الفصل الثالث

فسيولوجيا الخس

إنبات البذور

حيوية البذور

لا تحتفظ بذور الخس بحيويتها لفترة طويلة. وتزداد سرعة فقدان البذور لحيويتها مع ارتفاع درجة حرارة التخزين، أو الرطوبة النسبية فى الجو المحيط بالبذرة. ويمكن إطالة فترة احتفاظ البذور بحيويتها بخفض رطوبتها إلى ٧٪، ثم تخزينها فى أوعية غير منفذة للرطوبة، أو تخزينها فى درجة حرارة التجمد أو دونها.

ويعد فقدان الحيوية آخر المراحل فى تدهور البذور. ويسبق ذلك بطء الإنبات، ونمو بادرات شاذة، وظهور بادرات ذات فلقات حمراء اللون، بها بقع حمراء متحللة، وتلك حالة فسيولوجية لا يعرف سببها على وجه التحديد، إلاّ أنها ترتبط بتقدم البذور فى العمر، خاصة عند تخزينها فى ظروف غير مناسبة (عن Ryder ١٩٧٩).

علاقة حجم البذرة بالنمو النباتى

أوضح Cummings منذ عام ١٩١٤ (عن Jones & Roza ١٩٢٨) أن شتلات الخس الناتجة من زراعة بذور كبيرة الحجم تكون أطول، كما تكون أوراقها أطول وأعرض عما فى البادرات التى من نفس العمر لبذور أصغر حجمًا، وقد أدت زراعة بادرات البذور الكبيرة الحجم إلى إنتاج رؤوس أكبر حجمًا وبها نسبة أعلى من الرؤوس الصالحة للتسويق.

وأوضحت دراسات كل من Scaife & Jones (١٩٧٠) وجود علاقة طردية خطية بين وزن بذرة الخس، ووزن النبات الناتج منها عند الحصاد. وقد عبرا عن تلك العلاقة بالمعادلة التالية:

وزن البنات الطازج بالجرام = ١٠٣ + ٨٠ س.

حيث س: وزن البذرة بالملليجرام.

كما قارن Gelmond (١٩٧١) بذور الخس الصغيرة التى يبلغ متوسط وزن البذرة منها ٠,٥٦ مجم بالبذور الكبيرة التى يبلغ متوسط وزنها ١,٠ مجم، ووجد أن نسبة الإنبات كانت أعلى فى البذور الكبيرة، وأن البادرات الناتجة منها كانت فلقاتها أكبر، وسويقاتها الجنينية العليا أشد سمكًا، وكانت النباتات البالغة أعلى فى كل من الوزن الطازج والوزن الجاف. وقد ذكر Bass (١٩٨٠) أبحاثًا أخرى تؤيد هذه النتائج، وأبحاثًا تدل على أن التنبؤ بقوة نمو البادرات من وزن البذور لا يكون سليمًا إلا عند مقارنة بذور نفس (اللوط) lot المنتجة تحت نفس الظروف.

كذلك فإن بذور الخس العالية الكثافة (وهى التى يمكن فصلها عن البذور القليلة الكثافة باختبار الطفو فى سوائل خاصة) تعطى عند زراعتها إنباتًا أسرع وأكثر تجانسًا. وقد استخدم فى فصل بذور الخس القليلة الكثافة التحضير التجارى Maltrin 500 (Hill وآخرون ١٩٨٩).

مراحل إنبات البذور

يمر إنبات بذور الخس بثلاث مراحل فسيولوجية، كما يلى:

١ – المرحلة السابقة للحث Preinduction phase:

تمتص البذور الماء فى هذه المرحلة التى تستغرق حوالى ٩٠ دقيقة فى حرارة الغرفة، ويزداد معدل امتصاص البذور للماء بارتفاع درجة الحرارة، وليس لغياب الأكسجين فى هذه المرحلة أى تأثير، بينما تزداد حساسية البذور للضوء الأحمر – بمعدل متزايد – بارتفاع درجة الحرارة. وفى الحرارة العالية جدًا (٣٥°م) فإن الإنبات الذى يحدث بعد ذلك يتوقف تمامًا فى الظلام، بينما تقل حدة هذا التثبيط بالتعرض للضوء الأحمر.

٢ – مرحلة الحث Induction phase:

تبلغ حساسية البذور للضوء الأحمر والأشعة تحت الحمراء أعلى معدلاتها فى تلك المرحلة، حيث يكفى تعريض البذور للضوء الأحمر لمدة دقيقة واحدة لتهيئتها للإنبات. وليس لدرجة الحرارة أو غياب الأكسجين أو وجوده أى تأثير فى هذه المرحلة.

٣ – المرحلة التالية للحث Postinduction phase:

تستغرق هذه المرحلة حوالى ٩ ساعات فى درجة حرارة الغرفة، ويحدث خلالها

تفاعل يلزمه الأكسجين بعد تعرض البذور للضوء الأحمر مباشرة. وهذه المرحلة حساسة كذلك لدرجة الحرارة، حيث يتوقف الإنبات فى حرارة ٣٥°م. كذلك فإن تعريض البذور للأشعة تحت الحمراء فى هذه المرحلة لا يمنعها من الإنبات (عن Ryder ١٩٩٩).

سكون البذور الابتدائى والسكون الثانوى

يعود السكون فى بذور الخس إلى وجود موانع أيضية Metabolic Blocks تمنع الإنبات، ولا يمكن التخلص منها إلا بمعاملات خاصة: كتعريض البذور للضوء أو الحرارة المنخفضة وهى متشربة بالماء، أو بواسطة المعاملة ببعض المركبات الكيميائية. وتؤدى هذه المعاملات إلى إحداث تغيرات فى مسارات الأيض، تقود فى النهاية إلى إنبات البذور. وتعتبر بذور الخس من أبرز الأمثلة لهذه الحالة من السكون.

ويمكن تلخيص خصائص السكون فى بذور الخس فى النقاط التالية:

١ – تظهر حالة السكون بوضوح فى الأسابيع القليلة التالية للحصاد، ثم تخف حدتها تدريجيًا مع التخزين الجاف للبذور، حيث تستكمل البذور نضجها أثناء تلك الفترة (تسمى بفترة الـ after ripening)، وهى الفترة التى يتم خلالها تخلص البذور من موانع الإنبات.

٢ – تختلف أصناف الخس فيما يلى:

(أ) شدة سكون بذورها بعد الحصاد.

(ب) طول المدة التى يلزم مرورها بعد الحصاد، حتى تنتهى حالة السكون؛ فتتراوح فترة السكون من أسابيع قليلة إلى شهور، وربما سنة أو أكثر فى الأصناف المختلفة. ويظهر السكون بوضوح – ولفترة طويلة – فى صنفى الخس: جراند رابيدز Grand Rapids، وهبّارد ماركت Hubbard Market.

٣ – بذور الخس غير الساكنة (أو التى انتهت فترة بعد النضج after ripening بها) يمكن أن تدخل فى طور سكون ثانوى secondary dormancy فى حرارة مرتفعة (٢٥°م، أو أكثر).

٤ – يمكن التغلب على سكون البذور الحديثة الحصاد، وكذلك السكون الثانوى

بتعريض البذور للضوء، أو للحرارة المنخفضة، أو لبعض المعاملات الكيميائية بشرط تشرب البذور للماء أثناء تلك المعاملات.

٥ - تختلف أصناف الخس اختلافًا كبيرًا فى درجة الحرارة القصوى التى يمكن أن يحدث عندها إنبات، دون أن تدخل البذور فى طور سكون ثانوى.

السكون الثانوى secondary dormancy أو الحرارى

السكون الثانوى هو نوع من أنواع السكون الذى يرجع إلى وجود موانع أيضية للإنبات، ويحدث عند تعريض البذور غير الساكنة لظروف خاصة تدفعها للدخول فى حالة سكون؛ فمثلاً .. تدخل بذور الخس غير الساكنة فى حالة سكون ثانوى عند تعريضها، وهى متشربة للماء لدرجات حرارة مرتفعة فى الظلام، وهو الأمر الذى يحدث بصورة طبيعية عند محاولة زراعة البذور غير الساكنة فى أشهر الصيف أثناء ارتفاع درجة الحرارة؛ حيث يكون الإنبات ضعيفًا للغاية فى حرارة ٣٠°م، ومنعدمًا فى حرارة ٣٥°م. وتحدث الظاهرة نفسها أيضًا عند محاولة إنبات بذور الكرفس والشيكوريا فى درجة الحرارة المرتفعة (Hatrmann & Kester ١٩٨٣).

وقد أدى نقع بذور الخس من صنف Grand Rapids فى الماء فى الحرارة العالية لفترة طويلة إلى دخولها فى سكون ثانوى مع فقدها لقدرتها على الإنبات عند إعادتها إلى ظروف مثلى للإنبات بعد ذلك. وقد وجد أن غسيل البذور التى دخلت فى طور السكون الثانوى بالماء أعاد إليها القدرة على الإنبات - جزئيًّا - مرة أخرى. هذا .. بينما أدى استمرار غسيل البذور بالماء المقطر أثناء استنباتها فى حرارة ٣٥°م إلى تقليل دخولها فى سكون ثانوى إلى حد كبير، وكانت تلك البذور مماثلة للبذور غير الساكنة من حيث أنها لم تتطلب سوى التعرض للضوء لكى تنبت فى الحرارة الأقل، وأنها أنبتت فى الظلام إذا عوملت بحامض الجبريلليك. وقد وجد أن الماء الذى استعمل فى استنبات البذور التى دخلت فى طور سكون حرارى يمنع إنبات البذور غير الساكنة لدى معاملتها به؛ مما يعنى تكوّن مثبطات للإنبات فى البذور التى تدخل فى طور سكون ثانوى (Small & Gutterman ١٩٩١).

كانت الحساسية للحرارة العالية أعلى ما يمكن إذا تعرضت البذور لها بداية من

تشربها بالماء ولمدة لا تقل عن ثماني ساعات، هذا بينما أحدث تعريض البذور للحرارة العالية عند بداية انقسام الخلايا (أى بعد حوالى ١٢ ساعة من الزراعة) تأخيرًا قليلاً فى الإنبات. أما عندما تأخر تعريض البذور للحرارة العالية إلى ما بعد بداية انقسام خلايا الجنين ونموها فإن الإنبات استمر بصورة طبيعية. ولذا .. فإن أى وسيلة تسمح بوصول الجنين إلى مرحلة انقسام الخلايا على حرارة تتراوح بين ١٥، و ٢٢°م تجعل استمرار الإنبات ممكنًا حتى لو تعرضت البذور المزروعة لحرارة عالية بعد ذلك. ويعد ذلك المفهوم هو الأساس فى تطبيق مختلف معاملات الاستنبات والنقع فى مختلف المحاليل (seed priming) قبل الزراعة (عن Wien ١٩٩٧).

وتزداد حساسية بذور الخس للحرارة العالية بتعريضها للشدّ الرطوبى، وتزداد تلك الحساسية بزيادة درجة الشدّ الرطوبى.

ويمكن التغلب على حالة السكون الثانوى بعدد من المعاملات، كما يلى:

١ - يؤدى حفظ التقاوى فى الثلاجة بين طبقات من القماش المبلل بالماء لمدة أربعة أيام إلى التخلص من سكون البذور الحديثة الحصاد، وإلى تلافى دخول البذور فى سكون ثانوى عند الزراعة، حتى إذا ارتفعت حرارة التربة إلى ٣٠-٣٥°م.

٢ - يمكن تجنب السكون الثانوى فى حرارة ٣٠°م بنقع البذور فى محلول ثيوريا بتركيز ٠,٥٪، ويظل تأثير الثيوريا فعالاً حتى مع تجفيف البذور قبل الزراعة.

٣ - وجد أن للإثيلين، وثانى أكسيد الكربون، والجبريللين، والكاينتين، والإثيفون تأثيرًا منشطًا على إنبات بذور الخس فى درجات الحرارة المرتفعة (Sharples ١٩٧٣). لكن المعاملة بالجبريللين تحل مشكلة السكون الثانوى جزئيًا؛ إذ أدى نقع البذور فى الماء لمدة ساعتين، ثم فى الجبريللين لمدة ساعة إلى إنبات بذور الصنف جراند رابيدز Grand Rapids فى حرارة ٢٥°م، بينما لم يكن للمعاملة أى تأثير فى حرارة ٣٥°م (Lewark & Khan ١٩٧٧).

تباين الأصناف فى شدة حساسية بزورها للحرارة العالية وغياب الضوء

تتفاوت أصناف الخس كثيرًا فى مدى قدرة بذورها على الإنبات فى الحرارة

العالية. ويبين جدول (٣-١) الحد الأقصى لدرجة الحرارة التى تسمح بحدوث ٥٠٪ إنبات فى خلال سبعة أيام فى عدد من أصناف الخس. ويتبين من الجدول أن أصناف طراز خس الرؤوس ذات الملمس الدهنى هى أكثر الأصناف حساسية للحرارة العالية (Gray ١٩٧٥).

جدول (٣-١): درجة الحرارة القصوى التى تنبت عندها البذور بنسبة ٥٠٪ - فى خلال ٧ أيام - فى عدد من أصناف الخس.

الطراز	الصنف	الحرارة (م)
خس الرؤوس ذات الملمس الدهنى	Hilde	٢٥,٧
	Plenos	٢٥,٩
	Borough Wonder	٢٧,٠
	Standwell	٢٧,٣
	Feltham King	٢٨,٤
	Avondefiance	٢٨,٥
	Mildura	٢٩,٨
خس الرومين	Dorina	٣١,٠
	Little Gem	٣١,٠
خس الرؤوس ذات الأوراق السهلة التقصف	Great Lakes 659	٣١,٠
	Avoncrisp	٣٢,٨

هذا مع العلم بأن درجة الحرارة المثلى لإنبات جميع الأصناف التى تضمنتها الدراسة - وعددها ٢٢ صنفًا - تراوحت بين ١٥، و ٢٢°م.

وبينما يعد الصنف Grand Rapids من أكثر أصناف الخس حساسية للسكون الثانوى، فإن تلك الظاهرة لم تحدث لبذور الصنفين New York، و Great Lakes علمًا بأن الصنف الأخير كان أكثر حساسية لغياب الضوء، كما كان الصنف Cobham Grean شديد الحساسية للحرارة العالية (عن Ryder ١٩٩٩).

ومن بين التراكيب الوراثية الأخرى التى تتحمل بذورها الإنبات فى الحرارة

العالية: السلالة PI251245، والصنف الإسباني الورقي Maturo الذى يعتقد بأن صفة تحمله للحرارة قد نقلت إلى الصنفين Tall Guzmaine، و Floricos 83.

كما وجد بدراسة ٦٢ تركيبًا وراثيًا من الخس حُصِلَ عليها من مواقع مختلفة أن تلك التى جمعت من مناطق حارة كانت أكثر قدرة على الإنبات فى الحرارة العالية (عن Sung وآخرين ١٩٩٨ب).

دور الحرارة التى كانت سائدة وقت إنتاج البذور فى تكوينها

تزداد قدرة البذور على الإنبات فى الحرارة العالية عندما يكون قد سبق إنتاجها فى حرارة عالية. ولدراسة هذا الموضوع أنتجت بذور خمسة تراكيب وراثية من الخس تختلف فى شدة حساسيتها للسكون الحرارى (هى الأصناف Dark Green Boston، و Valmaine الحسّاسين thermosensitive، و Floricos 83، و Everglades، و PI 251245 المتحملة thermotolerant) فى حرارة (نهار/ليل): ١٠/٢٠، أو ١٥/٢٥، أو ٢٠/٣٠، أو ٢٥/٣٥°م، وذلك بهدف التعرف على تأثير تلك الظروف التى أنتجت فيها البذور على إنباتها فى حرارة تراوحت بين ٢٤، و ٣٦°م مع ١٢ ساعة إضاءة. ولقد وجد أنه مع زيادة حرارة الإنبات ازدادت نسبة الفشل فى الإنبات. وفى حرارة إنبات أعلى من ٢٧°م فإن البذور التى تكونت فى حرارة ١٠/٢٠ أو ١٥/٢٥°م انخفض إنباتها بدرجة أشد عن تلك التى تكونت فى حرارة ٢٠/٣٠ أو ٢٥/٣٥°م. وكانت بذور الصنفين Dark Green Boston، و Everglades التى أكملت تكوينها فى حرارة ٢٠/٣٠°م على درجة أعلى من تحمل الحرارة العالية عند الإنبات عند تلك التى أكملت تكوينها فى حرارة أقل. وأما بذور الصنف Valmaine التى أنتجت فى حرارة ١٠/٢٠°م فقد كان إنباتها فى حرارة ٣٠°م بنسبة ٤٠٪، ولكن تلك التى أنتجت فى حرارة أعلى زاد إنباتها عن ٩٥٪، هذا بينما لم يتأثر إنبات بذور الصنف Valmaine – فى حرارة تزيد عن ٣٠°م – بدرجة الحرارة التى أنتجت فيها البذور. ويعنى ذلك أن الحد الأقصى الحرارى الذى يمكن أن تنبت عنده بذور الخس يتأثر بدرجة الحرارة التى تنتج فيها البذور، حيث تزداد القدرة على الإنبات فى بذور الأصناف الحساسة للحرارة المرتفعة، ويصبح إنبات بذور السلالة PI 251245 كاملاً – على حرارة ٣٦°م – عندما يكون إنتاج البذور فى حرارة عالية (Sung وآخرون ١٩٩٨ب).

دور الأكسجين فى سكون البذور وإنباتها

يتطلب إنبات بذور الخس توفر الأكسجين فى التربة حول البذور؛ ويعد ذلك أحد الأسباب التى تستدعى أن تكون زراعة البذور سطحية، وهو أمر تزداد أهميته فى الأراضى الثقيلة عما فى الخفيفة. وقد وجدت علاقة قوية بين مدى توفر الأكسجين للبذور ودرجة الحرارة التى يمكن أن يحدث عندها الإنبات، ذلك لأن الأكسجين يقل توفره للجنين فى الحرارة العالية مقارنة بمدى توفره فى الحرارة المنخفضة. وعادة .. لا تنبت البذور فى حرارة ٣٠°م، ولكن الجنين يمكنه النمو فى تلك الدرجة إذا أزيل الغلاف البذرى والإندوسبرم. ويعنى ذلك أن تلك الطبقات تعيق نفاذ الأكسجين إلى الجنين إلى حد يجعل مستواه غير كافٍ فى الحرارة العالية.

وكقاعدة عامة .. فإن تلك العلاقة بين درجة الحرارة وتيسر الأكسجين للجنين تكون أكثر وضوحا فى البذور الحديثة الحصاد عنها فى البذور القديمة إلى درجة أن البذور التى يبلغ عمرها سنتان غالبًا ما يكون إنباتها أسرع وأكثر تجانسًا عن إنبات البذور الحديثة الحصاد (عن Jones & Roza ١٩٢٨).

وتأكيدًا لدور الأكسجين فى السكون الثانوى لبذور الخس، فقد وجد أن المشكلة تزداد حدة عند زراعة البذور المغلفة التى تستعمل لأجل إحكام مسافة الزراعة؛ حيث يؤدى التغليف - الذى يبطئ من نفاذ الأكسجين إلى البذرة - إلى خفض درجة الحرارة التى تدخل عندها البذور فى حالة السكون (عن Valdes & Bradford ١٩٨٧).

وبينما أدت معاملة بذور الخس بأى من السيكلوهكسيميد cycloheximide أو الكلورامفينيكول chloramphenicol (وهما مثبطان للتنفس) إلى تثبيط إنباتها إلا أن ذلك التأثير أمكن التغلب عليه - واستعادت البذور قدرتها على الإنبات بالمعاملة بالكاينتين والأكسجين، على التوالى. كذلك فإن التأثير المثبط للإنبات لكلا المركبين أمكن التخلص منه كلية (بنسبة ١٠٠٪) بالمعاملة المزدوجة بكل من الكاينتين والأكسجين. هذا بينما لم يكن لأى من حامض الجبريلليك أو الإثيلين دورًا فى التغلب على التأثير المثبط لأى من السيكلوهكسيميد أو الكلورامفينيكول (Schultz & Small ١٩٩١).

دور الغلاف البذرى (الثمرى) فى السكون

إن منع الإنبات الذى تحدثه الحرارة العالية يتحدد من خلال التأثير المقيِّد للغلاف

الثمرى وضعف قوة نمو الجنين؛ فمع ارتفاع درجة الحرارة لا يستطيع المحور الجنينى توليد قوة كافية للنفاذ من الغلاف الثمرى. وإذا ما تم وخز الغلاف الثمرى أو شقه أو إزالته، فإن الإنبات يتحسن كثيرًا؛ مما يعنى أن تلك الظاهرة ليست خاصة بالجنين (عن Wien ١٩٩٧).

تتضمن الأغلفة التى تحيط بجنين بذرة الخس الغلاف الثمرى الخارجى pericarp والأغلفة البذرية integuments، والإندوسبرم. ولكى يحدث الإنبات لابد أن يخترق محور الجنين تلك الطبقات. وفى درجات الحرارة العالية التى يحدث عندها السكون الحرارى تعمل تلك الأغلفة كعائق فيزيائى يمنع الإنبات. ويؤدى قطع أو إزالة الإندوسبرم، والأغلفة البذرية، والبيريكارب إلى التغلب على مشكلة السكون الحرارى. كذلك فإن إضعاف الأنسجة مقابل قمة الجذير ربما يكون كافيًا للتخلص من موانع الإنبات؛ بما يسمح ببزوغ الجذير. ولمعاملات نقع البذور seed priming تأثير مماثل فيما يتعلق بتحسين الإنبات وخاصة فى الحرارة العالية (عن Sung وآخرين ١٩٩٨أ).

ويذكر أن سبب دخول بذور الخس فى حالة سكون ثانوى عند محاولة إنباتها فى درجات الحرارة المرتفعة هو أن التنفس يزداد بشدة تحت هذه الظروف، وتزداد بذلك الحاجة إلى تبادل الغازات، ولكن قد يعوق غشاء الإندوسبرم endosperm membrare حركة الغازات من البذور وإليها، ومن ثم .. يتسبب فى دخول البذور فى حالة سكون، إلاّ أن محاولة استنبات البذور فى درجة حرارة منخفضة تساعد على تمزق هذا الغشاء، واستكمال المراحل الأولى للإنبات، بحيث يمكن للبذور أن تنبت بسهولة بعد ذلك فى درجات الحرارة المرتفعة.

وقد حصل Guedes وآخرون (١٩٨١) على نتائج تؤيد هذه النظرية، عندما قاموا بنقع البذور لفترة محدودة فى حرارة معتدلة، وإثبات أن التمزقات التى تحدث فى غشاء الإندوسبرم آنذاك لها علاقة أكيدة بإمكان إنبات البذور فى حرارة مرتفعة بعد ذلك. وقد عامل الباحثون بذور الخس من صنف مينيتّو Minetto بالنقع فى الماء فى حرارة ٢٠°م، أو فى محلول فوسفات البوتاسيوم فى حرارة ١٥°م لفترات مختلفة، وبعد تجفيف البذور قاموا باستبناتها فى حرارة ٣٠°م، وكانت نتائج دراساتهم كالتالى:

١ – لم يكن للنقع فى الماء – لمدة ٦ ساعات – تأثير على إنبات البذور فى درجات الحرارة المرتفعة، ولكن ازدادت فاعلية معاملة النقع فى الماء مع زيادة مدة المعاملة. وحدث أحسن إنبات فى حرارة ٣٥°م، عندما كان النقع فى الماء لمدة ١٦ ساعة.

٢ – كان النقع فى محلول ١٪ فوسفات البوتاسيوم أكثر فاعلية فى التأثير على الإنبات فى حرارة ٣٥°م، وحدث أحسن إنبات عندما كانت فترة النقع ٩ ساعات، وكانت فترات النقع الأقل من ذلك أقل فاعلية.

٣ – عند النقع فى محول ١٪ فوسفات البوتاسيوم لم يظهر أى تمزق يغشاء الإندوسبرم فى فترات النقع القصيرة، ولكن بعد ٩ ساعات من النقع ظهر التمزق، وازداد ظهوره تدريجيًا مع زيادة فترة المعاملة، حتى كان واضحًا تمامًا بعد ٢١ ساعة.

ولقد دخلت بذور صنف الخس Vol-Tex 39 فى طور سكون ثانوى عند محاولة استنباتها فى حرارة ٣٠°م، بينما أنبتت بذور الصنف Floricos بنسبة ١٠٪ فى ٣٤°م. وقد ازداد تحمل كلا الصنفين لظروف الشدّ الحرارى عندما أزيل الغلاف البذرى فيهما (Dunlap وآخرون ١٩٩٠)

كذلك وجد أن البذور التى عوملت بالنقع (primed seed) كان محتواها المائى النهائى أعلى من محتوى البذور التى لم تنقع، وكانت قادرة على الإنبات فى ٣٦°م، بينما لم يحدث إنبات على تلك الدرجة فى البذور الحساسة التى لم تنقع. وقد أجريت اختبارات لتحديد القوة التى تلزم لاختراق البذور الكاملة أو الإندوسبرم فى خمسة تراكيب وراثية تتباين فى شدة حساسيتها أو تحملها للحرارة العالية، وذلك على درجتى ٢٤، و ٣٣°م، وأظهرت النتائج أن الصنف Dark Green Boston – وهو صنف حساس للحرارة – كان أعلاها فى شدة مقاومة بذوره للاختراق (٠,٢٠٧ نيوتن N)، بينما كانت السلالة PI251245 – وهى سلالة تتحمل الحرارة العالية – أقلها (٠,١٣٩ نيوتن). ولقد تباينت مقاومة الإندوسبرم فى الخمسة تراكيب وراثية للاختراق، إلاّ أن ثلاثة تراكيب متحملة للحرارة كانت مقاومة الإندوسبرم فيها للاختراق أقل مما فى صنفين حساسين للحرارة. ولقد انخفضت القوة التى لزمت لاختراق البذور مع زيادة فترة تشريب البذور بالماء على ٣٦°م فى كل من البذور التى سبق نقعها وتلك التى

لم يسبق نقعها فى كل من التركيبين الوراثيين المتحملين للحرارة، ولكن ليس فى التراكيب الوراثية الحساسة، بينما أدى النقع إلى تقليل القوة الابتدائية التى لزمت لاختراق البذور والإندوسبرم فى كل التراكيب الوراثية. ولذا .. فإن بروز الجذير من البذرة يتطلب أولاً خفض مقاومة طبقة الإندوسبرم، ثم إضعاف البيريركارب والأغلفة البذرية بالقدر الكافى (Sung وآخرون ١٩٩٨أ)

دور التغيرات الكيميائية الداخلية والهرمونية والإنزيمية فى سكون البذور والتخلص منه

١ دور الأمينات المتعددة

على الرغم من زيادة تركيز الأمينات المتعددة polyamin فى البذور التى تمت تهيئتها (نقعها) لدى محاولة استنباتها على ٣٥°م، فإنه لم يثبت وجود علاقة بينها وبين التخلص من السكون الحرارى (Huang & Khan ١٩٩٢).

٢ – الإثيلين:

تبين أن مركب 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (اختصارًا: ACC) يلعب دورًا فى التخلص من السكون الحرارى، حيث يزداد تركيزه فى البذور التى سبقت معاملتها بالـ priming (النقع) لدى استنباتها على ٣٥°م، وتؤدى المعاملة بالمركب aminoethoxyvinylglycine (اختصارًا AVG) المثبط لتمثيل الـ ACC إلى خفض تركيزه ومنع الإنبات على ٣٥°م، كما تؤدى المعاملة بأى من الـ ACC الخارجى أو الإثيفون أو الإثيلين إلى استعادة البذور المعاملة بالـ AVG لقدرتها على الإنبات فى حرارة ٣٥°م، كما أن الكوبالت – وهو مثبط لتحول الـ ACC إلى إثيلين يمنع – جزئيًا – إنبات البذور التى سبقت معاملتها بالـ priming – على حرارة ٣٥°م (Huang & Khan ١٩٩٢).

ولقد وجد فى الأصناف ذات القدرة على الإنبات فى الحرارة العالية أن البذور تنتج الإثيلين خلال فترة تشربها بالماء، بينما لا يحدث ذلك فى بذور الأصناف التى يثبط إنباتها بفعل الحرارة العالية خلال استنباتها. وقد أدت معاملة البذور بالإثيفون (الذى ينتج الإثيلين)، أو ببادئ الإثيلين ACC، أو بالإثيلين ذاته إلى تقليل السكون الحرارى إلى حد ما، ولكن تلك المعاملات لم تكن فعالة فى حرارة ٣٥°م. وأدى الجمع بين المعاملة

بالإثيفون وشق الغلاف الثمرى إلى تحقيق مزيد من التحسن فى الإنبات فى الحرارة العالية، مما حدى بالبعض إلى الاعتقاد بأن إنتاج البذور للإثيلين فى الحرارة العالية قد يتوقف بسبب نقص الأكسجين الذى يحدثه الغلاف الثمرى غير المنفذ للغازات. هذا إلا أنه لا يعرف إلى الآن كيف يعمل الإثيلين على تحسين الإنبات فى الحرارة العالية، باستثناء ما وجده أحد الباحثين من أن الأجنة التى عوملت بالإثيلين كانت السويقة الجنينية السفلى فيها سميكة، وأن ذلك قد يسمح للجنين بشق الغلاف الثمرى والنفاذ منه، ولكن الغلاف الثمرى ذاته لم تتأثر مقاومته فى الحرارة العالية بالمعاملة بالإثيلين (عن Wien ١٩٩٧).

وجد Mascimento وآخرون (٢٠٠٠أ) أن بذور التركيبين الوراثيين المتحملان للحرارة العالية: الصنف Everglades والسلالة PI251245 ازداد فيهما نشاط الإنزيم endo-β-mannanase قبل خروج الجذير على حرارة ٣٥°م عما فى الأصناف الحساسة للحرارة: Dark Green Boston، و Valmine، و Floricos 83. كذلك أنتجت بذور التركيبين الوراثيين المتحملين للحرارة قدرًا أكبر من الإثيلين فى الحرارة العالية.

وفى حرارة ٣٥°م كان إنبات بذور الصنفين Dark Green Boston، و Everglades – الحساسين للحرارة – والتى أنتجت فى حرارة (نهارًا/ليلاً) ٢٠/١٠°م .. كان إنباتها ١٠٪، و ٣٢٪، على التوالى، بينما كان إنبات البذور التى أنتجت فى نظام حرارى ٣٠/٢٠°م ٦٧٪، و ٨٣٪ فى الصنفين، على التوالى. وكان نشاط الإنزيم endo-β-mannanase قبل بزوغ الجذير أعلى فى بذور دارك جرين بوسطون المنتجة فى نظام حرارى ٣٠/٢٠°م عما فى تلك التى أنتجت فى ٢٠/١٠°م. وقد تأكد بذلك وجود علاقة بين قدرة البذور على الإنبات فى الحرارة العالية، وقدرتها على إنتاج الإثيلين، والزيادة فى نشاط الإنزيم endo-β-mannanase قبل بزوغ الجذير (Nascimento وآخرون ٢٠٠٠).

ولقد اقترح أن الإثيلين يتغلب على التأثير المثبط للحرارة العالية فى البذور الحساسة للحرارة بإضعاف الإندوسبرم من خلال زيادته لنشاط الإنزيم endo-β-mannanase الذى يعمل على تحليل السكريات المتعددة التى تحتوى على الجالاكتومانّان galactomannan (عن Nascimento وآخرين ١٩٩٩).

كما وجد أن تثبيط إنزيم الجلوتامين سنثيز glutamine synthase ربما يؤدى إلى دخول البذور فى سكون حرارى (عن Ryder ١٩٩٩).

ويعتقد بأن الجبريللين GA_1 هو الجبريللين الرئيسى النشط فسيولوجيًّا فى إنبات بذور الخس. وقد وجد أن المستوى الطبيعى لهذا الجبريللين ازداد بعد حوالى ٦ ساعات من تعريض البذور للضوء الأحمر لفترة قصيرة إلى ثلاثة أمثال مستواه فى الظلام، كما أدى تعريض البذور للأشعة تحت الحمراء بعد تعريضها للضوء الأحمر إلى تثبيط فعل الضوء الأحمر (Toyomasu وآخرون ١٩٩٣، و ١٩٩٨).

وقد أجريت دراسة للتعرف على دور حامض الأبسيسك abscisic فى إنبات بذور الصنف الحساس للضوء رتسا Ritsa والصنف غير الحساس استرادا Strada، وقد وجد أن تثبيط إنبات بذور الصنف رتسا بالمعاملة بحامض الأبسيسك كان أشد مما فى الصنف استرادا، وانخفض مدى هذا التثبيط – فى كلا الصنفين – بتعريض البذور للضوء لفترة قصيرة. وكانت حساسية كلا الصنفين لمعاملة حامض الأبسيسك أشد فى حرارة ٢٥°م عما فى ١٥°م. وكان مستوى حامض الأبسيسك الطبيعى متماثلاً فى البذور الجافة لكلا الصنفين، ولكنه ازداد مؤقتًا فى بذور الصنف رتسا خلال الساعات الأربع الأولى من تشربها بالماء فى الظلام؛ الأمر الذى لم يحدث فى بذور استرادا ولا فى بذور رتسا التى عرضت لفترة قصيرة من الإضاءة. وأدت المعاملة بالمركب Zorial (يحتوى على Norflurazone) – وهو مثبط لتمثيل حامض الأبسيسك – إلى نقص محتوى البذور من الحامض والسماح بإنبات بذور الصنف رتسا الحساس للضوء فى الظلام. وأدى تعريض بذور رتسا لفترة إضاءة قصيرة إلى تحفيزها للإنبات، وذلك إذا ما تم التعريض للضوء بعد ٢٤–٤٨ ساعة من تشربها بالماء؛ أى بعد حدوث الزيادة المرحلية فى حامض الأبسيسك. هذا بينما كان حامض الجبريلليك مؤثرًا حينما استخدم فى معاملة البذور فى بداية تشربها بالماء. ولقد اقترح أن الضوء يحفز إنبات بذور الصنف رتسا الحساسة للضوء عن طريق تثبيط تمثيل حامض الأبسيسك وتقليل حساسية البذور للحامض ولنشاطه المثبط (Roth-Bejerano وآخرون ١٩٩٩).

دور الحرارة المنخفضة فى التغلب على السكون

تحتاج بعض البذور – مثل الخس – إلى التعرض للحرارة المنخفضة وهى متشربة للماء

حتى تنبت. وتختلف تلك المعاملة عن معاملة التنضيد التى تستمر مدة طويلة، وتستكمل خلالها البذور نضجها الفسيولوجى. أما فى هذه الحالة .. فإن معاملة الحرارة المنخفضة - مثلها فى ذلك مثل معاملة التعريض للضوء - فإنها تؤدى إلى إحداث تغيرات بنائية، من شأنها التخلص من موانع الإنبات والسكون (Pollock & Toole ١٩٦١).

ويعتبر الخس من محاصيل الخضر التى تحتاج بذورها إلى التعريض للحرارة المنخفضة وهى متشربة للماء حتى تنبت. وتختلف أصناف الخس فى مدى احتياجها إلى هذه المعاملة، كما تقل هذه الاحتياجات كلما تقدمت البذور فى العمر بعد الحصاد.

ورغم أن استنبات بذور الخس غير الساكنة فى حرارة مرتفعة (٢٥°م أو أعلى) يؤدى إلى دخول البذور فى طور سكون ثانوى secondary dormancy .. إلاّ أن هذا الكسون الثانوى يمكن تجنبه بتعريض البذور المتشربة للماء لحرارة ٤-٦°م لمدة ٣-٥ أيام قبل زراعتها. وتكفى هذه المعاملة لكسر سكون البذور الحديثة الحصاد، كما تمنع دخول البذور فى سكون ثانوى حتى ولو ارتفعت حرارة التربة إلى ٣٠-٣٥°م بعد الزراعة. وعمليًا .. تتم هذه المعاملة بحفظ التقاوى بين طبقات من القماش المبلل بالماء فى الثلاجة لمدة ٤ أيام وفى معظم الأصناف تعتبر حرارة ٢٠-٢٥°م هى الحد الأقصى للإنبات؛ حيث تدخل البذور فى درجات الحرارة الأعلى من ذلك فى طور سكون ثانوى إن لم تكن قد سبقت معاملتها بالحرارة المنخفضة (Thompson & Kelly ١٩٥٧).

هذا .. إلاّ أن أصناف الخس تختلف فى درجة الحرارة القصوى التى يمكن معها إنبات البذور الحديثة الحصاد؛ ففى ٢٥°م تنبت بذور الصنف أيسبرج Iceberg بصورة جيدة، بينما لا يحدث أى إنبات فى الصنف هوايت بوسطن White Boston. ومع تقدم البذور فى العمر بعد الحصاد .. يرتفع الحد الأقصى لدرجة الحرارة التى يمكن معها الإنبات. وبعد نحو أربعة أشهر من التخزين الجاف يمكن لبذور الخس أن تنبت بصورة لا بأس بها فى حرارة ٢٥°م، ولكن درجات الحرارة الأعلى من ذلك تدفع البذور إلى الدخول فى طور سكون ثانوى.

وقد وجد أن تبادل الحرارة بين الانخفاض والارتفاع ليلاً ونهارًا يساعد على إنبات بذور الخس. ففى حرارة متغيرة ١٥/٣٠°م (ليلاً/نهارًا) .. كانت نسبة الإنبات قريبة من

نسبة الإنبات في درجة حرارة ثابتة مقدارها ٢٠°م. أما الحرارة المتغيرة ٢٠/٣٠°م (ليلاً/نهارًا) .. فلم يكن لها تأثير يذكر. وقد ازدادت استجابة البذور للحرارة المتغيرة مع تقدمها في العمر، كما اختلفت هذه الاستجابة باختلاف الأصناف (Crocker & Barton ١٩٥٣).

دور الضوء في التغلب على السكون

تمر البذور الحديثة الحصاد من بعض أصناف الخس بطور سكون تحتاج خلاله إلى ضوء، حتى يمكنها الإنبات. فبذور الخس صنف Hubbard Market لا تنبت مطلقًا في الظلام لمدة أسبوعين بعد الحصاد. وترتفع نسبة إنبات البذور في الظلام – بصورة تدريجية – مع التخزين الجاف، ولكنها تظل منخفضة حتى بعد ١,٥ سنة من التخزين الجاف؛ إذ تبلغ نسبة الإنبات حينئذ في الظلام نحو ٥٠٪، ولكن هذه البذور تعطي إنباتًا كاملاً إذا عُرضّت للضوء – ولو لمدة ثوان قليلة – أثناء تشربها للماء. وبالمقارنة فإن بعض الأصناف الأخرى يمكن أن تنبت بذورها بصورة كاملة في الظلام بعد فترة قصيرة من التخزين الجاف.

وتعرف ظاهرة السكون الظلامي للبذور (أي عدم الإنبات في غياب الضوء) باسم skotodormancy.

ولقد عرفت ظاهرة تحفيز الضوء الأحمر أو الأبيض لإنبات بذور الخس، وتثبيط الظلام أو الأشعة تحت الحمراء لإنباتها بواسطة Flint & McAlister منذ عام ١٩٣٧، وتحدد الطول الموجي المؤثر في تلك الخاصية منذ عام ١٩٥٢ (بواسطة Borthwick وآخرين) بمقدار ٦٦٠ نانوميتر للتحفير، و ٧٣٥ نانوميتر للتثبيط. وقد اقترح الباحثون لتفسير ذلك تفاعلاً يحدث بين الضوء والنبات (البذرة) وصبغة معينة، ووجد أن هذا التفاعل يمكن عكس مساره لعدد لانهائي من المرات، وأن التعرض الأخير هو المحدد لتحفيز الإنبات أو منعه. تعرف تلك الصبغة باسم الفيتوكروم phytochrome، وهي تأخذ إحدى صورتين: Pfr عند التعرض للضوء الأحمر، و Pr عند التعرض للأشعة تحت الحمراء. وعندما تصبح نسبة الصورة Pfr إلى الفيتوكروم الكلي عالية بعد التعرض للضوء

الأحمر أو الأبيض يحدث الإنبات. وفى المقابل .. عندما تصبح تلك النسبة منخفضة بعد التعرض للأشعة تحت الحمراء أو للظلام يتوقف الإنبات (عن Ryder ١٩٩٩).

- أدت زيادة مستوى صورة الصيغة Pfr إلى إحداث زيادة متنامية فى درجة الحرارة العظمى للإنبات. وازداد مستوى الصورة Pfr الذى يلزم لحدوث ٥٠٪ إنبات – بعد التعرض لوميض واحد من الضوء – ازداد من حوالى ١١٪ عند ١٥°م، و ٢٠°م إلى ٨٦٪ عند ٣٥,٥°م (Kristie & Fielding ١٩٩٤).

وإذا ما تعرضت البذور المتشربة للماء للأشعة تحت الحمراء لفترة قصيرة ثم للظلام لمدة يوم على ٢٠°م للوصول إلى مستوى شديد الانخفاض من الصورة Pfr لصبغة الفيتوكروم، ثم عرضت لحرارة منخفضة، فإن الإنبات يتحفز حتى ولو عرضت البذور – بعد ذلك – للأشعة تحت الحمراء. وكلما ازداد الانخفاض فى درجة الحرارة – حتى ٤°م – كلما ازدادت الحساسية للأشعة تحت الحمراء التى تتعرض لها البذور بعد ذلك وازدادت نسبة الإنبات تبعًا لذلك. وفى المقابل تقل الحساسية كلما ازدادت فترة التعرض لحرارة ٢٠°م قبل التعريض للأشعة تحت الحمراء.

وفى ظروف المستويات المنخفضة من الإشعاع الضوئى الأبيض يكون تأثير الأشعة الحمراء سائدًا على تأثير الأشعة تحت الحمراء، بينما يحدث العكس – ويثبط الإنبات – فى ظروف الإضاءة القوية، علمًا بأن ذلك التأثير لا علاقة له بدرجة الحرارة.

وبتعرض أجزاء مختلفة من بذور الخس – على امتداد طولها – لحزم ضوئية صغيرة جدًا microbeams بعد إزالة الغلاف الثمرى الخارجى pericarp .. وجد أن الموقع المستقبل للأشعة هو السويقة الجنينية السفلى (عن Ryder ١٩٩٩).

ولقد تبين أن الاحتياجات الضوئية لإنبات البذور فى الخس يتم تنظيمها من خلال الغلاف الثمرى، وخاصة طبقات البشرة الداخلية endodermis التى إذا ما أزيلت فإن بذور الخس الحساسة للضوء تنبت إنباتًا كاملاً فى الظلام. وبتعريض البذور للضوء أثناء تشربها بالماء فإن القوة التى تلزم لنفاذ الجنين من الغلاف الثمرى تقل بشدة؛ بما يسمح للجنين بالنفاذ. تبدأ المرحلة الحساسة للضوء بعد بداية امتصاص البذور للماء بنحو ٩٠

دقيقة، ولا تتأثر الاستجابة للضوء بأى من درجة الحرارة أو الأكسجين. ويمكن للمعاملة بحامض الجبريلليك أن تحل محل الاحتياجات الضوئية؛ وربما يحدث ذلك التأثير للجبريللين من خلال جعله طبقة الإندوسبرم - فى الأصناف ذات الاحتياجات الضوئية للإنبات - أقل صلابة فى الظلام.

وتختلف أصناف الخس كثيرًا فى احتياجاتها الضوئية للإنبات، ولكن معظم الأصناف لا يلزمها الضوء للإنبات فى حرارة ٢٠-٢٥°م. ويوجد تفاعل قوى بين الحرارة والضوء فى التأثير على الإنبات؛ فنجد - مثلاً - أن بذور الصنف Grand Rapids تنبت بسهولة فى الظلام على حرارة ١٥°م، ولكن إنباتها يثبط بشدة فى الظلام على حرارة ٢٠°م أو أعلى من ذلك.

وبسبب الحساسية للضوء .. وجد أن بذور الأصناف ذات الاحتياجات الضوئية للإنبات تأخر إنباتها كثيرًا عندما زرعت على عمق ٦ مم مقارنة بزراعتها على عمق ٢ مم، علمًا بأن أقل من ١٪ من الأشعة الشمسية الساقطة تنفذ إلى عمق يزيد عن ٢,٢ مم فى الأراضى الناعمة. وتزداد حدة المشكلة باستعمال البذور المغلفة فى الزراعة إلا إذا كان الغلاف المستعمل يذوب بسرعة أو يتشقق بمجرد بلة بالماء (عن Wien ١٩٩٧).

دور المعاملة بمنظمات النمو وبعض المركبات الأخرى فى التغلب على السكون

يمكن أن تحل معاملة بذور الخس ببعض منظمات النمو محل الاحتياجات الضوئية لكسر حالة السكون. مثال ذلك .. المعاملة بحامض الجبريلليك، الذى أمكن عزله من بذور الخس والفاصوليا وغيرهما؛ مما يدل على أن له دورًا فى الإنبات فى الطبيعة. كذلك يُحسن إندول حامض الخليك IAA من إنبات بذور الخس فى الظلام، ولكن تأثيره لا يكون واضحًا إلاّ عندما تكون نسبة الإنبات فى الظلام - فى البذور غير المعاملة - منخفضة بدرجة كبيرة. أما إذا كانت نسبة الإنبات متوسطة الارتفاع أصلاً .. فإن المعاملة بالـ IAA لا يكون لها تأثير يذكر فى هذا الشأن (Mayer & Poljakoff-Mayber ١٩٨٢).

كذلك وجد أن المعاملة بحامض الجبريلليك حفزت الإنبات حتى مع التعرض

للأشعة تحت الحمراء، بينما كان للإثيلين مع الجبريللين تأثيرًا تداؤبيًا (أكثر فاعلية من أى منهما منفردًا) على الإنبات. وفى المقابل فإن الأنسيميدول ancymidol (وهو مثبط لتمثيل الجبريللين) ثبط الإنبات حتى مع التعرض للضوء الأحمر.

كما أمكن التغلب على السكون الحرارى بالمعاملة بالثيوريا thiourea، والكينيتن، والإثريل كذلك وجد تأثير تداؤبى (تعاونى) لبعض المركبات. فمثلاً . وجد أن المعاملة بالجبريللين والكاينتين معًا أدى إلى تحفيز الإنبات فى الحرارة العالية بدرجة زادت عن أى منهما منفردًا، بينما حفز ثانى أكسيد الكربون فى وجود الإثيلين الإنبات على حرارة ٣٥°م. وازداد الإنبات بزيادة الفترة بعد الحصاد (after ripening) حتى ثلاث سنوات، ولكن تدهورت حيوية البذور بعد ذلك ولم تكن قادرة على الإنبات حتى على ١٥°م (عن Ryder ١٩٩٩)

وقد أمكن إنبات بذور الخس فى حرارة ٣٥°م بنقع البذور لمدة ٣ دقائق فى محلول كاينتين Kinetin، بتركيز ١٠٠ جزء فى المليون (Smith وآخرون ١٩٦٨) وفى دراسة أخرى وجد أن نقع بذور الخس صنف هلدى Hilde فى الكاينتين (بتركيز ٢,٣ × ١٠ ° مولار) لمدة أربع ساعات، ثم تخفيفها لمدة ساعة، أدى إلى رفع درجة الحرارة القصوى للإنبات فى الضوء من ٢٢,٥ إلى ٣٠,٥°م، واستمر ذلك التأثير ساريًا حتى بعد ٣٠ أسبوعًا من المعاملة (Gray & Steckel ١٩٧٧).

كما وجد أيضًا أن نقع بذور الخس صنف فونكس Phoenix لمدة ٣ دقائق فى محلول كاينتين بتركيز ١٠ أجزاء فى المليون، ثم تجفيفها فى الهواء .. أدى إلى زيادة نسبة إنبات البذور فى كل من درجة الحرارة المرتفعة والضغط الأسموزى المرتفع (Odegbaro & Smith ١٩٦٩).

كذلك وجد Zeng & Khan (١٩٨٤) أن معاملة بذور الخس من الأصناف: جراند رابيدز Grand Rapids، وميزا ٦٥٩ Mesa 659 قبل الزراعة بأى من منظمات النمو pthalimide، أو GA_{4+7} مع الكاينتين بمفرده أو مع الإثيفون .. أدت إلى تقليل الأثر الضار للحرارة المرتفعة (٢٠°م ليلاً لمدة ١٢ ساعة/٣٠°م نهارًا) على إنبات البذور وظهور البادرات من التربة. وقد أدت المعاملة بـ GA_{4+7} أيضًا إلى إحداث زيادة كبيرة فى طول السويقة الجنينية السفلى، بالمقارنة بالمعاملة بالـ pthalimide.

كما أدى نقع بذور ثلاثة أصناف من الخس فى محلول K_3PO_4 بتركيز ١٪ لمدة ساعتين فى الظلام إلى خفض شدة تعرضها للسكون الحرارى. وأدت إضافة البنزيل أدنين إلى محلول النقع بتركيز ١٠٠ جزء فى المليون إلى زيادة نسبة إنبات بذور الصنف جريت ليكس - فى أطباق بترى على ٣٥°م - من ٦٥٪ فى البذور التى سبق نقعها فى K_3PO_4 فقط إلى ٩٢٪ عندما أضيف البنزيل أدنين. وكانت تلك النسب فى الصنف South Bay هى: ٢٤٪، و ٨٦٪ على التوالى (Cantliffe ١٩٩١).

كذلك تؤدى معاملة بذور الخس بالكينتين Kinetin إلى جعلها أكثر حساسية للضوء، بحيث يمكن لأقل معاملة ضوئية أن تؤدى إلى كسر حالة السكون. لذلك يعتبر الكينتين عاملاً مساعدًا على الإنبات فى الظلام ولكنه لا يحل محل الاحتياجات الضوئية كلية.

ويمكن زيادة فاعلية المعاملة بالكينتين بنقع البذور فى الأسيتون، أو فى الـ dichloromethane أولاً، ثم تجفيفها تحت تفريغ قبل نقعها فى محلول الكينتين فى حرارة ٢٥°م. وتعمل هذه المذيبات العضوية على إسراع تشرب البذور بالكينيتن. كذلك وجد أن الأسيتون يسرع من تشرب البذور بالـ GA_3، والـ IAA، دون أن يكون له تأثير ضار على البذور.

دور معاملات تهيئة البذور للإنبات Seed Priming فى التخلص من السكون

تهيأ البذور للإنبات إما بنقعها فى محاليل ذى ضغط أسموزى عال ثم زراعتها مباشرة، أو تجفيفها أولاً لتخزينها مؤقتًا قبل زراعتها (طريقة الـ osmotic priming)، وإما بكمرها لفترة محدودة فى بيئة صلبة رطبة قبل زراعتها (طريقة الـ matric priming).

١ - طريقة الـ Osmotic Priming:

يستخدم فى نقع البذور بطريقة الـ osmotic priming إما محاليل البوليثيلين جليكول أو محاليل أخرى عضوية أو لأملاح معدنية تختلف فى ضغطها الأسموزى.

لقد أدى نقع بذور الخس فى البوليثيلين جليكول ٨٠٠٠ (-١,٥٦ ميجاباسكال) لمدة ٢٤ ساعة على ١٨°م ثم تجفيفها إلى ٦٪ محتوى رطوبى .. أدى إلى منع دخول البذور فى سكون ثانوى فى حرارة تراوحت بين ٣٢، و ٣٧°م وأسرع إنباتها فى كل درجات

الحرارة المختبرة. وقد أدى تغليف البذور فى أغلفة قوامها الطين (Royal Sluis Splitkote) إلى تأخير الإنبات قليلاً وخفض الحد الأقصى لدرجة الحرارة التى يحدث عندها الإنبات مقارنة بالوضع فى البذور غير المغلفة. وقد أظهرت البذور المعاملة بالإثيلين جليكول سكونًا حراريًّا ثانويًّا عندما اختبرت بعد تغليفها مباشرة، ولكنها سريعًا ما أظهرت قدرتها على الإنبات فى الحرارة العالية. وحينما اختبرت البذور بعد خمسة أشهر من تخزينها على ٥°م، فإن البذور المعاملة بالإثيلين جليكول أمكنها الإنبات فى حرارة ٣٧°م سواء أكانت مغلفة أم غير مغلفة. وبذا .. فإن نقع البذور فى البوليثيلين جليكول ثم تجفيفها وتخزينها يعد وسيلة فعالة لتحسين إنبات البذور التى تزرع مباشرة فى الحقل الدائم فى الفترات التى تسودها حرارة عالية (Valdes & Bradford ١٩٨٧).

وقد دخلت بذور صنف الخس جراند رابيدز فى حالة سكون ثانوى عند محاولة استنباتها فى حرارة ٤٠°م لمدة ٧٢ ساعة، لكن أمكن التقليل كثيرًا من تأثير تلك الدرجة العالية بنقع البذور – على ٤٠°م – فى أى من المحاليل: بوليثيلين جليكول ٦٠٠٠ (بتركيز ٠,١٨ أو ٠,٢٦ جم/جم)، أو المانيتول (بتركيز ٠,٢ أو ٠,٤ مولار)، أو كلوريد الصوديوم (بتركيز ٠,١ أو ٠,٢ مولار). وعلى الرغم من تساوى تلك المحاليل فى ضغطها الأسموزى فإن النقع فى كلوريد الصوديوم كان الأكثر فاعلية. ولم يلزم لإنبات البذور التى عوملت بالنقع فى محلول كلوريد الصوديوم بتركيز ٠,١ مولار على حرارة ٤٠°م .. لم يلزم لإنباتها بعد ذلك فى الظلام على ٢٥°م سوى معاملتها بحامض الجبريلليك بتركيز ١٠٠ جزء فى المليون (Small & Gutterman ١٩٩٢).

وكان إنبات بذور صنف الخس Emperor على ٣٥°م أعلى ما يمكن عندما عوملت البذور قبل استنباتها بالبوليثيلين جليكول مع إضافة الإثيفون (بتركيز ١٠ ملى مولار) والكينتين (بتركيز ٠,٠٠١ ملى مولار) (Prusinski & Khan ١٩٩٣).

وأثناء معاملة بذور الصنف Dark Green Boston بالنقع فى بوليثيلين جليكول ذى ضغط أسموزى قدره –١,٢ ميجا باسكال ازداد نشاط الإنزيم endo-β-mannanase بين ٢٤ ساعة و ٧٢ ساعة بعد بداية التثبيط الأسموزى، ولم يبرز الجذير فى تلك الظروف. وقد أنبتت البذور المعاملة بهذه الطريقة بنسبة ١٠٠٪ على ٣٥°م، بينما كان إنبات

البذور التى لم تعامل ٤٪ فقط على تلك الدرجة. لوحظ ازدياد نشاط الإنزيم فى البذور التى عوملت بالنقع فى البوليثيلين جليكول قبل استنباتها مقارنة بنشاط الإنزيم فى البذور التى لم تعامل (Nascimento وآخرون ٢٠٠٠).

وتعد نترات البوتاسيوم من أكثر المواد استعمالاً فى الـ osmotic priming، وكان قد اكتشف تأثيرها عندما لوحظ أن محلول نوب knob المغذى يؤدى إلى تحسين إنبات بذور الأنواع النباتية. وبالدراسة .. وجد أن ذلك التأثير كان راجعًا إلى نترات البوتاسيوم التى توجد فى المحلول المغذى. ويتوقف التأثير على التركيز المستخدم ودرجة الحرارة.

وبينما لم تتعد نسبة إنبات بذور الخس ٢٪ على ٣٠ أو ٣٥°م، فإن نقعها فى محلول ٥٠ مللى مول من فوسفات البوتاسيوم K_3PO_4 أدى إلى إنباتها بنسبة ٤٠٪ على ٣٠°م، و بنسبة ٢١٪ على ٣٥°م (Jeongوآخرون ٢٠٠٠أ). وكانت أفضل الظروف لنقع البذور فى محلول فوسفات البوتاسيوم هى حرارة ٢٠°م لمدة يومين (Jeong وآخرون ٢٠٠٠ب).

ويتعين إجراء عملية معاملة البذور بالنقع فى تلك المحاليل على حرارة ١٥°م فى الضوء مع التهوية الجيدة، ولمدة تزيد عن ١٢ ساعة، مع تجفيف البذور – بعد المعاملة – على ٢٠°م وتجنب تجفيفها فى الحرارة الأعلى عن ذلك، ثم تخزينها – لحين زراعتها – فى حرارة منخفضة. وإذا روعيت تلك الاحتياجات فإن البذور تحتفظ بقوة إنباتها العالية لعدة شهور (عن Wien ١٩٩٧).

٢ – طريقة الـ Matric Priming:

تعرف طريقة الـ matric priming – كذلك – باسم matric conditioning، وبمقتضاها تُخلط البذور ببيئة رطبة ليس لها ضغط أسموزى يذكر، حيث تمر البذور بمراحل الإنبات الأولى خلال تواجدها بالبيئة، ثم تجفف بحرص قبل زراعتها. وقد استخدمت هذه الطريقة بنجاح فى زراعة البذور البطيئة الإنبات مثل الفلفل والجزر، وهى تعد طريقة واعدة للخس، حيث تعطى إنباتًا أعلى وأسرع وأكثر تجانسًا تحت ظروف الحرارة العالية عن زراعة البذور دون معاملة (عن Wien ١٩٩٧).

وقد أدت تهيئة بذور صنف الخس Mesa 659 بخلطها بالتحضير التجارى الصلد

الرطب Micro-Cel E على ١٥°م لمدة ٢٠ ساعة إلى التخلص من السكون الحرارى وإنباتها على ٣٥°م (Huang & Khan ١٩٩٢).

دور المعاملة بالمركبات الكيميائية الأخرى وبالمستخلصات الطبيعية فى تحسين الإنبات

١ – المركبات الكيميائية:

أدت المعاملة بثيوكبريتات الفضة silver thiosulfate – وهى مثبِّطة لفعل الإثيلين – إلى تثبيط كل من نشاط الإنزيم endo-β-mannanase وإنبات البذور. هذا بينما أدت المعاملة بالـ ACC وهو بادئ للإثيلين إلى تحفيز نشاط الـ endo-β-mannanase والإنبات فى الصنف الحساس للحرارة Dark Green Boston على ٣٥°م. وتفيد هذه الدراسة أن زيادة نشاط الـ endo-β-mannanase ربما تسهم فى إضعاف الإندوسبرم، وخاصة فى الحرارة العالية (Cantliffe وآخرون ٢٠٠٠).

كما أدت معاملة بذور صنف الخس Grand Rapids – التى تحتاج إلى الضوء لإنباتها – بهيبوكلوريت الصوديوم إلى إنباتها فى كل من الضوء والظلام وعند سبق تحضينها على ٣٦°م فإن البذور المعاملة بهيبوكلوريت الصوديوم سلكت مسلك البذور التى لم تعامل، حيث ثبطت الأشعة تحت الحمراء إنباتها، بينما كان إنباتها ضعيفًا فى الظلام (Takaki & Gama ١٩٩٨).

وقد لوحظ أن الثيوريا Thiourea تحل محل الاحتياجات الضوئية فى الخس، ثم لوحظت الظاهرة نفسها فى عدد من المحاصيل الأخرى. ويختلف التركيز المناسب للثيوريا من ٠,٠٥–٣٪. وتنقع البذور فى المحلول لمدة قصيرة، ثم تغسل بعد ذلك بالماء، وتزرع مباشرة أو تجفف وتحفظ لحين زراعتها.

ومن المعروف أن الفيوزيكوكسين Fusicoccin – وهو diterpine glucoside – محفز جيد لإنبات البذور فى درجات الحرارة غير المناسبة، كما أنه يحفز نمو السويقة الجنينية السفلى دون أن تصبح البادرات رهيفة وضعيفة. وكما سبق بيانه . فإن كلاً من حامض الجبريلليك والكاينتين يحفز إنبات بذور الخس فى الحرارة العالية، إلاّ أن الجبريللين يجعل السويقة الجنينية السفلى طويلة والبادرات رهيفة وضعيفة، بينما يثبط الكاينتين نمو الجذير. وقد قام Nelsen & Sharples (١٩٨٦) بدراسة تأثير هذه

المركبات الثلاثة على إنبات بذور الخس من صنف إمباير Empire، على ٣٣°م لمدة ١٠ ساعات، بالتبادل مع ٢٣°م لمدة ١٤ ساعة، ووجدا أن إنبات البذور تحسن كثيرًا لدى معاملة البذور بالفيوزيكوكسين بتركيز ٠,٥ ملى مول. ولم يكن حامض الجبريلليك أو الكاينتين فعالاً عند استخدام أى منها منفردًا، ولكن المعاملة بالفيوزيكوكسين مع أى منهما أحدثت زيادة فى الإنبات عن استعمال الفيوزيكوكسين منفردًا. إلاّ أن المعاملة بالفيوزيكوكسين – مثلها مثل المعاملة بالكاينتين – أحدثت تثبيطًا لنمو الجذير، وقد أمكن التغلب على ذلك باستعمال تركيز ٠,٠٥ ملى مول بدلاً من ٠,٥، ورغم أن إنبات البذور كان بطيئًا فى هذه المعاملة .. إلاّ أن نسبة الإنبات النهائية لم تختلف عما فى حالة المعاملة بتركيز ٠,٥ ملى مول فى درجات الحرارة العالية.

٢ – المستخلصات الطبيعية:

أدى نقع بذور الخس فى معلق لعشب البحر *Ascophyllum nodosum* (وهو من الطحالب البنية) إلى إسراع الإنبات فى الحرارة العالية عما لو كان النقع فى الماء، وأدى غسل البذور بالماء بعد نقعها فى معلق عشب البحر إلى التقليل جزئيًا من التأثير الإيجابى للمعاملة، وربما حدث ذلك بسبب إزالة الماء لأجزاء المعلق التى كانت عالقة بالبذور (Moller & Smith ١٩٩٨).

فسيولوجيا إنبات البذور فى الملوحة العالية

يعمل المزارعون على بقاء سطح التربة رطبًا باستمرار إلى حين إنبات البذور (سواء أكانت الزراعة فى المشاتل الحقلية، أم فى الحقل الدائم مباشرة). وعلى الرغم من أن ذلك الإجراء يساعد فى خفض حرارة التربة، إلاّ أنه يزيد كذلك من تراكم الأملاح على سطح التربة؛ مما قد يعيق إنبات البذور، وخاصة عند استعمال مياه عالية الملوحة فى ترطيب سطح التربة (عن Coons وآخرين ١٩٩٠).

وقد قام Coons وآخرون (١٩٩٠) بدراسة تأثير درجة الحرارة (٢٠، و ٢٥، و ٣٠، و ٣٥°م)، وتركيز كلوريد الصوديوم (صفر، و –٠,٣، و –٠,٦، و –٠,٩، و –١,٢، و –١,٥ ميجا باسكال كلوريد صوديوم) على إنبات بذور ١٠ أصناف من الخس (Grand Rapids، و Climax، و Coolguard، و Empire، و Great Lakes 659-700، و Mesa

659، و Vanguard 74، و Red Coach، و Wintersupreme)، ووجدوا ما يلى:

١ – فى غياب كلوريد الصوديوم .. انخفضت نسبة إنبات البذور وسرعة إنباتها جوهريًا عند ٣٥°م فى جميع الأصناف ما عدا Salinas الذى انخفض إنباته فى حرارة ٣٠°م.

٢ – مع زيادة تركيز كلوريد الصوديوم .. حدث الانخفاض فى نسبة وسرعة إنبات البذور فى درجات حرارة أقل.

٣ – وجدت اختلافات بين الأصناف فى مدى تأثرها بالحرارة العالية فى غياب كلوريد الصوديوم، وازدادت تلك الاختلافات فى وجوده.

٤ – كان Great Lakes 659-700، و Mesa 659 أكثر الأصناف حساسية لكل من الحرارة العالية والملوحة، بينما كان الصنفان Coolguard، و Empire أكثرها تحملاً لكل من الحرارة العالية والملوحة، والصنفان Grand Rapids، و Vanguard 75 على درجة متوسطة من التحمل.

٥ – كانت درجة التحمل النسبية للأصناف متفقة ومتناسبة مع درجة نمو جذورها.

وتفيد معاملة البذور بالكينتين فى التغلب على مشكلة تثبيط إنبات بذور الخس فى ظروف الملوحة العالية، ويفيد فى هذا الشأن نقع البذور لمدة ثلاث دقائق فى محلول بتركيز ١٠ أجزاء فى المليون من الكاينتين، إلاّ أن فاعلية المعاملة تتوقف على درجة الحرارة، حيث تزداد – مقارنة بعدم المعاملة – بارتفاع درجة الحرارة من ٢٠ إلى ٣٠°م (عن Weaver ١٩٧٢).

وكان صنف الخس Vol-Tex 39 أكثر حساسية لزيادة تركيز كلوريد الصوديوم عن الصنف Floricos الذى انبتت بذوره فى تركيزات وصلت إلى ٦٠٠ جزء فى المليون (Dunlap وآخرون ١٩٩٠).

ومن بين ٨٥ صنفًا من الخس تم اختبارها لتحمل الملوحة، كانت أكثر الأصناف تحملاً هى: Climax، و Climax 84، و Shawnee، و Tom Thumb، و Fulton، و Wintegreen (عن Ryder ١٩٩٩).

وقد وجد ارتباط عال بين قدرة بذور أصناف الخس المختلفة على إنتاج الإثيلين وإنباتها فى محلول ٠,١ مول كلوريد صوديوم (-٠,٤٩ ميجا باسكال) على ٢٥°م، أو -٠,٣ ميجا باسكال بوليثيلين جليكول، أو فى الماء على حرارة ٣٢ أو ٣٥°م. وأدى شق الغلاف الثمرى إلى زيادة امتصاص البذور للماء وتحسين الإنبات فى وجود الشدّ الأسموزى (Prusinski & Khan ١٩٩٣).

التأثير الفسيولوجى لفقد التربة

أدى تعرض بادرات الخس لظروف الفقد إلى زيادة نشاط الإنزيم alcohol dehydrogenase وزيادة تركيز الكحول الإثيلى عما فى البادرات التى لم تعرض لتلك الظروف. وقد ارتفع مستوى نشاط الإنزيم وتركيز الكحول فى خلال ٤٨ ساعة من التعرض لظروف الفقد إلى ٣,٢، و ٧,٠ أمثال وضعهما فى البادرات التى لم تتعرض للفقد على التوالى (Kato-Noguchi & Saito ٢٠٠٠).

التأثير الفسيولوجى للعوامل الجوية على النمو والمحصول

بصورة عامة .. فإنه مع توفر مستويات مناسبة من الرطوبة والعناصر المغذية فى التربة، فإن ارتفاع درجة الحرارة بين ١٠، و ٣٠°م، وزيادة الإضاءة بين ١، و ٢٦ ميجا جول/م^{٢}/يوم يسرع معدل تكوين الأوراق فى وحدة الوقت؛ الأمر الذى يعنى زيادة النمو والمحصول.

تأثير درجة الحرارة

مع نمو الخس .. فإن درجة الحرارة المثلى لتراكم المادة الجافة تزداد (عن Etoh ١٩٩٤).

وتعد حرارة ٢١°م - كمتوسط على مدى ٢٤ ساعة - هى الحد الأقصى لنمو الخس، بينما تعد حرارة ٤°م هى الحد الأدنى. وتؤدى الحرارة الأعلى عن ٢١°م إلى تحفيز نمو الشماريخ الزهرى، وتكوين رؤوس هشة ومرة الطعم، وزيادة ظهور العيوب الفسيولوجية الداخلية (عن Sanchez وآخرين ١٩٨٩).