

کاربردپذیری توابع توزیع احتمال در مدل‌های زمان گرمایی جهت مدل‌سازی پاسخ جوانه‌زنی کلزای بهاره به دما

ابوالفضل درخشان^۱، عبدالمهدی بخشنده^{۲*}، سید عطا... سیادت^۳، محمدرضا مرادی تلاوت^۴ و بهرام اندرزیان^۵
۱، ۲، ۳، ۴. دانشجوی دکتری، استادان و استادیار گروه زراعت دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان
۵. مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان خوزستان
(تاریخ دریافت: ۱۳۹۵/۱۲/۱۳ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۰۸/۲۴)

چکیده

مدل‌های مبتنی بر مفهوم زمان گرمایی ابزار سودمندی برای پیش‌بینی جوانه‌زنی بذر در رابطه با زمان و دما هستند. در این آزمایش که در سال ۱۳۹۵ در دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین انجام شد، مدل جوانه‌زنی-گرمایی بر مبنای هفت تابع توزیع احتمال (لجستیک، ویبول، گامبل، لوگ‌لجستیک، نرمال معکوس، لوگ‌نرمال و گاما) توسعه یافت و دوره‌های زمانی جوانه‌زنی پیش‌بینی شده توسط این مدل‌ها برای دو رقم کلزای بهاره (RGS003 و ساری‌گل) با خروجی‌های مدل جوانه‌زنی-گرمایی نرمال مقایسه شد. آزمون جوانه‌زنی برای هر رقم در ۱۱ دمای ثابت ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴، ۲۸، ۳۲، ۳۳، ۳۴، ۳۵ و ۳۶ درجه سلسیوس انجام شد. نتایج نشان داد، مدل زمان گرمایی لوگ نرمال برآزش بهتری به دوره‌های زمانی جوانه‌زنی هر دو رقم RGS003 (AICc= -1173) و ساری‌گل (AICc= -1180) داشت. بر پایه خروجی‌های این مدل، دمای پایه برای جوانه‌زنی رقم‌های RGS003 و ساری‌گل به ترتیب ۵/۸۵ و ۵/۶۰ درجه سلسیوس برآورد شد. زمان گرمایی زیر حد بهینه برای آغاز جوانه‌زنی رقم‌های RGS003 و ساری‌گل به ترتیب ۱۱۸/۴۰ و ۱۲۰/۰۰ درجه سلسیوس ساعت و زمان گرمایی مورد نیاز برای تکمیل جوانه‌زنی این رقم‌ها در دماهای بیشتر از حد بهینه به ترتیب ۲۹/۰۷ و ۳۱/۴۷ درجه سلسیوس ساعت پیش‌بینی شد. هر دو رقم کلزا در دمای فراتر از ۳۳/۱۷ درجه سلسیوس بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی نشان دادند. ضریب‌های برآورد شده در این آزمایش می‌توانند در مدل‌های شبیه‌سازی جوانه‌زنی دیگر رقم‌های کلزا نیز استفاده شوند.

واژگان کلیدی: بازدارندگی گرمایی، توزیع لوگ‌نرمال، دماهای مهم، کلزای بهاره، مدل جوانه‌زنی-گرمایی.

Comparison of probability distribution functions in thermal-time models for modeling of spring oilseed rape germination to temperature

Abolfazl Derakhshan¹, Abdolmehdi Bakhshandeh^{2*}, Seyed Ata-alah Siadat³, Mohammad-Reza Moradi-Telavat⁴ and Bahram Andarzian⁵

1, 2, 3 and 4. Ph.D. student, Professors and Assistant Professor Department of Agronomy Ramin Agriculture and Natural Resources University

(Received: March 3, 2017 - Accepted November 15, 2017)

ABSTRACT

The models based on thermal-time concept are useful tools for predicting germination in relation to time and temperature. In this study, conducted in 2016 at Ramin Agriculture and Natural Resources University, thermal-germination model was developed based on seven probability distribution function (Logistic, Weibull, Gumbel, Loglogistic, Inverse-Normal, Log-Normal and Gamma) and predicted germination time courses by these models for two spring oilseed rape cultivars (RGS003, Sarigol) were compared with the Normal thermal-germination outputs. Germination test were conducted at eleven constant temperature regimes of 8, 12, 16, 20, 24, 28, 32, 33, 34, 35 and 36 °C. Results indicated that the Log-Normal thermal-germination model gave best fit to germination time courses of both cvs. RGS003 (AICc=-1173) and Sarigol (AICc=-1180). Based on the outputs of this model, base temperature for germination of cvs. RGS003 and Sarigol were estimated to be 5.85 and 5.60 °C, respectively. The suboptimal thermal-time to initiate germination were predicted as 118.40 °C h in cv. RGS003 and 120.00 °C h in cv. Sarigol, While thermal-time required to complete germination at supra-optimal temperatures were estimated to be 29.07 °C h in cv. RGS003 and 31.47 °C h in cv. Sarigol. Also, both oilseed rape cultivars showed thermoinhibition beyond averaged temperature of 33.17 °C. Estimated parameters in this study can be used in crop simulation models.

Keywords: Thermoinhibition; Log-normal distribution; Cardinal temperatures; Thermal-germination model, Spring rape.

* Corresponding author E-mail: bakhshandehabdolmahdi@gmail.com

مقدمه

دمای از جمله مهم‌ترین عامل‌های محیطی مؤثر بر جوانه‌زنی بذر است. دماهای کمینه یا پایه (T_b)، بهینه یا مطلوب (T_o) و بیشینه یا سقف (T_c) به‌عنوان دماهای مهم (کاردینال) گستره‌ای از این عامل محیطی را تعریف می‌کنند که در آن جوانه‌زنی بذر یک‌گونه معین رخ می‌دهد. بذرها در دماهای کمتر از T_b یا بیشتر از T_c قادر به جوانه‌زنی نیستند، درحالی‌که سرعت و درصد جوانه‌زنی در T_o در بیشینه میزان است (Soltani *et al.*, 2006).

مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی به‌منظور کمی‌سازی تأثیر دما بر دوره‌های زمانی جوانه‌زنی و برآورد آستانه‌های گرمایی پاسخ جوانه‌زنی توسعه یافته‌اند (Covell *et al.*, 1986; Ellis *et al.*, 1986; Bradford, 2002). در این مدل‌ها فرض می‌شود که سرعت جوانه‌زنی (GR) برای هر کسر (Fraction) بذری معین g از جمعیت بذری با افزایش دما از T_b تا T_o به‌طور خطی افزایش و با افزایش بیشتر دما تا T_c به‌طور خطی کاهش می‌یابد (Bradford, 2002). در دماهای زیر حد بهینه، تنوع زمان جوانه‌زنی برای هر کسر g پیامدی از تنوع مقادیر زمان گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی آن کسر ($\theta_{T(g)}$) است، درحالی‌که T_b برای کل جمعیت بذری ثابت در نظر گرفته می‌شود (Covell *et al.*, 1986; Ellis *et al.*, 1986). دماهای بیشتر از حد بهینه، تنوع GR_g در میان کسرهای بذری پیامدی از تنوع T_c درون آن جمعیت بذری ($T_{c(g)}$) است، درحالی‌که زمان گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی همه بذرها (θ_{T_c}) ثابت فرض می‌شود (Ellis *et al.*, 1986). در دماهای زیر حد بهینه $\theta_{T(g)}$ با رابطه ۱ محاسبه می‌شود:

$$\theta_{T(g)} = (T - T_b) t_g \quad (1)$$

از آنجا که GR_g به‌عنوان عکس زمان جوانه‌زنی کسر g جمعیت بذری (t_g) تعریف می‌شود، رابطه ۱ را می‌توان به‌صورت زیر بازنویسی کرد:

$$GR_g = 1/t_g = (T - T_b) / \theta_{T(g)} \quad (2)$$

در دماهای بیشتر از حد بهینه θ_{T_c} با استفاده از رابطه ۳ محاسبه می‌شود:

$$\theta_{T_c} = (T_{c(g)} - T) t_g \quad (3)$$

یا

$$GR_g = 1/t_g = (T_{c(g)} - T) / \theta_{T_c} \quad (4)$$

برای هر کسر جوانه‌زنی، GR_g را می‌توان با استفاده از دو خط راست توصیف کرد. شیب این دو خط معادل $\theta_{T(g)}$ و θ_{T_c} است و نقطه تقاطع آن‌ها به‌عنوان T_o تعریف می‌شود. همچنین، دو نقطه‌ای که در آن GR_g برابر صفر می‌شود به ترتیب به‌عنوان T_b کل جمعیت بذری و T_c کسر جوانه‌زنی معین g جمعیت بذری ($T_{c(g)}$) تعریف می‌شوند (Covell *et al.*, 1986; Ellis *et al.*, 1986). این مدل به‌طور گسترده برای مقایسه زمان جوانه‌زنی گونه‌های مختلف یا برای یک‌گونه در زیستگاه‌ها و شرایط آب و هوایی مختلف (Alvarado & Bradford, 2002)، کمی‌سازی کمون بذر (Chantre *et al.*, 2009) و تعیین تأثیر پیش‌تیمارهای بذر یا تیمارهای پرایمینگ (Hardegree & Van Vactor, 2000) استفاده شده است. درک بهتری از الگوهای جوانه‌زنی بذر در غربال رقم‌ها و گیاهان زراعی از نظر دامنه تحمل به دماهای پایین و بالا و همچنین برای شناسایی مناطق جغرافیایی که در آن یک‌گونه یا نژادگان (ژنوتیپ) قادر به جوانه‌زنی و استقرار گیاهچه موفقیت آمیزی است، سودمند است. Andreucci *et al.* (2016) آستانه دماهای مهم یعنی کمینه، بهینه و بیشینه (T_b ، T_o و T_c) رقم‌های زمستانه علوفه‌ای کلزا را با مقایسه چند مدل خطی و غیرخطی به ترتیب بین ۳-۴، ۳۳-۲۹ و ۳۸ درجه سلسیوس برآورد کردند. Soltani *et al.* (2014) نیز با استفاده از مدل هیدروترمال تایم، دماهای مهم کلزای خودرو (Volunteer canola) را در پاسخ به دما و خشکی برآورد کردند. با این حال، اطلاعات دقیقی در مورد دماهای مهم و زمان گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی بذر رقم‌های بهاره کلزا موجود نیست.

مرطوب شدند. برای کاهش هدررفت آب از طریق تبخیر، ظرف‌های پتری با پارافیلیم پوشانده شدند و افزودن آب به ظرف‌های پتری در صورت نیاز انجام شد. به منظور هم‌دمایی آب مقطر با دمای اتاق رشد (انکوباتور)، آب مقطر ۲۴ ساعت پیش از آغاز آزمایش در اتاقک رشد قرار داده شد. بذریه‌هایی که ریشه‌چه آن‌ها به اندازه ۲ میلی‌متر یا بیشتر خارج شده بود، جوانه‌زده در نظر گرفته شدند. شمار بذریه‌های جوانه‌زده روزانه ۴ یا ۵ مرتبه به مدت ۲۱ روز شمارش شد. کل آزمایش سه مرتبه تکرار شد و میانگین داده‌های جوانه‌زنی هر رقم در هر دما در هر ساعت معین شمارش شمار بذریه‌های جوانه‌زده برای تجزیه آماری استفاده شد. درصد جوانه‌زنی تجمعی برای هر رقم و رژیم دمایی در هر ساعت محاسبه شد. سپس، زمان صرف‌شده برای رسیدن جوانه‌زنی تجمعی به زیر جمعیت‌های ۱۰، ۵۰ و ۹۰ درصد از بیشینه جوانه‌زنی در هر رژیم دمایی با درون‌یابی از منحنی پیشرفت این فرآیند در برابر زمان محاسبه شد (Soltani *et al.*, 2006). سرعت جوانه‌زنی (GR_0)؛ عکس زمان جوانه‌زنی برای هر کسر بذری معین (g) به‌عنوان تابعی از دما به‌طور جداگانه برای هر رقم و کسر جوانه‌زنی ترسیم شد و داده‌ها برای اجرای رویه‌های رگرسیون غیرخطی توسط بازرسی چشمی به دو گروه دماهای زیر حد بهینه و بیشتر از حد بهینه تقسیم شدند (Covell *et al.*, 1986; Hardegree, 2006). جوانه‌زنی بذرها درون یک جمعیت بذری به دلیل تنوع پاسخ هر بذریه به دما (یا تنوع سرعت جوانه‌زنی بذرها در یک دمای ثابت و کل دماهای مورد آزمون) از یک تابع توزیع تجمعی^۱ دو جمله‌ای^۲ پیروی می‌کند. از این‌رو، جوانه‌زنی مشاهده‌شده بر پایه تابع توزیع تجمعی توزیع نرمال برحسب قضیه حد مرکزی (Central limit theorem) شبیه‌سازی شد (Chantre *et al.*, 2009). افزون بر تابع توزیع احتمال نرمال، مدل جوانه‌زنی-گرمایی بر مبنای هفت تابع توزیع احتمال دیگر توسعه یافت و در نهایت آستانه‌های پاسخ جوانه‌زنی رقم‌های کلزا به دما بر پایه

تنوع $\theta_{T(g)}$ یا $T_{c(g)}$ درون جمعیت بذری به‌طور معمول با کاربرد توزیع احتمال نرمال توصیف می‌شود (Covell *et al.*, 1986; Ellis *et al.*, 1986; Alvarado & Bradford, 2002). با این وجود، کاربرد دیگر توابع توزیع احتمال بسته به نوع رفتار جوانه‌زنی بذریه‌ها (Watt *et al.*, 2010; Mesgaran *et al.*, 2016) ممکن است منجر به توصیف مناسب‌تر دوره‌های زمانی جوانه‌زنی در این مدل‌ها شود. در این آزمایش، مدل جوانه‌زنی-گرمایی بر مبنای هفت تابع توزیع احتمال توسعه یافت و دوره‌های زمانی جوانه‌زنی پیش‌بینی‌شده توسط این مدل‌ها برای دو رقم کلزای بهاره با پیش‌بینی‌های مدل جوانه‌زنی-گرمایی مرسوم (مبتنی بر توزیع احتمال نرمال) مقایسه شد.

مواد و روش‌ها

این آزمایش در سال ۱۳۹۵ در آزمایشگاه تکنولوژی بذر دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان اجرا شد. در این بررسی پاسخ جوانه‌زنی بذر دو رقم کلزای بهاره (RGS003 و ساری‌گل) به دما ارزیابی شد. هر دو رقم RGS003 و ساری‌گل از نوع آزاد گرده‌افشان هستند. بذر این دو رقم کلزا در فروردین‌ماه سال ۱۳۹۵ از یک آزمایش مقایسه رقم در مزرعه پژوهشی دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان گردآوری شد. آزمون جوانه‌زنی در دماهای ثابت ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴، ۲۸، ۳۲، ۳۳، ۳۴، ۳۵ و $36 (\pm 0.2)$ درجه سلسیوس انجام شد. این رژیم‌های دمایی هم دامنه دمایی زیر حد بهینه و هم دامنه دمایی بیشتر از حد بهینه برای جوانه‌زنی رقم‌های کلزا را پوشش داد. برای هر رقم، آزمون جوانه‌زنی در قالب طرح کامل تصادفی با چهار تکرار اجرا شد. سطح بذرها پیش از اجرای آزمایش با محلول ۰/۵ درصد سدیم هیپوکلریت به مدت ۱۵ ثانیه ضدعفونی و آنگاه با آب مقطر شستشو داده شد. در هر تکرار، ۱۰۰ بذر روی کاغذ صافی واتمن شماره ۱ در ظرف پتری پلاستیکی ۹ سانتی‌متری قرار داده شد و سپس کاغذهای صافی با ۷ میلی‌لیتر آب مقطر

1. Cumulative distribution function

2. Binomial

که در این رابطه‌ها $T_{c(50)}$ ، دمای بیشینه برای مهار ۵۰ درصدی جوانه‌زنی جمعیت بذری (میانگین، میانه یا مد توزیع $T_{c(g)}$ جمعیت بذری) و σ_2 ، انحراف معیار توزیع نرمال (فراسنجه نشان‌دهنده اندازه پراکنش توزیع $T_{c(g)}$) هستند.

مدل جوانه‌زنی-گرمایی لجستیک

در دماهای زیر حد بهینه، کاربردپذیری توزیع لجستیک در مدل زمان‌گرمایی به شرح زیر ارزیابی شد:

$$\theta_{T(g)} = \theta_{T(50)} + \sigma_1 \cdot \ln \left(\frac{G_{\max} \times g}{1 - (G_{\max} \times g)} \right) \quad (10)$$

$$g = G_{\max} \left[1 + \exp \left(- \left(\frac{(T - T_b) t_g - \theta_{T(50)}}{\sigma_1} \right) \right) \right]^{-1} \quad (11)$$

در دماهای بیشتر از حد بهینه، توزیع لجستیک را می‌توان به شرح زیر در مدل زمان‌گرمایی به کار برد:

$$T_{c(g)} = T_{c(50)} + \sigma_2 \cdot \ln \left(\frac{G_{\max} - g}{1 - (G_{\max} - g)} \right) \quad (12)$$

(13)

$$g = G_{\max} - \left(1 + \exp \left(- \left(\frac{\left(T + \left(\frac{\theta_{T(g)}}{t_g} \right) - T_{c(50)} \right)}{\sigma_2} \right) \right) \right)^{-1}$$

مدل جوانه‌زنی-گرمایی ویبول

در دماهای زیر حد بهینه، ppf توزیع ویبول برای پیش‌بینی $\theta_{T(g)}$ و cdf این توزیع برای پیش‌بینی درصد جوانه‌زنی g در مدل جوانه‌زنی-گرمایی به شرح زیر تعریف می‌شوند:

(14)

$$\theta_{T(g)} = \mu_1 + \sigma_1 \cdot \left[- \ln(1 - (G_{\max} \times g)) \right]^{\frac{1}{\lambda_1}}$$

پیش‌بینی‌های مدل دقیق‌تر کمی‌سازی شد. در زیر هر یک از این مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی به‌طور مختصر شرح داده شده‌اند.

مدل جوانه‌زنی-گرمایی نرمال

توزیع تجمعی وارونه (Inverse cumulative distribution; percentage point function; ppf) برای پیش‌بینی $\theta_{T(g)}$ و تابع توزیع تجمعی (Cumulative distribution function; cdf) توزیع احتمال نرمال برای پیش‌بینی درصد جوانه‌زنی g در دماهای زیر حد بهینه به‌شرط زیر در مدل زمان‌گرمایی تعریف می‌شود:

$$\theta_{T(g)} = \theta_{T(50)} + \sigma_1 \cdot \text{probit}(G_{\max} \times g) \quad (5)$$

$$g = G_{\max} \left(\Phi \left[\frac{(T - T_b) t_g - \theta_{T(50)}}{\sigma_1} \right] \right) \quad (6)$$

که در این رابطه‌ها $\theta_{T(50)}$ ، زمان‌گرمایی زیر حد بهینه برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری (میانگین، میانه یا مد توزیع $\theta_{T(g)}$)؛ σ_1 ، انحراف معیار توزیع نرمال (فراسنجه یا پارامتر نشان‌دهنده اندازه پراکنش توزیع $\theta_{T(g)}$) و G_{\max} ، بیشترین جوانه‌زنی پیش‌بینی‌شده با مدل هستند. $\text{probit}(g)$ ، تبدیل پروبیت یا توزیع تجمعی وارونه برای توزیع نرمال استاندارد با میانگین صفر و خطای استاندارد یک و Φ ، تبدیل لاپلاس انتگرال یا تابع توزیع تجمعی برای توزیع نرمال استاندارد با میانگین صفر و خطای استاندارد یک است که به‌صورت زیر تعریف می‌شود:

$$\Phi(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_0^x e^{-\frac{t^2}{2}} dt \quad (7)$$

در دماهای بیشتر از حد بهینه، ppf و cdf توزیع نرمال برای پیش‌بینی $T_{c(g)}$ و درصد جوانه‌زنی g در مدل جوانه‌زنی-گرمایی به‌صورت زیر تعریف می‌شوند:

$$T_{c(g)} = T_{c(50)} + \sigma_2 \cdot \text{probit}(G_{\max} - g) \quad (8)$$

$$g = G_{\max} - \left(\Phi \left[\frac{\left(T + \left(\frac{\theta_{T(g)}}{t_g} \right) - T_{c(50)} \right)}{\sigma_2} \right] \right) \quad (9)$$

$$g = G_{\max} \left[\exp \left[- \exp \left(- \left(\frac{(T - T_b) t_g - \mu_1}{\sigma_1} \right) \right) \right] \right] \quad (19)$$

در دماهای بیشتر از حد بهینه، مدل جوانه‌زنی-گرمایی مبتنی بر این توزیع به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$T_{c(g)} = \mu_2 + \sigma_2 \cdot \left[\ln \left(\ln \left(\frac{1}{G_{\max} - g} \right) \right) \right] \quad (20)$$

$$g = G_{\max} \left[\exp \left[- \exp \left(- \left(\frac{\left(T + \left(\frac{\theta_{T_c}}{t_g} \right) - \mu_2 \right)}{\sigma_2} \right) \right) \right] \right] \quad (21)$$

مدل جوانه‌زنی-گرمایی لوگ لجستیک

برای دماهای زیر حد بهینه، مدل زمان‌گرمایی لوگ لجستیک می‌شود:

$$\theta_{T(g)} = \mu_1 + \sigma_1 \cdot \left(\frac{G_{\max} \times g}{1 - (G_{\max} \times g)} \right)^{\frac{1}{\lambda_1}} \quad (22)$$

$$g = G_{\max} \left[\left(1 + \left(\frac{\sigma_1}{(T - T_b) t_g - \mu_1} \right)^{\lambda_1} \right)^{-1} \right] \quad (23)$$

برای دماهای بیشتر از حد بهینه،

$$T_{c(g)} = \mu_2 + \sigma_2 \cdot \left(\frac{G_{\max} - g}{1 - (G_{\max} - g)} \right)^{\frac{1}{\lambda_2}} \quad (24)$$

$$g = G_{\max} \left[\left(1 + \left(\frac{\sigma_2}{\left(T + \left(\frac{\theta_{T_c}}{t_g} \right) - \mu_2 \right)^{\lambda_2}} \right) \right)^{-1} \right] \quad (25)$$

مدل جوانه‌زنی-گرمایی نرمال معکوس

برای توزیع نرمال معکوس، ppf به فرم بسته و ساده‌ای وجود ندارد. با این حال، مدل زمان‌گرمایی مبتنی بر cdf این توزیع برای دماهای زیر حد بهینه را می‌توان به شرح زیر بیان کرد:

$$g = G_{\max} \left[1 - \left[\exp \left(- \left(\frac{(T - T_b) t_g - \mu_1}{\sigma_1} \right)^{\lambda_1} \right) \right] \right]$$

که در این رابطه‌ها μ_1 و σ_1 و λ_1 به ترتیب فراسنجه‌های جایگاه^۱، پراکنش^۲ و شکل^۳ توزیع $\theta_{T(g)}$ در دماهای زیر حد بهینه هستند. فراسنجه پراکنش همسان فراسنجه انحراف معیار در توزیع نرمال است و همراه با فراسنجه شکل اندازه پراکنش $\theta_{T(g)}$ را برای این توزیع برآورد می‌کند. فراسنجه شکل چگونگی خمش منحنی را مشخص می‌کند و به توزیع شکل‌پذیری بالایی می‌دهد (Mesgaran *et al.*, 2013; Derakhshan *et al.*, 2016). در دماهای بیشتر از حد بهینه، ppf و cdf توزیع احتمال و بیول برای پیش‌بینی درصد جوانه‌زنی g در مدل جوانه‌زنی-گرمایی به صورت زیر تعریف می‌شوند:

$$\theta_{T(g)} = \mu_1 + \sigma_1 \cdot \left(\frac{G_{\max} \times g}{1 - (G_{\max} \times g)} \right)^{\frac{1}{\lambda_1}} \quad (16)$$

$$T_{c(g)} = \mu_2 + \sigma_2 \cdot \left[- \ln \left(1 - (G_{\max} - g) \right) \right]^{\frac{1}{\lambda_2}} \quad (17)$$

$$g = G_{\max} \left[1 - \left[\exp \left(- \left(\frac{\left(T + \left(\frac{\theta_{T_c}}{t_g} \right) - \mu_2 \right)}{\sigma_2} \right)^{\lambda_2} \right) \right] \right]$$

که در این رابطه‌ها μ_2 و σ_2 و λ_2 به ترتیب فراسنجه‌های جایگاه، پراکنش و شکل توزیع $T_{c(g)}$ در دماهای بیشتر از حد بهینه هستند.

مدل جوانه‌زنی-گرمایی گامبل

مدل زمان‌گرمایی مبتنی بر توزیع گامبل برای دماهای زیر حد بهینه به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$\theta_{T(g)} = \mu_1 + \sigma_1 \cdot \left[\ln \left(\ln \left(\frac{1}{G_{\max} \times g} \right) \right) \right] \quad (18)$$

1. Location
2. Scale
3. Shape

$$g = G_{\max} \left[\Phi \left(\frac{\lambda_1}{\sqrt{((T-T_b)t_g - \mu_1) - \sigma_1}} \right) \times \left(\frac{((T-T_b)t_g - \mu_1 - \sigma_1)}{\sigma_1} \right) \right] + \exp \left(\frac{2\lambda_1}{\sigma_1} \right) \times \Phi \left(- \frac{\lambda_1}{\sqrt{((T-T_b)t_g - \mu_1) - \sigma_1}} \right) \times \left(\frac{((T-T_b)t_g - \mu_1 - \sigma_1)}{\sigma_1} \right) \right] \quad (26)$$

مدل جوانه‌زنی-گرمایی نرمال معکوس برای دماهای بیشتر از حد بهینه به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$g = G_{\max} - \left[\Phi \left(\frac{\lambda_2}{\sqrt{\left(T + \left(\frac{\theta T_c}{t_g} \right) - \mu_2 \right) - \sigma_2}} \right) \times \left(\frac{\left(T + \left(\frac{\theta T_c}{t_g} \right) - \mu_2 - \sigma_2 \right)}{\sigma_2} \right) \right] + \exp \left(\frac{2\lambda_2}{\sigma_2} \right) \times \Phi \left(- \frac{\lambda_2}{\sqrt{\left(T + \left(\frac{\theta T_c}{t_g} \right) - \mu_2 \right) - \sigma_2}} \right) \times \left(\frac{\left(T + \left(\frac{\theta T_c}{t_g} \right) - \mu_2 - \sigma_2 \right)}{\sigma_2} \right) \right] \quad (27)$$

$$Z = \frac{\left(\left(T + \left(\frac{\theta T_c}{t_g} \right) - \mu_2 \right) \right)}{\sigma_2} \quad (35)$$

که در این رابطه‌ها Γ تابع گاما است که به صورت زیر بیان می‌شود:

$$\Gamma(\lambda) = \int_0^{\infty} \chi^{\lambda-1} \exp(-t) dt \quad (36)$$

برازش مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی به داده‌های تجمعی دو رقم کلزا با استفاده از نرم‌افزار SAS و با رویه PROC NL MIXED و به روش بهینه‌سازی پیش‌فرض Dual Quasi-Newton در این نرم‌افزار انجام شد. برای ارزیابی برازش مدل‌ها از شاخص ریشه میانگین مربعات خطا (RMSE) و برای انتخاب بهترین تابع توزیع از شاخص آکائیک (AICc) استفاده شد (Burnham & Anderson, 2002).

$$AICc = n \cdot \ln \left(\frac{RSS}{n} \right) + 2k + \left(\frac{2k(k+1)}{n-k-1} \right) \quad (36)$$

که RSS جمع مربعات باقی‌مانده؛ n شمار نمونه و k شمار فراسنجه‌های مدل مورد نظر است. بهترین مدل در مقایسه مدل‌ها، مدلی است که کمترین میزان AICc محاسبه شده را داشته باشد.

نتایج و بحث

برازش مدل‌های زمان‌گرمایی مبتنی بر توزیع‌های آماری مختلف به جوانه‌زنی تجمعی رقم RGS003 در پاسخ به دماهای ثابت گوناگون در شکل ۱ و برآورد

مدل جوانه‌زنی-گرمایی لوگ‌نرمال

در دماهای زیر حد بهینه، توزیع لوگ‌نرمال را می‌توان به شرح زیر در مدل زمان‌گرمایی به کار برد:

$$\theta_{T(g)} = \mu_1 + \exp(\sigma_1 + \lambda_1 \cdot \text{probit}(G_{\max} \times g)) \quad (28)$$

$$g = G_{\max} \left[\Phi \left(\frac{\ln \left(\left((T-T_b)t_g - \mu_1 \right) - \sigma_1 \right)}{\lambda_1} \right) \right] \quad (29)$$

برای دماهای بیشتر از حد بهینه،

$$T_{c(g)} = \mu_2 + \exp(\sigma_2 + \lambda_2 \cdot \text{probit}(G_{\max} - g)) \quad (30)$$

$$g = G_{\max} - \left[\Phi \left(\frac{\ln \left(\left(\left(T + \left(\frac{\theta T_c}{t_g} \right) - \mu_2 \right) - \sigma_2 \right) \right)}{\lambda_2} \right) \right] \quad (31)$$

مدل جوانه‌زنی-گرمایی گاما

در توزیع گاما، pdf و cdf را نمی‌توان در فرم بسته بیان کرد و به صورت عددی محاسبه می‌شوند. برای دماهای زیر حد بهینه،

$$g = \frac{1}{\Gamma(\lambda_1)} \int_0^z z^{\lambda_1-1} e^{-z} dz \quad (32)$$

که

$$Z = \frac{((T-T_b)t_g - \mu_1)}{\sigma_1} \quad (33)$$

برای دماهای بیشتر از حد بهینه،

$$g = \frac{1}{\Gamma(\lambda_2)} \int_0^z z^{\lambda_2-1} e^{-z} dz \quad (34)$$

که

(AICc= -1170) بهترین برآزش را به داده‌های پیشرفت جوانه‌زنی رقم RGS003 در برابر زمان داشتند. مدل زمان گرمایی گاما (AICc= -970) نیز نسبت به دیگر مدل‌ها دقت کمتری در پیش‌بینی جوانه‌زنی این رقم داشت (جدول ۱؛ شکل ۱).

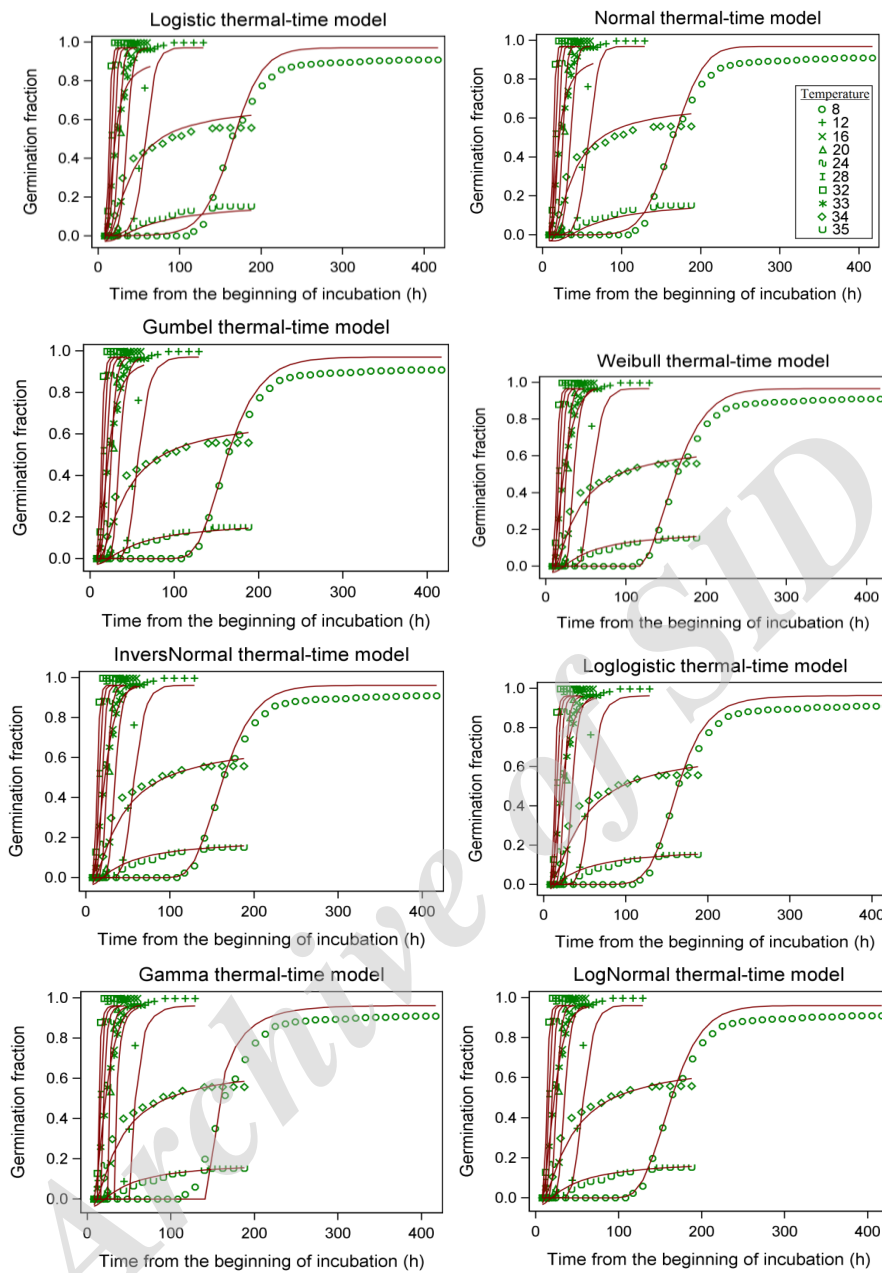
فراسنجه‌ها در جدول ۱ ارائه شده است. مقادیر AICc نشان داد، میان توزیع‌های آماری از نظر دقت پیش‌بینی دوره‌های زمانی جوانه‌زنی تفاوت زیادی وجود داشت (جدول ۱). مدل زمان گرمایی لوگ‌نرمال (AICc= -1173) و پس از آن مدل‌های مبتنی بر توزیع‌های نرمال معکوس (AICc= -1171) و ویبول

جدول ۱. برآورد ضریب‌ها و معیارهای نیکویی برآزش مدل‌های زمان گرمایی برآزش یافته به دوره‌های زمانی جوانه‌زنی کلزا رقم RGS003 در پاسخ به دماهای ثابت
Table 1. Parameter estimates and goodness of fit criteria for thermal-time models fitted to germination time courses of oilseed rape cv. RGS003 in response to constant temperatures

Distribution	Model parameters*										Goodness of fit		
	Suboptimal temperatures					Supra-optimal temperatures					RMSE	AICc	
	G_{max}	T_b (°C)	$T_{(50)}$ (°C h)	μ_1 (°C h)	λ_1 (°C h)	T_c (°C h)	$T_{(50)}$ (°C)	μ_2 (°C)	λ_2 (°C)	σ_1	σ_2		
Normal	0.97±0.01	5.85±0.03	354.99±3.14	-	65.98±2.96	-	28.53±1.14	34.44±0.03	-	0.74±0.03	-	0.0937	-
Logistic	0.97±0.01	5.85±0.04	355.04±3.85	-	39.17±2.05	-	28.38±1.15	34.43±0.04	-	0.44±0.02	-	0.0941	-
Weibull	0.97±0.01	5.81±0.03	-	258.99±8.79	116.99±9.80	1.59±0.17	29.00±1.12	-	33.45±0.12	1.20±0.02	1.46±0.05	0.0899	1118
Gumbel	0.97±0.01	5.85±0.03	-	328.52±2.90	56.14±2.55	-	28.65±1.08	-	34.16±0.03	0.60±0.02	-	0.0903	1170
Loglogistic	0.96±0.01	5.84±0.03	-	110.38±8.96	239.37±8.14	6.30±0.34	29.04±1.10	-	33.20±0.19	1.17±0.19	2.80±0.47	0.0903	1166
Inverse-Normal	0.96±0.01	5.85±0.03	-	124.34±7.69	234.19±9.12	2816.14±	29.08±1.10	-	33.12±0.18	1.47±0.15	4.25±1.77	0.0897	1162
Log-Normal	0.96±0.01	5.84±0.03	-	118.40±7.95	5.44±0.34	0.28±0.09	29.07±1.10	-	33.18±0.19	0.18±0.06	0.59±0.09	0.0896	1171
Gamma	0.98±0.01	5.73±0.03	-	342.99±4.81	102.00±9.60	0.41±0.06	28.00±1.17	-	33.44±0.15	0.55±0.04	1.88±0.13	0.1065	1173

* G_{max} = Maximum germination (درجه سلسیوس ساعت)؛ T_b = Base temperature (°C)؛ $\theta_{T(50)}$ = Thermal-time required for 50% germination of seed population at sub-optimal temperatures (°C h)؛ μ_1 = Location parameter of sub-optimal thermal-time distribution (°C h)؛ σ_1 = Standard deviation of sub-optimal thermal-time distribution (°C h)؛ λ_1 = Shape parameter of sub-optimal thermal-time distribution؛ θ_{T_c} = Thermal-time required to complete germination at supra-optimal temperatures (°C h)؛ $T_{(50)}$ = Maximum temperature to inhibit 50% germination of seed population (°C)؛ μ_2 = Location parameter of maximum temperatures distribution (°C)؛ σ_2 = Standard deviation of maximum temperatures distribution (°C)؛ λ_2 = Shape parameter of maximum temperatures distribution؛ RMSE=Root Mean Square Error؛ AICc=Akaike Information Criteria.

* G_{max} = جوانه‌زنی بیشینه (درجه سلسیوس ساعت)؛ T_b = دمای پایه (درجه سلسیوس)؛ $\theta_{T(50)}$ = زمان گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری در دماهای زیر حد بهینه (درجه سلسیوس ساعت)؛ μ_1 = انحراف استاندارد توزیع زمان گرمایی زیر حد بهینه (درجه سلسیوس ساعت)؛ λ_1 = فراسنجه شکل توزیع زمان گرمایی زیر حد بهینه؛ θ_{T_c} = زمان گرمایی لازم برای تکمیل جوانه‌زنی در دماهای بیشتر از حد بهینه (درجه سلسیوس ساعت)؛ $T_{(50)}$ = دمای بیشینه برای جلوگیری از جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری؛ μ_2 = فراسنجه جایگاه توزیع دماهای بیشینه (درجه سلسیوس)؛ σ_2 = انحراف استاندارد توزیع دماهای بیشینه (درجه سلسیوس)؛ λ_2 = فراسنجه شکل توزیع دماهای بیشینه؛ RMSE = ریشه میانگین مربعات خطا؛ AICc = شاخص آکایک تصحیح شده.



شکل ۱. جوانه‌زنی تجمعی کلزا رقم RGS003 در دماهای ثابت گوناگون (دایره‌ها) و برازش مدل‌های زمان‌گرمایی مبتنی بر توابع توزیع احتمال مختلف (خطوط).

Figure 1. Cumulative seed germination (circles) of oilseed rape cv. RGS003 at various constant temperatures and fitted thermal-time models (solid lines) based on different probability distribution functions.

برای رقم RGS003، برآورد G_{max} بر مبنای مدل‌های مختلف بین ۰/۹۶ تا ۰/۹۸ متغیر بود. همچنین، برای این رقم بدون اختلاف معنی‌دار میان مدل‌های زمان‌گرمایی بین ۵/۷۳ تا ۵/۸۵ درجه سلسیوس برآورد شد (جدول ۱). مدل‌های زمان‌گرمایی نرمال و لجستیک برآورد همسانی از $\theta_{T(50)}$ داشتند (۳۵۵ درجه سلسیوس ساعت). برآورد μ_1 بر مبنای مدل‌های مختلف بین ۱۱۰/۳۸ (توزیع لوگ‌لجستیک) تا ۳۴۲/۹۹ درجه سلسیوس ساعت (توزیع گاما) متغیر بود (جدول ۱). به جزء توزیع گامبل، فراسنجه μ_1 در دیگر توزیع‌های احتمال نقطه برخورد منحنی تجمعی با محور x یا مقداری از x که

برآورد G_{max} بر مبنای مدل‌های مختلف بین ۰/۹۶ تا ۰/۹۸ متغیر بود. همچنین، برای این رقم بدون اختلاف معنی‌دار میان مدل‌های زمان‌گرمایی بین ۵/۷۳ تا ۵/۸۵ درجه سلسیوس برآورد شد (جدول ۱). مدل‌های زمان‌گرمایی نرمال و لجستیک برآورد همسانی از $\theta_{T(50)}$ داشتند (۳۵۵ درجه سلسیوس ساعت). برآورد μ_1 بر مبنای مدل‌های مختلف بین ۱۱۰/۳۸ (توزیع لوگ‌لجستیک) تا ۳۴۲/۹۹ درجه سلسیوس ساعت (توزیع گاما) متغیر بود (جدول ۱). به جزء توزیع گامبل، فراسنجه μ_1 در دیگر توزیع‌های احتمال نقطه برخورد منحنی تجمعی با محور x یا مقداری از x که

بذرهای جوانه‌زده جمعیت بذری در حدود ۰/۶۴ است. فراسنجه μ_2 برای دیگر توزیع‌های آماری بین ۳۳/۱۲ تا ۳۳/۴۵ درجه سلسیوس برآورد شد. این فراسنجه در مدل‌های مبتنی بر این توزیع‌ها دمای بیشینه‌ای را نشان می‌دهد که در آن دما درصد جوانه‌زنی بذرها معادل G_{max} است ($T_{c(Gmax)}$) و در دماهای فراتر از آن بذرها فرآیند بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی نشان می‌دهند. برآورد σ_2 بسته به نوع توزیع احتمال بین ۰/۱۸ تا ۱/۴۷ درجه سلسیوس و برآورد λ_2 بین ۰/۵۹ تا ۴/۲۵ متغیر بود (جدول ۱). مدل زمان گرمایی لوگ‌نرمال ($AICc = -1180$) و پس از آن مدل‌های مبتنی بر توزیع‌های نرمال معکوس و گامبل ($AICc = -1177$) پیش‌بینی دقیق‌تری از جوانه‌زنی رقم ساری گل داشتند. مدل زمان گرمایی نرمال ($AICc = -1138$) نیز نسبت به دیگر مدل‌ها دقت کمتری در پیش‌بینی جوانه‌زنی این رقم داشت (جدول ۱؛ شکل ۲). بیشینه جوانه‌زنی بذر رقم ساری گل بسته به مدل زمان گرمایی بین ۰/۹۶ تا ۰/۹۸ برآورد شد. میان مدل‌های زمان گرمایی اختلاف معنی‌داری از نظر برآورد T_b برای این رقم کلاً وجود نداشت و بین ۵/۵۹ تا ۵/۶۵ درجه سلسیوس پیش‌بینی شد. مدل‌های زمان گرمایی نرمال و لجستیک برآورد همسانی از $\theta_{T(50)}$ داشتند (حدود ۳۷۴ درجه سلسیوس ساعت). فراسنجه μ_1 برای رقم ساری گل بر مبنای مدل زمان گرمایی گامبل معادل ۳۴۳/۶۵ درجه سلسیوس ساعت برآورد شد. برآورد μ_1 (یا $\theta_{T(0)}$) برای دیگر مدل‌ها بین ۱۱۱/۴۰ (توزیع نرمال معکوس) تا ۳۱۱/۶۹ درجه سلسیوس ساعت (توزیع گاما) متغیر بود. برآورد σ_1 بسته به مدل زمان گرمایی بین ۵/۵۱ تا ۲۶۵/۱۰ درجه سلسیوس ساعت و برآورد λ_1 بین ۰/۲۸ تا ۳۴۴۱/۱۹ متغیر بود (جدول ۲).

فراسنجه θ_{Tc} در رقم ساری گل بدون اختلاف معنی‌دار میان مدل‌ها بین ۲۹/۲۲ تا ۳۱/۹۳ درجه سلسیوس ساعت برآورد شد (جدول ۲). برای این رقم، مدل‌های زمان گرمایی نرمال و لجستیک برآورد همسانی از $T_{c(50)}$ داشتند (۳۴/۳۲ درجه سلسیوس). فراسنجه μ_2 بر مبنای مدل زمان گرمایی گامبل معادل

توزیع تجمعی برای آن x یا مقادیر کمتر از آن صفر است را نشان می‌دهد (Mesgaran *et al.*, 2014; Derakhshan *et al.*, 2016). بنابراین، فراسنجه μ_1 در مدل‌های مبتنی بر این توزیع‌ها نشان‌دهنده کمینه زمان گرمایی مورد نیاز برای آغاز جوانه‌زنی ($\theta_{T(0)}$) زمان درنگ) است. چنانچه $\theta_{T(g)}$ از تابع توزیع احتمال گامبل پیروی کند، آنگاه کسر بذرهای جوانه‌زده در $\theta_{T(g)=\mu_1}$ در حدود ۰/۳۶ از بیشینه ($0/36 \times G_{max}$) است. در واقع، فراسنجه μ_1 در مدل زمان گرمایی گامبل مقدار مد توزیع $\theta_{T(g)}$ را نشان می‌دهد (Derakhshan *et al.*, 2016). برآورد فراسنجه σ_1 بسته به نوع توزیع مورد استفاده در مدل‌های زمان گرمایی بین ۵/۴۴ (توزیع لوگ‌نرمال) تا ۲۳۹/۳۷ درجه سلسیوس ساعت (توزیع لوگ‌لجستیک) متغیر بود. فراسنجه λ_1 نیز بسته به نوع توزیع احتمال مدل زمان گرمایی بین ۰/۴۱ تا ۲۸۱۶/۱۴ برآورد شد. اندازه پراکنش $\theta_{T(g)}$ در مدل‌های مبتنی بر توزیع نرمال و لجستیک برحسب اندازه σ_1 و در توزیع‌های احتمال سه فراسنجه برحسب اندازه هر دو فراسنجه σ_1 و λ_1 تعیین می‌شود (جدول ۱). میان مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی اختلاف معنی‌داری از نظر برآورد θ_{Tc} برای رقم RGS003 وجود نداشت و به‌طور میانگین معادل ۲۸/۷۲ درجه سلسیوس ساعت پیش‌بینی شد (جدول ۱). برای این رقم، مدل‌های زمان گرمایی نرمال و لجستیک برآورد همسانی از $T_{c(50)}$ داشتند (۳۴/۴۴ درجه سلسیوس). در این مدل‌ها، $T_{c(50)}$ دمایی را نشان می‌دهد که فرآیند بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی در ۵۰ درصد از بذرهای جمعیت مشاهده می‌شود. به‌عبارت‌دیگر، این فراسنجه دمای بیشینه‌ای را نشان می‌دهد که در آن دما احتمال جوانه‌زنی جمعیت بذری ۵۰ درصد از G_{max} است. فراسنجه μ_2 برای رقم RGS003 بر مبنای توزیع گامبل معادل ۳۴/۱۶ درجه سلسیوس برآورد شد که به‌طور معنی‌داری بزرگ‌تر از برآورد این فراسنجه برای دیگر مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی بود (جدول ۱). در دماهای بیشینه، فراسنجه μ_2 در مدل زمان گرمایی گامبل مد توزیع $T_{c(g)}$ را نشان می‌دهد و بیانگر دمای بیشینه‌ای است که در آن دما کسر

به مدل زمان‌گرمایی بین ۰/۱۱ تا ۱/۳۳ درجه سلسیوس ساعت و برآورد λ_2 بین ۰/۵۳ تا ۴/۶۸ متغیر بود (جدول ۲).

۳۴/۰۹ درجه سلسیوس و بر مبنای دیگر مدل‌ها $(T_{c(Gmax)})$ بین ۳۴/۱۲ تا ۳۴/۵۳ درجه سلسیوس برآورد شد (جدول ۲). برآورد σ_2 برای این رقم بسته

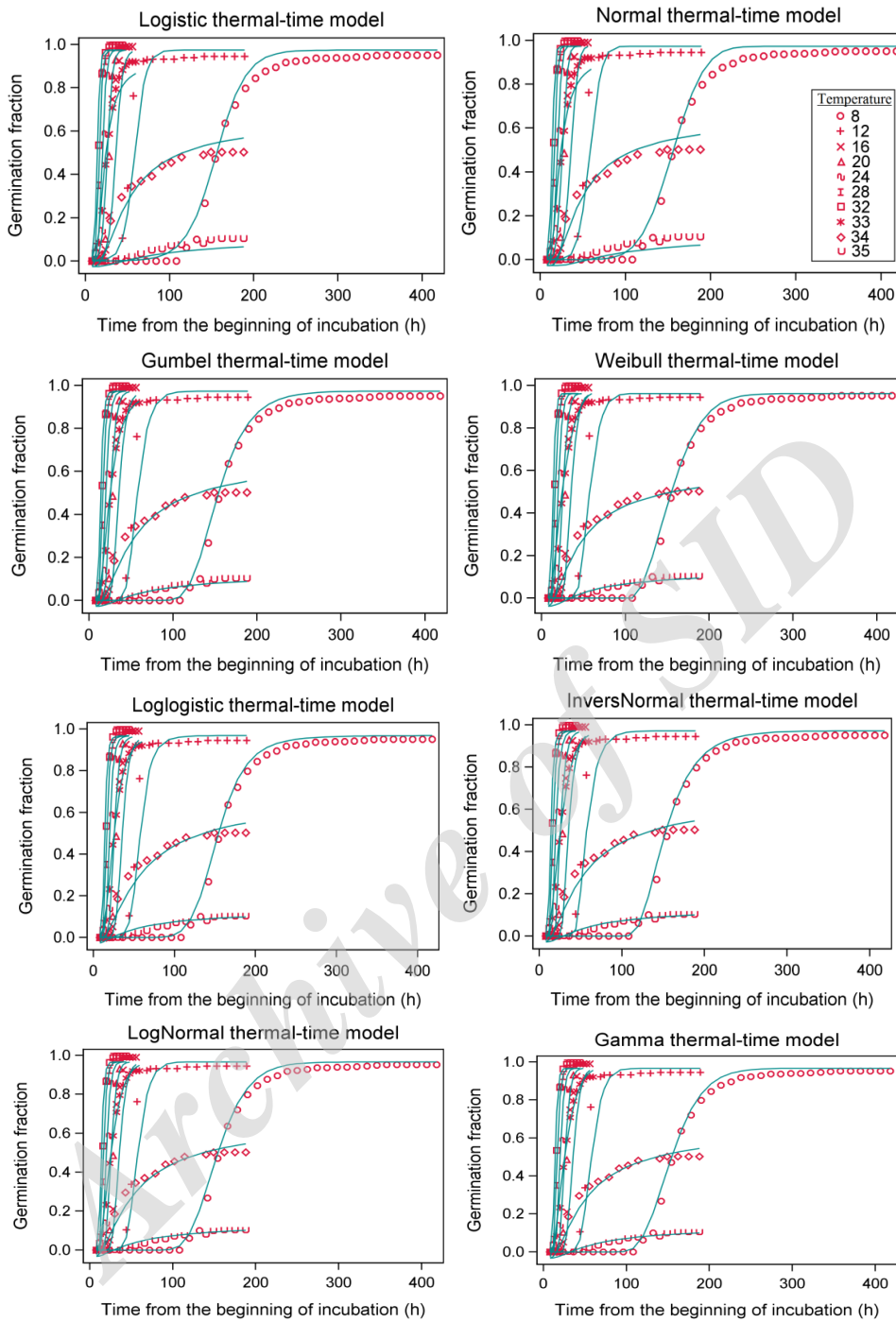
جدول ۲. برآورد ضریب‌ها و معیارهای نیکویی برازش برای مدل‌های زمان‌گرمایی برازش یافته به دوره‌های زمانی جوانه‌زنی کلزا رقم ساری گل در پاسخ به دماهای ثابت.

Table 2. Parameter estimates and goodness of fit criteria for thermal-time models fitted to germination time courses of oilseed rape cv. Sarigol in response to constant temperatures.

Distribution	Model parameters*										Goodness of fit	
	Suboptimal temperatures					Supra-optimal temperatures					RMSE	AICc
	G_{max}	T_b (°C)	$T_{(50)}$ (°C h)	μ_1 (°C h)	μ_2 (°C h)	T_c (°C h)	$T_{c(50)}$ (°C)	μ_2 (°C)	λ_2	λ_1		
Normal	0.97±0.01	5.59±0.04	373.58±3.48	-	71.85±3.23	31.23±1.22	34.32±0.03	-	0.64±0.03	-	0.0954	-1138
Logistic	0.97±0.01	5.59±0.05	373.60±4.63	-	42.75±1.92	30.97±1.18	34.31±0.03	-	0.37±0.02	-	0.0952	-1140
Weibull	0.96±0.01	5.65±0.04	-	255.06±12.69	130.06±8.17	29.22±1.22	-	33.49±0.15	1.00±0.03	1.66±0.06	0.0929	-1167
Gumbel	0.97±0.01	5.61±0.04	-	343.65±3.24	61.14±2.79	31.26±1.13	-	34.09±0.03	0.51±0.02	-	0.0924	-1177
Loglogistic	0.97±0.01	5.59±0.04	-	118.48±8.91	248.52±6.31	31.41±1.12	-	33.13±0.24	1.15±0.24	3.29±0.66	0.0923	-1175
Inverse-Normal	0.97±0.01	5.60±0.04	-	111.40±8.06	265.10±8.44	3441.19±-	-	33.12±0.21	1.33±0.18	4.68±2.38	0.0922	-1177
Log-Normal	0.97±0.01	5.60±0.04	-	120.00±9.97	5.51±0.33	0.28±0.09	-	33.16±0.21	0.11±0.01	0.53±0.10	0.0921	-1180
Gamma	0.98±0.01	5.60±0.03	-	311.69±4.30	117.79±9.96	0.67±0.12	-	33.53±0.13	0.54±0.04	1.64±0.12	0.0952	-1140

* G_{max} = Maximum germination; T_b = Base temperature (°C); $\theta_{T(50)}$ = Thermal-time required for 50% germination of seed population at sub-optimal temperatures (°C h); μ_1 = Location parameter of sub-optimal thermal-time distribution (°C h); σ_1 = Standard deviation of sub-optimal thermal-time distribution (°C h); λ_1 = Shape parameter of sub-optimal thermal-time distribution; θ_{Tc} = Thermal-time required to complete germination at supra-optimal temperatures (°C h); $T_{c(50)}$ = Maximum temperature to inhibit 50% germination of seed population (°C); μ_2 = Location parameter of maximum temperatures distribution (°C); σ_2 = Standard deviation of maximum temperatures distribution (°C); λ_2 = Shape parameter of maximum temperatures distribution; RMSE = Root Mean Square Error; AICc = Akaike Information Criteria.

جوانه‌زنی بیشینه، T_b دمای پایه (درجه سلسیوس)؛ $\theta_{T(50)}$ زمان‌گرمایی مورد نیاز برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری در دماهای زیر حد بهینه (درجه سلسیوس ساعت)؛ μ_1 = فراسنج‌جاگاه توزیع زمان‌گرمایی زیر حد بهینه (درجه سلسیوس ساعت)؛ σ_1 = انحراف استاندارد توزیع زمان‌گرمایی زیر حد بهینه (درجه سلسیوس ساعت)؛ λ_1 = فراسنج‌شکل توزیع زمان‌گرمایی زیر حد بهینه، θ_{Tc} زمان‌گرمایی لازم برای تکمیل جوانه‌زنی در دماهای بیشتر از حد بهینه (درجه سلسیوس ساعت)؛ $T_{c(50)}$ دمای بیشینه برای جلوگیری از جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری؛ μ_2 = فراسنج‌جاگاه توزیع دماهای بیشینه (درجه سلسیوس)؛ σ_2 = انحراف استاندارد توزیع دماهای بیشینه (درجه سلسیوس)؛ λ_2 = فراسنج‌شکل توزیع دماهای بیشینه، RMSE = ریشه میانگین مربعات خطا؛ AICc = شاخص آکائیک تصحیح شده.



شکل ۲. جوانه‌زنی تجمعی کلزا رقم ساری گل در دماهای ثابت گوناگون (دایره‌ها) و برازش مدل‌های زمان گرمایی مبتنی بر توابع توزیع احتمال مختلف.

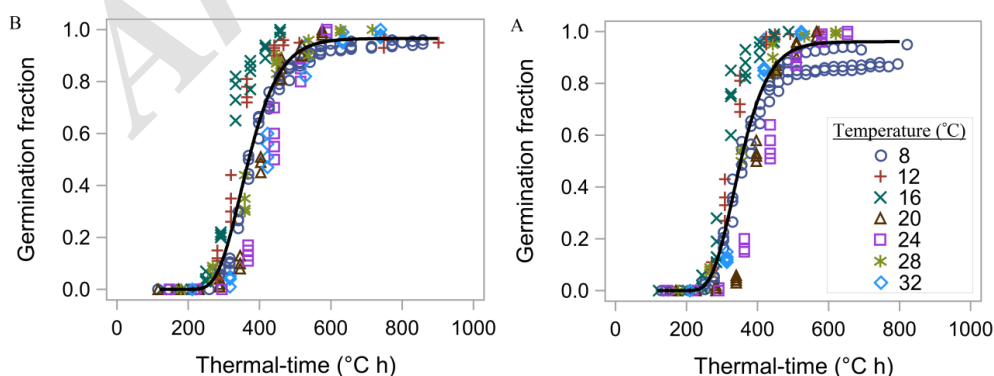
Figure 2. Cumulative seed germination (circles) of oilseed rape cv. Sarigol at various constant temperatures and fitted thermal-time models (solid lines) based on different probability distribution functions.

پیش‌بینی‌شده بر مبنای این مدل در شکل ۴ ارائه شده است. بر پایه توزیع تجمعی وارونه توزیع لوگ‌نرمال، زمان گرمایی مورد نیاز در دماهای زیر بهینه برای رسیدن درصد جوانه‌زنی نهایی به ۵

رابطه بین زمان گرمایی (θ_T) مشاهده‌شده و پیش‌بینی‌شده برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی (g) هر دو رقم بهاره کلزا بر مبنای مدل جوانه‌زنی-گرمایی لوگ‌نرمال در شکل ۳ و تابع توزیع احتمال $\theta_{T(g)}$

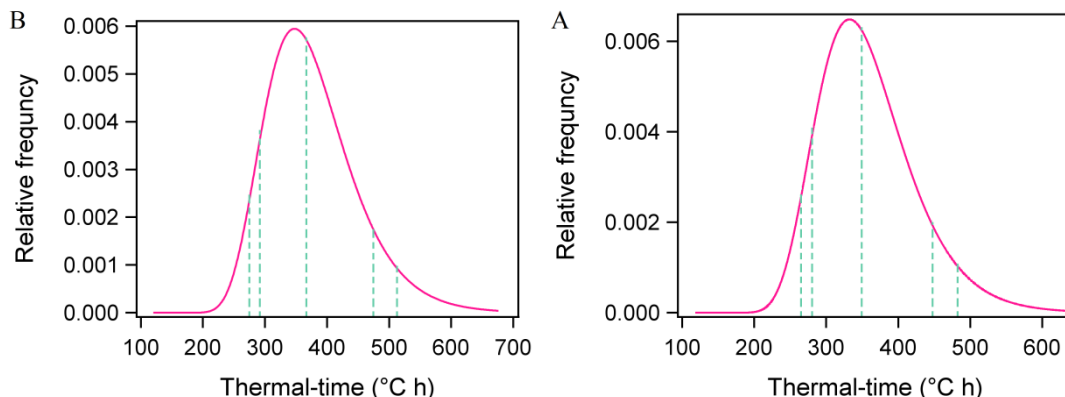
۳۵/۴۴، ۳۴/۳۱، ۳۳/۶۶ و ۳۳/۴۹ درجه سلسیوس (شکل ۵A؛ شکل ۶A) و برای رقم ساری گل به ترتیب معادل ۳۳/۵۲ و ۳۳/۶۶، ۳۴/۲۳، ۳۵/۱۷، ۳۵/۴۸ و ۳۶/۱۰ درجه سلسیوس برآورد شد (شکل ۵B؛ شکل ۶B). همچنین، جوانه‌زنی بذر رقم RGS003 در دمای ۳۶/۵۵ درجه سلسیوس و در رقم ساری گل در دمای ۳۶/۱۰ درجه سلسیوس به‌طور کامل متوقف شد $(T_{c(0)})$. بنابراین می‌توان اظهار داشت که دامنه تحمل رقم RGS003 به دماهای بالا در مرحله جوانه‌زنی اندکی بیشتر از رقم ساری گل بود. این ضرایب به همراه دیگر خروجی‌های مدل جوانه‌زنی-گرمایی لوگ‌نرمال برای محاسبه سرعت جوانه‌زنی زیرجمعیت‌های مختلف (رابطه‌های ۲ و ۴) استفاده شد (شکل ۷). مقادیر T_0 برای هر دو رقم کلزا در هر زیرجمعیت با محاسبه نقطه قطع تابع‌های پاسخ دمایی زیر بهینه و بیشتر از حد بهینه تعیین شد (Hardegee, 2006). مقادیر T_0 محاسبه‌شده برای زیرجمعیت‌های مختلف ثابت نبود. مقدار T_0 برای ۵ $(T_{o(05)})$ ، ۱۰ $(T_{o(10)})$ ، ۵۰ $(T_{o(50)})$ ، ۹۰ $(T_{o(90)})$ و ۹۵ درصد $(T_{o(95)})$ برای جوانه‌زنی رقم RGS003 به ترتیب معادل ۳۱/۸۱ و ۳۱/۹۱، ۳۲/۱۰، ۳۲/۶۵، ۳۲/۸۳ و ۳۱/۸۳ درجه سلسیوس و برای جوانه‌زنی رقم ساری گل به ترتیب معادل ۳۲/۲۷، ۳۲/۳۹، ۳۱/۹۱، ۳۱/۸۳ و ۳۱/۷۹ درجه سلسیوس تعیین شد (شکل ۷).

$(\theta_{T(05)})$ ، ۱۰ $(\theta_{T(10)})$ ، ۵۰ $(\theta_{T(50)})$ ، ۹۰ $(\theta_{T(90)})$ و ۹۵ درصد از بیشینه (G_{max}) برای رقم RGS003 به ترتیب معادل ۲۶۴/۱۶، ۲۷۹/۴۳، ۳۴۶/۳۰، ۴۳۱/۸۴ و ۴۵۴/۹۱ درجه سلسیوس ساعت (شکل ۳A؛ شکل ۴A) و برای رقم ساری گل به ترتیب معادل ۲۷۴/۰۴، ۲۹۰/۶۰، ۳۶۳/۶۵، ۴۵۹/۰۰ و ۴۸۵/۵۴ درجه سلسیوس ساعت برآورد شد (شکل ۳B؛ شکل ۴B). $\theta_{T(g)}$ شاخصی است از سرعت جوانه‌زنی در سطوح مختلف دماهای زیر بهینه و هرچه کوچک‌تر باشد سرعت جوانه‌زنی جمعیت بذری در این دماها بیشتر است (Derakhshan *et al.*, 2016). بنابراین، سرعت جوانه‌زنی رقم RGS003 در سطوح مختلف دماهای زیر بهینه بیشتر از رقم ساری گل بود. رابطه بین دماهای بیشینه (T_c) مشاهده‌شده و پیش‌بینی شده برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی (g) هر دو رقم کلزا بر مبنای مدل جوانه‌زنی-گرمایی لوگ‌نرمال در شکل ۵ و تابع توزیع احتمال $T_{c(g)}$ پیش‌بینی شده بر مبنای این مدل در شکل ۶ ارائه شده است. دمای بیشینه برای احتمال جوانه‌زنی ۵ $(T_{c(05)})$ ؛ ۹۵ درصد بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی، ۱۰ $(T_{c(10)})$ ؛ ۹۰ درصد بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی، ۵۰ $(T_{c(50)})$ ؛ ۵۰ درصد بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی، ۹۰ $(T_{c(90)})$ ؛ ۱۰ درصد بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی و ۹۵ $(T_{c(95)})$ ؛ ۵ درصد بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی) درصد از بیشینه برای رقم RGS003 به ترتیب معادل ۳۵/۸۲،

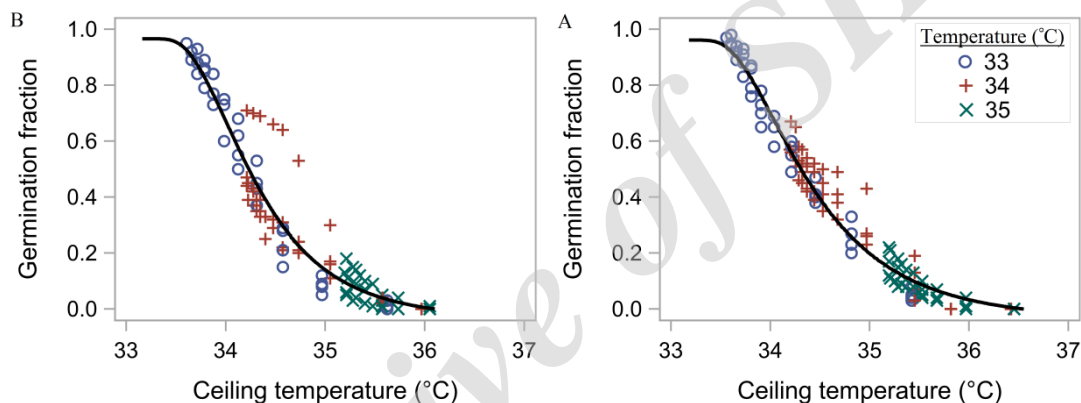


شکل ۳. رابطه بین زمان‌گرمایی مشاهده‌شده (نمادها) و پیش‌بینی شده (خط) در دماهای زیر بهینه برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی کلزا رقم RGS003 (A) و ساری گل (B) بر مبنای مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی لوگ‌نرمال.

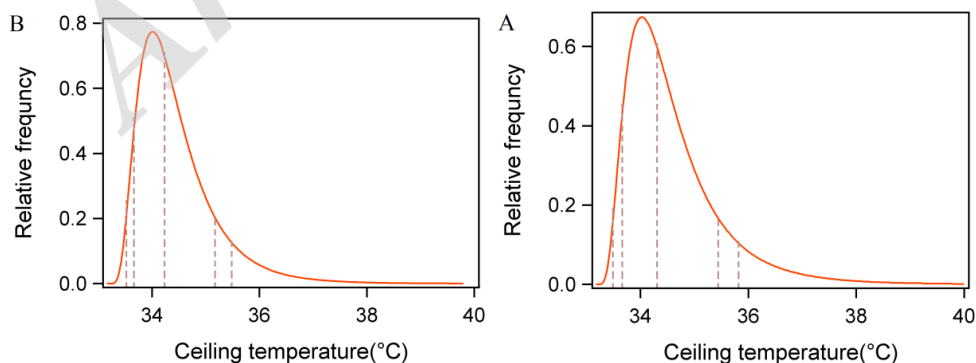
Figure 3. The relationship between observed (symbols) and predicted (line) sub-optimal thermal-time for different germination fractions of oilseed rape cv RGS003 (A) and Sarigol (B) based on the Log-Normal thermal-germination model.



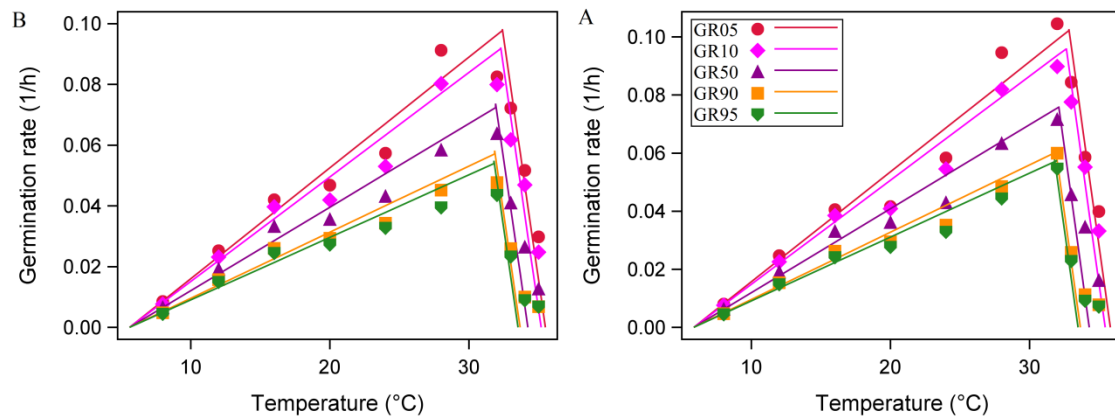
شکل ۴. تابع توزیع احتمال زمان گرمایی زیر بهینه پیش‌بینی شده با مدل جوانه‌زنی-گرمایی مبتنی بر توزیع لوگ‌نرمال برای کلزا رقم RGS003 (A) و ساری گل (B). خطوط عمودی از چپ به راست $\theta_{T(05)}$, $\theta_{T(10)}$, $\theta_{T(50)}$, $\theta_{T(90)}$ و $\theta_{T(95)}$ را نشان می‌دهند.
 Figure 4. Probability distribution function of the predicted sub-optimal thermal-time for the thermal-germination model based on the Log-Normal distribution for oilseed rape cv RGS003 (A) and Sarigol (B). Vertical lines from left to right shows $\theta_{T(05)}$, $\theta_{T(10)}$, $\theta_{T(50)}$, $\theta_{T(90)}$ and $\theta_{T(95)}$.



شکل ۵. رابطه بین دماهای بیشینه مشاهده شده (نمادها) و پیش‌بینی شده (خط) برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی کلزا رقم RGS003 (A) و ساری گل (B) بر مبنای مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی لوگ‌نرمال.
 Figure 5. The relationship between observed (symbols) and predicted (line) maximum temperatures for different germination fractions of oilseed rape cv RGS003 (A) and Sarigol (B) based on the Log-Normal thermal-germination model.



شکل ۶. تابع توزیع احتمال دماهای بیشینه پیش‌بینی شده با مدل جوانه‌زنی-گرمایی مبتنی بر توزیع لوگ‌نرمال برای کلزا رقم RGS003 (A) و ساری گل (B). خطوط عمودی از چپ به راست $T_{c(05)}$, $T_{c(10)}$, $T_{c(50)}$, $T_{c(90)}$ و $T_{c(95)}$ را نشان می‌دهند.
 Figure 6. Probability distribution function of the predicted maximum temperatures for the thermal-germination model based on the Log-Normal distribution for oilseed rape cv RGS003 (A) and Sarigol (B). Vertical lines from right to left shows $T_{c(05)}$, $T_{c(10)}$, $T_{c(50)}$, $T_{c(90)}$ and $T_{c(95)}$.



شکل ۷. رابطه بین سرعت جوانه‌زنی مشاهده‌شده (نمادها) و پیش‌بینی‌شده (خطوط) و دما برای کسرهای ۵ (GR05)، ۱۰ (GR10)، ۵۰ (GR50)، ۹۰ (GR90) و ۹۵ درصد (GR95) جوانه‌زنی در کلزا رقم RGS003 (A) و ساری گل (B).

Figure 7. Relation between observed (symbols) and predicted (lines) germination rate and temperature for fractions 5 (GR05), 10 (GR10), 50 (GR50), 90 (GR90) and 95% (GR95) germination in oilseed rape cv RGS003 (A) and Sarigol (B) (C).

رقم ساری گل) فراتر رود جوانه‌زنی کسر معینی از جمعیت بذری متوقف خواهد شد. به‌این ترتیب، احتمال جوانه‌زنی هر زیرجمعیت حاصل ترکیبی از دو توزیع تجمعی لوگ‌نرمال برای زمان‌گرمایی زیر بهینه و دماهای بیشینه خواهد بود. لازم به یادآوری است که برای این دو رقم کلزا فرض تنوع T_b در میان بذرهای جمعیت در پاسخ به دماهای زیر بهینه ($T_{b(g)}$) و تنوع θ_{Tc} جمعیت بذری در پاسخ به دماهای بیشتر از حد بهینه ($\theta_{Tc(g)}$) ارزیابی شد، اما مدل زمان‌گرمایی مشمول این فرض‌ها دقت کمتری در پیش‌بینی دوره‌های زمانی جوانه‌زنی داشت (داده‌ها نشان داده نشده است). آستانه‌های گرمایی برآوردشده در این بررسی برای دو رقم کلزای بهاره با آستانه‌های گزارش‌شده برای رقم‌های کلزای زمستانه علوفه‌ای (Soltani *et al.*, 2016) و کلزای خودرو (Soltani *et al.*, 2014) تفاوت زیادی داشت. برای مثال، Soltani *et al.* (2014) آستانه‌های T_o ، T_b و T_c جوانه‌زنی کلزای خودرو را در شرایط بدون تنش به ترتیب ۲/۷۳، ۲۶/۹۸ و ۴۱/۴۸ درجه سلسیوس گزارش کردند. مدل زمان‌گرمایی توسعه‌یافته بر مبنای توزیع احتمال لوگ‌نرمال خروجی‌هایی است که از نظر زیست‌شناختی معنی‌دار دارند و از این‌رو می‌توانند برای مقایسه واکنش جوانه‌زنی رقم‌ها و گونه‌ها به دما استفاده شوند. برای مثال، بین دو رقم بهاره کلزا از

جوانه‌زنی بذرهای درون یک جمعیت بذری به دلیل تنوع پاسخ هر تک بذر به دما از یک تابع توزیع تجمعی دو جمله‌ای پیروی می‌کند (Chantre *et al.*, 2009). از این‌رو، جوانه‌زنی مشاهده‌شده بایستی بر پایه تابع توزیع تجمعی یک توزیع احتمال مناسب شبیه‌سازی شود. در این بررسی، دقیق‌ترین رهیافت زمان‌گرمایی برای شبیه‌سازی پاسخ جوانه‌زنی هر دو رقم بهاره کلزا به دماهای ثابت با فرض یک توزیع احتمال لوگ‌نرمال برای هر دوی زمان‌گرمایی زیر بهینه و دماهای بیشینه جمعیت بذری به دست آمد. بر مبنای این رویکرد، یک کمینه دما برای جوانه‌زنی کل بذرهای هر جمعیت لازم است (۵/۸۴ درجه سلسیوس برای رقم RGS003 و ۵/۶۰ درجه سلسیوس برای رقم ساری گل). درحالی‌که در دماهای بیشتر از حد بهینه یک مقدار ثابت زمان‌گرمایی برای جوانه‌زنی کل جمعیت بذری مورد نیاز است (۲۹/۰۷ درجه سلسیوس ساعت برای رقم RGS003 و ۳۱/۴۷ درجه سلسیوس ساعت برای رقم ساری گل)، جوانه‌زنی هر کسر معین از جمعیت بذری در دماهای زیر حد بهینه به تجمع واحدهای معین زمان‌گرمایی وابسته است. بذرهای در دماهای بیشتر از حد بهینه فرآیند بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی نشان می‌دهند، یعنی چنانچه دما از حد معینی (۳۳/۱۸ درجه سلسیوس برای رقم RGS003 و ۳۳/۱۶ درجه سلسیوس برای

$\theta_{T(g)}$ به راست به این معناست که جمعیت بذری ذخایر بیشتری از بذرهایی دارد که مقادیر θ_T بسیار کمتری دارند، از این رو در دماهای زیر بهینه به سرعت جوانه دار خواهند شد. چولگی توزیع $T_{c(g)}$ به راست نشان می‌دهد، هر یک از این جمعیت‌ها کسر بزرگ‌تری از بذرهایی با T_c بسیار کمتری دارند. از آنجایی که سرعت و درصد جوانه‌زنی توسط اختلاف بین دمای محیط آبنوشی و T_c بذرها تعیین می‌شود، بنابراین کسر بزرگی از جمعیت‌های بذری هر دو رقم در دماهای بیشتر از حد بهینه قادر به جوانه‌زنی بوده و بازدارندگی گرمایی کسر معینی از این جمعیت‌های بذری در دمای بالاتری رخ می‌دهد. آستانه‌های گرمایی که در این بررسی برای دو رقم بهاره کلزا تعیین شد، مقادیر اولیه مورد نیاز برای پیش‌بینی زمان از آبنوشی تا جوانه‌زنی بذر را به عنوان نخستین مرحله نمودی گیاه زراعی در اختیار قرار می‌دهد. برای پیش‌بینی دقیق سبز شدن بذرها این گیاه می‌توان زمان گرمایی مورد نیاز برای این مرحله را به میزان مورد نیاز از جوانه زنی تا ظهور در سطح خاک اضافه کرد.

نتیجه‌گیری کلی

مدل جوانه‌زنی-گرمایی مبتنی بر توزیع احتمال لوگ‌نرمال، الگوهای جوانه‌زنی مشاهده‌شده در هر دو رقم بهاره کلزا را بهتر از دیگر مدل‌ها توصیف کرد. آستانه‌های گرمایی که در این بررسی برای رقم‌های کلزا تعیین شد تفاوت جوانه‌زنی این جمعیت‌های بذری در پاسخ به دما را به خوبی توضیح می‌دهد. ضریب‌های برآوردشده در این آزمایش می‌توانند در مدل‌های شبیه‌سازی جوانه‌زنی دیگر رقم‌های کلزا نیز استفاده شوند.

نظر کمینه دمای مورد نیاز برای آغاز فرآیند جوانه‌زنی و نیز از نظر دمای بیشینه لازم برای مهار کامل جوانه‌زنی بذرها تفاوت معنی‌داری وجود داشت، اما زمان درنگ برای آغاز جوانه‌زنی در دماهای زیر بهینه، آستانه گرمایی مورد نیاز برای رخداد فرآیند بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی و زمان گرمایی مورد نیاز برای تکمیل جوانه‌زنی در دماهای بیشتر از حد بهینه برای دو رقم به‌طور همسانی برآورد شد. بازدارندگی گرمایی به‌عنوان مهار موقت جوانه‌زنی یک جمعیت بذری در هنگام افزایش دمای خاک به فراتر از دمای بهینه برای جوانه‌زنی تعریف می‌شود (Watt *et al.*, 2011; Huo & Bradford, 2015). این فرآیند در هر دو رقم بهاره کلزا در گستره دمایی کوچکی رخ داد. به‌طوری‌که، در رقم RGS003 جوانه‌زنی جمعیت بذری تنها با افزایش $3/37$ درجه سلسیوس از آستانه گرمایی مورد نیاز برای آغاز بازدارندگی گرمایی بذرها (که در این دما درصد جوانه‌زنی جمعیت بذری در بیشینه است) به‌طور کامل متوقف شد. همچنین، در رقم ساری گل افزایش دمایی معادل $2/94$ درجه سلسیوس برای کاهش درصد جوانه‌زنی جمعیت بذری از G_{max} به صفر لازم بود. توزیع احتمال لوگ‌نرمال برای متغیرهای کمی پیوسته‌ای به کار برده می‌شود که چوله به راست باشند (Evans *et al.*, 2000). شکل (۴) چولگی توزیع زمان گرمایی زیر بهینه به راست و شکل (۶) چولگی توزیع دماهای بیشینه جمعیت بذری به راست را به خوبی برای هر دو رقم کلزا نشان می‌دهد. افزون بر این، فراسنجه λ توزیع ویبول ($2.6 <$) به‌روشنی چولگی به راست هر دو توزیع $\theta_{T(g)}$ و $T_{c(g)}$ را تأیید می‌کند (Watt *et al.*, 2010; 2011; Mesgaran *et al.*, 2013; Derakhshan *et al.*, 2016).

REFERENCES

1. Alvarado, V. & Bradford, K. J. (2002). A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. *Plant, Cell & Environment*, 25(8), 1061-1069.
2. Andreucci, M. P., Moot, D. J., Black, A. D. & Sedcole, R. (2016). A comparison of cardinal temperatures estimated by linear and nonlinear models for germination and bulb growth of forage brassicas. *European Journal of Agronomy*. 81(1), 52-63.
3. Bradford, K. J. (2002). Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, 50(2), 248-260.
4. Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer.

5. Chantre, G. R., Batlla, D., Sabbatini, M. R. & Orioli, G. (2009). Germination parameterization and development of an after-ripening thermal-time model for primary dormancy release of *Lithospermum arvense* seeds. *Annals of Botany*, 103(8), 1291-1301.
6. Covell, S., Ellis, R. H., Roberts, E. H. & Summerfield, R. J. (1986). The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. I. A comparison of chickpea, lentil, soybean, and cowpea at constant temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 37(5), 705-715.
7. Derakhshan, A., Moradi-Telavat, M.R., Siadat, S.A. (2016). Hydrotim analysis of *Melilotus officinalis*, *Sinapis arvensis* and *Hordeum vulgare* seed germination. *Iranian Journal of Plant Protection*, 30(3), 518-532. (In Farsi)
8. Ellis, R. H., Covell, S., Roberts, E. H. & 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. *Journal of Experimental Botany*, 37(10), 1503-1515.
9. Evans, M., Hastings, N. & Peacock, B. (2000). *Statistical distributions* (3th ed.). John Wiley & Sons, Inc, New York.
10. Hardegree, S. P. (2006). Predicting germination response to temperature. III. Model validation under field-variable temperature conditions. *Annals of Botany*, 98(4), 827-834.
11. Hardegree, S. P. & Van Vactor, S. S. (2000). Germination and emergence of primed grass seeds under field and simulated-field temperature regimes. *Annals of Botany*, 85(3), 379-390.
12. Huo, H. & Bradford, K. J. (2015). Molecular and hormonal regulation of thermoinhibition of seed germination. In J. V. Anderson (Ed), *Advances in Plant Dormancy*. (pp. 3-33). Springer International Publishing Switzerland.
13. 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(2), 89-101.
14. Mesgaran, M. B., Rahimian Mashhadi, H. R., Alizadeh, H., Ohadi, S. & Zare, A. (2014). Modeling the germination responses of wild barley (*Hordeum spontaneum*) and littleseed canary grass (*Phalaris minor*) to temperature. *Iranian Journal of Weed Science*, 9(2), 105-118. (In Farsi)
15. Soltani, E., Oveisi, M., Soltani, A., Galeshi, S., Ghaderifar, F. & Zeinali, E. (2014). Seed germination modeling of volunteer canola as affected by temperature and water potential: hydrothermal time model. *Iranian Journal of Weed Research*, 6(1), 23-38. (In Farsi)
16. Soltani, A., Robertson, M. J., Torabi, B., Yousefi-Daz, M. & Sarparast, R. (2006). Modelling seedling emergence in chickpea as influenced by temperature and sowing depth. *Agricultural and Forest Meteorology*, 138(1-4), 156-167.
17. Watt, M. S., Bloomberg, M., & Finch-Savage, W. E. (2011). Development of a hydrothermal time model that accurately characterises how thermoinhibition regulates seed germination. *Plant, Cell & Environment*, 34(5), 870-876.
18. Watt, M. S., Xu, 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(9), 1267-1272.