

## کمی سازی پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه زنی بذر در ارقام مختلف کلزا

ابوالفضل درخشان<sup>۱\*</sup>، عبدالمهدی بخشنده<sup>۱</sup>، سید عطاالله سیادت<sup>۱</sup>، محمدرضا مرادی تلاوت<sup>۱</sup>، بهرام اندرزبان<sup>۲</sup>

۱. گروه مهندسی تولید و ژنتیک گیاهی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان

۲. بخش تحقیقات اصلاح و تهیه نهال و بذر، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی

تاریخ دریافت: ۹۵/۰۹/۱۷؛ تاریخ پذیرش: ۹۵/۱۲/۰۲

### چکیده

بازدارندگی گرمایی به عنوان مهار موقت جوانه زنی یک جمعیت بذری در هنگام افزایش دمای خاک به فراتر از دمای بهینه برای جوانه زنی تعریف می شود. در این مطالعه، مدل زمان گرمایی بر مبنای چهار تابع توزیع احتمال نرمال، لوگ نرمال، گامبل و ویبول توسعه یافت و سپس پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه زنی بذر شش رقم بهاره کلزا (ساری گل، RGS003، دلگان، هایولا ۴۰۱، جری و ژولیوس) با استفاده از این مدل ها کمی سازی شد. آزمون جوانه زنی با ۴ تکرار در یازده دمای ثابت ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴، ۲۸، ۳۲، ۳۳، ۳۴، ۳۵ و ۳۶ درجه سانتی گراد انجام و کل آزمایش ۳ مرتبه تکرار شد. مدل جوانه زنی-گرمایی نرمال برای ارقام زودرس کلزا (دلگان و هایولا ۴۰۱) پیش بینی بهتری از پیشرفت جوانه زنی در طی زمان داشت، در حالی که مدل جوانه زنی-گرمایی گامبل رفتار جوانه زنی بذر ارقام میان رس کلزا (ساری گل، RGS003، جری و ژولیوس) را با خطای کمتری نسبت به سایر مدل ها پیش بینی کرد. ارقام زودرس کلزا به طور متوسط در دماهای ۳۳/۵۲، ۳۳/۹۹ و ۳۴/۳۷ درجه سانتی گراد به ترتیب ۵، ۵۰ و ۹۵ درصد بازدارندگی گرمایی جوانه زنی نشان دادند. در حالی که، بازدارندگی گرمایی موقت جوانه زنی در ارقام میان رس کلزا در دماهای ۳۳/۶۳، ۳۴/۳۴ و ۳۵/۵۹ درجه سانتی گراد به ترتیب ۵، ۵۰ و ۹۵ درصد از حداکثر رسید. این پاسخ بازدارندگی موقت جوانه زنی در ارقام کلزا نوعی سازگاری اکولوژیکی بذر محسوب می شود و می تواند به بقاء آن تحت شرایط متغیر دمای خاک در طی فصل تابستان و ظهور این گیاه به عنوان علف هرز خودرو در فصل پاییز کمک کند.

واژه های کلیدی: توزیع گامبل، توزیع نرمال، دماهای بیش بهینه، مدل جوانه زنی-گرمایی

### مقدمه

جوانه زنی با افزایش دما از دمای پایه ( $T_b$ ) تا دمای بهینه ( $T_0$ ) به طور خطی افزایش و با افزایش بیشتر دما در دماهای بیش بهینه کاهش می یابد و در نهایت جوانه زنی در دمای سقف یا بیشینه ( $T_m$ ) متوقف می شود (Bewley et al., 2013). به طور کلی، افزایش سرعت جوانه زنی در پاسخ به افزایش دما با ترمودینامیک تأثیر دما بر رشد گیاه مطابقت دارد (Huo and Bradford, 2015). با این حال، سازوکارهای مولکولی کاهش سرعت جوانه زنی در دماهای بیش بهینه ناشناخته است (Huo et al., 2013).

چرخه زندگی بسیاری از گیاهان گل دار با جوانه زنی بذر آغاز می شود. بیشتر بذرها برای پیشگیری از جوانه زنی زودرس بر روی بوته مادری در طول دوره نمو و یا اطمینان از وجود شرایط محیطی بهینه برای رشد گیاهچه، سطوح مختلفی از خواب اولیه را نشان می دهند (Huo and Bradford, 2015). علاوه بر خواب اولیه، بذرها ممکن است در پاسخ به شرایط محیطی نامساعد مانند تنش های دمایی یا آبی وارد خواب ثانویه شوند (Hilhorst, 2007). دما یکی از عوامل عمده مؤثر بر تنظیم تغییرات فصلی وضعیت خواب بذر است (Bewley et al., 2013). در بذرهایی غیر خفته، سرعت

توزیع احتمال بسته به نوع رفتار جوانه‌زنی بذر گونه‌ها (Watt et al., 2011; Mesgaran et al., 2013; Derakhshan et al., 2016) ممکن است منجر به توصیف مناسب‌تر دوره‌های زمانی جوانه‌زنی در این مدل‌ها گردد. در این مطالعه، مدل زمان‌گرایی بر مبنای چهار تابع توزیع احتمال نرمال، لوگ‌نرمال، گامبل و ویبول توسعه یافت و الگوهای جوانه‌زنی بذر شش رقم بهاره کلزا در پاسخ به دماهای بیش‌بهینه (واکنش بازدارندگی گرمایی بذرها) با استفاده از این مدل‌ها کمی‌سازی شد.

### مواد و روش‌ها

آزمایش در سال ۱۳۹۵ در آزمایشگاه تکنولوژی بذر دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان اجرا شد. در این مطالعه، پاسخ جوانه‌زنی بذر شش رقم بهاره کلزا شامل ساری‌گل، RGS003، دلگان، هایولا ۴۰۱، جری و ژولیوس به دما مورد ارزیابی قرار گرفت. جری و ژولیوس از ارقام وارداتی از کشور آلمان می‌باشند و بذر سایر ارقام در داخل کشور تولید و در مناطق مختلف کشت و کار می‌شوند. بذرهایی که در این پژوهش جهت کمی‌سازی پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی استفاده شد از یک آزمایش مقایسه رقم در مزرعه پژوهشی دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان به دست آمد. آزمون جوانه‌زنی در محیط کنترل‌شده انکوباتور (مدل CB629 COLD) در دماهای ثابت ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴، ۲۸، ۳۲، ۳۳، ۳۴، ۳۵ و ۳۶ ( $\pm 0.2$ ) درجه سانتی‌گراد انجام شد. برای هر رقم، آزمون جوانه‌زنی در قالب طرح کاملاً تصادفی با چهار تکرار اجرا و کل آزمایش ۳ مرتبه تکرار شد. هر پتری‌دیش به‌عنوان یک تکرار در نظر گرفته شد. سطح بذرها پیش از اجرای آزمایش با محلول ۰/۵ درصد سدیم هیپوکلریت به مدت ۱۵ ثانیه ضدعفونی و سپس با آب مقطر شستشو داده شدند. در هر تکرار، ۱۰۰ بذر روی کاغذ صافی واتمن شماره یک در پتری‌دیش پلاستیکی ۹ سانتی‌متری قرار گرفت و سپس کاغذهای صافی با ۷ میلی‌لیتر آب مقطر مرطوب شدند. برای کاهش تلفات آب از طریق تبخیر، پتری‌دیش‌ها با پارافیلیم پوشانده شدند و آبیاری پتری‌دیش‌ها در صورت نیاز انجام شد. به‌منظور هم‌دمایی آب مقطر با دمای انکوباتور، آب مقطر ۲۴ ساعت قبل از شروع آزمایش در انکوباتور قرار گرفت

اصطلاحات «بازدارندگی گرمایی<sup>۱</sup>» و «خواب گرمایی<sup>۲</sup>» برای توصیف رفتار جوانه‌زنی بذرها در پاسخ به دماهای بالا مورد استفاده قرار می‌گیرند، هرچند تفاوت‌های ظریفی بین این دو اصطلاح وجود دارد. بازدارندگی گرمایی به وضعیتی اشاره دارد که در آن بذرهایی که در دمای بالا آبتوشی می‌کنند، جوانه‌دار نمی‌شوند، اما بلافاصله پس‌از آن که دما کاهش یافت به سرعت جوانه می‌زنند (Huo et al., 2013)؛ بنابراین، این فرآیند نوعی مهار موقت جوانه‌زنی است که به‌سادگی می‌تواند از طریق کاهش درجه‌حرارت رفع شود. در مقابل، خواب گرمایی به‌طورمعمول به‌نوعی از خواب ثانویه اشاره دارد که در اثر مواجه شدن بذرها در حال آبتوشی با دماهای بالا القاء شده و از جوانه‌زنی بذرها جلوگیری می‌کند. این بذرها بلافاصله پس از کاهش درجه‌حرارت جوانه‌زنی نخواهند داشت و نوع پایدارتری از خواب را نشان می‌دهند که برای رفع آن به شرایط شکست خواب بذر مثل سرمادهی یا پیش‌تیمارهای هورمونی نیاز است (Toh et al., 2012). به‌طورکلی هر دو فرآیند در دماهای به‌مراتب کمتر از دمای بیشینه برای جوانه‌زنی رخ می‌دهد (Huo and Bradford, 2015). این نوع رفتار جوانه‌زنی اغلب با چرخه زندگی سالانه متداول در اقلیم‌های مدیترانه‌ای با زمستان‌های مرطوب و تابستان‌های خشک در ارتباط است (Nascimento et al., 2013). در این مناطق، جوانه‌زنی بذرهایی که در اوایل تابستان ریزش می‌کنند تا فرارسیدن دماهای خنک‌تر و بارش‌های مطمئن‌تر فصل پاییز به تأخیر می‌افتد.

مفهوم زمان‌گرایی<sup>۳</sup> را می‌توان برای توصیف رفتار جوانه‌زنی بذرها در پاسخ به دماهای بیش‌بهینه بکار برد (Covell et al., 1986; Watt et al., 2011; Bewley et al., 2013):

$$T_{m(g)} = T + (\theta_{Tm} / t_g) \quad [1]$$

که در این رابطه  $T_{m(g)}$  دمای بیشینه برای احتمال جوانه‌زنی هر کسر بذری معین  $T$ ،  $\theta_{Tm}$  دما؛  $t_g$  زمان‌گرایی موردنیاز برای جوانه‌زنی بذرها در دماهای بیش‌بهینه و  $T_{m(g)}$  زمان جوانه‌زنی هر کسر بذری معین  $g$  هستند. تنوع  $T_{m(g)}$  درون جمعیت بذری به‌طورمعمول با کاربرد توزیع احتمال نرمال توصیف می‌شود (Covell et al., 1986; Alvarado and Bradford, 2002). باین‌وجود، کاربرد سایر توابع

<sup>3</sup> Thermal-time

<sup>1</sup> Thermoinhibition

<sup>2</sup> Thermodormancy

استاندارد با میانگین صفر و خطای استاندارد یک و  $\Phi$ ، تبدیل لاپلاس انتگرال یا تابع توزیع تجمعی برای توزیع نرمال استاندارد با میانگین صفر و خطای استاندارد یک است. پارامتر  $\mu$  در توزیع نرمال میانگین (میانه یا مد) توزیع  $T_m$  (یعنی  $T_{m(50)}$  یا دمایی که در آن ۵۰ درصد از بذرها بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی نشان می‌دهند) و پارامتر  $\sigma$ ، اندازه پراکنش توزیع  $T_m$  (یعنی  $\sigma_{T_m}$ ) را نشان می‌دهند. مدل جوانه‌زنی - گرمایی برای تابع توزیع احتمال نرمال (روابط ۲ و ۳) را می‌توان با جایگذاری رابطه (۱) بجای متغیر  $X$ ،  $T_{m(50)}$  بجای  $\mu$  و  $\sigma_{T_m}$  بجای  $\sigma$  به صورت زیر بازنویسی کرد:

$$T_{m(g)} = T_{m(50)} + \sigma_{T_m} \text{probit}(G_{\max} - g) \quad [4]$$

$$g = G_{\max} - \left( \Phi \left( \frac{\left( T + \left( \frac{\theta_{T_m}}{t_g} \right) \right) - T_{m(50)}}{\sigma_{T_m}} \right) \right) \quad [5]$$

در این روابط،  $G_{\max}$  حداکثر جوانه‌زنی را نشان می‌دهد و در مواردی که درصد نهایی جوانه‌زنی هیچ‌گاه به ۱۰۰ نمی‌رسد، می‌تواند باعث افزایش دقت پیش‌بینی مدل شود. cdf توزیع احتمال لوگ‌نرمال به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$g = \Phi \left( \frac{(\ln(x - \delta) - \sigma)}{\lambda} \right) \quad [6]$$

که در این رابطه  $\delta$ ، پارامتر آستانه و  $\lambda$ ، پارامتر شکل هستند. پارامتر  $\lambda$  چگونگی خمش منحنی را مشخص می‌کند و به توزیع شکل‌پذیری بالایی می‌دهد. با اضافه کردن پارامتر  $G_{\max}$  و جایگذاری رابطه (۱) بجای متغیر  $X$  و  $\sigma_{T_m}$  بجای  $\sigma$ ، مدل جوانه‌زنی - گرمایی لوگ‌نرمال به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$g = G_{\max} - \left( \Phi \left( \frac{\left( \ln \left( \left( T + \left( \frac{\theta_{T_m}}{t_g} \right) \right) - \delta \right) - \sigma_{T_m} \right)}{\lambda} \right) \right) \quad [7]$$

ppf توزیع لوگ‌نرمال جهت پیش‌بینی  $T_{m(g)}$  هست:

$$T_{m(g)} = \delta + \exp \left( \sigma_{T_m} + \lambda \cdot \text{probit}(G_{\max} - g) \right) \quad [8]$$

(Ghaderi-Far et al., 2010). بذرهایی که ریشه‌چه آن‌ها به اندازه ۲ میلی‌متر یا بیشتر خارج شده بود، جوانه‌زده در نظر گرفته شدند. تعداد بذرهای جوانه‌زده روزانه ۴ یا ۵ مرتبه شمارش شد.

در همه ارقام کلزا، سرعت جوانه‌زنی با افزایش دما افزایش یافت و در دمای ۳۲ درجه سانتی‌گراد به حداکثر رسید (نتایج نشان داده نشده است). سرعت و درصد نهایی جوانه‌زنی در دماهای فراتر از این حد کاهش نشان داد و در نهایت جوانه‌زنی بسته به نوع رقم در دمای ۳۵ (هایولا ۴۰۱ و دلگان) یا ۳۶ درجه سانتی‌گراد (ساری گل، RGS003، جری و ژولیوس) به طور کامل متوقف شد (نتایج را ببینید). پس از اتمام دوره زمانی جوانه‌زنی، بذرهایی که در محدوده دمایی بین ۳۲ تا ۳۶ درجه سانتی‌گراد قادر به جوانه‌زنی نبودند به انکوباتوری با دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد انتقال داده شدند. ارقام مختلف کلزا فرآیند بازدارندگی گرمایی موقت جوانه‌زنی نشان دادند، به طوری که کاهش دمای محیط آبنوشی منجر به جوانه‌زنی سریع بذرها شد (Huo and Bradford, 2015) و در نهایت جوانه‌زنی در همه ارقام به حداکثر مقدار مورد انتظار رسید؛ بنابراین، داده‌های جوانه‌زنی مربوط به این محدوده دمایی جهت کمی‌سازی پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی استفاده شد. درصد جوانه‌زنی تجمعی برای هر تکرار از هر رقم و رژیم دمایی در هر ساعت شمارش محاسبه گردید و میانگین سه آزمایش مکرر جهت تجزیه آماری بکار رفت. برای کمی‌سازی واکنش جوانه‌زنی به دما، چهار تابع توزیع احتمال نرمال، لوگ‌نرمال، گامبل و ویبول در مدل زمان گرمایی (رابطه ۱) گنجانیده و مورد مقایسه قرار گرفتند. توزیع تجمعی وارونه<sup>۱</sup> (ppf) برای پیش‌بینی  $T_{m(g)}$  و تابع توزیع تجمعی<sup>۲</sup> (cdf) برای پیش‌بینی درصد جوانه‌زنی ( $g$ ) بر مبنای توزیع احتمال نرمال به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$T_{m(g)} = \mu + \sigma \cdot \text{probit}(g) \quad [2]$$

$$g = \Phi \left( \frac{X - \mu}{\sigma} \right) \quad [3]$$

که در این روابط  $X$ ، متغیر تصادفی (در اینجا  $T_{m(g)}$ )؛  $\mu$  پارامتر جایگاه و  $\sigma$  پارامتر پراکنش می‌باشند.  $\text{probit}(g)$ ، تبدیل پروبیت یا توزیع تجمعی وارونه برای توزیع نرمال

<sup>2</sup> Cumulative distribution function (cdf)

<sup>1</sup> Inverse cumulative distribution (percentage point function, ppf)

[۱۳]

ppf توزیع ویبول جهت پیش‌بینی  $T_{m(g)}$  به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$T_{m(g)} = \mu + \sigma_{T_m} \cdot \left[ -\ln(1 - (G_{\max} - g)) \right]^{\frac{1}{\lambda}} \quad [14]$$

برازش مدل‌ها به داده‌های تجمعی ارقام کلزا با استفاده از نرم‌افزار SAS و رویه PROC NLMIXED انجام شد. برای ارزیابی برازش مدل‌ها از شاخص ریشه میانگین مربعات خطا (RMSE) و برای انتخاب بهترین تابع توزیع از شاخص آکائیک (AIC) استفاده شد (Burnham and Anderson, 2002).

$$AIC = n \cdot \ln\left(\frac{RSS}{n}\right) + 2k \quad [15]$$

که RSS، جمع مربعات باقیمانده؛ n، تعداد نمونه و k، تعداد پارامترهای مدل موردنظر است. بهترین مدل در مقایسه مدل‌ها، مدلی است که کمترین میزان AIC محاسبه شده را دارا باشد.

### نتایج و بحث

در هیچ یک از ارقام کلزا اختلاف معنی‌داری میان مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی از نظر برآورد  $G_{\max}$  وجود نداشت (جدول ۱). حداکثر جوانه‌زنی رقم هایولا ۴۰۱ بر مبنای مدل‌های مختلف به طور متوسط در حدود ۹۶ درصد و برای سایر ارقام کلزا بالاتر از ۹۸ درصد برآورد شد. برآورد ثابت زمان گرمایی ( $\theta_{T_m}$ ) برای رقم ژولیوس بر مبنای توزیع‌های آماری مختلف بین ۳۲/۱۷ تا ۳۹/۹۵ درجه سانتی‌گراد ساعت متغیر بود. برای سایر ارقام، اختلاف معنی‌داری میان مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی از نظر برآورد  $\theta_{T_m}$  وجود نداشت و به طور متوسط بین ۳۱/۹۰ درجه سانتی‌گراد ساعت برای رقم RGS003 تا ۳۷/۱۰ درجه سانتی‌گراد ساعت برای رقم جری به دست آمد (جدول ۱). کوچک‌تر بودن ضریب  $\theta_{T_m}$  نشان می‌دهد که سرعت جوانه‌زنی در سطوح گوناگون دمایی برای آن رقم بالاتر است (Watt et al., 2011) و از این رو می‌تواند برای مقایسه ارقام و گونه‌های مختلف گیاهی از این حیث بکار برده شود.

پارامتر  $T_{m(50)}$  (دمایی که در آن ۵۰ درصد از بذرها بازدارندگی موقت گرمایی نشان می‌دهند) بر مبنای مدل

توزیع گامبل، نوع اول از سه نوع توزیع احتمال مقدار کرانه تعمیم‌یافته<sup>۱</sup> است. از آنجایی که  $T_{m(g)}$  یک مقدار کرانه است (یعنی  $T_{m(g)}$  حداقل دمای موردنیاز برای توقف جوانه‌زنی یک کسر بذری معین است)، به نظر می‌رسد این توزیع‌ها به خوبی قادر به پیش‌بینی جوانه‌زنی در پاسخ به دماهای پیشینه می‌باشند.

$$g = \exp \left[ -\exp \left( -\left( \frac{x - \mu}{\sigma} \right) \right) \right] \quad [9]$$

با اضافه کردن پارامتر  $G_{\max}$  به مدل و جایگذاری رابطه (۱) بجای متغیر  $x$  و  $\sigma_{T_m}$  بجای  $\sigma$ ، مدل جوانه‌زنی-گرمایی برای تابع توزیع احتمال گامبل به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$g = G_{\max} - \left( \exp \left[ -\exp \left( -\left( \frac{\left( T + \left( \frac{\theta_{T_m}}{t_g} \right) \right) - \mu}{\sigma_{T_m}} \right) \right) \right] \right) \quad [10]$$

ppf توزیع گامبل جهت پیش‌بینی  $T_{m(g)}$  به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$T_{m(g)} = \mu + \sigma_{T_m} \cdot \left[ \ln \left( \ln \left( \frac{1}{G_{\max} - g} \right) \right) \right] \quad [11]$$

توزیع ویبول نوع سوم از توزیع‌های احتمال مقدار کرانه تعمیم‌یافته است. cdf توزیع ویبول به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$g = 1 - \left[ \exp \left( -\left( \frac{x - \mu}{\sigma} \right)^{\lambda} \right) \right] \quad [12]$$

چنانچه مقدار  $\lambda$  بین ۳/۴ تا ۳/۷ باشد، توزیع ویبول به تقریب متقارن و به توزیع نرمال نزدیک است. زمانی که  $\lambda$  کوچک‌تر یا بزرگ‌تر از این مقادیر باشد، توزیع ویبول به ترتیب چوله به راست یا چپ خواهد بود. با اضافه کردن پارامتر  $G_{\max}$  به مدل و جایگذاری رابطه (۱) بجای متغیر  $x$  و  $\sigma_{T_m}$  بجای  $\sigma$ ، مدل جوانه‌زنی-گرمایی ویبول به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$g = G_{\max} - \left( 1 - \exp \left( -\left( \frac{\left( T + \left( \frac{\theta_{T_m}}{t_g} \right) \right) - \mu}{\sigma_{T_m}} \right)^{\lambda} \right) \right) \quad [13]$$

<sup>1</sup> Generalized Extreme Value probability distribution

(RMSE) نشان داد که مدل جوانه‌زنی-گرمایی مبتنی بر توزیع لوگ‌نرمال برازش ناکارآمدی به داده‌های جوانه‌زنی دو رقم دلگان و هایولا ۴۰۱ داشت، به طوری که این مدل جوانه‌زنی این دو رقم را با خطای بیش از ۹ درصد (RMSE) برآورد کرد (جدول ۱). مقادیر AIC نشان داد که مدل جوانه‌زنی-گرمایی نرمال بیشترین دقت پیش‌بینی  $T_{m(g)}$  را برای هر دو رقم دلگان (AIC=-237.5) و هایولا ۴۰۱ (AIC=-168.8) داشت. برای این ارقام، مدل مبتنی بر توزیع ویبول نیز از دقت پیش‌بینی بالایی برخوردار بود. در مورد سایر ارقام، کمترین مقادیر AIC برای مدل جوانه‌زنی-گرمایی گامبل به دست آمد، در حالی که مدل‌های مبتنی بر توزیع‌های نرمال و ویبول کمترین کارایی را در توصیف رفتار جوانه‌زنی این چهار رقم داشتند (جدول ۱). برازش مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی با بیشترین و کمترین دقت پیش‌بینی دوره‌های زمانی جوانه‌زنی برای هر یک از ارقام کلزا در شکل ۱ نشان داده شده است.

جوانه‌زنی ارقام دلگان و هایولا ۴۰۱ برخلاف سایر ارقام در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد به‌طور کامل متوقف شد. در این ارقام، زمان درنگ برای شروع جوانه‌زنی در دمای ۳۴ درجه سانتی‌گراد بیشتر از سایر ارقام کلزا و درصد نهایی جوانه‌زنی در این دما کمتر از سایرین بود (شکل ۱). برازش بهتر مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی نرمال و ویبول به داده‌های جوانه‌زنی این دو رقم را می‌توان به نوع رفتار جوانه‌زنی آن‌ها نسبت داد؛ به عبارت دیگر، اریب نسبی توزیع  $T_{m(g)}$  به چپ در ارقام زودرس کلزا سبب شد تا مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی نرمال، ویبول و تا حدودی مدل مبتنی بر توزیع گامبل برازش بهتری به داده‌های جوانه‌زنی تجمعی آن‌ها داشته باشند، در حالی که توزیع لوگ‌نرمال چوله به راست است (Derakhshan et al., 2016).

رابطه بین  $T_m$  مشاهده‌شده و پیش‌بینی‌شده برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی با استفاده از مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی نرمال (ارقام دلگان و هایولا ۴۰۱) و گامبل (ارقام ساری‌گل، RGS003، جری و ژولیوس) در شکل ۲ ارائه شده است. بر مبنای توزیع تجمعی وارونه توزیع احتمال نرمال،  $T_m$  برای احتمال جوانه‌زنی ۵ درصد ( $T_{m(5)}$ ) یا دمای پیشینه برای ۹۵ درصد بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی) برای ارقام دلگان و هایولا ۴۰۱ به ترتیب معادل ۳۴/۳۹ و ۳۴/۳۵ درجه سانتی‌گراد، برای احتمال جوانه‌زنی ۵۰ درصد ( $T_{m(50)}$ )؛ یا دمای پیشینه برای ۵۰ درصد بازدارندگی گرمایی

جوانه‌زنی-گرمایی نرمال برای ارقام مختلف کلزا بین ۳۳/۹۹ تا ۳۴/۴۲ درجه سانتی‌گراد برآورد شد (جدول ۱). پارامترهای  $\delta$  و  $\mu$  در مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی لوگ‌نرمال و ویبول  $T_{m(Gmax)}$  را نشان می‌دهند، یعنی دمایی که در آن بذرها حداکثر درصد جوانه‌زنی ( $G_{max}$ ) را دارا هستند و در دماهای فراتر از آن پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی در بذرها مشاهده می‌شود. برای رقم جری، برآورد این پارامتر بر مبنای مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی لوگ‌نرمال ( $32/95 \pm 0/01$ ) درجه سانتی‌گراد) و ویبول ( $33/11 \pm 0/01$  درجه سانتی‌گراد) از نظر آماری متفاوت بود، اما این دو مدل برای هر یک از ارقام دیگر برآورد مشابهی از  $T_{m(Gmax)}$  (به‌طور متوسط بین ۳۲/۶۶ درجه سانتی‌گراد برای رقم دلگان تا ۳۳/۰۱ درجه سانتی‌گراد برای رقم RGS003) داشتند (جدول ۱). برآورد پارامتر  $\mu$  بر مبنای مدل جوانه‌زنی-گرمایی گامبل برای ارقام دلگان و هایولا ۴۰۱ (به‌طور متوسط ۳۳/۹۱ درجه سانتی‌گراد) به‌طور معنی‌داری کمتر از رقم ژولیوس (۳۴/۰۴ درجه سانتی‌گراد) و برای آن نیز به‌طور معنی‌داری کمتر از سایر ارقام کلزا (به‌طور متوسط ۳۴/۱۶ درجه سانتی‌گراد) بود (جدول ۱). چنانچه  $T_{m(g)}$  از توزیع گامبل تبعیت کند، آنگاه کسر بذره‌های جوانه‌زده در  $\mu = T_{m(g)}$  به تقریب برابر است با  $G_{max} - 0.366$  (برخلاف توزیع نرمال که معادل ۰/۵۰ از حداکثر جوانه‌زنی است). در واقع، آماره  $\mu$  در مدل جوانه‌زنی-گرمایی گامبل مقدار مد توزیع  $T_{m(g)}$  را نشان می‌دهد (Derakhshan et al., 2016). برای ارقام مختلف کلزا، اندازه پراکنش  $T_{m(g)}$  ( $\sigma_{Tm}$ ) بر مبنای مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی نرمال بین ۰/۲۴ تا ۰/۶۷، لوگ‌نرمال بین ۰/۱ تا ۰/۶۵، گامبل بین ۰/۱۹ تا ۰/۵۴ و ویبول بین ۱/۳۰ تا ۱/۶۵ متغیر بود. برآورد پارامتر شکل ( $\lambda$ ) برای ارقام مختلف کلزا بر مبنای مدل جوانه‌زنی-گرمایی لوگ‌نرمال بین ۰/۲۰ تا ۰/۴۷ و بر مبنای مدل جوانه‌زنی-گرمایی ویبول بین ۲/۳۸ تا ۷/۲۱ متغیر بود (جدول ۱). پارامتر شکل توزیع ویبول به‌وضوح نشان داد که ارقام زودرس و میان‌رس کلزا رفتار جوانه‌زنی متفاوتی در پاسخ به دماهای بیش‌بینه داشتند. به طوری که، توزیع  $T_{m(g)}$  برای ارقام زودرس کلزا (دلگان و هایولا ۴۰۱) چوله به چپ ( $\lambda > 3.7$ ) و برای ارقام میان‌رس (سایر ارقام) تا حدودی چوله به راست ( $\lambda < 3.4$ ) بود (جدول ۱).

ارزیابی نکویی برازش مدل‌ها نشان داد که دقت مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی در توصیف رفتار جوانه‌زنی ارقام کلزا متفاوت بود (جدول ۱). مقادیر ریشه میانگین مربعات خطا

جدول ۱. برآورد پارامترها و ارزیابی نیکویی برازش مدل‌های جوانه‌زنی-گرمايي مورد استفاده برای تو صيف رفتار جوانه‌زنی ارقام کلزا در پاسخ به دماهای بیش‌بهینه.

**Table 1. Parameters estimates and assessing the goodness of fit for thermal-germination models used for describing the germination behavior of oilseed rape (*Brassica napus* L.) cultivars in response to supra-optimal temperature range.**

رقم Cultivar	توزیع Distribution	پارامترهای مدل Model parameters*						نیکویی برازش Goodness of fit	
		$G_{max}$ (%)	$\theta_{Tm}$ (°C h)	$T_{m(50)}$ (°C)	$\mu$ (°C)	$\sigma_{Tm}$	$\lambda$	AIC	RMSE
Sarigol	Normal	99.01±0.04	34.57±0.82	34.34±0.03	-	0.59±0.03	-	-173.8	0.0469
	Lognormal	98.85±0.07	34.75±0.62	-	32.91±0.32	0.33±0.22	0.41±0.09	-201.2	0.0361
	Gumbel	99.38±0.80	34.71±0.62	-	34.12±0.02	0.49±0.02	-	-202.9	0.0362
	Weibull	98.89±0.08	33.27±0.76	-	32.92±0.03	1.58±0.03	2.60±0.11	-178.1	0.0450
RGS003	Normal	99.98±0.06	31.62±0.99	34.42±0.03	-	0.67±0.03	-	-147.7	0.0592
	Lognormal	98.91±1.15	33.17±0.77	-	33.04±0.02	0.31±0.02	0.47±0.02	-168.5	0.0464
	Gumbel	100.60±1.12	31.33±0.74	-	34.15±0.03	0.54±0.02	-	-173.8	0.0469
	Weibull	99.98±0.05	31.47±1.05	-	32.98±0.02	1.58±0.04	2.38±0.13	-150.1	0.0619
Dalgan	Normal	99.52±0.51	33.79±0.43	33.99±0.01	-	0.25±0.01	-	-237.5	0.0329
	Lognormal	100.05±0.58	34.71±1.43	-	32.87±0.01	0.10±0.04	0.24±0.03	-157.5	0.0917
	Gumbel	100.75±1.41	33.49±0.58	-	33.88±0.02	0.21±0.01	-	-219.6	0.0380
	Weibull	98.47±0.59	34.01±0.41	-	32.44±0.85	1.65±0.86	7.21±4.05	-236.8	0.0325
Hyola 401	Normal	96.04±0.08	32.62±0.66	34.03±0.02	-	0.24±0.02	-	-168.8	0.0518
	Lognormal	96.03±0.08	34.70±1.51	-	32.87±0.01	0.14±0.04	0.20±0.03	-124.7	0.0984
	Gumbel	96.18±0.42	32.50±0.69	-	33.94±0.03	0.19±0.02	-	-165.7	0.0532
	Weibull	96.93±0.82	32.73±0.66	-	32.82±0.02	1.30±0.02	5.84±0.53	-165.3	0.0527
Jerry	Normal	99.92±0.05	37.25±0.53	34.40±0.02	-	0.54±0.02	-	-215.4	0.0307
	Lognormal	99.60±0.17	37.45±0.40	-	32.46±0.41	0.65±0.21	0.27±0.06	-246.8	0.0230
	Gumbel	98.96±0.50	37.49±0.40	-	34.22±0.02	0.45±0.01	-	-247.7	0.0233
	Weibull	99.97±0.04	36.21±0.54	-	33.01±0.01	1.56±0.02	2.62±0.07	-220.5	0.0298
Julius	Normal	99.80±0.07	32.17±0.62	34.20±0.02	-	0.46±0.02	-	-117.5	0.0612
	Lognormal	99.79±0.11	34.36±0.48	-	32.95±0.01	0.24±0.01	0.37±0.01	-214.0	0.0230
	Gumbel	99.80±0.12	32.86±0.45	-	34.04±0.01	0.41±0.01	-	-226.3	0.0233
	Weibull	99.80±0.09	39.95±1.38	-	33.11±0.01	1.43±0.04	2.40±0.13	-186.0	0.0407

\*  $G_{max}$  = حداکثر درصد جوانه‌زنی؛  $\theta_{Tm}$  = زمان گرمایی بیش‌بهینه؛  $T_{m(50)}$  = دمای بیش‌بهینه برای ممانعت از جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذری؛  $\mu$  = پارامتر جایگاه یا آستانه گرمایی؛  $\sigma_{Tm}$  = انحراف استاندارد توزیع دمای بیش‌بهینه جمعیت بذری؛  $RMSE$  = ریشه میانگین مربعات خطا؛  $AIC$  = شاخص آکائیک.

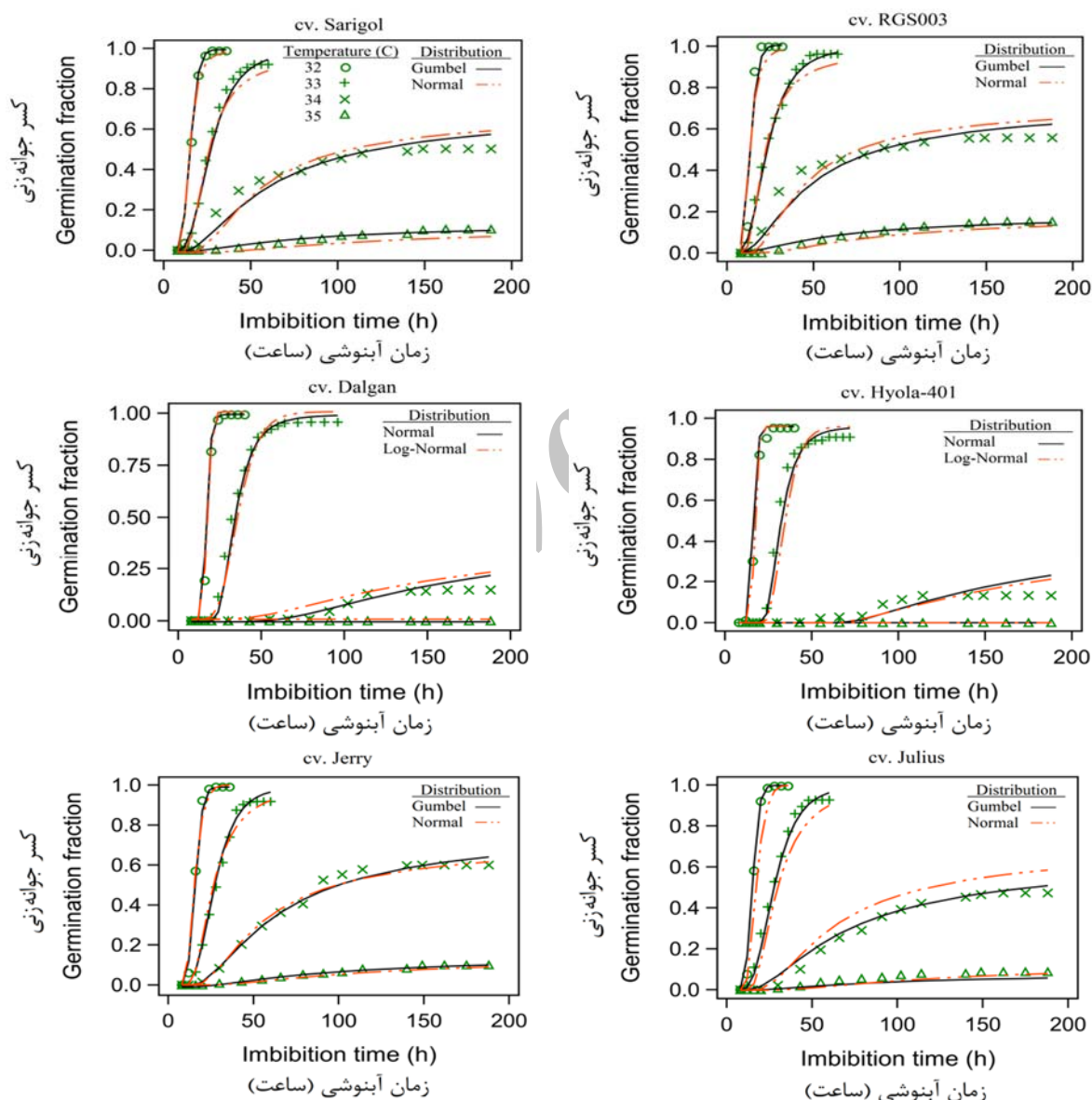
\*  $G_{max}$  = Maximum germination percentage;  $\theta_{Tm}$  = Supra-optimal thermal-time;  $T_{m(50)}$  = The maximum temperature to inhibit 50% germination of seed population;  $\mu$  = Location or thermal-threshold parameter;  $\sigma_{Tm}$  = Standard deviation of the normal distribution of maximum temperatures in seed population;  $RMSE$  = Root Mean Square Error;  $AIC$  = Akaike Information Criteria

پیش‌بینی شد. بر اساس پیش‌بینی مدل، جوانه‌زنی ارقام دلگان و هایولا ۴۰۱ به ترتیب در دماهای ۳۴/۶۴ و ۳۴/۴۵ درجه سانتی‌گراد به‌طور کامل متوقف شد (شکل ۲). همچنین،  $T_{m(5)}$ ،  $T_{m(50)}$  و  $T_{m(95)}$  برای رقم ساری گل به

جوانه‌زنی) به ترتیب معادل ۳۳/۹۹ و ۳۴/۰۳ درجه سانتی‌گراد و برای احتمال جوانه‌زنی ۹۵ درصد ( $T_{m(95)}$ ) یا دمای بیش‌بهینه برای ۵ درصد بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی) به ترتیب معادل ۳۳/۵۶ و ۳۳/۴۷ درجه سانتی‌گراد

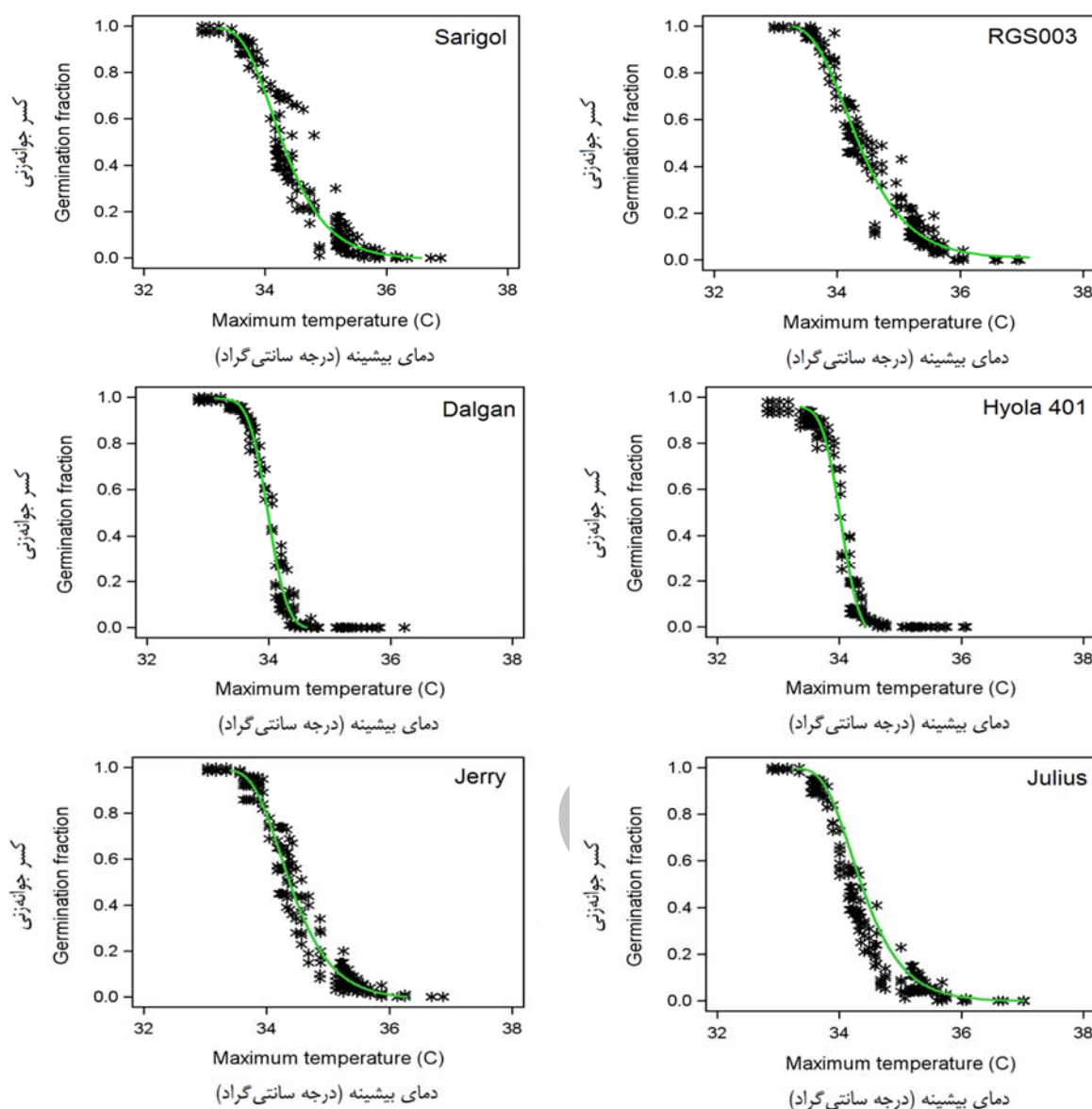
ترتیب در دماهای ۳۶/۵۹، ۳۶/۶۳، ۳۶/۳۰ و ۳۷/۰۴ درجه سانتی‌گراد به‌طور کامل متوقف شد (شکل ۲). بر این اساس می‌توان اظهار داشت که ارقام میان‌رس کلزا تا حدودی دامنه تحمل بالاتری به دماهای بیش‌بهبینه نشان می‌دهند و فرآیند بازدارندگی موقت درصد معینی از جوانه‌زنی در آن‌ها در دمای به نسبت بالاتری رخ خواهد داد.

ترتیب معادل ۳۵/۵۰، ۳۴/۲۹ و ۳۳/۵۶ درجه سانتی‌گراد، برای رقم RGS003 به ترتیب معادل ۳۵/۸۲، ۳۴/۳۵ و ۳۳/۵۷ درجه سانتی‌گراد، برای رقم جری به ترتیب معادل ۳۵/۴۸، ۳۴/۳۸ و ۳۳/۶۹ درجه سانتی‌گراد و برای رقم ژولیوس به ترتیب معادل ۳۵/۵۴، ۳۴/۳۶ و ۳۳/۶۹ درجه سانتی‌گراد پیش‌بینی شد. بر اساس پیش‌بینی مدل، جوانه‌زنی ارقام ساری گل، RGS003، جری و ژولیوس به



شکل ۱. جوانه‌زنی تجمعی ارقام مختلف کلزا در پاسخ به دماهای بیش‌بهبینه (نمادها) و برازش مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی با کمترین (خط) و بیشترین (خط نقطه) دقت پیش‌بینی.

Fig. 1. Cumulative germination of different oilseed rape cultivars in response to supra-optimal temperature range (symbols) and fitted thermal-germination models with the lowest (line) and highest (dashdotted) prediction accuracy.



شکل ۲. رابطه بین دماهای بیشینه مشاهده شده (نماد) و پیش‌بینی شده (خط) برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی ( $T_{m(g)}$ ) با استفاده از مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی نرمال (ارقام دلگان و هایولا ۴۰۱) و گامبل (ارقام ساری‌گل، RGS003، جری و ژولیوس)

Fig. 2. The relationship between observed (symbol) and predicted (line) maximum temperatures ( $T_{m(g)}$ ) for various fractions of germination using the Normal (Dalgan and Hyola 401) and Gumbel (Sarigol, RGS003, Jerry and Julius) thermal-germination models.

در مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی فرض می‌شود که زمان، سرعت و درصد نهایی جوانه‌زنی توسط اختلاف بین دمای محیط آبنوشی و  $T_m$  هر کسر جوانه‌زنی معین کنترل می‌شود (Hardegree, 2006; Chantre et al., 2009). به تقریب در همه مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی پیشین فرض بر این بوده که  $T_{m(g)}$  در داخل یک جمعیت بذری به‌طور نرمال توزیع می‌شود (Hardegree, 2006; del Monte et al., 2014). یکی از مزایای این فرض آن است که پارامترهای

در مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی فرض می‌شود که زمان، سرعت و درصد نهایی جوانه‌زنی توسط اختلاف بین دمای محیط آبنوشی و  $T_m$  هر کسر جوانه‌زنی معین کنترل می‌شود (Hardegree, 2006; Chantre et al., 2009). به تقریب در همه مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی پیشین فرض بر این بوده که  $T_{m(g)}$  در داخل یک جمعیت بذری به‌طور نرمال توزیع می‌شود (Hardegree, 2006; del Monte et al., 2014). یکی از مزایای این فرض آن است که پارامترهای



سانتی‌گراد رخ داد (Andreucci et al., 2016). بازدارندگی گرمایی بذر در چندین گونه گیاهی دیگر از جمله کاهو (*Lactuca sativa* L.) (Gonai et al., 2004)، کلم چینی (*Brassica rapa* subsp. *chinensis*) و کلم پیچ (*B. oleracea* L. var. *capitata*) (Gornik et al., 1997) گزارش شده است. آپسیزیک اسید (ABA) به‌عنوان اصلی‌ترین تنظیم‌کننده بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی بذر گزارش شده است (Argyris et al., 2008; Huo and Linkies, 2015; Bradford, 2015). علاوه بر این، جاسمونات‌ها (Linkies and Leubner-Metzger, 2012) و استریگولاکتون‌ها (Toh et al., 2012) ممکن است در تنظیم بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی بذر دخیل باشند. در مقابل، جیبرلین (Huo and Bradford, 2015) و اتیلن (Arc et al., 2013) جوانه‌زنی بذر را در ماه‌های بالا را تحریک می‌کنند. به‌هرحال، هرچند در دامنه دمایی محدود، این پاسخ بازدارندگی موقت جوانه‌زنی در ارقام کلزا نوعی سازگاری اکولوژیکی محسوب می‌شود (Toh et al., 2012; Huo and Bradford, 2015) و می‌تواند به بقاء بذر آن‌ها تحت شرایط متغیر دمای خاک در طی فصل تابستان و ظهور به‌عنوان علف‌هرز خودرو در فصل پاییز کمک کند.

### نتیجه‌گیری

در مجموع، مدل‌های مختلفی بسته به نوع رفتار جوانه‌زنی بذر ارقام زودرس و میان‌رس کلزا برای پیش‌بینی احتمال جوانه‌زنی آن‌ها در پاسخ به دماهای بالا لازم بود. مدل‌های جوانه‌زنی-گرمایی ارائه‌شده در این پژوهش به‌خوبی پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی مشاهده‌شده در ارقام کلزا را توصیف کردند. آستانه‌های گرمایی که در این مطالعه برای ارقام کلزا تعیین شد تفاوت پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی این جمعیت‌های بذری را به‌خوبی توضیح می‌دهد. واکنش بازدارندگی گرمایی موقت جوانه‌زنی در بذرهای کلزا می‌تواند به بقاء آن‌ها در طول ماه‌های گرم تابستان حتی در شرایط وجود رطوبت کافی منتج شود و از این‌رو این فرآیند می‌تواند حضور این گیاه زراعی به‌عنوان علف‌هرز خودرو در کشت‌های پاییزه را توجیه می‌کند.

مدل در پیش‌بینی پیشرفت جوانه‌زنی در طی زمان را بهبود می‌بخشد. علاوه بر این، مدل جوانه‌زنی-گرمایی بر مبنای سه تابع توزیع احتمال لوگ‌نرمال، گامبل و ویبول توسعه یافت. این مدل‌ها دارای پارامترهایی هستند که از نظر زیست‌شناختی معنی‌دار می‌باشند و هر یک قادر به ارائه توصیف کاملی از پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی بذر می‌باشند. نتایج مطالعه فعلی نشان داد که مدل جوانه‌زنی-گرمایی مرسوم حداقل در مورد برخی داده‌ها (ارقام میان‌رس کلزا) ممکن توصیف ناکارآمدی از رفتار جوانه‌زنی بذر را ارائه دهد. واضح است که برآزش توزیع فراوانی نرمال (که در آن میانگین، میانه و مد برابر هستند) به داده‌هایی که دارای چولگی به راست یا چپ می‌باشند (داده‌های نامتقارن)، منجر به ارب در پیش‌بینی زمان تا جوانه‌زنی خواهد شد.

چولگی توزیع  $T_{m(g)}$  دارای مفاهیم بوم‌شناختی است (Watt et al., 2011) و در واقع توصیفی از رفتار جوانه‌زنی بذر را در پاسخ به دماهای بیش‌بینه ارائه می‌دهد. چولگی توزیع  $T_{m(g)}$  به چپ (ارقام زودرس) به این معناست که جمعیت بذری دارای ذخایر بیشتری از بذرهایی است که مقدار  $T_m$  بسیار بالایی دارند. از آنجائی که سرعت و درصد جوانه‌زنی توسط اختلاف بین دمای محیط آبنوشی و  $T_m$  بذر را تعیین می‌شود، بنابراین کسر بزرگی از این جمعیت‌های بذری در دماهای بیش‌بینه قادر به جوانه‌زنی نبوده یا به‌کندی جوانه‌دار می‌شود و در نهایت جمعیت بذری در دماهای پایین‌تری بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی نشان می‌دهد. برعکس، چولگی توزیع  $T_{m(g)}$  به راست در ارقام میان‌رس کلزا نشان می‌دهد که هر یک از این جمعیت‌ها دارای کسر بزرگ‌تری از بذرهایی با  $T_m$  بسیار کمتری هستند و از این‌رو بازدارندگی گرمایی کسر معینی از این جمعیت‌های بذری در دمای بالاتری رخ می‌دهد.

نتایج مطالعه فعلی نشان داد که ارقام بهاره کلزا در محدوده دمایی کوچکی پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی نشان می‌دهند. این کاهش سرعت و درصد جوانه‌زنی در پاسخ به افزایش دما به میزان چند درجه سانتی‌گراد از دمای بهینه در مورد ارقام علوفه‌ای گونه‌های مختلف براسیکا نیز گزارش شده است (Andreucci et al., 2016). برای مثال، پاسخ بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی بذر در ارقام علوفه‌ای گونه *B. napus* در گستره دمایی بین ۳۳ تا ۳۸ درجه

## منابع

- Alvarado, V., Bradford, K.J., 2002. A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. *Plant, Cell and Environment*. 25, 1061-1069.
- 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, 52-63.
- Arc, E., Sechet, J., Corbineau, F., Rajjou, L., Marion-Poll, A., 2013. ABA crosstalk with ethylene and nitric oxide in seed dormancy and germination. *Frontiers in Plant Science*. 4, 1-19.
- Argyris, J., Dahal, P., Hayashi, E., Still, D.W., Bradford, K.J., 2008. Genetic variation for lettuce seed thermoinhibition is associated with temperature-sensitive expression of abscisic acid, gibberellin, and ethylene biosynthesis, metabolism, and response genes. *Plant Physiology*. 148, 926-947.
- Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H.W.M., Nonogaki, H., 2013. *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy*, 3rd ed. Springer, New York.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York, USA.
- 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, 1291-1301.
- 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, 705-715.
- del Monte, J.P., Aguado, P.L., Tarquis, A.M., 2014. Thermal time model of *Solanum sarrachoides* germination. *Seed Science Research*. 24, 321-330.
- 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]
- Ghaderi-far, F., Gharekhloo, J., Alimaghani, M., 2010. Influence of environmental factors on seed germination and seedling emergence of yellow sweet clover (*Melilotus officinalis*). *Planta Daninha*. 28, 463-469.
- Gonai, T., Kawahara, S., Tougou, M., Satoh, S., Hashiba, T., Hirai, N., Kawaide, H., Kamiya, Y., Yoshioka, T., 2004. Abscisic acid in the thermoinhibition of lettuce seed germination and enhancement of its catabolism by gibberellin. *Journal of Experimental Botany*. 55, 111-118.
- Gornik, K., de Castro, R.D., Liu, Y., Bino, Y.L., Groot, S.P.C., 1997. Inhibition of cell division during cabbage (*Brassica oleracea* L.) seed germination. *Seed Science Research*. 7, 333-340.
- Hardegree, S.P., 2006. Predicting germination response to temperature. I. Cardinal-temperature models and sub-population specific regression. *Annals of Botany*. 97, 1115-1125.
- Hilhorst, H.W.M., 2007. Definitions and hypotheses of seed dormancy. In Bradford, K.J., Nonogaki, H. (eds.), *Seed Development, Dormancy and Germination*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 50-71.
- Huo, H., Bradford, K.J., 2015. Molecular and hormonal regulation of thermoinhibition of seed germination. In Anderson, J.V. (ed.), *Advances in Plant Dormancy*. Springer International Publishing, Switzerland, pp. 3-33.
- Huo, H., Dahal, P., Kunusoth, K., McCallum, C.M., Bradford, K.J., 2013. Expression of 9-cis-EPOXYCAROTENOID DIOXYGENASE4 is essential for thermoinhibition of lettuce seed germination but not for seed development or stress tolerance. *The Plant Cell*. 25, 884-900.
- Linkies, A., Leubner-Metzger, G., 2012. Beyond gibberellins and abscisic acid: how ethylene and jasmonates control seed germination. *Plant Cell Reports*. 31, 253-270.
- 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.
- Nascimento, W.M., Huber, D.J., Cantliffe, D.J., 2013. Carrot seed germination and respiration at high temperature in response to seed maturity and priming. *Seed Science and Technology*. 41, 164–169.
- Toh, S., Kamiya, Y., Kawakami, N., Nambara, E., McCourt, P., Tsuchiya, Y., 2012. Thermoinhibition uncovers a role for strigolactones in Arabidopsis seed germination. *Plant and Cell Physiology*. 53, 107–117.
- 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, 870–876.

Archive of SID