

## مدلسازی پاسخ جوانه‌زنی بذر علف‌های هرز جودره (*Hordeum spontaneum*) و علف قناری

### (*Phalaris minor*) به دما

محسن بهشتیان مسگران<sup>۱\*</sup>، حمید رحیمیان مشهدی<sup>۱</sup>، حسن علیزاده<sup>۱</sup>، سارا اوحدی<sup>۲</sup> و احمد زارع<sup>۱</sup>

۱- گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه تهران ۲- گروه مدیریت منابع و جغرافیا، دانشگاه ملیورن، استرالیا

تاریخ دریافت: ۹۱/۱۲/۱

تاریخ پذیرش: ۹۲/۶/۱۷

### چکیده

مدل‌های گوناگونی برای پیش‌بینی پاسخ جوانه‌زنی بذر به دما ارائه شده‌اند که مهمترین و پرکاربردترین آنها مدل زمان گرمایی (یکای گرمایی) است. این مدل اگرچه دارای ویژگی‌های زیست‌شناختی مناسبی برای جوانه‌زنی است ولی بر پایه پیش‌فرض‌هایی است که در برخی گونه‌ها (بویژه علف‌های هرز) دیده نمی‌شود که برآیند آن پیش‌بینی نادرست جوانه‌زنی است. در این مقاله مدلی بر پایه توزیع آماری ویبول پیشنهاد می‌گردد که نه تنها از نظر زیست‌شناختی بر مدل مرسوم برتری دارد بلکه پیش‌بینی بسیار مناسبی از الگوی جوانه‌زنی نیز فراهم می‌آورد. در پژوهشی آزمایشگاهی جوانه‌زنی بذره‌های علف‌های هرز جودره (*Hordeum spontaneum*) و علف‌قناری (*Phalaris minor*) در دماهای ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴ و ۲۸ درجه سانتی‌گراد آزمون شد و پاسخ جوانه‌زنی آنها توسط هر دو مدل توصیف گردید. مدل مرسوم برازش نامناسبی به داده‌های جوانه‌زنی دو گونه و بویژه علف‌قناری داشت (۹ تا ۱۲٪ خطا). حال آنکه خطای مدل پیشنهادی در این مقاله تنها ۴٪ بود و پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان نیز به خوبی توسط مدل پیش‌بینی شد. مدل پیشنهادی همچنین به خوبی توانست سه پدیده زمان درنگ (زمان تا آغاز جوانه‌زنی)، سرعت جوانه‌زنی و درصد جوانه‌زنی پایانی را در هر دو گونه برآورد نماید. جداسازی تاثیر دما بر سرعت جوانه‌زنی و جوانه‌زنی پایانی از ویژگی‌های مهم این مدل است که به اهمیت بوم‌شناختی آن می‌افزاید. برای نمونه، دمای بهینه برای سرعت جوانه‌زنی در هر دو گونه (در جودره ۲۱/۸ و در علف‌قناری ۲۳/۵ درجه سانتی‌گراد) بالاتر از گستره دمایی بهینه بر حسب درصد جوانه‌زنی پایانی بود (در جودره بین ۷/۵ تا ۲۰ و در علف‌قناری بین ۷/۵ تا ۱۶ درجه سانتی‌گراد). این ویژگی سازش‌پذیری بسیار بالایی به هر دو گونه برای جوانه‌زنی در دامنه گسترده‌ای از دماهای محیطی می‌دهد.

**واژه‌های کلیدی:** مدل زمان گرمایی، مدل ویبول، زمان درنگ (زمان تا آغاز جوانه‌زنی)، سرعت جوانه‌زنی، جوانه‌زنی پایانی

## مقدمه

ساعت) در دامنه دماهای بالاتر از بهینه است. چنانچه سرعت جوانه‌زنی را در برابر دما رسم کنیم با یک مدل سه‌گوش یا مثلثی مانند روبرو خواهیم شد. چراکه این مدل دارای دو خط با شیب منفی و مثبت است که یکدیگر را در نقطه  $T_0$  قطع می‌کنند. در این مدل فرض بر این است که دمای پایه برای همه زیرجمعیت‌های بذر یکسان است ولی زمان گرمایی (شیب خط افزایش سرعت جوانه‌زنی با دما) در بین زیرجمعیت‌ها متفاوت است، هر چند که مواردی دیده شده است که دمای پایه بسته به زیرجمعیت (صدک جوانه‌زنی) تغییر می‌کند (مانند Fyfield & Murdoch, 1999; Kebreab & Murdoch, 1999; Gregory, 1989; Dumur *et al.*, 1990). در دماهای بیش بهینه، فرض‌ها عکس حالت پیشین می‌باشند، بدین ترتیب که شیب  $\theta_{T(c)}$  برای همه زیرجمعیت‌ها ثابت ولی دمای بیشینه متفاوت در نظر گرفته می‌شود (وجود زیرنمایه  $g$  در آماره‌های  $\theta_{T(g)}$  و  $T_{c(g)}$  برای نشان دادن یکسان نبودن این آماره‌ها در بین زیرجمعیت‌های (صدک‌های جوانه‌زنی) توده بذر می‌باشد). ناسازگاری با فرض‌های بخش پیش‌بهینه این مدل نیز در برخی پژوهش‌ها دیده شده است. برای نمونه، در مطالعه Hardegree (b 2006)، ثابت در نظر گرفتن  $T_{c(g)}$  و ناهمسان دانستن  $\theta_{T(c)}$  بهتر توانست الگوی جوانه‌زنی را در چهار گونه علف چمنی مورد آزمون، پیش‌بینی کند. سرانجام اینکه کاول و همکاران (Covell *et al.*, 1986) و ایس و همکاران (Ellis *et al.*, 1986) نشان دادند که با در نظر گرفتن یک توزیع نرمال (یا لوگ-نرمال) برای  $\theta_{T(g)}$  می‌توان به خوبی روند جوانه‌زنی در طی زمان را برای دماهای زیربهینه پیش‌بینی کرد:

$$\text{Pr obit } (g) = \frac{(T - T_b)t_g - \theta_{T(50)}}{\sigma_{sub}} \text{ (sub - optimal range) [2]}$$

(g) = Probit = تبدیل پروبیت (توزیع تجمعی وارونه برای توزیع نرمال استاندارد با میانگین صفر و خطای استاندارد 1)،  $\theta_{T(50)}$  = زمان گرمایی (درجه سانتی‌گراد ساعت) برای 50٪ (میانگین در توزیع نرمال) جوانه‌زنی و  $\sigma_{sub}$  = انحراف معیار (آماره نشان‌دهنده اندازه پراکنش  $\theta_{T(50)}$ ) می‌باشد. بطور مشابه با فرض

از دیدگاه بوم‌شناختی دما مهمترین نقش را در تنظیم اندازه خواب و پدیده جوانه‌زنی بذر دارد. از این رو در پژوهش‌های بسیاری تاثیر دما بر پویایی خواب بذر (Meyer & Allen, 2009; Alvarado & Bradford, 2005; Batlla & Benech-Arnold, 2003; Bradford, 2002) و جوانه‌زنی (Timmermans *et al.*, 2007; Hardegree, 2006a,b; Hardegree & Winstral, 2006) آزمون شده است. سه دمای بنیادین<sup>1</sup> برای پاسخ بذر به دما شناخته شده است: دمای پایه ( $T_b$ )، دمای بهینه ( $T_0$ ) و دمای بیشینه یا دمای سقف ( $T_c$ ). در دماهای پایین‌تر از  $T_b$  و بالاتر از  $T_c$  بذر از جوانه‌زنی بازداشته می‌شود و در دمای بهینه، جوانه‌زنی با بیشترین سرعت (تعداد یا درصد در یکای زمان) رخ می‌دهد (Hardegree, 2006b; Bradford, 2002; Alvarado & Bradford, 2002; Dumur *et al.*, 1990; Garcia-Huidobro *et al.*, 1982). در بسیاری از پژوهش‌ها دیده شده است که رابطه خطی میان سرعت جوانه‌زنی (GR یا  $1/tg$ ) و دما در دو سوی دمای بهینه وجود دارد؛ با این تفاوت که در دماهای زیربهینه شیب خط مثبت و در دماهای بالاتر از دمای بهینه این شیب منفی است (یعنی در دماهای بالاتر از دمای بهینه، دما اثر بازدارندگی بر جوانه زنی (سرعت جوانه زنی) دارد) (Covell *et al.*, 1986; Ellis *et al.*, 1986; Garcia-Huidobro *et al.*, 1982). برآیند یافته‌های بالا ساخت و گسترش مدل زمان گرمایی (یا یکای گرمایی) بود که می‌توان آن را با رابطه‌های زیر نشان داد:

$$\text{if } T_b < T < T_0 \text{ then } GR_g = (T - T_b) / \theta_{T(g)} \text{ (sub - optimal range)}$$

$$\text{or } \theta_{T(g)} = (T - T_b) t_g$$

$$\text{if } T_0 < T < T_c \text{ then } GR_g = (T_{c(g)} - T) / \theta_{T(c)} \text{ (super - optimal range) [1]}$$

$$\text{or } T_{c(g)} = T + (\theta_{T(c)} / t_g)$$

$$\text{if } T < T_b \text{ or } T > T_c \text{ then } GR_g = 0 \text{ (beyond extreme thresholds)}$$

در مدل بالا،  $T$  = دمای محیط؛  $\theta_{T(g)}$  = زمان گرمایی (درجه سانتی‌گراد روز یا ساعت) برای  $g$  درصد جوانه‌زنی در دامنه دماهای زیربهینه.  $t_g$  = زمان (ساعت یا روز) تا  $g$  درصد جوانه‌زنی و  $\theta_{T(c)}$  = زمان گرمایی (درجه سانتی‌گراد روز یا

<sup>1</sup> Cardinal temperatures

پایانی جوانه‌زنی در مدل گنجانده نشده است. چنانچه رابطه بین سرعت جوانه‌زنی و دما خطی نباشد این مدل نمی‌تواند پیش‌بینی درستی از جوانه‌زنی ارائه دهد (مانند Timmermans *et al.*, 2007). برازش مدل بالا برای پیش‌بینی پاسخ الگوی جوانه‌زنی در علف‌های هرز جودره (*Hordeum spontaneum* Thell. [C. Koch]) و علف‌قناری (*Phalaris minor* L.) آزمون شد ولی نتایج مناسبی بدست نیامد. از این رو، در این مقاله مدلی جدید ارائه می‌گردد که به رفع برخی از کاستی‌های مدل پیشین پرداخته و همچنان ویژگی‌های زیست‌شناختی و بوم-شناختی جوانه‌زنی بذر را نیز دربردارد.

## مواد و روش‌ها

### ساخت مدل

توزیع ویبول<sup>۱</sup> (Weibull, 1951) یکی از پرکاربردترین توزیع‌های آماری است که در زمینه‌های گوناگون مانند تجزیه زنده‌مانی<sup>۲</sup>، مهندسی (مکانیک)، مدلسازی سرعت باد، تئوری کرانه‌ها<sup>۳</sup> (Machin *et al.*, 2006; Coles, 2001; Evans *et al.*, 1999; Bury, 2000) کاربرد دارد. چنانچه متغیر  $x$  دارای توزیع ویبول باشد توزیع تجمعی<sup>۴</sup> آن به صورت زیر بیان می‌شود:

$$f(x) = 0 \quad \text{if } x \leq \mu \quad \text{else.} \\ f(x) = 1 - \left[ \exp \left( - \left( \frac{x - \mu}{\sigma} \right)^\lambda \right) \right] \quad [4]$$

در رابطه بالا،  $\mu$  = آماره جایگاه<sup>۵</sup> (نقطه برخورد منحنی تجمعی با محور  $x$  یا مقداری از  $x$  که توزیع تجمعی برای آن  $x$  یا مقادیر کمتر از آن صفر است)،  $\sigma$  = آماره پراکنش<sup>۶</sup> (مشابه آماره انحراف معیار در توزیع نرمال) است که پراکنش متغیر  $x$  را برآورد می‌کند و در  $\sigma = x - \mu = 0.63 \cdot f(x)$  است.  $\lambda$  = آماره شکل<sup>۷</sup>؛ چگونگی خمش منحنی را نشان می‌دهد و به

توزیع نرمال برای  $T_{c(g)}$  مدل جوانه‌زنی در دماهای بیش‌بهینه به صورت زیر است:

$$Pr \text{ obit } (g) = \frac{(T + (\theta_{T(c)}) / t_g) - T_{c(50)}}{\sigma_{sup}} \quad (\text{super - optimal range}) \quad [3]$$

$T_{c(50)}$  = نشان‌دهنده دمای بیشینه برای صدک ۵۰ام (میانگین در توزیع نرمال) و  $\sigma_{sup}$  = انحراف معیار برای این توزیع است. اگرچه مدل زمان گرمایی بالا (رابطه‌های ۲ و ۳) به خوبی برای مدلسازی پاسخ جوانه‌زنی بذر به دما به کاربرده شده، ولی دارای کاستی‌ها یا فرض‌هایی است که ممکن است پیش‌بینی مناسبی از جوانه‌زنی در پی نداشته باشد. از مهمترین این فرض‌ها این است که جوانه‌زنی سرانجام به ۱۰۰٪ می‌رسد (چنانچه دوره جوانه‌زنی به اندازه کافی ادامه یابد). در شرایط تنش حتی اگر شمارش جوانه‌زنی برای مدت زمان طولانی ادامه یابد باز ممکن است جوانه‌زنی کامل (۱۰۰٪) بدست نیاید. همچنین در علف‌های هرز به علت خواب بذر، جوانه‌زنی در بیشتر موارد به طور کامل انجام نمی‌پذیرد. افزون بر این، در این مدل پاسخ یکسانی برای سرعت و درصد پایانی جوانه‌زنی نسبت به دما در نظر گرفته شده است. در حقیقت این سرعت جوانه‌زنی است که درصد پایانی جوانه‌زنی را تعیین می‌کند. در برخی پژوهش‌ها گزارش شده است که دمای بهینه برای سرعت جوانه‌زنی همسان با دمای بهینه برای درصد پایانی جوانه‌زنی نیست (Kebreab & Murdoch, 1999 & Grundy *et al.*, 2000). در حقیقت دمای بهینه برای درصد جوانه‌زنی بیشتر از آنکه یک نقطه باشد یک دامنه است (مانند شکل ۱ در Dumur *et al.*, 1990). کاربرد توزیع نرمال در این مدل همچنین باعث می‌شود که نتوان زمان درنگ (مدت زمان تا آغاز جوانه‌زنی) را برآورد کرد. این که توزیع  $T_{c(g)}$  یا  $\theta_{T(g)}$  نیز نرمال باشد خود نیز نیاز به کنکاش دارد. دمای بهینه (که بر پایه سرعت جوانه‌زنی است) نیز در این مدل بیشتر از آنکه بطور دقیق از طریق برازش مدل برآورد شود، گمانه‌زنی می‌شود و مشاهده‌ای است. همچنین برآوردی از دمای بهینه (بهتر است بگوییم دماهای بهینه) برای درصد

<sup>1</sup> Weibull

<sup>2</sup> Survival analysis

<sup>3</sup> Extremes theory

<sup>4</sup> Cumulative distribution function (cdf)

<sup>5</sup> Location

<sup>6</sup> Scale

<sup>7</sup> Shape

همانگونه که پیش‌تر اشاره شد، آماره  $\sigma$  زمان تا ۶۳٪ جوانه‌زنی (توزیع استاندارد ویبول) یا ۶۳٪ از جوانه‌زنی پایانی (توزیع بریده ویبول) را نشان می‌دهد. برای تغییر مدل (یعنی وارد کردن زمان تا جوانه‌زنی میانه  $(t_{mid})$ )، می‌توان درنگ زمانی را به صورت زیر نیز تعریف کرد:

$$Lag = t_{mid} + \sigma \times \ln(2)^{\frac{1}{\lambda}} \quad [6]$$

جایگذاری معادله ۶ در معادله ۵، مدل زیر را نتیجه می‌دهد:

$$f(t) = 0 \quad \text{if } t \leq t_{mid} + \sigma \times \ln(2)^{\frac{1}{\lambda}} \quad \text{else :} \\ f(t) = G \max \times \left\{ 1 - \left[ \exp \left( - \left( \frac{t - (t_{mid} + \sigma \times \ln(2)^{\frac{1}{\lambda}})}{\sigma} \right)^{\lambda} \right) \right] \right\} \quad [7]$$

مدل ۷ همه ویژگی‌های خواسته برای ساخت یک مدل جوانه‌زنی که بتوان در آن اثر دما را نیز وارد کرد، داراست. این سه ویژگی عبارتند از: زمان تا جوانه‌زنی میانه  $(t_{mid})$ ، زمان درنگ (معادله ۶ برای Lag) و جوانه‌زنی بیشینه  $(G_{max})$ . همانگونه که در مقدمه آمد رابطه بین دما و سرعت جوانه‌زنی در دامنه دماهای زیربهبینه و بیش‌بهبینه را می‌توان با یک مدل سه‌گوش بیان کرد. ولی در اینجا چون تنها یک صدک ویژه (جوانه‌زنی میانه یا  $1/t_{mid}$ ) و نه همه صدک‌ها در نظر است، مدل سه‌گوش به صورت زیر بازنویسی می‌شود:

$$\text{if } T_b < T < T_{OR} \text{ then } GR_{mid}(T_i) = \frac{(T - T_b)}{(T_{OR} - T_b)} \frac{1}{t_{mid}(T_{OR})} \\ \text{if } T_{OR} < T < T_{CR} \text{ then } GR_{mid}(T_i) = \frac{(T_{CR} - T)}{(T_{OR} - T_{CR})} \frac{1}{t_{mid}(T_{OR})} \\ \text{if } T \leq T_b \text{ or } T \geq T_{CR} \text{ then } GR_{mid}(T_i) = 0 \quad [8]$$

در معادله بالا،  $T_{OR}$  = دمای بهینه بر حسب سرعت جوانه‌زنی برای صدک میانه،  $GR_{mid}(T_i)$  = سرعت جوانه‌زنی برای صدک میانه در دمای تام که برابر است با عکس زمان رسیدن به این درصد از جوانه‌زنی  $(1/t_{mid}(T_i))$ . مثلاً اگر در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد ( $T_i = 20^\circ C$ ) جوانه‌زنی بیشینه ۹۰٪ ( $G_{max}$ ) باشد صدک میانه برابر است با ۴۵٪ و زمان رسیدن به این درصد از جوانه‌زنی با  $t_{mid}(T_i)$  نشان داده می‌شود.  $t_{mid}(TOR)$  = زمان تا رسیدن به جوانه‌زنی میانه در دمای بهینه است که برابر با

توزیع شکل‌پذیری بالایی می‌دهد. چنانچه این فرض را بپذیریم که در پدیده جوانه‌زنی متغیر زمان تا جوانه‌زنی از توزیع ویبول برخوردار است آنگاه ترجمه آماره‌های بالا در جوانه‌زنی بدین گونه است:  $x$  = زمان تا درصد ویژه‌ای از جوانه‌زنی  $(t)$ ،  $\mu$  = زمان درنگ (زمان تا آغاز جوانه‌زنی: Lag phase)،  $\sigma$  = پراکنش زمان جوانه‌زنی که مقیاسی از یکنواختی جوانه‌زنی است و همچنین در زمان  $x - \mu = \sigma$  می‌توان بیان کرد که ۶۳٪ جوانه‌زنی رخ داده است. آماره  $\lambda$  معنای زیست‌شناختی ندارد ولی به توزیع، شکل‌پذیری بسیار بالایی برای توصیف الگوهای گوناگون جوانه‌زنی می‌دهد. همانند هر توزیع آماری دیگری که توزیع تجمعی به یک می‌رسد، کاربرد این توزیع به شکل بالا در مدلسازی جوانه‌زنی بدین معناست که سرانجام جوانه‌زنی با گذشت زمان به ۱۰۰ درصد خواهید رسید. بنابراین، برای اینکه این توزیع با فرایند جوانه‌زنی همخوانی پیدا کند (یعنی جوانه‌زنی کمتر از ۱۰۰٪ را نیز در بر بگیرد) می‌بایست شکل بریده<sup>۱</sup> یا مهار شده<sup>۲</sup> توزیع را بکار برد. در اینجا فرمول بریده توزیع بالا را با ضرب نمودن درصد جوانه‌زنی پایانی یا همان جوانه‌زنی بیشینه ( $G_{max}$ ) در معادله توزیع ویبول بدست می‌آوریم:

$$f(t) = 0 \quad \text{if } t \leq Lag \quad \text{els e :} \\ f(t) = G \max \times \left\{ 1 - \left[ \exp \left( - \left( \frac{t - Lag}{\sigma} \right)^{\lambda} \right) \right] \right\} \quad [5]$$

توزیع بریده ویبول (که بهتر است بگوییم تابع یا معادله ویبول و نه توزیع ویبول) به عنوان یک معادله رگرسیونی یا مدل تجربی در آزمایش‌های جوانه‌زنی و سبز شدن گیاهچه به کار برده شده است (Watta & Bloomberg, 2010; Ekeleme *et al.*, 2004 & 2005; Roman *et al.*, 1999; Brown & Mayer, 1988). ولی توزیع بریده ارائه شده در بالا پیش‌تر بکار برده نشده است. در آزمایش‌های جوانه‌زنی، زمان تا ۵۰٪ جوانه‌زنی یا جوانه‌زنی میانه (۵۰٪ از جوانه‌زنی پایانی) از ویژگی‌های مهم گونه مورد آزمون شناخته می‌شود (مانند مدل پیشین) و دماهای بنیادین را بر پایه این صدک برآورد می‌کنند. ولی

<sup>1</sup> Truncated

<sup>2</sup> Bounded

(دمای بهینه و دمای بیشینه) متفاوت در نظر گرفته می‌شوند. همان گونه که پیش‌تر گفته شد در بیشتر پژوهش‌ها گزارش شده است که دمای پایه در بین صدک‌های جوانه‌زنی یکسان است بنابراین می‌توان از یک  $T_b$  ثابت هم برای سرعت جوانه‌زنی (صدک میانه) و هم درصد جوانه‌زنی (صدک نزدیک به صفر) بهره برد. ولی کاربرد یک دمای بهینه یا سقف ثابت نمی‌تواند برای دو ویژگی سرعت یا درصد جوانه‌زنی مناسب باشد، چراکه دمای بهینه برای جوانه‌زنی پایانی یک نقطه نیست و از طرفی دمای بیشینه معمولاً برای صدک‌های گوناگون ثابت نیست (به مدل بر پایه توزیع نرمال بازگردید). سرانجام اینکه مدل پایانی با جایگذاری معادله‌های ۷ و ۸ در معادله ۹ بدست آمد و این مدل به داده‌های جوانه‌زنی علف‌های هرز علف‌قناری و جودره برازش داده شد.

#### آزمون جوانی بذر در دماهای گوناگون

این آزمایش در دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران و در سال ۱۳۸۸ انجام شد. بذره‌های جودره در سال پیش از آزمایش از مزارع گندم کرج و بذره‌های علف‌قناری از مزارع گندم ورامین برداشت شدند و تا هنگام آزمون جوانه‌زنی، در دمای اتاق (۲۰-۲۵ درجه سانتی‌گراد) و در درون پاکت‌های کاغذی نگهداری شدند.

برای علف‌هرز علف‌قناری نخست ۲۵ بذر (میوه گندمه) در پتری‌دیش به قطر ۹ سانتی‌متر و دارای یک برگ کاغذ صافی (واتمن شماره ۱) جای داده شد. سپس به هر پتری‌دیش ۶ میلی‌لیتر آب مقطر (صفر مگاپاسکال) افزوده شد. برای جودره در هر پتری‌دیش ۱۵ بذر (میوه گندمه) قرار داده شد و ۷ میلی‌لیتر آب مقطر افزوده گردید. برای جلوگیری از هدررفت آب، هر پتری‌دیش در یک کیسه نایلونی پیچیده شد و سپس درون ژرمیناتورهای با دمای ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴ و ۲۸ درجه سانتی‌گراد جای گرفتند. در طی آزمایش نیز به پتری‌دیش‌ها آب افزوده شد. نوسان دمایی در ژرمیناتورها در بازه  $\pm 1,5$  درجه سانتی‌گراد بود. دماهای مورد آزمون به گونه‌ای گزینش شدند که گستره مناسبی از دماهای زیربهینه و بیش‌بهینه را

کمترین زمان یا بیشترین سرعت جوانه‌زنی است.  $T_{CR}$  = دمای بیشینه برای سرعت جوانه‌زنی در صدک میانه است.

با این همه، پیش‌تر بیان شد که دما تنها بر سرعت جوانه‌زنی تاثیر نمی‌گذارد بلکه جوانه‌زنی پایانی نیز به دما وابسته است و همچنین پاسخ این دو به دما می‌تواند بسیار متفاوت باشد. از آنجایی‌که جوانه‌زنی پایانی در بازه گسترده‌ای از دماها یکسان است (مانند *Dumur et al., 1990*) یکی از مدل‌های ساده‌ای که می‌تواند این الگوی پاسخ را توصیف کند مدل ذوزنقه‌ای است که در مدلسازی مراحل نمو کاربرد دارد (مانند *Soltani et al., 1996*; *Piper et al., 2006*). از مدل‌های دیگری مانند تابع بتا (*Yen et al., 1995*) یا مدل‌های پیشنهادی کبری و موردچ (*Kebreab & Murdoch, 2000*) و گروندی و همکاران (*Groundy et al., 2000*) که غیرخطی هستند نیز می‌توان برای توصیف این پاسخ بهره برد. مدل ذوزنقه‌ای، شکل گسترش یافته‌ای از مدل سه‌گوش است که در آن دو دمای بهینه گنجانده می‌شود: دمای بهینه زیرین ( $T_{OLF}$ ) و دمای بهینه زیرین ( $T_{OUF}$ ) که در بین این دو دما، درصد جوانه‌زنی (جوانه‌زنی بیشینه) یکسان است. در این مدل با افزایش دما فراتر از دمای پایه ( $T_b$ ) درصد جوانه‌زنی به صورت خطی افزایش می‌یابد، در  $T_{OLF}$  به بیشترین اندازه ( $G_{max}$ ) خود می‌رسد و تا  $T_{OUF}$  تغییری نمی‌کند. ولی در دماهای بالاتر از  $T_{OUF}$  از درصد جوانه‌زنی به صورت خطی کاسته شده تا اینکه در  $T_{CF}$  که همان دمای سقف است به صفر می‌رسد. بیان ریاضی این الگوی پاسخ به صورت زیر است:

$$\begin{aligned} \text{if } T_b < T < T_{OLF} \text{ then } G_{max(T)} &= G_{max} \times \left( \frac{T - T_b}{T_{OLF} - T_b} \right) \\ \text{if } T_{OLF} \leq T \leq T_{OUF} \text{ then } G_{max(T)} &= G_{max} \\ \text{if } T_{OUF} < T < T_{CF} \text{ then } G_{max(T)} &= G_{max} \times \left( \frac{T_{CR} - T}{T_{OR} - T_b} \right) \\ \text{if } T \leq T_b \text{ or } T \geq T_{CR} \text{ then } G_{max(T)} &= 0 \end{aligned} \quad [9]$$

در مدل بالا،  $G_{max(T)}$  = درصد جوانه‌زنی پایانی در دمای  $T$  می‌باشد، سایر نمادها پیش‌تر توصیف شدند. یادآوری می‌گردد که در این مدل، دمای پایه ( $T_b$ ) برای سرعت جوانه‌زنی و درصد جوانه‌زنی پایانی یکسان است ولی سایر دماهای بنیادین

این آزمایش به صورت طرح کاملاً تصادفی با ۴ تکرار انجام شد. برای برازش مدل‌ها از نرم افزار آماری (Version, 9.13) SAS (PROC NL MIXED) و همچنین (2003) EXCEL استفاده شد. هیچ‌گونه تبدیلی بر روی داده‌ها انجام نشد، بلکه در برازش مدل‌ها، نوع توزیع داده‌ها، توزیع دوجمله‌ای (باینومیل) در نظر گرفته شد. نکویی برازش مدل‌ها نیز بر حسب سنجه‌های ریشه میانگین مربعات خطا (RMSE)، ضریب تبیین ( $R^2$ ) و سنجه آکاییک (AIC) (Burnham & Anderson, 2002) مورد ارزیابی قرار گرفت.

### نتایج و بحث

مدل زمان گرمایی مرسوم (بر پایه توزیع نرمال، رابطه ۲ و ۳) برازش ناکارآمدی به داده‌های جوانه‌زنی در هر دو گونه و بویژه علف‌قناری داشت (جدول ۱ و شکل‌های ۱ و ۲). چندان که این مدل، جوانه‌زنی علف‌هرز جودره را با ۹٪ و علف‌قناری را با ۱۳٪ خطا (RMSE) برآورد کرد. جوانه‌زنی جودره در همه دماهای زیربینه بیشتر از اندازه واقعی آن برآورد شد (شکل ۱) و در همین دماها برای علف‌قناری همخوانی ضعیفی میان داده‌های واقعی و پیش‌بینی مدل دیده شد (شکل ۲). تنها نمونه‌ای که مدل پیش‌بینی کاملاً مناسبی فراهم آورد دو دمای بیش‌بینه بودند که این نیز به خاطر اندک بودن تعداد تیمارهای مورد بررسی بود.

برای هر دو گونه زمستانه علف‌قناری و جودره فراهم نمایند. در آزمایش‌های صورت گرفته بر روی این دو گونه دمای بهینه در حدود ۲۰ درجه سانتی‌گراد گزارش شده است (Gozlan & Gutterman, 1999; Chhokar & Malik, 1999). هر چند یادآوری می‌گردد که در این آزمایش‌ها واژه دمای بهینه به صورت مبهم بکار برده شده است و تعریف دمای بهینه به درصد جوانه‌زنی پایانی محدود گردیده بود. دامنه دمایی که در آن جوانه‌زنی این دو گونه رخ می‌دهد نیز بین ۱۰ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد گزارش شده بود (Gozlan & Gutterman, 1999; Chhokar & Malik, 1999). هر چند که در همه این آزمایش‌ها دماهای کمتر از ۱۰ درجه سانتی‌گراد آزمون نشده است. به هر روی، بر پایه این یافته‌ها و برخی آزمون‌های اولیه (با دماهای فراتر از دامنه دمایی بالا) دماهای بالا گزینش و آزمون شدند. شمارش دانه‌های جوانه زده هر روزه و با در نظر گرفتن برون‌آمدگی ۲-۳ میلی‌متر ریشه‌چه - به عنوان سنجه جوانه‌زنی - انجام گرفت. شمارش جوانه‌زنی تا ۲۰ روز ادامه داشت چرا که پس از این زمان در بیشتر تیمارها افزایش چشمگیری در درصد جوانه‌زنی دیده نشد. شناسایی بذره‌های مرده نیز در پایان آزمایش از طریق چشمی (با فشار دادن پنس بر روی بذر و بررسی اندوسپرم) (Baskin & Baskin, 1998) انجام شد و درصد‌های جوانه‌زنی بر این اساس تصحیح شدند.

### تجزیه آماری

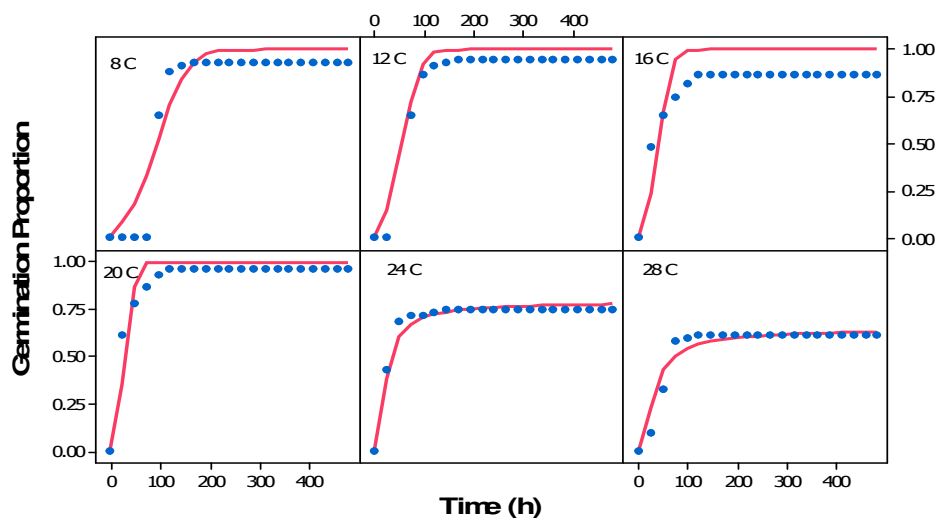
جدول ۱- آماره‌های برآورد شده از برازش مدل زمان گرمایی بر پایه توزیع نرمال (معادله‌های ۲ و ۳) به داده‌های جوانه‌زنی دو علف‌هرز جودره و علف‌قناری، آماره‌های ضریب تبیین ( $R^2$ )، ریشه میانگین مربعات خطا (RMSE) و سنجه آکاییک (AIC) نیز نشان داده شده است.

Table 1- Parameter estimates for the Normal-based thermal time model fitted to *H. spontaneum* and *P. minor* seed germination data, Also shown are the coefficient of determination ( $R^2$ ), root-mean square error (RMSE) and Akaike Information Criterion (AIC).

Parameters	<i>H. spontaneum</i>		<i>P. minor</i>	
$T_o$ (°C)	21.000	--	20.000	--
$T_b$ (°C)	2.290	--	0.000	--
$\theta_{T(50)}$ (h °C)	532.568	--	3545.290	(82.800)
$\sigma_{sub}$	282.628	--	2559.760	(74.533)
$\theta_{T(e)}$ (h °C)	31.646	(1.028)*	34.586	--
$T_{C(50)}$ (°C)	9.272	(1.593)	17.822	--
$\sigma_{sup}$	250.297	(58.729)	2129.570	--
$R^2$	0.885	-	0.775	-
RMSE	0.088	(0.006)	0.129	(0.008)
AIC	-224.7	-	-135.6	-

\* Values in parentheses indicate the standard error.

-- Standard error was not estimable ..



شکل ۱- منحنی پیشرفت جوانه‌زنی بذرهای جودره با گذشت زمان برای دماهای زیر و بیش‌بهینه، خط‌های پیوسته مقادیر پیش‌بینی شده توسط مدل بر پایه توزیع نرمال (معادله‌های ۲ و ۳) و نمادها جوانه‌زنی واقعی را نشان می‌دهند.

Figure 1- Time course of the cumulative germination of *H. spontaneum* seeds at various sub- and super-optimal temperatures, Curves are the predicted germinations from the Normal-based thermal time model (equation 2 and 3) while symbols are the observed germination values

مدل از ۱۰ به ۹ کاهش یافت که مدل نهایی را می‌توان به صورت زیر بازنویسی کرد:

$$f(t) = 0 \quad \text{if } t \leq t_{mid(T_i)} + t_{mid(T_{OR})} \times \ln(2)^{\frac{1}{\lambda}} \quad \text{else:}$$

$$f(t) = G_{max(T_i)} \times \left\{ 1 - \exp \left[ - \left( \frac{t - \left( t_{mid(T_i)} + t_{mid(T_{OR})} \times \ln(2)^{\frac{1}{\lambda}} \right)}{t_{mid(T_{OR})}} \right)^{\lambda} \right] \right\} \quad [10]$$

مدل کاهش یافته (۹ آماره) نه تنها باعث افزایش خطا نگردید بلکه سنجه آکاییک (AIC) را برای هر دو گونه به طور میانگین به اندازه ۲ واحد منفی‌تر نمود (داده‌ها نشان داده نشده‌اند).

کوچک‌تر شدن آکاییک بدین معناست که مدل پیچیده‌تر با وجود داشتن آماره‌های بیشتر (یعنی ۱۰ آماره) نتوانسته از اندازه خطا بکاهد. در نتیجه هنگامی که از مدل ساده‌تر (۹ آماره) بهره می‌بریم بی‌آنکه خطای مدل افزایش یابد در استفاده از آماره‌ها نیز صرفه‌جویی<sup>۱</sup> کرده‌ایم. شاید این پرسش

ولی در دماهای زیربهینه که تعداد محیط‌ها (تیمارها) بیشتر (چهار محیط) بود مدل کارایی اندکی داشت. ننگ‌جانان زمان درنگ و همچنین فرض جوانه‌زنی ۱۰۰٪ (چون توزیع تجمعی به سمت ۱ می‌گراید- شکل ۱ و ۲) از گزینه‌های نخستین برای توضیح ناکارآمدی این مدل می‌باشند. در شکل‌های ۱ و ۲ به خوبی نمایان است که نبود این ویژگی‌ها در مدل منجر به برآورد نادرست زمان آغاز جوانه‌زنی و نیز جوانه‌زنی پایانی می‌گردد. افزون بر این، در جدول ۱ مشاهده می‌گردد که خطای استاندارد برای بیشتر آماره‌ها برآوردشدنی نبود، که این بنخاطر مشکلات محاسباتی در برآورد آماره‌ها (مانند همبستگی خطی بین آنها) می‌باشد.

برخلاف مدل مرسوم (رابطه ۲ و ۳)، مدل پیشنهادی در این پژوهش برآزش بسیار مناسبی به داده‌ها داشت. ولی پیش‌تر باید یادآوری نمود که پس از برآزش مدل، تفاوت چشمگیری بین دو آماره  $t_{mid(TOR)}$  و  $\sigma$  (در هر دو گونه) دیده نشد، از این رو با یکسان در نظر گرفتن این دو آماره تعداد آماره‌های

<sup>۱</sup> در آمار به آن Parsimony می‌گویند.

مدل پیشنهادی بالا، اندازه خطا را نسبت به مدل مرسوم به نصف کاهش داد ( $RMSE = 0.4$ ) و  $R^2$  را در هر دو گونه به حدود  $0.97$  افزایش داد. مقایسه سنجه AIC بین دو مدل مرسوم (جدول ۱) و مدل پیشنهادی (جدول ۲) به روشنی برتری مدل بر پایه توزیع ویبول را نشان می‌دهد، چندان که اندازه این سنجه برای مدل پیشنهادی تقریباً نصف مدل

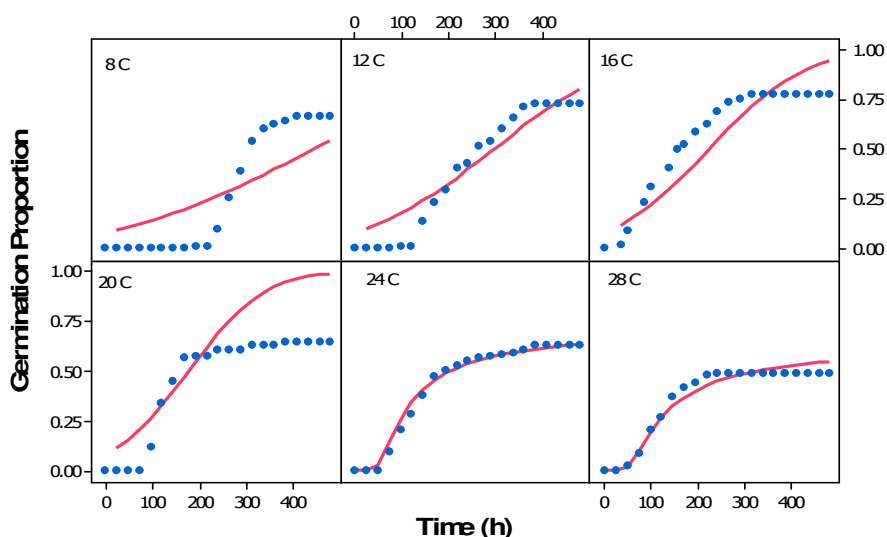
پیش آید که آماره  $\sigma$  زمان تا  $63\%$  جوانه‌زنی (نسبت به جوانه-زنی پایانی) را نشان می‌دهد و از این رو نمی‌تواند با  $t_{mid(TOR)}$  برابر باشد. پاسخ این است که آماره  $\sigma$  برای دماهای گوناگون می‌تواند بزرگتر یا کوچکتر از  $t_{mid(TOR)}$  باشد ولی در مدل تنها از میانگین این اعداد استفاده می‌شود که پس از برازش مدل معلوم شد که بهترین برآورد برای  $\sigma$  همان  $t_{mid(TOR)}$  است (جدول ۲).

جدول ۲- آماره‌های برآورد شده از برازش مدل زمان گرمایی مبتنی بر تابع ویبول (معادله ۱۰) به داده‌های جوانه‌زنی دو علف‌هرز جودره و علف-قناری، آماره‌های ضریب تبیین ( $R^2$ )، ریشه میانگین مربعات خطا (RMSE) و سنجه آکاییک (AIC) نیز نشان داده شده است.

Table 2- Parameter estimates for the Weibull-based thermal time model to *H. spontaneum* and *P. minor* seed germination data, Also shown are the coefficient of determination ( $R^2$ ), root-mean square error (RMSE) and Akaike Information Criterion (AIC).

Parameters	<i>H. spontaneum</i>		<i>P. minor</i>	
Gmax	0.928	(0.005)*	0.746	(0.015)
T <sub>b</sub> (°C)	4.493	(0.233)	0.248	(0.428)
T <sub>OLF</sub> (°C)	7.519	(1.139)	7.499	(0.971)
T <sub>OUF</sub> (°C)	20.000	(0.484)	16.000	(1.071)
T <sub>CF</sub> (°C)	43.812	(1.359)	55.505	(3.675)
T <sub>OR</sub> (°C)	21.896	(0.806)	23.457	(0.460)
T <sub>CR</sub> (°C)	31.666	(0.746)	40.026	(2.381)
t <sub>mid(TOR)</sub> (h)	16.458	(0.675)	95.475	(2.610)
Shape	0.688	(0.053)	1.245	(0.112)
R <sup>2</sup>	0.976	-	0.968	-
RMSE	0.039	(0.003)	0.049	(0.003)
AIC	-416.3	-	-384.8	-

\* Values in parentheses indicate the standard error.



شکل ۲- منحنی پیشرفت جوانه‌زنی بذرهای علف‌قناری با گذشت زمان برای دماهای زیر و بیش‌بهینه، خط‌های پیوسته مقادیر پیش‌بینی شده توسط مدل بر پایه توزیع نرمال (معادله‌های ۲ و ۳) و نمادها جوانه‌زنی واقعی را نشان می‌دهند.

Figure 2- Time course of the cumulative germination of *P. minor* seeds at various sub- and super-optimal temperatures, Curves are the predicted germinations from the Normal-based thermal time model (equation 2 and 3) while symbols are the observed germination values.

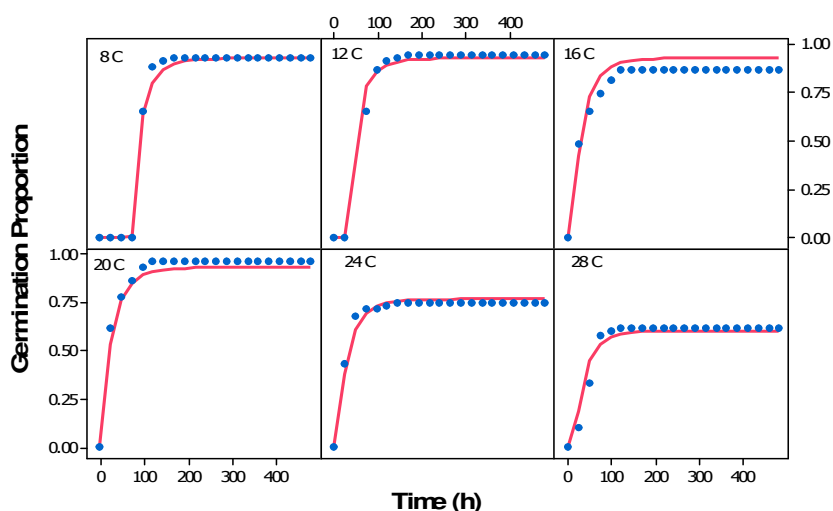


در این گستره بهینه دمایی (یعنی  $G_{max}$ ) برای جودره ۹۳٪ و برای علف‌قناری ۷۵٪ بود (جدول ۲) ( یادآوری می‌گردد که در مقیاس نرمال شده این مقادیر برابر ۱ می‌باشند که در شکل ۵ نشان داده شده است). از سوی دیگر، دمای بهینه بر حسب سرعت جوانه‌زنی ( $GR_{mid}(T_i)$ ) برای جودره ۲۱/۹ و برای علف‌قناری ۲۳/۴ درجه سانتی‌گراد بدست آمد که این دماها بیرون از گستره دمایی بهینه برحسب درصد پایانی جوانه‌زنی می‌باشند. این پدیده از نظر بوم‌شناختی دارای اهمیت چشمگیری است. بدین معنا که دماهای پایین برای رسیدن به درصد‌های بالای جوانه‌زنی سودمند هستند ولی برای رسیدن به این درصد‌های بالای جوانه‌زنی به زمان زیادی نیاز است چون سرعت جوانه‌زنی در این دماها پایین است. از سویی، در دماهای بالا، احتمال جوانه‌زنی کمتر است ولی همان تعداد بذر کمی که توان جوانه‌زنی دارند، جوانه‌زنی‌اشان سریع‌تر انجام می‌شود. این پدیده سازگاری بسیار بالایی به این علف‌های هرز می‌دهد که می‌تواند منجر به افزایش توان رقابتی در دامنه گسترده‌ای از دماهای محیطی گردد.

مرسوم است. همچنین، شکل‌های ۳ و ۴ نشان می‌دهند که همخوانی بسیار بالایی میان داده‌های جوانه‌زنی و منحنی پیش‌بینی مدل وجود دارد. تصحیح مدل برای جوانه‌زنی پایانی ( $G_{max}$ ) باعث می‌شود که مدل با گذشت زمان به سمت ۱ (۱۰۰٪ جوانه‌زنی) میل نکرده و به پیامد آن جوانه‌زنی بیشتر از اندازه واقعی‌اش پیش‌بینی نگردد. زمان درنگ نیز در بیشتر دماها به درستی پیش‌بینی شد و این پدیده بخصوص در دماهای ۸ و ۱۲ (در هر دو گونه) نمایان است (شکل ۳ و ۴).

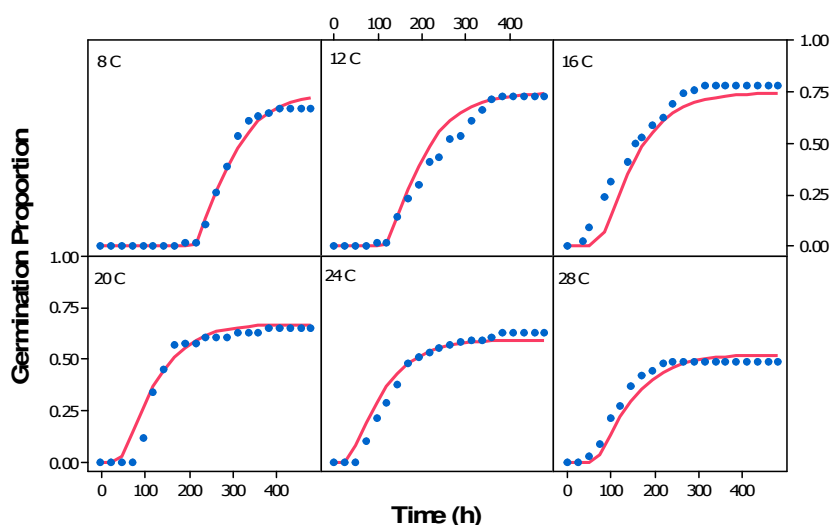
تغییرات جوانه‌زنی پایانی ( $G_{max}(T_i)$ ) و سرعت جوانه‌زنی ( $GR_{mid}(T_i)$ ) در پاسخ به دما در شکل ۵ نشان داده شده است (البته به صورت نرمال شده یعنی بخش کردن همه اعداد به بزرگترین عدد). همان گونه که در شکل ۵ نشان داده شده است در هر دو گونه دمای بهینه برای درصد جوانه‌زنی متفاوت از سرعت جوانه‌زنی بود.

در جودره دمای بهینه جوانه‌زنی (پایانی) در گستره دمایی ۷٫۵ تا ۲۰ درجه سانتی‌گراد و در علف‌قناری از ۷٫۵ تا ۱۶ درجه سانتی‌گراد برآورد شد (شکل ۵ و جدول ۲). درصد جوانه‌زنی



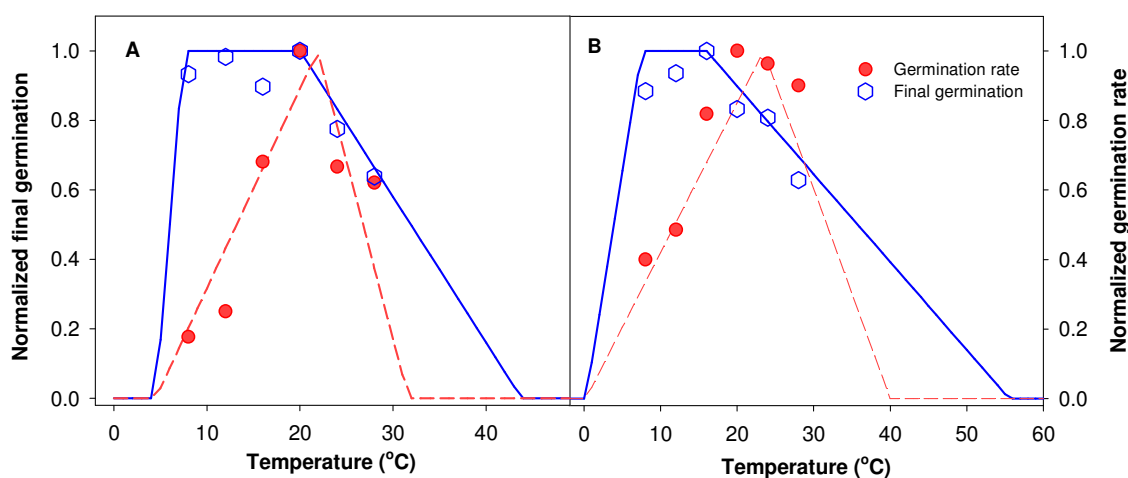
شکل ۳- منحنی پیشرفت جوانه‌زنی بذرهای جودره با گذشت زمان برای دماهای زیر و بیش‌بهینه، خط‌های پیوسته مقادیر پیش‌بینی شده توسط مدل بر پایه توزیع ویبول (معادله ۱۰) و نمادها جوانه‌زنی واقعی را نشان می‌دهند.

Figure 3- Time course of the cumulative germination of *H. spontaneum* seeds at various sub- and super-optimal temperatures, Curves are the predicted germinations from the Weibull-based thermal time model (equation 10) while symbols are the observed germination values.



شکل ۴- منحنی پیشرفت جوانه‌زنی بذرهای علف‌قناری با گذشت زمان برای دماهای زیر و بیش‌بهینه، خط‌های پیوسته مقادیر پیش‌بینی شده توسط مدل بر پایه توزیع ویبول (معادله ۱۰) و نمادها جوانه‌زنی واقعی را نشان می‌دهند.

Figure 4- Time course of the cumulative germination of *P. minor* seeds at various sub- and super-optimal temperatures, Curves are the predicted germinations from the Weibull-based thermal time model (equation 10) while symbols are the observed germination values.



شکل ۵- الگوی تغییرات سرعت جوانه‌زنی میانه و جوانه‌زنی پایانی (در یکای نرمال شده) در پاسخ به دما. مدل سه‌گوشه برای سرعت جوانه‌زنی (خط چین: رابطه ۸) و مدل ذوزنقه‌ای (خط پیوسته: رابطه ۹) برای جوانه‌زنی پایانی در علف‌های هرز جودره (A) و علف‌قناری (B) به کار برده شدند.

Figure 5- The effect of temperature on mid germination rate and final percent germination (on normalized scale) using the triangular (dashed line: equation 8) and trapezoid (continuous line: equation 9) models in *H. spontaneum* (A) and *P. minor* (B).

کنند. این پدیده، یعنی دمای بهینه بالاتر برای سرعت جوانه‌زنی، در دو پژوهش دیگر نیز گزارش شده است و در هر دو مورد گونه‌های آزمون شده علف‌هرز بودند. کبری و مورداچ (Kebreab & Murdoch, 1999 & 2000) چنین پدیده‌ای را در علف‌هرز انگلی گل‌جالیز (*Orobanche egyptiaca*) و گروندی

این علف‌های هرز در دماهای پایین به علت احتمال جوانه‌زنی بالا، توان رقابتی خود را از طریق افزایش تعداد بوته بدست می‌آورند. از سوی دیگر، هنگامی که دمای محیطی بالاست و در نتیجه جوانه‌زنی اندک، کاهش توان رقابتی به دلیل جمعیت پایین را با جوانه‌زنی سریع و استقرار زود هنگام جبران می‌-

و همکاران (Grundy *et al.*, 2000) آن را در علف‌هرز گندمک (*Stellaria media*) مشاهده کردند.

توانایی مدل پیشنهادی در گنجاندن پدیده‌های زیست‌شناختی و بوم‌شناختی در درون خود از اهمیت بالایی برخوردار است. از ۹ آماره به کار برده شده در این مدل تنها یک آماره (آماره شکل،  $\lambda$ ) فاقد معنی زیست‌شناختی است و سایر آماره‌ها دارای مفهوم بیولوژیک هستند. برای نمونه، در جودره جوانه‌زنی پس از دمای  $4/5$  درجه سانتی‌گراد (یعنی دمای پایه،  $T_b$ ) آغاز می‌شود، در دمای  $7/5$  درجه سانتی‌گراد ( $T_{OLF}$ ) به بیشترین مقدار خود ( $G_{max}$ ) که برابر  $93\%$  است می‌رسد. از دمای  $7/5$  تا دمای  $20$  درجه سانتی‌گراد ( $T_{OUF}$ ) این گونه توانایی جوانه‌زنی بیشینه را همچنان حفظ می‌کند ولی پس از دمای  $20$  درجه سانتی‌گراد روند کاهشی پیدا کرده و سرانجام در دمای  $43/8$  درجه سانتی‌گراد ( $T_{CF}$ ) جوانه‌زنی متوقف می‌شود. در همه این دماها سرعت پیشرفت جوانه‌زنی از طریق مدل سرعت جوانه‌زنی (معادله ۸) توصیف می‌شود. به عبارتی، برای هر دما، معادله ۹، ظرفیت جوانه‌زنی را برآورد می‌کند، و معادله ۸، زمان رسیدن به این درصد از جوانه‌زنی را در قالب یک توزیع ویبول (مدل ۱۰) مشخص می‌کند. مثلاً در دمای  $21/8$  درجه سانتی‌گراد (که دمای بهینه برای سرعت جوانه‌زنی ( $T_{OR}$ ) است)، طبق معادله ۹، سقف جوانه‌زنی  $85\%$  برآورد شد و در همین دما، زمان تا آغاز جوانه‌زنی (زمان درنگ: معادله ۶)  $6/8$  ساعت (با خطای استاندارد  $13\%$  ساعت) بود. در این شرایط یعنی دمای  $21/8$ ، از آغاز جوانه‌زنی تا رسیدن به نیمی از جوانه‌زنی پایانی (یعنی  $42/7 = 2 \div 85/4$ ) جودره تنها به  $16/5$  ساعت زمان نیاز دارد. سرانجام اینکه چنانچه دما به بیش از  $31/6$  درجه سانتی‌گراد افزایش یابد سرعت جوانه‌زنی برای این صدک صفر خواهد شد.

آماره‌های این مدل همچنین بطور کارآمد امکان مقایسه گونه‌های مختلف با یکدیگر را فراهم می‌سازند. مثلاً با توجه به آماره‌های  $T_{OLF}$  و  $T_{OUF}$  می‌توان بیان کرد که دامنه دماهای بهینه

برای علف‌قناری باریک‌تر و پایین‌تر از جودره است. همچنین بر حسب مقدار آماره  $t_{mid}(TOR)$  می‌توان نتیجه گرفت که جوانه‌زنی علف‌قناری بسیار کندتر از جودره رخ می‌دهد و علف‌قناری با آنکه جوانه‌زنی پایانی‌اش  $20\%$  کمتر از جودره است ولی برای رسیدن به نیمی از همین درصد جوانه‌زنی به  $6$  برابر زمان بیشتر ( $95$  ساعت در برابر  $16$  ساعت) نیاز دارد. زمان درنگ برای این گونه در دمای بهینه ( $T_{OR}$ ) نیز  $26/3$  ساعت (خطای استاندارد  $2$  ساعت) برآورد شد که این اندازه از زمان برابر با زمان تا جوانه‌زنی میانه (زمان تا  $42/7\%$  جوانه‌زنی) در جودره است.

از دیگر سودمندی‌های این مدل امکان جایگذاری مدل‌های غیرخطی به جای مدل‌های دوزنقه‌ای و سه‌گوشه در توزیع ویبول است. بنابراین، این مدل تنها به مدل‌های بالا محدود نشده و چنانچه الگوی غیرخطی در پاسخ به دما دیده شود (مانند Timmermans *et al.*, 2007; Shafii & Price, 2001; Marshall & Squire, 1996; Yin *et al.*, 1995) بهره برد. در این آزمایش، مدل‌های غیرخطی (بتا) نیز آزمون شدند ولی چون بهبود چشمگیری در توان توصیف و پیش‌بینی مدل دیده نشد به مدل ساده‌تر (خطی) بسنده گردید (داده‌ها نشان داده نشده‌اند). چنانچه دمای پایه ( $T_b$ ) بین صدک‌ها یکسان نباشد می‌توان دو دمای پایه، یکی برای درصد جوانه‌زنی و دیگری برای سرعت جوانه‌زنی برگزید یا در برابر آن دمای سقف ( $T_{CR}$  و  $T_{CF}$ ) را یکسان در نظر گرفت. همه این ویژگی‌ها نشان می‌دهد که این مدل از شکل‌پذیری بسیار بالایی برای توصیف الگوی جوانه‌زنی برخوردار است.

یکی از ایرادهای این مدل وابستگی زمان درنگ به  $t_{mid}(Ti)$  است. همان گونه که در معادله ۶ نشان داده شده است تغییرات زمان درنگ تابعی است از تغییرات  $t_{mid}(Ti)$  است چرا که برای هر دما، تنها آماره  $t_{mid}(Ti)$  است که تغییر می‌کند و سایر آماره‌ها ثابت هستند. چنانچه در گونه‌ای تاثیر دما بر زمان درنگ متفاوت از تاثیر آن بر زمان تا جوانه‌زنی میانه باشد (که

پیشنهادی از توانایی بالایی برای توصیف الگوی جوانه‌زنی در پاسخ به دما برخوردار باشد.

در اینجا دیده نشد) آنگاه ممکن است کارایی مدل کاهش پیدا کند. در این مورد گنجاندن آماره  $\sigma$  در مدل می‌تواند راهگشا باشد. با توجه به این انعطاف‌پذیری، به نظر می‌رسد که مدل

## منابع

- Alvarado, V. and Bradford, K. J. 2002. A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. *Plant, Cell Env.* 25: 1061–1069.
- Alvarado, V. and Bradford K. J. 2005. Hydrothermal time analysis of seed dormancy in true (botanical) potato seeds. *Seed Sci Res.* 15: 77–88.
- Baskin, C.C. and Baskin, J. M. 1998. Seeds: ecology, biogeography, and evaluation of dormancy and germination. San Diego: Academic Press.
- Batlla, D. and Benech-Arnold, R. L. 2003. A quantitative analysis of dormancy loss dynamics in *Polygonum aviculare* L. seeds: Development of a thermal time model based on changes in seed population thermal parameters. *Seed Sci Res.* 13: 55–68.
- Bradford, K. J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Sci.* 50: 248–260.
- Brown, R.F. and Mayer, D.G. 1988. Representing cumulative germination. 2. The use of Weibull function and other empirically derived curves. *Annals Bot.* 61: 127-138.
- Burnham, K.P. and Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. New York, USA: Springer.
- Bury, K. 1999. Statistical distributions in engineering. Cambridge: Cambridge University Press.
- Chhokar, R. and Malik, R. 1999. Effect of temperature on germination of *Phalaris minor* Retz. *Indian J Weed Sci.* 31: 73-74.
- Coles, S. 2001. An introduction to statistical modeling of extreme values. (Vol. 208). London: Springer.
- Covell, S., Ellis, R.H., Roberts, E.H. and Summerfield, R. J. 1986. The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes I. A comparison of chickpea, lentil, soyabean and cowpea at constant temperatures. *J Exp Bot.* 37: 705-715.
- Dumur, D., Pilbeam, C. J. and Craigon, J. 1990. Use of the weibull function to calculate cardinal temperatures in faba bean. *J Exp Bot.* 41: 1423-1430.
- Ekeleme, F., Forcella, F., Archer, D.W., Akobundu, I.O. and Chikoye, D. 2005. Seedling emergence model for tropic ageratum (*Ageratum conyzoides*). *Weed Sci.* 53: 55-61.
- Ekeleme, F., Forcella, F., Archer, D.W, Chikoye, D. and Akobundu, I.O. 2004. Simulation of shoot emergence pattern of cogongrass (*Imperata cylindrica*) in the humid tropics. *Weed Sci.* 52: 961-967.
- Ellis, R.H., Covell, S., Roberts, E.H. and Summerfield, R.J. 1986. The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes II. Intraspecific variation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) at constant temperatures. *J Exp Bot.* 37: 1503-1515.
- Evans, M., Hastings, N. and Peacock, B. 2000. *Statistical distributions*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Fyfield, T.P. and Gregory, P.J. 1989. Effects of temperature and water potential on germination, radicle elongation and emergence of mungbean. *J Exp Bot.* 40: 667-674.
- Garcia-Huidobro, J., Monteith, J. L. and Squire, G.R. 1982. Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S & H.). I. Constant temperature. *J Exp Bot.* 33: 288–296.
- Gozlan, S. and Gutterman, Y. 1999. Dry storage temperatures, duration, and salt concentrations affect germination of local and edaphic ecotypes of *Hordeum spontaneum* (Poaceae) from Israel. *Biol J Lin Soci.* 67: 163-180.
- Grundy, A.C., Phelps, K., Reader, R. J. and Burston, S. 2000. Modelling the germination of *Stellaria media* using the concept of hydrothermal time. *New Phytol.* 148: 433-444.
- Hardegree, S. P. 2006a. Predicting germination response to temperature. III. Model validation under field-variable temperature conditions. *Annals Bot.* 98: 827–834.
- Hardegree, S. P. 2006b. Predicting germination response to temperature. I. Cardinal-temperature models and subpopulation-specific regression. *Annal Bot.* 97: 1115–1125.

- Hardegree, S. P. and Winstral, A.H. 2006. Predicting germination response to temperature. II. Three-dimensional regression, statistical gridding and iterative-probit optimization using measured and interpolated-subpopulation data. *Annals Bot.* 98: 403–410.
- Kebreab, E. and Murdoch, A. J. 1999. Modelling the effects of water stress and temperature on germination rate of *Orobanche aegyptiaca* seeds. *J Exp Bot.* 50: 655-664.
- Kebreab, E. and Murdoch, A. J. 2000. The effect of water stress on the temperature range for germination of *Orobanche aegyptiaca* seeds. *Seed Sci Res.* 10: 127–133.
- Machin, D., Cheung, Y. B. and Parmar, M.K.B. 2006. Survival analysis: a practical approach. England: John Wiley and Sons.
- Marshall, B. and Squire, G. R. 1996. Non-linearity in rate-temperature relations of germination in oilseed rape. *J Exp Bot.* 47: 1369-1375.
- Meyer, S.E. and Allen, P.S. 2009. Predicting seed dormancy loss and germination timing for *Bromus tectorum* in a semi-arid environment using hydrothermal time models. *Seed Sci Res.* 19: 225–239.
- Piper, E.L., Boote, K. J., Jones, J.W. and Grimm, S.S. 1996. Comparison of two phenology models for predicting flowering and maturity date of soybean. *Crop Sci.* 36: 1606–1614.
- Roman, E.S., Thomas, A.G., Murphy, S. D. and Swanton, C. J. 1999. Modeling germination and seedling elongation of common lambsquarters (*Chenopodium album*). *Weed Sci.* 47: 149-155.
- Shafii, B. and Price, W. J. 2001. Estimation of cardinal temperatures in germination data analysis. *J Agri Biol Env Stat.* 6: 356-366.
- Soltani, A., Robertson, M. J., Torabi, B., Yousefi-Daz, M. and Sarparast, R. 2006. Modelling seedling emergence in chickpea as influenced by temperature and sowing depth. *Agri Forest Meteorol.* 138: 156–167.
- Timmermans, B.G.H., Vos, J., van Nieuwburg, J., Stomph, T.J. and van der Putten, P.E.L. 2007. Germination rates of *Solanum sisymbriifolium*: temperature response models, effects of temperature fluctuations and soil water potential. *Seed Sci Res.* 17: 221–231.
- Watta, M.S., Xub, V. and Bloomberg, M. 2010. Development of a hydrothermal time seed germination model which uses the Weibull distribution to describe base water potential. *Ecol Model.* 221: 1267–1272.
- Weibull, W. 1951. A statistical distribution function of wide applicability. *J Appl Mech Trans Asme.* 18: 293–297.
- Yin, X., Kropff, M.J., McLaren, G. and Visperas, R.M. 1995. A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agri Forest Meteorol.* 77: 1-16.

## Modeling the Germination Responses of Wild Barley (*Hordeum spontaneum*) and Littleseed Canary Grass (*Phalaris minor*) to Temperature

Mohsen Beheshtian Mesgaran<sup>1,2</sup>, Hamid Reza Rahimian Mashhadi<sup>1</sup>, Hassan Alizadeh<sup>1</sup>, Sara Ohadi<sup>2</sup> and Ahmad Zare<sup>1</sup>

1- Department of Agronomy and Plant Breeding, University of Tehran, Iran 2- Department of Resource management and Geography, University of Melbourne, Australia

### Abstract

Different models have been developed to describe the germination responses of seeds to temperature among which the thermal time (heat unit) model has received the greatest implications. Although biologically relevant, the thermal time model is confined to some assumptions which may not be met in some species (particularly in weed species) and thus can result in poor predictions. In this paper we address a novel Weibull-based model which is not only more biologically relevant but also provides better predictions of germination compared to the conventional model. Therefore, in a laboratory experiment the seed germination of wild barley (*Hordeum spontaneum*) and little canary grass (*Phalaris minor*) was tested at various sub- and super-optimal temperatures including 8, 12, 16, 20, 24 and 28 °C. Both models were then fitted to the data and compared. The conventional thermal time model provided very poor fits to the germination data of both (particularly *P. minor*) (RMSE = 9% to 12%). However, the new model well fitted to the same datasets with only 4% error (i.e. RMSE). The Weibull-based model was also good at estimating the germination lag, germination rate and final percent germination in either of weeds studied. Separating the effect of temperature on germination rate and germination extent is suggested to be amongst the most significant ecological properties of the model. For example, the optimum temperature for mid germination rate (21.8 °C in *H. spontaneum* and 23.5 °C in *P. minor*) was found to be higher than and beyond the optimum range of germination extent (7.5 to 20 °C in *H. spontaneum* and 7.5 to 16 °C in *P. minor*). This can give the two species a high degree of germination plasticity in response to the environmental temperatures.

**Key words:** Thermal time model, Weibull-based model, germination lag, germination rate, germination extent

