

مقایسه دماهای کاردینال بیوتیپ‌های مقاوم و حساس به هالوکسی فوپ آر متیل استر یولاف وحشی زمستانه (*Avena ludoviciana* Durieu.)

A comparison of cardinal temperatures between haloxyfop R methyl ester- resistant and susceptible winter wild oat (*Avena ludoviciana* Durieu.) biotypes

سعید حسن پور بورخیلی^۱، جاوید قرخلو^{۲*}، بهنام کامکار^۳، سیده ساناز رمضانپور^۴

چکیده

بروز مقاومت در علف‌های هرز باعث تحمیل هزینه شایستگی نسبی به آن‌ها می‌شود. در تحقیق پیش رو پنج بیوتیپ مقاوم به هالوکسی فوپ آر متیل استر علف هرز یولاف وحشی زمستانه که از مزارع گلزای شهرستان کلاله واقع در استان گلستان جمع-آوری شده بودند به همراه بیوتیپ حساس، از حیث تنوع در دماهای کاردینال جوانه‌زنی مورد مقایسه قرار گرفتند. آزمایش در قالب طرح کاملاً تصادفی در ۴ تکرار ۲۵ بذری در آزمایشگاه‌های دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان انجام شد. پتری دیش‌های حاوی بذرها پس از ۷۲ ساعت بهاره سازی در دمای ۴ درجه، در دماهای ۵ تا ۴۰ درجه سانتی‌گراد (به فواصل ۵ درجه) نگهداری و به‌طور مستمر پایش شدند. از مدل‌های رگرسیون غیرخطی جهت کمی‌سازی پاسخ جوانه‌زنی به دما استفاده شد. بین بیوتیپ‌های یولاف مدل بتا در صدک ۵۰ مناسب‌ترین مدل برای توصیف دماهای کاردینال بود. دماهای پایه، مطلوب و سقف به ترتیب بین ۴/۲۱- تا ۵/۹۱-، ۲۳/۳۷-۲۳/۹۴ و ۳۶/۹۹-۳۷/۵۴ درجه سانتی‌گراد برآورد شدند. دامنه بردباری به دما نیز در بیوتیپ‌های مقاوم و حساس تفاوت معنی‌داری نداشت. در کل، پاسخ بیوتیپ‌های مقاوم و حساس مشابه یکدیگر بود. عدم وجود هزینه شایستگی نسبی از جنبه دماهای کاردینال جوانه‌زنی نشان می‌دهد روش‌های مدیریتی غیر شیمیایی از جمله کاشت زود هنگام می‌تواند برای بیوتیپ‌های حساس و مقاوم مشابه باشد.

کلمات کلیدی: جوانه‌زنی، مدل‌های رگرسیونی، مقاومت به علف‌کش، هزینه شایستگی نسبی

مقدمه

علف‌های هرز گیاهان ناخواسته‌ای هستند که از بدو روی آوردن انسان به کشاورزی، جزو آفات آن محسوب می‌شوند (Powles and Yu, 2010). معرفی علف‌کش‌های انتخابی به بازار در اواخر دهه ۱۹۴۰ و ورود مداوم علف‌کش‌های جدید در سال‌های بعد، باعث شد کشاورزان به ابزار شیمیایی جدید مسلح شده و رشد علف‌های هرز را کاهش و در نتیجه تولید گیاهان زراعی را افزایش دهند. ولی اتکا به علف‌کش‌ها باعث تغییر در فلور علف‌های هرز و نیز گزینش بیوتیپ‌های مقاوم به علف‌کش شده است (Kudsk and Streibig, 2003). کنترل علف‌های هرز با روش‌های شیمیایی باعث تحمیل فشار گزینشی شدیدی می‌شود که می‌تواند تا بیش از ۹۹٪ بوته‌های هرز را از بین ببرد؛ اما اگر تک بوته‌هایی در این بین زنده بمانند، نسبت فوتیپی و ژنوتیپی جمعیت دستخوش تغییر می‌شود و در نسل‌های بعدی، شاهد بروز بوته‌های کاملاً مقاوم به علف‌کش خواهیم بود (Maxwell et al., 1990). بوته‌هایی که مقاومت به علف‌کش در آن‌ها ایجاد شده‌است، در صورت وجود تنش ناشی از کاربرد آن علف‌کش در محیط، نسبت به آلل‌های حساس دارای شایستگی نسبی بیشتری بوده و برتری خواهند داشت. با این حال، ممکن است این آلل‌ها در صورتی که فشار ناشی از کاربرد آن علف‌کش از محیط برداشته شود هزینه شایستگی نسبی از خود بروز دهند (Delye, 2013; Delye et al., 2013; Vila-Aiub et al., 2011). در نتیجه، تعداد تک بوته‌های حساس در صورت عدم وجود فشار علف‌کشی نسبت به بوته‌های مقاوم بیشتر خواهد شد (Tranel Park and Mallory-Smith, 2005; and Wright, 2002). شایستگی نسبی عبارت است از میانگین موفقیت یک فنوتیپ در تولید نتاج نسبت به فنوتیپ دیگر (Primack and Hyesoon, 1989). انتظار می‌رود مقاومت به علف‌کش برای گیاه هزینه شایستگی نسبی داشته باشد. شاهد این امر، کم‌تر بودن فراوانی صفات مقاومت به علف‌کش در جمعیت‌های گیاهی تحت شرایط عدم گزینش با علف‌کش می‌باشد (Preston and Powles, Jasieniuk et al., 1996). علت بروز هزینه شایستگی نسبی ناشی از آلل‌های مقاومت در علف‌های هرز به شرح ذیل می‌باشد: (۱) ممکن است رخ دادن جهش‌هایی که موجب مقاومت در آنزیم مورد هدف علف‌کش می‌شوند، در کارکرد یا متابولیسم گیاه تداخل ایجاد نمایند (Vila-Aiub et al., 2009)؛ (۲) ممکن است بروز

مقاومت در برابر علف‌کش باعث انحراف منابع از رشد و تکثیر به سمت دفاع شود (Coley et al., 1985)؛ (۳) اثرات پلیوتروپیک^۱ ناشی از آلل‌های مقاومت می‌تواند روابط اکولوژیکی را تغییر دهند، برای مثال ممکن است باعث شوند گیاه جذابیت کمتری برای عوامل گرده‌افشانی داشته باشد (Purrington, 2000; Strauss et al., 2002). البته باید توجه داشت که جهش القاکننده مقاومت الزاماً منجر به بروز هزینه شایستگی نسبی نمی‌شود (Vila-Aiub et al., 2005; Menchari et al., 2008). همچنین، این هزینه الزاماً منفی نیست و ممکن است جهش باعث بهبود بوته‌های مقاوم شود (Wang et al., 2010). هزینه شایستگی نسبی نقش مهم در تکامل دارد و علاوه بر جلوگیری از تثبیت آلل‌های سازگار، باعث حفظ چندشکلی ژنتیکی درون جمعیت می‌شود (Yannicari et al., 2016).

به‌هرحال، مقاومت به علف‌کش روی صفات مربوط به شایستگی نسبی در گونه‌های علف‌هرزی، مکانیسم‌های مختلف مقاومت و شرایط محیطی دارای اثرات متنوعی است (Gassman and Futuyama, 2004; Goss and Dyer, 2003; Sibony and Menalled and Smith, 2007; 2003; Lehnhoff et al., 2013; Rubin, 2003). از خصوصیات زیستی بیوتیپ‌های مقاوم و حساس به علف‌کش جهت تعیین توان رقابتی آن‌ها بسیار مهم بوده و می‌تواند در انتخاب روش مدیریت علف‌های هرز نیز مفید باشد (Schaedler et al., 2013).

یکی از روش‌های اندازه‌گیری شایستگی نسبی، استفاده از مراحل مربوط به استقرار گیاه از جمله جوانه‌زنی است (Van Etten et al., 2016; Maxwell et al., 1990). موفقیت جمعیت‌های علف‌هرزی به‌طور نسبتاً عمده‌ای به قابلیت جوانه‌زنی بذرها در شرایط محیطی مختلف وابسته است (Tang et al., 2015). جوانه‌زنی فرآیند پیچیده‌ای است که بذرها باید به سرعت از مرحله بلوغ به برنامه‌های نموی مرتبط با جوانه‌زنی و ادامه‌سازی جهت رشد گیاهچه تغییر مسیر دهد (Nonogaki et al., 2010).

سیگنال‌های محیطی متعددی شامل دما، رطوبت، نور و فراهمی مواد مغذی روی جوانه‌زنی بذرها تأثیر می‌گذارند

(*Lolium rigidum* L.) باعث افزایش دمای پایه و نیز زمان رسیدن به ۵۰٪ حداکثر جوانه‌زنی شد. بذره‌های بیوتیپ مقاوم به علف‌کش فنوکساپروپ پی اتیل علف پشمکی ژاپنی که دارای جهش Trp-1999-Cys بودند تفاوتی از نظر درصد جوانه‌زنی نهایی با بیوتیپ حساس نداشتند، ولی زمان رسیدن به ۵۰٪ حداکثر جوانه‌زنی و نیز میانگین مدت جوانه‌زنی برای بیوتیپ مقاوم بیشتر بود (Wu et al., 2016).

از مدل‌های رگرسیون غیرخطی برای کمی‌سازی واکنش جوانه‌زنی و سبز شدن بذره‌های گیاهان در مقابل دما استفاده شده است (Derakhshan et al., 2013; Kamkar et al., 2011; Hardegree, 2006; Ansari et al., 2017; و همکاران (2016) با استفاده از مدل‌های دو تکه‌ای، دندان مانند و بتا دماهای اصلی برای بذر پنیرک را برآورد نمودند و در ادامه مدل دندان مانند را به عنوان مدل مناسب معرفی نموده و بیان داشتند که دمای پایه، مطلوب تحتانی و فوقانی و سقف برای پنیرک به ترتیب ۱/۳۳، ۲۳/۱۶ و ۳۳/۵۸ و ۴۲ درجه سانتی‌گراد برآورد شد. در پژوهش روی گیاه جو ساحلی (*Hordeum marinum* Huds.)، مدل ۲ تکه‌ای بهترین مدل برای برآورد دماهای کاردینال جوانه‌زنی این علف هرز انتخاب شد (Taheri et al., 2017). دماهای پایه، مطلوب و سقف در صدک‌های ۱۰، ۲۰، ۳۰، ۴۰ و ۵۰ به ترتیب بین ۴/۳۴-۵/۴۱، ۲۷/۱۱-۲۹/۰۶ و ۳۹/۸۸-۴۰/۱۹ نوسان داشتند اما این اختلاف‌ها معنی‌دار نبود.

با توجه به این که امکان پیش‌بینی زمان جوانه‌زنی علف‌های هرز در دماهای مختلف و به دست آوردن دماهای کاردینال جوانه‌زنی برای بهبود مدیریت آن‌ها حائز اهمیت است (Leblanc et al., 2003)، تحقیق پیش رو به مقایسه پاسخ جوانه‌زنی بیوتیپ‌های مقاوم و حساس به علف‌کش هالوکسی-فوپ آر متیل استر علف هرز یولاف وحشی زمستانه (*Avena ludoviciana* Durieu) جمع‌آوری شده از مزارع کلزای شهرستان کلاله واقع در استان گلستان به دما و برآورد دماهای کاردینال جوانه‌زنی آن‌ها خواهد پرداخت.

مواد و روش‌ها

آزمایش در سال ۱۳۹۶ در آزمایشگاه‌های علوم و تکنولوژی بذر و تحقیقات علف هرز دانشکده تولید گیاهی دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان انجام شد. بذره‌های بیوتیپ‌های یولاف وحشی زمستانه مقاوم (بیوتیپ‌های RK5، RK8،

(Gilbertson et al., 2014; Wang et al., 2016). از بین این عوامل، دما مهم‌ترین عامل محیطی تعیین‌کننده درصد و سرعت جوانه‌زنی بذر محسوب می‌شود (Kamkar et al., 2012). گیاهان دارای سه دمای کاردینال شامل؛ دمای پایه یا حداقل، دمای بهینه و دمای حداکثر یا سقف برای جوانه‌زنی هستند. دمای پایه و حداکثر دماهایی هستند که به ترتیب در دماهای پایین‌تر و بالاتر از آن دماها، جوانه‌زنی متوقف شده و دمای بهینه؛ دمایی است که در آن مراحل جوانه‌زنی در کوتاه‌ترین زمان ممکن است اتفاق بیافتد، یعنی سرعت جوانه‌زنی در حداکثر است (Alvarado and Bradford, 2002). درجه حرارت‌های کاردینال جوانه‌زنی، عموماً به دامنه سازگاری محیطی یک گونه بستگی داشته و تطابق زمان جوانه‌زنی با شرایط مطلوب برای مراحل بعدی رشد و توسعه گیاهچه را تضمین می‌نماید.

محققین متعددی جوانه‌زنی بذر در واکنش به دما را مورد مطالعه قرار داده‌اند. جوانه‌زنی بذر علف پشمکی ژاپنی (*Bromus japonicus* L.) در محدوده‌ی دمایی ۵ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد تقریباً بالاتر از ۹۸ درصد بوده و در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد به‌طور معنی‌داری کاهش یافته و در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد متوقف شد (Li et al., 2015). (Ansari et al., 2016) گزارش کرد که با افزایش درجه حرارت از ۵ تا ۲۵ درجه سانتی‌گراد درصد و سرعت جوانه‌زنی و همچنین درصد گیاهچه نرمال بذر پنیرک (*Malva sylvestris* L.) افزایش یافت و در دماهای بالاتر از ۲۵ درجه سانتی‌گراد درصد و سرعت جوانه‌زنی کاهش و در دمای ۴۳ درجه سانتی‌گراد متوقف شد. پاسخ اویارسلام بذری (*Cyperus difformis* L.) (Derakhshan and Gherekhloo, 2013)، علف‌های هرز گل ابری (*Ageratum conyzoides* L.) و علف اسب (Yuan and Cronquist) (*Conyza Canadensis* (L.) (Wen, 2018)، افعی گیاه (*Echium plantagineum* L.) (Florentine et al., 2018) و جو وحشی (*Hordeum murinum* L.) و چندگونه علف هرز زمستانه (Jimenez-Alfaro et al, 2018) نیز به دما بررسی شده است.

مطالعه پاسخ جوانه‌زنی به دما برای بررسی شایستگی نسبی گیاهان نیز کاربرد دارد. (Vila-Aiub et al., 2005) گزارش کردند که جهش منجر به بروز مقاومت به علف‌کش‌های دیکلوفوپ-متیل، ستوکسیدیم و کلروسولفورون در گیاه چچم

رابطه ۲:

$$R_x = 1/D_x$$

که در آن R سرعت جوانه‌زنی، D مدت جوانه‌زنی و x صدک مورد نظر می‌باشد.

برای کمی‌سازی واکنش جوانه‌زنی به دما و تعیین دماهای کاردینال از ۳ مدل دو تکه‌ای (Segmented)، دندان‌مانند (Dent) و بتا (Beta) استفاده شد. این روابط در جدول ۱ آورده شده‌اند.

برای به دست آوردن دامنه بردباری دماهای کمتر از بهینه (Tol₁)، بیشتر از بهینه (Tol₂) و کل (Tol_t) از روابط ذیل (روابط ۳-۵) استفاده شد (Zeinali et al., 2010):

رابطه ۳:

$$Tol_1 = T_o - T_b$$

رابطه ۴:

$$Tol_2 = T_c - T_o$$

رابطه ۵:

$$Tol_t = T_c - T_b$$

طرح مورد استفاده، طرح کاملاً تصادفی با ۴ تکرار بود تجزیه داده‌ها و برآورد پارامترها با استفاده از نرم‌افزار SigmaPlot 12.5 (Systat Software Inc.) انجام شد. برای تعیین مناسب‌ترین مدل از خطای معیار (SE)، جذر میانگین مربعات خطا (RMSE)، ضریب تبیین (R²)، ضریب تغییرات (CV)، خط ۱:۱ و ضرایب رگرسیونی a و b استفاده شد. هر چه SE، RMSE و CV پایین‌تر و R² بالاتر باشند، مدل مناسب‌تر است. بالاتر بودن ضریب تبیین مدل استفاده شده، بیان‌گر توجه بیشتر تغییرات سرعت جوانه‌زنی توسط مدل می‌باشد. ضرایب a و b به ترتیب نشان‌دهنده میزان انحراف خط رگرسیون از مبدأ مختصات و میزان اریب خط رگرسیون از خط ۱:۱ است هر چه b به یک و a به صفر نزدیک‌تر باشد مدل مناسب‌تر است. همچنین، هر چه پراکنش نقاط در اطراف خط یک‌به‌یک کمتر باشد نشانه تناسب بیشتر مدل است. رسم خط ۱:۱ با کمک نرم‌افزار Excel زیرمجموعه Microsoft Office 2013 (Microsoft) انجام شد.

RK12، RK14 و RK20) به هالوکسی فوپ آر متیل استر از مزارع کلزای شهرستان کلاله جمع‌آوری شده بودند. این بیوتیپ‌ها در آزمایش مولکولی با استفاده از مارکرهای مختص آلل قبلاً بررسی شده و دارای جهش Ile-2041-Asn بودند (Unpublished). بذر بیوتیپ حساس (بیوتیپ S) از نقاطی که با علف‌کش مذکور سمپاشی نشده بودند جمع‌آوری گردیدند. برای یکسان‌سازی پس زمینه ژنتیکی، بذر بیوتیپ‌های مقاوم و حساس ۲ فصل در شرایط مشابه محیطی تکثیر شدند تا نسل F2 به دست آید. بذرها از نسل F2 جهت بهاره‌سازی به مدت ۷۲ ساعت در دمای ۴ درجه نگهداری و سپس در ۴ تکرار ۲۵ بذری در دماهای ۵، ۱۰، ۱۵، ۲۰، ۲۵، ۳۰، ۳۵ و ۴۰ درجه سانتی‌گراد در پتری دیش‌های حاوی کاغذ واتمن (شماره ۱) مورد آزمون جوانه‌زنی قرار گرفتند. با توجه به این‌که در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد جوانه‌زنی مشاهده نشد، علاوه بر دمای ۴۰°C، دمای ۳۷°C نیز روی بذرها اعمال شد. بازدید بذرها در مراحل ابتدایی با فواصل زمانی ۴ ساعت یک‌بار و پس از گذشت ۴۸ ساعت، با فواصل زمانی ۱۲ ساعت یک‌بار صورت گرفت و معیار جوانه‌زنی، خروج ریشه‌چه به اندازه ۱ میلی‌متر یا بیشتر بود (Ansari et al., 2016). در طول آزمایش و در صورت نیاز آب مقطر به پتری‌دیش‌ها اضافه شد. بازدید بذرها تا ۱۲ روز ادامه یافت.

برای توجیه روند تغییرات مربوط به درصد جوانه‌زنی در مقابل دما از رابطه سیگموئیدی ۳ پارامتره (رابطه ۱) استفاده شد (Kamkar et al., 2011):

رابطه ۱:

$$G = G_{max} / (1 + \exp(-(t-t_{50})/b))$$

که G_{max}؛ حداکثر درصد جوانه‌زنی، t₅₀؛ زمان رسیدن به ۵۰ درصد جوانه‌زنی و b؛ ضریب معادله است. برای به دست آوردن سرعت جوانه‌زنی در صدک‌های ۱۰، ۳۰ و ۵۰ بر اساس جوانه‌زنی نهایی، این اعداد در معادله به جای G قرار گرفتند و روز تا جوانه‌زنی برای آن صدک به دست آمد (t). سپس این مقدار معکوس شد تا سرعت جوانه‌زنی محاسبه گردد (رابطه ۲) (Soltani et al., 2006).

جدول ۱- معادلات مدل‌های دو تکه‌ای، دندان‌مانند و بتا برازش داده شده به سرعت جوانه‌زنی در دماهای مختلف. T_b , T_{o1} , T_{o2} , T_o , T_c و T به ترتیب بیان‌گر دماهای پایه، بهینه تحتانی، بهینه فوقانی، بهینه، بیشینه و دمای آزمایش می‌باشند.

Table 1. Equations for segmented, dent and beta models fitted to germination rate at different temperatures. T_b , T_{o1} , T_{o2} , T_o , T_c and T respectively represent base, lower optimum, upper optimum, optimum, ceiling and experimented temperatures.

| منبع Reference | معادله Equation | مدل Model |
|--------------------------------|--|------------------------|
| (Soltani <i>et al.</i> , 2006) | $f(T) = (T - T_b) / (T_o - T_b)$ if $T_b < T \leq T_o$ $f(T) = 1 - (T - T_o) / (T_c - T_o)$ if $T_o < T \leq T_c$ $f(T) = 0$ if $T \leq T_b$ or $T \geq T_c$ | دو تکه‌ای Segmented |
| (Piper <i>et al.</i> , 1996) | $f(T) = (T - T_b) / (T_{o1} - T_b)$ if $T_b < T \leq T_{o1}$ $f(T) = (T_c - T) / (T_c - T_{o2})$ if $T_{o2} < T \leq T_c$ $f(T) = 1$ if $T_{o1} < T \leq T_{o2}$ $f(T) = 0$ if $T \leq T_b$ or $T \geq T_c$ | دندان‌مانند Dent |
| (Yin <i>et al.</i> , 1995) | $f(T) = ((T_c - T) / (T_c - T_o)) * ((T - T_b) / (T_o - T_b))^{(T_o - T_b) / (T_c - T_o)}$ | بتا Beta |

نتایج و بحث

جهت تعیین دماهای کاردینال بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه، داده‌های مربوط به صدک‌های مختلف جوانه‌زنی به مدل‌های رگرسیون غیرخطی دو تکه‌ای، دندان‌مانند و بتا برازش داده شد (شکل‌های ۲، ۳، ۴). در هر ۳ شکل مشاهده شد که بیوتیپ‌های مقاوم و حساس از روند مشابهی پیروی می‌کنند. نتایج نشان داد که مدل دو تکه‌ای دمای پایه بیوتیپ‌های یولاف وحشی زمستانه را منفی برآورد کرد، هر چند با افزایش صدک مورد مطالعه این دما افزایش یافت ولی همچنان منفی برآورد شد. دماهای اپتیمم و سقف در بیوتیپ‌های مقاوم و حساس تغییر چندانی نداشت و به ترتیب بین ۲۶/۱۷-۲۷/۰۳ و ۳۹/۳۷-۳۷/۳۵ درجه سانتی‌گراد بود. دمای سقف در صدک ۳۰ بیشتر از سایر صدک‌ها بود ولی با توجه به خطای معیار، تفاوت معنی‌داری بین صدک‌ها وجود نداشت. ضمن این که خطای معیار برای دماهای اپتیمم و سقف در صدک ۵۰ عمدتاً کم‌تر از صدک ۱۰ و ۳۰ بود (جدول ۳).

دمای پایه بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه توسط مدل دندان‌مانند نیز منفی برآورد شد، البته در صدک ۵۰ به صفر نزدیک‌تر بود. دمای بهینه تحتانی و فوقانی در صدک ۱۰ بین ۱۹/۷۲-۲۰ و ۲۸/۵۷-۲۷/۵۰، در صدک ۳۰ بین ۲۰/۶۸-۲۲/۴۴ و ۲۷/۷۶-۲۸/۴۴ و در صدک ۵۰ بین ۲۷/۷۸-۲۷/۳۰ و ۲۷/۲۷-۲۷/۳۰ درجه سانتی‌گراد متغیر بود. این تفاوت‌ها در دماهای بهینه بین صدک‌ها و بیوتیپ‌ها معنی‌دار نبودند. دمای سقف نیز در دامنه ۳۷/۳۷-۳۵/۳۷ درجه سانتی‌گراد قرار داشت (جدول ۴).

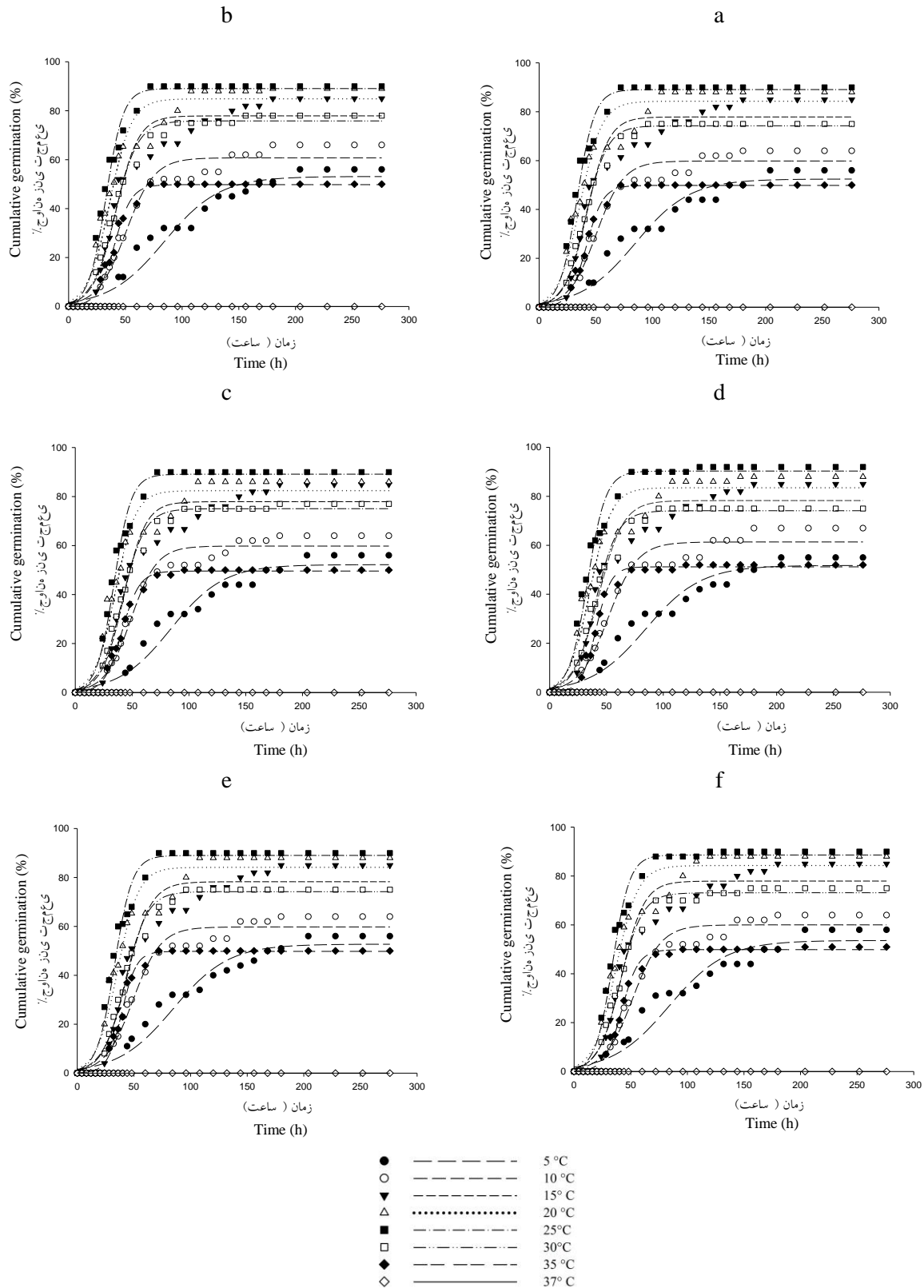
با توجه به این که در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد جوانه‌زنی مشاهده نشد، به جای دمای ۴۰°C، دمای ۳۷°C نیز روی بذرها اعمال شد. روند پاسخ به دما در بیوتیپ‌های مقاوم و حساس مشابهت زیادی با یکدیگر داشت. حداکثر درصد جوانه‌زنی با افزایش دما از ۵ درجه تا ۲۵ درجه سانتی‌گراد روند افزایش داشت و سپس رو به کاهش نهاد و در دمای ۳۷ درجه سانتی‌گراد به صفر رسید. بدون در نظر گرفتن دمای ۳۷ درجه سانتی‌گراد، مقدار G_{max} در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد پایین‌تر از سایر دماها و بین ۵۰ تا ۵۱/۲۲ درصد در نوسان بود، درحالی که این پارامتر در دمای ۲۵ درجه به حداکثر میزان خود رسید و بیوتیپ‌های مقاوم دارای حداکثر درصد جوانه‌زنی بین ۸۸/۶۲-۹۰/۳۳ درصد بودند. مقدار این پارامتر برای بیوتیپ حساس ۸۹/۰۸ درصد بود که البته با بیوتیپ‌های مقاوم تفاوتی نداشت.

زمان تا رسیدن به ۵۰٪ حداکثر جوانه‌زنی جمعیت در دمای ۵ درجه سانتی‌گراد بیشترین مقدار را داشت و برای بیوتیپ‌های مقاوم و حساس حدود ۸۴ ساعت بود و در دمای ۲۵ درجه این پارامتر با دامنه ۳۲/۸۵-۳۳/۹۹ روز به حداقل مقدار خود رسید. با لحاظ کردن جوانه‌زنی نهایی، این امر برای صدک‌های ۳۰ و ۵۰ نیز صدق می‌کرد و بیشترین سرعت جوانه‌زنی آن‌ها در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد برآورد شد، درحالی که حداقل زمان رسیدن به صدک ۱۰ در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد رخ داد. حداقل زمان رسیدن به صدک‌های ۱۰، ۳۰ و ۵۰ به ترتیب بین ۱۶/۴۵-۱۷/۲۴، ۲۸/۲۷-۳۴/۷۴ و ۳۵/۹۰-۳۴/۷۴ ساعت به دست آمد (جدول ۲).

جدول ۲- ضرایب به دست آمده از مدل سیگموئیدی ۳ پارامتره برازش داده شده به درصد جوانه زنی تجمعی در صدک‌ها و دماهای مختلف برای بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه. G_{max} ، b ، T_{50} ، D_{10} ، D_{30} و D_{50} به ترتیب نشان‌دهنده حداکثر درصد جوانه زنی، ضریب معادله، زمان رسید به ۵۰٪ حداکثر زمان جوانه زنی جمعیت و زمان رسیدن به صدک ۱۰، ۳۰ و ۵۰.

Table 2. Coefficient obtained from 3-parameter sigmoidal model fitted to cumulative germination percentage at different temperatures and percentiles for susceptible and resistant biotypes of winter wild oat. G_{max} , b , T_{50} , D_{10} , D_{30} and D_{50} respectively represent maximum germination percentage, equation coefficient, time to reach 50% maximum germination, and time to reach 10, 30 and 50 percentiles.

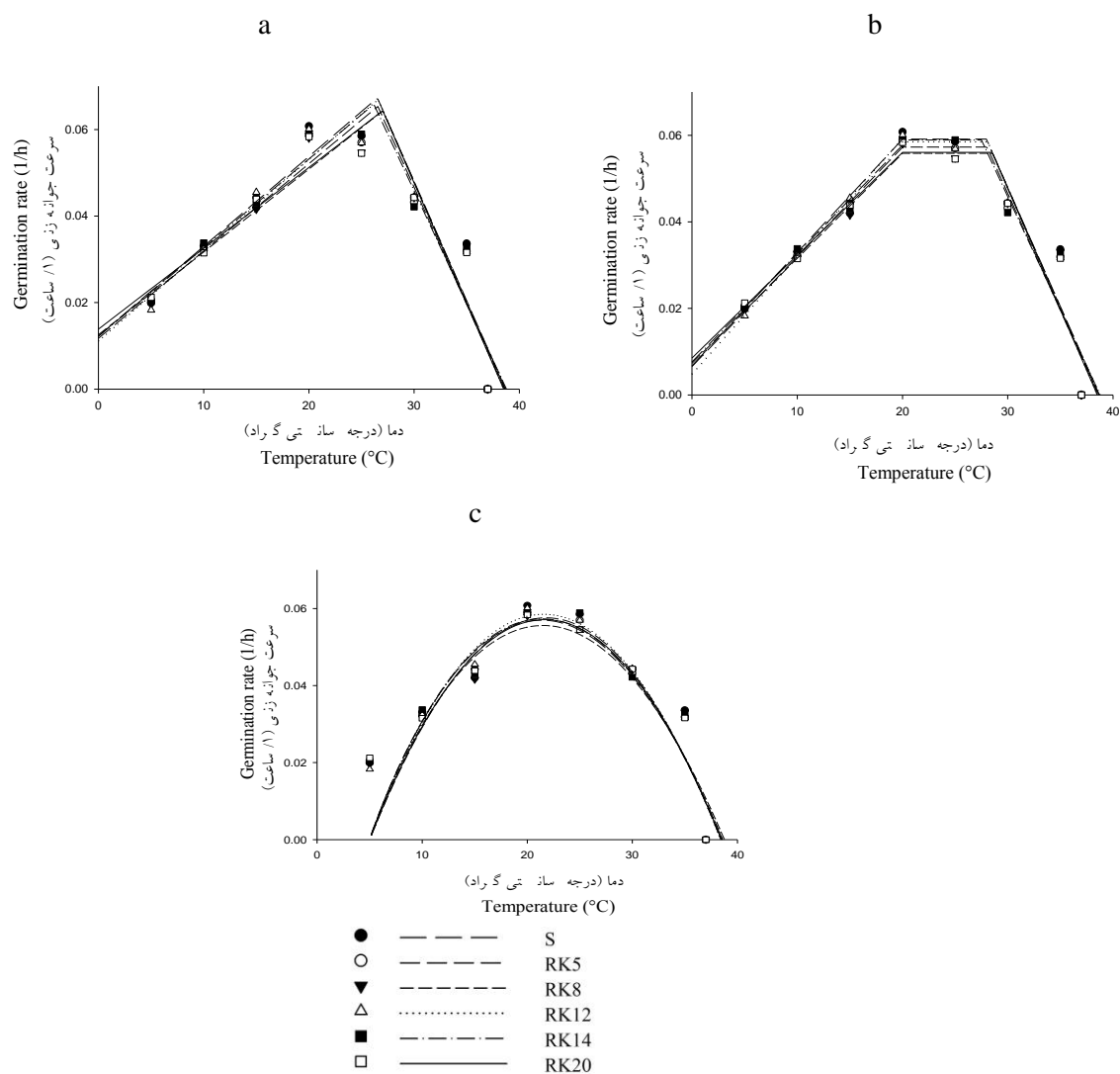
| D_{50} (h) | D_{30} (h) | D_{10} (h) | T_{50} (h) | b | G_{max} (%) | بیوتیپ Biotype | دما Temperature (°C) |
|--------------|--------------|--------------|--------------|-------|---------------|-------------------|-------------------------|
| 151.75 | 90.73 | 48.85 | 84.41 | 24.33 | 53.14 | S | 5 |
| 157.22 | 91.94 | 50.23 | 84.97 | 24.02 | 52.47 | RK5 | |
| 155.94 | 91.19 | 51.18 | 84.28 | 22.99 | 52.21 | RK8 | |
| 165.76 | 92.50 | 54.72 | 84.72 | 24.30 | 51.78 | RK12 | |
| 155.30 | 91.47 | 49.43 | 84.74 | 24.31 | 52.74 | RK14 | |
| 149.47 | 89.89 | 47.13 | 83.92 | 24.98 | 53.63 | RK20 | |
| 69.57 | 50.15 | 30.25 | 50.46 | 12.44 | 60.77 | S | 10 |
| 69.91 | 50.41 | 31.02 | 50.35 | 12.04 | 59.85 | RK5 | |
| 67.47 | 48.98 | 30.62 | 48.90 | 11.39 | 59.80 | RK8 | |
| 70.60 | 51.14 | 30.84 | 51.71 | 12.75 | 61.37 | RK12 | |
| 69.12 | 49.29 | 29.61 | 49.20 | 12.21 | 59.78 | RK14 | |
| 71.89 | 51.82 | 31.75 | 51.83 | 12.48 | 60.01 | RK20 | |
| 47.39 | 36.96 | 22.60 | 41.60 | 9.92 | 77.91 | S | 15 |
| 47.82 | 37.72 | 23.82 | 42.21 | 9.61 | 77.88 | RK5 | |
| 48.18 | 38.04 | 24.07 | 42.55 | 9.65 | 77.93 | RK8 | |
| 49.16 | 37.75 | 21.99 | 42.93 | 10.91 | 78.27 | RK12 | |
| 49.83 | 38.69 | 23.30 | 43.76 | 10.65 | 78.28 | RK14 | |
| 47.60 | 37.17 | 22.79 | 41.82 | 9.93 | 77.93 | RK20 | |
| 39.35 | 30.05 | 16.45 | 35.87 | 9.65 | 84.88 | S | 20 |
| 39.61 | 30.39 | 16.95 | 36.03 | 9.52 | 84.33 | RK5 | |
| 38.93 | 30.02 | 17.24 | 35.03 | 8.99 | 82.42 | RK8 | |
| 39.15 | 31.25 | 16.64 | 35.39 | 9.40 | 83.53 | RK12 | |
| 39.02 | 31.14 | 16.96 | 35.50 | 9.25 | 84.17 | RK14 | |
| 40.46 | 29.96 | 17.14 | 36.77 | 9.79 | 84.31 | RK20 | |
| 34.74 | 27.69 | 17.08 | 32.85 | 7.63 | 89.08 | S | 25 |
| 35.38 | 28.26 | 17.54 | 33.48 | 7.71 | 89.09 | RK5 | |
| 35.86 | 28.83 | 18.26 | 33.99 | 7.61 | 89.15 | RK8 | |
| 35.02 | 27.68 | 17.56 | 33.29 | 8.03 | 90.33 | RK12 | |
| 34.92 | 27.75 | 16.97 | 32.99 | 7.75 | 89.02 | RK14 | |
| 35.90 | 28.88 | 18.34 | 33.95 | 7.57 | 88.62 | RK20 | |
| 47.47 | 36.44 | 22.57 | 40.75 | 10.18 | 75.85 | S | 30 |
| 47.93 | 37.26 | 23.15 | 40.99 | 9.59 | 74.27 | RK5 | |
| 48.09 | 37.17 | 22.59 | 41.21 | 9.95 | 75.05 | RK8 | |
| 47.54 | 36.76 | 22.52 | 40.49 | 9.67 | 74.13 | RK12 | |
| 49.23 | 38.25 | 23.72 | 39.33 | 9.87 | 74.23 | RK14 | |
| 48.16 | 37.06 | 22.58 | 40.62 | 9.79 | 73.16 | RK20 | |
| 88.64 | 43.21 | 29.71 | 41.1 | 7.54 | 50.08 | S | 35 |
| 121.44 | 44.63 | 31.38 | 41.58 | 7.38 | 50.00 | RK5 | |
| 92.85 | 44.10 | 30.27 | 41.98 | 7.72 | 50.06 | RK8 | |
| 64.93 | 43.00 | 31.52 | 40.75 | 6.52 | 51.22 | RK12 | |
| 80.63 | 41.91 | 30.43 | 42.07 | 6.41 | 50.08 | RK14 | |
| 88.65 | 44.88 | 31.66 | 41.91 | 7.39 | 50.09 | RK20 | |
| --- | --- | --- | --- | --- | 0 | S | 37 |
| --- | --- | --- | --- | --- | 0 | RK5 | |
| --- | --- | --- | --- | --- | 0 | RK8 | |
| --- | --- | --- | --- | --- | 0 | RK12 | |
| --- | --- | --- | --- | --- | 0 | RK14 | |
| --- | --- | --- | --- | --- | 0 | RK20 | |



شکل ۱- روند تغییرات درصد جوانه‌زنی تجمعی بیوتیپ‌های یولاف وحشی زمستانه در دماهای مختلف. a) S, b) RK5, c) RK8, d) RK12, e) RK14, f) و RK20

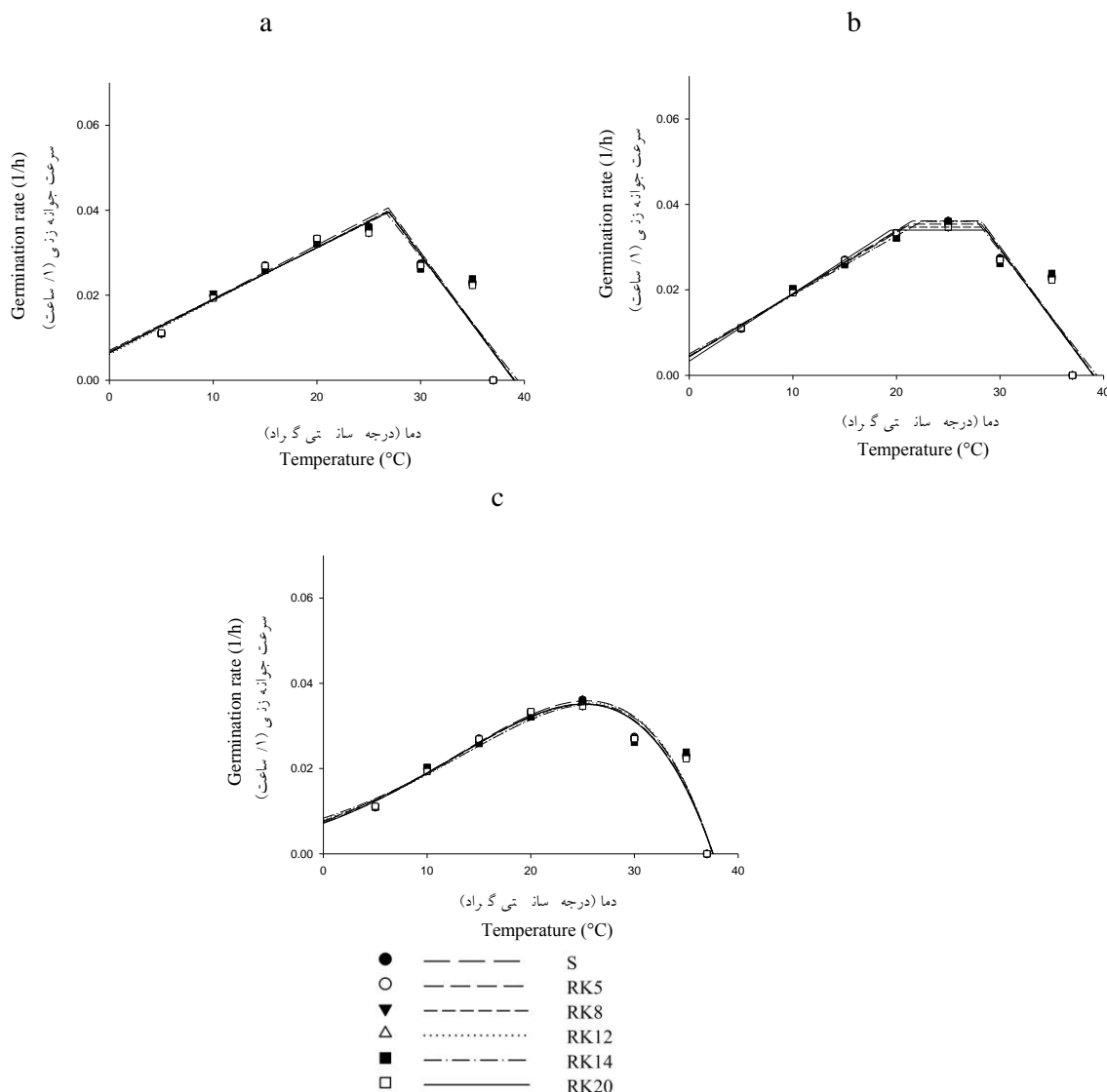
RK20

Figure 1. Changes in cumulative germination percentage of wild oat biotypes at different temperatures. a) S, b) RK5, c) RK8, d) RK12, e) RK14, f) RK20.



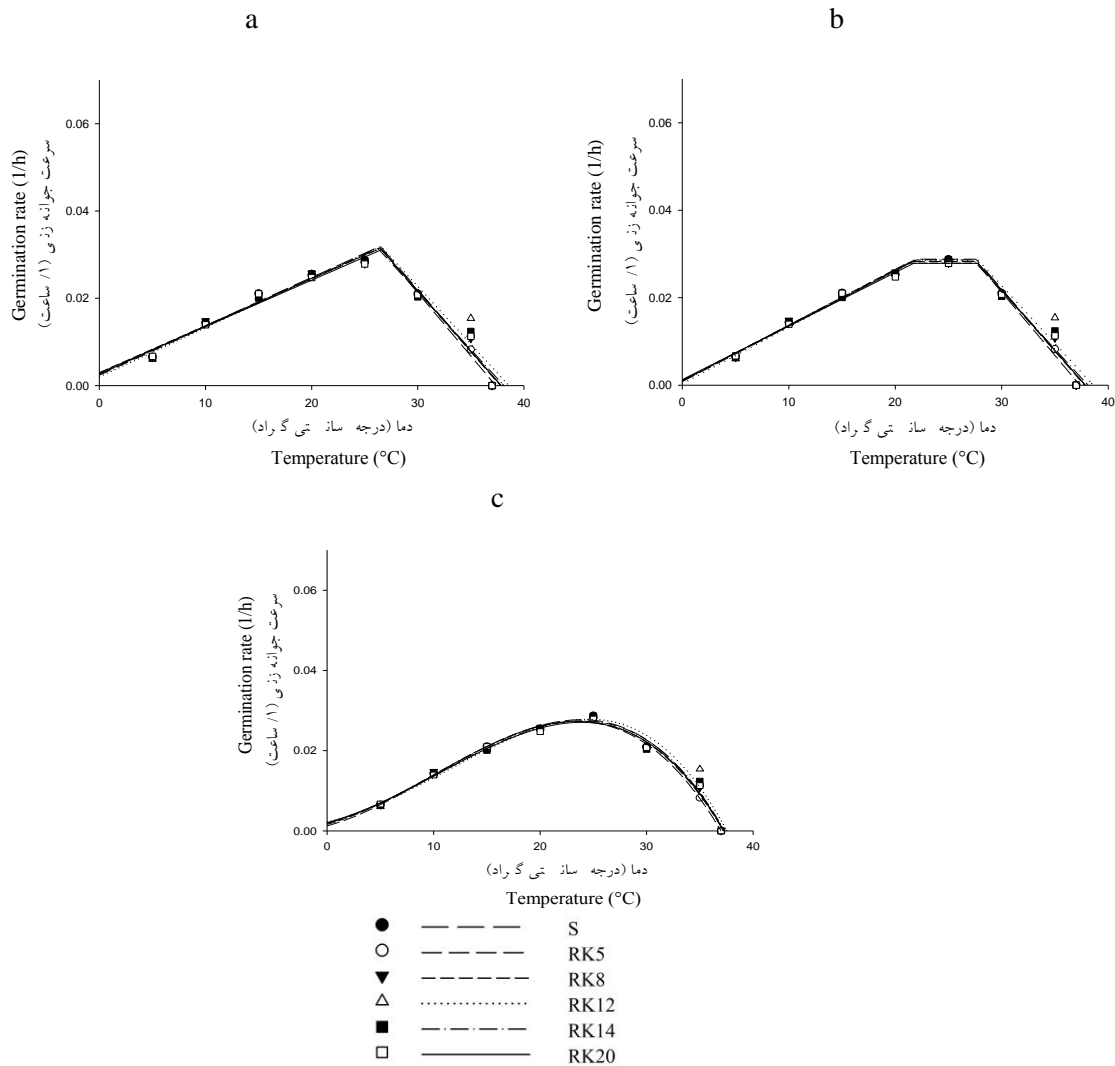
شکل ۲- رابطه سرعت جوانه‌زنی در صدک ۱۰ و دما با استفاده از مدل‌های رگرسیون غیرخطی برای بذر بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه. (a) مدل دوتکه‌ای، (b) مدل دندان‌مانند، (c) مدل بتا

Figure 2. Relationship between germination at 10 percentile and temperature using non-linear regression models for susceptible and resistant winter wild oat biotypes. a) segmented, b) dent, c) beta.



شکل ۳- رابطه سرعت جوانه‌زنی در صدک ۳۰ و دما با استفاده از مدل‌های رگرسیون غیرخطی برای بذر بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه. (a) مدل دو تکه‌ای، (b) مدل دندان‌مانند، (c) مدل بتا.

Figure 3. Relationship between germination at 30 percentile and temperature using non-linear regression models for susceptible and resistant winter wild oat biotypes. a) segmented, b) dent, c) beta.



شکل ۴- رابطه سرعت جوانه‌زنی در صدک ۵۰ و دما با استفاده از مدل‌های رگرسیون غیرخطی برای بذر بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه. مدل (a) رابطه سرعت جوانه‌زنی در صدک ۵۰ و دما با استفاده از مدل‌های رگرسیون غیرخطی برای بذر بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه. مدل (b) دوتکه‌ای، (c) مدل دندان‌مانند، (c) مدل بتا

figure 4. Relationship between germination at 50 percentile and temperature using non-linear regression models for susceptible and resistant winter wild oat biotypes. a) segmented, b)dent, c)beta.

انجام شد (جدول ۶). داده‌های مربوط به بیوتیپ‌ها ادغام شدند. مقایسه مدل‌ها نشان داد که شاخص‌ها در صدک‌های ۱۰ و ۳۰ نسبت به صدک ۵۰ در همه مدل‌ها ضعیف‌تر بودند و پارامترهای حاصل شده از آن‌ها اعتبار کم‌تری داشت؛ اما در صدک ۵۰ مدل بتا نسبت به دو مدل دیگر موفق‌تر به نظر رسید. ضریب b در این مدل ۰/۹۹۴۲ بود که نسبت به مقدار آن در مدل‌های دو تکه‌ای و دندان‌مانند به ۱ نزدیک‌تر بود (شکل‌های ۵، ۶ و ۷). ضریب a نیز نسبت به سایر مدل‌ها به صفر نزدیک‌تر بود (۰/۰۰۰۱). ضریب تبیین در مدل بتا برابر با ۰/۹۸۴۹ بود در حالی که این مقدار در مدل دو تکه‌ای و دندان‌مانند به ترتیب ۰/۹۵۰۵ و ۰/۹۶۱۱ به دست آمد.

مدل بتا دمای پایه بیوتیپ‌های یولاف وحشی زمستانه را بین ۴-۵/۷۵ درجه سانتی‌گراد برآورد نمود، در حالی که در صدک-های ۳۰ و ۵۰ این پارامتر منفی محاسبه شد. در صدک ۳۰ دمای پایه بسیار پایین و در دامنه ۲۹/۰۷- تا ۶۰/۲۸- و دارای خطای معیار زیادی بودند. دمای پایه در صدک ۵۰ بین ۴/۲۱- تا ۵/۹۱- قرار داشت. دمای مطلوب نیز در صدک‌های مختلف متفاوت بود. دامنه دمای مطلوب در صدک ۱۰ بین ۲۱/۳۶- تا ۲۱/۷۵- در صدک ۳۰ بین ۲۵/۰۸- تا ۲۵/۸۲- و در صدک ۵۰ بین ۲۳/۳۷- تا ۲۳/۹۴- متغیر بود. دمای سقف در بیوتیپ‌های مقاوم و حساس و صدک‌های مختلف تقریباً مشابه و در محدوده ۳۸/۷۷- تا ۳۷/۲۳- درجه سانتی‌گراد برآورد شد (جدول ۵).

به علت مشابهت پارامترهای برآورد شده در بیوتیپ‌های مقاوم و حساس، مقایسه برای تعیین مناسب‌ترین مدل فقط برای صدک‌ها

جدول ۳- برآورد دماهای پایه (T_b)، بهینه (T_o)، بیشینه (T_c) و تعداد ساعات بیولوژیکی (f_o) با استفاده از مدل دوتکه‌ای برای بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه

Table 3. Estimation of base (T_b), optimum (T_o), ceiling (T_c) temperatures and biological hours (f_o) using segmented model for susceptible and resistant winter wild oat biotypes

| پارامتر Parameter | | | | بیوتیپ Biotype | صدک Percentile |
|----------------------|--------------|--------------|--------------|-------------------|-------------------|
| f_o (°C) | T_c (°C) | T_o (°C) | T_b (°C) | | |
| 14.85 (1.58) | 38.70 (1.87) | 26.51 (2.25) | -5.90 (6.40) | S | |
| 15.29 (1.57) | 38.61 (1.76) | 26.55 (2.14) | -5.81 (6.13) | RK5 | |
| 15.53 (1.71) | 38.65 (1.82) | 27.03 (2.17) | -6.55 (7.02) | RK8 | 10 |
| 14.93 (1.55) | 38.52 (1.74) | 26.58 (2.13) | -5.30 (5.97) | RK12 | |
| 15.17 (1.59) | 38.78 (1.92) | 26.17 (2.30) | -5.94 (6.20) | RK14 | |
| 15.54 (1.64) | 38.52 (1.69) | 27.02 (2.07) | -7.41 (7.13) | RK20 | |
| 24.64 (2.91) | 39.06 (2.18) | 26.88 (2.40) | -5.06 (6.69) | S | |
| 25.12 (2.93) | 39.02 (2.14) | 26.84 (2.38) | -5.21 (6.67) | RK5 | |
| 25.28 (3.06) | 39.06 (2.22) | 26.95 (2.45) | -5.83 (7.28) | RK8 | 30 |
| 24.97 (2.98) | 39.11 (2.21) | 26.94 (2.41) | -4.82 (6.65) | RK12 | |
| 25.32 (3.24) | 39.37 (2.57) | 26.65 (2.72) | -5.18 (7.26) | RK14 | |
| 25.21 (2.97) | 38.99 (2.12) | 26.95 (2.37) | -5.52 (6.92) | RK20 | |
| 31.29 (1.91) | 37.84 (0.87) | 26.46 (1.19) | -2.37 (2.75) | S | |
| 31.69 (1.41) | 37.35 (0.56) | 26.45 (0.84) | -2.37 (2.01) | RK5 | |
| 31.78 (2.01) | 37.78 (0.89) | 26.48 (1.23) | -2.76 (2.95) | RK8 | 50 |
| 31.32 (3.00) | 38.59 (1.62) | 26.52 (1.91) | -1.77 (4.09) | RK12 | |
| 31.73 (2.27) | 38.12 (1.11) | 26.22 (1.44) | -2.14 (3.12) | RK14 | |
| 32.11 (2.07) | 37.87 (0.91) | 26.59 (1.24) | -2.73 (3.01) | RK20 | |

جدول ۴- برآورد دماهای پایه (T_b)، بهینه تحتانی (T_{o1})، بهینه فوقانی (T_{o2})، بیشینه (T_c) و تعداد ساعات بیولوژیکی (f_o) با استفاده از مدل دندان‌مانند برای بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه

Table 4. Estimation of base (T_b), lower optimum (T_{o1}), upper optimum (T_{o2}), ceiling (T_c) temperatures and biological hours (f_o) using dent model for susceptible and resistant winter wild oat biotypes

| پارامتر Parameter | | | | | بیوتیپ Biotype | صدک Percentile |
|----------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------------|-------------------|
| f_o | T_c | T_{o2} | T_{o1} | T_b | | |
| 16.91 (2.78) | 38.72 (1.93) | 27.98 (2.92) | 19.85 (4.89) | -2.58 (5.36) | S | |
| 17.46 (2.78) | 38.62 (1.81) | 28.04 (2.77) | 20.00 (4.69) | -2.59 (5.18) | RK5 | |
| 17.91 (3.06) | 38.66 (1.86) | 28.57 (2.71) | 19.79 (5.42) | -3.02 (5.91) | RK8 | 10 |
| 17.09 (1.82) | 38.52 (1.66) | 28.09 (2.32) | 19.72 (5.35) | -1.78 (5.71) | RK12 | |
| 16.97 (2.78) | 38.79 (2.04) | 27.50 (3.18) | 20.46 (5.11) | -3.05 (5.70) | RK14 | |
| 17.84 (2.68) | 38.52 (1.67) | 28.52 (2.44) | 20.00 (6.33) | -3.59 (6.50) | RK20 | |
| 27.69 (5.40) | 39.06 (2.43) | 28.22 (3.42) | 21.50 (6.57) | -2.95 (7.01) | S | |
| 28.26 (5.42) | 39.02 (2.37) | 28.19 (3.37) | 21.33 (6.39) | -2.98 (6.87) | RK5 | |
| 28.83 (5.75) | 39.06 (2.43) | 28.44 (3.37) | 20.68 (6.34) | -3.10 (7.03) | RK8 | 30 |
| 27.68 (5.48) | 39.11 (2.51) | 28.13 (3.54) | 22.37 (7.22) | -3.25 (7.58) | RK12 | |
| 27.75 (5.83) | 39.37 (2.93) | 27.76 (4.10) | 22.44 (7.83) | -3.63 (8.37) | RK14 | |
| 29.41 (4.09) | 38.99 (2.31) | 28.66 (2.82) | 19.44 (6.85) | -2.11 (7.66) | RK20 | |
| 34.74 (3.16) | 37.84 (0.88) | 27.59 (1.59) | 21.93 (2.90) | -0.85 (2.68) | S | |
| 35.38 (1.85) | 37.35 (0.45) | 27.58 (0.87) | 21.64 (1.62) | -0.70 (1.50) | RK5 | |
| 35.86 (3.13) | 37.78 (0.82) | 27.76 (1.47) | 21.10 (2.59) | -0.77 (2.46) | RK8 | 50 |
| 35.02 (5.37) | 38.59 (1.77) | 27.79 (2.78) | 21.80 (4.72) | -0.27 (4.22) | RK12 | |
| 34.92 (3.80) | 38.12 (1.17) | 27.30 (2.06) | 21.99 (3.47) | -0.68 (3.16) | RK14 | |
| 35.91 (3.45) | 37.87 (0.93) | 27.78 (1.63) | 21.71 (3.4) | -1.05 (2.87) | RK20 | |

جدول ۵- برآورد دماهای پایه (T_b)، بهینه (T_o)، بیشینه (T_c) و تعداد ساعات بیولوژیکی (f_o) با استفاده از مدل بتا برای بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه

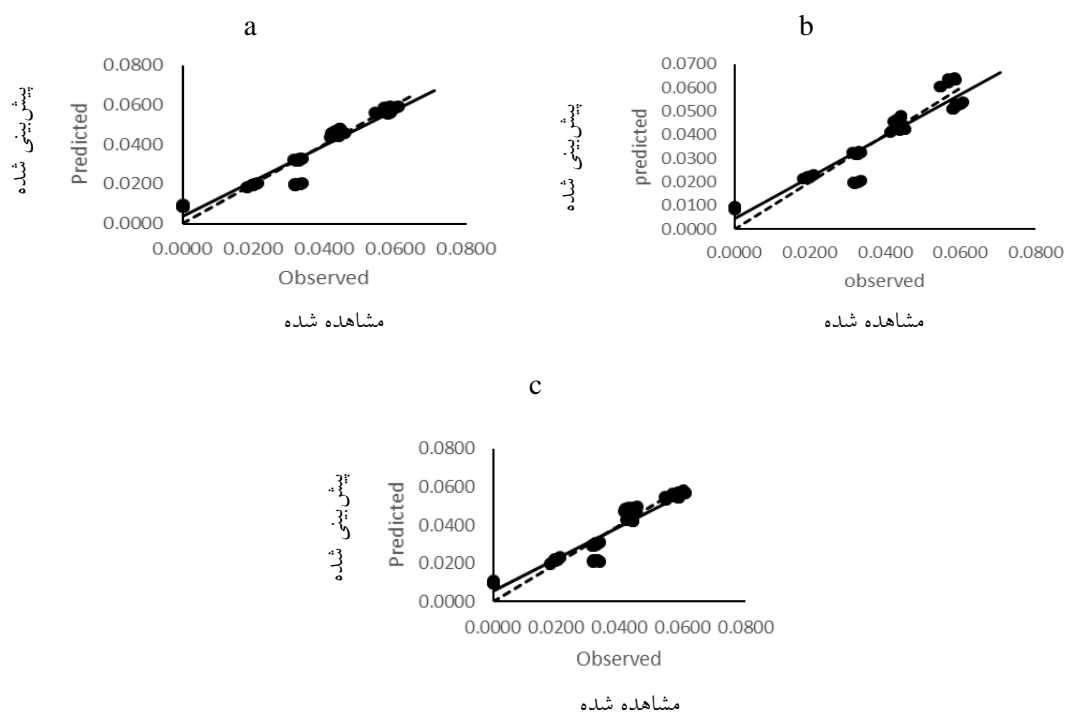
Table 5. Estimation of base (T_b), optimum (T_o), ceiling (T_c) temperatures and biological hours (f_o) using segmented model for susceptible and resistant winter wild oat biotypes

| پارامتر Parameter | | | | بیوتیپ Biotype | صدک Percentile |
|----------------------|--------------|--------------|-----------------|-------------------|-------------------|
| f_o | T_c | T_o | T_b | | |
| 17.55 (1.69) | 38.57 (1.68) | 21.36 (2.76) | 4.88 (8.64) | S | |
| 17.36 (1.47) | 38.43 (1.39) | 21.75 (2.35) | 5.00 (7.38) | RK5 | |
| 17.98 (1.74) | 38.77 (1.77) | 21.48 (2.80) | 4.85 (8.73) | RK8 | 10 |
| 17.09 (1.33) | 38.41 (1.28) | 21.55 (2.19) | 5.00 (6.87) | RK12 | |
| 17.44 (1.62) | 38.59 (1.63) | 21.38 (2.67) | 4.99 (8.36) | RK14 | |
| 17.51 (1.41) | 38.48 (1.35) | 21.66 (2.26) | 4.75 (7.08) | RK20 | |
| 27.85 (2.34) | 37.57 (0.77) | 25.38 (2.00) | -36.27 (83.79) | S | |
| 28.40 (2.34) | 37.58 (0.77) | 25.21 (1.97) | -32.12 (70.48) | RK5 | |
| 28.51 (2.42) | 37.60 (0.80) | 25.23 (2.06) | -36.53 (86.44) | RK8 | 30 |
| 28.22 (2.44) | 37.51 (0.74) | 25.82 (2.02) | -56.86 (160.76) | RK12 | |
| 28.55 (2.74) | 37.57 (0.85) | 25.74 (2.30) | -60.28 (196.98) | RK14 | |
| 28.46 (2.30) | 37.60 (0.77) | 25.08 (1.95) | -29.07 (61.41) | RK20 | |
| 36.09 (1.23) | 37.23 (0.31) | 23.82 (0.75) | -5.23 (5.56) | S | |
| 36.69 (0.72) | 36.99 (0.17) | 23.37 (0.42) | -4.37 (2.57) | RK5 | |
| 36.58 (1.09) | 37.23 (0.28) | 23.54 (0.66) | -4.21 (4.36) | RK8 | 50 |
| 35.91 (2.35) | 37.54 (0.64) | 24.52 (1.43) | -4.37 (13.27) | RK12 | |
| 36.49 (1.71) | 37.32 (0.44) | 23.94 (1.03) | -5.53 (7.88) | RK14 | |
| 36.97 (1.27) | 37.25 (0.32) | 23.86 (0.76) | -5.91 (5.99) | RK20 | |

جدول ۶- ضرایب رگرسیون (a و b)، ضریب تبیین (R^2)، خطای معیار (SE)، جذر میانگین مربعات (RMSE) و ضریب تغییرات (CV) برای مدل‌های مختلف توصیف کننده رابطه سرعت جوانه زنی با دما در صدک‌های مختلف برای بیوتیپ‌های یولاف وحشی زمستانه

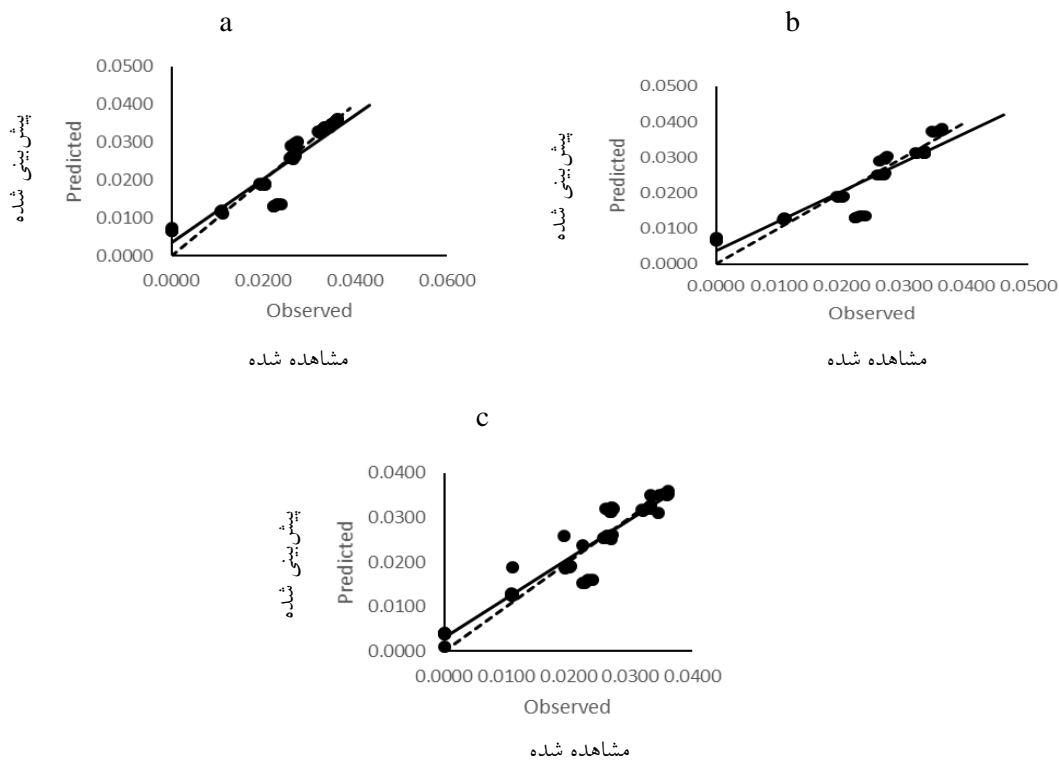
Table 6. Regression coefficients (a and b), coefficient of determination (R^2), standard error (SE), root mean square error (RMSE) and coefficient of variation (CV) for different models describing relationship between germination rate at different percentiles with temperature for winter wild oat biotypes.

| CV(%) | RMSE | SE | r^2 | a | b | صدک Percentile | مدل Model |
|-------|--------|--------|--------|--------|--------|-------------------|--------------|
| 17.43 | 0.0051 | 0.0062 | 0.8334 | 0.0045 | 0.8735 | 10 | |
| 19.23 | 0.0020 | 0.0042 | 0.8726 | 0.0037 | 0.0833 | 30 | دو تکه ای |
| 12.72 | 0.0016 | 0.0020 | 0.9505 | 0.0008 | 0.9509 | 50 | |
| 15.47 | 0.0015 | 0.0056 | 0.8430 | 0.0035 | 0.9029 | 10 | |
| 18.67 | 0.0008 | 0.0041 | 0.9042 | 0.0034 | 0.8451 | 30 | دندان مانند |
| 11.37 | 0.0008 | 0.0018 | 0.9611 | 0.0006 | 0.9615 | 50 | |
| 14.89 | 0.0038 | 0.0053 | 0.8797 | 0.0052 | 0.8482 | 10 | |
| 16.19 | 0.0009 | 0.0036 | 0.8959 | 0.0029 | 0.8853 | 30 | بتا |
| 9.41 | 0.0005 | 0.0011 | 0.9849 | 0.0001 | 0.9942 | 50 | |



شکل ۵- مقادیر سرعت جوانه‌زنی مشاهده‌شده در مقابل سرعت جوانه‌زنی پیش‌بینی‌شده در صدک ۱۰ برای بیوتیپ‌های یولاف وحشی زمستانه با استفاده از مدل‌های رگرسیون غیرخطی. (a) مدل دو تکه‌ای، (b) مدل دندان‌مانند، (c) مدل بتا. نقطه‌چین‌ها نشان‌دهنده خط ۱:۱ هستند.

Figure 5. Values for observed against predicted germination rate at 10 percentile for winter wild oat biotypes using non-linear regression models. a) segmented, b) dent, c) beta



شکل ۶- مقادیر سرعت جوانه‌زنی مشاهده‌شده در مقابل سرعت جوانه‌زنی پیش‌بینی‌شده در صدک ۳۰ برای بذر یولاف وحشی زمستانه با استفاده از مدل‌های رگرسیون غیرخطی. (a) مدل دو تکه‌ای، (b) مدل دندان‌مانند، (c) مدل بتا. نقطه‌چین‌ها نشان‌دهنده خط ۱:۱ هستند.

Figure 6. Values for observed against predicted germination rate at 30 percentile for winter wild oat biotypes using non-linear regression models. a) segmented, b) dent, c) beta

همچنین مدل بتا با SE، RMSE و CV معادل ۰/۰۰۰۵، ۰/۰۰۱۱ و ۰/۰۰۰۵ و ۹/۴۱ درصد از ۲ مدل دیگر برتر بود. با توجه به این که همه مدل‌ها دمای پایه بیوتیپ‌های یولاف وحشی زمستانه را منفی برآورد کردند، مدل بتا به‌عنوان مناسب‌ترین مدل برای توصیف دماهای کاردینال بیوتیپ‌های مقاوم و حساس این علف هرز انتخاب شد.

جدول ۷- دامنه‌های بردباری دمایی کمتر از بهینه (Tol₁)، بیشتر از بهینه (Tol₂) و کل (Tol_t) برای بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه.

خانواده ACCase مشخص شد که بیوتیپ‌های دارای جهش Ile-1781-Leu، Ile-2041-Asn، Trp-2027-Cys، ولی جهش‌های Ile-2041-Asn، باعث بروز هزینه شایستگی نسبی نشدند و بیوتیپ‌های دارای این جهش‌ها مانند بیوتیپ حساس، کاهش محسوسی در سرعت و درصد جوانه‌زنی نداشتند. با توجه به پاسخ مشابه بیوتیپ‌های مقاوم و بیوتیپ حساس به دما، می‌توان نتیجه‌گیری نمود که جهش Ile-2041-Asn منجر به القای مقاومت به علف‌کش هالوکسی فوپ آر متیل استر، هزینه‌ای از نظر شایستگی نسبی روی این بیوتیپ‌ها نداشته است؛ بنابراین می‌توان انتظار داشت که گیاهچه‌های مقاوم و حساس تقریباً هم‌زمان جوانه‌زده و سبز خواهند شد.

جدول ۷- دامنه‌های بردباری دمایی کمتر از بهینه (Tol₁)، بیشتر از بهینه (Tol₂) و کل (Tol_t) برای بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه.

Table 7. Ranges of sub-optimal (Tol₁), supra-optimal (Tol₂) and total (Tol_t) thermal tolerance for susceptible and resistant winter wild oat biotypes.

| بیوتیپ Biotype | Tol _t | Tol ₂ | Tol ₁ |
|-------------------|------------------|------------------|------------------|
| S | 42.46 | 13.41 | 29.05 |
| RK5 | 41.36 | 13.62 | 27.74 |
| RK8 | 41.44 | 13.69 | 27.75 |
| RK12 | 41.91 | 13.02 | 28.89 |
| RK14 | 42.85 | 13.38 | 29.47 |
| RK20 | 43.16 | 13.39 | 29.77 |
| LSD | 3.43 | 3.49 | 4.48 |

اگر مقاومت باعث کاهش سرعت سبز شدن یولاف وحشی زمستانه در مزرعه می‌شد، ظهور سریع‌تر بیوتیپ‌های حساس به کشاورزان اجازه می‌داد که با استفاده از هالوکسی فوپ آر متیل استر این بیوتیپ‌ها را از بین ببرند؛ اما با سبز شدن هم‌زمان بوته‌های حساس و مقاوم، امکان تمایز بین آن‌ها وجود ندارد و مصرف علف‌کش مذکور باعث افزایش آلل‌های مقاوم در جمعیت خواهد شد. استفاده از سایر علف‌کش‌ها که یولاف وحشی زمستانه هنوز نسبت به آن‌ها مقاومت بروز نداده می‌تواند بیوتیپ‌های مقاوم و البته حساس را از بین ببرد، ولی از طرفی باعث جایگزینی فشار انتخابی جدیدی خواهد شد که تداوم آن به تدریج افزایش فراوانی آلل‌های مقاوم به آن علف‌کش در جمعیت را در پی خواهد داشت. حذف کامل فشار گزینش با علف‌کش‌ها با توجه به یکسان بودن شایستگی نسبی بیوتیپ‌ها می‌تواند در طی زمان و در اثر تلاقی بین بیوتیپ‌های مقاوم و حساس به کاهش فراوانی نسبی آلل‌های مقاوم بیانجامد.

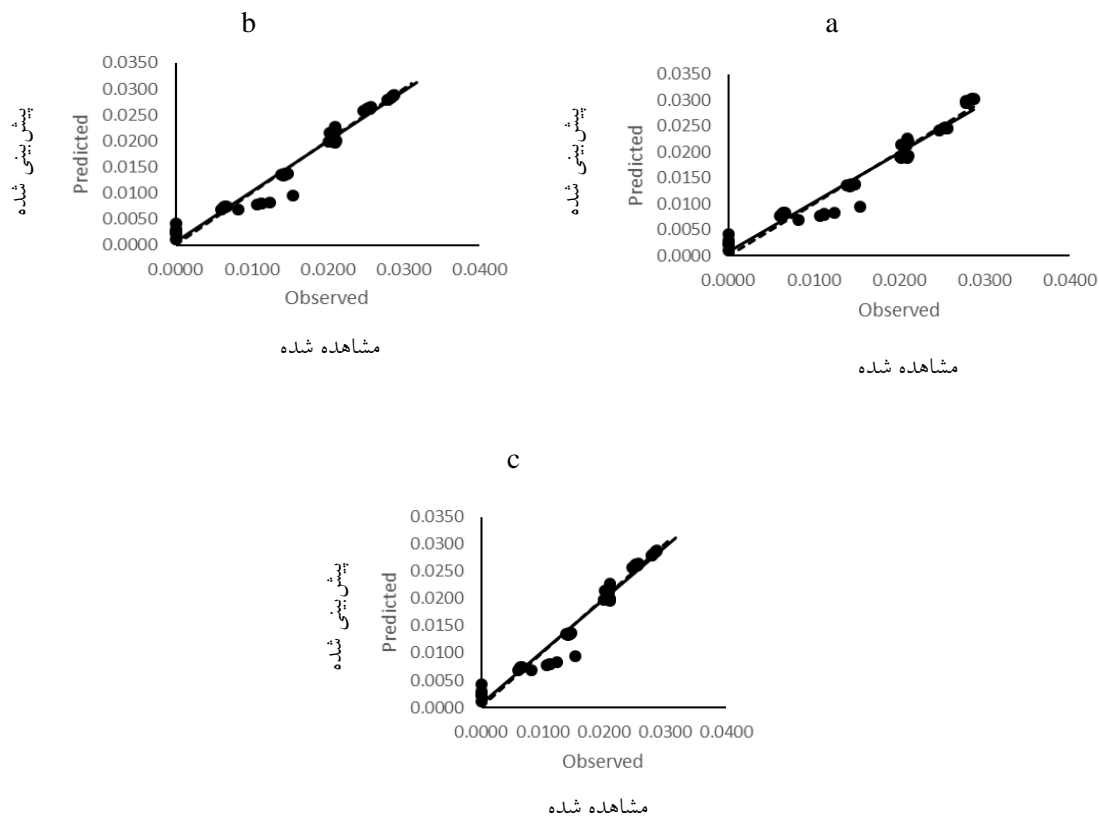
دماهای بردباری دماهای کمتر از بهینه، بیشتر از بهینه و کل با استفاده از مناسب‌ترین مدل (مدل بتا) در جدول ۷ آورده شده است. مشاهده می‌شود که بین بیوتیپ‌ها اختلاف معنی‌داری وجود نداشت. هرچند به علت تغییرات اندک در دمای مطلوب بیوتیپ‌ها، تفاوت بین بیوتیپ‌ها از حیث Tol₂ کم‌تر و از نظر Tol₁ و Tol_t بیشتر بود. زینلی و همکاران (Zeinali et al., 2010) نیز نتیجه مشابهی در مطالعه روی گیاه گندم مشاهده نمودند.

تفاوت در ویژگی‌های مربوط به جوانه‌زنی، بقای بذر بیوتیپ‌های مقاوم یا حساس را در بانک بذر خاک تعیین می‌کند (Ghersa and Martinez-Ghersa, 2000) و بعلاوه در تغییر فلور نیز مؤثر است (Torres-Garcia et al., 2015). از چنین اطلاعاتی می‌توان برای انتخاب روش‌های مدیریتی مناسب برای جلوگیری از جوانه‌زنی و سبز شدن و یا حتی القای آن‌ها جهت کنترل علف‌های هرز استفاده کرد (Chauhan, 2012). بین بیوتیپ‌های مقاوم و حساس یولاف وحشی زمستانه تفاوت چندانی از نظر دماهای کاردینال جوانه‌زنی و نیز دامنه بردباری وجود نداشت. در آزمایش (Du et al., 2017) روی چمن لجنی (*Beckmannia*)

هزینه شایستگی نسبی بیشتر به یولاف وحشی زمستانه شوند لحاظ نشده‌اند و به همین دلیل، احتمالاً در برآورد این هزینه خطا نیز وجود داشته است (Vila-Aiub *et al.*, 2011). با این حال، از منظر بوم‌شناختی باید توجه داشت که اگر جهش‌های ژنی که باعث مقاومت علف‌های هرز به علف‌کش‌ها می‌شوند، هزینه شایستگی نسبی کم یا قابل چشم‌پوشی به علف هرز مقاوم تحمیل کنند، سرعت بروز مقاومت در جمعیت افزایش خواهد یافت (Vila-Aiub *et al.*, 2015) و این امر لزوم مقابله جدی با علف هرز یولاف وحشی زمستانه و تلاش برای بهبود روش‌های مدیریتی مربوط به جوانه‌زنی و سبزشدن آن را بیش‌ازپیش روشن می‌سازد.

به‌عنوان راهکار مدیریتی در نظر گرفت. در مطالعه (Purvis *et al.*, 1985)، حضور بقایای گیاهی از جمله کلزا و گندم که کاشت آن‌ها به‌صورت تناوبی در منطقه رایج است، باعث افزایش زیست‌توده یولاف وحشی زمستانه تا حدوداً ۱۰ برابر نسبت به شرایط عدم حضور بقایا شد. با در نظر گرفتن اختلاف حداکثر دما بین ماه‌های مهر و آبان در منطقه مورد مطالعه، کاشت زود هنگام در ماه مهر به شرط بارش کافی یا آبیاری کمکی به-عنوان راهکاری مؤثر می‌تواند موجب سبز شدن سریع‌تر و در نتیجه استقرار سریع‌تر گیاه زراعی نسبت به این علف هرز شود و با بسته شدن کانوپی قبل از ظهور یولاف وحشی زمستانه، در رقابت برتری یابد.

البته قطعاً در این مطالعه سایر تفاوت‌های ژنتیکی که ارتباطی به بروز مقاومت به علف‌کش نداشتند و ممکن بود باعث تحمیل



شکل ۷- مقادیر سرعت جوانه‌زنی مشاهده‌شده در مقابل سرعت جوانه‌زنی پیش‌بینی‌شده در صدک ۵۰ برای بذر یولاف وحشی زمستانه با استفاده از مدل‌های رگرسیون غیرخطی. (a) مدل دو تکه‌ای، (b) مدل دندان‌مانند، (c) مدل بتا. نقطه‌چین‌ها نشان‌دهنده خط ۱:۱ هستند.

Figure 7. Values for observed against predicted germination rate at 50 percentile for winter wild oat biotypes using non-linear regression models. a) segmented, b) dent, c) beta

References

فهرست منابع

- Alvarado, V. and K. J. Bradford. 2002.** A hydrothermal time model explains the cardinal temperature for seed germination. *Plant Cell and Environment*, 25: 1061-1069.
- Ansari, O., F. Ghaderifar., F. SharifZadeh and A. Moradi. 2017.** Evaluation of nonlinear regression models to describe seed germination response of mountain rye (*Secale mountainum*) to temperature. *Iranian Journal of Seed Research*, 3(2): 31-39. (In Persian)
- Ansari, O., J. Gherekhloo., B. Kamkar and F. Ghaderifar. 2016.** Breaking seed dormancy and determining cardinal temperatures for *Malva sylvestris* using nonlinear regression. *Seed Science and Technology*, 44(3): 1-14.
- Chauhan, B. S. 2012.** Weed ecology and weed management strategies for dry-seeded rice in Asia. *Weed Technology*, 26(1):1-13.
- Coley, P. D., J. P. Bryant and F. S. Chapin. 1985.** Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230: 895-899.
- Delye, C. 2013.** Unravelling the genetic bases of non-target-site-based resistance (NTSR) to herbicides: a major challenge for weed science in the forthcoming decade, *Pest Management. Science*, 69: 176–187.
- Delye, C., Y. Menchari., S. Michel., E. Cadet and V. Le Corre. 2013.** A new insight into arable weed adaptive evolution: mutations endowing herbicide resistance also affect germination dynamics and seedling emergence. *Annals of botany*, 111(4): 681-691.
- Derakhshan, A. and J. Gherekhloo. 2013.** Factors affecting *Cyperus difformis* seed germination and seedling emergence. *Planta Daninha*, 31(4):823-832.
- Derakhshan, A., J. Gherekhloo and E. Paravar. 2013.** Estimation of cardinal temperatures and thermal time requirement for *Cyperus difformis* Seed Germination. *Iranian Journal of Weed Science*, 9: 27- 39. (In Persian)
- Du, L., S. Bai., Q. Li., M. Qu., G. Yuan., W. Guo and J. Wang. 2017.** Effect of herbicide resistance endowing three ACCase mutations on seed germination and viability in American slough grass (*Beckmannia syzigachne* Steud. Fernald). *Chilean journal of agricultural research*, 77(2):142-149.
- Florentine, S., S. Weller., A. King., A. Florentine., K. Dowling., M. Westbrooke and B. S. Chauhan. 2018.** Seed germination response of a noxious agricultural weed *Echium plantagineum* to temperature, light, pH, drought stress, salinity, heat and smoke. *Crop and Pasture Science*, 69(3):326-333.
- Gassmann, A. J. and D. J. Futuyma. 2004.** Consequence of herbivory for the fitness cost of herbicide resistance: Photosynthetic variation in the context of plant–herbivore interactions. *Journal of Evolutionary Biology*, 18:447–454.
- Ghersa, C. M. and M. A. Martinez-Ghersa. 2000.** Ecological correlates of weed seed size and persistence in the soil under different tilling systems: implications for weed management. *Field Crops Research*, 67(2):141-148.
- Gilbertson, P. K., M. T. Berti and B. L. Johnson. 2014.** Borage cardinal germination temperatures and seed development. *Industrial Crops and Products*, 59: 202-209.
- Goss, G. A. and W. E. Dyer. 2003.** Physiological characterization of auxinic herbicide-resistant biotypes of kochia (*Kochia scoparia*). *Weed Science*, 51:839–844.
- Hardegree, S. T. 2006.** Predicting Germination response to temperature. I. Cardinal-temperature Models and Subpopulation-specific Regression. *Annals of Botany*, 97: 1115-1125.
- Jasieniuk, M., A. L. Brule-Babel and I. N. Morrison. 1996.** The evolution and genetics of herbicide resistance in weeds. *Weed Science*, 44: 176-193.
- Jimenez-Alfaro, B., M. Hernandez-Gonzalez., E. Fernandez-Pascual., P. Toorop., S. Frischie and C. Galvez-Ramirez. 2018.** Germination ecology of winter annual grasses in Mediterranean climates: Applications for soil cover in olive groves. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 262:29-35.
- Kamkar, B., M. J. Al-Alahmadi., A. Mahdavi-Damghani and F. J. Villalobos. 2012.** Quantification of the cardinal temperatures and thermal time requirement of opium poppy (*Papaver somniferum* L.) seeds to germinate using non-linear regression models. *Industrial Crops and Products*, 35(1):192-198.

- Khalaj, H., I. Allahdadi., H. Irannejad., G. Akbari., M. Minbashi and M. A. Baghestani. 2012.** Using nonlinear regression approach for prediction of cardinal temperature of canola and four common weeds. *Journal of Agroecology*, 2(1):21-33. (In Persian)
- Kudsk, P. and J. C. Streibig. 2003.** Herbicides – a two-edged sword. *Weed Research*, 43:90-102.
- Lakzaei, S., A. Soltani., E. Zeinali., F. Gaderifar and S. Jafarnodeh. 2017.** Quantifying response of seedling emergence to temperature in rapeseed (*Brassica napus* L.) under field conditions. *Iranian Journal of Crop Sciences*, 19(3):195-207. (In Persian)
- Leblanc, M. L., D. C. Cloutier., K.A. Stewart and C. Hamel. 2003.** The use of thermal time to model common lambsquarters (*Chenopodium album*) seedling emergence in corn. *Weed science*, 51(5):718-724.
- Lehnhoff, E. A., B. K. Keith., W. E. Dyer., R. K. Peterson and F. Menalled. 2013.** Multiple herbicide resistance in wild oat and impacts on physiology, germinability, and seed production. *Agronomy Journal*, 105(3):854-862.
- Li, Q., J. Tan., W. Li, G. Yuan., L. Du., S. Ma and J. Wang. 2015.** Effects of environmental factors on seed germination and emergence of Japanese brome (*Bromus japonicus*). *Weed Science*, 63: 641-649.
- Maxwell, B. D., M. L. Roush and S. R. Radosevich. 1990.** Predicting the evolution and dynamics of herbicide resistance in weed populations. *Weed technology*, 4(1):2-13.
- Menalled, F. D. and R. G. Smith. 2007.** Competitiveness of herbicide-resistant and herbicide-susceptible kochia (*Kochia scoparia* L. Schrad.) under contrasting management practises. *Weed Biology and Management*, 7:115–119.
- Menchari, Y., B. Chauvel., H. Darmency and C. Delye. 2008.** Fitness cost associated with three mutant acetyl-coenzyme A carboxylase alleles endowing herbicide resistance in blackgrass *Alopecurus myosuroides*. *Journal of Applied Ecology*, 45: 939–947.
- Nonogaki, H., G. W. Bassel and J. D. Bewley. 2010.** Germination still a mystery. *Plant Science*, 179: 574–81.
- Park, K. W. and C. A. Mallory-Smith. 2005.** Multiple herbicide resistance in downy brome (*Bromus tectorum*) and its impact on fitness. *Weed Science*, 53:780–786.
- Piper, E. L., K. J. Boote., J. W. Jones and S. S. Grimm. 1996.** Comparison of two phenology models for predicting flowering and maturity date of soybean. *Crop Science*, 36: 1606–1614.
- Powles, S. B. and Q. Yu. 2010.** Evolution in action: Plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology*, 61: 317-347.
- Preston, C. and S. B. Powles. 2002.** Evolution of herbicide resistance in weeds: initial frequency of target site-based resistance to acetolactate synthase-inhibiting herbicides in *Lolium rigidum*. *Heredity*, 88: 8-13.
- Primack, R. B. and K. Hyesoon. 1989.** Measuring fitness and natural selection in wild plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 367-396.
- Purrington, C. B. 2000.** Costs of resistance. *Current Opinion in Plant Biology*, 3: 305-308.
- Purvis, C. E., R. S. Jessop and J. V. Lovett. 1985.** Selective regulation of germination and growth of annual weeds by crop residues. *Weed Research*, 25(6): 415-421.
- Schaedler, C. E., J. A. Noldin., D. Agostinetto., T. Dal Magro and L. C. Fontana. 2013.** Germination and growth of *Fimbristylis miliacea* biotypes resistant and susceptible to acetolactate synthase-inhibiting herbicides. *Planta Daninha*, 31(3):687-694
- Shaffii, B. and W. J. Price. 2001.** Estimation of cardinal temperatures in germination data analysis. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 6: 356–366.
- Sibony, M. and B. Rubin. 2003.** The ecological fitness of ALS-resistant *Amaranthus retroflexus* and multiple-resistant *Amaranthus blitoides*. *Weed Research*, 43:40–47.
- Soltani, A., M. J. Robertson., B. Torabi., M. Yousefi-Daz and R. Sarparast. 2006.** Modeling seedling emergence in chickpea as influenced by temperature and sowing depth. *Agricultural and Forest Meteorology*, 138: 156-167.

- Strauss, S. Y., J. A. Rudgers and R. E. Irwin. 2002.** Direct and ecological costs of resistance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 278-285.
- Taheri, M., J. Gherekhloo., A. Siahmarguee., O. Ansari., P. T. Fernandez-Moreno and R. De Prado. 2017.** Quantifying the germination response of sea barley (*Hordeum marinum*) to temperature. Annual meeting of the Weed Science Society of America will be held February 6-9 in Tucson, Arizona (Hilton El Conquistador).
- Tang, W., X. Xu., G. Shen and J. Chen. 2015.** Effect of environmental factors on germination and emergence of aryloxyphenoxy propanoate herbicide-resistant and-susceptible Asia minor bluegrass (*Polyopogon fugax*). *Weed Science*, 63(3):669-675.
- Torres-Garcia, J. R., E. Uscanga-Mortera., C. Trejo., V. Conde-Martinez., J. Kohashi-Shibata., J. Nunes-Farfan and D. Martinez-Moreno. 2015.** Effect of herbicide resistance on seed physiology of phalaris minor (*littleseed canarygrass*). *Botanical Sciences*, 93(3):661-667.
- Tranel, P. J. and T. R. Wright. 2002.** Resistance of weeds to ALS inhibiting herbicides: What have we learned? *Weed Science*, 50:700-712.
- Van Etten, M. L., A. Kuester., S. M. Chang and R. S. Baucom. 2016.** Fitness costs of herbicide resistance across natural populations of the common morning glory, *Ipomoea purpurea*. *Evolution*, 70(10):2199-2210.
- Vila-Aiub, M. M., P. Neve and S. B. Powles. 2009.** Fitness costs associated with evolved herbicide resistance genes in plants. *New Phytologist*, 184: 751-767
- Vila-Aiub, M. M., P. Neve and F. Roux. 2011.** A unified approach to the estimation and interpretation of resistance costs in plants. *Heredity*, 107(5):386.
- Vila-Aiub, M. M., P. Neve., K. J. Steadman and S. B. Powles. 2005.** Ecological fitness of a multiple herbicide-resistant *Lolium rigidum* population: dynamics of seed germination and seedling emergence of resistant and susceptible phenotypes. *Journal of Applied Ecology*, 42: 288-298.
- Vila-Aiub, M. M., Q. Yu., H. Han and S. B. Powles. 2015.** Effect of herbicide resistance endowing Ile-1781-Leu and Asp-2078-Gly ACCase gene mutations on ACCase kinetics and growth traits in *Lolium rigidum*. *Journal of experimental botany*, 66(15):4711-4718.
- Wang, P., B. Mo., Z. Long., S. Fan., H. Wang and L. Wang. 2016.** Factors affecting seed germination and emergence of *Sophora davidii*. *Industrial Crops and Products*, 87: 261-265.
- Wang, T., J. C. Picard., X. Tian and H. Darmency. 2010.** A herbicide-resistant ACCase 1781 Setaria mutant shows higher fitness than wild type. *Heredity*, 105(4):394.
- Whittington, W. J., J. Hillman., S. M. Gatenby., B. E. Hooper and J. C. White. 1970.** Light and temperature effects on the germination of wild oats. *Heredity*, 25:641-50.
- Wu, X., T. Zhang., L. Pan., L. Wang., H. Xu and L. Dong. 2016.** Germination requirements differ between fenoxaprop-P-ethyl resistant and susceptible Japanese foxtail (*Alopecurus japonicus*) biotypes. *Weed science*, 64(4):653-663.
- Yannicari, M., M. Vila-Aiub., C. Istilart., H. Acciaresi and A. M. Castro. 2016.** Glyphosate resistance in perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) is associated with a fitness penalty. *Weed Science*, 64(1):71-79.
- Yin, X., M. J. Kropff., G. McLaren and R. M. Visperas. 1995.** A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 77: 1-16.
- Yuan, X. and B. Wen. 2018.** Seed germination response to high temperature and water stress in three invasive Asteraceae weeds from Xishuangbanna, SW China. *PLoS one*, 13(1):e0191710.
- Zeinali, E., A. Soltani., S. Galeshi and S. J. Sadati. 2010.** Cardinal temperatures, response to temperature and range of thermal tolerance for seed germination in wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Electronic Journal of Crop Production*, 3, 23-42. (In Persian)

A comparison of cardinal temperatures between haloxyfop R methyl ester-resistant and susceptible winter wild oat (*Avena ludoviciana* Durieu.) biotypes

S. Hassanpour bourkheili¹, J. Gherekhloo^{*2}, B. Kamkar³, S. S. Ramezanpour⁴

Abstract

Evolution of resistance in weeds leads to induction of fitness cost. Five winter wild oat biotypes resistant to haloxyfop R methyl ester collected from Kalaleh Township located in Golestan province were evaluated along with the susceptible biotype in terms of variation in cardinal temperatures in the following study. The experiment was conducted at laboratories of Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources as completely randomized design with 4 replications each consisting of 25 seeds. Petri dishes containing seeds were incubated and monitored continuously at temperatures 5-40 °C (at 5°C intervals) following a 72 hours vernalization at 4°C. Non-linear regression models were used to quantify germination response to temperature. No notable difference was observed between winter wild oat biotypes and beta model at 50 percentile was the most suitable model to describe cardinal temperatures. Base, optimum and ceiling temperatures were estimated between -4.21 to -5.91, 23.37-23.94 and 36.99-37.54 °C, respectively. Thermal tolerance range of susceptible and resistant biotypes were not significantly different. Susceptible and resistant biotypes showed similar response. Lack of fitness cost regarding cardinal temperatures demonstrates that similar non-chemical management practices including early sowing may be implemented to control resistant and susceptible biotypes germination and emergence.

Keywords: Fitness cost, Germination, Herbicide resistance, Non-linear regression models.

Received date: 19 April 2017

Accepted date: 10 June 2017

1, 2, 3- PhD student, Associate professor and Professor, Agronomy Department, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources.

4- Associate professor, Plant Breeding and Biotechnology Department, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources

*- Corresponding author E-mail: Gherekhloo@yahoo.com, gherekhloo@gau.ac.ir