



مروری بر مدل‌سازی خواب و جوانه‌زنی بانک بذر

(مقاله مروری)

رحمان خاکزاد^{۱*}، رضا دیهیم فرد^۲

(۱) آموزشکده کشاورزی ساری، دانشگاه فنی و حرفه‌ای، ساری، مازندران، ایران

(۲) گروه کشاورزی اکولوژیک، پژوهشکده علوم محیطی، دانشگاه شهید بهشتی، تهران، ایران

(*) rahman.khakzad@yahoo.com

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۰/۰۳/۱۲

تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۰۱/۲۵

چکیده

خواب بذر عبارت است از عدم جوانه‌زنی بذرهای زنده در یک دوره زمانی مشخص تحت شرایط بهینه برای جوانه‌زنی بذرهای غیرخفته و یکی از مکانیسم‌های اصلی مسئول برای حمله و تداوم علف‌های هرز در مزارع کشاورزی است. عوامل محیطی مانند رطوبت، دما و مواد شیمیایی بر رهاسازی و القای خواب بذر و در نتیجه جوانه‌زنی و الگوهای رویش گیاهچه در مزرعه تاثیر می‌گذارند. بنابراین آگاهی در مورد خواب بذر و ارتباط آن با عوامل محیطی برای پیش‌بینی زمان‌بندی جوانه‌زنی و اجرای یک استراتژی منطقی مدیریت علف‌های هرز ضروری است. بانک بذر خاک منبع اولیه آلودگی‌های جدید علف‌های هرز یک ساله در سیستم‌های تولید گیاه زراعی است. برخی از علف‌های هرز یک ساله بذرهایی تولید می‌کنند که برای سال‌های زیادی در خاک زنده باقی می‌مانند، در حالی که برخی دیگر بذرهایی تولید می‌کنند که ممکن است فقط برای یک فصل تنها زنده باشند. دوام بذر نیز ممکن است توسط عمق دفن تحت تاثیر قرار بگیرد. بنابراین آگاهی از طول دوام بذر در بانک بذر خاک و حالت تناوبی رویش گیاهچه همانطور که توسط محیط تحت تاثیر قرار می‌گیرد برای مدیریت موثر علف‌های هرز از اهمیت زیادی برخوردار است. در این بررسی، مدل‌های خواب و جوانه‌زنی برای پیش‌بینی زمان‌بندی و میزان رویش از بانک بذر علف‌های هرز ارائه خواهد شد. امیدواریم که این مقاله بینش کلی نسبت به مدل‌سازی خواب و جوانه‌زنی بانک بذر و کاربردشان در علم علف‌های هرز ارائه دهد.

واژه‌های کلیدی: الگوهای رویش، پیش‌بینی، دوام بذر، عوامل محیطی، مدیریت علف هرز.

مقدمه

برای به حداکثر رساندن موفقیت استراتژی مدیریت علف‌های هرز، ما باید اثر عملیات کنترل را برای جلوگیری از تلفات عملکرد گیاه زراعی به دلیل رقابت علف‌های هرز در کوتاه مدت و حفظ سطوح پایین جمعیت علف‌های هرز در بلند مدت بهینه شود. برای دستیابی به این اهداف، درک پایه‌های بیولوژیکی و اکولوژیکی فرایند علف‌هرزی و تعیین مراحل آن در چرخه زندگی علف‌های هرزی که در تنظیم آن مهم هستند، ضروری است. هنگامی که مراحل بحرانی آنها تعیین شده‌اند، توسعه مدل‌هایی که اجازه پیش‌بینی وقوع

آنها را در زمان و فضا می‌دهند برای کمک به کشاورزان و متخصصان زراعت در تصمیمات مدیریت علف‌های هرز ضروری می‌شود (Ogg & Dawson, 1984; Buhler *et al.*, 1997).

رویش علف‌های هرز معمولاً یک مرحله حیاتی برای کاربرد عملیات کنترل علف‌های هرز است، زیرا گیاهان جوان و گیاهچه‌های علف‌های هرز در آن مرحله آسیب‌پذیرتر هستند (Radosevich *et al.*, 1997). در نتیجه هنگامی که علف‌های هرز بلافاصله پس از رویش کنترل می‌شوند، روش‌های کنترل مؤثرتر هستند (Fenner, 1987; Batlla & Benech-Arnold, 2007). بنابراین امکان پیش‌بینی زمان‌بندی و میزان رویش علف‌های هرز از بانک بذر خاک از اهمیت فوق‌العاده‌ای برای افزایش اثربخشی عملیات کنترل برخوردار است (Grundy *et al.*, 2000).

بانک بذر علف‌های هرز به عنوان منبع اولیه آلودگی علف‌های هرز در مزارع زراعی در نظر گرفته می‌شود (Buhler, 1999; Grundy & Mead, 2000). اگر چه بذرهای دفن شده می‌توانند غیرخفته باشند، اما بیشتر جمعیت بذرهای علف‌های هرز که حاوی بانک بذر پایدار هستند، معمولاً خواب نشان می‌دهند. در گونه‌های علف هرزی که خواب را نشان می‌دهند، تعداد گیاهچه‌های استقرار یافته به شدت با سطح خواب بانک بذر ارتباط دارد و زمان‌بندی رویش گیاهچه به تغییر فصلی در سطح خواب بانک بذر بستگی دارد (Benech-Arnold *et al.*, 2000). بنابراین اگر وانمود کنیم که زمان‌بندی و میزان رویش گیاهچه را از بانک‌های بذر پیش‌بینی می‌کنیم، باید خواب را در مدل‌های پیش‌بینی کننده خودمان در نظر بگیریم (Batlla & Benech-Arnold, 2010).

رویش علف‌های هرز را می‌توان به زیر فرایندهای مختلف تقسیم کرد که توسط عوامل مختلف تنظیم می‌شوند: (الف) عبور بذر از حالت خفته به غیرخفته و بالعکس، (ب) فرایند جوانه‌زنی و (ج) رشد پیش رویشی (Vleeshouwers & Kropff, 2000). اگرچه عوامل تنظیم کننده رشد پیش رویشی گاهی اوقات می‌توانند زمان‌بندی و میزان رویش گیاهچه را در بیشتر مکان‌های کشاورزی تحت تاثیر قرار دهند، اما فقط با در نظر گرفتن عوامل موثر بر خواب و جوانه‌زنی می‌توان رویش را به اندازه کافی پیش‌بینی کرد، بنابراین این مقاله مروری بر روی این دو فرایند اخیر متمرکز خواهد شد. برای پیش‌بینی رویش گیاهچه، باید (۱) بدانیم که عوامل محیطی کلیدی تنظیم کننده خواب و جوانه‌زنی بذر در یک سناریوی بوم‌شناسی خاص کدامند، (۲) تصور روشنی از نحوه تاثیر این عوامل محیطی کلیدی بر هر دو فرایند (خواب و جوانه‌زنی بذر) داشته باشیم و (۳) روابط عملی بین عوامل تنظیم کننده و فرایندهای هدف ایجاد کنیم. در این مقاله ما یک چارچوب مفهومی از نحوه خواب و جوانه‌زنی بانک‌های بذر علف‌های هرز که توسط عوامل محیطی تنظیم می‌شوند، ارائه خواهد شد.

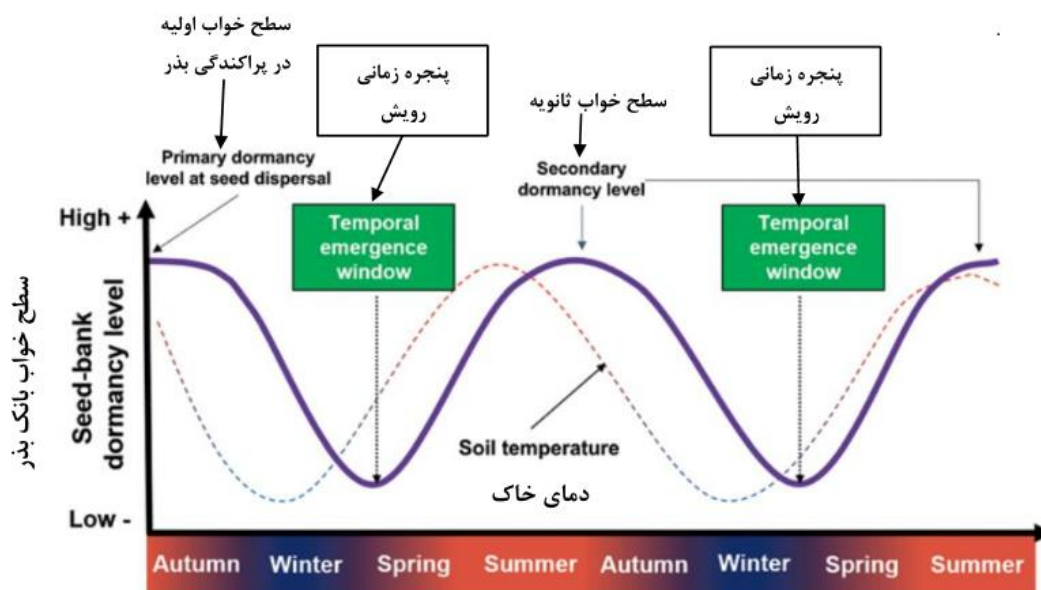
تنظیم محیطی خواب در بانک بذر علف‌های هرز

خواب را می‌توان به عنوان یک مقاومت^۱ درونی تعریف کرد که از جوانه‌زنی تحت شرایط رطوبتی، دمایی و گازی جلوگیری می‌کند که در غیر این صورت برای جوانه‌زنی مناسب خواهد بود (Egley, 1986; Benech-Arnold *et al.*, 2000). (Nikolaeva (1967). سیستم طبقه‌بندی خواب را طراحی کرد که منعکس کننده این واقعیت است که خواب هم از طریق خصوصیات مورفولوژیکی و هم فیزیکی بذر تعیین می‌شود. بر اساس این طرح، Baskin & Baskin (2004) یک سیستم طبقه‌بندی جامع را پیشنهاد کرده‌اند که شامل پنج کلاس از خواب بذر است: فیزیولوژیکی، فیزیکی، ترکیبی (فیزیولوژیکی و فیزیکی)، مورفولوژیکی و مورفوفیزیولوژیکی. خواب فیزیولوژیکی احتمالاً رایج‌ترین نوع خواب در بانک بذر علف‌های هرز عمده کشاورزی در اقلیم معتدله و فراوان‌ترین کلاس خواب "در مزارع" است. بنابراین تمرکز اصلی این بررسی، خواب فیزیولوژیکی است.

خواب را می‌توان به خواب اولیه و خواب ثانویه طبقه‌بندی کرد (Karssen, 1982). در حالی که خواب اولیه به بذرهای در حالت خفته موجود در هنگام پراکندگی اشاره دارد، خواب ثانویه ناشی از القای مجدد خواب در بذرهای پراکنده شده است که قبلاً از خواب اولیه

رها شده بودند یا به سطح خواب کم رسیده بودند (شکل ۲). معمولاً پس از تعیین پراکندگی رویش بخشی از بانک بذر، هنگامی که شرایط محیطی برای جوانه‌زنی مطلوب است، سطح خواب اولیه با گذشت زمان کاهش می‌یابد (شکل ۲). بخشی از بانک بذر که رویش نیافته است، یا به این دلیل که بذرها به اندازه کافی به سطح خواب کم نرسیده‌اند یا به علت اینکه شرایط محیطی برای جوانه زنی مطلوب نبوده، ممکن است وارد حالت خواب ثانویه شوند (Baskin & Baskin, 1988) (شکل ۱).

خروج از خواب و به دنبال آن القاء مجدد بعدی به خواب ثانویه ممکن است تغییرات دوره‌ای نامحدود فصلی در سطح خواب بانک بذر را تعیین کند (Baskin & Baskin, 1988) (شکل ۱). پویایی این تغییرات دوره‌ای مربوط به تغییرات فصلی در طول سال به چرخه زندگی گونه‌ها بستگی دارد. برای بسیاری از گونه‌های یک ساله تابستانه، سطح خواب بانک بذر معمولاً در طی زمستان کاهش می‌یابد که تعیین کننده یک سطح حداقلی خواب در ابتدای بهار می‌باشد و در پایان بهار و ابتدای تابستان دوباره افزایش می‌یابد (شکل ۲). این پویایی تضمین می‌کند که "پنجره رویش" فصلی در طی بهار به موقع اتفاق می‌افتد و به گیاهان حاصله اجازه می‌دهد تا به منظور جلوگیری از یخ زدگی، مرحله تولید مثلی خود را در طی تابستان قرار دهند. بر عکس گونه‌های آشکار کننده چرخه زندگی یک ساله پاییزه-زمستانه، به طور کلی الگوی خواب معکوس را نشان می‌دهند (یعنی سطح خواب در طی تابستان کاهش می‌یابد و در طی زمستان افزایش می‌یابد) (Batilla & Benech-Arnold, 2007). عوامل محیطی که خواب بذرها را دفن شده را تحت تأثیر قرار می‌دهند می‌توان به دو دسته تقسیم کرد: آنهایی که سطح خواب را تنظیم می‌کنند و آنهایی که خواب را پایان می‌دهند (Benech-Arnold *et al.*, 2000).



شکل ۱- نمایش شماتیک تغییرات فصلی دوره‌ای در سطح خواب بانک بذر برای یک علف هرز یکساله تابستانه. خط تو پر سطح خواب بانک بذر را نشان می‌دهد و خط نقطه چین دمای خاک را نشان می‌دهد.

Figure 1. Schematic representation of cyclic seasonal changes in seedbank dormancy level for a summer annual weed. Solid line indicates seedbank dormancy level, and dotted line indicates soil temperature.

عوامل تنظیم کننده سطح خواب

تغییرات فصلی در سطح خواب بانک بذر توسط عوامل محیطی تنظیم می‌شوند که وقوع رویش را در فصل "مناسب" تضمین می‌کنند. از دما به عنوان عامل اصلی تنظیم کننده تغییرات در سطح خواب در بذرهای بسیاری از گونه‌های علف هرز اشاره شده است (Baskin 1980). روشی که دما بر سطح خواب بذر تأثیر می‌گذارد، می‌تواند بسته به چرخه حیات گونه‌ها متفاوت باشد. در مورد یک ساله‌های تابستانه، دماهای پایین زمستان، سطح خواب که تعیین کننده حداقل خواب در ورودی بهار است را کاهش می‌دهند، در حالی که دماهای بالای تابستان، سطح خواب را افزایش می‌دهند که منجر به ورود به خواب ثانویه می‌شوند (شکل ۱). این نوع رفتار در بسیاری از گونه‌های با رویش بهاره مانند سلمه تره (*Chenopodium album* L.)، خاکشیر طیبی (*Sisymbrium officinale* L.)، هفت بند هلوبی (*Polygonum persicaria* L.) (Bouwmeester, 1990)، علف هفت بند (*Polygonum aviculare* L.) (Kruk & Benech-Arnold, 1998) و آمبروژیا (*Ambrosia artemisiifolia* L.) (Baskin & Baskin, 1980) مشاهده شده است. در مقابل دماهای بالای تابستان، رهاسازی خواب در گونه‌های یکساله زمستانه را تعیین می‌کنند، در حالی که دماهای پایین زمستان ممکن است خواب ثانویه را تحریک کنند (Karssen, 1982). رهاسازی خواب به دلیل دماهای بالای تابستان در بسیاری از گونه‌های یکساله زمستانه مانند یولاف وحشی (*Avena fatua* L.) (Baskin & Baskin, 1998)، چچم سخت (*Lolium rigidum* Gaud.) (Steadman et al., 2003)، علف پشمکی (*Bromus tectorum* L.) (Christensen et al., 1996)، ذرت گرومول (*Buglossoides arvensis* (L.) I.M. Johnston.] (Chantre et al., 2009) و کنگر فرنگی خاردار (*Cynara cardunculus* L.) (Huarte et al., 2018) مشاهده شده بود. این اثر دما توسط محتوای رطوبت بذر تعدیل می‌شود که به نوبه خود به محتوای آب خاک بستگی دارد. به عنوان مثال در بسیاری از یکساله‌های تابستانه، هنگامی که بذرهای سیراب شده، دماهای پایین را در طی زمستان درک می‌کنند (به عنوان مثال استراتیفیکاسیون)، رهاسازی خواب رخ می‌دهد. بر عکس بذرهای گونه‌های یکساله زمستانه توسط دماهای بالا در طی تابستان معمولاً در محتوای رطوبت کم بذر (یعنی پس‌رسی خشک) از خواب رها می‌شوند (Karssen, 1982; Probert, 1992; Bair et al., 2006). افزون بر این الگوهای کلی پاسخ، گونه‌هایی وجود دارند که بسته به میزان رطوبت بذر آنها، دماهای پایین و بالا هر دو می‌توانند باعث تحریک رهاسازی خواب، اگرچه در مقادیر متفاوت، شوند [به عنوان مثال آرابیدو پسیس (*Arabidopsis thaliana* L.)] (Finch-Savage et al., 2007).

عوامل پایان دهنده خواب

در بسیاری از گونه‌های علف هرز به محض دستیابی به حداقل خواب، نیاز به پایان یافتن خواب است یا باید آخرین موانع برداشته شوند تا جوانه‌زنی ادامه یابد. پایان خواب به عمل (کنش) نشانه‌های محیطی خاصی نیاز دارد که متفاوت از آنهایی است که تغییرات در سطح خواب را مشروط بر اطلاعات در "سطح فصلی" تنظیم می‌کنند. بر عکس، از نقطه نظر اکولوژیکی این عوامل پایان دهنده خواب نشان می‌دهند که آیا "مکان" به اندازه کافی برای جوانه‌زنی و استقرار امن است (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). در میان این عوامل، متداول ترین تحت شرایط مزرعه، نور و دماهای متناوب هستند. اگرچه بسیاری از عوامل دیگر وجود دارند که می‌توانند موجب پایان خواب تحت شرایط خاص، مانند نیترات‌ها، اتیلن و دی‌اکسید کربن شوند (Benech-Arnold et al., 2000). پاسخ‌های نوری برای عملکرد بانک‌های بذر علف‌های هرز از اهمیت فوق‌العاده‌ای برخوردار هستند (Batlla & Benech-Arnold, 2014). بذرهای محرک‌های نور را از طریق گیرنده‌های نوری عمدتاً آنهایی که متعلق به خانواده فیتوکروم هستند، درک می‌کنند. فیتوکروم‌ها دو شکل قابل تبدیل دارند: Pfr (فرم فعال برای جوانه‌زنی در نظر گرفته می‌شود) که حداکثر جذب خود را در حدود ۷۳۰ نانومتر (نور FR) ارائه می‌دهد و Pr که حداکثر جذب خود را در حدود ۶۶۰ نانومتر (نور R) ارائه می‌دهد (Borthwick et al., 1954). فیتوکروم‌ها در بذر به شکل Pr سنتز می‌شوند و بخشی که به شکل فعال (Pfr) تبدیل می‌شود بستگی به محیط نوری (ترکیب طیفی و تابش) دارد که بذر در معرض آن قرار می‌گیرد. به عنوان مثال، قرارگیری در معرض یک محیط نوری که با نسبت R/FR بالا مشخص

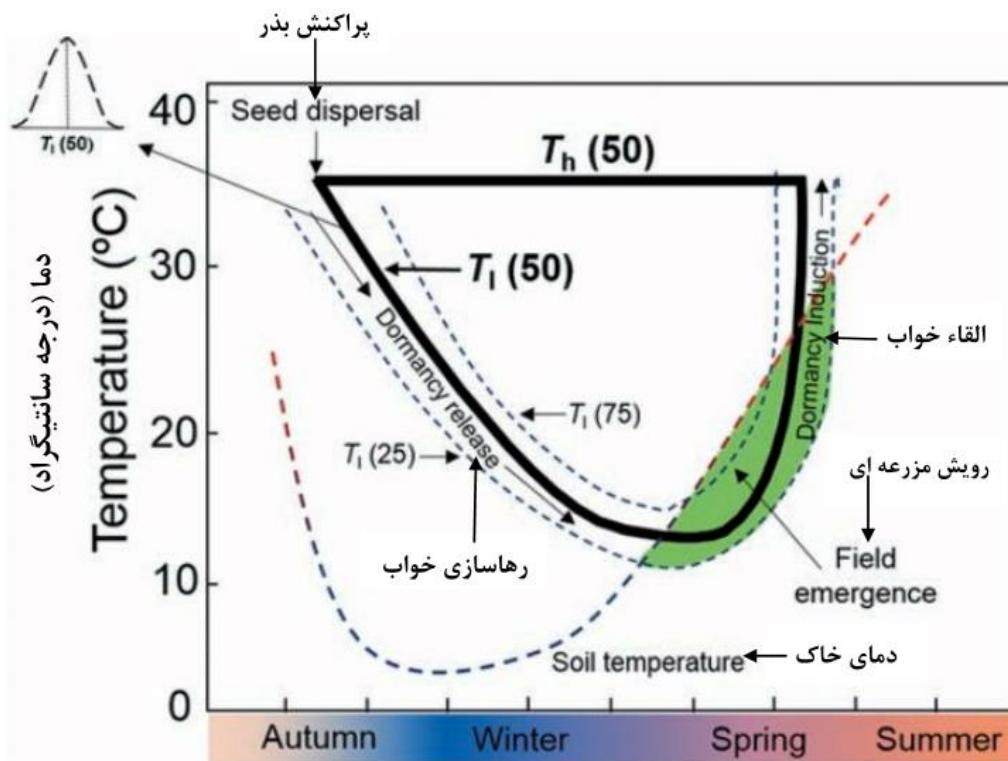
می‌گردد، منجر می‌شود که بخش زیادی از مولکول به شکل فعال خود (Pfr) باشد که باعث انبوهی از وقایع ختم شده در پایان‌دهی خواب خواهد شد. عمل فیتوکروم در حالت LFR^۱ (پاسخ کم تسلط) اطلاعاتی را در مورد وجود نهایی همسایگان مستقر در بذرها فراهم می‌کند که در استقرار گیاهچه جدید اختلال ایجاد خواهد کرد، مکانیسمی که به عنوان فاصله سنج شناخته می‌شود (Pons, 1992). در مقابل عمل فیتوکروم در حالت VLFR^۲ (پاسخ بسیار کم تسلط) نوع دیگری از اطلاعات را در بذرها فراهم می‌کند که مربوط به اختلال (برهم‌زنی) خاک در محیط‌های کشاورزی است که فرصتی برای استقرار گیاهچه ایجاد می‌کند (Batlla & Benech-Arnold, 2014). بسیاری از بذرها برای پایان‌دهی خواب به محرک نوسانات دمایی نیاز دارند. محرک‌ها می‌توانند از طریق ویژگی‌های مختلف مانند دامنه حرارتی چرخه، اثر تجمعی چرخه‌های تحریک‌کننده (یعنی تعداد چرخه‌ها) یا دمای بالاتر چرخه اعمال شوند (Totterdell & Roberts, 1980). همانطور که در مورد فیتوکروم‌ها در حالت LFR یا در حالت VLFR اعمال می‌شود، به نوسانات دمایی برای پایان‌دهی خواب نیاز است و موجب جوانه‌زنی بیشتر می‌شود که مربوط به امکان تشخیص عمق دفن، اختلال خاک و شکاف‌های گیاهی است (Benech-Arnold et al., 2000).

سطح خواب بانک بذر و ارتباط آن با دامنه شرایط محیطی مجاز برای جوانه‌زنی

تغییرات فصلی در سطح خواب بذر ناشی از دما مربوط به تغییرات در دامنه شرایط محیطی است که تحت آن جوانه‌زنی می‌تواند رخ دهد (Vegis 1964; Vleeshouwers et al. 1995). به عنوان مثال همانطور که خواب کاهش می‌یابد، دامنه دمایی مجاز برای جوانه‌زنی به تدریج گسترش می‌یابد تا زمانی که به حداکثر برسد، در حالی که همانطور که خواب القاء می‌شود، دامنه دمایی باریک می‌شود تا زمانی که جوانه‌زنی دیگر در هیچ دمایی ممکن نیست و به خواب کامل رسیده است (Karssen 1982; Bouwmeester & Karssen 1992) (شکل ۲). این محدوده معمولاً با دو دمای حد آستانه تعیین می‌شود: (۱) دمای حد پایین‌تر (T_l) که پایین آن خواب بیان می‌شود و (۲) دمای حد بالاتر (T_h) که بالای آن خواب بیان می‌شود که فرض می‌شود به طور طبیعی در درون جمعیت بذر که نشان‌دهنده یک میانگین، $T_l(50)$ و $T_h(50)$ و انحراف معیارهای مربوطه آنها، σ_{T_l} و σ_{T_h} است، توزیع می‌شوند (Washitani, 1987; Batlla & Benech-Arnold, 2015). در یکساله‌های تابستانه، تغییرات در سطح خواب عمدتاً نتیجه کاهش یا افزایش در T_l به ترتیب برای رهاسازی و القاء خواب است (شکل ۲)، در حالی که در یکساله‌های زمستانه، این تغییرات از طریق افزایش و کاهش در T_h به ترتیب برای رهاسازی و القاء خواب ایجاد می‌شوند (همانطور که در شکل ۳ مشاهده می‌شود، خطوط سیاه توپر میانگین دماهای حد پایین‌تر $[T_l(50)]$ و حد بالاتر $[T_h(50)]$ محدوده حرارتی مجاز برای جوانه‌زنی بذر را نشان می‌دهند. خطوط سیاه نقطه چین، T_l را برای ۲۵ و ۷۵ درصد از بخش جمعیت بذر نشان می‌دهند. خطوط قرمز-آبی نقطه چین، دمای خاک را نشان می‌دهند. منطقه سبز نشان‌دهنده لحظه‌ای است که جوانه‌زنی با ورود دمای خاک در محدوده حرارتی مجاز برای جوانه‌زنی بذر رخ می‌دهد. فلش‌های سیاه به ترتیب کاهش و افزایش در T_l در طی رهاسازی و القاء خواب را نشان می‌دهند. منحنی زنگوله شکل نشان‌دهنده این است که فرض می‌شود که T_l به طور معمول در درون جمعیت بذر توزیع می‌شود (Probert, 2000; Malavert et al., 2017). در گونه‌هایی که نیاز به تاثیر عوامل پایان‌دهنده خواب (یعنی نور و دمای متناوب) ندارند، گسترش دامنه حرارتی مجاز برای جوانه‌زنی، به عنوان نتیجه‌ای از رهاسازی خواب (همانطور که در بالا ذکر شده است)، اجازه جوانه‌زنی را به یک بخش معین از بانک بذر می‌دهد، هنگامی که دمای خاک به این محدوده وارد می‌شود (شکل ۲). اگر مورد اخیر رخ ندهد یا اگر شرایط رطوبتی برای جوانه‌زنی کافی نباشد، روند اخیر مهار خواهد شد و جمعیت ممکن است بسته به محیط حرارتی غالب به خواب ثانویه القاء شود، لذا چرخه مجدداً شروع می‌شود (Probert, 1992).

1- Low-fluence response (LFR)

2- Very low-fluence response (VLFR)



شکل ۲- نمایش شماتیک تغییرات فصلی در محدوده حرارتی مجاز برای جوانه‌زنی بذر و ارتباط آن با پویایی دمای خاک برای یک علف هرز تابستانه یکساله.

Figure 2. Schematic representation of seasonal changes in the permissible thermal range for seed germination and its relation with soil temperature dynamics for a summer annual weed.

علاوه بر تغییرات در دامنه مجاز دمایی برای جوانه‌زنی، تغییرات خواب به تغییرات در حساسیت بذرها به بسیاری از عوامل دیگر، به عنوان مثال واکنش بذر به فراهمی آب، نور و دماهای متناوب مربوط می‌شود. کار با علف هرز یکساله تابستانه علف هفت بند (*Polygonum aviculare* L.) نشان داده است که رها سازی و القاء خواب به ترتیب با افزایش و کاهش در پهنای دامنه پتانسیل‌های آب (Ψ) مجاز برای جوانه‌زنی (Batlla & Agostinelli, 2017; Batlla & Benech-Arnold, 2004)، تغییرات در حساسیت به نور (Batlla *et al.*, 2003; Malavert, 2017) و تغییرات در حساسیت به دماهای متناوب (Batlla *et al.*, 2003; Malavert, 2017) همراه است. تغییرات در محدوده مجاز Ψ برای جوانه‌زنی بذر و حساسیت به نور با تغییراتی در سطح خواب نیز در سایر گونه‌های علف هرز گزارش شده است (Christensen *et al.*, 1996; Hawkins *et al.*, 2017; Scopel *et al.*, 1991; Derkx & Karssen, 1993). به طور مشابه، مطالعات انجام شده توسط Benech-Arnold *et al.* (1990a, b) بر روی قیاق (*Sorghum halepense* L.) نشان داد که مانند نور، تغییرات خواب نیز مربوط به تغییرات در حساسیت بذر به اثر محرک دماهای متناوب است. به طور خلاصه تغییرات در سطح خواب بذر مربوط به تغییرات در دامنه دماها و پتانسیل‌های آب مجاز برای جوانه‌زنی بذر است، همانطور که در حساسیت بذرها به عوامل پایان‌دهنده خواب (یعنی نور و دماهای متناوب) وجود دارد.

اثرات دما و فراهمی آب بر جوانه‌زنی بذر

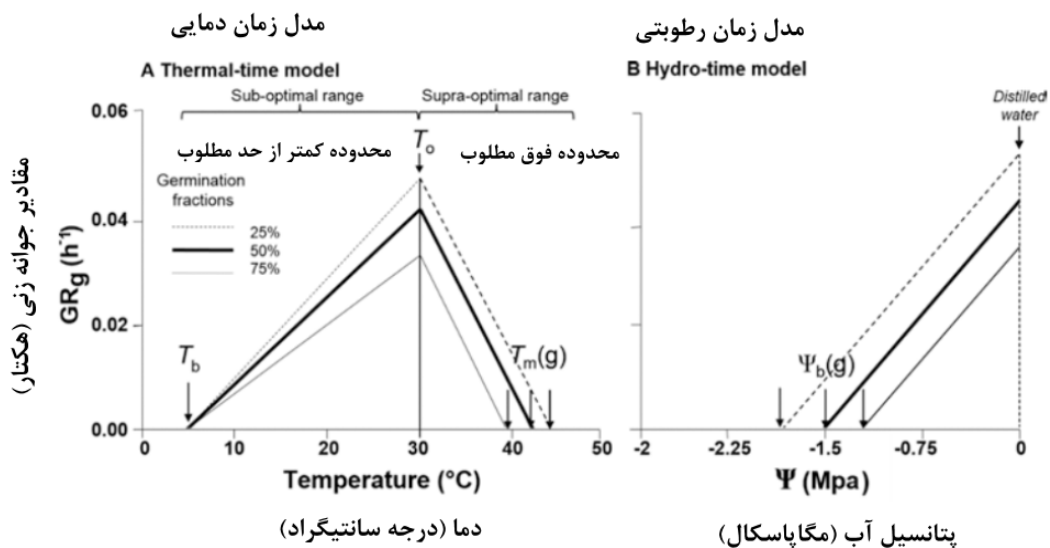
برای پیش‌بینی جوانه‌زنی در گونه‌های غیرخفته یا در آن بخش‌هایی از بانک بذر که در آنها به دلیل شرایط محیطی حاکم مجاز برای جوانه‌زنی، خواب بیان نشده است، فقط لازم است روابط عملی بین جوانه‌زنی و عوامل تعدیل‌کننده آن برقرار شود. هنگامی که اکسیژن محدود کننده نباشد، عوامل اصلی محیطی کنترل‌کننده جوانه‌زنی، دما و فراهمی آب هستند. در محدوده حرارتی که در آن جوانه‌زنی امکان‌پذیر است، دما فقط باعث تعدیل سرعت جوانه‌زنی می‌شود (Bewley *et al.*, 2013; Washitani, 1985; Batlla & Benech-Arnold, 2015). سرعت جوانه‌زنی به عنوان معکوس زمان مورد نیاز برای رسیدن به درصد جوانه‌زنی معین در دمای دوره نهفتگی (کمون) مشخص تعریف شده و می‌تواند به عنوان یک رگرسیون دو خطی مشخص شده با سه دمای کاردینال (اصلی) توصیف شود (شکل ۵)، اگرچه روش‌های جایگزین برای ارتباط سرعت جوانه‌زنی با دما نیز توسعه یافته است (Hardegee, 2006). همانطور که در شکل ۳ مشاهده می‌شود، سرعت جوانه‌زنی با دما از دمای پایه به طور خطی افزایش می‌یابد (T_b دمایی که در زیر آن سرعت جوانه‌زنی صفر می‌شود) که برای کل بذرها در جمعیت، مشترک در نظر گرفته شده، تا زمانی که در دمایی که نتیجتاً به عنوان دمای مطلوب (T_o) تعریف می‌شود، به حداکثر برسد. از T_o ، سرعت جوانه‌زنی با دما به طور خطی کاهش می‌یابد تا زمانی که در یک دمای حداکثر صفر شود (T_m دمایی که بالاتر از آن سرعت جوانه‌زنی صفر می‌شود) که برای بخش‌های مختلف جمعیت متغیر در نظر گرفته می‌شود. محدوده بین T_o و T_b محدوده حرارتی فوق مطلوب در نظر گرفته می‌شود. محدوده بین T_o و T_m محدوده حرارتی فوق مطلوب در نظر گرفته می‌شود. معکوس هر شیب خطی در هر دو دامنه (کمتر از حد مطلوب و فوق مطلوب) به عنوان زمان حرارتی^۱ مورد نیاز برای جوانه‌زنی بذر (ϑ_T) با واحدهای درجه روز ($^{\circ}\text{Cd}$) یا درجه ساعت ($^{\circ}\text{Ch}$) در نظر گرفته می‌شود. زمان حرارتی برای جوانه‌زنی بذر در محدوده حرارتی کمتر از حد مطلوب در درون جمعیت بذر متفاوت است (به عنوان مثال یک توزیع طبیعی تعریف شده توسط میانگین، $\vartheta_T(50)$ و انحراف معیار آن، σ_{ϑ_T})، بنابراین بخش‌های مختلف جمعیت (۱۰، ۲۵، ۷۵ درصد و غیره) برای جوانه‌زنی نیاز به تجمع مقادیر مختلف ϑ_T خواهند داشت، زیرا رابطه بین دما و سرعت جوانه‌زنی برای هر بخش شیب متفاوتی دارد. در عوض در محدوده فوق مطلوب، بخش‌های مختلف بذر اغلب شیب‌های یکسانی (خطوط موازی) را نشان می‌دهند که منجر به رهگیری‌های مختلف در محور x می‌شود [به عنوان مثال T_m متفاوت (Covell *et al.*, 1986; Ellis *et al.*, 1986)]، با این حال مقادیر مشترک T_m برای کل بذرها در یک جمعیت نیز گزارش شده است (Garcia-Huidobro *et al.*, 1982; Hardegee, 2006).

از پارامترهای فوق‌الذکر (T_o ، T_m ، T_b) می‌توان برای توصیف یا در نهایت پیش‌بینی پویایی یک جمعیت بذری به عنوان تابعی از زمان و دما با استفاده از رویکرد مدل‌سازی زمان دمایی استفاده کرد (Washitani, 1987; Benech-Arnold & Sánchez, 1995). به عنوان مثال در مورد دامنه حرارتی کمتر از حد مطلوب برای جوانه‌زنی بذر (بین T_o و T_b)، اگر از مقادیر T_b و $\vartheta_T(50)$ یک گونه علف هرز خاص اطلاع داشته باشیم، می‌توانیم زمان لازم برای رسیدن به ۵۰ درصد جوانه‌زنی را با استفاده از معادله زیر (معادله ۱) پیش‌بینی کنیم:

$$\vartheta_T(50) = (T_s - T_b)t(50) \quad \text{معادله (۱)}$$

که در آن T_s دمای خاک و $t(50)$ زمان لازم برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذر است. زمان برای سایر بخش‌های بذر را نیز می‌توان با دانستن ϑ_T مربوطه آنها محاسبه کرد. روش زمان دمایی به طور موفقیت‌آمیزی برای تجزیه و تحلیل مدل جوانه‌زنی و رویش گونه‌های مختلف به عنوان تابعی از زمان و دما استفاده شد (Garcia-Huidobro *et al.*, 1982; Covell *et al.*, 1986; Leguizamon *et al.*).

(T_m و T_o) (al., 2009). از یک مدل مشابه می‌توان برای پیش‌بینی جوانه‌زنی به عنوان تابعی از زمان و دما در محدوده فوق مطلوب (بین T_m و T_o) استفاده کرد (Bewley et al., 2013).



شکل ۳- (a) نمایش شماتیک رابطه بین مقادیر جوانه زنی ($GRg = 1/tg$) و دما در محدوده حرارتی کمتر از حد مطلوب و فوق مطلوب برای ۲۵، ۵۰ و ۷۵ درصد از جمعیت یک بذر. (b) رابطه بین مقادیر جوانه زنی و پتانسیل آب برای ۲۵، ۵۰ و ۷۵ درصد از جمعیت یک بذر. **Figure 3.** (a) Schematic representation of the relationship between germination rates ($GRg = 1/tg$) and temperature at the suboptimal and the supra-optimal thermal range for 25, 50 and 75% of a seed population. (b) Relationship between GRg and water potential for 25, 50 and 75% of a seed population.

عامل دیگری که تأثیر قابل توجهی بر جوانه‌زنی دارد، فراهمی آب است. تغییرات در محتوای آب خاک می‌تواند هم بر سرعت جوانه‌زنی و هم بر بخش بذری که قادر به جوانه‌زنی است، تأثیر بگذارد. به طور مشابه برای مدل زمان دمایی، بذرها برای جوانه‌زنی به مقدار مشخصی از زمان رطوبتی (ϑ_H) نیاز دارند و آن مقدار ϑ_H [در مگاپاسکال روز (MPa day) یا مگاپاسکال ساعت (MPa h)] بالای یک مقدار آستانه به نام پتانسیل آب پایه (Ψ_b) حداقل پتانسیل آبی که در آن جوانه‌زنی برای یک بذر معین رخ خواهد داد) تجمع می‌یابد. با این حال تفاوت‌هایی بین مدل‌ها وجود دارند. در محدوده حرارتی کمتر از حد مطلوب مدل زمان دمایی، بذرها، ϑ_T را بالاتر از یک مشترک T_b برای کل جمعیت بذر تجمع می‌دهند و ϑ_T مورد نیاز برای جوانه‌زنی برای هر بخش از جمعیت متفاوت است. در عوض در مدل زمان رطوبتی، Ψ_b که بالاتر از آن بذرها زمان رطوبتی را تجمع می‌دهند، در جمعیت توزیع شده است (به عنوان مثال یک توزیع نرمال تعریف شده توسط میانگین، $\Psi_b(50)$ و انحراف معیار آن، $\sigma\Psi_b$)، در حالی که مقدار ϑ_H مورد نیاز برای جوانه‌زنی برای کل بذرها در جمعیت برابر است (به عنوان مثال شیب‌های مشابه رابطه بین سرعت جوانه‌زنی و Ψ برای بخش‌های مختلف جمعیت بذر) (شکل ۳ قسمت b). پاسخ بذرها به فراهمی آب را می‌توان به روشی مشابه که قبلاً برای تجزیه و تحلیل اثرات دما بر جوانه‌زنی بذر توضیح داده شد، تحلیل کرد. بنابراین در قیاس با مدل زمان دمایی، پاسخ جوانه‌زنی بذر به فراهمی آب را می‌توان با استفاده از معادله مدل زمان رطوبتی (معادله ۲) توصیف یا پیش‌بینی کرد:

$$\vartheta_H = (\Psi_s - \Psi_b(50))t(50) \quad \text{معادله (۲)}$$

که در آن Ψ_s پتانسیل آب خاک در مگاپاسکال (MPa)، $\Psi_b(50)$ میانگین پتانسیل آب جمعیت بذر در مگاپاسکال (MPa) و $t(50)$ زمان مورد نیاز برای جوانه‌زنی ۵۰ درصد از جمعیت بذر است.

یک مدل تلفیقی به نام مدل زمان رطوبتی دمایی بر اساس دو مدل توضیح داده شده در بالا [زمان دمایی (معادله ۱) و زمان رطوبتی (معادله ۲)] وجود دارد. مدل زمان رطوبتی دمایی اجازه توصیف اثر دما و پتانسیل آب بر جوانه‌زنی بذر را با هم می‌دهد (Gummerson, 1986; Bradford, 1995, 2002). بنابراین برای محدوده کمتر از حد مطلوب، پویایی جوانه‌زنی را می‌توان با استفاده از معادله زیر (معادله ۳) توصیف کرد:

$$\vartheta_{HT} = (\Psi_s - \Psi_b(50))(T_s - T_b)t(50) \quad \text{معادله (۳)}$$

که در آن ϑ_{HT} زمان رطوبتی دمایی [با واحدهای درجه سانتیگراد مگاپاسکال روز (°C MPa d) یا درجه سانتیگراد مگاپاسکال ساعت (°C MPa h)] است. مدل زمان رطوبتی دمایی را می‌توان در محدوده فوق مطلوب نیز به کار برد (Bewley et al., 2013).

استفاده از مدل‌های خواب و جوانه‌زنی برای پیش‌بینی زمان‌بندی و میزان رویش از بانک بذر علف‌های هرز

برای مدل‌سازی تغییرات خواب بانک بذر، باید روابط عملی بین عوامل کلیدی تنظیم‌کننده و مقادیر کاهش و القای خواب ایجاد شود. از آنجا که دمای خاک مهم‌ترین عامل محیطی کنترل‌کننده چرخه‌های یکساله خواب بذرهای دانه شده در اکثر مناطق معتدله است، روابط باید بین دما و برخی پارامترهایی که قادر به توصیف سطح خواب بانک بذر هستند، ایجاد شود. یکی از روش‌های توصیف سطح خواب بانک بذر، دامنه دماهای مجاز برای جوانه‌زنی بذر است که می‌تواند از طریق دماهای محدود آنها، T_1 و T_11 کمی شود. این دماهای محدود را می‌توان از کسر نهایی بذرهای جوانه زده در درون یک محدوده دمایی تخمین زد با این فرض که کسری از بذرهای جوانه زده در رابطه با دما را می‌توان بر اساس توزیع طبیعی این دو دمای محدود پیش‌بینی کرد (Washitani, 1987; Batlla & Benech-Arnold, 2015). با هدف ایجاد روابط بین زمان، دمای خاک و سطح خواب بذر، Batlla & Benech-Arnold (2003) کاهش خواب بذر علف هفت بند (*Polygonum aviculare* L.) را برای بذرهای لایه لایه شده در دماهای مختلف از طریق تغییرات در دامنه دماهای مجاز برای جوانه‌زنی به عنوان پیامدی از تغییرات در دمای حد پایین‌تر دامنه [$T_1(50)$] مشخص کردند. علف هفت بند یک علف هرز یکساله تابستانه بین‌المللی است که به محصولات زمستانه حمله می‌کند و بانک بذر پایدار تشکیل می‌دهد (Costea & Tardif, 2005). همچون بسیاری از یکساله‌های تابستانه دیگر، بذرهای سیراب شده علف هفت بند هنگام قرار گرفتن در معرض دماهای پایین زمستان خواب را از دست می‌دهند و هنگام قرار گرفتن در معرض دماهای بالای تابستان به درون خواب ثانویه می‌روند (Batlla et al., 2009). برای تعیین کمیت اثرات زمان چینه‌بندی^۱ و دما بر سطح خواب جمعیت بذر [ارزیابی شده از طریق تغییرات در $T_1(50)$]، می‌توان از معادله زمان حرارتی زیر (معادله ۴) استفاده کرد:

$$S_{tt} = \text{days}(T_c - T_s) \quad \text{معادله (۴)}$$

که در آن S_{tt} واحدهای لایه‌بندی زمان حرارتی (درجه سانتیگراد روز)، T_c دمای "حداکثر" رهاسازی خواب (درجه سانتیگراد) (دمایی که بالای آن رهاسازی خواب اتفاق نمی‌افتد) و T_s میانگین ذخیره روزانه یا دمای خاک (درجه سانتیگراد) است. دمای مناسب "حداکثر" برای کاهش خواب در بذرهای علف هفت بند، ۱۷ درجه سانتیگراد بود (Batlla & Benech-Arnold, 2003).

این رویکرد زمان حرارتی مشابه روشی است که معمولاً برای ارتباط سایر فرایندهای زیستی (به عنوان مثال فنولوژی گیاه زراعی) با زمان و دما مورد استفاده قرار می‌گیرد. با این حال، برخلاف مدل‌های زمان حرارتی که در آنها درجه روزها بالای یک دمای پایه تجمع

می‌یابند، S_{tt} درجه روزها را زیر یک دمای آستانه حداکثر که پایین آن کاهش خواب اتفاق می‌افتد، تجمع می‌دهد. با استفاده از این معادله زمان حرارتی، هر چه دمای چینه‌بندی پایین‌تر باشد، واحدهای زمان حرارتی بیشتری تجمع می‌یابند و سطح خواب بذر کمتر می‌شود (یعنی $T_1(50)$ پایین‌تر). روش‌های مشابه با زمان حرارتی برای تعیین کمیت اثرات زمان و دما بر وضعیت خواب بذر مورد استفاده قرار گرفته بود (Pritchard *et al.*, 1996; Bauer *et al.*, 1998; Steadman & Pritchard, 2003). امکان کمی‌سازی اثرات دما با استفاده از روش زمان دمایی امکان پیش‌بینی سطح خواب یک جمعیت بذری را در معرض محیط حرارتی متغیر خاک مزرعه فراهم می‌کند. به عنوان مثال در بذره‌های علف هفت بند، $T_1(50)$ می‌تواند به عنوان یک تابع خطی منفی از S_{tt} تجمع یافته با استفاده از معادله زیر (معادله ۵) پیش‌بینی شود:

$$T_1(50) = -0.007S_{tt} + T_{1(hd)}(50) \quad \text{معادله (۵)}$$

که در آن $T_1(50)$ ، $T_{1(hd)}(50)$ اولیه جمعیت (برای بذرهایی که اخیراً پراکنده شده‌اند یا برای بذرهایی که سطح خواب بالایی را نشان می‌دهند) است که توسط Batlla & Benech-Arnold (2003) معادل ۱۸ درجه سانتیگراد تعیین شد. از معادلات ۴ و ۵ می‌توان برای پیش‌بینی زمانی که در آن ۵۰ درصد از جمعیت بانک بذر رویش یافته‌اند (یعنی هنگامی که دمای خاک از $T_1(50)$ بیشتر می‌شود) استفاده کرد. با این حال جمعیت‌های بانک بذر علف‌های هرز معمولاً وسیع هستند و رویش حتی یک بخش کوچک (به عنوان مثال ۱۰ درصد) می‌تواند منجر به تراکم بالای گیاهچه شود. در نتیجه حتی پیش‌بینی سطوح پایین رویش مهم است. برای رسیدن به این هدف، باید T_1 را برای بخش‌های مختلف جمعیت بذر (به عنوان مثال $T_1(10)$ ، $T_1(20)$ و غیره) بشناسیم، به عبارت دیگر باید توزیع T_1 در درون جمعیت بذر شناخته شود. با فرض توزیع نرمال T_1 ، Batlla & Benech-Arnold (2003) یک تابع اضافی را برای پیش‌بینی تغییرات در انحراف معیار $T_1(\sigma_{T1})$ در رابطه با واحدهای S_{tt} تجمع یافته و میانگین ذخیره روزانه یا دمای خاک توسعه دادند. این مدل آستانه جمعیت را می‌توان برای پیش‌بینی T_1 برای بخش‌های مختلف جمعیت بذر (به عنوان مثال توزیع سطوح خواب در درون جمعیت) استفاده کرد که اجازه تخمین بخشی از بانک بذر را می‌دهد که تحت یک محیط حرارتی خاص جوانه می‌زند.

با این حال برای پیش‌بینی الگوی فصلی رویش علف‌های هرز، نه تنها باید قادر به پیش‌بینی کاهش خواب باشیم بلکه باید القای خواب را نیز پیش‌بینی کنیم. اثر دما بر القاء خواب علف هفت بند که از طریق تغییرات در T_1 ارزیابی شد، اخیراً توسط Malavert *et al.* (2017) اندازه‌گیری شد. نتایج به دست آمده نشان داد که همانند بسیاری از علف‌های هرز دیگر یکساله تابستانه، هر چه دما بیشتر باشد، سرعت القاء به خواب ثانویه بالاتر [یعنی سرعت بالاتر افزایش $T_1(50)$] خواهد بود. به منظور ارتباط زمان و دما با تغییرات در سطح خواب بذر که با $T_1(50)$ مشخص می‌شود، می‌توان از یک شاخص زمان دمایی مثبت استفاده کرد که در آن دما بالای یک دمای پایه برای پیشرفت القاء خواب تجمع می‌یابد (معادله ۶):

$$DI_{tt} = \text{days}(T_s - T_{uDI}) \quad \text{معادله (۶)}$$

که در آن DI_{tt} زمان حرارتی القاء خواب (درجه سانتیگراد روز) و T_{uDI} دمای آستانه برای القاء به خواب ثانویه [۷/۹ درجه سانتیگراد بر طبق Malavert *et al.* (2017)]، دمایی که در زیر آن القاء خواب رخ نمی‌دهد.

$T_1(50)$ را می‌توان از طریق یک تابع دو خطی که به تجمع DI_{tt} بستگی دارد، پیش‌بینی کرد (معادله ۷):

$$T_1(50) = 0.12DI_{tt} + T_{1(id)}(50) \quad \text{if} \quad DI_{tt} \geq 96.5^\circ\text{Cd} \quad T_1(50) = 18^\circ\text{C} \quad \text{معادله (۷)}$$

که در آن $T_1(50)$ ، $T_{1(id)}(50)$ اولیه از جمعیت بذر قبل از القاء به خواب ثانویه (یعنی پس از یک دوره چینه‌بندی یا برای بذور نشان‌دهنده سطح خواب کم) است.

نتیجه‌گیری

مدل‌هایی که قادر به پیش‌بینی زمان‌بندی و میزان شکل‌گیری گیاهچه از بانک‌های بذر در مزارع کشاورزی هستند می‌توانند ابزارهای مفیدی برای کمک به کشاورزان و متخصصان زراعت برای افزایش کارایی روش‌های کنترل علف‌های هرز باشند. دانستن الگوی زمانی رویش علف‌های هرز نه تنها به ما اجازه می‌دهد تا از عملیات کنترل پس‌رویشی هنگامی که بخش زیادی از علف‌های هرز که از قبل رویش یافته‌اند اما هنوز در مرحله گیاهچه‌ای هستند، استفاده کنیم، بلکه با زمان کاربرد روش‌های کنترل پیش‌رویشی، بخش بالاتری از گیاهچه‌های رویش یافته را تحت تأثیر قرار دهیم و مانع فرار علف‌های هرز از عملیات کنترل شویم. در این مقاله ما روشی را نشان دادیم که در آن یک چارچوب مفهومی چگونه از محیطی که خواب بانک بذر را تنظیم می‌کند می‌تواند برای توسعه مدل‌های مکانیستی که قادر به پیش‌بینی الگوهای رویش گیاهچه در مزرعه هستند، استفاده کند. اگرچه این مدل‌ها به درک روشنی در مورد عملکرد سیستم نیاز دارند، اما آنها این مزیت را دارند که هرگاه برای علف هرز خاصی توسعه پیدا کنند (به عنوان مثال یک علف هرز یکساله تابستانه که برای رهاسازی خواب به استراتیژی کاسیون نیاز دارد)، می‌توان آنها را برای گونه‌های دیگری که پاسخ مشابهی به محیط نشان می‌دهند، مجدداً پارامتر کرد. این امر امکان توسعه مدل‌هایی را برای خواب یا سندرم‌های جوانه‌زنی علف‌های هرز (گروهی از گونه‌ها که خواب یا واکنش جوانه‌زنی مشابهی به عوامل محیطی نشان می‌دهند) افزایش می‌دهند، که پس از آن می‌توانند برای گونه‌های مختلف علف هرز در درون هر سندرم مجدداً پارامتر شوند. از طرف دیگر این مدل‌های مکانیستی می‌توانند برای پیش‌بینی رفتار بانک بذر علف‌های هرز در تغییر محیط‌های اقلیمی استفاده شوند و به اندازه کافی انعطاف پذیر هستند تا بتوانند اثرات سایر عوامل موثر بر سطح خواب بذر و رویش مزرعه‌ای (به عنوان مثال محیط مادری) را نشان دهند.

منابع

- Bair, N. B., Meyer, S. E. & Allen, P. S. 2006. A hydrothermal after-ripening time model for seed dormancy loss in *Bromus tectorum* L. *Seed Science Research*, 16: 17–28.
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. 1980. Ecophysiology of secondary dormancy in seeds of *Ambrosia artemisiifolia*. *Ecology*, 61: 475–480.
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. 1985. The annual dormancy cycle in buried weed seeds: a continuum. *BioScience*, 35: 492–498.
- Baskin, C. C. & Baskin, J. M. 1988. Germination ecophysiology of herbaceous plant species in temperate region. *American Journal of Botany*, 75: 286–305.
- Baskin, C. C. & Baskin, J. M. 1998. *Seed dormancy and germination*. In: Ecology, biogeography and evolution. Academic Press, San Diego (EEUU).
- Baskin, J. M. & Baskin, C. C. 2004. A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14: 1–16.
- Batlla, D. & Agostinelli, A. 2017. Thermal regulation of secondary dormancy induction in *Polygonum aviculare* seeds: a quantitative analysis using the hydrotime model. *Seed Science Research*, 27: 231–242.
- Batlla, D. & Benech-Arnold, R. L. 2003. A quantitative analysis of dormancy loss dynamics in *Polygonum aviculare* L. seeds. Development of a thermal time model based on changes in seed population thermal parameters. *Seed Science Research*, 13: 55–68.

- Batlla, D. & Benech-Arnold, R. L. 2004. Seed dormancy loss assessed by changes in *Polygonum aviculare* L. population hydrotime parameters. Development of a predictive model. *Seed Science Research*, 14: 277–286.
- Batlla, D. & Benech-Arnold, R. L. 2005. Changes in the light sensitivity of buried *Polygonum aviculare* seeds in relation to cold-induced dormancy loss: development of a predictive model. *New Phytologist*, 165: 445–452.
- Batlla, D. & Benech-Arnold, R. L. 2007. Predicting changes in dormancy level in weed seed soil banks: implications for weed management. *Crop Protection*, 26: 189–197.
- Batlla, D. & Benech-Arnold, R. L. 2010. Predicting changes in dormancy level in natural seed soil banks. *Plant Molecular Biology*, 73: 3–13.
- Batlla, D. & Benech-Arnold, R. L. 2014. Weed seed germination and the light environment. Implications for weed management. *Weed Biology and Management*, 14: 77–87.
- Batlla, D. & Benech-Arnold, R. L. 2015. A framework for the interpretation of temperature effects on dormancy and germination in seed populations showing dormancy. *Seed Science Research*, 25: 147–148.
- Batlla, D., Verges, V. & Benech-Arnold, R. L. 2003. A quantitative analysis of seed responses to cycle-doses of fluctuating temperatures in relation to dormancy level. Development of a thermal-time model for *Polygonum aviculare* L. seeds. *Seed Science Research*, 13: 197–207.
- Batlla, D., Grundy, A., Dent, K. C. Clay, H. A. & Finch-Savage, W. E. 2009. A quantitative analysis of temperature-dependent dormancy changes in *Polygonum aviculare* seeds. *Weed Research*, 49: 428–438.
- Bauer, M. C., Meyer, S. E. & Allen, P. S. 1998. A simulation model to predict seed dormancy loss in the field for *Bromus tectorum* L. *Journal of Experimental Botany*, 49: 1235–1244.
- Benech-Arnold, R. L. & Sánchez, R. A. 1995. *Modelling weed seed germination*. In: Kigel J, Gallili G (eds) *Seed development and germination*. Marcel Dekker, New York, pp 545–566.
- Benech-Arnold, R. L., Sánchez, R. A., Forcella, F., Kruk, B. C. & Ghersa, C. M. 2000. Environmental control of dormancy in weed seed soil banks. *Field Crops Research*, 67: 105–122.
- Bewley, J. D., Bradford, K., Hilhorst, H. & Nonogaki, H. 2013. *Seeds: Physiology of Development, Germination and Dormancy*, 3rd ed. Springer, New York.
- Borthwick, H. A., Hendricks, S. B., Toole, E. H. & Toole, V. K. 1954. Action of light on lettuce seed germination. *Botanical gazette*, 115: 205–225.
- Bouwmeester, H. J. 1990. *The effect of environmental conditions on the seasonal dormancy pattern and germination of weed seeds*. PhD thesis. Agricultural University, Wageningen, The Netherlands.
- Bouwmeester, H. J. & Karssen, C. M. 1992. The dual role of temperature in the regulation of the seasonal changes in dormancy and germination of seeds of *Polygonum persicaria* L. *Oecologia*, 90: 88–94.
- Bradford, K. J. 1995. Water relations in seed germination. In: Kigel, J., Galili, A. (eds.) *Seed Development and Germination*. Marcel Dekker, New York, pp 351–396.
- Bradford, K. J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Science*, 50: 248–260.
- Buhler, D. D. 1999. Expanding the context of weed management. *Journal of Crop Production*, 2:1–7.
- Buhler, D. D., Hartzler, R. G., Forcella, F. & Gunsolus, J. 1997. *Relative emergence sequence for weeds of corn and soybeans*. Iowa State University Publication on Pest Management, File 9 (SA-11), Ames, IA.

- Chantre, G., Batlla, D., Sabbatini, M. & Orioli, G. 2009. Germination parameterization and development of an after-ripening thermal-time model for primary dormancy release of *Lithospermum arvense* seeds. *Annals of Botany*, 103: 1291–1301.
- Christensen, M., Meyer, S. & Allen, P. S. 1996. A hydrothermal time model of seed after-ripening in *Bromus tectorum* L. *Seed Science Research*, 6: 147–153.
- Costea, M. & Tardif, F. J. 2005. The biology of Canadian weeds. *Polygonum aviculare* L. *Canadian Journal of Plant Science*, 85: 481–506.
- Covell, S., Ellis, R. H., Roberts, E. H. & Summerfield, R. J. 1986. The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. 1. A comparison of chickpea, lentil, soybean and cowpea at constant temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 37: 705–715.
- Derkx, M. P. M. & Karssen, C. M. 1993. Changing sensitivity to light and nitrate but not to gibberellins regulates seasonal dormancy patterns in *Sisymbrium officinale* seeds. *Plant, Cell and Environment*, 16: 469–479.
- Egley, G. 1986. Stimulation of weed seed germination in soil. *Weed Science*, 2: 67–89.
- Ellis, R. H. Covell, S., Roberts, E. H. & Summerfield, R. J. 1986. The influence of temperature on seed germination rate in grain legumes. II. Interspecific variation in chickpea (*Cicer arietinum* L.) at constant temperature. *Journal of Experimental Botany*, 37: 1503–1515.
- Fenner, M. 1987. Seedlings. *New Phytologist*, 106: 35–47.
- Finch-Savage, W. E. & Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist*, 171: 505–523.
- Finch-Savage, W. E., Cadman, C. S. C., Toorop, P. E., Lynn, J. R. & Hilhorst, H. W. M. 2007. Seed dormancy release in *Arabidopsis cvi* by dry after-ripening, low temperature, nitrate and light shows common quantitative patterns of gene expression directed by environmentally specific sensing. *Plant Journal*, 51: 60–78.
- Garcia-Huidobro, J., Monteith, J. L. & Squire, G. R. 1982. Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S & H). I. Constant temperature. *Journal of Experimental Botany*, 33: 288–296.
- Grundy, A. C. & Mead, A. 2000. Modelling weed emergence as a function of meteorological records. *Weed Science*, 48: 594–603.
- Grundy, A. C., Phelps, K., Reader, R. J. & Burston, S. 2000. Modelling the germination of *Stellaria media* using the concept of hydrothermal time. *New Phytologist*, 148: 433–444.
- Gummerson, R. J. 1986. The effect of constant temperatures and osmotic potentials on the germination of sugar beet. *Journal of Experimental Botany*, 37: 729–741.
- Hardegree, S. P. 2006. Predicting germination response to temperature. I. Cardinal-temperature models and sub-population specific regression. *Annals of Botany*, 97: 1115–1125.
- Hawkins, K., Allen, P. & Meyer, S. 2017. Secondary dormancy induction and release in *Bromus tectorum* seeds: the role of temperature, water potential and hydrothermal time. *Seed Science Research*, 27: 12–25.
- Huarte, H. R., Borlandelli, F., Varisco, D. & Batlla, D. 2018. Understanding dormancy breakage and germination ecology of *Cynara cardunculus* (Asteraceae). *Weed Research*, 58: 450–462.

- Karssen, C. M. 1982. Seasonal patterns of dormancy in weed seeds. In: Khan AA (ed) *The Physiology and Biochemistry of Seed Development, Dormancy and Germination*. Elsevier, Amsterdam, pp 243–270.
- Kruk, B. C. & Benech-Arnold, R. L. 1998. Functional and quantitative analysis of seed thermal responses in prostate knotweed (*Polygonum aviculare*) and common purslane (*Portulaca oleracea*). *Weed Science*, 46: 83–90.
- Leguizamon, E. S., Rodriguez, N., Rainero, H., Perez, M., Perez, L., Zorza, E. & Fernandez-Quintanilla, C. 2009. Modelling the emergence pattern of six summer annual weed grasses under no tillage systems in Argentina. *Weed Research*, 49: 98–106.
- Malavert, C. 2017. *Regulación ambiental de los cambios en el nivel de dormición durante la salida de la dormición primaria y la entrada en dormición secundaria en semillas de Polygonum aviculare L.: el papel de la temperatura y la disponibilidad hídrica del suelo* [Tesis Doctoral.] [Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Malavert, C., Batlla, D. & Benech-Arnold, R. L. 2017. Temperature-dependent regulation of induction into secondary dormancy of *Polygonum aviculare* L. seeds: a quantitative analysis. *Ecological Modelling*, 352: 128–138.
- Nikolaeva, M. G. 1967. *Physiology of Deep Dormancy in Seeds*. National Science Foundation, Washington DC.
- Ogg, A. & Dawson, J. 1984. Time of emergence of eight weed species. *Weed Science*, 32: 327–335.
- Pons, T. L. 1992. Seed responses to light. In: Fenner M (ed) *Seeds, The Ecology of Regeneration in Plant Niches*. C.A.B. International, Wallingford, pp 259–284.
- Pritchard, H. W., Tompsett, P. B. & Manger, K. R. 1996. Development of a thermal time model for the quantification of dormancy loss in *Aesculus hippocastanum* seeds. *Seed Science Research*, 6: 127–135.
- Probert, R. J. 1992. The role of temperature in germination ecophysiology. In: Fenner M (ed) *Seeds, The Ecology of Regeneration in Plant Niches*. C.A.B. International, Wallingford, pp 285–325.
- Radosevich, S.R., Holt, J. & Ghersa, C. M. 1997. *Weed Ecology: Implications for Management*. Wiley, New York.
- Scopel, A. L., Ballaré, C. L. & Sánchez, R. A. 1991. Induction of extreme light sensitivity in buried weed seeds and its role in the perception of soil cultivation. *Plant, Cell and Environment*, 14: 501–508.
- Steadman, K. J. & Pritchard, H. W. 2003. Germination of *Aesculus hippocastanum* seeds following cold-induced dormancy loss can be described in relation to a temperature-dependent reduction in base temperature (T_b) and thermal time. *New Phytologist*, 161: 415–425.
- Steadman, K. J., Crawford, A. D. & Gallagher, R. S. 2003. Dormancy release in *Lolium rigidum* seeds is a function of thermal after-ripening time and seed water content. *Functional Plant Biology*, 30: 345–352.
- Totterdell, S. & Roberts, E. H. 1980. Characteristics of alternating temperatures which stimulate loss of dormancy in seeds of *Rumex obtusifolius* L. and *Rumex crispus* L. *Plant, Cell and Environment*, 3: 3–12.
- Vegis, A. 1964. Dormancy in higher plants. *Annual Review of Plant Biology*, 15: 185–224
- Vleeshouwers LM, Kropff MJ. 2000. Modelling field emergence patterns in arable weeds. *New Phytologist*, 148: 445–457.

- Vleeshouwers, L. M., Bouwmeester, H. J. & Karssen, C. M. 1995. Redefining seed dormancy: an attempt to integrate physiology and ecology. *Journal of Ecology*, 83: 1031–1037.
- Washitani, I. 1985. Germination-rate dependency on temperature of *Geranium carolinianum* seeds. *Journal of Experimental Botany*, 36: 330–337.
- Washitani, I. 1987. A convenient screening test system and a model for thermal germination responses of wild plant seeds: behaviour of model and real seed in the system. *Plant, Cell and Environment*, 10: 587–598.



An Overview of Modeling Weed Seedbank Dormancy and Germination (Review Article)

Rahman Khakzad^{1*}, Reza Deihimfard²

*(1) Department of Agronomy, Agriculture College of Sari, Technical
Vocational University, Sari, Mazandaran, Iran*

*(2) Department of Agroecology, Environmental Sciences Research Institute,
Shahid Beheshti University, G.C., Tehran, Iran*

(*) rahman.khakzad@yahoo.com

Abstract

Seed dormancy is the failure of viable seeds to germinate in a specified period of time under optimal conditions for germination of non-dormant seeds and is one of the main mechanisms responsible for invasion and persistence of weeds in agricultural fields. Environmental factors such as temperature, moisture and chemicals affect the seed dormancy release and induction and consequently germination and seedling emergence patterns in the field. Thus, knowledge about seed dormancy and its relation with environmental factors is essential to predict the timing of germination and implementation of a rational strategy of weed management. The soil seed bank is the primary source of new infestations of annual weeds in crop production systems. Some annual weeds produce seeds that remain viable in the soil for many years, while others produce seeds that may be viable for only a single season. Seed persistence also may be influenced by depth of burial. Thus, knowledge of the length of seed persistence in the soil seed bank and periodicity of seedling emergence as influenced by the environment are of great importance for effective weed management. In this review, we present dormancy and germination models to predict timing and extent of emergence from weed seed bank. We hope that this paper will serve to give a general insight into modeling weed seedbank dormancy and germination and their use in weed science.

Keywords: Emergence patterns, environmental factors, predict, seed persistence, weed management.