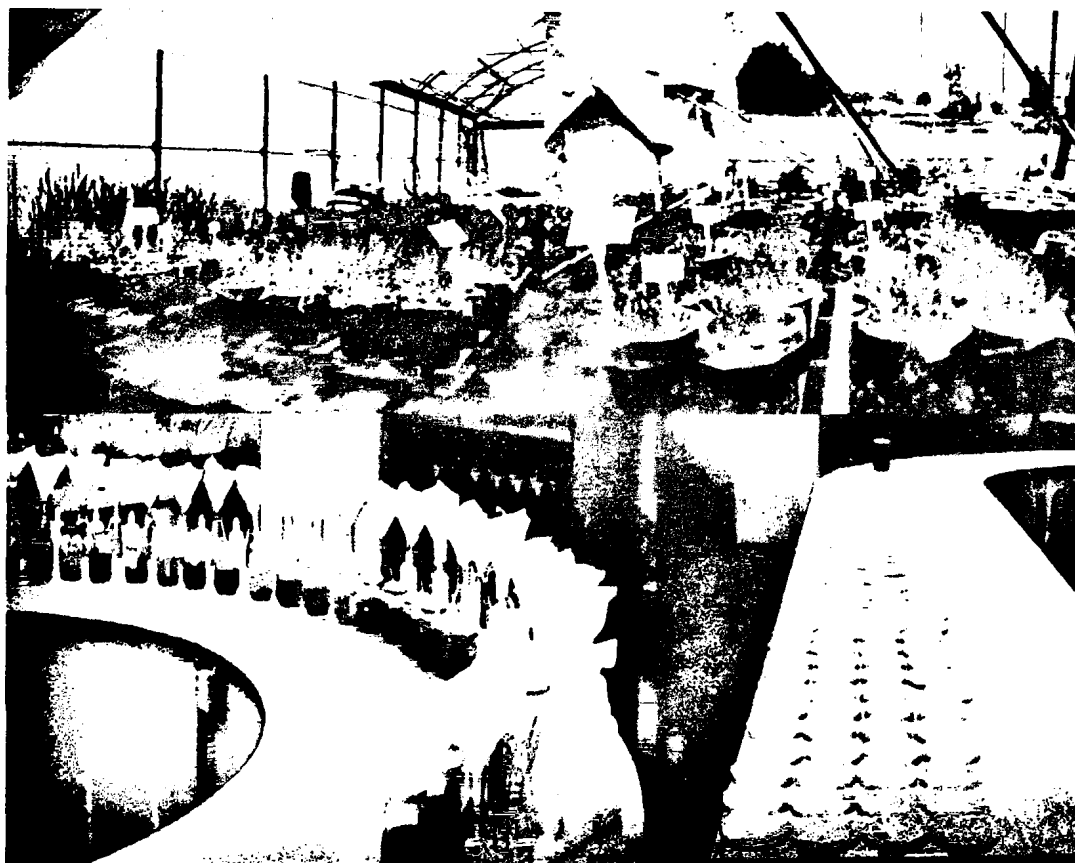


**ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΔΗΜΟΚΡΑΤΙΑ
ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ**

**ΔΙΑΤΜΗΜΑΤΙΚΟ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΩΝ ΣΠΟΥΔ
«Αγροχημεία και Βιολογικές Καλλιέργειες»**

**ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΣΥΝΘΗΚΩΝ ΚΑΤΑΠΟΝΗΣΗΣ ΣΤΗΝ ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗ
ΙΚΑΝΟΤΗΤΑ ΤΗΣ ΠΟΙΚΙΛΙΑΣ ΚΡΙΘΑΡΙΟΥ ‘ΑΘΗΝΑΪΔΑ’
ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΗΣ ΣΤΗΝ ΑΝΑΠΤΥΞΗ ΤΩΝ ΖΙΖΑΝΙΩΝ**



**ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΠΛΩΜΑΤΙΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ
(MASTER OF SCIENCE)**

του Θωμά Γάτση

**Επιβλέπων Καθηγητής
Δρ. Κίτσιος Δήμας**

Ιωάννινα, Οκτώβριος 2011



ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Τον Πρόεδρο του Διατμηματικού Μεταπτυχιακού Προγράμματος Σπουδών και νυν Πρύτανη του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων Καθηγητή κ. Δρ. Τριαντάφυλλο Αλμπάνη για τη συμβουλή και παρότρυνσή του, ώστε η εργασία αυτή να πραγματοποιηθεί στις εγκαταστάσεις του Αλεξάνδρειου Τεχνολογικού Εκπαιδευτικού Ιδρύματος Θεσσαλονίκης και Τεχνολογικού Εκπαιδευτικού Ιδρύματος Λάρισας.

Ευχαριστώ θερμά τον Αναπληρωτή Καθηγητή κ Δρ Κίτσιο Δήμα του Αλεξάνδρειου Τεχνολογικού Εκπαιδευτικού Ιδρύματος Θεσσαλονίκης για την εμπιστοσύνη που μου έδειξε, τις υποδείξεις, την επίβλεψη και την καθοδήγησή του για την ολοκλήρωση του θέματος της διατριβής αυτής.

Ευχαριστώ θερμά τον Επίκουρο Καθηγητή κ Δρ. Ιωάννη Βασιλακόγλου του Τεχνολογικού Εκπαιδευτικού Ιδρύματος Λάρισας για το ενδιαφέρον, την υποστήριξη και τη μεθοδολογία που μου υπέδειξε ώστε να διεξαχθούν με επιτυχία τα εκχλίσματα των βιοδοκιμών στα εργαστήρια Φυτών Μεγάλης Καλλιέργειας Λάρισας.

Ευχαριστώ θερμά τον Καθηγητή Εφαρμογών κ Δρ Κωνσταντίνο Πασχαλίδη του Αλεξάνδρειου Τεχνολογικού Εκπαιδευτικού Ιδρύματος Θεσσαλονίκης, για την ουσιαστική βοήθεια και τον πολύτιμο χρόνο που αφιέρωσε για να ολοκληρωθούν οι εργασίες των πειραματικών δεδομένων. Επίσης, ευχαριστώ θερμά τον κ Δρ. Δημήτριο Αδαμόπουλο για την πολύτιμη προσφορά του.

Τέλος, ευχαριστώ θερμά τη σύζυγό μου Φωτεινή, τη θυγατέρα μου Δήμητρα, καθώς και όλη την οικογένεια μου, για την αμέριστη συμπαράσταση και κατανόηση καθ' όλη τη διάρκεια των μεταπτυχιακών μου σπουδών.



ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

ΓΕΝΙΚΗ ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	7
1. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ.....	10
2. ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ	11
2.1. Παράγοντες καταπόνησης.....	11
2.1.1. Επιδράσεις της αλατότητας.....	12
2.2. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στην παραγωγή αλληλοπαθητικών ουσιών	13
2.3. Αλληλοπάθεια – αλληλοπαθητικές ουσίες.....	15
3. ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΕΣ ΕΡΓΑΣΙΕΣ	43
3.1. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης (θερμοκρασίας, αλατότητας, υγρασίας, αζώτου) στην ανάπτυξη των φυτών της ποικιλίας κριθαριού ‘Αθηναΐδα’	43
Εισαγωγή.....	43
3.1.1. Μορφές καταπόνησης	46
3.1.1.1. Υδατική καταπόνηση	46
3.1.1.2. Καταπόνηση λόγω αλατότητας	47
3.1.1.3. Καταπόνηση αζώτου	49
3.1.1.4. Αντίδραση θερμικής ανταπόκρισης.....	51
3.1.1.5. Καταπόνηση φωτισμού	51
3.1.1.6. Αντίδραση των φυτών – μηχανισμοί άμυνας	52
3.1.1.6.1 Ο καταβολισμός των πολυαμινών (PAs) στην ανάπτυξη και άμυνα των φυτών	56
3.1.1.6.2 Παραγωγή ενεργών μορφών οξυγόνου από οξειδωτικά ενζυμικά και μη ενζυμικά συστήματα.....	57
3.1.1.7. Αντιοξειδωτική άμυνα των φυτών	61
3.1.2. Υλικά και μέθοδοι (θερμοκήπιο, δικτυοκήπιο).....	63
ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΟ ΣΧΕΔΙΟ.....	71
Επεμβάσεις (θερμοκήπιο / δικτυοκήπιο).....	71
Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης (θερμοκρασίας, αλατότητας, υγρασίας, αζώτου) στην ανάπτυξη των φυτών της ποικιλίας κριθαριού ‘Αθηναΐδα’	72
3.1.3. Αποτελέσματα και συζήτηση.....	72
3.1.3.1. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στη φυτρωτική ικανότητα (αριθμό φυτών 17 ημέρες μετά τη σπορά) των σπόρων κριθαριού	72
3.1.3.2. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στον αριθμό βλαστών κριθαριού.....	75



3.1.3.3. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στον αριθμό σταχυών του κριθαριού.....	79
3.1.3.4. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στο ύψος φυτών του κριθαριού .	81
3.1.3.5. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στο νωπό και ξηρό βάρος βλαστών του κριθαριού.....	83
3.1.3.6. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στο νωπό και ξηρό βάρος ριζών.	87
3.1.4. Συμπεράσματα	92
3.2. Αλληλοπαθητικό δυναμικό και φυτοτοξική δράση της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα' κάτω από συνθήκες καταπόνησης (θερμοκρασίας, αλατότητας, υγρασίας, αζώτου) έναντι του ζιζανίου λεπτή ήρα (<i>Lolium rigidum</i> L.).	95
Εισαγωγή.....	95
3.2.1. Αλληλοπαθητική δράση καλλιεργούμενων φυτών	95
3.2.2. Υλικά και μέθοδοι (βιοδοκιμές).....	106
3.2.3. Αποτελέσματα και συζήτηση.....	109
3.2.3.1. Επιδράσεις των εκχυλισμάτων φυτικών δειγμάτων από το θερμοκήπιο ...	109
3.2.3.1.1. Επιδράσεις στη φυτρωτική ικανότητα του ζιζανίου ήρα.....	109
3.2.3.1.2. Επιδράσεις στο μήκος ρίζας του ζιζανίου ήρα	112
3.2.3.2. Επιδράσεις των εκχυλισμάτων φυτικών δειγμάτων από το δικτυοκήπιο...	115
3.2.3.2.1. Επιδράσεις στη φυτρωτική ικανότητα του ζιζανίου ήρα.....	115
3.2.3.2.2. Επιδράσεις στο μήκος ρίζας του ζιζανίου ήρα	119
3.2.3.3. Συμπεράσματα	122
4. ΠΕΡΙΛΗΨΗ	124
5. SUMMARY	127
6. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	130



ΓΕΝΙΚΗ ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η εύρεση, ή η δημιουργία, γενετικού υλικού με σημαντική ικανότητα αντοχής σε συνθήκες καταπόνησης αλατότητας και ξηρασίας, αποτελεί σημείο αιχμής για τη γεωργική έρευνα, διότι συνιστά την πιο αποτελεσματική και μόνιμων αποτελεσμάτων, μέθοδο αξιοποίησης των προβληματικών εδαφών και περιοχών και κατά συνέπεια την αύξηση των παραγόμενων τροφίμων.

Το κριθάρι αποτελεί ένα από τα σπουδαιότερα δημητριακά, διότι χρησιμοποιείται στην παρασκευή μπύρας, στο σιτηρέσιο των παραγωγικών ζώων και στην παραγωγή βιο-καυσίμων (βιο-αιθανόλης). Επιπλέον, κατατάσσεται στην κατηγορία των φυτών μεγάλης καλλιέργειας με τη μεγαλύτερη αντοχή στα αλατούχα και αλκαλικά εδάφη. Κατά συνέπεια, η αξιολόγηση του πολυπληθούς γενετικού υλικού κριθαριού παρέχει την προσδοκία εύρεσης γενοτύπων με εξαιρετικά υψηλή ικανότητα αντοχής σε συνθήκες καταπόνησης, γεγονός που θα επιτρέψει την αξιοποίηση των προβληματικών εδαφών που υπάρχουν και καταλαμβάνουν σχετικά μεγάλες εκτάσεις στη χώρα μας. Υπολογίζεται ότι οι απώλειες της παραγωγής στην καλλιέργεια του κριθαριού λόγω της επίδρασης βιοτικών παραγόντων καταπόνησης είναι μόνο 7%, ενώ λόγω της επίδρασης αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης αγγίζει το 75%.

Η επίδραση των δυσμενών (καταπόνησης) παραγόντων του περιβάλλοντος και οι κλιματικές αλλαγές έχουν ως αποτέλεσμα την παρεμπόδιση της κανονικής λειτουργίας των φυσιολογικών μηχανισμών των φυτών. Η σημασία των παραγόντων καταπόνησης στη γεωργική παραγωγή είναι τεράστια. Ορισμένες από τις συνέπειες των καταπονήσεων είναι η ποσοτική και ποιοτική υποβάθμιση των γεωργικών προϊόντων η οποία έχει μεγάλες οικονομικές, δημογραφικές και ανθρωπιστικές προεκτάσεις. Σε αντίθεση με τους ζωικούς οργανισμούς, τα φυτά διαθέτουν ως μοναδική επιλογή για την επιβίωση τους την αντιμετώπιση των παραγόντων καταπόνησης οι οποίοι επικρατούν στο περιβάλλον ανάπτυξής τους. Η στρατηγική της αντιμετώπισης έγκειται στην αναζήτηση της ακολουθίας των φυσιολογικών μηχανισμών οι οποίοι καθορίζονται γενετικά και δίνουν την δυνατότητα επιβίωσης σε έναν φυτικό οργανισμό σε ένα δεδομένο περιβάλλον.



Ο σημαντικότερος από πλευράς απωλειών γεωργικής παραγωγής παράγοντας καταπόνησης σε παγκόσμιο επίπεδο είναι η υδατική καταπόνηση, δεδομένου ότι συνθήκες ξηρασίας επικρατούν στο ένα τρίτο περίπου της χερσαίας επιφάνειας του πλανήτη. Ανάμεσα στις επιπτώσεις της μείωσης του δυναμικού νερού είναι η απώλεια της σπαργής, η μείωση του ρυθμού κυτταρικής επιμήκυνσης και σύνθεσης κυτταρικών τοιχωμάτων, η μείωση του ρυθμού πρωτεϊνοσύνθεσης, η μείωση της βιοσύνθεσης χλωροφυλλών, η μείωση των επιπέδων αναγωγάσης των νιτρικών, η αύξηση της βιοσύνθεσης αμπισσικού οξέος, το κλείσιμο στοματίων, η μείωση ταχύτητας αφομοίωσης διοξειδίου του άνθρακα, η αύξηση του ρυθμού αναπνοής, η δημιουργία εμβολών στα αγγεία του ξύλου, η συσσώρευση οργανικών οσμωτικά ενεργών ουσιών, οι διαταραχές στη λειτουργία του ηθμού, η μείωση των επιπέδων των ανόργανων στοιχείων και η τελική ξήρανση του φυτού.

Τα είδη των φυτών συνεχώς υπόκεινται σε δυσμενείς περιβαλλοντολογικές συνθήκες, όπως η ξηρασία, πλημμύρες υψηλές θερμοκρασίες, υψηλή αλατότητα, βαρέα μέταλλα, υψηλή συγκέντρωση ακτινοβολίας, αλληλοχημικές ουσίες, ή μόλυνση από παθογόνους μικροοργανισμούς. Γι' αυτό το λόγο τα φυτά μέσα στο οικολογικό τους περιβάλλον ζουν μακριά από φυσιολογικές βέλτιστες συνθήκες (τουλάχιστον σε μερικά στάδια του βιολογικού τους κύκλου). Οι σχέσεις μεταξύ των φυτών και του περιβάλλοντος στο οποίο αναπτύσσονται επηρεάζονται από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες και η ανάπτυξη και εξέλιξή τους συχνά τροποποιούνται από την παρουσία άλλων φυτών του ίδιου ή διαφορετικού είδους. Οι περιβαλλοντικοί παράγοντες καταπόνησης οι οποίοι μπορούν να περιορίζουν την αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών κατατάσσονται σε βιοτικούς και αβιοτικούς οι οποίοι προκαλούν αντιστοίχως βιοτικές ή αβιοτικές καταπονήσεις.

Η αλατότητα αποτελεί ένα σημαντικό πρόβλημα στη γεωργία διότι μειώνει σε μεγάλο βαθμό την παραγωγικότητα των καλλιεργούμενων φυτών. Η αλατότητα επηρεάζει τη φυσιολογία του φυτού μέσω αλλαγών στην οξειδωτική, οσμωτική και ιονική κατάσταση των κυττάρων και γενικά σταματά την ανάπτυξη του φυτού και την παραγωγικότητά του. Πιο συγκεκριμένα, δυσμενή προβλήματα στην ανάπτυξη των φυτών προκύπτουν άμεσα από την τοξικότητα ιόντων ή έμμεσα από την έλλειψη του διαθέσιμου νερού που προκαλείται επίσης από την παρουσία ιόντων, τα οποία δημιουργούν ανισορροπίες στο οσμωτικό δυναμικό μεταξύ εδάφους και φυτών.



Τα αλληλοπαθητικά φαινόμενα και οι περιβαλλοντολογικές καταπονήσεις καταδεικνύονται ως μηχανισμοί αλληλεπίδρασης της εξέλιξης και ενεργείς πηγές βιοποικιλότητας και όχι ως απλές απειλές για την υγιεινή των φυτών. Η αντιμετώπιση των ζιζανίων βασίζεται κυρίως στην εφαρμογή των ζιζανιοκτόνων, επειδή πλεονεκτούν έναντι των άλλων μεθόδων διότι είναι πιο αποτελεσματικά, έχουν ευρύ φάσμα δράσης, είναι εύκολα στην εφαρμογή, εκδηλώνουν τη δράση τους σε σύντομο χρονικό διάστημα από την εφαρμογή και έχουν χαμηλότερο κόστος σε σύγκριση με άλλες μεθόδους. Ωστόσο, η συνεχής, μακρόχρονη και συχνά μη ορθή χρήση των ζιζανιοκτόνων είχε ως συνέπεια την ανάπτυξη ανθεκτικών βióτυπων ζιζανίων στα ζιζανιοκτόνα, την εμφάνιση νέων ζιζανίων, τη ρύπανση των υπογείων και επιφανειακών υδάτων, την τοξικότητα σε οργανισμούς μη στόχους και την πρόκληση προβλημάτων υγείας κυρίως στους χειριστές των ψεκαστικών μηχανημάτων. Το γεγονός αυτό σε συνδυασμό με τη δυσκολία αντιμετώπισης όλων των ζιζανίων μόνο με ζιζανιοκτόνα και ότι τα ζιζάνια, πέραν των αρνητικών επιδράσεων, έχουν και ευνοϊκές επιδράσεις στα καλλιεργούμενα φυτά, οδήγησε στην ανάπτυξη νέων συστημάτων αντιμετώπισής τους φιλικότερων στον άνθρωπο και στο περιβάλλον. Ένας τέτοιος τρόπος είναι και η αντιμετώπιση των ζιζανίων με τη χρήση ειδών ή ποικιλιών με αλληλοπαθητική - ανταγωνιστική ικανότητα. Ωστόσο, η επιλογή ποικιλιών ή υβριδίων των καλλιεργούμενων φυτών με αλληλοπαθητική - ανταγωνιστική ικανότητα συμβάλλει σημαντικά στην αντιμετώπιση των ζιζανίων. Τα διεθνή δεδομένα δείχνουν ότι η συνδυασμένη εφαρμογή των καλλιεργητικών μέτρων συμβάλλει μερικώς και όχι στην πλήρη αντιμετώπιση των ζιζανίων και μάλιστα η αποτελεσματικότητά τους εξαρτάται σημαντικά από το είδος της καλλιέργειας και τις εδαφοκλιματολογικές συνθήκες (Oerke et al., 1994; Monaco et al., 2002). Οι προοπτικές αυτής της μεθόδου είναι μεγάλες, αλλά για να γίνουν πραγματικότητα απαιτούν την προσπάθεια όχι μόνον των ζιζανιολόγων αλλά και των βελτιωτών, των οποίων η συμβολή είναι ιδιαίτερα σημαντική τόσο στον εντοπισμό ποικιλιών με ιδιότητες αλληλοπάθειας όσο και στη μεταφορά των ιδιοτήτων αυτών σε άλλες καλλιεργούμενες ποικιλίες (Putnam, 1988). Η αξιοποίηση φυτοτοξικών ποικιλιών στην εναλλαγή καλλιεργειών, η εφαρμογή φυτών κάλυψης και ενσωματούμενης φυτικής μάζας με αλληλοπαθητικό δυναμικό και η χρήση φυσικών ζιζανιοκτόνων είναι αποτελεσματικές μη χημικές μέθοδοι ελέγχου των ζιζανίων και των φυσικών ασθενειών, στην οικολογικά βιώσιμη γεωργία.



1. ΣΚΟΠΟΣ ΤΗΣ ΕΡΓΑΣΙΑΣ

Σκοπός της εργασίας ήταν η επίδραση των αβιοτικών δυσμενών περιβαλλοντολογικών συνθηκών καταπόνησης, όπως η υψηλή αλατότητα, η ξηρασία και οι υψηλές θερμοκρασίες στην παραγωγή, αλληλοπαθητικών ουσιών από την ποικιλία κριθαριού 'Αθηναΐδα'. Για το σκοπό αυτό σε πειράματα σε πλαστικά δοχεία στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο μελετήθηκε η επίδραση της αλατότητας, ξηρασίας και θερμοκρασίας στην παραγωγή αλληλοπαθητικών ουσιών από την ποικιλία κριθαριού 'Αθηναΐδα'. Ο προσδιορισμός της αντοχής πραγματοποιήθηκε με τη μελέτη της κατάστασης των φυτών υπό την επίδραση διαφορετικών επιπέδων καταπόνησης, σε συνδυασμό με την αξιολόγηση φαινοτυπικών καθώς και φυσιολογικών παραμέτρων όπως η ικανότητα αδελφώματος και η παραγωγή αλληλοπαθητικών ουσιών. Οι φαινολογικές παράμετροι αφορούν, μεταξύ άλλων, το ρυθμό ανάπτυξης και γήρανσης, τη μελέτη της βιολογίας των φυτών και της αποδοτικότητά τους σε βιομάζα. Επιπλέον, μέσω της διεξαγωγής πειραμάτων ελεγχόμενων συνθηκών (βιοδοκιμές), διερευνήθηκε το αλληλοπαθητικό δυναμικό της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα'. Η αλληλοπαθητική της δράση προσδιορίστηκε μέσω της φυτοτοξικής επίδρασής των εκχυλισμάτων της στην αύξηση και ανάπτυξη του ζιζανίου λεπτή ήρα (*Lolium rigidum* L.). Τα αποτελέσματα της έρευνας αυτής θα δημιουργήσουν προϋποθέσεις παραγωγής κριθαριού σε ιδιαίτερα προβληματικά εδάφη. Το γεγονός αυτό αποτελεί σημείο αιχμής για τη γεωργική έρευνα, διότι συνιστά την πιο αποτελεσματική μέθοδο αξιοποίησης των προβληματικών εδαφών και περιοχών και κατά συνέπεια την αύξηση των παραγόμενων προϊόντων. Επιπλέον, από τα αποτελέσματα αναμένεται να προκύψουν χρήσιμα συμπεράσματα σχετικά με την αξιοποίηση φυτοτοξικών ποικιλιών με αλληλοπαθητικό δυναμικό στην εναλλαγή καλλιεργειών, και την παραγωγή και χρήση φυσικών ζιζανιοκτόνων ως αποτελεσματική και μη χημική μέθοδο ελέγχου των ζιζανίων στην βιολογική γεωργία.



2. ΑΝΑΣΚΟΠΗΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑΣ

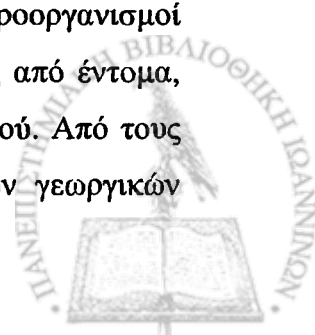
2.1. Παράγοντες καταπόνησης

Ένα φυτό καταπονείται όταν υπάρχει μείωση στο ρυθμό αύξησης και ανάπτυξης του κατόπιν φυσιολογικών παραμέτρων (πρόσληψη θρεπτικών στοιχείων ή νερού, φωτοσύνθεσης, αναπνοής, αύξησης, ανάπτυξης, αναπαραγωγής) κάτω από τις μέγιστες δυνατές παραμέτρους οι οποίες εκφράζονται κάτω από βέλτιστες συνθήκες έτσι ώστε να μην επιτευχθεί το γενοτυπικό δυναμικό του. Υπάρχουν πολλοί περιβαλλοντικοί παράγοντες καταπόνησης οι οποίοι μπορούν να περιορίζουν την αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών. Οι περιβαλλοντικοί παράγοντες κατατάσσονται σε βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες οι οποίοι προκαλούν αντιστοίχως βιοτικές ή αβιοτικές καταπονήσεις (Levit 1980).

Τα είδη των φυτών συνεχώς υπόκεινται σε δυσμενείς περιβαλλοντολογικές συνθήκες, μεταξύ άλλων η ξηρασία, πλημμύρες υψηλές θερμοκρασίες, υψηλή αλατότητα, βαρέα μέταλλα, υψηλή συγκέντρωση ακτινοβολίας, αλληλοχημικές ουσίες, ή μόλυνση από παθογόνους φορείς. Γι' αυτό το λόγω τα φυτά μέσα στο οικολογικό τους περιβάλλον, τουλάχιστον σε μερικά στάδια του βιολογικού τους κύκλου, ζουν μακριά από φυσιολογικές βέλτιστες συνθήκες.

Οι περιβαλλοντικοί παράγοντες καταπόνησης είναι αβιοτικοί και βιοτικοί. Στους αβιοτικούς παράγοντες περιλαμβάνονται α) η θερμοκρασία όπως οι χαμηλές θερμοκρασίες (κρύο ή παγωνιά μεγάλης ή μικρής διάρκειας, οι υψηλές θερμοκρασίες, β) η υγρασία όπως η έλλειψη υγρασίας (ξηρασία, χαμηλό υδάτινο δυναμικό) και οι πλημμύρες (περίοδοι με αυξημένες βροχοπτώσεις, υπέρ-άρδευση), γ) η ηλιακή ακτινοβολία όπως η υπέρυθη ηλιακή ακτινοβολία, η ορατή (φωτοτοξική - μη επαρκής) και δ) οι UV-A, UV-B και ιονίζουσες ακτίνες. Στους χημικούς παράγοντες περιλαμβάνονται τα ιόντα, τα άλατα, τα βαρέα μέταλλα, το μη επαρκές pH και το υπερβολικό οξυγόνο ή όζον. Άλλοι παράγοντες καταπόνησης είναι οι τραυματισμοί, ο δυνατός αέρας, η ατμοσφαιρική πίεση, ο ήχος- θόρυβος και τα μαγνητικά και ηλεκτρικά πεδία.

Οι βιοτικοί παράγοντες καταπόνησης είναι οι παθογόνοι μικροοργανισμοί όπως οι ιοί, μύκητες, βακτήρια, εχθροί και φυτοφάγα ζώα, επιπτώσεις από έντομα, άλλα παράσιτα φυτά, επιδράσεις λόγω αλληλοπάθειας και ανταγωνισμού. Από τους ανθρωπογενείς παράγοντες οι σημαντικότεροι είναι η εφαρμογή των γεωργικών



φαρμάκων (ζιζανιοκτόνα, εντομοκτόνα, μυκητοκτόνα), η μόλυνση του περιβάλλοντος (όζον και φωτοχημικό νέφος, ROS σχηματισμός, φωτοτοξικά, όξινη βροχή, ομίχλη, όξινα νερά και εδάφη, μεταλλικές δυσλειτουργίες από διαβρώσεις, βαρέα μέταλλα, περίσσεια νιτρικών, ευτροφισμός, υψηλή ραδιενέργεια, παγκόσμια κλιματική αλλαγή λόγω αύξησης CO₂, αύξηση των αλατούχων εδαφών, πυρκαγιές, συνεκτικά εδάφη).

2.1.1. Επιδράσεις της αλατότητας

Η αλατότητα αποτελεί ένα σημαντικό πρόβλημα στη γεωργία και επηρεάζει περίπου το 1/3 των αρδευομένων περιοχών, μειώνοντας την παραγωγικότητα των φυτών. Η αλατότητα επηρεάζει τη φυσιολογία του φυτού μέσω αλλαγών στην οξειδωτική, οσμωτική και ιονική κατάσταση των κυττάρων και γενικά σταματά την ανάπτυξη του φυτού και την παραγωγικότητα του (Al-Karaki, 2000). Πιο συγκεκριμένα, δυσμενή προβλήματα στην ανάπτυξη των φυτών προκύπτουν άμεσα από την τοξικότητα ιόντων ή έμμεσα από την έλλειψη διαθεσιμότητας του νερού που προκαλείται επίσης από την παρουσία ιόντων, τα οποία δημιουργούν ανισορροπίες στο οσμωτικό δυναμικό μεταξύ εδάφους και φυτών (Marschner, 1986; Hasegawa et al., 1986). Πολλοί ερευνητές αναφέρουν ότι η αλατότητα μειώνει σημαντικά το ξηρό βάρος των βλαστών και των ριζών και επιπλέον αυξημένο βαθμό μείωσης στο ξηρό βάρος παραγωγής σε καταστάσεις υψηλής αλατότητας (Pessarakli, et al., 1988; Bartal, et al., 1991). Σχετικά με γενοτύπους σιταριού, οι Saqib et al. (2000) αναφέρουν σημαντική μείωση σε όλες τις παραμέτρους ανάπτυξης, με την αύξηση της συγκέντρωσης των αλάτων Na⁺ and Cl⁻, καθώς και μείωση της συγκέντρωσης του K⁺ και της αναλογίας K⁺/Na⁺ στα φυτά. Η αλατότητα επηρεάζει την πρόσληψη νερού από τα φυτά αλλάζοντας την ισορροπία ηλεκτρολυτών μεταξύ νερού και φυτικών ιστών (Pessarakli, et al., 1989). Σημαντικό ρόλο παίζει ο χρόνος που τα φυτά είναι εκτεθειμένα σε συνθήκες αλατότητας (Munns, 2002). Συγκεκριμένα, ενώ έχει βρεθεί ότι το σκληρό σιτάρι είναι πιο ευαίσθητο στην αλατότητα από ότι το μαλακό παρουσιάζοντας μειωμένες αποδόσεις (Francois et al., 1986), σε συνθήκες αλατότητας για μικρό χρονικό διάστημα δεν αναφέρονται σημαντικές διαφορές μεταξύ σκληρού και μαλακού σιταριού, ούτε και μεταξύ κριθαριού και των τριτικάλε (Munns et al., 1995). Αυτό συνεπάγεται ότι τα φυτά υπό συνθήκες καταπόνησης απαιτούν περισσότερο νερό και συχνότερη άρδευση, συγκριτικά με τα φυτά που αναπτύσσονται σε κανονικές συνθήκες (Pessarakli, et al., 1989). Οι Ahmad et al.

(2003) αναφέρουν επίσης, ότι η αύξηση του χλωριούχου νατρίου και του θειικού νατρίου επέφερε μείωση στον αριθμό των παραγόμενων αδελφιών του κριθαριού, στο μήκος του στάχυ, στον αριθμό των σταχυδίων ανά στάχυ, στην παραγόμενη βιομάζα και στην παραγωγή ανά φυτό. Το κριθάρι καλλιεργείται σε ξηρικές και ημι-ξηρικές περιοχές της Μεσογείου παρουσιάζοντας υψηλή αντοχή και παραγωγικότητα (AL-Karaki 2001). Είναι πιο ευαίσθητο στην αλατότητα κατά την περίοδο του φυτρώματος και σε νεαρό στάδιο ανάπτυξης (Storey and Wyn Jones 1978). Η ανεκτικότητα των φυτών κατά το φύτευμα και το νεαρό στάδιο ανάπτυξης υποδηλώνει την μετέπειτα πυκνότητα των φυτών στον αγρό σε συνθήκες αλατότητας. Τα περισσότερα σιτηρά, συμπεριλαμβανομένου και του κριθαριού, έχει βρεθεί να είναι πιο ανεκτικά στην αλατότητα κατά το φύτευμα παρά κατά το νεαρό στάδιο ανάπτυξης. Έτσι, τα νεαρά φυτά είναι πιο ευαίσθητα στην αλατότητα και σε αυτό το στάδιο ανάπτυξης θα καθοριστεί η πυκνότητα των φυτών, και κατ' επέκταση η τελική απόδοση (Ueda et al., 2007). Το κριθάρι αποτελεί το πιο ανεκτικό φυτό στην αλατότητα και την λειψυδρία μεταξύ των σιτηρών (Ceccarelli et al., 1987).

2.2. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στην παραγωγή αλληλοπαθητικών ουσιών

Οι σχέσεις μεταξύ των φυτών και του περιβάλλοντος στο οποίο αναπτύσσονται επηρεάζονται από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες (Sinkkonen 2006) και η ανάπτυξη και η εξέλιξη των φυτών συχνά τροποποιούνται από την παρουσία άλλων φυτών του ίδιου ή διαφορετικού είδους (Mamolos & Kalburtji 2001). Η βιοποικιλότητα και η ποικιλομορφία πολλών φυσικών οικοσυστημάτων ορίζεται σε σημαντικό βαθμό από την αλληλοπάθεια και τον ανταγωνισμό, που αποτελούν κύριους μηχανισμούς αλληλεπίδρασης μεταξύ των φυτών.

Πολλά φυτά έχουν αλληλοπαθητικό δυναμικό και απελευθερώνουν πολυάριθμες χημικές ουσίες στο έδαφος. Οι ουσίες αυτές, όταν παρουσιάζονται στη σωστή ποσότητα, μορφή, συγκέντρωση και την κατάλληλη στιγμή, εμποδίζουν ή υποκινούν την ανάπτυξη άλλων φυτικών ειδών όπως και τη συχνότητα εμφάνισης διαφόρων παρασίτων (ζιζάνια, νηματώδεις, έντομα και ασθένειες) (Narwal, 2006, Zimdahl, 1993). Μπορούν δηλαδή να δρουν σαν ελκυστικά, απωθητικά, διεγερτικά ή και παρεμποδιστές αύξησης.



Η αξιοποίηση φυτοτοξικών ποικιλιών στην εναλλαγή καλλιεργειών, η εφαρμογή φυτών κάλυψης και ενσωματούμενης φυτικής μάζας με αλληλοπαθητικό δυναμικό και η χρήση φυσικών ζιζανιοκτόνων είναι αποτελεσματικές μη χημικές μέθοδοι ελέγχου των ζιζανίων και των φυσικών ασθενειών, στην οικολογικά βιώσιμη γεωργία (Narwal 2006, Kohli κ.ά. 2006). Ωστόσο, η απόδειξη της αλληλοπάθειας ως στρατηγική παρέμβασης σε ανταγωνιστικές καλλιέργειες, είναι μια δύσκολη διαδικασία διότι διάφοροι μηχανισμοί αλληλεπίδρασης λειτουργούν παράλληλα και δυσχεραίνουν το διαχωρισμό των αλληλοπαθητικών επιδράσεων από τις υπόλοιπες βιοτικές και αβιοτικές διαδικασίες που λαμβάνουν χώρα (Williamson 1990).

Η παραγωγή των αλληλοπαθητικών ουσιών από τα φυτά καθορίζεται σε μεγάλο βαθμό και από τις περιβαλλοντικές συνθήκες. Οι διάφορες αβιοτικές καταπονήσεις επηρεάζουν την ποσότητα και τη διαθεσιμότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών (Einhellig 1996, Inderjit & Keating 1999). Τα φυτά που αναπτύσσονται σε συνθήκες ανεπάρκειας θρεπτικών ουσιών, υψηλής έντασης ηλιακής ακτινοβολίας, χαμηλής ή υψηλής υγρασίας του εδάφους, πολύ χαμηλών ή πολύ υψηλών θερμοκρασιών εμφανίζουν συχνά υψηλότερες συγκεντρώσεις αλληλοπαθητικών ενώσεων στους φυτικούς ιστούς σε σύγκριση με αυτά που αναπτύσσονται σε ιδανικές συνθήκες καλλιέργειας (Einhellig 1996, Zimdahl 1993). Σε ορισμένες περιπτώσεις, ο ανταγωνισμός που προκαλείται από άλλα είδη φυτών και η παρουσία ενός ζιζανιοκτόνου ή ενός παθογόνου οργανισμού αποτελούν συνθήκες στις οποίες η παραγωγή των αλληλοπαθητικών ουσιών είναι επίσης εντονότερη (Βασιλάκογλου 2008). Προσβολές από ασθένειες ή έντομα μπορεί να επηρεάσουν το αλληλοπαθητικό δυναμικό ενός φυτού, καθώς τα φυτά παράγουν χημικές ουσίες για να περιορίσουν τη βλάβη που προκαλείται (Einhellig 1996). Για παράδειγμα, η μόλυνση από πολλούς παθογόνους μικροοργανισμούς προκαλεί σημαντική αύξηση της συγκέντρωσης των φαινολών και άλλων χημικών ενώσεων στα φυτά (Rice 1984). Γενικά, σε δυσμενείς συνθήκες ενισχύεται η παραγωγή των αλληλοπαθητικών ουσιών, ενώ αυξάνεται και η ευαισθησία των περισσότερων φυτών στη δράση τους (Einhellig 1996, Inderjit & Keating 1999, Zimdahl 1993 Βασιλάκογλου 2008).



2.3. Αλληλοπάθεια – αλληλοπαθητικές ουσίες

Από την αρχαιότητα είναι γνωστό ότι τα φυτά επηρεάζουν άλλα γειτονικά φυτά μέσω της απελευθέρωσης χημικών ουσιών στο περιβάλλον. Η γνώση αυτής της μορφής αλληλεπίδρασης των φυτών έχει χρησιμοποιηθεί στη γεωργία από τους προϊστορικούς χρόνους με την εφαρμογή μεθόδων όπως η αμειψισπορά και η συγκαλλιέργεια. Έλληνες και Ρωμαίοι παρατήρησαν το φαινόμενο της χημικής επίδρασης των φυτών και εφάρμοσαν τη γνώση αυτή, για τη διατήρηση της απόδοσης και την καλή διαχείριση των καλλιεργειών, τον έλεγχο των ζιζανίων, των ασθενειών και των παρασίτων και την ελαχιστοποίηση παρεμβολών για την καταπολέμηση τους (Mallik 2008β). Επιπλέον, οι ανταγωνιστικές δράσεις ορισμένων ειδών σε φυτά χαμηλής βλάστησης και σε κοντές καλλιέργειες, επίσης είναι γνωστές στον άνθρωπο εδώ και αιώνες (Rizvi & Rizvi 1992, Willis 2004).

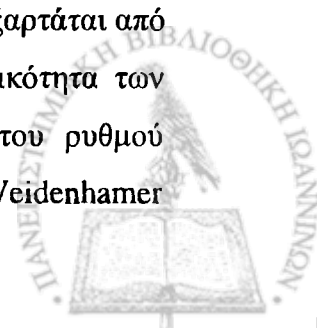
Η αλληλοπάθεια αναφέρεται ως οι βιοχημικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ οργανισμών, οι οποίες εκδηλώνονται μετά από την παραγωγή και την απελευθέρωση τοξικών χημικών ουσιών στο περιβάλλον (Mallik 2008α, Inderjit & Keating 1999, Weston 1996, Zimdahl 1993, Καλμπουρτζή 1992). Το 1996, η Διεθνής Εταιρεία Αλληλοπάθειας (International Allelopathy Society) όρισε την αλληλοπάθεια ως 'κάθε διαδικασία που βασίζεται σε δευτερογενείς μεταβολίτες που παράγονται από φυτά, φύκια, βακτήρια ή μύκητες και επηρεάζει την ανάπτυξη και την εξέλιξη της γεωργίας και των βιολογικών συστημάτων' (Chou 2006). Ο όρος αλληλοπάθεια προέρχεται από τις δύο ελληνικές λέξεις «άλληλο» και «πάσχω» και χρησιμοποιήθηκε για πρώτη φορά από τον Molisch (1937). Οι χημικές ουσίες που παράγονται ονομάζονται αλληλοπαθητικές και όταν απελευθερώνονται υπό κατάλληλες συνθήκες και σε επαρκείς ποσότητες στο περιβάλλον, κυρίως στη ριζόσφαιρα, μπορεί να επηρεάσουν την ανάπτυξη γειτονικών φυτών (Rice 1984). Το φυτό που απελευθερώνει αλληλοπαθητικές ουσίες προσδιορίζεται ως φυτό-δότης, ενώ το φυτό που επηρεάζεται ως φυτό-στόχος ή φυτό-δέκτης (Inderjit & Keating 1999). Η αλληλοπάθεια διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στην κυριαρχία φυτών, στη διαδοχή, στο σχηματισμό των φυτοκοινοτήτων, στη βλάστηση και στην παραγωγικότητα των καλλιεργειών, τόσο άμεσα μέσω της απελευθέρωσης χημικών ουσιών στο περιβάλλον όσο και έμμεσα, επηρεάζοντας τη χημική σύσταση του εδάφους και τη δραστηριότητα των μικροοργανισμών της ριζόσφαιρας (Muller 1969, Whittaker & Feeny 1970, Rice 1984, Rizvi & Rizvi 1992). Οι αλληλοπαθητικές αλληλεπιδράσεις



μεταξύ καλλιεργειών, ζιζανίων και δέντρων είναι, γενικά, επιβλαβείς για τα φυτά-δέκτες, αλλά παρέχουν επιλεκτικό πλεονέκτημα στα φυτά-δότες (Kohli κ.ά. 2006, Mallik 2008α). Αλληλοπαθητικές αλληλεπιδράσεις εμφανίζονται μεταξύ καλλιεργούμενων φυτών, μεταξύ καλλιεργούμενων φυτών και ζιζανίων, μεταξύ ζιζανίων, μεταξύ φυτών με έντομα, μεταξύ φυτών με μικροοργανισμούς, μεταξύ μικροοργανισμών όπως βακτήρια με βακτήρια, μυκήτων με βακτήρια, φυκιών με βακτήρια, μυκήτων με μύκητες, φυκιών με φύκη και μεταξύ εντόμων (Rice 1986, Chou 2006). Η πηγή των ενεργών ουσιών μπορεί να είναι ζώντα φυτά, φυτικά υπολείμματα, βακτήρια ή μύκητες του εδάφους, μυκόρριζες ή παθογόνοι μικροοργανισμοί, ενώ σε μία συγκεκριμένη αλληλεπίδραση μπορούν να συμμετέχουν ταυτόχρονα πολλοί οργανισμοί (Seigler 1996).

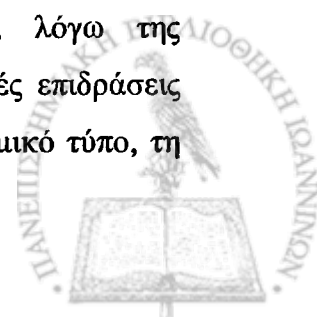
Η αλληλοπάθεια μπορεί να περιλαμβάνει τόσο τις άμεσες, όσο και τις έμμεσες χημικές επιδράσεις από ένα φυτό σε ένα άλλο, ενώ σε ορισμένες περιπτώσεις μπορεί να μεσολαβεί ένας τρίτος οργανισμός. Για παράδειγμα, διάφορα πολύπλοκα μόρια που παράγονται κατά τη μικροβιακή δραστηριότητα στη διάρκεια της αποσύνθεσης των φυτικών υπολειμμάτων μπορούν να προκαλέσουν αλληλοπαθητικές επιδράσεις, ενώ υπάρχουν φυτά που διεγείρουν την ανάπτυξη άλλων μικροοργανισμών που παράγουν φυτοτοξικές ουσίες (Miller 1996, Weidenhamer 2008). Γενικά, οι αλληλοπαθητικές επιδράσεις μπορεί να οφείλονται στην άμεση απελευθέρωση χημικών ενώσεων από το φυτό-δότη, στα αποδομημένα ή τροποποιημένα προϊόντα ενώσεων που απελευθερώνονται, ως αποτέλεσμα αβιοτικών και βιοτικών παραγόντων του εδάφους ή του νερού, στις επιδράσεις των ενώσεων που απελευθερώνονται στις φυσικές, χημικές, βιολογικές ιδιότητες του εδάφους ή του νερού ή στην απελευθέρωση των βιολογικά δραστικών ενώσεων από ένα τρίτο είδος (Inderjit & Keating 1999).

Η αλληλοπάθεια εξαρτάται από τη συγκέντρωση και τη διαλυτότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών που απελευθερώνονται στο περιβάλλον μαζί με μεγάλο αριθμό άλλων δευτερογενών μεταβολιτών (Lotina-Hennsen κ.ά. 2006). Η παραγωγή των αλληλοπαθητικών ουσιών από τα φυτά ρυθμίζεται από συγκεκριμένα γονίδια (Chou 2006), αλλά η ποσότητα τους που απελευθερώνεται στο έδαφος εξαρτάται από την ποσότητα της βιομάζας και την πυκνότητα των φυτών. Η δραστικότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών είναι συνάρτηση της συγκέντρωσης και του ρυθμού απελευθέρωσής τους σε μία δεδομένη χρονική στιγμή (Williamson & Weidenhamer



1990), και οι ουσίες αυτές επηρεάζουν τους μικροοργανισμούς του εδάφους με τέτοιο τρόπο που μεταβάλλουν σημαντικά την οικολογία του περιβάλλοντος. Τόσο η τοξικότητα μίας συγκεκριμένης αλληλοπαθητικής ουσίας σε μία δεδομένη συγκέντρωση, όσο και η αντίδραση των φυτών σε αυτή, επηρεάζεται σημαντικά από παράγοντες του περιβάλλοντος όπως η ποιότητα και η ένταση του φωτός, η διαθεσιμότητα των θρεπτικών στοιχείων (N, P, K, B, Ca, Mg και S), η υγρασία του εδάφους και η θερμοκρασία, καθώς και από την παρουσία άλλων αλληλοπαθητικών ουσιών (Weidenhamer 1996, Mamolos & Kalburtji 2001). Επιπλέον, διαδικασίες όπως η προσρόφηση, η βιολογική αποδόμηση και η απορρόφηση επηρεάζουν σε μεγάλο βαθμό την ποσοτική και ποιοτική διαθεσιμότητά τους. Οι παράγοντες αυτοί μπορούν να επηρεάσουν το χρόνο παραμονής, τη δράση, τη συγκέντρωση και γενικότερα την πορεία των αλληλοπαθητικών ενώσεων στο περιβάλλον (Inderjit & Keating 1999, Gniazdowska & Bogatek 2005, Weidenhamer 1996).

Οι αλληλοπαθητικές ουσίες είναι προϊόντα δευτερογενούς μεταβολισμού και παράγονται μέσω των κύριων μεταβολικών οδών υδατανθράκων, λιπών και αμινοξέων (Miller 1996, Lotina-Hennsen κ.ά. 2006, Βασιλάκογλου 2008). Μέχρι σήμερα έχουν προσδιοριστεί πάνω από 100.000 διαφορετικοί δευτερογενείς μεταβολίτες που προέρχονται από φυτά και μύκητες και η συγκέντρωσή τους μπορεί σε ορισμένες περιπτώσεις να φθάσει στο 5% του ξηρού βάρους τους (Willis 2007). Οι αλληλοπαθητικές ουσίες απελευθερώνονται στο περιβάλλον με διάφορους τρόπους σε διαφορετικές χρονικές στιγμές και ο τρόπος και ο χρόνος απελευθέρωσης μπορούν να επηρεάσουν σημαντικά τη δράση τους. Αν και χημικές ουσίες με αλληλοπαθητική δραστηριότητα μπορεί να υπάρχουν σε ιστούς πολλών ειδών, αυτό δε σημαίνει ότι θα προκαλέσουν αλληλοπαθητικές επιδράσεις. Η ίδια ένωση μπορεί να ενεργεί ενίοτε ως αλληλοπαθητική ανάλογα με τον οργανισμό, τον τρόπο και τη χρονική στιγμή της απελευθέρωσής της ή τις ειδικές περιβαλλοντικές παραμέτρους. Έτσι, ο όρος αλληλοπαθητική ουσιαστικά αφορά το ρόλο που διαδραματίζει η ένωση και όχι την πραγματική χημική ταυτότητά της (Inderjit & Duke 2003, Zimdahl 1993). Οι αλληλοπαθητικές ουσίες παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλομορφία και έχουν συχνά πολλαπλούς ρόλους. Μία ουσία μπορεί να παραχθεί και να απελευθερωθεί για διαφορετικούς σκοπούς ταυτόχρονα ή αποκλειστικά και μόνο, λόγω της αλληλοπαθητικής της δράσης κατά άλλων φυτών. Οι αλληλοπαθητικές επιδράσεις μπορεί να είναι είτε ανασταλτικές, είτε διεγερτικές, ανάλογα με το χημικό τύπο, τη



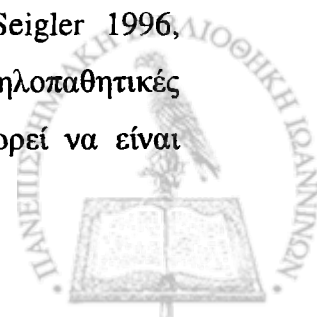
συγκέντρωση, το ρυθμό απελευθέρωσης, τη δράση και την τύχη της ενεργού ουσίας στο περιβάλλον καθώς και το φυτό-στόχο (Inderjit & Keating 1999). Ωστόσο, κάθε ουσία που σε συγκεκριμένη συγκέντρωση είναι ανασταλτική για κάποια λειτουργία ενός φυτού, είναι πιθανό να αποδειχθεί διεγερτική σε κάποια μικρότερη συγκέντρωση και αντιστρόφως (Putman 1986, Willis 2007), ενώ ένας μεγάλος αριθμός χημικών ουσιών παρουσιάζουν δραστικότητα σε χαμηλές ή ακόμη και εξαιρετικά χαμηλές συγκεντρώσεις (Macías κ.ά. 2001). Η ποικιλομορφία των αλληλοπαθητικών ουσιών που παράγονται από τα φυτά είναι μεγάλη και η δομή τους ποικίλει από απλούς υδρογονάνθρακες μέχρι σύνθετες πολυκυκλικές αρωματικές ενώσεις (Weston 1996). Οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορούν να ταξινομηθούν σε μεγάλες χημικές ομάδες με βάση τη βιοσύνθεσή τους όπως παράγωγα κινναμωμικού οξέως, κουμαρίνες, απλές φαινόλες ή παράγωγα βενζοϊκού οξέος, γαλλικό οξύ και πρωτοκατεχικό οξύ, φλαβονοειδή, συμπτυκνωμένες και υδρολυόμενες τανίνες, τερπενοειδή και στεροειδή, υδατοδιαλυτά οργανικά οξέα, απλά λιπαρά οξέα, ναφθοκινόνες, ανθρακινόνες και σύνθετες κινόνες, αμινοξέα και πολυπεπτίδια, αλκαλοειδή και κυανοϋδρίνια, γλυκοζίτες σουλφιδίων σιναπέλαιου, πουρίνες και νουκλεοσίδια (Rice, 1984). Ωστόσο, από την πολυμορφία των αλληλοπαθητικών ουσιών, είναι προφανές ότι η αλληλοπάθεια περιλαμβάνει πολλαπλούς μηχανισμούς και τρόπους δράσης (Lotina-Hennsen 2006).

Οι φυσικές τοξίνες των φυτών που έχουν χαρακτηριστεί μέχρι σήμερα ανήκουν σε πολλές χημικές κατηγορίες και προκαλούν ποικίλες επιδράσεις σε διάφορα είδη. Οι επιδράσεις αυτές κυμαίνονται από καταστολή της βλάστησης των σπόρων έως αναστολή της ανάπτυξης των σποροφύτων και βλάβες στους μεριστωματικούς ιστούς, κάτι που σημαίνει ότι και οι μηχανισμοί δράσης αυτών των τοξινών είναι επίσης διαφορετικοί (Weir & Vivanco 2008). Σύμφωνα με τον Chou (2006), ο Rovira (1971) ανέλυσε διεξοδικά τους μηχανισμούς και τους παράγοντες που επηρεάζουν τις εκκρίσεις των ριζών, ενώ η έρευνα των Lyon και Wilson (1921: αναφορά στο Rice 1984) έδειξε ότι οι ρίζες πολλών καλλιεργούμενων φυτών εκκρίνουν μεγάλες ποσότητες διαφόρων οργανικών ενώσεων, ακόμη και υπό συνθήκες αποστείρωσης (Willis 2007). Επιπλέον, ο Chou (2006) αναφέρει ότι έχουν βρεθεί περισσότερες από 20 φαινολικές ενώσεις κατά την αποσύνθεση υπολειμμάτων καλλιεργούμενων φυτών και εκκρίσεων ριζών, ενώ πολλά είδη ανόργανων και οργανικών ενώσεων έχουν προσδιοριστεί από φύλλα φυτών. Παρ' όλο που πολλά



είδη φυτοτοξικών ενώσεων έχουν προσδιοριστεί από εκχυλίσματα διαφόρων τμημάτων φυτών αυτό δε σημαίνει ότι θα εκπλυθούν ή θα εκκριθούν από το φυτό. Ωστόσο, υδατοδιαλυτές τοξίνες μπορούν να απελευθερωθούν στο περιβάλλον και μετά από το θάνατο του φυτού (Rice 1984). Οι μηχανισμοί δράσης των αλληλοπαθητικών ουσιών μπορεί να είναι η διαφοροποίηση και αναστολή της κυτταρικής διαίρεσης, τροποποίηση της δημιουργίας του κυτταρικού τοιχώματος, επίδραση στην υπερδομή του κυττάρου, τροποποίηση της δομής, λειτουργίας και διαπερατότητας των μεμβρανών, διαταραχή του μεταβολισμού (αναπνοή και φωτοσύνθεση), διαταραχή της λειτουργίας (άνοιγμα και κλείσιμο) των στομάτων, επίδραση στη βιοσύνθεση και στο μεταβολισμό πρωτεϊνών, λιπιδίων και αμινοξέων, επίδραση στην ορμονική ανάπτυξη, αναστολή ή διέγερση της ενζυμικής δραστηριότητας, παρεμπόδιση της ανάπτυξης ριζικών τριχιδίων, επίδραση στην πρόσληψη θρεπτικών συστατικών και νερού τροποποίηση της δράσης και διαταραχή του μεταβολισμού των φυτικών ορμονών, τροποποίηση της ενεργητικής μεταφοράς, επίδραση στη βλάστηση της γύρης, σπορίων και σπόρων, αναστολή ή/και αποδόμηση της σύνθεσης χρωστικών ουσιών, αναστολή της νιτροποίησης βακτηρίων, διαταραχή του υδατικού ισοζυγίου, τροποποίηση του DNA και RNA και παρεμπόδιση της μεταγωγής σήματος, φελλοποίηση/απόφραξη αγγείων κλπ. Από τα παραπάνω επιβεβαιώνεται ότι ο μηχανισμός δράσης των περισσότερων αλληλοπαθητικών ουσιών είναι παρόμοιος με εκείνο των ζιζανιοκτόνων (Leather & Einhellig 1988, Seigler 1996, Lotina-Hennsen κ.ά. 2006, Zhou & Yu 2006, Chou 2006, Βασιλάκογλου 2008).

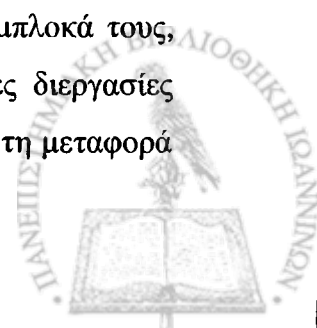
Οι περισσότερες αλληλοπαθητικές ουσίες χαρακτηρίζονται ως περίπλοκες δραστικές ουσίες που μπορούν να επηρεάσουν πολλές φυσιολογικές διεργασίες των φυτών-στόχων. Οι ουσίες αυτές επιδρούν μέσω ποικίλων μηχανισμών και η δραστηριότητά τους δεν μπορεί να εξηγηθεί από ένα μόνο τρόπο δράσης. Γενικά οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορεί να δράσουν ως αντιπαρασιτικές, αντιμυκητιακές ή αντιβακτηριακές, ως φυτοτοξίνες, ως ελκυστικά ή απωθητικά, ως ρυθμιστές αύξησης και ως παρεμποδιστές ή διεγερτικά βλάστησης, επηρεάζοντας μεγάλο αριθμό βιοχημικών αντιδράσεων με αποτέλεσμα την τροποποίηση διάφορων μοριακών, βιοχημικών, δομικών και φυσιολογικών λειτουργιών των φυτών (Seigler 1996, Gniazdowska & Bogatek 2005, Lotina-Hennsen κ.ά. 2006). Οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορεί να είναι επιλεκτικές στη δράση τους ή τα φυτά μπορεί να είναι



επιλεκτικά στις αντιδράσεις τους. Επιπλέον, η δράση των ουσιών αυτών περιπλέκεται ακόμα περισσότερο καθώς ένα φυτό συνήθως παράγει περισσότερες από μία δραστικές ενώσεις (Seigler 1996) και έτσι η πλειονότητα των αλληλοπαθητικών επιδράσεων οφείλεται σε ποικιλία αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ενώσεων αυτών (Gniazdowska & Bogatek 2005). Διάφοροι τρόποι δράσης των αλληλοπαθητικών ουσιών σχετίζονται με την αναστολή και την τροποποίηση της ανάπτυξης των φυτών, παρεμβαίνοντας είτε άμεσα στην κυτταρική διαίρεση και στον πολλαπλασιασμό των κυττάρων (διεργασίες υπεύθυνες για την ανάπτυξη των φυτών), είτε έμμεσα μέσω της αλληλεπίδρασής τους με ορμόνες που επιδρούν στην αναπνοή, στο μεταβολισμό και στη φωτοσύνθεση (Gniazdowska & Bogatek 2005, Leather & Einhellig 1988, Zhou & Yu 2006).

Οι αλληλοπαθητικές ουσίες διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο στη ρύθμιση της κυτταρικής ανάπτυξης των φυτών και υπάρχουν πολλές αναφορές σχετικά με την παρέμβαση τους στις διαδικασίες διαίρεσης των κυττάρων (Rice 1984, Inderjit & Keating 1999). Πολλές βιοδοκιμές πάνω στην αλληλοπάθεια χρησιμοποιούν τις αλλαγές στη βλάστηση των σπόρων και στο μέγεθος και βάρος των ριζών, ως κριτήρια για τον ποσοτικό προσδιορισμό των επιδράσεων των αλληλοπαθητικών ουσιών. Η μείωση της ανάπτυξης των φυτών υπό την επίδραση αλληλοπαθητικών ουσιών συνδέεται με την ισχυρή αναστολή της μίτωσης ή/και τη διατάραξη της δομής των κυτταρικών οργανιδίων (π.χ. πυρήνες και μιτοχόνδρια). Η ανάλυση του μιτωτικού δείκτη είναι μία από τις μεθόδους που χρησιμοποιούνται για τη μελέτη των αλληλοπαθητικών επιδράσεων ενός φυτού σε ένα άλλο. Πρόσθετες μικροσκοπικές παρατηρήσεις βοηθούν στην ανίχνευση ανωμαλιών της μιτωτικής διαδικασίας ή των μεταβολών στην βιοσύνθεση του κυτταρικού τοιχώματος (Gniazdowska & Bogatek 2005).

Οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορούν να αυξήσουν τη διαλυτότητα των φωσφολιπιδίων, κύριο συστατικό της μάζας των κυτταρικών μεμβρανών, διαταράσσοντας έτσι τη λειτουργία της μεμβράνης και ως εκ τούτου να προκαλέσουν αναστολή της ανάπτυξης. Μπορούν επίσης να αλλοιώσουν τη διαπερατότητα και τη ρευστότητα των μεμβρανών ή να μεταβάλλουν τα πολυπρωτεϊνικά σύμπλοκά τους, παρεμποδίζοντας ή τροποποιώντας έτσι τις φυσιολογικές μεμβρανικές διεργασίες (Lotina-Hennsen κ.ά. 2006, Rice 1984). Η κυτταρική μεμβράνη ελέγχει τη μεταφορά



μορίων εντός και εκτός του κυττάρου, διαβιβάζει τα σήματα από το περιβάλλον στο εσωτερικό των κυττάρων, συμμετέχει στη σύνθεση και τη συγκρότηση των μορίων του κυτταρικού τοιχώματος και διαχωρίζει το ενδοκυττάριο από το εξωκυττάριο περιβάλλον, προστατεύοντας με τον τρόπο αυτό τα εσωτερικά οργάνδια. Οι αλληλοπαθητικές ουσίες είναι πιθανόν να επιδρούν σε κάποια από αυτές τις λειτουργίες. Ωστόσο, η παραγωγή ενέργειας, η οποία χρησιμοποιείται από τα κύτταρα για την πραγματοποίηση των βιοχημικών διεργασιών τους, αποτελεί πρωταρχικό στόχο των αλληλοπαθητικών ουσιών (Lotina-Hennsen κ.ά. 2006).

Υπάρχουν αρκετές μελέτες που αποδεικνύουν ότι οι διαταραχές της φωτοσύνθεσης είναι από τις πιο συχνά παρατηρούμενες επιδράσεις πολλών αλληλοπαθητικών ουσιών (Rice 1984, Gniazdowska & Bogatek 2005). Είναι προφανές ότι οι ουσίες αυτές μπορούν να επηρεάσουν σημαντικά την απόδοση των τριών βασικών διαδικασιών της φωτοσύνθεσης: τον έλεγχο της παροχής CO_2 από τα στόματα, τη θυλακοειδή μεταφορά ηλεκτρονίων (φωτεινή αντίδραση), καθώς και το φωτοσυνθετικό κύκλο του άνθρακα (σκοτεινή αντίδραση). Για παράδειγμα, μείωση της αφομοίωσης του CO_2 έχει ευρέως παρατηρηθεί σε πολλά φυτά μετά από την έκθεσή τους σε αλληλοπαθητικές ουσίες (Zhou & Yu 2006). Επιπλέον, οι Einhellig και Kuan (1971) όπως και ο Turner (1972) παρατήρησαν αυξημένη στοματική αγωγιμότητα εξαιτίας της επίδρασης αλληλοπαθητικών ουσιών, ενώ οι Zhou και Yu (2006) αναφέρουν ότι η επίδρασή τους στο άνοιγμα των στομάτων μπορεί να οφείλεται σε διαταραχή του υδατικού ισοζυγίου, της ορμονικής ισορροπίας ή της απορρόφησης ιόντων.

Η ανάπτυξη και η απόδοση των φυτών συνήθως συσχετίζεται τόσο με τη συνολική επιφάνεια των φύλλων όσο και με το ρυθμό φωτοσύνθεσης ανά μονάδα φύλλου. Οι αλληλοπαθητικές ουσίες επηρεάζουν το ρυθμό φωτοσύνθεσης άμεσα ή έμμεσα, καθώς μειώνουν σημαντικά τη φυτική βιομάζα και την επιφάνεια των φύλλων, εμποδίζοντας έτσι την ανάπτυξη των φυτών. Ειδικότερα, οι Zhou και Yu (2006) αναφέρουν ότι μείωση του φωτοσυνθετικού ρυθμού, τουλάχιστον εν μέρει, προκαλείται λόγω του κλεισίματος των στομάτων, ενώ η μείωση της ικανότητας σύλληψης φωτοσυνθετικά ενεργής ακτινοβολίας είναι ένας από τους σημαντικότερους παράγοντες που ευθύνεται για τη μειωμένη φωτοσυνθετική παραγωγικότητα.



Σε φυτά υπό την επίδραση αλληλοπαθητικών ουσιών έχει αναφερθεί μειωμένη περιεκτικότητα σε χλωροφύλλη, κάτι που μπορεί να προκαλέσει αναστολή της ανάπτυξής τους (Inderjit & Keating 1999). Η χλωροφύλλη ως βασικό συστατικό των χρωμο-πρωτεϊνικών συμπλεγμάτων διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στη φωτοσύνθεση, οπότε οποιαδήποτε αλλαγή στην περιεκτικότητά της αναμένεται να επιφέρει αλλαγή και στη φωτοσύνθεση. Οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορούν να μειώσουν τη συσσώρευση χλωροφύλλης με τρεις τρόπους: με αναστολή της σύνθεσής της, με διέγερση της αποδόμησής της ή και με τους δύο (Zhou & Yu 2006), ενώ ο Rice (1984) αναφέρει ότι μερικές αλληλοπαθητικές ουσίες μπορεί να παρεμποδίσουν τη σύνθεση της πορφυρίνης (πρόδρομης ουσίας της βιοσύνθεσης της χλωροφύλλης). Λόγω των ανεπιθύμητων επιδράσεων των αλληλοπαθητικών ουσιών στη φωτοσύνθεση οι αλληλοπαθητικές ουσίες φαίνεται ότι μπορούν να χρησιμοποιηθούν στη βιολογική γεωργία (Gniazdowska & Bogatek 2005).

Οι αλληλοπαθητικές ουσίες επηρεάζουν διάφορες διεργασίες της αναπνοής όπως η πρόσληψη O_2 , η οξείδωση του NADH, η παραγωγή ATP και η μεταφορά ηλεκτρονίων (Inderjit & Keating 1999). Ειδικότερα, ο Rice (1984) αναφέρει ότι η αναπνευστική δραστηριότητα στους μονοκυττάριους οργανισμούς και στα όργανα των ανώτερων φυτών επηρεάζεται αρνητικά από πολλές αλληλοπαθητικές ουσίες.

Η απορρόφηση ανόργανων συστατικών είναι βασικής σημασίας για την ανάπτυξη και αναπαραγωγή όλων των οργανισμών και πολλά στοιχεία δείχνουν ότι διάφορες αλληλοπαθητικές ουσίες επιδρούν στο ρυθμό απορρόφησής τους. Ως εκ τούτου, πρόκειται για ένα πολύ σημαντικό μηχανισμό δράσης ο οποίος έχει κινήσει το ενδιαφέρον πολλών ερευνητών (Rice 1984). Αν και πολλές έρευνες έχουν δείξει ότι διάφορες αλληλοπαθητικές ουσίες εμποδίζουν ή διεγείρουν την απορρόφηση ανόργανων συστατικών, λίγες από αυτές διευκρινίζουν αυτό το μηχανισμό δράσης. Η απορρόφηση ανόργανων συστατικών είναι από τις πιο ενεργοβόρες διαδικασίες των φυτικών κυττάρων και πολλοί ερευνητές αναφέρουν ότι οι επιδράσεις των αλληλοπαθητικών ουσιών στην αναπνοή και τη φωτοσύνθεση σχετίζονται με τη μειωμένη πρόσληψη ανόργανων συστατικών. Συνεπώς, η επίδραση αυτή μπορεί να είναι αποτέλεσμα ανεπαρκούς συντεθειμένης ποσότητας ATP στα κύτταρα (Gniazdowska & Bogatek 2005, Rice 1984). Μεγάλη μείωση του επιπέδου ATP/ADP ανιχνεύθηκε σε σπόρους *Sinapis Alba*, μετά από έκθεσή του σε αλληλοπαθητικές ουσίες φύλλων ηλίανθου (Gniazdowska & Bogatek 2005). Η μείωση της πρόσληψης

θρεπτικών στοιχείων –όπως άζωτο, φώσφορο, κάλιο και μαγνήσιο– που προκαλείται από την παρουσία των αλληλοπαθητικών ουσιών έχει ως αποτέλεσμα αναστολή της βλάστησης, μείωση του υδατικού δυναμικού και της σπαργής του φυτού και τελικά μείωση της ανάπτυξής του (Βασιλάκογλου 2008, Gniazdowska & Bogatek 2005). Η επίδραση αυτή των αλληλοπαθητικών ουσιών είναι σταθερά εξαρτώμενη από τη συγκέντρωσή τους και από το συγκεκριμένο είδος του φυτού-στόχου (Inderjit & Keating 1999).

Δεδομένου ότι οι πρώτοι οργανισμοί που έρχονται σε επαφή με τις αλληλοπαθητικές ουσίες στο έδαφος είναι οι μικροοργανισμοί, η μικροβιακή σύνθεση του εδάφους καθορίζεται σε μεγάλο βαθμό από τις αλληλοπαθητικές ουσίες. Οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορεί να περιορίσουν πληθυσμούς μικροοργανισμών οι οποίοι συμμετέχουν ενεργά στις φάσεις του αζώτου, όπως τα αζωτοδεσμευτικά και τα υπεύθυνα για τη νιτροποίηση βακτήρια. Το γεγονός αυτό έχει ως αποτέλεσμα αφενός τη μείωση του ρυθμού αζωτοδεύσμησης και αφετέρου τη μεταβολή της ισορροπίας του αμμωνιακού και νιτρικού αζώτου στο έδαφος. Αυτό επηρεάζει την πρόσληψη των θρεπτικών ουσιών από τα φυτά και κατ' επέκταση την παραγωγικότητά τους (Rice 1984, Βασιλάκογλου 2008). Επιπλέον, η αλληλοπάθεια θα μπορούσε άμεσα να επηρεάσει τα απονιτροτικά βακτήρια και συνεπώς την απονιτροποίηση, διαδικασία απαραίτητη για την ολοκλήρωση του κύκλου του αζώτου στα οικοσυστήματα (Rice, 1984). Εκτός αυτού, οι αλληλοπαθητικές ουσίες συμβάλλουν στη μείωση του πληθυσμού και άλλων ωφέλιμων μικροοργανισμών όπως οι μυκόρριζες. Οι μυκόρριζες βοηθούν το φυτό να προσλαμβάνει από το έδαφος περισσότερα ανόργανα θρεπτικά στοιχεία (ιδίως φώσφορο) και μείωση του πληθυσμού τους μπορεί να οδηγήσει σε μείωση της πρόσληψης θρεπτικών ουσιών (Βασιλάκογλου 2008).

Έχει αναφερθεί ότι πολλές αλληλοπαθητικές ουσίες παρεμβαίνουν στην πρωτεϊνική σύνθεση, στο μεταβολισμό του RNA και του DNA και στο μεταβολισμό των ενζύμων και των αμινοξέων (Wink & Twardowski 1992, Inderjit & Keating 1999, Rice 1984). Οι Wink και Latz-Briining (1995) αναφέρουν ότι πολλά αλκαλοειδή επιδρούν στην DNA πολυμεράση, στην πρωτεϊνική σύνθεση και στη σταθερότητα των μεμβρανών. Ειδικότερα, οι Baziramakenga κ.ά. (1997) κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι η επίδραση των αλληλοπαθητικών ουσιών στα νουκλεϊνικά οξέα και στο μεταβολισμό των πρωτεϊνών αποτελεί έναν από τους σημαντικούς μηχανισμούς δράσης τους.

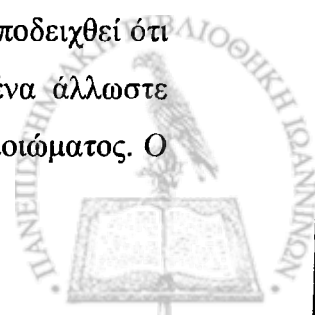


Οι Inderjit & Duke (2003), Inderjit & Callaway (2003) και Weston & Duke (2003) αναφέρουν ότι έχει αναφερουν αναστολή ή καθυστέρηση της βλάστησης του σπόρου από την επίδραση αλληλοπαθητικών ουσιών για το σόργο, το σιτάρι, τον ηλιάνθο και τη σίκαλη. Οι ανασταλτικές επιδράσεις των αλληλοπαθητικών ουσιών στη βλάστηση των σπόρων φαίνεται να επιτυγχάνονται μέσω της διακοπής του κυτταρικού μεταβολισμού και όχι από βλάβη των κυτταρικών οργανιδίων. Επιπλέον, η κινητοποίηση του θρεπτικού αποθέματος, διαδικασία που συνήθως διεξάγεται με ταχύ ρυθμό κατά τα πρώτα στάδια της βλάστησης του σπόρου, φαίνεται να καθυστερεί ή να μειώνεται (Gniazdowska & Bogatek 2005).

Ο Rice (1984) αναφέρει ότι οι Bogdan και Grodzinsky εργάστηκαν κατά τη δεκαετία του 1970 στην επίδραση των αλληλοπαθητικών ενώσεων στη φελλοποίηση και στην απόφραξη αγγείων των ξυλωδών στοιχείων. Παρατήρησαν ότι υδατικά εκχυλίσματα πολλών αλληλοπαθητικών φυτικών ειδών προκαλούν αμαύρωση, φελλοποίηση και απόφραξη αγγείων ξυλωδών στοιχείων σε πολλά υπό δοκιμή είδη. Το συμπέρασμα ήταν ότι οι αλληλοπαθητικά δραστικές ουσίες μάλλον ευνοούν το σχηματισμό μηχανικών φραγμών διεύσδυσης τοξινών στα φυτά.

Μία από τις επιδράσεις των αλληλοπαθητικών ουσιών είναι η ανεξέλεγκτη παραγωγή και συσσώρευση δραστικών μορφών οξυγόνου (ROS) στα φυτικά κύτταρα (Gniazdowska & Bogatek 2005). Προϊόντα των αντιδράσεων των ROS μπορούν να παρεμποδίσουν την ομαλή λειτουργία των νουκλεϊκών οξέων και των ενζύμων, να προκαλέσουν καταστροφή των μεμβρανών και να επιφέρουν διαταραχή του μεταβολισμού. Η ταχεία παραγωγή ROS εξαιτίας των αλληλοπαθητικών ουσιών παρουσιάζει κάποιες ομοιότητες με την αντίδραση των κυττάρων στη μόλυνση από παθογόνους μικροοργανισμούς, καθώς και την αντίδρασή τους στις αβιοτικές πιέσεις (Gniazdowska & Bogatek 2005).

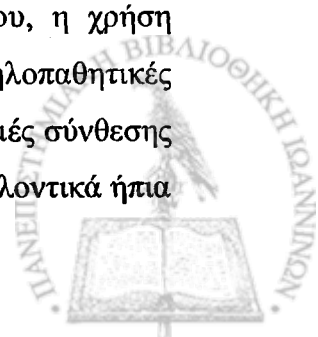
Ορισμένα είδη φυτών αντιδρούν με διαφορετικό τρόπο στην παρουσία αλληλοπαθητικών ουσιών σε σχέση με άλλα. Όταν μία φυτοτοξίνη, όπως οι αλληλοπαθητικές ουσίες, απορροφηθεί από ένα φυτό, παρεμβαίνει σε διάφορες φυσιολογικές διεργασίες του (Inderjit & Duke 2003). Η κίνηση των αλληλοπαθητικών ουσιών μέσα στα φυτά σε αρκετές περιπτώσεις έχει αποδειχθεί ότι συμβαίνει μέσω του αγωγού ιστού (Rice 1984). Πειραματικά δεδομένα άλλωστε δείχνουν ότι ουσίες, όπως οι ρυθμιστές αύξησης, κινούνται μέσω του φλοιώματος. Ο



ρυθμός κίνησης των ρυθμιστών αύξησης μέσω του φλοιώματος επηρεάζεται από διάφορους περιβαλλοντικούς παράγοντες, όπως η θερμοκρασία, η ένταση του φωτός και η διαθεσιμότητα των διαφόρων ανόργανων στοιχείων (Crafts 1961). Ωστόσο, ο Rice (1984) αναφέρει ότι οι Hitchcock και Zimmerman (1935) έδειξαν ότι ρυθμιστές αύξησης που εφαρμόστηκαν στο έδαφος και που απορροφήθηκαν από τις ρίζες κινήθηκαν –προφανώς– προς τα πάνω μέσα στα φυτά μέσω της διαπνοής.

Τα χημικώς συντιθέμενα ζιζανιοκτόνα συνεχίζουν να αποτελούν βασικό στοιχείο των περισσότερων ολοκληρωμένων συστημάτων διαχείρισης ζιζανίων. Ωστόσο, η εκτεταμένη χρήση τους δημιουργεί σοβαρούς κινδύνους για το περιβάλλον και τη δημόσια υγεία και τα συμβατικά συνθετικά φυτοπροστατευτικά προϊόντα γίνονται όλο και λιγότερο αποτελεσματικά εναντίον διαφόρων πληθυσμών ζιζανίων. Πολλά ζιζάνια έχουν γίνει ανθεκτικά σε σημαντικές κατηγορίες ζιζανιοκτόνων όπως οι τριαζίνες (s-triazines) και οι δινιτροανιλίνες (dinitroanilines) (Inderjit & Keating 1999). Παράλληλα, η αυξανόμενη ευαισθητοποίηση σχετικά με τα προβλήματα που συνδέονται με την υπερβολική χρήση των χημικών φυτοπροστατευτικών προϊόντων στη γεωργία είναι σοβαρό κίνητρο για την ανακάλυψη βιολογικά ενεργών φυσικών προϊόντων από ανώτερα φυτά, που να είναι το ίδιο ή περισσότερο αποτελεσματικά από τα συνθετικά αγροχημικά προϊόντα και πολύ ασφαλέστερα (Narwal 2006, Inderjit & Keating 1999).

Η ικανότητα ορισμένων αλληλοπαθητικών ουσιών να αναστέλλουν αποτελεσματικά την ανάπτυξη διαφόρων φυτών οδήγησε στην προσπάθεια χρησιμοποίησής τους ως εναλλακτική στρατηγική διαχείρισης των ζιζανίων στα αγρο-οικοσυστήματα (Narwal 2006, Bhowmik & Inderjit 2003, Inderjit & Keating 1999, Weir & Vivanco 2008). Ορισμένοι φυτικοί και μικροβιακοί μεταβολίτες έχουν άμεση δυνατότητα εφαρμογής, ενώ άλλοι μπορούν να τροποποιηθούν για να ενισχυθεί η βιολογική τους δραστηριότητα (Einhellig & Leather 1988). Οι Duke κ.ά. (2000) αναφέρουν ότι οι φυσικές ενώσεις έχουν αρκετά πλεονεκτήματα έναντι των συνθετικών, καθώς σε αντίθεση με ένα μεγάλο μέρος αυτών, τα φυσικά προϊόντα είναι ως επί το πλείστον υδατοδιαλυτά, βιοδιασπώμενα, παρουσιάζουν επιλεκτικότητα και έχουν μικρή υπολειμματική δράση. Ως εκ τούτου, η χρήση ουσιών από μικροοργανισμούς (φυσικές τοξίνες) ή ανώτερα φυτά (αλληλοπαθητικές ουσίες), είτε άμεσα ως ζιζανιοκτόνα, είτε έμμεσα ως κατευθυντήριες δομές σύνθεσης νέων κατηγοριών ζιζανιοκτόνων, θα μπορούσε να αποδειχθεί ως περιβαλλοντικά ήπια

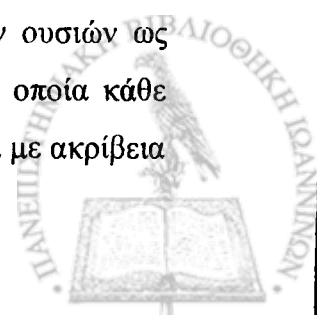


μέθοδος ελέγχου (Kohli κ.ά. 2006, Weston 1996). Επιπρόσθετα, υπάρχουν αρκετές ενθαρρυντικές μελέτες σχετικά με τις εναλλακτικές αλληλοπαθητικές μεθόδους διαχείρισης ζιζανίων και στη δασοκομία, καθώς η εντατική εφαρμογή των αγροχημικών στη διαχείριση των δασών είναι επίσης συνήθης και οι επιπτώσεις των ζιζανιοκτόνων σε μη ξυλώδη φυτά, σε ζωικούς πόρους και στην ποιότητα των υδάτων είναι δυσμενείς (Malik 2008α).

Αλληλοπαθητικές ουσίες διαφόρων φυτών, όπως τα αρωματικά και τα αγρωστώδη, έχουν ήδη διερευνηθεί για τον πιθανό ρόλο τους στη διαχείριση των ζιζανίων (Inderjit & Keating 1999, Βασιλάκογλου 2008). Μία από τις πρώτες αλληλοπαθητικές ενώσεις που προσδιορίστηκε σε ανώτερα φυτά, ήταν η 1,8-Cineole. Το cinmethylin, η δομή του οποίου είναι παρόμοια με την 1,8-Cineole, εξελίχθηκε ως ζιζανιοκτόνο και χρησιμοποιείται εμπορικά για την καταπολέμηση των ζιζανίων. Ρυθμίζει την ανάπτυξη πολλών ετήσιων αγρωστωδών και αναστέλλει ορισμένα είδη πλατύφυλλων. Αν και παράγεται συνθετικά θα μπορούσε να παραχθεί από τη γνωστή αλληλοπαθητική ουσία (Zimdahl 1993, Bhowmik & Inderjit 2003). Άλλα φυσικά προϊόντα που χρησιμοποιούνται ως εμπορικά ζιζανιοκτόνα είναι τα triketone, bialaphos, glufosinate και dicamba (Bhowmik & Inderjit 2003).

Οι σπουδαιότερες αλληλοπαθητικές ενώσεις, για τις οποίες έχει γίνει ή γίνεται προσπάθεια ανάπτυξής τους σε ζιζανιοκτόνα είναι τα monoterpenes, οι sesquiterpene lactones, οι benzoxazinones, το quinolinic acid, οι leptospermones και τα αιθέρια έλαια (Xuan κ.ά. 2005, Kohli κ.ά. 2006), ενώ έχει αναφερθεί ότι σημαντικό ρόλο στη διαχείριση των ζιζανίων διαδραματίζουν και το allyl isothiocyanate (μαύρο σινάπι), τα λιπαρά οξέα (φαγόπυρο), τα ισοφλαβονοειδή, οι φαινόλες (*Melilotus spp.*), η scopoletin (βρώμη), τα hydroxamic acids (σιτηρά), το dhurrin και το sorgoleone (σόργο) (Weston 1996). Επίσης, πολλές από τις φαινολικές ενώσεις (π.χ. salicylic acid και p-hydroxybenzoic acid), σε πολύ υψηλές συγκεντρώσεις, είναι αποτελεσματικές κατά των ζιζανίων και σχετικά μη-επιλεκτικές. Ωστόσο, συνθετικές δομικές τροποποιήσεις των εν λόγω ενώσεων μπορεί να αυξήσουν τη δραστηριότητά τους και την επιλεκτικότητά τους (Bhowmik & Inderjit 2003).

Σημαντικό, βέβαια, είναι πριν από τη χρήση αλληλοπαθητικών ουσιών ως ζιζανιοκτόνα να εξεταστούν ποια είναι η ελάχιστη συγκέντρωση στην οποία κάθε ένωση παρουσιάζει φυτοτοξική δραστηριότητα, αν η ένωση διαχωρίζεται με ακρίβεια



και μπορεί να προσδιοριστεί, ποιος είναι ο χρόνος παραμονής της ένωσης στο έδαφος, αν η ένωση επηρεάζει τη μικροβιακή οικολογία και τις φυσικοχημικές ιδιότητες του εδάφους, ποιος είναι ο τρόπος δράσης της ένωσης, αν η ένωση έχει τυχόν δυσμενείς επιπτώσεις στην επιθυμητή καλλιέργεια, αν η ένωση είναι ασφαλής από άποψη υγείας και κατά πόσο η παραγωγή της ένωσης σε εμπορική κλίμακα είναι συμφέρουσα (Bhowmik & Inderjit 2003). Γενικά, το ιδιαίτερα υψηλό κόστος παραγωγής αλλά και η δυσκολία τυποποίησης ζιζανιοκτόνων με βάση αλληλοπαθητικές ουσίες, αποτελούν από τα σημαντικότερα προβλήματα ανάπτυξής τους (Βασιλάκογλου 2008).

Πίνακας 1. Χημικές ομάδες που παρουσιάζουν αλληλοπαθητική δράση (Rice 1984, Seigler 1998, 2006, Wink 1993, Wink κ.ά. 1999).

Χημική ομάδα		Αλληλοπαθητική δράση
Φυτικές φαινόλες	Ferulic acid	Αναστέλλει την πρωτεϊνική σύνθεση σε μονοκύτταρους οργανισμούς, κυτταροκαλλιέργειες, σπόρους και φυτά.
	C6-C1 & C6-C3 compounds	Αναστέλλουν τη βλαστική ικανότητα και την ανάπτυξη πολλών φυτών.
	Allylbenzenes	
	Stilbenes	Παρουσιάζουν αντιμυκητιακή δράση και είναι φυτοαλεξίνες.
	Isoflavonoids	
Φυτικά τερπενοειδή	Hydrolysable tannins	
	Tetranortriterpenoids & decanortriterpenoids	Αναστέλλουν ή διεγείρουν τη βλάστηση των σπόρων και την ανάπτυξη των ριζών και των βλαστών.
	Saponins	
	Pyridine alkaloids	Η νικοτίνη αναστέλλει την ανάπτυξη των ριζιδίων του κάρδαμου και είναι τοξική για τα φυτά <i>Lemna</i> .
Φυτικά αλκαλοειδή		



Pyrrolidine &
piperidine alkaloids,
tropane &
pelletierine alkaloids

Παράγωγα του Αλληλοπαθητική δραστηριότητα
anthranilic acid παρουσιάζουν τα: arborine, rutacridone,
skimmianine, 6-methoxydictamnine, γ-
fagarine, και graveoline.

Isoquinoline & Επιδρούν σε βασικούς μοριακούς στόχους:
benzylisoquinoline παρεμβάλλουν στο DNA, αναστέλλουν την
alkaloids DNA πολυμεράση, το RNA και τη σύνθεση
των πρωτεϊνών.

Παράγωγα των Η colchicine αναστέλλει την κυτταρική
phenylalanine & διαίρεση.
tyrosine

Παράγωγα των Παρεμβάλλουν στο DNA, αναστέλλουν την
monoterpenes DNA πολυμεράση, το RNA και τη σύνθεση
των πρωτεϊνών.

Παράγωγα των Η solanine αναστέλλει το RNA και την
terpenes πρωτεϊνική σύνθεση και προκαλεί αιμόλυση
των μεμβρανών των μικροοργανισμών. Η
καφεΐνη και τα συγγενή αλκαλοειδή είναι
γνωστό ότι έχουν αλληλοπαθητική
δραστηριότητα.

των	Non-protein amino acids	Έχουν ένα ευρύ φάσμα βιολογικών δραστηριοτήτων και πολλά είναι τοξικά επειδή αντικαθιστούν τα πρωτεϊνικά αμινοξέα σε διάφορες διαδικασίες στα φυτά, στα ζώα και στα μικρόβια.
Παράγωγα αμινοξέων		



Cyanogenic glycosides	Το dhurrin αναπτύσσει έντονη ανασταλτική δραστηριότητα εναντίον πολλών ανταγωνιστικών ειδών.
Glucosinolates	Προέρχονται από διάφορα πρωτεϊνικά αμινοξέα. Κάποια από αυτά έχει αποδειχθεί ότι έχουν ανασταλτική δράση κατά της βλάστησης των σπόρων και της ανάπτυξης των φυτών.
Acetylenic compounds	Συμμετέχουν σε αλληλεπιδράσεις μεταξύ φυτών και φυκιών.
Lactones	Είναι ισχυρά αντιμικροβιακές ενώσεις και κοινές ουσίες σε πολλούς σπόρους.
Shikimic acid	Αποτελεί βασικό ενδιάμεσο στοιχείο σχηματισμού πολυάριθμων τύπων δευτερογενών ενώσεων σε βακτήρια, μύκητες και φυτά.
Benzoxazolinones	Διασπώνται εύκολα. Σε αυτή την ομάδα ανήκει η ενεργή αλληλοπαθητική ουσία του αραβόσιτου και του σιταριού.

Ο ανταγωνισμός ορίζεται ως η διαδικασία κατά την οποία δύο ή περισσότεροι οργανισμοί προσπαθούν να χρησιμοποιήσουν τους ίδιους πόρους, είτε πρόκειται για θρεπτικά συστατικά, νερό, φως ή απλά χώρο και λαμβάνει χώρα εξαιτίας της εξάντλησης ή της έλλειψης ενός ή περισσότερων από αυτούς (Zimdahl 1993, Rice 1984). Σε γενικές γραμμές ο ανταγωνισμός θεωρείται ως αρνητική αλληλεπίδραση μεταξύ των φυτών και είναι εξαιρετικά σημαντικός, δεδομένου ότι επηρεάζει τον πρωτογενή μεταβολισμό (Inderjit & Keating 1999). Οι επιδράσεις της αλληλοπάθειας και του ανταγωνισμού είναι δύσκολο να διαχωριστούν στο φυσικό περιβάλλον, κάτι που έχει όμως επιτευχθεί σε μελέτες που πραγματοποιήθηκαν υπό ελεγχόμενες συνθήκες (Weston 1996). Βέβαια, ένα πολύ σημαντικό στοιχείο είναι ότι η αλληλοπάθεια λειτουργεί μέσω απελευθέρωσης χημικών ουσιών στο περιβάλλον και ότι από αυτές εξαρτάται η επίδρασή της στους άλλους οργανισμούς (Rice 1984, Inderjit & Keating 1999). Οι Fuerst και Putnam (1983) αναφέρουν ότι τα κριτήρια



επιβεβαίωσης της αλληλοπαθητικής δράσης ενός φυτού περιλαμβάνουν τον προσδιορισμό των συμπτωμάτων της παρέμβασης, την απομόνωση, τη δοκιμή, το χαρακτηρισμό και τη σύνθεση της αλληλοπαθητικής ουσίας καθώς και την ποσοτικοποίηση της ουσίας που απελευθερώνεται, μετακινείται και απορροφάται (Fuerst & Putnam 1983, Mamolos & Kalburtji 2001). Ωστόσο, οι Dekker κ.ά. (1983) αναφέρουν ότι η χρήση μίας σειράς προτύπων πυκνότητας παρέχει ένα χρήσιμο πειραματικό σχεδιασμό για τη μελέτη της αλληλοπάθειας, ενώ οι Thijs κ.ά. (1994) διαπίστωσαν ότι πειραματικά σχέδια που περιλαμβάνουν διάφορες πυκνότητες φυτών είναι κατάλληλα για τη διάκριση μεταξύ ανταγωνισμού και αλληλοπάθειας. Παρ' όλ' αυτά, ορισμένοι βιολόγοι θεωρούν την αλληλοπάθεια μέρος του ανταγωνισμού. Ο Muller (1969) πρότεινε τη χρήση του όρου παρέμβαση για την αναφορά στη συνολική επίδραση ενός φυτού σε ένα άλλο, όρος που περιλαμβάνει τόσο την αλληλοπάθεια όσο και τον ανταγωνισμό (Rice 1984). Η αλληλοπάθεια και ο ανταγωνισμός ενεργούν πάντα ταυτόχρονα και μεταξύ των περισσότερων ειδών συνήθως υπερισχύουν οι ανταγωνιστικές παρά οι αλληλοπαθητικές επιδράσεις. Ωστόσο, οι μηχανισμοί δράσης της αλληλοπάθειας είναι πιο σύνθετοι και η αλληλοπάθεια μπορεί να επηρεάσει τα είδη ή και τα στάδια ανάπτυξής τους με διαφορετικό τρόπο (Willis 2007).

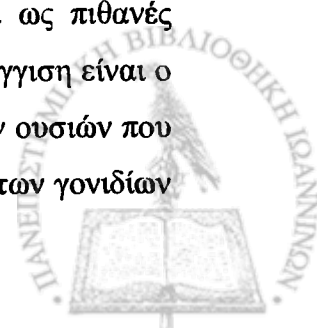
Η απελευθέρωση χημικών ουσιών στο έδαφος μπορεί να επηρεάσει άμεσα τις επόμενες καλλιέργειες, προκαλώντας μικροβιακή ανισορροπία, αλλαγή στην οργανική ύλη του εδάφους, αύξηση της διαρροής ιόντων και διαταραχή στην πρόσληψη θρεπτικών συστατικών (Kohli κ.ά. 2006). Επιπλέον, οι αλληλοπαθητικές ουσίες που παραμένουν στο έδαφος, εξαιτίας της παρουσίας των υπολειμμάτων των καλλιεργούμενων φυτών, παρεμποδίζουν το φύτεμα των ευαίσθητων φυτών της επόμενης καλλιεργητικής περιόδου (Singh κ.ά. 2001, Batish κ.ά. 2001, Βασιλάκογλου 2008). Επίσης, πολλοί ερευνητές αναφέρουν ότι καλλιεργούμενα φυτά έχουν τη δυνατότητα να απελευθερώνουν φυτοτοξικές ουσίες στο περιβάλλον και να παρεμποδίζουν τη βλάστηση και την ανάπτυξη των ζιζανίων. Τα σιτηρά (σίκαλη, triticale, κριθάρι, βρώμη, ρύζι, αραβόσιτος), τα ψυχανθή (βίκος, μηδική, τριφύλλι), τα ζαχαρότευτλα, η σόγια, η ελαιοκράμβη, το σόργο και ο ηλίανθος είναι χαρακτηριστικά παραδείγματα καλλιεργούμενων φυτών με αλληλοπαθητικές ιδιότητες (Putnam 1988).



Είναι γνωστό ότι ορισμένη ποσότητα φυτικών υπολειμμάτων παραμένει στο έδαφος, ιδιαίτερα σε γεωργικές εκμεταλλεύσεις, μετά τη συγκομιδή των καλλιεργειών. Κατά τη διάρκεια της μικροβιακής αποσύνθεσης και της ενζυμικής αποδόμησης αυτού του φυτικού υλικού, μεγάλη ποικιλία χημικών ουσιών απελευθερώνεται στο έδαφος, πολλές από τις οποίες παρουσιάζουν βιολογικές δραστηριότητες, όπως αναστολή της βλάστησης των σπόρων και της ανάπτυξης των φυτών και μείωση της απόδοσης πολλών καλλιεργούμενων φυτών (Chou & Patrick 1976, McCalla 1971). Ειδικότερα, οι μικροοργανισμοί του εδάφους *Fusarium*, *Pseudomonas* και *Thielaviopsis* συμμετέχουν πλήρως και ενεργά κατά τη διάρκεια της αποσύνθεσης των φυτικών υπολειμμάτων στο έδαφος (Chou 2006). Επιπλέον, υδατοδιαλυτοί αναστολείς εκλύονται εύκολα από τα φυτικά υπολείμματα, καθώς οι διάφορες μεμβράνες των φυτών χάνουν τη διαφορική διαπερατότητά τους (Rice 1984). Οι αλληλοπαθητικές ενώσεις που απελευθερώνονται κατά τη διαδικασία αυτή είναι μικρού μήκους λιπαρά οξέα, φαινολικά οξέα ή αλκαλοειδή. Η απελευθέρωση των οργανικών ενώσεων κατά τη διάρκεια της αποσύνθεσης των υπολειμμάτων διαφοροποιείται σημαντικά από παράγοντες του περιβάλλοντος. Ειδικά, σε συνθήκες κακής αποστράγγισης, συσσωρεύονται μεγάλες ποσότητες οργανικών ενώσεων οι οποίες δρουν ανασταλτικά στην ανάπτυξη των καλλιεργειών προκαλώντας μείωση της απόδοσής τους (Chou 2006).

Η αλληλοπάθεια αποτελεί σημαντικό μηχανισμό αλληλεπίδρασης των φυτών διαδραματίζοντας έτσι σημαντικό ρόλο στη βιοποικιλότητα των φυσικών οικοσυστημάτων. Μπορεί να συμβάλει στη διαμόρφωση της πυκνότητας και της κατανομής των ειδών και σε ειδικές περιπτώσεις μπορεί να περιορίσει σοβαρά την ποικιλομορφία μίας κοινωνίας φυτών (Putnam κ.ά 1983). Η χρήση χημικών ουσιών με αλληλοπαθητική δράση μπορεί να αποτελέσει σημαντικό εργαλείο για τη διαχείριση των ζιζανίων καθώς και των ασθενειών των φυτών, περιορίζοντας έτσι τη σημερινή εξάρτηση από τα συνθετικά ζιζανιοκτόνα και φυτοπροστατευτικά προϊόντα (Inderjit & Keating 1999, Willis 2004, Kohli κ.ά. 2006 Duke κ.ά. 2007).

Η φυτοτοξικότητα των υπολειμμάτων των φυτών έχει μελετηθεί σε μεγάλο βαθμό (Putnam κ.ά 1983) και αλληλοπαθητικά φυτά αναγνωρίζονται ως πιθανές πηγές επιλεκτικών ζιζανιοκτόνων (Putnam & Defrank 1983). Μία προσέγγιση είναι ο προσδιορισμός και η απομόνωση των αλληλοπαθητικά ενεργών χημικών ουσιών που παράγονται από τα φυτά και εν συνεχεία ο εντοπισμός και η μεταφορά των γονιδίων



που εμπλέκονται βιοχημικά στην παραγωγή αυτών των ουσιών σε εμπορικές ποικιλίες. Μία δεύτερη προσέγγιση είναι ο βιώσιμος έλεγχος των ζιζανίων και παρασίτων με χρήση αλληλοπαθητικών φυτών σε διάφορα καλλιεργητικά συστήματα (αμειψισπορά, συγκαλλιέργειες) και η ενσωμάτωση φυτοτοξικών υπολειμμάτων στο έδαφος (Duke κ.ά. 2007, Putnam κ.ά 1983, Batish κ.ά. 2001, Singh κ.ά. 2001, Kohli κ.ά. 2006, Zimdahl 1993).

Η ικανότητα των φυτών κάλυψης (cover & smother crops) να απελευθερώνουν τοξικές ουσίες και να δημιουργούν δυσμενές περιβάλλον για τη βλάστηση και την ανάπτυξη των ζιζανίων εξηγεί τη δυνατότητα χρησιμοποίησης των φυτών αυτών στη διαχείριση των γεωργικών οικοσυστημάτων (Inderjit & Keating 1999, Narwal 2006, Kohli κ.ά. 2006, Dhima κ.ά 2009). Η διάρκεια παραμονής των υπολειμμάτων των φυτών κάλυψης στην επιφάνεια του εδάφους καθορίζει τη χρονική περίοδο ελέγχου των ζιζανίων (Bhowmik & Inderjit 2003). Γενικά η επίδραση των φυτικών υπολειμμάτων μειώνεται μετά από 4-6 εβδομάδες λόγω της απώλειας της μάζας τους και της διακοπής της κατανομής των αλληλοπαθητικών ουσιών (Kohli κ.ά. 2006). Ωστόσο, οι αλληλοπαθητικές επιδράσεις ενός φυτού κάλυψης ενδέχεται να διαφέρουν όταν ενσωματώνονται στο έδαφος διαφορετικά μέρη του φυτού (Inderjit & Keating 1999). Πολλοί ερευνητές έχουν μελετήσει την αλληλοπαθητική αναστολή των ζιζανίων με τη χρήση φυτών κάλυψης όπως το σόργο (Weston κ.ά. 1989, Alsaadawi κ.ά. 1986), η σίκαλη (Barnes & Putnam 1987, Yenish κ.ά. 1995), το σιτάρι (Crutchfield κ.ά. 1985), το φαγόπυρο (*Fagopyrum esculentum*) (Tominaga & Uezu 1995) και το μαύρο σινάπι (*Brassica nigra*) (Bell & Muller 1973, Weston 1996). Από τα παραπάνω το σόργο, το σιτάρι και η σίκαλη όπως επίσης και το κριθάρι και η βρώμη έχουν χρησιμοποιηθεί επιτυχώς για την αναστολή πλατύφυλλων ζιζανίων (Narwal 2006, Einhellig & Leather 1988) (Πίνακας 3).

Η ενσωμάτωση φυτικής μάζας (cover crops mulches ή green manure) αλληλοπαθητικών φυτών λειτουργεί ως κάλυμμα προστασίας και μέσω της φυσικής της αποδόμησης απελευθερώνονται ουσίες οι οποίες μειώνουν τη φυτρωτική ικανότητα και την ανάπτυξη των ζιζανίων. Η ενσωμάτωση στο έδαφος αλληλοπαθητικών φυτών όπως το κριθάρι, η σίκαλη, η σιταρόβριζα και ο ηλιάνθος τα οποία έχουν τη δυνατότητα να απελευθερώνουν φυτοτοξικές ουσίες στο περιβάλλον, παρεμποδίζει τη βλάστηση διαφόρων ειδών ζιζανίων και η μέθοδος αυτή έχει αυξήσει σε πολλές περιπτώσεις την απόδοση φυτών μεγάλης καλλιέργειας, όπως η σόγια, τα

ζαχαρότευτλα, ο αραβόσιτος, το βαμβάκι και τα φασόλια (Βασιλάκογλου, 2008). Οι παραπάνω πρακτικές εκμεταλλεύονται πρωτίστως τις αλληλοπαθητικές ουσίες που απελευθερώνονται και περιορίζουν τη βλάστηση και ανάπτυξη των ζιζανίων αλλά και δευτερευόντως τη βιομάζα που προστίθεται στο έδαφος, η οποία συμβάλλει στην ενσωμάτωση οργανικής ύλης στη ριζόσφαιρα και επηρεάζει τη μικροβιακή οικολογία και τις θρεπτικές συνθήκες του εδάφους (Mallik 2008α, Kohli κ.ά. 2006). Παράλληλα, ενισχύεται η ικανότητα συγκράτησης υγρασίας του εδάφους και περιορίζεται η διάβρωσή του (Βασιλάκογλου, 2008). Ωστόσο, η παραγωγή και απελευθέρωση των αλληλοπαθητικών ουσιών από τα φυτά που χρησιμοποιούνται ως ενσωματούμενη φυτική μάζα επηρεάζεται σημαντικά από: 1. το είδος του καλλιεργούμενου φυτού, 2. την ποικιλία του κάθε είδους, 3. τις περιβαλλοντικές συνθήκες και 4. το χρόνο ενσωμάτωσής τους στο έδαφος (Inderjit & Keating 1999). Η εφαρμογή αυτής της μεθόδου μπορεί σε ορισμένες περιπτώσεις να οδηγήσει σε εξάντληση της εδαφικής υγρασίας – σε περιόδους ξηρού χειμώνα και άνοιξης – ενώ λόγω της παρουσίας των υπολειμμάτων ευνοείται η ανάπτυξη διάφορων πληθυσμών εντόμων και παθογόνων του εδάφους και πιθανώς περιορίζεται η δράση των ζιζανιοκτόνων που μπορεί να εφαρμοστούν αργότερα. Επιπλέον, οι αλληλοπαθητικές ουσίες που απελευθερώνονται στο έδαφος μπορεί να επηρεάσουν ευαίσθητα καλλιεργούμενα φυτά, μειώνοντας τη φυτρωτική τους ικανότητα (Βασιλάκογλου 2008).



Πίνακας 2. Είδη καλλιεργούμενων φυτών, για τα οποία έχει βρεθεί ότι εκδηλώνουν αλληλοπάθεια στα καλλιεργούμενα φυτά που ακολουθούν κατά την αμειψισπορά (Duke κ.ά. 2002, Khanh κ.ά. 2005, τροποποιημένο από Βασιλάκογλου 2008, Perez 1990, Xuan & Tsuzuki 2002).

Κοινό όνομα	Επιστημονικό όνομα	Επόμενη καλλιέργεια
Ηλιάνθος	<i>Helianthus annuus</i>	αραβόσιτος, κριθάρι, σιτάρι, μαρούλι, τομάτα, φακή
Ζαχαρότευτλα	<i>Beta vulgaris</i>	βαμβάκι
Κριθάρι	<i>Hordeum vulgare</i>	σινάπι
Λάχανο	<i>Brassica oleracea</i>	μαρούλι, τομάτα
Σόργο	<i>Sorghum bicolor</i>	τομάτα
Σπαράγγι	<i>Asparagus officinales</i>	τομάτα
Ρύζι	<i>Oryza sativa</i>	μαρούλι
Φασόλι	<i>Phaseolus vulgaris</i>	μπιζέλι, σιτάρι
Σίκαλη	<i>Secale cereale</i>	βρώμη
Σιτάρι	<i>Triticum aestivum</i>	σόγια
Μηδική	<i>Medicago sativa</i>	μηδική, μαρούλι
Αρωματικά φυτά		αραβόσιτος

Πίνακας 3. Τα σπουδαιότερα είδη καλλιεργούμενων φυτών που προκαλούν αλληλοπαθητικές επιδράσεις σε ζιζάνια (Batish κ.ά. 2006, Duke κ.ά. 2002, Vasilakoglou κ.ά. 2007 τροποποιημένο από Βασιλάκογλου 2008, Fay & Duke 1977, Perez 1990, Wu κ.ά. 1998, Fujii 1992, Lin κ.ά. 1992, Olofsdotter & Navarez 1996).

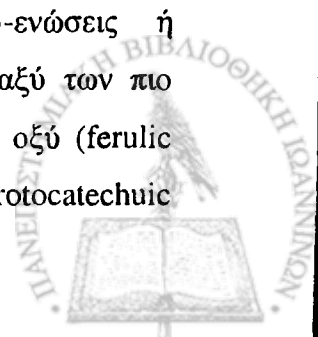
Κοινό όνομα	Επιστημονικό όνομα	Επηρεαζόμενα ζιζάνια
Αραβόσιτος	<i>Zea mays</i>	πολλά είδη
Βαμβάκι	<i>Gossypium hirsutum</i>	
Βασιλικός	<i>Ocimum basilicum</i>	λουβουδιά, μουχρίτσα
Βίκος	<i>Vicia faba</i>	
Βρώμη	<i>Avena sativa</i>	Brassica kaber
Ελαιοκράμβη	<i>Brassica napus</i>	άγριο σινάπι
Ζαχαρότευτλα	<i>Beta vulgaris</i>	
Ηλιάνθος	<i>Helianthus annuus</i>	τραχύ βλήτο, τάτουλας
Κριθάρι	<i>Hordeum vulgare</i>	άγριο σινάπι, μουχρίτσα
Μηδική	<i>Medicago sativa</i>	
Ρίγανη	<i>Origanum vulgare</i>	λουβουδιά, μουχρίτσα
Ρύζι	<i>Oryza sativa</i>	μουχρίτσα, κύπερη, <i>Ammania coccinea</i> , <i>Hetheranthera limosa</i>
Σίκαλη	<i>Secale cereale</i>	μουχρίτσα, λουβουδιά, βλήτο, ήρα, αγριοβρώμη
Σόγια	<i>Glycine max</i>	αγριομελιτζάνα, βέλιουρας, βλήτο, αγριοπαμπακιά, σετάρια
Σόργο	<i>Sorghum bicolor</i>	φεστούκα, τραχύ βλήτο
Σιτάρι	<i>Triticum aestivum</i>	μουχρίτσα, λουβουδιά, βλήτο, ήρα, βρόμος
Τριφύλλι	<i>Trifolium spp.</i>	



Οι φαινόλες είναι το άθροισμα διαλυτών πολυμερών (τανίνες) και μονομερών (φαινολικό οξύ και φλαβονοειδή) (Inderjit & Keating 1999). Οι κύριες κατηγορίες των φαινολών είναι οι απλές φαινόλες και βενζοκινόνες (C_6) και τα φαινολικά οξέα (C_6-C_1), ακετοφαινόλες (acetophenones) και phenylacetic acids (C_6-C_2), υδροξυκιναμικά οξέα (Hydroxycinnamic acids), φαινυλοπροπάνια (phenylpropanes), κουμαρίνες (coumarins), ισοκουμαρίνες (isocoumarins), και χρωμόνες (chromones) (C_6-C_3), ναφθοκινόνες (naphthoquinones) (C_6-C_4), ξανθόνες (xanthones) ($C_2-C_1-C_6$), στυλβένια (stilbenes) και ανθρακινόνες (anthraquinones) ($C_6-C_2-C_6$), φλαβονοειδή (flavonoids) και ισοφλαβονοειδή (isoflavonoids) ($C_6-C_3-C_6$), λιγνάνες (lignans) και νεολιγνίνες (neolignins) [$(C_6-C_3)_2$], βιοφλαβονοειδή (bioflavonoids) [$(C_6-C_3-C_6)_2$], λιγνίνες (lignins) [$(C_6-C_3)_i$], κατεχολικές μελανίνες (catechol melanins) [$(C_6)_6$], φλαβολάνες (flavolans) και συμπυκνωμένες τανίνες (condensed tannins) [$(C_6-C_3-C_6)_n$] (Inderjit & Keating 1999). Οι φαινολικές ενώσεις είναι υδατοδιαλυτές και θα μπορούσαν εύκολα να εκπλυθούν από τα φύλλα και το βλαστό με τη βροχή (Fischer κ.ά. 1994). Ωστόσο, μπορεί εξαιρετικά υδατοδιαλυτές ενώσεις να έχουν χαμηλή βιολογική δράση, ενώ ελαφρώς υδατοδιαλυτές υψηλή (Weidenhamer κ.ά. 1993). Στοιχεία δείχνουν ότι πολλά είδη φαινολικών ενώσεων παίζουν σημαντικό ρόλο στην αντίσταση των φυτών σε λοιμώξεις από μύκητες, βακτήρια, ιούς και ασθένειες (Rice 1984). Επίσης, οι αλληλοπαθητικές ενώσεις της παραπάνω ομάδας αναστέλλουν την ανάπτυξη των φυτών, μεταβάλλοντας τη διαπερατότητα των κυτταρικών μεμβρανών, λόγω της προσκόλλησης των αλληλοπαθητικών ουσιών στους υποδοχείς των μεμβρανών, τις υδατικές σχέσεις των φυτών, το ρυθμό φωτοσύνθεσης, το ρυθμό αναπνοής και το ρυθμό πρόσληψης καλίου και νιτρικών από τις ρίζες (Βασιλάκογλου 2008). Τέλος, διάφορα φαινολικά οξέα επηρεάζουν την πρόσληψη ανόργανων συστατικών και προκαλούν μείωση της συγκέντρωσης θρεπτικών ουσιών στους ιστούς (Einhellig 1996).

Τα φαινυλοπροπανοειδή ως δομικά υλικά των κυτταρικών τοιχωμάτων και ως χρωστικές σχετίζονται με μία ευρεία ποικιλία ρόλων στα φυτά, συμπεριλαμβανομένης της άμυνας ενάντια στα φυτοφάγα και στα μικρόβια.

Τα απλά παράγωγα του κινναμωμικού οξέος (C_6C_3 -ενώσεις ή phenylpropanoids) απαντώνται συχνά στα φυτά (Seigler 2006). Μεταξύ των πιο γνωστών ενώσεων είναι το καφεϊκό οξύ (caffeic acid), το φερουλικό οξύ (ferulic acid), το π-κουμαρικό οξύ (p-coumaric acid), το πρωτοκατεχικό οξύ (protocatechuic



acid), το σιναπικό οξύ (sinapic acid) και το βανιλικό οξύ (vanillic acid) (Dalton 1989). Τα παράγωγα των κινναμωμικών και βενζοϊκών οξέων φαίνεται ότι αλληλεπιδρούν με τις μεμβράνες των κυττάρων καθώς μεταβάλλουν τη διαπερατότητά τους και καταστρέφουν την ακεραιότητά τους. Η μεταβολή στη διαπερατότητα των μεμβρανών έχει ως αποτέλεσμα αφενός την έξοδο διαφόρων ανιόντων και κατιόντων από το κύτταρο και αφετέρου την παρεμπόδιση εισόδου άλλων στοιχείων σε αυτό. Επιπρόσθετα αλληλοπαθητικές ουσίες της ομάδας αυτής, προκαλούν υπεροξειδωση των λιπιδίων μέσω του σχηματισμού ελεύθερων ριζών στις μεμβράνες και την ταυτόχρονη παρεμπόδιση της δράσης των καταλασών και υπεροξειδασών (Βασιλάκογλου 2008), ενώ έχει βρεθεί ότι μεταβάλλουν τις ιονικές ροές και μειώνουν την απορρόφηση θρεπτικών συστατικών και την υδραυλική αγωγιμότητά των ριζών (Seigler 2006). Επιπλέον, επηρεάζουν τη δράση των αυξινών και διαφόρων ενζύμων όπως για παράδειγμα, σε ορισμένες περιπτώσεις αυξάνουν τη δράση των υπεροξειδασών, των καταλασών και της οξειδάσης του ινδολυλο-οξικού οξέος (IAA) και μειώνουν τη φωτοσυνθετική ικανότητα του φυτού. Ειδικότερα μειώνουν το ρυθμό αξιοποίησης του διοξειδίου του άνθρακα καθώς μειώνουν τη συγκέντρωση της χλωροφύλλης και αυξάνουν την αγωγιμότητα των στοματίων των φύλλων (Βασιλάκογλου 2008).

Οι κουμαρίνες συναντώνται συχνά στα φυτά και πολλές από αυτές είναι ιδιαίτερα ενεργές και μπορεί να προκαλέσουν είτε θετικές είτε αρνητικές αλληλοπαθητικές επιδράσεις (Abenavoli κ.ά. 2001). Ειδικότερα, αναστέλλουν τη μίτωση και την οξειδωση του ινδολυλο-οξικού οξέος, ενώ ανταγωνίζονται τη δράση του αμπισιτικού οξέος και ενεργοποιούν τη σύνθεση του αιθυλενίου. Επιπλέον, η υδατική καταπόνηση που προκαλείται από την περιορισμένη ανάπτυξη των ριζών, οδηγεί σε κλείσιμο των στοματίων και σε μείωση έτσι του ρυθμού φωτοσύνθεσης (Βασιλάκογλου 2008).

Τα φλαβονοειδή βρίσκονται ουσιαστικά σχεδόν σε όλα τα φυτά και ο ρόλος τους στην επικονίαση είναι γνωστός. Εκκρίνονται ενεργά από τις ρίζες πολλών φυτών και απελευθερώνονται από υπολείμματα φύλλων. Πολλά φλαβονοειδή φαίνεται να εμπλέκονται στη δέσμευση του αζώτου (Seigler 2006), ενώ παρεμποδίζουν τη μεταφορά ηλεκτρονίων στις μεμβράνες των μιτοχονδρίων και την υδρόλυση της τριφωσφορικής αδενοσίνης (ATP) (Βασιλάκογλου 2008),



Οι κινόνες είναι γνωστές δευτερογενείς ενώσεις διαφόρων φυτικών ειδών (Seigler 1998). Για παράδειγμα, η ουσία sorgoleone που παράγεται από το σόργο, αναστέλλει τη φωτοσύνθεση, διότι προσκολλάται στην πλαστοκινόνη και παρεμποδίζει την κατανάλωση οξυγόνου στο επίπεδο του κυτοχρώματος bc_1 (Βασιλάκογλου 2008). Το σόργο αλλά και άλλα συναφή είδη έχουν την ικανότητα να αναστέλλουν την ανάπτυξη διαφόρων ειδών ανταγωνιστικών ζιζανίων (Seigler 2006).

Η ναφθοκινόνη juglone είναι ένα από τα γνωστότερα παραδείγματα αλληλοπαθητικών ενώσεων. Αυτή η ένωση, προέρχεται συνήθως από είδη καρυδιάς και έχει τη δυνατότητα να αναστέλλει την ανάπτυξη πολλών φυτών, ενώ απελευθερώνεται κυρίως μέσω εκκρίσεων των ριζών, αλλά και από τα φύλλα και τους καρπούς (Seigler 1998).

Οι τανίνες μειώνουν τη συγκέντρωση του οξυγόνου στα μιτοχόνδρια και διακόπτουν τη ροή των ηλεκτρονίων σε αυτά, με αποτέλεσμα έτσι μείωση του ρυθμού αναπνοής. Επιπλέον, ανταγωνίζονται τη δράση των γιββερελλινών, παρεμποδίζουν τη δράση της DNA πολυμεράσης και μειώνουν τη μεταφορά των πρωτεϊνών (Βασιλάκογλου 2008).

Τα τερπενοειδή διακρίνονται σε μονο- (mono-) (C_{10}), σεσκι- (sesqui-) (C_{15}), δι- (di-) (C_{20}), τρι- (tri-) (C_{30}), και τετρα- (tetra-) τερπενοειδή (C_{40}). Ορισμένα από αυτά παράγονται αποκλειστικά και μόνο για αμυντικούς σκοπούς, ως αντίδραση δηλαδή, σε επιθέσεις παθογόνων μικροοργανισμών και εντόμων. Τα ένζυμα που είναι υπεύθυνα για την επαγωγή των εν λόγω τερπενοειδών δεν ανιχνεύονται σε υγιή φυτά αλλά είναι γνωστό ότι εμφανίζονται σε μολυσμένα (Takabayashi κ.ά. 1994, Gershenzon 1994). Τα τερπενοειδή είναι η δεύτερη μεγαλύτερη ομάδα (μετά από τις φαινόλες) των δευτερογενών μεταβολιτών που εμπλέκονται στην αλληλοπάθεια. Το αλληλοπαθητικό δυναμικό των μονοτερπενοειδών (π.χ., camphene, 1,8-cineole, α -pinene, β -pinene, dipentene, α -phellandrene, p-cymene, piquerol A, piquerol B, limonene, borneol, και pulegone) έχει εξεταστεί από διάφορους μελετητές (Inderjit & Keating 1999). Οι Weidenhamer κ.ά. (1993) αναφέρει ότι τα ακόρεστα διαλύματα μονοτερπενοειδών σε ένα φυσικό σύστημα μπορεί να εμφανίζουν σημαντική αλληλοπαθητική δραστηριότητα.

Τα τερπένια είναι η μεγαλύτερη ομάδα δευτερογενών μεταβολιτών σε φυτά και μύκητες (Seigler 2006). Πολλές αλληλοπαθητικές ουσίες που ανήκουν σε αυτή την

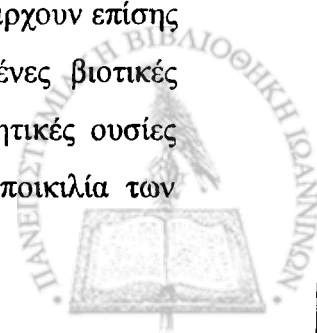


ομάδα, επιδρούν στην ακεραιότητα των κυτταρικών μεμβρανών, παρεμβαίνουν στη μιτοχονδριακή αναπνοή και αναστέλλουν τη μίτωση, τη σύνθεση της χλωροφύλλης και τη δράση του ενζύμου συνθετάση της ασπαραγίνης (Βασιλάκογλου 2008). Πολλά μονοτερπένια (π.χ. cineole), είναι φυτοτοξικά και πολλά έχουν προταθεί ως αρχικές δομές ζιζανιοκτόνων. Αρκετά πτητικά μονοτερπένια προκαλούν αναστολή της βλάστησης των σπόρων και επίσης εμποδίζουν την ανάπτυξη των φυτών (Seigler 2006). Το clerodane, διτερπένιο από το *Viguiera tucumanensis*, αναστέλλει τόσο τη βλάστηση όσο και την ανάπτυξη της ρίζας του βέλιουρα και της λουβουδιάς (Vaccarini κ.ά. 1999). Οι ορμόνες των φυτών Gibberellins εμπλέκονται σε μία σειρά διεργασιών. Επιβραδύνουν τη γήρανση των φύλλων και των καρπών και διεγείρουν τη βλάστηση των σπόρων (Seigler 2006). Τα σесκιτερπένια είναι μεταξύ των πλέον πολυάριθμων δευτερογενών μεταβολιτών. Οι ουσίες αυτές (π.χ. artemisin) είναι συχνά βιολογικά ενεργές. Πολλά φυτά που παράγουν σесκιτερπενικές λακτόνες φαίνεται να έχουν αλληλοπαθητικές ιδιότητες. Αν και η φυτοτοξική δραστηριότητα τους δε μπορεί να αποδοθεί εξ' ολοκλήρου σε αυτές τις ενώσεις, ορισμένα σесκιτερπένια έχουν αναμφίβολα ανασταλτική δράση (Seigler 2006). Για παράδειγμα, η ομάδα των χελιαννανών η οποία περιλαμβάνει τις αλληλοπαθητικές ουσίες heliannane και heliannuol (A - K). Οι ουσίες αυτές παράγονται κυρίως στα φύλλα του ηλίανθου και προκαλούν μείωση της βλάστησης και της ανάπτυξης αγρωστωδών και δικοτυλήδων φυτών. Η δράση αυτή οφείλεται κυρίως στη διαταραχή της ορμονικής ισορροπίας μεταξύ ABA και αιθυλενίου, παράγοντες ελέγχου της βλάστησης των σπόρων και της ανάπτυξης των νέων σπορόφυτων (Βασιλάκογλου 2008). Τα περισσότερα τριτερπένια (π.χ. ailanthone, holacanthone, quaucarubolone, chararrinone) φαίνεται να είναι ιδιαίτερα φυτοτοξικά ενώ οι στερόλες είναι κοινά συστατικά των μεμβρανών των φυτών. Συμμετέχουν στην ανάπτυξη των σωλήνων της γύρης, τη μεσογονάτια επιμήκυνση και θεωρούνται ρυθμιστές αύξησης των φυτών (Seigler 2006). Τα αλκαλοειδή φέρουν άτομα αζώτου σε ετεροκυκλικό δακτύλιο ή πλευρική αλυσίδα και έχουν λάβει ιδιαίτερη προσοχή για την αλληλοπαθητική τους δραστηριότητα ενώ γενικά εμφανίζονται στα φυτά ως άλατα οργανικών οξέων (Wink 1983, Rice 1984). Πολλά, για παράδειγμα τα scopolamine, hyoscyamine, theophylline, theobromine, paraxanthine, colchicine, podophyllotoxin και vinblastine, έχει αναφερθεί ότι έχουν αλληλοπαθητικές ιδιότητες (Wink & Twardowski 1992, Wink & Latz-Brüning 1995), ενώ ουσίες όπως οι gramine και hordenine που παράγονται από το κριθάρι και η artemisin που παράγεται

από την αρτεμίσια (*Artemisia annua*) έχει θεωρηθεί ότι αναστέλλουν την ανάπτυξη των φυτών καθώς παρεμποδίζουν την πρόσληψη καλίου και νατρίου (Βασιλάκογλου, 2008). Επιπλέον, Οι Wink και Latz-Brüning (1995) αναφέρουν ότι πολλά αλκαλοειδή (aconitine, berberine, caffeine, cinchonine, harmaline, lobeline, quinidine, quinine, sanguinarine) επηρεάζουν τις αλληλεπιδράσεις του DNA, την DNA πολυμεράση, την πρωτεϊνική σύνθεση και τη σταθερότητα των μεμβρανών.

Η παραγωγή των αλληλοπαθητικών ουσιών γίνεται ουσιαστικά από όλα τα μέρη του φυτού (ρίζες, φύλλα, βλαστός, άνθη, καρποί) ενώ η απελευθέρωσή τους εξαρτάται από το περιβάλλον και γίνεται κυρίως με: 1) εξάτμιση από τα φύλλα, όταν οι ουσίες αυτές είναι έντονα πτητικές, 2) έκπλυση από τα φύλλα και το βλαστό, ιδιαίτερα για τις υδατοδιαλυτές ουσίες, 3) έκκριση από τις ρίζες, 4) αποδόμηση των αλληλοπαθητικών υπολειμμάτων στο έδαφος και 5) διασπορά γύρης που περιέχει αλληλοπαθητικές ουσίες (Khanh κ.ά. 2005, Mallik 2008β, Miller 1996, Βασιλάκογλου 2008). Επιπλέον, ο Miller (1996) αναφέρει ότι σύμφωνα με τους Giesel και Holm (1964), Elmore (1980) και Friedman και Waller (1983) οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορούν να αποδεσμευθούν από σπόρους στο έδαφος.

Έχει αποδειχθεί ότι πολλά είδη φυτών παράγουν πτητικούς αναστολείς ανάπτυξης άλλων φυτών ή μικροοργανισμών, οι περισσότεροι από τους οποίους όμως δεν έχουν προσδιοριστεί (Rice 1984). Τα ανώτερα φυτά παράγουν μεγάλο αριθμό ουσιών δευτερογενούς μεταβολισμού διαφορετικής σύνθεσης και χαμηλού μοριακού βάρους (Dixon 2001), πολλές από τις οποίες εκκρίνονται από τις ρίζες. Παρ' όλο που ο κύριος ρόλος των ριζών είναι η δομική υποστήριξη των φυτών και η πρόσληψη νερού και θρεπτικών συστατικών, ορισμένα φυτά έχουν τη δυνατότητα να απελευθερώνουν μία σειρά ενώσεων στη ριζόσφαιρα (Weir & Vivanco 2008). Οι αλληλοπαθητικές χημικές ουσίες που εκκρίνονται από τις ρίζες παρουσιάζουν μεγάλη διαφοροποίηση στη χημική τους σύνθεση και έχουν ισχυρή βιολογική δραστηριότητα (Inderjit & Duke 2003). Έως και το 21% του συνόλου του φωτοσυνθετικά δεσμευμένου άνθρακα από τα φυτά μεταφέρεται στη ριζόσφαιρα μέσω εκκρίσεων από τις ρίζες (Seigler 2006), επηρεάζοντας σε μεγάλο βαθμό τις φυσικές, βιοχημικές και οικολογικές ιδιότητες της ριζόσφαιρας (Weir & Vivanco 2008). Υπάρχουν επίσης στοιχεία ότι οι ρίζες ορισμένων φυτών ανταποκρίνονται σε ορισμένες βιοτικές απαιτήσεις εκκρίνοντας δευτερογενείς μεταβολίτες, πρωτεΐνες και πτητικές ουσίες (Bais κ.ά. 2002). Στην πραγματικότητα, είναι πιθανό ότι η μεγάλη ποικιλία των



δευτερογενών μεταβολιτών προέκυψε εν μέρει μέσω της φυσικής προσαρμογής των φυτών για βελτίωση των αμυντικών τους μηχανισμών έναντι μικρόβιων, εντομών ή άλλων φυτών. Πολλές αλληλοπαθητικά ενεργές ουσίες, όπως οι φαινολικές ενώσεις, τα τερπενοειδή, τα αλκαλοειδή, τα στεροειδή, τα πολυακετυλένια και τα αιθέρια έλαια φαίνεται να έχουν ένα ευρύτερο ρόλο στην άμυνα των φυτών (Lovett 1989, Inderjit & Keating 1999).

Η πυκνότητα των φυτικών ειδών-στόχων επηρεάζει σε μεγάλο βαθμό την αντίδρασή τους στις αλληλοπαθητικές ενώσεις (Thijs κ.ά. 1994, Weidenhamer 1996). Ο Weidenhamer (2008) αναφέρει ότι η ποσότητα των διαθέσιμων αλληλοπαθητικών ουσιών που μπορεί να προσληφθεί από κάθε είδος-στόχο μειώνεται με την αύξηση της πυκνότητάς τους. Υπάρχει όμως ανάγκη να διερευνηθεί η επίδραση της πυκνότητας των φυτών-στόχων στην αλληλοπαθητική δραστηριότητα των πολυετών ζιζανίων. Οι Inderjit και Keating (1999) αναφέρουν ότι είναι ενδιαφέρον το κατά πόσο η υψηλότερη πυκνότητα των ειδών-στόχων θα μπορούσε να οδηγήσει σε καλύτερη απόδοση ή εάν ο ανταγωνισμός μεταξύ τους –που οφείλεται στην αύξηση της πυκνότητάς τους– θα ακύρωνε το πλεονέκτημα της αυξημένης πυκνότητας. Οι Inderjit και Keating (1999) τόνισαν τη σημασία του βιολογικού κύκλου και της ηλικίας του φυτού-δότη, ενώ ο Rice (1984) αναφέρει ότι και ο τρόπος ανάπτυξης του φυτού επηρεάζει την έκφραση της αλληλοπάθειας. Για παράδειγμα, τα πολυετή ζιζάνια συχνά προκαλούν αλληλοπαθητικές επιδράσεις στα φυτά με τη συνεχή παρουσία τους και την κυκλική αναπλήρωση των αλληλοπαθητικών χημικών ουσιών στη ριζόσφαιρα, ενώ ζιζάνια με πυκνά ριζωματώδη υπόγεια τμήματα [π.χ., η κύπερη (*Cyperus rotundus*)] έχουν περισσότερες πιθανότητες να ενισχύσουν τη συγκέντρωση των αλληλοπαθητικών ενώσεων στο έδαφος. Ωστόσο, ο βιολογικός κύκλος ενός φυτού δεν είναι σταθερός και επηρεάζεται σημαντικά από περιβαλλοντικούς παράγοντες, οπότε ακόμα και φυτά του ίδιου είδους που αναπτύσσονται στο ίδιο περιβάλλον ποικίλλουν σε μεγάλο βαθμό στην αλληλοπαθητική τους δράση (Inderjit & Keating 1999, Rice 1984). Παράλληλα, η ευαισθησία των φυτών-στόχων μπορεί επίσης να διαφέρει σημαντικά, καθιστώντας μία ορισμένη συγκέντρωση αλληλοπαθητικών ουσιών φυτοτοξική σε ορισμένα μόνο στάδια της ανάπτυξής τους (Inderjit & Duke 2003).

Οι φυσικοχημικοί παράγοντες του εδάφους επηρεάζουν σημαντικά την τύχη των αλληλοπαθητικών ουσιών, δηλαδή τη διατήρηση, τη μετατροπή και τη μεταφορά



τους από τις ρίζες του φυτού-δότη στις ρίζες του φυτού-στόχου. Αυτό συμβαίνει εν μέρει επειδή η ποσότητα και ο χρόνος παραμονής μίας χημικής ουσίας ελέγχονται σε μεγάλο βαθμό από παράγοντες του υπεδάφους (Inderjit 2001, Inderjit & Duke 2003, Rice 1984, Dalton 1989, Blum 1996). Η προσρόφηση επηρεάζει την κίνηση και τη διαθεσιμότητα των αλληλοπαθητικών ενώσεων (Inderjit & Keating 1999), ενώ ιδιαίτερα σημαντικό ρόλο παίζουν η σύσταση, το pH, ο οργανικός άνθρακας και το διαθέσιμο άζωτο του εδάφους (Rice 1984, Dalton 1989, Blum 1996). Για παράδειγμα, το pH επηρεάζει την απορρόφηση και τη σταθεροποίηση των ανόργανων ιόντων καθώς και την επακόλουθη συσσώρευση των θρεπτικών συστατικών (Nilsson κ.ά. 1982, Blum 1996, Facelli & Pickett 1991). Είναι επίσης γνωστό, ότι η διαθεσιμότητα του εδάφους σε θρεπτικά συστατικά επηρεάζει σημαντικά τις ποσότητες των αλληλοπαθητικών ουσιών που παράγονται από τα φυτά και συνεπώς την αλληλοπαθητική τους δραστηριότητα (Inderjit & Keating 1999, Rice 1984). Τα χημικά χαρακτηριστικά του εδάφους (π.χ. pH, οργανικός άνθρακας, ανόργανα ιόντα) συχνά αλλάζουν μετά την προσθήκη των φυτικών υπολειμμάτων του φυτού-δότη και οι αλλαγές αυτές έχει αποδειχθεί ότι τροποποιούν τη δράση των αλληλοπαθητικών ουσιών (Blum κ.ά. 1992).

Ο βióτοπος είναι ένας σημαντικός παράγοντας που καθορίζει το αλληλοπαθητικό δυναμικό ενός είδους. Η ποσότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών που παράγονται από τα φυτά-δότες αλλά και η επίδραση που θα προκαλέσουν στα φυτά-στόχους επηρεάζονται από τις περιβαλλοντικές (κλιματικές και εδαφικές) συνθήκες όπως ο αέρας, η θερμοκρασία, η υγρασία του εδάφους, η ακτινοβολία, η ένταση και η διάρκεια του φωτός (Rice 1984, Weston 1996).

Οι μικροοργανισμοί του εδάφους παίζουν σημαντικό ρόλο στην αλληλοπάθεια καθώς έχουν τη δυνατότητα να μεταβάλλουν τη διαθεσιμότητα, το χρόνο παραμονής και τη δράση των αλληλοπαθητικών ουσιών (Inderjit & Keating 1999, Rice 1984). Μπορούν δηλαδή να τροποποιήσουν και να υποβαθμίσουν τις αλληλοπαθητικές ενώσεις, καθιστώντας τις λιγότερο ή περισσότερο τοξικές και να επηρεάσουν τη συγκέντρωση των θρεπτικών συστατικών του εδάφους. Πολλά βακτηριακά είδη έχει αναφερθεί ότι έχουν αυτή τη δυνατότητα (Rice 1984, Lotina-Hennsen κ.ά. 2006).



Οι αλληλοπαθητικές ενώσεις είναι παρούσες στο έδαφος σε ελεύθερη ή σε δεσμευμένη μορφή. Ωστόσο, χημικές ενώσεις που δεσμεύονται (προσροφώνται) από σωματίδια του εδάφους μπορούν να απελευθερωθούν στο διάλυμα του εδάφους μέσω των δράσεων μικροοργανισμών και μυκήτων (Inderjit & Keating 1999). Οι Novak κ.ά. (1995) αναφέρουν ότι οι μυκηλιακές υφές μπορούν να διαπεράσουν το οργανικό στρώμα ή το εσωτερικό στρώμα της αργίλου και αυτό έχει ως αποτέλεσμα την απελευθέρωση των δεσμευμένων μορφών των αλληλοπαθητικών ενώσεων.

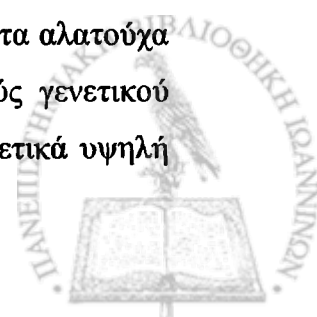
3. ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΕΣ ΕΡΓΑΣΙΕΣ

3.1. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης (θερμοκρασίας, αλατότητας, υγρασίας, αζώτου) στην ανάπτυξη των φυτών της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα'.

Εισαγωγή

Η υποβάθμιση του εδάφους εξαιτίας της αλατότητας και η έλλειψη νερού κατάλληλου για την άρδευση των καλλιεργειών αποτελούν, ίσως, τα μεγαλύτερα προβλήματα της γεωργίας στον 21^ο αιώνα. Τα δύο προβλήματα αυτά έχουν ως αποτέλεσμα τη μείωση των γεωργικών εκτάσεων, όπου μπορούν να αποδώσουν επαρκώς τα καλλιεργούμενα φυτά και κατά συνέπεια τη μείωση των παραγόμενων τροφίμων. Το γεγονός αυτό, σε συνδυασμό με τη γεωμετρική αύξηση του πληθυσμού της γης επιδεινώνει το διατροφικό πρόβλημα του πλανήτη. Η εύρεση, ή η δημιουργία, γενετικού υλικού με σημαντική ικανότητα ανοχής σε συνθήκες καταπόνησης αλατότητας και ξηρασίας, αποτελεί σημείο αιχμής για τη γεωργική έρευνα, διότι συνιστά την πιο αποτελεσματική, και μόνιμων αποτελεσμάτων, μέθοδο αξιοποίησης των προβληματικών εδαφών και περιοχών και κατά συνέπεια αύξησης των παραγόμενων τροφίμων.

Το κριθάρι αποτελεί ένα από τα σπουδαιότερα δημητριακά, διότι χρησιμοποιείται στην παρασκευή μύρας, στο σιτηρέσιο των παραγωγικών ζώων και στην παραγωγή βιο-καυσίμων (βιο-αιθανόλης). Επιπλέον, κατατάσσεται στην κατηγορία των φυτών μεγάλης καλλιέργειας με τη μεγαλύτερη αντοχή στα αλατούχα και αλκαλικά εδάφη. Κατά συνέπεια, η αξιολόγηση του πολυπληθούς γενετικού υλικού κριθαριού παρέχει την προσδοκία εύρεσης γενοτύπων με εξαιρετικά υψηλή



ικανότητα ανοχής σε συνθήκες καταπόνησης, γεγονός που θα επιτρέψει την αξιοποίηση των προβληματικών εδαφών που υπάρχουν και καταλαμβάνουν σχετικά μεγάλες εκτάσεις στη χώρα μας.

Η εύρεση, ή η δημιουργία, γενετικού υλικού με σημαντική ικανότητα αντοχής σε συνθήκες καταπόνησης αλατότητας και ξηρασίας, αποτελεί σημείο αιχμής για τη γεωργική έρευνα, διότι συνιστά την πιο αποτελεσματική και μόνιμων αποτελεσμάτων, μέθοδο αξιοποίησης των προβληματικών εδαφών και περιοχών και κατά συνέπεια την αύξηση των παραγόμενων τροφίμων.

Το κριθάρι αποτελεί ένα από τα σπουδαιότερα δημητριακά, διότι χρησιμοποιείται στην παρασκευή μύρας, στο σιτηρέσιο των παραγωγικών ζώων και στην παραγωγή βιο-καυσίμων (βιο-αιθανόλης). Επιπλέον, κατατάσσεται στην κατηγορία των φυτών μεγάλης καλλιέργειας με τη μεγαλύτερη αντοχή στα αλατούχα και αλκαλικά εδάφη. Κατά συνέπεια, η αξιολόγηση του πολυπληθούς γενετικού υλικού κριθαριού παρέχει την προσδοκία εύρεσης γενοτύπων με εξαιρετικά υψηλή ικανότητα αντοχής σε συνθήκες καταπόνησης, γεγονός που θα επιτρέψει την αξιοποίηση των προβληματικών εδαφών που υπάρχουν και καταλαμβάνουν σχετικά μεγάλες εκτάσεις στη χώρα μας. Υπολογίζεται ότι οι απώλειες της παραγωγής στην καλλιέργεια του κριθαριού λόγω της επίδρασης βιοτικών παραγόντων καταπόνησης είναι μόνο 7%, ενώ λόγω της επίδρασης αβιοτικών παραγόντων καταπόνησης αγγίζει το 75%.

Η επίδραση των δυσμενών (καταπόνησης) παραγόντων του περιβάλλοντος και οι κλιματικές αλλαγές έχουν ως αποτέλεσμα την παρεμπόδιση της κανονικής λειτουργίας των φυσιολογικών μηχανισμών των φυτών. Η σημασία των παραγόντων καταπόνησης στη γεωργική παραγωγή είναι τεράστια. Ορισμένες από τις συνέπειες των καταπονήσεων είναι η ποσοτική και ποιοτική υποβάθμιση των γεωργικών προϊόντων η οποία έχει μεγάλες οικονομικές, δημογραφικές και ανθρωπιστικές προεκτάσεις. Σε αντίθεση με τους ζωικούς οργανισμούς, τα φυτά διαθέτουν ως μοναδική επιλογή για την επιβίωση τους την αντιμετώπιση των παραγόντων καταπόνησης οι οποίοι επικρατούν στο περιβάλλον ανάπτυξής τους. Η στρατηγική της αντιμετώπισης έγκειται στην αναζήτηση της ακολουθίας των φυσιολογικών μηχανισμών οι οποίοι καθορίζονται γενετικά και δίνουν την δυνατότητα επιβίωσης σε έναν φυτικό οργανισμό σε ένα δεδομένο περιβάλλον.



Η αλατότητα είναι ένα από τα κύρια εμπόδια στην αύξηση της παραγωγικότητας των καλλιεργειών. Μερικά από τα πιο σοβαρά προβλήματα με την αλατότητα του εδάφους λαμβάνουν χώρα σε άνυδρες και ημίξηρες περιοχές του κόσμου. Εκτός απ' αυτές τις περιοχές, η αλατότητα επηρεάζει επίσης την γεωργία στις παράκτιες περιοχές και περιοχές που επηρεάζονται από χαμηλής ποιότητας αρδευτικό νερό. Το κριθάρι (*Hordeum vulgare* L.) καλλιεργείται ευρέως σε ξηρές και ημιάγονες περιοχές της Μεσογείου κυρίως για κτηνοτροφικούς σκοπούς (Al-Karaki 2001). Η αντοχή στην αλατότητα των περισσότερων ειδών συμπεριλαμβανομένου και του κριθαριού ποικίλλει ανάλογα με το στάδιο ανάπτυξης του φυτού. Το κριθάρι είναι πιο ευαίσθητο στην αλατότητα κατά την βλάστηση και στα πρώτα στάδια της ανάπτυξής του και παρουσιάζει αυξημένη αντοχή με την ηλικία. Η καταπόνηση στο κριθάρι σε μικρό στάδιο έχει αποδοθεί κυρίως σε ιοντικές επιδράσεις παρά σε φαινόμενα όσμωσης (Storey and Wyn Jones 1978). Αυτό είναι διαφορετικό στο στάδιο της βλάστησης, όπου η επίδραση της όσμωσης είναι η κύρια πηγή της καταπόνησης (Mano et al. 1996). Ωστόσο, δεν παρατηρήθηκε στο κριθάρι συσχέτιση στην αντοχή στην αλατότητα στα πρώτα στάδια ανάπτυξης με αυτήν του βλαστικού σταδίου (Mano and Takeda 1995). Η αντοχή στην αλατότητα σε βλαστικό στάδιο και στα πρώτα στάδια ανάπτυξης των φυτών καθορίζει την πυκνότητα στον αγρό υπό συνθήκες αλατότητας. Τα περισσότερα δημητριακά όπως το σιτάρι (Mass and Poss 1989), το ρύζι (Heenan et al. 1988) και το κριθάρι (Greenway 1965) αναφέρονται να είναι πιο ανθεκτικά στην αλατότητα στο βλαστικό στάδιο παρά στα πρώτα στάδια ανάπτυξης των φυτών. Ως εκ τούτου, το πρώτο στάδιο είναι πιο ευαίσθητο στάδιο ανάπτυξης καθορίζοντας την πυκνότητα του φυτού η οποία επηρεάζει την τελική απόδοση. Η αντοχή στην αλατότητα του κριθαριού έχει ενδιαφέρον για μεγάλο χρονικό διάστημα κι έχει ως αποτέλεσμα ένας μεγάλος αριθμός δεδομένων από μελέτες που χρησιμοποίησαν φυσιολογικές (Cramer et al. 1990; Munns and Rawson 1999), γενετικές (Mano and Takeda 1997; Ellis et al 2002), και κυτογενετικές προσεγγίσεις (Forster et al. 1997



3.1.1. Μορφές καταπόνησης

3.1.1. 1. Υδατική καταπόνηση

Η υδατική καταπόνηση είναι η πτώση της τιμής του δυναμικού νερού των κυττάρων. Οφείλεται είτε στην περιορισμένη διαθεσιμότητα νερού από το περιβάλλον είτε στην οσμωτική καταπόνηση των κυττάρων από υψηλές συγκεντρώσεις αλάτων στο έδαφος. Αποτελεί τον σημαντικότερο, από πλευράς απωλειών γεωργικής παραγωγής, παράγοντα καταπόνησης σε παγκόσμιο επίπεδο (Sangakkara et al., 2010). Η δυναμική της ανάπτυξης της ρίζας κάτω από συνθήκες ξηρασίας μπορεί να είναι ένας βασικός παράγοντας για την κατανόηση της συμβολής των ριζών στην αντοχή σε ξηρασία (Sriroth et al., 2001). Η ανάπτυξη των ριζών συνήθως επηρεάζεται λιγότερο από την ξηρασία σε σχέση με την ανάπτυξη των βλαστών. Αυτή η χαμηλότερη ευαισθησία φαίνεται να σχετίζεται με ταχεία οσμωτική προσαρμογή της ρίζας για την αντιμετώπιση της μείωσης του νερού στο έδαφος (Sharp et al. 2004). Έτσι, μια μείωση του λόγου βλαστός/ρίζα είναι μία συνηθισμένη παρατήρηση κάτω από συνθήκες ξηρασίας, η οποία απορρέει είτε από την αύξηση της ριζικής ανάπτυξης ή από μια σχετικά μεγαλύτερη μείωση της βλαστικής αύξησης σε σχέση με την αύξηση της ρίζας (Franco et al. 2006). Φυσικά, δεν είναι μόνο η αναλογία βλαστού/ρίζα, αλλά και αρκετά άλλα χαρακτηριστικά (για παράδειγμα, το μήκος ρίζας, το φρέσκο βάρος (FW), το ξηρό βάρος (DW), η διάμετρος και επιφάνεια, το βάθος ρίζας ή το πάχος του φλοιού) και συμπεριφορές (για παράδειγμα, η σκλήρυνση και η υδραυλική αγωγιμότητα) που μπορεί να επηρεάζονται έντονα από την ξηρασία και υδατική καταπόνηση. Ορισμένες από τις επιπτώσεις της υδατικής καταπόνησης που αποτελούν μηχανισμούς εγκλιματισμού είναι οι παρακάτω: Μείωση της επιφάνειας των αναπτυσσόμενων φύλλων. Μεταβολή του λόγου υπέργειου / υπόγειου τμήματος του φυτού. Αποβολή των γηραιότερων φύλλων. Κινήσεις των φύλλων. Αύξηση των αντιστάσεων στη διάχυση του νερού με κλείσιμο των στοματίων. Επαγωγή του μεταβολισμού CAM. Τροποποιήσεις του πρωτεώματος που σχετίζονται με την μεταφορά νερού και την προστασία ευαίσθητων στόχων από την αφυδάτωση. Οσμωτική εξισορρόπηση ή οσμωρύθμιση. Από την άλλη, ορισμένες από τις επιπτώσεις που θεωρούνται δυσμενείς είναι η αφυδάτωση του ριζικού συστήματος, φελλοποίηση υποδερμίδας, δημιουργία εμβολών, η αφυδάτωση του κυτταροπλάσματος, η διαταραχή της ακεραιότητας και εκλεκτικότητας των μεμβρανών, η διαταραχή της λειτουργίας των μεμβρανικών ενζύμων, ο μεταβολικός

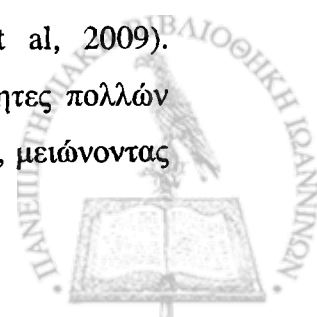


δυσλειτουργίες, η διαταραχή της φωτοσυνθετικής λειτουργίας, η φωτοαναστολή και η οξειδωτική καταπόνηση.

Η υπεράρδευση, η οποία οδηγεί σε μια μείωση στη διαθεσιμότητα του οξυγόνου (ανοξία) στα υπόγεια όργανα, μπορεί να επηρεάζει αρνητικά την ανάπτυξη των φυτών. Έτσι, η δυσλειτουργία της ρίζας, ως αποτέλεσμα της ανεπαρκούς οξυγόνωσης, μπορεί να τροποποιήσει την ανάπτυξη των φυτών και να μειώσει την απόδοση των καλλιεργειών, μέσω διαταραχής στις σχέσεις νερού, στη ανόργανη θρέψη και στην ισορροπία ορμονών (Horchani et al, 2009; Vidoz et al, 2010). Στη συνέχεια, η ολική εξαφάνιση του οξυγόνου από το έδαφος μπορεί να είναι το προοίμιο για ανάπτυξη μικροβιακών αναερόβιων μετασχηματισμών ενώσεων στο έδαφος με δημιουργία πηγών ιδιαίτερα φυτοτοξικών υλικών (Armstrong και Drew, 2002). Η υπεράρδευση ή υψηλή περιεκτικότητα σε υγρασία του εδάφους ή του υποστρώματος προκαλούν συχνά προβλήματα ασθένειας και επιβράδυνσης της ανάπτυξης των φυτών, με την αποσύνθεση των ριζών συχνό φαινόμενο. Ο ανεπαρκής αερισμός και η μειωμένη διάχυση του οξυγόνου μπορεί να επηρεάσει τη ριζογένεση και αρκετά μορφολογικά, ανατομικά και φυσιολογικά χαρακτηριστικά του ριζικού συστήματος. Η προκύπτουσα μείωση της υδραυλικής αγωγιμότητας που παρατηρείται σε πολλά είδη φυτών δείχνει πως μία «κάπως παράδοξη» στέρηση νερού παρατηρείται στο υπέργειο τμήμα μετά από υπεράρδευση (Maurel et al., 2010).

3.1.1.2. Καταπόνηση λόγω αλατότητας

Η αλατότητα αναφέρεται στην ύπαρξη υψηλών συγκεντρώσεων ιόντων (κατά κανόνα Na^+ και Cl^-), κυρίως στο περιβάλλον της ρίζας. Ως παράγων καταπόνησης παρουσιάζεται σε εκτεταμένες περιοχές του πλανήτη οι οποίες, για διαφορετικούς λόγους, εμφανίζουν υψηλή αλατότητα στο έδαφος. Η αλατότητα επιβάλλει στις ρίζες δύο τύπους καταπόνησης. 1. Οσμωτική καταπόνηση που προκύπτει από μείωση υδατικού δυναμικού στο ριζικό περιβάλλον, και 2. Ιοντική καταπόνηση που προκαλείται από τις αλλαγές στις συγκεντρώσεις συγκεκριμένων ιόντων στο μέσο και στο εσωτερικό των ιστών της ρίζας (Bernstein και Kafkafi, 2002). Σε γενικές γραμμές, η αύξηση της ρίζας αναστέλλεται από την έκθεση σε υψηλή αλατότητα, ως αποτέλεσμα και οσμωτικής και ιοντικής καταπόνησης (Khayyat et al, 2009). Περαιτέρω, κάτω από συνθήκες αλατότητας, αλλάζουν οι δραστηριότητες πολλών ενζύμων που συμμετέχουν στην αφομοίωση αζώτου και θείου στα φυτά, μειώνοντας



την ενεργειακή τους κατάσταση, και αυξάνοντας τη ζήτηση για άζωτο και θείο (Siddiqui et al. 2009). Ορισμένες από τις επιπτώσεις της υψηλής αλατότητας είναι οι παρακάτω: Αλλοίωση των χαρακτηριστικών των εδαφών όπως το πορώδες με συνέπειες στον αερισμό και την αποστράγγισή τους. Μείωση του δυναμικού νερού του εδάφους με αποτέλεσμα την ωσμωτική καταπόνηση των φυτών. Φυτοτοξικότητα λόγω της παρουσίας ιόντων Na^+ και Cl^- και λόγω παρεμπόδισης της εκλεκτικότητας των πλασματικών μεμβρανών και της λειτουργίας των πρωτεϊνικών μεταφορέων.

Η αλατότητα αποτελεί ένα σημαντικό πρόβλημα στη γεωργία και επηρεάζει περίπου το 1/3 των αρδευομένων περιοχών, μειώνοντας την παραγωγικότητα των φυτών. Η αλατότητα επηρεάζει τη φυσιολογία του φυτού μέσω αλλαγές στην οξειδωτική, οσμωτική και ιονική κατάσταση των κυττάρων και γενικά σταματά την ανάπτυξη του φυτού και την παραγωγικότητα (Al-Karaki, 2000). Πιο συγκεκριμένα, δυσμενή προβλήματα στην ανάπτυξη των φυτών προκύπτουν άμεσα από την τοξικότητα ιόντων ή έμμεσα από την έλλειψη διαθεσιμότητας του νερού που προκαλείται επίσης από την παρουσία ιόντων, τα οποία δημιουργούν ανισορροπίες στο οσμωτικό δυναμικό μεταξύ εδάφους και φυτών (Marschner, 1986; Hasegawa et al., 1986). Πολλοί συγγραφείς αναφέρουν ότι η αλατότητα μειώνει σημαντικά το ξηρό βάρος των βλαστών και των ριζών και επιπλέον αναφέρουν αυξημένο βαθμό μείωσης στο ξηρό βάρος παραγωγής σε καταστάσεις υψηλής αλατότητας (Pessarakli, et al., 1988; Bar-Tal, et al., 1991). Σε άλλη εργασία σχετικά με γενότυπους σιταριού, οι Saqib et al. (2000) αναφέρουν σημαντική μείωση σε όλες τις παραμέτρους ανάπτυξης, όπως και αύξηση της συγκέντρωσης των αλάτων Na^+ and Cl^- , καθώς και μείωση της συγκέντρωσης του K^+ και του λόγου $\text{K}^+ : \text{Na}^+$ στα φυτά. Η αλατότητα επηρεάζει την πρόσληψη νερού από τα φυτά αλλάζοντας την ισορροπία ηλεκτρολυτών μεταξύ νερού και φυτικών ιστών (Pessarakli, et al., 1989). Σημαντικό ρόλο παίζει ο χρόνος που τα φυτά είναι εκτεθειμένα σε συνθήκες αλατότητας (Munns, 2002). Συγκεκριμένα, ενώ έχει βρεθεί ότι το σκληρό σιτάρι είναι πιο ευαίσθητο στην αλατότητα από ότι το μαλακό παρουσιάζοντας μειωμένες αποδόσεις (Francois et al., 1986), σε συνθήκες αλατότητας για μικρό χρονικό διάστημα δεν αναφέρονται σημαντικές διαφορές μεταξύ σκληρού και μαλακού σιταριού, ούτε και μεταξύ κριθαριού και τριτικάλε (Munns et al., 1995).

Αυτό συνεπάγεται ότι τα φυτά υπό συνθήκες καταπόνησης απαιτούν περισσότερο νερό και συχνότερη άρδευση, συγκριτικά με τα φυτά που



αναπτύσσονται σε κανονικές συνθήκες (Pessarakli, et al., 1989). Οι Ahmad et al. (2003) αναφέρουν επίσης, ότι η αύξηση του χλωριούχου νατρίου και του θειικού νατρίου επέφερε μείωση στον αριθμό των παραγόμενων αδελφιών του κριθαριού, στο μήκος του στάχυ, στον αριθμό των σταχυδίων ανά στάχυ, στην παραγόμενη βιομάζα και στην παραγωγή ανά φυτό. Το κριθάρι καλλιεργείται σε ξηρικές και ημι-ξηρικές περιοχές της Μεσογείου παρουσιάζοντας υψηλή αντοχή και παραγωγικότητας (AL-Karaki 2001). Είναι πιο ευαίσθητο στην αλατότητα κατά την περίοδο του φυτρώματος και σε νεαρό στάδιο ανάπτυξης Storey and Wyn Jones 1978). Η ανεκτικότητα των φυτών κατά το φύτευμα και τα νεαρό στάδιο ανάπτυξης υποδηλώνει την μετέπειτα πυκνότητα των φυτών στον αγρό σε συνθήκες αλατότητας. Τα περισσότερα σιτηρά, συμπεριλαμβανομένου και του κριθαριού, έχει βρεθεί να είναι πιο ανεκτικά στην αλατότητα κατά το φύτευμα παρά κατά το νεαρό στάδιο ανάπτυξης. Έτσι, τα νεαρά φυτά είναι πιο ευαίσθητα στην αλατότητα και σε αυτό το στάδιο ανάπτυξης θα καθοριστεί η πυκνότητα των φυτών, και κατ' επέκταση η τελική παραγωγή (Ueda et al., 2007). Το κριθάρι αποτελεί το πιο ανεκτικό φυτό στην αλατότητα και την λειψυδρία μεταξύ των σιτηρών (Ceccareli et al., 1987).

3.1.1.3. Καταπόνηση αζώτου

Η επαρκής ανάπτυξη των καλλιεργειών προωθείται μέσω της εφαρμογής των κατάλληλων λιπασμάτων, με αποτέλεσμα την ισορροπημένη ανάπτυξη σε ό,τι αφορά την αναλογία βλαστού/ρίζα, η οποία είναι ζωτικής σημασίας για τα φυτά αναπτύσσονται σε σκληρά περιβάλλοντα όπου ο ανταγωνισμός για το νερό και θρεπτικά συστατικά είναι συχνά έντονος. Τόσο η έλλειψη θρεπτικών ουσιών όσο και η υπερβολική ανόργανη θρέψη συνήθως επηρεάζουν την ανάπτυξη των ριζών, αλλά ο βαθμός ανταπόκρισης των ριζών σε αυτές τις καταπονήσεις μπορεί να ποικίλλει σημαντικά μέσα σε μια οικογένεια και ακόμη και μέσα σε ένα γένος (Francini και Sebastiani 2010). Ο λόγος βλαστού/ρίζα μειώθηκε υπό έλλειψη N στο *Spathiphyllum* sp. (Yeh et al. 2000). Παρομοίως, οι Lecompte et al. (2008), μελετώντας τη ρίζα και την κατανομή νιτρικών, σε σχέση με το κριτικό καθεστώς αζώτου κατά τη διάρκεια υδρολίπανσης φυτών τομάτας, κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι η ικανοποιητική ανάπτυξη της ρίζας στο έδαφος εξαρτάται σε πολύ μεγάλο βαθμό από τη λίπανση με αζωτούχα λιπάσματα, που δείχνει ότι, μετά από μια αρχική φάση βαθιάς και πλατιάς



ανάπτυξης της ρίζας στο έδαφος, το ριζικό σύστημα υποχωρεί με υψηλή διαθεσιμότητα N, ενώ υπάρχει συνεχής επέκταση της ρίζας σε όλο το εδαφικό προφίλ όταν το εδαφικό N είναι χαμηλό. Αντίθετα, οι Munoz-Arboleda et al. (2006) διαπίστωσαν ότι το μήκος και βάρος ρίζας δεν επηρεάστηκε από την τιμή N σε φυτά *Solanum tuberosum*, υπό καθεστώς στάγδην άρδευσης. Ιδιαίτερη σημασία πρέπει να δίνεται στην ποσότητα της αζωτούχας λίπανσης η οποία ενσωματώνεται στο έδαφος στην αρχή της καλλιεργητικής περιόδου. Για παράδειγμα, έχει αποδειχτεί από πολυετή πειράματα, ότι ανάλογα με το σύστημα καλλιέργειας και υπό 250 mm βροχής το κριθάρι χρειάζεται 0 Kg N/ha μετά από βίκο, 30 Kg N/ha μετά από αγρανάπαυση και 60 Kg N/ha σε συνεχή καλλιέργεια κριθαριού. Οι ανάγκες του κριθαριού αυξάνονται κατά 30 Kg N/ha σε κάθε σύστημα όταν το ύψος της βροχής ανέρχεται σε 350 mm το χρόνο. Τονίζεται ότι, αρκετές φορές, η καταπόνηση από έλλειψη αζώτου ή άλλου θρεπτικού στοιχείου που συμβάλλει στην ανάπτυξη του φυτού έχει παρόμοια επίδραση στην παραγωγή όπως και η καταπόνηση από έλλειψη υγρασίας. Από την άλλη πλευρά, υπερβολική θρέψη συχνά επηρεάζει αρνητικά την ανάπτυξη ρίζας και προκαλεί αλλαγές στο λόγο βλαστό/ρίζα. Αυτή ήταν η περίπτωση σε σποριόφυτα *Quercus rubra* (Bumgarner et al. 2008), όπου η αζωτούχος λίπανση αύξησε σημαντικά την υπέργεια παραγωγή βιομάζας, αλλά μείωσε το ξηρό βάρος της ρίζας. Αντίθετα, επίπεδα λίπανσης N που υπερβαίνουν το κανονικό οδήγησαν σε μειωμένη ανάπτυξη ετησίως *C. annuum* και σε χαμηλότερο λόγω βλαστού/ρίζας (Guzmán και Sánchez, 2003). Εάν χρησιμοποιούνται ποσότητες αζωτούχας λίπανσης πέραν των ενδεδειγμένων υπάρχει αυξημένος κίνδυνος εξάντλησης της εδαφικής υγρασίας στην αρχή της καλλιεργητικής περιόδου λόγω της δημιουργίας αυξημένου αριθμού αδελφιών από τα φυτά. Σε τέτοια περίπτωση και απουσία βροχόπτωσης θα παρατηρηθεί σημαντική μείωση της τελικής παραγωγής λόγω έλλειψης εδαφικής υγρασίας στα κρίσιμα στάδια ανάπτυξης της καλλιέργειας που ακολουθούν. Το τελευταίο είναι ιδιαίτερα σημαντικό αφού στις ξηροθερμικές μεσογειακές συνθήκες τα επόμενα στάδια ανάπτυξης στηρίζονται κυρίως στο νερό που αποθηκεύτηκε στο έδαφος στην αρχή της καλλιεργητικής περιόδου.



3.1.1.4. Αντίδραση θερμικής ανταπόκρισης

Η αντίδραση θερμικής ανταπόκρισης (heat shock response) και η αυξημένη μεταγραφή ενός συνόλου γονιδίων ως αντίδραση στη θέρμανση ή σε άλλο τοξικό παράγοντα είναι μία ιδιαίτερα διατηρημένη βιολογική αντίδραση, που εμφανίζεται σε όλα τα είδη οργανισμών (Waters et al. 1996). Η ανταπόκριση γίνεται με τη μεσολάβηση ενός μεταγραφικού παράγοντα θερμικού σοκ (heat shock transcription factor, HSF), ο οποίος, σε μη καταπονημένα κύτταρα, είναι παρών σε μία μονομερή, μη-δεσμευμένη σε DNA μορφή και ενεργοποιείται από το θερμικό σοκ σε μια τριμερή μορφή που μπορεί να συνδεθεί με υποκινητές των γονιδίων θερμικού σοκ. Η επαγωγή των γονιδίων που κωδικοποιούν πρωτεΐνες θερμικού σοκ (heat shock proteins, Hsps) είναι μία από τις πιο κυρίαρχες αντιδράσεις που παρατηρήθηκαν σε μοριακό επίπεδο σε οργανισμούς που εκτίθενται σε υψηλές θερμοκρασίες (Vierling 1991). Η γενετική μηχανική για την αύξηση της θερμο-ανοχής μέσω ενίσχυσης της σύνθεσης πρωτεϊνών θερμικού σοκ στα φυτά έχει επιτευχθεί σε μια σειρά φυτικών ειδών (Katiyar-Agarwal et al. 2003). Έχουν αναφερθεί μερικές εργασίες σχετικές με θετικές συσχετίσεις μεταξύ των επιπέδων πρωτεϊνών θερμικού σοκ και της ανοχής σε καταπόνηση (Wang et al. 2005). Αν και ο ακριβής μηχανισμός με τον οποίο αυτές οι πρωτεΐνες θερμικού σοκ προσδίδουν αντοχή σε καταπόνηση δεν είναι γνωστός, μια πρόσφατη μελέτη έδειξε ότι η *in vivo* λειτουργία της θερμοπροστασίας των μικρών πρωτεϊνών θερμικού σοκ επιτυγχάνεται μέσω της συσσώρευσής τους σε λειτουργικούς κόκκους καταπόνησης (heat shock granules, HSGs, Miroshnichenko et al 2005).

3.1.1.5. Καταπόνηση φωτισμού

Η μείωση της ηλιακής ακτινοβολίας μπορεί να προκαλέσει δραστική μείωση της ανάπτυξης των φυτών. Ορισμένοι μορφολογικοί παράμετροι ριζών μπορεί να επηρεαστούν αρνητικά από μειωμένη ηλιακή ακτινοβολία Ostonen et al. (2007) και, ορισμένες φορές, οι ρίζες επηρεάζονται περισσότερο από τους βλαστούς (Miralles et al., 2011). Οι Villar-Salvador et al. (2004) βρήκαν επίσης μία σημαντική αύξηση του λόγου βλαστός/ρίζα σε φυτάρια *Quercus ilex* με σκίαση του 45%. Η μείωση της εξατμισοδιαπνοής, λόγω της σκίασης, επηρέασε τις ανάγκες απορρόφησης νερού, οι οποίες, ενδεχομένως, μείωσαν την αύξηση της ρίζας. Από την άλλη, υψηλές

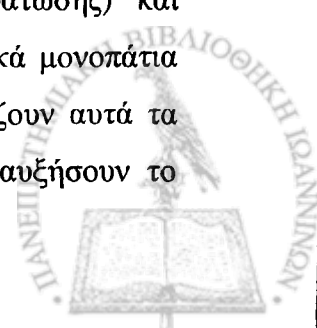


συνθήκες φωτισμού μπορούν, επίσης, να επηρεάσουν την ανάπτυξη της ρίζας. Έτσι, μια αύξηση στο μήκος ρίζας ως αποτέλεσμα της χρήσης ανακλώμενου φωτός σε σκιερό περιβάλλον, παρατηρήθηκε από τους Mumford et al. (2004). Ομοίως, οι Matsuki et al. (2003) βρήκαν μειωμένες αναλογίες βλαστού/ρίζας στο *Quercus crispula*, υπό συνθήκες υψηλού φωτισμού, ενώ, στις ίδιες συνθήκες, οι Tani et al. (2003) ανέφεραν μειωμένη φυλλική επιφάνεια σε σχέση με το μήκος ρίζας στο *Pteridophyllum racemosum*, η οποία προκλήθηκε από συνδυασμό ενισχυμένης κατανομής διοξειδίου του άνθρακα στις ρίζες με αυξημένο μήκος ρίζας.

3.1.1.6. Αντίδραση των φυτών – μηχανισμοί άμυνας

Κάτω από οσμωτική πίεση, μία σημαντική άμυνα του φυτού είναι να συσσωρεύει οσμωτικά ενεργές ουσίες που ονομάζεται ωσμολύτες, προκειμένου να μειωθεί το οσμωτικό δυναμικό. Αυτοί αναφέρονται ως συμβατοί μεταβολίτες, επειδή δεν φαίνεται να συμπίπτουν με το συνήθη κυτταρικό μεταβολισμό. Μόρια όπως γλυκερίνη και σακχαρόζη ανακαλύφθηκαν από εμπειρικές μεθόδους για την προστασία των βιολογικών μακρομορίων από τις βλαβερές συνέπειες της αλατότητας. Αργότερα, μια συστηματική εξέταση των μορίων που συσσωρεύονται σε αλόφυτα οδήγησε στον εντοπισμό μιας κατηγορίας μορίων που είναι σε θέση να παρέχουν επίσης προστασία (Arabawa and Timashef 1985, Wiggins 1990). Χαρακτηριστικά, αυτά τα μόρια δεν είναι έντονα φορτισμένα, αλλά είναι πολικά και πολύ ευδιάλυτα. Τέτοια μόρια διαλυτοποιούνται επιλεκτικά στο νερό όπου μπορούν να αλληλεπιδρούν άμεσα με τα μακρομόρια.

Η οσμωτική εξισορρόπηση έχει ως αποτέλεσμα τη δημιουργία χαμηλότερου δυναμικού στους ιστούς έτσι ώστε να διευκολύνεται η πρόσληψη νερού και να διατηρείται ανεκτή πίεση σπαργής. Στις οσμωτικά ενεργές ουσίες, οι οποίες συσσωρεύονται, περιλαμβάνονται τα ιόντα K⁺, σάκχαρα και αμινοξέα. Οι οργανικές ουσίες αυτές που, όπως είπαμε, αναφέρονται και ως συμβατοί ωσμολύτες, πέραν της οσμωτικής ρύθμισης την οποία προσφέρουν, προστατεύουν ευαίσθητα μόρια, κυρίως πρωτεΐνες από την αφυδάτωση (απομάκρυνση της σφαίρας ενυδάτωσης) και περαιτέρω αποδιάταξη και καταστροφή των μορίων τους. Τα βιοχημικά μονοπάτια παραγωγής τους είναι τώρα περισσότερο γνωστά. Γονίδια που ρυθμίζουν αυτά τα βήματα έχουν κλωνοποιηθεί και μεταφερθεί σε φυτά με σκοπό να αυξήσουν το



επίπεδο των ωσμολυτών (Sairam and Aruna Tyagi 2004). Η συμμετοχή αυτών των συμβατών διαλυτών ουσιών, όπως η προλίνη, η μαννιτόλη και οι πολυαμίνες, είναι πολύ έντονη σε συνθήκες ξηρασίας, αλατότητας, οσμωτική καταπόνηση και μερικές φορές στο πλαίσιο και άλλων μορφών καταπόνησης, όπως η χαμηλή ή υψηλή θερμοκρασία και η περίσσεια-έλλειψη αζώτου. Πολλές μελέτες των γονιδίων που ελέγχουν το μεταβολισμό αυτών των διαλυτών ουσιών έχουν δείξει ουσιαστικό ρόλο τους στην αντοχή σε αβιοτικές πιέσεις (Chen and Murata 2002; Paschalidis and Roubelakis- Angelakis 2005a, b; Skopelitis et al. 2006; Moschou et al. 2008a, b, c; Paschalidis et al. 2009a, b; 2010). Παρακάτω αναλύονται ορισμένοι από αυτούς τους ωσμολύτες καθώς και συνεισφορά τους στην άμυνα των φυτών.

Φυτά καπνού έχουν τροποποιηθεί με την εισαγωγή του γονιδίου *mtlD* του *Escherichia coli*, το οποίο κωδικοποιεί μαννιτόλη-1-φωσφορική dehydrogenase (Tarcynski et al. 1992). Δεν παράγεται κανονικά από άγριου τύπου φυτά καπνού. Ωστόσο, πολλοί οργανισμοί, συμπεριλαμβανομένων και ορισμένων φυτών συνθέτουν και συσσωρεύουν μαννιτόλη. Γενετικά τροποποιημένα φυτά καπνού συνθέτουν μαννιτόλη-1-φωσφορική από φρουκτόζη-6-φωσφορικού άλατος. Σε περίπτωση απουσίας αλατότητας, άγρια και μετασχηματισμένα φυτά έχουν παρόμοιο ύψος και φρέσκα βάρος, αλλά με την παρουσία 250 mol m^{-3} αλάτι, τα μετασχηματισμένα με το *mtlD* γονίδιο φυτά έχουν ένα πλεονέκτημα στην ανάπτυξη σε σχέση με τον άγριο τύπο, σε ότι αφορά το ύψος της ταξιανθίας, λιγότερη απώλεια νωπού βάρους και περισσότερη παραγωγή νέων φύλλων και ριζών. Αν και η μαννιτόλη εν μέρει μόνο μειώνει τη συσσώρευση των ανόργανων ιόντων στο κυτταρόπλασμα, η προστατευτική της επίδραση, ως συμβατή διαλυτή ουσία, αρκεί για να δώσει πλεονέκτημα αύξησης στα γενετικά μεταλλαγμένα φυτά. Ενίσχυση της συσσώρευσης μαννιτόλης στην *Arabidopsis* από υπερέκφραση της αναγωγάσης της μαννόζης-6-φωσφορικής από σέλινο προκάλεσε σημαντικές και διατηρήσιμες αυξήσεις του ρυθμού ανάπτυξης και της φωτοσύνθεσης σε αλατότητα αλλά όχι ξηρασία, γεγονός που υποδηλώνει ότι μαννιτόλη προστατεύει τους χλωροπλάστες από το αλάτι (Sickler et al. 2007). Το διαγονίδιο δεν είχε καμία επίδραση στην ανάπτυξη σε συνθήκες μάρτυρα (Sickler et al. 2007). Αυτό είναι αξιοσημείωτο, διότι οι περισσότερες διαγονιδιακές μεταβολές στα επίπεδα των ενζύμων που καταλύουν περιοριστικά του ρυθμού ανάπτυξης βήματα περιγράφουν τα φυτά των οποίων η ανάπτυξη έχει μειωθεί σημαντικά. Αυτό μπορεί να οφείλεται στο γεγονός ότι ανεξέλεγκτη συσσώρευση των



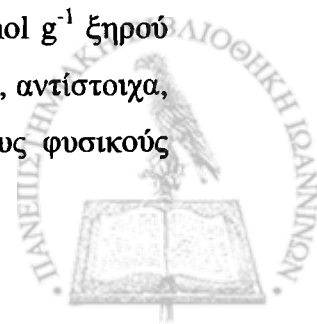
διαλυμένων ουσιών διαταράσσει άλλα μεταβολικά μονοπάτια, αποσπώντας υποστρώματα από βασικές διεργασίες όπως η σύνθεση των πρωτεϊνών και η σύνθεση του κυτταρικού τοιχώματος.

Η σαρβιτόλη βρίσκεται σε μια ποικιλία φυτικών ειδών, συνήθως ως συστατικό των σπόρων. Η συσσώρευση σαρβιτόλης έχει αναφερθεί σε σπόρους πολλών καρποδοτικών φυτών (Leason, et al., 1982). Λειτουργεί ως ένας μεταφερόμενος, μέσα στο φυτό, υδατάνθρακας (Nakano and Asada 1981). Στο αλόφυτο *Plantago maritima*, αυξάνοντας την αλατότητα από 0 έως 400 mol m⁻³ είχε ως αποτέλεσμα την, κατά οκτώ, φορές αύξηση συγκέντρωσης της σαρβιτόλης στους βλαστούς και μια 100-πλάσια αύξηση στη ρίζα. Η συσσώρευση σαρβιτόλης στο *P. maritima* εξυπηρετεί μια ωσμоруθμιστική λειτουργία και η συσσώρευσή της στους σπόρους δείχνει ότι μπορεί να συνεισφέρει στην αντοχή σε αποξήρανση των ώριμων εμβρύων. In vitro προστασία από τη σαρβιτόλη του περιοριστικού ενζύμου pstI από την αποξήρανση έχει αναφερθεί νωρίτερα (Negrel et al., 1984). Η μετατροπή της γλυκόζης σε σαρβιτόλη καταλύεται από την αναγωγή της αλδόζης. Μια πρωτεΐνη ως ανάλογο της αναγωγής της αλδόζης συσσωρεύεται κατά τη διάρκεια ωρίμανσης εμβρύου κριθαριού, κατά τη διάρκεια απόκτησης αντοχής σε αποξήρανση (Tang et al. 2005).

Σε οργανισμούς που κυμαίνονται από βακτήρια μέχρι ανώτερα φυτά, υπάρχει μια ισχυρή συσχέτιση μεταξύ των αυξημένων επιπέδων κυτταρικής προλίνης και της ικανότητας να επιβιώνουν τόσο σε έλλειψη νερού όσο και σε συνθήκες υψηλής περιβαλλοντικής αλατότητας. Μπορεί, επίσης, να χρησιμεύσει ως ένα οργανικό απόθεμα αζώτου, το οποίο μπορεί να χρησιμοποιηθεί σε συνθήκες ανάγκης. Στο λαθούρι, ένα σκληραγωγημένο όσπριο το οποίο μπορεί να αντέξει στην ξηρασία, παρατηρήθηκε υψηλή συγκέντρωση προλίνης στα φύλλα και τις ρίζες κάτω από υδατική καταπόνηση (Cowley and Walters. 2002). Αν και η προλίνη μπορεί να συντεθεί είτε από γλουταμικό είτε από ορνιθίνη, το γλουταμικό είναι ο κύριος πρόδρομος σε οσμωτικά καταπονημένα κύτταρα. Η βιοσυνθετική οδός της προλίνης αποτελείται από δύο σημαντικά ένζυμα, τη συνθετάση του καρβοξυλικού οξέος της πυρρολίνης και την αναγωγή του καρβοξυλικού οξέος της πυρρολίνης. Μετάγραφα που αντιστοιχούν και στα δύο cDNAs συσσωρεύονται μετά από μεταχείριση με NaCl. Και τα δύο αυτά ρυθμιστικά στάδια αποτελούν κλειδιά για την ανάπτυξη στρατηγικών για την υπερπαραγωγή προλίνης σε επιλεγμένα φυτικά είδη. Επιπλέον,

τα ενδιάμεσα της βιοσύνθεσης και του καταβολισμού της προλίνης, όπως η γλουταμίνη και το d-1-πυρρολινό-5-καρβοξυλικό οξύ, θα μπορούσαν να αυξήσουν την έκφραση αρκετών οσμωτικά ρυθμιζόμενων γονιδίων στο ρύζι (Tang et al., 2007). Υπάρχουν, επίσης, ενδείξεις ότι ο καταβολισμός της προλίνης στα μιτοχόνδρια είναι άμεσα συνδεδεμένος με το αναπνευστικό σύστημα μεταφοράς ηλεκτρονίων και την παραγωγή ATP. Ένα cDNA της πυρρολινό-5-καρβοξυλικής συνθετάσης (P5CS) από το φασόλι μεταφέρθηκε στο ρύζι (Ashraf and Akram, 2009). Έκφραση αυτού του διαγονιδίου P5CS, υπό τον έλεγχο ενός επαγόμενου από καταπονήσεις υποκινητή, οδήγησε σε επαγόμενη από καταπονήσεις υπερπαραγωγή του ενζύμου P5CS και συσσώρευση προλίνης στα διαγονιδιακά φυτά ρυζιού. Δεύτερης γενιάς (RI) γενετικά τροποποιημένα φυτά, έδειξαν μια αύξηση σε βιομάζα υπο κατάσταση καταπόνησης άλατος και νερού (Ashraf and Akram, 2009). Επίσης, η χαμηλότερη έκφραση του γονιδίου που κωδικοποιεί την αφυδρογονάση της προλίνης (PDH) συμβάλει στη μεγαλύτερη αντοχή στην αλατότητα του *Thellungiella Halophila* σε σύγκριση με το ευαίσθητο στην αλατότητα *Arabidopsis thaliana* (Kant et al. 2006).

Τα επίπεδα της γλυκίνης-βηταΐνης στα *Poaceae* συσχετίζονται με αντοχή στην αλατότητα. Τα πολύ ανθεκτικά *Spartina* και *Distichlis* συσσωρεύουν τα υψηλότερα επίπεδα, μέτρια ανθεκτικά είδη συσσωρεύουν ενδιάμεσα επίπεδα και ευαίσθητα είδη συσσωρεύουν χαμηλά επίπεδα ή καθόλου γλυκίνη-βηταΐνη (Ashraf, M., 2010). Γενετικές ενδείξεις δείχνουν ότι η γλυκίνη-βηταΐνη βελτιώνει την αντοχή στην αλατότητα στο κριθάρι και στο καλαμπόκι (Ashraf, M., 2010). Ισογονιδιακές σειρές κριθαριού περιέχοντας διαφορετικά επίπεδα της γλυκίνης-βηταΐνης έχουν διαφορετικές ικανότητες για να ρυθμιστούν οσμωτικά. Διαγονιδιακά φυτά ρυζιού που εκφράζουν βηταΐνη-αφυδρογονάση της αλδεϋδης μετέτρεψαν υψηλότερα επίπεδα εξωγενώς εφαρμοζόμενης βηταΐν-αλδεϋδης σε γλυκίνη-βηταΐνη σε σχέση με φυτά αγρίου τύπου. Τα αυξημένα επίπεδα της γλυκίνης-βηταΐνης σε διαγονιδιακά φυτά επέδειξαν σημαντική αντοχή σε καταπονήσεις αλατότητας, κρύου και υψηλών θερμοκρασιών. Οι Huang et al. (2002) ανέφεραν μεταβολικό περιορισμό στην παραγωγή βηταΐνης σε διαγονιδιακά φυτά. *Arabidopsis thaliana*, *Brassica napus* και *Nicotiana tabacum* φυτά μετασχηματίστηκαν με βακτηριακή cDNA οξειδάση της χολίνης. Τα επίπεδα της γλυκίνης βηταΐνης ήταν 18.6, 12.8 και 13.0 $\mu\text{mol g}^{-1}$ ξηρού βάρους στο *Arabidopsis thaliana*, *Brassica napus* και *Nicotiana tabacum*, αντίστοιχα, 10-20 φορές χαμηλότερα από τα επίπεδα που είχαν διαπιστωθεί στους φυσικούς

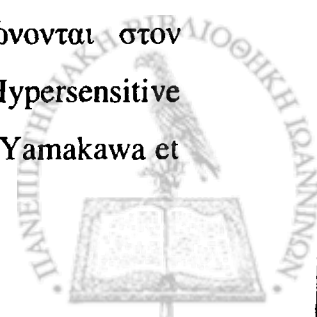


παραγωγούς βηταΐνης. Μια μέτρια αντοχή στην καταπόνηση παρατηρήθηκε σε ορισμένες διαγονιδιακές σειρές βασιζόμενη σε σχετική αύξηση βλαστών σε απόκριση προς αλατότητα, ξηρασία και ψύξη. Ωστόσο, η τροφοδοτούμενα με χολίνη γενετικά τροποποιημένα φυτά συνέθεσαν πολύ περισσότερη γλυκίνη-βηταΐνη, γεγονός που σημαίνει ότι υπάρχει ανάγκη για ενίσχυση της ενδογενούς παροχής χολίνης για την υποστήριξη συσσώρευσης φυσιολογικών ποσών βηταΐνης.

3.1.1.6.1 Ο καταβολισμός των πολυαμινών (PAs) στην ανάπτυξη και άμυνα των φυτών

Οι PAs συχνά συσσωρεύονται ως απόκριση τόσο στις αβιοτικές όσο και στις βιοτικές καταπονήσεις (ανασκοπούνται σε Bouchereau et al. 1999; Urano et al. 2003; Walters 2003a, b; reviewed in Liu et al. 2007; Alcázar et al. 2005; Moschou et al. 2008). Η συμμετοχή των οξειδασών των πολυαμινών (polyamine oxidases, PAOs) και των οξειδασών των διαμινών (diamine oxidases, DAOs) στις καταπονήσεις των φυτών, υποστηρίζεται συνεχώς από νέα πειραματικά δεδομένα (Rea et al. 1998; Cowley and Walters 2002; Cona et al. 2003; Yoda et al. 2003, 2006; Papadakis et al. 2005; Paschalidis and Roubelakis- Angelakis 2005a, b; Cona et al. 2005; Cona et al. 2006; Paschalidis et al. 2009a, 2009b, 2010). Δεδομένου του εξωκυτταρικού εντοπισμού των ενζύμων αυτών και της παραγωγής υπεροξειδίου του υδρογόνου (H_2O_2), μπορεί να δρουν μαζί με τις περοξειδάσες για την ένωση πρωτεϊνών και την εναπόθεση λιγνίνης στα κυτταρικά τοιχώματα των φυτών σε συνθήκες καταπόνησης. Επίσης, το παραγόμενο H_2O_2 , συνδέεται με την οξειδωτική καταπόνηση και τον προγραμματισμένο κυτταρικό θάνατο (programmed cell death, PCD κατά τη διάρκεια της οντογένεσης και ως αντίδραση σε βιοτική και αβιοτική καταπόνηση (Allan and Fluhr 1997; Cowley and Walters 2002; Rea et al. 2002; Yoda et al. 2003; Papadakis et al. 2005).

Οι ενεργές μορφές οξυγόνου (reactive oxygen species, ROs) φαίνεται να συνεισφέρουν στην άμυνα των φυτών ενάντια σε παθογόνους μικροοργανισμούς. Σε φυτά προσβεβλημένα από τον ιό του μωσαϊκού του καπνού (TMV), η πουτρεσίνη (putrescine, Put) και η σπερμιδίνη (spermidine, Spd) συγκεντρώνονται στον αποπλάστη κατά τη διάρκεια της αντίδρασης υπερευαισθησίας (Hypersensitive Reaction; HR), ως υποστρώματα για την δράση των αντίστοιχων ROs (Yamakawa et

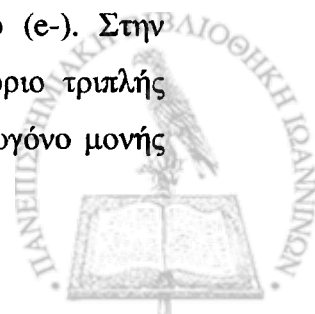


al. 1998; Yoda et al. 2003). Επιπρόσθετα, η ενζυμική ενεργότητα της αποκαρβοξυλάσης της ορνιθίνης (ornithine decarboxylase, ODC) και της αποκαρβοξυλάσης της αργινίνης (arginine decarboxylase, ADC) αυξάνεται με αποτέλεσμα την αύξηση της συγκέντρωσης των προϊόντων τους και των συζευγμένων μορφών τους, τα οποία μπορούν να είναι υποστρώματα των ROs κυρίως στις νεκρωτικές περιοχές (Torrigni et al. 1997).

Εξωγενής προσθήκη PAs προστατεύει τα φυτά από μία σειρά καταπονήσεων (Chattopadhyay et al. 2008), ενώ φυτά που υπερεκφράζουν γονίδια βιοσύνθεσης των PAs δείχνουν ανθεκτικότητα σε αβιοτικές καταπονήσεις (Capell et al. 1998; Kasukabe et al. 2004). Αντίθετα, απώλεια λειτουργίας κάποιου από αυτά τα γονίδια, ή μείωση των επιπέδων των PAs προκαλεί μείωση της ανθεκτικότητας (Urano et al. 2005; Kusano et al. 2007). Επί πλέον, έχει αναφερθεί ο προστατευτικός ρόλος των PAs μέσω γονιδίων επαγόμενων από καταπονήσεις. Για παράδειγμα, το γονίδιο *ZFT1* αποκρίνεται σε εξωγενή προσθήκη σπερμίνης (spermine, Spm), που κωδικοποιεί για μία πρωτεΐνη με δάκτυλα-ψευδαργύρου (Zn fingers) και είναι μεταγραφικός αναστολέας. Φυτά καπνού που υπερέκφραζαν το γονίδιο *ZFT1* ήταν πιο ανθεκτικά στον TMV (Uehara et al., 2005). Επί πλέον, ΓΤΦ πεύκης που υπερέκφραζαν το γονίδιο *CaPF1*, το οποίο κωδικοποιεί για τον παράγοντα ERF (ethylene responsive factor)/AP2-τύπου (activator protein) μεταγραφικό παράγοντα, παρουσίασαν δραματική αύξηση της ανθεκτικότητάς τους στην ξηρασία, ψύχος και αλατότητα (Tang et al. 2005). Στην αγρίου τύπου πεύκη τα επίπεδα των PAs μειωνόταν υπό την επίδραση της καταπόνησης, ενώ στα ΓΤΦ τα επίπεδα των PAs παρέμεναν σταθερά και σχετιζόταν άμεσα με υψηλότερα επίπεδα βιοσύνθεσης PAs (Tang et al. 2007).

3.1.1.6.2 Παραγωγή ενεργών μορφών οξυγόνου από οξειδωτικά ενζυμικά και μη ενζυμικά συστήματα

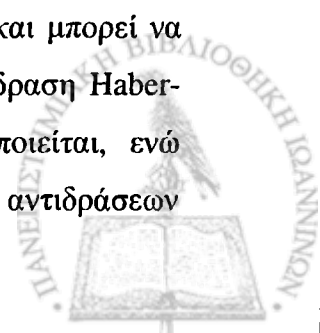
Όπως φάνηκε από τα προηγούμενα, κοινή παράμετρος σε όλες τις γνωστές ΡΑOs είναι η παραγωγή ενεργών μορφών οξυγόνου (Reactive Oxygen Species, ROS) μέσω των αντιδράσεων που καταλύουν. Τα ROS αντιπροσωπεύουν προϊόντα διαδοχικών αναγωγών του οξυγόνου με μεταφορά ενός ηλεκτρονίου (e^-). Στην βασική του κατάσταση (ground state), το οξυγόνο (O_2) είναι ένα μόριο τριπλής κατάστασης (triplet state) και σχετικά ανενεργό. Από την άλλη το οξυγόνο μονής



κατάστασης (singlet oxygen), είναι η πρώτη υψηλή ενεργειακή κατάσταση του μοριακού οξυγόνου και έτσι δε περιλαμβάνει τη μεταφορά ηλεκτρονίου στο μοριακό οξυγόνο. Παράγεται μέσω φωτοενεργοποίησης και μπορεί να οξειδώσει πολλά βιολογικά μόρια και κατά συνέπεια είναι τοξικό για τα κύτταρα. Η πρόσληψη ενός ηλεκτρονίου από το μοριακό οξυγόνο από διάφορα αναγωγικά, έχει ως αποτέλεσμα την παραγωγή της υπεροξειδικής ρίζας ($O_2^{\bullet-}$). Στα κύτταρα, το $O_2^{\bullet-}$ βρίσκεται σε ισορροπία με την πρωτονιωμένη του μορφή, την υπερυδροξυλική ρίζα ($\bullet O_2H$), η οποία σχηματίζεται σε συνθήκες κατά τις οποίες επικρατεί χαμηλό pH και είναι περισσότερο υδρόφιλη από το $O_2^{\bullet-}$ και μπορεί επομένως να διασχίζει πιο εύκολα μεμβράνες. Σε φυσιολογικό pH, το $O_2^{\bullet-}$ δεν είναι πολύ ενεργό κατά των μακρομορίων του κυττάρου, όμως η ρίζα πρωτονιωμένη ή μη, όταν βρεθεί σε υδατικό, βασικό ή ελαφρώς όξινο περιβάλλον, μετατρέπεται σε H_2O_2 και O_2 , αυθόρμητα ή μέσω της καταλυτικής μεσολάβησης της υπεροξειδικής δισμουτάσης (Superoxide Dismutase; SOD EC 1.15.1.1).

Η ενζυμικά καταλυόμενη παραγωγή του H_2O_2 μέσω της SOD πραγματοποιείται 10- φορές ταχύτερα σε σχέση με την αυθόρμητη αντίδραση (Lamb and Dixon 1997). Το H_2O_2 , που είναι και παράγωγο όπως προαναφέρθηκε των ROs, είναι σχετικά σταθερό μόριο και καθώς είναι ενδιάμεσα ενεργό και ηλεκτρικά ουδέτερο μπορεί εύκολα να περνά τις κυτταρικές μεμβράνες και να διαχέεται σε μακρινές αποστάσεις. Στα κύτταρα, το παραγόμενο H_2O_2 μπορεί (1) να σχηματίσει νερό και μοριακό οξυγόνο αυθόρμητα ή μέσω ενζυμικής κατάλυσης από τη καταλάση (Catalase; CAT EC 1.11.1.6), (2) να χρησιμοποιηθεί ως υπόστρωμα διαφόρων περοξειδασών (peroxidase; POX EC 1.11.1.17), όπως γενικές περοξειδάσες, ασκορβική περοξειδάση (ascorbate peroxidase; APX EC 1.11.1.11) ή περοξειδάση της γλουταθειόνης (glutathione peroxidase; GPX EC 1.11.1.9), και να καθοδηγήσει τη σύνθεση της λιγνίνης ή (3) να αποσβεστεί μέσω του κύκλου των Halliwell-Asada. Σε κατάλληλες συνθήκες και παρουσία κάποιου αναγωγικού, το H_2O_2 μπορεί να παραχθεί από τις περοξειδάσες σε μια σειρά αντιδράσεων (Gross et al., 1977, Halliwell, 1978).

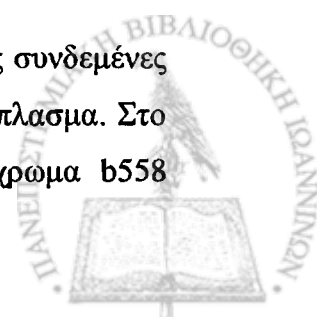
Η υδροξυλική ρίζα είναι από τις πλέον ενεργές μορφές ROS και μπορεί να σχηματιστεί κατά την άμεση αντίδραση μεταξύ $O_2^{\bullet-}$ και H_2O_2 (Αντίδραση Haber-Weiss). Σε φυσιολογικές συνθήκες, η αντίδραση αυτή πραγματοποιείται, ενώ αντίθετα, σημαντικά επίπεδα μπορούν να σχηματιστούν μέσω κυκλικών αντιδράσεων



κατά τις οποίες πραγματοποιείται οξείδωση μετάλλων, όπως τα μεταβατικά μέταλλα Fe^{2+} και Cu^{+} (Αντίδραση Fenton) και επακόλουθη αναγέννηση των οξειδωμένων ιόντων στην ανηγμένη τους μορφή μέσω της αντίδρασης με το $\text{O}_2^{\bullet-}$. Τα μεταβατικά μέταλλα δρουν ως καταλύτες των αντιδράσεων αυτών και η ευκολία προσέγγισής τους είναι πιθανώς οι σημαντικότεροι παράγοντες, που ελέγχουν την θέση παραγωγής του OH. (Wojtaszek 1997). Η υδροξυλική ρίζα, με την ικανότητά της να ξεκινά την αλυσίδα αντιδράσεων παραγωγής ROS, θεωρείται η κύρια υπεύθυνη μορφή ROS για τις μη αντιστρεπτές και καταστροφικές τροποποιήσεις των κυτταρικών μακρομορίων και οργανιδίων. Τα προηγούμενα παράγωγα σχηματίζονται και κατά τις φυσιολογικές λειτουργίες στο κύτταρο.

Γενικά, το $\text{O}_2^{\bullet-}$ παράγεται κατά την αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων στα μιτοχόνδρια (αναπνοή), κατά την φωτοσύνθεση στους χλωροπλάστες και ως παραπροϊόν δράσης ενζύμων (οξειδάσης της ξανθίνης; xanthine oxidase EC 1.1.3.22 και 1.2.3.22, αλδεϋδική οξειδάσης; aldehyde oxidase EC 1.2.3.1, καθώς και τα πολλά ένζυμα που εντάσσονται στη κατηγορία των φλαβινικών αφυδρογονασών; flavin dehydrogenases; Elstner 1982, Fridovitch 1986). Το H_2O_2 μπορεί να παραχθεί κατά την β-οξείδωση των λιπαρών οξέων (β-oxidation) στα μικροσώματα και την φωτοαναπνοή στα περοξισώματα (Elstner 1982; Asada 1994), ή όπως προαναφέρθηκε από την δράση της DAO και της PAO (Smith 1985; Angelini and Federico 2006). Κυρίως όμως, η συσσώρευση των ROS αυξάνεται από τις βιοτικές ή αβιοτικές καταπονήσεις, όπως και κατά την έκθεση του φυτού σε UV ακτινοβολία, ζιζανιοκτόνα (paraquat, diquat), παθογόνα, ατμοσφαιρικές μολύνσεις (όζον, O_3), ακραίες θερμοκρασίες, υδατική καταπόνηση, βαρέα μέταλλα και χημικές ουσίες (Sutherland 1991; Bowler et al. 1992; Papadakis and Roubelakis-Angelakis 2005; Skopelitis et al. 2006; Paschalidis et al. 2009a, b). Η ενζυμική παραγωγή των ROS έχει υποτεθεί ότι πραγματοποιείται κυρίως από την NAD(P)H-oxidase (οξειδάση του φωσφορικού νικοτιν-αδενιν-δινουκλεοτιδίου; Oxidase of Nicotinamide Adenine Dinucleotide Phosphate, EC 1.3.6.1). Το ενζυμικό αυτό σύστημα είναι ανάλογο με αυτό των ουδετερόφιλων κυττάρων των θηλαστικών (Papadakis and Roubelakis-Angelakis 2005).

Η NAD(P)H οξειδάση στα θηλαστικά αποτελείται από πρωτεΐνες συνδεδεμένες στην μεμβράνη καθώς και από πρωτεΐνες που εντοπίζονται στο κυτταρόπλασμα. Στο κέντρο της NADPH-οξειδάσης υπάρχει το ετεροδιμερές φλαβοκυτόχρωμα b558



(flavocytochrome b558), που δεσμεύει το NAD(P)H και το οποίο αποτελείται από δύο πρωτεΐνες: την διαμεμβρανική πρωτεΐνη gp91phox και την p22phox. Στο φλαβοκυτόχρωμα πραγματοποιείται η μεταφορά ηλεκτρονίων από το NAD(P)H στο μοριακό οξυγόνο. Η παραγωγή H_2O_2 από τις περοξειδάσες είχε αρχικά αναφερθεί κατά τη διαδικασία της λιγνιτοποίησης (Gross et al. 1977, Elstner and Heupel 1978, Halliwell, 1978a). Σύμφωνα με το μοντέλο αυτό, το $O_2^{\bullet-}$ σχηματίζεται σε ένα πολύπλοκο κύκλο, που εμπλέκει εξωκυτταρικά ένζυμα, την αφυδρογονάση του μηλικού (malate dehydrogenase EC 1.1.1.37) και την περοξειδάση, και η παροχή αναγωγικών στοιχείων γίνεται από τον κύκλο μηλικού-οξαλοξικού της κυτταρικής μεμβράνης. Ένας δεύτερος τρόπος παραγωγής, είναι η παραγωγή του αποπλάσματικού H_2O_2 , το οποίο παράγεται από ενζυμικά συστήματα εντοπισμένα στο κυτταρικό τοίχωμα (Bolwell et al. 1995). Σύμφωνα με το δεύτερο τρόπο, ένας διεγέρτης φτάνοντας στην επιφάνεια του κυττάρου αναγνωρίζεται από τον κατάλληλο υποδοχέα, γεγονός που ενεργοποιεί κανάλια ιόντων Ca^{2+} , K^+ , H^+ , που η μεταφορά τους έχει ως αποτέλεσμα την παροδική άνοδο του pH στον αποπλάστη ενεργοποιώντας κατά αυτό το τρόπο την εξαρτώμενη από το pH-περοξειδάση. Η αλλαγή στο ενεργό κέντρο του ενζύμου, οδηγεί στον σχηματισμό του Στοιχείου III (FeII-OO) και ακολούθως στην γένεση $O_2^{\bullet-}$ το οποίο μπορεί αρχικά να αναχθεί κατά την οξείδωση της κυστεΐνης, που βρίσκεται κοντά στην αίμη, ενώ με την παροχή αναγωγικού, η παραγωγή H_2O_2 μπορεί να διατηρηθεί για αρκετό χρόνο (Bolwell et al. 1995). Το μοντέλο προτάθηκε αρχικά για την παραγωγή H_2O_2 από αιωρούμενα κύτταρα φασολιού κατά την επίδραση τμημάτων του κυτταρικού τοιχώματος του *Colletotrichum lindemuthianum*, και η ισχύς του έχει υποστηριχθεί από *in vitro* αλληλεπιδράσεις (Wojtaszek 1997). Ένα τρίτο μοντέλο προτείνει συνέργεια και των δύο μηχανισμών, όπου κατά την αναγνώριση ενός διεγέρτη από τον κατάλληλο υποδοχέα, επάγεται κάποιο μονοπάτι σηματοδότησης και ενεργοποιείται τελικά η NAD(P)H οξειδάση. Τα κανάλια των ιόντων ενεργοποιούνται επίσης και ο αποπλάστης αλκαλοποιείται, ενώ τα $O_2^{\bullet-}$ πρωτονιώνονται με πρωτόνια που προέρχονται από τα χυμοτόπια. Στα φυτά αυτή η διαδικασία θα μπορούσε να συμβάλει στην αλκαλοποίηση του αποπλάστη αυξάνοντας το pH στο 7-8 (από την αρχική τιμή περίπου 6) και ενεργοποιώντας τελικά, με συντονισμένη δράση των καναλιών ιόντων και της NAD(P)H οξειδάσης, την εξαρτώμενη από το pH-περοξειδάση και την παραγωγή του H_2O_2 με την συμμετοχή άγνωστων ακόμα, αναγωγικών στοιχείων (Wojtaszek 1997). Η παραγωγή ROS κατά την οξειδωτική

καταπόνηση θα μπορούσε να τελειώνει ως εξής: η μεταφορά ηλεκτρονίων και η επακόλουθη παραγωγή $O_2^{\bullet-}$ από την NAD(P)H οξειδάση συνοδεύεται από έξοδο πρωτονίων μέσω καναλιών H^+ , το άνοιγμα των οποίων πραγματοποιείται πριν την ενεργοποίηση της NAD(P)H οξειδάσης. Τα κανάλια αυτά παρέχουν H^+ για την πρωτονίωση των $O_2^{\bullet-}$ και τελικά μειώνουν το pH του αποπλάστη τερματίζοντας u964 την ενεργοποίηση της NAD(P)H οξειδάσης και της περοξειδάσης. Η ύπαρξη μεμβρανικών H^+ -ATPασών, επαγόμενων από διεγέρτες έχει περιγραφεί σε φυτά (Xing et al. 1997). Το σύστημα της οξαλικής οξειδάσης (oxalate oxidase, EC 1.2.3.4), που είναι μια εξωκυτταρική γλυκοπρωτεΐνη, γνωστή και ως γερμίνη (germin), και ελευθερώνει H_2O_2 και CO_2 από το οξαλικό οξύ, δεν είναι πλήρως χαρακτηρισμένο, όσον αφορά την πρωτεΐνη και το υπόστρωμα, αποτελεί όμως το πρώτο παράδειγμα ενεργοποίησης ενός συστήματος παραγωγής H_2O_2 κατά την γενική απόκριση σε παθογόνα, χωρίς πιθανώς να σχετίζεται με την ανθεκτικότητα (Wojtaszek 1997). Η λιποξυγενάση (lipoxygenase; LOX EC 1.13.11.12), έχει προταθεί ως επί πλέον πηγή ROS κατά την οξειδωτική καταπόνηση (Baker and Orlandi, 1995). Από τα παραπάνω γίνεται κατανοητό ότι είναι πιθανό διάφορα συστήματα να συνεισφέρουν στη παραγωγή ROS με διαφορετικούς μηχανισμούς (Murphy et al. 1998), ενώ τα ενζυμικά συστήματα των ROs και η σχέση τους με τη παραγωγή ROS δεν έχουν μελετηθεί επαρκώς.

3.1.1.7. Αντιοξειδωτική άμυνα των φυτών

Οι στόχοι των ROS και κυρίως της υδροξυλικής ρίζας, είναι τα λιπίδια (υπεροξείδωση των ακόρεστων λιπαρών οξέων των μεμβρανών), οι πρωτεΐνες (αποδόμηση ενζύμων και καρβονυλίωσεις), οι υδατάνθρακες (διάσπαση πολυσακχαριτών), τα νουκλεϊνικά οξέα (αποχωρισμός της διπλής έλικας, σπασίματα σε χρωματίδες, μεταλλαγές), με τελικό αποτέλεσμα τον κυτταρικό θάνατο (Fridovitch 1986). Για την αντιμετώπιση των καταστροφικών αυτών αποτελεσμάτων, τα αερόβια κύτταρα έχουν αναπτύξει ένα ευρύ φάσμα στρατηγικών, οι οποίες βασίζονται σε άμεση απόσβεση των ROS από μικρού μοριακού βάρους μόρια, όπως το ασκορβικό οξύ (ASA), η γλουταθειόνη, η κυστεΐνη, η προλίνη, οι υδροξυκινόνες, η μανιτόλη, η τοκοφερόλη, τα φλαβονοειδή, κάποια αλκαλοειδή, οι PAs και το β-καροτένιο (Noctor and Foyer 1998; Chen and Murata 2002; Papadakis and Roubelakis- Angelakis 2005; Skopelitis et al. 2006) ή/και με ενζυμικά συστήματα (Scandalios 1993; Foyer et al.

1994; Papadakis and Roubelakis-Angelakis 2005; Skopelitis et al. 2006). Τα αντιοξειδωτικά ένζυμα καταλύουν οξειδοαναγωγικές αντιδράσεις, οι οποίες βασίζονται σε παροχή ηλεκτρονίων από αναγωγικούς παράγοντες χαμηλού μοριακού βάρους. Η SOD ($O_2^{\bullet-}$ - δισμουτάση) είναι ο πρώτος κρίκος στην αλυσίδα των ενζυμικών συστημάτων των κυττάρων στη διαδικασία αποτοξίνωσης και μετατρέπει το $O_2^{\bullet-}$ σε H_2O_2 (Scandalios 1993). Το H_2O_2 στην συνέχεια ανάγεται σε H_2O από τις CATs ή την APX, όμως η καταλάση έχει μικρή συγγένεια (υψηλό K_m) για το υπόστρωμα σε αντίθεση με την [47] APX (χαμηλό K_m) (Foyer and Halliwell 1976; Asada 1994; Alscher et al. 1997; Noctor and Foyer 1998). Η APX χρησιμοποιεί δύο μόρια ασκορβικού (ASA) και ανάγει το H_2O_2 σε H_2O , με ταυτόχρονη παραγωγή δύο μορίων μονοδιυδροασκορβικού (MDHA). Το MDHA είναι μια ρίζα με μικρή ημιζωή, οπότε αν δεν αναχθεί αμέσως, μετατρέπεται σε ασκορβικό και διυδροασκορβικό (DHA). Μέσα στο κύτταρο, το MDHA μπορεί να αναχθεί κατευθείαν σε ασκορβικό και ως δότης ηλεκτρονίων για την αναγωγή αυτή μπορεί να είναι ένα b-τύπου κυτόχρωμα, η ανηγμένη φερεδοξίνη (Fdred) ή NAD(P)H (Noctor and Foyer 1998). Η τελευταία αντίδραση καταλύεται από αναγωγάσες του μονοδιυδροασκορβικού (monodehydroascorbate reductase; MDHAR, EC 1.6.5.4), οι οποίες υπάρχουν σε διάφορα κυτταρικά διαμερίσματα. Το DHA ανάγεται σε ASA από την αναγωγή του διυδροασκορβικού (dehydroascorbate reductase, DHAR EC 1.8.5.1), χρησιμοποιώντας ως υπόστρωμα την ανηγμένη γλουταθειόνη (GSH) (Foyer and Halliwell 1976). Η αντίδραση αυτή παράγει την οξειδωμένη γλουταθειόνη (GSSG), η οποία με την σειρά της ανάγεται από το NAD(P)H σε μια αντίδραση που καταλύεται από την αναγωγή της γλουταθειόνης (GR, EC 1.8.1.7). Η απομάκρυνση του H_2O_2 μέσω της προηγούμενης σειράς αντιδράσεων είναι γνωστή ως κύκλος ασκορβικού-γλουταθειόνης ή κύκλος των Halliwell-Asada. Η συμμετοχή του MDHA προτάθηκε από τον Asada (Asada 1994), σύμφωνα με τον οποίο η άμεση μεταφορά ηλεκτρονίων στο MDHA, μαζί με την NAD(P)H-εξαρτώμενη αναγωγή, που καταλύεται από τη MDHAR, είναι η κύρια οδός αναγέννησης του ASA στους χλωροπλάστες, ενώ η αναγέννηση μέσω της GSH είναι λιγότερο σημαντική. Οι Foyer et al. (Foyer and Halliwell 1976; Foyer et al. 1991, 1994, 1997) υποστηρίζουν ότι ο κύκλος ασκορβικού-γλουταθειόνης έχει σημαντικότερη συμμετοχή στο μέγεθος και το οξειδοαναγωγικό δυναμικό του κυττάρου.



3.1.2. Υλικά και μέθοδοι (θερμοκήπιο, δικτυοκήπιο)

Σε πείραμα σε δοχεία στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο μελετήθηκε η επίδραση των συνθηκών καταπόνησης (αλατότητα, υγρασία, αζωτούχος λίπανση, θερμοκρασία) στην αλληλοπαθητική ικανότητα της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα'. Ειδικότερα, μελετήθηκαν 2 επίπεδα άρδευσης (40% και 80% υδατοϊκανότητας), 2 επίπεδα αζωτούχου λίπανσης (5 και 20 kg N/στρ), 4 επίπεδα αλατότητας (0, 75, 150 και 300 NaCl σε mM), 2 τοποθεσίες με διαφορά θερμοκρασίας (δικτυοκήπιο, θερμοκήπιο). Η αζωτούχος λίπανση που εφαρμόστηκε ήταν σε μορφή νιτρικής αμμωνίας (NH_4NO_3). Το πείραμα έγινε στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο του τομέα Γεωργίας, Γενετικής και Φυτοπροστασίας του τμήματος Φυτικής Παραγωγής στο Αλεξάνδρειο Τεχνολογικό Εκπαιδευτικό Ίδρυμα Θεσσαλονίκης (Εικόνα 1). Το πειραματικό σχέδιο που χρησιμοποιήθηκε ήταν αυτό των ύπο-ύπο διαιρεμένων τεμαχίων με 4 επαναλήψεις ($2 \times 2 \times 4 \times 4 = 64$ δοχεία). Χρησιμοποιήθηκαν δοχεία P.V.C νούμερο 24 χωρητικότητας 10 lit και σακούλες νάυλον μεγέθους 50 cm X 70 cm. Το υπόστρωμα που χρησιμοποιήθηκε στις γλάστρες ήταν άμμο μέτρια πλυμένη και με pH 7.23 και ηλεκτρική αγωγιμότητα (Ele) 565.5 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Ο συνολικός όγκος υποστρώματος για κάθε δοχείο ήταν 10 kg άμμο. Προηγήθηκε στο εργαστήριο Εδαφολογίας η μέτρηση της υδατοϊκανότητας με την προσθήκη απιονισμένου νερού 2,5 lit σε κάθε δοχείο και η ποσότητα του νερού που διηθήθηκε ήταν 800 ml. Επίσης, εγκαταστήσαμε στο πυριατήριο 200 gr άμμου σε θερμοκρασία 105° C για 24 ώρες. Η απώλεια νερού που βρέθηκε μετά την ξήρανση του δείγματος ήταν 9.53 gr. Ειδικότερα, οι επεμβάσεις του πειράματος στο θερμοκήπιο (Εικόνα 1.1) και δικτυοκήπιο (Εικόνα 1.2) για κάθε επίπεδο αλατότητας ήταν:

για το μάρτυρα (0 mM αλατότητας)

0 mM / 80% / 20 N = 4 δοχεία

0 mM / 80% / 5N = 4 δοχεία

0 mM / 40% / 20N = 4 δοχεία

0 mM / 40% / 5N = 4 δοχεία



για το επίπεδο αλατότητας 75 mM

75mM/ 80% /20 N = 4 δοχεία

75 mM /80%/ 5N= 4 δοχεία

75 mM /40%/20N= 4 δοχεία

75 mM /40?%/5N = 4 δοχεία

για το επίπεδο αλατότητας 150 mM

150 mM / 80% /20 N = 4 δοχεία

150 mM /80%/ 5N= 4 δοχεία

150 mM /40%/20N= 4 δοχεία

150mM/ 40?%/5N = 4 δοχεία

για το επίπεδο αλατότητας 300 mM

300 mM / 80% /.20 N = 4 δοχεία

300 mM./80%./ 5.N= 4 δοχεία

300mM /.40%./.15.N= 4 δοχεία

300mM /.40%./5.N = 4 δοχεία

Στο δικτυοκήπιο, για την προστασία των δοχείων από τη βροχή χρησιμοποιήθηκε πλαστικό πολυαιθυλένιο. Η εφαρμογή με NaCl στα τρία επίπεδα αλατότητας 75, 150, 300 mM έγινε 25-11-2009 σύμφωνα με τα μοριακά βάρη του NaCl και το μέγιστο του νερού που μπορεί να συγκρατηθεί από τα 10kg υποστρώματος άμμου του δοχείου σε κατάσταση υδατοικανότητας. Ειδικότερα, για τα τρία επίπεδα αλατότητας χρησιμοποιήθηκαν οι παρακάτω συγκεντρώσεις:

75mM → $4,387 \times 2700 = 11,84$ gr NaCl / δοχείο

150mM → $8,775 \times 2700 = 23,69$ gr NaCl / δοχείο

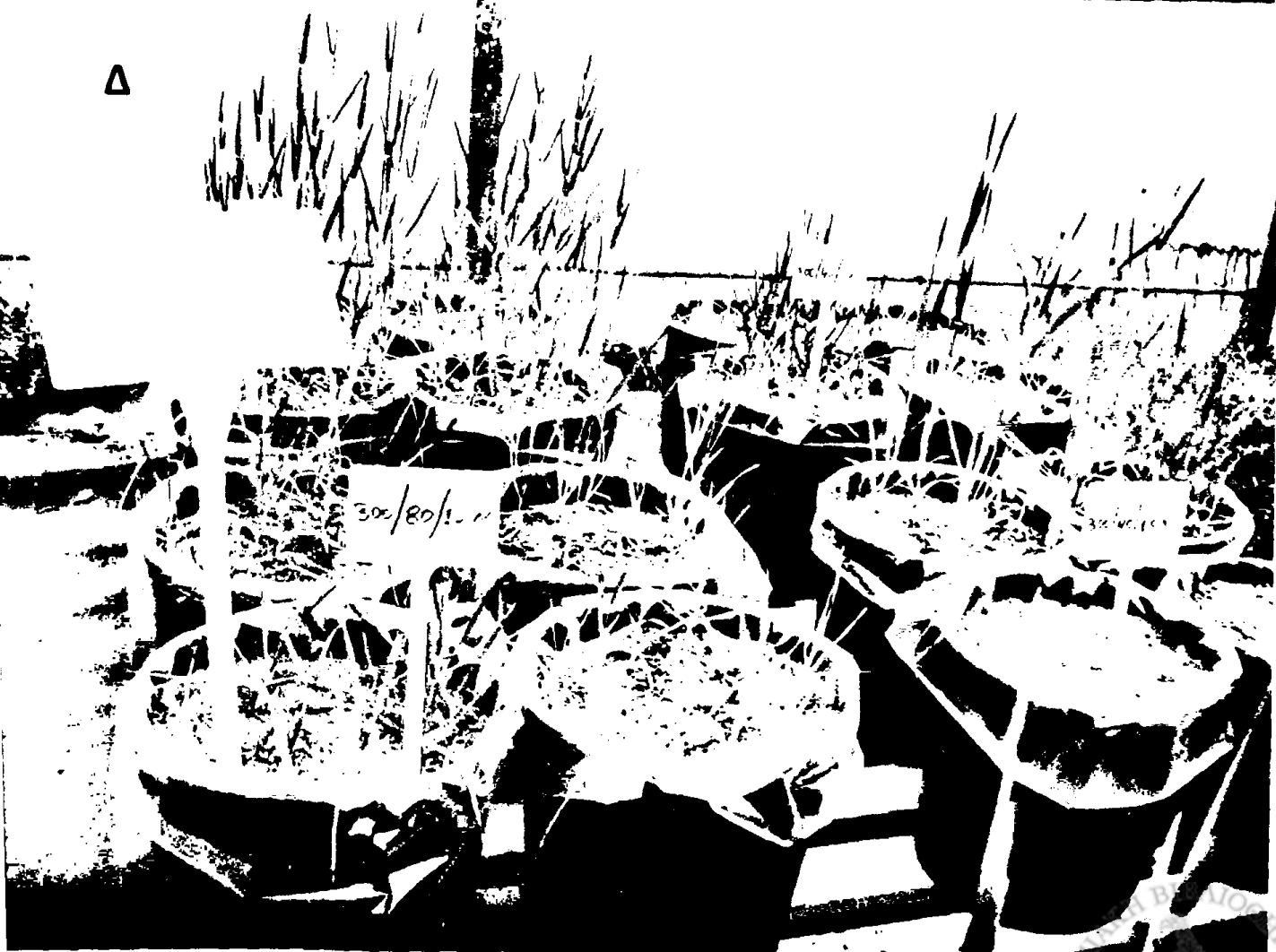
300mM → $17,55 \times 2700 = 47,38$ gr NaCl / δοχείο





B



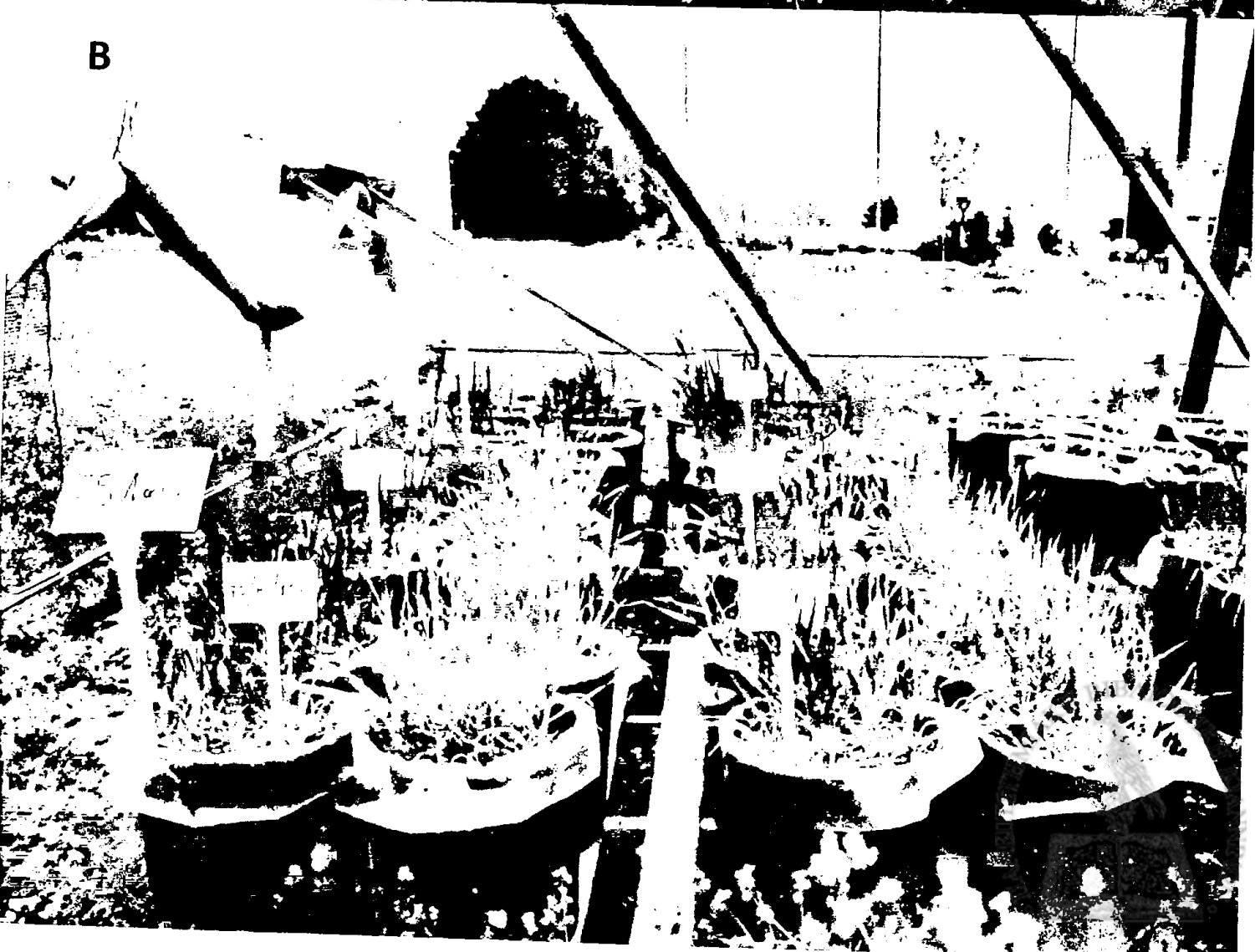


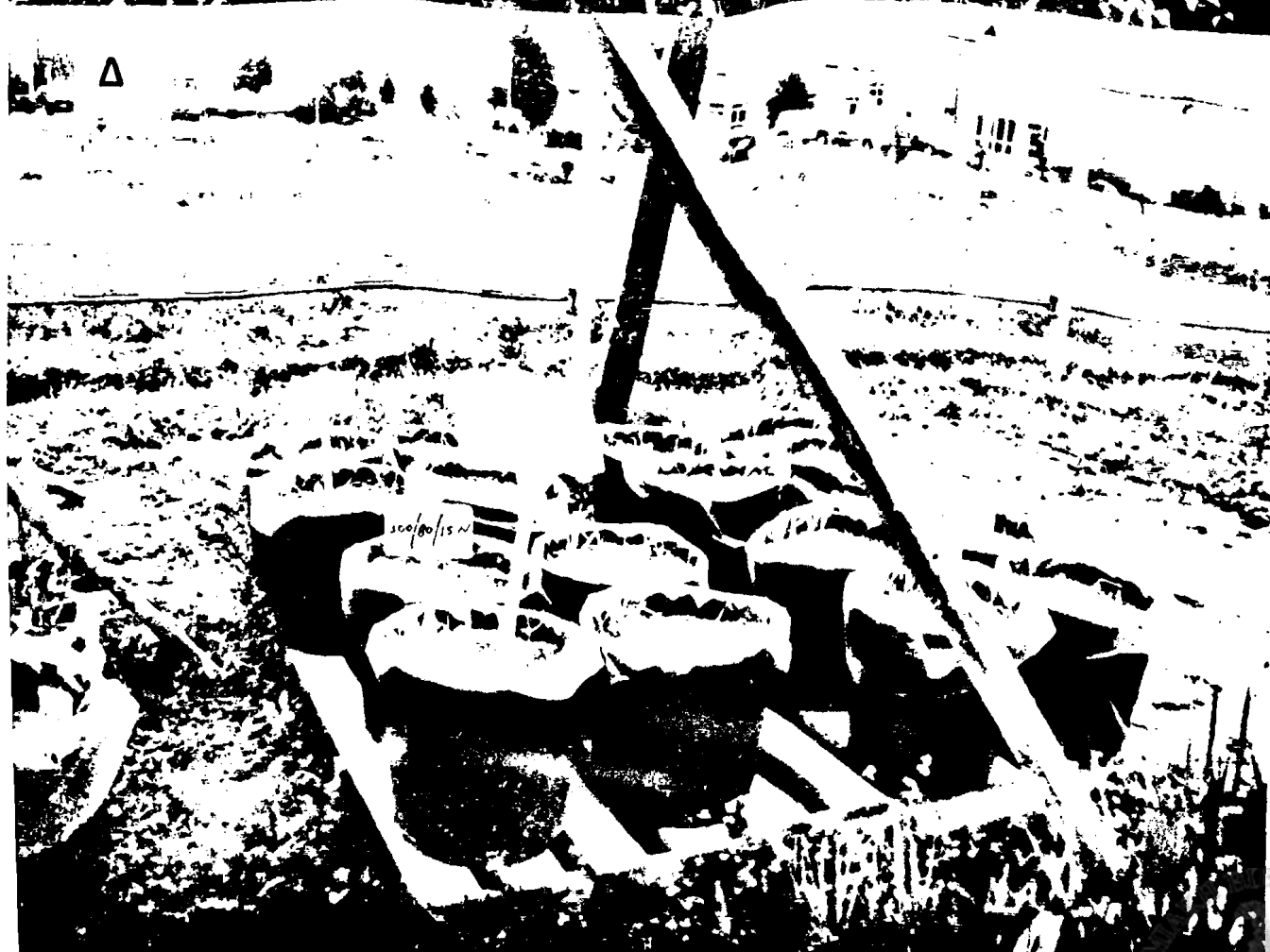
Εικόνα 1.1. Δοχεία με πειραματικές επεμβάσεις αλατότητας/υγρασίας/αζώτου θερμοκήπιο. Επιμέρους εικόνες από πάνω προς τα κάτω: 0 (Α), 75 (Β), 150 (Γ) 300 (Δ) mM NaCl. 40 και 80: 40 και 80 % ποσοστό εδαφικής υγρασίας της ρύκανότητας αντίστοιχα. 5 και 20 Ν: 5 και 20 μονάδες άζωτο επί πρσκη

A



B





Εικόνα 1.2. Δοχεία με πειραματικές επεμβάσεις αλατότητας/υγρασίας/αζώτου δικτυοκήπιο. Επιμέρους εικόνες από πάνω προς τα κάτω: 0 (Α), 75 (Β), 150 (Γ) 300 (Δ) mM NaCl. 40 και 80: 40 και 80% ποσοστό εδαφικής υγρασίας της οϊκανότητας αντίστοιχα 5 και 20 N: 5 και 20 μονάδες άζωτο αντίστοιχα



Εικόνα 1.3. Ρίζες μετά από πειραματικές επεμβάσεις αλατότητας/υγρασίας/αζώτου που χρησιμοποιήθηκαν για τη μέτρηση νωπού και ξηρού βάρους.

Η σπορά του κριθαριού (ποικιλία «Αθηναίδα») στα δοχεία έγινε στις 27-11-2009 όπου χρησιμοποιήθηκαν 22 σπόροι/δοχείο. Όταν τα φυτά κριθαριού ήταν στο στάδιο των 2-4 φύλλων εφαρμόστηκαν 3.15 μονάδες N, 1.92 μονάδες P_2O_5 , 3.46 μονάδες K_2O , 3.3 μονάδες CaO και 4.8 μονάδες/στρ Mg. Τέσσερις εβδομάδες μετά τη σπορά έγινε εφαρμογή θρεπτικού διαλύματος ιχνοστοιχείων. Η προετοιμασία των διαλυμάτων έγινε με τη μέθοδο Hoagland's Solution (Plant Nutrient Solution)

Hoagland's Solution (Plant Nutrient Solution)

Component Stock Solution mL Stock Solution/1L

2M KNO_3 202g/L 2.5

2M $Ca(NO_3)_2 \times 4H_2O$ 236g/0.5L 2.5

Iron (Sprint 138 iron chelate) 15g/L 1.5

2M $MgSO_4 \times 7H_2O$ 493g/L 1

1M NH_4NO_3 80g/L 1

Minors: 1



H_3BO_3 2.86g/L
 $\text{MnCl}_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$ 1.81g/L
 $\text{ZnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ 0.22g/L
 CuSO_4 0.051g/L
 $\text{H}_3\text{MoO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$ or 0.09g/L
 $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$ 0.12g/L
 1M KH_2PO_4 (pH to 6.0 136g/L 0.5
 with 3M KOH)

2M KNO_3	20,2 gr/100ml	2,54 λ.μ. K(K_2O) 0, 75 λ.μ. N
2M $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \times 4\text{H}_2\text{O}$	47,2 gr/ 100 ml	3,3 λ.μ. Ca (CaO) 1,6 λ.μ. N
Iron (Sprint 138 iron chelate)	1,5 gr/100 ml	
2M $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$	49,3gr/ 100 ml	4,8 λ.μ. Mg (MgO)
1M NH_4NO_3	8gr/ 100 ml	0,75 λ.μ. N
1M KH_2PO_4	13,6 gr/ ml	1,92 λ.μ. P (P_2O_5) 0,92 λ.μ. K (K_2O)

Για το επίπεδο άρδευσης 40% υδατοοικανότητας κάθε δοχείο ποτιζόταν με 150 ml απιονισμένο νερό, ενώ για το επίπεδο άρδευσης 80% υδατοοικανότητας με 300 ml απιονισμένο νερό σύμφωνα με τις ενδείξεις του υγρασιόμετρου που είχε τοποθετηθεί στο υπόστρωμα.

Μετά το φύτευμα αξιολογήθηκαν η φυτρωτική ικανότητα σπόρων 15, 30 και 60 ημέρες μετά τη σπορά, το ύψος των φυτών στο στάδιο του πρώτου κόμβου και στο στάδιο του ξεσταχυάσματος, ο αριθμός βλαστών στο στάδιο του αδελφώματος και το νωπό και ξηρό βάρος βλαστών και ριζών στο στάδιο του ξεσταχυάσματος.



ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΟ ΣΧΕΔΙΟ

Επεμβάσεις (θερμοκήπιο / δικτυοκήπιο)

Σχήμα 1. Πειραματικό σχέδιο επεμβάσεων (λίπανσης, άρδευσης και αλατότητας) σε θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο

	150	300		75	150	300		75	150	300		75	150	300	1
75	150	300		75	150	300		75	150	300		75	150	300	2
75	150	300		75	150	300		75	150	300		75	150	300	3
75	150	300		75	150	300		75	150	300		75	150	300	4
40%	40%	40%	80%	80%	80%	80%	40%	40%	40%	40%	80%	80%	80%	80%	IR
							5N	5N	5N	5N	5N	5N	5N		N

Επίπεδα αζωτούχου λίπανσης



Αζωτούχος λίπανση 5 kg/στρ



Αζωτούχος λίπανση 20 kg/στρ

Επίπεδα άρδευσης



40% υδατοϊκανότητας



80% υδατοϊκανότητας

Επίπεδα αλατότητας



0 mM



75 mM



150 mM



300 mM



Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης (θερμοκρασίας, αλατότητας, υγρασίας, αζώτου) στην ανάπτυξη των φυτών της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα'.

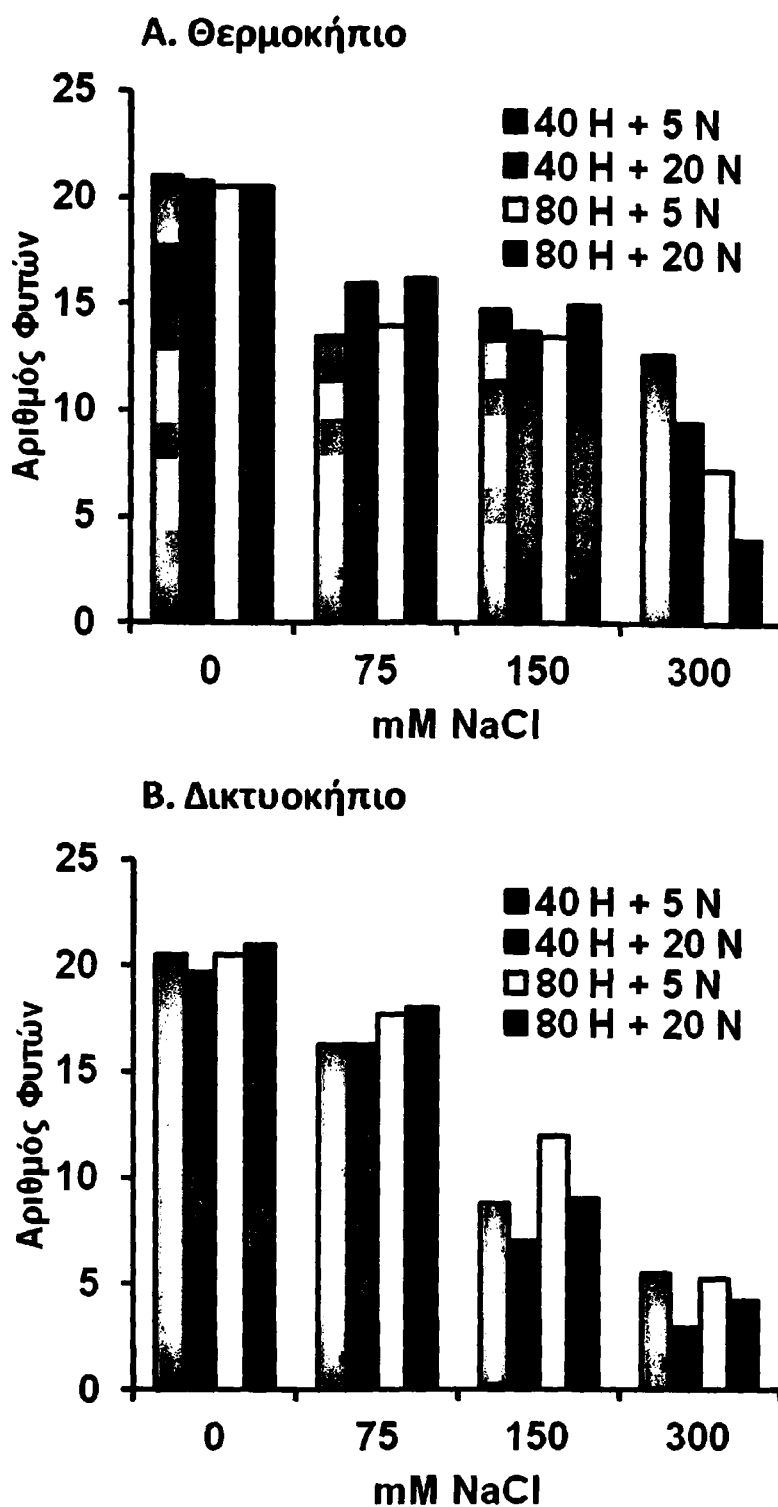
3.1.3. Αποτελέσματα και συζήτηση

3.1.3.1. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στη φυτρωτική ικανότητα (αριθμό φυτών 17 ημέρες μετά τη σπορά) των σπόρων κριθαριού

Στο σχήμα 1 παρουσιάζεται το πειραματικό σχέδιο των επεμβάσεων (λίπανσης, άρδευσης και αλατότητας) που έγιναν στο θερμοκήπιο και στο δικτυοκήπιο. Η ανάλυση των δεδομένων (ANOVA) έδειξε ότι η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων (αριθμός φυτών) της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα' επηρεάστηκε σημαντικά από τις συνθήκες καταπόνησης θερμοκρασία, επίπεδα αλατότητας και από την αλληλεπίδραση μεταξύ τους ($p < 0.001$). Ωστόσο, το χαρακτηριστικό αυτό δεν επηρεάστηκε σημαντικά από τα επίπεδα υγρασίας και αζώτου. Γενικά, η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM επηρεάστηκε περισσότερο στο δικτυοκήπιο από ότι στο θερμοκήπιο. Ειδικότερα, η φυτρωτική ικανότητα του κριθαριού (μέσος όρος δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) στο δικτυοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM ήταν 36 και 46%, αντίστοιχα μικρότερη από ότι στο θερμοκήπιο. Αντίθετα, στο επίπεδο αλατότητας 75 mM και στο μάρτυρα (0 mM) δεν υπήρχαν σημαντικές διαφορές στη φυτρωτική ικανότητα των φυτών μεταξύ των δυο τοποθεσιών (θερμοκήπιο δικτυοκήπιο). Τα αποτελέσματα του πειράματος στο θερμοκήπιο και στο δικτυοκήπιο έδειξαν ότι, κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, η φυτρωτική ικανότητα των φυτών κριθαριού μειώθηκε με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος (Σχήμα 2). Ειδικότερα, στο θερμοκήπιο, στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM η φυτρωτική ικανότητα των φυτών ήταν 28, 32 και 60%, αντίστοιχα μικρότερη από ότι στο μάρτυρα (0 mM), ενώ στο δικτυοκήπιο η αντίστοιχη μείωση ήταν 17, 56 και 78%. Στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM, στις περισσότερες περιπτώσεις, και στις δυο τοποθεσίες (θερμοκήπιο, δικτυοκήπιο) παρατηρήθηκε μικρή αύξηση στη φυτρωτική ικανότητα των φυτών με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας και της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20 kg/στρ (Σχήμα 2). Οι Storey and Wyn Jones (1978) αναφέρουν ότι το κριθάρι είναι πιο ευαίσθητο στην αλατότητα κατά την περίοδο του φυτρώματος και σε νεαρό στάδιο ανάπτυξης. Η ανεκτικότητα των φυτών κατά το

φύτρωμα και το νεαρό στάδιο ανάπτυξης υποδηλώνει την μετέπειτα πυκνότητα των φυτών στον αγρό σε συνθήκες αλατότητας. Τα περισσότερα σιτηρά, συμπεριλαμβανομένου και του κριθαριού, έχει βρεθεί να είναι πιο ανεκτικά στην αλατότητα κατά το φύτρωμα παρά κατά το νεαρό στάδιο ανάπτυξης. Έτσι, τα νεαρά φυτά είναι πιο ευαίσθητα στην αλατότητα και σε αυτό το στάδιο ανάπτυξης καθορίζεται η πυκνότητα των φυτών, και κατ' επέκταση η τελική παραγωγή (Ueda et al., 2007).

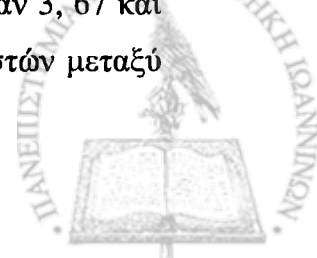




Σχήμα 2. Επίδραση της αζωτούχου λίπανσης και άρδευσης κάτω από διαφορετικά επίπεδα αλατότητας στον αριθμό φυτών κριθαριού, ποικιλίας Αθηναΐδα, 17 ημέρες μετά τη σπορά.

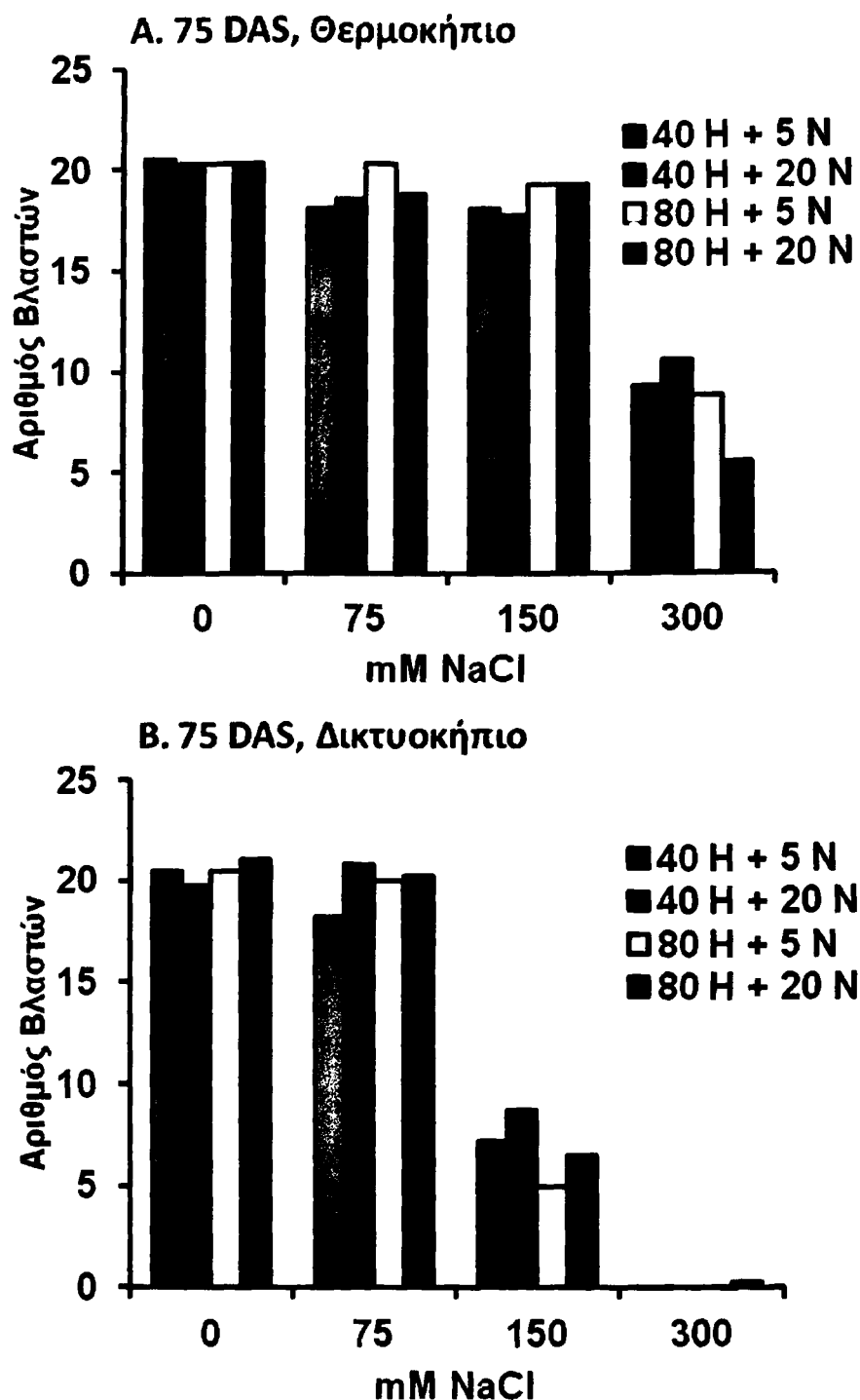
3.1.3.2. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στον αριθμό βλαστών κριθαριού

Η στατιστική ανάλυση των δεδομένων έδειξε ότι ο αριθμός βλαστών του κριθαριού 75 ημέρες μετά τη σπορά, όπως και η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων, επηρεάστηκε σημαντικά από τις συνθήκες καταπόνησης όπως η θερμοκρασία ανάπτυξης (θερμοκήπιο, δικτυοκήπιο), τα επίπεδα αλατότητας και από την αλληλεπίδραση μεταξύ τους ($p < 0.001$). Αντίθετα, τα επίπεδα υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης δεν επηρέασαν σημαντικά το χαρακτηριστικό αυτό του κριθαριού σε όλα τα επίπεδα αλατότητας. Ωστόσο, ο αριθμός βλαστών 110 ημέρες μετά τη σπορά επηρεάστηκε σημαντικά από τη θερμοκρασία ανάπτυξης, τα επίπεδα αλατότητας και από την αλληλεπίδραση μεταξύ τους ($p < 0.001$). Επιπλέον, το χαρακτηριστικό αυτό του κριθαριού επηρεάστηκε σημαντικά από τα επίπεδα άρδευσης και της αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$) και από τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ θερμοκρασία ανάπτυξης x επίπεδα άρδευσης ($p < 0.05$), θερμοκρασία ανάπτυξης x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$), επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$) θερμοκρασία ανάπτυξης x επίπεδα αλατότητας x επίπεδα άρδευσης ($p < 0.05$) και επίπεδα άρδευσης x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.05$). Τα αποτελέσματα των πειραμάτων στις δυο τοποθεσίες έδειξαν ότι, όπως και η φυτρωτική ικανότητα, ο αριθμός βλαστών του κριθαριού 75 και 110 ημέρες μετά τη σπορά στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM επηρεάστηκε περισσότερο στο δικτυοκήπιο από ότι στο θερμοκήπιο. Κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, ο αριθμός βλαστών του κριθαριού στο δικτυοκήπιο 75 ημέρες μετά τη σπορά στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM ήταν 63 και 99%, αντίστοιχα μικρότερος από ότι στο θερμοκήπιο. Η αντίστοιχη μείωση στις 110 ημέρες μετά τη σπορά ήταν 59 και 100%. Όπως και η φυτρωτική ικανότητα και ο αριθμός βλαστών (ικανότητα αδελφώματος) των φυτών κριθαριού στο θερμοκήπιο και στο δικτυοκήπιο 75 και 110 ημέρες μετά τη σπορά, κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος (Σχήματα 3.1. και 3.2.). Η μείωση ήταν μεγαλύτερη στα επίπεδα αλατότητας του υποστρώματος 150 και 300 0 mM. Ειδικότερα, ο αριθμός βλαστών του κριθαριού στο θερμοκήπιο 75 ημέρες μετά τη σπορά στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 0 mM ήταν 7, 9 και 59%, αντίστοιχα μικρότερος από ότι στο μάρτυρα (0 mM). Ωστόσο, στο δικτυοκήπιο η αντίστοιχη μείωση ήταν 3, 67 και 99.5%. Αντίθετα, στο μάρτυρα δεν υπήρχαν διαφορές στον αριθμό βλαστών μεταξύ

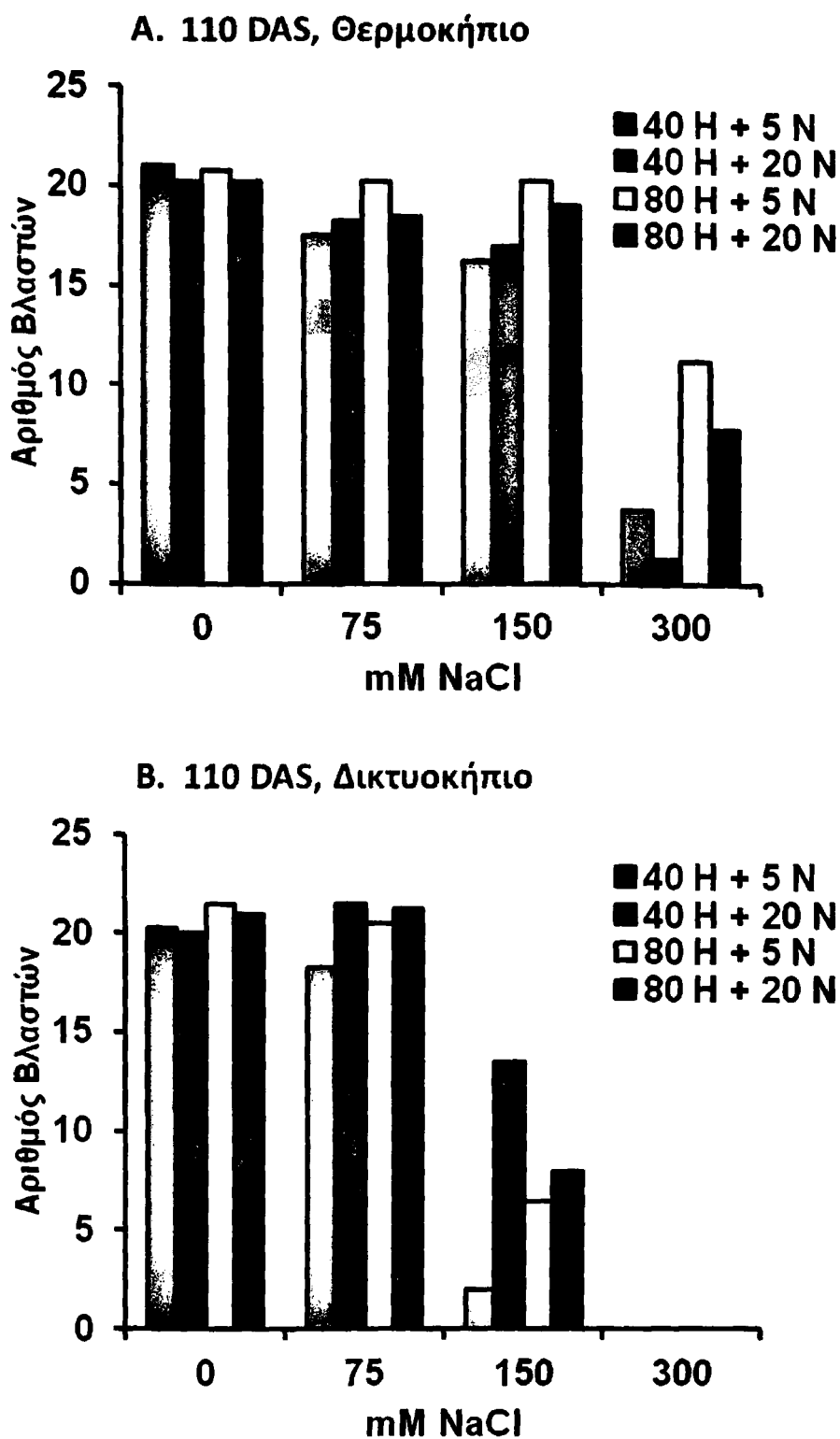


των πειραμάτων στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο. Επίσης, 110 ημέρες μετά τη σπορά ο αριθμός βλαστών στο θερμοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν 9, 10 και 71%, αντίστοιχα μικρότερος από ότι στο μάρτυρα, ενώ στο δικτυοκήπιο ο αριθμός βλαστών μειώθηκε κατά 64 και 100%, αντίστοιχα στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 0 mM. Σε όλα τα επίπεδα αλατότητας (0, 75, 150 και 300 mM), 75 ημέρες μετά τη σπορά στις περισσότερες περιπτώσεις, στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο ο αριθμός βλαστών δεν επηρεάστηκε σημαντικά από την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας και της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ (Σχήμα 3.1). Αντίθετα, 110 ημέρες μετά τη σπορά στα επίπεδα αλατότητας 75 και 150 mM στις περισσότερες περιπτώσεις, ο αριθμός βλαστών αυξήθηκε με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας και της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ (Σχήμα 3.2). Οι Ahmad et al. (2003) αναφέρουν επίσης, ότι η αύξηση του χλωριούχου νατρίου και του θειικού νατρίου επέφερε σημαντική μείωση στον αριθμό των παραγόμενων αδελφιών του κριθαριού.





Σχήμα 3.1. Επίδραση της αζωτούχου λίπανσης και άρδευσης κάτω από διαφορετικά επίπεδα αλατότητας στον αριθμό βλαστών κριθαριού, ποικιλίας Αθηναίδα, 75 ημέρες μετά τη σπορά.

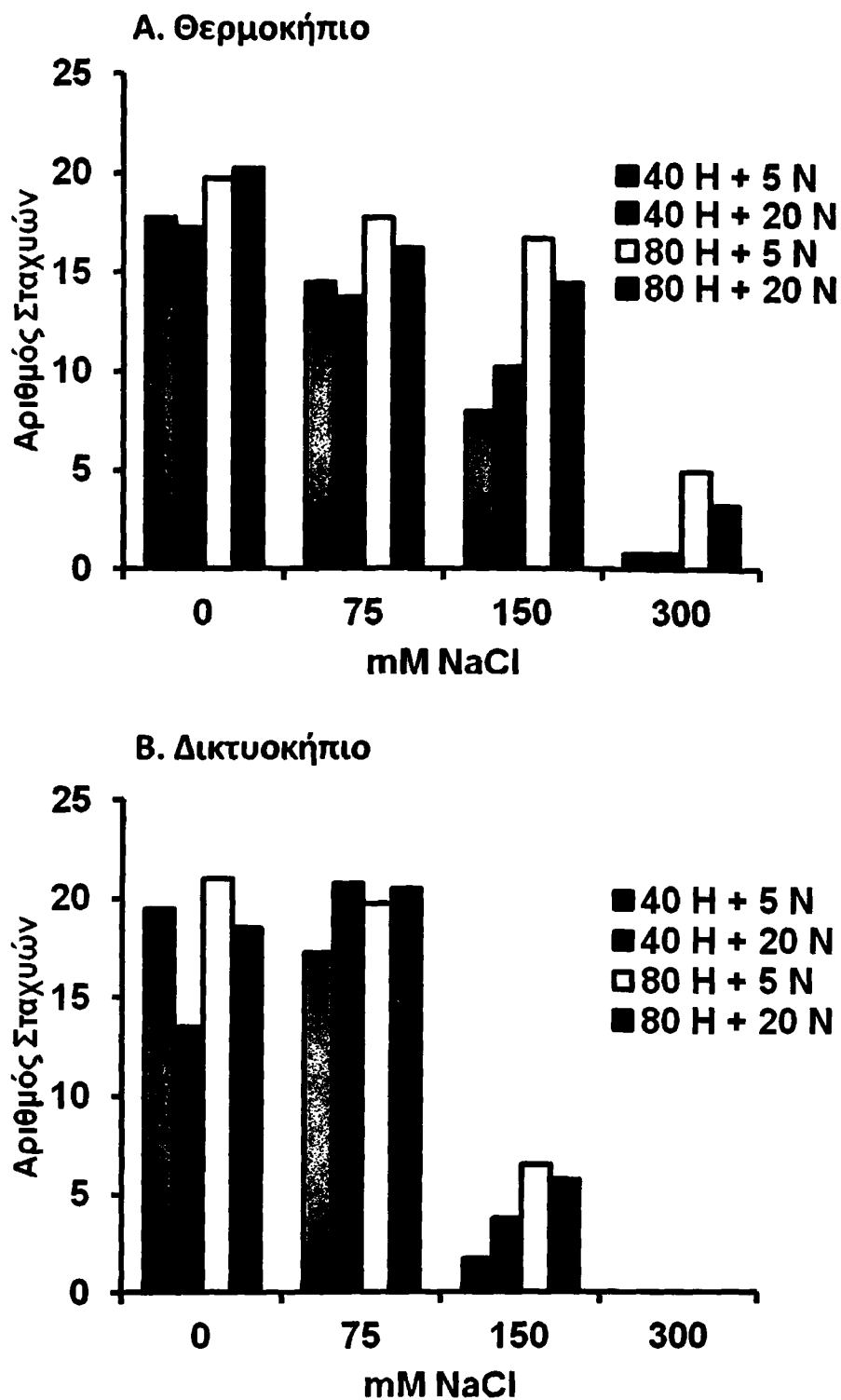


Σχήμα 3.2. Επίδραση της αζωτούχου λίπανσης και άρδευσης κάτω από διαφορετικά επίπεδα αλατότητας στον αριθμό βλαστών κριθαριού, ποικιλίας Αθηναΐδα, 110 ημέρες μετά τη σπορά.

3.1.3.3. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στον αριθμό σταχυών του κριθαριού

Η ανάλυση των δεδομένων έδειξε ότι το χαρακτηριστικό αυτό του κριθαριού επηρεάστηκε σημαντικά από τη θερμοκρασία ανάπτυξης, τα επίπεδα αλατότητας, τα επίπεδα άρδευσης ($p < 0.001$), τα επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.05$) και από τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ θερμοκρασίας ανάπτυξης x επίπεδα αλατότητας, επίπεδα αλατότητας x επίπεδα άρδευσης ($p < 0.001$), θερμοκρασία ανάπτυξης x επίπεδα αλατότητας x επίπεδα άρδευσης), επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$), θερμοκρασίας ανάπτυξης x επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$) και επίπεδα αλατότητας x επίπεδα άρδευσης x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$). Γενικά, τα αποτελέσματα και των δυο πειραμάτων έδειξαν ότι ο αριθμός σταχυών σε όλες τις επεμβάσεις ήταν μικρότερος από ότι ο αριθμός βλαστών 120 ημέρες μετά τη σπορά. Επίσης, ο αριθμός σταχυών μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος από 0 σε 300 mM. Η μείωση σε όλες τις επεμβάσεις ήταν μεγαλύτερη στο δικτυοκύπιο από ότι στο θερμοκήπιο. Επιπλέον, στο μάρτυρα και στα επίπεδα αλατότητας 75 και 150 mM το χαρακτηριστικό αυτό του κριθαριού αυξήθηκε σημαντικά με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας. Αντίθετα, η αύξηση της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ δεν επηρέασε σημαντικά τον αριθμό σταχυών (Σχήμα 4). Ειδικότερα, στο θερμοκήπιο ο αριθμός σταχυών (μέσος όρος δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν μειωμένος κατά 17, 34 και 87%, αντίστοιχα συγκριτικά με το μάρτυρα (0 mM). Ωστόσο, η μείωση στο δικτυοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM ήταν 76 και 100%. Τα αποτελέσματα στο θερμοκήπιο και στο δικτυοκήπιο έδειξαν ότι με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων της αζωτούχου λίπανσης (5, 20kg/στρ) το χαρακτηριστικό αυτό του κριθαριού αυξήθηκε από 15 έως και 88%. Παρόμοια αποτελέσματα αναφέρονται από τους Οι Ahmad et al. (2003) οι οποίοι βρήκαν ότι η αύξηση του χλωριούχου νατρίου και του θεικού νατρίου επέφερε μείωση στον αριθμό σταχυών του κριθαριού, στο μήκος του, στον αριθμό σταχυιδίων ανά στάχυ και στην παραγωγή ανά φυτό.



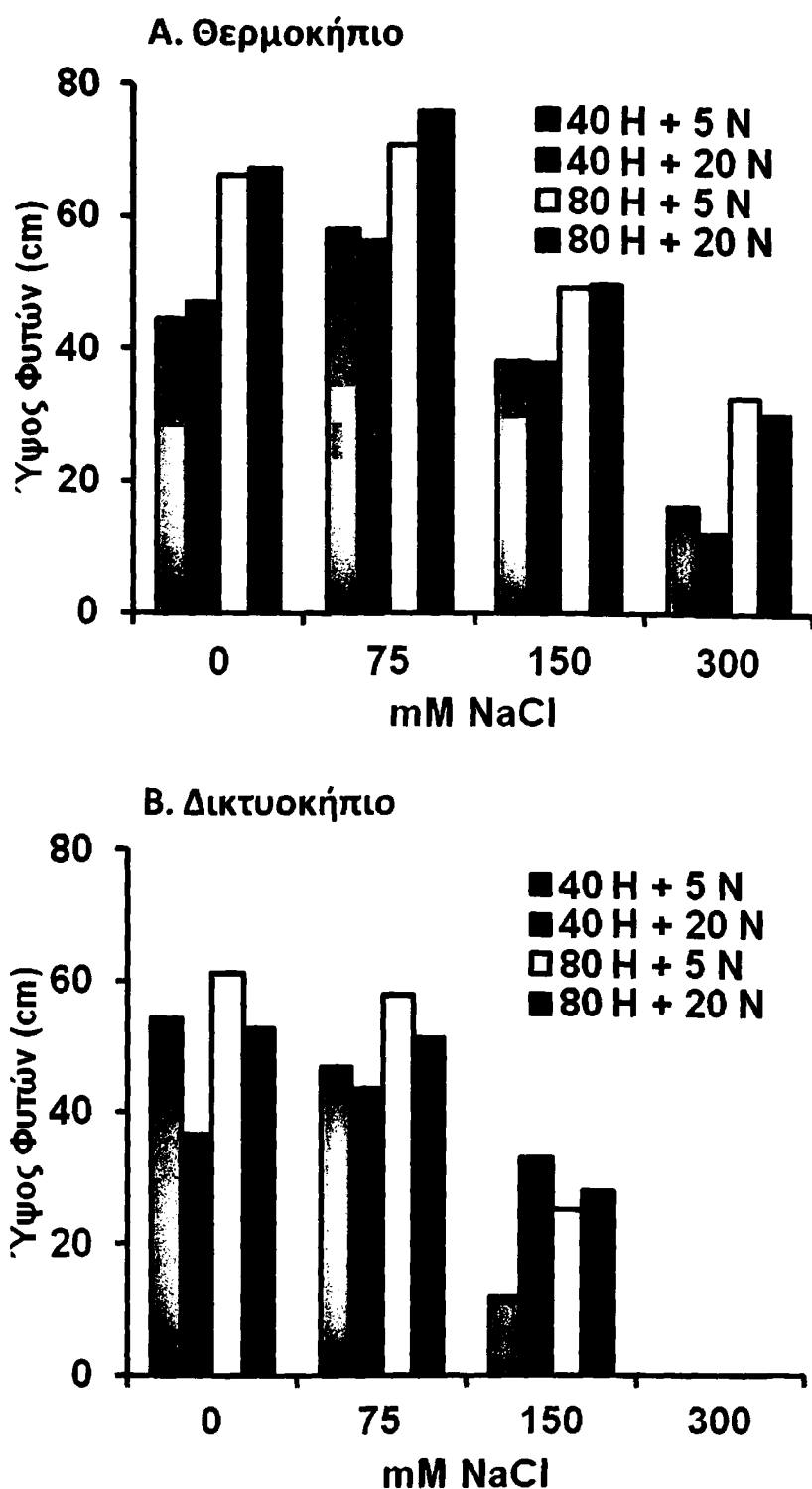


Σχήμα 4. Επίδραση της αζωτούχου λίπανσης και άρδευσης κάτω από διαφορετικά επίπεδα αλατότητας στον αριθμό σταχυών κριθαριού, ποικιλίας Αθηναΐδα, 120 ημέρες μετά τη σπορά.

3.1.3.4. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στο ύψος φυτών του κριθαριού

Η ανάλυση των δεδομένων έδειξε ότι το ύψος φυτών της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα' επηρεάστηκε σημαντικά από τις συνθήκες καταπόνησης θερμοκρασία, επίπεδα αλατότητας και από την αλληλεπίδραση μεταξύ τους ($p < 0.001$). Επιπλέον, το χαρακτηριστικό αυτό επηρεάστηκε σημαντικά και από τα επίπεδα υγρασίας ($p < 0.001$) και από τις αλληλεπιδράσεις επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$) και θερμοκρασίας ανάπτυξης x επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$). Γενικά, το ύψος των φυτών στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM επηρεάστηκε περισσότερο στο δικτυοκήπιο από ότι στο θερμοκήπιο. Ειδικότερα, το ύψος φυτών του κριθαριού (μέσος όρος δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) στο δικτυοκήπιο σε όλα τα επίπεδα αλατότητας ήταν 15, 17, 48 και 60%, αντίστοιχα μικρότερο από ότι στο θερμοκήπιο. Τα αποτελέσματα του πειράματος στις δύο τοποθεσίες έδειξαν ότι, κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, το ύψος φυτών του κριθαριού μειώθηκε με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος (Σχήμα 5). Ειδικότερα, στο θερμοκήπιο, στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM το ύψος των φυτών ήταν 24 και 62%, αντίστοιχα, μικρότερο από ότι στο μάρτυρα (0 mM), ενώ στο δικτυοκήπιο η μείωση στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν, αντίστοιχα, 2, 40 και 100%. Στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM, στις περισσότερες περιπτώσεις, στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο το ύψος φυτών αυξήθηκε με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας του εδάφους και της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ (Σχήμα 5)





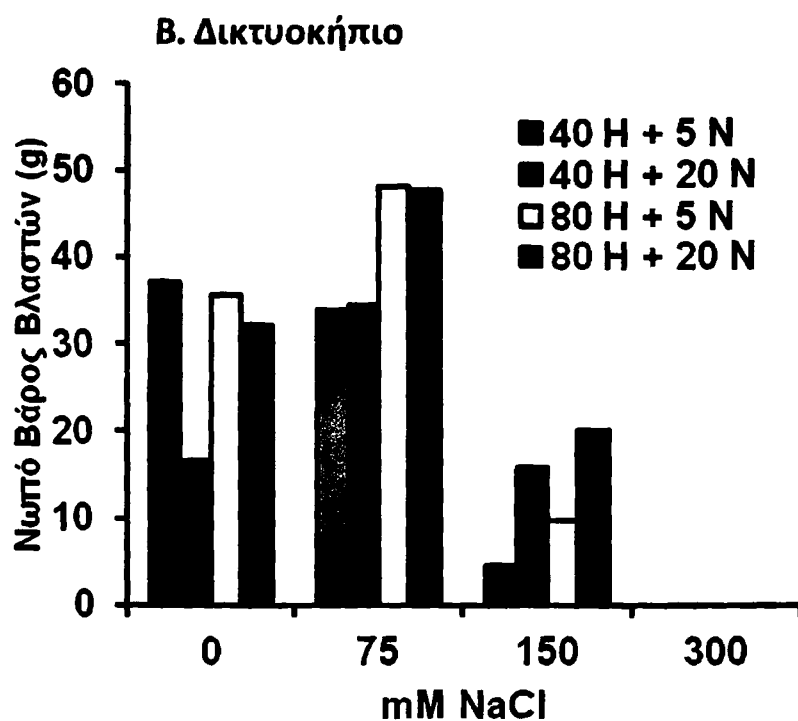
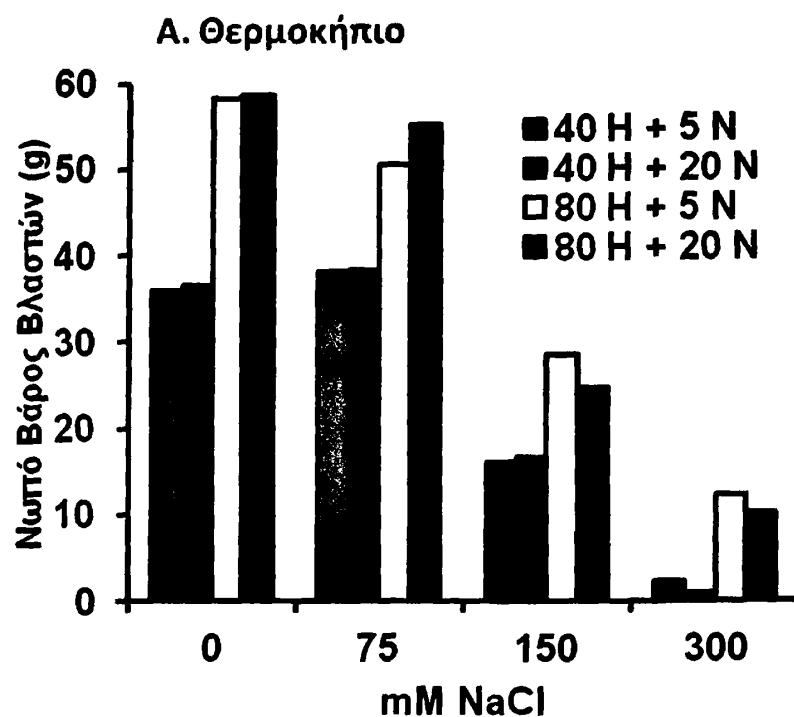
Σχήμα 5. Επίδραση της αζωτούχου λίπανσης και άρδευσης κάτω από διαφορετικά επίπεδα αλατότητας στο ύψος φυτών κριθαριού, ποικιλίας Αθηναΐδα, 130 ημέρες μετά τη σπορά.

3.1.3.5. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στο νωπό και ξηρό βάρος βλαστών του κριθαριού

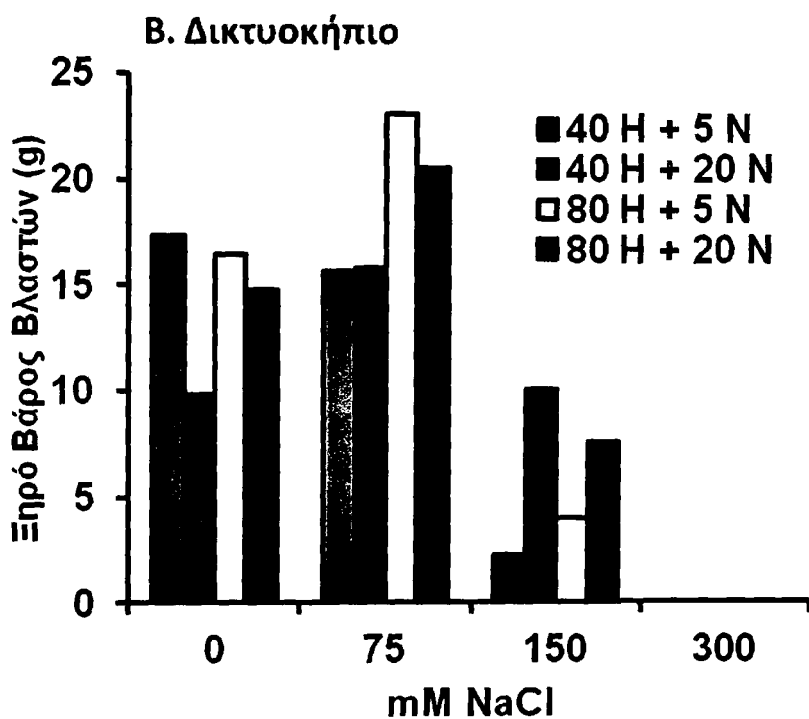
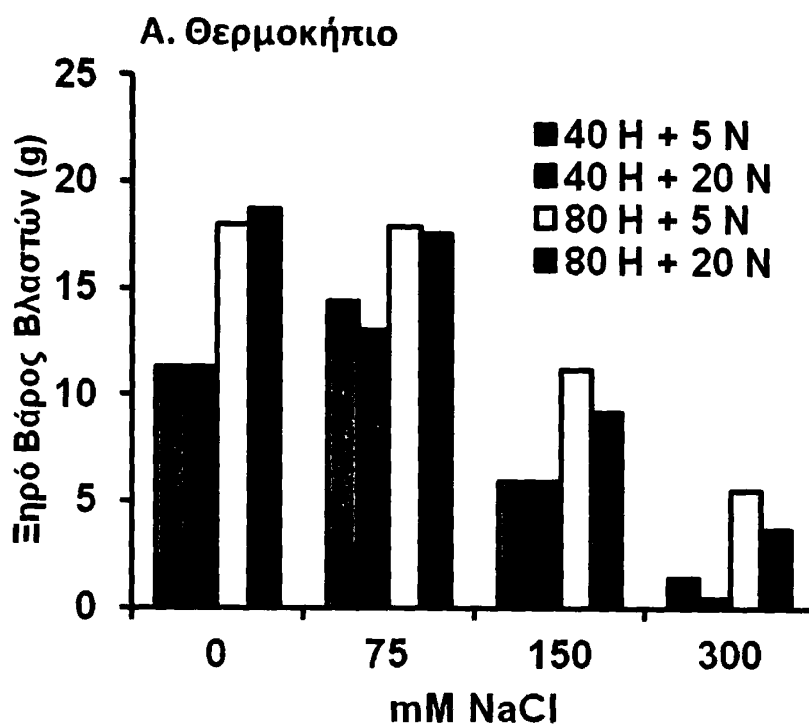
Τα δεδομένα του νωπού βάρους των φυτών κριθαριού και η στατιστική τους επεξεργασία έδειξαν ότι το χαρακτηριστικό αυτό επηρεάστηκε σημαντικά από τις συνθήκες καταπόνησης όπως η θερμοκρασία ανάπτυξης, τα επίπεδα αλατότητας και από την αλληλεπίδραση μεταξύ τους ($p < 0.001$). Επίσης, τα επίπεδα υγρασίας επηρέασαν σημαντικά το χαρακτηριστικό αυτό του κριθαριού σε όλα τα επίπεδα αλατότητας ($p < 0.001$). Επιπλέον, το νωπό βάρος των φυτών επηρεάστηκε σημαντικά και από τις αλληλεπιδράσεις: θερμοκρασία ανάπτυξης x επίπεδα υγρασίας ($p < 0.001$), επίπεδα αλατότητας x επίπεδα υγρασίας, επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$) και θερμοκρασία ανάπτυξης x επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$) (Σχήμα 6.1.) Ωστόσο, το ξηρό βάρος δεν επηρεάστηκε από τη θερμοκρασία ανάπτυξης αλλά επηρεάστηκε σημαντικά από τα επίπεδα αλατότητας, υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$) (Σχήμα 6.2.). Επιπλέον, το χαρακτηριστικό αυτό του κριθαριού επηρεάστηκε σημαντικά από τις αλληλεπιδράσεις: θερμοκρασία ανάπτυξης x επίπεδα υγρασίας x επίπεδα αλατότητας ($p < 0.001$), επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$) και θερμοκρασία ανάπτυξης x επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.001$). Τα αποτελέσματα των πειραμάτων στις δυο τοποθεσίες έδειξαν ότι το νωπό βάρος των φυτών κριθαριού στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM επηρεάστηκε περισσότερο στο δικτυοκήπιο από ότι στο θερμοκήπιο. Ειδικότερα, το νωπό βάρος βλαστών των φυτών κριθαριού, κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, στο δικτυοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν 10, 38 και 92%, αντίστοιχα μικρότερος από ότι στο θερμοκήπιο (Σχήμα 6.1.). Ωστόσο, η αντίστοιχη μείωση του ξηρού βάρους δεν ήταν σημαντική. (Σχήμα 6.2.). Κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, το νωπό βάρος των φυτών μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος. Αντίθετα, δεν υπήρχαν σημαντικές διαφορές στο ξηρό βάρος μεταξύ του μάρτυρα και των 75 mM αλατότητας (Σχήμα 6.2.). Ειδικότερα, το νωπό βάρος του κριθαριού στο θερμοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν 5, 55 και 77%, αντίστοιχα μικρότερος από ότι στο μάρτυρα (0 mM). Ωστόσο, στο δικτυοκήπιο στα 75 mM αλατότητας το νωπό βάρος ήταν 17% μεγαλύτερο από ότι στο μάρτυρα, ενώ η αντίστοιχη μείωση στα 150 και 300 mM αλατότητας ήταν 57 και 99%. Σε ότι αφορά το ξηρό βάρος, στα 75 mM αλατότητας αυξήθηκε κατά 6 και

28%, αντίστοιχα στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο, σε σχέση με το μάρτυρα, ενώ, αντίθετα, μειώθηκε στα 150 και 300 mM αλατότητας κατά 49 και 76%, αντίστοιχα, στο θερμοκήπιο και κατά 68 και 100% στο δικτυοκήπιο. Σε όλα τα επίπεδα αλατότητας (0, 75, 150 και 300 mM) και αζωτούχου λίπανσης (5, 20kg/στρ) στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο το νωπό και ξηρό βάρος των βλαστών επηρεάστηκε σημαντικά από την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας. Ειδικότερα, το νωπό βάρος στο θερμοκήπιο αυξήθηκε από 34 έως και 90%, ενώ στο δικτυοκήπιο από 21 έως 34%. Ωστόσο, η αντίστοιχη αύξηση του ξηρού βάρους ήταν 23, 40% και 12, 27%.





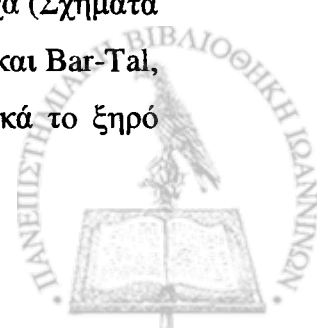
Σχήμα 6.1. Επίδραση της αζωτούχου λίπανσης και άρδευσης κάτω από διαφορετικά επίπεδα αλατότητας στο νωπό βάρος βλαστών κριθαριού, ποικιλίας Αθηναΐδα, 135 ημέρες μετά τη σπορά.



Σχήμα 6.2. Επίδραση της αζωτούχου λίπανσης και άρδευσης κάτω από διαφορετικά επίπεδα αλατότητας στο ξηρό βάρος βλαστών κριθαριού, ποικιλίας Αθηναΐδα, 135 ημέρες μετά τη σπορά.

3.1.3.6. Επιδράσεις των συνθηκών καταπόνησης στο νωπό και ξηρό βάρος ριζών

Η στατιστική επεξεργασία των δεδομένων του νωπού και ξηρού βάρους ριζών των φυτών κριθαριού έδειξε ότι επηρεάστηκαν σημαντικά από τις συνθήκες καταπόνησης όπως η θερμοκρασία ανάπτυξης, τα επίπεδα αλατότητας και από την αλληλεπίδραση μεταξύ τους ($p < 0.001$). Επιπλέον, το νωπό βάρος επηρεάστηκε και από τα επίπεδα άρδευσης και από τις αλληλεπιδράσεις θερμοκρασίας ανάπτυξης x επίπεδα υγρασίας, επίπεδα αλατότητας x επίπεδα υγρασίας ($p < 0.001$) και από την αλληλεπίδραση θερμοκρασίας ανάπτυξης x επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.05$). Ωστόσο, το ξηρό βάρος ριζών επηρεάστηκε επιπλέον μόνο από επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.01$) και από την αλληλεπίδραση θερμοκρασίας ανάπτυξης x επίπεδα αλατότητας x επίπεδα αζωτούχου λίπανσης ($p < 0.01$). Τα αποτελέσματα των πειραμάτων έδειξαν ότι όπως το νωπό και ξηρό βάρος βλαστών των φυτών κριθαριού και το νωπό και ξηρό βάρος ριζών στο μάρτυρα και στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM στο θερμοκήπιο ήταν σημαντικά μεγαλύτερα από ότι στο δικτυοκήπιο. Επίσης, το νωπό και ξηρό βάρος ριζών στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM επηρεάστηκε περισσότερο στο δικτυοκήπιο από ότι στο θερμοκήπιο. Επιπλέον, κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, το νωπό και ξηρό βάρος ριζών μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος. Ειδικότερα, το νωπό βάρος ριζών των φυτών κριθαριού στο θερμοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM ήταν 52 και 82%, αντίστοιχα μικρότερος από ότι στο μάρτυρα (0 mM). Ωστόσο, η μείωση του ξηρού βάρους στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν 48, 81 και 95%. Επίσης, το νωπό βάρος ριζών των φυτών κριθαριού στο δικτυοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν 18, 63 και 86, αντίστοιχα μικρότερος από ότι στο μάρτυρα, ενώ η αντίστοιχη μείωση του ξηρού βάρους ήταν 40, 74 και 82% (Σχήματα 7.1 και 7.2). Σε όλα τα επίπεδα αλατότητας (0, 75, 150 και 300 mM) και αζωτούχου λίπανσης (5, 20kg/στρ) στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο, στις περισσότερες περιπτώσεις, το νωπό και ξηρό βάρος ριζών αυξήθηκε σημαντικά με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας. Ειδικότερα, το νωπό και ξηρό βάρος ριζών στο θερμοκήπιο αυξήθηκε από 2.5 έως 52% και 14 έως 39%, αντίστοιχα, ενώ στο δικτυοκήπιο από 2 έως 43% και 1 έως 22%, αντίστοιχα (Σχήματα 7.1 και 7.2). Παρόμοια αποτελέσματα βρήκαν οι Pessarakli, et al. (1988) και Bar-Tal, et al. (1991). Ειδικότερα, αναφέρουν ότι η αλατότητα μειώνει σημαντικά το ξηρό



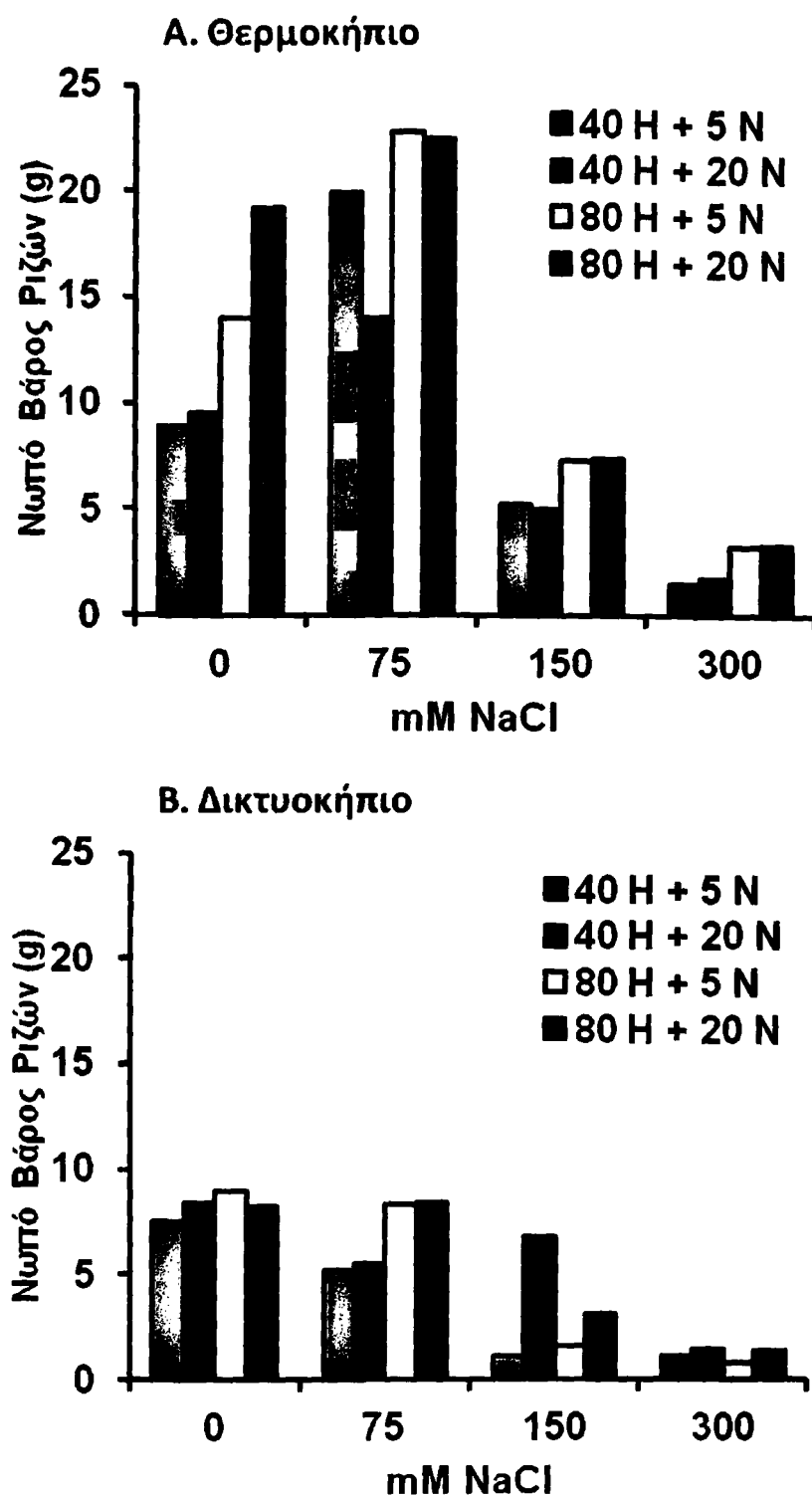
βάρος των βλαστών και των ριζών και επιπλέον αυξημένο βαθμό μείωσης του ξηρού βάρους παραγωγής σε επίπεδα υψηλής αλατότητας. Σε άλλη έρευνα με γενοτύπους σιταριού, οι Saqib et al. (2000) αναφέρουν σημαντική μείωση σε όλες τις παραμέτρους ανάπτυξης, με την αύξηση της συγκέντρωσης των αλάτων Na^+ και Cl^- , καθώς και μείωση της συγκέντρωσης του K^+ και του λόγου K^+/Na^+ στα φυτά. Η αλατότητα επηρεάζει τη φυσιολογία του φυτού προκαλώντας αλλαγές στην οξειδωτική, οσμωτική και ιονική κατάσταση των κυττάρων και γενικά σταματά την ανάπτυξη των φυτών και την παραγωγικότητα τους (Al-Karaki, 2000). Πιο συγκεκριμένα, δυσμενή προβλήματα στην ανάπτυξη των φυτών προκύπτουν άμεσα από την τοξικότητα ιόντων ή έμμεσα από την έλλειψη διαθεσιμότητας του νερού που προκαλείται επίσης από την παρουσία ιόντων, τα οποία δημιουργούν ανισορροπίες στο οσμωτικό δυναμικό μεταξύ εδάφους και φυτών (Marschner, 1986; Hasegawa et al., 1986). Η αλατότητα επηρεάζει την πρόσληψη νερού από τα φυτά αλλάζοντας την ισορροπία ηλεκτρολυτών μεταξύ νερού και φυτικών ιστών (Pessarakli, et al., 1989). Ωστόσο, σημαντικό ρόλο παίζει ο χρόνος που τα φυτά είναι εκτεθειμένα σε συνθήκες αλατότητας (Munns, 2002). Συγκεκριμένα, ενώ έχει βρεθεί ότι το σκληρό σιτάρι είναι πιο ευαίσθητο στην αλατότητα από ότι το μαλακό παρουσιάζοντας μειωμένες αποδόσεις (Francois et al., 1986), σε συνθήκες αλατότητας για μικρό χρονικό διάστημα δεν αναφέρονται σημαντικές διαφορές μεταξύ σκληρού και μαλακού σιταριού, ούτε και μεταξύ κριθαριού και των τριτικάλε (Munns et al., 1995). Αυτό συνεπάγεται ότι τα φυτά υπό συνθήκες καταπόνησης απαιτούν περισσότερο νερό και συχνότερη άρδευση, συγκριτικά με τα φυτά που αναπτύσσονται σε κανονικές συνθήκες (Pessarakli, et al., 1989). Οι Khayyat et al (2009) αναφέρουν ότι η αύξηση της ρίζας αναστέλλεται από την έκθεση σε υψηλή αλατότητα, ως αποτέλεσμα και οσμωτικής και ιοντικής καταπόνησης (Περαιτέρω, κάτω από συνθήκες αλατότητας, αλλάζουν οι δραστηριότητες πολλών ενζύμων που συμμετέχουν στην αφομοίωση αζώτου και θείου στα φυτά, μειώνοντας την ενεργειακή τους κατάσταση, και αυξάνοντας τη ζήτηση για άζωτο και θείο (Siddiqui et al. 2009).

Σε ότι αφορά την υδατική καταπόνηση αναφέρεται ότι είναι η πτώση της τιμής του δυναμικού νερού των κυττάρων και οφείλεται είτε στην περιορισμένη διαθεσιμότητα νερού από το περιβάλλον είτε στην οσμωτική καταπόνηση των κυττάρων από υψηλές συγκεντρώσεις αλάτων στο έδαφος. Αποτελεί τον σημαντικότερο, από πλευράς απωλειών γεωργικής παραγωγής, παράγοντα

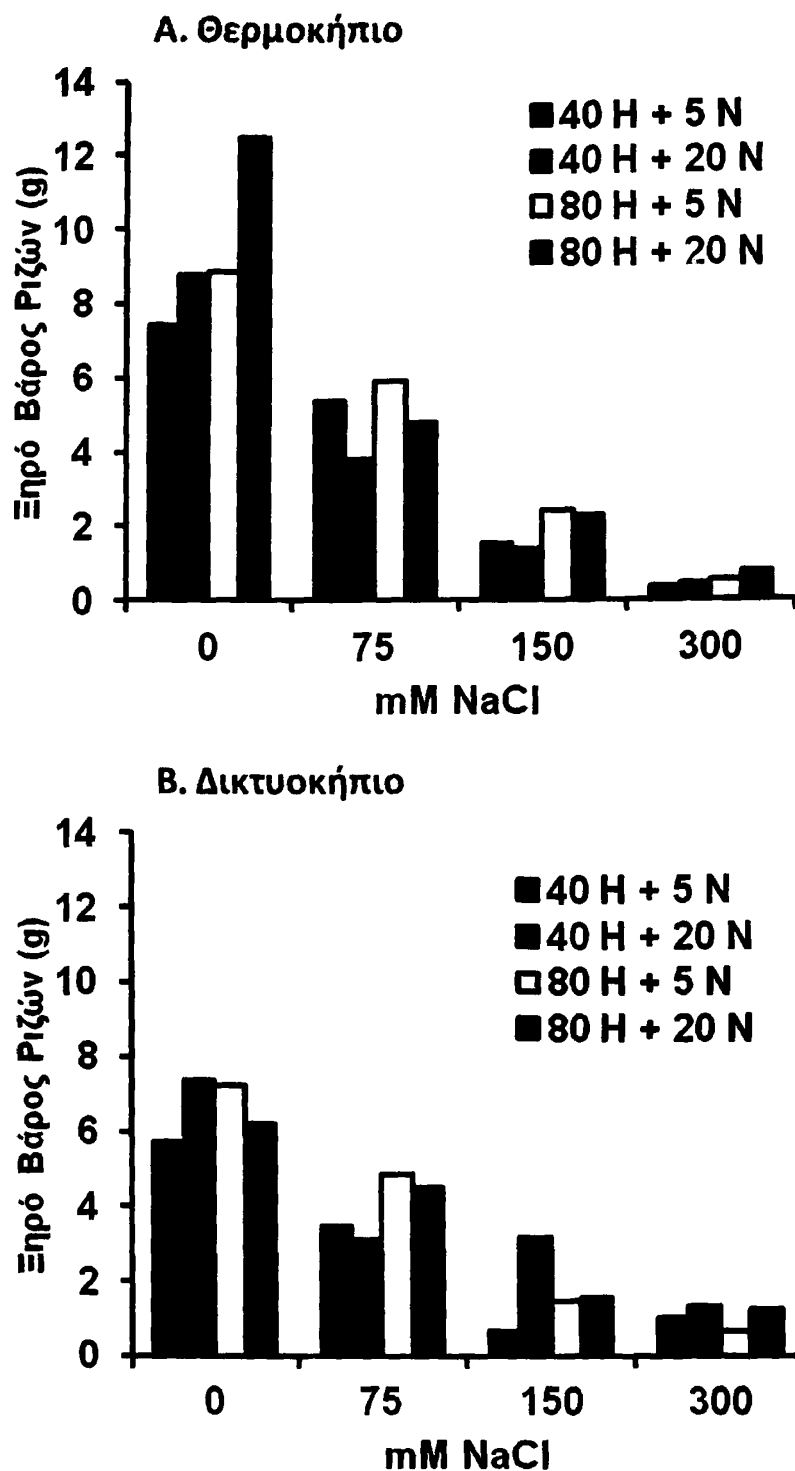


καταπόνησης σε παγκόσμιο επίπεδο (Sangakkara et al., 2010). Η δυναμική της ανάπτυξης της ρίζας κάτω από συνθήκες ξηρασίας μπορεί να είναι ένας βασικός παράγοντας για την κατανόηση της συμβολής των ριζών στην αντοχή σε ξηρασία (Sriroth et al., 2001). Η ανάπτυξη των ριζών συνήθως επηρεάζεται λιγότερο από την ξηρασία σε σχέση με την ανάπτυξη των βλαστών. Αυτή η χαμηλότερη ευαισθησία φαίνεται να σχετίζεται με ταχεία οσμωτική προσαρμογή της ρίζας για την αντιμετώπιση της μείωσης του νερού στο έδαφος (Sharp et al. 2004). Έτσι, μια μείωση του λόγου βλαστός/ρίζα είναι μία συνηθισμένη παρατήρηση κάτω από συνθήκες ξηρασίας, η οποία απορρέει είτε από την αύξηση της ριζικής ανάπτυξης ή από μια σχετικά μεγαλύτερη μείωση της βλαστικής αύξησης σε σχέση με την αύξηση της ρίζας (Franco et al. 2006). Φυσικά, δεν είναι μόνο η αναλογία βλαστού/ρίζα, αλλά και αρκετά άλλα χαρακτηριστικά όπως το μήκος ρίζας, το νωπό και ξηρό βάρος, η διάμετρος και επιφάνεια, το βάθος ρίζας ή το πάχος του φλοιού και συμπεριφορές όπως η σκλήρυνση και η υδραυλική αγωγιμότητα που μπορεί να επηρεάζονται έντονα από την ξηρασία και υδατική καταπόνηση. Οι Munoz-Arboleda et al. (2006) αναφέρουν ότι, αρκετές φορές, η καταπόνηση από έλλειψη αζώτου ή άλλου θρεπτικού στοιχείου που συμβάλλει στην ανάπτυξη του φυτού έχει παρόμοια επίδραση στην παραγωγή όπως και η καταπόνηση από έλλειψη υγρασίας.





Σχήμα 7.1. Επίδραση της αζωτούχου λίπανσης και άρδευσης κάτω από διαφορετικά επίπεδα αλατότητας στο νωπό βάρος ριζών κριθαριού, ποικιλίας Αθηναΐδα, 135 ημέρες μετά τη σπορά.



Σχήμα 7.2. Επίδραση της αζωτούχου λίπανσης και άρδευσης κάτω από διαφορετικά επίπεδα αλατότητας στο ξηρό βάρος ριζών κριθαριού, ποικιλίας Αθηναίδα, 135 ημέρες μετά τη σπορά.

3.1.4. Συμπεράσματα

1. Η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων (αριθμός φυτών) της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα' επηρεάστηκε σημαντικά από τις συνθήκες καταπόνησης (αλατότητας, υγρασίας και λίπανσης).

2. Η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων που αναπτύχθηκαν στο δικτυοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM ήταν 36 και 46%, αντίστοιχα μικρότερη από ότι στο θερμοκήπιο.

3. Και στις δύο τοποθεσίες (θερμοκήπιο δικτυοκήπιο), κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, η φυτρωτική ικανότητα των φυτών κριθαριού μειώθηκε με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος.

4. Στο θερμοκήπιο, στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM η φυτρωτική ικανότητα των φυτών ήταν 28, 32 και 60%, αντίστοιχα, μικρότερη από ότι στο μάρτυρα (0 mM), ενώ στο δικτυοκήπιο η αντίστοιχη μείωση ήταν 17, 56 και 78%.

5. Η αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας και της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM, στις περισσότερες περιπτώσεις, προκάλεσε μικρή αύξηση στη φυτρωτική ικανότητα των φυτών κριθαριού και στις δυο τοποθεσίες.

6. Στις δύο τοποθεσίες, ο αριθμός βλαστών του κριθαριού 75 και 110 ημέρες μετά τη σπορά, όπως και η φυτρωτική ικανότητα, στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM μειώθηκε περισσότερο στο δικτυοκήπιο σε σχέση με το θερμοκήπιο.

7. Κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, ο αριθμός βλαστών του κριθαριού στο δικτυοκήπιο 75 ημέρες μετά τη σπορά, στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM, ήταν 63 και 99%, αντίστοιχα μικρότερος από ότι στο θερμοκήπιο. Η αντίστοιχη μείωση 110 ημέρες μετά τη σπορά ήταν 59 και 100%.

8. Ο αριθμός βλαστών (ικανότητα αδελφώματος) των φυτών κριθαριού στο θερμοκήπιο και στο δικτυοκήπιο 75 και 110 ημέρες μετά τη σπορά, κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος.



9. Στο θερμοκήπιο 110 ημέρες μετά τη σπορά, ο αριθμός βλαστών στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν 9, 10 και 71%, αντίστοιχα μικρότερος από ότι στο μάρτυρα, ενώ στο δικτυοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM ο αριθμός βλαστών μειώθηκε κατά 64 και 100%, αντίστοιχα.

10. Σε όλα τα επίπεδα αλατότητας (0, 75, 150 και 300 mM), 75 ημέρες μετά τη σπορά στις περισσότερες περιπτώσεις, στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο ο αριθμός βλαστών δεν επηρεάστηκε σημαντικά από την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας και της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ.

11. Ο αριθμός σταχυών στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο, 120 ημέρες μετά τη σπορά, ήταν μικρότερος από ότι ο αριθμός βλαστών. Ωστόσο, μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος από 0 σε 300 mM.

12. Στο θερμοκήπιο ο αριθμός σταχυών (μέσος όρος δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν μειωμένος κατά 17, 34 και 87%, αντίστοιχα, συγκριτικά με το μάρτυρα (0 mM). Ωστόσο, η αντίστοιχη μείωση στο δικτυοκήπιο ήταν 31, 76 και 100%.

13. Τα αποτελέσματα στο θερμοκήπιο και στο δικτυοκήπιο έδειξαν ότι με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων της αζωτούχου λίπανσης ο αριθμός σταχυών κριθαριού αυξήθηκε από 15 έως και 88%.

14. Το ύψος φυτών στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM επηρεάστηκε περισσότερο στο δικτυοκήπιο από ότι στο θερμοκήπιο.

15. Το ύψος φυτών του κριθαριού στο δικτυοκήπιο σε όλα τα επίπεδα αλατότητας (μέσος όρος δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) ήταν 15, 17, 48 και 60%, αντίστοιχα, μικρότερο από ότι στο θερμοκήπιο.

17. Στο θερμοκήπιο και στο δικτυοκήπιο, (μέσος όρος δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) το ύψος φυτών κριθαριού μειώθηκε με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος.

18. Στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM, στις περισσότερες περιπτώσεις, το ύψος φυτών αυξήθηκε με την αύξηση της



υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας και της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20 kg/στρ.

19. Το νωπό βάρος των φυτών κριθαριού στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM επηρεάστηκε περισσότερο στο δικτυοκήπιο από ότι στο θερμοκήπιο.

20. Το νωπό βάρος βλαστών των φυτών κριθαριού στο δικτυοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM (μέσος όρος δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) ήταν 10, 38 και 92%, αντίστοιχα, μικρότερο από ότι στο θερμοκήπιο.

21. Κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, το νωπό βάρος των φυτών μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος.

22. Το νωπό βάρος του κριθαριού στο θερμοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν 5, 55 και 77%, αντίστοιχα μικρότερο από ότι στο μάρτυρα.

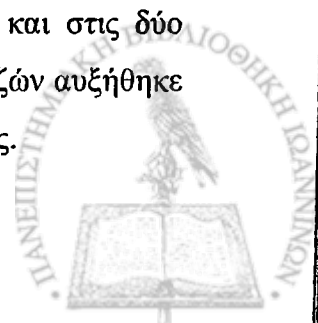
23. Σε όλα τα επίπεδα αλατότητας και αζωτούχου λίπανσης το νωπό βάρος στο θερμοκήπιο αυξήθηκε από 34 έως και 90%, ενώ στο δικτυοκήπιο από 21 έως 34%. Η αντίστοιχη αύξηση του ξηρού βάρους ήταν 23, 40% και 12, 27% με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80%.

24. Το νωπό και ξηρό βάρος ριζών στο μάρτυρα και στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM στο θερμοκήπιο ήταν σημαντικά μεγαλύτερα από ότι στο δικτυοκήπιο.

25. Κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, το νωπό και ξηρό βάρος ριζών μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος.

26. Το νωπό βάρος ριζών των φυτών κριθαριού στο θερμοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM ήταν 52 και 82%, αντίστοιχα, μικρότερο από ότι στο μάρτυρα. Ωστόσο, η αντίστοιχη μείωση του ξηρού βάρους ήταν 48, 81 και 95%.

28. Σε όλα τα επίπεδα αλατότητας και αζωτούχου λίπανσης και στις δύο τοποθεσίες, στις περισσότερες περιπτώσεις, το νωπό και ξηρό βάρος ριζών αυξήθηκε σημαντικά με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας.



3.2. Αλληλοπαθητικό δυναμικό και φυτοτοξική δράση της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα' κάτω από συνθήκες καταπόνησης (θερμοκρασίας, αλατότητας, υγρασίας, αζώτου) έναντι του ζιζανίου λεπτή ήρα (*Lolium rigidum* L.).

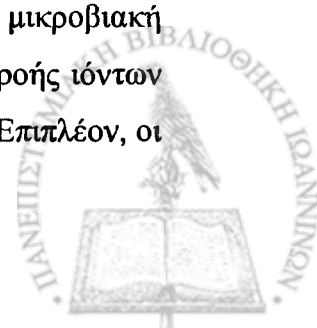
Εισαγωγή

3.2.1. Αλληλοπαθητική δράση καλλιεργούμενων φυτών

Η αλληλοπάθεια αποτελεί σημαντικό μηχανισμό αλληλεπίδρασης των φυτών διαδραματίζοντας έτσι σημαντικό ρόλο στη βιοποικιλότητα των φυσικών οικοσυστημάτων. Μπορεί να συμβάλει στη διαμόρφωση της πυκνότητας και της κατανομής των ειδών και σε ειδικές περιπτώσεις μπορεί να περιορίσει σοβαρά την ποικιλομορφία μίας κοινωνίας φυτών (Putnam κ.ά 1983). Η χρήση χημικών ουσιών με αλληλοπαθητική δράση μπορεί να αποτελέσει σημαντικό εργαλείο για τη διαχείριση των ζιζανίων καθώς και των ασθενειών των φυτών, περιορίζοντας έτσι τη σημερινή εξάρτηση από τα συνθετικά ζιζανιοκτόνα και φυτοπροστατευτικά προϊόντα (Inderjit & Keating 1999, Willis 2004, Kohli κ.ά. 2006 Duke κ.ά. 2007).

Η φυτοτοξικότητα των υπολειμμάτων των φυτών έχει μελετηθεί σε μεγάλο βαθμό (Putnam κ.ά 1983) και αλληλοπαθητικά φυτά αναγνωρίζονται ως πιθανές πηγές επιλεκτικών ζιζανιοκτόνων (Putnam & Defrank 1983). Μία προσέγγιση είναι ο προσδιορισμός και η απομόνωση των αλληλοπαθητικά ενεργών χημικών ουσιών που παράγονται από τα φυτά και εν συνεχεία ο εντοπισμός και η μεταφορά των γονιδίων που εμπλέκονται βιοχημικά στην παραγωγή αυτών των ουσιών σε εμπορικές ποικιλίες. Μία δεύτερη προσέγγιση είναι ο βιώσιμος έλεγχος των ζιζανίων και παρασίτων με χρήση αλληλοπαθητικών φυτών σε διάφορα καλλιεργητικά συστήματα (αμειψισπορά, συγκαλλιέργειες) και η ενσωμάτωση φυτοτοξικών υπολειμμάτων στο έδαφος (Duke κ.ά. 2007, Putnam κ.ά 1983, Batish κ.ά. 2001, Singh κ.ά. 2001, Kohli κ.ά. 2006, Zimdahl 1993).

Διάφορα καλλιεργούμενα φυτά παρουσιάζουν αλληλοπαθητική δράση ή είναι αυτοτοξικά (Batish κ.ά. 2001). Η απελευθέρωση χημικών ουσιών στο έδαφος μπορεί να επηρεάσει άμεσα τις επόμενες καλλιέργειες, προκαλώντας μικροβιακή ανισορροπία, αλλαγή στην οργανική ύλη του εδάφους, αύξηση της διαρροής ιόντων και διαταραχή στην πρόσληψη θρεπτικών συστατικών (Kohli κ.ά. 2006). Επιπλέον, οι

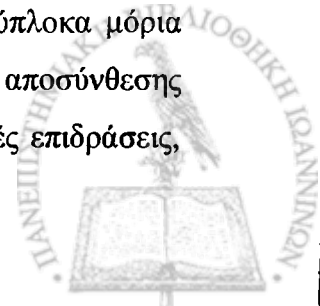


αλληλοπαθητικές ουσίες που παραμένουν στο έδαφος, εξαιτίας της παρουσίας των υπολειμμάτων των καλλιεργούμενων φυτών, παρεμποδίζουν το φύτεμα των ευαίσθητων φυτών της επόμενης καλλιεργητικής περιόδου (Singh κ.ά. 2001, Batish κ.ά. 2001, Βασιλάκογλου 2008). Επίσης, πολλοί ερευνητές αναφέρουν ότι καλλιεργούμενα φυτά έχουν τη δυνατότητα να απελευθερώνουν φυτοτοξικές ουσίες στο περιβάλλον και να παρεμποδίζουν τη βλάστηση και την ανάπτυξη των ζιζανίων. Τα σιτηρά (σίκαλη, *triticales*, κριθάρι, βρώμη, ρύζι, αραβόσιτος), τα ψυχανθή (βίκος, μηδική, τριφύλλι), τα ζαχαρότευτλα, η σόγια, η ελαιοκράμβη, το σόργο και ο ηλιάνθος είναι χαρακτηριστικά παραδείγματα καλλιεργούμενων φυτών με αλληλοπαθητικές ιδιότητες (Putnam 1988) (Πίνακας 3). Μερικές από τις ιδιαίτερα σημαντικές καλλιέργειες που παρουσιάζουν αυτοπάθεια είναι το κριθάρι, το ρύζι, το σιτάρι, ο αραβόσιτος, τα ζαχαρότευτλα, η μηδική, το σπαράγγι, το λάχανο, το αγγούρι, το καρότο, ο μάραθος, το καρπούζι, η μελιτζάνα, η τομάτα και το μπιζέλι (Singh κ.ά. 2001, Khanh κ.ά. 2005, Batish κ.ά. 2001).

Η ποικιλομορφία των αλληλοπαθητικών ουσιών που παράγονται από τα φυτά είναι μεγάλη και η δομή τους ποικίλει από απλούς υδρογονάνθρακες μέχρι σύνθετες πολυκυκλικές αρωματικές ενώσεις (Weston 1996).

Η παραγωγή των αλληλοπαθητικών ουσιών γίνεται ουσιαστικά από όλα τα μέρη του φυτού (ρίζες, φύλλα, βλαστός, άνθη, καρποί) ενώ η απελευθέρωσή τους εξαρτάται από το περιβάλλον και γίνεται κυρίως με: 1. εξάτμιση από τα φύλλα, όταν οι ουσίες αυτές είναι έντονα πτητικές, 2. έκπλυση από τα φύλλα και το βλαστό, ιδιαίτερα για τις υδατοδιαλυτές ουσίες, 3. έκκριση από τις ρίζες, 4. αποδόμηση των αλληλοπαθητικών υπολειμμάτων στο έδαφος και 5. διασπορά γύρης που περιέχει αλληλοπαθητικές ουσίες (Khanh κ.ά. 2005, Mallik 2008β, Miller 1996, Βασιλάκογλου 2008). Επιπλέον, ο Miller (1996) αναφέρει ότι σύμφωνα με τους Giesel και Holm (1964), Elmore (1980) και Friedman και Waller (1983) οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορούν να αποδεσμευθούν από σπόρους στο έδαφος.

Η αλληλοπάθεια μπορεί να περιλαμβάνει τόσο τις άμεσες, όσο και τις έμμεσες χημικές επιδράσεις από ένα φυτό σε ένα άλλο, ενώ σε ορισμένες περιπτώσεις μπορεί να μεσολαβεί ένας τρίτος οργανισμός. Για παράδειγμα, διάφορα πολύπλοκα μόρια που παράγονται κατά τη μικροβιακή δραστηριότητα στη διάρκεια της αποσύνθεσης των φυτικών υπολειμμάτων μπορούν να προκαλέσουν αλληλοπαθητικές επιδράσεις,



ενώ υπάρχουν φυτά που διεγείρουν την ανάπτυξη άλλων μικροοργανισμών που παράγουν φυτοξικές ουσίες (Miller 1996, Weidenhamer 2008). Γενικά, οι αλληλοπαθητικές επιδράσεις μπορεί να οφείλονται στην άμεση απελευθέρωση χημικών ενώσεων από το φυτό-δότη, στα αποδομημένα ή τροποποιημένα προϊόντα ενώσεων που απελευθερώνονται, ως αποτέλεσμα αβιοτικών και βιοτικών παραγόντων του εδάφους ή του νερού, στις επιδράσεις των ενώσεων που απελευθερώνονται στις φυσικές, χημικές, βιολογικές ιδιότητες του εδάφους ή του νερού ή στην απελευθέρωση των βιολογικά δραστικών ενώσεων από ένα τρίτο είδος (Inderjit & Keating 1999).

Έχει αποδειχθεί ότι πολλά είδη φυτών παράγουν πτητικούς αναστολείς ανάπτυξης άλλων φυτών ή μικροοργανισμών, οι περισσότεροι από τους οποίους όμως δεν έχουν προσδιοριστεί (Rice 1984). Τα ανώτερα φυτά παράγουν μεγάλο αριθμό ουσιών δευτερογενούς μεταβολισμού διαφορετικής σύνθεσης και χαμηλού μοριακού βάρους (Dixon 2001), πολλές από τις οποίες εκκρίνονται από τις ρίζες. Παρ' όλο που ο κύριος ρόλος των ριζών είναι η δομική υποστήριξη των φυτών και η πρόσληψη νερού και θρεπτικών συστατικών, ορισμένα φυτά έχουν τη δυνατότητα να απελευθερώνουν μία σειρά ενώσεων στη ριζόσφαιρα (Weir & Vivanco 2008). Οι αλληλοπαθητικές χημικές ουσίες που εκκρίνονται από τις ρίζες παρουσιάζουν μεγάλη διαφοροποίηση στη χημική τους σύνθεση και έχουν ισχυρή βιολογική δραστηριότητα (Inderjit & Duke 2003). Έως και το 21% του συνόλου του φωτοσυνθετικά δεσμευμένου άνθρακα από τα φυτά μεταφέρεται στη ριζόσφαιρα μέσω εκκρίσεων από τις ρίζες (Seigler 2006), επηρεάζοντας σε μεγάλο βαθμό τις φυσικές, βιοχημικές και οικολογικές ιδιότητες της ριζόσφαιρας (Weir & Vivanco 2008). Υπάρχουν επίσης στοιχεία ότι οι ρίζες ορισμένων φυτών ανταποκρίνονται σε ορισμένες βιοτικές απαιτήσεις εκκρίνοντας δευτερογενείς μεταβολίτες, πρωτεΐνες και πτητικές ουσίες (Bais κ.ά. 2002). Στην πραγματικότητα, είναι πιθανό ότι η μεγάλη ποικιλία των δευτερογενών μεταβολιτών προέκυψε εν μέρει μέσω της φυσικής προσαρμογής των φυτών για βελτίωση των αμυντικών τους μηχανισμών έναντι μικρόβιων, εντομών ή άλλων φυτών. Πολλές αλληλοπαθητικά ενεργές ουσίες, όπως οι φαινολικές ενώσεις, τα τερπενοειδή, τα αλκαλοειδή, τα στεροειδή, τα πολυακετυλένια και τα αιθέρια έλαια φαίνεται να έχουν ένα ευρύτερο ρόλο στην άμυνα των φυτών (Lovett 1989, Inderjit & Keating 1999).



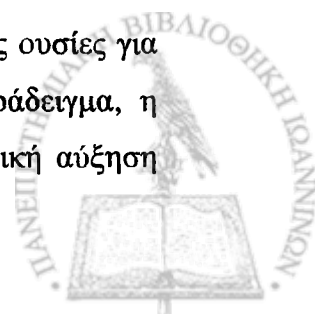
Οι φυσικά παραχθείσες τοξίνες των φυτών που έχουν χαρακτηριστεί μέχρι σήμερα ανήκουν σε πολλές χημικές κατηγορίες και προκαλούν ποικίλες επιδράσεις σε διάφορα είδη. Οι επιδράσεις αυτές κυμαίνονται από καταστολή της βλάστησης των σπόρων έως αναστολή της ανάπτυξης των σποροφύτων και βλάβες στους μεριστωματικούς ιστούς, κάτι που σημαίνει ότι και οι μηχανισμοί δράσης αυτών των τοξινών είναι επίσης διαφορετικοί (Weir & Vivanco 2008). Σύμφωνα με τον Chou (2006), ο Rovira (1971) ανέλυσε διεξοδικά τους μηχανισμούς και τους παράγοντες που επηρεάζουν τις εκκρίσεις των ριζών, ενώ η έρευνα των Lyon και Wilson (1921: αναφορά στο Rice 1984) έδειξε ότι οι ρίζες πολλών καλλιεργούμενων φυτών εκκρίνουν μεγάλες ποσότητες διαφόρων οργανικών ενώσεων, ακόμη και υπό συνθήκες αποστείρωσης (Willis 2007). Επιπλέον, ο Chou (2006) αναφέρει ότι έχουν βρεθεί περισσότερες από 20 φαινολικές ενώσεις κατά την αποσύνθεση υπολειμμάτων καλλιεργούμενων φυτών και εκκρίσεων ριζών, ενώ πολλά είδη ανόργανων και οργανικών ενώσεων έχουν προσδιοριστεί από φύλλα φυτών. Παρ' όλο που πολλά είδη φυτοτοξικών ενώσεων έχουν προσδιοριστεί από εκχυλίσματα διαφόρων τμημάτων φυτών αυτό δε σημαίνει ότι θα εκπλυθούν ή θα εκκριθούν από το φυτό. Ωστόσο, υδατοδιαλυτές τοξίνες μπορούν να απελευθερωθούν στο περιβάλλον και μετά από το θάνατο του φυτού (Rice 1984).

Μετά τη συγκομιδή των καλλιεργειών ορισμένη ποσότητα φυτικών υπολειμμάτων παραμένει στο έδαφος, ιδιαίτερα σε γεωργικές εκμεταλλεύσεις. Κατά τη διάρκεια της μικροβιακής αποσύνθεσης και της ενζυμικής αποδόμησης αυτού του φυτικού υλικού, μεγάλη ποικιλία χημικών ουσιών απελευθερώνεται στο έδαφος, πολλές από τις οποίες παρουσιάζουν βιολογικές δραστηριότητες, όπως αναστολή της βλάστησης των σπόρων και της ανάπτυξης των φυτών και μείωση της απόδοσης πολλών καλλιεργούμενων φυτών (Chou & Patrick 1976, McCalla 1971). Ειδικότερα οι μικροοργανισμοί του εδάφους *Fusarium*, *Pseudomonas* και *Thielaviopsis* συμμετέχουν πλήρως και ενεργά κατά τη διάρκεια της αποσύνθεσης των φυτικών υπολειμμάτων στο έδαφος (Chou 2006). Επιπλέον, υδατοδιαλυτοί αναστολείς εκλύονται εύκολα από τα φυτικά υπολείμματα, καθώς οι διάφορες μεμβράνες των φυτών χάνουν τη διαφορική διαπερατότητά τους (Rice 1984). Οι αλληλοπαθητικές ενώσεις που απελευθερώνονται κατά τη διαδικασία αυτή είναι μικρού μήκους λιπαρά οξέα, φαινολικά οξέα ή αλκαλοειδή. Η απελευθέρωση των οργανικών ενώσεων κατά τη διάρκεια της αποσύνθεσης των υπολειμμάτων διαφοροποιείται σημαντικά από

παράγοντες του περιβάλλοντος. Ειδικά, σε συνθήκες κακής αποστράγγισης, συσσωρεύονται μεγάλες ποσότητες οργανικών ενώσεων οι οποίες δρουν ανασταλτικά στην ανάπτυξη των καλλιεργειών προκαλώντας μείωση της απόδοσής τους (Chou 2006).

Ορισμένα είδη φυτών αντιδρούν με διαφορετικό τρόπο στην παρουσία αλληλοπαθητικών ουσιών σε σχέση με άλλα. Όταν μία φυτοτοξίνη, όπως οι αλληλοπαθητικές ουσίες, απορροφηθεί από ένα φυτό, παρεμβαίνει σε διάφορες φυσιολογικές διεργασίες του (Inderjit & Duke 2003). Η κίνηση των αλληλοπαθητικών ουσιών μέσα στα φυτά σε αρκετές περιπτώσεις έχει αποδειχθεί ότι συμβαίνει μέσω του αγωγού ιστού (Rice 1984). Πειραματικά δεδομένα άλλωστε δείχνουν ότι ουσίες, όπως οι ρυθμιστές αύξησης, κινούνται μέσω του φλοιώματος. Ο ρυθμός κίνησης των ρυθμιστών αύξησης μέσω του φλοιώματος επηρεάζεται από διάφορους περιβαλλοντικούς παράγοντες, όπως η θερμοκρασία, η ένταση του φωτός και η διαθεσιμότητα των διαφόρων ανόργανων στοιχείων (Crafts 1961). Ωστόσο, ο Rice (1984) αναφέρει ότι οι Hitchcock και Zimmerman (1935) έδειξαν ότι ρυθμιστές αύξησης που εφαρμόστηκαν στο έδαφος και που απορροφήθηκαν από τις ρίζες κινήθηκαν –προφανώς– προς τα πάνω μέσα στα φυτά μέσω της διαπνοής.

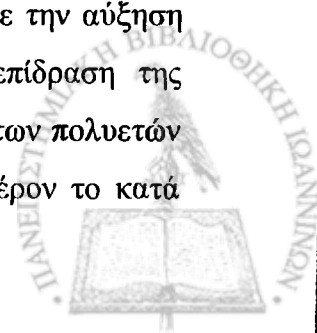
Η παραγωγή των αλληλοπαθητικών ουσιών από τα φυτά καθορίζεται σε μεγάλο βαθμό από τις περιβαλλοντικές συνθήκες και οι διάφορες αβιοτικές καταπονήσεις επηρεάζουν την ποσότητα και τη διαθεσιμότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών (Einhellig 1996, Inderjit & Keating 1999). Τα φυτά που αναπτύσσονται σε συνθήκες ανεπάρκειας θρεπτικών ουσιών, υψηλής έντασης ηλιακής ακτινοβολίας, χαμηλής ή υψηλής υγρασίας του εδάφους, πολύ χαμηλών ή πολύ υψηλών θερμοκρασιών εμφανίζουν συχνά υψηλότερες συγκεντρώσεις αλληλοπαθητικών ενώσεων στους φυτικούς ιστούς σε σύγκριση με αυτά που αναπτύσσονται σε ιδανικές συνθήκες καλλιέργειας (Einhellig 1996, Zimdahl 1993). Σε ορισμένες περιπτώσεις, ο ανταγωνισμός που προκαλείται από άλλα είδη φυτών και η παρουσία ενός ζιζανιοκτόνου ή ενός παθογόνου οργανισμού αποτελούν συνθήκες στις οποίες η παραγωγή των αλληλοπαθητικών ουσιών είναι επίσης εντονότερη (Βασιλάκογλου 2008). Προσβολές από ασθένειες ή έντομα μπορεί να επηρεάσουν το αλληλοπαθητικό δυναμικό ενός φυτού, καθώς τα φυτά παράγουν χημικές ουσίες για να περιορίσουν τη βλάβη που προκαλείται (Einhellig 1996). Για παράδειγμα, η μόλυνση από πολλούς παθογόνους μικροοργανισμούς προκαλεί σημαντική αύξηση



της συγκέντρωσης των φαινολών και άλλων χημικών ενώσεων στα φυτά (Rice 1984). Γενικά, σε δυσμενείς συνθήκες ενισχύεται η παραγωγή των αλληλοπαθητικών ουσιών, ενώ αυξάνεται και η ευαισθησία των περισσότερων φυτών στη δράση τους (Einhellig 1996, Inderjit & Keating 1999, Zimdahl 1993 Βασιλάκογλου 2008).

Η αλληλοπάθεια είναι ένα φαινόμενο που εξαρτάται από τη συγκέντρωση και τη διαλυτότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών που απελευθερώνονται στο περιβάλλον μαζί με ένα τεράστιο αριθμό άλλων δευτερογενών μεταβολιτών (Lotina-Hennsen κ.ά. 2006). Η παραγωγή των αλληλοπαθητικών ουσιών από τα φυτά ρυθμίζεται από συγκεκριμένα γονίδια (Chou 2006), αλλά η ποσότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών που απελευθερώνεται στο έδαφος εξαρτάται από την ποσότητα της βιομάζας και την πυκνότητα των φυτών. Η τοξικότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών είναι συνάρτηση της συγκέντρωσης και του ρυθμού απελευθέρωσής τους σε μία δεδομένη χρονική στιγμή (Williamson & Weidenhamer 1990), και οι ουσίες αυτές επηρεάζουν τους μικροοργανισμούς του εδάφους με τέτοιο τρόπο που μεταβάλλουν σημαντικά την οικολογία του περιβάλλοντος. Τόσο η τοξικότητα μίας συγκεκριμένης αλληλοπαθητικής ουσίας σε μία δεδομένη συγκέντρωση, όσο και η αντίδραση των φυτών σε αυτή, επηρεάζεται σημαντικά από παράγοντες του περιβάλλοντος όπως η ποιότητα και η ένταση του φωτός, η διαθεσιμότητα των θρεπτικών στοιχείων (N, P, K, B, Ca, Mg και S), η υγρασία του εδάφους και η θερμοκρασία, καθώς και από την παρουσία άλλων αλληλοπαθητικών ουσιών (Weidenhamer 1996, Mamolos & Kalburtji 2001). Επιπλέον, διαδικασίες όπως η προσρόφηση, η βιολογική αποδόμηση και η απορρόφηση επηρεάζουν σε μεγάλο βαθμό την ποσοτική και ποιοτική διαθεσιμότητά τους. Οι παράγοντες αυτοί μπορούν να επηρεάσουν το χρόνο παραμονής, τη δράση, τη συγκέντρωση και γενικότερα την πορεία των αλληλοπαθητικών ενώσεων στο περιβάλλον (Inderjit & Keating 1999, Gniazdowska & Bogatek 2005, Weidenhamer 1996).

Η πυκνότητα των φυτικών ειδών-στόχων επηρεάζει σε μεγάλο βαθμό την αντίδρασή τους στις αλληλοπαθητικές ενώσεις (Thijs κ.ά. 1994, Weidenhamer 1996). Ο Weidenhamer (2008) αναφέρει ότι η ποσότητα των διαθέσιμων αλληλοπαθητικών ουσιών που μπορεί να προσληφθεί από κάθε είδος-στόχο μειώνεται με την αύξηση της πυκνότητάς τους. Υπάρχει όμως ανάγκη να διερευνηθεί η επίδραση της πυκνότητας των φυτών-στόχων στην αλληλοπαθητική δραστηριότητα των πολυετών ζιζανίων. Οι Inderjit και Keating (1999) αναφέρουν ότι είναι ενδιαφέρον το κατά

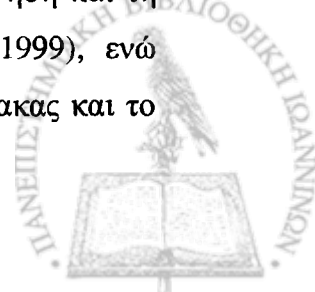


πόσο η υψηλότερη πυκνότητα των ειδών-στόχων θα μπορούσε να οδηγήσει σε καλύτερη απόδοση ή εάν ο ανταγωνισμός μεταξύ τους –που οφείλεται στην αύξηση της πυκνότητάς τους– θα ακύρωνε το πλεονέκτημα της αυξημένης πυκνότητας.

Οι Inderjit και Keating (1999) τόνισαν τη σημασία του βιολογικού κύκλου και της ηλικίας του φυτού-δότη, ενώ ο Rice (1984) αναφέρει ότι και ο τρόπος ανάπτυξης του φυτού επηρεάζει την έκφραση της αλληλοπαθειας. Για παράδειγμα, τα πολυετή ζιζάνια συχνά προκαλούν αλληλοπαθητικές επιδράσεις στα φυτά με τη συνεχή παρουσία τους και την κυκλική αναπλήρωση των αλληλοπαθητικών χημικών ουσιών στη ριζόσφαιρα, ενώ ζιζάνια με πυκνά ριζωματώδη υπόγεια τμήματα [π.χ., η κύπερη (*Cyperus rotundus*)] έχουν περισσότερες πιθανότητες να ενισχύσουν τη συγκέντρωση των αλληλοπαθητικών ενώσεων στο έδαφος. Ωστόσο, ο βιολογικός κύκλος ενός φυτού δεν είναι σταθερός και επηρεάζεται σημαντικά από περιβαλλοντικούς παράγοντες, οπότε ακόμα και φυτά του ίδιου είδους που αναπτύσσονται στο ίδιο περιβάλλον ποικίλουν σε μεγάλο βαθμό στην αλληλοπαθητική τους δράση (Inderjit & Keating 1999, Rice 1984). Παράλληλα, η ευαισθησία των φυτών-στόχων μπορεί επίσης να διαφέρει σημαντικά, καθιστώντας μία ορισμένη συγκέντρωση αλληλοπαθητικών ουσιών φυτοτοξική σε ορισμένα μόνο στάδια της ανάπτυξής τους (Inderjit & Duke 2003).

Ο βίοτοπος είναι ένας σημαντικός παράγοντας που καθορίζει το αλληλοπαθητικό δυναμικό ενός είδους. Η ποσότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών που παράγονται από τα φυτά-δότες αλλά και η επίδραση που θα προκαλέσουν στα φυτά-στόχους επηρεάζονται από τις περιβαλλοντικές (κλιματικές και εδαφικές) συνθήκες όπως ο αέρας, η θερμοκρασία, η υγρασία του εδάφους, η ακτινοβολία, η ένταση και η διάρκεια του φωτός (Rice 1984, Weston 1996).

Οι φυσικοχημικοί παράγοντες του εδάφους επηρεάζουν σημαντικά την τύχη των αλληλοπαθητικών ουσιών, δηλαδή τη διατήρηση, τη μετατροπή και τη μεταφορά τους από τις ρίζες του φυτού-δότη στις ρίζες του φυτού-στόχου. Αυτό συμβαίνει εν μέρει επειδή η ποσότητα και ο χρόνος παραμονής μίας χημικής ουσίας ελέγχονται σε μεγάλο βαθμό από παράγοντες του υπεδάφους (Inderjit 2001, Inderjit & Duke 2003, Rice 1984, Dalton 1989, Blum 1996). Η προσρόφηση επηρεάζει την κίνηση και τη διαθεσιμότητα των αλληλοπαθητικών ενώσεων (Inderjit & Keating 1999), ενώ ιδιαίτερα σημαντικό ρόλο παίζουν η σύσταση, το pH, ο οργανικός άνθρακας και το

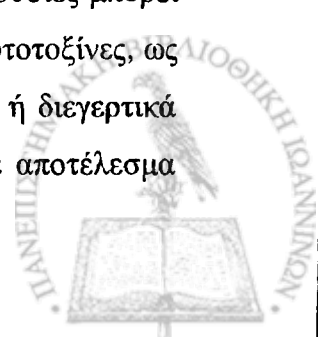


διαθέσιμο άζωτο του εδάφους (Rice 1984, Dalton 1989, Blum 1996). Για παράδειγμα, το pH επηρεάζει την απορρόφηση και τη σταθεροποίηση των ανόργανων ιόντων καθώς και την επακόλουθη συσσώρευση των θρεπτικών συστατικών (Nilsson κ.ά. 1982, Blum 1996, Facelli & Pickett 1991). Είναι επίσης γνωστό, ότι η διαθεσιμότητα του εδάφους σε θρεπτικά συστατικά επηρεάζει σημαντικά τις ποσότητες των αλληλοπαθητικών ουσιών που παράγονται από τα φυτά και συνεπώς την αλληλοπαθητική τους δραστηριότητα (Inderjit & Keating 1999, Rice 1984). Τα χημικά χαρακτηριστικά του εδάφους (π.χ. pH, οργανικός άνθρακας, ανόργανα ιόντα) συχνά αλλάζουν μετά την προσθήκη των φυτικών υπολειμμάτων του φυτού-δότη και οι αλλαγές αυτές έχει αποδειχθεί ότι τροποποιούν τη δράση των αλληλοπαθητικών ουσιών (Blum κ.ά. 1992).

Οι μικροοργανισμοί του εδάφους παίζουν σημαντικό ρόλο στην αλληλοπάθεια καθώς έχουν τη δυνατότητα να μεταβάλλουν τη διαθεσιμότητα, το χρόνο παραμονής και τη δράση των αλληλοπαθητικών ουσιών (Inderjit & Keating 1999, Rice 1984). Μπορούν δηλαδή να τροποποιήσουν και να υποβαθμίσουν τις αλληλοπαθητικές ενώσεις, καθιστώντας τις λιγότερο ή περισσότερο τοξικές και να επηρεάσουν τη συγκέντρωση των θρεπτικών συστατικών του εδάφους. Πολλά βακτηριακά είδη έχει αναφερθεί ότι έχουν αυτή τη δυνατότητα (Rice 1984, Lotina-Hennsen κ.ά. 2006).

Οι αλληλοπαθητικές ενώσεις είναι παρούσες στο έδαφος σε ελεύθερη ή σε δεσμευμένη μορφή. Ωστόσο, χημικές ενώσεις που δεσμεύονται (προσροφώνται) από σωματίδια του εδάφους μπορούν να απελευθερωθούν στο διάλυμα του εδάφους μέσω των δράσεων μικροοργανισμών και μυκήτων (Inderjit & Keating 1999). Οι Novak κ.ά. (1995) αναφέρουν ότι οι μυκηλιακές υφές μπορούν να διαπεράσουν το οργανικό στρώμα ή το εσωτερικό στρώμα της αργίλου και αυτό έχει ως αποτέλεσμα την απελευθέρωση των δεσμευμένων μορφών των αλληλοπαθητικών ενώσεων.

Οι περισσότερες αλληλοπαθητικές ουσίες χαρακτηρίζονται ως περίπλοκες δραστικές ουσίες που μπορούν να επηρεάσουν φυσιολογικές διεργασίες των φυτών-στόχων. Επιδρούν μέσω ποικίλων μηχανισμών και η δραστηριότητά τους δεν μπορεί να εξηγηθεί από ένα μόνο τρόπο δράσης. Γενικά οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορεί να δρουν ως αντιπαρασιτικές, αντιμυκητιακές ή αντιβακτηριακές, ως φυτοτοξίνες, ως ελκυστικά ή απωθητικά, ως ρυθμιστές αύξησης και ως παρεμποδιστές ή διεγερτικά βλάστησης, επηρεάζοντας μεγάλο αριθμό βιοχημικών αντιδράσεων με αποτέλεσμα



την τροποποίηση διάφορων μοριακών, βιοχημικών, δομικών και φυσιολογικών λειτουργιών των φυτών (Seigler 1996, Gniazdowska & Bogatek 2005, Lotina-Hennsen κ.ά. 2006). Οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορεί να είναι επιλεκτικές στη δράση τους ή τα φυτά μπορεί να είναι επιλεκτικά στις αντιδράσεις τους. Επιπλέον, η δράση των ουσιών αυτών περιπλέκεται ακόμα περισσότερο καθώς ένα φυτό συνήθως παράγει περισσότερες από μία δραστικές ενώσεις (Seigler 1996) και έτσι η πλειονότητα των αλληλοπαθητικών επιδράσεων οφείλεται σε ποικιλία αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ενώσεων αυτών (Gniazdowska & Bogatek 2005). Διάφοροι τρόποι δράσης των αλληλοπαθητικών ουσιών σχετίζονται με την αναστολή και την τροποποίηση της ανάπτυξης των φυτών παρεμβαίνοντας είτε άμεσα στην κυτταρική διαίρεση και στον πολλαπλασιασμό των κυττάρων –διεργασίες υπεύθυνες για την ανάπτυξη των φυτών– είτε έμμεσα μέσω της αλληλεπίδρασής τους με ορμόνες που επιδρούν στην αναπνοή, στο μεταβολισμό και στη φωτοσύνθεση (Gniazdowska & Bogatek 2005, Leather & Einhellig 1988, Zhou & Yu 2006).

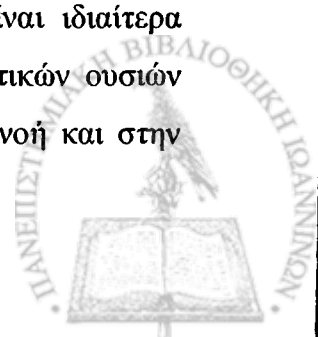
Οι βιοδοκιμές εκχυλισμάτων είναι χρήσιμα και απαραίτητα εργαλεία μελέτης της ικανότητας των φυτών για παραγωγή αλληλοπαθητικών ουσιών και αξιολόγησης της αλληλοπαθητικής δραστηριότητάς τους. Η πιο διαδεδομένη βιοδοκιμή για την εξέταση της αλληλοπαθητικής δραστηριότητας ενός εκχυλίσματος είναι η τεχνική βλάστησης σπόρου σε τρυβλία petri με διηθητικό χαρτί, περλίτη, άμμο, χώμα ή άγαρ (Haugland & Brandsaeter 1996). Η ακρίβεια των στοιχείων της βιολογικής ανάλυσης για την αξιολόγηση των εμφανώς φυτοτοξικών φυσικών ενώσεων, εξαρτάται από τη φυσιολογική και βιοχημική ικανότητα αντίδρασης του υπό βιοδοκιμή οργανισμού και των μηχανισμών δράσεων των αλληλοπαθητικών ουσιών (Leather & Einhellig 1988). Μεταξύ των πολλών κριτηρίων της φυτοτοξικότητας μίας αλληλοπαθητικής ουσίας είναι η βιωσιμότητα των σπόρων (αναστολή ή διέγερση των σπόρων), η μορφολογία των ριζών (επιμήκυνση ριζιδίου) και η ανάπτυξη των σπορόφυτων (μέτρηση μήκους και βάρους ορισμένων μερών του φυτού) (Leather & Einhellig 1988, Gniazdowska & Bogatek 2005). Γενικά υπάρχουν δύο είδη μετρήσεων για τον έλεγχο της βιολογικής δραστηριότητας των αλληλοπαθητικών ουσιών: μετρήσεις συγκεκριμένης βιολογικής δραστηριότητας (π.χ. αναστολή της φωτοσύνθεσης) ή μετρήσεις ορισμένων δεικτών της ανάπτυξης (π.χ. βλαστική ικανότητα, ξηρό βάρος ρίζας) (Haugland & Brandsaeter 1996).



Η πιθανότητα ότι περισσότερες από μία αλληλοπαθητικές ουσίες που ενεργούν ταυτόχρονα και σε πολύ χαμηλές συγκεντρώσεις, μπορεί να είναι υπεύθυνες για τα παρατηρηθέντα αλληλοπαθητικά αποτελέσματα καθιστά τις βιοδοκιμές εξαιρετικά ευαίσθητες πειραματικές μεθόδους (Leather & Einhellig 1988). Διάφοροι παράγοντες επηρεάζουν την ευαισθησία μίας βιοδοκιμής και διαφορετικά είδη δοκιμής μπορεί να έχουν διαφορετική ευαισθησία σε συγκεκριμένες αλληλοπαθητικές ενώσεις ή υδατικά εκχυλίσματα. Σε μερικές μελέτες, ο κύριος στόχος είναι να ταξινομηθούν διάφορα είδη σύμφωνα με την ευαισθησία τους στις δραστικές ουσίες, αλλά σε άλλες είναι να επιλεγθεί το πιο ευαίσθητο είδος για την ανίχνευση των χαμηλών ορίων των αλληλοπαθητικών ενώσεων (Haugland & Brandsaeter 1996).

Η αναστολή ή η διέγερση της βλαστικής ικανότητας των σπόρων είναι η πιο ευρέως χρησιμοποιούμενη βιοδοκιμή για τον προσδιορισμό της αλληλοπαθητικής δραστηριότητας. Ωστόσο, η διαδικασία βλάστησης του σπόρου είναι πιθανότατα λιγότερο κατανοητή από τις υπόλοιπες λειτουργίες των φυτών (Leather 1987). Η βιοχημική δράση που σχετίζεται με τη βλάστηση του σπόρου δεν είναι ξεκάθαρη, οπότε συγκεκριμένα συμπεράσματα σχετικά με τους αλληλοπαθητικούς μηχανισμούς είναι δύσκολο να εξαχθούν. Φαίνεται όμως, ότι ο τρόπος δράσης των αλληλοπαθητικών ουσιών περιλαμβάνει τη διαφοροποίηση μεμβρανών, με αποτέλεσμα την απώλεια τόσο μεταβολιτών όσο και της ικανότητας να δημιουργηθεί το απαραίτητο ωσμωτικό δυναμικό για την επιμήκυνση των κυττάρων (Leather & Einhellig 1988).

Η μέτρηση του μήκους ρίζας για τον προσδιορισμό αλληλοπαθητικών ουσιών είναι συχνά περισσότερο αξιόπιστη μέθοδος από εκείνη της βλάστησης των σπόρων (Leather & Einhellig 1988), παρ' όλο που και οι δύο είναι εξαιρετικά ευαίσθητες σε υψηλά (100 mosmol) ωσμωτικά δυναμικά (Bell 1974). Τα διαφορετικά υπό μελέτη είδη παρουσιάζουν ποικίλη ευαισθησία στο ωσμωτικό δυναμικό, το οποίο επηρεάζει σημαντικά τα αποτελέσματα μίας βιοδοκιμής (Haugland & Brandsaeter 1996). Έτσι, οι συγκεντρώσεις του καθαρού εκχυλίσματος πρέπει να αξιολογούνται πριν από την εφαρμογή (Bell 1974). Σε γενικές γραμμές, οι βιοδοκιμές αυτές είναι ιδιαίτερα κατάλληλες για τον προσδιορισμό των επιδράσεων των αλληλοπαθητικών ουσιών στις υπεύθυνες ορμόνες πολλαπλασιασμού των κυττάρων, στην αναπνοή και στην κυτταρική διαίρεση (Leather & Einhellig 1988).



Η μορφολογία των σποροφύτων που καλλιεργούνται υπό την επίδραση αλληλοπαθητικών ουσιών μπορεί να δώσει σημαντικές πληροφορίες. Ειδικότερα, ο ανώμαλος σχηματισμός ρίζας δείχνει τον τρόπο δράσης των ενώσεων, ενώ η ανάπτυξη δευτερευόντων πλευρικών ριζών εις βάρος της κύριας ρίζας υποδηλώνει διακοπή της ορμονικής ισορροπίας. Οι βιοδοκιμές αυτές μπορεί να περιλαμβάνουν μετρήσεις του μήκους και του βάρους διαφόρων τμημάτων των φυτών όπως, για παράδειγμα, μετρήσεις της περιοχής των φύλλων που μπορούν να παρέχουν πληροφορίες σχετικά με την αναστολή ανάπτυξης των φυτών (Lotina-Hennsen 2006).

Για τον προσδιορισμό περιπτώσεων στις οποίες μπορεί να εμφανίζεται αλληλοπαθητική δραστηριότητα χρησιμοποιούνται επίσης πειράματα θερμοκηπίου ή αγρού, με ποικίλη πυκνότητα ανάπτυξης φυτών. Όταν τα φυτά αναπτύσσονται με διαφορετικές πυκνότητες σε έδαφος που περιέχει φυτοτοξικές ουσίες παρατηρείται διαφορά στο μέγεθος της αναστολής καθώς οι φυτοτοξικές επιδράσεις εξαρτώνται από την πυκνότητα φύτευσης. Κατά την καλλιέργεια φυτών σε μικρή πυκνότητα σε ένα δεδομένο έδαφος που περιέχει συγκεκριμένο ποσό φυτοτοξίνης, τα φυτά λαμβάνουν μεγαλύτερη ποσότητα από τη διαθέσιμη φυτοτοξίνη και ως εκ τούτου υφίστανται μεγαλύτερη αναστολή ανάπτυξης σε σύγκριση με αυτά που αναπτύσσονται σε υψηλές πυκνότητες. Από αυτό φαίνεται ότι ο αλληλοπαθητικός μηχανισμός λειτουργεί αντίθετα από τον ανταγωνισμό καθώς η ανάπτυξη των φυτών ευνοείται σε μεγάλες πυκνότητες (Weidenhamer 2008).

Γενικά, αν και η ικανότητα σύνθεσης αλληλοπαθητικών ουσιών διαφόρων ειδών έχει αποδειχθεί σε πειράματα εργαστηρίου, είναι απαραίτητη και η διεξαγωγή αντίστοιχων πειραμάτων αγρού για την επαρκή εξήγηση της αλληλεπίδρασης των φυτών. Παρ' όλα αυτά, τα περισσότερα πειράματα δεν μπορούν να εφαρμοστούν άμεσα στον αγρό, λόγω των διαφορετικών κλιματολογικών, εδαφικών και βιολογικών συνθηκών (Zimdahl 1993). Ειδικότερα, οι αλληλοπαθητικές ουσίες είναι πιθανόν να εμφανίσουν μειωμένη αποτελεσματικότητα σε συνθήκες αγρού, συνήθως λόγω της μικρής συγκέντρωσής τους, της μικρής υπολειμματικής διάρκειάς τους στο έδαφος, της αδυναμίας απελευθέρωσής τους από τους ιστούς του φυτού που τις παράγει, του μεταβολισμού τους σε μη φυτοτοξικές ουσίες από τα υπόλοιπα είδη φυτών και της αδυναμίας τους να εισέλθουν στους ιστούς των φυτών (Βασιλάκογλου 2008).



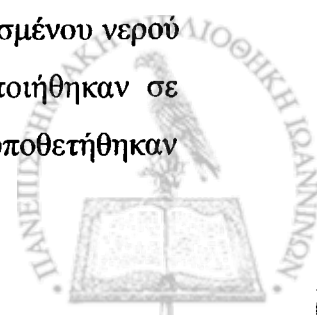
3.2.2. Υλικά και μέθοδοι (βιοδοκιμές)

Σε πειράματα ελεγχόμενων συνθηκών που πραγματοποιήθηκαν στο Εργαστήριο Γεωργίας του Τμήματος Φυτικής Παραγωγής του Τ.Ε.Ι. Λάρισας διερευνήθηκε το αλληλοπαθητικό δυναμικό και η φυτοτοξική δράση της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα' κάτω από συνθήκες καταπόνησης (αλατότητας, υγρασίας, αζώτου, θερμοκρασίας) έναντι του ζιζανίου λεπτή ήρα (*Lolium rigidum* L.) (Εικόνα 2).

Για τη διεξαγωγή των πειραμάτων χρησιμοποιήθηκαν αποξηραμένα δείγματα του υπέργειου τμήματος των φυτών κριθαριού της ποικιλίας 'Αθηναΐδα' που συγκομίσθηκαν από τα πειράματα σε δοχεία που διεξάχθηκαν στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο στο Αγρόκτημα του Α.Τ.Ε.Ι. Θεσσαλονίκης κατά την καλλιεργητική περίοδο 2009-2010, όταν τα φυτά ήταν στο στάδιο της εμφάνισης της ταξιανθίας. Τα δείγματα κόπηκαν σε τμήματα των 20 cm και ακολούθως αποξηράθηκαν για 24 ώρες σε θερμοκρασία 60 °C. Στη συνέχεια, αυτά αλέστηκαν σε μύλο (40 mesh) και τοποθετήθηκαν σε πλαστικά βάζα και μετά σε καταψύκτη θερμοκρασίας -15 °C έως ότου χρησιμοποιηθούν για παραλαβή εκχυλισμάτων.

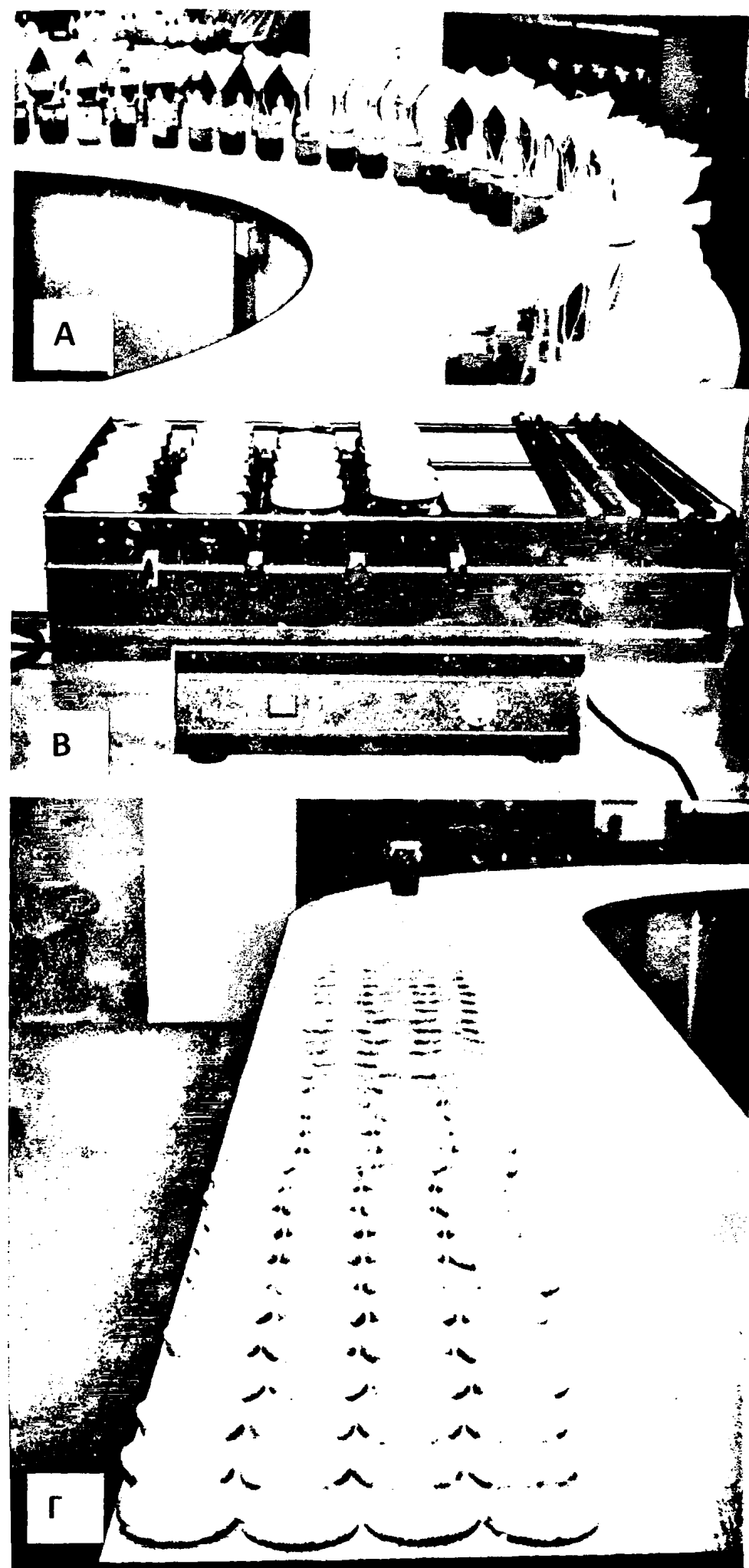
Η διαδικασία παραλαβής των εκχυλισμάτων έγινε σε γυάλινα βάζα των 400 ml. Ειδικότερα, σε κάθε βάζο το φυτικό υλικό. Τα παραληφθέντα εκχύλισματα φυγοκεντρήθηκαν για μια ώρα στις 3200 στροφές/λεπτό και στη συνέχεια το υπερκείμενο περάστηκε από διηθητικό χαρτί N° 4. Τέλος, τα εκχύλισματα τοποθετήθηκαν σε πλαστικά μπουκάλια τοποθετήθηκε δείγμα 2, 4 και 8 g φυτικού υλικού (από κάθε τμήμα του φυτού) και 200 ml απιονισμένου νερού για να έχουμε συγκεντρώσεις των 1, 2 και 4%. Ακολούθως, το περιεχόμενο κάθε βάζου, αφού προηγήθηκε ανακίνηση σε οριζόντια μηχανή για 4 ώρες στις 200 στροφές/λεπτό, περάστηκε από τετραπλό στρώμα τουρλοπανιού, προκειμένου να απομακρυνθούν τα φυτικά υπολείμματα, και διατηρήθηκαν στο ψυγείο (4 °C), έως ότου χρησιμοποιηθούν για τη διεξαγωγή των βιοδοκιμών.

Οι βιοδοκιμές έγιναν σε πλαστικά τρυβλία διαμέτρου 8,5 cm στα οποία τοποθετήθηκαν στην πρώτη βιοδοκιμή 40 σπόροι του ζιζανίου λεπτή ήρα (φυτό δείκτης) και στη δεύτερη 20 σπόροι. Ακολούθως, οι σπόροι καλύφθηκαν με 5 g περλίτη και σε κάθε τρυβλίο προστέθηκαν 10 ml εκχυλίσματος ή απιονισμένου νερού (μάρτυρας). Τα τρυβλία καλύφθηκαν με πλαστικά καπάκια, τυχαιοποιήθηκαν σε πλαστικούς δίσκους, καλύφθηκαν με πλαστικές μαύρες σακούλες και τοποθετήθηκαν



σε θάλαμο αναπτύξεως φυτών σε συνθήκες σκότους και σε θερμοκρασία 23 ± 2 °C. Χρησιμοποιήθηκαν 4 συγκεντρώσεις 1, 2 και 4%. Μετά από οκτώ ημέρες αξιολογήθηκε η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων, το συνολικό νωπό βάρος και το μήκος ρίζας των φυτών που βλάστησαν. Στη συνέχεια, υπολογίστηκε ο μέσος όρος των τιμών αυτών και οι τιμές αυτές εκφράστηκαν ως % αναστολή του μάρτυρα. Το ποσοστό αυτό υπολογίστηκε με βάση την εξίσωση 1 (Chung κ.ά. 2001). Το πειραματικό σχέδιο που χρησιμοποιήθηκε ήταν το πλήρες τυχαιοποιημένο με 4 επαναλήψεις για κάθε συνδυασμένο παράγοντα (τμήμα φυτού x συγκέντρωση). Το πείραμα διεξήχθη 2 φορές.





Εικόνα 2. Πειραματικές επεμβάσεις βιοδοκιμών. Επιμέρους εικόνες από πάνω α κάτω: Διήθηση εκχυλισμάτων κριθαριού ποικιλίας Αθηναΐδας (Α), ανάδευση σμάτων κριθαριού ποικιλίας Αθηναΐδας (Β) και καλλιέργεια σε τρυβλία πετρί τώρων λεπτής ήρας (*Lolium rigidum*) (Γ)



$$\text{Αναστολή \%} = \frac{\text{Μέσος όρος μάρτυρα} - \text{Μέσος όρος εκχυλίσματος}}{\text{Μέσος όρος μάρτυρα}} \times 100 \quad [1]$$

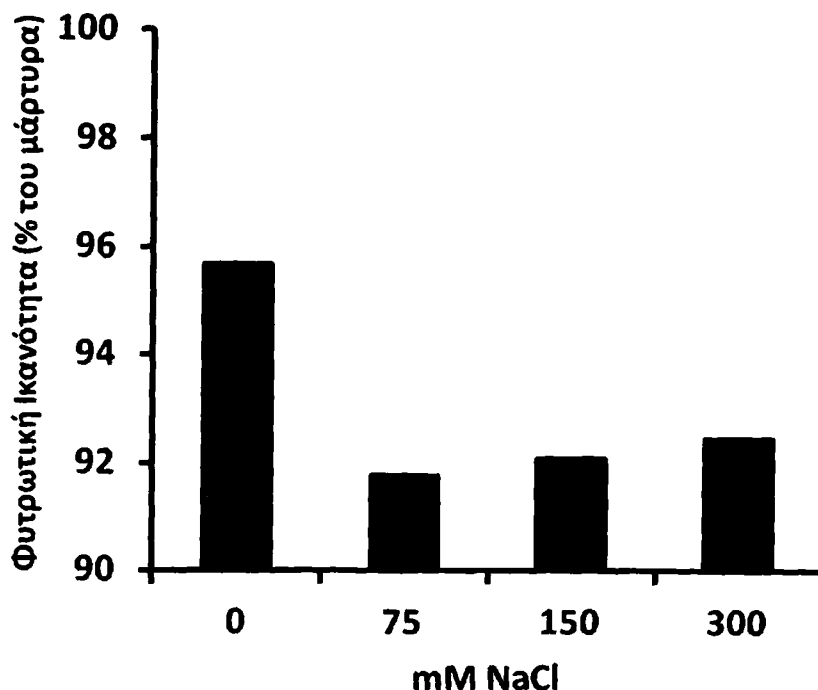
3.2.3. Αποτελέσματα και συζήτηση

3.2.3.1. Επιδράσεις των εκχυλισμάτων φυτικών δειγμάτων από το θερμοκήπιο

3.2.3.1.1. Επιδράσεις στη φυτρωτική ικανότητα του ζιζανίου ήρα

Η στατιστική επεξεργασία των αποτελεσμάτων έδειξε ότι η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του φυτού δείκτη (ήρα) επηρεάστηκε σημαντικά από τα επίπεδα αλατότητας ($p < 0.05$) και από τις αλληλεπιδράσεις αλατότητα x υγρασία ($p < 0.01$) και αλατότητα x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων ($p < 0.01$). Ωστόσο, το χαρακτηριστικό αυτό του ζιζανίου λεπτή ήρα δεν επηρεάστηκε σημαντικά από τα επίπεδα υγρασίας, αζωτούχου λίπανσης, τη συγκέντρωση των εκχυλισμάτων και από τις αλληλεπιδράσεις αλατότητα x αζωτούχος λίπανση, υγρασία x αζωτούχος λίπανση, υγρασία x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων, αλατότητα x υγρασία x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων, αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων, αλατότητα x αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων, υγρασία x αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων και αλατότητα x υγρασία x αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων. Γενικά, η αύξηση της αλατότητας από 0 σε 300 mM προκάλεσε αναστολή στο φύτρωμα των σπόρων της ήρας. Ωστόσο, δεν παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των επιπέδων αλατότητας 75, 150 και 300 mM (Σχήμα 8.1).

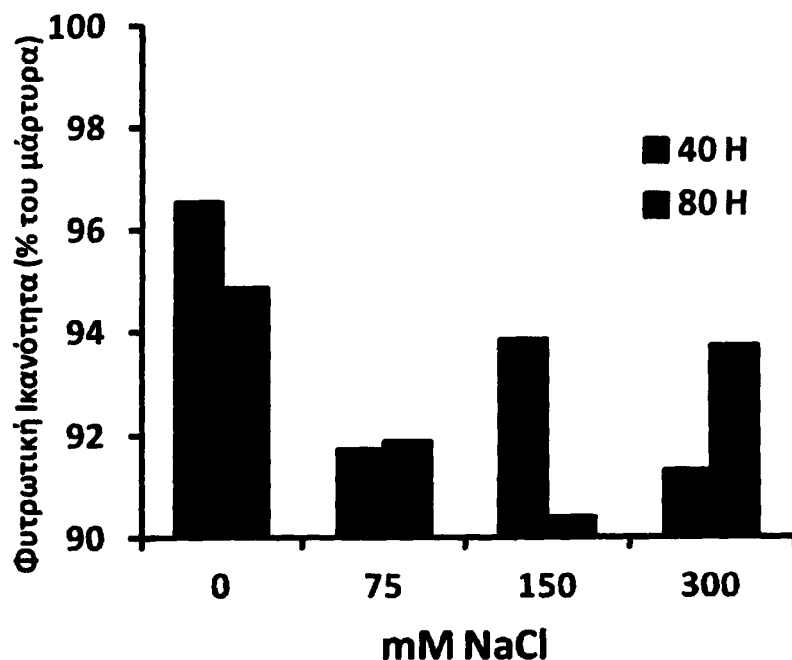




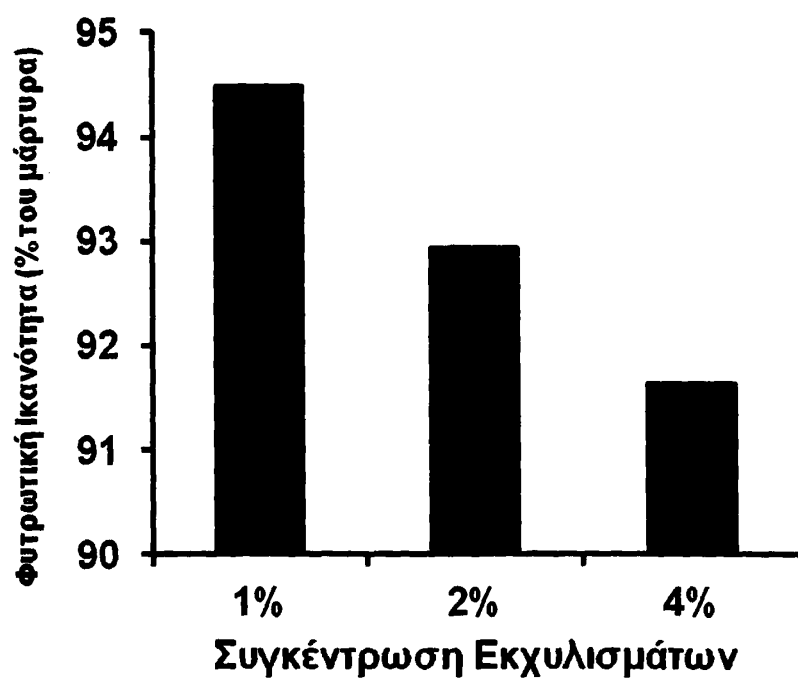
Σχήμα 8.1. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας, σε συνθήκες θερμοκηπίου, στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα.

Σχετικά με την επίδραση της υγρασίας στα διάφορα επίπεδα αλατότητας τα αποτελέσματα έδειξαν ότι τα εκχυλίσματα από φυτικό υλικό φυτών της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα' που αναπτύχθηκαν στα 0 και 150 mM αλατότητας η αύξηση της υγρασίας του εδάφους από 40 σε 80% προκάλεσε μεγαλύτερη μείωση (2 και 4%, αντίστοιχα) στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της ήρας. Ωστόσο, δεν παρατηρήθηκαν διαφορές μεταξύ των επιπέδων αλατότητας 75 και 300 mM (Σχήμα 8.2). Ωστόσο, η αύξηση της συγκέντρωσης από 1 σε 4 g αλεσμένου ξηρού δείγματος σε 100 ml απιονισμένου νερού προκάλεσε σταδιακά αυξημένη αναστολή στο φύτεμα των σπόρων της λεπτής ήρας με την αύξηση της αλατότητας από 0 σε 300 mM (Σχήμα 8.3). Κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων αλατότητας και των δύο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, τη μεγαλύτερη αναστολή (9%) στο φύτεμα των σπόρων της λεπτής ήρας προκάλεσε η συγκέντρωση 4% των εκχυλισμάτων. Ειδικότερα, τα εκχυλίσματα με συγκέντρωση 4% από φυτικό υλικό φυτών που αναπτύχθηκαν στα 300 mM αλατότητας μείωσαν τη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της λεπτής ήρας 14% σε σχέση με το μάρτυρα (Σχήμα 8.4).



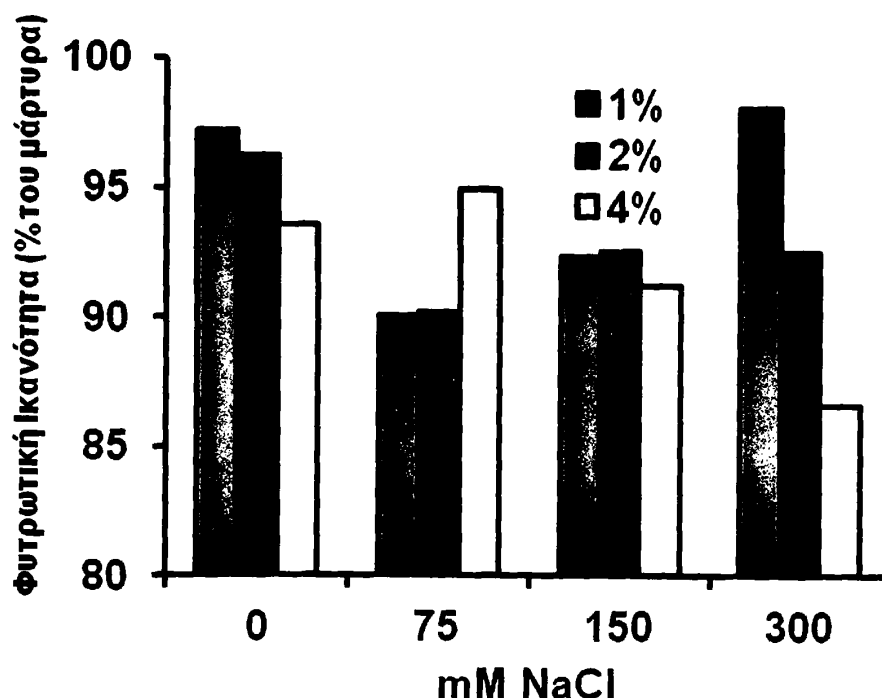


Σχήμα 8.2. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και υγρασίας, στο θερμοκήπιο, στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα.



Σχήμα 8.3. Επίδραση συγκέντρωσης φυτικών εκχυλισμάτων κριθαριού ποικιλίας Αθηναΐδας, σε συνθήκες θερμοκηπίου, στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα.



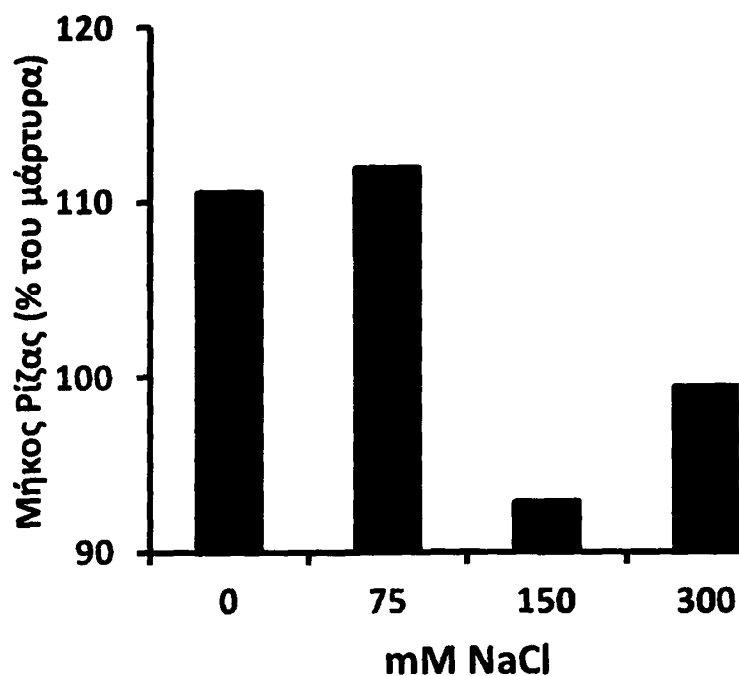


Σχήμα 8.4. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και συγκέντρωσης φυτικών εκχυλισμάτων κριθαριού ποικιλίας Αθηναΐδας, σε συνθήκες θερμοκηπίου, στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα.

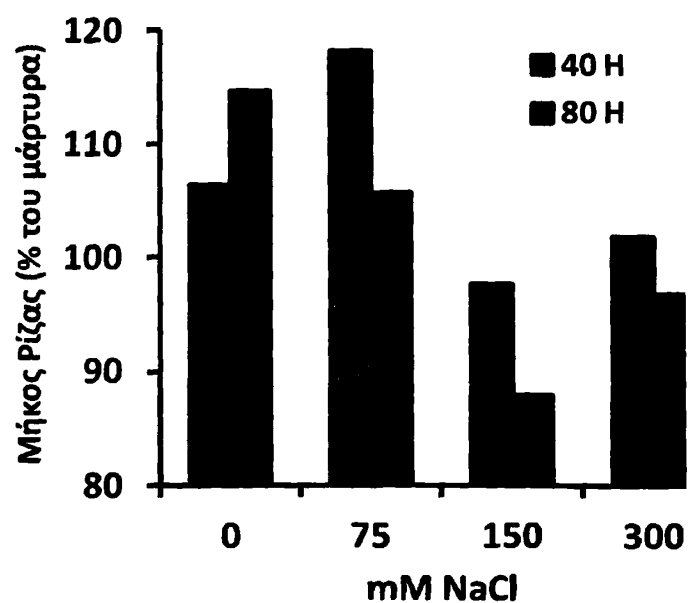
3.2.3.1.2. Επιδράσεις στο μήκος ρίζας του ζιζανίου ήρα

Το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας επηρεάστηκε σημαντικά από την αλατότητα, την αζωτούχο λίπανση και τη συγκέντρωση των εκχυλισμάτων ($p < 0.001$) και από τις αλληλεπιδράσεις: αλατότητα x υγρασία, υγρασία x αζωτούχος λίπανση, αλατότητα x συγκέντρωση εκχυλισμάτων, αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση εκχυλισμάτων, αλατότητα x υγρασία x συγκέντρωση εκχυλισμάτων, αλατότητα x αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση εκχυλισμάτων, υγρασία x αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση εκχυλισμάτων και αλατότητα x υγρασία x αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση εκχυλισμάτων ($p < 0.001$). Ωστόσο, το χαρακτηριστικό αυτό του ζιζανίου δεν επηρεάστηκε σημαντικά από τα επίπεδα υγρασίας, αλλά επηρεάστηκε με διαφορετικό τρόπο από τα επίπεδα αλατότητας. Κατά μέσο όρο των δύο επιπέδων λίπανσης και υγρασίας, το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας στα επίπεδα αλατότητας 0 και 75 mM αυξήθηκε 10 και 11%, αντίστοιχα. Αντίθετα, στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM το χαρακτηριστικό αυτό της λεπτής ήρας μειώθηκε 7 και 1%, αντίστοιχα (Σχήμα 9.1).





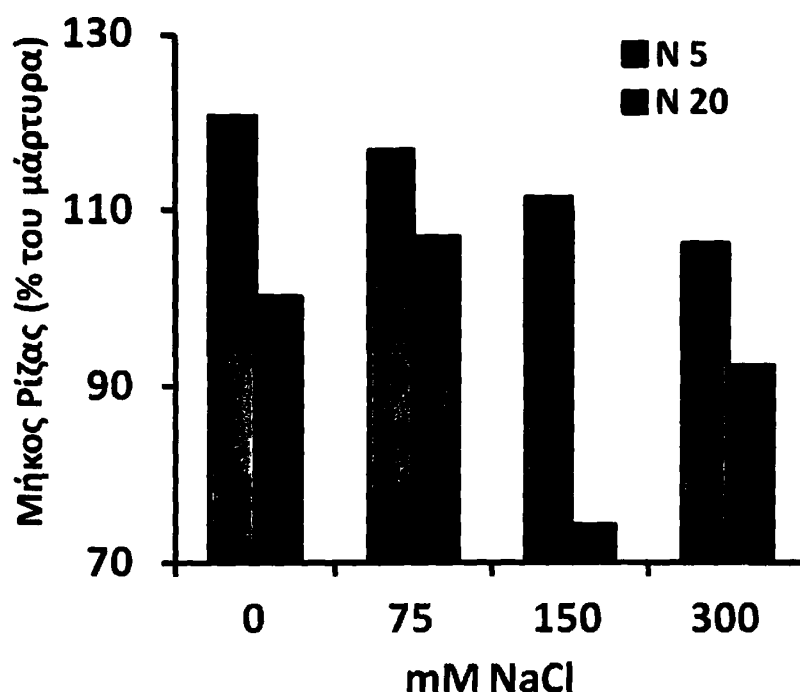
Σχήμα 9.1. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας, σε συνθήκες θερμοκηπίου, στο μήκος ρίζας των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα.



Σχήμα 9.2. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και υγρασίας, σε συνθήκες θερμοκηπίου, στο μήκος ρίζας των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα.



Σχετικά με την επίδραση της υγρασίας τα αποτελέσματα έδειξαν ότι στα μάρτυρα (0mM) και στα 75 mM το μήκος ρίζας στα δύο επίπεδα υγρασίας αυξήθηκε σημαντικά, αντίθετα στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM μειώθηκε σημαντικά (Σχήμα 9.2). Ειδικότερα, τα εκχυλίσματα από φυτικό υλικό φυτών που αναπτύχθηκαν στο μάρτυρα (0 mM αλατότητας) με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας αυξήθηκε από 6 σε 15%, ενώ στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM μειώθηκε από 3 σε 12% και από 0 σε 4%, αντίστοιχα (Σχήμα 9.2). Σχετικά με την επίδραση της αζωτούχου λίπανσης τα αποτελέσματα έδειξαν ότι σε όλα τα επίπεδα αλατότητας το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ (Σχήμα 9.3).

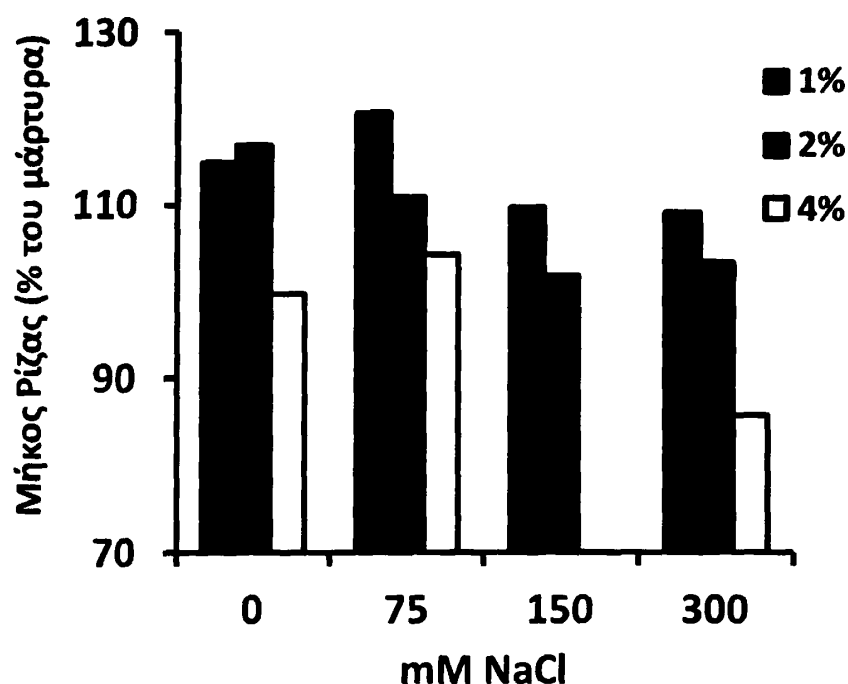


Σχήμα 9.3. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και λίπανσης, σε συνθήκες θερμοκηπίου, στο μήκος ρίζας των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα.

Το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας σε όλα τα επίπεδα αλατότητας, στις περισσότερες περιπτώσεις, αυξήθηκε από την επίδραση της συγκέντρωσης των εκχυλισμάτων, σε σχέση με το μάρτυρα (Σχήμα 9.4). Ωστόσο, με την αύξηση της



συγκέντρωσης των εκχυλισμάτων από 0 σε 4% σε όλα τα επίπεδα αλατότητας το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας μειώθηκε σημαντικά. Ειδικότερα, η εφαρμογή της χαμηλής συγκέντρωσης (1%) των εκχυλισμάτων σε όλα τα επίπεδα αλατότητας αύξησε το μήκος ρίζας από 1 έως 20% σε σχέση με το μάρτυρα. Αντίθετα, η υψηλή συγκέντρωση (4%) μείωσε το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM σε ποσοστά 33 και 15%, αντίστοιχα σε σχέση με το μάρτυρα. Επιπλέον, σε όλα τα επίπεδα αλατότητας και υγρασίας η αύξηση της συγκέντρωσης των εκχυλισμάτων από 0 σε 4% προκάλεσε σημαντική σταδιακή μείωση του μήκους ρίζας της λεπτής ήρας (Σχήμα 9.4).



Σχήμα 9.4. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και συγκέντρωσης φυτικών εκχυλισμάτων κριθαριού ποικιλίας Αθηναΐδας, σε συνθήκες θερμοκηπίου, στο μήκος ρίζας των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα.

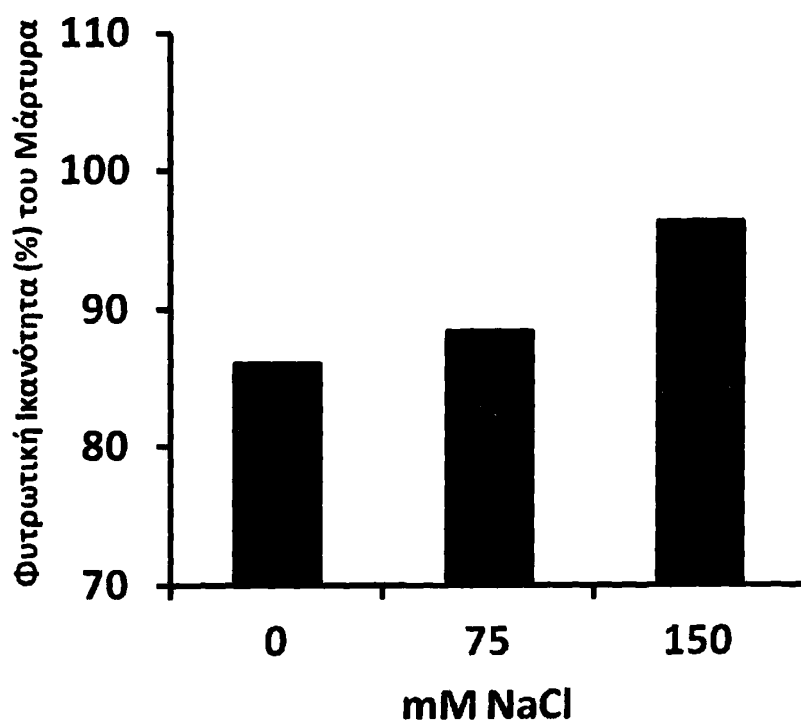
3.2.3.2. Επίδρασεις των εκχυλισμάτων φυτικών δειγμάτων από το δικτυοκήπιο

3.2.3.2.1. Επίδρασεις στη φυτρωτική ικανότητα του ζιζανίου ήρα

Η ανάλυση των αποτελεσμάτων έδειξε ότι η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του φυτού δείκτη (ήρα) επηρεάστηκε σημαντικά μόνο από τα επίπεδα



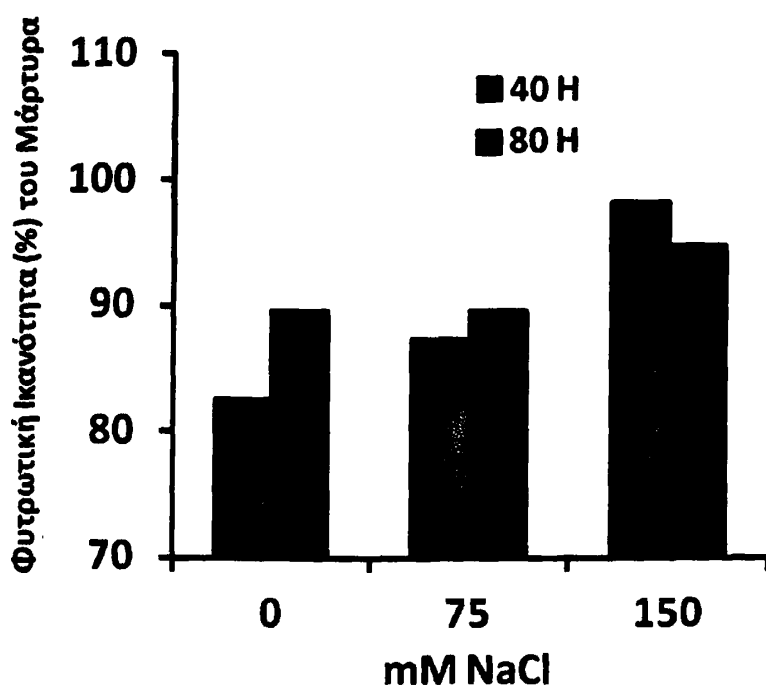
αλατότητας ($p < 0.05$) και από τη συγκέντρωση των εκχυλισμάτων ($p < 0.01$). Ωστόσο, το χαρακτηριστικό αυτό δεν επηρεάστηκε σημαντικά από τα επίπεδα υγρασίας, αζωτούχου λίπανσης και από τις αντίστοιχες αλληλεπιδράσεις. Γενικά, η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της λεπτής ήρας και στα τρία επίπεδα αλατότητας ήταν σημαντικά μικρότερη από ότι στο μάρτυρα, (Σχήμα 10.1). Ειδικότερα, η μεγαλύτερη αναστολή στο φύτρωμα των σπόρων της λεπτής ήρας (14, 12%) παρατηρήθηκε στη συγκέντρωση 0 mM και στα 75 mM και η μικρότερη (4%) στα 150 mM αλατότητας. Ωστόσο, οι Dhima et al. (2008) βρήκαν ότι η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του ζιζανίου μουχρίτσα μειώθηκε 22 και 43%, αντίστοιχα, από τα εκχυλίσματα των δίστιχων και εξάστιχων ποικιλιών κριθαριού που μελετήθηκαν.



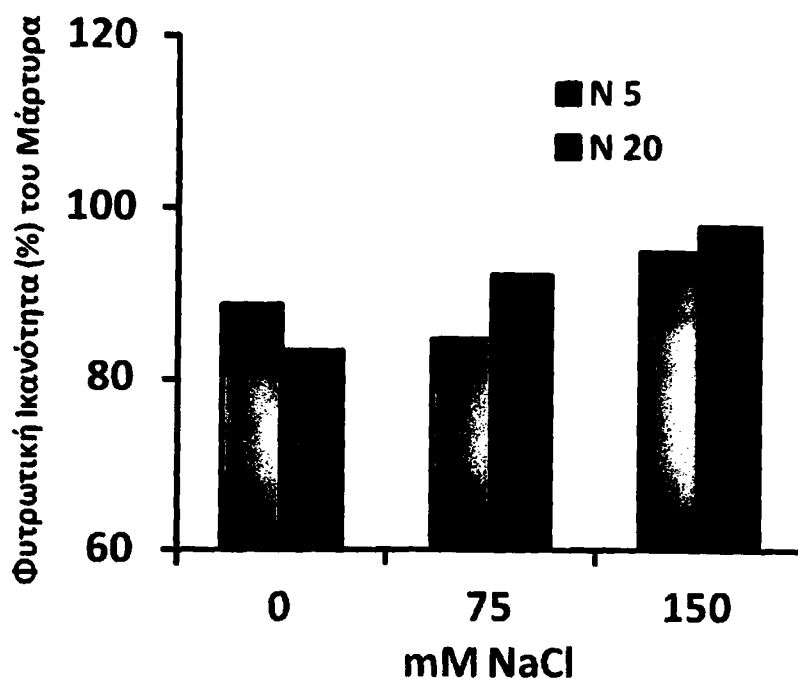
Σχήμα 10.1. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα από το δικτυοκήπιο.

Η υγρασία και η αζωτούχος λίπανση επηρέασαν με διαφορετικό τρόπο τη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της ήρας. Στο μάρτυρα και στο επίπεδο αλατότητας 75 mM με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της λεπτής ήρας αυξήθηκε από 2 έως 5%. Ωστόσο, και η

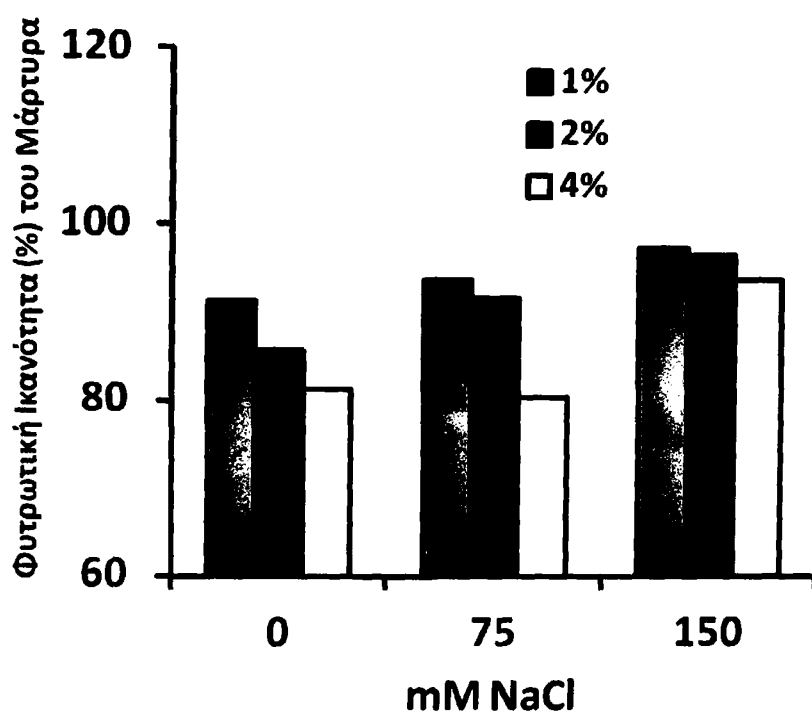
αύξηση της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ, στα επίπεδα αλατότητας 75 και 150 mM, προκάλεσε μείωση της τάξης 8 και 3% , αντίστοιχα (Σχήματα 10. 2 και 10.3) Κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων αλατότητας, υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, η αύξηση της συγκέντρωσης των εκχυλισμάτων από 1 σε 4% (1 σε 4 g αλεσμένου ξηρού δείγματος σε 100 ml απιονισμένου νερού) προκάλεσε σταδιακά αυξημένη αναστολή στο φύτρωμα των σπόρων της λεπτής ήρας (Σχήμα 10.4). Ειδικότερα, τη μεγαλύτερη αναστολή (15%) στο φύτρωμα των σπόρων της λεπτής ήρας προκάλεσε η συγκέντρωση 4% των εκχυλισμάτων στα 75 mM αλατότητας.



Σχήμα 10.2. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και υγρασίας στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα από το δικτυοκήπιο.



Σχήμα 10.3. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και αζώτου στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα από το δικτυοκήπιο.



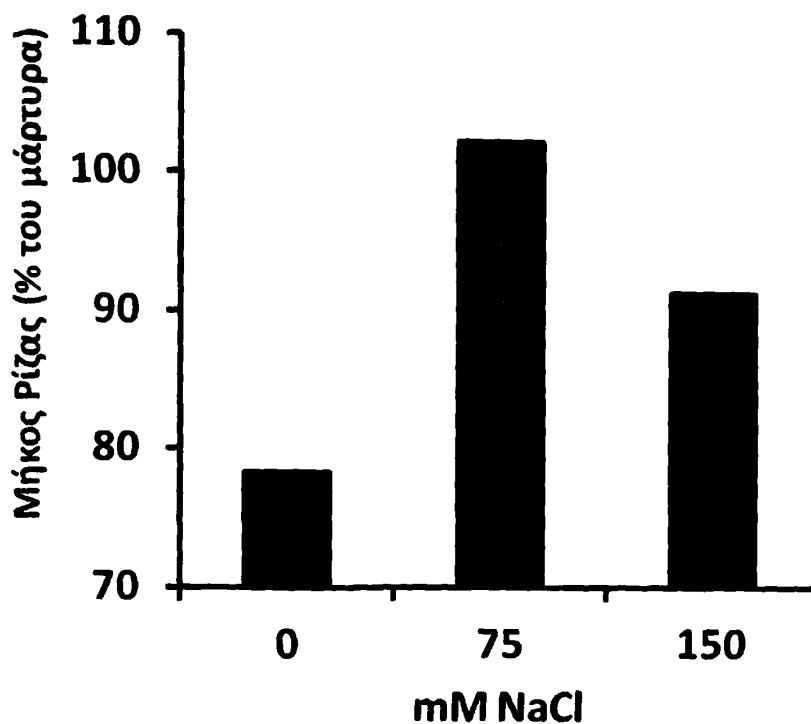
Σχήμα 10.4. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και συγκέντρωσης φυτικών εκχυλισμάτων κριθαριού ποικιλίας Αθηναΐδας στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα από το δικτυοκήπιο.



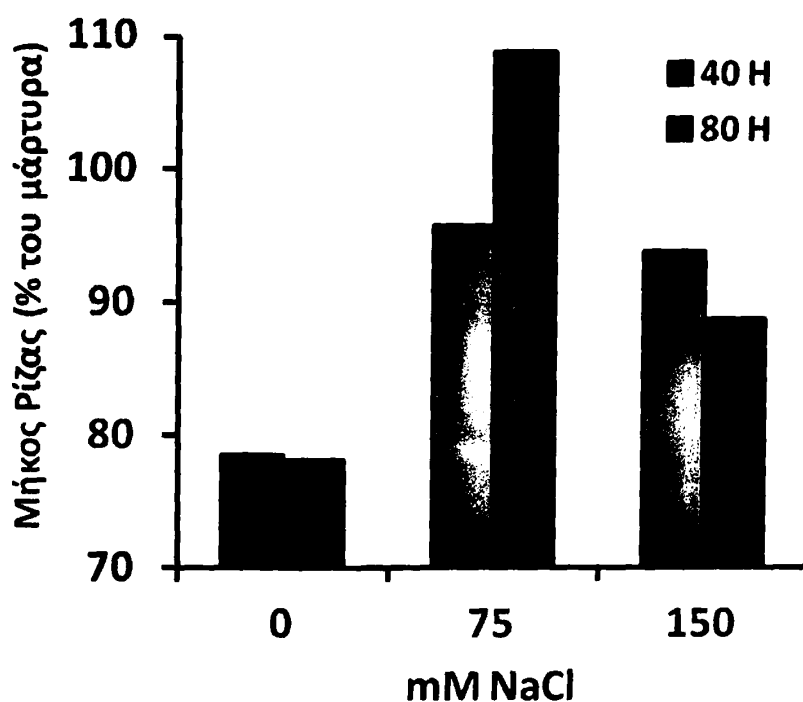
3.2.3.2.2. Επιδράσεις στο μήκος ρίζας του ζιζανίου ήρα

Το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας επηρεάστηκε σημαντικά από την αλατότητα ($p < 0.001$), την υγρασία ($p < 0.05$), την αζωτούχο λίπανση ($p < 0.001$), τη συγκέντρωση των εκχυλισμάτων ($p < 0.001$) και από τις αλληλεπιδράσεις αλατότητα x υγρασία, υγρασία x αζωτούχος λίπανση, αλατότητα x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων, αζωτούχο λίπανση x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων, αλατότητα x υγρασία x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων, αλατότητα x αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων, υγρασία x αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων και αλατότητα x υγρασία x αζωτούχος λίπανση x συγκέντρωση των εκχυλισμάτων ($p < 0.001$). Γενικά, τα δεδομένα του μήκους ρίζας από εκχυλίσματα φυτικού υλικού από το δικτυοκήπιο έδειξαν ότι στο μάρτυρα (συγκέντρωση 0 mM NaCl) το χαρακτηριστικό αυτό ήταν σημαντικά μικρότερο από ότι στα δύο επίπεδα αλατότητας (75, 150 mM, Σχήμα 11.1). Ειδικότερα, στα δύο επίπεδα υγρασίας το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας στο μάρτυρα ήταν μικρότερο κατά 22% (Σχήμα 11.2). Κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων υγρασίας στο μάρτυρα και στα δύο επίπεδα αλατότητας, η αύξηση της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ μείωσε σημαντικά το μήκος ρίζας της ήρας. Ειδικότερα, στα επίπεδα αλατότητας 0, 75 και 150 mM το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας μειώθηκε κατά 54, 5 και 34%, αντίστοιχα σε σχέση με το μάρτυρα (Σχήμα 11.3).



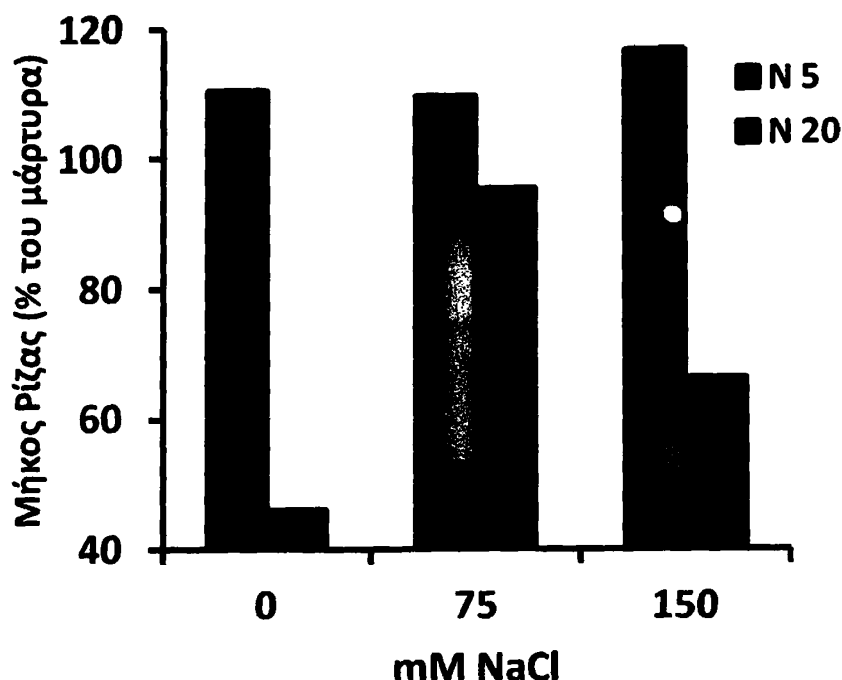


Σχήμα 11.1. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας στο μήκος ρίζας των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα από το δικτυοκήπιο.



Σχήμα 11.2. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και υγρασίας στο μήκος ρίζας των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα από το δικτυοκήπιο.

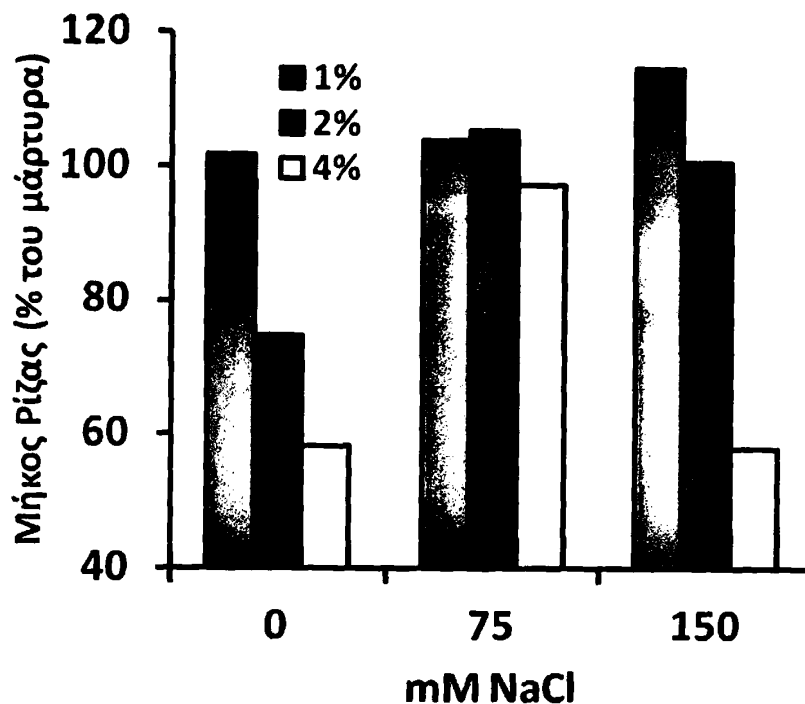




Σχήμα 11.3. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και αζώτου στο μήκος ρίζας των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα από το δικτυοκήπιο.

Η αύξηση της συγκέντρωσης των εκχυλισμάτων από 1 σε 4%, κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων αλατότητας, υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, μείωσε το μήκος ρίζας της λεπτής λεπτής ήρας από 3 έως και 42%, (Σχήμα 11.4) Ειδικότερα, η εφαρμογή της χαμηλής συγκέντρωσης (1%) των εκχυλισμάτων σε όλα τα επίπεδα αλατότητας αύξησε το μήκος ρίζας από 1 έως 14%, αντίστοιχα, σε σχέση με το μάρτυρα. Αντίθετα, η υψηλή συγκέντρωση (4%) μείωσε το μήκος ρίζας από 3 έως 42%, σε σχέση με το μάρτυρα. Η μεγαλύτερη μείωση παρατηρήθηκε στο μάρτυρα (0 mM αλατότητας) και στα 150 mM αλατότητας. Σε έρευνα με πολλές ποικιλίες κριθαριού (εξάστιχες, δίστιχες) βρέθηκε ότι το μήκος ρίζας των φυτών του ζιζανίου μουχρίτσα μειώθηκε 34 και 48%, αντίστοιχα, από τα εκχυλίσματα των δίστιχων και εξάστιχων ποικιλιών κριθαριού που μελετήθηκαν (Dhima et al., 2008). Ωστόσο, σε άλλη έρευνα (Vasilokoglou et al., 2009), η φυτοτοξική δράση εξάστιχων και δίστιχων ποικιλιών κριθαριού που μελετήθηκαν ήταν το ίδιο όπου η ποικιλία 'Αθηναΐδα' ήταν η πιο φυτοτοξική.





Σχήμα 11.4. Επίδραση διαφορετικών επιπέδων αλατότητας και συγκέντρωσης φυτικών εκχυλισμάτων κριθαριού ποικιλίας Αθηναΐδας, από το δικτυοκήπιο, στο μήκος ρίζας των σπόρων του ζιζανίου λεπτή ήρα.

3.2.3.3. Συμπεράσματα

1. Η αύξηση της αλατότητας από 0 σε 300 mM προκάλεσε τη μεγαλύτερη αναστολή στο φύτευμα των σπόρων της λεπτής ήρας.

2. Τα εκχυλίσματα από φυτικό υλικό της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα', που αναπτύχθηκαν στα 0 και 150 mM αλατότητας, προκάλεσαν μεγαλύτερη μείωση (2 και 4%, αντίστοιχα) στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της λεπτής ήρας με την αύξηση της υγρασίας του εδάφους από 40 σε 80%.

3. Κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων αλατότητας, υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, η αύξηση της συγκέντρωσης από 1 σε 4% αλεσμένου ξηρού δείγματος 'Αθηναΐδας' σε 100 ml απιονισμένου νερού, προκάλεσε σταδιακά αυξημένη αναστολή στο φύτευμα των σπόρων της ήρας.

4. Η υγρασία και η αζωτούχος λίπανση επηρέασαν με διαφορετικό τρόπο τη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της ήρας. Στις περισσότερες περιπτώσεις, σε όλα τα επίπεδα αλατότητας, με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% και της

αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ, η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της λεπτής ήρας αυξήθηκε από 2 έως 5% και από 3 έως 8%, αντίστοιχα.

5. Κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων αλατότητας και των δύο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, τη μεγαλύτερη αναστολή (9%) στο φύτρωμα των σπόρων της λεπτής ήρας προκάλεσε η συγκέντρωση 4% των εκχυλισμάτων.

6. Τα φυτικά εκχυλίσματα με συγκέντρωση 4% από φυτά που αναπτύχθηκαν στα 300 mM αλατότητας, μείωσαν τη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της λεπτής ήρας 14%, σε σχέση με το μάρτυρα.

7. Σε όλα τα επίπεδα αλατότητας, η αύξηση της συγκέντρωσης των εκχυλισμάτων από 1 σε 4% προκάλεσε σημαντική μείωση στο μήκος ρίζας της ήρας.

8. Κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων λίπανσης και υγρασίας, στο μάρτυρα και στα δύο επίπεδα αλατότητας, η αύξηση της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ μείωσε σημαντικά το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας.

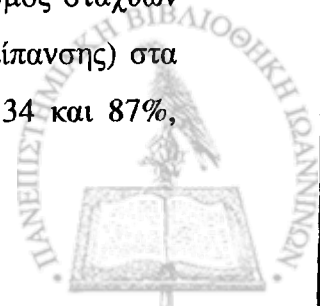
9. Η αύξηση της συγκέντρωσης των εκχυλισμάτων φυτικού υλικού από το δικτυοκήπιο, από 2 σε 4%, κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων αλατότητας, υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, μείωσε το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας 6 και 29%, ενώ στη μικρή συγκέντρωση (1%) αυξήθηκε κατά 7%, σε σχέση με το μάρτυρα.



4. ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Σε πείραμα διεξαγόμενο σε δοχεία, στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο, μελετήθηκε η επίδραση των συνθηκών καταπόνησης (αλατότητα, υγρασία, αζωτούχος λίπανση, θερμοκρασία) στην αλληλοπαθητική ικανότητα της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα'. Επιπλέον, σε πειράματα ελεγχόμενων συνθηκών (βιοδοκιμές) διερευνήθηκε η αλληλοπαθητική ικανότητα (φυτοτοξικότητα) της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα' στη φυτρωτική ικανότητα και ανάπτυξη του ζιζανίου λεπτή ήρα (*Lolium rigidum* L.). Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν κατά το έτος 2010 στο Αλεξάνδρειο Τεχνολογικό και Εκπαιδευτικό Ίδρυμα Θεσσαλονίκης και στο Τεχνολογικό Εκπαιδευτικό Ίδρυμα Λάρισας.

Τα αποτελέσματα των πειραμάτων σε δοχεία στο θερμοκήπιο και δικτυοκήπιο έδειξαν ότι η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα' επηρεάστηκε σημαντικά από τις συνθήκες καταπόνησης αλατότητα και θερμοκρασία. Ωστόσο, το χαρακτηριστικό αυτό των φυτών που αναπτύχθηκαν στο δικτυοκήπιο, στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM, ήταν 36 και 46%, αντίστοιχα, μικρότερο, σε σχέση με το θερμοκήπιο. Η φυτρωτική ικανότητα των φυτών κριθαριού και στις δύο τοποθεσίες (μέσος όρος των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) μειώθηκε με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος. Στο θερμοκήπιο, στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM η φυτρωτική ικανότητα των φυτών κριθαριού ήταν 28, 32 και 60%, αντίστοιχα, μικρότερη από ότι στο μάρτυρα (0 mM), ενώ στο δικτυοκήπιο η αντίστοιχη μείωση ήταν 17, 56 και 78%. Ο αριθμός βλαστών του κριθαριού, 75 και 110 ημέρες μετά τη σπορά, στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM, επηρεάστηκε περισσότερο στο δικτυοκήπιο από ότι στο θερμοκήπιο. Κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, ο αριθμός βλαστών του κριθαριού στο δικτυοκήπιο 75 ημέρες μετά τη σπορά, στα επίπεδα αλατότητας 150 και 300 mM, ήταν 63 και 99%, αντίστοιχα, μικρότερος από ότι στο θερμοκήπιο, ενώ η αντίστοιχη μείωση στις 110 ημέρες ήταν 59 και 100%. Ο αριθμός σταχυών, 110 ημέρες μετά τη σπορά και στις δύο τοποθεσίες, ήταν μικρότερος από ότι ο αριθμός βλαστών. Ωστόσο, το χαρακτηριστικό αυτό μειώθηκε σημαντικά με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος από 0 σε 300 mM. Ο αριθμός σταχυών στο θερμοκήπιο (μέσος όρος δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν μειωμένος κατά 17, 34 και 87%,



αντίστοιχα, συγκριτικά με το μάρτυρα, ενώ η αντίστοιχη μείωση στο δικτυοκήπιο ήταν 31, 76 και 100%. Ωστόσο, με αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% της υδατοϊκανότητας (κατά μέσο όρο των δυο επιπέδων της αζωτούχου λίπανσης) ο αριθμός σταχών κριθαριού αυξήθηκε από 15 έως και 88%. Το ύψος φυτών του κριθαριού στο δικτυοκήπιο σε όλα τα επίπεδα αλατότητας (μέσος όρος δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) ήταν 15, 17, 48 και 60%, αντίστοιχα μικρότερο από ότι στο θερμοκήπιο. Ωστόσο, το χαρακτηριστικό αυτό του κριθαριού μειώθηκε με την αύξηση της αλατότητας του υποστρώματος. Αντίθετα, στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM, στις περισσότερες περιπτώσεις, το ύψος φυτών αυξήθηκε με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% υδατοϊκανότητας και της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ. Το νωπό βάρος βλαστών των φυτών κριθαριού στο δικτυοκήπιο στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM (μέσος όρος δυο επιπέδων υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης) ήταν 10, 38 και 92%, αντίστοιχα, μικρότερο από ότι στο θερμοκήπιο. Στο θερμοκήπιο το νωπό βάρος φυτών του κριθαριού στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM ήταν 5, 55 και 77%, αντίστοιχα, μικρότερο από ότι στο μάρτυρα. Σε όλα τα επίπεδα αλατότητας και αζωτούχου λίπανσης, το νωπό βάρος στο θερμοκήπιο αυξήθηκε από 34 έως και 90%, ενώ στο δικτυοκήπιο από 21 έως 34%, με την αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80%, ενώ η αντίστοιχη αύξηση του ξηρού βάρους ήταν 23,40% και 12,27%. Τέλος, το νωπό βάρος ριζών των φυτών κριθαριού στο θερμοκήπιο, στα επίπεδα αλατότητας 75, 150 και 300 mM, ήταν 1, 53 και 98%, αντίστοιχα, μικρότερο από ότι στο μάρτυρα. Ωστόσο, η αντίστοιχη μείωση του ξηρού βάρους ήταν 48, 81 και 95%.

Τα αποτελέσματα των βιοδοκιμών έδειξαν ότι η αύξηση της αλατότητας από 0 σε 300 mM προκάλεσε μεγαλύτερη αναστολή στο φύτευμα των σπόρων του ζιζανίου ήρα. Τα φυτικά εκχυλίσματα από φυτά της ποικιλίας κριθαριού 'Αθηναΐδα' που αναπτύχθηκαν στα 0 και 150 mM αλατότητας προκάλεσαν μεγαλύτερη μείωση (2 και 4%, αντίστοιχα) στη φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της λεπτής ήρας με την αύξηση της υγρασίας του εδάφους από 40 σε 80%. Κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων αλατότητας, υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, η αύξηση της συγκέντρωσης από 1 σε 4% αλεσμένου ξηρού δείγματος 'Αθηναΐδας', σε 100 ml απιονισμένου νερού, προκάλεσε σταδιακά αυξημένη αναστολή στο φύτευμα των σπόρων της ήρας. Η φυτρωτική ικανότητα των σπόρων της λεπτής ήρας σε όλα τα επίπεδα αλατότητας αυξήθηκε από 2 έως 5% και 3 έως 8%, αντίστοιχα, με την



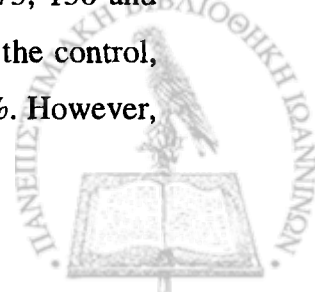
αύξηση της υγρασίας από 40 σε 80% και της αζωτούχου λίπανσης από 5 σε 20kg/στρ. Σε όλα τα επίπεδα αλατότητας η αύξηση της συγκέντρωσης των εκχυλισμάτων από 0 σε 4% προκάλεσε σημαντική μείωση στη φυτρωτική ικανότητα της ήρας. Κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων αλατότητας υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, τη μεγαλύτερη αναστολή (9%) στο φύτρωμα των σπόρων της λεπτής ήρας προκάλεσε η συγκέντρωση 4% των εκχυλισμάτων. Ωστόσο, το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας επηρεάστηκε με διαφορετικό τρόπο από τα επίπεδα αλατότητας. Κατά μέσο όρο των δύο επιπέδων λίπανσης και υγρασίας, το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας στα επίπεδα αλατότητας 0 και 75 mM αυξήθηκε κατά 10 και 12%, αντίστοιχα. Η εφαρμογή των χαμηλών συγκεντρώσεων των εκχυλισμάτων σε όλα τα επίπεδα αλατότητας αύξησε το μήκος ρίζας έως και 14%. Αντίθετα, αύξηση της συγκέντρωσης των εκχυλισμάτων από 1 σε 4%, κατά μέσο όρο όλων των επιπέδων αλατότητας, υγρασίας και αζωτούχου λίπανσης, μείωσε το μήκος ρίζας της λεπτής ήρας κατά 6 και 29%, αντίστοιχα.



5. SUMMARY

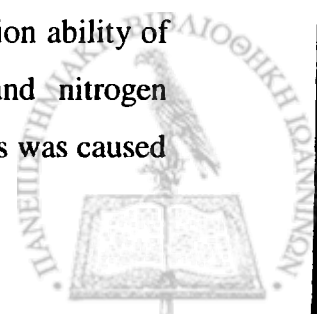
The effect of different stress parameters (salinity, moisture, nitrogen fertilization and temperature) on the allelopathetic ability of the barley variety 'Athinaida' was studied in an experiment with pot-cultured plants in a greenhouse and a nethouse. Furthermore, under controlled conditions' experiments (bioassays), the allelopathetic capacity (phytotoxicity) of the barley variety 'Athinaida' on the germination capacity and development of the weed 'ryegrass' (*Lolium rigidum* L.) was investigated. The experiments were carried out during 2010, at Alexander Technological Educational Institute of Thessaloniki and at Technological Educational Institute of Larissa.

The results of the experiments in pots (in the greenhouse and the nethouse) showed that the germination ability of barley seeds (variety 'Athinaida') was significantly influenced by the conditions of salinity and temperature stress. However, the germination abilities of plants developed in nethouse under salinity levels of 150 and 300 mM were 36 and 46%, respectively, lower, as compared to the greenhouse. The germination ability of barley plants at both green-and nethouse (average of two levels of moisture and nitrogen fertilization) decreased with increasing ground salinity. At the greenhouse, under salinity levels of 75, 150 and 300 mM, the germination ability of barley plants was 28, 32 and 60%, respectively, lower than in the control (0 mM), while, at the nethouse, the corresponding reduction was 17, 56 and 78%. The number of barley shoots, observed 75 and 110 days after sowing, under salinity levels of 150 and 300 mM, was mostly affected at the nethouse than at the greenhouse. On average of the two levels of moisture and nitrogen fertilization, the number of barley shoots in nethouse, 75 days after sowing, under salinity levels of 150 and 300 mM, was 63 and 99%, respectively, lower than in the greenhouse, while the corresponding reduction at 110 days was 59 and 100%. The number of ears (spikes-inflorescences), 110 days after sowing, at both sites, was less than the number of shoots. However, this parameter was significantly decreased with increasing substrate salinity from 0 to 300 mM. The number of ears in the greenhouse (average from two levels of moisture and nitrogen fertilizer) at salinity levels of 75, 150 and 300 mM, was reduced by 17, 34 and 87%, respectively, as compared to the control, whereas the corresponding reduction in the nethouse was 31, 76 and 100%. However,



concomitantly with increase in humidity from 40 to 80% of total water capacity (average of two nitrogen fertilization levels) the number of barley ears increased from 15 to 88%. The height of nethouse barley plants, at all levels of salinity (average from two levels of moisture and nitrogen fertilization), was 15, 17, 48 and 60%, respectively, lower than in the greenhouse. However, this characteristic of barley decreased with increasing salinity of the substrate. In contrast, at 75, 150 and 300 mM levels of salinity, in most cases, the plant height increased with increasing moisture from 40 to 80% and increasing nitrogen fertilization from 5 to 20kg/1000cm². The fresh weight of barley shoots at the nethouse, under salinity levels 75, 150 and 300 mM (average of two levels of moisture and nitrogen fertilization), was 10, 38 and 92%, respectively, lower than in the greenhouse. At the glasshouse, the fresh weight of barley plants, under salinity levels of 75, 150 and 300 mM, was 5, 55 and 77%, respectively, lower than in the controls. At all levels of salinity and nitrogen fertilization, the shoot fresh weight in the greenhouse increased from 34 to 90%, while, at the nethouse, from 21 to 34%, by increasing the humidity from 40 to 80%, while the corresponding increase in dry weight was 23,40 and 12,27%. Finally, the fresh weight of roots of barley plants in the greenhouse, under salinity levels 75, 150 and 300 mM, was 1, 53 and 98%, respectively, lower than in controls. However, the corresponding reductions in dry weight were 48, 81 and 95%.

The results from bioassays showed that the increase in salinity from 0 to 300 mM resulted in greater inhibition of seed germination of the weed 'ryegrass'. Plant extracts from the barley variety 'Athinaida' grown under 0 and 150 mM salinity caused a greater reduction (2 and 4%, respectively) in the germination ability of ira seeds with increasing soil moisture from 40 to 80%. When averaged over all levels of salinity, moisture and nitrogen fertilization, the increasing of the concentration from 1 to 4% of ground dry 'Athinaida' sample, in 100 ml of deionized water, caused progressively greater inhibition in germination of ira seeds. The germination ability of ira seeds, at all levels of salinity, increased from 2 to 5% and from 3 to 8%, respectively, with increasing moisture from 40 to 80% and nitrogen fertilization from 5 to 20kg/1000cm². At all levels of salinity, by increasing the concentration of the extracts from 0 to 4% a significant decrease was caused in the germination ability of 'ryegrass'. When averaged over all levels of salinity, humidity and nitrogen fertilization, the greater inhibition (9%) in germination of 'ryegrass' seeds was caused

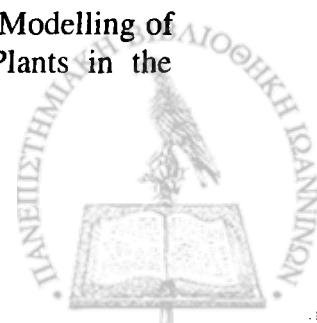


by the extract concentration of 4%. However, the 'ryegrass' root length was differently affected by salinity levels. At average of two levels of nitrogen fertilizer and moisture, 'ryegrass' root length, under salinity levels 0 and 75 mM, was increased by 10 and 12%, respectively. The application of low concentrations of extracts, at all levels of salinity, increased root length up to 14%. In contrast, by increasing the concentration of the extracts from 1 to 4%, on average, at all levels of salinity, moisture and nitrogen fertilization, root length was reduced by 6 and 29%, respectively.



6. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

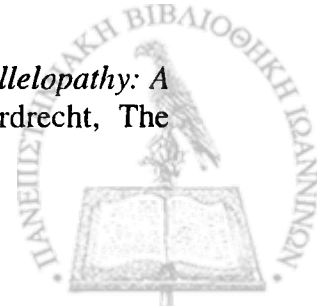
- Abenavoli, M.R., De Santis, C., Sidari, M., Sorgonà, A., Badiani, M. and Cacco, G. (2001). Influence of coumarin on the net nitrate uptake in durum wheat. *New Phytologist* 150:619-627.
- Ahmad, A. N. Intshar U. H. J, Shamshad A. and Muhammad A. (2003). Effects of Na, SO₄ and NaCl salinity levels on different yield parameters of barley genotypes. *Intl. J. Agric. Biol.* 5: 157-159.
- Akashi, T., Furuno, T., Takeyoshi, T. and Ayabe, S.-I. (1994). Biosynthesis of Triterpenoids in cultured Cells, and Regenerated and Wild Plant Organs of *Taraxacum officinale*. *Phytochemistry* 36: 303-308.
- Akhtar, N., Javaid, A. and Bajwa, R. (2001). Herbicidal Activity of Aqueous Extracts of *Cirsium Arvense* and *Ageratum conyzoides* Against Weeds of Wheat. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 4:1364-1367.
- Al- Karaki, G.N., (2000). Growth, water use efficiency, and sodium and potassium acquisition by tomato cultivars grown under salt stress. *J. Plant Nutrition*, 23: 1-8.
- Al-Karaki G. N. (2001) Germination, sodium and potassium concentrations of barley seeds as influenced by salinity. *J. Plant Nutr.* 24: 511-522.
- Alamillo, J., C. Almogura, D. Bartels J. Jordano, 1995. Constitutive expression of small heat shock proteins in vegetative tissues of the resurrection plant *Craterostigma plantagineum*. *Plant Mol. Biol.*, 29: 1093-1099.
- Alcazar, R., Garcia-Martinez, J., Cuevas, J.C., Tiburcio, A.F., Altabella, T. (2005) Overexpression of ADC2 in *Arabidopsis* induces dwarfism and lateflowering through GA deficiency. *Plant J* 43: 425-436.
- Aliotta, G., Malik, A.U. and Pollio A. (2008). Historical Examples of Allelopathy and Ethnobotany from Mediterranean Region. In Zeng, R.S., Mallik, A.U. and Luo S.M. (eds.) *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. Springer, New York, USA, 11-24.
- Allan, A.C., Fluhr, R. (1997) Two distinct sources of elicited reactive oxygen species in tobacco epidermal cells. *Plant Cell* 9: 1559-1572.
- Alsaadawi, I.S., Al-Uqaili, J.K., Alrubeaa, A.J. and Al-Hadithy, S.M. (1986). Allelopathic suppression of weed and nitrification by selected cultivars of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Journal of Chemical Ecology* 12:209-219.
- Alscher, R.G., Donahue, J., Cramer, C.L. (1997) Reactive oxygen species and antioxidants: Relationships in green cells. *Physiol Plant* 100: 224-233.
- An, M., Liu, D.L., Johnson, I.R. and Lovett, J.V. (2003). Mathematical Modelling of Allelopathy: II. The Dynamics of Allelochemicals from Living Plants in the Environment. *Ecological Modelling* 161:53-66.



- Angelini, R., Federico, R. (2006) Heterologous expression and biochemical characterization of a polyamine oxidase from *Arabidopsis* involved in polyamine back conversion. *Plant Physiol* 149: 1519–1532.
- Arabawa, T. Timasheff, S. N., The stabilization of proteins by osmolytes. *Biophys. J.*, 1985, 47, 411–414.
- Armstrong, W. Drew, M. C. (2002). Root Growth and Metabolism under Oxygen Deficiency. In: *Plant Roots: The Hidden Half*. 3rd Edition. (Waisel, Y., Eshel, A. and Kafkafi, U., Eds.). Marcel Dekker, Ny, Usa. 729-761.
- Arroo, R., Woolley, J. and Oksman-Caldentey, K.-M. (2007). Henbane, Belladonna, Datura and Duboisia. *Biotechnology in Agriculture and Forestry* 61:189-204.
- Asada, K. (1994) Production and action of oxygen species in photosynthetic tissues. In CH Foyer, PM Mullineaux, eds, Causes of photo-oxidative stress and amelioration of defence systems in plants, CRC Press, Boca Raton pp 77-104.
- Ashraf, M. N.A. Akram, 2009. Improving salinity tolerance of plants through conventional breeding and genetic engineering: an analytical comparison. *Biotechnol.*
- Ashraf, M., 2010. Inducing drought tolerance in plants: Recent advances. *Biotechnol. Adv.*, 28: 169-183.
- Bais, H.P, Walker, T.S., Stermitz, F.R., Hufbauer, R.A. and Vivanco, J.M. (2002). Enantiomeric-Dependent Phytotoxic and Antimicrobial Activity of ($\pm$)-Catechin. A Rhizosecreted Racemic Mixture from Spotted Knapweed. *Plant Physiology* 128:1173–1179.
- Bais, H.P., Vepachedu, R., Gilroy, S., Callaway, R.M. and Vivanco, J.M. (2003). Allelopathy and Exotic Plant Invasion: From Molecules and Genes to Species Interactions. *Science* 301:1377-1380.
- Bar-Tal, A.; Feigenbaum, S.; Sparks D.L., (1991). Potassium salinity interactions in irrigated corn. *Irrigat. Sci.* 12: 27- 36.
- Barnes, J.P. and Putnam, A.R. (1987). Role of benzoxazinones in allelopathy by rye (*Secale cereale* L.). *Journal of Chemical Ecology* 13:889-906.
- Bartels, D., 2001. Targeting detoxification pathways: An efficient approach to obtain plants with multiple stress tolerance. *Trends Plant Sci.*, 6: 284-286.
- Batish, D.R, Singh, H.P., Kohli, R.K. and Kaur, S. (2001). Crop Allelopathy and Its Role in Ecological Agriculture. In Kohli, R.K., Singh, H.P. and Batish D.R. (eds.) *Allelopathy in agroecosystems*. Food Products Press, NY, USA, 121-161.
- Baziramakenga, R., Leroux, G.D., Simard, R.R. and Nadeau, P. Allelopathic effects of phenolic acids on nucleic acid and protein levels in soybean seedlings. *Canadian Journal of Botany* 75:445-450.
- Bell, D.T. and Muller, C.H. (1973). Dominance of California Annual Grasslands by *Brassica nigra*. *American Midland Naturalist* 90:277-299.



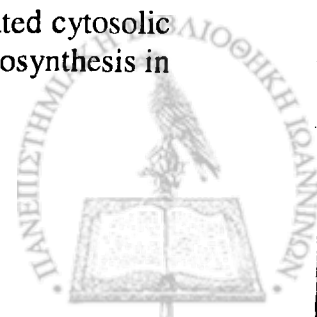
- Bendall, G.M. (1975). The allelopathic activity of Canada thistle (*Cirsium arvense* (L.) Scop) in Tasmania. *Weed Research* 15:77-81.
- Bernstein, N. Kafkafi, U., (2002). Root Growth under Salinity Stress. In: *Plant Roots: The Hidden Half*. 3rd Edition. (Waisel, Y., Eshel, A. and Kafkafi, U., Eds.). Marcel Dekker, Ny, Usa. 787-805.
- Bhowmik, P.C. And Inderjit (2003). Challenges and Opportunities in Implementing Allelopathy for Natural Weed Management. *Crop Protection* 22: 661-671.
- Binder, R.G., Benson, M., Hadwn, F.W. and French, R.C (1992). Aplotaxene Derivatives from *Cirsium arvense*. *Phytochemistry* 31:1033-1034
- Blum, U., Gerig, T.M., Worsham, A.D., Holappa, L.D. and King, L.D. (1992). Allelopathic activity in wheat-conventional and wheat-no-till soils: development of soil extract bioassays. *Journal of Chemical Ecology* 18(12):2191-2221.
- Blum, U. (1996). Allelopathic Interactions Involving Phenolic Acids. *Journal of Nematology* 28(3):259-267.
- Bolwell, G.P., Butt, V.S., Davies, D.R., Zimmerlin, A. (1995) The origin of the oxidative burst in plants. *Free Rad Res* 23: 517-532.
- Booth, V.H. (1964). Taraxien, the Carotenoid Ester in Dandelion Flowers. *Phytochemistry* 3: 229-234.
- Bouchereau, A., Aziz, A., Larher, F., Martin-Tanguy, J. (1999) Polyamines and environmental challenges: recent developments. *Plant Sci* 140: 103-125
- Bowler, C., Van Montagu, M., Inze, D. (1992) Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 43: 83-116
- Bumgarner, M. L., Salifu, F. Jacobs, D. F. (2008). Subirrigation Of *Quercus Rubra* Seedlings: Nursery Stock Quality, Media Chemistry, and Early Field Performance. *Hortscience*, 43, 2179-2185.
- Capell, T., Escobar, C., Lui, H., Burtin, D., Lepri, O., Christou, P. (1998) Overexpression of the oat arginine decarboxylase cDNA in transgenic rice (*Oryza sativa* L.) affects normal development patterns in vitro and results in putrescineaccumulation in transgenic plants. *Theor Appl Genet* 97: 246-254
- Ceccarelli, S., S. Grando and J. A. G. Van Ieur (1987). Genetic diversity in barley landraces from Syria and Jordan. *Euphutica*, 36:389-405.
- Chattopadhyay, M.K., Myung, H.P., Tabor, H. (2008) Hypusine modification for growth is the major function of spermidine in *Saccharomyces cerevisiae* polyamine auxotrophs grown in limiting spermidine. *Proc Natl Ac Sci USA* 105: 6554-6559.
- Chen THH, Murata N. 2002. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Curr. Opin. Plant Biol.* 5:250-57
- Chou, C.H. (2006). Introduction to allelopathy. In Reigosa, M. J. (ed.) *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 1-10.



- Chou, C.H. and Patrick, Z.A. (1976). Identification and phytotoxic activity of compounds produced during decomposition of corn and rye residues in soil. *Journal of Chemical Ecology* 2(3):369-387.
- Cona, A., Cenci, F., Cervelli, M., Federico, R., Mariottini, P., Moreno, S., Angelini, R. (2003) Polyamine oxidase, a hydrogen peroxide-producing enzyme, is upregulated by light and down-regulated by auxin in the outer tissues of the maize mesocotyl. *Plant Physiol* 131: 803-813.
- Cona, A., Moreno, S., Cenci, F., Federico, R., Angelini, R. (2005) Cellular redistribution of flavin-containing polyamine oxidase in differentiating root and mesocotyl of *Zea mays* L. seedlings *Planta* 221: 265-276.
- Cona, A., Rea, G., Angelini, R., Federico, R., Tavladoraki, P. (2006) Functions of amine oxidases in plant development and defence. *Trends Plant Sci* 11: 80-88.
- Cowley, T., Walters, D.R. (2002) Polyamine metabolism in barley reacting hypersensitively to the powdery mildew fungus *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*. *Plant Cell Environ* 25: 461-468.
- Crutchfield, D.A., Wicks, G.A. and Burnside, O.C. (1985). Effect of Winter Wheat (*Triticum aestivum*) Straw Mulch Level on Weed Control. *Weed Science* 34:110-114.
- Dalton, B.R. (1989). Physicochemical and biological processes affecting the recovery of exogenously applied ferulic acid from tropical forest soils. *Plant and Soil* 115:13-22.
- de Jong, T.J. and Klinkhamer P.G.L. (1985). The Negative Effects of Litter of Parent Plants of *Cirsium vulgare* on their Offspring: Autotoxicity or Immobilization. *Oecologia* 65:153-160.
- Dekker, J.H., Meggitt, W.F. and Putnam, A.R. (1983). Experimental methodologies to evaluate allelopathic plant interactions: The abutilon theophrasti-Glycine max Model. *Journal of Chemical Ecology* 9(8):945-981.
- Dhima, K.V., Vasilakoglou, I.B., Gatsis, T.D., Panou-Philotheou, E. and Elftherohorinos, I.G. (2009). Effects of aromatic plants incorporated as green manure on weed and maize development. *Field Crops Research* 110:235-241.
- Dixon, R.A. (2001). Natural products and plant disease resistance. *Nature* 411:843-847.
- Dolya, V.S., Shkurupii, E.N. and Fursa, N.S. (1973). The Oils of Four Plants. *Chemistry of Natural Compounds* 9:578-579.
- Dugan, G.M., Gumbmann, M.R. and Friedman, M. (1989). Toxicological Evaluation of Jimson Weed (*Datura stramonium*) Seed. *Food and Chemical Toxicology* 27:501-510.
- Duke, S.O. and Oliva, A. (2004). Mode of Action of Phytotoxic Terpenoids. In Macias, F.A., Galindo, J.C.G., Molinillo, J.M.G. and Cutler, H.G. (eds.) *Allelopathy: chemistry and mode of action of allelochemicals*. CRC Press, USA, 201-216.



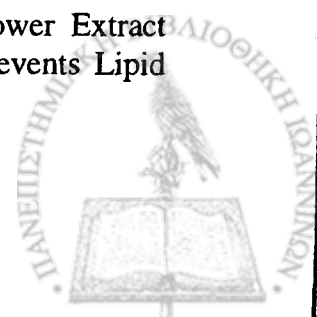
- Duke, S.O., Baerson S.R., Rimando, A.M., Pan, Z., Dayan, F.E. and Belz, R.G. (2007), Biocontrol of Weeds with Allelopathy: Conventional and Transgenic Approaches. In Vurro, M. and Gressel, J. (eds.) *Proceedings of the NATO Advanced Study Institute on Novel Biotechnologies for Biocontrol Agent Enhancement and Management*, Gualdo Tadino, Italy, 8-19 September 2006. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 75-85.
- Duke, S.O., Romagni, J.G. and Dayan, F.E. (2000). Natural Products as Sources for New Mechanisms of Herbicidal Action. *Crop Protection* 19: 583-589.
- Dutta, C.P., Ray, L.P.K. and Roy, D.N. (1972). Taraxasterol and its Derivatives from *Cirsium arvense*. *Phytochemistry* 11:2267-2269.
- Einhellig, F.A. (1996). Interactions Involving Allelopathy in Cropping Systems. *Agronomy Journal* 88: 886-893.
- Einhellig, F.A. and Kuan, L. (1971). Effects of Scopoletin and Chlorogenic Acid on Stomatal Aperture in Tobacco and Sunflower. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 98(3):155-162.
- Einhellig, F.A. and Leather, G.R (1988). Potentials for Exploiting Allelopathy to Enhance Crop Production. *Journal of Chemical Ecology* 14: 1829-1844.
- Elakovich, S.D. (1987). Sesquiterpenes as Phytoalexins and Allelopathic Agents. In Fuller, G. and Nes, D.W. (eds.) *Ecology and Metabolism of Plant lipids*. American Chemical Society, Washington, USA, 93-108.
- Elstner, E.F. (1982) Oxygen activation and oxygen toxicity. *Annu Rev Plant Physiol* 33: 73-96.
- Elstner, E.F., Heupel, A. (1978) Formation of H₂O₂ by isolated cell-walls from horseradish (*Armoracia lapathifolia*). *Planta* 130:175-180.
- Evans, W.C., Grout, R.J. and Mensah M.L.K. (1984). Withanolides of *Datura* Spp. and Hybrids. *Phytochemistry* 23:1717-1720.
- Facelli, J.M. and Pickett, S.T.A. (1991). Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57(1):1-32.
- Fay, P.K. and Duke, W.B. (1977). An Assessment of Allelopathic Potential in *Avena* Germ Plasm. *Weed Science* 25(3):224-228.
- Fuerst, E.P. and Putnam, A.R. (1983). Separating the Competitive and Allelopathic Components of Interference: Theoretical Principles. *Journal of Chemical Ecology* 9: 937-944.
- Fujii, Y. (1992). The potential biological control of paddy weeds with allelopathy: allelopathic effect of some rice varieties. In *Proc. Int. Symposium on Biological Control and Integrated Management of Paddy and Aquatic Weeds in Asia*. National Agricultural Research Center, Tsukuba, Japan, 305-320.
- Foyer, C., Lelandais, M., Galap, C., Kunert, K.J. (1991) Effects of elevated cytosolic glutathione reductase activity on the cellular glutathione pool and photosynthesis in leaves under normal and stress conditions. *Plant Physiol* 97: 863-872.



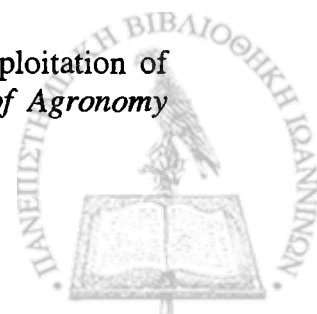
- Foyer, C.H., Descourvieres, P., Kunert, K.J. (1994) Production against oxygen radicals: an important defense mechanism studied in transgenic plants. *Plant Cell Envir* 17: 507-523.
- Foyer, C.H., Haliwell, B. (1976) The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: a proposed role in ascorbic acid metabolism. *Planta* 133: 21-25.
- Foyer, C.H., Lopez-Delgado, H., Dat, J.E., Scott, I.M. (1997) Hydrogen peroxide- and glutathione-associated mechanisms of acclimatory stress tolerance and signaling. *Physiol Plant* 100:241-254.
- Francini, A. Sebastiani, L. (2010). Copper Effects On *Prunus Persica* In Two Different Grafting Combinations (*P. Persica* $\times$ *P. Amygdalus* and *P. Cerasifera*). *Journal Of Plant Nutrition*, 33, 1338-1352.
- Franco, J. A., Cros, V., Bañón, S. Martínez-Sánchez, J. J. (2002b). Nursery Irrigation Regimes And Establishment Irrigation Affect The Postplanting Growth Of *Limonium Cossonianum* In Semiarid Conditions. *Israel Journal Of Plant Sciences*, 50, 25-32.
- Francois L.E., Maas E.V., Donovan T.J. & Youngs V.L. (1986).Effect of salinity on grain yield and quality, vegetative growth, and germination of semi-dwarf and durum wheat. *Agronomy Journal*. 78: 1053-1058.
- Freye, E. (2009). Toxicity of *Datura stramonium*. In Freye, E. and Levy J.V. (eds.) *Pharmacology and Abuse of Cocaine, Amphetamines, Ecstasy and Related Designer Drugs*. Springer, The Netherlands, 217-218.
- Fridovitch, I. (1986) Biological effects of the superoxide radical. *Arch Biochem Biophys* 247:1- 11.
- Friedman, J. and Waller, G.R. (1985). Allelopathy and Autotoxicity. *Trends in Biochemical Sciences* 10: 47-50.
- Fuerst, E.P. and Putnam, A.R. (1983). Separating the Competitive and Allelopathic Components of Interference: Theoretical Principles. *Journal of Chemical Ecology* 9: 937-944.
- Fujii, Y. (1992). The potential biological control of paddy weeds with allelopathy: allelopathic effect of some rice varieties. In *Proc. Int. Symposium on Biological Control and Integrated Management of Paddy and Aquatic Weeds in Asia*. National Agricultural Research Center, Tsukuba, Japan, 305-320.
- Gaspar, E.M., das Neves, H.J.C. and Pereira, N.M.A. (1999). Triterpenoids and Other Potentially Active Compounds from Wheat Straw: Isolation, Identification, and Synthesis. In Cutler, H.G. and Cutler, S.J. (eds.) *Biologically active natural products: agrochemicals*. CRC Press, USA, 69-80.
- Gershenzon, J. (1994). Metabolic costs of terpenoid accumulation in higher plants. *Journal of Chemical Ecology* 20(6):1281-1328.
- Gliessman, S.R. (1983). Allelopathic Interactions in Crop-Weed Mixtures: Applications for Weed Management. *Journal of Chemical Ecology* 9: 991-999.



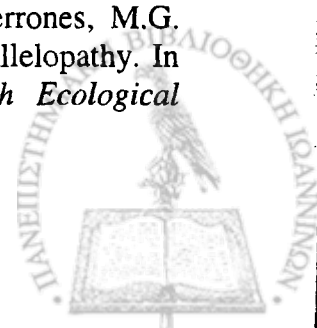
- Gniazdowska, A. and Bogatek, R. (2005). Allelopathic Interactions between Plants. Multi Site Action of Allelochemicals. *ACTA Physiologiae Plantarum* 27: 395-407.
- Greenway H (1965). Plant response to saline substrates. Growth and ion uptake throughout plant development in two varieties of *Hordeum vulgare*. *Aust J. Biol Sci* 18: 763-779.
- Gross, G.G., Janse, C., Elstner, E.F. (1977) Involvement of malate, monophenols and the superoxide radical in hydrogen peroxide formation by isolated cell wall from horseradish (*Armoracia lepathifolia* Gilib). *Planta* 136: 271-276.
- Guzmán, M. Sánchez, A. (2003). Influence Of Nitrate End Calcium Increments On Development, Growth And Early Yield In Sweet Pepper Plants. *Acta Horticulturae*, 609, 207-211.
- Gyenes, V. and Beres, I. (2006). The Allelopathic Potential of Common Dandelion (*Taraxacum officinale* WEB.). *Journal of Plant Diseases and Protection* 20:471-478.
- Haig, T. (2008). Allelochemicals in Plants. In Zeng, R.S., Mallik, A.U. and Luo S.M. (eds.) *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. Springer Science, New York, USA, 63-104.
- Halliwell, B. (1978) Lignin synthesis: the generation of hydrogen peroxide and superoxide by horseradish peroxidase and its stimulation by manganese (II) and phenols. *Planta* 40: 81-88.
- Hasegawa, P.M.; Bressan, R.A.; Handa, A.K., (1986). Cellular Mechanisms of salinity tolerance. *HortScience*. 21: 1317- 1324.
- Haugland, E. and Brandsaeter, L.O. (1996). Experiments in Bioassay Sensitivity in the Study of Allelopathy. *Journal of Chemical Ecology* 22: 1845-1859.
- Henry, W.T. and Bauman, T.T. (1991). Interference between Soybean (*Glycine max*) and Jimsonweed (*Datura stramonium*) in Indiana. *Weed Technology* 5:759-764.
- Hierro, J.L. and Callaway, R.M. (2003). Allelopathy and Exotic Plant Invasion. *Plant and Soil* 256: 29-39.
- Hoagland, R.E. (1975). Hydrolysis of 3',4'-Dichloropronanilide by an Aryl Acylamidase from *Taraxacum officinale*. *Phytochemistry* 14: 383-386.
- Hong, N.H., Xuan, T.D., Tsuzuki, E., Terao, H., Matsuo, M. and Khanh T.D. (2004). Weed Control of Four Higher Plant Species in Paddy Rice Fields in Southeast Asia. *Journal of Agronomy and Crop Science* 190:59-64.
- Horchani, F., Khayati, H., Raymond, P., Brouquisse, R. Aschi-Smiti, S. (2009). Contrasted Effects Of Prolonged Root Hypoxia On Tomato Root And Fruit (*Solanum Lycopersicum*) Metabolism. *Journal Of Agronomy and Crop Science*, 195, 313-318.
- Hu, C. and Kitts, D.D. (2005). Dandelion (*Taraxacum officinale*) Flower Extract Suppresses both Reactive Oxygen Species and Nitric Oxide and Prevents Lipid Oxidation in Vitro. *Phytomedicine* 12:588-597.



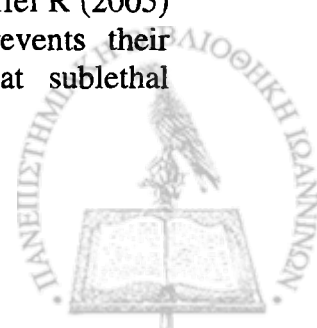
- Hussain, F., Murad, A. and Durrani, M.J (2004). Weed Communities in the Wheat Fields of Mastuj, District Chitral, Pakistan. *Pakistan Journal of Weed Science Research* 10:101-108.
- Hussain, S., Siddiqui, S.U., Khalid, S., Jamal, A., Qayyum, A. and Ahmad, Z., (2007). Allelopathic Potential of Senna (*Cassia Angustifolia* Vahl.) on Germination and Seedling Characters of Some Major Cereal Crops and their Associated Grassy Weeds. *Pakistan Journal of Botany* 4:1145-1153.
- Inderjit (2001). Soil: Environmental effects on allelochemical activity. *Agronomy Journal* 93:79-84.
- Inderjit and Callaway, R.M. (2003). Experimental designs for the study of allelopathy. *Plant and Soil* 256:1-11.
- Inderjit and Duke, S.O. (2003). Ecophysiological Aspects of Allelopathy. *Planta* 217: 529-539.
- Inderjit and Keating, K.I. (1999). Allelopathy: Principles, Procedures, Processes, and Promises for Biological Control. In Sparks, D.L. (ed.). *Advances in Agronomy* 67: 141-231.
- Jordon-Thaden, I.E. and Louda, S.M. (2003). Chemistry of *Cirsium* and *Carduus*: A Role in Ecological Risk Assessment for Biological Control of Weeds? *Biochemical Systematics and Ecology* 31:1353-1396.
- Kant S, Kant P, Raveh E, Barak S. 2006. Evidence that differential gene expression between the halophyte *Thellungiella halophila*, and *Arabidopsis thaliana* is responsible for higher levels of the compatible osmolyte proline and tight control of Na⁺ uptake in *T. halophila*. *Plant Cell Environ.* 29:1220-34.
- Kasukabe, Y., He, L., Nada, K., Misawa, S., Ihara, I., Tachibana, S. (2004) Overexpression of Spermidine synthase enhances tolerance to multiple environmental stresses and up-regulates the expression of various stress-regulated genes in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol* 45: 712-722.
- Katiyar-Agarwal S, Agarwal M, Grover A (1999) Emerging trends in agricultural biotechnology research: use of abiotic stress induced promoter to drive expression of a stress resistance gene in the transgenic system leads to high level stress tolerance associated with minimal negative effects on growth. *Curr Sci* 77:1577-1579.
- Kazinczi G., Beres I., Horvath J. and Takacs A.P. (2004). Sunflower (*Helianthus annuus*) as recipient species in allelopathic research. *Herbologia* 5(2):1-9.
- Kazinczi G., Beres I., Mikulas J. and Nadasy, E. (2004). Allelopathic Effect of *Cirsium arvense* and *Asclepias syriaca*. *Journal of Plant Diseases and Protection (Special Issue)* 19: 301-308.
- Khalid, S., Ahmad, T. and Shad, R.A. (2002). Use of Allelopathy in Agriculture. *Asian Journal of Plant Sciences* 1:292-297.
- Khanh, T.D., Chung, M.I., Xuan, T.D. and Tawata, S. (2005). The Exploitation of Crop Allelopathy in Sustainable Agricultural Production. *Journal of Agronomy and Crop Science* 191(3):172-184.



- Khayyat, M., Rajaei, S., Sajjadinia, A., Eshghi, S Tafazoli, E. (2009). Calcium Effects On Changes In Chlorophyll Contents, Dry Weight and Micronutrients Of Strawberry (*Fragaria* × *Ananassa* Duch.) Plants Under Salt-Stress Conditions. *Fruits*, 64, 53-59.
- Kranner, I., R.P. Beckett, S. Wornik, M. Zorn and H.W. Pfeifhofer, 2002. Revival of resurrection plant correlates with antioxidant status. *Plant J.*, 31: 13-24.
- Kohli, R.K., Batish, D.R. and Singh, H.P. (2006). Allelopathic Interactions in Agroecosystems. In Reigosa, M.J. (ed.) *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 465-494.
- Komine, H., Takahashi, T. and Ayabe S.-I. (1996). Properties and Partial Purification of Squalene Synthase from Cultured Cells of Dandelion. *Phytochemistry* 42:405-409.
- Kusano, T., Yamaguchi, K., Berberich, T., Takahashi, Y. (2007) Advances in polyamine research in 2007. *J Plant Res* 120: 345-350.
- Lovett, J.V., Ryuntyu, M.Y. and Liu, D.L. (1989). Allelopathy, Chemical Communication, and Plant Defense. *Journal of Chemical Ecology* 15: 1193-1202.
- Leason, M., Cunliffe, D., Parkin, D., Lea, P.J., Mifflin, B. (1982) Inhibition of pea leaf glutamine synthetase by methionine sulfoximine, phosphinothricin, and other glutamine analogs. *Phytochem* 855-857.
- Leather, G.R. (1983). Weed Control Using Allelopathic Crop Plants. *Journal of Chemical Ecology* 9: 983-989.
- Leather, G.R. and Einhellig, F.A. (1988). Bioassay of Naturally Occurring Allelochemicals for Phytotoxicity. *Journal of Chemical Ecology* 14: 1821-1828.
- Lecompte, F., Bressoud, F., Pares, L. De Bruyne, F. (2008). Root and Nitrate Distribution as Related To The Critical Plant N Status Of A Fertigated Tomato Crop. *Journal Of Horticultural Science & Biotechnology*, 83, 223-231.
- Levitt J. and Lovett J.V. (1984). Activity of Allelochemicals of *Datura stramonium* L. (Thorn-Apple) in Contrasting Soil Types. *Plant and Soil* 79:181-189.
- Levitt, J., Lovett, J.V. and Garlick, P.R. (1984). *Datura stramonium* Allelochemicals: Longevity in Soil, and Ultrastructural Effects on Root Tip Cells of *Helianthus annuus* L. *New Phytologist* 97:213-218.
- Lin, J., Smith Jr., R.J. and Dilday, R.H. (1992). Allelopathic activity of rice germplasm on weeds. *Proc. Southern Weed Science Society* 45:99.
- Liu, J-H., Kitashiba, H., Wang, J., Ban, Y., Moriguchi, T. (2007) Polyamines and their ability to provide environmental stress tolerance to plants. *Plant Biotechnol* 24: 117-126.
- Lotina-Hennsen, B., King-Diaz, B., Aguilar, M.I. and Hernandez Terrones, M.G. (2006). Plant Secondary Metabolites. Targets and Mechanisms of Allelopathy. In Reigosa, M. J. (ed.) *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 229-266.



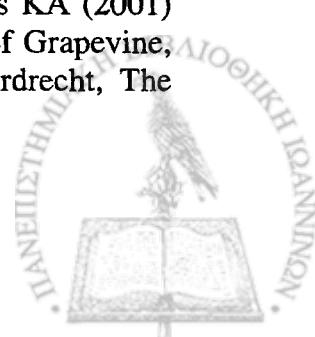
- Lovett, J.V. and Potts, W.C. (1987). Primary Effects of Allelochemicals of *Datura stramonium* L. *Plant and Soil* 98:137-144.
- Lovett, J.V., Levitt, J., Duffield, A.M. and Smith, N.G. (1981). Allelopathic Potential of *Datura stramonium* L. (Thorn-Apple). *Weed Research* 21:165-170.
- Macias, F.A., Molinillo, J.M.G., Galindo, J.C.G., Varela, R.M., Simonet, A.M. and Castellano, D. (2001). The Use of Allelopathic Studies in the Search for Natural Herbicides. *Journal of Crop Production* 4(2):237-255.
- Mallik, A.U. (2000). Challenges and Opportunities in Allelopathy - Research: A Brief Overview. *Journal of Chemical Ecology* 26: 2007-2009.
- Mallik, A.U. (2008a). Allelopathy: Advances, Challenges and Opportunities. In Zeng, R.S., Mallik, A.U. and Luo S.M. (eds.) *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. Springer Science, New York, USA, 25-38.
- Mallik, A.U. (2008b). Introduction: Allelopathy Research and Application in Sustainable Agriculture and Forestry. In Zeng, R.S., Mallik, A.U. and Luo S.M. (eds.) *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. Springer Science, New York, USA, 1-9.
- Mamolos, A. P. and Kalburtji K. L. (2001). Significance of Crop Rotation. *Journal of crop production* 4: 197-218.
- Marschner, H., (1986). Mineral nutrition of higher plants. Academic press, San Diego, CA
- Matsuki, S., Ogawa, K., Tanaka, A. Hara, T. (2003). Morphological and Photosynthetic Responses Of *Quercus Crispula* Seedlings To High-Light Conditions. *Tree Physiology*, 23, 769-775.
- Maurel, C., Simonneau, T. Sutka, M. (2010). The Significance Of Roots As Hydraulic Rheostats. *Journal Of Experimental Botany*, 61, 3191-3198.
- McCalla, T.M. (1971). Studies on phytotoxic substances from soil microorganisms and crop residues at Lincoln, Nebraska. In National Research Council, *Biochemical Interactions Among Plants*. National Academy of Sciences, Washington D.C., USA, 39-43.
- Melendez-Martinez, A.J., Britton, G., Vicario, I.M. and Heredia F.J. (2006). HPLC Analysis of Geometrical Isomers of Lutein Epoxide Isolated from Dandelion (*Taraxacum officinale* F. Weber ex Wiggers). *Phytochemistry* 67:771-777.
- Miller, D.A. (1996). Allelopathy in Forage Crop Systems. *Agronomy Journal* 88: 854-859.
- Miralles, J., Nortes, P. A., Sánchez-Blanco, M. J., Martínez-Sánchez, J. J. Bañón, S. (2009). Above-Ground and Pot-In-Pot Production Systems For *Myrtus Communis* L. *Transactions Of The Asabe*, 52, 93-101.
- Miroshnichenko S, Tripp J, Nieden UZ, Neumann D, Conrad U, Manteuffel R (2005) Immunomodulation of function of small heat shock proteins prevents their assembly into heat stress granules and results in cell death at sublethal temperatures. *Plant J* 41:269-281.



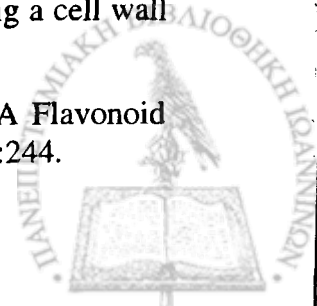
- Mirzamatov, R. T. and Lutfullin, K. L. (1986). Dynamics of the Accumulation of Alkaloids in *Datura stramonium*. *Chemistry of Natural Compounds* 22:359.
- Morita, N., Shimizu, M. and Arisawa, M. (1973). Two new Flavone Glycosides from *Cirsium lineare*. *Phytochemistry* 12:421-423.
- Moschou PN, Delis ID, Paschalidis KA, Roubelakis-Angelakis KA (2008a) Transgenic tobacco plants overexpressing polyamine oxidase are not able to cope with oxidative burst generated by abiotic factors. *Physiol Plant* 133: 140-156.
- Moschou PN, Paschalidis KA, Delis ID, Andriopoulou AH, Lagiotis GD, Yakoumakis DI, Roubelakis-Angelakis KA (2008b) Spermidine Exodus and Oxidation in the Apoplast Induced by Abiotic Stress Is Responsible for H₂O₂ Signatures That Direct Tolerance Responses in Tobacco. *Plant Cell* 20: 1708-1724.
- Moschou PN, Paschalidis KA, Roubelakis -Angelakis KA (2008c) Plant Polyamine Catabolism: The State-of the Art. *Plant Signaling & Behavior* 3: 1061-1066.
- Moschou PN*, Sarris P*, Scandalis N, Andriopoulou AH, Paschalidis KA, Panopoulos NJ, Roubelakis-Angelakis KA (2009) Engineered Polyamine Catabolism Pre-Induces Tolerance of Tobacco to Bacteria and Oomycetes. *Plant Physiol* 149: 1970-1981 (*these authors contributed equally to this work).
- Muller, C.H. (1969). Allelopathy as a factor in ecological process. *Plant Ecology* 18:348-357.
- Mumford, C., Vickers, A. W. James, I. T. (2004). A Feasibility Study Into The Use Of Reflected Light To Improve Turfgrass Growth In Shaded Areas. *Acta Horticulturae*, 661, 565-569.
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*. 25: 239-250.
- Munns R., Schachtman D.P. & Condon A.G. (1995). The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology* 22, 561-569.
- Munoz-Arboleda, F., Mylavarapu, R. S., Hutchinson, C. M. And Portier, K. M. (2006). Root distribution under seepage-irrigated potatoes in northeast Florida. *American Journal of Potato Research*, 83, 463-472.
- Murphy, T.M., Asard, H., Cross, A.R. (1998) Possible sources of reactive oxygen species during the oxidative stress in plants. In H Asard, A Berczi, RJ Caubergs, eds, *Plasma membrane redox systems and their role in biological stress disease*, Kluwer Academic Publishers, Netherlands pp 215-247.
- Nakano, Y., Asada, K. (1981) Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts. *Plant Cell Physiol* 876-880.
- Narwal, S.S. (2006). Allelopathy in Ecological Sustainable Agriculture. In Reigosa, M.J. (ed.) *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 537-564.



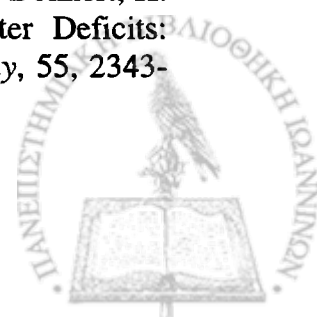
- Nazaruk, J. (2008). Antioxidant Activity and Total Phenolic Content in *Cirsium* Five Species from North-East Region of Poland. *Fitoterapia* 79:194-196.
- Negrel, J., Vallee, J.N., Martin, C. (1984) Ornithine decarboxylase activity and the hypersensitive reaction of tobacco to tobacco mosaic virus in *Nicotiana tabacum*. *Phytochemistry* 23: 2747-2751.
- Nilsson, S.I., Miller, H.G. and Miller, J.D. (1982). Forest Growth as a Possible Cause of Soil and Water Acidification: An Examination of the Concepts. *Oikos* 39:40-49.
- Ninkovic, V., Glinwood, R. and Petterson, J. (2006). Communication between Undamaged Plants by Volatiles: The Role of Allelobiosis. In Baluska, F., Mancuso, S. and Volkmann, D. (Eds.) *Communication in Plants*. Springer, Berlin, Germany, 421-434.
- Noctor, G., Foyer, C.H. (1998) Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annu Rev Plant Mol Biol* 49: 249-279
- Novak, J.M., Jayachandran, K., Moorman, T.B. and Weber, J.B. (1995). Sorption and binding of organic compounds in soils and their relation to bioavailability. In: Skipper, H.D. and Turco, R.F. (eds.) *Bioremediation: Science and Application*. SSSA Special Publication 43, American Society of Agronomy, Madison, WI, USA, 13-31.
- Olennikov, D. N., Tankhaeva, L. M and Rokhin, A. V. (2009). Glucofructans from *Taraxacum officinale* Roots. *Chemistry of Natural Compounds* 45:141-144.
- Olofsdotter, M., and D. Navarez. 1996. Allelopathic rice for *Echinochloa crus-galli* control. p. 1175-1181. In H. Brown et al. (ed.) *Proc. Second International Weed Control Congress*, Copenhagen, Denmark.
- Ostonen, I., Puttsepp, U., Biel, C., Alberton, O., Bakker, M. R., Lohmus, K., Majdi, H., Metcalfe, D., Olsthoorn, A. F. M., Pronk, A., Vanguelova, E., Weih, M. Brunner, I. (2007). Specific Root Length as An Indicator Of Environmental Change. *Plant Biosystems*, 141, 426-442.
- Oudhia, P. and Tripathi, R.S. (2000). Germination of Mustard as Affected by Allelopathy of *Datura stramonium* L. *Agricultural Science Digest* 20:257-258.
- Papadakis*, A.K., Paschalidis*, K.A., Roubelakis-Angelakis, K.A. (2005) Biosynthesis profile and endogenous titers of polyamines differ in totipotent and recalcitrant plant protoplasts (*these authors contributed equally to this work). *Physiol Plant* 125: 10-20.
- Paschalidis KA*, Toumi I*, Moschou PN, Roubelakis-Angelakis KA (2010) ABA-dependent amine oxidases-derived H₂O₂ affects stomata conductance (*these authors contributed equally to this work). *Plant Signaling & Behavior* 5: 1153-1156.
- Paschalidis KA, Aziz A, Geny L, Primikiris NI, Roubelakis-Angelakis KA (2001) Polyamines in *Vitis* spp. In: *Molecular Biology and Biotechnology of Grapevine*, K.A. Roubelakis-Angelakis (ed), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, ISBN 0-7923-6949-1, pp 109-151.



- Paschalidis, K.A., Moschou, P.N., Aziz, A., Toumi, I., Roubelakis-Angelakis K.A. (2009a) New insights on polyamines in the grapevine. *In Grapevine Molecular Physiology & Biotechnology*, Springer Netherlands Publishers, DOI 10.1007/978-90-481-2305-6_8 Pages 207-228.
- Paschalidis, K.A., Moschou, P.N., Toumi, I., Roubelakis-Angelakis, K.A. (2009b) Polyamine anabolic/catabolic regulation along the woody grapevine plant axis. *J Plant Physiol* 166: 1508-1519.
- Paschalidis, K.A., Roubelakis-Angelakis, K.A. (2005a) Spatial and temporal distribution of polyamine levels and polyamine anabolism in different organs/tissues of the tobacco plant. Correlations with age, cell division/expansion, and differentiation. *Plant Physiol* 138: 142-152
- Paschalidis, K.A., Roubelakis-Angelakis, K.A. (2005b) Sites and regulation of polyamine catabolism in the tobacco plant. Correlations with cell division/expansion, cell cycle progression, and vascular development. *Plant Physiol* 138: 2174-2184
- Pavlov, A., Beskov, S., Weber, J. and Bley, T. (2009). Hyoscyamine Biosynthesis in *Datura stramonium* Hairy Root in vitro Systems with Different Ploidy Levels. *Applied Biochemistry and Biotechnology* 157:210-225.
- Perez, F.J. (1990). Allelopathic effect of hydroxamic acids from cereals on *Avena sativa* and *A. Fatua*. *Phytochemistry* 29(3):773-776.
- Pessarakli, M.; Huber, J.T.; Tucker, T.C., (1989): Dry matter yield, Nitrogen absorption and water uptake by sweet corn under salt stress. *J. plant Nut.* 12: 279-290.
- Pessarakli, M.; Tucker, T.C., (1988): Dry matter yield and nitrogen-15 uptake by tomatoes under sodium chloride stress. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 52: 698-700
- Putnam, A.R. (1988). Allelochemicals from Plants as Herbicides. *Weed Technology* 2(4):510-518.
- Putnam, A.R. (1994). Phytotoxicity of Plant Residues. In Unger, P.W. (ed.) *Managing agricultural residues*. CRC Press, USA, 285-314.
- Putnam, A.R. and Defrank, J. (1983). Use of Phytotoxic Plant Residues for Selective Weed Control. *Crop Protection* 2: 173-181.
- Putnam, A.R., Defrank, J. and Barnes, J.P. (1983). Exploitation of Allelopathy for Weed Control in Annual and Perennial Cropping Systems. *Journal of Chemical Ecology* 9: 1001-1010.
- Rauwald, H.-W., Huang, J.-T. (1985). Taraxacoside, a type of Acylated γ -Butyrolactone Glycoside from *Taraxacum officinale*. *Phytochemistry* 24:1557-1559.
- Rea G, Laurenzi M, Tranquilli E, D' Ovidio R, Federico R, Angelini R (1998) Developmentally and wound regulated expression of the gene encoding a cell wall copper amino oxidase in chickpea seedlings. *FEBS Lett* 437: 177-182.
- Rendyuk, T.D., Shreter, A.I., Shelyuto, V.L. and Glyzin, V.I. (1977). A Flavonoid Glycoside from *Cirsium arvense*. *Chemistry of Natural Compounds* 13:244.



- Rice, E.L. (1984). *Allelopathy* (Second Edition). Academic Press, London, UK.
- Rizvi, S.J.H. and Rizvi, V. (1992). *Allelopathy: basic and applied aspects*. Chapman & Hall, London, UK.
- Robins, R.J., Parr, A.J. and Walton, N.J. (1991). Studies on the Biosynthesis of Tropane Alkaloids in *Datura stramonium* L. Transformed Root Cultures. *Planta* 183:196-201.
- Rodriguez-Fragoso, L., Reyes-Esparza, J., Burchiel, S.W., Herrera-Ruiz, D. and Torres, E. (2008). Risks and Benefits of Commonly Used Herbal Medicines in Mexico. *Toxicology and Applied Pharmacology* 227:125-135.
- Rudenskaya, G.N., Bogacheva, A.M., Preusser, A., Kuznetsova, A.V., Dunaevsky, Y.E., Golovkin, B.N. and Stepanov, V.M. (1998). Taraxalisin – a Serine Proteinase from Dandelion *Taraxacum officinale* Webb S.L. *FEBS Letters* 437:237-240.
- Sairam R. K., Aruna Tyagi 2004 Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current Science* 86: 427-421.
- Sangakkara, U. R., Amarasekera, P. Stamp, P. (2010). Irrigation Regimes Affect Early Root Development, Shoot Growth and Yields Of Maize (*Zea Mays* L.) In Tropical Minor Seasons. *Plant, Soil And Environment*, 56, 228-234.
- Saqib, M.; Akhtar, J.; Qureshi, R.H.; Aslam, M.; Nawaz, S. (2000). Effect of salinity and sodicity on growth and ionic relations of different wheat genotypes. *Pakistan Journal of Soil Sciences*. 18: 99-104.
- Scandalios, J.G. (1993) Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiol* 101:7-12.
- Schutz, K., Kammerer, D.R., Carle, R. and Schieber, A. (2005). Characterization of Phenolic Acids and Flavonoids in Dandelion (*Taraxacum officinale* WEB. ex WIGG.) Root and Herb by High-Performance Liquid Chromatography/Electrospray Ionization Mass Spectrometry. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 19:179-186.
- Seigler, D.S. (1996). Chemistry and Mechanisms of Allelopathic Interactions. *Agronomy Journal* 88: 876-885.
- Seigler, D.S. (1998). *Plant secondary metabolism*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Seigler, D.S. (2006). Basic Pathways for the Origin of Allelopathic Compounds. In Reigosa, M. J. (ed.) *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 11-62.
- Sharova, E.G., Arinova, C.Yu. and Abdilalimov, O.A. (1977). Alkaloids of *Hyoscyamus niger* and *Datura stramonium*. *Chemistry of Natural Compounds* 13:117-118.
- Sharp, R. E., Poroyko, V., Hejlek, J. G., Spollen, W. G., Springer, G. K., Bohnert, H. J. Nguyen, H. T. (2004). Root Growth Maintenance During Water Deficits: Physiology To Functional Genomics. *Journal Of Experimental Botany*, 55, 2343-2351.



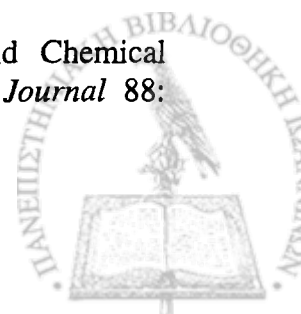
- Shelyuto, V.L., Glyzin, V.I. and Ban'kovskii A.I. (1970). Flavonoids of *Cirsium arvense*. *Chemistry of Natural Compounds* 6: 366.
- Shelyuto, V.L., Glyzin, V.I. and Bubon N.T. (1972). Flavonoid Glucuronides from *Cirsium arvense*. *Chemistry of Natural Compounds* 8: 236-237.
- Shen, H., Guo, H. and Huang G. (2005). Allelopathy of Different Plants on Wheat, Cucumber and Radish Seedlings. *Chinese Journal of Applied ecology* 16:740-743 (Abstract).
- Sicker, D. and Schulz, M. (2002). Benzoxazinones in Plants: Occurrence, Synthetic Access, and Biological Activity. *Studies in Natural Products Chemistry* 27:185-232.
- Sickler CM, Edwards GE, Kiirats O, Gao Z, Loescher W. 2007. Response of mannitolproducing *Arabidopsis thaliana* to abiotic stress. *Funct. Plant Biol.* 34:382-91.
- Siddiqui MH, Mohammad F, Khan MN, Naeem M, Khan MMA (2009) Differential response of salt-sensitive and salt-tolerant *Brassica juncea* genotypes to N application: enhancement of Nmetabolism and anti-oxidative properties in the salt-tolerant type. *Plant Stress* 3: 55-63.
- Singh, H.P., Batish, D.R. and Kohli, R.K. (2001). Allelopathy in Agroecosystems: An Overview. In Kohli, R.K., Singh, H.P. and Batish D.R. (eds.) *Allelopathy in agroecosystems*. Food Products Press, NY, USA, 1-42.
- Sinkkonen, A (2006). Ecological relationships and allelopathy. In Reigosa, M.J. (ed.) *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 375-394.
- Skopelitis DS, Paranychianakis NV, Paschalidis KA, Pliakonis ED, Delis ID, Yakoumakis DI, Kouvarakis A, Papadakis AK, Stephanou E, Roubelakis-Angelakis KA (2006) Abiotic stress generates ROS that signal expression of anionic glutamate dehydrogenases to form glutamate for proline synthesis in tobacco and grapevine. *Plant Cell* 18: 2767-2781.
- Smith, T.A. (1985) The di- and polyamine oxidases of higher plants. *Biochem Soc Trans* 13: 319-322.
- Sondhia, S. and Swain, D. (2002). Allelopathic effects of *Datura stramonium* L. on Rice and *Echinochloa colonum*. *Allelopathy Journal* 10:133-140.
- Sriroth, K., Piyachomkwan, K., Santisopasri, V. Oates, C. G. (2001). Environmental Conditions During Root Development: Drought Constraint On Cassava Starch Quality. *Euphytica*, 120, 95-101
- Stachon, W.J. and Zimdahl, R.L. (1980). Allelopathic Activity of Canada Thistle (*Cirsium arvense*) in Colorado. *Weed Science* 28:83-86.
- Steenkamp, P.A., Harding, N.M., van Heerden, F.R. and van Wyk, B.-E. (2004). Fatal *Datura* poisoning: identification of atropine and scopolamine by high performance liquid chromatography/photodiode array/mass spectrometry. *Forensic Science International* 145:31-39.



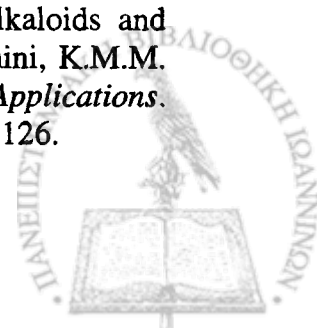
- Stoessl, A., Stothers, J.B. and Ward, E.W.B. (1976). Sesquiterpenoid Stress Compounds of the Solanaceae. *Phytochemistry* 15:855-872.
- Storey R., Wyn Jones R. G (1978). Salt stress and comparative physiology in the gramineae. I. Ion relations of two salt- and water-stressed barely cultivars, California Mariout and Arimar. *Aust J Plant Physiol.* 5:801-816
- Sutherland, M.W. (1991) The generation of oxygen radicals during host plant responses to infection. *Physiol Mol Plant Path* 9:79-93
- Takabayashi, T., Dicke, M and Posthumus, M. (1994). Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. *Journal of Chemical Ecology* 20(6):1329-1354.
- Tang, W., Newton, R.J. (2005) Polyamines promote root elongation and growth by increasing root cell division in regenerated Virginia pine (*Pinus virginiana* Mill.) plantlets. *Plant Cell Rep* 581-589
- Tang, W., Newton, R.J., Li, C., Charles, T.M. (2007) Enhanced stress tolerance in transgenic pine expressing the pepper CaPF1 gene is associated with the polyamine biosynthesis. *Plant Cell Rep* 26: 115-124
- Tani, T., Kudoh, H. Kachi, N. (2003). Responses Of Root Length/Leaf Area Ratio And Specific Root Length Of An Understory Herb, *Pteridophyllum Racemosum*, To Increases In Irradiance. *Plant and Soil*, 255, 227-237.
- Tarcynski, M. C., Jensen, R. G. and Bohnert, H. J., Stress protection of transgenic tobacco by production of the osmolyte mannitol. *Science*, 1992, 259, 508-510.
- Thijs, H., Shann, J.R. and Weidenhamer, J.D. (1994). The Effect of Phytotoxins on Competitive Outcome in a Model System. *Ecology* 75(7):1959-1964.
- Tominaga T. and Uezu T. (1995) Weed suppression by buckwheat. In Matano, T. and Ujihasa, A. (eds.) *Current Advances in Buckwheat Research. Volume 2. Proceedings of the 6th International Symposium of Buckwheat*. Shinshu University Press, Nagano, Japan, 693-697.
- Torrigiani, P., Rabiti, A.L., Bortolotti, C., Betti, L., Marani, F., Canova, A., Bagni, N. (1997) Polyamine synthesis and accumulation in the hypersensitive response to TMV in *Nicotiana tabacum*. *New Phytol* 135: 467-473.
- Toumi I, Moschou PN, Paschalidis KA, Bouamama B, Salem-fnayou AB, Ghorbel AW, Mliki A, Roubelakis-Angelakis KA (2010) Absciscic Acid Signals Reorientation of Polyamine Metabolism to Orchestrate Stress Responses via the Polyamine Exodus Pathway in Grapevine. *J Plant Physiol* 167: 519-525.
- Turner, N.C. (1972). Stomatal Behavior of *Avena Sativa* Treated with Two Phytotoxins, Victorin and Fusicoccin. *American Journal of Botany* 59(2):133-136.
- Ueda A., Y. Yamamoto-Yamane and T. Takabe (2007) Salt stress enhances proline utilization in the apical region of barley roots. *Bioch. Biophys. Res. Comm.* 355:61-66.
- Uehara, Y., Takahashi, Y., Berberich, T., Miyazaki, A., Takahashi, H., Matsui, K., Ohme-Takagi, M., Saitoh, H., Terauchi, R., Kusano, T. (2005) Tobacco *ZFT1*, a



- transcriptional repressor with a Cys2/His 2 type zinc finger motif that functions in spermine-signaling pathway. *Plant Molecular Biology* 50: 435-448.
- Urano, K., Hobo, T., Shinozaki, K. (2005) *Arabidopsis* ADC genes involved in polyamine biosynthesis are essential for seed development. *FEBS Lett* 579:1557-1564.
- Urano, K., Yoshiba, Y., Nanjo, T., Igarashi, Y., Seki, M., Sekiguchi, F., Yamaguchi-Shinozaki, K., Shinozaki, K. (2003) Characterization of *Arabidopsis* genes involved in biosynthesis of polyamines in abiotic stress responses and developmental stages. *Plant Cell Environ* 26:1917-1926.
- Vaccarini, C.E., Palacios, S.M., Meragelmanb, K.M. and Sosa, V.E. (1999). Phytogrowth-inhibitory activities of a clerodane from *Viguiera tucumanensis*. *Phytochemistry* 50:227-230.
- Vasilakoglou, I., Dhima, K. and Eleftherohorinos, I. (2005). Allelopathic Potential of Bermudagrass and Johnsongrass and Their Interference with Cotton and Corn. *Agronomy Journal* 97:303-313.
- Vidoz, M. L., Loreti, E., Mensuali, A., Alpi, A. Perata, P. (2010). Hormonal Interplay During Adventitious Root Formation In Flooded Tomato Plants. *Plant Journal*, 63, 551-562.
- Vierling E (1991) The roles of heat shock proteins in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 42:579-620.
- Villar-Salvador, P., Planelles, R., Enríquez, E., Peñuelas Rubira, J. (2004). Nursery Cultivation Regimes, Plant Functional Attributes, And Field Performance Relationships In The Mediterranean Oak *Quercus Ilex* L. *Forest Ecology And Management*, 196, 257-266.
- Wallace, J.W. (1974). Tricin-50glucoside and other Flavonoids of *Cirsium arvense*. *Phytochemistry* 13:2320-2321.
- Walters, D.R. (2003a) Resistance to plant pathogens: possible roles for free polyamines and polyamine catabolism. *New Phytol* 159:109-115.
- Walters, D.R. (2003b) Polyamines and plant disease. *Phytochem* 64:97-107.
- Wang Y, Ying J, Kuzma M, Chalifoux M, Sample A, McArthur C, Uchacz T, Sarvas C, Wan J, Dennis DT et al (2005) Molecular tailoring of farnesylation for plant drought tolerance and yield protection. *Plant J* 43:413-424.
- Wang, H., Cheng, Y., Yuan, X., Fang, X. and Song, S. (2009). Comparative Study on Allelopathy of Different Parts of Plant *Datura Stramonium*. *Chinese Agricultural Science Bulletin* 13 (Abstract).
- Waters ER, Lee GJ, Vierling E (1996) Evolution, structure and function of the small heat shock proteins in plants. *J Exp Bot* 47:325-338.
- Weidenhamer, J.D (1996). Distinguishing Recourse Competition and Chemical Interference: Overcoming the Methodological Impasse. *Agronomy Journal* 88: 866-875.



- Weidenhamer, J.D (2008). Allelopathic Mechanisms and Experimental Methodology. In Zeng, R.S., Mallik, A.U. and Luo S.M. (eds.) *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. Springer, New York, USA, 119-136.
- Weidenhamer, J.D., Macias, F.A., Fischer, N.H. and Williamson, G.B. (1993). Just how insoluble are monoterpenes? *Journal of Chemical Ecology* 19(8):1799-1807.
- Weir, T.L. and Vivanco, J.M. (2008). Allelopathy: Full circle from Phytotoxicity to Mechanisms of Resistance. In Zeng, R.S., Mallik, A.U. and Luo S.M. (eds.) *Allelopathy in Sustainable Agriculture and Forestry*. Springer, New York, USA, 105-118.
- Weston, L.A. (1996). Utilization of Allelopathy for Weed Management in Agroecosystems. *Agronomy Journal* 88:860-866.
- Weston, L.A. and Duke, S.O. (2003). Weed and Crop Allelopathy. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22:367-389.
- Weston, L.A., Harmon, R. and Mueller, S. (1989). Allelopathic potential of sorghum-sudangrass hybrid (sudex). *Journal of Chemical Ecology* 15(6):1855-1865.
- Whitehead, I.M., Atkinson, A.L. and Threlfall, D.R. (1990). Studies on the Biosynthesis and Metabolism of the Phytoalexin Lubimin and Related Compounds in *Datura stramonium* L. *Planta* 182:81-88.
- Whittaker, R.H. and Feeny, P.P. (1971). Allelochemicals: Chemical Interactions between Species. *Science* 171:757-770.
- Wiggins, P. M., Role of water in some biological processes. *Microbiol. Rev.*, 1990, 54, 432-449.
- Williams, C.A., Goldstone, F. and Greenham, J. (1996). Flavonoids, Cinnamic Acids and Coumarins from the Different Tissues and Medicinal Preparations of *Taraxacum officinale*. *Phytochemistry* 42:121-127.
- Williamson, G.B. and Weidenhamer, J.D. (1990). Bacterial Degradation of Juglone: Evidence Against Allelopathy? *Journal of Chemical Ecology* 16(5):1739-1742.
- Willis, R.J. (2004). *Justus Ludewig von Uslar, and the First Book on Allelopathy*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Willis, R.J. (2007). *The History of Allelopathy*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Wilson Jr., R.G. (1981). Effect of Canada Thistle (*Cirsium arvense*) Residue on Growth of Some Crops, *Weed Science* 29:159-164.
- Wink, M. (1983). Inhibition of seed germination by quinolizidine alkaloids. *Planta* 158:365-368.
- Wink, M. (1993). Allelochemical properties or the raison d'être of alkaloids. In Cordell, G.A. (ed.) *The Alkaloid: Volume 43*. Academic Press, UK, 1-117.
- Wink, M. and Latz-Brüning, B. (1995). Allelopathic Properties of Alkaloids and Other Natural Products: Possible Modes of Action. In Inderjit, Dakshini, K.M.M. and Einhellig, F.A. (eds.) *Allelopathy. Organisms, Processes and Applications*. ACS Symposium Series 582, ACS Books, Washington DC, USA, 117-126.



- Wink, M. and Twardowski, T. (1992). Allelochemical properties of alkaloids. Effects on plants, bacteria and protein biosynthesis. In Rizvi, S.J.H. and Rizvi, V. (eds.) *Allelopathy: basic and applied aspects*. Chapman & Hall, London, UK, 129-150.
- Wink, M., Latz-Brüning, B. and Schmeller, T. (1999). Biochemical Effects of Allelopathic Alkaloids. In Inderjit, Dakshini, K.M.M. and Foy, C.F. (eds.) *Principles and practices in plant ecology: Allelochemical interactions*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 411-422.
- Wojtaszecz, P. (1997) Oxidative burst: an early plant response to pathogen infection. *Biochem J* 322: 681-692.
- Wu, H., Pratley, J., Lemerle, D., Haig, T. and Verbeek, B. (1998). Differential allelopathic potential among wheat accessions to annual ryegrass. In Michalk, D.L. and Pratley, J.E. (eds.) *Proceedings of the 9th Australian Agronomy Conference*. NSW, Wagga-Wagga, 567-571.
- Xing, H., Higgins, V.J., Blumwald, E. (1997) Race-specific elicitors of *Cladosporium fulvum* promote translocation of cytosolic components of NADPH oxidase to the plasma membrane of tomato cells. *Plant Cell* 9:249-259.
- Xuan, T.D. and Tsuzuki, E. (2002). Varietal Differences in Allelopathic Potential of Alfalfa. *Journal of Agronomy and Crop Science* 188(1):2-7.
- Xuan, T.D., Shinkichi, T., Khanh, T.D. and Min, C.I. (2005). Biological Control of Weeds and Plant Pathogens in Paddy Rice by Exploiting Plant Allelopathy: an overview. *Crop Protection* 24: 197-206.
- Yamakawa, H., Kamada, H., Satoh, M., Ohashi, Y. (1998) Spermine is a salicylate independent endogenous inducer for both tobacco acidic pathogenesis-related proteins and resistance against tobacco mosaic virus infection. *Plant Physiol* 118: 1213-1222.
- Yeh, D. M., Lin, L. Wright, C. J. (2000). Effects Of Mineral Nutrient Deficiencies On Leaf Development, Visual Symptoms and Shoot-Root Ratio Of *Spathiphyllum*. *Scientia Horticulturae*, 86, 223-233.
- Yenish, J.P., Worsham, A.D. and Chilton, W.S. (1995). Disappearance of DIBOA-Glucoside, DIBOA, and BOA from Rye (*Secale cereale* L.) Cover Crop Residue. *Weed Science* 43:18-20.
- Yoda, H., Hiroi, Y., and Sano, H. (2006). Polyamine oxidase is one of the key elements for oxidative burst to induce programmed cell death in tobacco cultured cells. *Plant Physiol.* 142: 193-206
- Yoda, H., Yamaguchi, Y., Sano, H. (2003) Induction of hypersensitive cell death by hydrogen peroxide produced through polyamine degradation in tobacco plants. *Plant Physiol* 132: 1973-1981.
- Zabetakis, I., Edwards, R., Hamilton, J.T.G. and O'Hagan, D. (1998). The biosynthetic relationship between littorine and hyoscyamine in transformed roots of *Datura stramonium*. *Plant Cell Reports* 18:341-345.



- Zhou, Y.H. and Yu, J.Q. (2006). Allelochemicals and Photosynthesis. In Reigosa, M. J. (ed.) *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 127-140.
- Zimdahl, R.L., (1993). *Fundamentals of Weed Science*. Academic Press, San Diego, USA.

Ελληνόγλωσση Βιβλιογραφία

- Βασιλάκογλου, Ι. (2004). *Ζιζάνια, Αναγνώριση και Αντιμετώπιση*. Σταμούλη, Αθήνα.
- Βασιλάκογλου, Ι. (2008). *Σύγχρονη Ζιζανιολογία*. Σταμούλη, Αθήνα.
- Καλμπουρτζή, Κ.Λ. (1992). Αλληλοπάθεια σε αγροοικοσυστήματα. *Ζιζανιολογία* 2:223-231.
- Πατακιούτας Γ. (2007), Διδακτικές σημειώσεις μεταπτυχιακού προγράμματος «Αγροχημεία και Βιολογικές Καλλιέργειες», Ιωάννινα.
- Τραυλός Η. (2007), Διδακτικές σημειώσεις μεταπτυχιακού προγράμματος «Αγροχημεία και Βιολογικές Καλλιέργειες», Ιωάννινα.
- Τσαπικούνης, Φ.Α (2002). *Ζιζάνια, Χρήσιμα Στοιχεία για τη Βιολογία και την Καταπολέμησή του* (Β' Έκδοση). Σταμούλη, Αθήνα.

