

تعیین اثر تنش خشکی بر مقادیر آستانه‌های دمایی بحرانی جوانه‌زنی بذر کلزای خودرو (*Brassica napus* L.) با استفاده از مدل هیدروترمال تایم

الهام الهی فرد^{۱*}، ابوالفضل درخشان^۲

۱. گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان، باوی، ایران
۲. دانش‌آموخته مقطع دکتری گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان، باوی، ایران

مشخصات مقاله	چکیده
واژه‌های کلیدی:	دما و پتانسیل آب دو نیروی محرکه اصلی تنظیم خواب و جوانه‌زنی بذر هستند. مدل‌های هیدروترمال تایم به منظور کمی‌سازی پاسخ جوانه‌زنی به این دو عامل توسعه یافته‌اند. در بیشتر این مدل‌ها تنوع زمان جوانه‌زنی در میان بذرهای با در نظر گرفتن یک توزیع نرمال برای مقادیر پتانسیل آب پایه $\Psi_{b(g)}$ و وقوع بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی با فرض افزایش خطی $\Psi_{b(g)}$ در دماهای بیشتر از حد بهینه توصیف شده است. در این مطالعه، از یک مدل هیدروترمال تایم جدید بر پایه توزیع گامبل برای توصیف تغییرات $\Psi_{b(g)}$ با دما و نیز مدل‌سازی اثر تنش خشکی بر تغییرات دماهای بهینه $T_o(g)$ و بهینه $T_m(g)$ برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی (g) کلزای خودرو استفاده شد. مقادیر $\Psi_{b(g)}$ با دما در گستره بین دمای پایه T_b تا $T_m(g)$ به صورت خطی افزایش یافت، اما ثابت هیدروترمال θ_{HT} روندی کاهشی داشت. این پاسخ باعث شد تا شکل منحنی سرعت جوانه‌زنی $GR(g)$ در مقابل دما به صورت منحنی شود. هر دو آستانه بحرانی $T_o(g)$ و $T_m(g)$ متناسب با افزایش شدت تنش خشکی کاهش یافتند. مدل ضرایب θ_{HT} (ثابت هیدروترمال تایم)، T_b ، $\Psi_{base(50)}$ (میانگین پتانسیل آب پایه در $T=T_b$)، K_T (شیب تغییر $\Psi_{b(g)}$ با دما) را به ترتیب ۳۰۵/۵۰، مگاپاسکال درجه سانتی‌گراد ساعت، ۶/۱۷ درجه سانتی‌گراد، -۱/۳۷۵ مگاپاسکال و ۰/۰۴۴ مگاپاسکال بر درجه سانتی‌گراد برآورد کرد. مدل توسعه داده شده در اینجا نه تنها برآزش‌های خوبی به داده‌های جوانه‌زنی کلزای خودرو داشت، بلکه بینش مفیدی در مورد راهبردهای انطباقی این گونه برای بهینه‌سازی زمان جوانه‌زنی خود در محیط‌های مختلف دمایی و رطوبتی فراهم آورد.
تاریخ دریافت:	۱۳۹۹/۰۹/۲۹
تاریخ پذیرش:	۱۳۹۹/۱۱/۲۱
تاریخ انتشار:	پائیز ۱۴۰۱
	۷۰۷-۶۹۵ (۳): ۱۵

مقدمه

در گیاهان، زمان جوانه‌زنی یکی از وقایع مهم در تعیین مناسب بودن محیط در آینده برای رشد و بقای گیاهچه است. جوانه‌زنی بذر تا حد زیادی توسط دو عامل دما (T) و مقدار یا پتانسیل آب بستر بذر (Ψ) تنظیم می‌شود (Bewley et al., 2013). از این رو، مدل‌های هیدروترمال تایم به طور گسترده‌ای برای توصیف الگوهای جوانه‌زنی بذر در پاسخ به این دو عامل زیست‌محیطی استفاده شده است. بر مبنای مدل هیدروترمال تایم، زمان جوانه‌زنی متناسب است با بزرگی دما و پتانسیل آب بستر بذر در بالای دو آستانه بحرانی به نام‌های

بذرهای تازه کلزا فاقد خواب و غیر فتوبلاستیک هستند (یعنی، جوانه‌زنی با نور تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد)، اما چنانچه در خاک دفن شوند می‌توانند یک بانک بذر ماندگار تشکیل دهند و به یک علف‌هرز خودرو مزاحم در محصولات بعدی تبدیل شوند (Lawson et al., 2006; Derakhshan et al., 2018). بذرهای دفن‌شده قادرند به مدت ۱۰ سال یا حتی بیشتر در بانک بذر خاک زنده بمانند (Simard et al., 2002).

میان کسرهای بذری جمعیت از یک توزیع نرمال تبعیت می‌کند (Alvarado and Bradford, 2002).

راوز و فنچ-ساوج (Rowse and Finch-Savage, 2003) نسخه اصلاح‌شده‌ای از این رویکرد ارائه دادند که در آن برخلاف فرض‌های بالا یک رابطه منحنی بین GR و دما در اطراف T_0 وجود داشت. علاوه بر این، مدل آن‌ها تنوع T_0 در میان کسرهای بذری جمعیت را توضیح می‌داد. وات و بلومبرگ (Watt and Bloomberg, 2012) با مرور منابع نشان دادند که در بیشتر گونه‌ها رابطه بین GR و دما به صورت منحنی بود و T_0 به طور مشخصی در میان کسرهای بذری تغییر داشت که از برخی فرض‌های مدل راوز و فنچ-ساوج (Rowse and Finch-Savage, 2003) حمایت می‌کرد. مسگران و همکاران (Mesgaran et al., 2017) مدلی بر مبنای توزیع لوگ‌لجستیک ارائه کردند که شامل راه‌حل تحلیلی برای محاسبه T_0 و T_m بود و تنوع این آستانه‌ها در میان کسرهای بذری و در پاسخ به میزان دسترسی به آب را توضیح می‌داد. وات و همکاران (Watt et al., 2010) نشان دادند که در مقایسه با توزیع ویبول، استفاده از توزیع نرمال در مدل هیدروترمال تایم با تخمین‌های نادرست $\Psi_{b(g)}$ و پویایی جوانه‌زنی بذرها (کاج مونتری (*Pinus radiata*) و دم‌موشی (*Buddleja davidii*) همراه بود.

کلزا یکی از مهم‌ترین گیاهان دانه روغنی است. در حالی که بخش عمده‌ای از روغن نباتی مورد نیاز کشور از خارج تأمین می‌شود، این گیاه با داشتن عملکرد مناسب می‌تواند نقش مهمی در افزایش تولید روغن و کنجاله مورد نیاز کشور ایفا کند. یکی از ویژگی‌های نامطلوب در کلزا، ریزش زیاد بذرها آن در اثر شکوفایی میوه به دلیل برداشت دیرهنگام یا عدم رعایت اصول فنی مربوط به برداشت دانه با کمباین است. چنانچه بذرها این گیاه در اثر ریزش (که به طور معمول اجتناب‌ناپذیر است) وارد بانک بذر خاک شوند، ممکن است در فصل زراعی بعدی به عنوان یک علف‌هرز خودرو در مزرعه سبز شوند. چنانچه محصول بعدی کلزا باشد، به دلیل آنکه بذرها خودرو کیفیت روغن بذرها هیبرید را ندارند، می‌توانند باعث کاهش عملکرد کمی و کیفی روغن شوند. درک بهتری از جنبه‌های اکولوژیک خواب بذر و تغییرات فصلی سالیانه در ظرفیت جوانه‌زنی بذرها موجود در بانک بذر خاک می‌تواند برای محققان در یافتن بهترین روش‌های مدیریتی مفید باشد.

دمای پایه (T_b) و پتانسیل آب پایه (Ψ_b) (Bradford, 2002)؛ یعنی،

$$\theta_{HT} = (T - T_b)(\psi - \psi_b) t_{(g)} \quad [1]$$

که در آن θ_{HT} ، هیدروترمال تایم (مگا پاسکال ساعت یا روز) تا تکمیل جوانه‌زنی و $t_{(g)}$ ، زمان (ساعت یا روز) تا رسیدن به کسر جوانه‌زنی معین g است. در این مدل، T_b و θ_{HT} برای تمام بذرها جمعیت ثابت فرض می‌شود و زمان تا جوانه‌زنی (t) برای هر کسر بذری (g) بر اساس تنوع میان بذرها به لحاظ مقدار Ψ_b (که به صورت $\Psi_{b(g)}$ نشان داده می‌شود) تعیین می‌شود (Alvarado and Bradford, 2002). با توجه به اینکه θ_{HT} یک مقدار ثابت است، افزایش پتانسیل آب محیط (یعنی نزدیک شدن به صفر مگا پاسکال) یا دما در بالای آستانه‌های مربوطه (T_b و $\Psi_{b(g)}$) باعث کاهش زمان تا جوانه‌زنی ($t_{(g)}$) خواهد شد. علاوه بر این مدل فرض شده است که T_b و $\Psi_{b(g)}$ به ترتیب مستقل از دما و پتانسیل آب بستر بذر هستند (Gummerson, 1986; Bradford, 2002).

برخلاف فرض‌های اولیه مدل هیدروترمال تایم، کبیریب و مرداک (Kebreab and Murdoch, 1999) نشان دادند که T_b و $\Psi_{b(g)}$ جوانه‌زنی بذر گل‌جالیز مصری (*Orobanche aegyptiaca*) به طور سیستماتیکی در پاسخ به دما و پتانسیل آب بستر بذر تغییر کرد. لارسن و همکاران (Larsen et al., 2004) برهمکنش مشابهی بین دما و پتانسیل آب در مورد جوانه‌زنی سه گونه چچم چندساله (*Lolium perenne*)، علف بره قرمز (*Festuca rubra ssp.*) و چمن مرتعی (*Poa pratensis*) گزارش کردند. برای اینکه معادله (۱) در محدوده دمایی بیشتر از حد بهینه قابل استفاده باشد، آلوارادو و بردفورد (Alvarado and Bradford, 2002) نسخه اصلاح‌شده‌ای از مدل هیدروترمال تایم ارائه کردند که در آن $\Psi_{b(g)}$ با افزایش دما در گستره بیشتر از حد بهینه به طور خطی به سمت مقادیر مثبت‌تر افزایش می‌یافت. با این حال، این مدل فرض‌های جدیدی را به وجود می‌آورد که ممکن است در مورد جوانه‌زنی سایر گونه‌ها صحیح نباشد، از جمله: (۱) تغییر $\Psi_{b(g)}$ به مقادیر بالاتر تنها وقتی دما به فراتر از دمای بهینه (T_0) افزایش یابد، رخ می‌دهد، (۲) T_0 در میان کسرهای بذری ثابت و مستقل از پتانسیل آب بستر بذر است که بر این اساس نمودار سرعت جوانه‌زنی (GR) در مقابل دما به صورت مثلثی خواهد بود و (۳) تنوع Ψ_b و T_m در

اهداف مطالعه حاضر عبارت بودند از: (۱) توضیح رفتار جوانه‌زنی بذرهای کلزای خودرو در پاسخ به تنش خشکی در هر دو گستره دمایی کمتر و بیشتر از حد بهینه، (۲) کمی کردن پدیده بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی بذر این گونه در پاسخ به دماهای بالا، (۳) توسعه روابط ریاضی برای تخمین آستانه‌های دمایی بحرانی (T_m و T_0) جوانه‌زنی بذر این گونه تحت اثر تنش خشکی و (۴) تعیین روند تغییرات این آستانه‌های بحرانی در اثر تغییر دسترسی به آب برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی (g) این گیاه. برای این منظور، یک مدل هیدروترومال تایم جدید (با اثبات ریاضی) بر پایه توزیع گامبل (که بر اساس نتایج برازش‌های اولیه مدل به داده‌ها انتخاب شد) توسعه داده شد. مدل توسعه‌یافته به داده‌های جوانه‌زنی بذر کلزای خودرو در پاسخ به دو عامل دما و پتانسیل آب محیط برازش داده شد و بر پایه آن اثر تنش رطوبتی بر مقادیر آستانه‌های دمایی بحرانی جوانه‌زنی این گیاه مدل‌سازی شد.

مواد و روش‌ها

آزمایش در سال ۱۳۹۹ در آزمایشگاه تکنولوژی بذر دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان اجرا گردید. بذرهای کلزای خودرو در مرحله رسیدگی بوته‌ها در فروردین‌ماه همان سال از یک مزرعه گندم به وسعت ۱۰ هکتار که به مدت ۵ سال با گیاه کلزا (هیبرید هایولا ۵۰) در تناوب قرار داشت، جمع‌آوری شد. لازم به ذکر است که میان بوته‌های کلزای موجود در سطح مزرعه گندم تفاوت ژنتیکی قابل‌تشخیصی وجود نداشت. آزمون جوانه‌زنی در دماهای ۱۰، ۱۵، ۲۰، ۲۵، ۳۰ و ۳۵ درجه سانتی‌گراد انجام شد. در هر یک از این رژیم‌های دمایی، پاسخ جوانه‌زنی بذرها به سطوح مختلف تنش خشکی یعنی محلول‌های اسمزی با غلظت صفر، ۰/۳، ۰/۶ و ۰/۹ - مگاپاسکال ارزیابی شد. محلول‌های اسمزی با استفاده از پلی‌اتیلن گلاکول ۶۰۰۰ و به روش ارائه‌شده توسط میشل و کافمن (Michel and Kaufmann, 1973) تهیه شدند.

سطح بذرهای پیش از اجرای آزمایش با محلول ۰/۵ درصد سدیم هیپوکلریت به مدت ۳۰ ثانیه ضدعفونی و پس از آن با آب مقطر شستشو داده شد. آزمون جوانه‌زنی با چهار تکرار (هر پتری شیشه‌ای هشت سانتی‌متری به‌عنوان یک تکرار در نظر گرفته شد) به‌صورت فاکتوریل در قالب طرح کاملاً تصادفی انجام شد. در هر پتری، ۴۰ بذر روی یک لایه کاغذ صافی قرار داده شد. سپس، پنج میلی‌لیتر آب مقطر یا محلول

توسعه مدل

در ابتدا، مدل هیدروتایم مبتنی بر توزیع گامبل به‌طور جداگانه برای هر دمای آزمایش به داده‌های جوانه‌زنی تجمعی بذر کلزای خودرو در پتانسیل‌های آب گوناگون برازش داده شد. سپس، پارامترهای به‌دست‌آمده از برازش مدل هیدروتایم که به‌وضوح وابسته به دما بودند به‌منظور ساخت مدل نهایی جهت توضیح اثر هر دو دما و پتانسیل آب بر جوانه‌زنی بذر مورد استفاده قرار گرفت.

توزیع گامبل، نوع اول از سه نوع توزیع مقدار کرانه تعمیم‌یافته است. تابع توزیع تجمعی (CDF) بریده توزیع گامبل به‌طور معمول به‌عنوان مدل گومپرتز ارجاع داده شده است که به‌طور گسترده‌ای برای توصیف الگوهای جوانه‌زنی بذر، دوره‌های بحرانی رقابت علف‌های هرز و دز-پاسخ علف‌کش مورد استفاده قرار گرفته است (Derakhshan et al., 2016). فرمول ریاضی CDF توزیع گامبل به‌صورت زیر بیان می‌شود:

$$F(X) = \exp\left[-\exp\left(-\frac{X-\mu}{\sigma}\right)\right] \quad [2]$$

که X ، یک متغیر تصادفی و μ و σ به ترتیب پارامترهای جایگاه و مقیاس هستند. مدل هیدروتایم به‌صورت زیر تعریف شده است (Gummerson, 1986):

$$\theta_H = (\psi - \psi_{b(g)}) t_{(g)} \quad [3]$$

که θ_H ، ثابت هیدروتایم (مگاپاسکال ساعت یا روز)؛ ψ ، پتانسیل آب محیط (مگاپاسکال) و $t_{(g)}$ ، زمان (ساعت یا روز) تا رسیدن به کسر جوانه‌زنی معین g هستند. تابع فوق پس از چینش بر حسب $\psi_{b(g)}$ می‌شود:

$$\psi_{b(g)} = \psi - \left(\frac{\theta_H}{t_{(g)}}\right) \quad [4]$$

مدل هیدروتایم مبتنی بر توزیع گامبل با جایگذاری معادله (۴) به‌جای متغیر تصادفی X در معادله (۲) به‌صورت زیر به دست می‌آید:

بنابراین، معادله (۱۰) را می‌توان به صورت زیر بازنویسی کرد:

$$\theta_H = \frac{\theta_{HT}}{(T - T_b)} \quad [12]$$

مدل هیدروترمال تایم گامبل با جایگذاری معادله‌های (۹) و (۱۲) به جای μ و θ_H در معادله (۵) به شرح زیر به دست آمد:

$$g = \exp \left[- \exp \left[\frac{\left(\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{(T - T_b)} t_{(g)} \right) \right) - \mu}{\sigma} \right] \right] \quad [13]$$

مدل فوق به داده‌های جوانه‌زنی تجمعی کلزای خودرو برازش داده شد تا بر پایه آن رفتار جوانه‌زنی این گونه در پاسخ به سطوح مختلف دما و پتانسیل آب توضیح داده شود.

برای پیش‌بینی تغییرات T_0 در میان کسرهای جوانه‌زنی و تحت اثر پتانسیل آب محیط، ابتدا معادله (۳) برحسب معکوس $t_{(g)}$ (یعنی $GR_{(g)}$) بازنویسی شد:

$$1/t_{(g)} = GR_{(g)} = \frac{\psi - \psi_{b(g)}}{\theta_H} \quad [14]$$

معادله فوق را می‌توان با جایگذاری معادله‌های (۶)، (۹) و (۱۰) به ترتیب به جای $\psi_{b(g)}$ ، μ و θ_H به صورت زیر نوشت:

$$GR_{(g)} = \frac{(T - T_b) \left[\psi - \psi_{base(50)} - K_T(T - T_b) - \sigma [Ln(Ln(2))] + \sigma \left[Ln \left(Ln \left(\frac{1}{g} \right) \right) \right] \right]}{\theta_{HT}} \quad [15]$$

این معادله تابع درجه دومی از $T - T_b$ است که فاقد عرض از مبدأ است، یعنی:

$$GR_{(g)} = \frac{\psi - \psi_{base(50)} - \sigma [Ln(Ln(2))] + \sigma \left[Ln \left(Ln \left(\frac{1}{g} \right) \right) \right]}{\theta_{HT}} (T - T_b) - \frac{K_T}{\theta_{HT}} (T - T_b)^2 \quad [16]$$

نقطه اوج منحنی درجه دوم (T_0) با مساوی صفر قرار دادن مشتق تابع فوق و حل آن به صورت زیر به دست می‌آید:

$$T_0 = \frac{\psi - \psi_{base(50)} - \sigma [Ln(Ln(2))] + \sigma \left[Ln \left(Ln \left(\frac{1}{g} \right) \right) \right]}{2K_T} + T_b \quad [17]$$

تغییرات T_m با پتانسیل آب محیط و g از طریق محاسبه ریشه معادله (۱۷) به شرح زیر قابل تعیین است:

$$g = \exp \left[- \exp \left[\frac{\left(\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_{(g)}} \right) \right) - \mu}{\sigma} \right] \right] \quad [5]$$

با این فرض که $\psi_{b(g)}$ از یک توزیع گامبل تبعیت می‌کند، کسر بذره‌های جوانه‌زده در $\psi_{b(g)} = \mu$ تقریباً 0.366 است (در توزیع نرمال کسر بذره‌های جوانه‌زده در $\psi_{b(g)} = \mu$ معادل 0.50 یا همان میانه توزیع است). بر پایه توزیع گامبل، میانه توزیع $\psi_{b(g)}$ (یعنی $\psi_{b(50)}$) در چارچوب مدل هیدروتایم به صورت تعریف می‌شود (Derakhshan et al., 2016). برای این توزیع، مقدار ψ_b برای هر کسر جوانه‌زنی معین g را می‌توان با استفاده از توزیع تجمعی معکوس به صورت زیر برآورد کرد (Mesgaran et al., 2013; Derakhshan et al., 2016):

$$\psi_{b(g)} = \mu - \sigma \left[Ln \left(Ln \left(\frac{1}{g} \right) \right) \right] \quad [6]$$

در طی تجزیه داده‌ها (نتایج را ببینید) مشخص شد که رابطه بین $\psi_{b(50)}$ و دما با استفاده از یک رابطه رگرسیون ساده خطی به شرح زیر قابل توصیف است:

$$\psi_{b(50)} = \psi_{base(50)} + K_T(T - T_b) \quad [7]$$

که $\psi_{base(50)}$ ، عرض از مبدأ تابع رگرسیون ساده خطی و K_T ، شیب تغییر $\psi_{b(50)}$ در پاسخ به افزایش دما هستند. از آنجایی که، معادله (۷) می‌شود:

$$\mu - \sigma [Ln(Ln(2))] = \psi_{base(50)} + K_T(T - T_b) \quad [8]$$

که پس از چینش برای پارامتر μ می‌شود:

$$\mu = \psi_{base(50)} + K_T(T - T_b) + \sigma [Ln(Ln(2))] \quad [9]$$

همچنین، تجزیه داده‌ها نشان داد که بین θ_H و دما یک رابطه منحنی وجود داشت که با استفاده از معادله زیر توصیف شد:

$$\theta_H = \theta_b \left[\frac{1}{(T - T_b)} \right] \quad [10]$$

که θ_b ، ثابت هیدروتایم (برحسب مگاپاسکال ساعت) در $T = T_b + 1$ است. با جایگذاری معادله فوق در معادله (۴) مشخص شد که θ_b در واقع همان ثابت هیدروترمال تایم (θ_{HT}) مگاپاسکال درجه سانتی‌گراد ساعت) استفاده شده در مدل‌های پیشین (Alvarado and Bradford, 2002) است:

$$\psi_{b(g)} = \psi - \left(\frac{\theta_b \left(\frac{1}{(T - T_b)} \right)}{t_{(g)}} \right) = \psi - \left(\frac{\theta_b}{(T - T_b)t_{(g)}} \right) = \psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{(T - T_b)t_{(g)}} \right) \quad [11]$$

$\psi_{b(50)}$ و θ_H (معادله ۱۴) تعیین شد که به صورت منحنی درجه دوم (معادله ۱۶) بود (شکل B1).

افزایش $\psi_{b(50)}$ دلالت بر این دارد که بذرهای برای تداوم جوانه‌زنی در دماهای بالاتر به آب بیشتری احتیاج دارند، درحالی‌که کاهش θ_H نشان‌دهنده تأثیر محرک افزایش دما بر GR بذرهای است (Mesgaran et al., 2017). در واقع، پدیده بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی در دماهای بالا که با کاهش ظرفیت و سرعت جوانه‌زنی بذرهای همراه است در اثر انتقال $\psi_{b(50)}$ بذرهای به سمت مقادیر مثبت‌تر پدیدار می‌شود. تأثیر منفی افزایش $\psi_{b(50)}$ بر GR می‌تواند تا حدودی با کاهش θ_H جبران شود. در مورد جوانه‌زنی کلزای خودرو، زمان مورد نیاز تا رسیدن به ۵۰ درصد جوانه‌زنی ($t_{(50)}$) در شرایط بدون تنش در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد برحسب معادله $(\theta_H/(0-\psi_{b(50)}))$ معادل ۶۳/۵۹ ساعت ($GR_{(50)}=0.016 \text{ h}^{-1}$) بود. برآورد پارامترهای $\psi_{b(50)}$ و θ_H (مدل هیدروتایم؛ معادله ۵) برای جوانه‌زنی کلزای خودرو در دمای ۱۵، ۲۰ و ۲۵ درجه سانتی‌گراد به ترتیب ۰/۹۶-، مگاپاسکال و ۳۴/۵۲ مگاپاسکال ساعت، ۰/۸۰-، مگاپاسکال و ۲۳/۴۶ مگاپاسکال ساعت و ۰/۶۱-، مگاپاسکال و ۱۷/۰۱ مگاپاسکال ساعت بود که بر مبنای آن $t_{(50)}$ در این دماها به ترتیب معادل ۳۶/۰۲ ($GR_{(50)}=0.028 \text{ h}^{-1}$)، ۲۹/۴۰ ($GR_{(50)}=0.034 \text{ h}^{-1}$) و ۲۷/۸۹ ساعت ($GR_{(50)}=0.036 \text{ h}^{-1}$) تعیین شد. این بدان معنی است که تا این محدوده دمایی تأثیر منفی افزایش $\psi_{b(g)}$ از اثر مثبت کاهش θ_H بر $GR_{(g)}$ کمتر بوده است. با رسیدن دما به ۳۰ ($t_{(50)}=42.91 \text{ h}$) و ۳۵ درجه سانتی‌گراد ($t_{(50)}=121.03 \text{ h}$) تأثیر منفی افزایش خطی $\psi_{b(g)}$ با کاهش (محدود) θ_H رسیدن آن به ۱۲/۷۷ و ۱۰/۱۶ مگاپاسکال ساعت در دماهای ۳۰ و ۳۵ درجه سانتی‌گراد قابل جبران نبود و از این رو $GR_{(g)}$ در پاسخ به افزایش دما در دماهای بالاتر از ۲۵ درجه سانتی‌گراد به تدریج کاهش یافت (شکل B1).

مدل هیدروتایم گامبل (معادله ۱۳) به خوبی قادر به توصیف الگوهای جوانه‌زنی کلزای خودرو در پاسخ به دو عامل دما و پتانسیل آب محیط بود (شکل ۲)، به طوری‌که انطباق نزدیکی بین کسر جوانه‌زنی مشاهده‌شده در مقابل مقادیر برازش یافته وجود داشت (شکل ۳) و RMSE به دست آمده از برازش مدل نیز تنها معادل ۶/۲۰ درصد برآورد شد (جدول ۱).

$$T_m = \frac{\psi - \psi_{base(50)} - \sigma [Ln(Ln(2))] + \sigma \left[Ln \left(Ln \left(\frac{1}{g} \right) \right) \right]}{K_T} + T_b \quad [18]$$

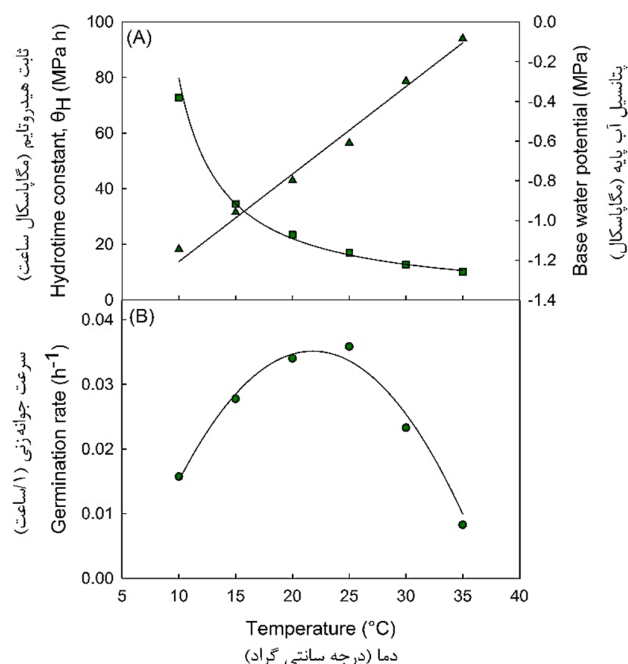
به منظور ارزیابی و تعیین نکویی برازش مدل از معیار ریشه میانگین مربعات خطا (RMSE) به شرح زیر استفاده شد:

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum (P-O)^2}{n-1}} \quad [19]$$

که در این معادله P، مقدار پیش‌بینی شده با مدل؛ O، مقدار مشاهده شده و n، تعداد مشاهده‌ها هستند. برازش مدل‌ها به داده‌های جوانه‌زنی با استفاده از نرم‌افزار SAS نسخه ۹،۴ و رویه PROC NLMIXED در این برنامه انجام شد. گراف‌ها نیز در همین برنامه و با استفاده از رویه‌های PROC SGPLOT و PROC SGPANEL ترسیم شد.

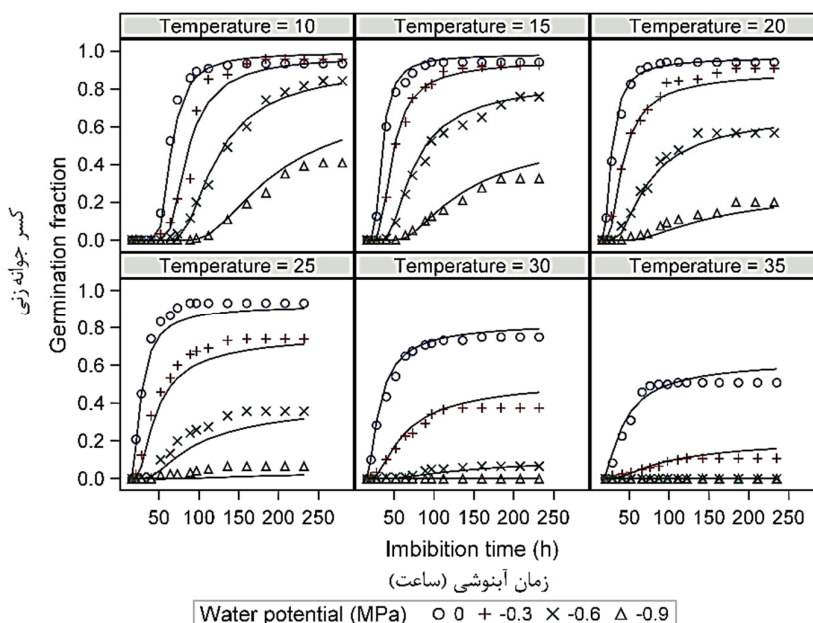
نتایج و بحث

در هر یک از دماهای آزمایش، مدل هیدروتایم گامبل برازش بسیار خوبی به داده‌های جوانه‌زنی تجمعی کلزای خودرو در پاسخ به پتانسیل‌های آب گوناگون ارائه داد، به طوری‌که مقدار ریشه میانگین مربعات خطای (RMSE) به دست آمده از برازش مدل به داده‌ها برای دماهای گوناگون همواره کمتر از ۵ درصد بود (برازش‌ها ارائه نشده است). دو پارامتر θ_H و μ (و در نتیجه $\psi_{b(50)}$) با افزایش دما روند مشخصی نشان دادند، اما ضریب σ تحت تأثیر قرار نگرفت و برآورد آن برای تمام دماهای آزمایش به طور میانگین معادل 0.24 ± 0.1 مگاپاسکال بود. برآورد پارامتر μ در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد معادل -1.22 مگاپاسکال ($\psi_{b(50)}=-1.14 \text{ MPa}$) بود که در پاسخ به افزایش دما با تابعیت از یک روند خطی به سمت مقادیر مثبت‌تر انتقال یافت و در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد به -0.17 مگاپاسکال ($\psi_{b(50)}=-0.08 \text{ MPa}$) رسید (شکل A1). بر این اساس، رابطه بین $\psi_{b(50)}$ و دما با استفاده از یک رگرسیون ساده خطی (معادله ۷) توصیف شد (شکل A1). برآورد پارامتر θ_H بسته به دمای آزمایش بین ۱۰/۱۶ مگاپاسکال ساعت در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد و ۷۲/۷۱ درجه سانتی‌گراد ساعت در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد متغیر بود. رابطه بین دو پارامتر θ_H و دما نیز به خوبی با استفاده از یک رابطه منحنی شکل (معادله ۱۲) قابل توصیف بود (شکل A1). شکل منحنی تغییرات سرعت جوانه‌زنی (GR) با دما نیز برحسب برهمکنش بین دو پارامتر



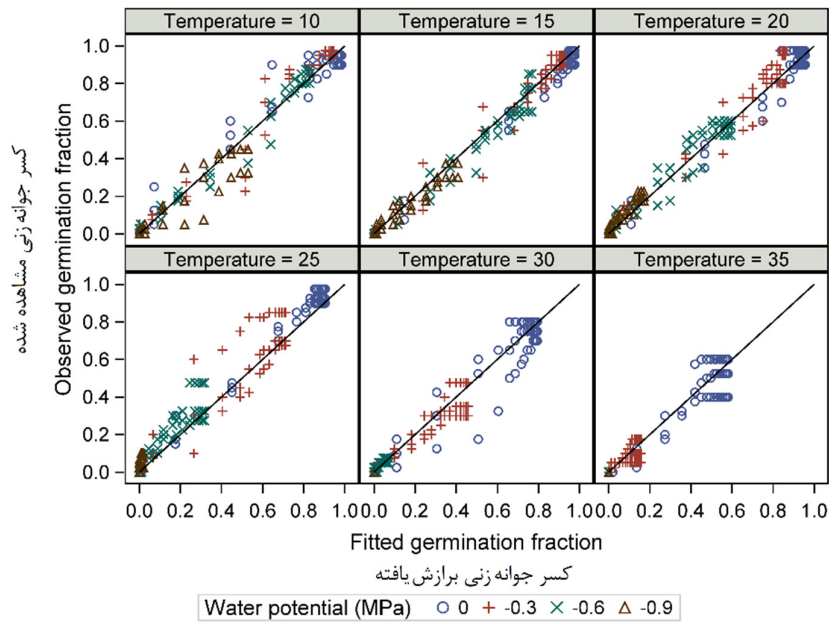
شکل ۱. تغییرات ثابت هیدروتایم (θ_H ; نمادهای مثلثی) و پتانسیل آب پایه ($\psi_{b(50)}$; نمادهای مربعی) به‌عنوان تابعی از دما در کلزای خودرو تحت شرایط بدون تنش (A). شکل منحنی سرعت جوانه‌زنی (GR) در مدل هیدروترمال تایم که برحسب برهمکنش بین $\psi_{b(g)}$ و θ_H معادله (۱۴) در پاسخ به دما به دست آمده است. (B).

Fig. 1. Changes in hydrotime constant (θ_H ; square symbols) and base water potential ($\psi_{b(50)}$; triangular symbols) as a function of temperature for volunteer rapeseed under unstressed water conditions ($\psi=0$ MPa) (A). The shape of the germination rate (GR) curve in the hydrothermal time model, which is based on the interaction between $\psi_{b(g)}$ and θ_H (Equation 14) in response to temperature (B).



شکل ۲. جوانه‌زنی تجمعی بذره‌های کلزای خودرو در محیط‌های دمایی و پتانسیل‌های آب گوناگون. نمادها نشان‌دهنده نقاط مشاهده‌شده و خطوط نمایانگر دوره‌های زمانی جوانه‌زنی پیش‌بینی‌شده با مدل هیدروترمال تایم (معادله ۱۳) هستند.

Fig. 2. Cumulative germination of volunteer rapeseed seeds at various temperature and water potential environments. The symbols represent the observed points and the lines represent the germination time courses predicted by the hydrothermal time model (Equation 13).



شکل ۳. کسر جوانه‌زنی مشاهده شده در مقابل مقادیر برازش یافته با مدل هیدروترمال تایم (معادله ۱۳) برای بذرهای کلزای خودرو در محیط‌های دمایی و پتانسیل‌های آب گوناگون. خط توپر نشان‌دهنده خط ۱:۱ است.

Fig. 3. Observed germination fraction versus fitted values by the hydrothermal time model (Equation 13) for volunteer rapeseed seeds at various temperature and water potential environments. The solid line indicates the 1: 1 line.

جدول ۱. برآورد پارامترهای مدل هیدروترمال تایم گامبل برازش داده شده به داده‌های جوانه‌زنی کلزای خودرو در پاسخ به محیط‌های دمایی و پتانسیل‌های آب گوناگون.

Table 1. Parameters estimates of the Gamble based hydrothermal time model fitted to volunteer rapeseed germination data in response to different temperature and water potential environments.

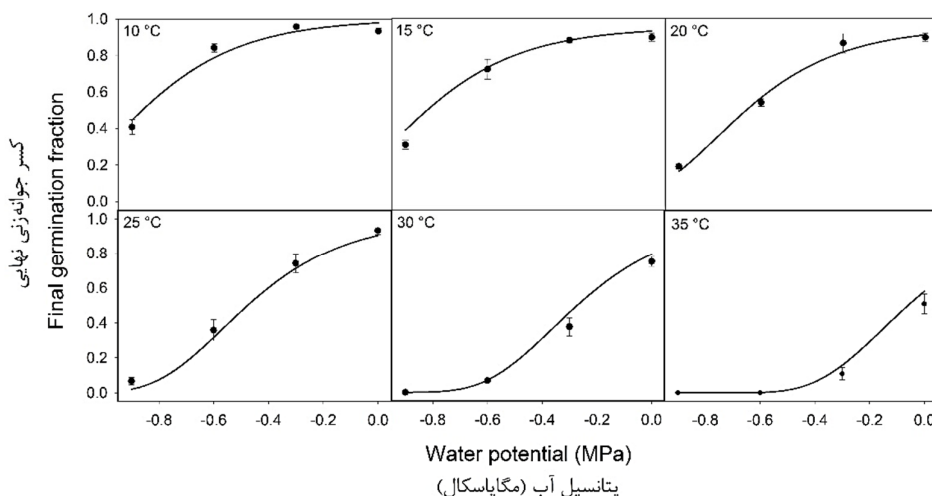
Parameters	پارامترها	Estimate برآورد	Standard error خطای استاندارد
θ_{HT} (MPa °C h)	ثابت هیدروترمال تایم (مگاپاسکال درجه سانتی‌گراد ساعت)	305.500	5.230
T_b (°C)	دمای پایه (درجه سانتی‌گراد)	6.169	0.074
$\Psi_{base(50)}$ (MPa)	میان پتانسیل آب پایه در دمای پایه (مگاپاسکال)	-1.375	0.009
K_T (MPa °C ⁻¹)	شیب تغییر $\Psi_b(g)$ با دما (مگاپاسکال بر درجه سانتی‌گراد)	0.044	0.000
σ (MPa)	مقیاس (مگاپاسکال)	0.246	0.003
RMSE	ریشه میانگین مربعات خطا	0.062	-

است، مقدار T_m بذرها به توزیع $\Psi_b(g)$ آن‌ها بستگی خواهد داشت. از آنجایی که Ψ_b با کسر g تغییر می‌کند، T_m نیز در میان کسرهای جوانه‌زنی متغیر خواهد بود (بنابراین استفاده از اصطلاح $T_m(g)$ مناسب‌تر از T_m است). این مفهوم در شکل ۵ برای گستره‌ای از کسرهای جوانه‌زنی از ۰/۱ تا ۰/۹ ترسیم شده است. با رسم نمودار مقادیر Ψ_b در مقابل دما یک سری خطوط موازی برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی به دست می‌آید (شکل B5). مقادیر Ψ_b با افزایش دما افزایش می‌یابد

برهمکنش بین دو عامل دما و پتانسیل آب بر جوانه‌زنی نهایی کلزای خودرو مشهود بود (شکل ۴). کاهش ظرفیت جوانه‌زنی ناشی از محدودیت آب (پتانسیل‌های اسمزی منفی‌تر) و به تبع آن وقوع پدیده بازدارندگی گرمایی در دماهای بالا شدیدتر بود که این اثرات تعاملی به‌خوبی توسط مدل هیدروترمال تایم گامبل (معادله ۱۳) شرح داده شد. با توجه به اینکه وقوع پدیده بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی در دماهای بالا به‌طور مستقیم به تغییرات $\Psi_b(g)$ بذرها مرتبط

درجه سانتی‌گراد به صفر رسید که این دماها به ترتیب $T_{m(10)}$ (۵۰ درصد وقوع پدیده بازدارندگی گرمایی)، $T_{m(50)}$ (۱۰ درصد وقوع پدیده بازدارندگی گرمایی) و $T_{m(90)}$ (۱۰ درصد وقوع پدیده بازدارندگی گرمایی) جوانه‌زنی کلزای خودرو هستند.

و دمایی که در آن ψ_b برای یک کسر جوانه‌زنی معین صفر می‌شود معادل با T_m جوانه‌زنی آن کسر است (شکل A5). برای مثال، ψ_b برای کسرهای ۱۰، ۵۰ و ۹۰ درصد در پاسخ به افزایش دما به ترتیب از $-۱/۶۷$ ، $-۱/۳۸$ و $-۰/۹۱$ مگاپاسکال در دمای $۶/۱۷$ درجه سانتی‌گراد ($T=T_b$) به‌طور خطی افزایش یافت و به ترتیب در دماهای $۴۴/۰۸$ ، $۳۷/۳۹$ و $۲۶/۸۹$

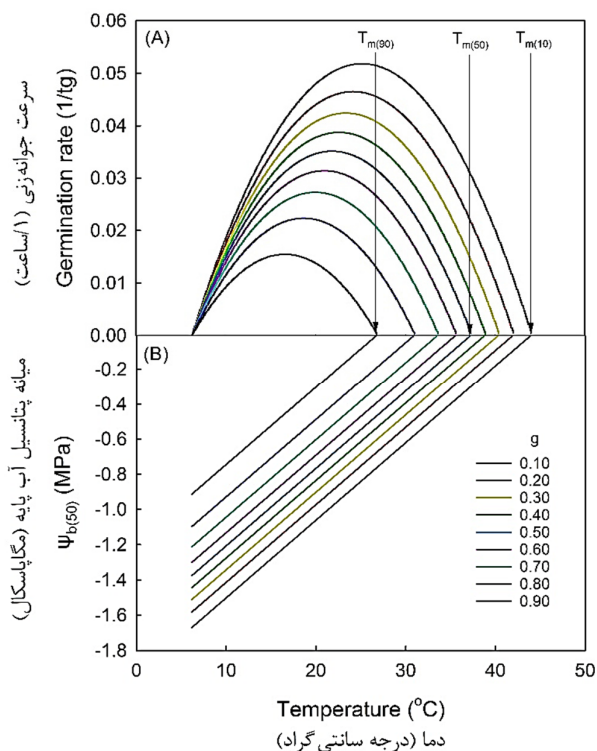


شکل ۴. کسر جوانه‌زنی نهایی بذرهای کلزای خودرو پس از ۱۰ روز آبنوشی در محیط‌های دمایی و پتانسیل‌های آب گوناگون. خط توپر مقادیر پیش‌بینی‌شده با مدل (معادله ۱۳) را برای همان تاریخ شمارش (یعنی روز ۱۰) نشان می‌دهد. میله‌های عمودی روی نقاط بیانگر مقادیر خطای استاندارد (SE) هستند.

Fig. 4. Final germination fraction of volunteer rapeseed seeds after 10 days of imbibition at various water potential and temperature environments. The solid line indicates the predicted values by the model (Equation 13) for the same counting date (i.e. the 10th day). Vertical bars on data points indicate \pm SE values.

بود که برای صدک نودم ($g=0.90$) تنها به $۱۶/۵۳$ درجه سانتی‌گراد رسید. علاوه بر این، $T_{o(g)}$ جوانه‌زنی کلزای خودرو با افزایش شدت تنش خشکی به سمت مقادیر خنک‌تر انتقال یافت (شکل ۶). برای مثال، $T_{o(50)}$ (دمای بهینه برای کسر جوانه‌زنی میانه) برای بذرهای کلزای خودروی جوانه‌زده در شرایط بدون تنش ($\psi=0$ Mpa) معادل $۲۱/۷۸$ درجه سانتی‌گراد بود، اما هنگامی که دسترسی به آب به کمترین حد رسید، $T_{o(50)}$ تا $۱۱/۵۶$ درجه سانتی‌گراد کاهش یافت (شکل ۶). این یافته‌ها حاکی از آن است که $T_{o(g)}$ برای بذرهای تحت تنش آبی بسیار خنک‌تر از شرایط بدون محدودیت آب است. با افزایش شدت تنش خشکی و g ، مقدار $T_{o(g)}$ به T_b نزدیک می‌شود و در محل تلاقی این دو دمای بحرانی (T_b و $T_{o(g)}$) ظرفیت جوانه‌زنی به حداکثر می‌رسد.

پارامترهای به‌دست‌آمده از برازش مدل هیدروترمال تایم گامبل به داده‌های جوانه‌زنی (جدول ۱) در گام بعد به‌عنوان ورودی در معادله‌های (۱۷) و (۱۸) استفاده شد تا برحسب این دو معادله دماهای بهینه ($T_{o(g)}$) و بیشینه ($T_{m(g)}$) برای کسرهای مختلف g و سطوح تنش خشکی محاسبه شود. دمایی که در آن GR به نقطه اوج می‌رسد به‌عنوان T_o در نظر گرفته می‌شود که همان‌طور که در شکل ۶ نشان داده شده است در میان صدک‌های جوانه‌زنی متغیر بود (بنابراین استفاده از اصطلاح $T_{o(g)}$ مناسب‌تر از T_o است). در مورد جوانه‌زنی کلزای خودرو، $T_{o(g)}$ برای صدک‌های پایین‌تر جوانه‌زنی گرم‌تر (بالاتر) بود و با افزایش g به تدریج خنک‌تر شد (شکل ۶). برای مثال، $T_{o(g)}$ برآورد شده در شرایط بدون تنش ($\psi=0$ Mpa) برای صدک دهم ($g=0.10$) معادل $۲۵/۱۳$ درجه سانتی‌گراد



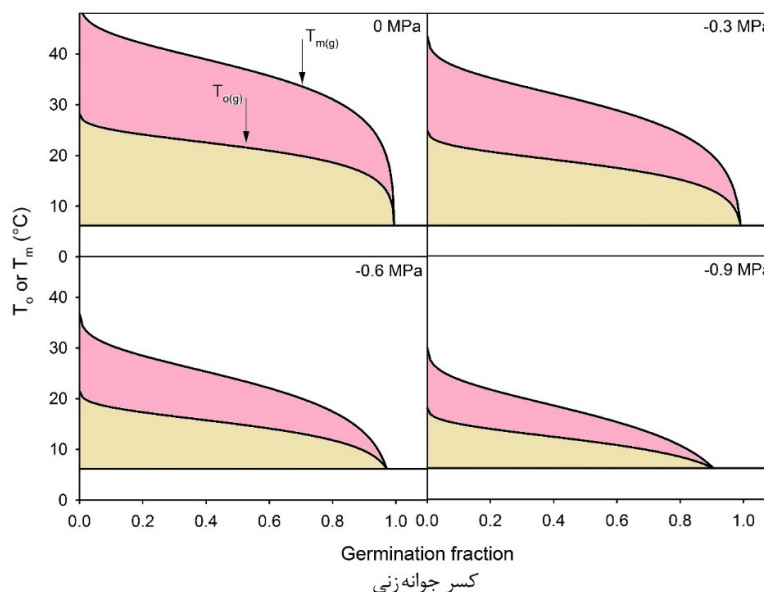
شکل ۵. تأثیر دما بر سرعت جوانه‌زنی (GR؛ معادله ۱۶) و پتانسیل آب پایه ($\psi_{b(g)}$ ؛ معادله ۶) برای صدک‌های جوانه‌زنی ۱۰ تا ۹۰ ($g = 0.1$) تا ۹۰ ($g = 0.9$). دمای پایه (T_b) یکی از ویژگی‌های ثابت جمعیت بذری مورد مطالعه بود اما دماهای بهینه (T_o)؛ اوج منحنی‌ها) و بیشینه (T_m)؛ نشان داده شده توسط فلش‌ها) در میان کسرهای جوانه‌زنی متغیر بود. T_m برای یک کسر جوانه‌زنی معین دمایی است که در آن خط $\psi_{b(g)}$ در مقابل دما برابر صفر می‌شود.

Fig. 5. Effect of temperature on germination rate (GR; Equation 16) and water potential ($\psi_{b(g)}$; Equation 6) for germination percentiles 10 ($g = 0.1$) to 90 ($g = 0.9$). Base temperature (T_b) was a constant feature of the studied seed population, but optimum (T_o ; curvilinear peak) and maximum temperatures (T_m ; indicated by arrows) varied among germination fractions. T_m for a given germination fraction is the temperature at which the line of $\psi_{b(g)}$ versus temperature intercepts zero.

منفی‌تر کوچک‌تر شده است که بیانگر آن است که گستره دمایی که در آن بذرهای کلزای خودرو قادر به جوانه‌زنی هستند با افزایش شدت تنش خشکی باریک‌تر می‌شود.

مدل هیدروترمال تایم ارائه‌شده در اینجا بر پایه توزیع احتمال گامبل به‌طور معقولی ویژگی‌ها و رفتار جوانه‌زنی بذرهای کلزای خودرو در پاسخ به دما را در هر دو گستره کمتر و بیشتر از حد بهینه و پتانسیل‌های آب گوناگون توضیح داد. علاوه بر این، در این مطالعه برای نخستین بار راه‌حل‌های ریاضی برای رفع مشکل محاسبه دماهای بحرانی در خلال چارچوب مدل‌سازی هیدروترمال تایم جوانه‌زنی بذر بر پایه توزیع احتمال گامبل ارائه شد. مدل معرفی‌شده در این مقاله نه تنها قابلیت‌های مفید سایر مدل‌ها را دارد بلکه شامل ویژگی‌های متمایزی است که در ذیل در مورد آن بحث شده است.

مشابه با تغییرات $T_{o(g)}$ مقدار T_m نیز برای کسرهای جوانه‌زنی کوچک‌تر و شرایط تنش خفیف‌تر بالاتر بود و در پاسخ به افزایش g یا شدت تنش خشکی به تدریج کاهش یافت (شکل ۶). در شرایط بدون تنش، در دمای ۳۷/۳۹ درجه سانتی‌گراد ۵۰ درصد از بذرهای کلزای خودرو قادر به جوانه‌زنی بودند (۵۰ درصد دیگر بازدارندگی گرمایی نشان دادند) ($T_{m(50)}$) در شرایط $\psi = 0$ MPa، اما برای دستیابی به همین سطح جوانه‌زنی در پتانسیل -۰/۹ مگاپاسکال، دما هرگز نباید از ۱۶/۹۶ درجه سانتی‌گراد ($T_{m(50)}$) در شرایط $\psi = -0.9$ MPa فراتر برود. هر دو منحنی T_o و T_m با افزایش g الگوی همگرایی نشان دادند و دو خط در نهایت در یک نقطه واحد یعنی T_b که در آن جوانه‌زنی به‌طور کامل متوقف می‌شود یکدیگر را قطع کردند (شکل ۶). شکل ۶ به‌وضوح نشان می‌دهد که سطح زیر منحنی‌ها در پتانسیل‌های آب



شکل ۶. تغییر دماهای بهینه (T_o ، معادله ۱۷) و بیشینه (T_m ؛ معادله ۱۸) در میان کسرهای جوانه‌زنی در پتانسیل‌های آب گوناگون برای کلزا خودرو. سطح زیر منحنی‌ها با کاهش پتانسیل آب کاهش می‌یابد.

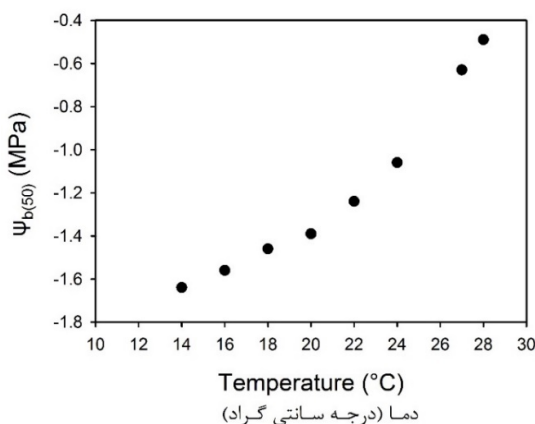
Fig. 6. Changes in optimal (T_o , Equation 17) and maximum temperatures (T_m ; Equation 18) among germination fraction at various water potentials for volunteer rapeseed. The area under the curves decreases as the water potential decreases.

که مقدار T_o در ۲۳ مورد از ۲۹ گونه گیاهی مطالعه شده به شیوه‌ای قابل پیش‌بینی در میان کسرهای بذری تغییر می‌کرد. برای مثال، در ۱۵ گونه مقدار T_o برای صدک‌های بالاتر جوانه‌زنی کوچک‌تر بود (Watt and Bloomberg, 2012). همبستگی منفی مشابهی برای گونه مطالعه‌شده در اینجا وجود داشت، یعنی آنکه T_o برای بذرهایی که جوانه‌زنی سریع‌تری داشتند (صدک‌های پایین‌تر جوانه‌زنی) نسبت به بذرهایی که جوانه‌زنی کندتری داشتند (صدک‌های بالاتر جوانه‌زنی) در دماهای بالاتری رخ داد (شکل ۵ و ۶). در بیشتر مطالعات قبلی مقدار T_o برای شرایط بدون تنش گزارش شده و نقش بالقوه دسترسی به آب بر تغییرات T_o تا حد زیادی نادیده گرفته شده است. در این مطالعه نشان داده شد که با کاهش دسترسی به آب هر دو دمای بحرانی T_o و T_m کاهش یافتند (شکل ۵ و ۶). راوز و فنچ-ساج (Savage, 2003) نیز دریافتند که تنش خشکی خفیف مقادیر T_o و T_m جوانه‌زنی پياز را به شدت کاهش می‌داد اما آن‌ها روابط کمی برای برآورد این دو آستانه دمایی بحرانی تحت اثر تنش خشکی ارائه ندادند. نتایج به‌دست‌آمده در این مطالعه از داده‌های مسگران و همکاران (Mesgaran et al., 2017) مبنی بر تغییر منظم T_o و T_m با تنش خشکی و g حمایت می‌کند.

در این مطالعه تنوع $\psi/b(g)$ و $T_m(g)$ در میان بذرها با استفاده از توزیع احتمال گامبل توصیف شد زیرا این توزیع در مقایسه با سه توزیع احتمال نرمال، ویبول و لوگ‌لجستیک برآزش‌های بهتری به داده‌های جوانه‌زنی کلزای خودرو ارائه می‌داد (داده‌ها ارائه نشده است). مشابه با نتایج به‌دست‌آمده در اینجا، توزیع گامبل در مقایسه با دو توزیع احتمال نرمال و ویبول پیش‌بینی‌های دقیق‌تری از رفتار جوانه‌زنی بذر علف‌هرز فالاریس (*Phalaris minor*) در پاسخ به دو عامل دما و پتانسیل آب محیط ارائه می‌داد (Derakhshan and Gherekhloo, 2014).

برخلاف نتایج به‌دست‌آمده در اینجا، در مدل هیدروترمال تایم توسعه‌یافته بر مبنای توزیع نرمال توسط آلوارادو و بردفورد (Alvarado and Bradford, 2002) و مدل مبتنی بر توزیع ویبول استفاده شده توسط وات و همکاران (Watt et al., 2010) تنها یک مقدار ثابت T_o برای تمام کسرهای بذری و سطوح مختلف تنش خشکی در نظر گرفته شد. در هر دو مطالعه فوق، T_o به‌عنوان یک پارامتر از طریق رویه برآزش مدل و یا به‌عنوان تابعی از سایر پارامترهای مدل برآورد نشد بلکه بر مبنای بازرسی بصری از داده‌های جوانه‌زنی استنباط گردید. وات و بلومبرگ (Watt and Bloomberg, 2012) با بررسی پاسخ GR به دما در منابع گزارش کردند

به T_0 بالاتر بود و با فاصله گرفتن دما از T_0 کاهش یافت (Kebreab and Murdoch, 1999; Bakhshandeh et al., 2015). البته الگوی فوق تنها در مورد گونه‌هایی با تیپ رشد تابستانه گزارش شده است. در این مطالعه، انتقال $\Psi_{b(g)}$ به سمت مقادیر مثبت‌تر در هر دو گستره دمایی کمتر و بیشتر از حد بهینه رخ داد. در این حالت، تأثیر نسبی دما بر کاهش θ_H (که به تسریع جوانه‌زنی منتج می‌شود) در مقابل اثر آن بر افزایش $\Psi_{b(g)}$ (که به مهار جوانه‌زنی منتج می‌شود) شکل پاسخ جوانه‌زنی به دما و پتانسیل آب را تعیین می‌کند.



شکل ۷. تغییرات $\Psi_{b(50)}$ در پاسخ به افزایش دما برای داده‌های مستخرج از جدول ۱ آلوارادو و بردفورد (Alvarado and Bradford, 2002). دماهای ۱۴-۱۸ درجه سانتی‌گراد توسط نویسندگان به‌عنوان گستره زیر بهینه تعریف شده و $\Psi_{b(50)}$ برای این دامنه ثابت فرض شده است. همان‌طور که در اینجا نشان داده شده $\Psi_{b(50)}$ با دما به‌طور یکنواخت افزایش می‌یابد و هیچ تمایزی نمی‌توان برای رفتار متفاوت $\Psi_{b(50)}$ بین گستره کمتر و بیشتر از حد بهینه تعیین کرد.

Fig. 7. Changes in $\Psi_{b(50)}$ in response to temperature increase for data extracted from Table 1 in Alvarado and Bradford (2002). Temperatures from 14 to 18 °C were defined by the authors as sub-optimal range and $\Psi_{b(50)}$ was assumed to be constant over this temperatures. As shown here, $\Psi_{b(50)}$ increases uniformly with temperature, and no distinction can be made for differential behavior of $\Psi_{b(50)}$ between sub- and supra-optimal ranges.

مدل هیدروترمال تایم توسعه‌یافته در این مطالعه قادر است برخی ویژگی‌های انطباقی پاسخ جوانه‌زنی بذرهای کلزای خودرو به محیط‌های دمایی و رطوبتی را آشکار سازد. کلزای خودرو گیاهی یک‌ساله زمستانه است و بذرهای آن در هنگام ریزش در فصل بهار خواب اولیه ندارند و از این رو در

در برخی مطالعات پیشنهاد شده است که با فراتر رفتن دما از T_0 و نزدیک شدن آن به T_m مقدار $\Psi_{b(g)}$ به‌طور خطی به سمت صفر مگاپاسکال افزایش می‌یابد (Meyer et al., 2000; Bradford, 2002)؛ بنابراین، کاهش سرعت و ظرفیت جوانه‌زنی در گستره دمایی بین T_0 و T_m به این انتقال $\Psi_{b(g)}$ به سمت مقادیر مثبت‌تر نسبت داده شده است (Allverado and Bradford, 2002; Bradford, 2002). اگرچه این گمانه‌زنی دلیل قابل‌قبولی برای بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی در دماهای بالاتر از حد بهینه تلقی می‌شود اما تا حد زیادی قادر به توضیح این نیست که چرا توزیع $\Psi_{b(g)}$ خود در دماهای فراتر از T_0 دستخوش چنین تغییرات فاحشی می‌شود؟ و یا اینکه چه سازوکارهایی زمینه‌ساز تغییرات $\Psi_{b(g)}$ در این گستره دمایی هستند؟ اگر وقوع دنا تورا سیون (تغییر شکل پروتئین‌ها و اسیدهای نوکلئیک بر اثر تغییر عوامل محیطی) حرارتی آنزیم‌ها در یک دمای به نسبت پایین (یعنی T_0) بسیار بعید به نظر می‌رسد (Bradford, 2002)، چرا باید انتظار افزایش سریع $\Psi_{b(g)}$ را درست در بالای همان دما داشت؟

بررسی دقیق‌تر داده‌های آزمایش آلوارادو و بردفورد (Alvarado and Bradford, 2002) به‌وضوح نشان می‌دهد که این داده‌ها از فرض ثابت بودن $\Psi_{b(g)}$ در گستره دمایی کمتر از حد بهینه و تغییر افزایشی و سریع $\Psi_{b(g)}$ در دماهای بالاتر از T_0 که به‌طور گسترده‌ای برای توضیح پدیده بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی بذر استفاده شده است، حمایت نمی‌کند. ترسیم مقادیر $\Psi_{b(50)}$ در مقابل دما از جدول ۱ مقاله فوق (Alvarado and Bradford, 2002) تأیید می‌کند که تفاوتی بین رفتار $\Psi_{b(50)}$ با دما در دو گستره کمتر و بیشتر از حد بهینه وجود ندارد و $\Psi_{b(50)}$ در هر دو دامنه دمایی در پاسخ به افزایش دما به‌تدریج و تقریباً یکنواخت افزایش می‌یابد (شکل ۷). با توجه به اینکه داده‌های آزمایش آلوارادو و بردفورد (Alvarado and Bradford, 2002) الگویی مشابه با داده‌های آزمایش فعلی از خود نشان دادند، بنابراین می‌توان انتظار داشت که یک مدل خطی یا منحنی رابطه بین $\Psi_{b(50)}$ با دما را بهتر از یک رگرسیون دو تکه‌ای توصیف کند. راوز و فنچ-ساوج (Rows and Finch-Savage, 2003) نشان دادند دمایی که در آن $\Psi_{b(g)}$ شروع به افزایش می‌کند (T_d) می‌تواند کمتر یا نزدیک به T_0 باشد. از سویی دیگر، در برخی مطالعات نیز گزارش شده است که آستانه تحمل بذرها به تنش خشکی در شرایط قرارگیری در معرض دماهای نزدیک

با توجه به تنوع زیاد در رفتار جوانه‌زنی گونه‌های مختلف Orozco-Segovia et al., 1996; Kbreab and Murdoch, 1999; Grundy et al., 2000; Bakhshandeh et al., 2015) تصور نمی‌شود که مدل توسعه‌یافته در این مقاله برای تمام الگوهای جوانه‌زنی مناسب باشد. برای مثال، در مورد مناسب بودن مدل توسعه‌یافته در این مطالعه برای گونه‌هایی با تیپ رشد تابستانه تردید وجود دارد زیرا همان‌طور که توسط وات و بلومبرگ (Watt and Bloomberg, 2012) بررسی شد این گونه‌ها از انواعی بودند که همبستگی مثبتی بین T_0 و g نشان می‌دادند.

نتیجه‌گیری نهایی

بر اساس نتایج به‌دست‌آمده در اینجا، $\Psi_{b(g)}$ در پاسخ به افزایش دما در گستره بین T_b تا $T_{m(g)}$ روندی افزایشی نشان داد و تغییرات آن تنها محدود به دماهای فراتر از T_0 (Alvarado and Bradford, 2002) یا T_d (Rows and Finch-Savage, 2003) نبود. هر دو آستانه دمایی بحرانی T_m و T_0 برای صدک‌های (g) بالاتر جوانه‌زنی و سطوح شدیدتر تنش خشکی خنک‌تر شدند. این بدان معنی است که بذرهاي کلزای خودرو در مواجهه با تنش خشکی تنها در گستره دمایی باریک‌تری قادر به جوانه‌زنی هستند که خود نوعی راهبرد محافظه‌کارانه (محدود کردن زمان جوانه‌زنی به شرایط خنک‌تر و مرطوب‌تر) محسوب می‌شود. یافته‌های به‌دست‌آمده در اینجا تأیید کرد که مدل هیدروترمال تایم توسعه‌یافته بر مبنای توزیع گامبل می‌تواند برآوردهای منطقی از رفتار جوانه‌زنی بذر کلزای خودرو در پاسخ به دو عامل محیطی دما و پتانسیل آب محیط ارائه دهد. این مدل ویژگی‌های بوم‌شناختی جوانه‌زنی کلزای خودرو و انطباق‌پذیری آن با محیط‌های دمایی و رطوبتی را به‌خوبی توضیح داد.

طی فصول بهار و تابستان آماده جوانه‌زنی هستند؛ بنابراین، اگر بذرها به دنبال بارندگی‌های نامطمئن تابستان جوانه بزنند، خطر خشکیدگی یا مرگ‌ومیر گیاهچه‌ها بسیار زیاد خواهد بود. این بارندگی‌های تابستانی ممکن است رطوبت کافی را برای جوانه‌زنی بذرها ایجاد کند اما به‌سرعت در خاک کاهش می‌یابد و بندرت می‌تواند نیازهای آبی مراحل نمو پیشرفته‌تر مانند رشد گیاهچه را تأمین کند. مدل توسعه‌یافته در اینجا نشان می‌دهد که این گونه با محدود کردن زمان جوانه‌زنی به شرایط خنک‌تر، مرطوب‌تر و بنابراین امن‌تر (در پاییز)، یک راهبرد محافظه‌کارانه را برای به حداقل رساندن خطر خشکیدگی در فصول تابستان یا خشک اقتباس کرده است، چرا که (۱) هر دو آستانه دمایی بحرانی T_m و T_0 برای صدک‌های بالاتر جوانه‌زنی خنک‌تر شدند؛ این بدان معنی است که تنها چند درصد اول از بذرها در پاسخ به دماهای بالا جوانه می‌زنند اما برای دستیابی به درصدهای جوانه‌زنی بالاتر بایستی شرایط آب و هوایی سردتر فراهم شود، (۲) هر دو آستانه T_m و T_0 در شرایط کاهش دسترسی به آب (تنش خشکی) سردتر شدند؛ این امر باعث می‌شود که جوانه‌زنی بذرها به محیط‌های خاکی کاملاً مرطوب محدود شود، زیرا مقادیر T_m یا T_0 بذرها در شرایط تنش به‌شدت کم می‌شود و ممکن است این آستانه‌ها به کمتر از دمای محیط کاهش یابند و (۳) مقدار $\Psi_{b(g)}$ با افزایش دما به تدریج افزایش می‌یابد؛ با این شرایط اطمینان حاصل می‌شود که افزایش میزان تبخیر و تعرق ناشی از افزایش دما از میزان جذب آب بیشتر نیست. در مناطقی با آب‌وهوای معتدل یا گرمسیری، بین دما و بارش همبستگی منفی وجود دارد چراکه بیشترین بارندگی‌ها در فصول سرد رخ می‌دهد. راهبردهای فوق ممکن است به‌عنوان یک پاسخ انطباقی به این نشانه (دمای بالا هم‌زمان با بارندگی کم) برای بهینه‌سازی زمان جوانه‌زنی در گونه‌های گیاهی تکامل یافته باشد.

منابع

- Alvarado, V., Bradford, K.J., 2002. A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. *Plant, Cell & Environment*. 25, 1061–1069.
- Bakhshandeh, E., Atashi, S., Hafeznia, M., Pirdashti, H., da Silva, J.A.T., 2015. Hydrothermal time analysis of watermelon (*Citrullus vulgaris* cv. 'Crimson sweet') seed germination. *Acta Physiologiae Plantarum*. 37, 1738.
- Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H.W.M., Nonogaki, H., 2013. *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy*, third edn. Springer, New York.
- Bradford, K.J., 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling

- seed germination and dormancy. *Weed Science*. 50, 248–260.
- Derakhshan, A., Bakhshandeh, A., Siadat, S.A., Moradi-Telavat, M.R., Andarzian, S.B., 2018. Quantification of thermos-inhibition response of seed germination in different oilseed rape cultivars. *Environmental Stresses in Crop Sciences*. 11, 459–469. [In Persian with English Summary]
- Derakhshan, A., Moradi-Telavat, M.R., Siadat, S.A., 2016. Hydrotime analysis of *Melilotus officinalis*, *Sinapis arvensis* and *Hordeum vulgare* seed germination. *Iranian Journal of Plant Protection*. 30, 518–532. [In Persian with English Summary]
- Derakhshan, A., Gherekhloo, J., 2015. Comparison of hydrothermal time models to seed germination modeling of *Phalaris minor* on the basis of Normal, Weibull and Gumbel distributions. *Journal of Plant Production Research*. 22, 39–57. [In Persian with English Summary]
- Grundy, A.C., Phelps, K., Reader, R.J., Burston, S., 2000. Modelling the germination of *Stellaria media* using the concept of hydrothermal time. *New Phytologist*. 148, 433–444.
- Gummerson, R.J., 1986. The effect of constant temperatures and osmotic potentials on the germination of sugar beet. *Journal of Experimental Botany*. 37, 729–741.
- Kebreab, E., Murdoch, A.J., 1999. Modelling the effects of water stress and temperature on germination rate of *Orobanche aegyptiaca* seeds. *Journal of Experimental Botany*. 50, 655–664.
- Larsen, S.U., Bailly, C., Côme, D., Corbineau, F., 2004. Use of the hydrothermal time model to analyse interacting effects of water and temperature on germination of three grass species. *Seed Science Research*. 14, 35–50.
- Lawson, A.N., Van Acker, R.C., Friesen L.F., 2006. Emergence timing of volunteer canola in spring wheat fields in Manitoba. *Weed Science*. 54, 873–882.
- Simard, M., Légère, A., Pageau, D., Lajeunesse, J., Warwick, S., 2002. The frequency and persistence of volunteer canola (*Brassica napus*) in Québec cropping systems. *Weed Technology*. 16, 433–439.
- Mesgaran, M.B., Mashhadi, H.R., Alizadeh, H., Hunt, J., Young, K.R., Cousens, R.D., 2013. Importance of distribution function selection for hydrothermal time models of seed germination. *Weed Research*. 53, 89–101.
- Mesgaran, M.B., Onofri, A., Mashhadi, H.R., Cousens, R.D., 2017. Water availability shifts the optimal temperatures for seed germination: A modelling approach. *Ecological Modelling*. 351, 87–95.
- Meyer, S.E., Debaene-Gill, S.B., Allen, P.S., 2000. Using hydrothermal time concepts to model seed germination response to temperature, dormancy loss, and priming effects in *Elymus elymoides*. *Seed Science Research*. 10, 213–223.
- Michel, B.E., Kaufmann, M.R., 1973. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. *Plant Physiology*. 51, 914–916.
- Orozco Segovia, A., González Zertuche, L., Mendoza, A., Orozco, S., 1996. A mathematical model that uses Gaussian distribution to analyze the germination of *Manfreda brachystachya* (Agavaceae) in a thermogradient. *Physiologia Plantarum*. 98, 431–438.
- Rowse, H.R., Finch-Savage, W.E., 2003. Hydrothermal threshold models can describe the germination response of carrot (*Daucus carota*) and onion (*Allium cepa*) seed populations across both sub- and supra-optimal temperatures. *New Phytologist*. 158, 101–108.
- Watt, M., Bloomberg, M., 2012. Key features of the seed germination response to high temperatures. *New Phytologist*. 196, 332–336.
- Watt, M.S., Xub, V., Bloomberg, M., 2010. Development of a hydrothermal time seed germination model which uses the Weibull distribution to describe base water potential. *Ecological Modelling*. 221, 1267–1272.