

مدل سازی هیدروتایم جوانه‌زنی بذر علف‌های هرز فالاریس (*Phalaris minor*)،
تاج‌خروس ریشه‌قرمز (*Amaranthus retroflexus*) و تاج‌خروس خوابیده
(*A. blitoides*)

ابوالفضل درخشان^{۱*}، حامد اکبری^۲ و جاوید قرخلو^۴

۱- دانشجوی دکتری زراعت دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان، ۲- دانشجوی دکتری زراعت دانشکده علوم کشاورزی دانشگاه تربیت مدرس، ۳- استادیار گروه زراعت دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۷/۱۶ - تاریخ پذیرش: ۱۳۹۳/۲/۱۵)

چکیده

مدل سازی جوانه‌زنی با استفاده از مدل‌های هیدروتایم و هیدروترمال تایم به‌طور گسترده‌ای انجام می‌شود. تنوع در زمان جوانه‌زنی ناشی از تنوع پتانسیل آب پایه بذرهای یک جمعیت است که به‌طور معمول توسط توزیع نرمال مدل سازی می‌شود. در این آزمایش، فرض نرمال بودن توزیع پتانسیل آب پایه با جوانه‌زنی بذر علف‌های هرز فالاریس (*Phalaris minor*)، تاج‌خروس ریشه‌قرمز (*Amaranthus retroflexus*) و تاج‌خروس خوابیده (*A. blitoides*) در محدوده‌ای از پتانسیل‌های آب (صفر، ۰/۲، ۰/۴، ۰/۶، ۰/۸ - مگاپاسکال) مورد آزمون قرار گرفت. سه توزیع آماری نرمال، ویبول و گامبل برای نشان دادن تنوع نسبی پتانسیل آب پایه جمعیت‌های بذری مورد مقایسه قرار گرفت. نتایج نشان داد که پارامترهای برآورد شده با مدل هیدروتایم توسعه یافته بر مبنای توزیع ویبول از اطمینان بیشتری نسبت به سایر توزیع‌ها برخوردار بود ($AICc = -322/2$ برای فالاریس، $AICc = -262/8$ برای تاج‌خروس ریشه‌قرمز و $AICc = -507/9$ برای تاج‌خروس خوابیده). مقدار پارامتر شکل نشان داد که توزیع پتانسیل آب پایه هر سه جمعیت بذری چوله به راست است ($\lambda = 0/93$ برای فالاریس، $\lambda = 1/75$ برای تاج‌خروس ریشه‌قرمز و $\lambda = 2/21$ برای تاج‌خروس خوابیده). بر مبنای مدل هیدروتایم ویبول، ثابت هیدروتایم و آستانه پتانسیل آب برای شروع جوانه‌زنی بذر فالاریس به ترتیب ۱۰۶/۶۴ مگاپاسکال ساعت و ۱/۵۲ مگاپاسکال، برای تاج‌خروس ریشه‌قرمز به ترتیب ۲۰/۴۷ مگاپاسکال ساعت و ۰/۸۶ مگاپاسکال و برای تاج‌خروس خوابیده به ترتیب ۷۶/۶۱ مگاپاسکال ساعت و ۱/۰۷ مگاپاسکال برآورد شد. با توجه به انعطاف‌پذیری توزیع ویبول، این مدل امکان پیش‌بینی دقیق جوانه‌زنی و نیز تعیین توزیع پتانسیل آب پایه را فراهم می‌آورد.

واژه‌های کلیدی: پتانسیل آب پایه؛ توزیع گامبل؛ توزیع نرمال؛ توزیع ویبول؛ مدل هیدروترمال تایم

مقدمه

جوانه‌زنی یک فرآیند فیزیولوژیکی پیچیده است که با جذب آب توسط بذر آغاز و با خروج ریشه‌چه از پوشش‌های احاطه‌کننده بذر به پایان می‌رسد. در حالتی که جنین در حال رشد فاقد فشار تورگر کافی برای تخریب بافت‌های احاطه‌کننده داخل بذر باشد، بذر وارد حالت سکون (Quiescence) می‌شود (Bradford, 2002). عواملی محیطی که برای جوانه‌زنی بذرهای فاقد کمون (Nondormant) بحرانی است شامل دسترسی آب، ماهیت فیزیکی بستر بذر جوانه‌زنی (از جمله زهکشی و تخلخل که هر دو تهویه خاک را تحت تأثیر قرار می‌دهند) و دمای بستر بذر می‌باشد (Finch-Savage and Leubner-Metzger, 2006).

جذب آب اولین مرحله جوانه‌زنی می‌باشد و جهت فعالیت آنزیم‌ها، تجزیه، انتقال و استفاده از مواد ذخیره‌ای بذر لازم است. از این‌رو، بایستی دسترسی آب برای آبنوشی (Imbibition) و توسعه بعدی بذر در حال جوانه‌زنی کافی باشد (Finch-Savage and Leubner-Metzger, 2006). بذرهای دارای یک پتانسیل آب آستانه یا پایه (Ψ_b) می‌باشند که در پتانسیل‌های کمتر (منفی‌تر) از آن بستر بذر برای جوانه‌زنی خیلی خشک می‌شود (Finch-Savage et al., 1998). آستانه بیشینه‌ای برای پتانسیل آب بستر بذر وجود ندارد، زیرا بستر بذری با پتانسیل آب به تقریب معادل صفر مگاپاسکال با فرض مناسب بودن تهویه، شرایط بهینه‌ای برای جوانه‌زنی بذر فراهم می‌آورد. علاوه بر این، آب خاک مقاومت فیزیکی لایه در برابر نفوذ را تحت تأثیر قرار می‌دهد. برای مثال زمانی که نیروی خاک خشک متجاوز از یک مقاومت آستانه باشد، ممکن است از جوانه‌زنی بذر، سبزش شدن گیاهچه یا رشد رو به پایین ریشه‌چه و متعاقباً ریشه گیاهچه ممانعت شود (Bradford, 2002). از این‌رو، دسترسی آب (یا پتانسیل آب؛ Ψ) هم سرعت جوانه‌زنی و هم کسری از بذرهای یک جمعیت که جوانه‌دار خواهند شد، را تحت تأثیر قرار می‌دهد. چنانچه پتانسیل آب بستر بذر بیش از حد پایین باشد (برای مثال: ۱/۲- مگاپاسکال)، از جوانه‌زنی بذر بسیاری از گونه‌های گیاهی ممانعت می‌شود (Bewley et al., 2013). به‌طور عکس، در پتانسیل‌های آب بالاتر (مثبت‌تر) سرعت و درصد جوانه‌زنی افزایش خواهد یافت.

روابط آبی جوانه‌زنی با استفاده از مدل هیدروتایم توصیف می‌شود (Gummerson, 1986; Bradford, 2002; Mesgaran et al., 2013). در این مدل‌ها، زمان از آغاز انکوباسیون تا اتمام جوانه‌زنی (زمان جوانه‌زنی) متناسب با بزرگی اختلاف بین پتانسیل آب بذر یا محیط جوانه‌زنی و آستانه پتانسیل آب برای ظهور ریشه‌چه یا پتانسیل آب پایه (Ψ_b) جوانه‌زنی است (Bradford, 2002; Bewley et al., 2013). پتانسیل آب پایه، حداقل پتانسیل آبی است که در آن جوانه‌زنی یک بذر معین رخ خواهد داد و زمان از شروع آبنوشی تا اتمام جوانه‌زنی به نسبت حدی که پتانسیل آب بذر بیشتر از این پتانسیل آب آستانه باشد، متفاوت است (Bewley et al., 2013). علاوه بر این، بذرهای یک جمعیت دارای پتانسیل آب پایه متفاوتی می‌باشند. به عبارت دیگر، بذرهای یک جمعیت که دارای کمترین پتانسیل آب (منفی‌ترین) می‌باشند، سریع‌تر جوانه می‌زنند و به دنبال آن بذرهایی با پتانسیل آب بیشتر جوانه‌دار خواهند شد. به‌طور معمول، از توزیع نرمال برای نشان دادن تنوع نسبی پتانسیل آب پایه بذرهای یک جمعیت معین استفاده شده است (Finch-Savage et al., 1998; Kebreab and Murdoch, 2002; Alvarado and Bradford, 1999). با این وجود، استفاده از سایر توابع ممکن است منجر به توصیف مناسب‌تر توزیع پتانسیل آب پایه جمعیت بذری شود. در این راستا، وات و همکاران (Watt et al., 2010, 2011) دقت بیشتر و اریب کمتر توزیع ویبول نسبت به توزیع نرمال را در توصیف تنوع نسبی پتانسیل آب پایه گزارش کردند. همچنین مسگران و همکاران (Mesgaran et al., 2013) با مقایسه هشت توزیع آماری مختلف گزارش کردند که توزیع نرمال لزوماً مناسب‌ترین تابع در مدل‌های هیدروتایم نیست. در ایران نیز تحقیقات بسیاری در زمینه‌های مختلف علوم بذر از جمله در مورد تأثیر دما (Ghaderi-Far et al., 2009) و نیز اثر متقابل دما و خشکی (Soltani et al., 2013) بر جوانه‌زنی بذر به انجام رسیده است. این مطالعه با هدف ارزیابی توانایی توزیع نرمال، ویبول و گامبل در توصیف تنوع نسبی پتانسیل آب پایه بذر علف‌های هرز فالاریس (*Phalaris minor* Retz.)، تاج‌خروس ریشه‌قرمز (*Amaranthus retroflexus*) و تاج‌خروس خوابیده (*blitoides*) انجام شد.

مواد و روش‌ها

آزمایش در سال ۱۳۹۱ در آزمایشگاه تکنولوژی بذر دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان انجام شد. بذره‌های دو گونه تاج‌خروس در سال ۱۳۸۹ و بذره‌های فالاریس در سال ۱۳۹۰ از مزرعه تحقیقاتی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان جمع‌آوری و تا زمان شروع آزمایش در دمای اتاق نگهداری شدند.

برای توصیف اثر کاهش پتانسیل آب بر جوانه‌زنی بذر هر سه گونه، از محلول‌های اسمزی با غلظت‌های ۰، ۰/۲، ۰/۴، ۰/۶، ۰/۸ و مگاپاسکال استفاده شد. محلول‌های اسمزی با استفاده از پلی‌اتیلن گلیکول ۸۰۰۰ و بر اساس معادله (۱) تهیه شدند (Michel, 1983).

$$\psi = 1.29[\text{PEG}]^2 T - 140[\text{PEG}]^2 - 4[\text{PEG}] \quad (1)$$

که ψ ، پتانسیل اسمزی مورد نظر؛ T ، دما و PEP، مقدار پلی اتیلن گلیکول مورد نیاز می‌باشند. آزمون جوانه‌زنی علف‌های هرز فالاریس، تاج‌خروس ریشه‌قرمز و تاج‌خروس خوابیده به ترتیب در انکوباتورهایی با دماهای ثابت ۱۵، ۳۵ و ۲۵ درجه سانتی‌گراد و در شرایط تاریکی انجام شد. برای هر گونه، آزمون جوانه‌زنی در قالب طرح بلوک‌های کاملاً تصادفی با چهار تکرار انجام شد. در هر تکرار آزمایش، پنجاه بذر روی کاغذ صافی واتمن شماره یک در پتری‌دیش پلاستیکی ۹ سانتی‌متری قرار گرفت و سپس کاغذهای صافی با ۵ میلی‌لیتر آب مقطر و یا سایر محلول‌های اسمزی مرطوب شدند. برای کاهش تلفات آب از طریق تبخیر، پتری‌دیش‌ها با پارافیلیم پوشانده شدند و آبیاری پتری‌دیش‌ها در صورت نیاز انجام شد. بذرهایی که ریشه‌چه آن‌ها به اندازه ۲ میلی‌متر یا بیشتر خارج شده بود، جوانه‌زده در نظر گرفته شدند. تعداد بذره‌های جوانه‌زده روزانه ۲ یا ۳ مرتبه به مدت ۲۱ روز شمارش شد.

برای توصیف اثر کاهش پتانسیل آب بر جوانه‌زنی از مدل هیدروتایم (معادله ۲) استفاده شد (Gummerson, 1986; Bradford, 1990).

$$\Psi_{b(g)} = \Psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) \quad (2)$$

که در این مدل، $\Psi_{b(g)}$ ، پتانسیل آب پایه (مگاپاسکال)؛ Ψ ، پتانسیل آب (مگاپاسکال)؛ θ_H ، ثابت هیدروتایم

(مگاپاسکال ساعت) و t_g ، زمان جوانه‌زنی (ساعت) می‌باشند. در اغلب مطالعات پیشین (Finch-Savage *et al.*, 1998; Kebreab and Murdoch, 1999; Bloomberg *et al.*, 2009)، از تابع توزیع نرمال با میانگین $\Psi_{b(50)}$ و انحراف معیار $\sigma_{\Psi b}$ و به روش تجزیه پروبیت برای نشان دادن تنوع نسبی پتانسیل آب پایه در داخل بذره‌های یک جمعیت استفاده شده است (معادله ۳).

$$\Psi_{b(g)} = \Psi_{b(50)} + \text{probit}(g) \sigma_{\Psi b} \quad (3)$$

با جایگزین کردن سمت راست معادله (۲) به جای $\Psi_{b(g)}$ در معادله (۳) و مرتب کردن معادله برحسب پروبیت g ، معادله ریاضی مدل هیدروتایم بر مبنای توزیع نرمال (معادله ۴) به دست می‌آید (Gummerson, 1986; Bradford, 1990).

$$\text{probit}(g) = \frac{\Psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) - \Psi_{b(50)}}{\sigma_{\Psi b}} \quad (4)$$

در توزیع ویبول، توزیع تجمعی معکوس (Inverse cumulative distribution function) برای پیش‌بینی $\Psi_{b(g)}$ (معادله ۵) و تابع توزیع تجمعی (Cumulative distribution function) برای پیش‌بینی درصد جوانه‌زنی g (معادله ۶) به شرح زیر است (Watt *et al.*, 2010):

$$\Psi_{b(g)} = \mu + \sigma \cdot [-\ln(1-g)]^{\frac{1}{\lambda}} \quad (5)$$

$$g = 1 - \left[\exp \left(- \left(\frac{\Psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) - \mu}{\sigma} \right)^{\lambda} \right) \right] \quad (6)$$

که μ ، σ و g به ترتیب پارامترهای مکان، مقیاس و کسر جوانه‌زنی می‌باشند. λ ، پارامتر شکل است که چولگی و کشیدگی توزیع را تعیین می‌کند. توزیع گامبل را نیز می‌توان به شرح زیر در مدل هیدروتایم به کار برد (Mesgaran *et al.*, 2013):

$$\Psi_{b(g)} = \mu - \sigma \cdot \left[\ln \left(\ln \left(\frac{1}{g} \right) \right) \right] \quad (7)$$

$$g = \exp \left[- \exp \left(- \left(\frac{\Psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) - \mu}{\sigma} \right) \right) \right] \quad (8)$$

تجزیه داده‌ها با استفاده از نرم افزار SAS و با رویه PROC NLMIXED و به روش بهینه‌سازی پیش فرض Dual Quasi-Newton در این نرم افزار انجام شد

هیدروتایم جوانه‌زنی در جدول ۱ ارائه شده است. برای هر سه گونه علف‌هرز، مقدار ریشه میانگین مربعات خطا (RMSE) نشان داد که اختلافی از نظر برازش بین مدل‌های هیدروتایم توسعه یافته بر مبنای توزیع‌های آماری مختلف وجود نداشت ($RMSE < 9\%$ برای فالاریس، $RMSE < 8\%$ برای تاج‌خروس ریشه‌قرمز و $RMSE < 17\%$ برای تاج‌خروس خوابیده). برازش مدل‌های هیدروتایم توسعه یافته بر مبنای این سه توزیع آماری به داده‌های جوانه‌زنی تجمعی فالاریس، تاج‌خروس ریشه‌قرمز و تاج‌خروس خوابیده به ترتیب در شکل‌های ۱ تا ۳ ارائه شده است. برای ارزیابی دقیق‌تر برازش مدل‌ها از نمودار کسر جوانه‌زنی واقعی در مقابل کسر جوانه‌زنی پیش‌بینی شده استفاده شد (شکل ۴). مقادیر ضرایب تبیین به‌دست آمده با برازش معادله رگرسیون ساده خطی به داده‌های کسر جوانه‌زنی واقعی در مقابل پیش‌بینی شده نشان داد که هر سه مدل هیدروتایم از برازش مناسبی به داده‌های جوانه‌زنی گونه‌های هرز مورد مطالعه برخوردار بودند ($R^2 = 0.91$ - 0.89 برای فالاریس، $R^2 = 0.88$ برای تاج‌خروس ریشه‌قرمز و $R^2 = 0.95$ برای تاج‌خروس خوابیده). لازم به ذکر است که برای هر سه گونه مورد مطالعه، شیب خط رگرسیونی بین مقادیر کسر جوانه‌زنی واقعی در مقابل مقادیر کسر جوانه‌زنی پیش‌بینی شده با هر سه مدل هیدروتایم معنی‌دار بود (داده‌ها نشان داده نشده است). با توجه به معنی‌دار بودن این ضریب برای هر سه مدل هیدروتایم، این شاخص معیار مناسبی برای مقایسه مدل‌ها نبود (Ghaderi-Far et al., 2009; Derakhshan et al., 2013).

با وجود برازش مناسب و مشابه، مدل‌ها از نظر دقت برآورد پارامترها متفاوت بودند و برای هر سه گونه علف‌هرز، مقادیر متفاوت AICc برای توزیع‌های آماری مختلف به‌دست آمد (جدول ۱). برای علف‌هرز فالاریس، مقدار تفاضل شاخص آکاییک تصحیح شده نشان داد که پارامترهای برآورد شده با مدل هیدروتایم سه پارامتره نامتقارن ویبول از اطمینان بیشتری در مقایسه با پارامترهای برآورد شده با مدل‌های هیدروتایم دو پارامتره نامتقارن گامبل ($\Delta i = 20/9$) و دو پارامتره متقارن نرمال ($\Delta i = 56/6$) برخوردار بود.

(SAS, 2009). برای ارزیابی برازش مدل‌ها از شاخص ریشه میانگین مربعات خطا (Root Mean of Squares of Error) و همچنین ضریب تبیین (R^2) و ضرایب رگرسیون ساده خطی بین کسر جوانه‌زنی واقعی در برابر پیش‌بینی شده استفاده شد. شاخص آکاییک تصحیح شده (Akaike Information Criterion) نیز برای انتخاب بهترین تابع توزیع مورد استفاده قرار گرفت (Burnham and Anderson, 2002).

$$AIC = n \ln \left(\frac{RSS}{n} \right) + 2k \quad (9) \text{ معادله}$$

$$AICc = n \ln \left(\frac{RSS}{n} \right) + 2k + \left(\frac{2k(k+1)}{n-k-1} \right) \quad (10) \text{ معادله}$$

که Residual Sum of Square جمع مربعات باقی‌مانده؛ n تعداد نمونه و k تعداد پارامترهای مدل مورد نظر می‌باشد. بهترین مدل در مقایسه مدل‌ها، مدلی است که کمترین میزان AICc محاسبه شده را داشته باشد. رتبه‌بندی مدل‌ها نیز با استفاده از شاخص Δi (معادله ۱۱) انجام شد.

$$\Delta i = AICc - \min AICc \quad (11) \text{ معادله}$$

که $\min AICc$ کمترین مقدار AICc محاسبه شده از بین مدل‌ها است و در واقع متعلق به مدلی است که بهترین برازش را نشان داده است. اگر $\Delta i < 10$ باشد به مفهوم عدم اختلاف در برازش مدل‌هاست و مدل با AICc بزرگ‌تر نیز برازش خوبی ارائه خواهد داد و این مدل مناسب است. در صورتی که $\Delta i > 10$ باشد مدل با AICc بزرگ‌تر، مناسب نبوده و برازش خوبی ارائه نخواهد داد (Burnham and Anderson, 2002).

نتایج و بحث

پارامترهای مدل‌های هیدروتایم برازش داده شده به داده‌های جوانه‌زنی تجمعی علف‌های هرز فالاریس، تاج‌خروس ریشه‌قرمز و تاج‌خروس خوابیده و همچنین ویژگی‌های توزیع‌های آماری مورد استفاده در مدل‌های

نداشت (جدول ۱). پارامتر مکان (μ) در توزیع ویبول، پتانسیل اسمزی که در آن احتمال جوانه‌زنی صفر است (یا پتانسیل اسمزی که جوانه‌زنی از پتانسیل‌های مثبت‌تر از آن آغاز می‌شود؛ $\Psi_{b(0)}$)، را برآورد می‌کند. این پارامتر برآورد واقع‌بینانه‌ای از $\Psi_{b(0)}$ فراهم می‌آورد که از توزیع‌های نرمال و گامبل قابل استنتاج نیست. برای هر سه گونه علف‌هرز، مقدار برآورد شده این پارامتر بر مبنای توزیع ویبول کوچکتر (منفی‌تر) از مقدار برآورد شده آن با توزیع‌های نرمال و گامبل بود (جدول ۱). در واقع مقدار پارامتر مکان در توزیع نرمال برابر با میانه (میانگین یا مد) پتانسیل آب پایه ($\Psi_{b(50)}$) است، در حالی که، $\Psi_{b(50)}$ (یا میانه پتانسیل آب پایه) در توزیع ویبول برابر با $\frac{\mu + \sigma \ln(2)}{\lambda}$ و در توزیع گامبل معادل $\mu - \sigma \ln(\ln(2))$ می‌باشد (Mesgaran *et al.*, 2013).

وقتی مقدار پارامتر شکل بین $2/6$ تا $3/7$ باشد، توزیع ویبول به‌طور کامل متقارن بوده و نزدیک به توزیع نرمال است. چنانچه مقدار پارامتر شکل کوچک‌تر یا بزرگ‌تر از این مقادیر باشد، توزیع به ترتیب چوله به راست یا چپ خواهد بود (Watt *et al.*, 2011). برای علف‌هرز فالاریس، پارامتر شکل در توزیع ویبول ($\lambda = 0/93$) کوچکتر از $2/6$ بود و از این‌رو میانگین بزرگ‌تر از مد و در نتیجه توزیع پتانسیل آب پایه چوله به راست بود. برای دو گونه تاج‌خروس نیز مقدار پارامتر شکل ($\lambda = 1/75$) برای تاج‌خروس ریشه‌قرمز و $\lambda = 2/21$ برای تاج‌خروس خوابیده نشان داد که توزیع ویبول نامتقارن بوده و چوله به راست است (جدول ۱).

چولگی توزیع پتانسیل آب پایه به راست دارای پیامدهای زیست‌محیطی مهمی است، زیرا به معنای آن است که بخش اعظم بذرهای یک جمعیت بذری دارای مقادیر پتانسیل آب پایه بالاتری می‌باشند و از این‌رو حتی تحت شرایط مطلوب نیز به کندی جوانه خواهند زد (Watt *et al.*, 2010).

برخلاف توزیع متقارن نرمال، در مدل‌های هیدروتایم ویبول و گامبل میانگین، میانه و مد برآورد شده برای پتانسیل آب پایه به عنوان پیامدی از یک توزیع نامتقارن، متفاوت از هم می‌باشند (جدول ۱). برای علف‌های هرز فالاریس و تاج‌خروس ریشه‌قرمز، تفاوت معنی‌داری بین میانگین و میانه پتانسیل آب پایه برآورد شده با هر سه

با استفاده از شاخص تفاضل آکاییک تصحیح شده می‌توان مدل‌ها را از نظر دقت برآورد پارامترها رتبه‌بندی نمود (Burnham and Anderson, 2002). بر این اساس و برای علف‌هرز تاج‌خروس ریشه‌قرمز، اختلافی بین دقت برآورد پارامترها و در واقع دقت پیش‌بینی جوانه‌زنی با مدل‌های هیدروتایم ویبول و گامبل ($\Delta i = 2/8$) وجود نداشت (جدول ۱). همچنین، این دو مدل از دقت بیشتری نسبت به مدل هیدروتایم نرمال ($\Delta i = 12/9$) برخوردار بودند. همچنین برای تاج‌خروس خوابیده، پارامترهای برآورد شده با مدل‌های هیدروتایم ویبول و گامبل ($\Delta i = 4/1$) از اطمینان بیشتری در مقایسه با پارامترهای برآورد شده با مدل هیدروتایم نرمال ($\Delta i = 20/7$) برخوردار بودند (جدول ۱).

یکی از ویژگی‌های مدل هیدروتایم این است که دوره زمانی جوانه‌زنی در پتانسیل‌های آب مختلف را می‌توان در یک مقیاس زمانی مشترک نرمالیزه کرد (Bradford, 2002). به عبارت دیگر، با استفاده از پارامترهای برآورد شده با مدل هیدروتایم، دوره‌های زمانی جوانه‌زنی در هر پتانسیل آب را می‌توان نسبت به دوره زمانی که برای آن جمعیت بذری در پتانسیل آب صفر رخ می‌دهد، نرمالیزه کرد (Bradford, 1990). رابطه بین زمان تا جوانه‌زنی در آب ($t_{g(0)}$) و زمان تا جوانه‌زنی در هر پتانسیل دیگری ($t_{g(\psi)}$) با استفاده از معادله (۱۲) قابل توصیف است (Bradford, 1990).

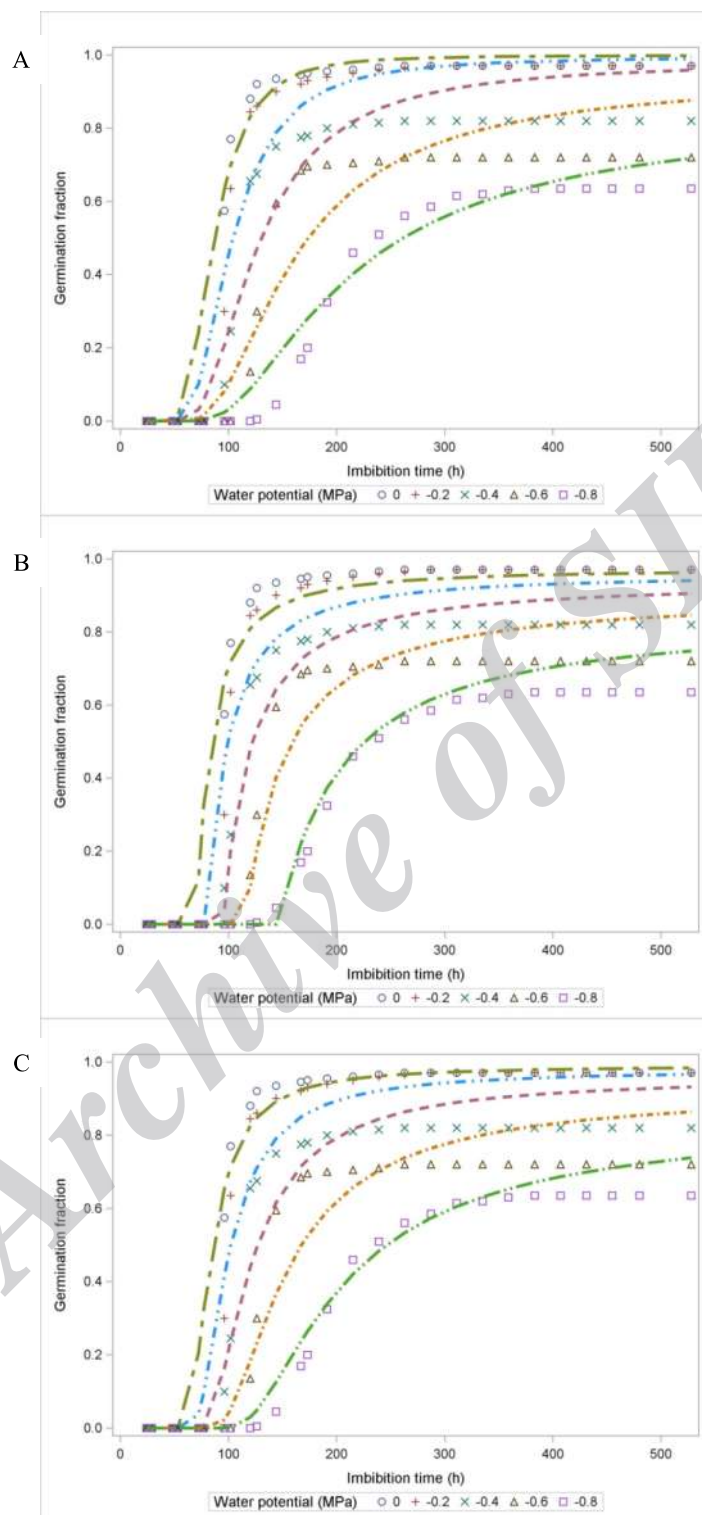
$$t_{g(0)} - \left[1 - \left(\frac{\psi}{\psi - \frac{\psi_H}{t_{g(0)}}} \right) \right] t_{g(\psi)} \quad \text{معادله (۱۲)}$$

برای هر سه گونه مورد مطالعه، دوره‌های زمانی جوانه‌زنی پیش‌بینی شده با مدل‌های هیدروتایم مبتنی بر توزیع‌های نرمال، ویبول و گامبل در پتانسیل‌های آب مختلف نسبت به دوره زمانی جوانه‌زنی در پتانسیل صفر نرمالیزه شد. شکل (۵) درصد جوانه‌زنی تجمعی در برابر دوره زمانی جوانه‌زنی نرمالیزه شده را برای این توزیع‌ها نشان می‌دهد. چنانچه همه دوره‌های زمانی منطبق بر هم باشند، بدیهی است که مدل به درستی الگوهای جوانه‌زنی مشاهده شده را توضیح می‌دهد. برای هر سه گونه علف‌هرز، اختلاف معنی‌داری بین مقدار ثابت هیدروتایم (θ_H) برآورد شده بر مبنای هر سه توزیع نرمال، ویبول و گامبل وجود

جدول ۱- پارامترهای برآورد شده، ارزیابی انطباق منحنی‌ها (معیارهای نیکویی برازش) و ویژگی‌های توزیع‌های آماری مورد استفاده در مدل‌های هیدروتایم جوانه‌زنی فالاریس، تاج‌خروس ریشه‌قرمز و تاج‌خروس خوابیده

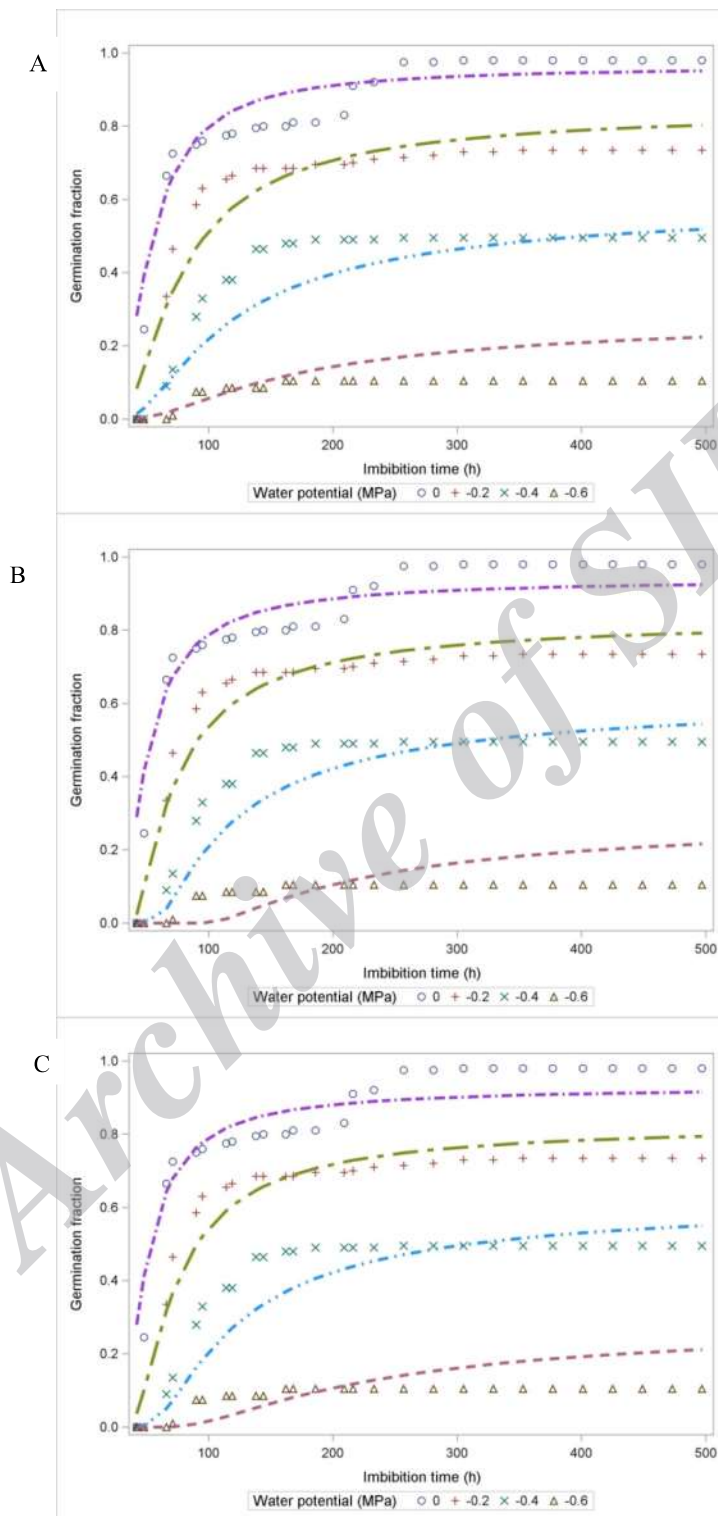
Table 1- Parameters estimates, measures of goodness of fit and properties of statistical distributions used in the hydropime models for germination of *Phalaris minor*, *Amaranthus retroflexus* and *A. blitoides*

گونه Species	توزیع Distribution	ثابت هیدروتایم Hydropime constant (θ_1)	پارامترهای توزیع Distribution parameters			ویژگی‌های توزیع Distribution properties				RMSE	AICc
			مکان Location (μ)	مقیاس Scale (σ)	شکل Shape (λ)	میانگین Mean	میانه Median	مد Mode	انحراف استاندارد SD		
<i>Phalaris minor</i>	نرمال Normal	103.59±4.32	-1.20±0.03	0.35±0.02	-	-1.20±0.03	-1.20±0.03	-1.20±0.03	0.35±0.01	0.0877	-265.6
	وینبول Weibull	106.64±3.34	-1.52±0.04	0.37±0.03	0.93±0.07	-1.14±0.02	-1.27±0.03	-1.55±0.04	0.38±0.03	0.0706	-322.2
	گامبل Gumbel	104.63±3.75	-1.33±0.03	0.28±0.01	-	-1.17±0.03	-1.23±0.03	-1.33±0.04	0.35±0.02	0.0769	-301.3
<i>Amaranthus retroflexus</i>	نرمال Normal	20.46±1.22	-0.46±0.01	0.25±0.01	-	-0.46±0.01	-0.46±0.01	-0.46±0.01	0.25±0.01	0.0732	-249.9
	وینبول Weibull	20.47±1.09	-0.86±0.04	0.47±0.05	1.75±0.21	-0.44±0.01	-0.48±0.01	-0.75±0.03	0.28±0.02	0.0692	-262.8
	گامبل Gumbel	20.62±1.08	-0.56±0.01	0.21±0.01	-	-0.44±0.01	-0.48±0.01	-0.56±0.01	0.27±0.01	0.0690	-260.0
<i>Amaranthus blitoides</i>	نرمال Normal	75.99±3.10	-0.06±0.01	0.42±0.01	-	-0.06±0.01	-0.06±0.01	-0.06±0.01	0.42±0.01	0.0164	-487.2
	وینبول Weibull	76.61±2.57	-1.07±0.06	1.26±0.04	2.21±0.24	-0.05±0.01	-0.02±0.00	-1.17±0.14	0.20±0.11	0.0144	-507.9
	گامبل Gumbel	76.31±2.71	-0.19±0.01	0.51±0.01	-	-0.10±0.01	-0.01±0.00	-0.76±0.06	0.38±0.04	0.0150	-503.8



شکل ۱- جوانه‌زنی تجمعی بذرهای *فالاریس* در پتانسیل‌های آب مختلف و دوره زمانی جوانه‌زنی پیش‌بینی‌شده بر مبنای مدل‌های هیدروتایم نرمال (A)، ویبول (B) و گامبل (C)

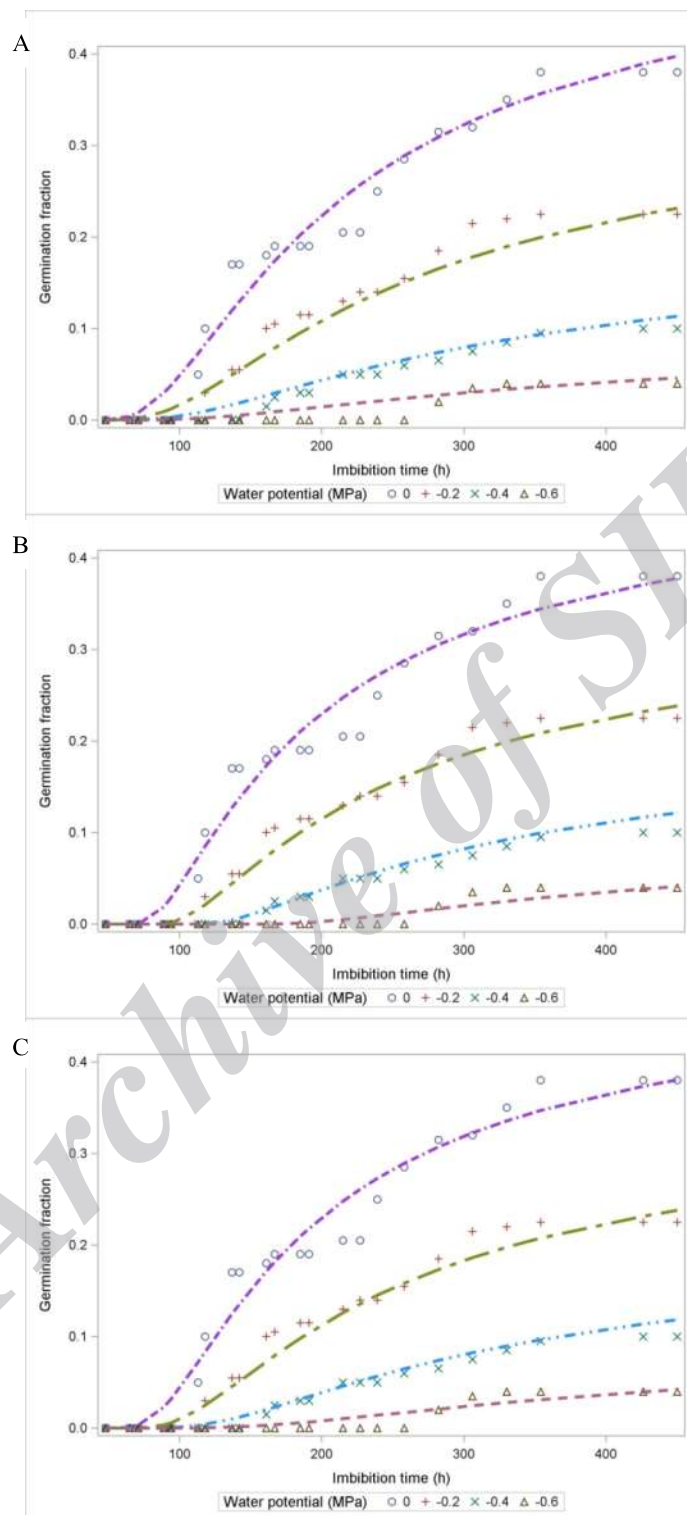
Figure 1- Cumulative germination of *Phalaris minor* seeds at various water potential and predicted germination time course based on the Normal (A), Weibull (B) and Gumbel (C) hydrotime models



شکل ۲- جوانه‌زنی تجمعی بذرهای تاج‌خروس ریشه قرمز در پتانسیل‌های آب مختلف و دوره زمانی جوانه‌زنی پیش‌بینی-

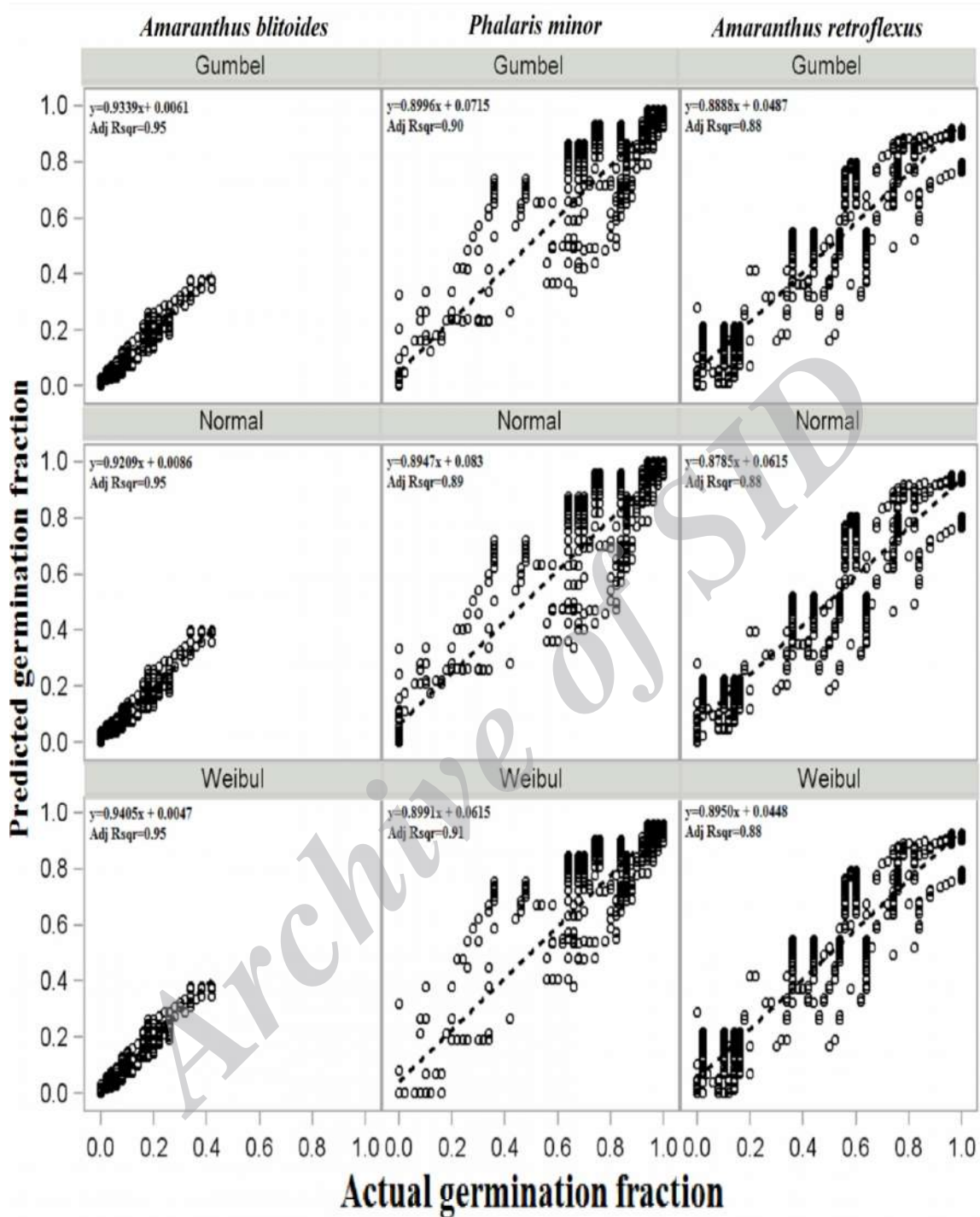
شده بر مبنای مدل‌های هیدروتایم نرمال (A)، ویبول (B) و گامبل (C)

Figure 2- Cumulative germination of *Amaranthus retroflexus* seeds at various water potential and predicted germination time course based on the Normal (A), Weibull (B) and Gumbel (C) hydrotime models



شکل ۳- جوانه‌زنی تجمعی بذرهای تاج‌خروس خوابیده در پتانسیل‌های آب مختلف و دوره زمانی جوانه‌زنی پیش‌بینی شده بر مبنای مدل‌های هیدروتایم نرمال (A)، ویبول (B) و گامبل (C)

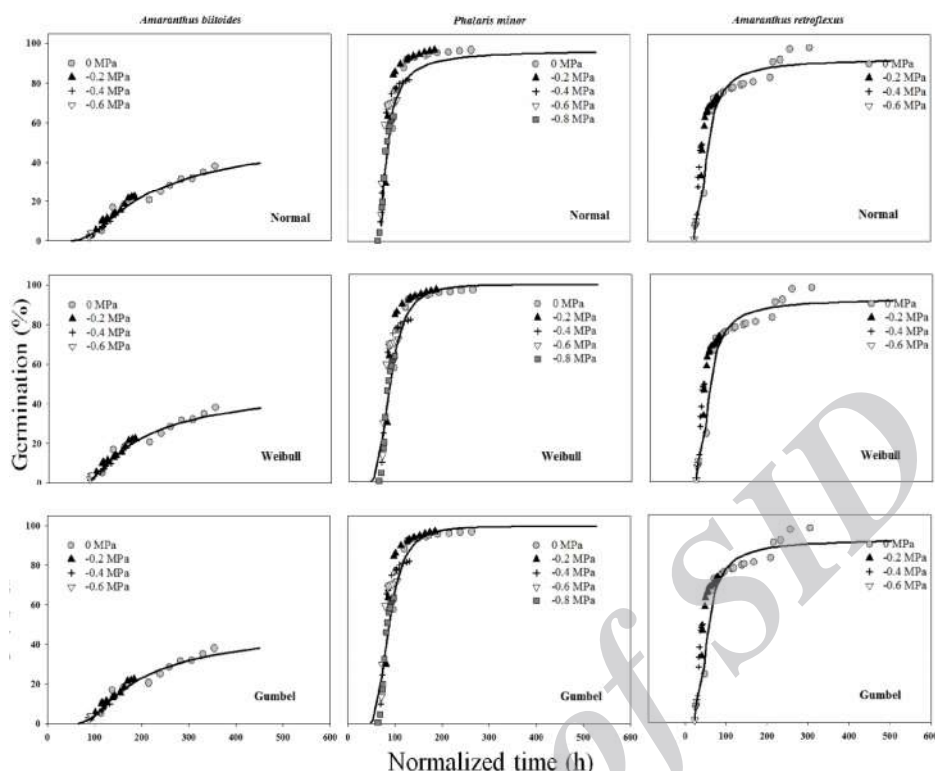
Figure 3- Cumulative germination of *Amaranthus blitoides* seeds at various water potential and predicted germination time course based on the Normal (A), Weibull (B) and Gumbel (C) hydrotime models



شکل ۴- رابطه بین کسر جوانه‌زنی پیش‌بینی شده در برابر واقعی برای سه توزیع آماری (گامبل، نرمال و ویبول) مورد

استفاده در مدل‌سازی هیدروتایم جوانه‌زنی بذر تاج‌خروس خوابیده، فالاریس و تاج‌خروس ریشه‌قرمز

Figure 4- Relationship between actual and predicted germination fraction for three statistical distributions (Gumbel, Normal and Weibull) used in hydrotime modelling of *Amaranthus blitoides*, *Phalaris minor* and *A. retroflexus* seed germination

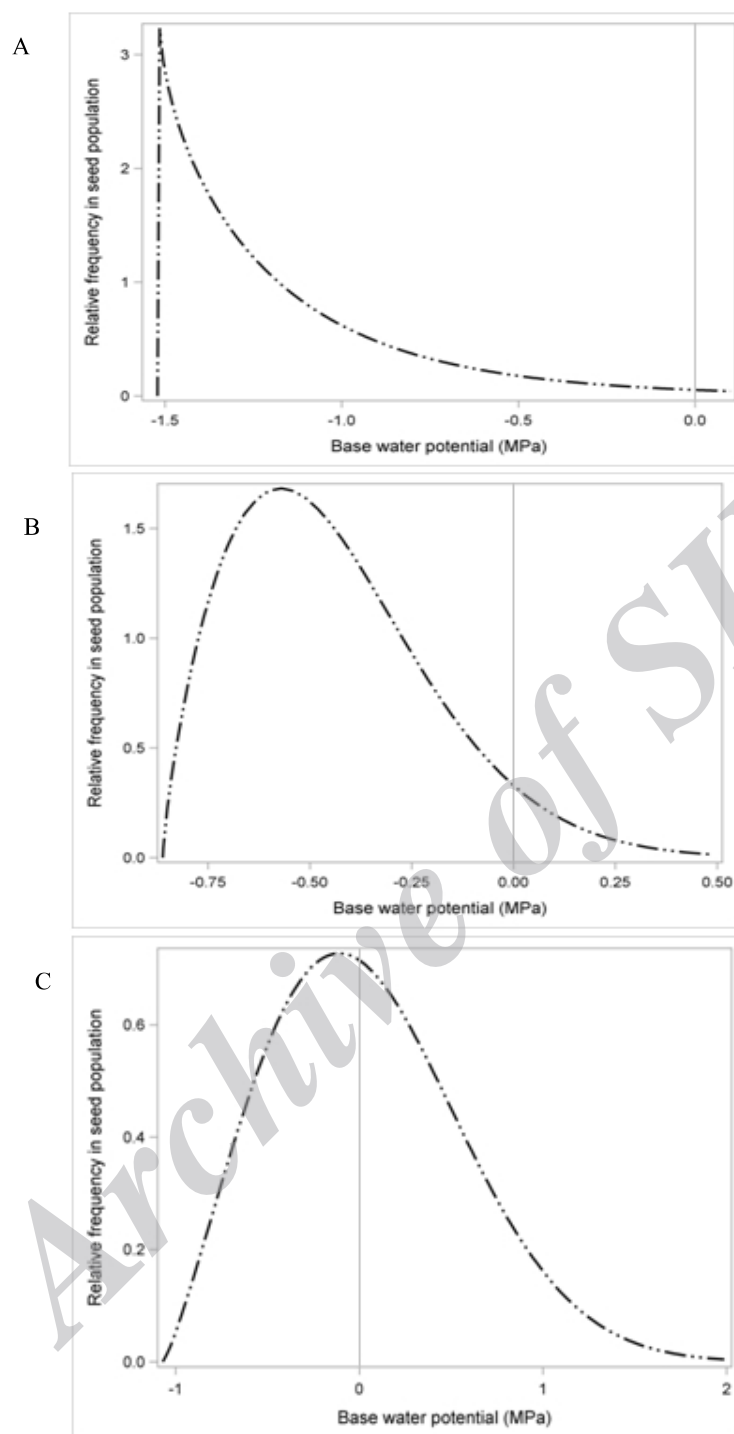


شکل ۵- دوره زمانی جوانه‌زنی نرمالیزه شده علف‌های هرز تاج خروس خوابیده، فالاریس و تاج خروس ریشه‌قرمز در همه پتانسیل‌های آب نسبت به دوره زمانی متناظر در آب بر اساس مدل‌های هیدروتایم مورد استفاده (نرمال، ویبول و گامبل)
Figure 5- Normalization of germination time courses of *Amaranthus blitoides*, *Phalaris minor* and *A. retroflexus* at a range of water potentials to the corresponding time courses in water based on the used hydrotime models (Normal, Weibull and Gumbel).

مگاپاسکال برای جوانه‌زنی فالاریس). به عبارت دیگر، بذرهای یک جمعیت که دارای کمترین پتانسیل آب پایه (منفی‌ترین) می‌باشند، سریع‌تر جوانه می‌زنند و به دنبال آن بذرهایی با پتانسیل آب مثبت‌تر جوانه‌دار خواهند شد. علاوه بر این، جمعیت بذری در پتانسیل‌های آب پایه بیشتر از صفر فاقد جوانه‌زنی بوده و در واقع وجود کمون در بخشی از جمعیت بذری را نشان می‌دهد. بنابراین، بخشی از جمعیت بذری تاج‌خروس خوابیده حتی زمانی که در بهترین شرایط رطوبتی در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد قرار داشته باشند، فاقد جوانه‌زنی خواهند بود (شکل ۶c). همچنین، مقدار پارامتر σ ، گستردگی Spread، پتانسیل آب پایه برآورد شده با مدل و در واقع، همواری Evenness جوانه‌زنی را نشان می‌دهد.

توزیع نرمال، ویبول و گامبل وجود نداشت. در حالی که، مد پتانسیل آب پایه برآورد شده بر مبنای توزیع ویبول کوچکتر (منفی‌تر) از مقدار برآورد شده آن با توزیع‌های دو پارامتره نرمال و گامبل بود (جدول ۱). برای علف‌هرز تاج‌خروس خوابیده، مقدار میانگین، میانه و مد برآورد شده برای پتانسیل آب پایه با استفاده از مدل‌های هیدروتایم توسعه یافته بر مبنای توزیع‌های مختلف متفاوت از هم بود (جدول ۱).

تابع توزیع احتمال پتانسیل آب پایه پیش‌بینی‌شده با مدل هیدروتایم ویبول برای هر یک از گونه‌های هرز در شکل ۶ نشان داده شده است. با استفاده از تابع توزیع ویبول، آستانه‌ای برای پتانسیل آب پایه بذرهای یک جمعیت محاسبه می‌شود که جوانه‌زنی بذر از پتانسیل‌های مثبت‌تر از آن آغاز می‌شود (برای مثال: $-1/52$).



شکل ۶- تابع توزیع احتمال پتانسیل آب پایه پیش‌بینی شده با مدل هیدروتایم توسعه یافته بر مبنای توزیع ویبول برای

علف‌های هرز فالاریس (A)، تاج‌خروس ریشه قرمز (B) و تاج‌خروس خوابیده (C).

Figure 6- Probability distribution function of the predicted base water potential for the hydrotim model based on the Weibull distribution for *Phalaris minor* (A), *Amaranthus retroflexus* (B) and *A. blitoides* (C).

سرعت (θ_{z_i}) و یکنواختی (ψ_{opt}) جوانه‌زنی در اختیار قرار می‌دهد (Bradford, 2002). فرض اصلی در مدل‌های هیدروتایم و هیدروترمال تایم، توزیع نرمال ψ_{opt}

اگرچه تجزیه هیدروتایم یک روش تجربی است، اما پارامترهای آن دارای مفهوم فیزیولوژیکی و اکولوژیکی می‌باشند و شاخص‌های مفیدی در ارتباط با تحمل خشکی

گامبل وجود نداشت با این وجود، مدل هیدروتایم ویبول دارای پارامترهایی با مفهوم فیزیولوژیک و اکولوژیک است که از سایر توزیع‌ها قابل استنتاج نیست. بنابراین، به نظر می‌رسد که حداقل در مورد برخی داده‌ها توزیع ویبول در قیاس با سایر توزیع‌ها ممکن است برای مدل‌سازی پتانسیل آب پایه بذرهای یک جمعیت مناسب‌تر باشد. با توجه به انعطاف پذیری توزیع ویبول، این توزیع قادر به توصیف تنوع نسبی پتانسیل آب پایه بسیاری از جمعیت‌های بذری که ممکن است توزیع پتانسیل آب پایه در آن‌ها نامتفازن باشد، می‌باشد. در مقابل استفاده بی چون و چرا از توزیع نرمال برای مدل‌سازی توزیع فراوانی پتانسیل آب پایه ممکن است برخی ویژگی‌های مهم رفتار جوانه‌زنی بذر از جمله پیامدهای اکولوژیک چولگی توزیع پتانسیل آب پایه جمعیت‌های بذری را مخفی نماید.

در یک نمونه بذری است (Bradford, 2002; Bloomberg) که به نوبه خود تنوع برآورد شده برای زمان تا جوانه‌زنی را تعیین می‌کند. با این وجود، برازش توزیع فراوانی نرمال به داده‌هایی که دارای چولگی به راست یا چپ می‌باشند (داده‌های نامتفازن)، منجر به اریب در پیش‌بینی زمان تا جوانه‌زنی خواهد شد. نتایج نشان داد که در هر سه گونه مورد مطالعه توزیع ویبول منجر به پیش‌بینی‌های دقیق‌تری نسبت به سایر توزیع‌های آماری شد. اریب کمتر جوانه‌زنی پیش‌بینی شده با مدل هیدروتایم ویبول را می‌توان به دقت بیشتر این تابع در پیش‌بینی زمان شروع جوانه‌زنی (Lag phase) و در واقع وجود پارامتر شکل (λ) در توزیع ویبول نسبت داد که انعطاف‌پذیری زیادی به آن می‌دهد. لازم به ذکر است که در مورد دو گونه تاج‌خروس اختلاف معنی‌داری بین دقت این توزیع با توزیع

منابع

- Alvarado, V. and Bradford, K. J. 2002. A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. *Plant, Cell and Environment*, 25:1061–1069
- Bewley, J. D., Bradford, K. J., Hilhorst, H. W. M. and Monogaki, H. 2013. *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy*. Third Edition, Springer, NY.
- Bloomberg, M., Sedcole, J. R., Mason, E. G. and Buchan, G. 2009. Hydrothermal time germination models for radiata pine (*Pinus radiata* D. Don). *Seed Science Research*, 19:171–182.
- Bradford, K. J. 1990. A water relations analysis of seed germination rates. *Plant Physiology*, 94: 840–849.
- Bradford, K. J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, 50: 248–260.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer, New York, USA.
- Derakhshan, A., Gherekhloo, J. and Paravar, E. 2013. Estimation of cardinal temperatures and thermal time requirement for *Cyperus difformis* seed germination. *Iranian Journal of Weed Science*, 9: 27-38. (In Persian)
- Finch-Savage, W. E. and Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171: 501–523.
- Finch-Savage, W. E., Steckel, J. R. A. and Phelps, K. 1998. Germination and post-germination growth to carrot seedling emergence: predictive threshold models and sources of variation between sowing occasions. *New Phytologist*, 139:505–516.
- Ghadri-Far, F., Soltani, A. and Sadeghipour, H. R. 2009. Evaluation of nonlinear regression models in quantifying germination rate of medicinal pumpkin (*Cucurbita pepo* L. subsp. *Pepo*. *Convar. Pepo* var. *styriaca* Greb), borago (*Borago officinalis* L.) and black cumin (*Nigella sativa* L.) to temperature. *Journal of Plant Production*, 16:1-19. (In Persian)
- Gummerson, R. J. 1986. The effect of constant temperatures and osmotic potentials on the germination of sugar beet. *Journal of Experimental Botany*, 37: 729–741.
- Kebreab, E. and Murdoch, A. J. 1999. Modelling the effects of water stress and temperature on germination rate of *Orobanche aegyptiaca* seeds. *Journal of Experimental Botany*, 50:655–664.
- Mesgaran, M. B., Mashhadi, H. R., Alizadeh, H., Hunt, J., Young, K. R. and Cousens, R. D. 2013. Importance of distribution function selection for hydrothermal time models of seed germination. *Weed Research*, 53: 89-101.
- Michel, B. E. 1983. Evaluation of the water potentials of solutions of polyethylene glycol 8000 both in the absence and presence of other solutes. *Plant Physiology*, 72: 66–70.

- SAS. 2009.** SAS/STAT 9.2 User's Guide. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- Soltani, E., Soltani, A., Galeshi, S., Ghaderi-Far, F. and Zeinali, E. 2013.** Seed germination modeling of wild mustard (*Sinapis arvensis* L.) as affected by temperature and water potential: hydrothermal time model. *Journal of Plant Production*, 20:19-33. (In Persian)
- Watt, M. S., Bloomberg, M. and Finch-savage, W. E. 2011.** Development of a hydrothermal time model that accurately characterises how thermoinhibition regulates seed germination. *Plant, Cell and Environment*, 34: 870–876.
- Watt, M. S., Xu, V. and Bloomberg, M. 2010.** Development of a hydrothermal time seed germination model which uses the Weibull distribution to describe base water potential. *Ecological Modelling*, 221:1267–1272.

Archive of SID

Hydrottime modeling of *Phalaris minor*, *Amaranthus retroflexus* and *A. blitoides* seed germination

Abolfazl Derakhshan^{1*}, Hamed Akbari² and Javid Gherekhloo³

1. Ph.D. student in Agronomy, Khouzestan Ramin Agriculture and Natural Resources University,
2. Ph.D. student in Agronomy, Faculty of Agricultural Sciences, Tarbiat Modares University,
3. Assistant Professor, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources

(Received: October 8, 2013- Accepted: May 5, 2014)

Abstract

Seed germination has been modeled extensively using hydrottime and hydrothermal time models. Variation in time to germination arises from variation in base water potential within a seed population that typically is modeled by a normal distribution. Here, the assumption of normality in the distribution of base water potential was examined by germinating seed of *Phalaris minor*, *Amaranthus retroflexus* and *A. blitoides* across a range of constant water potential (0, -0.2, -0.4, -0.6 and -0.8 MPa). Three statistical distributions of Normal, Weibull and Gumbel were compared to illustrate the relative variation of base water potential. The results showed that the estimated parameters of the hydrottime model developed on the basis of Weibull distribution had more certainty than other distributions (AICc=-322.2 for *P. minor*, AICc=-262.8 for *A. retroflexus* and AICc=-507.9 for *A. blitoides*). Values of shape parameter suggest that the base water potential is right skewed for three species ($\lambda=0.93$ for *P. minor*, $\lambda=1.75$ for *A. retroflexus* and $\lambda=2.21$ for *A. blitoides*). Based on the Weibull hydrottime model, values of the hydrottime constant and water potential threshold for onset of *P. minor* seed germination were estimated to be 106.64 MPa h and -1.52 MPa, respectively, for *A. retroflexus* 20.47 MPa h and -0.86 MPa, respectively and for *A. blitoides* as 76.61 MPa h and -1.07 MPa, respectively. Due to the flexibility of the Weibull distribution, this model provides a useful method for predicting germination and determining the distribution of base water potential.

Key words: Base water potential; Gumbel distribution; hydrothermal time model; Normal distribution; Weibull distribution

*Corresponding author: derakhshan.abo@gmail.com