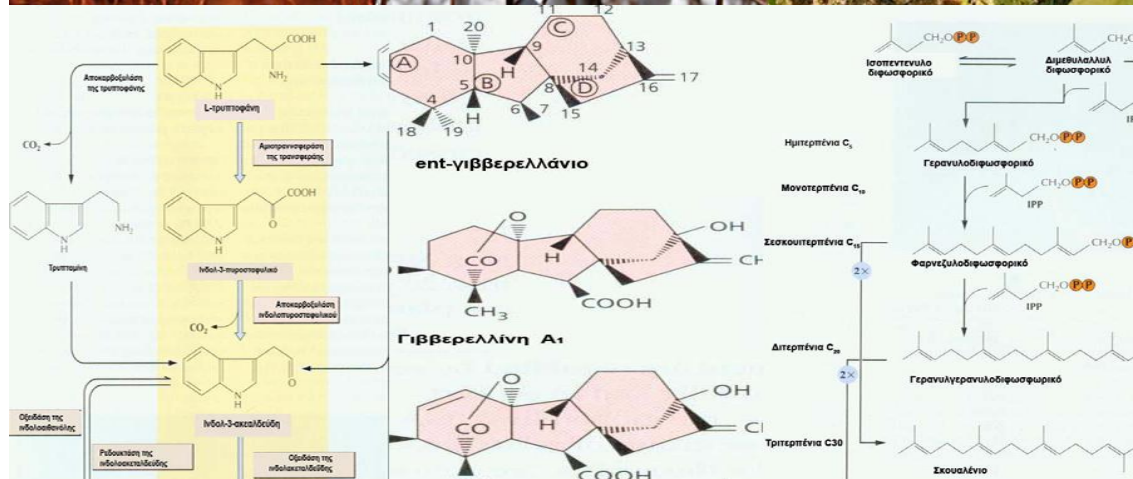


**ΑΛΕΞΑΝΔΡΕΙΟ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΚΟ ΕΚΠΑΙΔΕΥΤΙΚΟ**  
**ΙΔΡΥΜΑ ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ**  
**ΣΧΟΛΗ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ**  
**ΤΜΗΜΑ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ**

**«ΧΡΗΣΗ ΦΥΤΟΡΡΥΘΜΙΣΤΙΚΩΝ ΟΥΣΙΩΝ ΣΕ ΦΥΤΑ**  
**ΜΕΓΑΛΗΣ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑΣ ΓΙΑ ΤΗΝ ΑΥΞΗΣΗ ΤΗΣ**  
**ΑΠΟΔΟΣΗΣ»**



Την πτυχιακή διατριβή επιμελήθηκαν οι φοιτητές:  
 Γεωργιζίκης Δ. Ιωάννης (322/03)  
 Ζιούτας Δ. Αντώνιος (112/01)

Εισηγητής καθηγητής: Παλάτος ΑΘ. Γεώργιος καθηγητής εφαρμογών

Θεσσαλονίκη 2009

### **ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ.**

Ευχαριστούμε θερμά όλους όσους συνέβαλαν στην αποπεράτωση της πτυχιακής διατριβής, τον επιβλέποντα καθηγητή Εφαρμογών κ. Γεώργιο Παλάτο για την πολύτιμη βοήθεια του και καθοδήγηση. Επίσης ευχαριστούμε τους καθηγητές της σχολής μας, που μας δίδαξαν σημαντικά πράγματα με τις γνώσεις που είχαν, και τις οικογένειες μας που μας στήριξαν σε όλα αυτά τα έτη της φοιτητικής μας ζωής.

## ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

	Σελ.
Περίληψη.....	5
<b>1° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Πρόλογος.....</b>	<b>6</b>
1.1) Το χρονικό της ανακάλυψης των φυτορρυθμιστικών ουσιών.....	6
<b>2° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Εισαγωγή.....</b>	<b>8</b>
2.1) Ορισμός, διάκριση και σημασία των φυτορρυθμιστικών ουσιών.....	8
2.2) Ταξινόμηση των γνωστών σήμερα ομάδων φυτορρυθμιστικών ουσιών.....	10
<b>3° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Ο ρόλος των φυτορρυθμιστικών ουσιών.....</b>	<b>13</b>
3.1) Οι φυτορρυθμιστικές ουσίες σαν νέος παράγοντας αύξησης της παραγωγικότητας της γεωργίας.....	13
3.2) Οι φυτορρυθμιστικές ουσίες σαν παράγοντας ελέγχου της αύξησης και της ανάπτυξης.....	14
<b>4° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Αυξίνες.....</b>	<b>15</b>
4.1) Γενικά.....	15
4.2) Βιοσύνθεση της αυξίνης.....	15
4.3) Αυξίνες και φωτισμός.....	16
4.4) Απομόνωση του IAA-Φυσική αυξίνη.....	18
4.5) Συνθετικές αυξίνες.....	19
4.6) Επίδραση των αυξινών στις διάφορες λειτουργίες του φυτού.....	19
4.7) Χρήσεις αυξινών στη γεωργική πράξη.....	26
<b>5° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Γιββερελλίνες.....</b>	<b>27</b>
5.1) Προέλευση των γιββερελλινών.....	27
5.2) Χημική δομή και βιολογική δράση των γιββερελλινών.....	28
5.3) Βιοσύνθεση των γιββερελλινών.....	30
5.4) Αντιδράσεις των φυτών στην εφαρμογή των γιββερελλινών.....	33
5.5) Γιββερελλίνες και νανισμός των φυτών.....	35
5.6) Σημεία παραγωγής και μετακίνηση των γιββερελλινών στα φυτά.....	36
5.7) Τρόπος δράσης των γιββερελλινών.....	37
5.8) Χρήσεις των γιββερελλινών στη πράξη.....	38
<b>6° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Κυτοκινίνες.....</b>	<b>39</b>
6.1) Ανακάλυψη των φυσικών κυτοκινινών.....	39
6.2). Μηχανισμός δράσης των κυτοκινινών.....	41
6.3) Δράση των κυτοκινινών στα φυτά.....	42
6.4) Τρόπος δράσης των ελεύθερων κυτοκινινών.....	43
6.5) Αποτελέσματα της δράσης των κυτοκινινών στα φυτά.....	43
6.6) Χρήσεις κυτοκινινών στη γεωργική πράξη.....	46
<b>7° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Αμπισισικό οξύ (ABA).....</b>	<b>47</b>
7.1) Λήθαργος και φυτορρυθμιστικές ουσίες – Γενικά.....	47
7.2) Ανακάλυψη του αμπισισικού οξέος.....	48
7.3) Δράση του ABA στα φυτά.....	48
7.4) Επίδρασεις του ABA στα φυτά.....	52

7.5) Τρόπος δράσης του ABA.....	54
<b>8° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Αιθυλένιο</b> .....	<b>55</b>
8.1) Γενικά- διαπίστωση του ρόλου του αιθυλενίου ως φυτορρυθμιστικής ουσίας.....	55
8.2) Αιθυλένιο και ωρίμανση των καρπών.....	57
8.3) Αιθυλένιο και παρεμπόδιση της φυσικής ωρίμασης.....	58
8.4) Μηχανισμοί δράσης του αιθυλενίου στην αύξηση και ανάπτυξη των φυτών.....	59
8.5) Αλληλεπιδράσεις αιθυλενίου και φυτορρυθμιστικών ουσιών.....	60
8.6) Επίδραση του αιθυλενίου στην παρεμπόδιση της αύξησης και τον γεωτροπισμό των ριζών.....	62
8.7) Αιθυλένιο και βλάστηση των σπόρων.....	65
8.8) Αιθυλένιο και φως.....	65
8.9) Αιθυλένιο και έκφραση του φύλου.....	66
8.10) Ρόλος του αιθυλενίου στη έξοδο των φυταρίων των δικότυλων από το έδαφος.....	66
8.11) Επίδραση του αιθυλενίου στην επιμήκυνση των κυττάρων και σε άλλες λειτουργίες του φυτού.....	66
8.12) Τρόπος δράσης του αιθυλενίου.....	67
8.13) Χρήσεις του αιθυλενίου στη γεωργική πράξη.....	68
<b>9° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Μορφακτίνες</b> .....	<b>70</b>
9.1) Κύριες βιολογικές ιδιότητες των μορφακτινών.....	70
9.2) Τρόπος δράσης των μορφακτινών.....	70
9.3) Οι επιδράσεις των μορφακτινών κατά την εφαρμογή τους.....	71
9.4) Αλληλεπιδράσεις των μορφακτινών με φυτορρυθμιστικές ουσίες.....	73
9.5) Χρήσεις των μορφακτινών στην γεωργική πράξη.....	74
<b>10° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Επιβραδυντές αύξησης</b> .....	<b>75</b>
10.1) Γενικά.....	75
10.2) Χρονικό ανακάλυψης των επιβραδυντών αύξησης.....	75
10.3) Χρήση των επιβραδυντών αύξησης κατά την γεωργική πρακτική.....	76
10.4) Χαρακτηριστικές ιδιότητες και αποτελέσματα της δράσης των επιβραδυντών αύξησης στα φυτά.....	77
10.5) Δομή και δράση του επιβραδυντή αύξησης paclobutrazol.....	79
10.6) Τρόπος εφαρμογής των επιβραδυντών αύξησης.....	80
<b>11° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Παρεμποδιστές της αύξησης, Γαμετοκτόνα, Καταστροφείς των κορυφών των βλαστών</b> .....	<b>81</b>
11.1) Παρεμποδιστές της αύξησης (Growth Inhibitors).....	81
11.2) Γαμετοκτόνα (Gameticides).....	82
11.3) Καταστροφείς των κορυφών των βλαστών.....	83
<b>12° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Αποφυλλωτικά και Αποξηραντικά</b> .....	<b>84</b>
12.1) Αποφυλλωτικά – Γενικά.....	84
12.2) Τρόπος δράσης των αποφυλλωτικών.....	84

12.3) Αποξηραντικά σκοπός – Χρησιμοποιούμενες φυτορρυθμιστικές ουσίες.....	85
<b>13° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Αντίδοτα ζιζανιοκτόνων.....</b>	<b>87</b>
13.1) Γενικά – Ορισμός.....	87
13.2) Αντίδοτα ζιζανιοκτόνων που χρησιμοποιούνται στην γεωργική πράξη.....	88
<b>14° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Αντιδιαπνευστικά.....</b>	<b>89</b>
14.1) Γενικά - Ορισμός.....	89
14.2) Σημασία και σωστή χρησιμοποίηση των αντιδιαπνευστικών.....	90
14.3) Κατηγορίες αντιδιαπνευστικών.....	91
<b>15° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Χρήσεις φυτορρυθμιστικών ουσιών σε φυτά μεγάλης καλλιέργειας.....</b>	<b>92</b>
15.1) Κυριότερες χρήσεις κατά καλλιέργεια.....	92
15.2) Παρουσίαση των κυριότερων εμπορικών ορμονικών σκευασμάτων που χρησιμοποιούνται σήμερα.....	95
<b>16 ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Συμπεράσματα.....</b>	<b>103</b>
Βιβλιογραφία.....	104

## **ΠΕΡΙΛΗΨΗ**

Η πτυχιακή αυτή διατριβή σκοπό έχει να διερευνήσει και να εξετάσει στο κατά πόσο και πώς οι φυτορρυθμιστικές ουσίες επηρεάζουν την αύξηση της απόδοσης σε μια κατηγορία φυτών που καλούνται «φυτά μεγάλης καλλιέργειας» (βαμβάκι, Σιτηρά, καπνός, ψυχανθή, κ.α).

Αρχικά αναφέρεται στον ορισμό, την διάκριση, τη σημασία, την ταξινόμηση και το ρόλο των φυτορρυθμιστικών ουσιών δίνοντας έτσι μια γενική εικόνα για την σημασία τους και την βιολογική τους δράση. Στη συνέχεια αναφέρονται, αναλυτικά, οι κυριότερες σήμερα φυτορρυθμιστικές ουσίες που χρησιμοποιούνται για την αύξηση της απόδοσης σε φυτά μεγάλης καλλιέργειας. Σε κάθε μία απ' αυτές δίνεται ο ορισμός, το χρονικό ανακάλυψής τους, η βιοσύνθεση, η βιολογική τους δράση, ο μηχανισμός δράσης, ο τρόπος με τον οποίο επηρεάζουν την αύξηση και ανάπτυξη των φυτών καθώς και οι χρήσεις τους σήμερα στην γεωργική πρακτική.

Στο τέλος της πτυχιακής αυτής διατριβής αναφέρονται οι κυριότερες χρήσεις σε φυτά μεγάλης καλλιέργειας, κατά καλλιέργεια, για το σκοπό που χρησιμοποιείται η κάθε μία από αυτές και δίνεται η φυτορρυθμιστική ουσία που εφαρμόζεται για το σκοπό αυτό. Ακολουθεί φωτογραφικό υλικό των κυριότερων εμπορικών ορμονικών σκευασμάτων που χρησιμοποιούνται σήμερα στην Ελλάδα με αναλυτική παρουσίαση. Τέλος στα συμπεράσματα αναφέρονται η εξέλιξη και η πορεία των φυτορρυθμιστικών ουσιών, ο βαθμός χρησιμοποίησης των ουσιών αυτών, το πώς αυτές έχουν συμβάλει στην αύξηση της απόδοσης, οι αιτίες της περιορισμένης χρήσης τους καθώς και η πορεία της έρευνας σήμερα.

## ΠΡΟΛΟΓΟΣ

### ***1.1) Το χρονικό της ανακάλυψης των φυτορρυθμιστικών ουσιών.***

Από την εποχή που η επιστήμη προσπάθησε να ερμηνεύσει τα διάφορα φαινόμενα έγινε πλήρως αποδεκτό ότι στα φυτά υπάρχουν ουσίες που παράγονται και κυκλοφορούν μέσα σε αυτά , ρυθμίζοντας κατάλληλα τις διάφορες λειτουργίες και αντιδράσεις τους στα διάφορα ερεθίσματα του περιβάλλοντος και καθορίζουν την μορφολογία του φυτού ή των φυτικών οργάνων. Από το 1758 ο Γάλλος денδροκόμος Duhamel du Monceau είχε καταλήξει στο συμπέρασμα ότι ο σχηματισμός των ριζών προκαλείται στα φυτά από τον «κατιόντα χυμό» και ότι αν ο χυμός αυτός συγκρατηθεί με ένα χαράκωμα ή ένα σφικτό δέσιμο του φλοιού τότε τις περισσότερες φορές σχηματίζεται πάνω από το δέσιμο ή το χαράκωμα μια διόγκωση από την οποία αρχίζουν και σχηματίζονται οι ρίζες. Στο τέλος του 19<sup>ου</sup> αιώνα ο Julius Sachs κατέληξε στο συμπέρασμα ότι στα φυτά υπάρχουν «ριζογόνες» καθώς και «ανθογόνες» ουσίες.

Ο Charles Darwin ήταν εκείνος που το όνομα του συνδέθηκε περισσότερο με την υπόθεση της ύπαρξης στο φυτό των ουσιών εκείνων που ρυθμίζουν την αύξηση και την ανάπτυξη. Ο Darwin προσπάθησε να εξηγήσει γιατί τα φυτά στρέφονται προς την κατεύθυνση του φωτός. Έκανε διάφορα πειράματα χρησιμοποιώντας φυτάρια σταριού και κατέληξε στο συμπέρασμα ότι κάποια ουσία που παράγεται και μετακινείται από την κορυφή προς την βάση του φυτού προκαλεί την κάμψη του προς το φως.

Μέχρι το 1910 η έννοια της «ορμόνης» είχε καθιερωθεί στην ιατρική και τη φυσιολογία του ανθρώπου και των ζώων αλλά η ανάπτυξη της αντίστοιχης έννοιας για τα φυτά καθυστέρησε για περίπου 25 χρόνια. Το 1909 ανακαλύφθηκε στην Γερμανία από τον Fitting ότι υδατικό εκχύλισμα γύρης από ορχοειδή , όταν εφαρμοσθεί σε ανοικτά άνθη ορχιδέας , προκαλεί την πτώση των πετάλων και την διόγκωση της ωοθήκης πράγμα που ακριβώς κάνει και η ίδια η γύρη . Στη Γερμανία επίσης ο Boysen Jensen (1910-1913) βρήκε ότι αν η κορυφή του κολεοπτίλου της βρώμης κοπεί και ανάμεσα στα δύο τμήματα παρεμβληθεί ένα λεπτό φύλλο ζελατίνης , το υποτιθέμενο ερέθισμα ή η ουσία που παράγεται στην κορυφή και μετακινείται προς τη βάση του κολεοπτίλου , μπορεί να περάσει μέσα από το φύλλο της ζελατίνης και να προκαλέσει την κάμψη του κολεοπτίλου προς το φως . Η ύπαρξη στα φυτά ουσιών με δράση ανάλογη εκείνης των ορμονών στα ζώα ήταν ήδη προφανής.

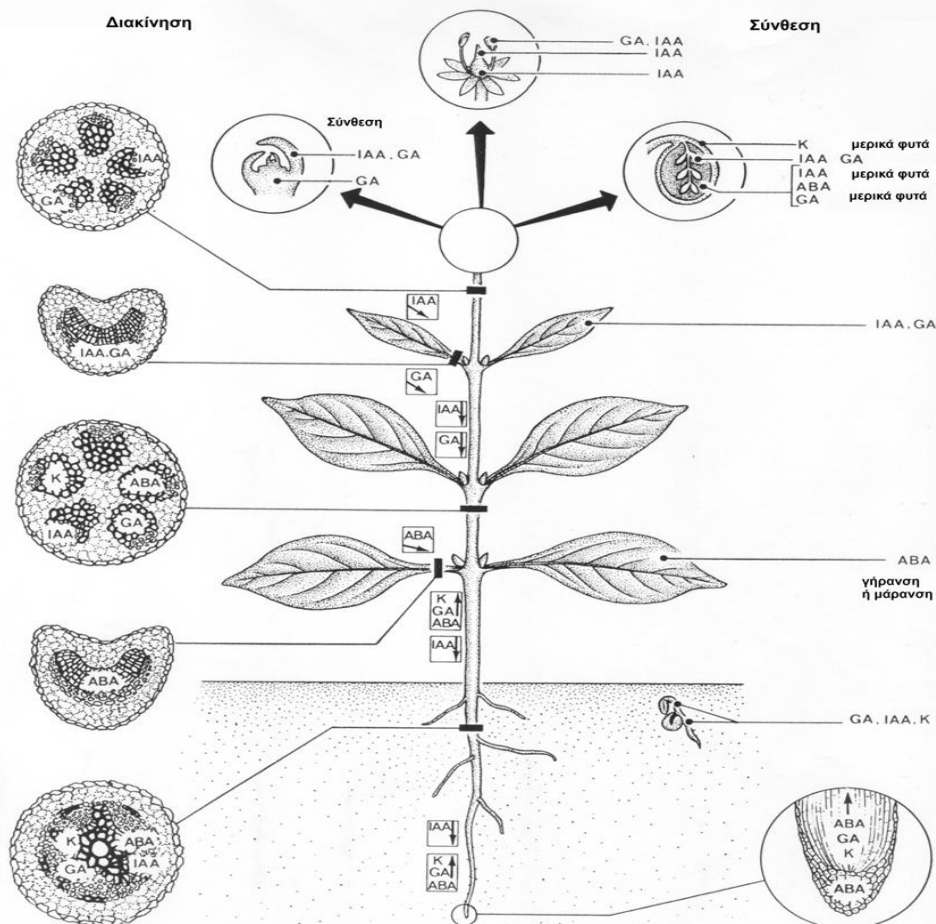
Το 1919 ο Paal κατέληξε στο συμπέρασμα ότι η κορυφή του βλαστού είναι ένα φυτορρυθμιστικό κέντρο. Μια ή περισσότερες ουσίες παράγονται σε αυτήν και μετακινούνται προς τα κάτω μέσα στους φυτικούς ιστούς διαχεόμενες ομοιόμορφα μέσα σ' αυτούς. Η ομοιόμορφη αυτή κατανομή προκαλεί και τη συμμετρική αύξηση μέσα στην ζώνη της ανάπτυξης του φυτού. Αν στη μια πλευρά του φυτού η μετακίνηση προς τα κάτω της ουσίας ή των ουσιών αυτών διαταραχθεί από κάποιο αίτιο , προκαλείτε μια ανασχεση της ανάπτυξης στην πλευρά αυτή με αποτέλεσμα την κλίση του φυτού προς την ίδια πλευρά . Το επόμενο και ποιο σημαντικό βήμα έγινε το 1926 από τον νεαρό τότε F.W Went που έκανε πειράματα στο εργαστήριο του πατέρα του στην πόλη Utrecht της Ολλανδίας πάνω σε κολεόπτια βρώμης. Ο Went αφού έκοψε τις κορυφές των κολεοπτίλων , τις τοποθέτησε πάνω σε φύλλα ζελατίνης έτσι ώστε η ουσία που υπέθετε ότι παράγεται στις κορυφές αυτές να διαχυθεί μέσα στην ζελατίνη. Στη συνέχεια έκοψε την ζελατίνη σε μικρούς κύβους που τους

τοποθέτησε μονόπλευρα πάνω σε «αποκεφαλισμένα» κολεόπτριλα πράγμα που προκάλεσε την κάμψη των κολεοπτίλων αυτών προς την αντίθετη του σημείου τοποθέτησης πλευρά . Έτσι έγινε η απομόνωση (αλλά όχι ακόμη και ο προσδιορισμός) της πρώτης φυτορρυθμιστικής ουσίας που ονομάστηκε «αυξίνη» . Ο F.W Went απέδειξε με το πείραμα του ότι στην κορυφή του κολεόπτριλου παράγεται μια ουσία που μπορεί να απομονωθεί και να εξαχθεί και στη συνέχεια να δράσει βιολογικά , να προκαλέσει δηλαδή κάμψη σε ένα κολεόπτριλο που του έχει αφαιρεθεί η κορυφή.

Με την απομόνωση της αυξίνης έγινε πια φανερό ότι υπάρχουν στα φυτά ουσίες που όσον αφορά την δράση τους είναι αντίστοιχες με τις ορμόνες που υπάρχουν στα ζώα. Οι ουσίες αυτές ονομάστηκαν **φυτορμόνες** (phytohormones ή plant hormones) ή ουσίες ανάπτυξης των φυτών (plant growth substances). Σήμερα στη διεθνή βιβλιογραφία επικρατεί για τις ουσίες αυτές ο όρος plant growth regulators και στη γλώσσα μας «**φυτορρυθμιστικές ουσίες**».

Για 25 χρόνια από την ανακάλυψη του F.W Went ο όρος «φυτορμόνη» ήταν συνώνυμος με την αυξίνη που το 1934 προσδιορίστηκε ότι είναι το ινδολοξικό οξύ (indolyl-3-acetic acid , IAA). Ο ίδιος ο F.W Went υποστήριξε ότι δεν μπορεί να υπάρξει αύξηση στα φυτά χωρίς την παρουσία της αυξίνης αλλά η άποψη αυτή κλονίστηκε αργότερα με την ανακάλυψη του ρόλου των γιββερελλινών και των κυτοκινινών στην αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών.

#### ΘΕΣΕΙΣ ΒΙΟΣΥΝΘΕΣΗΣ ΚΑΙ ΔΙΑΚΙΝΗΣΗ ΤΩΝ ΟΡΜΟΝΩΝ



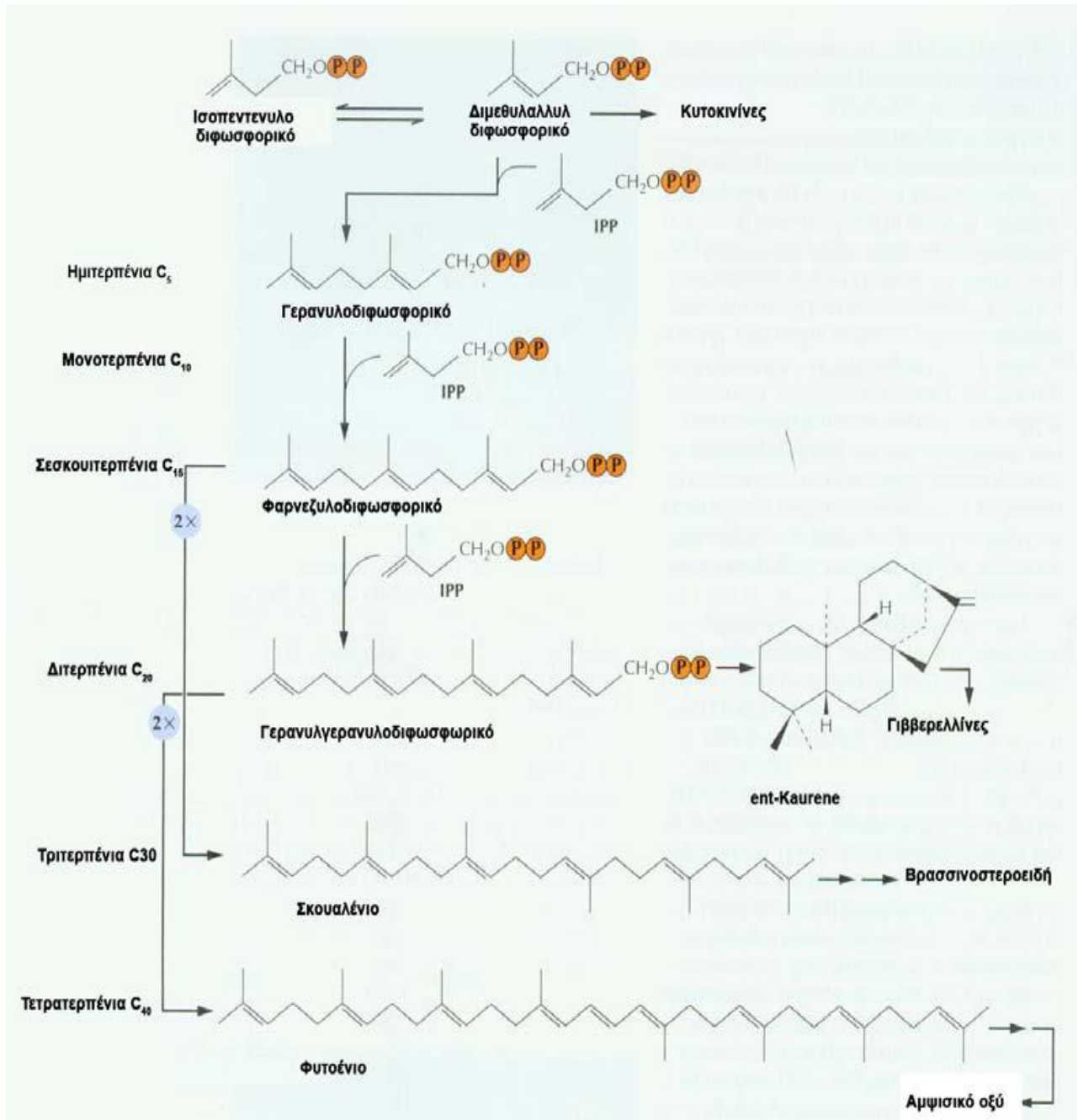
**Εικόνα 1.** Σχηματική απεικόνιση των οργάνων βιοσύνθεσης και της διακίνησης των ορμονών στο φυτικό σώμα (IAA: auxin, GA: gibberellins, K: cytokinins, ABA: abscisic acid).



# ΕΙΣΑΓΩΓΗ

## 2.1) Ορισμός, διάκριση και σημασία των φυτορρυθμιστικών ουσιών.

Σήμερα ορίζεται σαν φυτορρυθμιστική ουσία, μια οργανική ουσία που δεν είναι θρεπτικό συστατικό, δεν παρέχει δηλαδή στο φυτό ενέργεια ή απαραίτητα μεταλλικά στοιχεία και που σε πολύ μικρές συγκεντρώσεις (<1 mM) προάγει, παρεμποδίζει ή τροποποιεί ποιοτικά την αύξηση και την ανάπτυξη του φυτού (Moore, 1979).



Εικόνα 2.. Το κοινό βιοσυνθετικό μονοπάτι τεσσάρων ομάδων φυτικών ορμονών (γιββερελλινών, κυτοκινινών, αμπισσικού οξέος και μπρασσινοστεροειδών).



## **2.2) Ταξινόμηση των γνωστών σήμερα ομάδων φυτορρυθμιστικών ουσιών.**

Με τα σημερινά δεδομένα οι φυτορρυθμιστικές ουσίες μπορούν να ταξινομηθούν σε μεγάλες ομάδες με βάση τη φυσιολογική τους δράση ή τη χημική τους δομή ή σε ορισμένες περιπτώσεις και τους δύο αυτούς χαρακτήρες. Με βάση τα ανωτέρω προτείνεται η ακόλουθη ταξινόμηση όλων των γνωστών σήμερα φυτορρυθμιστικών ουσιών. Στον πίνακα 1. παρουσιάζονται συνοπτικά

### **Αυξίνες**

A. Φυσική:	IAA
B. Κυριότερες συνθετικές:	IBA NAA B-NOA 2,4-D 2,4,5-T 2,4,5-TP 4-CPA 3-CPA naphthyl-acetamide β-N-m-tolylphthalamic acid

### **Γιββερελλίνες**

A. Φυσική:	gibberellin acid (GA3)
B. Κυριότερες συνθετικές:	gibberellin A4 gibberellin A7 κ.α

### **Κυτοκινίνες**

A. Φυσική:	zeatin
B. Κυριότερες συνθετικές:	kinetin N-6-benzyl-9-tetrahydropyran adenine N-6-benzyladenine κ.α

### **Αμπισικό οξύ (ABA)**

A. Φυσική:	Abscisic acid (ABA)
B. Κυριότερες συνθετικές:	-

### **Αιθυλένιο**

A. Φυσική:	αιθυλένιο (C <sub>2</sub> H <sub>4</sub> )
B. Κυριότερη συνθετική:	ethephon

### **Φυτόχρωμα**

A. Φυσική:	φυτόχρωμα
B. Κυριότερες συνθετικές:	-

### **Μπρασινοστεροειδή**

A. Φυσική:	brassinolide
B. Κυριότερες συνθετικές:	-

### **Πολυαμίνες**

A. Φυσικές: putrescine  
spermidine  
spermine  
cadaverine

B. Κυριότερες συνθετικές: -

### **Μορφακτίνες**

A. Φυσικές: -

B. Κυριότερες συνθετικές: chlorflurenol  
flurenol  
chlorflurenol methyl  
dichlorflurenol methyl κ.α

### **Επιβραδυντές αύξησης**

A. Φυσικοί: -

B. Κυριότεροι συνθετικοί: ancymidol  
chlormequat chloride  
chlorphonium chloride  
daminozide

### **Παρεμποδιστές της κυτταρικής διαίρεσης**

A. Φυσικοί: -

B. Κυριότεροι συνθετικοί: chlorpropham  
propham  
maleic hydrazide  
tecnazene

### **Γαμετοκτόνα**

A. Φυσικά: -

B. Κυριότερα συνθετικά: 2,3-dichloro-isobutyric acid  
DPX-3778  
RH-531

### **Καταστροφείς των κορυφών των βλαστών**

A. Φυσικοί: -

B. Κυριότεροι συνθετικοί: dikegulak sodium  
maleic hydrazide  
λιπαρές αλκοόλες  
μεθυλεστέρες λιπαρών οξέων

**Αποφυλλωτικά**

- A. Φυσικά: -
- B. Κυριότερα συνθετικά: merphos  
thidiazuron  
dimethipin

**Αποξηραντικά**

- A. Φυσικά: -
- B. Κυριότερα συνθετικά: diquat  
paraquat  
endothal  
sodium chlorate

**Αντίδοτα ζιζανιοκτόνα**

- A. Φυσικά: -
- B. Κυριότερα συνθετικά: naphthalic anhydride  
R-25788  
cyometrinil

**Αντιδιαπνευστικά**

- A. Φυσικά: CO<sub>2</sub>
- B. Κυριότερα συνθετικά: silicone  
8-hydroxyquinoline  
chlormequat chloride  
polyvinyl chloride

## 3° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: Ο ΡΟΛΟΣ ΤΩΝ ΦΥΤΟΡΡΥΘΜΙΣΤΙΚΩΝ ΟΥΣΙΩΝ

### *3.1) Οι φυτορρυθμιστικές ουσίες σαν νέος παράγοντας αύξησης της παραγωγικότητας της γεωργίας.*

Κατά τον Lever (1982) αύξηση της παραγωγικότητας στον τομέα της γεωργίας έχει επιτευχθεί τα τελευταία χρόνια από μια μεγάλη μεταβολή που έχει επέλθει στους τομείς της βελτίωσης των φυτών , της λίπανσης , της φυτοπροστασίας και της εκμηχάνισης της γεωργίας. Οι νέες τεχνολογίες επέφεραν επαναστατικές αλλαγές στη γεωργία των ανεπτυγμένων χωρών και είχαν ένα σημαντικό αντίκτυπο στις αναπτυσσόμενες χώρες. Σε πολλές περιπτώσεις όμως το επίπεδο της χρήσης γεωργικών φαρμάκων και λιπασμάτων έχει φθάσει πια το οικονομικό optimum καθιστώντας αντιοικονομική κάθε προσπάθεια για παραπάνω αύξηση της παραγωγής. Ο ρυθμός αύξησης της παραγωγής φαίνεται να είναι πολύ βραδύτερος απ' ό τι στα μέσα του προηγούμενου αιώνα και η καμπύλη του τείνει προς ένα plateau. Η ανάγκη για μεγαλύτερη αύξηση της παραγωγικότητας παραμένει και γι' αυτό απαιτείται μια νέα πρωτοβουλία για δημιουργία νέων τεχνολογιών στην αυγή του 21<sup>ου</sup> αιώνα έτσι ώστε ο ρυθμός αύξησης της παραγωγής των γεωργικών προϊόντων να συμβαδίζει με το ρυθμό της ζήτησης για τα προϊόντα αυτά. Μια τέτοια τεχνολογία είναι και η εφαρμογή χημικών ουσιών για την τροποποίηση του μοντέλου ανάπτυξης των φυτών.

Η μορφή και οι λειτουργίες των φυτών , όπως αυτά έχουν σήμερα εξελιχθεί , είναι αποτέλεσμα της φυσικής πίεσης επιλογής που ασκήθηκε κατά την διάρκεια εκατομμυρίων ετών και που είχε σαν σκοπό την ενίσχυση της ικανότητας των φυτικών οργανισμών για επιβίωση και αναπαραγωγή κατά τρόπο συμφέροντα το ίδιο το φυτό. Αυτό το τελευταίο δεν συμπίπτει απαραίτητα με τη φυσιολογική και μορφολογική ανάπτυξη των καλλιεργούμενων φυτών που είναι απαραίτητη για την ικανοποίηση των αναγκών του ανθρώπου και για την επιβίωση τους στο τεχνικό γεωργικό περιβάλλον που η σύγχρονη καλλιεργητική πρακτική μπορεί να δημιουργήσει και να συντηρήσει. Η βελτίωση των φυτών έχει εκτρέψει τη φυσική εξέλιξη προς μια κατεύθυνση ωφέλιμη για τον άνθρωπο αλλά το γενετικό δυναμικό των φυτών αυτών δεν είναι απεριόριστο. Οι μεταβολές που έχουν επέλθει στη βιοχημεία , τη φυσιολογία και τη μορφολογία των καλλιεργούμενων φυτών είναι σχετικά μικρές. Σήμερα όμως η επιστήμη έχει την δυνατότητα της προς όφελος του ανθρώπου μεταβολής του μοντέλου της αύξησης και της ανάπτυξης των φυτών μέσω της χρήσης «**φυτορρυθμιστικών ουσιών**». Η ιδέα της χρήσης χημικών ουσιών για την τροποποίηση του μοντέλου της αύξησης και της ανάπτυξης στα φυτά ξεκίνησε την δεκαετία του '30 με την ανακάλυψη των πρώτων φυσικών και στη συνέχεια συνθετικών φυτορρυθμιστικών ουσιών. Συνθετική αυξίνη χρησιμοποιήθηκε το 1936 ενώ την δεκαετία του '40 ακολούθησαν οι επίσης συνθετικές αυξίνες 2,4-D και MCPA που πρωτοχρησιμοποιήθηκαν σαν ζιζανιοκτόνα. Λίγο αργότερα , τα πρώτα χρόνια της δεκαετίας του '50 , οι γιββερελλίνες αναγνωρίστηκαν σαν φυσικές φυτορρυθμιστικές ουσίες και σύντομα ακολούθησαν οι κυτοκινίνες το αιθυλένιο και το ABA την δεκαετία του '60.

Η χρήση φυτορρυθμιστικών ουσιών για την αύξηση των αποδόσεων των καλλιεργειών είναι ο μεγάλος στόχος της γεωργικής έρευνας σε ολόκληρο τον κόσμο. Η ένταση της έρευνας στον τομέα αυτό ίσως δώσει σαν αποτέλεσμα κάποιο σημαντικό επίτευγμα όπως η υποκίνηση της φωτοσύνθεσης per se , η μείωση της

φωτοαναπνοής στα φυτά C3 , η καλύτερη διαχείριση του φυλλώματος , η βελτίωση της αφομοίωσης και της μεταφοράς των προϊόντων της , περιβαλλόμενης και της δέσμευσης του αζώτου της ατμόσφαιρας από τα ψυχανθή.

### **3.2) Οι φυτορρυθμιστικές ουσίες σαν παράγοντας ελέγχου της αύξησης και της ανάπτυξης.**

Ήδη από τον 19<sup>ο</sup> αιώνα έχει γίνει σαφές ότι η αύξηση ενός τμήματος ή ολόκληρου του φυτού είναι στενά συνδεδεμένη και σχετίζεται με την αύξηση ή την δραστηριότητα ενός άλλου μέρους του φυτού. Οι επιστήμονες από τότε είχαν καταλήξει στο συμπέρασμα ότι αυτή η επικοινωνία μεταξύ φυτικών μερών προϋποθέτει την μετακίνηση μέσα στο φυτό κάποιων χημικών ουσιών που αποδείχθηκε αργότερα ότι δεν είναι άλλες από τις φυτορρυθμιστικές ουσίες που τελικά προσδιορίστηκαν και απομονώθηκαν.

Οι φυτορρυθμιστικές ουσίες μερικές φορές υποκινούν μια αλληλουχία αναπτυξιακών διαδικασιών τέτοιων που θα πρέπει σίγουρα οι ουσίες αυτές να δρουν αλλάζοντας το μοντέλο έκφρασης των γονιδίων που είναι υπεύθυνα για τις συγκεκριμένες διαδικασίες. Σε άλλες όμως περιπτώσεις οι ουσίες αυτές φαίνεται ότι ελέγχουν την ένταση κάποιων ενζυματικών δραστηριοτήτων χωρίς να υποκινούν την ελεγχόμενη από γονίδια σύνθεση πρωτεϊνών με αποκωδικοποίηση των RNA και DNA. Σε μερικές περιπτώσεις ανιχνεύονται ειδικές πρωτεΐνες που συντίθενται σαν αποτέλεσμα εφαρμογής φυτορρυθμιστικών ουσιών σε ορισμένους ιστούς. Πάντως η αντίδραση ενός φυτικού συστήματος σε μια συγκεκριμένη φυτορρυθμιστική ουσία μπορεί να είναι τελείως διαφορετική από αυτήν που προκαλείται από την ίδια ουσία σε άλλο φυτό ή άλλο μέρος του ίδιου φυτού. Αυτό έχει σαν αποτέλεσμα μια φυτορρυθμιστική ουσία να μπορεί να υποκινεί έναν αριθμό διαφορετικών φυτικών λειτουργιών.

Μια βάση για εύκολη εξήγηση των παραπάνω είναι η υπόθεση ότι η συγκέντρωση μιας ορισμένης φυτορρυθμιστικής ουσίας είναι καθοριστικός παράγοντας του εσωτερικού περιβάλλοντος του φυτού και μπορεί να υποκινήσει πλήθος προγραμματισμένων αντιδράσεων. Οι φυτορρυθμιστικές ουσίες μπορούν έτσι να παρομοιαστούν με ηλεκτρονικές λυχνίες ή transistors μια που η λειτουργία που εκτελούν κάθε φορά εξαρτάται από το κύκλωμα στο οποίο είναι ενσωματωμένες (Weir et al., 1982).

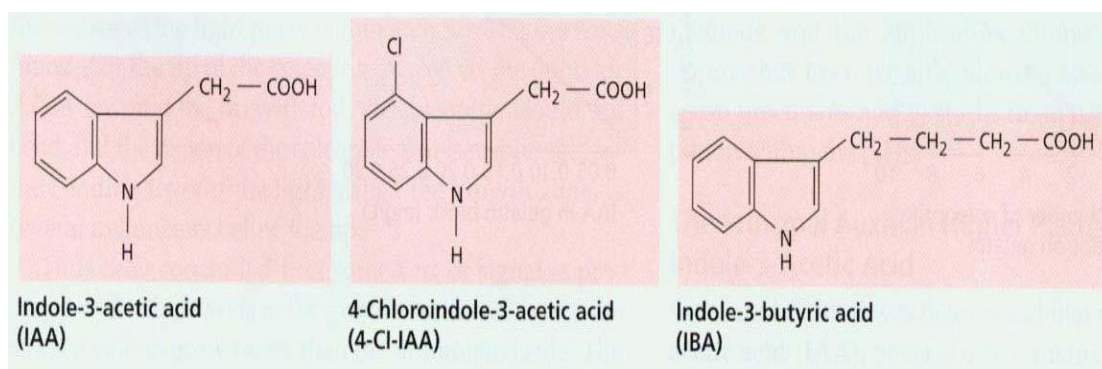
Φαίνεται όμως πιο πιθανό, οι φυτορρυθμιστικές ουσίες να «δένονται» στους υποδοχείς των πρωτεϊνών του κυττάρου. Νεώτερες έρευνες πάνω στην μοριακή δομή και τον τρόπο δράσης των ουσιών αυτών έχουν δείξει ότι τέτοιοι υποδοχείς υπάρχουν όπως ακριβώς υπάρχουν και στα ένζυμα, όπου προσκολλούνται τα μόρια του υποστρώματος. Πολλές πρωτεΐνες που «δένονται» πάνω σε μόρια αυξίνης έχουν προσδιοριστεί. Μια τέτοια πρωτεΐνη υπάρχει πάνω στην κυτταρική μεμβράνη (plasmalemma) και παίρνει μέρος στην διαδικασία εισόδου και εξόδου της αυξίνης στο κύτταρο. Μια άλλη πρωτεΐνη βρίσκεται πάνω στο ενδοπλασματικό δίκτυο και φαίνεται να παίρνει μέρος στην υποκίνηση της αύξησης από την αυξίνη ενώ μια ακόμα έχει βρεθεί να σχετίζεται με τα ριβοσώματα και μπορεί να μεταφέρει μια κυτοκίνη.

Οι ανακαλύψεις αυτές σχετικά με τις πρωτεΐνες που μεταφέρουν φυτορρυθμιστικές ουσίες στηρίζουν την υπόθεση ότι οι ουσίες αυτές προσκολλώνται σε ειδικούς πρωτεϊνικούς υποδοχείς με αποτέλεσμα η δραστηριότητα των πρωτεϊνών να διεγείρεται, να αναστέλλεται ή, γενικά, να μεταβάλλεται.

## 4° ΚΕΦΑΛΑΙΟ:ΑΥΞΙΝΕΣ

### 4.1) Γενικά.

Η φυσική αυξίνη ήταν η πρώτη φυτορρυθμιστική ουσία που ανακαλύφθηκε. Ο όρος <<αυξίνη>> προέρχεται από την Ελληνική λέξη αύξηση και αρχικά προτάθηκε για να περιγράψει τη συγκεκριμένη εκείνη φυσική φυτορρυθμιστική ουσία που έχει σαν ιδιότητα να προκαλεί την κάμψη του κολεοπτίλου της βρώμης στην ομώνυμη δόκιμη (Avena test). Κατά τον thimann, ορίζονται σαν αυξίνες (auxins) οργανικές ενώσεις που σε πολύ χαμηλές συγκεντρώσεις (<0,001 M) προάγουν την αύξηση των κυττάρων κατά μήκος του επιμήκους άξονά τους όταν εφαρμόζεται σε ιστούς βλαστών των φυτών που είναι, όσο το δυνατόν, απαλλαγμένοι από τις δίκες τους ενδογενείς φυτορρυθμιστικές ουσίες, ενώ παράλληλα παρεμποδίζουν την επιμήκυνση των ριζών. Αντίθετα άλλοι συγγραφείς περιορίζουν τον όρο <<αυξίνες>> μόνο στις ουσίες που δρουν στη δοκιμή του κολεοπτίλου της βρώμης.



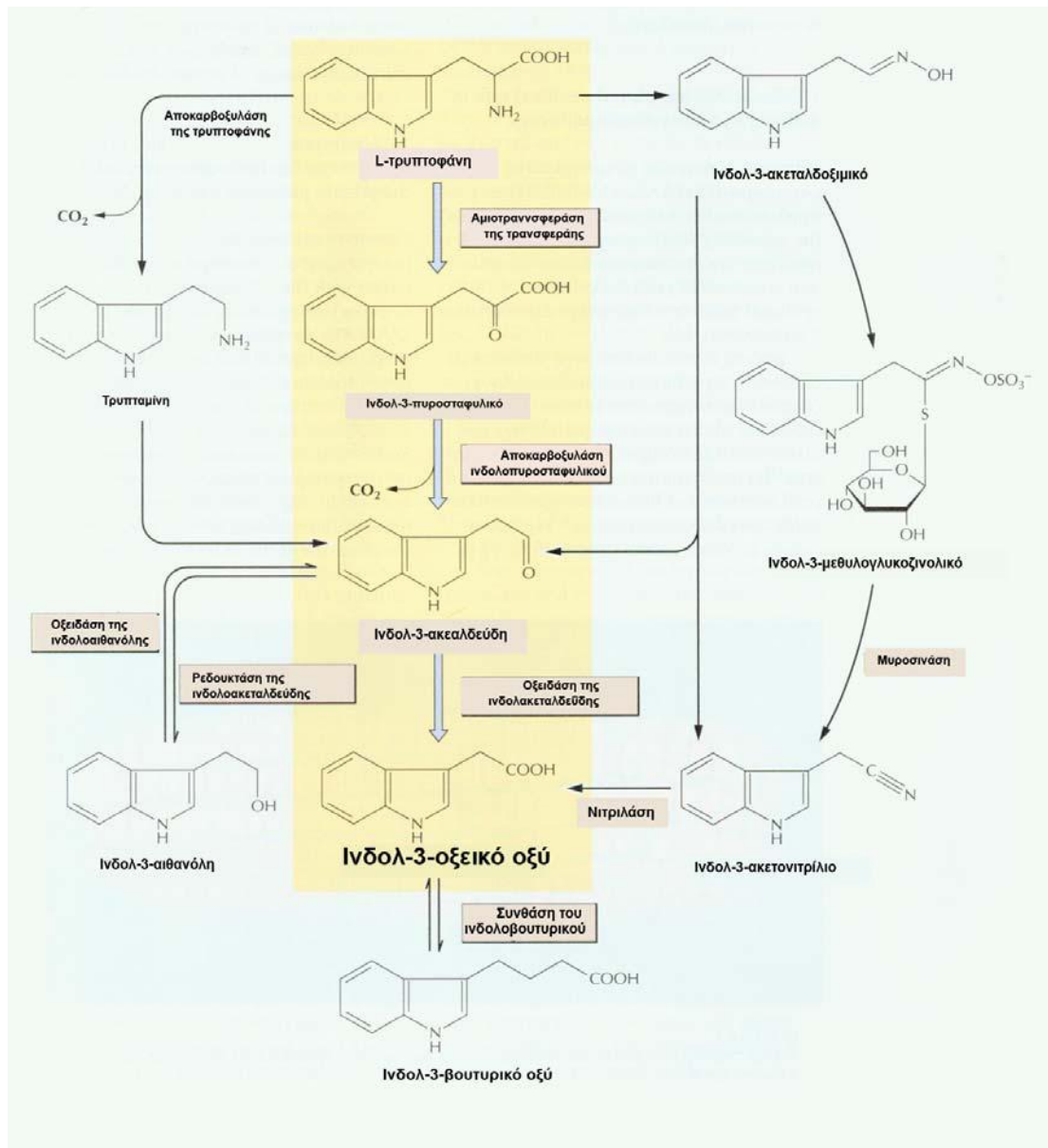
**Εικόνα 4.** Η δομή τριών από τις επικρατέστερες ενδογενείς μορφές αυξινών. Το IAA είναι καθολικής διάδοσης, ενώ κάποια άλλα συναφή παράγωγα με δράση αυξίνης έχουν διαπιστωθεί σε κάποια φυτά.

### 4.2) Βιοσύνθεση της αυξίνης.

Πρόδρομος για την βιοσύνθεση της αυξίνης στα φυτά θεωρείται το αμινοξύ τρυπτοφάνη. Υπάρχουν δύο κυρίως τρόποι για να γίνει η βιοσύνθεση αυτή. Κατά τον πρώτο τρόπο η τρυπτοφάνη μετατρέπεται σε ινδολοπυρουβικό οξύ μέσω διαφόρων ενζυματικών αντιδράσεων που περιλαμβάνουν οξειδωτική απαμίνωση. Από το ινδολοπυρουβικό οξύ με αποκαρβοξυλίωση σχηματίζεται ινδολοακεταλδεΐδη και στη συνέχεια με οξείδωση της τελικής αλδεϋδικής ομάδας σχηματίζεται το ινδολοξικό οξύ (IAA) (Galston and Davies, 1970). Κατά τον δεύτερο τρόπο η τρυπτοφάνη με αποκαρβοξυλίωση μετατρέπεται σε τρυπταμίνη και αυτή, παρουσία αμινικής οξειδάσης, μετατρέπεται σε ινδολοακεταλδεΐδη που στη συνέχεια με οξείδωση της τελικής αλδεϋδικής ομάδας μετατρέπεται σε ινδολοξικό οξύ (IAA) (Εικ. 5). Στα φυτά έχει αποδειχθεί ότι επικρατεί ο ένας ή ο άλλος τρόπος βιοσύνθεσης του IAA. Υπάρχουν όμως ενδείξεις ότι σε ορισμένα φυτά μπορεί να λειτουργούν και οι δύο συγχρόνως τρόποι βιοσύνθεσης.

Συμπερασματικά θα μπορούσε να λεχθεί ότι για την βιοσύνθεση και τον έλεγχο των συγκεντρώσεων του IAA υπάρχουν στα φυτά διαφορετικοί μηχανισμοί ανάλογα με το είδος του φυτού, το στάδιο ανάπτυξής του, καθώς και τον ιστό του ίδιου φυτού.

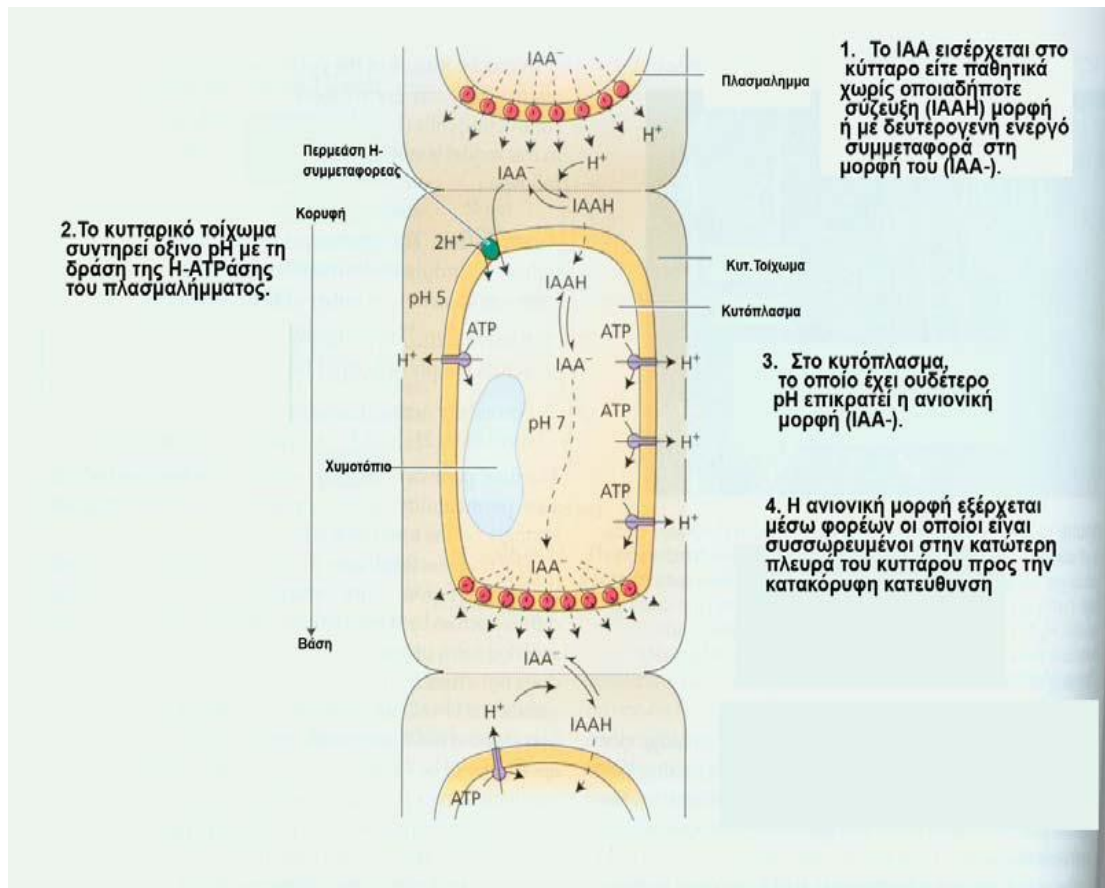




Εικόνα 5. Τα δύο βιοσυνθετικά μονοπάτια των αυξινών από την τρυπτοφάνη.

#### 4.3) Αυξίνες και φωτισμός.

Η ανακάλυψη των αυξινών ήταν αποτέλεσμα των πειραμάτων που έγιναν για να ερευνηθεί το φαινόμενο του φωτοτροπισμού. Ο Charles Darwin ήταν ο πρώτος από τους επιστήμονες που πειραματίστηκε στα θέματα αυτά και οι παρατηρήσεις του που εκδόθηκαν σε βιβλίο με τον τίτλο <<The power of movements in plants>> οδήγησαν αργότερα στην ανακάλυψη των αυξινών. Πιο συγκεκριμένα, ο Darwin παρατήρησε ότι κολοπέπτα αγρωστωδών, που είχαν βλαστήσει στο σκοτάδι, όταν φωτιστούν από τη μία μόνο πλευρά, παρουσιάζουν μια ισχυρή κάμψη προς την πλευρά από την οποία έρχεται το φως (θετικός φωτοτροπισμός). Όταν όμως οι κορυφές των κολοπέπτων έχουν καλυφτεί με αδιαφανές κάλυμμα, τότε η μονόπλευρη έκθεση στο φως δεν έχει σαν αποτέλεσμα την κάμψη τους. Επίσης παρατήρησε ότι αν το κολοπέπτο ήταν καλυμμένο με το αδιαφανές κάλυμμα εκτός από την κορυφή του, τότε η κάμψη προς το φως γινόταν κανονικά.



**Εικόνα 6.** Η χημειοσμωτική θεωρία διακίνησης των αυξινών από κύτταρο σε κύτταρο.

Μετά από τα προαναφερθέντα πειράματα διατυπώθηκε από τον Darwin αλλά και από άλλους επιστήμονες η υπόθεση ότι η προς το φως κάμψη των φυτών γενικά ελέγχονται από μια ουσία που παράγεται και διακινείται μέσα στα φυτά.

Η επιβεβαίωση της υπόθεσης αυτής έγινε το 1926-1928 όταν ο Ολλανδός F.W. Went απομόνωσε την αυξίνη με τα κλασικά πειράματα του στο κολεόπτιλο της βρώμης. Συγκεκριμένα, στα πειράματα αυτά, κορυφές κολεόπτιλα βρώμης που αναπτύχθηκαν στο σκοτάδι, τοποθετήθηκαν κατακόρυφα με την τομή πάνω σε λεπτό στρώμα άγαρ. Μετά από μερικές ώρες οι κορυφές των κολεοπτίλων απομακρύνθηκαν και το στρώμα του άγαρ κόπηκε σε μικρούς κύβους.

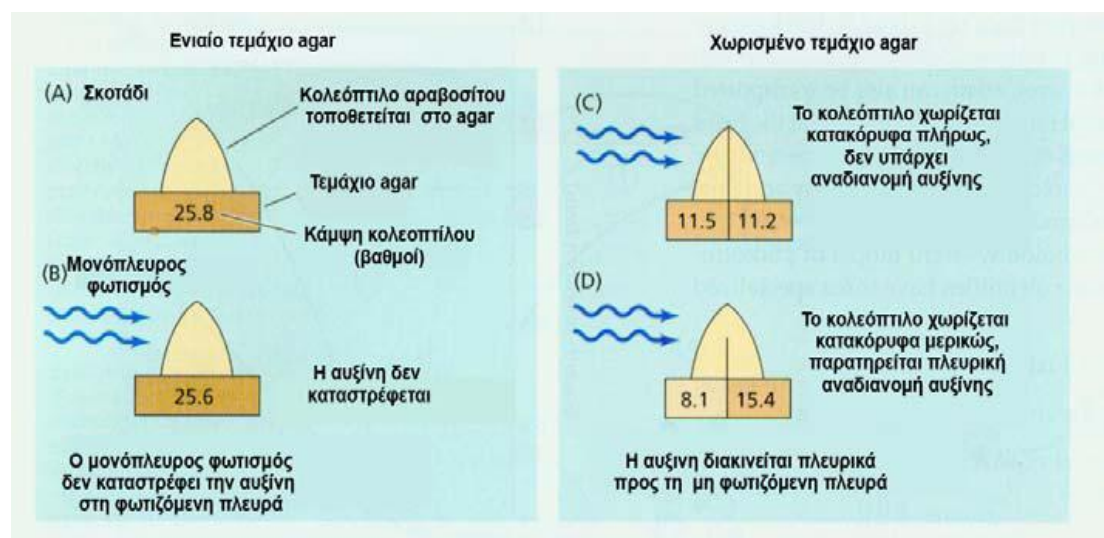
Όταν οι κύβοι αυτοί τοποθετήθηκαν κανονικά πάνω στην τομή αποκεφαλισμένων κολεοπτίλων βρώμης, ο ρυθμός αναπτύξεως των κολεοπτίλων αυτών δεν διαταράχθηκε. Όταν όμως οι μικροί αυτοί κύβοι τοποθετήθηκαν μονόπλευρα πάνω στην τομή, παρατηρήθηκε κάμψη του κολεοπτίλου προς την αντίθετη του σημείου τοποθέτησης κύβου πλευρά.

Με το πείραμα αυτό ο F.W. Went κατόρθωσε να απομονώσει μέσα στους κύβους του άγαρ την ουσία που ονομάστηκε αυξίνη η οποία παράγεται στην κορυφή της κολεοπτίλου της βρώμης και που είναι υπεύθυνη για την επιμήκυνση του κολεοπτίλου.

Η ανακάλυψη ότι η ασύμμετρη προς τα κάτω ροή της αυξίνης, όταν ο κύβος του άγαρ τοποθετήθηκε μονόπλευρα, προκαλεί την κάμψη του κολεοπτίλου, οδήγησε στην υπόθεση, που αργότερα επιβεβαιώθηκε και πειραματικά, ότι η προς το φως κάμψη των κολεοπτίλων αλλά και ολόκληρων βλαστών των φυτών οφείλεται στην επίδραση που έχει το φως πάνω στη διακίνησης της αυξίνης στους ιστούς. Όταν το

κολεόπτιλο φωτίζεται μονόπλευρα η σχέση των συγκεντρώσεων της αυξίνης στη σκιαζόμενη προς τη φωτιζόμενη πλευρά μπορεί να φτάσει το 2:1.

Οι παραπάνω, σχετικά με τη διακίνηση της , ιδιότητες της αυξίνης οδήγησαν τον F.W. Went να αναπτύξει μια πολύ ευαίσθητη βιοδοκιμή για την ανίχνευση πολύ μικρών συγκεντρώσεων της ουσίας αυτής. Ονομάζεται δόκιμη της βρώμης (Avena test) και στηρίζεται στην αναφερθείσα ιδιότητα της αυξίνης να προκαλεί την κάμψη αποκεφαλισμένων κολεοπτύλων, αν αυτή, αφού έχει <<ενσωματωθεί>> σε μικρούς κύβους άγαρ, τοποθετηθεί μονόπλευρα στο σημείο τομής τους. Η γωνία που σχηματίζεται ως προς την κατακόρυφο είναι ανάλογη ως προς την περιεκτικότητα του κύβου σε αυξίνη για ένα εύρος 0-20.



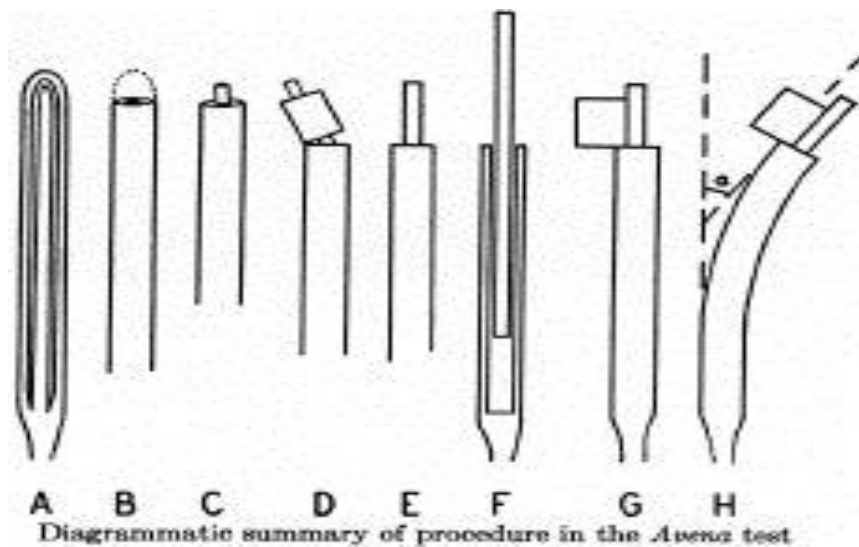
Εικόνα 7. Η επίδραση του μονόπλευρου φωτισμού στη διακίνηση της αυξίνης.

#### 4.4) Απομόνωση του IAA-Φυσική αυξίνη.

Παρ' όλο που ο F.W. Went απομόνωσε την αυξίνη με την τεχνική της διάχυσης στο άγαρ, δεν κατόρθωσε να την απομονώσει στην καθαρή της μορφή ούτε να την προσδιορίσει χημικά. Οι Kogl και Haagen-Smit το 1983 στην Utrecht της Ολλανδίας απομόνωσαν από 33 gal ανθρώπινων ουρών μια ουσία με δράση στο κολεόπτιλο της βρώμης που την ονόμασαν <<αυξίνη A>>. Οι ίδιοι ερευνητές μαζί με τον Erxleben το 1934 απομόνωσαν πάλι από ούρα, της ουσίες <<αυξίνη A και B>> και ετεροαυξίνη (heteroauxin). Η ετεροαυξίνη προσδιορίστηκε ότι δεν ήταν άλλη από το IAA (indolyl-3-acetic acid, ινδολοξικό οξύ). Το IAA απομονώθηκε αργότερα από μαγιά μύρας και από τον μύκητα *Rhizopus suinus*.

Η πρώτη αναφορά της παρουσίας IAA σε ανώτερα φυτά έγινε το 1946 από τον A.J. Haagen-Smit και τους συνεργάτες του. Από τότε έχει αναφερθεί η παρουσία του σε πολλά είδη φυτών. Έτσι σήμερα είναι γενικά αποδεκτό ότι το IAA είναι η κυριότερη – και ίσως η μονή – φυσική αυξίνη στα ανώτερα φυτά αλλά και ορισμένα βακτήρια. Άλλες ενώσεις που δείχνουν τις ίδιες βιολογικές ιδιότητες με το IAA έχουν απομονωθεί σε ορισμένα φυτά. Οι περισσότερες από αυτές δεν είναι τίποτα άλλο παρά πρόδρομοι του IAA που για να δράσουν πρέπει πρώτα να μετατραπούν σε IAA.

Το IAA, σαν χημική ουσία, είναι γνωστό από το 1904, τότε συντέθηκε στην Γερμανία από τον Ellinger, η βιολογική του όμως δράση δεν είχε γίνει αντιληπτή την εποχή εκείνη.



Εικ. 8. Διαγραμματική παράσταση του τεστ βιοδοκιμής της βρώμης.

#### 4.5) Συνθετικές αυξίνες.

Υπάρχουν σήμερα πολλές συνθετικές ενώσεις που παρουσιάζουν στη δοκιμή της βρώμης φυσιολογική δράση παρόμοια με εκείνη του IAA. Οι ενώσεις αυτές θεωρούνται συνθετικές αυξίνες.

Οι συνθετικές αυξίνες κατά τον T.C.Moore (1979) διαφέρουν χημικά μεταξύ τους αλλά μπορούν να ταξινομηθούν σε 5 μεγάλες ομάδες :

1) **ομάδα των ινδολικών οξέων (indole acids).** Σ' αυτήν ανήκουν δυο πολύ γνωστές συνθετικές αυξίνες, το ινδολοπροπιονικό οξύ και το ινδολοβουτυρικό οξύ (IBA).

2) **Ομάδα των ναφθαλινικών οξέων (naphthalene acids).** Σ' αυτήν ανήκουν οι επίσης γνώστες αυξίνες ναφθυλοξικό οξύ (NAA) και β-ναφθυλοξικό οξύ (β-NOA).

3) **Ομάδα των χλωροφαινοξικών οξέων (chlorophenoxy acids).** Στην ομάδα αυτή ανήκουν συνθετικές αυξίνες που χρησιμοποιούνται σαν ορμονικά ζιζανιοκτόνα όπως το 2,4-D, το MCPA κ.α.

4) **Ομάδα των βενζοϊκών οξέων (benzoic acids).** Στην ομάδα αυτή ανήκουν τα 2,4,6- και 2,3,6- τριχλωροβενζοϊκά οξέα καθώς και το dicamba που χρησιμοποιείτε σαν ζιζανιοκτόνο εναντίον δυσεξόντων πλατύφυλλων ζιζανίων.

5) **Ομάδα των πικολινικών οξέων (pikolinic acids).** Στην ομάδα αυτή ανήκει το ζιζανιοκτόνο picloram καθώς και μερικά αλλά σύγχρονα εκλεκτικά ζιζανιοκτόνα που φέρονται με διάφορες εμπορικές ονομασίες (Londrel) κ.α.

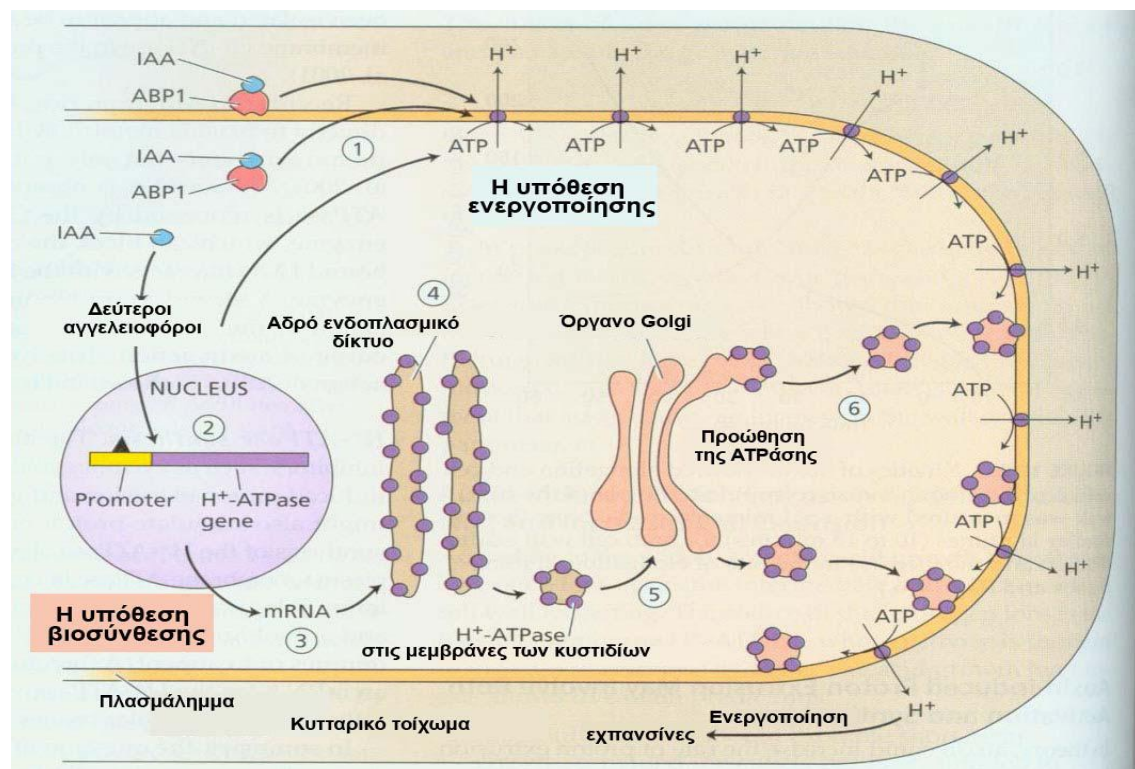
#### 4.6) Επίδραση των αυξινών στις διάφορες λειτουργίες του φυτού.

##### α. Αύξηση κατά μήκος.

όταν εφαρμοστεί εξωγενείς αυξίνη σε απομονωμένα τμήματα φυτών, όπως κομμάτια κολεοπτίλων, βλαστούς μπιζελιών ή υποκοτύλια ηλίανθου ,θα παρατηρηθεί μια αύξηση του ρυθμού της επιμηκύνσεις τους. Αντίθετα όταν οι ίδιες συγκεντρώσεις αυξίνης εφαρμοστούν σε ολόκληρα φυτά, παρατηρούνται σχετικά πολύ μικρές επιδράσεις.

Στο ανώτερο φαινόμενο δίνεται η ερμηνεία ότι όσο στο φυτό υπάρχει το φυσικό κέντρο αυξίνης, δηλαδή η κορυφή του βλαστού ή του κολεοπίλου, τα όργανα αυτά παράγουν όλη την απαιτούμενη για την κανονική αύξηση ποσότητα αυξίνης και η εφαρμογή εξωγενούς αυξίνης δεν έχει κανένα πρόσθετο αποτέλεσμα στην αύξηση.

Όταν εφαρμοστεί εξωγενείς αυξίνη σε ένα απομονωμένο τμήμα φυτού (πχ κολεοπίλου ή βλαστού), η αύξηση της συγκέντρωσης συνεπάγεται αύξηση της επιμήκυνσης μέχρι ενός ορίου, πέραν από το οποίο η παραπέρα αύξηση της συγκέντρωσης προκαλεί παρεμπόδιση της αύξησης. Τα επίπεδα, πέρα από τα οποία η συγκέντρωση της αυξίνης προκαλεί παρεμπόδιση, ποικίλλουν. Πάντως μεταξύ των ιστών οι ρίζες έχουν την χαμηλότερη optimum συγκέντρωση και οι βλαστοί την υψηλότερη.



**Εικόνα 9.** Η επίδραση της αυξίνης στην αύξηση τμημάτων κολεοπίλου της βρώμης. (Α): ο μάρτυρας (κολεόπιλα σε καθαρό νερό) και (Β): τμήματα κολεοπίλων σε εκχύλισμα που περιέχει αυξίνη στα οποία είναι εμφανής η αύξηση του μήκους τους συγκριτικά με το μάρτυρα.

### β. Ριζοβολία.

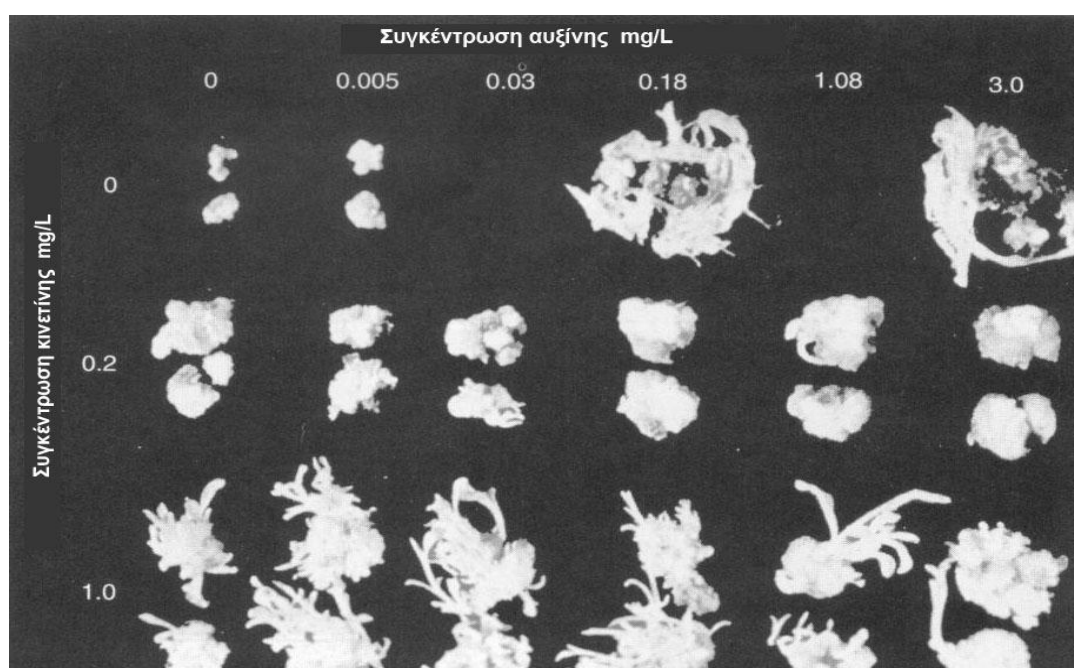
όταν εφαρμοστεί αυξίνη σε ένα απομονωμένο τμήμα βλαστού, τότε η πολική μετακίνηση της προκαλεί γρήγορα μια συγκέντρωση της στη βάση του βλαστού. Εκεί, μετά από ένα χρονικό διάστημα, η συγκεντρωμένη αυξίνη θα προκαλέσει την δημιουργία μιας διόγκωσης ή κάλου, που περιέχει πολλά παρεγχυματικά κύτταρα που παρήχθησαν ή από νεοδημιουργηθέντα μεριστωματικά κέντρα ή από ενεργοποίηση των υπαρχόντων.

Από την ενεργοποίηση των κυττάρων του καμβίου σχηματίζονται και τυχαίες ρίζες και η δράση αυτή των αυξινών – και ιδιαίτερα των συνθετικών, όπως το ινδολοβουτυρικό οξύ (IBA) – έχει ιδιαίτερη πρακτική σημασία για την ριζοβολία μοσχευμάτων.

### γ. Δραστηριοποίηση καμβίου.

Μια άλλη δυνατότητα που έχει η αυξίνη είναι η δραστηριοποίηση του καμβίου των ξυλωδών φυτών και ιδιαίτερα των δένδρων. Το κάμβιο σταματά την δραστηριότητα του το φθινόπωρο σαν αντίδραση στη μείωση της φωτοπεριόδου, πιθανώς δε και λόγω της συσσώρευσης του αμψισικού οξέος που δρα σαν παρεμποδιστής αύξησης. Την άνοιξη η επανάληψη της καμβιακής δραστηριότητας εντοπίζεται πρώτα κάτω από περιοχές σύνθεσης αυξίνης, όπως είναι οι αναπτυσσόμενοι οφθαλμοί.

Η τεχνητή έγχυση ή εφαρμογή αυξίνης στο κάμβιο υποκινεί την δραστηριοποίηση του για το σχηματισμό ξύλου. Όπως είναι γνωστό ξύλο (Xylem) είναι ένας φυτικός ιστός που αποτελείται από τραχειίδες αγγεία, παρεγχυματικά κύτταρα και στηρικτικές ίνες. Η διαφοροποίηση των τραχειίδων είναι αρκετά μελετημένη ενώ το αποτέλεσμα αυτής της διαφοροποίησης είναι εύκολα ορατό λόγω των ακραίων αλλαγών που συμβαίνουν στα κύτταρα. Οι αλλαγές αυτές συνίσταται στην έντονη πάχυνση των κυτταρικών τοιχωμάτων (ώστε να αντέχουν στην πίεση του νερού) και στην απώλεια του πρωτοπλάσματος (ώστε να μην υπάρχει εμπόδιο στη ροή του νερού).



**Εικόνα 10.** Η επίδραση του IAA και της κινετίνης στη διαφοροποίηση κάλλου εντεριόνης καπνού. Αύξηση της αυξίνης αυξάνει τη δημιουργία ριζών. Αύξηση της κινετίνης αυξάνει τη βλαστογένεση.

Μια καταβολή φύλλων μπορεί να υποκινήσει τη διαφοροποίηση πρωτογενούς μεριστώματος που παράγει τους πρωτογενείς αγωγούς ιστούς και το ξυλώδες κάμβιο που καταλήγουν σε αυτή και η ικανότητα αυτή της φυλλικής καταβολής μπορεί να υποκατασταθεί με την εξωγενή εφαρμογή αυξίνης. Επίσης σε φυτά *Coleus*, ένας τραυματισμός στον βλαστό, που αποκόπτει μια αγγειώδη δεσμίδα, έχει σαν αποτέλεσμα την έναρξη κυτταρικής διαίρεσης και διαφοροποίησης στις τραχειίδες, από κύτταρα παρεγχύματος σε μια περιοχή γύρω από ένα τραύμα, με σκοπό την αποκατάσταση της διακοπής. Η αναγεννητική αυτή διαδικασία απαιτεί παροχή αυξίνης που φυσιολογικά μετακινείται πολικά από τα φύλλα που βρίσκονται πάνω από το τραύμα. Αν τα φύλλα έχουν αποκοπεί πριν από τον τραυματισμό, η

αναγέννηση δεν γίνεται, ενώ από την άλλη πλευρά τα φύλλα μπορούν να υποκατασταθούν από εφαρμογή αυξίνης στην τομή του μίσχου του φύλλου.

Χαμηλότερα στο βλαστό όπου η κυτταρική επιμήκυνση έχει σταματήσει, ακόμη και σε ποώδη φυτά όπως ο ηλίανθος, κάποια δευτερογενείς αύξηση από αγγειακό κάμβιο μπορεί να συμβεί. Και εδώ, αυξίνη από νεαρά φύλλα της κορυφής συνεχίζει να δρα, υποκινώντας διαφοροποίηση του ξύλου. Μετά την απομάκρυνση της κορυφής, αυξίνη που εφαρμόζεται στην τομή συμβάλει στην διατήρηση της κυτταρικής διαίρεσης στο κάμβιο.

Στα ξυλώδη φυτά, η καμβιακή δραστηριοποίηση με την έναρξη της βλάστησης, οφείλεται στην παραγωγή αυξίνης από τους εκπτυσσόμενους οφθαλμούς και στην μετακίνησή της προς τα κάτω. Από εκεί και μετά, συνέχιση της κυτταρικής διαίρεσης στο αγγειακό κάμβιο και κανονική διαφοροποίηση του δευτερογενούς φλοιού και ξύλου απαιτεί την παρουσία αυξίνης αλλά και γιββερελλίνης (Weier et al 1982).

#### **δ. επικράτηση ακραίου οφθαλμού.**

η αυξίνη φαίνεται να επηρεάζει τον ανταγωνισμό μεταξύ των διάφορων οφθαλμών του βλαστού. Σε φυτά στα οποία η επικράτηση του ακραίου οφθαλμού είναι πολύ ισχυρή, μόνο ο ακραίος αυτός οφθαλμός εκπτύσσεται ενώ οι άλλοι παραμένουν σε λήθαργο. Εάν ο ακραίος οφθαλμός αφαιρεθεί ή νεκρωθεί, ένας ή περισσότεροι από τους κατώτερους θα αρχίσουν να εκπτύσσονται και ένας από αυτούς θα γίνει επάκριος και θα εγκαταστήσει επικράτηση στους άλλους. Αν αμέσως μετά την αφαίρεση του αρχικού ακραίου, γίνει εφαρμογή αυξίνης στην τομή, κανένας από τους κατώτερους οφθαλμούς δεν θα εκπτυχθεί, γεγονός που δείχνει τον ρόλο της αυξίνης στο φαινόμενο της επικράτησης του ακραίου οφθαλμού.



**Εικόνα 1.8.** Η επίδραση του IAA στην κυριαρχία της κορυφής στο *Phaseolus vulgaris* έναντι των πλάγιων οφθαλμών. Η αφαίρεση της κορυφής οδηγεί στην άμεση έκπτυξη των πλάγιων οφθαλμών. (A): Οι πλάγιοι οφθαλμοί δεν εκπτύσσονται λόγω της παρουσίας του ακραίου οφθαλμού. (B): Η αφαίρεση του ακραίου οφθαλμού επιτρέπει την έκπτυξη των πλάγιων

οφθαλμών. (C): Η εφαρμογή εξωγενώς αυξίνης στο σημείο τομής της κορυφής του βλαστού (με τη βοήθεια agar ή λανολίνης) επιφέρει το αποτέλεσμα που προκαλεί η παρουσία της κορυφής.

Η δράση αυτής της αυξίνης έρχεται σε αντίθεση με την δράση των κυτοκινινών που, προερχόμενες από τις ρίζες, προωθούν την έκπτυξη οφθαλμών που βρίσκονται υπό επικράτηση. Το αν τελικά θα εκπτυχθούν οι οφθαλμοί αυτοί είναι θέμα σχέσης στις συγκεντρώσεις των δύο αυτών φυτορρυθμιστικών ουσιών.

Η σχετική αποτελεσματικότητα της επικράτησης του ακραίου οφθαλμού επί των πλάγιων οφθαλμών ποικίλλει ανάλογα με την απόσταση κάθε πλάγιου από την κορυφή, την ηλικία του φυτού, το γονότυπο, τη θρέψη και άλλους παράγοντες του περιβάλλοντος.

Λίγες ώρες μετά την καταστροφή του επάκριου οφθαλμού αρχίζει στα περισσότερα φυτά η ενεργοποίηση του αμέσως κατώτερου πλάγιου οφθαλμού. Ένα από τα πρώτα συμβάντα σ' αυτή την ενεργοποίηση είναι η διαφοροποίηση των ξυλωδών αγγείων για τον σχηματισμό μιας σύνδεσης μεταξύ του οφθαλμού και των αγωγών ιστών. Ο σχηματισμός της σύνδεσης αυτής πριν την καταστροφή του επάκριου οφθαλμού παρεμποδίζεται από την παραγόμενη από αυτόν αυξίνη. Οι κυτοκινίνες αντίθετα, προάγουν την διαφοροποίηση των ξυλωδών αγγείων και το σχηματισμό της σύνδεσης με τους αγωγούς ιστούς.

Η παραγόμενη στον κορυφαίο οφθαλμό αυξίνη μπορεί να προκαλεί και την οριζόντια ή υπό γωνία, σε σχέση με την κατακόρυφο, αύξηση πλάγιων οργάνων όπως οι βλαστοί, τα φύλλα, τα ριζώματα και οι υπόγειοι βλαστοί, κατεύθυνση που είναι διαφορετική από την κατακόρυφη αυτοί του κύριου βλαστού. Αφαίρεση του κύριου βλαστού ακολουθείται συχνά από την κάμψη προς τα επάνω ενός γειτονικού που αναλαμβάνει το ρόλο του κυρίως βλαστού.

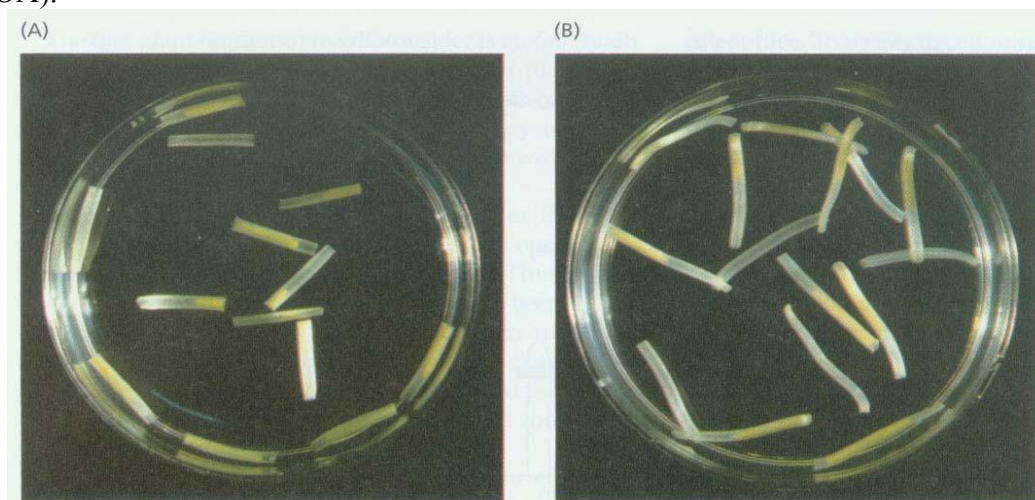
#### **ε. Σχηματισμός του καρπού.**

Ένα άλλο φαινόμενο που υποκινείται από τη δράση της αυξίνης είναι η διόγκωση της ωοθήκης και η μετατροπή της σε καρπό. υπό κανονικές συνθήκες, μετά τη γονιμοποίηση, τα τοιχώματα της ωοθήκης τα οποία σε τελικό στάδιο θα δώσουν το όργανο που λέγεται καρπός, διεγείρονται σε μια μεγάλων διαστάσεων αύξηση που επιτυγχάνεται τόσο με πολλαπλασιασμό όσο και με αύξηση του μεγέθους των κυττάρων. Το πόσο σημαντικός είναι ο ρόλος της αυξίνης στη φάση αυτή φαίνεται από το γεγονός ότι η περιεκτικότητα σε αυξίνη τόσο της ωοθήκης όσο και του καρπού αυξάνει κατακόρυφα κατά τη διάρκεια αυτής της διαδικασίας. Η εφαρμογή συνθετικών αυξινών στη φάση αυτή μπορεί να επιταχύνει σε μερικές περιπτώσεις τη φυσιολογική γονιμοποίηση ή ακόμα και να υποκαταστήσει, σε άλλες περιπτώσεις, τη φυσιολογική επικονίαση.

Οι απαιτήσεις σε αυξίνη ποικίλλουν στα διάφορα στάδια ανάπτυξης του καρπού από την επικονίαση μέχρι την ωρίμανση και έχει αποδειχθεί ότι η αύξηση στην παραγωγή της αυξίνης παρατηρείται μετά την επικονίαση, μετά τη γονιμοποίηση και στο στάδιο του σχηματισμού των σπόρων. Σε μερικά φυτά η επικονίαση μόνη της παράγει αυξίνη αρκετή για να διεγείρει το σχηματισμό του καρπού και ενώ σε άλλα απαιτείται ολοκλήρωση της γονιμοποίησης ή σχηματισμός των σπόρων. Σε ορισμένα δε φυτά για τη διέγερση της διαδικασίας μετατροπής της ωοθήκης σε καρπό δεν αρκεί μόνο η δράση της αυξίνης, αλλά απαιτείται για το σκοπό αυτό και η δράση της γιββερελλίνης. Κατά τον Hopping (1976), συνδυασμός αυξινών (2,4-D, 2,4,5-T) και κυτοκινίνης (6-BAR) ή αυξινών, κυτοκινίνης και γιββερελλίνης, αύξησε σημαντικά το μέγεθος των καρπών ακτινιδίου όταν αυτοί έχουν λίγους σχετικά σπόρους. Κατά τον ίδιο ερευνητή, στη φράουλα έχει αποδειχθεί ότι το μέγεθος των καρπών (ψευδών καρπών) επηρεάζεται από φυτορρυθμιστικές ουσίες που παράγουν οι



αναπτυσσόμενοι σπόροι. Η διόγκωση της ανθοδόχης περιορίζονται όταν απομακρυνθούν τα αχάινια και ξαναρχίζει, όταν εφαρμοστεί συνθετική αυξίνη ( $\beta$ -NOA).



**Εικόνα 11.** Η επίδραση της αυξίνης στην αύξηση τμημάτων κολεοπτίλου της βρώμης. (Α): ο μάρτυρας (κολεόπτια σε καθαρό νερό) και (Β): τμήματα κολεοπτίλων σε εκχύλισμα που περιέχει αυξίνη στα οποία είναι εμφανής η αύξηση του μήκους τους συγκριτικά με το μάρτυρα.

#### **στ. Παραγωγή του αιθυλενίου.**

Έχει αποδειχθεί ότι η αυξίνη επιδρά επίσης στους μηχανισμούς παραγωγής του αιθυλενίου, μιας φυτορρυθμιστικής ουσίας που συντελεί κυρίως στην ωρίμανση των καρπών, αλλά και σε άλλα φαινόμενα, όπως η εγκατάσταση της επικράτησης του ακραίου οφθαλμού (Galston and Davies, 1970).

#### **ζ. τροπισμοί.**

τα φυτά χρησιμοποιούν το σύστημα της ανισομερούς ροής στις δύο πλευρές ενός βλαστού για να κατευθύνουν την αύξηση τους αντιδρώντας σε παράγοντες του περιβάλλοντος. Οι κάμψεις που προκαλούνται στο φυτό (σε βλαστούς ή ρίζες) σαν αντίδραση σ' αυτούς τους παράγοντες λέγονται τροπισμοί (tropic curvatures) και περιλαμβάνουν το γεωτροπισμό, το φωτοτροπισμό και το θιγμοτροπισμό. Ο γεωτροπισμός, ο φωτοτροπισμός και ο θιγμοτροπισμός είναι φαινόμενα στα οποία φαίνεται ότι η δράση της αυξίνης έχει καθοριστική σημασία για την εκδήλωσή τους.

Στο γεωτροπισμό έχει από παλιά διατυπωθεί η υπόθεση ότι ειδικοί αμυλόκοκκοι που ονομάζονται στατόλιθοι (statoliths) είναι τα αισθητήρια όργανα του φυτού όσον αφορά την αίσθηση της βαρύτητας. Πράγματι υπάρχουν τέτοιοι κόκκοι σε γαιοευαίσθητες περιοχές των φυτικών οργάνων που μετακινούνται όταν τα όργανα αυτά αλλάξουν θέση ως προς την κατακόρυφο.

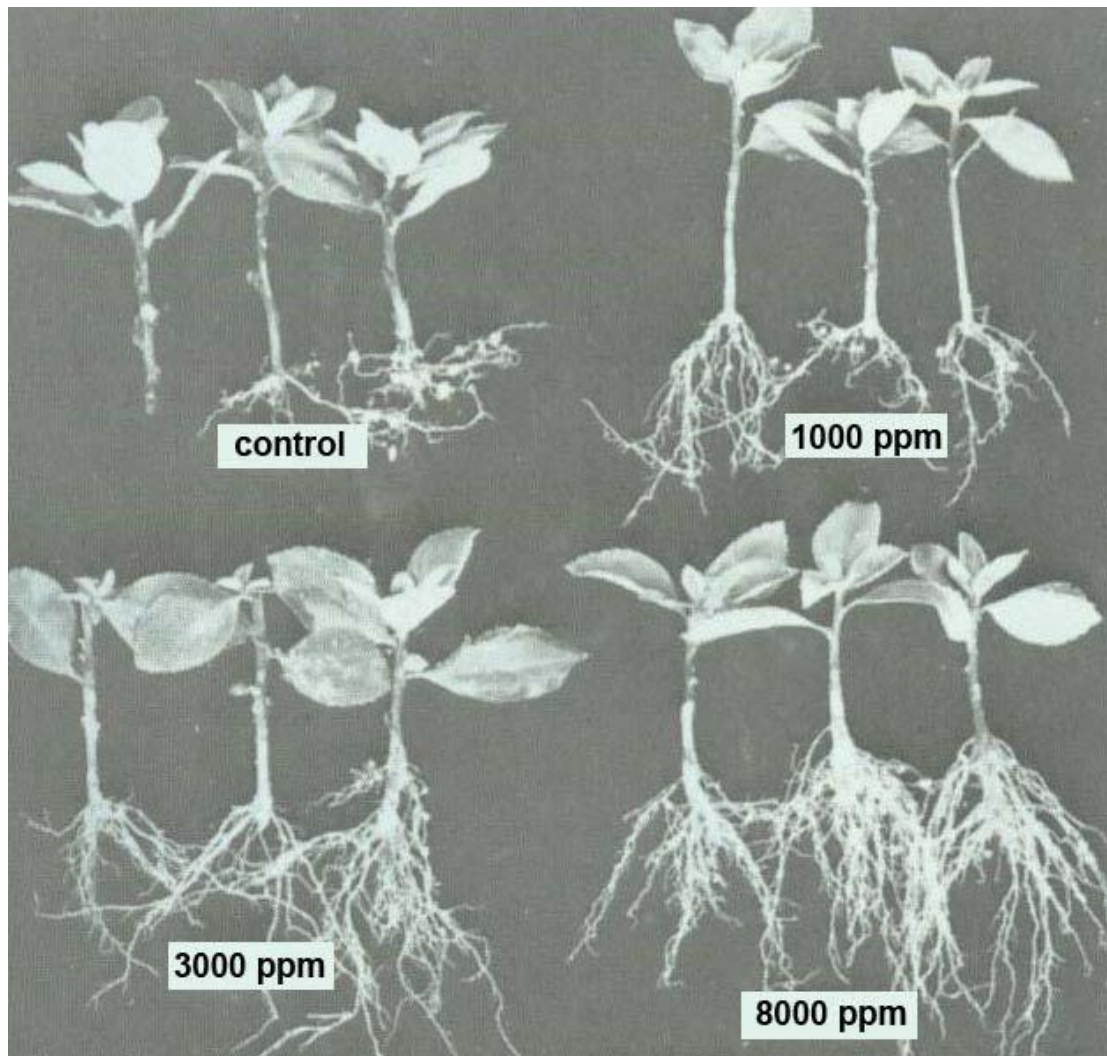
Μετά την έκθεση ενός φυτικού οργάνου στο ερέθισμα της βαρύτητας για ένα χρονικό διάστημα μεγαλύτερο από ορισμένο minimum, αρκετό για να προκαλέσει την μετακίνηση των στατολίθων, αναπτύσσεται κατά πλάτος του οργάνου αυτού ένα ηλεκτρικό πεδίο μέχρι 100 mV και η υπό διέγερση πλευρά του οργάνου φορτίζεται θετικά. Υπό την επίδραση του ηλεκτρικού αυτού πεδίου γίνεται ανισομερής η κατανομή της αυξίνης στις δύο πλευρές του γαιοευαίσθητου οργάνου, προκαλώντας την κάμψη του.

Στο φωτοτροπισμό, όπως και στο γεωτροπισμό, η επίδραση του φωτός συνίσταται στην ενίσχυση ενός μονόπλευρου ερεθίσματος και στη μετατροπή αυτού σε άνιση κατανομή της αυξίνης στις δύο πλευρές του ευαίσθητου στο φως οργάνου. Το χαμηλό μήκος κύματος ορατό φως είναι το πιο αποτελεσματικό για το σκοπό αυτό.

Τα αισθητήρια <<όργανα>> στο φωτοτροπισμό, οι φωτοϋποδοχείς, είναι πιθανότατα τα καροτινοειδή και τα φλαβίνια (flavins). Μετά την διέγερση των φωτοϋποδοχέων, ένα ηλεκτρικό πεδίο που αναπτύσσεται κατά πλάτος του φωτοευαίσθητου οργάνου, οδηγεί στην ανισομέρεια της κατανομής της αυξίνης στις δύο πλευρές του οργάνου (φωτιζόμενη και σκιαζόμενη πλευρά) προκαλώντας την κάμψη του.

Κατά μία άλλη θεωρία, για την εκδήλωση του φαινομένου του φωτοτροπισμού είναι υπεύθυνη μία χρωστική που συγκεντρώνεται κάτω από την κορυφή του κολεοπίλου ή του βλαστού. Απορρόφηση της κυανής περιοχής του φάσματος του φωτός τροποποιεί τη χρωστική κατά τρόπο που επιβραδύνει τη μεταφορά της αυξίνης.

Διάχυτο φως ερχόμενο από μια πλευρά του άξονα του φυτού έχει σαν αποτέλεσμα την ενεργοποίησης περισσότερης χρωστικής στη φωτιζόμενη παρά στη σκιαζόμενη πλευρά. Έτσι λιγότερη αυξίνη μετακινείται προς τη φωτιζόμενη πλευρά με αποτέλεσμα την εμφάνιση της χαρακτηριστικής κάμψης της κορυφής του βλαστού προς το φως.



**Εικόνα 12.** Η επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων ινδολοβουτυρικού (IBA) στη ριζογένεση φυλλοφόρων μοσχευμάτων *Escalonia*.

Σε διάφορα πειράματα εφαρμογής φωτισμού έχει βρεθεί να προκαλείται διπλασιασμός της ποσότητας της μετακινούμενης αυξίνης στη σκιαζόμενη πλευρά σε σχέση με τη φωτιζόμενη. Το συνολικό όμως ποσό της αυξίνης που μετακινείται προς τα κάτω είναι το ίδιο, όπως και στους μάρτυρες που αναπτύσσονται στο σκοτάδι. Κατά συνέπεια και πάντα κατά την θεωρία αυτή, ο φωτοτροπισμός δεν συνδέεται κανονικά με καταστροφή της αυξίνης (Weier et al, 1982).

Θιγμοτροπισμός είναι η ικανότητα που έχουν όργανα ορισμένων φυτών να κάμπτονται προς ή από ένα σημείο που εφαρμόζεται ένα μηχανικό ερέθισμα προκαλώντας ασύμμετρη κατανομή της αυξίνης στην εσωτερική και εξωτερική πλευρά του ευαίσθητου οργάνου.

#### **4.7) Χρήσεις αυξινών στη γεωργική πράξη.**

Μία από τις πρώτες χρήσεις των φυτορρυθμιστικών ουσιών στην γεωργική πράξη ήταν η χρησιμοποίηση των συνθετικών αυξινών και πιο συγκεκριμένα του ινδολοβουτυρικού οξέος με ναφθυλοξικό οξύ (NAA) και ναφθυλακεταμίδιο (NAD). Οι αυξίνες αυτές αποδείχθηκαν πολύ αποτελεσματικές σε κωνοφόρα δένδρα καθώς και άλλα δύσκολα σε ριζοβολία φυτά, ιδιαίτερα καλλωπιστικά. Υπάρχουν διάφορες μορφές σκευασμάτων αυτών των συνθετικών αυξινών.

Το NAA σε ειδική για επάλειψη τομών κλαδεύματος μορφή, χρησιμοποιείται για την πρόληψη της υπερβολικής ανάπτυξης των λαίμαργων βλαστών στη μηλιά. Επίσης χρησιμοποιείται με ψεκάσμο για την αραίωση των καρπών της μηλιάς και για την πρόληψη της καρπόπτωσης πριν τη συγκομιδή καθώς και για την ενίσχυση της πρόσφυσης των ραγάδων στο αμπέλι (Σουλτανίνα).

Την ίδια χρήση έχει και το NAD, ιδιαίτερα στην αχλαδιά.

Το 2,4,5-TP και το 2,4-D χρησιμοποιούνται για την πρόληψη της καρπόπτωσης σε διάφορα δένδρα (εσπεριδοειδή κ.α.). Τα β-NOA, 4-CPA (ή PCPA) όπως επίσης και το 2,4-D, χρησιμοποιούνται για την βελτίωση της καρπόδεσης σε τομάτες και άλλα λαχανικά (πιπεριά, μελιτζάνα κ.α.), δίνοντας ταυτόχρονα άσπερμους καρπούς και καλύτερη παραγωγή, ιδιαίτερα σε καλλιέργειες εκτός εποχής (θερμοκήπια και υπαίθριες) όταν οι χαμηλές θερμοκρασίες είναι απαγορευτικές για την φυσιολογική γονιμοποίηση.

Υπάρχουν ενδείξεις ότι οι συνθετικές αυξίνες έχουν ευνοϊκή επίδραση στη βλάστηση των σπόρων πολλών φυτών αλλά το θέμα είναι υπό μελέτη.

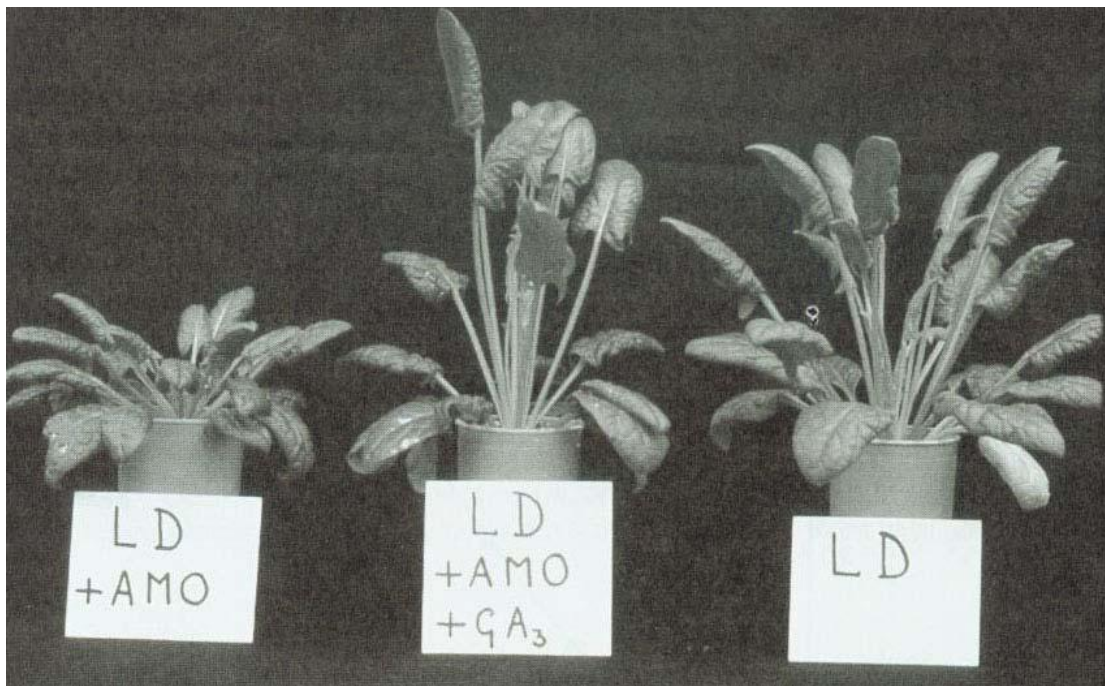
Σημαντικότερη είναι σήμερα η χρήση των αυξινών και ιδιαίτερα των NAA, IAA, IBA, ΚΑΙ 2,4-D στα διάφορα υποστρώματα που χρησιμοποιούνται για καλλιέργειες ιστών (Murashige, 1974).

Τέλος πρέπει να αναφερθεί η χρήση πολλών συνθετικών αυξινών (2,4-D, MCPA, 2,4,5-T, πικολινικού οξέος κ.α.) ως εκλεκτικών ζιζανιοκτόνων για την καταπολέμηση πλατύφυλλων ζιζανίων.

## 5° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: ΓΙΒΒΕΡΕΛΛΙΝΕΣ

### *5.1) Προέλευση των γιββερελλινών.*

Οι γιββερελλίνες είναι φυτορρυθμιστικές ουσίες οι οποίες έχουν πολύ μεγάλη σημασία στη φυσιολογία του φυτού. Οι φυτορρυθμιστικές αυτές ουσίες ανακαλύφθηκαν με τη μελέτη μιας ασθένειας του ρυζιού, πολύ συνηθισμένης στην Άπω Ανατολή, που είναι γνωστή με το όνομα *bacanae* ή ασθένεια του «τρελού ρυζιού». Συγκεκριμένα από την αρχή του 20<sup>ου</sup> αιώνα οι καλλιεργητές ρυζιού στην Ιαπωνία και σε άλλες χώρες της Ασίας παρατήρησαν ότι ορισμένα φυτάρια ρυζιού στους ορυζώνες αναπτύσσονταν με πολύ γρήγορο ρυθμό ξεπερνούσαν σε ύψος τα άλλα φυτά. Η παρουσία των υπερμεγεθών αυτών φυτών αντί να είναι προς όφελος της απόδοσης της καλλιέργειας τελικά την ζημίωνε τα φυτά αυτά ουδέποτε έφθαναν στο στάδιο της ωρίμανσης αφού σπάνια έφθαναν στην άνθηση και ποτέ δεν κατόρθωναν να σχηματίσουν σπόρους. Μετά από έρευνες του φαινομένου αυτού οι επιστήμονες κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι τα συμπτώματα αυτά προκαλούνται από την προσβολή των φυτών του ρυζιού από έναν μύκητα που η ατελής μορφή του προσδιορίστηκε αρχικά ότι ανήκει στο γένος *Fusarium* και που αργότερα προσδιορίστηκε ότι είναι *Ascochyta* και πήρε το όνομα *Gibberella fujikuroi*. Η μετάδοση της ασθένειας από φυτό σε φυτό γίνεται με τα σπόρια του μύκητα.



**Εικόνα 13.** Η επίδραση της GA3 και του παρεμποδιστή της βιοσύνθεσης των GAs AMO-1618 στην επιμήκυνση του μίσχου των φύλλων σπανακιού. Τα φυτά του σπανακιού παραμένουν στη μορφή ροζέτας όταν αναπτύσσονται σε συνθήκες βραχείας ημέρας και μόνο όταν μεταφερθούν σε συνθήκες μακράς ημέρας επιμηκύνονται οι μίσχοι τους. Αριστερά η παρεμπόδιση βιοσύνθεσης GAs από το AMO-1618. Στο κέντρο η άρση της παρεμπόδισης του AMO-1618 με εφαρμογή εξωγενούς GA3. Δεξιά η φυσιολογική εξέλιξη των μίσχων των φύλλων του σπανακιού σε συνθήκες μακράς ημέρας.

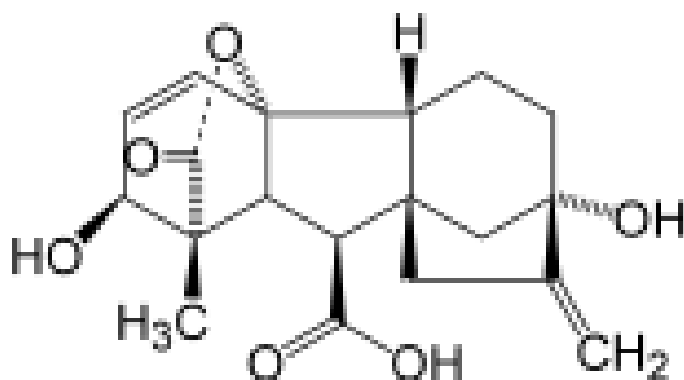
Όταν ο μύκητας *Gibberella Fujikuroi*, που προκαλεί την ασθένεια αυτή, καλλιεργηθεί *in vitro* τότε το ελεύθερο κυττάρων διήθημα της καλλιέργειας προκαλεί τα συμπτώματα της ασθένειας σε υγιή φυτάρια ρυζιού με τα οποία θα έρθει σε επαφή. Ο πρώτος που ανακάλυψε την ιδιότητα αυτή ήταν ο Γιαπωνέζος ερευνητής T. Yabuta το 1935 στο πανεπιστήμιο του Τόκιο. Ο ίδιος έδωσε το όνομα gibberellin στην άγνωστη ακόμη ουσία που παράγονταν από το μύκητα. Ο T. Yabuta μαζί με τον συμπατριώτη του Y. Sumiki, ανακοίνωσαν ότι πέτυχαν την απομόνωση σε κρυσταλλική μορφή από διήθημα καλλιεργειών του μύκητα *Gibberella Fujikuroi*, δύο βιολογικά δραστικών συστατικών, που τα ονόμασαν αντίστοιχα gibberellin A και B. Το 1954 απομονώθηκε από επιστήμονες της Εταιρίας ICI στην Αγγλία το γιββερελλικό οξύ (gibberellic acid), γνωστό σήμερα σαν GA3 και άρχισε η παραγωγή του σε μεγάλη κλίμακα από καλλιέργειες του μύκητα *Gibberella Fujikuroi*. Από τότε δεκάδες γιββερελλίνες έχουν απομονωθεί τόσο από διάφορους μύκητες όσο και από ανώτερα φυτά.

Κατά τον Moore (1979), είναι πια αποδεκτό ότι οι γιββερελλίνες απαντούν σε φυσική κατάσταση σε ένα μεγάλο αριθμό φυτικών ειδών και πιστεύεται ότι αυτές οι ουσίες είναι κοινές σε όλα τα αγγειόσπερμα και τα γυμνόσπερμα. Κατά τον ίδιο συγγραφέα ο αριθμός των γνωστών μέχρι το τέλος της δεκαετίας του '70 γιββερελλινών ανέρχονταν σε 52. Ο Sponsel ανεβάζει αυτό τον αριθμό σε 72. Έχει αποδειχθεί ότι σε ένα φυτικό όργανο ή ιστό μπορεί να περιέχονται συγχρόνως δύο ή και περισσότερες φυσικές γιββερελλίνες και η περιεκτικότητα και η αναλογία τους ποικίλλει ανάλογα με το στάδιο ανάπτυξης του οργάνου ή του ιστού.

## 5.2) Χημική δομή και βιολογική δράση των γιββερελλινών.

Η χημική δομή των γιββερελλινών είναι αρκετά πολύπλοκη. Χημικά χαρακτηρίζονται σαν ενώσεις που έχουν ένα σκελετό ο οποίος λέγεται ent-gibberellane. Οι διαφορές μεταξύ των γιββερελλινών εντοπίζονται στη θέση και τον αριθμό των διπλών δεσμών και υδροξυλίων στο μόριο της καθεμίας από αυτές.

Κατά τον Paleg (1965) γιββερελλίνες είναι ενώσεις που έχουν το σκελετό του ent-gibberellane και βιολογική δράση την διέγερση της κυτταρικής διαίρεσης ή της κυτταρικής επιμήκυνσης ή και των δύο ή κάποια άλλη βιολογική δράση που μπορεί να συνδεθεί ειδικά με τις λειτουργίες αυτές. Οι διάφορες γιββερελλίνες, εκτός του ότι παρουσιάζουν διαφορές στην ένταση της βιολογικής δράσης, παρουσιάζουν και μία εξειδίκευση στα διάφορα είδη φυτών.



Εικόνα 14. Απεικόνιση της χημικής δομής των γιββερελλινών.

Σήμερα είναι αποδεκτό ότι υπάρχουν συσχετίσεις μεταξύ χημικής και βιολογικής δράσης των γιββερελλινών και των συγγενικών τους ενώσεων. Σε γενικές γραμμές μπορεί να λεχθεί ότι:

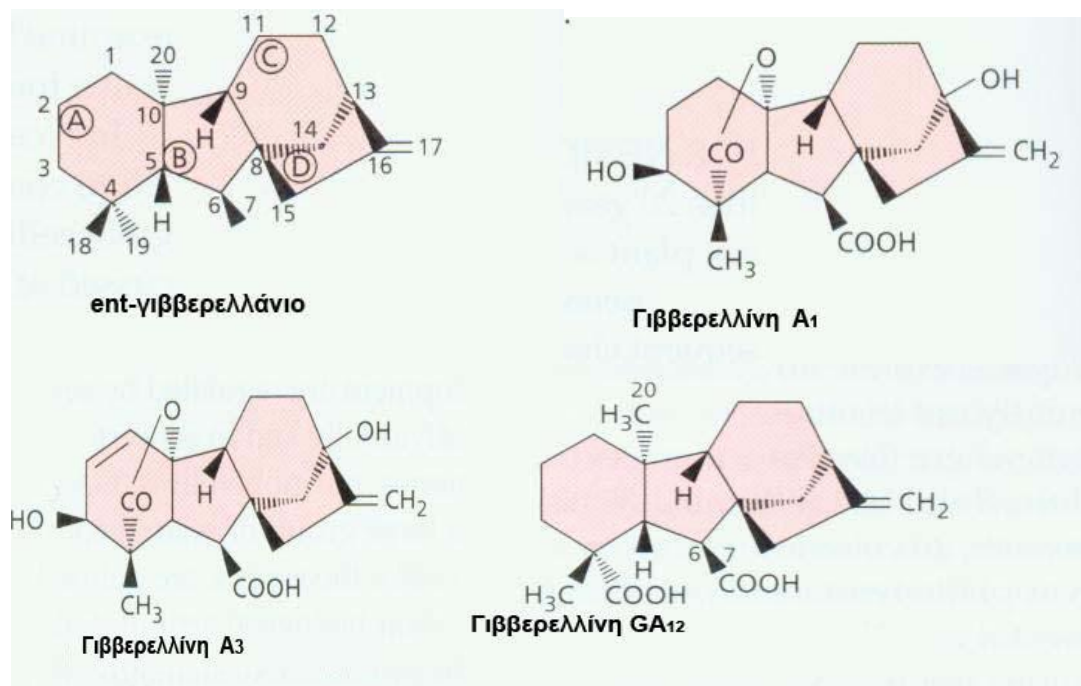
- 1) Κανένα ιδιαίτερο χαρακτηριστικό στην χημική τους δομή δεν μπορεί να χαρακτηριστεί σαν απαραίτητο για την βιολογική τους δράση, αλλά φαίνεται να υπάρχουν ορισμένες απαιτήσεις για υψηλούς βαθμούς δραστηριότητας.
- 2) Όλες οι υψηλής βιολογικής δράσης ενώσεις περιέχουν ένα ακέραιο σκελετό *ent-gibberellane* και μπορεί με βεβαιότητα να συμπεράνει κανείς ότι ο ακέραιος αυτός σκελετός είναι απαραίτητος για αυξητική δραστηριότητα.
- 3) Η καρβοξυλική ομάδα στο 7<sup>ο</sup> άτομο C είναι απαραίτητη για την βιολογική δράση των γιββερελλινών.
- 4) Στις πιο δραστικές γιββερελλίνες που εξετάστηκαν υπήρχε ένας δακτύλιος λακτόνης στο δακτύλιο A του σκελετού (Moore, 1979)

Οι γιββερελλίνες απαντούν στη φύση σε διάφορες χημικές μορφές ή καταστάσεις, και συγκεκριμένα σαν:

**A)** ελεύθερες γιββερελλίνες.

**B)** συζευγμένες γιββερελλίνες (*conjugated gibberellins*).

**Γ)** υδατοδιαλυτές ή δεσμευμένες γιββερελλίνες (*water soluble or bound gibberellins*).



**Εικόνα 15.** Η δομή του μορίου των *ent-gibberellane*, βασικού κορμού του μορίου των γιββερελλινών και των *GAI*, *GA3* και *GA12*.

Όσον αφορά τις διαφορές στην βιολογική δράση μεταξύ των γιββερελλινών και αυξινών, κατά τους Galston και Davies (1970) ενώ και οι δύο αυτές κατηγορίες φυτορρυθμιστικών ουσιών προκαλούν επιμήκυνση των κυττάρων, πολύ σπάνια, σε ολόκληρα φυτά, η εφαρμογή εξωγενούς αυξίνης θα προκαλέσει αύξηση ή επιμήκυνση των φυτών αυτών, φαινόμενο που αντίθετα λαμβάνει χώρα, σε εντυπωσιακό πολλές φορές βαθμό, με την εφαρμογή εξωγενούς γιββερελλίνης. Σε απομονωμένα τμήματα φυτικών μερών (κολεοπτίλου, επικοτύλιου, υποκοτύλιου, βλαστού), τα αποτελέσματα της εφαρμογής των δύο αυτών κατηγοριών

φυτορρυθμιστικών ουσιών στην επιμήκυνση των τμημάτων αυτών είναι διαμετρικά αντίθετα. Συγκεκριμένα, η εφαρμογή αυξινών οδηγεί σε μεγάλη και γρήγορη αύξηση του μήκους ενώ η αντίδραση στις γιββερελλίνες των απομονωμένων φυτικών αυτών μερών είναι μηδαμινή.

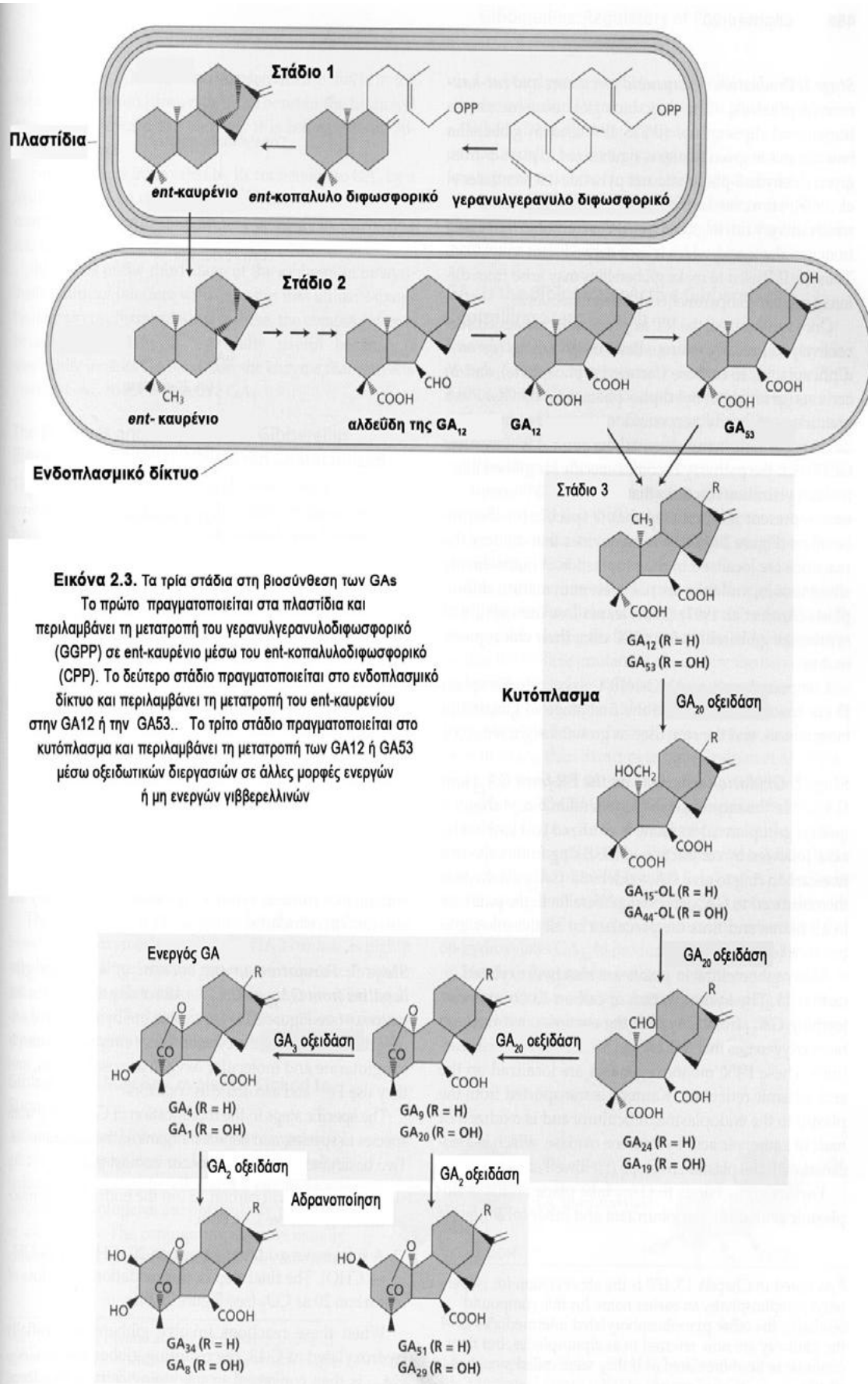
Σε ορισμένες περιπτώσεις έχει αναφερθεί συνεργιστική δράση μεταξύ αυξινών και γιββερελλινών στην αύξηση των φυτών. Σύμφωνα με ορισμένους ερευνητές, οι γιββερελλίνες δρουν με την προώθηση της βιοσύνθεσης της αυξίνης από την τρυπτοφάνη και την τρυπταμίνη.

Είχε τονιστεί ιδιαίτερα στο παρελθόν ότι οι γιββερελλίνες δρουν σαν ενδογενείς φυτορρυθμιστικές ουσίες μέσω της υποκίνησης του μεταβολισμού των αυξινών. Σύμφωνα όμως με νεώτερα δεδομένα, οι γιββερελλίνες αν και αλληλεπιδρούν άμεσα ή έμμεσα με τις αυξίνες και τις άλλες φυσικές φυτορρυθμιστικές ουσίες, παρουσιάζουν τη δική τους αυτοδύναμη φυτορρυθμιστική δράση. Έτσι, αν και σε ορισμένες περιπτώσεις όπως η υποκίνηση της παρθενοκαρπίας στην μηλιά, η εφαρμογή GA3 υποκινεί την παραγωγή IAA και σε ορισμένες άλλες περιπτώσεις τα φυσιολογικά αποτελέσματα του GA3 είναι παρόμοια με εκείνα του IAA, όπως στη περίπτωση της καρπόδεσης και της επικράτησης του ακραίου οφθαλμού, όταν πρόκειται για διαγνωστικές αντιδράσεις των γιββερελλινών η διάκριση τους από τις αυξίνες είναι ξεκάθαρη (Jones, 1973). Οι γιββερελλίνες υποκινούν την παραγωγή της α-αμυλάσης στην περίπτωση του ενδοσπερμίου των σπόρων της κριθής, ομαλοποιούν την ανάπτυξη σε γενετικά ή φυσιολογικά νάνα φυτά, υποκινούν την βλάστηση πολλών σπόρων που βρίσκονται σε λήθαργο. Σε όλες τις περιπτώσεις η αυξίνη δεν έχει σημαντική επίδραση. Εκείνο όμως που αποδεικνύει πλήρως την ανεξάρτητη δράση των γιββερελλινών σαν φυσικών φυτορρυθμιστικών ουσιών είναι το γεγονός ότι εφαρμογή παρεμποδιστών της βιοσύνθεσης των γιββερελλινών, που είναι γνωστοί με το όνομα επιβραδυντές αύξησης (growth retardants), σχετίζεται απόλυτα με τη μείωση του ρυθμού αύξησης των βλαστών. Πρόσθετη απόδειξη αποτελεί και η αναστροφή της μείωσης αυτής από εξωγενή εφαρμογή γιββερελλίνης καθώς και η σχέση μεταξύ του νανισμού ορισμένων φυτών όπως ο αραβόσιτος και το ρύζι και της παρατηρούμενης απουσίας ή μειωμένης παρουσίας ενδογενών γιββερελλινών στα φυτά αυτά.

### **5.3) Βιοσύνθεση των γιββερελλινών.**

Οι γνώσεις για τη βιοσύνθεση των γιββερελλινών στα φυτά στηρίζονται κυρίως σε μελέτες ενζυμικών συστημάτων από ελεύθερα των κυττάρων εκχυλίσματα ανώριμων σπόρων κυρίως άγριου αγγουριού (*Marah macrocarpus*) καθώς και μπιζελιού και πεπονιού.

Κατά τον T.C. Moore (1979), η βιοσύνθεση των ισοπρενοειδών όπως γίνεται στη σύνθεση του αμπισισικού οξέος (ABA) και του ισοπεντενυλικού μέρους της αλυσίδας των κυτοκινινών, γίνεται με τον ίδιο τρόπο με αυτόν της σύνθεσης των γιββερελλινών και αρχίζει από ένα κοινό πρόγονο, το mevalonate. Το ενδιάμεσο προϊόν, το farnesyl pyrophosphate, είναι επίσης κοινό. Από το farnesyl pyrophosphate, κατά τη βιοσύνθεση των γιββερελλινών, παράγεται geranyl pyrophosphate και από αυτό με κύκλωση, παρουσία συνθετάσης του καουρενίου, παράγεται το καουρένιο που είναι η πρόδρομος ένωση των γιββερελλινών. Όλες οι αντιδράσεις που οδηγούν από το mevalonate στο καουρένιο γίνονται παρουσία ενζύμων που για να δράσουν χρειάζονται ATP και ένα δισθενές κατιόν ( $Mg^{++}$  ή  $Mn^{++}$ ). Ο μεταβολισμός του καουρενίου σε γιββερελλίνη γίνεται με μια σειρά οξειδωτικών αντιδράσεων παρουσία οξειδασών, οξυγόνου και ανηγμένου πυριδινονουκλεοτιδίου (NADPH).



Εικ 16. τα τρία στάδια στη βιοσύνθεση των Gas.



Κατά τον Moore, 1979 για την βιοσύνθεση των γιββερελλινών από το mevalonate ακολουθείται η παρακάτω διαδικασία :

- mevalonate-5-phosphate
- Δ3-isopentenyl pyrophosphate
- 3,3-dimethylallyl
- geranyl pyrophosphate
- farnesyl pyrophosphate
- geranyl, geranyl pyrophosphate
- copalyl pyrophosphate
- kaurenol
- kaurenal
- kaurenoic acid
- 7-β-OH –kaurenoic acid
- GA3

Τα προαναφερθέντα αφορούν τη βιοσύνθεση των γιββερελλινών όπως αυτή μελετήθηκε σε ελεύθερα κυττάρων ενζυμικά συστήματα από εκχυλίσματα ανώριμων σπόρων. Σύνθεση καουρενίου όμως έχει αναφερθεί και σε ενζυμικά συστήματα ελεύθερα κυττάρων από εκχυλίσματα νεαρών βλαστών μπιζελιών και άλλων φυτών. Επειδή το καουρένιο είναι η πρόδρομος ένωση της γιββερελλίνης, η ικανότητα βλαστών να το παράγουν είναι σοβαρή ένδειξη παραγωγής και γιββερελλίνης από αυτούς με τον ίδιο τρόπο όπως και στους σπόρους. Έχει όμως βρεθεί ότι η ικανότητα των ενζυμικών συστημάτων, τα οποία προέρχονται από κορυφές βλαστών φασολιού που μεγάλωσαν στο φως, για παραγωγή καουρενίου από το mevalonate, είναι πολλαπλάσια εκείνης των συστημάτων που προέρχονται από κορυφές βλαστών φασολιού που μεγάλωσαν στο σκοτάδι. Επίσης ο φωτισμός των φυταρίων που μεγαλώνουν στο σκοτάδι προκάλεσε την εξίσωση της παραγωγής καουρενίου στα ενζυμικά συστήματα που προέρχονται από εκχυλίσματα τέτοιων φυταρίων σε σχέση με την παραγωγή καουρενίου σε αντίστοιχα συστήματα φυτών μεγαλωμένων στο φως.

Έτσι ενισχύθηκε η άποψη ότι τουλάχιστον μερική, αν όχι ολόκληρη, σύνθεση του καουρενίου γίνεται στους χλωροπλάστες. Σήμερα πιστεύεται με μεγάλη βεβαιότητα ότι μερικά, αν όχι στο σύνολο, η βιοσύνθεση των γιββερελλινών στα ανώτερα φυτά και ίσως και κάποιες μεταβολικές μετατροπές των γιββερελλινών, εντοπίζονται στους χλωροπλάστες. Αυτό πράγματι είναι πολύ πιθανό, αφού λόγω της φωτοσύνθεσης, τα επίπεδα των ATP και NADPH που απαιτούνται για τις ενζυμικές αντιδράσεις μετατροπής του mevalonate σε καουρένιο και από εκεί σε γιββερελλίνη είναι υψηλά στους χλωροπλάστες.

Παρεμπόδιση της βιοσύνθεσης των γιββερελλινών μπορεί να προκληθεί, όπως αναφέρθηκε ήδη, από την εφαρμογή μιας κατηγορίας φυτορρυθμιστικών ουσιών που επιβραδύνουν την αύξηση και λέγονται επιβραδυντές αύξησης (growth retardants). Η παρεμπόδιση της βιοσύνθεσης από τις ουσίες αυτές μπορεί να γίνει είτε με την παρεμπόδιση της σύνθεσης του καουρενίου, είτε με την παρεμπόδιση του μεταβολισμού του καουρενίου προς γιββερελλίνη σε ένα από τα ενδιάμεσα στάδια.

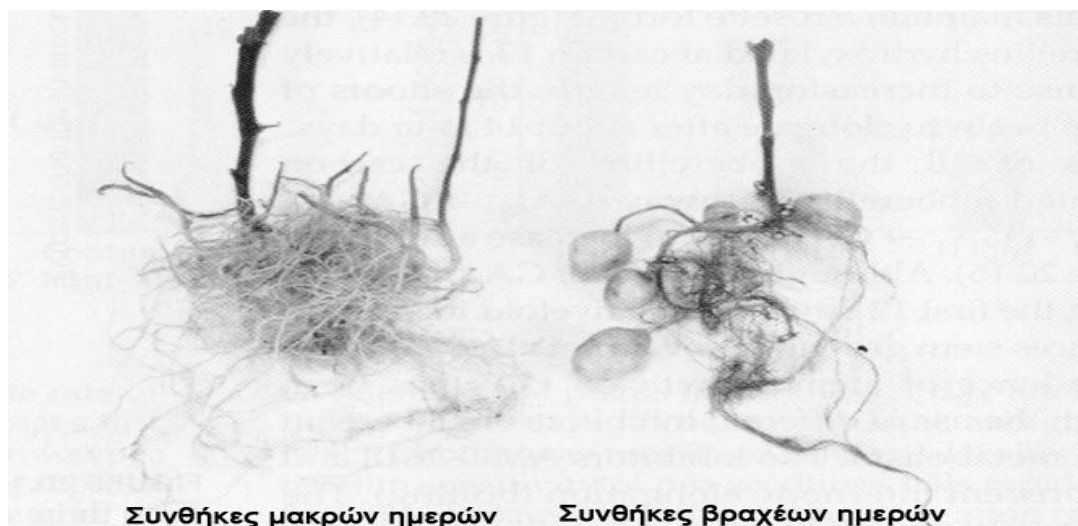
#### 5.4) Αντιδράσεις των φυτών στην εφαρμογή των γιββερελλινών.

Η πιο εντυπωσιακή αντίδραση των φυτών σε εφαρμογή γιββερελλινών είναι η επιμήκυνση των βλαστών και ειδικά σε νάνα γενετικά φυτά. Έχει αποδειχθεί ότι οι γιββερελλίνες προκαλούν τη διέγερση της κυτταρικής διαίρεσης και επιμήκυνσης. Το ποια από τις δύο αυτές λειτουργίες θα επικρατήσει καθορίζεται από παράγοντες όπως η ηλικία των κυττάρων ή των ιστών και το στάδιο ή η φάση της ανάπτυξης. Τα νεαρά κύτταρα αντιδρούν στην γιββερελλίνη με την αύξηση της κυτταρικής διαίρεσης ενώ τα μεγαλύτερα σε ηλικία με επιμήκυνση. Η επιμήκυνση των βλαστών σαν συνέπεια της εφαρμογής εξωγενούς γιββερελλίνης, συνδέεται με αύξηση του ρυθμού της κυτταρικής διαίρεσης και συγχρόνως και του ρυθμού επιμήκυνσης των κυττάρων.

Η κορυφή του βλαστού, μαζί με τις καταβολές φύλλων, ρυθμίζει τις αυξητικές δραστηριότητες που συμβαίνουν κάτω από αυτή με περισσότερους τρόπους πέραν της παραγωγής αυξίνης. Στον ηλίανθο για παράδειγμα οι γιββερελλίνες μπορούν άριστα να υποκαταστήσουν την κορυφή των βλαστών αν αυτή αποκοπεί. Αποκοπή της κορυφής των βλαστών του ηλίανθου σημαίνει σταμάτημα της αύξησης και προσθήκη γιββερελλίνης αποκαθιστά την αύξηση ενώ προσθήκη αυξίνης δεν έχει το ίδιο αποτέλεσμα (Weir et al., 1982).

Οι γιββερελλίνες υποκινούν την κυτταρική διαίρεση στην περιοχή αμέσως κάτω από το κορυφαίο μερίστωμα. Είναι αυτή η περιοχή όπου πραγματοποιούνται κυτταρικές διαιρέσεις αρκετές για να καλύψουν ένα σημαντικό μέρος των αναγκών σε κύτταρα της πρωτογενούς αύξησης.

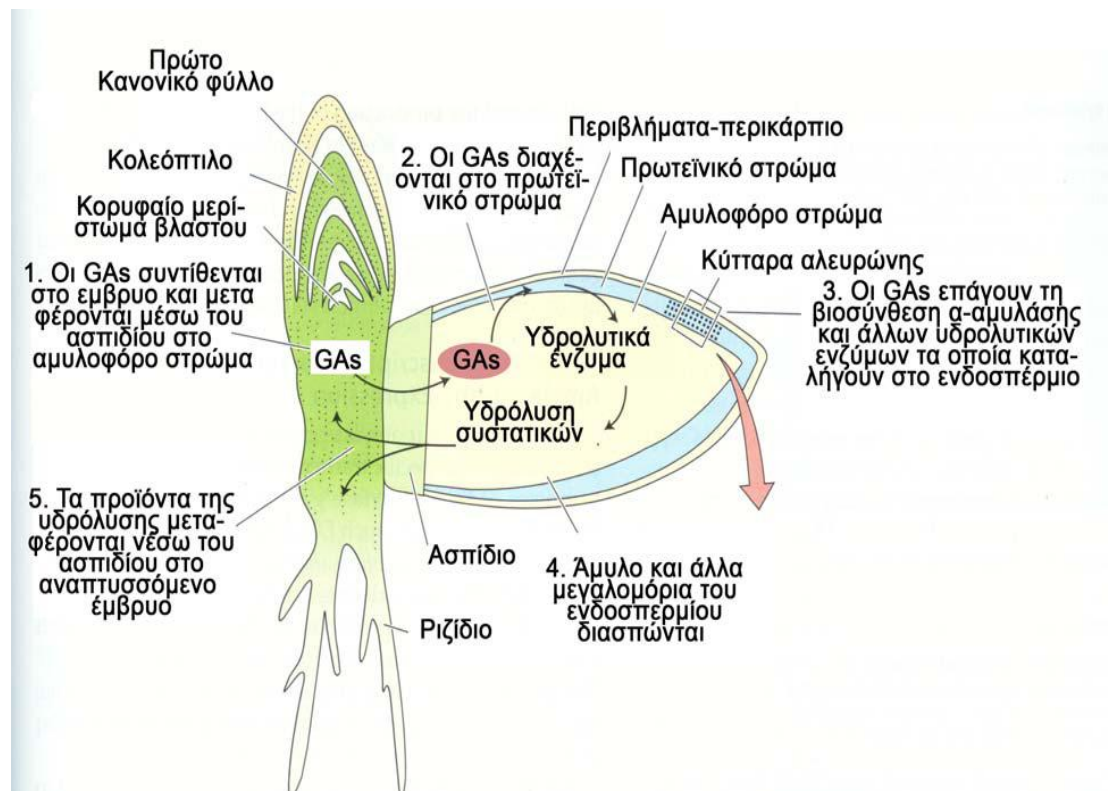
Εφαρμογή γιββερελλινών σε φυτά στα οποία έχει γίνει εφαρμογή επιβραδυντών αύξησης (φυτορρυθμιστικών ουσιών που ανταγωνίζονται την δράση των γιββερελλινών σταματώντας την κυτταρική διαίρεση στην κάτω από την κορυφή περιοχή του βλαστού) προκαλεί αποκατάσταση τόσο της κυτταρικής διαίρεσης όσο και της επιμήκυνσης στα μεσογονάτια διαστήματα και στην κάτω από την κορυφή περιοχή.



**Εικόνα 17.** Η δημιουργία κονδύλων στην πατάτα προωθείται σε συνθήκες βραχείας ημέρας. Στις συνθήκες αυτές η δημιουργία κονδύλων συνδέεται με χαμηλή στάθμη ενδογενών γιββερελλινών.

Όσον αφορά τη σχέση που υπάρχει μεταξύ αυξινών και γιββερελλινών στην επιμήκυνση των βλαστών, είναι προφανές ότι και οι δύο αυτές φυτορρυθμιστικές ουσίες δρουν συχνά ταυτόχρονα στον ίδιο βλαστό. Σε μερικές περιπτώσεις οι γιββερελλίνες μπορούν να υποκινούν την κυτταρική διαίρεση, οπότε περισσότερα κύτταρα παράγονται πάνω στα οποία μπορεί να δράσει η αυξίνη. Στο κολεόπτιλο οι γιββερελλίνες δρουν σε ένα πρώιμο στάδιο ανάπτυξης ενώ το στάδιο της ευαισθησίας στην αυξίνη που αναφέρθηκε έρχεται πιο αργά στην ζωή των κυττάρων. Επισημαίνεται ότι οι γιββερελλίνες δεν έχουν επίδραση στην αύξηση των ριζών των φυτών και δεν προκαλούν ούτε διέγερση ούτε παρεμπόδιση της αύξησης αυτής.

Κατά τους Galston και Davies (1970) το φωτοπεριοδικό ερέθισμα για την ανάπτυξη ανθικού στελέχους και για την άνθηση σε πολλά φυτά «μακράς ημέρας» μπορεί να υποκατασταθεί πλήρως από εφαρμογή γιββερελλίνης. Η επίδραση της γιββερελλίνης στην ανάπτυξη του ανθοφόρου στελέχους συνίσταται στη αύξηση αριθμού των κυτταρικών διαιρέσεων και στην επιμήκυνση των παραγόμενων από αυτές τις διαιρέσεις κυττάρων. Υπάρχουν πολλά στοιχεία που δείχνουν ότι στα φυτά μακράς ημέρας η αύξηση του χρόνου φωτισμού πάνω από ένα όριο διεγείρει την παραγωγή της γιββερελλίνης που με τη σειρά της προκαλεί τις παραπάνω αντιδράσεις του φυτού. Αντίθετα η γιββερελλίνη δεν είναι ικανή να προκαλέσει άνθηση σε φυτά «βραχείας ημέρας» και στην πράξη φαίνεται να δρα προς την αντίθετη κατεύθυνση.



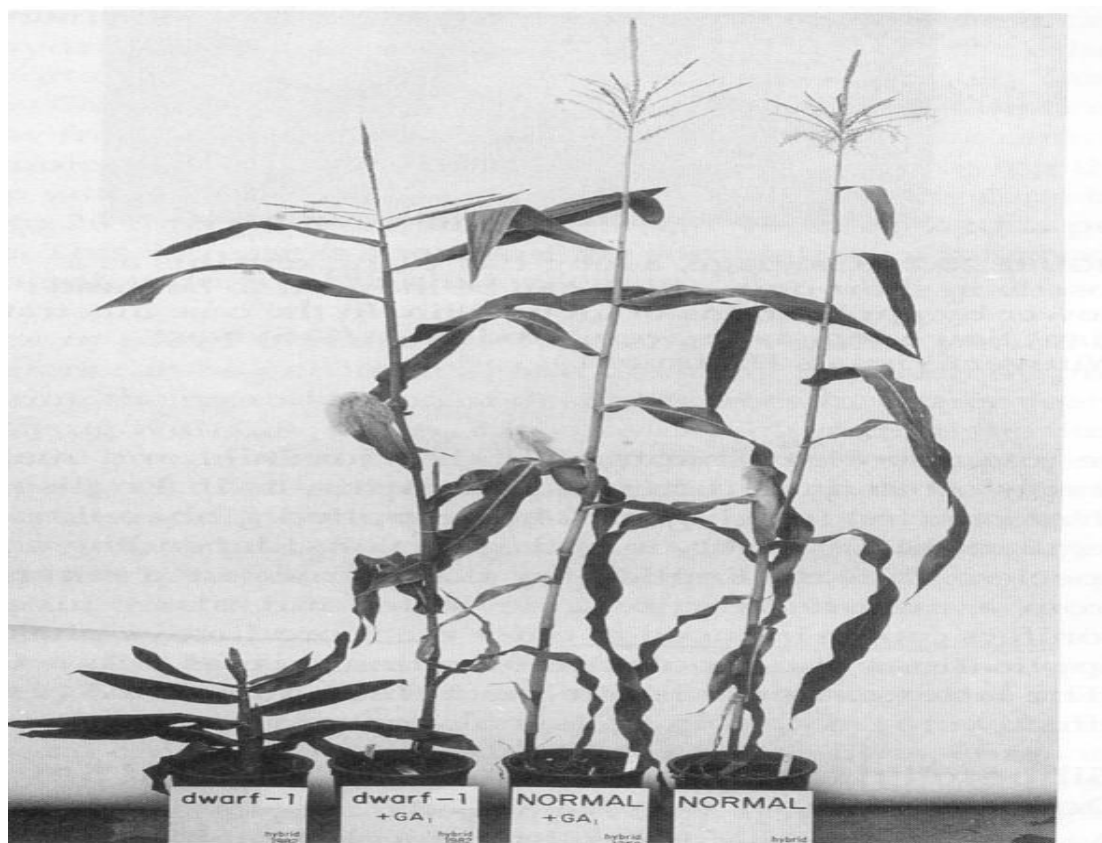
**Εικόνα 18.** Ο μηχανισμός δράσης των GAs στη βλάστηση σπερμάτων αγρωστωδών.

Οι αντιδράσεις των φυτών στην εφαρμογή γιββερελλίνης δείχνουν ότι αυτή προκαλεί αποτελέσματα που φυσιολογικά ελέγχονται από το Φυτόχρωμα ή υποκινούνται από το ψύχος. Έτσι η γιββερελλίνη υποκαθιστά την δράση του ερυθρού φωτός στην προώθηση της βλάστησης φωτοευαίσθητων σπόρων μαρουλιού καθώς και τις ανάγκες σε ψύχος για να ανθίσει το καρότο. Υπάρχουν αποδείξεις ότι οι αντιδράσεις του φυτού στο ερυθρό φως και τις χαμηλές θερμοκρασίες γίνονται μέσο

της υποκίνησης της σύνθεσης της γιββερελλίνης. Σύνθεση γιββερελλινών ή ενεργοποίηση αδρανών μορφών τους παρατηρείται σαν αντίδραση των σπόρων σε έκθεση σε χαμηλές θερμοκρασίες και σε ερυθρό φως καθώς και στην διακοπή του ληθάργου των οφθαλμών από τις φυτορρυθμιστικές αυτές ουσίες. Οι γιββερελλίνες τέλος μπορούν να υποκινήσουν την παρθενοκαρπική ανάπτυξη καρπών μόνες ή σε συνδυασμό με την εφαρμογή αυξινών. Παράδειγμα αποτελεί οι εφαρμογές γιββερελλικού οξέος (GA<sub>3</sub>) στα άσπερμα σταφύλια και στη μηλιά.

### 5.5) Γιββερελλίνες και νανισμός των φυτών.

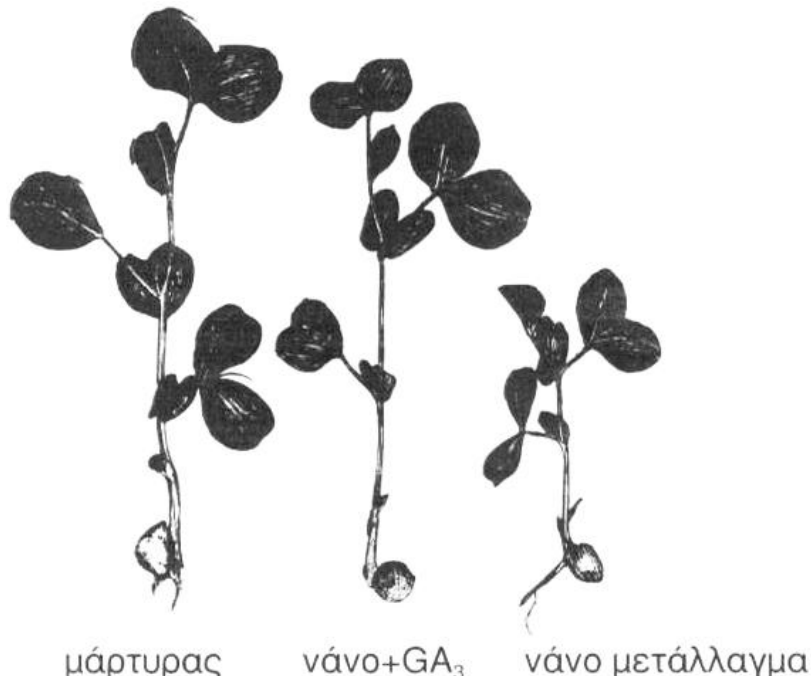
Πολλά καλλιεργούμενα φυτά έχουν κανονικούς και γενετικά νάνους βιότυπους ή ποικιλίες. Οι διαφορές στο ύψος που οφείλονται σε γενετικά αίτια εξαφανίζονται ή ελαχιστοποιούνται αν τα φυτά αυτά μεγαλώσουν στο σκοτάδι. Επίσης κανονικά φυτά που μεγαλώνουν στο σκοτάδι δεν δείχνουν να αντιδρούν στην εξωγενή εφαρμογή γιββερελλινών ενώ αντίθετα, νάνα φυτά που μεγαλώνουν στο φως αντιδρούν έντονα με επιμήκυνση των βλαστών τους όταν γίνει εφαρμογή γιββερελλίνης.



**Εικόνα 19.** Η επίδραση της εξωγενούς GA<sub>3</sub> στην ανάπτυξη νάνων και κανονικών φυτών καλαμποκιού. Από αριστερά προς τα δεξιά νάνο φυτό μάρτυρας, η μορφή νάνου φυτού μετά από εφαρμογή εξωγενούς GA<sub>3</sub>, κανονικό φυτό που δέχτηκε εφαρμογή εξωγενούς GA<sub>3</sub> και δεξιά κανονικό φυτό μάρτυρας.

Σε μερικά φυτά όπως ο αραβόσιτος, ο νανισμός έχει αποδειχθεί ότι συνδέεται με την έλλειψη γιββερελλίνης. Σε ορισμένους βιότυπους του αραβόσιτου ο νανισμός είναι εμφανής, ανεξάρτητα αν τα φυτά μεγαλώνουν στο σκοτάδι ή στο φως και παύει να υπάρχει αν εφαρμοσθούν οι κατάλληλες συγκεντρώσεις γιββερελλινών ή ουσιών πρόδρομων των γιββερελλινών. Έχει βρεθεί ότι η περιεκτικότητα κανονικών φυτών

σε γιββερελλίνες είναι μεγαλύτερη από την περιεκτικότητα νάνων βιότυπων των ίδιων φυτών και ότι τόσο κανονικά όσο και νάνα φυτά, που μεγαλώνουν στο σκοτάδι, έχουν μικρότερη περιεκτικότητα σε γιββερελλίνες από τα ίδια φυτά που μεγαλώνουν στο φως. Νάνες μορφές αραβόσιτου και μπιζελιού χρησιμοποιούνται για τον προσδιορισμό της συγκέντρωσης των γιββερελλινών σε φυτικά εκχυλίσματα (Weier et al, 1982).



*Εικόνα 20: Πείραμα, που δείχνει την επίδραση της γιββερελλίνης στην αύξηση νάνας ποικιλίας μπιζελιού.*

### 5.6) Σημεία παραγωγής και μετακίνηση των γιββερελλινών στα φυτά.

Από τότε που ανακαλύφθηκαν οι γιββερελλίνες, έγιναν προσπάθειες να εντοπισθούν τα μέρη του φυτού στα οποία γίνεται η βιοσύνθεσή τους. Σήμερα είναι γνωστό ότι η φυσική γιββερελλίνη του μπιζελιού συντίθεται κυρίως στην αναπτυσσόμενη κορυφή του βλαστού καθώς επίσης, σε μικρότερες όμως ποσότητες, και στα νεαρά φύλλα τόσο του ακραίου οφθαλμού όσο και στα παλαιότερα αλλά όχι τελείως αναπτυγμένα φύλλα του βλαστού.

Βιοσύνθεση γιββερελλίνης έχει επίσης βρεθεί ότι γίνεται και στις κορυφές των ριζών και μάλιστα στα ακραία 3-4 mm της ρίζας καθώς όπως ήδη αναφέρθηκε και στους αναπτυσσόμενους καρπούς και σπόρους. Στην τελευταία αυτή περίπτωση η βιοσύνθεση γίνεται στις κοτυληδόνες ή το ενδοσπέρμιο.

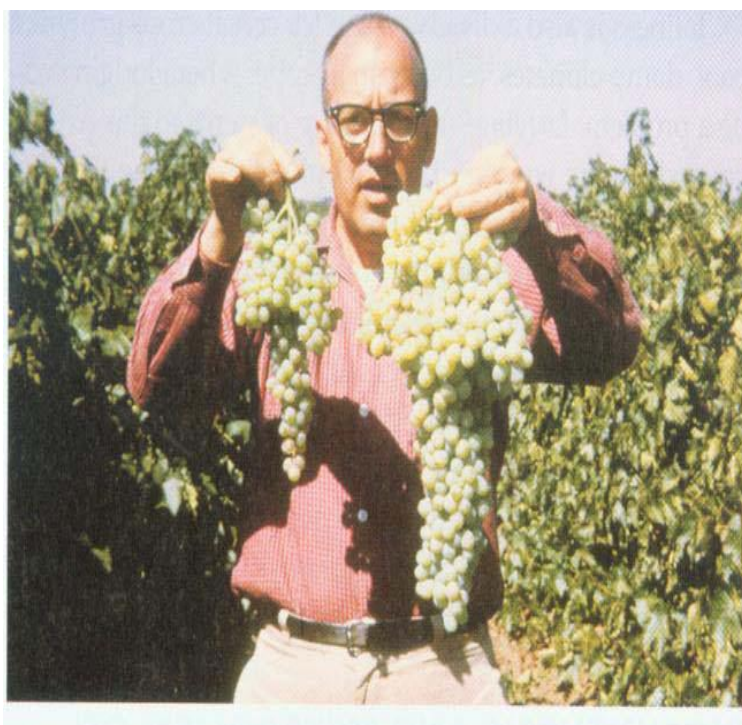
Όσον αφορά την μετακίνηση των γιββερελλινών αυτές μετακινούνται μέσα από το φλοιό με τον ίδιο τρόπο που μετακινούνται και οι άλλοι οργανικοί μεταβολίτες. Πολλοί ερευνητές πιστεύουν ότι η μετακίνηση εξωγενώς εφαρμοζόμενων γιββερελλινών συνδέεται με την μετακίνηση των υδατανθράκων. Πιο πρόσφατες έρευνες οδηγούν στο συμπέρασμα ότι η μετακίνηση γίνεται τόσο από τα αγγεία του φλοιού όσο και από αγγεία του ξύλου. Πάντως είναι γενικά αποδεκτό ότι η μετακίνηση των γιββερελλινών, σε αντίθεση με την μετακίνηση της ενδογενούς αυξίνης, δεν είναι πολική και έχει μια ταχύτητα 10-50 mm ανά 24ωρο.

### 5.7) Τρόπος δράσης των γιββερελλινών .

Οι γιββερελλίνες ρυθμίζουν ένα μεγάλο αριθμό διαφόρων μορφογενετικών αντιδράσεων όπως η βλάστηση των σπόρων, η κυτταρική διαίρεση, η κυτταρική επιμήκυνση και η έναρξη σχηματισμού ανθικών καταβολών. Ωστόσο μόνο ένα φαινόμενο έχει αναλυθεί και κατανοηθεί πλήρως και αυτό είναι η υποκίνηση της υδρόλυσης του αμύλου στο ενδοσπέρμιο των σπόρων του κριθαριού σαν συνέπεια της δράσης της γιββερελλίνης.

Είναι σήμερα αποδεκτό ότι ο έλεγχος της υδρόλυσης του αμύλου, σαν συνέπεια της δράσης της γιββερελλίνης, σχετίζεται με τη ρύθμιση της παραγωγής ενζύμων. Καθώς ένας σπόρος κριθής ξεκινά να βλαστάνει, το έμβρυο αρχίζει να αυξάνεται αλλά έχει περιορισμένα αποθέματα τροφών. Τα κύρια αποθέματα είναι το αμυλώδες ενδοσπέρμιο, μια ομάδα κυττάρων γεμάτων άμυλο, αποθησαυριστικές πρωτεΐνες και μερικά νουκλεϊνικά οξέα. Ένα ειδικό στρώμα από ζωντανά κύτταρα, το στρώμα των κυττάρων της αλευρώνης, περιβάλλει τον κυρίως ενδοσπερματικό ιστό.

Η εφαρμογή γιββερελλίνης σε ενδοσπέρμια σπόρων κριθαριού από τους οποίους έχουν αφαιρεθεί τα έμβρυα προκαλεί την ενεργοποίηση της αμυλάσης, του ενζύμου δηλαδή που καταλύει την υδρόλυση του αμύλου που περιέχει το ενδοσπέρμιο (Galston και Davies, 1970). Έχει βρεθεί ότι η γιββερελλίνη παράγεται στο scutelum του σπόρου του κριθαριού τις 2 πρώτες μέρες της βλάστησης του σπόρου και μετά συνεχίζει να παράγει την φυτορρυθμιστική αυτή ουσία το έμβρυο. Η γιββερελλίνη δρα στα κύτταρα της αλευρώνης που είναι τα μόνα μαζί με τα κύτταρα του εμβρύου, ζωντανά κύτταρα του σπόρου και αυτά με την σειρά τους παράγουν και εκκρίνουν υδρολυτικά ένζυμα απαραίτητα για την «πέψη» των αποθεμάτων τροφών του ενδοσπερμίου. Τα κύτταρα της αλευρώνης, ακόμα και μετά την απομόνωση και την απομάκρυνση τους από τον υπόλοιπο σπόρο, μπορούν, υπό την επίδραση της γιββερελλίνης, να παράγουν πολλά υδρολυτικά ένζυμα, μεταξύ των οποίων η α-αμυλάση, η πρωτεάση, η β-1,3-γλυκανάση και η ριβονουκλεάση. Για την διατήρηση της παραγωγής των υδρολυτικών αυτών ενζύμων από τα κύτταρα της αλευρώνης απαιτείται η συνεχής παρουσία της γιββερελλίνης.



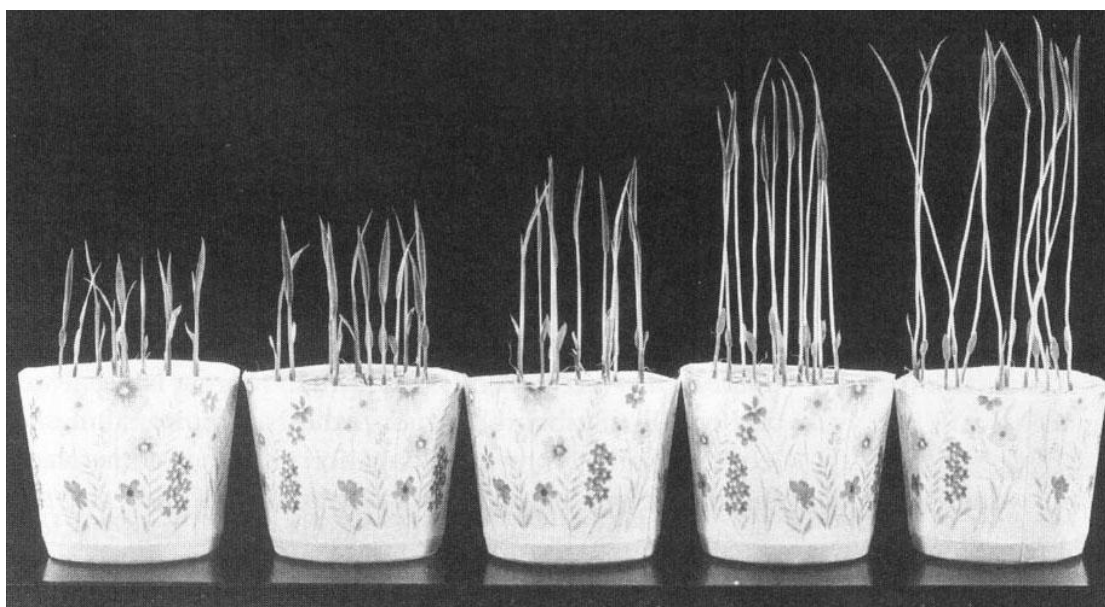
**Εικόνα 21.** Το αποτέλεσμα της εφαρμογής με ψεκασμό εξωγενούς γιββερελλίνης σε άσπερμη ποικιλία σταφυλιού. Αριστερά ο μάρτυρας και δεξιά το αποτέλεσμα μετά την εφαρμογή γιββερελλίνης.

### 5.8) Χρήσεις των γιββερελλινών στη πράξη.

Η πιο διαδεδομένη στην γεωργική πράξη γιββερελλίνη είναι το γιββερελλικό οξύ (gibberellic acid, GA3) και ακολουθεί για ορισμένες μόνο χρήσεις το μίγμα γιββερελλινών A4 και A7 (GA4/7).

Το GA3 χρησιμοποιείται σήμερα περισσότερο για τη δράση του στην άνθηση και των σχηματισμό των καρπών παρά στην βλάστηση και την επιμήκυνση των βλαστών. Συγκεκριμένα χρησιμοποιείται για την επίσπευση της άνθησης σε ορισμένα φυτά καθώς και σε πειράματα υβριδισμού για τον συγχρονισμό της άνθησης των καθαρών σειρών που πρόκειται να διασταυρωθούν για την παραγωγή σπόρου υβριδίου, όπως του αγγουριού. Στο αγγούρι επίσης χρησιμοποιείται για να ευνοηθεί ο σχηματισμός περισσότερων θηλυκών ανθέων. Σε φυτά όπως η αγκινάρα και το σέλινο, η εφαρμογή του οδηγεί σε αύξηση και πρωίμηση της παραγωγής. Επίσης χρησιμοποιείται σαν υποκατάστατο της χαραγής στις Σουλτανίνα και την Κορινθιακή σταφίδα μόνο σε συνδυασμό με κάποια αυξίνη καθώς και για την βελτίωση της ποιότητας των παραγόμενων σταφυλιών. Χρησιμοποιείται επίσης για την αύξηση της καρπόδεσης σε δένδρα αλλά και άλλα φυτά.

Για την πρωίμηση της άνθησης αλλά και για την αύξηση του μήκους του ανθικού στελέχους, γιββερελλίνες χρησιμοποιούνται σε καλλωπιστικά φυτά ιδιαίτερα όταν οι συνθήκες φωτισμού δεν ευνοούν την άνθηση. Μεγάλες προοπτικές έχει σήμερα η εφαρμογή γιββερελλινών για την αύξηση της παραγωγής σε φυλλώδη λαχανικά και για την διακοπή του ληθάργου στην πατάτα καθώς και στους σπόρους άλλων φυτών. Στην βιομηχανία της μύρας, το άμυλο του ενδοσπερμίου των σπόρων της κριθής πρέπει να υδρολυθεί προς μια διαλυτή μορφή σακχάρου πριν την μετατροπή του σε αλκοόλη από τα γλυκολυτικά ένζυμα που περιέχει η μαγιά της μύρας. Η φυσιολογική παραγωγή της α-αμυλάσης γίνεται κατά την βλάστη των σπόρων της κριθής. Η προσθήκη GA3 επιταχύνει τη σύνθεσή της από τα κύτταρα της αλευρώνης και η τεχνική αυτή αξιοποιείται σήμερα εμπορικά (Weier et al, 1982).



**Εικόνα 22.** Η επίδραση διαφόρων συγκεντρώσεων GAs στην επιμήκυνση του στελέχους φυταρίων ρυζιού. Στα φυτάρια ηλικίας 4 ημερών έγινε ψεκασμός με διαφορετικές συγκεντρώσεις GAs και αφέθηκαν για περαιτέρω ανάπτυξη επί μία ημέρα (αριστερά ο μάρτυρας).

## 6° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: ΚΥΤΟΚΙΝΙΝΕΣ

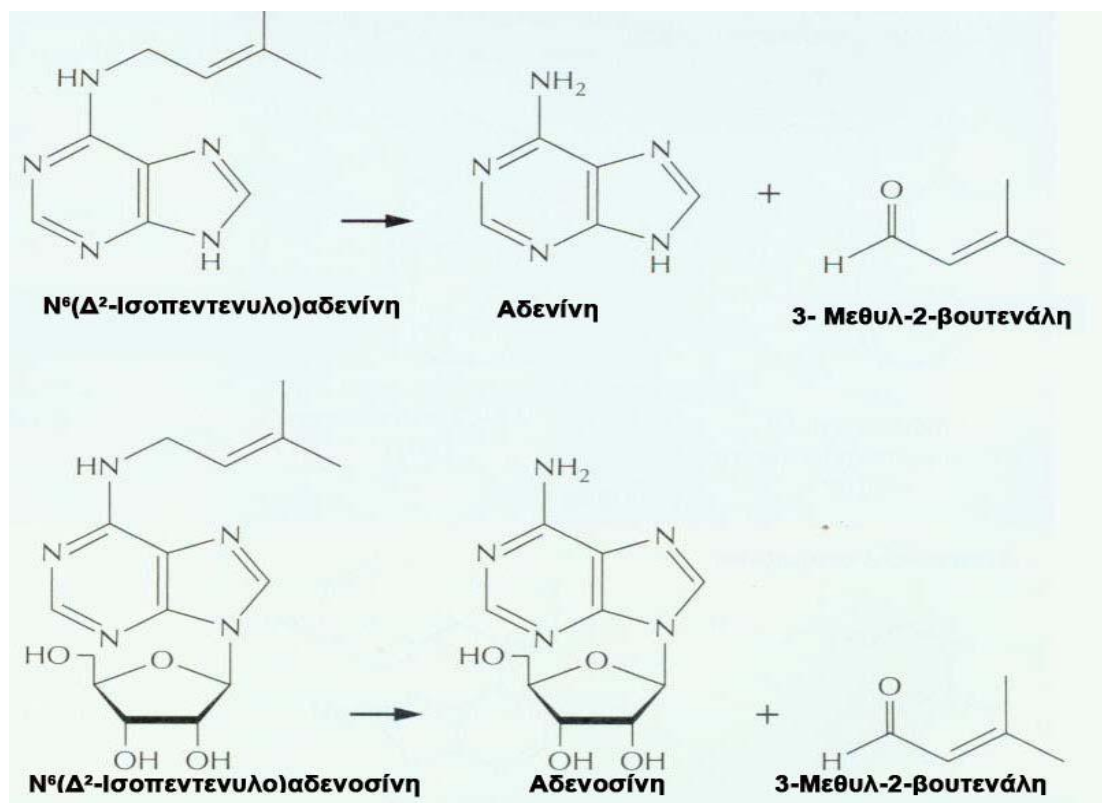
### 6.1) Ανακάλυψη των φυσικών κυτοκινινών.

Το παράδοξο στην περίπτωση που αναφέρθηκε παραπάνω, στην απομόνωση δηλαδή της kinetin από το DNA του σπέρματος της ρέγκας ήταν ότι μόνο παλιό ή αποστειρωμένο σε κλίβανο DNA περιείχε την ουσία αυτή, πράγμα που ενίσχυσε τις ενδείξεις ότι η kinetin είναι φυσικό παράγωγο του DNA, αν και ορισμένοι πιστεύουν ότι μπορεί τελικά να παραχθεί και in vivo.

Παρόμοιες βιολογικές ιδιότητες με την kinetin βρέθηκε ότι έχουν και άλλα παράγωγα της αδενίνης όπως η benzyladenine (BAP) που προέρχονται και αυτά από υποκατάσταση της N6 θέσης της από κάποια ομάδα. Τελικά στις αρχές τις δεκαετίας του 60, ο Letham στη Νέα Ζηλανδία και ο Miller στις Η.Π.Α, απομόνωσαν μια φυσική κυτοκινίνη από φυτά του αραβοσίτου που τα ονόμασαν zeatin (από το *zea mays*), η οποία προσδιορίστηκε ότι είναι η 6-(4-hydroxyl-3-methyl-trans-2-butenylamino)-purine.

Μέχρι σήμερα η zeatin καθώς και ορισμένα παράγωγά της (zeatin, ribosite, zeatin ribonucleotide) έχουν απομονωθεί από πολλά φυτά. Ένα τέτοιο παράγωγο, το zeatin ribosite, απομονώθηκε και στο γάλα της καρύδας.

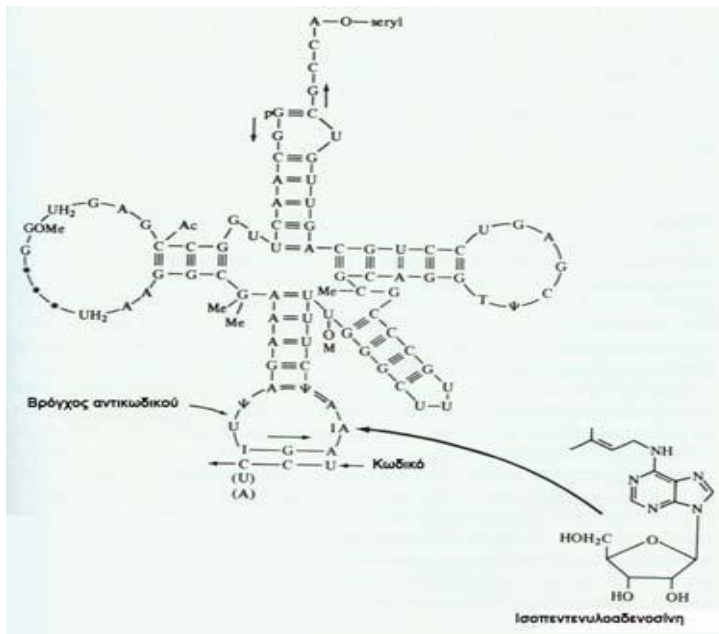
Εκτός της zeatin και άλλες κυτοκινίνες έχουν βρεθεί στη φύση και όλες είναι παράγωγα της αδενίνης και προέρχονται από υποκατάσταση της N6 θέσης της. Έχει γίνει πια βεβαιότητα ότι κυτοκινίνες υπάρχουν σε όλα τα ανώτερα φυτά και ίσως σε όλα το φυτικό βασίλειο. Όλες οι κυτοκινίνες που έχουν βρεθεί σε φυτά έχουν απομονωθεί από παρασκευάσματα t-RNA, ενώ έχει αναφερθεί η απομόνωση πολλών από αυτές σε t-RNA ζώων και μικροοργανισμών.



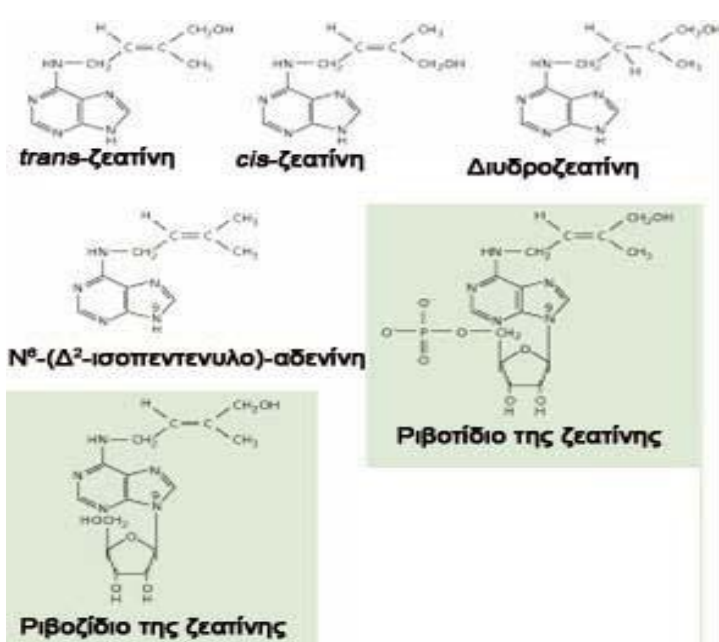
Εικόνα 23. Η οξειδωτική αποδόμηση των κυτοκινινών με απομάκρυνση της πλευρικής αλυσίδας του μορίου των κυτοκινινών.



Στην καλλιέργεια ιστών εντεριώνης του καπνού για να αρχίσει ο πολλαπλασιασμός των κυττάρων, πρέπει να συνυπάρχουν στο θρεπτικό υπόστρωμα κυτοκινίνες και αυξίνες. Εκτός από την εντεριώνη του καπνού και άλλοι ιστοί φυτών έχουν αυτή την απαίτηση. Αντίθετα όμως υπάρχουν φυτικοί ιστοί που δεν μπορούν να καλλιεργηθούν, ανεξάρτητα από την παρουσία ή όχι κυτοκινίνης ή αυξίνης ή και των δύο, καθώς και ιστοί που η καλλιέργεια τους γίνεται μόνο με την παρουσία ορισμένων ανόργανων αλάτων, ουσιών που παρέχουν ενέργεια και βιταμινών. Την ικανότητα να καλλιεργούνται χωρίς την ανάγκη ύπαρξης στο θρεπτικό υπόστρωμα κυτοκινίνης έχουν ορισμένοι μεριστωματικοί ιστοί και ιστοί όγκων, όπως οι όγκοι που προκαλεί το *Agrobacterium tumefaciens*. Στα κύτταρα των ιστών αυτών υπάρχει προφανώς σε λειτουργία μηχανισμός παραγωγής ενδογενούς κυτοκινίνης που προκαλεί την ανεξέλεγκτη αύξηση. Έχει αποδειχθεί ότι οι κυτοκινίνες υπάρχουν σε μεγάλες συγκεντρώσεις σε ιστούς όπου συμβαίνει ταχεία κυτταρική διαίρεση και ειδικά σε νεαρούς καρπούς όπου αυτές προφανώς συντίθενται. Έτσι, σπέρματα αραβοσίτου στο γαλακτώδες στάδιο είναι πλούσια σε zeatin ενώ νεαροί καρποί μηλιάς, δαμασκηλιάς και άλλα φρούτα περιέχουν μεγάλες συγκεντρώσεις κυτοκινινών κατά το στάδιο της ταχείας ανάπτυξης τους (Weier et al, 1982).



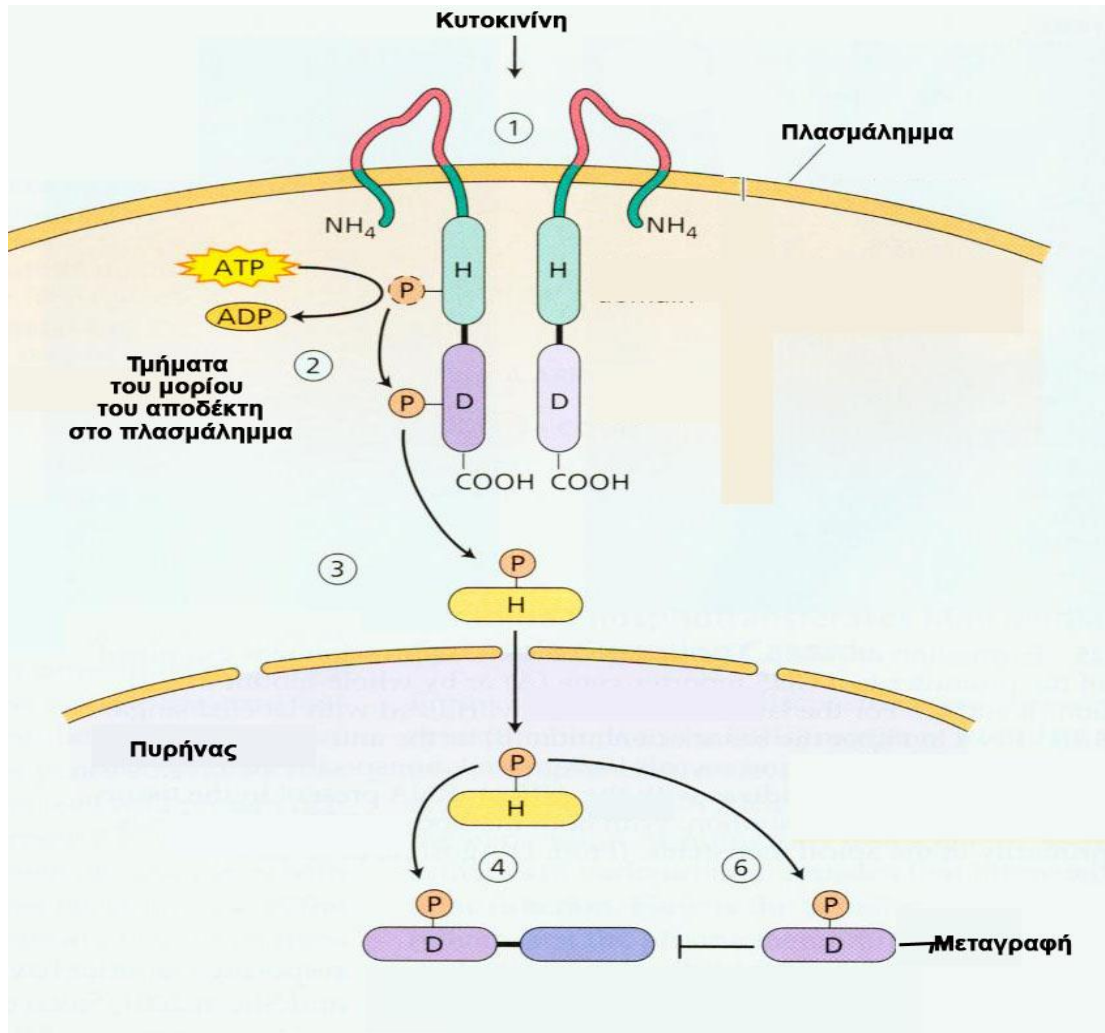
**Εικόνα 24.** Η δομή του μορίου του tRNA της σερίνης από παρασκεύασμα ζύμης στην οποία σημειώνεται η θέση του μορίου της κυτοκινίνης ισοπεντενυλοαδενοσίνη.



**Εικόνα 25.** Η δομή των κυριότερων ενδογενών μορφών κυτοκινινών.

## 6.2). Μηχανισμός δράσης των κυτοκινινών.

Η διαδικασία της μετάδοσης του σήματος των κυτοκινινών και της επαγωγής πρωτεϊνοσύνθεσης απαρτίζεται από τα εξής στάδια (Εικόνα 26):



1. Στην περιοχή του πλασμαλήμματος η κυτοκινίνη συνδέεται σε κάποιον αποδέκτη από την εξωτερική περιοχή της μεμβράνης (στο *Arabidopsis* μάλιστα φαίνεται ότι υπάρχουν συνολικά τρεις πιθανοί αποδέκτες).
2. Στην περιοχή του κυτοπλάσματος η συνδεδεμένη με τον αποδέκτη κυτοκινίνη ενεργοποιεί με φωσφορυλίωση τμήμα του αποδέκτη του.
3. Ακολουθεί ενεργοποίηση μιας πρωτεΐνης με μεταφορά της φωσφορικής ρίζας στο μόριό της.
4. Η φωσφορυλιωμένη πρωτεΐνη εισέρχεται στον πυρήνα και ακολουθεί μεταφορά της φωσφορικής ρίζας από την πρωτεΐνη σε ένα νέο αποδέκτη.
5. Η ενεργοποίηση του νέου αποδέκτη δίνει το έναυσμα για την έναρξη της μεταγραφικής διαδικασίας.
6. Το μεταγραφικό αποτέλεσμα καταλήγει στη βιοσύνθεση πρωτεϊνών που σχετίζονται με το ερέθισμα το οποίο προκάλεσε τη μετάδοση του συγκεκριμένου σήματος από την κυτοκινίνη

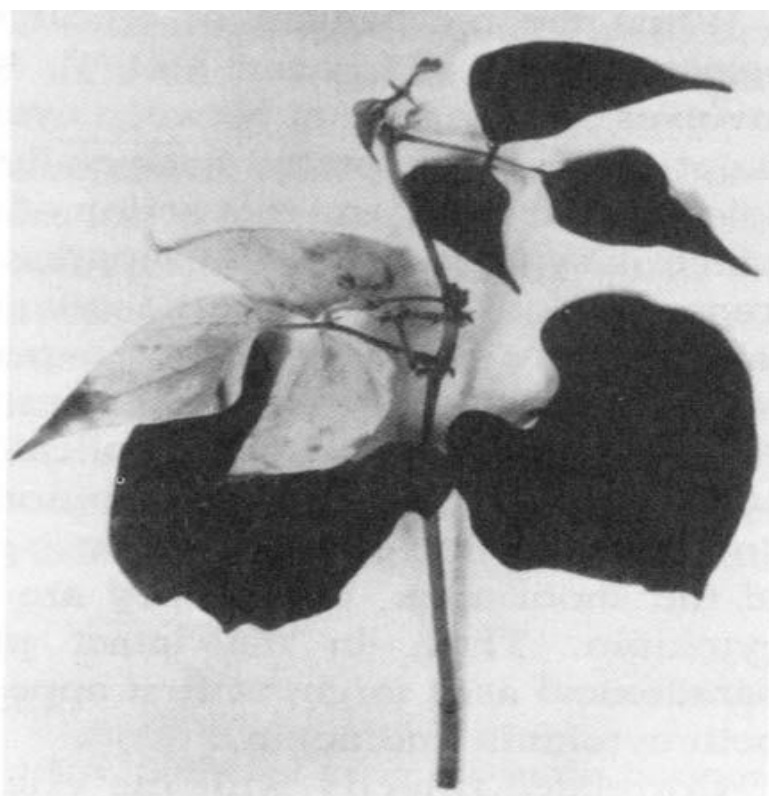
### 6.3) Δράση των κυτοκινινών στα φυτά.

Οι κυτοκινίνες ανταγωνίζονται τη δράση των αυξινών στην επιμήκυνση του κολεοπτίλου της βρώμης και του επικοτύλιου του μπιζελιού, καθώς επίσης και τη δράση των αυξινών στην επικράτηση του ακραίου οφθαλμού (apical dominance). Έτσι, τοπική εφαρμογή κυτοκινίνης σε πλευρικό οφθαλμό που βρίσκεται υπό επικράτηση του ακραίου, προκαλεί την έκπτυξή του. Ο ανταγωνισμός αυξινών-κυτοκινινών ερμηνεύει την έμφαση συμπτωμάτων στα φυτά που είναι γνωστά με το όνομα <<σκούπες της μάγισσας>> και οφείλονται στην είσοδο στα φυτά μικροοργανισμών που παράγουν κυτοκινίνες. Η διαταραχή της ισορροπίας μεταξύ αυξινών και κυτοκινινών στα προσβεβλημένα από μικροοργανισμούς φυτά προκαλεί την ανεξέλεγκτη βλάστηση πλευρικών οφθαλμών των βλαστών.

Οι κυτοκινίνες έχει αποδειχθεί ότι δρουν στην παρεμπόδιση της εκδήλωσης του φαινομένου της γήρανσης (senescence) στα φύλλα των φυτών. Με τον όρο γήρανση εννοούμε τη συνολική, προοδευτική και επιδεινούμενη εκείνη διαδικασία που φυσιολογικά τερματίζεται με το θάνατο του οργάνου ή του οργανισμού για τον οποίο αναφέρεται.

Στα ετήσια φυτά η γήρανση γίνεται εμφανής σε ολόκληρο το φυτό στο τέλος της βλαστικής περιόδου ενώ στα πολυετή γίνεται εμφανής μόνο στο υπέργειο τμήμα. Η γήρανση και η πτώση των φύλλων παρατηρείται σε πολλά ξυλώδη πολυετή φυτά, ενώ γήρανση παρατηρείται και στους ώριμους καρπούς.

Στα φύλλα, η γήρανση αρχίζει να γίνεται εμφανής με ορισμένες αλλαγές στη χημική τους σύσταση. Συγκεκριμένα, παρατηρείται μια μείωση στις πρωτεΐνες και στα νουκλεϊνικά οξέα, καθώς και κιτρίνισμα λόγω της καταστροφής της χλωροφύλλης, ενώ ο καταβολισμός υπερβαίνει τον αναβολισμό. Οι μεταβολίτες (σάκχαρα, αμινοξέα κ.λπ.) αρχίζουν να μεταναστεύουν σε άλλα μέρη του φυτού. Η φωτοσύνθεση με τη σειρά της μειώνεται και αρχίζουν να γίνονται δομικές και λειτουργικές διαταραχές που οδηγούν τελικά στην αποδιοργάνωση του φύλλου σαν μέρος του φυτού.



*Εικόνα 27. Εξωγενής εφαρμογή κυτοκινινών στα κατώτερα φύλλα κομμένου βλαστού φασολιού προκαλεί χλώρωση και μάρανση των ανώτερων φύλλων, επειδή η ορμόνη παραμένει στα φύλλα που εφαρμόστηκε και δεν διακινείται προς τα ανώτερα.*

Οι κυτοκινίνες αποδείχθηκε ότι παρεμποδίζουν την γήρανση των κομμένων φύλλων διατηρώντας τη σύνθεση των πρωτεϊνών και των νουκλεϊνικών οξέων ενώ, όταν γίνει τοπική εφαρμογή στο φύλλο, μόνο στο μέρος στο οποίο έγινε αυτή η εφαρμογή παραμένει πράσινο. Οι πράσινες αυτές περιοχές αποτελούν τον πόλο έλξης στον οποίο συγκεντρώνεται οι μεταβολίτες του κομμένου φύλλου (σάκχαρα, αμινοξέα και ανόργανα άλατα) από όλες τις άλλες περιοχές του φύλλου που γίνεται πια κίτρινο.

#### **6.4) Τρόπος δράσης των ελεύθερων κυτοκινινών.**

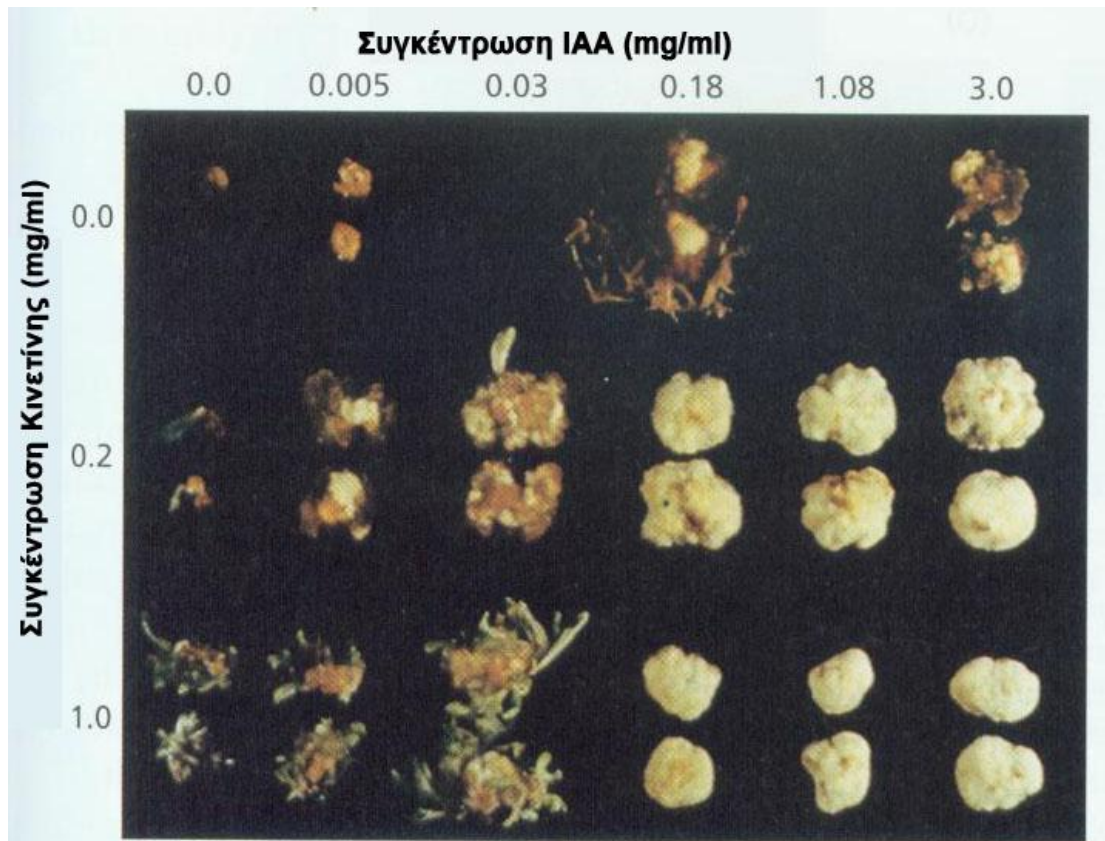
Από τα αναφερθέντα στα προηγούμενα, δημιουργείται ένα άλλο ερώτημα: η δράση της κυτοκινίνης στο μόριο ενός t-RNA έχει άμεση ή έμμεση σχέση με τη δράση των ελεύθερων κυτοκινινών;

Υπάρχουν ενδείξεις ότι η βιολογική δράση των ελεύθερων κυτοκινινών είναι ανεξάρτητη από το t-RNA. Η κυριότερη από τις ενδείξεις αυτές είναι ότι ακόμα και οι ιστοί που περιέχουν δραστική κυτοκινίνη στο RNA τους εξακολουθούν να απαιτούν εξωγενή κυτοκινίνη για να είναι δυνατόν να καλλιεργηθούν *in vitro*. Για να ερμηνευτεί ο μηχανισμός δράσης των ελεύθερων κυτοκινινών έχει διατυπωθεί η υπόθεση ότι αυτές ενώνονται με ασθενείς δεσμούς υδρογόνου ή ιοντικούς δεσμούς με κάποιον υποδοχέα, που μπορεί να είναι μια πρωτεΐνη η οποία, σαν αποτέλεσμα της σύνδεσης της με την κυτοκινίνη, μπορεί να προκαλέσει τη φυτορρυθμιστική δράση.

Οι κυτοκινίνες δείχνουν μια εκλεκτικότητα στη δέσμευσή τους με ριβοσωμάτια που έχουν εξαχθεί από ανώτερα φυτά και αυτό μπορεί να σημαίνει πολλά για την ρύθμιση και τον έλεγχο της πρωτεϊνοσύνθεσης στα φυτά αυτά. Από έρευνες σε βρύα επίσης έχει βρεθεί ότι η εξωγενής κυτοκινίνη δεν δρα σαν <<μηχανισμός σκανδάλης>> για να ξεκινήσει μια δραστηριότητα και μετά να συνεχιστεί μόνη της αλλά, όπως γενικά γίνεται στις αντιδράσεις των φυτών στις φυτορρυθμιστικές ουσίες, η κυτοκινίνη πρέπει να είναι παρούσα για ένα κρίσιμο χρονικό διάστημα για να μπορέσει να πραγματοποιηθεί η δραστηριότητα αυτή.

#### **6.5) Αποτελέσματα της δράσεις των κυτοκινινών στα φυτά.**

Οι κυτοκινίνες σε συνδυασμό με τις αυξίνες, φαίνεται να παίζουν σημαντικό ρόλο στην διαδικασία της μορφογένεσης. Έτσι σε καλλιέργεια ιστών εντεριώνης του καπνού η σχέση kinetin: IAA καθορίζει το αν ο καλλιεργούμενος ιστός γίνει μια αδιαφοροποίητη μάζα κυττάρων ή θα διαφοροποιηθεί και θα αναπτύξει οφθαλμούς ή ρίζες. Μικρή αναλογία κυτοκινίνης προς αυξίνη προκαλεί διαφοροποίηση ριζικών καταβολών ενώ μεγάλη προκαλεί την διαφοροποίηση ομάδων κυττάρων προς κορυφαία μεριστώματα. Ενδιάμεσες αναλογίες υποκινούν την ανάπτυξη ενός σχετικά αδιαφοροποίητου ιστού που ονομάζεται κάλος και από τον οποίο μπορούν να αναπτυχθούν βλαστοί και ρίζες, να προκύψει δηλαδή ένα τέλειο φυτό. Ακόμη και μεμονωμένα κύτταρα εντεριώνης του καπνού μπορούν να αναπτυχθούν σε ώριμα φυτά αποδεικνύοντας έτσι ότι ένα παρεγχυματικό κύτταρο περιέχει όλες εκείνες τις γενετικές πληροφορίες που είναι απαραίτητες για την αύξηση και την ανάπτυξη ενός φυτού. Η αρχική διαφοροποίηση των παρεγχυματικών κυττάρων δεν συνεπάγεται και την απώλεια του γενετικού τους υλικού (Weier et al, 1982).



**Εικόνα 28.** Η ρύθμιση της αύξησης και της οργανογένεσης σε καλλιέργεια κάλου καπνού σε κλιμακούμενες συγκεντρώσεις IAA και κινετίνης. Σε χαμηλές συγκεντρώσεις αυξίνης και υψηλές συγκεντρώσεις κυτοκινίνης δημιουργούνται οφθαλμοί (κάτω αριστερά). Αντίθετα σε υψηλές συγκεντρώσεις αυξίνης και χαμηλές συγκεντρώσεις κυτοκινίνης δημιουργούνται ρίζες (πάνω δεξιά).

Αναφέρθηκε ήδη η δράση των κυτοκινινών στη γήρανση των φύλλων. η γήρανση αυτή επιβραδύνεται από τις κυτοκινίνες με την διατήρηση της σύνθεσης των πρωτεϊνών και των νουκλεϊνικών οξέων. Όταν σε ένα κομμένο ώριμο φύλλο, ο μίσχος ή η βάση του ελάσματος εμβαπτιστεί στο νερό, η γήρανση επέρχεται γρήγορα με την προϋπόθεση ότι δεν θα σχηματιστούν τυχαίες ρίζες. Στην περίπτωση αυτή των άρριζων φύλλων, η περιεκτικότητα σε πρωτεΐνες και χλωροφύλλη κατέρχεται στο μισό και πλέον μέσα σε λίγες ημέρες. Αν όμως σχηματιστούν ρίζες δεν πρόκειται να επέλθει γρήγορα γήρανση γιατί οι ρίζες παράγουν ενδογενή κυτοκινίνη που θα μεταφερθεί στο φύλλο και θα επιβραδύνουν τη γήρανση.

Όπως επίσης έχει αναφερθεί σημαντικός είναι ο ρόλος των κυτοκινινών στην εκδήλωση του φαινομένου της επικράτησης του επάκριου οφθαλμού (apical dominance). Σαν επικράτηση του επάκριου οφθαλμού ορίζεται η παρεμπόδιση της ανάπτυξης (ή της έκπτυξης) του των πλάγιων οφθαλμών ενός βλαστού από την αύξηση του κορυφαίου οφθαλμού του βλαστού. Ο βαθμός αυτής της παρεμπόδισης διαφέρει στα διάφορα φυτά.

Το φαινόμενο της επικράτησης του επάκριου οφθαλμού εκδηλώνεται σαν αποτέλεσμα του ανταγωνισμού μεταξύ κυτοκινινών και αυξίνης. Η παραγόμενη στην κορυφή του βλαστού αυξίνη μετακινούμενη προς τη βάση του βλαστού, παρεμποδίζει την έκπτυξη των πλάγιων οφθαλμών. Τη δράση αυτής της αυξίνης ανταγωνίζεται η δράση των κυτοκινινών που παράγονται στους ίδιους τους πλευρικούς οφθαλμούς ή μεταφέρονται σ' αυτούς από τις ρίζες. Τοπική εφαρμογή εξωγενούς κυτοκινίνης

προκαλεί την έκπτυξη πλευρικών οφθαλμών που βρίσκονται υπό επικράτηση, η έκπτυξη όμως αυτή φαίνεται ότι δεν είναι πλήρης και υστερεί σε αύξηση αν συγκριθεί με την αύξηση που προκύπτει αν η διακοπή της επικράτησης οφείλεται σε αφαίρεση του επάκριου οφθαλμού. Η υστέρηση αυτή της αύξησης δεν παρατηρείται αν την εφαρμογή της κυτοκινίνης ακολουθήσει και εφαρμογή αυξίνης.



**Εικόνα 29.** Η επίδραση της κυτοκινίνης στην επιβράδυνση της γήρανσης των φύλλων του καπνού. Στο αριστερά μετάλλαγμα εκφράζεται ένα γονίδιο το οποίο είναι υπεύθυνο για τη βιοσύνθεση της κυτοκινίνης και τα κατώτερα φύλλα παραμένουν σε πράσινη κατάσταση. Η έκφραση του γονιδίου ελέγχεται από σήματα τα οποία επάγουν τη γήρανση. Αντίθετα στο μάρτυρα (το δεξιά φυτό) τα κατώτερα φύλλα έχουν καταρρεύσει.

Υπάρχουν σήμερα πολύ καλά τεκμηριωμένες αποδείξεις ότι τόσο οι κυτοκινίνες όσο και οι αυξίνες έχουν δράση στη διαφοροποίηση των αγωγών ιστών που συνδέουν τους πλευρικούς οφθαλμούς με το βλαστό. Ατελής διαφοροποίηση των αγωγών ιστών σημαίνει παρεμπόδιση της έκπτυξης των αντίστοιχων οφθαλμών. Εφαρμογή αυξίνης παρεμποδίζει τη διαφοροποίηση αυτή ενώ αντίθετα οι κυτοκινίνες την υποκινούν

## 6.6) Χρήσεις κυτοκινινών στη γεωργική πράξη.

Μέχρι σήμερα οι εφαρμογές των κυτοκινινών στη γεωργική πράξη είναι λίγες και περιορίζονται στις εφαρμογές εκχυλισμάτων θαλάσσιων φυκιών ορισμένα είδη των οποίων είναι εξαιρετικά πλούσια σε κυτοκινίνες, για την αύξηση της παραγωγής και τη βελτίωση της ποιότητας φυτών όπως η πατάτα, η τομάτα και τα ζαχαρότευτλα. Η αποτελεσματικότητα των επεμβάσεων αυτών ποικίλλει σημαντικά και φαίνεται ότι εξαρτάται από παράγοντες του περιβάλλοντος αλλά και του ίδιου του φυτού όπως το είδος, η ποικιλία και κυρίως το στάδιο ανάπτυξης κατά την εφαρμογή.

Οι συνθετικές κυτοκινίνες όμως χρησιμοποιούνται σε μεγάλη έκταση, σε συνδυασμό με άλλες φυτορρυθμιστικές ουσίες και κυρίως αυξίνες, στις καλλιέργειες ιστών. Ήδη σε ολόκληρο τον κόσμο και στη χώρα μας υπάρχουν μεγάλες μονάδες παραγωγή φυτικού πολλαπλασιαστικού υλικού, στις οποίες οι κυτοκινίνες χρησιμοποιούνται σε διάφορα θρεπτικά υποστρώματα των καλλιεργειών κυττάρων και ιστών *in vitro*.



**Εικόνα 30.** Η ανάπτυξη κάλου σε βλαστό τοματιάς ηλικίας ενός μηνός στον οποίο προκλήθηκε τραυματισμός με βελόνα μολυσμένη με το βακτήριο *Agrobacterium tumefaciens*. Ο κάλλος φωτογραφήθηκε ένα μήνα μετά τον τραυματισμό.



**Εικόνα 31.** Η παρεμποδιστική επίδραση της κυτοκινίνης στην ανάπτυξη του ριζικού συστήματος του καπνού. Το φυτό δεξιά είναι μετάλλαγμα ελλιπές σε γονίδιο σχετιζόμενο με τη βιοσύνθεση της κυτοκινίνης και έχει αναπτύξει μεγαλύτερο ριζικό σύστημα συγκριτικά με το μάρτυρα (φυτό δεξιά) το οποίο φέρει το γονίδιο που σχετίζεται με τη βιοσύνθεση της κυτοκινίνης.

## **7° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: ΑΜΠΙΣΙΣΙΚΟ ΟΞΥ (ABA)**

### **7.1) Λήθαργος και φυτορρυθμιστικές ουσίες – Γενικά.**

Όπως είναι γνωστό, το φυτό κατά τη διάρκεια της ζωής του διέρχεται από διάφορες φάσεις κατά τις οποίες η αύξηση επιταχύνεται ή επιβραδύνεται. Αίτια των αυξομειώσεων αυτών είναι η ανάγκη να ξεπεραστούν από το φυτό δυσμενείς συνθήκες περιβάλλοντος όπως το ψύχος η ξηρασία κ.λπ.

Μία από τις φάσεις της ζωής των φυτών είναι αυτή που ονομάζεται λήθαργος. Ο λήθαργος είναι ένα φαινόμενο πολύ μεγάλης βιολογικής σημασίας για το φυτό. Του επιτρέπει να επιβιώσει σε περιόδους που οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι αντίξοες ή ακόμη και καταστροφικές αν το φυτό βρίσκεται σε κάποιο ενεργό στάδιο ανάπτυξης. Στην περίπτωση των ετήσιων φυτών ο λήθαργος εντοπίζεται στους σπόρους ενώ στα διετή και πολυετή φυτά ο λήθαργος εντοπίζεται στους οφθαλμούς, στους σπόρους καθώς και στα αποθησαυριστικά όργανα (κονδύλους, βολβούς, ριζώματα).

Λήθαργος με την ευρεία έννοια του όρου είναι κάθε προσωρινή αναστολή του ενεργού αύξησης. μπορεί να διακριθούν δύο είδη ληθάργου. Το πρώτο είδος είναι ο λήθαργος που προκαλείται από μη ευνοϊκές για το φυτό συνθήκες του περιβάλλοντος όπως ψύχος, ξηρασία, μη διαπερατά από το νερό περιβλήματα (προκειμένου για σπόρους) κ.λπ. Ο λήθαργος αυτός, που είναι άμεσα αναστρέψιμος μόλις επικρατήσουν πάλι συνθήκες ευνοϊκές για το φυτό, ονομάζεται <<προσωρινός>> ή <<εξωτερικός>> λήθαργος. Το άλλο είδος ληθάργου είναι αυτός που προκαλείται από εσωτερικές διεργασίες του φυτού και ονομάζεται <<εσωτερικός>> λήθαργος ή ανάπαυση (rest) ή και <<αληθινός>> λήθαργος. Συνήθως όταν ομιλούμε για λήθαργο εννοούμε τον εσωτερικό λήθαργο και σ' αυτόν η αναστολή της αύξησης συνεχίζεται ακόμα και αν οι συνθήκες του περιβάλλοντος είναι ευνοϊκές για την αύξηση. Η είσοδος και η έξοδος ολόκληρου του φυτού ή του φυτικού οργάνου στον και από τον λήθαργο προκαλούνται από διάφορες αλλαγές των εσωτερικών λειτουργιών του φυτού που συνδέονται άμεσα με την αύξηση και ιδιαίτερα με την σχέση που υπάρχει σε δεδομένη στιγμή μεταξύ των φυσικών φυτορρυθμιστικών ουσιών που παράγουν την αυξίνη και εκείνων που την αναστέλλουν.

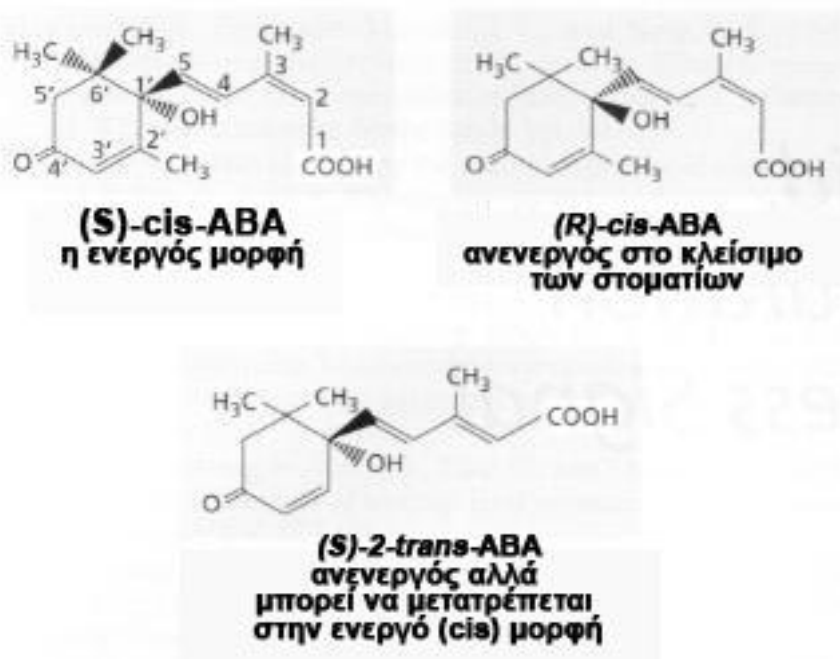
Ο αριθμός των ουσιών που έχουν βρεθεί στα φυτά και οι οποίες έχουν την ιδιότητα να προκαλούν ανάσχεση ή παρεμπόδιση της αύξησης είναι αρκετά μεγάλος. Από αυτές μόνο το αμπισισικό οξύ (Abscisic acid, ABA) θεωρείται σήμερα σαν φυτορρυθμιστική ουσία (φυτορμόνη).

Η εν λόγω ουσία θεωρείται ότι έχει εξίσου μεγάλη σημασία με τις αυξίνες, τις γιββερελλίνες, τις κυτοκινίνες και το αιθυλένιο στο έλεγχο των διαφόρων φυσιολογικών λειτουργιών των φυτών.



## 7.2) Ανακάλυψη του αμπισισικού οξέος.

Το αμπισισικό οξύ (ABA) έχει βρεθεί ότι υπάρχει σε όλα τα ανώτερα φυτά, γυμνόσπερμα και αγγειόσπερμα. Ανακαλύφθηκε από δύο ανεξάρτητες ομάδες ερευνητών στις αρχές τις δεκαετίας του 60 και συγκεκριμένα από τον Addicott και τους συνεργάτες του στο πανεπιστήμιο της Καλιφόρνιας (Η.Π.Α) και τον Wareing και τους συνεργάτες του στο πανεπιστήμιο της Ουαλίας (Μ. Βρετανία). Το 1965 και οι δύο ομάδες ερευνητών είχαν καταλήξει στο συμπέρασμα ότι για την επιτάχυνση της πτώσης των φύλλων και για των λήθαργο των οφθαλμών των ξυλωδών φυτών, υπεύθυνη ήταν η ίδια φυτορρυθμιστική ουσία. Είχε προηγηθεί το 1963 η απομόνωση από κάπνες βαμβακιού από τους Liu και Carns μιας ουσίας abscisin I που προκαλούσε επιτάχυνση της αποκοπής των μίσχων, της abscisin II. Το ίδιο έτος το (1963) οι Eagles και Wareing ονόμασαν μια ουσία από φύλλα του φυτού *Betula pubescens* που την ονόμασαν dormin και οι οποία όταν εφαρμόζεται σε οφθαλμούς φυτών, τους αναγκάζει να εισέρχονται σε λήθαργο. Τελικά γύρω στο 1965 οι επιστήμονες κατέληξαν στο συμπέρασμα ότι όλες οι εν λόγω ουσίες ήταν στη πραγματικότητα μια και μόνη και της έδωσαν το όνομα αμπισισικό οξύ (abscisic acid ή ABA). Με τον όρο abscisic acid εννοείται το (S)- abscisic acid (S-ABA) και με αυτή τη στερεοχημική μορφή απαντάται στη φύση. Η ρακεμική μορφή abscisic acid αναφέρεται σαν (SR)-abscisic acid.



Εικόνα 32. Η δομή των ενδογενών μορφών του ABA.

## 7.3) Δράση του ABA στα φυτά.

Η δράση του ABA στα φυτά εκδηλώνεται στις εξής λειτουργίες τους:

- στην αποκόλληση ή αποκοπή (abscission) φύλλων και καρπών.
- στον λήθαργο των οφθαλμών και των σπόρων και
- στη ρύθμιση του κλεισίματος των στοματίων στα φυτά.

Πιο αναλυτικά:

#### **α. Αποκόλληση (ή αποκοπή) φύλλων και καρπών (abscission).**

αν και η φυσιολογική δράση του ABA στην αποκόλληση των φύλλων και των καρπών από τα φυτά ήταν και η αιτία της ανακάλυψης της φυτορρυθμιστικής αυτής ουσίας, εντούτοις ο ακριβής ρόλος της στον τομέα αυτόν δεν είναι αρκετά σαφής και είναι πολύ πιθανό η αποκόλληση των φύλλων να ελέγχεται και από άλλες φυτορρυθμιστικές ουσίες. Στην αποκόλληση των καρπών ο ρόλος του ABA είναι πιο ξεκάθαρος (Milborrow, 1974).

#### **β) Λήθαργος οφθαλμών και σπόρων.**

Η υπόθεση είναι ότι ο λήθαργος των οφθαλμών σχετίζεται με την παρουσία κάποιου παρεμποδιστή της αύξησης είχε διατυπωθεί προς το τέλος της δεκαετίας του 1940. πρέπει να σημειωθεί ότι όλα τα είδη πολυετών φυτών που ζουν στην εύκρατη ζώνη σχηματίζουν ληθαργούντες οφθαλμούς ακόμη και όταν αναπτύσσονται υπό περιβαλλοντολογικές συνθήκες συνεχώς ευνοϊκές για την έκπτυξη των οφθαλμών (Moore, 1979). Ληθαργούντες οφθαλμούς σχηματίζουν και τα τροπικά φυτά αλλά η εν γένει συμπεριφορά του ληθάργου τους είναι διαφορετική από εκείνη των πολυετών της εύκρατης ζώνης. Ο λήθαργος των οφθαλμών των ιθαγενών πολυετών φυτών των τροπικών περιοχών του Ισημερινού είναι υπό ενδογενή έλεγχο. Αυτό δείχνει ότι ο λήθαργος δεν είναι μία αντίδραση σε αντίξοες περιβαλλοντολογικές συνθήκες, αλλά ένα προσαρμοστικό φαινόμενο, μια λειτουργία που προετοιμάζει τα φυτά για να επιζήσουν στις αντίξοες συνθήκες.

Ο λήθαργος των οφθαλμών των πολυετών φυτών των εύκρατων ζωνών της γης είναι μια εξελιγμένη μορφή του ληθάργου των τροπικών φυτών. Στις ζώνες αυτές ο λήθαργος των οφθαλμών επηρεάζεται και προκαλείται από το φως και ειδικότερα από τη διάρκεια της ημέρας. Μικρή διάρκεια ημέρας ευνοεί το σταμάτημα της ανάπτυξης και την έναρξη των διαδικασιών της εισόδου στο λήθαργο. Για τη ενεργοποίηση του όλου μηχανισμού φαίνεται ότι υπεύθυνο είναι το Φυτόχρωμα (phytochrome) που δρα σαν φωτοϋποδοχέας.

Στις εύκρατες ζώνες, η έξοδος των οφθαλμών των πολυετών φυτών από το λήθαργο γίνεται αφού πρώτα επιδράσουν χαμηλές θερμοκρασίες 1°-10°, για 260 έως πάνω από 1000 ώρες. Μετά την διακοπή του ληθάργου των οφθαλμών και για να αρχίσει η έκπτυξή τους είναι απαραίτητες οι υψηλές θερμοκρασίες.

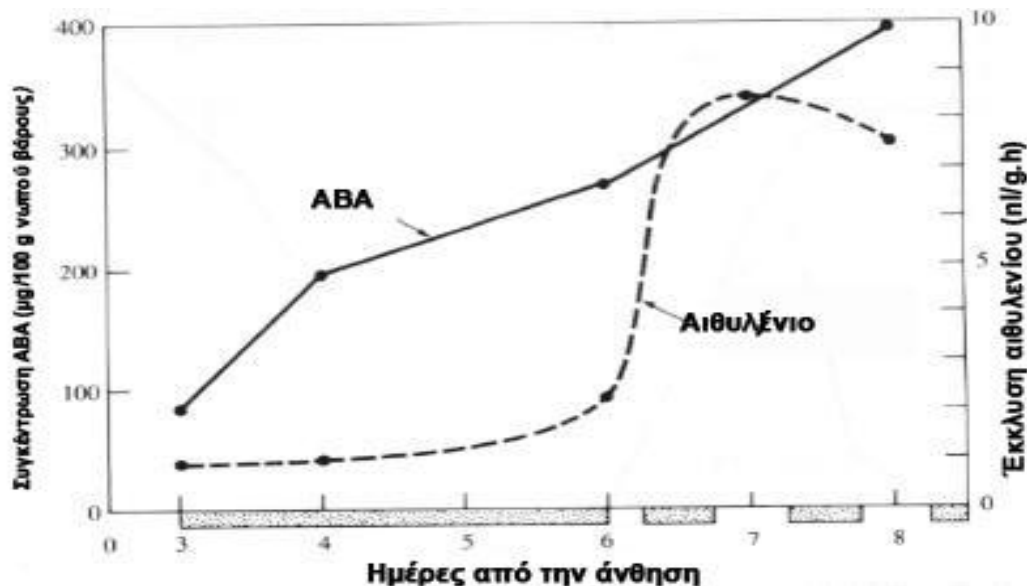
Όσον αφορά την ορμονική ρύθμιση του ληθάργου έχει βρεθεί τουλάχιστον για τα φυτά *Betula pubescens* και *Acer pseudoplatanus* ότι μικρές ημέρες που προκαλούν είσοδο στον λήθαργο των οφθαλμών προκαλούν αύξηση της συγκέντρωσης ενός παρεμποδιστή στα φύλλα και τους οφθαλμούς. Ο παρεμποδιστής αυτός μετακινείται από τα φύλλα, όπου συντίθεται, προς τους οφθαλμούς και η εφαρμογή γιββερελλίνης ανταγωνίζεται την δράση του, δηλαδή διακόπτει το λήθαργο και προκαλεί έκπτυξη των οφθαλμών. Ο παρεμποδιστής αυτός της αύξησης βρέθηκε ότι είναι το ABA.

Μια άλλη ένδειξη ότι το ABA είναι υπεύθυνο για την είσοδο των οφθαλμών και γενικά των φυτών στο λήθαργο είναι και ο σχηματισμός οργάνων διαχείμασης (turions) στα Lemnaceae (υδροχαρή φυτά που ζουν σε λίμνες και ποτάμια) όταν προστεθεί ABA στο θρεπτικό διάλυμα στο οποίο τα φυτά αυτά καλλιεργούνται.

Ο ετήσιος κύκλος ληθάργου των οφθαλμών των φυτών ρυθμίζεται από μια ισορροπία μεταξύ ενδογενών παρεμποδιστών αύξησης και γιββερελλινών. Είσοδος στο λήθαργο ευνοείται από μεγάλες συγκεντρώσεις γιββερελλίνης. Το αντίστροφο ισχύει για την έξοδο από το λήθαργο. Οι κυτοκινίνες επίσης, όπως και οι γιββερελλίνες, ανταγωνίζονται την δράση του ABA σαν παρεμποδιστή αύξησης.

Αναφέρεται ότι η αύξηση της συγκέντρωσης των γιββερελλινών παρατηρείται σε ορισμένα φυτά κατά τη διάρκεια υγρής ψύξης και μεγάλης φωτοπεριόδου. με βάση τα

δεδομένα αυτά, θα μπορούσε να καταλήξει κανείς σε ένα μοντέλο σύμφωνα με το οποίο η είσοδος στο λήθαργο, σαν συνέπεια της μείωσης της διάρκειας της ημέρας πρέπει να οφείλεται στην επίτευξη μεγάλων συγκεντρώσεων ABA, ενώ η διακοπή του ληθάργου πρέπει να οφείλεται στην αύξηση της συγκέντρωσης των γιββερελλινών στα φυτά.



**Εικόνα 33.** Η πορεία της μεταβολής του ABA και του αιθυλενίου σε καρύδια βαμβακιού που διατηρήθηκαν σε συνθήκες σκότους για να μελετηθεί η διεργασία απόπτωσης. Το ABA εμφανίζει συνεχή ανοδική πορεία, ενώ το αιθυλένιο παρουσιάζει απότομη αύξηση την 6<sup>η</sup> ημέρα.

Όσον αφορά το λήθαργο των σπόρων είναι γνωστό ότι σε πάρα πολλά φυτά οι σπόροι δεν μπορούν να βλαστήσουν αμέσως μετά την ωρίμανσή τους, ακόμα και αν οι συνθήκες είναι ευνοϊκές. Έτσι μιλάμε για λήθαργο των σπόρων, ο οποίος είναι προφανές ότι παίζει σπουδαίο ρόλο στην αντιμετώπιση από το φυτό αντίξοων συνθηκών περιβάλλοντος, όπως οι παγετοί του χειμώνα.

Έχει παρατηρηθεί ότι σε πολλά είδη φυτών οι σπόροι κλιμακώνουν την βλάστησή τους κατά τη διάρκεια ενός ή και περισσοτέρων ετών. Αυτό σημαίνει ότι μπορεί σπόροι παραγόμενοι από το ίδιο φυτό να έχουν διαφορετικό βαθμό ληθάργου.

Ο λήθαργος των σπόρων μπορεί να οφείλεται σε διάφορες αιτίες, οι κυριότερες από τις οποίες είναι:

- 1) Η αδιαπερατότητα των σποροπεριβλημάτων από το νερό.
- 2) Η βιολογική ανωριμότητα του εμβρύου.
- 3) Η παρουσία παρεμποδιστών αύξησης στα σποροπεριβλήματα ή στη σάρκα του καρπού.
- 4) Οι απαιτήσεις στην ποσότητα και ποιότητα φωτός.
- 5) Οι ανάγκες σε ψύχος (υγρή ψύξη).

Η τελευταία αυτή περίπτωση ληθάργου είναι πολύ συνηθισμένη στους σπόρους καρποφόρων δένδρων και ο λήθαργος αυτός αντιμετωπίζεται και διακόπτεται στην πράξη με την τεχνική της στρωμάτωσης στο ύπαιθρο σε υγρή άμμο το χειμώνα.

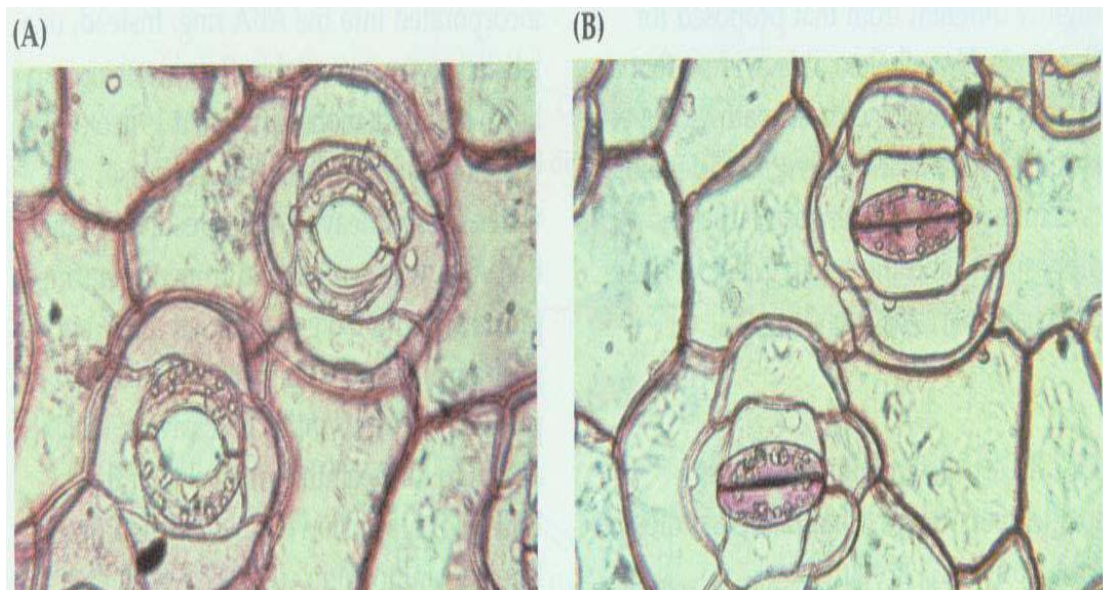
Είναι ευνόητο ότι ο λήθαργος λόγω απαιτήσεων σε ψύχος είναι ένας μηχανισμός ασφάλειας που προστατεύει τους σπόρους από το να βλαστήσουν σ' ένα διάλειμμα καλοκαιρίας το χειμώνα και να καταστραφούν από το κρύο αμέσως μετά. Ποία είναι όμως η βιολογική σημασία της στρωμάτωσης των σπόρων; Απλά φαίνεται ότι είναι η μείωση της συγκέντρωσης του ABA στους σπόρους. Υπάρχει όμως ένα άλλο

ερώτημα: η στρωμάτωση προκαλεί τη μείωση της περιεκτικότητας σε ABA ή αντίθετα η στρωμάτωση, με κάποιο άλλο τρόπο, υποκινεί τη διαδικασία βλάστησης που οδηγεί στην καταστροφή του ABA μέσα στο σπόρο; Το πιθανότερο είναι ότι και άλλες φυτορρυθμιστικές ουσίες υπεισέρχονται στη ρύθμιση της βλάστησης των σπόρων και την έξοδο και την έξοδό τους από τον λήθαργο, όπως οι γιββερελλίνες, οι οποίες ανταγωνίζονται τη δράση του ABA. Πάντως εξωγενείς εφαρμογή ABA σε σπόρους παρεμποδίζει τη βλάστησή τους και εφαρμογή γιββερελλινών μπορεί να υποκαταστήσει την υγρή ψύξη σε σπόρους που έχουν ανάγκες σε ψύχος για να βλαστήσουν. Έχει αποδειχθεί ότι η στρωμάτωση αυξάνει τη περιεκτικότητα των σπόρων σε γιββερελλίνες, αυτό όμως συμβαίνει αμέσως μόλις οι σπόροι μπουν για να βλαστήσουν υπό ευνοϊκές συνθήκες. Έχει βρεθεί επίσης ότι ο φωτισμός των σπόρων με ερυθρό φως που μετατρέπει το Φυτόχρωμα στη μορφή του Pfr αυξάνει την περιεκτικότητα των σπόρων του μαρουλιού σε γιββερελλίνη. Αυτός φαίνεται να είναι ο μηχανισμός δράσης του φωτός στη βλάστηση των σπόρων που έχουν απαιτήσεις σε φως. Οι λεπτομέρειες όμως μένουν αδιευκρίνιστες.

Παρεμποδιστές της σύνθεσης των γιββερελλινών ανταγωνίζονται τη δράση της στρωμάτωσης στους σπόρους. Μπορεί λοιπόν να λεχθεί ότι σε τελική ανάλυση η είσοδος και η έξοδος των σπόρων από το λήθαργο είναι αποτέλεσμα μεταβολών στη σχέση υποκινητών: παρεμποδιστές της αύξησης.

#### **γ) ρύθμιση του κλεισίματος των στοματίων στα φύλλα**

είναι σήμερα γνωστός ο ρόλος που παίζει το ABA στη ρύθμιση του κλεισίματος των στοματίων των φύλλων των φυτών, επηρεάζοντας με τον τρόπο αυτό την αντοχή τους στην έλλειψη νερού λόγω μείωσης της διαπνοής. Εξωγενείς εφαρμογή ABA σε κομμένα φύλλα έχει σαν συνέπεια το κλείσιμο των στοματίων μέσα σε λίγα λεπτά της ώρας. Η συγκέντρωση του ενδογενούς ABA αυξάνει απότομα, σε φύλλα που υποβάλλονται σε στέρηση νερού, λίγο πριν κλείσουν τα στομάτια. Κατά τον T.C. Moore (1976) το ABA προκαλεί την έλλειψη του K και σπαργής στα κύτταρα των στοματίων. Πάντως η όλη διαδικασία της ρύθμισης του κλεισίματος των στοματίων ρυθμίζεται όχι μόνο από τη συγκέντρωση του ABA αλλά και του CO<sub>2</sub>.



**Εικόνα 34.** Η εικόνα των στοματίων του *Commelina communis*: Αριστερά επιδερμίδα που επωάστηκε σε διάλυμα 50 mM KCl. Δεξιά η εικόνα της επιδερμίδας όταν στο διάλυμα προστέθηκαν 10 μM ABA.

Το ABA μπορεί να θεωρηθεί δικαιολογημένα σαν η φυτορμόνη του φυτικού stress. Στις δύσκολες στιγμές, καθώς ο περιορισμός νερού γίνεται οριακός, το ABA έρχεται να σώσει το φυτό βοηθώντας το να προσαρμοστεί μεταβολικά, φυσιολογικά και μορφολογικά στις αντίξοες από πλευράς επάρκειας νερού συνθήκες.

Από την αρχή της ανακάλυψης του ABA σαν φυσικής φυτορρυθμιστικής ουσίας, δύο σημαντικά χαρακτηριστικά της αντίδρασης του φυτού στο υδατικό stress ήταν ξεκάθαρα: Πρώτο ότι η συγκέντρωση του ενδογενούς ABA αυξάνει σαν αντίδραση του φυτού στην έλλειψη νερού και δεύτερο ότι το ABA μειώνει τις απώλειες σε νερό που οφείλονται στη διαπνοή. Στη συνέχεια έγιναν αξιοσημείωτες πρόοδοι στην κατανόηση των τρόπων με τους οποίους το ABA μπορεί να επηρεάσει το υδατικό stress των φυτών είτε μελετώντας το αποτέλεσμα της εφαρμογής του ABA είτε μελετώντας γονότυπους που διαφέρουν στην περιεκτικότητα στην ουσία αυτή και ιδιαίτερα μεταλλάξεις που στερούνται της ικανότητας σύνθεσης της.

#### **7.4) Επίδρασεις του ABA στα φυτά.**

##### ***a. Επίδραση του ABA στο stress των φυτών από έλλειψη νερού.***

Αν και το αποτέλεσμα του ABA στην απώλεια νερού μέσω της διαπνοής είναι το πιο γνωστό και πιο κατανοητό κομμάτι της φυσιολογίας του υπάρχουν πολλές άλλες λειτουργίες τις οποίες βραχυπρόθεσμα ή μακροπρόθεσμα επηρεάζει. Αρκετές από αυτές έχουν σημαντική επίδραση στην υδατική οικονομία του φυτού (Quarrie, 1981).

##### ***B. Επίδραση στη διαθεσιμότητα του νερού.***

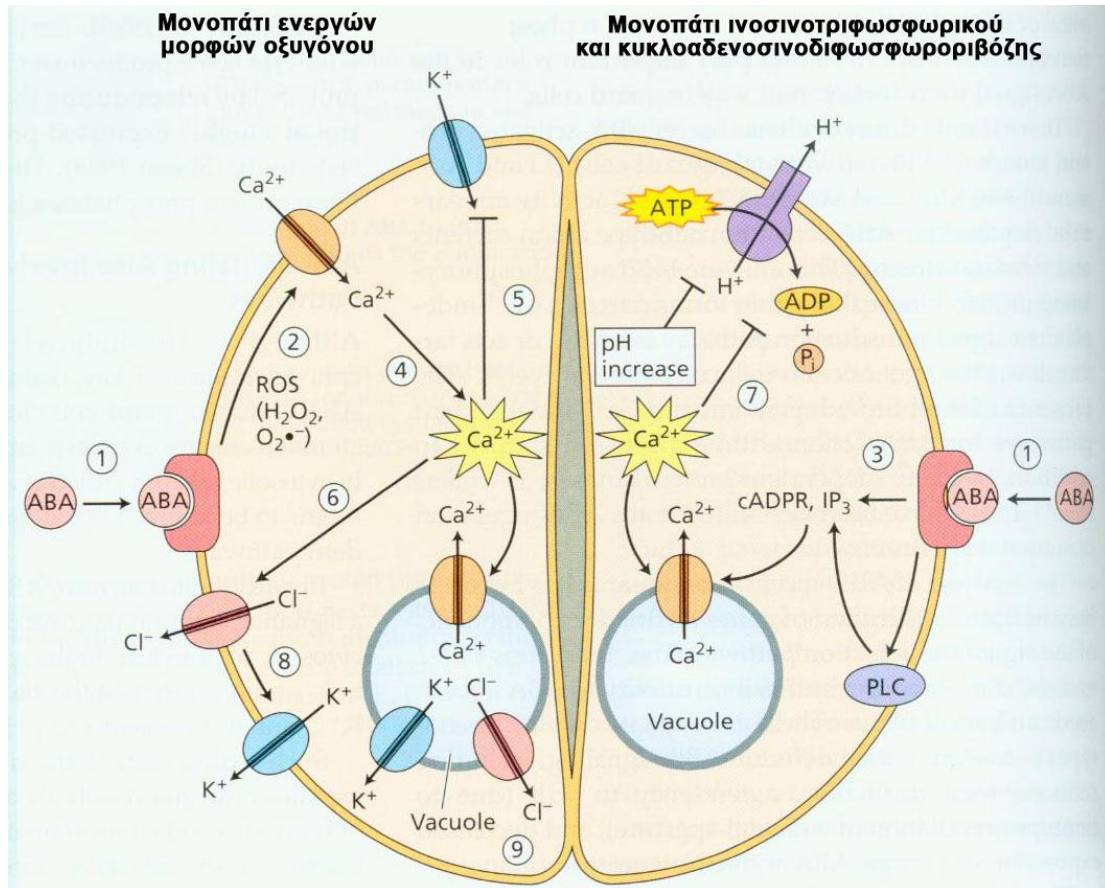
Η υδατική κατάσταση του φυτού (plant water status) καθορίζεται σε μεγάλο βαθμό από την ισορροπία που επιτυγχάνεται μέσα στους φυτικούς ιστούς μεταξύ του ρυθμού απώλειας του νερού από τα φυτά μέσω της διαπνοής και του ρυθμού τροφοδοσίας των ιστών με νερό από τις ρίζες και τα αγγεία του ξύλου. Το ABA μπορεί να επηρεάσει και τις δύο αυτές διαδικασίες.

Το ABA είναι ένας απαραίτητος δευτερογενής μεταβολίτης στο φυτό. Όταν αυτό δεν υπάρχει σε επαρκείς ποσότητες, τα φύλλα μαραίνονται ανεξέλεγκτα αφού δεν ρυθμίζεται το άνοιγμα των στοματίων. Έτσι ενώ ο μεγάλος αριθμός πειραμάτων αποδεικνύουν ότι το εφαρμοζόμενο ABA δρα σαν αντιδιαπνευστικό, κλείνοντας τα στομάτια, η έλλειψη ABA που παρατηρείται σε πολλούς μεταλλαγμένους γονότυπους φυτών έχει το αντίθετο αποτέλεσμα αυξάνοντας της απώλειες του νερού από τα ανοικτά στομάτια. Τέτοιοι μεταλλαγμένοι γονότυποι έχουν απομονωθεί στην τομάτα, την πατάτα, το κριθάρι, κ.α. Όλοι αυτοί οι γονότυποι μαραίνονται πολύ εύκολα αφού τα επίπεδα του ενδογενούς ABA είναι ανεπαρκή για να ρυθμίσουν το κλείσιμο των στοματίων και να διατηρήσουν τη σωστή υδατική κατάσταση.

Το αποτέλεσμα αυτό της έλλειψης ABA υποστηρίζει την άποψη ότι το φαινόμενο του γρήγορου κλεισίματος των στοματίων που ακολουθεί το κόψιμο ενός φύλλου από το φυτό δεν είναι απλά μια παθητική αντίδραση των καταφρακτικών κυττάρων (guard cells) των στοματίων στην απώλεια νερού και συνεπώς της μείωσης της σπαργής αλλά είναι μια μεταβολικά δραστική διαδικασία που απαιτεί τη διαμεσολάβηση του ABA. Φαινοτυπική αναστροφή στη συμπεριφορά των ελλειμματικών σε ABA μεταλλαγών φυτών μπορεί να γίνει με επανειλημμένες εφαρμογές ABA.

Το ABA, όπως αναφέρθηκε ήδη, ρυθμίζει το άνοιγμα των στοματίων μέσω της επίδρασης του στην απώλεια K από τα καταφρακτικά κύτταρα των στοματίων. Η απώλεια K προκαλεί μείωση της σπαργής των κυττάρων αυτών οδηγώντας έτσι στο κλείσιμό τους.

Υπάρχουν πολλές ενδείξεις ότι το ABA δρα σαν ένα συνεργιστικό του CA βοηθώντας το να περάσει τις κυτταρικές μεμβράνες και δρώντας σαν ένας δεύτερος αγγελιοφόρος, να διεγείρει το κλείσιμο των στοματίων. Όχι μόνο αυξημένα επίπεδα ABA μειώνουν την απώλεια νερού από τα φύλλα αλλά και η τροφοδοσία των φύλλων με νερό αυξάνεται σαν αποτέλεσμα της δράσης του ABA στην υδραυλική αγωγιμότητα των ριζών.



**Εικόνα 35.** Η εικόνα της μεταφοράς του σήματος και του μηχανισμού δράσης του ABA στα καταφρακτικά κύτταρα του στοματίου. Το καθαρό αποτέλεσμα είναι η απώλεια κατιόντων  $K^+$  και ανιόντων  $Cl^-$  ή μηλικού από τα καταφρακτικά κύτταρα (R:αποδέκτης, ROS = ενεργές μορφές οξυγόνου, cADPR:κυκλοαδενοσινοδιφωσφοριβόζη, G-protein:πρωτεΐνη σύνδεσης της γουανιδινοτριφωσφορογλυκόζης, PLC: C φωσφορολιπάση.

### γ. Αλλαγές στην αύξηση και τη μορφολογία των φυτών.

Το ABA μπορεί να έχει πολλές επιδράσεις στην αύξηση και τη μορφολογία των φυτών πράγμα που μπορεί να επηρεάσει την υδατική κατάσταση των φυτών αυτών. Πολλές από αυτές τις αλλαγές είναι άμεσες συνέπειες της μείωσης του ρυθμού αφομοίωσης (net assimilation rate).

Αν και είναι ξεκάθαρο ότι ο περιορισμός της ανταλλαγής των αερίων δια μέσου των στοματίων είναι υπεύθυνος για τουλάχιστον ένα μέρος της δράσης του ABA στη φωτοσύνθεση, υπάρχουν αντικρουόμενες αναφορές σε πρόσθετες επιδράσεις του απ' ευθείας στο φωτοσυνθετικό μηχανισμό. Έτσι οι Raschke and Hedrick (1985) δεν βρήκαν επίδραση του ABA σε απομονωμένα κύτταρα του μεσοφύλλου ενώ οι Fischer et al (1986) και Seaman and Sharkey (1987) βρήκαν ότι τα ενδιάμεσα προϊόντα του κύκλου αναγωγής του άνθρακα και η RuBPCase επηρεάστηκαν από το ABA.

Ενώ η προκαλούμενη από το ABA μείωση της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας μπορεί να επιφέρει μια σημαντική μείωση σε φύλλα και αναπτυσσόμενους βλαστούς, η αύξηση των ριζών φαίνεται να επηρεάζεται λιγότερο αρνητικά και σε μερικές περιπτώσεις ακόμα και να υποκινείται. Τα αποτελέσματα του ABA στην μορφολογία του φύλλου. Έχουν σαν συνέπεια μια αύξηση της Ξηρομορφίας (xeromorphy) των φύλλων. Δεν είναι όμως ξεκάθαρο πόσο νερό μπορεί να εξοικονομηθεί από τα φύλλα μετά από την αλλαγή της μορφολογίας τους.

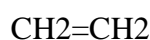
### **7.5) Τρόπος δράσης του ABA.**

Ο ακριβής τρόπος δράσης του ABA σαν φυτορρυθμιστική ουσία δεν είναι επακριβώς γνωστός. Υπάρχουν δύο καλά τεκμηριωμένα αποτελέσματα της βιοχημικής δράσης του ABA που δείχνουν και τον τρόπο δράσης του. Το πρώτο αποτέλεσμα είναι η τροποποίηση των μεμβρανών του πλάσματος των κυττάρων (plasma membranes) που εκδηλώνεται με την αλλαγή στο βιοηλεκτρικό δυναμικό στις επιφάνειες τους και με διαρροή και απώλεια K, πράγμα που συμβαίνει στα κύτταρα των στοματίων των φύλλων. Το δεύτερο αποτέλεσμα είναι η παρεμπόδιση της σύνθεσης του RNA και των πρωτεϊνών. Το ABA, όπως αναφέρθηκε προηγουμένως, ανταγωνίζεται πολλές από τις δράσεις των γιββερελλινών, καθώς και μερικές από τις δράσεις των αυξινών και των κυτοκινινών. Με τον τρόπο αυτό παρεμποδίζει την υποκινούμενη από τις γιββερελλίνες σύνθεση των υδρολασών στα στρώματα της αλευρώνης των σπόρων του κριθαριού και φαίνεται να δρα σαν ανταγωνιστικός παρεμποδιστής της δράσης της γιββερελλίνης για μεγάλο εύρος συγκεντρώσεων. Η δράση αυτή του ABA στην υποκινούμενη από τις γιββερελλίνες σύνθεση των υδρολασών δίνει τη βάση για την υπόθεση ότι το ABA μπορεί να δρα ειδικά στην παρεμπόδιση της εξαρτώμενης από το DNA σύνθεσης του RNA.

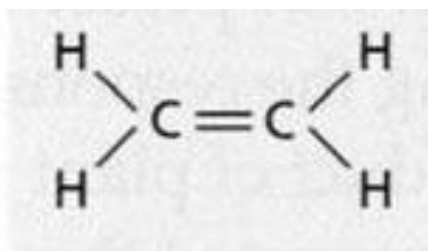
## 8° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: ΑΙΘΥΛΕΝΙΟ

### 8.1) Γενικά- διαπίστωση του ρόλου του αιθυλενίου ως φυτορρυθμιστικής ουσίας.

Το αιθυλένιο, ένας απλός υδρογονάνθρακας σε αέριο μορφή, είναι γνωστό σαν χημική ουσία από αρκετά παλιά. Οι φυτορρυθμιστικές του όμως ιδιότητες ανακαλύφθηκαν σχετικά πρόσφατα αν και από τις αρχές του αιώνα ήταν γνωστό ότι είχε ενδιαφέρουσες επιδράσεις στην αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών. Από το 1917 και μετά πολλοί συγγραφείς διαπίστωσαν τη δράση του αιθυλενίου στην ωρίμανση των φρούτων και αργότερα βρέθηκε ότι το αέριο αυτό παράγεται από πολλά φυτικά υλικά και κυρίως από σαρκώδη φρούτα.



Μοριακός τύπος αιθυλενίου (Εικόνα 36.)



## Αιθυλένιο

Συγκεκριμένα στη δεκαετία του 30 διατυπώθηκε η θεωρία ότι το αιθυλένιο πρέπει να θεωρείται φυσική φυτορρυθμιστική ουσία και μάλιστα αυτή που έχει σχέση με την ωρίμανση των καρπών. Μεγάλες πρόοδοι επιτεύχθηκαν στην ουσιαστική μελέτη του ρόλου του αιθυλενίου στο μεταβολισμό του φυτού από τις αρχές της δεκαετίας 60 όταν άρχισε να χρησιμοποιείται η τεχνική της αεριοχρωματογραφίας και ειδικά των ανιχνευτών ιονισμού φλόγας (FID) για την ανίχνευση του. Τελικά όμως μόνο στο τέλος της ίδιας δεκαετίας έγινε πλήρως αποδεκτό ότι το αιθυλένιο είναι μια φυσική φυτορρυθμιστική ουσία. Μέχρι σήμερα το αιθυλένιο έχει βρεθεί ότι επιδρά φυσιολογικά σε πολλές λειτουργίες των φυτών και ότι έχει αλληλεπιδράσεις με άλλες φυτορρυθμιστικές ουσίες με διάφορα αποτελέσματα.

Οι κυριότερες φυσιολογικές επιδράσεις του αιθυλενίου στις διάφορες φυτικές λειτουργίες είναι κατά τον T.C. Moore (1979), οι ακόλουθες:

- 1) υποκίνηση της ωρίμανσης των σαρκωδών φρούτων
- 2) υποκίνηση της αποκόλλησης των φύλλων από τους βλαστούς
- 3) η λεγόμενη τριπλή αντίδραση (triple response) μεγαλωμένων στο σκοτάδι φυταρίων ψυχανθών και συγκεκριμένα μείωση της επιμήκυνσης, αύξηση της διαμέτρου και διαταραχή του γεωτροπισμού του βλαστού.
- 4) Παρεμπόδιση της έκπτυξης των φύλλων και του επάκριου οφθαλμού σε φυτάρια μεγαλωμένα στο σκοτάδι.
- 5) Σμίκρυνση του επικοτύλιου ή του υποκοτύλιου τόξου κατά την βλάστηση στο σκοτάδι δικότυλων φυτών.





## 8.2) Αιθυλένιο και ωρίμανση των καρπών.

Από μελέτες που έγιναν σχετικά με το πρόβλημα της συντήρησης καρπών διαφόρων δένδρων, αποδείχθηκε ότι η δράση του αιθυλενίου στην προώθηση της ωρίμανσης των σαρκωδών καρπών επιταχύνεται από την παρουσία οξυγόνου και παρεμποδίζεται από την παρουσία του CO<sub>2</sub> που δρα ανταγωνιστικά προς το αιθυλένιο.

Κατά την ωρίμανση των σαρκωδών καρπών συμβαίνουν πολλές αλλαγές που περιλαμβάνουν μαλάκωμα των καρπών, υδρόλυση των αποθησαυριστικών συστατικών τους, αλλαγές στο χρώμα και στο άρωμα και τέλος αλλαγές στο ρυθμό της αναπνοής. Σε πολλούς σαρκώδεις καρπούς παρατηρούνται αλλαγές στο ρυθμό της αναπνοής μετά την ωρίμανση και αφού έχουν αυτοί φτάσει στο τελικό μέγεθος. Έτσι παρατηρείται μια μείωση του ρυθμού αναπνοής στον ώριμο καρπό που ακολουθείται από μια μεγάλη αύξηση (αναπνευστική κλιμακτήριος) όταν η ωρίμανση έχει φτάσει στο ανώτερο σημείο της. Ο ρυθμός αναπνοής υφίσταται μια τελική μείωση καθώς ο ώριμος καρπός εισέρχεται στη φάση της γήρανσης. Τέτοιοι καρποί με αναπνευστική κλιμακτήριο είναι η μπανάνα, το αχλάδι, το μήλο, το αβοκάντο κ.α.

Υπάρχουν σήμερα σοβαρές αποδείξεις ότι το αιθυλένιο η φυτορρυθμιστική ουσία που προκαλεί την ωρίμανση και η κυριότερη από αυτές είναι ότι παρατηρείται μια αύξηση της ενδοκυτταρικής συγκέντρωσης του αιθυλενίου ώστε να υποκινηθεί η ωρίμανση αρκετά πριν από την αναπνευστική κλιμακτήριο. Έτσι στους περισσότερους σαρκώδεις καρπούς, η έναρξη της ωρίμανσης ακολουθεί μια αύξηση της παραγωγής αιθυλενίου. Υπάρχουν όμως και περιπτώσεις που το φαινόμενο αυτό δεν συμβαίνει ή η δράση του αιθυλενίου παρεμποδίζεται από διάφορους παράγοντες.

Το αιθυλένιο έχει δύο κυρίως βιοχημικές δράσεις κατά την διαδικασία ωρίμανσης των καρπών. Η πρώτη είναι αυτή που προκαλεί αλλαγές στην περατότητα των μεμβρανών που οδηγούν στην απελευθέρωση ενζύμων τα οποία συνδέονται με διαδικασίες ωρίμανσης όπως αναπνοή και αποικοδόμηση οξέων και δομικών στοιχείων των κυττάρων. Οι αλλαγές στην περατότητα των μεμβρανών γίνονται αισθητές από την διαρροή των διαλυτών στοιχείων των κυττάρων και την πλήρωση των μεσοκυττάρων διαστημάτων με χυμό.

Η δεύτερη βιοχημική δράση του αιθυλενίου είναι αυτή που προκαλεί αύξηση της πρωτεϊνοσύνθεσης και κατά συνέπεια της σύνθεσης των ενζύμων, κατά τη διάρκεια της κλιμακτηρικής περιόδου των καρπών. Αν σε ώριμους ιστούς φρούτων εφαρμοστούν παρεμποδιστές της πρωτεϊνοσύνθεσης, η περαιτέρω ωρίμανση παρεμποδίζεται. Δεν υπάρχει αμφιβολία ότι οι ιστοί του καρπού αντιδρούν στο αιθυλένιο με την αύξηση της δραστηριότητας ενζύμων που ελέγχουν τις αντιδράσεις της ωρίμανσης και σε πολλές περιπτώσεις η αύξηση αυτή της ενζυμικής δραστηριότητας οφείλεται κυρίως στην *de novo* σύνθεση παρά στην ενεργοποίηση προϋπαρχόντων ενζύμων.

Κατά τον Lieberman (1979), το αιθυλένιο θεωρείται ότι είναι ο παράγοντας που ξεκινά την ωρίμανση ή η ορμόνη ωρίμανσης του καρπού η οποία βάζει σε κίνηση τις φυσιολογικές εκείνες αντιδράσεις που συνδέονται με τη διαδικασία της ωρίμανσης.

Υπάρχουν όμως τελευταία κάποιες αμφιβολίες για όλα αυτά, που προκύπτουν κυρίως από την έλλειψη συσχέτισης μεταξύ παραγωγής αιθυλενίου και αντιδράσεων ωρίμανσης σε μερικά φρούτα όπως το σταφύλι και η τομάτα ή σε περιπτώσεις όπου η ωρίμανση επιβραδύνεται από την αυξίνη αν και η παραγωγή αιθυλενίου αυξάνεται.

Στο σταφύλι πιστεύεται ότι το ABA είναι η <<σκανδάλη>> για την διαδικασία ωρίμανσης και υπάρχει η άποψη ότι τα προϊόντα της οξειδωτικής αποδόμησης της αυξίνης αποτελούν την εκκίνηση για την ωρίμανση.

Όσον όμως αφορά τη γήρανση των καρπών, το αιθυλένιο αναγνωρίζεται γενικά σαν ο κυριότερος παράγοντας επιτάχυνσης και ολοκλήρωσης της όλης διαδικασίας. Το ρόλο του αιθυλενίου στην ωρίμαση και τη γήρανση των καρπών έρχονται να ενισχύσουν δεδομένα που δείχνουν ότι το AVG, που είναι γνωστός παρεμποδιστής της δράσης του αιθυλενίου, όταν εφαρμοστεί σε μήλα πριν τη συγκομιδή καθυστερεί την ωρίμαση, μειώνει την πτώση πριν τη συγκομιδή και αυξάνει την συγκράτηση των καρπών στο δένδρο. Καθυστέρηση της ωρίμασης των αχλαδιών ποικιλίας Αηίου παρατηρείται και όταν AVG εφαρμοστεί μετασυλλεκτικά με εμβάπτιση των καρπών ενώ η ωρίμαση και η γήρανση πολλών άλλων συγκομισμένων καρπών καθυστερεί σημαντικά όταν το αιθυλένιο απομακρύνεται από υπό συνθήκες χαμηλής πίεσης κατά τη συντήρηση. Για να δοθεί απάντηση αν είναι ή όχι το αιθυλένιο η φυτορρυθμιστική ουσία της ωρίμασης, πρέπει να ληφθεί υπόψη η γνωστή δράση του εξωγενούς εφαρμοζόμενου αιθυλενίου στην ωρίμαση των πράσινων κλιμακτηριακών φρούτων και η σημαντική υποκίνηση και της αύξησης και της ωρίμασης στα σύκα. Υπάρχουν λοιπόν σημαντικές αποδείξεις ότι για το ρόλο του αιθυλενίου σαν μηχανισμού σκανδάλης στην ωρίμαση των καρπών και οι οποίες μπορούν να δικαιολογήσουν τον χαρακτηρισμό του σαν τη φυσική φυτορρυθμιστική ουσία της ωρίμασης.

Μερικά φρούτα όμως αντιδρούν με διαφορετικό τρόπο στο αιθυλένιο κατά τη διάρκεια της ωρίμασης, που μπορεί να μην είναι αυτός των τυπικών κλιμακτηριακών καρπών όπως τα μήλα και το αβοκάντο.

Γενικά, η ορμονική δράση του αιθυλενίου στην υποκίνηση, επιτάχυνση και με οποιονδήποτε τρόπο επίδραση στην ωρίμαση και τη γήρανση των καρπών, μπορεί να συνδεθεί με αλληλεπιδράσεις με τις αυξίνες, τις γιββερελλίνες, τις κυτοκινίνες και το ABA. Οι μηχανισμοί που παίρνουν μέρος σε αυτούς τους συσχετισμούς είναι αρκετά ασαφείς και ακαθόριστη και υπάρχουν αποδείξεις που δείχνουν ότι υπάρχει ένας γενικός ανταγωνισμός μεταξύ αιθυλενίου και ABA αφ' ενός, και αυξινών, γιββερελλινών και κυτοκινινών αφ' ετέρου (Lieberman 1979).

### **8.3) Αιθυλένιο και παρεμπόδιση της φυσικής ωρίμασης.**

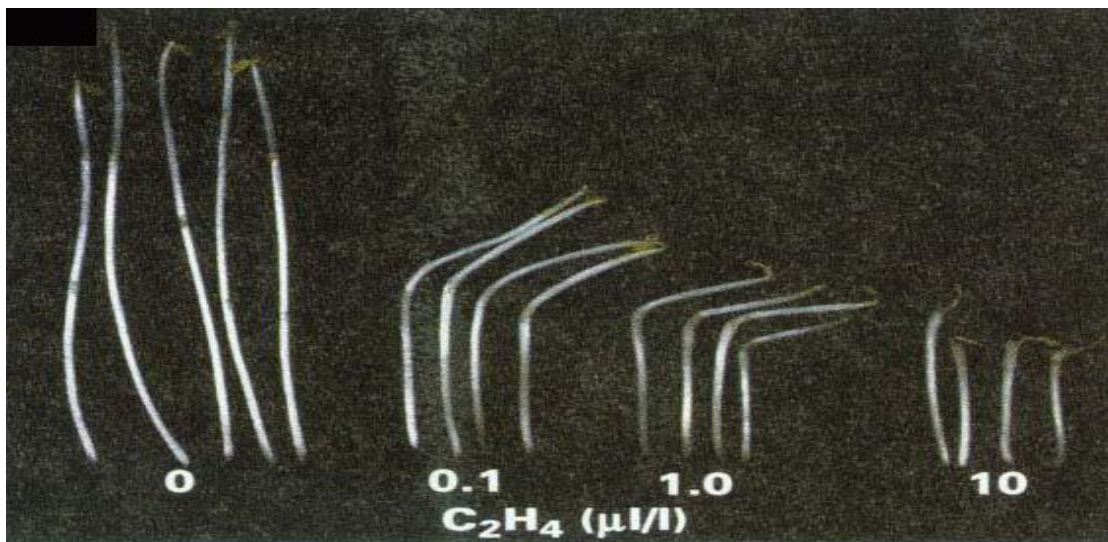
Μερικά φρούτα δεν ωριμάζουν κανονικά ενώ βρίσκονται στο δένδρο, ενώ καρποί μερικών ποικιλιών αβοκάντο δεν ωριμάζουν καθόλου. Αυτό αποδίδεται σε κάποιο χημικό παρεμποδιστή της ωρίμασης που πιθανώς μεταφέρεται από το δένδρο στους καρπούς. Φυσιολογικά (αλλά όχι και εμπορικά) ώριμοι καρποί αβοκάντο που βρίσκονται πάνω στο δένδρο δεν αποκολλώνται ούτε ωριμάζουν εμπορικά αν γίνει εφαρμογή αιθυλενίου σε συγκέντρωση 50 ppm για 48 ώρες. Πτώση των καρπών παρατηρείται μόνο αν το αιθυλένιο εφαρμόζεται για 5-6 ημέρες. Αλλά και μετά την συγκομιδή, πρέπει να περάσει ένα διάστημα για να γίνουν οι καρποί ευαίσθητοι στο αιθυλένιο. Είναι φανερό ότι το διάστημα αυτό απαιτείται για τη αποικοδόμηση αυτής της υποτιθέμενης παρεμποδιστικής ουσίας που παρεμποδίζει την ωρίμαση των καρπών και να μπορέσει έτσι να ξεκινήσει η φυσική ή η προκαλούμενη από το αιθυλένιο ωρίμαση. Πιθανώς κατά τη διάρκεια αυτού του διαστήματος συμβαίνουν απώλειες των αυξινών, γιββερελλινών και κυτοκινινών ή μια κάμψη της δραστηριότητάς τους που επιτρέπει την αλλαγή από το στάδιο του ώριμου-πράσινου αλλά μη εμπορικά ώριμου στο στάδιο της εμπορικής ωρίμασης. Κατά συνέπεια ο υποτιθέμενος παρεμποδιστής ωρίμασης μπορεί να μην είναι τίποτα άλλο από το συνδυασμό των αυξητικών φυσικών φυτορρυθμιστικών ουσιών (φυτορμονών) και τη συνδυασμένη δράση τους μέσα στο φυτό, η οποία διατηρείται όταν ο καρπός είναι πάνω στο φυτό, αλλά χάνεται από τη στιγμή που ο καρπός απομακρύνεται από το φυτό (Lieberman 1979).

#### 8.4) Μηχανισμοί δράσης του αιθυλενίου στην αύξηση και ανάπτυξη των φυτών.

Οι μορφολογικές αλλαγές που σχετίζονται με τη δράση του αιθυλενίου, έχουν σχέση, εκτός των άλλων, με την επίδρασή του στην κυτταρική διαίρεση, την αύξηση του μεγέθους των κυττάρων και τη μετακίνηση της αυξίνης. Το αιθυλένιο σε συγκέντρωση 50 ppm ή το 2,4-D σε συγκέντρωση  $10^{-4}$  M σταματούν σχεδόν τελείως την κυτταρική διαίρεση και την σύνθεση του DNA στην περιοχή της κορυφής σε χλωρωτικά φυτά μπιζελιού. Η παρεμπόδιση της κυτταρικής διαίρεσης μειώνεται και διατηρείται στο 20% όταν η συγκέντρωση του αιθυλενίου μειωθεί στο 50 ppb. Πάντως το αιθυλένιο δεν φαίνεται να παρεμποδίζει την κυτταρική διαίρεση σε ιστούς που υποκινούνται σε κυτταρική διαίρεση από αυξίνη, όπως συμβαίνει με τον σχηματισμό των τυχαίων ριζών. Αυτό δείχνει ότι η φυτορρυθμιστική αυτή ουσία δρα κατά διάφορο τρόπο πάνω στους διάφορους ιστούς και τα κύτταρα. Δεν επηρεάζει έτσι σημαντικά τη σύνθεση του RNA στην επιμηκνόμενη περιοχή κάτω από την κορυφή ούτε παρεμποδίζει την πρωτεϊνοσύνθεση.

Η παρεμπόδιση της αύξησης στην κάτω από τη άγκιστρο περιοχή, στα νεαρά φυτά μπιζελιού που μεγαλώνουν στο σκοτάδι, αλλά και σε άλλους ιστούς, που προκαλείται από το αιθυλένιο, οφείλεται κατά κύριο λόγο στον περιορισμό της ικανότητας του συστήματος πολικής μεταφοράς της αυξίνης που τροφοδοτεί τα κύτταρα. Πάντως το αιθυλένιο δεν παρεμποδίζει μόνιμα την αύξηση αλλά την αναστέλλει προσωρινά.

Έχει αποδειχθεί ότι η δράση του αιθυλενίου στους διάφορους ιστούς εντοπίζεται σε διάφορα κύτταρα που ονομάζονται <<κύτταρα στόχοι>> (Lieberman 1979) και χαρακτηρίζονται ανάλογα με τις αντιδράσεις τους στο αιθυλένιο και την αυξίνη.



**Εικόνα 38.** Η τριπλή αντίδραση χλωρωτικών φυταρίων πύσου ηλικίας 4 ημερών. Αριστερά ο μάρτυρας και δεξιά φυτά τα οποία αναπτύχθηκαν επί δύο ημέρες σε περιβάλλον στο οποίο ο αέρας είχε περιεκτικότητα σε αιθυλένιο 0.1, 1.0 και 10  $\mu\text{l/l}$  αέρα αντίστοιχα.

Υπάρχουν 3 τύποι τέτοιων κυττάρων: Ο τύπος 1 υποκινείται για επιμήκυνση από την αυξίνη αλλά όχι από το αιθυλένιο. Τέτοια είναι τα επιμηκνόμενα κύτταρα των φυταρίων. Ο τύπος 2 είναι κύτταρα που μεγαλώνουν σε μέγεθος υποκινούμενα από το αιθυλένιο αλλά όχι από την αυξίνη. Τέτοια κύτταρα είναι αυτά των ζωνών αποκόλλησης (abscission zones) και των αναπτυσσόμενων καρπών. Ο τύπος 3

περιλαμβάνει κύτταρα που επιμηκύνονται και αυξάνουν σε μέγεθος, υποκινούμενα και από το αιθυλένιο και από την αυξίνη όπως συμβαίνει σε φυτάρια ρυζιού και άλλων υδροχαρών φυτών.

Η κατάταξη αυτή των <<κυττάρων στόχων>> αποτελεί μια απλούστευση ενός μάλλον σύνθετου φαινομένου αλληλεπίδρασης φυτορρυθμιστικών ουσιών όπως των γιββερελλινών, των κυτοκινινών και των ABA καθώς επίσης της αυξίνης και του αιθυλενίου.

### **8.5) Αλληλεπιδράσεις αιθυλενίου και φυτορρυθμιστικών ουσιών..**

#### **α. Αλληλεπίδραση αιθυλενίου και αυξινών.**

Αλληλεπίδραση αυξίνης και αιθυλενίου οδηγεί σε ρύθμιση του σχήματος και του μεγέθους των κυττάρων και στηρίζεται στην αντίθετη των φυτορρυθμιστικών αυτών ουσιών. Η αντίθετη αυτή δράση παρατηρείται όχι μόνο στη διαταραχή της πολικής μεταφοράς της αυξίνης αλλά και στη δράση του αιθυλενίου στο επίπεδο συγκέντρωσης της αυξίνης στους ιστούς. Εφαρμογή 10-36 ppm αιθυλενίου για 18-24 ώρες σε επικοτύλια φυταρίων μπιζελιού μεγαλωμένα στο σκοτάδι και ηλικίας 5 ημερών, προκαλεί μείωση του επιπέδου συγκέντρωσης του IAA κατά 50%.

Είναι σήμερα γνωστό ό τι οι φυσιολογικές συγκεντρώσεις IAA και διαφόρων συνθετικών αυξινών υποκινούν την σύνθεση του αιθυλενίου στις ρίζες, τους βλαστούς, τα φύλλα, τα άνθη και τους καρπούς των φυτών. Για το λόγο αυτό έχει επικρατήσει η άποψη ότι πολλά από τα αποτελέσματα των αυξινών στα φυτά. Πρέπει να αποδοθούν στην επίδρασή τους στην παραγωγή αιθυλενίου. Έτσι εξηγείται και το γιατί οι μεγάλες δόσεις συνθετικών αυξινών προκαλούν τελικά παρεμπόδιση της αύξησης. Συγκεκριμένα ενώ οι αυξίνες από μόνες τους δεν έχουν παρεμποδιστικές της αύξησης ιδιότητες, σε ορισμένες συγκεντρώσεις που διαφέρουν στους διάφορους ιστούς, υποκινούν την παραγωγή αιθυλενίου το οποίο και τελικά παρεμποδίζει την αύξηση.

Το αιθυλένιο που παράγεται στους ιστούς συνεπεία επίδρασης της αυξίνης συνδέεται με την παρεμπόδιση της αύξησης τμημάτων ριζών μπιζελιού και της γενικής παρεμπόδισης της αύξησης από υπερβολικές δόσεις αυξίνης των ταχέως αυξανόμενων ιστών. Πρόσθετες αποδείξεις ότι η παρεμποδιστική της αύξησης δράση μεγάλων δόσεων αυξίνης οφείλεται στην υποκίνηση από αυτήν της παραγωγής αιθυλενίου παρέρχονται από τη δράση του CO<sub>2</sub> που είναι γνωστός σαν ανταγωνιστικός παρεμποδιστής του αιθυλενίου. Πιο συγκεκριμένα το CO<sub>2</sub> αντιστρέφει την παρεμπόδιση που προκαλούν μεγάλες δόσεις αυξίνης στην αύξηση των ριζών. Η βλάστηση των οφθαλμών επίσης παρεμποδίζεται από μεγαλύτερα των κανονικών επίπεδα αυξίνης και η παρεμπόδιση αυτή σχετίζεται με την υποκινούμενη από την αυξίνη παραγωγή αιθυλενίου. Πάντως έχει αποδειχθεί ότι το αιθυλένιο παίρνει μέρος στην ανάπτυξη των οφθαλμών μετά την έξοδό τους από τον λήθαργο. Υποστηρίζεται ακόμα ότι η αύξηση της ρίζας και ο γεωτροπισμός της ελέγχονται από της αλληλεπιδράσεις αυξίνης και αιθυλενίου.

#### **β. Κυτοκινίνες και αιθυλένιο.**

Έχει αποδειχθεί ότι μια κυτοκινίνη, η Kinetin, υποκινεί την παραγωγή αιθυλενίου, όταν εφαρμοσθεί σε συγκέντρωση 10<sup>-4</sup> M σε φυτάρια μπιζελιού και προκαλεί την αύξηση του παραγόμενου, σαν συνέπεια εφαρμογής IAA αιθυλενίου, δρώντας συνεργιστικά. Η συνεργιστική αυτή δράση αποδίδεται στην αύξηση του εισαγόμενου

στους συγκεκριμένους ιστούς IAA και στην παρεμπόδιση της δέσμευσής του από το ασπαρτικό οξύ, με άμεσο αποτέλεσμα την αύξηση, τελικά του ελεύθερου IAA. Εφαρμογή Kinetin και Ca προκάλεσε δεκαπλάσια παραγωγή αιθυλενίου σε τμήματα υποκοτύλιου φασολιού (mungbean) σαν αποτέλεσμα συνεργιστικής δράσης που όμως δεν εμφανίζεται αν το Ca εφαρμόζεται μαζί με IAA και GA3. Το Ca φαίνεται ότι προκαλεί αύξηση της απορρόφησης και του μεταβολισμού της kinetin ενώ αυτή με την σειρά της προκαλεί αύξηση της απορρόφησης του Ca στο συγκεκριμένο ιστό. Εκτός της Kinetin και διάφορες άλλες κυτοκίνινες έχει αποδειχθεί ότι δρουν συνεργιστικά με το IAA και το Ca στην υποκίνηση της παραγωγής αιθυλενίου στα υποκοτύλια του φασολιού.



*Εικόνα 39. Η μορφή φύλλων κανονικού φυτού τομάτας (αριστερά) και φυτού με φύλλα που έχουν υποστεί επιναστία (δεξιά).*

#### **γ. Γιββερελλίνες και αιθυλένιο.**

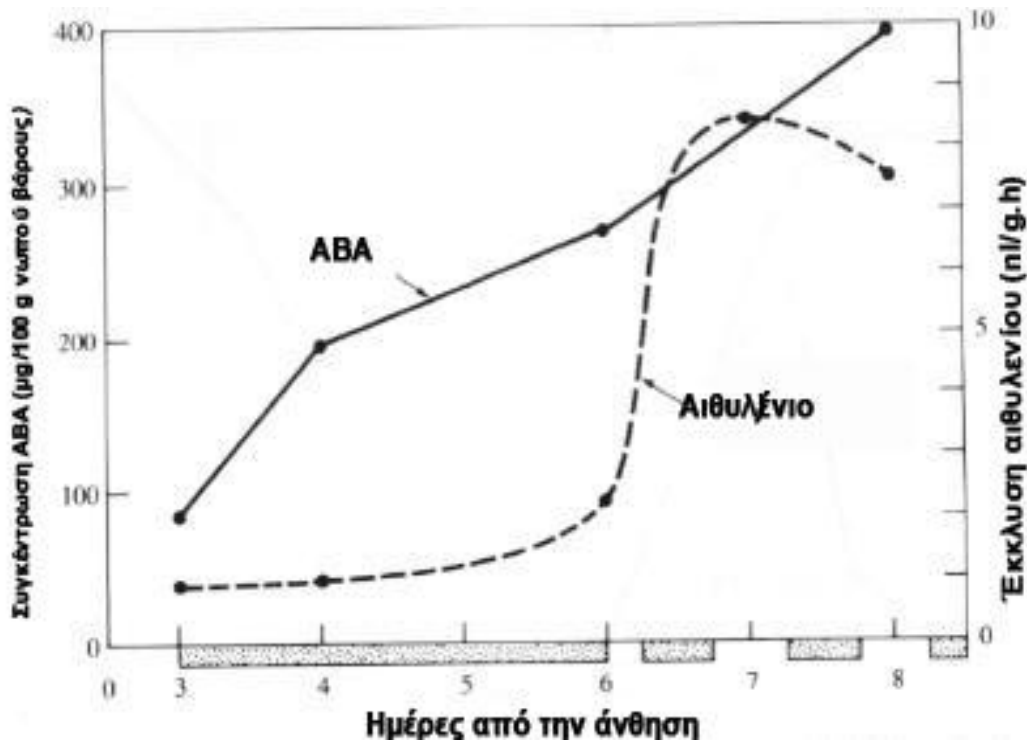
Φαινόμενα ανταγωνιστικής δράσης μεταξύ GA3 και αιθυλενίου έχουν παρατηρηθεί στην βιοδοκιμή της επιμήκυνσης του υποκοτύλιου του μαρουλιού καθώς και στη βιοδοκιμή της ενεργοποίησης της α-αμυλάσης και τις γιββερελλίνες.

Υπάρχουν όμως πολλές άλλες διεργασίες της αύξησης και της ανάπτυξης όπου το αιθυλένιο και οι γιββερελλίνες δρουν συνεργιστικά. Τέτοια παραδείγματα είναι η αναστροφή της εισόδου στο λήθαργο σε σπόρους μαρουλιού, η πρόκληση αποφύλλωσης σε φυτά βαμβακιού και η επιμήκυνση βλαστών στο ρύζι και το υδροχαρές *Callitriche platycarpa*. Το CO<sub>2</sub> που γενικά είναι γνωστό ότι ανταγωνίζεται την δράση του αιθυλενίου, αυξάνει τη δράση του τελευταίου σε επιμηκνόμενους βλαστούς υδροχαρών φυτών και σε υποκινούμενους για βλάστηση σπόρους. Όπου το αιθυλένιο δρα σαν υποκινητής της αύξησης, το CO<sub>2</sub> και οι γιββερελλίνες αυξάνουν τη δράση του όπως κάνει και η αυξίνη, σε αντίθεση με συστήματα στα οποία το αιθυλένιο δρα σαν παρεμποδιστής της αύξησης. Στην τελευταία αυτή περίπτωση, γιββερελλίνες, CO<sub>2</sub> και αυξίνες δρουν ανταγωνιστικά προς τη δράση του αιθυλενίου.

Σε φυτάρια μπιζελιού μεγαλωμένα στο σκοτάδι, το GA3 δεν έχει καμία επίδραση στη υποκίνηση της παραγωγής αιθυλενίου παρά μόνο αν συνδυασθεί με αυξίνη και κυτοκίνη. Το αιθυλένιο μπορεί να παρεμποδίσει την προκαλούμενη από το GA3 επιμήκυνση του βλαστού φυταρίων ενώ οι γιββερελλίνες φαίνεται να ανταγωνίζεται τη δράση του αιθυλενίου στη δημιουργία επιναστικών φαινομένων.

#### δ. Αμπσισικό οξύ και αιθυλένιο.

Το αμπσισικό οξύ (abscisic acid, ABA) όπως και το αιθυλένιο, παρεμποδίζει την ανάπτυξη φυταρίων μπιζελιού μεγαλωμένων στο σκοτάδι αλλά αυτά τα φυτάρια δεν παρουσιάζουν την τυπική για την δράση του αιθυλενίου <<τριπλή αντίδραση>>. Παράλληλα τα φυτάρια αυτά δείχνουν μειωμένη παραγωγή αιθυλενίου καθώς επίσης και μείωση της υποκινούμενης από IAA και Kinetin παραγωγής της ίδιας φυτορρυθμιστικής ουσίας.



**Εικόνα 40.** Η πορεία της μεταβολής του ABA και του αιθυλενίου σε καρδιά βαμβακιού που διατηρήθηκαν σε συνθήκες σκοτάτους για να μελετηθεί η διεργασία απόπτωσης. Το ABA εμφανίζει συνεχή ανοδική πορεία, ενώ το αιθυλένιο παρουσιάζει απότομη αύξηση την 6<sup>η</sup> ημέρα.

Η παρεμπόδιση της αύξησης στα φυτάρια μπιζελιού που μεγαλώνουν στο σκοτάδι, από το ABA και το αιθυλένιο, γίνεται με διαφορετικούς μηχανισμούς. Συσχέτιση μεταξύ ABA και αιθυλενίου έχει αποδειχθεί στη γήρανση των ανθέων του γαρίφαλου όπου το ABA φαίνεται να συντομεύει τη διαδικασία αυτή μέσω της υποκίνησης της παραγωγής αιθυλενίου. Αυτό γίνεται μάλλον με την προώθηση της αυτοκαταλυτικής παραγωγής αιθυλενίου.

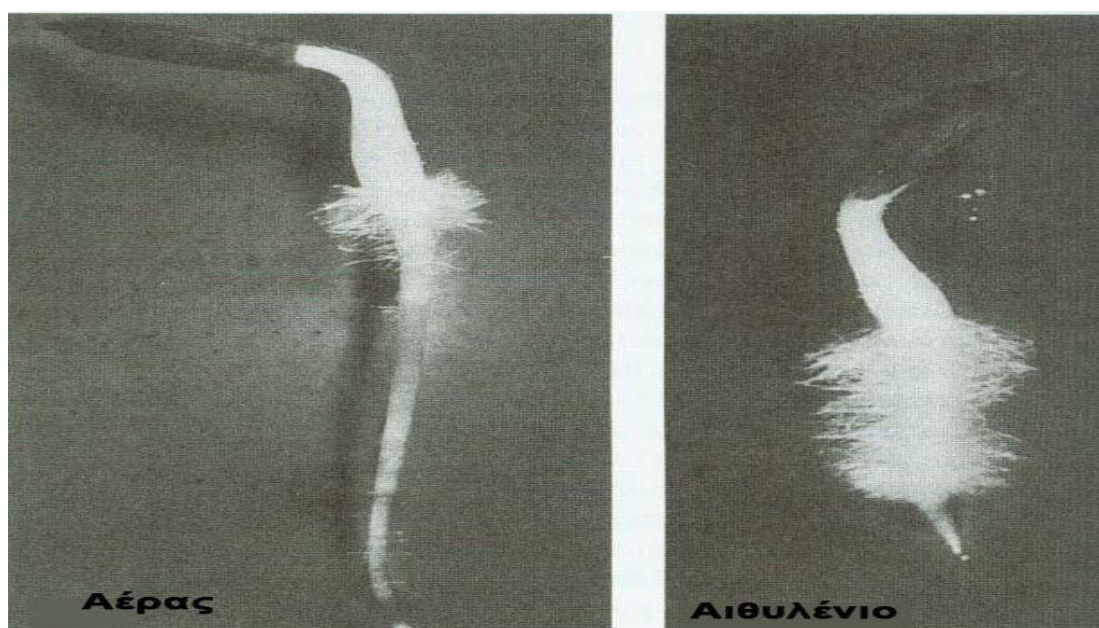
Αντίθετα, εφαρμογή 35 ppm αιθυλενίου σε εσπεριδοειδή είχε σαν επακόλουθο την συγκέντρωση μεγάλων ποσοτήτων ABA στο φλοιό μέσα σε 24 ώρες. Φαίνεται να υπάρχει μια στενή σχέση μεταξύ της γήρανσης που προκαλεί το αιθυλένιο και της αύξησης των συγκεντρώσεων του ABA και αντίστροφα. Πάντως, όσον αναφορά την γήρανση, οι δύο φυτορρυθμιστικές ουσίες συμπεριφέρονται ως προς τις μεταξύ τους αλληλεπιδράσεις ανάλογα με το στάδιο ανάπτυξης του ιστού.

#### 8.6) Επίδραση του αιθυλενίου στην παρεμπόδιση της αύξησης και τον γεωτροπισμό των ριζών.

Στο κεφάλαιο περί αυξινών αναφέρθηκε η ευαισθησία που δείχνουν οι ρίζες στις αυξίνες. Συγκεκριμένα αναφέρθηκε ότι συγκεντρώσεις αυξίνης που διεγείρουν την

αύξηση τμημάτων βλαστού ασκούν ισχυρή παρεμπόδιση της αύξησης των ριζών. Η παρεμπόδιση αυτή αποδίδεται στην υποκινούμενη από την αυξίνη παραγωγή αιθυλενίου (Chadwick and Burg, 1970).

Όσο αναφορά τον γεωτροπισμό των ριζών, το αιθυλένιο μάλλον παρά η αύξηση φαίνεται να είναι η φυτορρυθμιστική ουσία που ελέγχει το φαινόμενο αυτό. Σύμφωνα με τη θεωρία του Cholodny- Went, ο γεωτροπισμός είναι το αποτέλεσμα της ασύμμετρης κατανομής της ενδογενούς αύξησης. Η ανισότητα αυτή της κατανομής που γίνεται υπό την επίδραση του ερεθίσματος της βαρύτητας φθάνει τη σχέση 30:70 στο επάνω και κάτω μέρος αντίστοιχα μιας οριζοντίως τοποθετημένης ρίζας, προκαλώντας έτσι την κάμψη της ρίζας προς τα κάτω, αφού, λόγω της ευαισθησίας των ριζών στην αυξίνη, προκαλείται παρεμπόδιση της αύξησης του κατώτερου μέρους της οριζόντιας ρίζας σε σχέση με το επάνω μέρος. Στους βλαστούς βέβαια, η σαν συνέπεια του γεωτροπισμού κάμψη τους προς τα επάνω οφείλεται στο ότι το κατώτερο μέρος αναπτύσσεται πιο πολύ από το επάνω.



**Εικόνα 41.** Η ανάπτυξη ριζικών ριζιδίων σε φυτάρια μαρουλιού ηλικίας 2 ημερών τα οποία στη συνέχεια ο μεν μάρτυρας (αριστερά) συνέχισε να αναπτύσσεται και την Τρίτη ημέρα σε περιβάλλον με κανονικό αέρα ενώ το δεξιά φυτό την Τρίτη ημέρα μεταφέρθηκε σε περιβάλλον με συγκέντρωση 10 ppm αιθυλενίου στον αέρα.

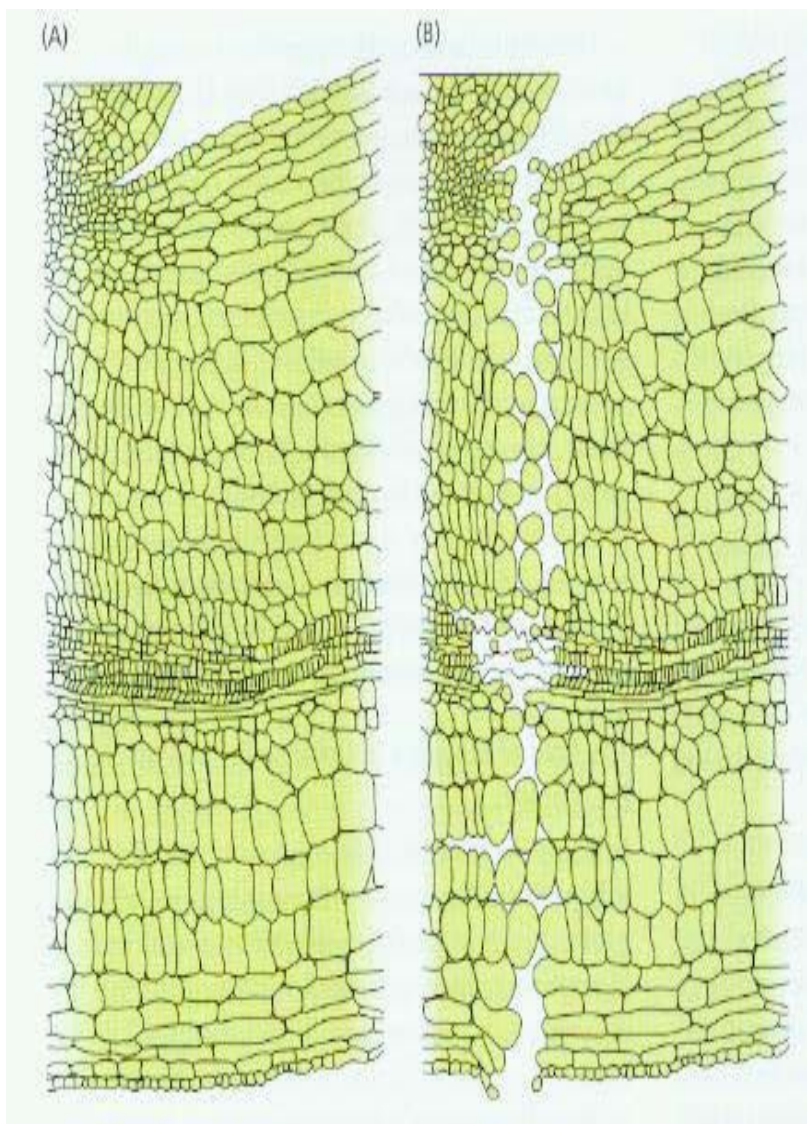
Σύμφωνα με νεώτερα στοιχεία του επάνω μέρους της οριζοντίως τοποθετημένης ρίζας πρώτα προάγεται και μετά παρεμποδίζεται. Αυτό σήμερα αποδίδεται στο ότι δεν είναι η αυξίνη εκείνη που παρεμποδίζει την αύξηση του κάτω μέρους της ρίζας αλλά το αιθυλένιο που παράγεται σαν συνέπεια άνισης κατανομής της αυξίνης και το οποίο μετά διαχέεται μέσω των ιστών προς το επάνω μέρος της ρίζας, παρεμποδίζοντας τελικά την αύξηση και του μέρους αυτού.

Πρέπει να αναφερθεί, σχετικά με το γεωτροπισμό των ριζών, ότι στο φαινόμενο αυτό υπεισέρχονται και άλλες φυτορρυθμιστικές ουσίες, μια εκ των οποίων είναι και το ABA.

Τα παραπάνω στοιχεία δείχνουν ότι τα αποτελέσματα του αιθυλενίου δεν περιορίζονται στην καταστολή της κυτταρικής επιμήκυνσης, της αύξησης και της ανάπτυξης που είναι πολύ κοινές δράσεις της φυτορρυθμιστικής αυτής ουσίας. Μπορεί και να προάγει την κυτταρική επιμήκυνση, την αύξηση και ανάπτυξη και



αυτό εξαρτάται από πολλούς παράγοντες όπως το είδος του φυτού, το περιβάλλον, το στάδιο ανάπτυξης, ο τύπος των κυττάρων και των ιστών, η συγκέντρωση του αιθυλενίου κ.α. Μια θεαματική απόδειξη της σχέσης που συνδέει το μεταβολισμό του αιθυλενίου και την προαγωγή της αύξησης ή τη συμμετοχή στην κανονική μορφολογική ανάπτυξη αναφέρεται από τον Zobel (1973) και αφορά την διαγεωτροπική μεταλλαγή τομάτας. Η διαγεωτροπική αυτή μεταλλαγή (diageotropic tomato mutant) χαρακτηρίζεται από οριζόντια ανάπτυξη των βλαστών και των ριζών, λεπτά στελέχη χωρίς μεγάλα ξυλώδη αγγεία, ανωμαλίες στη μορφολογία των φύλλων και πρωτογενείς ρίζες χωρίς διακλαδώσεις. Αν σε τέτοια φυτά χρησιμοποιηθούν πολύ χαμηλές συγκεντρώσεις αιθυλενίου (5ppb) και υψηλές συγκεντρώσεις αυξίνης (10<sup>-4</sup>M), τα μορφολογικά χαρακτηριστικά της νέας βλάστησης επανέρχονται στο κανονικό. Από την αναφορά αυτή προκύπτει ότι η μορφολογική ανάπτυξη της μεταλλαγής πρέπει να ελέγχεται από την παραγωγή ενδογενούς αιθυλενίου που είναι αποτέλεσμα ενός μηχανισμού επανατροφοδότησης αυξίνης-αιθυλενίου. Προφανώς η διαγεωτροπική μεταλλαγή στερείται ενός κανονικού συστήματος παραγωγής αιθυλενίου που διεγείρεται από την αυξίνη. Αρκούν μικρές συγκεντρώσεις αιθυλενίου της τάξεως λίγων ppb για να επαναφέρουν τη χαμένη ισορροπία.



**Εικόνα 42.** Η δημιουργία ζώνης αποκοπής κατά την απόπτωση φύλλου αριστερά ο μίσχος κανονικού φύλλου και δεξιά η διαλυτοποίηση των κυττάρων και η αποδόμηση του μίσχου κατά τη δημιουργία της ζώνης αποκοπής..

### **8.7) Αιθυλένιο και βλάστηση των σπόρων.**

Η επίδραση του αιθυλενίου στη βλάστηση των σπόρων και ειδικά των ληθαργούντων, περιλαμβάνει περίπλοκες αλληλεπιδράσεις της φυτορρυθμιστική αυτής ουσίας με το φως, το CO<sub>2</sub>, τις γιββερελλίνες και τις κυτοκινίνες που έρχονται σε αντίθεση με το ABA και ίσως και άλλους φυσικούς παρεμποδιστές αύξεσης. Το αιθυλένιο φαίνεται ότι προωθεί την βλάστηση ορισμένων σπόρων διακόπτοντας τον λήθαργό τους. Ένα από τα πιο γνωστά παραδείγματα είναι η διακοπή του ληθάργου των σπόρων του φανερόγαμου παράσιτου *Striga asiatica* που προκαλεί τεράστιες ζημιές στο σόργο. Φυσιολογικά ο λήθαργος των σπόρων του παρασίτου διακόπτεται από τις εκκρίσεις των ριζών του σόργου αλλά η εφαρμογή του αιθυλενίου είναι εξίσου αποτελεσματική, δίνοντας έτσι τη δυνατότητα βλάστησης των σπόρων της *S.asiatica* πριν σπαρθεί ο ξενιστής. Αυτό έχει σαν αποτέλεσμα την καταστροφή των φυταρίων του παράσιτου που μη βρίσκοντας ξενιστή πεθαίνουν.

Η δυνατότητα αυτή του αιθυλενίου να διακόπτει το λήθαργο σπόρων, όπως φαίνεται και από το παράδειγμα της *S.asiatica*, είναι ένα σημαντικό όπλο για την καταπολέμηση των ζιζανίων των καλλιεργειών. Όπως είναι γνωστό ο λήθαργος των σπόρων είναι το βασικό μέσο άμυνάς τους κατά των αντίξοων συνθηκών του περιβάλλοντος. Η διακοπή του ληθάργου και η επακόλουθη βλάστηση των σπόρων των ζιζανίων μπορεί να αποτελέσει μια νέα μέθοδο αντιμετώπισης της ανεπιθύμητης βλάστησης. Αν αυτό γίνει το καλοκαίρι όταν δεν υπάρχει καλλιέργεια, τα ζιζάνια που θα βγουν θα ξεραθούν από την ζέστη και την ξηρασία με αποτέλεσμα μια σημαντική μείωση του αριθμού σπόρων στο έδαφος. Η μέθοδος αυτή μπορεί να συνδυασθεί και με την εφαρμογή ηλιοαπολύμανσης του εδάφους δεδομένου ότι οι βλαστάνοντες σπόροι είναι πιο ευαίσθητοι από τους ληθαργούντες στις υψηλές θερμοκρασίες του εδάφους που επιτυγχάνονται με την ηλιοαπολύμανση. Αλλά και γενικά η υποκίνηση των σπόρων για βλάστηση όταν δεν υπάρχει καλλιέργεια στο έδαφος επιτρέπει την καταστροφή των ζιζανίων οποιαδήποτε εποχή με τη χρήση ζιζανιοκτόνου επαφής χωρίς υπολειμματικότητα στο έδαφος ή με τη χρήση μηχανικών μέσων.

### **8.8) Αιθυλένιο και φως.**

Κατά τον Lieberman (1979), το ερυθρό φως είναι από τους παράγοντες που μειώνουν την παραγωγή αιθυλενίου στους διάφορους φυτικούς ιστούς. Ο σχηματισμός του <<αγκίστρου>> στα φυτάρια που αναπτύσσονται στο σκοτάδι αποδίδεται στην παραγωγή αιθυλενίου στην κορυφή των φυταρίων. Όταν τα φυτάρια εκτεθούν στο φως, η παραγωγή αιθυλενίου μειώνεται και το <<άγκιστρο>> ανοίγει επιτρέποντας στα φύλλα να εκπτυχθούν. Το <<άγκιστρο>> ανοίγει και στο σκοτάδι όταν το αιθυλένιο απομακρύνεται με εφαρμογή υποπίεσης ή αν τα φυτάρια υποστούν την επίδραση CO<sub>2</sub> που ανταγωνίζεται τη δράση του αιθυλενίου. Έκθεση φυταρίων σε υπέρυθρο φως μετά από έκθεση σε ερυθρό, εκμηδενίζει τη δράση του τελευταίου πράγμα που δείχνει ότι στη παραγωγή του αιθυλενίου μπορεί να παίρνει μέρος και το Φυτόχρωμα.

### **8.9) Αιθυλένιο και έκφραση του φύλου.**

Το αιθυλένιο φαίνεται να παίζει σημαντικό ρόλο στον καθορισμό του φύλου των ανθέων στα μονόκλα-δίκλινα φυτά. Ειδικότερα στο φυτό *Annona hybrida* μια αύξηση της παραγωγής του αιθυλενίου προάγει το σχηματισμό αρρένων ανθέων. Η διαδικασία επιτυγχάνεται με την προσθήκη αιθυλενίου και καθυστερεί όταν με υποπίεση απομακρύνεται το ενδογενές αιθυλένιο από τους ιστούς. Σε φυτά κολοκυθίου (*Cucurbita pepo*) υψηλά επίπεδα γιββερελλίνης συνδέονται με σχηματισμό αρρένων ανθέων ενώ εφαρμογή αιθυλενίου αλλάζει τη έκφραση του φύλου και ευνοεί το σχηματισμό θηλυκών ανθέων. Περισσότερο αιθυλένιο πάντως εκλύεται από οφθαλμούς που θα δώσουν θηλυκά άνθη παρά από οφθαλμούς που θα δώσουν αρσενικά άνθη. Επίσης φυτά που αναπτύσσονται υπό συνθήκες βραχείας ημέρας οι οποίες προωθούν την θηλυκότητα παράγουν περισσότερο αιθυλένιο από αυτά που αναπτύσσονται υπό συνθήκες μακράς ημέρας.

### **8.10) Ρόλος του αιθυλενίου στη έξοδο των φυταρίων των δικότυλων από το έδαφος.**

Όπως είναι γνωστό από τα δικότυλα φυτά άλλα έχουν υπόγεια και άλλα υπέργεια βλάστηση. Ο χαρακτηρισμός αυτός δίνεται από τον τρόπο που τα νεαρά φυτάρια μετά την βλάστηση των σπόρων εξέρχονται από το έδαφος. Συγκεκριμένα, στα είδη με υπόγεια βλάστηση οι κοτυληδόνες μένουν μέσα στο έδαφος και η έξοδος γίνεται με αύξηση του επικοτύλιου το οποίο καμπυλώνεται κοντά στην κορυφή του νεαρού βλαστού ώστε αυτός να εξέλθει από το έδαφος χωρίς να ζημιωθεί. Στα είδη με οίο υπέργεια βλάστηση επιμηκύνεται το υποκοτύλιο το οποίο κάμπτεται και σχηματίζει ένα τόξο ή 'άγγιστρο' έτσι ώστε η κορυφή του φυταρίου να εξέλθει από το έδαφος συρόμενη από το αυξανόμενο υποκοτύλιο και κατά τρόπο που να αποφεύγεται η ζημιά από τριβή με το έδαφος. Έχει αποδειχθεί ότι και στους δύο τρόπους βλάστησης το καμπύλωμα στο επικοτύλιο ή στο υποκοτύλιο καθώς και η διατήρηση του οφείλεται σε τυπική παραγωγή αιθυλενίου. Μόλις όμως τα φυτάρια με την έξοδό τους από το χώμα φωτιστούν, τότε η παραγωγή του αιθυλενίου μειώνεται και έτσι αποκαθιστάται η συμμετρική αύξηση του νεαρού φυταρίου που ορθώνεται στη συνέχεια προς τα πάνω.

Ο μηχανισμός παραγωγής του αιθυλενίου που ρυθμίζει τον σχηματισμό του καμπυλώματος η αγγίστρου στα νεαρά φυτάρια φαίνεται ότι ελέγχεται από το Φυτόχρωμα, αφού το ερυθρό φως περιορίζει την ευθυγράμμιση αυτή (Moore, 1979 Leopold and Kriedenam, 1975).

### **8.11) Επίδραση του αιθυλενίου στην επιμήκυνση των κυττάρων και σε άλλες λειτουργίες του φυτού.**

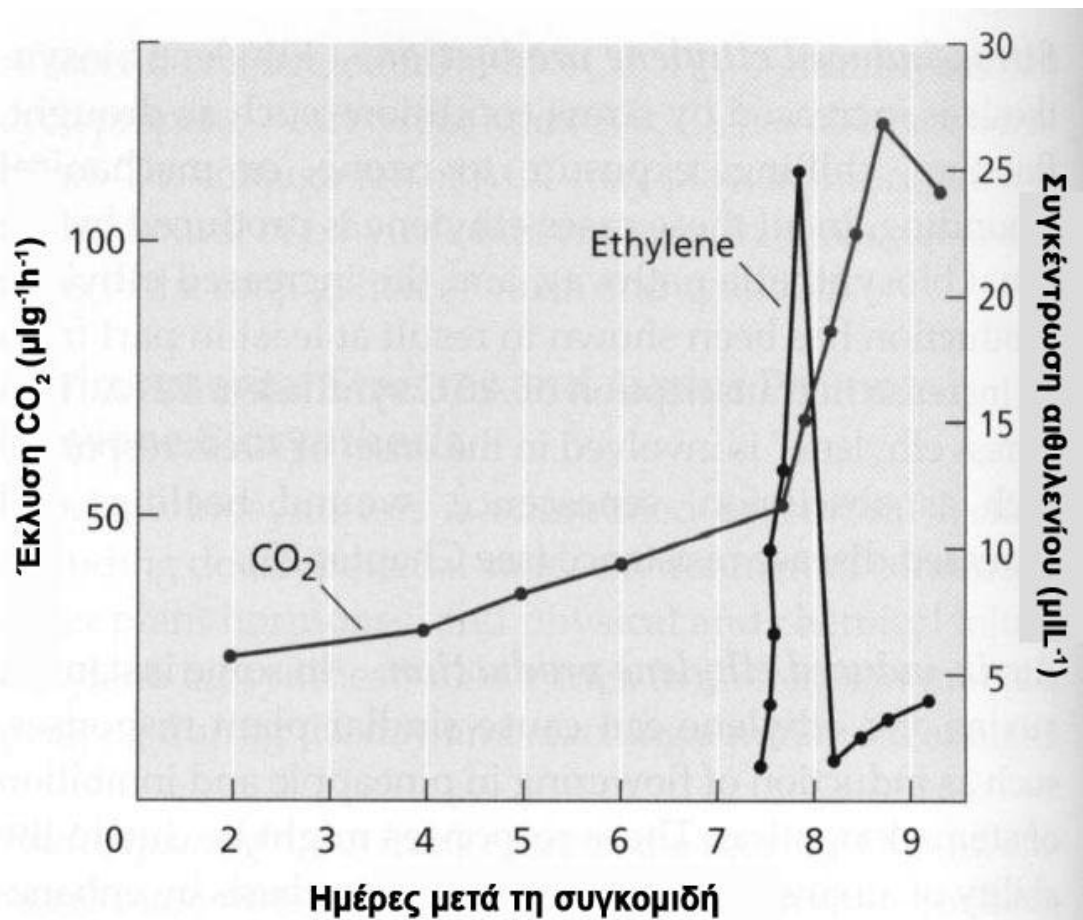
Φαινόμενα διόγκωσης των βλαστών ή ακανόνιστης εγκάρσιας ανάπτυξής τους, καθώς και συμπτώματα ορμονικών ζιζανιοκτόνων σε φύλλα, βλαστούς και ρίζες των φυτών, προκαλούνται από παρεμπόδιση της επιμήκυνσης και ταυτόχρονη αύξησή της κατά πλάτος επέκτασης των μεμονωμένων κυττάρων. Η κατά πλάτος επέκταση των κυττάρων, που κανονικά μόνο επιμηκύνονται, οφείλεται κατά πάσα πιθανότητα στην μεταβολή από το αιθυλένιο της κατεύθυνσης των μικροϊνιδίων της κυτταρίνης στα κυτταρικά τοιχώματα.

Μια άλλη επίδραση του αιθυλενίου με μεγάλη οικονομική σημασία είναι η υποκίνηση της άνθησης στο mango και στον ανανά. Η συνθετική αυξίνη NAA εφαρμόζεται για το σκοπό αυτό και το αποτέλεσμα οφείλεται στην παραγωγή του αιθυλενίου που προκαλείται από τη δράση της αυξίνης.

Η αποκόλληση φύλλων (πρόκληση φυλλόπτωσης) που προκαλείται από το αιθυλένιο καθώς και από πολλές άλλες ουσίες που χρησιμοποιούνται σαν αποφυλλωτικά και οι οποίες δρουν πάλι με την υποκίνηση της παραγωγής αιθυλενίου, είναι επίσης αποτέλεσμα επίδρασης της ουσίας αυτής στις λειτουργίες το φυτού.

### 8.12) Τρόπος δράσης του αιθυλενίου.

Κατά την επικρατέστερη θεωρία (Burg and Burg, 1965) το αιθυλένιο για να δράσει σχηματίζει ένα σύμπλοκο με ένα ειδικό υποδοχέα που βρίσκεται στους φυτικούς ιστούς. Ο σχηματισμός αυτός του συμπλόκου γίνεται παρουσία ενός μετάλλου, πιθανώς του  $Cu^{+2}$  και του  $O_2$ . Η σταθερότητα αυτού του συμπλόκου καθορίζει και την ευαισθησία του ιστού στη φυτορρυθμιστική αυτή ουσία. Η ευαισθησία αυτή εξαρτάται από την συγκέντρωση των μορίων του υποδοχέα στον ιστό και εκφράζεται με α) την ελάχιστη συγκέντρωση αιθυλενίου στην οποία αντιδρά ο ιστός και β) την συγκέντρωση αιθυλενίου που προκαλεί το 50% του maximum της αντίδρασης.



**Εικόνα 43.** Η συγκέντρωση του αιθυλενίου στους ιστούς της μπανάνας τις ημέρες μετά τη συγκομιδή της αυξάνεται πριν αυξηθεί η αναπνευστική δραστηριότητα και ακολουθεί η αύξηση της συγκέντρωσης του  $CO_2$  (δείκτη της αναπνευστικής δραστηριότητας) που αυξάνεται πριν την ωρίμανση.

Για να αντιδράσει ο ιστός στο αιθυλένιο μεσολαβεί μια φάση επώασης. Τα μεγέθη της αντίδρασης και της ευαισθησίας του καρπού στο αιθυλένιο εξαρτώνται από το είδος και την ποικιλία, τις συνθήκες του περιβάλλοντος και την προσυλλεκτική μεταχείριση του καρπού (Σφακιωτάκης, 1995).

Την δράση του αιθυλενίου στην ωρίμανση καρπών επηρεάζει η θερμοκρασία. Γενικά η δράση αυτή γίνεται πιο έντονη με την αύξηση της θερμοκρασίας ενώ μειώνεται σε χαμηλές θερμοκρασίες. Επίσης μειωμένες συγκεντρώσεις οξυγόνου παρεμποδίζουν την δράση του αιθυλενίου στην ωρίμανση των καρπών, ακόμα και σε περιπτώσεις που υπάρχουν μεγάλες συγκεντρώσεις της φυτορρυθμιστικής αυτής ουσίας (>100 ppm) πράγμα που αξιοποιείται στη πράξη με την επίτευξη ελεγχόμενης ατμόσφαιρας, χαμηλής περιεκτικότητας σε O<sub>2</sub> σε ψυγεία αποθήκευσης φρούτων. Μελέτες σε καρπούς αβοκάντο έχουν δείξει ότι η δράση του αιθυλενίου στο μαλάκωμα της σάρκας αναστέλλεται δραστικά όταν η συγκέντρωση του οξυγόνου είναι 1% (Σφακιωτάκης 1995).

Την δράση του αιθυλενίου ανταγωνίζεται επίσης το CO<sub>2</sub> και τα ιόντα Ag<sup>+</sup>. Το CO<sub>2</sub> συγκεντρώνεται στους μεσοκυττάρους χώρους των ιστών και δρα σαν φυτικός παρεμποδιστής. Ο Ag που χρησιμοποιείται για την παρεμπόδιση της γήρανσης των ανθέων. Είναι πιθανόν να αντικαθιστά τον Cu των μεταλλοπρωτεϊνών στο σχηματισμό των συμπλόκων αιθυλενίου-υποδοχέα με αποτέλεσμα την παρεμπόδιση του σχηματισμού του συμπλόκου.

Την μεγαλύτερη ευαισθησία στο αιθυλένιο παρουσιάζουν από μεν τους καρπούς τα ακτινίδια από δε τα άνθη τα γαρίφαλα. Τα ακτινίδια ωριμάζουν σε συγκεντρώσεις αιθυλενίου >10 ppd ενώ τα γαρίφαλα. Παρουσιάζουν συμπτώματα (αδυναμία ανοίγματος) σε συγκεντρώσεις >5 ppd. Μέτρια ευαισθησία παρουσιάζουν στο αιθυλένιο η μπανάνα, τα αχλάδια, τα πεπόνια και το αβοκάντο ενώ τα εσπεριδοειδή είναι λιγότερο ευαίσθητα (Σφακιωτάκης, 1995). Όσο πλησιάζει η ωρίμανση τόσο η ευαισθησία των καρπών στο αιθυλένιο μεγαλώνει. Επίσης πολλά είδη κλιμακτηριακών καρπών όπως το ακτινίδιο, τα μήλα και το αβοκάντο δεν ωριμάζουν γρήγορα όσο είναι πάνω στο δένδρο. Η ωρίμανση αρχίζει μετά την συγκομιδή και αυτό ενισχύει την άποψη της παραγωγής από το δένδρο μιας ουσίας που παρεμποδίζει την παραγωγή ή την δράση του αιθυλενίου.

### **8.13) Χρήσεις του αιθυλενίου στη γεωργική πράξη.**

Η πρακτική χρήση του αερίου αιθυλενίου στη γεωργική πράξη περιορίζεται σήμερα στην ωρίμανση και τον αποπρασινισμό μπανανών μέσα στα πλοία μεταφοράς ή τις αποθήκες καθώς και τον αποπρασινισμό των λεμονιών ή των μανταρινιών μετά την συγκομιδή. Από το 1963 όμως κυκλοφορεί ως φυτορρυθμιστική ουσία μια υδατοδιαλυτή χημική ουσία που απελευθερώνει αργά αιθυλένιο, το ethephon (2-chloroethyl-phosphonic acid). Η ουσία αυτή χρησιμοποιείται σήμερα ευρύτατα σε πάρα πολλές καλλιέργειες για την βελτίωση της ποιότητας των παραγόμενων καρπών, την προώθηση της παραγωγής, καθώς και σαν επιβραδυντής αύξησης σε συνδυασμό με άλλες φυτορρυθμιστικές ουσίες. Το ethephon χρησιμοποιείται επίσης για την υποκίνηση του σχηματισμού θηλυκών ανθέων σε πολλά είδη κολοκυνθοειδών ( αγγούρι κ.λπ.) καθώς και για την προώθηση του ανοίγματος των καψών και της αποφύλλωσης στο βαμβάκι μόνο ή σε συνδυασμό με άλλες φυτορρυθμιστικές ουσίες όπως το cyclanilide (Πασπάτης και Σγουρή, 1995). το ethephon αλλά και άλλες ανάλογες ουσίες που διασπώμενες παράγουν αιθυλένιο όπως το etacelacil έχουν χρησιμοποιηθεί και για την υποκίνηση της καρπόπτωσης στην ελιά με στόχο την διευκόλυνση τις συγκομιδής. Υπάρχουν ορισμένες ποικιλίες ελιάς που αντιδρούν

ευνοϊκά στην εφαρμογή αυτή αλλά παρουσιάζεται και αυξημένη φυλλόπτωση που οδηγεί στην εξασθένηση των δένδρων .

Άλλες εφαρμογές των φυτορρυθμιστικών ουσιών που διασπώμενες μέσα στο φυτό παράγουν αιθυλένιο είναι οι ακόλουθες (Gianfagna, 1990):

Αύξηση της παραγωγής latex (γαλακτώδες χυμού από τον οποίο κατασκευάζεται το καουτσούκ) από το *Hevea* sp.

Διευκόλυνση της συγκομιδής (με τα χέρια ή με μηχανικά μέσα) στα κεράσια και τα φουντούκια λόγω υποκίνησης της διαδικασίας σχηματισμού ζώνης αποκόλλησης στους ποδίσκους των καρπών.

Προώθηση της ωρίμασης και της ανάπτυξης του εμπορικού χρώματος στην τομάτα τα μήλα και τα σταφύλια.

Προώθηση του ομοιόμορφου κιτρινίσματος των φύλλων σε αμερικανικού τύπου καπνά.



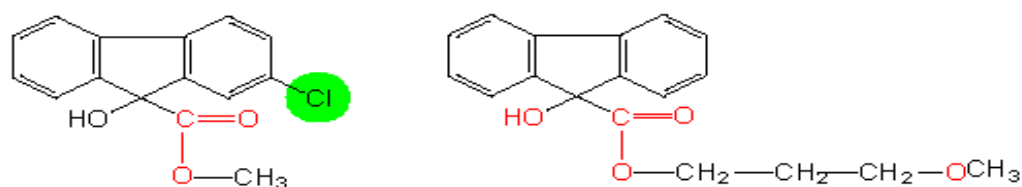
**Εικόνα 44.** Η διαφορά σε γενετικά τροποποιημένη ποικιλία τομάτας σε ότι αφορά το γονίδιο που παρεμποδίζει την ενεργότητα της ACC οξειδάσης που ελέγχει το δεύτερο στάδιο της βιοσύνθεσης του αιθυλενίου (αριστερά) και το φυτό μάρτυρα (δεξιά).

## 9° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: ΜΟΡΦΑΚΤΙΝΕΣ

### 9.1) Κύριες βιολογικές ιδιότητες των μορφακτινών.

Οι μορφακτίνες (morphactins) είναι μια ομάδα φυτορρυθμιστικών ουσιών που ανακαλύφθηκε το 1964 στα εργαστήρια της E. Merck AG στη Δυτική Γερμανία. Στην ομάδα αυτή περιλαμβάνονται το fluorene-9 carboxylic acid και τα παράγωγα του.

Κατά τον Schneider (1970) οι μορφακτίνες είναι διασυστηματικές ενώσεις, οι οποίες μετά την απορρόφηση τους από τους σπόρους, τα φύλλα ή τις ρίζες των φυτών, μεταφέρονται μέσα σ' αυτά χωρίς όμως η μετακίνηση αυτή να έχει ορισμένη πολικότητα, όπως συμβαίνει με τις αυξίνες, αλλά τόσο βασιπέταλα όσο και ακροπέταλα, όπως συμβαίνει με τις γιββερελλίνες.



morphactins : IT 3456 and IT 3233

Εικόνα 45. δομή των μορφακτινών.

Οι μορφακτίνες παρεμποδίζουν και τροποποιούν την αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών. Ιδιαίτερο χαρακτηριστικό τους είναι ότι σε μεγάλο εύρος συγκεντρώσεων δεν είναι φυτοτοξικές. Η δράση τους είναι βραδεία και οι παραμορφώσεις, παρεμποδίσεις ή άλλες επιδράσεις τους στα φυτά εμφανίζονται βαθμιαία. Υψηλές συγκεντρώσεις προκαλούν τελικά νανισμούς ενώ τα αποτελέσματα χαμηλών δόσεων παρέρχονται σύντομα. Από αυτή τη γενική επίδραση τους στη μορφογένεση του φυτού, ολόκληρη η ομάδα των φυτορρυθμιστικών αυτών ουσιών έλαβε το όνομα της και συγκεκριμένα από την ελληνική λέξη «μορφολογικός» και την αγγλική λέξη active = δραστηκός. Συνεπώς morphactins = ουσίες που δρουν στην μορφολογία.

Άλλες ιδιότητες των μορφακτινών είναι η χαμηλή τοξικότητα τους στα θερμόαιμα καθώς και η μικρή υπολειμματικότητα τους. Μεταβολίζονται στο φυτό σε διάστημα λίγων ημερών και η διάρκεια της δράσης τους μπορεί να ρυθμιστεί με ανάλογη ρύθμιση της εφαρμοζόμενης δόσης. Το φάσμα δράσης τους είναι πολύ ευρύ, πράγμα σπάνιο για φυτορρυθμιστική ουσία και περιλαμβάνει όλα τα ανώτερα φυτά που αναπτύσσονται με κορυφαία μεριστώματα. Κυριότεροι αντιπρόσωποι της ομάδας των μορφακτινών είναι τα chlorfluorene methyl, dichlorfluorene methyl, chlorfluorene και fluorene.

### 9.2) Τρόπος δράσης των μορφακτινών.

Οι μορφακτίνες είναι συνθετικές φυτορρυθμιστικές ουσίες που επιδρούν σε διάφορες φυσιολογικές και μορφογενετικές λειτουργίες των φυτών χαρακτηριστικές επιδράσεις της ομάδας αυτής των φυτορρυθμιστικών ουσιών είναι η δράση στην

κυτταρική διαίρεση, η κατάργηση φαινομένων πολικότητας, ο περιορισμός της επικράτησης της κορυφής του κύριου βλαστού, παρεμπόδιση της έκπτυξης πλευρικών ριζών και η παρεμπόδιση φαινομένων γεωτροπισμού και φωτοτροπισμού (Schneider, 1970).

Από τα παραπάνω φαίνεται ότι οι μορφακτίνες δρουν σε πολλά σημεία του φυτού. Ουσιαστικές ενδείξεις για τον τρόπο δράσης παρέχονται από τα αποτελέσματα που έχουν τα ενζυμικά συστήματα και ιδιαίτερα σε εκείνα που ρυθμίζουν το μεταβολισμό του IAA καθώς και στην παρεμπόδιση της μεταφοράς και της κατανομής του στα φυτά. Οι μορφακτίνες δεν φαίνεται να δρουν σαν παρεμποδιστές της δράσης άλλων φυτορρυθμιστικών ουσιών, αλλά σαν ουσίες που προκαλούν διαταραχές στα φυτά επηρεάζοντας τα συστήματα σύνθεσης ενζύμων και πρωτεϊνών.

### **9.3) Οι επιδράσεις των μορφακτινών κατά την εφαρμογή τους .**

Οι επιδράσεις των μορφακτινών τόσο στην βλάστηση των σπόρων και την ανάπτυξη των φυτών όσο και στην άνθηση και την αναπαραγωγή των φυτών παρατίθεται στον κάτωθι (πίνακα 2).

<b>Επίδραση στη βλάστηση των σπόρων και την ανάπτυξη των φυτών</b>	A) Παρεμπόδιση της βλάστησης των σπόρων.
	B) Παρεμπόδιση της ανάπτυξης των φυταρίων.
	Γ) Παρεμπόδιση της επιμήκυνσης των βλαστών.
	Δ) Παρεμπόδιση της ανάπτυξης των βλαστικών καταβολών.
	Ε) Αναστρέψιμη «νέκρωση» της κυτταρικής διαίρεσης των κορυφαίων μεριστωμάτων.
	Z) Κατάργηση φαινομένων πολικότητας.
	Η) Επίδραση στην ιστογένεση και στην μορφογένεση.
	Θ) Διακοπή της επικράτησης του ακραίου οφθαλμού.
	Ι) Παρεμπόδιση στην αύξηση των ριζών και των ριζικών διακλαδώσεων.
	ΙΑ) Παρεμπόδιση φαινομένων γεωτροπισμού και φωτοτροπισμού.
	ΙΒ) Μείωση της συνολικής φυλλικής επιφάνειας.
ΙΓ) Παρεμπόδιση στο σχηματισμό ανθικού στελέχους.	
<b>Επίδραση στην άνθηση και αναπαραγωγή των φυτών</b>	A) Περιορισμός του συνολικού αριθμού ανθέων του βλαστού.
	B) Υποκίνηση παρθενοκαρπικού σχηματισμού καρπών.
	Γ) Καθυστερήση της άνθησης, της καρποφορίας και της ωρίμασης.



Όσον αφορά την επίδραση των μορφακτινών σε απομονωμένα τμήματα φυτών έχουν βρεθεί μεταξύ άλλων και τα ακόλουθα:

Σε τμήματα κολεοπτύλων σιταριού έχει παρατηρηθεί ότι οι μορφακτίνες προκαλούν αύξηση της επιμήκυνσης τους παρόμοια με εκείνη που προκαλούν οι αυξίνες. Σε υποκοτύλια φασολιού παρατηρήθηκε σχηματισμός κάλου σαν αποτέλεσμα της εφαρμογής μορφακτίνης. Αύξηση του σχηματιζόμενου κάλου παρατηρήθηκε επίσης και σε μοσχεύματα αμπελιού στα οποία προηγουμένως είχε εφαρμοσθεί αυξίνη. Σε άλλες περιπτώσεις έχει βρεθεί ότι ενώ οι μορφακτίνες ευνοούν το σχηματισμό καταβολών ριζών κοντά στην τομή της βάσης τμημάτων του βλαστού συγχρόνως παρεμποδίζουν την περαιτέρω ανάπτυξη των καταβολών αυτών.



**Εικόνα 46.**  
εμβαπτισμένα νάνα  
φυτόκια σε διάλυμα  
που περιέχει  
μορφακτίνη.

Όσον αφορά την επίδραση των μορφακτινών στη χλωροφύλλη κομμένων φύλλων, αυτές προκαλούν μια επιβράδυνση της διάσπασης της, παρόμοια με εκείνη που προκαλούν οι κυτοκινίνες.

Δεδομένης της επίδρασης των μορφακτινών στη διακοπή της επικράτησης του ακραίου οφθαλμού καθώς και στο γεωτροπισμό, οι έρευνες απ την αρχή στράφηκαν στην κατεύθυνση της παρεμπόδισης της μετακίνησης και της κατανομής της φυσικής αυξίνης (IAA) στο φυτό. Από έρευνες σε απομονωμένα τμήματα φυτών είναι σήμερα βέβαιο ότι πράγματι οι μορφακτίνες παρεμποδίζουν τόσο την μεταφορά όσο και την κατανομή του IAA στο φυτό.

Δεδομένου ότι οι μορφακτίνες προκαλούν νανισμό στα φυτά, μειώνουν τη συνολική φυλλική επιφάνεια τους, πράγμα που έχει και σαν αποτέλεσμα και τον έμμεσο περιορισμό των αναγκών των φυτών σε νερό. Η ιδιότητα αυτή των μορφακτινών μπορεί να έχει πρακτική σημασία στην περίπτωση που είναι επιθυμητή η διατήρηση ενός φυτικού τάπητα στο έδαφος για προστασία από την διάβρωση.

## **9.4) Αλληλεπιδράσεις των μορφακτινών με φυτορρυθμιστικές ουσίες .**

### **A. Μορφακτίνες και αυξίνες.**

Η διακοπή της επικράτησης της κορυφής (apical dominance) και η έκπτυξη των πλευρικών οφθαλμών που προκαλούν από την εφαρμογή των μορφακτινών καθώς και η παρεμπόδιση της επιμήκυνσης του βλαστού οφείλονται στον ανταγωνισμό της δράσης της φυσικής αυξίνης (IAA) από τις μορφακτίνες. Το ίδιο ισχύει και για τις διαταραχές που προκαλούν οι μορφακτίνες στο γεωτροπισμό και φωτοτροπισμό. Ο σχηματισμός επίσης τυχαίων ριζών που προκαλείται από συνθετικές αυξίνες, όπως το IBA και το NAA, παρεμποδίζεται από τις μορφακτίνες.

Στην πράξη έχει παρατηρηθεί συνεργισμός των μορφακτινών και των συνθετικών αυξινών της ομάδας των φαινοξυοξικών οξέων (2,4-D, MCPA κ.α). Οι μορφακτίνες γενικά ενισχύουν την δράση των συνθετικών αυξινών και η προσθήκη τους σε σκευάσματα ορμονικών ζιζανιοκτόνων βελτιώνει την αποτελεσματικότητα των ζιζανιοκτόνων αυτών.

### **B. Μορφακτίνες και γιββερελλίνες.**

Οι μορφακτίνες και οι γιββερελλίνες έχουν γενικά αντίθετα αποτελέσματα στην αύξηση των βλαστών και ειδικότερα των μεσογονατίων. Οι πρώτες παρεμποδίζουν την αύξηση ενώ οι δεύτερες την ευνοούν. Η παρεμπόδιση που προκαλούν οι μορφακτίνες αναστέλλεται από την εφαρμογή γιββερελλινών.

Γενικά οι μορφακτίνες ανταγωνίζονται τις γιββερελλίνες στην υποκίνηση της αύξησης αν και υπάρχουν περιπτώσεις που φαίνεται να ενισχύουν τη δράση των γιββερελλινών. Επίσης έχει βρεθεί ότι οι μορφακτίνες δεν παρεμποδίζουν την υποκινούμενη από τις γιββερελλίνες σύνθεση της α-αμυλάσης σε ενδοσπέρμια κριθής. Μπορεί να λεχθεί λοιπόν ότι αλληλεπιδράσεις μεταξύ μορφακτινών και γιββερελλινών έχουν αποδειχθεί στην κατά μήκος αύξηση των βλαστών, την επιμήκυνση αποκομμένων φυτικών οργάνων, το σχηματισμό ανθέων, το σχηματισμό κάλου καθώς και μέχρι ένα σημείο τη βλάστηση των σπόρων (Schneider, 1970). Αντίθετα δεν έχουν βρεθεί αλληλεπιδράσεις στην διακλάδωση των ριζών, στο γεωτροπισμό, στην ανανέωση των φύλλων και στην επικράτηση της κορυφής (apical dominance). Το αν οι εν λόγω αλληλεπιδράσεις έχουν ευνοϊκά ή παρεμποδιστικά αποτελέσματα και αν είναι προσθετικές, ανταγωνιστικές ή συνεργιστικές εξαρτάται από τον ιστό ή το όργανο στο οποίο γίνεται η εφαρμογή, στο στάδιο ανάπτυξης, στη φυσιολογική του κατάσταση καθώς και από τις συγκεντρώσεις και τις σχέσεις συγκεντρώσεων των δύο φυτορρυθμιστικών ουσιών.

### **Γ. Μορφακτίνες και κυτοκινίνες.**

Σε ορισμένα συστήματα οι μορφακτίνες μιμούνται τα αποτελέσματα των κυτοκινινών, όπως συμβαίνει με την επιβράδυνση της διάσπασης της χλωροφύλλης σε κομμένα φύλλα. Έχει βρεθεί επίσης ότι οι μορφακτίνες ανταγωνίζονται την δράση των κυτοκινινών στη βλάστηση των σπόρων και στην υποκίνηση της καμβιακής δραστηριότητας. Η παρεμπόδιση της βλάστησης των σπόρων από τις μορφακτίνες, που μπορεί να ανασταλεί μόνο μερικώς με εφαρμογή γιββερελλίνης εξουδετερώνεται από τη δράση των κυτοκινινών.

### **Δ. Μορφακτίνες και ABA.**

Οι μορφακτίνες και το αμπισικό οξύ (ABA) παρουσιάζουν ορισμένες ομοιότητες όσον αφορά τη δράση τους. Συγκεκριμένα και οι δύο αυτές ομάδες φυτορρυθμιστικών ουσιών:

- 1) Παρεμποδίζουν προσωρινά την βλάστηση των σπόρων.
- 2) Παρεμποδίζουν την επιμήκυνση των βλαστών και υποκινούν την ανάπτυξη πλευρικών διακλαδώσεων.
- 3) Παρεμποδίζουν την βλαστική ανάπτυξη του ακραίου οφθαλμού και τον εισάγουν σε λήθαργο.
- 4) Επιβραδύνουν την έκπτυξη των ληθαργούντων οφθαλμών.
- 5) Δεν προκαλούν φυτοτοξικότητα σε αρκετά μεγάλο εύρος συγκεντρώσεων και τα αποτελέσματα τους είναι παροδικού χαρακτήρα.

Υπάρχουν όμως και διαφορές μεταξύ μορφακτινών και αμπισισικού οξέος (ABA) και μια τέτοια διαφορά έγκειται στη δράση των μορφακτινών στους τροπισμούς των φυτών όπου το αμπισισικό οξύ (ABA) δεν έχει αποδειχθεί, μέχρι σήμερα, ότι εμφανίζει κάποια επίδραση.

### **9.5) Χρήσεις των μορφακτινών στην γεωργική πράξη .**

Οι μορφακτίνες χρησιμοποιούνται για την βελτίωση της δράσης συνθετικών φυτορρυθμιστικών ουσιών και ιδιαίτερα των ζιζανιοκτόνων της ομάδας των φαινοξυοξικών οξέων (2,4-D, MCPA κ.α). Ήδη σε πολλές χώρες κυκλοφορούν σκευάσματα που περιέχουν τον συνδυασμό αυτόν. Οι μορφακτίνες χρησιμοποιούνται επίσης ευρύτατα σαν επιβραδυντές αύξησης σε διάφορες καλλιέργειες όπως το βαμβάκι καθώς και σε χλοοτάπητες για τον περιορισμό των κοπών με συνέπεια τη μείωση του κόστους συντήρησης.



**Εικόνα 47.** Καλλιέργεια βαμβακιού που έχει εφαρμοστεί σκευάσμα μορφακτίνης με συνέπεια την επιβράδυνση της αύξησης. (περιοχή Κιλκίς Σεπτέμβριος 2009).

## 10° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: ΕΠΙΒΡΑΔΥΝΤΕΣ ΑΥΞΗΣΗΣ

### *10.1) Γενικά.*

Οι επιβραδυντές αύξησης (growth retardants) είναι μια μεγάλη ομάδα συνθετικών φυτορρυθμιστικών ουσιών. Φυσικές φυτορρυθμιστικές ουσίες της ομάδας αυτής έχουν αναφερθεί ότι βρέθηκαν σε ορισμένα φυτά (Kefeli και kadyron, 1970).

Οι επιβραδυντές αύξησης όταν εφαρμοσθούν στα φυτά, επιβραδύνουν το ρυθμό της επιμήκυνσης των βλαστών, μειώνουν το τελικό τους μήκος λόγω μείωσης του μήκους των μεσογονατίων διαστημάτων, επιτείνουν την ένταση του πράσινου χρώματος των φύλλων και έμμεσα επηρεάζουν την άνθηση λόγω περιορισμού της βλαστικής ανάπτυξης, χωρίς όμως να προκαλούν μορφολογικές παραμορφώσεις στα φυτά (Cathey, 1964).

Γενικά ο όρος «επιβραδυντής αύξησης» χρησιμοποιείται για όλες τις χημικές ουσίες που επιβραδύνουν την κυτταρική διαίρεση και επιμήκυνση στους ιστούς των βλαστών των φυτών, ρυθμίζοντας έτσι φυσιολογικά το ύψος των φυτών, χωρίς να έχουν άλλη επίδραση στην μορφολογία τους.

Στα φυτά στα οποία γίνεται εφαρμογή των επιβραδυντών αύξησης σε κανονικές συγκεντρώσεις, δεν παρατηρείται νανισμός ή παρεμπόδιση της ανάπτυξης. Ο ρυθμός της ανάπτυξης και η ζωηρότητα των φυτών διατηρούνται σε κανονικά επίπεδα. Η δράση τους αυτή έρχεται σε αντίθεση με τους λεγόμενους παρεμποδιστές αύξησης (growth inhibitors), μια άλλη ομάδα φυτορρυθμιστικών ουσιών, τυπικός αντιπρόσωπος της οποίας είναι το μηλενεϊκό υδραζίδιο ή μαλεϊκή υδραζίδη (maleic hydrazide, ΜΗ). Συγκεκριμένα, εφαρμογή μηλενεϊκού υδραζιδίου σε φυτά, έχει σαν αποτέλεσμα την διακοπή της επικράτησης των επάκριων οφθαλμών, αφού προκαλεί ολοκληρωτική παρεμπόδιση της κυτταρικής διαίρεσης στα ακραία μεριστώματα των φυτών. Τα φυτά αναπτύσσουν πολλούς και κοντούς βλαστούς με σκοτεινά πράσινα φύλλα ενώ αν χρησιμοποιηθεί μεγαλύτερη δράση προκαλείται ολοκληρωτική ανασχεση της αύξησης και της ανάπτυξης των φυτών. Το μηλενεϊκό υδραζίδιο αναφέρεται όμως και σαν επιβραδυντής αύξησης. Η αναφορά αυτή δεν είναι σύμφωνη με τον ορισμό των επιβραδυντών αύξησης, χρησιμοποιείται όμως το μηλενεϊκό υδραζίδιο σαν τέτοια ουσία, σε μικρές όμως δόσεις. Σαν επιβραδυντές αύξησης θεωρούνται και οι μορφακτίνες.

Φυτορρυθμιστικές ουσίες που μπορεί να προκαλέσουν επιβράδυνση της αύξησης αλλά και συγχρόνως και παραμορφώσεις των φύλλων, των βλαστών ή των ανθέων, όπως συμβαίνει με τα αυξινικού τύπου ορμονικά ζιζανιοκτόνα, δεν θεωρούνται επιβραδυντές αύξησης. Το ίδιο ισχύει και για τα περισσότερα ζιζανιοκτόνα τα οποία επίσης όπως είναι γνωστό, προκαλούν ζημιές και παραμορφώσεις στα φυτά.

### *10.2) Χρονικό ανακάλυψης των επιβραδυντών αύξησης.*

Η πρώτη ομάδα επιβραδυντών της αύξησης ανακαλύφθηκε το 1949 από το Mitchell και τους συνεργάτες του και ήταν η ομάδα των νικοτινίων (nicotiniams) με κύριο αντιπρόσωπο το 2,4-dichlorobenzyl nicotinium chloride (2,4-DNC). Λίγο αργότερα αναφέρθηκαν οι επιβραδυντικές για την αύξηση των φυτών ιδιότητες της ομάδας των τεταρτοταγών ενώσεων του καρβαμιδικού αμμωνίου (quaternary ammonium carbamates) και μια τέτοια ένωση ήταν το 1-piperidine carboxylate (AMO-1618). Περί το 1955 αναφέρθηκε η δράση σαν επιβραδυντών αύξησης των

ενώσεων της ομάδας των φωσφονίων (phosphoniums), από την οποία κυριότερος αντιπρόσωπος είναι το phosphon (2,4-dichlorobenzyl tributyl phosphonium chloride). Το 1960 αναφέρθηκε η δράση του 2-chloroethyl trimethyl ammonium chloride που έγινε γνωστό και σαν χλωριούχος χλωροχολίνη (chlorocholine chloride, CCC). Σήμερα η ουσία αυτή αναφέρεται με το κοινό όνομα chlormequat chloride, είναι δε αποτελεσματική για την επιβράδυνση της αύξησης σε μεγάλο αριθμό φυτών και χρησιμοποιείται πολύ για την αντιμετώπιση του πλαγιάσματος των σιτηρών και για την αύξηση της απόδοσης τους κυρίως στις χώρες της Βόρειας και Κεντρικής Ευρώπης. Λίγα χρόνια μετά το N-dimethylamino succinic acid (daminozide, SADH) βρέθηκε να είναι αποτελεσματικό σαν επιβραδυντής της αύξησης και χρησιμοποιείται από τότε σε πολλά είδη φυτών.

Μέχρι σήμερα έχει αναφερθεί μεγάλος αριθμός επιβραδυντών αύξησης και πολλοί απ' αυτούς έχουν ήδη εφαρμογή στη γεωργική πράξη, όπως οι μορφακτίνες, το mefluidide, το paclobutrazol, αλλά και ουσίες που μεταξύ των άλλων δράσεων τους στην αύξηση και την ανάπτυξη των φυτών, παρουσιάζουν και επιβραδυντικές ιδιότητες όπως το ethephon κ.α. Όλοι οι προαναφερθέντες επιβραδυντές αύξησης είναι συνθετικές φυτορρυθμιστικές ουσίες.

Σύμφωνα με τον Rademacher (2000) οι επιβραδυντές αύξησης ταξινομούνται σε (4) μεγάλες κατηγορίες οι οποίες είναι: η ομάδα των δομικών μιμητών του 2-oxoglutaric acid, η ομάδα των ενώσεων με ένα αζωτούχο ετεροκυκλικό δακτύλιο (N-containing heterocycle), οι "onium" ενώσεις και 16,17- dihydro-Gas. Κάθε μία από τις (4) αυτές κατηγορίες παρεμποδίζει τον μεταβολισμό της γιββερελλίνης σε ξεχωριστά σημεία. Στην εικόνα 2 είναι εμφανής η αλληλεπίδραση των ομάδων με τους εκπρόσωπους τους αυτών στα διάφορα στάδια της βιοσύνθεσης της γιββερελλίνης.

### ***10.3) Χρήση των επιβραδυντών αύξησης κατά την γεωργική πρακτική.***

Υπάρχουν περιπτώσεις στη γεωργική πράξη που η μείωση του μεγέθους του φυτού είναι επιθυμητή. Στα σιτηρά για παράδειγμα, με τη μείωση του ύψους του καλαμιού επιτυγχάνεται μεγαλύτερη αντοχή στο πλάγιασμα. Για το σκοπό αυτό χρησιμοποιείται σε μεγάλη έκταση, ίσως την μεγαλύτερη σήμερα για φυτορρυθμιστική ουσία, ο επιβραδυντής αύξησης chlormequat chloride (CCC). Η ίδια ουσία χρησιμοποιείται για την αύξηση της παραγωγής του σιταριού. Για την αύξηση αντοχής στο πλάγιασμα χρησιμοποιούνται επίσης και τα μίγματα chlormequat chloride + ethephon, καθώς και meriquat chloride + ethephon. Πρέπει να τονιστεί και εδώ ότι και το ethephon, εκτός του ότι χρησιμοποιείται σαν πηγή αιθυλενίου, έχει και επιβραδυντικές της αυξίνης ιδιότητες.

Στο βαμβάκι για περιορισμό της βλάστησης και καλύτερο δέσιμο των καρυδιών χρησιμοποιούνται το meriquat chloride, το chlormequat chloride καθώς και το ethephon. Χρήση επιβραδυντών αύξησης όπως του maleic hydrazide που χρησιμοποιείται σε μικρές δοσολογίες, γίνεται επίσης στους χλοοτάπητες για τον περιορισμό των κοπών καθώς και σε θαμνώδη φυτά που χρησιμοποιούνται για μπορντούρες σε κήπους.

Στα ανθοκομικά φυτά χρησιμοποιούνται τα chlormequat chloride, ethephon, daminozide (SADH), chlorphonium chloride, piproctanyl bromide καθώς και το paclobutrazol για τον περιορισμό του ύψους και τη διαμόρφωση του σχήματος, κυρίως όταν τα φυτά καλλιεργούνται σε γλάστρες. Επιβραδυντές αύξησης και συγκεκριμένα chlormequat chloride χρησιμοποιούνται στα σταφύλια για την αύξηση της καρπόδεσης ενώ για την προώθηση της ανάπτυξης του χρώματος χρησιμοποιείται

το daminozide. Τέλος daminozide επίσης χρησιμοποιείται στη μηλιά για την επίτευξη έντονου κόκκινου χρώματος στους καρπούς και τη μείωση της καρπόπτωσης.



**Εικόνα 48.** Επίδραση της εφαρμογής επιβραδυντών αύξεσης σε διαφορετικές συγκεντρώσεις σε έτοιμο χλοοτάπητα και φυτοτοξικότητα στις υψηλές συγκεντρώσεις. (Πειράματα ΜΦΙ, Αλιάρτος, 2005).

#### ***10.4) Χαρακτηριστικές ιδιότητες και αποτελέσματα της δράσης των επιβραδυντών αύξεσης στα φυτά.***

Οι επιβραδυντές αύξεσης έχουν μεγάλη εξειδίκευση από πλευράς βιολογικής δράσης. Ακόμη και διαφορετικές ποικιλίες του αυτού είδους φυτού παρουσιάζουν διαφορετική αντίδραση σε ένα επιβραδυντή αύξεσης. Από τα φυτά, εκείνα που οι βλαστοί τους επιμηκύνονται με αργή αλλά σταθερή αύξηση, είναι εκείνα που αντιδρούν περισσότερο στους επιβραδυντές της αύξεσης. Αντίθετα, φυτά που σχηματίζουν βολβούς, ριζώματα και κονδύλους, δεν αντιδρούν ικανοποιητικά παρά μόνο σε μεγάλες σχετικά δόσεις επιβραδυντών αύξεσης.

Όσον αφορά τη σχέση που υπάρχει μεταξύ της δραστηριότητας ενός επιβραδυντή αύξεσης και της χημικής σύστασης του, υπάρχουν ενδείξεις ότι όσο λιγότερες χημικές ρίζες και χαμηλότερο μοριακό βάρος έχει μια ένωση που έχει επιβραδυντικές της αύξεσης ιδιότητες, τόσο πιο μεγάλη είναι η δραστηριότητα της.

Οι επιβραδυντές αύξεσης με τη δράση τους επηρεάζουν ορισμένες λειτουργίες του φυτού, οι κυριότερες από τις οποίες παρατίθενται στον κάτωθι (πίνακα 3).

<b>Αποτελέσματα της δράσης των επιβραδυντών αύξησης στα φυτά.</b>	A) Επιβραδύνουν την κυτταρική διαίρεση και την επιμήκυνση των κυττάρων στην κάτω από την κορυφή του βλαστού μεριστωματική ζώνη.
	B) Προκαλούν βράχυνση των μεσογονατίων διαστημάτων των βλαστών.
	Γ) Παρεμποδίζουν το σχηματισμό ριζών ή καθυστερούν την ανάπτυξή τους.
	Δ) Ευνοούν το σχηματισμό ανθικών καταβολών και κατά συνέπεια την άνθηση.
	E) Προκαλούν καθυστέρηση της άνθισης μεγάλες δόσεις.
	Z) Επιδρούν ευνοϊκά στην αντοχή των φυτών στις διάφορες καταπονήσεις (ξηρασία, ψύχος, μεγάλες συγκεντρώσεις αλάτων στο έδαφος).

Αναλυτικότερα η επιβράδυνση της κυτταρικής διαίρεσης και της επιμήκυνσης των κυττάρων στην μεριστωματική ζώνη κάτω από την κορυφή του βλαστού προκαλείται από τους επιβραδυντές αύξησης. Όταν οι ουσίες αυτές εφαρμοστούν στα φυτά, η ανάπτυξη των φύλλων αρχικά καθυστερεί ενώ παράλληλα παρατηρείται και μείωση της διαμέτρου των αγγείων του ξύλου στους βλαστούς σαν αποτέλεσμα της δράσεως των επιβραδυντών αύξησης, τελικά όμως τα φύλλα φθάνουν στο κανονικό σχεδόν μέγεθος ενώ συγχρόνως αυξάνει το πάχος του ελάσματός τους.

Η βράχυνση των βλαστών και ιδιαίτερα των μεσογονατίων διαστημάτων αυτών αποτελεί εμφανές αποτέλεσμα της δράσης των επιβραδυντών της αύξησης σαν συνέπεια της επιβράδυνσης της κυτταρικής διαίρεσης και επιμήκυνσης στην κάτω από την κορυφή μεριστωματική ζώνη, η οποία όμως στις περισσότερες περιπτώσεις δεν συνοδεύεται από την αύξηση της διαμέτρου τους.

Ο σχηματισμός των ριζών επηρεάζεται από την εφαρμογή των επιβραδυντών της αύξησης αφού παρεμποδίζουν το σχηματισμό ή καθυστερούν την ανάπτυξή τους. Υπάρχουν ενδείξεις ότι το ριζικό σύστημα φυτών που έχουν υποστεί την επίδραση επιβραδυντών αύξησης είναι λιγότερο ανεπτυγμένο από το ριζικό σύστημα φυτών στα οποία δεν έχει γίνει εφαρμογή τέτοιων ουσιών.

Η εφαρμογή των επιβραδυντών αύξησης σε ορισμένα ξυλώδη φυτά επιταχύνει το σχηματισμό των ανθικών καταβολών και ευνοεί την διαφοροποίηση των ανθοφόρων οφθαλμών ενώ συγχρόνως προκαλεί καθυστέρηση στη βλαστική ανάπτυξη των φυτών αυτών. Η ευνοϊκή επίδραση των επιβραδυντών αύξησης στην άνθηση οδήγησε στη μεγάλη διάδοση της χρήσης του σε ανθοκομικά φυτά, όπως η αζαλέα, το ροδόδεντρο, η καμέλια κ.λπ., όπου η συνδυασμένη δράση τους στην άνθηση και τον περιορισμό του ύψους των φυτών δίνει πολύ καλά αποτελέσματα στην ποιότητα των προϊόντων.

Οι επιβραδυντές αύξησης ευνοούν την άνθηση με το να μεταβάλλουν την καμβιακή δραστηριότητα στα φυτά. Η δράση αυτή έχει σαν αποτέλεσμα το σχηματισμό μη κανονικών τύπων κυττάρων στο ξύλο και την εμφάνιση

σκληροεργχυματικών κυττάρων στο φλοιό. Παρατηρείται έτσι ένας περιορισμός της αύξησης που πιθανότατα αλλάζει το μεταβολισμό και σχηματίζει συνθήκες ευνοϊκές για το σχηματισμό ανθέων.

Η αντίδραση των φυτών στην φωτοπερίοδο ή την ποιότητα του φωτισμού δεν αλλάζει με την εφαρμογή επιβραδυντών αύξησης αλλά σε μεγάλες δόσεις μπορεί να προκαλέσουν καθυστέρηση της άνθησης σε ορισμένα φυτά. Σε μερικές περιπτώσεις, σαν αποτέλεσμα της ρύθμισης της βλαστικής ανάπτυξης του φυτού, μπορεί να επηρεασθεί έμμεσα από τη χρήση επιβραδυντών αύξησης και το φύλο των ανθέων.

Σύμφωνα με έρευνες που έχουν γίνει τα τελευταία χρόνια έχει διαπιστωθεί ότι οι επιβραδυντές αύξησης επιδρούν ευνοϊκά στην αντοχή των φυτών στην ξηρασία, στο ψύχος, στις μεγάλες συγκεντρώσεις αλάτων στο έδαφος αλλά και σε διάφορες άλλες καταπονήσεις. Όμως η αποτελεσματικότητα των επιβραδυντών αύξησης εξαρτάται από το σωστό ή όχι τρόπο εφαρμογής τους γιατί με την μη ορθολογική χρήση τους προκαλείται ανεπιθύμητος νανισμός στα φυτά ενώ όταν η εφαρμογή γίνεται από το έδαφος (ριζοποτίσματα, διαβροχή του εδάφους), πριν τα φυτά προφθάσουν να αναπτύξουν το ριζικό τους σύστημα, μπορεί να προκληθεί μεγάλη μείωση της ανάπτυξης των ριζών με δυσμενείς συνέπειες για ολόκληρο το φυτό.

### **10.5) Δομή και δράση του επιβραδυντή αύξησης paclobutrazol.**

Η δράση των επιβραδυντών αύξησης εκδηλώνεται κυρίως όταν οι ουσίες αυτές εφαρμόζονται σε ολόκληρα φυτά. Είναι γενικά αποδεκτό ότι, οι επιβραδυντές αύξησης ανταγωνίζονται τη δράση των γιββερελλινών (Πασπάτης, 1998). Ο ανταγωνισμός αυτός στηρίζεται κυρίως στην παρεμπόδιση της σύνθεσης των γιββερελλινών σε κάποιο στάδιο της όλης διαδικασίας και όχι στην παρεμπόδιση της ίδιας της δράσης τους σαν φυτορρυθμιστικές ουσίες.

Το paclobutrazol είναι ρυθμιστής ανάπτυξης υψηλής ενεργότητας παράγωγο της ομάδας των τριαζολών, χημικών ενώσεων που περιέχουν ετεροδακτύλιο αζώτου (Rademacher, 1991). Το χημικό όνομά του κατά IUPAC<sup>1</sup> είναι (2RS, 3RS)-I-(4-chlorophenyl)-4, 4-dimethyl-2-(1H-1, 2, 4-triazol-1-yl) pentan-3-ol ενώ paclobutrazol (ISO<sup>22</sup>, BSI<sup>33</sup>) είναι το κοινό όνομα (Ματσούκης, 2001). Ο εμπειρικός του τύπος είναι C<sub>15</sub>H<sub>20</sub>ClN<sub>3</sub>O και το μοριακό του βάρος 293.8.

Η διαλυτότητά του στο νερό είναι 26 mg/l στους 20 °c ενώ σε ακετόνη, κυκλοεξανόνη, διχλωρομεθάνιο, εξάνιο, ξυλένιο, μεθανόλη και προπυλενική γλυκόλη είναι 110, 180, 100, 10, 60, 150 και 50 g/l (στους 20 °C) αντίστοιχα. Η δομή του παραμένει σταθερή για χρονικά διαστήματα μεγαλύτερα των δύο ετών και έξι μηνών στους 20 και 50 °c αντίστοιχα. Δεν αλλοιώνεται με την επίδραση της υδρόλυσης (pH 4-9) και της υπερϊώδους ακτινοβολίας (Ματσούκης, 2001).

Ο ρυθμιστής αυτός μπορεί να κυκλοφορεί με διάφορες ονομασίες όπως Multeffect, Bonzi, Clipper, Cultar, Kippermet, Parlay, και Holdfost (Διαδίκτυο) και μπορεί να υπάρξει σε τέσσερις οπτικά ενεργές μορφές ή σε δύο οπτικά ανενεργές διαστερεοϊσομερείς μορφές, τις (2RS, 3RS) και (2RS, 3SR), εκ των οποίων η πρώτη στην οποία έχει αποδοθεί το όνομα paclobutrazol έχει υψηλά μυκητοκτόνο και φυτορρυθμιστική δράση (Εικ.4). Η μυκητοκτόνος δράση εκδηλώνεται με την παρεμπόδιση της βιοσύνθεσης της εργοστερόλης στους μύκητες και ιδιαίτερα στις κλάσεις των Ασκομυκήτων και Βασιδιομυκήτων. Επίσης, είναι γνωστό ότι το paclobutrazol εμπλέκεται στην οξειδωση της ομάδας των C-14 μεθυλίων στη λανοστερόλη αλληλεπιδρώντας με το κυτόχρωμα P-450 (Ματσούκης, 2001).



Από την άλλη πλευρά, ο ρυθμιστής αυτός, ως χημική ένωση με ετεροδακτύλιο αζώτου, μπορεί να εκδηλώνει τη δράση του στα φυτά με α) την παρεμπόδιση σχηματισμού των τριών πρώτων προϊόντων της οξείδωσης του ent-kaurene, που είναι τα ent-kaurenol, ent-kaurenal και ent-kaurenoic acid, γεγονός που έχει επιβεβαιωθεί σε ανώτερα φυτά, παρεμποδίζοντας τελικά τη βιοσύνθεση των γιββερελλινικών οξέων, και β) την αλλαγή του μεταβολισμού των στερολών, ελαττώνοντας τις αναλογίες των C-4 desmethyl στερολών με την παράλληλη συσσώρευση στερολών με ομάδες C-4 και C-14 μεθυλίων (Graebe, 1987). Έχει βρεθεί ότι το paclobutrazol παρεμποδίζει το σχηματισμό των 14a-demethylated στερολών σε φυτάρια κριθαριού (Rademacher, 1991) καθώς και σε καλλιέργεια κυττάρων σέλινου προκαλώντας έτσι τη συσσώρευση 14a-methylsterols με παράλληλη μείωση των περιεχομένων sitosterol και stigmasterol στα κύτταρα αυτά (Haughan et al, 1988). Η δομή του paclobutrazol έχει τη δυνατότητα να δεσμεύει στα ένζυμα ένα άτομο σιδήρου το οποίο είναι βασικόστοιχείο για την παραγωγή της γιββερελλίνης και παράλληλα να δεσμεύει τα απαραίτητα ένζυμα για την παραγωγή των στεροειδών στους μύκητες οι οποίοι προκαλούν την καταστροφή του αμψισικού οξέος, εξ' ου και η μυκητοκτόνος δράση του. Αυτό δημιουργεί, στα φυτά που εφαρμόζεται, μεγαλύτερη ανθεκτικότητα σε στρες του περιβάλλοντος και σε μυκητολογικές ασθένειες (Channey, 2003).

Το paclobutrazol εισέρχεται στο ξυλώδες παρέγχυμα μέσω του υπεργείου ή υπογείου τμήματος του φυτού ανάλογα με τον τρόπο εφαρμογής του και μετακινείται στα αναπτυσσόμενα κορυφαία μεριστώματα μειώνοντας το ρυθμό των κυτταρικών διαρρέσεων (Tomlin, 1997). Έτσι, εκδηλώνεται η επιβραδυντική δράση του στην επιμήκυνση των βλαστών που θεωρείται ότι οφείλεται κυρίως στη παρεμπόδιση της βιοσύνθεσης των γιββερελλινών (Gianfagna, 1990). Γενικά, τα φυτά γίνονται πιο συμπαγή με σκούρο πράσινο φύλλωμα και προωθείται η άνθηση και η καρποφορία.

### ***10.6) Τρόπος εφαρμογής των επιβραδυντών αύξησης.***

Η εφαρμογή των ουσιών αυτών γίνεται με ψεκασμό του φυλλώματος ή με διαβροχή του εδάφους (ριζοποτίσματα) ή με συνδυασμό των παραπάνω δύο τρόπων και βασικά καθορίζεται από τις ιδιότητες που έχει η χρησιμοποιούμενη ουσία (αν απορροφάται κυρίως από τα φύλλα όπως το chlormequat ή το daminozide ή αντίθετα αν απορροφάται από το ριζικό σύστημα όπως το paclobutrazol). Οι επιβραδυντές αύξησης που εφαρμόζονται με ψεκασμό στο φύλλωμα μπορούν πιο εύκολα κάτω από ορισμένες συνθήκες (υψηλή θερμοκρασία περιβάλλοντος) να προκαλέσουν φυτοτοξικά συμπτώματα στα φύλλα, γι' αυτό χρειάζεται προσοχή ιδιαίτερα σε μεγάλες δοσολογίες (Εικ.11). Η εφαρμογή με διαβροχή του εδάφους πρέπει να γίνεται με τέτοιο τρόπο ώστε να διαβρέχεται ομοιόμορφα όλο το ριζικό σύστημα του φυτού. Αυτό επιτυγχάνεται όταν, κατά την εφαρμογή του διαλύματος του επιβραδυντή, το έδαφος δεν είναι ούτε πολύ στεγνό αλλά ούτε και πολύ υγρό και όταν ρίχνεται η σωστή ποσότητα ανά γλάστρα. Η δοσολογία κάθε επιβραδυντή αύξησης καθορίζεται ανάλογα με το είδος του φυτού και το προσδοκώμενο αποτέλεσμα, αφού προσδιοριστεί το είδος του επιβραδυντή αύξησης που θα χρησιμοποιηθεί και παίρνοντας σαν γνώμονα τις συνιστώμενες δοσολογίες που αναγράφονται πάντα στις ετικέτες του φαρμάκου.

**11° ΚΕΦΑΛΑΙΟ:**  
**ΠΑΡΕΜΠΟΔΙΣΤΕΣ ΑΥΞΗΣΗΣ,**  
**ΓΑΜΕΤΟΚΤΟΝΑ,**  
**ΚΑΤΑΣΤΡΟΦΕΙΣ ΚΟΡΥΦΩΝ ΤΩΝ ΒΛΑΣΤΩΝ.**

***11.1) Παρεμποδιστές της αύξησης (Growth Inhibitors).***

Στην ομάδα αυτή ανήκουν φυτορρυθμιστικές ουσίες που παρεμποδίζουν την κυτταρική διαίρεση στις μεριστωματικές ζώνες του φυτού, εμποδίζοντας έτσι την αύξηση και την ανάπτυξη του. Το μηλενεϊκό υδραζίδιο ή μαλεϊκή υδραζίδη (maleic hydrazide, ΜΗ) ανήκει στην ομάδα αυτή, αν και χρησιμοποιείται σε μικρότερες δόσεις και σαν επιβραδυντής αύξησης. Χρησιμοποιείται για την παρεμπόδιση της βλάστησης της πατάτας και των κρεμμυδιών κατά την αποθήκευση, για τον περιορισμό των κοπών στους χλοοτάπητες και για την παρεμπόδιση της ανάπτυξης πλευρικών βλαστών στα αμερικανικού τύπου καπνά. Παρεμποδιστές της κυτταρικής διαίρεσης είναι επίσης το tecnazene καθώς και τα ζιζανιοκτόνα chlorpropham και propham που χρησιμοποιούνται και αυτά σαν μίγμα κυρίως, για την παρεμπόδιση της βλάστησης της πατάτας στις αποθήκες.



***Εικόνα 49.*** φυτά στα οποία εφαρμόστηκε δόση παρεμποδιστών αύξησης. Αριστερά ο μάρτυρας και στα προς τα δεξιά αύξηση της δόσης.



***Εικόνα 50.*** ρίζες ζιζανίων που έχουν υποστεί εφαρμογή παρεμποδιστών αύξησης και έχουν αναστείλει την ανάπτυξή τους.

## 11.2) Γαμετοκτόνα (Gameticides).

Τα γαμετοκτόνα θα μπορούσαν να ονομαστούν και φονείς ή καταστροφείς της γύρης. Οι φυτορρυθμιστικές αυτές ουσίες χρησιμοποιούνται για την παραγωγή υβριδίων. Ένας μεγάλος αριθμός ενώσεων έχουν δοκιμαστεί σαν γαμετοκτόνα αλλά μέχρι σήμερα δεν έχει βρεθεί το ιδανικό γαμετοκτόνο που θα πρέπει κατά γενική παραδοχή να συγκεντρώνει ορισμένες επιθυμητές ιδιότητες κυριότερες από τις οποίες είναι οι ακόλουθες:

1. Να προκαλεί μόνο αρρενοστεριότητα και όχι θηλυστεριότητα.
2. Να προκαλεί τέλεια παρεμπόδιση της βλάστησης της γύρης.
3. Να δρα ανεξάρτητα από τις συνθήκες περιβάλλοντος.
4. Να δρα ανεξάρτητα από γονοτυπικές διαφορές στα διάφορα φυτά.
5. Να έχει μεγάλο εύρος όσο αφορά τις αποτελεσματικές δόσεις και τα στάδια εφαρμογής.
6. Να έχει χαμηλό κόστος
7. Να μην έχει φυτοτοξικότητα ή άλλες παρενέργειες.
8. Να μην έχει δυσμενείς επιπτώσεις στο περιβάλλον.

Τα γαμετοκτόνα σαν φυτορρυθμιστικές ουσίες χρησιμοποιούνται σήμερα στην παραγωγή σπόρων υβριδίων για την αρρενοστεριότητα των μητρικών σειρών, καθώς επίσης και σε περιπτώσεις που η παραγωγή καρπών από τα φυτά είναι ανεπιθύμητη. Τέτοιες περιπτώσεις είναι τα δένδρα που χρησιμοποιούνται για δενδροστοιχίες στους δρόμους.

<b>Κυριότερες φυτορρυθμιστικές ουσίες που χρησιμοποιούνται σαν γαμετοκτόνα</b>	
<b>Κοινό όνομα ή κωδ. αριθμός</b>	<b>Φυτά στα οποία χρησιμοποιείται</b>
Ethephon	Κολοκύθι, κριθάρι, ζαχαρότευτλα, σιτάρι.
DPX-3778	Αραβόσιτος, ζαχαρότευτλα, σιτάρι.
FW-40	Βαμβάκι, μηδική, ρύζι, ζαχαρότευτλα, σόγια, τομάτα.
Gibberellic acid (GA3)	Αραβόσιτος, σιτάρι, ηλίανθος, κουνουπίδι, λάχανο, μαρούλι.
Maleic hydrazide	Αραβόσιτος, σιτάρι, αμπέλι, πιπεριά, τομάτα.
Morfactins	Κολοκύθι.
RH-531	Κριθάρι, σιτάρι.
TIBA	Σιτάρι, αμπέλι, τομάτα.

(πίνακας 4).

### ***11.3) Καταστροφείς των κορυφών των βλαστών.***

Οι φυτορρυθμιστικές αυτές ουσίες λέγονται και ουσίες χημικού κλαδεύματος και επιτυγχάνουν το σκοπό τους:

1. Μειώνοντας εκλεκτικά τη δραστηριότητα του κορυφαίου μεριστώματος ή σκοτώνοντάς το.

2. Παρεμποδίζοντας προσωρινά την επικράτηση του ακραίου οφθαλμού (apical dominance) και επιτρέποντας έτσι την έκπτυξη των πλαγίων οφθαλμών.

Σαν ουσίες χημικού κλαδεύματος χρησιμοποιούνται η μαλεϊκή υδραζίδη (maleic hydrazide), οι μορφακτίνες και το dikegulak sodium, που πρωτοαναφέρθηκε το 1975 σαν αποτελεσματικό για πολλά καλλωπιστικά φυτά. Άλλη εφαρμογή των ουσιών αυτών είναι σε φυτά όπως η τομάτα, όπου η αφαίρεση πλευρικών βλαστών, είναι εργασία δαπανηρή αλλά και απαραίτητη. Για το σκοπό αυτό χρησιμοποιούνται μεθυλικοί εστέρες των λιπαρών οξέων. Τέλος μίγματα λιπαρών αλκοολών (με 8-12 άτομα άνθρακα) χρησιμοποιούνται για τον περιορισμό της ανάπτυξης πλευρικών βλαστών στο καπνό και τα αποτελέσματα μπορεί να βελτιωθεί αν την εφαρμογή αυτή ακολουθήσει μετά 10 ημέρες εφαρμογή μαλεϊκής υδραζίδης.



***Εικόνα 51.*** εφαρμογή μαλεϊκής υδραζίδης σε καλλιέργεια καπνού.

## **12° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: ΑΠΟΦΥΛΛΩΤΙΚΑ ΚΑΙ** **ΑΠΟΞΗΡΑΝΤΙΚΑ.**

### ***12.1) Αποφυλλωτικά – Γενικά.***

Η αποφύλλωση ή τουλάχιστον η επιτάχυνση της είναι σε πολλές καλλιέργειες μια συνηθισμένη γεωργική πρακτική που γίνεται με τη χρήση συνθετικών φυτορρυθμιστικών ουσιών οι οποίες ονομάζονται αποφυλλωτικά.

Μια από αυτές τις καλλιέργειες στις οποίες η πριν τη συγκομιδή αποφύλλωση είναι απαραίτητη είναι και το βαμβάκι, η μηχανική συλλογή του οποίου δυσκολεύεται από την παρουσία των φύλλων. Επίσης τα φύλλα χρωματίζουν τις ίνες του βαμβακιού και ο καθαρισμός τους είναι δύσκολος.

Η αποφύλλωση βρίσκει επίσης εφαρμογή στα φυτώρια δένδρων, όπου τα νεαρά δενδρύλλια αποφυλλώνονται με συνθετικές φυτορρυθμιστικές ουσίες πριν από την εξαγωγή από το έδαφος και την αποθήκευσή τους, για να παρεμποδιστεί η απώλεια υγρασίας και η ανάπτυξη ασθενειών στο φύλλωμα.

Αποφύλλωση εφαρμόζεται επίσης για καταπολέμηση εντόμων καθώς και για στρατιωτικούς σκοπούς σε περιοχές με πυκνή βλάστηση. Από τις χημικές ουσίες που χρησιμοποιούνται σήμερα σαν αποφυλλωτικά (defoliant) και που είναι αρκετές, προτιμούνται εκείνες που προκαλούν την πτώση των φύλλων ενώ είναι ακόμα πράσινα, πριν προλάβουν δηλαδή να ξεραθούν.

### ***12.2) Τρόπος δράσης των αποφυλλωτικών.***

Ο τρόπος δράσης των αποφυλλωτικών δεν είναι σήμερα απόλυτα γνωστός. Το πιθανότερο είναι ότι η αντίδραση των φυτών στις συνθετικές αυτές φυτορρυθμιστικές ουσίες ακολουθεί διαδικασίες οι οποίες μοιάζουν με τις φυσικές εκείνες διαδικασίες που προηγούνται της πτώσης των γηρασμένων φύλλων. Συγκεκριμένα η χλωροφύλλη και άλλες χρωστικές των φύλλων αποσυντίθενται, πολυσακχαρίτες και άλλες ενώσεις υδρολύονται, ενώ απλά σάκχαρα και αμινοξέα μεταναστεύουν από το έτοιμο να πέσει φύλλο. Οι διαδικασίες αυτές στην περίπτωση εφαρμογής αποφυλλωτικών γίνονται με πολύ γρηγορότερο ρυθμό από ό,τι στη φυσιολογική διαδικασία.

Οι χημικές μεταβολές που συμβαίνουν στο φύλλο διευκολύνονται από την ενεργοποίηση πολλών ενζύμων, όπως RNAσών, πρωτεασών, υπεροξειδασών και πολλών υδρολυτικών ενζύμων. Όσον αφορά τις συγκεντρώσεις των φυσικών φυτορρυθμιστικών ουσιών τόσο στα φύλλα που έχουν δεχθεί την εφαρμογή των αποφυλλωτικών όσο και στα φυσικά γερασμένα φύλλα, παρατηρείται μείωση των συγκεντρώσεων της αυξίνης (IAA) και της κυτοκινίνης, δηλαδή των φυτορρυθμιστικών ουσιών που ευνοούν την αύξηση, και αύξηση των συγκεντρώσεων ABA και αιθυλενίου, δηλαδή φυτορρυθμιστικών ουσιών που παρεμποδίζουν την αύξηση. Από τις μεταβολές αυτές στις φυσικές φυτορρυθμιστικές ουσίες, η σημαντικότερη φαίνεται να είναι η μείωση της συγκέντρωσης της αυξίνης, ειδικότερα στη ζώνη αποκόλλησης του μίσχου του φύλλου. Η αύξηση της συγκέντρωσης του αιθυλενίου στο φύλλο προάγει την αποκόλληση του με το να καταστρέφει την αυξίνη ή να περιορίζει τη μετακίνησή της προς την ζώνη αποκόλλησης. Για την αποφύλλωση του βαμβακιού το ethephon χρησιμοποιείται είτε μόνο του είτε σε συνδυασμό με μια νέα φυτορρυθμιστική ουσία, το cyclanilide (Πασπάτης και Σγουρή, 1995). Το

cyclanilide μόνο του δεν υποκινεί την αποφύλλωση στο βαμβάκι αλλά φαίνεται ότι παρεμποδίζει κι αυτό την μετακίνηση της αυξίνης από τα σημεία σύνθεσης της, στις κορυφές των βλαστών, προς τα διάφορα σημεία δράσης της όπως οι μίσχοι των φύλλων, δρώντας συνεργιστικά προς το etherphon.



*Εικόνα 52. καλλιέργεια βαμβακιού που έχει εφαρμοστεί αποφυλλωτικό σκεύασμα (Etherphon). Η πτώση των φύλλων οδηγεί σε ευκολότερη συγκομιδή.*

### **12.3) Αποξηραντικά σκοπός – Χρησιμοποιούμενες φυτορρυθμιστικές ουσίες.**

Σε πολλές περιπτώσεις στη γεωργική πράξη είναι επιθυμητή η αποξήρανση μιας καλλιέργειας (desiccation) λίγο πριν τη συγκομιδή. Τέτοιες καλλιέργειες είναι κυρίως εκείνες στις οποίες το παραγόμενο προϊόν είναι ο σπόρος τους, όπως από τα ψυχανθή τα μπιζέλια, φακές, σόγια κ.λ.π. και ο ηλιανθος. Εκτός από την ευκολία συγκομιδής που επιτυγχάνεται από την αποξήρανση, επιτυγχάνεται και η ωρίμαση της παραγωγής. Αποξήρανση του φυλλώματος γίνεται και στο βαμβάκι με σκοπό, όπως και στην αποφύλλωση, την απομάκρυνση των φύλλων και την ευκολότερη μηχανική συλλογή των καψών καθώς και στις πατάτες το σόργο και το ρύζι (Nickel, 1982).

Για την αποξήρανση των καλλιεργειών χρησιμοποιούνται αρκετές χημικές ουσίες που κατατάσσονται στις συνθετικές φυτορρυθμιστικές ουσίες και ονομάζονται αποξηραντικά (desiccants). Πολλά αποξηραντικά είναι γνωστά ζιζανιοκτόνα επαφής, όπως το paraquat και το diquat.

Ειδικά για την καλλιέργεια του βαμβακιού υπάρχει μια αλληλοκάλυψη μεταξύ αποφυλλωτικών και αποξηραντικών. Μερικές ουσίες δίνουν και τα δύο αποτελέσματα, δηλαδή και αποφύλλωση και αποξήρανση. Επειδή πολλές φορές τα αποφυλλωτικά δεν αποκολλούν εντελώς τα φύλλα του βαμβακιού ή δρουν πολύ αργά, ιδιαίτερα αν ο καιρός είναι ψυχρός, γίνεται χρήση και αποξηραντικού για να προφθάσει να γίνει η συγκομιδή πριν έρθουν οι πρώτες βροχές του φθινοπώρου. Ένα μεγάλο πλεονέκτημα που έχουν τα αποξηραντικά είναι το ότι μπορούν να

χρησιμοποιηθούν πιο κοντά στην ημερομηνία συγκομιδής, επιτρέποντας έτσι την καλύτερη ωρίμαση όλων των καψών του βαμβακιού.

Στα ψυχανθή και σε άλλες καλλιέργειες η χρησιμοποίηση αποξηραντικών, εκτός από τη διευκόλυνση της συγκομιδής, δίνει το περιθώριο κάποιας καθυστέρησης της συγκομιδής χωρίς να υπάρχει κίνδυνος «τινάγματος» των σπόρων.

(πίνακας 5).

<b>Κυριότερα αποξηραντικά και καλλιέργειες στις οποίες χρησιμοποιούνται.</b>	
<b>Αποξηραντικά</b>	<b>Καλλιέργεια</b>
Ametryne	Σόγια
Arsenic acid	Βαμβάκι
Dinosed	Ρύζι, φακή
Diquat	Ρύζι, πατάτες, σόργο
Endothal	Βαμβάκι, ρύζι
Ethephon	Βαμβάκι, πατάτες
Glyphosate	Σόγια, ρύζι
Paraquat	Βαμβάκι, πατάτες, ρύζι, σόγια, σόργο, ηλίανθος
Magnesium chlorate	Ρύζι
Sodium chlorate	Βαμβάκι, ρύζι
TCA	Ρύζι
S,S,S-tributyl-phosphoro-trithioate	Βαμβάκι, ρύζι



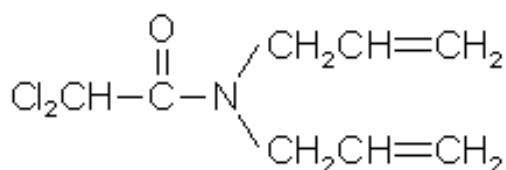
*Εικόνα 53. εφαρμογή αποξηραντικών ως ζιζανιοκτόνων παραπλεύρως αρδευτικού δικτύου.*

## 13° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: ΑΝΤΙΔΟΤΑ ΖΙΖΑΝΙΟΚΤΟΝΩΝ.

### 13.1) Γενικά - Ορισμός.

Τα αντίδοτα ζιζανιοκτόνων είναι μια κατηγορία ενώσεων που μπορούν να θεωρηθούν συνθετικές φυτορρυθμιστικές ουσίες με την ευρεία έννοια του όρου αφού βοηθούν τα φυτά να ξεπεράσουν ή να αποφύγουν τις δυσμενείς γι' αυτά επιπτώσεις από την εφαρμογή ζιζανιοκτόνων και να ολοκληρώσουν έτσι την αύξηση και την ανάπτυξη τις.

Ονομάζονται αντίδοτα ζιζανιοκτόνων (herbicide antidotes, safeners) χημικές ουσίες που χρησιμοποιούνται για την προστασία φυτών από ζημιές που θα μπορούσε να τις προκαλέσει η εφαρμογή ορισμένων ζιζανιοκτόνων. Ο όρος «αντίδοτο» μπορεί τις να προκαλέσει σοβαρές παρερμηνείες δεδομένου ότι τόσο στη γλώσσα τις όσο και διεθνώς ο όρος τις χρησιμοποιείται για τις χημικές ουσίες που χορηγούνται στα θερμόαιμα σε περιπτώσεις δηλητηριάσεων από γεωργικά φάρμακα ή τις ουσίες. Άλλοι όροι που μπορεί να χρησιμοποιηθούν στη γλώσσα τις, με την ίδια πάντα έννοια, είναι: «ανταγωνιστές ζιζανιοκτόνων», «προστατευτικά καλλιεργειών» ή «αντιφυτοτοξικοί παράγοντες».



εικόνα 54. μοριακή δομή του Naphthalic anhydride.

Με την χρησιμοποίηση των αντιδότων ζιζανιοκτόνων είναι δυνατή η εφαρμογή ζιζανιοκτόνων που, ενώ θα μπορούσαν να λύσουν δύσκολα προβλήματα ζιζανίων σε ορισμένες καλλιέργειες, δεν είναι δυνατό να χρησιμοποιηθούν γιατί είναι φυτοτοξικά γι' αυτές. Τις η χρησιμοποίηση των αντιδότων μπορεί να οδηγήσει σε καλύτερη καταπολέμηση των ζιζανίων σε μια καλλιέργεια αφού επιτρέπει τη χρησιμοποίηση με ασφάλεια μεγαλύτερων δόσεων τις συγκεκριμένου ζιζανιοκτόνου, δόσεων που αλλιώς θα ήταν φυτοτοξικές στην καλλιέργεια.

Η εκλεκτικότητα τις ζιζανιοκτόνου για μια καλλιέργεια καθορίζεται από ένα ή περισσότερους παράγοντες, τις η απορρόφηση του ζιζανιοκτόνου από το φυτό, η μετακίνηση του και ο μεταβολισμός μέσα σ' αυτό. Άλλοι παράγοντες που συντελούν στην εμφάνιση εκλεκτικότητας τις ζιζανιοκτόνου για ένα φυτό είναι ο χρόνος τις επέμβασης καθώς και ο τρόπος εφαρμογής του ζιζανιοκτόνου. Με την εφαρμογή των αντιδότων ζιζανιοκτόνων υπεισέρχεται τις ακόμη παράγοντας στον καθορισμό τις εκλεκτικότητας των ζιζανιοκτόνων στα φυτά.

Η ιδέα για την ανακάλυψη των αντιδότων των ζιζανιοκτόνων ξεκίνησε από μια παρατήρηση του Hoffman το 1947, σχετική με την παρεμπόδιση τις δράσης του 2,4-D στην τομάτα από το 2,4,6-trichlorophenoxy acetic acid.

Το πρώτο αντίδοτο ζιζανιοκτόνου που είχε πρακτική χρήση ήταν το Naphthalic anhydride (naphthalene-1,8-dicarboxylic anhydride) που ανακαλύφθηκε το 1969 από την εταιρία Gulf Oil και ακολούθησε η ανακάλυψη του N,N-diallyl-2,2-dichloro acetamide (R-25788) το 1972 από την εταιρία Stauffer. Αν και λίγα μόνο εμπορικά χρησιμοποιούμενα αντίδοτα ζιζανιοκτόνων τις το cyometrinil [(z)-cyanomethoxy-



imino(phenyl) acetonitrile], έχουν προστεθεί μέχρι σήμερα στα δύο προηγούμενα, δεν υπάρχει αμφιβολία ότι βρισκόμαστε μπροστά σε ένα σημαντικό βήμα στον τομέα τις καταπολέμησης των ζιζανίων των καλλιεργειών με την αναμενόμενη διεύρυνση του αριθμού των αντιδότην στο μέλλον.

### **13.2) Αντίδοτα ζιζανιοκτόνων που χρησιμοποιούνται στην γεωργική πράξη .**

Κατά τον Parker (1983), τα αντίδοτα ζιζανιοκτόνων που κυκλοφορούσαν εμπορικά στη διεθνή αγορά τις αρχές τις δεκαετίας του '80 ήταν τρία: το Naphthalic anhydride (NA), το R-25788 και το Cyometrinil (CGA-43089). Εκτός απ' αυτά σήμερα χρησιμοποιούνται και τα ακόλουθα 'όπως παρατίθενται στον πίνακα 6.

<b>Εμπορικά σκευάσματα αντιδότην ζιζανιοκτόνων στη διεθνή αγορά.</b>	1. Naphthalic anhydride (NA)
	2. N,N-diallyl-2,2-dichloro acetamide (R-25788)
	3. Cyometrinil (CGA-43089)
	4. CGA 92194 (oxabetrinil)
	5. CGA 133205 (fluxofenim)
	6. CGA 154281 (benoxacor)
	7. Flurazole

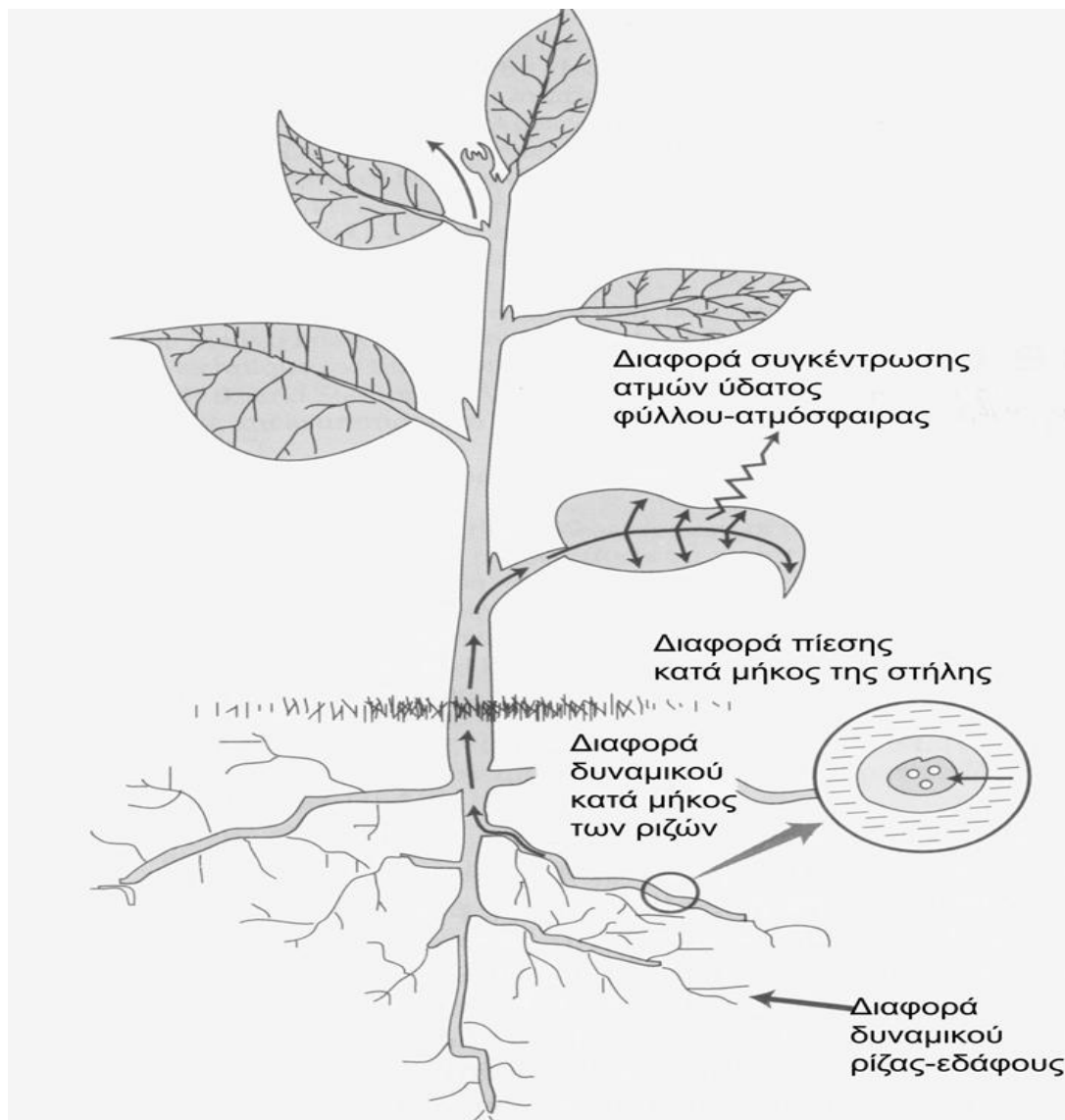


*Εικόνα 55. αριστερά ο μάρτυρας , δεξιά φυτό που έχει υποστεί εφαρμογή Cyometrinil.*

## 14° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: ΑΝΤΙΔΙΑΠΝΕΥΣΤΙΚΑ.

### 14.1) Γενικά - Ορισμός.

Έχει αποδειχθεί ότι από το σύνολο του νερού που απορροφάται από ένα φυτό, μόλις το 1% χρησιμοποιείται για την αύξηση και την ανάπτυξη του ενώ το υπόλοιπο 99% χάνεται με την λειτουργία της διαπνοής. Έτσι μεγάλο μέρος του διαθέσιμου για άρδευση υδατικού δυναμικού χάνεται από τη διαπνοή παράλληλα με τις απώλειες λόγω της εξάτμισης ή της διήθησης στα βαθύτερα στρώματα του εδάφους. Συχνά ο ρυθμός της διαπνοής υπερβαίνει την δυνατότητα του εδάφους να εφοδιάσει το φυτό με νερό, πράγμα που έχει σαν άμεσο αποτέλεσμα το σταμάτημα της αύξησης. Ο περιορισμός της διαπνοής, όπου αυτός είναι δυνατός, μπορεί να περιορίσει τις ανάγκες των φυτών σε νερό και να σώσει μια καλλιέργεια από ενδεχόμενη καταστροφή.



**Εικόνα 56.** Η διαδρομή του διαπνευστικού ρεύματος από το έδαφος μέσω του φυτού μέχρι την ατμόσφαιρα.

Διάφορες χημικές ενώσεις έχουν δοκιμαστεί για την τεχνητή ρύθμιση της διαπνοής. Οι πιο πολλές προσπάθειες κατευθύνονται στη ρύθμιση του ανοίγματος των στοματίων στα φύλλα των φυτών, δεδομένου ότι από τα στομάτια γίνεται η διαφυγή του νερού προς την ατμόσφαιρα.

Στη σύγχρονη γεωργία σαν αντιδιαπνευστικό ορίζεται κάθε ουσία που όταν εφαρμόζεται σε ένα φυτό μπορεί να περιορίσει την διαπνοή και κατά συνέπεια την απώλεια νερού από αυτό. Ο περιορισμός της διαπνοής με τα αντιδιαπνευστικά μπορεί να φθάσει σε ποσοστό μέχρι και 80% και εξαρτάται τόσο από το είδος της ουσίας, όσο και από το χρόνο και τον τρόπο εφαρμογής της.

#### **14.2) Σημασία και σωστή χρησιμοποίηση των αντιδιαπνευστικών..**

Πρέπει να ότι τα αντιδιαπνευστικά αποτελούν ένα συμπλήρωμα και όχι υποκατάστατο της καλής διαχείρισης του νερού. Χρησιμοποιούνται κυρίως σε περιπτώσεις που κινδυνεύει αυτή η ίδια η ζωή του φυτού και που η μείωση της φωτοσύνθεσης που θα προκληθεί σαν συνέπεια της εφαρμογής τους δεν μας απασχολεί ουσιαστικά. Έχει επίσης αποδειχθεί ότι η αντιδιαπνευστική δράση φυτορρυθμιστικών ουσιών, όπως οι μορφακτίνες, είναι εμφανής μόνο όταν τα φυτά στα οποία γίνεται η εφαρμογή τους βρίσκονται κάτω από συνθήκες έλλειψης εδαφικής υγρασίας.

Τα ετήσια φυτά χρησιμοποιούν τα προϊόντα της φωτοσύνθεσης αμέσως μετά την σύνθεση τους, για την αύξηση και την παραγωγή. Η χρήση αντιδιαπνευστικών που περιορίζει την φωτοσύνθεση έχει άμεση επίδραση στην παραγωγή και δεν πρέπει να γίνεται εκτός αν η μείωση της παραγωγής από την έλλειψη νερού αναμένεται να είναι μεγαλύτερη. Αντιδιαπνευστικά έχουν εφαρμογή σε ορισμένα ετήσια φυτά όπως το βαμβάκι καθώς και σε μεταφυτευμένα λαχανικά για την προστασία των νεαρών φυταρίων από το μεταφυτευτικό shock.

Στα πολυετή φυτά που έχουν πιο πολλές εφεδρείες προϊόντων φωτοσύνθεσης από τα ετήσια, η αύξηση και η παραγωγή επηρεάζονται σε πολύ μικρότερο βαθμό από τη μείωση της φωτοσύνθεσης που είναι αποτέλεσμα της εφαρμογής αντιδιαπνευστικών. Γενικά η εφαρμογή αντιδιαπνευστικών επιταχύνει την ανάπτυξη και βελτιώνει την σχέση της ποιότητας προς την ποσότητα των παραγόμενων προϊόντων, όταν η ανάπτυξη αυτή εξαρτάται περισσότερο από το υδατικό δυναμικό των φυτών παρά από την συσσώρευση προϊόντων της φωτοσύνθεσης.

Μερικές εφαρμογές του ελέγχου της διαπνοής στα πολυετή φυτά είναι αυτές που αποσκοπούν στην αύξηση του όγκου των καρπών οπωροφόρων δένδρων καθώς και στην βελτίωση της ποιότητας τέτοιων καρπών. Για καλύτερα αποτελέσματα στην ποιότητα τα αντιδιαπνευστικά πρέπει να εφαρμόζονται στα τελευταία στάδια της διόγκωσης των καρπών, λίγο πριν την πλήρη ωρίμαση. Λόγω όμως της μεγάλης υπολειμματικότητας τους δεν πρέπει να χρησιμοποιούνται μαζί με εντομοκτόνα ή μυκητοκτόνα.

Συμπερασματικά θα μπορούσε να λεχθεί ότι τα αντιδιαπνευστικά είναι πολύ χρήσιμες φυτορρυθμιστικές ουσίες αφού μπορούν να επιμηκύνουν την περίοδο επιβίωσης των φυτών υπό συνθήκες ανεπαρκούς εδαφικής υγρασίας. Συντελούν στην διατήρηση των υδατικών αποθεμάτων όχι μόνο των φυτών αλλά και του εδάφους αφού είναι σε θέση να περιορίσουν τις μεγάλες απώλειες εδαφικού νερού μέσω της διαπνοής των φυτών.

### 14.3) Κατηγορίες αντιδιαπνευστικών.

Τα αντιδιαπνευστικά θεωρούνται ότι είναι συνθετικές κυρίως φυτορρυθμιστικές ουσίες και μπορεί να διακριθούν σε τρεις μεγάλες κατηγορίες με εξειδικευμένη βιολογική δράση η κάθε μια και αντίστοιχες ουσίες που τις εκπροσωπούν όπως παρατίθενται στον κάτωθι (πίνακα 7)

Κατηγορίες	Βιολογική δράση.	Κυριότερες ουσίες που χρησιμοποιούνται σήμερα.
Μεταβολικά	Επιδρούν στο μεταβολισμό του φυτού και ρυθμίζουν το άνοιγμα των στοματίων.	Abscisic acid (ABA)
		alachlor
		CO <sub>2</sub>
		Chlormequat chloride
		Daminozide
		8-hydroxyquinoline sulphate
		Chlorflurecol methyl
		Phenyl mercuric acetate (PMA)
Σχηματισμού μεμβράνης	Σχηματίζουν μεμβράνη (film) πάνω στα φύλλα, εμποδίζοντας έτσι την διαπνοή.	Cetyl alcohol
		Hexadecanol
		Latex
		Octadecanol
		Κηρός παραφίνης
		Pinolene
		Polyacrylate emulsion
		Polyvinyl chloride
		Polyterpene
		Silicone
Γαλακτωματοποιήσιμοι κηροί		
Ανακλαστικά της ηλιακής ακτινοβολίας	Προκαλούν ανάκλαση της προσπίπτουσας στα φυτά ηλιακής ακτινοβολίας.	Καολινίτης

**15° ΚΕΦΑΛΑΙΟ: ΧΡΗΣΕΙΣ ΤΩΝ**  
**ΦΥΤΟΡΡΥΘΜΙΣΤΙΚΩΝ ΟΥΣΙΩΝ ΣΤΑ ΦΥΤΑ**  
**ΜΕΓΑΛΗΣ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑΣ.**

*15.1) Κυριότερες χρήσεις κατά καλλιέργεια.*

**A) Σιτηρά.**

<b>ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΕΣ</b>	<b>ΧΡΗΣΕΙΣ</b>	<b>ΟΥΣΙΕΣ</b>
<b>ΑΡΑΒΟΣΙΤΟΣ</b>	Αύξηση της παραγωγής.	Dinosed
	Προστασία της καλλιέργειας από ζημιές ζιζανιοκτόνων.	Naphthalic anhydride
	Αποξήρανση φυτών πριν την συγκομιδή.	Diquat
<b>ΒΡΩΜΗ</b>	Μείωση ύψους – δυνάμωμα στελέχους για πρόληψη του πλαγιάσματος.	Chlormequat chloride
		Chlormequat chloride + choline chloride
		Chlormequat chloride + ethephon
<b>ΚΡΙΘΑΡΙ</b>	Μείωση ύψους - δυνάμωμα στελέχους για πρόληψη του πλαγιάσματος.	Chlormequat chloride
		Ethephon
	Αύξηση του αριθμού των αδελφιών.	Chlormequat chloride
	Μείωση χρόνου παραγωγής της βύνης – βελτίωση ποιότητας της βύνης.	Gibberellic acid
<b>ΡΥΖΙ</b>	Μείωση ύψους - δυνάμωμα στελέχους για πρόληψη του πλαγιάσματος.	Chlormequat chloride
	Προστασία της καλλιέργειας από ζιζανιοκτόνα.	Naphthalic anhydride
	Αποξήρανση πριν την συγκομιδή.	Diquat

<b>ΣΙΚΑΛΗ</b>	Μείωση ύψους - δυνάμωμα στελέχους για πρόληψη του πλαγιάσματος.	Chlormequat chloride
		Chlormequat chloride + ethephon
		Chlormequat chloride + choline chloride
<b>ΣΙΤΑΡΙ</b>	Αύξηση της απόδοσης.	Chlormequat chloride
		Chlormequat chloride
	Μείωση ύψους - δυνάμωμα στελέχους για πρόληψη του πλαγιάσματος.	Ethephon
		Chlormequat chloride + ethephon
		Chlormequat chloride + choline chloride

**B) Λοιπά φυτά μεγάλης καλλιέργειας.**

<b>ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΕΣ</b>	<b>ΧΡΗΣΕΙΣ</b>	<b>ΟΥΣΙΕΣ</b>
<b>ΑΡΑΧΙΔΑ</b>	Αύξηση απόδοσης – περιορισμός μεγέθους των φυτών, πιο συγκεντρωμένη παραγωγή.	Daminozide
<b>ΒΑΜΒΑΚΙ</b>	Αύξηση σχηματισμού καψών – περιορισμός ύψους φυτών.	Chlormequat chloride
	Ανάσχεση υπερβολικής βλάστησης – πρωίμιση της συγκομιδής.	Mepiquat chloride
	Αύξηση του ρυθμού ανοίγματος των καψών – συγκομιδή σε ένα «χέρι».	Ethephon
	Αποφύλλωση των φυτών πριν τη συγκομιδή.	Dimethipin
		Magnesium chlorate
		Merphos
		S,S,S-tributyl-phosphoro- trithioate
Thidiazuron		
Επιτάχυνση της αποφύλλωσης σε συνδυασμό με αποφυλλωτικό.	Endothal	

<b>ΗΛΙΑΝΘΟΣ</b>	Αποξήρανση πριν τη συγκομιδή.	Diquat
<b>ΛΥΚΙΣΚΟΣ</b>	Αύξηση της παραγωγής	Gibberellic acid
<b>ΛΙΝΑΡΙ</b>	Μείωση ύψους φυτών για περιορισμό του πλαγιάσματος.	Ethephon
	Αποξήρανση πριν τη συγκομιδή.	Diquat
<b>ΚΑΠΝΟΣ</b>	Αποφυγή του μεταφυτευτικού shock των φυταρίων.	Pinolene
	Παρεμπόδιση της βλάστησης δευτερευόντων βλαστών (φυλλίτζια) σε αμερικάνικου τύπου καπνά (Virginia, barley).	Maleic hydrazide
		Butralin
		Butralin + μίγμα λιπαρών αλκοολών (n-octanol, n-decanol)
		Μίγμα λιπαρών αλκοολών (n-octanol + n-decanol)
		Flumetralin
	Επιτάχυνση ωρίμασης φύλλων – ομοιόμορφη ωρίμαση – περιορισμός χρόνου ξήρανσης.	Ethephon
Κιτρίνισμα φύλλων στα ανατολικού τύπου καπνά.	Ethephon	
<b>ΜΗΔΙΚΗ - ΤΡΙΦΥΛΛΙΑ</b>	Αύξηση απόδοσης σε χόρτο	Gibberellic acid
	Αποξήρανση φυτών πριν τη συγκομιδή σπόρου – διευκόλυνση της συγκομιδής	Diquat
<b>ΣΟΓΙΑ</b>	Περιορισμός υπερβολικής βλάστησης – παρεμπόδιση πλαγιάσματος φυτών – καλύτερη καρπόδεση.	TIBA
	Αποξήρανση φυτών πριν τη συγκομιδή – διευκόλυνση της συγκομιδής	Diquat
<b>ΣΟΥΣΑΜΙ</b>	Αποξήρανση φυτών πριν τη συγκομιδή – διευκόλυνση της συγκομιδής	Diquat
	Διακοπή ληθάργου σπόρου – βελτίωση βλαστικότητας	Gibberellic acid

**15.2) Παρουσίαση των κυριότερων εμπορικών ορμονικών σκευασμάτων που χρησιμοποιούνται σήμερα.**



<b>Κοινό όνομα</b>	Ethephon 48% SL
<b>Εμπορικό όνομα</b>	Ethrel 48 SL
<b>Αντιπρόσωπος</b>	Bayer CropScience Ελλάς ABEE
<b>Σύνθεση</b>	ethephon 48% β/ο, βοηθητικές ουσίες 42,44% β/β
<b>Περιγραφή</b>	Ουσία η οποία κατά την διάσπαση της μέσα στους φυτικούς ιστούς ελευθερώνει τη φυσική ορμόνη αιθυλένιο.
<b>Συνδυαστικότητα</b>	Να μην συνδυάζεται με σκευάσματα που περιέχουν ιόντα βαρέων μετάλλων.





<b>Κοινό όνομα</b>	Ethephon 48% + Cyclanilide 6% SC
<b>Εμπορικό όνομα</b>	Finish 48/6 SC
<b>Αντιπρόσωπος</b>	Bayer CropScience Ελλάς ABEE
<b>Σύνθεση</b>	ethephon 48% β/ο, Cyclanilide 6% β/ο, βοηθητικές ουσίες 56,97% β/β
<b>Περιγραφή</b>	Ρυθμιστής αύξησης για το άνοιγμα των καψών και την απομόλωση στο βαμβάκι.
<b>Συνδυαστικότητα</b>	Να μην αναμειγνύεται με θειοθειικό αμμώνιο.



<b>Κοινό όνομα</b>	Meriquat 5% SL
<b>Εμπορικό όνομα</b>	Pix 5 SL
<b>Αντιπρόσωπος</b>	Bayer CropScience Ελλάς ABEE
<b>Σύνθεση</b>	Meriquat chloride 5% β/ο, βοηθητικές ουσίες 95% β/β
<b>Περιγραφή</b>	Επιβραδυντής αύξησης που αναστέλλει την επιμήκυνση των βλαστών και δρα εμποδίζοντας τη βιοσύνθεση της γιββερελλίνης.
<b>Συνδυαστικότητα</b>	Μπορεί να συνδυαστεί με τα περισσότερα εντομοκτόνα, μυκητοκτόνα και διαφυλλικά λιπάσματα.



<b>Κοινό όνομα</b>	Sodium p-nitrophenolate 0,9% + Sodium o- nitrophenolate 0.6% + Sodium 5-nitroquaiacolate 0,3% SL
<b>Εμπορικό όνομα</b>	Atonik SL
<b>Αντιπρόσωπος</b>	Ντυ Ποντ Αγκρό Ελλάς ΑΕ
<b>Σύνθεση</b>	Sodium p-nitrophenolate 0,9% β/ο, Sodium o- nitrophenolate 0.6% β/ο, Sodium 5-nitroquaiacolate 0,3% β/ο, βοηθητικές ουσίες 98,20% β/β.
<b>Περιγραφή</b>	Διεγέρτης της φυσικής δραστηριότητας των φυτών που επιταχύνει και βελτιώνει το φύτρωμα, την ριζοβολία, την ανάπτυξη και την καρπόδεση.
<b>Συνδυαστικότητα</b>	Μπορεί να συνδυαστεί με τα περισσότερα φυτοπροστατευτικά προϊόντα ή λιπάσματα με ουδέτερο ή αλκαλικό pH.



<b>Κοινό όνομα</b>	Carfentrazone ethyl 24% EC
<b>Εμπορικό όνομα</b>	Spotlight 24 EC
<b>Αντιπρόσωπος</b>	FMC Ελλάς ΕΠΕ
<b>Σύνθεση</b>	Carfentrazone ethyl 24% β/ο, βοηθητικές ουσίες 72,4% β/β
<b>Περιγραφή</b>	Φυτορρυθμιστική ουσία που χρησιμοποιείται για την αποφύλλωση και το άνοιγμα των καρυδιών του βαμβακιού.
<b>Συνδυαστικότητα</b>	Μπορεί να συνδυαστεί με το (Ethephon 48% SL)



<b>Κοινό όνομα</b>	Chlormequat 46% + choline chloride 32% SL
<b>Εμπορικό όνομα</b>	CeCeCe Extra 46/32 SL
<b>Αντιπρόσωπος</b>	BASF Agro Ελλάς ABEE
<b>Σύνθεση</b>	Chlormequat 46% β/ο, βοηθητικές ουσίες 59.3% β/β
<b>Περιγραφή</b>	Επιβραδυντής αύξεσης, αναστέλλει την επιμήκυνση των βλαστών.
<b>Συνδυαστικότητα</b>	Να μην συνδυάζεται με ορμονικά και άλλα ζιζανιοκτόνα



<b>Κοινό όνομα</b>	Alkylethersulfate sodium salt
<b>Εμπορικό όνομα</b>	Biopower SL
<b>Αντιπρόσωπος</b>	Bayer CropScience Ελλάς ABEE
<b>Σύνθεση</b>	Alkylethersulfate sodium salt 26,92% β/β
<b>Περιγραφή</b>	Συnergό ζιζανιοκτόνων σε στενόφυλλες καλλιέργειες.
<b>Συνδυαστικότητα</b>	-



<b>Κοινό όνομα</b>	Maleic hydrazide 17,97% SL
<b>Εμπορικό όνομα</b>	Vitax
<b>Αντιπρόσωπος</b>	Παπαδόπουλος Κ.Σ
<b>Σύνθεση</b>	Maleic hydrazide 17,97% β/ο, βοηθητικές ουσίες 82,03% β/β
<b>Περιγραφή</b>	Ουσία που παρεμποδίζει την κυτταρική διαίρεση και αναστέλλει την έκπτυξη οφθαλμών.
<b>Συνδυαστικότητα</b>	Δεν συνδυάζεται με άλλα γεωργικά φάρμακα.

## ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Τα τελευταία χρόνια, με την άνοδο του βιοτικού επιπέδου κυρίως των κατοίκων των ανεπτυγμένων χωρών αλλά και παγκόσμια, οι φυτορρυθμιστικές ουσίες χρησιμοποιούνται όλο και περισσότερο για την αύξηση της παραγωγής και την βελτίωση της ποιότητας των παραγόμενων προϊόντων, και ειδικότερα σε φυτά μεγάλης καλλιέργειας. Συμβάλουν επίσης στις προσπάθειες για μείωση του κόστους παραγωγής, στην παραγωγή προϊόντων εκτός εποχής και στην ολική ή μερική υποκατάσταση δύσκολων καλλιεργητικών εργασιών και φροντίδων. Ο στόχος κάθε σύγχρονης οικονομίας είναι η αύξηση της αποδοτικότητας της γεωργίας και στην επίτευξη αυτού του στόχου έχει συμβάλει και η επέκταση της χρήσης των φυτορρυθμιστικών ουσιών. Στη χώρα μας, με την ορθολογική χρησιμοποίηση φυτορρυθμιστικών ουσιών, παρέχονται σημαντικά περιθώρια αύξησης της παραγωγής πολλών γεωργικών προϊόντων, χωρίς δυσμενείς επιπτώσεις στο περιβάλλον. Για την επίτευξη των στόχων της χρησιμοποίησης φυτορρυθμιστικών ουσιών είναι απαραίτητη η γνώση των δυνατοτήτων κάθε μίας από αυτές σε συνδυασμό με τη γνώση των μηχανισμών δράσης τους στα φυτά. Έτσι μόνο θα μπορεί κάθε φορά να γίνεται η εκλογή της κατάλληλης ουσίας και η εφαρμογή της στο κατάλληλο στάδιο ανάπτυξης της καλλιέργειας προκειμένου να επιτευχθεί ένα συγκεκριμένο αποτέλεσμα.

Παρά όλα αυτά έχει παρατηρηθεί, ειδικότερα στα φυτά μεγάλης καλλιέργειας, ότι η ανάπτυξη και η εφαρμογή των φυτορρυθμιστικών ουσιών στη γεωργική πράξη δεν ακολουθεί το ρυθμό ανάπτυξης των άλλων κατηγοριών γεωργικών φαρμάκων (εντομοκτόνων, μυκητοκτόνων, ζιζανιοκτόνων κ.α.) παρ' όλο που υπάρχουν πολλές φυτορρυθμιστικές ουσίες που πειραματικά έχουν αποδειχθεί ότι επιδρούν ευνοϊκά στην αύξηση και την ανάπτυξη των καλλιεργούμενων φυτών, σχετικά λίγες από αυτές έχουν εφαρμογή στην γεωργική πράξη. Οι λόγοι είναι πολλοί και διάφοροι και έχουν σχέση με το κόστος ανάπτυξης τέτοιων προϊόντων από τους οίκους παρασκευής σε σχέση με το αναμενόμενο από αυτούς οικονομικό όφελος. Ακόμη τοξικολογικά προβλήματα και προβλήματα προστασίας του περιβάλλοντος, δυσκολίες στην απόκτηση εγκρίσεων κυκλοφορίας καθώς και αστάθεια στα επιτυγχάνεμα αποτελέσματα αποτελούν τους κύριους λόγους. Υπάρχουν όμως και στην πράξη εμπόδια επέκτασης της χρήσης τους σε επίπεδα που να πλησιάζουν εκείνα της χρήσης άλλων γεωργικών φαρμάκων. Η ύπαρξη διαφορών μεταξύ των ποικιλιών της ίδιας καλλιέργειας και η εφαρμογή διαφορετικών τεχνικών καλλιέργειας από τους παραγωγούς είναι από τα κυριότερα εμπόδια της επέκτασης της χρήσης τους.

Άλλα αίτια για τη μέχρι σήμερα περιορισμένη σχετικά επέκταση της χρήσης φυτορρυθμιστικών ουσιών στη γεωργική πράξη μπορεί να θεωρηθούν η έλλειψη ειδικού αποτελέσματος που συνδέεται άμεσα με την εμφάνιση παρενεργειών σε μέρη του φυτού που δεν είναι στόχος της επέμβασης ως αποτέλεσμα του ψεκασμού σαν μοναδικού τρόπου εφαρμογής των φυτορρυθμιστικών ουσιών. Επίσης οι διαφορές μεταξύ ποικιλιών στην αντίδραση τους σε μια φυτορρυθμιστική ουσία που οφείλονται σε διαφορές στην απορρόφηση των ουσιών αυτών από τα φυτά καθώς και σε διαφορές στο μεταβολισμό των ουσιών αυτών μέσα στο φυτό. Τέλος το μικρό εύρος μεταξύ αποτελεσματικής και φυτοτοξικής δόσης, ο κρίσιμος χρόνος εφαρμογής καθώς και η ύπαρξη μηχανισμού αυτόματης εξισορρόπησης στα φυτά αποτελούν βασικές αιτίες.



## ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

**Buchanan, B., Gruissem, W., Jones, R. Eds. (2000).** Biochemistry and Molecular Biology of Plants. American Society of Plant Physiologists. ISBN 0-943088-39-9

**Davies, P. J. (1995).** Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology. P. J. Davies ed. Kluwer, Dordrecht, Netherlands

**Δροσόπουλος Ι. (1998).** Φυσιολογία Φυτών. Μέρος ΙΙ. Εκδόσεις ΓΠΑ

**Moore, C.T. (1989).** Biochemistry and Physiology of Plant Hormones. 2<sup>nd</sup> ed. Springer Verlag. ISBN 0-387-96984-5

**Καββάδας, Δ. Σ. 1956.** Εικονογραφημένον Βοτανικόν-Φυτολογικόν Λεξικόν, Τόμος Ε΄. Εκδόσεις Γ. Π. Ξένου, Αθήνα, pp. 511.

**Πασπάτης, Ε.Α., 1998.** *Φυτορρυθμιστικές Ουσίες (Φυτορμόνες). Ο ρόλος τους στα φυτά, οι εφαρμογές τους στις καλλιέργειες.* Αγροτύπος, Αθήνα.

**Roberts, J. A. and Hooley, R. 1988.** Plant growth regulators. Chapman and Hall, New York, pp. 195.

**Shrivastava, L.M. (2002).** Plant Growth and Development. Hormones and environment. Academic Press. ISBN 0-12-660570-X

**Taiz, L., Zeiger, E. (1998).** Plant Physiology. 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland. ISBN 0-87893-831-1

**Taiz, L., Zeiger, E. (2002).** Plant Physiology. 3<sup>rd</sup> ed. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland. ISBN 0-87893-823-0

### **Διαδίκτυο**

- <http://www.Biology.uni-hamburg.de/b-online/e31/31.htm>
- <http://www.ars-grin.gov/duke/dictionary/tico/1.html>
- <http://razor.arnes.si/~mstrli/history.html>
- <http://razor.arnes.si/~mstrli/pp1.html>
- <http://edis.ifas.ufl.edu/pdf/FILES/WG/WG06400.pdf>
- <http://www.earlham.edu/~biol/syllabi/ecobio02/notes.htm>
- <http://www.phytotechlab.com/pdfs/Biochem042000.pdf>
- [http://www.hclrss.demon.co.uk/class/plant\\_growth\\_regulators.htm](http://www.hclrss.demon.co.uk/class/plant_growth_regulators.htm)
- <http://www.plant-hormones.com/cpidxh.htm>
- <http://www.mortonarb.org/research/treeroots.html>
- [http://www.horizononline.com/MSDS\\_Sheets/396.txt](http://www.horizononline.com/MSDS_Sheets/396.txt)
- [http://www.plant-hormones.com/cp6\\_ch1.htm](http://www.plant-hormones.com/cp6_ch1.htm)
- <http://ntp-support.niehs.nih.gov/NTPReports/NTPchemH&S/NTPChem9/Radian999-81-5.txt>
- <http://www.mun.ca/biology/desmid/brian/BIOL3530>
- <http://www.hclrss.demon.co.uk/prohexadione.html>