

## اثر تنش خشکی و محدودیت منبع و مخزن بر تبادلات گازی و عملکرد آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.)

عادل سی و سه مرده<sup>۱\*</sup>، حسین رنجبر بلخکانلو<sup>۲</sup>، یوسف سهرابی<sup>۳</sup> و بهمن بهرام نژاد<sup>۴</sup>  
۱، ۲، ۳، ۴، استادیار، دانشجوی کارشناسی ارشد و استادیاران دانشگاه کردستان  
(تاریخ دریافت: ۸۹/۷/۲۱ - تاریخ تصویب: ۹۰/۴/۲۹)

### چکیده

به منظور بررسی تغییرات عملکرد، تبادلات گازی و ارزیابی محدودیت منبع و مخزن در آفتابگردان رقم آذرگل تحت شرایط آبیاری و تنش خشکی آزمایشی در سال ۱۳۸۷ به صورت کرت‌های خرد شده در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی و در ۳ تکرار در شرایط مزرعه‌ای به اجرا درآمد. سطوح فاکتور اصلی شامل تیمار آبیاری (آبیاری در پتانسیل آبی ۳- بار) و تنش خشکی (عدم آبیاری از یک ماه پس از کاشت تا رسیدگی) و سطوح فاکتور فرعی شامل ترکیبی از ۵ سطح برگ‌زدایی (عدم برگ‌زدایی به عنوان شاهد، ۲۵، ۵۰، ۷۵ و ۱۰۰ درصد برگ‌زدایی) در دو مرحله گرده‌افشانی ( $R_5$ ) و اتمام دانه‌بندی ( $R_7$ ) بودند. محدودیت مخزن نیز از طریق قطع نصف طبق در مرحله گرده‌افشانی در تمامی تیمارهای مورد بررسی اعمال گردید. نتایج این تحقیق نشان داد که تیمارهای برگ‌زدایی و تنش خشکی از طریق کاهش تولید زیست‌توده و تعداد دانه پر و در نتیجه کاهش شاخص برداشت عملکرد را کاهش دادند. تنش خشکی بر میزان روغن دانه بی تأثیر بود، میزان پروتئین دانه را کاهش داد و باعث کاهش سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای و افزایش کارایی مصرف آب گردید، در حالی که برگ‌زدایی باعث افزایش سرعت فتوسنتز شد. در شرایط تنش خشکی هر دو محدودیت منبع و مخزن مشاهده شد، اما در شرایط آبی‌علی‌رغم تولید مواد فتوسنتزی بیشتر، محدودیت مخزن شدیدتر و تعیین‌کننده نهایی عملکرد بود. در کل می‌توان گفت با توجه به روند هماهنگ کاهش درصد روغن و افزایش محدودیت منبع در شرایط تنش، استفاده از ارقام با محدودیت منبع کمتر با افزایش درصد روغن همراه خواهد بود. همچنین در شرایط آبی ارقام طبق بزرگتر و تعداد دانه بیشتر در طبق می‌توانند به واسطه رفع محدودیت مخزن به بهبود عملکرد در این شرایط کمک کنند.

**واژه‌های کلیدی:** آفتابگردان، برگ‌زدایی، روغن دانه، سرعت فتوسنتز، کارایی مصرف آب.

### مقدمه

محیطی سازگار بوده و می‌تواند در مناطق خشک و نیمه خشک عملکرد قابل قبولی داشته باشد (Nadeem et al., 2002). در این مناطق تنش خشکی در هر مرحله از رشد از طریق کاهش فتوسنتز جاری و یا کاهش

آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.) چهارمین گیاه دانه روغنی جهان از لحاظ تولید محسوب می‌شود (Abdi et al., 2007)، که به دامنه وسیعی از شرایط

تعادل جدیدی بین آنها ایجاد نماید. مشخص شده است که در آفتابگردان خسارت به برگ‌ها، به دلیل تنش خشکی، حشرات، تگرگ، بیماری‌ها و مدیریت نادرست استفاده از علف‌کش‌ها عملکرد را کاهش می‌دهد (Erbas & Muro et al., 2001; Baydar, 2007) و برآورد کاهش عملکرد ناشی از حذف برگ‌ها ممکن است نقش مهمی در پیش‌بینی عملکرد بازی کند و مرز مشخصی جهت استفاده از علف‌کش‌ها تعیین نماید (Erbas & Baydar, 2007).

با حذف برگ به منظور شبیه‌سازی خسارات ناشی از بیماری‌ها، آفات و سایر عوامل می‌توان به نقش برگ‌ها در مراحل مختلف رشد گیاه در تأمین مواد فتوسنتزی پی برد (Acreche & Slafer, 2009). سطح و زمان برگ‌زدایی بر درصد کاهش عملکرد مؤثرند (Mariko & Hogetsu, 1987). گزارش شده است برگ‌های یک سوم تحتانی ساقه نسبت به برگ‌های فوقانی و میانی از اهمیت کمتری برخوردار هستند در حالی که برگ‌های میانی که ۶۰ تا ۸۰ درصد سطح فتوسنتزی گیاه را به خود اختصاص می‌دهند بیشترین تأثیر را بر عملکرد آفتابگردان دارند (Abdi et al., 2007). به نظر می‌رسد که مرحله قبل از گلدهی حساس‌ترین مرحله رشدی به اثرات برگ‌زدایی در آفتابگردان باشد به گونه‌ای که حذف صد درصد برگ‌ها در این مرحله سبب کاهش ۹۲ درصدی عملکرد گردیده است (Muro et al., 2001).

با توجه به نقش مهم آفتابگردان به عنوان یک دانه روغنی و ویژگی منحصر به فرد انعطاف‌پذیری این محصول و نیز تنوع در شرایط کشت آن، این تحقیق با هدف تشخیص حساس‌ترین مرحله رشدی آفتابگردان نسبت به از بین رفتن برگ‌ها و همچنین تعیین اثر سطوح برگ‌ریزی بر روابط منبع-مخزن، فتوسنتز و تبادلات گازی و نیز عملکرد و درصد روغن و پروتئین دانه در شرایط آبیاری و تنش خشکی و تعیین محدودیت نسبی منبع و یا مخزن در این گیاه به اجرا درآمد.

### مواد و روش‌ها

این آزمایش در مزرعه تحقیقاتی دانشکده کشاورزی دانشگاه کردستان واقع در منطقه گریزه سنندج با طول

پتانسیل انتقال مجدد بر عملکرد تأثیر می‌گذارد (Shabani Frotan, 2001)، اما توانایی حفظ سطح برگ و فتوسنتز تحت تنش‌های محیطی باعث ثبات عملکرد می‌گردد. علاوه بر کاهش سطح برگ، کاهش سرعت فتوسنتز تحت تنش و یا افزایش سرعت فتوسنتز برگ‌های باقی مانده در صورت قطع بخشی از برگ‌ها نیز بر تولید مواد فتوسنتزی و عملکرد مؤثر است. عوامل محدودکننده فتوسنتز در شرایط تنش در دو گروه کلی قرار دارند: عوامل محدودکننده روزنه‌ای که منجر به کاهش انتشار  $CO_2$  به فضای بین سلولی در اثر کاهش هدایت روزنه‌ای می‌گردد و عوامل محدودکننده غیرروزنه‌ای که از طریق اثر مستقیم کمبود آب بر فرآیندهای بیوشیمیایی فرآوری کربن را محدود می‌کنند (Ahmadi & Siosemardeh, 2005). در بسیاری از مطالعات انجام شده، سرعت فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای و تعرق تحت تنش خشکی کاهش یافته ولی غلظت  $CO_2$  زیر روزنه‌ای و دمای برگ افزایش یافته است (Ahmadi & Siosemardeh, 2005; Pankovic et al., 1999). علی‌رغم پیشرفت‌های زیاد در درک اثرات تنش خشکی بر فتوسنتز، هنوز نظریات مشترکی در مورد حوادثی که راندمان فتوسنتز را کاهش می‌دهد، وجود ندارد (Shabani frotan, 2001). (Gimenez et al., 1992) گزارش کردند که کاهش فتوسنتز در برگ‌های آفتابگردان تحت تنش خشکی به عوامل روزنه‌ای و غیر روزنه‌ای مربوط می‌باشد، اما در سایر گزارشها عنوان شده که کاهش در فتوسنتز تحت رطوبت‌های متفاوت خاک، بیشتر به واسطه کنترل غیر روزنه‌ای فتوسنتز می‌باشد (Shabani frotan, 2001). همچنین مشخص شده است که آهنگ گسترش برگ بیشتر از مقاومت روزنه‌ای میزان تعرق را در شرایط تنش خشکی در آفتابگردان کنترل می‌کند (Poustini et al., 2005).

آفتابگردان از لحاظ گسترش سطح برگ دارای انعطاف‌پذیری فنوتیپی بالایی بوده که روابط منبع-مخزن را در شرایط متفاوت رشدی تحت تأثیر قرار می‌دهد (Poustini et al., 2005). شناخت این روابط برای تفسیر رشد و عملکرد این گیاه ضروری است (López Pereira et al., 1999). تنش خشکی می‌تواند اثرات متفاوتی بر رفتارهای منبع و مخزن گذاشته و

خاک حدود ۱۷ درصد) به ظرفیت زراعی (رطوبت وزنی خاک معادل ۲۴/۵ درصد) تا عمق نفوذ ریشه بسته به مرحله رشدی از ۵/۴ تا ۱۲/۵ مترمکعب در هر کرت اصلی متغیر بود. از یک ماه پس از کاشت تا رسیدگی در تیمار آبیاری مجموعاً ۷ بار آبیاری انجام شد و تیمار تنش هیچگونه آبی دریافت نکرد. رقم آذرگل در سطح استان به صورت دیم نیز کشت می‌گردد و تیمار تنش تا حد زیادی با شرایط دیم منطقه تطابق دارد.

در آزمایش حاضر ترکیبی از برگ‌زدایی در ۵ سطح (عدم برگ‌زدایی به عنوان شاهد، ۲۵، ۵۰، ۷۵ و ۱۰۰ درصد برگ‌زدایی) در دو مرحله گل‌دهی (R5) مصادف با اواسط تیر و اتمام دانه‌بندی (R7) مصادف با اواخر تیر به عنوان سطوح فاکتور فرعی در نظر گرفته شدند. در مرحله گلدهی در آفتابگردان ۸ برگ فوقانی تقریباً سبز باقی می‌مانند و برگ‌های قرار گرفته در نیمه فوقانی ساقه تقریباً تمام نیاز طبق به مواد فتوسنتزی را تأمین می‌کنند (Alkio et al., 2003)، لذا در تیمارهای ۲۵، ۵۰، ۷۵ و ۱۰۰ درصد برگ‌زدایی، به ترتیب چهار برگ یک طرف ساقه یک در میان، چهار برگ دو طرف یک در میان، هر چهار برگ یک طرف و چهار برگ طرف دیگر ساقه یک در میان و تمامی ۸ برگ فوقانی حذف شدند.

جهت بررسی اثر برگ‌ریزی بر تبادلات گازی (فتوسنتز، هدایت روزنه‌ای، میزان تعرق و غلظت CO<sub>2</sub> زیر روزنه‌ای) دو هفته پس از برگ‌ریزی دوم با استفاده از دستگاه آنالیز گازی مادون قرمز (IRGA) مدل LCA4 شرکت ADC Hoddesdon, UK در تیمارهای شاهد و تنش خشکی و در سطوح مختلف برگ‌زدایی صفات مذکور اندازه‌گیری شد. به این منظور پس از تنظیم و کالیبره کردن دستگاه قسمت وسطی برگ در داخل محفظه اندازه‌گیری قرار داده شده و در محدوده تابش فعال فتوسنتزی ۱۰۰۰ تا ۱۵۰۰ میکرومول فوتون بر مترمربع بر ثانیه و بعد از یک دقیقه مقادیر تبادلات گازی در بالاترین برگ کاملاً توسعه یافته در دو بوته تصادفی در هر واحد آزمایشی ثبت و میانگین‌گیری به عمل آمد. کارایی مصرف آب از تقسیم نمودن فتوسنتز به هدایت روزنه‌ای محاسبه شد. هدایت مزوفیلی نیز از تقسیم نمودن میزان فتوسنتز به غلظت CO<sub>2</sub> زیر

جغرافیایی ۴۷°۱' شرقی و عرض جغرافیایی ۳۵°۱۶' شمالی و ۱۳۷۵ متر ارتفاع از سطح دریا و متوسط نزولات سالیانه ۴۹۲ میلی متر در خاک با بافت لومی شنی با هدایت الکتریکی ۰/۴ دسی‌زیمنس بر سانتی‌متر و pH = ۷/۶ به اجرا گذاشته شد. کود مورد نیاز براساس آزمون خاک مصرف گردید.

در این آزمایش سطوح آبیاری به عنوان عامل اصلی و ترکیبی از ۵ سطح برگ‌زدایی در دو مرحله رشدی به عنوان سطوح عامل فرعی در نظر گرفته شده و تیمارهای آزمایشی در قالب طرح بلوکهای کامل تصادفی به صورت یک آزمایش کرت‌های خرد شده به ارزیابی گذاشته شدند. رقم آفتابگردان آذر گل با فاصله خطوط ۷۵ سانتی‌متر و فاصله ۲۵ سانتی‌متر بین بوته‌ها در عمق ۵ سانتی‌متری در ۱۱ اردیبهشت ۱۳۸۷ کشت شد. هر واحد آزمایشی شامل چهار ردیف چهار متری در سه تکرار بود و فاصله بین کرت‌های اصلی و نیز فاصله بین تکرارها ۲ متر در نظر گرفته شد. میزان بارندگی و متوسط دما در طی فصل رشد در جدول ۱ نشان داده شده است.

جدول ۱- میزان بارندگی و متوسط دما در طی فصل رشد در ایستگاه تحقیقاتی سنندج (بهار و تابستان ۱۳۸۷)

| بارندگی (میلیمتر)    | ۸    | ۱۵   | ۰    | ۰    | ۰    | ۳    |
|----------------------|------|------|------|------|------|------|
| دما (درجه سانتیگراد) | ۱۴/۲ | ۱۷/۳ | ۲۲/۴ | ۲۷/۵ | ۲۹/۳ | ۲۴/۴ |

در این تحقیق آبیاری (انجام آبیاری در پتانسیل آبی ۳- بار) و تنش خشکی (آبیاری تا یک ماه پس از کاشت و عدم آبیاری از یک ماه پس از کاشت تا رسیدگی) به عنوان سطوح عامل اصلی در نظر گرفته شدند. در تیمار آبیاری زمان و میزان آب مصرفی از طریق تعیین پتانسیل آب خاک بر اساس روش وزنی و به کمک منحنی پتانسیل آب خاک تعیین گردید. بسته به وضعیت آب و هوایی، زمان کاهش پتانسیل آب خاک به ۳- بار در طی فصل رشد متفاوت بود و دور آبیاری از ۹ تا ۱۵ روز متغیر بود. مقدار آب مصرفی در هر بار آبیاری برای افزایش پتانسیل آب خاک از ۳- بار (رطوبت وزنی

داده شد و پس از هضم میزان پروتئین بر اساس روش کج‌لدال تعیین گردید.

تجزیه واریانس صفات مورد بررسی و مقایسه میانگین‌ها به روش آزمون چند دامنه‌ای دانکن و آزمون حداقل تفاوت معنی‌دار (LSD) با استفاده از نرم‌افزار کامپیوتری SAS انجام گردید، برای رسم نمودارها نیز از نرم‌افزار EXCEL استفاده شد. داده‌های آزمایشی قبل از تجزیه واریانس، جهت نرمال بودن، توسط نرم‌افزار SAS تست گردید.

### نتایج و بحث

اعمال تیمارهای برگ‌زدایی و تنش خشکی عملکرد دانه (جدول‌های ۲ و ۳) را به نحو معنی‌داری تحت تأثیر قرار داد. تیمار ۷۵ درصد برگ‌ریزی در شرایط آبیاری عملکرد دانه را حدود ۱۸ درصد کاهش داد ولی برگ‌ریزی کامل باعث کاهش شدید عملکرد دانه تا حدود ۶۸ درصد شد (جدول ۳). کاهش ۵۲ تا ۹۲ درصدی عملکرد تحت تیمار برگ‌زدایی کامل گزارش شده است (Nadeem et al., 2002; Pankovic et al., 1999; Separi, 2005). عملکرد در شرایط تنش خشکی و بدون برگ‌ریزی تقریباً معادل شرایط آبیاری با برگ‌زدایی ۱۰۰ درصد بود. بنابراین در شرایط محیطی اجرای این آزمایش تنش خشکی به اندازه حذف تمامی برگ‌ها اثر کاهنده بر عملکرد داشته باشد.

تنش خشکی عملکرد بیولوژیک را ۵۳ درصد و عملکرد دانه را ۶۷ درصد کاهش داد، تیمار ۱۰۰ درصد برگ‌ریزی نیز عملکرد بیولوژیک را تا ۵۶ درصد و عملکرد دانه را ۵۳ درصد کاهش داد (جدول ۳) که نشان می‌دهد این تیمارها عملکرد را از طریق کاهش هر دو صفت ماده خشک و شاخص برداشت (جدول ۳) کاهش می‌دهند. به نظر می‌رسد که برگ‌زدایی تعداد دانه (جدول ۳) و در نتیجه اندازه مخزن را کاهش داده و تخصیص مواد فتوسنتزی به دانه را محدود نموده و به دنبال آن شاخص برداشت و عملکرد کاهش یافته است.

تعداد دانه پر در شرایط ۵۰ درصد برگ‌زدایی حدود ۱۶ درصد و در تیمار برگ‌زدایی کامل حدود ۶۰ درصد کاهش یافت (جدول ۳)، کاهش ۱۸ درصدی تعداد دانه پر تحت تیمار ۵۰ درصد برگ‌زدایی در دوره حساس

روزنه‌ای به‌دست آمد (Ahmadi & Siosemardeh, 2005).

به منظور تعیین روابط منبع - مخزن، پس از تکمیل گرده‌افشانی، نصف دانه‌های هر طبق در ۶ بوته از هر واحد آزمایشی با برداشتن دانه‌های یک طرف طبق حذف گردید و وزن دانه‌های نصف طبق باقی مانده در مرحله رسیدگی تعیین گردید. بر این اساس میزان محدودیت منبع از طریق رابطه زیر محاسبه گردید. در این رابطه SL: درصد محدودیت مبدأ، a: وزن پتانسیل دانه (وزن دانه‌های باقیمانده در بوته حذف نصف طبق) و b: وزن دانه در نصف طبق دست‌نخورده است (Radmehr et al., 2004)

$$SL = [(a-b)/b] \times 100$$

جهت برآورد محدودیت نسبی منبع و مخزن، متوسط وزن نصف طبق در طبق‌های نصف شده (Y) در مقایسه با متوسط وزن نصف طبق در طبق‌های دست‌نخورده (X) در یک محور مختصات ترسیم گردید. در پلات حاصل شده قرار گرفتن نقاط (حاصل از نصف طبق نصف شده و نصف طبق دست‌نخورده) در کنار و یا بر روی خط  $Y=1.0X$  نشان‌دهنده عدم تفاوت وزن نصف طبق نصف شده با وزن نصف طبق دست‌نخورده و عدم توانایی طبق‌های نصف شده (مخزن) در پذیرش مواد فتوسنتزی مازاد و محدودیت کامل مخزن می‌باشد، قرار گرفتن نقاط در نزدیکی خط  $Y=1.5X$  نشان‌دهنده محدودیت عملکرد ناشی از هر دو عامل منبع و مخزن و خط  $Y=2.0X$  نشان‌دهنده دو برابر بودن وزن نصف طبق در طبق نصف شده در مقایسه با نصف طبق دست‌نخورده و لذا عدم توانایی منبع در تأمین مواد فتوسنتزی در طبق دست‌نخورده بوده و نشان‌دهنده محدودیت کامل منبع است (Acreche & Slafer, 2009).

در مرحله رسیدگی پس از حذف حاشیه و برداشت طبق‌های نصف شده، عملکرد دانه و بیولوژیک و سایر صفات تعیین گردید. درصد روغن نمونه‌ها با استفاده از روش سوکسله و حلال اتیل اتر تعیین شد. به این منظور از هر واحد آزمایشی دو نمونه ۱۰ گرمی بذر انتخاب و از میانگین آنها درصد روغن گزارش گردید. به منظور اندازه‌گیری درصد پروتئین نیز ۵ گرم بذر آسیاب شده به مدت دو ساعت در دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد قرار

نتایج این آزمایش نشان داد که تنش خشکی بر درصد روغن دانه معنی‌دار نبود، اما برگ‌ریزی درصد روغن را کاهش داد (جدول ۳). میزان روغن دانه با دوام سطح برگ پس از گلدهی رابطه مستقیم دارد (López Pereira et al., 1999; Pankovic et al., 1999) لذا کاهش درصد روغن تحت تیمار برگ‌زدایی محتمل می‌باشد (De beer, 1983). مغز دانه محل تجمع روغن است و هر تیماری که باعث کاهش تجمع مواد فتوسنتزی در دانه و کاهش شاخص برداشت گردد، درصد روغن را کاهش می‌دهد (López Pereira et al., 1999). در این آزمایش نیز روند تغییرات درصد روغن و

دانه‌بندی آفتابگردان گزارش شده است (Alkio et al., 2003). اثر تیمارهای آزمایشی بر وزن هزار دانه (جدول ۳) کمتر از تعداد دانه پر بود و بیانگر این موضوع است که وزن هزار دانه دارای ثبات بالایی است و عامل اصلی کاهش عملکرد دانه، کاهش تعداد دانه پر در طبق می‌باشد (Pankovic et al., 1999). Nadeem et al. (2002) نیز اعلام کردند که تعداد دانه بیشترین تغییرات عملکرد را در آفتابگردان ایجاد نمود. Muro et al. (2001) بیشترین کاهش عملکرد ناشی از حذف کل برگ‌ها را در آفتابگردان کاهش وزن هزار دانه و تعداد دانه‌های پر ذکر کردند.

جدول ۲- نتایج تجزیه واریانس اثر تنش خشکی و سطوح و زمان برگ‌زدایی بر درصد محدودیت منبع، درصد روغن و پروتئین دانه، وزن هزار دانه و تعداد دانه پر در طبق، شاخص برداشت، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه رقم آذرگل آفتابگردان

| منابع تغییرات      | درجه آزادی | عملکرد دانه              | عملکرد بیولوژیک          | شاخص برداشت          | تعداد دانه پر در طبق | وزن هزاردانه         | پروتئین دانه          | روغن دانه            | محدودیت منبع         |
|--------------------|------------|--------------------------|--------------------------|----------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|
| تکرار              | ۲          | ۲۰۸۱۶/۷ <sup>ns</sup>    | ۱۷۸۳۸۷۷ <sup>ns</sup>    | ۳۲۱/۴۱ <sup>ns</sup> | ۳/۲۹۰ <sup>ns</sup>  | ۴/۷۹۷ <sup>ns</sup>  | ۰/۷۲۰۲۱ <sup>ns</sup> | ۰/۰۸۶ <sup>ns</sup>  | ۴۳/۶۴ <sup>ns</sup>  |
| تنش خشکی (a)       | ۱          | ۲۸۶۰۰۹۰۵/۳ <sup>**</sup> | ۹۴۰۳۳۷۵۰/۲ <sup>**</sup> | ۳۹۶۲/۱ <sup>**</sup> | ۲۱۴۵/۷ <sup>**</sup> | ۴۰۹/۷۸ <sup>**</sup> | ۵۹/۶۱۶ <sup>**</sup>  | ۰/۳۷۳ <sup>ns</sup>  | ۹۱۹/۳ <sup>**</sup>  |
| خطای کرت اصلی      | ۲          | ۲۱۹۶۰/۴                  | ۵۰۵۵۲۴/۵۸                | ۸۷/۷۴                | ۱/۶۸                 | ۰/۹۲۱                | ۱/۵۹۸۸                | ۳/۲۹۸                | ۲۵/۱۸                |
| سطوح برگ‌زدایی (b) | ۴          | ۲۳۵۰۸۲۴/۹ <sup>**</sup>  | ۳۵۷۴۵۸۷/۷۵ <sup>**</sup> | ۹۷۷/۷ <sup>**</sup>  | ۲۲۰/۳۱ <sup>**</sup> | ۵۹/۹۷۸ <sup>**</sup> | ۸/۱۷۱ <sup>**</sup>   | ۱/۷۱/۸ <sup>**</sup> | ۳۷۲/۱۶ <sup>**</sup> |
| زمان برگ‌زدایی (c) | ۱          | ۱۶۰۹۳۹/۷۴ <sup>**</sup>  | ۱۸۸۳۲۹۱/۸۸ <sup>**</sup> | ۳۰/۰۱ <sup>ns</sup>  | ۲۷/۱۲ <sup>**</sup>  | ۴۹/۴۸۶ <sup>**</sup> | ۲۷/۶۱ <sup>**</sup>   | ۲۱/۶۲ <sup>**</sup>  | ۶۷/۶۲ <sup>**</sup>  |
| a×b                | ۴          | ۷۳۵۷۷۶/۵۸ <sup>**</sup>  | ۱۳۸۲۲۹/۵۴ <sup>ns</sup>  | ۴۵۹/۰۵ <sup>**</sup> | ۳۲/۸۹ <sup>**</sup>  | ۰/۹۳۸ <sup>ns</sup>  | ۱/۶۰۷ <sup>*</sup>    | ۵/۸۲ <sup>**</sup>   | ۵۹/۶۸ <sup>**</sup>  |
| a×c                | ۱          | ۵۰۵۹۱/۷۴ <sup>ns</sup>   | ۷۷۸۴۴ <sup>ns</sup>      | ۹۹/۰۱ <sup>ns</sup>  | ۸/۴۹۲ <sup>ns</sup>  | ۱/۳۶۷ <sup>ns</sup>  | ۱/۰۱۷ <sup>ns</sup>   | ۰/۰۰۵ <sup>ns</sup>  | ۳۴/۴۶ <sup>**</sup>  |
| b×c                | ۴          | ۲۶۰۹۲/۱۵ <sup>ns</sup>   | ۵۹۴۳۶۸/۷ <sup>ns</sup>   | ۱۱۹/۶ <sup>*</sup>   | ۱۸/۱۰ <sup>**</sup>  | ۴/۷۷۸ <sup>ns</sup>  | ۰/۹۶۸ <sup>ns</sup>   | ۶/۰۷۰ <sup>**</sup>  | ۱۱/۳۶۰ <sup>**</sup> |
| a×b×c              | ۴          | ۲۶۶۸۱/۰۷ <sup>ns</sup>   | ۲۱۴۹۲۸/۷ <sup>ns</sup>   | ۴۹/۶۳ <sup>ns</sup>  | ۴/۳۰۴ <sup>ns</sup>  | ۴/۶۱۷ <sup>ns</sup>  | ۰/۱۶۵ <sup>ns</sup>   | ۱/۱۵۳ <sup>ns</sup>  | ۹/۴۹۷ <sup>ns</sup>  |
| خطای کرت فرعی      | ۳۶         | ۱۸۱۱۰/۳۷                 | ۱۸۸۱۹۲/۱                 | ۵۹/۷۹                | ۲/۱۲۲                | ۲/۹۳۰۶               | ۰/۴۷۷۸۸               | ۱/۱۷۷۰               | ۴/۶۷۸                |

ns, \* و \*\* به ترتیب عدم اختلاف معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

جدول ۳- نتایج مقایسه میانگین اثر تنش خشکی و سطوح برگ‌زدایی بر درصد روغن و پروتئین دانه، وزن هزار دانه و تعداد دانه پر در طبق، شاخص برداشت، عملکرد بیولوژیک و عملکرد دانه رقم آذرگل آفتابگردان

| تیمار آبیاری            | تیمار برگ‌زدایی | عملکرد دانه (کیلوگرم در هکتار) | عملکرد بیولوژیک (کیلوگرم در هکتار) | شاخص برداشت (درصد) | تعداد دانه پر در طبق | وزن هزار دانه (گرم) | پروتئین دانه (درصد) | روغن دانه (درصد) |
|-------------------------|-----------------|--------------------------------|------------------------------------|--------------------|----------------------|---------------------|---------------------|------------------|
| آبیاری بدون برگ‌زدایی   | ۲۳۲۰ a          | ۴۶۵۰ a                         | ۴۹/۹ a                             | ۹۸۵ a              | ۳۳/۵ a               | ۲۶/۳ b              | ۴۰/۱ a              |                  |
| ۲۵٪ برگ‌زدایی           | ۲۰۶۱ b          | ۴۵۰۰ a                         | ۴۵/۸ a                             | ۹۰۰ ab             | ۳۱/۵ b               | ۲۶/۵ b              | ۳۸/۴ b              |                  |
| ۵۰٪ برگ‌زدایی           | ۱۹۱۸ c          | ۴۴۵۰ a                         | ۴۳/۱ ab                            | ۹۲۰ ab             | ۳۰/۰ bc              | ۲۷/۴ ab             | ۳۷/۳ bc             |                  |
| ۷۵٪ برگ‌زدایی           | ۱۸۹۲ c          | ۴۴۶۰ a                         | ۴۲/۴ ab                            | ۸۴۰ b              | ۲۹/۱ bc              | ۲۷/۵ ab             | ۳۶/۸ c              |                  |
| ۱۰۰٪ برگ‌زدایی          | ۷۴۰ de          | ۳۰۵۰ b                         | ۲۴/۲ d                             | ۳۷۰ d              | ۲۷/۳ c               | ۲۸/۲ a              | ۳۲/۳ d              |                  |
| تنش خشکی بدون برگ‌زدایی | ۹۰۴ d           | ۲۲۵۰ c                         | ۴۰/۲ b                             | ۴۵۰ c              | ۲۸/۵ c               | ۲۵/۳ c              | ۴۰/۲ a              |                  |
| ۲۵٪ برگ‌زدایی           | ۶۶۵ ef          | ۲۲۵۰ c                         | ۲۹/۶ c                             | ۳۴۰ de             | ۲۷/۲ cd              | ۲۴/۹ c              | ۴۰/۴ a              |                  |
| ۵۰٪ برگ‌زدایی           | ۵۶۵ fg          | ۲۲۰۰ c                         | ۲۵/۷ cd                            | ۲۹۰ e              | ۲۵/۱ d               | ۲۵/۲ c              | ۳۸/۲ b              |                  |
| ۷۵٪ برگ‌زدایی           | ۵۰۷ g           | ۱۹۰۰ c                         | ۲۵/۷ cd                            | ۲۸۵ e              | ۲۳/۷ d               | ۲۵/۰ c              | ۳۵/۶ c              |                  |
| ۱۰۰٪ برگ‌زدایی          | ۳۵۱ h           | ۱۳۳۰ d                         | ۲۶/۴cd                             | ۲۰۰ f              | ۲۳/۷ d               | ۲۷/۵ ab             | ۳۱/۶ d              |                  |

در هر ستون میانگین‌های دارای حروف مشترک LSD بر اساس آزمون، فاقد اختلاف معنی‌دار در سطح آماری ۵ درصد می‌باشند.

درصد برگ‌زدایی سرعت فتوسنتز در برگ‌های باقی‌مانده به ویژه در تیمار آبی افزایش یافت. لذا به نظر می‌رسد که ظرفیت فتوسنتزی برگ‌ها بیش از آن مقداری است که در گیاهان بدون برگ‌زدایی مشاهده می‌شود و حداکثر استفاده از ظرفیت فتوسنتزی برگ به ویژه در شرایط آبیاری به عمل نمی‌آید، که احتمالاً به واسطه محدود بودن مخزن در شرایط آبیاری است. کاهش سطح برگ باعث کاهش مواد فتوسنتزی در دسترس و جذب سریع‌تر ساکارز از برگ‌های باقی‌مانده توسط مخزن و افزایش شیب غلظت ساکارز بین منبع و مخزن می‌گردد (Reynolds et al., 2005). این امر باعث کاهش پیش‌خوری منفی ساکارز بر آنزیم کلیدی ساکارز فسفات سنتتاز شده (Pankovic et al., 1999) و سرعت فتوسنتز برگ‌های باقی‌مانده افزایش می‌یابد (Acreche & Slafer, 2009). لذا می‌توان گفت که حرکت مواد فتوسنتزی از منبع به مخزن در آفتابگردان علاوه بر ظرفیت منبع به ظرفیت جذب این مواد در مخزن نیز مرتبط است. گزارش شده است که اندازه مخزن در آفتابگردان کنترل‌کننده فتوسنتز است (Alkio et al., 2003). به نظر می‌رسد این فرایند کنترل پیش‌خوری در آفتابگردان و بسیاری از گیاهان دیگر از طریق سیگنالینگ قندی صورت می‌گیرد (Rolland et al., 2002). نشان داده شده است که تنظیم‌کننده‌های رشد از گروه هورمون‌های اکسین باعث تغییر اندازه مخزن و فرایند پیش‌خوری و افزایش تعداد دانه در طبق و درصد دانه‌های پر می‌شود (Vasudevan et al., 1996).

یکی از اولین واکنش‌های گیاهان به تنش خشکی بسته شدن روزنه‌هاست. تنش خشکی هدایت روزنه‌ای را در حدود ۵۵ درصد کاهش داد، در حالی که تحت تیمارهای برگ‌زدایی به واسطه دسترسی بیشتر به آب در برگ‌های باقیمانده هدایت روزنه‌ای افزایش یافت (جدول ۵). بنابراین در آفتابگردان واکنش روزنه‌ها به تنش خشکی بسیار شدیدتر از واکنش فتوسنتز به تنش است. نتیجه چنین روندی افزایش کارایی مصرف آب تحت تنش خشکی و کاهش کارایی مصرف آب تحت تیمار برگ‌زدایی می‌باشد (جدول ۵). کاهش همزمان سرعت فتوسنتز و هدایت روزنه‌ای دلالت بر کنترل مستقیم مکانیسم‌های روزنه‌ای بر فرایند فتوسنتز در

شاخص برداشت تحت تیمار برگ‌زدایی تقریباً یکنواخت بود. Santalla et al. (2002) گزارش کرده‌اند که درصد روغن تحت تأثیر تعداد دانه در طبق قرار نگرفته، بلکه با نور دریافتی و میزان فتوسنتز مرتبط بوده است این محققین رابطه زیر را برای درد روغن دانه ارائه کرده‌اند. در این رابطه H نسبت پوسته دانه به کل دانه، OH درصد روغن پوسته، K نسبت وزن مغز دانه به دانه و OK غلظت روغن مغز دانه می‌باشد.

$$\text{مقدار روغن دانه} = H \times OH + K \times OK$$

درصد پروتئین تحت تأثیر تنش خشکی کاهش یافت، اما سطوح بالای برگ‌زدایی میزان پروتئین دانه را افزایش داد (جدول ۳). مطالعات با استفاده از نیتروژن نشان‌دار نشان داده است که در آفتابگردان، بیشترین نیتروژن انتقال مجدد یافته به دانه مربوط به نیتروژن جذب شده در فاصله آغاز گلچه تا گلدهی می‌باشد و نیتروژن جذب شده در طی گلدهی فقط دو تا یازده درصد از نیتروژن دانه را تشکیل می‌دهد (Hocking & Steer, 1995). بنابراین بخش اعظم نیتروژن وارد شده به دانه مربوط به نیتروژن جذب شده قبل از گلدهی است و از آنجایی که برگ‌زدایی پس از گلدهی صورت گرفته است، لذا این تیمار تأثیر کمتری بر محتوای پروتئین داشته است، اما تأثیر محدودکننده این تیمارها بر فرآوری کربوهیدرات شدید بوده و نسبت پروتئین به کربوهیدرات و درصد پروتئین را افزایش می‌دهد. افزایش پروتئین تحت تیمار برگ‌زدایی (Andrade & Ferreiro, 1996) و رابطه منفی بین درصد روغن و پروتئین در آفتابگردان گزارش شده است (López Pereira et al., 1999).

تنش خشکی سرعت فتوسنتز را در واحد سطح برگ تحت تأثیر قرار داد (جدول ۴) و به طور متوسط در حدود ۲۰ درصد کاهش داد (جدول ۵). Sadras et al. (1993) گزارش کردند که تنش خشکی فتوسنتز آفتابگردان را به صورت محدود تحت تأثیر قرار می‌دهد، در حالی که کاهش سطح برگ مسئول بخش اعظم کاهش جذب و تحلیل  $CO_2$  می‌باشد. سرعت فتوسنتز در مرحله گلدهی احتمالاً به واسطه جوان بودن برگ‌ها بیشتر از مرحله اتمام دانه‌بندی بود (جدول ۵). با افزایش

جدول ۴- نتایج تجزیه واریانس اثر تنش خشکی و سطوح و زمان برگ‌زدایی بر غلظت CO<sub>2</sub> زیر روزه‌های، هدایت مزوفیلی، تعرق، کارایی مصرف آب، هدایت روزه‌های و سرعت فتوسنتز رقم آذرگل آفتابگردان

| منابع تغییرات      | درجه آزادی | سرعت فتوسنتز        | هدایت روزه‌های      | کارایی مصرف آب      | تعرق                | هدایت مزوفیلی       | غلظت CO <sub>2</sub> زیر روزه‌های |
|--------------------|------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|-----------------------------------|
| تکرار              | ۲          | ۱۴۰/۵               | ۱/۳۶۴               | ۱۹/۳                | ۱/۵۰۴               | ۲۶۹۳/۳              | ۴۹۲/۷                             |
| تنش خشکی (a)       | ۱          | ۵۲۸/۱*              | ۳۰/۳۰۵**            | ۴۴۴/۵*              | ۱۱۵/۹**             | ۱۸۷۱۳/۹*            | ۲۶۴۳۵*                            |
| خطای کرت اصلی      | ۲          | ۳۸/۷                | ۰/۲۵۸               | ۱۱۰/۹۸              | ۰/۸۵۹               | ۱۳۶۰/۰۱             | ۱۸۲۴/۸                            |
| سطوح برگ‌زدایی (b) | ۳          | ۱۴/۷**              | ۰/۸۷۰**             | ۱۱/۱۱ <sup>ns</sup> | ۵/۶۷۷**             | ۶۹۸/۰۹**            | ۱۳۰/۱۵**                          |
| زمان برگ‌زدایی (c) | ۱          | ۴/۲۶۶**             | ۰/۰۰۶ <sup>ns</sup> | ۷/۱۱ <sup>ns</sup>  | ۰/۹۰۷**             | ۴۰۷/۷**             | ۶۳۸/۱**                           |
| a×b                | ۳          | ۰/۷۹۵               | ۰/۱۱۵**             | ۱/۷۷ <sup>ns</sup>  | ۱/۳۱۲**             | ۷۲/۷**              | ۱۹/۴۶ <sup>ns</sup>               |
| a×c                | ۱          | ۰/۲۸۷ <sup>ns</sup> | ۰/۰۰۲ <sup>ns</sup> | ۳/۳۸ <sup>ns</sup>  | ۰/۰۱۳ <sup>ns</sup> | ۱۰۸/۳*              | ۲۸/۵ <sup>ns</sup>                |
| b×c                | ۳          | ۱/۱۴۴*              | ۰/۲۲۳**             | ۷/۰۹ <sup>ns</sup>  | ۱/۸۰۷۶*             | ۵۵/۳*               | ۲۹/۹ <sup>ns</sup>                |
| a×b×c              | ۳          | ۰/۴۰۳ <sup>ns</sup> | ۰/۰۱۷ <sup>ns</sup> | ۲/۲۰ <sup>ns</sup>  | ۰/۰۳۲ <sup>ns</sup> | ۱۲/۱۰ <sup>ns</sup> | ۲۳/۲ <sup>ns</sup>                |
| خطای کرت فرعی      | ۲۸         | ۰/۳۵۶               | ۰/۰۲۰               | ۵/۰۷                | ۰/۰۶۶               | ۱۴/۳۴               | ۳۷/۶                              |

ns, \* و \*\*: به ترتیب عدم اختلاف معنی‌دار و معنی‌دار در سطح احتمال ۵ و ۱ درصد.

جدول ۵- نتایج مقایسه میانگین اثر تنش خشکی و سطوح و زمان برگ‌زدایی بر درصد محدودیت منبع، غلظت CO<sub>2</sub> زیر روزه‌های، هدایت مزوفیلی، تعرق، کارایی مصرف آب، هدایت روزه‌های و سرعت فتوسنتز رقم آذرگل آفتابگردان

| محدودیت منبع (درصد) | مرحله برگ‌زدایی            | تیماز آبیاری | تیماز برگ‌زدایی | سرعت فتوسنتز (میکرو مول CO <sub>2</sub> در مترمربع در ثانیه) | هدایت روزه‌های (میلی مول در آب (میلی مول CO <sub>2</sub> بر مول H <sub>2</sub> O)) | کارایی مصرف (میلی مول در مترمربع در ثانیه) | تعرق (میلی مول در مترمربع در ثانیه) | هدایت مزوفیلی (میکرو مول CO <sub>2</sub> در مترمربع در ثانیه) | غلظت CO <sub>2</sub> زیر روزه‌های (میکرو مول CO <sub>2</sub> بر مول) |
|---------------------|----------------------------|--------------|-----------------|--|--|--|-------------------------------------|---|--|
| ۴/۳                 | بدون برگ‌زدایی             | گله‌هی       | ۲۸/۵            | ۳/۱۰   | ۹/۱۹   | ۱۳/۷۰                                      | ۹۹/۹                                | ۲۸۵/۴   |  |
| ۷/۰                 | ۲۵٪ برگ‌زدایی              |              | ۳۰/۰            | ۳/۳۲   | ۹/۰۲   | ۱۴/۰۸                                      | ۱۰۸/۳                               | ۲۷۶/۷   |  |
| ۱۱/۳                | ۵۰٪ برگ‌زدایی              |              | ۳۱/۴            | ۳/۵۵   | ۸/۸۶   | ۱۴/۳۲                                      | ۱۱۷/۳                               | ۲۶۷/۹   |  |
| ۱۲/۴                | ۷۵٪ برگ‌زدایی              |              | ۳۳/۱            | ۴/۰۳   | ۸/۲۱   | ۱۵/۰۵                                      | ۱۳۰/۴                               | ۲۵۲/۶   |  |
| ۲/۶                 | ۱۰۰٪ برگ‌زدایی             |              | -               | -  | -  | -  | -                                   | -   |  |
| ۲۵/۱                | بدون برگ‌زدایی             | پایان        | ۲۸/۰            | ۳/۱۱   | ۹/۰۰   | ۱۴/۱۶                                      | ۹۷/۶                                | ۲۸۶/۹   |  |
| ۲۵/۸                | ۲۵٪ برگ‌زدایی              | دانه‌بندی    | ۲۹/۲            | ۳/۱۳   | ۹/۳۴   | ۱۳/۷۶                                      | ۱۰۳/۴                               | ۲۸۲/۹   |  |
| ۳۰/۰                | ۵۰٪ برگ‌زدایی              |              | ۲۹/۸            | ۳/۳۷   | ۸/۸۶   | ۱۳/۹۵                                      | ۱۰۸/۱                               | ۲۷۶/۰   |  |
| ۳۴/۰                | ۷۵٪ برگ‌زدایی              |              | ۳۱/۷            | ۳/۷۱   | ۸/۵۳   | ۱۴/۲۰                                      | ۱۱۷/۶                               | ۲۶۹/۳   |  |
| ۸/۱                 | ۱۰۰٪ برگ‌زدایی             |              | -               | -  | -  | -  | -                                   | -   |  |
| ۲۱/۸                | بدون برگ‌زدایی             | گله‌هی       | ۲۳/۱            | ۱/۳۴   | ۱۷/۱۹  | ۹/۸۴                                       | ۷۳/۱                                | ۳۱۶/۲   |  |
| ۵۰/۸                | ۲۵٪ برگ‌زدایی              |              | ۲۳/۹            | ۱/۴۸   | ۱۶/۱۱  | ۱۰/۷۴                                      | ۷۵/۶                                | ۳۱۶/۳   |  |
| ۵۱/۵                | ۵۰٪ برگ‌زدایی              |              | ۲۴/۷            | ۱/۶۴   | ۱۵/۰۹  | ۱۱/۷۴                                      | ۸۰/۲                                | ۳۰۸/۷   |  |
| ۵۵/۶                | ۷۵٪ برگ‌زدایی              |              | ۲۵/۳            | ۱/۸۰   | ۱۴/۰۶  | ۱۲/۴۷                                      | ۸۴/۷                                | ۲۹۸/۸   |  |
| ۴۸/۰                | ۱۰۰٪ برگ‌زدایی             |              | -               | -  | -  | -  | -                                   | -   |  |
| ۷/۹                 | بدون برگ‌زدایی             | پایان        | ۲۳/۱            | ۱/۳۵   | ۱۷/۱۴  | ۹/۹۴                                       | ۷۰/۳                                | ۳۲۸/۶   |  |
| ۴۰/۴                | ۲۵٪ برگ‌زدایی              | دانه‌بندی    | ۲۳/۵            | ۱/۳۸   | ۱۶/۹۷  | ۱۰/۳۶                                      | ۷۳/۱                                | ۳۲۱/۳   |  |
| ۵۰/۰                | ۵۰٪ برگ‌زدایی              |              | ۲۴/۱            | ۱/۵۶   | ۱۵/۴۹  | ۱۱/۱۶                                      | ۷۷/۰                                | ۳۱۳/۴   |  |
| ۵۶/۵                | ۷۵٪ برگ‌زدایی              |              | ۲۴/۹            | ۱/۶۴   | ۱۵/۱۵  | ۱۱/۸۵                                      | ۸۱/۶                                | ۳۰۵/۳   |  |
| ۱۸/۷                | ۱۰۰٪ برگ‌زدایی             |              | -               | -  | -  | -  | -                                   | -   |  |
| ۹/۴                 | LSD: حداقل اختلاف معنی‌دار |              |                 |  |  |  |                                     |   |  |

شدید است (Chaves & Oliveira, 2004).

با حذف دانه‌های نصف طبق، دسترسی نصف طبق باقی مانده به مواد فتوسنتزی به دو برابر افزایش می‌یابد، اما وزن نصف طبق باقی مانده در شرایط آبیاری و تنش خشکی به ترتیب فقط ۱۶ درصد (جدول ۶) و ۳۷ درصد (جدول ۶) افزایش یافت. گزارش شده است که وزن دانه‌های وسطی طبق به واسطه تاخیر در گرده‌افشانی نسبت به دانه‌های بیرونی متفاوت است، اما از طریق برداشت بذرهاى خارجی و کاهش فشار فیزیکی و رقابت، وزن این دانه‌ها افزایش می‌یابد (Santalla et al., 2002). در آزمایش حاضر عدم افزایش صددرصدی وزن نصف طبق باقیمانده دلالت بر محدودیت مخزن در پذیرش مواد فتوسنتزی و از طرف دیگر افزایش مشاهده شده وزن نصف طبق باقیمانده به هر میزان نشان از محدودیت منبع در تأمین مواد فتوسنتزی و پرکردن کامل دانه در شرایط عادی دارد. بنابراین هر دو فرایند محدودیت منبع و مخزن در آفتابگردان وجود دارد. میزان محدودیت منبع در شرایط آبیاری ۱۶ درصد و تحت تنش خشکی ۴۰ درصد می‌باشد (جدول ۵)، بنابراین می‌توان گفت که در شرایط تنش به واسطه کاهش سطح برگ و سرعت فتوسنتز میزان محدودیت منبع شدیدتر است. در شرایط آبیاری، متوسط محدودیت منبع در تیمارهای برگ‌زدایی در مرحله گل‌دهی ۷/۵ درصد و در مرحله اتمام دانه‌بندی ۲۴/۶ درصد بود. محدودیت اندک منبع تحت تیمار برگ‌زدایی در مرحله گل‌دهی بدلیل کاهش تعداد دانه و نیاز کمتر به مواد فتوسنتزی به واسطه تیمار برگ‌زدایی در این مرحله است. در تمامی تیمارهای مورد بررسی بیشترین محدودیت منبع مربوط به حذف ۷۵ درصد برگ‌ها بود. با ادامه برگ‌زدایی و حذف ۱۰۰ درصد برگ‌ها تعداد کل دانه‌ها (ظرفیت مخزن) حدود ۶۰ درصد کاهش یافت، همین امر باعث نیاز کمتر به مواد فتوسنتزی در مخزن و کاهش محدودیت منبع گردید.

همانگونه که در شکل ۱ مشاهده می‌شود، نتایج این آزمایش نشان می‌دهد که در شرایط آبیاری و تحت تیمارهای برگ‌زدایی و عدم برگ‌زدایی محدودیت مخزن ( $Y=IX$ )، محدودیت غالب در عملکرد آفتابگردان است. بیشترین میزان محدودیت مخزن در شرایط آبیاری

آفتابگردان دارد (Shabani frotan, 2001). با افزایش درصد برگ‌ریزی میزان تعرق افزایش یافت (جدول ۵) در حالی که تنش خشکی اثری عکس داشت (Shabani frotan, 2001). افزایش تعرق در تیمار آبی تحت شرایط برگ‌زدایی به ویژه در مرحله گل‌دهی که دسترسی به آب در حد مطلوب بود نشان می‌دهد که با حذف برگ‌ها دسترسی به آب برای برگ‌های باقیمانده افزایش می‌یابد، لذا ممکن است تعرق کمتر در شرایط آبی بدون حذف برگ، به دلیل دسترسی کمتر برگ‌ها به آب ناشی از ظرفیت محدود ریشه در جذب آب و مکش کمتر حاصل از تعرق در این شرایط باشد.

تحت تنش خشکی هدایت مزوفیلی کاهش یافت (جدول ۵) که نشان می‌دهد به دلیل آسیب دیدن سیستم فتوسنتزی،  $CO_2$  وارد شده به فضای زیر روزنه‌ای به خوبی مورد استفاده قرار نگرفته (Pankovic et al., 1999) و غلظت  $CO_2$  افزایش یافته است (جدول ۵)، این امر نشان‌دهنده اثر عوامل محدودکننده مزوفیلی بر فتوسنتز آفتابگردان است (جدول ۵). با اعمال برگ‌زدایی و مصرف سریع‌تر مواد فتوسنتزی به واسطه کاهش این ترکیبات، اثر فیدبک منفی آنها کاهش یافته و  $CO_2$  وارد شده به برگ سریع‌تر به مصرف می‌رسد که نتیجه آن کاهش غلظت  $CO_2$  در برگ‌های باقیمانده است (جدول ۵) که در نهایت باعث افزایش هدایت مزوفیلی تحت تیمار برگ‌زدایی می‌گردد. به نظر می‌رسد که تیمار تنش خشکی مکانیسم‌های مزوفیلی فتوسنتز را به گونه‌ای تحت تأثیر قرار داده است که حتی با وجود بسته شدن روزنه‌ها و کمبود مواد فتوسنتزی تولیدی و عدم فیدبک منفی این مواد بر فتوسنتز، همچنان هدایت مزوفیلی کمتر از شرایط آبی بوده است (جدول ۵). در کل می‌توان گفت که عوامل روزنه‌ای در کنار عوامل غیر روزنه‌ای باعث کاهش فتوسنتز در آفتابگردان می‌شوند ولی به علت تأثیر کمتر تنش و برگ‌ریزی بر هدایت مزوفیلی، نقش عوامل غیرروزنه‌ای کمتر از عوامل روزنه‌ای بوده است. تحقیقات اخیر نشان داده اند بسته شدن روزنه‌ها که منجر به کاهش  $CO_2$  در کلروپلاست می‌شود عامل اصلی کاهش فتوسنتز تحت تنش‌های متوسط و اختلال در فرآوری  $CO_2$  ورودی به گیاه عامل کاهش فتوسنتز تحت تنش



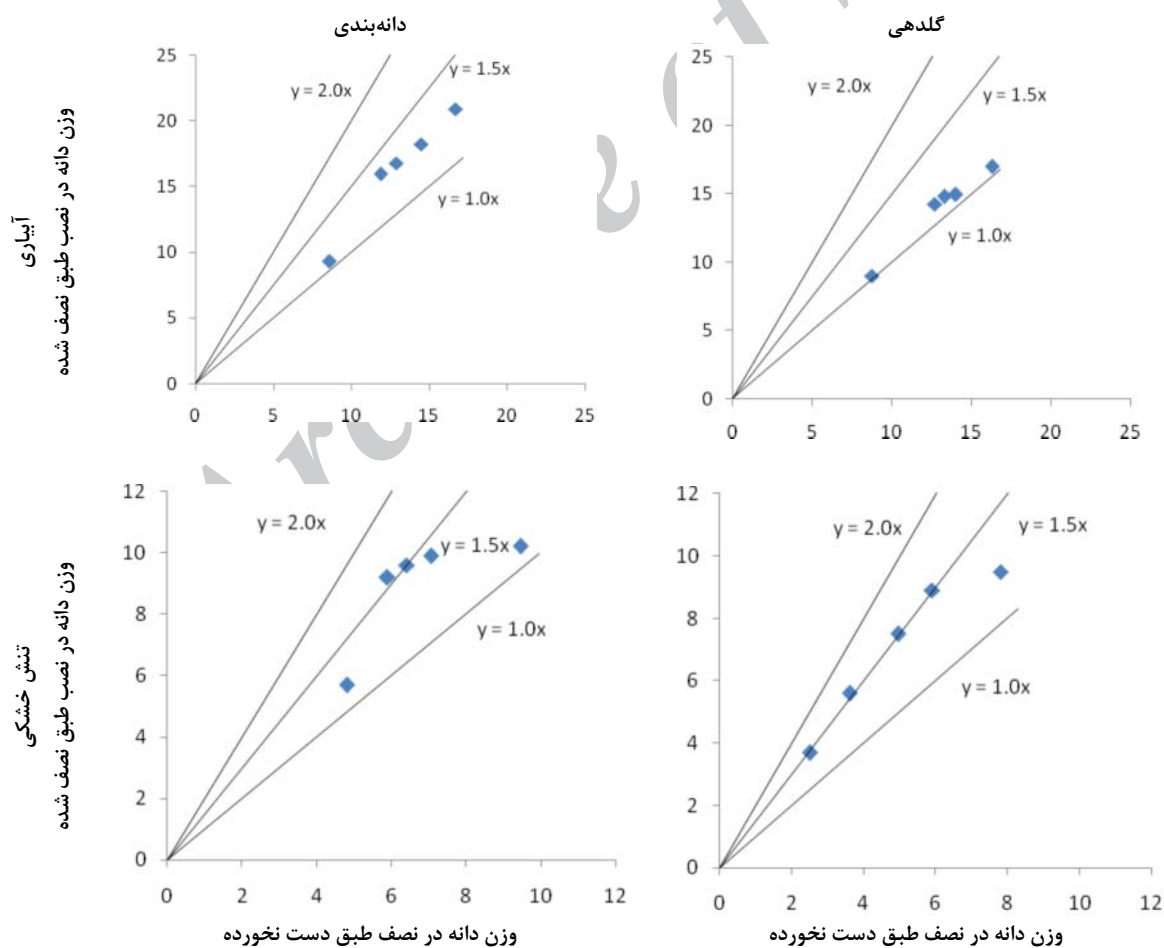
جدول ۶- نتایج مقایسه میانگین وزن نصف طبق در طبق‌های دست نخورده و طبق‌های نصف شده تحت تنش خشکی و سطوح و زمان برگ‌زدایی در رقم آذرگل آفتابگردان

| تیمار حذف نصف طبق | وزن دانه نصف طبق در طبق دست نخورده (گرم) |           |           |           |           | وزن دانه نصف طبق در تیمار حذف طبق در گلدهی (گرم) |           |           |           |           |
|-------------------|--|-----------|-----------|-----------|-----------|--|-----------|-----------|-----------|-----------|
|                   | بدون تیمار برگ‌زدایی                     | ٪۲۵       | ٪۵۰       | ٪۷۵       | ٪۱۰۰      | بدون تیمار برگ‌زدایی                             | ٪۲۵       | ٪۵۰       | ٪۷۵       | ٪۱۰۰      |
| تیمار برگ‌زدایی   | برگ‌زدایی                                | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی  | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی |
| تنش خشکی          | ۷/۸                                      | ۵/۹       | ۴/۹       | ۳/۶       | ۲/۵       | ۹/۵  | ۸/۹       | ۷/۵       | ۵/۶       | ۳/۷       |
| آبیاری            | ۱۶/۳                                     | ۱۴/۰      | ۱۳/۳      | ۱۲/۷      | ۸/۸       | ۱۷/۰   | ۱۵/۰      | ۱۴/۸      | ۱۴/۳      | ۹/۰       |

ادامه جدول ۶

| تیمار حذف نصف طبق | وزن دانه نصف طبق در طبق دست نخورده (گرم) |           |           |           |           | وزن دانه نصف طبق در تیمار حذف نصف طبق در اتمام دانه‌بندی (گرم) |           |           |           |           | LSD |
|-------------------|--|-----------|-----------|-----------|-----------|--|-----------|-----------|-----------|-----------|-----|
|                   | بدون تیمار برگ‌زدایی                     | ٪۲۵       | ٪۵۰       | ٪۷۵       | ٪۱۰۰      | بدون تیمار برگ‌زدایی   | ٪۲۵       | ٪۵۰       | ٪۷۵       | ٪۱۰۰      |     |
| تیمار برگ‌زدایی   | برگ‌زدایی                                | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی  | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی | برگ‌زدایی |     |
| تنش خشکی          | ۹/۵                                      | ۷/۱       | ۶/۴       | ۵/۹       | ۴/۸       | ۱۰/۲   | ۹/۹       | ۹/۶       | ۹/۲       | ۵/۷       | ۱/۲ |
| آبیاری            | ۱۶/۷                                     | ۱۴/۵      | ۱۲/۹      | ۱۱/۹      | ۸/۶       | ۲۰/۹   | ۱۸/۲      | ۱۶/۸      | ۱۵/۰      | ۹/۳       | ۰/۹ |

مقایسه میانگین با استفاده از آزمون حداقل اختلاف معنی‌دار (LSD) در سطح ۵ درصد انجام شده است.



شکل ۱- متوسط وزن دانه‌های نصف طبق در طبق‌های نصف شده در مقایسه با طبق‌های دست نخورده در رقم آذرگل آفتابگردان در شرایط آبیاری و تنش خشکی. در هر شکل نقاط از راست به چپ به ترتیب نشان‌دهنده میزان ٪۱۰۰، ٪۷۵، ٪۵۰، ٪۲۵، ٪۱۰ برگ‌زدایی می‌باشد. خط  $Y=1.0X$  نشان‌دهنده محدودیت کامل مخزن، خط  $Y=1.5X$  نشان‌دهنده محدودیت عملکرد ناشی از هر دو عامل منبع و مخزن، خط  $Y=2.0X$  نشان‌دهنده محدودیت کامل منبع است. هر نقطه در هر شکل میانگین سه تکرار است.

یا کاهش فرآوری مواد فتوسنتزی اندازه مخزن را تعیین می‌کند، اما در طی رشد نهایی، فعالیت مخزن میزان نیاز مخزن را به مواد فتوسنتزی تعیین کرد و از این طریق فعالیت فتوسنتزی منبع را تنظیم کرده و به عبارت دیگر از طریق تنظیم فعالیت فتوسنتزی منبع و کنترل پس‌خوری<sup>۲</sup> مبدأ، اندازه مخزن را تعیین می‌کند (López Pereira et al., 2000). بنابراین محدودیت مخزن در آفتابگردان ممکن است از طریق هر دو فرایند کنترلی منبع و مخزن اعمال گردد. در نهایت لازم به ذکر است که محدودیت مخزن در آفتابگردان ممکن است به محدودیت تعداد دانه در واحد سطح به دلیل تراکم‌های پایین در این گیاه نسبت داده شود، اما نشان داده شده است که عملکرد آفتابگردان در طیفی از تراکم ۳ تا ۹ بوته در مترمربع تقریباً ثابت باقی مانده است، این ثبات عملکرد به انعطاف‌پذیری فنوتیپی آفتابگردان و تولید طبق‌های با اندازه‌های متفاوت در تراکم‌های مختلف نسبت داده شده است (Poustini et al., 2005). بنابراین می‌توان گفت که محدودیت مخزن در آزمایش حاضر با تراکم ۵/۳ بوته در مترمربع به دلیل محدودیت تراکم نبوده است.

#### نتیجه‌گیری

تیمارهای برگ‌زدایی و تنش خشکی از طریق کاهش تولید زیست‌توده و تعداد دانه پر و در نتیجه کاهش تخصیص مواد فتوسنتزی به دانه در مقایسه با سایر اندامها عملکرد را کاهش دادند، گرچه افزایش سرعت فتوسنتز در برگ‌های باقیمانده و احتمالاً افزایش انتقال مجدد تاحدودی این اثرات کاهنده را مرتفع ساخت و عملکرد بیولوژیک در بخش عمده ای از تیمارهای برگ‌زدایی ثبات خود را حفظ کرد. تنش خشکی بر درصد روغن بی تأثیر و درصد پروتئین را کاهش داد، در حالی که برگ‌زدایی درصد روغن را کاهش و درصد پروتئین را افزایش داد. به نظر می‌رسد این تفاوت از آنجا ناشی می‌شود که جزء اصلی تشکیل‌دهنده پروتئین نیتروژن جذب شده قبل از اعمال تیمار برگ‌زدایی است، در حالی که روغن دانه حاصل مواد فتوسنتزی فراهم شده پس از گلدهی می‌باشد.

مربوط به حذف ۱۰۰ درصد برگ‌ها بود، که این وضعیت به واسطه کاهش شدید تعداد دانه حاصل شد. به نظر می‌رسد که برگ‌زدایی به ویژه در مرحله گلدهی باعث کاهش تعداد دانه و کوچک شدن اندازه مخزن و در نهایت محدودیت مخزن در شرایط آبیاری می‌گردد. این وضع در صورت برگ‌زدایی در مرحله دانه‌بندی با توجه به تشکیل تعداد نهایی دانه و تعیین اندازه مخزن قبل از برگ‌زدایی، کمتر مشهود است (شکل ۱). لذا هر چه برگ‌ریزی زودتر صورت گیرد محدودیت مخزن نیز به واسطه کاهش شدیدتر تعداد دانه بیشتر خواهد بود. در شرایط تنش خشکی به‌ویژه تحت تیمارهای برگ‌زدایی هر دو عامل منبع و مخزن تقریباً به یک میزان محدودکننده عملکرد بودند. Separi (2005) گزارش کرد که در گندم تحت شرایط آبیاری، محدودیت مخزن و در شرایط تنش خشکی محدودیت منبع وجود دارد. آزمایش‌های دیگر نیز محدودیت مخزن را در آفتابگردان تأیید کرده‌اند (Alkio et al., 2003). Ruiz & Maddonni (2006) مشاهده کردند که با ۱۰۰ درصد برگ‌زدایی پس از گلدهی وزن دانه ۴۷ درصد کاهش یافت در حالی که با حذف نصف طبق و اشباع مخزن از مواد فتوسنتزی وزن دانه فقط ۲۳ درصد افزایش یافت. بنابراین این محققین نیز بیان داشتند که آفتابگردان گیاهی مخزن محدود است.

با وجود آنکه در شرایط آبیاری مساحت برگ و سرعت فتوسنتز برگ بیشتر از تیمار تحت تنش است، ولی نتایج فوق نشان می‌دهد که در این شرایط مخزن به اندازه ای نیست که ظرفیت پذیرش مواد فتوسنتزی تولیدی را داشته باشد و همین موضوع باعث محدودیت عملکرد می‌شود. این نکته مؤید ایده - مخزن محدود بودن آفتابگردان است. عامل اصلی تعیین‌کننده اندازه مخزن تعداد دانه می‌باشد، این وضعیت در گندم نیز گزارش شده است (Acreche & Slafer, 2009). بنابراین، می‌توان گفت که عملکرد دانه آفتابگردان به تولید مواد فتوسنتزی بستگی دارد به شرط آنکه اندازه مخزن بوسیله اتفاقات گلدهی محدود نشود. در طی رشد گیاه رابطه بین منبع و مخزن تغییر می‌کند. در طی رشد و فعالیت منبع کنترل پیش‌خوری<sup>۱</sup> منبع از طریق افزایش

در شرایط تنش خشکی به دلیل کمبود آب، روزنه‌ها بسته می‌شود، هدایت روزنه‌ای کاسته شده و ورود CO<sub>2</sub> به برگ کاهش یافت و از CO<sub>2</sub> ورودی به برگ نیز با کارایی بالا استفاده نگردید. این عوامل در نهایت منجر به کاهش فتوسنتز و محدودیت شدید منبع در کنار محدودیت مخزن در شرایط تنش گردید، لذا ضروریست که در معرفی ارقام آفتابگردان برای شرایط دیم استفاده از ارقام دارای دوام سطح سبز بیشتر در مرحله رویشی و محدودیت منبع کمتر مد نظر قرار گیرد تا در مراحل انتهایی رشد باعث رفع محدودیت منبع و در نتیجه افزایش عملکرد دانه شود. همچنین با توجه به روند هماهنگ کاهش درصد روغن با افزایش محدودیت مبدأ، رهیافت فوق باعث افزایش درصد روغن نیز خواهد شد. در شرایط آبی علی‌رغم تولید بیشتر مواد فتوسنتزی هر دو محدودیت منبع و مخزن وجود داشته، اما محدودیت مخزن بسیار شدیدتر و تعیین‌کننده نهایی عملکرد بود، لذا لازم است در این شرایط از ارقامی استفاده گردد که طبق بزرگتر، دانه درشت تر و تعداد دانه بیشتر در طبق و اندازه مخزن فیزیولوژیک بزرگتری داشته باشند.

تنش خشکی باعث کاهش سرعت فتوسنتز، اما برگ‌زدایی باعث افزایش سرعت فتوسنتز به ویژه در شرایط آبیاری شد که احتمالاً ناشی از کاهش اثرات فیدبک منفی مواد فتوسنتزی بر فرایند فتوسنتز است و نشان می‌دهد که در آفتابگردان به ویژه در تیمار آبی، کاهش فتوسنتز به دلیل کاهش تقاضا برای مواد فتوسنتزی توسط مخزن است.

تنش خشکی هدایت روزنه‌ای و هدایت مزوفیلی را کاهش و کارایی مصرف آب را افزایش داد، اما برگ‌زدایی حتی در شرایط آبی هدایت روزنه‌ای، هدایت مزوفیلی و تعرق را در برگ‌های باقیمانده افزایش داد که نشان می‌دهد احتمالاً در شرایط آبی محدودیت مکش حاصل از تعرق محدود کننده دسترسی به آب برای برگ‌های آفتابگردان است و از طرف دیگر به واسطه محدودیت مخزن، فرایند فتوسنتز در آفتابگردان از تمامی ظرفیت روزنه‌ای و مزوفیلی خود استفاده نمی‌کند. همچنین می‌توان گفت که فتوسنتز در شرایط تنش در آفتابگردان از طریق هر دو دسته عوامل روزنه‌ای و مزوفیلی کاهش می‌یابد.

## REFERENCES

- Abdi, S., Moghadam, A. G. & Ghadimzadeh, M. (2007). Effects of different levels defoliation in reproductive stages on grain yield and oil content in tow sunflower cultivars. *Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources*, 40, 245-255. (In Farsi).
- Acreche, M. & Slafer, G. (2009). Grain weight, radiation interception and use efficiency as affected by sink-strength in Mediterranean wheats released from 1940 to 2005. *Field Crops Research*, 110, 98-105.
- Ahmadi, A. & Siosemardeh, A. (2005). Investigation on the physiological basis of grain yield and drought resistance in wheat: leaf photosynthetic rate, stomatal conductance, and non-stomatal limitations. *International Journal of Agriculture and Biology*, 7(5), 807-811.
- 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 and Environment*, 26, 1609-1619.
- Andrade, F. & Ferreira, M. (1996). Reproductive growth of maize, sunflower and soybean at different source levels during grain filling. *Field Crops Research*, 48, 155-165.
- Chaves, M. M. & Oliveira, M. M. (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2365-2384.
- De beer, J. P. (1983). Hail damage simulation by leaf area removal at different growth stages on sunflower. *Crop Protection*, 12, 110-112.
- Erbas, S. & Baydar, H. (2007). Defoliation effects on sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed yield and oil quality. *Turkish Journal of Biology*, 31, 115-118.
- Gimenez, K., Mitchell, V. & Lawlor, D. (1992). Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiology*, 98, 516- 524.
- Hocking, P. J. & Steer, B. T. (1995). Effects of timing and supply of nitrogen on nitrogen remobilization from vegetative organs and redistribution to developing seeds of sunflower. *Plant and Soil*, 170, 359-370.
- López Pereira, M., Trápani, N. & Sadras, V. O. (1999). Genetic improvement of sunflower in Argentina. *Field Crops Research*, 63(3), 247-254.
- López Pereira, M., Trápani, N. & Sadras, V. O. (2000). Genetic improvement of sunflower in Argentina between 1930 and 1995 III. Dry matter partitioning and grain composition. *Field Crops Research*, 67(3),

- 215-221.
13. Muro, J., Irigoyen, I., Ana, F. & Lamsfus, C. (2001). Defoliation effects on sunflower yield reduction. *Agronomy Journal*, 93, 634-637.
  14. Nadeem, T. M. H., Imran, M. & Kamil Husain, M. (2002). Evaluation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) inbred lines for drought tolerance. *International Journal of Agriculture and Biology*, 398-400.
  15. Pankovic, D., Sakac, Z., Kevresan, K. & Plesnicar, M. (1999). Acclimation to long-term water deficit in the leaves of two sunflower hybrids: photosynthesis, electron transport and carbon metabolism. *Journal of Experimental Botany*, 50, 127-138.
  16. Poustini, K., Siosemardeh, A., Zawareh, M. & Madahhosaini, S. (2005). *Crop yield, physiology and process*. Tehran university press. PP. 614. (In Farsi).
  17. Radmehr, M., Aeineh, K. A. & Naderi, A. (2004). Evaluation of source and sink relationship in wheat genotypes under irrigated and terminal heat stress condition in Khozestan province. *Iranian Journal of Crop Science*, 6(2), 101-112. (In Farsi).
  18. Reynolds, M., Pellegrineschi, A. & Shovmand, B. (2005). Sink- limitation to yield and biomass: A sammary of some investigations in spring wheat. *Annals of Applied Biology*, 146, 39-49.
  19. Rolland, F., Moore, B. & Sheen, J. (2002). Sugar sensing and signaling in plants. *Plant Cell*, 14, 185-205.
  20. Ruiz, A. R. & Maddonni, G. A. (2006). Sunflower seed weight and oil concentration under different post-flowering source-sink ratios. *Crop Science*, 46, 671-680.
  21. Sadras, V. O., Connor, D. J. & Whitfield, D. M. (1993). Yield, yield components and source-sink relationships in water-stressed sunflower. *Field Crops Research*, 31(1-2), 27-39.
  22. Santalla, E. M., Dosio, G. A. A., Nolasco, S. M. & Aguirrezabal, L. A. N. (2002). The effects of intercepted solar radiation on sunflower (*Helianthus annuus*) seed composition from different head positions. *Journal of the American Oil Chemistsry Society*, 97, 69-74.
  23. Separi, M. (2005). *Effects of terminal drought stress on four wheat genotypes*. M. Sc. thesis. College of Agriculture, Azad university of Brojerd. Brojerd, Iran. (In Farsi).
  24. Shabani Frotan, M. (2001). *Evaluation of source and sink relationship in two corn genotypes under irrigation and drought stress*. M. Sc. thesis. College of Agriculture, University of Tehran, Karaj. Iran. (In Farsi).
  25. Vasudevan, S. N., Virupakshappa, K., Bhaskar S. & Udayakumar, M. (1996). Influence of growth regulators on some productive parameters and oil content in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Indian Journal of Plant Physiology*, 1(4), 277-280.