

除草剂安全剂作用机制研究进展

刘玉琛, 叶 非*

(东北农业大学理学院, 哈尔滨 150030)

摘要 除草剂安全剂在不影响除草剂对靶标杂草活性的前提下可选择性地保护作物免受除草剂的伤害。本文通过讨论安全剂对植物体内除草剂各种生理生化过程的影响,阐述了安全剂作用机制的研究。

关键词 安全剂; 除草剂; 活性; 作用机制

中图分类号

Advances in the research of the mechanisms of herbicide safener

Liu Yuchen, Ye Fei

(College of Science, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract Herbicide safeners selectively protect crop plants from herbicide damage without reducing activity in target weed species. This paper elucidated potential mechanisms of the action of herbicide safeners by discussing emphazely that safeners interfered with all kinds of biochemical and physiological processes of herbicides in the plants.

Key words herbicide safener; herbicide; activity; mechanism

除草剂安全剂在不影响除草剂对靶标杂草活性的前提下可选择性地保护作物免受除草剂的伤害。1947年,2,4-D和2,4,5-T除草剂之间拮抗作用的偶然发现,使化学除草剂安全剂的应用研究与商业开发获得了飞速发展,并产生了相当大的商业利益和探索研究的动力。早期发现的化合物在谷类作物(玉米、高粱和水稻等)中表现出典型的活性,在芽前应用于作用方式均较窄的除草剂(硫代氨基甲酸酯和氯代乙酰胺类除草剂等),随着对芽后除草剂处理和高活性除草剂使用的研究,产生了保护禾谷类作物的安全剂并且已商品化,使许多除草剂的应用更加广泛。虽然化学安全剂的使用为提高除草剂的选择性提供了简单、实际、高效的方法,但由于除草

剂—作物—安全剂体系相互作用的复杂性,因此,对于安全剂作用机制的探讨至今尚无明确的结论。近年来,随着化学领域各种分离、纯化等技术的快速发展和提高,科学家们从多个不同的角度对安全剂的作用机制进行了深入探索,以揭示安全剂作用机制的本质。本文论述了国内外安全剂对作物作用和影响的研究与进展。

1 安全剂对除草剂吸收或传导的影响

某些除草剂及其安全剂在植物的胚芽鞘上有相同的吸收位点,因而人们据此推测安全剂可能通过降低除草剂的吸收或传导发挥解毒作用。Ezra等提出某些除草剂及其安全剂的结构相似性将会导致

收稿日期: 2007-05-04 修订日期: 2007-10-21

基金项目: 国家自然科学基金(30171069);黑龙江省自然科学基金(B200602);哈尔滨市科技创新人才研究专项资金(2006RFXN005);黑龙江省教育厅科学技术研究项目(11521038)

* 通讯作者 E-mail: yefei@neau.edu.cn

它们在活性吸收位点处的竞争^[1]。然而,一些研究发现,不同类型的安全剂对除草剂吸收和传导存在着降低、升高或无影响3种情况。如 Bunting 等利用¹⁴C示踪技术研究了双苯噁唑酸醚安全剂对甲酰胺磺隆吸收和传导的影响,结果表明双苯噁唑酸醚的安全作用机制与除草剂的吸收和传导无关^[2]。大多数研究者认为,除草剂的吸收和传导可能并不受安全剂的直接影响,之所以某些情况下观察到吸收被降低的现象,可能是安全剂与其他过程相互作用的结果。例如,解草胺腈(CGA-43089)降低了高粱胚芽鞘对异丙甲草胺(都尔)的吸收,这是因为它能防止异丙甲草胺破坏高粱幼苗叶片上的蜡质层,从而间接影响了高粱对异丙甲草胺的吸收。

Ketchersid 等观察到安全剂 CGA-43089 能诱发异丙甲草胺吸收缩减,归因于除草剂—作物体系被安全剂处理后蒸腾率降低所致^[3]。NA(萘二甲酸酐)处理后,咪草烟(imazethapyr)和 AC263222 从玉米根到玉米茎秆的传导缩减,可以认为是 NA 强化除草剂代谢而产生少移动的或几乎不移动的代谢物结果^[4]。E. P. Fuerst 和 G. L. Lamoureux 研究发现,BAS-145138 降低了玉米生长组织中吡唑草胺的含量,这种降低是吡唑草胺代谢加快和其传导、吸收减弱的共同作用结果^[5]。因此,目前普遍认为,安全剂对除草剂吸收和传导的影响结果不足以证明这是安全剂的重要作用机制。

2 安全剂对除草剂作用靶标位点的影响

安全剂通过影响除草剂的生理和生化过程,并在靶标位点对抗除草剂是安全剂作用机制的重要假说之一。研究已发现脂类的生物合成是硫代氨基甲酸酯和乙酰氯丙胺除草剂的一个作用位点。菌草敌(丙草丹)等硫代氨基甲酸酯类除草剂主要抑制植物叶绿体中饱和脂肪酸的生物合成,而萘二甲酸酐则能阻碍此种抑制作用,从而达到解毒的目的。丙草胺和异丙甲草胺会阻碍超长链的脂肪酸的合成或者阻碍饱和的脂肪酸合成水稻中的非脂类物质,解草啶和丙草胺一同施用就会消除这种阻抑作用;此外解草啶、解草啉和氟草肟(肟草安)也可消除这种阻碍^[6]。A. Baldwin 等研究表明二氯丙烯胺能对抗大麦中克草敌(克草猛)对脂肪酸链延长的抑制作用,却不能逆转野燕麦中的这种负面影响^[7-8]。

表皮蜡质层的降解增加了植物对抗外界压力的

脆弱性,并且表皮蜡质层降解之后由于蒸发速率的提高也造成了植物从土壤中吸收除草剂量的增加。在玉米中,安全剂和除草剂以相反的方式干扰外皮生成,因而保护了玉米的角质蜡质层。例如,菌草敌可引起玉米叶表面蜡质发生明显的聚合作用,造成大面积角质层裸露,增强了蒸腾作用;而二氯丙烯胺(R-25788)能阻止此种聚合作用,防止植物蒸腾作用增强。除草剂对表皮蜡质层的降解作用也能被 NA、解草啶和 AD67 以及肟醚类安全剂所拮抗^[9]。

人们早已发现二氯丙烯胺能对抗玉米中 EPTC 对蛋白合成的阻抑。Han 和 Hatzios 也证明,安全剂降低了水稻中由丙草胺引起的对缬氨酸合成蛋白过程的阻抑作用^[10]。安全剂二氯丙烯胺不能改变氯磺隆对 ALS(乳酸乙酰合成酶)的抑制作用,但可增加玉米根部、芽和茎秆组织中的 ALS 活性,足以部分抵消除草剂的抑制作用。NA 通过提高 ALS 活性可保护大豆免受氟嘧磺隆的药害。一些关于磺酰脲类除草剂的代谢以及咪唑啉酮对 ALS 影响的研究表明:安全剂保护玉米免受这些除草剂的药害是通过增加它们的代谢解毒速率来实现的,如 Pontzen 的研究证明小麦中解草啶对丙苯磺隆的代谢速率要比不用安全剂时大约提高3倍^[11]。

3 安全剂对作物 P450 酶诱导代谢的影响

作物和杂草通过特异性酶促反应对抗除草剂的解毒能力并不相同,人们认为这是决定商业化除草剂选择性的关键因素。在除草剂和其他异源物质代谢和解毒过程中,微粒体 P450 单氧酶(P450s)是植物体内功能最广泛的一类酶。它能催化多种化合物发生氧化作用,无论是在异源底物的解毒代谢中,还是在内源底物的调控代谢中都具有同样的重要性。在受保护草本作物对氯乙酰胺类、芳基苯氧酸酯类、磺酰脲类、咪唑啉酮类和磺酰胺类除草剂的代谢解毒过程中,安全剂诱导了多种植物 P450s 的活性。安全剂增强了各种草本作物对除草剂初级代谢作用过程中所涉及的芳基羟基化作用、环甲基羟基化作用、N—脱甲基化作用、O—脱甲基化作用等^[12]。NA 和其他一些安全剂都是通过诱导能快速代谢相应除草剂的 P450s 而起到保护作用的。F. Deng 和 Min Soo Yun 等人分别研究表明,水稻细胞色素 P450 介导的 O—脱甲基作用在苄嘧磺隆和吡嘧磺隆代谢中起着重要作用,并且安全剂 NA 可诱导上

述体系中 P450s 的活性提高^[12-13]。

Ralston 等分离表征了玉米中安全剂诱导的 P450 基因启动子,并在酵母中表达了被诱导的两种玉米 P450s(CYP72A5 和 CYP81A2)的编码区。该研究的体外代谢化验结果显示:CYP72A5 能代谢除草剂异恶草松(广灭灵)和杀虫剂马拉硫磷;CYP81A2 能代谢灭草松、绿麦隆和马拉硫磷^[14]。T. Yamada 等人从 2,4-D 处理的培育烟草细胞中分离出 4 种 cDNA 克隆体,并对这些新的 P450 品种进行了基因编码。RNA 印迹分析显示:与 CYP71A11、CYP81B2、CYP81C1 和 CYP81C2 基因相对应的 mRNA 水平在用 2,4-D 处理后有着不同程度的增加;CYP71A11、CYP81C1 和 CYP81C2 基因的 mRNA 水平在用 NA、水杨酸处理后也都增加。他们指出:CYP71A11、CYP81C1 和 CYP81C2 是除草剂安全剂的潜在作用靶标,而 CYP81B2 和 CYP71A11 参与了绿麦隆的代谢;此外,2,4-D 和 NA 不仅影响异源物质的代谢,而且也影响烟草细胞中的水杨酸依赖反应^[15]。最近,S. Kandel 等在克隆表征 CYP709C1 的研究中,也涉及 NA 对 CYP709C1 转录产物聚积的影响^[16]。目前人们已获悉超过 400 个高等植物的 P450s 基因序列,但有关除草剂解毒作用和安全剂调控作用中的 P450s 的基因编码还知之甚少,安全剂通过调控植物 P450s 活性来促进除草剂代谢解毒的分子作用机制仍然缺乏相应的研究。

4 安全剂对作物谷胱甘肽-S-转移酶的影响

安全剂通过诱导谷胱甘肽-S-转移酶(GSTs)的活性增强乙酰氯苯胺和硫代氨基甲酸酯类除草剂的谷胱甘肽轭合代谢作用,从而达到解毒的目的。GSTs 的作用是在受保护作物中催化谷胱甘肽的轭合,植物中包含多种形式的 GSTs,它们在安全剂控制下具有可变底物特异性和诱导性。GST 同工酶及其基因的酶学和分子遗传学研究主要在玉米中进行,而在小麦、高粱和水稻以及其他作物中的研究相对较少。Cole 等人发现安全剂解草啶能增强小麦对除草剂的耐性,是因为 3 种 GST 的同功酶催化了噁唑禾草灵与谷胱甘肽的轭合作用^[17]。在用二氯丙烯胺、解草啶(解草酮)、解草胺和解草啶预处理的玉米、水稻和高粱中,安全剂通过诱导 GSTs 活性和提高除草剂与谷胱甘肽轭合的解毒率,提高了作物

对氨基甲酸酯和乙酰氯苯胺的耐性。L. Scarponi 等研究证明解草啶能提高水稻中丙草胺的解毒率是由于 GSTs 的活性表达被增强,而 GSTs 的活性表达增强归因于蛋白中酶量增加和对丙草胺更敏感的同工酶的诱导作用^[18]。虽然解草啶、解草酯、解草啶醚、解草啶和氟草胺都能大大提高 GSTs 对标准底物 1-氯-2,4-二硝基苯(CDNB)的活性,但是在实际的除草剂-作物体系中,解草啶和解草啶醚能提高玉米中 GSTs 对特丁津的活性,而解草酯、解草啶醚和氟草胺能够提高小麦中 GSTs 对丁草胺的活性^[19]。Buono 等在无菌条件下从玉米的根部获得了非胚基因愈伤组织和体外再生组织,这两种组织中的 GST 同工酶的分离、纯化和表征给出了安全剂解草啶调控下除草剂代谢的重要信息。试验结果证明解草啶大大提高了 GST 对特丁津、异丙甲草胺和氟除草醚的活性^[20]。据报道,在玉米的 8 种 GST 同工酶中,有 2 种是安全剂诱导产生;而在小麦的 8 种二聚体 GST 同工酶中,有 5 种由安全剂诱导产生^[21]。目前,虽然已经获得苯磺酰胺安全剂能诱导玉米中 GSTs 和其他酶基因编码的表达^[22],但是,玉米中安全剂诱导 GST 活性增强的确切分子机制尚不清楚,仍需要进一步的研究来证实和表征安全剂诱导的 GSTs 同工酶。

5 安全剂对作物谷胱甘肽的影响

谷胱甘肽(GSH)在植物代谢解毒过程中是不可缺少的角色,而植物体内的硫同化作用直接关系到(GSH)的合成。氯乙酰胺类安全剂中的某些结构可以通过调控三磷酸腺苷(ATP)硫酸化酶和腺苷-5'-磷酸化硫酸(APS)磺基转移酶的活性来提升草本植物中的 GSH 水平,这两种酶是同化硫酸酯还原作用中的关键酶。二氯丙烯胺通过增强 ATP 硫酸化酶的活性来提升玉米和其他植物中的谷胱甘肽水平早已被证明。Farago 和 Brunold 的研究表明:二氯丙烯胺和解草啶在玉米中通过增强 ATP 硫酸化酶和 APS 磺基转移酶的活性来提升半胱氨酸和谷胱甘肽水平,并且两种安全剂对后者的活性影响要胜过前者^[23]。Hirase 等发现用解草胺、解草啶、解草啶和 NA 处理高粱种子后,高粱芽中半胱氨酸合成酶(CS)的活性增强,促进了半胱氨酸的合成^[24]。Carringer 等报道,二氯丙烯胺预处理的玉米根部,GSH 合成酶的活性并未得到明显的增加或减

少;但是在生物体外的试验中,该酶的活性却被二氯丙烯胺所提升,这些结果表明该酶具有一种可能的变构修饰剂^[25]。玉米中的谷胱甘肽轭合可能干扰了谷胱甘肽生物合成的正常调控,该调控是由 GSH 通过 γ -谷氨酰半胱氨酸合成酶(CGCS)的反馈抑制实现的。异源物质的谷胱甘肽轭合受限于 CGCS,并且超过了谷胱甘肽引起的反馈抑制,因此解草胺的轭合可能也受限于 CGCS,从而取代了 GSH 生物合成路径中的反馈调控^[26]。Tal 等报道了解草唑醚提升了小麦和大麦中 GSH 水平同时降低了半胱氨酸的水平,该安全剂可能也是干扰了 GGCS 的正常反馈抑制因而提高了 GSH 的产量^[27]。

GR(谷胱甘肽还原酶)是一种 NADPH-依赖酶,能催化被氧化的谷胱甘肽还原成 GSH。安全剂也可能通过间接诱导 GR 的活性提升受保护作物中的谷胱甘肽水平。在氟草胺保护的高粱、解草啶保护的水稻以及二氯丙烯胺和 MG-191 保护的玉米中,都证明了安全剂能诱导 GR 的活性^[28]。诱导 GR 的安全剂能维持被保护草本植物中 GSH/GSSG 的高比率,补偿 GSH 作为还原剂形成的 GS 与乙酰氯苯胺和磺化氧化硫代氨基甲酸酯类除草剂轭合,或者补偿 GSH 作为还原剂形成叶绿体中抗坏血酸—脱氢抗坏血酸氧化还原体系。

6 安全剂的其他影响

水解反应对某些除草剂的活化作用和解毒作用至关重要。酯制剂使许多酸性除草剂更容易渗透进入角质蜡质层,而植物细胞中酯的脱酯化作用可活化这些酸性除草剂。Hall 等研究报道,在小麦和马唐中,解草啶能增加噁唑禾草灵的脱酯化作用而生成噁唑酸;而在小麦中它能对除草剂有进一步的代谢解毒作用,即噁唑酸通过连锁的裂解作用被进一步代谢成 6-氯-2,6-二氯苯并噁唑-2-酯和 4-羟基-苯氧基丙酸。随后,这两部分又通过与谷胱甘肽或葡萄糖轭合而被进一步代谢^[29]。用安全剂 NA 处理的玉米中,噁吩磺隆脱酯化生成噁吩磺隆酸的能力被提升了 30%~50%^[30]。

在大多数除草剂被植物氧化代谢的过程中,芳基和烷基的羟基化产物都经历了快速的葡萄糖轭合,因此人们推测除草剂安全剂能够调节脲苷二磷酸葡萄糖转移酶(UDPG-GTs)的活性,以催化葡萄糖基化反应。Lamoureux 等研究证明:安全剂 BAS-

145138 通过提高除草剂羟基化作用、葡萄糖基化作用和谷胱甘肽轭合等代谢过程的速率,可以部分地保护玉米免受氯嘧磺隆的药害^[31]。Kreuz 等也报道了安全剂解草啶提高了芳氧基苯氧基丙酸酯类除草剂的羟基化反应和 O-葡萄糖基化反应的速率^[32]。Brazier 等报道了来自小麦中的两种 O-葡萄糖转移酶(OGTs)的纯化和表征。在小麦的幼芽与根部中,它们的活性能被解草啶和二氯丙烯胺所提升^[33]。但是,关于葡萄糖转移酶(GTs)被安全剂活化的细节研究还没未见成果。

有报道表明除草剂安全剂除了通过诱导各种酶使除草剂解毒之外,还能通过刺激防御系统提供保护作用^[34]。Iskren 等研究发现,苯脲类细胞分裂素 4PU-30 能够降低草甘膦对玉米的氧化损伤。植物激素 4PU-30 与某些除草剂安全剂的作用方式相似,能够增加 GSH 的含量但是并不能影响 GST 的活性;在单独应用了 4PU-30 后,已经观察到过氧化氢含量增加。由于过氧化氢和谷胱甘肽参与细胞抗氧化系统的调控是众所周知的事实,因此, G. Iskren 等推测苯脲类细胞分裂素可能通过激活抗氧化防御系统来担当保护者的角色。然而,这需要对相关的其他除草剂、细胞分裂素和植物类别做出进一步调查^[35]。

7 结语

目前,虽然对安全剂的作用机制还没有给出确凿的解释,但是,植物解毒能力的增强与安全剂对 GSH 及相关酶体系的影响直接相关已成为大多数研究者的共识。现代科学技术的发展为安全剂的作用机制研究拓展了更大的空间,探索这些物质与安全剂之间的相互作用,在分子水平上对安全剂作用机制进行深入探讨已经指日可待。在除草剂和安全剂复杂的生理生化 and 分子相互作用中,详细剖析各种作用对安全剂活性的主次影响以及安全剂对除草剂环境归趋的影响也将成为后续的重要研究课题。

参考文献

- [1] EZRA G, KROCHMAL E, GRESSEL J. Competition between a thiocarbamate herbicide and herbicide protectant at the level of uptake into maize cells in culture[J]. Pestic Biochem Physiol, 1982, 18:107-112.
- [2] BUNTING J A, SPRAGUE C L, RIECHERS D E. Physiolog-

- ical basis for tolerance of corn hybrids to foramsulfuron[J]. Weed Science, 2004,52(5):711-717.
- [3] KETCHERSID M L, VIETOR D M, MERKLE M G. CGA-43089 effects on metolachlor uptake and membrane permeability in grain sorghum (*Sorghum bicolor*) [J]. J Plant Growth Reg, 1982(1):285-294.
- [4] DAVIES J, CASELEY J C, JONES O T G, et al. Mode of action of naphthalic anhydride as a safener for the herbicide AC263222 in maize[J]. Pesticide Science, 1998,52(1): 29-38.
- [5] FUERST E P, LAMOUREUX G L. Mode of action of the dichloroacetamide antidote BAS-145138 in corn[J]. Pestic Biochem Physiol, 1992,42:78-87.
- [6] WU J R, HWANG I T, HATZIOS K K. Effects of chloroacetanilide herbicides on membrane fatty acid desaturation and lipid composition in rice, maize, and sorghum[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2000,66(3): 161-169.
- [7] BALDWIN A, ROGERS H J, HARWOOD J L, et al. The inhibition of fatty acid elongation by pebulate can be effectively counteracted by the safener dichlormid[J]. Biochemical Society Transactions, 2000,28(6): 650-651.
- [8] BALDWIN A, ROGERS H J, FRANCIS D, et al. Fatty acid elongation is important in the activity of thiocarbamate herbicides and in safening by dichlormid[J]. Journal of Experimental Botany, 2003,54(385): 1289-1294.
- [9] DAVIES J, CASEKEY J C. Herbicide safeners: a review[J]. Pesticide Science, 1999,55(11): 1043-1058.
- [10] HAN S, HATZIOS K K. Physiological interactions between the herbicide pretilachlor and the safener fencloir on rice[J]. Pestic Biochem Physiol, 1991,29:270-280.
- [11] PONTZEN R. Propoxycarbazone-sodium (BAY MKH 6561): systemic properties and basis of selectivity in wheat [J]. Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer, 2002,55(1): 37-52.
- [12] DENG F, HATZIOS K K. Characterization of cytochrome P450-mediated bensulfuron-methyl O-demethylation in rice[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2003,74:102-115.
- [13] YUN M S, SHIM I S, USUI K. Involvement of cytochrome P-450 enzyme activity in the selectivity and safening action of pyrazosulfuron-ethyl[J]. Pest Management Science, 2001,57: 283-288.
- [14] RALSTON L J. Promoter analysis and herbicide metabolism capabilities of a safener-inducible cytochrome P450 from corn [D]. University of Kentucky, 2001:1-84.
- [15] YAMADA T, KAMBARA Y, IMAISHI H, et al. Molecular cloning of novel cytochrome P450 species induced by chemical-treatments in cultured tobacco cells[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2000,68(1): 11-25.
- [16] KANDEL S, MORANT M, BENVENISTE I, et al. Cloning, functional expression and characterization of CYP709C1, the first sub-terminal hydroxylase of long chain fatty acid in plants-Induction by chemicals and methyljasmonate[J]. Journal of Biological Chemistry, 2005,280(40): 35881-35889.
- [17] COLE D J, CUMMINS I, HATTON P J, et al. Glutathione transferases in crops and weeds[C]//HATZIOS K K. Regulation of Enzymatic Systems Detoxifying Xenobiotics in Plants. The Netherlands: Kluwer, 1997:139-154.
- [18] SCARPONI L, DEL BUONO D, VISCHETTI C. Effect of pretilachlor and fencloir on carbohydrate and protein formation in relation to their persistence in rice[J]. Pest Management Science, 2005,61(4): 371-376.
- [19] SCARPONI L, QUAGLIARINI E, DEL BUONO D. Induction of wheat and maize glutathione S-transferase by some herbicide safeners and their effect on enzyme activity against butachlor and terbuthylazine[J]. Pest Management Science, 2006, 62(10): 927-932.
- [20] BUONO D D, MICHELI M, SCARPONI L, et al. Activity of glutathione S-transferase toward some herbicides and its regulation by benoxacor in non-embryogenic callus and in vitro regenerated tissues of *Zea mays* [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2006,85(2): 61-67.
- [21] CUMMINS I, O'HAGAN D, JABLONKAI I, et al. Cloning, characterization and regulation of a family of phi class glutathione transferases from wheat [J]. Plant Molecular Biology, 2003,52(3): 591-603.
- [22] DENG F, HATZIOS K K. Characterization and safener-induction of multiple glutathione S-transferases in three genetic lines of rice[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2002,72(1):24-39.
- [23] FARAGO S, BRUNOLD C. Regulation of assimilatory sulfate reduction by herbicide antidotes[J]. Plant Physiol, 1990,94: 1808-1812.
- [24] HIRASE K, MOLIN W T. Effect of flurazole and other safeners for chloroacetanilide herbicides on cysteine synthase in sorghum shoots[J]. Pestic Biochem Physiol, 2001,71:116-123.
- [25] CARRINGER R D, RIECK C E, BUSH L P. Effect of R-25788 on EPTC metabolism in corn (*Zea mays*) [J]. Weed Science, 1978,26:167-171.
- [26] BREAUX E J, HOOBLER M A, PATANELLA J E, et al. Mechanisms of action of thiazole safeners[M]//HATZIOS K K, HOAGLAND R E. Crop Safeners for Herbicides: Development, Uses and Mechanisms of Action. New York: Academic Press, 1989:163-175.
- [27] TAL J A, ROMANO M L, STEPHENSON G R, et al. Glutathione conjugation: a detoxification pathway for fenoxaprop-ethyl in barley, crabgrass, oat and wheat[J]. Pestic Biochem Physiol, 1993, 46: 190-199.
- [28] HIRASE K, MOLIN W T. Sulfur assimilation in plants and weed control: Potential targets for novel herbicides and action sites of certain safeners[J]. Weed Biology and Management, 2003, 3(3): 147-157.

- [29] HALL J C, STEPHENSON G R. The basis for the synergism and safening action of fenchlorazole-ethyl on the herbicidal activity of fenoxaprop-ethyl: a review [C] // Crop Protection Council. Proceedings of the Brighton Crop Protection Conference-Weeds. Surrey, 1995: 261 - 268.
- [30] MOUGIN C P, CORIO-COSTET M F, WERCK-REICH-HART D. Plant and fungal cytochrome P-450s: their role in pesticide transformation[C] // HALL J C. Pesticide Biotransformation in Plants and Microorganisms: Similarities and Divergencies. ACS Symposium Series 777. Washington D C: American Chemical Society, 2001:166 - 181.
- [31] LAMOUREUX G L, RUSNESS D G. The effect of BAS-145138 safener on chlorimuron ethyl metabolism and toxicity in corn[J]. Z Naturforsch, 1991,46c:882 - 886.
- [32] KREUZ K, GAUDIN J, STINGELIN J, et al. Metabolism of the aryloxyphenoxypropionate herbicide CGA 184927 in wheat, barley and maize; differential effects of the safener CGA 185072 [J]. Z Naturforsch, 1991,46c:901 - 905.
- [33] BRAZIER M, COLE D, EDWARDS R. O-glucosyl transferase activities toward phenolic natural products and xenobiotics in wheat and herbicide-resistant and herbicide-susceptible black-grass (*Alopecurus myosuroides*) [J]. Phytochemistry, 2002, 59(2):149 - 156.
- [34] EDWARDS R, BRAZIER-HICKS M, DIXON D P, et al. Chemical manipulation of antioxidant defences in plants[J]. Advances in Botanical Research, 2005,42:1 - 32.
- [35] ISKREN G S, VERA S A, SERGEI V I, et al. The phenylurea cytokinin 4PU-30 protects maize plants against glyphosate action[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2006, 85(3):139 - 146.