

رابطه ایزوتوپ‌های پایدار کربن با کارایی مصرف آب در چند رقند در شرایط تنش و بدون تنش خشکی

Relationship of carbon stable isotopes with water use efficiency in sugar beet under well-watered and drought conditions

ابذر رجبی^{۱*}، هوارد گریفیتس^۲ و اریک اوبر^۳

تاریخ دریافت: ۸۶/۴/۱۹؛ تاریخ پذیرش: ۸۶/۵/۳

۱. رجبی، ه. گریفیتس و ا. اوبر. ۱۳۸۶. رابطه ایزوتوپ‌های پایدار کربن با کارایی مصرف آب در چند رقند در شرایط تنش و بدون تنش خشکی.
چند رقند (۲۳): ۱-۱۲

چکیده

بهبود کارایی مصرف آب زمانی به یک هدف به نژادی تبدیل شد که معلوم گردید این صفت با نسبت ایزوتوپ‌های پایدار کربن رابطه دارد. در مطالعه حاضر که در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار در ایستگاه تحقیقات برومز بارن انگلستان در شرایط تنش (جلوگیری از دریافت آب باران با پوشاندن سطح منطقه آزمایش بوسیله تولندهای پلاستیکی بزرگ از دو ماه بعد از کاشت تا زمان برداشت) و بدون تنش خشکی (آب باران به اضافه آبیاری بارانی تکمیلی) بر روی شش رقم چند رقند در سال اول و ۱۴ رقم در سال دوم انجام شد، تنوع ژنتیکی در میزان مصرف آب، عملکرد، کارایی مصرف آب، تعییض ایزوتوپ‌های کربن (که اصطلاحاً Δ یا دلتا نامیده می‌شود) و صفات مرتبط با آن مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که ارقام از نظر کارایی مصرف آب و حساسیت به تنش آبی در سطح احتمال پنج درصد با یکدیگر تفاوت معنی‌دار دارند اما این تنوع رابطه‌ای با اندازه‌گیری‌های انجام شده بر روی تبادلات گازی نداشت. تغییرات قابل ملاحظه‌ای که در دلتا بهویژه در بافت برگ مشاهده شد با کارایی مصرف آب رابطه معکوس داشت و این موضوع نشان می‌دهد که تنوع ژنتیکی موجود برای کارایی مصرف آب را می‌توان به طور غیرمستقیم با اندازه‌گیری ترکیب ایزوتوپی بافت‌های گیاهی بهویژه برگ تعیین کرد. از آنجایی که تغییرات دلتا و بنابراین کارایی مصرف آب ممکن است ناشی از هدایت روزنها، توان فتوستزی گیاه یا هر دو باشد لذا صفات مربوط به هدایت روزنها (میزان خاکستر برگ و دمای کانوپی) و ظرفیت فتوستزی (میزان کلروفیل و وزن ویژه برگ) نیز اندازه‌گیری شد. در این میان، فقط وزن ویژه برگ همبستگی بالایی با دلتا داشت ($r=0.77$, $P<0.01$). این امر نشان می‌دهد که در مراحل اولیه برنامه‌های به نژادی می‌توان از وزن ویژه برگ به عنوان یک جایگزین مناسب دلتا برای غربال اولیه ژنتیک‌ها از نظر کارایی مصرف آب استفاده کرد.

واژه‌های کلیدی: ایزوتوپ کربن C^{13} ، تنش خشکی، چند رقند، کارایی مصرف آب، Δ ، وزن ویژه برگ، هدایت روزنها

* - نویسنده مسئول

rajabi@sbsi.ir E-mail:

۱- استادیار پژوهش مؤسسه تحقیقات چند رقند

۲- استاد دپارتمان علوم گیاهی، دانشگاه کمبریج، انگلستان

۳- دانشیار ایستگاه تحقیقات چند رقند برومز بارن، انگلستان

مقدمة

خشکی عمدترين عامل محدودکننده تولید محصولات زراعي در دنياست (Boyer 1982). يكى از راه حل های مناسب در مناطق خشک تهيه ارقام متتحمل به خشکى مى باشد اما در اين مناطق، به نژادگران نياز به درک عميق فرائيندهای تعين کننده عملکرد محصول دارند. بنابراین، شناسايي عوامل و صفات مؤثر در عملکرد محصول در اين محيطها مى تواند در برنامه های به نژادی ارزشمند باشد. تحقیقات نشان داه است که تنوع ژنتيکي برای تحمل به خشکي در مواد به نژادی چند رقند وجود (Sadeghian et al. 2000; Ober et al. 2005) برای افزایش تحمل به خشکي معمولاً از گزينش براساس خود عملکرد يا پايداري زراعي استفاده شده است اما از آن جايي که وجود اثرات متقابل ژنوتيپ و محيط، پيشرفت ژنتيکي حاصل از گزينش برای افزایش عملکرد محصولات زراعي در محيطهای کم آب را كند نموده است (Ludlow and Muchow 1990) براي اجزاي عملکرد و صفات ثانويه مورد تأكيد قرار گرفته است (Monti et al. 2006). كاريابي مصرف آب (WUE)، مقدار ماده خشک توليد شده به ازاء يك واحد آب مصرف شده) يكى از صفات وابسته به عملکرد است که بهبود آن به ويزه در محيطهای کم آب، بدعنوان يك صفت مطلوب محسوب مى شود. وقتی منابع آب محدود است بهبود WUE مى تواند به حفظ يا حتی افزایش عملکرد کمک نماید. تنوع ژنتيکي در WUE در گياهان

(Wright et al. 1986) و لویا چشم بلبلی (Ismail and Hall 1993) و لویا، برنج (Dingkuhn et al. 1991) بادامزمینی همچون زراعی مختلف (Shade et al. 1988) شده است. با این وجود، به علت مشکل بودن اندازه‌گیری مستقیم WUE در مزرعه، تنوع ژنتیکی موجود در این صفت تا مدت‌ها مورد بهره‌برداری قرار نگرفت تا این که فارکوهر و ریچاردز (Farquhar and Richards 1984) دریافتند که WUE با تبعیض ایزوتوپ‌های کربن در گیاهان سه کربنه (C_3) رابطه منفی دارد. اساس این تبعیض را نسبت ایزوتوپ‌های پایدار کربن (C^{12} و C^{13}) در مواد گیاهی در مقایسه با همان نسبت در هوا تشکیل می‌دهد. در گونه‌های C_3 ، C^{13} آهسته‌تر از C^{12} از خلال روزنده‌ها انتشار می‌باید و در طی فتوسنتز نیز مورد تبعیض آنژیم اصلی فتوسنتزکننده (رایسکو) قرار می‌گیرد (Farquhar et al. 1989) و بنابراین، بافت‌های گیاهی از نظر C^{13} تخلیه می‌شوند.

چون WUE و دلتا هر دو با نسبت غلظت دی اکسید کربن موجود در داخل برگ (C_i) به غلظت دی اکسید کربن موجود در هوا (C_a) رابطه دارند پیش‌بینی شد که رابطه بین WUE و دلتا نیز باید منفی باشد (Farquhar and Richards 1984; Griffiths 1996). این رابطه در چندین گیاه زراعی سه کربنه از جمله گندم (Farquhar and Richards 1984)، جو (Hubick et al. 1989) و بادامزمینی (Hubick et al. 1989) (Ismail and Hall 1993) و لویا چشم بلبلی (Ismail and Hall 1993)

Luterbacher 2002) در دو شرایط تنش و بدون تنش خشکی در مزرعه ایستگاه تحقیقات چندرقند برومز بارن انگلستان مورد ارزیابی قرار گرفتند. آزمایش در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی با چهار تکرار اجرا شد. عملیات کاشت در ۲۳ اردیبهشت ۱۳۸۳ انجام و تنش خشکی از تاریخ ۲۸ تیر با پوشاندن کرتها به وسیله تونل‌های پلاستیکی نیمه دائمی براساس روش اوبر و همکاران (Ober et al. 2005) شروع شد. گیاهان زیر تونل برای تأمین آب موردنیاز خود کاملاً وابسته به رطوبت ذخیره شده در خاک بودند و در تاریخ ۱۷ مرداد شروع به پژمردگی نمودند. آزمایش بدون تنش که با آب باران و آبیاری تكمیلی آبیاری می‌شد در یک مزرعه در مجاورت تونل‌های پلاستیکی قرار داشت. در این تیمار، کرتها آبیاری می‌شدند تا کمبود رطوبت خاک از ۲۵ میلی‌متر فراتر نرود.

در طی دوره تنش که ۵۵ روز طول کشید متغیرهای مصرف آب فصلی، دمای کانوپی، میزان خاکستر برگ، وزن ویژه برگ و دلتا اندازه‌گیری شد. مقدار آب مصرفی فصلی گیاه با اندازه‌گیری تعییرات میزان رطوبت خاک به وسیله یک رطوبت سنج انعکاسی Sentek Pty Ltd., (Diviner 2000 model, Australia) براساس روش پالتینینو و استار (Paltineanu and Starr 1997) برآورد گردید. برای اندازه‌گیری میزان خاکستر برگ، وزن ویژه برگ و دلتا از یک برگ کاملاً توسعه یافته (برگ دوازدهم از

در آزمایش‌های گلخانه‌ای و مزرعه‌ای مشاهده شده است. بالا بودن وراثت‌پذیری و پایین بودن اثر مقابل ژنتیک و (Wright 1996; Ismail and Hall 1993) نشان می‌دهد که می‌توان از این صفت به عنوان یک معیار گرینش برای افزایش WUE در گونه‌های C_3 استفاده کرد اما تنوع ژنتیکی دلتا و رابطه آن با در چندرقند چندان مورد بررسی قرار نگرفته است. با توجه به هزینه نسبتاً بالای تجزیه ایزوتوپ‌ها تعدادی صفت به عنوان جایگزین دلتا پیشنهاد شده‌اند که از جمله آن‌ها می‌توان به میزان خاکستر برگ (Merah et al. 1998; Araus et al. 2001) هدایت روزنگاری (White 1993)، وزن ویژه برگ (Wright et al. 1988) اشاره کرد. این مطالعه اهداف زیر را پیگیری می‌نماید: ۱) تعیین تنوع ژنتیکی برای عملکرد، مصرف آب، WUE و دلتا در ارقام چندرقند تحت شرایط تنش و بدون تنش خشکی، ۲) تعیین رابطه دلتا با WUE، عملکرد و صفات وابسته، و ۳) شناسایی شاخص‌های جایگزین کم هزینه برای دلتا.

مواد و روش‌ها

این تحقیق در سال‌های ۱۳۸۴ و ۱۳۸۳ انجام گرفت که در سال اول شش رقم و در سال دوم همان شش رقم به علاوه هشت رقم جدید چندرقند (جدول ۱) که در طی آزمایشات قبلی واکنش‌های متفاوتی از نظر تحمل به خشکی نشان داده بودند (Ober and

Europa Scientific, Crewe, UK) و براساس

فرمول ۲ اندازه‌گیری شد:

$$\delta^{13}\text{C} = [(\text{R}_{\text{کارب}}/\text{R}_{\text{استاندارد}}) - 1] \times 1000 \quad (2)$$

در این فرمول، R که مخفف Ratio یا نسبت

می‌باشد عبارت از نسبت $\text{C}^{13}/\text{C}^{12}$ بوده و بر حسب قسمت

در هزار (%) بیان می‌شود. ترکیب ایزوتوبی مواد گیاهی

با توجه به استاندارد بین‌المللی به نام Vienna Pee Dee

(که یک سنگ‌آهک فسیلی در

کارولینای جنوبی می‌باشد) و با دقت یک دهم در هزار

تعیین گردید. ترکیب ایزوتوبی این استاندارد را براساس

قرارداد، صفر در نظر گرفته و ترکیب ایزوتوبی هوا یا مواد

گیاهی را براساس آن می‌سنجدند. از آن جایی که مقدار R

برای هوا و بافت‌های گیاهی پایین‌تر از PDB می‌باشد

بنابراین، ترکیب ایزوتوبی هوا ($\delta^{13}\text{C}_a$) و مواد گیاهی

همواره دارای مقادیر منفی می‌باشند

(Farquhar et al. 1989).

تفاوت‌های ایزوتوبی بین CO_2 موجود در هوا و

CO_2 تشییت شده در مواد گیاهی دارای مقدار مثبتی است

بنام Δ که بصورت زیر محاسبه می‌شود:

$$\Delta = (\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_p) / (1 + \delta^{13}\text{C}_p) \quad (3)$$

مقدار $\delta^{13}\text{C}_a$ را در آزمایشات معمولاً منفی هشت

در هزار در نظر می‌گیرند. در این تحقیق، مبنای مقایسه

زنوتیپ‌ها از نظر ایزوتوب‌های کربن، مقادیر محاسبه شده

دلتا بود.

داخل به خارج بوته) استفاده شد. برای اندازه‌گیری میزان

خاکستر برگ، ۲۰۰ میلی‌گرم از بافت خشک شده برگ در

داخل بوته چینی قرار داده شد و به مدت هشت ساعت در

یک کوره در دمای ۴۸۰ درجه سانتی‌گراد سوزانده شد و

خاکستر باقیمانده توزین گردید (Kirkby and Mengel).

(1967 سپس، میزان خاکستر برگ با استفاده از فرمول

زیر محاسبه شد:

$$\text{میزان خاکستر برگ} = (M_3 - M_1 / M_2 - M_1) \times 100 \quad (1)$$

که در این فرمول، M_1 ، M_2 و M_3 به ترتیب وزن

بوته خالی، وزن بوته با بافت خشک برگ و وزن بوته با

خاکستر می‌باشند. وزن ویژه برگ با اندازه‌گیری مساحت،

وزن تر و وزن خشک برگ اندازه‌گیری شد. دمای کانوپی

(Pyropen D به وسیله یک دماسنجه مادون قرمز CALEX, LTD)

در یک روز آفتابی (۶ شهریور) و بین ساعت ۱۱/۳۰ تا ۱۳ با زاویه ۳۰ درجه نسبت به کانوپی و

از فاصله ۵۰ سانتی‌متری در چهار تکرار اندازه‌گیری شد.

برای اندازه‌گیری دلتا از یک برگ کاملاً توسعه

یافته در هر کرت که در انتهای دوره تنفس نمونه‌برداری

شده بود (۲۴ شهریور) استفاده شد. نمونه‌های برگ و

ریشه تا رسیدن به وزن ثابت در آون خشک شدند

(دمای ۸۰ درجه سانتی‌گراد به مدت حدود ۴۸ ساعت).

سپس این نمونه‌ها با یک آسیاب ساچمه‌ای رومیزی

(Retsch Mixer Mill, MM 200, UK) پودر شدند

و از هر نمونه مقدار یک میلی‌گرم توزین و ترکیب

ایزوتوبی آن ($\delta^{13}\text{C}$) به وسیله یک دستگاه اسپکترومتر

نتایج و بحث

گردید و از نظر این صفت تفاوت معنی‌داری میان ژنوتیپ‌ها در هر دو تیمار آبیاری مشاهده شد (جدول ۲) اما این تفاوت‌ها با تغییرات دلتا رابطه‌ای نداشت. این امر نشان می‌دهد که تبادلات گازی نمی‌تواند تعیین‌کننده اصلی تغییرات عملکرد باشد بلکه عملکرد ممکن است تحت تاثیر دوام سایه‌انداز (کانوبی) و جذب نور نیز باشد (White 1993). هم چنین عدم وجود رابطه معنی‌دار بین دلتا و عملکرد ماده خشک نشان می‌دهد که همه تغییرات دلتا را نمی‌توان به هدایت روزنها برگ‌ها نسبت داد بلکه بخشی از این تغییرات به توان فتوستتری خود گیاه یا طرفیت سلول‌های مزوپیل برای دریافت و تثبیت CO_2 بستگی دارد (Hubick et al. 1986). این مسئله با اندازه‌گیری ایزوتوب‌های پایدار اکسیژن در ماده آلی برگ مورد تأیید قرار گرفت (داده‌ها نشان داده نشده). عدم وجود تفاوت معنی‌دار میان ژنوتیپ‌ها از نظر میزان مصرف آب از یک طرف و وجود تفاوت معنی‌دار از نظر WUE از طرف دیگر (جدول ۲) نشان می‌دهد که تغییرات عملکرد بیشتر ناشی از تغییرات WUE می‌باشد تا تغییرات میزان مصرف آب. در سایر گونه‌های زراعی، گزارش‌های ضد و نقیضی درباره رابطه بین WUE و عملکرد وجود دارد. در مطالعه حاضر، رابطه عملکرد ماده خشک و عملکرد قند با WUE در شرایط تنفس خشکی مثبت بود (شکل ۲) که با نتایج سایر محققین مطابقت دارد (Martin et al. 1999; Sadeghian and Taleghani 2000).

در هر دو تیمار آبیاری، تفاوت‌های ژنوتیپی معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد در دلتای برگ و ریشه وجود داشت (جدول ۲). این تفاوت‌ها ممکن است از تفاوت در میزان تخلیه رطوبت خاک، تفاوت در کنترل روزنها و وضعیت آب برگ و یا ترکیبی از هر دو باشد (Jefferies and Mackerron 1997) آبیاری، مقادیر دلتا در نمونه‌های ریشه همواره کوچکتر از نمونه‌های برگ بود (جدول ۲) اما همبستگی بالایی بین مقادیر دلتا در دو بافت گیاهی وجود داشت (شکل ۱). تخلیه ایزوتوبی بیشتر (دلتا پایین‌تر) در بافت ریشه ممکن است ناشی از تفاوت در ترکیب شیمیایی و زمان بندی رشد این بافت نسبت به بافت برگ باشد (Monti et al. 2006) به عنوان مثال، در تحقیقی بر روی گندم مقدار دلتا در دانه کمتر از برگ بود اما مقادیر دلتا در این دو اندام گیاهی همبستگی بالایی با یکدیگر داشتند (Farquhar and Richards 1984) اگرچه بافت ریشه از نوسانات ایزوتوبی کمتر یا پایدارتری نسبت به برگ برخوردار است (Monti et al. 2006) اما دامنه تنوع ژنتیکی آن محدودتر و فرایند اندازه‌گیری ترکیب ایزوتوبی آن طولانی‌تر از بافت برگ است. بنابراین، به نظر می‌رسد که تنوع ژنتیکی موجود در دلتا و بنابراین WUE را بهتر است با اندازه‌گیری ترکیب ایزوتوبی بافت برگ مورد ارزیابی قرار داد. تنفس خشکی باعث کاهش تولید ماده خشک

این رابطه منفی از آنجا ناشی می‌شود که برگ‌های ضخیم‌تر دارای تعداد بیشتری سلول مزووفیلی در واحد سطح برگ هستند (Hubick et al. 1986) و این باعث افزایش توان فتوستتری گیاه و بنابراین بالا رفتن میزان ایزوتوب سنگین‌تر کربن (^{13}C) می‌گردد. با توجه به سهولت اندازه‌گیری SLW می‌توان از آن به عنوان یک جایگزین کم هزینه دلتا، به ویژه در مراحل اولیه برنامه‌های بهنژادی برای ارزیابی ژنتیک‌های چندرقد استندر ازنظر WUE استفاده کرد. برای این منظور می‌توان ژنتیک‌های دارای برگ‌های نازک‌تر را که پایینی دارند با اندازه گیری SLW شناسایی و حذف نمود و ژنتیک‌های باقی‌مانده را با اندازه گیری دلتا به طور دقیق‌تر از نظر WUE مورد مقایسه قرار داد.

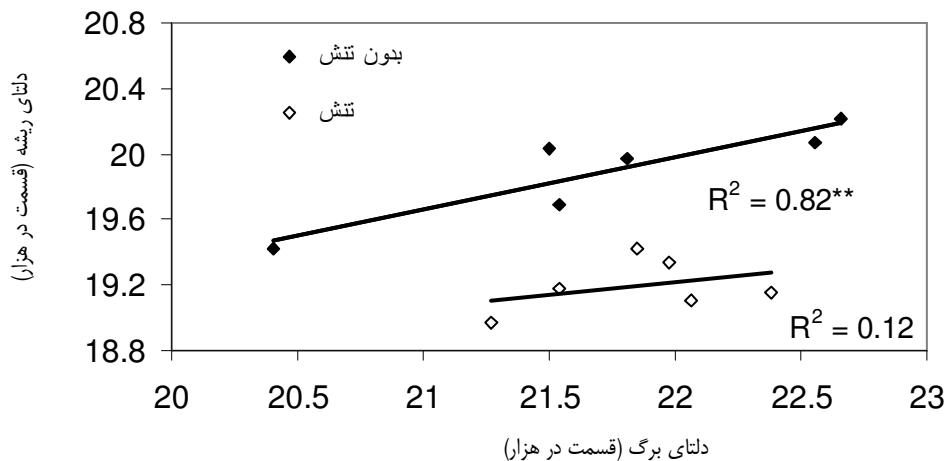
سپاسگزاری

این طرح با حمایت مالی وزارت جهاد کشاورزی و شرکت KWS آلمان اجرا شده است که بدین وسیله سپاسگزاری می‌شود.

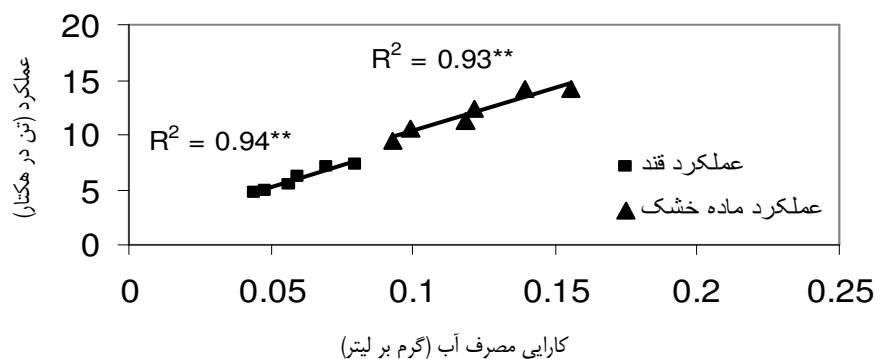
WUE بالا و عملکرد خصوصیات غیر قابل جمع نیستند و در شرایط تنفس آبی WUE بالا می‌تواند به حفظ و یا حتی افزایش عملکرد کمک نماید.

در شش ژنتیک مورد بررسی، رابطه منفی مورد انتظار، اگرچه غیرمعنی دار، بین دلتا و WUE مشاهده شد. در آزمایش سال دوم که در همان شرایط و با استفاده از رقم چندرقد (شامل شش رقم سال اول به اضافه هشت رقم جدید) (به جدول ۱ مراجعه کنید) صورت گرفت رابطه مذکور معنی دار به دست آمد (شکل ۳). این رابطه همچنین در آزمایش گلخانه‌ای دیگری که با استفاده از ۲۵ لاین اینبرد چندرقد انجام شد مورد تأیید قرار گرفت (Rajabi et al. 2008) ($r=0.64$, $P<0.01$). این رابطه به علاوه پایداری دلتا در محیط‌های مختلف (جدول ۳) که از بالا بودن سهم عوامل ژنتیکی در کنترل آن ناشی می‌شود نشان می‌دهد که می‌توان از دلتا به عنوان یک شاخص گزینش برای افزایش WUE در چندرقد استفاده کرد.

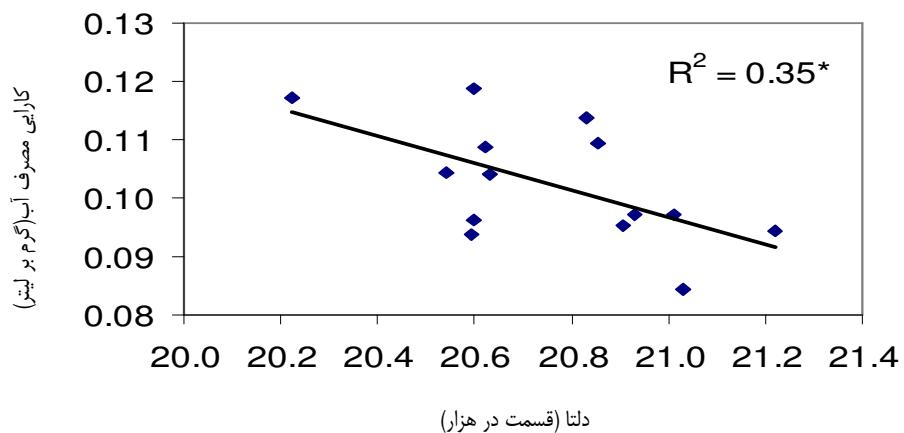
در این مطالعه همچنین مشخص شد که وزن ویژه برگ (SLW، وزن خشک واحد سطح برگ) دارای



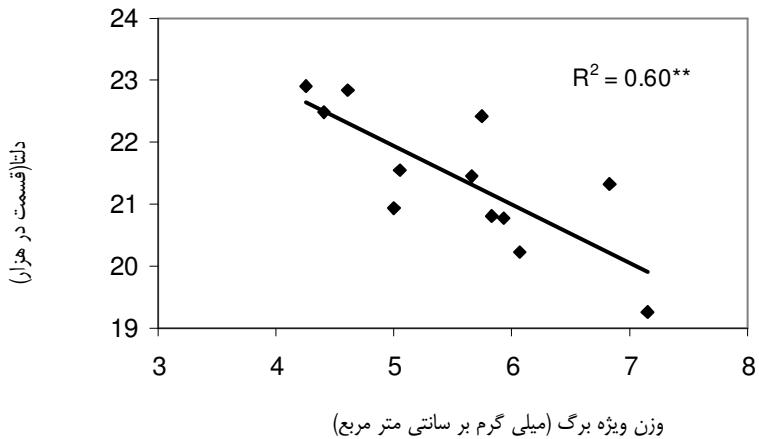
شکل ۱ رابطه بین تبعیض ایزوتوب‌های کربن(دلتا) در برگ و ریشه شش ژنوتیپ چگندرقند در شرایط تنش و بدون تنش



شکل ۲ رابطه بین عملکرد و کارایی مصرف آب در شش ژنوتیپ چگندرقند در شرایط تنش خشکی



شکل ۳ رابطه بین بعض ایزوتوب‌های کربن (دلتا) و کارایی مصرف آب در ۱۴ ژنوتیپ چگندرقند در شرایط تنش خشکی



شکل ۴ رابطه بین وزن ویژه برگ و تبعیض ایزوتوب های کربن (دلتا) در ژنتیپ های چغندرقند در شرایط خشکی

جدول ۱ مشخصات ارقام مورد استفاده در این تحقیق

سال ارزیابی	منشاء	پلوئیدی	ژرمیته	رقم
۱۳۸۴ و ۱۳۸۳	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	CINDERELLA
۱۳۸۴ و ۱۳۸۳	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	KWS04-03
۱۳۸۴ و ۱۳۸۳	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	KWS11-02
۱۳۸۴ و ۱۳۸۳	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	KWS1-99
۱۳۸۴ و ۱۳۸۳	سوئد	دیپلولوئید	منوژرم	NV12
۱۳۸۴ و ۱۳۸۳	سوئد	دیپلولوئید	منوژرم	NV8
۱۳۸۴	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	3GR1003
۱۳۸۴	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	3GR1185
۱۳۸۴	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	3GR1269
۱۳۸۴	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	3GR1750
۱۳۸۴	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	3GR1810
۱۳۸۴	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	3GR1856
۱۳۸۴	آلمان	دیپلولوئید	منوژرم	3NB0136

١٣٨٤	المان	دیپلومید	منورزم	3NB0417
١٣٨٤	المان	دیپلومید	منورزم	3GR1003

جدول ۲ مقایسه میانگین صفات در شش هیبرید ارزیابی شده در شرایط تنفس و بدون تنفس خشکی

ردیف	دلتای برگ (قسمت در هزار)	دلتای ریشه (قسمت در هزار)	عملکرد ماده خشک (تن در هکتار)	مقدار مصرف آب (میلی متر)	کارایی مصرف آب (گرم بر لیتر)
تیمار بدون تنفس					
۰/۱۳۲	۲۲/۶۵	۲۰/۲۲	۱۷/۹۳۰	۱۳۵/۶۴	۰/۱۳۲
۰/۱۲۱	۲۱/۵۴	۱۹/۶۹	۱۹/۰۴۲	۱۵۷/۳۱	۰/۱۲۱
۰/۱۱۲	۲۲/۵۵	۲۰/۰۶	۱۶/۱۲۷	۱۴۴/۴۰	۰/۱۱۲
۰/۱۰۸	۲۰/۴۰	۱۹/۴۲	۱۵/۱۵۵	۱۴۰/۱۰	۰/۱۰۸
۰/۱۳۵	۲۱/۸۱	۱۹/۹۶	۱۸/۶۵۵	۱۳۷/۲۶	۰/۱۳۵
۰/۰۹۹	۲۱/۴۹	۲۰/۰۲	۱۴/۸۲۲	۱۵۱/۲۳	۰/۰۹۹
۰/۰۳۲	۱/۰۶	۰/۱۶۷	۲/۳۷	۲۰/۷۷	۰/۰۳۲
تیمار تنفس					
۰/۰۹۵	۲۱/۹۷	۱۹/۳۳	۱۲/۳۵۷	۱۳۰/۰۲	۰/۰۹۵
۰/۱۳۰	۲۱/۵۳	۱۹/۱۷	۱۴/۱۱۲	۱۰۸/۴۶	۰/۱۳۰
۰/۰۹۲	۲۲/۰۶	۱۹/۱۰	۹/۴۹۵	۱۰۲/۲۶	۰/۰۹۲
۰/۱۱۸	۲۱/۲۶	۱۸/۹۷	۱۱/۲۷۲	۹۵/۱۵۲	۰/۱۱۸
۰/۱۵۵	۲۱/۸۵	۱۹/۴۲	۱۴/۱۶۷	۹۱/۷۲	۰/۱۵۵
۰/۱۰۰	۲۲/۳۸	۱۹/۱۵	۱۰/۵۶۲	۱۰۶/۱۹	۰/۱۰۰
۰/۰۳۸	۰/۹۲۸	۰/۲۸۰	۱/۸۲	۲۴/۸۸	۰/۰۳۸
LSD (%)					

جدول ۳ تجزیه واریانس مرکب صفات برای شش رقم چوندرقند در دو تیمار آبیاری در طی دو سال (آزمون F براساس امید ریاضی میانگین مربعات و با در نظر گرفتن سال به عنوان فاکتور تصادفی و بقیه عوامل به عنوان فاکتور ثابت انجام شده است)

منابع تغییرات	درجه آزادی	عملکرد ماده خشک (تن در هکتار)	تبیین ایزوتوبهای کربن در برگ	تبیین ایزوتوبهای کربن در ریشه	میانگین مربعات	
					وزن ویژه برگ	کربن در ریشه
سال	۱	۲۵۶/۹۸***	۰/۰۳ ns	۳/۲۷*	۰/۰۷۷ ns	۰/۰۷۷ ns
آبیاری	۱	۷۰۶/۹۹***	۱۵/۵۹ ns	۱۷/۹۱***	۰/۰۴۱ ns	۰/۰۴۱ ns
آبیاری × سال	۱	۵/۲۳ ns	۱۹/۷۹***	۱۷/۹۱***	۰/۰۹۶***	۰/۰۹۶***
بلوک داخل سال و آبیاری (خطای ۱)	۱۲	۷/۳۴	۰/۰۵۶	۰/۰۶۱	۰/۰۶۳	۰/۰۶۳
زنوتیپ	۵	۴۷/۰۲***	۱/۸۴ ns	۰/۰۵۳***	۰/۰۷۷ ns	۰/۰۷۷ ns
آبیاری × زنوتیپ	۵	۹/۹۱ ns	۰/۰۴۳ ns	۰/۰۷۵ ns	۰/۰۳۲ ns	۰/۰۳۲ ns
سال × زنوتیپ	۵	۲/۷۳ ns	۰/۰۸۱ *	۰/۰۱۸ ns	۰/۰۳۶ ns	۰/۰۳۶ ns
سال × آبیاری × زنوتیپ	۵	۴/۱۰ *	۰/۰۴۸ ns	۰/۰۶۴ *	۰/۰۲۴ *	۰/۰۲۴ *
باقیمانده (خطای ۲)	۶۰	۱/۵۶	۰/۰۲۹	۰/۰۲۶	۰/۰۲۴	۰/۰۲۴
ضریب تغییرات (%) CV (%)		۷/۷۶	۲/۵۰	۰/۸۳	۰/۸۵	۹/۸۵

علائم ns، *، ** و *** به ترتیب نشان دهنده عدم معنی دار بودن و معنی دار بودن در سطح احتمال ۵٪ و ۱٪ درصد می باشند.

منابع مورد استفاده:**References:**

- Araus JL, Amaro T, Casadesus J, Asbati A, Nachit MM (1998) Relationship between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durum wheat, Aust. J. Plant Physiol. (25): 835-842.
- Boyer JS (1982) Plant productivity and environment. Sci. (218): 443-448.
- Dingkuhn M, Farquhar GD, De Datta SK, O'Toole JC (1991) Discrimination of ^{13}C among upland rices having different water use efficiencies, Aust. J. Agric. Res. (42): 1123–1131.
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis, Annual. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol, (40): 503-537.
- Farquhar GD, Richards RA (1984) Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes, Aust. J. Plant Physiol. (11): 539–552.
- Griffiths H (1996) Evaluation and integration of environmental stress using stable isotopes. In: Baker NR (ed.): Photosynthesis and the environment. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. pp 451- 468.
- Hubick KT, Farquhar GD (1989) Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in barley cultivars, Plant, Cell and Env. (12): 795-804.
- Hubick KT, Farquhar GD, Shorter R (1986) Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis hypogaea*) germplasm, Aust. J. Plant Physiol. (13): 803-816.
- Ismail AM, Hall AE (1993) Inheritance of carbon isotope discrimination and water use efficiency in cowpea, Crop Sci. (33): 498–503.
- Jefferies RA, Mackerron DKL (1997) Carbon isotope discrimination in irrigated and droughted potato (*Solanum tuberosum L.*), Plant, Cell and Env. (20): 124-130.
- Kirkby EA, Mengel K)1967(Ionic balance in different tissues of the tomato plant in relation to nitrate, urea, or ammonium nutrition. Plant Physiol. (42): 6-14.

- Ludlow MM, Muchow RC (1990) A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments, *Advan. Agron.* (4): 107-151.
- Martin B, Tauer CG, Lin RK (1999) Carbon isotope discrimination as a tool to improve water use efficiency in tomato, *Crop Sci.* (39): 1775-1783.
- Merah O, Deleens E, Souyris I, Monneveux P (2001) Ash content might predict carbon isotope discrimination and grain yield in durum wheat, *New Phytol.* (149): 275-282.
- Monti A, Amaducci MT, Pritoni G, Venturi G (2006) Variation in carbon isotope discrimination during growth and at different organs in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *Field Crops Res.* (98): 157-163.
- Ober ES, Luterbacher MC (2002) Genotypic variation for drought tolerance in *Beta vulgaris*. *Ann. Bot.* (89): 917-924.
- Ober ES, Bloa ML, Clark CJA, Royal A, Jaggard KW, Pidgeon JD (2005) Evaluation of physiological traits as indirect selection criteria for drought tolerance in sugar beet, *Field Crops Res.* (91): 231-249.
- O'Leary MH (1981) Carbon isotope fractionation in plants, *Phytochem.* (20): 553-567.
- Paltineanu IC, Starr JL (1997) Real-time soil water dynamics using multisensor capacitance probes: laboratory calibration, *Soil. Sci. Soc. America J.* (61): 1576-1585.
- Rajabi A., Griffiths H, Ober ES, Kromdijk W, Pidgeon JD (2008) Genetic characteristics of water-use related traits in sugar beet. *Euphytica.*(160): 175-187.
- Rytter RM (2005) Water use efficiency, carbon isotope discrimination and biomass production of two sugar beet varieties under well-watered and dry conditions. *J. Agron. Crop Sci.* (191): 426-438.
- Sadeghian SY, Fazli H, Mohammadian R, Taleghani DF, Mesbah M (2000) Genetic variation for drought stress in sugar beet, *J. Sugar Beet Res.* (37): 54-77.
- Sadeghian SY, Taleghani DF (2000) The relation between sugar beet traits and water use efficiency

in water stressed genotypes. Proceedings of the 3rd International Crop Science Congress, 17-22 August 2000, Hamburg, Germany.

White JW (1993) Implications of carbon isotope discrimination studies for breeding common bean under water deficits. In: Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD (eds.): Stable isotopes and plant carbon-water relations. Academic Press, San Diego, pp. 387-398.

Wright GC (1996) Selection for water use efficiency in grain legume species, Proceedings of the 8th Australian Agronomy Conference, Owoomba, Australia.

Wright GC, Hubick KT, Farquhar GD (1988) Discrimination in carbon isotopes of leaves correlates with water use efficiency of field-grown peanut cultivars, Aust. J. Plant Physiol. (15): 815-825.