

توصیف کمی اثر کاهش پتانسیل آب بر جوانه‌زنی بذر کرچک (*Ricinus communis* L.) با استفاده از مدل‌های هیدروتایم

ابوالفضل درخشان^{۱*}، حامد اکبری^۲، بهنام کامکار^۳، سیدعلی محمد مدرس ثانوی^۴

^۱ دانشجوی دکتری زراعت دانشگاه کشاورزی و منابع طبیعی رامین خوزستان

^۲ دانشجوی دکتری زراعت دانشگاه تربیت مدرس

^۳ دانشیار گروه زراعت دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان

^۴ استاد گروه زراعت دانشگاه تربیت مدرس

تاریخ دریافت: ۱۳۹۲/۰۶/۲۰ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۲/۰۸/۲۶

چکیده

مدل‌سازی جوانه‌زنی با استفاده از مدل‌های هیدروتایم و هیدروترمال تایم به‌طور گسترده‌ای انجام می‌شود. در یک جمعیت بذری، تنوع در زمان جوانه‌زنی ناشی از تنوع پتانسیل آب پایه برای جوانه‌زنی کسر g ($\psi_{b(g)}$) است که توسط توزیع نرمال مدل‌سازی می‌شود. در این آزمایش، فرض نرمال بودن توزیع $\psi_{b(g)}$ با جوانه‌زنی بذرهای کرچک در محدوده‌ای از پتانسیل‌های آب (ψ) در دماهای زیر مطلوب مورد آزمون قرار گرفت. چهار توزیع آماری ویبول، لوگ‌لجستیک، نرمال و گامبل برای نشان دادن تنوع نسبی $\psi_{b(g)}$ مورد مقایسه قرار گرفتند. نتایج نشان داد که توزیع ویبول در همه دماهای مورد بررسی دارای بیشترین دقت برازش به داده‌های $\psi_{b(g)}$ بود (AIC بین ۱۴۹۷- تا ۱۰۲۰-). ثابت هیدروتایم با افزایش دما کاهش یافت؛ بر اساس تابع توزیع ویبول مقدار آن از ۲۴۲/۷۱ مگاپاسکال ساعت در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد به ۲۷/۴۳ مگاپاسکال ساعت در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد رسید. همچنین بر اساس تابع ویبول، پتانسیل آب پایه برای جوانه‌زنی بذور کرچک در دماهای مختلف بین ۰/۹۳- تا ۲- مگاپاسکال متغیر بود. توزیع نرمال لزوماً بهترین تابع برای پتانسیل آب پایه در مدل‌های هیدروترمال تایم نیست، لذا قبل از استفاده از یک مدل برای پیش‌بینی، توزیع $\psi_{b(g)}$ در یک نمونه بذری باید مورد بررسی قرار گیرد و یک معادله مناسب انتخاب شود. با توجه به انعطاف‌پذیری توزیع ویبول، این مدل امکان پیش‌بینی دقیق جوانه‌زنی و نیز تعیین توزیع $\psi_{b(g)}$ را فراهم می‌آورد.

واژگان کلیدی: پتانسیل آب پایه، توزیع گامبل، توزیع لوگ‌لجستیک، توزیع نرمال، توزیع ویبول

جوانه‌زنی بذر یک فرآیند بیولوژیکی پیچیده است که تحت تاثیر عوامل زیست محیطی و ژنتیکی گوناگونی قرار می‌گیرد و به عنوان یکی از حیاتی‌ترین دوره‌ها در چرخه زندگی گیاهان در نظر گرفته می‌شود. جوانه‌زنی فرآیندی برگشت‌ناپذیر است؛ به محض آنکه آغاز شد، جنین رشد یا مرگ را تجربه خواهد کرد (Bradford, 2002). وقتی کلیه شرایط (دما، رطوبت و تهویه) برای بذرهای فاقد کمون مهیا باشد، جوانه‌زنی با جذب آب شروع می‌شود و با طول شدن محور جنینی و خروج ریشه‌چه پایان می‌یابد. جذب آب اولین مرحله جوانه‌زنی می‌باشد و جهت فعالیت آنزیم‌ها، تجزیه، انتقال و استفاده از مواد ذخیره‌ای بذر لازم است (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006). طی فرآیند جذب آب توسط بذر یک الگوی سه مرحله‌ای شامل جذب سریع اولیه (فاز آبنوشی)، فاز مجانب (که میزان جذب آب در حالت ثابت باقی می‌ماند) و فاز افزایش مجدد جذب آب (به دلیل طول شدن ریشه‌چه) مشاهده می‌شود (Finch-Savage & Leubner-Metzger, 2006).

دما و رطوبت می‌توانند با هم یا به طور جداگانه بر درصد و سرعت جوانه‌زنی یک نمونه بذری دارای قابلیت حیات تاثیر گذارند (Bloomberg et al., 2009). واکنش سرعت جوانه‌زنی به دما را می‌توان توسط دماهای کاردینال (پایه، مطلوب و بیشینه) توصیف کرد. سرعت جوانه‌زنی بین دماهای پایه و مطلوب افزایش می‌یابد، بین دماهای مطلوب و بیشینه کاهش یافته و فراتر از دمای بیشینه و کمتر از دمای پایه متوقف می‌شود. اثر دما بر سرعت جوانه‌زنی (GR_g)؛ عکس زمان (ساعت؛ h) تا رسیدن درصد جوانه‌زنی تجمعی به کسر g) در دماهای زیر مطلوب را می‌توان توسط مدل ترمال تایم توصیف کرد (Garcia-huidobro et al., 1982).

$$GR_g = \frac{1}{t_g} = \frac{(T-T_b)}{\theta_{T(g)}} \quad (1)$$

و در نتیجه:

$$\theta_{T(g)} = (T-T_b)t_g \quad (2)$$

که $\theta_{T(g)}$ ، ترمال تایم مورد نیاز برای جوانه‌زنی کسر g بر حسب درجه سانتی‌گراد ساعت ($^{\circ}C h$)، T ، دما ($^{\circ}C$)، T_b ، دمای پایه و t_g ، زمان مورد نیاز (h) برای رسیدن درصد جوانه‌زنی تجمعی به کسر g می‌باشد. به طور مشابه، تاثیر کاهش پتانسیل آب بر سرعت جوانه‌زنی را می‌توان توسط مدل هیدروتایم توصیف کرد (Gummerson, 1986; Bradford, 1990).

$$GR_g = \frac{1}{t_g} = \frac{(\psi - \psi_{b(g)})}{\theta_H} \quad (3)$$

و در نتیجه:

$$\theta_{H(g)} = (\psi - \psi_{b(g)}) t_g \quad (4)$$

که $\theta_{H(g)}$ ، ثابت هیدروتایم بر حسب مگاپاسکال ساعت ($MPa h$)؛ ψ ، پتانسیل آب بذر (MPa) و $\psi_{b(g)}$ ، پتانسیل آب پایه برای جوانه‌زنی کسر g می‌باشد که در پتانسیل‌های کمتر (منفی‌تر) از آن جوانه‌زنی متوقف می‌شود. در این مدل فرض بر این است که θ_H برای هر کسری از جمعیت بذر ثابت است. بنابراین، نمودار سرعت جوانه‌زنی به عنوان تابعی از ψ ، خطوطی موازی با شیب یکسان برای کسرهای مختلف جوانه‌زنی نشان می‌دهد که محور ψ را در مقادیر مختلف ψ_b قطع خواهند کرد (Bradford, 2002). در بیشتر موارد مقادیر $\psi_{b(g)}$ در میان بذرهای یک جمعیت دارای توزیع نرمال با میانگین $\psi_{b(50)}$ و یک انحراف معیار (σ_{ψ_b}) است (Gummerson, 1986; Bradford, 1990)، بنابراین:

$$\psi_{b(g)} = \psi_{b(50)} + \text{probit}(g)\sigma_{\psi_b} \quad (5)$$

معادله (۴) را می توان به صورت زیر بیان کرد:

$$\Psi_{b(g)} = \Psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) \quad (6)$$

معادله (۶) را می توان در معادله (۵) جایگزین کرد:

$$\text{probit}(g) = \frac{\Psi - \left(\frac{\theta_H}{t_g} \right) - \Psi_{b(50)}}{\sigma_{\Psi b}} \quad (7)$$

با اینکه معادله (۷) یک مدل تجربی است اما پارامترهای آن دارای مفهوم بیولوژیک می باشند. به تقریب در همه مطالعات پیشین با مدل های هیدرو تایم و هیدروترمال تایم از تجزیه پروبیت و تابع توزیع نرمال برای نشان دادن تنوع نسبی $\Psi_{b(g)}$ استفاده شده است (Finch-Savage et al., 1998; Kebreab & Murdoch, 1999; Grundy et al., 2000). به تازگی Watt et al. (2010) از توزیع ویبول در مدل هیدروترمال تایم استفاده کرده و دقت بیشتر و اریب کمتر این توزیع نسبت به تابع توزیع نرمال را گزارش نمودند. (Mesgaran et al., 2013) نیز گزارش کردند که توزیع نرمال لزوماً مناسب ترین تابع در مدل های هیدروترمال تایم نبوده و سایر توابع ممکن است پیش بینی های دقیق تری نسبت به توزیع نرمال داشته باشند.

کرچک (*Ricinus communis* L.) یک گیاه زراعی دانه روغنی متعلق به خانواده فرفیون (Euphorbiaceae) است که بیشتر در مناطق نیمه خشک گرمسیری و نیمه گرمسیری کشت می شود. روغن کرچک مصرف غیر خوراکی داشته و برای تولید لغزان کننده های (گریس) دارای کیفیت بالا استفاده می شود (Chan et al., 2010). اطلاعی در مورد تاثیر کاهش پتانسیل آب بر جوانه زنی بذر کرچک با استفاده از مدل هیدرو تایم وجود ندارد. لذا، این مطالعه با هدف ارزیابی توانایی توابع توزیع نرمال، لوگ لجستیک، ویبول و گامبل در توصیف تنوع نسبی پتانسیل آب پایه بذر کرچک و سپس توصیف جوانه زنی آن بر مبنای بهترین توزیع آماری انجام شد.

مواد و روش ها

آزمایش در سال ۱۳۹۰ در آزمایشگاه تکنولوژی بذر دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان انجام شد. بذره های کرچک (توده اهواز) در همین سال از شرکت پاکان بذر اصفهان تهیه شدند. قابلیت حیات بذره های کرچک طی آزمون جوانه زنی استاندارد در حدود ۹۸ درصد تعیین شد. آزمون جوانه زنی با چهار تکرار انجام شد و در هر تکرار، پنجاه بذر بین سه عدد کاغذ حوله ای به ابعاد 45×30 سانتی متر (دو عدد در زیر و یک عدد روی بذرها) پیچیده شدند و سپس با آب مقطر و یا محلول هایی با پتانسیل اسمزی صفر، $-0/3$ ، $-0/6$ و $-0/9$ مگاپاسکال مرطوب شدند. برای جلوگیری از کاهش رطوبت، حوله های کاغذی درون پلاستیک قرار داده شدند و ۲۰ میلی لیتر محلول به آن ها اضافه شد. آزمون جوانه زنی در انکوباتورهایی با دماهای ثابت ۱۰، ۱۵، ۲۰، ۲۵، ۳۰، ۳۵، ۴۰ و ۴۵ درجه سانتی گراد انجام شد. با این وجود، تنها داده های دامنه دمایی بین ۱۰ تا ۳۵ درجه سانتی گراد در این آزمایش استفاده شدند (دامنه دمایی کمتر از مطلوب بر مبنای مدل دو تکه ای؛ داده ها نشان داده نشده است). محلول های اسمزی با استفاده از پلی اتیلن گلیکول ۸۰۰۰ و به روش میشل (Michel, 1983) تهیه شدند. تعداد بذره های جوانه زده هر ۱۲ ساعت به مدت ۱۴ روز شمارش شدند. بذرهایی که ریشه چه آنها به اندازه ۲ میلی متر یا بیشتر خارج شده بود، جوانه زده در نظر گرفته شدند.

علاوه بر توزیع نرمال (معادله ۷)، از توزیع‌های ویبول، لوگ‌لجستیک و گامبل نیز با هدف مقایسه کارایی این توابع در توصیف تنوع نسبی $\Psi_{b(50)}$ استفاده شد. در توزیع ویبول توزیع تجمعی معکوس^۱ برای پیش‌بینی $\Psi_{b(g)}$ و تابع توزیع تجمعی^۲ برای پیش‌بینی درصد جوانه‌زنی (g) به شرح زیر است (Watt et al., 2010; Mesgaran et al., 2013):

$$\Psi_{b(g)} = \mu + \sigma \cdot [-\ln(1-g)]^{\frac{1}{\lambda}} \quad (8)$$

$$g = 1 - \left[\exp \left(- \left(\frac{(\Psi - \frac{\theta_H}{\lambda_g}) - \mu}{\sigma} \right)^{\lambda} \right) \right] \quad (9)$$

که μ ، σ و g به ترتیب پارامترهای مکان، مقیاس و کسر جوانه‌زنی می‌باشند. λ پارامتر شکل است که چولگی و کشیدگی توزیع را تعیین می‌کند. صرف نظر از مقدار پارامتر λ چنانچه $\Psi_{b(g)} - \mu = \sigma$ باشد آنگاه کسر بذرهاى جوانه‌زده تقریباً برابر ۰/۶۳۲ خواهد بود. چگالی احتمال برای $\mu < \Psi_{b(g)}$ معادل صفر است و از توزیع ویبول با مبدا λ که همان $\Psi_{b(0)}$ است، تبعیت می‌کند. مدل هیدروتایم در توزیع لوگ‌لجستیک به صورت زیر تعریف می‌شود (Mesgaran et al., 2013):

$$\Psi_{b(g)} = \mu + \sigma \cdot \left(\frac{g}{1-g} \right)^{\frac{1}{\lambda}} \quad (10)$$

$$g = \frac{1}{1 + \left(\frac{(\Psi - \frac{\theta_H}{\lambda_g}) - \mu}{\sigma} \right)^{\lambda}} \quad (11)$$

توزیع لوگ‌لجستیک، توزیع احتمال یک متغیر تصادفی است که لگاریتم آن دارای توزیع لجستیک است. توزیع گامبل را می‌توان به شرح زیر در مدل هیدروتایم بکار برد (Mesgaran et al., 2013):

$$\Psi_{b(g)} = \mu - \sigma \cdot \left[\ln \left(\ln \left(\frac{1}{g} \right) \right) \right] \quad (12)$$

$$g = \exp \left[- \exp \left(- \left(\frac{(\Psi - \frac{\theta_H}{\lambda_g}) - \mu}{\sigma} \right) \right) \right] \quad (13)$$

چنانچه $\Psi_{b(g)}$ از توزیع گامبل پیروی کند، در $\Psi_{b(g)} = \mu$ کسر بذور جوانه‌زده تقریباً معادل ۰/۳۶۶ خواهد بود (در توزیع نرمال، $\Psi_{b(g)} = \mu$ برابر با میانه و معادل ۰/۵ است). میانگین، میانه، مد و انحراف معیار توابع توزیع مورد بررسی در جدول ۱ خلاصه شده است (Mesgaran et al., 2013).

تجزیه داده‌ها با استفاده از نرم افزار SAS و با رویه PROC NLMIXED و به روش بهینه‌سازی پیش فرض Dual Quasi-Newton در این نرم افزار انجام شد (SAS, 2009). برای انتخاب بهترین تابع توزیع از شاخص آکائیک (AIC^۳) استفاده شد (Burnham & Anderson, 2002). بهترین مدل در مقایسه مدل‌ها، مدلی است که کمترین میزان AIC محاسبه شده را داشته باشد. رتبه‌بندی مدل‌ها نیز با استفاده از شاخص Δ_i (رابطه ۱۴) انجام شد.

$$\Delta_i = AIC - \min AIC \quad (14)$$

که $\min AIC$ کمترین مقدار AIC محاسبه شده از بین مدل‌ها است و در واقع متعلق به مدلی است که بهترین برازش را نشان داده است. اگر $\Delta_i < 10$ باشد به مفهوم عدم اختلاف در برازش مدل‌هاست و مدل با AIC بزرگ‌تر نیز برازش

1- Inverse cumulative distribution
2- Cumulative distribution function
3- Akaike Information Criterion

خوبی ارائه خواهد داد و این مدل مناسب است. در صورتی که $\Delta i > 10$ باشد مدل با AIC بزرگتر، مناسب نبوده و برازش خوبی ارائه نخواهد داد (Burnham & Anderson, 2002).

جدول ۱- میانگین، میانه، مد و انحراف معیار (SD) توزیع‌های آماری مورد استفاده در مدل هیدروتایم.

توزیع*	میانگین	میانه	مد	انحراف معیار (SD)
نرمال	μ	μ	μ	σ
ویبول	$\mu + \sigma \Gamma\left(\frac{1+\lambda}{\lambda}\right)$	$\mu + \sigma (\ln(2))^{\frac{1}{\lambda}}$	$\mu + \sigma \left(\frac{\lambda-1}{\lambda}\right)^{\frac{1}{\lambda}}$	$\sqrt{\sigma^2 \Gamma\left(1+\frac{2}{\lambda}\right) - \Gamma\left(1+\frac{1}{\lambda}\right)^2}$
لوگ‌لجستیک	$\mu + \sigma \theta \csc(\theta)$	$\mu + \sigma$	$\mu + \sigma \sqrt{\frac{\lambda-1}{\lambda+1}}$	$\sqrt{\sigma^2 \theta (2 \csc(2\theta) - (\theta \csc(\theta))^2)}$
گامبل	$\mu + \sigma \gamma$	$\mu - \sigma \ln(\ln(2))$	μ	$\sqrt{\frac{\pi^2 \sigma^2}{6}}$

* $\mu, \lambda, \Gamma, \theta, \gamma$ به ترتیب پارامترهای مکان، مقیاس، شکل، گاما، تنا ($\theta = \frac{\pi}{\lambda}$) و ثابت اویلر ($\gamma \approx 0.5772$) می‌باشند.

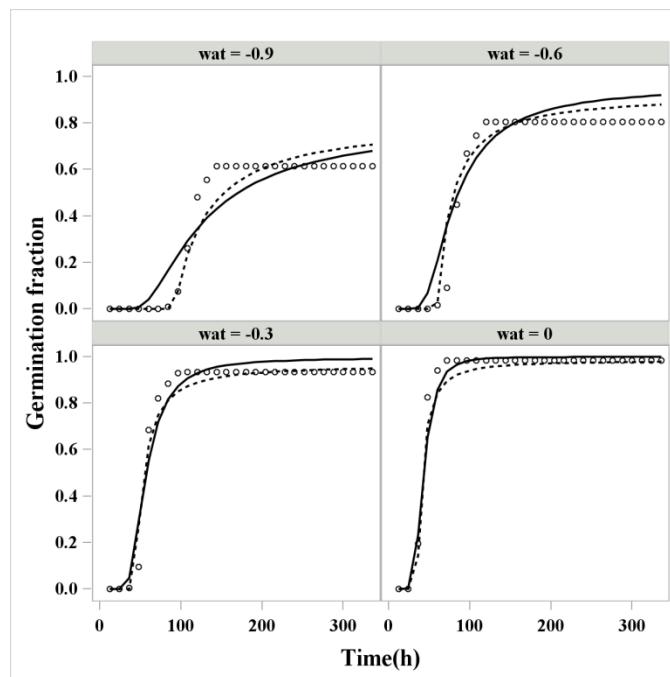
نتایج و بحث

پارامترهای مدل هیدروتایم برآورد شده بر مبنای چهار توزیع نرمال، ویبول، لوگ‌لجستیک و گامبل برای دماهای مورد آزمون در جدول (۲) خلاصه شده است. بین توزیع‌های آماری مورد استفاده تفاوت قابل توجهی از نظر دقت برازش وجود داشت، به طوری که در دماهای مختلف مقادیر متفاوت AIC برای توزیع‌های آماری بدست آمد (جدول ۲). با این حال، در همه دماهای مورد بررسی کمترین میزان AIC محاسبه شده (بین ۱۴۹۷- در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد تا ۱۰۲۰- در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد) مربوط به توزیع ویبول بود. همچنین بر اساس مقادیر تفاضل AIC (Δi)، دقت برازش سایر مدل‌ها در دماهای مختلف متغیر بود (جدول ۲). بیشترین مقدار Δi در دماهای ۱۰ تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد مربوط به توزیع نرمال بود (بین ۵۳ تا ۲۰۲). به عبارت دیگر توزیع نرمال در این دماها کمترین دقت برازش به داده‌های $\Psi_{b(g)}$ را دارا بود. با این حال در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد اختلافی بین دقت برازش توزیع نرمال و توزیع ویبول وجود نداشت ($\Delta i=1$). دقت برازش توزیع‌های لوگ‌لجستیک در دماهای ۲۰ و ۳۵ درجه سانتی‌گراد و گامبل در دمای ۲۰ درجه سانتی‌گراد مشابه با توزیع ویبول بود ($\Delta i < 10$). به استثنای دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد، در سایر دماها توزیع‌های لوگ‌لجستیک و گامبل برازش دقیق‌تری نسبت به توزیع نرمال داشتند (جدول ۲). در مجموع توزیع‌های سه پارامتره (ویبول و لوگ‌لجستیک) نسبت به توزیع‌های دو پارامتره (نرمال و گامبل) برازش دقیق‌تری به داده‌های $\Psi_{b(g)}$ دارا بودند. همین‌طور توزیع نامتقارن گامبل برازش دقیق‌تری در مقایسه با توزیع متقارن نرمال داشت. جوانه‌زنی تجمعی بذور کرچک در پتانسیل‌های آب مختلف (در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد) و مدل‌های هیدروتایم برازش داده شده بر اساس توزیع‌های آماری ویبول، لوگ‌لجستیک و گامبل در قیاس با توزیع نرمال در شکل‌های ۱ تا ۳ نشان داده شده است.

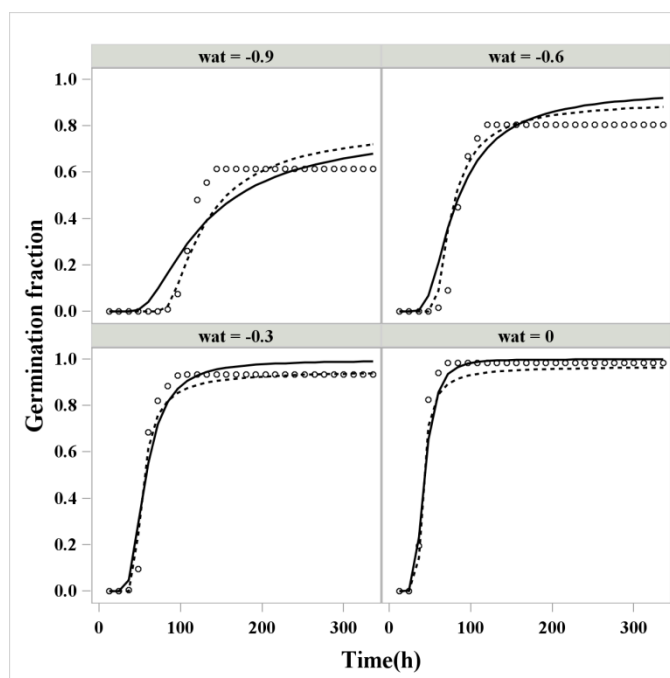
جدول ۲ - تخمین پارامترها، مشخصات توزیع و پارامترهای برازش برای چهار مدل هیدروتایم در دماهای مختلف برای گیاه کرچک.

Δi	AIC	مشخصات توزیع				پارامترهای توزیع				ثابت هیدروتایم (MPa h)	توزیع	دما
		SD	مد	میانه	میانگین	λ	σ	μ	δ			
۱۳	-۱۳۴۴	۰/۶۳ (۰/۰۲)	-۰/۱۳ (۰/۰۲)	-۰/۱۳ (۰/۰۲)	-۰/۱۳ (۰/۰۲)	-	۰/۵۰ (۰/۰۱)	-۰/۱۳ (۰/۰۲)	۳۳/۵۱ (۷/۰۸)	نرمال	۱۰	
۰	-۱۴۹۷	۰/۵۳ (۰/۱۱)	-۶/۳۰ (۲/۲۱)	۱/۱۳ (۰/۲۵)	۵/۵۲ (۱/۷۹)	۰/۵۶ (۰/۰۴)	۳/۹۷ (۰/۶۸)	-۰/۹۳ (۰/۰۲)	۲۴۲/۷۱ (۵/۶۶)	ویبول		
۱۰	-۱۴۸۷	۰/۶۳ (۰/۱۷)	۵/۱۶ (۰/۰۲)	۱/۵۲ (۰/۰۱)	۴/۰۲ (۰/۰۲)	۰/۶۳ (۰/۰۴)	۲/۴۶ (۰/۳۴)	-۰/۹۴ (۰/۰۲)	۲۴۲/۱۴ (۵/۳۳)	لوگ‌نرمال		
۷۹	-۱۴۱۸	+	-۰/۲۹ (۰/۰۲)	-۰/۰۶ (۰/۰۲)	۰/۰۶ (۰/۰۲)	-	۰/۶۲ (۰/۰۲)	-۰/۲۹ (۰/۰۲)	۳۳۷/۰۱ (۷/۴۶)	گامبل		
۲۰۲	۵۰۴۰	۰/۴۲ (۰/۰۲)	۱/۰۵۳ (۰/۰۲)	۱/۰۵۳ (۰/۰۲)	-۱/۵۳ (۰/۰۲)	-	۰/۴۲ (۰/۰۱)	-۱/۵۳ (۰/۰۲)	۲۱۹/۰۲ (۴/۸۹)	نرمال	۱۵	
۰	-۱۲۴۷	۰/۱۰ (۰/۰۱)	۴/۵۷ (۰/۰۲)	۱/۰۰۱ (۰/۰۲)	-۱/۴۲ (۰/۰۲)	۱/۱۹ (۰/۰۵)	۰/۶۱ (۰/۰۲)	-۲/۰۰ (۰/۰۳)	۲۱۳/۰۰ (۳/۸۳)	ویبول		
۴۷	-۱۱۹۹	۰/۹۹ (۰/۲۲)	۱/۰۷۸ (۰/۰۱)	۱/۰۵۶ (۰/۰۱)	-۱/۳۸ (۰/۰۲)	۲/۴۰ (۰/۱۷)	۰/۵۹ (۰/۰۴)	-۲/۱۶ (۰/۰۴)	۲۱۵/۹۹ (۳/۶۱)	لوگ‌نرمال		
۴۷	۵۹۱۱	۰/۴۶ (۰/۰۱)	۶/۳۰ (۲/۲۱)	۱/۱۳ (۰/۲۵)	۵/۵۲ (۱/۷۹)	-	۰/۳۵ (۰/۰۰۰۲)	-۱/۶۸ (۰/۰۲)	۲۱۷/۰۲ (۳/۹۹)	گامبل		
۳۵	۶۴۰۱	۰/۶۱ (۰/۰۲)	۱/۰۲۴ (۰/۰۱)	۱/۰۲۴ (۰/۰۱)	-۱/۲۴ (۰/۰۱)	-	۰/۳۶ (۰/۰۰۰۷)	-۱/۲۴ (۰/۰۱)	۹۱/۳۱ (۱/۴۴)	نرمال	۲۰	
۰	۵۶۰۱	۰/۲۹ (۰/۰۱)	۱/۰۴۶ (۰/۰۱)	۵/۰۲۵ (۰/۰۱)	-۱/۲۰ (۰/۰۱)	۱/۵۴ (۰/۰۱)	۰/۴۳ (۰/۰۲)	-۱/۵۹ (۰/۰۲)	۸۹/۸۲ (۱/۳۴)	ویبول		
۶	۳۵۰۱	۰/۴۴ (۰/۰۱)	۱/۰۳۹ (۰/۰۱)	۱/۰۲۵ (۰/۰۱)	-۱/۲۰ (۰/۰۱)	۴/۷۷ (۰/۰۰۰۱)	۰/۶۹ (۰/۰۱)	-۱/۹۵ (۰/۰۱)	۹۱/۴۳ (۱/۳۹)	لوگ‌نرمال		
۰	۵۶۰۱	۰/۲۷ (۰/۰۰۶)	۱/۰۳۳ (۰/۰۱)	۱/۰۲۵ (۰/۰۱)	-۱/۲۱ (۰/۰۰۹)	-	۰/۲۱ (۰/۰۰۵)	-۱/۳۳ (۰/۰۱)	۹۰/۹۶ (۱/۳۹)	گامبل		
۲۶۹	۳/۵۲۵	۰/۱۰ (۰/۰۱)	۱/۰۲۰ (۰/۰۱)	۱/۰۲۰ (۰/۰۱)	-۱/۲۰ (۰/۰۱)	-	۰/۳۰ (۰/۰۱)	-۱/۲۰ (۰/۰۱)	۵۱/۷۸ (۱/۰۷)	نرمال	۲۵	
۰	۳۱۱۱	۰/۴۰ (۰/۰۱)	۱/۰۳۶ (۰/۰۱)	۱/۰۲۲ (۰/۰۱)	-۱/۲۲ (۰/۰۰۷)	۰/۹۶ (۰/۰۳)	۰/۳۲ (۰/۰۱)	-۱/۴۴ (۰/۰۱)	۵۰/۴۹ (۰/۶۱)	ویبول		
۲۴	۷۹۰۱	۰/۶۳ (۰/۰۱)	۱/۰۳۵ (۰/۰۱)	۱/۰۲۲ (۰/۰۱)	-۱/۰۹ (۰/۰۱)	۲/۳۶ (۰/۱۹)	۰/۳۵ (۰/۰۳)	-۱/۵۷ (۰/۰۳)	۵۰/۸۴ (۰/۷۷)	لوگ‌نرمال		
۶۳	۵۵۰۱	۰/۳۱ (۰/۰۰۰۹)	۱/۰۳۰ (۰/۰۱)	۱/۰۲۱ (۰/۰۱)	-۱/۱۶ (۰/۰۰۹)	-	۰/۲۴ (۰/۰۰۰۷)	-۱/۳۰ (۰/۰۱)	۵۱/۴۵ (۰/۷۸)	گامبل		
۱۱۱	۸۱۴۱	۰/۳۳ (۰/۰۰۹)	۱/۰۱۵ (۰/۰۰۹)	۱/۰۱۵ (۰/۰۰۹)	-۱/۱۵ (۰/۰۰۹)	-	۰/۳۳ (۰/۰۰۹)	-۱/۱۵ (۰/۰۰۹)	۳۵/۷۶ (۰/۶۷)	نرمال	۳۰	
۰	۱۲۵۷	۰/۳۷ (۰/۰۱)	۱/۰۴۱ (۰/۰۱)	۱/۰۳۸ (۰/۰۰۷)	-۱/۰۸ (۰/۰۰۷)	۱/۰۴ (۰/۰۴)	۰/۳۴ (۰/۰۱)	-۱/۴۲ (۰/۰۱)	۳۵/۸۵ (۰/۶۱)	ویبول		
۲۵	۳۳۱۱	۰/۴۸ (۰/۰۰۴)	۱/۰۳۰ (۰/۰۱)	۱/۰۱۶ (۰/۰۰۱)	-۱/۰۷ (۰/۰۰۱)	۳/۶۹ (۰/۴۲)	۰/۶۱ (۰/۰۰۸)	-۱/۷۷ (۰/۰۵۹)	۳۴/۸۲ (۰/۵۹)	لوگ‌نرمال		
۲۱	۲۳۱۱	۰/۳۲ (۰/۰۰۷)	۱/۰۲۵ (۰/۰۰۹)	۱/۰۱۶ (۰/۰۰۷)	-۱/۱۰ (۰/۰۰۷)	-	۰/۲۵ (۰/۰۰۶)	-۱/۲۵ (۰/۰۰۹)	۳۵/۱۵ (۰/۵۸)	گامبل		
۱	-۱۰۱۹	۰/۳۴ (۰/۰۱)	۱/۰۱۵ (۰/۰۱)	۱/۰۱۵ (۰/۰۱)	-۱/۱۵ (۰/۰۱)	-	۰/۳۴ (۰/۰۱)	-۱/۱۵ (۰/۰۱)	۲۷/۵۱ (۰/۶۶)	نرمال	۳۵	
۰	-۱۰۲۰	۰/۰۶ (۰/۰۱)	۱/۰۱۱ (۰/۰۱)	۱/۰۱۳ (۰/۰۱)	-۱/۱۳ (۰/۰۱)	۲/۴۸ (۰/۴۲)	۰/۸۴ (۰/۱۴)	-۱/۸۸ (۰/۱۴)	۲۷/۴۳ (۰/۶۷)	ویبول		
۳	-۱۰۱۷	۵/۳۴ (۴/۶۵)	۱/۰۳۴ (۰/۰۱)	۱/۰۱۳ (۰/۰۱)	-۱/۱۳ (۰/۰۱)	۲/۸۳۷ (۳۳/۰۱)	۵/۶۴ (۴/۶۷)	-۳/۷۹ (۳/۶۶)	۲۷/۳۵ (۰/۶۵)	لوگ‌نرمال		
۱۳	-۱۰۰۷	۰/۳۳ (۰/۰۱)	۱/۰۱۶ (۰/۰۱)	۱/۰۱۶ (۰/۰۱)	-۱/۱۶ (۰/۰۱)	-	۰/۳۶ (۰/۰۰۸)	-۱/۲۵ (۰/۰۱)	۲۷/۱۱ (۰/۶۸)	گامبل		

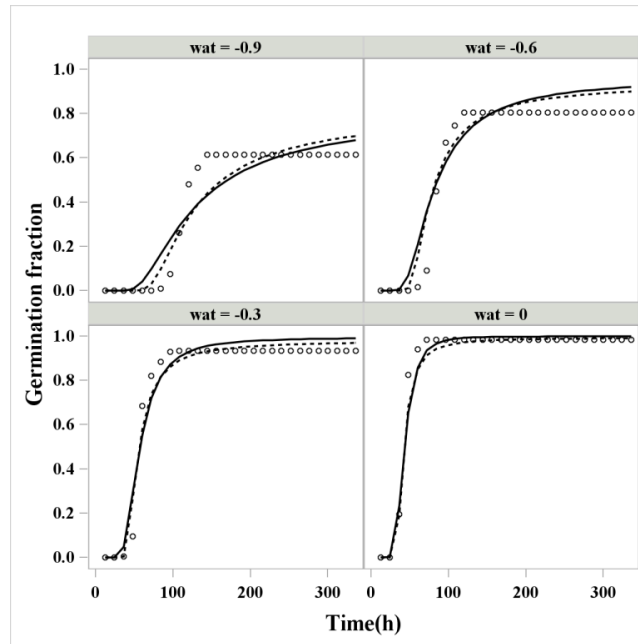
+ مقدار انحراف معیار (SD) با توزیع گامبل قابل برآورد نبود.



شکل ۱- جوانه‌زنی تجمعی بذور کرچک در پتانسیل‌های آب مختلف و مقایسه زمان جوانه‌زنی پیش‌بینی شده توسط مدل هیدروتایم بر اساس توزیع‌های نرمال (خط) و ویبول (خط چین).

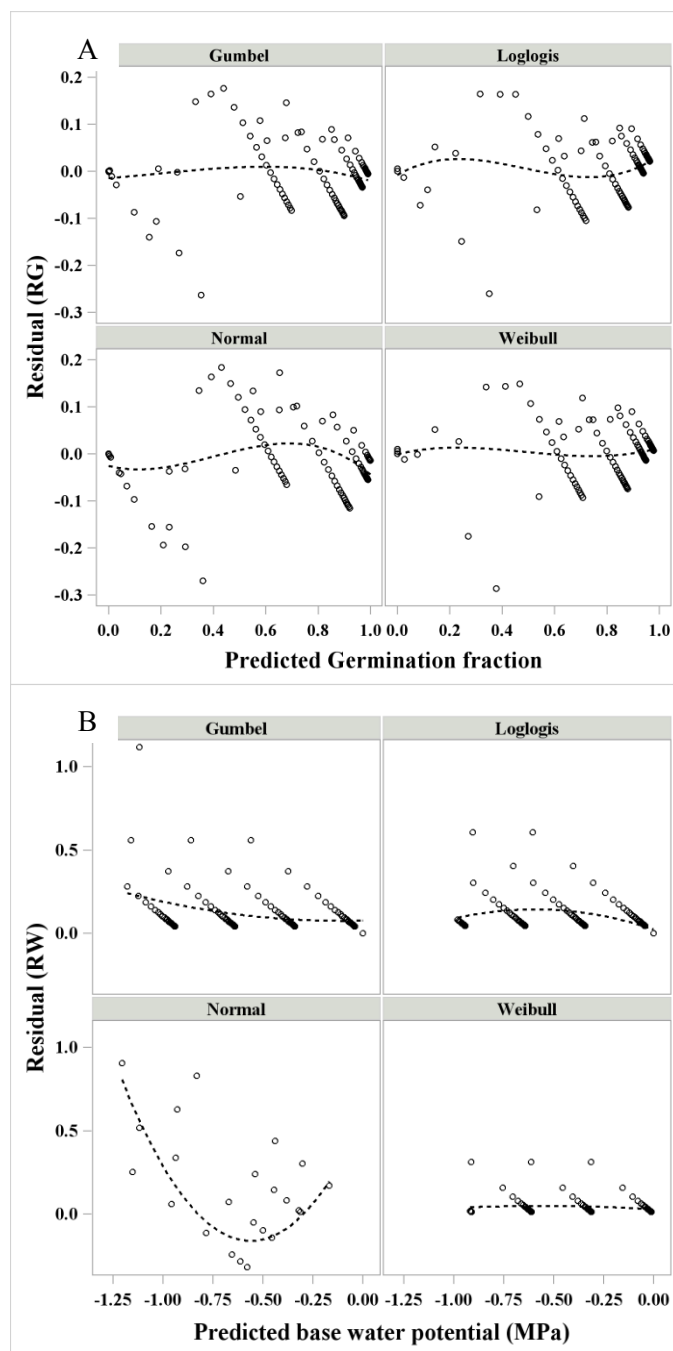


شکل ۲- جوانه‌زنی تجمعی بذور کرچک در پتانسیل‌های آب مختلف و مقایسه زمان جوانه‌زنی پیش‌بینی شده توسط مدل هیدروتایم بر اساس توزیع‌های نرمال (خط) و لوگ‌لجستیک (خط چین).



شکل ۳- جوانه‌زنی تجمعی بذور کرچک در پتانسیل‌های آب مختلف و مقایسه زمان جوانه‌زنی پیش‌بینی شده توسط مدل هیدروتایم بر اساس توزیع‌های نرمال (خط) و گامبل (خط چین).

برای ارزیابی دقیق‌تر توزیع‌های مورد استفاده در مدل هیدروتایم از نمودار باقی‌مانده جوانه‌زنی (RG) در مقابل کسر جوانه‌زنی پیش‌بینی شده (شکل ۴A) و همچنین نمودار باقی‌مانده پتانسیل آب پایه (RW) در مقابل پتانسیل آب پایه پیش‌بینی شده (شکل ۴B) در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد استفاده شد. نمودار باقیمانده‌ها نیز نشان می‌دهد که استفاده از توزیع ویبول منجر به پیش‌بینی‌های دقیق‌تری در مقایسه با سایر توزیع‌ها شده است. در میان توزیع‌های آماری مورد استفاده اختلاف معنی‌داری از نظر برآورد ثابت هیدروتایم برای هر یک از دماها وجود نداشت (جدول ۲). ثابت هیدروتایم با افزایش دما کاهش یافت، به طوری که بر اساس تابع توزیع ویبول مقدار آن از $242/71$ مگاپاسکال ساعت در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد به $27/43$ مگاپاسکال ساعت در دمای ۳۵ درجه سانتی‌گراد رسید. پتانسیل آب پایه (پارامتر مکان؛ δ یا μ) برای جوانه‌زنی بذرهای کرچک بین دماهای مختلف متغیر بود؛ بر اساس توزیع ویبول مقدار پتانسیل آب پایه برای جوانه‌زنی بین ۲- مگاپاسکال در دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد تا $-0/93$ مگاپاسکال در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد تغییر داشت (جدول ۲). همچنین پتانسیل آب پایه برآورد شده با توزیع ویبول متفاوت از پتانسیل آب پایه برآورد شده با سایر توزیع‌های آماری بود؛ به استثنای دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد که پتانسیل آب پایه برآورد شده با توزیع ویبول اختلاف معنی‌داری با پتانسیل آب پایه برآورد شده با توزیع لوگ‌لجستیک نداشت. علاوه بر این مقادیر پتانسیل آب پایه برآورد شده با توزیع‌های سه پارامتره کمتر (منفی‌تر) از مقادیر پتانسیل آب پایه برآورد شده با توزیع‌های دو پارامتره بود. مقادیر مد $\psi_{b(g)}$ پیش‌بینی شده با توزیع‌های سه پارامتره در دماهای مختلف کمتر (منفی‌تر) از مقادیر مد $\psi_{b(g)}$ پیش‌بینی شده با توزیع‌های دو پارامتره بود (به استثنای مقدار پیش‌بینی شده با توزیع لوگ‌لجستیک در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد و توزیع گامبل در دمای ۱۵ درجه سانتی‌گراد). چنین روندی در مورد میانگین و میانه $\psi_{b(g)}$ برآورد شده با توزیع‌های دو پارامتره و سه پارامتره مشاهده نشد و در خیلی موارد اختلاف معنی‌داری بین توزیع‌ها از نظر پیش‌بینی میانگین و میانه $\psi_{b(g)}$ وجود نداشت (جدول ۲).



شکل ۴- نمودار پراکنش باقی مانده جوانه زنی (RG) در مقابل کسر جوانه زنی پیش بینی شده (A) و همچنین نمودار باقی مانده پتانسیل آب پایه (RW) در مقابل پتانسیل آب پایه پیش بینی شده (B) برای توزیع های مورد استفاده در مدل هیدروتایم جوانه زنی بذر کرچک.

اگرچه تجزیه هیدروتایم یک روش تجربی است، اما پارامترهای آن دارای مفهوم فیزیولوژیکی و اکولوژیکی می باشند (Alvarado & Bradford, 2002; Bradford, 2002) و شاخص های مفیدی در ارتباط با کیفیت بذر از جمله تحمل خشکی ($\psi_{b(g)}$)، سرعت (θ_H) و یکنواختی ($\sigma_{\psi b}$) جوانه زنی در اختیار قرار می دهد (Bradford, 2002). فرض اصلی در مدل های هیدروتایم و هیدروترمال تایم، توزیع نرمال $\psi_{b(g)}$ در یک نمونه بذری است (Bradford, 2002; Bloomberg)

(et al., 2009) که به نوبه خود تنوع برآورد شده برای زمان تا جوانه‌زنی را تعیین می‌کند. در مدل هیدروترمال تایم فرض بر این است که زمان، سرعت و درصد جوانه‌زنی بذر در یک دمای ثابت برای یک درصد معین توسط اختلاف بین Ψ و $\Psi_{b(g)}$ کنترل می‌شود (Alvarado & Bradford, 2002). در اکثر مطالعات پیشین فرض بر این بوده که $\Psi_{b(g)}$ دارای یک توزیع نرمال است (Finch-Savage et al., 1998; Kebreab & Murdoch, 1999; Grundy et al., 2000). یکی از مزایای این فرض این است که پارامترهای σ_{Ψ_b} ، میانگین $\Psi_{b(g)}$ ، هیدروترمال تایم (θ_{HT}) و T_b توصیف کاملی از رفتار جوانه‌زنی یک جمعیت بذری در اختیار قرار می‌دهد و از اینرو مقایسه رفتار جوانه‌زنی گونه‌های مختلف را ممکن می‌سازد. در این مطالعه توزیع نرمال در مقایسه با سایر توزیع‌های آماری از کمترین دقت برازش به داده‌های $\Psi_{b(g)}$ برخوردار بود، از اینرو انتخاب توزیع مناسب بر حسب میزان چولگی (تقارن) $\Psi_{b(g)}$ ضروری است. پارامتر شکل در توزیع ویبول (λ) انعطاف‌پذیری زیادی به آن می‌دهد. وقتی مقدار این پارامتر بین $2/6$ تا $3/7$ باشد، توزیع ویبول به‌طور کامل متقارن بوده و نزدیک به توزیع نرمال است. چنانچه مقدار پارامتر شکل کوچکتر یا بزرگتر از این مقادیر باشد، توزیع به ترتیب چوله به راست یا چپ خواهد بود (Watt et al., 2011).

نتیجه‌گیری نهایی

در مجموع، به نظر می‌رسد که حداقل در مورد برخی داده‌ها فرض توزیع نرمال به وضوح نامناسب بوده و چنانچه در مدل‌های هیدروترمال و هیدروترمال تایم مورد استفاده قرار گیرد، منجر به توصیف ضعیف داده‌ها و پیش‌بینی‌ها خواهد شد. علاوه بر این توزیع‌های سه پارامتره از جمله ویبول و لوگ‌لجستیک نسبت به توزیع نرمال انعطاف‌پذیرتر بوده و دارای پارامترهای با مفهوم بیولوژیک می‌باشند. برای مثال پارامتر آستانه (δ) یا مکان (μ) در توزیع‌های سه پارامتره، پتانسیل اسمزی که در آن احتمال جوانه‌زنی صفر است (یا به عبارت دیگر، پتانسیل اسمزی که از آن جوانه‌زنی آغاز می‌شود)، را مشخص می‌سازد. این پارامتر برآورد واقع‌بینانه‌ای از $\Psi_{b(0)}$ فراهم می‌آورد که از توزیع نرمال قابل استنتاج نیست. از سوی دیگر، پارامتر $\Psi_{b(50)}$ که از خروجی‌های توزیع نرمال است، در مدل هیدروترمال ویبول به آسانی قابل درون‌یابی است.

Reference

- Alvarado, V., and Bradford, K.J.A. 2002. Hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. *Plant Cell Environ.* 25: 1061–1069.
- Bloomberg, M., Sedcole, J.R., Mason, E.G., and Buchan, G. 2009. Hydrothermal time germination models for radiata pine (*Pinus radiata* D. Don). *Seed Sci. Res.* 19: 171–182.
- Bradford, K.J. 1990. A water relations analysis of seed germination rates. *Plant Physiol.* 94: 840–849.
- Bradford, K.J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. *Weed Sci.* 50: 248–260.
- Burnham, K.P., and Anderson, D.R. 2002. *Model Selection and Multimodal Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, New York, USA; p. 488.
- Chan, A.P., Crabtree, J., Zhao, Q., Lorenzi, H., Orvis, J., Puiu, D., Melake-Berhan, A., Jones, K.M., Redman, J., Chen, G., Cahoon, E.B., Gedil, M., Stanke, M., Haas, B.J., Wortman, J.R., Fraser-Liggett, C.M., Ravel J., and Rabinowicz, P.D. 2010. Draft genome sequence of the ricin-producing oilseed castor bean. *Nat Biotechnol.* 28: 951–956.
- Finch-Savage, W.E., and Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytol.* 171: 501–523.

- Finch-Savage, W.E., Steckel, J.R.A., and Phelps, K. 1998. Germination and post-germination growth to carrot seedling emergence: predictive threshold models and sources of variation between sowing occasions. *New Phytol.* 139: 505–516.
- Garcia-huidobro, J., Monteith, J.L., and Square, G.R. 1982. Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum thyphoides*). I. Constant temperature. *J. Exp. Bot.* 33: 288–296.
- Grundy, A.C., Phelps, K., Reader, R.J., and Burston, S. 2000. Modelling the germination of *Stellaria media* using the concept of hydrothermal time. *New Phytol.* 148:433–444.
- Gummerson, R.J. 1986. The effect of constant temperatures and osmotic potentials on the germination of sugar beet. *J. Exp. Bot.* 37: 729–741.
- Kebreab, E., and Murdoch, A.J. 1999. Modelling the effects of water stress and temperature on germination rate of *Orobanche aegyptiaca* seeds. *J. Exp. Bot.* 50: 655–664.
- Mesgaran, M.B., Mashhadi, H.R., Alizadeh, H., Hunt, J., Young, K.R., and Cousens, R.D. 2013. Importance of distribution function selection for hydrothermal time models of seed germination. *Weed Res.* 53: 89-101.
- Michel, B.E. 1983. Evaluation of the water potentials of solutions of polyethylene glycol 8000 both in the absence and presence of other solutes. *Plant Physiol.* 72: 66–70.
- SAS. 2009. SAS/STAT 9.2 User's Guide. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- Watt, M.S., Bloomberg, M., and Finch-savage, W.E. 2011. Development of a hydrothermal time model that accurately characterizes how thermo inhibition regulates seed germination. *Plant Cell Environ.* 34: 870–876.
- Watt, M.S., Xu, V., and Bloomberg, M. 2010. Development of a hydrothermal time seed germination model which uses the Weibull distribution to describe base water potential. *Ecol. Modell.* 221:1267–1272.