

イネ科雑草専用剤 Sethoxydim の 作用機作について

日本曹達(株)小田原研究所 保坂秀夫・高木真佐江

1. はじめに

Sethoxydim (以後STMと略す)はイネ科植物に高い殺草活性を示し、イネ科以外の単子葉植物および双子葉植物には活性が極めて低い茎葉処理型の除草剤である。このようなイネ科専用除草剤として、cyclohexanedione 骨格を有する最初の化合物 alloxym-sodium (図

1) が日本曹達(株)において1978年に開発された。さらにその後の研究の結果、1982年にSTMが開発された。また、同時期に cyclohexanedione とは全く異なる aryloxyphenoxypropionic acid 骨格を有する fluazifop-butyl が石原産業(株)により開発された。その後も、各社によ

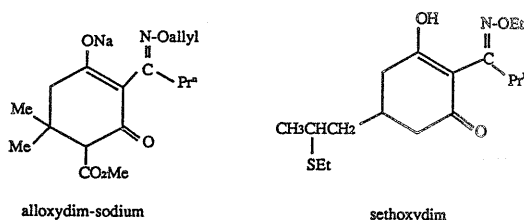


図1. Alloxym-sodium と sethoxydim の化学構造

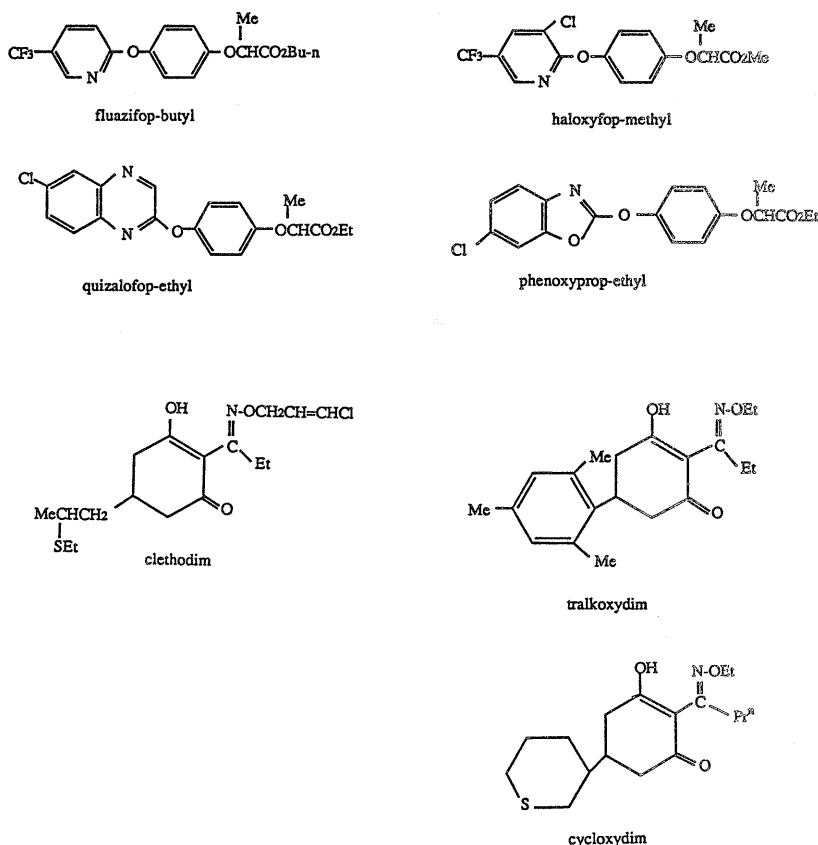


図2. 主な aryloxyphenoxypropionic acid 系および cyclohexanedione 系除草剤

って両系統の化合物の研究開発が精力的に進められている(図2)。STMおよび fluazifop-butyl の研究開発経緯等については成書^{1,2)}を参照されたい。

STMは、ダイズ、そ菜等の双子葉作物中に繁茂するジョンソングラス等の多年生雑草を含め、イネ科雑草を全面茎葉処理で防除できる選択性除草剤である³⁻¹³⁾。このような特徴から、本薬剤は現在世界の主要農業地域を含む数十カ国で登録され、世界的に重要な作物であるダイズ、ワタ、ビート、ナタネ等を対象として、生育期茎葉処理型イネ科雑草防除剤として広く使用されている。さらに、STMはアメリカ合衆国等でますます増加しつつある conservation tillage の雑草防除体系の中の茎葉処理型イネ科専用除草剤として有用であり¹⁴⁻¹⁶⁾、農業生産性の向上にも大きな貢献をしている。

STMがイネ科専用除草剤として紹介されて以来、本薬剤に関する作用機作研究は多くの研究者によって行われ、その結果は多数報告されている。本稿では、筆者らの行った研究の成果を中心に、STMの作用機作研究の概略について紹介する。

2. STMの作用特性

(1) 除草活性

STMは、1年生および多年生イネ科植物に対して強い殺草作用を示すが、イネ科以外の植物に対してはその作用が極めて弱く、両者間の感受性差は顕著である。ただし、イネ科植物に属するスズメノカタビラ (*Poa annua*) は本薬剤に対して感受性が低い。さらに、筆者ら¹⁷⁾は各種のイネ科植物について検討し、*Festuca rubra*, *Festuca longifolia* および *Festuca myuros* はスズメノカタビラより感受

性が低いことを報告している。STMに耐性を示すイネ科植物がいずれも *Festuceae* に属していることは興味深い。また、STMの除草活性については、石川ら⁵⁾、川名ら¹⁸⁾の報文を参照されたい。

(2) 殺草徴候¹⁹⁻²¹⁾

0.2 kg ai/ha の STM をトウモロコシの実生(7日齢: 2.2葉期)に茎葉処理した場合には、処理時に展開中の葉の伸長は処理後1日以内に停止する。処理5日後においては、成熟葉(第一および二葉)には外見上何ら殺草徴候は認められないが、新葉(第四葉)は抽出せず、展開中の葉(第三葉)の基部には褐変症状が観察される。これらの結果は、STMが特に未熟葉に強く作用することを示している。また、0.05 kg ai/ha の STM の処理では、新しく展開してくる葉にのみ筒状葉やクロロシス症状が認められるが、多くの場合、枯死しない。

トウモロコシの発芽前に0.8, 1.2, および1.6 kg ai/ha の STM を土壌表面処理した場合、いずれの薬量においても発芽は阻害されない(子葉鞘と種子根は出現する)。しかし、1.6 kg ai/ha 処理区においては葉が子葉鞘から抽出せず、また、1.2 kg ai/ha 処理区ではクロロシス症状を帯びた葉が子葉鞘から抽出する。その後、それらの処理区の実生は褐変し、枯死に至る。0.8 kg ai/ha 処理区では、葉はその葉身基部にクロロシス症状が認められるものの、子葉鞘から抽出し、その後は生育が抑制されるのみで枯死には至らない。

トウモロコシの実生に STM を水耕処理した場合、処理後24時間以内では、 3×10^{-5} M 以下のいずれの濃度においてもトウモロコシの種子根の伸長に対する阻害効果は弱い。しかし、処

理48時間後においては、 1×10^{-6} M以上の濃度の処理により根の伸長は著しく抑制される。

(3) 組織学的研究¹⁹⁻²¹⁾

0.2 kg ai/haのSTMを前述と同様に茎葉処理した3日後のトウモロコシ実生の縦断切片においては、葉原基は未展開であり、分裂増殖能も低下し、茎頂部が凝縮しているようであった。茎頂に最も近接する葉における前形成層の発達は阻害され、また、側根原基の細胞は凝縮していた。葉の基部の細胞の正常な発達は阻害され、狭葉化していた。STM処理で影響された部位の細胞では、その核は濃染、凝縮し、また、細胞配列は不規則であった。処理5日後では、STMの効果はさらに進み、分裂組織部における細胞配列は著しく不規則になり、発達が阻害されていた。0.05 kg ai/haのSTM処理5日後の実生では、前述のごとく生育阻害が認められたものの、その縦断切片においては、茎頂、維管束組織および側根原基が発達しているのが観察された。

水耕処理においては、 3×10^{-6} MのSTM処理24時間後の根端では、有糸分裂中の細胞は非常に少なく、特に分裂の前、中期の像はほとんど見られなかった。さらに、核は部分的に濃染され、核膜の異常や細胞質の凝縮が観察された。48時間後では分裂像は全く認められず、細胞は極端に液胞化し、また、二核細胞が観察された。

これらの組織学的観察の結果は、STMの処理後にトウモロコシに現れる殺草徴候、すなわち生育阻害、クロロシスおよび褐変が分裂組織部の損傷に起因していることを示唆している。すなわち、STMは感受性植物の分裂組織に影響を及ぼし、その組織の正常な発達を阻害することにより殺草活性を発現すると考えられる。

3. STMによる成長阻害の特徴

細胞分裂と細胞伸長からなる植物の増殖成長は、多くの除草剤により影響されることが報告されている²²⁾。その植物の増殖成長に対する効果を解析する場合、増殖の制御が可能な培養系は有用な実験系といえる。根端の分裂組織部における多くの細胞は活発に分裂しており、その細胞分裂周期は G_1 (間期1)、 S (DNA合成期)、 G_2 (間期2) および M (有糸分裂期) の各期からなり、連続的に進行している²³⁾。この根の先端部分を切り取って育てる培養を根端培養と呼ぶ。高等植物の根端は代謝活動が盛んなことから、組織レベルにおける種々の生理学的過程を研究するための実験系として利用されている²⁴⁾。筆者ら²⁵⁾は、この根端培養実験系がSTMのような増殖成長および細胞分裂阻害剤の作用特性を把握するために適した実験系であると考え、感受性植物であるトウモロコシと非感受性植物であるエンドウの培養根端を用いて検討を行った。

(1) 根の増殖成長に対する効果

エンドウ根端の増殖成長は 1×10^{-4} M以下の濃度のSTMでは全く阻害されないのに対し、トウモロコシの根端の増殖成長は本薬剤により濃度依存的に著しく阻害される(図3)。この阻害効果は 1×10^{-8} Mでも認められ、 3×10^{-7} Mでは最大の活性を示す。しかしながら、 1×10^{-4} MのSTM処理48時間後においても、トウモロコシ根端には褐変や壊死のような外見上の害徴は認められない。

STMの 1×10^{-7} M処理区において、トウモロコシ根端の増殖成長は処理開始後4時間以内に阻害が認められる。 1×10^{-6} Mで処理された根端の成長は処理後4時間以内にはほぼ停止し、それ以後の根端の成長は認められない。

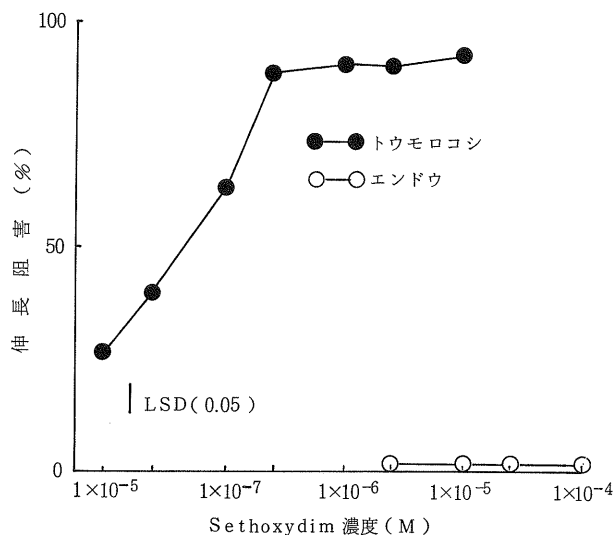


図3. トウモロコシおよびエンドウの培養根端の伸長に対する sethoxydim の効果 (処理48時間後)

この根端培養系におけるトウモロコシとエンドウ間の選択性は無傷植物において観察されたものに類似しており、また、水耕処理の種子根に対する効果と比べ、より短時間に、かつより低濃度で発現する。

(2) 伸長生長に対する効果

3 ppm の indoleacetic acid (IAA) に依存したトウモロコシの子葉鞘とエンドウの上胚軸のどちらの伸長生長も、 1×10^{-5} M の STM によって阻害されない。 1×10^{-4} M 処理区では、トウモロコシの子葉鞘で37%、エンドウの上胚軸で12%伸長阻害が認められる。すなわち、トウモロコシの伸長生長は、STM に対して感受性が極めて低く、また、トウモロコシとエンドウの間の感受性差は非常に小さいものである。

(3) 有糸分裂に及ぼす影響

1×10^{-5} M の STM 処理24時間後におけるエンドウ根端の有糸分裂の状態は無処理のものと同様に観察され、処理区と無処理区における有糸分裂指数に有意な差はない。これに対してトウモロコシ培養根端においては、有糸分裂期に

ある細胞数は 1×10^{-6} M の STM 処理により、24時間後まで経時的に減少する (図4)。有糸分裂前期の細胞数は、処理後16時間までは徐々に減少し、24時間後には急減する。また、有糸分裂の中～終期の細胞数は、処理後16時間以内ではほとんど減少しないが、処理24時間後では著しく減少する。二核細胞は、STM 処理後経時的に徐々に増加するが、その頻度としては少ない。また、それ以前に細胞学的害徴が細胞質に明らかに認められていることから、副次的に二核細胞が生じている可能性が示唆される。

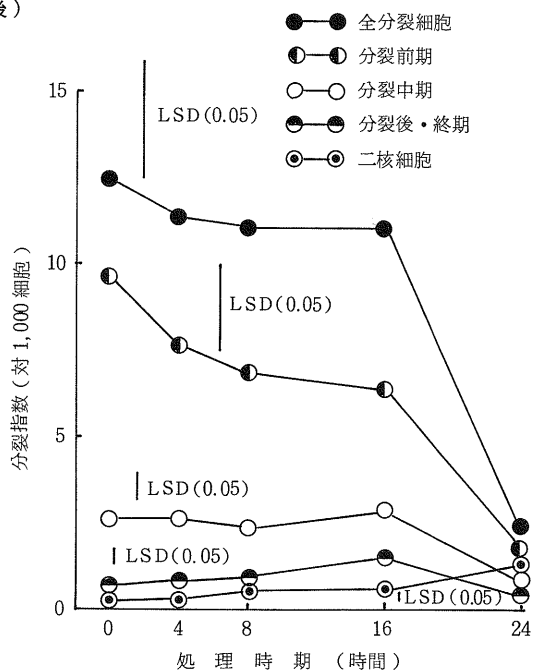


図4. トウモロコシ培養根端の分裂指数に及ぼす sethoxydim (1×10^{-6} M) の効果

(4) DNA合成に対する効果

トウモロコシ培養根端への 14 C-チミジンの取り込みは、STM 処理後24時間以内では阻害が認められないが、48時間後においては 1×10^{-7} M で30%、 1×10^{-6} M では55%阻害される。一

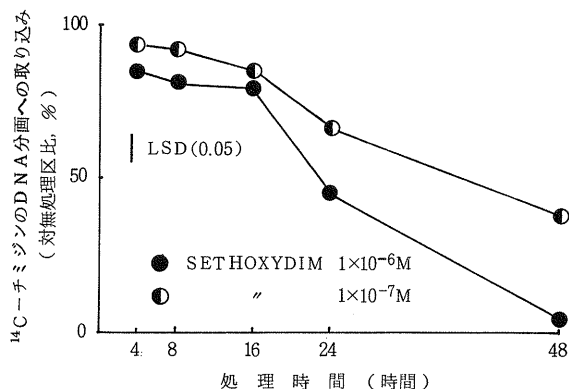


図5. トウモロコシ培養根端のDNA合成に及ぼす sethoxydim の効果

方, DNA合成は, 1×10^{-7} と $1 \times 10^{-6} M$ のSTM処理後4から48時間にわたって, 各々経時的に7%から64%および14%から94%阻害される(図5)。しかし, 後述するように, この根端のDNA合成阻害は, これらの濃度のSTMの処理2時間後では弱く, また, 1時間以内では認められない²⁶⁾ことから, STMがトウモロコシの培養根端のDNA合成を直接には阻害しないことが示唆される。

(5) 呼吸に対する効果

トウモロコシ根端の酸素の吸収を Warburg 検圧法により測定した場合, $1 \times 10^{-6} M$ のSTM処理48時間後においても呼吸阻害は認められない。また, triphenyl tetrazolium chloride (TTC)試験法においては, $1 \times 10^{-6} M$ の薬剤処理後24時間以内では阻害が認められず, 48時間後においては75%阻害されたが, この阻害は二次的なものと考えられる。すなわち, トウモロコシ培養根端の呼吸は, STMにより直接影響されないとと言える。

Hess²⁷⁾は植物の生育を阻害する除草剤の作用について, 有糸分裂そのものに作用して細胞分裂を止めるものを cell division disruption (細胞分裂の阻止)と, 直接それに作用し

ないで細胞分裂に影響を及ぼすものを cell division inhibition (細胞分裂の阻害)としている。前述のように, トウモロコシの根の増殖成長は子葉鞘の伸長生長よりもSTMに対する感受性が著しく高く, さらにトウモロコシとエンドウとの間の感受性差も明確である。すなわち, STMはトウモロコシ根端の分裂増殖に影響し, その生育を阻害すると考えられる。また, 異常な有糸分裂像や分裂指数の増加が

認められないことから, STMが細胞分裂を阻止しないことも明らかである。

STMは処理後4時間後から経時的にトウモロコシ培養根端の増殖伸長, 有糸分裂およびDNA合成の阻害を引き起こす。しかしながら, 本薬剤はトウモロコシ根端のDNA合成, 有糸分裂および呼吸を直接, かつ直ちには阻害しない。すなわち, STMによる細胞分裂の阻害機構はDNA合成や有糸分裂に対する直接的な作用によるものではないと考えられる。さらに, この細胞分裂の阻害は細胞分裂周期のM期以外のG₁, S (DNA合成過程は除く), G₂期, または各期間の遷移の過程に起こることが示唆される。

4. 選択性機構

種々の除草剤において, 感受性と耐性植物間の選択性機構は, 薬剤の植物体内への取り込みや分布の相違によって, あるいは代謝や解毒の違いによって説明されている²⁸⁾。Swisher と Corbin²⁹⁾はSTMに感受性のジョンソングラスと耐性のダイズとの間の選択性が薬剤の取り込みと移行の差では説明され得ないことを報告している。さらに, Cambell と Penner³⁰⁾は

種々の単子葉および双子葉植物間での選択性の差が処理された葉における薬剤の代謝の量的および質的差のいずれでも説明され得ないことを報告している。また、筆者ら³¹⁾は、イネ科の同属植物の選択性についても、根部処理された耐性の *Festuca rubra* と感受性の *Festuca arundinacea* において、薬剤の取り込み、移行および代謝の違いでは、その両植物間の選択性は説明され得ないことを報告している。

前述したように、STMは細胞分裂に影響することによって感受性イネ科植物の根端の増殖成長を選択的に阻害する。このことから、筆者らはSTMの作用部位は感受性植物の分裂組織部位にあると考え、感受性トウモロコシと非感受性エンドウの培養根端を用いて、増殖部位と非増殖部位の¹⁴C-STMの吸収量について検討した³²⁾。

トウモロコシ根端の増殖部位は¹⁴C-STMを 1×10^{-6} と 5×10^{-6} Mの両濃度で、エンドウ

の根の増殖部位よりも4～8倍多く吸収する(図6)。また、トウモロコシ根端の増殖部位は、¹⁴C-STMをその非増殖部位よりも約5倍多く吸収する。これに反して、エンドウの根の¹⁴C-STMの吸収はその部位間で有意な差は認められない。

¹⁴C-STMの増殖部位での高濃度の吸収は、実生の水耕処理においても同様な結果が得られる。また、他の非増殖組織切片であるトウモロコシ子葉鞘、エンドウ上胚軸および両種の葉片においては、¹⁴C-STMの高濃度の吸収は認められず、根端の非増殖組織部位と同様に処理溶液の濃度とほぼ等しい量のみ吸収される。トウモロコシの増殖部位の¹⁴C-STMの高濃度の吸収は、能動輸送阻害剤である2,4-dinitrophenol (1×10^{-4} M)によって影響されないため、受動輸送によっていると考えられる。

感受性および非感受性植物に対するSTMの活性の差異は、確かに両植物の増殖部へのSTMの取り込み量の差では説明し得ない。しかしながら、STMの感受性植物の分裂組織部位への特異的な高濃度の吸収は、作用機作を含めた選択的除草活性発現において重要な意味を示すと考えられる。

5. 生化学的研究

(1) 生体成分生合成に対する効果

前述のように、STMはトウモロコシ培養根端の細胞分裂に影響することによってその増殖成長を選択的に阻害する。その細胞分裂と最も一般的に関連している代謝の変化は、DNA、RNAおよび蛋白質の生合成の阻害、並びにエネルギー代謝に対する効果であると言われている。

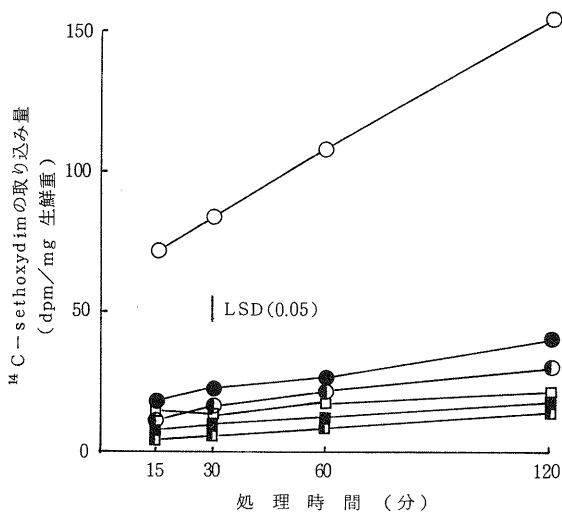


図6. トウモロコシおよびエンドウの培養根端への¹⁴C-sethoxydim (1×10^{-6} M)の取り込み

トウモロコシ根端全体: ●, トウモロコシ根端増殖部位: ○,
トウモロコシ根端非増殖部位: ◐, エンドウ根端全体: □,
エンドウ根端増殖部位: ■, エンドウ根端非増殖部位: ◑.

る²²⁾。そこで、それらの代謝過程に及ぼすSTMの効果について、本薬剤に高い感受性を示すトウモロコシ根端培養系を用いて検討した。検討に用いた薬剤濃度は 1×10^{-7} M (約50%阻害) および 1×10^{-6} M (最大阻害) である。

トウモロコシ培養根端の呼吸に対しては、両濃度のSTMで処理5時間後においても影響は認められない。また、各種 14 C標識前駆体の取り込みは、両濃度のSTMで処理後2時間以内では阻害されない。

根端におけるRNA合成(14 C-ウリジンのRNAへの取り込み)および蛋白質合成(14 C-ロイシンの蛋白質への取り込み)は、STMの処理によって影響されない。一方、DNA合成(14 C-チミジンのDNAへの取り込み)および細胞壁合成(14 C-グルコースの細胞壁への取り込み)は、STMの処理2時間後において初めて阻害が認められる。

さらに、 14 C-酢酸の脂質画分への取り込みについては顕著な阻害が認められる(図7)。この阻害は濃度および時間依存的であり、他の

14 C標識前駆体と比較してより短時間で観察される。ただし、この脂質画分への取り込みは、増殖組織部位においては 1×10^{-7} Mで減少が認められるが、非増殖組織部位においては 1×10^{-5} Mでも影響されない(表1)。一方、脂肪酸合成阻害剤のcerulenin^{33,34)}は、根端の増殖のIC₅₀である 3×10^{-5} Mの濃度で 14 C-酢酸の両部位における脂質画分への取り込みを阻害する。ところで、 14 C-STMの高濃度の吸収は感受性植物の増殖組織部位のみで認められるものの、非増殖組織部位

においても培地中の処理濃度に相当する量のSTMは存在していることは前述した通りである。

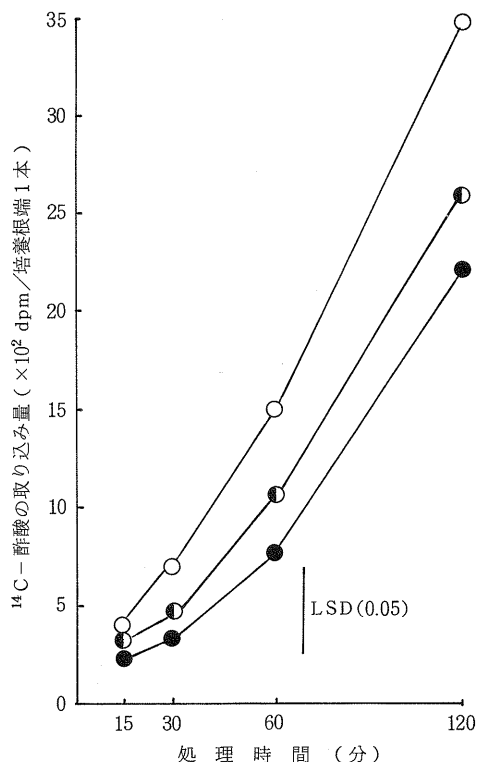


図7. トウモロコシ培養根端の脂質画分への 14 C-酢酸の取り込みに対するsethoxydimの効果

Sethoxydim 処理濃度: OM=○,

1×10^{-7} M=●, 1×10^{-6} M=●

表1. トウモロコシ培養根端の 14 C-酢酸の取り込みに対するsethoxydimの効果(60分処理)

薬 剤	濃 度	根端への取り込み		脂質画分への取り込み	
		P ^a	N	P	N
	(M)	(dpm/root)			
(None)	0	10,481	5,287	1,862	259
Sethoxydim	1×10^{-8}	9,721	4,645	1,746	266
Sethoxydim	1×10^{-7}	10,603	5,284	1,331	267
Sethoxydim	1×10^{-6}	9,758	5,577	950	271
Sethoxydim	1×10^{-5}	10,969	5,843	711	250
Cerulenin	3×10^{-5}	9,669	4,750	874	204
LSD(P≤0.05) ^b		2,008	1,184	178	34

^aP: 増殖部位 N: 非増殖部位

^bLSD for comparison between means within a column.

したがって、STMの ^{14}C -酢酸の脂質画分への取り込みに及ぼす両部位間の100倍以上の感受性差は、薬剤の吸収量の差では説明し得ない。これらの結果は、 ^{14}C -酢酸の脂質画分への取り込みのSTM処理による減少も、感受性植物の増殖状態と密接に関連していることを示唆している。

STMによる細胞分裂の阻害機構はDNA、RNAおよび蛋白質の生合成、並びに呼吸の阻害によらないことは明らかである。また、本薬剤の活性が、脂質代謝に対する効果も含め、感受性イネ科植物の増殖状態と深く関連していることが示唆される。

(2) Acetyl-CoA carboxylase阻害活性

STMの脂質代謝に対する効果については、数例報告されている。Hatzios³⁵⁾は、STMに非感受性植物のダイズの葉の単離細胞の系において、各種生体構成成分の生合成のうち、脂質合成が最も低濃度で、かつ最も早く阻害が認められることを報告している。BurgstahlerとLichtenthaler³⁶⁾は、トウモロコシ実生の糖脂質およびリン脂質の生合成はSTMの茎葉処理後3日以内に阻害されることを報告している。さらに、Burgstahlerら³⁷⁾は、トウモロコシの幼植物(2~3葉期)の脂質生合成に対

するSTMの効果がその茎葉処理1時間後に観察されることを報告している。Ishiharaら³⁸⁾も、STMを処理したトウモロコシ根端において、極性脂質(リン脂質)が処理後15分以内に減少することを報告している。これらの研究結果から、脂質の生合成阻害がSTMの作用機作である可能性が示唆されていた。

最近になり、STMの脂肪酸生合成(図8)に及ぼす影響に関する論文が報告されている。Burgstahlerら³⁷⁾はトウモロコシ単離葉緑体においてSTMが脂肪酸のde novo生合成を阻害することを ^{14}C -酢酸を用いて明らかにしている。Burtonら³⁹⁾は、STM処理により、トウモロコシ単離葉緑体における ^{14}C -酢酸お

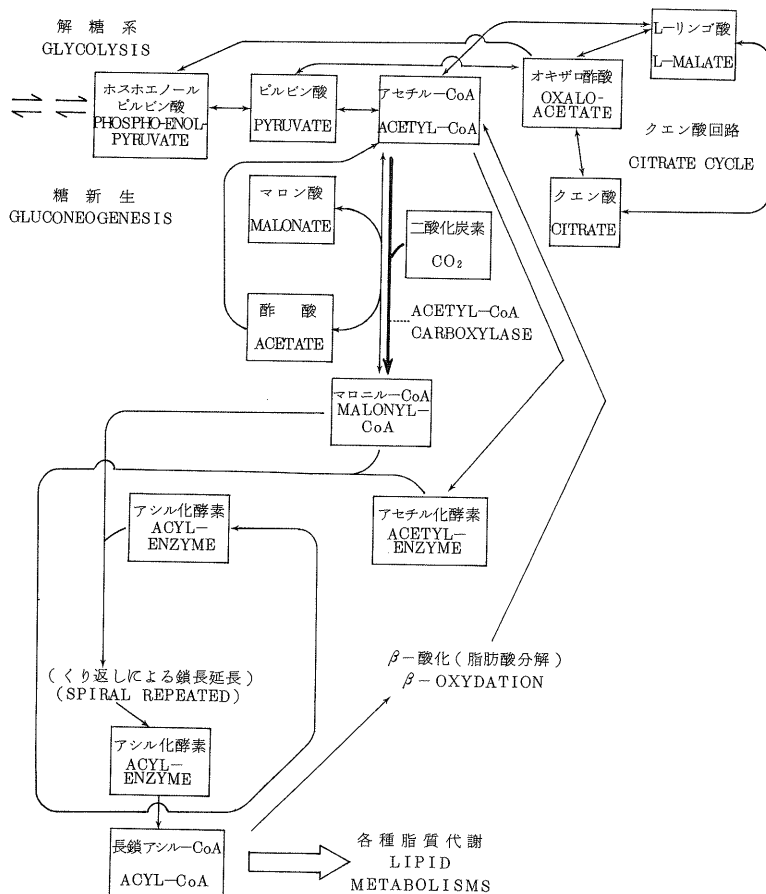


図8. 脂肪酸代謝経路

よび ^{14}C -ピルビン酸からの脂肪酸生合成が阻害されるのに対して、 ^{14}C -Malonyl CoAを用いた Cell-free 脂肪酸生合成系では阻害が認められないことを報告している(表2)。また、彼らは ^{14}C - CO_2 を用いた実験結果と併せて、本薬剤が、脂肪酸合成の律速酵素である Acetyl-CoA carboxylase (EC 6.4.1.2, 以後ACCと略す)を阻害することを示した(図9)。この阻害効果が感受性植物のトウモロコシでは認められる(IC_{50} : $2.9 \times 10^{-6}\text{M}$)が、非感受性植物のエンドウでは認められないことから、彼らはSTMの選択的除草

表2. Sethoxydim ($10\mu\text{M}$)およびhaloxyfop ($1\mu\text{M}$)によるトウモロコシ葉緑体脂肪酸分画への ^{14}C -酢酸および ^{14}C -ピルビン酸の取り込みに対する阻害活性(10分処理)

	酢 酸	ピルビン酸
Control	Activity (nmol/mg chl $\cdot$ min) 4.4 ± 0.4	10.8 ± 2.3
	 % Inhibition	
Sethoxydim	90 ± 2.5	98 ± 1.1
Haloxfop	89 ± 3.1	99 ± 0.3

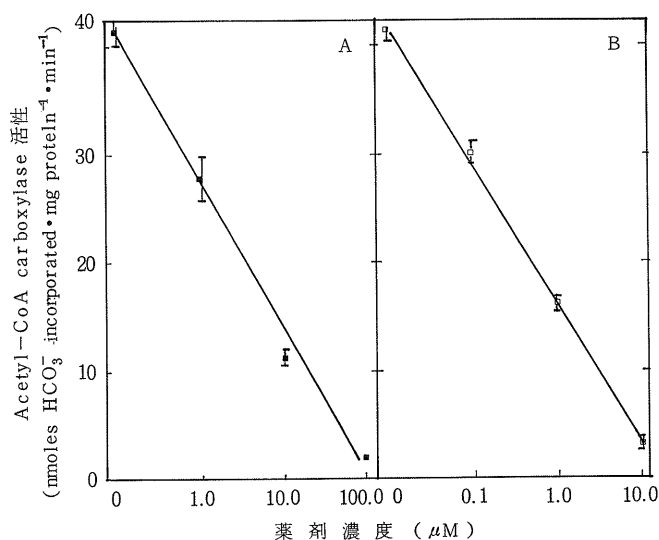


図9. Sethoxydim (A) および haloxyfop (B) によるトウモロコシ葉緑体 acetyl-CoA carboxylase の阻害活性

活性が選択的なACC阻害によるものであらうと推察している。

このSTMによるACC阻害については、ほぼ同時期に他の研究グループからも報告されている⁴⁰⁾。また、その後、多くのイネ科専用除草剤、すなわち他の cyclohexanedione 系化合物および aryloxyphenoxypropionic acid 系化合物についても、同様にACC阻害活性が報告されている³⁹⁻⁴³⁾。

6. お わ り に

近年、ドラッグデザインの技術的ベースとなる生命科学およびコンピューター科学の発展はめざましいものがある。そのドラッグデザインに必要な情報として、ある特定の化合物に着目した作用機作、選択機構の解明が挙げられ、その重要性が高まってきている。STMの選択的除草活性の発現メカニズムの解明は、もちろん植物生理学的な観点からも興味を持たれるが、さらにより有効で安全な除

草剤の創製に、また、新たに植物を制御する方法の探索に、有用な情報をもたらすことが期待される。

これまで述べたように、STMは感受性植物の分裂組織に影響を及ぼし、その組織の正常な発達を阻害することにより殺草活性を発現すると考えられる。現在、STMの選択性および作用機作の解明を目指して、各研究グループにおいてさらに検討が進められている。また、最近、前述の脂質代謝に関する多くの報告の他に、STMがplasmalemmaのredox sys-

temを選択的に阻害するという報告もなされてお⁴⁴⁾、さらに他の生理作用が発見される可能性もある。今後の研究により、STMの作用機作の解明がなされることを期待したい。

最後に、本薬剤の研究・開発において御指導

頂いた(財)日本植物調節剤研究協会をはじめ、各試験研究機関の諸先生方にこの場を借りて感謝の意を表する。また、終始懇切なる御指導を頂いた竹松哲夫、高橋信孝および室伏旭博士に厚く御礼申し上げる。

参 考 文 献

- 1) 小坂璋吾 シクロヘキサジオン系除草剤 アロキシジムおよびセトキシジムの開発経緯。『生物活性物質の分子設計』ソフトサイエンス社 349 (1986)
- 2) 西山隆三 α -(p-アリアルオキシフェノキシ)プロピオン酸系除草剤。『農薬の生有機化学と分子設計』ソフトサイエンス社 501 (1985)
- 3) Ishikawa, H., S. Yamada, H. Hosaka, T. Kawana, and K. Kohara. Sethoxydim and related compounds: Their chemical structures and herbicidal activities. Abstr. 5th Int. Congr. Pest. Chem. II c-8 (1982).
- 4) Iwataki, I., M. Shibuya, and H. Ishikawa. Pesticide chemistry, human welfare and environment. edited by J. Miyamoto, vol. 1, Pergamon Press, Oxford 151 (1983)
- 5) Ishikawa, H., S. Yamada, H. Hosaka, T. Kawana, S. Okunuki, and K. Kohara. Herbicidal properties of sethoxydim for the control of gramineous weeds. J. Pestic. Sci. 10, 187 (1985).
- 6) Driver, J. and R. Frans. Selective postemergence control of johnsongrass in soybeans and cotton. Proc. South Weed Sci. Soc. 35, 27 (1982).
- 7) Edwards, N. C., Jr. and H. R. Hurst. Over-the-top herbicides for annual grass control in soybeans. Proc. South Weed Sci. Soc. 34, 51 (1981).
- 8) Harden, J., E. Ellison, and C. Cole. Annual grass control in soybeans with sethoxydim. Proc. South Weed Sci. Soc. 35, 29 (1982).
- 9) Mosier, D. G., L. R. Oliver, and O. W. Hove. A comparison of BAS-9052 and diphenopenten for control of annual grasses. Proc. South Weed Sci. Soc. 34, 98 (1981)
- 10) Rao, S. R. and T. R. Harger. Field evaluation of postemergence herbicides for red rice control in soybeans. Proc. South Weed Sci. Soc. 33, 39 (1980).
- 11) Banks P. A. and T. N. Tripp. Control of johnsongrass (Sorghum halepense) in soybeans (Glycine max) with foliar-applied herbicides. Weed Sci. 31, 628 (1983).
- 12) Retzinger, E. J., Jr., R. L. Rogers, and R. P. Mowers. Performance of BAS 9052 applied to johnsongrass (Sorghum halepense) and soybeans (Glycine max). Weed Sci. 31, 786 (1983).
- 13) Parker, W. B., L. Thompson, Jr., and F. M. Godley. Integrating sethoxydim into soybean (Glycine max) weed management systems. Weed Sci. 33, 100 (1985)
- 14) Finely, L. and J. Hardin. Rhizome johnsongrass [Sorghum halepense (L.) Pers.] control in soybeans with sethoxydim. Proc. South Weed Sci. Soc. 36, 56 (1983).
- 15) Hardin, J. and B. Viar. Use of sethoxydim in soybean in reduced tillage

- systems. Proc. South. Weed Sci. Soc. 36, 67 (1983).
- 16) Langemeier, M.A. and W.W. Witt. Johnsongrass (Sorghum halepense) control in reduced-tillage systems. Weed Sci. 34, 75 (1986).
 - 17) Hosaka, H., H. Inaba, and H. Ishikawa. Response of monocotyledons to BAS-9052 OH. Weed Sci. 32, 28 (1984).
 - 18) Kawana, T., K. Segi, H. Inaba, and K. Kikkawa. Field evaluation of sethoxydim as a postemergence herbicide for gramineous weeds. J. Pestic. Sci. 10, 195 (1985).
 - 19) Asare-Boamah N.K. and R.A. Fletcher. Physiological and cytological effects of BAS-9052 OH on corn (Zea mays) seedlings. Weed Sci. 31, 49 (1983).
 - 20) Johnsey, P.S. and T.R. Harger. Visible and microscopic effects of BAS-9052 on johnsongrass [Sorghum halepense (L.) Pers.] and itchgrass (Rottboellia exaltata L.F.). Abstr. Weed Sci. Soc. Am. p. 85 (1982).
 - 21) Hosaka, H., Inaba, A. Satoh, and H. Ishikawa. Morphological and histological effects of sethoxydim on corn (Zea mays) seedlings. Weed Sci. 32, 711 (1984).
 - 22) Rost, T.L. Responses of the plant cell cycle to stress. Pages 111-143. in T.L. Rost and E.M. Gifford Jr. eds. Mechanisms and Control of Cell Division. Dowden Hutchinson, and Ross, Inc., Stroudsburg, PA. (1977).
 - 23) Howerd, A. and S.R. Pelc. Synthesis of deoxyribonucleic acid in normal and irradiated cells and its relation to chromosome breakage. Heredity. 6 (suppl.), 261 (1953).
 - 24) Van't Hof, J. Experimental control of DNA synthesizing and dividing cells in excised root tips of pismus. Am. J. Bot. 53, 970 (1966).
 - 25) Hosaka, H. and M. (Kubota) Takagi. Physiological responses to sethoxydim in tissues of corn (Zea mays) and pea (Pisum sativum). Weed Sci. 35, 604 (1987).
 - 26) Hosaka, H. and M. (Kubota) Takagi. Biochemical effects of sethoxydim in excised root tips of corn (Zea mays). Weed Sci. 35, 612 (1987).
 - 27) Hess, F.D. Determining causes and categorizing types of growth inhibition induced by herbicides. ACS Symposium Series. 181, 207 (1982).
 - 28) Ashton, F.M. and A.S. Crafts. Absorption and translocation of herbicide. Pages 34-61. in F.M. Ashton and A.S. Crafts, eds. Mode of action of herbicide. Wiley-Interscience Publication, N.Y. (1973).
 - 29) Swisher, B.A. and F.T. Corbin. Behavior of BAS 9052 OH in soybean (Glycine max) and johnsongrass (Sorghum halepense) plant and cell cultures. Weed Sci. 30, 640 (1982).
 - 30) Cambell, J.R. and D. Penner. Sethoxydim metabolism in monocotyledonous and dicotyledonous plants. Weed Sci. 33, 771 (1985).
 - 31) Hosaka, H., H. Inaba, A. Satoh, and T. Tanoue. Selectivity mechanisms of sethoxydim between Red Fescue (Festuca rubra) and Tall Fescue (Festuca arundinacea). Weed Research, Japan. 32, 255 (1987).
 - 32) Hosaka, H. and M. (Kubota) Takagi. Selectivity mechanisms of sethoxydim absorption into tissues of corn (Zea mays) and pea (Pisum sativum). Weed Sci. 35, 619 (1987).

- 33) Appleby, R.S. Inhibition by cerulenin of lipid synthesis in Crambe abyssinica tissues. Phytochemistry. 13, 2745 (1974).
- 34) Packer, N.M. and P.K. Stumpf. Fat metabolism in higher plants. Biochim. Biophys. Acta. 409, 274 (1975).
- 35) Hatzios, K.K. Effects of sethoxydim on the metabolism of isolated leaf cells of soybean [Glycine max(L.) Merr.]. Plant Cell Reports 1, 87 (1982)
- 36) Burgstahler, R.J. and H.K. Lichtenthaler. Inhibition by sethoxydim of Phospho- and galactolipid accumulation in maize seedlings. Pages 619-622. in P.-A. Siegenthaler and W. Eichenberger, eds. Structure, Function and Metabolism of Plant Lipids. Elsevier Sci. Publishers, B.V. (1984).
- 37) Burgstahler, R.J., G. Retzlaff, and H.K. Lichtenthaler. Mode of action of sethoxydim : Effects on the plant's lipid metabolism. Abstr. 6th Int. Congr. Pest. Chem. 3B-11 (1986).
- 38) Ishihara, K., H. Hosaka, M. Kubota, H. Kamimura, N. Takakusa, and Y. Yasuda. Effects of sethoxydim on the metabolism of excised root tips of corn. Page 187. in R. Greenhalgh and T.R. Roberts, eds. Pesticide and Biotechnology. (1987).
- 39) Butron, J.D., J.W. Gronwald, D.A. Somers, J.A. Connelly, B.G. Gengenbach, and D. L. Wyse. Inhibition of plant acetyl-coenzyme A carboxylase by the herbicides sethoxydim and haloxyfop. Biochem. Biophys. Res. Commun. 148, 1039 (1987)
- 40) Focke, M. and H.K. Lichtenthaler. Inhibition of the acetyl-CoA carboxylase of barley chloroplasts by cycloxydim and sethoxydim. Z. Naturforsch. 42c, 1361 (1987).
- 41) Secor, J. and C. Cseke. Inhibition of acetyl-CoA carboxylase activity by haloxyfop and tralkoxydim. Plant Physiol. 86, 10 (1988).
- 42) Rendina, A.R. and J.M. Felts. Cyclohexanedione herbicides are selective and potent inhibitors of acetyl-CoA carboxylase from grasses. Plant Physiol. 86, 983 (1988).
- 43) Kobek, K., M. Focke, and H.K. Lichtenthaler. Fatty-acid biosynthesis and acetyl-CoA carboxylase as a target of diclofop, fenoxaprop and other aryloxy-phenoxy-propionic acid herbicides. Z. Naturforsch. 43c, 47 (1988).
- 44) Weber, A. and U. Luttge. The effects of the herbicide sethoxydim on transport processes in sensitive and tolerant grass species. II. Effects on membrane-bound redox systems in plant cells. Z. Naturforsch. 43c, 257 (1988).