidant enzymes,
drought stress,
fatty acids,
oilseed sunflower,
recovery capacity.

ABSTRACT

Sunflower is one of the most important oilseed crops with more than 50% of nutritional (table) consumption. Considering the climate changes, the development of genotypes tolerant to abiotic stresses is more important than before. In the present research, the recovery capacity of two oilseed sunflower genotypes (DM-2 and H158A/H543R) was evaluated 24 hours after irrigation following severe drought stress (30% of field capacity) by evaluating the changes in enzymes activity at 8-leaf stage and quality and quantity of end product at adult plant stage. The experiments were conducted in a completely randomized design with 3 replications under controlled conditions. A significant difference was observed between genotypes in terms of guaiacol, ascorbate, lipoxygenase, and proline contents, as well as leaf area, leaf length, root weight, plant height, and root sodium-potassium ratio in recovery conditions. Based on the results of the evaluations and changes in the mean of traits in the comparison of two normal and recovery conditions, as well as the pattern of fatty acids, genotype DM-2 has a high recovery ability.

Cite this article: Akbari, N., & Darvishzadeh, R. (2023). Recovery potential of sensitive and tolerant genotypes of sunflower post drought stress conditions. *Iranian Journal of Field Crop Science*, 54(4), 19-33. DOI: 10.22059/ijfcs.2023.354002.654975.



© The Authors.

Publisher: University of Tehran Press.

DOI: <http://doi.org/10.22059/ijfcs.2023.354002.654975>



بررسی توان خودبازیابی ژنوتیپ‌های حساس و متحمل آفتابگردان بعد از اعمال تنش خشکی

نسرین اکبری^۱، رضا درویش‌زاده^{۲✉}

۱. گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران.

۲. نویسنده مسئول، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران. رایانامه: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

اطلاعات مقاله	چکیده
<p>نوع مقاله: مقاله پژوهشی</p> <p>تاریخ دریافت: ۱۴۰۱/۱۰/۲۸</p> <p>تاریخ بازنگری: ۱۴۰۲/۰۳/۱۴</p> <p>تاریخ پذیرش: ۱۴۰۲/۰۳/۳۱</p> <p>تاریخ انتشار: ۱۴۰۲/۱۰/۰۱</p> <p>کلیدواژه‌ها: اسیدهای چرب، آفتابگردان دانه‌روغنی، آنزیم‌های آنتی‌اکسیدانت، تنش خشکی، ظرفیت احیا.</p>	<p>آفتابگردان از مهم‌ترین گیاهان روغنی با بیش از ۵۰ درصد مصرف تغذیه‌ای (رومیزی) می‌باشد. باتوجه به تغییرات اقلیمی، بحث توسعه ژنوتیپ‌های متحمل به تنش‌های غیر زیستی بیش از پیش مورد توجه است. در پژوهش حاضر، توان احیا بعد از تنش خشکی شدید (۳۰ درصد ظرفیت گلدانی)، در دو ژنوتیپ DM-2 و H158A/H543R آفتابگردان روغنی ۲۴ ساعت بعد از آبیاری با بررسی تغییرات فعالیت‌های آنزیمی در مرحله هشت‌برگی، کمیت و کیفیت محصول نهایی (روغن دانه) در مرحله گیاه بالغ ارزیابی شد. آزمایش‌ها بر پایه طرح کاملاً تصادفی با سه تکرار تحت شرایط کنترل شده انجام گرفت. بین ژنوتیپ‌ها از نظر محتوای آنزیم‌های گلیکول، آسکوربات، لیپواکسیژناز و پرولین و همچنین سطح برگ، طول برگ، وزن ریشه، ارتفاع بوته و نسبت سدیم به پتاسیم ریشه در شرایط احیا اختلاف معنی‌داری مشاهده شد. بر اساس نتایج ارزیابی‌ها و تغییرات میانگین صفات در مقایسه دو شرایط نرمال و احیا و همچنین الگوی اسیدهای چرب دانه، ژنوتیپ DM-2 از توان احیای بالایی برخوردار است.</p>

استناد: اکبری، ن.، و درویش‌زاده، ر. (۱۴۰۲). بررسی توان خودبازیابی ژنوتیپ‌های حساس و متحمل آفتابگردان بعد از اعمال تنش خشکی.

علوم گیاهان زراعی ایران، ۵۴(۴)، ۱۹-۳۳. DOI: 10.22059/ijfcs.2023.354002.654975



۱. مقدمه

آفتابگردان از مهم‌ترین گیاهان دانه روغنی با بیش از ۵۰ درصد مصرف تغذیه‌ای (رومیزی) می‌باشد (Fernandez *et al.*, 2019). این گیاه با دارا بودن دوره رشد کوتاه، نیاز کم به آب و سازگاری به شرایط مختلف آب و هوایی و خاک، همچنین بالا بودن کیفیت روغن از مقبولیت بالا جهت کشت برخوردار بوده و سطح زیر کشت و عملکرد جهانی آن سال به سال رو به افزایش می‌باشد (Darvishzadeh *et al.*, 2011; Chakraborty *et al.*, 2022). در ایران به دلیل سرانه مصرف بالای روغن خوراکی و همچنین تولید ناکافی مواد اولیه برای کارخانجات روغن‌کشی، بیش از ۹۰ درصد روغن مورد نیاز کشور از طریق واردات تامین می‌شود (Oilworld, 2021). گیاهان در شرایط طبیعی با تنش‌های مختلفی مواجه هستند؛ این تنش‌ها بر رشد، متابولیسم و عملکرد گیاهان از جمله آفتابگردان تأثیر منفی می‌گذارند (Andrianasolo *et al.*, 2016; Zareei Shahbidi *et al.*, 2022). تحت تنش خشکی، سلول‌ها و بافت‌ها به علت عدم دسترسی کافی به آب، توان ایجاد و حفظ آماسیدگی (Turgor) کامل را ندارند (Levitt, 1980) که این منجر به اثرات سوء بر فعالیت‌های فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی، رشد و توسعه و عملکرد گیاه می‌شود (Seleiman *et al.*, 2021; Ortiz *et al.*, 2015). شدت و مدت تنش، مرحله رشدی، سن، گونه گیاهی و ژنوتیپ در توان پاسخ گیاه به تنش تأثیرگذار هستند (Gray & Brady, 2016). مکانیسم‌های مختلفی جهت غلبه یا تعدیل اثرات تنش خشکی در گیاهان توسعه یافته‌اند که می‌توان به تجمع پروتئین‌های کینازهای وابسته به میتوزن مانند دهیدرین‌ها (Kosava *et al.*, 2014)، پروتئین‌های فراوان در اواخر جنین‌زایی (Hinch *et al.*, 2012)، آکوپورین‌ها (Maurel, 2015)، پپتیدها و متابولیت‌ها و افزایش فعالیت سیستم‌های آنتی‌اکسیدانی از قبیل آنزیم‌های جاروب‌کننده رادیکال‌های آزاد (Rajput *et al.*, 2021) اشاره کرد. در مطالعه‌ای که روی ارقام متحمل و حساس به خشکی گندم انجام شد، واکنش‌های فیزیولوژیکی، بیوشیمیایی و زراعی این ارقام طی تنش کمبود آب و بعد از رفع تنش مطالعه شد. نتایج نشان داد پس از آبیاری مجدد، پتانسیل آب برگ، پایداری غشا، فرآیندهای فتوسنتزی، تولید ROS، فعالیت‌های ضد اکسیداتیو، پراکسیداسیون لیپیدی و پتانسیل اسمزی در گیاهانی که تنش ملایم را تجربه کرده بودند، به‌طور کامل بهبود یافت؛ ولی در گیاهانی که قبلاً تحت تنش شدید بودند، بهبود کامل حاصل نشد (Abid *et al.*, 2018). در این مطالعه مشاهده شد بهبود سریع پس از آبیاری مجدد باعث کاهش کمتر عملکرد در رقم متحمل نسبت به رقم حساس شد. این نتایج نشان داد که توانایی گیاه برای حفظ عملکرد در طول خشکسالی و بهبود سریع پس از آبیاری مجدد در طول دوره‌های رویشی برای تعیین بهره‌وری نهایی در گندم مهم است (Abid *et al.*, 2018). در مطالعه‌ای در ذرت مشخص شد مقادیر پارامترهای مربوط به فتوسنتز (راندمان فتوسنتزی، مقادیر SPAD و فلورسانس کلروفیل) در گیاهانی که تحت تنش خشکی قرار می‌گیرند، پس از دوره بازیابی رطوبت، به مقادیر مشاهده‌شده در شاهد نزدیک‌تر است. این امر می‌تواند امکان فعال شدن مکانیسم‌های جبرانی پس از احیاء شدن در گیاهانی که در معرض شرایط خشکسالی طولانی مدت قرار گرفتند را توجیه کند. بر اساس نتایج ارائه شده به نظر می‌رسد زمان لازم برای بازیابی کامل ذرت بعد از آبیاری مجدد، با شدت قرار گرفتن در معرض تنش خشکی مرتبط است. محققان فوق در جمع‌بندی نتایج اشاره کردند که البته به مطالعات بیشتری برای توصیف کامل پاسخ‌های فیزیولوژیکی و مکانیسم‌های اساسی بعد از بازیابی نیاز است (Zhang *et al.*, 2018).

بی‌شک با محدودیت منابع آبی و تغییرات ناموزون آب و هوا احتمال مواجه شدن گیاهان زراعی با تنش خشکی بیشتر خواهد شد. بنابراین شناسایی و کشت ژنوتیپ‌هایی که توان بازیابی بالاتری پس از مواجه شدن با تنش خشکی دارند؛ کمک شایانی در مدیریت آبیاری و حفظ عملکرد بالا و مطلوب محصول خواهد داشت. در مطالعه حاضر، توانایی احیای آفتابگردان دانه روغنی بعد از رفع شرایط تنش و اثرات آن بر کمیت و کیفیت محصول بررسی شده است.

۲. روش‌شناسی پژوهش

دو ژنوتیپ DM-2 و H158A/H543R به ترتیب از USDA (آمریکا) و ASGROW (فرانسه) در قالب طرح پایه کاملاً تصادفی تحت شرایط نرمال (شاهد) و احیا در سه تکرار کشت شدند و در مرحله هشتم‌برگی بر اساس صفات مورفولوژیکی و آنزیمی و در مراحل نهایی رشد بر اساس صفات مورفولوژیکی و پروفیل اسیدهای چرب از نظر توانایی احیا ارزیابی شدند. کشت در گلدان‌های ۱۰

کیلوگرمی (۲۳/۸ در ۲۳/۷ سانتیمتر) حاوی خاک تقویت شده با کود دامی (به نسبت ۱ ماسه ۲ خاک) انجام گرفت (فایل تکمیلی ۱). گیاهان در شرایط کنترل شده محیطی (متوسط دمای ۲۶ درجه سانتی گراد، رطوبت ۴۷٪، با شدت نور ۱۲۰۰۰ لوکس و دوره شبانه‌روزی ۱۶ ساعت روشنایی و هشت ساعت تاریکی) پرورش یافتند. اعمال تنش خشکی در مرحله هشت برگی به صورت تدریجی آغاز و تا سطح ۳۰ درصد ظرفیت گلدانی ادامه یافت. سه روز گیاهان تحت تنش ۳۰ درصد گلدانی نگهداری شدند. کل دوره تنش ۱۸ روز به طول انجامید. با مشاهده علائم پژمردگی (شکل ۱) آبیاری انجام و ۲۴ ساعت بعد اندازه‌گیری‌های مورفولوژیکی و نمونه‌برداری جهت سنجش فعالیت آنزیم‌ها انجام شد.



شکل ۱. نمایی از گیاهان آفتابگردان DM-2 (سمت چپ) و H158A/H543R (سمت راست) در طول دوره تنش خشکی.

سنجش سطح برگ با دستگاه سطح‌سنج مدل Area meter AM200 انجام گرفت. غلظت عناصر با روش Wahing *et al.* (1989) و با استفاده از فلیم‌فومتر مدل 400 اندازه‌گیری شد. نشت یونی با روش Shi *et al.* (2014) و محتوای نسبی آب (RWC) با روش Ferrat & Lova (1999) اندازه‌گیری شدند. محتوای کلروفیل a، کلروفیل b و کلروفیل کل به روش Lichtenthaler & Wellburn (1985) اندازه‌گیری شد. میزان مالون‌دی‌آلدهید بر اساس روش Heath & Packer (1968)، کاتالاز با استفاده از روش Aebi (1984)، گایاکول با روش Updhyaya *et al.* (1985) اندازه‌گیری شد. سنجش میزان پراکسید هیدروژن به روش Alexieva (2001) و فعالیت آنزیم سوپراکسید دیسموتاز به روش Beauchamp & Fridovich (1971) انجام شد. سنجش میزان لیپواکسیژناز، پرولین و قند به روش Irigoyen *et al.* (1992)، ارزیابی میزان پروتئین کل به روش Bradford (1976) و سنجش فعالیت آنزیم آسکوربات پراکسیداز به روش Nakano & Asada (1981) انجام گرفت.

۱-۲. بررسی الگوی اسیدهای چرب

جهت اندازه‌گیری و تعیین پروفیل اسیدهای چرب از روغن‌گیری به روش سوکسوله و GSM استفاده شد. ابتدا ۱۰۰ میلی‌گرم از هر نمونه با افزودن سه میلی‌لیتر هیدروکسید پتاسیم متانولی (دو مولار) و پنج میلی‌لیتر اسیدسولفوریک متانولی (۱۲٪ حجمی/حجمی) تبدیل به متیل‌استر شد. متیل‌استر حاصل با یک میلی‌لیتر هپتان نرمال استخراج و یک میکرولیتر از فاز هپتان نرمال به دستگاه کروماتوگرافی گازی مدل Agilent-6890 ساخت کمپانی Agilent آمریکا تزریق شد. جهت شناسایی اسیدهای چرب از مخلوط استاندارد اسیدهای چرب شرکت سیگما با مقایسه زمان‌های بازداری استفاده شد.

۲-۲. تجزیه داده‌ها

تجزیه واریانس در قالب مدل آماری طرح پایه کاملاً تصادفی و آماره‌های توصیفی شامل میانگین و ضریب تغییرات، در نرم‌افزار SAS نسخه 9.4 انجام و محاسبه شدند. از روش Student-Newman-Keuls (SNK) برای مقایسات میانگین‌ها استفاده شد.

۳. یافته‌های پژوهش و بحث

بر اساس نتایج جدول ۱، درصد تغییرات تحت شرایط تنش خشکی ۳۰٪ در مقایسه با شرایط نرمال برای صفات طول برگ، نشت

یونی، کلروفیل، محتوای سدیم برگ، محتوای پتاسیم برگ، محتوای سدیم ریشه و نسبت سدیم به پتاسیم افزایش و برای صفاتی مانند وزن برگ، سطح برگ، عرض برگ، طول ریشه، وزن ریشه، تعداد برگ، نسبت سدیم به پتاسیم برگ و محتوای پتاسیم ریشه، کاهش نشان داد که مؤید تاثیر تنش بر گیاه می‌باشد.

جدول ۱. تاثیر تنش خشکی ۳۰٪ بر صفات مورد ارزیابی در آفتابگردان.

Parameters	Normal conditions Mean±Se	Drought stress conditions Mean±Se	Mean percentage of trait changes compared to control
Leaf weight (g)	2±0.10	1.62±0.04	19.17
Leaf surface (cm ²)	10717.83±340.58	9736.33±248.81	9.16
Leaf width (cm)	100.05±0.96	95.28±1.02	4.76
Leaf length (cm)	139.73±4.12	141.15±2.76	1.01-
Root length (cm)	45.92±0.80	37.58±0.83	18.15
Root weight (g)	21.7±2.33	7.37±0.42	66.05
Number of leaf	12.83±0.25	9.5±0.23	25.97
Plant height	41.67±0.90	32±1.27	23.2
RWC (%)	85.13±0.95	78.42±0.94	7.88
Ion leakage (%)	60.36±0.90	81.12±1.65	34.38-
Chlorophyll (mg/g)	32.09±0.21	34.39±0.36	7.17-
Leaf Na ⁺ content (mg/g)	8.09±0.60	9.27±0.69	14.53-
Leaf potassium content	115.61±1.73	169.47±1.87	46.56-
Na ⁺ /K ⁺ in leaf (mg/g)	0.07±0.004	0.06±0.01	18.65
Root Na ⁺ content (mg/g)	101.50±8.49	147.39±6.89	45.21-
Root K ⁺ content (mg/g)	92.04±1.04	69.76±5.67	24.20
Na ⁺ /K ⁺ in root	1.09±0.084	2.67±0.266	144.53-

۳-۱. بررسی توان احیا بر اساس صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی در مرحله گیاهچه

نتایج تجزیه واریانس نشان داد که بین تیمارها (شرایط نرمال و احیا) از لحاظ تاثیر بر صفات وزن برگ، RWC و نشت یونی در سطح احتمال پنج درصد و مقدار سدیم در ریشه، تعداد برگ، مقدار پتاسیم در برگ، نسبت سدیم به پتاسیم در ریشه و ارتفاع بوته در سطح احتمال یک درصد اختلاف معنی‌دار وجود دارد. بین ژنوتیپ‌ها در رابطه با صفات سطح برگ، طول برگ و وزن ریشه در سطح احتمال پنج درصد و نسبت سدیم به پتاسیم در ریشه و ارتفاع بوته در سطح احتمال یک درصد اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. از طرفی، اثرات متقابل تیمار×ژنوتیپ برای صفات وزن برگ و کلروفیل در سطح احتمال پنج درصد و مقدار سدیم در ریشه و نسبت سدیم به پتاسیم در ریشه در سطح یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۲). ضریب تغییرات (CV) در جدول تجزیه واریانس در اکثر موارد بجز در رابطه با محتوای سدیم برگ (۳۱/۶۷۸) پایین‌تر از ۲۵ درصد برآورد شده است که از حاکی دقت بالای آزمایش می‌باشد. در رابطه با محتوای سدیم برگ احتمالاً آرایش میانگین تیمارها در اطراف میانگین کل یکنواخت بوده؛ بنابراین واریانس تیمارها کوچکتر شده و در نتیجه F معنی‌دار نشده است. از طرفی در رابطه با صفات کمی (پلی‌ژنیک) از جمله محتوای سدیم برگ که بیشتر تحت تاثیر تغییرات محیطی قرار می‌گیرند در تعدادی از مطالعات ضریب تغییرات بزرگتر از ۳۰ نیز مشاهده شده است (Morsali Aghajari *et al.*, 2019).

برای صفات سطح برگ، طول برگ، وزن ریشه، ارتفاع بوته و نسبت سدیم به پتاسیم در ریشه در بین سطوح فاکتور اول (ژنوتیپ‌ها) اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. بیشترین مقدار در صفات فوق در ژنوتیپ DM-2 مشاهده شد (جدول ۳). در رابطه با فاکتور دوم؛ بین تیمارها (شرایط نرمال و احیا) برای صفات وزن برگ، تعداد برگ، محتوای نسبی آب، نشت یونی، پتاسیم برگ، ارتفاع بوته، محتوای سدیم ریشه و نسبت سدیم به پتاسیم در ریشه اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. در شرایط نرمال صفات وزن برگ، ارتفاع بوته، تعداد برگ و محتوای نسبی آب و در شرایط احیا بعد از تنش، صفات نشت یونی، پتاسیم برگ، محتوای سدیم ریشه و نسبت سدیم به پتاسیم بیشترین مقادیر را دارا بودند (جدول ۳). در آفتابگردان کاهش سطح برگ، تعداد برگ و ارتفاع بوته به‌عنوان متداول‌ترین پاسخ به تنش خشکی در مرحله رشدی گزارش شده است (Ahmadikhah & Marufinia, 2016). همچنین

افزایش طول ریشه در آفتابگردان یک پاسخ تدافعی به تنش خشکی می‌باشد (Rauf *et al.*, 2008) که تحت شرایط احیا بعد از تنش خشکی در ژنوتیپ DM-2 افزایش و در ژنوتیپ H158A/H543R کاهش نشان داد. در این میان محتوای نسبی آب در هر دو ژنوتیپ کاهش نشان داد. کاهش میزان محتوای نسبی آب در ژنوتیپ DM-2 باتوجه به توان بالای آن در حفظ پتانسیل آب برگ کمتر است (Darvishzadeh *et al.*, 2014; Terzi *et al.*, 2013). در هر دو ژنوتیپ آفتابگردان، تحت شرایط احیا در مقایسه با شرایط نرمال، میزان نشت یونی افزایش نشان داد (فایل تکمیلی ۲).

جدول ۲. تجزیه واریانس برای صفات اندازه‌گیری شده در مرحله گیاهچه در آفتابگردان تحت شرایط نرمال و احیا.

Parameters	df				Mean square				
	Treatment	Genotype	Treatment × Genotype	Error	Treatment	Genotype	Treatment×Genotype	Error	CV
Leaf weight (g)	1	1	1	8	0.56*	0.08	0.75*	0.090	16.82
Leaf surface (cm ²)	1	1	1	8	971852.08	24518784.08*	534674.08	3056109.25	16.756
Leaf width (cm)	1	1	1	8	2.71	61.201	20.02	26.534	5.173
Leaf length (cm)	1	1	1	8	177.87	2790.75*	140.08	324.819	13.263
Number of leaves	1	1	1	8	44.08**	6.75	4.08	2.250	13.74
Root length (cm)	1	1	1	8	0.148	37.93	15.57	23.578	10.54
Root weight (g)	1	1	1	8	36.482	107.540*	37.25	19.498	26.475
Height (cm)	1	1	1	8	192.0**	363.00**	12.00	4.58	5.684
RWC%	1	1	1	8	263.66*	16.79	54.97	34.225	7.273
Ion leakage%	1	1	1	8	438.74*	15.2	174.35	61.889	11.846
Chlorophyll (mg/g)	1	1	1	8	0.040	6.07	14.25*	1.48	3.795
Leaf Na ⁺ content (mg/g)	1	1	1	8	49.344	8.786	21.659	10.279	31.678
Leaf K ⁺ content (mg/g)	1	1	1	8	1462.76**	23.60	6.47	85.806	7.314
Na ⁺ /K ⁺ in leaf	1	1	1	8	0.0011	0.0005	0.00012	0.00047	27.8252
Root Na ⁺ content (mg/g)	1	1	1	8	12064.45**	686.15	24613.71**	766.393	20.755
Root K ⁺ content (mg/g)	1	1	1	8	12.85	102.66	2.56	46.1242	7.297
Na ⁺ /K ⁺ in root	1	1	1	8	1.77**	0.34**	2.54**	0.0277	12.0028

* معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد، ** معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد.

بالا بودن مقدار نشت یونی در ژنوتیپ H158A/H543R نشان از حساسیت آن به تنش است (Sairam *et al.*, 2002). محتوای سدیم و پتاسیم در برگ و ریشه هر دو ژنوتیپ به‌ویژه در ریشه ژنوتیپ DM-2 بیشتر بود. افزایش سطح سدیم و پتاسیم تحت تنش با تحمل به خشکی ارتباط دارد (Bohnert *et al.*, 1995). افزایش سطوح این عناصر در برگ، پاسخی در جهت تنظیم و باز شدن روزنه‌ها، افزایش مکش حاصل از تبخیر و تعرق، افزایش توان جذب آب از خاک و در نهایت افزایش فتوسنتز و رشد در ژنوتیپ DM-2 است. اثرات متقابل برای صفات وزن برگ، کلروفیل، محتوای سدیم ریشه و نسبت سدیم به پتاسیم در ریشه در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود (جدول ۳). بیشترین مقادیر وزن برگ در ژنوتیپ DM-2 در شرایط نرمال، برای صفت کلروفیل در ژنوتیپ H158A/H543R تحت شرایط احیا بعد از تنش، برای صفت محتوای سدیم ریشه و نسبت سدیم به پتاسیم در ژنوتیپ DM-2 تحت شرایط احیا بعد از تنش مشاهده شد.

۳-۲. بررسی توان احیا بر اساس صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی در مرحله گیاه کامل

بین تیمارها (شرایط نرمال و احیا) برای ارتفاع بوته، وزن ریشه در سطح احتمال پنج درصد و صفت قطر ساقه در سطح احتمال یک درصد اختلاف آماری معنی‌دار مشاهده شد. بین ژنوتیپ‌ها برای صفات عرض طبق، وزن طبق، وزن کل دانه، عملکرد روغن و وزن دانه در مرحله خمیری در سطح احتمال یک درصد و وزن خشک دانه، قطر ساقه، طول طبق و ارتفاع بوته در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. اثرات متقابل تیمار×ژنوتیپ برای صفات قطر طبق در سطح احتمال پنج درصد و وزن دانه در مرحله خمیری در سطح یک درصد معنی‌دار بود (جدول ۴).

برای صفات عرض طبق، طول طبق، وزن طبق، ارتفاع بوته، وزن خشک دانه، وزن کل دانه، عملکرد روغن و قطر ساقه بین سطوح فاکتور اول (ژنوتیپ‌ها) اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. در این بین قطر ساقه بیشترین مقدار را در ژنوتیپ H158A/H543R دارا بود (جدول ۳). در رابطه با فاکتور دوم، بین سطوح تیمارها در صفات ارتفاع بوته، قطر ساقه و وزن ریشه اختلاف معنی‌دار مشاهده شد و صفات ارتفاع بوته، قطر ساقه تحت شرایط نرمال و وزن ریشه تحت شرایط احیا بیشترین مقادیر را دارا بودند. عملکرد و درصد روغن در هر دو ژنوتیپ در شرایط احیا نسبت به نرمال کاهش نشان دادند (جدول ۳ و فایل تکمیلی ۳) که با گزارش‌های

پیشین مبنی بر حساسیت افزایش روغن تحت تنش شدید کم‌آبی و کاهش روغن تحت تنش ملایم کم‌آبی مطابقت دارد (Anastasi *et al.*, 2010). اثرات متقابل برای صفات قطر طبق و وزن دانه در مرحله خمیری در سطح احتمال پنج درصد معنی‌دار بود و بیشترین مقدار در ژنوتیپ DM-2 و شرایط احیا مشاهده شد (جدول ۳).

جدول ۳. مقایسه میانگین تیمارها برای صفات مورد مطالعه در ژنوتیپ‌های آفتابگردان در مرحله گیاهچه و گیاه کامل.

Seedling stage								
Parameters	Genotype		Treatments		Genotype × Treatment			
	Tolerant	H158A/H543R	Normal	Recovery	DM-2-Recovery	Tolerant-Normal	H158A/H543R-Recovery	H158A/H543R-Normal
Leaf weight (g)	-	-	1.86 ^a	1.7 ^b	1.4 ^b	2.33 ^a	1.73 ^b	1.66 ^b
Leaf surface (cm)	11862.67 ^a	9003.83 ^b	-	-	-	-	-	-
Leaf length (cm)	151.13 ^a	74.85 ^b	-	-	-	-	-	-
Root weight (g)	19.67 ^a	13.68 ^b	-	-	-	-	-	-
Number of leaf	-	-	12.83 ^a	9 ^b	-	-	-	-
Plant height (cm)	43.166 ^a	32.166 ^b	41.66 ^a	33.66 ^b	-	-	-	-
RWC (%)	-	-	85.124 ^a	75.75 ^b	-	-	-	-
Ion leakage (%)	-	-	60.36 ^b	72.45 ^a	-	-	-	-
Chlorophyll (mg/g)	-	-	-	-	30.40 ^b	32.47 ^{ab}	34.01 ^a	31.71 ^{ab}
Leaf K ⁺ content (mg/g)	-	-	115.61 ^b	137.69 ^a	-	-	-	-
Root Na ⁺ content (mg/g)	-	-	101.49 ^b	164.9 ^a	217.76 ^a	63.76 ^c	112.061 ^b	139.22 ^a
Na ⁺ /K ⁺ in root	1.55 ^a	1.21 ^b	1.002 ^b	1.77 ^a	2.40 ^a	0.71 ^c	1.14 ^b	1.29 ^b

Adult plant stage								
Parameters	Genotype		Treatments		Genotype × Treatment			
	DM-2	H158A/H543R	Normal	Recovery	DM-2-Recovery	DM-2-Normal	H158A/H543R-Recovery	H158A/H543R-Normal
Head width (cm)	7.14 ^a	5.23 ^b	-	-	-	-	-	-
Head length (cm)	7.21 ^a	5.88 ^b	-	-	-	-	-	-
Head diameter (cm)	-	-	-	-	22.8 ^a	21.02 ^{ab}	18.14 ^b	22.62 ^a
Head weight (g)	70.09 ^a	38.76 ^b	-	-	-	-	-	-
Plant height (cm)	97.3 ^a	90.97 ^b	97.13 ^a	91.33 ^b	-	-	-	-
Root weight (g)	-	-	0.645 ^b	0.923 ^a	-	-	-	-
Stem diameter (cm)	9.39 ^b	10.31 ^a	10.77 ^a	8.93 ^b	-	-	-	-
Weight of grain in dough stage (g)	2.43 ^a	1.31 ^b	-	-	2.86 ^a	2.003 ^b	1.07 ^c	1.55 ^b
Dry grain weight (g)	8.89 ^a	4.38 ^b	-	-	-	-	-	-
Total grain weight (g)	11.32 ^a	5.43 ^b	-	-	-	-	-	-
Oil performance (g)	4.45 ^a	2.33 ^b	-	-	-	-	-	-

میانگین‌های دارای حروف متفاوت دارای تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵ با استفاده از آزمون SNK می‌باشند.

جدول ۴. تجزیه واریانس برای صفات اندازه‌گیری شده در مرحله بلوغ در آفتابگردان تحت شرایط نرمال و احیا.

Parameters	df	Mean squares							cv
		Treatment	Genotype	Treatment × Genotype	Error	Genotype	Treatment × Genotype	Error	
Day to flowering	1	1	1	8	33.33	16.33	8.33	7.583	3.953
Flowering period	1	1	1	8	33.33	16.33	8.33	7.583	29.509
Number head	1	1	1	8	0.17	0.194	0.380	0.105	28.41
Width head (cm)	1	1	1	8	0.024	10.94**	0.024	0.1696	6.655
Length head (cm)	1	1	1	8	2.25	5.33*	0.96	0.668	12.473
Head diameter (cm)	1	1	1	8	5.37	7.19	29.55*	3.381	8.693
Head weight (g)	1	1	1	8	226.20	2944.71**	317.04	170.157	23.967
Plant height (cm)	1	1	1	8	108.42*	120.77*	34.92	11.9639	3.674
Plant weight (g)	1	1	1	8	533.33	208.33	8.33	333.333	28.814
Total plant weight (g)	1	1	1	8	585.06	670.06	0.946	319.058	13.219
Root weight (g)	1	1	1	8	0.23*	0.06	0.01	0.037	24.568
Stem diameter (cm)	1	1	1	8	10.23**	2.52*	1.13	0.361	6.099
Weight of 28 grains in the dough stage (g)	1	1	1	8	0.11	3.79**	1.35**	0.061	13.238
Grain dry weight (g)	1	1	1	8	0.45	61.02*	0.97	5.409	35.042
Total grain weight (g)	1	1	1	8	0.011	104.13**	0.08	7.173	31.96
Oil performance	1	1	1	8	1.50	13.43**	0.67	0.402	18.71

* معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد، ** معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد.

۳-۳. بررسی توان احیا بر اساس صفات بیوشیمیایی

بر اساس نتایج (جدول ۴، فیل تکمیلی ۴ و ۵) بین ژنوتیپ‌ها برای محتوای پرولین اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد مشاهده شد. محتوای پرولین با اعمال تنش افزایش و با احیای مجدد روند نزولی می‌یابد (Safahani Langeroodi *et al.*, 2014). بین ژنوتیپ‌ها برای محتوای آسکوربات و لیپواکسیژناز در سطح احتمال پنج درصد اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. Cengiz Baloglu *et al.* (2012) در ارزیابی دو کولتیوار آفتابگردان تحت تنش کم‌آبی، افزایش محتوای آسکوربات پراکسیداز در یکی از کولتیوارها و عدم تاثیرپذیری آن در کولتیوار دیگر را گزارش کردند. این اختلاف با بالا بودن مقدار هیدروژن پراکسیداز و خنثی شدن اثر آسکوربات توسط آن توجیه شد (Cengiz Baloglu *et al.*, 2012). بین ژنوتیپ‌ها برای محتوای گایاکول به‌عنوان آنزیم کاهش‌دهنده هیدروژن پراکسیداز در سیتوزول، واکوئل و دیواره سلولی و فضای خارج سلولی (Gill & Tuteja, 2010) اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد مشاهده شد. اثرات متقابل تیمار ژنوتیپ برای صفت سوپراکسیددیسموتاز در سطح احتمال یک درصد معنی‌دار بود.

جدول ۴. تجزیه واریانس برای صفات بیوشیمیایی در آفتابگردان تحت شرایط نرمال و احیا.

Biochemical traits	df				Mean squares				CV	Unit of measurement
	Treatment	Genotype	Treatment × Genotype	Error	Treatment	Genotype	Treatment × Genotype	Error		
Chlorophyll a	1	1	1	20	6698.61	772.47	43.19	2962.13	26.41	mg/g
Chlorophyll b	1	1	1	20	4773.45	3508.01	144.84	3472.93	24.44	mg/g
Total chlorophyll	1	1	1	0	22781.43	7572.79	29.85	11584.50	24.073	mg/g
Lipoxygenase	1	1	1	20	0.01	0.011*	0.001	0.0027	76.134	Δabs/gr fw/min
Malondialdehyde	1	1	1	20	240.46	1171.43	502.57	661.18	7.20	μmol/gFW
Catalase	1	1	1	20	0.28	0.047	0.885	0.361	30.573	mol
Sugar	1	1	1	20	516.12	438.28	65.37	211.413	14.54	mg/lit
Protein	1	1	1	20	4.676E-5	4.429E-5	2.22E-6	1.550E-5	5.37	mg/mlit
Proline	1	1	1	20	1.127	92.05**	0.479	0.097	31.28	mg/mol
Gayacole	1	1	1	20	0.12	10.30**	1.29	0.3354	39.299	mol
Ascorbate	1	1	1	20	3.7E-7	0.00013*	1.311E-5	0.000020	41.20	mol
Superoxide dismutase	1	1	1	20	0.004	0.001	0.066**	0.0032	0.32	u/gfw
H ₂ O ₂	1	1	1	20	0.00010	0.0011	0.00038	0.000270	0.156	nmol/g FW

* معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد، ** معنی‌دار در سطح احتمال یک درصد.

بین ژنوتیپ‌ها، در فعالیت آنزیم لیپواکسیژناز، پرولین، آسکوربات و گایاکول اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. بیشترین فعالیت آنزیم لیپواکسیژناز و پرولین در ژنوتیپ DM-2 و بیشترین فعالیت آنزیم آسکوربات و گایاکول در ژنوتیپ H158A/H543R مشاهده شد (جدول ۵). فعالیت بالای لیپواکسیژناز و پرولین در ژنوتیپ DM-2 باتوجه به عملکرد آنها قابل توجیه است. مهم‌ترین عملکرد لیپواکسیژناز ایجاد مقاومت به تنش‌ها است (Grebner *et al.*, 2013) و محتوای پرولین نیز متأثر از تنش خشکی و ژنوتیپ بوده و با اعمال تنش جهت ایجاد مقاومت محتوای پرولین افزایش و با احیای مجدد روند نزولی می‌یابد (Safahani Langeroodi *et al.*, 2014). بالا بودن فعالیت آنزیم آسکوربات و گایاکول در ژنوتیپ H158A/H543R را باتوجه به ضرورت، نقش و اهمیت افزایش فعالیت آنزیم‌های آسکوربات پراکسیداز، کاتالاز و گایاکول پراکسیداز جهت مهار هیدروژن پراکسیداز تحت شرایط تنش خشکی (Smirnov, 1993) می‌توان توجیه کرد. بیشترین میزان سوپراکسیددیسموتاز در ژنوتیپ H158A/H543R تحت شرایط نرمال و در ژنوتیپ DM-2 تحت شرایط احیا مشاهده شد. به‌طور کلی گیاهانی که تحت شرایط تنش توانایی حفظ فعالیت سه آنزیم سوپراکسیددیسموتاز، کاتالاز و آسکوربات پراکسیداز را در بالاترین سطح دارند، از امکان حفظ تعادل در تولید و حذف گونه فعال هیدروژن پراکسیداز برخوردارند (Silva *et al.*, 2010). بنابراین افزایش سوپراکسیددیسموتاز جهت ایجاد مقاومت به تنش در ژنوتیپ متحمل قابل توجیه است. این افزایش به‌حدی بوده است که بعد از احیا هم سطح بالاتری از فعالیت این آنزیم نسبت به شرایط نرمال در ژنوتیپ متحمل DM-2 مشاهده شد. از سوی دیگر واکنش آنزیم‌ها و میزان تولید آنها در گیاهان متأثر از

شدت تنش، مدت تنش، گونه و مرحله رشد و نمو گیاه است (Mohseni *et al.*, 2019). بنابراین بالا بودن سوپراکسیددیسموتاز در ژنوتیپ H158A/H543R تحت شرایط نرمال برگرفته از ساختار ژنتیکی آن می‌باشد. چنانچه در مطالعه انجام شده روی سه رقم زیتون سطح اولیه تولید سوپراکسیددیسموتاز در ارقام مورد مطالعه یکسان نبود؛ اما در همه با گذشت زمان و اعمال تنش افزایش نشان داد (Amini *et al.*, 2014) و اثر متقابل نیز برای صفت سوپراکسیددیسموتاز معنی‌دار بود.

جدول ۵. مقایسه میانگین تیمارها برای صفات بیوشیمیایی در ژنوتیپ‌های آفتابگردان تحت شرایط نرمال و احیا.

Biochemical traits	Genotype		Treatment		Genotype × Treatment			
	DM-2	H158A/H543R	Normal	Recovery	DM-2-Recovery	DM-2-Normal	H158A/H543R-Recovery	H158A/H543R-Normal
Lipoxygenase	0.088 ^a	0.045 ^b	-	-	-	-	-	-
Gayacole	0.081 ^b	2.127 ^a	-	-	-	-	-	-
Ascorbate	0.008 ^b	0.013 ^a	-	-	-	-	-	-
Proline	0.069 ^a	0.042 ^b	-	-	-	-	-	-
Superoxide dismutase	-	-	-	-	17.75 ^a	17.676 ^b	17.63 ^b	17.768 ^a

میانگین‌های دارای حروف متفاوت دارای تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال ۰/۰۵- با استفاده از آزمون SNK می‌باشند.

۳-۴. بررسی توان احیا بر اساس پروفیل اسیدهای چرب

آنالیز اسیدهای چرب حاکی از حضور ۱۲ اسید چرب در پروفیل اسید چرب دانه بود (جدول ۶). الگوی اسید چرب دو ژنوتیپ بجز در مورد اسید چرب اشباع استریک (C18:0) کاملاً مشابه بود. بیشترین اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد، بین ژنوتیپ‌ها در اسید چرب پالمیتولئیک اسید مشاهده شد.

جدول ۶. تجزیه واریانس برای پروفایل اسیدهای چرب در آفتابگردان تحت شرایط نرمال و احیا.

Fatty acids profile	df				Mean square				CV
	Treatment	Genotype	Treatment × Genotype	Error	Treatment	Genotype	Treatment × Genotype	Error	
Myristic acid methyl ester (C14:0) %	1	1	1	4	0.00	0.0004	0.00	0.018	22.30
Palmitic acid methyl ester (C16:0) %	1	1	1	4	0.174	0.0072	0.024	0.187	8.85
Palmitoleic acid methyl ester (C16:1) %	1	1	1	4	0.0012	0.004*	0.00005	0.00045	36.89
Heptadecanoic acid methyl ester (17:0) %	1	1	1	4	0.0050	.0050	.0050	0.0050	13.46
Stearic acid methyl ester (C18:0) %	1	1	1	4	0.004	0.18	0.115	0.034	6.002
Oleic acid methyl ester (C18:1n9c) %	1	1	1	4	31.04	12.35	17.582	28.924	11.401
Linolelaidic acid methyl ester (C18:2n6t) %	1	1	1	4	0.024	0.0084	0.051	0.0166	24.95
Linoleic acid methyl ester (C18:2n6c) %	1	1	1	4	25.704	9.584	13.572	30.835	12.92
Arachidic acid methyl ester (C20:0) %	1	1	1	4	.00005	0.00005	.00045	.00045	9.123
Linolenic acid methyl ester (C18:3n3) %	1	1	1	4	0.020	0.0020	0.001	.02020	20.66
cis- 11-Eicosenoic acid, methyl ester (20:1) %	1	1	1	4	0.00011	0.0055	0.00001	0.00078	18.25
Behenic acid methyl ester (C22:0) %	1	1	1	4	0.0008	0.0032	0.0032	0.0045	8.379

* معنی‌دار در سطح احتمال پنج درصد.

بین ژنوتیپ‌ها در مقادیر اسیدپالمیتولئیک اختلاف معنی‌دار مشاهده شد. بیشترین مقدار اسیدپالمیتولئیک در ژنوتیپ DM-2 مشاهده شد (جدول ۷). در شرایط احیا در هر دو ژنوتیپ افزایش در میزان لینولئیک اسید و کاهش در میزان اولئیک اسید نسبت به شرایط نرمال مشاهده شد که مطابق با گزارش Khoufi *et al.* (2014) مبنی بر اثر تنش خشکی بر محتوای اسید چرب لینولئیک و اولئیک است (فایل تکمیلی ۶).

۳-۵. نسبت اسید چرب اشباع به غیر اشباع

ارزیابی نسبت اسید چرب اشباع به غیر اشباع و پایین بودن مقادیر نسبت فوق در تعیین کیفیت روغن با اهمیت است. در این پژوهش

ژنوتیپ DM-2 تحت هر دو شرایط از کمترین میزان این نسبت برخوردار بود و بیشترین مقدار آن تحت شرایط احیا و در ژنوتیپ H158A/H543R مشاهده شد. شرایط احیا علاوه بر تغییر در نسبت اسیدهای چرب با تغییر نسبت سه اسید چرب لینولیک، لینولینیک و اولئیک اسید پایداری روغن را نیز متأثر می‌سازد. تنش سبب کاهش اسید چرب اولئیک و افزایش اسید چرب لینولینیک می‌شود که هر دو رابطه عکس با پایداری روغن دارند (Mohammadi *et al.*, 2007).

جدول ۷. مقایسه میانگین تیمارها برای پروفیل اسید چرب در ژنوتیپ‌های آفتابگردان تحت شرایط احیا و نرمال.

Parameter	Genotype	
	DM-2	H158A/H543R
Palmitoleic acid methyl ester (C16:1)%	0.08 ^a	0.035 ^b

۴. نتیجه‌گیری

صفات سطح برگ، عرض برگ، طول برگ، طول ریشه، کلروفیل، روز تا گلدهی، طول دوره گلدهی، درصد دانه پر، عرض طبق، وزن اندام هوایی، وزن خشک دانه، وزن کل دانه در هر دو ژنوتیپ کمترین اختلاف را با شاهد بعد از احیا نشان دادند؛ اما صفات محتوای نسبی آب، نشت یونی، پتاسیم ریشه، درصد دانه، تعداد طبق، قطر طبق، ارتفاع بوته، وزن بوته، وزن اندام هوایی، وزن کل دانه در ژنوتیپ DM-2 و صفات وزن برگ، طول برگ، وزن ریشه، نسبت سدیم به پتاسیم برگ، عرض دانه، طول طبق، وزن خشک دانه در ژنوتیپ H158A/H543R کمترین اختلاف را با شاهد داشتند. باتوجه به اینکه ارتفاع بوته بهترین و مناسب‌ترین صفت مورفولوژیکی جهت گزینش ژنوتیپ‌های آفتابگردان تحت تنش است؛ توان احیای ارتفاع بوته در هر دو مرحله رشدی ارزیابی و بر اساس نتایج اختلاف مقادیر اندازه‌گیری شده در شرایط احیا نسبت به شاهد بین دو مرحله در ژنوتیپ DM-2 ۱۰/۳۵٪ و در ژنوتیپ H158A/H543R ۱۲/۹۶٪ برآورد شد. درصد تغییرات ارتفاع نسبت به شاهد در مرحله رشد در ژنوتیپ DM-2 ۱۲/۹۶٪ و در ژنوتیپ H158A/H543R ۲۶/۹۰٪ بود که مقادیر برآورد شده آن در مرحله رسیدگی کامل در ژنوتیپ DM-2 ۲/۶۳۹٪ درصد و در ژنوتیپ H158A/H543R ۱۳/۹۳۷٪ بود که نشان از توان بالای احیایی ژنوتیپ DM-2 است (فایل تکمیلی ۲ و ۳). نتایج حاصل از ارزیابی صفات اندازه‌گیری شده در مرحله هشت برگی، تاثیر تنش در این مرحله از دوره رشدی را نشان می‌دهد و باتوجه به نتایج می‌توان ژنوتیپ DM-2 را به عنوان ژنوتیپ متحمل و ژنوتیپ H158A/H543R به عنوان ژنوتیپ حساس معرفی کرد. نتایج ارزیابی فعالیت آنزیم‌ها ۲۴ ساعت بعد از آبیاری، تغییرات فعالیت آنزیم‌ها در ژنوتیپ‌ها را در طی احیا نشان می‌دهد؛ به طوری که با وجود متعادل شدن و معنی‌دار نبودن فعالیت اکثر آنزیم‌ها ۲۴ ساعت بعد احیا، نتایج ارزیابی اثرات احتمالی تیمار احیا در مراحل نهایی رشد در صفات کمی و کیفی روغن نشان از تغییر الگوی اسیدهای چرب و نسبت اسیدهای چرب در دو ژنوتیپ آفتابگردان دارد. تفاوت رفتار فعالیت آنزیم‌ها و الگوی اسید چرب مشاهده شده مؤید تاثیر ژنوتیپ بر اختلافات مشاهده شده در پاسخ به اثرات تنش خشکی در ژنوتیپ‌های مختلف می‌باشد. از آنجایی که توان بازیابی گیاه پس از احیا به عنوان معیار مهمی برای اصلاح نژاد و تولید ارقام متحمل به تنش می‌باشد؛ ژنوتیپ DM-2 از دیدگاه اصلاحی به عنوان ژنوتیپ مطلوب معرفی می‌شود.

۵. منابع

- Abid, M., Ali, S., Kang Qi, L., Zahoor, R., Tian, Z., Jiang, D., Snider, J.L., & Dai, T. (2018). Physiological and biochemical changes during drought and recovery periods at tillering and jointing stages in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Scientific Reports*, 8, 4615.
- Aebi, H. (1984). Catalase *in vitro*. *Methods in Enzymology*, 105, 121-126.
- Ahmadikhah, A., & Marufinia, A. (2016). Effect of reduced plant height on drought tolerance in rice. *3 Biotech*, 6, 221.
- Amini, Z., Moalemi, N.A., & Saadati, S. (2014). Effects of water deficit on proline content and activity of antioxidant enzymes among three olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Plant Research Journal (Iranian Biology Journal)*, 2(27), 156-16. (In Persian).
- Anastasi, U., Santonoceto, C., Giuffrè, A.M., Sortino, O., Gresta, F., & Abbate, V. (2010). Yield performance and grain lipid composition of standard and oleic sunflower as affected by water supply. *Field Crops Research*,

- 119, 145–153.
- Andrianasolo, F.N., Debaeke, P., Champolivier, L., & Maury, P., (2016). Analysis and modelling of the factors controlling seed oil content in sunflower: A review. *Oil Seed and Fats Crop Lipids*, 23(2), 206.
- Alexieva, V., Sergiev, I., Mapelli, S., & Karanov, E. (2001). The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell & Environment*, 24, 1337-1344.
- Beauchamp, C., & Fridovich, I. (1971). Superoxide dismutase: Improve assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, 44, 276–287.
- Bohnert, H.J., Nelson, D.E., & Jensen, R.G. (1995). Adaptation to environmental stresses. *The Plant Cell*, 7, 1099-1111.
- Bradford, M.M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72(1), 248-254.
- Chakraborty, N.R., Lakshman, S.S., Sandip Debnath, S., & Rahimi, M. (2022). Yield stability and economic heterosis analysis in newly bred sunflower hybrids throughout diverse agro-ecological zones. *BMC Plant Biology*, 22, 579.
- Cengiz Baloglu, M., Kavas, M., Aydin, G., Avni Oktem, H., & Meral Yucel, A. (2012). Antioxidative and physiological responses of two sunflower (*Helianthus annuus*) cultivars under PEG-mediated drought stress. *Turkish Journal of Botany*, 36, 707-714.
- Darvishzadeh, R., Maleki, H.H., & Sarrafi, A. (2011). Path analysis of the relationships between yield and some related traits in diallel population of sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Australian Journal of Crop Science*, 5(6), 674.
- Darvishzadeh, R., Hatami Maleki, H., Pirzadi, A., Kholghl, M., & Abdollahi Mandoulakani, B. (2014). Genetic analysis of yield and yield related traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Genetika*, 46(2), 369-384.
- Ferrat, I.L., & Lova, C.J. (1999). Relation between relative water content, nitrogen pools and growth of *Phaseolus vulgaris* (L.) and *P. acutifolius* (A.) gray during water deficit. *Crop Science*, 39, 467-474.
- Fernandez, O., Urrutia, M., Berton, T., Bernillon, S., Deborde, C., Jacob, D., Maucourt, M., Maury, P., Durufé, H., Gibon, Y., Langlade, N.B., & Moing, A. (2019). Metabolomic characterization of sunflower leaf allows discriminating genotype groups or stress levels with a minimal set of metabolic markers. *Metabolomics*, 15(4), 56.
- Heath, R.L., & Packer, L. (1968). Photoperoxidation in isolated chloroplasts: II. Role of electron transfer. *Archives Biochemistry Biophysics*, 125(3), 850-857.
- Hincha, D.K., & Thalhammer, A. (2012). LEA proteins: IDPs with versatile functions in cellular dehydration tolerance. *Biochemical Society Transactions*, 40(5), 1000-1003.
- Irigoyen, J.J., Emerich, D.W., & Sanchez-Diaz, M. (1992). Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*) plants. *Plants Cell Physiology*, 84, 55-60.
- Ghaffari, M., Toorchi, M., Valizadeh, M., & Shakiba, M.R. (2012). Morpho-physiological screening of sunflower inbred lines under drought stress condition. *Turkish Journal of Field Crops*, 17(2), 185-190.
- Gray, S.B., & Brady, S.M. (2016). Plant developmental responses to climate change. *Developmental Biology*, 419(1), 64–77.
- Grebner, W., Stingl, N.E., Oenel, A., Mueller, M.J., & Berger, S. (2013). Lipoygenase-6-dependent oxylipin synthesis in roots is required for abiotic and biotic stress plant resistance of Arabidopsis. *Plant Physiology*, 161(4), 2159–2170.
- Levitt, J. (1980). Responses of plant to environmental stress: Water, radiation, salt and other stresses. *Academic Press, New York*, 365 p.
- Lichtenthaler, H.K., & Wellburn, A.R. (1985). Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 11, 591-592.
- Maurel, C., Boursiac, Y., Luu, D.T., Santoni, V., Shahzad, Z., & Verdoucq, L. (2015). Aquaporins in plants. *American Physiological Society*, 95, 1321–1358.
- Mohammadi, T., Azizi Tabrizad, M.H., & Taslimi, A. (2007). Relation of fatty acids composition with stability of sunflower and canola oil blends. *Journal of Food Science and Technology*, 4(2), 67-76. (In Persian).
- Mohseni, Z., Moradian, F., & Rahdari, P. (2019). The study of activity of antioxidant enzymes, guaiacol peroxidase and ascorbate peroxidase and the amount of Na, K and pigment content in *Spinach oleracea* (L.) under NaCl salinity stress. *Plant Research Journal (Iranian Biology Journal)*, 4(32), 915-924. (In Persian).
- Morsali Aghajari, F., Darvishzadeh, R., Hatami Maleki, H., Gholinezhad, E., & Kalantar, A. (2019). Selection of salinity tolerant lines of sunflower using some physiological characteristics. *Journal of Crop Breeding*, 11(31), 185-195. (In Persian).
- Nakano, Y., & Asada, K. (1981). Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 22(5), 867-880.

- Oilworld (2021). <https://www.oilworld.biz/>
- Ortiz, N., Armada, E., Duque, E., Roldán, A., & Azcón, R. (2015). Contribution of arbuscular mycorrhizal fungi and/or bacteria to enhancing plant drought tolerance under natural soil conditions: Effectiveness of autochthonous or allochthonous strains. *Journal Plant Physiology*, 174, 87-96.
- Khoufi, S., Khamassi, K., Jaime, A., Teixeira Da Silva, J.A., Salah, R., & Jeddi Faysal, B. (2014). Watering regime affects oil content and fatty acid composition of six sunflower lines. *Journal of New Sciences*, 7(1).
- Kosava, K., Vitamvas, P., & Prasil, I.T. (2014). Wheat and barley dehydrins under cold, drought, and salinity-what can LEA-II proteins tell us about plant stress response? *Frontiers in Plant Science*, 5, 343.
- Rajput, V.D., Harish Singh, R.K., Verma, K.K., Sharma, L., Quiroz-Figueroa, F.R., Meena, M., Gour, V.S., Minkina, T., Sushkova, S., & Mandzhieva, S. (2021). Recent developments in enzymatic antioxidant defence mechanism in plants with special reference to abiotic stress. *Journals Biology*, 10(4), 267.
- Rauf, S., & Sadaqat, H.A. (2008). Identification of physiological traits and genotypes combined to high achene yield in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under contrasting water regimes. *Australian Journal of Crop Science*, 1, 23-30.
- Safahani Langeroodi, A.R., Kamkar, B., Teixeira da Silva, J.A., & Ataei, M. (2014). Response of sunflower cultivars to deficit irrigation. *Helia*, 37(60), 37-58.
- Sairam, R.K., Rao, K.V., & Srivastava, G.C. (2002). Differential response of wheat genotypes to longterm salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Science*, 163, 1037-1046.
- Shi, Q., Bao, Z., Zhu, Z., Ying, Q., & Qian, Q. (2014). Effects of different treatments of salicylic acid on heat tolerance, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzyme activity in seedlings of *Cucumis sativa* (L.). *Plant Growth Regulation*, 48, 127-135.
- Silva, E.N., Ferreira-Silva, S.L., Fontenele, A.V., Ribeiro, R.V., Viégas, R.A., & Silveira, J.A.G. (2010). Photosynthetic changes and protective mechanisms against oxidative damage subjected to isolated and combined drought and heat stresses in *Jatropha curcas* plants. *Journal of Plant Physiology*, 167, 1157-1164.
- Smirnoff, N. (1993). The role of active oxygen in the response of plant to water deficit and desiccation. *New Phytologist*, 125, 27-58.
- Seleiman, M.F., Al-Suhaibani, N., Ali, N., Akmal, M., Alotaibi, M., Refay, Y., Dindaroglu, T., Abdul-Wajid, H.H., & Battaglia, M.L. (2021). Drought stress impacts on plants and different approaches to alleviate its adverse effects. *Plants*, 10, 259. <https://doi.org/10.3390/plants10020259>.
- Terzi, R., Saruhan Güler, N., Kutlu Çalışkan, N., & Kadioğlu, A. (2013). Lignification response for rolled leaves of *Ctenanthe setosa* under long-term drought stress. *Turkish Journal of Botany*, 37, 614-619.
- Updhyaya, A., Sankhla, D., Davis, T.D., Sankhla, N., & Smidh, B.N. (1985). Effect of paclobutrazol on the activities of some enzymes of activated oxygen metabolism and lipid peroxidation in senescing soybean leaves. *Journal of Plant Physiology*, 121, 453-461.
- Wahing, I., Van, W., Houba, V.J.G., & Vander, J.J. (1989). Soil and plant analysis a series of syllabi. Part7, plant analysis procedure. Wageningen agriculture university.
- Zareei Siahbidi, A., Rezaeizad, A., & Mehdi Ghaffari, M. (2022). Combining ability of some sunflower parental lines in both normal and drought stress conditions. *Helia*, 1-16.
- Zhang, X., Lei, L., Lai, J., Zhao, H., & Song, W. (2018). Effects of drought stress and water recovery on physiological responses and gene expression in maize seedlings. *BMC Plant Biology*, 18, 68.

فایل‌های تکمیلی

فایل تکمیلی ۱. نتایج آنالیز خاک.

FP	PH	EC	Soil texture Lumi	Clay	Sandy	Organic matter	Calcareous	N	K	P
ml/100g		Ds/m	%			%			Mg / kg	
22.6	7.47	0.77	22.5	22	55	2.9	12.78	0.08	188	19.7

فایل تکمیلی ۲. آماره‌های توصیفی صفات در آفتابگردان تحت شرایط نرمال و احیا در مرحله گیاهچه.

Parameters	Genotype	Average		Mean percentage of trait changes compared to control	Variance		Coefficient of variation	
		Normal	Recovery		Normal	Recovery	Normal	Recovery
Leaf weight (g)	DM-21	2.33	1.4	40%	0.16	0.07	17.3	18.9
	H158A/H543R	1.667	1.73	-4%	0.06	0.063	15.05	14.50
Leaf surface (cm ²)	DM-21	1235.8	1136.7	8.02%	214600	723000	37.5	7.48
	H158A/H543R	9077.33	8930.33	1.62%	219600	262900	5.16	5.74
Leaf width (cm)	DM-21	103.6	100.07	3.41%	3.193E-28	37.45	1.192E-11	6.116
	H158A/H543R	96.5	98.13	-1.69%	44.31	24.37	76.9	65.03
Leaf length (cm)	DM-21	158.4	143.87	9.18%	431.77	558.7	13.12	16.43
	H158A/H543R	121.07	120.2	0.72%	51.64	257.16	5.94	13.34
Root length (cm)	DM-21	43	45	-5.81%	7	27.75	6.15	11.71
	H158A/H543R	48.83	46.78	4.21%	25.08	34.48	10.26	12.55
Root weight (g)	DM-21	23.17	16.17	30.25%	34.41	16.4	25.32	25.05
	H158A/H543R	13.67	13.7	-0.27%	4.04	23.06	14.71	35.05
Number of leaf	DM-21	12.67	7.67	39.47%	2.33	1.333	12.051	15.09
	H158A/H543R	13	10.333	20.51%	3	2.333	13.323	14.78
Plant height	DM-21	46.17	40.17	13.00%	1.083	3.58	2.25	4.71
	H158A/H543R	37.17	27.17	26.91%	10.58	3.01	8.75	6.38
RWC (%)	DM-21	84.16	79.07	6.05%	54.52	47.71	8.77	8.73
	H158A/H543R	86.08	72.43	15.87%	24.61	10.06	5.76	4.38
Ion leakage (%)	DM-21	63.31	67.518	-7.09%	49.83	72.42	11.15	12.6
	H158A/H543R	57.68	77.39	-41.83%	1.061	124.24	1.786	14.40
Chlorophyll (mg/g)	DM-21	32.47	30.41	6.36%	0.1	1.12	0.97	3.48
	H158A/H543R	31.71	34.01	-7.24%	3.29	1.46	5.716	3.55
Leaf Na ⁺ content (mg/g)	DM-21	5.89	9.3	-57.84%	6.32	0.002	42.66	0.48
	H158A/H543R	10.29	11.66	-13.30%	12.05	0.0006	33.73	0.21
Leaf K ⁺ content (mg/g)	DM-21	113.48	137.02	-20.75%	44.02	45.64	5.69	4.93
	H158A/H543R	117.75	138.36	-17.51%	211.12	42.44	12.34	4.71
Na ⁺ /K ⁺ in leaf	DM-21	0.512	0.668	-30.43%	0.00036	0.002	3.71	6.7
	H158A/H543R	0.09	0.09	0.95%	0.00038	0.001	21.66	37.2
Root Na ⁺ content (mg/g)	DM-21	63.77	217.76	-241.49%	14.66	434.81	6.004	9.58
	H158A/H543R	139.23	112.06	19.51%	2199	409.37	33.68	18.06
Root K ⁺ content (mg/g)	DM-21	89.58	90.72	-1.28%	46.49	15.18	7.61	4.3
	H158A/H543R	94.5	97.5	-3.17%	33.16	89.67	6.09	9.71
Na ⁺ /K ⁺ in root (mg/g)	DM-21	0.71	2.4	-237.30%	0.00016	0.07	18.07	10.77
	H158A/H543R	1.29	1.15	-19.14%	0.03	0.02	12.71	11.39

فایل تکمیلی ۳. آماره‌های توصیفی صفات در ژنوتیپ‌های آفتابگردان تحت شرایط احیا و نرمال در مرحله گیاه کامل.

Parameters	Genotypes	Average		Mean percentage of trait changes compared to control	Variance		Coefficient of variation	
		Normal	Recovery		Normal	Recovery	Normal	Normal
Number of days to flowering	DM-21	68.33	73.33	-7.32%	1.33	0.33	1.69	0.79
	H158A/H543R	67.67	69.33	-2.46%	14.33	14.33	5.6	5.46
Flowering period	DM-21	10.67	5.67	46.88%	1.33	0.33	10.83	10.18
	H158A/H543R	11.33	9.67	14.71%	14.33	14.33	33.4	39.17
Head width (cm)	DM-21	7.05	7.23	-2.55%	0.18	0.04	6	2.87
	H158A/H543R	5.23	5.23	0	0.41	0.04	12.28	3.96
Head length (cm)	DM-21	7.93	6.5	18.07%	0.66	0.25	10.03	7.69
	H158A/H543R	6.03	5.73	4.97%	1.263	0.49	18.63	12.25
Head diameter (cm)	DM-21	21.03	22.83	-8.56%	5.92	0.89	11.57	4.12
	H158A/H543R	22.62	18.14	19.79%	0.49	6.23	3.1	13.75
Head weight (g)	DM-21	69.29	70.89	-2.30%	334.22	9.88	26.38	4.43
	H158A/H543R	48.24	29.28	39.31%	194.32	142.21	28.89	40.02
Plant height (cm)	DM-21	98.6	96	2.64%	7.63	9	2.801	3.125
	H158A/H543R	95.67	82.33	13.94%	19.08	11.73	4.566	14.2
Plant weight (g)	DM-21	80	65	18.75%	100	25	12.5	7.692
	H158A/H543R	86.67	75	13.46%	233.33	975	17.625	41.633
Weight of the aerial part (g)	DM-21	149.29	135.89	8.98%	736.63	28.777	18.179	3.948
	H158A/H543R	134.91	120.38	10.77%	219.28	291.5	10.976	14.183
Stem diameter (cm)	DM-21	10.01	8.78	12.28%	0.297	0.048	5.44	2.50
	H158A/H543R	11.54	9.08	21.31%	0.947	0.15	8.43	4.26
Root weight (g)	DM-21	23.18	16.16	30.28%	34.48	16.40	25.33	25.06
	H158A/H543R	13.67	13.70	-0.22%	4.043	23.064	14.71	35.05
Weight of grain in dough stage (g)	DM-21	2	2.86	-42.93%	0.06	0.09	11.54	10.36
	H158A/H543R	1.55	1.07	30.97%	0.003	0.1	3.53	29.6
Dry grain weight (g)	DM-21	9.37	8.41	10.22%	4.97	1.76	23.79	15.77
	H158A/H543R	4.3	4.47	-4.24%	11.29	3.61	78.3	42.5
Total grain weight (g)	DM-21	11.37	11.28	0.85%	4.66	2.46	18.98	13.91
	H158A/H543R	5.33	5.54	-4.10%	17.96	3.61	79.59	34.21
Oil performance (g)	DM-21	4.73	4.17	11.8	0.12	0.36	47.3	14.3
	H158A/H543R	2.76	1.91	131	0.46	0.68	24.5	10.4
Oil percentage (%)	DM-21	42.31	37.31	11.75%	35.41	31.07	14.1	14.9
	H158A/H543R	40.004	33.87	15.30%	1.9	11.38	43.4	10

فایل تکمیلی ۴. آماره‌های توصیفی صفات بیوشیمیایی در ژنوتیپ متحمل تحت شرایط نرمال و احیا.

Biochemical traits	Average		Variance		Coefficient of variation	
	Normal	Recovery	Normal	Recovery	Normal	Recovery
Chlorophyll a (mg/g)	196.32	227.05	2140.59	3167.642	23.57	24.79
Chlorophyll b (mg/g)	236.62	269.74	2993.08	3280.675	23.12	21.23
Total chlorophyll (mg/g)	432.94	496.79	9149.37	11603.31	22.09	21.68
Lipoxygenase (Δ abs/g fw/min)	0.07	0.19	0.0043	0.003	96.27	27.41
Malondialdehyde (μ mol/gFW)	357.71	342.22	1989.79	219.39	12.47	4.33
Sugar (mg/lit)	97.99	110.56	452.29	262.13	21.70	14.64
Protein (mg/mlit)	0.07	0.07	1.02146E-05	1.44845E-05	0.05	5.21
Gayacole (mol)	1.12	0.52	0.21	0.07	40.76	50.58
Ascorbate (mol)	0.007	0.009	1.33258E-05	2.40533E-05	48.93	56.43
Hydrogen peroxidase (nmol/g FW)	38512.5	38365.65	369781.4	349494.3	15.79	1.54
Proline (mg/mol)	4.7545	5.4706	1.2842	1.9704	23.8348	25.6591
Superoxide dismutase (u/gfw)	17.6767	17.7544	0.0016	0.0009	0.2262	0.1689
Catalase (mol)	0.59	0.61	0.13	0.06	62.36	39.75

فایل تکمیلی ۵. آماره‌های توصیفی برای صفات بیوشیمیایی در ژنوتیپ حساس تحت شرایط نرمال و احیا.

Biochemical traits	Average		Variance		Coefficient of variation	
	Normal	Recovery	Normal	Recovery	Normal	Recovery
Chlorophyll a (mg/g)	182.29	218.39	4496.30	2044.062	36.78	20.70
Chlorophyll b (mg/g)	217.36	240.65	4287.27	3330.732	30.12	23.98
Total chlorophyll (mg/g)	399.65	459.03	16891.25	8694.53	32.52	20.31
Lipoxygenase (Δ abs/gr fw/min)	0.04	0.06	0.00034	0.003	53.21	98.36
Malondialdehyde (μ mol/gFW)	362.53	365.35	83.532	352.03	48.00	5.14
Sugar (mg/lit)	92.74	98.71	27.19	104.09	5.62	10.34
Protein (mg/mlit)	0.073	0.08	1.82987E-05	1.89951E-05	5.86	5.71
Gayacole (mol)	1.97	2.29	0.70	0.36	42.63	26.27
Ascorbate (mol)	0.014	0.012	3.14498E-05	4.92064E-06	41.14	58.92
Hydrogen peroxidase (nmol/g FW)	37678.65	38136.99	796886.8	64719.66	2.36	0.67
Proline (mg/mol)	1.1201	1.2711	0.0841	0.5551	25.89	58.61
Superoxide dismutase (u/gfw)	17.7688	17.6375	0.002	0.0084	0.25	0.519
Catalase (mol)	0.66	0.38	0.07	0.07	40.41	42.59

فایل تکمیلی ۶. آماره‌های توصیفی برای پروفایل اسیدهای چرب در ژنوتیپ‌های آفتابگردان تحت شرایط احیا و نرمال.

Fatty acids profile	Genotypes	Average		Variance		Coefficient of variation	
		Normal	Recovery	Normal	Recovery	Normal	Recovery
Myristic acid methyl ester (C14:0)	DM-21	0.02	0.02	0.0008	0.0008	141.4	141.4
	H158A/H543R	0.015	0.015	0.0005	0.0005	149.1	149.1
Palmitic acid methyl ester (C16:0)	DM-21	4.77	4.96	0.16	0.02	8.4	5.9
	H158A/H543R	4.72	5.13	0.66	0.05	17.2	4.4
Palmitoleic acid methyl ester (C16:1)	DM-21	0.07	0.09	0.0002	0	20.2	0
	H158A/H543R	0.02	0.05	0.0008	0.0008	141.4	0
Heptadecanoic acid methyl ester (17:0)	DM-21	0	0	0	0	0	0
	H158A/H543R	0	0.02	0	0.0008	0	141.4
Stearic acid methyl ester (C18:0)	DM-21	3.33	3.13	0.018	0.115	4	10.8
	H158A/H543R	2.79	3.07	0.002	0.0008	1.6	0.9
Oleic acid methyl ester (C18:1n9c)	DM-21	46.42	45.44	87.25	8.08	20.1	6.3
	H158A/H543R	51.87	44.96	17.59	2.78	8.1	3.7
Linolelaidic acid methyl ester (C18:2n6t)	DM-21	0.415	0.69	0.042	0.0005	49.4	3.2
	H158A/H543R	0.51	0.47	0	0.02	0	30.1
Linoleic acid methyl ester (C18:2n6c)	DM-21	43.55	44.53	94.11	11.52	22.3	7.6
	H158A/H543R	38.76	44.95	17.05	0.65	10.7	1.8
Arachidic acid methyl ester (C20:0)	DM-21	0.24	0.23	0.0005	0.0012	9.3	15.1
	H158A/H543R	0.23	0.25	5.00E-05	5.00E-05	3.1	2.8
Linolenic acid methyl ester (C18:3n3)	DM-21	0.055	0.025	5.00E-05	0.0012	12.9	2.5
	H158A/H543R	0.06	0.055	0.0002	0.006	23.6	140.8
cis- 11-Eicosenoic acid, methyl ester (20:1)	DM-21	0.13	0.125	0.0002	5.00E-05	10.9	5.7
	H158A/H543R	0.19	0.18	0.0005	0.003	11.8	30.4
Behenic acid methyl ester (C22:0)	DM-21	0.82	0.76	0.0013	0.014	4.4	15.6
	H158A/H543R	0.82	0.84	0.0013	0.0013	4.4	4.3