مجله علمی زیست‌فناوری گیاهان زراعی
سال دهم، شماره سوم، پیاپی سی‌وسوم، بهار ۱۴۰۰ (۷۸-۳۵)

Crop Biotech.
Spring (2021) 10(3): 35-78. DOI: 10.30473/cb.2021.58978.1838

«مقاله علمی-مروری»

به‌نژادی متداول و مولکولی آفتابگردان (*Helianthus annuus* L.)

علیرضا نبی‌پور[۱]، رضا درویش‌زاده[۲*]، احمد صرافی[۳]

۱. استادیار پژوهش، مؤسسه تحقیقات برنج کشور، معاونت مازندران، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، آمل، ایران.
۲. استاد، گروه تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی دانشگاه ارومیه، ارومیه، ایران.
۳. استاد، آزمایشگاه اکولوژی عملکردی، مدرسه عالی ملی زراعت تولوز، انستیتو ناسیونال پلی‌تکنیک، تولوز، فرانسه.

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۱۲/۱۵ - تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۳/۳۰)

Conventional and molecular breeding of sunflower (*Helianthus annuus* L.)

Alireza Nabipour[1], Reza Darvishzadeh[2*], Ahmad Sarrafi[3]
1. Assistant Professor, Rice Research Institute of Iran, Mazandaran Branch, Agriculture Research, Education and Extension Organization, Amol, Iran.
2. Professor, Department of Plant Production and Genetics, Faculty of Agriculture, Urmia University, Urmia, Iran.
3. Professor, Laboratoire Ecologie Fonctionnelle, EcoLab, Dynabio, INP-ENSAT, 18 Chemin de Borde Rouge, BP 32607, 31326 Castanet-Tolosan, France.
(Received: Jun. 21, 2021 - Accepted: Mar. 3, 2021)

چکیده

دانه‌های روغنی بی‌شک از راهبردی‌ترین محصولات کشاورزی هستند که تولید آن‌ها جزو نیازهای زیربنایی برای ایجاد امنیت غذایی هر جامعه محسوب می‌شود. آفتابگردان با نام علمی *Helianthus annuus* L. گیاهی یکساله، یک‌پایه، دولپه از تیره‌ی مرکبان (Composite) می‌باشد. این جنس دارای گونه‌های دیپلوئید، تتراپلوئید و هگزاپلوئید است که آفتابگردان زراعی جزو گونه‌های دیپلوئید با تعداد کروموزم پایه x=۱۷ می‌باشد. آفتابگردان به‌طورعمده به‌خاطر روغن خوراکی آن کشت می‌شود. تنش‌های محیطی از قبیل خشکی، شوری، دمای غیرمعمول، مسمومیت با فلزات سنگین و تابش فرابنفش از تهدیدات جدی برای رشد، سوخت و ساز و بهره‌وری گیاهان می‌باشند. در سال‌های اخیر، پیشرفت‌های شگفت‌آور در زمینه‌های زیست‌فناوری، مهندسی ژنتیک و علوم کامپیوتر باعث شده است تا برنامه‌های به‌نژادی از سرعت، دقت و کارایی بسیار بالاتری نسبت به گذشته برخوردار باشند. تکنیک‌های جدید در صورتی که به‌طور مناسب در برنامه‌های به‌نژادی وارد شوند باعث افزایش چشم‌گیر سرعت و دقت این برنامه‌ها شده و می‌توانند هزینه‌ها را به‌میزان فوق‌العاده‌ای کاهش دهند. در این مقاله به‌طور مختصر ضمن اشاره به روش‌های به‌نژادی متداول، به روش‌های نوین و کاربرد آن‌ها در اصلاح آفتابگردان پرداخته می‌شود. در ۱۰ سال اخیر علم ژنومیک اطلاعات ژنتیکی صفات کمّی را توسعه داده و گزینش به کمک نشانگر تبدیل به یک ابزار کاربردی شده است.

واژه‌های کلیدی: گیاهان تراریخته، شناسایی QTL، مقاومت به بیماری، تحمل خشکی، منابع ژنتیکی، همسانه‌سازی بر اساس نقشه.

Abstract

Oilseeds are undoubtedly one of the most strategic agricultural products; their production is of basic needs for food security in any society. Sunflower with the scientific name of *Helianthus annuus* L. is an annual, monoecy, dicotyledonous plant that belongs to composite family. This genus consists diploid, tetraploid and hexaploid species, and common sunflower is a diploid species with a base chromosome number of x=17. Sunflower is grown mainly for its edible oil. Environmental stresses such as drought, salinity, unusual temperatures, heavy metal and UV radiation are serious threats to plant growth, metabolism and productivity. In recent years, astonishing advances in biotechnology, genetic engineering, and computer science have made breeding programs much faster, more accurate, and more efficient than ever before. New techniques, if properly incorporated into breeding programs, can dramatically increase the speed and accuracy of these programs and can reduce costs by an extraordinary amount. In this article, while briefly referring to conventional breeding methods, new methods and their application in sunflower breeding are discussed. In the last 10 years, the science of genomic has expanded the genetic information of quantitative traits, and marker assisted selection has become a practical tool.

Keywords: Disease resistance, drought tolerance, genetic resources, map-based cloning, QTL mapping, transgenic plants.

* نویسنده مسئول: رضا درویش‌زاده
E-mail: r.darvishzadeh@urmia.ac.ir

مقدمه

آفتابگردان (*Helianthus annuus* ssp. Macrocarpus) یکی از معدود گیاهان زراعی است که از آمریکای شمالی منشأ گرفته است. در اوایل قرن شانزدهم، آفتابگردان توسط کاشفین آمریکا از پِرو به اسپانیا و از آنجا به سراسر اروپا وارد شد، ولی تا پایان قرن ۱۸، تنها برای اهداف زینتی[1] و تغذیه پرندگان کشت می‌شد (Putt, 1997; Burke *et al.*, 2002). این گیاه تنها پس از پی بردن به اهمیت روغن آن در اوایل قرن نوزدهم وارد کشت و کار گسترده شد و امروزه به‌استثنای قاره آفریقا، در بقیه نقاط جهان سطح کشت قابل توجهی را به خود اختصاص داده است (Hu *et al.*, 2010).

کشت آفتابگردان به‌عنوان یک گیاه روغنی در سال ۱۸۱۸ در روسیه آغاز شد. از آن زمان تا آغاز قرن بیستم، این گیاه به‌طور تجربی و تنها از نظر ظاهری مورد گزینش[2] قرار می‌گرفت. کشاورزان بهترین طبق‌ها را انتخاب کرده و بذر آن‌ها را برای کشت در نسل بعد نگه می‌داشتند. گزینش و به‌نژادی آن به‌معنای واقعی برای اولین بار توسط Pustovoit در Krasnodar (روسیه) طی سال‌های ۱۹۲۰-۱۹۵۰ انجام گرفت. شاید مهمترین وجه تمایز آفتابگردان با دیگر محصولات زراعی در تک‌ساقه‌بودن[3] و طبق بزرگ و جذاب آن باشد. این گیاه با داشتن طبقی بزرگ و خوش‌رنگ برای قرن‌ها کشاورزان و گیاه‌شناسان را مجذوب خود کرده است. نام جنس آفتابگردان، هلیانتوس[4]، از کلمه یونانی هلیوس به‌معنای خورشید و آنتوس به‌معنای گل گرفته شده است. همانند معادل فارسی آن، نام‌های فرانسوی و اسپانیایی این گیاه هم معنای "چرخنده همراه خورشید" را می‌دهد، چرخشی که تا پیش از بازشدن گل در این گیاه ادامه دارد. یکی دیگر از جنبه‌های منحصر به فرد این گیاه در آن است که تاکنون برای استفاده‌های کاملاً متفاوتی به‌نژادی شده است: ابتدا به‌عنوان یک گیاه علوفه‌ای[5]، سپس به‌عنوان گیاه روغنی[6]، آجیلی[7]، غذای پرنده و در حد بسیار محدودتری به‌عنوان یک گیاه زینتی مورد استفاده قرار گرفته است. مهم‌ترین اهمیت اقتصادی آفتابگردان در روغن حاصل از مغز دانه آن است و کنجاله آن در جایگاه بعدی قرار دارد. روغن این گیاه کیفیت بسیار ممتازی دارد و قیمت آن در مقایسه با روغن‌های سویا، کلزا، پنبه‌دانه و بادام‌زمینی بالاتر است (Hu *et al.*, 2010; Seiler and Brothers, 1999).

اهمیت اقتصادی

آفتابگردان از گیاهان دانه روغنی[8] مهم دنیا پس از سویا (*Glycine max* L.) و کلزا (*Brassica napus* L.) می‌باشد و ارزش روغن خوراکی آن بیش از ۴۰ میلیارد دلار برآورد می‌شود (http://faostat.fao.org). سطح کشت آفتابگردان در دنیا در سال ۲۰۱۸ میلادی حدود ۲۶/۷ میلیون هکتار و میزان تولید ۵۲ میلیون تن تخمین زده شده است (FAO, 2018)[9]. بررسی روند سطح زیر کشت آفتابگردان نشان می‌دهد سطح زیر کشت آن در جهان از ۶/۲ میلیون هکتار در سال ۱۹۵۰ به ۲۱/۰ میلیون هکتار در سال ۲۰۰۰ و ۲۳/۷ میلیون هکتار در سال ۲۰۰۹ و ۲۶/۷ میلیون هکتار در سال ۲۰۱۸ رسیده است. عملکرد دانه آن از ۶۰۳ کیلوگرم در هکتار در سال ۱۹۴۸ به ۱۳۶۰ کیلوگرم در هکتار در سال ۲۰۰۹ و حدود ۱/۹ تن در هکتار در سال ۲۰۱۸ افزایش یافته است. در این بازه زمانی عملکرد آفتابگردان در کشورهایی نظیر آرژانتین، برزیل، آلبانی، فرانسه، یوگسلاوی و استرالیا افزایش و در

1. Ornamental goals
2. Phenotypic selection
3. Single-stem sunflower
4. *Helianthus*
5. Forage plant
6. Oily plant
7. Confectionery sunflower
8. Oilseed crops
9. *Food and Agriculture Organization*

کشورهای دیگری نظیر مصر، مراکش، کنیا، مالاوی، بولیوی، شیلی، یونان، مجارستان و ایتالیا کاهش یافته است. آفتابگردان زراعی به‌طورعمده به‌صورت هیبریدهای سینگل‌کراس کشت می‌شود و از این نظر در جایگاه دوم پس از ذرت قرار دارد. در بین قاره‌های جهان، تنها در آفریقا استقبال چندان گرمی از آفتابگردان نشده است و سوابق زیادی هم در مورد نحوه ورود این گیاه به قاره آفریقا وجود ندارد. به‌طور کلّی میزان کشت آفتابگردان در کشورهای آفریقایی چندان زیاد نیست و مجموع آن به یک میلیون هکتار نمی‌رسد. در آمریکای جنوبی، نام آرژانتین با تولید آفتابگردان همراه است. ورود آفتابگردان به این کشور توسط مهاجرین اروپایی صورت گرفت. کشت آفتابگردان در آراژانتین به‌سرعت رونق پیدا کرد، به‌طوری‌که از اوایل قرن بیستم این کشور به‌عنوان یکی از صادرکنندگان آفتابگردان در آمد. کشت‌وکار آفتابگردان در اروگوئه هم رونق نسبتاً مناسبی دارد. هرچند در مناطق مختلف جهان عوامل متفاوتی در بهبود عملکرد دخیل بوده‌اند؛ عوامل اصلی آن را باید استفاده از ارقام اصلاح‌شده، به‌ویژه ارقام هیبرید، به‌کارگیری روش‌های به‌زراعی و افزایش دانش فیزیولوژی گیاهی دانست. ارقام هیبرید آفتابگردان برای نخستین بار در اوایل دهه ۷۰ میلادی معرفی شدند که نقطه عطفی در به‌نژادی آفتابگردان به‌شمار می‌رود. با استفاده از ارقام هیبرید با طول دوره رویش مناسب، ارتفاع کوتاه، مقاوم به خوابیدگی، سازگاری محیطی بالا، مقاوم به بیماری‌های عمده پتانسیل تولید آفتابگردان افزایش یافته است (Dimitrijevic and Horn, 2018).

گیاه‌شناسی آفتابگردان

آفتابگردان عضوی از خانواده گل‌مرکبان (Compositae یا Asteraceae) و زیر خانواده شعاعیان (Asteroideae) است. گیاهان این زیر خانواده شامل گل‌های شعاعی بلند که پیرامون گل‌آذین را در بر گرفته‌اند و گل‌های لوله‌ای که در داخل گل‌آذین هستند، می‌باشند. آفتابگردان مورد استفاده در زراعت، *Helianthus annuus* L. واریته macrocarpus است. جنس *Helianthus* شامل تعداد زیادی گونه وحشی است که به گستره وسیعی از شرایط محیطی سازگار هستند. گونه‌های وحشی آفتابگردان به سه گروه *Helianthus annui* (که یکی از آنها آفتابگردان زراعی *H. annuus* است)، *Helianthus ciliares* و *Helianthus divaricati* تقسیم می‌شوند. گونه زراعی شامل گیاهان یکساله است، اما از بین گونه‌های وحشی، تقریبا یک‌چهارم گونه‌ها یکساله و بقیه گونه‌ها دائمی[1] یا چندساله بوده و ریزوم دارند. آفتابگردان زراعی عموماً تک‌شاخه[2] است، درحالی‌که آفتابگردان‌های وحشی می‌توانند شاخه‌دار[3] یا تک‌شاخه باشند (Fernandez-Martinez and Perez-Vich, 2009).

مورفولوژی آفتابگردان

آفتابگردان دارای ریشه راست است ولی در ۴۰ سانتی‌متری ابتدایی ریشه، ریشه‌های مویین فراوانی وجود دارد. ریشه قوی ولی شکننده است و درصورتی‌که به مانعی برخورد نکند، می‌تواند تا عمق سه متری از سطح خاک پایین برود. به‌نظر می‌رسد که عمیق‌ترین قسمت‌های ریشه برای جذب آب تخصص‌یافته باشند. ریشه‌زایی (تولید ریشه‌های مویین) می‌تواند روزانه به ۷۰ کیلومتر در هکتار برسد (Boot, 1990; Connor and Sadras, 1992). قطر ساقه آفتابگردان بین ۱/۵ تا هفت سانتی‌متر بوده و ارتفاع آن می‌تواند به بیش از ۲/۵ متر برسد. ساقه معمولاً دارای ۲۰ تا ۳۵ برگ است. بین تعداد برگ و

1. Perennial
2. Single-stem sunflower
3. Branching varieties

دیررسی واریته‌ها همبستگی مثبت وجود دارد. اولین برگ‌ها، برگ‌های کوتیلدونی هستند. با جوانه زدن بذر، که حالت اپی‌جیل دارد، دو برگ کوتیلدونی ظاهر می‌شود. چهار جفت برگ اول حالت متقابل دارند. در پنجمین جفت اندکی جابجایی دیده می‌شود و جفت‌های بعدی به‌صورت یکی در میان ظاهر می‌شوند. پهنک برگ، قلبی‌شکل بوده و طول آن اغلب کمتر از عرض آن است. پهنک سه رگبرگ اصلی دارد که بسیار برجسته هستند. رشد پهنک در قاعده آن فعال‌تر از قسمت انتهایی برگ است. آفتابگردان زراعی معمولاً تک‌ساقه و در نتیجه دارای تنها یک گل‌آذین است. گل‌آذین یک نهنج گوشتی با قطر ۳۰-۱۵ سانتی‌متر است و حاوی حدود ۲۰۰ گل لوله‌ای می‌باشد که تخمدان‌هایشان مستقیماً روی نهنج قرار گرفته‌اند. ترتیب قرارگیری این گل‌های لوله‌ای به‌صورت چرخشی دوبل است. گلبرگ‌های زرد رنگ دور طبق نیز در واقع گل‌های لیگول‌دارِ عقیم هستند که دور تا دور طبق در یک یا دو ردیف قرار گرفته‌اند. در قسمت خارجی و زیرین طبق براکته‌های برگی قرار دارند که دور تا دور طبق در چند ردیف قرار گرفته‌اند (Seiler 1997; Hu *et al.*, 2010).

مراحل مهم رشدی آفتابگردان

چرخه کامل زندگی گیاه بر حسب میزان زودرسی واریته بین ۱۹۰۰ تا ۲۶۰۰ درجه سانتی‌گراد متغیر است، که معادل ۱۱۰ تا ۱۶۰ روز می‌شود. برخی از واریته‌ها به‌طور چشم‌گیری زودرس‌تر هستند. مقدار ماده خشک تولید شده بسته به زودرسی یا دیررسی واریته متفاوت است. این مقدار بین هشت تا ۲۰ تن در هکتار برای عملکرد دانه دو تا ۴/۵ تن متغیر است. چرخه زندگی آفتابگردان را می‌توان به دو دوره اصلی رویشی و زایشی تقسیم کرد. فاز رویشی با کشت بذر آغاز می‌شود. از کشت تا خروج جوانه از خاک بسته به دمای خاک ۱۰ تا ۱۵ روز طول می‌کشد. میزان جوانه‌زنی انرژی رویشی بذر را به نمایش می‌گذارد و نقش مهمی در تعیین جمعیت گیاه در هکتار دارد. اولین برگ‌های حقیقی ۱۶ روز پس از خروج گیاهچه از خاک ظاهر می‌شوند. این دوره (رویشی) تعیین‌کننده تعداد برگ گیاه است. در پایان این دوره، ریشه‌ها ۱۵ تا ۲۰ درصد از وزن خشک کل گیاه را تشکیل می‌دهند. طی ۴۰ تا ۵۰ روز که مرحله رشدی فعال است روزانه تا مقدار ۲۰۰ کیلوگرم در هکتار ماده خشک تولید می‌شود. در این دوره مصرف عناصر معدنی به بیشترین مقدار خود می‌رسد. در پایان این مرحله، گیاه به حداکثر سطح برگی خود، حدود ۴۰۰۰ تا ۷۰۰۰ سانتی‌متر مربع می‌رسد. پیدایش آغازه گل در مرحله هشت تا ۱۰ برگی صورت می‌گیرد. فاز زایشی با گلدهی آغاز می‌شود. در این زمان گیاه ۸۵ درصد از ماده خشک خود را تولید کرده است، لیکن میزان رشد روزانه هنوز بین ۵۰ تا ۸۰ کیلوگرم در هکتار است. گل‌دهی از بیرون طبق شروع شده و به سمت درون آن پیش می‌رود و بین ۱۵ تا ۲۰ روز طول می‌کشد. طبق به بزرگ شدن خود ادامه داده و تحدب آن افزایش پیدا می‌کند. ریشه‌ها پسرفت کرده و از طول‌شان کاسته می‌شود. پرعملکردترین واریته‌ها آن‌هایی هستند که سرعت پسرفت ریشه در آن‌ها حداقل است. پخش و انتشار دانه‌های گرده در طی حدوداً ۱۰ روز انجام می‌شود. پذیرش گرده‌ها توسط کلاله‌ها بین ۱۵ تا ۲۰ روز طول می‌کشد. پس از پایان دوره گرده‌دهی دانه‌هایی که در اطراف طبق قرار دارند در حال رشد هستند و گل‌های مرکز طبق دیگر نمو نمی‌یابند. در آفتابگردان ابتدا اندام‌های نر فعال‌شده[1] و بساک‌ها بر اثر دراز شدن لوله گرده از گل خارج می‌شوند. سپس بساک‌ها جمع و چروکیده شده و کلاله‌های نمو یافته ظاهر می‌شوند. آفتابگردان گرایش به دگرباروری[2] دارد و

1. Protandrous
2. Cross-pollinated crop

دگرگرده‌افشانی نسبت به خودگرده‌افشانی دانه‌های بیشتری تولید می‌کند. با این وجود، در واریته‌های واقعی مورد استفاده در کشاورزی، میزان خودگشنی بیش از ۸۰ درصد است. از گل‌دهی کامل تا تشکیل دانه حدود ۲۰–۱۵ روز زمان لازم است. پس از آن، ذخایر گیاهی به‌طورعمده به سمت دانه‌ها که در حال افزایش وزن هستند، هدایت می‌شود. در زمان رسیدگی وزن ماده خشک تولیدشده تغییر چندانی نمی‌کند، اما با انباشته‌شدن مواد ذخیره‌ای در طبق، سهم طبق از وزن خشک بیشتر می‌شود. با نزدیک شدن به رسیدگی، از سطح برگی به سرعت کاسته شده و مواد چربی ساخته شده و در دانه‌ها ذخیره می‌شوند (لیپیدوژنز). در طی دوره پر شدن دانه گلچه‌ها که حاوی رنگدانه‌های سبز (کلروفیل) هستند در تغذیه دانه کمک می‌کنند. زمانی که تجمع ذخایر در دانه‌ها به حداکثر می‌رسد این گلچه‌ها شروع به ریزش می‌کنند (Hu *et al.*, 2010).

نیازهای محیطی آفتابگردان

آفتابگردان در خاک‌هایی که بافت آن‌ها از شنی تا رسی تغییر می‌کند به‌خوبی می‌روید. این گیاه برخلاف ذرت، گندم یا سیب‌زمینی برای تولید محصول رضایت‌بخش، به خاک‌های بسیار حاصلخیز نیاز ندارد. گیاه آفتابگردان در گروه گیاهان به نسبت مقاوم به شوری قرار دارد. عملکرد آفتابگردان در شوری حدود ۵ دسی‌زیمنس بر متر آسیب زیادی نمی‌بیند، ولی شوری‌های بالاتر موجب کاهش عملکرد می‌شود (Asia Khaton *et al.*, 2000). شوری خاک باعث کاهش درصد جوانه‌زنی آفتابگردان می‌شود. بر طبق آزمایشات، شوری خاک باعث کاهش چشم‌گیر درصد روغن می‌شود، لیکن تأثیری روی ترکیب اسیدهای چرب ندارد. آفتابگردان به pH خاک چندان حساس نیست. این گیاه در خاک‌هایی با pH برابر ۵/۷ تا بیش از هشت به راحتی می‌روید. البته pH بهینه به ویژگی‌های خاک بستگی دارد، ولی برای بسیاری از خاک‌ها pH از شش تا ۷/۲ بهینه تلقی می‌شود. pH کم ممکن است فعالیت باکتری‌های غیرهم‌زیست تثبیت کننده‌ی ازت و فسفرِ قابلِ جذب را کاهش و جذب آلومینیوم و منیزیم را تا حد ایجاد مسمومیت افزایش دهد. pH بالا ممکن است سدیم قابل جذب را تا سطحی مسموم کننده افزایش داده و فسفر، آهن و منیزیم قابلِ جذب را کاهش دهد. به‌منظور جلوگیری از گسترش بیماری‌های اختصاصی آفتابگردان، باید از کشت مجدد آفتابگردان در همان زمین به‌مدت حداقل پنج سال خودداری کرد. به‌عنوان مثال، با کاهش دوره تناوب آفتابگردان از پنج سال به دو سال، تعداد علف‌هرز انگلی گل‌جالیز از کمتر از یک عدد در هر بوته به حدود شش عدد در بوته افزایش می‌یابد. در زراعت آفتابگردان در ایران تاکنون خسارت قابل‌توجه گل‌جالیز وجود نداشته است.

آفتابگردان گیاهی بسیار متحمل به خشکی نیست ولی غالباً در شرایطی که زراعت‌های دیگر صدمه شدیدی می‌بینند، محصول رضایت‌بخشی تولید می‌کند. ویژگی‌هایی که به‌عنوان عامل این واکنش بر شمرده می‌شود شامل سیستم ریشه اصلی متراکم و به‌شدت منشعب، قدرت گسترش ثانویه آن و نفوذ به اعماق بیش از دو متر است. گزارش شده که ریشه آفتابگردان بیش از ریشه‌های ذرت رطوبت خاک را جذب می‌کند. در سطوح بالای تنش رطوبت و حتی زمانی که برگ‌ها رشد نمی‌کنند، فتوسنتز آفتابگردان ادامه می‌یابد (Poormohammad Kiani *et al.*, 2008a). طبعاً، دوره‌های کوتاه خشکی ممکن است عملکرد دانه را کاهش ندهد، زیرا رشد گیاه به هنگام شب که تعرق پایین است می‌تواند انجام شود. دوره بحرانی عملکرد دانه از حدود ۲۰ روز قبل از گل‌دهی تا ۲۰ روز پس از پایان گل‌دهی است. تنش خشکی در دوره گلدهی بیشترین صدمات را به عملکرد دانه وارد می‌سازد. عملکرد روغن بر اثر بروز خشکی در طی ۲۰

روز پس از گل کردن بیشترین آسیب را می‌بینند. اگر احتمال بروز تنش خشکی در این دوره می‌رود، آبیاری باعث افزایش عملکرد، وزن هزاردانه و درصد روغن خواهد شد، اما درصد پروتئین را کاهش می‌دهد (Bonciu and Iancu, 2010). در خشکی شدید در زمان رسیدن بعضی از ساقه‌ها در ۱۰ تا ۶۰ سانتی‌متری سطح خاک می‌شکنند. این عمل راهکاری طبیعی برای کاستن از جمعیت گیاه است. خشکی شدید همچنین سبب خشکیدن برگ‌ها پیش از رسیدن می‌شود. این خزان برگ اهمیت چندانی ندارد، به‌شرط این که پس از گرده‌افشانی باشد. مشاهدات بعدی مشخص نمود که چیدن برگ‌ها به‌طور مصنوعی یک یا دو روز قبل از گل‌کردن عملکرد را به‌شدت کاهش می‌دهد (Serieys, 1991). در یک آزمایش وقتی که چهار یا هشت برگ پایین حذف شد، عملکرد بوته‌ها ۳۰ درصد کمتر از بوته‌های شاهدی بود که برگ‌های آن‌ها قطع نشده بود. وقتی تمامی ۱۶ تا ۲۰ برگ حذف شدند، عملکرد تا ۹۳ درصد کاهش یافت (Erbas and Baydar, 2007). درصد جوانه‌زنی آفتابگردان در خاک‌های خشک نسبت به زراعت‌های دیگر بیشتر است. آفتابگردان حتی در رطوبت نزدیک به نقطه پژمردگی نیز جوانه می‌زند، ولی نفوذ آب از پوست به کُندی انجام می‌شود. در یک خاک شنی لومی دارای ضریب پژمردگی ثابت ۸/۶ درصد، آفتابگردان در رطوبت هشت درصد به مقدار ۷۳ درصد و در رطوبت نه درصد به مقدار ۸۹ درصد جوانه می‌زند. بدون‌شک، در اغلب مزارع برای جوانه‌زنی رضایت‌بخش تأمین رطوبت کافی ضروری است. در برخی از مناطق دنیا پرندگان خسارت قابل‌توجهی به محصول آفتابگردان وارد می‌کنند، به‌طوری که در برخی شرایط خاص، مثلاً در مزارع کوچک ایزوله که در اطراف آن مزرعه آفتابگردان دیگری وجود ندارد، کل محصول مزرعه از بین می‌رود. هجوم و خسارت پرندگان در دو مرحله رشدی شامل زمان جوانه‌زنی و ظهور گیاهچه‌ها و زمان نزدیک به رسیدگی ممکن است اتفاق بیفتد. خسارت از طرف جوندگان بیشتر در مزارعی دیده می‌شود که در کنار جنگل قرار گرفته‌اند، و در آن جوانه انتهایی و برگ‌ها آسیب می‌بینند. همانند حالت خسارت پرندگان، گیاه پس از حمله به رشد خود از طریق جوانه‌های جانبی ادامه می‌دهد و حالت بوته‌ای پیدا می‌کند. خسارت جوندگان را نباید با هورمون‌هایی که چیرگی انتهایی را از بین می‌برند اشتباه گرفت.

به‌نژادی آفتابگردان

امروزه زراعت آفتابگردان در دنیا به‌تدریج در حال انتقال از زمین‌های مساعد و حاصلخیز به مزارع حاشیه‌ای کم پتانسیل است که باعث می‌شود این گیاه همچنان با مشکلات ناشی از عوامل تنش‌زای زنده و غیر زنده دست به گریبان باشد. چالش پیش روی به‌نژادگران، تهیه ارقامی است که در عین سازگاری با این محیط‌های حاشیه‌ای، عملکرد کافی نیز داشته باشند. لذا پژوهشگران بایستی به‌دنبال یافتن و ادغام بهترین روش‌های به‌نژادی کلاسیک و مدرن شامل ژنتیک مولکولی و ژنومیک باشند تا بتوانند ژرم‌پلاسم این گیاه را بهبود بخشیده و آن را به‌عنوان یک محصول اقتصادی و به‌صرفه در سطح جهان نگهدارند. این امر نیازمند آن است که برای به‌نژادی گیاه از همکاریِ تیمی از کارشناسان رشته‌های گوناگون و برنامه‌ریزی درازمدت بهره گرفته شود.

به‌نژادی کلاسیک[1]

ازآنجاکه آفتابگردان گیاهی دگرگشن بوده و هتروزیس نشان می‌دهد، قوی‌ترین بوته‌ها، که بیشترین عملکرد را تولید می‌کنند هتروزیگوت هستند. اولین ارقام آفتابگردان که توسط کشاورزان روسی استفاده می‌شدند، جوامعی هتروزیگوس و آزادگرده‌افشان و مخلوطی از هیبریدهای طبیعی بودند. از سال ۱۹۲۰ تا ۱۹۷۰ جوامع آزادگرده‌افشان با ویژگی‌های شاخص‌تر به‌ویژه در روسیه و در ایستگاه‌های

1. Conventional breeding

تحقیقاتی Vniimk در Krasnodar تهیه شدند. مشهورترین این ارقام Vniimk 6540، Vniimk 8931 و Peredovik بودند. در این دوره ارقامی در فرانسه، آرژانتین، کانادا و رومانی هم تهیه شدند. این جوامع که منابع اصلی ژنتیکی ارقام زراعی در جهان تا اواسط دهه ۷۰ میلادی به‌شمار می‌رفتند، امروزه در میان کشاورزان جایگاه چندانی نداشته و به‌نژادگران آن‌ها را به‌عنوان ذخایر ژنتیکی برای تهیه ارقام جدید هیبرید در کرت‌های ایزوله یا به‌صورت تلاقی‌های داخل جمعیتی زیر کیسه یا توری تکثیر و نگهداری می‌کنند. آخرین ارقام آزادگرده‌افشانی که سطح کشت وسیعی پیدا کردند بسیار خودناسازگار بودند، چرا که این صفت باعث افزایش درصد بوته‌های هیبرید در جمعیت و در واقع افزایش عملکرد رقم می‌شد. با این وجود، چون این جوامع ترکیبی از هیبریدهای مختلف بودند، از نظر صفات مهمی همچون ارتفاع بوته و زودرسی دارای یکنواختی لازم نبودند. از دهه ۵۰ میلادی، به‌نژادگران آفتابگردان با مشاهده موفقیت هیبریدهای ذرت به تهیه ارقام هیبرید علاقمند شدند. طراحی برنامه‌های مدرن به‌نژادی برای تهیه ارقام هیبرید تفاوت عمده‌ای با برنامه‌های به‌نژادی جمعیت داشت، چرا که در این برنامه‌ها نیاز به داشتن والدین کاملاً خالصی بود که بتوانند از طریق خودگشنی نگهداری شوند. در نتیجه، در عمل برای به‌نژادگران حفظ هر دو برنامه به‌نژادی ارقام هیبرید و به‌نژادی جوامع به‌طور هم‌زمان امکان‌پذیر نبود و در نتیجه ارقام آزادگرده‌افشان از بازار تجاری حذف شدند. هرچند که در بعضی از کشورهای جهان سوم که کشاورزان مایل به پرداخت هزینه خرید بذر هیبرید به‌طور سالانه نیستند، ارقام آزادگرده‌افشان هم‌چنان در بازار دیده می‌شوند.

ارقام هیبرید

اولین مطالعات در زمینه عملکرد ارقام هیبرید در آفتابگردان در اواخر دهه ۴۰ میلادی توسط کانادایی‌ها انجام شد که دریافتند هیبریدها نسبت به ارقام آزادگرده‌افشان حدود ۶۰ درصد عملکرد بیشتر دارند. در تهیه اولین هیبریدهای کانادایی که بین سال‌های ۱۹۴۶ و ۱۹۵۲ معرفی شدند، مانند رقم Advance، از خودناسازگاری لاین‌های والدینی برای تسهیل تلاقی آن‌ها استفاده می‌شد. در نتیجه، در ارقام حاصله معمولاً تنها حدود ۵۰ درصد بوته‌ها هیبرید بودند، چرا که نیاز به تهیه و تکثیر والدین خالص، تهیه لاین‌های کاملاً خودناسازگار را ناممکن می‌ساخت. در آفتابگردان تاکنون چندین ژن نرعقیمی مغلوب شناسایی شده‌اند، اما برای اینکه این ژن‌ها در تهیه هیبرید مفید باشند باید راهی برای شناسایی لاین‌های نرعقیم و نربارور پیش از گلدهی پیدا کرد. Leclercq در سال ۱۹۶۶ یک ژن تولید آنتوسیانین را پیدا کرد که با ژن نرعقیمی پیوستگی در حد یک درصد نوترکیبی داشت (Leclercq, 1966). این ژن خصوصیات مناسبی برای تهیه هیبرید داشت؛ زیرا گیاهان نرعقیم از همان زمانِ گیاهچه‌ای به تولید آنتوسیانین پرداخته و در نتیجه بوته‌های بارور به‌راحتی شناسایی و حذف می‌شوند. موسسه ملی تحقیقات کشاورزی فرانسه[1] با کمک این روش از سال ۱۹۶۹ تا ۱۹۷۵ چندین هیبرید معرفی کرد که تا حدود سال ۱۹۸۰ کشت می‌شدند. علیرغم مزایای این روش، دو اِشکال عمده نیز در آن وجود داشت. اِشکال اول این بود که در مزرعه تکثیر والد نرعقیم، حدود ۵۰ درصد بوته‌ها بارور و فاقد آنتوسیانین بودند که بایستی حذف می‌شدند. در نتیجه مزرعه در ابتدا بایستی به‌صورت خیلی متراکم کاشته شده و نیمی از بوته‌های آن به‌صورت دستی حذف می‌شدند که مشکل و پُرهزینه بود. از طرف دیگر، یک درصد

1. Institut National de la Recherche Agronomique; INRA

نوترکیبی بین ژن نرعقیمی و ژن تولید آنتوسیانین باعث تولید بوته‌های باروری می‌شود که تولید آنتوسیانین می‌کنند. فعالیت زنبورها بر روی ژنوتیپ بارور باعث انتقال گرده به ۳۰ درصد بوته‌های اطراف می‌شود. حذف این بوته‌های بارور که باید در زمان گل‌دهی صورت گیرد، حساس و پرهزینه است. کشف یک منبع نر عقیمی سیتوپلاسمی (CMS[1])، که امروزه آن را با نام PET1 می‌شناسیم، توسط Leclercq (۱۹۶۹)، از تلاقی بین *H. petiolaris* و *H. annuus* تولید ارقام هیبرید آفتابگردان را ساده کرد، زیرا در این سیستم همه بوته‌های مادری نرعقیم می‌شوند (Leclercq, 1969). گرده‌های بوته‌های نرعقیم بسیار کوچک بوده و در زمان گلدهی هیچ گرده قابل رویتی ندارند. بیشتر ارقام زراعی آفتابگردان از نوع نگهدانده باروری هستند، اما ژن‌های بازگرداننده باروری در نتاج همان تلاقی و نیز در خویشاوندان وحشی *H. annuus* و برخی گونه‌های یکساله دیگر شناسایی شد (Kinman, 1970, Leclercq, 1971). اولین هیبریدهای تهیه شده با این سیستم (Fransol و Relax) در سال ۱۹۷۴ در فرانسه معرفی شده و به‌دنبال آن، از سال ۱۹۷۸ هیبریدهای سیتوپلاسمی شروع به تسخیر مزارع کشاورزان کردند و امروزه عملاً همه ارقام آفتابگردان از این نوع هستند. امروزه در سرتاسر جهان از این منبع سیتوپلاسمی برای تهیه هیبرید استفاده می‌شود. از دیگر تلاقی‌های درون و بین گونه‌ای تاکنون بیش از ۷۰ نوع سیستم نرعقیمی سیتوپلاسمی دیگر هم پیدا شده‌اند و اگر نوع اول به مشکلی برخورد کرد، می‌توان یک سیستم سیتوپلاسمی دیگر را جایگزین آن کرد (Makarenko *et al.*, 2017).

پلی‌پلوییدی

در جنس *Helianthus* تعداد کروموزوم‌های پایه برابر ۱۷ بوده و دارای فرم‌های دیپلوییدی، تتراپلوییدی و هگزاپلوییدی می‌باشد. هر ۱۴ گونه‌ی یکساله دیپلوییدی هستند و در بین ۳۷ گونه چندساله، ۲۷ تا دیپلوییدی، چهار تا تتراپلوییدی، شش تا هگزاپلوییدی و چهار تا پلوییدی مخلوط (میکسی‌پلوییدی) می‌باشند. *Helianthus ciliaris* و *H. strumosus* دارای فرم‌های تتراپلوییدی و هگزاپلوییدی بوده و *H. decapetalus* و *H. smithii* دارای هر دو فرم دیپلوییدی و تتراپلوییدی هستند. منشأ و رابطه گونه‌های پلی‌پلوییدی هلیانتوس، علی‌رغم اینکه مورد توجه بوده، به‌ویژه در مورد گونه‌های چندساله به‌طورعمده نامعلوم است (Timme *et al.*, 2007).

آنیوپلوییدی

در آفتابگردان، آنیوپلوییدها را می‌توان با استفاده از هیبریدهای بین گونه‌ای به‌دست آورد. Leclercq *et al.* (۱۹۷۰) در نتاج تلاقی برگشتی هیبریدهای *H. tuberosus* x *H. annuus* به بوته‌های تریزومیک (۲n+۱) دست یافتند. از آنجا که این بوته‌ها به سفیدک دروغی مقاوم بودند، آن‌ها نتیجه گرفتند که این کروموزوم اضافی باید به *H. tuberosus* تعلق داشته باشد. تریزومی در نتاج حاصل از تلاقی برگشتی هیبریدهای بین گونه‌ای *H. petiolaris* x *H. annuus* و *H. maximiliani* x *H. annuus* با گونه اهلی *H. annuus* نیز دیده شده است (Whelan, 1979; 1982). در این هیبریدهای F_1 مولتی‌والنت‌ها به‌وفور دیده می‌شدند که نشان می‌داد جابجایی متقابل یکنواخت نبوده است. بیشتر تریزومیک‌ها علیرغم داشتن ظاهر طبیعی، از برخی ویژگی‌های شاخص مورفولوژیکی برخوردار بودند. نتایج آزمایشات بعدی هم نشان دادند که آفتابگردان دیپلوییدی نسبت به داشتن کروموزوم اضافی تحمل بالایی دارد، به‌طوری که پایداری گرده که نشان توان تحمل به‌شمار می‌رود، از ۲n=۳۴ تا ۲n=۳۷ بیش از ۹۷ درصد بوده و در دامنه ۲n=۳۸ تا ۲n=۴۵ هم

1. Cytoplasmic male sterility

علی‌رغم کاهش پایداری گرده تا ۴۰ درصد، همچنان میزان دانه‌بندی طبق‌ها کاملاً رضایتبخش بود (Jan *et al.*, 1988). در نتیجه تهیه و نگهداری یک مجموعه از آنیوپلوییدها برای این گیاه به‌راحتی امکان‌پذیر است.

منابع ژنتیکی

مخزن ژنی اولیه

جدا از ارقام محلی آفتابگردان که توسط سرخپوستان بومی آمریکای شمالی کشت می‌شدند، اولین ارقام آزادگرده‌افشان که دارای اهمیت تجاری بودند، در روسیه تهیه شدند. در سال‌های ۱۹۸۰ میلادی در روسیه ارقام محلی متعددی موجود بودند که برخی از آن‌ها از نظر عملکرد، یکنواختی و مقاومت به برخی آفات و بیماری‌ها نسبت به بقیه ارقام برتری محسوسی داشتند. پربارترین واریته محلی Zelenka نام داشت و ارقام Cherenyankia، Fuksinka و Puzanok هم سطح کشت وسیعی داشتند. اولین ارقام اصلاح شده در روسیه Kruglik A-41 و Zhdanovsky 8281 بودند که Kruglik A-41 با داشتن درصد روغن بالا عملاً زمینه ورود آفتابگردان به بازار گیاهان روغنی را فراهم کرد.

تهیه ارقام روغنی آفتابگردان به برنامه تحقیقاتی V.S. Pustovoit نسبت داده می‌شود که توانست درصد روغن را از حدود ۳۰ درصد در ۱۹۰۰ به ۴۰ درصد در ۱۹۳۰ و در نهایت به ۵۰ درصد در ۱۹۶۰ برساند. دو رقم Peredovik و Armavirsky 3497 در اتحاد جماهیر شوروی در سال ۱۹۶۶ حدود ۱/۲ میلیون هکتار سطح کشت داشتند. رقم آزادگرده‌افشان Peredovik سازش بسیار خوبی با مناطق آب و هوایی مختلف داشته و با دارا بودن درصد روغن بالا (بیش از ۴۰ درصد)، ارتفاع و زودرسی متوسط، تحمل نسبی به زنگ و پوسیدگی ورتیسیلیومی، مقاومت به گل‌جالیز و بید اروپایی آفتابگردان این رقم در آمریکا، کانادا، اروپا و سایر نقاط جهان سطح کشت بالایی پیدا کرد. ارقامی که در سال‌های بعد تهیه شدند شامل Sputnik، Voshod و Mayak با درصدهای بسیار بالای روغن و Progress و Novinka با مقاومت به بیماری، عاریه گرفته از *H. tuberosus*، و نیز رقم Pervenets با درصد اسید اولئیک بالا بودند (Fick, 1989). با توجه به مشکلاتی که عدم یکنواختی ارتفاع بوته و زمان رسیدگی در امور برداشت، سم‌پاشی علیه حشرات و ریزش دانه ایجاد می‌کرد، و نیز عدم تثبیت هتروزیس در این ارقام، به‌تدریج واریته‌های هیبرید جای ارقام آزادگرده‌افشان را گرفتند. اولین هیبریدهای تجاری آفتابگردان به نام‌های Advance و سپس Advent و Admiral در کانادا به بازار عرضه شدند و تقریباً تمام سطح کشت آفتابگردان در این کشور را شامل شدند. این هیبریدها از طریق تلاقی طبیعی در مزارع تولید بذر که در آن‌ها والدین به‌طور متناوب در خطوط کنار هم کاشته شده بودند تهیه می‌شدند. ازآنجاکه در روی بوته‌های مادری علاوه بر تلاقی مورد نظر (تلاقی بوته‌های دو ردیف)، خودگشنی اجباری و تلاقی‌های ناتنی (بین بوته‌های روی یک خط) نیز انجام می‌شد، غالباً میزان بذر هیبرید کمتر از ۵۰ درصد بذرهای تولیدی را شامل می‌شد و لذا مزرعه هیبرید به پتانسیل عملکرد خود نمی‌رسید. پس از شناسایی منبع نرعقیمی ژنتیکی–سیتوپلاسمی توسط Leclercq، این مشکل حل شد و امروزه تقریباً تمامی هیبریدهای موجود از این سیتوپلاسم استفاده می‌کنند. پس از تجربه شکست سیتوپلاسم تی در ذرت، پژوهشگران برای یافتن منابع نرعقیمی سیتوپلاسمی و تهیه ژن‌های برگرداننده باروری در آفتابگردان تلاش فراوانی کرده‌اند. در حال حاضر، برای آفتابگردان در سرتاسر جهان تعداد بسیار زیادی لاین خالص نرعقیم، نگهدارنده و بازگرداننده باروری

تهیه شده است که در شجره بسیاری از آن‌ها ارقامی همچون Peredovik، Vniimk 8931، Armavirsky 9345، Voshod و Smena دیده می‌شوند (Fernandez-Martinez and Perez-Vich, 2009). ارقام آجیلی آزادگرده‌افشان اصلاح شده نیز ابتدا در روسیه تهیه شده‌اند. ارقام غیر روغنی Giant و Mammoth Russian در قرن نوزده به آمریکا وارد شده‌اند. ارقام Mennonite، Mingren، Commander و Sundak که همه آن‌ها اندازه، شکل و رنگ دانه مناسبی برای بازار آجیلی داشتند ارقام اصلی دهه ۵۰ تا ۷۰ میلادی بودند. در حال حاضر به‌نژادی ارقام آجیلی نیز در دستور کار بخش تحقیقات دانه‌های روغنی موسسه تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر قرار دارد.

مخزن‌های ژنی دسته دوم و سوم

منابع ژنتیکی یک گیاه شامل کل منابع تنوع ژنتیکی موجود در آن گونه یا دیگر گونه‌هایی که تلاقی‌شان با آن سازگار است می‌شود. خویشاوندان وحشی یک گیاه زراعی معمولاً تنوع بیشتری نسبت به خویشاوندان اهلی شده آن دارند. تنوع ژنتیکی به گونه اجازه می‌دهد تا به‌سرعت خود را با تغییرات اقلیمی سازگار کرده و از این‌رو باعث دوام درازمدت آن می‌شود. با وجود آن‌که بسیاری از مخازن ژنی دسته دوم و سوم ممکن است هیچ کاربرد آنی در برنامه‌های ژنتیکی و اصلاحی نداشته باشند؛ می‌توانند حاوی ژن‌های ناشناخته‌ای باشند که در آینده بتواند از محصول در مقابل آفات و بیماری‌ها محافظت نماید. علیرغم اهمیت قابل‌توجه تنوع ژنتیکی برای پیشرفت به‌نژادی گیاهی، میزان این تنوع در آفتابگردان نسبتاً کم است و بیشتر شامل گونه‌های مختلف *Helianthus* می‌شود (Fernandez-Martinez and Perez-Vich, 2009).

کلکسیون محوری

گاهی پژوهشگران اطلاعات یا شاخص‌های مناسب برای گزینش ژنوتیپ‌های مورد نظرشان را نمی‌شناسند. گردآوری یک مجموعه محوری (Core collection) از ارقام زراعی آفتابگردان می‌تواند ابزاری کارآمد را برای شناسایی صفات مفید فراهم سازد. این امر پژوهشگران را قادر می‌سازد تا بدون نیاز به بررسی وسیع تعداد زیادی از نمونه‌های یک کلکسیون بتوانند از تنوع جامعه آفتابگردان نمونه‌برداری کنند. یکی از این مجموعه‌های پایه توسط Brothers and Miller (۱۹۹۹) به‌کمک ۲۰ دیسکریپتور از آفتابگردان‌های زراعی تهیه شد. این مجموعه پایه دارای ۱۱۲ نمونه بود که حدود هفت درصد از ۱۷۰۸ نمونه موجود را شامل می‌شد. این نمونه‌ها براساس شباهت‌های ژنتیکی به ۱۰ گروه تقسیم شدند. پژوهشگران می‌توانند کار را با استفاده از مجموعه پایه شروع کرده و صفات قابل توجه را شناسایی و براساس نتایج آزمایش خودشان نمونه‌های بیشتری از گروه‌های مورد نظرشان تهیه و مورد آزمایش تکمیلی قرار دهند (Fernandez-Martinez and Perez-Vich, 2009).

روش‌های به‌نژادی

روش‌های به‌نژادی توده‌ای و دوره‌ای باعث افزایش فراوانی آلل‌های مطلوب در جمعیت شده و برای تهیه جمعیت‌های اصلاحی اولیه کاربرد دارند. برای تهیه لاین‌های خالص که والد هیبرید می‌شوند از روش گزینش شجره‌ای استفاده می‌شود.

گزینش توده‌ای[1]

در گزینش توده‌ای هر چرخه گزینش تنها یک نسل طول می‌کشد. بوته‌ها در کرت‌های ایزوله کشت می‌شوند و گرده‌افشانی بین آن‌ها آزادانه صورت

1. Mass selection

می‌گیرد. بوته‌هایی که باید حفظ شوند، بر اساس فنوتیپ و ظاهرشان انتخاب می‌شوند. چنین روشی برای صفاتی کارایی دارد که می‌توان آن‌ها را پیش از گلدهی مشاهده و در نتیجه بوته‌های نامطلوب را پیش از گلدهی حذف کرد (برای مثال، مقاومت به فوموپسیس، زمان گلدهی یا ارتفاع بوته). از این روش در Krasnodar برای بهنژادی رقم آزادگرده‌افشان قدیمی Cernianka استفاده شده بود.

گزینش دوره‌ای[1]

اولین برنامه‌های گزینش دوره‌ای در آفتابگردان توسط Pustovoit در Krasnodar ابداع شده و روش ذخیره‌ای نام دارد. یک چرخه گزینش شامل دو یا سه نسل است و در دو مرحله انجام می‌شود. در این روش نیمی از بذر هر بوته در فصل کشت بعدی بررسی شده و بر اساس آن بوته‌های برتر نسل قبل شناسایی می‌شود. بذر ذخیره شده از بوته‌های برتر مخلوط شده و جامعه نسل بعد را می‌سازد. بیشترین کارایی این روش زمانی است که تنوع ژنتیکی بالا بوده و وراثت‌پذیری صفات در حد قابل قبولی باشد. از این روش برای بهنژادی درصد روغن و مقاومت طبق به اسکلروتینیا استفاده شده است. استفاده از روش گزینش دوره‌ای پیچیده است، زیرا باید هیبریدها را تولید و میزان ترکیب‌پذیری لاین‌های خویش‌آمیخته را اندازه‌گیری کرد. Miller and Hammond (۱۹۸۵) از یک سیستم گزینش متقابل تمام‌خواهری استفاده کردند و نتیجه گرفتند که بهنژادی جوامع را می‌توان در همان زمان شناسایی بوته‌های مطلوبی که خویش‌آمیزی می‌شوند انجام داد. با این وجود، کار لازم برای این روش در مقابل افزایش کارایی آن زیاد بود. استفاده از ژنوتیپ‌های محک[2] باعث ساده شدن عملیات و نیز تخمین هر دو نوع ترکیب‌پذیری عمومی و خصوصی می‌شود.

گزینش شجره‌ای[3]

از این روش برای تهیه لاین‌های خالص و تثبیت شده از برنامه‌های بهنژادی دوره‌ای و تجمع صفات مورد نظر موجود در لاین‌های مکمل استفاده می‌شود. برای ترکیب صفات مورد نظر، ابتدا بین دو لاین نربارور برگزیده به‌کمک عقیم کردن دستی یا استفاده از اسید جیبرلیک تلاقی انجام می‌شود. یا اینکه بین دو لاین تلاقی طبیعی صورت گرفته و هیبریدهای F_1 بر اساس رشد زیاد از بوته‌های حاصل از خودگشنی شناسایی می‌شوند. بوته‌ها در هر نسل از طریق پوشاندن طبق با کیسه‌های کاغذی یا پارچه‌ای خویش‌آمیزی می‌شوند تا اینکه به خلوص کامل برسند. نتاج به‌طور جداگانه تعقیب شده و در هر نسل گزینش می‌تواند انجام شود. برای لاین‌هایی که باید تبدیل به لاین مادری شوند، سیتوپلاسم نرعقیم از طریق تلاقی برگشتی طی شش تا هفت نسل به آن‌ها وارد می‌شود. از آن‌جایی که این امر نیاز به تعداد قابل توجهی تلاقی دارد، معمولاً تنها پس از تکمیل آزمون ترکیب‌پذیری انجام می‌شود. هرچند که گاهی برای پیشرفت سریع کار، تهیه لاین نگهدارنده و ایزولاین نرعقیم آن هم‌زمان صورت می‌گیرد. پیشنهاد شده است که روند تهیه لاین مادری را می‌توان با کشت جنین نابالغ در محیط کشت مصنوعی تسریع کرد، اما معمولاً تسریع روند تولید لاین‌های CMS از طریق کشت نسل‌های اضافی در گلخانه یا خزانه‌های خارج از فصل انجام می‌شود.

1. Recurrent selection

2. Tester
3. Pedigree selection

به‌نژادی مبتنی بر نشانگرهای مولکولی (به‌نژادی مولکولی)[1]

برای آن دسته از صفات که توارث مندلی نشان می‌دهند، مطالعات فنوتیپی و آزمون نسبت‌های مندلی با کای‌اسکور[2] در روشن نمودن ساختار ژنتیک صفات (روابط آلل‌ها در درون مکان‌های ژنی) کفایت می‌کند. در رابطه با تشریح ساختار ژنتیک صفات کمّی (برآورد مقدار وراثت‌پذیری صفات کمّی و تعیین اهمیت آثار افزایشی یا غلبه در کنترل صفات و نیز اثر متقابل بین ژن‌های کمّی) نیز، همانند سایر محصولات زراعی، از آزمایشات پرهزینه فاکتوریل (طرح کارولینای شمالی II) یا تلاقی‌های دیالل استفاده می‌شود. با این حال، با داشتن تنها داده‌های فنوتیپی نمی‌توان تشخیص داد که آیا شباهت دو ژنوتیپ برای یک صفت پیچیده ناشی از یکسان بودن ژن‌های آن‌هاست؛ یا اینکه ترکیبات متفاوت ژنتیکی بروز مشابهی داشته‌اند. به‌ویژه در مورد هرمی کردن ژن‌های مقاومت به بیماری‌ها و عملکرد دانه این مشکل بیشتر نمود پیدا می‌کند. با توسعه فناوری نشانگرهای مولکولی، چند سالی است استفاده از فناوری گزینش به‌کمک نشانگر[3] تقویت شده است. لازمه توسعه گزینش به‌کمک نشانگر تهیه نقشه‌های پیوستگی[4] و شناسایی مکان صفت کمّی[5] است. احتمالاً تعریف مکان صفت کمّی (QTL) بیشترین کاربرد را برای به‌نژادگران داشته است، زیرا باعث شده تا صفات کمّی از فرم آماری به ژن‌های واقعی تبدیل شوند که می‌توان همانند ژن‌های بزرگ‌اثر محل آن‌ها را روی گروه‌های پیوستگی پیدا کرد. به این ترتیب می‌توان دریافت که آیا لاین‌های مختلف دارای ژن‌های مشابهی در کنترل یک صفت هستند یا این‌که می‌توان آن‌ها را با هم ترکیب کرده و به سطوح بالاتری از ارزش صفت مورد نظر، مثلاً عملکرد، زودرسی یا بیماری با مقاومت کمّی رسید. مهم‌تر آن‌که می‌توان با استفاده از تعیین محل QTLها روی نقشه‌های پیوستگی مکان ژن‌های کنترل کننده صفات مختلف را با هم مقایسه کرد. در نتیجه می‌توان پلیوتروپی را از پیوستگی ژنی تشخیص داد. اهمیت تشخیص این دو از هم در این است که پیوستگی نامناسب بین دو صفت را می‌توان با تلاقی شکست، اما پلیوتروپی همواره حضور دارد. برای مثال، ژن شاخه‌دهی b_1 اثر پلیوتروپیک روی اندازه بذر و درصد روغن دارد، در حالی که ارتباط بین مقاومت به اسکلروتینیا و درصد روغن ناشی از پیوستگی بین این دو صفت می‌باشد. زمانی که یک پیوستگی مثبت دیده می‌شود، فایده کاربرد QTL مورد نظر بیشتر هم می‌شود. برای مثال، در آفتابگردان یک QTL مقاومت به اسکلروتینیا برای مقاومت به دیگر بیماری‌ها مانند فوما نیز مؤثر بوده است. البته میزان قابل اعتماد بودن نتایج حاصل از تجزیه QTL بستگی به شرایطی از قبیل فاصله نشانگرهای مجاور با QTL، تعداد افراد مورد استفاده در تهیه نقشه و نقشه‌یابی، نوع نشانگرها و روش آماری مورد استفاده دارد. بنابراین اولین دلیل توسعه نقشه‌های مولکولی با پوشش کامل گروه‌های پیوستگی این بود که محل ژن‌های روی آن‌ها شناسایی شده و اینکه موقعیت ژن‌ها آیا روی گروه‌های پیوستگی مشابه یا متفاوتی قرار دارند، مشخص شود. در این صورت، رابطه بین صفات کاملاً متفاوت را می‌شود به‌آسانی مطالعه کرد و بدین ترتیب برنامه‌های به‌نژادی بر اساس موقعیت ژن‌ها تهیه می‌شوند.

با داشتن ۱۷ جفت کروموزوم، شانس پیدا کردن پیوستگی بین معدود ژن‌های بزرگ‌اثر شناخته شده خیلی کم است و در نتیجه تاکنون هیچ نقشه پیوستگی بر اساس صفات مورفولوژیک برای

1. Molecular marker-based plant breeding/ Molecular breeding
2. Chi-squre test
3. Marker assisted selection; MAS
4. Genetic linkage map or Linkage map
5. Quantitative trait loci; QTL

آفتابگردان تهیه نشده است. مهم‌ترین مورد استثناء، ژن مغلوب کنترل کننده نرعقیمی است که مشخص شده تنها یک درصد نوترکیبی با ژن تولید آنتوسیانین دارد (Leclercq, 1966). بیشتر تحقیقات ژنتیکی در خصوص بازگرداندن باروری، شاخه‌دهی، سفیدک دروغی، گل‌جالیز و مقاومت به زنگ انجام شده و تنها توانسته‌اند استقلال مکان‌های کنترل کننده این صفات را نشان دهند. مطالعه بر روی آیزوزایم‌ها تنها چند سال پیش از دستیابی به اولین نشانگرهای مولکولی صورت گرفت. بنابراین، اگرچه از آیزوزایم‌ها برای شناخت والدین هیبریدها استفاده شده است، تهیه نقشه آنها هم‌زمان با تهیه اولین نقشه نشانگری RFLP انجام گرفته است (Quillet *et al*., 1991).

اولین نقشه‌های مولکولی آفتابگردان در سال ۱۹۹۵ تهیه شدند (Berry *et al*., 1995; Gentzbittel *et al*., 1995) و طی سال‌های بعد محل ژن‌های کنترل‌کننده بسیاری از صفات بر روی این نقشه‌ها قرار گرفتند. این امر طرز تفکر به‌نژادگران نسبت به نوع به‌نژادی صفات را تغییر داد. برای مثال، اکنون روشن شده است که ژن‌های pl2 و pl6 که کنترل کننده بیماری سفیدک دروغی هستند با هم روی یک خوشه ژنی قرار دارند و در نتیجه ایجاد نوترکیبی بین آن‌ها مشکل است، در حالی که خوشه ژن‌های مقاومت به گل‌جالیز روی گروه پیوستگی دیگری قرار گرفته و در نتیجه مشکلی برای ایجاد نوترکیبی بین دو نوع مقاومت وجود ندارد. در آفتابگردان تاکنون کاریوتایپ‌ها و نقشه‌های پیوستگی متعددی با استفاده از نشانگرهای RFLP، RAPD، AFLP، SSR، INDEL، SNP و TRAP[1] توسط پژوهشگران مختلف تهیه شده‌اند (Berry *et al*., 1995; Gentzbittel *et al*., 1995, Rieseberg *et al*., 1993, Gedil *et al*., 2001; Heesacker *et al*., 2008; Tang *et al*., 2002; Yu *et al*., 2003, Lyu *et al*., 2020). نقشه‌های پیوستگی به‌طورعمده بر روی جوامع F_2 (Berry *et al*., 1995; Gentzbittel *et al*., 1995, 1999; Jan *et al*., 1998; Mokrani et al., 2002) و یا جمعیت‌های RIL (لاین‌های خویش‌آمیخته نوترکیب) (Flores Berrios *et al*., 2000a; Tang *et al*., 2002; Yu *et al*., 2003; Langer *et al*., 2003; Hu *et al*., 2007; Poormohammad Kiani *et al*., 2007a) تهیه شده‌اند. نقشه‌های اولیه معمولاً ناقص بوده و تعداد گروه‌های پیوستگی آن‌ها بیشتر از تعداد کروموزوم‌های آفتابگردان بود ولی به‌تدریج با اشباع‌شدن نقشه‌های موجود با نشانگرهای جدید، گروه‌های پیوستگی مربوط به یک کروموزوم با هم ارتباط پیدا کرده و تعداد گروه‌های پیوستگی با تعداد کروموزوم‌ها برابر شد. در واقع، در صورتی‌که دو نقشه پیوستگی دارای نشانگرهای اختصاصی (مانند RFLP، SSR) مشترک باشند، می‌توان آن‌ها را در هم ادغام و یا باهم مقایسه کرد. در حال حاضر اطلاعات مشترک موجود در نقشه‌ها به حد کافی زیاد شده، به‌طوری که با تجمع آن‌ها یک نقشه پیوستگی پایه برای آفتابگردان معرفی شده و نقشه‌های جدید با آن سنجیده می‌شوند (Yu *et al*., 2003). از نقشه‌های پیوستگی تهیه شده تاکنون به فراوانی در شناسایی و تعیین محل QTLهای صفات مختلف کمّی در آفتابگردان استفاده شده است. از جمله این صفات می‌توان به درصد روغن و صفات زراعی از قبیل ارتفاع، تعداد برگ، قطر ساقه و طبق، وزن هزار دانه و اندازه برگ (Rachid Al-Chaarani *et al*., 2004; Mokrani *et al*., 2002; Burke *et al*., 2002; Mestries *et al*., 1998; Bert *et al*., 2003; Nabipour *et al*., 2006)، روز تا گلدهی (Mokrani *et al*., 2002; Rachid Al-

1. Target region amplification polymorphism

(Chaarani *et al*., 2004; Leon *et al*., 2001)، پارامترهای فتوسنتزی (Poormohammad Kiani *et al*., 2007; 2008a; Herve *et al*., 2001)، پارامترهای جوانه‌زنی (Rachid Al-Chaarani *et al*., 2005)، جنین‌زایی سوماتیک (Huang *et al*., 2007; Flores-Berrios *et al*., 2000a)، اندام‌زایی (Flores-Berrios *et al*., 2000b)، تقسیم پروتوپلاست (Flores-Berrios *et al*., 2000c)، میزان اسید استئاریک روغن (Perez-Vich *et al*., 2004b)، تحمل شوری (Lexer *et al*., 2003; 2004; Ahmadpour *et al*., 2018)، تحمل خشکی (Soleimani *et al*., 2018)، شناسایی جریان ژنی از آفتابگردان وحشی به اهلی و روند اهلی شدن آفتابگردان (Burke *et al*., 2002; Rieseberg *et al*., 2003)، روغن، پروتئین و اسیدهای چرب تحت شرایط نرمال و تنش آبی (Ebrahimi *et al*., 2008; 2009; Haddadi *et al*., 2010) اشاره کرد.

اندازه ژنوم هاپلویید آفتابگردان حدوداً ۳۰۰۰ و گاهی ۳۵۰۰ تا ۳۶۰۰ میلیون باز تخمین زده شده است (Arumuganathan and Earle, 1991; Price *et al*., 2000; Baack *et al*., 2005; Kane *et al*., 2011). طول ژنوم این گیاه حدود ۱۸۰۰ سانتی‌مورگان بوده و در نتیجه هر سانتی‌مورگان روی نقشه پیوستگی تقریباً معادل دو میلیون باز روی نقشه فیزیکی است (Poormohammad Kiani *et al*., 2007a). با نقشه‌یابی دقیق[1] می‌توان ژن‌های واقعی کنترل کننده صفات مهم را مشخص نمود. در نقشه‌یابی دقیق محل ژنومی که QTL مورد نظر در آن قرار دارد با نشانگرهای جدید اشباع می‌شود تا QTL به ناحیه کوچک‌تری محدود شود. برای مثال، Huang *et al*. (۲۰۰۷) از نوعی نقشه‌یابی دقیق مقدماتی برای تعیین محل ژن کنترل‌کننده جنین‌زایی سوماتیک در آفتابگردان استفاده کردند. آنها دو لاین خالص را که در سه مکان QTL دارای آلل افزایش دهنده بودند را با لاین واجد آلل‌های کاهشی تلاقی داده و از نشانگرهای SSR و AFLP برای تهیه نقشه در جمعیت‌های F_2 استفاده کردند. راه‌حل دیگر، جستجو برای حضور ژن‌های کاندیدا (ژن‌هایی با اثرات شناخته شده و مرتبط) در محل QTL است، که در صورت هم‌پوشانی QTL و ژن‌های کاندیدا می‌توان احتمال داد که این ژن‌های کاندیدا مسئول اثرات QTL مورد نظر هستند. برای مثال، Haddadi *et al*. (۲۰۱۱b) گزارش کردند که QTLهای مربوط به کیفیت روغن، شامل میزان ترکیبات اسید چرب و توکوفرول در دانه آفتابگردان، با چندین ژن مهم شناخته (کاندیدا) که در مسیرهای بیوشیمیایی توکوفرول، فیتواسترول و آنتی‌اکسیدانی فعال هستند هم‌پوشانی دارند. بررسی و مقایسه ژن‌های کاندیدا که اثر شناخته شده مشابهی در گونه‌های دیگر دارند می‌تواند به به‌نژادگر در بهبود صفاتی همچون تحمل به خشکی که به‌علت مشکل بودن ارزیابی کلی فنوتیپی پیشرفت چندانی نداشته‌اند کمک نماید.

به‌دلیل فقدان پژوهش‌های سیتوژنتیکی پایه تاکنون رابطه بین گروه‌های پیوستگی و کروموزوم‌های کلاسیک مشخص نشده است. با توجه به اهمیت این موضوع، تلاش‌ها در این زمینه ادامه دارد و از جمله گروهی از محققان با استفاده از کلون‌های (همسانه‌های) کروموزوم‌های مصنوعی باکتریایی (BAC)[2] اختصاصی برای گروه‌های پیوستگی و به‌کارگیری تکنیک FISH[3] توانستند روی هر کدام از کروموزوم‌های آفتابگردان یک یا دو موقعیت را شناسایی کنند (Feng *et al*., 2009; Feng *et al*., 2013). این موفقیت باعث می‌شود تا تحقیقات سیتوژنتیکی بر روی منابع خاص مانند تریسومی‌ها و یا

1. Fine mapping

2. Bacterial artificial chromosome
3. Fluorescence in situ hybridization

اثرات تک‌کروموزوم‌های انتقالی در لاین‌های جانشین قابل دستیابی شود.

پژوهش‌های نشانگری و ژنومیکس جدا از تأثیری که بر طراحی برنامه‌های به‌نژادی گذاشته‌اند، باعث کاهش هزینه برخی از فعالیت‌ها و سرعت بخشیدن به برنامه‌های به‌نژادی کلاسیک شده‌اند. در فرآیند ثبت رقم در کاتالوگ‌های رسمی اروپایی، شرایطی اتخاذ شده تا مطمئن شوند که هیبرید مورد نظر واقعاً حاصل تلاقی والدین خالص اعلام شده است. در گذشته، لاین‌های والدینی تلاقی داده می‌شدند تا هیبرید موردنظر بازتولید شود و سپس فنوتیپ این هیبریدها با هیبریدهای حاصل از بذر ارائه شده توسط به‌نژادگر مقایسه می‌شدند. اکنون بیش از ۲۰ سال است که به‌جای این روش از تجزیه ژنوتیپی برای تعیین هم‌خوانی ژنوتیپ هیبرید با ژنوتیپ والدینش استفاده می‌شود. در ابتدا براساس دستورالعمل اتحادیه بین‌المللی حفاظت از ارقام جدید گیاهی (UPOV)[1] به‌همراه صفات مورفولوژیک از سیستم‌های آیزوزایمی برای این کار استفاده می‌شد، اما از سال ۲۰۰۷ نشانگرهای ریزماهواره جایگزین آن‌ها شده‌اند. پژوهشگران هم از تجزیه‌های مشابهی برای تعیین خلوص لاین‌های جدیدشان پیش از تجاری شدن یا ثبت رقم جدید استفاده می‌کنند.

نشانگرهای مولکولی در برنامه‌های تلاقی برگشتی برای وارد کردن مقاومت به سفیدک دروغی، مقاومت به گل‌جالیز و صفت اولئیک بالا استفاده شده است (Lawson *et al.*, 1998; Dimitrijevic *et al.*, 2010; Jocic *et al.*, 2010). این کار با کمک نشانگرهای بسیار نزدیک به ژن‌های هدف، که طی مطالعات ژنتیکی و ژنومیک شناخته شده بودند صورت گرفته است. با شناسایی توالی بالادستی ژن FAD2-1، (Schuppert *et al.*, 2006) نشانگرهای INDEL و SSR همبارزی را برای شناسایی موتانت‌های واجد اولئیک بالا طراحی کردند. تجزیه‌های نشانگری با استفاده از قطعات برگ از تک‌بوته‌ها انجام می‌شود و باعث می‌شود تا بتوان تک‌بوته‌های مورد نظر، که از هر ده بوته ممکن است فقط شامل یکی باشند، را پیش از گلدهی شناسایی کرد و در نتیجه تعداد گیاهانی که باید طبق‌شان در پاکت پوشیده شده و برداشت شوند کاهش قابل‌ملاحظه‌ای خواهند داشت. بی‌شک این عمل نیاز به شناسایی فنوتیپی را از میان می‌برد. کاربرد دیگر آن دنبال کردن قطعات کروموزومی گونه‌های وحشی آفتابگردان در برنامه‌های تلاقی برگشتی (اینتروگرسیون[2]) است تا در اثر انتخاب برای صفات مطلوب آفتابگردان زراعی قسمت‌های مفید ژنوم وحشی به‌طور ناخواسته حذف نشود. با این‌که تاکنون برای بهبود عملکرد دانه با کمک نشانگرهای مولکولی پیشرفت زیادی حاصل نشده است، اما از نشانگرهای مولکولی برای گزینش صفات ساده‌تر مرتبط با عملکرد از قبیل سطح برگ، خودسازگاری یا اندازه بذر در نسل‌های اولیه مانند F_2 می‌توان استفاده نمود و هیبریدها تنها برای ارزیابی عملکرد در مزرعه کشت شوند. اخیراً، (Qi and Ma, 2020) با استفاده از گزینش به‌کمک نشانگر، به هرمی‌کردن[3] ژن‌های مقاومت به زنگ و سفیدک دروغی پرداختند و ۵ ژنوتیپ هرمی‌شده تهیه کردند که در دو مورد ژن‌های مقاومت به زنگ و در سه مورد دیگر ژن‌های مقاومت به هر دو بیماری هرمی شده بودند.

از حدود سال ۲۰۰۰ میلادی تلاش‌های پراکنده برای تعیین توالی قسمت‌های مختلف ژنوم آفتابگردان آغاز شد که نتیجه آن پیدایش

1. International Union for the Protection of New Varieties of Plants

2. Introgression
3. Pyramiding

کتابخانه‌های EST[1] و متعاقب آن شناسایی تعداد قابل‌توجهی نشانگر SSR و ژن‌های کاندیدا بوده است. پس از آن قدم‌های مهمی به‌سوی توالی‌یابی کامل ژنوم بزرگ و ۳/۵ میلیون بازی این گیاه برداشته شد به‌طوری که هم‌اکنون حدود ۸۵٪ از کل ژنوم توسط نقشه‌های فیزیکی پوشش داده شده است (Kane *et al.*, 2011). به‌تازگی توالی ژنوم آفتابگردان HanXRQ[7] منتشر شده است (Badouin *et al.*, 2017).

ضرورت توجه به فناوری‌های با توان عملیاتی بالا در به‌نژادی آفتابگردان

روش سنتی گزینش به‌کمک نشانگر[2] در آفتابگردان با موفقیت برای انتقال صفاتی همانند مقاومت به بیماری‌ها و مقاومت به علف‌کش‌ها به مواد اصلاحی به‌کار گرفته شده است. اما کارایی این نشانگرها بستگی زیادی به زمینه ژنتیکی مواد اصلاحی دارد. اصلاحگران تلاش‌های زیادی در راه شناسایی نشانگرهای صفات خاص صرف نموده‌اند، اما علیرغم اهمیت آن برای درک متابولیسم و مکانیسم‌های پشت این صفات، اطلاعات زیادی در خصوص نحوه کارکرد ژن‌های مربوطه کسب نکرده‌اند. اصلاح برای صفات پیچیده و چندژنی همچنان چالش‌برانگیز است. در این خصوص، در سال‌های اخیر پلتفرم‌های ژنوتیپ‌یابی با کارایی بالا، مانند آرایه‌های SNP، GBS[3] ارایه شده و با موفقیت در آفتابگردان مورد استفاده قرار گرفته‌اند (Livaja *et al.*, 2016; Qi *et al.*, 2016; Talukder *et al.*, 2016). همچنین در کنار این، باید اهمیت ارزیابی دقیق فنوتیپ مورد تاکید قرار بگیرد، چرا که زیست‌شناسان مولکولی از این اطلاعات برای تفسیر ارتباط بین داده‌های مولکولی و فنوتیپی استفاده می‌کنند. ارزیابی فنوتایپی با کارایی بالا همانگونه که در گیاهان زراعی دیگر مورد استفاده و آزمون قرار گرفته است، باید برای آفتابگردان هم موردتوجه قرار بگیرد (Sankaran *et al.*, 2015). نخستین گزارش در خصوص سنجش از دور برای کاربردهای آتی در آفتابگردان و ذرت از چین موجود است (Yu and Shang, 2017). نقشه‌یابی بر اساس پویش کل ژنوم[4] و گزینش ژنومی[5] که به لطف این فناوری‌ها با استفاده از تعداد زیادی نشانگر بر روی تعداد زیادی از ژنوتیپ‌ها انجام می‌شود، امکانات زیادی را برای بررسی صفات پیچیده در آفتابگردان مهیا می‌کند. با این حال، GWAS همچنان پرهزینه بوده و بسیاری از محققان و اصلاح‌گران به آن دسترسی ندارند. اخیراً گام‌های مؤثری در جهت ساخت مناسب‌ترین مدل‌ها برای پیش‌بینی عملکرد هیبریدها بر اساس داده‌های GWAS و گزینش ژنومی برداشته شده است (Bonnafous *et al.*, 2016; Mangin *et al.*, 2017a).

دسترسی به توالی ژنومی آفتابگردان که به‌تازگی منتشر شده است (Badouin *et al.*, 2017)، می‌تواند باعث افزایش توان و کارایی محققان و اصلاحگران در سال‌های آتی شود. با این حال، توالی ارایه شده ژنوم آفتابگردان به‌تنهایی کافی نیست، و برای اینکه بتوان به کنه (ذات) برخی از مکانیسم‌های مهم فیزیولوژیکی و مولکولی منحصر به فرد آفتابگردان پی برد به حجم زیادی از داده‌های اومیک، شامل اطلاعات ترانسکریپتومی، پروتئومی و متابولومی نیاز هست. این موضوع به‌ویژه برای صفات کمّی مانند تحمل به خشکی یا مقاومت به عوامل زنده (مانند اسکلروتینیا، فوما و فوموپسیس) مهم است. با انجام نخستین تلاش‌ها در این زمینه، پروفایل ترانسکریپتومی برای واکنش ژنوتیپ‌های

1. *Expressed* sequence tag
2. Conventional MAS
3. Genotyping-by-sequencing
4. Genome wide association study; GWAS
5. Genomic selection; GS

حساس و مقاوم به پاتوژن‌هایی مانند اسکلروتینیا (Muellenborn *et al.*, 2011)، سفیدک دروغی (Livaja *et al.*, 2013)، و ورتیسیلیوم (Guo *et al.*, 2017) ارایه شده است. شناسایی ژن‌هایی که میزان بیان آن‌ها در این دو دسته از ژنوتیپ‌ها متفاوت بوده به درک مکانیسم‌های پشت حمله پاتوژن و مقاومت گیاه و نیز تهیه ارقام مقاوم کمک می‌کند. اطلاعات متابولومی از پوسیدگی طبق بین ژنوتیپ‌هایی که واکنش متفاوتی به *S. sclerotiorum* داشتند به شناسایی ۶۳ متابولیت درگیر در مکانیسم حمله پاتوژن منجر شد (Peluffo *et al.*, 2010). ترکیب داده‌های اومیک با یکدیگر، به ما اجازه استفاده از راهکارهای زیست‌شناسی سیستمی[1] برای اصلاح هیبریدهای امیدبخش را می‌دهد. جنبه دیگر، بهینه‌سازی معماری گیاه به یک ساختار متراکم‌تر است، که روی فتوسنتز، ورس، سازگاری اقلیمی و تراکم‌های ممکن کشت تأثیر دارد. این امر می‌تواند با بالابردن تراکم کاشت، باعث افزایش عملکرد هیبریدها گردد (Hall *et al.*, 2010). Picheny *et al.* (۲۰۱۷) از مدل زراعی SUNFLO برای طراحی تیپ‌ایده‌آل گیاهی آفتابگردان با صفات مورفولوژیکی و فیزیولوژیکی بهینه‌شده برای شرایط محیطی خاص استفاده کردند.

به‌نژادی با روش جهش زایی[2]

در طی ۷۰ سال گذشته، به‌نژادی با موتاسیون به معرفی بیش از ۲۵۴۳ رقم گیاهی منجر شده است که ۷۰ درصد آن‌ها به‌صورت مستقیم از موتاسیون به‌دست آمده‌اند (Schouten and Jacobsen, 2007; Maluszynski *et al.*, 2000; Ahloowalia *et al.*, 2004) و ۳۰ درصد دیگر ارقام حاصل از تلاقی لاین‌های جهش یافته (موتانت) با ارقام مرغوب می‌باشند (Schouten and Jacobsen, 2007). واریته‌های حاصل از موتاسیون القایی در ۱۷۵ گونه گیاهی از جمله آفتابگردان، برنج، گندم، جو، پنبه، کلزا، گریپ‌فروت، سیب و موز تهیه و به بازارهای اروپا، آسیا، آمریکای شمالی و جنوبی و استرالیا عرضه شده‌اند (Ahloowalia *et al.*, 2004). برخی از این واریته‌ها هم‌اکنون در مساحت‌های بسیار وسیع کاشته شده و میلیون‌ها نفر از مردم جهان از آن‌ها تغذیه کرده و یا از محصولاتشان استفاده می‌کنند. در آفتابگردان از به‌نژادی به‌کمک موتاسیون برای افزایش درصد اسید اولئیک استفاده شده که در نتیجه مقدار اسید اولئیک از ۲۹ درصد به ۸۴ درصد رسید (Soldatov, 1976) که روغن حاصل از آن استفاده تجاری وسیعی یافته است (Fitch-Haumann, 1994). همچنین، موتانت‌هایی از آفتابگردان با اسید استئاریک بالا تهیه شده‌اند (Osorio *et al.*, 1995). در آفتابگردان همچنین از موتاسیون برای تهیه واریته‌هایی که قابلیت جذب فلزات سنگینی همچون سرب، کادمیوم، روی و کروم را داشته باشند، استفاده شده است (Nehnevajová *et al.*, 2004). از تیمار بذرهای آفتابگردان تجاری با اشعه گاما و موتاژن‌های شیمیایی مانند اتیل متیل سولفونات[3] به‌فراوانی برای افزایش تنوع صفات مختلفی همچون دوره کاشت تا گلدهی، وزن هزاردانه، رنگ بذر و درصد روغن استفاده شده است (Ivanov and Stamatov, 1976; Khanna and Bapna, 1978; Robles and Lopez, 1977; Sizova, 1976a,b; Stamatov and Ivanov, 1976; Vranceanu and Stoenescu, 1982; Giriraj *et al.*, 1990; Vick and Miller, 1996; Jambhulkar and Joshua, 1999; Encheva *et al.*, 2002; 2008; Gupta, 1976).

1. System biology
2. Mutation breeding

3. Ethyl methanesulfonate; EMS

استفاده از موتاسیون القایی در افزایش مقاومت آفتابگردان نسبت به لکه‌برگی آلترناریایی و فوما نتایج امیدوارکننده‌ای داشته است (Oliveira *et al.*, 2004; Darvishzadeh *et al.*, 2008a). در جهت افزایش تنوع ژنتیکی در آفتابگردان، با استفاده از تابش اشعه گاما بر بذرهای لاین AS-613 تعداد زیادی لاین‌های جهش‌یافته به‌دست آمده است (Nabipour *et al.*, 2004). به‌کمک این جمعیت، Nabipour *et al.* (۲۰۰۴) کنترل ژنتیکی چند صفت جهش‌یافته را بررسی کردند. Darvishzadeh *et al.* (۲۰۰۷a) گزارش کردند که لاین M6-54-1 از این مجموعه مقاومت زیادی نسبت به بیماری ساق سیاه (*Phoma macdonaldii*) دارد. همچنین، Poormohammad Kiani *et al.* (۲۰۰۸) گزارش کردند که در این مجموعه از موتانت‌ها تنوع ژنتیکی بالایی برای مقاومت به خشکی دیده می‌شود. Carter *et al.* (۲۰۰۵) تنوع برای صفت اندام‌زایی[1] را در بخشی از این موتانت‌ها بررسی کردند و گزارش کردند که موتاسیون توانست میزان اندام‌زایی در محیط کشت را تا میزان زیادی افزایش دهد. استفاده از موتاسیون در به‌نژادی ترکیب اسیدهای چرب روغن آفتابگردان به حدود ۳۰ سال قبل بر می‌گردد، به‌طوری که از واریته موتانت Prevents که مقدار اسید اولئیک زیادی دارد در تهیه لاین‌های اصلاحی با درصد اسید اولئیک بالا استفاده شده است. همچنین، در سال‌های اخیر از طریق موتاسیون القایی آفتابگردان-هایی با مقادیر زیاد اسید پالمیتیک، اسید استئاریک و یا مقادیر کاهش یافته اسیدهای چرب تولید شده‌اند. Haddadi *et al.* (۲۰۱۱c) نیز تنوع ژنتیکی ترکیبات اسیدچرب دانه آفتابگردان را که حاصل از تابش اشعه گاما بود بررسی کرده و دریافتند که موتاسیون باعث بروز تغییرات قابل‌توجهی در میزان این ترکیبات در آفتابگردان می‌شود. آن‌ها با بررسی مسیر بیوشیمیایی سنتز توکوفرول و اسیداولئیک و نیز بررسی باندهای نشانگر AFLP توانستند دو جهش کاندیدا را در این مسیرها مشخص کنند که باعث تغییر کیفیت دانه در دو لاین موتانت شده بودند.

همسانه‌سازی و تعیین خصوصیات ژن‌ها

فناوری‌های نوین ابزارهای جدیدی برای بهبود عملکرد و کیفیت آفتابگردان بر پایه ژنتیک مولکولی فراهم آورده‌اند. به‌عنوان نمونه ژنتیک مولکولی مبانی شناسایی، جداسازی، تکثیر و تغییر ژن‌ها یا دیگر توالی‌های DNA و انتقال آن‌ها به ژنوتیپ‌های هدف برای بیان این توالی‌های برگزیده را تأمین می‌کند. علیرغم برخی محدودیت‌ها، ژنتیک مولکولی امروزه با به‌کارگیری فناوری‌های نوین در پژوهش‌های پایه و کاربردی، نتایج مهمی را در به‌نژادی آفتابگردان به‌دست آورده است. با شناسایی و توسعه نشانگرهای DNA، پژوهشگران توانسته‌اند برای ژنوم آفتابگردان نقشه‌های پیوستگی اشباع تهیه کرده و جایگاه‌های ژنومی کنترل کننده صفات مختلف کمّی[2] را بر روی آن مشخص کنند. در آفتابگردان وجود یک ژنوم بزرگ (۳۰۰۰ تا ۳۵۰۰ میلیون باز) و حضور مقادیر زیاد DNA تکراری مانع مهمی بر سر راه همسانه‌سازی ژن‌های مهم زراعی است. با این وجود، توسعه منابع جدید ژنومیک و بانک‌های اطلاعاتی پروژه‌های ژنومی متفاوت که شامل خانواده Asteraceae نیز می‌شوند، باعث افزایش قابلیت استفاده از تجزیه‌های نشانگری برای بررسی ژنوم آفتابگردان شده است. در آفتابگردان از دو روش برای جداسازی ژن‌ها استفاده شده است که عبارتند از همسانه‌سازی بر اساس نقشه و روش ژنهای کاندیدا.

همسانه‌سازی بر اساس نقشه

با استفاده از روش‌های مختلف، تاکنون نشانگرهای

1. Organogenesis

2. Quantitative trait loci; QTL

متعددی از انواع گوناگون شناسایی شده‌اند که با صفات تک‌ژنی آفتابگردان پیوستگی نشان می‌دهند و محل آن‌ها روی نقشه‌های ژنتیکی مختلف تعیین شده است. این نشانگرها و محل قرارگیری ژن‌های متصل به آن‌ها روی نقشه‌های پیوستگی گام اول را در جداسازی ژن‌ها از طریق همسانه‌سازی بر اساس نقشه[1] تشکیل می‌دهد. با وجود آن‌که از نشانگرها می‌توان به‌صورت کارآمد در برنامه گزینش به‌کمک نشانگر استفاده کرد، همسانه‌سازی ژن‌ها برای شناخت کارکرد این ژن‌ها و تنظیم بیان آن‌ها در بافت‌ها و شرایط محیطی مختلف ضرورت دارد. روش همسانه‌سازی بر اساس نقشه زمانی استفاده می‌شود که کارکرد ژن مورد نظر شناخته نشده و ژن معادل آن هم در گونه‌های دیگر جداسازی نشده باشد. این روش بسیار وقت‌گیر است و نیاز به شناسایی نشانگرهایی دارد که پیوستگی بسیار شدیدی با ژن هدف داشته باشند. در نتیجه جمعیت نقشه (F_2[2]، RIL[3]، BC_1F_1 و غیره) باید از افراد زیادی تشکیل یافته و با تعداد بسیار زیادی نشانگر بررسی شود تا نقشه پیوستگی فوق اشباعی به‌دست آید. از این نشانگرهای کاملاً پیوسته برای غربال کتابخانه‌های ژنومی استفاده می‌شود تا کلون‌های حاوی ژن هدف یا نزدیک به آن شناسایی شوند. تاکنون با روش همسانه‌سازی بر اساس نقشه (همسانه‌سازی موضعی) هیچ ژنی در آفتابگردان جداسازی نشده است و تلاش‌ها برای جداسازی ژن‌های نرعقیمی هسته‌ای و برگرداننده باروری و نیز ژن‌های مقاومت به سفیدک دروغی عقیم مانده است. مهم‌ترین عوامل این شکست، اندازه بزرگ ژنوم، وجود مقادیر زیاد عناصر تکراری، نبود کتابخانه‌های ژنومی و در دسترس نبودن جوامع ژنتیکی لازم برای تهیه نقشه مرجع گیاه می‌باشند. با این وجود، روش ژن‌های کاندیدا بسیار موفق بوده و پژوهشگران در حوزه‌های زیست‌شناسی نموّی مانند جنین‌زایی، نداشتن خواب بذر، ژن‌های مختص گرده و خامه، تنش‌های غیر زنده همچون ژن‌های مرتبط با خشکی و شوک گرمایی، مقاومت به بیماری و صفات مربوط به کیفیت از قبیل بیوسنتز اسیدهای چرب و یا توکوفرول (Perez-Vich *et al.*, 2002، Haddadi *et al.*, 2011b) کارایی آن را نشان کرده‌اند (Kolkman *et al.*, 2004; Callier *et al.*, 1997; Coca *et al.*, 1998; Valle *et al.*, Hamrit, 2010; Michelotti 1996; Horn and Hass *et al.*, 2006; Fambrini *et al.*, 2007; *et al.*, 2006). باید دانست که در آفتابگردان، حتی اگر یک ژن شناسایی بشود، فقدان یک سیستم ترانسفورماسیون خوب مانع از آزمون اثر این ژن کاندیدا می‌شود. خوشبختانه سیستم‌های هترولوگ و تجزیه موتانت‌ها کارایی خوبی در آزمون اثر ژن و تعیین خصوصیات ژن‌های کاندیدا از خود نشان داده‌اند (Feng *et al.*, 2006). با توجه به موفقیت روش ژن‌های کاندیدا، ممکن است در آینده نزدیک شاهد تلفیق دو روش همسانه‌سازی موضعی و روش ژن‌های کاندیدا و موفقیت آن‌ها در جداسازی ژن‌های دیگری در آفتابگردان بود.

روش ژن‌های کاندیدا

استفاده از روش ژن‌های کاندیدا نیاز به آن دارد که ژن هدف در یک گونه دیگر استخراج شده و توالی آن شناسایی شده باشد تا بتوان از آن به‌عنوان یک الگو در طراحی آغازگر برای واکنش زنجیره‌ای پلی‌مراز در آفتابگردان استفاده کرد. مسأله اصلی در اینجا میزان شباهت بین ژن‌های دو گونه است، که اگر به اندازه کافی زیاد باشد، اجازه می‌دهد تا مستقیماً با آغازگر اختصاصی بر اساس نواحی حفاظت شده کار

1. Map based cloning
2. Second filial
3. Recombinant inbred lines

آغاز شود. در صورتی که شباهت ژنی در حد متوسط باشد لازم خواهد بود که از آغازگرهای دیجنریت استفاده شود. مرحله بعدی استفاده از این آغازگرها برای تکثیر ژن کاندیدا از روی DNA ژنومی یا cDNA است. در حال حاضر، مقادیر قابل توجهی از داده‌های EST برای آفتابگردان در دست است که می‌تواند برای به‌کارگیری در روش ژن کاندیدا بسیار مفید باشد. هرچند که این روش منحصر به ژن‌های شناخته شده است، ولی تاکنون در آفتابگردان بسیار موفق عمل کرده است.

آفتابگردان تراریخته

در آغاز هزاره جدید آفتابگردان هم‌چنان جزو گونه‌های غیرتراریخته قرار دارد که یک مشکل بزرگ در مقایسه با دیگر گیاهان روغنی محسوب می‌شود. یکی از دلایل این امر شاید این باشد که این گیاه از نظر انتقال ژن‌ها و باززایی چندان مستعد نمی‌باشد. با این وجود، از سال ۱۹۸۷ تاکنون در مقالات متعددی موفقیت در امر انتقال ژن در این گیاه و باززایی گیاه گزارش شده است (Everette *et al.*, 1987; Schrammeijer *et al.*, 1990, 1994; Kallerhoff and Alibert *et al.*, Hewezi *et al.*, 2002; Alibert, 1996; Hewezi *et al.*, 2004). به‌تدریج پروتوکل‌هایی در این راستا ابداع شده است که کارایی بالاتری داشته و از آن‌ها برای به‌دست آوردن صفات ترانسژنیک مطلوب استفاده شده است. از جمله‌ی موفقیت‌ها در انتقال و بیان ژن‌ها می‌توان به بیان ژن اگزالات اکسیداز برای مقاومت به بیماری‌های قارچی به‌ویژه اسکلروتینیا، تحمل به علف‌کش گلایفوسیت به‌کمک بیان ژن Cp4 اگروباکتریوم و ژن Cry1 برای کنترل لپیدوپترا اشاره کرد. هدف‌های بعدی شامل مهندسی ژنتیک برای تحمل به دیگر علف‌کش‌ها و نیز انتقال سایر واریانت‌های ژن Cry1 برای کنترل آفات می‌باشند. کیفیت را نیز می‌توان با استفاده از بیوسنتز پروتئین به‌نژادی شده و لاتکس بهبود بخشید. وارد کردن ژن β-1,3-glucanase به آفتابگردان باعث کاهش تعداد لکه‌های آلترناریایی و نیز تاخیر در پیدایش این لکه‌ها شد (Manoj Kumar *et al.*, 2011). وارد کردن و اضافه بیان ژن TaNHX2 گندم به آفتابگردان باعث بهبود عملکرد و تحمل به شوری در آفتابگردان شد (Mushke *et al.*, 2019). با توجه به گسترش سطح زیر کشت گیاهان ترانسژنیک در سال ۲۰۰۰، موسسه ملّی آفتابگردان آمریکا اعلام کرد که سطح کشت آفتابگردان در مقایسه با دیگر گیاهان روغنی همچون کلزا و سویا کاهش یافته است. بسیاری از کشاورزان دریافته‌اند که در هیبریدهای جدید سویا و کلزا که به گلایفوسیت مقاوم هستند، عملیات داشت و نیاز به مصرف سموم شیمیایی کاهش یافته و محصول از نظر کیفیت و عملکرد بهتر است. پس از آن، چندین شرکت از جمله Monsanto، Pioneer، Dow Agroscience و Advanta و مؤسسات تحقیقاتی دولتی مانند مؤسسه INTA[1] در آرژانتین به همکاری در زمینه بهبود توان رقابتی آفتابگردان از طریق تهیه ارقام تراریخته پرداختند. بیشتر صفات مورد توجه در مزرعه شامل مقاومت به اسکلروتینیا (کنترل توسط اسید اگزالیک)، تحمل به لپیدوپترا و تحمل به گلایفوسیت بودند. هزینه زیادی که صرف تأیید این ارقام تراریخته به‌وسیله موسسات نظارتی می‌شود (حدود ۰/۳ الی دو میلیون دلار در دو کشور آمریکا و آرژانتین، به‌علاوه پنج میلیون دلار برای گرفتن تأیید از اتحادیه اروپا که مهم‌ترین بازار مصرف این بذور می‌توانند باشند) باعث کُندی این روند شده است. به‌علاوه، با توجه به سطح کشت کم آفتابگردان، سرعت برگشت سرمایه در ارقام تراریخته این گیاه خیلی کمتر از ذرت و سویا است. لذا استقبال از ارقام ترانسژنیک آفتابگردان در دنیا چندان زیاد نیست.

1. National Agricultural Technology Institute

اهداف به‌نژادی آفتابگردان

بذر آفتابگردان نه‌تنها روغن تولید می‌کند، بلکه از آن کنجاله‌ای غنی از پروتئین هم به‌دست می‌آید. در برخی کشورها، به کشاورزان بر اساس عملکرد روغن در هکتار پول پرداخت می‌شود، اما در گروهی دیگر از جمله ایران، خرید بر اساس عملکرد دانه است. در برخی کشورها از جمله فرانسه پرداخت بر اساس عملکرد دانه با یک حداقل ضروری برای درصد روغن که معمولاً ۴۴ درصد است صورت می‌گیرد، ولی بر اساس بیشتر بودن درصد روغن و اخیراً بهتر بودن کیفیت روغن، مزایایی به کشاورز تعلق می‌گیرد. اهداف اصلاحی فعلی به‌شرح زیر هستند.

عملکرد دانه

در آفتابگردان عملکرد هیبرید معمولاً همبستگی چندانی با عملکرد والدینش ندارد. عملکرد دانه وراثت‌پذیری‌های خصوصی و عمومی پایینی دارد که به‌معنای تأثیرپذیری شدید این صفت کمّی از محیط و ترکیب‌پذیری خصوصی والدینش می‌باشد. عملکرد آفتابگردان حاصل سه عامل تعداد طبق در هکتار، تعداد دانه در طبق و متوسط وزن دانه می‌باشد. گرچه هر دوی صفات تعداد دانه در طبق و وزن هزار دانه نسبت به عملکرد دانه از وراثت‌پذیری بالاتری برخور دارند، اما ممکن است با هم همبستگی منفی داشته باشند. در نتیجه برای به‌نژادی عملکرد دانه، هیبریدها باید در آزمایشات مزرعه‌ای چندمکانه مورد ارزیابی قرار گیرند. به‌نژادی برای عملکرد دانه شامل انتخاب بوته‌های برتر، انتخاب برترین لاین‌های خالص حاصل از آن‌ها و تعیین ترکیب‌پذیری این لاین‌ها می‌شود. در برنامه گزینش دوره‌ای، هیبریدها از ترکیب بوته‌های S_0 یا S_1 حاصل از تلاقی و هیبریدهای بعدی از نسل‌های خودگشنی اجباری (S_2 یا S_3) به‌دست می‌آیند. گزینش لاین‌های خویش‌آمیخته برتر عموماً براساس اندازه‌گیری ترکیب‌پذیری عمومی با یک یا چند لاین تستر انجام می‌شود. برای هر لاین بازگرداننده باروری جدید، می‌توان از CMSهای برتر شناخته شده و یا هیبریدهای فاقد ژن بازگرداننده باروری که گرده ندارند استفاده کرد. برای لاین‌های ماده جدید نگهدارنده در نسل‌های اولیه که هنوز CMS آن‌ها تهیه نشده کار مشکل‌تر است، هر چند که امکانات زیر وجود دارد: ۱- استفاده از لاین‌های CMS غیر خویشاوند: در این حالت اگر لاین مورد بررسی به همان گروه تعلق داشته باشد، هتروزیس حاصله نماینده هتروزیس حاصل از رستورر نخواهد بود. به‌علاوه، هیبرید حاصل از تلاقی آزمون، نرعقیم است و چنین هیبریدهایی که توسط گرده‌های خارجی بارور می‌شوند، ارزش لاین مورد بررسی را به‌ویژه در مورد درصد روغن بیشتر از اندازه واقعی نشان می‌دهند. ۲- عقیم سازی لاین رستورر توسط جیبرلین که اغلب اوقات میزان بذر تولیدی بسیار اندک است. ۳- استفاده از لاین رستورر سیتوپلاسمی غیر از PET1؛ میزان اعتبار نتایج این روش بستگی به بارور یا نرعقیم بودن هیبرید حاصله دارد. ۴- استفاده از لاین رستورر نرعقیم ژنتیکی: در این صورت، رستورر والد ماده بوده و هیبرید نربارور است. در اینجا شاخه‌های هیبرید را باید قطع کرد تا اندازه طبق و بذرهای آن بزرگتر شوند.

برای تخمین ترکیب‌پذیری عمومی، چندین لاین تستر باید مورد استفاده قرار بگیرند. در این صورت، بهترین لاین‌های CMS با بهترین لاین‌های رستورر تلاقی یافته و متعاقب آن آزمون‌های عملکرد انجام می‌شوند تا بهترین ترکیب‌پذیری‌های خصوصی تعیین شوند. همه این آزمون‌ها بخش‌های پرهزینه‌ای از برنامه‌های اصلاحی هستند. در سال‌های اخیر، تلاش‌هایی صورت گرفته تا عملکرد هیبرید را بتوان پیشاپیش از روی خصوصیات والدین تعیین کرد. برای مثال، حفظ سطح قابل توجه برگ‌های فتوستنزکننده پس از گلدهی را با عملکرد هیبرید مرتبط دانسته‌اند

(Triboi *et al.*, 2004). اندازه‌گیری این صفت را با تعیین سطح برگ در زمان گلدهی، دوام سطح برگ پس از گلدهی و میزان نیتروژن برگ‌ها در زمان گلدهی انجام می‌دهند. اگرچه این صفت وراثت‌پذیری خوبی داشته و می‌توان از آن برای انتخاب والدین هیبریدهای برتر استفاده کرد، اما تعیین سطح برگ آفتابگردان (طول برگ × عرض برگ × ۰/۷۱) زمان‌بر بوده و کاربرد آن در سطح وسیع نیاز به نوعی خودکارسازی اندازه‌گیری دارد.

گروه‌بندی لاین‌های والدینی آفتابگردان به گروه‌های هتروتیک می‌تواند از تعداد تلاقی‌های آزمایشی کم کرده و در عین حال شانس موفقیت تلاقی‌ها را افزایش دهد. متأسفانه تاکنون در آفتابگردان محققین موفق نشده‌اند تا گروه‌های هتروتیک کارآمدی را همانند آن‌چه در ذرت دیده می‌شود، چه بر اساس صفات ظاهری و چه به کمک نشانگرهای مولکولی تثبیت کنند. نبی‌پور (Nabipour, 2010) نشان داده است که در حالت استفاده از صفات ظاهری، در صورتی که بتوان تأثیر ژن شاخه‌دهی را به‌نحوی از میان برداشت، می‌توان به شناسایی گروه‌های هتروتیک اقدام کرد. در این تحقیق میانگین عملکرد تلاقی‌های دور و پس از آن تلاقی‌های با فاصله ژنتیکی متوسط بالاتر از تلاقی‌های نزدیک بودند. محققان فرانسوی (Mangin *et al.*, 2017) گزارش کردند که استفاده از نشانگرهای مولکولی برای تعیین میزان هم‌اجدادی می‌تواند کارایی مدل‌های مخلوط مبتنی بر ترکیب‌پذیری عمومی و/یا خصوصی را افزایش دهد. با وجود پیچیدگی قضاوت در مورد عملکرد دانه، این صفت در ۴۰ سال اخیر بهبود قابل توجهی داشته است. در بیشتر کشورهای اروپایی برای اینکه یک هیبرید جدید بتواند وارد کاتالوگ‌های اروپایی و ملّی شود، بایستی عملکرد بهتری (سه درصد) نسبت به پرمحصول‌ترین رقم موجود داشته باشد. در فرانسه که این گیاه بین ۶۰۰ تا ۸۰۰ هزار هکتار سطح کشت دارد، سالانه ۲۰ تا ۳۰ هیبرید جدید معرفی می‌شوند. در فرانسه برای تعیین بهره ژنتیکی حاصل از به‌نژادی آفتابگردان در طی ۳۰ سال، هیبریدهای سینگل کراسی که در سال‌های اخیر بیشترین سطح کشت را داشتند را در ۲۷ منطقه و دو سال ۲۰۰۰ و ۲۰۰۱ کاشته و با عملکرد ارقامی که بین سال‌های ۱۹۶۵ تا ۱۹۷۵ معرفی شده بودند (یک رقم آزادگرده‌افشان، سه هیبرید ژنتیکی و یک هیبرید سیتوپلاسمی) مقایسه کردند. میانگین بهره ژنتیکی حاصل برای عملکرد دانه برابر ۱۴۰ درصد بود که معادل سالانه آن ۳/۱ درصد است که معادل میزان مشاهده شده در ذرت، دیگر گیاه زراعی عمده هیبرید، است. در آغاز بهبود عملکرد ناشی از افزایش تعداد دانه در متر مربع بود، لیکن پس از ۱۹۹۰ افزایش عملکرد در اثر افزایش اندازه دانه بود (Vear *et al.*, 2003).

درصد و کیفیت روغن

بالاترین درصد روغن مشاهده شده در ارقام زراعی (۶۰ تا ۶۵ درصد) احتمالاً نزدیک به حد بیولوژیکی آن است. درصد روغن دانه بستگی به ژنوتیپ بوته مادری داشته و دانه گرده در تعیین آن تأثیر اندکی دارد. وراثت‌پذیری این صفت بالاست و انتخاب تک‌بوته بر اساس آن می‌تواند در نسل‌های اولیه برنامه اصلاحی انجام شود. امروزه درصد روغن توسط تشدید مغناطیس هسته‌ای (NMR)[1] صورت می‌گیرد که روشی سریع و غیرمخرب است که تنها به دو تا سه گرم بذر نیاز دارد. بنابراین، به‌نژادی برای این صفت می‌تواند بسیار ساده باشد، اما باید توجه داشت که ژنوتیپ‌هایی که بیشترین درصد روغن را دارند، تمایل به کاهش عملکرد نشان می‌دهند. این امر می‌تواند ناشی از این حقیقت باشد که تولید یک گرم روغن نیاز به انرژی بیشتری نسبت به تولید یک

1. Nuclear magnetic resonance (NMR)

گرم سلولز دارد. معمولاً هیبریدها درصد روغن بالاتری نسبت به والدین‌شان دارند، به‌شرطی که درصد روغن والدین‌شان ۵۰ درصد یا بیشتر نباشد. اهمیت درصد روغن در بازار بستگی به نوع خرید محصول دارد که بر اساس عملکرد دانه یا عملکرد روغن می‌باشد. در ایران در آزمایشات تحقیقاتی میزان عملکرد روغن در هکتار مورد اندازه‌گیری قرار می‌گیرد، اما محصول کشاورزان بر اساس عملکرد دانه خریداری می‌شود. اولین هیبریدهای به‌نژادی شده در دنیا دارای درصد روغن پایین‌تری نسبت به آخرین رقم آزادگرده‌افشان Peredovik بودند، اما در دهه ۱۹۸۰ میزان روغن هیبریدها به سطح Peredovikرسید و از آن پس عملاً در همان سطح باقی ماند. هیبریدهایی با درصد روغن بالا هم تهیه شده‌اند، اما ارقامی با درصد روغن کمتر که عملکرد دانه بالاتری دارند بیشتر مورد توجه زارعین قرار گرفته‌اند. ترکیب روغن آفتابگردان ارقام معمولی بر اساس شرایط اقلیمی تغییر پیدا می‌کند و در شرایط معتدل حدود ۷۵ درصد اسید لینولئیک و ۲۰ درصد اسید اولئیک دارا هستند، در حالی که در اقلیم‌های گرم‌تر، معمولاً ۶۰ درصد اسید اولئیک و ۳۰ درصد اسید لینولئیک دیده می‌شود. این روغن بدون نیاز به تغییر در کارخانه می‌تواند برای مصارف مستقیم و یا تولید مارگارین مورد استفاده قرار بگیرد. Soldatov (۱۹۷۶) یک گیاه موتانت را شناسایی نمود که در آن فعالیت آنزیمی که اسید اولئیک را به اسید لینولئیک تبدیل می‌کند مختل شده بود که در نتیجه میزان اسید اولئیک بذر تا ۹۰ درصد کل اسیدهای چرب آن رسیده بود. به‌نظر می‌رسد که این صفت حالت غلبه ناقص داشته باشد (Miller *et al.*, 1987)، به‌طوری که اگر یک والد از نوع اولئیک باشد، هیبرید دارای ۴۵ تا ۶۵ درصد اولیئک خواهد بود و اگر هر دو والد آن از نوع اولئیک باشند، اولئیک هیبرید به حداقل ۷۵ درصد خواهد رسید، که حداقلِ بین‌المللی برای اولئیکِ بالا دانستنِ یک رقم محسوب می‌شود. هم اکنون واریته‌هایی با ۹۲ درصد اسید اولئیک هم تولید شده‌اند. توارث این صفت ظاهراً از نوع تک ژنی است، اما برخی ژنوتیپ‌ها با ژن‌های ممانعت‌کننده نیز شناسایی شده‌اند (Lacombe *et al.*, 2002). برخلاف درصد روغن که به ژنوتیپ بوته مادری بستگی دارد، میزان اسید اولئیک به ژنوتیپ بذر در حال تکامل وابسته است. بنابراین، مزارعِ اولئیک بالا باید دور از مزارع با روغن معمولی کاشته شوند و در اولین نسل‌های اصلاحی (جمعیت‌های F_2 یا تلاقی برگشتی)، باید روی بذرهای تک‌بوته بررسی و تجزیه انجام شود. در برنامه تلاقی برگشتی، پس از هر تلاقی با والد مکرر، برای شناسایی نتاجی که دارای آلل اولئیک بالا هستند، ممکن است لازم شود آزمون روی بذر نصفه شده انجام شود و نیمه دیگر بذر که حاوی ریشه‌چه و ساقه‌چه است کشت شود. اندازه‌گیری میزان اسید اولئیک مشکل‌تر از تعیین درصد روغن بوده و معمولاً به‌صورت تخریبی انجام می‌شود، یعنی حدود یک الی دو گرم از بذر بایستی پودر شده و سپس به‌کمک گاز کروماتوگرافی (GC)[1] یا NIRS[2] محتوای اسید چرب آن تعیین می‌شود. به‌همین دلیل، امروزه برای شناسایی آلل اولئیک بالا نشانگرهای اختصاصی DNA تهیه شده که می‌توان از آن‌ها در برنامه‌های به‌نژادی استفاده کرد (Ebrahimi *et al.*, 2008; Lacombe *et al.*, 2009). اگر لاین‌های حاوی اثرات ممانعت کننده از میان برداشته شوند، به‌علت تک‌ژنی بودن، به‌نژادی صفت اولئیک بالا به‌سرعت و سادگی انجام خواهد شد. اما برای رسیدن به درصدهای بالای ۸۰ که مطلوب صنعت است، از به‌نژادی صفت به‌روش ژن‌های کمّی باید استفاده شود. در ابتدا به‌نظر نمی‌رسید

1. Gas chromatography
2. Near-infrared spectroscopy

که واریته‌های اولئیک بالا اهمیت خاصی داشته باشند، و به‌دلیل مقاومت بیشتر روغن آن‌ها در برابر حرارت، از مخلوط آن با روغن معمولی برای تهیه روغن در صنایع غذایی تجاری استفاده می‌شد. با این وجود، تحقیقات تغذیه‌ای در سال ۱۹۹۰ نشان داد که روغن‌هایی که حدود ۶۰ درصد اسید اولئیک داشته و میزان اسیدهای چرب اشباع شده آن‌ها کم باشد برای رژیم‌های غذایی مفید هستند. در آمریکا واریته‌های نیمه اولئیک (با حدود ۶۰ درصد اسید اولئیک) تولید می‌شوند، در حالی‌که در اروپا کارخانه‌های غذایی ترجیح می‌دهند تا مخلوط دلخواه خود را از ترکیب روغن آفتابگردان‌های اولئیک بالا و معمولی تهیه نمایند. از سال ۲۰۰۲ ارقام اولئیک بالا با داشتن بهترین عدد یدی در بین محصولات زراعی مناطق معتدله، از نظر تولید سوخت زیستی نیز مورد توجه قرار گرفتند. در بسیاری از کشورها تغییرات اساسی در نوع واریته‌های کشت شده به‌وجود آمده است، و ممکن است به‌تدریج نوع اولئیک به نوع معمولی تبدیل و نوع معمولی فعلی به نوع خاص، که برای تهیه مارگارین و برخی مصارف صنعتی کاربرد دارد، بدل گردد (Vear, 2010).

طول دوره رویش

زودرسی یک ژنوتیپ را می‌توان به روش‌های مختلفی تعریف کرد. دانستن زمان گلدهی برای تعیین زمانی که گیاه بیشترین حساسیت را به خشکی و حمله اسکلروتینیا دارد اهمیت دارد. با این حال، برای کشاورز مهم‌ترین ویژگی رقم، زمانی است که می‌توان آن را برداشت کرد. رسیدگی فیزیولوژیکی (حداکثر عملکرد و درصد روغن) زمانی است که رطوبت بذر به حدود ۳۵ درصد برسد. در این زمان طبق زرد و براکته‌های آن قهوه‌ای شده‌اند و تقریباً نیمی از برگ‌های بوته خشک شده است. با توجه به استقلال خشک شدن بذر از خشک شدن طبق، معمول‌ترین معیار زودرسی میزان رطوبت بذر در زمان برداشت یا اندکی قبل از آن است، که در این زمان اختلاف رطوبت بین ارقام زودرس و دیررس به حداقل ۱۰ درصد می‌رسد. اختلاف در زمان رسیدگی بیشتر به طول دوره گلدهی تا رسیدگی و به‌میزان کمتری به طول دوره رشد رویشی بستگی دارد. تنها میزان رطوبت لاین مادری با میزان رطوبت در هیبرید همبستگی دارد، زیرا لاین‌های رستورر که شاخه‌های جانبی دارند، طبق‌های کوچکی دارند که به‌سرعت خشک می‌شوند. در به‌نژادی کلاسیک برای این صفت، ابتدا لاین‌های خویش‌آمیخته‌ای تهیه می‌شوند که زمان گلدهی‌شان برای منطقه مورد نظر مناسب باشد و سپس از بین این لاین‌ها، گزینه‌های مطلوب را بر اساس عملکرد دانه و در کنار آن رطوبت بذر هیبریدهایشان در هنگام برداشت انتخاب می‌کنند.

جذب عناصر خاص از خاک

آفتابگردان می‌تواند عناصر سمّی از قبیل سرب، آرسنیک و اورانیوم را از خاک جذب کند. بعد از واقعه چرنوبیل از کشت آفتابگردان برای از میان‌بردن سزیوم ۱۳۷ و استرونتیوم ۹۰ از یک منطقه نزدیک به واقعه استفاده شد. پس از فاجعه اتمی فوکوشیما دایچی در ژاپن (۲۰۱۱) نیز کمپین مشابهی برای این کار ایجاد شده است.

مقاومت به علف‌کش‌ها

با توجه به اینکه آفتابگردان علف‌های هرز رقیب زیادی دارد، در صورتی که بشود از علف‌کش‌های غیر اختصاصی یا اختصاصی پهن‌برگ برای از بین بردن پهن‌برگ‌ها و گراس‌ها استفاده کرد، داشت (نگهداری) مزرعه بسیار آسان‌تر خواهد شد. همچنین، اگر قرار باشد کشت آفتابگردان به‌صورت مستقیم (بدون خاک‌ورزی)[1] توسعه یابد، کشت ارقام مقاوم به علف‌کش تنها گزینه برای کنترل علف‌های هرز

1. No-till farming

خواهد بود. تا پیش از این، تولیدکنندگان آفتابگردان برای کنترل علف‌های هرز پهن برگ انتخاب‌های زیادی برای علف‌کش نداشتند. با کشف جوامع وحشی آفتابگردان که به دسته‌های Imidazolinone و Sulfonylurea از علف‌کش‌ها مقاوم بودند (Baumgartner *et al.*, 1999; Kolkman *et al.*, 2004)، محققین به تولید ارقامی پرداختند که به این علف‌کش‌ها مقاوم بوده و در نتیجه امکان استفاده از این علف‌کش‌ها در مزارع برای کنترل علف‌های هرز پیدا شد (Miller and Al-Khatib, 2002; Al-Khatib and Miller, 2000). بر خلاف سیستم تولید گیاهان مقاوم به علف‌کش در شرکت Monsanto که از ارقام تراریخته برای تولید مقاومت استفاده می‌کنند و ارقام مقاوم تهیه شده آن‌ها به Roundup Ready مشهور هستند، در مقاومت به دو علف‌کش ذکر شده تنها از روش به‌نژادی کلاسیک استفاده شده است. علف‌کش Beyond™ که از دسته Imidazolinone است برای استفاده بر روی آفتابگردان‌های سری Clearfield™ تهیه و ثبت شده است (Tan *et al.*, 2005). ژرم‌پلاسم با مقاومت به علف‌کش Express™ از نوع Sulfonylurea نیز برای به‌نژادگران آفتابگردان عرضه شده است (Dicu *et al.*, 2009). شرکت DuPont که مالک این علف‌کش است مقاومت به این علف‌کش را با نام صفت ExpressSun معرفی کرده و هیبریدهای شرکت Pioneer HiBred دارای این صفت هستند. دو علف‌کش Express و Beyond بسیاری از علف‌های هرز پهن برگ که باعث افت عملکرد محصول آفتابگردان می‌شوند را کنترل می‌کنند.

مقاومت به بیماری‌ها

مقاومت به بیماری یکی از مهم‌ترین فاکتورهای تعیین‌کننده موفقیت یک رقم آفتابگردان در مناطق مختلف دنیا است. بیماری‌های مشکل‌ساز در کشورهای مختلف و در شرایط آب و هوایی مختلف متفاوت هستند. به‌علاوه، شرایط در آمریکای شمالی که این گیاه و آفت‌هایش همگی بومی هستند با دیگر مناطق جهان که آفتابگردان برای آن‌ها نسبتاً جدید به‌شمار می‌رود متفاوت است. جدید بودن نسبی این گیاه به‌معنای احتمال بروز بیماری‌های جدید نیز هست، و آفات گیاهان دیگر ممکن است خود را با آفتابگردان سازگار کنند. برخی از بیماری‌ها اهمیت جهانی دارند و بقیه بیشتر در مناطق خاصی مشکل‌ساز هستند. اگر تعداد مقالاتی که در مورد یک بیماری چاپ شده است به‌عنوان معیاری از اهمیت آن در نظر گرفته شود، مهم‌ترین بیماری آفتابگردان پوسیدگی سفید (Sclerotinia) خواهد بود. در سال ۱۹۹۲ دومین بیماری مهم آفتابگردان فوموپسیس (*Diaporthe helianthi*) و پس از آن پوسیدگی ذغالی (*Macrophomina phaseolina*)، سفیدک دروغی (*Plasmopara halstedii*) و گل‌جالیز (*Orobanche cumana*) گزارش شده است. اما در سال ۱۹۹۶ بیماری سفیدک دروغی از فوموپسیس پیشی گرفت و در سال‌های ۲۰۰۰ و ۲۰۰۴ هم افزایشی در زمینه مقالات مرتبط با گل‌جالیز و فوما (*Phoma macdonaldii*) دیده شد. دیگر بیماری‌های مهم این گیاه شامل بلایت برگی آلترناریایی (*Alternaria helianthi*)، زنگ سفید (*Albugo tragopogonis*) و زنگ (*Puccinia helianthi*) هستند. بنابراین، بیماری‌های اسکلروتینیا و سفیدک دروغی بیش از دیگر بیماری‌های آفتابگردان مورد توجه پژوهشگران هستند و با توجه به گسترش روزافزون تهاجم گل‌جالیز، این پارازیت نیز بایستی مدّ نظر پژوهشگران قرار گیرد. بیماری فوموپسیس نیز به‌نظر می‌رسد که تنها در اروپا وجود دارد و در دیگر مناطق نیز حتی در صورت شایع بودن فعلاً بیماری قابل‌توجهی به‌شمار نمی‌رود (Vear,

2004). بسته به نوع بیماری، روش مقابله با آن متفاوت است. در مورد اسکلروتینیا و سفیدک دروغی، علایم بیماری، اثر شرایط محیطی و نیز روش‌های آزمون و شناسایی منابع مقاومت به‌خوبی شناخته شده و کنترل بیماری به‌کمک منابع ژنتیکی صورت می‌گیرد. در مقابل، در مورد گل‌جالیز گزارشات فراوانی وجود دارد که نشان می‌دهد تغییر شرایط محیطی به‌ویژه دمای محیط تأثیرات قابل‌توجهی روی عکس‌العمل آفتابگردان به این پارازیت دارد. یک بیماری را می‌توان به روش‌های زراعی، شیمیایی، بیولوژیکی و ژنتیکی کنترل کرد. روش‌های زراعی شامل تناوب و سوزاندن بقایای گیاهی معمولاً در کنترل بیماری‌های مهم زیاد مؤثر نیست. کنترل شیمیایی نیز علاوه بر هزینه بالا و خطرات زیست‌محیطی ممکن است در اثر تغییر ژنتیکی پاتوژن بی‌اثر شود. مثلاً برای سال‌های متمادی از تیمار بذرها با متالاکسیل برای کنترل سفیدک دروغی استفاده می‌شد، لیکن در سال‌های اخیر در بسیاری از کشورها گزارش شده است که این ترکیب دیگر در کنترل بیماری مؤثر نیست. مقاومت بیولوژیکی نیز هنوز نتوانسته است در سطح وسیع برای کنترل بیماری به‌کار رود. بنابر مسایل گفته شده در بالا، کنترل بیماری‌ها بر اساس مقاومت ژنتیکی گیاه بهترین روش محسوب می‌شود. به‌طور کلّی مقاومت به بیماری در گیاهان را می‌توان به دو دسته اصلی تقسیم کرد: ۱- مقاومت کامل، تک‌نژاد[1] یا عمودی که براساس ژن‌های بزرگ‌اثر (اصلی)[2] کنترل می‌شود، مثل مقاومت به سفیدک دروغی، گل‌جالیز و زنگ در آفتابگردان. ۲- مقاومت نسبی، غیراختصاصی یا افقی که کنترل آن بر مبنای پلی‌ژن‌ها می‌باشد. این نوع مقاومت برای بیماری‌های اسکلروتینیا، فوموپسیس، بوتریتیس و آلترناریا گزارش شده است (Vear, 2004; Amouzadeh *et al.*, 2015). مقاومت به سفیدک دروغی احتمالاً یکی از بهترین مثال‌ها در کاربرد موفقیت‌آمیز ژن‌های مقاومت بزرگ‌اثر در کنترل بیماری است. به‌جز سال‌های ۱۹۹۰ تا ۱۹۹۵ که کنترل شیمیایی نیز برای مبارزه با بیماری لازم بود، عملاً از ۱۹۸۰ تاکنون این ژن‌ها مقاومت رضایت‌بخشی به آفتابگردان بخشیده‌اند. مطالعات بر روی ژن‌های مقاومت به پلاسموپارا نشان داده‌اند که دست کم سه خوشه ژنی همراه با چندین ژن دیگر که مستقل از این خوشه‌ها تفرق می‌یابند وجود دارند. هر کدام از این خوشه‌ها به‌تنهایی قادرند همه نژادهای شناخته شده پلاسموپارا را کنترل کنند. علاوه بر آن، مشخص شده که برخی از ژن‌های مقاومت قادرند بیش از یک نژاد بیماری‌زا را کنترل نمایند. در زمینه مقاومت به گل‌جالیز، شش نژاد از این پارازیت شناخته شده و در مقابل نیز پنج ژن مقاومت با تظاهر غالب برای آن گزارش شده است. سه عدد از این ژن‌ها روی یک گروه پیوستگی هستند، ولی هنوز معلوم نیست که این ژن‌ها در کنار هم و روی یک خوشه ژنی واقع شده باشند.

ژن‌های مقاومت برای سفیدک دروغی و گل‌جالیز در گونه‌های وحشی آفتابگردان شناسایی شده و می‌شوند. استفاده از این ژن‌ها در برنامه‌های گزینش نسبتاً ساده است، به‌طوری که با چند تلاقی برگشتی این ژن‌ها به لاین‌های برگزیده منتقل می‌شوند، لیکن استفاده عملی از این ژن‌ها بستگی به اهمیت اقتصادی این بیماری‌ها در کشور دارد. مثلاً در فرانسه این کار برای سفیدک دروغی و در اسپانیا برای گل‌جالیز دارای صرفه اقتصادی است. از آنجا که برخی از ژن‌های مقاومت بیش از یک نژاد را کنترل می‌کنند، برای افزایش دقت و کارایی تلاقی برگشتی

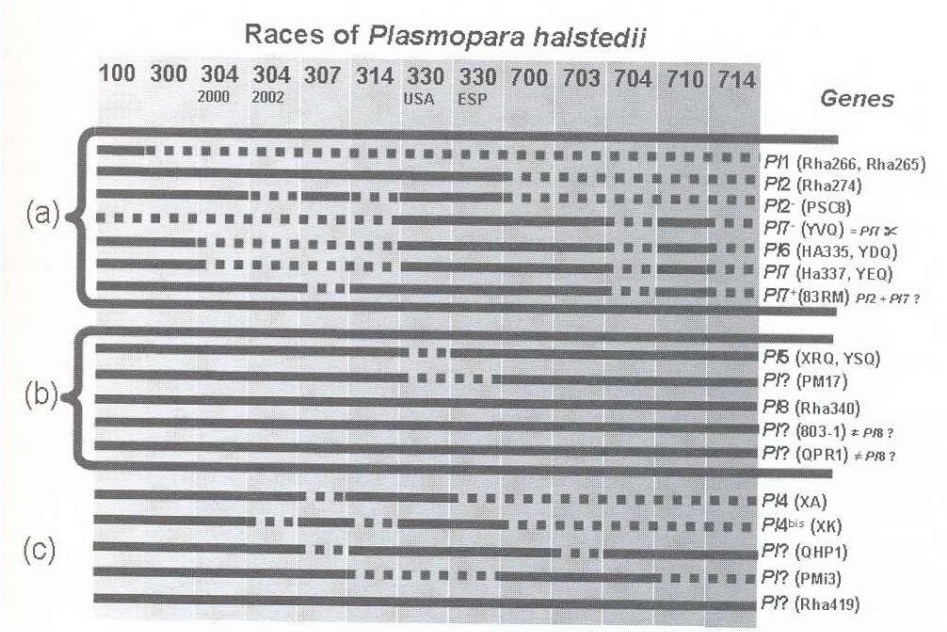
1. Race-specific
2. Major genes

بهتر است از روش تلاقی برگشتی به‌کمک نشانگر[1] استفاده شود. کارایی استفاده از نشانگرها تا حدی است که ارقام تولید شده در کشور استرالیا با وجود این‌که بیماری سفیدک دروغی به‌علت مقررات شدید قرنطینه در آن کشور دیده نمی‌شود، همه آن‌ها نسبت به نژادهای مختلف این بیماری مقاوم هستند (Scott, 2001). در مورد بیماری‌هایی که مقاومت گیاه نسبت به آن‌ها پلی‌ژنی است، نقش هر ژن نسبتاً کوچک و در نتیجه شناسایی مکان و میزان اثرات هر کدام از آن‌ها مشکل می‌شود. در نتیجه، در مورد مقاومت کمّی و به‌ظاهر افقی، هیچ جدولی از تطابق بین نژاد بیماری‌زا و ژن مقاومت (مانند شکل ۱) وجود ندارد. همچنین، زمانی که نیاز به افزایش سطح مقاومت گیاه احساس شود، باید این ژن‌های ناپیدا را هرمی کرد که انجام این‌کار به‌ویژه در تلاقی دو لاین مشکل است. به‌علاوه اثرات افزایشی، غالبیت و اپیستازی هر کدام از این ژن‌ها را نیز باید در نظر گرفت. مقاومت به این بیماری‌ها در سال‌های متفاوت بسته به شرایط محیطی نیز می‌تواند کم یا زیاد شود. مهم‌ترین بیماری از این قبیل بیماری‌ها؛ اسکلروتینیا می‌باشد که برای تهیه ارقام نسبتاً متحمل به آن حدود ۲۰ چرخه گزینش انجام شده است. در مورد بیماری‌هایی که تعداد ژن‌های کنترل کننده مقاومت در آن‌ها اندکی کمتر یا اثرات برخی از ژن‌ها بزرگتر است، از روش شناسایی QTLها استفاده شده است که مقدمه روش گزینش به‌کمک نشانگر و یا کلون کردن ژن مقاومت خواهد بود. به‌کمک نقشه‌های پیوستگی و نشانگرهای مولکولی در جوامع مختلف آفتابگردان، تاکنون QTLهای مربوط به مقاومت به *Sclerotinia sclerotiorum* (Mestries *et al.*, 1998; Davar *et al.*, 2010; Amouzadeh *et al.*, 2015)، *Phoma macdonaldii* (Rachid Al-Chaarani *et al.*, 2002; Darvishzadeh *et al.*, 2007b)، سفیدک دروغی *Plasmopara halstedii* (Rachid Al-Chaarani *et al.*, 2002) و گل‌جالیز (Perez-Vich *et al.*, 2004a) در آفتابگردان شناسایی شده‌اند. افزون بر آن، پیوستگی نشانگرهای مولکولی با ژن‌های مقاومت به زنگ (Lawson *et al.*, 1998) و ژن‌های کاندیدا برای مقاومت به سفیدک دروغی (Gentzbiltel *et al.*, 1998; Vear *et al.*, 2000) نیز پیدا شده‌اند.

در حال حاضر، لیست QTLهای مقاومت به‌تدریج در حال کامل‌شدن است. مقاومت به فوموپسیس مثالی از یک مورد موفقیت‌آمیز است. منابع مقاومت به این بیماری به‌طور طبیعی در خزانه‌های آلوده یافت شدند. با این که هیچ‌کدام از والدین چندان مقاوم نبودند، لیکن هیبریدها مقاومت خوبی نشان می‌دادند. مطالعات به‌کمک تلاقی‌های فاکتوریل (طرح کارولینای شمالی II) نشان داد که این مقاومت جنبه کمّی داشته و اثر ژن‌ها کاملاً افزایشی است و هیچ اثر متقابلی بین لاین‌های والدینی مختلف دیده نمی‌شود. لذا ترکیب والدین مقاوم دارای منشأ ژنتیکی مختلف می‌تواند به پیدایش هیبریدهای مقاوم‌تر منجر شود. در پی آزمایشات مختلف در زمینه شناسایی QTLهای مقاومت به این بیماری، تعداد زیادی از مکان‌های کروموزومی (QTL) که با کنترل این بیماری در ارتباط هستند شناسایی شده‌اند (Bert *et al.*, 2002; Berville *et al.*, 2005).

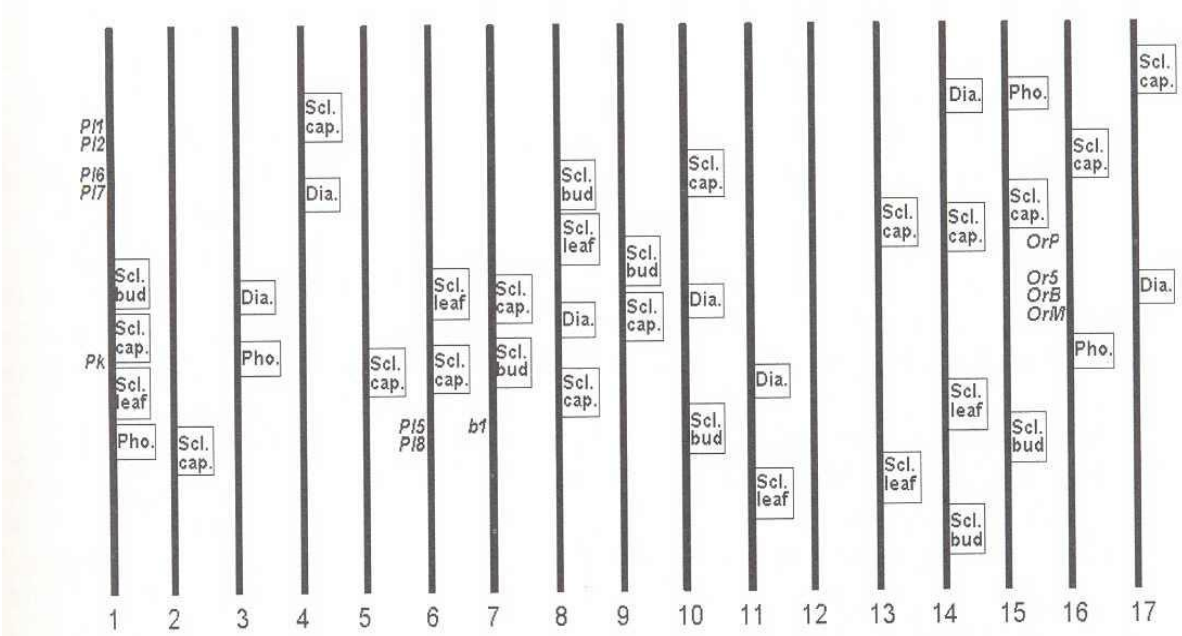
برخلاف فوموپسیس که مختص آفتابگردان است، اسکلروتینیا می‌تواند به همه گونه‌های گیاهی غیر از علفی‌ها حمله کند و این شاید دلیلی باشد بر این‌که چرا نمی‌توان همانند فوموپسیس منابع مقاومت خوبی برای کنترل این بیماری پیدا کرد. بر اساس مطالعات بیماری‌شناسی و ژنتیکی، منابع مقاومت به اسکلروتینیا که تاکنون شناخته شده‌اند با ژن‌های زیاد هرکدام با اثر کم می‌باشد (Davar *et al.*, 2010).

1. Marker-assisted backcrossing



شکل ۱. لیستی از نژادهای بیماری‌زای سفیدک دروغی آفتابگردان و ژن‌های مقاومت و واکنش بین آن‌ها (Vear, 2004).

تا به امروز، به‌غیر از موارد معدودی (Davar *et al.*, 2010; Amouzadeh *et al.*, 2015)، اکثر QTLهایی که برای مقاومت به اسکلروتینیا شناخته شده‌اند بر اساس آزمون واکنش طبق به آسکوسپور بوده و این QTLها روی ۱۴ عدد از ۱۷ کروموزوم آفتابگردان پیدا شده‌اند. همگی این QTLها اثرات نسبتاً کوچکی داشته‌اند. در یک تلاقی، یک QTL مهم برای این بیماری پیدا شد، ولی این QTL در دیگر تلاقی‌ها یا دیده نشد یا اثر کوچکی داشت.



شکل ۲. نمایی از ۱۷ کروموزوم (گروه‌های پیوستگی) آفتابگردان به‌همراه موقعیت نسبی QTLهای مقاومت به بیماری‌های مختلف روی آن‌ها (به نقل از Vear, 2004). Or: مقاومت به ایزوله‌های گل‌جالیز (P=Piba blanca از اسپانیا، B= بلغارستانی، M=Mencia از اسپانیا). Scl.=*Sclerotinia sclerotiorum*، Cap= طبق، Pho=*Phoma macdonaldii* و Dia= فوموپسیس. b1= شاخه‌دهی. pl=مقاومت به ایزوله‌های سفیدک دروغی. Pk= پروتئین کیناز.

Filippi *et al.* (۲۰۲۰) با استفاده از تجزیه ارتباطی[1] بر روی ۱۳۵ لاین خالص با ژن‌ها و نشانگرهای کاندیدا، پیوستگی چهار نشانگر قبلی را تایید کرده و چهار نشانگر جدید هم برای صفت مقاومت به پوسیدگی اسکلروتینیایی طبق گزارش کردند. در مورد اسکلروتینیا، گزینش دوره‌ای قطعاً در افزایش میزان مقاومت مؤثر بوده و گزینش شجره‌ای نیز امیدبخش به‌نظر می‌رسد. هر چند که تاکنون رقم‌های اصلاح‌شده توانسته‌اند خسارت بیماری را تا میزان ۶۰ درصد کاهش دهند، لیکن در شرایط محیطی مناسب، بیشتر ژنوتیپ‌های اصلاح شده حساسیت بالایی نشان می‌دهند.

Abou Al Fadil *et al.* (۲۰۰۷) طی یک تلاقی دیالل برای بررسی ژنتیک مقاومت آفتابگردان به چهار نژاد فوما (*Phoma macdonaldii*) که به ریشه و طوقه حمله می‌کردند دریافتند که هر دوی اثرات GCA[2] و SCA[3] در کنترل این بیماری نقش دارند، هر چند که نقش اثرات افزایشی (GCA) در این زمینه بیشتر بوده است. Darvishzadeh *et al.* (۲۰۰۸a) واکنش ۶۰ لاین موتانت آفتابگردان را در مقابل یک ایزوله فوما بررسی کردند و گزارش کردند که این صفت با ژن(های) مغلوب کنترل می‌شود. هرچند که بررسی نسل‌های F_1 و F_2 و نیز تجزیه میانگین نسل‌ها نشان داد که اثرات اپیستازی نیز در کنترل این صفت نقش مهمی دارند. آن‌ها همچنین یک نشانگر AFLP را شناسایی کردند که با مقاومت به این بیماری همبستگی خوبی نشان می‌داد. Darvishzadeh *et al.* (۲۰۰۸b) با استفاده از شش لاین موتانت آفتابگردان که در مقابل یک نژاد مهاجم فوما تفاوت معنی‌داری نشان می‌دادند، پروفایل بیان ۱۲ ژن مرتبط با مقاومت نسبی آفتابگردان نسبت به فوما را با PCR کمّی زمان واقعی[4] بررسی کرده و نتیجه گرفتند که پاتوژن در جریان حمله به گیاه به‌صورت فعال از بیان ژن‌های مقاومت گیاه ممانعت به‌عمل می‌آورد. همچنین، Bordat *et al.* (۲۰۱۷) با بررسی تحمل به فوما در دو جمعیت ژنتیکی، QTLهای متفاوتی را در هر جمعیت برای این صفت شناسایی کردند و نتیجه گرفتند که زمینه ژنتیکی در تحمل آفتابگردان به این بیماری تأثیر قابل توجهی دارد.

مطابق نظر Parlevliet (۱۹۷۷)، مناسب‌ترین راه برای مقابله با بیماری استفاده از یک یا چند ژن اصلی مقاومت در یک پس‌زمینه ژنتیکی از مقاومت افقی است که باعث پایداری لاین اصلاح شده برای مدت زمان طولانی خواهد شد. برای مقاومت‌هایی که نژاد–غیراختصاصی هستند، مانند مقاومت به فوموپسیس و اسکلروتینیا، اولین قدم در به‌نژادی استفاده از گزینش به‌کمک نشانگر به‌منظور گردهم‌آوری QTLهای مربوط به مقاومت اندام‌های مختلف گیاه نسبت به بیماری است. همچنین، باید دقت کرد که در تلاقی‌های بین لاین‌های خوب آلل‌های مطلوب در QTLهای آن‌ها، یکسان نباشند؛ زیرا در این صورت هیبرید نسبت به والدین برتری نخواهد داشت. این نوع برنامه‌ها قاعدتاً بسیار طولانی و پیچیده بوده و بایستی از راه‌های مؤثرتر و کوتاه‌تر، مثلاً مهندسی ژنتیک استفاده کرد. از آن‌جا که در جمعیت‌های در حال تفرق جدید امکان یافتن QTLهای جدید وجود دارد، روند انجام تلاقی‌های جدید به‌ویژه با آفتابگردان‌های وحشی و مطالعه جمعیت‌های در حال تفرق حاصل از آن بایستی با جدیت دنبال شود. در مورد مقاومت‌هایی که با

1. Assiciation mapping; AM
2. General combining ability
3. Specific combibing ability
4. Real Time Polymerase chain reaction (PCR)

ژن‌های اصلی کنترل می‌شوند، اولین گرایش به‌نژادگر به‌سمت هرمی‌کردن ژن‌هاست، تا شانس پیدایش نژادی که بتواند مقاومت این رقم را در هم بشکند کاهش یابد. با این وجود، برخی از پژوهش‌ها نشان داده‌اند که این احتمال آن‌قدرها که انتظار هست کاهش نمی‌یابد. ایده مالتی‌لاین هم تاکنون چندان موفق نبوده، لذا ایده مالتی‌هیبرید در آفتابگردان نیز منطقی نخواهد بود. همانطور که پیشتر هم گفته شد، بهترین راه، استفاده از ژن‌های مقاومت اصلی همراه با مقاومت افقی (کمّی) و نژاد-غیراختصاصی است.

در زمینه مقاومت به گل‌جالیز، نژادهای بیماری‌زای جدید مرتباً ظاهر می‌شوند، لیکن فعالیت‌های تحقیقاتی در زمینه مقاومت پایدار به سمت کمک گرفتن از علف‌کش‌ها جهت یافته است. واریته‌های مقاوم به Imidazolinone تهیه شده‌اند و از این علف‌کش جهت نابودی گل‌جالیز مزارع استفاده می‌شود. البته، مورد متالاکسیل در کنترل سفیدک دروغی این نگر انی را دارد که این نوع کنترل تا چه زمانی موفق خواهد بود. شاید تجمع ژن‌های مقاومت به گل‌جالیز و ژن‌های مقاومت به علف‌کش بتواند مقاومت پایدارتری ایجاد کند. با پیشرفت‌های انجام شده در زمینه تعیین توالی ژن‌های مقاومت، معلوم شده است که بسیاری از این ژن‌ها دارای ساختارهای درونی مشابهی هستند که بر این اساس ژن‌های مقاومت به چندین دسته تقسیم شده‌اند. امروزه از ابزار بیوانفورماتیک به‌طور بسیار مؤثری در یافتن محل ژن‌های مقاومت به بیماری در ژنوم گیاهان و نیز نشان‌دار کردن آن‌ها و گزینش به‌کمک مارکر استفاده می‌شود.

مقاومت به آفات

در آمریکای شمالی که محل پیدایش و تکامل آفتابگردان است، تقریباً ۱۵ گونه از حشرات باعث بروز خسارت اقتصادی در آفتابگردان می‌شوند. تا به امروز این گونه‌های خسارت‌زا به دیگر نقاط جهان منتقل نشده‌اند. البته، در این مناطق دو گونه دیگر قادر به حمله به آفتابگردان هستند که شامل بید اروپایی آفتابگردان در اروپا و روسیه و حشره Rutherglen در استرالیا می‌باشند. مهم‌ترین آفات در آمریکای شمالی بید آفتابگردان، بید نواری آفتابگردان، شپشه بذر و Midge هستند. مقاومت آفتابگردان نسبت به بید و بید اروپایی به حضور لایه مقاوم بستگی دارد. این لایه یک ماده رنگدانه‌دار است که بین لایه خارجی و بافت اسکلرانشیم بذر قرار می‌گیرد. برای دیگر آفات هم مکانیسم‌های مختلفی از مقاومت شناسایی شده است. دیگر مکانیسم‌هایی که برای کاهش میزان خسارت مورد استفاده قرار می‌گیرند شامل کنترل بیولوژیکی، مواد شیمیایی بازدارنده حاصل از گونه‌های وحشی هلیانتوس، تله‌های فرومونی، مواد شیمیایی ممانعت کننده از تغذیه آفت و کنترل‌های زراعی هستند (Vear and Miller, 1992).

تحمل خشکی

آفتابگردان را معمولاً در مناطقی می‌کارند که امکان آبیاری فراهم نبوده و یا منحصراً برای ذرت استفاده می‌شود. اگر آب عامل محدود کننده نباشد، آفتابگردان مقدار زیادی آب جذب کرده و با تعرق از دست می‌دهد و در مقابل برگ‌های فراوانی تولید می‌کند که در صورت بروز خشکی برای گیاه مشکل‌ساز می‌شوند. با این وجود، در مقایسه با بسیاری از گیاهان، آفتابگردان را می‌توان نسبت به خشکی متحمل دانست، چرا که قادر است آب را از اعماق زمین و در پتانسیل‌های پایین رطوبتی جذب نماید. Robelin (۱۹۶۷) نشان داد که عملکرد آفتابگردان در صورتی تحت تأثیر قرار می‌گیرد که خشکی در حدود ۲۰ روز قبل یا بعد از گلدهی اتفاق بیفتد. Razi and Assad (۱۹۹۹) گزارش دادند که به‌جز درصد روغن، دیگر صفات اندازه‌گیری شده در

آفتابگردان در اثر تنش خشکی کاهش چشم‌گیری نشان دادند. همچنین آن‌ها نشان دادند که تعداد همبستگی‌های معنی‌دار بین صفات مختلف در شرایط تنش خشکی کم‌تر از تعداد آن در شرایط آبیاری نرمال است. در بسیاری از بررسی‌های انجام شده دیده شده است که کاهش عملکرد ناشی از تنش در ژنوتیپ‌های مختلف یکسان نیست و لذا می‌توان تحمل به تنش یک ژنوتیپ را به‌کمک روش‌های به‌نژادی افزایش داد (Roche *et al.*, 2004). قابل ذکر است که غالباً ژنوتیپی که کم‌ترین درصد کاهش عملکرد و در نتیجه بیشترین میزان مقاومت به خشکی را دارد، از نظر پتانسیل عملکرد و عملکرد تنش وضعیت خوبی ندارد. با توجه به مشکل بودن اجرای آزمایشات خشکی و نیز کم بودن وراثت‌پذیری این صفت، پژوهشگران به‌دنبال یافتن صفات ساده‌ای هستند که بتوان آن‌ها را در لاین‌های خالص مورد ارزیابی قرار داد. برای مثال، ضخامت و نفوذناپذیری برگ‌ها، میزان تبادل کربن، میزان تعریق و محتوای نسبی آب برگ برای ارزیابی مقاومت به خشکی پیشنهاد شده‌اند (Poormohammad Kiani *et al.*, 2007b). هزینه چنین آزمایشاتی نسبتاً زیاد بوده و معدود مطالعات انجام شده نشان داده‌اند که صفات مورفوفیزیولوژیکی که در تحمل به خشکی نقش دارند، با پتانسیل عملکرد آفتابگردان هیچ همبستگی نشان نمی‌دهند (Fereres *et al.*, 1986). در نتیجه این آزمایشات منجر به شناسایی ارقامی شده‌اند که عموماً تنها به محیط تنش سازگاری خوبی دارند و لذا بایستی آن‌ها را در برنامه‌های دورگ‌گیری برای تهیه لاین‌های پرمحصول و مقاوم به‌کار برد (Vear, 2010). مطالعات جدید به‌کمک نقشه‌های پیوستگی و نشانگرهای مولکولی توانسته‌اند نواحی ژنومی مختلفی را که در تحمل خشکی در آفتابگردان نقش دارند شناسایی نمایند (Soleimani Gezeljeh *et al.*, 2018; Poormohammad Kiani *et al.*, 2007a). برای مثال، Poormohammad Kiani *et al.* (۲۰۰۷a) در تحقیقی به بررسی صفات فیزیولوژیکی مؤثر در تحمل خشکی و تغییرات بیان ژن‌ها تحت تأثیر تنش خشکی در آفتابگردان پرداختند. آن‌ها در پژوهشی دیگر (Poormohammad Kiani *et al.*, 2007b) بر روی عوامل فتوسنتزی آفتابگردان در دو شرایط تنش خشکی و آبیاری کافی، QTLهایی را برای صفات فشار تورژر، فشار پتانسیل برگ، پتانسیل اسمزی و پتانسیل اسمزی در تورژر کامل در دو شرایط تنش و نرمال گزارش کردند. Poormohammad Kiani *et al.* (۲۰۰۹) تأثیر تنش خشکی بر صفات مؤثر بر عملکرد آفتابگردان را بررسی نموده و نواحی ژنومی درگیر در تولید محصول در شرایط خشکی را مشخص نمودند. همچنین، Haddadi *et al.* (۲۰۱۱a) QTLهای کنترل کننده صفات زراعی را در شرایط آبیاری محدود شده مطالعه کرده و گزارش دادند که گروه‌های پیوستگی دو، ۱۰ و ۱۳ بیش از بقیه گروه‌ها روی این صفات تأثیر داشتند.

تحمل شوری

شوری یکی از مهم‌ترین تنش‌های غیر زنده است که روی رشد و نمو گیاه اثر گذاشته و باعث کاهش عملکرد آن می‌شود. تنش شوری بالا باعث اختلال در هموستازی پتانسیل آبی و توزیع یون‌ها می‌شود که منجر به خسارت در سطح مولکولی، کاهش رشد و حتی مرگ سلول می‌شود. در دنیا بیش از ۸۰۰ میلیون هکتار معادل شش درصد از کل سطح زمین و ۲۰ درصد از زمین‌های زراعی از شوری رنج می‌برند. یک راه مؤثر برای استفاده از زمین‌های شور، غربال ژرم‌پلاسم موجود و شناسایی و تولید ارقام متحمل به شوری است (Ding *et al.*, 2018; Mickelbart *et al.*, 2015). Li *et al.* (۲۰۲۰) تعداد ۵۵۲ ژنوتیپ آفتابگردان را از نظر تحمل شوری مورد

بررسی قرار دادند. در این بین، آن‌ها ۳۰ ژنوتیپ بسیار متحمل و ۵۳ ژنوتیپ متحمل به شوری را شناسایی کرده و گزارش کردند که شاخص جوانه‌زنی و شاخص ویگور جوانه‌زنی قابل‌اعتمادترین صفات برای پیش‌بینی تحمل به شوری در آفتابگردان هستند. ژنوتیپ‌های با ویگور بیشتر و عملکرد بالاتر معمولاً تحت تنش شوری مقدار کاهش عملکرد بیشتری نشان می‌دهند. با توجه به اینکه ژنوتیپ‌های مختلف تا حدی از این قاعده انحراف نشان می‌دهند، شناسایی صفات و نواحی ژنومی که در میزان این انحراف تأثیرگذار هستند می‌تواند به شناسایی و تولید ارقام متحمل کمک نماید. Temme *et al.* (۲۰۲۰) در آفتابگردان صفات مورفولوژیک و تجمع یون‌ها در برگ را تحت تنش شوری مورد مطالعه قرار دادند و گزارش کردند که میزان کل ریشه، میزان ریشه‌های مویین، میزان کلروفیل و میزان سدیم و پتاسیم برگی در شرایط شوری بیشترین همبستگی را با مقدار این انحراف داشتند. آن‌ها همچنین نواحی ژنومی مرتبط با این صفات را شناسایی کردند.

تحمل دماهای بالا و پایین

پایین‌ترین دمای خاک که در آن آفتابگردان قادر به جوانه‌زنی است شش درجه سانتی‌گراد می‌باشد، اما گیاهچه‌ها در مرحله کوتیلدونی می‌توانند یخبندان-های سبک را تحمل کنند. در مراحل بعدی رشد، تنش سرما ممکن است منجر به نابودی برگ‌ها یا چندشاخگی حاصل از تخریب نسبی جوانه انتهایی شود. برای آن‌که بتوان آفتابگردان را در مناطق با اقلیم مدیترانه‌ای به‌صورت زمستانه کاشت، داشتن ارقامی که بتوانند یخبندان‌های نسبی را تحمل کنند می‌تواند مفید باشد. توانایی رشد در دماهای پایین نه تنها برای کشت‌های زمستانه سودمند است، بلکه برای کشت‌های بهاره که برای اجتناب از خشکی تابستانه خیلی زود کشت می‌شوند نیز می‌تواند سودمند باشد. در این زمینه آزمایشات معدودی انجام شده‌اند و اطلاعات ما در زمینه تنوع ژنتیکی موجود برای این صفت اندک است. معمولاً در همان مناطقی که کشت زودرس نیاز به ارقام مقاوم به سرما دارد، کشت دیررس باعث بروز تنش گرمایی می‌شود. در مورد این صفت نیز همانند مقاومت به سرما، پژوهش‌های ژنتیکی پایه چندانی انجام نشده است و کارهای اصلاحی بیشتر به‌صورت انتخاب مستقیم در شرایط تنش و با حذف ژنوتیپ‌هایی که علایم سوختگی روی براکته‌های طبق نشان می‌دهند صورت گرفته است. Allinne *et al.* (۲۰۰۹) با بررسی ۹۸ لاین خویش‌آمیخته نوترکیب به‌همراه دو والد آن‌ها در شرایط کشت به‌موقع و کشت زودهنگام گزارش کردند که در بین لاین‌ها از نظر صفات میزان خسارت غشای سیتوپلاسمی، میزان کلروفیل، کارایی فتوشیمیایی فتوسیستم II و وزن خشک بوته، که به‌طور بالقوه با مقاومت به سرما همبستگی دارند تنوع معنی‌داری وجود داشت. آن‌ها برای هر کدام از این صفات تعدادی QTL شناسایی کردند که برخی از آن‌ها دارای اثرات قابل‌توجهی بودند و شاید بتوان از آن‌ها در برنامه‌های اصلاحی گزینش به‌کمک نشانگر استفاده کرد.

کاهش ارتفاع بوته و مقاومت به خوابیدگی

خوابیدگی (ورس) ممکن است از پای ساقه یا از وسط آن اتفاق بیفتد، که در هر صورت فاجعه‌بار است. هر چند کاهش ارتفاع به‌عنوان یکی از معیارهای مقاومت به ورس مطرح است، اما اغلب این دو صفت از هم مستقل هستند. به‌نژادی این صفت معمولاً با حذف بوته‌های خوابیده در توده‌های حاصل از دگرگشنی صورت می‌گیرد. رفتار لاین‌های خالص و هیبریدهایشان معمولاً همبستگی معنی‌داری نشان می‌دهد. جدا از ارتباط آن با خوابیدگی، ارتفاع کم بوته از نظر امکان افزایش تراکم مزرعه، کاهش ماده خشک در ساقه و بهبود نظارت مزرعه و آسان شدن برداشت نیز مورد توجه است. توارث‌پذیری این صفت

معمولاً کمّی با وراثت‌پذیری خصوصی ۲۰ تا ۴۰ درصد است (Fick, 1978). در دهه ۸۰ میلادی تحقیقات بر روی واریته‌های پاکوتاه با کمک تک‌ژن‌های بزرگ‌اثر انجام شد. هرچند که منابع ژنتیکی متعددی مورد بررسی قرار گرفتند، اما در همه حالات عملکرد به‌علت پوک شدن بذرهای وسط طبق کاهش می‌یافت. همچنین، کاهش فاصله میانگره‌ها مشکلاتی را برای جذب نور توسط برگ‌ها ایجاد می‌کرد. در سال‌های اخیر نیز گرایشی به سمت کوتاه کردن ارتفاع بوته‌ها وجود داشته است، اما همچنان رابطه مثبتی بین ارتفاع بوته و عملکرد دیده می‌شود، که احتمالاً ناشی از سطح برگ بیشتر در بوته‌های بلندتر باشد.

کاربردهای آتی

هرچند که آفتابگردان در صنایع پزشکی و داروسازی، بهداشتی – آرایشی و رنگ سازی نیز کاربرد دارد، اما این گیاه تاکنون علاوه بر مصرف روغن و تا اندازه‌ای مصرف آجیلی، به‌منظور دیگری در سطح وسیع کشت نشده است. به‌تازگی بحث استفاده از این گیاه به‌عنوان سوخت زیستی (Biofuel) به‌طور جدی مطرح شده است، به‌طوری که امروزه کانادا که یکی از عمده‌ترین تأمین‌کنندگان بودجه تحقیقات ژنومی آفتابگردان است، چشم امید به کاربرد آفتابگردان به‌عنوان سوخت زیستی دارد. امروزه پژوهشگران در آمریکا کار را بر روی دو گونه وحشی و مقاوم به خشکی آفتابگردان به نام‌های آفتابگردان برگ نقره‌ای (*Helianthus argophyllus*) و گونه *Helianthus tephrodes* آغاز کرده‌اند. آفتابگردان برگ نقره‌ای در اساس یک درختچه یکساله مینیاتوری است که ترکیبات چوب آن بسیار شبیه به صنوبر و تبریزی است. با انجام برنامه‌های پژوهشی بر روی این گیاه، شاید در آینده کشاورزان از مزرعه آفتابگردان علاوه بر فروش بذر آن به‌عنوان دانه روغنی، از ساقه چوبی آن به‌عنوان سوخت زیستی استفاده کنند. همچنین، هر چند که در پروژه ژنومی آفتابگردان برگ نقره‌ای هدف اصلی تهیه سوخت زیستی است، اما پروژه ژنوم آفتابگردان نیز از آن بهره خواهد برد و احتمال دارد تنوع موجود در آن برای بهتر ساختن هیبریدهای آفتابگردان زراعی مورد استفاده قرار گیرد. مقاومت به خشکی قابل توجهی که در آفتابگردان آلگودونز دیون[1] دیده می‌شود، بیش از سایر صفات آن مورد توجه پژوهشگران قرار دارد. آن‌ها امیدوارند که بتوانند از طریق دورگ‌گیری این مقاومت را به آفتابگردان زراعی انتقال دهند.

1. Algodones Dunes sunflower (*Helianthus niveus* ssp. tephrodes)

REFERENCES

Abou Al Fadil T, Dechamp-Guillaume G, Darvishzadeh R, Sarrafi, A (2007) Genetic control of partial resistance to ‘collar’ and ‘root’isolates of *Phoma macdonaldii* in sunflower. Eur J Plant Pathol 117: 341-346.

Ahloowalia BS, Maluszynski M, Nichterlein K (2004) Global impact of mutation-derived varieties. Euphytica 135: 187-204.

Ahmadpour S, Sofalian O, Darvishzadeh R, Abbaspour N (2018) Preliminary evidence of the associations between DNA markers and morphological characters in sunflower under natural and salt stress conditions. Zemdirbyste-Agriculture 105 (3): 279-286.

Alibert G, Aslane-Chanabe C, Burrus M (1994) Sunflower tissue and cell-cultures and their use in biotechnology. Plant Physiol Biochem 32: 31-44.

Al-Khatib K, Miller JF (2000) Registration of four genetic stocks of sunflower resistant to imidazolinone herbicides. Crop Sci 40: 869-870.

Allinne, C, Maury P, Sarrafi A, Grieu P

(2009) Genetic control of physiological traits associated to low temperature growth in sunflower under early sowing conditions. Plant Sci 177: 349-359.

Amoozadeh M, Darvishzadeh R, Davar R, Abdollahi Mandoulakani B, Haddadi P, Basirnia A (2015) Quantitative trait loci associated with isolate specific and isolate non-specific partial resistance to Sclerotinia sclerotiorum in Sunflower. Journal of Agricultural Science and Technology 17: 213-226.

Arumuganathan K, Earle ED (1991) Nuclear DNA content of some important plant species. Plant Mol Biol Rep 9: 208-218.

Asia Khaton M, Qureshi S, Hssain MK (2000) Effect of salinity on some yield parameters of sunflower. International Journal of Agriculture and Biology 4: 382-384.

Baack EJ, Whitney KD, Rieseberg LH (2005) Hybridization and genome size evolution: Timing and magnitude of nuclear DNA content increases in Helianthus homoploid species. New Phytol 167: 623–630.

Badouin H, Gouzy J, Grassa CJ, Murat F, Staton SE, Cottret L *et al*. (2017) The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution. Nature 546: 148–152. doi: 10.1038/nature22380

Baumgartner JR, Al-Khatib K, Currie RS (1999) Cross-resistance of imazethapyr-resistant common sunflower *H. annuus* to selected imidazolinone, sulfonylurea, and triazolopyrimidine herbicides. Weed Tech 13: 606-664.

Berry ST, Leon AJ, Hanfrey CC, Challis P, Burkolz A, Barnes SR, Rufener GK, Lee M, Caligari PDS (1995) Molecular-marker analysis of *Helianthus annuus* L. 2. Construction of an RFLP map for cultivated sunflower. Theor Appl Genet 9l: 195–199.

Bert PF, Jouan I, de Labrouhe DT, Serre F, Philippon J, Nicolas P, Vear F (2003) Comparative genetic analysis of quantitative traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) 2. Characterisation of QTL involved in developmental and agronomic traits Theor Appl Genet 107: 181–189.

Bert PF, Jouan I, Tourvieille de Labrouhe D, Serre F, Nicolas P, Vear F (2002) Comparative genetic analysis of quantitative traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) l. QTL involved in resistance to Sclerotinia sclerotiorum and Diaporthe helianthi. Theor Appl Genet 105: 985–993.

Bervillé A, Bacilieri R, Langar K, Griveau Y, Lacombe S, Serieys H, Léger S, Tersac M, Kaan F (2005) From trait to markers to perform marker assisted selection: Two case studies in sunflower recombinant inbred lines populations for components of resistance to phomopsis (*Diaporthe helianthi* munt-cvet *et al*.) and of the high oleic acid content of oil. Zbornik Radova 41: 69-86.

Bonciu E, Iancu P (2010) The water stress resistance to some foreign sunflower hybrids. J Hort Forest Biotech 14: 81-84.

Bonnafous F, Langdale N, Sunrise C, Mangin B (2016) Inclusion of dominance effect in genomic selection model to improve predictive ability for sunflower hybrid performance. In: Proceedings of the 19th International Sunflower Conference, Edirne, 285.

Boot RGA (1990) The significance of size and morphology of root systems for nutrient acquisition and competition. *In* Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. Edited by H. Lambers, M.L. Cambridge, H. Lonings, and T.L. Pons. SPB Academic Publishing, The Hague, Netherlands. pp. 299–311.

Bordat A, Marchand G, Langlade NB, Pouilly N, Muños S, Dechamp-Guillaume G, Vincourt P, Bret-Mestries E (2017) Different genetic architectures

underlie crop responses to the same pathogen: the {*Helianthus annuus* * *Phoma macdonaldii*} interaction case for black stem disease and premature ripening. BMC Plant Biol 17:167. Published online 2017 Oct 19. doi: 10.1186/s12870-017-1116-1

Brothers ME, Miller JF (1999) Core subset for the cultivated sunflower collection. In: Proc 21st Sunflower Res Workshop, 14–15 Jan 1999, Fargo, ND, USA, pp 124–127.

Burke J, Gardner K, Rieseberg L (2002) The potential for gene flow between cultivated and wild sunflower (*Helianthus annuus*) in the United States. Am J Bot 89: 1550–1552.

Burke JM, Tang S, Knapp SJ, Rieseberg LH (2002) Genetic analysis of sunflower domestication. Genetics 161(3): 1257–1267.

Carter C, Nabipour A, Sarrafi A (2005) Organogenesis of sunflower mutant lines. Proceedings of the South Dakota Academy of Science 84: 87-97.

Cellier F, Conéjéro G, Breitler JC, Casse F (1998) Molecular and physiological responses to water deficit in drought-tolerant and drought-sensitive lines of sunflower. Plant Physiol 116: 319–328.

Coca MA, Almoguera C, Jordano J (1994) Expression of sunflower low-molecular weight heat-shock proteins during embryogenesis and persistence after germination-localization and possible functional implications. Plant Mol Biol 25: 479–492.

Coca MA, Almoguera C, Thomas TL, Jordano J (1996) Differential regulation of small heat shock protein genes in plants: analysis of water-stress-inducible and developmentally activated sunflower promoter. Plant Mol Biol 31: 863–876.

Connor DJ, Sadras VO (1992) Physiology of yield expression in sunflower. Field Crops Res 30:333-389.

Darvishzadeh R, Poormohammad Kiani S, Huget T, Sarrafi A (2008a) Genetic variation and identification of molecular markers with partial resistance to black stem in gamma-irradiation induced mutants in sunflower. Canadian J Plant Pathol 30:106-114.

Darvishzadeh R, Hewezi T, Gentzbittel L, Sarrafi A (2008b) Differential expression of defence-related genes between compatible and partially compatible sunflower-*Phoma macdonaldii* interactions. Crop protection 27:740-746.

Darvishzadeh R, Dechamp-Guillaume G, Hewezi T, Sarrafi A (2007a) Genotype-isolate interaction for resistance to black stem in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Plant Pathology 56: 654–660.

Darvishzadeh R, Poormohammad Kiani S, Dechamp-Guillaume G, Gentzbittel L, Sarrafi A (2007b) Quantitative trait loci associated with isolate-specific and isolate-non-specific partial resistance to Phoma macdonaldii isolates in sunflower. Plant Pathology 56: 855-861.

Davar R, Darvishzadeh R, Majd A, Ghosta Y, Sarrafi A (2010) QTL mapping of partial resistance to basal stem rot in sunflower using recombinant inbred line population. Phytopathologia Mediterranea 49: 330-341.

Dicu G, Dumitrescu N, Radu M, State D, Fuia S, Diaconescu O (2009) Improving sunflower for resistance to *Orobanche* and tribenuron methyl herbicides- sunflower hybrid PF100. Helia 32: 119-126.

Dimitrijevic A and Horn R (2018) Sunflower Hybrid Breeding: From Markers to Genomic Selection. Front. Plant Sci. 8: 2238. doi: 10.3389/fpls.2017.02238

Ding T, Yang Z, Wei X, Yuan F, Yin S, Wang B (2015) Evaluation of salt-tolerant germplasm and screening of the salt-tolerance traits of sweet sorghum in

the germination stage. Funct Plant Biol 45(10): 1073-1081. doi: 10.1071/FP18009. PMID: 32291006.

Ebrahimi A, Maury P, Berger M, Calmon A, Grieu P, Sarrafi A (2009) QTL mapping of protein content and seed characteristics under water-stress conditions in sunflower. Genome 52:419–430.

Ebrahimi A, Maury P, Berger M, Poormohammad Kiani S, Nabipour A, Shariati F, Grieu P, Sarrafi A (2008) QTL mapping of seed-quality traits in sunflower recombinant inbred lines under different water regimes. Genome 51: 599–615.

Encheva J, Shindrova P, Penchev E (2008) Developing mutant sunflower lines (*Helianthus annuus* L.) through induced mutagenesis. Helia 31:61-72.

Encheva J, Tsvetkova F, Ivanov P (2002) Creating genetic variability in sunflower trough the direct organogenesis method, independently and in combination with gamma irradiation. Helia 25: 1-8.

Erbas S, Baydar H (2007) Defoliation Effects on Sunflower (*Helianthus annuus* L.) Seed Yield and Oil Quality. Turk J Biol 31: 115-118.

Everett NP, Robinson KEP, Mascarenhas D (1987) Genetic engineering of sunflower (*Helianthus annuus* L.) Bio/Technology 5: 1201–1204.

Fambrini M, Durante C, Cioni G, Geri C, Gioretti L, Michelotti V, Salvini M, Pugliesi C (2006) Characterization of *LEAFY COTYLEDON1-LIKE* gene in *Helianthus annuus* and its relationship with zygotic and somatic embryogenesis. Dev Gen Evol 216: 253–264.

Feng J, Liu Z, Cai X, Jan CC (2013) Toward a molecular cytogenetic map for cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.) by landed BAC/BIBAC clones. G3 (Bethesda, Md.), 3(1):31–40. https://doi.org/10.1534/g3.112.004846

Feng J, Liu Z, Jan CC (2009) Development of a set of chromosome-specific cytogenetic DNA markers in sunflower using BAC-FISH. Proceedings 31st Sunflower Research Workshop, National Sunflower Association, January 13-14, 2009, Fargo, ND. Available: http://www.sunflowernsa.com/research/research-workshop/documents/Feng_BACFISH_09.pdf

Feng J, Vick BA, Lee MK, Zhang HB, Jan CC (2006) Construction of BAC and BIBAC libraries from sunflower and identification of linkage group-specific clones by overgo hybridization. Theor Appl Genet 113: 23–32.

Fereres E, Gimenez C, Fernandez JM (1986) Genetic variability in sunflower cultivars under drought. I. Yield relationships. Aust J Agric Res 37: 573–582.

Fernandez-Martinez J.M., Perez-Vich B. 2009. Sunflower. In: Oil Crops, eds. Johann Vollmann, Istvan Rajcan, 517-533. New York: Springer.

Fick G (1978) Breeding and genetics. In: J Carter (ed) Sunflower Science and Technology. Agronomy 19, ASA, Madison, WI, USA, pp 279–338.

Fick GN (1989) Sunflower. *In*: G Robbelen, RK Downey, A Ashri (eds) Oil Crops of the World. McGraw-Hill, New York, USA, pp 301–318.

Filippi CV, Zubrzycki JE, Di Rienzo JA *et al*. (2020) Unveiling the genetic basis of *Sclerotinia* head rot resistance in sunflower. BMC Plant Biol 20: 322. https://doi.org/10.1186/s12870-020-02529-7

Fitch-Haumann B (1994) Modified oil may be key to sunflower's future. INFORM 5: 1198–1210.

Flores-Berrios E, Sarrafi A, Fabre F, Alibert G, Gentzbittel L (2000a) Genotypic variation and chromosomal location of QTLs for somatic embryogenesis revealed by epidermal layer culture of recombinant inbred lines

in the sunflower (*Helianthus annuus* L.). Theor Appl Genet 101:1307-1312.

Flores-Berrios E, Gentzbittel L, Kayyal H, Alibert G, Sarrafi A (2000b) AFLP mapping of QTLs for in-vitro organogenesis traits using recombinant inbred lines in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Theor Appl Genet 101:1299-1306.

Flores-Berrios E, Gentzbittel L, Mokrani L, Alibert G, Sarrafi A (2000c). Genetic control of early events in protoplast division and regeneration pathways in sunflower. Theor Appl Genet 101: 606-612.

Gentzbittel L, Mestries E, Mouzeyar S, Mazeyrat F, Badoui S, Vear F, Tourvieille de Labrouhe D, Nicolas P (1999) A composite map of expressed sequences and phenotypic traits of the sunflower (*Helianthus annuus* L.) genome. Theor Appl Genet 99: 218–234.

Gentzbittel L, Mouzeyar S, Badoui S, Mestries E, Vear F, Tourvieille de Labrouhe D, Nicolas P (1998) Cloning of molecular markers for disease resistance in sunflower, *Helianthus annuus* L. Theor Appl Genet 96: 519–525.

Gentzbittel L, Vear F, Zhang YX, Bervillé A, Nicolas P (1995) Development of a consensus linkage RFIP map of cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). Theor Appl Genet 90: 1079–1086.

Giriraj K, Hiremath SR, Seetharam A (1990) Induced variability for flowering, seed weight and oil content in parental lines of sunflower hybrid BSH-1. Indian J Genet Plant Breed 50: 1-7.

Guo S, Zuo Y, Zhang Y, Wu C, Su C, Jin W, *et al*. (2017) Large-scale transcriptome comparison of sunflower genes responsive to *Verticillium dahliae*. BMS Genomics 18: 42. doi: 10.1186/s12864-016-3386-7

Gupta A (1976) Differential effects of irradiation on ornamental varieties of *Helianthus annuus* L. with special reference to their cytological behavior. Agron Lusit 37: 189-205.

Haddadi B, Yazdi-samadi B, Naghavi MR, Kalantari A, Maury P, Sarrafi A (2011a) QTL analysis of agronomic traits in recombinant inbred lines of sunflower under partial irrigation. Plant Biotech Rep 5: 135-146.

Haddadi P, Ebrahimi A, Langlade NB, Yazdi-samadi B, Berger M, Calmon A, Naghavi MR, Vincourt P, Sarrafi A (2011b) Genetic dissection of tocopherol and phytosterol in recombinant inbred lines of sunflower through quantitative trait locus analysis and the candidate gene approach. Mol Breed (DOI 10.1007/s11032-011-9585-7 Published on line)

Haddadi P, Yazdi-samadi B, Berger M, Naghavi MR, Calmon A, Sarrafi A (2011c) Genetic variability of seed-quality traits in gamma-induced mutants of sunflower (*Heliantus annuus* L.) under water-stressed condition. Euphytica 178: 247-259.

Haddadi P, Yazdi-samadi B, Langlade NB, Naghavi MR, Berger M, Kalantari A, Calmon A, Maury P, Vincourt P, Sarrafi A (2010) Genetic control of protein, oil and fatty acids content under partial drought stress and late sowing conditions in sunflower (*Helianthus annuus*). African J Biotech 9: 6768-6782.

Hall AJ, Sporsaro MM, Chimenti CA (2010) Stem lodging in sunflower: variations in stem failure moment of force and structure across crop population densities and post-anthesis developmental stages in two genotypes of contrasting susceptibility to lodging. Field Crops Res 116: 46–51. doi: 10.1016/j.fcr.2009.11.008

Hass CG, Tang S, Leonard S, Traber MG, Miller JF, Knapp SJ (2006) Three non-allelic epistatically interacting methyltransferase

mutations produce novel tocopherol (vitamin E) profiles in sunflower. Theor Appl Genet 113: 767–782.

Hervé D, Fabre F, Flores-Berrios E, Leroux N, Al-Chaarani G, Sarrafi A (2001) QTL analysis of photosynthesis and water status traits in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under greenhouse conditions. J Exp Bot 52: 1857-1864.

Hewezi T, Alibert G, Kallerhoff J (2004) Genetic transformation of sunflower (*Helianthus annuus* L.). In: I Curtis (ed) Transgenic Crops of the World. – Essential Protocols. Kluwer Academic Publ, Dordrecht, The Netherlands, pp 435–451.

Hewezi T, Perrault A, Alibert G, Kallerhoff J (2002) Dehydrating immature embryo split apices and rehydrating with Agrobacterium tumefaciens: A new method for genetically transforming recalcitrant sunflower. Plant Mol Biol Rep 20: 335–345.

Horn R, Hamrit S (2010) Gene cloning and characterization. In: Hu J, Seiler G, Kole C (Eds) Genetics, genomics and breeding of sunflower. Science Publishers, NH 03748, USA

Hu J, Yue B, Vick B (2007) Integration of TRAP markers onto a sunflower SSR linkage map constructed from 92 recombinant inbred lines. Helia 30: 25–36.

Hu, J., Seiler, G. and Kole, C. 2010. Genetics, genomics and breeding of sunflower. Routledge, USA, 342 pages.

Huang XQ, Nabipour A, Gentzbittel L, Sarrafi A (2007) Somatic embryogenesis from thin epidermal layers in sunflower. Plant Sci 173: 247-252.

Ivanov A, Stamatov D (1976) Investigations of changes in the biologically active complex of sunflower oil, lard and butter under the influence of gamma rays. Seifen Ole Fette Wachse 102: 145-148.

Jambhulkar SJ, Joshua DC (1999) Induction of plant injury, chimera, chlorophyll and morphological mutations in sunflower using gamma rays. Helia 22: 63-73.

Jan CC, Chandler JM, Wagner SA (1988) Induced tetraploidy and trisomics production of *Helianthus annuus* L. Genome 30: 647–651.

Jan CC, Vick BA, Miller JF, Kahler AL, Butler ET (1998) construction of an RFLP linkage map for cultivated sunflower. Theor Appl Genet 96:15–22.

Kallerhoff J, Alibert GF (1996) Sunflower and biotechnology: Current situation and outlook. OCL-Oleagineux Corps Gras Lipides 3: 154–158.

Kane NC, Gill N, King MG, Bowers JE, Berges H, Gouzy J, Bachlava E, Langlade NB, Lai Z, Stewart M, Burke JM, Vincourt P, Knapp SJ, Rieseberg LH (2011) Progress towards a reference genome for sunflower. Botany 89: 429–437.

Khanna KR, Bapna CS (1978) Gamma ray induced variability and macromutations in sunflower, *Helianthus annuus* L. New Bot 5: 95-102.

Kinman ML (1970) Letter to Participants. Proc 4th Int Sunflower Conf, Memphis, TN, USA, June 23–25, 1970.

Kolkman JM, Slabaugh MB, Bruniard JM, Berry S, Bushman BS, Olungu C, Maes N, Abratti G, Zambelli A, Miller JF, Leon A, Knapp SJ (2004) Acetohydroxyacid synthase mutations conferring resistance to imidazolinone or sulfonylurea herbicides in sunflower. Theor Appl Genet 109: 1147–1159.

Lacombe S, Abbott AG, Berville A (2002) Repeats of an oleate desaturase region cause silencing of the normal gene explaining the high oleic Perevenets sunflower mutant. Helia 25: 95–104.

Lacombe S, Souyris I, Bervillé AJ (2009) An insertion of oleate desaturase homologous sequence silences via

siRNA the functional gene leading to high oleic acid content in sunflower seed oil. Mol Genet Genomics 281: 43-54.

Langar K, Lorieux M, Desmarais E, Griveau Y, Gentzbittel L, Bervillé A (2003) A Combined mapping of DALP and AFLP markers in cultivated sunflower using F9 recombinant inbred line. Theor Appl Genet 106: 1068–1074.

Lawson WR, Goulter KC, Henry RJ, Kong GA, Kochman JK (1998) Marker assisted selection for two rust resistance genes in sunflower. Mol Breed 4: 227-234.

Leclercq P (1966) Une stérilité mâle utilisable pour la production d'hybrides simples de tournesol. Ann Amélior Plant 16: 135–144.

Leclercq P (1969) Une stérilité cytoplasmique chez le tournesol. Ann Amélior Plant 19: 99–106.

Leclercq P (1971) La stérilité mâle cytoplasmique du tournesol 1. Premières études sur la restauration de la fertilité. Ann Amélior Plant 21:45–54.

Leclercq P, Cauderon Y, Dauge M (1970) Sélection pour la résistance au mildiou du tournesol a partir d'hybrides topinambour x tournesol. Ann Amel Plant 20: 363–373.

Leon AJ, Lee M, Andrade FH (2001) Quantitative trait loci for growing degree days to flowering and photoperiod response in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Theor Appl Genet 102: 497–503.

Lexer C, Lai Z, Rieseberg LH (2004) Candidate gene polymorphisms associated with salt tolerance in wild sunflower hybrids: implications for the origin of Helianthus paradoxus, a diploid sunflower hybrid species. New Phytologist 161: 225-233.

Lexer C, Welch ME, Durphy JL, Rieseberg LH (2003) Natural selection for salt tolerance quantitative trait loci (QTLs): Implications for the origin of Helianthus paradoxus, a diploid hybrid species. Mol Ecol 12: 1225-1235.

Li W, Zhang H, Zeng Y, Xiang L, Lei Z, Huang Q, Li T, Shen F, Cheng Q (2020) A Salt Tolerance Evaluation Method for Sunflower (*Helianthus annuus* L.) at the Seed Germination Stage. Sci Rep 10: 10626. https://doi.org/10.1038/s41598-020-67210-3

Livaja M, Wang Y, Wieckhorst S, Haseneyer G, Seidel M, Hahn V, *et al*. (2013) BSTA: a targeted approach combines bulked segregant analysis with next-generation sequencing and de novo transcriptome assembly for SNP discovery in sunflower. BMC Genomics 14: 628. doi: 10.1186/1471-2164-14-628

Livaja M, Unterseer S, Erath W, Lehermeier C, Wieseke R, Plieske J, *et al*. (2016) Diversity analysis and genomic prediction of Sclerotinia resistance in sunflower using a new 25 K SNP genotyping array. Theor Appl Genet 129: 317–329. doi: 10.1007/s00122-015-2629-3

Lyu P, Hou J, Yu H, Shi H (2020) High-density genetic linkage map construction in sunflower (*Helianthus annuus* L.) using SNP and SSR markers. Current Bioinformatics 15: 8. DOI:10.2174/1574893615666200324134725

Makarenko MS, Usatov AV, Tatarinova TV *et al*. (2019) Characterization of the mitochondrial genome of the MAX1 type of cytoplasmic male-sterile sunflower. BMC Plant Biol 19: 51 https://doi.org/10.1186/s12870-019-1637-x

Maluszynski M, Nichterlein K, van Zanten L, Ahloowalia BS (2000) Officially released mutant varieties – the FAO/IAEA database. Mutation Breed Rev 12: 1–84.

Mangin B, Bonnafous F, Blanchet N,

Boniface MC, Bret-Mestries E, Carrère S, Cottret L, Legrand L, Marage G, Pegot-Espagnet P, Munos S, Pouilly N, Vear F, Vincourt P, Langlade NB (2017) Genomic prediction of sunflower hybrids oil content. Frontiers in Plant Science 8: 1633. DOI=10.3389/fpls.2017.01633

Manoj Kumar A, Sundaresha S, Rohini S. 2011. Transgenic sunflower (*Helianthus annuus* L.) with enhanced resistance to a fungal pathogen Alternaria helianthin. Transgenic Plants J 5(1): 50-56.

Mestries E, Gentzbittel L, Tourvieille De Labrouhe D, Nicolas P, Vear F (1998) Analyses of quantitative trait loci associated with resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* in sunflowers (*Helianthus annuus* L.) using molecular markers. Mol Breed 4: 215–226.

Michelotti V, Giorgetti L, Geri C, Cionini G, Pugliesi C, Fambrini M (2007) Expression of the HtKNOT1, a class I *KNOX* gene, overlaps cell layers and development compartments of differentiating cells in stems and flowers of *Helianthus tuberosus*. Cell Biol Int 31: 1280–1287.

Mickelbart MV, Hasegawa PM, Bailey-Serres J (2015) Genetic mechanisms of abiotic stress tolerance that translate to crop yield stability. Nat Rev Genet 16: 237–251.

Miller J, Hammond J (1985) Improvement of yield in sunflower utilising reciprocal fullsib selection. Proc 11th Int Sunflower Conf, Mar-del-Plata, Argnetina, pp 715–720.

Miller J, Zimmerman D, Vick B (1987) Genetic control of high oleic acid content in sunflower. Crop Sci 27: 923–926.

Miller, JF, Al-Khatib, K (2002) Registration of imidazolinone herbicide-resistant sunflower maintainer (HA425) and fertility restorer (RHA426 and RHA427) germplasms. Crop Sci 42: 988–989.

Mokrani L, Gentzbittel L, Azanza F, Fitamant G, Al-Chaarani G, Sarrafi A, (2002) Mapping and analysis of quantitative trait loci for grain oil content and agronomic traits using AFLP and SSR in sunflower (*Helianthus annuus* L.). Theor Appl Genet 106: 149-156.

Muellenborn C, Krause JH, Cerboncini C (2011) Analysis of differential transcript expression reveals time-dependent leaf responses to *Sclerotinia sclerotiorum* in wild and cultivated sunflower. Plant Mol Biol Rep 29: 597–608. doi: 10.1007/s11105-010-0265-2

Mushke R, Yarra R, Kirti PB (2019) Improved salinity tolerance and growth performance in transgenic sunflower plants via ectopic expression of a wheat antiporter gene (TaNHX2). Mol Biol Rep 46(6): 5941-5953. doi: 10.1007/s11033-019-05028-7.

Nabipour A (2010) Assessment of genetic distance as a predictor of sunflower hybrid performance. 8th European Sunflower Biotechnology Conference (Sunbio 2010) 1-3 March 2010, Antalya, Turkey.

Nabipour A, Yazdi-Samadi B, Zali AA, Sarrafi A (2006) Identification of QTLs associated with agronomic traits in sunflower. J Genet Breed 60: 95-104.

Nabipour, A, Yazdi-Samadi B, Sarrafi A (2004) Genetic control of some morphological mutant in sunflower. J Genet Breed 58: 157-162.

Nehnevajová E, Herzig R, Federer G, Schwitzgubébel JP (2004) Use of mutation techniques to improve metal uptake in sunflower. Poster N° 573.

Nizampatnam NR, Doodhi H, Kalinati Narasimhan Y, Mulpuri S, Viswanathaswamy DK (2009) Expression of sunflower cytoplasmic male sterility-associated open reading frame, orfH522 induces male sterility in transgenic tobacco plants. Planta 229(4): 987-1001. doi:

10.1007/s00425-009-0888-4. Epub 2009 Jan 17. PMID: 19151958.

Oliveira MF, Neto AT, Leite RMVBC, Castiglioni VBR, Arias CAA (2004) Mutation breeding in sunflower for resistance to alternaria leaf spot. Helia 27: 41-50.

Osorio J, Fernandez-Martinez J, Mancha M, Garces R (1995) Mutant sunflowers with high concentration of saturated fatty acids in the oil. Crop Sci 35: 739–742.

Parlevliet JE (1977) Evidence of differential interaction in the polygenic *Hordeum vulgare*, *Puccinia hordei* relationship during epidemic development. Phytopathology 67: 776-778.

Peluffo L, Lia V, Troglia C, Maringolo C, Norma P, Escande A, *et al*. (2010) Metabolic profiles of sunflower genotypes with contrasting response to *Sclerotinia sclerotiorum* infection. Phytochemistry 71: 70–80. doi: 10.1016/phytochem.2009.09.018

Pérez-Vich B, Akhtouch B, Knapp SJ, Leon AJ, Velasco L, Fernandez-Martinez JM, Berry ST (2004a) Quantitative trait loci for broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) resistance in sunflower. Theor Appl Genet 109: 92-102.

Pérez-Vich B, Aktouch B, Velasco L, Fernandez-Martinez J, Knapp SJ, Leon AJ, Berry ST (2004b) Mapping QTLs controlling sunflower resistance to broomrape (*Orobanchecumana*). Proc 16th Int Sunflower Conf, Fargo, ND, USA, vol 2, pp 651–656.

Pérez-Vich B, Fernández-Martinez JM, Grondona M, Knapp SJ, Berry ST (2002) Stearoyl-ACP and oleol-PC desaturase genes cosegregate with quantitative trait loci underlying stearic and high oleic acid mutant phenotypes in sunflower. Theor Appl Genet 104: 338–349.

Picheny V, Trépos R, Casadebaig P (2017) Optimization of black-box models with uncertain climatic inputs–Application to sunflower ideotype design. PLOS ONE 12: e0176815. doi: 10.1371/journal.pone.0176815

Poormohammad Kiani S, Maury P, Nouri L, Ykhlef N, Grieu P, Sarrafi A (2009) QTL analysis of yield-related traits in sunflower under different water treatments. Plant Breed 128: 363-373.

Poormohammad Kiani S, P. Maury, A. Sarrafi and P. Grieu, (2008a). QTL Analysis of Chlorophyll Fluorescence Parameters in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) under Well-Watered and Water-Stressed Conditions. Plant Science, 175(4), 565-573.

Poormohammad Kiani S, Nouri L, Maury P, Darvishzadeh R, Grieu P, Sarrafi A (2008b) Genetic variation and identification of molecular markers associated with osmotic adjustment-related traits in gamma irradiation-induced mutants of sunflower (*Helianthus annuus* L.). J Genet Breed 62: 67-74.

Poormohammad Kiani S, Grieu P, Maury P, Hewezi T, Gentzbittel L, Sarrafi A (2007a) Genetic variability for physiological traits under drought conditions and differential expression of water stress-associated genes in sunflower (*Helianthus annuus* L.) Theor Appl Genet 114:193-207.

Poormohammad Kiani S, Talia P, Maury P, Grieu P, Heinz R, Perrault A, Nishinakamasu V, Hopp E, Gentzbittel L, Paniego N, Sarrafi A (2007b) Genetic analysis of plant water status and osmotic adjustment in recombinant inbred lines of sunflower under two water treatments. Plant Sci 172: 773-787.

Price HJ, Hodnett G, Johnston JS (2000) Sunflower (*Helianthus annuus*) leaves contain compounds that reduce nuclear propidium iodide fluorescence. Ann Bot 86: 929–934.

Putt ED (1997) Early history of sunflower. p. 1–19. In A.A. Schneiter(ed.) Sunflower technology and production. CSSA, Madison, WI, USA.

Quillet MC, Vear F, Branlard G (1992) The use of isoenzyme polymorphism for identification of sunflower (*Helianthus annuus*) inbred lines. J Genet Breed 46: 295–304.

Rachid Al-Chaarani G, Gentzbittel G, Wedzony M, Sarrafi A (2005) Identification of QTLs for germination and seedling development in sunflower (*Helianthus annuus* L.) Plant Sci 169: 221-227.

Rachid Al-Charaani G, Roustaee A, Gentzbittel L, Mokrani L, Barrault G, Champ-Guillaume G, Sarrafi A (2002) A QTL analysis of sunflower partial resistance to downy mildew (*Plasmopara halstedii*) and black stem (*Phoma macdonaldii*) by the use of recombinant inbred lines (RILs). Theor Appl Genet 104:490-496.

Rachid. Al-Chaarani G, Gentzbittel L, Huang XQ, Sarrafi A (2004) Genotypic variation and identification of QTLs for agronomic traits, using AFLP and SSR markers in RILs of sunflower (*Helianthus annuus* L.) Theor Appl Genet 109:1353-1360.

Razi H, Assad MT (1999) Comparison of selection criteria in normal and limited irrigation in sunflower. Euphytica 105: 83-90.

Rieseberg LH, Raymond O, Rosenthal DM, Lai Z, Livingstone K, Nakazato T, Durphy JL, Schwarzbach AE, Donovan LA, Lexer C (2003) Major ecological transitions in annual sunflowers facilitated by hybridization. Science 301: 1211-1216.

Robelin M (1967) Action et arrière-action de la secheresse sur la production du tournesol. Ann Agron 18: 579–599.

Robles SR, Lopez SE (1977) Efecto de las irradiaciones gamma 60Co de 10 a 25 krads a la semilla de girasol (*Helianthus annuus* L.) variedad Tecmon-1. Monterrey, Invest. Inst. Technol. Estud. Super., Div. Cienc. Agropec. Maritimas. pp. 58-60. (Informe, 15).

Roche J, Bouniols A, Barranco T, Mouloungui Z (2004) Variation of fatty content in seeds under scarce water resources for oleic and standard sunflowers. *In*: Proceedings of the 16th international sunflower conference, Fargo, ND USA, pp. 783-789.

Sankaran S, Khot LR, Espinoza CZ, Jarolmasjed S, Sathuvalli VR, Vandemark GJ, *et al*. (2015) Low-altitude, high-resolution aerial imaging systems for row and field crop phenotyping: a review. Eur J Agron 70: 112–123. doi: 10.1016/j.eja.2015.07.004

Schouten HJ, Jacobsen E (2007) Are mutations in genetically modified plants dangerous? J Biomed Biotech doi:10.1155/2007/82612.

Schrammeijer B, Sijmons PC, van den Elzen JM, Hoekema A (1990) Meristem transformation of sunflower via Agrobacterium. Plant Cell Rep 9: 55–60.

Schuppert GF, Tang S, Slabaugh MB *et al*. (2006) The sunflower high-oleic mutant ol carries variable tandem repeats of fad2-1, a seed-specific oleoyl-phosphatidyl choline desaturase. Mol Breeding 17: 241–256. https://doi.org/10.1007/s11032-005-5680-y

Scott A (2001) Private seed company sunflower research. 13th Australian Sunflower Association Conference Proceedings.

Seiler GJ, Brothers ME (1999) Oil concentration and fatty acidcomposition of achenes of *Helianthus* species (Asteraceae) from Canada. Econ Bot 53: 273–280.

Seiler GJ (1997) Anatomy and morphology of sunflower. p. 67–111. In: AA Schneiter (ed.) Sunflower technology and production. CSSA, Madison, WI.

Serieys H (1991) Agrophysiological consequences of a divergent selection based on foliar dessication in sunflower. In: Physiology-breeding of winter cereals for stressed Mediterranean environments, Montpellier (France), July 3-6 1989, Institut National de la Recherche Agronomique, Paris (France). - Paris (France): INRA, 1991.- ISBN 2-7380-0306-0. p. 211-224.

Serieys H (1999) Progress report of the working group "Identification, Study and Utilisation in Breeding Programs of New CMS Sources (1996–1999)". IX FAOTechnical Consultation of the ECRN on Sunflower. Dobrich, Bulgaria, July 27–30,1999. Helia 22: 71–116.

Sizova LI (1976a) Effect of postirradiation storage of seeds on structural chromosome mutations in chlorophyll mutants of sunflower (*Helianthus annuus* L.). Genetika 12: 12- 17.

Sizova LI (1976b) Effect of seed aging on structural chromosome mutations induced by gamma-irradiation in chlorophyll mutants of sunflower. Genetika 12: 24-30.

Soldatov KI (1976) Chemical mutagenesis in sunflower breeding. In: Proceedings of the 7th International Sunflower Conference, Krasnodar, USSR 27 June–3 July 1976.

Soleimani Gezeljeh A, Darvishzadeh R, Ebrahimi A and Bihamta MR (2018) Identification of SSR and retrotransposon-based molecular markers linked to morphological characters in oily sunflower (*Helianthus annuus* L.) under natural and water-limited states. Journal of Genetics https://doi.org/10.1007/s12041-018-0901-4.

Stamatov D, Ivanov A (1976) Investigations of the changes of infrared and ultraviolet spectral characteristics and the formation of geometric and position isomers in sunflower oil, lard and butter under the influence of gamma rays. Seifen Ole Fette Wachse 102: 261-264.

Talukder ZI, Seiler GJ, Song Q, Ma G, Qi L (2016) SNP discovery and QTL mapping of *Sclerotinia* basal stalk rot resistance in sunflower using genotyping-by sequencing. Plant Genome 9: 1–16. doi: 10.3835/plantgenome2016.03.0035

Tan S, Evans RR, Dahmer ML, Singh BK, Shaner DL (2005) Imidazolinone-tolerant crops: history, current status and future Source. Pest Manag Sci 61: 246–257.

Tang S, Yu JK, Slabaugh MB, Shintani DK, Knapp SJ (2002) Simple sequence repeat map of the sunflower genome. Theor Appl Genet 105: 1124–1136.

Temme AA, Kerr KL, Masalia RR, Burke JM, Donovan LA (2020) Key traits and genes associate with salinity tolerance independent from vigor in cultivated sunflower. Plant Physiol 184(2): 865–880. https://doi.org/10.1104/pp.20.00873

Timme RE, Simpson BB, Linder CR (2007) High-resolution phylogeny for *Helianthus* (Asteraceae) using the 18S–26S ribosomal DNA external transcribed spacer. Am J Bot 94: 1837–1852.

Triboi AM, Messaoud J, Debaeke P, Lecoeur J, Vear F (2004) Heredity of sunflower leaf characters useable as yield predictors. Proc 16th Int Sunflower Conf, Fargo, ND, USA, vol 2, pp 517–524.

Valle EM, Gonzalez DH, Gago G, Chan RL (1997) Isolation and expression pattern of *hahr1*, a homeobox-containing cDNA from *Helianthus annuus*. Gene 196: 61–68.

Vear F (2004) Breeding for durable resistance to the main diseases of sunflower. Proc16th Int Sunflower Conf, Fargo, ND, USA, Aug 29 to

Sept 3, 2004, vol 1, pp 15–28.

Vear F (2010) Classic genetics and breeding. In: Hu J, Seiler G, Kole C (Eds) Genetics, Genomics and Breeding of Sunflower. Science Publishers 2010, Pages 51–77.

Vear F, Bony H, Joubert G, Tourvieille de Labrouhe D, Pauchet I, Pinochet X (2003) 30 years of sunflower breeding in France. Oléagineux, Corps Gras, Lipides 10: 66–73.

Vear F, Miller JM (1992) Sunflower. In: OECD (ed) Traditional Crop Breeding Practices: A Historical Review to Serve as a Baseline for Assessinbg the Role of Modern Biotechnology, pp 97–114.

Vear F, Serre F, Walser P, Bony H, Joubert G, Tourvieille de Labrouhe D (2000) Pedigree selection for sunflower capitulum resistance to *Sclerotinia sclerotiorum.* Proc 15th IntSunflower Conf, Jun 12–16, 2000, Toulouse, France, pp K42–K47.

Vick BA, Miller JF (1996) Utilization of mutagens for fatty acid alteration in sunflower. Pages 11-17 In: Proc. Sunflower Res. Workshop, 18th, National Sunflower Association, Bismarck, ND.

Vranceanu AV, Stoenescu FM (1982) Achievements and prospects of sunflower genetics, breeding and induced mutation utilization. In: IAEA. Improvement of oil seed and industrial crops by induced mutations. Vienna, International Atomic Energy Agency.

Whelan EDP (1979) Interspecific hybrids between *Helianthus petiolaris* Nutt. and *H. annuus* L.: effect of backcrossing on meiosis. Euphytica 28: 297–308.

Whelan EDP (1982) Trisomic progeny from interspecific hybrids between *Helianthus maximiliani* and *H. annuus*. Can J Genet Cytol 24: 375–384.

Yu B, Shang S (2017) Multi-year mapping of maize and sunflower in Hetao irrigation district of China with high spatial and temporal resolution vegetation index series. Remote Sens 9: 855. doi: 10.3390/rs9080855

Yu JK, Tang S, Slabaugh MB, Heesacker A, Cole G, Herring M, Soper J, Han F, Chu WC, Webb DM, Thompson L, Edwards KJ, Berry S, Leon AJ, Olungu C, Maes N, Knapp SJ (2003) Towards a saturated molecular genetic linkage map for cultivated sunflower. Crop Sci. 43: 367–387.