



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ  
ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΙΩΑΝΝΙΝΩΝ

ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ

ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ

## ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

**«Η ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΕΙΑ ΚΑΙ Η ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΗΣ ΣΤΑ  
ΚΑΛΛΙΕΡΓΟΥΜΕΝΑ ΦΥΤΑ ΚΑΙ ΣΤΑ ΓΕΩΡΓΙΚΑ  
ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΑ»**



ΥΦΑΝΤΗ ΕΥΓΕΝΙΑ

A.M.: 15636

ΕΠΙΒΛΕΠΩΝ ΚΑΘΗΓΗΤΗΣ: ΚΑΡΙΠΙΔΗΣ ΧΑΡΑΛΑΜΠΟΣ

ΑΡΤΑ, 2021

**THE ALLELOPATHY AND IT'S  
EFFECTS ON CULTIVATED PLANTS  
AND AGRICULTURAL ECOSYSTEMS**

**Εγκρίθηκε από τριμελή επιτροπή**

Άρτα, 2021

**Επιτροπή Αξιολόγησης**

1. Επιβλέπων καθηγητής

Καριπίδης Χαράλαμπος

2. Μέλος επιτροπής

Ζήσης Κωνσταντίνος

3. Μέλος επιτροπής

Υφαντή Βούλα

©Υφαντή, Ευγενία, 2021

Με επιφύλαξη παντός δικαιώματος. All rights reserved

## Δήλωση μη λογοκλοπής

Δηλώνω υπεύθυνα και γνωρίζοντας τις κυρώσεις του Ν. 2121/1993 περί Πνευματικής Ιδιοκτησίας, ότι η παρούσα μεταπτυχιακή εργασία είναι εξ ολοκλήρου αποτέλεσμα δικής μου ερευνητικής εργασίας, δεν αποτελεί προϊόν αντιγραφής ούτε προέρχεται από ανάθεση σε τρίτους. Όλες οι πηγές που χρησιμοποιήθηκαν (κάθε είδους, μορφής και προέλευσης) για τη συγγραφή της περιλαμβάνονται στη βιβλιογραφία.

Υφαντή Ευγενία

## ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Η παρούσα διπλωματική εργασία εκπονήθηκε στα πλαίσια της ολοκλήρωσης των σπουδών μου στο Τμήμα Τεχνολόγων Γεωπόνων του Πανεπιστημίου Ιωαννίνων. Πρόκειται για τη μελέτη της αλληλοπάθειας καθώς και η επίδραση της στα καλλιεργούμενα φυτά και στα γεωργικά οικοσυστήματα.

Σε αυτό το σημείο θα ήθελα να εκφράσω τις ευχαριστίες μου σε όλους τους ανθρώπους που ήταν δίπλα μου για την υπομονή και συμπαράσταση καθ' όλη τη διάρκεια εκπόνησης της παρούσας διπλωματικής εργασίας.

Αρχικά, θα ήθελα να εκφράσω τις ευχαριστίες μου στον κ. **Καριπίδη Χαράλαμπο** για την ουσιαστική παρακολούθηση και την άριστη συνεργασία σε όλη τη διάρκεια εκπόνησης της διπλωματικής εργασίας τόσο για την εμπιστοσύνη που μου έδειξε όσο και για τις γνώσεις που αποκόμισα μελετώντας το συγκεκριμένο θέμα.

Τέλος, θα ήθελα να ευχαριστήσω την οικογένεια μου καθώς αποτελεί τη βάση για τη μέχρι τώρα πορεία μου, καθώς και τους φίλους μου για τη συνεχή ψυχολογική στήριξη και συμπαράστασή τους όλα αυτά τα χρόνια.

## ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Η επίδραση των δυσμενών παραγόντων του περιβάλλοντος και οι κλιματικές αλλαγές έχουν ως αποτέλεσμα την παρεμπόδιση της κανονικής λειτουργίας των φυσιολογικών μηχανισμών των φυτών. Σκοπός της παρούσας διπλωματικής εργασίας είναι να μελετηθεί το πόσο σημαντικό ρόλο διαδραματίζει η αλληλοπάθεια στα γεωργικά συστήματα. Τα αλληλοπαθητικά φαινόμενα και οι περιβαλλοντικές καταπονήσεις καταδεικνύονται ως μηχανισμοί αλληλεπίδρασης της εξέλιξης καθώς και ενεργείς πηγές βιοποικιλότητας, και όχι απλές απειλές για την υγιεινή των φυτών. Ωστόσο, τα ζιζάνια αποτελούν ίσως το μεγαλύτερο πρόβλημα σε κάθε αγροοικοσύστημα καθώς προξενούν μεγάλες ζημιές στη γεωργική παραγωγή. Οι επιθυμητές μεγάλες αποδόσεις σε όλες τις καλλιέργειες πετυχαίνονται μόνο ύστερα από έναν αποτελεσματικό και οικονομικό έλεγχο των ζιζανίων. Ένας τέτοιος τρόπος για την αντιμετώπιση των ζιζανίων με τη χρήση ειδών ή ποικιλιών αποτελεί η αλληλοπαθητική – ανταγωνιστική ικανότητα. Οι προοπτικές αυτής της μεθόδου είναι μεγάλες, όμως για να γίνουν πραγματικότητα χρειάζεται η προσπάθεια όχι μόνο των ζιζανιολόγων αλλά και των βελτιωτών, καθώς θα συμβάλλουν σημαντικά στον εντοπισμό ποικιλιών με ιδιότητες αλληλοπάθειας.

**Λέξεις-κλειδιά:** Αλληλοπάθεια, Επίδραση, Ζιζάνια, Αλληλοχημικά, Ουσίες, Καλλιέργειες

## ABSTRACT

The influence of adverse environmental factors and climate change have the result of impeding the normal functioning of the normal mechanisms of plants. The purpose of this dissertation is to study the important role of interplay in agricultural systems. Allelopathic phenomena and environmental stresses are demonstrated as mechanisms of interaction of evolution as well as active sources of biodiversity, and not simple threats to plant hygiene. However, weeds are probably the biggest problem in any agricultural system as they cause great damage to agricultural production. The desired high yields in all kind crops are achieved only after an effective and economical control of weeds. One way of dealing weeds is using species or varieties is mutual-competitive ability. The prospects for this method are great, but in order for them to become a reality, the effort of not only the herbalists, as it will contribute significantly to the identification of varieties with allelopathic properties.

**Keywords:** Allelopathy, Effect, Weeds, Allelic Chemicals, Substances, Crops



**ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ**

<b>ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ</b>	<b>6</b>
<b>ΠΕΡΙΛΗΨΗ</b>	<b>7</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>8</b>
<b>ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ</b>	<b>9</b>
<b>ΚΑΤΑΛΟΓΟΣ ΠΙΝΑΚΩΝ</b>	<b>10</b>
<b>ΚΑΤΑΛΟΓΟΣ ΣΧΗΜΑΤΩΝ</b>	<b>11</b>
<b>ΚΑΤΑΛΟΓΟΣ ΕΙΚΟΝΩΝ</b>	<b>11</b>
<b>ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1<sup>ο</sup> : ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΕΙΑ</b>	<b>12</b>
<b>1.1 ΓΕΝΙΚΑ</b> .....	<b>12</b>
<b>1.2 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΕΙΑ ΚΑΙ ΑΥΤΟΠΑΘΕΙΑ</b> .....	<b>13</b>
<b>1.3 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΕΙΑ ΚΑΙ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ</b> .....	<b>14</b>
<b>ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2<sup>ο</sup> : ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΣΤΑ ΑΓΡΟΤΙΚΑ ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΑ</b>	<b>17</b>
<b>2.1 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΑ ΖΙΖΑΝΙΑ</b> .....	<b>17</b>
<b>2.2 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΕΣ</b> .....	<b>20</b>
<b>ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3<sup>ο</sup> : ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΟΥΣΙΕΣ</b>	<b>24</b>
<b>3.1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ</b> .....	<b>24</b>
<b>3.2 ΤΡΟΠΟΙ ΑΠΕΛΕΥΘΕΡΩΣΗΣ</b> .....	<b>24</b>
<b>3.3 ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΔΡΑΣΗΣ ΑΠΕΛΕΥΘΕΡΩΣΗΣ</b> .....	<b>26</b>
<b>3.4 ΑΛΛΗΛΟΧΗΜΙΚΕΣ ΕΝΩΣΕΙΣ</b> .....	<b>30</b>
<b>ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4<sup>ο</sup>: ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΠΟΥ ΕΠΗΡΕΑΖΟΥΝ ΤΗΝ ΑΠΕΛΕΥΘΕΡΩΣΗ ΚΑΙ ΤΗΝ ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΩΝ ΟΥΣΙΩΝ</b>	<b>32</b>
<b>4.1 ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΑ ΚΑΙ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ</b> .....	<b>33</b>
<b>4.2 ΒΙΟΤΟΠΟΙ ΚΑΙ ΚΛΙΜΑΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ</b> .....	<b>35</b>
<b>4.2.1 ΕΔΑΦΟΛΟΓΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ</b> .....	<b>35</b>
<b>4.2.2 ΔΥΣΜΕΝΕΙΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ (stress)</b> .....	<b>38</b>
<b>ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5<sup>ο</sup>: Ο ΡΟΛΟΣ ΤΗΣ ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΕΙΑΣ ΣΤΑ ΓΕΩΡΓΙΚΑ ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΑ</b>	<b>39</b>
<b>5.1 ΦΥΤΑ ΚΑΛΥΨΗΣ ΚΑΙ ΕΝΣΩΜΑΤΩΣΗ ΦΥΤΙΚΗΣ ΜΑΖΑΣ</b> .....	<b>40</b>

5.2 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΟΥΣΙΕΣ ΩΣ ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΑ .....	43
5.3 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΟΥΣΙΕΣ ΩΣ ΡΥΘΜΙΣΤΕΣ ΑΥΞΗΣΗΣ.....	43
5.4 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΟΥΣΙΕΣ ΚΑΙ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗ ΠΑΡΑΣΙΤΩΝ .....	44
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6ο: ΓΕΝΙΚΑ ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	46
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7ο: ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	48

## ΚΑΤΑΛΟΓΟΣ ΠΙΝΑΚΩΝ

Πίνακας 2.1 : Ζιζάνια που προκαλούν αλληλοπαθητικές επιδράσεις σε καλλιεργούμενα φυτά [Βασιλάκογλου 2008] .....	21
Πίνακας 2.2 : Είδη καλλιεργούμενων φυτών, για τα οποία έχει βρεθεί ότι εκδηλώνουν αλληλοπάθεια στα καλλιεργούμενα φυτά που ακολουθούν κατά την αμειψισπορά [Βασιλάκογλου,2008], [Perez,1990], [Xuan,2002].....	22
Πίνακας 2.3 : Τα σπουδαιότερα είδη καλλιεργούμενων φυτών που προκαλούν αλληλοπαθητικές επιδράσεις σε ζιζάνια [Βασιλάκογλου 2008, Fay & Duke 1977, Perez 1990, Wu κ.ά. 1998, Fujii 1992, Lin κ.ά. 1992, Olofsdotter & Navarez 1996].....	23
Πίνακας 3 : Μηχανισμοί δράσης διάφορων αλληλοπαθητικών ουσιών [Leather & Einhellig 1988, Inderjit & Duke 2003, Zhou & Yu 2006].....	29
Πίνακας 5.1 : Καλλιέργειες που χρησιμοποιούνται ως ενσωματούμενη φυτική μάζα και παρουσιάζουν ικανότητα αναστολής ζιζανίων [Kohli et al. 2006].....	41

## ΚΑΤΑΛΟΓΟΣ ΣΧΗΜΑΤΩΝ

Σχήμα 1 Τρόποι δράσης των αλληλοπαθητικών ουσιών (Gniazdowska & Bogatek 2005). .....	27
Σχήμα 2 Σχηματική απεικόνιση των βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων που επηρεάζουν την παραγωγή και διαθεσιμότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών [Mamolos & Kalburtji 2001, Inderjit & Keating 1999]. .....	37

## ΚΑΤΑΛΟΓΟΣ ΕΙΚΟΝΩΝ

<b>Εικόνα 1:</b> Οι αλληλεπιδράσεις των φυτών. Περιλαμβάνονται ο ανταγωνισμός και η αλληλοπάθεια. Οι τρεις πιο κοινοί τρόποι απελευθέρωσης ουσιών είναι η διήθηση από τα φύλλα και τις βελόνες, η εξαέρωση και η έκχυση από τις ρίζες και τους βλαστούς [Chou,1999]. .....	18
<b>Εικόνα 2:</b> Κυριότερα πολυετή αγρωστώδη ζιζάνια στην Ελλάδα .....	19
<b>Εικόνα 3:</b> Κυριότερα ετήσια αγρωστώδη ζιζάνια στην Ελλάδα.....	19
<b>Εικόνα 4:</b> Κυριότερα πολυετή πλατύφυλλα ζιζάνια στην Ελλάδα .....	19
<b>Εικόνα 5:</b> Κυριότερα ετήσια πλατύφυλλα ζιζάνια στην Ελλάδα.....	20
<b>Εικόνα 6:</b> Σημαντικές αλληλουχίες αντιδράσεων που οδηγούν στην παραγωγή των διάφορων κατηγοριών αλληλοπαθητικών παραγόντων. [Rice, 1984].....	31
<b>Εικόνα 7:</b> Μορφολογία και ανατομία φυτού .....	34

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1<sup>ο</sup> : ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΕΙΑ

### 1.1 ΓΕΝΙΚΑ

Οι σχέσεις μεταξύ των φυτών και του περιβάλλοντος αλληλοεπηρεάζονται από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες αλλά και η εξέλιξη των φυτών επηρεάζεται από την παρουσία άλλων φυτών του ίδιου ή διαφορετικού είδους [Mamolos,2001], [Sinkkonen,2006]. Η αλληλοπάθεια και ο ανταγωνισμός, τα οποία αποτελούν κύριους μηχανισμούς αλληλεπίδρασης μεταξύ των φυτών, καθορίζουν τη βιοποικιλότητα και τη ποικιλομορφία πολλών φυσικών οικοσυστημάτων.

Ο όρος αλληλοπάθεια χρησιμοποιήθηκε για πρώτη φορά από τον Γερμανό Hans Molisch το 1937 και αναφέρεται στις βιοχημικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ οργανισμών που εκδηλώνονται κατά την παραγωγή δραστικών οργανικών χημικών ουσιών στο περιβάλλον [Keating,1999], [Weston,1996], [Mallik,2008]. Η αλληλοπάθεια ορίζεται ως κάθε διαδικασία που βασίζεται σε δευτερογενείς μεταβολίτες που παράγονται από φυτά, φύκια, βακτήρια, μύκητες και επηρεάζει την ανάπτυξη και την εξέλιξη της γεωργίας και των βιολογικών συστημάτων [Chou,2006].

Πολλά φυτά εμφανίζουν αλληλοπαθητικό δυναμικό και απελευθερώνουν πολυάριθμες χημικές ουσίες στο έδαφος. Οι ουσίες αυτές υπό κατάλληλες συνθήκες εμποδίζουν ή υποκινούν την ανάπτυξη άλλων φυτικών ειδών όπως και τη συχνότητα εμφάνισης διαφόρων παρασίτων [Narwal,2006]. Το φυτό που απελευθερώνει

αλληλοπαθητικές ουσίες ορίζεται ως φυτό-δότης, ενώ το φυτό που επηρεάζεται ως φυτό-στόχος ή φυτό-δέκτης [Keating,1999].

Αλληλοπαθητική δραστηριότητα εμφανίζεται σε διάφορα επίπεδα. Μπορούν να υπάρξουν αλληλοπαθητικές αλληλεπιδράσεις μεταξύ [Chou,2006], [Rise,2012]:

- ❖ **Μικροοργανισμών** (βακτηρίων και βακτηρίων, μυκήτων και βακτηρίων, φυκών και βακτηρίων, μυκήτων και μυκήτων, φυκών και φυκών)
- ❖ **Φυτών και μικροοργανισμών**
- ❖ **Φυτών και φυτών**
- ❖ **Φυτών και εντόμων**
- ❖ **Εντόμων και εντόμων.**

Η πηγή των ενεργών ουσιών αποτελούνται από ζώντα φυτά, φυτικά υπολείμματα, βακτήρια και μύκητες του εδάφους, μυκόρριζες ή παθογόνοι οργανισμοί. Πολλοί οργανισμοί μπορούν να συμμετέχουν ταυτοχρόνως σε μια συγκεκριμένη αλληλεπίδραση [Seigler,1996].

## 1.2 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΕΙΑ ΚΑΙ ΑΥΤΟΠΑΘΕΙΑ

Το φαινόμενο της αλληλοπάθειας όταν εκδηλώνεται σε φυτά του ίδιου είδους ονομάζεται αυτοπάθεια (autotoxicity) [Mallik,2008], [Pedrol,2006]. Η αυτοπάθεια είναι ένα φυσικό φαινόμενο το οποίο προκαλείται όταν το φυτό καλλιεργείται για μεγάλο

χρονικό διάστημα στο έδαφος με αποτέλεσμα να αυτοεκφυλίζεται από την υπερβολική συσσώρευση των τοξικών ουσιών που τα ίδια παράγουν. Για παράδειγμα, πολλά φυτά παράγουν τοξικά αλκαλοειδή, σε μεγάλες ποσότητες όταν καλλιεργούνται σε φτωχά σε άζωτο εδάφη, για να μειώσουν τον ανταγωνισμό άλλων φυτών ή και αυτοδηλητηριάζονται για να μειώσουν την ίδια τους την πυκνότητα, ενώ διάφορα αιθέρια έλαια, γνωστά για τις φυτοτοξικές επιδράσεις τους, θεωρείται ότι είναι επίσης αυτοτοξικά, [Friedman,1985]. Φυτά που παράγουν δευτερογενείς μεταβολίτες με αυτοτοξικό δυναμικό έχουν μεθόδους (οι οποίες διαφέρουν μεταξύ των φυτών) ώστε να αποφεύγουν τον κίνδυνο.

Η δηλητηρίαση των φυτών, ανεξάρτητα από τον τρόπο απελευθέρωσης, συμβαίνει μόνο μετά την απορρόφηση των χημικών ουσιών, συνήθως από τις ρίζες [Keating,1999], [Friedman,1985]. Η αυτοπάθεια διαφέρει από την αλληλοπάθεια καθώς αναφέρεται στο ίδιο το φυτό ενώ η αλληλοπάθεια αφορά τις αλληλεπιδράσεις ενός φυτού σε ένα άλλο. Τέλος, οι αλληλοπαθητικές επιδράσεις είναι τόσο διεγερτικές όσο και ανασταλτικές, ενώ οι αυτοτοξικές επιδράσεις είναι μόνο ανασταλτικές [Keating,1999].

### **1.3 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΕΙΑ ΚΑΙ ΑΝΤΑΓΩΝΙΣΜΟΣ**

Η οικολογία των φυτών αναπαριστά τις σχέσεις μεταξύ των φυτών και του περιβάλλοντός τους και αποτελούνται από βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες που επηρεάζουν τα φυτά. Το φως, η θερμοκρασία, οι συνθήκες υγρασίας και τα διάφορα χαρακτηριστικά του εδάφους αποτελούν τους πιο σημαντικούς παράγοντες για την

ανάπτυξη των φυτών [Mamolos,2001]. Οι επιδράσεις ενός φυτού υποδηλώνουν αλλαγές στους εν λόγω παράγοντες στη περιοχή του. Ένα φυτό μπορεί να αλλοιώσει τη διαθεσιμότητα του φωτός κάτω από το φύλλωμα του, την ποιότητα και την ποσότητα των διαθέσιμων θρεπτικών συστατικών και πολλών άλλων διεργασιών στο περιβάλλον του. Τέλος, τα φυτά έχουν την ικανότητα να απωθούν ή να προσελκύουν άλλα φυτά, παθογόνα, έντομα τα οποία μπορούν να βλάψουν ή να ωφελήσουν τα ίδια ή τη γειτονική βλάστηση [Mallik,2008].

Η αλληλοπάθεια είναι ένα σημαντικό μέρος των μηχανισμών παρέμβασης των φυτών. Τα φυτά παράγουν ένα ευρύ φάσμα χημικών ενώσεων ως μέθοδο άμυνας, από τις οποίες ορισμένες είναι αλληλοπαθητικά ενεργές [Levin,1976]. Πολλές ενώσεις, οι οποίες συσχετίζονται κυρίως με την αλληλοπάθεια, έχουν ένα ευρύτερο ρόλο στην αυτο-υπεράσπιση των φυτών [Lovett,1989]. Η ανάπτυξη και η εξέλιξη των φυτών επιφέρουν πολλές αλλαγές από την παρουσία άλλων φυτών του ίδιου ή διαφορετικών ειδών [Mamolos,2001].

Ένας άλλος κύριος μηχανισμός παρέμβασης των φυτών αποτελεί η αφαιρετική διαδικασία η οποία προκαλείται από τον ανταγωνισμό για τους απαραίτητους πόρους, όπως τα θρεπτικά συστατικά, το νερό, το φως και το CO<sub>2</sub> [Putnam,1983]. Ο ανταγωνισμός αποτελεί τη διαδικασία κατά την οποία δύο ή περισσότεροι οργανισμοί προσπαθούν να χρησιμοποιήσουν την ίδια πηγή. Άρα ο ανταγωνισμός αποτελεί ένα είδος αρνητικής αλληλεπίδρασης ή παρέμβασης και είναι εξαιρετικά σημαντικός καθώς επηρεάζει τον πρωτογενή μεταβολισμό, ενώ η αλληλοπάθεια λειτουργεί μέσω απελευθέρωσης ουσιών συνήθως δευτεροβάθμιων μεταβολιτών που επηρεάζουν στην συνέχεια άλλους οργανισμούς [Keating,1999].

Οι Fuerst και Putnam [1983] πρότειναν μια σειρά βημάτων ώστε να διευκρινιστούν οι ρόλοι του ανταγωνισμού και της αλληλοπάθειας. Τα βήματα αυτά είναι τα εξής [Fuerst,1983]:

1. Τα συμπτώματα της ανταγωνιστικής παρέμβασης
2. Την απόδειξη ότι το φυτό σχετίζεται με τη μειωμένη χρήση πόρων από το φυτό που λαμβάνει την επίδραση
3. Τον προσδιορισμό των πόρων που έχουν περιοριστεί
4. Την προσομοίωση της εν λόγω παρέμβασης.

Σημαντικό σημείο για την αλληλοπάθεια αποτελεί ότι η επίδραση της εξαρτάται από τη χημική ένωση που προστίθεται στο περιβάλλον. Έτσι, διαφέρει από τον ανταγωνισμό ο οποίος περιλαμβάνει την κατάργηση ή μείωση ορισμένων παραγόντων από το περιβάλλον. Μία άλλη θεωρία των βιολόγων είναι ότι η αλληλοπάθεια αποτελεί μέρος του ανταγωνισμού. Το 1969 ο Muller υπέδειξε τη χρήση του όρου παρέμβαση για την αναφορά στη συνολική επίδραση ενός φυτού σε άλλο. Με αυτό τον τρόπο, ο όρος παρέμβαση περιλαμβάνει τόσο την αλληλοπάθεια όσο και τον ανταγωνισμό [Rise,2012].

Στην οικολογία, η αλληλοπάθεια έχει εμπλακεί ιδιαίτερα σε καταστάσεις όπου ένα φυτικό είδος εμφανίζει υπέρμετρη κυριαρχία ή παρεμποδίζει την ανάπτυξη άλλων ειδών, όπως στην περίπτωση του μίσχανθου (*Miscanthus floridus*) στην Ταϊβάν και της κάλμιας (*Kalmia angustifolia*) στον Καναδά. Επίσης, η αλληλοπάθεια και ο ανταγωνισμός ενεργούν πάντα ταυτόχρονα και μεταξύ των περισσότερων ειδών συνήθως επικρατούν οι ανταγωνιστικές επιδράσεις παρά οι αλληλοπαθητικές [Willis,2007].



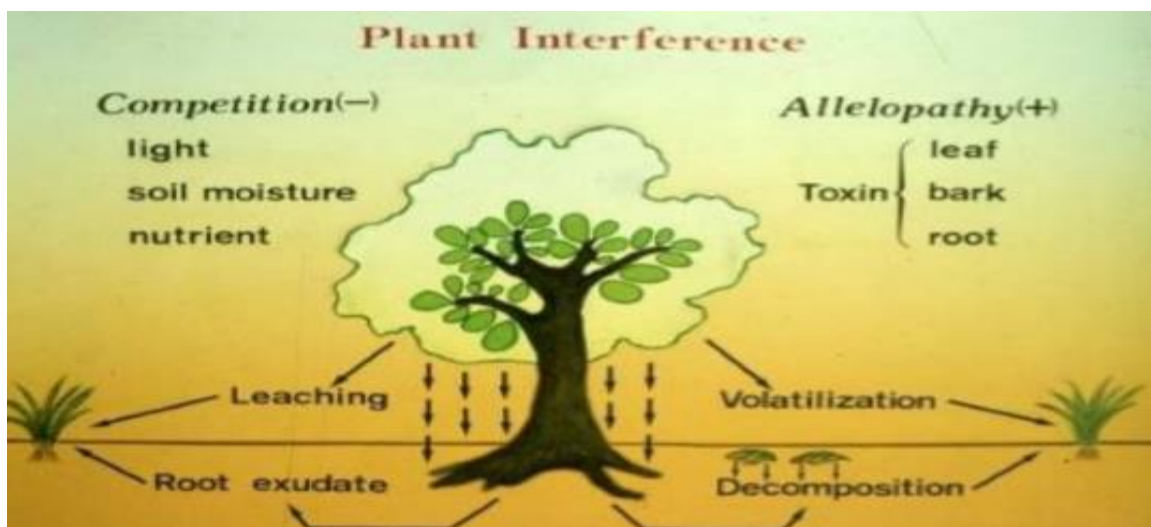
## ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2<sup>ο</sup> : ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ

### ΑΛΛΗΛΕΠΙΔΡΑΣΕΙΣ ΣΤΑ ΑΓΡΟΤΙΚΑ

### ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΑ

#### 2.1 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΑ ΖΙΖΑΝΙΑ

Στα γεωργικά οικοσυστήματα, οι διάφορες καλλιεργητικές ζημιές που προκαλούνται από ζιζάνια συχνά οφείλονται σε ανταγωνισμό και σε αλληλοπάθειες και μελέτες δείχνουν ότι δεν μπορούν να ξεχωρίσουν ποτέ δρα κάθε ένας από αυτούς τους παράγοντες. Τα αλληλοπαθητικά ζιζάνια είναι αναπόσπαστο κομμάτι για τα αγροοικοσυστήματα, συνεπώς διαδραματίζουν σημαντικό ρόλο σε αυτά. Έχει σημειωθεί αλληλοπαθητικό δυναμικό για παραπάνω από 70 είδη ζιζανίων, όπου σε αυτά συμπεριλαμβάνονται πολλά δυσεξόντωτα είδη τα οποία προκαλούν μεγάλες οικονομικές ζημιές στις διάφορες καλλιέργειες [Einhellig,1995]. Ένα από τα πιο μελετημένα αλληλοπαθητικά ζιζάνια είναι το τροπικό αμερικάνικο είδος *Parthenium hysterophorus* το οποίο έχει καταλάβει πολλές καλλιεργούμενες εκτάσεις της Ινδίας. Από αυτό το είδος έχουν απομονωθεί πολλά αλληλοχημικά όπως των καφεϊκού, βανιλικού, φερουλικού, χλωρογενικού και ανισικού οξέος καθώς και της σεσκιτερπενικής λακτόζης pathenia.



Εικόνα 1: Οι αλληλεπιδράσεις των φυτών. Περιλαμβάνονται ο ανταγωνισμός και η αλληλοπάθεια. Οι τρεις πιο κοινά τρόποι απελευθέρωσης ουσιών είναι η διήθηση από τα φύλλα και τις βελόνες, η εξαέρωση και η έκχυση από τις ρίζες και τους βλαστούς [Chou,1999].

Στην πραγματικότητα, τα ζιζάνια έχουν εξελιχθεί από κοινού με τα καλλιεργούμενα φυτά και αποφέρουν μια σειρά φυσιολογικών, αναπαραγωγικών και αγρονομικών χαρακτηριστικών, με αποτέλεσμα να τους προσδίδει ανταγωνιστικό πλεονέκτημα σε σύγκριση με άλλα φυτά [Reigosa,2006]. Το φαινόμενο της αλληλοπάθειας έχει σημειωθεί σε πολλά είδη ζιζανίων που επιδρούν σε ένα ή περισσότερα είδη καλλιεργούμενων φυτών [Putman,1983]. Ζιζάνια όπως η αγριάδα, ο βέλιουρας, η αγριοβρώμη, η κύπερη, το κίρσιο και η περιπλοκάδα προκαλούν τοξικές ουσίες και εκδηλώνουν αλληλοπάθεια. Τέλος, η δράση των αλληλοπαθητικών ουσιών είναι διαφορετική στα διάφορα είδη φυτών.



Αγριάδα  
*Cynodon dactylon*



Βέλιουρας  
*Sorghum halepense*



Κύπερη  
*Cyperus rotundus*

**Εικόνα 2: Κυριότερα πολυετή αγρωστώδη ζιζάνια στην Ελλάδα**



Αιματόχορτο  
*Digitaria sanguinalis*



Ελευσίνα  
*Eleusine indica*



Μουγκρίτσα  
*Echinochloa crus-galli*



Πόα ετήσια  
*Poa annual*



Αλεποουρά  
*Alopecurus myosuroides*



Σετάρια  
*Setaria viridis*

**Εικόνα 3: Κυριότερα ετήσια αγρωστώδη ζιζάνια στην Ελλάδα**



Βλήτο  
*Amarantus deflexus*



Ραδίκι  
*Cichorium intybus*



Περικοκλάδα  
*Convolvulus arvensis*



Ενίθρα  
*Oxalis pes-caprae*



Τριφύλλι  
*Trifolium repens*



Κόκκινο τριφύλλι  
*Oxalis corniculata*

**Εικόνα 4: Κυριότερα πολυετή πλατύφυλλα ζιζάνια στην Ελλάδα**



Εικόνα 5: Κυριότερα ετήσια πλατύφυλλα ζιζάνια στην Ελλάδα

## 2.2 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΕΣ

Σε διάφορες καλλιέργειες έχει παρατηρηθεί ότι παρουσιάζουν αλληλοπαθητική δραστηριότητα ή ότι είναι αυτοτοξικές [Batish,2001]. Η αυτοτοξικότητα των καλλιεργειών περιέχει την απελευθέρωση φυτοτοξινών στο έδαφος που μπορούν να αλλοιώσουν άμεσα τις επόμενες καλλιέργειες, προκαλώντας μικροβιακή ανισσοροπία, αλλαγή στην οργανική ύλη του εδάφους, αύξηση της διαρροής ιόντων και διαταραχή στη πρόσληψη των θρεπτικών συστατικών [Yu & Matsui,1997]. Επιπλέον, τα υπολείμματα των προηγούμενων καλλιεργειών επηρεάζουν την απόδοση των άλλων καλλιεργειών, μέσω της απελευθέρωσης αλληλοχημικών [Singh,2001], [Batish,2001]. Στον Πίνακα 2.1 παρουσιάζονται ορισμένα από τα ζιζάνια για τα οποία έχει αναφερθεί ότι προκαλούν αλληλοπαθητικές επιδράσεις σε καλλιεργούμενα φυτά.

Πίνακας 2.1: Ζιζάνια που προκαλούν αλληλοπαθητικές επιδράσεις σε καλλιεργούμενα φυτά [Βασιλάκογλου 2008].

Κοινό όνομα	Επιστημονικό όνομα	Επηρεαζόμενες καλλιέργειες
Αγριάδα	<i>Cynodon dactylon</i>	Κριθάρι, σόγια, βαμβάκι
Άγριο σινάπι	<i>Sinapis arvensis</i>	Πολλά είδη
Αγριοπαμπακιά	<i>Abutilon theophrasti</i>	Πολλά είδη
Αρτεμισία	<i>Artemisia vulgaris</i>	Αγγούρι
Βρωμολάχανο	<i>Cardaria draba</i>	Μηδική, σιτάρι
Γλυστρίδα	<i>Portulaca oleracea</i>	Μηδική, σιτάρι, τομάτα
Ήρα	<i>Lolium rigidum</i>	Βρώμη, μαρούλι, τριφύλλι
Κύπερη	<i>Cyperus spp.</i>	Ελαιοκράμβη, αγγούρι, βαμβάκι, σόγια, κριθάρι, ρύζι, σόργο, ραπάνι, τομάτα
Περικοκλάδα	<i>Convolvulus arvensis</i>	Σιτάρι
Τάτουλας	<i>Datura stramonium</i>	Πολλά είδη
Τραχύ βλήτο	<i>Amaranthus retroflexus</i>	Σιτάρι, σόγια

Στον Πίνακα 2.2 παρουσιάζονται ορισμένα είδη φυτών στα οποία έχει διαπιστωθεί ότι τα υπολείμματά τους αλλοιώνουν αρνητικά τη βλάστηση καλλιεργούμενων φυτών. Πολλοί ερευνητές έχουν παρατηρήσει ότι τα καλλιεργούμενα φυτά έχουν τη δυνατότητα να απελευθερώνουν φυτοτοξικές ουσίες στο περιβάλλον και παρεμποδίζουν τη βλάστηση και την ανάπτυξη των ζιζανίων.

**Πίνακας 2.2: Είδη καλλιεργούμενων φυτών, για τα οποία έχει βρεθεί ότι εκδηλώνουν αλληλοπάθεια στα καλλιεργούμενα φυτά που ακολουθούν κατά την αμειψισπορά [Βασιλάκογλου,2008], [Perez,1990], [Xuan,2002].**

<b>Κοινό όνομα</b>	<b>Επιστημονικό όνομα</b>	<b>Επηρεαζόμενες καλλιέργειες</b>
Ηλίανθος	Helianthus annuus	Κριθάρι, αραβόσιτος, σιτάρι, μαρούλι, τομάτα, φακή
Ζαχαρότευτλα	Beta vulgaris	Βαμβάκι
Κριθάρι	Hordeum vulgare	Σινάπι
Λάχανο	Brassica oleracea	Μαρούλι, τομάτα
Σόργο	Sorghum bicolor	Τομάτα
Σπαράγγι	Asparagus officinales	Τομάτα
Ρύζι	Oryza sativa	Μαρούλι
Φασόλι	Phaseolus vulgaris	Μπιζέλι, σιτάρι
Σίκαλη	Secale cereale	Βρώμη
Σιτάρι	Triticum aestivum	Σόγια
Μηδική	Medicago sativa	Μηδική, μαρούλι
Αρωματικά φυτά		Αραβόσιτος

Στον πίνακα 2.3 παρουσιάζονται καλλιεργούμενα φυτά με αλληλοπαθητικές ιδιότητες όπως τα σιτηρά, τα ψυχανθή, η ελαιοκράμβη, τα ζαχαρότευτλα, ο ηλίανθος, η σόγια και το σόργο.

Πίνακας 2.3: Τα σπουδαιότερα είδη καλλιεργούμενων φυτών που προκαλούν αλληλοπαθητικές επιδράσεις σε ζιζάνια [Βασιλάκογλου 2008, Fay & Duke 1977, Perez 1990, Wu κ.ά. 1998, Fujii 1992, Lin κ.ά. 1992, Olofsdotter & Navarez 1996].

Κοινό όνομα	Επιστημονικό όνομα	Επηρεαζόμενες καλλιέργειες
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>	<i>Brassica kaber</i>
Ελαιοκράμβη	<i>Brassica napus</i>	άγριο σινάπι
Ζαχαρότευτλα	<i>Beta vulgaris</i>	
Ηλίανθος	<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, αγριομπαπακιά, σετάρια
Σόργο	<i>Sorghum bicolor</i>	φεστούκα, τραχύ βλήτο
Σιτάρι	<i>Triticum aestivum</i>	μουχρίτσα, λουβουδιά, βλήτο, ήρα, βρόμος
Τριφύλλι	<i>Trifolium spp.</i>	

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3<sup>ο</sup> : ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΟΥΣΙΕΣ

### 3.1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Οι αλληλοπαθητικές ουσίες αποτελούν προϊόντα δευτερογενούς μεταβολισμού και παράγονται από όλα τα μέρη του φυτού, ρίζες, φύλλα, βλαστοί, άνθη και καρπούς. Σύμφωνα με τους Giesel και Holm (1964), Elmore (1980) και Friedman και Waller (1983) είναι πολύ πιθανό οι αλληλοπαθητικές ουσίες να αποδεσμευτούν από σπόρους στο έδαφος [Miller 1996]. Αλληλοπαθητική ουσία μπορεί να είναι φαινολικά οξέα, φλαβονοειδή, τερπενοειδή, αλκαλοειδή, στεροειδή, υδρογονάνθρακες, αμινοξέα.

Η απελευθέρωση των ουσιών αυτών εξαρτάται κυρίως από το περιβάλλον και η ενέργεια αυτή γίνεται με την εξάτμιση από τα φύλλα, όταν οι ουσίες είναι έντονα πτητικές, με την έκκριση από τις ρίζες, την έκπλυση από τα φύλλα και τον βλαστό, την αποδόμηση των αλληλοπαθητικών υπολειμμάτων στο έδαφος και με τη διασπορά γύρης που περιέχει αυτές τις αλληλοπαθητικές ουσίες [Miller,1996].

### 3.2 ΤΡΟΠΟΙ ΑΠΕΛΕΥΘΕΡΩΣΗΣ

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 κ χαμηλού μοριακού βάρους, από τις οποίες οι περισσότερες εκκρίνονται από τις ρίζες [Dixon 2001]. Οι ρίζες ορισμένων φυτών ανταποκρίνονται σε ορισμένες βιοτικές απαιτήσεις εκκρίνοντας δευτερογενείς μεταβολίτες, πρωτεΐνες και πτητικές ουσίες [Bais 2002].

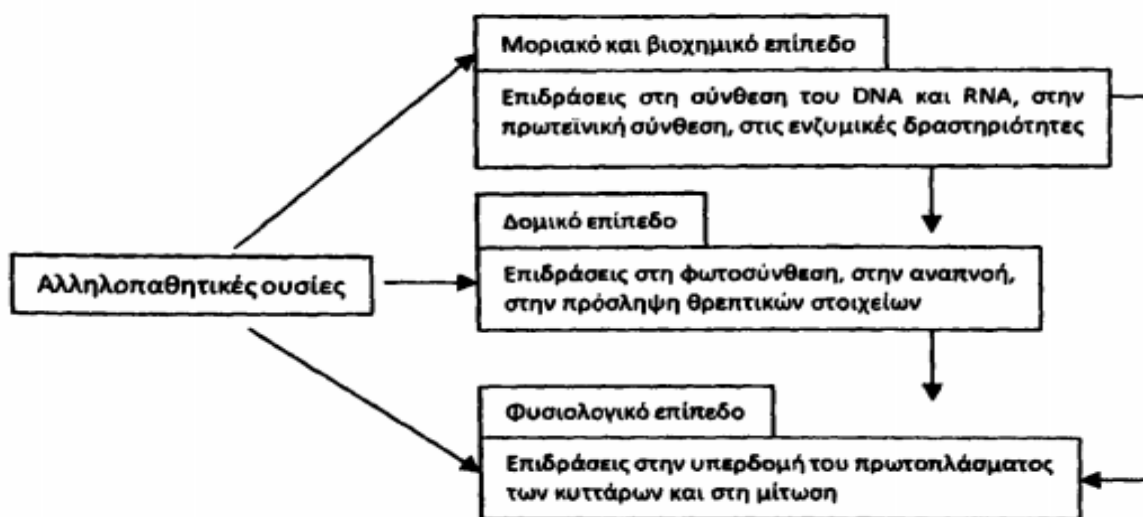
Μολονότι ο κύριος ρόλος των ριζών είναι η δομική υποστήριξη των φυτών κ η πρόσληψη νερού και θρεπτικών συστατικών, ορισμένα φυτά έχουν τη δυνατότητα να απελευθερώνουν μια σειρά ενώσεων στη ριζόσφαιρα [Weir & Vivanco 2008]. Οι αλληλοπαθητικές χημικές ουσίες που εκκρίνονται από τις ρίζες παρουσιάζουν μεγάλη 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].

Στην άμυνα των φυτών έχουν έναν ευρύτερο ρόλο πολλές αλληλοπαθητικά ενεργές ουσίες, όπως παραδείγματος χάριν οι φαινολικές ενώσεις, τα στεροειδή, τα αιθέρια έλαια, τα τερπενοειδή, τα αλκαλοειδή και τα πολυακετυλένια [Lovett et al. 1989, Inderjit & Keating 1999]. Είναι πιθανό ότι, μέσω της φυσικής προσαρμογής των φυτών για βελτίωση των αμυντικών τους μηχανισμών έναντι μικροβίων, εντόμων ή άλλων φυτών, προέκυψε η μεγάλη ποικιλία των δευτερογενών μεταβολιτών.

### 3.3 ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΔΡΑΣΗΣ ΑΠΕΛΕΥΘΕΡΩΣΗΣ

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 μπορούν να δρουν ως αντιπαρασιτικές, αντιμυκητιακές ή αντιβακτηριακές, ως φωτοτοξίνες, ως ελκυστικά ή απωθητικά, ως ρυθμιστές αύξησης και ως παρεμποδιστές ή διεγερτικά βλάστησης, επηρεάζοντας μεγάλο βαθμό βιοχημικών αντιδράσεων με αποτέλεσμα την τροποποίηση διάφορων μοριακών, βιοχημικών, δομικών και φυσιολογικών λειτουργιών των φυτών [Seigler 1996, Gniazdowska & Bogatek 2005, Lotina-Hennsen et al. 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 ουσίες [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, στον μεταβολισμό και στη φωτοσύνθεση [Gniazdowska & Bogatek 2005, Leather & Einhellig 1988, Zhou & Yu 2006].



Σχήμα 1 Τρόποι δράσης των αλληλοπαθητικών ουσιών (Gniazdowska & Bogatek 2005).

Γενικά, οι μηχανισμοί δράσης των αλληλοπαθητικών ουσιών μπορεί να είναι:

1. Διαφοροποίηση και η αναστολή της κυτταρικής διαίρεσης, η τροποποίηση της δημιουργίας του κυτταρικού τοιχώματος και η επίδραση στην υπερδομή του κυττάρου
2. Τροποποίηση της δομής, λειτουργίας και διαπερατότητας των μεμβρανών
3. Διαταραχή του μεταβολισμού (δηλαδή αναπνοή και φωτοσύνθεση)
4. Διαταραχή της λειτουργίας (άνοιγμα και κλείσιμο) των στομάτων
5. Επίδραση στη βιοσύνθεση και στο μεταβολισμό πρωτεϊνών, λιπιδίων και αμινοξέων
6. Επίδραση στην ορμονική ανάπτυξη

7. Αναστολή ή διέγερση της ενζυμικής δραστηριότητας
8. Παρεμπόδιση της ανάπτυξης ριζικών τριχιδίων
9. Επίδραση στην πρόσληψη θρεπτικών συστατικών και νερού
10. Τροποποίηση της δράσης και διαταραχή του μεταβολισμού των φυτικών ορμονών
11. Τροποποίηση της ενεργητικής μεταφοράς
12. Επίδραση στη βλάστηση της γύρης, σπορίων και σπόρων
13. Αναστολή ή/και αποδόμηση της σύνθεσης χρωστικών ουσιών
14. Διαταραχή του υδατικού ισοζυγίου
15. Τροποποίηση του DNA και RNA και παρεμπόδιση της μεταγωγής σήματος
16. Φελλοποίηση/απόφραξη αγγείων κλπ.

Από τα παραπάνω επιβεβαιώνεται ότι ο μηχανισμός δράσης των περισσότερων αλλοπαθητικών ουσιών είναι παρόμοιος με εκείνο των ζιζανιοκτόνων [Leather & Einhellig 1988, Seigler 1996, Lotina-Hennsen et al. 2006, Zhou & Yu 2006, Chou 2006, Βασιλάκογλου 2008].

Στον πίνακα 3 παρουσιάζονται οι σημαντικότεροι μηχανισμοί δράσης ορισμένων αλληλοπαθητικών ουσιών.

**Πίνακας 3 : Μηχανισμοί δράσης διάφορων αλληλοπαθητικών ουσιών [Leather & Einhellig 1988, Inderjit & Duke 2003, Zhou & Yu 2006].**

<b>Μηχανισμός Δράσης</b>	<b>Χημική ουσία</b>
Επιμήκυνση κυττάρων	Phenolic acids, tannins
Διαίρεση κυττάρων	Volatile terpenes, coumarins, camphor, 1,8-Cineole
Διαπερατότητα μεμβράνης	Phenolic acids
Πρόσληψη θρεπτικών στοιχείων	Phenolic acids, ferulic, syringic, caffeic, benzoic, vanillic, cinnamic acids
Σύνθεση χλωροφύλλης	Coumarins, Phenolic acids, vanillic, ferulic, p-coumaric acids, juglone, artemin
Φωτοσύνθεση	Phenolic acids, scopoletin, juglone
Σύνθεση πρωτεϊνών	Phenolic acids, coumarins
Ενζυμική δραστηριότητα	Phenolic acids
Αναπνοή	Juglone, volatile, terpenes, Phenolic acids
Σύνθεση DNA και RNA	Benzoic, vanillic, cinnamic, ferulic acids
Υδατικές σχέσεις	Phenolic acids
Περιεκτικότητα σε χλωροφύλλη	Ferulic acid, monoterpenes, secalonic acid, phenolic acids
Λειτουργία των μεμβρανών της ρίζας	Juglone
Στοματική αγωγιμότητα	Phenolic acids, juglone, hydroxybenzoic acid, hydroquinone
Υδατικό δυναμικό	Hydroxybenzoic acid, ferulic acid
Μεταφορά ηλεκτρονίων κατά τη φωτοσύνθεση	Caffeic acid, polyphenols, hydroxybenzoic acid, hydroquinone, tricolorin A

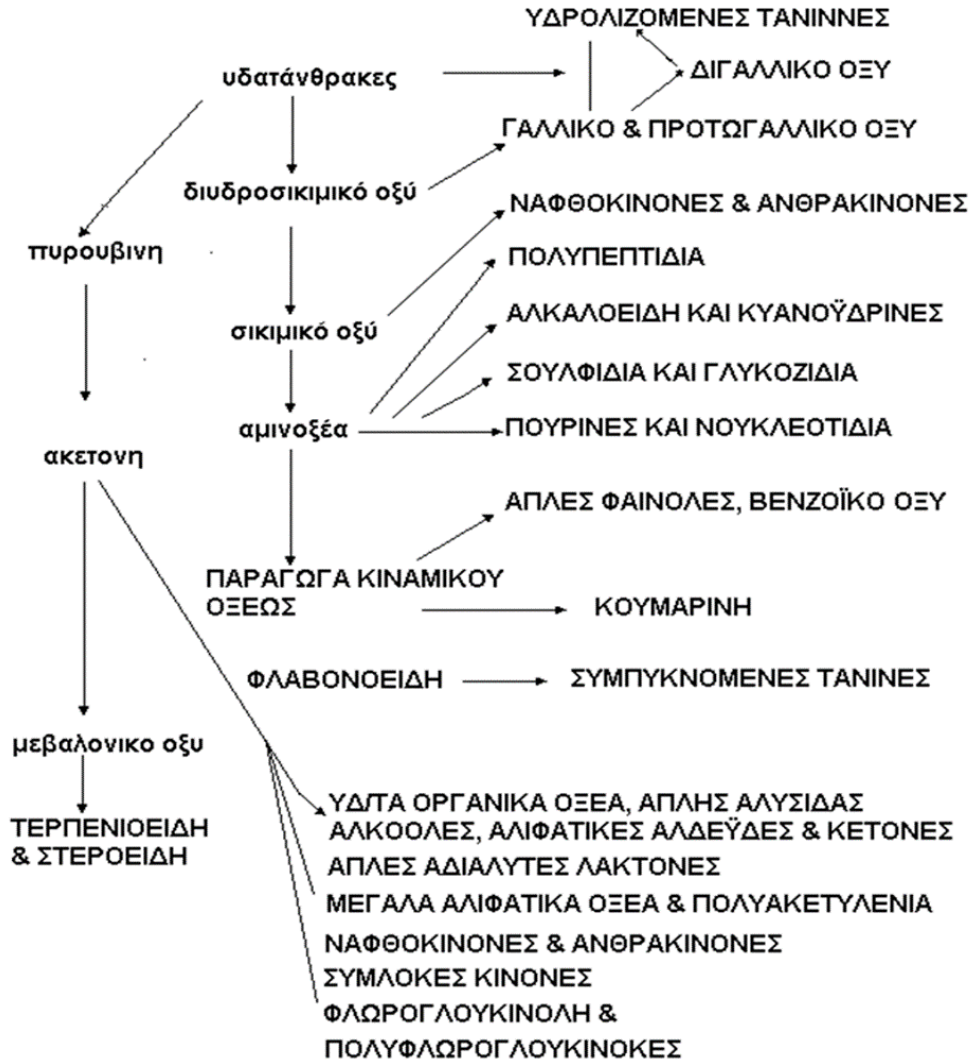
### 3.4 ΑΛΛΗΛΟΧΗΜΙΚΕΣ ΕΝΩΣΕΙΣ

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 και ο Rice [1984] πρότεινε το παρακάτω σύστημα ταξινόμησης:

1. Παράγωγα κινναμωμικού οξέος (cinnamic acid derivatives)
2. Κουμαρίνες (coumarins)
3. Απλές φαινόλες (simple phenols) ή παράγωγα βενζοϊκού οξέος (benzoic acid derivatives), γαλλικό οξύ (gallic acid) και πρωτοκατεχικό οξύ (protoocatechic acid)
4. Φλαβονοειδή (flavonoids)
5. Συμπυκνωμένες και υδρολυόμενες τανίνες (condensed & hydrolyable tannins)
6. Τερπενοειδή (terpenoids) και στεροειδή (steroids)
7. Υδατοδιαλυτά οργανικά οξέα (water-soluble organic acids), απλά λιπαρά οξέα (straight chain fatty acids)
8. Ναφθοκινόνες (naphthoquinones) , ανθρακινόνες (anthraquinones) και σύνθετες κινόνες (complex quinones)
9. Αμινοξέα (aminoacids) και πολυπεπίδια (polypeptides)
10. Αλκαλοειδή (alkaloids) και κυανοϋδρίνια (cyanohydrins)

11. Γλυκοζίτες σουλφιδίων σιναπέλαιου (sulfide mustard oil glycosides)
12. Πουρίνες (purines) και νουκλεοσίδια (nucleosids).

Από την πολυμορφία αυτή των αλληλοπαθητικών ουσιών, είναι προφανές ότι η αλληλοπάθεια περιλαμβάνει πολλαπλούς και τρόπους δράσης [Lotina-Hennsen 2006].



Εικόνα 6: Σημαντικές αλληλουχίες αντιδράσεων που οδηγούν στην παραγωγή των διάφορων κατηγοριών αλληλοπαθητικών παραγόντων. [Rice, 1984]

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4<sup>ο</sup>: ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΠΟΥ ΕΠΗΡΕΑΖΟΥΝ ΤΗΝ ΑΠΕΛΕΥΘΕΡΩΣΗ ΚΑΙ ΤΗΝ ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΩΝ ΟΥΣΙΩΝ

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 et al. 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 & Kalburji 2001]. Επιπλέον, διαδικασίες όπως η προσρόφηση, η βιολογική αποδόμηση και η απορρόφηση επηρεάζουν σε μεγάλο βαθμό



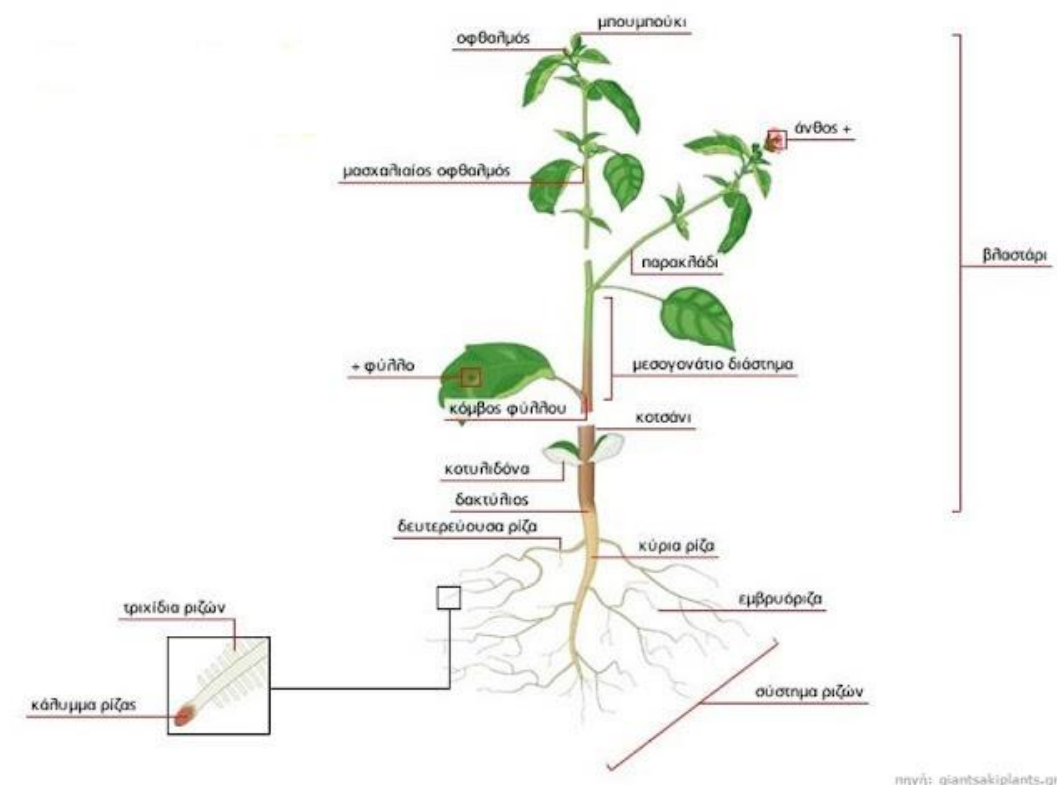
την ποσοτική και ποιοτική διαθεσιμότητά τους. Οι παράγοντες αυτοί μπορούν να επηρεάσουν το χρόνο παραμονής, τη δράση, τη συγκέντρωση και γενικότερα τη πορεία των αλληλοπαθητικών ενώσεων στο περιβάλλον [Inderjit & Keating 1999, Gniazdowska & Bogatek 2005, Weidenhamer 1996].

#### 4.1 ΜΟΡΦΟΛΟΓΙΚΑ ΚΑΙ ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΚΑ ΧΑΡΑΚΤΗΡΙΣΤΙΚΑ

Η πυκνότητα των φυτικών ειδών-στόχων επηρεάζει σε μεγάλο βαθμό την αντίδρασή τους στις αλληλοπαθητικές ενώσεις [Thijs et al. 1994, Weidenhamer 1996]. Σύμφωνα με τον Weidenhamer [2008] η ποσότητα των διαθέσιμων αλληλοπαθητικών ουσιών που μπορεί να προσληφθεί από κάθε είδος-στόχο μειώνεται με την αύξηση της πυκνότητάς τους, ενώ 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.

Επιπλέον, 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.



**Εικόνα 7: Μορφολογία και ανατομία φυτού**

Ωστόσο, ο βιολογικός κύκλος ενός φυτού δεν είναι σταθερός και επηρεάζεται σημαντικά από περιβαλλοντικούς παράγοντες, οπότε ακόμη 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].

## **4.2 ΒΙΟΤΟΠΟΙ ΚΑΙ ΚΛΙΜΑΤΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ**

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]. Στο σχήμα 2 παρουσιάζονται οι βιοτικοί και αβιοτικοί παράγοντες που επηρεάζουν την παραγωγή και τη διαθεσιμότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών.

### **4.2.1 ΕΔΑΦΟΛΟΓΙΚΟΙ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ**

Οι φυσικοχημικοί παράγοντες του εδάφους επηρεάζουν σημαντικά την πορεία των αλληλοπαθητικών ουσιών, δηλαδή τη διατήρηση, τη μετατροπή και την μεταφορά τους από τις ρίζες του φυτού-δότη στις ρίζες του φυτού στόχου. Αυτό συμβαίνει εν μέρει επειδή η ποσότητα και ο χρόνος παραμονής μιας 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

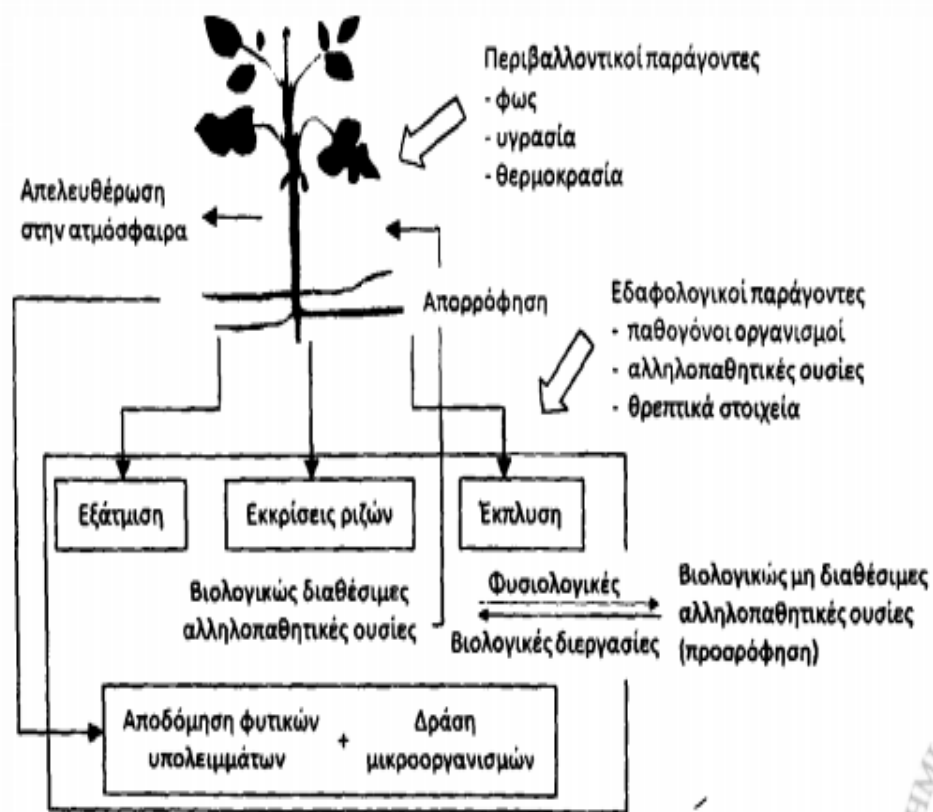
των αλληλοπαθητικών ενώσεων [Inderjit & Keating 1999], ενώ ιδιαίτερα σημαντικό ρόλο παίζουν η σύσταση, το pH, ο οργανικός άνθρακας και το διαθέσιμο άζωτο του εδάφους [Rice 1984, Dalton 1989, Blum 1996]. Για παράδειγμα, το pH επηρεάζει την απορρόφηση και τη σταθεροποίηση των ανόργανων ιόντων καθώς και την επακόλουθη συσσώρευση των θρεπτικών συστατικών [Nilsson 1982, Blum 1996, Facelli & Pickett 1991].

Επίσης, είναι 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]. Επιπλέον, 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 et al. 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 την συγκέντρωση των θρεπτικών συστατικών του εδάφους. Πολλά βακτηριακά είδη έχει αναφερθεί ότι έχουν αυτή τη δυνατότητα [Rice 1984, Lotina-Hennsen et al. 2006].

Οι αλληλοπαθητικές ενώσεις είναι παρούσες στο έδαφος εκτός από ελεύθερη και 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]. Για παράδειγμα, οι Novak [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.



Σχήμα 2 Σχηματική απεικόνιση των βιοτικών και αβιοτικών παραγόντων που επηρεάζουν την παραγωγή και διαθεσιμότητα των αλληλοπαθητικών ουσιών [Mamolos & Kalburtji 2001, Inderjit & Keating 1999].

#### 4.2.2 ΔΥΣΜΕΝΕΙΣ ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ (stress)

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].

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5<sup>ο</sup>: Ο ΡΟΛΟΣ ΤΗΣ ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΕΙΑΣ ΣΤΑ ΓΕΩΡΓΙΚΑ ΟΙΚΟΣΥΣΤΗΜΑΤΑ

Η αλληλοπάθεια ως σημαντικός μηχανισμός αλληλεπίδρασης των φυτών αποτελεί έναν βαρυσήμαντο ρόλο στην βιοποικιλότητα των φυσικών οικοσυστημάτων. Σύμφωνα με τον Putnam [1983], έχει την ικανότητα να συμβάλει στην διαμόρφωση της πυκνότητας και της κατανομής των ειδών αλλά και στον σοβαρό περιορισμό της ποικιλομορφίας μιας κοινωνίας φυτών. Η φυτοτοξικότητα των υπολειμμάτων των φυτών έχει μελετηθεί σε μεγάλο βαθμό [Putnam,1983] και αλληλοπαθητικά φυτά αναγνωρίζονται ως πιθανές πηγές επιλεκτικών ζιζανιοκτόνων [Putnam & DeFrank 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 κατά αυτό τον τρόπο τη σημερινή εξάρτηση από τα συνθετικά ζιζανιοκτόνα και τα φυτοπροστατευτικά προϊόντα [Inderjit & Keating 1999, Willis 2004, Kohli et al. 2006, Duke et al. 2007]. Μια προσέγγιση της χρήσης αυτής 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. Μια δεύτερη προσέγγιση είναι ο βιώσιμος έλεγχος των ζιζανίων και παρασίτων με χρήση αλληλοπαθητικών φυτών σε διάφορα καλλιεργητικά συστήματα (όπως αμειψισπορά, συγκαλλιέργειες) και η ενσωμάτωση φυτοτοξικών υπολειμμάτων στο έδαφος [Duke et al. 2007, Putnam et al. 1983, Batish et al. 2001, Singh et al. 2001, Kohli et al. 2006, Zimdahl 1993].

## 5.1 ΦΥΤΑ ΚΑΛΥΨΗΣ ΚΑΙ ΕΝΣΩΜΑΤΩΣΗ ΦΥΤΙΚΗΣ ΜΑΖΑΣ

Τα φυτά κάλυψης (cover & smother crops) έχουν ως ιδιότητα να απελευθερώνουν τοξικές ουσίες και να δημιουργούν δυσμενές περιβάλλον για τη βλάστηση και την ανάπτυξη των ζιζανίων, γι' αυτόν το λόγο τα φυτά αυτά χρησιμοποιούνται στην διαχείριση των γεωργικών οικοσυστημάτων [Inderjit & Keating 1999, Narwal 2006, Kohli et al. 2006, Dhima et al. 2009]. Η διάρκεια παραμονής όμως 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 et al. 2006].

Ωστόσο, οι αλληλοπαθητικές επιδράσεις ενός φυτού κάλυψης ενδέχεται να διαφέρουν όταν ενσωματώνονται στο έδαφος διαφορετικά μέρη του φυτού. Πολλοί ερευνητές έχουν μελετήσει την αλληλοπαθητική αναστολή των ζιζανίων με τη χρήση φυτών κάλυψης όπως το σόργο [Weston et al. 1989, Alsaadawi et al. 1986], η σίκαλη [Barnes & Putnam 1987, Yenish et al. 1995], το σιτάρι [Crutchfield et al. 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 η βρώμη και το κριθάρι έχουν χρησιμοποιηθεί επιτυχώς για την αναστολή πλατύφυλλων ζιζανίων [Narwal 2006, Einhellig & Leather 1988].



Η ενσωμάτωση φυτικής μάζας (cover crops mulches ή green manure) αλληλοπαθητικών φυτών λειτουργεί ως κάλυμμα προστασίας και μέσω της φυσικής 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 ηλίανθος, τα οποία έχουν τη δυνατότητα να απελευθερώσουν 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]. Στον πίνακα 5 παρουσιάζονται ορισμένα καλλιεργούμενα φυτά που χρησιμοποιούνται ως ενσωματούμενη φυτική μάζα για την αναστολή διαφόρων ζιζανίων.

Πίνακας 5 : Καλλιέργειες που χρησιμοποιούνται ως ενσωματούμενη φυτική μάζα και παρουσιάζουν ικανότητα αναστολής ζιζανίων [Kohli et al. 2006].

Καλλιέργειες	Επηρεαζόμενα ζιζάνια
Brassica napus	Λουβουδιά, τραχύ βλήτο, καφέλλα, κοχία, μουχρίτσα, σετάρια πράσινη, Solanum sarrachoides, Cenchrus longispinus
Brassica hirta Brassica juncea	Καφέλλα, τραχύ βλήτο, σετάρια πράσινη, Kochia scoraria
Brassica rapa Brassica napus	Τραχύς ζωχός, Matricaria inodora
Trifolium incarnatum Trifolium pretense	Λουβουδιά, άγριο σινάπι, Ipomea lacunosa

Στις καλλιέργειες του Πίνακα 5, παρατηρούνται πρακτικές όπου οι αλληλοπαθητικές ουσίες απελευθερώνονται και περιορίζουν τη βλάστηση και την ανάπτυξη των ζιζανίων αλλά και ταυτόχρονα τη βιομάζα που προστίθεται στο έδαφος, η οποία συντελεί στην ενσωμάτωση οργανικής ύλης στη ριζόσφαιρα και επηρεάζει τη μικροβιακή οικολογία και τις θρεπτικές συνθήκες του εδάφους [Mallik 2008, Kohli et al. 2006]. Παράλληλα, ενισχύεται η ικανότητα συγκράτησης υγρασίας του εδάφους και περιορίζεται η διάβρωσή του [Βασιλάκογλου 2008].

Ωστόσο, η παραγωγή και η 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].

## **5.2 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΟΥΣΙΕΣ ΩΣ ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΑ**

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). 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].

## **5.3 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΟΥΣΙΕΣ ΩΣ ΡΥΘΜΙΣΤΕΣ ΑΥΞΗΣΗΣ**

Ως ρυθμιστές αύξησης χαρακτηρίζονται οι μη θρεπτικές ουσίες που ελέγχουν την ανάπτυξη, την εξέλιξη και την σύνθεση των φυτών και των λειτουργιών τους,

αλληλοεπιδρώντας με τις ενδογενείς ομάδες, τις φυτοορμόνες. Οι συγκεκριμένες ουσίες δρουν ως εξής:

1. με την καθυστέρηση της ανάπτυξης και της δημιουργίας των ανθέων
2. με την επιτάχυνση της ωρίμανσης ή της γήρανσης και
3. με την παραγωγή βιομάζας.

Οι αλληλοπαθητικές ουσίες παρέχουν μία πολλά υποσχόμενη πηγή νέων ενώσεων ρυθμιστών αύξησης και πιο συγκεκριμένα οι agrostemin, triacontanol και brassinolide έχουν δείξει σημαντική αύξηση των αποδόσεων φυτών μεγάλης καλλιέργειας [Narwal 2006].

## **5.4 ΑΛΛΗΛΟΠΑΘΗΤΙΚΕΣ ΟΥΣΙΕΣ ΚΑΙ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗ ΠΑΡΑΣΙΤΩΝ**

Οι αλληλοπαθητικές ουσίες, εκτός από τη διαχείριση ζιζανίων, μπορούν επίσης να αξιοποιηθούν για τον έλεγχο διαφόρων επιβλαβών παρασίτων, όπως νηματώδεις, μύκητες και έντομα [Singh et al. 2001] και ο ρόλος τους στις αλληλεπιδράσεις μεταξύ φυτών και εντόμων έχει λάβει ιδιαίτερη προσοχή τα τελευταία χρόνια [Narwal 2006]. Διάφορα φυτά και είδη ζιζανίων αναφέρεται ότι έχουν αντιμυκητιακή δράση [Kohli et al. 2006], ενώ άλλα ότι έχουν ιδιότητες που χρησιμοποιούνται για την απόθεση ή τη δηλητηρίαση παρασίτων [Narwal 2006]. Επιπλέον, αλληλοπαθητικές ουσίες που απελευθερώνονται από υπολείμματα καλλιεργειών μπορούν να μειώσουν σημαντικά τη

συχνότητα εμφάνισης παθογόνων μικροοργανισμών του εδάφους [Kohli et al., 2006]. Στην πραγματικότητα, τα φυτικά προϊόντα και οι αλληλοπαθητικές ουσίες προσφέρουν μία από τις περισσότερο περιβαλλοντικά βιώσιμες μεθόδους ελέγχου των ασθενειών των φυτών. Παραδείγματα αλληλοπαθητικών ουσιών που βρίσκονται στα φυτά και συνήθως χρησιμοποιούνται για τον έλεγχο παρασίτων είναι τα τοξικά αμινοξέα, οι αναστολείς της πρωτεάσης, τα αλκαλοειδή, τα cyanogenic glycosides, οι φαινόλες, οι τανίνες και τα phytohaemagglutinins [Narwal 2006].

Σε ορισμένες περιπτώσεις αλληλοπαθητικές ουσίες όπως οι βενζοξασζιόνες των σιτηρών, οι σαπωνίνες της μηδικής και οι θειούχες ενώσεις των σταυρανθών, συμβάλλουν στη μείωση του πληθυσμού διαφόρων εχθρών και παθογόνων μικροοργανισμών του εδάφους, όπως τα *Fusarium*, *Thielaviopsis*, *Aphanomyces* και *Meloidogyne* [Khanh et al. 2005, Βασιλάκογλου 2008], ενώ οι Gaspar et al. [1999] αναφέρουν ότι τα τριτερπενοειδή και άλλες αλληλοπαθητικές ουσίες που απελευθερώνονται από το σιτάρι παίζουν σημαντικό ρόλο στην άμυνα των φυτών, λειτουργώντας ως μεταφορείς σήματος. Τέλος, από τα φυτά *Agrostemma githago* και *Azadirachia indica* έχουν απομονωθεί συστατικά τα οποία χρησιμοποιούνται ως ζιζανιοκτόνα, φυτοφάρμακα, μυκητοκτόνα και νηματοδοκτόνα [Chou 2006].

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6<sup>ο</sup>: ΓΕΝΙΚΑ ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Η αλληλοπάθεια είναι η σημαντικότερη μορφή αλληλεπίδρασης μεταξύ των ζιζανίων και των καλλιεργούμενων φυτών απ' ό τι ο ανταγωνισμός, καθώς μπορεί να επηρεάσει τη σύνθεση και τον τρόπο κατανομής των ζιζανίων, το μέγεθος της ζημιάς στα καλλιεργούμενα φυτά αλλά και τη δυνατότητα επιλογής των καλλιεργούμενων φυτών κατά την εφαρμογή συστημάτων αμειψισποράς. Η αλληλοπαθητική δράση ορισμένων φυτικών ειδών ενάντια σε άλλα ζιζάνια μπορεί να έχει αρνητικές αλλά και θετικές προεκτάσεις στη γεωργία [Qasem & Foy,2001].

Οι αλληλοπαθητικές ουσίες απελευθερώνονται από τα φυτά στο περιβάλλον άμεσα ή έμμεσα. Η άμεση απελευθέρωση αυτών των ουσιών γίνεται μέσω εξάτμισης από τα φύλλα, απέκκρισης από τις ρίζες ή έκπλυσης από τα φύλλα των φυτών και από τα φυτικά υπολείμματα. Η έμμεση απελευθέρωση των αλληλοπαθητικών ουσιών από τα φύλλα πραγματοποιείται κατά τη μικροβιακή αποδόμηση των φυτικών υπολειμμάτων. Άρα η αναστολή του φυτρώματος και της αύξησης ενός ζιζανίου ή καλλιεργούμενου φυτού οφείλεται μέσω της απελευθέρωσης κάποιων χημικών ουσιών από ζωντανούς ή αποδομώμενους ιστούς άλλων φυτών.

Οι περισσότερες από τις αλληλοπαθητικές ουσίες είναι προϊόντα δευτερογενούς μεταβολισμού που βιοσυντίθεται σε διάφορα όργανα του φυτού ( φύλλα, ρίζες, βλαστοί, άνθη και καρποί ή σπόροι). Επίσης, οι περισσότερες από αυτές αποτελούνται από τις φαινολικές ουσίες, τα τερπένια και τις αζωτούχες ενώσεις. Η παρουσία αλληλοπαθητικών ουσιών στο έδαφος καθορίζεται συχνά από διάφορους παράγοντες. Σε αυτούς περιλαμβάνονται η ποσότητα των φύλλων που πέφτουν, το ποσοστό του φυτικού

υλικού που αποσυντίθεται, η απόσταση από τα άλλα φυτά και τέλος την διαθέσιμη υγρασία του εδάφους. Η αποσύνθεση των φυτικών ιστών εξαρτάται από την ποιότητα των φύλλων, καθώς επίσης και από την θερμοκρασία, τις βροχοπτώσεις και την παρουσία ορισμένων μικροοργανισμών στο έδαφος. Τέλος, οι αλληλοπαθητικές ουσίες μπορεί να είναι επιλεκτικές στη δράση τους ή τα φυτά μπορεί να είναι επιλεκτικά στις αντιδράσεις τους.

## ΚΕΦΑΛΑΙΟ 7<sup>ο</sup>: ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- [**Alsaadawi et al., 1986**] Alsaadawi, I. S., Al-Uqaili, J. K., Alrubeaa, A. J., & Al-Hadithy, S. M. (1986). Allelopathic suppression of weed and nitrification by selected cultivars of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Journal of Chemical Ecology*, 12(1), 209-219.
- [**Barnes & Putnam,1987**] Barnes, J. P., & Putnam, A. R. (1987). Role of benzoxazinones in allelopathy by rye (*Secale cereale* L.). *Journal of Chemical Ecology*, 13(4), 889-906.
- [**Batish et al ,2001**] Batish, D. R., Singh, H. P., & Kaur, S. (2001). *Crop allelopathy and its role in ecological agriculture*. *Journal of crop production*, 4(2), 121-161.
- [**Bell & Muller, 1973**] Bell, D. T., & Muller, C. H. (1973). Dominance of California annual grasslands by *Brassica nigra*. *American Midland Naturalist*, 277-299.
- [**Blowmik P.C., 2003**] Bhowmik, P. C. (2003). Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management. *Crop protection*, 22(4), 661-671.
- [**Blum, U.,1996**] Blum, U. (1996). Allelopathic interactions involving phenolic acids. *Journal of Nematology*, 28(3), 259.
- [**Chou,2006**] Chou, C. H. (2006). Introduction to allelopathy, U: *Allelopathy: A physiological process and ecological implications*. Reigosa, MJ, Pedrol, N., González, L.(ur.).
- [**Crutchfield et al., 1986**] Crutchfield, D. A., Wicks, G. A., & Burnside, O. C. (1986). Effect of winter wheat (*Triticum aestivum*) straw mulch level on weed control. *Weed Science*, 34(1), 110-114.
- [**Dalton, B. R.,1989**] Dalton, B. R. (1989). Physicochemical and biological processes affecting the recovery of exogenously applied ferulic acid from tropical forest soils. *Plant and soil*, 115(1), 13-22.



- [Dhima et al., 2009] Dhima, K. V., Vasilakoglou, I. B., Gatsis, T. D., Panou-Philotheou, E., & Eleftherohorinos, I. G. (2009). Effects of aromatic plants incorporated as green manure on weed and maize development. *Field Crops Research*, 110(3), 235-241.
- [Duke,2003] Duke, S. O. (2003). Ecophysiological aspects of allelopathy. *Planta*, 217(4), 529-539.
- [Duke et al.,2007] Duke, S. O., Baerson, S. R., Rimando, A. M., Pan, Z., Dayan, F. E., & Belz, R. G. (2007). Biocontrol of weeds with allelopathy: conventional and transgenic approaches. In *Novel biotechnologies for biocontrol agent enhancement and management* (pp. 75-85). Springer, Dordrecht.
- [Einhellig,1995] Einhellig, F. A. (1995). *Allelopathy: current status and future goals*, 1-24.
- [Einhellig, F. A. 1996] Einhellig, F. A. (1996). Interactions involving allelopathy in cropping systems. *Agronomy Journal*, 88(6), 886-893.
- [Einhellig & Leather 1988] Einhellig, F. A., & Leather, G. R. (1988). Potentials for exploiting allelopathy to enhance crop production. *Journal of Chemical Ecology*, 14(10), 1829-1844.
- [Facelli, J. M. et al.,1991] Facelli, J. M., & Pickett, S. T. (1991). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The botanical review*, 57(1), 1-32.
- [Friedman,1985] Friedman, J., & Waller, G. R. (1985). *Allelopathy and autotoxicity*. *Trends in Biochemical Sciences*, 10(2), 47-50.
- [Fuerst,1983] Fuerst, E. P., & Putnam, A. R. (1983). *Separating the competitive and allelopathic components of interference*. *Journal of chemical ecology*, 9(8), 937-944.
- [Gaspar,1999] Gaspar, E. M. M. S. M., Neves, H. J. C., & Pereira, M. M. A. (1999). Triterpenoids and other potentially active compounds from wheat straw: Isolation, identification, and synthesis. *Biologically Active Natural Products: Agrochemicals*, 69-80.

- [Gniazdowska et al., 2005] Gniazdowska, A., & Bogatek, R. (2005). Allelopathic interactions between plants. Multi site action of allelochemicals. *Acta Physiologiae Plantarum*, 27(3), 395-407.
- [Inderjit,2001] Inderjit. (2001). Soil: environmental effects on allelochemical activity. *Agronomy Journal*, 93(1), 79-84.
- [Keating,1999] Keating, K. I. (1999). *Allelopathy: principles, procedures, processes, and promises for biological control. Advances in agronomy*, 67, 141-231.
- [Khanh et al., 2005] Khanh, T. D., Chung, M. I., Xuan, T. D., & Tawata, S. (2005). The exploitation of crop allelopathy in sustainable agricultural production. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 191(3), 172-184.
- [Kohli et.al.,2006] Kohli, R. H., Batish, D. R., & Singh, H. P. (2006). Allelopathic interactions in agroecosystems. In *Allelopathy* (pp. 465-493). Springer, Dordrecht.
- [Leather et al.,1988] Leather, G. R., & Einhellig, F. A. (1988). Bioassay of naturally occurring allelochemicals for phytotoxicity. *Journal of Chemical Ecology*, 14(10), 1821-1828.
- [Levin,1976] Levin, D. A. (1976). *The chemical defenses of plants to pathogens and herbivores*. Annual review of Ecology and Systematics, 7(1), 121-159.
- [Lotina-Hennsen et al.,2006] Lotina-Hennsen B., King-Diaz, B., Aguilar, M. I., & Terrones, M. H. (2006). Plant secondary metabolites. Targets and mechanisms of allelopathy. In *Allelopathy* (pp. 229-265). Springer, Dordrecht.
- [Lovett et al.,1989] Lovett, J. V., Ryuntyu, M. Y., & Liu, D. L. (1989). *Allelopathy, chemical communication, and plant defense*. Journal of Chemical Ecology, 15(4), 1193-1202.
- [Mallik,2008] Mallik, A. U. (2008). *Allelopathy: advances, challenges, and opportunities*. In *Allelopathy in sustainable agriculture and forestry* (pp. 25-38). Springer, New York, NY.

- [Mamolos et al.,2001] Mamolos, A. P., & Kalburtji, K. L. (2001). *Significance of allelopathy in crop rotation. Journal of crop production*, 4(2), 197-218.
- [Narwal,2006] Narwal, S. S. (2006). *Allelopathy in ecological sustainable agriculture. In Allelopathy* (pp. 537-564). Springer, Dordrecht.
- [Nilsson et al.,1982] Nilsson, S. I., Miller, H. G., & Miller, J. D. (1982). Forest growth as a possible cause of soil and water acidification: an examination of the concepts. *Oikos*, 40-49.
- [Novak, J. M. et al., 1995] Novak, J. M., Jayachandran, K., Moorman, T. B., & Weber, J. B. (1995). Sorption and binding of organic compounds in soils and their relation to bioavailability. *Bioremediation: Science and applications*, 43, 13-31.
- [Pedrol et al.,2006] Pedrol, N., González, L., & Reigosa, M. J. (2006). *Allelopathy and abiotic stress. In Allelopathy* (pp. 171-209). Springer, Dordrecht.
- [Perez,1990] Perez, F. J. (1990). *Allelopathic effect of hydroxamic acids from cereals on Avena sativa and A. fatua*. *Phytochemistry*, 29(3), 773-776.
- [Putnam et al., 1983] Putnam, A. R., DeFrank, J., & Barnes, J. P. (1983). *Exploitation of allelopathy for weed control in annual and perennial cropping systems. Journal of Chemical Ecology*, 9(8), 1001-1010.
- [Qasem & Foy, 2001] Qasem, J. R., & Foy, C. L. (2001). Weed allelopathy, its ecological impacts, and future prospects: a review. *Journal of crop production*, 4(2), 43-119.
- [Reigossa,2006] Kohli, R.K., Batish, D.R. and Sihgh, 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.
- [Reigosa, et al., 2006] Reigosa, M. J., Pedrol, N., & González, L. (Eds.), (2006) *Allelopathy: a physiological process with ecological implications*. Springer Science & Business Media.
- [Rise,2012] Rice, E. L. (2012). *Allelopathy*.

- [Seigler,1996] Seigler, D. S. (1996). *Chemistry and mechanisms of allelopathic interactions*. *Agronomy Journal*, 88(6), 876-885.
- [Singh et al., 2001] 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,2006] Sinkkonen, A. (2006). *Ecological relationships and allelopathy*. In *Allelopathy* (pp. 373-393). Springer, Dordrecht.
- [Tominaga & Uezu 1995] Tominaga, T., & Uezu, T. (1995). Weed suppression by buckwheat. *Current advances in buckwheat research*, 2, 693-697.
- [Weidenhamer, J. D.,1996] Distinguishing resource competition and chemical interference: overcoming the methodological impasse. *Agronomy Journal*, 88(6), 866-875.
- [Weston et al., 1989] Weston, L. A., Harmon, R., & Mueller, S. (1989). Allelopathic potential of sorghum-sudangrass hybrid (sudex). *Journal of Chemical Ecology*, 15(6), 1855-1865.
- [Weston,1996] Weston, L. A. (1996). *Utilization of allelopathy for weed management in agroecosystems*. *Agronomy journal*, 88(6), 860-866.
- [Williamson et al., 1990] Williamson, G. B., & Weidenhamer, J. D. (1990). Bacterial degradation of juglone. *Journal of chemical ecology*, 16(5), 1739-1742.
- [Willis,2007] Willis, R. J. (2007). *What is Allelopathy? The History of Allelopathy*, 1-13.
- [Xuan,2002] Xuan, T. D., & Tsuzuki, E. (2002). *Varietal differences in allelopathic potential of alfalfa*. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 188(1), 2-7.
- [Yenish et al., 1995] Yenish, J. P., Worsham, A. D., & Chilton, W. S. (1995). Disappearance of DIBOA-glucoside, DIBOA, and BOA from rye (*Secale cereale* L.) cover crop residue. *Weed Science*, 43(1), 18-20.

- [Yu & Matsui,1997] Yu, J. Q., & Matsui, Y. (1997). Effects of root exudates of cucumber (*Cucumis sativus*) and allelochemicals on ion uptake by cucumber seedlings. *Journal of Chemical Ecology*, 23(3), 817-827.
- [Zimdahl, R.L.,1993] Zimdahl, R. L. (1993). *Fundamentals of Weed Science*. Acad. Press. Inc. San Diego, CA.
- [Βασιλάκογλου,2008]Βασιλάκογλου, Ι. (2008). *Σύγχρονη Ζιζανιολογία*. Εκδόσεις Σταμούλη, Αθήνα.