

EGY TIOKARBAMÁT HERBICID
- EPTC (N,N-DIPROPIL-S-ETIL-TIOKARBAMÁT)-
ÉS ANTIDÓTUMAI HATÁSMÓDJÁNAK VIZSGÁLATA

Egyetemi doktori értekezés

H U L E S C H Á G N E S

Készült a
Magyar Tudományos Akadémia
Központi Kémiai Kutató Intézetében
Budapest, 1986



KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom a Magyar Tudományos Akadémia Központi Kémiai Kutató Intézete Vezetőségének, hogy munkám elvégzését lehetővé tette.

Ezuton is köszönetet mondok az MTA Központi Kémiai Kutató Intézete Növényvédőszer Kutatási Osztálya munkatársainak:

Dutka Ferencnek, a kémiai tudományok kandidátusának és tudományos osztályvezetőnek, hogy kísérleti munkámat irányította s az értekezés elkészítéséhez messzemenő segítséget nyújtott;

Dr. Ekler Zsigmond tudományos munkatársnak, a gáz-kromatográfiás mérésekhez nyújtott segítségével;

s az Osztály minden Munkatársának, hogy munkámban támogattak.

Megköszönöm Láng Ferencnek, a biológiai tudományok kandidátusának, az ELTE Növényélettani Tanszéke tanszékvezetőjének, hogy értékes tanácsaival segített az értekezés elkészítésében.

Köszönet illeti az MTA Központi Kémiai Kutató Intézete Szerves Mikro- és Radioanalitikai csoportjának munkatársait a szükséges mérések elvégzéséért.

Növényvédőszerek elnevezése

AD-67: N-diklóracetil-1-oxa-4-azaspiro-4,5-dekán

barban: 4-klór-2-butinil-3-klór-karbanilát

butilát (Sután^{*}): N,N-diizobutil-S-etil-tiokarbamát

cikloát (Ro-Neet): N-ciklohexil-N-etil-S-etil-tiokarbamát

2,4-D: 2,4-diklór-fenoxi-ecetsav

diallát: N,N-diizopropil-S-2,3-diklóralлил-tiokarbamát

EPTC (Eptám): N,N-dipropil-S-etil-tiokarbamát

etiolát (Prefox): N,N-dietyl-S-etil-tiokarbamát

molinát (Ordrám): S-etil-hexahidro-1H-azepin-karbotioát

NA: 1,8-naftálsavanhidrid

pebulát (Tillam): N-etil-N-butil-S-propil-tiokarbamát

R-25788: N,N-diallil-2,2-diklór-acetamid

tebutiuron: 1-(5-terc.butil-1,3,4-tiadiazol-2-il)

-1,3-dimetyl-karbamid

triallát: N,N-diizopropil-S-2,3,3-triklóralлил-tiokarbamát

vernolát (Vernám): N,N-dipropil-S-propil-tiokarbamát

* A hatóanyagok neve után zárójelben a kereskedelmi nevet tüntettük fel.

Rövidítések

ACP:	acil-carrier-protein
ATP:	adenozin-trifoszfát
Co-A:	koenzim-A
DNS:	dezoxiribonukleinsav
DGG:	diacil-galaktozil-glicerid
EPTC-SO:	EPTC-szulfoxid
GA:	gibberellinsav
GSH:	glutation
RNS:	ribonukleinsav
t-RNS:	transzfer-ribonukleinsav
P _i :	szervetlen foszfát
ppb:	parts per Billion
ppm:	parts per Million
POP:	2,5-difeniloxazol
POPOP:	1,4-bisz/5-feniloxazol-2-il/-benzol
TRIS:	trisz-/hidroxi-metil/amino-metán-puffer

Tartalomjegyzék

	Oldal
1. BEVEZETÉS	1
2. IRODALMI ÖSSZEFOGLALÁS	6
2.1. Az EPTC és antidotált készítményeinek alkalmazása	7
2.2. Felvétel, transzlokáció	9
2.3. Az EPTC metabolizmusa a növényben	16
2.4. Az EPTC hatásmechánizmusa	20
2.5. Az EPTC-nek a növények növekedésére, fejlődésére gyakorolt hatása	28
2.6. Az antidótumok hatása	33
3. KISÉRLETI MÓDSZEREK	38
3.1. Tenyészedényes vizsgálatok	38
3.2. Csiráztatási kísérletek	43
3.3. Az EPTC fitotoxicitását befolyásoló tényezők vizsgálata	44
3.4. Kukoricahibridek eltérő EPTC-érzékenységet meghatározó tényezők vizsgálata	47
3.4.1. EPTC-felvétel gázkromatográfiás meghatározása	47
3.4.2. EPTC-felvétel vizsgálata ¹⁴ C-EPTC-vel	48
3.4.3. Redukált glutation (GSH) tartalom meghatározása	49
3.5. Membránpermeabilitás változásának meghatározása betacianin efflux méréssel	50
4. AZ EREDMÉNYEK ISMERTETÉSE ÉS ÉRTÉKELÉSE	51
4.1. Az EPTC valamint antidótumos kombinációinak hatása hibridkukoricákra	51
4.1.1. Kezeletlen hibridkukoricák növekedése	51
4.1.2. Hibridkukoricák EPTC-érzékenységének vizsgálata	52

4.1.3. Az antidótumok hatékonyságának vizsgálata	59
4.2. Az EPTC csirázásra gyakorolt hatásának vizsgálata	62
4.2.1. EPTC-kezelés hatása a csirázási százaléokra	64
4.2.2. EPTC-kezelés hatása a csiranövények fejlődésére	65
4.2.3. EPTC - előkezelés hatása kukorica-hibridek és a zab növekedésére	68
4.3. Az EPTC fitotoxicitását és antidotálhatóságát befolyásoló tényezők vizsgálata	70
4.3.1. A hőmérséklet hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 antidotális aktivitására	70
4.3.2. A fényintenzitás hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 antidotális aktivitására	71
4.3.3. A talaj nedvességtartalmának hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 antidotális aktivitására	73
4.3.4. A pH hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 védőhatására	74
4.3.5. A növénynevelő közeg változtatásának hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 védőhatására	75
4.3.6. A vetésmélység hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 védőhatására	76
4.4. A kukoricahibridek eltérő EPTC-érzékenységét meghatározó tényezők vizsgálata	77
4.4.1. EPTC-felvétel és transzlokáció vizsgálata érzékeny és ellenálló hibrid-kukoricákkal	77

4.4.2. EPTC-felvétel vizsgálata ^{14}C -EPTC-vel	79
4.4.3. Hibridkukoricák glutation tartalmának vizsgálata	81
4.5. Herbicid-antidótum antagonizmus vizsgálata a membránpermeabilitás változásának mérésével	83
5. ÖSSZEFOGLALÁS	86
6. IRODALOMJEGYZÉK	88

I. BEVEZETÉS

A kémiai növényvédelem jelentőségét a mezőgazdasági terméshozamok növelésében már évtizedek tapasztalata bizonyítja. Ennek alapján teljesen valószínűtlennek látszik, hogy a tervezhető jövőben a vegyszeres védekezést a növényvédelem egyéb, nem kémiai jellegű eszközei kiszorítsák: a hatékonyságban és szelektivitásban javított peszticidek kifejlesztésénél és optimális alkalmazásánál jobb, biztonságosabb növényvédelmet nehéz elképzelni.

A ma forgalomban lévő növényvédőszereket általában empirikus uton, egyszerű szelektálósos módszerrel vagy analóg szintézissel fejlesztették ki. Ezek a módszerek azonban már elérték teljesítőképességük felső határát, költségesek, hosszadalmasak és bizonytalan kimenetelűek. Új hatóanyagok felismeréséhez tudományosan megalapozott, racionális kutatási stratégiára van szükség.

Az utóbbi időben intenzív nemzetközi kutatás bontakozott ki a növényvédőszerek hatásmódjának megismerésére. A hatásmód alatt nem csupán a biológiai válaszáért közvetlenül felelős jelenséget értjük, hanem azt a teljes folyamatot, amely a herbicid környezetbe történő kijuttatása és a növény pusztulása között végbemegy. Az így értelmezett hatásmód ismerete egyrészt megbízható alapját képezi a korszerű technológiai, egészségügyi és környezetvédelmi követelményeket kielégítő új hatóanyagok molekulatervezés útján történő kifejlesztésének, másrészt lehetőséget ad a már forgalmazott növényvédőszer-készítmények optimális (gazdaságos és környezetkímélő) alkalmazási körülményeinek meghatározására.

Az EPTC (kereskedelmi nevén Eptám) a Stauffer Chemical Company (USA) által elsőként előállított tiokarbamát típusu, talajban ható preemergens herbicid, amely megbízhatóan irtja az egyszikű gyomokat és a kétszikűek nagy részét. 1958 óta számos országban elterjedten használják lucerna, kukorica, bab, len, burgonya, fenyőcsemeték és más növénykultúrák védelmére. Hasonlóan a többi, később előállított tiokarbamát típusu herbicidhez (Ro-Neet, Ordrám, Préfox, Sután, Vernám, Tillám) előnyös tulajdonságai közé tartozik alacsony emlős toxicitása, s hogy a környezetben gyorsan lebomlik, így szer maradék problémát nem okoz.

Kedvező tulajdonságai ellenére kukoricában történő felhasználását limitálta, hogy a kukorica - fajtától és az időjárástól függően - az EPTC kezelés hatására károsodott, s ez esetenként jelentős mértékű terméseszkökenést eredményezett.

Mivel a kukorica az USA-ban az első, világviszonylatban pedig a második legfontosabb haszonnövény (hazánkban az öszzvetésterület 22-25 %-án termelnek kukoricát), a felmerült gyomirtási problémák megoldására nagy anyagi és szellemi erőket koncentráltak. A 70-es évek elejére ugyanis nyilvánvalóvá vált, hogy a kukoricakultúrák gyommentesítését a triazin származékok - amelyeket addig a kukorica legfőbb gyomirtó szerének tartottak - sem oldják meg maradéktalanul, mert perzisztensek, adott területen történő rendszeres alkalmazásuk pedig triazin-rezisztens gyomok elterjedéséhez és feldusulásához vezet¹.

Az új herbicidek kifejlesztése azonban mind költségesebb, s egyre szigorubbak a toxikológiai követelmények is. A növényvédőszergyártó cégek tehát az új szerek kifejlesztése mellett keresik annak módját, hogy a meglévő szerek szelektivitását fokozzák. Ma már nyilvánvaló, hogy egy új eljárás, az antidótumok alkalmazása vezet a szelektív herbicidek valódi megújításához.

Kémiai antidótumok a növényvédelemben azok az anyagok, amelyek - a herbicidek gyomirtó hatását változatlanul hagyva - megvédik a kulturnövényt azok esetleges fitotoxikus hatásától, tehát növelik a herbicid szelektivitását.

Az antidótumok alkalmazása lehetővé teszi:

- a herbicid dózisának növelését a hatékonyabb gyomirtás érdekében,
- az adott herbiciddel védhető kulturnövények körének bővítését,
- a haszonnövénnyel szoros botanikai rokonságban álló gyomok kockázatmentes irtását,
- a környezetvédelmi szempontból előnyös herbicidek felhasználását a legkülönbözőbb növénykultúrákban.

A kereskedelmi forgalomba elsőként bevezetett, antidotált herbicid, az Eradicane^R, (EPTC és R-25788 antidótum) 12:1 arányú keveréke) kukoricakultúrában történő alkalmazása megoldotta mindazon problémákat, amelyek a triazinszármazékok használata során felmerültek².

Hazánkban 1973-ban kezdték meg a gyomirtási kísérleteket az Eradicane^R-el az MTA Martonvásári Mezőgazdasági Kutatóintézetében, s a kedvező tapasztalatok hatására kezdődött el az EPTC antidótumos kombinációinak hazai gyártása. Jelenleg két, hazánkban kifejlesztett diklóracetamid típusu (AD-67) antidótummal antidotált EPTC készítmény van forgalomban: NIPTÁN 75 EC (Nitrokémia Ipartelepek, Füzfőgyártelep) és az ALIROX 80 EC (ÉMV, Sajóbábony), amelyeket 1985-ben a kukorica vetésterületének mintegy felén használtak.

Az EPTC szabadalmaztatása és bevezetése óta számos kutató foglalkozott az EPTC és a növény kapcsolatával: talajból történő felvételével, a növényben történő transzlokációjával, eloszlásával és metabolizmusával. Vizsgálták a növények növekedésére, fejlődésük egyes szakaszaira gyakorolt hatását, s azt, miként befolyásolja az alapvető élet-tani folyamatokat, valamint hogy az antidótumok védőhatása hol, hogyan és milyen mértékben érvényesül. A széleskörű kutatások ellenére mind a mai napig nincs olyan elmélet, amely egységes rendszerbe foglalná az EPTC és antidótumai hatásmódjával foglalkozó eltérő kiindulási pontú vizsgálatok eredményeit.

Jelenleg az a legelterjedtebb nézet, hogy az EPTC többszörös hatású herbicid, amely elsősorban az egyszikű gyomok csirázását, ezen belül pedig a csiranövény hajtásának fejlődését gátolja, s ily módon fejti ki gyomirtó hatását^{3,4}, amely nagy mértékben függ a kísérletek végrehajtásának módjától és az alkalmazott körülményektől is^{5,6}.

Az antidotált EPTC készítmények kiemelt gazdasági jelentősége miatt e herbicid hatását befolyásoló tényezők jobb megismerését és relatív fontosságuk tisztázását nemcsak elméleti, hanem kényszerítő gyakorlati szempontok is indokolják.

Az MTA Központi Kémiai Kutató Intézet Növényvédőszer Kutatási Osztályán majd egy évtizede folyik eredményes kutatás a tiokarbamát herbicidek hatásmódjának felderítésére és originális antidótumok kifejlesztésére. Ezekhez a kutatásokhoz szorosan kapcsolódó és az értekezés tárgyát képező munkám célja:

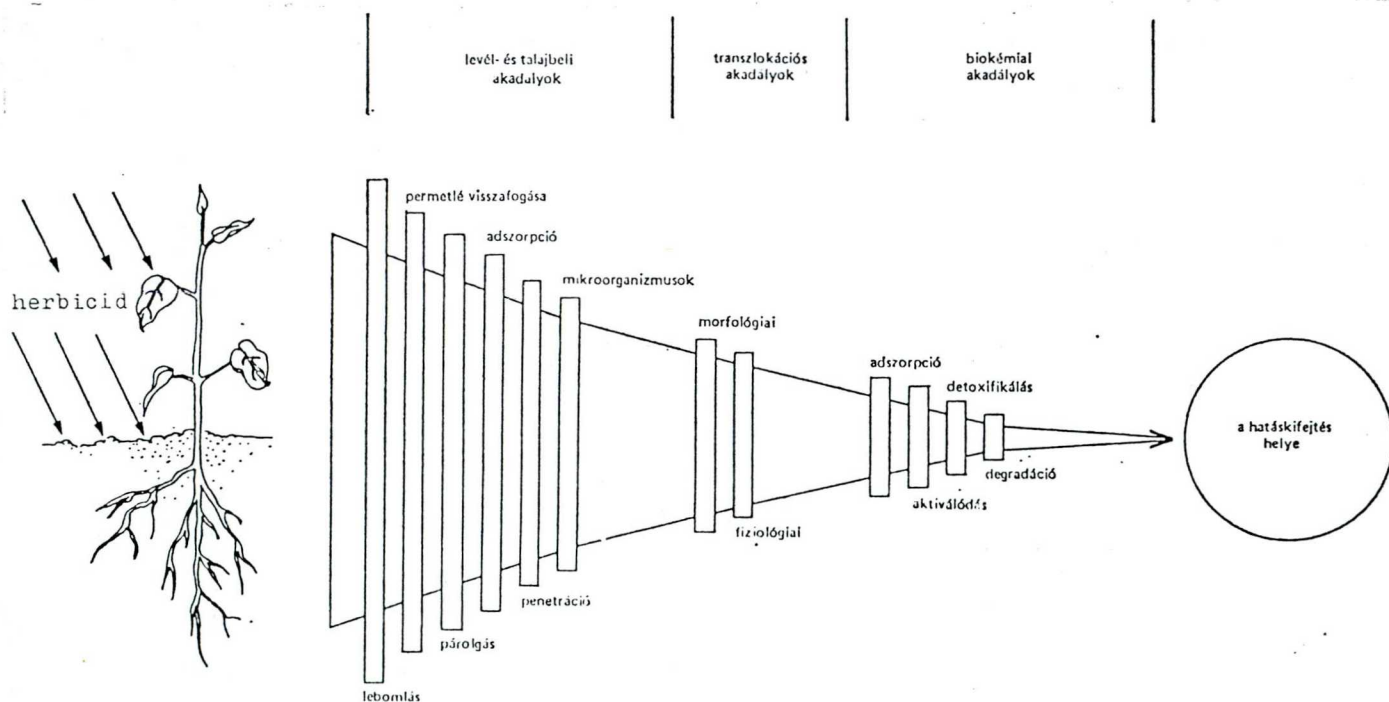
1. a vizsgált növényfajok EPTC fitotoxikus hatására érzékeny fejlődési szakaszának és a herbicidhatás megnyilvánulási formájának meghatározása,
2. egyes tiokarbamát antidótumok hatékonyságának összehasonlítása,
3. a kukoricafajták eltérő EPTC érzékenységeért felelős tényezők felderítése
4. az EPTC membránkárosító hatásának vizsgálata.

A kutatás eredményei:

- közelebb visznek az EPTC hatásmechanizmusának jobb megértéséhez,
- segítik új, hatékonyabb antidótumok kifejlesztését, és hatásmódjuk megismerését.

2. IRODALMI ÖSSZEFOGLALÁS

Minden herbicidre illetve antidótumra általában igaz, hogy a szer sorsát számos tényező befolyásolja, a kipermetezéstől a hatás kifejtéséig a növényben.



1. ábra: A herbicid utja a kipermetezéstől a hatáskifejtés helyéig⁷

A herbicidek alkalmazása és a látható fitotoxikus tünetek (szimptómák) megjelenése között a következő fontosabb részfolyamatok különíthetők el:

1. a herbicid bejutása a növénybe (penetráció, abszorpció)

2. a herbicid mozgása a növényben és a hatás-
kifejtés helyére történő eljutása (transzlokáció)
3. a herbicidális aktivitás kifejtése a hatás-
helyen
4. a fitotoxikus tünetek megjelenése a növényen

A következőkben az EPTC és egyes antidótumok kombinációinak alkalmazásmódjával, felvételével, transzlokációjával, metabolizmusával, az EPTC által befolyásolt fiziológiai és biokémiai folyamatokkal foglalkozó irodalmakat tekintjük át, beleértve azokat is, amelyek az antidótumok lehetséges hatásait tárgyalják.

2.1. Az EPTC és antidotált készítményeinek alkalmazása

Az EPTC legfontosabb fizikai és kémiai tulajdonságait az első táblázatban tüntettük fel:

1. Táblázat: Az EPTC fizikai és kémiai jellemzői

Szerkezeti képlet:	$ \begin{array}{c} \text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}_2 \\ \diagdown \quad \diagup \\ \text{CH}_3\text{CH}_2\text{CH}_2 \end{array} \begin{array}{c} \text{O} \\ \\ \text{NCSCH}_2\text{CH}_3 \end{array} $
Molekulatömeg:	189,3
Halmazállapot:	folyadék
Sűrűség:	0,955 $\frac{\text{gr}}{\text{cm}^3}$ 30 °C
Forráspont:	127 °C / 22 Hgmm
Gőznyomás:	34 x 10 ⁻³ Hgmm 25 °C-on
Vizoldékonyság:	375 mg / dm ³ 20 °C-on

Az EPTC által irtott gyomok között szerepel valamennyi magról kelt fűféle, és irtja a következőket is: tyukhur, (*Stellaria media* L.), árvacsalán, (*Lamium* spp.), fekete csucsor, (*Solanum nigrum* L.), libatop, (*Chenopodium* spp.), kövér porcsin, (*Portulaca oleracea* L.), disznóparéj, (*Amaranthus* spp.).

Mivel kukorica kultúrában az EPTC nem bizonyult elég szelektívnek, használata csak az antidótumok felfedezése és gyakorlati alkalmazása után vált kockázatmentessé.

Az antidótumkutatás kezdeti lépéseiként értékelhetők azok a kísérletek, amelyek során aktív szén alkalmazásával kísérelték meg a kulturnövény szelektív védelmét a herbicidek károsító hatásával szemben⁹. (Fizikai antidótumok).

A specifikus kémiai herbicid-antidótumok kutatásának kezdete O.L. Hoffmann nevéhez fűződik, aki először 1962-ben ismertetett néhány vegyületet, amelyek a barbannal szemben antidotális aktivitást mutattak¹⁰. További munkája során 1969-ben felismerte az NA tiokarbamát, ditiokarbamát és klór-acetanilid herbicidekkel szemben mutatott védőhatását. Ez volt az első olyan kémiai antidótum, amely kereskedelmi forgalomba került. Mivel ez a vegyület botanikai szelektivitással nem rendelkezik (a kulturnövény mellett a gyomokat is védi), csávázószerként közvetlenül a kukoricamagra alkalmazták 0,5 suly %-nyi mennyiségét¹¹.

Az 1970-es évek elején kezdték a diklóracetamid típusú vegyületek antidotális hatásának vizsgálatát. Gyakorlati szempontból e vegyületcsoport legfontosabb képviselője az R-25788, amelyet az EPTC-vel, illetve a butiláttal tankkeverékként hoznak forgalomba, amire az R-25788 botanikai szelektivitása adta meg a lehetőséget.

Hazánkban az R-25788, illetve az AD-67 vegyülettel antidotált EPTC-készítményeket a kukorica és napraforgó vetés előtti (pre-sowing) gyomirtására használják. A kukorica gyomirtásánál a talaj típusától függően javasolt dózis 5-7,5 l/ha⁸.

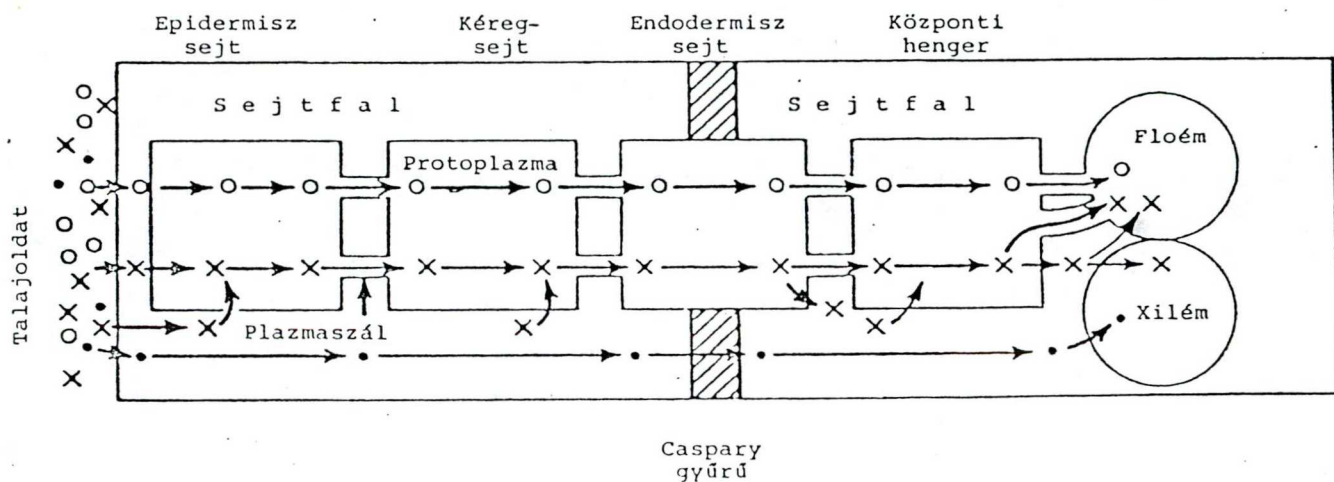
A hatásos gyomirtáshoz ügyelni kell a megfelelő talajelőkészítésre s a szerek egyenletes kipermetezésére. Tiokarbamát herbicidek esetében - nagy illékonyságuk miatt - igen fontos, hogy permetezés után a szert haladéktalanul bedolgozzák a talajba, mivel a késedelem hiányos gyomirtást eredményez. A bedolgozás ajánlott mélysége 5-10 cm, majd a bedolgozást követően a vetés előtt a talajt hengerelni kell.

2.2. Felvétel, transzlokáció

Egy adott herbicid felvétele a herbicid jellegétől, a növény típusától és az alkalmazás módjától függően vagy a növény föld feletti (levél, szár, rügyek) vagy - s az EPTC esetében ennek van meghatározó jelentősége - a növény talajfelszín alatti részein (hajtásrész, gyökér, mag) keresztül történik. Az abszorpció mechanizmusára, a belépés módjára vonatkozó ismereteink azonban meglehetősen hiányosak. Mind a föld alatti hajtáson, mind a gyökéren keresztül történő herbicid-felvétel lehet passzív folyamat és aktív mechanizmus következménye. A herbicid felvétele és transzlokációja végbemehet szimplasztikusan, apoplasztikusan, vagy mindkét uton.

A herbicid gyökéren keresztül történő felvételének és transzlokációjának lehetséges utjait mutatják a következő (2-3) ábrák.

Nalewaja?

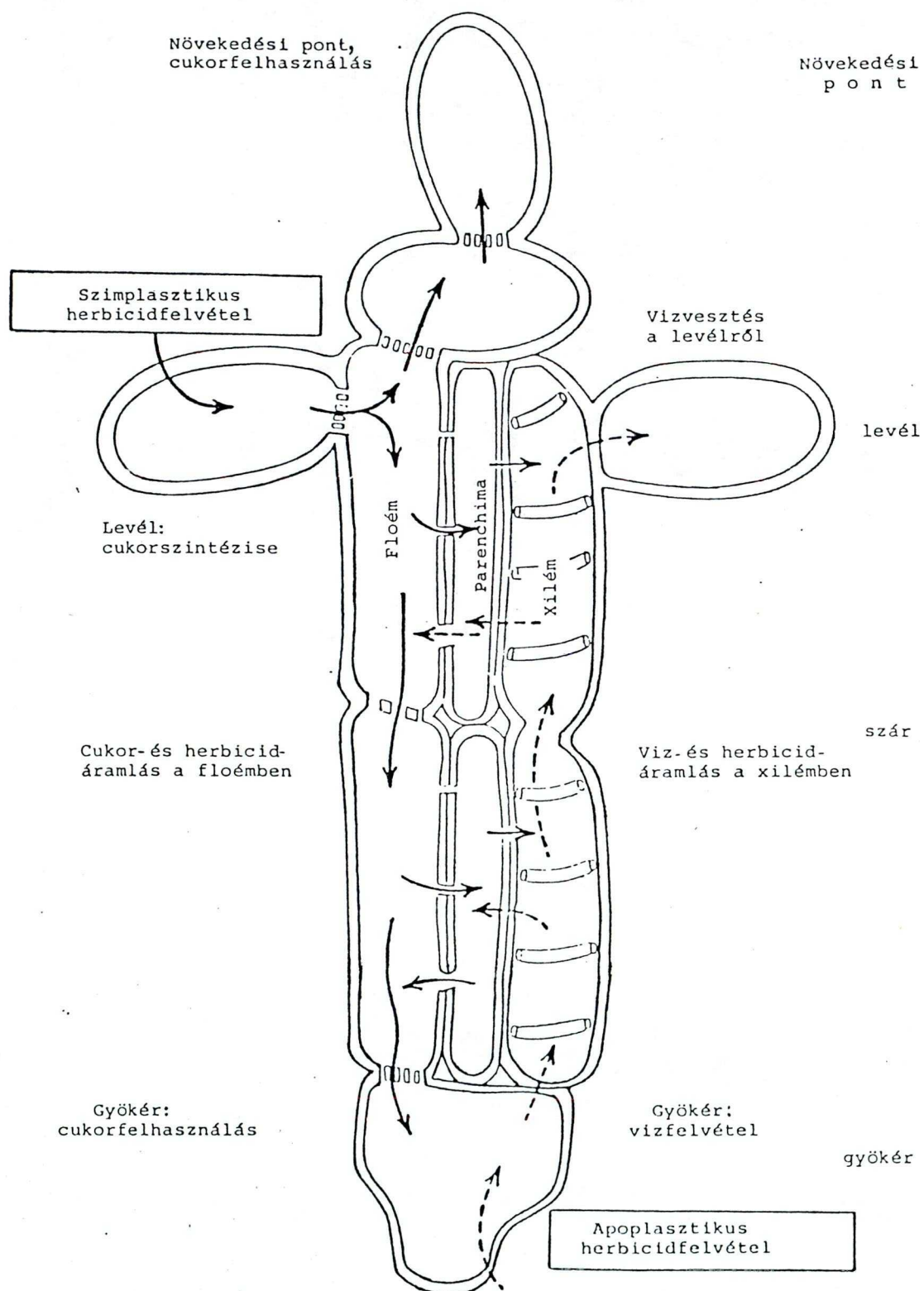


- | | | |
|---|--|--|
| ●: apoplasztban
mozgó herbicid
molekula | o: szimplasztban
mozgó herbicid
molekula | X: apoplaszt-szimplasztban
mozgó herbicid
molekula |
|---|--|--|

2. ábra: A gyökér herbicid-felvételének lehetséges módja⁴

³⁵S-EPTC-vel a legkülönbözőbb egyszikű és kétszikű növényeken az 1960-as évek elején végzett kísérletek azt mutatják, hogy az EPTC mind a hajtáson, mind a gyökéren keresztül könnyen abszorbeálódik, s ezt követően a radioaktivitás az egész növényben eloszlik. A felvett EPTC mennyisége a koncentrációval és az idővel arányosan nő, míg a radioaktivitás eloszlása a növényen belül növényfajonként változik^{12,13}.

Nalewaja és munkatársai tápoldatos körülmények között vizsgálták lucernanövényben a ¹⁴C-EPTC felvételét, eloszlását és metabolizmusát, és úgy találták, hogy az EPTC a gyökéren keresztül gyorsan abszorbeálódik, majd a radioaktivitás az egész növényben eloszlik, s a fiatal szövetekben halmozódik fel¹⁴.



3. ábra: Herbicidek transzlokációja növényekben⁴

Lay és Niland beltenyésztett kukorica-vonalak és hibridek ^{14}C -EPTC és R-25788 felvételét és eloszlását tanulmányozva megerősítik hogy a gyökéren keresztül felvett EPTC gyorsan transzlokálódik a hajtásba. ^{14}C -EPTC-t a koleoptilba injektálva bizonyították, hogy az EPTC nemcsak a hajtás irányába, hanem a gyökér felé is könnyen szállítódik. A beltenyésztett vonalak és a hibridek EPTC-felvétele között nem találtak szignifikáns különbséget¹⁵.

Chem és munkatársai a molinátra érzékeny kakaslábfű (*Echinochloa crus-galli* L.) és a molináttal szemben ellenálló rizsnövények abszorpcióját összehasonlítva úgy találták, hogy a kakaslábfű rövidebb idő alatt több molinátot vett fel, és az gyorsabban transzlokálódott benne, mint a rizsben. A különböző mértékű molinátfelvételt a szerzők részben a két faj közötti morfológiai különbségekkel - a viaszréteg eltérő vastagsága, a mezokotil hossza - magyarázzák. Az időegységre vonatkoztatott molinátfelvétel az első hat órában mindkét fajnál nagyobb volt, mint az azt követő 8 órás periódusban¹⁶.

Ezra és munkatársai kukorica-sejtkulturában metabolizmus-gátlókkal kimutatták, hogy az EPTC felvétele nem aktiv mechanizmus eredménye¹⁷.

Fang és Yu ^{35}S -EPTC felvételét vizsgálták lucerna, bab, borsó, kukorica és zabmagokkal. Száraz talajból a magok nem vették fel az EPTC-t, míg nedves talajnál számottevő radioaktivitást találtak a növényben¹⁸.

Szójababszemek EPTC-felvételét Rieder és munkatársai vizsgálták. Az EPTC felvétele a koncentrációval és a hőmérséklet emelésével arányosan nőtt, s a felvett EPTC mennyisége

élő és holt magvakban megegyezett. Ebből azt a következtetést vonták le, hogy az EPTC felvétele a mag hidratációjához kapcsolódó fizikai folyamat, bár ennek ellentmond az a tény, hogy az EPTC felvétele a vízfelvétel megszűnése után is folytatódott¹⁹.

Több publikáció foglalkozik azzal a kérdéssel, hogy az EPTC felvételében a növény melyik szervének van döntő szerepe: a gyökereknek vagy a hajtás földfelszín alatti részének. A probléma tanulmányozásához szükséges volt olyan növénynevelési módszerek kidolgozása, amelyek lehetővé teszik a különböző növényi részek szeparált herbicidkezelését.

Dawson műanyag fóliával választotta el az EPTC-kezelt talajréteget a kezeletlentől, s így vizsgálta a gyökéren, illetve a hajtáson keresztül felvett herbicid kakaslábfüre gyakorolt növénykárosító hatását. Megállapította, hogy a koleoptilon keresztül felszívódott herbicid nagyobb mértékű növénykárosodást okoz, mint a gyökéren át felvett hatóanyag²⁰.

A zab már az EPTC 1 ppm-nyi dózissal is erősen károsodott - mutatták ki Appleby és munkatársai -, ha a koleoptilon keresztül történt a felvétel, míg ha a gyökeret és a magot kezelték, a herbicid-károsodás enyhébbnek bizonyult. A szerzők a különböző növényi részek szeparált EPTC-kezelését műanyag elválasztó réteggel biztosították, a magokat pedig műanyag borítékban helyezték el²¹.

Knake és munkatársai is a koleoptilon keresztül történő EPTC-felvétel jelentőségét emelik ki. A hajtás, illetve gyökérzónában lévő kezelt talajréteget mintegy másfél centis kezeletlen talajréteggel választva el egymástól óriás muhar

(*Setaria faberii* Herrm.) 50 %-os szárazsúly-redukciójáról számolnak be, ha a hajtászónában alkalmaztak EPTC-kezelést, míg a gyökéren keresztül történő EPTC-felvétel nem okozott értékelhető növénykárosodást²².

Két műanyag edény egymásba illesztésével különítette el Prendeville a hajtáson illetve a gyökéren keresztül történő EPTC-felvételt, majd a már kikelt hajtás első internódiumát és a növekedési pont körüli részét ismételten elválasztotta egy viaszréteg segítségével, így oldva meg a hajtás különböző részeinek szeparált EPTC-kezelését. Kukorica esetében 8 lb/acre EPTC-kezelést alkalmazva a legnagyobb mértékű friss súly redukciót akkor tapasztalta, ha az EPTC felvétele a hajtás növekedési pontja körül történt. Borsó esetében ellenben önmagában a hajtás EPTC kezelése nem eredményezett növénykárosodást²³.

E módszert alkalmazva további kísérleteikben arra a kérdésre kerestek választ, van-e összefüggés az EPTC fő felvételi helye és a növény EPTC-érzékenysége között. Külön publikációban foglalkoztak a hajtáson és a gyökéren keresztül felvett EPTC károsító hatásának vizsgálatával.

Árpa, buza, zab, cirok, muhar gyökéren keresztül történő EPTC-felvételét összehasonlítva azt tapasztalták, hogy az árpánál ez az út a meghatározó, míg a többi fajtnál a gyökéren keresztül történő EPTC-felvétel megegyezett a hajtáson keresztül felvett mennyiséggel, vagy annál kisebbnek bizonyult. Ezzel párhuzamosan azt találták, hogy az adott (1/4 - 1 1/2 lb/A) EPTC-mennyiségnél az árpa volt a legellenállóbb, ezt követte a buza, míg a zab, cirok és a muhar egyaránt igen érzékenynek bizonyult²⁴.

Viasz záróréteg segítségével vizsgálták árpa, buza, zab és cirok EPTC-felvételét a hajtás különböző zónáiban is. A koleoptiláris-nódiumot kezelve - a gyökéren keresztül történő EPTC-felvétellel ellentétben - a buza, árpa és a zab egyformán érzékenynek bizonyult. Ezeknél a fajoknál a hajtás koleoptiláris-nódium feletti részének EPTC-kezelése nem befolyásolta a növény növekedését, míg a cirok mindkét módon kezelve érzékenynek bizonyult. ¹⁴C EPTC-t alkalmazva úgy találták, hogy a cirok hajtáson keresztüli EPTC-felvétele a buzáénak kétszerese, s ez magyarázhatja az eltérő EPTC-érzékenységet²⁵.

A herbicid-kezelt és kezeletlen talajrétegek elválasztását biztosíthatja aktivszén réteg közbeiktatása is. E módszert alkalmazva a vizsgált növényfajok egy részénél [árpa, zab, kakaslábfű, angolperje (*Lolium perenne* L.), buza, rizs, gyapot, palka (*Cyperus* spp.)] a gyökér EPTC-kezelése okozott nagyobb növénykárosodást, míg a fenyércirok (*Sorghum halapense* L.) cirok és borsó esetében a hajtáson keresztül abszorbeálódott EPTC bizonyult fitotoxikusabbnak. A kukorica, a gyökéren és a hajtáson keresztül felvett EPTC-től azonos mértékben károsodott²⁶.

A tiokarbamátok - közöttük az EPTC - felvételével és transzlokációjával kapcsolatos publikációkat összegezve megállapítható: e herbicidtypust a növények gyorsan abszorbeálják s az ismertetett irodalmak egy része összefüggést állapít meg a felvett EPTC mennyisége és a növény EPTC-érzékenysége között, ez utóbbi azonban a felvétel helyétől is függ. A különböző módszerekkel végzett vizsgálatok eredményeit illetően számos ellentmondás figyelhető meg:

Prendeville szerint például a borsó nagyobb mértékben károsodik a gyökéren keresztül felvett EPTC hatására, mintha a felvétel a hajtáson keresztül történik²³, míg Gray és Weierich²⁶ ezzel ellentmondó adatokat közöl.

Az EPTC a vizsgált növényfajokban gyorsan transzlokálódik, s transzlokációja elsősorban apoplasztikusan történik, de - kisebb mértékben ugyan - szimplasztikusan is végbemehet.

2.3. Az EPTC metabolizmusa a növényben

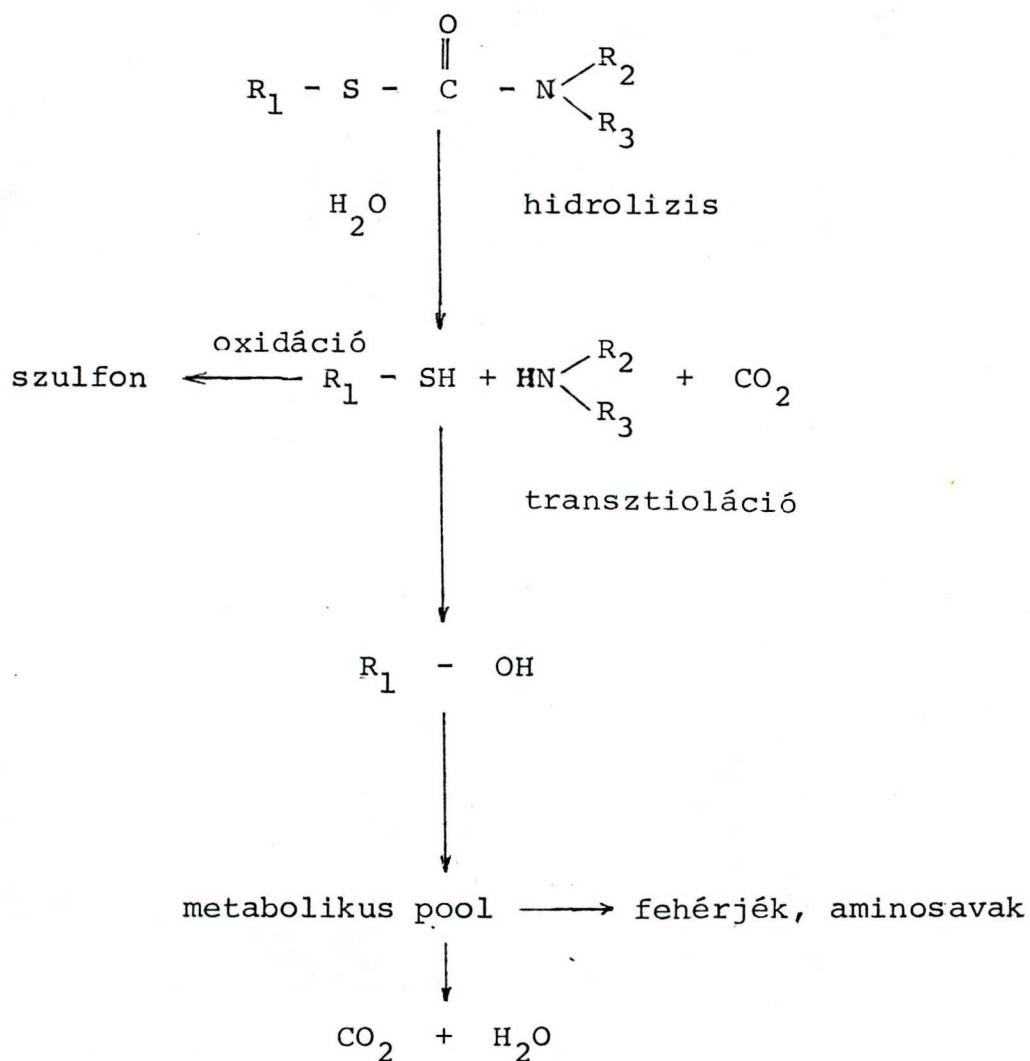
A korai - 60-as években - végzett kísérletek azt bizonyították, hogy az EPTC metabolizmusa során CO_2 keletkezik, és ezen kívül a legkülönbözőbb természetes anyagokba beépül a radioaktív szén.

Fang és Yu eredményei szerint a felvett ^{35}S -EPTC a csirázó magban gyorsan lebomlik: degradációja gyorsabban megy végbe a rezisztens fajokban, mint az érzékenyekben, a ^{35}S pedig a kéntartalmu aminosavakba épül be s két egyéb vegyületbe, amiket nem sikerült azonosítaniuk¹⁸.

1960-ban Theisennel közösen közölt cikkében Fang kimutatta, hogy a ^{35}S -EPTC különböző növényekben egyaránt de különböző mértékben etil-merkaptánná, széndioxiddá és dipropil-aminná hidrolizál¹³.

Nalewaja kísérlete is ezt támasztja alá: lucerna-növényben a (^{14}C -etil)EPTC CO_2 keletkezése mellett metabolizálódik, miközben a ^{14}C -atom fruktózba, glukózba és aminosavakba épül be¹⁴.

Fang szerint a tiokarbamát herbicidek magasabb rendű növényekben végbemenő lebomlása a következő séma szerint történik²⁷:

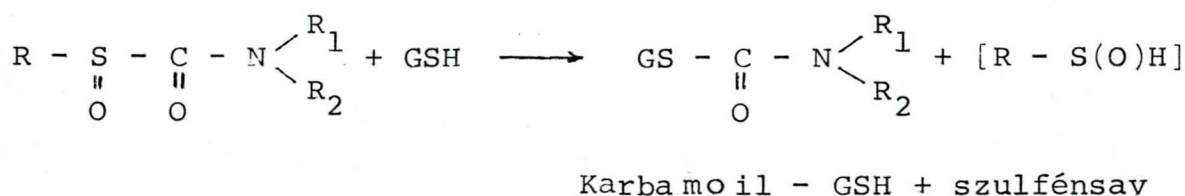
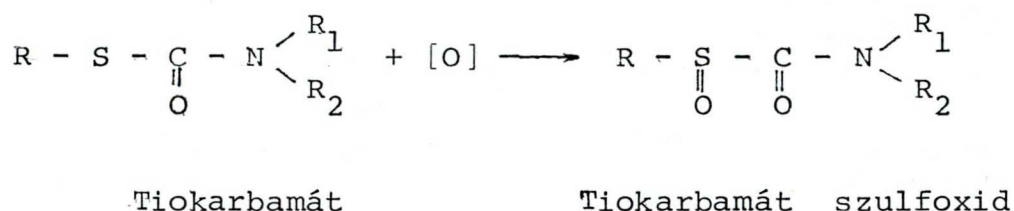


Carringer és munkatársai szerint a kukoricában a felvett EPTC 21 %-a CO_2 alakjában tűnt el a növényből, 66 %-a metabolizálódott vizoldékony anyaggá, 5 %-a kötött formában volt jelen, és 8 %-a EPTC maradt. A vizoldékony frakcióban kimutatták, hogy az EPTC metabolitjai glutati-onnal konjugálódnak²⁸.

Saját eredményeikkel kiegészítve Hubbel és Casida megállapították, hogy a tiokarbamátok metabolizmusának fő lépései a következők²⁹:

- oxidáció a tiokarbamátok S-alkil és N-alkil láncán,
- szulfoxidáció,
- a tiokarbamát szulfoxid reakciója glutationnal (GSH)
- a GSH - konjugátum (S-karbamoil-GSH) további metabolizmusa. (19. oldal)

A szerzők kimutatták: a tiokarbamátok fitotoxikus hatásának oka az, hogy a képződő tiokarbamát szulfoxid nemcsak glutationnal konjugálódhat (detoxikáció), hanem számos, élettanilag jelentős anyag (CoA, ACP, enzimek) tiol csoportjának karbamoilezésére is képes.



Ezzel szemben több kísérleti eredmény (Leavitt és Penner³⁰, Kőmives és Dutka³¹, Horváth és Pulay³²) arra mutat, hogy a szulfoxidáció jelentősége elsősorban az, hogy a glutation konjugáció gyorsításával fokozza a detoxikáció sebességét.

Megvizsgálták adott tiokarbamátok szulfoxidjainak különböző növényekre gyakorolt herbicidális hatását. Kétszikű gyomokra sokkal fitotoxikusabbnak bizonyultak egyes tiokarbamátok szulfoxidjai, mint az adott tiokarbamát herbicidek maguk, a kukorica azonban kevésbé károsodott a szulfoxidok hatására, mint a tiokarbamát herbicidektől^{33,34}.

¹⁴C EPTC-t kukoricanövénybe injektálva 8 óra után számottevő mennyiségben kimutatható volt a szulfoxid, akkumulációját azonban nem lehetett bizonyítani. Ez is továbbalakulására: glutation, cisztein konjugátumok képződésére utal. Szulfon képződését nem tudták kimutatni a növényből³³.

2.4. Az EPTC hatásmechanizmusa

A herbicidek a transzlokálódás után sejtszinten az élő protoplazmába kerülnek, s itt a sejtek alapvető fiziológiai-biokémiai folyamataiba kapcsolódnak be, gátolva vagy erősen módosítva azokat. Az, hogy az adott herbicid milyen fiziológiai-biokémiai folyamatokra hat és milyen mértékben, elsősorban a herbicid típusától és az adott növényfajtától függ, a felvételhez és transzlokációhoz hasonlóan azonban számos külső-környezeti- és belső - az adott növénytől függő - faktor módosíthatja hatásukat.

Bár számos publikáció foglalkozik a tiokarbamátok sejtszinten kifejtett hatásával, pontos hatásmódjuk még nem ismert. A legrészletesebben a tiokarbamátok növényi zsiranyagcserére gyakorolt hatását tanulmányozták.

Az EPTC hatása a növényi lipidanyagcserére

Gentner 1966-ban kimutatta, hogy posztemergens EPTC és butilátkezelés hatására a káposztanövények éppen növekedésben lévő levelein 90 %-kal csökken a levélviasz mennyisége: ezek a levelek jobban nedvesednek és fokozódik a száradási sebességük³⁵.

Flore és Bukovac is a káposztalevél-viasz képződését vizsgálták. Megállapították, hogy az EPTC-kezelés hatására nem áll meg a levelek növekedése, ugyanakkor azonban a viaszborítottság (a felületegységre jutó viaszmenyiség) csökken³⁶. Pásztázó elektronmikroszkópos vizsgálattal kimutatták, hogy a levél felületén viaszaggregátumok alakulnak

ki³⁷. Megváltozik a viasz kémiai összetétele is: a viasz-
észterek és alkoholok aránya nő, a ketonok és szekunder
alkoholok aránya lecsökken³⁸. A kutikula megnövekedett
permeabilitását α -naftil - ($1-^{14}\text{C}$) ecetsav penetrációjá-
nak mérésével igazolták³⁹. Kimutatták, hogy a levelek víz-
vesztése 2,2 kg/ha EPTC-kezelés hatására kétszeresére nö-
vekszik³⁹.

Hasonló jellegű de kisebb mértékű változásokat tapasztaltak Leavitt és munkatársai a káposztalevél viaszboritottságát vizsgálva. Nem tapasztalták azonban a transpiráció növekedését⁴⁰.

Still és munkatársai, borsónövényen vizsgálták az EPTC és egyéb tiokarbamátok hatását, és arról számoltak be, hogy csökken a képződő viasz mennyisége, megváltozik a viaszbevonat finomszerkezete, a viaszban kevesebb primer alkohol található, míg a komponensek homológ összetétele nem változik⁴¹.

Kukoricánövényen Leavitt és Penner nem tapasztalták a viaszszintézis gátlását EPTC-kezelés következtében. Kimutatható volt ellenben a viaszaggregáció, és nőtt a száradási sebesség is⁴².

Az eddigi eredmények nyilvánvalóvá teszik, hogy a tiokarbamátok - s közöttük az EPTC - befolyásolják az epikutikuláris viasz képződését; megváltoztatják a viasz struktúráját és a levél viaszboritottságát. In vitro körülmények között pedig (Kolattukudy és Brown⁴³) kimutatták, hogy ennek oka valószínűleg a viaszok zsírsav komponensei elongációjának gátlása.

A növényi sejt tonoplaszt membránja dezorganizációjának nyomkövetésére használható módszer az öregített cékrarépakorongok betacianin effluxának mérése⁴⁴. Wilkinson és Smith⁴⁵, valamint Hulesch és munkatársai⁴⁶ szerint az EPTC - az alkalmazott koncentrációval és az inkubációs idővel arányosan - növeli a betacianin kiáramlását.

A vernolát szójanövény zsírsavösszetételére gyakorolt hatásának következtében a növény fagytűrő képességének csökkenését figyelte meg Riviera és Penner⁴⁷.

Számos kutató vizsgálta, hogy miképpen változik EPTC-kezelés hatására a lipidek összetétele. Eronen, Karunen és Wilkinson^{48,49} közleményeikben az EPTC herbicid buzalevél és -gyökér membrán lipidösszetételére kifejtett hatását ismertették. Megállapították, hogy a gyökér-lipidfrakciójának zsírsavösszetétele kis mértékben megváltozik, és a buzagyökérzet foszfolipid-tartalma a gyökér tömegével arányosan csökken⁴⁸. Kimutatták, hogy a levél-galaktolipidekben a linolénsav aránya csökken, a palmitinsav és sztearinsav aránya pedig nő⁴⁹. Következtetéseik szerint az EPTC a C_{18:1} zsírsav deszaturációját gátolja. A rendszerükben mért legnagyobb változás a DGG zsírsavai között a linolénsav aránya 94,6 %-ról 86,7 %-ra csökkent.

Szójanövényben Wilkinson és Smith lényegesen nagyobb változást tapasztaltak: a levelek zsírsavaiban a linolénsav aránya 67,5 %-ról 31,5 %-ra változott, míg az összes többi zsírsav aránya megnőtt⁵⁰.

A buzalevélben tapasztalt linolénsav csökkenését Wilkinson azzal magyarázza, hogy az EPTC megváltoztatja a linolénsav bioszintézisét s kizárja a fokozottabb zsírsav-peroxidációt⁵¹.

Több kutató foglalkozott az EPTC lipidbioszintézisére gyakorolt hatásával. Mann és Pu vizsgálatai szerint az EPTC 20 mg/l koncentrációban nem hatott a *Sesbania exaltata* L. hipokotil lipidjeibe beépülő (2 - ¹⁴C) malonát mennyiségére⁵².

Izolált spenót kloropasztisszal végzett vizsgálataikkal Wilkinson és Smith kimutatták, hogy az EPTC és a diallát gátolja az (1 - ¹⁴C) malonát beépülését a kloroplasztisz lipidjeibe. Eredményük alapján arra a megállapításra jutottak, hogy az EPTC fitotoxikus hatásának oka a növényi lipidbioszintézis gátlása⁵³.

Ezt Ezra és Gressel eredményei is megerősítik, akik kukorica-sejtkulturában vizsgálták az EPTC hatását a sejtek nukleinsav, lipid és protein bioszintézisére. Megállapították, hogy 5×10^{-4} M EPTC a vizsgált folyamatok közül leginkább a lipid bioszintézist gátolja: a (2 - ³H) acetát beépülése két óra után a kontroll 1/10 részére esik vissza⁵⁴.

Az EPTC-kezelés hatása a fotoszintézisre, a légzésre, a fehérje-és nukleinsav-anyagcserére

Ashton és munkatársai szerint bablevél izolált sejtjeiben 10^{-4} M-os EPTC-kezelés két órás inkubációs idő után 50 %-kal csökkentette a lipid-bioszintézist, 28 %-kal az RNS szintézist, 21 %-kal a fotoszintézist, 13 %-kal a fehérjeszintézist és 4 %-kal a légzést. Az EPTC koncentrációját 10^{-3} M-ra

növelve már 15 perc után jelentkezett a felsorolt folyamatokra gyakorolt gátló hatása és két óra múlva csaknem 100 %-ban gátolta a lipid-szintézist, a fehérje-szintézist és a fotoszintézist, míg a nukleinsavszintézist és a légzésre csak kisebb hatást gyakorolt⁵⁵.

Ashton korábbi munkájában is közölt adatokat a babnövény fotoszintézisének, légzésének és oxidatív foszforilációjának alakulásáról EPTC-kezelés hatására. Akkori eredményei azt mutatták, hogy az EPTC-nek nincs szignifikáns gátló hatása a fotoszintézisre annál az EPTC-koncentrációnál, amely a vizsgált növény növekedését nagy mértékben gátolta. Excizált kukorica- és babembriók légzését az EPTC kismértékben fokozta, míg - nagy EPTC koncentrációknál - az oxidatív foszforiláció gátlása volt megfigyelhető⁵⁶.

Lotlikar és munkatársai hasonló módon vizsgálva az EPTC oxidatív foszforilációra gyakorolt hatását azt tapasztalták, hogy 10^{-3} M EPTC az oxigén felvételét 77 %-kal, a P_i észterifikációját pedig 100 %-osan gátolta⁵⁷.

Mann és munkatársai (1 - ^{14}C) leucin beépülését vizsgálták árpa koleoptil szegmenseken és *Sesbania exaltata* hipokotilján. Az EPTC 2 és 5 ppm-ben 22 és 38 %-kal gátolta a leucin beépülését az árpába; és 11 illetve 14 %-kal gátolta a *Sesbania exaltatába*⁵⁸.

Hasonló eredményeket kapott szójabab hipokotil szegmenseket vizsgálva Moreland. Az EPTC 6×10^{-4} M koncentrációban 24 %-kal csökkentette a fehérjeszintézist, 38 %-kal az árpa gibberellinsav által indukált de novo amiláz-szintézisét, valamint az RNS szintézisét⁵⁹.

Gruenghagen és Moreland azt találták, hogy 6×10^{-4} M EPTC nem csökkenti szignifikánsan excizált szójabab-hipokotil ATP szintjét, de szerintük ez annak a következménye, hogy a herbicid nem hatolt be a növényi szövetekbe, valamint, hogy módszerük nem volt elég érzékeny a kis koncentrációváltozás mérésére⁶⁰.

Az EPTC 16 illetve 20 kg/ha dózisban növelte a gyapot és a fenyércirok leveleiben a N-vegyületek szintézisét, ugyanakkor csökkentette a N-tartalmu vegyületek mennyiségét a fenyércirok rizómaiban, míg a gyapotlevélben a szénhidrát-metabolizmus gátlását figyelték meg⁶¹.

Beste és Scheiber kimutatták, hogy az EPTC által a szójabab és a kukorica hajtásszegmenseken okozott növekedésgátlás 2,4-D egyidejű adagolásával kiküszöbölhető⁶³. További vizsgálatokkal azt igazolták, hogy az EPTC-kezelés gátolta a szójabab szegmensekben az RNS-szintézist. Mivel a 2,4-D kezelés egyidejű alkalmazása serkentően hatott az RNS-szintézisre, azt a következtetést vonták le, hogy az antagonizmus alapja a 2,4-D RNS-szintézisre gyakorolt hatása⁶⁹.

Chem és munkatársai molinát jelenlétében figyelték meg az RNS-szintézis gátlását kakaslábfű koleoptilban. Különbösen nagymértékű volt a t-RNS mennyiségének csökkenése, míg az össz-RNS kontrollhoz viszonyított mennyisége csak kis mértékben csökkent¹⁶.

EPTC-kezelés hatására megváltozik a növények pigmentösszetétele is: a kontrollhoz képest EPTC-kezelt, etiolált uborka csiranövény sziklelevelében megnőtt a protoklorofill

és a glikolipidek mennyisége, fény hatására pedig nőtt a klorofilltartalom⁶⁴.

Buzanövényt vizsgálva Wilkinson úgy találta, hogy EPTC-kezelés hatására a növényben nő mind az össz-klorofill, mind a klorofill A és B mennyisége, valamint az össz-karotinoid és quinontartalom. Kísérleti adataiból a szerző azt a következtetést vonja le, hogy - bár az EPTC gátolja a pigmentszintézist és a membránon keresztül történő elektron-transzportot - a növény friss súlyára gyakorolt hatása nagyobb, ezért nő a pigment / növény súly arány⁶⁵.

Laval-Martin és munkatársai az *Euglena gracilis* zöldalgát vizsgálva úgy találták, hogy az EPTC oly módon hat a pigmentfehérje komplexekre, hogy az a klorofill destrukciójához vezet⁶⁶.

Harvey és munkatársai arról számoltak be, hogy 37 kg/ha dózisu EPTC-kezelés növeli kukoricában a peroxidázok aktivitását és fokozza a lignin beépülését a fiatal szövetekbe, amivel gátolja a növekedést. Az alkalmazott indolecetsav illetve gibberellin kezelés az EPTC hatását nem befolyásolta⁶⁷.

Az EPTC hatása a növényi hormonháztartásra

Overbeek az EPTC-t olyan citokinin típusu hormonhatásu szernek tartja, amelynek a gyökerek fejlődésére gyakorolt hatása viszonylag kismértékű⁶⁸. Beste és Schreiber megkísérelték a tiokarbamát herbicidek közül az EPTC által okozott károsodásokat 2,4-D egyidejű adagolásával kivédeni^{62,69}. Ugy találták, hogy az antagónizmus alapja e vegyületek nukleinsav-szintézisre gyakorolt hatása⁶³.

Számos publikáció foglalkozik az EPTC-nek a gibberellinsav-szintézisre s a növényen belüli eloszlására gyakorolt hatásával. Az ilyen irányú kutatásokat az indokolja, hogy - elsősorban az egyszikű növényekben - az EPTC hatására jelentkező jellegzetes morfológiai elváltozások nagy mértékben hasonlítanak azokhoz a tünetekhez, amelyeket a gibberellinsav hiánya okoz az ugynevezett "dwarf" mutánsokon.

Donald és munkatársai szerint az EPTC által a kukoricanövényen kialakuló hajtásdeformitások GA_3 adagolásával nagy mértékben csökkenthetők⁷⁰. További munkájuk során kimutatták azt is, hogy 6,7 kg/ha dózisu EPTC-kezelés csökkenti a 8 napos kukoricanövények endogén gibberellin-szintjét és megváltoztatja a növényen belüli eloszlását⁷¹.

Wilkinson és Ashley megállapították, hogy buzanövény esetében 250 ppb EPTC-koncentrációnál 90 %-kal csökken a ¹⁴C-mevalonsav beépülése a kaurénba s ugyancsak csökken a kaurén átalakulási sebessége kaurénsavvá. Az EPTC tehát gátolja a gibberellinsav bioszintézisét, s az alacsonyabb gibberellinsav szint hatására alakul ki a növénykárosodás⁷².

Saláta hipokotil GA_3 által indukált növekedését vizsgálva Donald megfigyelte, hogy EPTC-kezelés hatására a növekedés üteme csökken, tehát az EPTC exogén gibberellinsav adagolásakor is antagonistá módon hat⁷³.

Áttekintve az EPTC hatásmódjával foglalkozó publikációkat, megállapíthatjuk, hogy még mindig helytálló Dutka és munkatársai 1978-ban írt összefoglalója: bár az EPTC számos módon képes a növény életfolyamatait befolyásolni, primer hatáshelye még ismeretlen⁷⁴.

Az eddigi kutatások tehát azt bizonyítják, hogy az EPTC által okozott növénykárosodás nem egy központi folyamat blokkolásának tulajdonítható, hanem számos létfontosságú metabolit krónikus hiányának következménye.

2.5. Az EPTC-nek a növények növekedésére, fejlődésére gyakorolt hatása

Amint az előző fejezetekben áttekintettük, a herbicid hatáshelyére jutva a sejtek működését befolyásolja, ami a herbicid-kezelt növény károsodásához, (a növényen külső tünetek - szimptómák - jelennek meg), majd pusztulásához vezet.

A talajban ható pre-emergens herbicidek gyomirtó hatásukat - a többi között - a gyommagvak csirázásának illetve a csiranövény növekedésének gátlása révén fejtik ki. Fedke³ az EPTC-t a csirázásgátló hatású herbicidek közé sorolja, míg Overbeek⁶³ a hajtás növekedésére gyakorolt gátló hatását emeli ki.

Feltétlenül indokolt tehát először az EPTC csirázó magvakra gyakorolt hatását áttekinteni, hiszen számos tanulmány igazolja, hogy a magvak EPTC-felvétele már a csirázás legkorábbi szakaszában, a duzzadás alatt is jelentős mértékű^{18,19}.

Dawson úgy találta, hogy az EPTC a kakaslábfü csirázását⁷⁵ nem befolyásolja, megváltoztatja viszont a csiranövény fejlődését. EPTC-kezelt növényeken megfigyelhető volt az az első internódium ugynevezett cikk-cakk növekedése, s a koleoptilba zárt lomblevelek fejlődésének gátlása. Magas EPTC-koncentrációnál a lomblevelek nem tudták áttörni a koleoptilt, ami a növény pusztulásához vezetett, míg kisebb EPTC koncentráció sötétzöld, törékeny, csavarodott hajtást eredményezett, s megfigyelhető volt a levéllemez satnyulása, görbülése is. A mikroszkópos vizsgálatok kimutatták, hogy a koleoptilban fejlődő lomblevelek mezofilluma fejlődik rendellenesen. A lineáris sejtsorok összecavarodtak, lefutásuk zeg-zugossá vált, a sejt közötti járatok pedig leszűkültek, és a sejtekben a kloroplasztiszok a sejtfalak mellett koncentráálódtak²⁰.

500 illetve 1000 ppm-ben alkalmazva az EPTC nem befolyásolta a vizsgált fenyőfajta (*Pinus resinosa Ait*) magvainak sem a korai, sem a végső csirázását, de a magvakat a megadott koncentráci-

ju EPTC-oldatban duzzasztva, majd kezeletlen talajban nevelve tovább a felvett EPTC a csiranövények abnormális sziklevélfejlődését eredményezte⁷⁶.

1 cm mélyre vetett lucernamagvak csirázását szabad-földi körülmények között még 243 kg/ha-os dózisban sem befolyásolta az EPTC. Dawson akkor sem tapasztalta a csirázás gátlását, ha a lucernamagvakat technikai EPTC-ben vagy az EPTC telített vizes oldatában áztatta a csiráztatást megelőzően. A lucerna mindaddig ellenállónak bizonyult az EPTC-vel szemben, amíg a földből ki nem bujt a csiranövény, és csak a már kikelt növények EPTC-kezelése esetében jelentkezett a levelek tipikus EPTC-károsodása, amely az egyszerű levél, illetve az első és esetleg a második összetett levél megcsavarodásában, esetenként pedig a levéllemezek összeolvadásában jelentkezik⁷⁷.

Számos növényfaj esetében kimutatható volt azonban az EPTC csirázásgátló hatása.

Cole és Coats a hajnalka (*Ipomoea purpurea* L.) magjait különböző koncentrációju herbicid oldatokban csiráztatva azt tapasztalták, hogy 5 ppm-ben az összes vizsgált herbicid közül az EPTC csirázásgátló hatása bizonyult a legerősebbnek, a vizsgált koncentrációtartományban (5-125 ppm) azonban nem változott. Az EPTC kezelés csökkentette a csiranövények életképességét is, mivel a magban raktározott tápanyagok mobilizációját gátolta⁷⁸.

Az EPTC és a molinát csökkentette a legnagyobb mértékben az *Europeum odoratum* magvainak életképességét is, a magokat a csiráztatás előtt különböző herbicidekkel kezelve és különböző hőmérsékleten tárolva⁷⁹.

Morimoto vizsgálatai szerint az EPTC gátolta az árpa és a buza csirázását, de nem befolyásolta a kakaslábfűt. Az eltérő érzékenység ökát abban látja, hogy a csirázás folyamán az amiláz-aktivitás a maximumát más időpontban éri el az árpánál és a buzánál, mint a kakaslábfűnél, s így az EPTC amiláz-szintézisre gyakorolt hatása eltérő mértékben érvényesül⁸⁰.

Fawcett valamint Fawcett és Slife a nyugalmi állapotban lévő gyommagvakat vizsgálva a tiokarbamát herbicidek, közöttük az EPTC csirázást stimuláló hatását figyelték meg. Az EPTC-hez nagyon hasonló szerkeztű butilát még 10^{-3} M koncentrációban is serkentette az óriás muhar, a bársonymályva (*Abutilon theophrasti*, Medic.) és a fehér libatop (*Chenopodium album* L.) csirázását. A csiranövények ugyanakkor nagyon érzékenyek bizonyultak; már 10^{-7} M EPTC koncentráció megzavarta fejlődésüket^{81,82}. Fawcett az EPTC csirázásserkentő hatását - Morimotóval ellentétben - az α -amiláz szintézisének indukálásával magyarázza⁸¹.

Az idézett közlemények alapján megállapítható, hogy az EPTC csirázásra gyakorolt hatása nem értékelhető egyértelműen, s az egyes növényfajokat vizsgálva mind serkentő, mind gátló hatása megfigyelhető. A szerzők azonban minden esetben beszámolnak a csiranövények károsodásáról és az ezzel kapcsolatos növekedésgátlásról.

A kakaslábfű esetében Dawson²⁰, a kukorica esetében Donald⁷¹ által leírt EPTC-károsodási szimptomák megfigyelhetők az összes fűféléknél. A kétszikű növények EPTC-károsodása kevésbé jellegzetes: tölcsérszerű levél fejlődhet, a levél csucsán nekrotikus foltok figyelhetők meg, s a leírt morfológiai elváltozások általános növekedésgátlással

párosulnak. Az ugyancsak tiokarbamát diallát és triallát kezeléskor megfigyelhető makroszkópiusan megnyilvánuló hajtásfejlődési rendellenességeket Banting vizsgálatai szerint elsősorban a sejt megnyúlásos növekedésének gátlása okozza: ez a megállapítás EPTC-kezelés esetében is valószínűleg helytálló⁸³.

Ki kell emelni, hogy adott dózisu herbicid - így az EPTC - károsító hatása a genetikai adottságokon kívül függ a növény korától, tápanyagellátottságától s egyéb "belső" tényezőktől, valamint a kísérlet végrehajtásának módjától és körülményeitől.

EPTC esetében kimutatták, hogy:

- ha az EPTC-t mélyebben dolgozzák be a talajba, fokozódik a gyomirtó hatása, de a károsodott kukoricatövek száma növekszik⁸⁴,
- az EPTC 30 °C-on jobban retardálja a kukorica növekedését mint 20 °C-on: 30 °C-on a kukorica károsodása 33 % talajnedvességtartalomnál nagyobb volt, mint 15 %-nál, 20 °C-on viszont a kukoricák 33 % talajnedvességtartalomnál legalább olyan magasra nőttek, mint 15 % talajnedvesség esetében⁸⁵,
- R-25788 + EPTC fitotoxicitása a bedolgozás mélységével növekszik, de csökken, ha a szemet a hylummal felfelé helyezik el a talajban úgy, hogy a koleoptil a lehető leggyorsabban áttörje a kezelt talajréteget. A hibridek érzékenysége 20 °C-on nem különbözik, de 30 °C-on már eltérő⁸⁶,

- az EPTC fitotoxicitását babra mind az alacsony, mind a magas talajnedvesség okozta stressz növeli; az ültetési mélység és a talajtömődöttség növekedésével a növények száraztömege csökken: 20 °C, 25 °C és 30 °C-nál a hőmérséklet a fitotoxicitást nem befolyásolja⁸⁷,
- az EPTC 2 kg/ha, 3 kg/ha és 4 kg/ha dózisban alkalmazva 10 °C-on növeli a cukorrépa szárazanyag-termelését, de ez a stimuláló hatás már 17 °C-on eltűnik, 24 °C-on pedig a szárazanyaghozam 20 %-kal csökken⁸⁸,
- a talaj szervesanyag-tartalmának, illetve kötöttségének növekedésével - azonos dózisok esetén - az EPTC károsító hatása mérséklődik⁸⁹,
- az EPTC kukoricára gyakorolt károsító hatása a talaj nedvességtartalmának növelésével növekszik, szervesanyag és agyagtartalmának növekedésével csökken, pH-értékétől pedig (a vizsgált tartományban) független⁹⁰.

2.6. Az antidótumok hatása

A 2.1. fejezetben már röviden ismertettük a kukorica-kultúrában az EPTC antidotálására használt legfontosabb vegyületeket; gazdasági jelentősége s botanikai szelektivitása miatt e részben a diklóracetamid antidótumok közé tartozó R-25788 hatását tekintjük át részletesebben.

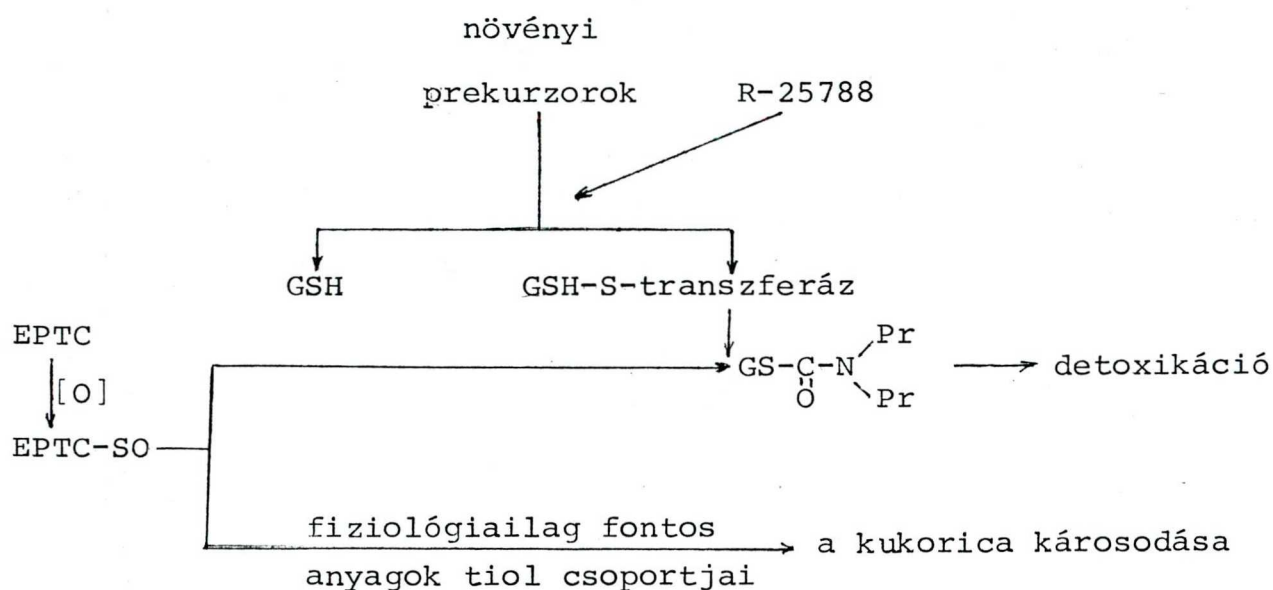
Az R-25788 hatását vizsgálva Gray és Joo megállapították, hogy a vegyület fő felvételi helye meg- egyezik az EPTC-hatóanyagével², így kézenfekvőnek látszott a feltételezés, hogy védőhatásának oka lehet az EPTC-fel- vételének kompetitív gátlása. Chang és munkatársai⁹¹, vala- mint Márton és munkatársai⁹² vizsgálatai szerint intakt nö- vények EPTC-felvételét és növényen belüli eloszlását az R-25788 egyidejű alkalmazása nem befolyásolta, egyes kuko- ricafajtáknál pedig az R-25788 hatására fokozódott az EPTC felvétele.

Kukorica sejtkulturában tanulmányozva az EPTC és az R-25788 felvételét Ezra és munkatársai ellenben arról szá- molnak be, hogy az R-25788 jelentős mértékben gátolja a sejtek EPTC-felvételét. Mivel a vizsgált antidótumok közül az R-25788 szerkezete hasonlít leginkább az EPTC-jéhez, s mert a többi vizsgált, más szerkezetű antidótumok az EPTC- felvételt nem vagy csak kisebb mértékben gátolták, azt a következtetést vonták le, hogy a felvételi helyeken az R-25788 kiszorítja az EPTC-t¹⁷. Az R-25788-EPTC kompetíció a hatás- helyeken is bekövetkezhet: főleg a lipid metabolizmussal kapcsolatban jelent meg számos, az R-25788 védő hatását adott biokémiai folya- matban kimutató publikáció.

Az R-25788 analógjainak kémiai szerkezet - antidotális aktivitás közötti összefüggését vizsgálva Stephenson azt ál- lapította meg, hogy az EPTC-hez szerkezetileg hasonlóbb mo- lekulák antidotális aktivitása nagyobb⁹³, míg Dutka és mun- katársai azt emelik ki, hogy az antidotális hatás feltétele, hogy az antidótum acilezésre képes csoportot tartalmazzon⁹⁴.

Az antidotális hatás alapulhat az EPTC-metabolizmus sebességének fokozásán is.

Lay és Casida szerint a diklóracetamid típusu antidótumok oly módon hatnak, hogy a GSH-szint és a megfelelő GSH-S transzferáz aktivitás emelésével fokozzák az EPTC-SO metabolizmusának sebességét, s így megakadályozzák az EPTC-SO felhalmozódását⁹⁵.



4. ábra: A tiokarbamát herbicidek és a diklóracetamid típusu antidótumok hatásmódja kukoricában Lay és Casida szerint⁹⁵

Ezt támasztják alá Carringer és munkatársai kísérletei is: R-25788 kezelés hatására kukoricánövényben a GSH szint emelkedése mellett nőtt a GSH-szintetáz enzim aktivitása is⁹⁶.

Mozer és munkatársai kimutatták, hogy kukoricában R-25788 kezelés hatására de novo GSH-S-transzferáz enzim képződik⁹⁷.

Leavitt és Penner úgy vélik, hogy az R-25788 fokozza az EPTC szulfoxidációját, s megfigyelték az EPTC-SO GSH-val végbemenő direkt konjugálódását⁹⁸.

Hatzios azzal magyarázza a tebutiuron . Eradicánnal szemben mutatott szinergista hatását, hogy ez a herbicid blokkolja az EPTC mikroszomális szulfoxidációját, s így lassítja a detoxifikációját⁹⁹.

Kőmives és Dutka is beszámolnak az EPTC és a kevert funkcióju oxidáz inhibitorok szinergista hatásáról³¹.

Taft eredményei szerint ezzel szemben a kevert funkcióju oxidázok gátlói nem hatnak sem az EPTC károsító, sem az R-25788 védőhatására¹⁰⁰. Adams és munkatársai megállapították, hogy az R-25788 antidótum fokozza a kukoricánövény szulfát metabolizmusát, illetve a GSH bioszintézisét, ezzel megnöveli a gyökér GSH-szintjét¹⁰¹.

Ezra és munkatársai¹⁰², illetve Rennenberg és munkatársai¹⁰³ sejtkulturában is kimutatták, hogy az R-25788 megnöveli a sejtek GSH-szintjét.

Lay és Niland az R-25788 védőhatását beltenyésztett kukoricavonalak és hibridek esetében hasonlították össze, és azt találták, hogy a vonalak jobban védhetőek mint a hibridek. Ezt azzal magyarázták, hogy a vonalak GSH szintje átlagosan 36 %-kal volt magasabb, mint a vizsgált hibrideké. R-25788 kezelés hatására azonban a GSH-S transzferáz aktivitás közel azonos szintre emelkedett a hibrideknél, mint a vonalaknál. Munkájuk során azt bizonyították, hogy az EPTC detoxifikációja főleg a kukorica gyökerében játszódik le¹⁵.

Bár az R-25788 hatásmódjának számos részlete már felderített, az eredmények egymásnak ellentmondanak, s a teljes hatásmechanizmus tisztázása még további kutatásokat igényel.

3. KISÉRLETI MÓDSZEREK

3.1. Tenyészedényes vizsgálatok

Az EPTC károsító, valamint az antidótumok védőhatását kukoricanövényen (*Zea mays*. L.) határoztuk meg. A kísérletek során a vizsgált kukoricahibridek közül az

Anjou SC	256	(FAO 250)
Mv-TC	296	(FAO 290)
JX-SC	92	(FAO 350)
Mv-SC	580	(FAO 580)

az MTA Mezőgazdasági Kutató Intézete (Martonvásár), míg a

*	3839	SC	(FAO 200-299)
*	3950	MSC	(FAO 200-299)
*	3901	SC	(FAO 500-399)
*	3732	SC	(FAO 400-499)
*	3709	MSC	(FAO 400-499)

a Gabonatermesztési Kutató Intézet (Szeged) által minősített hibridek. (Tulajdonságaik részletes ismertetése a kutató intézetek által kiadott fajtaismertetőkben: Martonvásári hibridkukoricák, 1980, illetve GKI: Hibridkukoricák 1984/85, található meg.)

* PIONEER_R hibrid

Az EPTC gyomirtó hatásának vizsgálatára jelzőnövényként a tiokarbamát herbicidekkel szemben rendkívül érzékeny zab (*Avena sativa* L.), illetve a közepesen érzékeny tarackos tippan (*Agrostis alba* L.) szolgált, amelyeket több pázsitfűféle közül válogattunk ki.

Kísérleti körülmények

Kísérleteinket kontrollált körülmények között, az MTA Központi Kémiai Kutató Intézetében kialakított növénykísérleti laboratóriumban végeztük.

A fényperiódus hossza 16 óra, a fényintenzitás 10^4 lux, a hőmérséklet a fényperiódus alatt $23 \pm 1,5$ °C, a sötétben $20 \pm 1,5$ °C, a relatív páratartalom pedig 65 ± 8 % volt. A légtér megfelelő összetételét óránként 2 x 3 perces légcserre (elszívás-befúvás mechanikai szűrőn át) biztosítja automatikus vezérléssel.

A növényeket az Öntödei Vállalattól beszerzett K_4 -es mosott és szárított dunai homokban (46. oldal) neveltük, amelynek paraméterei az egyes szállitmányoknál gyakorlatilag változatlanok.

A homok nedvességtartalmát vizkapacitásának 65 %-ára állítottuk be, az elpárolgott folyadékmennyiséget naponta desztillált vízzel pótoltuk, s a folyamatos tápanyagellátás érdekében hetente egyszer minden edényhez azonos mennyiségű Hoagland tápoldatot adagoltunk.

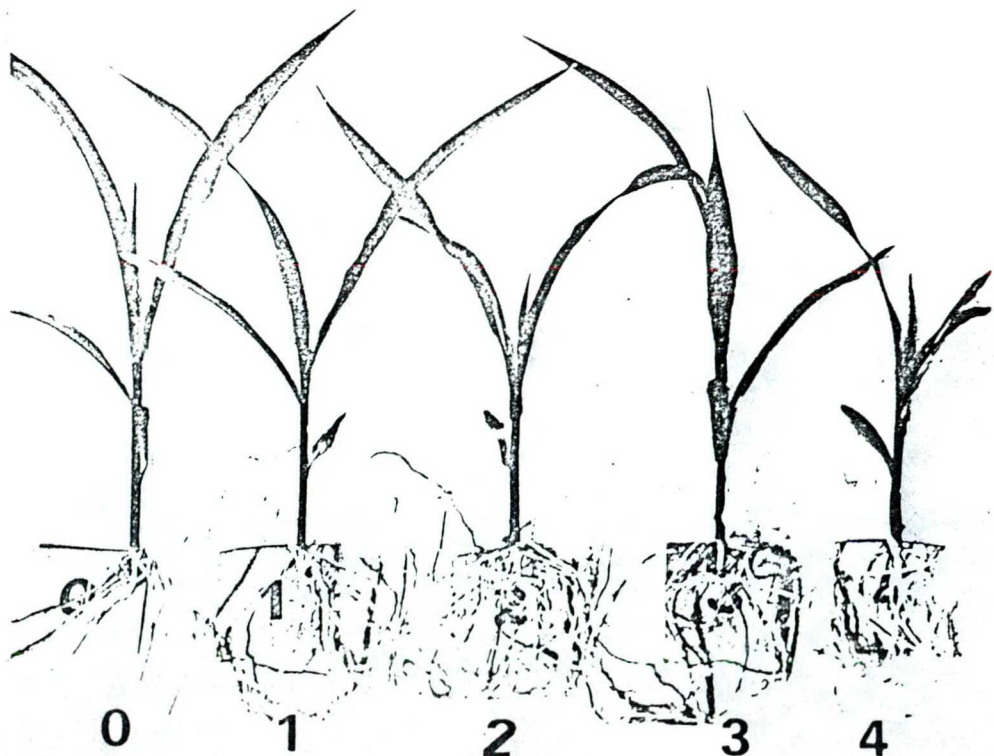
Talajkezeléses módszer

A tenyészedényként alkalmazott műanyagdoboz (Frigo box) méreteit (12 x 12 x 10 cm) figyelembe véve 1700 g légszáraz homokhoz megfelelő mennyiségű hatóanyagok/ 250 cm³ desztillált vizes oldatát adtuk és alaposan elkevertük úgy, hogy a hatóanyag/ok/ eloszlása a homokban lehetőleg egyenletes legyen. Edényeként 2,5 cm mélységben 6 db kukoricamagot ültettünk el. A gyommagvak ültetési mélysége 1,5 cm, zabból 15 mag, tarackos tippanból 0,3 g-nyi mag került egy edénybe.

A növények hajtáshosszát három hetes korukig kétnaponta mértük. Az ültetéstől számított 21. nap feldolgoztuk a kísérletet: meghatároztuk a hajtás és a gyökérzet friss súlyát, a károsodott növények %-os arányát s a károsodás mértékét, amelyet 0-tól 10-ig terjedő skálán értékeltünk. A károsodás mértékét az 1-2. fényképek mutatják.

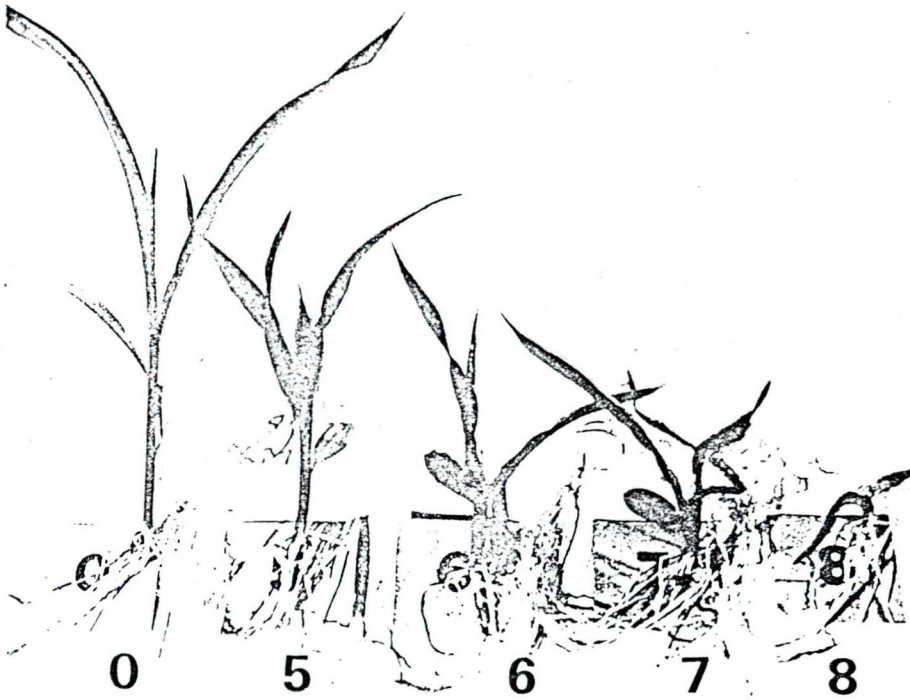
1. fénykép

Különböző mértékű EPTC-károsodás kukoricanövényeken
(* 3901 hibrid)



2. fénykép

Különböző mértékű EPTC-károsodás kukoricanövényeken
(* 3901 hibrid)



- 0 - nem figyelhetők meg morfológiai elváltozások: kezeletlen kontroll
- 1-5 - a hajtás torzulása nem akadályozza meg teljesen a folyamatos hossznövekedést: "torz kukoricanövények"
- 6-8 - a hajtás torzulása olyan nagymértékű, hogy a hossznövekedés a keléstől számított 3-5 napon megáll: "korcs kukoricanövények"
- 9 - a hajtás nem képes áttörni a koleoptilt
- 10 - a mag nem kel ki

Az antidótumok védőhatásának meghatározására végzett kísérletekben általában 10^{-4} M koncentrációju EPTC oldatot használtunk, amelynek 1 literét négy kísérleti edénybe osztottuk el; így egy dobozba $0,25 \times 10^{-4}$ M herbicidmennyiség került. Ez hektáronként 4,7 kg hatóanyag dózist jelent, ami megfelel az EPTC szabadföldön használt mennyiségének.

A védőhatás megállapítására, illetve a legkedvezőbb herbicid-védőanyag mennyiségi arány kimutatására az antidótumokat azonos EPTC koncentráció mellett, különböző mennyiségben alkalmaztuk. Minden kísérletben szerepelt:

kezeletlen kontroll

EPTC: 10^{-4} M (antidótum nélkül)

EPTC: 10^{-4} M + antidótum (változó mennyiségben)

antidótum (változó mennyiségben)

A vizsgált antidótumok: R-25788, AD-67 és az MG-191, amely az MTA-KKKI-ben tiokarbamat és klóracetanilid herbicidek antidotalására kifejlesztett, originális szerkezetű "MG" antidótum család eddigi leghatékonyabb vegyületének bizonyult^{104,105}.

A tenyészedényeket a fényernyő alatt a "véletlen blokk" elve szerint rendeztük el. A kezeléseket 4 ismétlésben végeztük, s az adatokat statisztikusan (t-próba, 5 % szignifikancia szint mellett, Duncan-teszt) értékeltük. A táblázatokban azonos betűvel jelöltük azokat az értékeket, amelyek szignifikánsan nem különböztek egymástól, míg a grafikonoknál -kivéve ha nagyon zavarta az áttekinthetőséget- a szignifikáns differenciát ($SzD_{5\%}$) tüntettük fel.

3.2. Csiráztatási kísérletek

Csirázási százalék meghatározása

Kísérleteinket az MV-SC 580 és a JX-SC 92 - az EPTC-vel szemben legellenállóbbnak és legérzékenyebbnek bizonyult - kukoricafajtákkal és zabbal végeztük.

Kezelésenként 4 x 100 magot megfelelő méretű Petri-csészében csiráztattunk a következőképpen: a magvakat 2 rétegű, desztillált vízzel, illetve adott töménységű EPTC oldattal átitatott szűrőpapírra helyeztük, s a kukoricamagokat ezt követően 1 réteg, ugyancsak megnedvesített szűrőpapírral lefedtük.

A csiráztatást csiráztató termosztátban, sötétben, 25 °C-on végeztük, s a hiányzó oldatot naponta pótoltuk.

A herbicid koncentrációját 10^{-6} M-től 2×10^{-3} M-ig változtattuk, s naponta meghatároztuk a kicsirázott magok számát. A kísérletet akkor tekintettük befejezettnek (kukoricánál az ötödik, zabnál a hetedik napon) amikor két egymást követő nap a kicsirázott magok száma nem változott.

Csiranövények növekedésének vizsgálata

A magokat a fentiek szerint csiráztatva a kukoricánál a csiráztatás kezdetétől számított harmadik napon - a zabnál az ötödiken - mértük a rügyhüvely, és a gyökér hosszát, kezelésenként 50 csiranövényt néztünk meg, s a kísérletet kétszer ismételtük.

A magduzzadás során felvett EPTC hatása a növekedésre

Kukorica-illetve zabszemeket 20 °C-on 48 órán át a már leírt módon, Petri-csészében különböző töménységű EPTC oldatban duzzasztottunk, majd a 3.1. fejezetben leírt módon kezeletlen homokba vetettük el a magokat. Tenyészedényekben 3 hétig neveltük a növényeket, s a megadott módon értékeltük a kísérletet.

3.3. Az EPTC fitotoxicitását befolyásoló tényezők vizsgálata

Tenyészedényes kísérleteinket a már ismertetett (3.1.) módon, homokkulturában végeztük, minden kísérletben csak a vizsgált paramétert változtattuk. Az alkalmazott EPTC koncentráció 10^{-4} M, a vizsgált hibridek: Mv-SC 580 és JX-SC 92 voltak.

Kísérletek különböző hőmérsékleten

A kukoricanövényeket fejlődésük kezdeti szakaszában
- az ültetéstől számított egy hétig - különböző
- 16, 23, 35 °C-on -
neveltük, majd a növényeket 3 hetes korukig azonos (23 °C) hőmérsékleten tartottuk.

Kísérletek különböző fényintenzitásnál

A kukoricanövényeket 3 hétig

10^4 , 3×10^3 és 3×10^2 lux

megvilágítás mellett neveltük.

Kísérletek különböző talajnedvesség tartalomnál

A kísérlet során a homok nedvességtartalmát változtattuk, olyan koncentrációkat alkalmazva, hogy változatlan hatóanyagmennyiség mellett az oldat hozzáadása után a homok nedvességtartalma vízkapacitásának

20, 35, 50, 65, 80 százaléka

legyen. Az öntözést naponta, sulymérés alapján végeztük.

Kísérletek különböző talaj-pH értékeknél

Kísérleteinkben a homok pH-ját - a hazai talajok pH-értékeihez igazodva -

4, 5, 6, 7, 8, 9 pH

értékekre állítottuk be úgy, hogy az EPTC vizes oldatának pH-értékét 0,1 N sósavval, illetve 0,1 N nátriumhidroxiddal a kívánt értékekre állítottuk be. Mind a desztillált vizes, mind a Hoagland-oldattal történő öntözést az adott pH-ra beállított oldattal végeztük.

Kísérletek tiszai öntéstalajjal

2. Táblázat: A kísérleteinkben használt K_4 -es homok és tiszai öntéstalaj paraméterei

Megnevezés	K_4 homok	tiszai öntéstalaj
pH (H_2O)	7,0	6,7
K_A (Arany-féle kötöttségi szám)	-	49
$CaCO_3$	0,4 %	2,46 %
szerves anyag	-	1,75 %
durva homok 0,25 mm	40 %	0,8 %
finom homok 0,25 - 0,05 mm	58 %	37,5 %
por 0,05 - 0,02 mm	2 %	34,1 %
agyag 0,02 mm	-	27,6 %

Az EPTC-t - a talaj viszonylag magas agyagtartalma miatt - nem bekeverve, hanem beöntözve juttattuk a talajba: az össz-talajmennyiséget négy részre osztva adagonként helyeztük a tenyészedénybe, s minden részt az EPTC vizes oldatának 1/4 részével locsoltuk meg.

A vetésmélység változtatása

A kukoricamagvakat különböző

- 1, 2, 5, 5, 7.5 cm -

mélyre vetve vizsgáltuk az EPTC fitotoxikus hatásának alakulását.

3.4 Kukoricahibridek eltérő EPTC-érzékenységét meghatározó tényezők vizsgálata

3.4.1. EPTC-felvétel gázkromatográfiás meghatározása

Az EPTC-felvétel meghatározásához a növényeket folyadékkulturában neveltük.

Kísérleteinkhez olyan két napos - JX-SC 92 (érzékeny) és Mv-SC 580 (ellenálló)-kukorica csiranövényeket (csiráztatást lásd: 3.2) használtunk fel, amelyeknek gyökérhossza ~ 2,5 cm volt.

Hat csiranövényt 800 cm^3 -es főzőpohárba $3\times 3\text{ mm}$ -es lyukméretű, rozsdamentes acélhálóra helyeztünk s a növényeket csiráztatás kezdetétől számított 14. napig felelő erősségű Hoagland oldatban neveltük. Minden edényben 600 cm^3 oldat volt, amelyet naponta cseréltünk.

14. napon a tápoldatot azonos mennyiségű

10^{-3} , 4×10^{-4} , 10^{-4} M-os

EPTC oldatra cseréltük. A növényeket 24 óra múlva kiemeltük az oldatból, a gyökér felületén maradt herbicidet 2 perces csapvizes mosással eltávolítottuk, majd a hajtásokat és a gyökérzetet külön-külön feldolgoztuk.

3x5 g hajtást illetve gyökeret ollóval felapritottunk, dörzsmozsárban cseppfolyós levegővel megfagyasztottuk és porrá dörzsöltük, majd felengedés után körülbelül kétszeres mennyiségű florissal vízmentesre szárítottuk.

A mintát 2,5 cm belső átmérőjű, alul 10 g kvarchomokot, felette 2 g adszorbenskeveréket (aktív szén: cellulóz 2:3) tartalmazó kromatografáló oszlopra töltöttük és 3 cm³/perc sebességgel diklórmétánt csepegtettünk rá. 30 cm³ eluátumot szedtünk, vízmentes nátriumszulfáttal szárítottuk, szűrtük, és csökkentett nyomáson 3-5 cm³-re pároltuk. Hozzáadtunk 2x25 cm³ hexánt, s mind a kétszer ismét körülbelül 1 cm³-re pároltuk be az oldatot. Visszanyerése: 95 ± 5 % 2 µg EPTC/g hajtáskoncentrációból.

A hexános oldat EPTC-tartalmát gázkromatográfiásan határoztuk meg.

A gáz-folyadék kromatográfiás analízis körülményei:

Gázkromatográf:	Perkin-Elmer F 22
Kolonna:	üvegcső, 1 m x 6,0 mm x 2,7 mm
Töltet:	3 % OV-17/150-180 µm Gaschrom Q
Vivőgáz:	N ₂ , áramlási sebesség: 25 cm ³ /perc
Detektor:	PN-AFID
Kolonna-hőmérséklet:	150 °C
Retenciós idő:	184 s

3.4.2. EPTC-felvétel vizsgálata ¹⁴C-EPTC-vel

JX-SC 92 (érzékeny) és Mv-SC 580 (ellenálló) kukorica-hibrid vetőmagvakat 25 °C-on 2 napig előcsiráztattunk (lásd: 3.2.), majd a csíranövényeket rozsdamentes acélhálóra helyez-

ve, 150 cm^3 -es főzőpohárban feles erősségű Hoagland tápoldatban neveltük.

A 7 napos növények a 100 cm^3 tápoldatban (3 növény/edény) oldott, etil C-atomon jelzett ^{14}C -EPTC-t (összaktivitás: $3,057 \times 10^6$ dpm, koncentráció 4×10^{-4} M) gyökeikön keresztül abszorbeálták. 3, 6, 24, 72 órás kezelés után a növényeket az oldatból kiemeltük, a gyökérzetet 2 percig csapvízzel mostuk és súlymérés után a radioaktivitásukat "Oxiszcint" (MTA KKI-ban kifejlesztett) készüléken történő égetés után folyadékszcintillációs módszerrel határoztuk meg Tri-Carb folyadékszcintillációs spektrométeren (Packard, Palo Alto, USA). A szcintillációs koktél 0,5 % PPO és 0,05 POPOP tartalmu toluolos oldat volt.

4.4.3. Redukált glutation (GSH) tartalom meghatározása

A GSH-tartalom meghatározására Fecke¹⁰⁶ módszerét használtuk.

Tápoldatban (4.4.1.) nevelt 1 hetes JX-SC 92, illetve Mv-SC 580 kukoricanövények gyökereit üveghomogenizálóban 4 cm^3 70 %-os etanollal 0°C -on homogenizáltuk, majd a homogenizátumot 20 percig $1,5 \times 10^4$ g-n centrifugáltuk.

A felüluszó 1 cm^3 -éhez 2 cm^3 0,2 M TRIS-HCl (pH 7) puffert és $0,1\text{ cm}^3$ ($1,5\text{ }\mu\text{M}$) 5,5'-ditiobis-/2-nitrobenzoésav/alkoholos oldatát adva az abszorbanciát "Spektromom 204" (MOM) spektrofotométeren, 412 nm-en mértük.

3.5. Membránpermeabilitás változásának meghatározása betacianin efflux mérésével

Kísérleteinkben Siegel-Halpern⁴⁴ módszerét használtuk kis módosítással. Céklarépából 7 mm átmérőjű hengert vágunk ki, majd abból 1 mm vastag korongokat metszünk, amelyeket folyó csapvizet mosással 16 órán át öregítettünk.

Husz korongot 20 cm^3 1/15 M-os, pH=6,7 foszfátpufferben, illetve a vizsgálandó vegyület/ek/ adott töménységű foszfátpufferes oldatában inkubáltunk szobahőmérsékleten.

Az oldatokból meghatározott időközönként mintát vettünk, és az abszorbanciát "Spektromom 204" (MOM) spektrométeren 538 nm-en (a betacianin abszorpciós maximuma) mértük.

Kísérleteinkben az EPTC herbicid mellett az
R-25788, MG-191 és az MG-208
antidótumok antidotális hatását vizsgáltuk.

4. AZ EREDMÉNYEK ISMERTETÉSE ÉS ÉRTÉKELESE

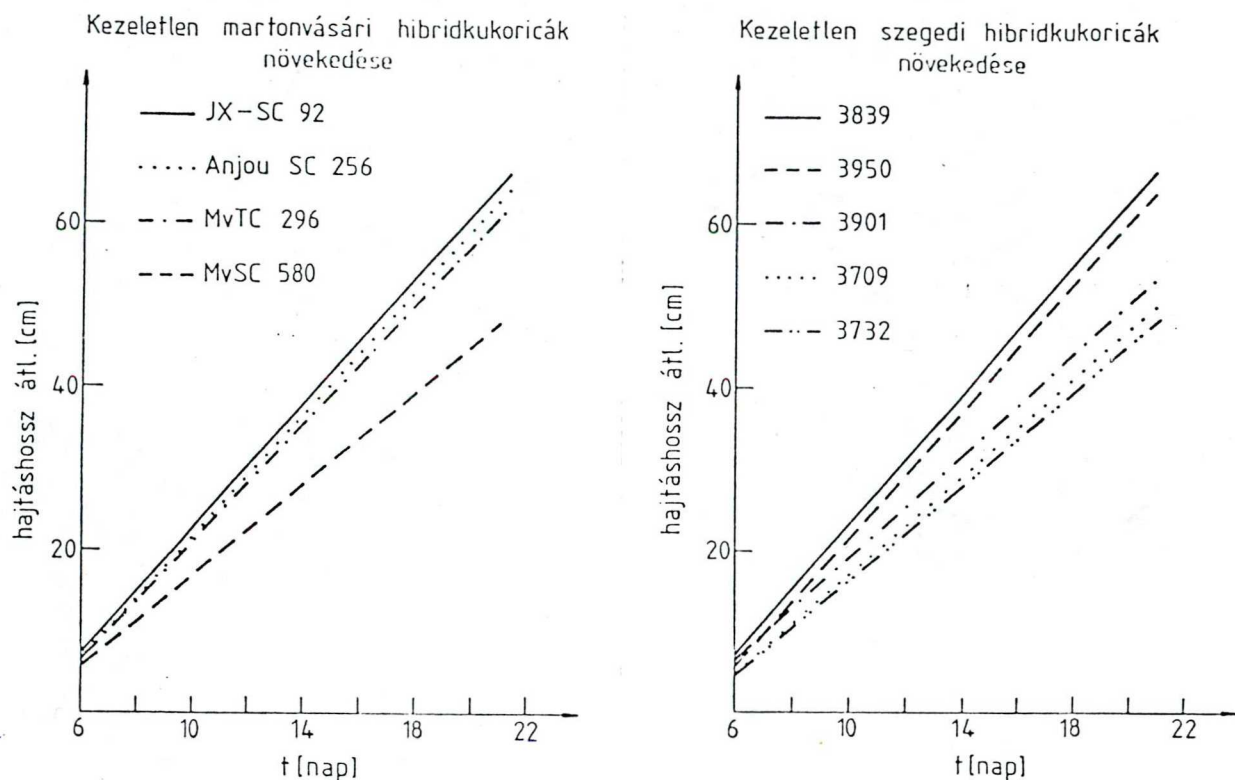
4.1. Az EPTC valamint antidótumos kombinációinak hatása hibridkukoricákra

Talajkezeléses homokkulturában vizsgáltuk a hazai termesztésben elterjedten használt martonvásári és szegedi kukorica hibridek növekedését, EPTC érzékenységet, s hogy az antidótumok védőhatása milyen mértékben érvényesül. A tapasztalatok szerint ugyanis a herbicidek károsító hatása - egyéb tényezők mellett - nagymértékben függ a vizsgált fajtától, s a különböző fajtáknál eltérő mértékben érvényesülhet a különböző kémiai szerkezetű antidótumok védőhatása is. A vizsgálandó hibridek kiválasztásánál ügyelünk arra, hogy a kísérletben korai, közép és késői érésű fajták egyaránt szerepeljenek.

4.1.1. Kezeletlen hibridkukoricák növekedése

Az 5-6. ábrán a kezeletlen növények hajtáshosszáinak alakulását tüntettük fel az idő függvényében (52. oldal).

Az ábrákon jól látható, hogy a vizsgált időszakban a hibridek növekedési üteme eltér egymástól. Összefüggés állapítható meg a FAO-szám (érés idő) és a növekedés között: a korai érésű hibridek kezdeti növekedése gyorsabb, a 21 napos növények átlagos hajtáshossza 15-20 cm-rel is meghaladhatja a késői hibridekét; 5 % szignifikancia-szinten az eltérés szignifikáns. A kezeletlen hibridek növekedése a vizsgált 3 hetes időszakban lineárisnak mondható.



5-6. ábra: Kezeletlen hibridkukoricák növekedése

4.1.2. Hibridkukoricák EPTC-érzékenységének vizsgálata

A kontroll kukoricanövények növekedésének alapján kiválasztottuk a közepesen fejlődő * 3901 hibridet, s a következő fénykép az EPTC-kezelésnek a kiválasztott hibridre gyakorolt hatását szemlélteti.

3. fénykép

* 3901 kukoricahibrid EPTC érzékenysége (18. nap)

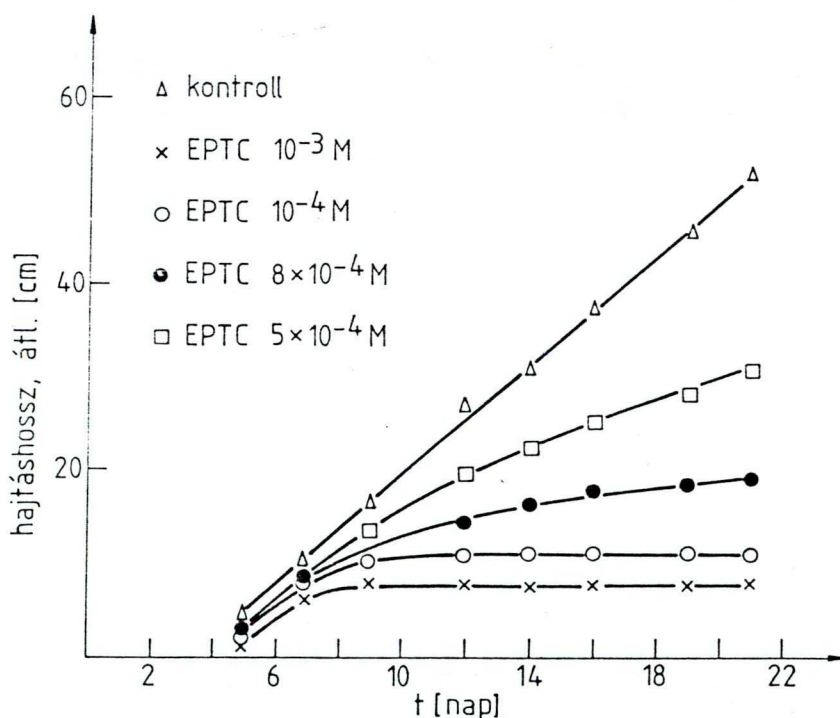


E: EPTC, F: * 3901

A képen jól látható, hogy az az EPTC koncentráció, amely megbízható gyomirtó hatást eredményez (10^{-4} M ~ 4,7 kg/ha) a kukoricát is nagymértékben károsítja. A károsítás szimptomái: a hajtás a tengelye körül elcsavarodik (torzió), az internódiumok megrövidülnek, a 2. illetve a 3. lomblevél csőszerűen fejlődik, és így megakadályozza a többi lomblevél kifejlődését, a levéllemez széle fodrosodik, a levéllemez abnormális görbületek jellemzik, a szár ezzel párhuzamosan megvastagodik, s a károsodott növényekre sötétzöld, merev, törékeny hajtás jellemző.

$2 \times 10^{-3} - 10^{-3}$ M EPTC koncentrációnál a kukoricák korcsok lesznek, a növények 10-20 %-ánál a hajtás nem képes áttörni a koleoptilt, s a növények 17-20 napos korukban elszáradnak.

A * 3901 hibrid hajtáshosszának alakulását-különböző dózisu EPTC kezelés hatására- mutatja a 7. ábra.



7. ábra: EPTC kezelés hatása a * 3901 kukoricafajta hajtásának hossznövekedésére

Alacsonyabb EPTC koncentrációknál ($8 \times 10^{-5} - 10^{-5}$ M) a hajtástorzulás kisebb mértékű, s a hajtásdeformációk szélesebb skálája figyelhető meg - a hajtás hossznövekedése lelassul, de nem szűnik meg teljesen.

Az 1-2. fényképeken (41-42. oldal) a hajtáskárosodás szimptómái mellett jól látszik, hogy a gyökérzet nem, vagy csak a hajtásnál kisebb mértékben károsodik az EPTC-kezelés hatására.

A * 3901 kukorica fejlődését jellemző számszerű értékeket a 3. táblázatban foglaltuk össze.

3. Táblázat EPTC kezelés hatása 3 hetes * 3901 kukoricanövények kontrollhoz viszonyított hajtáshosszára, a hajtás és a gyökér friss súlyára, a növénykárosodás arányára és mértékére*

EPTC (M)	Hajtás- hossz (%)	Hajtás- súly (%)	Gyökér- súly (%)	Növénykárosodás	
				aránya	mértéke
				(%)	
2×10^{-3}	12 ^h	13 ^g	58 ^d	100 ^a	8,3 ^a
10^{-3}	14 ^{gh}	18 ^f	62 ^d	100 ^a	8,0 ^{ab}
3×10^{-4}	16 ^g	20 ^f	68 ^{cd}	100 ^a	7,8 ^b
10^{-4}	22 ^f	32 ^e	74 ^c	100 ^a	7,1 ^c
8×10^{-5}	36 ^e	48 ^d	93 ^b	100 ^a	5,9 ^d
5×10^{-5}	66 ^d	82 ^c	101 ^a	83 ^b	2,8 ^e
3×10^{-5}	92 ^c	102 ^b	98 ^{ab}	21 ^c	0,6 ^f
10^{-5}	99 ^b	103 ^{ab}	99 ^a	4 ^d	0,1 ^g
3×10^{-6}	101 ^{ab}	105 ^{ab}	103 ^a	0 ^e	0 ^h
10^{-6}	108 ^a	110 ^a	105 ^a	0 ^e	0 ^h
3×10^{-7}	102 ^{ab}	99 ^b	100 ^a	0 ^e	0 ^h
10^{-7}	98 ^b	101 ^b	102 ^a	0 ^e	0 ^h
0	100 ^{ab}	100 ^b	100 ^a	0 ^e	0 ^h

* Az egy oszlopban azonos betűvel jelölt értékek 5 %-os szignifikanciaszinten azonosak.

A táblázat adatai mutatják, hogy az EPTC - koncentrációjától függően - befolyásolja a kukoricanövények hajtáshosszát, s a hajtás s a gyökér friss súlyát: 10^{-5} M-nál nagyobb koncentrációban alkalmazva a herbicidet csökken a növények hajtáshossza, tömege, a koncentráció emelésével nő a károsodott növények %-os aránya és a károsodás mértéke fokozódik.

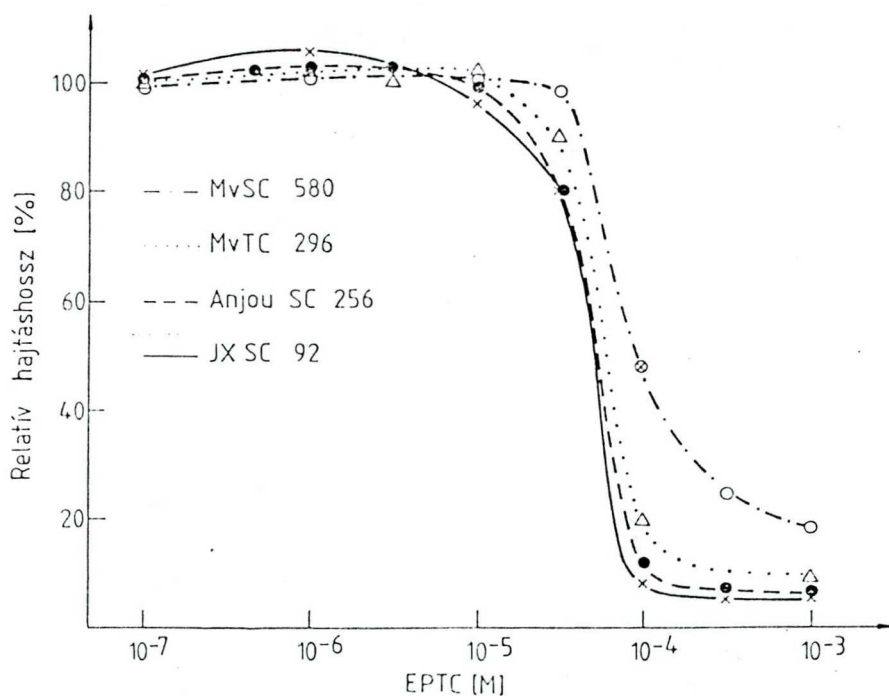
10^{-6} M-nál az EPTC szignifikánsan serkenti a növekedést: jelentkezik a bioaktív anyagok alkalmazásakor általában megfigyelhető ugynevezett szubletális serkentő hatás.

A vizsgált paraméterek közül az EPTC-kezelés legnagyobb mértékben a hajtás hosszát befolyásolja (10^{-4} M EPTC: a hajtás friss súly a kontroll 32 %-a) míg a gyökér friss súlya a legnagyobb vizsgált koncentrációknál is csak 30-40 %-kal kisebb, mint a kontroll növényeké. A hajtás EPTC-érzékenysége tehát több mint 1 nagyságrenddel felülmúlja a gyökérét: míg 40 %-os gyökérsúly csökkentéshez szükséges EPTC koncentráció 10^{-3} M, addig a hajtás súlyának ilyen arányú csökkenését már $\sim 7 \times 10^{-5}$ M EPTC koncentráció előidézi: a különböző növényi szervek tehát különböző mértékben képesek tolerálni az EPTC-t.

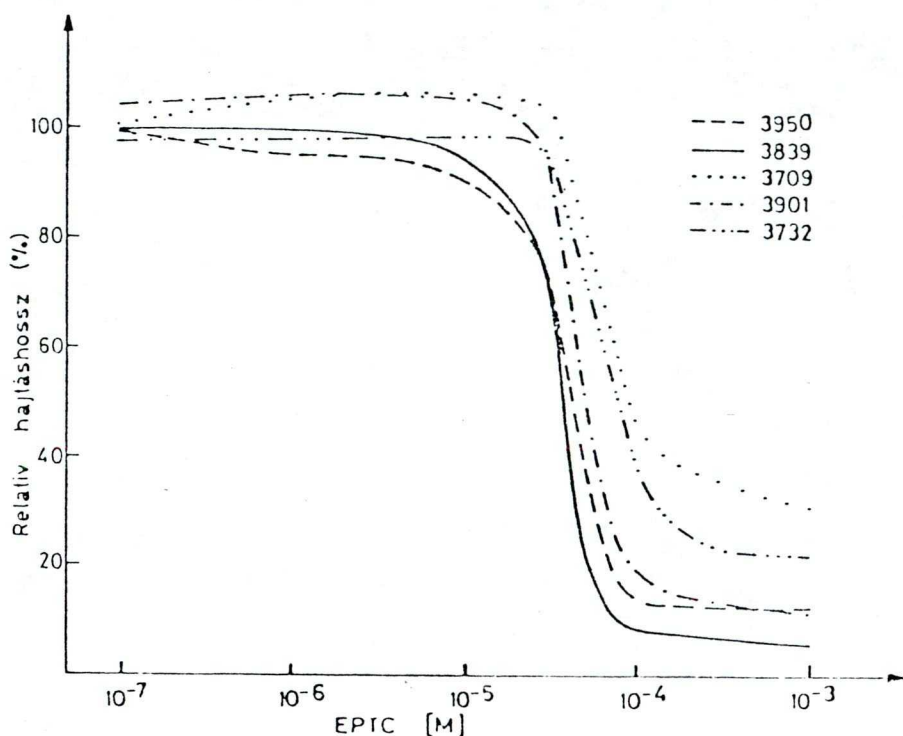
Az EPTC fitotoxicitása a vizsgált paraméterek közül a hajtáshosszak alakulásával jellemezhető: a legjobban, ezért az EPTC károsító-, valamint az antidótumok védőhatásának szemléltetésére a kezeletlen kontrollhoz viszonyított relatív hajtáshossz-értékek mutatkoznak a legalkalmasabbnak. A növényvédőszer kutatásban a dózis és a hatás közötti összefüggés direkt meghatározására általánosan elfogadott gyakorlat a biológiai válasz ábrázolása a dózis (vagy logaritmusa) függvényében. Az így nyert görbék rendszerint szigmoid alakúak és egy standard válasz - többnyire a válaszhatár 50 %-a

kiváltásához szükséges hatóanyag dózisának (E_D 50) megállapítására adnak lehetőséget.

A vizsgált kukoricafajták EPTC érzékenységét 4 nagyságrendet átfogó herbicidkoncentráció tartományban – az előbbi összefüggésben – a 8-9. ábra szemlélteti, ahol a 21 napos növényekre jellemző adatokat a kezelt növények kezeletlen kontrollhoz viszonyított hajtáshosszának százalékában fejeztük ki.



8. ábra: Martonyásári kukoricahibridek EPTC-érzékenysége (21 napos kukoricánövények átlagos hajtáshossza alapján)



9. ábra: Szegedi kukoricahibridek EPTC érzékenysége
(21 napos kukoricanövények átlagos hajtáshossza alapján)

A mérési hiba figyelembevételével ($\pm 4\%$) megállapítható, hogy $10^{-7} - 10^{-5}$ M EPTC koncentráció egyik hibrid esetében sem gátolja a növekedést, míg a hatékony gyomirtáshoz szükséges $\sim 10^{-4}$ M EPTC koncentrációnál az egyes hibridek hajtáshossz redukciója szignifikáns különbséget mutat. Míg a toleránsabb Mv-SC 580, * 3739 és * 3709 hibrideknél a károsodott növények átlagos hajtáshossza ennél a dózisonál fele a kontrollénak, - $E_{D50} \sim 10^{-4}$ M EPTC - az érzékeny fajtáknál (* 3839, * 3950 illetve JX-SC 92, Mv-TC296, Anjou SC 256) az átlagos hajtáshossz nem éri el a kontroll 20 %-át - $E_{D50} \sim 7 \times 10^{-5}$ M.



Mind a martonvásári, mind a szegedi hibridek esetében megállapítható, hogy az EPTC-vel szemben a vizsgált rövid tenyészidejű (FAO 200-300) hibridek érzékenyebbnek bizonyulnak, mint a hosszabb tenyészidejű (FAO 400-500) fajták.

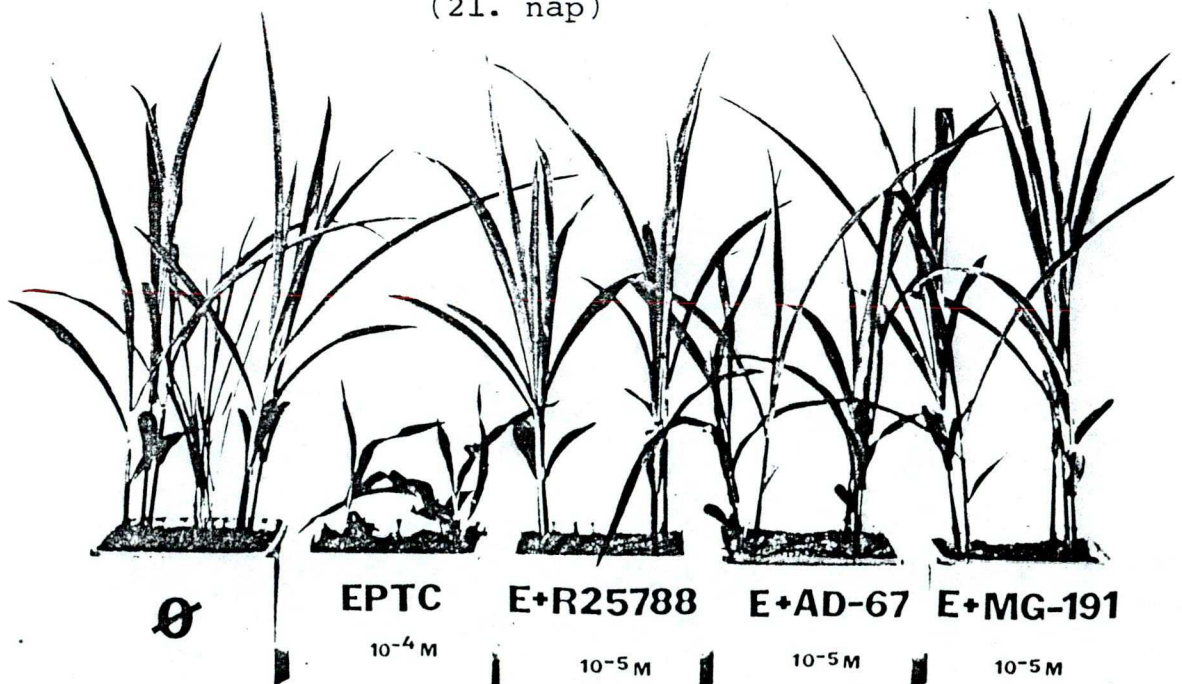
Mivel hazánk éghajlati viszonyai mellett a korai, illetve a középkorai fajták termesztetők a legbiztonságosabban, az EPTC-vel szemben mutatott fokozott érzékenységük miatt nagyon fontos a megfelelő antidótum alkalmazása.

4.1.3. Az antidótumok hatékonyságának vizsgálata

Az R-25788 és AD-67 (engedélyezett), valamint az MG-191 kísérleti antidótumok aktivitását talajkezeléses homokkulturában vizsgáltuk. Az antidótumok 10^{-4} M EPTC-vel kezelt * 3901 kukoricára gyakorolt védőhatását a következő (4.) fénykép szemlélteti.

4. fénykép

Antidótumok * 3901 kukoricahibridre gyakorolt védőhatása
(21. nap)



E: EPTC

A fénykép meggyőzően bizonyítja, hogy az antidótumok - szerkezetüktől függően különböző mértékben - képesek ki-
védeni az EPTC kukoricára gyakorolt fitotoxikus hatását,
miközben gyomirtó hatását nem csökkentik.

A hajtáshosszak számszerű adatait (a kezeletlen kont-
roll hajtáshosszának százalékában kifejezve) a 4. táblázat
tartalmazza. .

A 4. táblázatba foglalt mérési adatokat elemezve meg-
állapíthatjuk, hogy

- 10^{-5} M koncentrációban mind a három vizsgált anti-
dótum jónak mondható, az MG-191 és az R-25788 védő-
hatása nem különbözik szignifikánsan, míg az AD-67
védőhatása szignifikánsan gyengébb mint az MG-191-é,
- 5×10^{-6} és 10^{-6} M antidótum koncentrációnál az MG-191
bizonyul a leghatékonyabbnak, szignifikánsan kisebb
az R-25788 védőhatását, . míg az AD-67 antidotá-
lis hatása mutatkozik a leggyengébbnek, 10^{-6} M-nál
csak nagyon kis mértékben nyilvánul meg.

10^{-4} M EPTC mellett az MG-191 egyformán kitűnő mind 10,
mind 5 Mól %-ban alkalmazva, védőhatása szignifikánsan csak
1 Mól %-ban alkalmazva csökken.

Mind az R-25788, mind az AD-67 antidotális aktivitásá-
nak koncentrációfüggése nagyobb, kockázatmentesen csak 10 Mól
%-os arányban alkalmazhatók.

4. Táblázat Az antidótumok különböző koncentrációnak hatása 10^{-4} M EPTC-vel kezelt kukorica-hibridek relativ hajtáshosszára*

Antidótum (M)		Relativ hajtáshossz (%)									Kezelés- átlag
		H i b r i d e k									
		Anjou	Mv-TC	JX-SC	Mv-SC	*3839	*3950	*3901	*3732	*3709	
		SC 256	296	92	580						
R-25788	10 ⁻⁵	86	96	93	95	92	97	95	95	97	94 ^a
R-25788	5x10 ⁻⁶	67	93	69	89	88	85	93	92	90	85 ^b
R-25788	10 ⁻⁶	<u>59</u>	<u>62</u>	<u>58</u>	<u>69</u>	<u>52</u>	<u>62</u>	<u>49</u>	<u>66</u>	<u>60</u>	60 ^c
hibrid átlag		71 ^e	84 ^a	73 ^d	84 ^a	77 ^c	81 ^b	79 ^c	84 ^d	82 ^{ab}	
AD-67	10 ⁻⁵	86	89	91	93	87	90	93	95	94	91 ^a
AD-67	5x10 ⁻⁶	61	65	65	82	63	68	72	78	79	70 ^b
AD-67	10 ⁻⁶	<u>44</u>	<u>50</u>	<u>41</u>	<u>59</u>	<u>42</u>	<u>44</u>	<u>54</u>	<u>59</u>	<u>60</u>	50 ^c
hibrid átlag		64 ^b	68 ^b	66 ^b	78 ^a	64 ^b	67 ^b	73 ^{ab}	77 ^a	78 ^a	
MG-191	10 ⁻⁵	96	94	98	97	98	98	97	99	95	97 ^a
MG-191	5x10 ⁻⁵	96	95	93	94	97	94	93	96	90	94 ^a
MG-191	10 ⁻⁶	<u>88</u>	<u>75</u>	<u>70</u>	<u>86</u>	<u>59</u>	<u>71</u>	<u>50</u>	<u>75</u>	<u>63</u>	71 ^c
hibrid átlag		93 ^a	88 ^{ab}	87 ^{ab}	92 ^a	85 ^b	88 ^{ab}	80 ^b	90 ^a	83 ^b	

* Antidótumonként az azonos betűvel jelölt értékek 5 %-os szignifikanciaszinten azonosak

Ha a hibridek antidotálhatóságát hasonlítjuk össze, megállapíthatjuk, hogy a legkiegyensúlyozottabb antidotalis hatást az MG-191 alkalmazása biztosította. Mind 10, mind 5 Mól %-ban a relatív hajtáshossz minden hibrid esetében meghaladja a 90 %-ot.

EPTC + R-25788 kezelésre az Anjou SC 256 már 10 Mól %-os antidótum aránynál is érzékenyebbnek bizonyult, mint a többi hibrid, s az antidótumot 5 %-ban alkalmazva védőhatása szignifikánsan romlik a JX-SC 92 hibrid esetében is, míg az AD-67 aktivitása csak az Mv-SC 580, a * 3732, illetve 3709, tehát az EPTC-vel szemben is legellenállóbb hibridek esetében közelíti meg az R-25788 védőhatását.

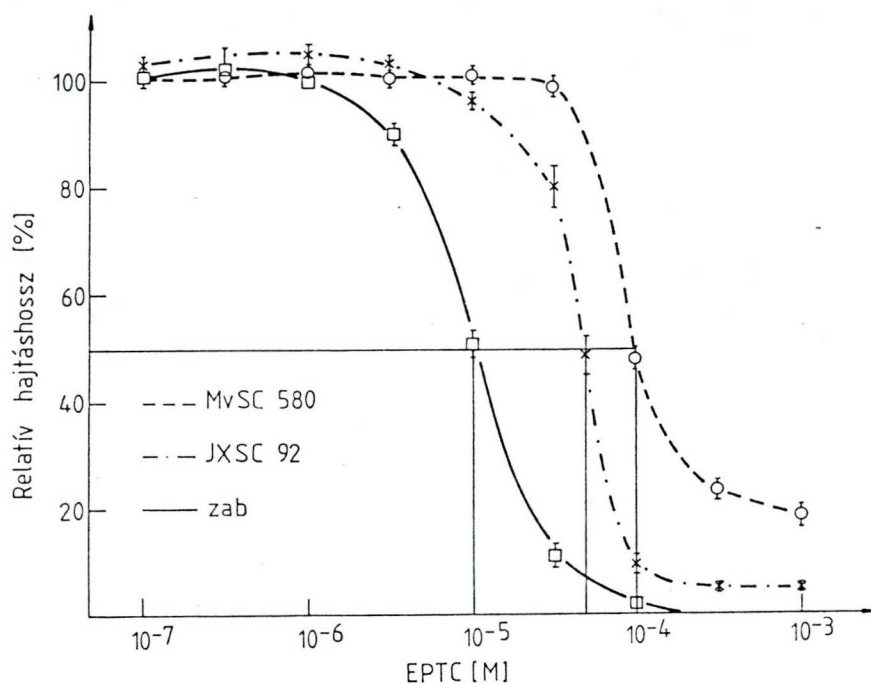
Az antidótumok a vizsgált koncentrációkban (10^{-5} , 5×10^{-6} , 10^{-6} M) önmagukban alkalmazva a hibridek fejlődését nem gátolták, 10^{-5} M-ban alkalmazva az MG-191 3-8 %-kal növelte a relatív hajtáshosszat.

4.2. Az EPTC csirázásra gyakorolt hatásának vizsgálata

Csirázási kísérletekkel vizsgáltuk:

- hogyan és milyen mértékben befolyásolja az EPTC a kiválasztott növényfajok csirázását, a csiranövények növekedését,
- meghatározható-e már a csirázás folyamán a különböző kukoricafajták eltérő EPTC érzékenysége,
- befolyásolja-e a duzzadás alatt a mag által felvett EPTC a növény későbbi növekedését.

A kiválasztott kukoricafajták és a zab EPTC érzékenységet a 10. ábra dózis-hatás görbéi alapján határoztuk meg.



10. ábra: Kukoricahibridek és zab EPTC érzékenységének összehasonlítása (21 napos növények átlagos hajtáshossza alapján)

Az 50 %-os hajtáshossz-redukcióhoz (ED_{50}) szükséges EPTC koncentrációk:

Mv-SC 580: $\sim 10^{-4}$ M
JX-SC 92 : $\sim 7 \times 10^{-5}$ M
zab : $\sim 10^{-5}$ M

A hajtáshosszredukció alapján tehát a zab EPTC érzékenysége 1 nagyságrenddel nagyobb mint az Mv-SC 580-hibridé.

4.2.1. EPTC kezelés hatása a csirázási százaléokra

Az EPTC koncentrációját 2×10^{-3} M-tól 10^{-6} M-ig változtatva vizsgáltuk a csirázás ütemét, meghatároztuk a csirázási százalékokat.

5. Táblázat: EPTC-kezelés hatása a csirázási százaléokra*

EPTC (M)	Mv-SC 580	JX-SC 92 (%)	Zab
-	95 ^a	96 ^a	97 ^a
2×10^{-3}	93 ^{ab}	94 ^{ab}	0 ^e
10^{-3}	95 ^a	96 ^a	12 ^d
3×10^{-4}	97 ^a	98 ^a	81 ^c
10^{-4}	96 ^a	98 ^a	85 ^{bc}
3×10^{-5}	95 ^a	98 ^a	88 ^b
10^{-5}	94 ^a	97 ^a	96 ^a
3×10^{-6}	95 ^a	95 ^a	98 ^a
10^{-6}	96 ^a	96 ^a	96 ^a

* Az egy oszlopban azonos betűvel jelölt értékek 5 %-os szignifikanciaszinten azonosak

A táblázat adatait értékelve megállapíthatjuk, hogy az EPTC-kezelés még az alkalmazott legnagyobb 2×10^{-3} M koncentrációban sem csökkent a csirázási százalékokat egyik hibrid esetében sem. Gátlóan hat azonban

a zab csirázására: 2×10^{-3} M-os EPTC kezelés 100 %-ban blokkolja a csirázást, 10^{-3} M EPTC oldatban is csak a szemek 12 %-a csirázik. 3×10^{-4} M - 3×10^{-5} M koncentráció-tartományban az EPTC a kontrollhoz képest mintegy 10-20 %-kal csökkenti a csirázási százaléket, alacsonyabb koncentrációkban ilyen hatása nem tapasztalható.

A 11-13. ábrákon a görbék a csirázás időbeli alakulását szemléltetik. (66. oldal).

A JX-SC 92 esetében az EPTC nem hat a csirázás időbeli alakulására, míg az Mv-SC 580 hibrid csirázását 2×10^{-3} - 10^{-3} M EPTC koncentráció késlelteti. Ez az EPTC koncentráció egy nagyságrenddel felülmúlja az 50 %-os hajtáshossz-redukciót eredményező dózist ($\sim 10^{-4}$ M EPTC).

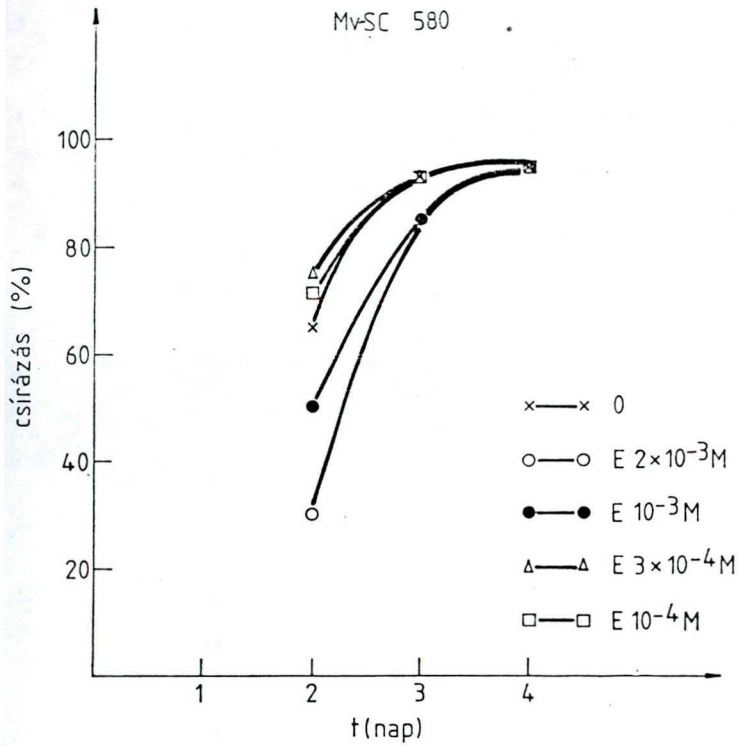
Még kifejezettebben - és alacsonyabb (3×10^{-5} - 10^{-4} M) EPTC koncentrációknál is - jelentkezik az EPTC csirázás-késleltető hatása a zab növénynél.

Az az EPTC koncentráció tehát, amely számottevően gátolja a hajtás növekedését, a kukorica csirázását egyik vizsgált fajtánál sem befolyásolja, az érzékeny növényfajként vizsgált zab esetében azonban lassítja a csirázás ütemét, csökkenti a végső csirázást.

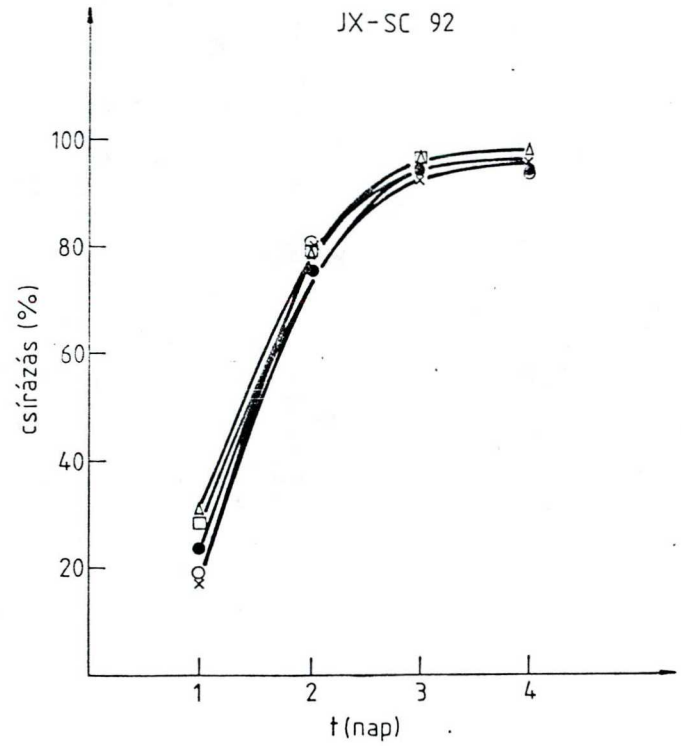
4.2.2. EPTC-kezelés hatása a csiranövények fejlődésére

A 6. táblázatban különböző koncentrációju EPTC oldatokban csiráztatott csiranövények hajtás- és gyökérhosszát tüntettük fel a kezeletlen kontroll százalékaiban.

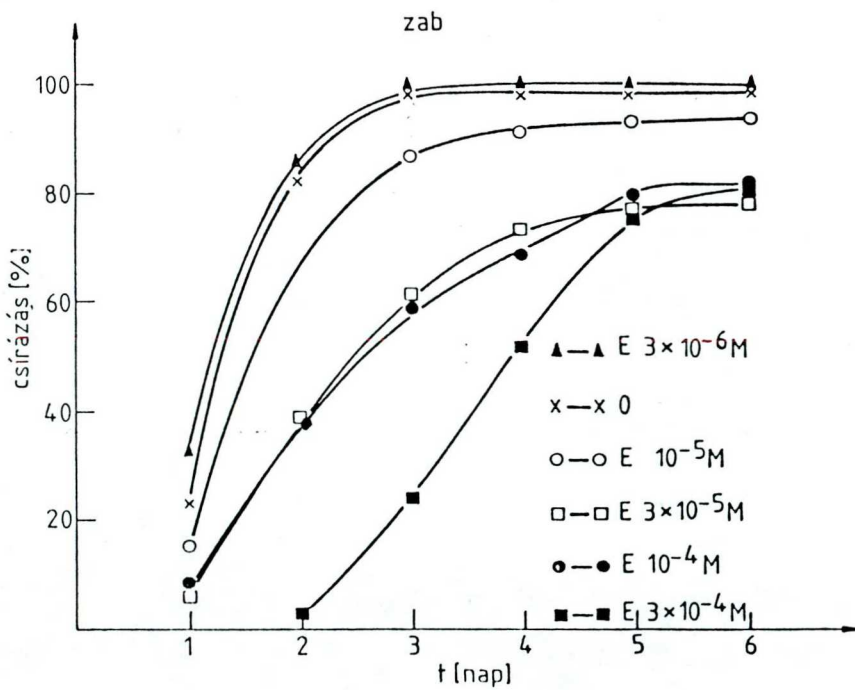
11. ábra



12. ábra



13. ábra



11-13. ábra: EPTC kezelés hatása a csírázás időbeli alakulására

2×10^{-3} - 10^{-3} M EPTC koncentráció nagymértékben csökkenti a kukorica csiranövények hajtás- és gyökérhosszát, a JX-SC 92 esetében az alkalmazott EPTC kezelésre érzékenyebben reagált a hajtás, mint a gyökér, az Mv-SC 580 hibridnél azonban a gyökérhossz redukció felülmulja a hajtását.

3×10^{-4} - 10^{-4} M koncentráció-tartományban az EPTC-kezelt csiranövények gyökér- és hajtáshossza eléri, egyes kezelésekben pedig szignifikánsan meghaladja a kezeletlen kontrollét.

6. Táblázat: EPTC kezelés hatása csiranövények hajtás- illetve gyökérhosszára a kezeletlen kontroll százalékában*

EPTC (M)	Mv-SC 580		JX-SC 92		Zab	
	hajtás	gyökér	hajtás	gyökér	hajtás	gyökér
-	100 ^{ab}	100 ^{cb}	100 ^{cd}	100 ^b	100 ^{ab}	100 ^b
2×10^{-3}	68 ^d	45 ^d	50 ^e	74 ^d	0 ^f	0 ^g
10^{-3}	78 ^c	75 ^c	48 ^e	90 ^{bc}	0 ^f	4 ^g
3×10^{-4}	108 ^a	121 ^a	123 ^b	98 ^b	5 ^{ef}	12 ^f
10^{-4}	98 ^b	120 ^a	138 ^a	114 ^a	12 ^e	23 ^e
3×10^{-5}	102 ^{ab}	110 ^b	110 ^c	112 ^a	29 ^d	43 ^d
10^{-5}	101 ^a	103 ^{bc}	103 ^{cd}	98 ^b	52 ^c	78 ^c

* Az egy oszlopban azonos betűvel jelölt értékek 5 %-os szignifikanciaszinten azonosak

A zab csiranövények fejlődését az EPTC 3×10^{-6} M-nál nagyobb koncentrációban a koncentrációval arányosan gátolja.

s a hajtás EPTC érzékenysége - a JX-SC 92 hibridhez hasonlóan - felülmúlja a gyökérét.

4.2.3. EPTC előkezelés hatása kukoricahibridek és a zab növekedésére

A duzzadás során a mag által felvett EPTC hatását 3 hetes növények relatív hajtáshosszára a 7. táblázatban foglaltuk össze.

7. Táblázat: EPTC-vel előkezelt 3 hetes növények hajtáshosszának alakulása*

EPTC (M)	Relatív hajtáshossz (%)		
	Mv-SC 580	JX-SC 92	Zab
0	100 ^{ab}	100 ^a	100 ^{ab}
2x10 ⁻³	95 ^b	78 ^c	0 ^e
10 ⁻³	98 ^{ab}	92 ^b	0 ^e
3x10 ⁻⁴	105 ^a	95 ^{ab}	0 ^e
10 ⁻⁴	98 ^{ab}	95 ^{ab}	8 ^d
3x10 ⁻⁵	-	-	78 ^c
10 ⁻⁵	-	-	91 ^b
3x10 ⁻⁶	-	-	107 ^a
10 ⁻⁶	-	-	102 ^{ab}

* Az egy oszlopban azonos betűvel jelölt értékek 5 %-os szignifikanciaszinten azonosak

A táblázat adatai bizonyítják, hogy:

- már a duzzadás során felvett EPTC képes - az érzékenységtől függő mértékben - befolyásolni a hajtás növekedését. Az Mv-SC 580 hibridnél az alkalmazott EPTC kezelés még a legnagyobb (2×10^{-3} M) koncentrációban sem gyakorolt szignifikáns gátló hatást a hajtás hossznövekedésére a kezeletlen kontrollhoz képest, és morfológiai elváltozásokat sem okoz. A JX-SC 92-nél azonban a 10^{-3} - 2×10^{-3} M-os EPTC oldatban történő duzzasztás során a mag által felvett EPTC a három hetes növények hajtáshosszát 8 illetve 22 %-kal csökkentette, s a növények 58 illetve 21 %-nál okozott kismértékű (2,3; 0,8) hajtáskárosodást.
- 3 hetes zabnövények hajtáshosszát már a magvak 3×10^{-5} M-os EPTC oldattal történő előkezelése is 22 %-kal csökkentette, és ha 10^{-4} M-nál töményebb EPTC oldatban duzzasztottuk a zabmagvakat, a növények ki sem keltek.

- . -

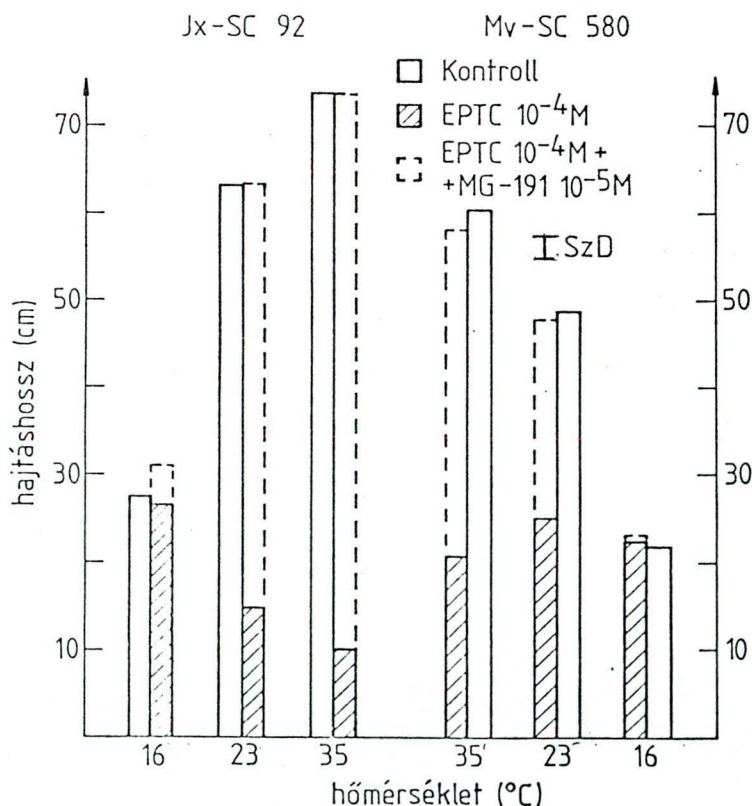
Kukorica esetében tehát - bár a hibridek EPTC érzékenysége között is lényeges különbség van - az EPTC-felvétel idejétől függetlenül a növény károsodása csak a lomblevelek kifejlődésekor jelentkezik, a csirázás szakaszában a növények nem érzékenyek az EPTC-kezelésre. A zabnál azonban már a csirázás és a fiatal (5 napos) csiranövények EPTC érzékenysége is jól kimutatható, s ez is magyarázhatja az EPTC-vel szemben mutatott nagyobb érzékenységét.

4.3. Az EPTC fitotoxicitását és antidotálhatóságát befolyásoló tényezők vizsgálata

Az EPTC fitotoxicitását befolyásoló atmoszférikus tényezők közül a hőmérséklet és a fényintenzitás, a talajban ható tényezők közül a nedvességtartalom és a pH hatását vizsgáltuk. Kísérleteink során változtattuk a növénynevelés közegét és az ültetés mélységét is.

4.3.1. A hőmérséklet hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 antidotális aktivitására

A 14. ábra szemléletesen mutatja, hogy milyen mértékben befolyásolja a hőmérséklet az EPTC hatását, és hogyan alakul különböző hőmérsékleten az MG-191 antidótum védőhatása.



14. ábra: Az EPTC károsító és az MG-191 védőhatásának alakulása különböző hőmérsékleteken.

Mindkét hibrid esetében egyaránt megfigyelhető, hogy míg a kezeltlen növények magassága a hőmérséklet emelésével nő, az EPTC-kezelt növények hajtáshossza csökken: az EPTC fitotoxicitása tehát magasabb hőmérsékleten nagyobb mértékben érvényesül. A hajtás károsodási szimptómái csak egy hőmérsékleti határérték - $\sim 16^{\circ}\text{C}$ - felett jelentkeznek. 16°C -on nem értékelhető a vizsgált hibridek eltérő EPTC-érzékenysége sem.

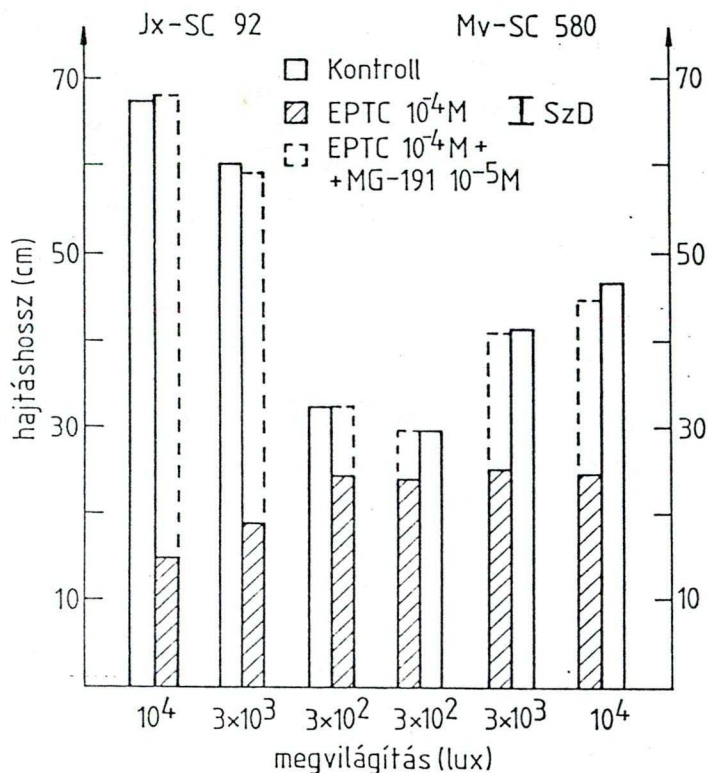
Güneyli vizsgálatai szerint az NA antidótum alacsony ($16-20^{\circ}\text{C}$) hőmérsékleten nem mutat védőhatást¹⁰, míg Burt és Akinsorotan⁸⁵ arról számolnak be, hogy az R-25788 védőhatása magas (30°C) hőmérsékleten egyes, EPTC-érzékeny hibrideknél nem kielégítő. Az MG-191 védőhatása ezzel szemben egyaránt kiválóan bizonyult minden vizsgált hőmérsékleten.

Az antidotált növények magassága nem különbözik szignifikánsan a kezeltlen növényekétől, sőt 16°C -nál serkentő hatás figyelhető meg, az átlagos hajtáshossz meghaladta a kontroll növényekét.

4.3.2. A fényintenzitás hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 antidotális aktivitására

A különböző erősségű megvilágítás hatását a kontroll és a kezelt növényekre a 14. ábra szemlélteti.

Jól látható, hogy a fényintenzitás csökkentése a kukoricanövények kisebb mértékű EPTC károsodását eredményezi.



15. ábra: Az EPTC károsító- és az MG-191 védőhatásának alakulása különböző fényintenzitátsnál

A fényintenzitást harmadára csökkentve 15-20 %-kal csökken a kezeletlen növények átlagos hajtáshossza (a fényerő csökkentése a JX-SC 92 hibrid növekedését befolyásolja nagyobb mértékben), míg a kezeletlen kontrollhoz viszonyítva az EPTC-vel kezelt növényeké a JX-SC 92 hibridnél 8, az Mv-SC 580-nál pedig 3 %-kal nőtt.

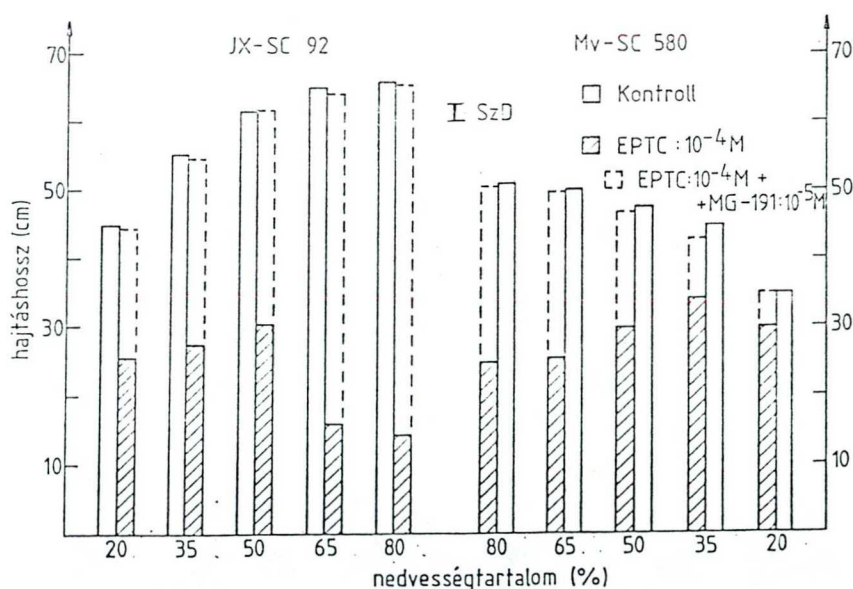
Még kifejezettebben nyilvánul meg az EPTC fitotoxikus hatásának csökkenése 300 luxnál: az EPTC-kezelt növények hajtáshossza eléri a kontroll növények 85 (JX-SC 92) illetve 90 (Mv-SC 580) %-át. Ennél a fényintenzitátsnál azonban már

a kontroll növények is fényhiányosnak, etioláltnak bizonyultak. Wilkinson búzanövényeket vizsgálva hasonló jelenséget figyelt meg, s feltételezése szerint az EPTC csökkent mértékű károsító hatása a kis fényintenzitásnál gátolt s így kisebb mértékben megváltoztatott zsírsavszintézissel hozható összefüggésbe⁵.

Az MG-191-el antidotált növények a kezeletlen kontroll növényekhez hasonlóan fejlődtek - az MG-191 antidotális hatását tehát nem befolyásolta a megvilágítás.

4.3.3. A talaj nedvességtartalmának hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 antidotális aktivitására

A 16. ábra 3 hetes kukorica növények átlagos hajtáshosszát szemlélteti különböző talajnedvesség-tartalomnál.



16. ábra: Az EPTC károsító, valamint az MG-191 védőhatásának alakulása különböző talajnedvesség-tartalomnál

A 16. ábrát tanulmányozva megállapítható, hogy a talaj nedvességtartalmának csökkentése hasonló mértékben gátolja a kezeletlen növények hajtásának növekedését mind a JX-SC 92, mind az Mv-SC 580 hibridnél.

Az EPTC-vel kezelt növények hajtáshossza - a talaj nedvességtartalmát 50 illetve 65 %-ra emelve - nő, a kezeletlen kontrollhoz viszonyítva azonban magasabb talajnedvesség tartalomnál csökken az EPTC kezelt növények relatív hajtáshossza. Ezzel párhuzamosan természetesen az emelkedő nedvességtartalommal nő a morfológiai elváltozások mértéke is. Tehát az alacsony nedvességtartalom által okozott stressz és az EPTC szinergista hatása - amit bab esetében figyeltek meg Wyse és munkatársai⁸⁷ -, a kukoricánál nem jelentkezik.

4.3.4. A pH hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 védőhatására

Eredményeinket a 8. táblázatban foglaltuk össze.

8. Táblázat: pH-változás hatása EPTC- és MG-191-el kezelt kukoricák hajtáshosszára*

pH	Hajtáshossz (cm)					
	JC-SC 92			Mv-SC 580		
	Ø	E	E + A	Ø	E	E + A
4	67,3 ^a	12,8 ^b	68,1 ^a	50,2 ^a	23,8 ^b	49,3 ^a
5	69,2 ^a	10,9 ^b	69,1 ^a	48,0 ^a	25,1 ^b	48,1 ^a
6	71,2 ^a	11,2 ^b	67,9 ^a	48,5 ^a	24,2 ^b	49,3 ^a
7	70,2 ^a	12,4 ^b	71,0 ^a	47,8 ^a	22,9 ^b	46,9 ^a
8	69,5 ^a	13,2 ^b	70,2 ^a	47,0 ^a	23,6 ^b	47,1 ^a
9	67,6 ^a	10,6 ^b	68,9 ^a	46,0 ^a	23,1 ^b	45,8 ^a

* A hibridenként az azonos betűvel jelölt értékek 5 %-os szignifikanciaszinten azonosak

Ø: Kezeletlen kontroll; E: 10^{-4} M EPTC; A: 10^{-5} M MG-191

Az adatokat értékelve megállapítható, hogy a pH változtatása nem befolyásolja szignifikánsan sem a kontroll, sem a kezelt növények hajtáshossz-növekedését.

4.3.5. A növénynevelő közeg változtatásának hatása az EPTC fitotoxicitására és az MG-191 védőhatására

A 9. táblázat adatai mutatják, miként változik az EPTC fitotoxikus hatása a növényeket élő tiszai öntéstalajban nevelve, amely szerves-anyag és nagy anyag tartalma miatt képes a hatóanyagok egy részét adszorbeálni.

9. Táblázat: EPTC és MG-191 hatása homokban illetve talajban nevelt kukoricák hajtáshosszáinak alakulása*

Kezelés (M)		Hajtáshossz (cm)			
		JX-SC 92		Mv-SC 580	
EPTC	MG-191	homok	talaj	homok	talaj
0	0	69,2 ^a	60,8 ^b	51,6 ^a	44,2 ^b
10 ⁻⁴	0	13,5 ^d	18,2 ^c	22,9 ^d	34,4 ^c
10 ⁻⁴	10 ⁻⁵	69,8 ^a	60,4 ^b	49,7 ^a	42,9 ^b

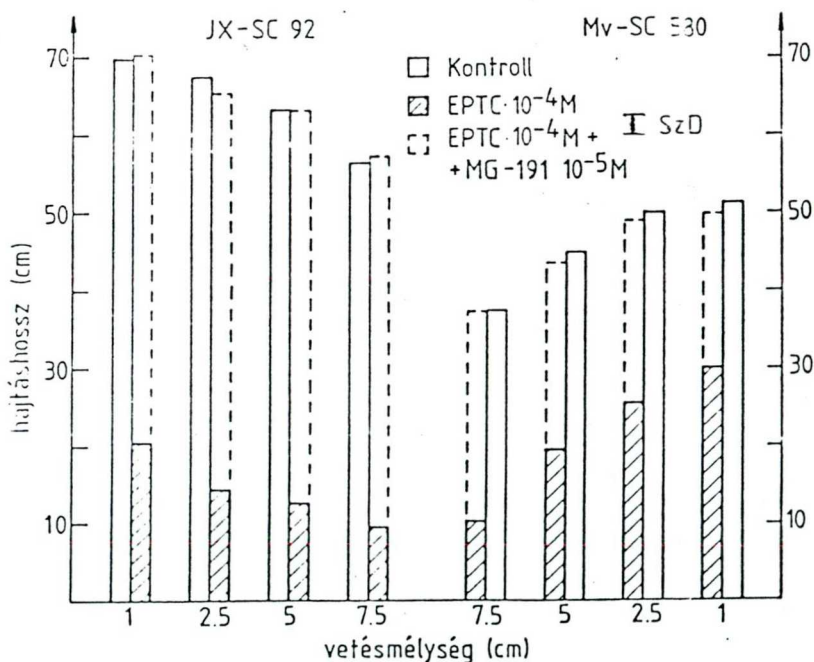
* Hibridenként az azonos betűvel jelölt értékek 5 %-os szignifikanciaszinten azonosak

A táblázat adatai is bizonyítják, hogy az EPTC talajban alkalmazva kisebb mértékben károsítja a kukoricánövényeket, mint homokban, a JX-SC 92 hibridnél a kontrollhoz viszonyítva 29, míg az Mv-SC 580-nál 78 %-ra nő az EPTC-kezelt növények hajtáshossza.

A kontroll növények esetében jelentkező hajtáshossz-csökkenés részben a nagyon kötött talaj által okozott elhuzódóbb kelés következménye. Az MG-191 védőhatásának csökkenése nem figyelhető meg.

4.3.6. A vetésmélység hatása az EPTC fitotoxicitására, és az MG-191 védőhatására

A vetésmélységet változtatva ábrázoltuk a kezelt és a kezeletlen hibridek átlagos hajtáshosszát (21 napos növényeknél).



17. ábra: Az EPTC károsító, valamint az MG-191 védőhatásának alakulása különböző vetésmélységeknél

A vetésmélységet 1 - 7,5 cm-ig változtatva - a JX-SC 92 hibridnél csak 3 %-kal, az Mv-SC 580 hibridnél sokkal nagyobb mértékben - 25 %-kal - nőtt az EPTC fitotoxikus hatása, s mivel a gyökér tömege és hossza nem különbözött szignifikánsan, eredményeink is alátámasztják a koleoptilon keresztül történő EPTC felvétel fontosságát²³.

Az MG-191 aktivitását a növekvő vetésmélység nem csökkenti.

4.4. A kukoricahibridek eltérő EPTC-érzékenységét meghatározó tényezők vizsgálata

A kukoricahibridek eltérő EPTC-érzékenységének okát keresve vizsgáltuk a kiválasztott - érzékeny és ellenálló - hibridek EPTC-felvételét, transzlokációját, valamint glutationszintjét.

4.4.1. EPTC-felvétel és transzlokáció vizsgálata érzékeny és ellenálló hibridkukoricákkal

24 óráskezelés után gázkromatográfiásan határoztuk meg (a hajtásban és a gyökérben külön-külön) a változatlan formában maradt EPTC mennyiségét.

10. Táblázat: JX-SC 92 és Mv-SC 580 kukoricanövények
EPTC-tartalmának összehasonlítása*

EPTC (M)	EPTC ($\mu\text{g/g}$)			
	JX-SC 92		Mv-SC 580	
	gyökér	hajtás	gyökér	hajtás
10^{-4}	10,1 ^{ef}	3,1 ^c	14,9 ^e	3,6 ^c
4×10^{-4}	30,6 ^d	11,8 ^b	43,8 ^c	13,2 ^b
10^{-3}	75,3 ^b	30,5 ^a	82,3 ^a	35,6 ^a

* A gyökér illetve a hajtás oszlopokban az azonos betűvel jelölt értékek 5 %-os szignifikanciaszinten azonosak.

A növények által felvett EPTC mennyisége mindkét hibrid esetében az alkalmazott herbicidkoncentrációval arányosan nőtt, s emelkedett a hajtásba transzlokálódott herbicidmennyiség is.

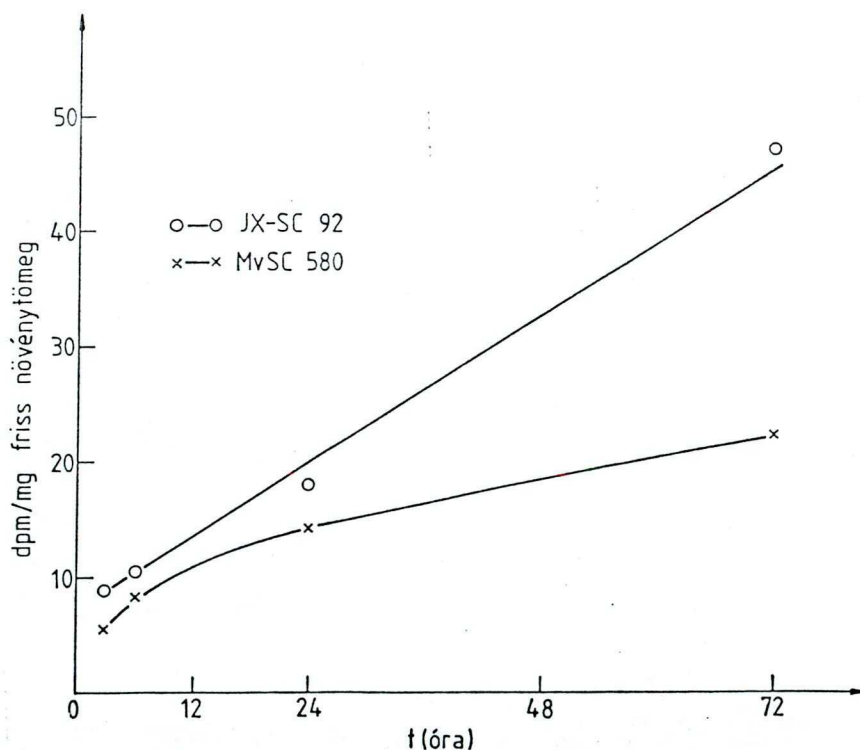
Az érzékeny és az ellenálló hibridben kimutatott, 1 g friss sulyra vonatkoztatott EPTC mennyiségét összehasonlítva megállapítható, hogy az ellenálló (Mv-SC 580) hibrid gyökerében kimutatott EPTC mennyisége szignifikánsan 10^{-4} M EPTC koncentrációnál 46 %-kal, 10^{-3} M-os EPTC-kezelés után pedig 8 %-kal felülmúlja a JX-SC 92 hibrid gyökerében kimutatott hatóanyagkoncentrációt; növekvő EPTC-koncentrációval azonban csökken a különbség a két hibrid között.

A hajtásba transzlokálódott hatóanyag koncentrációja a két hibridnél nem különbözött szignifikánsan, az érzékeny fajtában a transzlokáció mértéke 3 - 8 %-kal meghaladta az ellenálló fajtáét.

Mivel a gázkromatográfiás analízis csak a változatlan formában maradt EPTC meghatározását teszi lehetővé, ^{14}C -EPTC-vel is végeztünk kísérleteket.

4.4.2. EPTC-felvétel vizsgálata ^{14}C -EPTC-vel

A ^{14}C -EPTC felvételének időbeli alakulását a 18. ábra szemlélteti.



18. ábra: EPTC-felvétel alakulása az idő függvényében

A fajlagos herbicidfelvételt (dpm/mg) az idő függvényében vizsgálva megállapítható, hogy

- a felvett EPTC mennyisége a vizsgált időszakban nő, az érzékeny (JX-SC 92) hibrid EPTC-felvétele lineáris, 72 óra múltán több mint kétszerese az Mv-SC 580-énak, amelynél a felvétel inkább telítési görbét ad.

A 11. táblázatban foglaltuk össze a herbicidoldat össz - radioaktivitásához viszonyított herbicidfelvételi értékeket.

11. Táblázat: Kukoricánövények által tápoldatból felvett herbicid mennyiségének időbeli változása*

Idő	Kukorica ^{14}C %	
	JX-SC 92	Mv-SC 580
3	0,39 ^f	0,13 ^g
6	0,50 ^e	0,41 ^f
24	1,32 ^c	0,85 ^d
72	3,45 ^a	1,80 ^b

* A táblázatban az azonos betűvel jelölt értékek 5 %-os szignifikanciaszinten azonosak.

Mivel a kísérleti idő alatt a maximális herbicidfelvétel csupán az összaktivitás 3,4 %-a volt, nem valószínű, hogy az Mv-SC 580 hibrid esetében a felvételt a tápoldatban levő EPTC mennyisége korlátozza.

Wright és Rieck ^{14}C -butilát felvételét vizsgálták, és azt találták, hogy eredményeinkhez hasonlóan az érzékeny fajta 66 %-kal több radioaktivitást tartalmazott, mint az ellenálló, míg a transzlokációban nem regisztráltak lényeges különbséget.

Ha a növények által felvett össz-radioaktivitást összehasonlítjuk 24 órás felvétel után a növényekben változatlan formában maradt EPTC-vel megállapíthatjuk, hogy a JX-SC 92 a felvett radioaktivitás 57 %-át, míg az Mv-SC 580 csak 41 %-át metabolizálja tehát az érzékeny fajtában az EPTC lebomlása gyorsabban megy végbe.

4. 4. 3. Hibridkukoricák glutation tartalmának vizsgálata

Kukorica és zab sejtkulturák GSH-szintjét összehasonlítva Ezra és Gressel úgy találták, hogy zabban a GSH-szint alacsonyabb, és ez magyarázza nagyobb herbicidérzékenységét⁵⁴. Mivel Lay és Niland¹⁵ szerint az EPTC detoxifikálódása elsősorban a kukorica gyökerében megy végbe, munkánk során a JX-SC 92 és az Mv-SC 580 hibridek gyökerének GSH-tartalmát határoztuk meg.

A mért GSH-tartalmak:

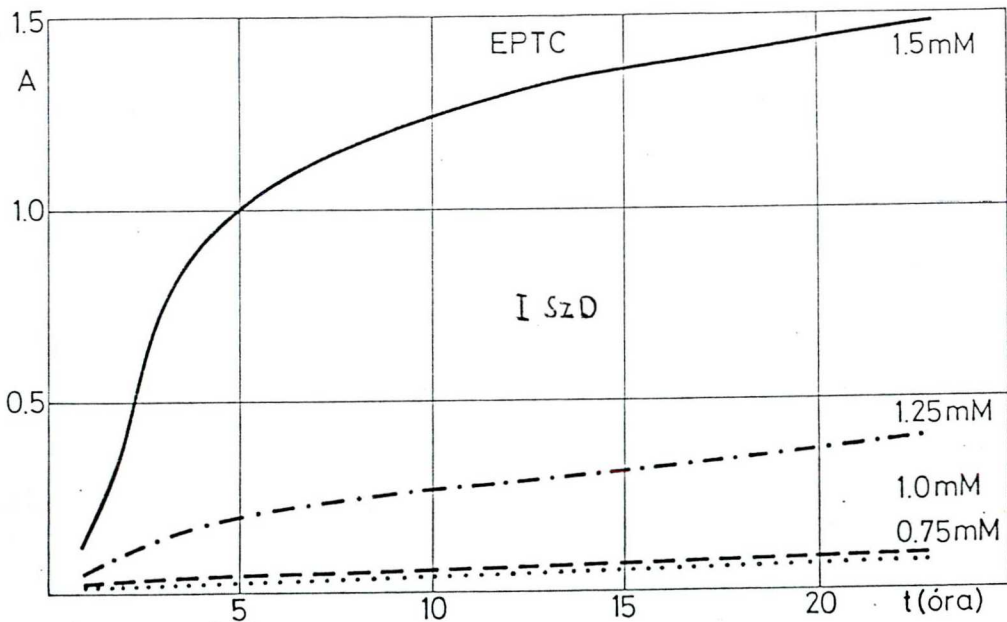
JX-SC 92: 51,5 $\mu\text{g/g}$ friss súly, illetve
Mv-SC 580: 48,3 $\mu\text{g/g}$ friss súly,

szignifikánsan nem különböznek egymástól, így megállapítható, hogy a vizsgált hibridkukoricák EPTC-érzékenysége és GSH tartalma nem mutat korrelációt.

Az EPTC felvételét, transzlokációját és lebomlását tanulmányozva, s az eredményeket összefoglalóan értékelve megállapíthatjuk, hogy az érzékeny fajta EPTC-felvétele és metabolizmusa felülmúlja az ellenálló hibridét, glutathion tartalma azonban nem különbözik szignifikánsan s ez alátámasztja, hogy az EPTC fitotoxikus hatása a sejtekben levő -SH csoportok karbamoileződésének a következménye³⁹.

4.5. Herbicide-antidótum antagonizmus vizsgálata a membránpermeabilitás változásának mérésével

Az irodalmi adatok^{45,46} és a saját kísérleteink bizonyítják, hogy az EPTC-koncentrációjától, az indukciós időtől és a hőmérséklettől függően - megváltoztatja a membránok permeabilitását (19. ábra).



19. ábra: Cékla betacianin efflux időfüggése különböző EPTC koncentrációknál

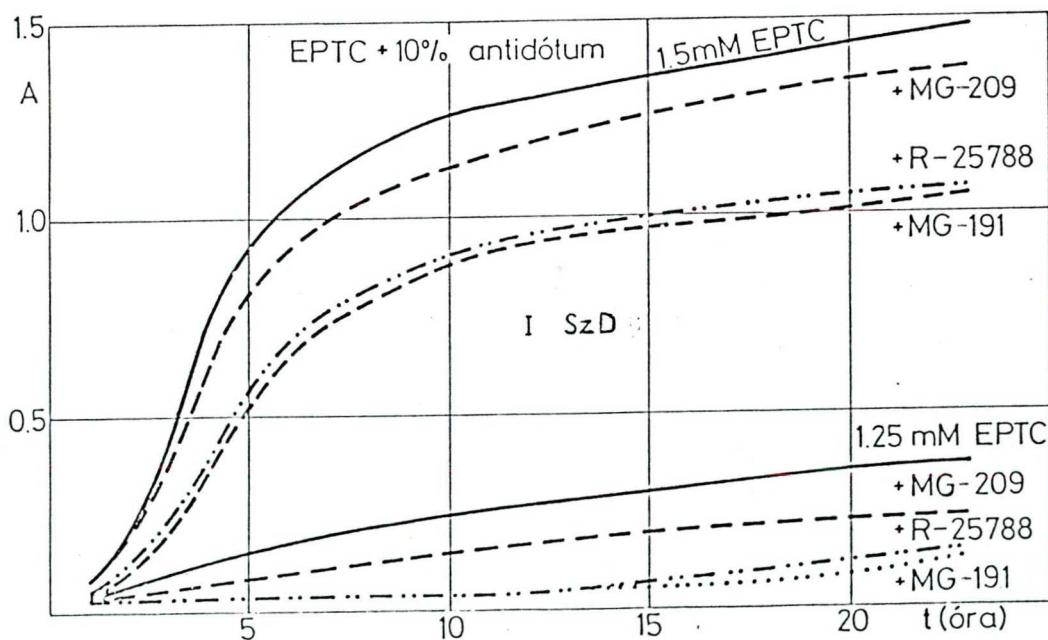
Az ábra mutatja, hogy 5-10 perces késleltetési periódus után az EPTC fokozza az öregített céklarépa korongok betacianin effluxát, ha koncentrációja meghaladja az 5×10^{-4} M-t (0,5 mM).

Kísérleteket végeztük annak megállapítására, hogy alkalmazható-e a betacinin efflux mérése a különböző kémiai szerkezetű antidótumok antidotális aktivitásának in vitro tesztelésére.

A vizsgált antidótumok kukoricánövények (* 3901) hajtáshosszára gyakorolt védőhatása (10^{-4} M EPTC mellett, 10^{-5} M-ban alkalmazva) a kezeletlen kontroll százalékában:

MG-191 (97 %) R-25788 (95 %) MG-209 (85 %)

Az antidótumok betacinin effluxra gyakorolt hatását szemlélteti a 20. ábra.



20. ábra: Antidótumok hatása cékla-EPTC által indukált betacinin effluxára

A 20. ábrát tanulmányozva megállapítható, hogy a vizsgált antidótumok hatékonyan csökkentették mind 1,25, mind 1,5 mM EPTC koncentrációnál a herbicid által okozott membránkárosítást: a betacianin-kiáramlás üteme és mértéke - a herbicidet és az antidótumot egyidőben alkalmazva - csökkent. Az antidótumok védőhatása kémiai szerkezetük függvényében változott. Az MG-191 és az R-25788 védőhatása nem különbözött szignifikánsan, míg az MG-209 védőhatása - hasonlóan a kukoricanövénnyel végzett in vivo kísérletekhez - szignifikánsan gyengébbnek bizonyult.

Mivel a kísérletben az antidótumok védőhatása csak részben érvényesül, az így nyert adatok nem helyettesíthetik az in vivo kísérletek eredményeit, alkalmasak viszont arra, hogy a különböző antidótumok hatásmódjáról pontosabb képet kapjunk.

5. ÖSSZEFOGLALÁS

Munkám célja az EPTC herbicid és antidótumos kombinációi hatásmódjának vizsgálata volt. Első lépésként megvizsgáltam a különböző hibridkukoricák EPTC érzékenységét és az antidótumok hatékonyságát.

Homokkulturában, kontrollált körülmények között nevelve a kukoricanövényeket kimutattam, hogy a vizsgált hibridek tenyészideje és EPTC érzékenysége összefügg: a rövid tenyészidejű - és kezdetben gyorsabban fejlődő - hibridek érzékenyebbek, mint a közepes és középhosszu tenyészidejű kukoricák.

Összehasonlítottam az EPTC fitotoxikus hatását csökkentő antidótumok - a mezőgazdaságban jelenleg is használt R-25788 és AD-67, valamint az MG-191 jelű kísérleti antidótum - hatékonyságát. Megállapítottam, hogy az MG-191 antidotalis aktivitása lényegesen felülmúlja a másik két antidótumét.

A továbbiakban kerestem a különböző növényfajok és fajták eltérő EPTC érzékenységének okát, meghatároztam a kiválasztott növényeknek az EPTC fitotoxikus hatására érzékeny fejlődési szakaszát.

Ugy találtam, hogy a kukorica, fejlődésének kezdeti szakaszában, nem mutat érzékenységet az EPTC-vel szemben: az alkalmazott herbicidkezelés ($< 2 \times 10^{-3}$ M) még az érzékeny fajta esetében sem befolyásolta csirázását. Az EPTC károsító hatása - a herbicidfelvétel idejétől függetlenül -, csak a lomblevelek kifejlődésének szakaszában jelentkezik.

Ezzel szemben a zab EPTC érzékenysége már a csirázás folyamán megnyilvánul - 3×10^{-5} M-nál nagyobb EPTC koncentráció késlelteti a csirázást, csökkenti a csirázási százalékot - s ez is magyarázhatja a két növényfaj közötti érzékenységkülönbséget.

Az EPTC fitotoxicitását befolyásoló tényezőket vizsgálva megállapítottam, hogy az EPTC kukoricára gyakorolt károsító hatása a hőmérséklet, a fényintenzitás, az ültetési mélység és a talaj nedvességtartalmának növelésével növekszik, a talaj adszorpciós képességének növekedésével csökken, pH-értékétől pedig - a vizsgált tartományban - független.

Tápoldatban nevelt kukoricanövények herbicidfelvételét, transzlokációját és lebomlását gázkromatográfiás módszerrel és ^{14}C -vel jelzett herbicid alkalmazásával vizsgálva bizonyítottam, hogy a hibridek eltérő EPTC érzékenysége a különböző mértékű EPTC felvétel, transzlokáció és metabolizmus következménye.

A hibridek EPTC-érzékenysége és glutation-szintje között nem állapítható meg összefüggés.

Öregített cékrarépa-korongok betacianin effluxának méréseivel igazoltam, hogy antidótumok alkalmazásával csökkenthető az EPTC által okozott membránkárosító hatás, az antidótumok számos hatáskifejtési helye közül tehát az egyik a sejtmembránokhoz kötött.

6. IRODALOMJEGYZÉK

1. "Herbicide Resistance in Plants" Szerk.: H.M. Le Baron és J. Gressel, Wiley, New York, 1982.
2. "Chemistry and Action of Herbicide Antidotes" Szerk.: F. M. Pallas és J. E. Casida, Academic Press, New York, 1978.
3. C. Fedke: Biochemistry and Physiology of Herbicide Action, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, 1982.
4. F. M. Ashton és A.S.Crafts: Mode of Action of Herbicides, Wiley, New York, 1981.
5. "Herbicides" Szerk.: L. J. Audus, Academic Press, London, 1976.
6. "Research Methods in Weed Science", - Southern Weed Sci. Soc., 1977.
7. W. P. Anderson: Weed Science: Principles, West Publishing Company St. Paul, 1977, 533.old.
8. Növényvédőszeresek, műtrágyák, 1985. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
9. A. M. Blair, C. Parker és L. Kasasian, Pans, 22 65 (1976)
10. O. L. Hoffmann, Weeds, 10 322 (1962)
11. O. L. Hoffmann, Weed Sci. Soc. Amer. Abstr., Amer. Chem. Soc., New York, 1969. 12. old.
12. S. Yamaguchi, Weeds, 9 374 (1961)
13. S. C. Fang és P. Theisen, JAFC, 8 295 (1960)
14. J. D. Nalewaja, R. Behrens és A. R. Schmid, Weeds, 12 269 (1964)
15. M. M. Lay és A. M. Niland, Pestic. Biochem., Physiol., 23 131 (1985)
16. T. M. Chem, D.E. Seaman és F. M. Ashton, Weed Sci., 16 28 (1968)
17. G. Ezra, E. Krochmal és J. Gressel, Pestic. Biochem. Physiol, 18 107 (1982)
18. S. C. Fang és T. C. Yu, Western Weed Control Conf. Res. Progr. Rept., 1959, 9.old.

19. G. Rieder, K. P. Buchholtz és C. A. Kust, Weed Sci.,
18 101 (1970)
20. J. H. Dawson, Weeds, 11 60 (1963)
21. A. P. Appleby, W. R. Furtick és S. C. Fang, Weed Res.,
5 115 (1965)
22. E. L. Knake és L. M. Way, Weed Sci., 16 393 (1968)
23. G. N. Prendeville, Weed Res., 8 106 (1968)
24. L. R. Oliver, G. N. Prendeville és M. M. Schreiber,
Weed Sci., 16 534 (1968)
25. G. N. Prendeville, L. R. Oliver és M. M. Schreiber,
Weed Sci. 16 538 (1968)
26. R. A. Gray és A. J. Weierich, Weed Sci., 17 223 (1969)
27. "Degradation of Herbicides" Szerk.: P. C. Kearney és
D.D. Kaufmann, Marcel Dekker, New York, 1969.
147. old.
28. R. D. Carringer, C. E. Rieck és L. P. Bush, Weed Sci.,
26 157 (1978)
29. J. P. Hubbel és J. E. Casida, J. Agric. Food Chem.,
25 404 (1977)
30. J. R. C. Leavitt és D. Penner, J. Agric. Food Chem.,
27 533 (1979)
31. T. Kőmives és F. Dutka, Cereal Res. Commun., 8 627 (1980)
32. L. Horváth és Á. Pulay, Pestic Biochem. Physiol., 14
265 (1980)
33. J. E. Casida, R. A. Gray és H. Tilles, Science, 184
573 (1974)
34. J. E. Casida, E. C. Kimmel, H. Ohkawa, J. E. Rodebush,
R. A. Gray, C. K. Tseng és T. H. Tilles,
Environmental Quality and Safety, Suppl., 3 675 (1975)
35. W. A. Gentner, Weeds, 14 27 (1966)
36. J. A. Flore és M. J. Bukovac, J. Amer. Soc. Hort. Sci.,
99 34 (1974)
37. J. A. Flore és M. J. Bukovac, J. Amer. Soc. Hort. Sci.,
101 586 (1976)

38. J. A. Flore és M. J. Bukovac, J. Amer. Soc. Hort. Sci.,
103 297 (1978)
39. J. A. Flore és M. J. Bukovac, J. Amer. Soc. Hort. Sci.,
106 189 (1981)
40. J. R. C. Leavitt, D. V. Duncan, D. Penner és W. F. Megitt,
Plant Physiol., 61 1034 (1978)
41. G. G. Still, D. G. Davis és G. L. Zander, Plant Physiol.,
46 307 (1970)
42. R. C. Leavitt és D. Penner, Weed Sci., 27 47 (1979)
43. P. E. Kolattukudy és L. Brown, Plant Physiol., 31 903
(1974)
44. S. M. Siegel és L. A. Halpern, Plant. Physiol., 40 792
(1965)
45. R. E. Wilkinson és A. E. Smith, Weed Sci., 24 235 (1976)
46. Á. Hulesch, T. Kőmives és F. Dutka, Acta Biochim. Biophys.
Acad. Sci. Hung. 20 82 (1985)
47. C. M. Riviera és D. Penner, Residue Rev., 70 45 (1979)
48. P. Karunen és L. Eronen, Physiol. Plant., 40 101 (1977)
49. P. Karunen és R. E. Wilkinson, Plant Physiol., 60 86
(1977)
50. R. E. Wilkinson és A. E. Smith, Weed Sci., 27 47 (1977)
51. R. E. Wilkinson, Pestic. Biochem. Physiol., 15 149 (1981)
52. J. D. Mann és M. Pu, Weed Sci., 16 197 (1968)
53. R. E. Wilkinson és A. E. Smith, Weed Sci., 23, 100 (1975)
54. G. Ezra és J. Gressel, Pestic. Biochem. Physiol., 17
48 (1982)
55. F. M. Ashton, O. T. de Villiers, R. K. Glenn és W. B.
Duke, Pestic. Biochem. Physiol., 7 122 (1977)
56. F. M. Ashton, Weeds 11 295 (1963)
57. P. D. Lotlikar, L. F. Remmert és V. H. Freed Weed Sci.,
16 161 (1968)
58. J. D. Mann, L. S. Jordan és B. E. Day, Plant Physiol.,
40 840 (1965)
59. D. E. Moreland, S. S. Malhotra, R. D. Gruenhagen és
F. M. Shokrall, Weed Sci., 17 556 (1969)

60. R. D. Gruenhagen és D. E. Moreland, *Weed Sci.*, 19 319 (1971)
61. I. D. Balandina és V. V. Gashnikova, *Khimiya Sel'Khoz.*, 7 291 (1969)
62. C. E. Beste és M. M. Schreiber, *Weed Sci.*, 20 4 (1972)
63. C. E. Beste és M. M. Schreiber, *Weed Sci.*, 20 8 (1972)
64. M. B. Weinberg és P. A. Castalfranco, *Weed Sci.*, 23 185 (1975)
65. R. E. Wilkinson, *Pestic. Biochem. Physiol.*, 8 208 (1978)
66. D. Lavall-Martin, D. Grizeau és R. Calvayrac, *Plant Sci. Letter*, 29 155 (1983)
67. B. M. R. Harvey, F. Y. Chang és R. A. Fletcher, *Can J. Bot.*, 53 225 (1975)
68. J. Overbeek: *The Physiology and Biochemistry of Herbicides*, Szerk.: L. J. Audus, Academic Press, New York, 1964.
69. C. E. Beste és M. M. Schreiber, *Weed Sci.*, 18 484 (1970)
70. W. W. Donald, R. G. Harvey és R. S. Fawcett, *Weed Sci.*, Soc. Am. Abst. 1977. 92. old.
71. W. W. Donald, R. S. Fawcett és R. G. Harvey, *Weed Sci.*, 27 122 (1979)
72. R. E. Wilkinson és D. Ashley, *Weed Sci.*, 27 270 (1979)
73. W. W. Donald, *Weed Sci.*, 29 490 (1981)
74. F. Dutka, A. F. Márton, T. Kőmives, Á. Hulesch, *Proc. 18th Hung. Ann. Meet. Biochem.*, Salgótarján, 1978. 107. old.
75. J. H. Dawson, *Weeds*, 11 184 (1963)
76. S. Sasaki, T. T. Kozlowski és J. H. Torrie, *Can. J. Bot.*, 46 255 (1968)
77. J. H. Dawson, *Weed Sci.*, 21 443 (1973)
78. A. W. Cole és G. E. Coats, *Weed Sci.*, 21 443 (1973)
79. E. O. Etejere, *Weed Res.*, 20 361 (1980)
80. M. Morimoto, A. Keiichri, T. Yoshida, *Zasso Kenkyu*, 14 40 (1977)
81. R. S. Fawcett, *Diss. Abstr. Int. B* 35 173 (1974)

82. R. S. Fawcett és W. Slife, Weed Sci., 23 419 (1975)
83. J. D. Banting, Weed Sci., 18 80 (1970)
84. T. W. Waldrep és J. F. Freeman, Weeds, 12 315 (1964)
85. G. W. Burt és A. O. Akinsorotan, Weed Sci. 24 319 (1974)
86. G. W. Burt, Weed Sci., 24 327 (1976)
87. D. L. Wyse, W. F. Megitt és D. Penner, Weed Sci., 24 319 (1976)
88. C. E. G. Mulder és J. D. Nalewaja, Weed Sci., 26 565 (1978)
89. E. Koren, C. L. Foy és F. M. Ashton, Weed Sci. 16 172 (1968)
90. Á. Hulesch és F. Dutka, Növényvédelem XXI 506 (1985)
91. F. Y. Chang, G. R. Stephenson, és J. D. Bandeen J. Agric Food Chem., 22 245 (1974)
92. A. F. Márton, A. Aprókovács, T. Kőmives, K. Fodor-Csorba és F. Dutka, Proc. 18th Hung. Ann. Meet. Salgótarján, 1978. 111. old.
93. G. R. Stephenson, N. J. Bunce, R. J. Makowski, M. D. Bergsma és J. C. Curry, J. Agric ,Food Chem., 27, 543 (1979)
94. F. Dutka, T. Kőmives, A. F. Márton, Á. Hulesch, K. Fodor-Csorba és M. Kárpáti, Proc. 19th Hung. Ann. Meet. 1979. 108. old.
95. M. M. Lay és J. E. Casida, Pest. Biochem. Physiol, 6 442 (1976)
96. R. D. Carringer, C. E. Rieck és L. P. Bush, Weed Sci., 26 167 (1978)
97. T. J. Mozer, D. C. Tiemeier és E. G. Jaworski, Biochemistry, 22, 1068 (1983)
98. J. R. C. Leavitt és D. Penner, J. Agric. Food Chem., 27 533 (1979)
99. K. K. Hatzios, Weed Sci., 29 601 (1981)
100. L. G. Taft, Diss. Abst. Int. B 36, 5387 (1976)

101. C. A. Adams, E. Blee és J. E. Casida, Pestic, Biochem. Physiol., 19 350 (1983)
102. G. Ezra, H. M. Flowers és J. Gressel, "IUPAC Pesticide Chemistry, Human Welfare and the Environment" Szerk. J. Miyamoto, Pergamon Press, Oxford, 1983 225. old.
103. H. Rennenberg, C. Birk és B. Schaer, Phytochemistry 21 5 (1982)
104. Dutka F., Kőmives T., Hulesch Á., Fodor F., Hunyadi K., Győrffy K., Széll E., és Csala G.-né,; A Mezőgazdaság Kemizálása Konferencia, Keszthely, 1984, 218. old.
105. Dutka F., Kőmives T., Hulesch Á., Fodor T.-né, Fodor F., Széll E., Csala G.-né,; A Mezőgazdaság Kemizálása Konferencia, Keszthely, 1985. 40. old.
106. C. Fedke, Zeitschr. Pflanzenkrankheiten, Pflanzenschutz, 9, 141 (1981).
107. G. Güneyli, Diss. Abstr. Int. B. 32 157 (1971)
108. T. H. Wright és C. E. Rieck, Weed Sci 21 194 (1973)

HIBA JEGYZÉK

Oldalszám	Sor	Hibás	Javitott
40.	7.	Edényeként	Edényenként
42.	4.	$0,25 \times 10^{-4}$ M	$0,25 \times 10^{-4}$ Mól
67.	A 6. táblázat utolsó két sora pótolva:		
	3×10^{-6}	- - - -	98 ^{ab} 102 ^b
	10^{-6}	- - - -	105 ^a 118 ^a
69.	11.	58 illetve 21 %	21 illetve 58 %
69.	12.	/2,3 ; 0,8/	/0,8 ; 2,3/