

Alachlor의 除草機構에 관한 研究
II. Alachlor가 귀리의 Peroxidase合成에 미치는 影響
 權晟煥 · 金裁結*

A Study of Mode of Action of Alachlor
II. Effect of Alachlor on Peroxidase Synthesis
in Oat(*Avena sativa* L.)
 Kwon, S.W and J.C. Kim

ABSTRACT

The effect of alachlor treatment on peroxidase synthesis in oat root tips was studied. Alachlor caused increase in the amount of soluble peroxidase in oat root tips, peroxidase activity increase as the rate of alachlor application increased. Alachlor treatment of oats with 1×10^{-6} M, peroxidase activity increased 0.20 unit higher than that of nontreatment. After 12hr, 65mM of peroxide treatment of oats inhibited 16% root growth, and 130 mM peroxide treatment caused 59% inhibition. With PAGE of peroxidase extracted from normal root tips, PAGE give 4 species(P₂, P₃, P₄ and P₅ band) of peroxidase. Alachlor significantly activated isoperoxidase. Three isoperoxidase(P₁, P₆, and P₇) are synthesized at a increased concentration of alachlor. SDS-PAGE analysis of proteins extracted from oat root tips showed that they were made up of subunits blow 100 kD polypeptide.

緒 言

Alachlor는 chloroacetamide系統의 除草劑로써 butachlor, CDAA, metolachlor 및 propachlor와 함께 土壤處理劑로 1年生 雜草 및 廣葉 雜草防除에 널리 利用되고 있다.¹³⁾

대부분의 除草劑는 植物의 殺草 作用에 있어서 primary action에 대한 原因 究明을 完全하게 報告된 것은 거의 없다. Alachlor 역시도 蛋白質合成, 細胞分裂 및 細胞伸長抑制에 의해서 生長이 抑制된다고 하였지만^{9, 13)} 生理·生化學的으로 확실한 究明은 하지 못했다. 최근 alachlor의 또 다른 機作은 세포막의 構造的 機能的 變化를 가져온다고 報告되었다.^{14, 16)}

Mellis 등¹⁶⁾은 chloroacetamide系의 lipogenesis를 抑制하고 있으며, 또한 alachlor는 membrane integrity의 損失로 인하여 lipid, phospholipid 및 phosphatyl choline 등, membrane

의 變化가 認定되었다.¹⁴⁾

生長에 필요한 過程中的의 하나가 세포벽의 合成인데⁶⁾ Stoltenberg 등²⁰⁾은 植物體가 stress를 받으면, 세포벽과 막에서 peroxidation이 일어난다고 하였다. Peroxidase의 增加는 植物의 성숙 및 老化를 促進시키는데¹³⁾, 이것은 주로 세포벽에 位置하고 있으며, 細胞의 lignification에 重要な 役割을 한다고 報告되었다.¹¹⁾

Peroxidase는 horse-radish를 除外한 다른 植物體에서는 순수한 상태로 分離하지 못하였으며¹⁵⁾, 이것은 物理的, 化學的으로 광범위하게 研究되어 왔으나 生理學的인 問題에 대해서는 아직도 잘 알려지지 않았다. 특히, 本 除草劑와 peroxidase의 關係는 研究된 報告가 없었다.

따라서 本 實驗에서는 alachlor 處理後, 植物의 老化에 直接 關聯된 peroxidase의 合成을 測定, 分析하였으며, 앞으로는 peroxidase가 DNA로부터 轉寫되는지, 아니면 RNA로부터 轉移되는지를 調査하여, 植物의 成熟化, 나아가서 老朽化되는 機

* 全北大學校 農科大學 College of Agriculture, Jeonbug National University, Jeonju 560-756, Korea.
 이 논문은 한국과학재단의 학위논문지원비에 의하여 연구되었음.

작을 究明하는데 도움이 되리라고 기대된다.

材料 및 方法

1. Alachlor가 Peroxidase合成에 미치는 影響

Peroxidase 測定 : 36時間 잘 發芽된 귀리를 各各 濃度別 除草劑가 處理된 petri-dish에 옮겨 8時間 동안 22°C에서 incubation 하였다.

處理別 귀리의 root tip을 各各 100개씩 잘라서 cold 1 ml, 0.1M sodium phosphate, pH 6.8의 buffer에 磨碎하여 2°C에서 17,000×g로 15分間 遠心分離 하였다. 이때 上等液을 試料로 하여, Kar & Mishra¹²⁾와 同一한 方法으로, 濃度만 약간 變形하여 實施하였다. 5ml 안에 시료 250 μl, 1.25 mM phosphate, pH 6.8 및 50mM pyrogallol 그리고 50 mM H₂O₂를 混合하여 25°C에서 5分間 incubation 하였다.

5%(v/v) H₂SO₄를 0.5ml 添加하여 反應을 中止시키고 420nm의 吸光度를 unit로 하여 酵素 活性을 調査하였다.

2. Peroxide가 뿌리의 伸長에 미치는 影響

Peroxide 處理 : Peroxide 30ml를 % 濃度別로 하여 잘 水洗된 90g의 마른모래를 채운 9cm의 petri-dish에 부었다. 그 위에 filter paper를 깐 다음, 잘 發芽된 귀리를 8개씩 選擇하여 petri-dish 중앙에 그지런히 놓고 root tip이 重力 方向으로 向하게 하여 tape로 固定하였다. 이때 除草劑를 shoot에서 흡수하지 못하도록 위를 向하게 하여 뚜껑을 닫았다. Peroxide가 處理된 모든 petri-dish는 수직에서 15° 기울여서 12時間과 24時間 동안의 primary root의 生長을 petri-dish 뚜껑에 表示하여 자란만큼의 길이(mm) 各各 3反復으로 하여 5% 有意水準에서 Duncan's multiple test로 統計處理 하였다.⁹⁾

3. 電氣泳動에 의한 Peroxidase 分析

1) 試料準備

Root : 36時間 暗發芽된 귀리의 뿌리를 1×10⁻³M과 1×10⁻⁴M alachlor를 12時間 處理하여 生長상에서 incubation後, root tip을 各各 300개씩 잘라서 모았다. Buffer는 1ml 0.05M Tris-HCl, pH 6.8에 0.25M sucrose & 0.01M EDTA & 0.5% mercaptoethanol을 사용하여 tissue g-

rinder에 磨碎한後 15,000×g로 냉각 원심분리하여 上等液을 試料로 사용하였다. 이때 모든 作業은 蛋白質 變性과 enzyme의 inactivation을 防止하기 위하여 恒常 4°C를 維持하였다.

Shoot : 除草劑가 處理된 vermiculite와 處理가 되지 않은 vermiculite에 귀리種子를 播種하여 3日間 生長상에서 sprouting 하였다. 이때 나온 shoot를 抽出 buffer 1ml에 各各 500mg씩 部位別로 잘라서 ice cold상태로 磨碎하여 15,000×g로 20分間 냉각원심분리하여 上等液을 試料로 사용하였다.

2) Peroxidase 分析

電氣泳動은 discontinue system을 利用하여 8%의 resolving gel과 4%의 seperating gel을 굳힌後, 시료와 sample buffer를 1:1로 混合하여 well에 各各 40μl씩 loading 하였다. 이때 stacking gel은 resolving gel위로 1cm 가량 間隔을 두어 만들었으며 試料는 1×10⁻³M, 1×10⁻⁴M, control區를 application하였다.

電流는 stacking gel을 通過할 때까지는 10mA를 유지하고, resolving gel에서는 20mA로 높여서 약 10cm 가량 移動할 때까지 電流를 通해 주었다. 泳動이 끝난 gel은 0.5g bezidine을 초산에 완전히 녹인後, 120ml 蒸溜水와 混合한 溶液에 9% peroxide를 20ml 넣어서 peroxidase만을 發色시켰다. 또한 SDS-PAGE는 12% resolving gel과 4% stacking gel에 sample buffer와 시료를 1:1로 混合하여 끓는 물에 1分間 放置한後 well에 40μl씩 loading 하였다. 染色은 0.1% coomassie blue-R-250으로 12時間 實施하였으며 shaker를 利用하여 脫色하였다. 또한 molecular marker는 sigma에서 구입한 7개의 표시된 分子量을 使用하였다.

結果 및 考察

1. Alachlor가 Peroxidase合成에 미치는 影響

除草劑 處理別 peroxidase의 活性은 Table 1에서 보는 바와 같이 無處理區에서 0.41, alachlor 10⁻⁵M 處理區는 0.57, 10⁻³M은 0.68 unit로, 濃度가 增加할수록 酵素의 活性도 增加되었다(Fig.1).

Parish 등¹⁷⁾은 peroxidase의 活性을 測定함으로써 가장 正確하게 maturity와 senescence의 정도를 알 수 있으며, 늙은 잎에서는 catalase, pero-

Table 1. The effect of alachlor on peroxidase synthesis in oat root tips.

Treatment	Absorbance (420nm)	△O.D
Blank	0.01	
Control	0.42	0.41
1×10 ⁻⁶ M alachlor	0.62	0.61
1×10 ⁻⁵ M alachlor	0.58	0.57
1×10 ⁻⁴ M alachlor	0.66	0.65
1×10 ⁻³ M alachlor	0.69	0.68

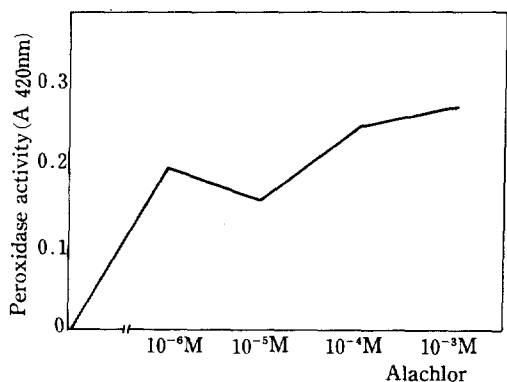


Fig. 1. Changes in the peroxidase activity of oat root tips with concentrations of alachlor after 8hr.

xidase와 polyphenol oxidase의 활성이 증가된다고 하였다.

Peroxidase는 Tris-Cl, pH 7.4 용액에 쉽게 solubilized 되는데 그것은 주로 세포벽에 약하게 결합하여 존재하며, 세포질에서도 아주 적은 양이 발견되었다.^{18,20} Stafford 등¹⁹은 세포벽에 존재하는 peroxidase가 lignin의 전구 물질을 oxidative polymerization하여 lignification시키며, 강한 양이온을 띠고 있다고 하였다.

Peroxide는 ethylene 형성과 關聯이 있으며 永年生植物인 포플러의 xylem에서 peroxidative反應은 lignin 합성과 flavonoid 破壞 및 IAA 代謝作用에 影響을 주고 있다.^{5,10,19} Ethylene gas는 ABA의 합성에 影響을 주며, 과일의 成熟이나 낙엽이 질때 發生되는데 Apelbaum²¹은 ethylene이 細胞分裂 및 DNA 합성을 抑制시키며 peroxidase의 활성을 높여서 老化를 促進한다고 하였다. 本實驗에서도 peroxidase의 합성은 植物生長에 필요한 細胞伸長, 細胞分裂, DNA 합성 등⁹과는 서로 부(-)의 相關關係를 가지고 있다. 그러나 peroxidase의 활성이 control 區에 비하여 10⁻⁶M에서 0.20, 10⁻⁵M에서 0.16이 增加를 보인 反面, 同一 濃度에서

¹⁴C-leucine incorporation은 14%, 38%로 역시 增加되었다(Alachlor 除草機構에 관한 研究 I). 이것은 細胞内に 있는 peroxidase가 protein 合成過程에는 影響을 주지 않기 때문에 推定된다.

Grisebach¹¹에 의하면 세포벽에 結合되어 있는 peroxidase가 세포벽을 lignin화 하는데 重要한 役割을 한다고 하였다.

세포벽이 lignin化 한다는 것은 細胞가 成熟되어 細胞의 伸長 및 새로운 세포벽의 形成이 困難함으로써 細胞가 分裂할 수 없게 된다.

따라서 alachlor 處理時 peroxidase의 增加로 인하여 植物細胞는 lignification과 老化로 進行되면서 뿌리의 伸長, 細胞의 伸長 및 細胞分裂를 抑制하는 것으로 思料된다. 이러한 結果를 土臺로 peroxidase가 peroxide를 植物體 내에서 合成할 때의 影響을 調査하기 위하여 濃度別 peroxide를 직접 귀리뿌리에 處理하여 뿌리의 伸長抑制를 觀察하였다.

2. Peroxidase가 뿌리의 伸長에 미치는 影響

Peroxide는 강한 毒性을 가지고 있으며, 合成過程은 細胞의 代謝作用과 機能的으로 깊은 關係를 가지고 있다.¹⁰

Ethylene은 peroxide를 增加시키며, 植物體 내에서 endogenous peroxide가 增加되면 自然的으로 老化된다.^{3,5} 그러므로 組織內的 peroxide濃度에 따라서 熟期過程이 다르며, 反面에 peroxide의 合成抑制에 의해서 熟期를 遲延시킬 수 있다. Albeles 등¹²은 cucumber cotyledon에 ethylene을 處理할 때 mRNA에서 peroxidase가 translate 되었으며, 이 isozyme은 植物의 세포벽에 붙어서 maturation 및 senescence 그리고 과일의 熟期過程에서 合成된다고 하였다.

組織內的 peroxide量은 catalase 및 光呼吸에 重要한 役割을 하는 glycolate oxidase의 減少에 의해서 增加되며, 外部로부터 peroxide를 供給해 주면 잎이 老化된다고 報告되었다.^{1,5}

Table 2에서 나타난 바와 같이 peroxide를 귀리뿌리에 12時間 處理할 때 0.25%에서 16.3%, 0.5%는 59.2%의 뿌리伸長을 抑制하였으며, 時間이 갈수록 뿌리가 褐變되는 현상을 보였다. Peroxide는 alachlor 處理時와 마찬가지로 濃度가 增加함에 따라 뿌리의 伸長이 더욱 抑制된 것은 세포벽과 막을 더욱 老化시키기 때문에 思料된다.

Table 2. The effect of peroxide on root growth of oats (*Avena sativa* L.).

Concentration (mM)	Root growth length (mm)			
	12hr	% control	24hr	% control
Control	9.8a		23.2a	
65	8.2b	83.7	17.6b	75.9
130	4.0c	40.8	10.8c	46.6
260	3.2d	32.7	8.0d	34.5
390	2.8d	28.6	6.0e	25.9
520	1.9e	19.4	4.3f	18.5

Mean values within a column that are followed by the same letter are not significantly different at the 5% level of Duncan's multiple range test.

Canal 등⁷⁾은 *Cyperus esculentus* 잎에 glyphosate 를 處理時에 peroxidase 의 活性이 增加되었으며, 또한 *Medicago sativa* 에 20mM NO₃⁻를 處理時에도 活性이 增加되었다.³⁾

Grisebach 등¹¹⁾에 의하면 peroxide 는 細胞를 lignin 化 하는데 specific- isozyme 이며, 특히 세포벽에 存在하고 있는 peroxidase 만이 lignification 하는데 重要한 役割을 한다고 하였다. 결국 分裂組織에서 lignin 化 된다는 것은 세포벽이 더욱 成熟化되어, 더이상 生長할 수 없게 된다.

따라서 alachlor 를 귀리의 뿌리에 處理時 生長이 抑制되는 것은 본 除草劑가 植物體內에서 peroxide 를 合成하여 細胞가 lignin 化 되고, 그 結果 細胞가 成熟됨으로써, 더욱 抑制되는 것으로 思料된다.

3. 電氣泳動에 의한 Peroxidase 分析

生物의 세포막에 있어서 peroxidation 은 어떤 stress 상태에 있을 때 일어나며 isoperoxidase 의 種類가 많은 것으로 알려졌다. Peroxidase 는 雜草 및 有管束 植物의 integral cell wall 에 붙어서 lignin 의 前驅物質을 oxidative polymerization 하여 lignin 化 하고 있으며 poplar 잔가지의 xylem 에 高濃度로 存在하고 있다고 하였다.^{10, 11)}

이 酵素는 homogenizer buffer 에 soluble 한 것으로 Rathmell 과 Sequeira¹⁸⁾에 의하면 peroxidase 는 쉽게 溶解되는데 이것은 cell wall 에 있거나 membrane 에 약하게 結合되어 있기 때문에 쉽게 抽出된다고 하였다.

植物에 있어서 peroxidase 는 lignification, IAA oxidase, 그리고 잎이 老化될 때 chlorophyll 을 표백시키는데 重要한 役割을 하고 있으며,¹³⁾ hemeprotein 으로 構成되어 있다고 報告되었다.¹⁵⁾

귀리의 근단분열조직에 제조제 처리시에 나타난 peroxidase 의 isozyme pattern 은 Fig. 2에서 보

는 바와 같이 정상적인 귀리의 根端組織에서는 4가지 類型의 isoperoxidase (P₂, P₃, P₄, P₅)가 나타났으며, P₂의 isozyme 를 제외하고는 아주 열은 band 를 띠고 있었다. 그러나 alachlor 處理時는 7개의 band 가 나타났으며, 그중 P₂, P₃, P₄ 및 P₅의 band 는 濃도가 높을수록 길게 染色되었고, control 區에서는 거의 나타나지 않았던 P₂, P₆ 및 P₇의 isoperoxidase 는 본 除草劑 處理時에 誘導된 것으로 思料된다.

또한 alachlor, haloxyfop, ethalfuralin 中, 同一濃度에서 peroxidase 合成은 alachlor 處理區에서 가장 많이 增加되었으며, 1×10⁻⁴M 보다 1×10⁻³M alachlor 에서 더 많은 peroxidase 가 合成되었음을 알 수 있다.

전체적인 部位에 alachlor 를 處理할 때 shoot 에서 合成되는 peroxidase 의 pattern 은 Fig. 2에서 보는 바와 같다. 無處理區는 1과 2 lane 으로써 1 lane 은 coleoptile, 2 lane 은 分裂代, 3 lane 은 1×10⁻⁴M alachlor 를 處理하여 shoot 의 전체적인 部位를 採取해서 電氣泳動한 結果, alachlor 는 P₁, P₃ 와 P₇ 형의 band 를 가장 顯著하게 增加시키고 있으며, 이것은 절간부위의 분열대에서 合成되는 peroxidase 로 나타났다. Shoot 에서도 peroxidase 의 pattern 이 root tip 과 거의 비슷한 樣相으로 나타났으나 shoot 의 P_{1a} band 는 root 에서는 볼 수가 없었다.

Mellis 등¹⁶⁾은 alachlor 를 植物體에 處理하면 membrane integrity 가 損失되어 total lipid 및 phospholipid, 그리고 phosphetyl-cholin 合成이 抑制된다고 하였으며 양파에 1×10⁻⁴M 로 6일간 處理時에 membrane leakage 가 일어난다고 하였다.

Lester¹⁴⁾는 netted muskmelon 이 老化될 때 peroxide 가 生成되며 이것은 즉시 plasma mem-

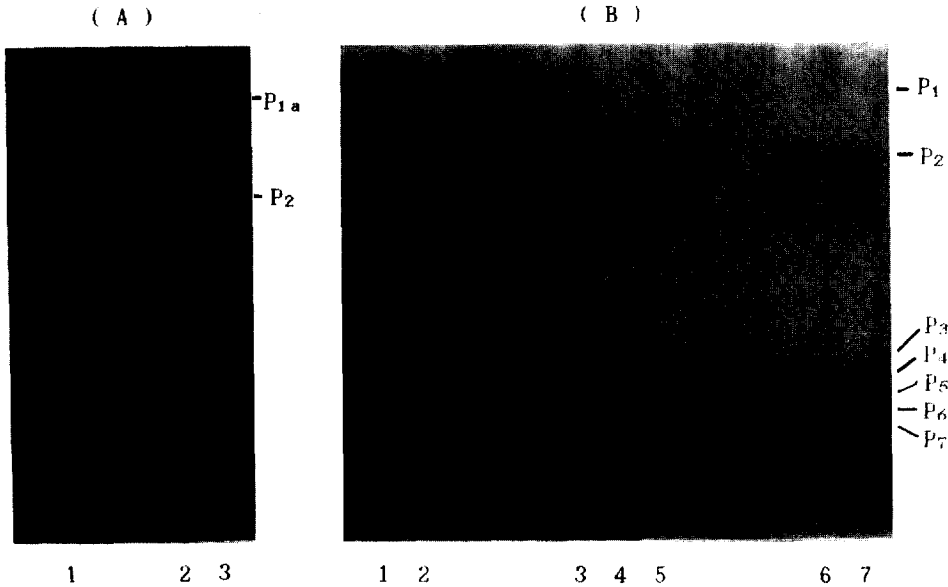


Fig. 2. PAGE analysis of peroxidase extracted from shoots(A) and root tips(B). (A) : 1 lane-control (internode), 2 lane-control (coleoptile), 3 lane- 10^{-4} M alachlor, (B) : 1 lane- 10^{-3} M ethal., 2 lane- 10^{-4} M ethal., 3 lane-control, 4 lane- 10^{-3} M alachlor, 5 lane- 10^{-4} M alachlor, 6 lane- 10^{-3} M haloxyfop, 7 lane- 10^{-4} M haloxyfop.

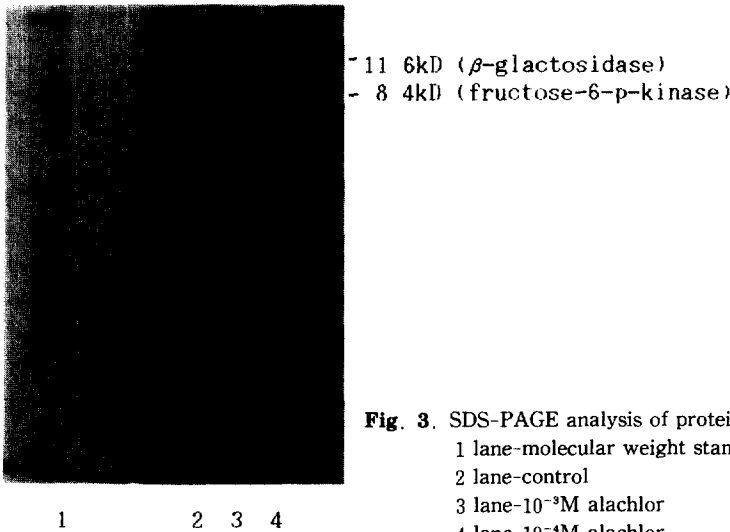


Fig. 3. SDS-PAGE analysis of proteins extracted from oat root tips. 1 lane-molecular weight standard
2 lane-control
3 lane- 10^{-3} M alachlor
4 lane- 10^{-4} M alachlor

brane 을 pertubation 한다고 하였다.

Peroxidase 는 강한 毒性을 가지고 있으며 細胞의 벽과 막에 存在하고 있어서, 어떤 機作用을 통하여 membrane에 損傷을 주고 있음에 틀림없다. 그러므로 인하여 Mellis 등¹⁶⁾이 報告한 바와 같이 membrane의 構成物質인 lipid 및 phospholipid의 合成이 抑制되어 membrane leakage가 일어나

는 것으로 思料된다. 따라서 귀리의 shoot에서 alachlor는 peroxidase를 合成시킴으로써 植物體를 老化시킴은 물론, chlorophyll 및 membrane을 파괴하여 결국, 2次的 作用으로 生長이 抑制됨으로써 地上部의 生長이 더욱 抑制되는 것으로 推定된다.

그리고 SDS-PAGE 위에서 SDS를 蛋白質 溶液

에 處理하면 蛋白質 分子는 subunit 로 解離되어 蛋白質 本來의 電荷와는 關係없이 subunit 의 分子 量과 일정한 關係를 갖고 많은 band 로 分離되어 나타난 結果, 薊의 root tip 은 分子 量 100,000 이하의 subunit 로 構成되어 있으며, control 區의 band 는 10 개의 major band 와 24 개의 minor band 로 나타났다(Fig. 3). 그러나 SDS-PAGE 方法으로는 同一 植物體內에서 alachlor 處理區와 無處理區間의 蛋白質 band 의 差異를 比較하는 것은 不可能했다.

摘 要

Alachlor 를 薊(*Avena sativa* L.) 의 뿌리에 處理時 peroxidase 의 變化에 대해서 調査한 結果는 다음과 같다.

1. Alachlor 處理區는 無處理區에 비하여 10^{-6} M 에서 0.20 unit, 10^{-3} M 은 0.27 unit 로, 濃度가 높을수록 peroxidase 의 合成量이 增加되었다.

2. Peroxide 를 직접 薊의 뿌리에 12時間 處理時, 65mM 에서 16%, 130mM 에서는 59% 의 薊 生長이 抑制되었다.

3. 薊의 根端 分裂 組織은 4개의 同位 peroxidase 로 分離되는데, alachlor 처리시에는 특히 P₁, P₆ 와 P₇ 의 isoperoxidase 가 生成되었으며, SDS-PAGE 에서 薊의 根端 組織은 100kD 이하의 蛋白質로 構成되어 있다.

引 用 文 獻

1. Abeles, Fred B., Linda J. Dunn, Peter Morgens, Ann Callahan, Richard E. Dinterman, and Jim Schmidt. 1988. Induction of 33-KD and 60-KD peroxidase during ethylene-induced senescence of *Cucumbe* cotyledons. *Plant Physiol.* 87 : 609-615.
2. Apelbaum, Akiva., Arie Goldlust, and Isaac Icekson. 1985. Control by ethylene of arginine decarboxylase activity in Pea seedlings and its implication for hormonal regulation of plant growth. *Plant Physiol.* 79 : 635-640.
3. Becana, M., P. Aparicio-Teju and Sanchez Diaz. 1988. Nitrate and hydrogen peroxide metabolism in *Medicago sativa* nodules and pos-

- sible effect on leghaemoglobin function. *Physiologia Plantarum.* 72 : 755-761.
4. Brennan, Thomas and Chaim Frenkel. 1977. Involvement of hydrogen peroxide in the regulation of senescence in Pear. *Plant Physiol.* 59 : 411-416.
5. Butt, V.S. 1980. Direct oxidases and related enzymes. *The Biochem. of Plant,* 12 : 81-123.
6. Carlson, W.C., E.M. Lignowski, and H.J. Hopen. 1975. The mode of action of pronamide. *Weed Sci.* 23 : 155-161.
7. Canal, Maria Jesus. 1988. Peroxidase and polyphenol oxidase activities in *Cyperus esculentus* leaves following glyphosate applications. *Physiologia Plantarum* 74 : 125-130.
8. _____. 1987. Glyphosate increased levels of indole-3-acetic acid in yellow nutsedge leaves correlate with gentisic acid level. *Physiologia Plantarum* 71 : 384-388.
9. Deal, Luanne M. and F.D. Hess. 1980. An analysis of the growth inhibitory characteristics of alachlor and metolachlor. *Weed Sci.* 28 : 168-175.
10. Gagisaka, Shonosuke. 1976. The occurrence of peroxide in a perennial plant, *Populus gelrica*. *Plant Physiol.* 57 : 308-309.
11. Grisebach, Hans. 1981. Lignins. *The Biochemistry of Plants.* Vol. 7 : 457-478.
12. Kar, Manoranjan and Dinabanduhu Mishra . 1976. Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence. *Plant Physiol.* 57 : 315-319.
13. Klingman, Glenn C., Floyd. M Ashton, Lyman J. Noordhof. *WEED SCIENCE : Principle and practices.*
14. Lester, Gene. 1990. Lipoxygenase activity of Hypodermal-and Middle-mesocarp tissues from Netted Muskmelon fruit during maturation and storage. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 115(4) : 612-615.
15. Maehly, A.C. *Plant peroxidase. Method in Enzymeology.* Vol. 2 [143] 801-813.
16. Mellis, Jill M., Parthan Pillai, Donald E. Davis, and Bryan Truelove. 1982. Metolachlor and ala-

- chlor effects on membrane permeability and lipid synthesis. *Weed Sci.* 30 : 399-404.
17. Parish, R.W. 1968. Studies on senescing tobacco leaf disks with special reference to peroxidase. 1. The effects of cutting and of inhibition of nucleic acid and protein synthesis. *Planta* 82 : 1-13.
 18. Rathmell, W.G. and Luis Sequeira. 1974. Soluble peroxidase in fluid from the intercellular spaces of Tobacco leaves *Plant Physiol.* 53 : 317-318.
 19. Stafford, Helen, A. 1974. The metabolism of aromatic compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 25 : 459-486.
 20. Stoltenberg, David E., John W. Gronwala, Donald L. Wyse, James D. Burton, David A. Somer, and Burle G. Gengenbach. 1989. Effect of Sethoxydin and Haloxyfop on acetyl-coenzyme A carboxylase activity in *Festuca* species. *Weed Sci.* 37 : 512-516.