



مدل سازی خواب بذر

تالیف: دکتر نبی خلیلی اقدم
(هیات علمی گروه کشاورزی دانشگاه پیام نور)



پیش‌گفتار

مدل‌های ریاضی همواره ابزاری مهم در پیش‌بینی عملکرد محصولات زراعی بوده‌اند. دماهای بحرانی جوانه‌زدن و زمان حرارتی لازم برای سبز شدن (ثابت‌ها ترمال تایم، هیدروتایم و هیدروترمال تایم) از پارامترهای ورودی مهم به این مدل‌ها هستند. خواب بذر یا دورمانسی از مؤثرترین فاکتورهای دخیل تا سبز شدن گیاهچه است که زمان شکستن آن تعیین‌کننده سرعت و درصد سبز شدن بذر است. خواب بذر پدیده‌ای با وابستگی شدید به گونه گیاهی است. به عبارت دیگر شدت، زمان و نوع خواب در بین جوامع مختلف گیاهی عموماً متفاوت بوده و به درجه حساسیت بذر به شرایط محیطی و وضعیت فیزیولوژیکی بذر بستگی دارد. مدل‌های ریاضی بسته به این درجه تنوع در بین جوامع بذری گسترش پیدا کرده‌اند و می‌توانند توصیف و فرآیند کمی‌سازی اثرات محیطی روی خواب بذر را انجام دهند. مدل‌های ریاضی مختلفی برای پیش‌بینی جوانه‌زدن و سبز شدن بذر در آزمایشگاه و مزرعه توسعه پیدا کرده‌اند که همگی از نوع مدل‌های تجربی بر پایه روابط رگرسیونی غیرخطی هستند. بیشتر تفاوت در این مدل‌ها بر اساس تنوع ضرایب نوع پارامتر اصلی بررسی شده در جوانه‌زنی بذر است. در این کتاب سعی شده تا در ابتدا تعریف مشخصی از خواب بذر ارائه شود و در ادامه به بررسی آثار محیطی مهم و مؤثر بر خواب بذر پرداخته شده است. در فصل دوم نیز انواع مدل‌های ریاضی استفاده شده در پیش‌بینی جوانه‌زنی و خواب بذر ارائه شده است که تمامی مدل‌های مبتنی بر دما (دماهای کاردینال، ترمال تایم)، پتانسیل آب (هیدروتایم و هیدروترمال تایم) و هورمون‌ها (هوموتایم) را شامل می‌شود. در همین بخش به مهم‌ترین توزیع‌های آماری در

تخمین پارامترهای ورودی به مدل نیز پرداخته شده است. امید است که این کتاب در ارتقای سطح علمی علاقمندان به رشته کشاورزی و منابع طبیعی به‌ویژه محققان علاقمند در زمینه علوم و تکنولوژی بذر در همه مراکز دانشگاهی و تحقیقاتی و در همه مقاطع تحصیلی (به‌ویژه در مقطع کارشناسی ارشد و دکتری) مفید واقع شود.

فهرست مطالب

مقدمه ناشر.....	۵
پیش‌گفتار.....	۹
فهرست مطالب.....	۱۱
فصل ۱: اثرات محیطی روی خواب و جوانه‌زنی.....	۱۵
مقدمه.....	۱۵
۱-۱- انواع و فنولوژی خواب بذر.....	۱۶
۱-۲-۱- فاکتورهای محیطی مؤثر بر خواب بذر جوامع گیاهی:.....	۱۷
۱-۲-۱-۱- دما.....	۱۸
۱-۲-۱-۲-۱- پس‌رسی.....	۲۳
۱-۲-۱-۳-۱- استراتیفیکاسیون.....	۲۴
۱-۲-۱-۴-۱- نور.....	۲۵
۱-۲-۱-۵-۱- نیترات.....	۳۰
۱-۲-۱-۶-۱- گازها.....	۳۱
۱-۲-۱-۶-۱-۱- اکسیژن.....	۳۳
۱-۲-۱-۶-۲-۱- دی‌اکسیدکربن.....	۳۴
۱-۲-۱-۶-۳-۱- اتیلن.....	۳۵
۱-۲-۱-۷-۱- سایر ترکیبات شیمیایی.....	۳۵

- ۳۶..... ۱-۷-۲-۱- بازدارنده های آلی
- ۳۷..... ۲-۷-۲-۱- تحریک کننده های آلی: گیاهان پارازیت
- ۳۸..... ۳-۷-۲-۱- تحریک کننده های آلی: دود
- ۳۹..... ۸-۲-۱- آب
- ۴۳..... فصل ۲: مدل سازی خواب بذر
- ۴۳..... مقدمه
- ۴۴..... ۱-۲- انواع مدل ها
- ۴۵..... ۱-۱-۲- مدل های مکانیسم گرا
- ۴۵..... ۲-۱-۲- مدل های ایستا و پویا
- ۴۵..... ۳-۱-۲- مدل های قطعی و احتمالی
- ۴۵..... ۴-۱-۲- مدل های تجربی
- ۴۶..... ۲-۲- مدل های نرمال (مبتنی بر دما):
- ۴۶..... ۱-۲-۲- دماهای کاردینال برای جوانه زنی
- ۴۶..... ۲-۲-۲- مدل تخمین دمای کاردینال
- ۴۸..... ۱-۲-۲-۲- تابع دو تکه ای (ریتیچ و نسیمیث، ۱۹۹۱):
- ۴۸..... ۲-۲-۲-۲- تابع بتا (بین و همکاران، ۱۹۹۵):
- ۴۸..... ۳-۲-۲-۲- تابع بتا (وانگ و همکاران، ۲۰۰۹):
- ۴۸..... ۴-۲-۲-۲- تابع بتا تغییر یافته (یان و هانت، ۱۹۹۹):
- ۴۹..... ۵-۲-۲-۲- تابع ۵ پارامتر بتا (بین، ۱۹۹۶):
- ۴۹..... ۶-۲-۲-۲- تابع دندان مانند (پی و همکاران، ۱۹۹۶):
- ۴۹..... ۷-۲-۲-۲- تابع منحنی (کامکار و همکاران، ۲۰۱۲):
- ۵۰..... ۸-۲-۲-۲- تابع خطوط متقاطع (سامرفیلد و همکاران، ۱۹۹۱):
- ۵۰..... ۹-۲-۲-۲- تابع درجه دوم (سلطانی و همکاران، ۲۰۰۶):
- ۵۰..... ۱۰-۲-۲-۲- تابع مسطح (کامکار و همکاران، ۲۰۰۸):
- ۵۰..... ۱۱-۲-۲-۲- تابع چند جمله ای درجه دو (چوی و همکاران، ۲۰۰۸؛ تیممرانس و همکاران، ۲۰۰۷):

- ۵۱.....: (۱۹۸۲) گارسیا هوردوبروو همکاران، ۱۲-۲-۲-۲-۲ تابع خطی شکسته
- ۵۱.....: (۱۹۸۳) راتکوسکی و همکاران، ۱۳-۲-۲-۲-۲ تابع رگرسیون غیرخطی
- ۵۱.....: (۱۹۹۵) روسوو همکاران، ۱۴-۲-۲-۲-۲ تابع دمای کارینال چرخشی
- ۵۶ مدل پیش بینی جوانه زنی: ۳-۲-۲-۲
- ۵۷ مدل دمایی بوم مستروکارسین (۱۹۹۲) ۱-۳-۲-۲-۲
- ۵۷ مدل سه بعدی رگرسیونی مطلوب شده ۲-۳-۲-۲-۲
- ۵۸ تابع دوتکه ای نوع ۱ ۳-۳-۲-۲-۲
- ۵۹ تابع دوتکه ای نوع ۲ ۴-۳-۲-۲-۲
- ۶۰ مدل چهار پارامتره هیل ۵-۳-۲-۲-۲
- ۶۲ مدل چاپمن وریچاردز ۶-۳-۲-۲-۲
- ۶۳ مدل لجستیک ۷-۳-۲-۲-۲
- ۶۵ مدل گامپرتز ۸-۳-۲-۲-۲
- ۶۶ مدل های ترمال تایم: ۴-۲-۲-۲
- ۶۶ مدل ترمال تایم ۱-۴-۲-۲-۲
- ۷۰ مدل ترمال تایم تکرار شونده ۲-۴-۲-۲-۲
- ۷۱ مدل آستانه ای ترمال تایم ۳-۴-۲-۲-۲
- ۷۲ مدل پروبیت ترمال تایم ۴-۴-۲-۲-۲
- ۷۲ مدل آستانه حداکثر طول عمر ۵-۴-۲-۲-۲
- ۷۲ مدل ترمال تایم توسعه یافته ۶-۴-۲-۲-۲
- ۷۳ مدل ترمال تایم پیری ۷-۴-۲-۲-۲
- ۷۴ مدل پس رسی ترمال تایم ۸-۴-۲-۲-۲
- ۷۵ محاسبه مدل ترمال تایم براساس توزیع های آماری ۹-۴-۲-۲-۲
- ۷۹ مدل های مبتنی بر پتانسیل آب (هیدروتایم): ۳-۲-۲-۲
- ۸۶ کاربرد اکولوژیکی مدل هیدروتایم ۱-۳-۲-۲
- ۸۷ محاسبه مدل هیدروتایم براساس توزیع های آماری ۲-۳-۲-۲
- ۸۷ توزیع نرمال ۱-۲-۳-۲-۲
- ۸۷ توزیع گامبل ۲-۲-۳-۲-۲
- ۸۸ توزیع ویبول ۳-۲-۳-۲-۲

- ۸۹..... ۲-۳-۲-۴- توزیع لجستیک
- ۸۹..... ۲-۳-۲-۵- توزیع لگ نرمال
- ۸۹..... ۲-۳-۲-۶- توزیع لگ لجستیک
- ۹۰..... ۲-۳-۲-۷- توزیع نرمال معکوس
- ۹۰..... ۲-۳-۲-۸- توزیع گاما
- ۹۰..... ۲-۴-۲-۴- مدل های مبتنی بر اثر توأم دما و پتانسیل آب:
- ۹۰..... ۲-۴-۱-۱- مدل هیدروترمال تایم
- ۹۵..... ۲-۴-۲-۲- مدل رگرسیون هیدروترمال تایم
- ۹۵..... ۲-۴-۳-۳- مدل هیدروترمال تایم توسعه یافته
- ۹۶..... ۲-۴-۴-۴- محاسبه مدل هیدروترمال تایم براساس توزیع های آماری
- ۹۶..... ۲-۴-۴-۱- توزیع نرمال
- ۹۷..... ۲-۴-۴-۲- توزیع گامبل
- ۹۷..... ۲-۴-۴-۳- توزیع ویبول
- ۹۸..... ۲-۴-۴-۴- توزیع لجستیک
- ۹۸..... ۲-۴-۴-۵- توزیع لگ نرمال
- ۹۸..... ۲-۴-۴-۶- توزیع لگ لجستیک
- ۹۹..... ۲-۴-۴-۷- توزیع نرمال معکوس
- ۹۹..... ۲-۴-۴-۸- توزیع گاما
- ۱۰۰..... ۲-۴-۴-۹- توزیع لگ لجستیک توسعه یافته
- ۱۰۲..... ۲-۴-۵- کاربرد اکولوژیکی مدل هیدروترمال تایم
- ۱۰۴..... ۲-۴-۵- مدل هیدروترمال تایم پرایمینگ:
- ۱۰۵..... ۲-۶-۶- مدل هورموتایم
- ۱۰۷..... ۲-۷-۷- مدل زوال بذر
- ۱۱۱..... ۲-۸-۸- منحنی های تعادل هیگروسکوپی:
- ۱۱۳..... منابع

فصل ۱

اثرات محیطی روی خواب و جوانه زنی

مقدمه

فهم کافی از خواب بذر برای پیش بینی جوانه زنی و سبز شدن گیاهچه از بانک بذر طبیعی مقصد نهایی متخصصان اکولوژی بذر و کشاورزی است. البته انجام این پیش بینی ها قبل از نیاز به استفاده از مدل های پیچیده برای پیش بینی جوانه زنی بذر گونه های زراعی به میزان درک وافی از مکانیسم رکود بذر بستگی دارد. چراکه اهمیت اقتصادی و سودمندی محیطی این مدل ها در گرو انجام پیش بینی های صحیح از درصد سبز شدن بذر است. مثلاً مدل های پیش بینی کننده زمان جوانه زنی بذر علف های هرز فقط برای کنترل رشد این گیاهان در جوامع زراعی سودمند است و دقت پیش بینی این مدل ها در مدیریت هزینه ها و تولید محصول اهمیت به سزایی دارد (بنچ-آرنولد و سانچز، ۱۹۹۵؛ گروندی، ۲۰۰۳). همچنین مدل های خواب بذر می توانند در طراحی عملیات مدیریت جوامع بومی و جدید گیاهی مفید باشند. با وجود اینکه مدل های تجربی مفید متعددی برای پیش بینی، جوانه زنی و سبز شدن توسعه یافته اند، اما یکی از محدودیت های اصلی مانع پیشرفت این مدل ها وجود خواب در جوامع بذری است (فورسلا و همکاران، ۲۰۰۰؛ ولیشوورز و کروپف، ۲۰۰۰).

شناخت دقیق از مکانیسم اثر فاکتورهای محیطی تنظیم کننده خواب بذر یکی از الزامات در توسعه یک چارچوب تئوریک برای ساخت مدل های پیش بینی کننده ای

است که می‌خواهند تغییرات خواب در بانک بذر را رصد کنند. فاکتورهای متعدد مؤثر بر خواب بذر و ارتباط آن‌ها با هم در شرایط مزرعه در شکل ۱-۱ نشان داده شده است. ضمن توجه به اهمیت پیش‌بینی جوانه‌زنی محور اصلی این کتاب بررسی عوامل مؤثر دخیل در خواب بذر است که می‌تواند همه فاکتورهای آب و هوایی و خاکی مرتبط با استقرار گیاهچه و زندمانی بذر را در بر بگیرد. از طرفی به جهت وابستگی سبز شدن و جوانه‌زنی بذر به مؤلفه‌های ویژه (دما و پتانسیل آب خاک) بروز خطا در شرایط مزرعه‌ای به وجود می‌آید و از این جهت است که تخمین سبز شدن گیاهچه از خاک در شرایط مزرعه‌ای دقیق‌تر به نظر می‌رسد. اینکه اندازه‌گیری یک صفت یا مؤلفه در شرایط تئوریک چه اندازه با مقادیر اندازه‌گیری شده در شرایط مزرعه‌ای مطابقت دارد اغلب به سطح تأثیر آثار متقابل فاکتورهای مؤثر محیطی و دقت مدل‌های پیش‌بینی‌کننده بستگی دارد. به طور کلی یک مدل باید طوری طراحی و آزمون شده باشد که برون‌داد آن قادر به پیش‌بینی دقیق مؤلفه‌های مرتبط با جوانه‌زنی و خواب بذر باشد. چالش بعدی در مدل‌سازی خواب بذر این است که درجه یا سطح خواب (در چه شرایطی جوانه می‌زنند) در بذر گونه‌های جوامع گیاهی مشابه نیست و بنابراین، استفاده از مدل‌ها به شفافیت بیشتری در این زمینه نیاز دارد. در این کتاب ابتدا روی عوامل محیطی مؤثر بر خواب بذر در بانک بذرهای طبیعی بحث خواهد شد و سپس به رفتار این عوامل و مدل‌سازی اثر آن‌ها بر خواب بذر خواهیم پرداخت.

۱-۱- انواع و فنولوژی خواب بذر

بر اساس تعریف بنچ-آرنولد و همکاران، (۲۰۰۰) خواب حالتی متأثر از شرایط داخلی بذر است که مانع جوانه‌زنی بذر حتی در شرایط فراهم بودن دما، آب و گاز در محیط خاک می‌شود که با حذف آن بذر در دامنه وسیعی از شرایط مساعد محیطی جوانه خواهد زد. برای اولین بار کارسین، (۱۹۸۲) خواب بذر را در دو کلاس خواب اولیه و ثانویه تقسیم‌بندی کرد. خواب اولیه به آثار تحمیلی درونی بذر بلافاصله پس از جدا شدن از بونه مادری برمی‌گردد و تیپ‌ها و الگوهای متنوعی از آن را باسکین و باسکین، (۲۰۰۴) ارائه کرده است. خواب ثانویه نیز به نوعی از خواب اشاره دارد که بیشتر القایی بوده و در

صورت قرارگیری بذر در شرایط نامطلوب محیطی برای جوانه‌زنی و پس از خواب اولیه به وجود می‌آید بنابراین، خواب بذر نه تنها زمان جوانه‌زنی بلکه مکانیسم شروع یا ممانعت از آن را نیز در کنترل دارد. اتمام خواب اولیه و شروع خواب ثانویه به دلیل قرار گرفتن در شرایط نامطلوب محیطی، در حقیقت همان چرخه خواب بذر است (ادامه خطوط منقطع در شکل ۱-۱).

در همین ارتباط فئر، (۲۰۰۰) شیوه‌های بروز سیکل ترکیبی خواب بذر را برای بسیاری از گونه‌های زراعی تشریح کرده است. برای گونه‌هایی که در شرایط طبیعی مزرعه از جوانه‌زنی باز می‌مانند مسیر انتقال از خواب اولیه به خواب ثانویه ممکن است چندین سال به طول بیانجامد و چه بسا ممکن است دهه‌ها در بانک بذر خاک مدفون شوند (باسکین و باسکین، ۱۹۸۵؛ مایرو همکاران، ۱۹۹۷). خواب بذر بیشتر دارای مفهومی نسبی است تا مطلق. عبارت خواب نسبی را اولین بار وگیس، (۱۹۶۴) پس از مشاهده رفع خواب بذر در دامنه وسیع دمایی و نهایتاً رسیدن جوانه‌زنی به پیک مقدار خود ارائه کرد. همچنان که مشابه همین شرایط دمایی نیز در خاک اتفاق می‌افتد. خواب نسبی در واقع سطح پاسخ بذر به کلیه عوامل محیطی از قبیل دما، حساسیت به پتانسیل آب، خاک، نور، نیترا و ... است (هیلهورست، ۱۹۹۰؛ برادفورد، ۲۰۰۲؛ باتلا و بنچ-آرنولد، ۲۰۰۵). در برخی از گونه‌ها گذر از رکود به عدم رکود نسبتاً پیوسته بوده و این تسلسل با افزایش سرعت و درصد جوانه‌زنی در شرایط مساعد محیطی به وضوح قابل مشاهده است. در بسیاری دیگر از گونه‌ها این پیوستگی به واسطه تأثیریکی از عوامل مؤثر در جوانه‌زنی (نور، نیترا، نوسانات دمایی و ..) تعلق پیدا می‌کند. در چنین مواردی حذف خواب با افزایش یا کاهش سطح حساسیت بذر به فاکتورهای پیش‌بینی‌کننده جوانه‌زنی مقدور است (بنچ-آرنولد و همکاران، ۲۰۰۰). از این رو شناسایی فاکتورهای محیطی مؤثر بر سطح خواب بذر جوامع گیاهی به صورت شناخت زمان بروز حساسیت به شرایط محیطی و درجه (سرعت) پاسخ خواب بذر به آن‌ها ضروری است.

۱-۲- فاکتورهای محیطی مؤثر بر خواب بذر جوامع گیاهی:

فاکتورهای محیطی مؤثر بر خواب جوامع بذری به دو دسته کلی تقسیم می‌شوند (بنچ

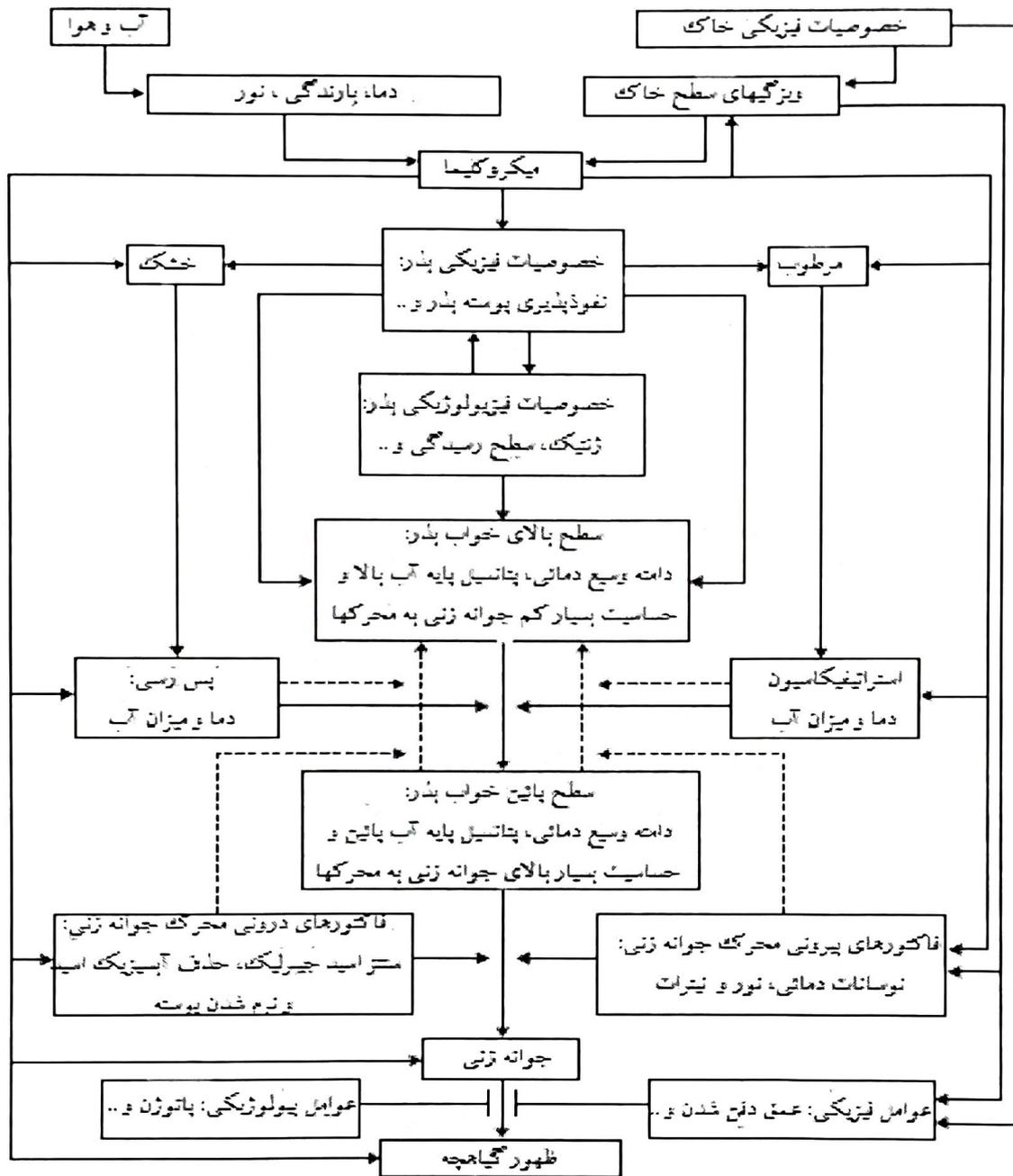
آرنولد و همکاران، ۲۰۰۰). ۱- عواملی که روی سطح و درجه خواب جوامع بذری مؤثر هستند مانند دما و محتوی رطوبتی که در دامنه وسیعی فعالیت دارند. ۲- عواملی که روی اتمام یا حذف محدودیت‌های جوانه‌زنی، زمانی که درجه خواب در حداقل مقدار خود در بذر است، تأثیرگذارند مانند: شدت و کیفیت نور، نوسانات دمایی و غلظت نیترات.

۱-۲-۱- دما

در نواحی گرم به شرط عدم محدودیت آب خواب بذر اغلب با دما تنظیم می‌شود (باسکین و باسکین، ۱۹۷۷؛ کروک و بنچ-آرنولد، ۱۹۹۸). مثلاً در برخی از گونه‌های یک‌ساله تابستانه خواب با آبگیری بذر در دمای پایین در طی زمستان رفع می‌شود (استراتیفیکاسیون) در حالی که در همین گونه‌ها خواب بذر با افزایش دما در تابستان سیر صعودی پیدا می‌کند (بومسترو کارسین، ۱۹۹۲ و ۱۹۹۳). گونه‌های زمستانه یک‌ساله دارای الگوی خواب برعکس بوده و بروز دمای بالا در تابستان سبب القای خواب‌هایی با درجه کمتر و در عوض دمای پایین در زمستان در القای خواب ثانویه بذر نقش دارد (پروربت، ۱۹۹۲؛ باسکین و باسکین، ۱۹۷۶). البته جوانه‌زنی در مزرعه زمانی رخ می‌دهد که دمای خاک در یک دامنه مناسب برای وقوع آن قرار گرفته باشد و این دامنه با دو سطح پایین (T_1) و بالای دمایی (T_h) قابل توصیف است (شکل ۱-۲).

مقادیر T_1 و T_h در بین جوامع بذری متفاوت بوده و با این ایده پشتیبانی می‌شود که سطح خواب بذر در بین جوامع گیاهی فرق دارد (باتلا و همکاران، ۲۰۰۴؛ باتلا و بنچ-آرنولد، ۲۰۰۳). برای مثال $T_1(50)$ و $T_h(50)$ حد پایین و بالای یک دامنه دمایی را نشان می‌دهند که وقوع آن‌ها مصادف با به خواب رفتن ۵۰ درصد از بذرهای یک جامعه بذری است. ضمن اینکه نزول دما به زیر حد پایین (T_1) و صعود دما به بالای حد بالا (T_h) سبب تغییرات سریع در سطح خواب بذر می‌شود.

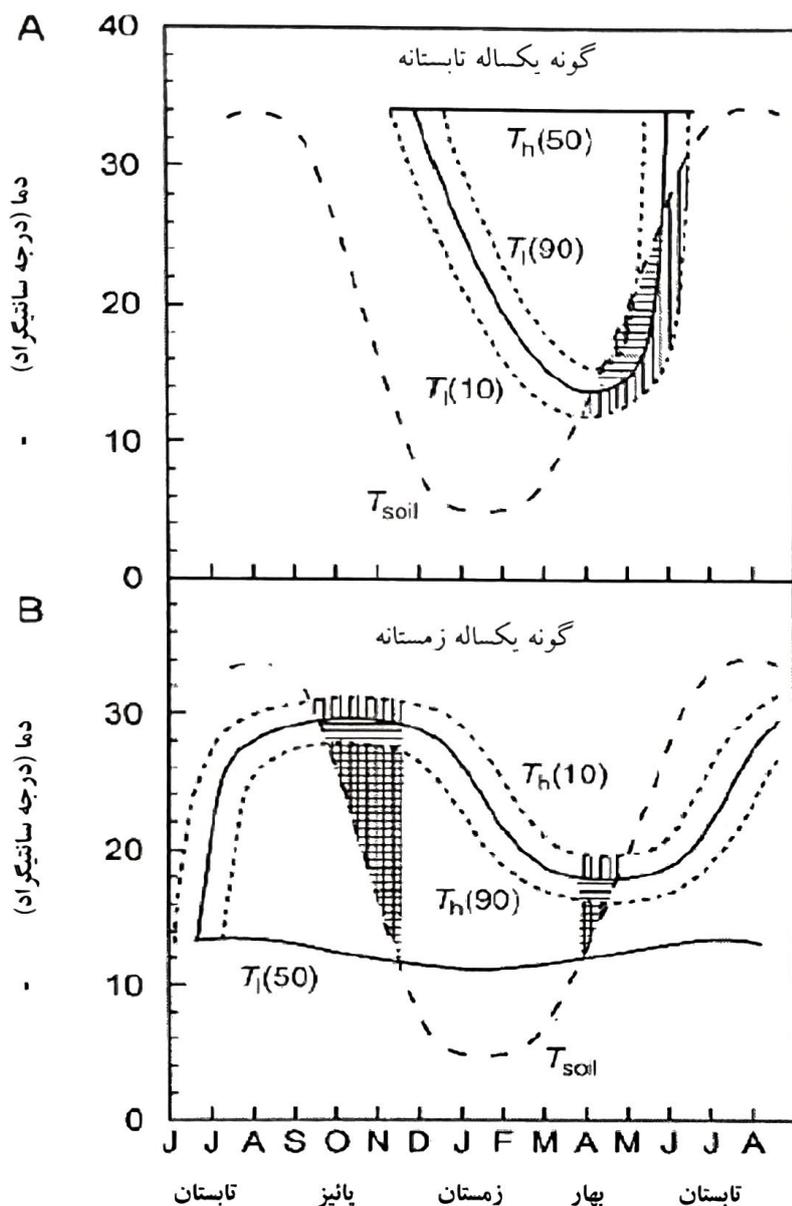
فصل اول: اثرات محیطی روی خواب و جوانه زنی | ۱۹



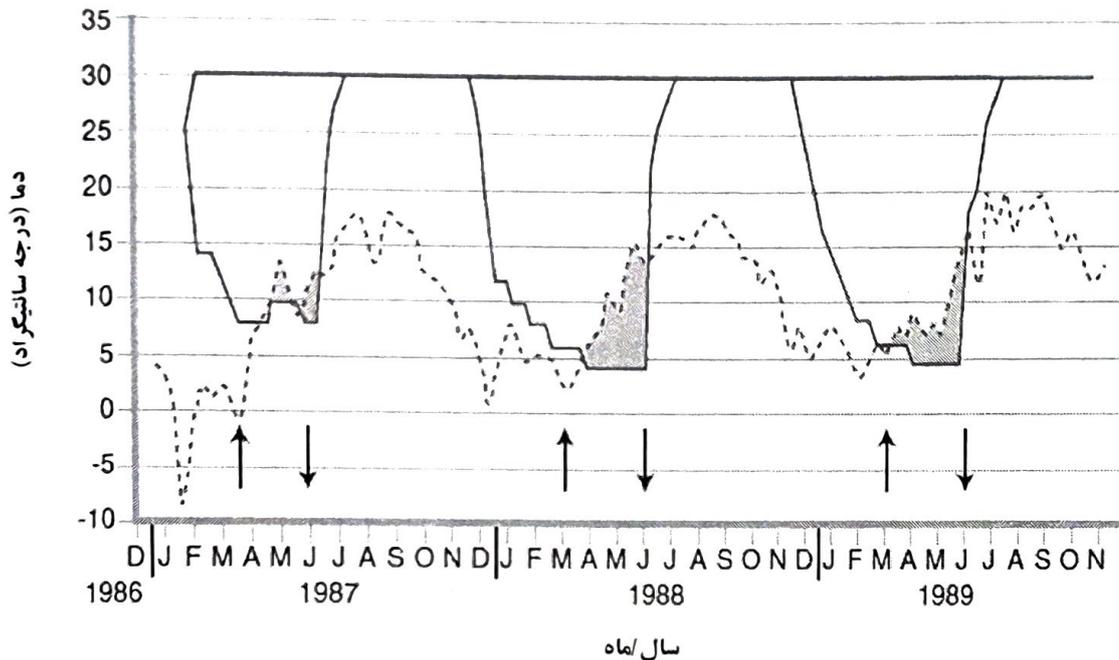
شکل ۱-۱. فاکتورهای فیزیکی و بیولوژیکی مرتبط به اثرات محیطی که روی جوانه زنی و خواب بذر مؤثر هستند. آب و هوا، ویژگیهای سطح خاک (وجود لایه لیتر (Litter)، توپوگرافی) و خصوصیات فیزیکی خاک تعیین کننده میکروکلیمای خاک هستند. میکروکلیمای وضعیت خواب بذر و فیزیولوژی جوانه زنی را از راه تأثیر روی فیزیک بذر، محتوی رطوبت اولیه بذر و دما کنترل می کند. ویژگیهای فیزیکی بذر مانند میزان نفوذپذیری پوسته بذر می تواند اثرات میکروکلیمایی خاک را تعدیل کند. خصوصیات فیزیولوژیکی بذر نیز خواصی از قبیل بنیه ژنتیکی و مادری و اثرات محیطی در طی دوره نمو و رسیدگی را شامل می شود که به نوبه خود روی سطح خواب تأثیر دارند. فرآیند رفع خواب بذر در بذرهای خشک (پس رسیدگی) متفاوت تر از حالتی است که بذر در معرض آبیگری یا

(استراتیغیکاسیون) قرار دارد. اثرات متقابل بین فاکتورهای محیطی و خواب بذر در شکل با خطوط نشان داده شده‌اند. خواب عمیق (اولیه یا ثانویه) با دامنه دمایی محدودتر و پتانسیل پایه بالای آب (بسیار مثبت) جوامع بذر در محیط در ارتباط است. در حالی که سطح حساسیت خواب سبک بذر بیشتر متأثر از دامنه‌های وسیع‌تر دمایی و پتانسیل‌های پایه کمتر (نه منفی) آب است. در برخی موارد نیز پیش‌بینی خواب بذر فارغ از مدنظر قرار دادن اثرات دما و پتانسیل آب به فاکتورهای دیگری مانند نور، نیترات و نوسانات دمایی نیاز دارد. خطوط منقطع بیانگر آن دسته از شرایط محیطی هستند که عدم فراهم بودن آن‌ها می‌تواند سبب بازگشت بذر به سطوح بالای خواب شود (خواب ثانویه). حتی اگر جوانه‌زنی هم اتفاق بیافتد تنش‌های زنده و غیرزنده می‌توانند شمار گیاهچه‌های سبز شده از خاک را کاهش دهند (اقتباس از آلن و مایر، ۱۹۹۸؛ بنج-آرنولد و همکاران، ۲۰۰۰).

تغییر در سطح خواب بذر (تغییر در دامنه دمایی مناسب برای جوانه‌زنی) در گونه‌های تابستانه به خاطر افزایش یا کاهش در حد پایین دمایی (T_1) یا دمای حداقل جوانه‌زنی (T_{min}) و در گونه‌های زمستانه به واسطه نوسانات در حد بالایی دما (T_h) یا دمای حداکثر جوانه‌زنی (T_{max}) است شکل ۳ (باسکین و باسکین، ۱۹۸۰). اگرچه دمای خاک به عنوان یکی از فاکتورهای محیطی اولیه تنظیم‌کننده خواب در بانک بذر جوامع گیاهی شناخته شده است، اثر آن را می‌توان در ترکیب با سطح رطوبتی خاک نیز سنجید (کریستنسن و همکاران، ۱۹۹۶؛ باور و همکاران، ۱۹۹۸؛ بایرو و همکاران، ۲۰۰۶؛ باتلا و بنج-آرنولد، ۲۰۰۶).



شکل ۱-۲. تغییرات فصلی در دامنه دمایی مناسب برای جوانه زنی و ارتباط آن با پویایی دمای خاک. خطوط پیوسته بیانگر میانۀ حد پایین ($T_l(50)$) و بالای ($T_h(50)$) دمای محدودکننده جوانه زنی هستند. خطوط منقطع (نقطه ای) نیز نشان دهنده مقادیر T_l و T_h در شرایطی هستند که ۱۰ یا ۹۰ درصد جامعه بذری به خاطر تغییر در این محدوده دمایی جوانه زده اند. خطوط بریده متوسط حداکثر دمای خاک را نشان می دهند (T_{soil}). نواحی سایه دار با خطوط عمودی بیانگر دوره هایی است که بین ۱۰ تا ۵۰ درصد بذر جوامع گیاهی به خاطر استقرار شرایط دمایی مناسب می توانند جوانه بزنند. نواحی سایه دار با خطوط افقی نیز نشان دهنده دوره هایی است که بین ۵۰ تا ۹۰ درصد بذر جوانه زده و نواحی سایه دار با خطوط عمود بر هم حاکی از دوره هایی است که بیشتر از ۹۰ درصد بذر قادر به جوانه زنی هستند. (A): جوانه زنی بذرهای گونه های یکساله تابستانه که با دمای حد پایین (T_l) در طی زمستان و بهار کنترل می شوند. (B): جوانه زنی نوسانی گونه های یکساله زمستانه که با تنوع فصلی در دمای حد بالا (T_h) کنترل می شود به استثنای زمانی که دمای حد پایین در زمستان محدودکننده است (بنج-آرنولد و همکاران، ۲۰۰۲).

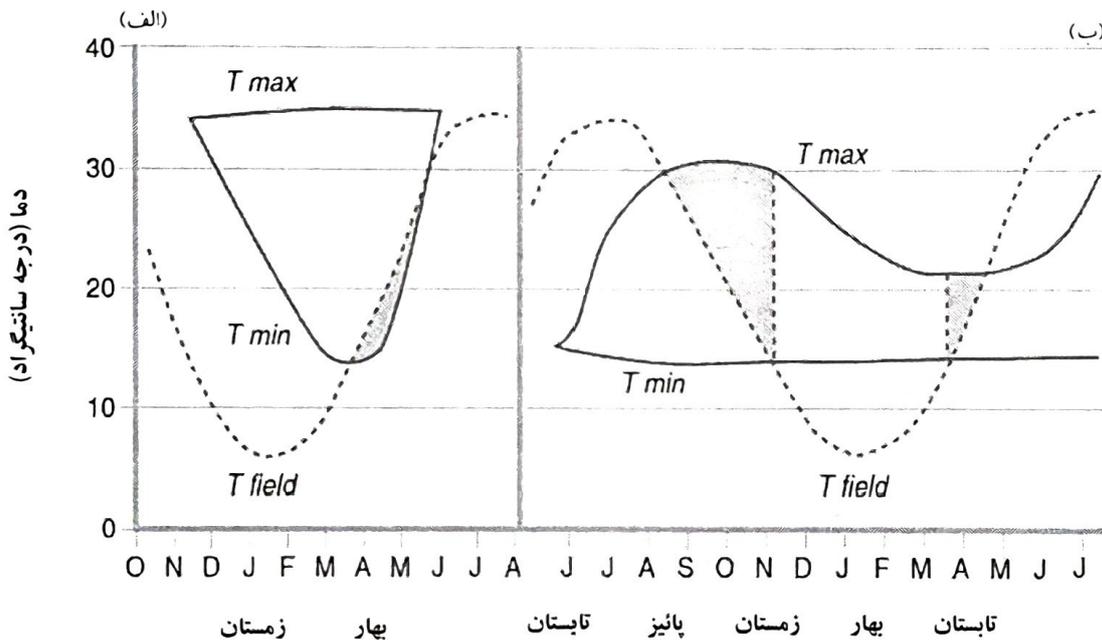


شکل ۱-۳. پیش بینی سه ساله تغییرات فصلی در دامنه دمایی لازم برای جوانه زنی حداقل ۵۰ درصد بذر (*Polygonum persicaria*). خطوط پیوسته بیانگر دمای حداقل و حداکثر لازم برای رسیدن جوانه زنی به ۵۰ درصد حداکثر مقدار خود در شرایط فراهم بودن آب. خطوط منقطع نیز نشان دهنده دمای هوادر لایه ۱/۵ متری خاک است. نواحی رنگی هم نشان دهنده بازه زمانی همپوشانی دمای مزرعه با محدوده دمایی مناسب برای جوانه زنی بذر است (برادفورد و نانوکاکی، ۲۰۰۷).

از یک دیدگاه دیگر جوانه زنی بذر در مزرعه تابع دمای حداقل و حداکثر محدودکننده جوانه زنی و دمای حداکثر روزانه محیط است (نه متوسط حداکثر دمای روزانه سطح خاک). با این فرضیات در تابستان جوانه زنی فقط در یک بازه زمانی کوتاه مدت اتفاق می افتد که در آن محدوده دمایی بین حداقل و حداکثر با دمای مزرعه همپوشانی دارد. این بازه زمانی در تابستان بسیار کوچک بوده و حتی می توان گفت بذرها در تابستان در رکود به سر می برند و جوانه زنی رخ نخواهد داد (شکل ۱-۳). از طرفی با شروع دوره سرما بازه زمانی مناسب برای جوانه زنی وسیع تر شده و تا بهار تداوم دارد، اما مسئله اصلی این است که جوانه زنی تنها مختص به استقرار شرایط دمایی مناسب در محیط نیست بلکه فراهم بودن اکسیژن، آب، نفوذپذیری خاک به نور و ... نیز تعیین کننده هستند (شکل ۱-۴). در مزرعه القای خواب ثانویه حتی می تواند در دامنه دماهای مجاز برای جوانه زنی نیز

فصل اول: اثرات محیطی روی خواب و جوانه زنی | ۲۳

اتفاق بیافتد. در چنین شرایطی عواملی مانند پتانسیل پایین آب یا کاهش دریافت نور در اثر کانوپی برگ بازدارنده جوانه زنی هستند. در این میان تغییر در سیگنال‌های ارسالی به وسیله نوسانات دمایی در طول فصل، بذرها در تعیین موقعیت خود در عمق خاک یاری می‌دهد. مثلاً وقوع نوسانات دمایی در دامنه ۲/۵ تا ۱۵ درجه سانتیگراد برای جوانه زنی و شکست خواب بذرها چغندر قند الزامی است (مورخ و همکاران، ۱۹۸۸).



شکل ۱-۴. ارتباط بین دمای مزرعه و دامنه دمایی لازم جوانه زنی بذرها. خطوط پیوسته نشان دهنده حداکثر (T_{max}) و حداقل (T_{min}) دمای لازم برای جوانه زنی است. خطوط منقطع نیز میانگین حداکثر دمای روزانه در مزرعه (T_{field}) را نشان می‌دهد. شکل الف: گیاه یک ساله تابستانه یک ناحیه خشک و ب: گیاه یک ساله زمستانه اختیاری (پروریت، ۲۰۰۰).

۱-۲-۲- پس‌رسی

برای گونه‌هایی که قادر به تولید بذرها در بهار و تابستان هستند و گیاهچه آن‌ها در زمستان رشد رویشی دارد یک دوره طولانی خشکیدگی غالباً به رفع خواب اولیه بذرها رسیده و انبار شده کمک می‌کند. اگرچه ممکن است برخی از بذرها تازه برداشت شده قادر به جوانه زنی به ویژه در دماهای پایین باشند ولی جوانه زنی چنین بذرهایی قطعاً غیریکنواخت و با سرعت کم خواهد بود. چنان‌که جوانه زنی کم شاخصی از قدرت پایین

بذر به حساب می آید و پرواضح است که چنین بذرهایی باید دارای توانایی بالا و کامل جوانه زنی باشند (شکل ۱-۵). در طی دوره پس رسیدگی خشک فرآیندهای شکست خواب فعال شده و با افزایش دما سرعت آن ها افزایش پیدا می کند. آب دهی بذرها اغلب از پس رسیدگی آن ها جلوگیری کرده و سبب تداوم خواب می شود (آلن و مایر، ۱۹۹۸؛ بایر و همکاران، ۲۰۰۶).

مکانیسم های فعال در فرآیند پس رسیدگی عموماً پیچیده هستند زیرا تاکنون اطلاعات دقیقی از چگونگی خشکیدگی بذر در دست نیست. بذرها خشک عموماً از متابولیسم مطلوبی برخوردار هستند زیرا در آن ها مسیرهای تلفیقی واکنش های حیاتی- آنزیمی متفاوتی وجود دارد که این کار را با کمک آب انباشت شده در بافت های خود به انجام می رسانند (ورتوسی و فاررانت، ۱۹۹۵؛ والتر و همکاران، ۲۰۰۱). با وجود این گزارش های اخیر حاکی از تداوم بازنویسی و ترجمه mRNA در دوره پس رسی است (لویبر و مترگر، ۲۰۰۵). در بسیاری از گونه ها با نیاز به پس رسی بذرها معمولاً به صورت اختیاری در پاییز جوانه می زنند. در این شرایط بذرها در پاسخ به بارش های پاییزی یا جوانه می زنند یا جوانه زنی آن ها تا زمستان یا اوایل بهار به تعویق می افتد و یا اینکه در بانک بذر خاک برای سالیان متمادی می مانند. از منظر اکولوژیکی نیاز به پس رسی از جوانه زنی بذر ممانعت می کند حتی در طی دوره های گرم سال مانند تابستان زمانی که به خاطر باران ناکافی و عدم استقرار خطر مرگ گیاهچه وجود دارد. اهمیت زمان جوانه زنی در نواحی نیمه خشک در نتایج ۳۸ ساله نشان داده است که به طور متوسط ۳۰ روز در سال شرایط مناسب برای جوانه زنی و استقرار مناسب گیاهچه در مراتع وحشی مهیا می شود (هاردگری و همکاران، ۲۰۰۳).

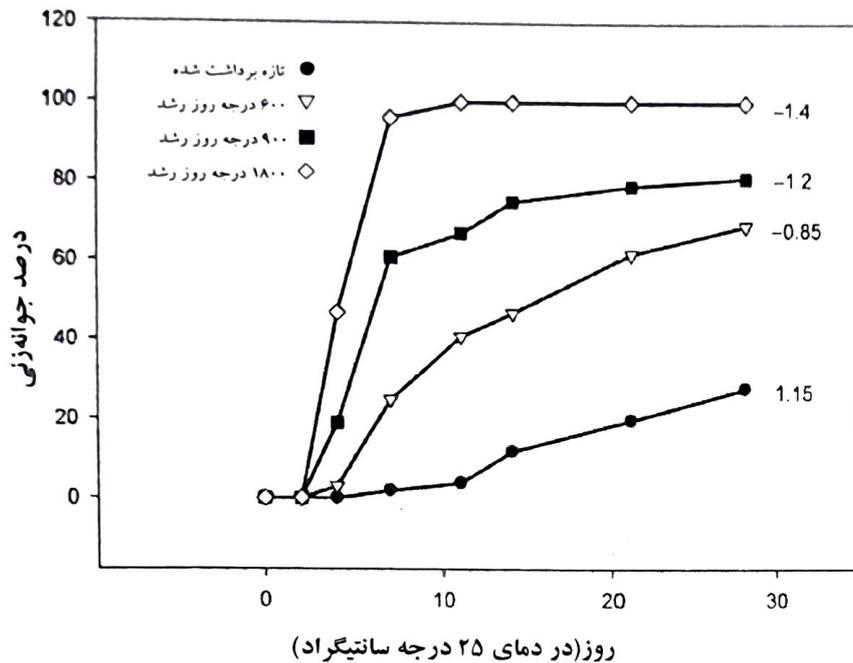
۱-۲-۳- استراتیفیکاسیون

در گونه های بسیار زیادی از نواحی گرمسیر بالاخص گونه هایی که در بهار جوانه می زنند قرار گرفتن بذر در شرایط هوای سرد و بستر مرطوب سبب شکستن خواب بذر می شود (باسکین و باسکین، ۱۹۸۵ و ۱۹۹۸؛ پروبرت، ۱۹۹۲). در واقع اثر تحریک کننده گی هوای سرد بر بذرها (آماس یافته) از سال ها پیش به اثبات رسیده است. ۳۰۰ سال

پیش، جی افلین، (۱۶۶۴) پیشنهاد داد که قرارگیری بذر گونه‌های جنگلی در شن یا خاک مرطوب و انبار کردن آن‌ها در هوای سرد زمستان سبب جوانه زدن بهتر و استقرار مطلوب تر بذرها در بهار خواهد شد. این روش امروز، در سطح گسترده‌ای برای شکست خواب اولیه بذر در بسیاری از بذرها درختان باغی و جنگلی استفاده می‌شود و اصطلاح عمومی استراتیفیکاسیون بدان اطلاق می‌گردد زیرا بذرها در لایه‌هایی از شن مرطوب یا ورمی کولیت در شرایط دمایی پایین تا قبل از کشت قرار می‌گیرند. روش‌های دیگری نظیر سرمادهی مرطوب (Moist chilling) و سرمای پس از پس‌رسی نیز برای رفع خواب بذرها هیدارته در دمای پایین وجود دارد. نتایج بسیاری از مطالعات اکوفیزیولوژی روی الگوی جوانه زنی بذرها در دماهای مختلف نشان می‌دهد که استراتیفیکاسیون نقش کنترلی فعالی در شکست خواب بذر و زمان شروع جوانه زنی گونه‌های وحشی در نواحی گرمسیر بر عهده دارد (پروربت، ۱۹۹۲؛ مایروهمکاران، ۱۹۹۵). نیاز به دمای پایین به طور کلی از استقرار گیاهچه در شرایط نامطلوب محیطی به ویژه در زمستان جلوگیری کرده و با مهیا شدن شرایط مطلوب محیطی در بهار با شکستن خواب بذر سبب جوانه زنی بهتر بذر خواهد شد. برخلاف پس‌رسی برای استراتیفیکاسیون مؤثر باید بذرها دارای یک حداقل مقدار رطوبت بوده و دسترسی به اکسیژن نیز به راحتی مقدور باشد (بولی و بلاک، ۱۹۸۲؛ ورتوسی و لیوپولد، ۱۹۸۶). دوره زمانی لازم برای استراتیفیکاسیون ممکن است از چند روز تا چند ماه بسته به گونه گیاهی به طول انجامد (باسکین و باسکین، ۲۰۰۴). باتلا و همکاران، (۲۰۰۴). دمای مناسب برای استراتیفیکاسیون عموماً ۱-۵ درجه سانتی‌گراد است. اگرچه بذرها برخی گونه‌ها در دماهای بالاتر نظیر ۱۶-۱۷ درجه سانتی‌گراد نیز استراتیفه می‌شوند (باتلا و بنچ-آرنولد، ۲۰۰۳).

۱-۲-۴- نور

در بسیاری از گونه‌ها وقتی بذرها هیدراته در معرض نور قرار گیرند (دریافت نور از راه گیرنده‌های نوری از نوع فیتوکروم) جوانه می‌زنند. فیتوکروم دارای دو فرم بیولوژیکی است. فرم فعال (Pfr) و فرم غیرفعال (Pr). فرم فعال طول موج ۷۳۰ نانومتر (قرمز دور) و فرم غیرفعال طول موج ۶۶۰ نانومتر (قرمز) را جذب می‌کند.



شکل ۱-۵. جوانه زنی تجمعی یک گراس چند ساله (*Elymus elymoide*) در مراحل مختلف شکست خواب بذر در طی دوره انبارداری. با افزایش زمان حرارتی در طی دوره پس رسی جوانه زنی بذر افزایش پیدا کرده و به حداکثر مقدار خود می رسد. اعداد سمت راست منحنی مؤید میانگین پتانسیل آب پایه (ψ_b) (50) برای جوانه زنی است که مقدار آن در طی دوره پس رسی با افزایش زمان حرارتی کاهش پیدا می کند (منفی می شود).

فیتوکروم ها در فرم غیرفعال در رنگدانه ها (P) ساخته می شوند و نسبت آن ها در رنگدانه ها (Pfr/P) تعیین کننده میزان نور دریافتی به بذر و تحریک جوانه زنی است. تابش نور با نسبت بالای نور قرمز به قرمز دور (R/FR) منجر به بالا رفتن نسبت Pfr/P می شود که نتیجه آن تحریک جوانه زنی است.

جوانه زنی وابسته به نور اغلب با یک پاسخ دو مرحله ای به تعداد فوتون های نور قرمز رسیده به بذر قابل توصیف است (شکل ۱-۶). در فاز اول بذرها حساسیت بسیار بالایی به نور دارند. در این فاز سطح پاسخ بسیار خفیف بوده و وابستگی شدیدی به تعداد فیتوکروم های فعال بیولوژیکی دارد. این فاز VLFR نامیده می شود. در این فاز نسبت Pfr/P معمولاً کمتر از ۱/۰ درصد است. VLFR معمولاً در شرایطی مشاهده می شود که خاک در اثر عملیات زراعی تخریب شده باشد و بذر برای مدت طولانی در خاک دفن می شود. فاز دوم پاسخ به نور سطح پاسخ کم یا LFR نامیده می شود. فیتوکروم اصلی

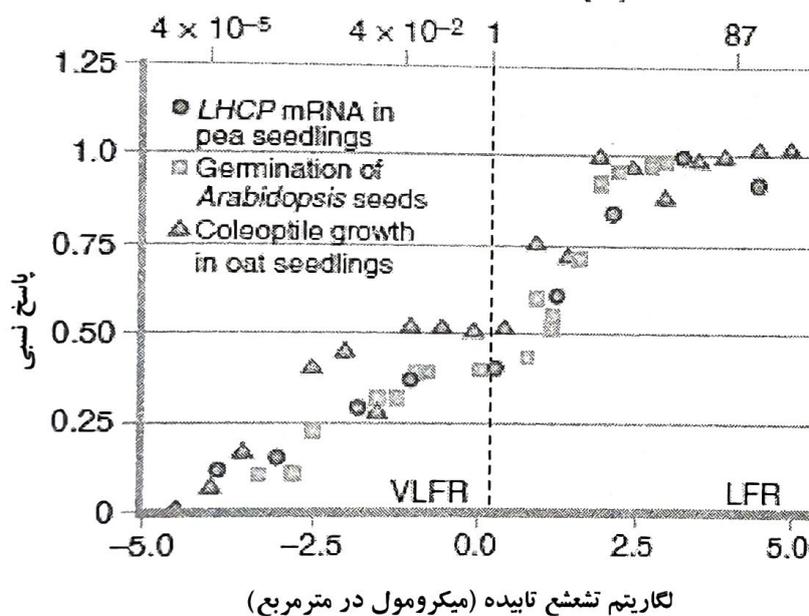
فصل اول: اثرات محیطی روی خواب و جوانه زنی | ۲۷

پاسخگو در این فاز، فیتوکروم A است. در این فاز نسبت Pfr/P نسبتاً بالا بوده و به راحتی با نور قرمز تحریک می شوند. در این فاز پاسخ تغییر و تبدیل Pfr به P و برعکس در اثر تابش نور قرمز و قرمز دور انجام می شود. فیتوکروم اصلی پاسخگو در فاز دوم فیتوکروم B است. در پاسخ فیتوکروم به نور گاهاً فاز سومی نیز تعریف می شود که اساساً بازدارنده جوانه زنی بوده و به نام HIR مرسوم است. HIR در اثر تابش بلندمدت نور قرمز دور ایجاد شده و می تواند اثرات دو فاز قبلی را خنثی کند. این فاز به تابش های بالای نور حساس بوده و مانع جوانه زنی بذر در چنینی شرایطی می شود. به طور کلی عقیده بر این است که هرچه درجه حساسیت فیتوکروم بالاتر باشد سطح فیتوکروم فعال بیولوژیکی نیز بالاتر است (کاسال و سانچز، ۱۹۹۸). علف های هرز از جمله گیاهانی هستند که جوانه زنی آن ها وابسته به نور است. کانوپی برگ گیاهان مرتعی و گیاهان زراعی عموماً باعث کاهش نسبت R/FR تابیده به بذر موجود در سطح خاک می شود (شکل ۱-۷). چنین تغییری در سطح کیفیت نور منجر به کاهش سطح فرم بیولوژیکی فعال فیتوکروم (Pfr/P) شده و همین امر مانعی برای جوانه زنی است. گیرنده های فیتوکروم از نوع LFR و HIR می توانند همانند یک میانجی عمل کرده و مانع از اثر بازدارندگی نور رسیده از کانوپی شوند (دریگیوس و همکاران، ۱۹۹۴؛ باتللا و همکاران، ۲۰۰۰).

کاهش پوشش کانوپی مثلاً در اثر چرا منجر به افزایش نسبت های Pfr/P و R/FR می شود که نتیجه آن شروع جوانه زنی بذرها در سطح خاک از راه پاسخ به LFR است (اینسوآستی و همکاران، ۱۹۹۵، دریگیوس و همکاران، ۱۹۹۴). سؤال اصلی اینجاست که چه نوع ارتباط اکولوژیکی بین این سه نوع پاسخ به نور وجود دارد؟ آیا VLFR از راه تابش مختصر آغازگر جوانه زنی است؟ VLFR در واقع القاگر جوانه زنی بذر در لایه یک سانتی متری سطح خاک است که نور بسیار کمی از آن عبور می کند. جوانه زنی بسیاری از گونه های گیاهی وقتی محدود می شود که بذر در سطح خاک قرار گرفته باشد. تاریکی نسبی اغلب عامل این محدودیت اعلام شده است. از طرفی بذرها بسیاری از گیاهان در سطح خاک در معرض تابش های مستقیم نور هستند. با این تفاوت که عامل بازدارنده جوانه زنی در این حالت HIR است.

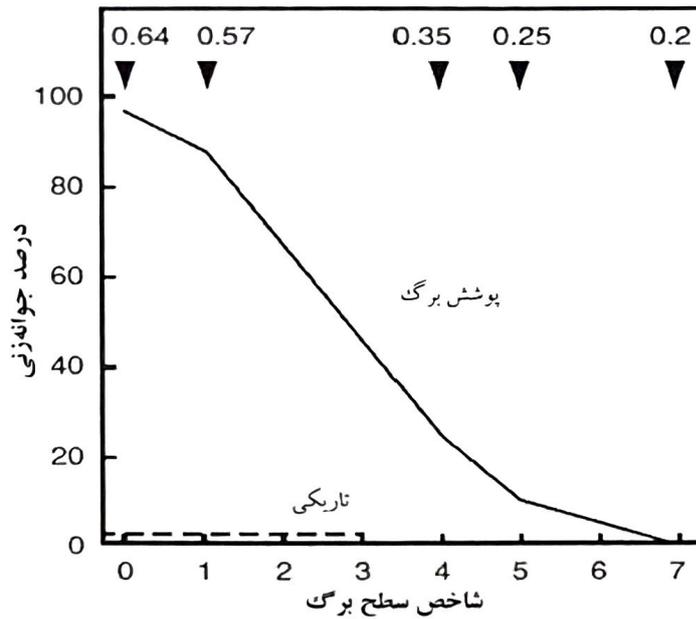
مشخص است که نور نقش مهمی در خواب و جوانه زنی بانک بذر بر عهده دارد، اما

واقعاً نور تا چه عمقی در خاک نفوذ می‌کند؟ کمتر از ۲ درصد نور می‌تواند از یک لایه ۲ میلی متری شن عبور کند و این نور نفوذ یافته نیز در طول موج ۷۰۰ نانومتر قرار می‌گیرد (شکل ۱-۸). در خاک‌های لومی-رسی بخش وسیعی از نور می‌تواند نفوذ کند. هرچه اندازه ذرات کوچک‌تر باشد حجم نور عبور یافته نیز کمتر است، بنابراین محدودیت جوانه‌زنی بذر با افزایش عمق افزایش پیدا می‌کند. تخریب خاک با دفن کردن بذر در عمق‌های زیاد خاک حتی در صورت جوانه زدن بذر سبب مرگ گیاهچه خواهد شد. زیرا در صورت نفوذ نور در خاک درصد جوانه‌زنی بذر به مراتب بیشتر از بذرهایی است که در معرض تاریکی هستند (شکل ۱-۹).

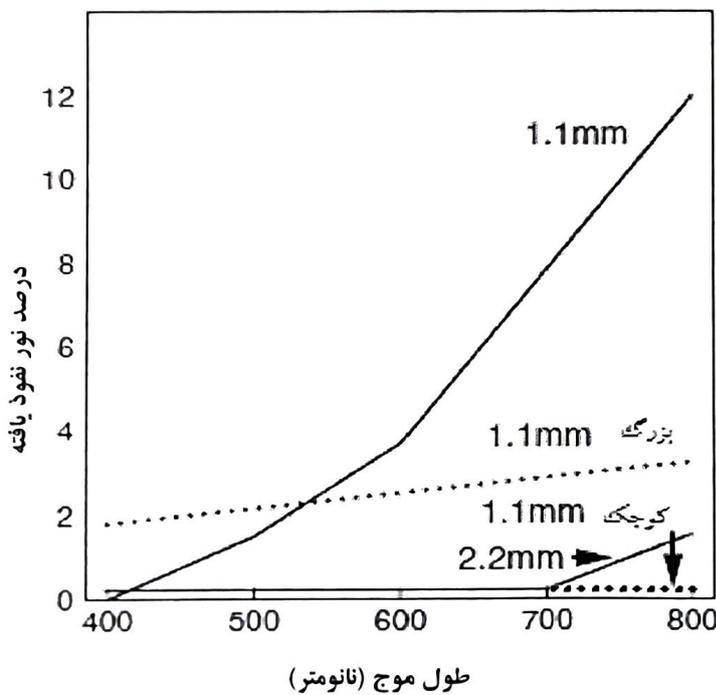


شکل ۱-۶. اثر VLFR و LFR روی تغییرات فیزیولوژیکی بذر. پاسخ جوانه‌زنی بذر *Arabidopsis thaliana*، رشد کولتوپتیل گیاهچه یولاف نسبت کلروفیل A/B و سطح بیان mRNA در پوآ به تعداد فوتون‌های نور قرمز نسبت Pfr. معمولاً اثر VLFR (در نسبت‌های زیر ۱/۰ درصد Pfr/P) و LFR (در نسبت‌های بالای ۱ درصد Pfr/P) روی جوانه‌زنی مشهود است (کاسال و همکاران، ۱۹۹۸).

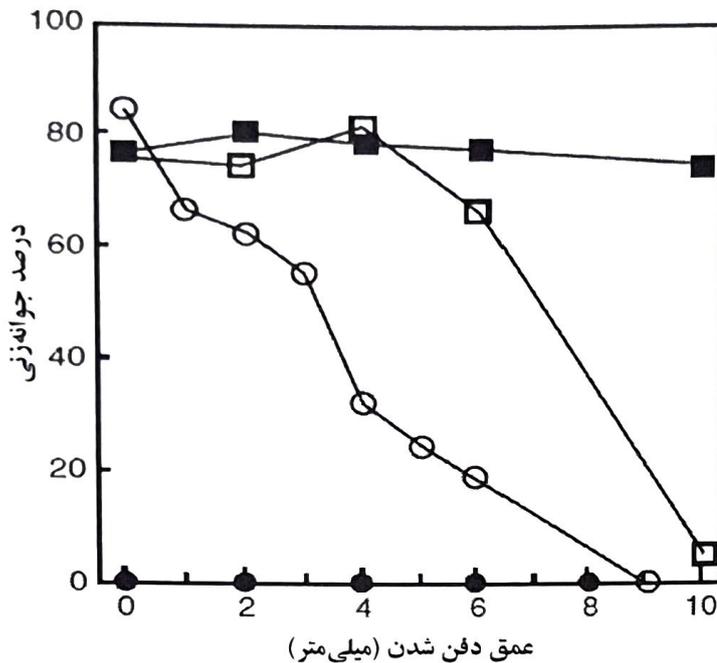
فصل اول: اثرات محیطی روی خواب و جوانه‌زنی | ۲۹



شکل ۱-۷. جوانه‌زنی بذرهای نورپسند زیرپوشش برگ. بذرهای *Plantago major* در زیر گیاه *Sinapis alba* (خردل سفید) در تراکم‌های مختلف کشت شده‌اند (فرانکلند و پوپو، ۱۹۸۰).



شکل ۱-۸. نور عبور یافته از خاک. خاک شنی (خطوط پیوسته) و خاک لومی رسی (منقطع). اندازه ذرات رس بین ۰/۹ تا ۰/۴۵ میلی‌متر است (بولی و همکاران، ۲۰۱۳).



شکل ۱-۹. اثر عمق دفن روی جوانه‌زنی. بذرهاى *Plantago major* مدفون در خاک لومی مرطوب در شرایط نفوذ نور (دایره توخالی) و تاریکی (دایره توپر). بذر *Digitalis purpurea* (مربع توپر) و *Cecropia ontusifolia* (مربع توخالی) مدفون در عمق‌های مختلف یک خاک شنی مرطوب در شرایط نفوذ نور. جوانه‌زنی دو گونه در شرایط تاریکی تقریباً صفر است (فرانکلند و پوو، ۱۹۸۰؛ بلیس و اسمیت، ۱۹۸۵).

۱-۲-۵- نیترا

اثر تحریک‌کننده‌گی نیترا روی جوانه‌زنی موضوع بحث بسیاری از محققان بوده است. شمار زیادی از گونه‌ها به دز پایین این ترکیب شیمیایی در طی آزمایش‌ها پاسخ مثبت داده‌اند (ایستا، ۲۰۰۴). با وجود این مکانیسم‌های اثر نیترا روی جوانه‌زنی هنوز شناخته نشده است و هنوز در حد یک فرضیه در دست بررسی است (کارسین و هیلسورت، ۱۹۹۲؛ ولیشوورز و بوم‌میستر، ۲۰۰۱). ولی گزارش شده که دما و نور با ایجاد نوسانات فصلی در خواب بذرهاى مدفون شده ممکن است هم‌زمان باعث پاسخ بذر به نیترا شوند (درکس و کارسین، ۱۹۹۳). یون‌های نیترا دارای اثر تحریک‌کنندگی روی بذر تعداد بسیار زیادی از جوامع گیاهی از جمله تک‌لپه‌ای‌ها و دولپه‌ای‌ها و حتی تعداد اندکی از اسپوره‌های قارچ هستند. نیترا بخشی از چرخه طبیعی نیتروژن است و در خاک‌های مرطوب اغلب در غلظت مناسب خود در محیط خاک وجود دارد.

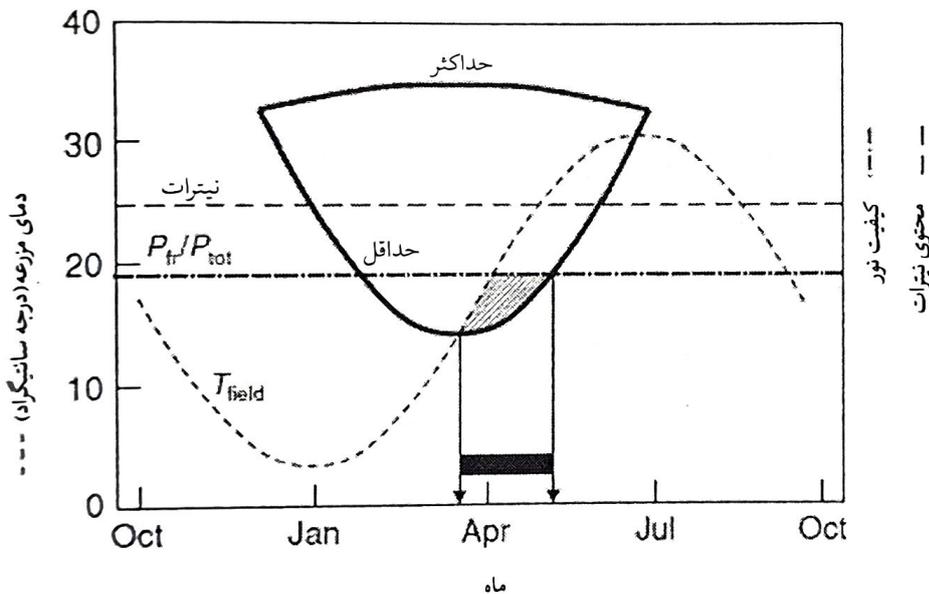
نیترات از معروف ترین ترکیبات غیرآلی خاک است که بر جوانه زنی تأثیر می گذارد. اهمیت اکولوژیکی نیترات با سایر فاکتورهای محیطی مانند دما، نور، سطح حساسیت بذر به نیترات و دیگر ترکیبات شیمیایی خاک در ارتباط است. به علاوه نیترات دارای اثرات متقابلی با این فاکتورهای محیطی نیز است. البته به این فاکتورها باید عواملی مانند محتوی نیترات خاک، دفعات مصرف و دوره های زمانی مصرف نیترات به خاک را نیز افزود. به طور کلی جوانه زنی اکثر بذرها در دامنه صفر-۰/۰۵ مول در لیتر نیترات تحریک می شود. تغییرات غلظت نیترات در خاک ممکن است نقشی اکولوژیکی در تنظیم جوانه زنی بانک بذر خاک ایفا کند.

در بسیاری از گونه های علف هرز، نور و نیترات در تنظیم پاسخ جوانه زنی بذر دخالت مشترک دارند. اثر شراکتی نور و نیترات روی جوانه زنی *Avena fatua* و *Sisymbrium officinalis* به تفصیل گزارش شده است. در *Sisymbrium officinalis* و *Arabidopsis thaliana* اثرات نیترات و Pfr روی جوانه زنی متقابل است. برای مثال نیاز بذر به نور در سطوح کم نیترات در خاک بسیار بیشتر از حالتی است که بذر در محیط غنی از نیترات قرار گرفته باشد. به عبارتی در سطوح کم نیترات نیاز بذر به نور بیشتر می شود. در این عملیات زراعی اگرچه نفوذ نور خاک را بهبود می بخشد ولی از طرفی جریان آزاد شده یون های نیترات از خاک را شتاب می دهد. این پدیده شاید بتواند آماده سازی بذر یولاف برای جوانه زنی در تابستان و دقیقاً پس از یک شخم معمولی را توجیه کند بنابراین، توانایی بذر در احساس ترکیب مناسب از نیترات و نور قرمز دور برای فرار از دوره های رکود و اطمینان از رشد مطلوب گیاهچه در مراحل بعدی تعیین کننده است. ضمن اینکه شواهد مبنی بر ارتباط سطح غلظت نیترات لازم برای تحریک جوانه زنی و مقدار نیاز گیاه به نیترات برای رشد بعدی نیز بسیار کم است (شکل ۱-۱۰).

۱-۲-۶- گازها

گازها همیشه بخشی از منافذ خاک را پر می کنند. این گازها می توانند در آب موجود در محلول خاک نیز یافت شوند. انتقال گازها در محیط خاک به صورت ملکولی بوده، اما در شرایط غرقابی انتقال آن ها با حل شدن در آب خاک انجام می شود. در خاک های سنگین به ویژه در شرایط غرقابی محتوی اکسیژن خاک ممکن است به شدت کاهش پیدا کند به نحوی که به زیر

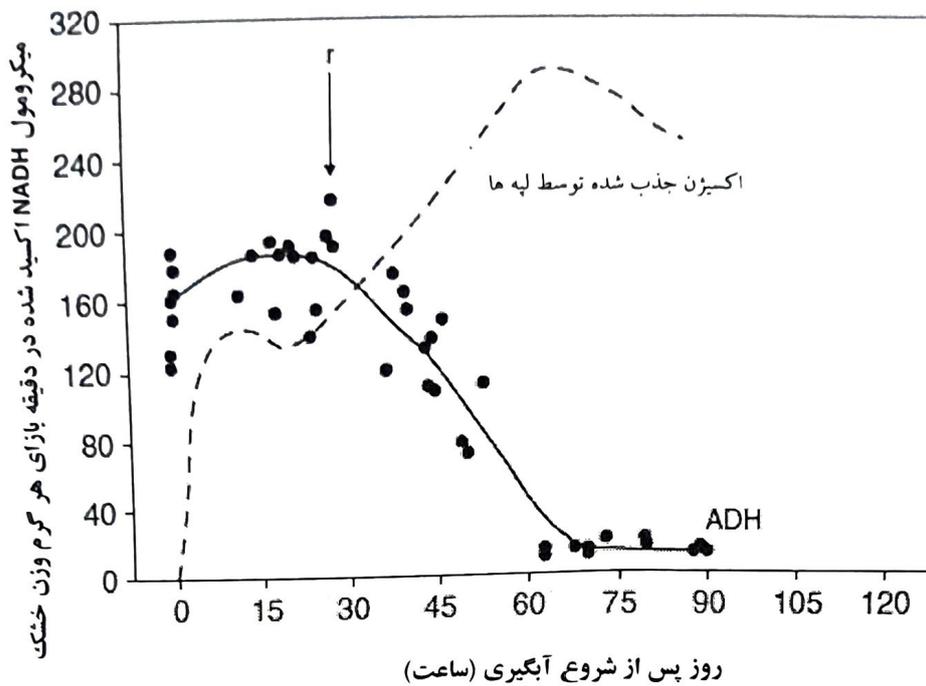
مقدار موجود در هوا نیز برسد. فاز گازی خاک روی رشد رویشی گیاهان نیز تأثیرگذار است. ریشه گیاهان همواره اکسیژن را جذب و دی اکسید کربن را به محیط ریشه پس می دهد. در خاک هایی با محتوی مواد آلی زیاد و جمعیت میکروفلور فعال بالانس اکسیژن-دی اکسید کربن در خاک ممکن است تغییر کند. با وجود این نسبت اکسیژن در هوای خاک به ندرت به زیر ۱۹ درصد می رسد. مقدار دی اکسید کربن هوای خاک نیز اکثراً از ۱ درصد تجاوز نمی کند مگر در خاک های نواحی سیلابی یا خاک مناطقی که سرعت تجزیه مواد آلی در آنها بالا است. علاوه بر اکسیژن و دی اکسید کربن خاک ها ممکن است محتوی چندین گاز یا ترکیبات بی ثبات دیگری نیز باشند. متان، سولفید هیدروژن، هیدروژن، نیتروز اکسید، اتیلن، آمونیوم و ترکیبات کوچک تر مونواکسید کربن از دیگر گازهای موجود در خاک هستند.



شکل ۱-۱۰. مدل سیکل خواب و پتانسیل زمان سبز شدن گیاهچه یک گیاه یک ساله تابستانه در نواحی گرمسیر. در نواحی مرکزی منحنی با افزایش حساسیت بذر به دما، نور و نیترات به صورت نسبت دمای حداکثر به دمای حداقل و غلظت نشان داده شده است. خطوط منقطع مؤید دمای مزرعه (T_{field})، کیفیت نور (P_{fr}/P_{tot}) و محتوی نیترات خاک هستند. جوانه زنی فقط زمانی تحریک می شود که آستانه نیاز جوانه زنی به هر کدام از عوامل به زیر حد معمول موجود این ترکیبات در خاک برسد. جوانه زنی در بازه زمانی بین دو خط اتفاق می افتد. اگرچه کیفیت نور و غلظت نیترات با خطوط راست نشان داده شده اند، اما تغییرات فصلی آن ها غیر قابل انکار است، بنابراین، پیشنهاد می شود که اثرات نور، نیترات و دما به طور کلی تصادفی در نظر گرفته شود (برادفورد و نونوگاکي، ۲۰۰۷).

۱-۲-۶-۱- اکسیژن

جوانه زنی و رشد اولیه گیاهچه به شدت نیازمند اکسیژن خاک در حجم مساوی با حجم آن در اتمسفر است. انتشار اکسیژن می تواند در سطح وسیعی در محل لگ فاز جوانه زنی یا سبز شدن محدود شود (شکل ۱-۱۱) زیرا سرعت انتشار اکسیژن با حل شدن در آب محدود می شود. اکسیژن معمولاً در بافت پوسته بذر و آندوسپرم بذر وجود دارد ولی غلظت آن بسیار کمتر از مقدار لازم برای تنفس است بنابراین، بذرها باید به طور موقتی نسبت به کمبود اکسیژن مقاوم باشند. بذر *Echinochloa crus-galli* در هر دو شرایط هوازی و بی هوازی جوانه می زند. این ویژگی اصولاً موجب موفقیت این علف هرز و استقرار آن در محیط بی هوازی مزارع برنج می شود. بذرهای این گونه حتی به اتانول تولیدی در شرایط بی هوازی این مزارع نیز مقاوم هستند که البته این خصوصیت به نظر نمی رسد که ارتباطی با شکست خواب بذر این گونه علف هرز داشته باشد. بذر گونه های *Viola* و *Veronica hederifolia* قادر به جوانه زنی در محیط حاوی ۱۰۰ نیتروژن و ۲ درصد اکسیژن هستند، اما در غلظت های بالاتر اکسیژن در محیط (۸ درصد) قادر به جوانه زنی نیستند. کمون در شرایط عدم مقدار مناسب اکسیژن حتی می تواند یک ویژگی مثبت در جوامع گیاهی به حساب بیاید زیرا کمون ثانویه در این بذرها را به تعویق می اندازد. این ویژگی در همه گیاهان صادق نیست. این مثال ها نشان می دهند که پاسخ بذر به اکسیژن بسیار متنوع بوده و وابستگی زیادی به خصوصیات خاک، محتوی رطوبتی خاک و عمق دفن بذر دارد.



شکل ۱-۱۱. فعالیت الکل دهیدروژناز (خطوط ممتد) و جذب اکسیژن (خطوط منقطع) در لپه های بذر نخود (بو، و همکاران، ۲۰۱۳).

۱-۲-۶-۲-دی اکسیدکربن

همانند سایر گازها غلظت دی اکسیدکربن در خاک به عمق، دما، رطوبت، منافذ خاک (پروزیته) و فعالیت اجزای زنده موجود در خاک بستگی دارد. دی اکسیدکربن با افزایش عمق از یک دسی متر مکعب در متر مکعب در لایه ۱۰ سانتی متری بالای خاک تا ۸۰ دسی متر مکعب در متر مکعب در عمق ۵۰ سانتی متری خاک افزایش پیدا می کند. غلظت این گاز تا نیم برابر در طی اوج فعالیت بیولوژیکی خاک در دماهای بالا افزایش پیدا می کند. همانند اکسیژن، غلظت دی اکسیدکربن به خاطر محدودیت انتشار گازها در خاک به طور معنی داری متأثر از محتوی رطوبتی خاک است. فعالیت میکروارگانیسم ها رشد ریشه ها و احیای دی اکسیدکربن در طی تجزیه بقایای گیاهی در صورت فراهم بودن رطوبت خاک افزایش پیدا می کند. دی اکسیدکربن ۲ تا ۵ درصد حجم هوای خاک را به خود اختصاص می دهد که همین میزان برای تحریک جوانه زنی کافی است. این غلظت عمدتاً بیشتر از میزان معمول دی اکسیدکربن در لایه های بالاتر خاک است.

با وجود این بارندگی سبب افزایش ناگهانی دی اکسیدکربن در عمق ۳ سانتی متری لایه سطح الارض خاک شده و مقدار حجمی آن را بین ۸/۰ تا ۳ درصد در طی چند ساعت بعد از بارش افزایش می دهد. از آنجایی که غلظت دی اکسیدکربن در خاک اغلب زیر حد لازم برای تحریک جوانه زنی است بنابراین، چنین به نظر نمی رسد که این گاز بتواند نقش کلیدی در کنترل خواب بذر اعمال کند.

۱-۲-۶-۳- اتیلن

این گاز حاصل تولید در هر دو محیط هوازی و بی هوازی به وسیله میکروارگانیسم ها و ریشه های گیاهی است. غلظت اتیلن تا چندین پی پی ام در خاک گزارش شده است. اتیلن از شناخته شده ترین هورمون های گیاهی است که نقش بالقوه ای در رشد گیاهان ایفا می کند. هر دو اثر بازدارندگی و تحریک کنندگی جوانه زنی با این گاز گزارش شده است. به علاوه نتایج نشان داده است که اتیلن می تواند اثرات نور و نیترات روی جوانه زنی را بیشتر کند. ضمن اینکه اثر متقابل بین دی کسیدکربن و اتیلن نیز گزارش شده است. دی اکسیدکربن احتمالاً اثر اتیلن روی جوانه زنی را تشدید می کند، اما غلظت های بالاتر این گاز ممکن است اثر اتیلن را خنثی کند. در کل با توجه به تعریف هر دو اثر بازدارندگی و تحریک کننده گی برای اتیلن در حقیقت اهمیت اکولوژیکی این گاز به منظور اثر آن روی جوانه زنی هنوز سؤال است. غلظت اتیلن در محیط رشد ریشه به خاطر فعالیت میکروارگانیسم ها در بالاترین حد خود قرار دارد. تولید اتیلن با میکروارگانیسم ها می تواند با ترشحات ریشه گیاهان کمپلکس شود و همین ترکیب به عنوان یک سیگنال برای بذرهای علف هرز محسوب شده و جوانه زنی آن ها را تحریک کند. از این رو است که محققان با تزریق اتیلن به خاک های زراعی، با تحریک جوانه زنی بذر موجود در بانک بذر خاک، سبب کاهش بانک بذر خاک تا قبل از کشت گیاه زراعی و حساس به علف هرز می شوند.

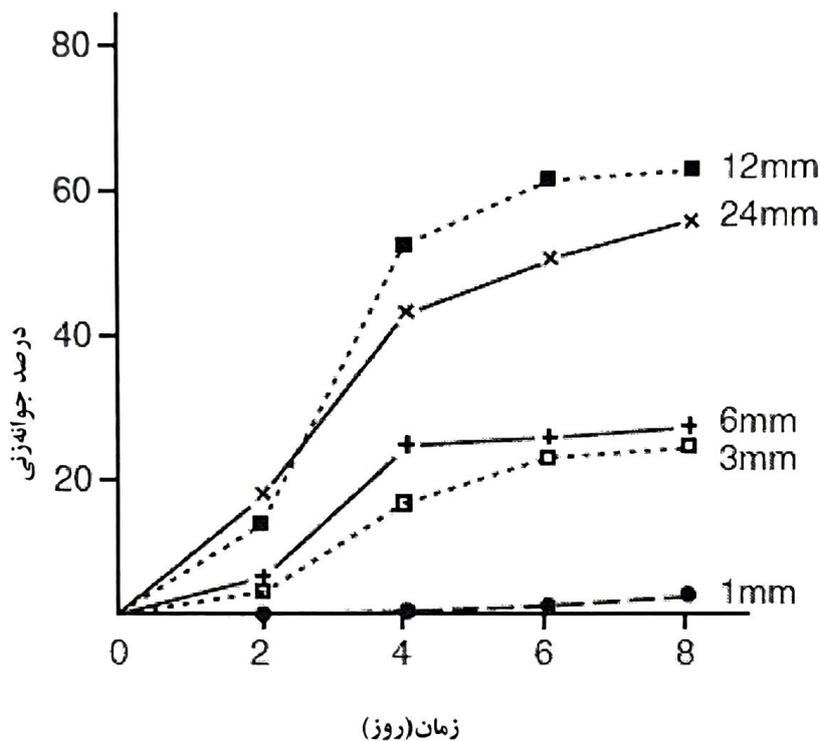
۱-۲-۷- سایر ترکیبات شیمیایی

خاک محتوی حجم عظیمی از ترکیبات آلی اعم از فرار و غیر فرار است که در جریان

تجزیه و متلاشی شدن بقایای گیاهی و جانوری به وسیله میکروارگانیسم ها تولید می شود. گیاهان زنده نیز در اثر فعالیت ریشه به سهم خود منشاء تولید بخش مهمی از ترکیبات آلی خاک هستند. این ترکیبات می توانند بازدارنده یا محرک جوانه زنی باشند. ترکیبات آلی آزاد شده در اثر سوزاندن بقایای گیاهی نیز می تواند محرک یا بازدارنده جوانه زنی یا سبز شدن باشد.

۱-۲-۷-۱- بازدارنده های آلی

شواهد مبتنی بر این است که عامل اصلی بازدارنده جوانه زنی بذرهای نورپسند در شرایط تاریکی همین بازدارنده های آلی شیمیایی هستند. به این اثر معمولاً اثر آللوپاتیک یا آلوشیمیایی نیز می گویند. آللوپاتیک به هرگونه اثر مثبت یا منفی گیاهان عالی یک گونه، بر روی جوانه زنی رشد، یا توسعه گیاهانی از همان گونه یا گونه دیگر گفته می شود. اثر آللوپاتیک نقش مهمی در موفقیت یا عدم موفقیت گونه ها ایفا می کند. *Alfalfa* دارای اثر بازدارندگی بر روی جوانه زنی بذرهای هم نوع خود است. بازدارنده های جوانه زنی از عصا، بقایای در حال تجزیه سورگوم و آفتابگردان استخراج شده اند. همین شواهد حاکی از نشت ترکیبات آلی از اندام های زنده آفتابگردان به خاک است. آللوپاتیک ها می توانند از کلیه بخش های گیاه مانند برگ، ساقه، ریشه و حتی بذررها شوند. مثلاً گیاه *Parthenium hysterophorus* حاوی دو ترکیب محلول در آب پارتنین و کورونوپیلین است و غلظت این دو ترکیب در گیاه آن قدر زیاد است که می تواند مانع جوانه زنی بذر شوند و همین مورد عامل اصلی کشت با تراکم کم این گیاه است (شکل ۱-۱۲). آبشویی بذر قبل کشت با حذف این ترکیبات سمی از بذر امکان جوانه زنی آن را نیز تسریع می کند. این ترکیبات می توانند در پوسته بذر باشند و همانند یک باران سنج عمل کنند. زیرا تنها پس از یک آبشویی کامل بذر در اثر بارندگی بذر و حذف این بازدارنده ها بذر قادر به جوانه زنی خواهد بود.

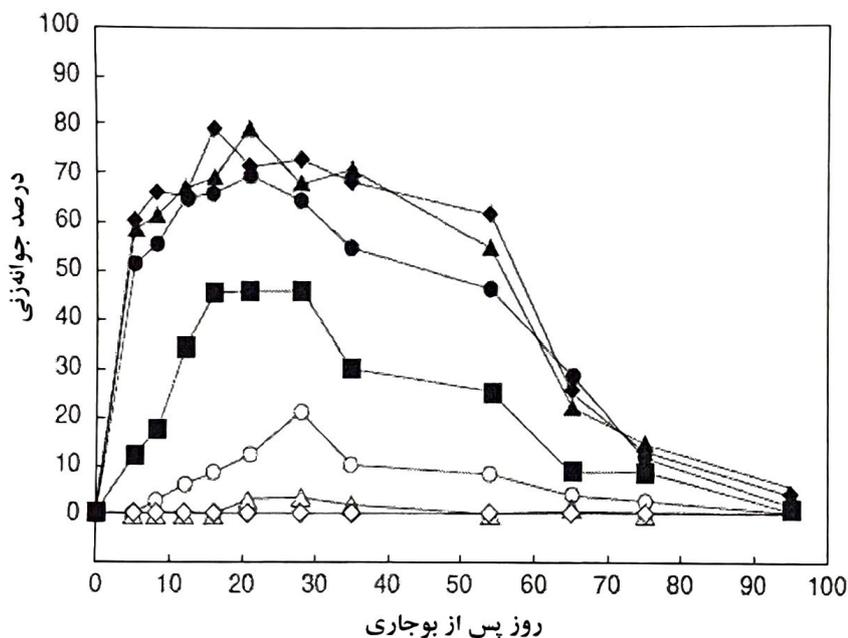


شکل ۱-۱۲. جوانه‌زنی *Parthenium hysterophorus* در فواصل کشت مختلف (بولی و همکاران، ۲۰۱۳).

۲-۷-۲-۱- تحریک‌کننده‌های آلی: گیاهان پارازیت

علف‌های هرز پارازیت سبب کاهش عملکرد بسیار زیادی در کشاورزی می‌شوند. گل جالیز (*Orobanche* spp., *Orobanchaceae*) و سس (*Striga* spp., *Scrophulariaceae*) دو نوع از جدی‌ترین گیاهان انگلی در بسیاری از کشورها هستند. گل جالیز با کاهش کلروفیل، جذب آب، مواد غذایی و کربوهیدرات‌ها از ریشه گیاه میزبان و سس با کاهش توان فتوسنتزی گیاه باعث مرگ گیاه میزبان می‌شوند. مکانیسم شروع زندگی این گیاهان انگلی پیچیده است. در ابتدا بذر این گیاهان در اثر سیگنال‌های ارسالی از ترکیبات شیمیایی ترشح شده از ریشه گیاه میزبان به خاک تحریک می‌شوند، اما هنوز بذر این گیاهان قادر به شناسایی دقیق گیاه میزبان نیست. استریگول شناخته شده‌ترین ترکیب رها شده از ریشه گیاه میزبان یا غیرمیزبان برای ارسال سیگنال است. بذر این گیاهان فاقد خواب اولیه بوده و قرار گرفتن به مدت چند روز در یک محیط مرطوب برای رفع

خواب ثانویه آن‌ها کافی است. پس از سپری کردن این مرحله بذر آماده دریافت سیگنال‌های شیمیایی (استریگول یا اوربانچول) برای جوانه زنی بوده است و بنابراین، جوانه می‌زند. بوجاری بذریکی از راه‌های مطمئن برای ورود این بذر به خواب ثانویه و کاهش حساسیت این بذرها به جوانه زنی است (شکل ۱-۱۳). با وجود این هنوز اطلاعاتی درباره علل آلوده نشدن بعضی گیاهان ترشح‌کننده این ترکیبات و غلظت تحریک‌کننده این ترکیبات برای جوانه زنی بذر گیاهان انگلی وجود ندارد.



شکل ۱-۱۳. تغییرات در جوانه زنی بذر *Striga hermonthica* در پاسخ به غلظت استریگول بعد از بوجاری مرطوب. بذرها در دمای ۳۰ درجه سانتی‌گراد در غلظت‌های مختلف استریگول در شرایط تاریکی جوانه زدند. غلظت‌ها: صفر (لوزی توخالی)، ۰/۰۰۰۱ (مربع توخالی)، ۰/۰۰۰۱ (مثلث توخالی)، ۰/۰۰۱ (مربع توخالی)، ۰/۰۰۱ (مثلث توخالی)، ۰/۰۱ (مربع توپر)، ۰/۱ (دایره توپر)، ۱ (مثلث توپر) و ۱۰ میلی‌گرم در لیتر (لوزی توپر) (ماتوسوا و همکاران، ۲۰۰۴).

۱-۲-۷-۳- تحریک‌کننده‌های آلی: دود

آتش‌سوزی همواره نقشی مکمل در تغییر اکوسیستم‌ها ایفا می‌کند. تحریک‌کننده‌های مهمی برای جوانه زنی در دوره بعد از آتش‌سوزی قابل‌تصور است از جمله: استراتیفیکاسیون گرمایی، تغییرات نوری و افزایش نیترات در خاک، اما به‌طور قطع دود

از مهم‌ترین محرک‌های جوانه‌زنی در محیط‌های زایش بعد از آتش است. دود جوانه‌زنی را به‌طور مستقیم و غیرمستقیم از راه حل شدن در آب و یا انتقال گازی از خاک به بذر تحریک می‌کند. کاریکین یکی از ترکیبات مهم محرک جوانه‌زنی موجود در دود است. اثر دود روی جوانه‌زنی محدود به یک یا چند گونه خاص نیست و بر روی بذر اکثر گیاهان اثر تحریک‌کنندگی دارد.

۱-۲-۸- آب

آب یکی از فاکتورهای مهم محیطی برای جوانه‌زنی بذر است. بذرهای آب را از محیط اطرافشان جذب می‌کنند و پتانسیل آب خاک ψ_{soil} تعیین‌کننده حداکثر پتانسیلی است که بذر می‌تواند جذب کند. در محیط‌های خشک به‌ویژه در بانک بذر پتانسیل آب خاک معمولاً پایین است. در صورتی که بعد از یک دوره بازندگی آبیگری، آماس بذر و نهایتاً جوانه‌زنی انجام می‌گیرد. در نواحی مرطوب بذرهای موجود در بانک بذر به هیدراته شدن مقاومت جدی‌تری نشان می‌دهند و مکانیسم‌های خواب از دسترسی به آب و شروع جوانه‌زنی ممانعت می‌کنند. جذب آب در واقع مرحله اول جوانه‌زنی است. بذرهای نواحی خشک بسته به درصد ورغن بذر و رطوبت نسبی هوا معمولاً دارای ۵-۱۵ درصد رطوبت بر حسب وزن خشک بذر هستند. در حالی که در بذرهای آماس دیده درصد رطوبت بذر به ۷۵ تا ۱۰۰ درصد نیز می‌رسد. به عبارت دیگر در شرایط جذب آب به وسیله بذر درصد رطوبت به ۴۰ تا ۵۰ درصد بر حسب وزن کل بذر می‌رسد. نکته غیرقابل انکار در این بین اثر دما بر روابط آبی بذر با خاک است.

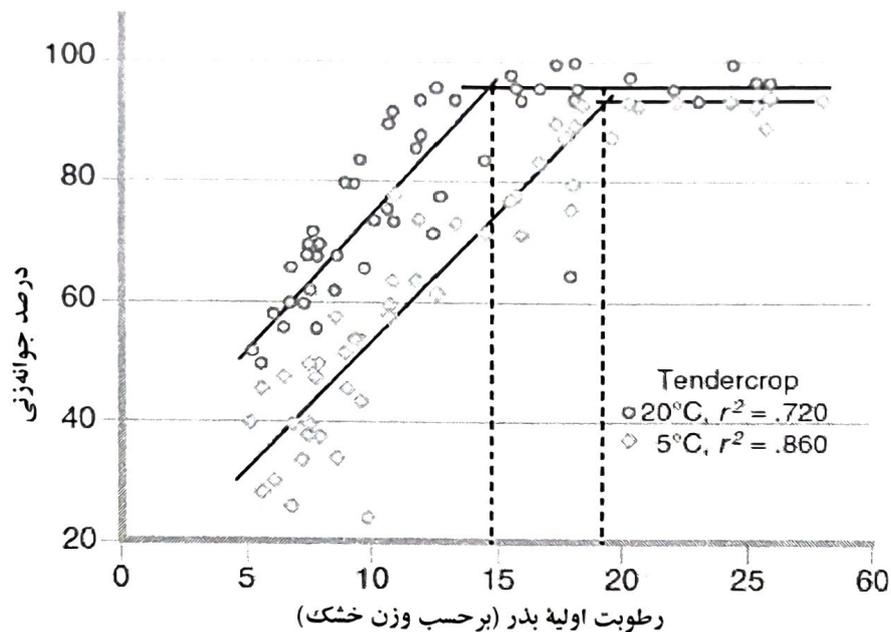
با افزایش دما معمولاً آستانه محتوی رطوبتی برای جوانه‌زنی کاهش پیدا می‌کند. فاکتورهای زیادی بر انتقال آب از خاک به بذر تأثیرگذار هستند، اما مهم‌ترین آن‌ها ارتباط آبی، بذر و خاک است. همان عاملی که در خواب بذر نیز بیشترین دخالت را دارد. پتانسیل آب بیانگر انرژی شیمیایی آزاد آب بوده و در فیزیولوژی واحدهای آن مثل واحدهای فشار است. با فراوان‌ترین واحد استفاده شده در محاسبه پتانسیل آب است. هر بار معادل ۱۰۰۰ دین بر سانتی متر مربع، ۱۰۰ ژول بر کیلوگرم یا ۹۸۷/۰ اتمسفر است. هر مگاپاسکال نیز معادل ۱۰ بار است. آب خالص دارای بیشترین پتانسیل بوده است

بنابراین، صفر در نظر گرفته می شود. کل پتانسیل آب سلول تابعی است از:

$$\psi_{cell} = \psi_s + \psi_p + \psi_m$$

که در آن ψ_s پتانسیل اسمزی یا محلول سلول، ψ_m پتانسیل ماتریک و ψ_p پتانسیل فشاری است. ψ_s تابع مواد محلول در سلول بوده و بیشتریت تأثیر را بر پتانسیل کلی سلول دارد. ترکیبات غیر یونی مانند شکر و یونی مانند پتاسیم باعث بالا رفتن پتانسیل اسمزی و ترکیبات با بار منفی سبب پایین آوردن پتانسیل اسمزی و نهایتاً پتانسیل سلول می شوند. پتانسیل فشاری نیز مؤید مقاومت دیواره سلول در مقابل آماسیدگی است. مقدار پتانسیل فشاری همواره مثبت بوده و باعث بالا رفتن پتانسیل کلی سلول می شود، اما پتانسیل اسمزی به خاطر حضور مواد محلول همواره منفی بوده و نیروی کششی برای جذب آب به داخل سلول است. پتانسیل ماتریک نیز حاکی از پیوندهای محکم ملکول های آب با سطوح کاپیلاری از جمله پیوند آب با پلیمرهای درون دیواره سلول یا پیوند آب با ملکول های پروتئین و قند درون سلول است. هرچه این ترکیبات در سلول بیشتر باشند به خاطر جذب آب به سطوح این ترکیبات قاعدتاً پتانسیل ماتریک بیشتر شده ماحصل آن منفی تر شدن پتانسیل کلی سلول است.

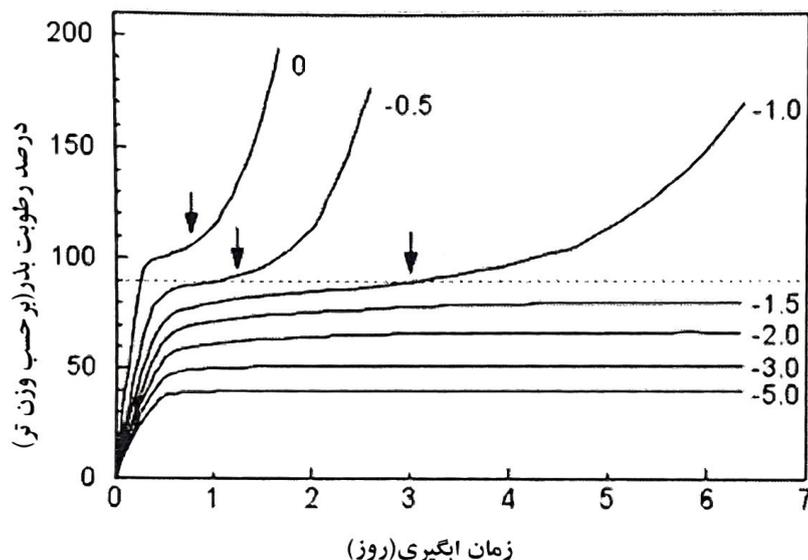
خاک نیز دارای مجموعه ای از اجزاء، مشابه پتانسیل سلول، برای پتانسیل آب است. با این تفاوت که نیروی این پتانسیل پس از نیروی گرانشی زمین معنی پیدا می کند. اکثراً مقدار فشار آب در خاک مشابه فشار آن در اتمسفر بوده (نزدیک صفر) و غلظت مواد محلول در آب خاک نیز معمولاً کم است (به استثنای خاک های شور). در واقع پتانسیل خاک (ψ_{soil}) بیشتر متأثر از اثرات کاپیلاری ذرات خاک و پیوند ملکول های آب با سطوح ذرات خاک (ψ_m) است (برعکس پتانسیل سلول). اختلاف در پتانسیل آب سلول و خاک یکی از فاکتورهای تعیین کننده سرعت و جریان آب به داخل بذر است (شکل ۱-۱۴).



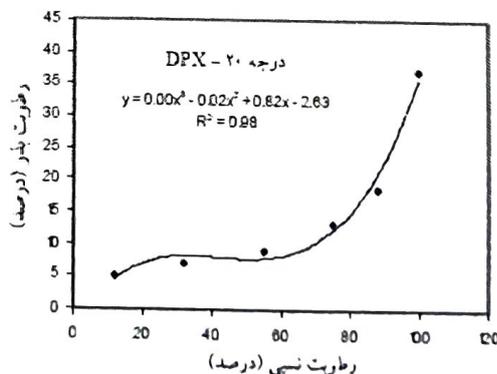
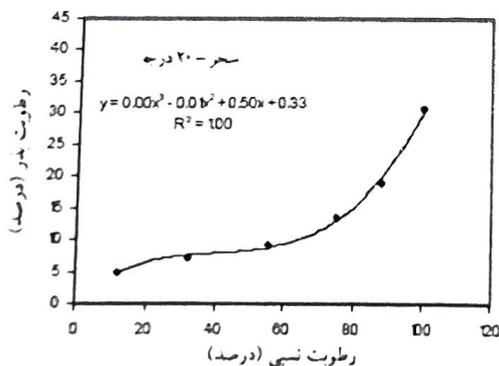
شکل ۱-۱۴. اثر محتوی رطوبتی بذر بر حسب وزن خشک و دما روی جوانه‌زنی بذر لوبیا رقم Tendercrop. محتوی رطوبتی زیر حد آستانه (خطوط منقطع عمودی) با کاهش محتوی رطوبتی بذر کاهش پیدا می‌کند (تفاوت حد آستانه جوانه‌زنی در دمای ۵ و ۲۰ درجه). این آستانه‌ها در دمای ۵ درجه برابر ۱۹ درصد و در دمای ۲۰ درجه حدود ۱۵ درصد هستند (بولی و همکاران، ۲۰۱۳).

بذرهای نواحی خشک به خاطر پتانسیل خیلی منفی ترکیبات داخل سلول دارای پتانسیلی بین ۵۰- تا ۳۵۰- مگاپاسکال هستند ($\psi_{seed} = \psi_{cell}$). در حالی که خاک در ظرفیت زراعی (آب باقی مانده در خاک پس از کسر آب ثقلی) دارای پتانسیلی برابر ۰/۰۳- مگاپاسکال است بنابراین، این اختلاف پتانسیل آب بذر و خاک یک مکش بالای ۵ برابر برای جذب آب به داخل بذر را ایجاد می‌کند (شکل ۱-۱۵). البته این در شرایطی صادق است که بذر در تماس مستقیم با آبی باشد که قرار است به داخل سلول نفوذ کند. به این خاطر است که در محیط ریشه به نزدیکی بذر با ذرات خاک و افزایش سطح تماس بذر با ذرات خاک تأکید می‌شود. برای این کار کشاورزان معمولاً در زمان کشت بذر رویه بذر را با عبور چرخ یا مکانیسم‌های مشابه برای تماس بیشتر بذر با ذرات خاک فشار می‌دهند. آب جدا از جریان هیدرولیکی به شکل بخار نیز می‌تواند در بذر نفوذ پیدا کند. همان مکانیسمی که بدان تعادل هیگروسکوپیکی بذر گفته می‌شود (شکل ۱-۱۶). انتقال آب به شکل بخار در محیط خاک آنچنان مهم است که حتی در تعادل ۹۸/۹ درصدی

رطوبت بین هوا و بذر باز بذرها به تبادل رطوبت با محیط حساس هستند. فاکتور دیگر در سرعت جذب آب به درون بذر درجه سختی پوسته بذر است. بسیاری از گیاهان بذریایی با پوسته خشک و محکم تولید میکنند که نسبت به آب نفوذ ناپذیر هستند. به این بذرها در اصطلاح خواب بذری سخت با خواب فیزیکی گفته می شوند.



شکل ۱-۱۵. جذب آب با بذر کاهودر محلول های مختلف اسمزی (مگاپاسکال). در پتانسیل های بالا (نزدیک مثبت) سه فاز ابگیری بذر به خوبی مشهود است در حالی که با منفی تر شدن پتانسیل محیط اطراف بذر سه فازهای اول و دوم جذب آب اتفاق می افتند. خطوط منقطع مبین حداکثر محتوی رطوبتی لازم برای خروج ریشه چه است (بولی و همکاران، ۲۰۱۳)



شکل ۱-۱۶. تغییرات درصد رطوبت بذر در تعادل با سطوح مختلف رطوبت نسبی محیط در دمای ۲۰ و ۲۵ درجه سانتی گراد در دو رقم سویا (خلیلی اقدم و قادری فر، ۱۳۹۱)

فصل ۲

مدل سازی خواب بذر

مقدمه

تاکنون مدل های زیادی برای خواب و سبز شدن گیاهچه ارائه شده است و منابع آن نیز در دسترس است (بنچ-آرنولد و سانچز، ۱۹۹۵؛ آلن و مایر، ۱۹۹۸؛ فورسلا و همکاران، ۲۰۰۰؛ باتللا و همکاران، ۲۰۰۴؛ فینچ و ساواش، ۲۰۰۴). تمامی مدل های ارائه شده دو هدف اصلی را دنبال می کنند. اولین هدف پیش بینی الگوهای سبز شدن گیاهچه در تأثیر فاکتورهای محیطی مانند دما، رطوبت، شخم، تیپ خاک، تشعشع خورشیدی و .. است (فورسلا، ۱۹۹۸؛ کبری و موردوخ، ۱۹۹۹؛ ویشورز و بوومیستر، ۲۰۰۱). این مدل ها اصولاً تجربی بوده و متکی بر داده های محیطی (دمای خاک، بارش، رطوبت خاک و ..) برای پیش بینی دوره های رشد برای سبز شدن یک گونه خاص هستند. به طوری که بدون دسترسی به این داده ها قادر به پیش بینی زمان شکست خواب یا شروع جوانه زنی نیستند. برای این کار به توابعی نیاز است که به طور پیوسته و زنجیره وار قادر به برآورد پارامترهای بیولوژیکی باشند. انجام پیش بینی های دقیق با استفاده از این توابع تجربی وابستگی شدیدی به داده های آب و هوایی و اطلاعات مربوط به ترکیب بانک بذر در یک محل خاص دارد، اما فورسلا و همکاران، (۲۰۰۰) نتیجه گرفتند که بالاترین نیاز اساسی برای بهبود کارایی مدل های سبز گیاهچه در آینده ترکیب مکانیستی عوامل اقلیمی و پارامترهای مدیریتی مؤثر در القاء یا حذف خواب بذر و جوانه زنی یا ظهور گیاهچه است.

ضمن اینکه اهمیت تأثیر ترکیب عوامل فوق روی سه جزء اخیر یکسان است. هدف دوم یا نهایی استفاده از مدل‌های خواب بذر، تلاش برای بیان فیزیولوژیکی پاسخ بذر به شرایط محیطی و استفاده از این نتایج برای مدل کردن این مفهوم است که بذر چگونه به محیط پیرامون خود عکس‌العمل نشان خواهد داد. چالش دیگر در استفاده از این مدل‌ها این است که بیشترین مدل‌ها پایه فیزیولوژیکی دارند و آیا این مدل‌ها خواهند توانست تا رفتارهای بیولوژیکی در طی خواب و سبز شدن بذر را نیز پیش‌بینی کنند یا خیر؟ برای پاسخ به تمامی این سؤالات باید منتظر توسعه بیشتر مدل‌های پیش‌بینی‌کننده رفتار بذر باشیم تا بتوان در سایه آن به پاسخ‌هایی در این زمینه دست یافت. علی‌الخصوص اینکه این مدل‌ها باید بتوانند به وضوح تفاوت در سطح خواب بذرهای گونه‌های مختلف گیاهی را شناسایی و تفکیک کنند و همین مورد نیز می‌تواند به طور مستقیم با نسبت بانک بذر در یک محیط مناسب برای جوانه‌زنی در ارتباط باشد. ولیشورز و کروپف، (۲۰۰۰) نشان داد که در انجام مطالعات پیش‌بینی سب شدن علف هرز در مزرعه باید مشخصاً روی پیش‌بینی‌های دقیق تغییرات فصلی خواب بذرهای دفن شده در خاک تمرکز کرد. این هدف نهایی تمامی مدل‌های فیزیولوژیکی است. دویژگی معمولی این مدل‌ها محاسبه آستانه پاسخ جوانه‌زنی به فاکتورهای محیطی و دیگری رفتار و الگوی خواب و سبز شدن در جوامع بذری به چه شیوه‌ای است.

۲-۱- انواع مدل‌ها

مدل شکل ساده شده سیستم (دنیای واقعی) است که غالب عناصر سیستم در آن گنجانده شده است. انتخاب عناصر اصلی یک سیستم و درجه توصیف آن‌ها به نوع مدل بستگی دارد و چنانچه مدل‌سازی به درستی انجام شود دقت خروجی مدل نیز به مراتب به سیستم واقعی نزدیک‌تر خواهد بود. مدل‌ها را براساس رابطه بین ورودی و خروجی‌های مدل، درجه پیچیدگی و توان توصیف شرایط واقعی در انواع مختلفی دسته‌بندی می‌کنند (کوچکی و خواجه‌حسینی، ۱۳۸۷).

فصل دوم: مدل سازی خواب بذر | ۴۵

۲-۱-۱- مدل های مکانیسم گرا

این نوع از مدل رابطه بین ورودی و خروجی مدل را براساس مکانیسم های موجود در سیستم بیان می کند و توصیف روابط در هر سطح براساس مکانیسم های سطوح پایین تر است مانند توصیف فتوسنتز برگ براساس فرآیندهای درون سلول.

۲-۱-۲- مدل های ایستا و پویا

مدل ایستا مدلی است که در آن زمان به عنوان یک متغیر تعریف نشده است و در مقابل در مدل های پویا، زمان به طور دقیق تعریف شده و تغییرات سیستم را در طی زمان شبیه سازی می کند.

۲-۱-۳- مدل های قطعی و احتمالی

در مدل قطعی پیش بینی مقادیر (عملکرد و ماده خشک) بدون هیچ گونه توزیع احتمال، واریانس و یا عناصر تصادفی انجام می شود. در صورتی که در مدل های احتمالی دقیقاً شرایط برعکس است. مدل های شبیه سازی رشد گیاهان همگی از نوع قطعی هستند.

۲-۱-۴- مدل های تجربی

کار اصلی این مدل ها توصیف رابطه بین دو متغیر است که اصولاً به وسیله معادلات رگرسیون (اکثراً چند متغیره) بیان می شود. این مدل ها اطلاعاتی درباره مکانیسم یک پدیده را ارائه نمی دهند ولی در محدوده ای که برای آن ساخته شده اند از دقت بالایی برخوردار هستند. این مدل ها محدود به محیط خود بوده و فقط در آن شرایط خاص کارکرد دارند. مدل های جوانه زنی و خواب بذر از دسته این مدل ها هستند.

۲-۲-۲- مدل های نرمال (مبتنی بر دما):

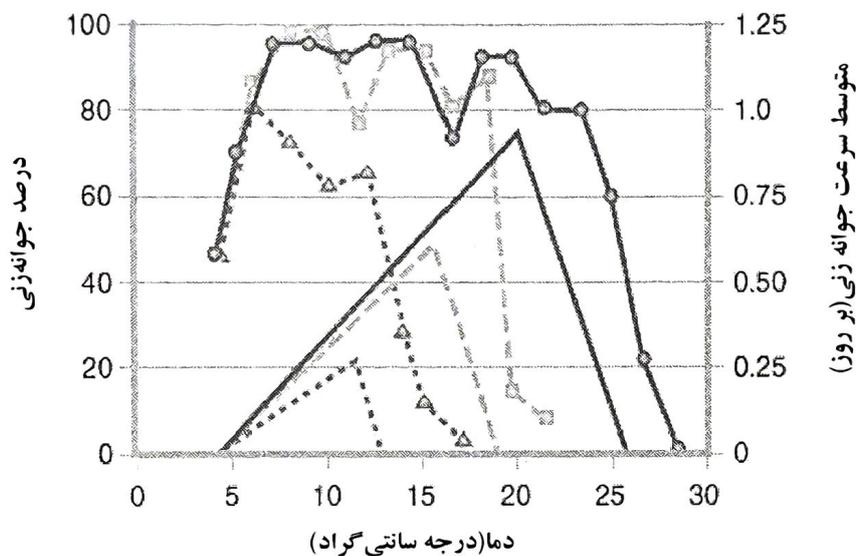
۲-۲-۱- دماهای کاردینال برای جوانه زنی

از میانه سده ۱۸۰۰ میلادی به بعد، سه دمای کاردینال (حداقل، مطلوب و حداکثر) برای توصیف واکنش جوانه زنی بذرهای گونه های گیاهی به سطوح مختلف دما ارائه شده است. دمای کاردینال اصولاً به دامنه سازش محیطی یک گونه و توان جوانه زنی در شرایط مطلوب و به دنبال آن رشد و استقرار مطلوب گیاهچه بستگی تام دارد. دمای حداقل یا پایه (T_b) پایین ترین دمایی است که جوانه زنی در آن شروع می شود. دمای مطلوب (T_o) دمایی است که سرعت و درصد جوانه زنی در آن حداکثر بوده و دمای سقف (T_c) بالاترین دمایی است که بذر در آن جوانه می زند و در بالاتر از آن بذر جوانه نمی زند. دامنه دمایی بین دمای پایه و سقف براساس سطح خواب بذر متفاوت است. در بذرهای تازه یا خوابیده این دامنه کم است و به تناسب زوال خواب بر عرض این دامنه دمایی نیز افزوده می شود. در بذر *Phelum arenarium* بذرهای تازه فقط در دامنه دمایی ۵-۱۳ درجه سانتی گراد جوانه می زنند و دماهای بالاتر از ۲۵ درجه سانتی گراد محدودکننده جوانه زنی است، اما به دنبال ۱۳ ماه انبار شدن و سپری کردن دوره پس رسی خشک دمای پایه جوانه زنی آن ثابت شد (شکل ۲-۱). گزارش های مشابهی در زمینه کاهش محدودیت دمای پایین برای جوانه زنی بذر *Polygonum aviculare* پس از یک دوره سرمایی برای شکستن خواب ارائه شده است بنابراین، دماهای پایین تر از دمای پایه و بالاتر از دمای سقف می تواند در حکم عامل بازدارنده در بذرهای بدون خواب عمل کرده و باعث القای خواب ثانویه شود. مدل های متعددی برای تخمین دماهای کاردینال ارائه شده است و معمولاً از دقت مشابهی در پیش بینی برخوردار نیستند از این رو باید با توجه به دقت مدل در برآورد داده ها نسبت به گزینش بهترین مدل اقدام کرده و سپس به نتایج تخمین دماهای کاردینال آن استناد کرد.

۲-۲-۲- مدل تخمین دمای کاردینال

از آنجایی که دماهای کاردینال یکی از ورودی های اصلی بسیاری از مدل های

شبهه سازی رشد و نمو گیاهان زراعی اند و در پیش بینی زمان تا وقوع یک دوره خاص فنولوژیکی حائز اهمیت هستند و اینکه تعیین دمای کاردینال در تعیین دقیق تاریخ کشت محصولات و تخمین محدوده جغرافیایی مطلوب برای کشت یک گیاه بسیار مطلوب تلقی می شود (محمودی و همکاران، ۲۰۰۸) از این رو مدل های ریاضی متعددی برای توصیف الگوی جوانه زنی در واکنش به دما ارائه شده است.



شکل ۱-۲. درصد (محور چپ) تجمعگی جوانه زنی بذر *Phleum arenarium* در پاسخ به پس رسی در دمای ۱۵ درجه سانتی گراد و رطوبت ۱۵ درصد برای ۱ (مثلت)، ۶ (مربع) و ۱۳ (دایره) در سطوح مختلف دمایی. محور سمت راست: متوسط سرعت جوانه زنی پیش بینی شده که با افزایش دما به طور خطی افزایش پیدا کرده و سپس کاهش پیدا می کند (بولی و همکاران، ۲۰۱۳).

برخی از این مدل ها برای پیش بینی دماهای کاردینال از واکنش جوانه زنی تجمعگی به سطوح مختلف دما (هاردگریو و وینسترال، ۲۰۰۶) و تعدادی دیگر از رابطه بین دما و سرعت جوانه زنی برای تخمین دماهای کاردینال استفاده می کنند. امتیاز این توابع این است که پارامترهای این مدل ها دارای مفهوم بیولوژیکی هستند مانند دماهای کاردینال و سرعت ذاتی جوانه زنی و سبز شدن (سلطانی و همکاران، ۲۰۰۶). از این رو از این مدل ها برای تخمین دماهای کاردینال یعنی پایه، مطلوب و سقف استفاده کرده اند. در اینجا به برخی از انواع این مدل ها اشاره می شود.

۲-۲-۱-۲-۲-۲-۲-۲ (ریتیچ و نسمیث، ۱۹۹۱):

$$f(T) = (T - T_b) / (T_o - T_b) \quad \text{if} \quad T_b < T \leq T_o$$

$$f(T) = (1 - ((T_c - T) / (T_c - T_o))) \quad \text{if} \quad T_o < T \leq T_c$$

$$f(T) = 0 \quad \text{if} \quad T < T_b \text{ or } T > T_c$$

۲-۲-۲-۲-۲-۲-۲-۲ (مین و همکاران، ۱۹۹۵)

$$f(T) = \left\{ \left[\left(\frac{T - T_b}{T_o - T_b} \right) \left(\frac{T_c - T}{T_c - T_o} \right) \right] \left(\frac{T_c - T_o}{T_o - T_b} \right)^\alpha \right\} \quad \text{if} \quad T > T_b \text{ and } T < T_c$$

$$f(T) = 0 \quad \text{if} \quad T \leq T_b \text{ or } T \geq T_c$$

۲-۲-۲-۲-۳-۲-۲-۲-۲ (وانگ و همکاران، ۲۰۰۹)

$$GR = \exp(\mu) \times (T - T_b)^\alpha \times (T_c - T)^\beta$$

که در آن ضرایب α و β به ترتیب تعیین کننده انحنای شکل در فواصل بین دمای پایه تا دمای مطلوب و دمای مطلوب تا دمای سقف هستند. چنانچه بخواهیم دمای کاردینال را متأثر از دو عامل دما و عمق کاشت (یک تا ۵ سانتی متر خاک) تخمین بزنیم رابطه آن به صورت زیر است:

$$GR = [a + b \times (depth - 2.5)] \times (T - T_b)^\alpha \times (T_c - T)^\beta$$

که در آن $depth$ عمق کاشت و a و b ثوابت معادله هستند.

۲-۲-۲-۲-۴-۲-۲-۲-۲ (یان و هانت، ۱۹۹۹):

$$f(T) = \left(\frac{T_c - T}{T_c - T_o} \right) \times \left(\frac{T - T_b}{T_o - T_b} \right)^{\frac{T_o - T_b}{T_c - T_o}} \quad \text{if} \quad T > T_b \text{ and } T < T_c$$

فصل دوم: مدل سازی خواب بذر | ۴۹

$$f(T) = 0 \quad \text{if} \quad T \leq T_b \text{ or } T \geq T_c$$

که با فرض مساوی قرار دادن دمای پایه با صفر مدل به صورت زیر خلاصه می شود:

$$f(T) = \left(\frac{T_c - T}{T_c - T_o} \right) \times \left(\frac{T}{T_o} \right)^{\frac{T_o}{T_c - T_o}}$$

۲-۲-۲-۵- تابع ۵ پارامتر بتا (ین، ۱۹۹۶):

$$f = \exp^{\mu} (T - T_b)^{\alpha} (T_c - T)^{\beta}$$

$$T_o = (aT_c + \beta T_b)(a + \beta)$$

۲-۲-۲-۶- تابع دندان مانند (پی و همکاران، ۱۹۹۶):

$$f(T) = (T - T_b) / (T_{o1} - T_b) \quad \text{if} \quad T_b < T \leq T_{o1}$$

$$f(T) = (T_c - T) / (T_c - T_{o2}) \quad \text{if} \quad T_{o2} < T \leq T_c$$

$$f(T) = 1 \quad \text{if} \quad T_{o1} \leq T \leq T_{o2}$$

$$f(T) = 0 \quad \text{if} \quad T < T_b \text{ or } T > T_c$$

۲-۲-۲-۷- تابع منحنی (کامکار و همکاران، ۲۰۱۲):

$$f(T) = \left[\frac{1}{\left((T_o - T_b) \times (T_c - T_o) \right)^{\frac{T_c - T_o}{T_o - T_b}}} \right] \left[(T - T_b) \times (T_c - T)^{\frac{T_c - T_o}{T_o - T_b}} \right]$$

$$f(T) = 0$$

$$\text{if} \quad T > T_b \text{ and } T < T_c \text{ and } T_b < T_o < T_c$$

$$\text{if} \quad T \leq T_b \text{ or } T \geq T_c$$

۲-۲-۲-۸- تابع خطوط متقاطع (سامرفیلد و همکاران، ۱۹۹۱):

$$f(T) = b(T - T_b) \quad \text{if} \quad T_b \leq T \leq T_o$$

$$f(T) = c(T_c - T) \quad \text{if} \quad T_o \leq T \leq T_c$$

۲-۲-۲-۹- تابع درجه دوم (سلطانی و همکاران، ۲۰۰۶):

$$f(T) = \left[\left((T - T_b) \times (T_c - T) \right) \left(\frac{T_c - T_b}{2} \right)^{-2} \right]$$

$$f(T) = 0$$

$$\text{if} \quad T > T_b \text{ and } T < T_c \text{ and } T_b < T_o < T_c$$

$$\text{if} \quad T \leq T_b \text{ or } T \geq T_c$$

۲-۲-۲-۱۰- تابع مسطح (کامکار و همکاران، ۲۰۰۸):

$$f(T) = \frac{(T - T_o)}{(T_o - T_b)} \quad \text{if} \quad T_b < T < T_o$$

$$f(T) = 1 \quad \text{if} \quad T_b \leq T$$

۲-۲-۲-۱۱- تابع چند جمله ای درجه دو (چوی و همکاران، ۲۰۰۸؛ تیمرمانس و

همکاران، ۲۰۰۷):

$$f(T) = a + bT + cT^2$$

$$T_o = -b/2a$$

$$T_c = \frac{-b - \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} \quad \text{if} \quad T_b \leq T \leq T_o$$

$$T_o \leq T \leq T_c$$

$$T_b = \frac{-b + \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}$$

فصل دوم: مدل سازی خواب بذرا ۵۱

۱۲-۲-۲-۲- تابع خطی شکسته (گاریسیا هوردوبرو و همکاران، ۱۹۸۲):

$$f(T) = \frac{R_{opt}}{(T_o - T_b)} \times (T - T_b) \quad \text{if} \quad T_b < T < T_o$$

$$f(T) = \frac{R_{opt}}{(T_m - T_o)} \times (T_m - T) \quad \text{if} \quad T_o < T < T_m$$

۱۳-۲-۲-۲- تابع رگرسیون غیرخطی (راتکوسکی و همکاران، ۱۹۸۳):

$$\sqrt{f(T)} = b(T - T_b) [1 - \exp(c(T - T_c))] \quad \text{if} \quad T_b < T < T_c$$

۱۴-۲-۲-۲- تابع دمای کارینال چرخشی (روسو و همکاران، ۱۹۹۵):

$$f(T) = \frac{(T - T_c)(T - T_b)^2}{(T_o - T_b) [(T_o - T_b)(T - T_b) - (T_o - T_c)(T_o + T_b - 2T)]} \quad \text{if} \quad T_b < T < T_c$$

$$f(T) = 0 \quad \text{if} \quad T_b > T, T > T_c$$

که در آن ها T_b دمای پایه، T_o دمای مطلوب، T_{o1} دمای مطلوب تحتانی، T_{o2} دمای مطلوب فوقانی، T_c دمای سقف، R_{opt} سرعت جوانه زنی مطلوب و $f(T)$ تابع دمایی سرعت جوانه زنی یا درصد جوانه زنی تجمعی و a ، b ، c ، β و μ ضرایب رگرسیون هستند (اشکال ۲-۲ و ۳-۲). برای محاسبه مقدار سرعت جوانه زنی برحسب اینکه کدام دهک از سرعت جوانه زنی مدنظر باشد می توان از عکس روز بیولوژیک تا رسیدن به درصد خاصی از جوانه زنی استفاده کرد. در مطالعات بیشتر از D_{50} (روز بیولوژیک تا رسیدن درصد جوانه زنی به ۵۰ درصد حداکثر مقدار خود) یا D_{90} (روز بیولوژیک تا رسیدن درصد جوانه زنی به ۹۰ درصد حداکثر مقدار خود) استفاده می شود که عکس این دهک ها به ترتیب برابر R_{50} و R_{90} خواهد بود (سلطانی و همکاران، ۲۰۰۱).

$$R_{50} = \frac{1}{D_{50}}$$

برای محاسبه حداکثر سرعت یا درصد جوانه‌زنی نیز می‌توان از تابع $f(T)$ استفاده کرد. این تابع برای کمی کردن پاسخ درصد یا سرعت جوانه‌زنی به دما به منظور تخمین دماهای کاردینال استفاده می‌شود و رابطه کلی آن به صورت زیر است (سلطانی و همکاران، ۲۰۰۶).

$$R_{50} = f(T) \times R_{\max}$$

که در آن R_{50} سرعت جوانه‌زنی، $f(T)$ تابع دمایی که مقدار آن از روابط بالا قابل محاسبه است و R_{\max} حداکثر سرعت جوانه‌زنی یا حداکثر درصد جوانه‌زنی مورد انتظار است. اهمیت استفاده از پارامترهای صحیح در محاسبات پیش‌بینی جوانه‌زنی تا حدی است که امروز استفاده از عامل میانگین زمان جوانه‌زنی (MGT) به عنوان شاخصی از زمان تا رسیدن به درصد خاصی از جوانه‌زنی عملاً مردود است و فقط به عنوان شاخصی از سرعت جوانه‌زنی مطرح است (شکل ۲-۴). به عبارت دیگر میانگین زمان جوانه‌زنی هیچ‌گاه تا زمان رسیدن جوانه‌زنی به ۵۰ درصد حداکثر مقدار خود برابر نبوده و حتی دارای رابطه‌ی نمایی با آن است. از این رو شیوه صحیح استفاده از T_{50} یا عکس آن R_{50} در مدل‌های پیش‌بینی و تخمین دمای کاردینال است (سلطانی و همکاران، ۲۰۱۵). از میانگین زمان جوانه‌زنی نباید برای مقایسه تیمارها استفاده کرد زیرا چنین مقایسه‌ای در واقع مقایسه بین زمان در درصدهای مختلف جوانه‌زنی است که همین منجر به بروز اشتباه در نتایج مقایسه میانگین خواهد شد بنابراین، استفاده از T_{50} دارای سودمندی بهتری بوده و مشکلات مربوط به استفاده از MGT را ندارد.

$$MGT = \frac{\sum_{i=1}^n (n, t)_i}{\sum_{i=1}^n n}$$

$$R_{50} = \frac{1}{t_{50}} = \frac{1}{D_{50}}$$

که در آن n تعداد بذر جوانه زده در زمان t ، D_{50} یا T_{50} زمان تا رسیدن جوانه‌زنی به ۵۰ درصد حداکثر مقدار خود یا روز بیولوژیک و R_{50} سرعت جوانه‌زنی در زمان رسیدن جوانه‌زنی به ۵۰ درصد حداکثر مقدار خود است. برای محاسبه D_{50} یا T_{50} نیز از یک

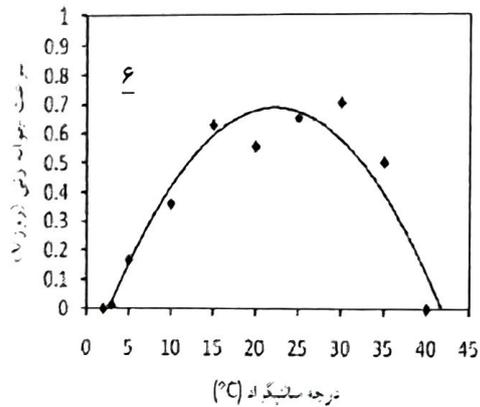
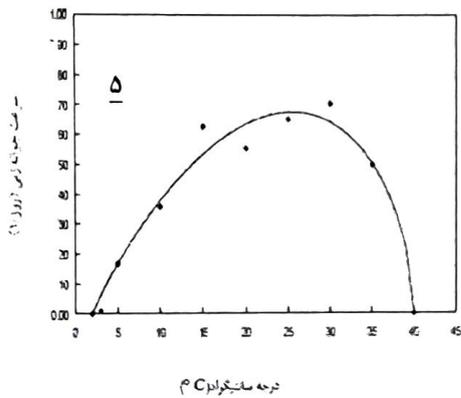
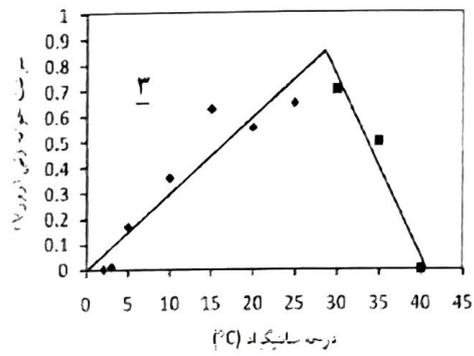
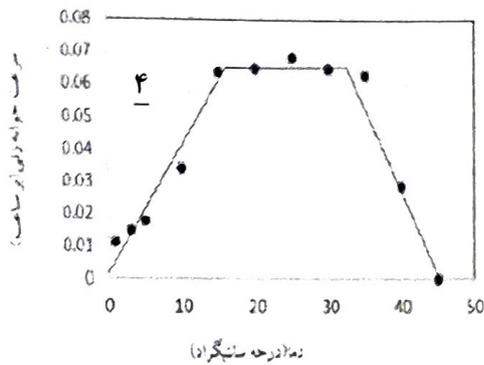
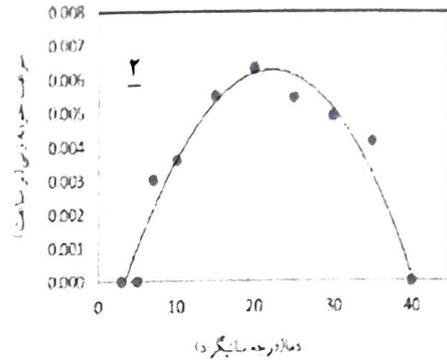
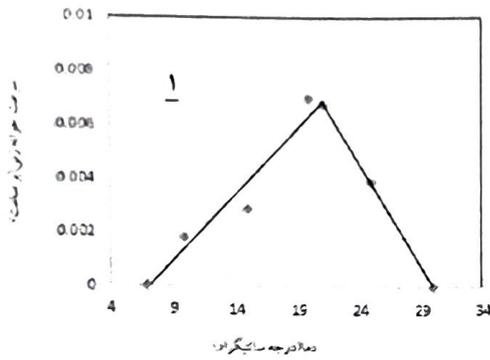
تابع سیگموئیدی کمک گرفته می شود:

$$G = \frac{G_{\max}}{1 + \left(\frac{t}{t_{50}}\right)^b}$$

G_{\max} حداکثر جوانه زنی تجمعی، t زمان جوانه زنی (پس از آبنوشی)، t_{50} زمان تا رسیدن جوانه زنی به ۵۰ درصد حداکثر مقدار خود، b پارامتر تعیین کننده شکل منحنی و G جوانه زنی تجمعی در زمان t است (پاتانه و همکاران، ۲۰۱۶). برای همین تابع می توان با قرار دادن تیمارهای کمی مانند عمق کشت، ارتفاع و شوری به جای دما، مقادیر t_{50} را نیز برای آن ها محاسبه کرد (کشتکار و همکاران، ۲۰۰۹) مانند:

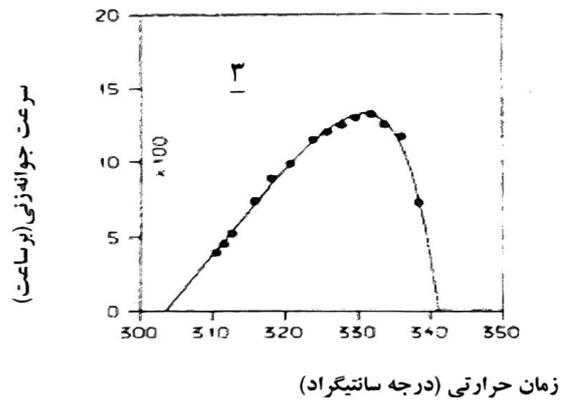
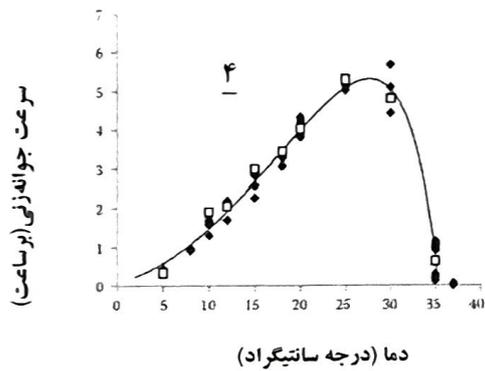
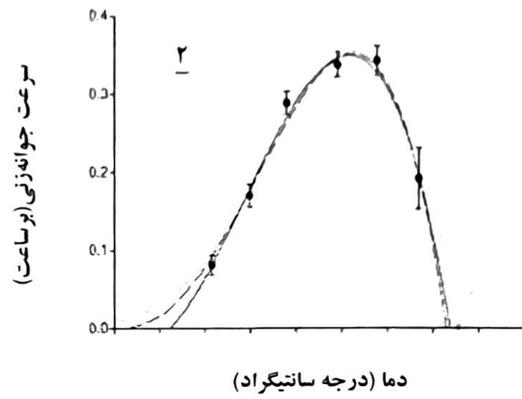
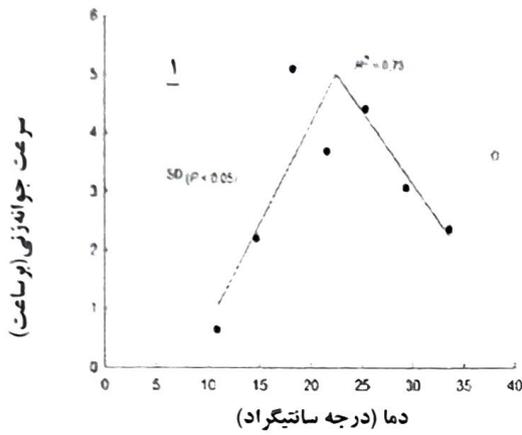
$$H = \frac{H_{\max}}{1 + \left(\frac{t}{H_{50}}\right)^b}$$

که در آن H_{\max} حداکثر ارتفاع گیاه، t زمان پس از سبز شدن، t_{50} زمان تا رسیدن ارتفاع به ۵۰ درصد حداکثر مقدار خود، b پارامتر تعیین کننده شکل منحنی و H ارتفاع گیاه در زمان t است.

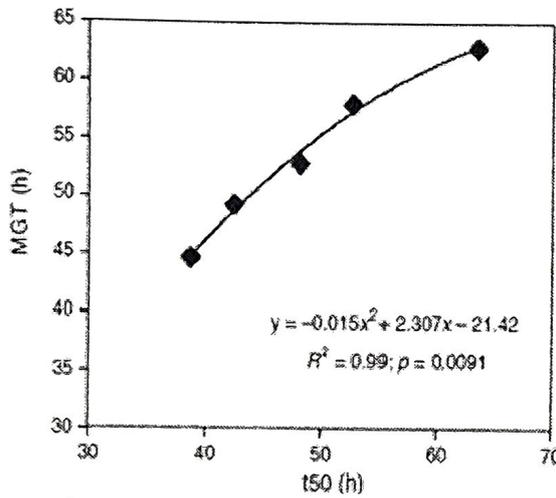
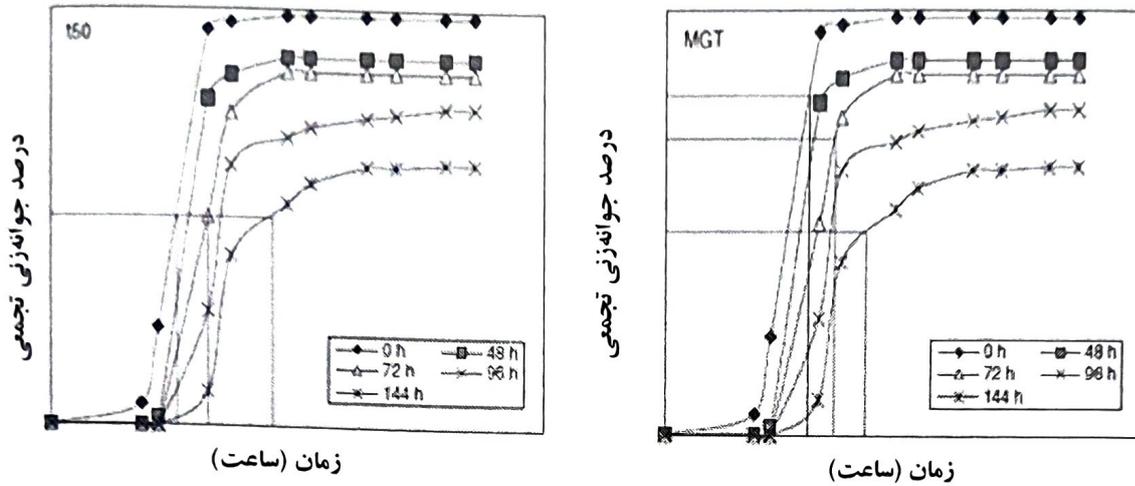


شکل ۲-۲. برازش سرعت جوانه زنی به دما با استفاده از توابع مختلف: دوتکه ای (۱)، بتا (۲)، متقاطع (۳)، دندان مانند (۴)، پنج پارامتر بتا (۵) و چند جمله ای درجه دوم (۶). منبع: ۱، ۲ و ۴ (جلیلیان و خلیلی اقدم، ۱۳۹۴. خلیلی اقدم و همکاران، ۱۳۹۶ (۱ و ۲))، ۳، ۵ و ۶ (بالندری و همکاران، ۱۳۹۰).

فصل دوم: مدل سازی خواب بذر | ۵۵



شکل ۲-۳. برازش سرعت جوانه زنی به دما با استفاده از توابع مختلف: خطی شکسته (۱)، بتای تغییر یافته (۲)، رگرسیون غیرخطی (۳)، چرخشی (۴). منبع: ۱) کیف و همکاران، (۲۰۱۱)، ۲) وان درهیده و همکاران، (۲۰۰۶)، ۳) هودکاوا و همکاران، (۲۰۱۱) و ۴) رادکوسکی و همکاران، (۱۹۸۳).



شکل ۲-۴. ارتباط بین T50 و MGT در زمان های مختلف پیری بذر (سلطانی و همکاران، ۲۰۱۵)

۲-۲-۳- مدل پیش بینی جوانه زنی:

سبز شدن گیاهچه و جوانه زنی به طور کلی یکی از وقایع فنولوژیکی مهم در موفقیت گیاهان یک ساله است و تا به حال مدل های زیادی اعم از انواع ترمال و هیدرو ترمال (بر مبنای روابط رگرسیون سرعت جوانه زنی)، مدل های تخمین دمای کاردینال و توزیع ضرایب زنده مانگی جوامع براساس تجزیه پروبیت ارائه شده است (برادفورد، ۱۹۹۰؛ برادفورد و آلواردو، ۲۰۰۵). این مدل ها علاوه بر اینکه قادر به پیش بینی درصد جوانه زنی تجمعی بذر هستند از دماهای کاردینال محاسباتی و ضرایب این مدل ها می توان برای مقایسه توده های بذری و ژرم پلاسماها استفاده کرد (فارتیال و همکاران، ۲۰۰۳؛ کراوفورد و همکاران، ۱۹۹۶).

۲-۲-۳-۱- مدل دمایی بوم مسترو کارسین (۱۹۹۲)

در این مدل سطح خواب (D) تابعی است سرما (C) و گرما (H):
 $D = f(C, H)$
مقدار تغییرات (C) معمولاً یک درجه سانتی گراد به ازای هر ۱۰ روز در خاکی است که متوسط دمای آن زیر حد بحرانی ۲۵ درجه سانتی گراد است. مقدار (H) نیز مجموع متوسط دمای خاک در هر دوره ۱۰ روزه است. بنابراین، درجه خواب به دامنه دمایی که بذر تجربه می کند وابستگی دارد. درصد جوانه زنی در دماهای مختلف با استفاده از مدل بالا را می توان با یک تابع درجه دومی توصیف کرد:

$$G = aT_g^2 + bT_g + c$$

که در آن مقادیر a، b و c ضرایب مدل، T_g دمای جوانه زنی و G درصد جوانه زنی است. شکل ساده مدل با مدنظر قرار دادن ضرایب به صورت زیر است.

$$a, b, c = f(C, H)$$

۲-۲-۳-۲- مدل سه بعدی رگرسیونی مطلوب شده

این مدل تابعی چند جمله ای از دما و درصد جوانه زنی بوده و سرعت جوانه زنی را با استفاده از یک مدل رگرسیون غیرخطی برآورد می کند (هاردگری و وینسترال، ۲۰۰۶).

$$R = \frac{a + bG + cG^2 + dG^3 + eT + fT^2}{1 + gG + hT + iT^2}$$

که در آن a تا i ضرایب معادله، T دمای جوانه زنی، G درصد جوانه زنی تجمعی و R سرعت جوانه زنی است. این مدل برای پیش بینی سرعت جوانه زنی در همه توده های بذری در صورت استفاده از داده های درون یابی شده (با ضریب تبیین بین ۸۵ تا ۹۴ درصد)، داده های اندازه گیری شده (ضریب تبیین بین ۱۷ تا ۷۰ درصد) و ترکیب داده های اندازه گیری شده و درون یابی شده با ضریب تبیین بین ۸۰ تا ۹۲ درصد قابل استفاده است.

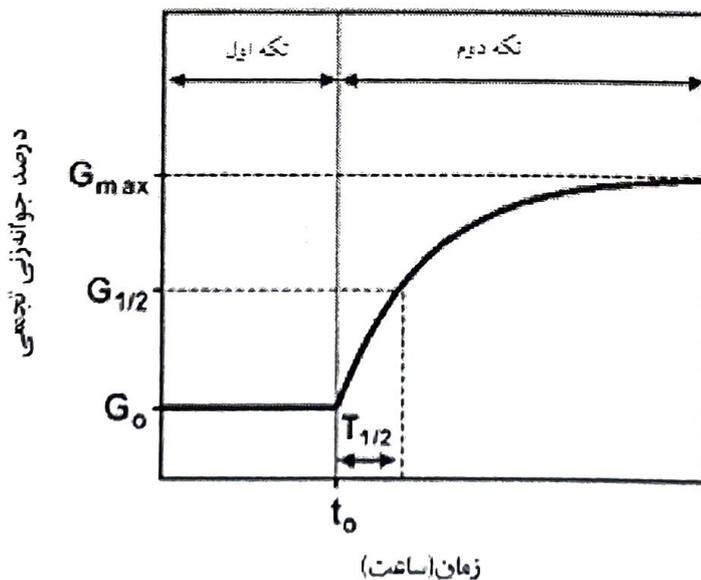
۲-۲-۳-۳- تابع دوتکه ای نوع ۱

این مدل درصد جوانه زنی را در هر مرحله با استفاده از زمان و مقدار شمارش اول جوانه زنی و زمان تا رسیدن جوانه زنی به ۵۰ درصد حداکثر مقدار خود درون یابی می کند (جتورلیکووا و همکاران، ۲۰۱۲).

$$G_t = G_0 + \begin{cases} (G_{\max} - G_0) \left(1 - \exp\left(\frac{-\ln 2(t - t_0)}{T_{1/2}}\right) \right) & \text{if } t \geq t_0 \\ 0 & \text{if } t < t_0 \end{cases}$$

جایی که t زمان (روز یا ساعت)، G_t درصد جوانه زنی در زمان t ، G_0 درصد جوانه زنی در زمان شروع آزمایش (شمارش اول)، G_{\max} حداکثر درصد جوانه زنی، t_0 زمان شمارش اول (زمان پس از شروع جوانه زنی) و $T_{1/2}$ زمان برای رسیدن جوانه زنی به ۵۰ درصد حداکثر مقدار خود است. پارامتر دیگر مهم با مفهوم بیولوژیکی t_{\max} است و بیانگر زمان اتمام جوانه زنی است (شکل ۲-۵):

$$t_{\max} = t_0 + 5T_{1/2}$$



شکل ۲-۵. برازش مدل ریاضی دوتکه ای (جتورلیکووا و همکاران، ۲۰۱۲).

۲-۲-۳-۴- تابع دو تکه ای نوع ۲

برای کمی سازی واکنش درصد سبز شدن یا جوانه زنی به دما نیز می توان از یک تابع دو تکه ای بر مبنای مدل گامپرتز استفاده کرد (ایزکویردو و همکاران، ۲۰۱۳).

$$G = G_{\max} \times \left(\exp \left(-\exp \left(-b (T - m) \right) \right) \right) \quad \text{if} \quad T < m$$

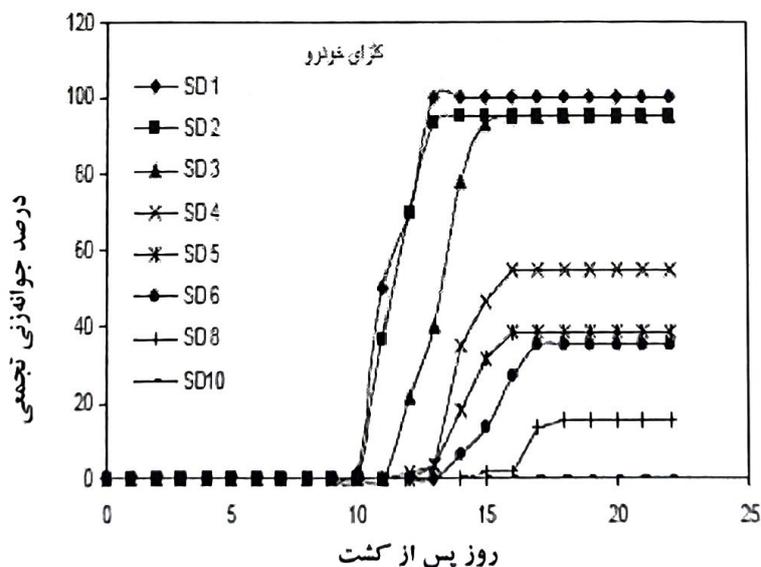
$$G = G_{\max} \quad \text{if} \quad T \geq m$$

کمی سازی درصد جوانه زنی بر اساس مدل ویبول نیز به شکل زیر است:

$$G = G_{\max} \times \left(1 - \exp \left(-b (T - m)^c \right) \right) \quad \text{if} \quad T < m$$

$$G = G_{\max} \quad \text{if} \quad T \geq m$$

که در آن G درصد جوانه زنی یا سبز شدن، G_{\max} حداکثر درصد سبز شدن، T تیمار دمایی، b شیب خط، c ضریب مدل و m نقطه چرخش منحنی است. همچنین با استفاده از این مدل ها می توان پاسخ جوانه زنی به عمق دفن شدن را نیز کمی کرد (سلطانی و همکاران، ۲۰۱۵). برای این کار کافی است به جای تیمارهای دمایی از تیمارهای کمی عمق کشت، شوری و یا خشکی استفاده کرد (شکل ۲-۶).



شکل ۲-۶. روند تجمعی جوانه زدن کلزای خودرو تحت تاثیر عمق کشت SD1 تا SD10 به ترتیب عمق دفن شدن از ۱ تا ۱۰ سانتی متر هستند (سلطانی و همکاران، ۱۳۹۳).

۲-۲-۳-۵- مدل چهار پارامتره هیل

مدل چهار پارامتری هیل مشتق شده از مدل سه پارامتری هیل (گوتله و همکاران، ۲۰۰۸) است و در بیولوژی به ویژه در زمینه بررسی ارتباط اثر دارو و غلظت دارو در دست استفاده قرار گرفته است و به آن مدل سیگموئیدی E_{max} نیز گفته می شود. پایه اصلی این مدل بر اساس معادله مکائیل - منتن بوده و به صورت زیر است:

$$G = G_0 + \frac{G_{max} \times t^\alpha}{t_{50}^\alpha + t^\alpha}$$

که در آن G درصد تجمعی جوانه زنی، G_0 عرض از مبدأ مدل (نقطه ای که نمودار محور Y را قطع می کند، $G_0 \geq 0$)، G_{max} حداکثر مقدار جوانه زنی تجمعی ($G_{max} \leq 100$)، t زمان جوانه زنی (ساعت / روز) و t_{50} مدت زمانی که طول می کشد تا ۵۰ درصد از حداکثر جوانه زنی رخ دهد و معادل $t_{50} = 1/R_{50}$ یا عکس سرعت جوانه زنی است (شکل ۲-۷). به R_{50} در این رابطه، پارامتر تاسون و الکسسابی نیز می گویند (تاسون و الکسسابی، ۱۹۹۳). α نیز ضریب معادله است و تعیین کننده شکل منحنی است (هر چه مقدار این ضریب بیشتر باشد اختلاف بین شروع جوانه زنی و زمانی که بیشترین درصد جوانه زنی اتفاق می افتد کمتر خواهد بود. در واقع این ضریب می تواند مقدار یکنواختی جوانه زنی را نشان دهد). یکی از فرضیات اصلی این مدل این است که درصد جوانه زنی نهایی الزاماً ۱۰۰ درصد نیست چون همه توده های بذری دارای درصد نهایی جوانه زنی ۱۰۰ درصد نیستند و عملاً ممکن است دارای جوانه زنی نهایی کمتر از ۱۰۰ درصد باشند. این مدل را می توان به صورت زیر نیز بازنویسی کرد:

$$\frac{G}{G_{max}} = G'_0 + \frac{t^\alpha}{t_{50}^\alpha + t^\alpha}$$

جایی که $G'_0 = G_0 / G_{max}$ است. در واقع در این مدل جوانه زنی فقط تابعی است از زمان:

$$G = f(t)$$

تابع لگاریتمی مدل هیل را می توان به صورت زیر نوشت:

$$\log \left(\frac{G/G_{\max}}{1 - (G/G_{\max})} \right) = \alpha \log(t) - \alpha \log(t_{50})$$

از آنجایی که در مدل چهار پارامتره اولیه هیل مقدار عرض از مبدأ مقداری منفی است می توان با مساوی قرار دادن مدل برابر با مقدار صفر زمان تا شروع جوانه زنی (محل برخورد نمودار با محور زمان) را با کمک رابطه زیر محاسبه کرد (الکسسای و همکاران، ۲۰۰۸):

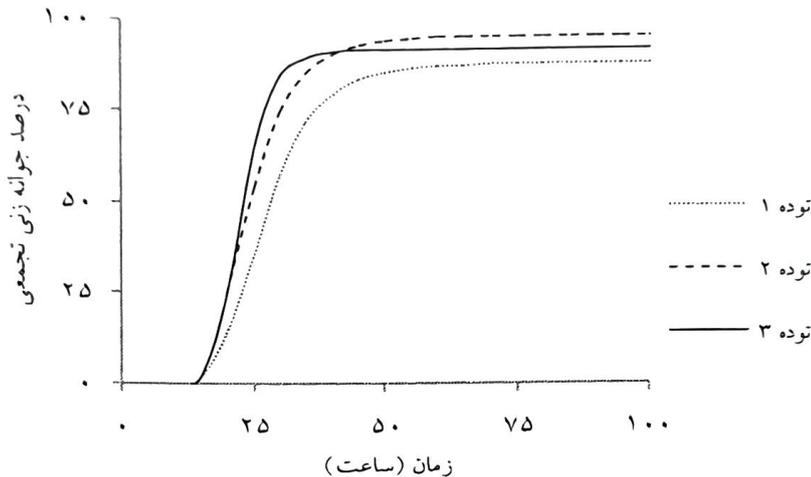
$$lag = \alpha \times \sqrt{\frac{-G_0 \times t_{50}^\alpha}{G_{\max} + G_0}}$$

در این رابطه lag برابر با زمان تا شروع جوانه زنی است. برای بیان ریاضی سرعت جوانه زنی در این مدل توجه اصلی به تفاوت زمانی بین زمان تا شروع جوانه زنی (لگ فاز) و زمان تا رسیدن جوانه زنی به ۵۰ درصد حداکثر مقدار خود است. به این اختلاف زمانی D_{lag-50} اطلاق می شود. مقادیر کمتر D_{lag-50} بیانگر سرعت بیشتر جوانه زنی و یکنواختی آن بوده و نهایتاً اینکه شیب منحنی تندتر می شود. بنابراین، همبستگی بین مقادیر D_{lag-50} و α همیشه باید منفی باشد. D_{lag-50} می تواند شاخص خوبی برای سرعت و یکنواختی جوانه زنی و حتی قدرت یا ویگور بذر باشد. به طور کلی چنین عنوان می شود که پارامترهای D_{lag-50} ، lag_{phase} و t به تنهایی شاخص بهتری از سرعت جوانه زنی هستند. زیرا سرعت جوانه زنی فقط تابعی از زمان است و بنابراین، برای دو توده بذر با رفتار جوانه زنی متفاوت، مشابه است. برای حل این مشکل با مشتق گرفتن از مدل هیل سرعت جوانه زنی را می توان از رابطه زیر به دست آورد:

$$TMGR = \alpha \times \sqrt{\frac{t_{50}^\alpha (\alpha - 1)}{\alpha + 1}}$$

$$S = \frac{G_{\max} \times \alpha \times t_{50}^\alpha \times t^{\alpha-1}}{(t_{50}^\alpha + t^\alpha)^2}$$

جایی که S سرعت جوانه زنی (بر ساعت یا روز) و $TMGR$ زمان تا رسیدن سرعت جوانه زنی به حداکثر مقدار خود است.



شکل ۲-۷- برآزش مدل چهار پارامتری هیل برای درصد جوانه زنی تجمعی در مقابل زمان در سه توده بذر گندم (عالی مقام و همکاران، ۱۳۹۲).

۲-۲-۳-۶- مدل چاپمن و ریچاردز

از تابع رشد چاپمن - ریچاردز (ریچاردز، ۱۹۵۹) می توان برای تخمین درصد یا سرعت جوانه زنی بذر استفاده کرد (کوی و همکاران، ۲۰۰۶):

$$G = m [1 - \exp(-n \times t_g)]^p$$

که در آن G درصد جوانه زنی، t_g زمان جوانه زنی، m ضریب قوس منحنی، n پارامتر سرعت و p پارامتر شکل است. در این تابع سیگموئیدی هرچه مقدار ضریب قوس منحنی (m) بیشتر باشد، حداکثر درصد جوانه زنی تجمعی نیز بیشتر است. در واقع این ضریب مؤید حداکثر درصد تجمعی جوانه زنی است. دو ضریب n و p نیز تعیین کننده شکل منحنی هستند. یکی از فرضیات اصلی این مدل این است که درصد جوانه زنی نهایی الزاماً مقدار ۱۰۰ درصد نیست چون همه توده های بذری دارای درصد نهایی جوانه زنی ۱۰۰ درصد نیستند و عملاً ممکن است دارای جوانه زنی نهایی کمتر از ۱۰۰ درصد

فصل دوم: مدل سازی خواب بذرا ۶۳

باشند (شکل ۲-۸). چنانچه از این تابع برای محاسبه ترمال تایم جوانه زنی استفاده کنیم مدل به صورت زیر خواهد بود:

$$G = m \left[1 - \exp(-n \times \theta_g) \right]^p$$

جایی که در آن θ_g ترمال تایم جوانه زنی، n سرعت جوانه زنی، p پارامتر شکل و m حداکثر درصد جوانه زنی نهایی است. در این دو مدل با درون یابی به شیوه نوشتن برنامه کامپیوتری می توان مؤلفه هایی مانند زمان تا ۱۰، ۲۰، و ۹۰... درصد جوانه زنی، سرعت و یکنواختی و درصد نهایی جوانه زنی را محاسبه کرد.

۲-۲-۳-۷- مدل لجستیک

در صورت برازش منحنی لجستیک به جوانه زنی تجمعی در هر سطح دمایی، درصد جوانه زنی در زمان از رابطه زیر به دست می آید (مارشال و اسکویپر، ۱۹۹۶):

$$y = \frac{y_{\max}}{\left(1 + x \left(\exp^{-b(x-m)} \right)^{\frac{1}{x}} \right)}$$

با جای گذاری زمان جوانه زنی به جای مقدار x و درصد جوانه زنی به جای مقدار y در رابطه بالا، مدل لجستیک کاربرد بیولوژیکی به خود می گیرد که فرم ساده شده آن به صورت زیر است:

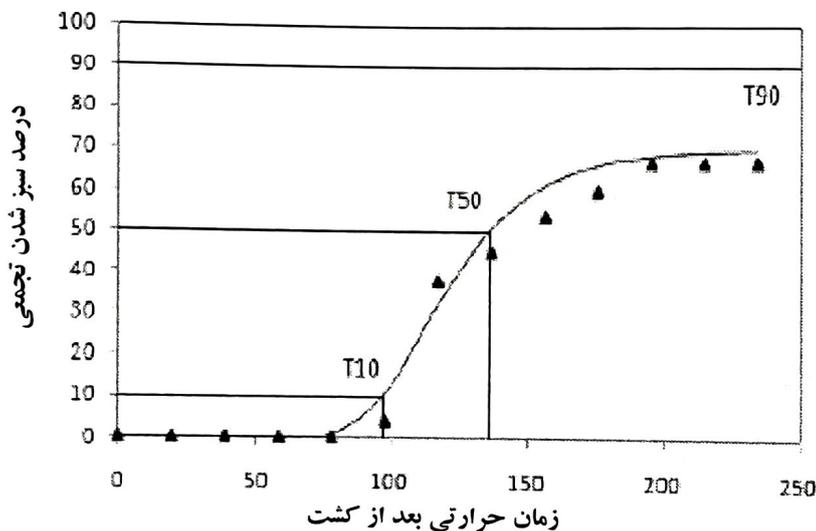
$$G = \frac{G_{\max}}{\left(1 + t \left(\exp^{-b(t-m)} \right)^{\frac{1}{t}} \right)}$$

که ساده شده آن برابر است با:

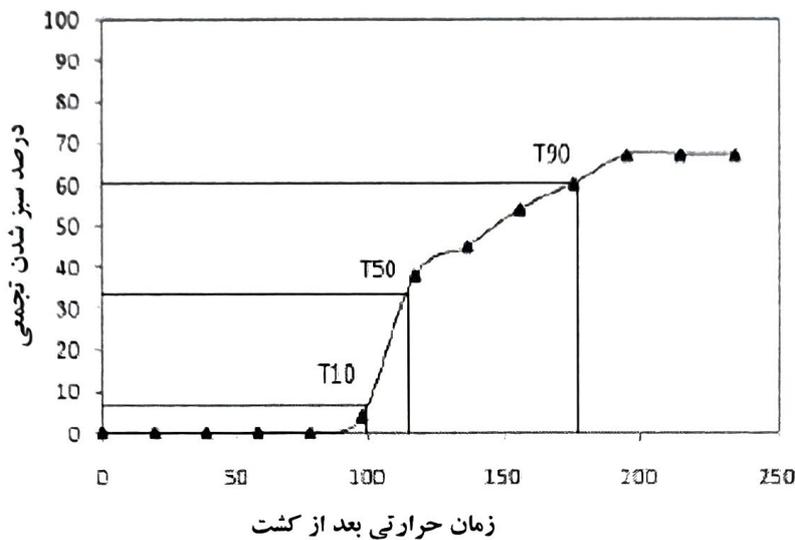
$$G = \frac{G_{\max}}{1 + \exp[b(t-m)]}$$

که در آن G درصد جوانه زنی تجمعی در هر زمان، G_{\max} درصد نهایی جوانه زنی

تجمعی، t زمان جوانه زنی و b و m ضرایب مدل هستند. یکی از فرضیات اصلی این مدل این است که درصد جوانه زنی نهایی ۱۰۰ درصد است و همه توده های بذری الزاماً به مقدار ۱۰۰ درصد خواهند رسید و براین اساس مؤلفه هایی مانند زمان تا ۱۰، ۲۰، ... و ۹۰ درصد جوانه زنی، سرعت و یکنواختی و درصد نهایی جوانه زنی براساس ۱۰۰ درصد جوانه زنی نهایی محاسبه می شوند و این یکی از ایرادات اصلی این مدل است زیرا همه توده های بذری الزاماً دارای درصد نهایی جوانه زنی ۱۰۰ درصد نیستند (شکل ۲-۹).



شکل ۲-۸. درصد سبز شدن یا درصد جوانه زنی بذر گندم و زمان تا درصدهای خاصی از سبز شدن (T10 زمان تا ۱۰ درصد سبز شدن، T50 زمان تا ۵۰ درصد سبز شدن و T90 زمان تا ۹۰ درصد سبز شدن). خطوط ممتد (درصد سبز شدن پیش بینی شده براساس مدل چاپمن و ریچاردز) و نقاط مثلثی (درصد جوانه زنی مشاهده شده) (سلطانی و همکاران، ۱۳۹۲).



شکل ۲-۹. درصد سبز شدن یا درصد جوانه زنی بذر گندم و زمان تا درصدهای خاصی از سبز شدن (T10 زمان تا ۱۰ درصد سبز شدن، T50 زمان تا ۵۰ درصد سبز شدن و T90 زمان تا ۹۰ درصد سبز شدن). خطوط ممتد (درصد سبز شدن پیش بینی شده براساس مدل لجستیک) و نقاط مثلثی (درصد جوانه زنی مشاهده شده) (سلطانی و همکاران، ۱۳۹۲).

۲-۲-۳-۸- مدل گامپرتز

برای محاسبه درصد نهایی جوانه زنی مدل گامپرتز به صورت زیر است (مارشال و اسکوییر، ۱۹۹۶):

$$y = y_{\max} \times \exp^{-\exp^{-b(x-m)}}$$

با جای گذاری زمان جوانه زنی به جای مقدار x و درصد جوانه زنی به جای مقدار y در رابطه بالا، مدل گامپرتز دارای مفهوم بیولوژیکی خواهد بود:

$$G = G_{\max} \times \exp(\exp(b(t - m)))$$

که در آن G درصد جوانه زنی تجمعی در هر زمان، G_{\max} درصد نهایی جوانه زنی تجمعی، t زمان جوانه زنی و b و m ضرایب مدل هستند.

۲-۲-۴- مدل های ترمال تایم

۲-۲-۴-۱- مدل ترمال تایم

همچنان که قبلاً ذکر شد سرعت جوانه زنی (عکس زمان تا رسیدن جوانه زنی به یک درصد خاص) دارای حساسیت بالایی به دما است و با افزایش دما تا محدوده دمای مطلوب مقدار آن افزایش و سپس با شیب بسیار تندی هم زمان با نزدیک شدن دما به دماهای بالاتر کاهش پیدا می کند. البته پاسخ سرعت و درصد جوانه زنی به تغییرات دما تا حدی متفاوت است و درصد جوانه زنی بیشتر متمایل به این است که در دمای مطلوب مقدار حداکثری خود را حفظ کند و معمولاً این دامنه درباره پاسخ درصد جوانه زنی به دما کمی عریض تر و بیشتر از پاسخ سرعت جوانه زنی به دما است. سرعت جوانه زنی کلاً شاخصی برای تشخیص خواب جوامع بذری است و بنابراین، بذرها با خواب سنگین تر دارای سرعت جوانه زنی کمتری از بذرها با خواب سبک هستند. مدل های ریاضی مختلفی برای توصیف پاسخ الگوی جوانه زنی به دما ارائه شده اند. مدل ترمال تایم یا مدل تغییر یافته پروبیت تکرار شونده دمای کاردینال مشابه مدل پروبیت دمای کاردینال هاردگری، (۲۰۰۶) است. با این تفاوت که ضرایب ترمال تایم در این مدل به شیوه مطلوب سازی تکراری ارتباط بین درصد جوانه زنی تجمعی و ترمال تایم تخمین زده می شوند (الیس و همکاران، ۱۹۸۷). در این مدل درصد جوانه زنی تجمعی توده بذری به دو محدوده دامنه دمایی در دست استفاده تقسیم می شوند: ۱- زیر حد مطلوب (sub-optimal) ۲- بالای حد مطلوب (supra-optimal) (هاردگری و وینسترال، ۲۰۰۶).

برای دماهای مطلوب و زیر آن (T_0 , T_b) زمان جوانه زنی می تواند بر پایه واحدهای گرمایی یا ترمال تایم توصیف شود (درجه روز رشد). اساس ترمال تایم در دماهای زیر دمای مطلوب این است که در دماهای بالاتر از دمای پایه حاصل ضرب دمای پایه با زمان تا درصد خاصی از جوانه زنی (t_g) برای آن درصد از جوانه زنی همیشه ثابت است که بدان ثابت ترمال تایم می گویند ($\theta_T(g)$):

$$\theta_T(g)_1 = (T - T_b) t_g$$

$$GR_g = \frac{1}{t_g} = \frac{(T - T_b)}{\theta_T(g)_1}$$

که در آن $\theta_r(g)$ ثابت ترمال تایم بوده و برای یک درصد خاص از جوانه زنی ثابت است. در دماهای نزدیک به دمای پایه زمان تا درصد خاصی از جوانه زنی بیشتر است و بنابراین، سرعت جوانه زنی کمتر است. این مدل گویای این است که با افزایش دما به بالای دمای پایه تا دمای مطلوب سرعت جوانه زنی به طور خطی افزایش پیدا می کند. شیب این خط در نسبت های مختلف جوانه زنی مشابه نیست و بنابراین، در درصدهای مختلف جوانه زنی شیب خط فرق می کند (برعکس شیب خط در محدوده دمای مطلوب تا دمای سقف). دمای پایه در بین اکثر توده های بذری معمولاً مشابه است مگر اینکه خواب عاملی برای عدم جوانه زنی باشد. بدیهی است که در درصدهای پایین تر جوانه زنی، سرعت جوانه زنی بالاتر از درصدهای بیشتر جوانه زنی است. همین مطلب بروز اختلاف در شیب سرعت جوانه زنی در دماهای بالاتر از دمای پایه را توجیه می کند. در هر جامعه بذری عکس شیب خط منحنی برازش سرعت جوانه زنی در برابر دما برابر ثابت ترمال تایم است. مقادیر ثابت ترمال تایم در جوامع بذری دارای توزیع نرمال با میانگین (50) θ_r و انحراف استاندارد $\sigma_{\theta r}$ بوده و با یک شکل زنگوله مانند قابل توصیف است (شکل ۲-۱۰). مقدار ترمال تایم در جوامع بذری متفاوت بوده و این امری طبیعی است (الیس و همکاران، ۱۹۸۷) که با برازش دادن سرعت جوانه زنی در مقابل دما می توان مقدار آن و دمای پایه (عرض از مبدأ معادله رگرسیونی) را برای درصدهای خاصی از جوانه زنی محاسبه کرد (استین ماوس و همکاران، ۲۰۰۰).

ثابت بودن دمای کاردینال باعث می شود تا منحنی سیگموئیدی جوانه زنی تجمعی تمامی جوامع بذری مشابه بوده و داده ها روی منحنی به خوبی برازش داده شوند (شکل ۲-۷). زمانی که مقادیر درصد جوانه زنی تجمعی در مقابل خود مقادیر ترمال تایم $(T - T_b) \cdot g$ برازش داده شوند مقادیر به خوبی روی این منحنی قرار می گیرند. درباره بیشتر بذرهای بدون خواب، با دانستن مقادیر (50) θ_r ، T_b و $\sigma_{\theta r}$ ، زمان های جوانه زنی برای هر نسبت از جوامع بذری در دماهای زیر دمای مطلوب را می توان درون یابی کرد. پارامترهای (50) θ_r و T_b در جوامع زراعی بیشتر در ارتباط با داده های دمای خاک برای تخمین روز تا سبز شدن بعد از کشت در مزرعه کاربرد دارند. در بیشتر نواحی، داده های آب و هوایی به صورت برخط در دسترس هستند و می توان با تبدیل آن ها به

واحد روز- درجه برای دماهای پایه مختلف، ترمال تایم تجمعی برای سبزشدن از زمان کشت را محاسبه کرد.

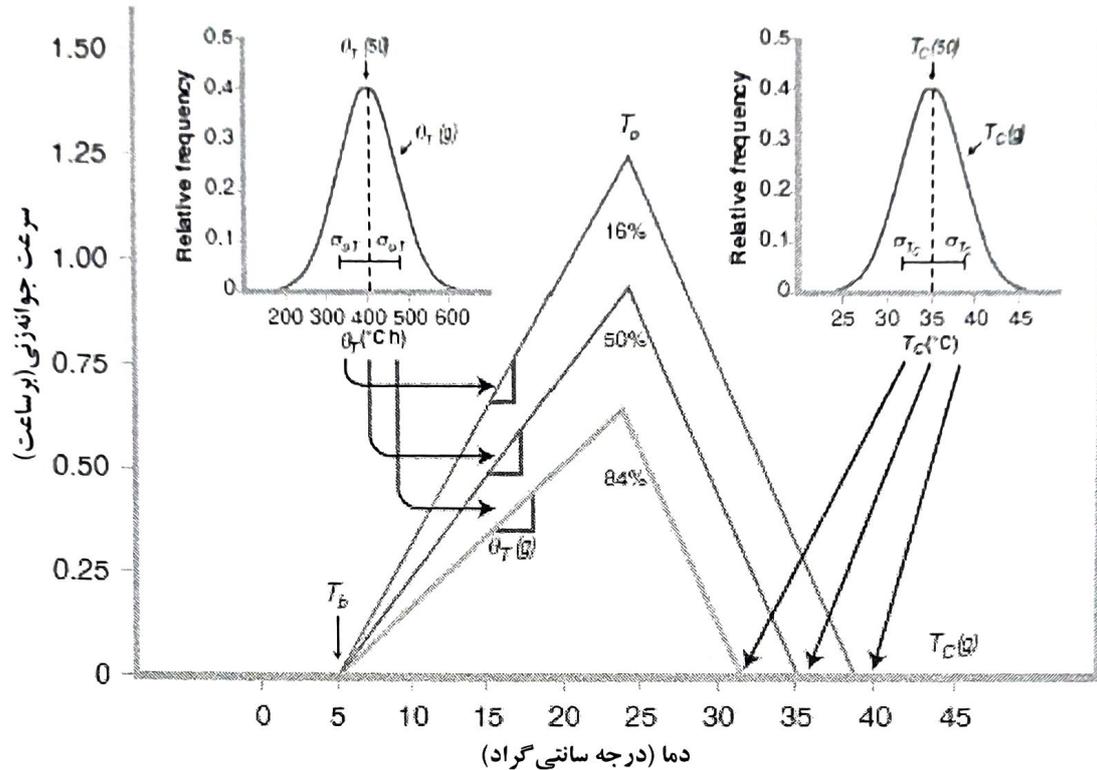
از طرفی از مدل‌های مبتنی بر ترمال تایم برای پیش‌بینی سبزشدن علف‌های هرز در سیستم‌های زراعی و غیرزراعی نیز استفاده می‌کنند. مدل‌های مشابهی برای توصیف سرعت جوانه‌زنی در دماهای بالای دمای مطلوب نیز توسعه پیدا کرده‌اند (از دمای T_o تا T_c). در این مدل‌ها در اغلب موارد سرعت جوانه‌زنی به‌طور خطی با افزایش دما بین دمای مطلوب و دمای سقف کاهش پیدا می‌کند. در دماهای بالاتر از دمای مطلوب شیب خط برای نسبت‌های مختلف جوانه‌زنی اغلب موازی است (شکل ۲-۱۱) که نتیجه آن تعریف مقادیر متفاوت عرض از مبدأ برای این خط است (برخورد خط با محور افقی در نقاط مختلف) و از این رو است که برعکس دمای پایه که ممکن است در بین جوامع بذری از مقدار مشابهی برخوردار باشد دمای سقف عموماً متفاوت بوده و در جوامع بذری مشابه نیست. مدل زیر تغییرات سرعت جوانه‌زنی در دماهای بالاتر از دمای مطلوب را به خوبی نشان می‌دهد:

$$\theta_T(g)_2 = (T_c - T)t_g$$

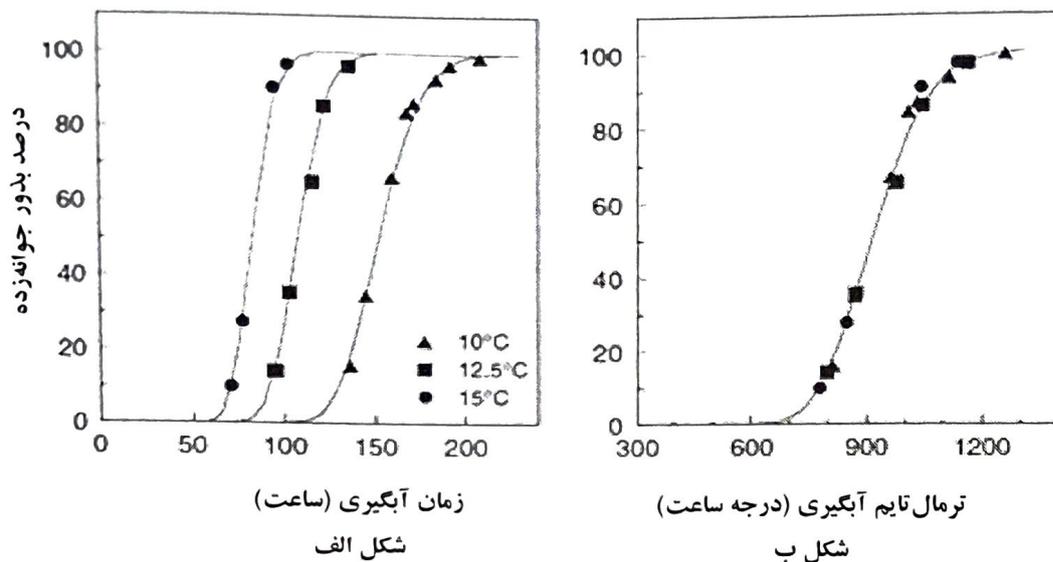
$$GR_g = \frac{1}{t_g} = \frac{(T_c - T)}{\theta_T(g)_2}$$

در روابط بالا، مقادیر $\theta_T(g)_1$ ترمال تایم زیر دمای مطلوب، $\theta_T(g)_2$ ترمال تایم بالای دمای مطلوب، T_b دمای پایه، T_m دمای مطلوب یا دمای سقف و GR سرعت جوانه‌زنی است. مقادیر جوانه‌زنی ابتدا تجزیه پروبیت روی آن‌ها صورت می‌گیرد (فینی، ۱۹۷۱) سپس در برازش پروبیت جوانه‌زنی به عنوان تابعی از لگاریتم ترمال تایم $(\ln \theta)$ ، مقادیر ترمال تایم زیر و بالای دمای مطلوب، دمای پایه و دمای مطلوب تخمین زده می‌شوند.

فصل دوم: مدل سازی خواب بذرا | ۶۹



شکل ۲-۱۰. ارتباط بین سرعت جوانه زنی و دما. در دماهای پایین، سرعت جوانه زنی ($GR_g = \frac{1}{t_g}$) برای درصدهای مختلف جوانه زنی در جوامع بذری با افزایش دما به بالای دمای پایه به طور خطی افزایش پیدا می کند. شیب خط برابر عکس ترمال تایم است ($\frac{1}{\theta_T(g)}$). مقدار آن در بین توده های بذری متفاوت بوده و از توزیع نرمال پیروی می کند. حداکثر سرعت جوانه زنی در دمای مطلوب اتفاق می افتد و در دماهای بالاتر از دمای مطلوب مقدار آن به صورت خطی کاهش پیدا می کند. دمای سقف برای جوانه زنی نیز در بین جوامع بذری از توزیع نرمال تبعیت می کند. سرعت های جوانه زنی در مقادیر ۱۶، ۵۰ و ۸۴ درصد جوانه زنی متفاوت از هم بوده و شیب آن در درصدهای کمتر تندتر است (برادفورد، ۲۰۰۲).



شکل ۲-۱۱. شکل الف: منحنی جوانه زنی تجمعی بذر سیب زمینی در سه دمای متفاوت: ۱۰ (مثلث)، ۱۲/۵ (مربع) و ۱۵ (دایره) سانتی‌گراد. شکل ب: منحنی جوانه زنی تجمعی در مقابل ترمال تایم زیر دمای مطلوب دمای پایه مشابه (۴ درجه سانتی‌گراد).

مطابق مدل ترمال تایم با افزایش دما تا زیر دمای مطلوب سرعت جوانه زنی نیز افزایش پیدا می‌کند و سپس با افزایش دما تا دمای سقف سرعت جوانه زنی کاهش پیدا می‌کند. دلیل پاسخ متفاوت جوانه زنی به دما در قبل و بعد از دمای مطلوب را به آثار دما بر ساختار درونی بذر ربط می‌دهند (برادفورد، ۲۰۰۲). دناتوره شدن پروتئین‌ها در اثر گرما و اثرات این تغییر روی غشای سلولی، تغییر در ترکیب غشای سلولی روی میزان نشت لیپیدها و ترکیبات ملکولی محلول از سلول از عمده‌ترین دلایل ذکر شده مؤثر در کاهش سرعت جوانه زنی است (هیلهورست، ۱۹۹۸).

۲-۲-۴-۲-۲ مدل ترمال تایم تکرار شونده

این مدل مشابه مدل تغییر یافته پروبیت تکرار شونده دمای کاردینال است. با این تفاوت که برای دمای مطلوب یک محدوده حد بالا و حد پایین نیز تعریف شده است (ژانگ و

$$\begin{aligned} GR &= \frac{1}{t_g} = \frac{(T - T_b)}{\theta_1} & \text{if} & \quad T < T_{ol} \\ GR &= \frac{1}{t_g} = K & \text{if} & \quad T_{ol} \leq T \leq T_{ou} \\ GR &= \frac{1}{t_g} = \frac{(T_c - T)}{\theta_2} & \text{if} & \quad T > T_{ou} \end{aligned}$$

که در آن مقادیر θ_1 ترمال تایم زیردمای مطلوب، θ_2 ترمال تایم بالای دمای مطلوب، T_b دمای پایه، T_c دمای سقف و GR سرعت جوانه زنی، T_{ol} دمای مطلوب تحتانی، T_{ou} دمای مطلوب فوقانی و K متوسط سرعت جوانه زنی در محدوده بین دمای مطلوب تحتانی و فوقانی است.

۲-۲-۳-۴-۳- مدل آستانه‌ای ترمال تایم

از این مدل می‌توان برای پیش‌بینی زمان یا سرعت جوانه زنی (GR_{10} , GR_{50} , ...) برای درصد خاصی از جوانه زنی نیز استفاده کرد (فینچ-ساواج و همکاران، ۱۹۹۸؛ کاتارا و همکاران، ۲۰۱۵).

$$\begin{aligned} GR_g &= a(T - T_b) [1 - \exp(b(T - T_c))] \\ GR_g &= 0 \\ t_g &= \frac{\theta_g}{(T - T_b) [1 - \exp(b(T - T_c))]} & \text{if} & \quad T < T_b, T > T_c \\ \theta_g &= \frac{1}{a} \end{aligned}$$

که در آن GR_g سرعت جوانه زنی، θ_g ثابت ترمال تایم (درجه روز یا ساعت)، t_g زمان جوانه زنی، T_b دمای پایه، T_c دمای سقف و مقادیر a و b ضرایب مدل هستند.

۲-۲-۴-۴ - مدل پروبیت ترمال تایم

این مدل داده‌های کم‌تر از ۱ درصد و بیشتر از ۹۹ درصد جوانه‌زنی را لحاظ نمی‌کند (لودو و همکاران، ۲۰۱۷):

$$probit(g) = \frac{\{\log[(T - T_b)t_g] - \log \theta_T\}}{\sigma_{\theta T}}$$

که در آن T_b دمای پایه، t_g زمان جوانه‌زنی، g درصد بذرهای جوانه‌زده، θ_T ترمال تایم و $\sigma_{\theta T}$ عکس شیب یا انحراف استاندارد لگاریت ترمال تایم برای جوانه‌زنی است.

۲-۲-۴-۵ - مدل آستانه حداکثر طول عمر

در این مدل فرض بر این است که یک رابطه خطی بین سرعت جوانه‌زنی ($1/t_g$) و زمان پیری بذر (ρ) وجود دارد (برادفورد و همکاران، ۱۹۹۳):

$$1/t_g = (\rho - \rho_{\max(g)}) / \theta_A$$

که در آن $\rho_{\max(g)}$ سقف طول عمر بذر (در بالاتر از آن بذر جوانه نمی‌زند) و θ_A ثابت زمان پیری است. براساس این فرضیات درصد جوانه‌زنی در پاسخ به تیمار انبار (زمان انبار بودن) با رابطه پروبیت زیر قابل توصیف است:

$$probit(g) = \frac{\left[\rho - \left(\frac{\theta_A}{t_g} \right) - \rho_{\max}(50) \right]}{\sigma_{\rho \max}}$$

جایی که $\rho_{\max}(50)$ و $\sigma_{\rho \max}$ به ترتیب میانگین و انحراف استاندارد ρ_{\max} است.

۲-۲-۴-۶ - مدل ترمال تایم توسعه یافته

این مدل برگرفته از مدل هیدروتایم دهال و برادفورد، (۱۹۹۰) بوده و فرض بر این است که یک رابطه خطی بین سرعت جوانه‌زنی ($1/t_g$) و زمان پیری بذر (ρ) وجود دارد (وانگ و

$$GR = 1/t_g = (T - T_b) / \theta_T \leftrightarrow T_b = \psi - \frac{\theta_T}{t_g}$$

$$\leftrightarrow T_b = \text{Probit}(G) \sigma_{\psi b} + T_b(50)$$

$$\text{probit}(g) = \frac{\left[T - \left(\frac{\theta_T}{t_g} \right) - T_b(50) \right]}{\sigma_{T_b}}$$

جایی که $T_b(50)$ و σ_{T_b} به ترتیب میانگین و انحراف استاندارد دمای پایه هستند.

۲-۲-۴-۷- مدل ترمال تایم پیری

این مدل از ترکیب دو مدل ترمال تایم و مدل زمان عمر بذر به دست می آید و در آن پارمتر ترمال تایم پیری (θ_{AT}) به صورت زیر تعریف می شود (برادفورد و همکاران، ۱۹۹۳):

$$\theta_{AT} = (\rho - \rho_{\max})(T - T_b)t_g$$

که در آن ثابت ترمال تایم پیری ثابت است. ρ_{\max} و دمای پایه نیز با فرض عدم وابستگی آن به دما و طول عمر، ثابت تعریف شده اند. با برازش دادن مقادیر $1/\theta_A$ در مقابل مقادیر دما یک رابطه خطی بین این دو عامل برقرار می شود که در آن دمای پایه و ثابت ترمال تایم پیری ثابت فرض می شود. بنابراین، جوانه زنی در هر دما و زمان انبار با فرض ثابت بودن دمای پایه و ترمال تایم پیری (θ_{AT})، از رابطه زیر به دست می آید.

$$\text{probit}(g) = \frac{\left[\rho - \left(\frac{\theta_A}{(T - T_b) \times t_g} \right) - \rho_{\max}(50) \right]}{\sigma_{\rho_{\max}}}$$

$$1/\theta_A = (T - T_b) / \theta_{AT}$$

۲-۲-۴-۸- مدل پس رسی ترمال تایم

به منظور پیش بینی میزان کاهش خواب بذر در مزرعه می توان از مدل ترمال تایم پس رسی (TAR) استفاده کرد (باور و همکاران، ۱۹۹۸). این در دامنه وسیعی از دماهایی قابل استفاده است که در شرایط مزرعه با فرض اینکه سرعت تغییرات در $(50) \psi_b$ تابعی خطی از تغییرات دما در دماهای بالای دمای پایه باشد. در این مدل جمع ساعت دمایی که بذر در خاک تجربه می کند از رابطه زیر به دست می آید.

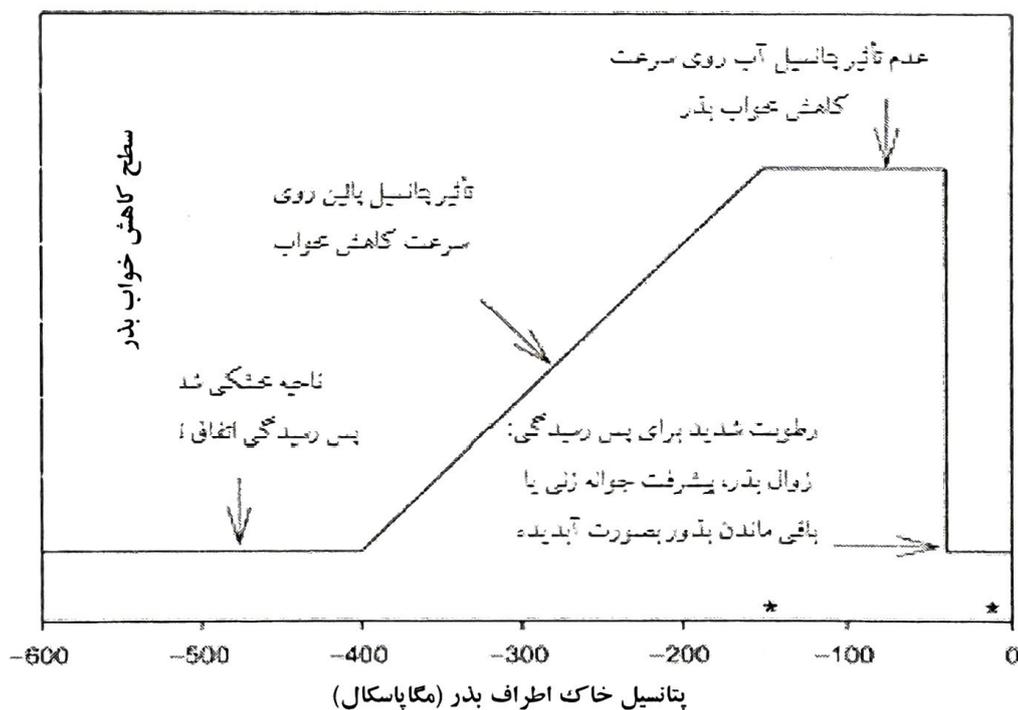
$$\theta_{AT} = (T_S - T_{SI}) t_{ar}$$

که در آن θ_{AT} ترمال تایم لازم برای پس رسی، T_S دمای انبار، T_{SI} دمای پایه پس رسی است (دمایی که پایین تر از آن پس رسی انجام نمی شود) و t_{ar} کل زمان لازم برای طی پس رسی (زمان لازم برای تغییر در $(50) \psi_b$ از مقدار پایه خود به مقداری بالاتر). با وجودی که θ_{AT} ثابت است، اما زمان لازم برای طی پس رسی هم طراز با افزایش دمای انبار در دماهای بالای دمای پایه پس رسی (T_{SI}) کاهش پیدا می کند. مدل ترمال تایم پس رسی، تغییرات در سطح پس رسی را بر پایه میزان کاهش در پتانسیل پایه و بر حسب دمای ساعتی ناحیه بذر در خاک توصیف می کند. گزارش های زیادی درباره کاهش سرعت پس رسی یا حتی ممانعت از آن در پتانسیل های پایین بذر وجود دارد (فولی، ۱۹۹۴). بدین مضمون که در پتانسیل های بسیار پایین فرآیند پس رسی کاملاً متوقف شده یا سرعت انجام آن کند می شود. همچنین در گیاه *Bromus tectorum* گزارش شده که در پتانسیل های بالای ۴۰- مگاپاسکال و پایین تر از ۴۰۰- مگاپاسکال بذرها اصلاً پس رسی نمی شوند. در انبار با پتانسیل بالای ۴۰- مگاپاسکال بذرها رو به زوال می گذارند و پیر می شوند و یا اینکه در همان حالت آبنوشی به خواب می روند. در حالی که در پتانسیل زیر ۱۵۰- مگاپاسکال شاهد کاهش شدیدی در پس رسی هستیم تا اینکه در ۴۰۰- مگاپاسکال پس رسی تکمیل می شود بنابراین، بذرها در پتانسیل بازه بین ۴۰- تا ۱۵۰- مگاپاسکال به عنوان تابعی از دما پس رس می شوند (شکل ۲-۱۲). بنابراین، می توان گفت هم زمان با انجام پس رسی کاهش پتانسیل پایه سبب افزایش احتمال جوانه زدن بذرها می شود. به همین ترتیب می توان اثر زمان استراتیفیکاسیون و دما روی سطح خواب بذرها

به صورت زیر ارائه کرد:

$$S_{II} = (T_{ds} - T_S) t_s$$

که در آن S_{II} ترمال تایم تجمعی استراتیفیکاسیون (درجه روز)، T_{ds} دمای سقفی که در آن دما بذرا خواب ندارد، T_S میانگین دمای روزانه انبار و t_s زمان انبارداری است.



شکل ۲-۱۲. تأثیر پتانسیل آب انبار روی پس رسی در *Bromus tectorum*. مقادیر آستانه ای پتانسیل تقریب است (ورتوچی و فاررانت، ۱۹۹۵).

۲-۲-۴-۹- محاسبه مدل ترمال تایم براساس توزیع های آماری

به طور معمول در مطالعات بذری توزیع نرمال توزیعی انتخابی برای محاسبه پارامترهای بیولوژیکی است. در حالی که توزیع های متفاوت دیگری نیز برای این کار وجود دارد.

۲-۲-۴-۹-۱- توزیع نرمال

این توزیع را ابتدا گومرسون، (۱۹۸۶) برای محاسبه هیدروتایم استفاده کرده که شکل توسعه

یافته آن برای مدل ترمال تایم به صورت زیر است.

$$\theta_T = (T - T_b) (t_g) \leftrightarrow T_b = T - \frac{\theta_T}{t_g} \leftrightarrow T_b = \text{Probit}(G) \sigma_{Tb} + T_b (50)$$

$$\text{probit}(g) = \frac{\left[T - \left(\frac{\theta_T}{t_g} \right) - T_b(50) \right]}{\sigma_\psi}$$

۲-۲-۴-۹-۲- توزیع گامبل

در این توزیع از عکس توزیع تجمعی (تابع، ppf) برای پیش بینی دمای پایه و از تابع توزیع تجمعی (cdf) برای پیش بینی درصد جوانه زنی استفاده می شود.

$$T_b = \mu - \sigma \left[\ln \left(\ln \left(\frac{1}{g} \right) \right) \right]$$

$$g = \exp \left[- \exp \left(- \left(\frac{T - \left(\frac{\theta_T}{t_g} \right) - \mu}{\sigma} \right) \right) \right]$$

که در آن μ و σ پارامترهای مکانی و مقیاسی هستند. چنانچه مقدار پتانسیل پایه از توزیع گمبل تبعیت کند، در $T_b = \mu$ نسبت بذرهای جوانه زده برابر ۰/۳۶۶ درصد است. در حالی که این مقدار در توزیع نرمال برابر ۰/۵ است.

۲-۲-۴-۹-۳- توزیع ویبول

در توزیع ویبول مدل ترمال تایم عبارت است از:

$$T_b = \mu + \sigma [-\ln(1-g)]^{\frac{1}{\lambda}}$$
$$g = 1 - \left[\exp \left(- \left(\frac{T - \left(\frac{\theta_T}{t_g} \right) - \mu}{\sigma} \right)^{\lambda} \right) \right]$$

که در آن λ پارامتر تعیین کننده شکل منحنی (میزان چولگی به راست یا چپ) است. چنانچه مقدار دمای پایه از توزیع ویبول تبعیت کند و $\psi_b - \mu = \sigma$ در آن صورت نسبت بذره‌های جوانه زده برابر ۶۳۲/۰ درصد است.

۲-۲-۴-۹-۴- توزیع لجستیک

در توزیع لجستیک مدل ترمال تایم عبارت است از:

$$\psi_b = \mu + \sigma \left[\ln \left(\frac{g}{1-g} \right) \right]$$
$$g = \frac{1}{1 + \exp \left[- \left(T - \left(\frac{\theta_T}{t_g} \right) - \mu \right) \right]}$$

۲-۲-۴-۹-۵- توزیع لگ نرمال

توزیع لگ نرمال یک توزیع سه پارامتره با یک پارامتر آستانه ای δ و مقدار لاپلاس (ϕ) یا cdf (تابع توزیع تجمعی نرمال استاندارد) است.

$$T_b = \delta + \exp(\delta + (\lambda \times \text{probit}(g)))$$
$$g = \phi \left(\frac{(\ln(T - \left(\frac{\theta_T}{t_g} \right) - \delta) - \delta)}{\lambda} \right)$$

۲-۲-۴-۹-۶- توزیع لگ لجستیک

برای این توزیع مدل ترمال تایم عبارت است از:

$$T_b = \mu + \sigma \left[\ln\left(\frac{g}{1-g}\right) \right]^{1/\lambda}$$

$$g = \frac{1}{1 + \left[\frac{T - \left(\frac{\theta_T}{t_g}\right) - \mu}{\sigma} \right]^{-\lambda}}$$

۲-۲-۴-۹-۷- توزیع نرمال معکوس

برای این توزیع مدل ترمال تایم به صورت زیر است:

$$g = \varphi \left(\sqrt{\frac{\lambda}{T - \left(\frac{\theta_T}{t_g}\right) - \delta}} \times \left(\frac{T - \left(\frac{\theta_T}{t_g}\right) - \delta - \sigma}{\sigma} \right) \right) + \exp\left(\frac{2\lambda}{\sigma}\right)$$

$$\times \varphi \left[- \sqrt{\frac{\lambda}{T - \left(\frac{\theta_T}{t_g}\right) - \delta}} \times \left(\frac{T - \left(\frac{\theta_T}{t_g}\right) - \delta - \sigma}{\sigma} \right) \right]$$

۲-۲-۴-۹-۸- توزیع گاما

در این توزیع مقادیر cdf و pdf یک متغیر گاما به فرم محاسباتی سایر توزیع ها نیستند و به صورت زیر محاسبه می شوند.

$$g = \frac{1}{\Gamma(\lambda)} \int_0^z (z)^{\lambda-1} \exp(-z) dz$$

$$Z = \frac{T - \left(\frac{\theta_T}{t_g}\right) - \delta}{\sigma}$$

$$\Gamma(\lambda) = \int_0^\infty \chi^{\lambda-1} \exp(-\chi) d\chi$$

که در آن Γ تابع گاما است.

۲-۳- مدل های مبتنی بر پتانسیل آب (هیدروتایم):

میزان دسترسی به آب (پتانسیل آب یا ψ) روی هر دو مؤلفه سرعت و نسبت بذرهای جوانه زده مؤثر است. چنانچه پتانسیل آب بسیار پایین (در حد $1/2$ - مگاپاسکال) باشد جوانه زنی عملاً متوقف خواهد شد. در مقابل با افزایش پتانسیل آب مقدار هر دو مؤلفه سرعت و درصد جوانه زنی افزایش پیدا می کند (شکل ۲-۱۰). ارتباطات آبی و الگوی جوانه زنی بذر در پاسخ به مقدار پتانسیل آب در محیط بذر را می توان با مدل هیدروتایم توصیف کرد. اثبات شده است که زمان تا اتمام جوانه زنی با اختلاف پتانسیل بین بذر و پتانسیل آستانه (اصطلاحاً پتانسیل پایه (ψ_b)) برای خروج ریشه چه، مرتبط است. همانند دما یک حداقل پتانسیل برای جوانه زنی تعریف شده است که باید حداقل مقدار آن در محیط بذر برای جوانه زنی وجود داشته باشد (هگارتی، ۱۹۷۸).

پتانسیل پایه حداقل پتانسیل لازم برای وقوع جوانه زنی یا حداقل زمان از شروع آبیگری و آماس بذر تا اتمام جوانه زنی است که در پتانسیل های پایین تر از آن جوانه زنی انجام نمی شود. هر چه اختلاف پتانسیل بذر با پتانسیل آستانه برای جوانه زنی کمتر باشد بذر زودتر جوانه زده و سرعت جوانه زنی آن بالاتر خواهد بود (برادفورد، ۱۹۹۰). از طرفی بین بذر ها از لحاظ مقدار پتانسیل پایه اختلاف وجود دارد و بذر ها با پتانسیل پایه کمتر (منفی تر) از سرعت و نسبت جوانه زنی بالاتری برخوردار هستند. بیان واضح تر مکانیسم عمل مدل هیدروتایم در شکل (۲-۱۳) ارائه شده است. ارتفاع آب در تانک مساوی کل پتانسیل آب است (ψ) و از راه لوله های انتقال آب در ارتفاع های مختلف متصل به تانک، سطح آب داخل تانک تغییر می کند. سطح آب در هر ارتفاع در واقع همان پتانسیل پایه برای جوانه زنی توده های بذری است. مقادیر $\psi_b(90)$ ، $\psi_b(50)$ و $\psi_b(10)$ به ترتیب پتانسیل پایه برای ۹۰، ۵۰ و ۱۰ درصد جوانه زنی هستند. اختلاف بین پتانسیل پایه و پتانسیل پایه ($\psi - \psi_b$) تعیین کننده مقدار آب اضافی در بالای هر پتانسیل پایه یا ارتفاع است که از راه لوله ها جریان پیدا می کند. در اینجا ثابت هیدروتایم مقدار آب موجود در بالای هر ارتفاع برای پر کردن یک کاسه زیر هر یک از این لوله ها است. مقدار ثابت هیدروتایم یا انداز کاسه برای هر سه پتانسیل پایه یکی است فقط اختلاف آن ها در سرعت پر شدن کاسه یا همان زمان پر شدن (t_p) است که در پتانسیل پایه ۹۰ سرعت پر

شدن کمتر و در پتانسیل پایه ۱۰ بیشتر است ($t_{90} > t_{50} > t_{10}$) زیرا فشار آب بالای پتانسیل پایه ۱۰ بیشتر از بقیه است.

توزیع مقادیر پتانسیل پایه معمولاً از توزیع نرمال یا گوسن تبعیت می کند که با میانۀ برابر $\psi_b(50)$ و انحراف استاندارد σ_{ψ_b} قابل توصیف است (شکل ۲-۱۴). ضمن اینکه بسته به نوع صفت و ویژگی جامعه بذری می توان توزیع های دیگری را بدان برآزش داد. برای مثال بانک بذر ممکن است منبعی از بذرها با درجات مختلف پس رسیدگی و خواب باشد که در طی سال ها در خاک باقی مانده و در تأثیر رژیم های مختلف شکست خواب قرار گرفته اند. در چنین شرایطی توزیع پتانسیل پایه ممکن است دارای چولگی مثبت یا منفی به سمت پتانسیل های بالا یا پایین باشد. همگام با مدل ترمال تایم گومرسون، (۱۹۸۶) نشان داد که زمان تا وقوع و جوانه زنی تا یک نسبت خاص با میزان اختلاف پتانسیل بذر و پتانسیل پایه رابطه عکس دارد و مدل هیدروتایم را به صورت زیر ارائه کرد:

$$\theta_H = (\psi - \psi_{b(g)}) t_g$$

$$GR_g = \frac{1}{t_g} = \frac{(\psi - \psi_{b(g)})}{\theta_H} \leftrightarrow \psi_b$$

$$= \psi - \frac{\theta_H}{t_g} \leftrightarrow \psi_b = \text{Probit}(G) \sigma_{\psi_b} + \psi_b(50)$$

$$\text{probit}(g) = \frac{\left[\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) - \psi_b(50) \right]}{\sigma_{\psi}}$$

ارتباط بین زمان تا جوانه زنی در آب و زمان تا جوانه زنی در پتانسیل های مختلف را نیز می توان به صورت زیر بیان کرد (برادفورد، ۱۹۹۰):

$$t_g(\psi) = \frac{t_g(w)}{\left[1 - \left(\frac{\psi}{\psi_b(g)} \right) \right]}$$

جایی که θ_H ثابت هیدروتایم (برحسب مگاپاسکال در روز یا در ساعت)، ψ پتانسیل

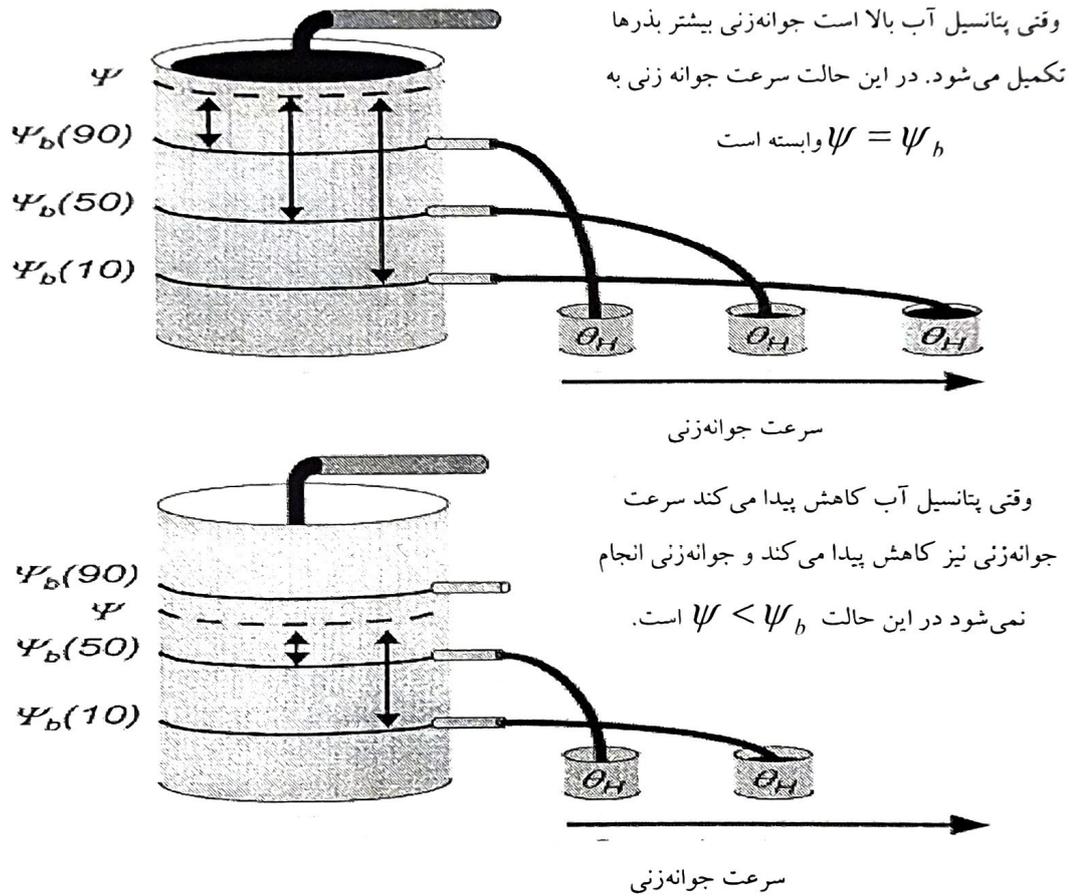
فصل دوم: مدل سازی خواب بذر | ۸۱

آب بذر، $\psi_{b(g)}$ پتانسیل آب پایه یا آستانه پتانسیل آب برای درصد جوانه زنی یا نسبت خاصی از جوانه زنی، $t_g(\psi)$ زمان تا جوانه زنی در پتانسیل های مختلف، $t_g(w)$ زمان تا جوانه زنی در آب ($\psi(w) = 0$) و t_g زمان تا خروج ریشه چه به عنوان تابعی از نسبت جوانه زنی جامعه بذر است. مدل هیدروتایم بیان می کند که θ_H برای یک توده بذر مشخص ثابت است و t_g به طور نسبی با کاهش اختلاف بین پتانسیل بذر و پتانسیل پایه باید افزایش پیدا کند تا اینکه به صفر برسد (برادفورد، ۲۰۰۲).

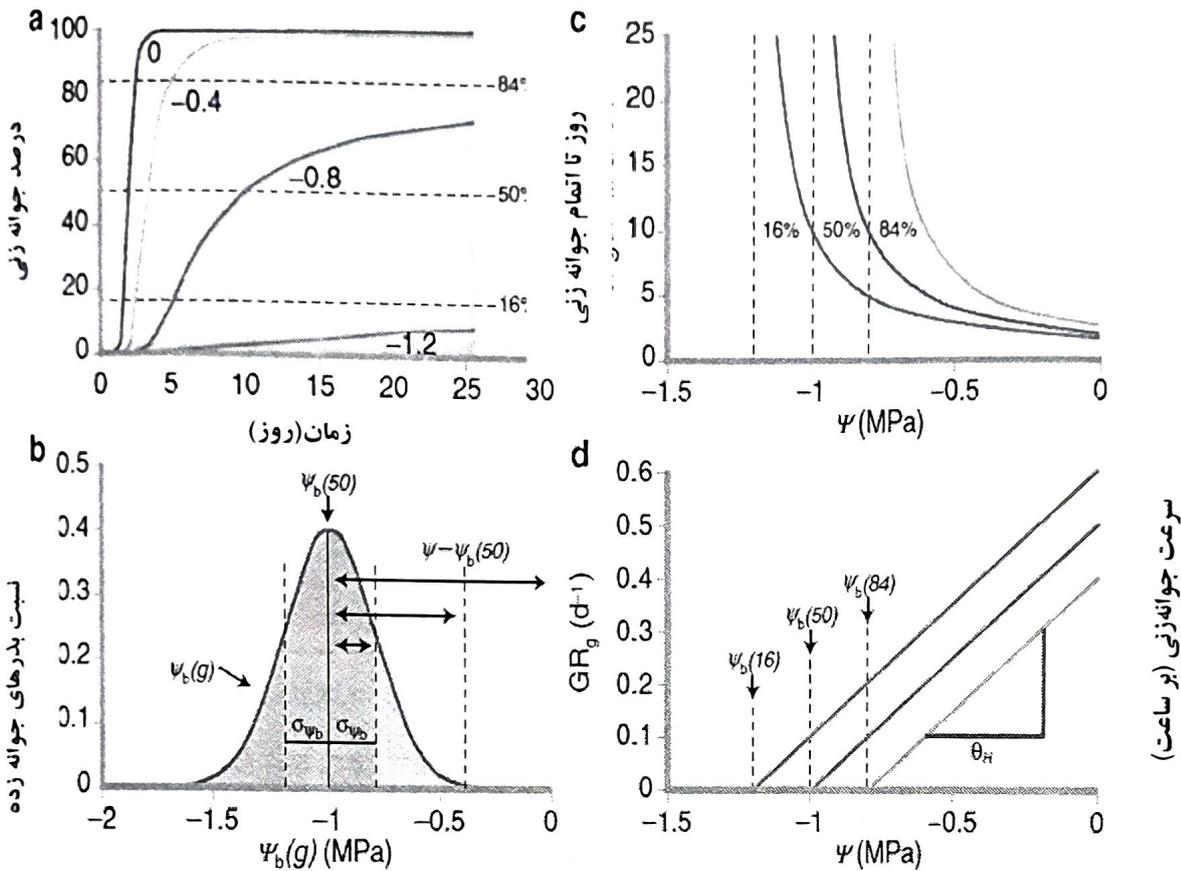
این ویژگی به خوبی در شکل ۲-۱۴ برای درصدهای مختلف جوانه زنی (۱۶، ۵۰ و ۸۴ درصد) بیان شده است. براساس این شکل زمان تا شروع جوانه زنی در شرایط بالا بودن پتانسیل آب برای همه این نسبت های جوانه زنی حتی با داشتن پتانسیل های پایه متفاوت یکسان است. در حالی که با کاهش پتانسیل آب زمان تا جوانه زنی با شیب تندی افزایش پیدا می کند و در مقابل سرعت جوانه زنی افزایش پیدا می کند (شکل ۲-۱۴). شیب های مختلف شکل (d) بیان می کند که اگرچه هیدروتایم جمععی تا ظهور ریشه چه برای تمامی توده های بذر مشابه است، اما همین خطوط از عرض از مبدأ متفاوت (پتانسیل پایه) برخوردار هستند. این بدان معنی است که سطح خواب در ایجاد تنوع در مقدار پتانسیل پایه برای بذرهای دارای نقش مهمی است.

به عبارت ساده تر هرچه بذر از سطح خواب بیشتری برخوردار باشد الگوهای جوانه زنی آن در پتانسیل های مختلف بیشتر با هم تفاوت دارند و با نزدیک شدن درجه خواب بذرها به هم جوانه زنی آن ها در محیط های مختلف پتانسیل بیشتر به هم شبیه هستند (شکل ۲-۱۵). مقدار $\psi_b(50)$ از ۰/۱۸- مگاپاسکال در بذرهای پس رس نشده تا ۱/۸۹- مگاپاسکال در تیمار ۳۰ روز قرار گرفتن در شرایط پس رسی متفاوت است. به طور کلی می توان گفت که خواب بذر باعث بیشتر شدن پتانسیل پایه و حذف آن سبب کاهش مقدار آن (منفی تر شدن) می شود. گزارش های دیگری درباره اثر پس رسی خشک و سرمادهی مرطوب در بذرهای دارای خواب بر مقدار پتانسیل پایه وجود دارد. مکانیسم چنین اثری احتمالاً به دریافت سیگنال های محیطی به وسیله بذر ارتباط دارد. به نظر می رسد که هورمون هایی مانند اسید جیبرلیک و اسید آبسسیک در تنوع پتانسیل پایه بین بذرهای با سطوح خواب متفاوت مؤثر هستند. در همانند آنالیز برای اثر دما روی

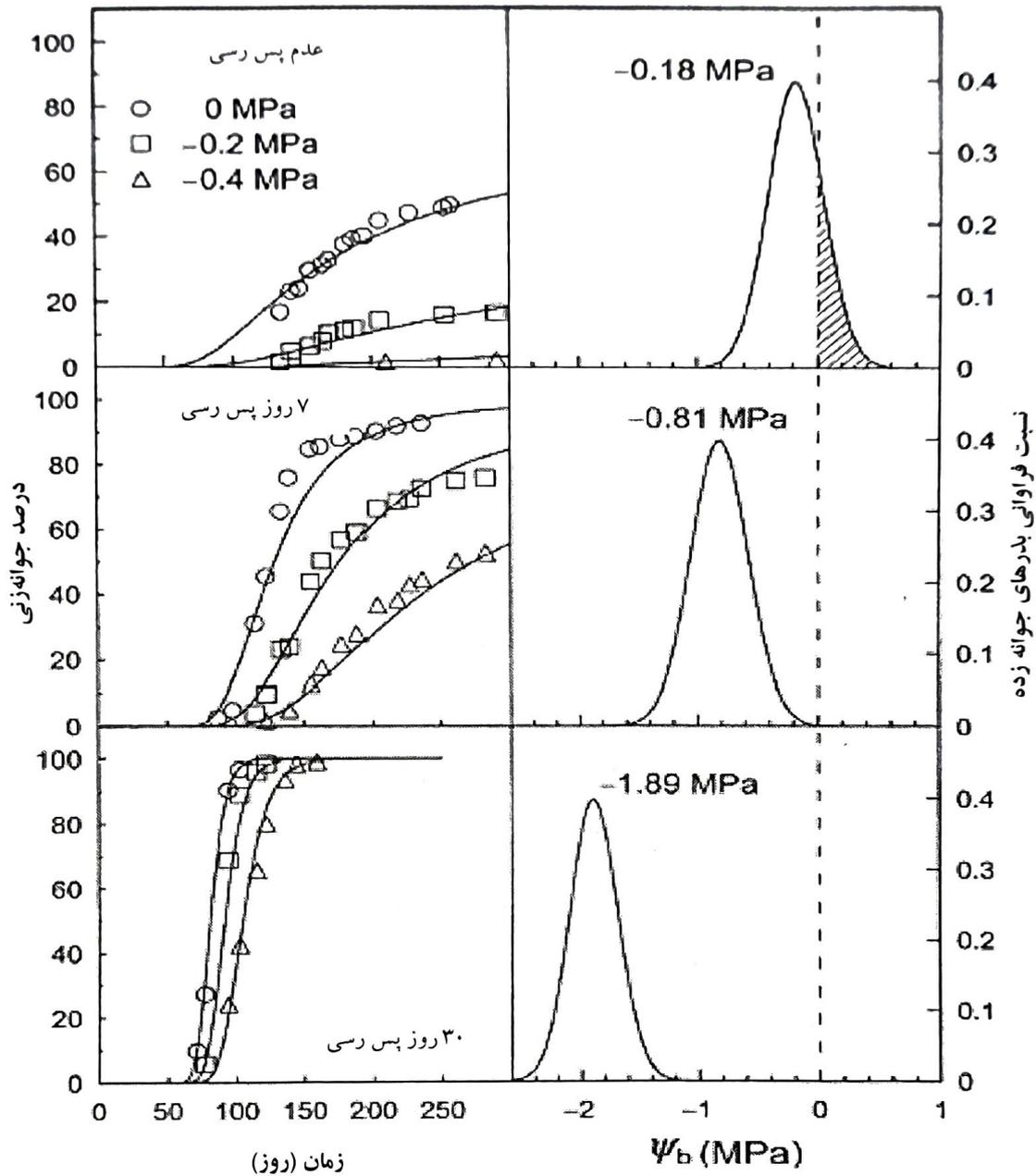
جوانه زنی روش های آنالیز گرافیکی و پروبیت متفاوتی برای تخمین پارامترهای مدل هیدروتایم در آزمایش های جوانه زنی در پتانسیل های مختلف آب ارائه شده اند (گومرسون، ۱۹۸۶؛ برادفورد و همکاران، ۱۹۹۴). مدل هیدروتایم به خوبی با زمان و درصد جوانه زنی در ارتباط با پتانسیل محیط هم خوان است. از پارامترهای مدل هیدروتایم می توان برای بیان خصوصیات خاص از جوامع بذری مانند پیش بینی سبز شدن گیاهچه ها در مزرعه استفاده کرد. ثابت هیدروتایم (θ_H) بیانگر سرعت ذاتی جوانه زنی است. $\psi_b(50)$ شاخصی از متوسط درجه تحمل بذر به تنش آبی است و پارامترهای $\psi_b(50)$ و σ_{ψ_b} نیز مؤید یکنواختی مقادیر آستانه پتانسیل آب (پتانسیل پایه) در ارتباط با زمان جوانه زنی یکنواخت هستند. با استفاده از این پارامترها می توان زمان جوانه زنی در پتانسیل های مختلف آب را در دمای ثابت پیش بینی کرد (برادفورد، ۲۰۰۲ و ۱۹۹۵). مدل هیدروتایم به تغییرات محیطی پتانسیل آب و آستانه های فیزیولوژیکی $\psi_{h(g)}$ حساس است. نوسانات در زمان جوانه زنی اصولاً حاصل نوسانات در پتانسیل محیطی یا تنظیمات فیزیولوژیکی در آستانه های پتانسیل آب بذر است. یکی از محدودیت های مدل هیدروتایم این است که در پتانسیل های پایین تر از پتانسیل پایه قادر به محاسبه و تعیین مقدار پیشرفت متابولیکی در فرآیند جوانه زنی ای نیست که قرار است اتفاق بیافتد. در طی پرایمینگ که زمان تا جوانه زدن و جوانه زدن سریع بذرها نیز به تأخیر می افتد، مطالعات نشان داده است که بذرها قادر به تجمع هیدروتایم در پتانسیل های کمتر از پتانسیل پایه هستند. بنابراین، باید یک مقدار پتانسیل برای شروع فرآیند متابولیکی داخل بذر نیز وجود داشته باشد که در این پتانسیل فرآیندهای متابولیکی بذر برای آغاز جوانه زنی شروع به فعالیت بکنند. به این مقدار پتانسیل اصطلاحاً پتانسیل حداقل (ψ_{min}) گفته می شود و پیشرفت در فرآیندها منجر به جوانه زنی در پتانسیل بین پتانسیل حداقل و پایه به صورت خطی است (برادفورد و هایق، ۱۹۹۴؛ فینچ ساواش و همکاران، ۲۰۰۵).



شکل ۲-۱۳. توصیف عملی مدل هیدروتایم.



شکل ۲-۱۴. الگوی جوانه زنی بذر در ارتباط با پتانسیل آب. (a) زمان جوانه زنی در بذرهای آماسیده در پتانسیل های مختلف (صفر، -۰/۴، -۰/۸ و -۱/۲ مگاپاسکال) براساس مدل هیدروتایم با $\theta_H = 2$ ، $\psi_b(50) = -1$ و $\sigma_{\psi_b} = 0.2$ مگاپاسکال در بذر بدون خواب برای درصدهای مختلف جوانه زنی. (b) توزیع پتانسیل پایه برای توده های بذری. این توزیع از یک شکل زنگوله مانند با میانگین پتانسیل پایه برابر $\psi_b(50)$ و انحراف استاندارد برابر σ_{ψ_b} تبعیت می کند. تفاوت بین پتانسیل بذر با $\psi_b(50)$ در پتانسیل های مختلف به صورت خطوط موازی نشان داده شده است. در پتانسیل بین صفر تا -۰/۴ مگاپاسکال ضرورتاً همه بذرها جوانه می زنند. در پتانسیل بین -۰/۴ تا -۰/۸ مگاپاسکال (ناحیه نارنجی رنگ) بخشی از بذرها به خاطر پایین بودن پتانسیل بذر از پتانسیل محیط بذر جوانه نمی زنند. کاهش درصد جوانه زنی تجمعی با رنگ نارنجی شکل (a) مشخص است. به طور مشابه با کاهش پتانسیل بذر به زیر -۱/۲ مگاپاسکال از جوانه زنی ۸۰ درصد بذرها جلوگیری می شود (رنگ بنفش) و ۱۶ درصد بذرها جوانه زده نیز دارای سرعت کندی در جوانه زنی هستند (رنگ سبز). (c) زمان تا جوانه زنی در نسبت های مختلف جوانه زنی در مقادیر مختلف پتانسیل بذر. در پتانسیل های بالاتر زمان تا جوانه زنی در همه پتانسیل های پایه مشابه است، اما با کاهش پتانسیل بذر زمان تا جوانه زنی نیز تغییر می کند. در یک نسبت خاص از هیدروتایم، با نزدیک تر شدن پتانسیل بذر به پتانسیل پایه، زمان تا جوانه زنی به شدت افزایش پیدا می کند و منحنی آن از یک شکل سیگموئیدی تبعیت می کند. (d) سرعت جوانه زنی یا شیب خط $(1/\theta_H)$ و عرض از مبدأ یا پتانسیل پایه برای نسبت های مختلف جوانه زنی است.



شکل ۲-۱۵. جوانه زنی غده بذری سیب زمینی در دمای ۱۴-۱۵ درجه سانتی گراد در پتانسیل های صفر، ۰/۲- و ۰/۴- مگاپاسکال پس از پس رسی برای صفر، ۷ و ۳۰ روز در رطوبت ۴ درصد و دمای ۳۷ درجه سانتی گراد براساس مدل هیدروتایم (آلواردو و برادفورد، ۲۰۰۵).

بهبود مدل هیدروتایم برای محاسبه اثر پتانسیل حداقل روی زمان تا جوانه زنی را برخی محققین پیشنهاد کرده اند (روس و همکاران، ۱۹۹۹؛ روس و فینچ-ساواش، ۲۰۰۳) که نتیجه آن ارائه مدل پتانسیل اسمزی ذاتی یا VOP است. این مدل به طور وسیعی برای

محاسبه مقدار پیشرفت در فرآیندهای منجر به جوانه زنی در همه پتانسیل های آبی بالای پتانسیل حداقل استفاده می شود و برخلاف مدل هیدروتایم قادر به پیش بینی زمان جوانه زنی در شرایط نوسانات پتانسیل آب محیط بذر نیز است (فینچ - ساواش و همکاران، ۲۰۰۵).

$$t_g = \frac{1}{k_o(T) \left(1 - \frac{\psi}{\psi_{\min}}\right)} \ln \left(\frac{\psi_{hg} - \psi_{b\pi}}{\psi_{hg} - \psi} \right)$$

که در آن ψ_{\min} پتانسیل حداقل، ψ_{hg} پتانسیل پایه جوانه زنی، $\psi_{b\pi}$ پتانسیل آستانه تورژشانس، k_o ضریب معادله، ψ پتانسیل محیط و t_g پتانسیل جوانه زنی است.

۲-۳-۱- کاربرد اکولوژیکی مدل هیدروتایم

اگر مدل هیدروتایم می تواند توصیف جامعی از پاسخ جوانه زنی به فاکتورهای القاء کننده یا رفع کننده خواب ارائه کند سؤال اصلی این است که این مدل چه فوایدی می تواند در اکولوژی بذر داشته باشد؟ در نواحی خشک بارش فصلی یا مقطعی ضامن بقای گیاهچه است و بذرهای این نواحی برای جوانه زدن اغلب ملزم به گذراندن دوره پس رسی (در حدود چندین ماه) هستند. ضمن اینکه همین بذرها به محدودیت های القایی دماهای بالا برای جوانه زنی حساس هستند. در اوایل تابستان (زمان رسیدگی بذر) در نواحی خشک میانگین آستانه پتانسیل پایه نزدیک به صفر مگاپاسکال است. در نواحی گرم آستانه پتانسیل پایه برای جوانه زدن نسبت به نواحی خنک تر بالاتر است. در نواحی خشک متوسط پتانسیل پایه ($\psi_b(50)$) بالا بوده و همین عامل خواب بذر است. در حالی که در طی ماه های تابستان مقدار $\psi_b(50)$ به تدریج و هم زمان با رفع پس رسی در خاک در شرایط مزرعه کاهش پیدا می کند و همین نشانه ای از افزایش تمایل بذرها به جوانه زنی در شرایط فراهم بودن آب است.

سرعت کاهش مقدار $\psi_b(50)$ در طی زمان به پتانسیل بذر نیز وابسته است. در پتانسیل بالای بذر (مثل بذرهای آماس کرده) پس رسی اغلب اتفاق نمی افتد، بذرهای دچار زوال و پیری می شوند و یا به خواب می روند. پس رسی معمولاً در دامنه ۴۰- تا ۴۰۰-

مگاپاسکال اتفاق می افتد و در پتانسیل های منفی تراز ۴۰۰ - مگاپاسکال پس رسی عملاً متوقف می شود. بنابراین، آب قابل دسترس برای بذر و دما (هر دو) روی سرعت پس رسی تأثیرگذار هستند. به طور کلی نتیجه پس رسی کاهش پتانسیل پایه بذر است که توان جوانه زنی بذر در شرایط محیطی را بالا می برد. از منظر اکولوژی جوانه زنی با سرعت کند به همان اندازه خواب در شرایط نامطلوب محیطی روی بذر مؤثر است زیرا بذرهای فقط اگر ریشه چه ظاهر نشده باشد قادر به تحمل خشکیدگی هستند. چنین رویکردی در حفظ بقای گونه های گیاهی موجود در نواحی با شرایط محیطی غیرقابل پیش بینی بسیار مفید است. شیفت پتانسیل پایه یا همان تغییرات پتانسیل پایه به واسطه قرار گرفتن در شرایط خواب یا شرایط خذف خواب بذر (سرما دهی مطلوب، استراتیفیکاسیون، نور، نیترات و ..) از اهم موضوعات در اکولوژی بذر هستند که مؤید تغییرات پتانسیل پایه در بین توده های بذری در پاسخ به شرایط محیطی برای اطمینان از شرایط مناسب برای جوانه زنی است.

۲-۳-۲- محاسبه مدل هیدروتایم براساس توزیع های آماری

۲-۳-۲-۱- توزیع نرمال

این توزیع را ابتدا گومرسون، (۱۹۸۶) برای محاسبه هیدروتایم به صورت زیر استفاده کرد.

$$\theta_{HT} = [\psi - \psi_b](t_g) \leftrightarrow \psi_b = \psi - \frac{\theta_H}{t_g}$$

$$\leftrightarrow \psi_b = \text{Probit}(G)\sigma_{\psi_b} + \psi_b(50)$$

$$\text{probit}(g) = \frac{\left[\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) - \psi_b(50) \right]}{\sigma_{\psi}}$$

۲-۳-۲-۲- توزیع گامبل

در این توزیع از عکس توزیع تجمعی (تابع، ppf) برای پیش بینی پتانسیل پایه و از تابع توزیع تجمعی (cdf) برای پیش بینی درصد جوانه زنی استفاده می شود.

$$\psi_b = \mu - \sigma \left[\ln \left(\ln \left(\frac{1}{g} \right) \right) \right]$$
$$g = \exp \left[- \exp \left(- \left(\frac{\psi - \left(\theta_H / t_g \right) - \mu}{\sigma} \right) \right) \right]$$

که در آن μ و σ پارامترهای مکانی و مقیاسی هستند. چنانچه مقدار پتانسیل پایه از توزیع گمبل تبعیت کند در $\psi_b = \mu$ نسبت بذرهای جوانه زده برابر ۰/۳۶۶ درصد است. در حالی که این مقدار در توزیع نرمال برابر ۰/۵ است.

۲-۳-۲-۳- توزیع ویبول

در توزیع ویبول مدل هیدروتایم عبارت است از:

$$= \mu + \sigma [- \ln(1 - g)]^{\frac{1}{\lambda}}$$
$$g = 1 - \left[\exp \left(- \left(\frac{\psi - \left(\theta_H / t_g \right) - \mu}{\sigma} \right)^{\lambda} \right) \right]$$

که در آن λ پارامتر تعیین کننده شکل منحنی (میزان چولگی به راست یا چپ) است. چنانچه مقدار پتانسیل پایه از توزیع ویبول تبعیت کند و $\psi_b - \mu = \sigma$ در آن صورت نسبت بذرهای جوانه زده برابر ۰/۶۳۲ درصد است.

۲-۳-۲-۴- توزیع لجستیک

در توزیع لجستیک مدل هیدروترمال تایم عبارت است از:

$$\psi_h = \mu + \sigma \left[\ln\left(\frac{g}{1-g}\right) \right]$$
$$g = \frac{1}{1 + \exp \left[- \left(\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) - \mu \right) \right]}$$

۲-۳-۲-۵- توزیع لگ نرمال

توزیع لگ نرمال یک توزیع سه پارامتره با یک پارامتر آستانه ای δ و مقدار لاپلاس (ϕ) یا cdf (تابع توزیع تجمعی نرمال استاندارد) است.

$$\psi_h = \delta + \exp(\delta + (\lambda \times \text{probit}(g)))$$
$$g = \phi \left(\frac{(\ln(\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) - \delta) - \delta)}{\lambda} \right)$$

۲-۳-۲-۶- توزیع لگ لجستیک

برای این توزیع مدل هیدروترمال عبارت است از:

$$\psi_h = \mu + \sigma \left[\ln\left(\frac{g}{1-g}\right) \right]^{\frac{1}{\lambda}}$$
$$g = \frac{1}{1 + \left[\frac{\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) - \mu}{\sigma} \right]^{-\lambda}}$$

۲-۳-۲-۷- توزیع نرمال معکوس

برای این توزیع مدل هیدروتایم عبارت است از:

$$g = \varphi \left(\frac{\lambda}{\sqrt{\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g}\right) - \delta}} \times \frac{\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g}\right) - \delta - \sigma}{\sigma} \right) + \exp\left(\frac{2\lambda}{\sigma}\right) \\ \times \varphi \left[- \frac{\lambda}{\sqrt{\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g}\right) - \delta}} \times \frac{\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g}\right) - \delta - \sigma}{\sigma} \right]$$

۲-۳-۲-۸- توزیع گاما

در این توزیع مقادیر cdf و pdf یک متغیر گاما به فرم محاسباتی سایر توزیع ها نیستند به صورت زیر محاسبه می شوند.

$$= \frac{1}{\Gamma(\lambda)} \int_0^z (z)^{\lambda-1} \exp(-z) dz \\ Z = \frac{\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g}\right) - \delta}{\sigma} \\ \Gamma(\lambda) = \int_0^{\infty} \chi^{\lambda-1} \exp(-\chi) d\chi$$

که در آن Γ تابع گاما است.

۲-۴-۲- مدل های مبتنی بر اثر توأم دما و پتانسیل آب:

۲-۴-۱- مدل هیدروترمال تایم

اثر ترکیبی دما پتانسیل آب در دماهای زیر دمای مطلوب بر خواب بذر را می توان با ادغام مدل ترمال تایم در مدل هیدروتایم به آسانی از راه محاسبه ثابت هیدروترمال تایم (θ_{HT}) بررسی کرد (گومرسون، ۱۹۸۶ و برادفورد، ۱۹۹۵):

فصل دوم: مدل سازی خواب بذرا | ۹۱

$$\theta_{HT} = (\psi - \psi_b)(T - T_b) t_g$$

مدل هیدروترمال تایم به خوبی قادر به توصیف دهک های زمان جوانه زنی در دماهای زیر دمای مطلوب و پتانسیل های نسبتاً بالا است (آلواردو، ۲۰۰۰؛ دهال و برادفورد، ۱۹۹۴؛ گومرسون، ۱۹۸۶). در این مدل فرض بر این است که پتانسیل پایه ثابت بوده و مستقل از دما است و به طور برعکس دمای پایه نیز مستقل از پتانسیل آب بوده و مقدار آن ثابت فرض می شود (دهال و برادفورد، ۱۹۹۴؛ برادفورد و سوماکو، ۱۹۹۴؛ کیریب و موردوخ، ۱۹۹۹ (b)). بنابراین، با فرض ثابت انگاشتن مقادیر دمای پایه و پتانسیل پایه مدل هیدروترمال تایم روش خوبی برای بررسی اثرات ترکیبی دما و پتانسیل بر میزان پیشرفت جوانه زنی در دماهای زیر دمای مطلوب است. همچنان که در شکل ۲-۱۶ نشان داده شده است سرعت جوانه زنی در دماهای بالای دمای مطلوب کاهش پیدا می کند و این ویژگی با مدل هیدروترمال تایم قابل پیش بینی نیست. اثر بازدارندگی دماهای بالا روی جوانه زنی بذر کاهو (*Lactuca sativa* L.) و رفتار مشابه آن در بسیاری از گیاهان گزارش شده است (باسکین و باسکین، ۱۹۹۸). برادفورد و سوماسکو، (۱۹۹۴) نشان دادند که هم زمان با نزدیک شدن دما به مقادیر محدودکننده جوانه زنی پتانسیل پایه جوانه زنی نیز به مقادیر بالاتر شیفیت (پرش) پیدا می کند. هم زمان با افزایش دما تا رسیدن به دمای سقف بخشی از پتانسیل پایه به سمت مقادیر بالاتر از صعود پیدا می کند. این بدان معنی است که آستانه پتانسیل پایه برای جوانه زنی بالاتر از صفر مگاپاسکال است و همین خصیصه سبب عدم جوانه زنی بذرها حتی با حضور آب می شود. این مکانیسم به خوبی گویای کاهش شدید سرعت جوانه زنی در دماهای نزدیک به دمای سقف است (شکل ۲-۱۳ الف). کمتر منفی شدن پتانسیل پایه (افزایش مقدار آن) با افزایش دما تا رسیدن مقدار آن به $\psi_b \geq 0$ مگاپاسکال در دماهای مختلف از توزیع نرمال پیروی می کند. مطالعات در همین زمینه نشان می دهد که مقادیر پتانسیل پایه در دمای پایه در حداقل مقدار خود قرار دارند و با افزایش دما به بالاتر از دمای مطلوب بر مقدار پتانسیل پایه جوانه زنی افزوده می شود (کریستین و همکاران، ۱۹۹۶؛ مایرو همکاران، ۲۰۰۰).

اخیراً مکانیسم اثر ترمال روی جوانه زنی در ارتباط با خواب بذر در گیاهان مختلفی مانند سیب زمینی بررسی شده است (آلواردو، ۲۰۰۰). بر پایه این مطالعات در دماهای

کمتر از ۱۷ درجه سانتی گراد غده های بذری از توان جوانه زنی خوبی برخوردار بودند، اما با افزایش دما بر محدودیت جوانه زنی غده های بذری افزوده شد (پالاییس، ۱۹۹۵). زمانی که $T < T_o$ باشد آن وقت ψ_b از مقدار نسبتاً ثابتی برخوردار است و مدل هیدروترمال تایم دمای زیر دمای مطلوب به خوبی قادر به پیش بینی زمان تا جوانه زنی است. در دماهای بالاتر از دمای مطلوب پتانسیل پایه به طور خطی با افزایش دما افزایش پیدا می کند و هم زمان با آن سرعت جوانه زنی با شیب ثابتی (خطوط موازی) برای دهک های مختلف جوانه زنی کاهش پیدا می کند.

از آنجایی که برای دماهای بالاتر (در دمای سقف) پتانسیل پایه در مقدار صفر با محور برخورد می کند بنابراین، برای دماهای بالاتر از دمای مطلوب مدل هیدروترمال تایم می تواند به صورت زیر بیان شود (آلواردو، ۲۰۰):

$$\theta_{HT} = \left\{ \psi - [\psi_b (g)_o + (k_T (T - T_o))] \right\} [T_o - T_b] t_g$$

جایی که k_T ضریب پابت (شیب برازش پتانسیل پایه (ψ_b) در برابر دما زمانی که $T > T_o$) و $\psi_b (g)_o$ پتانسیل پایه در دمای مطلوب است. این مدل مقادیر پتانسیل پایه را در دماهای بالاتر از دمای مطلوب تصحیح می کند. از آنجایی که انحراف استاندارد پتانسیل پایه در این مدل تأثیر داده نشده است بنابراین، مقادیر پتانسیل پایه همه بذرها برای هر مقدار افزایش در دمای بالاتر از دمای مطلوب به طور مشابهی تصحیح می شوند. برای رفع این مشکل آلواردو، (۲۰۰۰) با ادغام مدل های هیدروترمال تایم در پایین و بالای دمای مطلوب نشان داد که زمان جوانه زنی در همه دماها از دمای پایه تا دمای سقف به شرط $\psi > 0.5$ مگاپاسکال با استفاده از مدل زیر قابل احتساب است:

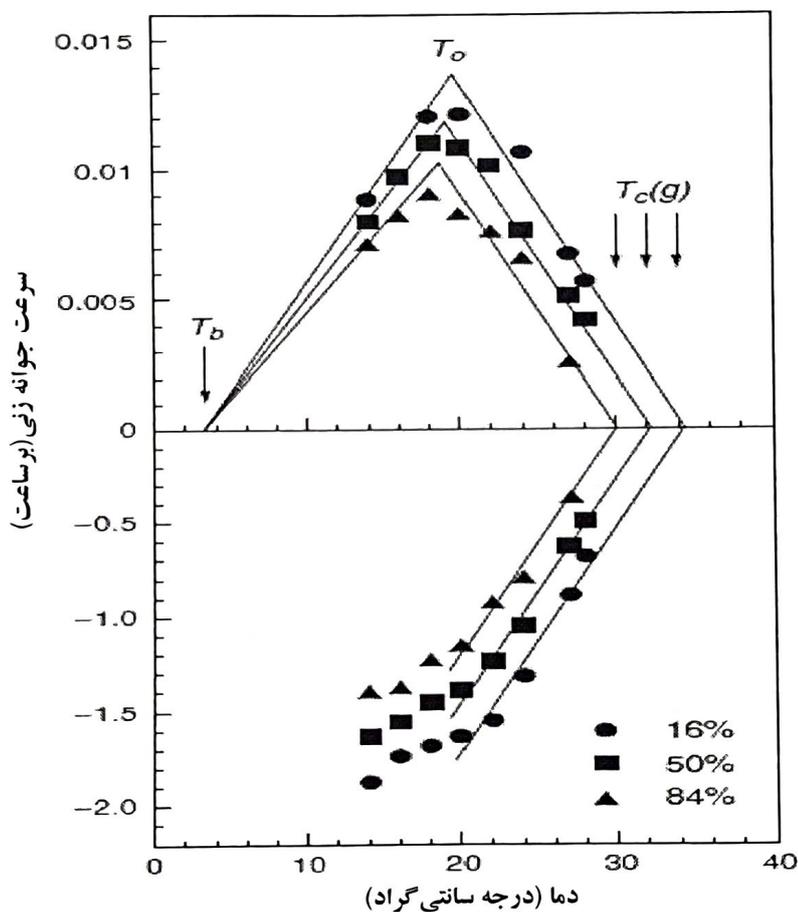
$$\theta_{HT} = \left\{ \psi - \psi_b - [k_T (T - t_o)] \right\} (T - T_b) t_g$$

که در آن $[k_T (T - t_o)]$ زمانی مفهوم پیدا می کند که $T > T_o$ ، ضمن اینکه در دماهای بالاتر از دمای مطلوب حداقل مقدار پتانسیل پایه برابر پتانسیل پایه در دمای مطلوب و $T - T_b$ برابر $T_o - T_b$ در نظر گرفته می شود. پرویت این مدل برای محاسبه درصد جوانه زنی نیز به صورت زیر است (کبری و موردوخ، ۲۰۰۰):

فصل دوم: مدل سازی خواب بذر | ۹۳

$$probit(g) = \left\{ \left[\frac{\psi - k_T (T - T_o) - \theta_{HT}}{(T - T_b) t_g} - \frac{\psi_b(50)}{\sigma_{\psi b}} \right] \right\}$$

که در آن $probit(g)$ پروبیت جوانه زنی، $\psi_b(50)$ میانگین پتانسیل پایه و $\sigma_{\psi b}$ انحراف استاندارد توزیع نرمال پتانسیل پایه است. چنان که ذکر شد، فرض ثابت انگاشتن مقادیر دمای پایه و پتانسیل پایه از اصول اصلی ساختار مدل هیدروترمال تایم است، اما در عمل در شرایط محیطی نمی توان اثر دما و پتانسیل آب را مستقل از هم فرض کرد.



شکل ۲-۱۶. سرعت جوانه زنی برای دهک های ۱۶، ۵۰، و ۸۴ درصد جوانه زنی غده بذر سیب زمینی (الف). تغییرات دمای پایه برای دهک های ۱۶، ۵۰، و ۸۴ درصد جوانه زنی در دماهای مختلف. در دمای زیر دمای مطلوب، پتانسیل پایه نسبتاً ثابت است. در بالای دمای مطلوب اما پتانسیل پایه به طور خطی تا رسیدن به مقدار صفر یا نقطه ای افزایش پیدا می کند که در آن جوانه زنی محدود می شود. افزایش در مقدار پتانسیل پایه ($\psi_b(g)$) با دما تا دماهای سقف در اغلب جوامع گیاهی گزارش شده است (آلواردو و برادفورد، ۲۰۰۲).

با وجودی که مدل هیدروترمال تایم زمان جوانه زنی در دامنه وسیعی از پتانسیل های آب و دما را پیش بینی می کند، اما ارتباط معنی داری بین پتانسیل پایه و دما و بلعکس (بین دمای پایه و پتانسیل) وجود دارد. البته صحت این ادعا در برخی مطالعات نیز مورد تردید است. زیرا ارتباط معنی داری بین دما و پتانسیل پایه در آن ها گزارش نشده است. از طرفی کبیرب و موردوخ، (۱۹۹۹) نشان دادند که رابطه خطی معکوسی بین پتانسیل آب در محیط با دمای پایه جوانه زنی در گیاه گل جالیز وجود دارد. به عبارت ساده تر ترمال تایم با منفی تر شدن پتانسیل آب به شدت تغییر پیدا کرد. برای رفع این اشکال و با فرض عدم وجود آثار متقابل دما و پتانسیل آب بر هم کبیرب و موردوخ، (۱۹۹۹) مدل زیر را ارائه کردند:

$$1/t_g = (T - T_b - m_b \psi) / (\theta_T(g) - m_T \psi)$$

$$t_T(g) = t_g (T - T_b(0) - m_b \psi) + m_T \psi$$

$$probit(g) = \left[t_g (T - T_b(0) - m_b \psi) + m_T \psi - \theta_T(50) \right] / \sigma_{\theta T}$$

که در آن $T_{b(0)}$ دمای پایه در آب، θ_T ثابت ترمال تایم وابسته به پتانسیل آب (ترمال تایم در آب، درجه ساعت در مگاپاسکال)، $\theta_T(50)$ میانگین ترمال تایم تا شروع جوانه زنی در آب است و $m_b \psi$ (اثر پتانسیل آب روی دمای پایه) $m_T \psi$ (اثر پتانسیل آب روی ثابت ترمال تایم) ضریب مدل بوده و بیانگر میزان تغییر در دمای پایه (درجه سانتی گراد در مگاپاسکال) هستند. $\sigma_{\theta T}$ انحراف استاندارد ترمال تایم بوده و مقدار آن با منفی تر شدن پتانسیل آب به طور خطی افزایش پیدا می کند. نکته دیگر اینکه دمای مطلوب برای سرعت جوانه زنی همواره منطبق با دمای مطلوب برای جوانه زنی نهایی نیست. بنابراین، اختلاف در دمای مطلوب برای سرعت با درصد جوانه زنی از مکانیسم های بقای بذر به حساب می آید.

۲-۴-۲- مدل رگرسیونی هیدروترمال تایم

این مدل سرعت جوانه زنی را به صورت تابعی از دما و پتانسیل آب برای توده های بذری پیش بینی می کند که بعداً هاردگری و همکاران، (۲۰۱۵) آن را برای استفاده در اکثر توده های بذری توسعه دادند.

$$R(G) = \frac{1}{t_g} = a + \frac{b}{1 + \left(\frac{T-c}{d}\right)^2} + \frac{e}{1 + \left(\frac{\psi-f}{g}\right)^2} + \frac{h}{\left[1 + \left(\frac{T-c}{d}\right)^2\right] \left[1 + \left(\frac{\gamma-f}{g}\right)^2\right]}$$

که در آن $R(G)$ سرعت جوانه زنی، T و ψ به ترتیب دما و پتانسیل آب و $a-f$ ضرایب مدل هستند. نکته مهم در استفاده از این مدل آن است که این مدل برای پیش بینی سرعت ها و درصد های جوانه زنی پایین جوامع مفید نیست.

۲-۴-۳- مدل هیدروترمال تایم توسعه یافته

بر اساس مدل هیدروترمال تایم گومرسون، (۱۹۸۶) ثابت هیدروترمال تایم از رابطه زیر به دست می آید:

$$\theta_{HT} = [\psi - \psi_b] (T - T_b) (t_g) \leftrightarrow \psi_b$$

$$= \psi - \frac{\theta_{HT}}{(T - T_b) t_g} \leftrightarrow \psi_b = \text{Probit}(G) \sigma_{\psi_b} + \psi_b(50)$$

با جای گذاری مقدار معادله پتانسیل پایه در معادله برآورد ثابت هیدروترمال تایم سرعت جوانه زنی $R(G)$ به صورت تابعی از دما و پتانسیل زیر دمای مطلوب محاسبه می شود.

$$R(G) = \frac{1}{t_g} = \left[\frac{\psi - (\text{probit}(G) \sigma_{\psi_b} + \psi_b(50))}{(T - T_b) \theta_{HT}} \right]$$

در این مدل با اضافه کردن مقدار $m_1 (T - T_b)$ که در آن مقدار m_1 شیب ارتباط بین

مقادیر پتانسیل پایه در دماهای بالای دمای مطلوب و دما است در مدل هیدروترمال تایم محاسبه سرعت جوانه زنی در دمای بالای دمای مطلوب به صورت زیر درمی آید (هاردگری و همکاران، ۲۰۱۵).

$$R(G) = \frac{1}{t_g} = \left[\frac{\left(\psi - \left(\text{probit}(G) \sigma_{\psi b} + \psi_b(50) + m_1(T - T_o) \right) \right)}{(T - T_b) \theta_{HT}} \right]$$

مشابه همین مدل برای محاسبه سرعت جوانه زنی در دماهای زیر دمای مطلوب نیز استفاده می شود. منتهی با این تفاوت که در آن مقدار m_2 شیب ارتباط بین مقادیر پتانسیل پایه در دماهای زیر دمای مطلوب و دما است.

$$R(G) = \frac{1}{t_g} = \left[\frac{\left(\psi - \left(\text{probit}(G) \sigma_{\psi b} + \psi_b(50) + m_2(T - T_o) \right) \right)}{(T - T_b) \theta_{HT}} \right]$$

۲-۴-۴- محاسبه مدل هیدروترمال تایم براساس توزیع های آماری

به طور معمول در مطالعات بذری، توزیع نرمال توزیع انتخابی برای محاسبه پارامترها؛ بیولوژیکی است. در حالی که توزیع های متفاوت دیگری نیز برای این کار وجود دارد.

۲-۴-۴-۱- توزیع نرمال

این توزیع را ابتدا گومرسون، (۱۹۸۶) برای محاسبه هیدروتایم استفاده کرد که شکل توسعه یافته آن برای مدل هیدروترمال تایم به صورت زیر است.

$$\theta_{HT} = [\psi - \psi_b] (T - T_b) (t_g) \Leftrightarrow \psi_b = \psi - \frac{\theta_{HT}}{(T - T_b) t_g} \Leftrightarrow \psi_b = \text{Probit}(G) \sigma_{\psi b} + \psi_b(50)$$

$$\text{probit}(g) = \left[\frac{\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{t_g (T - T_b)} \right) - \psi_b(50)}{\sigma_{\psi}} \right]$$

۲-۴-۴-۲- توزیع گامبل

در این توزیع از عکس توزیع تجمعی (تابع، ppf) برای پیش بینی پتانسیل پایه و از تابع توزیع تجمعی (cdf) برای پیش بینی درصد جوانه زنی استفاده می شود.

$$\psi_b = \mu - \sigma \left[\ln \left(\ln \left(\frac{1}{g} \right) \right) \right]$$
$$g = \exp \left[- \exp \left(- \left(\frac{\psi - \left(\theta_{HT} / t_g (T - T_b) \right) - \mu}{\sigma} \right) \right) \right]$$

که در آن μ و σ پارامترهای مکانی و مقیاسی هستند. چنانچه مقدار پتانسیل پایه از توزیع گمبل تبعیت کند در $\psi_b = \mu$ نسبت بذرهای جوانه زده برابر ۰/۳۶۶ درصد است. در حالی که این مقدار در توزیع نرمال برابر ۰/۵ است.

۲-۴-۴-۳- توزیع ویبول

در توزیع ویبول مدل هیدروترمال تایم عبارت است از:

$$\psi_b = \mu + \sigma [-\ln(1-g)]^{\frac{1}{\lambda}}$$
$$g = 1 - \left[\exp \left(- \left(\frac{\psi - \left(\theta_{HT} / t_g (T - T_b) \right) - \mu}{\sigma} \right)^{\lambda} \right) \right]$$

که در آن λ پارامتر تعیین کننده شکل منحنی (میزان چولگی به راست یا چپ) است. چنانچه مقدار پتانسیل پایه از توزیع ویبول تبعیت کند و $\psi_b - \mu = \sigma$ در آن صورت نسبت بذرهای جوانه زده برابر ۰/۶۳۲ درصد است.

۲-۴-۴-۴- توزیع لجستیک

در توزیع لجستیک مدل هیدروترمال تایم عبارت است از:

$$\psi_b = \mu + \sigma \left[\ln\left(\frac{g}{1-g}\right) \right]$$

$$g = \frac{1}{1 + \exp \left[- \left(\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{t_g (T - T_b)} \right) - \mu \right) \right]}$$

۲-۴-۴-۵- توزیع لگ نرمال

توزیع لگ نرمال یک توزیع سه پارامتره با یک پارامتر آستانه ای δ و مقدار لاپلاس (ϕ) = cdf (تابع توزیع تجمعی نرمال استاندارد) است.

$$\psi_b = \delta + \exp(\delta + (\lambda \times \text{probit}(g)))$$

$$g = \phi \left(\frac{(\ln(\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{t_g (T - T_b)} \right) - \delta) - \delta)}{\lambda} \right)$$

۲-۴-۴-۶- توزیع لگ لجستیک

برای این توزیع مدل هیدروترمال تایم عبارت است از:

$$\psi_b = \mu + \sigma \left[\ln\left(\frac{g}{1-g}\right) \right]^{1/\lambda}$$

$$g = \frac{1}{1 + \left[\frac{\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{t_g (T - T_b)} \right) - \mu}{\sigma} \right]^{-\lambda}}$$

۲-۴-۴-۷- توزیع نرمال معکوس

برای این توزیع مدل هیدروترمال تایم عبارت است از:

$$g = \varphi \left[\frac{\lambda}{\sqrt{\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{t_g} (T - T_b) \right) - \delta}} \times \left(\frac{\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{t_g} (T - T_b) \right) - \delta - \sigma}{\sigma} \right) \right] + \exp\left(\frac{\tau\lambda}{\sigma}\right) \times \left[\frac{\lambda}{\sqrt{\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{t_g} (T - T_b) \right) - \delta}} \times \left(\frac{\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{t_g} (T - T_b) \right) - \delta - \sigma}{\sigma} \right) \right]$$

۲-۴-۴-۸- توزیع گاما

در این توزیع مقادیر cdf و ppf یک متغیر گاما به فرم محاسباتی سایر توزیع ها نیستند و به صورت زیر محاسبه می شوند.

$$g = \frac{1}{\Gamma(\lambda)} \int_0^z (z)^{\lambda-1} \exp(-z) dz$$

$$Z = \frac{\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{t_g} (T - T_b) \right) - \delta}{\sigma}$$

$$\Gamma(\lambda) = \int_0^{\infty} \chi^{\lambda-1} \exp(-\chi) d\chi$$

که در آن Γ تابع گاما است.

نکته بسیار مهم درباره استفاده از توزیع های آماری در مدل سازی بذر تشخیص بهترین توزیع برای استفاده بعدی در تجزیه های آماری است. مسگران و همکاران، (۲۰۱۳) با مقایسه انواع توزیع های آماری در مدل های هیدروتایم و هیدروترمال تایم نشان دادند استفاده از توزیع نرمال منجر به ارائه نتایج نادرست از جوانه زنی بذر خواهد شد و بنابراین، نتیجه گرفتند که عموماً توزیع های سه پارامتره به واسطه دارا بودن پارامترهایی همانند

پارامتر آستانه پتانسیل پایه مساوی با پتانسیل پایه یا کمتر از آن (δ) و مقیاسی (μ)، دارای دقت بیشتری در تخمین پارامترها مرتبط با جوانه زنی به ویژه پتانسیل پایه هستند. ضمن اینکه در نتایج نامبردگان توزیع آماری لگ لجستیک به واسطه انعطاف پذیری بالا در تخمین پارامترها نسبت به سایر توزیع های آماری دارای برتری نسبی بود.

۲-۴-۴-۹- توزیع لگ لجستیک توسعه یافته

چنان که ذکر شد توزیع لگ لجستیک که در آن ($X = \psi_b$) است دارای دقت بالایی در توصیف درصد بذرهاى جوانه زده در پتانسیل پایه کمتر یا مساوی با ψ_b است. از آنجایی که پارامتر δ مؤید آستانه ψ_b و پارامتر μ نیز بیانگر میانه مقدار ψ_b است با جمع این مقادیر پتانسیل پایه برای جوانه زدن ۵۰ درصد بذرها برابر خواهد بود با:

$$\psi_n = \delta + \mu \left(\frac{g}{1-g} \right)^{1/\lambda}$$

$$\psi(50) = \mu + \delta$$

از طرف دیگر با برآزش دادن درصد جوانه زنی تجمعی (به دست آمده از توزیع لگ لجستیک) در مقابل دماهای بالا و پایین دمای مطلوب رابطه زیر به دست می آید:

$$\psi_b(50) = \psi_{base}(50) + k(T - T_b)$$

که در آن $\psi_{base}(50)$ پتانسیل پایه ($\psi_b(50)$) در دمای پایه است و مقدار k شیب خط رگرسیون است (سرعت افزایش در مقدار $\psi_b(50)$ در مقابل دما). با ادغام دو رابطه بالا رابطه زیر برای محاسبه مقدار آستانه پتانسیل پایه به دست می آید.

$$\delta = \psi_{base}(50) + k_T(T - T_b) - \mu$$

فصل دوم: مدل سازی خواب بذر | ۱۰۱

همچنین یک رابطه منحنی وار بین دما و ثابت هیدروتایم نیز برقرار است که می تواند به صورت زیر بیان شود.

$$\theta_H = \frac{\theta_{HT}}{(T - T_b)}$$

$$\frac{1}{t_g} = GR = \frac{\psi - \psi_b}{\theta_h}$$

این رابطه فقط زمانی قابل استفاده است که دمای محیط از دمای پایه بالاتر باشد. با ادغام معادلات مربوط به محاسبه ثابت هیدروتایم و $\psi_b(50)$ در رابطه مربوط به توزیع لگ لجستیک که پیشتر ارائه شد مدل هیدروتیمال تایم لجستیک به صورت زیر بیان می شود (مسگران و همکاران، ۲۰۱۷).

$$g = \frac{1}{1 + \left\{ \frac{\left[\psi - \left(\frac{\theta_{HT}}{(T - T_b) t_g} \right) - \psi_{base}(50) - k_T (T - T_b) + \mu \right]}{\mu} \right\}^{-\lambda}}$$

به همین ترتیب پس از جای گذاری روابط بالا در رابطه سرعت جوانه زنی بالادماهای مطلوب، سرعت جوانه زنی و سقف نیز از روابط زیر قابل محاسبه است.

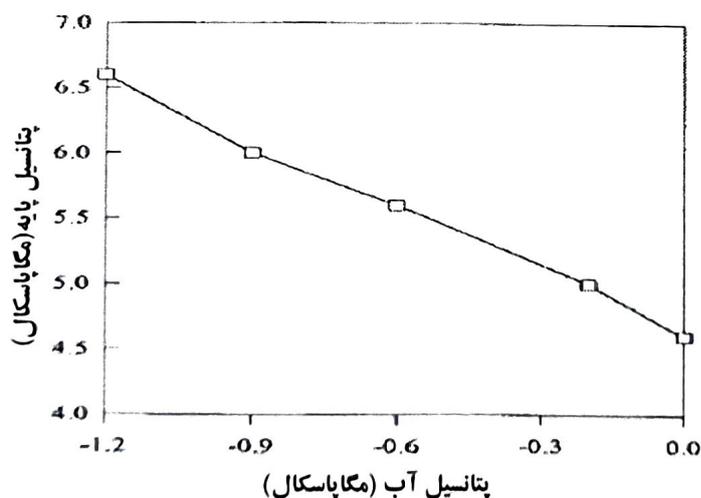
$$GR = \frac{\psi - \psi_{base}(50) + \mu - \mu \left(\frac{g}{1-g} \right)^{1/\lambda}}{\theta_{HT}} (T - T_b) - \frac{k_T}{\theta_{HT}} (T - T_b)^2$$

$$T_o = \frac{\psi - \psi_{base}(50) + \mu - \mu \left(\frac{g}{1-g} \right)^{1/\lambda}}{2k_T} + T_b$$

$$T_c = \frac{\psi - \psi_{base}(50) + \mu - \mu \left(\frac{g}{1-g} \right)^{1/\lambda}}{K_T} + T_b$$

۲-۴-۵- کاربرد اکولوژیکی مدل هیدروترمال تایم

تغییر در مقادیر پتانسیل پایه در پاسخ به شرایط محیطی توضیحی منطقی برای بسیاری از پدیده‌های مؤثر در خواب بذر است. چنان‌که قبلاً نیز ذکر شد افزایش پتانسیل پایه بذر می‌تواند به وضوح بیانگر اثر بازدارندگی روی جوانه‌زنی در دماهای بالاتر از دمای مطلوب باشد. نتایج نشان داده است که در صورت حذف خواب بذر به روش سرمادهی مرطوب یا در اثر پس‌رسی پتانسیل پایه به سرعت کاهش پیدا می‌کند (آلواردو، ۲۰۰۰). مثال‌های متعددی درباره کاربرد اکولوژیکی این فرضیه عنوان شده است (باور و همکاران، ۱۹۹۸؛ کریستین و همکاران، ۱۹۹۶). در واقع ارتباط تنگاتنگی بین کاهش سطح خواب بذر در طی پس‌رسی با درجه کاهش در پتانسیل پایه وجود دارد (شکل ۲-۱۷). اصولاً بعد از رسیدگی مقدار $\Psi_b(50)$ برابر صفر مگاپاسکال یا بالاتر است و بنابراین، بذرها در حالت خواب به سر می‌برند. در طی پس‌رسی، $\Psi_b(50)$ به طور خطی در طی زمان کاهش پیدا می‌کند تا اینکه به یک حداقل مقدار برسد. نهایتاً اینکه کاهش در پتانسیل پایه بذ افزایش سرعت و درصد جوانه‌زنی بذر را در پی دارد (مایر و همکاران، ۲۰۰۰). بنابراین مدل هیدروترمال تایم می‌تواند همانند یک لینک ارتباطی بین دمای محیط در طی حذف خواب بذر با سطح کاهش پتانسیل پایه بذر عمل کند زیرا پتانسیل پایه مناسب برای جوانه‌زنی را در شرایط بهینه دمایی و رطوبتی پیش‌بینی می‌کند.



شکل ۲-۱۷. تغییر در دمای پایه بذر گل جالیز در پتانسیل‌های مختلف

فصل دوم: مدل‌سازی خواب بذر | ۱۰۳

بنابراین، کاهش سطح خواب بذر در طی پس‌رسی نتیجه تغییر در مقدار پتانسیل پایه به سمت مقادیر منفی است (آلواردو، ۲۰۰۰؛ مایر و همکاران، ۲۰۰۰). از آنجایی که به وضوح مشخص است آبسزیک اسید برای القاء خواب اولیه بذر ضروری است (هیلهورست، ۱۹۹۵) اثر آبسزیک اسید در افزایش مقدار پتانسیل پایه از موارد بسیار جالب است و از همین راه بر جوانه‌زنی اثر منفی خود را اعمال می‌کند (کورینا و کوم، ۲۰۰۰؛ توروپ و همکاران، ۲۰۰۰) اسید آبسزیک حتی در القاء خواب در بذرهای آبدیده نیز مؤثر است (آلواردو و همکاران، ۲۰۰۰). تغییر در پتانسیل پایه بذر می‌تواند روی دمای پایه جوانه‌زنی نیز تأثیرگذار باشد. زیرا کاهش در مقدار پتانسیل پایه به دامنه وسیعی از دمای جوانه‌زنی در طی کاهش خواب بذر وابسته است. برای مثال کبریب و موردوخ، (۱۹۹۹) نشان دادند که مقادیر پتانسیل پایه در بذر جالیز (*Orbanche aegyptiaca*) در هر دو دمای بالا و پایین دمای مطلوب افزایش پیدا کرده است. این مورد البته با افزایش در دمای پایه جوانه‌زنی در بذرهای آبنوشی شده در پتانسیل پایین قابل توضیح است. به عبارت ساده‌تر مقادیر بالای پتانسیل پایه سبب افزایش دمای پایه جوانه‌زنی می‌شود حتی اگر به لحاظ ترمودینامیکی دمای پایه تأثیری روی خواب بذر نداشته باشد. چنانچه پتانسیل پایه بالا باشد کاهش بیشتر سرعت جوانه‌زنی در بسیاری از جوامع بذری منجر به تکمیل نشدن جوانه‌زنی در دما و پتانسیل پایین می‌شود حتی اگر دما پایین و پتانسیل بالاتر از حد آستانه فیزیولوژیکی قرار داشته باشند. چرخه خواب بذر ثانویه بذر نیز همانند خواب اولیه متأثر از سیکل تغییرات $\psi_b(g)$ است.

بر اساس یک تعریف عدم جوانه‌زنی بذر در شرایط بهینه رطوبتی نشان‌دهنده خواب بذر است. این تعریف را می‌توان البته به شیوه مناسب‌تری ارائه کرد. بدان معنی که چنانچه آستانه $\psi_b(g)$ برای جوانه‌زنی مساوی یا بالاتر از صفر مگاپاسکال باشد بذر جوانه نخواهد زد و بنابراین، بخواب می‌رود. از طرف دیگر بذرهای ممکن است در خواب نباشند (حتی با وجود فراهم بودن آب و دمای مناسب جوانه‌زنی)، اما سایر شرایط محیطی برای جوانه‌زنی آن‌ها مطلوب نباشد (نور، نیترات و ...). سیگنال‌های فصلی ممکن است با اجازه دادن به بذر نسبت به کاهش پتانسیل پایه تا یک حد خاص در شروع جوانه‌زنی مفید باشند، اما در این میان از نیاز به جیبرلیک اسید در پتانسیل‌های

پایه برای جوانه زنی نباید غافل بود (نی و برادفورد، ۱۹۹۳). البته ممکن است که در یک جامعه بذری برخی بذرها جوانه زده و بخشی دیگر جوانه نزنند. در این حالت عبارت خواب باقی مانده بیشتر مصطلح است. مدل هیدروترمال تایم به خوبی قادر به تشخیص خواب باقی مانده در بذرها از راه انعطاف مدل در تغییر در مقدار پتانسیل پایه است. این بدان مفهوم است که بذرها در یک نمونه بذری حتی با وجود مشابه بودن از لحاظ گونه ممکن است دارای پتانسیل پایه متفاوت باشند. چنانچه همه مقادیر پتانسیل پایه کمتر از صفر مگاپاسکال باشند همه بذرها در آب جوانه می زنند. بنابراین، تغییر در مقدار پتانسیل پایه به سمت مقادیر منفی، صفر و مثبت دارای هر دو اثر منفی و مثبت روی درصد و سرعت جوانه زنی است.

۲-۵- مدل هیدروترمال تایم پرایمینگ:

با وجودی که مدل هیدروترمال تایم دارای کارکردها و فواید بسیار زیادی است، اما باز قادر به بیان همه جنبه های خواب و جوانه زنی بذر نیست. براساس مدل هیدروترمال تایم، اگر $\psi < \psi_b$ باشد جوانه زنی متوقف می شود در حالی که در صورت پرایمینگ بذر چنین اتفاقی نمی افتد (تیلور و همکاران، ۱۹۹۸). پرایمینگ الزاماً نباید در آزمایشگاه انجام گیرد. چه بسا فاکتورهای دیگری از جمله دفن شدن در خاک می تواند در فرم پرایمینگ طبیعی بسیار مؤثرتر از پرایمینگ در آزمایشگاه باشد (گونزالس زرتوچی و همکاران، ۲۰۰۱). در طی پرایمینگ بذرها آبیگری کرده، اما جوانه نمی زنند. این بذرها سپس دهیدارته یا خشکیده می شوند و اگر دوبار در محیط آبی قرار بگیرند ($\psi > \psi_b$) بسیار سریع جوانه زده و استقرار پیدا می کنند. برای بررسی اثر فعالیت های بیولوژیکی و فیزیولوژیکی مؤثر در پیشرفت جوانه زنی در طی پرایمینگ یک حداقل مقدار پتانسیل (ψ_{min}) به عنوان کمترین مقدار پتانسیل مؤثر در آماده سازی بذر برای جوانه زنی در مدل هیدروترمال تایم تعریف می شود (برادفورد و هایق، ۱۹۹۴). در مدل جدید فرض بر این است که $\psi_b > \psi > \psi_{min}$ باشد و ترمال تایم جمععی پرایمینگ نیز برابر است با (θ_{HTP}):

$$\theta_{HTP} = (\psi - \psi_{min})(T - T_{min})t_p$$

فصل دوم: مدل سازی خواب بذر | ۱۰۵

که در آن T_{min} حداقل دمای لازم برای انجام پرایمینگ، t_p دوره زمانی پرایمینگ، ψ پتانسیل محیط و T دمای محیط است. به همین ترتیب تغییرات در سرعت جوانه زنی نیز از رابطه زیر به دست می آید (برادفورد، ۱۹۹۵):

$$GR_{(primed)} = \left\{ \frac{(\psi - \psi_b)(T - T_b)}{\theta_{HT}} \right\} + k' \left\{ [(\psi - \psi_{min})(T - T_{min})t_p] \right\}$$

جایی که k' ثابت هیدروترمال تایم پرایمینگ و شیب برازش سرعت جوانه زنی در مقابل زمان هیدروترمال تایم پرایمینگ است. این مدل پیش بینی می کند که سرعت جوانه زنی به طور خطی با تغییر در هیدروترمال تایم در طی پرایمینگ افزایش پیدا می کند (تا نقطه ای که به دمای سقف برسد یا دوره پرایمینگ به اتمام برسد). این ارتباط برای بسیاری از گیاهان از جمله گوجه فرنگی (برادفورد و هایق، ۱۹۹۴؛ چن و برادفورد، ۱۹۹۹) گزارش شده است. k' یا همان ثابت هیدروترمال تایم پرایمینگ مقدار نسبی است که به زمان هیدروترمال تایم پرایمینگ بستگی دارد و در بین توده های بذری دارای مقادیر متفاوتی است (چن و برادفورد، ۱۹۹۹).

اساساً پرایمینگ به جای افزایش سرعت جوانه زنی از راه کاهش پتانسیل پایه با کاهش ثابت هیدروترمال تایم (θ_{HT}) زمان تا جوانه زنی را برای همه بذرهای کاهش می دهد (دهال و برادفورد، ۱۹۹۰). از طرفی همانند پتانسیل پایه مقدار ψ_{min} نیز ممکن است بین توده های بذری متفاوت باشد و همین امر به پیشرفت جوانه زنی در سرعت های متفاوت در طی پرایمینگ در توده های بذری منتهی می شود. نکته مهم در اینجا این است که مقادیر هیدروترمال تایم (θ_{HT}) و هیدروترمال تایم پرایمینگ (θ_{HTP}) از نظر عددی قابل مقایسه با هم نیستند و دارای مفاهیم متفاوتی هستند.

۲-۶- مدل هورموتایم

این مدل مبتنی بر ساختار مدل هیدروتایم است و به جای پتانسیل آب از آبسزیک اسید در محیط جوانه زنی برای تعیین غلظت پایه اسید آبسزیک (ABA_b) باز دانه جوانه زنی استفاده می شود (شکل ۲-۱۸). در کل در صورت استفاده از آنالیز پروبیت سه پارامتر مهم برای توصیف زمان جوانه زنی در غلظت های مختلف دما، پتانسیل آب و یا اسید

آبسازیک می تواند در دست استفاده قرار گیرد. برای شناسایی پاسخ جوانه زنی به پتانسیل آب این پارامترها شامل: میانگین پتانسیل پایه ($\psi_b(50)$ ، مگاپاسکال)، انحراف استاندارد پتانسیل پایه در بین بذرها (σ_{ψ_b} ، مگاپاسکال) و ثابت هیدروتایم هستند. برای پاسخ جوانه زنی به سطوح مختلف اسید آبسازیک این پارامترها عبارتند از: لگاریتم میانگین غلظت پایه اسید آبسازیک (ABA_b ، مول)، انحراف استاندارد غلظت اسید آبسازیک پایه در بین بذرها (σ_{ABA_b} ، لگاریتم مول) و ثابت آبسازیک تایم (θ_{ABA} ، لگاریتم مول در ساعت) .

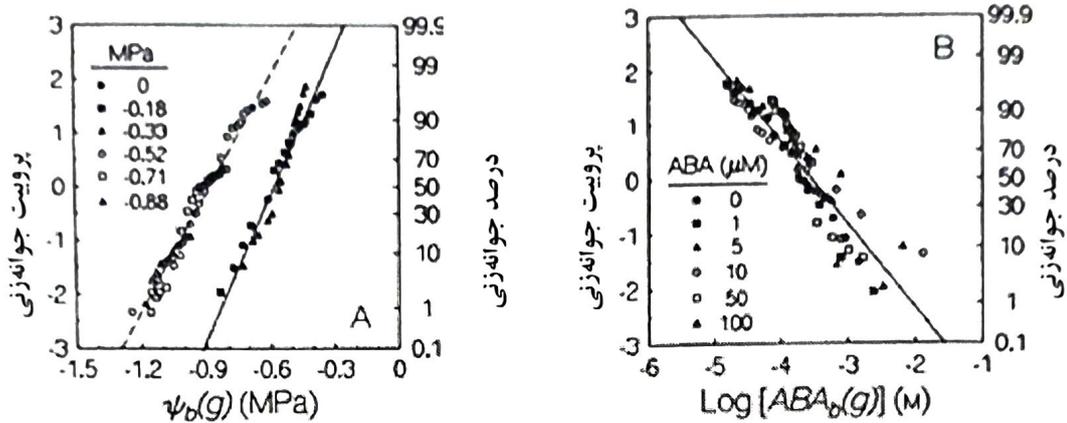
مقدار ABA_b برآوردی کمی از متوسط حساسیت سرعت جوانه زنی به سطوح آبسازیک است در حالی که مقادیر θ_{ABA} و σ_{ABA_b} تنوع در حساسیت بذرها به سطوح آبسازیک را نشان می دهند. با استفاده از این پارامترها زمان جوانه زنی در هر مقدار از پتانسیل آب و غلظت اسید آبسازیک مطابق مدل زیر قابل تخمین است (روی نی و برادفورد، ۱۹۹۲):

$$probit(g) = \frac{\left[\psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) - \psi_b(50) \right]}{\sigma_{\psi_b}}$$

$$probit(g) = \frac{\left[\log(ABA) - \left(\frac{\theta_{ABA}}{t_g} \right) - \log(ABA_b(50)) \right]}{\sigma_{ABA_b}}$$

$$GR_{50} = \frac{1}{t_{50}} = \frac{(\psi - \psi_b(50))}{\theta_H} = \frac{\left[\log \frac{ABA}{ABA_b(50)} \right]}{\theta_{ABA}}$$

در حضور هر دو عامل پتانسیل آب و اسید آبسازیک در محیط جوانه زنی بذر می توان از هر کدام از این روابط (به شرط مفروض داشتن مستقل بودن اثرات این دو عامل) برای محاسبه پارامترهای خاص هر مدل جداگانه استفاده کرد.



شکل ۲-۱۸. آنالیز پروبیت درصد جوانه زنی به عنوان تابعی از پتانسیل پایه جوانه زنی و لگاریتم غلظت آبسبزیک پایه (روی نی و برادفورد، ۱۹۹۲)

۲-۷- مدل زوال بذر

عوامل متعددی روی زنده ماندن بذرهای مدفون در خاک حتی در شرایط کنترل شده تأثیرگذار است. ویژگی‌هایی نظیر محتوی رطوبتی خاک و اسیدیته از جمله عوامل تعیین کننده سطح خواب و میزان نفوذپذیری پوسته بذر هستند. در همین ارتباط برخی بذرها قادر به حفظ توان زنده ماندن خود حتی در صورت هیدراته شدن را نیز دارند. این بذرها ارتدوکس نام داشته و تحمل زیادی به آب کشیدگی در زمان رسیدگی دارند. با توجه به این اصل که توان زنده ماندن بذر در محتوی رطوبتی کم بذر افزایش پیدا می‌کند از این رو ارتباطات کیفی خوبی بین محتوی رطوبتی و دمای بذر در انبار پیدا شده است. نقطه مقابل بذرها ارتدوکس بذرها ریکالسترنت قرار دارند. این بذرها به آب کشیدگی تحمل بسیار پایینی داشته و فقط در صورت هیدراته شدن قابلیت انبارداری را دارند و معمولاً دوره عمر کوتاهی دارند. توانایی پیش‌بینی زوال برای بنگاه‌های بذر و تولیدکنندگان بسیار مهم است. چرا که می‌توان از تلفات کیفیت بذر پیشگیری کرد و پایه‌های بذری را به شکل منظم تجدید کرد. از آنجا که نوع بذر قابلیت جوانه زنی ابتدایی و محتوای رطوبتی اولیه بذر و شرایط دما و رطوبت نسبی محیط انبار به شدت بر درجه زوال بذر تأثیر می‌گذارند از این رو امکان شبیه‌سازی زوال بذر به وسیله معادلات ریاضی

پیشنهاد شده است (شکل ۲-۱۹).

قاعده کلی آن است که بذره‌ای با کیفیت بالا و رطوبت کم که در شرایط خنک و خشک نگهداری می‌شوند نسبت به بذره‌ای کم کیفیت و با رطوبت بالا که در شرایط رطوبت نسبی و گرما نگهداری می‌شوند، کیفیت خود را به نحو بهتری حفظ می‌کنند (اکرم قادری و همکاران، ۱۳۸۷). به عبارت دیگر شرایط نامساعد انبار منجر به زوال و کاهش کیفیت بذرها در طی انبارداری می‌شوند که شدت آن به شرایط محیطی در طی انبارداری بستگی دارد (الیس و هانگ، ۲۰۰۷). دما، رطوبت نسبی (متعاقب رطوبت بذر) و دوره انبارداری از مهم‌ترین عوامل مؤثر بر کیفیت بذر در طی انبارداری به حساب می‌آیند (اکرم قادری و همکاران، ۱۳۸۷). الیس و روبرتز (۱۹۸۰ الف) با استفاده از این اصل معادله بهبود یافته قابلیت حیات بذر برای پیش‌بینی طول عمر بذره‌ای ارتدوکس را به صورت زیر ارائه کردند:

$$v = K_i - \frac{\rho}{\sigma}$$

که در این معادله v پروبیت درصد جوانه‌زنی یا پروبیت قابلیت حیات بعد از p روز ذخیره‌سازی، K_i قابلیت حیات اولیه توده بذر (درصد، مقدار v در زمان صفر) و σ (انحراف استاندارد توزیع فراوانی مرگ بذر در زمان) است و از رابطه زیر قابل دستیابی است:

$$\log_{10} \sigma = K_E - C_W \log_{10} m - C_H t - C_Q t^2$$

که در این معادله K_E : قابلیت حیات مطلق (که از درون‌یابی مقدار $\log_{10} \sigma$ در رطوبت ۱ درصد ($\log_{10} 1 = 0$) و دمای صفر درجه سانتی‌گراد محاسبه می‌شود)، t : دمای انبار (درجه سانتی‌گراد)، m : رطوبت بذر (درصد بر مبنای وزن تر)، C_H و C_Q ضرایب ثابت مربوط به دما و C_W ضریب ثابت مربوط به رطوبت هستند. با جای‌گذاری آنتی لگاریتم مقدار σ در مدل اولی رابطه مذکور به شکل زیر تغییر می‌کند:

$$v = K_i - \frac{\rho}{10^{K_E - C_W \log_{10} m - C_H t - C_Q t^2}}$$

در این معادله فرض بر آن است که اختلاف در کیفیت اولیه بذر بر انحراف استاندارد توزیع فراوانی مرگ بذر در زمان (σ) بی تأثیر است، اما بر روی مقدار Ki تأثیرگذار است (شکل ۲-۲۰). در مقابل شرایط انبارداری روی Ki بی تأثیر ولی بر انحراف استاندارد توزیع فراوانی مرگ بذر در زمان (σ) تأثیر می گذارد و این تأثیر در ژنوتیپ های داخل یک گونه به شکل یکسانی است (تانگ و همکاران، ۲۰۰۰). چهار ضریب موجود در معادله را می توان با یک سری از آزمایش های انبارداری انجام شده طی دامنه گسترده ای از دما و رطوبت بذر به دست آورد (الیس و هانگ، ۲۰۰۷). مدل زوال بذر بهبود یافته الیس و روبرتز، (۱۹۸۰) بر سه اصل زیر استوار است: (۱) منحنی بقای بذر از یک تابع سیگموئیدی منظم تبعیت می کند که دارای توزیع نرمال تجمعی منفی است. (۲) سرعت زوال در تمامی توده های بذری موجود در یک گونه در شرایط دمایی و رطوبتی مشابه یکسان است. (۳) در این مدل توصیف رابطه تأثیر دمای محیط و رطوبت بذر بر زوال بذر متأثر از ژنوتیپ نیست (خلیلی اقدم، ۱۳۹۰).

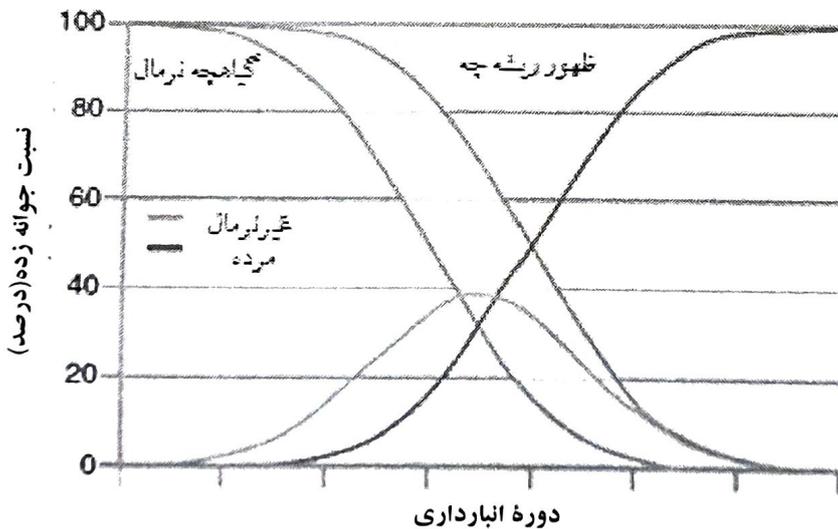
این معادله در طراحی و مدیریت بانک ژن لازم و انبارداری در شرایط کنترل شده لازم بوده و کاربردهای مختلفی به شرح زیر دارد (است: ۱) درصد جوانه زنی بذر در شرایط مشخص دمایی و رطوبتی خاص در انبار برای دوره های آتی قابل پیش بینی است. (۲) تعیین بهترین محدوده دمایی و رطوبتی برای انبارداری بذر. (۳) تعیین مقدار رطوبت تعادل توده بذر با محیط به منظور خشک شدن برای رسیدن به یک قابلیت حیات خاص بعد از یک دوره انبارداری در شرایط دمایی معین (خلیلی اقدم، ۱۳۹۰). کمی کردن روابط بین شرایط انبار و قابلیت حیات بذر و تعیین ضرایب حیات بذر به تولیدکنندگان بذر کمک می کند تا بتوانند قابلیت حیات بذرها را با ویژگی های انبار موجود پیش بینی کنند (اکرم قادری، ۱۳۸۷).

ضرایب معادله حیات به طور موفقیت آمیزی در بیش از ۵۰ گونه گیاهی مختلف از جمله علف های هرز، گیاهان زراعی، گیاهان زینتی، درختان میوه و درختان جنگلی تعیین شده است و از آن برای پیش بینی قابلیت حیات یا جوانه زنی در طول ذخیره سازی برای تجزیه داده های زوال بذر و ارزیابی کیفیت بذر (پتانسیل طول عمر بذر) در طول دوره نمو و رسیدگی بذر استفاده شده است (تانگ و همکاران، ۲۰۰۰؛ الیس و روبرتز، ۱۹۸۰؛

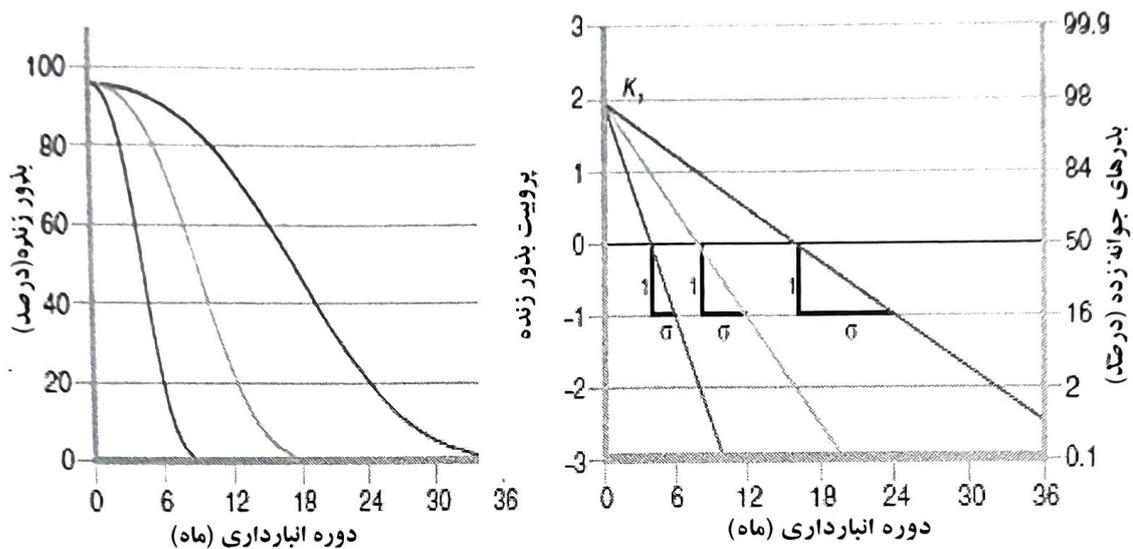
الیس و همکاران، ۱۹۸۲؛ الیس و همکاران، ۱۹۹۰؛ فابریزیوس و همکاران، ۱۹۹۹).
به منظور انبارداری مطلوب و پیش بینی زوال بذر محققان زیادی اقدام به تعیین ضرایب
قابلیت حیات در برخی از گیاهان کرده‌اند (جدول ۱-۲).

جدول ۱-۲. ضرایب معادله حیات بذر در برخی از گیاهان

رفرنس	C_Q	C_H	C_W	K_E	گیاه
الیس و هانگ، ۲۰۰۷	۰/۰۰۰۴۵۴	۰/۰۳۲۲	۴/۸۳۶	۸/۴۹۸	گندم
الیس و هانگ، ۲۰۰۷	۰/۰۰۰۴۵۴	۰/۰۳۲۲	۴/۹۶۴	۸/۴۵۴	نیشکر
الیس و هانگ، ۲۰۰۷	۰/۰۰۰۴۵۴	۰/۰۳۲۲	۵/۱۵۲	۸/۰۳۷	سیب زمینی
الیس و هانگ، ۲۰۰۷	۰/۰۰۰۴۵۴	۰/۰۳۲۲	۵/۹۹۳	۹/۹۹۳	ذرت
الیس و هانگ، ۲۰۰۷	۰/۰۰۰۵۶۱	۰/۰۲۹۶	۵/۱۳۰	۸/۸۶۶	شبلد قرمز
الیس و هانگ، ۲۰۰۷	۰/۰۰۰۵۶۱	۰/۰۲۹۶	۶/۶۸۲	۱۰/۷۱۳	یونجه
الیس و همکاران، ۱۹۹۰	۰/۰۰۰۴۷۸	۰/۰۳۲۹	۴/۷۲۳	۸/۹۴۳	چغندر قند
الیس و همکاران، ۱۹۸۲	۰/۰۰۰۲۲۸	۰/۰۵۳	۳/۹۷۹	۷/۷۴۸	سویا
الیس و همکاران، ۱۹۸۸	۰/۰۰۰۴۷۸	۰/۰۳۲۹	۴/۵۴	۷/۷۱۸	کانولا
الیس و همکاران، ۱۹۹۰	۰/۰۰۰۴۷۸	۰/۰۳۲۹	۴/۷۶۱	۹/۰۹	لویا



شکل ۱۹-۲. الگوی کاهش کیفیت و عمر بذر در طی انبار. اختلاف بین تعداد گیاهچه‌های نرمال با درصد ظهور
ریشه چه، مؤید تعداد گیاهچه‌های غیر نرمال است.



شکل ۲-۲۰. الگوی زنده ماندن بذر در سه محیط انباری مختلف.

۲-۸- منحنی های تعادل هیگروسکوپی:

منحنی های تعادل رطوبتی که به عنوان دماهای جذب نیز نامیده می شوند رابطه بین محتوی رطوبت بذر و رطوبت نسبی محیط را در یک دمای ثابت نشان می دهند. این منحنی را با اندازه گیری مقدار رطوبت از دست رفته و یا جذب شده در رطوبت های نسبی مختلف تعیین می کنند و از آن می توان در پیش بینی میزان رطوبت بذر در هر رطوبت نسبی استفاده کرد (خلیلی اقدم و قادری فر، ۱۳۹۱). رابطه بین رطوبت بذر و رطوبت نسبی هوا از تابع درجه سوم تبعیت می کند و استفاده از این منحنی ها در کاهش صدمات وارده به بذر در طی دوره آب کشیدگی بسیار حائز اهمیت است. اوسبرتی و گومز، (۱۹۹۸) گزارش دادند که چنانچه رطوبت بذر با دام زمینی به زیر ۴ درصد کاهش پیدا کند باید نهایت دقت و مراقبت را در طی فرآیند جابه جایی بذر برای کاهش خسارت به عمل آورد. آرنوستی و همکاران، (۱۹۹۹) در بررسی تعیین بهترین تابع توصیف کننده رابطه بین رطوبت نسبی و رطوبت بذر، رابطه هندرسون-تامپسون را گزینش کردند. مطالعه مای هونگ و همکاران، (۲۰۰۳) روی بذر گیاه *Peltophorum pterocarpum* تا حد رطوبتی ۱۵ درصد و پایین تر نشان داد که یک رابطه لگاریتمی منفی بین سختی بذر با محتوی رطوبتی بذر وجود دارد. همچنین اوسبرتی و همکاران، (۲۰۰۶) با رسم منحنی های هم دمای بذر پنبه بیان داشتند که به طور میانگین حد

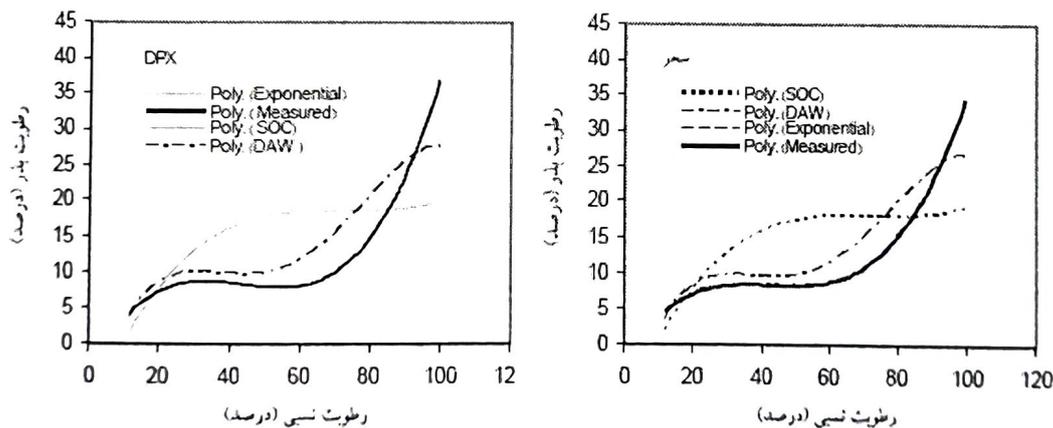
رطوبتی ۳/۶ درصد نقطه چرخش این منحنی بوده و مرز بین آب پیوندی و آب نیمه آزاد در پنبه به شمار می آید. از چنین تابعی در گونه های مختلف تیره *Meliceae* (هانگ و الیس، ۱۹۹۸)، *Metarhizium flavoviride* (هانگ و همکاران، ۱۹۹۷) و سه نوع گیاه دارویی *Bracharia brizantha* (اکرم قادری، ۱۳۸۷) و برای مطالعه رابطه بین محتوی رطوبتی بذر با رطوبت نسبی محیط استفاده شده است.

تاکنون، مدل های تجربی زیادی برای پیش بینی تغییرات محتوی رطوبتی بذر در پاسخ به تغییرات رطوبت نسبی محیط (انبار) ارائه شده اند. مدل های DAW و SOC از جمله مدل های اخیر ارائه شده (مبتنی بر رطوبت نسبی) در مطالعات بذر به حساب می آیند (سوکوروگاریا و همکاران، ۲۰۱۰):

$$DAW - C^* = \frac{KK'(RH)}{1+K(RH)} + c(RH) + \frac{KK'(RH)}{1-K(RH)}$$

$$SOC - C^* = C_{50} - \frac{1}{\lambda} \left[\frac{1}{RH} - 1 \right]$$

که در آن $K, K', c, C_{50}, \lambda$ ضرایب مدل و RH رطوبت نسبی محیط (درصد) است (شکل ۲-۲۱).



شکل ۲-۲۱. تغییرات رطوبت بذر (درصد) در مقابل مقادیر رطوبت نسبی محیط (درصد) روی دورقم سویا با استفاده از داده های خروجی سه مدل DAW، SOC، درجه سوم (Exponential) و مقادیر اندازه گیری شده در آزمایشگاه (خلیلی اقدم و قادری فر، ۱۳۹۱).

منابع

اکرم قادری، ف. مطالعه نمو کیفیت بذر، جوانه زنی، طول عمر و زوال بذر در برخی از گیاهان دارویی: کدو تخم کاغذی، سیاه دانه و گاوزیان، رساله دکتری، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان: دانشکده تولیدات گیاهی، ۱۳۸۷.

اکرم قادری، ف، سلطانی، ا. و کامکار، ب. علوم و تکنولوژی بذر، مشهد: انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد، ۱۳۸۷.

بالندری، ا، رضوانی مقدم، پ و نصیری محلاتی، م. تعیین دمای کاردینال جوانه زنی بذر کاسنی پاکوتاه، دومین همایش ملی علوم و تکنولوژی بذر، مشهد: دانشگاه آزاد اسلامی مشهد، ۱۳۹۰.

خلیلیان، ج و خلیلی اقدم، ن. تأثیر دماهای متناوب بر سرعت جوانه زنی بذر منداب، مجله پژوهش های بذر ایران، سال دوم، شماره اول، ۱۳۹۱.

خلیلی اقدم، ن قادری فر، ف. شبیه سازی تغییرات رطوبتی و تأثیر دما بر پاسخ منحنی تعادل هیگروسکوپیکی بذر دو رقم سویا، مجله علوم و تکنولوژی بذر، سال دوم، ۱۳۹۱.

خلیلی اقدم، ن، میرمحمودی، ت. و بخشی خانیکی، غ. برآورد دماهای کاردینال بذر همیشه بهار به روش رگرسیون غیرخطی، نشریه علوم و فناوری بذر ایران، جلد ششم، شماره ۱، ۱۳۹۶.

خلیلی اقدم، ن. مطالعه قدرت بذر و قابلیت انبارداری بذر در سویا: تأثیر شرایط محیطی، اهمیت در واکنش به تنش و ارتباط با سبزد در مزرعه و عملکرد، رساله دکتری زراعت - تولید بذر، گرگان: دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، ۱۳۹۰.

@agribooksshop

Seed Dormancy Modeling

Dr. Nabi khaliliaqdam



ISBN: 978-600-133-344-6



فروشگاه کتاب: تهران، خیابان انقلاب اسلامی، خیابان ۱۶ آذر، نبش خیابان ادوارد براون،
خانه کتاب دانشگاه
تلفن: ۶۶۹۵۴۳۶۸ ، ۶۶۹۷۳۴۲۳-۲۱
پست الکترونیک: Email: En.jahat@gmail.com
آدرس اینترنتی: www.jahat.ir