



Πανεπιστήμιο
Δυτικής Μακεδονίας

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΔΥΤΙΚΗΣ ΜΑΚΕΔΟΝΙΑΣ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ
ΚΑΤΕΥΘΥΝΣΗ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ



ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΕΡΓΑΣΙΑ

**‘ΠΛΗΘΥΣΜΟΙ ΑΓΡΙΟΒΡΩΜΗΣ ΑΝΘΕΚΤΙΚΟΙ ΣΕ ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΑ-
ΑΝΑΣΤΟΛΕΙΣ ΤΗΣ ΔΡΑΣΗΣ ΤΩΝ ΕΝΖΥΜΩΝ ACCase ΚΑΙ ALS-’**

ΑΝΤΡΕΑΣ ΕΥΣΤΑΘΙΟΥ

ΦΛΩΡΙΝΑ

Φεβρουάριος, 2023

Δήλωση περί μη λογοκλοπής

Δηλώνω ότι είμαι ο συγγραφέας της παρούσας εργασίας με τίτλο 'Πληθυσμοί αγριοβρώμης ανθεκτικοί σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης των ενζύμων ACCase και ALS;', που συντάχθηκε στα πλαίσια της πτυχιακής μου εργασίας και παραδόθηκε το μήνα Φεβρουάριο του 2023. Η αναφερόμενη εργασία δεν αποτελεί αντιγραφή ούτε προέρχεται από ανάθεση σε τρίτους. Οι πηγές που χρησιμοποιήθηκαν αναφέρονται σαφώς στη βιβλιογραφία και στο κείμενο ενώ κάθε εξωτερική βοήθεια, αν υπήρξε, αναγνωρίζεται ρητά.

Όνομα

A.M.

Υπογραφή

Αντρέας Ευσταθίου

FG

.....

Ημερομηνία: 15/2/2023

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τον κ. Παπαπαναγιώτου για την ανάθεση και επίβλεψη της εργασίας και την τελική διαμόρφωση του κειμένου. Ιδιαίτερα θέλω να εκφράσω την ευγνωμοσύνη μου στην οικογένειά μου που με υποστήριξε καθ' όλη την διάρκεια των φοιτητικών μου χρόνων, αλλά και κατά τη διάρκεια εκπόνησης της πτυχιακής μου εργασίας.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Σε πειράματα φυτοδοχείων αξιολογήθηκαν 40 πληθυσμοί του είδους χειμερινή αγριοβρώμη (*Avena sterilis L.*), προερχόμενοι από αγρούς μονοκαλλιέργειας χειμερινών σιτηρών, για την πιθανότητα επιλογής ανθεκτικότητας, σταυρανθεκτικότητας και πολλαπλής ανθεκτικότητας σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης των ενζύμων καρβοξυλάση του ακέτυλο-CoA (ACCase) και οξικογαλακτική συνθάση (ALS). Επιπλέον, διερευνήθηκαν οι δυνατότητες εναλλακτικής χημικής καταπολέμησης των πληθυσμών των ζιζανίων με εφαρμογή των κυριότερων ζιζανιοκτόνων, εγκεκριμένων για μεταφυτρωτικές εφαρμογές σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών και πλατύφυλλων καλλιεργειών. Αξιολογήθηκαν τα ζιζανιοκτόνα clodinafop propargyl, pinoxaden και clethodim (ACCase-αναστολείς), καθώς και τα mesosulfuron-methyl+iodosulfuron methyl-sodium και pyroxsulam (ALS-αναστολείς) στη συνιστώμενη (x) και τριπλάσια της συνιστώμενης (3x) δόσης εφαρμογής. Η εφαρμογή των επεμβάσεων πραγματοποιήθηκε με επιστήθιο ψεκάστήρα ακριβείας τύπου AZO, όταν τα φυτά των ζιζανίων βρίσκονταν στο στάδιο των 3-4 φύλλων. Κάθε επέμβαση είχε τρεις επαναλήψεις (φυτοδοχεία), ενώ το κάθε πείραμα επαναλήφθηκε δύο φορές. Οι περισσότεροι πληθυσμοί δεν καταπολεμήθηκαν από την εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης (x) του αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκού ζιζανιοκτόνου clodinafop propargyl (ιδιαίτερα αυτοί που προέρχονταν από το νομό Γρεβενών). Ορισμένοι πληθυσμοί ανθεκτικοί στο clodinafop propargyl παρουσίασαν μειωμένη ευαισθησία στην φαινυλοπυραζολίνη pinoxaden στη δόση x αλλά αντιμετωπίστηκαν ικανοποιητικά έως άριστα με εφαρμογή της δόσης 3x. Σε αντίθεση, όλοι οι πληθυσμοί του ζιζανίου καταπολεμήθηκαν άριστα (100%) με την εφαρμογή των δύο δόσεων [X, 3X] της κυκλοεξανδιόνης clethodim. Αρκετοί πληθυσμοί δεν καταπολεμήθηκαν από τη συνιστώμενη δόση των ALS-αναστολέων mesosulfuron methyl+iodosulfuron methyl-sodium και pyroxsulam, ενώ ορισμένοι εμφάνισαν ισχυρή ένταση ανθεκτικότητας (δεν καταπολεμήθηκαν μετά από έκθεση στη δόση 3x των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης του ενζύμου ALS. Πολλοί πληθυσμοί εμφάνισαν πολύ χαμηλή ευαισθησία στη δόση των περισσότερων ζιζανιοκτόνων αλλά καταπολεμήθηκαν αποτελεσματικά ή υπέστησαν ισχυρή καθήλωση της ανάπτυξης στη δόση 3x. Αυτό υποδηλώνει ενδεχόμενη επιλογή μηχανισμού μεταβολικής ανθεκτικότητας (μη τροποποίησης της θέσης δράσης) λόγω καταλυτικής δράσης αποτοξικοποιητικών ενζύμων. Σε αντίθεση,

όλοι οι πληθυσμοί του ζιζανίου καταπολεμήθηκαν άριστα (100%) με την εφαρμογή των δύο δόσεων [x, 3x] της κυκλοεξανδiónης clethodim.

ABSTRACT

Forty sterile oat (*Avena sterilis L.*) populations originating from wheat monoculture, were evaluated in whole-plant, pot experiments for possible evolution of herbicide resistance, cross-resistance and multiple resistance to ACCase- and ALS-inhibiting herbicides. Moreover, the possibilities of effective chemical control of the above mentioned grass weed populations with the application of key-herbicides registered for post-emergence applications in winter cereals and broadleaved crops were also studied. Wild oat populations were exposed to clodinafop propargyl, pinoxaden, clethodim (ACCase-inhibitors), and mesosulfuron-methyl+iodosulfuron methyl-sodium and pyroxsulam (ALS-inhibitors) at the recommended (x) and three times the recommended (3x) field rate. Herbicides were applied using a portable field plot AZO sprayer, when weeds reached the 3-4 leaf stage. Each treatment (herbicide by dose) had three replications (pots) and the experiment was performed twice. Most sterile oat populations were not controlled with the application of the recommended (x) rate of the aryloxyphenoxypropionate herbicide clodinafop propargyl (especially those originating from winter wheat fields in the prefecture of Grevena). Some clodinafop-resistant sterile oat populations displayed reduced sensitivity to the phenylpyrazolin herbicide pinoxaden at the recommended (x) rate, but most were effectively controlled or suppressed with the application of 3x rate of pinoxaden. Several sterile oat populations studied were not controlled with the application of the recommended rate (x) of the ALS-inhibiting herbicides mesosulfuron methyl+iodosulfuron methyl-sodium and pyroxsulam, whereas some populations proved highly resistant to the ALS inhibitors (they were not effectively controlled with the application of 3x rate of mesosulfuron methyl+iodosulfuron methyl-sodium and pyroxsulam). Several sterile oat populations were not controlled with the application of the recommended rate of most postemergence herbicides but were effectively controlled or suppressed when exposed to three times the recommended rate of the herbicides. This implies possible evolution of non target-site resistance mechanism (instead of target-site resistance) in these weed populations, due to detoxifying enzymes. By contrast, all sterile oat populations were most effectively controlled (100%) with both rates (x, 3x) of the cyclohexanedione herbicide clethodim.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΠΡΩΤΟ

ΜΟΝΟΓΡΑΦΙΑ ΤΟΥ ΕΙΔΟΥΣ ΧΕΙΜΕΡΙΝΗ ΑΓΡΙΟΒΡΩΜΗ (*Avena sterilis* L.)

1.1 Βιολογία του ζιζανίου αγριοβρώμη

Η αγριοβρώμη (*Avena* spp.) αποτελεί ένα από τα σημαντικότερα ζιζάνια των χειμερινών σιτηρών σε παγκόσμιο επίπεδο (Ελευθεροχωρινός, 2008; Holm κ.ά., 1991), ενώ αναφέρεται ως το πιο διαδεδομένο ετήσιο ζιζάνιο των χειμερινών σιτηρών στην Ελλάδα (Δαμανάκης, 1983). Ανήκει στο γένος *Avena* της οικογένειας Poaceae της τάξης Cyperales (Πίνακας 1) και θεωρείται γηγενές είδος των χωρών της λεκάνης της Μεσογείου. Αναπτύσσεται σε θερμές-εύκρατες περιοχές της Ν. Ευρώπης, στη Β. Αφρική, στη Ν.Α. Ασία (συμπεριλαμβανομένης της αραβικής χερσονήσου) και στην Ινδία. Επίσης, απαντάται στην Αιθιοπία, Κένυα, Ν. Αφρική και στην Αυστραλία, ενώ στο δυτικό ημισφαίριο απαντάται στην Αργεντινή, Κόστα Ρίκα, Ισημερινό, Μεξικό, Περού, Ουρουγουάη και ΗΠΑ.

Το γένος *Avena* περιλαμβάνει σημαντικά είδη, όπως τα *A. fatua* L., *A. sterilis* L., *A. barbata* Pott ex Link και *A. sativa* L. (καλλιεργούμενη βρώμη). Τα δύο σημαντικότερα είδη του ζιζανίου αγριοβρώμη είναι τα *A. sterilis* και *A. fatua*. Το *A. sterilis* απαντάται κυρίως στη χώρα μας επειδή είναι ανθεκτικό στις ξηροθερμικές συνθήκες και άριστα προσαρμοσμένο στις κλιματικές συνθήκες που επικρατούν στη λεκάνη της Μεσογείου (Barroso κ.ά., 2009). Αντίθετα, το είδος *A. fatua* κυριαρχεί στη Βορειοδυτική Ευρώπη, στη Βόρεια και Νότια Αμερική (Cruz-Hippolito κ.ά., 2011) και στη Νότια Αυστραλία (Ahmand-Hamdani κ.ά., 2012). Έχει εντοπιστεί σε ορισμένους σιταγρούς στη Νότιο Ελλάδα, αλλά σε περιορισμένη έκταση και σε πολύ χαμηλές πυκνότητες, συγκριτικά με το είδος *A. sterilis* (Travlos κ.ά., 2008).

Πίνακας 1. Βοτανική κατάταξη του ζιζανίου αγριοβρώμη (τροποποιημένο από Παπαπαναγιώτου, 2013).

Βοτανική κατάταξη του ζιζανίου αγριοβρώμη (<i>Avena sterilis</i> L.)	
Βασίλειο:	Plantae
Υποβασίλειο:	Tracheobionta
Υπερδιαίρεση:	Spermatophyta
Διαίρεση:	Magnoliophyta
Κλάση:	Liliopsida

Υπόκλαση:	Commelinidae
Τάξη:	Cyperales
Οικογένεια:	Poaceae
Γένος:	<i>Avena</i>
Είδος:	<i>Avena sterilis</i> L.

Η αγριοβρώμη (*A. sterilis*) είναι ετήσιο, χειμερινό, μονοκοτυλήδονο φυτό με όρθια έκφυση. Έχει καλάμι (βλαστό) γκριζοπράσινο, κυλινδρικό, χωρίς τρίχες, όρθιο και ισχυρό, μήκους 60-150cm. Ο κολεός των φύλλων είναι πράσινος και χωρίς τρίχες (συνήθως), αγκαλιάζει το καλάμι στα κατώτερα φύλλα και δεν έχει ωτίδια. Το γλωσσίδιο είναι μακρύ (έως 8mm), ευδιάκριτο, λευκοκίτρινο, μεμβρανώδες, τριγωνικό και σχισμένο κατά θέσεις (οδοντωτό) (Εικόνα 1). Το έλασμα των φύλλων της αγριοβρώμης είναι αριστερόστροφο, ενώ το έλασμα των φύλλων των χειμερινών σιτηρών, εκτός της βρώμης, είναι δεξιόστροφο. Επιπλέον, το έλασμα είναι γκριζοπράσινο, επίπεδο, μακρύ (30-60cm), φαρδύ (6-14mm) και φέρει αραιές τρίχες στην περιφέρεια (Εικόνα 1).



Εικόνα 1. Νεαρό σπορόφυτο αγριοβρώμης και λεπτομέρεια κολεού (απουσία ωτιδίων, παρουσία λευκοκίτρινου γλωσσιδίου και αραιές τρίχες στην περιφέρεια του ελάσματος)

Επίσης, το έλασμα έχει τραχεία υφή και από τις δύο πλευρές, με ευδιάκριτο κεντρικό νεύρο. Τα φύλλα διατάσσονται σε δύο κατευθύνσεις. Η ρίζα των φυτών είναι θυσανώδης.

Το είδος *Avena sterilis* αναπαράγεται με σπόρους. Η ταξιανθία του ζιζανίου είναι φόβη, χαλαρή, ανοικτή, κωνική, κίτρινου χρώματος, με λεπτές διακλαδώσεις. Το μέγεθος της ταξιανθίας κυμαίνεται από 15 έως 45cm (Ελευθεροχωρινός και Γιαννοπολίτης, 2009). Τα σταχύδια είναι μεγάλα (3,5-4,5 μαζί με τα άγανα) και πολυανθή (έχουν 2-3 ανθίδια) (Εικόνα 2).



Εικόνα 2. Λεπτομέρεια ταξιανθίας του είδους *Avena sterilis* L.

Ο χιτώνας στα δύο κατώτερα ανθίδια καλύπτεται από τρίχες στο κάτω μισό του και καταλήγει σε άγανο μακρύ και στριφτό. Το τρίτο ανθίδιο (όταν υπάρχει) είναι μικρότερο των άλλων δύο που διαθέτουν κοντό και άκαμπτο ποδίσκο, δεν φέρει άγανο και μόνο το κατώτερο ανθίδιο του σταχυδίου φέρει ουλή αποκοπής (Εικόνα 3). Αντίθετα, το τρίτο ανθίδιο στο είδος *A. fatua* φέρει άγανο, ενώ και τα τρία ανθίδια όταν αποχωριστούν από το σταχύδιο φέρουν ουλή αποκοπής (Ελευθεροχωρινός και Γιαννοπολίτης, 2009; Βασιλάκογλου και Δήμας, 2017). Κάθε φυτό παράγει 400 έως 600 σπόρους. Ο σπόρος είναι επιμήκης με μαύρες τρίχες στην πλευρά του εμβρύου και στην ακριβώς αντίθετη πλευρά φέρει άγανο μακρύ, στριφτό και με κάμψη στη μέση. Η διάκριση μεταξύ των δύο ειδών δεν είναι δυνατή στα στάδια ανάπτυξης πριν την ωρίμανση των φυτών. Ωστόσο, τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των ώριμων σταχυδίων επιτρέπουν τη διάκρισή τους πριν από την εκτίναξη των σπόρων στο έδαφος.



Εικόνα 3. Σταχύδιο (αριστερά), ανθίδιο (κέντρο) και ζεύγος ανθιδίων (δεξιά) του είδους *Avena sterilis* L.

Το είδος *A. sterilis* παρουσιάζει σημαντική παραλλακτικότητα σε διάφορα χαρακτηριστικά, όπως ο αριθμός των σταχυδίων ανά ταξιανθία (φόβη) και τα μορφολογικά γνωρίσματα του σπόρου (Travlos κ.ά., 2008). Οι πληθυσμοί της μεγάλης (χειμερινής) αγριοβρώμης συνήθως κατανέμονται σε κηλίδες εντός των καλλιεργούμενων αγρών (Ruiz κ.ά. 2006). Η φυσική διασπορά ή τη μετακίνηση των σπόρων επηρεάζει τη σταθερότητα των κηλίδων με τις οποίες αναπτύσσονται οι πληθυσμοί του ζιζανίου, τόσο σε έκταση όσο και σε πυκνότητα φυτών. Η διασπορά των σπόρων του ζιζανίου προκαλείται από τις μηχανές αλωνισμού ή τα μηχανήματα άροσης/κατεργασίας του εδάφους και επηρεάζεται από τις πρακτικές διαχείρισης (επεμβάσεις ζιζανιοκτόνων, όργωμα, ημερομηνίες σποράς των καλλιεργούμενων ειδών), αλλά και από τις κλιματικές συνθήκες που επικρατούν στη διάρκεια της περιόδου φυτρώματος των νεαρών φυτών του ζιζανίου (Barroso κ.ά., 2004).

Στους σημαντικότερους παράγοντες που ερμηνεύουν τα πρότυπα-εξισώσεις κατανομής των κηλίδων του ζιζανίου στο χώρο συγκαταλέγονται το υψόμετρο, η κλίση του εδάφους και οι αποδόσεις των καλλιεργούμενων ειδών (Ruiz κ.ά., 2006). Ειδικότερα, τα υψηλότερα επίπεδα προσβολής του *A. sterilis* έχουν παρατηρηθεί σε περιοχές με βορινή έκθεση, σε αγρούς εγκαταστημένους σε χαμηλό υψόμετρο, σε παραγωγικά συστήματα χαμηλών τελικών αποδόσεων (Ruiz κ.ά., 2008). Αν και το ζιζανίο μπορεί να αναπτυχθεί σε σημαντική ποικιλία εδαφών, οι υψηλότερες πυκνότητες φυτών αγριοβρώμης καταγράφονται σε εδάφη με χαμηλή περιεκτικότητα σε οργανική ουσία και θρεπτικά μακροστοιχεία (N, P, K), αλλά αμμώδους (χονδρόκοκκης) μηχανικής σύστασης (Ruiz κ.ά., 2002). Ο Ruiz και οι συνεργάτες του (Ruiz κ.ά., 2008) απέδωσαν την προτίμηση που επιδεικνύει το *A. sterilis* για λιγότερο γόνιμα εδάφη στον μειωμένο ανταγωνισμό που υφίσταται από τα καλλιεργούμενα

είδη. Παρόλα αυτά, η υψηλή διαθεσιμότητα αζώτου ενισχύει την αύξηση-ανάπτυξη και την ανταγωνιστική ικανότητα του ζιζανίου σε βάρος των χειμερινών σιτηρών (Dhima και Eleftherohorinos, 2001).

Τα διαφορετικά συστήματα κατεργασίας του εδάφους (πραγματοποίηση βαθειάς άροσης ή εφαρμογή επιφανειακής κατεργασίας) συντελούν σε διαφορετική κατανομή των σπόρων του ζιζανίου εντός του εδαφικού προφίλ και κατά συνέπεια σε διαφορετικά πρότυπα φυτρώματος. Ειδικότερα, η επιφανειακή κατεργασία διατηρεί τους σπόρους του ζιζανίου στα επιφανειακά στρώματα του εδάφους από όπου φυτρώνουν ευκολότερα, ενώ η άροση (ιδιαίτερα η βαθειά) κατανέμει τους σπόρους σε μεγαλύτερα βάθη από όπου αδυνατούν να φυτρώσουν.

Το φύτευμα των σπόρων της χειμερινής αγριοβρώμης πραγματοποιείται από τα μέσα Οκτωβρίου έως τα μέσα Απριλίου. ΠΡΟΣΕΤΙ, το μέγιστο του φυτρώματος των νεαρών σποροφύτων του ζιζανίου καταγράφεται την περίοδο Νοεμβρίου-Δεκεμβρίου (Thurston και Phillipson, 1976). Ο Aibar κ.ά. (1991) ανέφεραν ότι το φύτευμα αρχίζει αμέσως μετά τη σπορά του καλλιεργούμενου είδους (χειμερινού σιτηρού-ψυχανθούς) και συνεχίζεται για διάστημα 23 εβδομάδων, ενώ το 75% των σποροφύτων αγριοβρώμης εμφανίζονται στις πρώτες εννέα εβδομάδες μετά τα τέλη Οκτωβρίου. Τα νεαρά σπορόφυτα αναδύονται από σπόρους που βρίσκονται κατανεμημένοι σε βάθος 1-10cm εντός του εδάφους. Οι σπόροι του είδους *A. sterilis* έχουν περισσότερες αποθησαυριστικές ουσίες από τους σπόρους του συγγενούς είδους *A. fatua* με αποτέλεσμα οι περισσότεροι από αυτούς να είναι ικανοί να φυτρώσουν από αρκετά μεγάλο βάθος (Thurston, 1963). Όπως εκτίμησαν οι Fernandez-Quintanilla κ.ά. (1986), η μέση βιωσιμότητα των σποροφύτων αγριοβρώμης κυμαίνεται από 31 μέχρι 81% και επηρεάζεται από τις επικρατούσες συνθήκες (ειδικότερα τη θερμοκρασία, την υγρασία, το φως, τη διαθεσιμότητα οξυγόνου), το είδος των βιοτύπων, την άροση που πραγματοποιείται για την προετοιμασία της σποροκλίνης πριν τη σπορά, αλλά και από τον ανταγωνισμό που αναπτύσσουν τα φυτά του ζιζανίου με τα φυτά των καλλιεργούμενων ειδών, καθώς και από τον ενδοειδικό ανταγωνισμό (Navarette και Fernandez-Quintanilla, 1996).

Το φύτευμα των σπόρων του είδους *A. sterilis* ssp. *ludoviciana* όπως ανέφερε ο Roberts (1986), παρατηρείται συνήθως μετά από κατεργασία του εδάφους και παρουσιάζει ένα σταθερό εποχιακό πρότυπο φυτρώματος. Ειδικότερα, η έναρξη φυτρώματος των φυταρίων της αγριοβρώμης απαιτεί την επικράτηση εύρους θερμοκρασιών 9-20°C. Οι σπόροι του είδους *A. sterilis* φυτρώνουν σε χαμηλότερες θερμοκρασίες από ότι οι σπόροι του είδους *A. fatua* με αποτέλεσμα το είδος *A. sterilis* να θεωρείται ως ζιζάνιο των χειμερινών

σιτηρών σε αντίθεση με το είδος *A. fatua* που αποτελεί ζιζάνιο κυρίως των ανοιξιάτικων ή όψιμων χειμερινών σιτηρών.

Το παρατεταμένο φύτρωμα της χειμερινής αγριοβρώμης εξαρτάται ουσιαστικά από την άνοδο της θερμοκρασίας εδάφους, καθώς η εδαφική υγρασία δεν αποτελεί περιοριστικό παράγοντα φυτρώματος κατά τη διάρκεια της φθινοπωροχειμερινής περιόδου (Aibar κ.ά., 1991). Επίσης, η πορεία φυτρώματος των σπόρων της αγριοβρώμης περιγράφεται επαρκώς από πρότυπο-εξίσωση που σχετίζεται με την αθροισόμενη βροχόπτωση της φθινοπωρινής και χειμερινής περιόδου και όχι με την περιεκτικότητα του εδάφους σε υγρασία.

Τα σπορόφυτα του είδους *A. sterilis* παραμένουν συνήθως στο βλαστικό στάδιο ανάπτυξης των 2-3 φύλλων κατά τη διάρκεια των πρώτων χειμερινών μηνών, ενώ κατά το τέλος του χειμώνα (Φεβρουάριος) και την αρχή της Άνοιξης (Μάρτιος) αρχίζει το αδέρφωμα των φυτών το οποίο πραγματοποιείται με έντονο ρυθμό. Ακολούθως, αυξάνεται το μήκος του στελέχους, λόγω επιμήκυνσης των μεσογονατίων διαστημάτων, και ταυτοχρόνως αυξάνεται ταχύτατα η φυλλική επιφάνεια των φυτών. Η ταξιανθία σχηματίζεται όταν επικρατούν ήπιες συνθήκες την άνοιξη (περί τις αρχές Μαΐου). Οι σπόροι που βρίσκονται κοντά στη βάση της ταξιανθίας εκδηλώνουν ταχύτερη ωρίμανση και μικρότερη διάρκεια ληθάργου (ο λήθαργος διαρκεί 2 έως 2,5 μήνες), σε σύγκριση με αυτούς που σχηματίζονται στα άκρα της ταξιανθίας (αυτοί εκδηλώνουν περίοδο ληθάργου έως 22 μήνες). Τα φυτά χειμερινής αγριοβρώμης που έχουν περιορισμένη βλαστική ανάπτυξη εμφανίζουν χαμηλή αναπαραγωγική παραγωγικότητα (παράγουν μόνο 1-2 σταχύδια ανά φόβη).

Οι σπόροι της αγριοβρώμης, αν και δεν ωριμάζουν ταυτόχρονα, εκτινάσσονται στο έδαφος πάντοτε πριν από την ωρίμανση του καλλιεργούμενου είδους. Ειδικότερα, από μελέτες που πραγματοποιήθηκαν στη χώρα μας (Skorda κ.ά., 1991), βρέθηκε ότι το ποσοστό σπόρων αγριοβρώμης το οποίο εκτινάσσεται και καταλήγει στο έδαφος πριν πραγματοποιηθεί η συγκομιδή των σιτηρών είναι μεγαλύτερο υψηλότερο από 50%. Οι σπόροι αυτοί διατηρούν τη φυτρωτική τους ικανότητα για διάστημα μεγαλύτερο των 7 ετών (Ελευθεροχωρινός και Γιαννοπολίτης, 2009), με συνέπεια να αποτελούν μόνιμη πηγή απωλειών για τις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών των επόμενων καλλιεργητικών περιόδων.

Οι σπόροι του ζιζανίου *Avena sterilis* L. αναπτύσσονται πλήρως 15 ημέρες μετά την άνθηση των φυτών. Παρόλα αυτά, οι συγκεκριμένοι σπόροι είναι ανώριμοι και παραμένουν σε λήθαργο. Αξίζει να σημειωθεί ότι ορισμένοι από αυτούς τους σπόρους παρουσιάζουν χαμηλά επίπεδα ληθάργου με αποτέλεσμα να είναι σε θέση να φυτρώνουν λίγες εβδομάδες μετά την εκτίναξή τους στο έδαφος (Thurston, 1963). Αυτό σημαίνει ότι η απομάκρυνση των

φυτών αγριοβρώμης από τον αγρό ακόμα και όταν διαθέτουν πράσινες ταξιανθίες μπορεί να περιορίσει σημαντικά την επίτευξη υψηλών πληθυσμών σπόρων του ζιζανίου στη ‘δεξαμενή του εδάφους’ (seed bank), με δυσμενείς επιπτώσεις για την επακόλουθη μόλυνση και την ποσοτική και ποιοτική υποβάθμιση της παραγωγής στα παραγωγικά συστήματα ιδιαίτερα των χειμερινών σιτηρών.

1.2 Απώλειες

Οι παράγοντες που καθιστούν δύσκολη την αντιμετώπιση του είδους *Avena sterilis* L. είναι ο ταχύς ρυθμός ανάπτυξης και η μεγάλη ανταγωνιστική ικανότητα των φυτών, η αξιόλογη αναπαραγωγική παραγωγικότητα (400-600 σπόροι ανά φυτό), ο λήθαργος και το ως εκ τούτου ανομοιόμορφο φύτρωμα των σπόρων, η μακροβιότητα των σπόρων στο έδαφος, καθώς και η ικανότητα των φυτών να εκτινάσσουν τους σπόρους στο έδαφος πριν από τη συγκομιδή των καλλιεργούμενων σιτηρών (Παπαπαναγιώτου, 2013). Στην καλλιέργεια σιταριού και κριθαριού προκαλείται μείωση της απόδοσης κατά 17-62% και 8-67%, αντίστοιχα, συνέπεια της παρουσίας και του ισχυρού ανταγωνισμού που αναπτύσσουν οι πληθυσμοί του είδους *A. sterilis* εντός των καλλιεργούμενων αγρών (Εικόνα 4) (Dhima κ.ά., 2000; Uludag κ.ά., 2007).



Εικόνα 4. Πληθυσμός φυτών αγριοβρώμης αναπτύσσεται εντός σιταγρού

Εκτός των χειμερινών σιτηρών, το είδος *A. sterilis* L. απαντάται και σε άλλα χειμερινά καλλιεργούμενα είδη (ψυχανθή, ελαιοκράμβη), καθώς και σε δενδρώδεις καλλιέργειες, αμπελώνες και ακαλλιέργητες εκτάσεις (Ελευθεροχωρινός και Γιαννοπολίτης, 2009). Στην Ελλάδα, από πλευράς σπουδαιότητας των ζιζανίων κατατάσσεται στην τέταρτη θέση μετά την αγριάδα (*Cynodon dactylon*), τα είδη βλήτου (*Amaranthus* spp.) και την κοινή

μουχρίτσα (*Echinochloa crus-galli*) (Ελευθεροχωρινός, 2008). Επίσης, τα είδη *Avena* spp. (*A. fatua*, *A. sterilis*, *A. sterilis* spp. *lundoviciana*) κατατάσσονται ως τα δεύτερα σε σπουδαιότητα ζιζάνια μετά το είδος ήρα λεπτή (*Lolium rigidum* Gaudin), ως προς τη συχνότητα εμφάνισης-επιλογής και τον αριθμό των ανθεκτικών βιοτύπων σε ζιζανιοκτόνα, σε παγκόσμια κλίμακα (Hear, 2021).

1.3 Αντιμετώπιση του ζιζανίου χειμερινή αγριοβρώμη

Η αγριοβρώμη (*Avena sterilis* L.) αποτελεί σημαντικό πρόβλημα για τις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών, αφού προκαλεί σημαντική μείωση της απόδοσης των καλλιεργούμενων φυτών και επιφέρει αξιόλογη απώλεια εισοδήματος για τους παραγωγούς. Η επιτυχής καταπολέμηση του ζιζανίου στις περιοχές που χαρακτηρίζονται από μεσογειακού τύπου κλίμα καθίσταται δύσκολη λόγω της εξαιρετικής προσαρμογής που παρουσιάζει το συγκεκριμένο είδος σε τέτοια περιβάλλοντα αλλά και εξαιτίας της χαμηλής παραγωγικότητας αυτών των συστημάτων που έχει ως συνέπεια τη μειωμένη χρήση εισροών [επεμβάσεις εξειδικευμένων ζιζανιοκτόνων (αγρωστωδοκτόνων) υψηλού κόστους] (Gonzalez-Andujar και Fernandez-Quintanilla, 1993). Όπως προαναφέρθηκε, το ανομοιόμορφο και παρατεταμένο φύτρωμα, η μεγάλη ικανότητα παραγωγής σπόρων, ο έντονος ανταγωνισμός που εκδηλώνει και το τίναγμα των σπόρων της αγριοβρώμης πριν τη συγκομιδή των καλλιεργούμενων ειδών, καθιστούν δύσκολη την αποτελεσματική διαχείριση αυτού του ζιζανίου.

Η προσπάθεια διαχείρισης της αγριοβρώμης βασίζεται στην εφαρμογή-υιοθέτηση διαφόρων καλλιεργητικών μέτρων (τήρηση αμειψισποράς, κατάλληλη και έγκαιρη προετοιμασία άριστης σποροκλίνης, επιλογή ανταγωνιστικών ειδών ή/και ποικιλιών, πυκνότερη σπορά για επίτευξη υψηλότερου ανταγωνισμού σε βάρος των φυτών του ζιζανίου, χορήγηση ορθολογικής λίπανσης). Όμως, η σημαντικότερη μέθοδος αντιμετώπισης του ζιζανίου εντός των αγρών των χειμερινών σιτηρών και ψυχανθών παραμένει η χημική που πραγματοποιείται με την εφαρμογή ζιζανιοκτόνων. Ειδικότερα, η αποτελεσματικότερη και οικονομικότερη καταπολέμηση του ζιζανίου βασίζεται κυρίως στη χρήση εκλεκτικών (απουσία εκδήλωσης φυτοτοξικότητας στα καλλιεργούμενα φυτά), μεταφυτρωτικών ζιζανιοκτόνων, τα οποία αναστέλλουν βασικές λειτουργίες των φυτών του ζιζανίου και τελικά οδηγούν στη νέκρωσή τους. Ειδικότερα, για την καταπολέμηση της αγριοβρώμης σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών έχουν χρησιμοποιηθεί ζιζανιοκτόνα που ανήκουν στις χημικές οικογένειες των διπυριδιλίων, θειοκαρβαμιδικών, δινιτροανιλινών, παραγώγων ουρίας, οξυακεταμίδιων-χλωροακεταμίδιων, αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών, κυκλοεξανδινονών,

φαινυλοπυραζολινών, σουλφονυλουριών, ιμιδαζολινονών, τριαζολοπυριμιδινών, καθώς και ζιζανιοκτόνα μη επακριβώς γνωστού μηχανισμού δράσης (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Βέβαια, η χημική καταπολέμηση της αγριοβρώμης κατά τα τελευταία 40 τουλάχιστον έτη βασίζεται κυρίως στην πραγματοποίηση μεταφωτρωτικών εφαρμογών ζιζανιοκτόνων που αναστέλλουν τη βιοσύνθεση λιπαρών οξέων ή ζιζανιοκτόνων που αναστέλλουν τη βιοσύνθεση διακλαδισμένης αλυσίδας αμινοξέων. Τα ζιζανιοκτόνα της πρώτης ομάδας αναστέλλουν τη δράση του ενζύμου καρβοξυλάση του ακέτυλο-συνενζύμου Α (Acetyl-CoA Carboxylase, ACCase) και ανήκουν στις χημικές οικογένειες των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών (αρυλοξυφαινοξυπροπιονικών), των κυκλοεξανδινών και των φαινυλοπυραζολινών (Ελευθεροχωρινός, 2020; Powles και Yu, 2010). Τα ζιζανιοκτόνα της δεύτερης ομάδας αναστέλλουν τη δράση του ενζύμου οξικογαλακτική συνθάση (AcetoLactate Synthase, ALS ή AcetoHydroxyAcid Synthase, AHAS) και ανήκουν στις χημικές οικογένειες των σουλφονυλουριών, των ιμιδαζολινονών, των πυριδινυλθειοβενζοϊκών, των τριαζολοπυριμιδινών και των σουλφονυλαμινοκαρβονυλοτριαζολινών (Ελευθεροχωρινός, 2020; Powles και Yu, 2010; Tranel και Wright, 2002). Τα κύρια χαρακτηριστικά των παραπάνω οικογενειών ζιζανιοκτόνων αναφέρονται εκτενώς στις αμέσως επόμενες ενότητες.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΔΥΟ

ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΑ ΑΝΑΣΤΟΛΗΣ ΤΗΣ ΔΡΑΣΗΣ ΤΩΝ ENZYMΩΝ ALS- ΚΑΙ ACCase-

2.1 Ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου οξικογαλακτική συνθάση (AcetoLactate Synthase, ALS)

Η χρήση αυτών των ζιζανιοκτόνων συνέβαλε καθοριστικά στην αποτελεσματική αντιμετώπιση ενός σημαντικού εύρους τόσο ετήσιων όσο και πολυετών, αγρωστωδών αλλά και πλατύφυλλων ειδών ζιζανίων, σε πολλές καλλιέργειες και παραγωγικά συστήματα. Προσέτι, η υψηλή αποτελεσματικότητά τους συνδυάζεται με σημαντικά μικρότερη επιβάρυνση στον άνθρωπο και στο περιβάλλον (Tranel και Wright, 2002). Τα ζιζανιοκτόνα που αναστέλλουν τη δράση του ενζύμου οξικογαλακτική συνθάση (ALS) ή συνθάση του ακετοϋδροξυβουτυρικού οξέος (AHAS), ανήκουν σε πέντε χημικές οικογένειες και συγκεκριμένα σε εκείνες των σουλφονουριών (SUs), των ιμιδαζολινών (IMIs), των τριαζολοπυριμιδινών (TPs), των πυριμιδινυλθειοβενζοϊκών (PTBs) και των σουλφονυλαμινο-καρβονυλ-τριαζολινονών (SCTs) (Ελευθεροχωρινός, 2008). Στον Πίνακα 2 που ακολουθεί, παρατίθενται οι χημικές οικογένειες της ομάδας των ALS-αναστολέων με κάποια αντιπροσωπευτικά μέλη που ανήκουν σε αυτές.

Πίνακας 2. Οικογένειες ζιζανιοκτόνων που αναστέλλουν τη δράση του ενζύμου ALS (τροποποιημένο από: Χατζηλαζαρίδου, 2013).

Οικογένεια ζιζανιοκτόνων	Δραστικές ουσίες
Σουλφονουρίες	mesosulfuron, chlorsulfuron
Ιμιδαζολινόνες	imazamox, imazaquin
Τριαζολοπυριμιδίνες	florasulam, pyroxsulam
Πυριμιδινυλθειοβενζοϊκά	bispyribac, pyriithiobac
Σουλφονυλαμινοκαρβονυλοτριαζολινόνες	flucarbazone, propoxycarbazone

Το ένζυμο ALS απαντάται στα φυτά και στους μικροοργανισμούς και όχι στους ζωικούς οργανισμούς. Το ένζυμο ALS αν και κωδικοποιείται από το ALS γονίδιο του πυρήνα των φυτών, μεταφέρεται μέσω ενός πεπτιδίου μεταφορέα εντός των πλαστιδίων (χλωροπλάστες) του κυττάρου όπου και εκδηλώνει τη δράση του (Ελευθεροχωρινός, 2008). Ειδικότερα, αποτελεί ένζυμο-κλειδί κατά τη βιοσύνθεση των αμινοξέων βαλίνη, λευκίνη και ισολευκίνη (αμινοξέα με διακλαδισμένη αλυσίδα ατόμων άνθρακα). Τα προαναφερθέντα αμινοξέα αποτελούν πρόδρομες ουσίες κατά τη βιοσύνθεση δευτερογενών μεταβολιτών (κυανογενή γλυκοζίδια, γλυκοζινολικά, ακυλιωμένα σάκχαρα κ.ά.). Ειδικότερα, το ένζυμο οξικογαλακτική συνθάση καταλύει τη συμπύκνωση δύο μορίων πυροσταφυλικού οξέος για την παραγωγή ενός μορίου 2-οξικογαλακτικού οξέος ή ενός μορίου πυροσταφυλικού οξέος και ενός μορίου α-κετοβουτυρικού οξέος για την παραγωγή CO₂ και 2-ακετοϋδροξυβουτυρικού οξέος. Η παραγωγή των δύο αυτών ουσιών είναι απαραίτητη για τη βιοσύνθεση των αμινοξέων βαλίνης και ισολευκίνης (Ελευθεροχωρινός, 2008). Η βιοσύνθεση του αμινοξέος λευκίνη εικάζεται ότι πραγματοποιείται μέσω τριών διαδοχικών ενζυμικών αντιδράσεων επί του 2-κετο-ισοβαλερικού οξέος. Η δράση του ALS ενζύμου προϋποθέτει ως συμπράγοντες την παρουσία διφωσφορικής θειαμίνης (ThDP), ενός κατάλληλου δισθενούς μεταλλικού κατιόντος και του φλαβινο-αδενινοδινουκλεοτιδίου (FAD) (Ελευθεροχωρινός, 2008). Η αναστολή της δράσης του ALS ενζύμου και η επακόλουθη αναστολή της βιοσύνθεσης των τριών αμινοξέων με διακλαδισμένη αλυσίδα ατόμων άνθρακα (βαλίνη, λευκίνη και ισολευκίνη) εξαιτίας της δράσης των ζιζανιοκτόνων της ομάδας αυτής έχει ως συνέπεια την αναστολή της κυτταροδιαίρεσης εντός ολίγων ημερών από την απορρόφηση των ζιζανιοκτόνων, η οποία οδηγεί σε αναστολή της αύξησης των φυτών και τελικώς στη νέκρωσή τους.

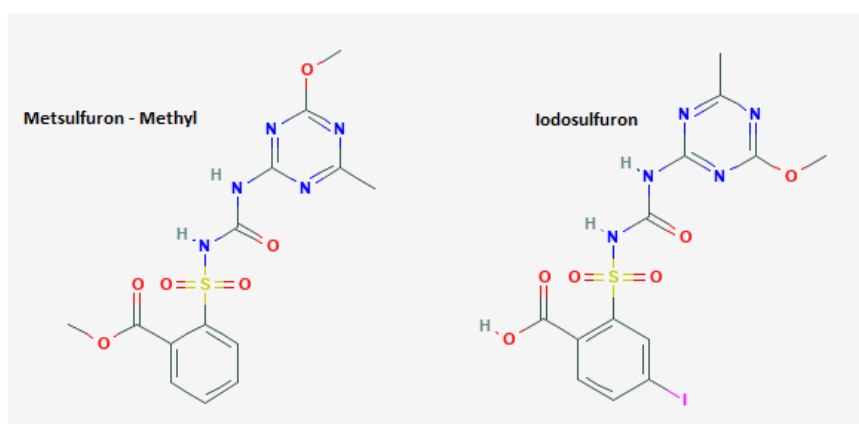
Τα συμπτώματα των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης του ενζύμου ALS όταν εφαρμόζονται προφυτρωτικά (στο έδαφος) περιλαμβάνουν: (1) αναστολή της αύξησης των νεαρών φυτών (τα φυτά παραμένουν στο στάδιο των κοτυληδόνων μέχρι και των δύο πραγματικών φύλλων), (2) περιορισμένη ανάπτυξη (σε αριθμό και μήκος) των πλάγιων ή δευτερογενών ριζών, (3) αυξημένη σύνθεση ανθοκυανών (εμφάνιση ερυθρόχρωων φυτών), (4) χλωρωτικό μεταχρωματισμό και τελικά (5) νέκρωση των φυτών (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Τα συμπτώματα της δράσης τους όταν εφαρμόζονται μεταφυτρωτικά (στο φύλλωμα των ζιζανίων-στόχων) περιλαμβάνουν: (1) αναστολή της αύξησης των φυτών, (2) αυξημένη σύνθεση ανθοκυανών, (3) αποχρωματισμό των νεύρων των φύλλων και τελικά (4) νέκρωση των μεριστωματικών ιστών. Τα προαναφερθέντα συμπτώματα εμφανίζονται εντός ολίγων

ημερών από τη μετακίνηση των ζιζανιοκτόνων στους μεριστωματικούς ιστούς, αν και η νέκρωση των φυτών επέρχεται μετά από παρέλευση αρκετού χρόνου (2-4 εβδομάδες αργότερα) (Ελευθεροχωρινός, 2008).

2.1.1 Σουλφονουρίες

Ο βασικός χημικός τύπος των ζιζανιοκτόνων της οικογένειας αυτής αποτελείται από μία αρυλομάδα, τη σουλφονουλική (θεική) γέφυρα και μία ετεροκυκλική ομάδα (πυριμιδίνη, τριαζίνη) (Ελευθεροχωρινός, 2008). Στο σχήμα 1 που ακολουθεί παρουσιάζεται η χημική δομή δύο τυπικών ζιζανιοκτόνων της χημικής οικογένειας των σουλφονουριών.



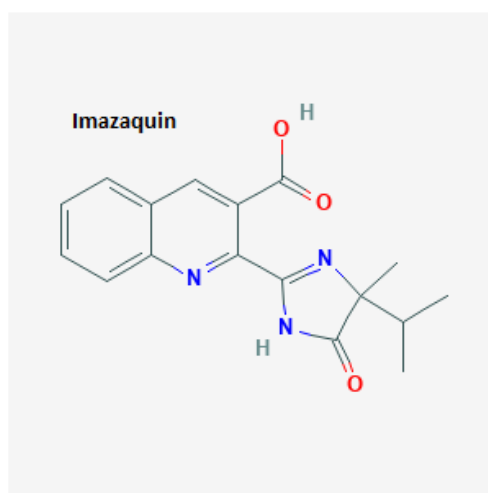
Σχήμα 1. Χημική δομή των ζιζανιοκτόνων metsulfuron και iodosulfuron-methyl-sodium

Τα ζιζανιοκτόνα αυτής της χημικής οικογένειας χρησιμοποιούνται προφυτρωτικά ή μεταφυτρωτικά για την καταπολέμηση ετήσιων και πολυετών, αγρωστωδών και πλατύφυλλων ζιζανίων, σε σημαντικό αριθμό καλλιεργειών (Ελευθεροχωρινός, 2008). Απορροφούνται από τις ρίζες και τα φύλλα και μετακινούνται μέσω του αποπλάστη και του συμπλάστη. Όλα τα ζιζανιοκτόνα της κατηγορίας αυτής είναι πολύ δραστικά (>10 έως 100 φορές από τα υπόλοιπα ζιζανιοκτόνα), αν και εφαρμόζονται σε ιδιαίτερα χαμηλές δόσεις (1-2g δ.ο./στρ). Ορισμένα ζιζανιοκτόνα της χημικής οικογένειας των σουλφονουριών (chlorsulfuron, metsulfuron, triasulfuron) έχουν χρόνο παραμονής στο έδαφος μεγαλύτερο των 12 μηνών, με συνέπεια να μην επιτρέπουν την ασφαλή εναλλαγή καλλιεργούμενων ειδών σε ένα σύστημα αμειψισποράς.

Οι σουλφονουρίες συμπεριφέρονται στο έδαφος ως ασθενή οξέα, γι' αυτό και η προσρόφησή τους από τα κolloειδή της αργίλου είναι ασθενής, με αποτέλεσμα να παρουσιάζουν μεγάλο βαθμό έκπλυσης (4-5) (Ελευθεροχωρινός, 2008).

2.1.2 Ιμιδαζολινόνες

Ο βασικός χημικός τύπος των ζιζανιοκτόνων της οικογένειας αυτής αποτελείται από έναν αρωματικό δακτύλιο (συνήθως πυριδίνη) με την καρβοξυλική ομάδα και από τον ιμιδαζολινικό δακτύλιο (Σχήμα 2) (Ελευθεροχωρινός, 2008).



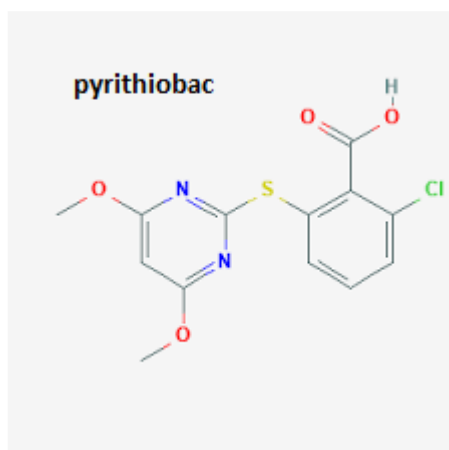
Σχήμα 2. Χημική δομή του ζιζανιοκτόνου imazaquin

Τα ζιζανιοκτόνα της συγκεκριμένης χημικής οικογένειας εφαρμόζονται σε εκλεκτικές εφαρμογές σε διάφορες καλλιέργειες και είναι ευρέως φάσματος (καταπολεμούν τόσο αγρωστώδη, όσο και πλατύφυλλα ζιζάνια). Εφαρμόζονται από εδάφους και φυλλώματος και μετακινούνται μέσω των ξυλωδών και ηθμωδών αγγείων των φυτών.

Όπως και οι σουλφονουρίες, συμπεριφέρονται στο έδαφος ως ασθενή οξέα και γι' αυτό έχουν μεγάλο βαθμό έκπλυσης. Παραμένουν στο έδαφος για μεγάλο χρονικό διάστημα (>12 μήνες), με συνέπεια να δημιουργούν προβλήματα φυτοτοξικότητας σε επόμενες καλλιέργειες στις οποίες δεν έχουν εγκεκριμένη χρήση.

2.1.3 Πυριμιδιθυλβενζοϊκά

Ο βασικός χημικός τύπος των ζιζανιοκτόνων (bispyribac, pyriithiobac, pyriminobac και pyrifthalid) της οικογένειας αυτής αποτελείται από έναν πυριμιδινικό δακτύλιο ενωμένο με βενζοϊκό οξύ μέσω ατόμων S ή O (Σχήμα 3) (Ελευθεροχωρινός, 2008).



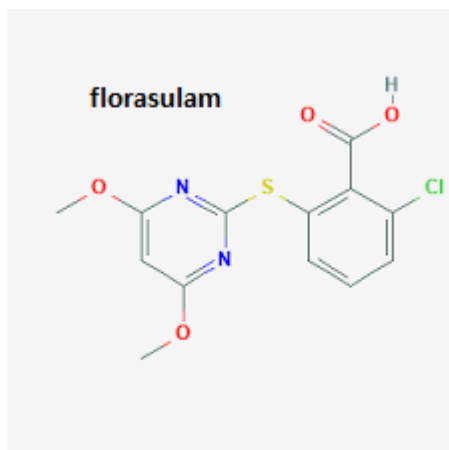
Σχήμα 3. Χημική δομή του ζιζανιοκτόνου pyriithiobac.

Το bispyribac χρησιμοποιείται στην καλλιέργεια του ρυζιού όπου εφαρμόζεται διαφυλλικά για την αντιμετώπιση κυρίως του αγρωστώδους ζιζανίου μουχρίτσα, ενώ το pyriithiobac εφαρμόζεται στο φύλλωμα και στο έδαφος για την αντιμετώπιση ετήσιων πλατύφυλλων ζιζανίων στην καλλιέργεια του βαμβακιού.

Τα ζιζανιοκτόνα της οικογένειας αυτής συμπεριφέρονται στο έδαφος ως ασθενή οξέα. Η προσρόφησή τους από τα κolloειδή του εδάφους δεν είναι ισχυρή και γι' αυτό η πιθανότητα έκπλυσής τους είναι μεγάλη (βαθμός έκπλυσης 3-4). Τα ζιζανιοκτόνα αυτά είναι δραστικά σε πολύ μικρότερες δόσεις από ότι τα περισσότερα από τα ήδη χρησιμοποιούμενα ζιζανιοκτόνα (Ελευθεροχωρινός, 2008).

2.1.4 Τριαζολοπυριμιδίνες.

Ο βασικός χημικός τύπος των ζιζανιοκτόνων (cloransulam, diclosulam, florasulam, flumetsulam, metosulam και penoxsulam) της οικογένειας αυτής αποτελείται από ένα τριαζολοπυριμιδινικό δακτύλιο, τη σουλφαμιδική γέφυρα και ένα φαινυλικό δακτύλιο (Σχήμα 4) (Ελευθεροχωρινός, 2008).



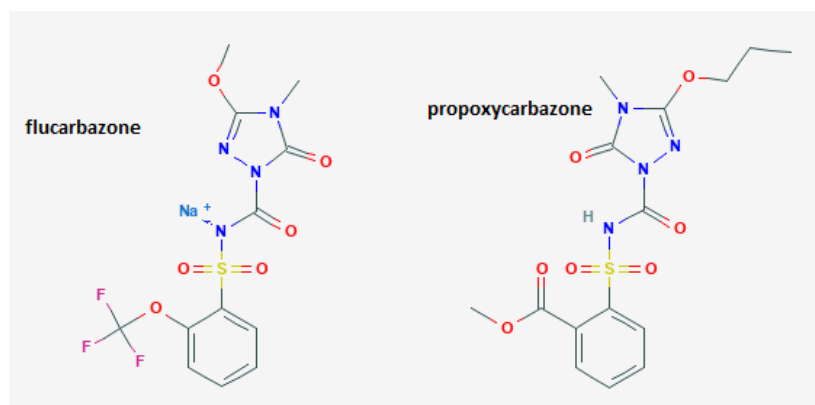
Σχήμα 4. Χημική δομή του ζιζανιοκτόνου florasulam

Τα περισσότερα από αυτά τα ζιζανιοκτόνα δρουν από εδάφους και φυλλώματος. Είναι αποτελεσματικά κυρίως εναντίον ετήσιων πλατύφυλλων ζιζανίων. Βέβαια, στο φάσμα δράσης τους συγκαταλέγονται και ορισμένα ετήσια αγρωστώδη ζιζάνια (penoxsulam) (μουχρίτσα στην καλλιέργεια του ρυζιού) ή/και ορισμένα είδη ζιζανίων που ανήκουν στα κυπεροειδή (penoxsulam, diclosulam). Απορροφούνται από τις ρίζες και τα φύλλα των ζιζανίων και μετακινούνται μέσω του αποπλάστη και του συμπλάστη.

Τα ζιζανιοκτόνα της οικογένειας αυτής συμπεριφέρονται στο εδαφικό διάλυμα ως ασθενή οξέα. Η προσρόφησή τους από τα κολλοειδή του εδάφους δεν είναι ισχυρή και γι' αυτό η πιθανότητα έκπλυσής τους στα περισσότερα εδάφη είναι μεγάλη (εμφανίζουν βαθμό έκπλυσης 4-5). Η υπολειμματική τους διάρκεια στο έδαφος κυμαίνεται από 1 μέχρι 9 μήνες (Ελευθεροχωρινός, 2008).

2.1.5 Σουλφονυλαμινοκαρβονυλοτριαζολινόνες

Η οικογένεια αυτή περιλαμβάνει τα ζιζανιοκτόνα φυλλώματος flucarbazone, propoxycarbazone (Σχήμα 5), καθώς και το ζιζανιοκτόνο εδάφους και φυλλώματος thiencarbazone.



Σχήμα 5. Χημική δομή των ζιζανιοκτόνων flucarbazone και propoxycarbazone

Είναι αποτελεσματικά κυρίως εναντίον ετήσιων αγρωστωδών ζιζανίων, αν και στο φάσμα δράσης τους συμπεριλαμβάνονται και ορισμένα ετήσια, πλατύφυλλα ζιζάνια. Απορροφώνται από τα φύλλα και τις ρίζες και μετακινούνται εντός των φυτών μέσω του συμπλάστη και του αποπλάστη (Ελευθεροχωρινός, 2008; Ελευθεροχωρινός, 2020). Τα ζιζανιοκτόνα της συγκεκριμένης χημικής οικογένειας είναι δραστικά σε πολύ μικρότερες δόσεις από ότι τα περισσότερα από τα ήδη χρησιμοποιούμενα ζιζανιοκτόνα.

Τα δύο ζιζανιοκτόνα συμπεριφέρονται στο εδαφικό διάλυμα ως ασθενή οξέα. Η προσρόφησή τους από τα κολλοειδή του εδάφους δεν είναι ισχυρή και γι' αυτό η πιθανότητα έκπλυσής τους στα περισσότερα εδάφη είναι μεγάλη. Η υπολειμματική τους διάρκεια στο έδαφος κυμαίνεται από 2 μέχρι 4 μήνες (Ελευθεροχωρινός, 2008).

2.2 Ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου καρβοξυλάση του ακέτυλο-CoA (Acetyl-CoA Carboxylase, ACCase)

Τα ζιζανιοκτόνα αυτής της ομάδας ανήκουν στις χημικές οικογένειες των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών (AOPPs, FOPs), των κυκλοεξανδιονών (CHD, DIMs) και των φαινυλοπυραζολινών (DEN) (Πίνακας 3).

Πίνακας 3. Οικογένειες ζιζανιοκτόνων που αναστέλλουν τη δράση του ενζύμου ACCase (τροποποιημένο από: Χατζηλαζαρίδου, 2013).

Οικογένεια ζιζανιοκτόνων	Δραστικές ουσίες
Αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά	fenoxaprop-ethyl, clodinafop propargyl

Κυκλοεξανδιόνες	profoxydim, cycloxydim
Φαινυλοπυραζολίνες	Pinoxaden

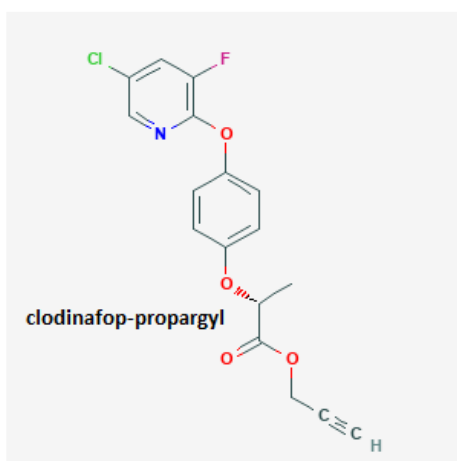
Τα ζιζανιοκτόνα αυτά χαρακτηρίζονται ως ‘αγρωστωδοκτόνα’ επειδή είναι αποτελεσματικά εναντίον ετήσιων και πολυετών αγρωστωδών ζιζανίων. Χρησιμοποιούνται αποκλειστικά σε μεταφυτρωτικές, καθολικές επεμβάσεις στους καλλιεργούμενους αγρούς. Ο μηχανισμός δράσης τους σχετίζεται με την αναστολή της δράσης του ενζύμου καρβοξυλάση του ακέτυλο-CoA (ACCase, Acetyl-CoA Carboxylase), το οποίο είναι ένζυμο-κλειδί κατά τα πρώτα στάδια της διαδικασίας βιοσύνθεσης των λιπαρών οξέων με 16-18 άτομα άνθρακα (Ελευθεροχωρινός, 2008). Η μη βιοσύνθεση λιπαρών οξέων έχει ως συνέπεια τη μη βιοσύνθεση φωσφολιπιδίων (αποτελούν δομικά στοιχεία των μεμβρανών των νέων κυττάρων). Στα ευαίσθητα αγρωστώδη είδη αναστέλλεται η αύξηση των κυττάρων, η οποία οδηγεί σε αναστολή της αύξησης των φυτών και τελικώς στην νέκρωσή τους.

Η προκαρυωτική μορφή του ενζύμου ACCase βρίσκεται στα πλαστίδια των δικότυλων φυτών (πλατύφυλλα) και είναι ανθεκτική στη δράση των προαναφερθέντων ζιζανιοκτόνων. Αντίθετα, η ευκαρυωτική μορφή της ACCase βρίσκεται στα πλαστίδια των μονοκότυλων φυτών (αγρωστώδη) και είναι ευαίσθητη στη δράση αυτών των ζιζανιοκτόνων. Το ένζυμο αυτό αποτελείται από τρεις υπομονάδες, το πεπτίδιο που είναι μια πρωτεΐνη-φορέας της βιοτίνης και του CO₂ (BCCP, biotin carboxyl carrier protein), την καρβοξυλάση της βιοτίνης (BC, biotin carboxylase) και την α- και β- καρβοξυλτρανσφεράση (CT, α- και β-carboxyltransferase). Το ομομερές ένζυμο ACCase απαντάται εντός των χλωροπλαστών των αγρωστωδών φυτών και η έκφρασή του ελέγχεται από ένα ή δύο γονίδια του πυρήνα, αναλόγως του ζιζανίου (στα είδη του γένους *Lolium* spp. ελέγχεται από δύο γονίδια) (Ελευθεροχωρινός, 2008; Kaundun, 2014). Το γονίδιο που κωδικοποιεί το πλαστιδιακό ACCase ένζυμο είναι γονίδιο πυρήνα και μεταφέρεται ως εκ τούτου μέσω της γύρης και του σπόρου.

Οι κυκλοεξανδιόνες και τα αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά οξέα συμπεριφέρονται στο έδαφος ως ασθενή οξέα. Η προσρόφησή τους στα κολλοειδή του εδάφους δεν είναι ισχυρή και γι’ αυτό η πιθανότητα έκλυσής τους είναι μεγάλη. Αντίθετα, οι φαινυλοπυραζολίνες (pinoxaden) συμπεριφέρονται στο έδαφος ως μη ιονιζόμενα μόρια και χαρακτηρίζονται από ικανοποιητική προσρόφηση στα κολλοειδή του εδάφους, συνεπώς εμφανίζουν συγκριτικά περιορισμένη πιθανότητα έπλυσης.

2.2.1 Αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα

Τα ζιζανιοκτόνα της οικογένειας αυτής, εκτός από αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά, είναι γνωστά και με άλλα ονόματα όπως αρυλοξυφαινοξυπροπιονικά, φαινοξυφαινοξυπροπιονικά ή πολυκυκλικά-αλκανοϊκά (Ελευθεροχωρινός, 2008). Το diclofor-methyl ήταν το πρώτο ζιζανιοκτόνο της οικογένειας των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών. Ακολούθησε η ανακάλυψη των ζιζανιοκτόνων quizalofop-ethyl, proaquizafop και haloxyfop-methyl τα οποία χρησιμοποιούνται σε πλατύφυλλες καλλιέργειες, ενώ τα ζιζανιοκτόνα diclofor-methyl και fenoxarop-ethyl χρησιμοποιούνται σε πλατύφυλλες καλλιέργειες και σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών. Τέλος, το clodinafop-propargyl (Σχήμα 6) χρησιμοποιείται σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών, ενώ το cyhalofop-butyl χρησιμοποιείται σε καλλιέργειες ρυζιού.



Σχήμα 6. Χημική δομή του αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκού ζιζανιοκτόνου clodinafop-propargyl

Η εκλεκτικότητα που εκδηλώνουν έναντι των καλλιεργούμενων ειδών οφείλεται στην αδυναμία τους να αναστείλουν τη δράση του ενζύμου ACCase των ανθεκτικών καλλιεργούμενων ειδών ή/και στο μεταβολισμό που υφίστανται εντός των φυτών μέσω αντιδράσεων υδροξυλίωσης, σουλφοξειδίωσης ή και μέσω σχηματισμού συμπλόκων. Επίσης, η εκλεκτική δράση που εκδηλώνουν στα καλλιεργούμενα είδη μπορεί να εξηγείται από τον μειωμένο ρυθμό μεταβολισμού-υδρόλυσης των μερικώς δραστικών εστέρων τους σε δραστικά οξέα. Τέλος, η εκλεκτική εφαρμογή των ζιζανιοκτόνων clodinafop-propargyl και fenoxarop-ethyl στα χειμερινά σιτηρά κατέστη δυνατή με την προσθήκη εντός του

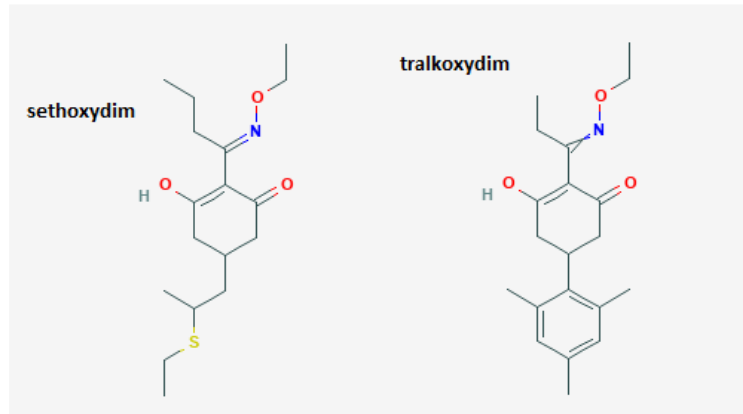
σκευάσματος, των αντιφυτοτοξικών ουσιών cloquintocet-mexyl και mefenpyr-diethyl, αντίστοιχα (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Τα αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα χρησιμοποιούνται μεταφυτρωτικά για την αντιμετώπιση ετήσιων και πολυετών αγρωστωδών ζιζανίων. Απορροφούνται κυρίως από τα φύλλα και μετακινούνται στους υπέργειους και υπόγειους μεριστωματικούς ιστούς των φυτών, δια μέσω του συμπλάστη και του αποπλάστη. Αποτέλεσμα του μηχανισμού δράσης τους είναι: (1) η χλώρωση των φυτών, (2) η εμφάνιση ερυθρόχρωων φύλλων και βλαστών, (3) η αναστολή της αύξησης των φυτών και τελικά (4) η νέκρωσή τους. Τα προαναφερθέντα συμπτώματα εκδηλώνονται εντός ολίγων ημερών από την εφαρμογή των ζιζανιοκτόνων, ενώ η νέκρωση των φυτών επέρχεται 2-3 εβδομάδες αργότερα (Ελευθεροχωρινός 2008).

Η ταυτόχρονη εφαρμογή των ζιζανιοκτόνων που ανήκουν στη χημική οικογένεια των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών, με ζιζανιοκτόνα που ανήκουν στις χημικές οικογένειες των φαινοξυαλκανοϊκών (2,4-D, MCPA), σουλφονυλουριών, μιδαζολινών ή τα ζιζανιοκτόνα pyriithiobac και bentazon θα πρέπει να αποφεύγεται γιατί είναι υπεύθυνη για σημαντική μείωση της αποτελεσματικότητά τους εναντίον των αγρωστωδών ζιζανίων-στόχων (Ελευθεροχωρινός, 2008). Αυτό πιθανώς να οφείλεται στη μειωμένη απορρόφηση ή/και στη μειωμένη μετακίνηση των αγρωστωδοκτόνων λόγω της παρουσίας των άλλων ζιζανιοκτόνων. Επίσης, η μειωμένη δράση ορισμένων αρυλοξυφαινοξυπροπιονικών στην ταυτόχρονη εφαρμογή τους με φαινοξυαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα μπορεί να οφείλεται στη μείωση του ρυθμού μεταβολισμού των μερικών δραστικών αρυλοξυφαινοξυπροπιονικών εστέρων τους σε δραστικά οξέα ή στον σχηματισμό συμπλόκων τους με γλουταθειόνη ή γλυκόζη (Ελευθεροχωρινός, 2008).

2.2.2 Κυκλοεξανδιόνες

Το alloxydim ήταν το πρώτο ζιζανιοκτόνο των κυκλοεξανδιονών που παρασκευάστηκε το 1976 και ακολούθησε η ανακάλυψη των sethoxydim, cycloxydim, tralkoxydim, clethodim και clefoxydim ή profoxydim (Σχήμα 7).



Σχήμα 7. Χημική δομή των κυκλοεξανδίων
sethoxydim και tralkoxydim

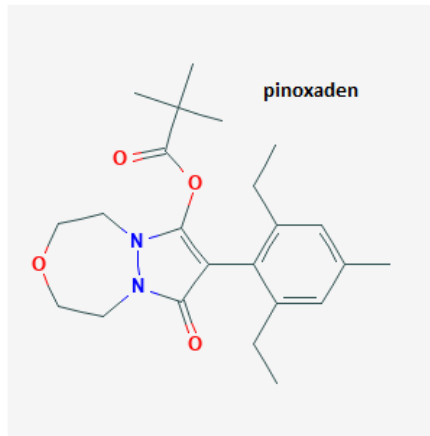
Οι κυκλοεξανδιόνες χρησιμοποιούνται μεταφυτρωτικά για την καταπολέμηση ετήσιων και πολυετών αγρωστωδών ζιζανίων, χωρίς να εκδηλώνουν δράση σε άλλα μονοκοτυλήδονα (κυπεροειδή) και δικοτυλήδονα (πλατύφυλλα) φυτά. Απορροφώνται από το φύλλωμα και τις ρίζες και συσσωρεύονται στους μεριστωματικούς ιστούς των φυτών. Τα φυτά-στόχοι που εκτέθηκαν στις επεμβάσεις τους εμφανίζουν πολύ σύντομα χλώρωση των φύλλων και ερυθρόχρους μεταχρωματισμούς των ιστών. Η νέκρωση των ευαίσθητων φυτών επέρχεται 1-2 εβδομάδες μετά την πραγματοποίηση των επεμβάσεων.

Η ταυτόχρονη εφαρμογή των κυκλοεξανδίων με ζιζανιοκτόνα που ανήκουν στις οικογένειες των φαινοξυαλκανοϊκών, σουλφονυλουριών, ιμιδαζολινών ή με τα ζιζανιοκτόνα pyriithiobac και bentazon θα πρέπει να αποφεύγεται γιατί μειώνει σοβαρά την αποτελεσματικότητά τους εναντίον των αγρωστωδών ζιζανίων-στόχων (Ελευθεροχωρινός, 2008). Τα ζιζανιοκτόνα των κυκλοεξανδίων συμπεριφέρονται στο έδαφος ως ασθενή οξέα. Η προσρόφησή τους από τα κολλοειδή του εδάφους είναι ασθενής, με συνέπεια η πιθανότητα έκπλυσής τους να χαρακτηρίζεται από μέτρια έως μεγάλη. Η πιθανότητα ρύπανσης των υπόγειων νερών δεν είναι μεγάλη, γιατί οι κυκλοεξανδιόνες εφαρμόζονται σε σχετικά μικρές δόσεις και ο χρόνος παραμονής τους στο έδαφος είναι σχετικά μικρός (1-3 μήνες) (Ελευθεροχωρινός, 2008). Η απομάκρυνση των κυκλοεξανδίων από το έδαφος πραγματοποιείται με μικροβιακή αποδόμηση.

2.2.3 Φαινυλοπυραζολίνες

Το pinoxaden (Σχήμα 8) είναι το μόνο ζιζανιοκτόνο της οικογένειας των φαινυλοπυραζολινών και ανακαλύφθηκε σχετικά πρόσφατα. Χρησιμοποιείται

μεταφυτρωτικά για την αντιμετώπιση ετήσιων αγρωστωδών ζιζανίων σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών.



Σχήμα 8. Χημική δομή της φαινυλοπυραζολίνης pinoxaden.

Απορροφάται κυρίως από τα φύλλα και μετακινείται μέσω του συμπλάστη και του αποπλάστη στους υπέργειους και υπόγειους μεριστωματικούς ιστούς των φυτών. Αποτέλεσμα του μηχανισμού δράσης του είναι η χλώρωση των φυτών, η εμφάνιση ερυθρόχρωων μεταχρωματισμών των φύλλων και βλαστών, η αναστολή της αύξησης των φυτών και τέλος η νέκρωσή τους. Τα προαναφερθέντα συμπτώματα φυτοτοξικότητας εκδηλώνονται εντός ολίγων ημερών μετά την εφαρμογή του, ενώ η νέκρωση των φυτών επέρχεται 1-2 βδομάδες αργότερα.

Το pinoxaden συμπεριφέρεται στο έδαφος ως μη ιονιζόμενο μόριο. Η προσρόφησή του από τα κολλοειδή του εδάφους είναι ικανοποιητική και γι' αυτό η πιθανότητα έκπλυσής του είναι σχετικά μικρή. Η απομάκρυνση του pinoxaden από το έδαφος γίνεται κυρίως μέσω υδρόλυσης. Ο χρόνος παραμονής του pinoxaden στο έδαφος είναι σχετικά μικρός (1-3 μήνες) (Ελευθεροχωρινός, 2008).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΡΙΤΟ

ΑΝΘΕΚΤΙΚΟΤΗΤΑ ΖΙΖΑΝΙΩΝ ΣΕ ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΑ

3.1 Ανθεκτικότητα ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα

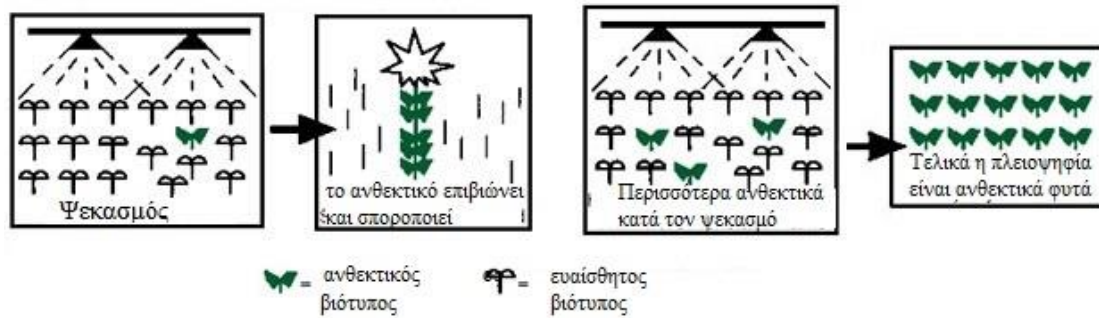
Ο όρος **ανθεκτικότητα**, κατά την επικρατέστερη άποψη διεθνώς, αναφέρεται *‘στην επιλεγμένη κληρονομική ικανότητα μερικών βιοτύπων ενός ζιζανίου να επιβιώνουν μετά από εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης ενός ζιζανιοκτόνου, στο οποίο ο αρχικός πληθυσμός του ζιζανίου ήταν ευαίσθητος’*. Επομένως, οι ανθεκτικοί βιότυποι (γενότυποι) ενός ζιζανίου προϋπάρχουν με τους ευαίσθητους βιότυπους στον αρχικό πληθυσμό και επιλέγονται ως αντίδραση του ζιζανίου (με ταυτόχρονη μείωση της παραλλακτικότητας) στην επαναλαμβανόμενη εφαρμογή του ζιζανιοκτόνου (εκδήλωση ισχυρής πίεσης επιλογής) (Ελευθεροχωρινός, 2008). Γενικώς, ο μηχανισμός κληρονόμησης της ανθεκτικότητας ενός βιότυπου ζιζανίου σε ένα ζιζανιοκτόνο ελέγχεται συνήθως από ένα γονίδιο.

Η ανθεκτικότητα ενός ζιζανίου μπορεί να είναι απλή, ή ο πληθυσμός/βιότυπος του ζιζανίου που επιλέχθηκε να εμφανίζει σταυρανθεκτικότητα (διασταυρωτή ανθεκτικότητα) ή πολλαπλή ανθεκτικότητα. Η απλή ανθεκτικότητα αναφέρεται σε ζιζάνιο που αναπτύσσει ανθεκτικό βιότυπο σε ένα και μόνο ζιζανιοκτόνο, ενώ η σταυρανθεκτικότητα αναφέρεται σε ζιζάνιο που αναπτύσσει ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα που ανήκουν στην ίδια ή σε διαφορετική χημική οικογένεια, αλλά έχουν τον ίδιο μηχανισμό δράσης. Τέλος, η πολλαπλή ανθεκτικότητα αναφέρεται σε ζιζάνιο που αναπτύσσει ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα που έχουν διαφορετικό μηχανισμό δράσης (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Η ανθεκτικότητα εξαρτάται από παράγοντες του ζιζανίου και του ζιζανιοκτόνου. Ειδικότερα, ο αριθμός των αλληλόμορφων γονιδίων που ελέγχουν την ανθεκτικότητα, η συχνότητα εμφάνισης, ο τρόπος κληρονόμησης της ανθεκτικότητας, ο τρόπος επικοινωνίας των ζιζανίων, η ικανότητα παραγωγής οργάνων αναπαραγωγής και η προσαρμοστικότητα των ανθεκτικών έναντι των ευαίσθητων βιοτύπων των ζιζανίων επηρεάζουν την επιλογή, εδραίωση και εξάπλωση της ανθεκτικότητας των ζιζανίων στα ζιζανιοκτόνα. Επίσης, η δόση εφαρμογής του ζιζανιοκτόνου, η συχνότητα εφαρμογής, η υπολειμματική διάρκεια και ο μηχανισμός δράσης του αποτελούν μερικούς από τους παράγοντες που καθορίζουν τον τύπο ανθεκτικότητας που υπάρχει η πιθανότητα να αναπτυχθεί μελλοντικά σε ένα ζιζάνιο. Σύμφωνα με τα διεθνή δεδομένα, τα αυτογονιμοποιούμενα είδη έχουν μικρότερη πιθανότητα και βραδύτερο ρυθμό ανάπτυξης σταυρανθεκτικότητας ή πολλαπλής ανθεκτικότητας σε σύγκριση με τα σταυρογονιμοποιούμενα είδη (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Σύμφωνα με τον Holt κ.ά. (1993) οι ανθεκτικοί βιότυποι ενός ζιζανίου προϋπάρχουν στους αρχικούς πληθυσμούς και εμφανίζονται όταν υπάρξει υψηλή και συνεχής ‘πίεση επιλογής’. Με τον όρο *πίεση επιλογής*, χαρακτηρίζεται το ‘*σχετικό ποσοστό των ανθεκτικών και ευαίσθητων ατόμων που παραμένουν στον πληθυσμό μετά από την εφαρμογή του ζιζανιοκτόνου*’ (Ελευθεροχωρινός, 2008). Εντονότερη πίεση επιλογής δημιουργείται, όταν το ζιζανιοκτόνο χαρακτηρίζεται από εξαιρετικά υψηλή αποτελεσματικότητα και προκαλεί νέκρωση όλων των ευαίσθητων ζιζανίων, με αποτέλεσμα να επιβιώνουν μόνο τα ανθεκτικά φυτά. Ο κίνδυνος για την εμφάνιση (επιλογή) της ανθεκτικότητας, αυξάνεται όταν η αντιμετώπιση των ζιζανίων γίνεται αποκλειστικά με χημικά μέσα, ο μηχανισμός δράσης του ζιζανιοκτόνου ελέγχεται από ένα μόνο γονίδιο (πχ. ζιζανιοκτόνα αναστολής της βιοσύνθεσης διακλαδισμένης αλυσίδας αμινοξέων, ALS-αναστολείς), το ζιζανιοκτόνο έχει μεγάλη υπολειμματική διάρκεια και εφαρμόζεται επαναλαμβανόμενα σε κάθε καλλιεργητική περίοδο, ιδιαίτερα σε δόσεις, υψηλότερες από τη συνιστώμενη δόση εφαρμογής (μη ορθολογική χρήση ζιζανιοκτόνων).

Η επιλογή που οδηγεί στην αλλαγή των πληθυσμών των ζιζανίων (από ευαίσθητους σε ανθεκτικούς) ξεκινά όταν ένας μικρός αριθμός φυτών ενός βιοτύπου έχει μια γενετική μετάλλαξη που του επιτρέπει να επιβιώσει από μια συγκεκριμένη εφαρμογή ενός ζιζανιοκτόνου (Ελευθεροχωρινός, 2008). Αν και η προέλευση της γενετικής αυτής μετάλλαξης δεν είναι σαφής, γνωρίζουμε ότι ο ανθεκτικός πληθυσμός προϋπάρχει σε χαμηλούς αριθμούς μέσα στον φυτικό πληθυσμό, επιβιώνει μετά από τον ψεκάσμό, ολοκληρώνει τη βλαστική του ανάπτυξη και τελικά, παράγει σπόρους. Γενικά, η ανθεκτικότητα προϋπάρχει και κληρονομείται στην επόμενη γενεά με αποτέλεσμα με τη συνεχή εφαρμογή ζιζανιοκτόνων να εξοντώνονται οι υφιστάμενοι ευαίσθητοι βιότυποι ζιζανίων που συνυπάρχουν μαζί με τους ανθεκτικούς και να επιλέγονται οι ανθεκτικοί. Αν επαναλαμβάνεται η εφαρμογή του ίδιου ζιζανιοκτόνου στον συγκεκριμένο αγρό, τα ανθεκτικά ζιζάνια συνεχίζουν να επιβιώνουν (να επιλέγονται) και να αναπαράγονται. Τελικά, η πλειοψηφία των ζιζανίων καταλήγουν να είναι ανθεκτικά (τροποποιείται η αρχική αναλογία του πληθυσμού ευαίσθητων/ ανθεκτικών στον αγρό (Σχήμα 9).



Σχήμα 9. Απόδοση των ‘σταδίων εμφάνισης’ της ανθεκτικότητας ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα.

[Προσαρμογή από: Herbicide resistant weeds. University of Minnesota Extension.

Weed Science, Department of Agronomy and Plant Genetics].

<http://www.extension.umn.edu/agriculture/crops/weed-management/herbicide-resistant-weeds/>

3.2 Μηχανισμοί ανθεκτικότητας ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα

Η ανθεκτικότητα που εμφανίζουν τα ζιζάνια στα διάφορα ζιζανιοκτόνα οφείλεται σε φυσιολογικούς και σε βιοχημικούς μηχανισμούς των φυτών. Στους φυσιολογικούς μηχανισμούς ανήκουν: α) η μείωση του ρυθμού μετακίνησης, β) η τροποποίηση στην ενδοκυτταρική κατανομή των ζιζανιοκτόνων και γ) η μείωση του ρυθμού απορρόφησης των ζιζανιοκτόνων. Ενώ, στους βιοχημικούς μηχανισμούς συγκαταλέγονται: 1) η υπερπαραγωγή του ενζύμου που αποτελεί στόχο-θέση δράσης των ζιζανιοκτόνων, 2) η τροποποίηση της θέσης δράσης των ζιζανιοκτόνων, 3) η ικανότητα των φυτών να μεταβολίζουν τα ζιζανιοκτόνα με (α) διεργασίες μετατροπής-αποδόμησης των μορίων τους και (β) σχηματισμό συμπλόκων με συστατικά των κυττάρων όπως σάκχαρα και αμινοξέα (Ελευθεροχωρινός 2008).

Τα φυτά έχουν την δυνατότητα να μεταβολίζουν τα ζιζανιοκτόνα και να μειώνουν τις ποσότητές τους οι οποίες μπορεί να φτάσουν στους στόχους δράσης τους. Η ένταση ανθεκτικότητας που αναπτύσσουν τα ζιζάνια μέσω αυξημένου μεταβολισμού των ζιζανιοκτόνων είναι μικρότερη σε σχέση με αυτήν που αναπτύσσεται συνέπεια μειωμένης ευαισθησίας του ενζύμου/πρωτεΐνης-στόχου των ζιζανιοκτόνων. Συνήθως, όταν κατά την πραγματοποίηση των επεμβάσεων χρησιμοποιούνται υψηλές δόσεις εφαρμογής επιλέγεται ανθεκτικότητα στους πληθυσμούς των ζιζανίων λόγω τροποποίησης της θέσης δράσης (μηχανισμός που μειώνει την δυνατότητα πρόσδεσης των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων στο τροποποιημένο ένζυμο-στόχο), ενώ όταν τα ζιζανιοκτόνα εφαρμόζονται σε μειωμένες δόσεις

επιλέγονται πληθυσμοί των οποίων η ανθεκτικότητα οφείλεται σε αυξημένο μεταβολισμό των ζιζανιοκτόνων (De Prado και Franco 2004; Yasor κ.ά., 2009; Yuan κ.ά., 2006).

3.3 Παράγοντες που επηρεάζουν την επιλογή της ανθεκτικότητας ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα

Οι κυριότεροι παράγοντες που επηρεάζουν την ανάπτυξη ζιζανίων με ανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα έχουν σχέση με το ζιζάνιο, το ζιζανιοκτόνο και τις γεωργικές πρακτικές που εφαρμόζει ο παραγωγός κατά την εφαρμογή του ζιζανιοκτόνου.

Αναφορικά με το ζιζάνιο, οι κυριότεροι παράγοντες που σχετίζονται με την ανάπτυξη της ανθεκτικότητας, είναι η συχνότητα εμφάνισης του γονιδίου ανθεκτικότητας, ο βαθμός κυριαρχίας και ο τρόπος κληρονομησης του γονιδίου ανθεκτικότητας, ο τρόπος επικονίασης του ζιζανίου και η προσαρμοστικότητα των ανθεκτικών φυτών. Η ανάπτυξη ενός ανθεκτικού βιοτύπου/πληθυσμού προϋποθέτει πίεση επιλογής σε έναν πληθυσμό και κυρίως το ζιζάνιο να χαρακτηρίζεται από σημαντική γενετική παραλλακτικότητα (Chauvel και Gasquez, 1994). Ωστόσο, η παραλλακτικότητα ενός γονιδίου που προσδίδει ανθεκτικότητα, δεν είναι παρόμοια σε όλα τα είδη ζιζανίων (Tranel και Wright, 2002), γεγονός που σημαίνει ότι η γενετική παραλλακτικότητα ως προς ένα γονίδιο δεν είναι η μοναδική αιτία της ταχύτατης ανάπτυξης ανθεκτικών βιοτύπων-πληθυσμών ζιζανίων.

Ο βαθμός κυριαρχίας των γονιδίων ανθεκτικότητας και ο τρόπος επικονίασης των ζιζανίων, φαίνεται να επηρεάζουν σημαντικά το ρυθμό ανάπτυξης της ανθεκτικότητας των ζιζανίων στα ζιζανιοκτόνα (Ελευθεροχωρινός, 2008). Σύμφωνα με τον Christoffers (1999), η ανάπτυξη ανθεκτικότητας ευνοείται όταν το αλληλόμορφο γονίδιο το οποίο ευθύνεται για την ανάπτυξη της ανθεκτικότητας είναι κυρίαρχο σε σχέση με το ευαίσθητο αλληλόμορφο του αρχικού, ευαίσθητου πληθυσμού. Συνεπώς, ένα ετεροζύγωτο άτομο ως προς το αλληλόμορφο της ανθεκτικότητας μπορεί να εμφανίσει ανθεκτικό φαινότυπο και επομένως να αντιδράσει θετικά στην πίεση επιλογής που ασκείται από το ζιζανιοκτόνο, όταν το ανθεκτικό αλληλόμορφο είναι κυρίαρχο (ή μερικώς κυρίαρχο) ως προς το ευαίσθητο.

Ο τρόπος επικονίασης επηρεάζει το είδος αλλά και το ρυθμό ανάπτυξης της ανθεκτικότητας των ζιζανίων στα ζιζανιοκτόνα. Πιο αναλυτικά, ο Ελευθεροχωρινός (2008), υποστηρίζει ότι τα αυτογονιμοποιούμενα είδη έχουν μικρότερη πιθανότητα και βραδύτερο ρυθμό ανάπτυξης σταυρανθεκτικότητας ή πολλαπλής ανθεκτικότητας από ότι τα σταυρογονιμοποιούμενα είδη, λόγω αδυναμίας των πρώτων να μεταφέρουν μέσω της γύρης, πολλά γονίδια τα οποία ελέγχουν περισσότερους από ένα μηχανισμούς δράσης, στους απογόνους τους.

Όσον αφορά το ζιζανιοκτόνο, οι σημαντικότεροι παράγοντες που επηρεάζουν την ανάπτυξη ανθεκτικών βιοτύπων ζιζανίων είναι η αποτελεσματικότητά τους, η υπολειμματική τους διάρκεια καθώς και ο μηχανισμός δράσης τους. Τέλος, οι παράγοντες που σχετίζονται με την εφαρμοζόμενη γεωργική πρακτική και την επιλογή της ανθεκτικότητας, αναφέρονται στη δόση εφαρμογής του ζιζανιοκτόνου, τη συχνότητα εφαρμογής του, τη χρήση μιγμάτων ζιζανιοκτόνων, την εναλλαγή των ζιζανιοκτόνων που εφαρμόζονται στον ίδιο αγρό, τη συνδυασμένη χρήση εναλλακτικών μεθόδων αντιμετώπισης (ολοκληρωμένη καταπολέμηση ζιζανίων), το εφαρμοζόμενο σύστημα αμειψισποράς των καλλιεργειών, καθώς και τον τρόπο κατεργασίας του εδάφους (Ελευθεροχωρινός, 2008).

3.4 Η ανθεκτικότητα των ζιζανίων σε παγκόσμια κλίμακα

Η πρώτη αναφορά για ανάπτυξη ανθεκτικού ζιζανίου αφορούσε στο ζιζανιοκτόνο 2,4-D (ανήκει στη χημική οικογένεια των φαινοξυαλκανοϊκών) και έγινε το 1957 στη Χαβάη (Hilton, 1957). Βέβαια, το 1968 για πρώτη φορά δημοσιεύτηκαν στοιχεία για την ανάπτυξη ανθεκτικών βιοτύπων του ζιζανίου μαρτιάκος (*Senecio vulgaris*), το οποίο παρουσίασε μειωμένη ευαισθησία στις τριαζίνες simazine και atrazine (Παπαπαναγιώτου, 2013). Έκτοτε, η πίεση επιλογής που άσκησαν οι επαναλαμβανόμενες επεμβάσεις ζιζανιοκτόνων με εξειδικευμένο μηχανισμό δράσης σε τεράστιες καλλιεργούμενες εκτάσεις συνετέλεσαν σε ραγδαία επιλογή ανθεκτικών πληθυσμών ζιζανίων. Μέχρι σήμερα έχουν αναφερθεί 515 ξεχωριστές περιπτώσεις (είδος ζιζανίου x μηχανισμό/θέση δράσης) ζιζανίων με ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα. Συνολικά, ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα έχει ταυτοποιηθεί σε 263 (διακόσια εξήντα τρία) είδη ζιζανίων (152 δικοτυλήδων και 111 μονοκοτυλήδων ειδών). Ανθεκτικοί πληθυσμοί σε διάφορα είδη ζιζανίων έχουν επιλεγεί στις 23 από τις 26 θέσεις δράσης ζιζανιοκτόνων και συνολικά σε 167 διαφορετικά ζιζανιοκτόνα. Σε παγκόσμια κλίμακα, έχουν αναφερθεί ανθεκτικά είδη ζιζανίων σε 94 διαφορετικές καλλιέργειες, σε 71 χώρες (Hear, 2021).

3.5 Εξέλιξη της ανθεκτικότητας στην Ελλάδα

Τα μέχρι σήμερα δεδομένα δείχνουν ότι στην Ελλάδα έχουν εμφανίσει ανθεκτικότητα 23 είδη ζιζανίων (Ελευθεροχωρινός, 2020; Hear, 2021) σε ζιζανιοκτόνα που αναστέλλουν: (1) τη ροή ηλεκτρονίων στο φωτοσύστημα II (PSII), (2) τη δράση του ενζύμου ACCase, (3) τη δράση του ενζύμου ALS και (4) τη δράση του ενζύμου EPSPS (Ελευθεροχωρινός, 2020). Αναλυτικότερα, το είδος **κοινή μουχρίτσα** (*Echinochloa crus-galli*) εμφάνισε ανθεκτικότητα στο ζιζανιοκτόνο propanil, το **τραχύ βλήτο** (*Amaranthus retroflexus*) και η **λουβουδιά**

(*Chenopodium album*) ανέπτυξαν ανθεκτικότητα στο ζιζανιοκτόνο metribuzin (Eleftherohorinos κ.ά., 2000), η **αγριοτομάτα** (στύφνος) (*Solanum nigrum*) ανέπτυξε ανθεκτικότητα στην τριαζίνη prometryn, η λεπτή ήρα (*Lolium rigidum*) ανέπτυξε πολλαπλή ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης των ενζύμων ACCase- και ALS- (chlorsulfuron, mesosulfuron+iodosulfuron, clodinafop, diclofop και tralkoxydim) (Kaloumenos κ.ά., 2012), η **κοινή παπαρούνα** (*Papaver rhoeas*) ανέπτυξε σταυρανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS [chlorsulfuron, tribenuron, triasulfuron, mesosulfuron+iodosulfuron (ουλφονουλουρίες), florasulam (τριαζολοπυρομιδίνη), pyriithiobac (πυριμιδινυλβενζοϊκό) και imazamox (ιμιδαζολινόνη)] (Kaloumenos και Eleftherohorinos, 2008), το πολυετές αγρωστώδες **βέλιουρας** (*Sorghum halepense*) ανέπτυξε διασταυρωτή ανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα quizalofop, propraquizafor και fluazifop-P- butyl τα οποία αναστέλλουν τη δράση του ενζύμου ACCase (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2017a; Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2022a), καθώς και τους ALS-αναστολείς foramsulfuron, rimsulfuron, nicosulfuron (σουλφονουλουρίες) και imazamox (ιμιδαζολινόνη) (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2022b), η **χειμερινή αγριοβρώμη** (*Avena sterilis*) ανέπτυξε διασταυρωτή ανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου ACCase, diclofop, clodinafop, fenoxarprop, tralkoxydim και pinoxaden (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2012, 2015), καθώς και στους ALS-αναστολείς mesosulfuron methyl+iodosulfuron methyl-sodium και pyroxsulam (Παπαπαναγιώτου κ.ά. 2017b), το είδος **όρθια μουχρίτσα** (*Echinochloa oryzicola*) ανέπτυξε σταυρανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα penoxsulam, bispyribac, imazamox, foramsulfuron, nicosulfuron και rimsulfuron (ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS) (Kaloumenos κ.ά., 2013a), το **κόκκινο ρύζι** (*Oryza sativa* var. *sylvatica*) ανέπτυξε σταυρανθεκτικότητα στις ιμιδαζολινόνες imazamox και imazethapyr (ALS-αναστολείς) (Kaloumenos κ.ά., 2013b), η **μικρόκαρπη φάλαρη** (*Phalaris minor*) στους ACCase-αναστολείς diclofop-methyl, clodinafop propargyl και fenoxarprop ethyl (Travlos, 2012), η **μοσχοκύπερη** (*Cyperus difformis*) στους ALS-αναστολείς azimsulfuron, halosulfuron, imazosulfuron (Ntoanidou κ.ά., 2016), το **άγριο σινάπι** (*Sinapis arvensis*) και το **ράπιστρο** (Ntoanidou κ.ά., 2019) στους ALS-αναστολείς tribenuron και imazamox (Ntoanidou κ.ά., 2017) ενώ **είδη κόνυζας** (*Conyza canadensis* και *C. albida*) ανέπτυξαν ανθεκτικότητα στο ζιζανιοκτόνο glyphosate (Travlos και Chachalis, 2013). Επίσης, πληθυσμοί των αγρωστωδών ζιζανίων **ανεμόχορτο** (*Apera spica-venti*) (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2017c; Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2022c) και **μίλιο** (*Milium vernale*) (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2017c) ανέπτυξαν ανθεκτικότητα σε ACCase- (diclofop, clodinafop propargyl) και ALS-αναστολείς (chlorsulfuron,

mesosulfuron+iodosulfuron, pyroxsulam), ενώ πληθυσμοί των ειδών **μικρόκαρπη** (*Galium spurium*), και **μεγαλόκαρπη** (*Galium aparine*) **κολλητσίδα** (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2017d; Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2020) και του είδους **μικρόκαρπη καμελίνα** (*Camelina microcarpa*) (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2017e), ανέπτυξαν ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς του ενζύμου ALS (chlorsulfuron, tribenuron, florasulam, pyroxsulam+florasulam, mesosulfuron+iodosulfuron). Τέλος, πρόσφατα αναφέρθηκε η επιλογή ανθεκτικότητας σε πληθυσμούς του είδους βλήτου *Amaranthus palmeri* στη σουλφονουλουρία nicosulfuron (ALS-αναστολέας) (Kanatas κ.ά., 2021).

3.6 Ανάπτυξη ανθεκτικότητας και σταυρανθεκτικότητας σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS ή AHAS

Τα ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ALS ενζύμου αποτελούν τα πιο ευρέως χρησιμοποιούμενα ζιζανιοκτόνα παγκοσμίως. Βέβαια, η ικανότητα τους να επιλέγουν-αναπτύσσουν εύκολα (με ταχύ ρυθμό) ανθεκτικούς βιότυπους ζιζανίων είναι το μεγαλύτερο μειονέκτημα που παρουσιάζουν. Αυτό τεκμαίρεται από το γεγονός ότι μετά από 4-5 χρόνια χρήσης του ζιζανιοκτόνου chlorsulfuron (ανήκει στη χημική οικογένεια των σουλφονουλουριών) διαπιστώθηκαν στη Βόρεια Αμερική (1987) ανθεκτικοί βιότυποι των ζιζανίων *Lactuca serriola* L. (αγριομάρουλο) και *Kochia scoparia* [L.] Schrad (Ελευθεροχωρινός, 2008). Από τότε ο αριθμός των ανθεκτικών βιοτύπων ζιζανίων στους ALS-αναστολείς αυξήθηκε σημαντικά και το 2000 υπερέβαινε τον αριθμό ανθεκτικών ειδών στα διπυριδύλια και στις τριαζίνες που είχαν ήδη χρησιμοποιηθεί για 40 περίπου χρόνια. Η εκτεταμένη χρήση των ζιζανιοκτόνων με το συγκεκριμένο μηχανισμό δράσης, καθώς και ευκολία με την οποία επιλέγουν ανθεκτικούς πληθυσμούς σε σύγκριση με άλλους μηχανισμούς δράσης (Beckie και Tardif, 2012), συνετέλεσε στην επιλογή μεγάλου αριθμού ανθεκτικών βιοτύπων που ανήκουν σε 160 διαφορετικά είδη (62 αγρωστώδη και 98 πλατύφυλλα) ζιζανίων (Heap, 2021).

Το ένζυμο οξικογαλακτική συνθάση (ALS) αποτελεί τη θέση δράσης των ζιζανιοκτόνων που ανήκουν στις χημικές οικογένειες των σουλφονουλουριών, των ιμιδαζολινών, των τριαζολοπυριμιδινών, των πυριμιδινολοθειοβενζοϊκών και των σουλφονουλαμινοκαρβονουλοτριαζολινών (Ελευθεροχωρινός, 2008). Το ένζυμο αυτό καταλύει δυο παράλληλες αντιδράσεις κατά την βιοσύνθεση των αμινοξέων με διακλαδισμένη αλυσίδα άνθρακα (της βαλίνης, της λευκίνης και της ισολευκίνης). Η σημαντικότερη ομάδα των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης του ενζύμου ALS είναι οι σουλφονουλουρίες.

Οι παραγωγοί χρησιμοποιούν εκτεταμένα σε επαναλαμβανόμενες επεμβάσεις εδώ και πολλά χρόνια ζιζανιοκτόνα αυτού του μηχανισμού δράσης, επειδή είναι αποτελεσματικά εναντίον πολλών πλατύφυλλων και ορισμένων αγρωστωδών ζιζανίων, αλλά και λόγω της χαμηλής δόσης εφαρμογής, της μεγάλης υπολειμματικής τους διάρκειας, της εκλεκτικότητας και της χαμηλής τοξικότητας που εμφανίζουν στα καλλιεργούμενα φυτά (Ελευθεροχωρινός, 2008). Τα συγκεκριμένα ζιζανιοκτόνα χρησιμοποιούνται σε δόσεις μικρότερες κατά 10 ως 100 φορές σε σχέση με εκείνες που ήδη χρησιμοποιούνται. Παρόλα αυτά, ο χρόνος παραμονής ορισμένων δραστικών ουσιών της χημικής οικογένειας των σουλφονουλουριών είναι μεγαλύτερος από έναν χρόνο αν και οι δόσεις είναι πολύ μικρότερες από τις δόσεις δραστικών ουσιών άλλων δραστικών ουσιών, διαφορετικών χημικών οικογενειών (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Ο μηχανισμός ανθεκτικότητας των περισσότερων βιότυπων οφείλεται στην τροποποίηση της θέσης δράσης των ζιζανιοκτόνων αυτών (ένζυμο ALS ή AHAS), το οποίο κωδικοποιείται εντός του πυρήνα και μέσω ενός πεπτιδίου-μεταφορέα μεταφέρεται εντός των χλωροπλαστών όπου γίνεται η σύνθεση των τριών αμινοξέων διακλαδισμένης αλυσίδας άνθρακα (Tranel και Wright, 2002). Η τροποποίηση της θέσης δράσης των προαναφερθέντων ζιζανιοκτόνων και η επακόλουθη ανάπτυξη ανθεκτικότητας ελέγχεται από ένα γονίδιο. Μέχρι σήμερα έχουν ταυτοποιηθεί περισσότερες από 20 αντικαταστάσεις αμινοξέων σε 8 θέσεις του ALS γονιδίου, οι οποίες προσδίδουν ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς του ενζύμου ALS (Beckie και Tardif, 2012; Tranel και Wright, 2002).

Αναφορικά με την ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της βιόσυνθεσης αμινοξέων με διακλαδισμένη αλυσίδα (μέσω αναστολής της δράσης του ενζύμου ένζυμο ALS), οι πληθυσμοί των ζιζανίων με βάση τη θέση αντικατάστασης των αμινοξέων του ενζύμου και την προκαλούμενη ανάπτυξη ανθεκτικότητας/σταυρανθεκτικότητας μπορούν να καταταγούν σε διάφορες ομάδες. Στην πρώτη ομάδα, η αντικατάσταση του αμινοξέος αλανίνη (Ala) από το αμινοξύ θρεονίνη (Thr) στη θέση 122 του ALS γονιδίου [Ala122Thr] προσδίδει ανθεκτικότητα στις ιμιδαζολιόνες, ενώ οι πληθυσμοί των ζιζανίων παραμένουν ευαίσθητοι στις σουλφονουλουρίες και τα πυριμιδινυλθειοβενζοϊκά ζιζανιοκτόνα (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Στη δεύτερη ομάδα ανήκουν πληθυσμοί με σταυρανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα των σουλφονουλουριών, πυριμιδινυλθειοβενζοϊκών, τριαζολοπυριμιδινών, αλλά ευαισθησία στα ζιζανιοκτόνα της χημικής οικογένειας των ιμιδαζολινών, λόγω αντικατάστασης του

αμινοξέος προλίνη (Pro) από διάφορα αμινοξέα στη θέση 197 του *ALS* γονιδίου [Pro197Thr/Ala/Leu/Ser/Arg/Ile/Gln/His/Asn] (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Η αντικατάσταση του αμινοξέος αλανίνη (Ala) από βαλίνη (Val) στη θέση 205 του *ALS* γονιδίου [Ala205Val] διαμορφώνει ένα προφίλ (πρότυπο) ανθεκτικότητας πληθυσμών με σταυρανθεκτικότητα στις ιμιδαζολινόνες, αλλά μέτρια ανθεκτικότητα ή ευαισθησία στις σουλφονουλουργίες, τις τριαζολοπυριμιδίνες και τα πυριμιδινυλθειοβενζοϊκά ζιζανιοκτόνα (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Η αντικατάσταση του αμινοξέος ασπαρτικό (Asp) από το αμινοξύ γλουταμικό (Glu) στη θέση 376 του *ALS* γονιδίου [Asp376Glu], καθιστά τους επιλεγέντες πληθυσμούς των ζιζανίων ανθεκτικούς σε όλα τα ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου *ALS* (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Προσέτι, η αντικατάσταση της αργινίνης (Arg) από το αμινοξύ ιστιδίνη (His) στη θέση 377 του *ALS* γονιδίου [Arg377His] προσδίδει σε πληθυσμούς ζιζανίων σταυρανθεκτικότητα στις σουλφονουλουργίες, αλλά όχι στα ζιζανιοκτόνα της χημικής οικογένειας των ιμιδαζολινών ή των πυριμιδινυλθειοβενζοϊκών (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Στην επόμενη ομάδα συγκαταλέγονται πληθυσμοί ζιζανίων με υψηλή ένταση σταυρανθεκτικότητας σε ζιζανιοκτόνα που ανήκουν σε όλες τις χημικές οικογένειες των *ALS*-αναστολέων, λόγω αντικατάστασης του αμινοξέος τρυπτοφάνη (Trp) από λευκίνη (Leu) στη θέση 574 του *ALS* γονιδίου [Trp574Leu] (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Η αντικατάσταση του αμινοξέος σερίνη (Ser) από το αμινοξύ θρεονίνη (Thr) στη θέση 653 του *ALS* γονιδίου [Ser653Thr/Asn] καθιστά πληθυσμούς ζιζανίων σταυρανθεκτικούς στα ζιζανιοκτόνα της χημικής οικογένειας των ιμιδαζολινών και ταυτόχρονα ευαίσθητους στα ζιζανιοκτόνα της χημικής οικογένειας των σουλφονουλουργιών. Όμως η αντικατάσταση της σερίνης από ασπαραγίνη (Asn) ή ισολευκίνη (Ile) [Ser653Asn/Ile] προσδίδει υψηλή σταυρανθεκτικότητα στις ιμιδαζολινόνες και τα πυριμιδινυλθειοβενζοϊκά ζιζανιοκτόνα, αλλά ταυτόχρονα μέτριας έντασης ανθεκτικότητα στις σουλφονουλουργίες, τις τριαζολοπυριμιδίνες και τις σουλφονουλαμινοκαρβονυλοτριαζολινόνες (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Τέλος, η αντικατάσταση του αμινοξέος γλυκίνη (Gly) από το ασπαρτικό οξύ (Asp) στη θέση 654 του *ALS* γονιδίου [Gly654Asp] παρέχει υψηλής έντασης σταυρανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα της χημικής οικογένειας των ιμιδαζολινών και μέτρια διασταυρούμενη ανθεκτικότητα στις σουλφονουλουργίες και τις σουλφονουλαμινοκαρβονυλοτριαζολινόνες (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Ωστόσο, υπάρχουν και διάφοροι πληθυσμοί ζιζανίων των οποίων η ανθεκτικότητα οφείλεται στον μεταβολισμό των ζιζανιοκτόνων μέσω υδροξυλίωσης και στη συνέχεια μέσω σχηματισμού ενός συμπλόκου με γλυκόζη (Tranel και Wright, 2002).

3.7 Ανάπτυξη ανθεκτικότητας και σταυρανθεκτικότητας σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase

Η συνεχής και μακρόχρονη χρήση των ζιζανιοκτόνων της ομάδας αυτής για περισσότερο από 45 έτη συνέβαλε στην επιλογή/ανάπτυξη ανθεκτικότητας σε πληθυσμούς/βιοτύπους 50 ειδών αγρωστωδών ζιζανίων (Hear, 2021). Σημαντικά αγρωστώδη ζιζάνια στα οποία επιλέχθηκε ευρύτατα ανθεκτικότητα στους ACCase-αναστολείς είναι η λεπτή ήρα (*Lolium rigidum*), το συγγενές είδος πολύναθη ήρα (*Lolium multiflorum*), η αλεπονουρά (*Alopecurus myosuroides*), διάφορα είδη αγριοβρώμης (*Avena fatua*, *A. sterilis*) και είδη φάλαρης (*Phalaris minor*, *P. brachystachys*, *P. paradoxa*) (Kaundun, 2014; Hear, 2021). Τα ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου καρβοξυλάση του ακέτυλο-συνένζυμου A (ACCase) αποτελούν μια σημαντική ομάδα ζιζανιοκτόνων (από εμπορικής πλευράς), καθώς είναι ιδιαίτερα αποτελεσματικά, εκλεκτικά, μεταφυτρωτικά αγρωστωδοκτόνα. Όπως προαναφέρθηκε, τα ζιζανιοκτόνα που αναστέλλουν τη δράση του ενζύμου ACCase ανήκουν σε τρεις χημικές οικογένειες και συγκεκριμένα στα αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά οξέα (-FOPs), στις κυκλοεξανδιόνες (-DIMs) και στις φαινυλοπυραζολίνες (-DENs) (Kaundun, 2014).

Η ανάπτυξη ανθεκτικών βιοτύπων σε ζιζανιοκτόνα που αναστέλλουν το ένζυμο καρβοξυλάση του ακέτυλο-συνενζύμου A (ACCase) οφείλεται κυρίως στην τροποποίηση της θέσης δράσης (ACCase) και δευτερευόντως στο μεταβολισμό των ζιζανιοκτόνων. Μεταξύ των αγρωστωδών ζιζανίων, τα είδη αλεπονουρά (*Alopecurus myosuroides*), ήρα λεπτή (*Lolium rigidum*), καθώς και τα είδη του γένους *Avena* spp., είναι αυτά που έχουν μελετηθεί περισσότερο σε βιοχημικό και μοριακό επίπεδο και για τα οποία έχει βρεθεί ο μεγαλύτερος αριθμός μεταλλάξεων στο ACCase ένζυμο (Kaundun, 2014). Η ανθεκτικότητα των πληθυσμών των αγρωστωδών ζιζανίων που σχετίζεται με το ένζυμο αυτό βρέθηκε ότι οφείλεται ή στην αυξημένη δράση της ευαίσθητης μορφής του ενζύμου ACCase ή στην αδυναμία πρόσδεσής του με τα προαναφερθέντα ζιζανιοκτόνα.

Αξίζει να αναφερθεί ότι σε είδη ζιζανίων τα οποία διαθέτουν εξαπλοειδές γένωμα [αγριοβρώμη (*Avena* spp.) και μουχρίτσα (*Echinochloa* spp.)], εκφράζονται και τα τρία ομόλογα γονίδια που κωδικοποιούν το ένζυμο ACCase. Η παρουσία (επιλογή) μιας μετάλλαξης εισφέρει σχετικά χαμηλά επίπεδα έντασης ανθεκτικότητας στα εξαπλοειδή είδη

ζιζανίων, σε σύγκριση με τα είδη ζιζανίων που διαθέτουν διπλοειδές γένωμα [π.χ. ήρα λεπτή (*Lolium rigidum*)]. Η επίδραση αυτού του φαινομένου ‘αραίωσης’ θα μπορούσε να ερμηνεύσει τη βραδύτερη επιλογή της ανθεκτικότητας στα ζιζανιοκτόνα-αναστολείς του ενζύμου ACCase στα είδη του γένους *Avena*, συγκριτικά με τα διπλοειδή είδη του γένους *Lolium* (είδη ήρας) Caundun, 2014).

Εξειδικευμένες σημειακές μεταλλάξεις στο ACCase γονίδιο είναι υπεύθυνες για την τροποποίηση του ενζύμου-στόχου δράσης και για την εκδήλωση συγκεκριμένων προτύπων σταυρανθεκτικότητας (resistance profiles) στα ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase. Οι περιπτώσεις σταυρανθεκτικότητας, που έχουν καταγραφεί μέχρι σήμερα, κατατάσσονται σε πέντε ομάδες.

Στην πρώτη ομάδα συγκαταλέγονται πληθυσμοί αγρωστωδών ζιζανίων που εκδηλώνουν ανθεκτικότητα στην κυκλοεξανδιόνη sethoxydim, σταυρανθεκτικότητα σε ορισμένα αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα, καθώς και σε ορισμένα ζιζανιοκτόνα των κυκλοεξανδιονών και μικρότερη ένταση ανθεκτικότητας στην φαινυλοπυραζολίνη pinoxaden. Το ανωτέρω πρότυπο σταυρανθεκτικότητας διαμορφώνεται συνέπεια αντικατάστασης του αμινοξέος ισολευκίνη (Ile) από λευκίνη (Leu) ή βαλίνη (Val) στη θέση 1781 του ACCase γονιδίου [Ile1781Leu/Val] (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Στη δεύτερη ομάδα περιλαμβάνονται πληθυσμοί που εκδηλώνουν ανθεκτικότητα μόνο στα ζιζανιοκτόνα fenoxarpro και diclofor-methyl των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών οξέων και ταυτόχρονα ευαισθησία στα υπόλοιπα αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα, καθώς και τα ζιζανιοκτόνα των κυκλοεξανδιονών και φαινυλοπυραζολινών. Στους πληθυσμούς αυτούς λόγω μετάλλαξης, έχει επιλεγεί η αντικατάσταση του αμινοξέος τρυπτοφάνη (Trp) από το αμινοξύ κυστεΐνη (Cys) στη θέση 1999 του ACCase γονιδίου [Trp1999Cys] (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Στην τρίτη ομάδα περιλαμβάνονται πληθυσμοί που εκδηλώνουν υψηλής έντασης σταυρανθεκτικότητα στα περισσότερα μέλη των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών ζιζανιοκτόνων και στην φαινυλοπυραζολίνη pinoxaden, αλλά χαμηλή ένταση ανθεκτικότητας στις κυκλοεξανδιόνες. Υπεύθυνη για το συγκεκριμένο πρότυπο ανθεκτικότητας είναι η αντικατάσταση του αμινοξέος τρυπτοφάνη (Trp) από το αμινοξύ κυστεΐνη (Cys) στη θέση 2027 του ACCase γονιδίου [Trp2027Cys] (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Στην τέταρτη ομάδα περιλαμβάνονται πληθυσμοί αγρωστωδών ζιζανίων που εμφανίζουν μέτρια έως υψηλή ένταση σταυρανθεκτικότητας στα αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα, αλλά μικρότερη ένταση ανθεκτικότητας ή ευαισθησία στο pinoxaden και τα ζιζανιοκτόνα της χημικής οικογένειας των κυκλοεξανδιονών. Στους πληθυσμούς αυτούς

λόγω μετάλλαξης, έχει επιλεγεί η αντικατάσταση του αμινοξέος ισολευκίνη (Ile) από ασπαραγίνη (Asn) ή βαλίνη (Val) στη θέση 2041 του ACCase γονιδίου [Ile 2041Asn], ή η αντικατάσταση του αμινοξέος γλυκίνη (Gly) από αλανίνη (Ala) στη θέση 2096 του ACCase γονιδίου [Gly2096Ala] (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Στην πέμπτη ομάδα συγκαταλέγονται πληθυσμοί που εκδηλώνουν υψηλής έντασης σταυρανθεκτικότητα στα αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα, στα περισσότερα μέλη των κυκλοεξανδίων, καθώς και της φαινυλοπυραζολίνης pinoxaden, συνέπεια αντικατάστασης του αμινοξέος ασπαρτικό οξύ (Asp) από γλυκίνη (Gly) στη θέση 2078 του ACCase γονιδίου [Asp2078Gly] ή του αμινοξέος κυστεΐνη (Cys) από αργινίνη (Arg) στη θέση 2088 του ACCase γονιδίου [Cys2088Arg] (Ελευθεροχωρινός, 2020).

3.8 Ανθεκτικότητα που δεν οφείλεται σε τροποποίηση της θέσης δράσης (non-target-site resistance, NTSR)

Μερικοί βιότυποι των ζιζανίων *Lolium rigidum* και *Avena sterilis* είναι ανθεκτικοί στο ζιζανιοκτόνο diclofop-methyl λόγω της ικανότητας των φυτών για μεταβολισμό του ζιζανιοκτόνου [υδροξυλίωση που καταλύεται από το ένζυμο μονοοξυγονάση (CytP₄₅₀)]. Επίσης, βιότυποι των ζιζανίων *Alopecurus myosuroides* και *Echinochloa phyllorogon* είναι ανθεκτικοί στο ζιζανιοκτόνο fenoxaprop-p-ethyl λόγω του προαναφερθέντος μηχανισμού μεταβολισμού, αλλά και ένα βιότυπος του ζιζανίου *Digitaria sanguinalis* (αιματόχορτο) είναι ανθεκτικός στο ζιζανιοκτόνο fluazifop-p-butyl λόγω του ίδιου μηχανισμού μεταβολισμού. Τέλος, μερικοί βιότυποι των ζιζανίων *Lolium spp.* και *Alopecurus myosuroides* είναι ανθεκτικοί στα ζιζανιοκτόνα των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών και κυκλοεξανδίων λόγω της ικανότητας των φυτών για μεταβολισμό των ζιζανιοκτόνων. Ο μεταβολισμός των ζιζανιοκτόνων καταλύεται από τα ένζυμα γλουταθειόνη-S-τρανσφεράση (GST) και γλυκοζυλτρανσφεράση (GT). Μερικοί βιότυποι των ζιζανίων *Lolium rigidum* και *Avena fatua* πιστεύεται ότι οφείλουν την ανθεκτικότητά τους στο ζιζανιοκτόνο diclofop-methyl, στην ικανότητα των κυτταρικών μεμβρανών τους να μην υφίσταται αποδιοργάνωση (ή στην ικανότητα των φυτών να επιδιορθώνουν τις κυτταρικές μεμβράνες) μετά την εφαρμογή αυτού του ζιζανιοκτόνου) (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Τα τελευταία χρόνια η ανθεκτικότητα που δεν οφείλεται σε τροποποίηση της θέσης δράσης των ζιζανιοκτόνων αναγνωρίζεται ως ο κυρίαρχος μηχανισμός που καθιστά τα αγρωστώδη ζιζάνια ανθεκτικά στα ζιζανιοκτόνα-αναστολείς του ενζύμου καρβοξυλάση τυ ακέτυλο-συνένζυμου A (Délye κ.ά., 2013; Kaundun, 2014). Η διαπίστωση αυτή αφορά ιδιαίτερα στα είδη αλεπονουρά (*Alopecurus myosuroides*), ήρα λεπτή (*Lolium rigidum*) και

ήρα πολύανθη (*Lolium multiflorum*). Επιπρόσθετα, έχει διαπιστωθεί ότι η ανθεκτικότητα αυτής της μορφής συνυπάρχει σε πληθυσμούς ζιζανίων που χαρακτηρίζονται από ανθεκτικότητα λόγω τροποποίησης της θέσης δράσης των ζιζανιοκτόνων (Kaundun κ.ά., 2013). Συχνά, αναφέρεται ότι αυτή η μορφή ανθεκτικότητας είναι υπεύθυνη για την εκδήλωση (ανάπτυξη) χαμηλών επιπέδων έντασης ανθεκτικότητας στους πληθυσμούς των ζιζανίων, με συνέπεια να καθίσταται δυνατή η αποτελεσματική καταπολέμηση των ανθεκτικών ζιζανίων όταν εκτίθενται στις επεμβάσεις σε νεαρό στάδιο ανάπτυξης. Οφείλεται σε ένα σημαντικό εύρος διαφορετικών μηχανισμών στους οποίους συγκαταλέγονται η μειωμένη διείσδυση, η ανάρσωση της μετακίνησης, ή/και ο αυξημένος μεταβολισμός των ξενοβιοτικών ουσιών (ζιζανιοκτόνων).

Ο μεταβολισμός των ζιζανιοκτόνων (ACCase-αναστολέων) στα ανθεκτικά φυτά συμπεριλαμβάνει αρχικά οξείδωση και ακολούθως σχηματισμό συμπλόκων. Αξίζει να αναφερθεί ότι η δράση των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών ζιζανιοκτόνων εναντίον των αγρωστώδων ζιζανίων οφείλεται στην ταχύτερη υδρόλυση του εστέρα σε οξύ (ενεργός μορφή) (Cummins και Edwards, 2004), η οποία όμως δεν ακολουθείται από περαιτέρω μεταβολισμό. Τα ένζυμα μονοοξυγονάσες CytP₄₅₀ εμφανίζοντας ποικίλη εξειδίκευση στα υποστρώματα εμπλέκονται στην ανθεκτικότητα των ζιζανίων λόγω μεταβολισμού των ζιζανιοκτόνων καθώς καταλύουν αντιδράσεις μετατροπής των ζιζανιοκτόνων (υδροξυλίωση, N-απαλκυλίωση, O-απαλκυλίωση, σουλφοξείδωση, S-οξείδωση) εντός των φυτών. Αξίζει να αναφερθεί ότι και το ένζυμο γλουταθειόνη-S-τρανσφεράση (GST) λαμβάνει μέρος στη δεύτερη φάση μεταβολισμού των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων καθώς καταλύει τον σχηματισμό συμπλόκων ζιζανιοκτόνων με συστατικό των κυττάρων (το τριπεπτίδιο γλουταθειόνη) μετά τη μετατροπή τους λόγω καταλυτικής δράσης των μονοοξυγονασών (CytP₄₅₀) (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Επιπλέον, μπορεί να προέλθει μέσω της χρήσης προστατευτικών ουσιών (safeners) καθώς αυτές αυξάνουν τη δραστηριότητα (ενεργότητα) των περοξειδασών των φ- και λ-τρανσφερασών της γλουταθειόνης (Kaundun, 2014).

Ορισμένα αγρωστώδη είδη (*Festuca rubra*, *Festuca ovina*, *Poa annua*, *Vulpia bromoides*) είναι ανθεκτικά στα ζιζανιοκτόνα των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών και κυκλοεξανδιονών όχι λόγω ανάπτυξης ενός εκ των προαναφερθέντων μηχανισμών ανθεκτικότητας εξαιτίας της ασκούμενης έντονης πίεσης επιλογής. Τα είδη αυτά είχαν εξαρχής (πριν από την έκθεσή τους σε αυτά τα ζιζανιοκτόνα) φυσική αντοχή που οφειλόταν σε ανθεκτικό ένζυμο ACCase (Ελευθεροχωρινός, 2008). Ειδικότερα, η φυσική τους αντοχή οφείλεται σε αντικατάσταση του αμινοξέος ισολευκίνη (Ile) στη θέση 1781 του ACCase

γονιδίου από λευκίνη (Leu). Η αντικατάσταση αυτή δεν επιτρέπει την πρόσδεση των ζιζανιοκτόνων στην καρβοξυλοτρανσφεράση του ενζύμου ACCase, με συνέπεια τη μη αναστολή της δράσης του ενζύμου (Délye κ.ά, 2005).

3.9 Πολλαπλή ανθεκτικότητα

Μερικά είδη ζιζανίων, εκτός από την ανάπτυξη σταυρανθεκτικότητας, έχουν αναπτύξει πολλαπλή ανθεκτικότητα σε περισσότερα ζιζανιοκτόνα που ανήκουν σε οικογένειες με διαφορετικούς μηχανισμούς δράσης ή μεταβολισμού. Η μορφή αυτής της ανθεκτικότητας των ζιζανίων είναι η δυσκολότερη από πλευράς αποτελεσματικής διαχείρισής τους, καθώς καθιστά αδύνατη την περαιτέρω χρήση πολλών ζιζανιοκτόνων που ανήκουν σε διαφορετικές χημικές οικογένειες με διαφορετικούς μηχανισμούς δράσης. Το χαρακτηριστικότερο παράδειγμα πολλαπλής ανθεκτικότητας αφορά ένα πληθυσμό του είδους ήρα λεπτή (*Lolium rigidum*) ο οποίος ανακαλύφθηκε στην Αυστραλία και είχε αναπτύξει πολλαπλή ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα που ανήκαν σε οκτώ διαφορετικές χημικές οικογένειες και σε τέσσερις διαφορετικούς μηχανισμούς δράσης: (1) αναστολής της λειτουργίας του φωτοσυστήματος PSII (παράγωγα ουρίας-τριαζίνες-τριαζιόνες), (2) αναστολής της δράσης του ενζύμου ALS (σουλφονουρίες-ιμιδαζολιόνες), (3) αναστολής του ενζύμου ACCase (αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά-κυκλοεξανδιόνες), (4) αναστολής βιοσύνθεσης μεγάλου μήκους αλυσίδας λιπαρών οξέων (VLCFAs: χλωροακεταμίδια). Αξίζει να αναφερθεί ότι ο πληθυσμός αυτός προήλθε από έναν αγρό όπου είχαν εφαρμοστεί τα ζιζανιοκτόνα diuron (παράγωγο ουρίας), chlorsulfuron (σουλφονουρία), atrazine (τριαζίνη), paraquat (διπυριδύλιο) και diclofor-methyl (αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκό) για 17, 6, 5, 3 και 2 χρόνια, αντιστοίχως. Τα δεδομένα αυτά δείχνουν ότι ορισμένοι βιότυποι ζιζανίων μπορούν να αναπτύξουν μη αναμενόμενη ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα που χρησιμοποιήθηκαν για δύο μόνο χρόνια (diclofor methyl) ή σε ζιζανιοκτόνα που δεν είχαν χρησιμοποιηθεί προηγουμένως (χλωροακεταμίδια) εναντίον επιλεγμένων πληθυσμών ζιζανίων (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Πολλαπλή ανθεκτικότητα, σύμφωνα με τους Hear και LeBaron (2001), δεν είναι μόνο 'η ανθεκτικότητα ενός ζιζανίου σε ζιζανιοκτόνα που ανήκουν σε οικογένειες με διαφορετικούς μηχανισμούς δράσης ή μεταβολισμού' αλλά και 'η ανθεκτικότητα ενός βιότυπου ζιζανίου σε ένα ζιζανιοκτόνο εξαιτίας της ύπαρξης περισσότερων μηχανισμών ανθεκτικότητας'. Το χαρακτηριστικότερο παράδειγμα μιας τέτοιας πολλαπλής ανθεκτικότητας είναι η περίπτωση ενός πληθυσμού του ζιζανίου *Lolium rigidum* από την Αυστραλία, ο οποίος ανέπτυξε πολλαπλή ανθεκτικότητα στο chlorsulfuron μέσω της

ικανότητας των φυτών να μεταβολίζουν το ζιζανιοκτόνο, αλλά και μέσω της έκφρασης εντός των φυτών ανθεκτικού ενζύμου ALS (τροποποίηση της θέσης δράσης). Η ανθεκτικότητα αυτής της μορφής ελέγχεται από δύο τουλάχιστον γονίδια (Ελευθεροχωρινός 2008).

3.10 Μέθοδοι διαχείρισης της ανθεκτικότητας

Υπάρχουν διάφορα μέτρα που μπορούν να ληφθούν για τη μείωση της πιθανότητας επιλογής νέων βιοτύπων/πληθυσμών με ανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα. Ειδικότερα, η εναλλαγή ζιζανιοκτόνων και η χρήση μιγμάτων ζιζανιοκτόνων μειώνει την πιθανότητα ανάπτυξης ανθεκτικών βιοτύπων καθώς παρέχει την δυνατότητα για:

- (α) περιορισμένη χρήση ενός και μόνο ζιζανιοκτόνου
- (β) χρήση μιγμάτων ζιζανιοκτόνων με διαφορετικό μηχανισμό δράσης
- (γ) διαδοχική εφαρμογή επεμβάσεων στην ίδια καλλιέργεια με ζιζανιοκτόνα διαφορετικού μηχανισμού δράσης
- (δ) χρήση μη εκλεκτικών και ευρέως φάσματος ζιζανιοκτόνων στα πρώιμα εμφανιζόμενα ζιζάνια.

Η αμειψισπορά μπορεί να αποτρέψει την επιλογή ανθεκτικών βιοτύπων μέσω της δυνατότητας που παρέχει για:

- (α) αποφυγή έκθεσης των ζιζανίων για μεγάλο χρονικό διάστημα στο ίδιο ζιζανιοκτόνο
- (β) εφαρμογή άλλων μεθόδων αντιμετώπισης των ζιζανίων και σε διαφορετικό χρόνο
- (γ) εφαρμογή άλλων ζιζανιοκτόνων λόγω ανάπτυξης διαφορετικής καλλιέργειας
- (δ) καλλιέργεια ανταγωνιστικότερων καλλιεργούμενων φυτών εναντίον των ζιζανίων

Επιπλέον, μέτρα που συμβάλλουν στη μείωση του κινδύνου εμφάνισης και της εδραίωσης ανθεκτικών σε ζιζανιοκτόνα πληθυσμών ζιζανίων είναι:

- (α) η καλή προετοιμασία της σποροκλίνης
- (β) η χρήση πιστοποιημένου σπόρου
- (γ) η κατάλληλη εποχή σποράς
- (δ) η πυκνότερη και σε ομοιόμορφο βάθος σπορά
- (ε) η ορθή χρήση του νερού και των λιπασμάτων

Τα καλλιεργητικά μέτρα εξασφαλίζουν γρήγορη και ομοιόμορφη εγκατάσταση μιας υγιούς καλλιέργειας, η οποία παρουσιάζει μεγαλύτερη ανταγωνιστική ικανότητα εναντίον των ζιζανίων. Επίσης, η κατεργασία του εδάφους με βαθύ όργωμα μειώνει περισσότερο την πιθανότητα επιλογής και τον ρυθμό ανάπτυξης ανθεκτικών ζιζανίων στα ζιζανιοκτόνα, σε σχέση με την ελάχιστη κατεργασία του εδάφους. Αυτό αποδίδεται στο ότι το βαθύ όργωμα αναστρέφει το έδαφος και 'κατανέμει' τους σπόρους των ανθεκτικών ζιζανίων σε μεγάλο

βάθος με αποτέλεσμα να μειώνεται η ποσότητά τους κοντά στην επιφάνεια του εδάφους, όπου αυτοί φυτρώνουν ευκολότερα και ακολούθως αναπτύσσονται σε ανθεκτικά φυτά (Ελευθεροχωρινός, 2008). Η υιοθέτηση των παραπάνω μέτρων σε συνδυασμό με την χρησιμοποίηση/εφαρμογή αποτελεσματικών ζιζανιοκτόνων, συμβάλλει στην αντιμετώπιση των ζιζανίων και στη μείωση της πιθανότητας επιλογής ανθεκτικών βιοτύπων σε ζιζανιοκτόνα.

Η ολοκληρωμένη διαχείριση των ζιζανίων, που βασίζεται στη συνδυασμένη αξιοποίηση διαφορετικών μεθόδων αντιμετώπισης των ζιζανίων και δεν βασίζεται/εξαρτάται αποκλειστικά στη χημική αντιμετώπισή τους (στοχεύει στη διαχείριση των ζιζανίων με περιορισμό των επεμβάσεων των ζιζανιοκτόνων στις απολύτως απαραίτητες), είναι το σύστημα με τη μεγαλύτερη συμβολή στη μείωση της πιθανότητας ανάπτυξης ανθεκτικών ζιζανίων, αφού έχει ως στόχο τη διαχείριση και όχι την πλήρη εξάλειψή τους (άσκηση μη ισχυρής πίεσης επιλογής) (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Τέλος, η αντιμετώπιση των ήδη αναπτυχθέντων ανθεκτικών βιοτύπων ενός ζιζανίου μπορεί να γίνει με: (α) εφαρμογή άλλων ζιζανιοκτόνων που έχουν διαφορετικό μηχανισμό δράσης, (β) εφαρμογή άλλης (μη χημικής) μεθόδου, (γ) αμειψισπορά που επιτρέπει την εφαρμογή άλλων ζιζανιοκτόνων και άλλων μεθόδων καταπολέμησης, (δ) καλλιέργεια γενετικώς τροποποιημένων φυτών με ανθεκτικότητα σε ευρέως φάσματος, μη-εκλεκτικά, μεταφυτρωτικά ζιζανιοκτόνα.

Σκοπός της παρούσας εργασίας

Αφορμή για την εκπόνηση της παρούσας μελέτης αποτέλεσαν παράπονα που εκφράστηκαν από παραγωγούς χειμερινών σιτηρών σε περιοχές της δυτικής και της κεντρικής Μακεδονίας, αναφορικά με μειωμένη αποτελεσματικότητα των επεμβάσεων με τα ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης των ενζύμων ACCase- και ALS- εναντίον του ζιζανίου χειμερινή αγριοβρώμη (*A. sterilis* L.). Ο συνδυασμός της μειωμένης αποτελεσματικότητας των επεμβάσεων και της συνεχώς αυξανόμενης έκτασης του προβλήματος επέβαλε την ανάγκη διερεύνησης της ενδεχόμενης επιλογής ανθεκτικότητας στα ζιζανιοκτόνα με τους ανωτέρω μηχανισμούς δράσης.

Σκοπός της παρούσας μελέτης ήταν να διερευνηθεί: (1) αν η μειωμένη αποτελεσματικότητα των εκλεκτικών στις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών, μεταφωτρωτικών ζιζανιοκτόνων εναντίον του ζιζανίου αγριοβρώμη οφειλόταν σε επιλογή ανθεκτικότητας, (2) αν μεταξύ των πληθυσμών του ζιζανίου επιλέχθηκε ταυτόχρονα σταυρανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα clodinafop propargyl, pinoxaden και clethodim (ACCase-αναστολείς) ή στα ζιζανιοκτόνα mesosulfuron-methyl+iodosulfuron methyl-sodium και pyroxsulam (ALS-αναστολείς), (3) αν μεταξύ κάποιων πληθυσμών του ζιζανίου επιλέχθηκε ταυτόχρονα, πολλαπλή ανθεκτικότητα και στους δύο μηχανισμούς δράσης. Επίσης, η παρούσα μελέτη αποσκοπούσε στη διερεύνηση της συχνότητας εμφάνισης και της έντασης της επιλογής ανθεκτικότητας (σε έναν ή και στους δύο διαθέσιμους μηχανισμούς δράσης για πραγματοποίηση μεταφωτρωτικών επεμβάσεων) σε διάφορες σημαντικές περιοχές καλλιέργειας χειμερινών σιτηρών στη βόρεια Ελλάδα.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ ΤΕΤΑΡΤΟ

ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ

4.1 ΥΛΙΚΑ-ΜΕΘΟΔΟΙ

Σαράντα (40) επιλεγμένοι πληθυσμοί του είδους χειμερινή αγριοβρώμη (*Avena sterilis* L.) αξιολογήθηκαν σε πειράματα φυτοδοχείων για πιθανή ανάπτυξη ανθεκτικότητας σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης των ενζύμων καρβοξυλάση του ακέτυλο-συνένζυμου A (ACCase) και/ή οξικογαλακτική συνθάση (ALS). Οι πληθυσμοί του ζιζανίου προέρχονταν από καλλιέργειες χειμερινού σιταριού που αναπτύσσονταν σε σιταγρούς των νομών Γρεβενών, Κοζάνης, Πέλλας, Πιερίας και Σερρών. Ταυτόχρονα, διερευνήθηκαν οι δυνατότητες αποτελεσματικής χημικής αντιμετώπισης των ανωτέρω πληθυσμών του ζιζανίου, καθώς αξιολογήθηκαν τα σημαντικότερα εκλεκτικά ζιζανιοκτόνα που είναι εγκεκριμένα για την πραγματοποίηση μεταφυτρωτικών εφαρμογών στην καλλιέργεια των χειμερινών σιτηρών. Επίσης, μελετήθηκε η ανταπόκριση των επιλεγμένων πληθυσμών του ζιζανίου σε αγρωστωδοκτόνα εγκεκριμένα για μεταφυτρωτικές επεμβάσεις σε πλατύφυλλες καλλιέργειες. Στα πειράματα φυτοδοχείων της παρούσας μελέτης που αφιερώθηκε στη διερεύνηση ύποπτων πληθυσμών του είδους χειμερινή αγριοβρώμη για πιθανή επιλογή ανθεκτικότητας, αξιολογήθηκε και ένας ευαίσθητος πληθυσμός αναφοράς. Ο πληθυσμός που χρησιμοποιήθηκε ως μάρτυρας, συλλέχθηκε από παρακείμενη τοποθεσία εκτός των καλλιεργούμενων αγρών και δεν είχε εκτεθεί σε επεμβάσεις ζιζανιοκτόνων.

Τα πειράματα εγκαταστάθηκαν σε υπαίθριο χώρο στην περιοχή Ευρωπός του νομού Κιλκίς, κατά το διάστημα μεταξύ του τέλους Οκτωβρίου 2021 έως τις αρχές Φεβρουαρίου του έτους 2022. Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν σε πλαστικά φυτοδοχεία διαστάσεων 10x10x9cm. Η σπορά των σπόρων των πληθυσμών χειμερινής αγριοβρώμης πραγματοποιήθηκε σε εδαφικό μίγμα που αποτελούνταν από έδαφος με τα ακόλουθα φυσικοχημικά χαρακτηριστικά: 48.0% πηλός, 31.6% άργιλλος, 20.4% άμμος, περιεκτικότητας 1.3% σε οργανική ουσία και 7.8 τιμή οξύτητας (pH) (1:1 H₂O], τύρφη και άμμο σε αναλογία 1:1 (o/o). Σε κάθε φυτοδοχείο τοποθετήθηκαν 30 περίπου σπόροι αγριοβρώμης, οι οποίοι καλύφθηκαν προσεκτικά με λεπτό στρώμα 1cm του ίδιου εδαφικού μίγματος.

Όταν τα νεαρά σπορόφυτα του ζιζανίου έφτασαν στο στάδιο των δύο φύλλων αραιώθηκαν με προσοχή, ώστε τελικά να παραμείνουν και να αναπτυχθούν έξι ομοιόμορφα φυτά αγριοβρώμης σε κάθε φυτοδοχείο. Η κανονική ανάπτυξη των φυτών του ζιζανίου και η κάλυψη των αναγκών τους σε θρεπτικά στοιχεία διασφαλιζόνταν με εφαρμογή πλήρους

διαφυλλικού λιπάσματος δύο φορές την εβδομάδα, ενώ η άρδευση κάλυπτε πλήρως τις ανάγκες των αναπτυσσόμενων φυτών εντός των φυτοδοχείων. Κάθε εβδομάδα γίνονταν εκ νέου τυχαιοποίηση των φυτοδοχείων ώστε τα φυτά να αναπτύσσονταν σε ομοιόμορφες συνθήκες περιβάλλοντος.

Οι επεμβάσεις των ζιζανιοκτόνων πραγματοποιήθηκαν όταν τα φυτά της χειμερινής αγριοβρώμης βρίσκονταν στο στάδιο των 3-4 φύλλων (σχηματισμός ενός αδελφίου). Για κάθε πληθυσμό συμπεριελήφθηκαν γλαστράκια που δεν δέχθηκαν επεμβάσεις των ζιζανιοκτόνων (μάρτυρες). Οι επεμβάσεις πραγματοποιήθηκαν με φορητό ψεκαστήρα ακριβείας τύπου AZO (AZP-SPRAYERS, P.O. Box 350-6710 BJ EDE Ολλανδία), ο οποίος φέρει ιστό έξι ακροφυσίων τύπου ριπιδίου 8002 (TeeJet Spray Systems, Co., P.O. Box 7900, Wheaton, IL 60188, Ηνωμένες Πολιτείες Αμερικής) και έχει πλάτος 2,4m. Ο ψεκαστήρας ακριβείας ήταν ρυθμισμένος ώστε να εφαρμόζει όγκο ψεκαστικού υγρού 30lt/στρέμμα και λειτουργούσε με σταθερή πίεση ψεκασμού 280kPa.

Εναντίον των ύποπτων για επιλογή ανθεκτικότητας πληθυσμών του ζιζανίου αγριοβρώμη αξιολογήθηκαν τα ακόλουθα ζιζανιοκτόνα, στη συνιστώμενη (x) και την τριπλάσια της συνιστώμενης (3x) δόσης εφαρμογής: **mesosulfuron methyl+iodosulfuron methyl-sodium** (Atlantis WG, BayerCropScience) (1.5+0.6, 4.5+1.8g δ.ο. στρ.⁻¹) με την προσθήκη του επιφανειοδραστικού παράγοντα biopower [alkylethersulfate sodium salt 38.35% b/b] σε αναλογία 0.2%), **pyroxsulam** (Senior 75 WG, DOW Hellas) (1.875, 5.62g δ.ο. στρ.⁻¹) με την προσθήκη του επιφανειοδραστικού παράγοντα biopower σε αναλογία 0.2% (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS), **clodinafop-propargyl** (Topik 240 EC, Syngenta Hellas) (4.08, 12.24g δ.ο. στρ.⁻¹), **pinoxaden** (Axial 60 EC, Syngenta Hellas) (4.5, 13.5g δ.ο. στρ.⁻¹) και **clethodim** (Vetri 24EC, K.N. Efthimiadis S.A) (24, 72g δ.ο. στρ.⁻¹) (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase). Τα ζιζανιοκτόνα και εφαρμόστηκαν με την προσθήκη παραφινικού ελαίου (Keynoil) σε αναλογία 0.2% και 0.5%, αντίστοιχα. Το πείραμα των φυτοδοχείων επαναλήφθηκε δύο φορές.

Η αποτελεσματικότητα της κάθε επέμβασης των ζιζανιοκτόνων εναντίον των πληθυσμών του είδους *Avena sterilis* αξιολογήθηκε με προσδιορισμό της υπέργειας φυτομάζας (συνολικού χλωρού βάρους) των φυτών σε κάθε φυτοδοχείο, τέσσερις εβδομάδες μετά την πραγματοποίηση των επεμβάσεων. Το χλωρό βάρος αποτελεί μια από τις απλούστερες παραμέτρους που καταδεικνύει την ευρωστία των φυτών και χρησιμοποιείται ευρύτατα για την αξιολόγηση της αποτελεσματικότητας των επεμβάσεων των ζιζανιοκτόνων. Ακολούθως, το χλωρό βάρος εκφράστηκε σε % αναστολή της ανάπτυξης των φυτών [%

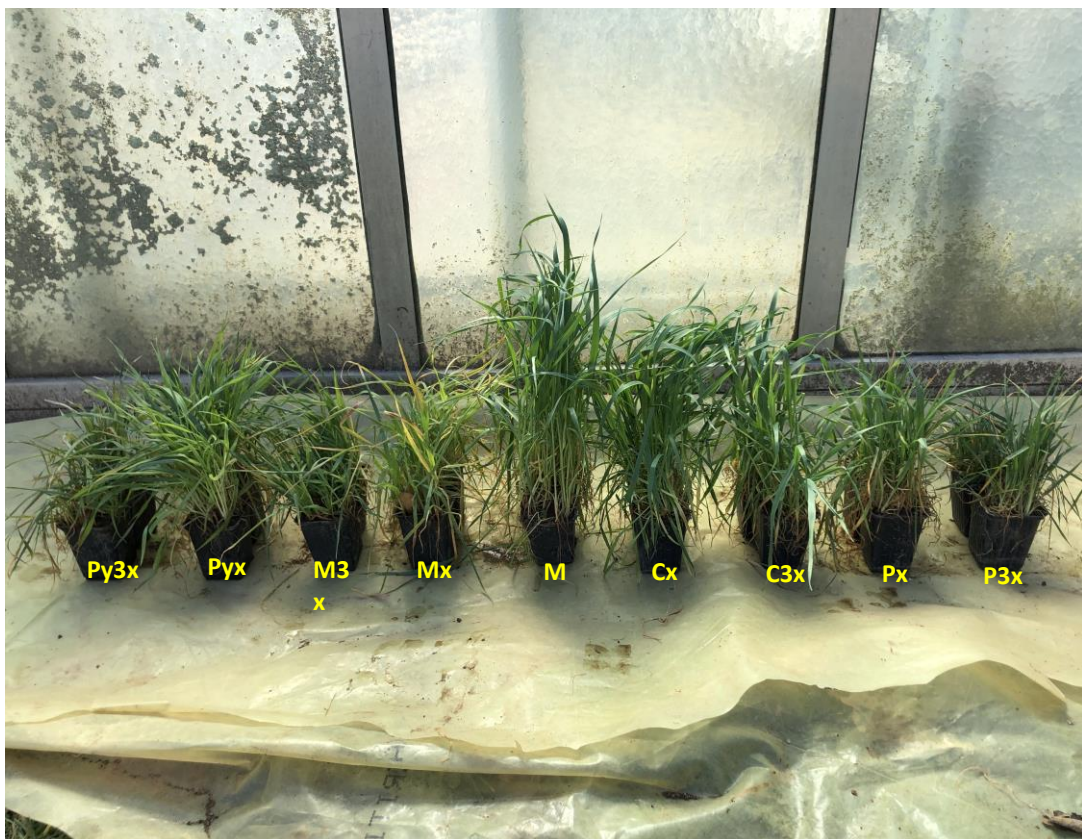
αποτελεσματικότητα της επέμβασης (δόσης εφαρμογής) κάθε ζιζανιοκτόνου], σε σχέση με τον αφέκαστο μάρτυρα κάθε πληθυσμού.

Η στατιστική επεξεργασία (ανάλυση της παραλλακτικότητας, ANOVA) πραγματοποιήθηκε χρησιμοποιώντας τα δεδομένα χλωρού βάρους των φυτών του ζιζανίου *Avena sterilis* που εκτέθηκαν στην εφαρμογή των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων των ενζύμων ACCase- (clodinafop propargyl, pinoxaden, clethodim) και ALS- (mesosulfuron methyl+iodosulfuron methyl-sodium, pyroxsulam) για τους ύποπτους για επιλογή ανθεκτικότητας πληθυσμούς. Το πειραματικό σχέδιο ήταν το πλήρως τυχαιοποιημένο (Complete random Design, CRD) και για κάθε επέμβαση ζιζανιοκτόνου υπήρχαν τρεις επαναλήψεις. Η ομοιογένεια των δεδομένων που προέκυψαν από τον πειραματισμό ελέγχθηκε χρησιμοποιώντας τη δοκιμή (test) Barlett (Scdenor και Cochram, 1989), σύμφωνα με την οποία δεν παρατηρήθηκαν αποκλίσεις από την κανονικότητα (δεν καταγράφηκαν διαφορές μεταξύ των δύο πειραμάτων). Έτσι, τα στοιχεία αναλύθηκαν συνολικά για τα δύο πειράματα που πραγματοποιήθηκαν για τη διερεύνηση της ενδεχόμενης επιλογής ανθεκτικότητας σε κάθε ένα από τα δύο είδη ζιζανίων. Οι διαφορές στους μέσους όρους των επεμβάσεων συγκρίθηκαν σε επίπεδο σημαντικότητας 5%, χρησιμοποιώντας το κριτήριο της ελάχιστης σημαντικής διαφοράς (LSD).

εφαρμογής													
Cx	18	0	0	0	33	0	18	0	30	9	0	0	35
C3x	56	58	29	49	92	28	60	32	74	56	42	46	74
Px	72	67	41	63	74	34	59	50	65	63	62	68	66
P2x	81	74	42	67	80	47	62	57	76	71	68	81	94
Mx	68	27	31	48	33	40	52	44	18	27	36	42	48
M3x	72	65	58	57	45	47	54	53	37	40	67	48	65
Pyx	46	31	0	33	14	2.5	26	0.5	3.1	26	13	31	17
Py3x	71	59	63	59	47	57	56	46	11	40	64	58	54
C1x	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
C13x	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Από τους 13 πληθυσμούς του ζιζανίου που προέρχονταν από καλλιέργειες σιταριού και κριθαριού που αναπτύσσονταν στο νομό Γρεβενών, οι περισσότεροι δεν καταπολεμήθηκαν αποτελεσματικά από τη συνιστώμενη δόση (x) του ζιζανιοκτόνου clodinafor propargyl (ACCase-αναστολέας) και την αντίστοιχη της τριαζολοπυριμιδίνης pyroxsulam, αλλά και του μίγματος των σουλφονουλουριών mesosulfuron methyl και iodosulfuron methyl-sodium (ALS-αναστολείς). Ειδικότερα, η δόση x του clodinafor propargyl απέτυχε να προκαλέσει μείωση του χλωρού βάρους (αποτελεσματικότητα 0%) στα φυτά των πληθυσμών A2, A3, A4, A6, A8, A11 και A12), ενώ στους υπόλοιπους πληθυσμούς η αποτελεσματικότητα της επέμβασης κυμάνθηκε μεταξύ 9-35% (Εικόνα 6). Παραπλήσια, η δόση x του ζιζανιοκτόνου pyroxsulam προκάλεσε μείωση του χλωρού βάρους 7 πληθυσμών αγριοβρώμης κατά 0 έως 17%, ενώ οι υπόλοιποι 6 πληθυσμοί καταπολεμήθηκαν κατά 26 έως 33% (Πίνακας 4). Η αποτελεσματικότητα εναντίον των πληθυσμών του ζιζανίου βελτιώθηκε με την εφαρμογή της τριπλάσιας της συνιστώμενης δόσης (3x) του clodinafor propargyl, καθώς 10 πληθυσμοί υπέστησαν μείωση του χλωρού βάρους κατά 28-60%. Προσέτι, οι πληθυσμοί A9 και A13 καταπολεμήθηκαν ικανοποιητικά (74%) και μόνο ο πληθυσμός A5 εμφάνισε πολύ καλή καταπολέμηση (ποσοστό 92%). Αντίστοιχα, η εφαρμογή της δόσης 3x της τριαζολοπυριμιδίνης pyroxsulam απέτυχε να καταπολεμήσει τα φυτά του πληθυσμού A9 (11%), ενώ η μείωση του χλωρού βάρους των υπόλοιπων 12 πληθυσμών κυμάνθηκε μεταξύ 40 και 71% (Εικόνα 6).

Το ετοιμόχρηστο μίγμα των σουλφονουριών mesosulfuron methyl και iodosulfuron methyl-sodium παρουσίασε χαμηλή αποτελεσματικότητα εναντίον των περισσότερων πληθυσμών στη συνιστώμενη δόση εφαρμογής. Πιο συγκεκριμένα, η μείωση του χλωρού βάρους που επιτεύχθηκε με την εφαρμογή της δόσης x κυμάνθηκε μεταξύ 18 έως 52%, ενώ μόνο ο πληθυσμός A1 καταπολεμήθηκε κατά 68% (Εικόνα 6). Η εφαρμογή της δόσης 3x προκάλεσε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών των 13 πληθυσμών αγριοβρώμης από σιταγρούς του νομού Γρεβενών κατά 40-72%.

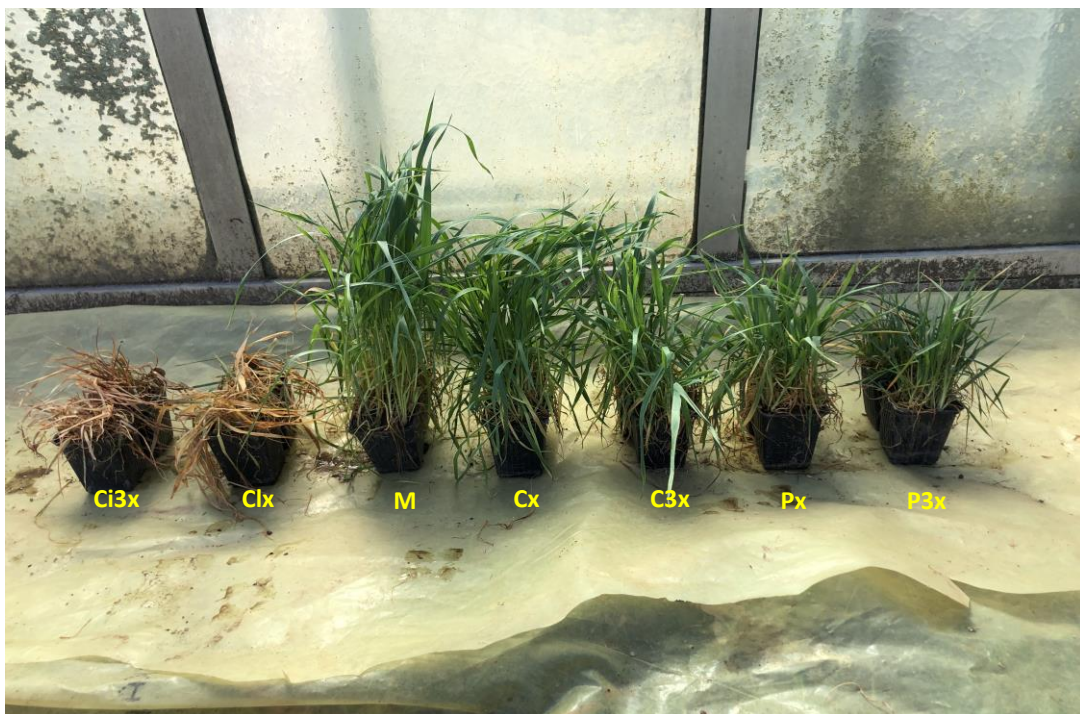


Εικόνα 6. Ανταπόκριση του πληθυσμού A3 στις δόσεις x και 3x των ζιζανιοκτόνων C=clodinafop propargyl, P=pinoxaden, M=mesosulfuron methyl+iodosulfuron methyl-sodium και pyroxsulam (M=ο αφέκαστος μάρτυρας).

Επίσης, η φαινυλοπυραζολίνη pinoxaden στη συνιστώμενη δόση εφαρμογής (x) προκάλεσε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών δύο πληθυσμών (A3, A6) κατά μόλις 41 και 34% αντίστοιχα, ενώ η αποτελεσματικότητα της συνιστώμενης δόσης του ζιζανιοκτόνου κυμάνθηκε μεταξύ 50% και 68% εναντίον των υπόλοιπων πληθυσμών αγριοβρώμης που προέρχονταν από καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών του νομού Γρεβενών. Η εφαρμογή της τριπλάσιας της συνιστώμενης δόσης (3x) αύξησε τα επίπεδα καταπολέμησης, όχι όμως σε άριστα επίπεδα. Ειδικότερα, η μείωση του χλωρού βάρους των πληθυσμών αγριοβρώμης

μετά την έκθεσή τους στην τριπλάσια δόση (3x) του pinoxaden κυμάνθηκε μεταξύ 57-81% για 10 πληθυσμούς του ζιζανίου, ενώ μόνο ο πληθυσμός A13 καταπολεμήθηκε πολύ ικανοποιητικά (94%). Οι πληθυσμοί A3 και A6 παρουσίασαν μειωμένη καταπολέμηση (42 και 47%, αντίστοιχα), ακόμα και με τη δόση 3x του pinoxaden (Εικόνα 6).

Όλοι οι πληθυσμοί του ζιζανίου καταπολεμήθηκαν άριστα (100%) με την εφαρμογή τόσο της συνιστώμενης (x) όσο και της τριπλάσιας της συνιστώμενης (3x) δόσης της κυκλοεξανδιόνης clethodim (Εικόνα 7) (Πίνακας 4).



Εικόνα 7. Ανταπόκριση του πληθυσμού A3 στις δόσεις x και 3x των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης του ενζύμου ACCase, C=clodinafop propargyl, P=pinoxaden και Cl=clethodim (M=ο ασέκαστος μάρτυρας).

Η υψηλή αποτελεσματικότητα του συγκεκριμένου ζιζανιοκτόνου επιτρέπει την αποτελεσματική διαχείριση πληθυσμών του ζιζανίου που έχουν αναπτύξει ανθεκτικότητα ή εμφανίζουν μειωμένη ευαισθησία σε άλλα μεταφυτρωτικά ζιζανιοκτόνα (εγκεκριμένα στις καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών). Βέβαια, αυτό προϋποθέτει την τήρηση αμειψισποράς (εναλλαγής των χειμερινών σιτηρών με καλλιέργεια πλατύφυλλων ειδών), αφού το συγκεκριμένο ζιζανιοκτόνο έχει έγκριση χρήσης μόνο σε πλατύφυλλες καλλιέργειες.

Η ανταπόκριση των 10 πληθυσμών του είδους *Avena sterilis* L. που προήλθαν από καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών που αναπτύσσονταν στο νομό Κοζάνης και εκτέθηκαν στις

μεταφυτρωτικές επεμβάσεις των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης των ενζύμων ACCase- και ALS- παρουσιάζεται στον Πίνακα 5.

Πίνακας 5. Ανταπόκριση 10 πληθυσμών (A14-A23) αγριοβρώμης προερχόμενων από σιταγρούς του νομού Κοζάνης στη συνιστώμενη (x) και τριπλάσια (3x) δόση εφαρμογής των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης του ενζύμου ACCase- [C= clodinafor propargyl, P= pinoxaden, Cl= clethodim] και ALS- [M= mesosulfuron-methyl+iodosulfuron methyl-sodium, Py= pyroxulam] (αποτελεσματικότητα %) (οι τιμές είναι οι μέσοι όροι έξι επαναλήψεων/φυτοδοχείων).

Ζιζανιοκτόνο /δόση εφαρμογής	A14	A15	A16	A17	A18	A19	A20	A21	A22	A23
Cx	63	29	7	30	47	19	0	15	96	9
C3x	80	100	34	45	80	84	63	80	100	65
Px	100	100	100	53	100	62	100	100	100	100
P2x	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Mx	58	50	76	33	60	31	4	55	74	67
M3x	70	56.4	100	62	63	40	47	62	100	79
Pyx	50	34	42	31	36	19	6	42	76	59
Py3x	62	50	100	63	54	28	13	63	100	76
Clx	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Cl3x	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Η εφαρμογή της συνιστώμενης (x) δόσης του αρυλοξυφαινοξυλκανοϊκού ζιζανιοκτόνου clodinafor propargyl προκάλεσε μείωση του χλωρού βάρους 7 πληθυσμών (A15, A16, A17, A19, A20, A21, A23) κατά 0%-30% και μόνο ο πληθυσμός A22 καταπολεμήθηκε άριστα (96%). Η εφαρμογή της τριπλάσιας δόσης (3x) του ζιζανιοκτόνου αύξησε τα επίπεδα καταπολέμησης σε έξι πληθυσμούς κατά 80-100%, ενώ η καταπολέμηση των πληθυσμών A16 και A17 του ζιζανίου δεν βελτιώθηκε, ακόμα και με την έκθεσή τους στην υψηλή δόση εφαρμογής του ζιζανιοκτόνου (ποσοστό μείωσης του χλωρού βάρους των φυτών 34% και 45%, αντίστοιχα) (Πίνακας 5). Αντίθετα, οι περισσότεροι πληθυσμοί καταπολεμήθηκαν άριστα (100%) από την εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης της φαινυλοπυραζολίνης pinoxaden (επίσης αναστολέας της δράσης του ενζύμου ACCase) και μόνο οι πληθυσμοί A17 και A19 δεν αντιμετωπίστηκαν αποτελεσματικά (καταγράφηκε

μείωση του χλωρού βάρους των φυτών που εκτέθηκαν στη συνιστώμενη δόση του ζιζανιοκτόνου κατά 53% και 62%, αντίστοιχα). Βέβαια, η εφαρμογή της τριπλάσιας της συνιστώμενης (3x) δόσης του rinoxaden καταπολέμησε άριστα (100% μείωση του χλωρού βάρους των φυτών) όλους τους πληθυσμούς του ζιζανίου που συλλέχθηκαν από σιταγρούς στο νομό Κοζάνης (Πίνακας 5). Επομένως, το rinoxaden μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την αξιόπιστη, αποτελεσματική αντιμετώπιση όποιων πληθυσμών του ζιζανίου εμφανίζουν μειωμένη ευαισθησία στα αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα (clodinafor propargyl, fenoxarprop-P-ethyl, diclofor-methyl). Προσέτι, η κυκλοεξανδιόνη clethodim (εγκεκριμένη για μεταφυτρωτική αντιμετώπιση ετήσιων και πολυετών ζιζανίων σε πλατύφυλλες καλλιέργειες) παρείχε άριστη καταπολέμηση (100%) όλων των πληθυσμών του ζιζανίου από τους αγρούς καλλιέργειας χειμερινών σιτηρών του νομού Κοζάνης και στις δύο δόσεις που αξιολογήθηκαν (συνιστώμενη και τριπλάσια της συνιστώμενης) (Πίνακας 5).

Αναφορικά με την ανταπόκριση των πληθυσμών του ζιζανίου που προέρχονταν από αγρούς καλλιέργειας χειμερινών σιτηρών του νομού Κοζάνης στα ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου οξικογαλακτική συνθάση (ALS), το μίγμα των σουλφονουλουριών mesosulfuron methyl και iodosulfuron methyl-sodium όταν εφαρμόστηκε στη συνιστώμενη δόση (x) απέτυχε να καταπολεμήσει 3 πληθυσμούς (A17, A19 και A20) αγριοβρώμης, καθώς επέφερε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 33%, 31% και 4%, αντίστοιχα. Μέτρια επίπεδα καταπολέμησης (μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 50-76%) καταγράφηκαν εναντίον των υπόλοιπων 7 πληθυσμών του ζιζανίου μετά από έκθεσή τους στη συνιστώμενη δόση του ετοιμόχρηστου μίγματος των ζιζανιοκτόνων. Οι 3 πληθυσμοί A17, A19 και A20 παρουσίασαν χαμηλά ποσοστά καταπολέμησης και μετά την έκθεσή τους στην τριπλάσια δόση του μίγματος, καθώς καταγράφηκε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 62%, 40% και 47%, αντίστοιχα. Οι πληθυσμοί A16 και A22 καταπολεμήθηκαν άριστα (100%) ενώ οι υπόλοιποι παρουσίασαν καταστολή της ανάπτυξης αλλά όχι νέκρωση των φυτών που εκτέθηκαν στην επέμβαση της δόσης 3x των mesosulfuron methyl και iodosulfuron methyl-sodium.

Η εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης (x) της τριαζολοπυριμιδίνης pyroxsulam αποδείχθηκε αναποτελεσματική για τη χημική καταπολέμηση των πληθυσμών του ζιζανίου αγριοβρώμη που αναπτύσσονταν σε σιταγρούς του νομού Κοζάνης. Ειδικότερα, το επίπεδο μείωσης του χλωρού βάρους των φυτών 9 από τους 10 συνολικά πληθυσμούς που εκτέθηκαν στην επέμβαση κυμάνθηκε μεταξύ 6% έως 59% και μόνο ο πληθυσμός A22 παρουσίασε αξιόλογη (ικανοποιητική) μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 76%. Η έκθεση των πληθυσμών στη δόση 3x του pyroxsulam καταπολέμησε άριστα (100%) τους πληθυσμούς

A16 και A22, ενώ οι πληθυσμοί A19 και A20 δεν καταπολεμήθηκαν (εμφάνισαν μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 28% και 13%, αντίστοιχα). Οι συγκεκριμένοι πληθυσμοί (A19 και A20) δεν ελέγχθηκαν αποτελεσματικά ούτε από τη δόση 3x των mesosulfuron methyl και iodosulfuron methyl-sodium καθώς παρουσίασαν μείωση του χλωρού τους βάρους κατά μόλις 40% και 47%/ Τα δεδομένα αυτά υποδηλώνουν ότι οι συγκεκριμένοι πληθυσμοί ανέπτυξαν υψηλής έντασης σταυρανθεκτικότητα (cross-resistance) σε ζιζανιοκτόνα ALS-αναστολέων που ανήκουν σε διαφορετικές χημικές οικογένειες, καθιστώντας δύσκολη τη χρησιμοποίησή τους για τη χημική αντιμετώπιση των συγκεκριμένων πληθυσμών. Οι υπόλοιποι πληθυσμοί παρουσίασαν μέτρια (μη ικανοποιητικά) επίπεδα καταπολέμησης τα οποία κυμάνθηκαν μεταξύ 50% και 76%.

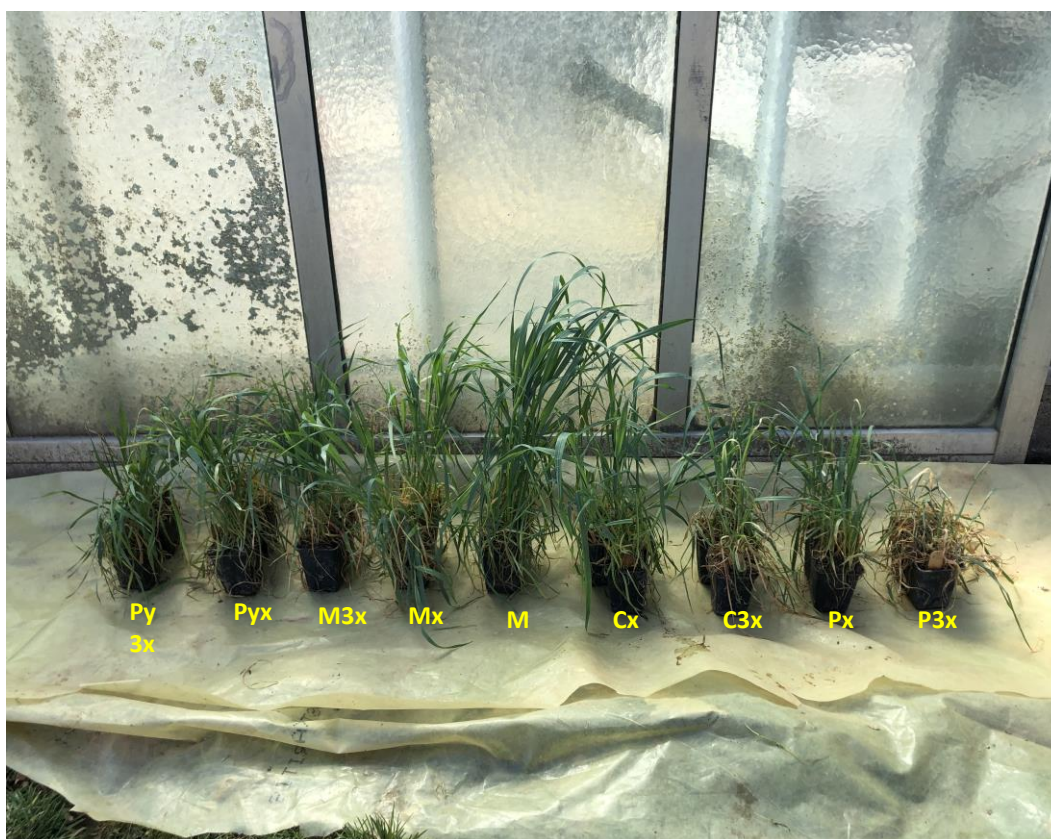
Η ανταπόκριση των 9 πληθυσμών αγριοβρώμης που προέρχονταν από σιταγρούς του νομού Πέλλας στη συνιστώμενη (x) και τριπλάσια (3x) δόση εφαρμογής των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης των ενζύμων ACCase- και ALS- παρουσιάζεται στον Πίνακα 6 που ακολουθεί..

Πίνακας 6. Ανταπόκριση 9 πληθυσμών (A24-A32) αγριοβρώμης προερχόμενων από σιταγρούς του νομού Πέλλας στη συνιστώμενη (x) και τριπλάσια (3x) δόση εφαρμογής των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης του ενζύμου ACCase- [C= clodinafop propargyl, P= pinoxaden, Cl= clethodim] και ALS- [M= mesosulfuron-methyl+iodosulfuron methyl-sodium, Py= pyroxsulam] (αποτελεσματικότητα %) (οι τιμές είναι οι μέσοι όροι έξι επαναλήψεων/φυτοδοχείων).

Ζιζανιοκτόνο /δόση εφαρμογής	A24	A25	A26	A27	A28	A29	A30	A31	A32
Cx	51	47	25	63	11	42	20	40	21
C3x	78	83	43	84	71	71	67	76	70
Px	77	67	51	73	49	62	55	100	50
P2x	100	100	70	100	100	100	80	100	75
Mx	62	53	46	69	22	36	44	59	34
M3x	82	76	52	79	34	61	60	66	51
Pyx	51	33	41	68	32	48	32	9	25
Py3x	72	53	59	76	44	54	40	73	33

Clx	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Cl3x	100	100	100	100	100	100	100	100	100

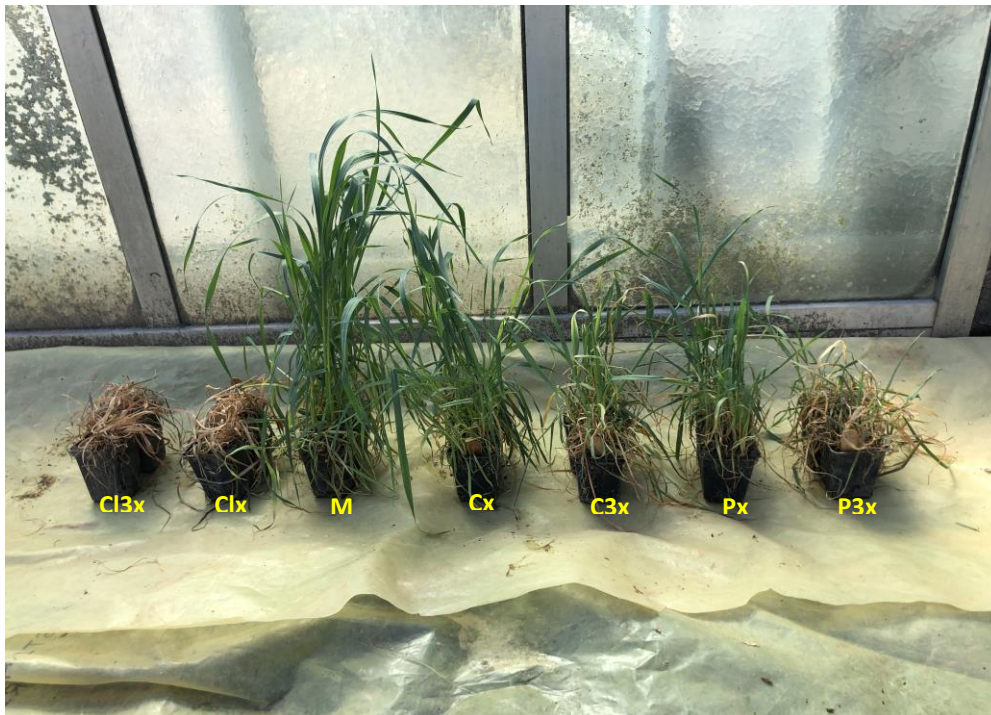
Τα δεδομένα δείχνουν ότι η εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης (x) του clodinafor propargyl προκάλεσε πολύ χαμηλά επίπεδα καταπολέμησης (11%-51%) σε 9 πληθυσμούς και μόνο ο πληθυσμός A27 παρουσίασε μείωση του χλωρού βάρους κατά 63%. Τα επίπεδα καταπολέμησης βελτιώθηκαν με την εφαρμογή της τριπλάσιας δόσης (3x) του ζιζανιοκτόνου (προκλήθηκε μείωση του χλωρού βάρους των 9 πληθυσμών αγριοβρώμης κατά 67% έως 84%), ενώ μόνο ο πληθυσμός A26 καταπολεμήθηκε μόλις κατά 43% και μπορεί να χαρακτηριστεί ως ανθεκτικός στο ζιζανιοκτόνο clodinafor propargyl (Εικόνα 8).



Εικόνα 8. Ανταπόκριση του πληθυσμού A28 στις δόσεις x και 3x των ζιζανιοκτόνων C=clodinafor propargyl, P=pinoxaden, M=mesosulfuron methyl+iodosulfuron methyl-sodium pyroxsulam (M=ο αψέκαστος μάρτυρας).

Ο πληθυσμός A26 πέραν της ανθεκτικότητας στο αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκό ζιζανιοκτόνο clodinafor propargyl παρουσίασε και μειωμένη ευαισθησία στον επίσης ACCase-αναστολέα pinoxaden, καθώς η μείωση του χλωρού βάρους που υπέστη μετά

από έκθεση στις δόσεις x και 3x ήταν 51% και 70%, αντίστοιχα. Οι υπόλοιποι πληθυσμοί αγριοβρώμης από το νομό Πέλλας εμφάνισαν χαμηλά επίπεδα καταπολέμησης μετά την έκθεσή τους στη συνιστώμενη δόση (x) του pinoxaden (49-77%), αλλά 6 πληθυσμοί του ζιζανίου καταπολεμήθηκαν άριστα (100%) με την εφαρμογή της τριπλάσιας της συνιστώμενης δόσης και 3 (A26, A30 και A32) υπέστησαν καταστολή της ανάπτυξης (μείωση του χλωρού βάρους κατά 70%, 80% και 75%, αντίστοιχα). Όπως και στους πληθυσμούς του ζιζανίου που προέρχονταν από τους νομούς Γρεβενών και Κοζάνης, η εφαρμογή της κυκλοεξανδιόνης clethodim προκάλεσε άριστη καταπολέμηση (100% μείωση του χλωρού βάρους των φυτών) των πληθυσμών που αναπτύσσονταν στους σιταγρούς του νομού Πέλλας και στις δύο δόσεις εφαρμογής (x και 3x) (Εικόνα 9).



Εικόνα 9. Ανταπόκριση του πληθυσμού A28 στις δόσεις x και 3x των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης του ενζύμου ACCase, C=clodinafor propargyl, P=pinoxaden και Cl=clethodim (M=ο αφέκαστος μάρτυρας).

Η εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης (x) των mesosulfuron methyl και iodosulfuron methyl-sodium προκάλεσε μείωση του χλωρού βάρους 7 πληθυσμών αγριοβρώμης κατά 22% έως 59%, ενώ εναντίον 3 πληθυσμών (A24, A27 και A31) τα επίπεδα καταπολέμησης ήταν 62%, 69% και 59%, αντίστοιχα. Η εφαρμογή τριπλάσιας της συνιστώμενης δόσης του ετοιμόχρηστου μίγματος των σουλφονουριών

προκάλεσε αυξημένη μείωση του χλωρού βάρους σε όλους τους πληθυσμούς που εκτέθηκαν στην επέμβαση. Παρόλα αυτά, τα επίπεδα καταπολέμησης που επιτεύχθηκαν απείχαν πολύ από το να χαρακτηριστούν εξαιρετικά, καθώς τρεις πληθυσμοί (A29, A30, A31) εμφάνισαν μείωση του χλωρού βάρους τους κατά 61%, 60%, 66%, αντίστοιχα, ενώ δύο πληθυσμοί (A25 και A27) παρουσίασαν αντίστοιχα επίπεδα καταπολέμησης (76% και 79%, αντίστοιχα). Προσέτι, ο πληθυσμός A28 παρουσίασε εξαιρετικά χαμηλά επίπεδα καταπολέμησης (34%) ακόμα και με εφαρμογή της δόσης 3x των mesosulfuron-methyl+iodosulfuron methyl-sodium. Η ανταπόκριση των πληθυσμών A24, A25 και A27 στη δόση 3x των ανωτέρω ζιζανιοκτόνων ήταν σχετικά ικανοποιητική (82%, 76% και 79%, αντίστοιχα), καθώς προκάλεσε ισχυρή καταστολή των φυτών που εκτέθηκαν στην επέμβαση.

Η ανταπόκριση των πληθυσμών που προέρχονταν από σιταγρούς του νομού Πέλλας που εκτέθηκαν στην συνιστώμενη δόση της τριαζολοπυριμιδίνης rygoxulam γενικά χαρακτηρίζεται ως ανεπαρκής. Ειδικότερα, καταγράφηκε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών 8 πληθυσμών κατά 9% έως 51%, ενώ ο πληθυσμός A27 καταπολεμήθηκε σε ποσοστό 68% (Πίνακας 6). Η εφαρμογή της τριπλάσιας της συνιστώμενης δόσης (3x) αύξησε το επίπεδο καταπολέμησης, χωρίς όμως να προσεγγίσει τα άριστα επίπεδα (>90%) που επιβάλλεται να εξασφαλίζονται για την εξάλειψη του ανταγωνισμού και των σοβαρών απωλειών που προκαλούν οι πληθυσμοί του ζιζανίου όταν αναπτύσσονται εντός των αγρών των χειμερινών σιτηρών. Ειδικότερα, 6 πληθυσμοί εμφάνισαν μείωση του χλωρού βάρους των φυτών τους κατά 33% έως 59%, ενώ τρεις πληθυσμοί (A24, A27, A31) παρουσίασαν μείωση του χλωρού βάρους τους κατά 72%, 76% και 73%, αντίστοιχα (Πίνακας 6). Ο πληθυσμός A28 βάση των δεδομένων του πειράματος μπορεί να χαρακτηριστεί ως ανθεκτικός στα ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου ALS- καθώς τόσο το μίγμα των σουλφονουλουριών mesosulfuron-methyl+iodosulfuron methyl-sodium, όσο και η τριαζολοπυριμιδίνη rygoxulam απέτυχαν να τον αντιμετωπίσουν αποτελεσματικά ακόμα και με εφαρμογή δόσης τριπλάσιας της συνιστώμενης (34% και 44%, αντίστοιχα) (Πίνακας 6).

Η ανταπόκριση τριών πληθυσμών του είδους *Avena sterilis* L. που προέρχονταν από το νομό Πιερίας και πέντε πληθυσμών που συλλέχθηκαν από αγρούς καλλιέργειας χειμερινών σιτηρών του νομού Σερρών στις μεταφωτρωτικές επεμβάσεις των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης των ενζύμων ACCase- και ALS-παρουσιάζεται στον Πίνακα 7 που ακολουθεί.

Πίνακας 7. Ανταπόκριση 3 (A33, A34, A35) και 5 πληθυσμών (A36-A40) αγριοβρώμης προερχόμενων από σιταγρούς του νομού Πιερίας και Σερρών, αντίστοιχα, στη συνιστώμενη (x) και τριπλάσια (3x) δόση εφαρμογής των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης του ενζύμου ACCase- [C= clodinafor propargyl, P= pinoxaden, Cl= clethodim] και ALS- [M= mesosulfuron-methyl+iodosulfuron methyl-sodium, Py= pyroxsulam] (αποτελεσματικότητα %) (οι τιμές είναι οι μέσοι όροι έξι επαναλήψεων/φυτοδοχείων).

Ζιζανιοκτόνο /δόση εφαρμογής	A33	A34	A35	A36	A37	A38	A39	A40
Cx	0	0	1	29	6	51	82	43
C3x	62	71	29	84	64	100	100	100
Px	60	54	52	66	61	100	100	68
P3x	77	95	70	87	80	100	100	100
Mx	61	70	43	35	25	43	77	51
M3x	70	79	61	56	34	50	100	100
Pyx	61	63	50	46	33	48	68	58
Py3x	71	73	64	58	44	68	100	100
Clx	100	100	100	100	100	100	100	100
Cl3x	100	100	100	100	100	100	100	100

Οι 3 πληθυσμοί (A33, A34, A35) που προέρχονταν από το νομό Σερρών εμφάνισαν μηδενική ανταπόκριση όταν εκτέθηκαν στη συνιστώμενη δόση (x) του αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκού ζιζανιοκτόνου clodinafor propargyl (μείωση χλωρού βάρους κατά 0%, 0% και 1%, αντίστοιχα) (Πίνακας 7). Ο πληθυσμός A35 αποδείχθηκε ισχυρά ανθεκτικός στο clodinafor propargyl καθώς ακόμα και η εφαρμογή της δόσης 3x του ζιζανιοκτόνου προκάλεσε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών του κατά μόλις 29%. Αντίθετα, η αποτελεσματικότητα της επέμβασης 3x αυξήθηκε σημαντικά εναντίον των δύο άλλων πληθυσμών A33 και A34, καθώς καταγράφηκε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών που εκτέθηκαν στην αυξημένη δόση εφαρμογής του clodinafor propargyl, 62% και 71%, αντίστοιχα (Πίνακας 7). Η καταπολέμηση που επιτεύχθηκε με την εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης του pinoxaden εναντίον των 3 πληθυσμών χειμερινής αγριοβρώμης (A33, A34, A35) ήταν ανεπαρκής (επίπεδα

μείωσης του χλωρού βάρους 60%, 54% και 52%, αντίστοιχα), ενώ η αποτελεσματικότητα της επέμβασης με δόση τριπλάσια της συνιστώμενης του ζιζανιοκτόνου παρουσίασε αύξηση (77%, 95% και 70%, αντίστοιχα) (Πίνακας 7). Αντίθετα, τόσο η συνιστώμενη (x) όσο και η τριπλάσια της συνιστώμενης (3x) δόσης της κυκλοεξανδιόνης clethodim (επίσης αναστολέας της δράσης του ενζύμου ACCase συνετέλεσε σε άριστη καταπολέμηση των πληθυσμών που προέρχονταν από καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών του νομού Σερρών (100% μείωση του χλωρού βάρους των φυτών (Πίνακας 7).

Ο πληθυσμός A35 εκτός της μηδενικής ανταπόκρισης στη δόση x του clodinafor propargyl δεν καταπολεμήθηκε αποτελεσματικά ούτε με την εφαρμογή της δόσης x του μίγματος των σουλφονουριών mesosulfuron-methyl+iodosulfuron methyl-sodium (ALS-αναστολείς), καθώς το χλωρό βάρος των φυτών που εκτέθηκαν στην επέμβαση μειώθηκε μόλις κατά 43% (Πίνακας 7). Προσέτι, οι πληθυσμοί A33 και A34 εμφάνισαν μέτρια επίπεδα καταπολέμησης (μείωση χλωρού βάρους κατά 61% και 70%, αντίστοιχα). Η εφαρμογή της δόσης 3x του μίγματος των σουλφονουριών συνετέλεσε σε επίπεδα καταπολέμησης 70%, 79% και 61%, αντίστοιχα των πληθυσμών του ζιζανίου από σιταγρούς του νομού Σερρών. Παραπλήσια επίπεδα καταπολέμησης επιτεύχθηκαν με την εφαρμογή της συνιστώμενης (61%, 63%, 50%) και τριπλάσιας δόσης (71%, 73%, 64%) της τριαζολοπυριμιδίνης pyroxsulam (Πίνακας 7). Αξίζει να σημειωθεί η αναποτελεσματικότητα όλων (πλην του clethodim που εμφάνισε 100% μείωση του χλωρού βάρους των φυτών που εκτέθηκαν) των μεταφυτρωτικών ζιζανιοκτόνων και των δύο μηχανισμών δράσης που αξιολογήθηκαν εναντίον του πληθυσμού A35 όταν εφαρμόστηκαν στη μέγιστη εγκεκριμένη-συνιστώμενη δόση αγρού (1% για το clodinafor propargyl, 52% για το pinoxaden, 43% για το μίγμα mesosulfuron methyl+iodosulfuron methyl-sodium και 50% για το pyroxsulam). Τα δεδομένα αντικατοπτρίζουν τη δυσκολία χημικής καταπολέμησης που καλούνται να αντιμετωπίσουν οι παραγωγοί χειμερινών σιτηρών για τη διαχείριση επιλεγμένων πληθυσμών του ζιζανίου χειμερινή αγριοβρώμη που αναπτύσσονται εντός των σιταγρών.

Γενικότερα, τα δεδομένα της παρούσας μελέτης κατέγραψαν χαμηλή αποτελεσματικότητα του clodinafor propargyl εναντίον μεγάλου αριθμού πληθυσμών του ζιζανίου που αξιολογήθηκαν. Αυτό μπορεί να αποδοθεί στη μακροχρόνια χρήση του για την αντιμετώπιση της αγριοβρώμης και άλλων σημαντικών αγρωστωδών ζιζανίων (αλεπονουρά, φάλαρη, ήρα λεπτή, μίλιο) στις καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών της

χώρας. Μέχρι την έγκριση της εφαρμογής των αναστολέων της δράσης του ενζύμου οξικογαλακτική συνθάση (mesosulfuron methyl, iodosulfuron methyl-sodium, rygoxulam) για τη μεταφωτοτροπική χημική αντιμετώπιση των αγρωστωδών ζιζανίων στις καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών της χώρας χρησιμοποιήθηκε για δεκαετίες μαζί με άλλα μέλη της χημικής οικογένειας στην οποία ανήκει (αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα) (fenoxaprop-P-ethyl, diclofop-methyl). Η επιλογή της ανθεκτικότητας συνέπεια της ισχυρής πίεσης επιλογής που προκάλεσαν οι επαναλαμβανόμενες επεμβάσεις με το clodinafor propargyl και τα άλλα μέλη της χημικής οικογένειας των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών ζιζανιοκτόνων (For's) προκάλεσαν την επιλογή ανθεκτικών πληθυσμών αγριοβρώμης (Parapanagiotou κ.ά., 2012), καθώς και λεπτής ήρας (Kaloumenos κ.ά., 2012) και φάλαρης (Travlos, 2012) στις καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών. Το ίδιο παρατηρήθηκε σε πληθυσμούς του ζιζανίου *Avena sterilis* L. στην Τουρκία (Uludag κ.ά., 2007), την Αυστραλία (Ahmad-Hamdani κ.ά., 2012; Owen και Powles, 2012) και στο Πακιστάν (Kashani κ.ά., 2007). Στη χώρα μας η επιλεγείσα ανθεκτικότητα η οποία ταυτοποιήθηκε σε σημαντικό αριθμό πληθυσμών του ζιζανίου από τις περισσότερες σημαντικές περιοχές καλλιέργειας χειμερινών σιτηρών, αποδείχθηκε ότι οφείλεται σε τροποποίηση της θέσης δράσης (ένζυμο ACCase), λόγω σημειακών μεταλλάξεων στο ACCase γονίδιο που κωδικοποιεί για την παραγωγή του ενζύμου-στόχου των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων (Parapanagiotou κ.ά., 2015). Η τροποποίηση της θέσης δράσης αποτελεί σημαντικό μηχανισμό ανθεκτικότητας των ζιζανίων στα ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase, όπως έχει τεκμηριωθεί σε πληθυσμούς του ζιζανίου αλεπονουρά (Délye κ.ά., 2005), σε είδη ήρας (*Lolium* spp.) (Scarabel κ.ά., 2011), αλλά και γενικά στα περισσότερα σημαντικά είδη αγρωστωδών ζιζανίων (Kaundun, 2014). Η έγκριση των ζιζανιοκτόνων με διαφορετικό μηχανισμό δράσης (αναστολή της δράσης του ενζύμου οξικογαλακτική συνθάση, ALS) υιοθετήθηκε με ενθουσιασμό από τους παραγωγούς της χώρας μας οι οποίοι αντιμετώπισαν με αποτελεσματικότητα τους πληθυσμούς χειμερινής αγριοβρώμης που δεν μπορούσαν πλέον να ελεγχθούν με τις εφαρμογές των ACCase-αναστολέων. Βέβαια, η 'αχίλλειος πτέρνα' των ζιζανιοκτόνων του συγκεκριμένου μηχανισμού δράσης πέραν της υψηλής αποτελεσματικότητας, του ευρέος φάσματος καταπολεμούμενων ζιζανίων και του ευνοϊκού τοξικολογικού και περιβαλλοντικού προφίλ τους είναι η ευκολία επιλογής ανθεκτικών πληθυσμών, ακόμα και μετά από περιορισμένο αριθμό επεμβάσεων (Beckie και Tardif, 2012). Έτσι, οι επαναλαμβανόμενες εφαρμογές των

ALS-αναστολέων προκάλεσαν την επιλογή ανθεκτικών πληθυσμών του είδους *Avena sterilis* L. και σε αυτόν τον μηχανισμό δράσης (Abdurruhman κ.ά., 2020), όπως και στο συγγενές είδος *Avena fatua* (Beckie κ.ά., 2012). Στη χώρα μας, αναφέρθηκε ήδη μειωμένη αποτελεσματικότητα πληθυσμών χειμερινής αγριοβρώμης σε ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου ALS (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2017b).

Στην παρούσα εργασία καταγράφηκε σημαντικά μειωμένη αποτελεσματικότητα τόσο των ACCase- όσο και των ALS-αναστολέων στη συνιστώμενη δόση εφαρμογής τους, σε μεγάλο αριθμό πληθυσμών του ζιζανίου. Όμως, αρκετοί πληθυσμοί καταπολεμήθηκαν αποτελεσματικά ή υπέστησαν αξιόλογη καταστολή της βλαστικής τους ανάπτυξης όταν εκτέθηκαν στην τριπλάσια της συνιστώμενης δόσης των ζιζανιοκτόνων. Αυτά τα ευρήματα μπορούν να αποδοθούν στην επιλογή των συγκεκριμένων πληθυσμών του ζιζανίου η μειωμένη ευαισθησία των οποίων δεν οφείλεται σε τροποποίηση της θέσης δράσης, αλλά μπορεί να οφείλεται σε μηχανισμό ανθεκτικότητας λόγω μεταβολισμού (NTSR, Non Target Site Resistance), μέσω της καταλυτικής δράσης των ενζύμων μονοξυγονασών ή γλουταθειόνης-S-τρανσφερασών ή γλυκοζυλτρανσφερασών (Ελευθεροχωρινός, 2020). Η ανθεκτικότητα λόγω αυξημένου μεταβολισμού (αποτοξικοποίηση των ζιζανιοκτόνων κυρίως λόγω δράσης των ενζύμων μονοξυγονάσες του κυτοχρώματος CytP450 εκτιμάται ότι αποτελεί πλέον τον κυρίαρχο μηχανισμό ανθεκτικότητας, κυρίως μεταξύ των επιλεχθέντων πληθυσμών των αγρωστωδών ζιζανίων (Délye κ.ά., 2013; Yuan κ.ά., 2006). Ο αυξημένος μεταβολισμός αποτελεί το συνηθέστερο μηχανισμό δράσης πληθυσμών αλεπονουράς (*Alopecurus myosuroides* Huds.) (Letouze και Gasquez, 2003), αλλά και ορισμένων πληθυσμών αγριοβρώμης (*Avena* spp.) (Ahmad-Hamdani κ.ά., 2013).

Η υψηλή αποτελεσματικότητα του clethodim εναντίον και των 40 πληθυσμών του ζιζανίου που αξιολογήθηκαν στην παρούσα μελέτη (Εικόνα 10) καταδεικνύει τη σημασία του συγκεκριμένου ζιζανιοκτόνου για την αποτελεσματική διαχείριση πληθυσμών αγρωστωδών ζιζανίων που έχουν αναπτύξει ανθεκτικότητα είτε στον ίδιο (ACCase-αναστολείς) είτε σε διαφορετικό μηχανισμό δράσης (ALS-αναστολείς) (Yu κ.ά., 2007).



Εικόνα 10. Όλοι οι πληθυσμοί που αξιολογήθηκαν καταπολεμήθηκαν άριστα με την εφαρμογή της κυκλοεξανδιόνης clethodim στις δόσεις x και 3x.

Ειδικότερα για τους ACCase-αναστολείς επηρεάζεται μόνο από δύο από τις 8 μεταλλάξεις που επιλέγονται μεταξύ των ανθεκτικών πληθυσμών αγρωστωδών ζιζανίων και συγκεκριμένα από την αντικατάσταση του αμινοξέος ασπαρτικό οξύ (Asp) από το αμινοξύ γλυκίνη (Gly) στη θέση 2078 [Asp2078-Gly] και από την αντικατάσταση του αμινοξέος κυστεΐνη (Cys) από αργινίνη (Arg) στη θέση 2088 [Cys2088-Arg] του ACCase γονιδίου. Η θέση πρόσδεσης των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών ζιζανιοκτόνων, των κυκλοεξανδιονών και των φαινυλοπυραζολινών (αν και σε μεγάλο βαθμό παρουσιάζει σημαντική επικάλυψη) διαφέρει ως προς τον αριθμό και το είδος των δεσμών προσρόφησης με αμινοξέα του ενζύμου ACCase εξαιτίας των διαφορετικών φυσικοχημικών ιδιοτήτων των ζιζανιοκτόνων (Ελευθεροχωρινός, 2020), συντελώντας σε διαφορετικά ‘προφίλ ανθεκτικότητας’ μεταξύ των πληθυσμών αγρωστωδών ζιζανίων. Ειδικότερα, κάποιοι πληθυσμοί εμφανίζουν σταυρανθεκτικότητα σε ορισμένα μόνο μέλη μιας χημικής οικογένειας ACCase-αναστολέων και ταυτόχρονα μικρής έντασης ανθεκτικότητα σε άλλα ζιζανιοκτόνα της ίδιας χημικής οικογένειας ή των άλλων δύο οικογενειών των ACCase-αναστολέων. Σε κάθε περίπτωση, η χρήση του clethodim περιορίζεται αποκλειστικά σε πλατύφυλλες καλλιέργειες (όχι σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών), οι οποίες μπορούν να αντικαταστήσουν τα χειμερινά σιτηρά σε κάποιο σύστημα αμειψισποράς-εναλλαγής καλλιεργειών ώστε να συμβάλλει στην

αποτελεσματική αντιμετώπιση-διαχείριση πληθυσμών αγρωστώδων ζιζανίων που ανέπτυξαν ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης των ενζύμων ACCase και ALS.

ΕΛΛΗΝΙΚΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Βασιλάκογλου, Ι. και Κ. Δήμας, 2017. Ζιζάνια. Σύγχρονος οδηγός αναγνώρισης και αντιμετώπισης. Εκδόσεις Σύγχρονη παιδεία, Θεσσαλονίκη, σελ. 294-297.
- Δαμανάκης, Μ.Ε. 1983. Τα ζιζάνια των σιταγρών της Ελλάδος-Επισκόπηση 1982-1983. Ζιζανιολογία 1:85-90.
- Ελευθεροχωρινός, Η.Γ. 2008. Ζιζανιολογία: Ζιζάνια, Ζιζανιοκτόνα, Περιβάλλον, Αρχές και Μέθοδοι Διαχείρισης (3^η έκδοση). Εκδόσεις ΑγροΤύπος, Αθήνα, σελ. 63.
- Ελευθεροχωρινός, Η.Γ. και Κ.Ν. Γιαννοπολίτης, 2009. Ζιζάνια. Οδηγός Αναγνώρισης. Εκδόσεις Αγροτύπος Α.Ε., Αθήνα, σελ. 38-39.
- Ελευθεροχωρινός Η.Γ. 2020. Ζιζανιολογία Βιολογία και Διαχείριση Ζιζανίων Ζιζανιοκτόνα, Φυτά και Περιβάλλον (5^η έκδοση), Εκδόσεις Αγροτύπος, Αθήνα, σελ. 497.
- Παπαπαναγιώτου, Α.Π. 2013. Διδακτορική Διατριβή, Α.Π.Θ., σελ. 186.
- Παπαπαναγιώτου, Α., Γ. Μενεξές, Η. Ελευθεροχωρινός. 2017a. Πληθυσμός βέλιουρα με διασταυρωτή ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς του ενζύμου ACCase. 19^ο Επιστημονικό Συνέδριο Ελληνικής Ζιζανιολογικής Εταιρίας, Νέα Ορεστιάδα, 29-31 Μαρτίου 2017, Πρακτικά, σελ. 92-94.
- Παπαπαναγιώτου, Α., Γ. Μενεξές, Η. Ελευθεροχωρινός. 2017b. Πληθυσμοί αγριοβρώμης με διασταυρωτή ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς του ενζύμου ALS και μελέτη της προσαρμοστικότητάς τους. 19^ο Επιστημονικό Συνέδριο Ελληνικής Ζιζανιολογικής Εταιρίας, Νέα Ορεστιάδα, 29-31 Μαρτίου 2017. Πρακτικά, σελ. 26-28.
- Παπαπαναγιώτου, Α., Γ. Μενεξές, Η. Ελευθεροχωρινός. 2017c. Πληθυσμοί μίλιου και ανεμόχορτου ανθεκτικοί σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς των ενζύμων ACCase και ALS. 19^ο Επιστημονικό Συνέδριο Ελληνικής Ζιζανιολογικής Εταιρίας, Νέα Ορεστιάδα, 29-31 Μαρτίου 2017. Πρακτικά, σελ. 25-26.

Παπαπαναγιώτου, Α., Γ. Μενεξές, Η. Ελευθεροχωρινός. 2017d. Πληθυσμοί μικρόκαρπης κολλητισίδας και μπιφόρας ανθεκτικοί σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς του ενζύμου ALS. 19^ο Επιστημονικό Συνέδριο Ελληνικής Ζιζανιολογικής Εταιρίας, Νέα Ορεσσειάδα, 29-31 Μαρτίου 2017. Πρακτικά, σελ. 28-30.

Παπαπαναγιώτου, Α., Ι. Βασιλάκογλου, Κ. Δήμας, Η. Ελευθεροχωρινός. 2017e. Διερεύνηση της ανάπτυξης διασταυρούμενης ανθεκτικότητας του *Sinapis arvensis* και της ευαισθησίας του *Camelina microcarpa* σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS. 19^ο Επιστημονικό Συνέδριο Ελληνικής Ζιζανιολογικής Εταιρίας, Νέα Ορεσσειάδα, 29-31 Μαρτίου 2017. Πρακτικά, σελ. 17-18.

Χατζηλαζαρίδου, Σ.Α. 2013. Διερεύνηση ανθεκτικότητας 29 πληθυσμών διαφόρων ειδών μουχρίτσας (*Echinochloa* spp.) σε ζιζανιοκτόνα. Μεταπτυχιακή διατριβή, ΑΠΘ, Θεσσαλονίκη.

ΞΕΝΟΓΛΩΣΣΗ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Abdurrhman, A.M., S. Uygur, S.K. Mathiassen, N. Uygur. 2020. Identification of sterile oat (*Avena sterilis* L.) resistance to acetolactate synthase (ALS)-inhibiting herbicides using different assay techniques. *J. Plant Prot. Res.* 60(3):244-252.
- Ahmad-Hamdani, M.S., Q., Yu, H. Han, G.R. Cawthray, S.F. Wang, S.B. Powles. 2013. Herbicide resistance endowed by enhanced rates of herbicide metabolism in wild oat (*Avena* spp.). *Weed Science* 61:55-62.
- Ahmad-Hamdani, M.S., M.J. Owen, Q. Yu, and S.B. Powles. 2012. ACCase-Inhibiting Herbicide-Resistant *Avena* spp. Populations from the Western Australian Grain Belt. *Weed Technology* 26:130-136.
- Aibar, J., M.J. Ochoa and C. Zaragoza. 1991. Field emergence of *Avena fatua* L. and *A. sterilis* ssp. *ludoviciana* (Dur.) Nym. in Aragon, Spain. *Weed Research* 31:29-32.
- Barroso, J., C. Fernandez-Quintanilla, D. Ruiz, P. Hemaize and L. J. Rew. 2004. Spatial stability of *Avena sterilis* ssp. *ludoviciana* populations under annual applications of low rates of imazamethabenz. *Weed Research* 44:178-186.
- Barroso, J., D. Ruiz, C. Escribano, L. Barrios and C. Fernandez-Quintanilla. 2009. Comparison of three chemical control strategies for *Avena sterilis* ssp. *ludoviciana*. *Crop Protection* 28:393-400.
- Bourgeois, L., N.C. Kenkel, I.N. Morrison. 1997. Characterization of cross-resistance patterns in acetyl-CoA carboxylase inhibitor resistant wild oat (*Avena fatua*). *Weed Science* 45(6):750-755.
- Beckie, H.J. and F.J. Tardif. 2012. Herbicide cross resistance in weeds. *Crop Protection* 35:15-28.
- Beckie, H.J., S.I. Warwick, C.A. Sauder. 2012. Basis for herbicide resistance in Canadian populations of wild oat (*Avena fatua*). *Weed Science* 60(1):10-18.

- Cavan, G. and S. R. Moss. 1997. Herbicide resistance and gene flow in black grass (*Alopecurus myosuroides*) and wild oats (*Avena* spp.) In Proceedings of the Brighton Crop Protection Conference-Weeds. Volume 1. Farnham, U.K.: British Crop Protection Council, pp. 305-310.
- Chauvel, B. and J. Gasquez. 1994. Relationships between genetic polymorphism and herbicide resistance within *Alopecurus myosuroides* Hudson. *Heredity*:336-344.
- Cristoffers, M.J. 1999. Genetic aspects of herbicide-resistant weed management. *Weed Technology* 13:647-652.
- Cruz-Hipolito, H., M.D. Osuna, J.A. Dominguez-Valenzuela, N. Espinoza, R. DePrado. 2011. Mechanisms of resistance to ACCase-inhibiting herbicides in wild oat (*Avena fatua*) from Latin America. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 59(13):7261-7267.
- Cummins, I. and R. Edwards. 2004. Purification and cloning of an esterase from the weed black-grass (*Alopecurus myosuroides*), which bioactivates aryloxyphenoxypropionate herbicides. *Plant Journal* 38:894-904.
- Délye, C., F. Permin, S. Michel. 2011. 'Universal' PCR assays detecting mutations in acetyl-coenzyme A carboxylase or acetolactate synthase that endow herbicide resistance in grass weeds. *Weed Research* 51:353-362.
- Délye, C., M. Jasieniuk and V. Le Corre. 2013. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends in Genetics* 29(11):649-658.
- Délye, C., X. Q. Zhang, S. Michel, A. Matejcek and S. B. Powles. 2005. Molecular bases for sensitivity to acetyl-coenzyme A carboxylase inhibitors in black-grass. *Plant Physiology* 137:794-806.
- De Prado, R.A. and A.R. Franco. 2004. Cross-resistance and herbicide metabolism in grass weeds in Europe: biochemical and physiological aspects. *Weed Science* 52:441-447.

- Dhima, K.V., I.G. Eleftherohorinos and I.G. Vasilakoglou. 2000. Interference between *Avena sterilis*, *Phalaris minor* and five barley cultivars. *Weed Research* 40:549-559.
- Dhima, K.V. and I.G. Eleftherohorinos. 2001. Influence of nitrogen on competition between winter cereals and sterile oat. *Weed Science* 49:77-82.
- Eleftherohorinos, I.G., I.B. Vasilakoglou and K.V. Dhima. 2000. Metribuzin resistance in *Amaranthus retroflexus* and *Chenopodium album* in Greece. *Weed Science* 48:69-74.
- Fernandez-Quintanilla, C., L. Navarrete, J.L. Gonzalez-Andujar, A. Fernandez and M.J. Sanchez. 1986. Seedling recruitment and age-specific survivorship and reproduction in populations of *Avena sterilis* ssp. *ludoviciana*. *Journal of Applied Ecology* 23:945-955.
- Gonzales-Andujar, J.L. and C. Fernandez-Quintanilla. 1993. Strategies for the control of *Avena sterilis* in winter wheat production systems in central Spain. *Crop Protection* 12:617-623.
- Hilton, H.W. 1957. Herbicide tolerant strains of weeds. Hawaiian Sugar Planters Association Annual Report. Honolulu, Hawaii, pp. 69-72.
- Holm, L.G., D.L. Plucknett, J.V. Pancho, J.P. Herberger. 1991. *Avena fatua* L. and other members of the "wild oats" group. In: *The World's Worst Weeds. Distribution and Biology*. The University Press of Hawaii. pp. 105-113.
- Holt, J.S., S.B. Powles and J.A.M. Holtum. 1993. Mechanisms and agronomic aspects of herbicide resistance. *Annual review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 44:203-229.
- Kaloumenos, N. S. and I. G. Eleftherohorinos. 2008. Corn poppy (*Papaver rhoeas*) Resistant to ALS-inhibiting Herbicides and its Impact on Growth Rate. *Weed Science* 56:789-796.

- Kaloumenos, N.S., V.C. Tsioni, E.G. Daliani, E. Papavassileiou, A. Vassileiou, P.N. Laoutidou and I. Eleftherohorinos. 2012. Multiple Pro-197 substitutions in the acetolactate synthase of rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) and their impact on chlorsulfuron activity and plant growth. *Crop Protection* 38:35-43.
- Kaloumenos, N.S., S.L. Chatzizalaridou, P.V. Mylona, A.N. Polydoros and I.G. Eleftherohorinos. 2013a. Target-site mutation associated with cross-resistance to ALS-inhibiting herbicides in late watergrass (*Echinochloa oryzicola* Vasing). *Pest Management Science* 69:865-873.
- Kaloumenos, N.S., N. Capote, A. Aguado and I.G. Eleftherohorinos. 2013b. Red rice (*Oryza sativa*) cross-resistance to imidazolinone herbicides used in resistant rice cultivars grown in northern Greece. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 105:177-183.
- Kanatas, P., A. Tataridas, V. Dellaportas and I. Travlos. 2021. First report of *Amaranthus palmeri* S. Wats. in cotton, maize and *Sorghum* in Greece and problems with its management. *Agronomy* 11(9), 1721; <https://doi.org/10.3390/agronomy11091721>
- Kashani, F. B., Zand, E. and H. M. Alizadeh. 2007. Investigating the Resistance of Wild Oat (*Avena ludoviciana* Duieu.) to Fenoxaprop-p-ethyl by Whole Plant Bioassay and Seed Bioassay. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 10:72-77.
- Kaundun, S.S. 2014. Resistance to acetyl-CoA carboxylase-inhibiting herbicides. *Pest Management Science* 70: 1405-1417.
- Kaundun, S.S., S.J. Hutchings, R.P. Dale and E. McIndoe. 2013. Role of a novel I1781T mutation and other mechanisms in conferring resistance to acetyl-CoA carboxylase inhibiting herbicides in a black grass population. *PLoS ONE* 8 (7):e69568.
- Letouze, A. and J. Gasquez. 2003. Enhanced activity of several herbicide-degrading enzymes: a suggested mechanism responsible for multiple resistance in black grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.). *Agronomy* 23:601-608.

- Maneechote, C., C. Preston and S. B. Powles. 1997. A diclofop-methyl-resistant *Avena sterilis* biotype with an herbicide-resistant acetyl-coenzyme A carboxylase and enhanced metabolism of diclofop-methyl. *Pesticide Science* 49:105-114.
- Mansooji, A. M., J. A. Holtum, P. Boutsalis, J. M. S. Matthew and S. B. Powles. 1992. Resistance to aryloxyphenoxypropionate herbicides in two wild oat species (*Avena fatua* and *Avena sterilis* spp. *ludoviciana*). *Weed Science* 40:599-605.
- Navarette, L. and C. Fernandez-Quintanilla. 1996. The influence of crop rotation and soil tillage on seed population dynamics of *Avena sterilis* ssp. *ludoviciana*. *Weed Research* 36:123-131.
- Ntoanidou, S., N. Kaloumenos, G. Diamantidis, P. Madesis and I. Eleftherohorinos. 2016. Molecular basis of *Cyperus difformis* cross-resistance to ALS-inhibiting herbicides. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 127:38-45.
- Ntoanidou, S., P. Madesis, G. Diamantidis and I. Eleftherohorinos. 2017. Trp 574 substitution in the acetolactate synthase of *Sinapis arvensis* confers cross-resistance to tribenuron and imazamox. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 142:9-14.
- Ntoanidou, S., P. Madesis and I. Eleftherohorinos. 2019. Resistance of *Rapistrum rugosum* to tribenuron and imazamox due to Trp574 or Pro197 substitution in the acetolactate synthase. *Pest Management Science* 154:1-6.
- Owen, M.J. and S.B. Powles 2009. Distribution and frequency of herbicide-resistant wild oat (*Avena* spp.) across the Western Australian grain belt. *Crop Pasture Science* 60:25-31.
- Papapanagiotou, A.P., N.S. Kaloumenos and I.G. Eleftherohorinos. 2012. Sterile oat (*Avena sterilis* L.) cross-resistance profile to ACCase-inhibiting herbicides in Greece. *Crop Protection* 35:118-126.
- Papapanagiotou, A.P., M.I. Paresidou, N.S. Kaloumenos, I.G. Eleftherohorinos. 2015. ACCase mutations in *Avena sterilis* populations and their impact on plant fitness. *Pesticide Biochemistry and Physiology* 123:40-48.

- Papapanagiotou, A.P., C.A. Damalas, G.C. Menexes, I.G. Eleftherohorinos. 2019. Resistance levels and chemical control options of sterile oat (*Avena sterilis* L.) in Northern Greece. *International Journal of Pest Management* 66 doi.org/10.1080/09670874.2029.1569285.
- Papapanagiotou, A.P., C.A. Damalas, I. Bosmali, P. Madesis, G.C. Menexes, I.G. Eleftherohorinos. 2020. *Galium spurium* and *G. aparine* resistance to ALS-inhibiting herbicides in northern Greece. *Planta Daninha* 2019; v37:e019207288; doi: 10.1590/S0100-83582019370100106.
- Papapanagiotou, A.P., D. Loukovitis, C.A. Damalas, I. G. Eleftherohorinos. 2022a. Identification of an acetyl-CoA carboxylase-resistant johnsongrass (*Sorghum halepense* L.) population from a cotton field in northern Greece. *Weed Biology and Management* 2022; 1-6, doi: 10.1111/wbm.12256.
- Papapanagiotou, A.P., D. Loukovitis, S. Ntoanidou, I.G. Eleftherohorinos. 2022b. Target-site cross-resistance to ALS inhibitors in johnsongrass originating from Greek cornfields. *Weed Technology* 36:276-282.
- Papapanagiotou, A.P., C.A. Damalas, I. Bosmali, P. Madesis, G. Menexes, I. Eleftherohorinos. 2022c. Multiple resistance of silky windgrass to acetolactate synthase- and acetyl-CoA synthase-inhibiting herbicides. *Weed Technology* 36:334-343.
- Petit, C., G. Bay, F. Perin and C. Delye. 2010a. Prevalence of cross or multiple resistance to the acetylcoenzyme A carboxylase inhibitors fenoxaprop, clodinafop and pinoxaden in black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) in France. *Pest Management Science* 66:168-177.
- Petit, C., B. Duhieu, K. Boucansaud and C. Delye. 2010b. Complex genetic control of non-target-site based resistance to herbicides inhibiting acetyl-coenzyme A carboxylase and acetolactate-synthase in *Alopecurus myosuroides* Huds. *Plant Science* 178:501-509.

- Powles, S. B. and Q. Yu. 2010. Evolution in Action: Plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology* 61:317-347.
- Preston, C. 2004. Herbicide resistance in weeds endowed by enhanced detoxification: complications for management. *Weed Science* 52:448-453.
- Roberts, H.A. 1986. Persistence of seeds of some grass species in cultivated soil. *Grass and Forage Science* 41:273-276.
- Ruiz, D., J. Barroso, C. Fernandez-Quintanilla. 2002. Associations among soil properties and winter wild oat (*Avena sterilis* L.) abundance in cereal fields. In: Proceedings 002 Twelfth European Research Symposium, Wageningen, the Netherlands, pp. 346-348.
- Ruiz, D., C. Escribano and C. Fernandez-Quintanilla. 2006. Identifying associations among sterile oat (*Avena sterilis*) infestation level, landscape characteristics and crop yields. *Weed Science* 54:1113-1121.
- Ruiz, D., J. Barroso, P. Hernaiz and C. Fernandez-Quintanilla. 2008. The competitive interactions between winter barley and *Avena sterilis* are site-specific. *Weed Research* 48:38-47.
- Sasanfar, H., E. Zand, M.A. Baghestani, M.J. Mirhadi, M.B. Mesgaran. 2017. Cross-resistance patterns of winter wild oat (*Avena ludoviciana*) populations to ACCase inhibitor herbicides. *Phytoparasitica* doi: 10.1007/s12600-017-0587-9.
- Sattin, M., M. A. Gasparetto, and C. Campagna. 2001. Situation and management of *Avena sterilis* spp. *ludoviciana* and *Phalaris paradoxa* resistant to ACCase inhibitors in Italy. In Proceedings of Brighton Crop Protection Conference-Weeds, Farnham, U.K.: British Crop Protection Council, pp. 755-762.
- Scarabel, L., S. Panozzo, S. Varotto, M. Sattin. 2011. Allelic variation of the *ACCase* gene and response to ACCase-inhibiting herbicides in pinoxaden-resistant *Lolium* spp. *Pest Management Science* 67(8): 932-941.

- Scednor, G.W. and W.G. Cochran. 1989. Statistical Methods. 8th Edition, Iowa State University Prss, Ames.
- Skorda, E.A., P. Efthimiadis and T. Adamidis. 1991. Wild-oat seed production and seed fate affected by herbicides. *In: Proceedings of the Brighton Crop Protection Conference, Weeds*, vol. 3, pp. 929-936.
- Thurston, J. M. 1963. Biology and control of wild-oats. Rothamsted Experimental Station Report for 1962, Harpenden, UK, 236-253.
- Thurston, J.M. and A. Philipson. 1976. Distribution. In 'Wild oats in World Agriculture, an Interpretive Review of World Literature', ed. D. Price Jones, pp. 19-64, Agricultural Research Council, London.
- Tranel, P.J. and T.R. Wright. 2002. Resistance of weeds to ALS-inhibiting herbicides: what have we learned? *Weed Science* 50:700-712.
- Travlos, I.S., C.N. Giannopolitis and E. A. Paspatis. 2008. Wild oat variability in wheat fields of Viotia in Central Greece. *Hellenic Plant Protection Journal* 1:107-112.
- Travlos, I.S. 2012. Evaluation of herbicide-resistance status on populations of littleseed canarygrass (*Phalaris minor* Retz.) from Southern Greece and suggestions for their effective control. *Journal of Plant Protection Research* 52:308-313.
- Travlos, I.S., D. Chachalis. 2013. Assessment of glyphosate resistant horseweed (*Conyza canadensis* L. Cronq.) and fleabane (*Conyza albida* Willd. Ex Spreng) populations from perennial crops in Greece. *International Journal of Plant Production* 7:665-676.
- Uludag, A., Y. Nemli, A. Tal, and B. Rubin. 2007. Fenoxaprop resistance in sterile wild oat (*Avena sterilis*) in wheat fields in Turkey. *Crop Protection* 26:930-935.

- Uludag, A., K.W. Park, J. Cannon, C.A. Mallory-Smith. 2008. Cross resistance of acetyl-CoA Carboxylase (ACCase) inhibitor-resistant wild oat (*Avena fatua*) biotypes in the Pacific Northwest. *Weed Technology* 22(1):142-145.
- Yasuor, H., M. D. Osuna, A. Ortiz, N. E. Saldain, J. W. Eckert, and A. J. Fischer. 2009. Mechanism of resistance to penoxsulam in late watergrass [*Echinochloa phyllopogon* (Stapf) Koss.]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 57:3653- 3660.
- Yu, Q., A. Collavo, M-Q. Zheng, M. Owen, M. Sattin, S.B. Powles. 2007. Diversity of acetyl-coenzyme A carboxylase mutations in resistant *Lolium* populations: evaluation using clethodim. *Plant Physiology* 145:547-558.
- Yuan, J.S., P.J. Tranel and C.N. Stewart Jr. 2006. Non-target site herbicide resistance: a family business. *Trends in Plant Science* 12:7-13.