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).

وتقل صلابة الرؤوس وتكون قليلة الكثافة puffy عندما يرتفع متوسط درجة الحرارة اليومى عن ٢١°م، أو عندما ترتفع الحرارة العظمى عن ٢٧°م (عن Wurr وآخرين ١٩٩٢).

وقد وجد أن تكوين الرؤوس الصلبة (عالية الكثافة) ارتبط بدرجة الحرارة المنخفضة خلال المراحل الأولى للنمو حتى بداية تكوين الرؤوس، ومع الإضاءة القوية خلال فترة تكوين الرؤوس ذاتها. هذا .. بينما ازداد حجم الرؤوس مع انخفاض درجة الحرارة خلال المراحل الأولى للنمو حتى بداية تكوين الرؤوس، وصغر حجمها بارتفاع درجة الحرارة خلال الفترة ذاتها (Wurr وآخرون ١٩٩٢).

إن معدل النمو النسبى لخس الرؤوس ذات الملمس الدهنى - معبرًا عنه فى صورة الزيادة فى الوزن بالجرام/جم/يوم - يزداد بارتفاع درجة الحرارة فى مراحل النمو الأولى، ولكن تلك الزيادة تنخفض مع تقدم النبات فى العمر. كذلك يوجد تفاعل بين عمر النبات ودرجة الحرارة فى التأثير على معدل النمو النسبى؛ فنجد أن درجة الحرارة المثلى لمعدل النمو النسبى تنخفض من ٢٣°م عند الشتل إلى ١٠°م عند الحصاد (عن Ryder ١٩٩٩).

كذلك ازداد الوزن الطازج لرؤوس الخس (من ١٢٢,٥ إلى ٢٢٨,١، و ٢٧٥,٣ جم) والجاف (من ٧,٢ إلى ١٣,٧، و ١٣,٨ جم) برفع درجة حرارة المحلول المغذى (فى البيوت المحمية غير المدفأة فى اليونان) من ١٠ إلى ١٥، و ٢٠°م على التوالى، بينما انخفض الوزن الجاف للمجموع الجذرى من ٤,٣ إلى ٢,٥، و ٢,٢ جم/نبات مع ارتفاع درجة الحرارة على التوالى. كذلك فإن عدد أوراق النبات ازداد جوهريًا بارتفاع درجة الحرارة من ٢١,٦ إلى ٢٥,٧ ثم إلى ٣٥,٧ ورقة/نبات على التوالى (Economakis ١٩٩٧).

تأثير الإضاءة

أظهرت عديد من الدراسات حدوث زيادة فى كل من الوزن الطازج والوزن الجاف لنباتات الخس بزيادة طول الفترة الضوئية، وبزيادة تركيز ثانى أكسيد الكربون فى الهواء الذى تنمو فيه النباتات.

وقد تبين من عديد من الدراسات حساسية خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة للإضاءة الضعيفة ابتداء من مرحلة الورقة الرابعة، مع وجود تأثير سلبى واضح للإضاءة الضعيفة على المحصول، خاصة أثناء تكوين الرؤوس (عن Wurr & Fellows ١٩٩١).

وأدى استعمال إضاءة إضافية صناعية (فى كندا) إلى زيادة المادة الجافة الكلية معنويًا بنسبة لا تقل عن ٢٧٠٪، وزيادة صلابة الرؤوس، وخفض فترة النمو حتى الحصاد بنحو ٣٠٪، ولكن مع حدوث زيادة فى معدل الإصابة باحتراق الأوراق، وكانت تلك المعاملة شديدة الفاعلية خلال الشهور التى انخفض فيها مستوى الإضاءة الطبيعية (Gaudreau وآخرون ١٩٩٤).

وعندما نميت نباتات الخس فى ظروف مختلفة من شدة الإضاءة والفترة الضوئية كانت أنسب الظروف للنمو والنوعية الجيدة هى إضاءة قوتها ٤٠٠-٤٢٠ ميكرومول/ثانية/م^{٢} لمدة ٨ ساعات يوميًا (Ishii وآخرون ١٩٩٥).

وتبعًا لإحدى الدراسات .. فإن الظروف الضوئية المثلى لإنتاج الخس، هى: فترة ضوئية ٢٠ ساعة، ونسبة ١٠ : ١ من الضوء الأحمر إلى الأزرق، ونسبة ١ : ٢ من الضوء الأحمر إلى الأشعة تحت الحمراء (Ryder ١٩٩٩).

وقد وجد أن تظليل الخس بصورة دائمة من الخف حتى الحصاد أدى إلى نقص معدل النمو النباتى بدرجة تناسبت مباشرة تقريبًا مع درجة الخفض فى شدة الإضاءة. وازدادت حساسية الخس للانخفاض فى شدة الإضاءة خلال مراحل النمو النباتى السريع، فخلال الفترة من الزراعة إلى مرحلة الورقة الثامنة لم يتأثر الخس بالانخفاض القليل فى شدة الإضاءة، ولكنه تأثر كثيرًا بدرجة الحرارة. وقد كان معدل تمثيل ثانى أكسيد الكربون خلال تلك المرحلة من النمو منخفضًا على أية حال ولم يتأثر ذلك بمعاملة التظليل. أما من مرحلة الورقة الثامنة حتى مرحلة النمو السابقة لتكوين الرأس preheading stage فقد انخفض معدل نمو النباتات حتى مع معاملة التظليل البسيطة التى سمحت بمرور ٧٥٪ من الأشعة الساقطة. ولم يتأثر محصول الخس بالتظليل البسيط خلال مرحلة النمو السابقة لتكوين الرأس، إلاّ أن التظليل - أيًا كانت شدته - خلال مرحلة تكوين الرأس أدى إلى تقليل النمو والمحصول. وتبلغ درجة التشبع

الضوئى للخس خلال تلك المرحلة الأخيرة من النمو ٨٠٠ ميكرومول/ثانية/م^{٢} (Sanchez وآخرون ١٩٨٩).

إن الوزن الجاف للنموات القمية للخس يتناسب طرديًا بصورة خطية مع كمية الإشعاع الكلية التى تتلقاها نباتات الخس، ولا تتغير تلك العلاقة بتغير الفصول. وتعتمد الزيادة اليومية فى الوزن الجاف على كمية الإشعاع اليومية وعلى كفاءة استخدام ذلك الإشعاع Radiation Use Efficiency، وهى نسبة إنتاج المادة الجافة إلى كمية الإشعاع الساقطة. هذا وتتناسب الزيادة اليومية فى الوزن الجاف مع المساحة التى يشغلها النمو الخضرى المنظور من أعلى Vertically Projected Area (اختصارًا: VPA) إلى أن تصل تلك المساحة إلى حدها الأقصى المتمثل فى حاصل ضرب المسافة بين الخطوط فى المسافة بين النباتات فى الخط وبعد ذلك فإن أى زيادة فى الـ VPA ليس لها تأثير على الإنتاجية (Okada وآخرون ١٩٩٧).

ومع زيادة الإشعاع النشط فى عملية البناء الضوئى يزداد الوزن الجاف لنباتات الخس، ونسبة المادة الجافة، وعدد أوراق النبات، بينما تنخفض نسبة الوزن الجاف للنمو الخضرى إلى الوزن الجاف للجذور، ونسبة طول الأوراق إلى عرضها، والمساحة الورقية الخاصة، كذلك وجدت تأثيرات مماثلة لـ daily light integral (حاصل ضرب الإشعاع النشط فى عملية البناء الضوئى × الفترة الضوئية) على الصفات ذاتها (Kitaya وآخرون ١٩٩٨).

تعرف الأشعة الضوئية المؤثرة فى عملية البناء الضوئى باسم photosynthetic photon flux (تعطى الرمز PPF وتقاس بالميكرومول/م^{٢}/ثانية)، والأفضل أن يعبر عنها بالـ daily light integral (يعطى الرمز DLI)، وهو حاصل ضرب PPF فى الفترة الضوئية.

ولقد وجد أنه مع زيادة الـ PPF ازدادت كمية المادة الجافة، ونسبتها، كما ازداد عدد الأوراق المتكونة، بينما انخفض كلا من: نسبة الوزن الجاف للنمو الخضرى إلى الجذور، ونسبة طول الأوراق إلى عرضها، والمساحة الورقية الخاصة، وطول السويقة الجنينية السفلى. وعند المستوى ذاته من الـ PPF .. ازدادت المادة الجافة بنسبة ٢٥٪-١٠٠٪ بزيادة الفترة الضوئية من ١٦ إلى ٢٤ ساعة، وبنسبة ١٠٪-١٠٠٪ بزيادة

تركيز ثانى أكسيد الكربون من ٤٠٠ إلى ٨٠٠ ميكرومول/مول. كذلك ازدادت المادة الجافة الكلية، ونسبة المادة الجافة، وعدد الأوراق المتكونة خطيًا بزيادة الـ DLI، بينما انخفض كلا من: نسبة الوزن الجاف للنمو الخضرى إلى الجذور، ونسبة طول الأوراق إلى عرضها، وطول السويقة الجنينية السفلى بزيادة الـ DLI عند كل مستوى من تركيز ثانى أكسيد الكربون. وقد تأثر طول السويقة الجنينية السفلى بكل من الـ PPF والفترة الضوئية ولكن ليس بتركيز ثانى أكسيد الكربون. وعند المستوى ذاته من الـ DLI فإن الفترة الضوئية الأطول حفزت النمو فى المستوى المنخفض من ثانى أكسيد الكربون، ولكن ليس فى المستوى المرتفع. وقد عوضت الفترة الضوئية الطويلة، أو التركيز العالى من ثانى أكسيد - أو كلاهما معًا - التأثير السلبى للنقص فى الـ PPF على النمو النباتى (Kitaya وآخرون ١٩٩٨).

تأثير التداخل بين حرارة الهواء والفترة الضوئية

تباينت الفترة التى لزمت لاكتمال نمو نباتات الخس - حسب درجة الحرارة والفترة الضوئية - كما يلى:

الفترة الضوئية (ساعة)	الحرارة (نهاراً/ليلاً م)	الفترة التى لزمت لاكتمال النمو (يوم)
١٠	١٠/٢٤	٦٣
١٤	١٠/٢٤	٥٤
١٠	١٦/٢٩	٥٧
١٤	١٦/٢٩	٤٤

وعمومًا .. فقد انخفضت نسبة المادة الجافة مع ارتفاع درجة الحرارة، ولكنها ازدادت مع زيادة الفترة الضوئية.

وقد تبين وجود تفاعل بين: الصنف، والحرارة، والفترة الضوئية فيما يتعلق بالتعريق ribbiness (زيادة العرق الوسطى فى السمك وهى صفة غير مرغوب فيها فى خس الرؤوس)؛ فأيًا كان الصنف .. انخفضت شدة التعريق مع زيادة الفترة الضوئية فى الحرارة المنخفضة، بينما ازدادت مع زيادة الفترة الضوئية فى الحرارة العالية، ولكن تباين مدى تلك الاستجابة باختلاف الأصناف (Burdine & Sanchez ١٩٩٠).

وقد وجدت ارتباطات إيجابية معنوية بين وزن الرأس (فى صنف خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة Saladin) وبين متوسط الإشعاع الشمسى ابتداء من قبل بداية تكوين الرأس بخمسة أيام وحتى ١١ يومًا بعد بداية تكوين الرأس. كذلك وجدت ارتباطات سلبية معنوية عالية بين وزن الرأس وبين متوسط درجة الحرارة ابتداء من قبل بداية تكوين الرأس بثلاثة عشر يومًا وحتى ١٠ أيام بعد بداية تكوين الرأس. ويعنى ذلك أن وزن الرأس عند اكتمال نموه يزداد بالإضاءة القوية خلال فترة محدودة تبدأ قبل تكوين الرأس مباشرة، وبالحرارة المنخفضة خلال فترة أطول تمتد حتى تكوين الرأس. وبينما ارتبط معدل النمو النسبى relative growth rate معنويًا بكل من الإشعاع الشمسى عند بداية تكوين الرؤوس وبعده، وبدرجة الحرارة عند تكوين الرؤوس، فإنه – أى معدل النمو النسبى – لم يرتبط معنويًا بوزن الرأس. ويعنى ذلك أن وزن الرأس – الذى لم يرتبط بقدرة النباتات على تراكم المادة الجافة عند تكوين الرؤوس – ربما يتأثر بفعل تأثير العوامل البيئية على مورفولوجى النبات – وخاصة شكل الأوراق – عند مرحلة تكوين الرؤوس (Wurr & Fellows ١٩٩١).

وفى الزراعات المحمية تبين أنه خلال الفترة التى تمر بين الإنبات حتى تغطية أوراق النباتات لسطح التربة بنسبة ١٠٠٪ أن الضوء كان أكثر أهمية لإنتاج المادة الجافة عن درجة حرارة الهواء، بينما كانت حرارة الهواء هى الأكثر أهمية لتكوين الأوراق، وبعد أن غطت أوراق النباتات سطح التربة بصورة تامة كان الضوء هو الأكثر أهمية لكليهما. ولذا .. يوصى عند إنتاج الخس فى الزراعات المحمية فى المناطق البادرة شتاء رفع درجة الحرارة حتى تتم تغطية سطح التربة بالنمو النباتى سريعًا، ثم خفض درجة الحرارة بعد ذلك للتقليل فى تكاليف التدفئة (Ryder ١٩٩٩).

تأثير التحكم البيئى فى المناطق الاستوائية

أولاً: التحكم فى درجة حرارة المحاليل المغذية

يمكن فى المناطق الاستوائية – التى ترتفع فيها درجة الحرارة – دفع النباتات إلى تكوين الرؤوس بالتحكم فى حرارة المحاليل المغذية فى المزارع المائية. ففى دراسة أجريت على صنفى الخس Chieftain Zero، و Empire تراوحت درجة حرارة الجذور

اليومية – بصورة طبيعية – بين ٢٤، و ٣٠°م، وأدى خفض حرارة الجذور إلى ١٥°م على مدى الـ ٢٤ ساعة إلى تكوين الخس لرؤوس مندمجة، وأمكن تأجيل بداية تبريد الجذور إلى حين تكوين النباتات لخمس أوراق. ولكن عندما خفضت فترة التبريد إلى ٢٠ ساعة فقط يوميًا فإن نباتات الخس إما أنها كونت رؤوسًا غير منتظمة، وإما أنها اتجهت نحو الإزهار. وبالمقارنة .. فإن نباتات أربعة أصناف أخرى شملتها الدراسة أيضًا (هي: Early Giant، و Gorga، و Honcho II Zero، و Rajah) إما أنها كونت رؤوسًا غير منتظمة، وإما أنها أزهرت حتى مع خفض حرارة جذورها إلى ١٥°م لمدة ٢٤ ساعة يوميًا. أما نباتات الكنترول من جميع الأصناف، وكذلك تلك التى بردت جذورها إلى ٢٠°م فقط فإنها لم تكون رؤوسًا وأزهرت بعد نحو ٢٥ يومًا من الشتل (Lee & Cheong ١٩٩٦).

وأدى خفض حرارة المحلول المغذى إلى ٢٤°م إلى إنتاج خس ذى نوعية مناسبة للتسويق عندما كانت حرارة الهواء ٣١°م، وكان أعلى إنتاج من المادة الجافة عندما كانت حرارة المحلول المغذى ٢٤°م (مقارنة بحرارة ١٧، و ٣١°م) وحرارة الهواء ٢٤°م (Thompson وآخرون ١٩٩٨).

وتحت ظروف الحرارة العالية فى سنغافورة أدى تبريد المحاليل المغذية إلى ٢٥ أو ٢٠ أو ١٥°م إلى إحداث زيادة فى الحد الأقصى اليومى لمعدل البناء الضوئى مقارنة بمعاملة الشاهد، بينما أدى تظليل النباتات بما يسمح بنفاذ ١٠٠٪ (كنترول)، أو ٧٠٪، أو ٤٠٪ من الأشعة الشمسية (حيث بلغ الحد الأقصى للإشعاع الساقط على النباتات فى منتصف النهار فى الأيام المشمسة ١٨٠٠، و ١٢٥٠، و ٧٢٠ ميكرومول فوتونات على كل متر مربع فى الثانية على التوالى) .. أدى ذلك إلى حدوث انخفاضات تدريجية فى معدل البناء الضوئى (Jie & Kong ١٩٩٨).

ثانيًا: التظليل

فى الظروف الاستوائية – حيث الحرارة العالية والإضاءة شديدة – لا يكوّن الخس رؤوسًا جيدة، بينما تكون أوراقه ملتوية، ويتجه النبات مبكرًا نحو الإزهار.

وقد أدى تظليل الخس بنسبة ٣٠-٤٧٪ تحت الظروف الاستوائية إلى زيادة

المحصول بنسبته ٣٦٪ مقارنة بعدم التظليل، علمًا بأن أقصى معدل للبناء الضوئى حدث فى إضاءة ١٥٠٠ ملى مول/ثانية/م^{٢}، وهى تبلغ – ثلثا شدة الإضاءة الطبيعية تحت هذه الظروف (Wolff & Coltman ١٩٩٠).

تأثير الرطوبة النسبية

أدت الرطوبة النسبية العالية إلى تحفيز نمو الخس عندما كانت شدة الإضاءة عاليةً، وربما كان مرد ذلك إلى أنها ساعدت النباتات فى التغلب على الشدِّ المائى (عن Etoh ١٩٩٤).

وأدى إنتاج الخس فى رطوبة نسبية عالية (٩٢٪ نهارًا مع ١٠٠٪ ليلاً) إلى زيادة المساحة الورقية، ونسبة النموات القمية إلى الجذرية، والوزن الجاف عما فى حالة إنتاجه فى رطوبة نسبية منخفضة (٦٢٪ نهارًا مع ٨٢٪ ليلاً) (Bradbury & Ahmad ١٩٩٦).

التأثير الفسيولوجى للميكوريزا

أدى تلقيح نباتات الخس بأى من فطرى الميكوريزا *G. mosseae*، أو *G. fasciculatum* إلى ارتفاع محتواها من الفوسفور أيًّا ما كانت درجة ملوحة التربة، وكذلك أدت إلى زيادة تحمل النباتات لملوحة التربة. ويبدو أن زيادة تحمل النباتات للملوحة التى اكتسبها الخس بعد المعاملة بهذين الفطرين كان مردها إلى ما أحدثته المعاملة من زيادة فى كل من معدل تبادل النباتات لغاز ثانى أكسيد الكربون، ودرجة توصيل الثغور، وكفاءة استخدام المياه، وليس إلى زيادة امتصاص النباتات لأى من عنصرى النيتروجين أو الفوسفور (Ruiz-Lozano وآخرون ١٩٩٦).

كذلك أدى التلقيح بأى من الفطريات *G. deserticola*، أو *G. fasciculatum*، أو *G. mosseae* إلى زيادة قدرة نباتات الخس على تحمل ظروف الجفاف من خلال خفضها لمدى النقص الذى تحدثه ظروف الجفاف فى نشاط الإنزيم nitrate reductase (Ruiz-Lozano & Azcón ١٩٩٦).

تكوين الرؤوس

إن المصطلحين head، و heart يصفان ترتيب الأوراق، والمصطلحين heading، و hearting يصفان العملية التي يتم بها حدوث ذلك الترتيب للأوراق، ولا يوجد اختلاف بين زوجي المصطلحات، وكل ما في الأمر أن المصطلحين head، و heading يشيع استخدامهما في الولايات المتحدة وكثير من دول العالم، بينما يشيع استخدام المصطلحين heart، و hearting في أوروبا، وبعض الدول الأوروبية، وأستراليا.

وقد وجد أن نسبة طول الورقة إلى اتساعها تقل مع الوقت في كل من خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة وخس الرؤوس ذات الملمس الدهني، ثم تصبح ثابتة. ولدى مقارنة تلك النسبة في أوراق تُحمل في مواقع متماثلة .. فإنها كانت أصغر في خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة عما في خس الرؤوس ذات الملمس الدهني. ولقد لعبت تلك التغيرات – بالإضافة إلى الزيادة في تكوين مبادئ الأوراق، والأوراق، والالتفاف الداخلي للأوراق – لعبت الدور الرئيسي في تكوين الرأس في الخس، وكان حدوثها أسرع في خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة عما في خس الرؤوس ذات الملمس الدهني (Sugiyama & Oozono ١٩٩٩).

إن عملية تكوين الرؤوس في أصناف خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة تتكون من سلسلة من التغيرات في شكل الأوراق وتوجهها، لتتحول من وضع متورد rosette ذات أوراق أفقية غالبًا إلى وضع تصبح فيه الأوراق المتكونة أكثر انتصابًا، ويكون ذلك مصاحبًا بانحناء للعرق الوسطي نحو الداخل وزيادة في عرض الورقة. وتتكون الرأس نتيجة لتراكم الأوراق الحديثة تحت طبقات الأوراق الخارجية التي تغطيها. ويعني ذلك أن تكوين الرأس يتطلب: تكوين أوراق كبيرة الحجم، وبطء شديد في استطالة الساق، وقصر في أعناق الأوراق، وارتفاع في معدل تكوين الأوراق (عن Wien ١٩٩٩).

ونجد في أصناف خس الرؤوس ذات الملمس الدهني أن بداية عملية تكوين الرؤوس تتوافق مع بلوغ نسبة طول الورقة إلى اتساعها ١,٨ ، علمًا بأن الخس الورقي يمكن أن يكون أوراقًا عريضة جدًا ولكنه لا يكون رؤوسًا؛ بمعنى أن التغير في نسبة الطول إلى الاتساع ليس سببًا مباشرًا لتكوين الرؤوس.

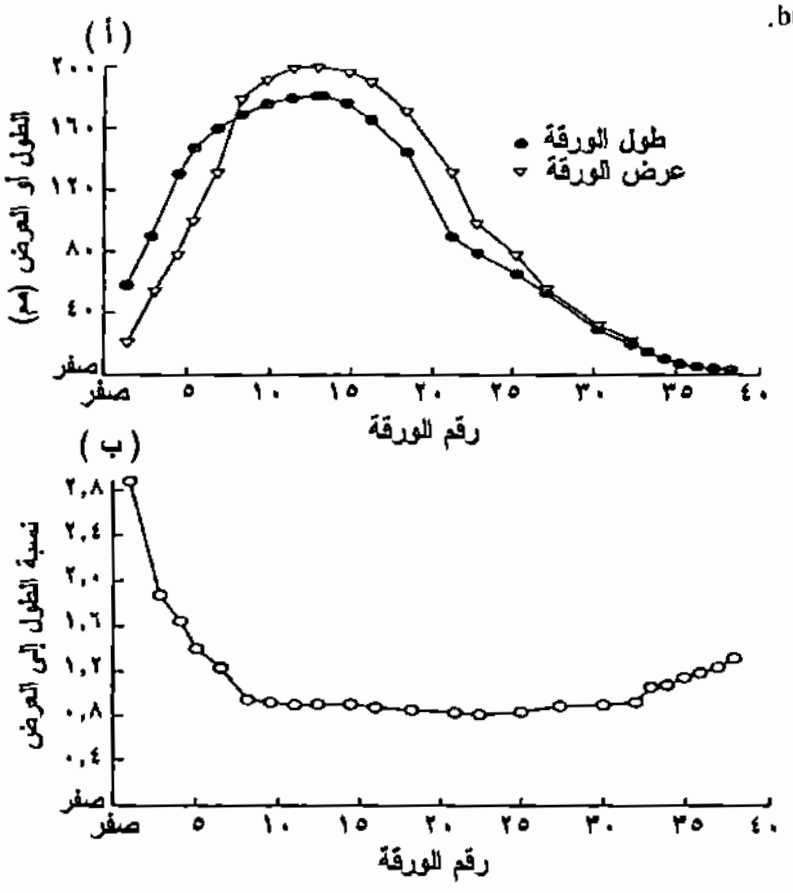
ولقد أظهرت الدارسات التى أجريت على صنفى خس الرؤوس ذات الملمس الدهنى: Meikoningin، و Rapide أن النباتات تنتج أوراقها بالتتابع بمعدل يزداد بزيادة شدة الإضاءة فى الحرارة الثابتة، كما يزداد بارتفاع درجة الحرارة فى شدة إضاءة ثابتة. وبينما يزداد عرض الورقة بزيادة الفترة الضوئية، فإن طول الورقة يزداد بانخفاض شدة الإضاءة وقصر الفترة الضوئية.

تكون الأوراق الأولى فى التكوين طويلة وضيقة. وفى ظروف الإضاءة القوية أو النهار الطويل تصبح الأوراق المتتالية فى التكوين أكثر عرضًا حتى تصل إلى حدٍ أقصى. وفى ظروف الإضاءة الضعيفة أو النهار الطويل تبقى الأوراق المتتالية فى التكوين طويلة وضيقة (شكل ٣-١). ويتوقف تأثير حرارة النهار على شدة الإضاءة؛ فتزداد الأوراق اتساعًا فى ظروف الإضاءة القوية مع ارتفاع درجة الحرارة، ولكنها تبقى ضيقة فى ظروف الإضاءة الضعيفة (شكل ٣-٢). هذا بينما تقل الزيادة فى طول الأوراق فى ظروف الإضاءة القوية، ولكنها تكون أكثر سرعة فى الإضاءة الضعيفة مع ارتفاع درجة الحرارة. وفى المقابل يكون لحرارة الليل تأثيرًا عكسيًّا لحرارة النهار؛ فحرارة الليل العالية تحفز تكوين أوراق طويلة وضيقة، بينما تجعل حرارة الليل المنخفضة الأوراق أكثر اتساعًا. هذا .. ويزداد عدد الخلايا بزيادة كل من الضوء والحرارة، ولكن ينخفض طول الخلايا فى العرق الوسطى؛ مما يفسر الزيادة التى تحدث فى عرض الأوراق فى ظروف الإضاءة القوية، علمًا بأن نمو الورقة يتوقف - خلال المراحل المبكرة من حياة النبات - على كل من انقسام الخلايا ونموها، بينما يتوقف نمو الورقة فى المراحل التالية لذلك على الزيادة فى حجم الخلايا فقط (عن Ryder ١٩٩٩).

ويكوّن خس الآيس برج قلبًا يبلغ قطره عدة ملليمترات بعد تكوين النبات لحوالى ١٥ ورقة. وقد وجد أنه يمكن التعبير عن التغيرات فى قطر القلب بعدد الدرجات الحرارية اليومية بداية من الشتل (Wurr وآخرون ١٩٩٢).

ونجد فى خس الرومين romaine type أن الأوراق التى تتكون فى مركز الرأس تكون متساوية الأبعاد . وفى هذه الأصناف تلتف قمة الأوراق الخارجية إلى أسفل قليلاً فى الأصناف الذاتية الإقفال self-folding، ولا تحدث أى زيادة ملموسة فى اتساع الأوراق،

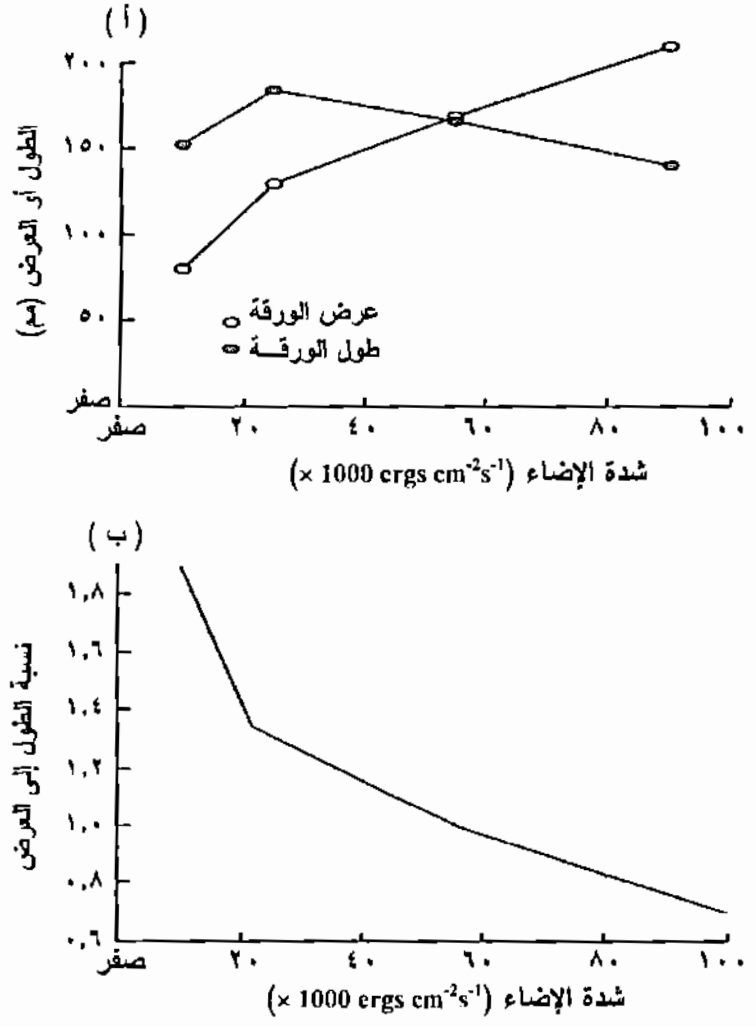
ولا أى ميل قوى لها للالتفاف نحو الداخل فى طراز خس الرؤوس ذات الملمس الدهنى butterhead.



شكل (٣-١): العلاقة بين رقم ورقة الخس على النبات وكلا من: (أ) طول وعرض الورقة، و (ب) نسبة طول الورقة إلى عرضها.

الإزهار والإزهار المبكر

يحدث الإزهار المبكر Premature Seeding حينما تتجه النباتات نحو الإزهار Flowering، قبل أن تكون رؤوسًا اقتصادية؛ أى قبل أن تستكمل النباتات نموها فى موسم النمو الذى يزرع من أجله المحصول. أما الإزهار المرغوب .. فهو الذى يحدث فى موسم النمو الثانى فى حقول إنتاج البذور. وكلتاهما ظاهرة فسيولوجية واحدة، تتحول فيها النباتات من النمو الخضرى إلى النمو الزهرى.



شكل (٣-٢): العلاقة بين شدة الإضاءة وكلا من (أ) طول وعرض ورقة الخس، و (ب) نسبة طول الورقة إلى عرضها (عن Wien ١٩٩٧)

على الرغم من أن تكوين مبادئ الأزهار يحدث فى مرحلة مبكرة من النمو النباتى، فإن تطور النمو الزهرى يحدث فى المراحل المتأخرة من النمو الخضرى، حيث تبدأ الساق فى الاستطالة، ويبرز من قمة النمو الورقى المتورد أو من الرأس. وقد تمنع الرأس المتماسكة فى خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة خروج الساق منها؛ فتنمو ملتفة دائريًا داخل الرأس إلى أن تجد طريقها نحو الخارج. وتتم - عادة - مساعدة الشمراخ الزهرى على الخروج من الرأس بالطرق الميكانيكية عند الإنتاج التجارى للبذور.

ومع استطالة الساق تتكون زهرة قمية تحد من الطول النهائى للنبات، ويلى ذلك تفرع الساق لتكون أزهارًا من المستوى الثانى secondary والثالث tertiary.

وتحدث استطالة الساق – عادة – استجابة للفترة الضوئية الطويلة والحرارة العالية. ونجد أن الفترة الضوئية الطويلة هى التى تتسبب فى بداية عملية الاستطالة فى بعض الأصناف، بينما نجد أن بعض الأصناف الأخرى تكون محايدة – تقريبًا – للفترة الضوئية. هذا فى الوقت الذى تُسرع فيه الحرارة العالية عملية الاستطالة؛ مما يجعل الإزهار أكثر تبكيرًا.

وقد بينت دراسات Thompson & Knott عام ١٩٣٣ (عن Thompson & Kelly ١٩٥٧) أن الحرارة المرتفعة التى تصل إلى ٢٧°م تعتبر أهم العوامل التى تدفع نبات الخس إلى الاتجاه نحو النمو الزهرى. كما تبين من دراسات Rappaport & Wittwer عام ١٩٥٦ (عن Piringer ١٩٦٢) أن كلاً من معاملات ارتباع البذور Seed Vernalization، والحرارة العالية، والفترة الضوئية الطويلة تؤدى إلى سرعة اتجاه النباتات نحو الإزهار، مع اختلاف الأصناف فى استجابتها. ففى الصنف جريت ليكس .. كان الإزهار سريعًا عندما عرضت النباتات لفترة ضوئية طويلة (١٦ ساعة)، بينما تأخر الإزهار فى الفترة الضوئية القصيرة (٩ ساعات). وفى الصنف بب Bibb تهيأت النباتات للإزهار فى الفترة الضوئية الطويلة، لكن الليل الدافئ كان ضروريًّا لنمو الشمراخ الزهرى. وفى الصنف جراند رابيدز .. أزهرت النباتات فى أى من حالتى النهار الطويل، أو الليل الدافئ. كما تبين من دراستهما على الصنف جريت ليكس أن ارتباع البذور، ثم تعريض النباتات لدرجة حرارة ليل مقدارها ١٨°م يؤدى إلى سرعة نمو الشمراخ الزهرى قبل أن تكوِّن النباتات رؤوسًا اقتصادية. ومن الثابت الآن أن تعريض بذور الخس – وهى متشربة بالماء – لدرجة حرارة مقدارها ٤°م لمدة أربعة أسابيع يسرع من إزهار النباتات بما مقداره ٢–٣ أسابيع، وتزداد سرعة اتجاه النباتات نحو الإزهار بزيادة فترة تعريض البذور للحرارة المنخفضة.

وقد أوضحت الدراسات وجود ثلاثة فئات من الأصناف فيما يتعلق بالاستجابة للفترة الضوئية، كما يلى:

١ – تعتبر الأصناف الأمريكية من طراز خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة قليلة

الاستجابة للفترة الضوئية بين ١٠، و ١٣ ساعة، ولكنها حساسة لفترات الإضاءة الأطول من ذلك.

٢ - تُظهر الأصناف الأوروبية من طراز خس الرؤوس ذات الملمس الدهنى نقصًا خطيًّا فى عدد الأيام حتى الإزهار مع كل زيادة فى مدة الفترة الضوئية.

٣ - مجموعة الأصناف المبكرة الإزهار والتى تعد محايدة للفترة الضوئية.

ونجد تحت الظروف الحرارية المثلى لتكوين الرؤوس (وهى حرارة ١٩°م نهارًا مع ١١°م ليلاً) أن الإزهار يتأخر بسبب كل من تكوين الرأس (الذى تشكل عائقًا فيزيائيًّا أمام نمو الساق)، وتثبيط النمو النباتى.

ويمكن إرجاع الإزهار المبكر فى الحرارة العالية - ببساطة - إلى زيادة معدل النمو النباتى (عن Wien ١٩٩٧).

وقد أظهرت دراسات Rousos (١٩٨٨) استجابة صنفين من الخس - فى إزهارهما - كميًّا للفترة الضوئية بزيادتها من ٨ إلى ١٢ ساعة، كما لم يمكن دفع النباتات التى كانت نامية فى إضاءة ٨ ساعات يوميًّا مع حرارة ٢٠°م نهارًا، و ١٧°م ليلاً - لم يمكن دفعها للإزهار برفع درجة الحرارة إلى ٣٥°م نهارًا مع ٣٢°م ليلاً لمدة ثلاثة أيام متتالية.

وبينما لم تحدث استطالة لساق النبات فى حرارة نمو مقدارها ١٠°م، فإنها ازدادت سرعة بارتفاع درجة حرارة النمو إلى ١٥,٥°م، ثم إلى ١٨°م، و ٢١°م، هذا بينما تأخر الإزهار عندما كانت حرارة الجذور منخفضة. وقد كان لكل من الارتباع، والنهار الطويل، والحرارة العالية تأثيرًا متجمعًا على الإسراع باستطالة الساق. كذلك وجد أن الحرارة المنخفضة كان لها تأثير الارتباع عندما تعرضت لها البذور وهى مازالت محمولة على النبات الأم قبل حصادها؛ فقد أدى تعرضها - قبل الحصاد لحرارة ٥ أو ١٠°م - إلى زيادة نسبة الحنبطة - بعد زراعتها - مقارنة بالوضع عندما تعرضت لحرارة ١٥°م.

ويمكن أن تتأثر بداية عملية الإزهار بالارتباع؛ فيؤدى تعريض البادرات الصغيرة النابتة لحرارة منخفضة أعلى قليلاً من درجة التجمد إلى التبكير باستطالة الساق. كذلك وجد أن تعريض البذور المتشربة بالماء لحرارة ٤-٥°م لمدة ١٣ يومًا، أو تعريض البادرات التى يقل عمرها عن ٣ أيام للحرارة ذاتها إلى الإسراع بعملية استطالة الساق.

وتوجد اختلافات كبيرة بين أصناف الخس فى حساسيتها لعملية ارتباع البذور، علمًا بأن غالبية الأصناف ليست حساسة لها. ونجد فى النوع البرى *L. serriola* – الذى تستجيب بذوره لعملية الارتباع – أن تعريض البذور لحرارة عالية يزيل أثر الارتباع طالما أن البذور لم تباشر بعد بالإنبات، ولكن لا تعرف مثل هذه الاستجابة – التى يطلق عليها اسم devernalization – فى الأصناف التجارية.

وجدير بالذكر أنه فى الحالات القليلة التى استجابت فيها البذور لمعاملة الارتباع أثناء تكوينها (وهى مازالت على النبات) .. أدت المعاملة – كذلك – إلى خفض نسبة إنبات البذور وسرعته، وزيادة حساسية البذور للحرارة العالية أثناء إنباتها.

ولكل من طول الفترة الضوئية، والارتباع، والحرارة العالية تأثيرات إضافية على إزهار الخس؛ فقد أدى نمو النباتات على حرارة ٢١°م ليلاً مع فترة إضاءة مقدارها ١٦ ساعة بعد ارتباع البذور إلى إزهار النباتات بعد ١٣٥ يومًا من زراعتها، بينما لزم مرور ١٨٨ يومًا لإزهار النباتات التى نمت فى حرارة ليل منخفضة وفترة إضاءة قصيرة مع عدم ارتباع البذور (عن Wien ١٩٩٧).

وللمعاملة بالجبريللينات تأثير مماثل على إزهار الخس، فقد تبيّن من دراسات Wittwer & Bukovac (١٩٦٢) التى عاملا فيها نباتات الخس بعدد من الجبريللينات، بمعدل ٠,٠٩ ميكرومول لكل نبات ما يلى:

الجبريللين	طول الشماريخ الزهرى (سم)	النباتات المزهرة (%)
GA_1	٤٢	١٠٠
GA_2	صفر	١٠
GA_3	٦٦	١٠٠
GA_4	٢٤	٤٠
GA_5	٩	٣٠
GA_6	صفر	صفر
GA_7	٢٢	٧٠
GA_8	صفر	صفر
GA_9	٩	٣٠
القارنة	صفر	صفر

يتضح من هذه الدراسة أن حامض الجبريلليك (GA_3) كان أكثرها تأثيرًا على الإزهار واستطالة الشماريخ الزهرية. ولم يكن لأى من GA_2، و GA_6، و GA_8 أى تأثير على الإزهار وتجدر الإشارة إلى أن معاملة الجبريللين تؤدى إلى استطالة سيقان الخس قبل أن تتكون أصول البراعم الزهرية. ويحدث ذلك سواء أكانت درجة الحرارة منخفضة (١٣°م)، أم مناسبة للنمو (١٨-٢١°م)، وسواء أكانت الفترة الضوئية قصيرة (٩ ساعات)، أم طويلة (١٨ ساعة).

وتأكيدًا لما أسلفنا بيانه .. أمكن دفع نباتات الصنف جريت ليكس للإزهار فى إضاءة ٩ ساعات وحرارة ١٠-١٣°م لدى معاملته فى مرحلة نمو الورقة الثامنة إلى العاشرة بحامض الجبريلليك بمعدل ٢٠ ميكروجرامًا/نبات. كذلك كان لحامض الجبريلليك تأثيرًا إضافيًا على الإزهار عندما عوملت به النباتات فى إضاءة أطول حتى ١٨ ساعة وحرارة أعلى حتى ٢١°م. ظهر هذا التأثير على صورة زيادة فى كل من نسبة النباتات التى أزهرت، وسرعة الإزهار، وطول الشماريخ الزهرى (عن Ryder ١٩٩٩).

العوامل المؤثرة فى محتوى الخس من بعض المكونات الغذائية

وجد أن محتوى أوراق الخس من حامض الأسكوربيك، والسكريات، والكلوروفيل يزداد نهارًا عنه ليلاً (عن Etoh ١٩٩٤).

كما وجد أن محتوى خس الرؤوس ذات الأوراق الغضة المتقصفة من حامض الأسكوربيك ينخفض مع تقدم النباتات فى العمر عند الحصاد (Sorensen وآخرون ١٩٩٤).

كذلك انخفض محتوى حامض الأسكوربيك فى ١٠ من أصناف الزراعات المحمية لخس الرؤوس ذات الملمس الدهنى بنسبة ٥١٪ بين مرحلتى بداية تكوين الرؤوس واكتمال تكوينها، بينما ازدادت السكريات المختزلة خلال الفترة ذاتها بنسبة ٤٤٪ (Drews وآخرون ١٩٩٦).

وانخفض كذلك محتوى أوراق الخس من كل من المادة الجافة، والسكريات (الجلوكوز والفراكتوز)، وحامض الأسكوربيك بزيادة مستوى التسميد الآزوتى من ٥٠ إلى

٢٠٠ كجم N للهكتار (٢١ إلى ٨٤ كجم N للفدان)، بينما ازداد محتوى النترات. كما وجد أن محتوى الأوراق من المادة الجافة وحامض الأسكوربيك، والنترات ينخفض بالاتجاه نحو الأوراق الداخلية، بينما يزداد محتوى السكريات. وأثناء التخزين انخفض محتوى الأوراق من المادة الجافة، والسكريات، وحامض الأسكوربيك بزيادة فترة التخزين بينما ازداد محتوى النترات (Sorensen وآخرون ١٩٩٤، و Poulsen وآخرون ١٩٩٥).

وقد ازداد محتوى البيتاكاروتين فى الخس (وكذلك السبانخ) بانخفاض درجة حرارة الهواء، وبزيادة شدة الإضاءة، أو بكليهما معًا، بينما انخفض المحتوى (فى كلا المحصولين) بزيادة الوزن الطازج للنباتات (Oyama وآخرون ١٩٩٩).

وأدى غمر جذور الخس (فى مزرعة مائية) فى تركيزات مختلفة من الكالسيوم (٢٥,٠ أو ٣٧,٥ ملى مولار) لمدد مختلفة (١٦، أو ٣٢، أو ٤٨ ساعة) إلى زيادة محتوى الأوراق من الكالسيوم، وتناسبت تلك الزيادة طرديًا مع مدة غمر الجذور، كما كانت الزيادة أكبر عند استعمال ملح كلوريد الكالسيوم منها عند استعمال نترات الكالسيوم. كذلك كانت الزيادة فى الكالسيوم أكبر فى الأوراق الداخلية عنها فى الأوراق الخارجية. هذا ولم تكن لمعاملة غمر الجذور أى تأثير سلبى على الوزن الطازج للنبات، أو على مظهر الأوراق أو محتواها من البوتاسيوم والمغنيسيوم؛ ولذا .. فإن هذه الطريقة يمكن اتباعها لزيادة محتوى أوراق الخس من الكالسيوم (Inoue وآخرون ١٩٩٥).

محتوى الخس من الفلافونات

احتوى صنف الخس Round على الكورستين quercetin – وهو مركب فلافونى مضاد للإصابات السرطانية – بتركيز ١١ جزءًا فى المليون، بينما تراوح التركيز فى صنف الخس Lollo Rosso من ٤٥٠ جزءًا فى المليون فى الأوراق الداخلية إلى ٩١١ جزءًا فى المليون فى الأوراق الخارجية (Crozier وآخرون ١٩٩٧).

وتراوح المحتوى الكلى للفلافونات – المقدرة كوحدات للأجليكون aglycon فى المادة الطازجة – فى ثمانية أصناف من الخس – بين ٠,٣، و ٢٢٩ ميكروجرامًا لكل جرام.

وأمكن التعرف فى أصناف الخس ذات الأوراق الخضراء على خمس من الكورستينات quercetins، هى:

quercetin 3-O-galactoside
quercetin 3-O-glucoside
quercetin 3-O-glucuronide
quercetin 3-O-(6-O-malonyl) glucoside
quercetin 3-O-rhamnoside

وكذلك على المركب:

luteolin 7-O-glucuronide

وعلى مركبين إضافيين من السيانادينات cyanidins فى الأصناف ذات الأوراق الحمراء، هما:

cyanidin 3-O-glucoside
cyanidin 3-O-(6-O-malonyl) glucoside

وأحدث تقطيع الخس ثم تعريضه للضوء فقدًا جوهريًا فى الفلافونات بلغ ٩٤٪ فى طراز ورق البللوط الأخضر، و ٤٣٪ فى طراز ورق البللوط الأحمر، و ٣٦٪ فى طراز الآيس برج، و ٢٥٪ فى طراز الباتافيا batavia، و ٢٤٪ فى طراز lollo biondo، و ٦٪ فى طراز lollo roso، بينما لم يحدث فقدًا يذكر فى طرازى الرومين والخس الورقى الأخضر green salad bowl.

وأدى تخزين رؤوس الخس الكاملة فى الظلام على ١°م مع ٩٨٪ رطوبة نسبية لمدة ٧ أيام إلى فقد ما بين ٧٪، و ٤٦٪ من الجلوكوسيدات الفلافونية (DuPont وآخرون ٢٠٠٠).

محتوى الخس من النترات

يعتبر الخس من الخضر الورقية التى يمكن أن تحتوى على تركيزات عالية من النترات، علمًا بأن تناول الإنسان للنترات بكميات كبيرة فى غذائه يرتبط بكل من مرض الـ methaemoglobinaemia والإصابات السرطانية التى تحدثها الـ nitrosamines (عن McCall & Willumsen ١٩٩٩).

وقد حددت منظمة الصحة العالمية الحد الأقصى الآمن لكميات النترات والنتريت التى يمكن للإنسان تناولهما يوميًا فى غذائه بمقدار ٣,٧٥ مجم من النترات/كجم من وزن الجسم، و ٠,١٣ مجم نتريت/كجم.

ونظرًا لأن مستوى النترات يمكن أن يزداد فى ظروف الإضاءة الضعيفة فقد حددت وزارة الصحة الهولندية الحد الأقصى المقبول لمحتوى النترات فى أوراق الخس الطازجة بمقدار ٣,٥ جم/كجم خلال الفترة من أول أبريل إلى آخر أكتوبر، و ٤,٥ جم/كجم خلال الفترة من أول نوفمبر إلى آخر مارس (Reinink & Groenwold ١٩٨٧).

أهمية النترات للنبات

إلى جانب أنها تعد مصدرًا للنيتروجين الضرورى لتمثيل الأحماض الأمينية، فإن النترات تلعب دورًا هامًا فى حفظ التوازن الأسموزى، واستمرار امتلاء الخلايا والنمو النباتى، وذلك بخفضها للجهد الأسموزى لسوائل الفجوات العصارية. هذا إلا أن هذا الدور الذى تلعبه النترات ليس قاصرًا عليها حيث يمكن أن تحل محلها مركبات أخرى، مثل السكريات والأحماض العضوية. وتعد النترات هى الـ osmoticum المفضل فى الظروف التى لا تسمح بمعدلات عالية من البناء الضوئى (عن McCall & Willumsen ١٩٩٩).

وقد وجد ارتباط سلبى قوى بين تكوين النترات ونشاط البناء الضوئى. ويعتقد بأن الاختلافات فى محتوى النترات تنتج من اختلاف معدل البناء الضوئى عندما تحل النترات - كعامل حافظ للضغط الأسموزى - محل السكريات (Behr & Wiebe ١٩٩٢).

العوامل المؤثرة فى محتوى النترات بالنبات

يتأثر محتوى النترات فى نباتات السبانخ بالعوامل التالية:

١ - الصنف:

تختلف أصناف السبانخ كثيرًا فى محتواها من النترات (Renink & Groenwold ١٩٨٧).

فمثلاً .. كان محتوى الصنف Green Ice من النترات أقل من محتوى الصنف Diamante بمقدار ٢٠-٣٩٪ حسب تاريخ الحصاد، بينما كانت خمسة أصناف أخرى وسطًا فى محتواها من النترات (Schonbeck وآخرون ١٩٩١).

وقدر متوسط محتوى النترات فى خمسة أصناف من طراز الآيس برج بحوالى ٩٢٥ ± ١٦٦ جزءًا فى المليون (Drews وآخرون ١٩٩٧).

واختلفت أصناف الخس فى محتوها من النترات، وكان الصنف Timpa هو الأقل محتوى من بين أربعة أصناف تم اختبارها (Tesi & Lenzi ١٩٩٨).

٢ - شدة الإضاءة

كان محتوى خس الزراعات المحمية من النترات أعلى من محتوى الخس المنتج فى الحقول المكشوفة (Schonbeck وآخرون ١٩٩١).

وأدى توفير إضاءة صناعية إضافية للخس فى الدانمرك إلى زيادة النمو النباتى، وتبكير الحصاد، وحدوث نقص جوهرى فى مستوى النترات بالنباتات (McCall & Willumsen ١٩٩٩).

٣ - مستوى التسميد الآزوتى:

حدث انخفاض جوهرى فى محتوى الخس من النترات عندما استعملت أسمدة بطيئة التيسر slow release fertilizers مقارنة بالمحتوى النتراتى للنباتات عندما استعملت الأسمدة العادية (Tesi & Lenzi ١٩٩٨).

وعلى الرغم من أن الوزن الطازج لنباتات الخس لم يتأثر بمعدل التسميد الآزوتى، فقد وجد ارتباط إيجابى بين محتوى النترات ومعدل التسميد الآزوتى، وكان النقص الذى حدث فى مستوى النترات فى النبات عند المستويات المنخفضة من التسميد الآزوتى مصاحبًا بزيادات فى محتوى العصير النباتى من كل من الكلوريد، والجلوكوز، والسكروز (McCall & Willumsen ١٩٩٩).

٤ - مستوى النيتروجين النتراتى إلى النيتروجين الأمونيومى فى الأسمدة والمحاليل المغذية وتداخلات ذلك مع شدة الإضاءة، ودرجة الحرارة، وعمر النبات.

عندما كانت شدة الإضاءة منخفضة شتاء (فى هولندا) ازداد محتوى الخس من النترات كثيرًا عما كان عليه الحال صيفًا. وقد انخفض تراكم النترات عند إحلال النيتروجين الأمونيومى محل ٢٠٪ من النيتروجين النتراتى، وازداد الانخفاض فى محتوى الخس من النترات بزيادة إحلال النيتروجين الأمونيومى محل النتراتى قبل الحصاد بأسابيع قليلة، بينما لم يتأثر الوزن الطازج للرؤوس. وعندما خُفِّضَ تركيز النيتروجين فى المحلول المغذى شتاء من ١٠ إلى ٢,٥ ملى مول/لتر فإن ذلك لم يؤثر تأثيرًا يذكر لا على نمو الخس ولا على محتواه من النترات، ولكن اتخاذ ذلك الإجراء خلال الربيع أو الصيف أحدث نقصًا فى كل من النمو النباتى ومحتوى الرؤوس من النترات. وأدى رفع حرارة المحلول المغذى مع خفض حرارة الهواء (فى محاولة لخفض تكاليف التدفئة) إلى تحسّن فى النمو، ولكن مع زيادة فى تركيز النترات فى الرؤوس؛ مما ألغى جزئيًّا الأثر الذى أحدثه إحلال النيتروجين الأمونيومى محل النترات (Van Der Boon وآخرون ١٩٩٠).

كما أمكن إنتاج الخس - تحت ظروف الإضاءة المنخفضة فى الزراعات المحمية شتاء فى هولندا - بأقل مستوى من النترات (وهو ٢٩٠٠ جزء فى المليون، بينما الحد الأقصى المسموح به للنترات بالخس شتاءً فى هولندا هو ٤٥٠٠ جزء فى المليون) وذلك باستعمال محلول مغذٍ (فى مزارع تقنية الغشاء المغذى) تبلغ فيه نسبة الأمونيوم إلى النترات ١:٣ حتى الأسبوعين الأخيرين قبل الحصاد ثم استعمال النيتروجين الأمونيومى فقط حتى الحصاد، علمًا بأن هذه المعاملة لم تؤثر على المحصول. هذا .. وقد أدى رفع حرارة المحلول المغذى ليلاً من ٦ إلى ١٠°م مع حرارة هواء قدرها ٦°م إلى تنشيط النمو، ولكن مع إحداث زيادة فى المحتوى النتراتى بمتوسط قدره ٣٦٠ جزءًا فى المليون. أما زيادة الإضاءة بمقدار ٢٧ ميكرومول/م^{2}/ثانية (فى المدى الموجى ٤٠٠-٧٠٠ نانوميتر) ليلاً حتى ثمان ليال قبل الحصاد فإنها لم تؤثر على محتوى النترات على أساس الوزن الطازج (Steingrover وآخرون ١٩٩٣).

وباستعمال نسب نترات: أمونيوم فى المحاليل المغذية تراوحت من ١٠٠:صفر حتى ٢٥:٧٥ انخفض محتوى الأوراق من النترات مع كل زيادة فى نسبة الأمونيوم، ولكن أعطت نسبة ٧٥:٢٥ (نترات:أمونيوم) أعلى معدلات النمو (Gabr ١٩٩٩).

وبينما أدت تغذية الخس حتى الحصاد بمحلول غذائى كامل إلى ارتفاع محتواه من النترات إلى ١٥٥٠ جزءًا فى المليون (وهو مستوى يقل عن الحد الأقصى المسموح به)، فإن حذف النيتروجين من المحلول المغذى بعد ٥٠ يومًا من الزراعة وحتى الحصاد بعد ذلك بثمانية عشر يومًا أدى إلى نقص كل من المحصول الطازج ومحتوى النترات، حيث كانت النباتات المسمدة بالمحلول الغذائى الكامل أعلى محصولاً بنسبة ٢٠٪، وأعلى فى محتوى النترات بنسبة ٦٤٪ (Magnani & Oggiano ١٩٩٧).

وقد أدى خفض النيتروجين النتراتى من ٢٦٠ إلى ٢٠٠ كجم N للهكتار (من ١٠٩ إلى ٨٤ كجم N للفدان) إلى خفض محتوى النترات جوهريًا بينما لم يتأثر المحصول، وأدى مزيد من الخفض فى النيتروجين النتراتى إلى ١٢٠ كجم للهكتار (٥٠ كجم للفدان) إلى إحداث خفض آخر جوهرى فى النترات ولكنه كان مصاحبًا بنقص جوهرى أيضًا فى المحصول. وأدى استبدال ٤٠٪ من النيتروجين النتراتى المستعمل بنيتروجين أمونيومى إلى خفض محتوى النترات جوهريًا دون التأثير على المحصول. وقد أمكن تحسين تأثير استعمال النيتروجين الأمونيومى بالمعاملة - كذلك - بمثبط النترتة dicyandiamide (McCall & Willumsen ١٩٩٨).

٥ - عمر النبات والوقت من اليوم عند الحصاد، وتداخلات ذلك مع شدة الإضاءة ودرجة الحرارة:

انخفض محتوى النترات فى ١٠ أصناف زراعات محمية من مجموعة خس الرؤوس ذات الملمس الدهنى من ٣٣٣٠ جزءًا فى المليون (على أساس الوزن الطازج) فى مرحلة بداية تكوين الرأس إلى ١٦٥٠ جزءًا فى المليون عند وصولها إلى مرحلة اكتمال النمو المناسبة للحصاد، بينما كان الانخفاض بنسبة ٣٥٪ فى ١٢ صنفًا للزراعات الحقلية من المجموعة ذاتها. كذلك كان محتوى النترات فى الزراعات الحقلية أقل - فى جميع مراحل النمو - مما فى الزراعات المحمية. ويستدل من ذلك على إمكان الحصول على خس تنخفض فيه نسبة النترات بإنتاجه فى زراعات حقلية، مع حصاده بعد اكتمال نمو رؤوسه (Drews وآخرون ١٩٩٦).

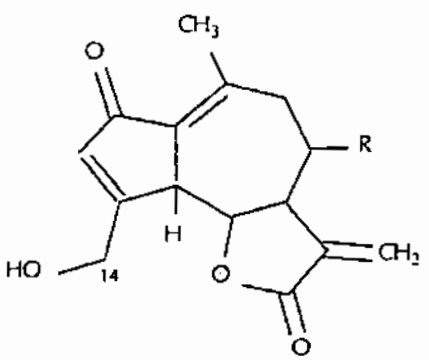
وقد وجد أن محتوى النترات فى الخس كان فى أدنى مستوياته خلال النصف الثانى

من اليوم؛ مما يعنى أهمية إجراء الحصاد خلال تلك الفترة. وقد كان لشدة الإضاءة وتركيز ثانى أكسيد الكربون فى الهواء الجوى تأثيرًا جوهريًّا على محتوى النباتات من النترات. وأفاد تعريض النباتات لإضاءة مستمرة مع زيادة طفيفة فى نسبة ثانى أكسيد الكربون فى الهواء خلال المرحلة الأخيرة من نموها فى تخفيض محتواها من النترات (Volkova & Kudums ١٩٩٦).

هذا إلاّ أنه فى ظروف الإضاءة الضعيفة (٤٠٥ واط ساعة/م^2) والحرارة المنخفضة (١٠,٤–١٣,٤°م على مدى اليوم الكامل)، فإن مستوى النترات لم يتغير بتغير موعد الحصاد (Siomos ٢٠٠٠).

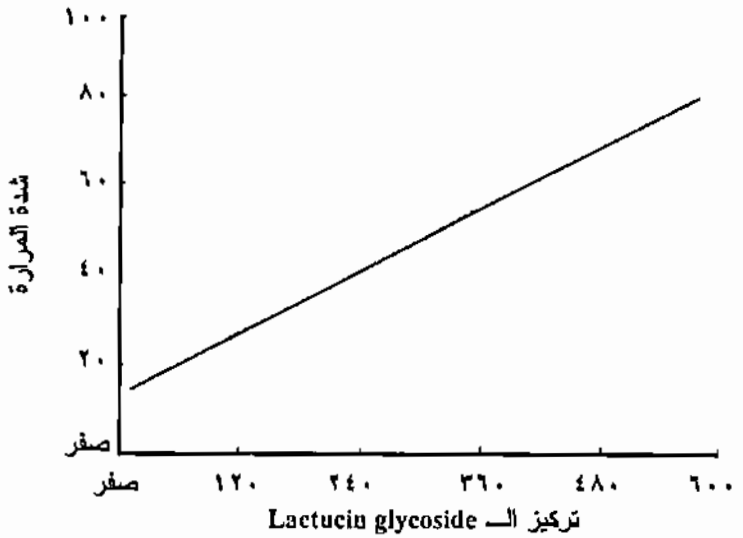
المرارة والمركبات المسببة لها

تعد المرارة من أهم الصفات التى تؤثر سلبيًّا فى جودة الخس، وهى ترجع إلى محتوى الخس من مركبات الـ: sesquiterpene lactones، وأهمها المركب lactucin glucoside (شكلا ٣–٣، و ٣–٤)، هذا وتزداد المرارة بشدة عندما يبدأ النبات فى الحنبطة.



	R
Lactucin	-OH
8-Deoxylactucin	-H
Lactucopicrin	-OC $CH_2C_6H_4OH$ (O)

شكل (٣–٣): التركيب الكيميائى للـ sesquiterpene lactones التى توجد فى الخس.



شكل (٣-٤). العلاقة بين محتوى الخس من الـ lactucin glucoside وشدة المرارة (عن Ryder ١٩٩٩).

يؤدى تجريح أوراق الخس أو سيقانه إلى انطلاق سائل نباتى لبنى latex إلى السطح. وبفحص هذا السائل كانت مكوناته الرئيسية هى: الـ 15-oxalyl، والـ 8-sulfate للـ sesquiterpene lactones guaianolide التالية. الـ lactucin، و الـ deoxylactucin، والـ lactucopicrin. وبينما كانت الأوكسالات غير ثابتة وتعود إلى الـ sesquiterpene lactone الأصلى بالتحلل، فإن الكبريتات كانت ثابتة. هذا .. ولم تكن لهذه المركبات علاقة بمقاومة الآفات على الرغم من إمكان حث الخس لإنتاج الفيتوألاكسين lettucenin A، وهو - كذلك - عبارة عن sesquiterpene lactone (Sessa وآخرون ٢٠٠٠).

العيوب الفسيولوجية والنموات غير الطبيعية

الفلقات الحمراء

يلى بزوغ الجذير من البذرة ظهور الفلقتين واستطالتهما. وبينما تكون الفلقات الطبيعية خضراء اللون، فإن البذور المخزنة لفترات طويلة تعطى عند إنباتها فلقات غير طبيعية، وهى حالة فسيولوجية تعرف باسم الفلقات الحمراء red cotyledons،

وذلك نوع من التحلل الفسيولوجي يظهر على صورة بقع رمادية أو بنية أو حمراء اللون على الفلقات. ومع زيادة تقدم البذور في العمر تزداد البقع التي تتكون على الفلقات في الحجم، ثم تفقد الفلقات قدرتها على البزوغ من الغلاف الثمرى (عن Ryder ١٩٩٩).

احتراق قمة الأوراق

يعتبر احتراق قمة الأوراق Tipburn من أهم العيوب (الأمراض) الفسيولوجية التي تصيب الخس، وتصاب به عادة أصناف الخس التي تكون رؤوسًا، بينما يندر أن تصاب به أصناف الخس الورقي. وتظهر أعراض الإصابة قبل الحصاد بفترة قصيرة عادة - في الزراعات المكشوفة - على صورة انهيار فسيولوجي في أنسجة الأوراق الداخلية الكبيرة، والأوراق المغِّلفة Wrapper leaves الداخلية، ولكن تبقى أوراق القلب الداخلية والأوراق المغلِّفة الخارجية سليمة. وتبدأ الأعراض في الظهور عادة عندما تصل الورقة إلى ربع أو نصف حجمها الكامل، وقد تبدأ أحيانًا على أوراق لا يزيد طولها عن سنتيمتر واحد. ويحدث ذلك خاصة في الزراعات المحمية (Ryder & Whitaker ١٩٨٠، و Collier & Tibbitts ١٩٨٢).

تبدأ أعراض احتراق قمة الأوراق بظهور بقع صغيرة بنية أو سوداء اللون قريبة من حافة الورقة، قد يصاحبها تحلل في العروق الصغيرة في المساحة المتأثرة. وتدريجيًّا .. تتلامس البقع المتحللة وتتجمع معًا لتكون مساحات قد يصل طولها لعدة سنتيمترات بامتداد الحافة بينما يتراوح عرضها بين سنتيمتر واحد وسنتيمترين. وفي خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة تظهر الأعراض - عادة - قبل الموعد المتوقع للحصاد بيوم واحد إلى يومين - في أوراق الرأس الوسطي، ولكن قد تظهر الأعراض أحيانًا على الأوراق الخارجية. وتلاحظ الأعراض مبكرة عن ذلك - عادة - في الزراعات المحمية. ويكون الضرر أشد وطأة عادة في خس الرؤوس ذات الملمس الدهني عما في خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة، حيث يظهر في الأولى - عادة - في الأوراق الخارجية بقمة الرأس بالإضافة إلى ظهوره بالأوراق الداخلية (شكل ٣-٥، يوجد في آخر الكتاب). أما خس الرومين فإن الأعراض تظهر في قمة الأوراق المكشوفة جزئيًّا، وفي الخس

الورقى تظهر الأعراض على حواف الأوراق الوسطى المكشوفة جزئيًا (عن Ryder ١٩٩٩).

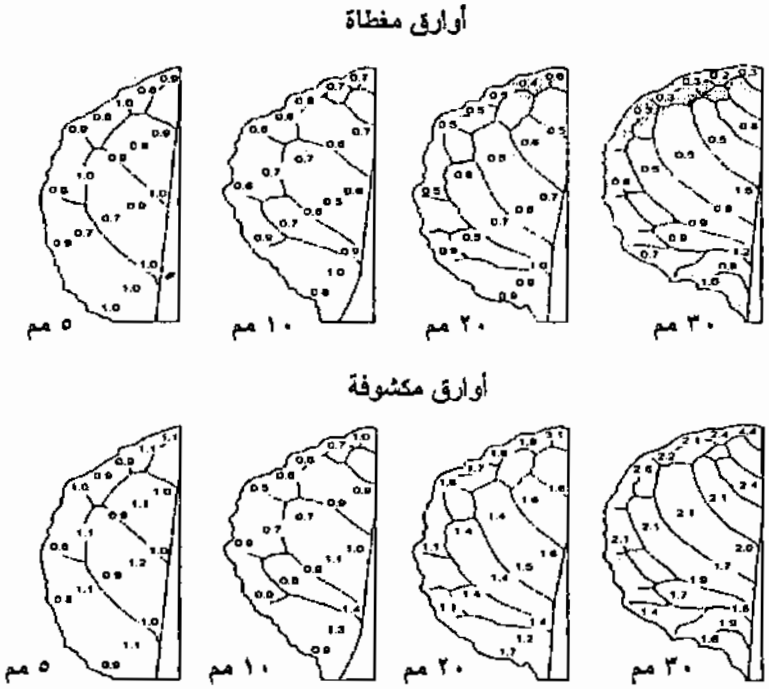
ومما يؤكد العلاقة بين نقص الكالسيوم والظاهرة أنه أمكن منع ظهورها كلية فى الصنف ميكوننجن برش النباتات بنترات الكالسيوم، أو كلوريد الكالسيوم، مع توجيه محلول الرش نحو الأوراق الصغيرة القابلة للإصابة. وقد أظهر التحليل الكيميائى حدوث زيادة كبيرة فى محتوى هذه الأوراق من الكالسيوم بعد المعاملة (Thibodeau & Minotti ١٩٦٩).

ويبلغ مستوى الكالسيوم عادة (على أساس الوزن الجاف) حوالى ١٪ فى النباتات السليمة، ومن ٠,١-٠,٢٪ فى الأنسجة المصابة. ويكون التركيز أعلى فى الأوراق الداخلية السليمة عما فى الأوراق الداخلية المصابة. وبالرغم من ذلك كله .. فلا تعرف طبيعة العلاقة بين الكالسيوم والظاهرة، وإن كان من المعتقد أن نقص الكالسيوم يحد من تمثيل البروتين، بدليل زيادة الأحماض الأمينية الحرة فى النباتات المصابة، خاصة من حامضى: الأسبارتك، والجلوتامك (Ryder & Whitaker ١٩٨٠).

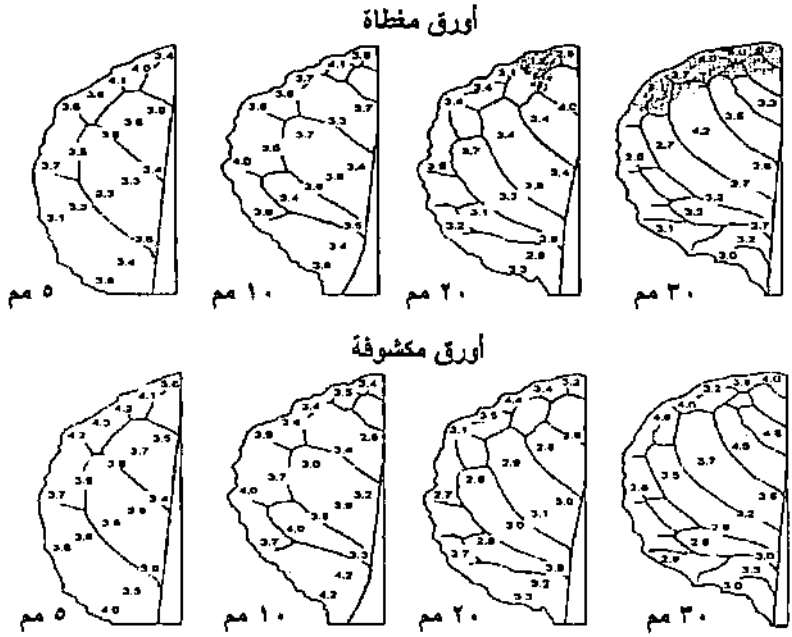
وقد ظهرت أعراض احتراق قمة الأوراق على الأوراق الصغيرة للخس الورقى Leaf Mignontte (وهو حساس للإصابة بالعيب الفسيولوجى) وتراوح محتواها من الكالسيوم بين ٠,١٧، و ٠,٣٢٪، بينما اختفت الأعراض تقريبًا من الأوراق الخارجية المكتملة النمو والتى بلغ محتواها من الكالسيوم ١,١٪. وبالمقارنة .. كان محتوى الأوراق الداخلية للصنف المتحمل للإصابة Fame (وهو من خس الرؤوس) ٠,٥٩٪ (Huett ١٩٩٤).

وقدرت تركيزات الكالسيوم والمغنيسيوم والبوتاسيوم فى أوراق الخس الصغيرة جدًا (من صنف خس الرؤوس ذات الملمس الدهنى Buttercrunch) باستعمال مجسّ دقيق يعتمد على أشعة إكس. ووجد فى الأوراق المكشوفة (غير المغطاة بأوراق أخرى) أن محتوى الكالسيوم ازداد من متوسط قدره ٠,١٠ إلى ٠,٢١٪ (على أساس الوزن الجاف) بزيادة طول الورقة من ٥ إلى ٣٠ مم. أما فى الأوراق المغطاة فإن تركيز الكالسيوم انخفض من ٠,١٪ إلى ٠,٠٧٪ مع زيادة طول الورقة فى المدى ذاته. وفى قمة تلك

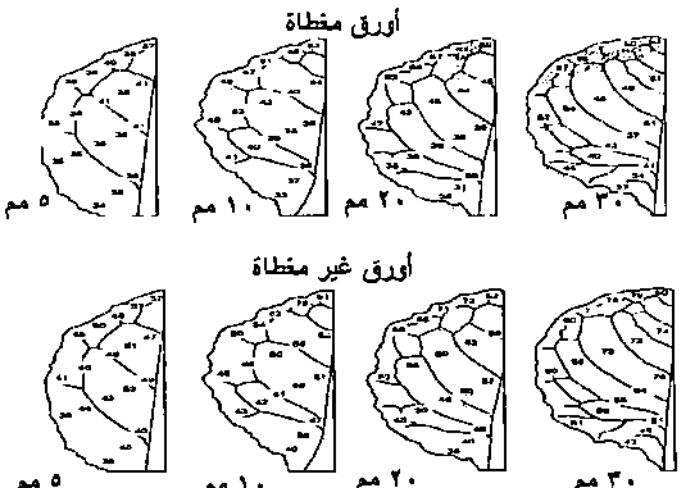
الأوراق المغطاة كان النقص فى مستوى الكالسيوم أكبر مما فى الأجزاء الأخرى من الورقة، حيث انخفض محتوى الكالسيوم من ٠,٠٩٪ إلى ٠,٠٣٪. وقد بدأت مظاهر التحلل فى الظهور فى نسيج قمة الورقة حينما كان تركيز الكالسيوم فيها حوالى ٠,٠٤٪ (شكل ٣-٦). وبالمقارنة .. فإن تركيز المغنيسيوم على امتداد الأوراق المكشوفة كان مماثلاً لتركيزه على امتداد الأوراق المغطاة، ولم يتغير مع زيادة الورقة فى الطول. وقدر متوسط تركيز المغنيسيوم بنحو ٠,٣٥٪ فى الأوراق المكشوفة والمغطاة أثناء زيادتها فى الطول من ٥ مم إلى ٣٠ مم (شكل ٣-٧). وفى كل من الأوراق المكشوفة والمغطاة ازداد تركيز البوتاسيوم أثناء زيادة الورقة فى الطول من ٠,٤٪ عند طول ٥ مم إلى حوالى ٠,٦٪ عند طول ٣٠ مم، وكان أعلى تركيز للبوتاسيوم عند قمة الأوراق وحافتها؛ مما قد يسهم فى تحفيز ظهور الأضرار (شكل ٣-٨) (Barta & Tibbitts ٢٠٠٠).



شكل (٣-٦): محتوى أوراق الخس المغطاة وغير المغطاة من الكالسيوم – بالملليجرام/جم وزن جاف – أثناء نموها. يبين الطول الحقيقى لكل ورقة عند قاعدتها. تمثل المساحات المظللة أجزاء الورقة التى ظهرت عليها أعراض التحلل واحتراق القمة.



شكل (٣-٧): محتوى أوراق الخس المغطاة وغير المغطاة من المغنيسيوم – بالملليجرام لكل جرام وزن جاف – أثناء نموها. يبين الطول الحقيقى لكل ورقة عند قاعدتها. تمثل المساحات المظللة أجزاء الورقة التى ظهرت عليها أعراض التحلل واحتراق القمة



شكل (٣-٨): محتوى أوراق الخس المغطاة وغير المغطاة من البوتاسيوم – بالملليجرام لكل جرام وزن جاف – أثناء نموها. يبين الطول الحقيقى لكل ورقة عند قاعدتها تمثل المساحات المظللة أجزاء الورقة التى ظهرت عليها أعراض التحلل واحتراق القمة

وتتأثر شدة الإصابة باحتراق قمة الأوراق بالعوامل التالية:

أولاً: تزاد شدة الإصابة عند نقص الكالسيوم فى التربة، أو فى النبات:

لقد وجد أن الأنسجة التى تكون على وشك الإصابة باحتراق قمة الأوراق يقل محتواها من الكالسيوم جوهريًا عن الأنسجة المجاورة لها فى الورقة ذاتها، وعن الأنسجة المماثلة لها فى الموقع فى أوراق النباتات غير المتأثرة بالعيب الفسيولوجى.

وتحتوى أوراق الخس المصابة باحتراق الحواف على نسبة أقل من عنصر الكالسيوم، ونسبة أعلى من النيتروجين العضوى - خاصة الأحماض الأمينية الحرة - عن الأوراق السليمة. وتقل نسبة الكالسيوم فى الأوراق الداخلية عما فى الأوراق المغلفة الخارجية. وقد ظهرت أعراض الإصابة بسرعة لدى زراعة الصنف الحساس جريت ليكس ٦٥٩ فى بيئة فقيرة بالكالسيوم وغنية بالنيتروجين النتراتى، كما ازدادت شدة الإصابة بزيادة مستوى المغنيسيوم الذى ينافس الكالسيوم على الامتصاص، أو بزيادة شدة الإضاءة التى تؤدى إلى زيادة النمو، وزيادة الطلب على الكالسيوم (Ashkar & Ries ١٩٧١).

تحتوى معظم الأراضى على كميات كبيرة من الكالسيوم سواء أكان متبادلاً، أم فى المحلول الأرضى. ويعتقد أن الكالسيوم يمتص بطريقة سلبية مع الماء الممتص، ويتوقف انتقال الأيون إلى سطح الجذر على معدل النتح؛ فيكون انتقاله سريعًا عندما يكون النتح كثيرًا، ويكون بطيئًا - بالانتشار - فى حالات النتح القليل.

ويكثر ظهور المرض فى الأراضى المضغوطة compact بفعل كثرة مرور الآلات الزراعية الثقيلة عليها. والتى يقل فيها النمو الجذرى عما فى الأراضى المفككة. ويرجع ذلك إلى أن الكالسيوم لا ينتقل بعد امتصاصه - حتى أنسجة الخشب - إلاّ فى الجذور الصغيرة التى لا تكون بشرتها الداخلية (إندوديرمز endoderms) مسوبرة، فى حين يقل تكوين هذه الجذور فى الأراضى المضغوطة، والتى يحدث فيها أن يترسب السيوبرين على جدر البشرة الداخلية بعد فترة قصيرة من تكوين الجذور.

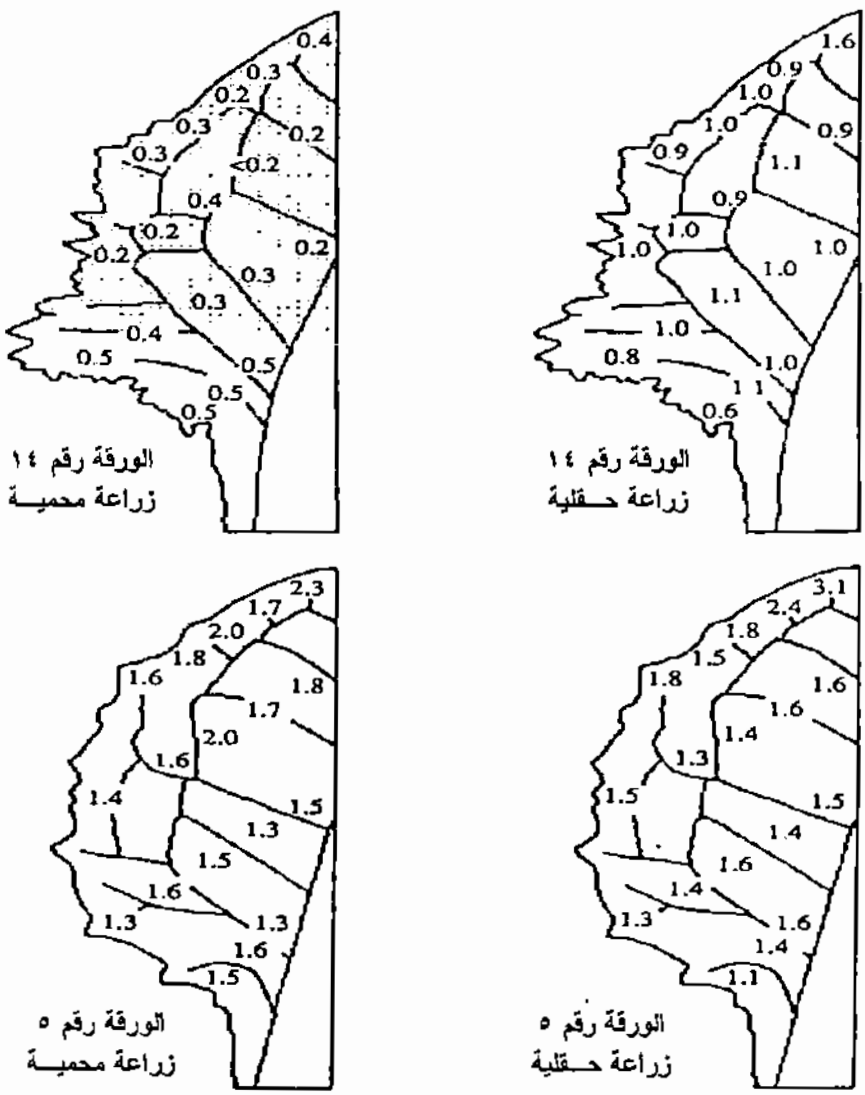
ويؤدى توفر أيونى الأمونيوم، أو البوتاسيوم بكثرة فى التربة إلى منافسة الكالسيوم على الامتصاص، وزيادة الإصابة بالظاهرة تبعًا لذلك.

كما وجد Yanagi وآخرون (١٩٨٣) أن ظهور المرض يرتبط سلبيًا - أيضًا - بمستوى عنصرى المغنيسيوم، والبورن - بالإضافة إلى الكالسيوم - فى أجزاء الرأس الداخلية. ويعتقد أن توفر البورون يؤدى إلى بقاء الكالسيوم فى حالة أكثر قابلية للذوبان، ويزيد من حركته فى النبات، ومن نفاذية الجذور له.

كذلك ظهرت أعراض الإصابة بسرعة لدى معاملة النباتات بأوكسالات الأمونيوم، التى ربما ساعدت على خفض تركيز أيون الكالسيوم فى الأنسجة بتكوين أوكسالات الكالسيوم غير الذائبة. وحدث الشئ نفسه عند المعاملة بالأيونات المخلبية، مثل: حامض الستريك Citrate، وحامض الفيوماريك Fumarate، و حامض الصكينك Succinate التى ربما أدت هى الأخرى إلى نقص تركيز أيون الكالسيوم فى الأنسجة بتكوينها لمركبات مخلبية معه. كما أمكن أيضًا زيادة الإصابة فى رؤوس الخس بعد الحصاد بزيادة معدل تنفسها. وقد سبق ظهور الأعراض زيادة فى تركيز الأحماض الكربوكسيلية التى يمكن أن تكون مركبات معقدة ثابتة مع أيون الكالسيوم.

وفى دراسة أخرى .. استخدم المجسّ الإليكترونى فى تقدير تركيز الكالسيوم فى أجزاء مختلفة من الأوراق التى يبلغ طولها ٢٠ ملليمترًا، ووجد أن المناطق المتأثرة من الأوراق التى ظهرت عليها أعراض الإصابة باحتراق قمة الأوراق احتوت على كالسيوم بتركيز ٠,٢-٠,٣ جزء فى المليون (على أساس الوزن الجاف)، بينما احتوت الأجزاء التى لم تظهر عليها الأعراض - من الأوراق ذاتها - على الكالسيوم بتركيز ٠,٤-٠,٥ جزء فى المليون (شكل ٣-٩). وبالمقارنة فإن تركيز المغنيسيوم كان أعلى فى الأوراق المصابة بالعيب الفسيولوجى (٤,٧ جزء فى المليون) عما فى الأوراق غير المتأثرة به (٣,٤ جزء فى المليون)، أى أن تركيز المغنيسيوم ارتبط سلبيًا مع تركيز الكالسيوم (شكل ٣-١٠)، بينما لم يختلف تركيز البوتاسيوم جوهريًا بين الأوراق المصابة والسليمة. وكان تركيز الكالسيوم فى الأجزاء المتأثرة من الورقة أقل جوهريًا من تركيزه فى الأجزاء المناظرة من الأوراق المماثلة غير المتأثرة بالعيب الفسيولوجى. كذلك كان تركيز الكالسيوم أقل فى الأوراق الداخلية المغطاة بالأوراق الخارجية مما فى الأوراق غير المغطاة، كما احتوت النباتات التى أنتجت فى الزراعات المحمية على تركيزات من الكالسيوم أقل مما فى النباتات التى أنتجت فى الزراعات الحقلية، وكان ذلك مرتبطًا

بزيادة فى سرعة النمو النباتى فى الزراعات المحمية مقارنة بالنمو فى الزراعات الحقلية (Barta & Tibbitts ١٩٩١).



شكل (٣-٩): تركيز الكالسيوم فى مختلف أجزاء ورقة خس من صنف جرين ليك Green Lake بطول ٢ مم (الورقتان الخامسة والرابعة عشر) تحت ظروف الزراعة المحمية والحقل تمثل المساحات المظللة أجزاء الورقة التى ظهرت عليها أعراض التحلل واحتراق القمة.

شكل (٣-١٠) تركيز المغنسيوم فى مختلف أجزاء ورقة خس من صنف جرين ليك بطول ٢ مم (الورقتان الخامسة والرابعة عشر) تحت ظروف الزراعة المحمية والحقل تمثل المساحات المظللة أجزاء الورقة التى ظهرت عليها أعراض التحلل واحتراق القمة.

ثانيا ترتبط شدة الإصابة باحتراق قمة الأوراق سلبيًّا مع معدل النتح:

ينتقل الكالسيوم المتص فى أنسجة الخشب مع الماء المتص إلى حين وصول الماء إلى حيث يفقد بالنتح، وبذا . يزداد تركيز الكالسيوم وتنعدم الإصابة بالعيب الفسيولوجى فى الأوراق الخارجية التى تنتح، بينما يقل وصول الكالسيوم إلى الأوراق الداخلية التى ينعدم فيها النتح تقريبًا، والتى تزداد فيها شدة الإصابة.

وفى محاولة لاستكشاف العلاقة بين النتح، وانتقال الكالسيوم، والإصابة بالظاهرة ..قام كل من Barta & Tibbitts (١٩٨٦) بإحاطة الأوراق الصغيرة لنباتات خس عمرها ٢٠ يومًا بشرائح من البوليثيلين المغطى بالألومنيوم، بهدف تقليل النتح، وتركت لتنمو فى مزرعة مائية بها محلول مغذٍ كامل – وفى حرارة عالية، ورطوبة نسبية ٦٥٪ – أدت هذه المعاملة إلى ظهور أعراض الإصابة بالظاهرة فى ٥٣٪ من الأوراق الداخلية التى يبلغ طولها من ١–٣ سم، بينما بلغت نسبة الإصابة فى الأوراق المماثلة من نباتات المقارنة ١٪ فقط خلال الفترة نفسها. كما كان تركيز الكالسيوم فى الأوراق الداخلية للنباتات المغلفة ٠,٦٣ مجم/جم وزن جاف، بالمقارنة بنحو ١,٤٨ مجم/جم وزن جاف فى نفس الأوراق من نباتات المقارنة. وبلغ محتوى الكالسيوم فى الأوراق الخارجية – وهى التى يفقد منها الماء بالنتح – حوالى ٩,٩ مجم/جم وزن جاف. ووجد فى هذه الدراسة أيضًا أن محتوى المغنيسيوم فى الأوراق الداخلية كان ٢,٢٥ مجم/جم وزن جاف فى النباتات المغلفة، بالمقارنة بنحو ٢,٣٤ مجم/جم وزن جاف فى نباتات المقارنة غير المغلفة. وبذا .. تؤكد هذه الدراسة أن تغليف أوراق القمة النامية – مثلما يحدث عند تكوين الرؤوس – يعد كافيًا لخفض مستوى الكالسيوم بها إلى الحد الذى تظهر معه أعراض احتراق حواف الأورلق.

وتأييدًا لتلك العلاقة بين النتح وانتقال الكالسيوم أمكن أيضًا منع حدوث الإصابة باحتراق قمة الأوراق بدفع تيار من الهواء حول الأوراق الصغيرة مع بداية تكوين الرأس؛ الأمر الذى أدى إلى زيادة معدل النتح. ولذا .. فإن تشجيع زيادة النتح فى الزراعات المحمية للخس بتوفير الرطوبة الأرضية مع خفض الرطوبة النسبية خلال النهار يمكن أن يسهم فى الحد من الإصابة باحتراق قمة الأوراق (Goto & Takakura ١٩٩٢).

ثالثًا: تزاد شدة الإصابة فى الظروف التى تحفز النمو السريع حيث يزداد الطلب على الكالسيوم فى الأنسجة النامية:

إن الظروف التى تتسبب فى نقص إمدادات الكالسيوم فى أنسجة حافة الورقة تبدأ – عادة – بحدوث زيادة فى معدل النمو، وتلك الظروف هى: الارتفاع فى درجة الحرارة وشدة الإضاءة، وزيادة التسميد الآزوتى ومعدل الرى، ومعاملات محفزات النمو،

وزيادة نسبة غاز ثانى أكسيد الكربون فى البيوت المحمية (من ٣٠٠ إلى ١٥٠٠ جزء فى المليون). تعمل هذه العوامل - منفردة أو معًا - على زيادة معدل النمو فى حافة الأوراق النامية، والتى تكون - عادة - الأوراق الداخلية. ونظرًا لأن الكالسيوم يتحرك مع تيار الماء المتص الذى يتحرك فى النبات ليفقد بالنتح؛ فإن إمداداته تقصر عن سد حاجة أنسجة الحافة السريعة النمو فى الأوراق الداخلية، خاصة وأنها لا تنتح (عن Ryder ١٩٩٩).

وقد وجد Cox وآخرون (١٩٧٦) ارتباطًا بين شدة الإصابة بالمرض، ومعدل النمو النسبى Relative Growth Rate فى ستة أصناف من الخس تحت ظروف مختلفة من الحرارة، والفترة الضوئية، والتى كان لها تأثير على معدل النمو النسبى للنباتات. كما وجد Yanagi وآخرون (١٩٨٣) ارتباطًا موجبًا بين شدة الإصابة والمتوسط الشهرى العام لدرجة الحرارة، وكذلك المتوسط الشهرى لدرجتى الحرارة الصغرى، والعظمى فى هاواى. وقد صاحب ارتفاع درجة الحرارة زيادة فى معدل النمو النباتى.

وتبيّن من دراسات Tibbitts & Rao (١٩٦٨) على الصنف الحساس ميكوننجن Meikoningen أن الحالة المرضية ازدادت سواء بزيادة شدة الإضاءة، أو الفترة الضوئية ووجد ارتباط عال بين شدة الإضاءة، ومعدل النمو النباتى. ولم تظهر أعراض الإصابة فى هذه الدراسة إلا عندما زاد معدل تكوين الأوراق الجديدة عن ورقة ونصف الورقة يوميًا. وقد كان النمو الطولى للأوراق المصابة أكبر دائمًا من نموها العرضى. كما وجد Collier & Wurr (١٩٨١) ارتباطًا موجبًا بين شدة الإصابة وطول الأوراق القابلة للإصابة عند النضج.

كذلك أدت زيادة معدل التسميد بنترات الكالسيوم من ٢٠ إلى ٤٠٠ كجم للهكتار (من ٨,٤ إلى ١٦٨ كجم نترات كالسيوم للفدان) إلى زيادة معدل الإصابة باحتراق قمة الأوراق، وكان ذلك مرتبطًا جزئيًا بزيادة فى حجم الرأس، ومصاحبًا بنقص فى نسبة الجذور إلى النموات القمية، ولكن لم يحدث نقص فى محتوى المادة الجافة للأوراق الداخلية من الكالسيوم (Brumm & Schenk ١٩٩٣).

وقد أدى تقليل معدل النمو النباتى تحت ظروف الحقل بالزراعة - على مسافات

ضيقة – إلى خفض معدل الإصابة بالمرض فى بعض الأصناف، إلاّ أن هذه الطريقة تؤدى إلى إنتاج نباتات صغيرة غير اقتصادية، ولا ينصح بها كوسية لمكافحة المرض (Cox وآخرون ١٩٧٦).

كذلك أدت المعاملة بمثبطات النمو Growth Retardants إلى خفض معدل الإصابة بالمرض. وعلى العكس من ذلك .. ازداد ظهور المرض بعد معاملة النباتات بالأوكسينات (وهى محفزة للنمو الخضرى)، أو ببعض المركبات (مثل حامض الكلوروجينك Chlorogenic Acid) التى تثبط عمل الإنزيم IAA oxidase (وهو الذى يؤدى إلى هدم الأوكسين الطبيعى فى النبات). هذا .. ويزداد تركيز حامض الكلوروجينك – طبيعيًا – فى النبات فى حالات التعرض للحرارة المرتفعة، أو للفترات الضوئية الطويلة (Collier & Tibbitts ١٩٨٢).

رابعًا: تنخفض شدة الإصابة باحتراق قمة الأوراق عند زيادة الضغط الجذرى:

بينما تزداد شدة الإصابة بالمرض عند توفر الظروف التى تقلل من وصول الماء إلى الأوراق الداخلية الحساسة للإصابة، فإنها تنخفض فى الظروف التى تعمل على زيادة الضغط الجذرى. فقد وجد كل من Collier & Wurr (١٩٨١) ارتباطًا موجبًا بين الإصابة بالظاهرة، وكمية الماء المفقودة بالنتح من الأوراق الخارجية للنبات خلال الأسبوع الأخير قبل الحصاد. كما وجد أن زيادة الضغط الجذرى برش النباتات ليلاً بكمية قليلة من الماء على صورة ضباب mist، أدت إلى خفض معدل الإصابة. وقد أرجعا ذلك إلى أن الكالسيوم ينتقل فى النبات مع تيار الماء الذى يفقد بالنتح. ونظرًا لأن الأوراق الخارجية فقط هى التى تنتح .. لذا تصل إليها كميات كافية من الكالسيوم، بينما لا يصل إلى الأوراق الداخلية النامية – التى تحتاج إلى كميات أكبر من العنصر – إلا مع ما يصلها من ماء بفعل الضغط الجذرى. وتزداد شدة الإصابة – تبعًا لذلك – مع زيادة معدل نمو هذه الأوراق عن سرعة وصول الكالسيوم إليها، وعند زيادة النتح من الأوراق الخارجية؛ وأثناء تكون الرؤوس؛ حيث تكون الأوراق الداخلية محاطة بالأوراق الخارجية، ولا يحدث فيها نتح يذكر.

ويذكر Collier & Tibbitts (١٩٨٤) أنه أمكن تقليل نسبة الإصابة بحالة فسيولوجية

مماثلة فى كل من الكرنب، والقنبيط، والفراولة بزيادة نسبة الكالسيوم فى الأوراق عن طريق زيادة الرطوبة النسبية ليلاً، أو خفضها نهارًا، أو توفير الظروف التى تعمل على زيادة امتصاص الماء بواسطة الجذور. وقد وجدا لدى تعريض نباتات الخس لظروف مماثلة أن خفض الرطوبة النسبية - نهارًا من ٧٤٪ إلى ٥١٪ - صاحبه نقص فى سرعة نمو النباتات، وزيادة تركيز الكالسيوم بها، وتأخر ظهور أعراض الإصابة عليها. هذا .. بينما أدى خفض الرطوبة النسبية ليلاً من ٩٥٪ إلى ٩٠٪ إلى نقص سرعة نمو النباتات، ونقص تركيز الكالسيوم بها، والتبكير فى ظهور الإصابة. وقد توصلا من ذلك إلى أن زيادة الضغط الجذرى ليلاً ساعدت على زيادة تركيز الكالسيوم فى الأوراق، وتأخر ظهور أعراض الإصابة.

هذا .. ويزداد الضغط الجذرى ليلاً فى الحالات التالية:

١ - عند زيادة الرطوبة النسبية ليلاً إلى قريبًا من درجة التشبع.

٢ - عند زيادة الرطوبة الأرضية، حيث يقل النتح إلى أدنى مستوى، وينتقل الكالسيوم بالتساوى إلى جميع أنسجة النبات.

٣ - عند زيادة فترة الظلام.

٤ - عندما تكون الظروف الأرضية مناسبة لامتصاص الماء. ويتحقق ذلك بخفض الضغط الأسموزى للمحلول الأرضى (أو للمحلول المغذى فى المزارع المائية) ليلاً من خلال التحكم فى برنامج التسميد.

ويتولد ضغط جذرى جيد بصورة طبيعية تحت ظروف الحقل، نظرًا للفرق الكبير فى درجة الحرارة بين النهار والليل. ولكن تقل فرصة تولد ضغط جذرى مناسب ليلاً فى الزراعات المحمية التى يتم التحكم فى درجة الحرارة فيها.

ومن أهم العوامل التى تؤدى إلى نقص الضغط الجذرى ليلاً وزيادة حدة الإصابة ما يلى:

١ - التعرض لظروف الجفاف.

٢ - زيادة معدلات التسميد.

٣ - زيادة تركيز الأملاح بالتربة.

٤ – غمر الأرض بالماء لفترة طويلة.

٥ – ارتفاع درجة الحرارة ليلاً.

٦ – زيادة الفترة الضوئية؛ ولذا تكثر الإصابة صيفًا فى المناطق التى تقع شمال خط عرض ٥٠° م شمالاً، أو جنوب خط عرض ٥٠° م جنوبًا، حيث يكون النهار طويلاً.

وتتضح أهمية الضغط الجذرى فى أصناف الخس المقاومة من مجموعة آيس برج Iceberg، والتى تحتوى نباتاتها على عدد قليل – نسبيًا – من الأوراق الخارجية المغلفة للرأس، وهى الأوراق التى يفقد منها الماء بالنتح. ويعنى ذلك قلة النتح فى هذه الأصناف؛ مما يزيد من فرصة تولد ضغط جذرى مناسب، يساعد على وصول الكالسيوم إلى الأوراق الداخلية (Collier & Tibbitts ١٩٨٢).

ومن الافتراضات التى وضعت لتفسير ظاهرة احتراق قمة الأوراق، ما يلى:

١ – افترض وجود علاقة بين العوامل التى تؤدى إلى زيادة معدل النمو، وتمزق القنوات اللبنية laticifers، وخروج اللبن النباتى (اليتوع) latex منها إلى الخلايا البرانشيمية المجاورة؛ مما يؤدى إلى انهيارها، وتحللها، وإصابتها باحتراق الحواف. وقد أوضح Tibbitts وآخرون (١٩٨٥) أن الضغط الداخلى فى هذه القنوات يختلف باختلاف عمر النبات، من ١,٥ بار فى البادرات، إلى ١٢,٥ بار فى النباتات المزهرة، وأنه يقل عند التعرض لظروف الجفاف، أو ضعف شدة الإضاءة. ويعتقد الباحثون أن زيادة الضغط الداخلى فى هذه القنوات يمكن أن تؤدى إلى ظهور الأعراض؛ نظرًا لأن مستوى الكالسيوم يكون بطبيعته شديد الانخفاض فى الأنسجة القابلة للإصابة، وتظهر الأعراض إذا حدثت أية إعاقة لتحركه إلى هذه الأنسجة، وهو ما يمكن أن يحدث بسهولة عند زيادة الضغط فى القنوات اللبنية، وخروج المادة اللبنية منها، وإعاقتها لحركة الكالسيوم. ومما يؤيد هذه الفرضية .. أن ظاهرة احتراق حواف الأوراق تحدث كذلك فى كل من الهندباء والشيكوريا، وهى خضروات تحتوى على اللبن النباتى أيضًا. ولكن نظرًا لأن الظاهرة تحدث فى خضروات أخرى لا تحتوى على اللبن النباتى، مثل: الكرنب، والكرفس؛ لذا يمكن القول .. إن تمزق الخلايا اللبنية ليس سببًا مباشرًا للظاهرة، ولكنه يكون مصاحبًا لها.

٢ – ذكر أيضًا فى تفسير علاقة الكالسيوم بالظاهرة أنه يدخل فى تركيب المواد البكتينية اللاصقة للخلايا، وأن نقصه يؤدى إلى تفكك الخلايا خاصة فى الأنسجة الحديثة النمو (Ashkar & Ries ١٩٧١).

٣ – كما ذكر أن الظاهرة قد تكون لها علاقة بنفاذية الأغشية الخلوية، وتغير خواصها ومما يؤيد ذلك .. أن رش النباتات بمنظم النمو ٦–بنزيل أمينوبيورين 6-benzylamino purine (يكتب اختصارًا BA، وهو – كغيره من السيتوكينينات الأخرى – ذو دور منظم لنفاذية الأغشية الخلوية) يمنع ظهور أعراض الإصابة بالمرض. كما وجد أن ظهور الأعراض يكون مصاحبًا بزيادة تركيز أيون الأيدروجين فى الأنسجة المصابة، وهو الذى قد يحل محل الكالسيوم فى الدهون الفوسفورية Phospholipids فى الأغشية الخلوية.

٤ – كذلك ذكر فى تفسير حاجة الأوراق الحديثة لاحتياجات عالية من الكالسيوم أن تلك الأوراق عندما تصبح نشطة فى عملية البناء الضوئى، يزداد فيها اختزال النترات بدرجة عالية فى بداية الأمر؛ مما يؤدى إلى تكوين الأحماض العضوية التى تكون ألفتها للكالسيوم عالية؛ ومن ثم تزداد حاجة تلك الأنسجة إلى الكالسيوم (عن Barta & Tibbitts ٢٠٠٠).

ويمكن تقليل الإصابة باحتراق قمة الأوراق فى الخس بمراعاة ما يلى:

١ – الزراعة فى الجو البارد نسبيًا.

٢ – الزراعة فى الأراضى الثقيلة التى لا تشجع على النمو النباتى السريع

٣ – زراعة الأصناف المقاومة، مثل: مونتيمار Montemar، وكالمار Calmar، وساليناس Salinas، وفانجارد Vanguard. وقد اعتبر صنف خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة ساليناس Salinas – لفترة طويلة – قياسيًا فى مقاومته لاحتراق قمة الأوراق. كما يعتبر الصنف Tiber – الذى أنتج حديثًا أكثر مقاومة من ساليناس (Ryder & Waycott ١٩٩٨).

٤ – تجنب التسميد الغزير خاصة بالأسمدة الآزوتية.

٥ – تجنب كثرة الرى عند اقتراب الرؤوس من النضج.

٦ – توفير الكالسيوم للنباتات مع تجنب الإكثار من التسميد بالكاتيونات الأخرى التى تنافس الكالسيوم على الامتصاص. هذا .. إلا أن توفير الكالسيوم فى المراحل المتأخرة من النمو بعد فترة من النقص لا يكون فعّالاً، كما أن الرش بأملاح الكالسيوم بعد التفاف الرؤوس لا يكون مجديًا، لأن العنصر لا ينتقل من الأوراق الخارجية التى يصل إليها محلول الرش إلى الأوراق الداخلية التى تكون بحاجة إليه. ومن الطبيعى أن هذه المشكلة لا تظهر فى أصناف الخس التى لا تكون رؤوسًا.

ويعتقد بأن إحلال الماء أو محلول نترات الكالسيوم بتركيز ١٠٠ جزء فى فى المليون – أثناء الليل – محل المحلول الغذائى فى مزارع تقنية الغشاء المغذى للخس ربما يعد وسيلة مناسبة لخفض الإصابة باحتراق قمة الأوراق (Cresswell ١٩٩١).

٧ – توفير الظروف التى تعمل على زيادة الضغط الجذرى ليلاً، مثل:

أ – الرى الجيد.

ب – عدم الزراعة فى الأراضى الملحية.

جـ – عدم المغالاة فى التسميد، مع خفض تركيز المحلول المغذى ليلاً فى المزارع المائية.

د – زيادة الرطوبة النسبية ليلاً فى الزراعات المحمية، وتكون لتلك الزيادة أهمية كبيرة فى المراحل الأخيرة من النمو النباتى بعد بدء التفاف الرؤوس.

٨ – توفير الظروف التى تعمل على زيادة النتح نهارًا، وهو أمر يمكن التحكم فيه فى الزراعات المحمية بالاهتمام بتهوية البيوت.

٩ – تجنب رفع درجة الحرارة، أو زيادة شدة الإضاءة، أو طول فترة الإضاءة فى الزراعات المحمية إلى الحد الذى يؤدى إلى زيادة شدة الإصابة بالظاهرة.

١٠ – قد تفيد المعاملة بالسيتوكينينات، خاصة وإنها تنتقل فى النبات عن طريق اللحاء؛ أى أنها يمكن أن تنتقل من الأوراق الخارجية التى تتعرض لمحلول الرش إلى الأوراق الداخلية المغطاة مع الغذاء المجهز.

تغير لون العرق الوسطى

إن تغير لون العرق الوسطى rib discoloration، ولفحة العرق الوسطى rib blight،

والعرق الوسطى البنى brown rib تعد جميعها مسميات لعيب فسيولوجى واحد يظهر على أى من جانبى العرق الوسطى بالأوراق الخارجية للرأس، خاصة فى أماكن انحناء الورقة بالقرب من قاعدتها. تكون الأعراض على صورة خطوط صفراء فى البداية، ثم تتغير إلى اللون الرصاصى، فالبنى، فالأسود (شكل ١-١١، يوجد فى آخر الكتاب). ويلى ذلك انتشار الإصابة على امتداد العرق الوسطى بالأوراق الكبيرة، ثم ظهورها على أوراق أخرى كلما ازداد اكتمال تكوين الرؤوس وأصبحت أكثر صلابة. ومع ازدياد البقع الملونة فى المساحة .. فإنها تلتحم جميعها؛ لتكون بقعًا أكبر قد تمتد إلى مسافة عدة سنتيمترات بطول العرق الوسطى.

تزداد الإصابة فى خس الرؤوس ذات الأوراق المتقصفة، ولكنها تظهر أحيانًا فى طرز الخس الأخرى.

تظهر الإصابة بوضوح قبل الحصاد مباشرة، وتكون أوضح ما تكون فى الأوراق المغلفة للرأس وتلك التى تليها مباشرة. لا تتغير الأعراض كثيرًا بعد الحصاد، ولكن الأنسجة المصابة قد تخدم كمنافذ للإصابة بالكائنات الدقيقة المسببة للأعفان.

تزاد الإصابة بهذا العيب الفسيولوجى فى الظروف التى يكون فيها الجو رطبًا، مع ارتفاع درجة الحرارة ليلاً ونهارًا أو ارتفاع الحرارة العظمى نهارًا إلى ٢٩-٣٠°م قبل الحصاد. ونظرًا لأن الإصابة لا تبدأ إلا بعد بدء تكوين الرؤوس، وتزداد مع زيادة النضج، فإنه يمكن اعتبار المرض أحد أعراض الشيخوخة. تتعفن النباتات المصابة غالبًا قبل أن تصل إلى المستهلك، ولكن لم يمكن ملاحظة أى كائنات مرضية فى الأجزاء المصابة قبل بدء التحلل، ولا توجد وسيلة لوقف تقدم الإصابة بعد ظهورها (Jenkins ١٩٦٢، و Ryder ١٩٩٩).

الأوراق الحلزونية

تظهر حالة الأوراق الحلزونية Spiralled Leaves فى الخس الرومين، حيث تأخذ الأوراق مظهرًا حلزونيًا حول بعضها فى الرأس. وقد وجد Northmann (١٩٧٣) أن معاملة نباتات الخس بالكلورمكوات Chlormequat بتركيز ٦٠٠٠ جزء فى المليون، أو بالأمينوزيد Aminozide بتركيز ٥٠٠٠ جزء فى المليون أدت إلى تأخير ظهور حالة الأوراق الحلزونية، والحد منها.

التلون البنى الصدئ

لا يظهر التلون البنى الصدئ Rusty Brown Discoloration إلا فى الصنف كليماكس Climax. وتكون الإصابة على صورة لون بنى مائل إلى الأحمر على العرق الوسطى، وأنسجة الورقة المجاورة له فى الأوراق الخارجية. ويزداد ظهور هذه الحالة فى النباتات التى تصاب فى مراحل نموها المتأخرة بفيرس موزايك الخس.

التحلل الداخلى للعرق الوسطى

يظهر التحلل الداخلى للعرق الوسطى Internal Rib Necrosis على صورة لون رصاصى أو أسود فى العرق الوسطى بالقرب من قاعدته. ولا تظهر الأعراض إلاّ فى الصنف كليماكس عند إصابته بفيرس تبرقش الخس فى المراحل المتأخرة من نموه، والصنف فانجارد لدى إصابته بأى من فيروسى: موزايك الخس، أو اصفرار البنجر الغربى .. والجدير بالذكر أن لهذين الصنفين أبوين مشتركين (Ryder ١٩٧٩).

التبقع الصدئ والصبغة البنية

يظهر العيبان الفسيولوجيان التبقع الصدئ Russet Spotting والصبغة النبية Brown Stain نتيجة لتعرض الخس لظروف معينة غير مناسبة بعد الحصاد؛ ولذا .. فإننا نؤجل مناقشتهما إلى الفصل التالى، وهو الخاص بالحصاد والتداول والتخزين والتصدير.

الأضرار الفسيولوجية لتغذية طراز B البيولوجى لحشرة الذبابة البيضاء

تؤدى تغذية حشرة الذبابة البيضاء من طراز B البيولوجى (التى أعطيت الاسم العلمى *Bemisia argentifollii*) إلى تقزم النمو النباتى واصفرار الأوراق والساق. وتزداد هذه الأعراض بزيادة شدة الإصابة بالذبابة وتختفى بمكافحتها. ويرجع ذلك إلى إفراز حوريات الذبابة أثناء تغذيتها لسم أو سموم معينة ذات تأثير موضعى (Costa وآخرون ١٩٩٣).

الأضرار الفسيولوجية لملوثات الهواء

لبعض الغازات التى تلوث الهواء الجوى – مثل: الأوزون، وثانى أكسيد الكبريت، وثانى أكسيد النيتروجين، ونترات البيروكسى أستيل peroxyacetyl nitrate – تأثيرات سامة على الخس عندما ينمو بالقرب من مصادر تلك الغازات. تتضمن الأضرار: تغيرات لونية، وظهور نقر أو تحلل بالأوراق تخفض من قيمته التسويقية. كما أن التركيزات المنخفضة نسبيًا من تلك الملوثات قد لا تحدث أعراضًا ملحوظة ولكنها تؤدى إلى ضعف النمو ونقص المحصول.