



Πανεπιστήμιο

Δυτικής Μακεδονίας

ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ

ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ

ΚΑΤΕΥΘΥΝΣΗ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ



‘ΕΠΙΛΟΓΗ ΑΝΘΕΚΤΙΚΟΤΗΤΑΣ ΣΕ ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΑ

ΣΕ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥΣ ΣΗΜΑΝΤΙΚΩΝ ΑΓΡΩΣΤΩΔΩΝ ΕΙΔΩΝ’

ΝΙΚΟΛΑΟΣ ΧΑΤΖΗΣΑΒΒΑΣ

ΦΛΩΡΙΝΑ

Φεβρουάριος, 2024

Δήλωση περί μη λογοκλοπής

Δηλώνω ότι είμαι ο συγγραφέας της παρούσας εργασίας με τίτλο 'Επιλογή ανθεκτικότητας σε ζιζανιοκτόνα σε πληθυσμούς σημαντικών αγρωστωδών ειδών', που συντάχθηκε στα πλαίσια της πτυχιακής μου εργασίας και παραδόθηκε το μήνα Φεβρουάριο του 2024. 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 (κεφαλαία)

A.M.

Υπογραφή

ΝΙΚΟΛΑΟΣ ΧΑΤΖΗΣΑΒΒΑΣ

FG31391

.....

Ημερομηνία: 15/2/2024

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Σε πειράματα φυτοδοχείων αξιολογήθηκαν πληθυσμοί σημαντικών αγρωστωδών ζιζανίων [χειμερινή αγριοβρώμη (*Avena sterilis L.*), ήρα λεπτή (*Lolium rigidum Gaud.*), μίλιο (*Milium vernale M. Bieb*), αλεπονουρά (*Alopecurus myosuroides Huds.*), ανεμόχορτον [*Apera spica-venti (L.) P. Beauv.*], 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). Αξιολογήθηκαν τα ζιζανιοκτόνα clodinafop propargyl, pinoxaden και clethodim (ACCase-αναστολείς), καθώς και τα mesosulfuron-methyl+iodosulfuron methyl-sodium και ryroxsulam (ALS-αναστολείς) στη συνιστώμενη (x) και διπλάσια της συνιστώμενης (2x) δόσης εφαρμογής. Η εφαρμογή των επεμβάσεων πραγματοποιήθηκε με επιστήθιο ψεκαστήρα 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. Η παρούσα μελέτη αποκάλυψε επιλογή ανθεκτικότητας και σταυρανθεκτικότητας στους ACCase-αναστολείς σε επιλεγμένους πληθυσμούς χειμερινής αγριοβρώμης, ήρας λεπτής, μίλιου και αλεπονουράς, σταυρανθεκτικότητας σε ALS-αναστολείς σε ένα πληθυσμό ανεμόχορτου και πολλαπλής ανθεκτικότητας τόσο σε ACCase- όσο και σε ALS-αναστολείς σε πληθυσμούς μίλιου και ήρας λεπτής.

Λέξεις κλειδιά: Ανθεκτικότητα, σταυρανθεκτικότητα, πολλαπλή ανθεκτικότητα, ACCase-αναστολείς, ALS-αναστολείς

ABSTRACT

Important grass weed [sterile oat (*Avena sterilis L.*), rigid ryegrass (*Lolium rigidum* Gaud.), spring milletgrass (*Milium vernale* M. Bieb), blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.), and silky bent grass [*Apera spica-venti* (L.) P. Beauv.] populations originating from wheat monoculture fields, were evaluated in whole-plant, pot experiments for possible evolution of herbicide resistance, cross-resistance and multiple resistance to ACCase- and ALS-inhibiting herbicides. Grass weed 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 two times the recommended (2x) field rates. 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. The present study revealed evolution of resistance, and cross-resistance to ACCase-inhibitors in selected sterile oat, rigid ryegrass, spring milletgrass and black grass populations, cross resistance to ALS-inhibitors in a silky bent grass population and multiple resistance to both ACCase- and ALS-inhibiting herbicides in spring milletgrass and rigid ryegrass populations.

Key Words: Herbicide Resistance, Cross-resistance, Multiple Resistance, ACCase-ACCase-inhibitors, ALS-inhibitors

ΠΙΝΑΚΑΣ ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΩΝ

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ. ΜΟΝΟΓΡΑΦΙΕΣ ΤΩΝ ΑΓΡΩΣΤΩΔΩΝ ΕΙΔΩΝ ΧΕΙΜΕΡΙΝΗ ΑΓΡΙΟΒΡΩΜΗ, ΉΡΑ ΛΕΠΤΗ, ΜΙΛΙΟ, ΑΛΕΠΟΝΟΥΡΑ, ΑΝΕΜΟΧΟΡΤΟ	1
1.1 Χειμερινή αγριοβρώμη.....	1
1.2 Ήρα λεπτή.....	11
1.3 Αλεπονουρά	14
1.4 Μίλιο [<i>Milium vernale</i> M. Bieb.]	20
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2. ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΑ-ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΔΡΑΣΗΣ	26
2.1 Ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου καρβοξυλάση του ακέτυλο-CoA (Acetyl-CoA Carboxylase, ACCase).....	26
2.1.1 Αρυλοξυφαινοξυπροπιονικά (αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά) ζιζανιοκτόνα	31
2.1.2 Κυκλοεξανδιόνες	32
2.1.3 Φαινυλοπυραζολίνες	34
2.2 Αναστολείς βιοσύνθεσης διακλαδισμένης αλυσίδας αμινοξέων (ένζυμο ALS ή AHAS)	35
2.2.1 Σουλφονυλουρίες.....	39
2.2.2 Ιμιδαζολινόνες.....	40
2.2.3 Πυριμιδινυλβενζοικά.....	41
2.2.4 Τριαζολοπυριμιδίνες.	42
2.2.5 Σουλφονυλαμινοκαρβονυλοτριαζολινόνες	43
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3. ΑΝΘΕΚΤΙΚΟΤΗΤΑ ΖΙΖΑΝΙΩΝ ΣΕ ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΑ	45
3.1 Ανθεκτικότητα ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα (γενικές έννοιες, ορισμοί).....	45
3.2 Μηχανισμοί ανθεκτικότητας ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα	48
3.3 Παράγοντες που επηρεάζουν την επιλογή της ανθεκτικότητας ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα	49
3.4 Επιπτώσεις της επιλογής πληθυσμών ζιζανίων ανθεκτικών στα ζιζανιοκτόνα	50
3.5 Η ανθεκτικότητα των ζιζανίων σε παγκόσμια κλίμακα.....	51
3.6 Εξέλιξη της ανθεκτικότητας ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα στην Ελλάδα	52
3.7 Ανάπτυξη ανθεκτικότητας και σταυρανθεκτικότητας σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS ή AHAS.....	53
3.8 Ανάπτυξη ανθεκτικότητας και σταυρανθεκτικότητας σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase.....	56
3.9 Ανθεκτικότητα που δεν οφείλεται σε τροποποίηση της θέσης δράσης (non-target-site resistance, NTSR).....	59
3.10 Μέτρα-στρατηγικές διαχείρισης της επιλογής ανθεκτικότητας πληθυσμών ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα	61
ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4. ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ	65

4.1 ΥΛΙΚΑ-ΜΕΘΟΔΟΙ.....	65
4.2 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ-ΣΥΖΗΤΗΣΗ.....	69
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ (εθνική).....	90
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ (Ξενόγλωσση).....	92

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ. ΜΟΝΟΓΡΑΦΙΕΣ ΤΩΝ ΑΓΡΩΣΤΩΔΩΝ ΕΙΔΩΝ ΧΕΙΜΕΡΙΝΗ ΑΓΡΙΟΒΡΩΜΗ, ΗΡΑ ΛΕΠΤΗ, ΜΙΛΙΟ, ΑΛΕΠΟΝΟΥΡΑ, ΑΝΕΜΟΧΟΡΤΟ

1.1 Χειμερινή αγριοβρώμη

Ονοματολογία, ιστορία και εξάπλωση αγριοβρώμης

Η χειμερινή αγριοβρώμη (*Avena sterilis* L.) είναι ένα ζιζάνιο που κατάγεται από την Ασία ή την περιοχή της Μεσογείου. Αναφέρεται ως το πιο διαδεδομένο ετήσιο ζιζάνιο των χειμερινών σιτηρών στην Ελλάδα (Δαμανάκης, 1983). Συγκεκριμένα, θεωρείται το τέταρτο σπουδαιότερο ζιζάνιο της Ελλάδος στα φυτά μεγάλης καλλιέργειας και στις δενδρώδεις καλλιέργειες, ενώ συμπεριλαμβάνεται στα σπουδαιότερα ζιζάνια της Ευρώπης και του πλανήτη (Holm κ.ά., 1991).

Μορφολογικά χαρακτηριστικά του είδους χειμερινή αγριοβρώμη

Η χειμερινή 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 (Εικόνα 3). 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 (Πίνακας 1).



Εικόνα 3. Σταχύδιο (αριστερά), ανθίδιο (κέντρο) και

ζεύγος ανθιδίων (δεξιά) του είδους *Avena sterilis* L.

Πίνακας 1. Βιολογικές και μορφολογικές διαφορές των ώριμων σπόρων μεταξύ των ειδών *Avena sterilis* και *Avena fatua* (από Παπαπαναγιώτου, 2013; τροποποιημένο από Ελευθεροχωρινός και Γιαννοπολίτης, 2009)

Μορφολογικό γνώρισμα	<i>Avena sterilis</i> L.	<i>Avena fatua</i> L.
Ωρίμανση	Πρωιμότερη ωρίμανση	Οψιμότερη ωρίμανση
Διακλάδωση ταξιανθίας	Τα ανθίδια φέρονται προσκολλημένα σε ζεύγη	Τα ανθίδια φέρονται σχεδόν πάντα μεμονωμένα
Ανθίδια ανά σταχύδιο	2-5	2-3
Μήκος άγανου (cm)	3-8	3-4
Σημείο προσκόλλησης άγανου	Κάτω από το μέσο του ανθιδίου	Πάνω από το μέσο του ανθιδίου
Μήκος ανθιδίου (cm)	Μεγαλύτερου μήκους και πλάτους από του είδους <i>A. fatua</i> , 15-40mm (συνήθως 20-25mm)	Συνήθως, μικρότερου μήκους από του είδους <i>A. sterilis</i> , 14-20mm
Σχήμα άκρου του ραχιδίου		Κυκλικό, τριγωνικό
Σχήμα ουλής αποκοπής	Επίμηκες, μεγαλύτερου μήκους από του είδους <i>A. fatua</i>	Πεταλοειδές
Κάλυψη με τρίχες της επιφάνειας του χιτώνα των ανθιδίων	50-80% της επιφάνειας του χιτώνα	30-60% της επιφάνειας του χιτώνα

Μήκος τριχών	7,5mm	5,5mm
Σχήμα καρύοψης	Επίμηκες	Στενόμακρο με βάθυνση κοντά στο άκρο (προκαλείται από το άγανο) στη θέση του εμβρύου

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 του είδους συνήθως κατανέμονται σε κηλίδες εντός των αγρών των καλλιεργούμενων σιτηρών (Ruiz κ.ά. 2006). Η σταθερότητα των κηλίδων του ζιζανίου, τόσο σε έκταση όσο και πυκνότητα φυτών επηρεάζεται από τη φυσική διασπορά ή τη μετακίνηση των σπόρων που προκαλούνται από τις μηχανές αλωνισμού ή τα μηχανήματα άροσης/κατεργασίας του εδάφους, από τις πρακτικές διαχείρισης (επεμβάσεις ζιζανιοκτόνων, όργωμα, ημερομηνίες σποράς του καλλιεργούμενου είδους), αλλά και από τις κλιματικές συνθήκες που επικρατούν στη διάρκεια της περιόδου φυτρώματος των σποροφύτων του ζιζανίου (Barroso κ.ά., 2004).

Το υψόμετρο, η κλίση του εδάφους και οι αποδόσεις των καλλιεργούμενων ειδών αποτελούν τους σημαντικότερους παράγοντες που ερμηνεύονται ως πρότυπα-εξισώσεις κατανομής των κηλίδων του ζιζανίου στο χώρο (Ruiz κ.ά., 2006). Ειδικότερα, τα υψηλότερα επίπεδα προσβολής του *A. sterilis* έχουν παρατηρηθεί σε περιοχές βορινής έκθεσης με χαμηλό υψόμετρο στις οποίες επιτυγχάνονται χαμηλά επίπεδα αποδόσεων (Ruiz κ.ά., 2008). Αν και αναπτύσσεται σε ποικιλία εδαφών, οι υψηλότερες πυκνότητες φυτών αγριοβρώμης καταγράφηκαν σε εδάφη με χαμηλή περιεκτικότητα σε οργανική ουσία και θρεπτικά μακροστοιχεία (Ν, Ρ, Κ), αλλά με υψηλή περιεκτικότητα σε άμμο (Ruiz κ.ά., 2002). Η προτίμηση που επιδεικνύει το *A. sterilis* για λιγότερο ευνοϊκά εδάφη έχει αποδοθεί στον μειωμένο ανταγωνισμό που υφίσταται από τα καλλιεργούμενα είδη (Ruiz κ.ά., 2008). Ωστόσο, η προσθήκη αζωτούχου λίπανσης ενισχύει την αύξηση και την ανταγωνιστική ικανότητα του ζιζανίου έναντι των χειμερινών σιτηρών (Dhima και Eleftherohorinos, 2001).

Τα διαφορετικά συστήματα κατεργασίας του εδάφους (βαθειά άροση ή επιφανειακή κατεργασία) συντελούν σε διαφορετική κατανομή των σπόρων και ως εκ τούτου 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 κατανέμει τους σπόρους σε μεγαλύτερα βάθη από όπου αδυνατούν να φυτρώσουν οι σπόροι.

Το φύτρωμα των σπόρων πραγματοποιείται από τα μέσα Οκτωβρίου έως τα μέσα Απριλίου, ενώ το μέγιστο του φυτρώματος σημειώνεται την περίοδο Νοεμβρίου-Δεκεμβρίου. Ο Aibar κ.ά. (1991) ανέφεραν ότι το φύτρωμα αρχίζει αμέσως μετά τη σπορά του καλλιεργούμενου είδους και συνεχίζεται για διάστημα 23 εβδομάδων, ενώ το 75% των σποροφύτων εμφανίζονται στις πρώτες εννέα εβδομάδες μετά τα τέλη Οκτωβρίου. Τα νεαρά σπορόφυτα αναδύονται από σπόρους που βρίσκονται 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 αυτό το βάθος. Η μέση βιωσιμότητα (επιβίωση) των σποροφύτων αγριοβρώμης κυμαίνεται από 31 μέχρι 81% (Fernandez-Quintanilla κ.ά., 1986). Αυτή επηρεάζεται από τις συνθήκες που επικρατούν (θερμοκρασία, υγρασία, φως, οξυγόνο), το είδος των βιοτύπων, την άροση πριν τη σπορά αλλά και από τον ανταγωνισμό με τα καλλιεργούμενα είδη και από τον ενδοειδικό ανταγωνισμό (Navarette και Fernandez-Quintanilla, 1996).

Το φύτρωμα των σπόρων του *A. sterilis* ssp. *ludoviciana* συνήθως παρατηρείται μετά από κατεργασία του εδάφους και εκδηλώνεται με σταθερό εποχιακό πρότυπο φυτρώματος (Roberts, 1986). Ειδικότερα, η έναρξη φυτρώματος της αγριοβρώμης απαιτεί θερμοκρασία 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.

Η εδαφική υγρασία δεν αποτελεί περιοριστικό παράγοντα φυτρώματος κατά τη διάρκεια της χειμερινής περιόδου, αφού την περίοδο αυτή βρίσκεται σε επάρκεια και ως εκ τούτου το συνεχές φύτρωμα της αγριοβρώμης εξαρτάται από την όνοδο της θερμοκρασίας (Aibar κ.ά., 1991). Η πορεία φυτρώματος των σπόρων της αγριοβρώμης

περιγράφεται επαρκώς από πρότυπο-εξίσωση που σχετίζεται με την αθροιζόμενη βροχόπτωση της φθινοπωρινής και χειμερινής περιόδου και όχι με την περιεκτικότητα του εδάφους σε υγρασία.

Τα σπορόφυτα του είδους *A. sterilis* παραμένουν συνήθως στο στάδιο των 2-3 φύλλων κατά τη διάρκεια των πρώτων χειμερινών μηνών, ενώ κατά το τέλος του χειμώνα (Φεβρουάριος) και στην αρχή της Άνοιξης (Μάρτιος) αρχίζει το αδέρφωμα των φυτών με έντονο ρυθμό. Ακολούθως, αυξάνεται το μήκος του στελέχους, λόγω επιμήκυνσης των μεσογονατίων διαστημάτων, και ταυτοχρόνως αυξάνεται η φυλλική επιφάνεια των φυτών. Η ταξιανθία σχηματίζεται όταν επικρατούν ήπιες συνθήκες την άνοιξη (αρχές Μαΐου). Οι σπόροι που βρίσκονται κοντά στη βάση της ταξιανθίας εκδηλώνουν ταχύτερη ωρίμανση και μικρότερη διάρκεια ληθάργου (2-2,5 μήνες) σε σύγκριση με αυτούς που σχηματίζονται στα άκρα της (22 μήνες λήθαργο). Τα φυτά που έχουν περιορισμένη βλαστική ανάπτυξη 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. Συγκεκριμένα, ποσοστό υψηλότερο από 50% των σπόρων της αγριοβρώμης εκτινάσσεται και καταλήγει στο έδαφος πριν τη συγκομιδή των σιτηρών στη χώρα μας. Οι σπόροι αυτοί αποτελούν μόνιμη πηγή απωλειών για τις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών των επόμενων καλλιεργητικών περιόδων, επειδή διατηρούν τη φυτωτική τους ικανότητα για διάστημα μεγαλύτερο των 7 ετών (Ελευθεροχωρινός και Γιαννοπολίτης, 2009).

Οι σπόροι του ζιζανίου αγριοβρώμη αναπτύσσονται πλήρως 15 ημέρες μετά την άνθηση των φυτών, αλλά αυτοί είναι ανώριμοι και παραμένουν σε λήθαργο. Βέβαια, ορισμένοι από τους σπόρους αυτούς 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 το πρόβλημα της αγριοβρώμης.

Οι σπόροι του είδους *Avena sterilis* (χειμερινή αγριοβρώμη) φυτρώνουν σε χαμηλότερες θερμοκρασίες από ό,τι του συγγενούς είδους αγριοβρώμη κοινή (*Avena fatua*). Γι' αυτό το λόγο το είδος *Avena sterilis* θεωρείται ζιζάνιο κυρίως των χειμερινών σιτηρών, ενώ το *Avena fatua* ζιζάνιο κυρίως των ανοιξιάτικων ή όψιμων χειμερινών σιτηρών (Ελευθεροχωρινός και Γιαννοπολίτης, 2009). Οι σπόροι που

εκτινάσσονται στο έδαφος πριν τη συγκομιδή των καλλιεργειών χειμερινών σιτηρών μπορούν να διατηρήσουν την βλαστικότητά τους στο έδαφος για διάστημα 7-8 ετών. Όμως, το μεγαλύτερο ποσοστό των σπόρων του είδους *Avena sterilis* βλαστάνει στα δύο πρώτα έτη αφότου εκτιναχθούν από τα φυτά στο έδαφος. Ζεστές και υγρές συνθήκες το φθινόπωρο περιορίζουν το λήθαργο των σπόρων. Τα ώριμα φυτά του ζιζανίου διακρίνονται από την ανοιχτή, χαλαρή ταξιανθία (φόβη) που είναι ελαφρώς γερμένη.

Βιολογία του είδους χειμερινή αγριοβρώμη

Στην χώρα μας η χειμερινή αγριοβρώμη (*Avena sterilis*) εμφανίζεται συχνότερα από οποιοδήποτε άλλο αγρωστώδες ζιζάνιο και προσβάλλει το σύνολο των καλλιεργούμενων εκτάσεων με χειμερινά σιτηρά της χώρας (Damanakis, 1982; Travlos κ.ά., 2008). Είναι ένα εξαιρετικά ανταγωνιστικό είδος και οι συχνά πυκνοί πληθυσμοί του προκαλούν σημαντικές απώλειες στην απόδοση των καλλιεργειών (Travlos, 2013). Αντίθετα, το είδος *A. fatua* εμφανίζεται σε πολύ μικρότερη συχνότητα (Travlos κ.ά., 2008). Η μεγάλη σημασία του είδους *Avena sterilis* οφείλεται στο ότι:

- Προσαρμόζεται πολύ καλά στους περισσότερους τύπους εδάφους.
- Έχει εμφανίσει ανθεκτικότητα σε πολλές οικογένειες ζιζανιοκτόνων ιδιαίτερα των ζιζανιοκτόνων-αναστολέων της δράσης του ενζύμου ACCase (Travlos κ.ά., 2011; Papapanagiotou κ.ά., 2012).
- Εμφανίζεται κυρίως σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών, αλλά και σε βοσκοτόπους, μη καλλιεργούμενες εκτάσεις καθώς και εδάφη που βρίσκονται σε αγρανάπαυση.

Καλλιέργειες που προσβάλλονται και ανταγωνισμός που αναπτύσσεται σε βάρος των καλλιεργούμενων φυτών από το είδος χειμερινή αγριοβρώμη

Στη χώρα μας, η χειμερινή αγριοβρώμη (*Avena sterilis*) είναι ένα εξαιρετικά κοινό είδος σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών και ψυγανθών, ενώ παρατηρείται λιγότερο συχνά σε άλλες χειμερινές και πρώμες ανοιξιάτικες καλλιέργειες. Η αγριοβρώμη ανταγωνίζεται ισχυρά τα καλλιεργούμενα φυτά για φως, νερό και θρεπτικά στοιχεία. Ο ανταγωνισμός με τα καλλιεργούμενα φυτά λαμβάνει χώρα μετά

το φύτρωμα των ζιζανίων, ενώ η μεγαλύτερη μείωση στην απόδοση της καλλιέργειας προκαλείται μετά από παρατεταμένη έκθεση των καλλιεργούμενων φυτών στον ανταγωνισμό από το ζιζάνιο. Οι απώλειες της απόδοσης των καλλιεργούμενων σιτηρών διαφοροποιούνται ανάλογα με την πυκνότητα του πληθυσμού της αγριοβρώμης και το είδος του καλλιεργούμενου φυτού. Έχει αναφερθεί ότι η μείωση στην απόδοση των καλλιεργειών σιταριού και του κριθαριού μπορεί να κυμανθεί από 17% έως 62% (Balyan κ.ά., 1991) και από 8% έως 67% (Dhima κ.ά., 2000), αντίστοιχα. Οι Torner κ.ά. (1991) που μελέτησαν την ανταγωνιστική αλληλεπίδραση χειμερινής αγριοβρώμης και χειμερινού κριθαριού ανέφεραν ότι η αύξηση της πυκνότητας των φυτών της χειμερινής αγριοβρώμης προκαλεί εκθετική μείωση στην απόδοση του καλλιεργούμενου είδους. Η μείωση της απόδοσης οφείλονται στον μικρότερο αριθμό παραγωγικών αδελφιών που σχημάτισαν τα φυτά του κριθαριού, συνέπεια του ανταγωνισμού που δέχονται από τα φυτά του ζιζανίου.

Τα χαρακτηριστικά που κάνουν την αγριοβρώμη ιδιαίτερα σημαντική για τα καλλιεργούμενα είδη είναι τα εξής:

- Η ταχεία βλαστική ανάπτυξη που παρουσιάζει την καθιστά εξαιρετικά ανταγωνιστικό είδος το οποίο περιορίζει αποφασιστικά την ανάπτυξη και την απόδοση των καλλιεργούμενων φυτών. Τα ώριμα, αναπτυγμένα φυτά του ζιζανίου είναι εύρωστα, υψηλότερα από τα καλλιεργούμενα είδη και σχηματίζουν μεγάλο αριθμό αδελφιών.
- Ο γρήγορος και εύκολος αποχωρισμός των καρπών από τις καρποταξίες και η επακόλουθη εκτίναξή τους στο έδαφος συντελεί στη μόλυνση των καλλιεργούμενων αγρών πριν από την συγκομιδή της καλλιέργειας.
- Ο ποικίλης έντασης λήθαργος των σπόρων που προκαλεί μια έντονη ανομοιομορφία στο φύτρωμα του ζιζανίου. Το είδος *Avena sterilis* εμφανίζει ένα παρατεταμένο φύτρωμα που εκτείνεται χρονικά από το φθινόπωρο μέχρι τα τέλη χειμώνα-αρχές της άνοιξης. Παράλληλα, οι σπόροι που εκτινάσσονται από φυτά που επιβιώνουν μέχρι το τέλος της καλλιεργητικής περιόδου εμπλουτίζουν συνεχώς την ‘τράπεζα σπόρων’ (seed bank) του είδους στο έδαφος. Επίσης, ο λήθαργος των σπόρων του ζιζανίου που βρίσκονται στο έδαφος μπορεί να διαρκέσει αρκετά χρόνια.
- Η δυσκολία στην απομάκρυνση των καρπών της από τους συγκομιζόμενους καρπούς του σιταριού, του κριθαριού ή της βρώμης στις θεριζοαλωνιστικές

μηχανές. Έτσι, όταν οι καρποί αυτοί χρησιμοποιηθούν για σπορά την επόμενη καλλιεργητική περίοδο θα υπάρξει ταυτόχρονα αύξηση της δεξαμενής των σπόρων του ζιζανίου στο έδαφος.

Όπως προαναφέρθηκε, αξιόλογες επιπτώσεις που οφείλονται στην παρουσία του είδους χειμερινή αγριοβρώμη έχουν παρατηρηθεί και σε καλλιέργειες οι οποίες έχουν υψηλή ανταγωνιστικότητα (κριθάρι). Ο ανταγωνισμός των καλλιεργειών από τους πληθυσμούς του ζιζανίου συντελεί εκτός από τη μείωση των αποδόσεων και σε αξιόλογη υποβάθμιση της ποιότητας των παραγόμενων προϊόντων (Εικόνα 4) (Travlos, 2013).



Εικόνα 4. Πληθυσμός φυτών αγριοβρώμης αναπτύσσεται εντός σιταγρού

Αξίζει να αναφερθεί ότι εκτός των χειμερινών σιτηρών, το είδος αυτό απαντάται και σε άλλα χειμερινά καλλιεργούμενα είδη (ψυχανθή, ελαιοκράμβη), καθώς επίσης 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), ενώ σε παγκόσμια κλίμακα τα είδη *Avena* spp. κατατάσσονται ως δεύτερα σε σπουδαιότητα ζιζάνια μετά το είδος λεπτή ήρα (*Lolium rigidum* Gaudin), ως προς την επιλογή ανθεκτικών βιοτόπων (Heap,

2024). Οι παράγοντες που επηρεάζουν την εξάπλωση αυτού του ζιζανίου και καθιστούν ως εκ τούτου δύσκολη την αντιμετώπισή του είναι ο ταχύς ρυθμός ανάπτυξης, η μεγάλη ανταγωνιστική ικανότητα των φυτών, η παραγωγή 400-600 σπόρων ανά φυτό, ο λήθαργος και το ως εκ τούτου ανομοιόμορφο φύτρωμα των σπόρων, η μακροβιότητα των σπόρων στο έδαφος και η ικανότητα των φυτών να τινάζουν τους σπόρους στο έδαφος πριν από τη συγκομιδή των καλλιεργούμενων σιτηρών (Παπαπαναγιώτου, 2013).

1.2 Ήρα λεπτή

Βοτανική κατάταξη του είδους ήρα λεπτή

Το *Lolium rigidum* με κοινό επιστημονικό όνομα ήρα λεπτή, ανήκει στην οικογένεια Poaceae, είναι ετήσιο χειμερινό ζιζάνιο το οποίο παρατηρείται σε μεγάλη συχνότητα σε καλλιέργειες σιτηρών και σε μικρότερη συχνότητα σε άλλες χειμερινές καθώς και πρώιμες ανοιξιάτικες και πολυνετείς καλλιέργειες.

Μορφολογικά χαρακτηριστικά του είδους ήρα λεπτή

Το φυτό είναι συνήθως όρθιας έκφυσης. Φυτρώνει συνήθως τους μήνες Μάρτιο-Μάιο και ο βιολογικός του κύκλος ολοκληρώνεται στις αρχές Ιουνίου. Τα φύλλα των νεαρών φυτών είναι στενά, όρθιας έκφυσης με ερυθρό κολεό (Εικ. 5). Το μήκος του ελάσματος των φύλλων κυμαίνεται μεταξύ 5 έως 25cm, ενώ το πλάτος τους κυμαίνεται από 3 έως 5mm. Το έλασμα των φύλλων είναι τραχύ και αυλακωτό στην πάνω επιφάνεια, ενώ η κάτω επιφάνεια παρουσιάζει χαρακτηριστική μεταλλική λάμψη. Ο κολεός των φύλλων είναι τραχύς και δεν φέρει τρίχες. Το γλωσσίδιο είναι μεμβρανώδες, βραχύ και τριγωνικό, ενώ τα ωτίδια είναι στενά και περιβάλλουν τον κολεό. Ο βλαστός (καλάμι) είναι πράσινος, κυλινδρικός, τραχύς, ημιπλάγιος-κατακόρυφος και δύσκαμπτος. Το είδος αυτό παρουσιάζει πολύ μεγάλη ικανότητα αδελφώματος.



Εικόνα 5. Νεαρό σπορόφυτο λεπτής ήρας.

Η ταξιανθία της λεπτής ήρας είναι επιμήκης, στενός στάχυς, με χρώμα γκρί-μώβ και μήκος που κυμαίνεται μεταξύ 20 και 30cm. Τα σταχύδια είναι πολυνανθή (4-8 ανθίδια), λογχοειδή, επιμήκη και τοποθετημένα στη ράχη του στάχυν αραιά και με τη στενή πλευρά τους, ενώ ο χιτώνας των ανθιδίων δεν καταλήγει σε άγανο (Εικ. 6). Το είδος ήρα λεπτή ανθοφορεί από τον Απρίλιο μέχρι τον Ιούνιο (Βασιλάκογλου και Δήμας, 2017).



Εικόνα 6. Ταξιανθία (στάχυς) φυτού ήρας λεπτής.

Οι σπόροι του φυτού είναι μικροί, ελαφροί και σχετικά επίπεδοι, με μήκος περίπου 4 έως και 8mm, ενώ το πλάτος τους είναι περίπου 1mm. Οι μικρές διαστάσεις τους επιτρέπουν την εύκολη διασπορά τους με την βοήθεια του αέρα. Οι σπόροι δεν εμφανίζουν παρατεταμένο λήθαργο, ενώ η ήρα λεπτή παρουσιάζει ευαισθησία στις αλληλοπαθητικές ουσίες που απελευθερώνονται από καλλιεργούμενα είδη ή και είδη ζιζανίων. Το χρώμα των σπόρων είναι χρυσοκίτρινο και το έμβρυο είναι ορατό μέσα από τα εξωτερικά τοιχώματα. Τέλος, τα άνθη συγκρατούνται ισχυρά επί της ταξιανθίας (Ελευθοχωρινός και Γιαννοπολίτης, 2009).

Βιολογία του είδους λεπτή ήρα

Στην Ελλάδα η ήρα λεπτή θεωρείται το δεύτερο πιο σημαντικό αγρωστώδες ζιζάνιο μετά την αγριοβρώμη. Η κατάταξη αυτή οφείλεται στην κατανομή και στην έκταση του προβλήματος που δημιουργεί σε εθνικό επίπεδο τόσο σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών (Εικόνα 7), όσο και σε άλλες καλλιέργειες (Kaluomenos κ.ά. 2012; Kotoula-Syka κ.ά., 2000). Το είδος φυτρώνει συνήθως το φθινόπωρο (είναι το πιο πρώιμο αγρωστώδες ζιζάνιο στις Ελληνικές συνθήκες), ενώ μικροί αριθμοί φυτών μπορεί να φυτρώσουν και κατά τις αρχές τις άνοιξης (Ελευθεροχωρινός και Γιαννοπολίτης, 2009).



Εικ. 7. Υψηλός πληθυσμός λεπτής ήρας (*L. rigidum*)
σε καλλιέργεια μαλακού σιταριού.

Η λεπτή ήρα θεωρείται ένα από τα σημαντικότερα ζιζάνια του κόσμου για τους παρακάτω λόγους:

- Εμφανίζεται κυρίως σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών, βοσκοτόπους, μη καλλιεργούμενες εκτάσεις, καθώς και εδάφη που βρίσκονται σε αγρανάπαυση.
- Ανταγωνίζεται ισχυρά τα καλλιεργούμενα είδη, καθώς και τα χορτολιβαδικά φυτά.
- Προσαρμόζεται με ευκολία σε διαφορετικές περιβαλλοντικές συνθήκες και στους περισσότερους τύπους εδάφους.
- Είναι σταυρογονιμοποιούμενο είδος με μεγάλη γενετική παραλλακτικότητα και ικανότητα και αναπτύσσει ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα πολύ γρήγορα, κάτω από συνθήκες ισχυρής πίεσης επιλογής (Yu κ.ά., 2013).
- Πληθυσμοί του ζιζανίου έχουν εμφανίσει πολλαπλή ανθεκτικότητα σε πολλές χημικές οικογένειες ζιζανιοκτόνων, με διαφορετικούς μηχανισμούς δράσης.
- Όταν βρίσκεται σε μεγάλη πυκνότητα (>100 φυτά/ m^2) παράγει έως και 4500 σπόρους/ m^2 (Cook κ.ά., 2005).

1.3 Αλεπονουρά

Βοτανική κατάταξη

Το γένος *Alopecurus* αποτελείται από 29 είδη τα οποία κατανέμονται σχεδόν σε όλες τις μη-τροπικές περιοχές του κόσμου, ενώ η κύρια κατανομή του σημειώνεται στη νοτιοδυτική Ασία. Το υποείδος *myosuroides* χαρακτηρίζεται από άγανα μήκους 8-12mm τα οποία προεκτείνονται από τον χιτώνα των σπόρων. Αυτή είναι η συνήθης μορφή του είδους το οποίο είναι ιθαγενές και ευρέως διαδεδομένο στην Ευρώπη, ενώ υπάρχει στην κεντρική/νότια Ασία και πλέον έχει εισαχθεί στη βόρειο και νότιο Αμερική και την Αυστραλασία. Η αλεπονουρά συναντάται ως ιθαγενές είδος σε χώρες της Μεσογείου. Στην Ελλάδα βρίσκεται κυρίως στα Κεντρικά και Βόρεια.

Γεωγραφική κατανομή

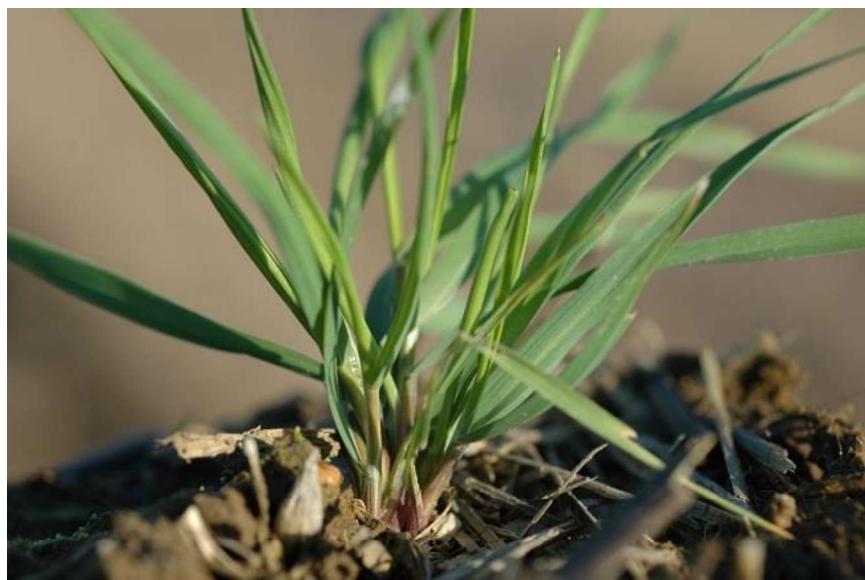
Το είδος *Alopecurus myosuroides* αναπτύσσεται συνήθως σε περιοχές με ωκεάνιες κλιματικές συνθήκες. Πιστεύεται ότι κατάγεται από τη Μεσογειακή λεκάνη,

αλλά σταδιακά εξαπλώθηκε σε ολόκληρη την Ευρωπαϊκή ήπειρο και τη δυτική Ασία. Αντίθετα, παρουσιάζει μικρότερη συγκριτικά εξάπλωση σε περιοχές όπου επικρατεί η πειρωτικός τύπος κλίματος. Η αλεπονούρα αποτελεί πρόβλημα κυρίως στη Δυτική Ευρώπη, όπου αποτελεί το σημαντικότερο ζιζάνιο των συστημάτων αμειψισποράς που βασίζονται σε καλλιέργειες σιτηρών, ιδιαίτερα στη Γαλλία, τη Γερμανία, το Βέλγιο και τη Μ. Βρετανία (Holm κ.ά., 1977). Η αφθονία του είδους εκτιμάται ότι θα επηρεαστεί από την κλιματική αλλαγή. Ειδικότερα, τα μοντέλα προβλέπουν την επικράτηση θερμότερων, ξηρότερων καλοκαιρινών μηνών και πιο βροχερών χειμερινών μηνών, με ταυτόχρονη επικράτηση ηπιότερων θερμοκρασιών. Οι αλλαγές αυτές θα πλησιάσουν τις καιρικές συνθήκες που επικρατούν επί του παρόντος στην ανατολική Αγγλία, όπου ήδη η αλεπονούρα είναι ένα πολύ σοβαρό πρόβλημα. Αν η αλλαγή αυτή οδηγήσει στην αύξηση της νιοθέτησης συστημάτων αμειψισποράς στα οποία κυριαρχεί η καλλιέργεια σιτηρών, τα αγρωστώδη ζιζάνια (μεταξύ αυτών και η αλεπονούρα) θα αποτελέσουν μελλοντικά σημαντικότερα προβλήματα. Παρόλα αυτά, το μοντέλο προβλέπει μια μείωση στην παρουσία και κατ' επέκταση στη σοβαρότητα του ζιζανίου, πιθανώς λόγω των ιδιαίτερα ξηροθερμικών συνθηκών που αναμένονται να επικρατήσουν κατά τη θερινή περίοδο των μελλοντικών χρόνων.

Μορφολογικά χαρακτηριστικά του είδους αλεπονούρα

Το καλάμι (βλαστός) είναι πράσινο, κυλινδρικό, έχει κυρίως έρπουσα έκπτυξη και το μήκος του κυμαίνεται από 20 έως 90cm. Επιπλέον, έχει ερυθρόχροα γόνατα αλλά δεν έχει τρίχες. Ο κολεός είναι ερυθρός και δεν έχει τρίχες. Χαρακτηριστικό γνώρισμα του ζιζανίου αυτού είναι το ότι οι κολεοί των κατωτέρων φύλλων δεν αγκαλιάζουν το καλάμι. Στο σημείο ένωσης του ελάσματος με τον κολεό δεν έχει ωτίδια αλλά έχει γλωσσίδιο μακρύ (2-4mm), μεμβρανώδες και οδοντωτό (Εικόνες 8 και 9).

Το έλασμα του φύλλου είναι πράσινο, επίπεδο, κοντό (2-15cm) και στενό (2-8mm). Ακόμη, το έλασμα είναι λείο, δεν έχει τρίχες και το κεντρικό νεύρο δεν είναι ευδιάκριτο. Τα φύλλα των φυτών διατάσσονται σε δυο κατευθύνσεις. Η ταξιανθία είναι κόκκινη, σταχυόμορφη φόβη με κυλινδρικό σχήμα. Το μήκος της ταξιανθίας κυμαίνεται από 4 έως 12cm. Τα σταχύδια είναι μονανθή και ο χιτώνας καταλήγει σε άγανο διπλάσιου μήκους από ότι το λέπυρο (Εικόνα 9).



Εικόνα 8. Φυτό αλεπονουράς σε αρχικό στάδιο αδερφώματος.



Εικόνα 9. Σπόροι, νεαρό σπορόφυτο, λεπτομέρεια κολεού και ελάσματος και ταξιανθίες του ζιζανίου αλεπονουρά (*Alopecurus myosuroides*).

Ο σπόρος βρίσκεται στην στενή πλευρά της ακίδας. Το μήκος του καρπού (καρύοψη) κυμαίνεται από 2 έως 3mm και το πλάτος 1 έως 2mm. Η επιφάνεια του σπόρου είναι κοκκώδης, με καστανοκίτρινο χρώμα. Κάθε φυτό αλεπονουράς παράγει από 150 έως 800 σπόρους, οι οποίοι πέφτουν στο έδαφος πριν τη συγκομιδή των φυτών της καλλιέργειας, μολύνοντάς το. Οι σπόροι αναπτύσσονται σε βάθος 10cm. Παραμένουν σε λήθαργο και η βιωσιμότητά τους μπορεί να διατηρηθεί 6 έως 7 έτη. Τα φυτά της αλεπονουράς ανθίζουν από τον Μάρτιο μέχρι τον Ιούνιο. Σχηματίζει

θυσανωτή ρίζα και προτιμά βαριά, πηλώδη, με υψηλή ικανότητα συγκράτησης υγρασίας και πλούσια σε ασβέστιο εδάφη.

Βιολογία του είδους *Alopecurus myosuroides*

Φύτρωμα

Το είδος *Alopecurus myosuroides* παρουσιάζει δύο διακριτά ‘κύματα φυτρώματος’. Το σημαντικότερο κύμα σημειώνεται κατά τη διάρκεια του φθινοπώρου, ενώ ένα μικρότερο καταγράφεται την άνοιξη. Συνεπώς, η παρουσία του ζιζανίου απασχολεί τόσο χειμερινές (σιτάρι, ελαιοκράμβη), όσο και ανοιξιάτικες καλλιέργειες (αραβόσιτο, ζαχαρότευτλα). Η ιδιότητα αυτή περιορίζει την αποτελεσματικότητα διαχείρισης των πληθυσμών που αναπτύσσει μέσω υιοθέτησης-τήρησης αμειψισποράς. Ακόμα και στις χειμερινές καλλιέργειες μπορεί να υπάρξει ένα δεύτερο κύμα βλάστησης μετά την πάροδο των χειμερινών μηνών (όμως, σε περιορισμένη έκταση). Συνεπώς, είναι ιδιαίτερα σημαντικό να ελεγχθούν αποτελεσματικά οι πληθυσμοί του ζιζανίου ώστε να αποφευχθεί μια ιδιαίτερα υψηλή αύξηση των πληθυσμών του ζιζανίου στη ‘δεξαμενή του εδάφους’ (seed bank).

Αναφορικά με τη φθινοπωρινή βλάστηση των σπόρων του ζιζανίου, τα φυτά που προκύπτουν πρέπει να δημιουργήσουν επαρκή βλαστική ανάπτυξη πριν την έλευση των χαμηλών θερμοκρασιών ώστε να αντέξουν τις δυσμενείς χειμερινές συνθήκες, ενώ με την έκθεση σε αυτές θα εξασφαλιστεί η αναγκαία εαρινοποίηση των φυτών. Καθώς το φύτρωμα των φυτών του ζιζανίου συμπίπτει περίπου χρονικά με το φύτρωμα των καλλιεργούμενων ειδών, η αλεπονούρα μπορεί να συγχρονιστεί με το βιολογικό κύκλο των καλλιεργούμενων ειδών. Έτσι τα φυτά αναπτύσσονται ταυτόχρονα με τα καλλιεργούμενα φυτά εκδηλώνοντας σημαντικό ανταγωνισμό για το ηλιακό φως.

Ως προς το ανοιξιάτικο κύμα φυτρώματος του ζιζανίου, τα φυτά της αλεπονούρας αναπτύσσονται σε καλύτερες συνθήκες περιβάλλοντος, εξασφαλίζοντας ταχύτερη βλαστική ανάπτυξη και πρωιμότερη παραγωγή σπόρων εντός των καλλιεργειών εαρινών σιτηρών. Η βλάστηση των σπόρων του ζιζανίου πραγματοποιείται κυρίως σχετικά επιφανειακά (<50mm), ενώ το ιδανικό βάθος για τη βλάστηση και το φύτρωμα των νεαρών σποροφύτων κυμαίνεται μεταξύ 0 και 20mm.

Το φύτρωμα των σπόρων στην επιφάνεια του εδάφους σημειώνεται κυρίως κατά το φθινόπωρο ενώ όταν εφαρμόζονται μεταχειρίσεις κατεργασίας του εδάφους ένα μικρότερο ποσοστό σπόρων βλαστάνει στη διάρκεια της ερχόμενης άνοιξης. Αντίθετα, όταν οι σπόροι του ζιζανίου μεταφέρονται σε βάθος 5cm, αδυνατούν να βλαστήσουν μέχρι τον επόμενη καλλιεργητική περίοδο.

Η εαρινοποίηση των φυτών μειώνει τη διάρκεια της βλαστικής περιόδου και προκαλεί-επιφέρει την άνθησή τους. Τα φυτά που έχουν υποστεί εαρινοποίηση παρουσιάζουν μορφολογικές διαφορές σε σύγκριση με εκείνα που δεν εκτέθηκαν σε χαμηλές θερμοκρασίες. Ειδικότερα, είναι υψηλότερα, παράγουν μικρότερο αριθμό αδερφιών, αλλά έχουν περισσότερα παραγωγικά αδέρφια, με ταξιανθίες που εξέρχονται από το φύλλο-σημαία πρωιμότερα. Όπως έδειξαν ερευνητικές μελέτες, μεταξύ των φυτών της αλεπονουράς αναπτύσσεται έντονος ενδο-ειδικός (intraspecific) ανταγωνισμός. Σε υψηλές πυκνότητες φυτών του ζιζανίου τροποποιείται η μορφολογία τους (τα φυτά που αναπτύσσονται σε υψηλούς πληθυσμούς αποκτούν μεγαλύτερο ύψος, δημιουργούν βλαστούς μικρότερου βάρους και σχηματίζουν μικρότερο συνολικό αριθμό αδερφιών). Η τάση δε αυτή είναι εντονότερη όταν τα φυτά έχουν μεγαλύτερη διαθεσιμότητα σε άζωτο. Χωρίς ανταγωνισμό για φως, το άζωτο επηρέασε θετικά τη βλαστική ανάπτυξη των φυτών του ζιζανίου. Η καταστολή της ανάπτυξης του ζιζανίου είναι εντονότερη όταν υπάρχει υψηλή διαθεσιμότητα αζώτου, στοιχείο που υποδηλώνει ότι η ανάπτυξη και η αύξηση της αλεπονουράς επηρεάζεται σημαντικά από τον ενδο-ειδικό ανταγωνισμό που αναπτύσσεται μεταξύ των φυτών του ζιζανίου. Η αλεπονουρά [συγκριτικά με άλλα σημαντικά αγρωστώδη όπως τα είδη αγριοβρώμης (*Avena fatua*, *Avena sterilis*) ή τα είδη ήρας (*Lolium rigidum*, *Lolium multiflorum*)] δεν αποτελεί ένα ισχυρά ανταγωνιστικό είδος για τα καλλιεργούμενα φυτά.

Στάδιο άνθησης των φυτών της αλεπονουράς

Ο αριθμός των ταξιανθιών ανά φυτό αλεπονουράς διαμορφώνεται από τον αριθμό των αδερφιών. Το ύψος που αποκτούν είναι καθοριστικής σημασίας γιατί εξασφαλίζει επαρκή παραγωγή γύρης και σε επόμενο χρόνο επαρκή εκτίναξη των σπόρων στο έδαφος. Αν η κορυφή της ταξιανθίας βρίσκεται ψηλότερα από το ύψος των φυτών του καλλιεργούμενου είδους, δεν υφίσταται κάποιο φυσικό εμπόδιο για τη

μεταφορά της γύρης με τη βιόθεια του ανέμου καθώς και με την εκτίναξη των ώριμων σπόρων στο έδαφος στη μεγαλύτερη δυνατή απόσταση. Η μονάδα διασποράς της αλεπονουράς είναι ολόκληρο το μονοανθές σταχύδιο της ταξιανθίας (σταχυόμορφη φόβη). Το μήκος της ταξιανθίας επηρεάζεται κυρίως από τη διαθεσιμότητα αζώτου για τα φυτά του ζιζανίου.

Ποσοστό υψηλότερο από 70% της παραγόμενης γύρης ενός φυτού αλεπονουράς διασκορπίζεται σε απόσταση έως 1m. Παρόλα αυτά, έχει διαπιστωθεί γονιμοποίηση ανθέων σε απόσταση έως 60m από το φυτό-δότη της γύρης, εφόσον δεν υπάρχουν φυτικά εμπόδια για τη διασπορά της γύρης. Γενικά, πιστεύεται ότι υφίσταται εκτεταμένη γονιδιακή ροή (gene flow) η οποία ‘συνδέει’ τους πληθυσμούς του ζιζανίου. Όμως, η αυτόνομη ικανότητα διασποράς τόσο των σπόρων όσο και της γύρης της αλεπονουράς έχει χαρακτηριστεί ως περιορισμένη (Colbach κ.ά., 2002).

Παραγωγή σπόρων των φυτών της αλεπονουράς

Οι διαφορές στην παραγωγή των σπόρων συνδέονται κυρίως με τον αριθμό των αδερφιών που παράγουν τα φυτά του ζιζανίου. Η αυξημένη χορήγηση αζωτούχων λιπασμάτων και η επαρκής διαθεσιμότητα N στα φυτά του ζιζανίου δεν συνδέεται πάντα με αυξημένη παραγωγή σπόρων των φυτών αλεπονουράς. Επίσης, ο ρυθμός βλάστησης μειώνεται για σπόρους οι οποίοι παράγονται σε υψηλά επίπεδα διαθεσιμότητας αζώτου, ενώ αντίθετα αυξάνεται με την αύξηση του βάρους των σπόρων. Η αλεπονουρά επιδεικνύει υψηλή βιωσιμότητα σπόρων όταν τα φυτά του ζιζανίου αναπτύσσονται σε συνθήκες υψηλής πυκνότητας. Η μέση απόσταση διασποράς των σπόρων του ζιζανίου από το μητρικό φυτό υπολογίζεται σε 51cm (Colbach και Sache, 2001; Colbach κ.ά., 2002; Marechal κ.ά., 2012). Οι ελαφρύτεροι σπόροι μεταφέρονται σε μεγαλύτερη απόσταση καθώς η βαρύτητα αλληλοεπιδρά λιγότερο με την οριζόντια κίνηση που πραγματοποιούν. Η ταχύτητα του ανέμου αυξάνει τόσο τον αριθμό των διασπειρόμενων σπόρων (περισσότεροι σπόροι αποσύρονται από την ταξιανθία), όσο και την απόσταση που διανύουν με την υψηλότερη πυκνότητα σπόρων. Όπως είναι αναμενόμενο, οι μηχανές αλωνισμού μεταφέρουν τους σπόρους σε μεγάλες αποστάσεις, συγκριτικά με τη ‘φυσική’ διασπορά των σπόρων (Colbach κ.ά., 2002).

Καλλιεργούμενα είδη που μολύνει

Ο Holm κ.ά. (1977) ανέφεραν ότι η αλεπονουρά προσβάλλει 23 διαφορετικά καλλιεργούμενα είδη σε 37 χώρες ενώ παρουσιάζει σοβαρότερη επίπτωση σε συστήματα αμειψισποράς βασισμένα στα σιτηρά. Σε αυτά τα παραγωγικά συστήματα αποτελεί ιδιαίτερα σοβαρό πρόβλημα στο χειμερινό σιτάρι (Εικόνα 10), το κριθάρι, την ελαιοκράμβη, τα κουκιά, τις πατάτες, τη βρώμη και τη σίκαλη.



Εικόνα 10. Πληθυσμός αλεπονουράς αναπτύσσεται
εντός καλλιέργειας χειμερινού σιταριού.

1.4 Μύλιο [*Milium vernale* M. Bieb.]

Είναι αγρωστώδες είδος (μέλος της οικογένειας Poaceae), ιθαγενές της εύκρατης Ευρώπης, της Ασίας και της βόρειας Αφρικής. Είναι ετήσιο, αυτογονιμοποιούμενο, χειμερινό φυτό το οποίο αναπαράγεται με σπόρους. Οι σπόροι του ζιζανίου φυτρώνουν το φθινόπωρο, αλλά και στη διάρκεια του χειμώνα έως τις αρχές της άνοιξης. Οι σπόροι διασπείρονται με τα πτηνά αλλά και με μεταφορά των μολυσμένων σπόρων των χειμερινών σιτηρών από τις ανθρώπινες δραστηριότητες (Βασιλάκογλου και Δήμας, 2017).

Μορφολογικά χαρακτηριστικά του είδους μύλιο

Βλαστός και φύλλα

Τα φυτά του ζιζανίου έχουν όρθια έκφυση με μήκος βλαστού το οποίο κυμαίνεται μεταξύ 20 και 45cm. Ο βλαστός είναι κυλινδρικός, πράσινου χρώματος, με διογκωμένα γόνατα, χωρίς τρίχες. Ο κολεός είναι πράσινου χρώματος και δεν φέρει τρίχες. Το γλωσσίδιο είναι μέτριο έως μακρύ με μήκος 5-7mm, είναι μεμβρανώδες και μυτερό, χωρίς ωτίδια. Το έλασμα των φύλλων είναι επίπεδο, ανοικτού πράσινου χρώματος, τραχύ στην περιφέρεια, χωρίς τρίχες. Το έλασμα δεν έχει ευδιάκριτο κεντρικό νεύρο, έχει μήκος 4-7cm, πλάτος 2-3mm και αιχμηρή κορυφή (Εικόνα 11) (Βασιλάκογλου και Δήμας, 2017).



Εικόνα 11. Έλασμα, καλεός, γλωσσίδιο και απουσία ωτιδίων σε φύλλα μύλιου.

Ταξιανθία, άνθος και καρπός

Η ταξιανθία του μύλιου είναι ανοικτή, πυκνή και επιμήκης φόβη, πράσινου-ερυθρού χρώματος. Το μήκος της ταξιανθία κυμαίνεται μεταξύ 4-11cm ενώ το πλάτος της είναι 2-6cm. Τα σταχύδια είναι σχεδόν σφαιρικά (χαρακτηριστικό που επιτρέπει τη διάκρισή του από άλλα αγρωστώδη είδη), μονανθή, ενώ ο χιτώνας δεν καταλήγει σε άγανο (Εικόνα 12). Τα φυτά ανθοφορούν από τον Απρίλιο έως το Μάιο (Βασιλάκογλου και Δήμας, 2017).



Εικόνα 12. Λεπτομέρεια ταξιανθίας και ανθιδίων του είδους μήλιο.

Οικολογικές απαιτήσεις

Το μήλιο αναπτύσσεται κυρίως σε εδάφη ελαφράς μηχανικής σύστασης, τα οποία διατηρούν σταθερά ικανοποιητικά επίπεδα εδαφικής υγρασίας, ιδιαίτερα κατά τη διάρκεια των χειμερινών μηνών. Αποτελεί σοβαρό ζιζάνιο στις καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών, ιδιαίτερα στους αγρούς μονοκαλλιέργειας σιτηρών στην περιοχή της δυτικής Μακεδονίας. Το φύτρωμα και η εγκατάσταση των φυτών του ζιζανίου πραγματοποιείται νωρίς (συμπίπτει με εκείνη των φυτών των ειδών ήρας).

Ανεμόχορτο [*Apera spica-venti* (L.) P. Beauv]

Είναι αγρωστώδες είδος, ιθαγενές της Ευρώπης και της Ασίας. Είναι ετήσιο, φθινοπρωτινό ζιζάνιο, αναπαραγόμενο με σπόρους. Το φύτρωμα των σπόρων πραγματοποιείται κυρίως το φθινόπωρο, αλλά και στη διάρκεια της άνοιξης. Η διασπορά των σπόρων του ζιζανίου πραγματοποιείται με τον άνεμο (Βασιλάκογλου και Δήμας, 2017).

Μορφολογικά χαρακτηριστικά του είδους ανεμόχορτο

Νεαρό σπορόφυτο, βλαστός και φύλλα

Τα νεαρά φυτά έχουν λεπτά, σπειροειδούς σχήματος φύλλα. Ο βλαστός είναι πράσινος, σκληρός, κυλινδρικός, με ύψος που κυμαίνεται μεταξύ 30 και 120cm. Ο κολεός των φύλλων είναι συγνά ερυθρόχρος με μεγαλύτερο ή μικρότερο μήκος από τα μεσογονάτια διαστήματα. Το γλωσσίδιο είναι ευδιάκριτο, ομοιόμορφα σχισμένο, μήκους 3-12mm ενώ δεν υπάρχουν ωτίδια. Το πολύ σχισμένο γλωσσίδιο (Εικόνα 13) και ο ερυθρός κολεός των φύλλων αποτελούν αξιόπιστα μορφολογικά χαρακτηριστικά που επιτρέπουν ασφαλή ταυτοποίηση-διάκριση από τα υπόλοιπα αγρωστώδη ζιζάνια των χειμερινών σιτηρών.



Εικόνα 13. Φύλλο ανεμόχορτου θαμπού πράσινου χρώματος, με εμφανείς γραμμώσεις, με γλωσσίδιο μεμβρανώδες, έντονα σχισμένο.

Το έλασμα των φύλλων είναι πράσινο, λεπτό, επίπεδο, κοντό (6-16cm) και στενό (2-5cm), είναι ραβδωτό στις δύο επιφάνειες και δεν έχει τρίχες (Βασιλάκογλου και Δήμας, 2017).

Ταξιανθία, άνθος και καρπός

Η ταξιανθία είναι συμπαγής φόβη, πυραμιδοειδούς σχήματος. Το μήκος της ταξιανθίας κυμαίνεται από 10 έως 35cm (Εικόνα 14).



Εικόνα 14. Πυραμιδοειδής, πυκνή φόβη ανεμόχορτου.

Τα σταχύδια είναι μονανθή, με μήκος 2.4-3.2mm. Ο χιτώνας είναι τραχύς και καταλήγει σε áγανο το οποίο έχει μήκος 3 έως 4 φορές εκείνο των λέπυρων. Κάθε φυτό παράγει κατά μέσο όρο 2.000 σπόρους ανά φυτό. Οι σπόροι του ανεμόχορτου είναι μικροί και εκτινάσσονται στο έδαφος πριν πραγματοποιηθεί η συγκομιδή των χειμερινών σιτηρών (Βασιλάκογλου και Δήμας, 2017).

Οικολογικές απαιτήσεις

Το είδος απαντάται σε χώρες της Ευρώπης και της Ασίας, αλλά και σε περιοχές της βόρειας Αμερικής. Το ανεμόχορτο δεν χαρακτηρίζεται από ιδιαίτερες οικολογικές απαιτήσεις. Παρόλα αυτά, αναπτύσσεται καλύτερα σε εδάφη ελαφράς μηχανικής σύστασης. Η παρουσία και η ανάπτυξή του υποδηλώνει ότι τα εδάφη στερούνται ασβεστίου. Αποτελεί σημαντικό ζιζάνιο των χειμερινών σιτηρών, ιδιαίτερα σε χώρες της κεντρικής και ανατολικής Ευρώπης (Γερμανία, Τσεχία, Πολωνία, Ελβετία, Σλοβακία, Ουγγαρία). Εκτός των χειμερινών μολύνει επίσης καλλιέργειες εαρινών σιτηρών, ελαιοκράμβης και (Massa και Gerhards, 2011).

Ανάπτυξη ανθεκτικότητας σε πληθυσμού ανεμόχορτου

Ο σημαντικός περιορισμός της αμιψισποράς και οι επαναλαμβανόμενες επεμβάσεις με ζιζανιοκτόνα στις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών στα παραγωγικά συστήματα της κεντρικής-ανατολικής Ευρώπης συνετέλεσαν αναπόφευκτα στην έκθεση των πληθυσμών του ανεμόχορτου σε εξαιρετικά υψηλή πίεση επιλογής, προκαλώντας την ‘ανάδυση’ πολύ μεγάλου αριθμού ανθεκτικών πληθυσμών του ζιζανίου. Κυρίως, επιλέχθηκε ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου οξικογαλακτική συνθάση (ALS) (chlorsulfuron, flupyrifluron, sulfosulfuron, mesosulfuron + iodosulfuron) (Massa και Gerhards, 2011). Στην πλειονότητα των πληθυσμών η ανθεκτικότητα οφείλονταν σε τροποποίηση της θέσης δράσης (target-site resistance) λόγω σημειακών μεταλλάξεων που μειώνουν την δυνατότητα πρόσδεσης των ζιζανιοκτόνων στο ένζυμο-στόχο (Hamouzova κ.ά., 2014). Όμως, πιστεύεται ότι στην επιλογή ανθεκτικών πληθυσμών του ζιζανίου εμπλέκονται και μηχανισμοί αυξημένου μεταβολισμού των ζιζανιοκτόνων (non target-site resistance, NTSR) (Massa και Gerhards, 2011). Αξίζει να αναφερθεί ότι έχουν αναφερθεί και πληθυσμοί ανεμόχορτου με πολλαπλή ανθεκτικότητα σε τρεις διαφορετικούς μηχανισμούς δράσης, αναστολείς της δράσης των ενζύμων ALS, ACCase, αλλά και ροής των ηλεκτρονίων στο φωτοσύστημα PSII (Kosnarova κ.ά., 2021). Ο μηχανισμός ανθεκτικότητας που δεν οφείλεται σε τροποποίηση της θέσης δράσης σε είδη αγρωστωδών ζιζανίων είναι συνήθως υπεύθυνος για την επιλογή πολλαπλής ανθεκτικότητας στους ALS-αναστολείς, αλλά και σε άλλα ζιζανιοκτόνα διαφορετικών χημικών οικογενειών με διαφορετικούς μηχανισμούς δράσης.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2. ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΑ-ΜΗΧΑΝΙΣΜΟΙ ΔΡΑΣΗΣ

2.1 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), τα οποία χρησιμοποιούνται μεταφυτρωτικά για την αντιμετώπιση ετήσιων και πολυετών αγρωστωδών ζιζανίων και γι' αυτό είναι γνωστά ως αγρωστωδοκτόνα (graminicides). Απορροφώνται κυρίως από τα φύλλα και μετακινούνται δια μέσου του φλοιώματος στους υπόγειους και υπέργειους μεριστωματικούς ιστούς των φυτών.

Η προκαρυωτική μορφή του ενζύμου ACCase βρίσκεται στα πλαστίδια των δικότυλων φυτών (πλατύφυλλα) και είναι ανθεκτική στη δράση των προαναφερθέντων ζιζανιοκτόνων. Αντίθετα, εναισθησία στη δράση αυτών των ζιζανιοκτόνων παρουσιάζει η ενκαρυωτική μορφή του ενζύμου ACCase η οποία βρίσκεται στα πλαστίδια των μονοκότυλων φυτών (αγρωστώδη). Το ένζυμο αυτό αποτελείται από τρεις υπομονάδες, από το πεπτίδιο που είναι μια πρωτεΐνη-φορέας της βιοτίνης και του CO₂ (BCCP, biotin carboxyl carrier protein), από την καρβοξυλάση της βιοτίνης (BC, biotin carboxylase) και από την α- και β- καρβοξυλτρανσφεράση (CT, α- και β-carboxyltransferase). Το ομοιμερές 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 ένζυμο ACCase που βρίσκεται στα πλαστίδια είναι γονίδιο πυρήνα και μεταφέρεται μέσω της γύρης και του σπόρου.

Η χλωροπλαστική ομοιμερής ισομορφή του ενζύμου ACCase των αγρωστωδών φυτών κωδικοποιείται από γονίδιο του πυρήνα, όπως και η ομοιμερής ισομορφή του ενζύμου όλων των ειδών που δρα εντός του κυτταροδιαλύματος. Αντιθέτως, η βιοσύνθεση των υπομονάδων BCCP, BC και α-CT της ετερομερούς ισομορφής του ενζύμου ACCase των χλωροπλαστών των δικοτυλήδονων και των μονοκοτυλήδονων μη αγρωστωδών ειδών κωδικοποιείται από γονίδια του πυρήνα, ενώ η βιοσύνθεση της

υπομονάδας β-CT κωδικοποιείται από το γονίδιο accD των χλωροπλαστών. Αυτό σημαίνει ότι οι υπομονάδες BCCP, BC και a-CT, μετά την κωδικοποίηση-βιοσύνδεσή τους, μεταφέρονται εντός των ισόμορφη του ενζύμου ACCase (Nikolau κ.ά., 2003).

Το ομομερές ένζυμο ACCase των χλωροπλαστών καταλύει την καρβοξυλίωση (προσθήκη CO_2) του ακετυλο-S-CoA ($\text{CH}_3\text{CO-S-CoA}$) που οδηγεί στην παραγωγή του μηλονυλο-S-CoA ($\text{COOHCH}_2\text{CO-S-CoA}$). Η διαδικασία αυτή περιλαμβάνει τις παρακάτω δύο καταλυτικές αντιδράσεις (Ελευθεροχωρινός, 2020; Sasaki και Nagano, 2004):

1. ATP-εξαρτώμενη καρβοξυλίωση της βιοτίνης σύμφωνα με την αντίδραση:

$$\text{Βιοτίνη} + \text{HCO}_3^- + \text{ATP} \xrightarrow{\hspace{1cm}} \text{Βιοτίνη-CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{ADP} + \text{Pi}$$
 (καταλύεται από τη δράση της καρβοξυλάσης της βιοτίνης, BC) και
2. Καρβοξυλίωση του ακετυλο-S-CoA σύμφωνα με την αντίδραση: Βιοτίνη-CO_2 (BCCP) + ακετυλο-S-CoA $\xrightarrow{\hspace{1cm}}$ Βιοτίνη + μηλονυλο-S-CoA (καταλύεται από τη δράση της καρβοξυλοτρανσφεράσης, CT).

Το παραγόμενο μηλονυλο-S-CoA και ένα μόριο ακετυλο-S-CoA, μετά από αντίδραση με την ακυλοφόρο πρωτεΐνη (ACP, Acyl Carrier Protein) του ενζύμου συνθάση λιπαρών όξεων (FAS, Fatty acid synthase), οδηγεί στην παραγωγή των ακετυλο-S-ACP και μηλονυλο-S-ACP και ταυτοχρόνως 2CoA (γνωστών και ως 2CoA-SH ή 2S-CoA). Όσον αφορά το ένζυμο συνθάση λιπαρών οξέων, αξίζει να αναφερθεί ότι είναι πολυλειτουργικό ενζυμικό σύστημα με επτά ενεργά κέντρα (καταλυτικές περιοχές) που καταλύουν διάφορες αντιδράσεις κατά την σύνθεση λιπαρών οξέων. Το προαναφερθέν μηλονυλο-S-ACP, μετά από αντίδραση συμπύκνωσης με ακετυλο-S-ACP, παράγει ακετοακετυλο-S-ACP και ταυτοχρόνως ένα μόριο CO_2 και ένα HS-ACP. Ακολούθως παραγόμενο ακετοακετυλο-S-ACP, μετά από αναγωγή με δότη ηλεκτρονίου το $\text{NAPDH} + \text{H}^+$, παράγει υδροξυβουτυριλο-S-ACP, το οποίο, μετά από αφυδάτωση, παράγει κροτώνυλο-S-ACP που, μετά από νέα αναγωγή με δότη ηλεκτρονίου $\text{NADPH} + \text{H}^+$, παράγει βουτυρυλο-S-ACP (αλυσίδα με τέσσερα άτομα άνθρακα). Η επανάληψη της διαδικασίας των τεσσάρων σταδίων (συμπύκνωση με νέο μηλονυλο-S-ACP, αναγωγή, αφυδάτωση, αναγωγή) οδηγεί αρχικώς στην παραγωγή αλυσίδας με έξι άτομα άνθρακα (C), ακολούθως 8, 10, 12, 14, και τελικώς στη βιοσύνθεση παλμιτικού οξέος (16:0-ACP). Η διαδοχική προσθήκη του μηλονυλο-S-ACP στις προαναφερθείσες ενώσεις του άνθρακα καταλύεται με τη δράση των

καταλυτικών περιοχών (ενεργών κέντρων) της συνθάσης λιπαρών οξέων και απελευθερώνει κάθε φορά ένα μόριο CO₂ και ένα HS-ACP. Βέβαια, εκτός από τη σύνθεση του παλμιτικού οξέος (16:0-ACP) εντός των χλωροπλαστών, παράγονται και μικρές ποσότητες στεαρικού/στεατικού (18:0-ACP) και ελαϊκού οξέος (18:1-ACP). Τα λιπαρά οξέα 16:0-ACP και 18:1-ACP, πριν τη διάχυσή τους από τον χλωροπλάστη εντός του ενδοπλασματικού δικτύου (όπου γίνεται η επιμήκυνση τους), υφίσταται την καταλυτική δράση του υδρολυτικού ενζύμου θειοεστεράση του λιπαρού οξέος (FAT, Fatty acid thioesterase), η οποία οδηγεί στην απομάκρυνση της ακυλοφόρου πρωτεΐνης (ACP-S) τους και την παραγωγή των λιπαρών οξέων με 16:0, 18:0 και 18:1 άτομα άνθρακα (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Η αναστολή της δράσης του ενζύμου ACCase εντός των χλωροπλαστών, μετά από πρόσδεση των ζιζανιοκτόνων στην περιοχή-υπομονάδα του ενζύμου με δράση καρβοξυλοτρανσφεράσης, έχει ως συνέπεια τη μη βιοσύνθεση λιπαρών οξέων με 16-18 άτομα άνθρακα. Η θέση πρόσδεσης των διαφόρων ζιζανιοκτόνων στο ένζυμο, αν και είναι ίδια (καρβοξυλοτρανσφεράση), η δράση τους εναντίον των αγρωστωδών ζιζανίων διαφέρει εξαιτίας των διαφορετικών δεσμών προσρόφησής τους. Γενικώς, η διαφορά δράσης τους οφείλεται στις υφιστάμενες διαφορές των φυσικοχημικών τους ιδιοτήτων, οι οποίες επηρεάζουν αρχικώς την απορρόφηση από τα φύλλα, τη μετακίνηση στον χώρο δράσης (χλωροπλάστης), τη δυνατότητα πρόσδεσής τους με την περιοχή της καρβοξυλοτρανσφεράσης του ενζύμου ACCase, η οποία έχει ως συνέπεια την αναστολή της δράσης του και την ως εκ τούτου μη βιοσύνθεση λιπαρών οξέων με 16-18 άτομα άνθρακα (Délye κ.ά., 2005; Ελευθεροχωρινός, 2020).

Η μη βιοσύνθεση λιπαρών οξέων με 16-18 άτομα άνθρακα καθιστά αδύνατη τη βιοσύνθεση των απαραίτητων φωσφολιπιδίων/γλυκολιπιδίων για τη δόμηση των μεμβρανών (κυτταρική μεμβράνη, μεμβράνη χλωροπλαστών και όλων των άλλων οργανιδίων) των νέων κυττάρων, με αποτέλεσμα την αναστολή της αύξησης των φυτών και τελικά τη νέκρωσή τους. Τα λιπαρά οξέα και κατ' επέκταση τα λιπίδια (τριγλυκερίδια, φωσφολιπίδια, γλυκολιπίδια, στερόλες, κήροι), εκτός από τη συμμετοχή τους στη δομή των κυτταρικών μεμβρανών, είναι δομικά συστατικά της εφυμενίδας των φύλλων και των λωρίδων Capsary των κυττάρων της ενδοδερμίδας των ριζών, αλλά και πιγή ενέργειας με τη μορφή των γλυκεριδίων. Επίσης, ορισμένα λιπαρά οξέα-(λιπίδια) δρουν ως συμπαράγοντες ενζύμων ή ως ενδοκυτταρικά μόρια μεταγωγής στημάτων ή ως μεταφορείς ηλεκτρονίων, ενώ άλλα είναι πρόδρομες ουσίες

στεροειδών ορμονών (προγεστερόνη, κορτιζόλη, τεστοστερόνη, ανδροστερόνη, οιστραδιόλη), λιπόφιλων βιταμινών (Α, Δ, Ε, Κ), αιθερίων ελαίων και άλλων σημαντικών βιομορίων (ουβικινόνη, πλαστοκινόνη, καροτένια, αψισικό οξύ, γιββερελικό οξύ) των φυτών (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Η εξ αρχής μη εναισθησία των αγρωστωδών ειδών *Festuca rubra*, *Festuca ouina*, *Poa annua* και *Vulpia bromoides* στα αρυλοξυφαινοξυπροπιονικά και στις κυκλοεξανδιόνες, αν και αποδόθηκε σε φυσική αντοχή (natural tolerance), απεδείχθη εκ των υστέρων, μέσω της αλληλούχησης του γονιδίου ACCase των χλωροπλαστών, ότι οφείλονταν σε μετάλλαξη του που είχε ως συνέπεια την κωδικοποίηση τροποποιημένης ανθεκτικής ομομερούς ισομορφής του ενζύμου ACCase. Ειδικότερα, το τροποποιημένο ένζυμο ACCase είχε αντικατάσταση του αμινοξέος ισολευκίνη (Ile) στη θέση 1781 από λευκίνη (Leu) (Ile-1781-Leu), η οποία παρεμπόδιζε την πρόσδεση των ζιζανιοκτόνων στην καρβοξυλοτρανσφεράση, με αποτέλεσμα τη μη αναστολή της δράσης του και την παραγωγή των απαραίτητων λιπαρών οξέων για την επιβίωση των φυτών. Η δράση αυτών των ζιζανιοκτόνων εναντίον αγρωστωδών ζιζανίων μειώνεται από την ταυτόχρονη εφαρμογή τους με άλλα ζιζανιοκτόνα, τα οποία χρησιμοποιούνται για την αντιμετώπιση πλατύφυλλων ζιζανίων και ανήκουν στις οικογένειες κυρίως των φαινοξαλκανοϊκών (ορμονικών), βενζοθειαδιαζινονών και δευτερευόντως των σουλφονυλουρίων, των ιμιδαζολινονών και των πυριδινυλ(θειο)βενζοϊκών. Αυτό πιθανώς οφείλεται στη μειωμένη απορρόφηση ή/και μειωμένη μετακίνηση των αγρωστωδοκτόνων λόγω της παρουσίας των άλλων ζιζανιοκτόνων. Επίσης, η μειωμένη δράση ορισμένων αρυλοξυφαινοξυπροπιονικών στην ταυτόχρονη εφαρμογή τους με φαινοξαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα μπορεί να οφείλεται στη μείωση του ρυθμού μεταβολισμού (υδρόλυση από εστεράσες) των μερικώς δραστικών αρυλοξυφαινοξυπροπιονικών εστέρων τους σε δραστικά οξέα ή στον σχηματισμό συμπλόκων τους με γλουταθειόνη ή γλυκόζη (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Τα συμπτώματα της δράσης αυτών των ζιζανιοκτόνων εναντίον των αγρωστωδών ζιζανίων αλλά και της τοξικότητάς τους σε ορισμένες καλλιέργειες σιτηρών λόγω μειωμένης αντοχής διαφέρουν ανάλογα με την καλλιέργεια ή το ζιζάνιο, το στάδιο ανάπτυξης και τη συγκέντρωση του ζιζανιοκτόνου. Τα συμπτώματα εμφανίζονται αρκετές ημέρες μετά την εφαρμογή (5-8 ημέρες) και περιλαμβάνουν χλώρωση νεοσχηματισμένων φύλλων, ερυθρόχρωμα παλαιότερα φύλλα (λόγω συσσώρευσης ανθοκυανινών που παράγονται από το μη χρησιμοποιηθέν ακετυλο-S-

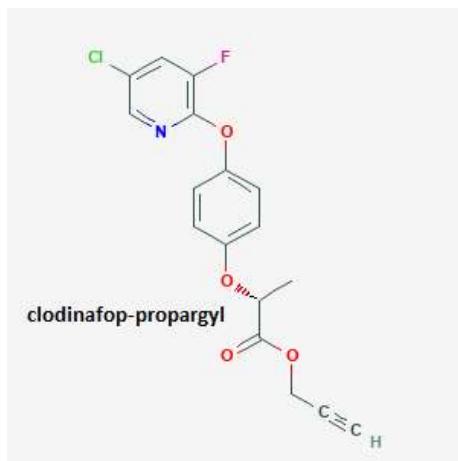
CoA για βιοσύνθεση λιπαρών οξέων), γενική χλόρωση, μεσονεύρια χλόρωση ή μερική λεύκανση, μάρανση και νέκρωση. Το ακραίο μερίστωμα των ευαίσθητων αγρωστωδών συνήθως αποκτά καφέ χρώμα (εμφανίζει παρόμοιο σύμπτωμα με σήψη) και τελικώς αποδομείται πάνω από τον τελευταίο κόμβο-γόνατο, με αποτέλεσμα την εύκολη απομάκρυνσή του. Τα προαναφερθέντα συμπτώματα τοξικότητας εκδηλώνονται σπανίως σε πλατύφυλλα (δικοτυλήδονα) είδη και σε μονοκοτυλήδονα-μη αγρωστώδη είδη (π.χ. κυπεροειδή). Αυτό συμβαίνει διότι, όπως προαναφέρθηκε, τα πλατύφυλλα και τα κυπεροειδή είδη έχουν την ανθεκτική-ετερομερή ισομορφή του ενζύμου ACCase εντός των χλωροπλαστών και όχι την ευαίσθητη ομομερή ισομορφή του. Τέλος, μη εφαρμογή ορισμένων ζιζανιοκτόνων της ομάδας αυτής στο έδαφος, αν και δεν συνιστάται, μπορεί να προκαλέσει αναστολή της αύξησης και ανάπτυξης των ριζών με αποτέλεσμα την αδυναμία εξόδου των φύλλων από την κολεοπτίλη των ευαίσθητων φυταρίων-σποροφύτων στην επιφάνεια του εδάφους.

Η εκλεκτικότητα των αρυλοξυφαινοπροπιονικών, των κυκλοεξανδιονών και των φαινυλοπυραλοινών σε πλατύφυλλες και μονοκοτυλήδονες-μη αγρωστωδείς καλλιέργειες οφείλεται στην αδυναμία αυτών των ζιζανιοκτόνων να αναστέλλουν τη δράση της ετερομερούς ισομορφής του χλωροπλαστικού ενζύμου ACCase, αλλά και στον μεταβολισμό τους εντός των φυτών. Επίσης, ο ρυθμός υδρόλυσης των μερικώς δραστικών εστέρων των αρυλοξυφαινοξυπροπιονικών ζιζανιοκτόνων σε δραστικά οξέα από ορισμένες καλλιέργειες μπορεί να εξηγεί την εκλεκτική δράση (Deley, 2005). Τέλος, η εκλεκτικότητα ορισμένων ζιζανιοκτόνων της ομάδας αυτής βελτιώθηκε μέσω της προσθήκης αντιφυτοτοξικών ουσιών (safeners), καθώς και μέσω της δημιουργίας ποικιλιών με κλασική βελτίωση που είναι ανθεκτικές σε ζιζανιοκτόνα της ομάδας αυτής λόγω μετάλλαξης του γονιδίου accase που κωδικοποιεί τροποποιημένο-ανθεκτικό ένζυμο ACCase.

Η μακρόχρονη και ευρεία χρήση αυτών των ζιζανιοκτόνων, σε συνδυασμό με τον απλό μηχανισμό δράσης (ομομερές ένζυμο ACCase που κωδικοποιείται από ένα συνήθως γονίδιο), συνέβαλε στην επικράτηση πολλών ανθεκτικών πληθυσμών που ανήκουν σε 51 είδη αγρωστωδών ζιζανίων (Heap, 2024).

2.1.1 Αρυλοξυφαινοξυπροπιονικά (αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά) ζιζανιοκτόνα

To diclofop-methyl ήταν το πρώτο ζιζανιοκτόνο της οικογένειας των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών που αναπτύχθηκε. Ακολούθησε η ανακάλυψη των ζιζανιοκτόνων quizalofop-ethyl, propaquizafop και haloxyfop-methyl τα οποία χρησιμοποιούνται σε πλατύφυλλες καλλιέργειες, ενώ τα ζιζανιοκτόνα diclofop-methyl και fenoxaprop-ethyl χρησιμοποιούνται σε πλατύφυλλες καλλιέργειες και σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών. Τέλος, το clodinafop-propargyl (Σχήμα 1) χρησιμοποιείται σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών, ενώ το cyhalofop-butyl χρησιμοποιείται σε καλλιέργειες ρυζιού.



Σχήμα 1. 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 τους εντός των φυτών μέσω αντιδράσεων υδροξυλίωσης, σουλφοξείδωσης ή και μέσω σχηματισμού συμπλόκων. Επίσης, οι μερικώς δραστικοί εστέρες τους παρουσιάζουν μειωμένο ρυθμό μεταβολισμού-υδρόλυσης σε δραστικά οξέα, γεγονός που μπορεί να εξηγεί την εκλεκτική τους δράση στα καλλιεργούμενα είδη. Τέλος, η εκλεκτική εφαρμογή των clodinafop-propargyl και fenoxaprop-ethyl στα χειμερινά σιτηρά κατέστη δυνατή μέσω

προσθήκης, εντός των σκευασμάτων, των αντιφυτοξικών ουσιών cloquintocet-mexyl και mefenpyr-diethyl, αντιστοίχως (Ελευθεροχωρινός, 2020).

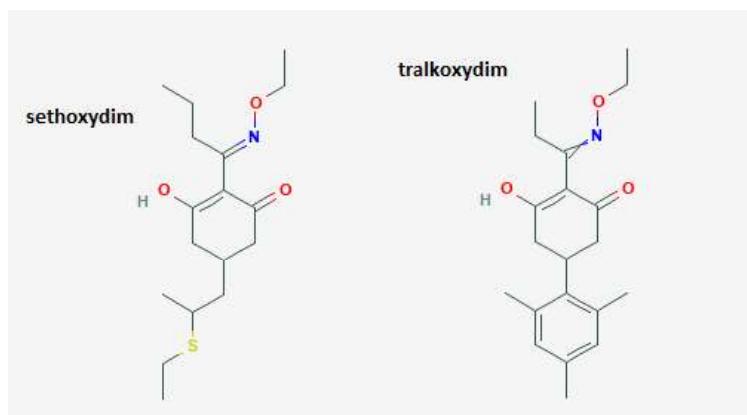
Τα ζιζανιοκτόνα αυτά χρησιμοποιούνται μεταφυτρωτικά για την αντιμετώπιση ετήσιων και πολυετών αγρωστωδών ζιζανίων. Απορροφώνται κυρίως από τα φύλλα και μετακινούνται ταχύτατα δια μέσω του συμπλάστη και του αποπλάστη στους υπέργειους και υπόγειους μεριστωματικούς ιστούς των φυτών. Τα φυτά που εκτίθενται στα αρυλοξυφαινοξυπροπιονικά ζιζανιοκτόνα παρουσιάζουν χλώρωση, ερυθρόχροος μεταχρωματισμούς σε φύλλα και βλαστούς, αναστολή της αύξησης και τελικά νέκρωση. Τα προαναφερθέντα συμπτώματα εκδηλώνονται εντός ολίγων ημερών από την εφαρμογή των ζιζανιοκτόνων, ενώ η νέκρωση των φυτών επέρχεται 2-3 εβδομάδες αργότερα (Ελευθεροχωρινός 2020).

Η ταυτόχρονη εφαρμογή των ζιζανιοκτόνων που ανήκουν στη χημική οικογένεια των αρυλοξυφαινοξυαπροπιονικών, με ζιζανιοκτόνα που ανήκουν στις οικογένειες των φαινοξυαλκανοϊκών, σουλφυνυλουριών, ιμιδαζολινών ή με τα ζιζανιοκτόνα pyrithiobac και bentazon θα πρέπει να αποφεύγεται γιατί μειώνει σημαντικά την αποτελεσματικότητά τους εναντίον των αγρωστωδών ζιζανίων-στόχων (Ελευθεροχωρινός, 2020). Αυτό πιθανώς να οφείλεται στη μειωμένη απορρόφηση ή/και στη μειωμένη μετακίνηση των αγρωστωδοκτόνων, συνέπεια της παρουσίας των άλλων ζιζανιοκτόνων. Προσέτι, η μειωμένη δράση ορισμένων αρυλοξυφαινοξυπροπιονικών στην ταυτόχρονη εφαρμογή τους με φαινοξυαλκανοϊκά ζιζανιοκτόνα μπορεί να οφείλεται στη μείωση του ρυθμού μεταβολισμού των μερικώς δραστικών αρυλοξυφαινοξυπροπιονικών εστέρων τους σε δραστικά οξέα ή στον σχηματισμό συμπλόκων τους με γλουταθειόνη ή γλυκόζη (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Τα αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά οξέα συμπεριφέρονται στο έδαφος ως ασθενή οξέα, με αποτέλεσμα η προσρόφησή τους στα κολλοειδή του εδάφους να μην είναι ισχυρή. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα η πιθανότητα έκλυσής τους σε βαθύτερα εδαφικά στρώματα να είναι μεγάλη.

2.1.2 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 2).



Σχήμα 2. Χημική δομή των κυκλοεξανδιονών sethoxydim και tralkoxydim.

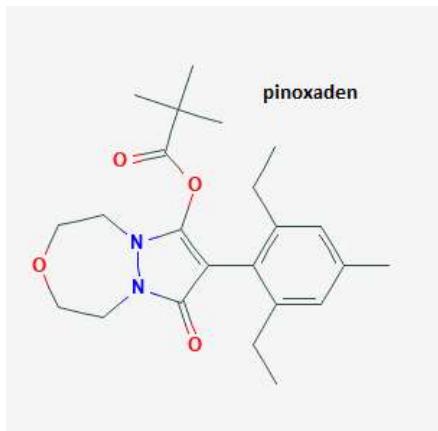
Οι κυκλοεξανδιόνες χρησιμοποιούνται μεταφυτρωτικά για την καταπολέμηση ετήσιων και πολυετών αγρωστωδών ζιζανίων, αλλά δεν έχουν δράση σε άλλα μονοκοτυλήδονα (κυπεροειδή) και δικοτυλήδονα φυτά. Απορροφώνται από το φύλλωμα και τις ρίζες και συσσωρεύονται στους μεριστωματικούς ιστούς των φυτών. Τα εναίθητα φυτά που εκτίθενται στις επεμβάσεις εμφανίζουν πολύ σύντομα χλώρωση των φύλλων και ερυθρόχροος μεταχρωματισμούς. Η νέκρωση των φυτών επέρχεται 1-2 εβδομάδες αργότερα.

Η ταυτόχρονη εφαρμογή των κυκλοεξανδιονών με ζιζανιοκτόνα που ανήκουν στις οικογένειες των φαινοξυαλκανοϊκών, σουλφυνυλουριών, ιμιδαζολινών ή τα ζιζανιοκτόνα pyrithiobac και bentazon θα πρέπει να αποφεύγεται γιατί μειώνει σοβαρά την αποτελεσματικότητά τους σε ορισμένα αγρωστώδη ζιζάνια (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Τα ζιζανιοκτόνα των κυκλοεξανδιονών 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, 2020). Η απομάκρυνση των κυκλοεξανδιονών από το έδαφος πραγματοποιείται με μικροβιακή αποδόμηση.

2.1.3 Φαινυλοπυραζολίνες

Το pinoxaden (Σχήμα 3) είναι το μοναδικό μέλος της χημικής οικογένειας των φαινυλοπυραζολίνων. Χρησιμοποιείται μεταφυτρωτικά για την αντιμετώπιση ετήσιων αγρωστωδών ζιζανίων σε καλλιέργειες χειμερινών σιτηρών. Το pinoxaden έχει αρκετά διαδεδομένη χρήση για την καταπολέμηση της λεπτής ήρας και άλλων σημαντικών αγρωστωδών ζιζανίων (αγριοβρώμη, φάλαρη, ανεμόχορτο) στις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών στη χώρα μας και διεθνώς.



Σχήμα 3. 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 ερυθρόχρωμων φύλλων και βλαστών, η αναστολή της αύξησης των φυτών και τέλος η νέκρωσή τους. Τα προαναφερθέντα συμπτώματα 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 απομάκρυνσή του από το έδαφος γίνεται κυρίως μέσω υδρόλυσης. Ο χρόνος παραμονής του στο έδαφος είναι σχετικά μικρός (1-3 μήνες) (Ελευθεροχωρινός, 2020).

2.2 Αναστολείς βιοσύνθεσης διακλαδισμένης αλυσίδας αμινοξέων (ένζυμο ALS ή AHAS)

Τα ζιζανιοκτόνα της ομάδας αυτής ανήκουν στις οικογένειες των σουλφονυλουριών, των ημιδαζολινονών, των πυριμιδινυλ(θειο)βενζοϊκών, των τριαζολοπυριμιδινών και των σουλφονυλαμινοκαρβονυλοτριαζολινονών. Χρησιμοποιούνται προφυτρωτικά ή μεταφυτρωτικά για την αντιμετώπιση ετήσιων και πολυετών ζιζανίων (αγρωστωδών και πλατύφυλλων) σε διάφορες καλλιέργειες ή σε μη γεωργικές εκτάσεις. Απορροφώνται από τις ρίζες και τα φύλλα των φυτών και μετακινούνται στους μεριστωματικούς ιστούς δια μέσου του ξυλώματος και του φλοιώματος, αντιστοίχως.

Ο χώρος δράσης αυτών των ζιζανιοκτόνων είναι ο χλωροπλάστης, ενώ ο μηχανισμός δράσης τους σχετίζεται με την αναστολή της δράσης του ενζύμου οξικογαλακτική συνθάση (ALS, AcetoLactace Synthase), γνωστή και ως συνθάση του οξικογαλακτικού οξέος ή συνθάση του ακετογαλακτικού οξέος ή συνθάση του ακετοϋδροξυβουτυρικού οξέος (AHAS, AcetoHydroxyAcidSynthase). Το ALS ή AHAS είναι ένζυμο-κλειδί που καταλύει την πρώτη αντίδραση κατά τη βιοσύνθεση των αμινοξέων βαλίνης, λευκίνης και ισολευκίνης, τα οποία χαρακτηρίζονται από διακλαδισμένη αλυσίδα απόμων άνθρακα. Ειδικότερα, το ένζυμο αυτό, ως ALS, καταλύει την ομόλογη αντίδραση μετατροπής δύο μορίων πυροσταφυλικού οξέος σε ένα μόριο οξικογαλακτικού οξέος και ενός μορίου CO₂ ενώ, ως AHAS, την ετερόλογη αντίδραση μετατροπής ενός μορίου πυροσταφυλικού οξέος και ενός μορίου α-ακετοβουτυρικού οξέος σε ένα μόριο ακετοϋδροξυβουτυρικού οξέος και ενός μορίου CO₂. Το παραγόμενο οξικογαλακτικό οξύ ή ακετοϋδροξυβουτυρικό οξύ χρησιμοποιείται στην συνέχεια στη βιοσύνθεση της βαλίνης και της ισολευκίνης, αντιστοίχως. Η βιοσύνθεση της λευκίνης εικάζεται ότι πραγματοποιείται μέσω τριών διαδοχικών ενζυμικών αντιδράσεων που αρχίζουν με τη μετατροπή του κετοϊσοβαλερικού οξέος σε καρβοξυδροξυϊσοκαπροϊκό οξύ.

Το ένζυμο ALS απαντάται στα φυτά και στους μικροοργανισμούς, αλλά όχι στους ζωικούς οργανισμούς. Αυτό, (ALS), αν και κωδικοποιείται από το γονίδιο als του πυρήνα, μεταφέρεται, μέσω ενός διαμετακομιστικού πεπτιδίου-μεταφορέα (transit peptide), από τα ριβοσώματα (χώρος σύνθεσης πρωτεΐνων- ένζυμων) στους χλωροπλάστες του κυττάρου που δρα. Το ένζυμο ALS αποτελείται από την καταλυτική

και τη ρυθμιστική υπομονάδα. Η καταλυτική υπομονάδα, η οποία καταλύει αρχικώς τις δύο προαναφερθείσες παράλληλες αντιδράσεις κατά την βιοσύνθεση των δύο αμινοξέων βαλίνης και ισολευκίνης εντός των χλωροπλαστών, περιλαμβάνει το ενεργό κέντρο του ενζύμου και τρεις συμπαράγοντες-προσθετικές ομάδες, δηλαδή τη διφωσφορική θειαμίνη (ThDP, Thiamine Diphosphate), το δισθενές μεταλλικό κατιόν Mg^{2+} και το FAD (φλαβινο-αδενινο-δινουκλεοτίδιο) (Duggleby κ.ά., 2008). Το Mg^{2+} εικάζεται ότι παίζει σημαντικό ρόλο στη δέσμευση-ακινητοποίηση της ThDP, ενώ το FAD, αν και δεν συμμετέχει άμεσα στην καταλυτική δράση του ενζύμου, συμβάλει στην σταθεροποίηση της δομής του ενεργού του κέντρου. Η ρυθμιστική υπομονάδα αναστέλλει τη δράση του ενζύμου ALS όταν τα αμινοξέα βαλίνη, λευκίνη και ισολευκίνη παράγονται στην σωστή για το φυτό ποσότητα. Η αρνητική αυτή ρύθμιση (αναστολή) της δράσης του ενζύμου ALS είναι γνωστή ως ‘αναστολή ανατροφοδότησης’ ή ‘αναστολή από αναδρομή τροφοδότηση’ (feedback inhibition) με βαλίνη, λευκίνη ή ισολευκίνη αν και η αναστολή δεν είναι πλήρης αφού κυμαίνεται από 11 έως 67% των συγκεντρώσεων κορεσμού ενός ανασταλτικού αμινοξέος (Ελευθεροχωρινός, 2020; Evans και Joshi, 2016).

Η κρυσταλλογραφική ανάλυση του ενζύμου ALS από το *Arabidopsis thaliana* (AtALS/AtAHAS) έδειξε ότι αποτελείται από τέσσερις πανομοιότυπες υπομονάδες (τετραμερής μορφή). Κάθε υπομονάδα αποτελείται από τρεις αναγνωρίσιμες περιοχές (α , β , γ domains) και ένα πολυπεπτίδιο 85 περίπου αμινοξέων, το οποίο μεταφέρει το ένζυμο ALS από τα ριβοσώματα στον χλωροπλάστη. Η α -περιοχή αποτελείται από τα αμινοξέα 86 έως 280, η β -περιοχή από τα αμινοξέα 281 έως 451 και γ -περιοχή από τα αμινοξέα 463 έως 639 (Duggleby, 2006; Duggleby κ.ά. 2008; Ελευθεροχωρινός, 2020; Evans και Joshi, 2016; Garcia κ.ά. 2017). Σχετικώς με τη δομή αυτή, εικάζεται ότι ενισχύει τη σταθερότητα και τη διαλυτότητα του ενζύμου, αλλά εξηγεί και την υφιστάμενη διαφορά ισχύος μεταξύ διαφορετικών ζιζανιοκτόνων ως προς τη δυνατότητά τους να αναστέλλουν τη δράση του ενζύμου. Ειδικότερα για το τελευταίο, η διαφορά αυτή οφείλεται στη δυνατότητα αυτής της δομής να περιέχει ποικίλους συνδυασμούς αμινοξέων, οι οποίοι διαφοροποιούν την ευκολία και την ισχύ πρόσδεσης (διαφορετικοί δεσμοί προσρόφησης) των διαφορετικών ζιζανιοκτόνων και την ως εκ τούτου δυνατότητά τους για αναστολή της δράσης του ενζύμου (Garcia κ.ά., 2017).

Η δράση του ενζύμου ALS αναστέλλεται μετά από πρόσδεση των ζιζανιοκτόνων μέσω σχηματισμού δεσμών υδρογόνου και υδρόφιβων δεσμών. Η

αναστολή της δράσης του διαφοροποιείται από τον αριθμό, το είδος τη θέση των σχηματίζομενων δεσμών προσρόφησης μεταξύ του ενζύμου ALS και των διαφορετικών ζιζανιοκτόνων (Tranel κ.ά. 2014). Αυτό επιβεβαιώνεται από το ότι οι σουλφονυλουρίες είναι ισχυρότεροι αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS από ότι οι ιμιδαζολίνες, διότι προσδένονται ευκολότερα και με περισσότερους δεσμούς που βρίσκονται πλησιέστερα στο ενεργό κέντρο του. Επομένως, η δράση κάποιου ζιζανιοκτόνου της ομάδας αυτής εναντίον ζιζανίων αυξάνεται με την αύξηση της δυνατότητάς του για ευκολότερη και ισχυρότερη πρόσδεση στο ένζυμο ALS (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Οι σουλφονυλουρίες, σύμφωνα με τους Tranel κ.ά. (2014) σχηματίζουν δεσμό υδρογόνου με την προλίνη (Pro) στη θέση 197 (Pro197) του ενζύμου ALS και υδρόφοβο δεσμό με την τρυπτοφάνη (Trp) στην θέση 574 (Trp574), ενώ οι ιμιδαζολινόνες σχηματίζουν υδρόφοβο δεσμό με την Trp574 ή με την αλανίνη (Ala) στη θέση 122 (Ala122) και δεσμό υδρογόνου με τη σερίνη (Ser) θέση 653 (Ser653). Επίσης, η Ala στη θέση 205 (Ala205), το ασπαρτικό οξύ (Asp) στη θέση 376 (Asp376), η αργινίνη (Arg) στη θέση 377 (Arg377) και η γλυκίνη (Gly) στη θέση 654 (Gly654) συμμετέχουν στην πρόσδεση μεταξύ του ενζύμου ALS και των ζιζανιοκτόνων της ομάδας αυτής. Βέβαια, εκτός από τα προαναφερθέντα αμινοξέα, εικάζεται ότι και άλλα αμινοξέα, τα οποία δεν έχουν ταυτοποιηθεί ακόμη, μπορεί να συμμετέχουν στη πρόσδεση μεταξύ του ενζύμου ALS και των ζιζανιοκτόνων (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Η αναστολή της δράσης του ενζύμου ALS και η ως εκ τούτου μη βιοσύνθεση των αμινοξέων βαλίνης, λευκίνης και ισολευκίνης προκαλεί την εξάντληση των αποθεμάτων των τριών αμινοξέων και τη μη βιοσύνθεση των απαραίτητων πρωτεΐνων, με αποτέλεσμα την αναστολή της κυτταροδιάρεσης που οδηγεί σε αναστολή της αύξησης και τελικώς στη νέκρωση των φυτών. Η νέκρωση των φυτών μπορεί να οφείλεται και σε δευτερογενείς επιδράσεις, όπως η συσσώρευση α-ακετοβουτυρικού ή 2-αμινοβουτυρικού (από τρανσαμίνωση του α-κετοβουτυρικού), η εξάντληση των απαραίτητων ενδιάμεσων προϊόντων για αύξηση, η αναστολή της λειτουργίας της φωτοσύνθεσης και πιθανώς η αναστολή της αναπνοής, οι οποίες προκαλούνται-επάγονται από την αναστολή της δράσης του ενζύμου ALS και οδηγούν τελικώς στην νέκρωση των φυτών (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Τα συμπτώματα της δράσης εναντίον των ζιζανίων και της τοξικότητας σε καλλιέργειες από την εφαρμογή ζιζανιοκτόνων στο έδαφος περιλαμβάνουν περιορισμένη ανάπτυξη των πλάγιων ή δευτερευόντων ριζών (ρίζες με ψαλιδισμένα ριζικά τριχίδια), αναστολή της αύξησης και ανάπτυξης των φυταρίων (σποροφύτων), πορφυρό ή ερυθρό χρώμα στην υποκοτύλη, την κάτω επιφάνεια των κοτυληδόνων και των νέων φύλλων, χλώρωση και νέκρωση. Τα συμπτώματα των ζιζανίων και των φυτών μεγάλης καλλιέργειας από την εφαρμογή ζιζανιοκτόνων φυλλώματος περιλαμβάνουν αναστολή της αύξησης και ανάπτυξης των φυτών, μεσονεύρια χλώρωση των φύλλων των πλατύφυλλων ειδών, χλώρωση κατά γραμμές σε φύλλα αγρωστωδών, νεκρωτικές κηλίδες και ρωγμές σε βλαστούς, πορφυρό ή ερυθρό χρώμα στην κάτω επιφάνεια των φύλλων, τσαλάκωμα ή νέκρωση στα περιθώρια των φύλλων, καθώς και νέκρωση του ακραίου μεριστώματος που οδηγεί στην έκπτυξη πλαγίων οφθαλμών (πλευρική ανάπτυξη, έντονο αδέλφωμα ορισμένων αγρωστωδών). Τα συμπτώματα τοξικότητας είναι εμφανή σε 5-8 ημέρες από την εφαρμογή των ζιζανιοκτόνων, ενώ η νέκρωση των φυτών επέρχεται εβδομάδες αργότερα. Γενικώς, τα συμπτώματα (μάρανση και έναρξη χλώρωσης) σε πλήρως αναπτυγμένα φύλλα είναι ηπιότερα από ό,τι σε αναπτυσσόμενα φύλλα που συχνά εμφανίζονται τσαλακωμένα (ζαρωμένα) στη βάση, ενώ ο χρόνος εκδήλωσης και η ένταση των συμπτωμάτων επηρεάζονται από τη δόση εφαρμογής, τη θέση πρόσδεσης του ζιζανιοκτόνου στον πρωτεϊνικό στόχο (ένζυμο ALS) και τις συνθήκες ανάπτυξης των φυτών (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Τα συμπτώματα τοξικότητας από λάθος εφαρμογή ζιζανιοκτόνων στο φύλλωμα εναίσθητων δενδρωδών και θαμνωδών φυτών ή από αερομεταφερόμενα σταγονίδια ψεκασμού περιλαμβάνει γενική, μεσονεύρια ή κατά κηλίδες χλώρωση των νέων φύλλων, παραμόρφωση-τσαλάκωμα-ζάρωμα-συστροφή φύλλων, καθώς και νέκρωση του ακραίου μεριστώματος των βλαστών μετά από έκθεση σε μεγάλες συγκεντρώσεις (Ελευθεροχωρινός, 2020). Οι οφθαλμοί των φυτών, κάτω από τα νεκρά στελέχη, εκπτύσσονται την επόμενη καλλιεργητική περίοδο και σχηματίζονται μειωμένης ανάπτυξης παραμορφωμένους βλαστούς. Η ένταση και ο χρόνος εκδήλωσης των συμπτωμάτων τοξικότητας στα ψεκασμένα δενδρώδη και θαμνώδη φυτά ποικίλουν ανάλογα με την ηλικία, το είδος και τον ρυθμό ανάπτυξης του φυτού, το είδος του ζιζανιοκτόνου και τις περιβαλλοντικές συνθήκες. Βέβαια, αρκετά συμπτώματα τοξικότητας, όπως είναι η γενετική, μεσονεύρια ή κατά κηλίδες χλώρωση των φύλλων

ή/και η νέκρωση στελεχών μπορεί να προκύψουν από άλλες βιοτικές και αβιοτικές αιτίες που δεν σχετίζονται με τα ζιζανιοκτόνα της ομάδας αυτής.

Τα συμπτώματα της δράσης και της τοξικότητας σε ζιζάνια και καλλιέργειες, αντιστοίχως, είναι παρόμοια για όλα τα ζιζανιοκτόνα της ομάδας αυτής, πράγμα που καθιστά ανεπαρκή την οπτική (μακροσκοπική) παρατήρηση για την επακριβή διάγνωση του ενός ζιζανιοκτόνου που τα προκάλεσε (αυτό μπορεί να γίνει μόνο με χημική ανάλυση ανίχνευσης υπολειμμάτων). Επίσης, η δυσκολία διάγνωσης αυξάνεται, αν ληφθεί υπόψη ότι πολλά από τα προαναφερθέντα συμπτώματα τοξικότητας είναι παρόμοια με συμπτώματα που προκαλούνται από βιοτικούς (π.χ. ασθένειες) ή άλλους αβιοτικούς παράγοντες (π.χ. έλλειψη θρεπτικών στοιχείων, αντίξοες συνθήκες) (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Η εκλεκτικότητα των ζιζανιοκτόνων της ομάδας αυτής οφείλεται σε μεταβολισμό τους εντός των φυτών, ενώ η διερεύνηση της εκλεκτικότητας μερικών ιμιδαζολινονών και σουλφονυλουριών σε ευαίσθητα καλλιεργούμενα είδη επιτεύχθηκε μέσω της συμβολής μεθόδων της κλασικής βελτίωσης και της γενετικής μηχανικής, καθώς και της προσθήκης αντιφυτοτοξικών ουσιών (Green, 2007, 2009).

Η εκτεταμένη, επαναλαμβανόμενη εφαρμογή κυρίως των σουλφονυλουριών και δευτερευόντως των ιμιδαζολινών, αλλά και των ζιζανιοκτόνων που ανήκουν στις υπόλοιπες οικογένειες των ALS-αναστολέων από το 1982 έως σήμερα συνέβαλε στην εξέλιξη πολύ μεγάλου αριθμού ανθεκτικών πληθυσμών που ανήκουν συνολικά σε 174 είδη ζιζανίων (68 αγρωστωδών και 106 πλατύφυλλων ειδών ζιζανίων) (Heap, 2024).

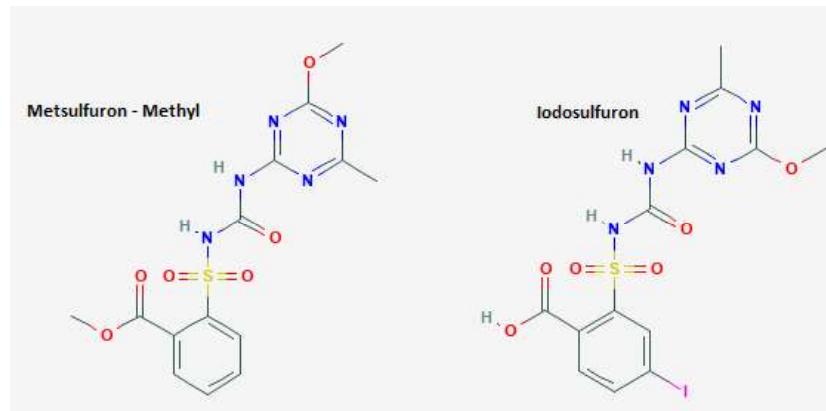
2.2.1 Σουλφονυλουρίες

Ο βασικός χημικός τύπος των ζιζανιοκτόνων της οικογένειας αυτής αποτελείται από μία αρυλομάδα, τη σουλφονυλουρική (θεική) γέφυρα και μία ετεροκυκλική ομάδα (πυριμιδίνη, τριαζίνη) (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Τα ζιζανιοκτόνα αυτής της χημικής οικογένειας χρησιμοποιούνται προφυτρωτικά ή μεταφυτρωτικά για την καταπολέμηση ετήσιων και πολυετών, πλατύφυλλων και αγρωστωδών ζιζανίων σε διάφορες καλλιέργειες (Ελευθεροχωρινός, 2020). Απορροφούνται από τις ρίζες και τα φύλλα, ενώ μετακινούνται μέσω του αποπλάστη και του συμπλάστη. Όλα τα ζιζανιοκτόνα της κατηγορίας αυτής είναι πολύ

δραστικά (>10 έως 100 φορές από τα υπόλοιπα ζιζανιοκτόνα), εφαρμόζονται σε χαμηλές δόσεις (1-2g δ.ο./στρ). Ορισμένα ζιζανιοκτόνα της χημικής οικογένειας των σουλφονυλουριών (chlorsulfuron, metsulfuron, triasulfuron) έχουν χρόνο παραμονής στο έδαφος μεγαλύτερο των 12 μηνών, μη επιτρέποντας την ασφαλή εναλλαγή καλλιεργούμενων ειδών σε ένα σύστημα αμειψισποράς.

Οι σουλφονυλουρίες συμπεριφέρονται στο έδαφος ως ασθενή οξέα, γι' αυτό και η προσρόφησή τους από τα κολλοειδή της αργίλου είναι ασθενής, με αποτέλεσμα ο βαθμός έκπλυσής τους να είναι μεγάλος (4-5) (Ελευθεροχωρινός, 2008). Στο σχήμα 4 που ακολουθεί παρουσιάζεται η χημική δομή δύο τυπικών ζιζανιοκτόνων της χημικής οικογένειας των σουλφονυλουριών.



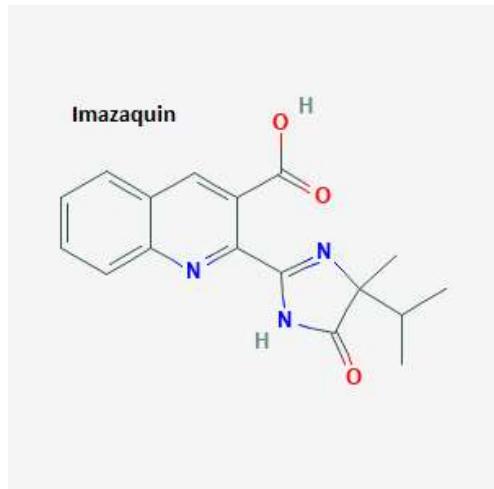
Σχήμα 4. Χημική δομή των ζιζανιοκτόνων metsulfuron και iodosulfuron-methyl-sodium.

2.2.2 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 5) (Ελευθεροχωρινός, 2008). Εφαρμόζονται ως εκλεκτικά ζιζανιοκτόνα σε διάφορες καλλιέργειες και είναι ευρέος φάσματος (καταπολεμούν αγρωστώδη και πλατύφυλλα ζιζάνια). Εφαρμόζονται από εδάφους και φυλλώματος και μετακινούνται μέσω των ξυλωδών και ηθμωδών αγγείων των φυτών.

Όπως και οι σουλφονυλουρίες, 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.

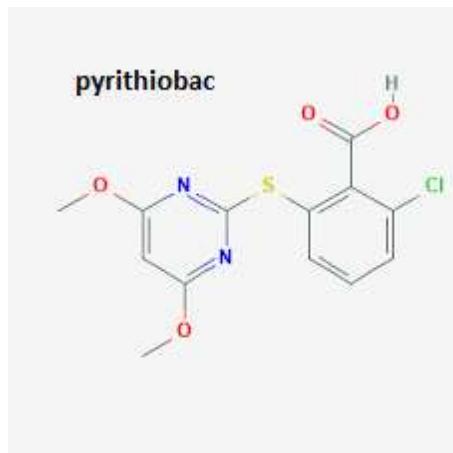


Σχήμα 5. Χημική δομή του ζιζανιοκτόνου imazaquin.

2.2.3 Πυριμιδινολβενζοικά

Ο βασικός χημικός τύπος των ζιζανιοκτόνων (bispyribac, pyrithiobac, pyriminobac και pyrifthalid) της οικογένειας αυτής αποτελείται από έναν πυριμιδινικό δακτύλιο ενωμένο με βενζοϊκό οξύ μέσω ατόμων S ή O (Σχήμα 6) (Ελευθεροχωρινός, 2008). Το bispyribac εφαρμόζεται στο φύλλωμα για την αντιμετώπιση κυρίως του αγρωστώδους ζιζανίου μουχρίτσα στην καλλιέργεια του ρυζιού, ενώ το pyrithiobac 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 κολλοειδή 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, 2020).



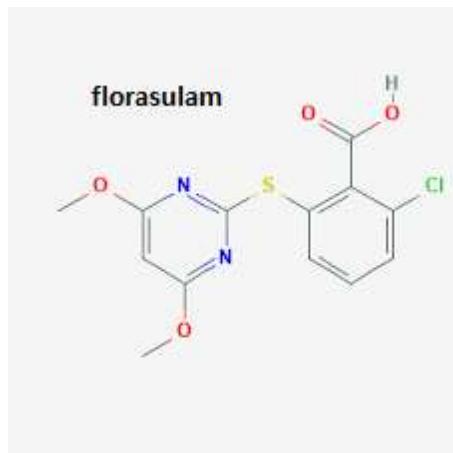
Σχήμα 6. Χημική δομή του ζιζανιοκτόνου pyrithiobac.

2.2.4 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 7) (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Τα περισσότερα από αυτά τα ζιζανιοκτόνα δρουν από εδάφους και φυλλώματος. Είναι αποτελεσματικά κυρίως εναντίον ετήσιων πλατύφυλλων ζιζανίων, ενώ στο φάσμα δράσης τους συγκαταλέγονται και ορισμένα ετήσια αγρωστώδη ζιζάνια (penoxsulam) ή/και ορισμένα είδη ζιζανίων που ανήκουν στα κυπεροειδή (penoxsulam, diclosulam). Απορροφώνται από τις ρίζες και τα φύλλα των ζιζανίων και μετακινούνται μέσω του αποπλάστη και του συμπλάστη. Τα ζιζανιοκτόνα αυτά είναι δραστικά σε πολύ μικρότερες δόσεις από ότι τα περισσότερα από τα ήδη χρησιμοποιούμενα ζιζανιοκτόνα.

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 βαθιμό έκπλυσης 4-5). Η υπολειμματική τους διάρκεια στο έδαφος κυμαίνεται από 1 μέχρι 9 μήνες (Ελευθεροχωρινός, 2008).

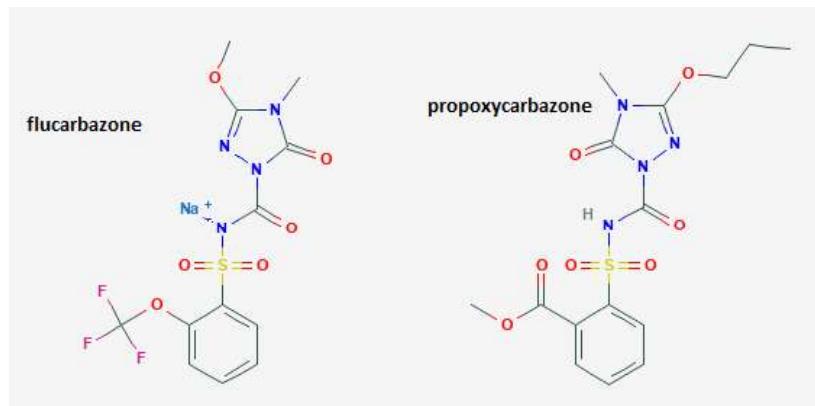


Σχήμα 7. Χημική δομή του ζιζανιοκτόνου florasulam.

2.2.5 Σουλφονυλαμινοκαρβονυλοτριαζολινόνες

Η οικογένεια αυτή περιλαμβάνει τα δύο ζιζανιοκτόνα φυλλώματος flucarbazone, propoxycarbazone (Σχήμα 8) και το ζιζανιοκτόνο φυλλώματος και εδάφους thiencarbazone. Είναι αποτελεσματικά κυρίως εναντίον ετήσιων αγρωστωδών ζιζανίων, αν και στο φάσμα δράσης τους συμπεριλαμβάνονται και ορισμένα ετήσια, πλατύφυλλα ζιζάνια. Απορροφώνται εύκολα από τα φύλλα και τις ρίζες και μετακινούνται εντός των φυτών μέσω του συμπλάστη και του αποπλάστη (Ελευθεροχωρινός, 2020). Τα ζιζανιοκτόνα αυτής της 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).



Σχήμα 8. Χημική δομή των ζιζανιοκτόνων flucarbazone και propoxycarbazone.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3. ΑΝΘΕΚΤΙΚΟΤΗΤΑ ΖΙΖΑΝΙΩΝ ΣΕ ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΑ

3.1 Ανθεκτικότητα ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα (γενικές έννοιες, ορισμοί)

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 εναίσθητος’. 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 βιοτύπου ζιζανίου σε ένα ζιζανιοκτόνο ελέγχεται συνήθως από ένα γονίδιο.

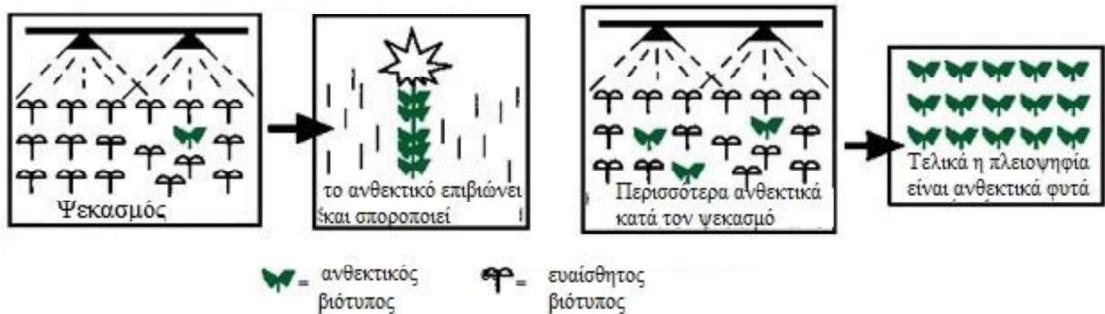
Η ανθεκτικότητα ενός ζιζανίου μπορεί να είναι απλή, ή ο πληθυσμός/βιότυπος του ζιζανίου που επιλέχθηκε να εμφανίζει σταυρανθεκτικότητα (διασταυρωτή ανθεκτικότητα) ή πολλαπλή ανθεκτικότητα. Η απλή ανθεκτικότητα αναφέρεται σε ζιζάνιο που αναπτύσσει ανθεκτικό βιότυπο σε ένα και μόνο ζιζανιοκτόνο, ενώ η 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 επικονίασης 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 υπάρχει υψηλή και συνεχής ‘πίεση επιλογής’. Με τον όρο πίεση επιλογής, χαρακτηρίζεται το ‘σχετικό ποσοστό των ανθεκτικών και εναίσθητων 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 εναίσθητων 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 εναίσθητους 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 ψεκασμό, 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 εναίσθητοι 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 εναίσθητων/ανθεκτικών στον αγρό (Ελευθεροχωρινός, 2020) (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/>

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-τριαζινόνες), (2) αναστολής της δράσης του ενζύμου ALS (σουλφονυλορίες-ιμιδαζολινόνες), (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 (σουλφονυλορία), atrazine (τριαζίνη), paraquat (διπυριδύλιο) και diclofop-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 (diclofop methyl) ή σε ζιζανιοκτόνα που δεν είχαν χρησιμοποιηθεί προηγουμένως (χλωροακεταμίδια) εναντίον επιλεγμένων πληθυσμών ζιζανίων (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Πολλαπλή ανθεκτικότητα, σύμφωνα με τους Heap 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).

3.2 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; Ελευθεροχωρινός 2020).

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 κληρονόμησης 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, 2020), 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 μηχανισμόνυς 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, αφορούν στη δόση και τη συχνότητα εφαρμογής του ζιζανιοκτόνου, 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.

3.4 Επιπτώσεις της επιλογής πληθυσμών ζιζανίων ανθεκτικών στα ζιζανιοκτόνα

Η ανθεκτικότητα των ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα, έχει οικονομικές και περιβαλλοντικές επιπτώσεις. Οι οικονομικές επιπτώσεις σχετίζονται με τη μείωση των αποδόσεων των καλλιεργειών και την υποβάθμιση της ποιότητας (ανομοιομορφία μεγέθους, σχήματος και χρώματος προϊόντων, μείωση συνεκτικότητας, γεύσης και θρεπτικής αξίας) των παραγόμενων προϊόντων εξαιτίας της μειωμένης αντιμετώπισης των ζιζανίων, αλλά και με την αύξηση του κόστους παραγωγής των προϊόντων λόγω εφαρμογής περισσότερων και συχνά υψηλότερου κόστους χημικών και μη χημικών επεμβάσεων.

Οι περιβαλλοντικές επιπτώσεις είναι αποτέλεσμα της αναγκαστικής χρήσης λιγότερο φιλικών ζιζανιοκτόνων, τα οποία, σε ορισμένες περιπτώσεις, εμπεριέχουν τη δυνατότητα ρύπανσης του περιβάλλοντος (νερό, έδαφος, ατμόσφαιρα) και τοξικότητας σε οργανισμούς [καλλιεργούμενα φυτά, αυτοφυή ωφέλιμα φυτά, μικροοργανισμοί (μικροχλωρίδα), ζωικοί οργανισμοί (πανίδα)]. Επίσης, η συχνή χρήση μηχανημάτων κατεργασίας του εδάφους για την αντιμετώπιση των ανθεκτικών ζιζανίων εμπεριέχει κινδύνους διάβρωσης και συμπίεσης του εδάφους.

Οι προαναφερθείσες οικονομικές και περιβαλλοντικές επιπτώσεις από την ανθεκτικότητα ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα καθιστούν αναγκαία τη λήψη μέτρων και ανάληψη δράσεων που: 1) συμβάλλουν στην αποτελεσματική διαχείριση των ήδη υπαρχόντων ανθεκτικών πληθυσμών ζιζανίων, 2) μειώνουν την εξέλιξη και εξάπλωση νέων ανθεκτικών πληθυσμών των ήδη ανθεκτικών ειδών, 3) περιορίζουν τη δυνατότητα εξέλιξης και επικράτησης νέων ανθεκτικών ειδών ζιζανίων και 4) παρατείνουν ως εκ τούτου τη διάρκεια χρήσης (μακροβιότητα) των αποτελεσματικών και χαμηλής επικινδυνότητας ζιζανίων.

3.5 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 ζιζανικτόνων με εξειδικευμένο μηχανισμό δράσης σε τεράστιες καλλιεργούμενες εκτάσεις συννετέλεσαν σε ραγδαία επιλογή ανθεκτικών πληθυσμών ζιζανίων. Μέχρι σήμερα, έχουν αναφερθεί 530 ξεχωριστές περιπτώσεις (είδος ζιζανίου χ μηχανισμό/θέση δράσης) ζιζανίων με ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα. Συνολικά, ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα έχει ταυτοποιηθεί σε 272 (διακόσια εβδομήντα δύο) είδη ζιζανίων (155 δικοτυλήδονων και 117 μονοκοτυλήδονων ειδών). Ανθεκτικοί πληθυσμοί σε διάφορα είδη ζιζανίων έχουν επιλεγεί στις 21 από τις 31 θέσεις δράσης ζιζανιοκτόνων και συνολικά σε 168 διαφορετικά ζιζανιοκτόνα. Σε

παγκόσμια κλίμακα, έχουν αναφερθεί ανθεκτικά είδη ζιζανίων σε 100 διαφορετικές καλλιέργειες, σε 72 χώρες (Heap, 2024).

3.6 Εξέλιξη της ανθεκτικότητας ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα στην Ελλάδα

Τα μέχρι σήμερα δεδομένα δείχνουν ότι στην Ελλάδα έχουν εμφανίσει ανθεκτικότητα 23 είδη ζιζανίων (Ελευθεροχωρινός, 2020; Heap, 2024) 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 βλίτο** (*Amaranthus retroflexus*) και η **λουβουδιά** (*Chenopodium album*) ανέπτυξαν ανθεκτικότητα στο ζιζανιοκτόνο metribuzin (Eleftherohorinos κ.ά., 2000), η **αγριοτομάτα** (*Solanum nigrum*) ανέπτυξε ανθεκτικότητα στο ζιζανιοκτόνο prometryn, η λεπτή ήρα (*Lolium rigidum*) ανέπτυξε πολλαπλή ανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα chlorsulfuron, mesosulfuron+iodosulfuron, clodinafop, diclofop και tralkoxydim (Kaloumenos κ.ά., 2012), η **κοινή παπαρόνια** (*Papaver rhoeas*) ανέπτυξε σταυρανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα chlorsulfuron, tribenuron, triasulfuron, mesosulfuron+iodosulfuron, florasulam, pyrithiobac και imazamox (Kaloumenos και Eleftherohorinos, 2008), το πολυετές αγρωστώδες **βέλιονρας** (*Sorghum halepense*) ανέπτυξε διασταυρωτή ανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα quizalofop, propaquizafop και fluazifop-P- butyl (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2017a; Papapanagiotou κ.ά., 2022a), καθώς και σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS (foramsulfuron, nicosulfuron, rimsulfuron, imazamox) (Papapanagiotou κ.ά., 2022b), η **χειμερινή αγριοβρώμη** (*Avena sterilis*) ανέπτυξε διασταυρωτή ανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα diclofop, clodinafop, fenoxaprop, tralkoxydim και pinoxaden (Papapanagiotou κ.ά., 2015) και στους ALS-αναστολείς (mesosulfuron+iodosulfuron, pyroxsulam) (Παπαπαναγιώτου κ.ά. 2017d), η **όρθια μουχρίτσα** (*Echinochloa oryzicola*) ανέπτυξε σταυρανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα penoxsulam, bispyribac, imazamox, foramsulfuron, nicosulfuron και rimsulfuron (Kaloumenos κ.ά., 2013a), το **κόκκινο ρύζι** (*Oryza sativa*) ανέπτυξε σταυρανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα imazamox και imazethapyr (Kaloumenos κ.ά., 2013b), η **μικρόκαρπη φάλαρη** (*Phalaris minor*) στους ACCase-αναστολείς diclofop, clodinafop propargyl και fenoxaprop (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) και **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*) και **μύλιο** (*Milium vernale*) ανέπτυξαν ανθεκτικότητα σε ACCase- (diclofop, clodinafop propargyl) και ALS-αναστολείς (chlorsulfuron, mesosulfuron+iodosulfuron, pyroxsulam) (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2017c; Papapanagiotou κ.ά., 2022c), ενώ πληθυσμοί των ειδών **μικρόκαρπη** (*Galium spurium*), και **μεγαλόκαρπη** (*Galium aparine*) **κολλητσίδα** (Παπαπαναγιώτου κ.ά., 2017d) 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 σουλφονυλουρία nicosulfuron (ALS-αναστολέας) (Kanatas κ.ά., 2021) και του είδους **αγριομαργαρίτα** (*Chrysanthemum segetum*) σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS tribenuron, imazamox, pyroxsulam+florasulam (Papapanagiotou et al., 2023), ενώ ανθεκτικότητα σε πληθυσμούς **κυρτόκαρπης κολλητσίδας** (*Galium tricornutum*) και **τραχέος βλήτου** (*Amaranthus retroflexus*) έχει τεκμηριωθεί σε ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου ALS (Παπαπαγανιώτου κ.ά., αδημοσίευτα δεδομένα).

3.7 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 σουλφονυλουριών) 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 διπυριδίλια και στις τριαζίνες που είχαν ήδη χρησιμοποιηθεί για 40 περίπου χρόνια. Όπως επισημάνθηκε και προηγουμένως, η εκτεταμένη χρήση των ζιζανιοκτόνων με το συγκεκριμένο μηχανισμό δράσης, καθώς και η ευκολία με την οποία τα περισσότερα είδη ζιζανίων επιλέγουν ανθεκτικούς πληθυσμούς σε σύγκριση με άλλους μηχανισμούς δράσης (Beckie και Tardif, 2012a), συνετέλεσε στην επιλογή μεγάλου αριθμού ανθεκτικών βιοτύπων που ανήκουν σε 174 διαφορετικά είδη (68 αγρωστώδη και 106 πλατύφυλλα) ζιζανίων (Heap, 2024).

Το ένζυμο οξικογαλακτική συνθάση (ALS) αποτελεί τη θέση δράσης των ζιζανιοκτόνων που ανήκουν στις χημικές οικογένειες των σουλφονυλουριών, των ιμιδαζολινών, των τριαζολοπυριμιδινών, των πυριμιδινυλοθειοβενζοικών και των σουλφονυλαμινοκαρβονυλοτριαζολινών (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 σουλφονυλουρίες.

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 των σουλφονυλουριών (μερικών από αυτών) είναι μεγαλύτερος από έναν χρόνο αν και οι δόσεις είναι πολύ μικρότερες (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, 2012a; Tranel και Wright, 2002).

Αναφορικά με την ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της βισύνθεσης αμινοξέων με διακλαδισμένη αλυσίδα (μέσω αναστολής της δράσης του ενζύμου ενζύμου *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 ιμιδαζολινόνες, ενώ οι πληθυσμοί των ζιζανίων παραμένουν ευαίσθητοι στις σουλφονυλουρίες και τα πυριμιδινυλθειοβενζοϊκά ζιζανιοκτόνα (Ελευθεροχωρινός, 2020).

Στη δεύτερη ομάδα ανήκουν πληθυσμοί με σταυρανθεκτικότητα στα ζιζανιοκτόνα των σουλφονυλουριών, 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 σουλφονυλουρίες, 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 σουλφονυλουρίες, άλλα 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 αμινιξύ θρεονίνη (Thr) στη θέση 653 του *ALS* γονιδίου [Ser653Thr/Asn] καθιστά πληθυσμούς ζιζανίων σταυρανθεκτικούς στα ζιζανιοκτόνα της χημικής οικογένειας των ιμιδαζολινών και ταυτόχρονα εναίσθητους στα ζιζανιοκτόνα της χημικής οικογένειας των σουλφονυλουριών. 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 σουλφονυλουρίες, τις τριαζολοπυριμιδίνες και τις σουλφονυλαμινοκαρβονυλοτριαζολινόνες (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 σουλφονυλουρίες και τις σουλφονυλαμινοκαρβονυλοτριαζολινόνες (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).

3.8 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 55 έτη συνέβαλε στην επιλογή/ανάπτυξη ανθεκτικότητας σε πληθυσμούς/βιοτύπους 51 ειδών αγρωστωδών ζιζανίων (Heap, 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; Heap, 2024). 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 εναίσθητης 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* (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 fenoxaprop και diclofop-methyl των αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκών οξέων και ταυτόχρονα ευαισθησία στα υπόλοιπα αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκά ζιζανοκτόνα, καθώς και τα ζιζανιοκτόνα των κυκλοεξανδιονών και φαινυλοπυραζολινών. Στους πληθυσμούς αυτούς λόγω μετάλλαξης, έχει επιλεγεί η αντικατάσταση του αμινοξέος τρυπτοφάνη (Trp) από το αμινοξύ κυστείνη (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 κυστείνη (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

εναισθησία 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 κυκλοεξανδιονών, 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 κυστείνη (Cys) από αργινίνη (Arg) στη θέση 2088 του ACCase γονιδίου [Cys2088Arg] (Ελευθεροχωρινός, 2020).

3.9 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 phyllopogon* 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 κυκλοεξανδιονών λόγω της ικανότητας των φυτών για μεταβολισμό των ζιζανιοκτόνων. Ο μεταβολισμός των ζιζανιοκτόνων καταλύεται από τα ένζυμα γλουνταθειόνη-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 της 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 ανάσχεση 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 αγρωστωδών 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 εμφανίζονται 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 τριπεπίδιο γλουταθειόνη) μετά τη μετατροπή τους λόγω καταλυτικής δράσης των μονοξυγονασών (CytP₄₅₀) (Ελευθεροχωρινός, 2008).

Επιπλέον, μπορεί να προέλθει μέσω της χρήσης προστατευτικών ουσιών (safeners) καθώς αυτές αυξάνουν τη δραστικότητα (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 ανζύμου (Delye κ.ά, 2005).

3.10 Μέτρα-στρατηγικές διαχείρισης της επιλογής ανθεκτικότητας πληθυσμών ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα

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 με καλλιέργειες που επιτρέπουν την εφαρμογή άλλων ζιζανιοκτόνων και άλλων μεθόδων αντιμετώπισης ζιζανίων 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 ακολουθώς 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.

Προσέτι, η αποτελεσματική διαχείριση της ανθεκτικότητας των ζιζανίων σε ζιζανιοκτόνα, σύμφωνα με τους Norsworthy κ.ά. (2012), προϋποθέτει, εκτός από την εφαρμογή-χρήση των παραπάνω μεθόδων και τα παρακάτω:

1. Εκπαίδευση-κατάρτιση γεωργών στον τρόπο εφαρμογής των μεθόδων διαχείρισης των ζιζανίων καθώς και στην εφαρμογή των αρχών της Ορθής Γεωργικής Πρακτικής.

2. Θέσπιση και εφαρμογή νόμου για υποχρεωτική αναγραφή του μηχανισμού δράσης των ζιζανιοκτόνων στην ετικέτα των σκευασμάτων.
3. Συνεργασία μεταξύ κρατικών και ιδιωτικών φορέων (Αρμόδια Υπουργεία, βιομηχανία γεωργικών φαρμάκων, γεωπόνοι, ερευνητικά ιδρύματα, γεωργοί) για την υιοθέτηση αρχών της Ορθής Γεωργικής Πρακτικής, οι οποίες συμβάλλουν στην αύξηση της διάρκειας χρήσης των ζιζανιοκτόνων.
4. Εξασφάλιση χρηματοδότησης (κρατικής ή από τη βιομηχανία ή από αγροτικούς συνεταιρισμούς) για έρευνα και συνεχή εκπαίδευση-κατάρτιση των εμπλεκομένων σε θέματα που σχετίζονται με την ανθεκτικότητα των ζιζανίων και τις απαιτούμενες αρχές της Ορθής Γεωργικής Πρακτικής κατά την χρήση ζιζανιοκτόνων.
5. Εγκατάλειψη εκ μέρους των καλλιεργητών του συνδρόμου ‘συνεχής χρήση του αποτελεσματικού ζιζανιοκτόνου για άριστη αντιμετώπιση ζιζανίων’ και αντί αυτού αποδοχή της φράσης ‘Άλλαξε το ζιζανιοκτόνο όσο είναι αποτελεσματικό’ ή ‘Μη χρησιμοποιείς συνεχώς το ίδιο αποτελεσματικό ζιζανιοκτόνο’ ως ‘αξίωμα ή απαράβατη αρχή’. Αυτό είναι αναγκαίο διότι είναι ο μόνος τρόπος σημαντικής μείωσης της δυνατότητας εξέλιξης νέων ανθεκτικών ζιζανίων και της εκ τούτου αύξησης της μακροβιότητας (διάρκειας) χρήσης των αποτελεσματικών ζιζανιοκτόνων (Ελευθεροχωρινός, 2020).

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 Εργασίας

Αφορμή για την εκπόνηση της παρούσας μελέτης αποτέλεσαν παράπονα που εκφράστηκαν από παραγωγούς χειμερινών σιτηρών σε περιοχές της Κεντρικής Μακεδονίας και της Θεσσαλίας αναφορικά με μειωμένη αποτελεσματικότητα των επεμβάσεων με τα ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης των ενζύμων ACCase- και ALS- εναντίον των αγρωστωδών ειδών ζιζανίων χειμερινή αγριοβρώμη (*A. sterilis*), ήρα λεπτή (*Lolium rigidum*), αλεπονουρά (*Alopecurus myosuroides*), μίλιο (*Milium vernale*) και ανεμόχορτο (*Apera spica-venti*). 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, μεταφυτρωτικών ζιζανιοκτόνων εναντίον των σημαντικών ειδών αγρωστωδών ζιζανίων οφειλόταν σε επιλογή ανθεκτικότητας, (2) αν μεταξύ των πληθυσμών των ζιζανίων 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 των ζιζανίων 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 μεταφυτρωτικών επεμβάσεων) σε διάφορες σημαντικές περιοχές καλλιέργειας χειμερινών σιτηρών στην κεντρική και τη βόρεια Ελλάδα.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4. ΠΕΙΡΑΜΑΤΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ

4.1 ΥΛΙΚΑ-ΜΕΘΟΔΟΙ

Επιλεγμένοι πληθυσμοί των ειδών χειμερινή αγριοβρώμη (*Avena sterilis* L.), ήρα λεπτή (*Lolium rigidum* Gaud.), μίλιο (*Milium vernale* M. Bieb), αλεπονουρά (*Alopecurus myosuroides* Huds.) και ανεμόχορτου [*Apera spica-venti* (L.) P. Beauv.] 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), εγκεριμένα για μεταφυτρωτικές επεμβάσεις κυρίως στις καλλιέργιες των χειμερινών σιτηρών της χώρας. Οι πληθυσμοί των ζιζανίων προέρχονταν από μονοκαλλιέργειες χειμερινών σιτηρών που αναπτύσσονταν σε σιταγρούς των νομών Θεσσαλονίκης, Γρεβενών, Κοζάνης, Πιερίας, Κιλκίς, Ξάνθης, Σερρών και Μαγνησίας (Πίνακας 1).

Πίνακας 1. Πληθυσμοί (ύποπτοι για επιλογή ανθεκτικότητας και ευαίσθητοι πληθυσμοί αναφοράς) και περιοχές προέλευσης αγρωστωδών ζιζανίων που μελετήθηκαν για πιθανή επιλογή ανθεκτικότητας σε ζιζανιοκτόνα.

Πληθυσμοί αγρωστωδών ζιζανίων			
	Ύποπτοι για επιλογή ανθεκτικότητας	Ευαίσθητοι	Περιοχή προέλευσης
Χειμερινή αγριοβρώμη	5	1	N. Θεσσαλονίκης, N. Πιερίας, N. Γρεβενών, N. Σερρών, N. Μαγνησίας
Ήρα λεπτή	5	1	N. Θεσσαλονίκης, N. Κιλκίς, N. Ξάνθης
Μίλιο	4	1	N. Γρεβενών
Αλεπονουρά	3	1	N. Γρεβενών
Ανεμόχορτο	1	1	N. Κοζάνης
ΣΥΝΟΛΟ	18	5	

Ταυτόχρονα, διερευνήθηκαν οι δυνατότητες αποτελεσματικής χημικής αντιμετώπισης των ανωτέρω πληθυσμών των σημαντικότερων αγρωστωδών ζιζανίων,

καθώς αξιολογήθηκαν τα σημαντικότερα εκλεκτικά ζιζανιοκτόνα που είναι εγκεκριμένα για την πραγματοποίηση μεταφυτωτικών εφαρμογών στην καλλιέργεια των χειμερινών σιτηρών. Επίσης, μελετήθηκε η ανταπόκριση των επιλεγμένων πληθυσμών σε αγρωστωδοκτόνα (κυκλοεξανδιόνη clethodim) εγκεκριμένα για μεταφυτωτικές επεμβάσεις σε πλατύφυλλες καλλιέργειες. Στα πειράματα φυτοδοχείων της παρούσας μελέτης αξιολογήθηκε και ένας ευαίσθητος πληθυσμός αναφοράς για κάθε ένα από τα είδη αγρωστωδών ζιζανίων. Οι πληθυσμοί που χρησιμοποιήθηκαν ως μάρτυρας, συλλέχθηκαν από παρακείμενες τοποθεσίες εκτός των καλλιεργούμενων αγρών και δεν είχαν εκτεθεί σε επεμβάσεις ζιζανιοκτόνων.

Τα πειράματα εγκαταστάθηκαν στο αγρόκτημα του Τμήματος Γεωπονίας της Σχολής Γεωπονικών Επιστημών, στη Φλώρινα, κατά το διάστημα μεταξύ του τέλους Οκτωβρίου 2021 έως τις αρχές Φεβρουαρίου του έτους 2022 (Εικόνα 15).



Εικόνα 15. Γενική όψη του πειράματος φυτοδοχείων.

Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν σε πλαστικά φυτοδοχεία διαστάσεων 10x10x9cm. Η σπορά των σπόρων των πληθυσμών των αγρωστωδών ζιζανίων 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 των αγρωστωδών ζιζανίων, οι οποίοι καλύφθηκαν προσεκτικά με λεπτό στρώμα 1-2cm του ίδιου εδαφικού μίγματος.

Όταν τα νεαρά σπορόφυτα των ζιζανίων έφτασαν στο στάδιο των δύο φύλλων αραιώθηκαν με προσοχή, ώστε τελικά να παραμείνουν και να αναπτυχθούν έξι ομοιόμορφα φυτά κάθε αγρωστώδους ζιζανίου σε κάθε φυτοδοχείο. Η κανονική ανάπτυξη των φυτών του ζιζανίου και η κάλυψη των αναγκών τους σε θρεπτικά στοιχεία διασφαλίζονταν 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 αναπτύσσονται σε ομοιόμορφες συνθήκες περιβάλλοντος.

Οι επεμβάσεις των ζιζανιοκτόνων πραγματοποιήθηκαν όταν τα φυτά των διαφορετικών ειδών των αγρωστωδών ζιζανίων βρίσκονταν στο στάδιο των 3-4 φύλλων (σχηματισμός ενός αδελφιού). 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 πληθυσμών των ζιζανίων που μελετήθηκαν για ενεδεχόμενη επιλογή ανθεκτικότητας αξιολογήθηκαν τα ακόλουθα εκλεκτικά, εγκεκριμένα στην καλλιέργεια των χειμερινών σιτηρών μεταφυτωτικά 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.o. στρ.⁻¹) με την προσθήκη του επιφανειοδραστικού παράγοντα biopower [alkylethersulfate sodium salt 38.35% b/b] σε αναλογία 0.2%), pyroxslam (Senior 75 WG, DOW Hellas) (1.875, 5.62g δ.o. 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.o. 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 clodinafop-propargyl και clethodim 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 υπό διερεύνηση επιλογής ανθεκτικότητας πληθυσμών των αγρωστωδών ζιζανίων 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 των ζιζανίων *Avena sterilis*, *Lolium rigidum*, *Milium vernale*, *Alopecurus myosuroides* και *Apera spica-venti* 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 (φυτοδοχεία). Η ομοιογένεια των δεδομένων που προέκυψαν από τον πειραματισμό ελέγχθηκε χρησιμοποιώντας τη δοκιμή (test) Barlett (Scedenor 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).

4.2 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ-ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Στο πείραμα φυτοδοχείων που εγκαταστάθηκε στο αγρόκτημα του Τμήματος Γεωπονίας στη Φλώρινα αξιολογήθηκε η ανταπόκριση επιλεγμένων πληθυσμών των ζιζανίων χειμερινή αγριοβρώμη (*Avena sterilis* L.), ήρα λεπτή (*Lolium rigidum* Gaud.), μίλιο (*Milium vernale*), αλεπονουρά (*Alopecurus myosuroides*) και ανεμόχορτο (*Apera spica-venti*) που συλλέχθηκαν από παραγωγικά συστήματα μονοκαλλιέργειας χειμερινών σιτηρών, σε μεταφυτρωτικές επεμβάσεις των σημαντικότερων ζιζανιοκτόνων που έχουν έγκριση για τη χημική αντιμετώπιση αγρωστωδών ζιζανίων σε καλλιέργειες χειμερινών και εαρινών σιτηρών της χώρας μας (ACCase- και ALS-αναστολέων) με την πραγματοποίηση μεταφυτρωτικών επεμβάσεων. Όλοι οι ευαίσθητοι πληθυσμοί αναφοράς (μάρτυρες) όλων των αγρωστωδών ειδών που μελετήθηκαν στην παρούσα μελέτη καταπολεμήθηκαν άριστα (100%) με την εφαρμογή τόσο της συνιστώμενης (x), όσο και της διπλάσιας (2x) δόσης όλων των ζιζανιοκτόνων και των δύο μηχανισμών δράσης (ACCase- και ALS-αναστολείς).

Αναφορικά με την ανταπόκριση των δυνητικά ανθεκτικών πληθυσμών στις επεμβάσεις των μεταφυτρωτικών ζιζανιοκτόνων που αξιολογήθηκαν στην παρούσα μελέτη, η ανταπόκριση του ενός ευαίσθητου πληθυσμού αναφοράς (S) και των πέντε δυνητικά ανθεκτικών σε ζιζανιοκτόνα πληθυσμών χειμερινής αγριοβρώμης (*Avena sterilis* L.) παρατίθεται στον Πίνακα 2 που ακολουθεί.

Πίνακας 2. Μείωση του χλωρού βάρους (% του αψέκαστου μάρτυρα) του ευαίσθητου και των ύποπτων για επιλογή ανθεκτικότητας πληθυσμών του ζιζανίου χειμερινή αγριοβρώμη (*Avena sterilis* L.) όπως επηρεάστηκε από την έκθεσή τους στα ζιζανιοκτόνα clodinafop-propargyl, pinoxaden και clethodim (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase) και στα ζιζανιοκτόνα mesosulfuron-methyl + iodosulfuron-methyl sodium και pyroxsulam (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS), τα οποία εφαρμόστηκαν στη συνιστώμενη (x) και τη διπλάσια της συνιστώμενης (2x) δόσης [Οι τιμές για κάθε ζιζανιοκτόνο αποτελούν το μέσο όρο έξι επαναλήψεων (φυτοδοχείων)].

	Πληθυσμοί χειμερινής αγριοβρώμης (<i>Avena sterilis</i>)					
Zιζανιοκτόνα / Δόσεις	<i>Avena 1</i> (S)	<i>Avena 2</i>	<i>Avena 3</i>	<i>Avena 4</i>	<i>Avena 5</i>	<i>Avena 6</i>
Clodinafop x	100%	95%	24%	17%	85%	0%
Clodinafop 2x	100%	100%	32%	33%	100%	12%
Pinoxaden x	100%	100%	87%	54%	100%	97%
Pinoxaden 2x	100%	100%	100%	100%	100%	100%
Mesosulfuron+ Iodosulfuron x	100%	81%	79%	50%	48%	84%
Mesosulfuron+ Iodosulfuron 2x	100%	96%	85%	77%	63%	89%
Pyroxasulam x	100%	67%	78%	69%	44%	79%
Pyroxasulam 2x	100%	100%	95%	76%	66%	97%
Clethodim x	100%	100%	100%	100%	100%	100%
Clethodim 2x	100%	100%	100%	100%	100%	100%

Όπως φαίνεται στον Πίνακα 2, οι πληθυσμοί *A3*, *A4* και *A6* αποδείχθηκαν ισχυρά ανθεκτικοί στο αρυλοξυφαινοξυπροπιονικό ζιζανιοκτόνο clodinafop-propargyl, καθώς παρουσίασαν μείωση του χλωρού βάρους κατά μόλις 24% και 32%, 17% και 33%, 0% και 12% αντίστοιχα, μετά από έκθεση των φυτών στη συνιστώμενη (x) και την διπλάσια της συνιστώμενης (2x) δόσης (Εικόνα 16).

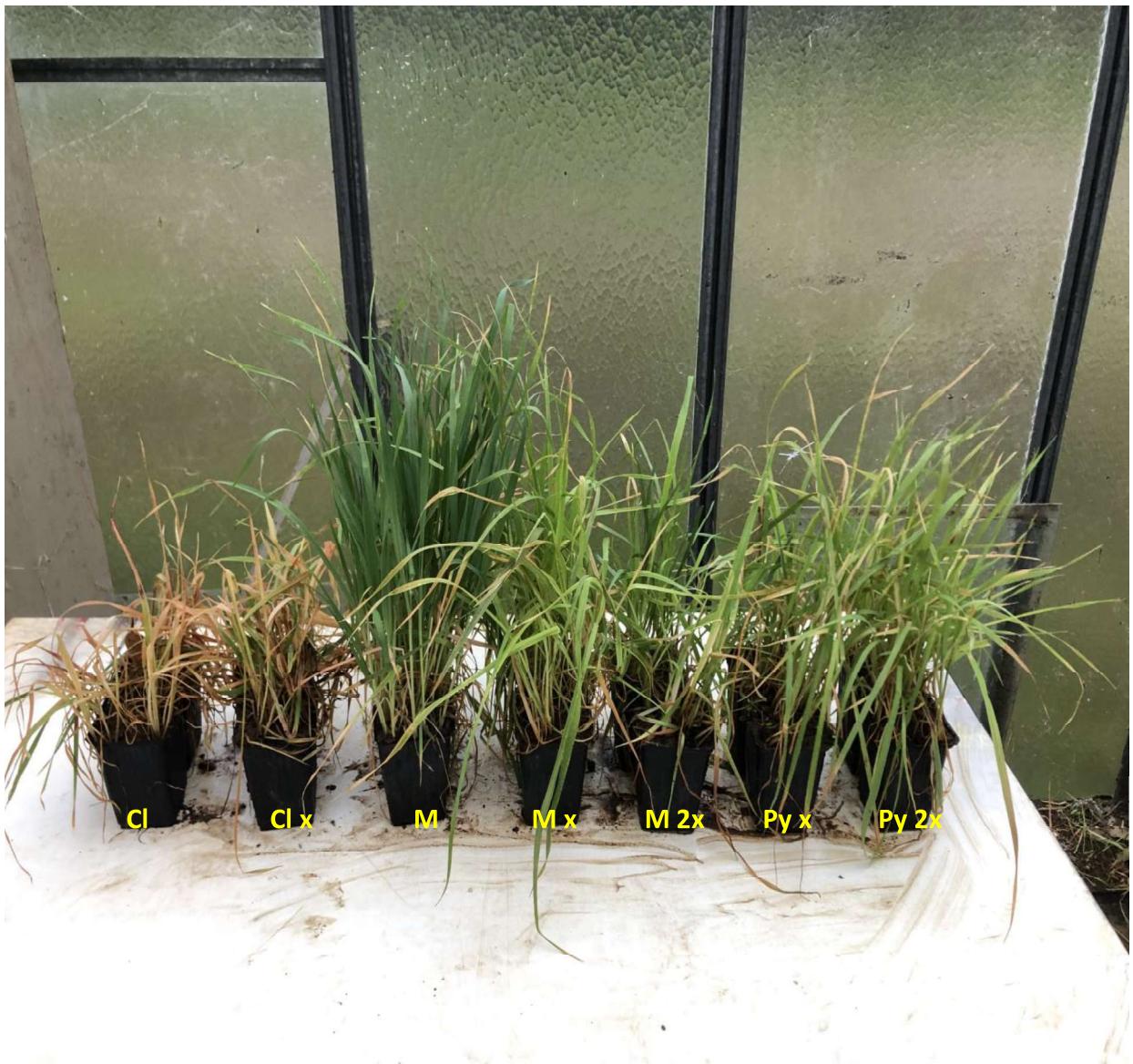


Εικόνα 16. Ανταπόκριση του πληθυσμού χειμερινής αγριοβρώμης *A4* στη συνιστώμενη (x) και διπλάσια (2x) των ζιζανιοκτόνων clodinafop propargyl (C), pinoxaden (P) και clethodim (Cl) (ACCase-αναστολέας) [M, φυτοδοχεία του αγψέκαστου μάρτυρα].

Αντίθετα, οι πληθυσμοί *A5* και *A2* καταπολεμήθηκαν άριστα και ικανοποιητικά αντίστοιχα (επίπεδο καταπολέμησης 95% για τον *A5* και 85% για τον *A2*) με την εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης του clodinafop-propargyl, ενώ η καταπολέμησή τους ανήλθε στο 100% με την εφαρμογή της διπλάσιας δόσης (2x) του ζιζανιοκτόνου. Η καταπολέμηση των πληθυσμών χειμερινής αγριοβρώμης *A2*, *A3*, *A5* και *A6* με την εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης της φαινυλοπυραζόλης pinoxaden (επίσης ACCase-αναστολέας) ήταν ικανοποιητική έως άριστη (επίπεδα καταπολέμησης 87% έως 100%). Αντίθετα, ο πληθυσμός *A4* δεν καταπολεμήθηκε με την συνιστώμενη δόση του pinoxaden (μείωση του χλωρού βάρους κατά 54%), υποδηλώνοντας μειωμένη ευαισθησία των φυτών του συγκεκριμένου πληθυσμού και στο pinoxaden. Όμως, η εφαρμογή της διπλάσιας δόσης του ζιζανιοκτόνου συνετέλεσε

σε άριστη (100% μείωση του χλωρού βάρους) καταπολέμηση όλων των πληθυσμών του ζιζανίου χειμερινή αγριοβρώμη, γεγονός που υποδηλώνει ότι οι πληθυσμοί δεν έχουν αναπτύξει ανθεκτικότητα στο συγκεκριμένο ζιζανιοκτόνο αλλά κάποιοι (*A4*) παρουσιάζουν διαφοροποιημένη ευαισθησία μόνο στη δόση του rinoxaden. Η επιλογή ανθεκτικών πληθυσμών χειμερινής αγριοβρώμης σε ζιζανιοκτόνα κυρίως της χημικής οικογένειας των αρυλοξυφαινοξυπροπιονικών ζιζανιοκτόνων (clodinafop propargyl, fenoxaprop-P-ethyl) έχει τεκμηριωθεί στη χώρα μας (Papapanagiotou κ.ά., 2012, 2019; Travlos κ.ά., 2011). Επίσης, έχει διαπιστωθεί ότι ο κυρίαρχος μηχανισμός ανθεκτικότητας είναι η τροποποίηση της θέσης δράσης συνέπεια σημειακών μεταλλάξεων στο ACCase γονίδιο το οποίο κωδικοποιεί για το ένζυμο-στόχο (Papapanagiotou κ.ά., 2015). Ανθεκτικότητα τόσο στη χειμερινή όσο και σε άλλα είδη αγριοβρώμης σε ACCase-ναστολείς έχει αναφερθεί και σε άλλα συστήματα καλλιέργειας-παραγωγής χειμερινών και εαρινών σιτηρών (Beckie κ.ά., 2012b; Owen και Powles, 2009, 2016; Uludag κ.ά., 2007; Uludag κ.ά., 2008). Η ανθεκτικότητα έχει αποδοθεί τόσο σε τροποποίηση της θέσης δράσης όσο και αυξημένα επίπεδα μεταβολισμού των επιλεγέντων πληθυσμών του ζιζανίου (Ahmad-Hamdani κ.ά., 2012; 2013).

Αναφορικά με την ανταπόκριση των επιλεγμένων πληθυσμών χειμερινής αγριοβρώμης στα ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου ALS (του ετέρου μηχανισμού δράσης των εκλεκτικών ζιζανιοκτόνων, εγκεκριμένων για μεταφυτρωτικές επεμβάσεις στις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών) οι πληθυσμοί *A2*, *A3* και *A6* καταπολεμήθηκαν ικανοποιητικά με την εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης (x) του ετοιμόχρηστου μίγματος των σουλφονυλουριών mesosulfuron-methyl και iodosulfuron methyl-sodium (υπέστησαν μείωση του χλωρού βάρους κατά 81%, 79% και 84%, αντίστοιχα). Η αποτελεσματικότητα αυξήθηκε μόνο ελαφρώς με την εφαρμογή της διπλάσιας δόσης (2x) των mesosulfuron-methyl + iodosulfuron methyl-sodium καθώς επιτεύχθηκε μείωση του χλωρού βάρους κατά 96%, 85% και 89%, αντίστοιχα. Όμως, οι πληθυσμοί *A4* και *A5* δεν καταπολεμήθηκαν ικανοποιητικά ούτε με την εφαρμογή της συνιστώμενης (μείωση του χλωρού βάρους κατά 50% και 49%, αντίστοιχα), ούτε με την εφαρμογή της διπλάσιας της συνιστώμενης δόσης τους ((μείωση του χλωρού βάρους κατά 77% και 63%, αντίστοιχα) (Εικόνα 17).



Εικόνα 17. Ανταπόκριση του πληθυσμού χειμερινής αγριοβρώμης *A4* στη συνιστώμενη (x) και διπλάσια (2x) των ALS ζιζανιοκτόνων mesosulfuron-methyl + iodosulfuron methyl-sodium (M), pyroxasulam (Py) και του ACCase-αναστολέα clethodim (Cl) [M, φυτοδοχεία του αφέκαστου μάρτυρα].

Παραπλήσια επίπεδα καταπολέμησης εμφάνισαν οι πληθυσμοί χειμερινής αγριοβρώμης *A2*, *A3* και *A6* μετά από έκθεσή τους στη δόση x (67%, 78%, 79%, αντίστοιχα) και ελαφρώς υψηλότερα στη δόση 2x (100%, 95%, 97%, αντίστοιχα) της τριαζολοπυριμιδίνης pyroxasulam (επίσης ALS-αναστολέας). Ο πληθυσμός *A5* εμφάνισε σταυρανθεκτικότητα στους ALS-αναστολείς καθώς δεν καταπολεμήθηκε επαρκώς με την εφαρμογή της συνιστώμενης (44% μείωση του χλωρού βάρους) αλλά

ούτε και της διπλάσιας δόσης (66% μείωση του χλωρού βάρους) του pyroxsulam. Ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου έχει αναφερθεί σε πληθυσμούς χειμερινής αγριοβρώμης (*Avena sterilis*) από την Τουρκία (Abdurrahman κ.ά., 2020) και σε πληθυσμούς του συγγενούς είδους αγριοβρώμη (*Avena fatua*) που αναπτύσσονταν σε καλλιέργειες σιτηρών στον Καναδά (Beckie κ.ά., 2012b). Ο πληθυσμός A5 παρουσιάστηκε ευαίσθητος στους ACCase-αναστολείς (clodinafop propargyl, pinoxaden) και μειωμένης ευαισθησίας στους ALS-αναστολείς (mesosulfuron-methyl + iodosulfuron methyl-sodium και pyroxsulam). Αντίθετα, ο πληθυσμός A4 αποδείχθηκε πολλαπλός ανθεκτικός, ισχυρά ανθεκτικός στο clodinafop propargyl και ιδιαιτέρως χαμηλής ευαισθησίας στο μίγμα mesosulfuron-methyl + iodosulfuron methyl-sodium, γεγονός που υποδηλώνει σημαντική δυσκολία στην καταπολέμησή του με μεταφυτρωτικές επεμβάσεις. Αξίζει να σημειωθεί ότι η κυκλοεξανδιόνη clethodim εξασφάλισε άριστα επίπεδα καταπολέμησης (100%) τόσο στη συνιστώμενη όσο και στη διπλάσια της συνιστώμενης δόσης εναντίον όλων των πληθυσμών χειμερινής αγριοβρώμης, τόσο του ευαίσθητου πληθυσμού αναφοράς όσο και των πληθυσμών με ανθεκτικότητα ή μειωμένη ευαισθησία σε όλα τα υπόλοιπα μεταφυτρωτικά ζιζανιοκτόνα και των δύο μηχανισμών δράσης.

Προσέτι, η ανταπόκριση του ενός ευαίσθητου πληθυσμού αναφοράς (S) και των πέντε δυνητικά ανθεκτικών σε ζιζανιοκτόνα πληθυσμών του ζιζανίου ήρα λεπτή (*Lolium rigidum* Gaud.) παρατίθεται στον Πίνακα 3 που ακολουθεί.

Πίνακας 3. Μείωση του χλωρού βάρους (% του αφέκαστου μάρτυρα) του ευαίσθητου και των ύποπτων για επιλογή ανθεκτικότητας πληθυσμών του ζιζανίου ήρα λεπτή (*Lolium rigidum* Gaud.) όπως επηρεάστηκε από την έκθεσή τους στα ζιζανιοκτόνα clodinafop-propargyl, pinoxaden και cleth odim (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase) και στα ζιζανιοκτόνα mesosulfuron-methyl + iodosulfuron-methyl sodium και pyroxsulam (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS), τα οποία εφαρμόστηκαν στη συνιστώμενη (x) και τη διπλάσια της συνιστώμενης (2x) δόσης [Οι τιμές για κάθε ζιζανιοκτόνο αποτελούν το μέσο όρο έξι επαναλήψεων (φυτοδοχείων)].

Πληθυσμοί ήρας λεπτής (<i>Lolium rigidum</i>)						
Ζιζανιοκτόνα / Δόσεις	<i>Lolium 1</i> (S)	<i>Lolium 2</i>	<i>Lolium 3</i>	<i>Lolium 4</i>	<i>Lolium 5</i>	<i>Lolium 6</i>
Clodinafop x	100%	0%	0%	11%	12%	0%
Clodinafop 2x	100%	0%	8%	18%	31%	5%
Pinoxaden x	100%	49%	40%	25%	35%	67%
Pinoxaden 2x	100%	70%	52%	45%	40%	85%
Mesosulfuron+ Iodosulfuron X	100%	9%	15%	3%	39%	100%
Mesosulfuron+ Iodosulfuron 2x	100%	23%	39%	33%	48%	100%
Pyroxsulam x	100%	0%	0%	0%	23%	94%
Pyroxsulam 2x	100%	0%	20%	4%	29%	100%
Clethodim x	100%	100%	100%	100%	100%	100%
Clethodim 2x	100%	100%	100%	100%	100%	100%

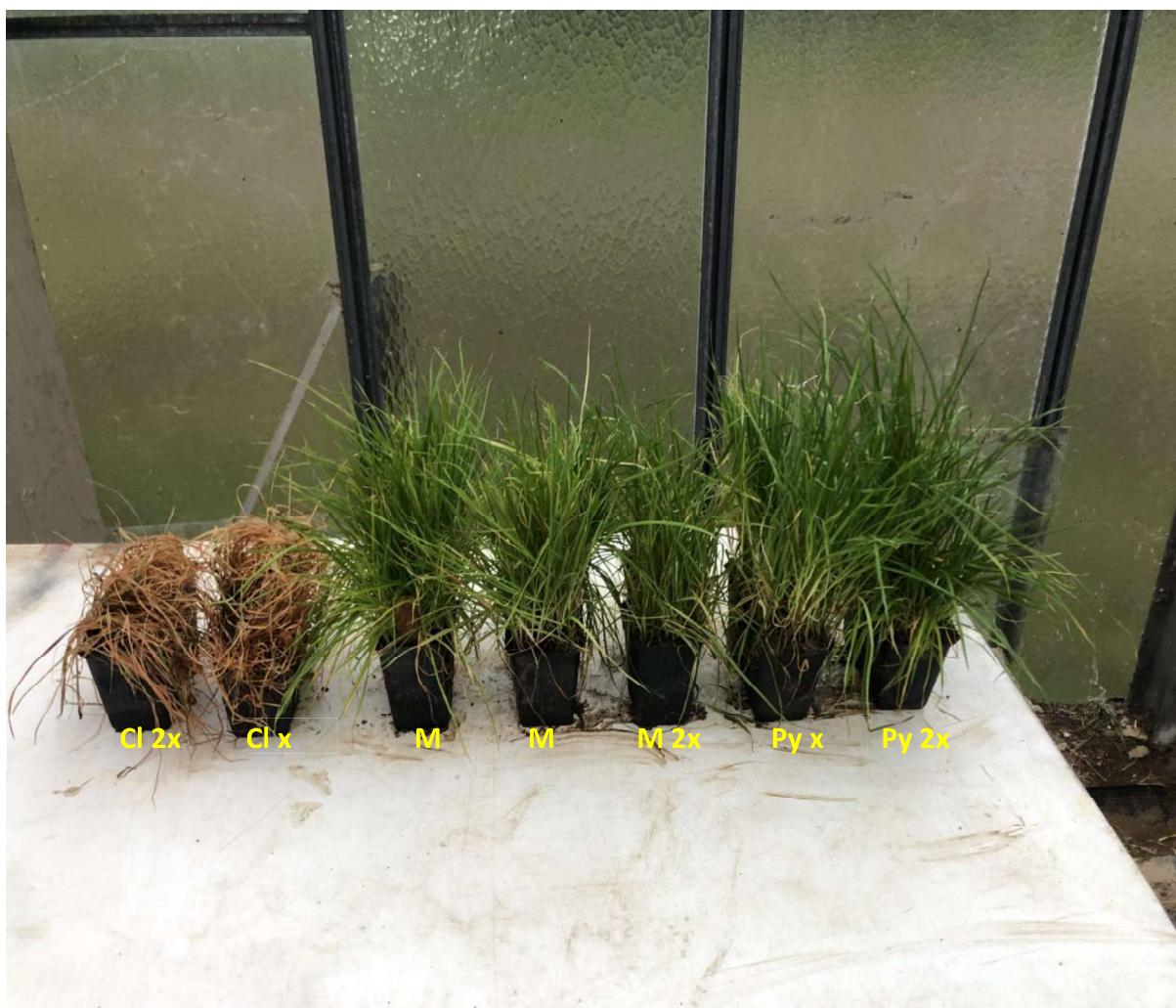
Τα δεδομένα που προέκυψαν από τα πειράματα φυτοδοχείων ανέδειξαν εξαιρετικά χαμηλή αποτελεσματικότητα του αρυλοξυφαινοξυαλκανοϊκού ζιζανιοκτόνου clodinafop propargyl εναντίον όλων των πληθυσμών (*L2, L3, L4, L5, L6*) του ζιζανίου ήρα λεπτή και στις δύο δόσεις εφαρμογής, συνιστώμενη (x) (μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 0%, 0%, 11%, 12%, 0%, αντίστοιχα) και διπλάσια (2x) (μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 0%, 8%, 18%, 31% και 5%, αντίστοιχα). Η αποτελεσματικότητα ήταν μέτρια και μετά την εφαρμογή τόσο της συνιστώμενης (x) (μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 49%, 40%, 25%, 35% και 67%, αντίστοιχα), όσο και της διπλάσιας της συνιστώμενης (2x) (μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 70%, 52%, 45%, 40% και 85%, αντίστοιχα) της φαινυλοπυρόλης pinoxaden. Αντίθετα, η κυκλοεξανδιόνη clethodim προκάλεσε 100%

μείωση του χλωρού βάρους των φυτών όλων των πληθυσμών του ζιζανίου ήρα λεπτή, εξασφαλίζοντας άριστα επίπεδα καταπολέμησης και στις δύο δόσεις εφαρμογής (Εικόνα 18).



Εικόνα 18. Ανταπόκριση του πληθυσμού ήρας λεπτής L6 στη συνιστώμενη (x) και διπλάσια (2x) των ζιζανιοκτόνων clodinafop propargyl (C), pinoxaden (P) και clethodim (Cl) [M, φυτοδοχεία του αγέκαστου μάρτυρα].

Η αποτελεσματικότητα του μίγματος των σουλφονυλουριών mesosulfuron-methyl και iodosulfuron methyl-sodium εναντίον των πληθυσμών λεπτής ήρας L2, L3, L4, L5 ήταν επίσης εξαιρετικά χαμηλή καθώς καταγράφηκε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 9%, 15%, 3%, 39%, αντίστοιχα, με την εφαρμογή της δόσης x και 23%, 39%, 33%, 48% με την εφαρμογή της δόσης 2x, αντίστοιχα. Ακόμα χαμηλότερα επίπεδα καταπολέμησης προέκυψαν εναντίον των πληθυσμών L2, L3, L4, L5 μετά από εφαρμογή της τριαζολοπυριμιδίνης pyroxasulam, τόσο στη δόση x (0%, 0%, 0%, 23%), όσο και στη δόση 2x (0%, 20%, 4%, 29%) (Εικόνα 19).



Εικόνα 19. Ανταπόκριση του πληθυσμού ήρας λεπτής *L4* στη συνιστώμενη (x) και διπλάσια (2x) δόση των ALS ζιζανιοκτόνων mesosulfuron-methyl + iodosulfuron methyl-sodium (M), pyroxsulam (Py) και του ACCase-αναστολέα clethodim (Cl) [M, φυτοδοχεία του αψέκαστου μάρτυρα].

Μόνο ο πληθυσμός *L6* καταπολεμήθηκε άριστα στη συνιστώμενη και διπλάσια δόση των mesosulfuron-methyl + iodosulfuron methyl-sodium (100% και 100%, αντίστοιχα) και του pyroxsulam (94% και 100%, αντίστοιχα). Συνολικά, μόνο ο πληθυσμός *L6* εμφάνισε ένα διαφορετικό ‘προφίλ’ ανθεκτικότητας, καθώς παρουσίασε υψηλή ανθεκτικότητα στους ACCase-αναστολείς και ταυτόχρονα ευαισθησία στους ALS-αναστολείς, επιτρέποντας την αποτελεσματική χημική του αντιμετώπιση με την εφαρμογή είτε των mesosulfuron-methyl + iodosulfuron methyl-sodium είτε του pyroxsulam. Η επιλογή ανθεκτικότητας σε πληθυσμούς του είδους *L. rigidum* σε

ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου ACCase έχει αναφερθεί τόσο στη χώρα μας (Anthimidou κ.ά., 2020; Kotoula-Syka κ.ά., 2000), όσο και διεθνώς (Tal και Rubin, 2004; Zhang κ.ά., 2006). Αντίθετα, οι πληθυσμοί ήρας λεπτής *L2*, *L3*, *L4*, *L5* εμφάνισαν πολλαπλή ανθεκτικότητα, τόσο στα ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου ACCase, όσο και εκείνα της δράσης του ενζύμου ALS, κάτι που χαρακτηρίζει μεγάλο αριθμό ανθεκτικών πληθυσμών του ζιζανίου που αναπτύσσονται εντός των καλλιεργειών των χειμερινών σιτηρών σε πολλές σιτοπαραγωγικές περιοχές της χώρας, αλλά και διεθνώς. Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης συμφωνούν με τα διεθνή δεδομένα καθώς συνήθως τεκμηριώνεται η επιλογή πολλαπλώς ανθεκτικών πληθυσμών του ζιζανίου σε πολλά διαφορετικά παραγωγικά συστήματα σε ολόκληρο τον κόσμο (Boutsalis κ.ά., 2012; Owen κ.ά., 2014; Tan κ.ά., 2007). Η επιλεγείσα ανθεκτικότητα μπορεί να οφείλεται είτε σε τροποποίηση της θέσης δράσης, είτε σε μεταβολική ανθεκτικότητα είτε σε συνύπαρξη και των δύο μηχανισμών στα ανθεκτικά φυτά των πληθυσμών του ζιζανίου (Kaloumenos κ.ά., 2012; Kaundun κ.ά., 2012; Yu κ.ά., 2009; Yu κ.ά., 2013; Zangeneh κ.ά., 2018).

Αξίζει να σημειωθεί ότι όλοι οι πληθυσμοί του ζιζανίου καταπολεμήθηκαν άριστα με την εφαρμογή της συνιστώμενης και διπλάσιας δόσης της κυκλοεξανδιόνης clethodim η οποία επιβεβαιώνει ότι αποτελεί το πλέον αποτελεσματικό μεταφυτρωτικό ζιζανιοκτόνο, ικανό να καταπολεμήσει άριστα πληθυσμούς αγρωστωδών ζιζανίων οι οποίοι ανέπτυξαν ανθεκτικότητα τόσο σε ACCase- όσο και σε ALS-αναστολείς αλλά και πολλαπλώς ανθεκτικούς πληθυσμούς και στους δύο μηχανισμούς δράσης. Για το λόγο αυτό χρησιμοποιείται ως σημαντικό κριτήριο διάκρισης των πληθυσμών της ήρας λεπτής ως προς τις δυνατότητες μεταφυτρωτικής χημικής τους καταπολέμησης (Yu κ.ά., 2007).

Η επιλογή πολλαπλής ανθεκτικότητας στους πληθυσμούς ήρας λεπτής καθιστά εξαιρετικά δύσκολη την αντιμετώπισή τους με την πραγματοποίηση μεταφυτρωτικών επεμβάσεων στις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών. Ως συνέπεια, επιβάλλει την εφαρμογή προφυτρωτικών ή νωρίς μεταφυτρωτικών επεμβάσεων (1° έως 3° φύλλο της καλλιέργειας) με εκλεκτικά ζιζανιοκτόνα τα οποία έχουν εξασφαλίσει έγκριση στα χειμερινά σιτηρά της χώρας και τα οποία διαθέτουν διαφορετικό μηχανισμό δράσης, παρέχοντας έτσι τη δυνατότητα άριστης χημικής καταπολέμησης των πολλαπλώς, ισχυρά ανθεκτικών πληθυσμών ήρας λεπτής με εναλλακτικά ζιζανιοκτόνα. Ειδικότερα, μπορούν να χρησιμοποιηθούν το θειοκαρβαμιδικό prosulfocarb, το ετοιμόχρηστο μίγμα του παραγώγου ουρίας chlortoluron και του πυριδινοκαρβοξαμιδικού

diflufenican ή το ετοιμόχρηστο μίγμα του οξυακεταμίδιου flufenacet, της τριαζινόνης metribuzin και του πυριδινοκαρβοξαμιδικού diflufenican). Η ίδια τάση παρουσιάζεται και διεθνώς με την αυξανόμενη τάση για χρησιμοποίηση προφυτρωτικών ζιζανιοκτόνων κατ' εναλλαγή ή σε μίγματα (Busi κ.ά., 2019), ώστε να επιτευχθεί ικανοποιητική διαχείριση των πολλαπλώς ανθεκτικών πληθυσμών ήρας λεπτής ή να επιβραδυνθεί η επιλογή-ανάδυση ανθεκτικών πληθυχμών του ζιζανίου.

Η ανταπόκριση του ενός ευαίσθητου πληθυσμού αναφοράς (S) και των τεσσάρων δυνητικά ανθεκτικών σε ζιζανιοκτόνα πληθυσμών του ζιζανίου μίλιο (*Milium vernale* M. Bieb.) παρατίθεται στον Πίνακα 4 που ακολουθεί.

Πίνακας 4. Μείωση του χλωρού βάρους (% του αφέκαστου μάρτυρα) του ευαίσθητου και των ύποπτων για επιλογή ανθεκτικότητας πληθυσμών του ζιζανίου μίλιον (*Milium vernale* M. Bieb.), όπως επηρεάστηκε από την έκθεσή τους στα ζιζανιοκτόνα clodinafop-propargyl, pinoxaden και clethodim (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase) και στα ζιζανιοκτόνα mesosulfuron-methyl + iodosulfuron-methyl sodium και pyroxasulam (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS), τα οποία εφαρμόστηκαν στη συνιστώμενη (x) και τη διπλάσια της συνιστώμενης (2x) δόσης [Οι τιμές για κάθε ζιζανιοκτόνο αποτελούν το μέσο όρο έξι επαναλήψεων (φυτοδοχείων)].

Πληθυσμοί μίλιον (<i>Milium vernale</i>)					
Ζιζανιοκτόνα / Δόσεις	<i>Milium</i> 1 (S)	<i>Milium</i> 2	<i>Milium</i> 3	<i>Milium</i> 4	<i>Milium</i> 5
Clodinafop x	100%	0%	11%	0%	2%
Clodinafop 2x	100%	0%	16%	5%	5%
<hr/>					
Pinoxaden x	100%	5%	63%	40%	4%
Pinoxaden 2x	100%	25%	76%	60%	60%
<hr/>					
Mesosulfuron+ Iodosulfuron x	100%	100%	31%	0%	9%
Mesosulfuron+ Iodosulfuron 2x	100%	100%	36%	1%	15%

Pyroxsulam x	100%	100%	40%	4%	4%
Pyroxsulam 2x	100%	100%	49%	8%	4%
<hr/>					
Clethodim x	100%	100%	100%	100%	100%
Clethodim 2x	100%	100%	100%	100%	100%

Οι δυνητικά ανθεκτικοί πληθυσμοί του ζιζανίου *M2*, *M3*, *M4*, *M5* εμφάνισαν υψηλής έντασης ανθεκτικότητα στο αρυλοξυφαινοξυπροπιονικό ζιζανιοκτόνο clodinafop propargyl (εγκεκριμένο για την καταπολέμηση του ζιζανίου στις καλλιέργειες σιταριού και κριθαριού) όταν εκτέθηκαν στην εφαρμογή της συνιστώμενης (x) δόσης (μείωση χλωρού βάρους των φυτών κατά 0%, 11%, 0% και 2%, αντίστοιχα), όσο και της διπλάσιας (2x) (μείωση χλωρού βάρους των φυτών κατά 0%, 11%, 0% και 2%, αντίστοιχα) του ζιζανιοκτόνου. Μειωμένη αποτελεσματικότητα παρουσίασε και η φαινυλοπυραζόλη rinoxaden όταν εφαρμόστηκε στη συνιστώμενη (x) δόση (επίπεδα καταπολέμησης 5%, 63%, 40% και 4%, αντίστοιχα), αλλά και της διπλάσιας δόσης (2x) (επίπεδα καταπολέμησης 25%, 76%, 60% και 60%, αντίστοιχα) (Εικόνα 20).



Εικόνα 20. Ανταπόκριση του πληθυσμού μίλιου *M5* στη συνιστώμενη (x) και διπλάσια (2x) δόση των ζιζανιοκτόνων clodinafop propargyl (C), pinoxaden (P) και στη συνιστώμενη δόση του clethodim (Cl) (ACCase-αναστολείς) [M, φυτοδοχεία του αφέκαστου μάρτυρα].

Αξίζει να σημειωθεί ότι το pinoxaden εμφανίζει υψηλή αποτελεσματικότητα εναντίον των ευαίσθητων πληθυσμών των σημαντικότερων αγρωστωδών ζιζανίων (χειμερινή αγριοβρώμη, ήρα λεπτή, είδη φάλαρης, ανεμόχορτο) που αναπτύσσονται στις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών αλλά το μίλιο δεν συγκαταλέγεται στα ευαίσθητα ζιζάνια-στόχους, τουλάχιστον στην ετικέτα του σκευάσματος του ζιζανιοκτόνου. Τα ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου οξικογαλακτική συνθάση (ALS) mesosulfuron-methyl + iodosulfuron-methyl sodium και pyroxsulam καταπολέμησαν άριστα τον πληθυσμό *M2* του ζιζανίου (προκάλεσαν μείωση του χλωρού βάρους των φυτών του πληθυσμού κατά 100% με την εφαρμογή τόσο της συνιστώμενης δόση όσο και της διπλάσιας δόσης τους). Αντίθετα, οι πληθυσμοί *M3*, *M4* και *M5* δεν καταπολεμήθηκαν τόσο με την εφαρμογή της δόσης x (επίπεδα καταπολέμησης 31%, 0% και 9%, αντίστοιχα) όσο και της δόσης 2x (36%, 1% και 15%, αντίστοιχα) των ζιζανιοκτόνων mesosulfuron-methyl + iodosulfuron-methyl sodium. Τα ίδια εξαιρετικά χαμηλά επίπεδα καταπολέμησης των πληθυσμών *M3*, *M4* και *M5* προέκυψαν με την εφαρμογή της τριαζολοπυριμιδίνης pyroxsulam, τόσο με την εφαρμογή της συνιστώμενης (x) (μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 40%, 4% και 4%, αντίστοιχα) δόσης, όσο και με τη διπλάσια της συνιστώμενης (2x) (μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 49%, 8% και 4%, αντίστοιχα) δόσης εφαρμογής (Εικόνα 21).



Εικόνα 21. Ανταπόκριση του πληθυσμού μίλιου *M4* στη συνιστώμενη (x) και διπλάσια (2x) δόση των ζιζανιοκτόνων mesosulfuron-methyl +iodosulfuron methyl-sodium (M), pyroxsulam (Py) και τη συνιστώμενη δόση (x) του clethodim (Cl) [M, φυτοδοχεία του αφέκαστου μάρτυρα].

Συνολικά, οι πληθυσμοί μίλιου *M3*, *M4* και *M5* ανέπτυξαν πολλαπλή ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης των ενζύμων καρβοξυλάση του ακέτυλο CoA (ACCase) και οξικογαλακτική συνθάση (ALS), όπως και οι περισσότεροι από τους πληθυσμούς του ζιζανίου ήρα λεπτή που αξιολογήθηκαν στην παρούσα μελέτη. Οι πληθυσμοί αυτοί δεν μπορούν να αντιμετωπιστούν με μεταφυτρωτικές επεμβάσεις στις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών όπως αποδεικνύει η εξαιρετικά χαμηλή αποτελεσματικότητα των επεμβάσεων των ζιζανιοκτόνων, καθιστώντας αναγκαία την πραγματοποίηση προφυτρωτικών επεμβάσεων με ζιζανιοκτόνα διαφορετικού μηχανισμού δράσης. Εναλλακτικά, μπορεί

να αξιοποιηθεί η κυκλοεξανδιόνη clethodim η οποία παρουσίασε εξαιρετική αποτελεσματικότητα (καταπολέμηση 100%) και στις δύο δόσεις εφαρμογής εναντίον όλων των πληθυσμών του ζιζανίου μίλιο. Βέβαια, το clethodim δεν είναι εκλεκτικό στις καλλιέργειες των χειμερινών σιτηρών και η εγκεκριμένη χρήση του περιορίζεται σε μεταφυτρωτικές επεμβάσεις για την αντιμετώπιση αγρωστωδών ζιζανίων που αναπτύσσονται σε πλατύφυλλες καλλιέργειες. Επομένως, είναι απαραίτητο τα χειμερινά σιτηρά να διαδεχθούν καλλιέργειες χειμερινών ψυχανθών ώστε οι επεμβάσεις του ή συγγενών δραστικών ουσιών (cycloxydim) να αντιμετωπίσουν εναίσθητους ή ανθεκτικούς πληθυσμούς σημαντικών αγρωστωδών ζιζανίων (αγριοβρώμη χειμερινή, ήρα λεπτή, φάλαρη, ανεμόχορτο κ.ά.).

Η ανταπόκριση του ενός εναίσθητου πληθυσμού αναφοράς (S) και των τριών δυνητικά ανθεκτικών σε ζιζανιοκτόνα πληθυσμών του ζιζανίου αλεπονουρά (*Alopecurus myosuroides* Huds.) παρατίθεται στον Πίνακα 5 που ακολουθεί.

Πίνακας 5. Μείωση του χλωρού βάρους (% του αψέκαστου μάρτυρα) του εναίσθητου και των ύποπτων για επιλογή ανθεκτικότητας πληθυσμών του ζιζανίου αλεπονουρά (*Alopecurus myosuroides* Huds.) όπως επηρεάστηκε από την έκθεσή τους στα ζιζανιοκτόνα clodinafop-propargyl, pinoxaden και clethodim (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase) και στα ζιζανιοκτόνα mesosulfuron-methyl + iodosulfuron-methyl sodium και pyroxasulam (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS), τα οποία εφαρμόστηκαν στη συνιστώμενη (x) και τη διπλάσια της συνιστώμενης (2x) δόσης [Οι τιμές για κάθε ζιζανιοκτόνο αποτελούν το μέσο όρο έξι επαναλήψεων (φυτοδοχείων)].

Πληθυσμοί αλεπονουράς (<i>Alopecurus myosuroides</i>)				
Zιζανιοκτόνα / Δόσεις	<i>Alopecurus</i> 1 (S)	<i>Alopecurus</i> 2	<i>Alopecurus</i> 3	<i>Alopecurus</i> 4
Clodinafop x	100%	40%	0%	0.1%
Clodinafop 2x	100%	92%	16%	15%
<hr/>				
Pinoxaden x	100%	65%	0%	0%
Pinoxaden 2x	100%	98%	26%	18%
<hr/>				
Mesosulfuron+	100%	100%	90%	96%

Iodosulfuron x				
Mesosulfuron+ Iodosulfuron 2x	100%	100%	97%	100%
<hr/>				
Pyroxslam x	100%	100%	73%	64%
Pyroxslam 2x	100%	100%	95%	98%
<hr/>				
Clethodim x	100%	100%	100%	100%
Clethodim 2x	100%	100%	100%	100%

Τα δεδομένα που προέκυψαν από τη μελέτη των πληθυσμών του ζιζανίου αλεπονούρα σε πειράματα φυτοδοχείων κατέδειξαν ότι οι πληθυσμοί A12 και A13 εμφάνισαν υψηλής έντασης σταυρανθεκτικότητα τόσο στο αρυλοξυφαινοξυπροπιονικό ζιζανιοκτόνο clodinafop propargyl, όσο και στην φαινυλοπυραζόλη pinoxaden. Ειδικότερα, η συνιστώμενη (x) και η διπλάσια (2x) δόση του clodinafop propargyl προκάλεσαν μείωση του χλωρού βάρους των δύο πληθυσμών του ζιζανίου κατά 0% και 16% (πληθυσμός A12) και 0% και 15% (πληθυσμός A13), αντίστοιχα. Παραπλήσια επίπεδα καταπολέμησης καταγράφηκαν με την εφαρμογή των δόσεων x (μείωση χλωρού βάρους κατά 0% και 0%, αντίστοιχα) και 2x (μείωση χλωρού βάρους κατά 26% και 18%, αντίστοιχα) του ζιζανιοκτόνου pinoxaden. (Εικόνα 22).



Εικόνα 22. Ανταπόκριση του πληθυσμού αλεπονουράς *A13* στη συνιστώμενη (x) και διπλάσια (2x) δόση των ζιζανιοκτόνων clodinafop propargyl (C) και pinoxaden (P) [M, φυτοδοχεία του αφέκαστου μάρτυρα].

Αντίθετα, η κυκλοεξανδιόνη clethodim και στις δύο δόσεις εφαρμογής (x και 2x) εξασφάλισε 100% καταπολέμηση των δύο σταυρανθεκτικών πληθυσμών αλεπονουράς σε άλλα ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase. Ο πληθυσμός *A11* εμφάνισε χαμηλά επίπεδα καταπολέμησης με την εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης (x) των clodinafop propargyl (40%) και pinoxaden (65%), αλλά καταπολεμήθηκε άριστα με την εφαρμογή δόσης διπλάσιας της συνιστώμενης (προκάλεσε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 98% και 100%, αντίστοιχα. Προσέτι, η εφαρμογή του clethodim συνετέλεσε σε άριστη (100% μείωση του χλωρού βάρους) καταπολέμηση των φυτών του πληθυσμού *A11*. Η μειωμένη αποτελεσματικότητα των πληθυσμών *A12* και *A13* μόνο στη συνιστώμενη δόση των ACCase-αναστολέων και η άριστη καταπολέμησή τους με την διπλάσια δόση τους υποδηλώνει ενδεχομένη ύπαρξη/επιλογή μηχανισμού ανθεκτικότητας λόγω αυξημένου

μεταβολισμού (non target-site mediated resistance, NTSR). Ο μηχανισμός αυτός συνδέεται συνήθως με χαμηλότερη ένταση ανθεκτικότητας αλλά επηρεάζει μεγάλο αριθμό ζιζανιοκτόνων τα οποία ανήκουν σε διαφορετικές χημικές οικογένειες με διαφορετικούς μηχανισμούς δράσης. Προσέτι, συνήθως επηρεάζεται η δράση ζιζανιοκτόνων τα οποία δεν έχουν εφαρμοστεί ποτέ εναντίον των πληθυσμών του ζιζανίου που έχουν το συγκεκριμένο μηχανισμό ανθεκτικότητας καθώς η ανθεκτικότητα επιλέγεται από την επαναλαμβανόμενη εφαρμογή των ευρέως χρησιμοποιούμενων ζιζανιοκτόνων (Petit κ.ά., 2010a; 2010b). Αντίθετα, η ανθεκτικότητα που οφείλεται σε μηχανισμό τροποποίησης της θέσης δράσης (target-site resistance, TSR) είναι υπεύθυνη για την επίτευξη εξαιρετικά υψηλής έντασης ανθεκτικότητας που ‘αχρηστεύει’ την αποτελεσματικότητα ενός ζιζανιοκτόνου (επιλογή απλής ανθεκτικότητας) ή ζιζανιοκτόνων του ίδιου μηχανισμού δράσης (επιλογή σταυρανθεκτικότητας) (Délye κ.ά., 2005) και τα φυτά παραμένουν ευαίσθητα σε δραστικές ουσίες που ανήκουν σε διαφορετικές χημικές οικογένειες τα οποία διαθέτουν διαφορετικούς μηχανισμούς δράσης.

Οι πληθυσμοί της αλεπονούρας *A11*, *A12* και *A13* αποδείχθηκαν ευαίσθητοι στο ετοιμόχρηστο μίγμα των ALS-αναστολέων mesosulfuron-methyl + iodosulfuron-methyl sodium οι οποίοι προκάλεσαν μείωση του χλωρού βάρους των φυτών τους κατά 100%, 90% και 96%, αντίστοιχα όταν εφαρμόστηκαν στη συνιστώμενη δόση (x) και κατά 100%, 97% και 100%, αντίστοιχα, όταν εφαρμόστηκαν στη διπλάσια δόση (2x) (Εικόνα 23).



Εικόνα 23. Ανταπόκριση του πληθυσμού αλεπονουράς *A13* στη συνιστώμενη (x) και διπλάσια (2x) δόση των ALS ζιζανιοκτόνων mesosulfuron-methyl + iodosulfuron methyl-sodium (M), pyroxsulam (Py) και του ACCase-αναστολέα clethodim [M, φυτοδοχεία του αψέκαστου μάρτυρα].

Μειωμένα επίπεδα αποτελεσματικότητας εμφάνισε η τριαζολοπυριμιδίνη pyroxsulam εναντίον των πληθυσμών *A12* και *A13*, τουλάχιστον στη συνιστώμενη δόση εφαρμογής (μείωση του χλωρού βάρους κατά 73% και 64%). Όμως, τόσο η συνιστώμενη δόση του ζιζανιοκτόνου pyroxsulam εναντίον του πληθυσμού αλεπονουράς *A11*, αλλά και η διπλάσια δόση του εναντίον και των τριών πληθυσμών εξασφάλισε άριστα (100%) επίπεδα καταπολέμησης. Συμπερασματικά, οι πληθυσμοί αλεπονουράς που αξιολογήθηκαν στην παρούσα μελέτη χαρακτηρίστηκαν ως μετρίως (*A11*) έως ισχυρά σταυρανθεκτικοί (*A12* και *A13*) αποκλειστικά σε ACCase-αναστολείς αλλά αποδείχθηκαν εναίσθητοι στους ALS-αναστολείς, συνεπώς δεν ανέπτυξαν πολλαπλή ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα με διαφορετικούς μηχανισμούς δράσης,

γεγονός που επιτρέπει την αποτελεσματική αντιμετώπισή τους με τα ζιζανιοκτόνα του συγκεκριμένου δράσης σε καλλιέργειες χειμερινού σιταριού, καθώς τα mesosulfuron-methyl + iodosulfuron-methyl sodium και pyroxsulam δεν έχουν έγκριση εφαρμογής στην καλλιέργεια του κριθαριού.

Η ανταπόκριση του ενός ευαίσθητου πληθυσμού αναφοράς (S) και ενός δυνητικά ανθεκτικού σε ζιζανιοκτόνα πληθυσμού του ζιζανίου αλεπονουρά ανεμόχορτο [*Apera spica-venti* (L.) P. Beauv.] παρατίθεται στον Πίνακα 6 που ακολουθεί.

Πίνακας 6. Μείωση του χλωρού βάρους (% του αφέκαστου μάρτυρα) του ευαίσθητου και των ύποπτων για επιλογή ανθεκτικότητας πληθυσμών του ζιζανίου χειμερινή ανεμόχορτο [*Apera spica-venti* (L.) P. Beauv.] όπως επηρεάστηκε από την έκθεσή τους στα ζιζανιοκτόνα clodinafop-propargyl, pinoxaden και clethodim (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase) και στα ζιζανιοκτόνα mesosulfuron-methyl + iodosulfuron-methyl sodium και pyroxsulam (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ALS), τα οποία εφαρμόστηκαν στη συνιστώμενη (x) και τη διπλάσια της συνιστώμενης (2x) δόσης [Οι τιμές για κάθε ζιζανιοκτόνο αποτελούν το μέσο όρο έξι επαναλήψεων (φυτοδοχείων)].

Πληθυσμοί ανεμόχορτου (<i>Apera spica-venti</i>)		
Ζιζανιοκτόνα / Δόσεις	<i>Apera</i> 1 (S)	<i>Apera</i> 2
Clodinafop x	100%	86%
Clodinafop 2x	100%	95%
Pinoxaden x	100%	100%
Pinoxaden 2x	100%	100%
Mesosulfuron+ Iodosulfuron x	100%	12%
Mesosulfuron+ Iodosulfuron 2x	100%	19%

Pyroxsulam x	100%	6%
Pyroxsulam 2x	100%	20%
Clethodim x	100%	100%
Clethodim 2x	100%	100%

Όπως φαίνεται στον Πίνακα 6 ο δυνητικά ανθεκτικός πληθυσμός του ζιζανίου ανεμόχορτο (*Ap2*) αποδείχθηκε ευαίσθητος στα ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase. Ειδικότερα, η εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης (x) του αρυλοξυφαινοξυπροπιονικού ζιζανιοκτόνου clodinafop-propargyl, της φαινυλοπυραζόλης pinoxaden και της κυκλοεξανδιόνης clethodim (αναστολείς της δράσης του ενζύμου ACCase) προκάλεσε ισχυρή καταστολή έως πλήρη νέκρωση των φυτών (μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 86%, 100% και 100%, αντίστοιχα). Προσέτι, η εφαρμογή της διπλάσιας της συνιστώμενης (2x) δόσης των ανωτέρω ζιζανιοκτόνων προκάλεσε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών του πληθυσμού κατά 95%, 100% και 100%, αντίστοιχα. Αντίθετα, ο πληθυσμός *Ap2* του ζιζανίου αποδείχθηκε ανθεκτικός στα ζιζανιοκτόνα αναστολής της δράσης του ενζύμου ALS, καθώς η εφαρμογή της συνιστώμενης δόσης (x) των mesosulfuron-methyl + iodosulfuron-methyl sodium και pyroxsulam προκάλεσε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών κατά 12% και 6%, αντίστοιχα. Προσέτι, η εφαρμογή της διπλάσιας της συνιστώμενης (2x) δόσης των ανωτέρω ζιζανιοκτόνων προκάλεσε μείωση του χλωρού βάρους των φυτών του πληθυσμού κατά μόλις 19%, και 20%, αντίστοιχα. Η αποτυχία στην επίτευξη ικανοποιητικής καταπολέμησης του συγκεκριμένου πληθυσμού με τους ALS-αναστολείς μπορεί να αντιμετωπιστεί με τη χρησιμοποίηση των ζιζανιοκτόνων του άλλου μηχανισμού δράσης στα οποία ο πληθυσμός του ανεμόχορτου παραμένει ευαίσθητος.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ (εθνική)

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 (3η έκδοση), Εκδόσεις Αγροτύπος, Αθήνα, σελ. 408.

Ελευθεροχωρινός, Η.Γ. 2020. Ζιζανιολογία Βιολογία και Διαχείριση Ζιζανίων Ζιζανιοκτόνα, Φυτά και Περιβάλλον (5^η έκδοση), Εκδόσεις Αγροτύπος, Αθήνα, σελ. 497.

Ελευθεροχωρινός Η.Γ. και Κ.Ν. Γιαννοπολίτης. 2009. Ζιζάνια: Οδηγός αναγνώρισης, Εκδόσεις Αγροτύπος Α.Ε., Αθήνα, σελ. 38-39, 144-145.

Ευσταθίου, Α. 2023. Πληθυσμοί αγριοβρώμης ανθεκτικοί σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης των ενζύμων ACCase- και ALS-. Πτυχιακή εργασία, Τμήμα Γεωπονίας, Σχολή Γεωπονικών Επιστημών, Πανεπιστήμιο Δυτικής Μακεδονίας, σελ. 74.

Θεοφυλακτίδης, Ι. και Α. Κατσάνης. 2021. Μελέτη πληθυσμού αλεπονουράς με πολλαπλή ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα. Πτυχιακή εργασία, Τμήμα Γεωπονίας, Σχολή Γεωπονικών Επιστημών, Πανεπιστήμιο Δυτικής Μακεδονίας, σελ. 84.

Κουρκλής, Γ.Α. και Α.Τ.Θ. Καργάκης. 2021. Διερεύνηση ανάπτυξης ανθεκτικότητας σε πληθυσμούς ήρας λεπτής και χειμερινής αγριοβρώμης. Πτυχιακή εργασία, Τμήμα

Γεωπονίας, Σχολή Γεωπονικών Επιστημών, Πανεπιστήμιο Δυτικής Μακεδονίας, σελ. 91.

Παπαπαναγιώτου, Α.Π. 2013. Διδακτορική Διατριβή, Α.Π.Θ., σελ. 186.

Παπαπαναγιώτου, Α., Γ. Μενεξές και Η. Ελευθεροχωρινός. 2017a. Πληθυσμός βέλιουρα με διασταυρωτή ανθεκτικότητα σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς του ενζύμου ACCase. 19^ο Επιστημονικό Συνέδριο Ελληνικής Ζιζανιολογικής Εταιρίας, Νέα Ορεστειάδα, 29-31 Μαρτίου 2017, Πρακτικά, σελ. 92-94.

Παπαπαναγιώτου, Α., Γ. Μενεξές και 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 Ορεστειάδα, 29-31 Μαρτίου 2017. Πρακτικά, σελ. 26-28.

Παπαπαναγιώτου, Α., Γ. Μενεξές και Η. Ελευθεροχωρινός. 2017c. Πληθυσμοί μίλιου και ανεμόχορτου ανθεκτικοί σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς των ενζύμων ACCase και ALS. 19^ο Επιστημονικό Συνέδριο Ελληνικής Ζιζανιολογικής Εταιρίας, Νέα Ορεστειάδα, 29-31 Μαρτίου 2017. Πρακτικά, σελ. 25-26.

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

Παπαπαναγιώτου, Α., Ι. Βασιλάκογλου, Κ. Δήμας και Η. Ελευθεροχωρινός. 2017e. Διερεύνηση της ανάπτυξης διασταυρούμενης ανθεκτικότητας του *Sinapis arvensis* και της εναισθησίας του *Camelina microcarpa* σε ζιζανιοκτόνα-αναστολείς της δράσης

του ενζύμου ALS. 19^ο Επιστημονικό Συνέδριο Ελληνικής Ζιζανιολογικής Εταιρίας, Νέα Ορεστειάδα, 29-31 Μαρτίου 2017. Πρακτικά, σελ. 17-18.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ (Ξενόγλωσση)

Abdurruhman, A.M., S. Uygur, S.K. Mathiassen and 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.

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 Res.* 31:29-32.

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 Technol.* 26: 130-136.

Ahmad-Hamdani, M.S., Q., Yu, H. Han, G.R. Cawthray, S.F. Wang and S.B. Powles. 2013. Herbicide resistance endowed by enhanced rates of herbicide metabolism in wild oat (*Avena* spp.). *Weed Sci.* 61: 55-62.

Anthimidou, E., S. Ntoanidou, P. Madesis and I. Eleftherohorinos. 2020. Mechanisms of *Lolium rigidum* multiple resistance to ALS- and ACCase-inhibiting herbicides and their impact on plant fitness. *Pest. Biochem. Physiol.* 164: 65-72.

Balyan, R.S., R.K. Malik, R.S. Panwar and S. Singh. 1991. Competitive ability of winter wheat cultivars with wild oat (*Avena ludoviciana*). *Weed Sci.* 39:154-158.

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 Res. 44:178-186.

Beckie, H.J. and F.J. Tardif. 2012a. Herbicide cross resistance in weeds. Crop Prot. 35: 15-28.

Beckie, H.J., S.I. Warwick and C.A. Sauder. 2012b. Basis for herbicide resistance in Canadian populations of wild oat (*Avena fatua*). Weed Sci. 60(1): 10-18.

Boutsalis, P., G.S. Gill and C. Preston. 2012. Incidence of herbicide resistance in rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) across Southeastern Australia. Weed Technol. 26: 391-398.

Busi, R., S.B. Powles, H.J. Beckie and M. Renton. 2019. Rotations and mixtures of soil-applied herbicides delay resistance. Pest Manag. Sci. 76: 487-496.

Chauvel, B. and J. Gasquez. 1994. Relationships between genetic polymorphism and herbicide resistance within *Alopecurus myosuroides* Huds. Herd. 72: 336-344.

Colbach, N. and I. Sache. 2001. Black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) seed dispersal from a single plant and its consequences on weed infestation. Ecol. Model. 139: 201-219.

Colbach, N., B. Chauvel, C. Dürr and G. Richard. 2002. Effect of environmental conditions on *Alopecurus myosuroides* germination. I. Effect of temperature and light. Weed Res. 42: 210-221.

Cook, T., J. Moore and S. Peltzer. 2005. Integrated weed management in Australian cropping systems. Cooperative Research Centre for Australian Weed Management, pp. 149-153.

Cristoffers, M.J. 1999. Genetic aspects of herbicide-resistant weed management. *Weed Technol.* 13: 647-652.

Cummins, I. and R. Edwards. 2004. Purification and cloning of an esterase from the weed black-grass (*Alopecurus myosuroides*), which bioactivates aryloxyphenoxypropionate herbicides. *Plant J.* 38: 894-904.

Damanakis, M.E. 1982. Weed Species in wheat fields of Greece: 1982, 1983 survey. *Zizaniology* 1:85-90.

Délye, C., M. Jasieniuk and V. Le Corre. 2013. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends Genet.* 29(11): 649-658.

Délye, C., X. Q. Zhang, S. Michel, A. Matejicek and S. B. Powles. 2005. Molecular bases for sensitivity to acetyl-coenzyme A carboxylase inhibitors in black-grass. *Plant Physiol.* 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 Sci.* 52: 441-447.

Dhima, K.V., I.G. Eleftherohorinos and I.B. Vasilakoglou. 2000. Interference between *Avena sterilis*, *Phalaris minor* and five barley cultivars. *Weed Res.* 40: 549-559.

Dhima, K.V. and I.G. Eleftherohorinos. 2001. Influence of nitrogen on competition between winter cereals and sterile oat. *Weed Sci.* 49:77-82.

Duggleby, R.G. and S.S. Pang. 2000. Acetohydroxyacid synthase. *J. Biochem. Mol. Biol.* 33: 1-36.

Duttleby, R.G., J.A. McCourt and L.W. Guddat. 2008. Structure and mechanism of inhibition of plant acetohydroxyacid synthase. *Plant Physiol. Biochem.* 46: 309-324.

Eleftherohorinos, I.G., I.B. Vasilakoglou and K.V. Dhima. 2000. Metribuzin resistance in *Amaranthus retroflexus* and *Chenopodium album* in Greece. *Weed Sci.* 48: 69-74.

Evans, D.L. and S.V. Joshi. 2017. Elucidating models of activation and herbicide resistance by sequence assembly and molecular modelling of the Acetolactate synthase complex in sugarcane. *J. Theor. Biol.* 407: 184-197.

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*. *J. Appl. Ecol.* 23: 945-955.

Hamouzova, K., P. Kosnarova, J. Salava, J. Soukup and P. Hamouz. 2014. Mechanisms of resistance to acetolactate synthase-inhibiting herbicides in populations of *Apera spica-venti* from the Chech Republic. *Pest Manag. Sci.* 70: 541-548.

Heap, I. and H. LeBaron. 2001. Introduction and overview of resistance. Pages 1-12 In: Powles, S.B. and Shaner, D.L. eds. *Herbicide Resistance and World Grains*. Boca Raton, FL: CRC.

Heap, I. 2024. International survey of herbicide resistant weeds. Available at web site <http://www.weedresearch.com/in.asp>

Hilton, H.W. 1957. Herbicide tolerant strain of weeds. Hawain Sugar Planters Association Annual reports. Pp. 69.

Holm, L.G., D.L. Plucknett, J.V. Pancho and J.P. Herberger. 1977. The world's worst weeds: distribution and biology. East-West Center, University Press of Hawaii, pp. 609.

Holm, L.G., D.L. Plucknett, J.V. Pancho and 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. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 44: 203-229.

Garcia, M.D., J-G. Wang, T. Lonhienne and L.W. Guddat. 2017. Crystal structure of plant acetohydroxyacid synthase, the target for several commercial herbicides. FEBS (Federation of European Biochemical Societies) J. 284: 2037-2051.

Kaloumenos, N. S. and I. G. Eleftherohorinos. 2008. Corn poppy (*Papaver rhoeas*) Resistant to ALS-inhibiting herbicides and its impact on growth rate. Weed Sci. 56: 789-796.

Kaloumenos, N.S., V.C. Tsioni, E.G. Daliani, S.E. Papanastasiou, A.G. Vassileiou, P.N. Laoutidou and I.G. 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 Prot. 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 Manag. Sci. 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. Pest. Biochem. Physiol. 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>

Kaundun, S.S., R.P. Dale and G.C. Baily. 2012. Molecular basis of resistance to herbicides inhibiting acetolactate synthase in two rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) populations from Australia. Weed Sci. 60(2): 172-178.

Kaundun, S.S. 2014. Resistance to acetyl-CoA carboxylase-inhibiting herbicides. Pest Manag. Sci. 70: 1405-1417.

Kosnarova, P., P. Hamouz, K. Hamouzova, A. Linn, M.K. Sen, J. Mikulka, J. Suk and J. Soukup. 2021. *Apera spica-venti* in the Czech Republic develops resistance to three herbicide mode of action. Weed Res. 61: 420-429.

Kotoula-Syka, E., A. Tal and B. Rubin. 2000. Diclofop-resistant *Lolium rigidum* from northern Greece with cross-resistance to ACCase inhibitors and multiple resistance to chlorsulfuron. Pest Manag. Sci. 56: 1054-1058.

Letouze, A. and J. Gasquez. 2001. Inheritance of fenoxaprop-P-ethyl resistance in a blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) population. Theor. Appl. Genet. 103: 288-296.

Marechal, P-Y., F. Henriet, F. Vancutsem and B. Bodson. 2012. Ecological review of black-grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) propagation abilities in relationship with herbicide resistance. Biotechnol. Agron. Soc. Environ. 16(1): 103-113.

Massa, D. and R. Gerhards. 2011. Investigations on herbicide resistance in European loose silky bent grass (*Apera spica-venti*) populations. J. Plant Dis. Prot. 118: 31-39.

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 Res. 36: 123-131.

Nikolau, B.J. J.B. Ohlrogge and E.S. Wurtele. 2003. Plant biotin-containing carboxylases. Arch. Biochem. Biophys. 414: 211-222.

Norsworthy, J.K., S.M. Ward, D.R. Shaw, R.S. Llewellyn, R.L. Nichols, T.M. Webster, K.W. Bradley, G. Frisvold, S.B. Powles, N.R. Burgos, W.W. Witt and M. Barren. 2012. Reducing the risks of herbicide resistance: Best management practices and recommendations. Weed Sci. 12, Special Issue: 31-62.

Ntoanidou, S., N. Kaloumenos, G. Diamantidis, P. Madesis and I. Eleftherohorinos. 2016. Molecular basis of *Cyperus difformis* cross-resistance to ALS-inhibiting herbicides. Pest. Bioch. Physiol. 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. Pest. Bioch. Physiol. 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 Manag. Sci. 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 Past. Sci. 60(1): 25-31.

Owen, M.J., N.J. Martinez and S.B. Powles. 2014. Multiple herbicide-resistant *Lolium rigidum* (annual ryegrass) now dominates across the Western Australian grain belt. Weed Res. 54: 314-324.

Owen, M.J. and S.B. Powles. 2016. The frequency of herbicide-resistant wild oat (*Avena* spp.) populations remains stable in Western Australian cropping fields. Crop Past. Sci. 67: 520-527.

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 Prot. 35: 118-126.

Papapanagiotou P.A., M.I. Paresidou, N.S. Kaloumenos and I.G. Eleftherohorinos. 2015. ACCase mutations in *Avena sterilis* populations and their impact on plant fitness. Pestic. Biochem. Physiol. 123: 40-48.

Papapanagiotou, A.P., C.A. Damalas, G.C. Menexes and I.G. Eleftherohorinos. 2019. Resistance levels and chemical control options of sterile oat (*Avena sterilis* L.) in Northern Greece. Intern. J. Pest Manag. 66 doi.org/10.1080/09670874.2029.1569285.

Papapanagiotou, A.P., C.A. Damalas, I. Bosmali, P. Madesis, G.C. Menexes and 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 and I. G. Eleftherohorinos. 2022a. Identification of an acetyl-CoA carboxylase-resistant johnsongrass (*Sorghum halepense* L.) population from a cotton field in northern Greece. Weed Biol. Manag. 2022; 1-6, doi: 10.1111/wbm.12256.

Papapanagiotou, A.P., D. Loukovitis, S. Ntoanidou and I.G. Eleftherohorinos. 2022b. Target-site cross-resistance to ALS inhibitors in johnsongrass originating from Greek cornfields. Weed Technol. 36: 276-282.

Papapanagiotou, A.P., C.A. Damalas, I. Bosmali, P. Madesis, G. Menexes and I. Eleftherohorinos. 2022c. Multiple resistance of silky windgrass to acetolactate synthase- and acetyl-CoA synthase-inhibiting herbicides. Weed Technol. 36: 334-343.

Papapanagiotou, A.P., T. Spanos, N.E. Zarrouhui, I.C. Livieratos and I.G. Eleftherohorinos. 2023. Pro197 and Trp574 substitutions in the acetolactate synthase

of corn marigold (*Glebionis segetum*) and their impact on competitive ability against barley. Weed Technol. <https://doi.org/10.1017/wet.2023.17>

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 Manag. Sci. 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 Sci. 178: 501-509.

Roberts, H.A. 1986. Persistence of seeds of some grass species in cultivated soil. Grass Forage Sci. 41: 273-276.

Ruiz, D., J. Barroso and 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 Sci. 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 Res. 48: 38-47.

Sasaki, Y. and Y. Nagano. 2004. Plant acetyl-CoA carboxylase: structure, biosynthesis, regulation, and gene manipulation for plant breeding. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 68(6): 1175-1184.

Snedecor, G.W. and W.G. Cochran. 1989. Statistical Methods, 8th ed. Iowa State University Press, Iowa, USA.

Tal, A. and B. Rubin. 2004. Molecular characterization and inheritance of resistance to ACCase-inhibiting herbicides in *Lolium rigidum*. *Pest Manag. Sci.* 60: 1013-1018.

Tan, M.K., C. Preston and G.X. Wang. 2007. Molecular basis of multiple resistance to ACCase-inhibiting and ALS-inhibiting herbicides in *Lolium rigidum*. *Weed Res.* 47(6); <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2007.00591.x>.

Thurston, J. M. 1963. Biology and control of wild-oats. Rothamsted Experimental Station Report for 1962, Harpenden, UK, 236-253.

Torner, C., J.L. Gonzalez-Andujar and C. Fernandez-Quintanilla. 1991. Wild oat (*Avena sterilis* L.) competition with winter barley: plant density effects. *Weed Res.* 31: 301–308.

Tranel, P.J. and T.R. Wright. 2002. Resistance of weeds to ALS-inhibiting herbicides: what have we learned? *Weed Sci.* 50: 700-712.

Tranel, P.J., T.R. Wright and I.M. Heap. 2014. ALS mutations from herbicide resistant weeds. Available at <http://www.weedscience.com>.

Travlos, I.S., C.N. Giannopolitis and E.A. Paspatis. 2008. Wild oat variability in wheat fields of Viotia in Central Greece. Hellen. Plant Protec. J. 1: 107–112.

Travlos, I.S., C.N. Giannopolitis and G. Economou. 2011. Diclofop resistance in sterile wild oat (*Avena sterilis* L.) in wheat fields in Greece and its management by other post-emergences herbicides. Crop Prot. 30: 1449–1454.

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. J. Plant Prot. Res. 52: 308-313.

Travlos I.S. 2013. Competition between ACCase-inhibitor resistant and susceptible sterile wild oat (*Avena sterilis*) biotypes. Weed Sci. 61: 26-31.

Travlos, I.S. and 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. Int. J. Plant Prod. 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 Prot. 26(7): 930-935.

Uludag, A., K.W. Park, J. Cannon and C.A. Mallory-Smith. 2008. Cross resistance of acetyl-CoA Carboxylase (ACCase) inhibitor-resistant wild oat (*Avena fatua*) biotypes in the Pacific Northwest. Weed Technol. 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.]. J. Agric. Food Chem. 57: 3653- 3660.

Yu, Q., A. Collavo, M-Q. Zheng, M. Owen, M. Sattin and S.B. Powles. 2007. Diversity of acetyl-Coenzyme A carboxylase mutations in resistant *Lolium* populations: evaluation using clethodim. *Plant Physiol.* 145: 547-558.

Yu, Q., I. Abdallah, H. Han, M. Owen and S. Powles. 2009. Distinct non-target site mechanisms endow resistance to glyphosate, ACCase and ALS-inhibiting herbicides in multiple herbicide-resistant *Lolium rigidum*. *Planta* 230: 713-723.

Yu, Q., H. Han, G.R. Cawthray, S.F. Wang and S.B. Powles. 2013. Enhanced rates of herbicide metabolism in low herbicide-dose selected resistant *Lolium rigidum*. 36 (4); doi.org/10.1111/pce.12017.

Yuan, J.S., P.J. Tranel and C.N. Stewart Jr. 2006. Non-trarget site herbicide resistance: a family business. *Trends Plant Sci.* 12: 7-13.

Zangeneh, H.S., H.R. Mohammaddust Chamanabad, E. Zand, A. Asghari, Kh. Alamisaeid, I.S. Travlos and M.T. Alebrahim. 2018. Cross-and multiple herbicide resistant *Lolium rigidum* Gaud. (rigid ryegrass) biotypes in Iran. *J. Agric. Sci. Technol.* 20(6): 1187-1200.

Zhang, X-Q. and S.B. Powles. 2006. Six amino acid substitutions in the carboxyl-transferase domain of the plastidic acetyl-CoA carboxylase gene are linked with resistance to herbicides in a *Lolium rigidum* population. *New Phytol.* 172: 636-645.