نشریه پژوهش‌های تولید گیاهی
جلد بیست و ششم، شماره دوم، ۱۳۹۸
۲۱۵-۲۲۷
http://jopp.gau.ac.ir
DOI: 10.22069/jopp.2019.15278.2371

واکنش بذرهای پرایم‌شده کلزا در پاسخ به دماهای مختلف

محسن ملک[۱]، *فرشید قادری‌فر[۲]، بنیامین ترابی[۲] و حمیدرضا صادقی‌پور[۳]

[۱]دانشجوی کارشناسی‌ارشد علوم و تکنولوژی بذر، گروه زراعت، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران،
[۲]دانشیار گروه زراعت، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گرگان، ایران،
[۳]دانشیار گروه زیست‌شناسی، دانشگاه گلستان، گرگان، ایران

تاریخ دریافت: ۹۷/۰۳/۲۹ ؛ تاریخ پذیرش: ۹۷/۰۵/۱۳

چکیده

سابقه و هدف: جوانه‌زنی مطلوب بذر؛ دوام، استقرار و عملکرد گیاهان را تضمین می‌کند. بذرهایی که بتوانند در شرایط مختلف محیطی از سرعت و یکنواختی بالای جوانه‌زنی و سبزشدن برخوردار باشند در حصول عملکرد مناسب نقش قابل‌توجهی خواهند داشت. امروزه روش‌های مختلفی برای بهبود ویژگی‌های بذر وجود دارد که یکی از رایج‌ترین این روش‌ها پرایمینگ بذر می‌باشد. پرایمینگ می‌تواند با بهبود درصد، سرعت و یکنواختی جوانه‌زنی و سبزشدن، باعث استقرار گیاهچه‌های قوی به‌ویژه در تنش‌های محیطی شود و موفقیت در تولید را به دنبال داشته باشد. همچنین شناخت پاسخ فیزیولوژیک بذرهای پرایم‌شده نسبت به شرایط مختلف محیطی از جمله تنش دمایی می‌تواند باعث اثربخشی دوچندان این روش شود. بنابراین در این مطالعه واکنش جوانه‌زنی بذرهای پرایم‌شده ارقام مختلف کلزا به دما بررسی شد.

مواد و روش‌ها: ارقام کلزا مورداستفاده در این مطالعه شامل رقم‌های دی‌کا- ایکس‌پاور، تراپر و هایولا ۵۰ بود. به‌منظور اعمال تیمار پرایمینگ از دو روش هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ استفاده شد. آزمون جوانه‌زنی در دماهای ۵، ۱۰، ۱۵، ۲۰، ۲۵، ۳۰، ۳۵، ۳۷ و ٤۰ درجه سانتی‌گراد روی بذرهای پرایم‌شده و بذرهای بدون پرایمینگ (شاهد) انجام و پاسخ درصد و سرعت جوانه‌زنی به دما بررسی شد.

یافته‌ها: نتایج نشان داد که واکنش درصد جوانه‌زنی بذرهای ارقام کلزا در پاسخ به دما و تیمارهای پرایمینگ متفاوت بود و هر رقم رفتار متمایزی از خود نشان داد. اثرات پرایمینگ بر درصد جوانه‌زنی در دماهای پایین در رقم‌های هایولا ۵۰ و تراپر بسیار قابل‌توجه بود. همچنین پرایمینگ توانست در هر سه رقم مورد مطالعه، جوانه‌زنی در دماهای بالا را به‌طور معنی‌داری نسبت به بذرهای شاهد افزایش دهد. سرعت جوانه‌زنی نیز تحت‌تأثیر تیمار پرایمینگ و دما قرار گرفت و در همه دماها، سرعت جوانه‌زنی بذرهای پرایم‌شده بیش‌تر از بذرهای شاهد بود. در هر سه رقم کلزا، پرایمینگ باعث کاهش دمای پایه (بین ۰/٤ تا ۱/۵ درجه سانتی‌گراد) جوانه‌زنی شد. دمای مطلوب جوانه‌زنی نیز به‌ویژه در رقم‌های تراپر و هایولا ۵۰، به‌شدت تحت‌تأثیر تیمار پرایمینگ قرار گرفت. همچنین دمای سقف جوانه‌زنی در بذرهای پرایم‌شده نسبت به بذرهای شاهد حدود ۵-۱ درجه سانتی‌گراد افزایش یافت. لازم به ذکر است که در اکثر دماها، بین تیمارهای پرایمینگ، تأثیر هیدروپرایمینگ بیش‌تر از اسموپرایمینگ بود.

* مسئول مکاتبه: farshidghaderifar@yahoo.com

نتیجه‌گیری: به‌طورکلی تیمارهای پرایمینگ توانستند باعث بهبود جوانه‌زنی بذرهای ارقام مختلف کلزا در دماهای مختلف شوند. همچنین پرایمینگ با رفع کمون ثانویه در دمای پایین و رفع بازدارندگی جوانه‌زنی در دمای بالا باعث بهبود شاخص‌های جوانه‌زنی در این دماها شد و توانست به‌طور قابل‌توجهی باعث کاهش حساسیت به دما و افزایش دامنه بردباری جوانه‌زنی شود.

واژه‌های کلیدی: اسموپرایمینگ، کمون، کمون ثانویه، هیدروپرایمینگ

مقدمه

کلزا (*Brassica napus* L.) یکی از مهم‌ترین گیاهان روغنی است که در مناطق مختلف دنیا کشت می‌شود. رشد این گیاه در دامنه وسیعی از شرایط مختلف محیطی، امکان کاشت آن را در اقلیم‌های متفاوت را فراهم کرده است و باعث شده است که به یکی از گیاهان زراعی مهم در مناطق مختلف تبدیل شود (۱).

جوانه‌زنی بذر اولین و یکی از مهم‌ترین مراحل رشد گیاهان می‌باشد. تأثیر شرایط نامطلوب در مرحله جوانه‌زنی، نسبت به سایر مراحل رشد گیاه بحرانی‌تر است. زیرا هر عاملی که موجب اختلال در جوانه‌زنی شود، استقرار نامناسب و تراکم کم بوته و درنهایت کاهش عملکرد را به دنبال خواهد داشت (۹، ۳۳ و ۵۵). مهم‌ترین عوامل مؤثر بر جوانه‌زنی دما، اکسیژن، رطوبت و نور هستند که در این بین، تأثیر دما بسیار قابل‌توجه است (۵ و ۵۲). کنترل رشد و عملکرد گیاهان به‌شدت تحت‌تأثیر دما است و شناخت ماهیت واکنش به دما برای درک فنولوژی، سازگاری و عملکرد گیاهان بسیار دارای اهمیت است (۲۲ و ٤۳). گیاهان دارای سه دمای کاردینال شامل دمای پایه یا حداقل، دمای مطلوب و دمای سقف یا حداکثر برای جوانه‌زنی می‌باشند. دماهای پایه و حداکثر، دماهایی هستند که به‌ترتیب در دماهای پایین‌تر و بالاتر از آن‌ها، جوانه‌زنی متوقف می‌شود و دمای مطلوب، دمایی است که در آن جوانه‌زنی در کوتاه‌ترین زمان ممکن اتفاق می‌افتد، یعنی سرعت جوانه‌زنی در حداکثر است (۵).

پرایمینگ یکی از روش‌های افزایش کارایی بذر، از جمله افزایش درصد، سرعت و یکنواختی جوانه‌زنی و سبزشدن و همچنین بهبود کارایی محموله بذری، به‌ویژه در شرایط تنش‌های محیطی است (۳، ٤، ۱۷، ۲۹ و ۵۷). در پرایمینگ اجازه داده می‌شود بذر به‌اندازه مشخصی آب جذب کند که این مقدار برای فعال کردن متابولیسم‌های جوانه‌زنی کافی است ولی منجر به خروج ریشه‌چه نمی‌شود (۳۵، ۳۸ و ۳۹). پرایمینگ با شیوه‌های مختلفی مثل هیدروپرایمنگ (پرایمینگ با استفاده از آب)، اسموپرایمینگ (پرایمینگ با استفاده از محلول‌های اسموتیک)، ترموپرایمینگ (پرایمینگ در دماهای پایین یا بالا)، ماتریکس پرایمینگ (پرایمینگ به کمک مواد جامد مثل پرلیت و ورمی‌کولایت) انجام می‌شود (۳۸، ٤۰ و ٤۹). اثرات پرایمینگ می‌تواند بسته به نوع گونه گیاهی، شیوه انجام و حتی در بذرهای یک‌گونه با سطوح مختلف بلوغ یا سطوح مختلف قدرت متفاوت باشد (۱۰ و ٥٦). افزایش درصد، سرعت و یکنواختی جوانه‌زنی با استفاده از پرایمینگ در طیف وسیعی از گونه‌های گیاهی گزارش شده است (۱۰، ۱۸ و ۲۳). البته گزارش‌هایی مبنی بر کاهش کارایی محموله بذری، به‌خصوص کاهش انبارداری بذرها پس از

پرایمینگ نیز وجود دارد (۱۲، ۳۰ و ٤٤). کاهش خسارت جذب آب در دماهای پایین (٦)، بهبود جوانه‌زنی در دمای پایین، کاهش دمای پایه و کاهش پتانسیل آب پایه (۲٦، ۳٦، ٥٦ و ٥۹)، افزایش دامنه دمایی جوانه‌زنی، افزایش تحمل به تنش‌های محیطی و همچنین رفع کمون (۱۲، ۱۷، ۱۸ و ۳٤) نمونه‌هایی از اثرات مثبت پرایمینگ می‌باشند.

با توجه به اهمیت تأثیر دما بر واکنش‌های جوانه‌زنی و سبزشدن و همچنین معرفی پرایمینگ به‌عنوان یکی از روش‌های جدید و رایج بهبود بذر، این مطالعه به‌منظور بررسی تأثیر پیش‌تیمار پرایمینگ بر جوانه‌زنی بذرهای ارقام مختلف کلزا و چگونگی واکنش فیزیولوژیک جوانه‌زنی بذرهای پرایم‌شده در پاسخ به دما طراحی و اجرا اشد.

مواد و روش‌ها

این مطالعه در آزمایشگاه تحقیقات بذر گروه زراعت دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان در سال ۱۳۹٦ انجام شد. در این مطالعه از بذرهای سه رقم کلزا با نام‌های تراپر (Traper)، هایولا ٥۰ (Hayola50) و دی‌کا- ایکس‌پاور (Dk-xpower) استفاده شد. بذرهای مورد استفاده در این مطالعه از مرکز مدیریت جهاد کشاورزی شهرستان گرگان تهیه شدند. بذرها تا زمان شروع انجام آزمایش در یخچال با دمای ٦ تا ۸ درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند.

تیمارهای این مطالعه شامل پرایمینگ و دما بود. به‌منظور اعمال تیمار پرایمینگ دو روش هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ به‌کار گرفته شد، که در روش هیدروپرایمینگ از آب و در روش اسموپرایمینگ از محلول کلرید سدیم ١٤ دسی‌زیمنس بر متر (۸/۹٦ گرم در لیتر آب)، استفاده شد (۲٥). مدت انجام پرایمینگ برای هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ به‌ترتیب ۱۲ و ١٦ ساعت بود. لازم به ذکر است انجام پرایمینگ به این صورت بود که بذرها به نسبت ۱ به ٥ (به‌ازای هر گرم بذر ٥ میلی‌لیتر محلول) در محلول‌های ذکرشده غوطه‌ور شدند (۳۲) و در طول مدت پرایمینگ هوادهی توسط پمپ آکواریوم انجام شد (١٤) همچنین هر دو روش پرایمینگ در دمای ۱ ± ۲۰ درجه سانتی‌گراد اعمال شد. پس از اتمام زمان پرایمینگ بذرها توسط آب مقطر شستشو و سپس خشک شدند. به‌منظور خشک‌کردن بذرهای پرایم‌شده ابتدا بذرها روی توری سیمی و درون ظرف‌های وکیوم حاوی محلول اشباع کلرید سدیم (رطوبت نسبی ۷٥ درصد) به‌مدت ۷۲ ساعت قرار گرفتند و سپس به ظرف‌های حاوی سیلیکاژل منتقل شدند و تا رطوبت اولیه خود خشک شدند.

آزمون جوانه‌زنی ارقام مختلف کلزا در دماهای ٥، ۱۰، ۱٥، ۲۰، ۲٥، ۳۰، ۳٥، ۳۷ و ٤۰ درجه سانتی‌گراد، روی بذرهای پرایم‌شده و شاهد انجام شد. آزمون جوانه‌زنی در سه تکرار ۲٥ بذری درون پتری‌دیش‌هایی با قطر ۹ سانتی‌متر و یک لایه کاغذ صافی و با اضافه کردن ٥ میلی‌لیتر آب مقطر انجام شد. شمارش بذرهای جوانه‌زده بسته به دما و سرعت جوانه‌زنی، به‌صورت روزانه در ۲ تا ٤ نوبت انجام شد. معیار جوانه‌زنی خروج ریشه‌چه به‌اندازه یک میلی‌متر یا بیش‌تر در نظر گرفته شد (۸). به داده‌های درصد جوانه‌زنی تجمعی در مقابل زمان در هر دما و تیمار مدل لجستیک سه‌پارامتره برازش داده شد (رابطه ۱) (۲۸).

$$Y = \frac{G_{max}}{(1+(\frac{X}{D_{50max}})^{\wedge b})} \quad (۱)$$

که در آن، Y درصد جوانه‌زنی، G_{max} حداکثر مقدار جوانه‌زنی (درصد)، D_{50max} مدت‌زمان رسیدن به ۵۰ درصد حداکثر جوانه‌زنی (ساعت)، X زمان (ساعت) و b شیب منحنی می‌باشد.

نظر به این‌که حداکثر درصد جوانه‌زنی در تیمارهای مختلف پرایمینگ و دما متفاوت بود، از معکوس زمان تا ۵۰ درصد جمعیت بذری ($1/D_{50T}$) برای محاسبه سرعت جوانه‌زنی استفاده شد (۴۷). پس از محاسبه سرعت جوانه‌زنی در دماهای مختلف، دماهای کاردینال جوانه‌زنی هر رقم در تیمارهای مختلف محاسبه شد. برای این کار به داده‌های سرعت جوانه‌زنی در مقابل دما بر اساس پراکنش داده‌ها، مدل‌های دندان‌مانند (رابطه ۲) و دوتکه‌ای (رابطه ۳) برازش داده شد (۴۶).

رابطه (۲) مدل دندان‌مانند

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

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

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

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

رابطه (۳) مدل دوتکه‌ای

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

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

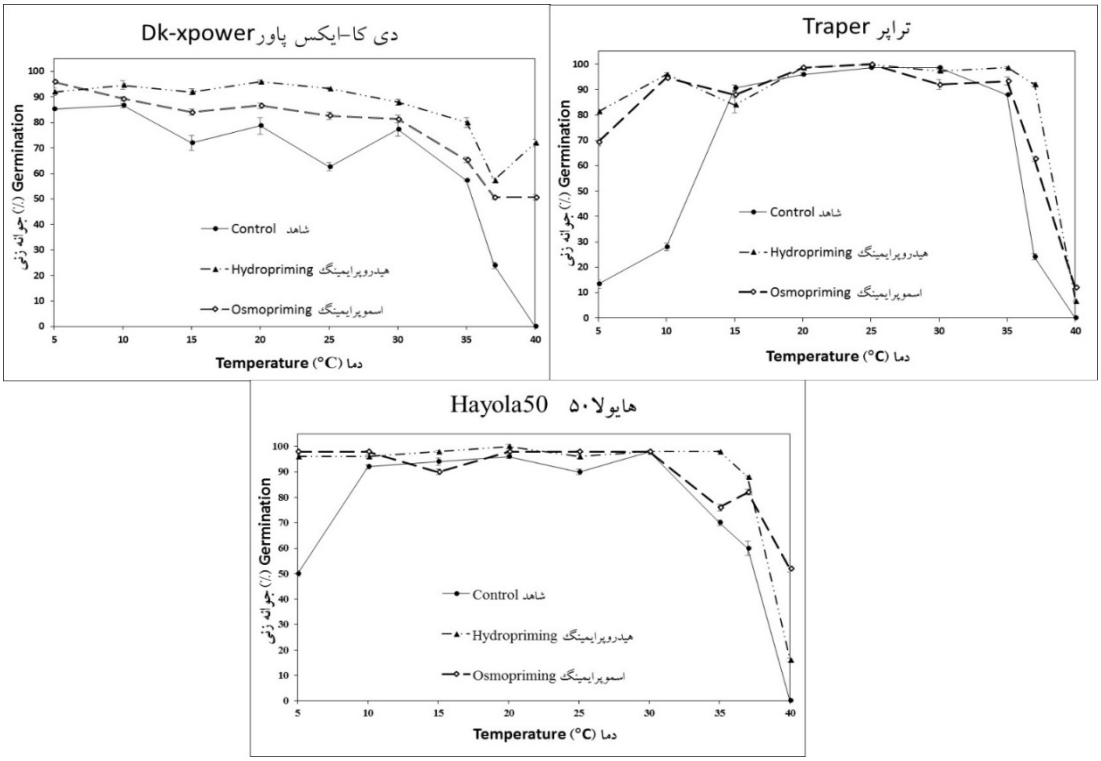
$$f(T) = 0 \quad if \quad T \leq T_b \ \ or \ \ T \geq T_c$$

که در آن‌ها، $f(T)$ تابع دمایی، T دمای مورد آزمایش، T_b دمای پایه، T_o دمای مطلوب، T_{o1} دمای مطلوب تحتانی، T_{o2} دمای مطلوب فوقانی T_c دمای سقف جوانه‌زنی می‌باشد.

همه تجزیه و تحلیل داده‌ها با نرم‌افزار آماری SAS 9.2.0 صورت گرفت و رسم نمودارها به کمک نرم‌افزار Excel 2016 انجام شد.

نتایج و بحث

نتایج این مطالعه نشان داد که جوانه‌زنی بذرهای کلزا بسته به رقم متفاوت بود و ارقام مختلف رفتارهای جوانه‌زنی متفاوتی در پاسخ به دما نشان دادند و هر رقم الگوی منحصربه‌فرد خود را داشت (شکل ۱). این موضوع با نتایج ارائه‌شده توسط سواندا (۲۰۱۲) روی ژنوتیپ‌های مختلف کلزا هم‌خوانی داشت. در رقم دی‌کا- ایکس‌پاور، بیش‌ترین درصد جوانه‌زنی در بذرهای شاهد در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد مشاهده شد و با افزایش دما از ۱۰ درجه سانتی‌گراد جوانه‌زنی شروع به کاهش کرد و از ۳۵ درجه سانتی‌گراد به بعد به‌شدت کاهش یافت و در ٤٠ درجه سانتی‌گراد به صفر رسید. تیمارهای پرایمینگ به‌طور معنی‌داری باعث افزایش ظرفیت جوانه‌زنی در دماهای مختلف شدند و تأثیر تیمارهای پرایمینگ در دماهای ۳۷ و ٤٠ درجه سانتی‌گراد بسیار قابل‌توجه بود به‌طوری‌که درصد جوانه‌زنی در دمای ۳۷ درجه سانتی‌گراد در بذرهای شاهد ٢٤ درصد بود که تحت‌تأثیر هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ این مقدار به‌ترتیب به ۵۷/۳۳ و ۵۰/٦۷ درصد افزایش یافت و در دمای ٤٠ درجه سانتی‌گراد جوانه‌زنی بذرهای شاهد متوقف شد ولی تیمارهای هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ جوانه‌زنی را به ۷۲ و ۵۰/٦۷ درصد افزایش دادند. در رقم تراپر، کم‌ترین درصد جوانه‌زنی در بذرهای شاهد در دمای ۵ درجه سانتی‌گراد با مقدار ۱۳/۳۳ درصد مشاهده شد که با افزایش دما تا ۳۰ درجه سانتی‌گراد، جوانه‌زنی افزایش یافت و بیش‌ترین درصد جوانه‌زنی در دماهای ۲۵ و ۳۰ درجه سانتی‌گراد با مقدار ۹۸/٦۷ درصد مشاهده شد و پس از آن با افزایش دما بیش از ۳۵ درجه سانتی‌گراد جوانه‌زنی شروع به کاهش کرد و در دمای ٤٠ درجه سانتی‌گراد جوانه‌زنی به‌طور کامل متوقف شد. تأثیر تیمارهای پرایمینگ در بذرهای رقم تراپر در دماهای ۵، ۱۰ و ۳۷ درجه سانتی‌گراد بسیار قابل‌توجه بود. به‌طوری‌که جوانه‌زنی در دمای ۵ درجه سانتی‌گراد تحت تیمار پرایمینگ از ۱۳/۳۳ درصد در بذرهای شاهد به ۸۱/۳۳ درصد در روش هیدروپرایمینگ و ٦۹/۳۳ درصد در روش اسموپرایمینگ افزایش یافت. جوانه‌زنی در دمای ۱۰ درجه سانتی‌گراد در بذرهای شاهد ۲۸ درصد بود که تحت‌تأثیر تیمارهای هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ به‌ترتیب به ۹٦ و ٦۹/٦۷ درصد افزایش یافت. جوانه‌زنی در دمای ۳۷ درجه سانتی‌گراد نیز از ٢٤ درصد در بذرهای شاهد به ۹۲ درصد در بذرهای پرایم‌شده با روش هیدروپرایمینگ و ٦۲ درصد در روش اسموپرایمینگ رسید. جوانه‌زنی بذرهای پرایم‌شده در دمای ٤٠ درجه سانتی‌گراد متوقف نشد اما از ۱۰ درصد تجاوز نکرد. در رقم هایولا ۵۰ درصد جوانه‌زنی بذرهای شاهد با افزایش دما از ۵ درجه سانتی‌گراد، افزایش یافت و این روند به‌جز یک کاهش جزئی در دمای ۲۵ درجه سانتی‌گراد تا دمای ۳۰ درجه سانتی‌گراد ادامه یافت و پس از آن با افزایش دما جوانه‌زنی به‌شدت کاهش یافت و در دمای ٤٠ درجه سانتی‌گراد به صفر رسید. جوانه‌زنی بذرهای شاهد رقم هایولا ۵۰ در دماهای ۵، ۳۵، ۳۷ و ٤٠ درجه سانتی‌گراد به‌ترتیب ۵۰، ۷۰، ٦۰ و صفر (درصد) بودند که تیمارهای پرایمینگ باعث افزایش قابل‌توجه درصد جوانه‌زنی در این دماها شد. جوانه‌زنی بذرهای پرایم‌شده در دماهای ۵، ۳۵، ۳۷ و ٤٠ درجه سانتی‌گراد با روش هیدروپرایمینگ به ۹٦، ۹۸، ۸۸ و ۱٦ درصد و در روش اسموپرایمینگ به ۹۸، ۷٦، ۸۲ و ۵۲ درصد افزایش یافت.



شکل ۱- درصد جوانه‌زنی بذرهای پرایم‌شده و بدون پرایمینگ (شاهد) ارقام مختلف کلزا در دماهای مختلف.

Fig. 1. Germination percentage of primed and nonprime (control) seeds of canola cultivars in different temperatures.

بذرهای کلزا بسته به ژنوتیپ دارای سطوح مختلفی از پتانسیل کمون ثانویه هستند و این به این مفهوم است که در شرایط مطلوب بذرها از جوانه‌زنی طبیعی برخوردار هستند ولی ممکن است با قرارگیری بذرها در شرایط نامطلوب مثل دماهای بالا یا پایین، جوانه‌زنی کاهش‌یافته و یا متوقف شود و بذر وارد کمون شود که علت این امر القاء کمون ثانویه می‌باشد (۱۱، ٤۱ و ٤۲). بذرهای ارقام استفاده‌شده در این مطالعه دارای سطوح مختلفی از پتانسیل القاء کمون ثانویه بودند. رقم تراپر دارای پتانسیل بالا، رقم هایولا ۵۰ دارای پتانسیل حد واسط و رقم دی‌کا- ایکس‌پاور دارای پتانسیل پایین القاء کمون ثانویه بودند (داده‌ها ارائه نشد). رقم تراپر و هایولا ۵۰ در دماهای ۵ و ۱۰ درجه سانتی‌گراد ظرفیت جوانه‌زنی پایین‌تری نسبت به رقم دی‌کا- ایکس‌پاور داشتند و این امر را می‌توان به کمون ثانویه مرتبط دانست. شیا و همکاران (۲۰۱۸) نشان دادند بذرهای دارای کمون آفتابگردان در دمای مطلوب دارای ظرفیت جوانه‌زنی بالایی بودند اما در دمای پایین جوانه‌زنی به‌شدت کاهش یافت. آن‌ها همچنین بیان کردند که بذرهای فاقد کمون، توانایی جوانه‌زنی در دمای پایین را داشتند اما بذرهای دارای کمون این توانایی را نداشتند که نام‌بردگان و عده‌ای دیگر از پژوهشگران علت این امر را مربوط به متابولیسم پروتئین‌های مرتبط با کمون، تغییر توازن هورمونی بذر و یا تغییر حساسیت بذر نسبت به هورمون‌ها در پاسخ به تغییرات حرارتی بیان کردند (۱٦، ۵۳ و ٥٤). با توجه به توضیحات ذکرشده می‌توان این فرضیه را استنباط کرد که پرایمینگ توانسته است با رفع کمون ثانویه موجب بهبود جوانه‌زنی در دماهای پایین شود. اثرات رفع کمون توسط پرایمینگ در برخی گونه‌ها همانند آفتابگردان و فلفل چیلی توسط پژوهشگران به اثبات رسیده است

(۱۸ و ۳۷). البته سودمندی بیش‌تر تیمار پرایمینگ در دماهای پایین نسبت به دمای مطلوب جوانه‌زنی، توسط شماری از پژوهشگران دیگر نیز گزارش شده است که آن‌ها علت این امر را به کاهش حساسیت به دما و افزایش دامنه دمایی جوانه‌زنی در بذرهای پرایم شده مرتبط دانسته‌اند (۳٤ و ۵۱) که این مورد در کلزا توسط زهانگ و همکاران (۱۹۹٤) نیز گزارش‌شده است. همان‌طور که بیان شد جوانه‌زنی هر سه رقم کلزا در دماهای بالا به‌شدت کاهش یافت ولی پرایمینگ توانست باعث افزایش قابل‌توجه جوانه‌زنی در دمای بالا شود که این مورد در توسط شومبر و برادفورد (۲۰۰۵) روی بذرهای کاهو نیز گزارش شده است. در این مطالعه جوانه‌زنی بذرهای بدون پرایمینگ همه ارقام کلزا در دمای ٤۰ درجه سانتی‌گراد متوقف شد اما تیمارهای پرایمینگ در ارقام هایولا ۵۰ و دی‌کا- ایکس‌پاور، در دمای ٤۰ درجه سانتی‌گراد جوانه‌زنی را به‌طور قابل‌توجهی افزایش دادند به‌طوری‌که، اسموپرایمینگ در رقم هایولا ۵۰ و هر دو تیمار پرایمینگ در رقم دی‌کا- ایکس‌پاور، جوانه‌زنی را به بیش‌تر از ۵۰ درصد رساندند. دلایل مختلفی برای کاهش جوانه‌زنی در دماهای بالاتر از مطلوب ارائه شده است. از مکانیزم‌های درگیر دیگر در این رویداد می‌توان به کاهش کارایی متابولیکی در دماهای بالاتر از مطلوب اشاره کرد (۲۱ و ۵۰). همچنین برخی پژوهشگران بیان داشتند که علت عدم جوانه‌زنی بذرها در دمای بالا (دمای سقف) با القای کمون ارتباط دارد (۷ و ۵۸). گزارش‌ها بیانگر آن است که زمانی که بذرهای برخی از گیاهان مانند کاهو، آفتابگردان، نخود و آرابیدوبسیس در مرحله جوانه‌زنی در دمای بالا قرار می‌گیرند، کمون به آن‌ها القا می‌گردد و این بذرها قادر به جوانه‌زنی نمی‌باشند (۲۰، ۲٤، ۲۷ و ۵۳). برای این تیپ رفتار جوانه‌زنی در دمای بالا، واژه‌های بازدارندگی جوانه‌زنی ناشی از دمای بالا[1] و کمون ناشی از دمای بالا[2] استفاده می‌شود. در حالت اول، بذرها در دمای بالا آبنوشی انجام می‌دهند و در این دما جوانه نمی‌زنند، اما پس از انتقال بذرها به دمای مطلوب، جوانه‌زنی رخ می‌دهد. در واقع در این شرایط بازدارندگی موقتی جوانه‌زنی مشاهده می‌شود که با کاهش دما رفع می‌گردد و بذرها قادر به جوانه‌زنی می‌باشند. در مقایسه با حالت اول، کمون ناشی از دمای بالا حالتی از کمون ثانویه است که اگر بذرها دمای بالا را در مرحله جوانه‌زنی تجربه کنند و سپس به دمای مطلوب منتقل شوند، قادر به جوانه‌زنی نیست و برای جوانه‌زنی نیاز به تیمارهای رفع کمون مانند کاربرد اسید جیبرلیک و یا استراتیفیکاسیون سرد می‌باشد (۷ و ۳۱). شومبر و برادفورد (۲۰۱۰) نشان دادند وقتی بذرهای کاهو در دمای پایین پرایمینگ می‌شوند، پس از قرارگیری در دماهای بالا، قادر به جوانه‌زنی هستند. این در حالی است که بذرهای بدون پرایمینگ توانایی جوانه‌زنی در دمای بالا را ندارند. آن‌ها علت این امر را بیان ژن‌های دخیل در مسیر بیوسنتز اتیلن، اسید جیبرلیک و اسید ابسزییک تحت تیمار پرایمینگ بیان کردند. نام‌بردگان نشان دادند پس از انجام پرایمینگ در دمای پایین، بیان ژن‌های دخیل در سنتز اسید ابسزییک کاهش می‌یابد و بیان ژن‌های مربوط به سنتز اتیلن و اسید جیبرلیک افزایش می‌یابد و پرایمینگ از ورود بذرها به حالت کمون ناشی از دمای بالا جلوگیری می‌کند. در این مطالعه نیز پرایمینگ توانست باعث جلوگیری از ایجاد حالت بازدارندگی جوانه‌زنی در دمای بالا شود. از طرفی بیش‌ترین درصد جوانه‌زنی در بذرهای پرایم‌شده، در دمای ٤۰ درجه سانتی‌گراد مربوط به رقم دی‌کا- ایکس‌پاور است که دارای پتانسیل پایین القاء کمون ثانویه است و همچنین

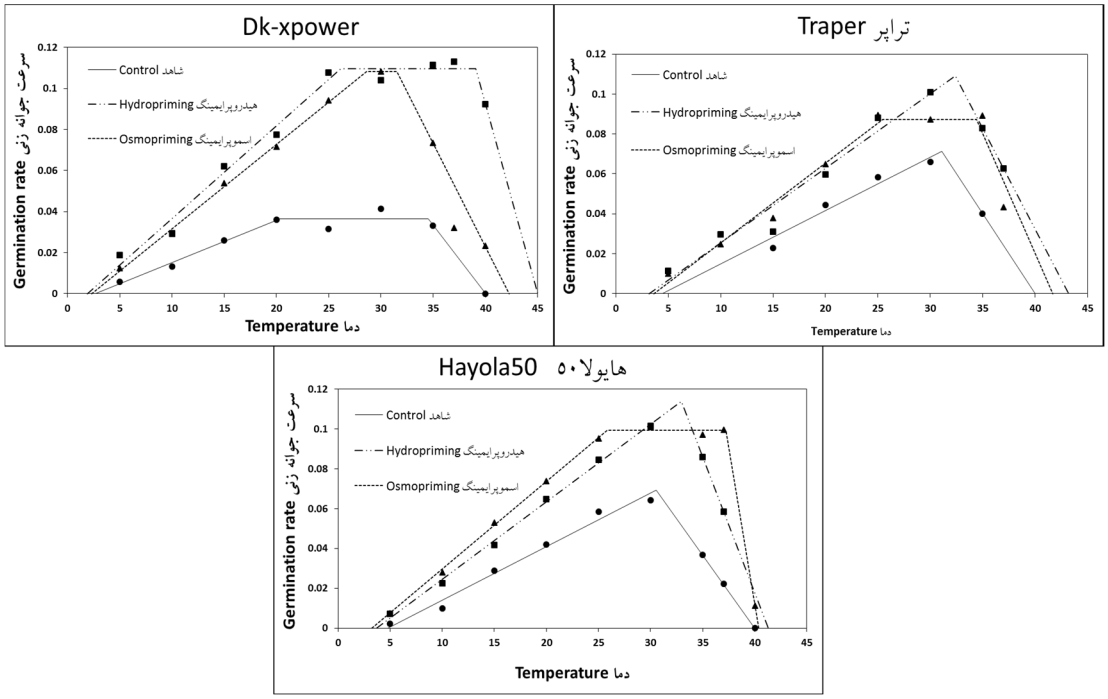
1- Thermo inhibition
2- Thermo dormancy

کم‌ترین درصد جوانه‌زنی بذرهای پرایم‌شده در دمای ۴۰ درجه مربوط به رقم تراپر است که دارای پتانسیل بالای کمون ثانویه است. با توجه به توضیحات ذکرشده علت عدم جوانه‌زنی بذرهای ارقام کلزا استفاده‌شده در این مطالعه در دمای بالا را می‌توان به هر دو نوع بازدارندگی یعنی بازدارندگی موقت جوانه‌زنی در دمای بالا (در هر سه رقم به‌خصوص در ارقام دی‌کا- ایکس‌پاور و هایولا ۵۰) و کمون ناشی از دمای بالا (در رقم تراپر و هایولا ۵۰) نسبت داد، چرا که بذرهای شاهد فاقد پتانسیل القاء کمون و بذرهای دارای پتانسیل القاء کمون در دمای ۴۰ درجه سانتی‌گراد جوانه نزدند ولی اعمال تیمارهای پرایمینگ منجر به جوانه‌زنی شد که این تأثیر در ارقام هایولا ۵۰ و دی‌کا- ایکس‌پاور قابل‌توجه بود ولی در رقم تراپر معنی‌دار نبود به‌عبارتی می‌توان نتیجه گرفت پرایمینگ توانسته است قسمتی از بازدارندگی جوانه‌زنی در دمای بالا که مربوط به بازدارندگی موقت جوانه‌زنی در دمای بالا است را بهبود ببخشد ولی نتوانسته است باعث رفع کمون ناشی از دمای بالا شود.

پرایمینگ باعث افزایش سرعت جوانه‌زنی در تمامی ارقام و همچنین در تمام دماهای مورد آزمون شد و حساسیت به دما در بذرهای پرایم‌شده کاهش یافت و حتی در دماهایی که پرایمینگ بر ظرفیت جوانه‌زنی بی‌تأثیر بود توانست سرعت جوانه‌زنی را به‌طور معنی‌داری افزایش دهد که این مورد در بذرهای *Castilleja tenuiflora* توسط بلمونت و همکاران (۲۰۱۷) نیز گزارش شده است. پرایمینگ همچنین باعث افزایش دامنه بردباری جوانه‌زنی (T_C-T_b) در تمام تیمارها شد. علت افزایش سرعت جوانه‌زنی در بذرهای پرایم‌شده را می‌توان افزایش ظرفیت فعالیت‌های تنفسی و تولید ATP در طی فرایند پرایمینگ بیان کرد (۱۳ و ۱۵). در شکل ۲ واکنش سرعت جوانه‌زنی بذرهای پرایم‌شده و شاهد ارقام مختلف کلزا در پاسخ به دما ارائه‌شده است. همان‌طور که مشاهده می‌شود برای کمّی‌سازی اثرات دما بر سرعت جوانه‌زنی و تعیین دماهای کاردینال از مدل‌های دندان‌مانند و دوتکه‌ای استفاده شد. در رقم دی‌کا- ایکس‌پاور واکنش سرعت جوانه‌زنی در مقابل دما در بذرهای شاهد و پرایم‌شده از مدل دندان‌مانند تبعیت کرد. در حالی‌که در دو رقم دیگر در بذرهای شاهد و بذرهای پرایم‌شده با روش هیدروپرایمینگ مدل دوتکه‌ای و در بذرهای تیمار اسموپرایمینگ مدل دندان‌مانند برازش مناسب‌تری تیمارهای پرایمینگ باعث تغییرات قابل‌توجهی در دماهای کاردینال شد (جدول ۱). دمای پایه در بذرهای شاهد رقم دی‌کا- ایکس‌پاور، ۲/۷۱ درجه سانتی‌گراد برآوردشده که تیمارهای هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ دمای پایه را به‌ترتیب به ۱/۹۰ و ۲/۲۹ درجه سانتی‌گراد کاهش دادند. در رقم تراپر دمای پایه از ٤/٤٦ درجه سانتی‌گراد در بذرهای شاهد به ۳/۱۵ و ۳/٦۱ درجه سانتی‌گراد توسط تیمارهای هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ کاهش یافت. تیمارهای هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ دمای پایه در رقم هایولا ۵۰ را نیز تحت‌تأثیر قراردادند و دمای پایه را از ٤/۷۳ درجه سانتی‌گراد در بذرهای شاهد به‌ترتیب به ۳/۷۱ و ۳/۲٤ درجه سانتی‌گراد کاهش دادند. کاهش دمای پایه در چند گونه گراس (۳۰)، پنبه (۳)، موسک ملون (٥٦)، سورگوم (۲٦) و گوجه‌فرنگی (۳٦) نیز گزارش شده است.

دامنه مطلوب جوانه‌زنی در رقم دی‌کا- ایکس‌پاور توسط تیمارهای پرایمینگ به‌خصوص روش اسموپرایمینگ کاهش یافت. روش هیدروپرایمینگ در رقم‌های تراپر و هایولا ۵۰ تأثیر معنی‌داری بر دامنه مطلوب جوانه نداشت ولی تیمار اسموپرایمینگ در این ارقام بر خلاف رقم دی‌کا- ایکس‌پاور باعث افزایش دامنه مطلوب جوانه‌زنی شد.

دامنه بردباری جوانه‌زنی (T_c-T_b) در هر سه رقم کلزا تحت‌تأثیر تیمارهای پرایمینگ به‌طور قابل‌توجهی افزایش یافت. در رقم دی‌کا- ایکس‌پاور دامنه بردباری بذرهای شاهد ۳۷/۳۹ بود که تحت‌تأثیر هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ به‌ترتیب به ٤۳/۱ و ٤۰/۰۱ افزایش یافت. در رقم تراپر تیمارهای هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ دامنه بردباری را از ۳۵/٥٤ در بذرهای شاهد به ٤۰/۱ و ۳۸/۰۸ افزایش دادند و در رقم هایولا ۵۰ نیز دامنه بردباری از ۳۵/٥٤ در بذرهای شاهد به ٤۰/۱ در تیمار هیدرو پرایمینگ و ۳۸/۰۸ در تیمار اسموپرایمینگ، افزایش یافت.



شکل ۲- کمی‌سازی واکنش سرعت جوانه‌زنی ارقام مختلف کلزا در پاسخ به دما و پرایمینگ.

Fig. 2. Quantifying of Germination rate of canola cultivars in response to temperature and priming.

در اکثر تیمارها، دمای سقف نیز تحت‌تأثیر پرایمینگ قرار گرفت و پرایمینگ باعث افزایش دمای سقف نسبت به بذرهای شاهد شد. افزایش دمای سقف در رقم دی‌کا- ایکس‌پاور بسیار قابل‌توجه بود و تیمارهای هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ به‌ترتیب باعث افزایش ٤/۹۹ و ۲/۷۰ درجه سانتی‌گراد دمای سقف نسبت به بذرهای شاهد شدند.

دمای سقف در رقم‌های هایولا ۵۰ و تراپر، ٤۰ درجه سانتی‌گراد برآورد شد که روش‌های هیدروپرایمینگ و اسموپرایمینگ دمای سقف را به‌ترتیب به ٤۳/۲٥ و ٤۱/٦۹ درجه سانتی‌گراد در رقم تراپر و به ٤۱/۲۸ و ٤۰/۳٦ درجه سانتی‌گراد در رقم هایولا ۵۰ افزایش دادند. شومبر و برادفورد (۲۰۰٥) نیز نشان دادند که پرایمینگ می‌تواند دمای سقف را در بذرهای کاهو افزایش دهد. همچنین افزایش دمای سقف در پنبه تحت اثر تیمار پرایمینگ توسط اکرم قادری و همکاران (۱۳۸۷) نیز گزارش شده است.

جدول ۱- برآورد دماهای کاردینال بذرهای شاهد و پرایمنگ‌شده ارقام کلزا با استفاده از مدل دوتکه‌ای و دندان‌مانند.

Table 1. Estimation of cardinal temperature of primed and nonprimedseeds of canola cultivars withusing segmented and dent-like models.

رقم Cultivar	پرایمینگ Priming	T_b	T_O	T_{O1}	T_{O2}	T_C	R^2
دی‌کا- ایکس‌پاور Dk-xpower	شاهد (بدون پرایمینگ) Control	2.71 ± 2.05	-	20.32 ± 2.27	34.52 ± 0.83	40.01 ± 0.64	0.97
	هیدروپرایمینگ Hydropriming	1.90 ± 1.16	-	26.15 ± 1.25	39.07 ± .0.40	45.00 ± 0.30	0.99
	اسموپرایمینگ Osmopriming	2.29 ± 0.39	-	28.63 ± 0.60	31.51 ± 0.35	42.30 ± 0.26	0.99
تراپر Traper	شاهد (بدون پرایمینگ) Control	4.46 ± 1.35	31.1 ± 0.83	-	-	40.0 ± 0.53	0.98
	هیدروپرایمینگ Hydropriming	3.15 ± 1.75	32.40 ± 1.64	-	-	43.25 ± 4.21	0.96
	اسموپرایمینگ Osmopriming	3.61 ± 2.00	-	25.49 ± 3.02	34.40 ± 1.06	41.69 ± 0.73	0.96
هایولا ۵۰ Hayola 50	شاهد (بدون پرایمینگ) Control	4.73 ± 0.98	30.53 ± 1.42	-	-	40.00 ± 1.67	0.98
	هیدروپرایمینگ Hydropriming	3.71 ± 0.42	32.95 ± 0.29	-	-	41.28 ± 0.58	0.99
	اسموپرایمینگ Osmopriming	3.24 ± 0.31	-	25.83 ± 0.36	37.21 ± 0.44	40.36 ± 0.00	0.99

T_b: دمای پایه یا حداقل، T_o: دمای مطلوب (مدل دوتکه‌ای)، T_{O1}: دمای مطلوب تحتانی (مدل دندان‌مانند)، T_{O2}: دمای مطلوب فوقانی (مدل دندان‌مانند)، T_C: دمای سقف یا حداکثر، R^2: ضریب تبیین.

T_b: Base temperature, T_O: Optimum temperature (Segmented model), T_{O1}: Lower optimum temperature (Dent-like model), T_{O2}: Higher optimum temperature (Dent-like model), T_C: Ceiling temperature, R^2: Coefficient of determination.

نتیجه‌گیری کلی

در مجموع یافته‌های این مطالعه را می‌توان به‌صورت زیر خلاصه کرد:

(۱) ارقام مختلف کلزا، واکنش‌های متفاوتی نسبت به پرایمینگ و دما نشان دادند.

(۲) پرایمینگ از طریق دخالت در راهبردهای بازدارندگی جوانه‌زنی و کمون باعث افزایش قابل‌توجه جوانه‌زنی در دماهای بالا و پایین شد.

(۳) پرایمینگ باعث افزایش سرعت جوانه‌زنی در دماهای مختلف و همچنین سبب تغییر شکل منحنی سرعت جوانه‌زنی در پاسخ به دما، نسبت به بذرهای شاهد شد.

(٤) پرایمینگ توانست تغییرات محسوسی را در دماهای کاردینال ایجاد کند و باعث کاهش دمای پایه و افزایش دمای سقف شد که در این بین تأثیر پرایمینگ روی دمای سقف بیش‌تر از دمای پایه بود.

(۵) دامنه مطلوب جوانه‌زنی به‌شدت تحت‌تأثیر پرایمینگ قرار گرفت که این تأثیر بسته به رقم متفاوت بود.

(٦) دامنه بردباری جوانه‌زنی تحت‌تأثیر تیمارهای پرایمینگ افزایش یافت.

منابع

1. Azizi, M., Soltani, A. and Khavari Khorasani, S. 2008. Canola (physiology, agronomy, breeding and biotechnology). Jihad University of Mashhad Press. 230p. (Translated In Persian)
2. Akram-ghaderi, F., Soltani, A. and Sadeghipour, H.R. 2008. Cardinal temperature of germination in medical pumpkin (*Cucurbita pepo* conver *pepo* var. *styriaca*), borago (*Borago officinalis* L.) and black cumin (*Nigella sativa* L.). Asian J. Plant Sci. 2: 101-109.
3. Akram-Ghaderi, F., Soltani, E., Soltani A. and Miri, A.A. 2008. Effect of priming on response of germination to temperature in cotton. J. Agric. Sci. Natur. Resour. 15: 44-51. (In Persian)
4. Akers, S., Sardar, R. and Motes, J. 1983. Osmoconditioning vegetable seed as a synchronization treatment for germination prior to fluid drilling. Hort. Sci. 18: 567-568.
5. Alvarado, V. and Bradford, K.J. 2002. A hydrothermal time model explains the cardinal temperatures for seed germination. Plant. Cell. Environ. 25: 1061-1069.
6. Arif, M. 2005. Effect of seed priming on emergence, yield and storability of soybean. Ph.D. Thesis. NWFP Agricultural University, Peshavar. 208p.
7. Argyris, J., Truco, M.J., Ochoa, O., McHale, L., Dahal, P., Van Deynze, A., Michelmore, R.W. and Bradford, K.J. 2011. A gene encoding an abscisic acid biosynthetic enzyme (LsNCED4) collocates with the high temperature germination locus Htg6.1 in lettuce (*Lactuca* sp.). Theor. Appl. Genet. 122: 95-108.
8. Boureima, S., Eyletters, M., Diouf, M., Diop, T.A. and Van Damme, P. 2011. Sensitivity of seed germination and seedling radicle growth to drought stress in sesame (*Sesamum indicum* L.). Res. J. Environ. Sci. 5: 557-564.
9. Brar, G.S., Gomez, J.F., McMichael, B.L., Matches, A.G. and Taylor, H.M. 1991. Germination of twenty forage legumes as influenced by temperature. Agron. J. 83: 173-175.
10. Butler, L.H., Hay, F.R., Ellis, R.H., Smith, R.D. and Murray, T.B. 2009. Priming and re-drying improve the survival of mature seeds of *Digitalis purpurea* during storage. Ann. Bot. 103: 1261-1270.
11. Bazanska, J. and Lewak, S. 1986. Light inhibits germination of rape seeds at unfavorable temperatures. Acta. Physiol. Plant. 8: 145-149.
12. Belmont, J., Sánchez-Coronado, M.E., Osuna-Fernández, H.R., Orozco-Segovia, A. and Pisanty, I. 2018. Priming effects on seed germination of two perennial herb species in a disturbed lava field in central Mexico. Seed Sci. Res. 28: 63-71.
13. Bailly, C., Benamar, A., Corbineau, F. and Coˆme, D. 2000. Antioxidant systems in sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds as affected by priming. Seed Sci. Res. 10: 35-42.
14. Bujalski, W. and Nienow, A.W. 1991. Large-scale osmotic priming of onion seeds: A comparison of different strategies for oxygenation. Sci. Hort. 46: 13-24.
15. Chojnowski, M., Corbineau, F. and Côme, D. 1997. Physiological and biochemical changes induced in sunflower seeds by osmopriming and subsequent drying, storage and aging. Seed Sci. Res. 7: 323-332.
16. Corbineau, F., Bagniol, S. and Côme, D. 1990. Sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed dormancy and its regulation by ethylene. Israel J. Bot. 39: 313-325.
17. Chen, K. and Arora, R. 2013. Priming memory invokes seed stress-tolerance. Environ. Exp. Bot. 94: 33-45.
18. Castellanos, M.F.Q., Castillo, O.G., Sánchez, P.D., Sánchez, J.M., Carrasco, A.I.G. and Guzmán, J.M. 2018. Relieving dormancy and improving germination of Piquín Chili Pepper (*Capsicum annuum* var. *glabriusculum*) by priming techniques. Preprints. 2018. *doi: 10.20944/preprints201802.0160.v2*.
19. Chen, K. and Arora, R. 2013. Priming memory invokes seed stress-tolerance. Environ. Exp. Bot. 94: 33-45.
20. Corbineau, F., Rudnicki, R. and Côme, D. 1988. Induction of secondary dormancy in sunflower seeds by high temperature: possible involvement of ethylene biosynthesis. Physiol. Plant. 73: 368-373.

21. Criddle, R.C., Smith, B.N. and Hansen, L.D. 1997. A respiration based description of plant growth rate responses to temperature. Planta. 201: 441-445.
22. Cross, H.Z. and Zuber, M.S. 1972. Prediction of flowering dates in maize based on different methods of estimating thermal units. Agron. J. 64: 351-355.
23. Demir, I. 2003. Effect of controlled hydration treatment on quality of aubergine seeds following storage. Phyton. 43: 307-318.
24. Dutta, S. and Bradford, K. 1994. Water relations of lettuce seed thermos-inhibition. II. Ethylene and endosperm effects on base water potential. Seed Sci. Res. 4: 11-18.
25. Farhoudi, R., Sharifzadeh, F., Poustini, Makkizadeh, M.T. and Kochak Por, M. 2006. The effects of NaCl priming on salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.) seedlings grown under saline conditions. Seed Sci. Techol. 35: 754-759.
26. Foti, S., Cosentino, S.L., Patane, C. and D'agosta, G.M. 2002. Effect of osmoconditioning upon seed germination of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) *Moench*) under low temperatures. Seed Sci. Technol. 30: 521-533.
27. Gallardo, M., Derueda, P., Matilla, A. and Sanchezcalle, I. 1994. The relationships between ethylene production and germination of *Cicer arietinum* seeds. Biol. Plant. 36: 201-207.
28. Ghaderi-Far, F., Alimagham, S.M., Kameli, A.M. and Jamali, M. 2012. Isabgol (*Plantago ovata Forsk*) seed germination and emergence as affected by environmental factors and planting depth. Int. J. Plant Prod. 6: 185-194.
29. Ghaderi-Far, F., Alimagham, S.M., Poori, K., Ghorbani, M. and Khavari, F. 2014. Evaluation of salinity stress on emergence and yield of priming wheat (*Triticum aestivum* L.). J. Appl. Res. Plant Ecophysiol. 1: 1-14. (In Persian)
30. Hardegree, S.P., Jones, T.A. and Vactor, S.S.V. 2002. Variability in Thermal response of Primed and Non-primed Seeds of Squirreltail [*Elymus elymoides* (Raf.) *Swezey* and *Elymus multisetus* (JG Smith) ME Jones]. Ann. Bot. 89: 311-319.
31. Hills, P.N. and van Staden, J. 2003. Thermoinhibition of seed germination. South. Afr. J. Bot. 69: 455-461.
32. Jafar, M.Z., Farooq, M., Cheema, M.A., Afzal, I., Basra, S.M.A., Wahid, M.A., Aziz, T. and Shahid, M. 2012. Improving the performance of wheat by seed priming under saline conditions. J. Agron. Crop Sci. 198: 38-45.
33. Jacobsen, S.E. and Bach, A.P. 1998. The influence of temperature on seed germination rate in quinoa (*Chenopodium quinoa*) Willd. Seed Sci. Technol. 26: 515-523.
34. McDonald, M.B. 1999. Seed deterioration: physiology, repair and assessment. Seed Sci. Technol. 27: 177-237.
35. McDonald, M.B. 2000. Seed priming. (Eds. M. Black and J.D. Bewley). Sheffield Academic Press. Pp: 287-325.
36. Mauromicale, G. and Cavallaro, V. 1997. A comparative study of the effects of different compounds on priming of tomato seed germination under suboptimal temperatures. Seed Sci. Technol. 25: 399-408.
37. Nasreen, S., Khan, M.A., Zia, M., Ishaque, M., Uddin, S.A.L.E.E.M., Arshad, M. and Rizvi, Z.F. 2015. Response of sunflower to various pre-germination techniques for breaking seed dormancy. Pakistan J. Bot. 47: 413-416.
38. Paparella, S., Araújo, S.S., Rossi, G., Wijayasinghe, M., Carbonera, D. and Balestrazzi, A. 2015. Seed priming: state of the art and new perspectives. Plant Cell Rep. 34: 1281-1293.
39. Pill, W.G., Frett, J.J. and Morneau, D.C. 1991. Germination and seedling emergence of primed tomato and asparagus seeds under adverse conditions. Hort. Sci. 26: 1160-1162.
40. Pandita, V.K., Anand, A. and Nagarajan, S. 2007. Enhancement of seed germination in hot pepper following presowing treatments. Seed Sci. Technol. 35: 282-290.

41. Pekrun, C., Hewitt, J.D.J. and Lutman, P.J.W. 1998. Cultural control of volunteer oilseed rape (*Brassica napus*). J. Agric. Sci. 130: 155-163.
42. Pekrun, C., Lutman, P.J.W. and Baeumer, K. 1997. Germination behavior of dormant oilseed rape seeds in relation to temperature. Weed Res. 37: 419-431.
43. Shaykewich, C.F. 1995. An appraisal of cereal crop phenology modelling. Can. J. Plant Sci. 75: 329-341.
44. Schwember, A.R. and Bradford, K.J. 2005. Drying rates following priming affect temperature sensitivity of germination and longevity of lettuce seeds. Hort. Sci. 40: 778-781.
45. Schwember, AR. and Bradford, K.J. 2010. Gene expression during seed priming. Plant Mol. Biol. 73: 105-118.
46. Soltani, A., Robertson, M.J., Torabi, B., Yousefi-Daz, M. and Sarparast, R. 2006. Modelling seedling emergence in chickpea as influenced by temperature and sowing depth. Agric. Forest Meteorol. 138: 156-167.
47. Soltani, E., Ghaderi-Far, F., Baskin, C.C. and Baskin, J.M. 2016. Problems with using mean germination time to calculate rate of seed germination. Aust. J. Bot. 63: 631-635.
48. Suanda, D.S. 2012. Cardinal Temperatures of *Brassica sp.* and how to determine It. Agrotrop. 2: 33-39.
49. Tarquis, A.M. and Bradford, K.J. 1992. Pre hydration and priming treatments that advance germination also increase the rate of deterioration of lettuce seeds. J. Exp. Bot. 43: 307-317.
50. Thygerson, T., Harris, J.M., Smith, B.N., Hansen, L.D., Pendleton, R.L. and Booth, D.T. 2002. Metabolic response to temperature for six populations of winterfat (*Eurotia lanata*). Thermochim. Acta. 394: 211-217.
51. Taylor, A.G., Allen, P.S., Bennett, M.A., Bradford, K.J., Burris, J.S. and Misra, M.K. 1998. Seed enhancements. Seed Sci. Res. 8: 245-256.
52. Torabi, B., Adibniya, M. and Rahimi, A. 2015. Seedling emergence response to temperature in safflower: measurements and modeling. Int. J. Plant Prod. 9: 393-412.
53. Toh, S., Imamura, A., Watanabe, A., Nakabayashi, K., Okamoto, M., Jikumaru, Y., Hanada, A., Aso, Y., Ishiyama, K. and Tamura, N. 2008. High temperature induced abscisic acid biosynthesis and its role in the inhibition of gibberellin action in Arabidopsis seeds. Plant Physiol. 146: 1368-1385.
54. Tuan, P.A., Kumar, R., Rehal, P.K., Toora, P.K. and Ayele, B.T. 2018. Molecular mechanisms underlying abscisic acid/gibberellin balance in the control of seed dormancy and germination in cereals. Plant Sci. 9. In press.
55. Windauer, L., Altuna, A. and Benech-Arnold, R. 2007. Hydrotime analysis of *Lesquerella fendleri* seed germination responses to priming treatments. Ind. Crop. Prod. 25: 70-74.
56. Welbaum, G.E. and Bradford, K.J. 1991. Water relations of seed development and germination in muskmelon (*Cucumis melo* L.) VI. Influence of priming on germination responses to temperature and water potential during seed development. J. Exp. Bot. 42: 393-399.
57. Xia, Q., Maharajah, P., Cueff, G., Rajjou, L., Prodhomme, D., Gibon, Y. and El-Maarouf-Bouteau, H. 2018. Integrating proteomics and enzymatic profiling to decipher seed metabolism affected by temperature in seed dormancy and germination. Plant Sci. 269: 118-125.
58. Yoong, F.Y., O'Brien, L.K., Truco, M.J., Huo, H., Sideman, R., Hayes, R., Michelmore, R.W. and Bradford, K.J. 2016. Genetic variation for thermotolerance in lettuce seed germination is associated with temperature-sensitive regulation of ethylene response factor1 (ERF1). Plant Physiol. 170: 472-488.
59. Zheng, G.H., Wilen, R.W., Slinkard, A.E. and Gusta, L.V. 1994. Enhancement of canola seed germination and seedling emergence at low temperature by priming. Crop Sci. 34: 1589-159.