

MECHANIZMY ÚČINKU HERBICIDŮ A PROJEVY JEJICH PŮSOBNÍ NA ROSTLINY

Inhibitory fotosyntézy

HERBICIDE MODE OF ACTIONS AND SYMPTOMS OF PLANT INJURY BY HERBICIDES:
INHIBITORS OF PHOTOSYNTHESIS

Miroslav Jursík, Josef Soukup, Veronika Venclová, Josef Holec, Jiří Andr – Česká zemědělská univerzita v Praze

Při fotosyntéze je transformována energie slunečního záření za účasti vody a CO₂ na energii chemických vazeb sacharidů. Všechny reakce spojené s fotosyntézou probíhají ve

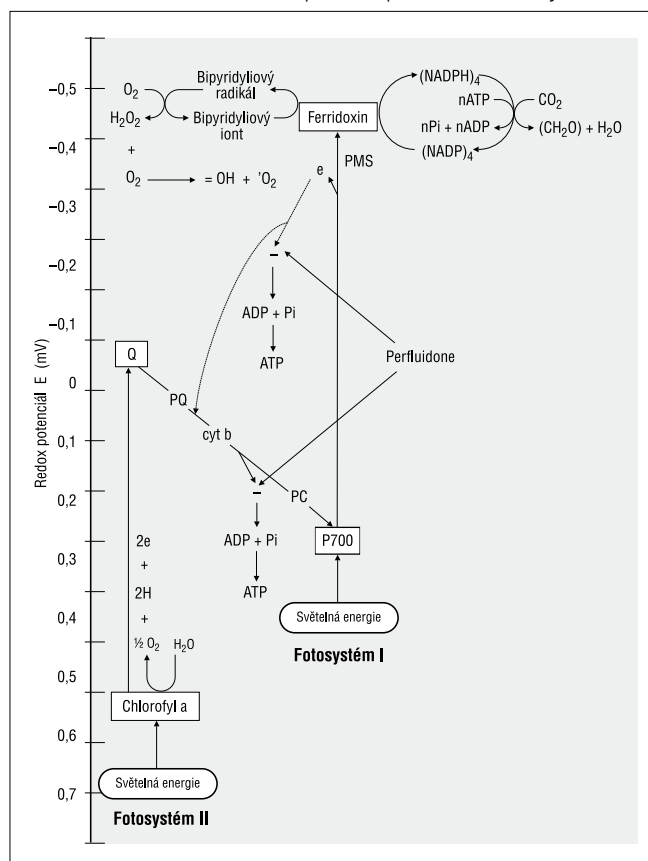
Tab. 1. Členění inhibitorů fotosyntézy podle místa působení (tučně jsou označeny herbicidy používané v cukrovce)

Herbicidní skupina	Chemická skupina	Účinná látka	Obchodní název
PS II inhibitory (A)	Triaziny	atrazine	Atralex, Gesaprim
		cyanazine	Bladex
		terbutylazine	Click, Gardoprim, Lumax, atd.
		hexazinone	Velpar
		terbutryn	Topogard
		prometryn	Gesagard
	Triazinony	metribuzin	Sencor, Metriphar, Mistral, atd.
		metamitron	Goltix, Mitra, Tornado, Golatron
	Uracily	lenacil	Venzar
	Fenylkarbaniláty	phenmedipham	Betasana, Fenifan, Betanal, Duofan, Kompakt Stefes, Kontaktwin, Mix Double, Powertwin, Synbetan Duo, Tandem, atd.
desmedipham		Betanal, Demifan, Synbetan D, Kompakt Stefes, Kontaktwin, Mix Double, Synbetan Duo, atd.	
Pyridazinony	chloridazon	Pyramin, Burex, Flirt	
PS II inhibitory (B)	Substituované močoviny	linuron	Afalon, Linurex
		isoproturon	Arelon, Tolkán, Cougar, Maraton, atd.
		chlorotoluron	Lentipur, Syncuran, Tolurex, atd.
		dimefuron	Pradone
PS II inhibitory (C)	Benzothiadizoly	bentazone	Basagran
	Nitrily	bromoxnil	Pardner, Bromotril
	Fenylpyridaziny	pyridate	Lentagran
PS I inhibitory	Bipyridyly	paraquat	Gramoxone
		diquat	Reglone

specializovaných strukturách chloroplastů. K primárním pochodům fotosyntézy patří štěpení vody (fotolýza) a na ni navazující necyklické a cyklické elektron-transportní reakce, tvorba NADPH, ATP a uvolnění O₂. V temnostní fázi (Calvinově cyklu) pak probíhá enzymatická reakce s využitím NADPH a ATP k fixaci CO₂ na organický substrát za vzniku jednoduchých sacharidů.

Všechny herbicidy inhibující fotosyntézu působí pouze na primární procesy, které probíhají na lipoproteinových thylakoidních membránách chloroplastů, kde jsou lokalizovány dva druhy reakčních center: fotosystém I, kde probíhá cyklická fotofosforylace a fotosystém II (necyklická fotofosforylace). Obě reakční centra poutají sluneční energii prostřednictvím chlorofylu a excitované elektrony pak putují přes systém přenašečů. Na jejich místo se dostávají volné elektrony, uvolněné při fotolýze vody, zatímco protony jsou „pumpovány“ za thylakoidní membránu a později využity ke vzniku NADPH a ATP. Herbicidy

Obr. 1. Schéma elektron-transportních pochodů ve fotosystému I a II



inhibující proces fotosyntézy narušují právě transportní pochody, případně syntézu pigmentů, které se na těchto procesech podílejí.

Působení herbicidu na reakce probíhající v Calvinově cyklu není výhodné ze dvou důvodů. Zaprvé, nejedná se o energetické reakce, jejichž narušení by vedlo k rozpadu buněčných membrán a zadruhé, enzymy podílející se na reakcích Calvinova cyklu jsou obsaženy v buňkách v relativně velkém množství. Aby byl herbicid úspěšný (účinný), musí blokovat enzym, který je v rostlinných buňkách ve velmi malém množství (pak postačuje jeho nízká dávka). Například klíčový enzym Calvinova cyklu, který katalyzuje reakci mezi CO_2 a ribulosou 1,5-bisfosfátem, je ribuloso 1,5 bisfosfát carboxylaza-oxygenáza (Rubisco), který je považován za nejhojnější enzym na Zemi a jeho blokování herbicidem by proto byla málo efektivní (1).

Inhibitory fotosystému II (PS II inhibitory)

Fotosystém II (PS II) je lokalizován v granálních (přítisknutých) membránách thylakoidů, které nemají styk se stromatem. Hlavní část PS II je tvořena multi-proteinovým komplexem, skládajícím se ze šesti integrálních a třech periferních proteinů. Vlastní reakční centrum tvoří dva integrální proteiny označované jako D1 a D2. Na ně je rovněž navázána jedna molekula chlorofylu-a (Chl-a) a dalších 50 molekul Chl-a tvoří anténu reakčního centra. V PS II je přítomno trvale několik přenašečů elektronů (feofytin, plastochinony Q_A a Q_B), které transportují uvolněné elektrony, jejichž energie je využívána k vytvoření protonového gradientu, který např. pohání syntézu ATP z ADP (obr. 1.).

Herbicidey inhibující PS II zamezují přenosu elektronů přes thylakoidní membránu chloroplastů v PS II, které se uvolňují při fotolýze vody, přes plastochinon Q_B v integrálním proteinu D1. Volné elektrony se hromadí a vzniklá energie je absorbována chlorofylem a karotenoidy, v důsledku čehož dochází k jejich fotooxidaci (chlorózy listů). Volná energie dále iniciuje tvorbu chlorofylových tripletů, které reagují s O_2 za vzniku jednomocných kyslíkových radikálů (1), které způsobují destrukci lipidových membrán (peroxidace), vylití obsahu buněk do mezibuněčných prostorů a následně desikaci pletiv (nekrózy listů). Ačkoliv je tedy blokován proces fotosyntézy, citlivé rostliny nejsou poškozovány vyhladověním (to by se projevilo až za delší dobu). Vzhledem k vysoké frekvenci mutací genů kódujících strukturu proteinů v PS II jsou poměrně hojné případy rezistence různých plevelů k těmto herbicidům.

Všechny herbicidey z této skupiny narušují proces fotosyntézy v PS II působením na stejný thylakoidní protein (D1). Rozlišujeme však tři různá vazebná místa (tab. I.). Populace rezistentní k herbicidu s vazebným místem A mohou být potlačovány herbicidey s vazebným místem B či C, přestože působí na stejný enzym. PS II je inhibován poměrně velkým množstvím účinných látek, které náleží do několika chemických skupin (tab. I.). Z hlediska způsobu příjmu, translokace

Obr. 2. Poškození pletiv rostliny bramboru způsobené mrazem



Obr. 3. Poškození plevelů linuronem (Afalon) 10 dní po postemergentní aplikaci



Obr. 4. Poškození cukrovky způsobené triazinovým herbicidem



Obr. 5. Poškození kukuřice způsobené bromoxynilem (Pardner) bývá časté při aplikaci za vyšších teplot (>22°C) a vyšší intenzitě slunečního svítu



Obr. 6. Poškození kukuřice způsobené postemergentním ošetřením linurom (Afalon), který je určený pouze pro preemergentní použití



Obr. 7. Poškození slunečnice způsobené postemergentním ošetřením linurom (Afalon), který je určený pouze pro preemergentní použití



i chování v prostředí lze PS II inhibitory rozdělit na dvě odlišné skupiny:

- herbicidy působící přes půdu,
- herbicidy s převažujícím listovým příjmem.

Herbicidy působící přes půdu

Triaziny (v ČR registrován již pouze *terbutylazine*), triazinony (*metribuzin*, *metamitron*), uracily (*lenacil*), substituované močoviny (*linuron*, *isoproturon*, *chlortoluron* atd.) a pyridazinony (*chlolidazon*) jsou herbicidy určené k preemergentní, případně časné postemergentní aplikaci v řadě plodin. Jsou přijímány kořeny i listy rostlin, převažuje však kořenový příjem. Účinkují pouze na klíčící plevely, případně na plevely v raných růstových fázích (děložní listy, maximálně 1 pár pravých listů). V rostlině jsou rychle transportovány xylémem (transpirační proud) do nejmladších částí rostliny. Listová aplikace má pouze omezený kontaktní účinek.

Přestože se jedná primárně o preemergentní herbicidy, plevely jsou zasaženy až po vzejití, v době, kdy přejdou na autotrofní výživu. Příznaky poškození se proto začínají projevovat, až když vzcházející rostliny začnou asimilovat. Chlorózy a nekrózy listů se objevují nejprve na starších listech a postupují k vegetačnímu vrcholu. V důsledku porušení buněčných membrán dojde nakonec k naprostému vyschnutí pletiv citlivých rostlin. Obdobné příznaky poškození lze pozorovat u rostlin poškozených mrazem, kdy dochází rovněž k poškození buněčných membrán (obr. 2.).

Herbicidy z této skupiny se vyznačují poměrně dlouhou perzistencí v půdě, mezi jednotlivými účinnými látkami však existují významné rozdíly. Např. poločas rozpadu *lenacilu* je 80 až 150 dní (2), *atrazinu* asi 60 dní (3), zatímco poločas rozpadu *metamitronu* je jen asi 10 dní (4). Perzistence triazinů v půdě vzrůstá se vzrůstajícím pH, naopak perzistence *lenacilu* je v zásaditějších půdách kratší (2). Většina těchto herbicidů je velmi pomalu degradována půdní mikroflórou, mohou kontaminovat podzemní vody, zejména na lehkých půdách a na pozemcích s vysokou hladinou spodní vody. V zemích EU jsou triaziny a substituované močoviny postupně vyřazovány ze seznamů registrovaných přípravků z důvodu vysoké pohyblivosti v půdě a perzistence v prostředí, v celosvětovém měřítku se však z důvodu širokého spektra účinku a vysoké selektivity k plodinám stále masově používají. Triazinony, uracily a pyridazinony mají sice příznivější ekotoxický profil (5), nicméně i tyto herbicidy by mohly být v budoucnu vyškrtuty ze seznamu registrovaných přípravků ČR.

Selektivita kulturních rostlin k těmto herbicidům je způsobena především odlišným metabolismem (rychlá konjugace, oxidace, deaminace, dekarboxylace, hydroxylace a hydrolýza). Mnoho kulturních rostlin produkuje enzym glutathion-S-transferázu, který přetváří triaziny na neúčinné metabolity. Tolerance některých plevelných či kulturních rostlin k substituovaným močovinám a některým uracilům je založena

na odlišném místě dopadu (tzv. poziční selektivita), většinou tedy na hlubším setí nebo výsadbě plodiny – proplavení těchto herbicidů do spodnějších vrstev půdního profilu (lehčí půdy) pak může způsobit silné poškození plodiny.

Herbicidy obsahující účinnou látku *terbutylazin* (Click) jsou v posledních letech v ČR široce používány k preemergentnímu či časnému postemergentnímu ošetření kukuřice proti dvouděložným plevelům, oblíbenost této účinné látky nejlépe dokumentuje množství registrovaných širokospektrálních směsných kukuřičných herbicidů obsahujících tuto úč. látku (Gardoprim, Lumax, Click Plus, Guardian Extra atd.). Herbicidy obsahující úč. látku *linuron* (Afalon a Linurex) se používají k preemergentnímu ošetření v řadě plodin (obilniny, kukuřice, brambory, slunečnice, luskoviny, atd. – obr. 3.), za sucha se však účinnost těchto přípravků prudce snižuje. *Isoproturon* (Arelon, Tolkan atd.) a *chlortoluron* (Lentipur, Tolurex, atd.) jsou u nás využívány především k regulaci chundelky metlice a citlivých dvouděložných plevelů (ptačinec obecný, heřmánky, některé brukvovité plevele atd.) v obilninách, přičemž jsou součástí mnoha širokospektrálních směsných přípravků (Maraton, Cougar, Herbaflex atd.) určených k časně postemergentní aplikaci. Herbicidy obsahující účinnou látku *metribuzin* (Sencor, Mistral atd.) jsou u nás nejčastěji používány k preemergentní či časně postemergentní regulaci dvouděložných plevelů v porostech brambor, přestože je možné i jejich použití v jiných plodinách.

Herbicidy obsahující účinné látky *metamitron* (Goltix, Mitra atd.) a *chlorigazon* (Pyramin, Flirt atd.) jsou určeny především do řepy (cukrové, krmné i salátové). Selektivita těchto herbicidů k řepě je poměrně vysoká, především účinná látka *metamitron* nezpůsobuje obvykle výraznější poškození cukrovky, potažmo snížení výnosu ani při trojnásobném předávkování (6). Tyto herbicidy je proto možné v cukrovce použít ve všech postemergentních aplikačních termínech (T1–T3), preemergentně i před setím se zapravením do půdy (za sucha). Herbicid Venzar (*lenacil*) je rovněž cukrovkový herbicid, který se však používá pouze postemergentně v T2 a T3 termínu ošetření za účelem posílení a prodloužení reziduálního působení na plevele.

U mnoha plevelů, především u merlíku bílého, se však díky masivnímu používání této skupiny herbicidů vyvinuly rezistentní populace, které mohou být příčinou selhání účinnosti těchto herbicidů nejen v cukrovce (7).

Herbicidy s převažujícím listovým příjmem

Benzodiathiazoly (*bentazone*), nitrily (*bromoxynil*), fenylypyridaziny a fenyلكarbaniláty (*phenmedipham*, *desmedipham*) jsou kontaktní herbicidy, které v rostlině nejsou rozváděny cévními svazky. Dobrá účinnost těchto herbicidů je podmíněna dokonalým zasažením celého povrchu nadzemní části citlivých plevelů. Již několik dní po aplikaci se na listech citlivých dvouděložných plevelů začnou mezi nervaturou tvořit chlorózy a následně listy od okrajů nekrotizují. V důsledku porušení buněčných stěn dojde nakonec k naprosté desikaci citlivých rostlin. Rychlost vnějších projevů působení významně ovlivňuje teplota a vlhkost vzduchu.

Tyto herbicidy mají relativně krátkou perzistenci v půdě, kde jsou rozkládány zejména bakteriemi (nižší zatížení prostředí).

Obr. 8. Poškození citlivé odrůdy brambor způsobené postemergentním ošetřením účinnou látkou metribuzin (Sencor)



Obr. 9. Desikace porostu brambor úč. látkou diquat (Reglone) je velmi rychlá, především při vyšší intenzitě slunečního svitu (1 den po aplikaci)



Obr. 10. Rostliny cukrovky zasažené účinnou látkou diquat (Reglone) obvykle rychle regenerují (5 dní po aplikaci)



Herbicidy obsahující účinnou látku *bentazone* (Basagran) se používají k postemergentnímu ošetření brambor, obilnin, kukuřice, některých luskovin a dalších plodin proti jednoletým dvouděložným plevelům, které by v době aplikace měly mít 2–6 pravých listů. Herbicidy obsahující účinnou látku *bromoxynil* (Pardner) jsou v České republice registrovány k postemergentnímu ošetření kukuřice a obilnin proti jednoletým dvouděložným plevelům. Na citlivé plevele působí až do fáze 8 pravých listů a používají se proto především jako partneři do TM kombinací v kukuřici, kde se posiluje účinnost sulfonylmočoviny na merlík bílý, opletku obecnou a další odolnější dvouděložné plevele.

Desmedipham a *pbenmedipham* jsou základními úč. látkami při regulaci dvouděložných plevelů v cukrovce. Používají se obvykle ve sledu několika ošetření (3–5), kdy volba dávky je závislá na růstové fázi cukrovky a plevelů. Trávovité plevele nejsou těmito účinnými látkami obvykle potlačovány dostatečně. Selektivita těchto herbicidů k cukrovce je velmi závislá na růstové fázi cukrovky a počasí (především teplotě a slunečním svitu) při aplikaci. Z tohoto hlediska je vhodné (především v raných růstových fázích cukrovky) aplikovat spíše nižší dávky v kratších intervalech (8, 9). I při dodržení zásad pro správnou aplikaci těchto herbicidů však dochází u cukrovky bezprostředně po aplikaci k inhibici fotosyntézy z 30–50 %, přičemž plná fotosyntetická aktivita se vrací až několik dní po aplikaci (10).

Poškození cukrovky, slunečnice, kukuřice a brambor PS II inhibitory je zdokumentováno na obr. 4. až obr. 8.

Inhibitory fotosystému I (PS I inhibitory)

Fotosystém I (PS I) se nachází na částech thylakoidních membrán, které přímo komunikují se stromatem. Reakční centrum PS I je tvořeno multiproteinovým komplexem. Ten obsahuje především dva velké polypeptidy (Ia, Ib), které na sebe vážou ionizovatelnou molekulu Chl-a (tzv. aktivní chlorofyl). K proteinům reakčního centra je připojeno až okolo 140 dalších molekul Chl-a, které s několika molekulami karotenoidů vytváří tzv. anténu reakčního centra. V PS I dochází k poutání volných elektronů vzniklých v PS II na NADP⁺ (necyklická cesta) nebo excitací Chl-a (cyklická cesta) přes několik přenašečů. Konečným produktem této redukční reakce je NADPH (obr. 1.).

Herbicidy z této skupiny – dvojmocné kationty bipyridylů (*paraquat* a *diquat*) zachycují volné elektrony putující řetězcem přenašečů (nejspíše F_AF_B, které jsou lokalizovány na stromatální straně thylakoidní membrány) a vznikají volné radikály. Tyto radikály nejsou pro rostliny toxické, jsou však nestabilní a v přítomnosti O₂ a H₂O autooxidují. Při této reakci je redukován O₂ na superoxidový iont. Ze vzniklých aniontů se enzymaticky (superoxid-dismutáza/SOD) velmi rychle tvoří hydrogen peroxid. Superoxidové anionty reagují s hydrogen peroxidy

za vzniku nestabilních hydroxylových radikálů. Tyto nestabilní hydroxylové radikály reagují s mastnými kyselinami v buněčných membránách (peroxidace lipidů), následkem čehož dojde k porušení membrány a obsah buněk se vylévá do mezibuněčných prostorů (1).

Paraquat (Gramoxone) a *diquat* (Reglone) jsou neselektivní kontaktní herbicidy, které se používají většinou k předsklizňové desikaci (obr. 9.), nebo k likvidaci nežádoucí vegetace před výsevem či výsadbou. Jsou v rostlině špatně translokovány, k dosažení dobré účinnosti je proto nutné dokonalé zasažení plevelů, resp. plodiny (větší dávka postřikové jichy a jemnější kapičky). Příjem herbicidu bývá vyšší při absenci světla (podvečerní aplikace). Potlačeny jsou jen nadzemní části rostlin, vytrvalé plevele proto mohou celkem snadno regenerovat. Trávy jsou citlivé pouze v raných růstových fázích. Nedisociovatelná smáčedla a olejové adjuvanty výrazně zvyšují příjem těchto herbicidů.

Příznaky poškození se na zasažených pletivech objevují velmi brzy. Již 1–2 hodiny po aplikaci dochází k praskání buněčných membrán a pletiva jsou nasáklá cytoplazmatickým roztokem, následně zasažená pletiva hnědnou a zasychají (obdobně jako při poškození pletiv mrazem). K úplné desikaci dochází během 1–3 dnů. Vyšší intenzita osvětlení podporuje účinnost těchto herbicidů. Úlet na sousední citlivé plodiny se projevuje chlorotickými a nekrotickými skvrnkami na zasažených listech, mladé rostliny však snadno regenerují, takže poškození sousedních porostů obvykle nemívá fatální následky (obr. 10. až obr. 12.).

Molekuly bipyridylů v půdě výrazně disociují (oba herbicidy jsou formulovány jako soli (dichloridy, resp. dibromidy) a jsou proto velmi silně a nevratně adsorbovány půdními koloidy. Taktéž mikrobiálně jsou velmi rychle degradovány, nevykazují proto téměř žádnou půdní aktivitu.

Práce vznikla za podpory projektu MSM 6046070901 a NAZV QH71254.

Souhrn

Všechny herbicidy inhibující fotosyntézu působí pouze na primární procesy, které probíhají na lipoproteinových tylakoidních membránách chloroplastů, kde jsou lokalizovány dva druhy reakčních center (fotosystém I a II).

Triaziny, triazinony, uracily, substituované močoviny a pyridazinony jsou herbicidy určené k preemergentní, případně časně postemergentní aplikaci v řadě plodin. Jsou přijímány kořeny i listy rostlin, převažuje však kořenový příjem. Účinkují pouze na klíčící plevele, případně na plevele v raných růstových fázích. V rostlině jsou rychle transportovány xylémem (transpirační proud) do nejmladších částí rostliny. Listová aplikace má pouze omezený kontaktní účinek.

Benzodiathiazoly, nitrily, fenylpyridaziny a fenylkarbaniláty jsou kontaktní herbicidy, které v rostlině nejsou rozváděny cévními svazky. Již několik dní po aplikaci se na listech citlivých plevelů začnou mezi nervaturou tvořit chlorózy a následně listy odokrají nekrotizují. Rychlost vnějších projevů působení významně ovlivňuje teplota a vlhkost vzduchu.

Paraquat a *diquat* jsou neselektivní kontaktní herbicidy, které se používají většinou k předsklizňové desikaci, nebo k likvidaci nežádoucí vegetace před výsevem či výsadbou. Cévními svazky nejsou rozváděny (pouze kontaktní účinek). Příjem herbicidu bývá vyšší při absenci světla (podvečerní aplikace).

Klíčová slova: mechanismus působení herbicidů, místo působení herbicidů, inhibitory fotosyntézy, cukrovka, fytoxicita.

Obr. 11. Poškození hrachu účinnou látkou diquat (Reglone) – také hrách velmi rychle regeneruje (5 dní po aplikaci)



Obr. 12. Přestože se diquat (Reglone) běžně používá k desikaci brambor, mladé rostliny brambor dokáží velmi dobře regenerovat, proto mohou být při desikaci problémy s obrůstáním u nevyzrálých porostů



Literatura

1. READE P. H., COBB A. H.: *Herbicides: Mode of Action and Metabolism*. In: NAYLOR, R. E. L. *Weed Management Handbook*. British Crop Protection Council, Blackwell Science, Oxford, 2002.
2. ZHANG M. L. ET AL.: Lenacil degradation in the environment and its metabolism in the sugar beets. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 47, 1999 (9), s. 3843–3849.
3. AHRENS W. H.: *Herbicide handbook*. Weed Science Society of America, 1994.
4. VISCHETTI C. ET AL.: Transformation of metatritron in a sandy clay loam soil. *Agronomie*, 19, 1999 (6), s. 477–481.
5. CUEVAS M. V. ET AL.: Chloridazon and lenacil dissipation in a clayey soil of the Guadalquivir river marshes (southwest Spain). *Agriculture Ecosystems & Environment*, 124, 2008 (3/4), s. 245–251.

6. BOSAK P., LAJOS K., LAJOS M.: Phytotoxicity studies in sugar beet. *Novenytermeles*, 50, 2001 (1), s. 61–69.
7. DE MAREZ T. ET AL.: Monitoring for resistance to metatritron in *Chenopodium album*. *J. Plant Dis. Prot.*, 115, 2008 (Special Issue 21), s. 85–89.
8. NORRIS R. F.: Sugar-beet tolerance and weed-control efficacy with split applications of phenmedipham plus desmedipham. *Weed Research*, 31, 1991 (6), s. 317–331.
9. JURSIK M., SOUKUP J., HOLEC J.: Regulace plevelů v cukrovce. *Listy cukrov. řepář.*, 124, 2008 (7/8), s. 207–210.
10. PRODOEHL K. A., CAMPBELL L. G., DEXTER A. G.: Phenmedipham + desmedipham effects on sugar-beet. *Agronomy Journal*, 84, 1992 (6), s. 1002–1005.

Jursík M., Soukup J., Venclová V., Holec J., Andr J.: Herbicide mode of actions and symptoms of plant injury by herbicides: Inhibitors of photosynthesis

All photosynthesis inhibiting herbicides act only against primary processes that are localised on lipoprotein thylacoid membranes with two reaction centers (photosystem I and II).

Triazines, triazinones, uracils, substituted ureas, and pyridazinones are herbicides for pre-emergent or early post-emergent applications in a wide range of crops. These herbicides are uptaken both by roots and leaves with root uptake being prevalent. They are efficient only against emerging weeds or against weeds in early growth stages. In plant, they are transported rapidly by xylem (transpiration flux) into the youngest parts of the plant. Foliar application shows only limited contact efficacy.

Benzodiathiazoles, nitrils, phenylpyridazines, and phenylcarbanilates are contact herbicides that are not transported by plant vascular system. Already few days after application chloroses between veins can be found on leaves of sensitive weeds and subsequently leaves necrotise from the edge. The speed of occurrence of external symptoms of herbicide activity is significantly influenced by air temperature and moisture.

Paraquat and diquat are non-selective contact herbicides that are used mostly for pre-harvest desiccation of crop canopy or for weed management before sowing or planting. They are not transported by vascular system showing contact effect only. Uptake of these herbicides is in general higher by the absence of light (early evening applications).

Key words: herbicide mode of action, herbicide site of action, inhibitors of photosynthesis, sugar beet, phytotoxicity.

Kontaktní adresa – Contact address:

Ing. Miroslav Jursík, Ph. D., Česká zemědělská univerzita, Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů, Katedra obecné produkce rostlinné, Kamýčká 957, 165 21 Praha 6 Suchbát, Česká republika, e-mail: jursik@af.czu.cz