



مدل سازی اثر تنش رطوبتی بر تغییر دماهای بهینه و بیشینه برای جوانه زنی بذر پنیرک (*Malva parviflora* L.): معرفی یک مدل هیدروترمال تایم جدید

محمد رضا مرادی تلاوت^۱، سید عطاءالله سیادت^۲، ابوالفضل درخشان^{۳*}، صمد صفرخانزاده^۴

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

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

۳. دکتری زراعت، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان

۴. کارشناس ارشد زراعت، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان

تاریخ دریافت: ۹۸/۰۶/۲۸؛ تاریخ پذیرش: ۹۸/۰۹/۱۱

چکیده

دما و پتانسیل آب دو عامل اولیه مهم کنترل کننده جوانه زنی هستند. با استفاده از مدل های هیدروترمال تایم می توان پاسخ جوانه زنی بذر به این دو عامل محیطی را کمی سازی نمود. در برخی از این مدل ها فرض می شود که بازدارندگی گرمایی جوانه زنی ناشی از تغییر پتانسیل آب پایه ($\Psi_{b(g)}$) به سمت مقادیر مثبت تر تنها در دماهای بیشتر از حد بهینه (T_0) رخ می دهد و T_0 مستقل از سطوح تنش خشکی است. در این مطالعه، مدل هیدروترمال تایم و بیبول برای توصیف تغییرات $\Psi_{b(g)}$ در پاسخ به دما و نیز مدل کردن اثر تنش خشکی بر تغییرات دماهای بهینه ($T_0(g)$) و بیشینه ($T_m(g)$) برای کسرهای مختلف جوانه زنی (g) بذر پنیرک (*Malva parviflora*) استفاده شد. در حالی که $\Psi_{b(g)}$ در گستره دمایی بین T_b (دمای پایه) و $T_m(g)$ (دمای پایه) در $T_m(g)$ روند خطی افزایشی نشان داد، ثابت هیدروترمال (θ_H) در پاسخ به افزایش دما به صورت غیر خطی کاهش یافت. بر مبنای رابطه بین $\Psi_{b(g)}$ و θ_H ، شکل پاسخ سرعت جوانه زنی ($GR(g)$) به دما در مدل هیدروترمال تایم به صورت منحنی تعیین شد. مدل مقادیر θ_{HT} (ثابت هیدروترمال تایم)، T_b ، Ψ_{base} (پتانسیل آب پایه در دمای پایه) و KT (شیب پاسخ $\Psi_{b(g)}$ به دما) را به ترتیب $1800/0.4$ مگاپاسکال درجه سانتی گراد ساعت، $4/20$ درجه سانتی گراد، $2/46$ - مگاپاسکال و $0/064$ مگاپاسکال بر درجه سانتی گراد بر آورد کرد. هردوی $T_m(g)$ و $T_0(g)$ متناسب با افزایش شدت تنش خشکی کاهش نشان دادند و برای صدک های بالاتر جوانه زنی خنک تر شدند. مدل توسعه داده شده در این مطالعه نه تنها برآزش های خوبی به داده های جوانه زنی داشت، بلکه برخی ویژگی های انطباقی بذرهای پنیرک به محیط های دمایی و رطوبتی را نشان داد.

واژه های کلیدی: بازدارندگی گرمایی؛ پتانسیل آب پایه؛ توزیع و بیبول؛ دمای پایه؛ سرعت جوانه زنی

مقدمه

Alvarado and Bradford, 2002; Rowse and Finch-) Savage, 2003; Kochy and Tielborger, 2007; Watt et al., 2010; Derakhshan and Gherekhloo, 2015; (Mesgaran et al., 2017). در نسخه اولیه مدل هیدروترمال تایم (Gummerson, 1986)، زمان جوانه زنی بذرهای تابعی است از مقدار بزرگی Ψ و T محیط پیرامون آن ها (در دامنه دماهای کمتر از حد بهینه) نسبت به دو آستانه به نام های پتانسیل آب پایه (Ψ_b) و دمای پایه (T_b) که در این آستانه ها

زمان جوانه زنی یکی از رویدادهای مهم چرخه زندگی گیاه است که مناسب بودن محیط برای بقای گیاهچه و ادامه رشد آن را تعیین می کند. جوانه زنی بذر تا حد زیادی توسط دما و محتوای رطوبت بستر بذر کنترل می شود (Bewley et al., 2013)؛ بنابراین، مدل های هیدروترمال تایم به طور گسترده ای برای توصیف الگوهای جوانه زنی بذرهای در پاسخ به دما (T) و پتانسیل آب (Ψ) بستر بذر استفاده شده اند

و $\Psi_{b(g)}$ و T استفاده کردند. مدل اصلاح‌شده به شرح زیر قادر به پیش‌بینی هردوی زمان و درصد نهایی جوانه‌زنی در پاسخ به Ψ و T بستر بذر در محدوده دماهای بیشتر از حد بهینه بود (Alvarado and Bradford, 2002):

$$\theta_{HT} = \left\{ \Psi - \Psi_{b(g)} - [K_T(T - T_o)] \right\} (T - T_b) t_{(g)} \quad [2]$$

که در این معادله K_T شیب رابطه بین $\Psi_{b(g)}$ و T را نشان می‌دهد. با این حال، مواردی در این مدل فرض شده که ممکن است الزاماً صحیح نباشند (Rowse and Finch-Savage, 2003; Watt et al., 2011; Mesgaran et al., 2017). این موارد عبارت‌اند از (۱) افزایش خطی $\Psi_{b(g)}$ به مقادیر مثبت‌تر تنها زمانی رخ می‌دهد که T از T_o فراتر رود، (۲) T_o میان تمام کسرهای بذری و برای همه پتانسیل‌های آب ثابت است که بر این اساس شکل منحنی سرعت جوانه‌زنی (GR) در مقابل T مثلثی می‌شود و (۳) توزیع $\Psi_{b(g)}$ و دمای بیشینه (T_m) دمایی که در آن و دماهای بالاتر از آن جوانه‌زنی متوقف می‌شود) از تابع احتمال نرمال تبعیت می‌کند.

در تضاد با این فرض‌ها، راوز و فنچ-ساج (Rowse and Finch-Savage, 2003) نسخه اصلاح‌شده‌ای از مدل هیدروترمال تایم را به منظور مدل‌سازی جوانه‌زنی بذر در مواردی که رابطه بین GR و T در اطراف T_o به شکل منحنی بود، ارائه دادند. این مدل تنوع T_o میان کسرهای بذری در داخل جمعیت را در نظر می‌گرفت. این ویژگی‌ها به این ترتیب در مدل هیدروترمال تایم گنجانده شد که (۱) $\Psi_{b(g)}$ با فراتر رفتن T از یک آستانه دمایی به نام T_d (که این آستانه نزدیک به T_o اما کمی کوچک‌تر از آن بود) به طور خطی افزایش می‌یافت و (۲) تجمع زمان گرمایی هنگام افزایش T به فراتر از T_o نیز تداوم داشت (Rowse and Finch-Savage, 2003). وات و بلومبرگ (Watt and Bloomberg, 2012) با بررسی ارتباط بین GR و T نشان دادند که در بسیاری از گونه‌ها این رابطه به شکل منحنی بود و T_o میان کسرهای جوانه‌زنی تغییر داشت که از برخی فرض‌های مدل هیدروترمال تایم ارائه‌شده توسط راوز و فنچ-ساج (Rowse and Finch-Savage, 2003) حمایت می‌کرد. در این راستا، درخشان و همکاران (Derakhshan et al., 2018) نیز اظهار داشتند که T_o میان کسرهای مختلف جوانه‌زنی ثابت نبود و برای بذرهایی که سریع‌تر جوانه می‌زدند (درصدهای پایین‌تر) در دماهای بالاتری رخ داد. علاوه بر این، در بسیاری از

و در مقادیر کوچک‌تر از این دو هیچ جوانه‌زنی رخ نمی‌دهد، یعنی آنکه:

$$\theta_{HT} = (\Psi - \Psi_{b(g)})(T - T_b) t_{(g)} \quad [1]$$

که در این معادله θ_{HT} ، ثابت هیدروترمال تایم (مگاپاسکال درجه سانتی‌گراد ساعت یا روز) و $t_{(g)}$ ، زمان (ساعت یا روز) تا رسیدن به کسر جوانه‌زنی معین g هستند. در این مدل، θ_{HT} و T_b برای تمام بذرهایی جمعیت یعنی کسرهای g ثابت فرض شده است (Gummerson, 1986). تنها مقدار Ψ_b با g تغییر می‌کند (که به صورت $\Psi_{b(g)}$ نشان داده شده است) و به این ترتیب توزیع زمان جوانه‌زنی بذرها در داخل جمعیت توسط توزیع این آماره تعیین می‌شود (Rowse and Finch-Savage, 2003). با توجه به ثابت بودن θ_{HT} ، افزایش Ψ (نزدیک شدن Ψ به صفر) یا T محیط به مقادیر بالاتر از آستانه‌های $\Psi_{b(g)}$ و T_b منجر به کاهش زمان تا وقوع جوانه‌زنی ($t_{(g)}$) خواهد شد (Mesgaran et al., 2017). علاوه بر این، در مدل اولیه هیدروترمال تایم فرض شده است که آماره‌های $\Psi_{b(g)}$ و T_b به ترتیب مستقل از T و Ψ هستند (Bradford, 2002).

برای طیف وسیعی از گونه‌ها، مدل هیدروترمال تایم (معادله ۱) به طور موفقیت‌آمیزی برای پیش‌بینی دوره‌های زمانی پیشرفت جوانه‌زنی در پتانسیل‌های آب و دماهای کمتر از حد بهینه استفاده شده است (Kochy and Tielborger, 2007). با این حال، عدم کفایت این مدل به دلیل نقض برخی فرض‌ها به‌ویژه هنگام پیش‌بینی دوره‌های زمانی پیشرفت جوانه‌زنی در دماهای بیشتر از حد بهینه گزارش شده است. برای مثال، کیریب و مرداک (Kebreab and Murdoch, 1999) گزارش دادند که $\Psi_{b(g)}$ و T_b به ترتیب در پاسخ به T و Ψ بستر بذر به طور منظمی تغییر داشتند. وابستگی $\Psi_{b(g)}$ به T در مطالعات دیگری نیز مشاهده شده است (Bradford and Somasco, 1994; Rowse and Finch-Savage, 2003). برای آنکه مدل در دماهای بیشتر از حد بهینه قابل اجرا باشد (یعنی آنکه کاهش سرعت جوانه‌زنی در این دماها را پیش‌بینی کند)، آلوارادو و بردفورد (Alvarado and Bradford, 2002) معادله (۱) را با مطابقت دادن $\Psi_{b(g)}$ با مقادیر بزرگ‌تر (مثبت‌تر) در هنگام افزایش T به مقادیر بالاتر از حد بهینه (T_o) دمایی که در آن بیشینه درصد جوانه‌زنی در کوتاه‌ترین زمان به دست می‌آید) اصلاح نمودند. برای این منظور، آن‌ها از یک معادله خطی برای توضیح رابطه بین

غذاها استفاده می‌شود و همچنین از پتانسیل بالایی برای کشت به‌عنوان یک گیاه علوفه‌ای برخوردار است (Zoufan et al., 2018).

مواد و روش‌ها

آزمایش در سال ۱۳۹۶ در آزمایشگاه تکنولوژی بذر دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان اجرا گردید. بذرها پنیرک در بهار سال ۱۳۹۳ از حاشیه مزارع گندم شهر ملاتانی جمع‌آوری شد. بذرها در پاکت‌های کاغذی ذخیره و تا زمان شروع آزمایش در دمای اتاق نگهداری شد. برای رفع خواب بذرها از روش خراش‌دهی شیمیایی استفاده گردید. برای این منظور، بذرها به مدت پنج دقیقه در داخل اسیدسولفوریک ۹۸ درصد غوطه‌ور شده (به نسبت ۱:۱) و پس از آن سطح بذرها به‌طور کامل با آب جاری و آب مقطر شستشو داده شد. آزمون جوانه‌زنی در دماهای ثابت ۸، ۱۲، ۱۶، ۲۰، ۲۴، ۲۸، ۳۲ و ۳۶ (± 0.2) درجه سانتی‌گراد در شرایط روشنایی/تاریکی (۱۲ ساعت/۱۲ ساعت) انجام شد. این رژیم‌های دمایی هم دماهای کمتر و هم دماهای بیشتر از حد بهینه برای جوانه‌زنی این گونه را پوشش می‌داد. در هر یک از رژیم‌های دمایی فوق، پاسخ جوانه‌زنی بذرها به سطوح مختلف تنش خشکی یعنی محلول‌های اسمزی با غلظت‌های صفر، ۰/۲، ۰/۴، ۰/۶، ۰/۸، ۱/۰ و مگاپاسکال ارزیابی شد. محلول‌های اسمزی با استفاده از پلی‌اتیلن گلاکول ۶۰۰۰ و به روش ارائه شده توسط میشل و کافمن (Michel and Kaufmann, 1973) تهیه شدند.

پیش از اجرای آزمایش، سطح بذرها با محلول ۰/۵ درصد سدیم هیپوکلریت به مدت ۲۰ ثانیه ضدعفونی و سپس با آب مقطر شستشو داده شد. آزمون جوانه‌زنی با چهار تکرار (هر پتری‌دیش به‌منزله یک تکرار) انجام شد. در هر تکرار آزمایش، ۵۰ بذر روی یک لایه کاغذ صافی واتمن شماره یک در داخل پتری‌دیش شیشه‌ای ۹ سانتی‌متری قرار گرفت و سپس کاغذهای صافی با ۷ میلی‌لیتر آب مقطر یا محلول‌های اسمزی مرطوب شدند. به‌منظور کاهش تلفات آب از طریق تبخیر در دماهای بالا، درب پتری‌دیش‌ها با پارافیلیم پوشانده شد. بذرهایی که ریشه‌چه آن‌ها به‌اندازه ۲ میلی‌متر یا بیشتر خارج شده بود، جوانه‌زده در نظر گرفته شدند. تعداد بذرهایی جوانه‌زده روزانه دو مرتبه تا زمان توقف جوانه‌زنی در هر رژیم دمایی (زمانی که ۵ روز متوالی هیچ جوانه‌زنی رخ نداد) شمارش شد.

مطالعات قبلی تنوع $\Psi_{b(g)}$ در داخل جمعیت‌های بذری با استفاده از توزیع نرمال توصیف شده است. با این حال، وات و همکاران (Watt et al., 2010) گزارش کردند که استفاده از توزیع ویبول در مدل هیدروترمال تایم در قیاس با توزیع احتمال نرمال برآوردهای دقیق‌تری از $\Psi_{b(g)}$ و از این‌رو توصیف بهتری از پویایی جوانه‌زنی بذرها در پاسخ به T و Ψ ارائه داد. درخشان و قرخلو (Derakhshan and Gherekhloo, 2015) نیز با مقایسه توزیع‌های آماری گوناگون نشان دادند که مدل هیدروترمال تایم ویبول به دلیل انعطاف‌پذیری بالاتر توزیع، برآورد دقیق‌تر آستانه پتانسیل آب پایه برای شروع جوانه‌زنی ($\Psi_{b(0)}$) و تعیین چولگی توزیع $\Psi_{b(g)}$ که از جنبه اکولوژیکی اهمیت زیادی دارد، می‌تواند پیش‌بینی‌های بهتری از رفتار جوانه‌زنی بذرها در پاسخ به دو عامل T و Ψ ارائه دهد. در مطالعه اخیر، مسگران و همکاران (Mesgaran et al., 2017) با توسعه مدل هیدروترمال تایم بر مبنای تابع توزیع احتمال لوگ‌لجستیک، یک راه‌حل ریاضی برای تعیین دماهای بحرانی تحت تأثیر Ψ بستر بذر ارائه دادند.

در این مطالعه، مدل هیدروترمال تایم بر پایه توزیع احتمال ویبول توسعه داده شد و با استفاده از آن رفتار جوانه‌زنی بذر پنیرک (*Malva parviflora*) در پاسخ به دو عامل T و Ψ مورد بررسی قرار گرفت. این مدل برخلاف بسیاری از مدل‌های پیشین (Alvarado and Bradford, 2002; Watt et al., 2011) به‌طور مستقیم به داده‌های هر دو محدوده دماهای کمتر و بیشتر از حد بهینه برازش داده می‌شود و اثر بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی (یا خواب گرمایی بذرها) در اثر مواجه شدن با دماهای بالا را در نظر می‌گیرد. همچنین، در این مطالعه روابط ریاضی برای محاسبه T_0 و T_m بر پایه توزیع ویبول (برای نخستین بار در دنیا) ارائه شده است. در نهایت، تنوع دو آستانه T_0 و T_m میان کسرهای مختلف جوانه‌زنی و نیز اثر تنش رطوبتی بر آستانه‌های $T_{0(g)}$ و $T_{m(g)}$ مدل‌سازی شده است.

گونه *M. parviflora* به این دلیل انتخاب شد که (۱) هیچ گزارشی درباره مدل‌سازی پاسخ جوانه‌زنی این گونه به دو عامل T و Ψ وجود نداشت (لذا خروجی‌های به‌دست‌آمده از این مطالعه می‌تواند در مدل‌های شبیه‌سازی رشد و یا مدل‌های پیش‌بینی الگوی رویش این گیاه در مزرعه استفاده شود) و (۲) علاوه بر این که این گونه در شرایط آب و هوایی خوزستان به‌عنوان یکی از علف‌های هرز سمج مزارع گندم، جو و کلزا مطرح است، از برگ‌های آن به‌عنوان سبزی در

$$\gamma + \beta \times \left[(\ln(2))^{\frac{1}{\alpha}} \right] = \Psi_{base} + K_T(T - T_b) \quad [9]$$

که پس از چینش برای آماره γ می‌شود:

$$\gamma = \Psi_{base} + K_T(T - T_b) - \left\{ \beta \times \left[(\ln(2))^{\frac{1}{\alpha}} \right] \right\} \quad [10]$$

که در این معادله Ψ_{base} ، عرض از مبدأ تابع و K_T ، شیب افزایش $\Psi_{b(50)}$ در پاسخ به افزایش T هستند. علاوه بر این، بین θ_H و T یک رابطه منحنی وجود داشت که با استفاده از معادله زیر توصیف شد:

$$\theta_H = \theta_b \left(\frac{1}{(T - T_b)} \right) \quad [11]$$

که در این معادله θ_b ، ثابت هیدروتایم (برحسب مگاپاسکال ساعت) در است. با جایگذاری معادله (۱۱) در معادله (۵) مشخص شد که θ_b در واقع همان ثابت هیدروتایم θ_{HT} ؛ برحسب مگاپاسکال درجه سانتی‌گراد ساعت) استفاده شده در مدل‌های پیشین است (Gummerson, 1986; Alvarado and Bradford, 2002):

$$\Psi_{b(g)} = \Psi - \left(\frac{\theta_b \left(\frac{1}{(T - T_b)} \right)}{t_{(g)}} \right) = \Psi - \left(\frac{\theta_b}{(T - T_b)t_{(g)}} \right) = \Psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{(T - T_b)t_{(g)}} \right) \quad [12]$$

بنابراین، معادله (۱۱) را می‌توان به صورت زیر بازنویسی کرد:

$$\theta_H = \frac{\theta_{HT}}{(T - T_b)} \quad [13]$$

مدل هیدروتایم و بیول با جایگذاری معادله‌های (۱۰) و (۱۳) بجای γ و θ_H در معادله (۶) به صورت زیر به دست آمد:

$$g = 1 - \exp \left[- \left(\frac{\left(\Psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{(T - T_b)t_{(g)}} \right) - \Psi_{base} - K_T(T - T_b) + \left(\beta \times \left[(\ln(2))^{\frac{1}{\alpha}} \right] \right) \right)^{\alpha}}{\beta} \right) \right] \quad [14]$$

برای توصیف رفتار جوانه‌زنی بذر پنی‌رک در پاسخ به برهمکنش دو عامل T و Ψ ، این معادله به داده‌های دوره‌های زمانی پیشرفت جوانه‌زنی این گونه برآزش داده شد.

محاسبه T_0 و T_m مقدار T_0 در میان کسرهای جوانه‌زنی (g) ثابت نیست (Derakhshan et al., 2018) و به Ψ محیط

تجزیه داده‌ها. برای هر رژیم دمایی، مدل هیدروتایم و بیول ابتدا به داده‌های دوره‌های زمانی پیشرفت جوانه‌زنی در پتانسیل‌های آب گوناگون برآزش داده شد. توزیع تجمعی توزیع احتمال و بیول برای متغیر تصادفی (X) به صورت زیر تعریف می‌شود (Derakhshan et al., 2016; Mesgaran et al., 2017):

$$g = 1 - \exp \left(- \left(\frac{X - \gamma}{\beta} \right)^{\alpha} \right) \quad [3]$$

که در این معادله γ ، β و α به ترتیب آماره‌های جایگاه، مقیاس و شکل هستند. مدل هیدروتایم به شرح زیر در این توزیع گنجانیده شد:

$$\theta_H = (\Psi - \Psi_{b(g)}) t_{(g)} \quad [4]$$

که در این معادله θ_H ، ثابت هیدروتایم (برحسب مگاپاسکال ساعت) است. این معادله پس از چینش برحسب $\Psi_{b(g)}$ می‌شود:

$$\Psi_{b(g)} = \Psi - \left(\frac{\theta_H}{t_{(g)}} \right) \quad [5]$$

که این معادله را می‌توان جایگزین متغیر تصادفی X در معادله (۳) نمود تا مدل هیدروتایم و بیول به صورت زیر به دست آید:

$$g = 1 - \exp \left(- \left(\frac{(\Psi - (\theta_H / t_{(g)})) - \gamma}{\beta} \right)^{\alpha} \right) \quad [6]$$

آماره γ در این معادله جایگاه کمترین $\Psi_{b(g)}$ یعنی $\Psi_{b(0)}$ را نشان می‌دهد و از این رو چگالی احتمال برای معادل صفر است (Derakhshan et al., 2016; Mesgaran et al., 2017).

آماره β تفسیر مشابهی با انحراف استاندارد توزیع نرمال دارد (Derakhshan et al., 2016). در چارچوب مدل هیدروتایم میانه $\Psi_{b(g)}$ یعنی $\Psi_{b(50)}$ به صورت تعریف می‌شود (Derakhshan et al., 2016). مقدار Ψ_b برای این توزیع، مقدار $\Psi_{b(50)}$ برای هر کسر جوانه‌زنی معین g را می‌توان با استفاده از توزیع تجمعی معکوس به صورت زیر برآورد کرد (Mesgaran et al., 2013; Derakhshan et al., 2016):

$$\Psi_{b(g)} = \gamma + \beta \times \left[-\ln(1 - g) \right]^{\frac{1}{\alpha}} \quad [7]$$

در طی تجزیه داده‌ها، رابطه بین میانه $\Psi_{b(g)}$ و T با استفاده از یک تابع خطی به شرح زیر توصیف شد:

$$\Psi_{b(50)} = \Psi_{base} + K_T(T - T_b) \quad [8]$$

از آنجاکه است، معادله (۸) می‌شود:

$$1/t_{(g)} = GR_{(g)} = \frac{\Psi - \Psi_{b(g)}}{\theta_H} \quad [15]$$

معادله (۱۵) را می توان با جایگذاری معادله های (۷)، (۱۰)، و (۱۳) بجای $\Psi_{b(g)}$ ، γ و θ_H به صورت زیر نوشت:

$$GR_{(g)} = \frac{(T - T_b) \left[\Psi - \Psi_{base} - K_T(T - T_b) + \left(\beta \times \left((\ln(2))^{\frac{1}{\alpha}} \right) \right) - \beta \times (-\ln(1 - g))^{\frac{1}{\alpha}} \right]}{\theta_{HT}} \quad [16]$$

این معادله در واقع تابعی درجه دوم از متغیر $T - T_b$ است که عرض از مبدأ ندارد، یعنی آنکه:

$$GR_{(g)} = \frac{\Psi - \Psi_{base} + \left(\beta \times \left((\ln(2))^{\frac{1}{\alpha}} \right) \right) - \beta \times (-\ln(1 - g))^{\frac{1}{\alpha}}}{\theta_{HT}} (T - T_b) - \frac{K_T}{\theta_{HT}} (T - T_b)^2 \quad [17]$$

شکل ها نیز از همین نرم افزار و رویه های SG PLOT و SGPANEL استفاده شد.

چنانچه مشتق معادله فوق مساوی صفر قرار گیرد، نقطه اوج منحنی درجه دوم یا همان T_0 به صورت زیر به دست خواهد آمد:

$$T_0 = \frac{\Psi - \Psi_{base} + \left(\beta \times \left((\ln(2))^{\frac{1}{\alpha}} \right) \right) - \beta \times (-\ln(1 - g))^{\frac{1}{\alpha}}}{2K_T} + T_b \quad [18]$$

چنانچه ریشه معادله (۱۷) محاسبه شود، مقدار T_m به صورت زیر تعیین خواهد شد:

$$T_m = \frac{\Psi - \Psi_{base} + \left(\beta \times \left((\ln(2))^{\frac{1}{\alpha}} \right) \right) - \beta \times (-\ln(1 - g))^{\frac{1}{\alpha}}}{K_T} + T_b \quad [19]$$

بر اساس معادله های فوق، T_0 و T_m بسته به کسر جوانه زنی (g) متغیر هستند و تنش رطوبتی (Ψ) مقدار این آستانه ها را تحت تأثیر قرار می دهد. برای ارزیابی نکویی برازش مدل از معیار ریشه میانگین مربعات خطا (RMSE) استفاده شد:

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum (p - o)^2}{n - 1}} \quad [20]$$

که در این معادله o و p به ترتیب مقدار واقعی و پیش بینی شده با مدل و n ، تعداد مشاهدات را نشان می دهد. هرچه مقدار این سنجه کوچک تر باشد خطای پیش بینی مدل برای آن مجموعه داده کمتر خواهد بود. همه مدل ها با استفاده از نرم افزار SAS نسخه ۹،۴ و با استفاده از رویه PROC NL MIXED به داده ها برازش داده شد. برای رسم

نتایج و بحث

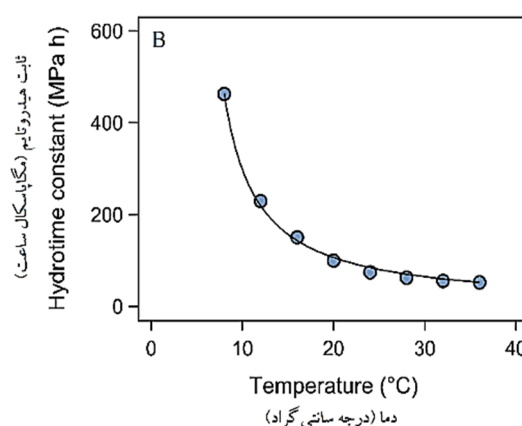
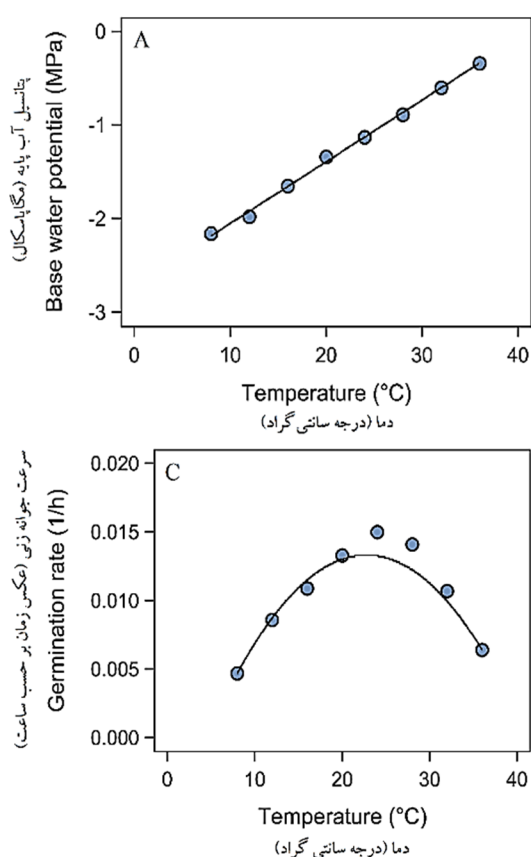
مدل هیدروتایم ویبول در تمام رژیم های دمایی برازش بسیار خوبی به داده های دوره های زمانی پیشرفت جوانه زنی بذر پنیرک در پتانسیل های آب گوناگون داشت؛ به طوری که مقدار RMSE به دست آمده از برازش مدل به این داده ها همواره کوچک تر از ۶ درصد بود (نتایج مربوط به برازش مدل هیدروتایم به داده ها نشان داده نشده است). دو آماره $\Psi_{b(50)}$ (یعنی، میانه توزیع پتانسیل آب پایه) و θ_H در پاسخ به افزایش T بستر بذر روند مشخصی نشان دادند (شکل ۱).

با افزایش T مقدار $\Psi_{b(50)}$ به طور خطی افزایش یافت، اما آماره θ_H پاسخی کاهشی به آن داشت. این مشاهدات با نتایج به دست آمده توسط مسگران و همکاران (Mesgaran et al., 2017) در مورد جوانه زنی دو گونه فالاریس (*Phalaris minor* L. و جودره (*Hordeum spontaneum* [C. Koch] Thell) مشابه بود. باید توجه داشت که این دو گونه مانند پنیرک از انواع یک ساله زمستانه هستند. برخلاف این نتایج، قرخلو و درخشان (Gherekhloo and Derakhshan, 2014) با ارزیابی پاسخ جوانه زنی دو گونه تاج خروس ریشه قرمز (*Amaranthus retroflexus*) و تاج خروس خوابیده (*A. blitoides*) به محیط های هیدروترمال نشان دادند که $\Psi_{b(50)}$ در پاسخ به افزایش T در دامنه بین T_b و T_0 به صورت خطی کاهش یافت. اکبری و همکاران (Akbari et al., 2015) نیز در مورد جوانه زنی

رسیدن به ۵۰ درصد جوانه‌زنی به مدت زمان ۲۱۴/۵۳ ساعت $t_{(50)}$ در دماهای ۲۰ و ۲۴ درجه سانتی‌گراد به ترتیب معادل ۷۵/۰۷ ($GR=0.0133 \text{ h}^{-1}$) و ۶۶/۶۵ ($GR=0.0150 \text{ h}^{-1}$) تعیین شد؛ این بدان معنی است که با افزایش T تا این محدوده دمایی اثر مثبت کاهش θ_H بر GR از تأثیر منفی افزایش $\Psi_{b(50)}$ بر آن بیشتر بوده است (شکل ۱). با افزایش بیشتر T (بیشتر ۲۸ درجه سانتی‌گراد و بالاتر)، تأثیر منفی افزایش خطی $\Psi_{b(50)}$ بر GR با کاهش محدود θ_H قابل جبران نبود؛ بنابراین، GR در پاسخ به افزایش بیشتر T از T_0 به تدریج کاهش یافت (شکل ۱). مدل هیدروترمال تایم و ویبول (معادله ۱۴) توانست الگوهای جوانه‌زنی بذر پنی‌رک در پاسخ به دو عامل T و Ψ را با خطای کوچکی ($RMSE=5.17\%$) توصیف کند (جدول ۱؛ شکل ۲). به طوری که در همه دماها (به استثنای دمای ۸ درجه سانتی‌گراد) رابطه نزدیکی بین مقادیر کسر جوانه‌زنی مشاهده شده و پیش‌بینی شده با مدل وجود داشت (شکل ۳).

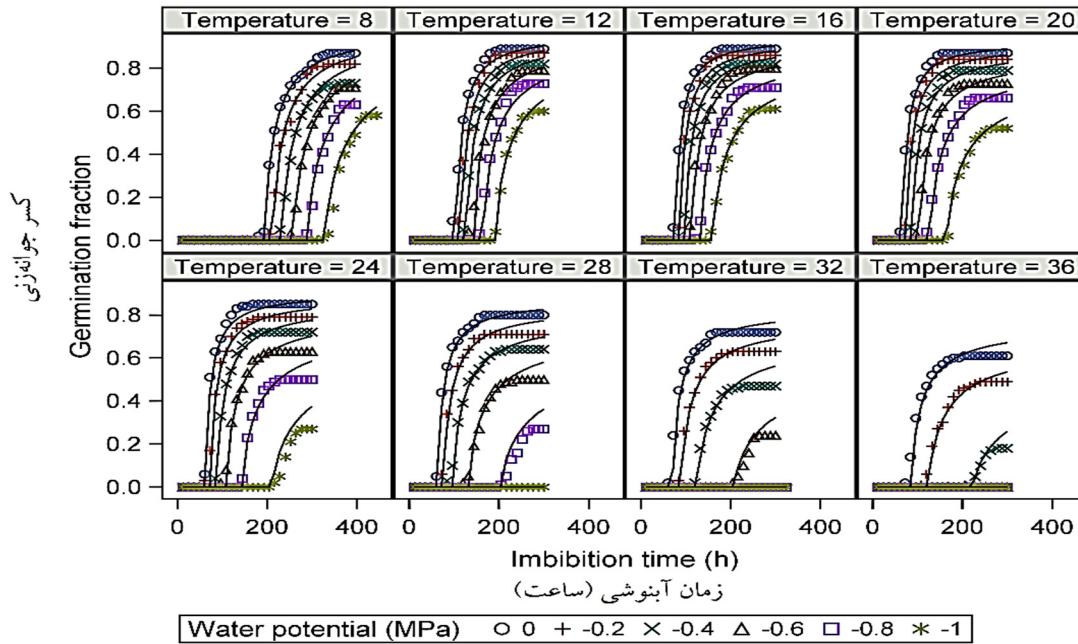
کرچک (*Ricinus communis* L.) که مانند دو گونه تاج‌خروس از انواع تابستانه است، پاسخ $\Psi_{b(50)}$ به افزایش T را در دامنه دمایی بین T_b و T_0 به صورت کاهشی گزارش کردند.

شکل پاسخ GR به T در مدل هیدروترمال تایم بر مبنای رابطه بین $\Psi_{b(g)}$ و θ_H به صورت منحنی تعیین شد (شکل ۱). افزایش $\Psi_{b(50)}$ بدان معنی است که بذرها برای جوانه‌زنی در دماهای بالاتر نیاز به دسترسی بیشتری به رطوبت دارند (Rowse and Finch-Savage, 2003). کاهش θ_H نیز نشان‌دهنده تأثیر افزایش T بر افزایش GR است (Derakhshan and Gherekhloo, 2015; Mesgaran et al., 2017). تأثیر منفی افزایش $\Psi_{b(50)}$ بر GR ممکن است تا حدودی توسط کاهش θ_H جبران شود. در مورد جوانه‌زنی بذر پنی‌رک، دو آماره θ_H و $\Psi_{b(50)}$ در دمای ۸ درجه سانتی‌گراد به ترتیب معادل ۴۶۳/۳۸ مگاپاسکال ساعت و ۲/۱۶- مگاپاسکال برآورد شدند (با مدل هیدروترمال؛ معادله ۶) که برحسب این مقادیر در شرایط بدون تنش ($\Psi=0 \text{ MPa}$) برای



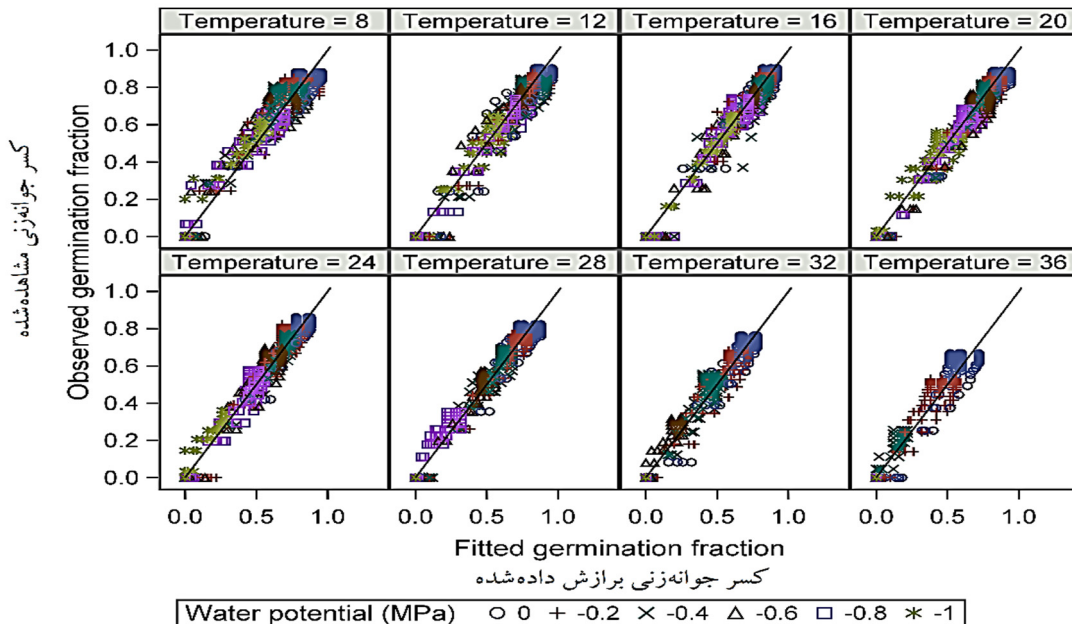
شکل ۱. تغییرات میانه پتانسیل آب پایه $\Psi_{b(50)}$ (A)، ثابت هیدروترمال θ_H (B) و سرعت جوانه‌زنی GR_{50} (C) به عنوان تابعی از دما برای *Malva parviflora*. منحنی GR_{50} با استفاده از معادله $GR_{(50)} = -\Psi_{b(50)} / \theta_H$ به عنوان تابعی از $\Psi_{b(g)}$ و θ_H تعیین شده است.

Fig. 1. Changes in median base water potential ($\Psi_{b(50)}$) (A), hydrotime constant (θ_H) (B) and germination rate (GR_{50}) (C) as a function of temperature for *Malva parviflora*. The GR_{50} curve is determined by using the equation $GR_{(50)} = -\Psi_{b(50)} / \theta_H$ as a function of $\Psi_{b(g)}$ and θ_H



شکل ۲. جوانه زنی تجمعی بذرهای پنیرک (*Malva parviflora*) در دماها و پتانسیل های آب گوناگون. خطوط نشان دهنده دوره های زمانی جوانه زنی پیش بینی شده با مدل هیدروترمال تایم و نمادها مقادیر مشاهده شده هستند.

Fig. 2. Cumulative germination of *Malva parviflora* seeds at various temperatures and water potentials. The lines represent the germination time course predicted by the hydrothermal time model and symbols are the observed values



شکل ۳. کسر جوانه زنی مشاهده شده در برابر برازش داده شده برای بذرهای پنیرک در دماها و پتانسیل های آب گوناگون.

Fig. 3. Observed versus fitted germination fraction for *Malva parviflora* seeds at various temperatures and water potentials.

در گام بعد، آماره های برآورد شده از برازش مدل هیدروترمال تایم و بیبول به داده ها (جدول ۱) برای محاسبه T_m و T_o زیرجمعیت ها و پتانسیل های آب گوناگون استفاده شد. مقدار T_m به توزیع $\Psi_{b(g)}$ بستگی دارد (Rowse and Finch-Savage, 2003; Mesgaran et al., 2017) و به دلیل آنکه Ψ_b برای هر درصد یا کسر جوانه زنی g یک مقدار معین است، بنابراین T_m نیز در میان کسرهای جوانه زنی متفاوت خواهد بود (که به صورت $T_{m(g)}$ نشان داده می شود).

در گام بعد، آماره های برآورد شده از برازش مدل هیدروترمال تایم و بیبول به داده ها (جدول ۱) برای محاسبه T_m و T_o زیرجمعیت ها و پتانسیل های آب گوناگون استفاده شد. مقدار T_m به توزیع $\Psi_{b(g)}$ بستگی دارد (Rowse and Finch-Savage, 2003; Mesgaran et al., 2017) و به دلیل آنکه Ψ_b برای هر درصد یا کسر جوانه زنی g یک مقدار معین است، بنابراین T_m نیز در میان کسرهای جوانه زنی متفاوت خواهد بود (که به صورت $T_{m(g)}$ نشان داده می شود).

جدول ۱. برآورد آماره‌های مدل هیدروترمال تایم برازش داده‌شده به داده‌های جوانه‌زنی بذر پنبرک (*Malva parviflora*) در دماها و پتانسیل‌های آب گوناگون.

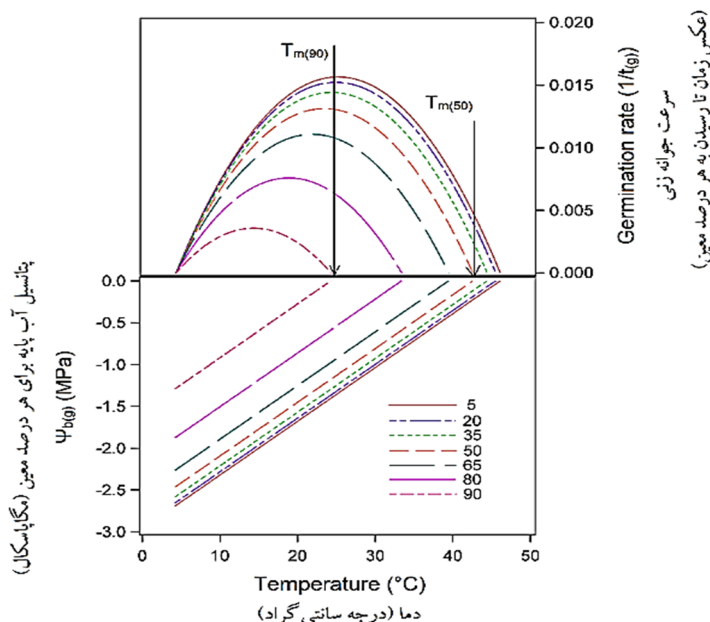
Table 1. Estimation of the parameters of the hydrothermal time model fitted to germination data of *Malva parviflora* seeds at different temperatures and water potentials.

آماره‌ها Parameters	برآورد Estimate	خطای استاندارد Standard error
θ_{HT} (MPa °C h)	1800.04	7.35
Ψ_{base} (MPa)	-2.464	0.003
K_T (MPa °C ⁻¹)	0.064	0.000
T_b (°C)	4.198	0.047
β (MPa)	0.401	0.003
α	0.665	0.006
RMSE (%)	5.23	0.05

† θ_{HT} : ثابت هیدروترمال تایم (مگاپاسکال درجه سانتی‌گراد ساعت)؛ Ψ_{base} : مقدار پتانسیل آب پایه (مگاپاسکال) در $T=T_b$ ؛ K_T : شیب پاسخ $\Psi_{b(g)}$ به دما (مگاپاسکال بر درجه سانتی‌گراد)؛ T_b : دمای پایه (درجه سانتی‌گراد)؛ β : آماره مقیاس توزیع $\Psi_{b(g)}$ ؛ α : آماره شکل توزیع $\Psi_{b(g)}$ ؛ θ_{HT} , Hydrothermal time constant; Ψ_{base} , The value of base water potential at $T=T_b$; K_T , The slope of the $\Psi_{b(g)}$ response to temperature; T_b , Base temperature; β , The scale parameter of $\Psi_{b(g)}$ distribution; α , The shape parameter of $\Psi_{b(g)}$ distribution; RMSE, Root Mean Square Error.

با ترسیم نمودار $\Psi_{b(g)}$ در مقابل T خطوطی موازی برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی به دست آمد (شکل ۴).

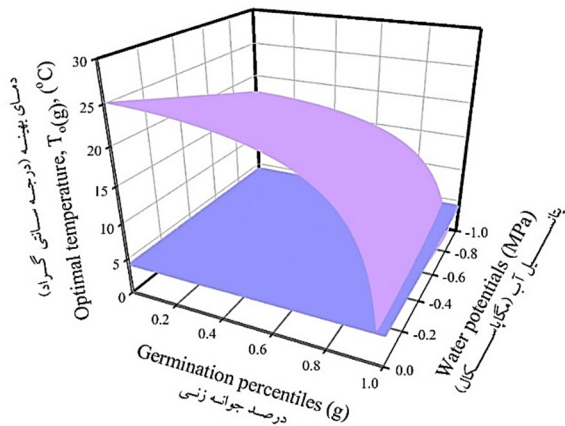
این نمودار نشان می‌دهد که مقدار Ψ_b در پاسخ به افزایش T بستر بذر افزایش می‌یابد و برای هر کسر جوانه‌زنی معین g در یک T به صفر مگاپاسکال می‌رسد. این T در واقع همان T_m برای جوانه‌زنی آن کسر بذری است. چنانچه نمودار GR در مقابل T برای همان کسرهای جوانه‌زنی ترسیم شود، دمای بیشینه‌ای که در آن GR برای کسر بذری g صفر شده است معادل دمای بیشینه‌ای است که در آن Ψ_b برای آن کسر به صفر مگاپاسکال رسیده بود (شکل ۴). برای مثال، برای صدک ۵۰ ($g=0.50$)، مقدار Ψ_{base} در پاسخ به افزایش T از $-2/46$ مگاپاسکال در $T=T_b$ (20/4 درجه سانتی‌گراد) به‌طور خطی افزایش یافت و در دمایی معادل $42/55$ درجه سانتی‌گراد به صفر رسید که این T در واقع برآورد $T_m(50)$ یا میانه T_m برای جوانه‌زنی این گونه است. دمایی که در آن منحنی GR در مقابل T به اوج می‌رسد به‌عنوان T_0 در نظر گرفته می‌شود که این T نیز در میان کسرهای جوانه‌زنی متفاوت بود (شکل ۴).



شکل ۴. اثر دما بر سرعت جوانه‌زنی (GR) و پتانسیل آب پایه (Ψ_b) برای درصد‌های مختلف جوانه‌زنی (g) بذر پنبرک. دمای پایه (T_b) میان درصد‌های جوانه‌زنی ثابت بود اما دمای بهینه (T_0 ; نقطه اوج منحنی) و دمای بیشینه (T_m ; نشان داده‌شده با فلش‌ها) میان درصد‌های جوانه‌زنی یکسان نبودند. T_m برای یک درصد جوانه‌زنی معین دمایی است که در آن خط $\Psi_{b(g)}$ در مقابل دما به صفر می‌رسد.

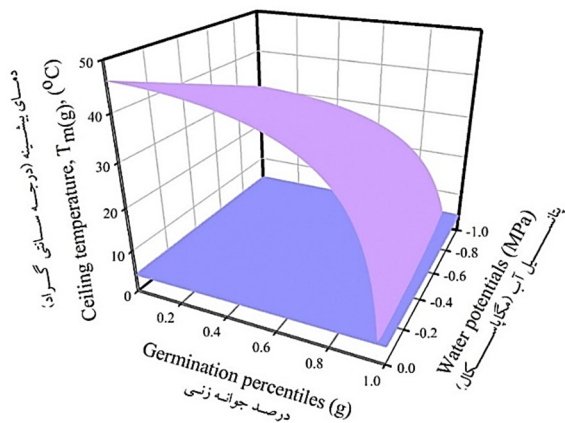
Fig. 4. The effect of temperature on germination rate (GR) and base water potential (Ψ_b) for different germination percentiles (g) of *Malva parviflora* seeds. Base temperature (T_b) was constant among germination percentiles, but optimal temperature (T_0 ; curvilinear peak) and ceiling temperature (T_m ; shown by arrows) were not the same among germination percentiles. T_m for a given germination percentage is the temperature at which the line of $\Psi_{b(g)}$ vs. temperature reaches zero.

هیدروترمال استفاده کردند، اما بر پایه مدل ارائه شده توسط آن‌ها می‌بایست داده‌ها به دو بخش کمتر و بیشتر از حد بهینه تقسیم و معادله مربوطه به‌طور جداگانه به هر بخش برازش داده می‌شد. علاوه بر رفع این مشکل، روابط ریاضی که در این مطالعه برای محاسبه T_o و T_m مربوط به کسرهای مختلف جوانه‌زنی ارائه شد، به‌نوبه خود نخستین گزارش در این زمینه محسوب می‌شود.



شکل ۵. پیش‌بینی تغییرات دمای بهینه (T_o) در میان درصد‌های جوانه‌زنی (g) در پتانسیل‌های آب گوناگون برای گیاه پنیرک (*Malva parviflora*).

Fig. 5. Predicted changes in optimal temperature (T_o) among germination percentiles (g) at various water potentials for *Malva parviflora*.



شکل ۶. پیش‌بینی تغییرات دمای بیشینه (T_m) در میان درصد‌های جوانه‌زنی (g) در پتانسیل‌های آب گوناگون برای گیاه پنیرک (*Malva parviflora*).

Fig. 6. Predicted changes in ceiling temperature (T_m) among germination percentiles (g) at various water potentials for *Malva parviflora*.

برای محاسبه نقطه اوج (T_o) منحنی‌ها (برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی و پتانسیل‌های آب گوناگون؛ شکل ۴) از معادله (۱۸) و برای تعیین نقطه پایانی سمت چپ (T_m) منحنی‌ها از معادله (۱۹) استفاده شد. برای این گونه، مقادیر T_o و T_m بزرگ‌تری برای کسرهای جوانه‌زنی کوچک‌تر به دست آمد و با افزایش g مقدار هر دو آستانه به تدریج کوچک‌تر شد (شکل ۵ و ۶). برای مثال، مقدار T_o در شرایط بدون تنش ($\Psi=0$ MPa) برای صدک ۱۰ ($g=0.10$) معادل $25/07$ درجه سانتی‌گراد ($T_{o(10)}$) تعیین شد ولی مقدار آن برای صدک‌های ۸۰ ($g=0.80$) و ۹۰ ($g=0.90$) به ترتیب به $18/79$ ($T_{o(80)}$) و $14/23$ ($T_{o(90)}$) درجه سانتی‌گراد رسید (شکل ۵). گستره دماهایی که بذرهای پنیرک در آن قادر به جوانه‌زنی بودند (یعنی دماهای بین $T_m(g)$ و T_b) با افزایش شدت تنش خشکی باریک‌تر شد که این مورد با کوچک‌تر شدن سطح زیر منحنی‌های مربوط به پتانسیل‌های آب منفی‌تر نشان داده شده است (شکل ۶). بذرهای پنیرک در شرایط بدون تنش ($\Psi=0$ MPa) در دمایی معادل $42/55$ درجه سانتی‌گراد قادر بودند ۵۰ درصد جوانه‌زنی ($T_m(50)$) و ۵۰ درصد بازدارندگی گرمایی جوانه‌زنی نشان دهند اما برای دستیابی به همین میزان جوانه‌زنی در پتانسیل‌های آب $-0/5$ و $-1/0$ مگاپاسکال، T به ترتیب هرگز نباید از $34/77$ ($T_m(50)$ در $\Psi=-0.5$ MPa) و $26/99$ ($T_m(50)$ در $\Psi=-1.0$ MPa) درجه سانتی‌گراد فراتر می‌رفت (شکل ۶). مشابه با T_m ، برآورد $T_o(50)$ برای جوانه‌زنی بذرهای پنیرک در شرایط بدون تنش ($\Psi=0$ MPa) معادل $23/38$ درجه سانتی‌گراد بود که در پاسخ به کاهش دسترسی به رطوبت در پتانسیل‌های آب $-0/5$ و $-1/0$ مگاپاسکال به $19/48$ و $15/59$ درجه سانتی‌گراد رسید (شکل ۵). این نتایج به‌وضوح نشان می‌دهد که هردوی T_o و T_m در شرایط تنش خشکی نسبت به شرایط بدون تنش در دماهای خنک‌تری رخ می‌دهد.

مدل هیدروترمال تایم ویبول پویایی جوانه‌زنی بذرهای پنیرک در پاسخ به T و Ψ بستر بذر را به‌خوبی توضیح داد. انتخاب توزیع ویبول به این دلیل بود که مدل هیدروتایم مبتنی بر این توزیع نسبت به توزیع نرمال توصیف بهتری از رفتار جوانه‌زنی بذرهای پنیرک در پاسخ به سطوح مختلف تنش خشکی ارائه می‌داد (نتایج این بخش نشان داده نشده است). هرچند که وات و همکاران (Watt et al., 2010) برای نخستین بار از مدل هیدروترمال تایم مبتنی بر توزیع ویبول برای توصیف الگوهای جوانه‌زنی بذر در پاسخ به محیط‌های

پیرامون بذرهای کافی باشد، تنها بخش بسیار کوچکی از بذرهای این گونه در فاصله زمانی بین نیمه شهریور تا دهه اول مهرماه جوانه خواهند زد (متوسط دمای روزانه هوا در طی این دوره حدود ۳۲ درجه سانتی‌گراد است). اوج جوانه‌زنی و رویش این گیاه در فاصله بین دهه دوم مهرماه تا اواخر آبان ماه (با متوسط دمای روزانه ۲۴ درجه سانتی‌گراد) رخ می‌دهد و پس‌از آن به تدریج کاهش می‌یابد. این مشاهدات نشان می‌دهد که این گونه به یکسری راهبرد محافظه‌کارانه انطباق یافته است تا زمان جوانه‌زنی بذرهای خود را به شرایط خنک‌تر، مرطوب‌تر و در نتیجه ایمن‌تر محدود کند. این راهبردها عبارت‌اند از (۱) هردوی T_m و T_o برای صدک‌های بالاتر جوانه‌زنی خنک‌تر هستند؛ این بدان معنی است که تنها چند صدک اول در پاسخ به دماهای بالا جوانه می‌زنند (یعنی درصد خیلی زیادی از بذرهای این شرایط بازدارندگی گرمایی نشان می‌دهند) و برای وقوع درصد‌های جوانه‌زنی بالاتر به شرایط آب و هوایی خنک‌تری نیاز است و (۲) هردوی T_o و T_m در شرایط تنش خشکی به سمت مقادیر خنک‌تر انتقال می‌یابند؛ این امر می‌تواند جوانه‌زنی بذرهای را به محیط‌های خاکی مرطوب‌تر محدود می‌کند چراکه تحت شرایط تنش مقدار T_o و T_m بذرهای بسیار کوچک می‌شود و ممکن است از T محیط پایین‌تر بیاید.

نتیجه‌گیری نهایی

بر اساس نتایج به‌دست‌آمده، $\Psi_{b(g)}$ مستقل از T نبود و با افزایش آن افزایش یافت. تغییرات $\Psi_{b(g)}$ تنها محدود به دماهای بیشتر از T_o یا T_d (Rowse and Finch-Savage, 2003) نبود، بلکه در گستره دمایی بین T_b و $T_{m(g)}$ رخ داد. T_m و T_o در میان کسرهای بذری (g) ثابت نبودند و برای صدک‌های پایین‌تر جوانه‌زنی در دماهای بالاتری رخ دادند. با افزایش شدت تنش خشکی $T_{o(g)}$ و $T_{m(g)}$ به سمت مقادیر خنک‌تر انتقال یافتند، این بدان معنی است که بذرهای در شرایط خشکی در گستره دمایی باریک‌تری قادر به جوانه‌زنی هستند که این نوعی راهبرد انطباقی محافظه‌کارانه محسوب می‌شود. این یافته‌ها نشان می‌دهد که مدل هیدروترمال تایم ویبول توسعه‌یافته در این مطالعه قادر است برآوردهای منطقی از رفتار جوانه‌زنی بذرهای پنیرک در پاسخ به دو عامل T و Ψ ارائه دهد. علاوه بر رفع برخی نقص‌های مدل‌های پیشین (Alvarado and Bradford, 2002; Watt et al., 2011)، روابطی در این مطالعه ارائه شد که می‌تواند برای

برخلاف نتایج به‌دست‌آمده در اینجا، وات و همکاران (Watt et al., 2011) در مدل هیدروترمال تایم خود تنها یک مقدار ثابت T_o را برای تمام کسرهای بذری و همه سطوح تنش خشکی در نظر گرفتند. برعکس، وات و بلومبرگ (Watt and Bloomberg, 2012) با مرور پاسخ GR به T در منابع گزارش دادند که مقدار T_o در ۲۳ مورد از ۲۹ گونه بررسی‌شده در میان کسرهای جوانه‌زنی به شیوه‌ای قابل پیش‌بینی تغییر داشت. برای مثال، برای ۱۵ گونه یک همبستگی منفی بین مقدار T_o و g مشاهده شد. مسگران و همکاران (Mesgaran et al., 2017) نیز یک چنین همبستگی منفی را برای دو گونه فالاریس و جودره گزارش کردند. برای مثال، آن‌ها T_o برای جوانه‌زنی فالاریس در شرایط بدون تنش را برای صدک $g=0.05$ معادل ۲۰/۱ درجه سانتی‌گراد ($T_{o(0.05)}$) و برای صدک $g=0.95$ معادل ۸/۰ درجه سانتی‌گراد ($T_{o(0.95)}$) برآورد کردند (Mesgaran et al., 2017). در این مطالعه نیز برای صدک‌های پایین‌تر جوانه‌زنی در دماهای بالاتری نسبت به صدک‌های بالاتر جوانه‌زنی رخ داد. همچنین، با افزایش شدت تنش خشکی T_o برای جوانه‌زنی به سمت مقادیر خنک‌تر انتقال یافت. در بسیاری از مطالعات قبلی مقدار T_o برای شرایط مرطوب (یعنی $\Psi=0$ MPa) گزارش شده و نقش احتمالی دسترسی به رطوبت در تغییر T_o تا حد زیادی نادیده گرفته شده است. در این راستا، راوز و فنچ-ساوج (Rowse and Finch-Savage, 2003) نشان دادند که تنش خشکی خفیف مقدار T_o برای جوانه‌زنی پیاز (*Allium cepa*) را به میزان قابل‌توجهی کاهش داد. مسگران و همکاران (Mesgaran et al., 2017) نیز نشان دادند که $T_{o(50)}$ برای جوانه‌زنی جودره در شرایط بدون تنش معادل ۱۷/۸ درجه سانتی‌گراد بود که با افزایش شدت تنش خشکی در پتانسیل $-1/5$ مگاپاسکال به ۷/۸ درجه سانتی‌گراد رسید. مدل هیدروترمال تایم برخی ویژگی‌های انطباقی پاسخ جوانه‌زنی گونه‌ها به محیط‌های دمایی و رطوبتی را نشان می‌دهد (Watt et al., 2011; Watt and Bloomberg, 2012; Mesgaran et al., 2017). پنیرک گیاهی یک‌ساله زمستانه است که بذرهای آن پس از ریزش از بوته‌های مادری در اواخر اسفندماه و اوایل بهار (در شرایط آب و هوایی خوزستان) خواب اولیه عمیقی نشان می‌دهند که مانع از جوانه‌زنی آن‌ها در این هنگام می‌گردد. با سپری شدن روزهای گرم بهار و تابستان، خواب بخشی از این بذرهای به‌طور طبیعی رفع و آماده جوانه‌زنی می‌شوند. چنانچه رطوبت محیط

به دست آمده از این مطالعه می تواند در مدل های رشد فرآیندگرا به منظور الگوی رویش پنیرک در مزرعه و اهداف دیگر استفاده گردد.

محاسبه تغییرات $T_{m(g)}$ و $T_{o(g)}$ در پاسخ به تغییر دسترسی به رطوبت استفاده شود. مدل ارائه شده در اینجا ویژگی های بوم شناختی جوانه زنی این گونه و انطباق آن به محیط های دمایی و رطوبتی را به خوبی توضیح داد. خروجی های

منابع

- Akbari, H., Derakhshan, A., Kamkar, B., Modares Sanavi, S.A.M., 2015. Modeling seed germination of *Ricinus communis* using hydrothermal time model developed on the basis of Weibull distribution. Iranian Journal of Field Crops Research. 13, 543–552. [In Persian with English Summary].
- Alvarado, V., 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., Nonogaki, H., 2013. Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy, third edn. Springer, New York.
- Bradford, K.J., 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. Weed Science. 50, 248–260.
- Bradford, K.J., Somasco, O.A., 1994. Water relations of lettuce seed thermoinhibition. I. Priming and endosperm effects on base water potential. Seed Science Research. 4, 1–10.
- Derakhshan, A., Bakhshandeh, A., Siadat, S.A., Moradi-Telavat, M.R., Andarzian, S.B., 2018. Quantifying the germination response of spring canola (*Brassica napus* L.) to temperature. Industrial Crops and Products. 122, 195–201.
- Derakhshan, A., Gherekhloo, J., 2015. Comparison of hydrothermal time models to seed germination modeling of *Phalaris minor* on the basis of Normal, Weibull and Gumbel distributions. Journal of Plant Production Research. 22, 39–57. [In Persian with English Summary].
- 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].
- Gherekhloo, J., Derakhshan, A., 2014. Quantitative description of the effect of temperature and water potential on seed germination of *Amaranthus retroflexus*, *A. blitoides*, and *Phalaris minor*. Research Report, Faculty of Plant Production, Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources, Gorgan, Iran. [In Persian with English Summary].
- 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., 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.
- Kochy, M., Tielborger, K., 2007. Hydrothermal time model of germination: Parameters for 36 Mediterranean annual species based on a simplified approach. Basic and Applied Ecology. 8, 171–182.
- 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.
- Mesgaran, M.B., Onofri, A., Mashhadi, H.R., Cousens, R.D., 2017. Water availability shifts the optimal temperatures for seed germination: A modelling approach. Ecological Modelling. 351, 87–95.
- Michel, B.E., Kaufmann, M.R., 1973. The osmotic potential of polyethylene glycol 6000. Plant Physiology. 51, 914–916.
- Rowse, H.R., Finch-Savage, W.E., 2003. Hydrothermal threshold models can describe the germination response of carrot (*Daucus carota*) and onion (*Allium cepa*) seed populations across both sub- and supra-optimal temperatures. New Phytologist. 158, 101–108.

- Watt, M., Bloomberg, M., 2012. Key features of the seed germination response to high temperatures. *New Phytologist*. 196, 332–336.
- 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 and Environment*. 34, 870–876.
- Watt, M.S., Xub, V., Bloomberg, M., 2010. Development of a hydrothermal time seed germination model which uses the Weibull distribution to describe base water potential. *Ecological Modelling*. 221, 1267–1272.
- Zoufan, P., Neisi, E., Rastegarzadeh, S., 2018. Assessment of some growth indices and Cd accumulation in shoots and roots of *Malva parviflora* L. under hydroponic system. *Journal of Plant Research*. 31, 458–468. [In Persian with English Summary].