

19.12.89



FOLIA FORESTALIA

METSÄNTUTKIMUSLAITOS
THE FINNISH FOREST RESEARCH INSTITUTE
HELSINKI 1989

737

Olavi Lyly & Hannu Kurki

FENOKSIHERBISIDIT JA GLYFOSAATTI KASVEISSA.
KIRJALLISUUSKATSAUS

Phenoxy herbicides and glyphosate in plants. Literature review

METSÄNTUTKIMUSLAITOS
Kirjasto

METSÄNTUTKIMUSLAITOS
THE FINNISH FOREST RESEARCH INSTITUTE

Osoite: Unioninkatu 40 A
Address: SF-00170 Helsinki, Finland

Puhelin: (90) 661 401
Phone:

Telex: 121286 metla sf
Telefax: (90) 625 308

| | | |
|---|--------------------------------------|----------------------------|
| Ylijohtaja: <i>Director:</i> | Professori <i>Professor</i> | Eljas Pohtila |
| Julkaisujen jakelu: <i>Distribution of publications:</i> | Kirjastonhoitaja <i>Librarian</i> | Liisa Ikävalko-Ahvonon |
| Julkaisujen toimitus: <i>Editorial office:</i> | Toimittajat <i>Editors</i> | Seppo Oja Tommi Salonen |

Metsäntutkimuslaitos on maa- ja metsätalousministeriön alainen vuonna 1917 perustettu valtion tutkimuslaitos. Sen päätehtävänä on Suomen metsätaloutta sekä metsävarojen ja metsien tarkoituksenmukaista käyttöä edistävä tutkimus. Metsäntutkimustyötä tehdään lähes 800 hengen voimin yhdeksällä tutkimusosastolla ja kymmenellä tutkimus- ja koeasemalla. Tutkimus- ja koetoimintaa varten laitoksella on hallinnassaan valtion-metsiä yhteensä n. 150 000 hehtaaria, jotka on jaettu 17 tutkimusalueeseen ja joihin sisältyy kaksi kansallis- ja viisi luonnonpuistoa. Kenttäkokeita on käynnissä maan kaikissa osissa.

The Finnish Forest Research Institute, established in 1917, is a state research institution subordinated to the Ministry of Agriculture and Forestry. Its main task is to carry out research work to support the development of forestry and the expedient use of forest resources and forests. The work is carried out by means of 800 persons in nine research departments and ten research stations. The institute administers state-owned forests of over 150 000 hectares for research purposes, including two national parks and five strict nature reserves. Field experiments are in progress in all parts of the country.

FOLIA FORESTALIA 737

Metsäntutkimuslaitos. Institutum Forestale Fenniae. Helsinki 1989

Olavi Lyly & Hannu Kurki

FENOKSIHERBISIDIT JA GLYFOSAATTI KASVEISSA. KIRJALLISUUSKATSAUS

Phenoxy herbicides and glyphosate in plants. Literature review

Approved on 30.12.1988

SISÄLLYS

| | |
|--|----|
| 1. JOHDANTO | 3 |
| 2. 2,4-D ja MCPA | 3 |
| 21. Rakenne ja fysikaaliset ominaisuudet | 3 |
| 22. Imeytyminen ja kulkeutuminen | 4 |
| 221. Imeytymiseen vaikuttavat tekijät | 4 |
| 222. Kulkeutumiseen vaikuttavat tekijät | 6 |
| 23. Fysiologiset ja biokemialliset vaikutukset | 6 |
| 24. Hajoaminen ja inaktivaatio | 8 |
| 3. GLYFOSAATTI | 9 |
| 31. Rakenne ja fysikaaliset ominaisuudet | 9 |
| 32. Imeytymiseen vaikuttavat tekijät | 9 |
| 321. Lämpötila, kosteus, valo | 9 |
| 322. Lisäaineet | 10 |
| 323. Käyttäytyminen kasveissa | 10 |
| 33. Fysiologiset ja biokemialliset vaikutukset | 11 |
| 34. Hajoaminen ja inaktivaatio | 13 |
| 4. YHTEENVETO | 14 |
| KIRJALLISUUS — REFERENCES | 15 |
| SUMMARY | 18 |

LYLY, O. & KURKI, H. 1989. Fenoksiherbisidit ja glyfosaatti kasveissa. Kirjallisuuskatsaus. Summary: Phenoxy herbicides and glyphosate in plants. Literature review. *Folia Forestalia* 737. 18 p.

Vaikuttaakseen kasvissa on torjunta-aineen ensi vaiheessa imeydyttävä ja tämän jälkeen kulkeuduttava kasvin meristematisesti aktiivisiin osiin. Lehtien kautta annettavien torjunta-aineiden imeytymiseen vaikuttavat lehden pinnan, kutikulan rakenne, joka muuttuu kasvukauden aikana, sekä torjunta-aineen kemiallinen rakenne ja torjunta-ainevalmisteissa käytettävät mm. pinta-aktiivisuutta säätelevät aineet. Muita imeytymiseen vaikuttavia tekijöitä ovat kasvin lämpötila ja sitä ympäröivän ilman kosteus.

Torjunta-aineet kulkeutuvat kasveissa yhteyttämis- tuotteiden mukana johtosolukkojen nilassa. Ne voivat myös siirtyä kulkeutumaan kasvien vedensiirtoon. Soluväliaineissa ja solulimassa kulkeutuminen tapahtuu diffuusiona.

Saavuttuaan kasvin biosynteettisesti aktiivisiin osiin torjunta-aineet muuttavat biosynteesin kulkua. Fenoksihapot kiihdyttävät epänormaalia nukleiinihappometaboliaa ja glyfosaatti estää antrakininonien ja aromaattisten aminohappojen syntyä. Kummassakin tapauksessa vaikutus kohdistuu viime vaiheessa valkuaisainesynteesiin siten, että fenoksihapot kiihdyttävät ja glyfosaatti estää sitä. Onnistuneen kasvinsuojelun aiheuttamien muutosten seurauksena kasvin kyky elää autotrofisena, itsenäisenä yksilönä päättyy.

In order to be able to affect a plant, the herbicide has first to be absorbed and then translocated to the meristematically active tissues. The factors affecting absorption of herbicides through the foliage are leaf surface, the structure of cuticle, which changes during the growing season, and the chemical structure of the herbicide and, for instance, the compounds regulating the surface activity added to the herbicide preparation. Other factors affecting the process include the temperature of the plant and the humidity of the surrounding air.

In plants herbicides are transported, along with the assimilates, through the vascular bundles of the phloem. They can also migrate into the water transport system of the plant. Movement in the intercellular material and cytoplasm occurs in the form of diffusion.

After the herbicides have reached the biosynthetically active tissues in the plant, they bring about changes in biosynthesis. Phenoxy acids stimulate abnormal synthesis of nucleic acids, and glyphosate inhibits the formation of anthraquinones and aromatic amino acids. In both cases the effect is thus directed at last indirect at protein synthesis, phenoxy acids speeding it up, and glyphosate inhibiting it. As a result of the biochemical changes brought about in successful plant control, the plant is no longer capable of living as an autotrophic independent individual.

Keywords: phenoxy herbicides, glyphosate, effects in plants
ODC 414 + 429

Authors' address: The Finnish Forest Research Institute, Unioninkatu 40 A, SF-00170 Helsinki.

ISBN 951-40-1063-9
ISSN 0015-5543

Helsinki 1989. Valtion painatuskeskus

1. JOHDANTO

Suomessa myytiin metsätalouskäyttöön vuonna 1985 noin 150 tonnia vesakon- ja heinätorjunta-aineita. Tuosta määrästä oli 125 tonnia fenoksiherbisidejä (2,4-D ja MCPA) (Hynninen ja Blomqvist 1986). Ne tulivat maa- ja metsätalouden käyttöön jo 1940-luvulla. Pitkästä käyttöhistoriasta johtuen on fenoksiherbisidejä tutkittu jo runsaan neljänkymmenen vuoden ajan. Kotimainen tutkimus on keskittynyt torjunta-aineiden käytön seurausvaikutusten selvittämiseen. Fysiologinen ja biokemiallinen tutkimus on ollut vähäistä.

Fenoksihappoja käsittelevä ulkomainen kirjallisuus on varsin laaja. Suomeksi on julkaistu kaksi ulkomaiseen kirjallisuuteen perustuvaa katsausta: Herbisidien vaikutusmekanismeista (Kirsi 1968) ja Lehtien kautta annetun fenoksiherbisidin käyttäytyminen. Kirjallisuuteen perustuva tarkastelu (Ruokonen 1975).

Fenoksihappojen vaikutuksista on saatavissa tietoja useista herbisidejä käsittelevistä käsikirjoista. Näitä ovat mm. *Herbicides: Physiology, biochemistry and ecology* (Audus 1976) ja *Mode of action of herbicides* (Ashton ja Crafts 1981). Puhtaasti kasvifysiologiselta kannalta on aihetta käsitelty teoksessa *Biochemistry and physiology of herbicides action* (Fedtke 1982). Glyfosaatti on rakenteeltaan fenoksiha-

poista poikkeava torjunta-aine. Se otettiin Suomessa käyttöön vasta 1970-luvun lopussa. Glyfosaattia käytetään metsätaloudessa samoihin tarkoituksiin kuin fenoksiherbisidejä. Vesakontorjunnan — vesakoiden lehvästöröiskutus, runko- ja kantokäsittely sekä taskutus - lisäksi niitä käytetään metsänuudistusalojen heinittämisen torjuntaan. Glyfosaattia käsittelevä suomenkielinen kirjallisuus on aineen uutuudesta johtuen vähäistä.

Tämän työn tarkoituksena on esitellä tutkimustuloksia Suomessa yleisimmin käytössä olevien vesakontorjunta-aineiden vaikutustavoista. Tarkastelussa on pääpaino uusimmista alan tutkimuksissa.

Tekijöiden osuudet ovat seuraavat: Lyly on vastannut tutkimuksen suunnittelusta ja osasta referointeja. Kurki on hankkinut suurimman osan kirjallisuudesta ja referoinut sen alustavasti. Käsikirjoituksen ovat tekijät laatineet yhteistyönä. Käsikirjoitusvaiheessa kirjoittajat ovat laatineet Helsingin yliopiston maatalous-metsätieteelliselle tiedekunnalle opinnäytetyöt, joissa on osana tätä samaa aihepiiriä käsittelevä osuus. Tutkimuksen saattamisesta julkaisukuntoon on vastannut Lyly. Tekstin on kääntänyt MML John Derome ja tekstitiedostoja on hoitanut toimistos sihteeri Sirkku Koivu. Käsikirjoituksen ovat lukeneet sen eri vaiheissa professorit Pirjo Karunen, Matti Leikola, Olavi Luukkanen, Erkki Lähde, Pentti Räsänen, Pekka Nuorteva ja Eeva Tapio tehden varteenotettuja korjausesityksiä. Tekijät esittävät täten edellämainituille parhaat kiitokset saamastaan arvokkaasta avusta.

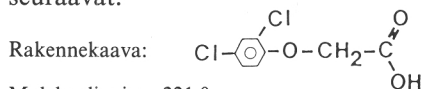
Tekstissä esiintyvät tieteelliset nimet on esitetty referaatin mukaisina.

2. 2,4-D JA MCPA

Suomessa on tällä hetkellä torjunta-ainekäytössä fenoksiherbisideistä 2,4-D ja MCPA. 2,4-D:n synteesi esitettiin jo vuonna 1941 (Pokorny). Samoihin aikoihin kehitettiin myös sen sukulaisaineen 2,4,5-T:n synteesi. Sitä ei kuitenkaan nykyisin Suomessa käytetä, joten sitä koskevat tutkimukset on pääosin karsittu pois ja keskitytty käytössä oleviin valmisteisiin.

21. Rakenne ja fysikaaliset ominaisuudet

2,4-D:n eli 2,4-dikloorifenoksihapon rakenne ja fysikaaliset ominaisuudet ovat seuraavat:



Molekyyllipaino: 221,0

Olomuoto: valkoisina kiteinä, puhtaana hajuton

Sulamispiste: 135—138°C (tekninen),

140—141°C (puhdas)

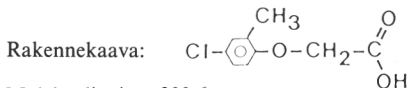
Kiehumispiste: 160°C 0,4 mmHg

LD₅₀-arvo: oraalinen 375 mg/kg (rotta)

Liukoisuus: puhdasaine liukenee huonosti useimpiin liuottimiin

Kauppavalmisteet: 2,4-D:tä on saatavana amiinisuoloina, epäorgaanisina suoloina ja estereinä (Herbicide handbook... 1979), Suomessa iso-oktyyliesterinä kaupavalmisteessa Vesakontuho DM, joka on 2,4-D:n ja MCPA:n seos (Torjunta-aineet... 1982).

MCPA:n eli 2-metyyli-4-kloorifenoksietikkahapon rakenne ja fysikaaliset ominaisuudet ovat seuraavat:



Molekyylipaino: 200,6

Olomuoto: vaaleanruskea kiinteä aine

Sulamispiste: 99—107°C (tekninen),

118—119°C (puhdas)

LD₅₀-arvo: oraalinen 700 mg/kg (rotta)

Liukoisuus: puhdasaine liukenee huonosti useimpiin liuottimiin

Kauppavalmisteet: MCPA:ta on saatavana amiineina, estereinä ja Na- tai K-suoloina (Herbicide handbook... 1979), Suomessa iso-oktyyliesterinä kaupavalmisteessa Vesakontuho MCPA (Torjunta-aineet... 1982).

22. Imeytyminen ja kulkeutuminen

Absorptiolla tarkoitetaan aineen imeytymistä lehden pinnalta elävän solun sisään. Absorptioon vaikuttavia tekijöitä ovat mm. kutikulan rakenne, kohdekasvin kasvuvaihe, kasvilaji, herbisidin kemiallinen rakenne ja lisä- ja väliaineet sekä ympäristötekijät kuten lämpötila, valon intensiteetti, ilman suhteellinen kosteus ja kasvualustan kosteus.

Translokaatiolla tarkoitetaan imeytyneen aineen kulkeutumista kasvissa. Kulkeutuminen voi olla apoplastista tai symplastista. Apoplastiseksi systeemiksi kutsutaan kasvin elottomia osia kuten solunseiniä, kiteitä, vakuoleja, soluvälejä ja ksyleemiä. Apoplastisesti liikkuvat herbisidit imeytyvät juurista ja kulkeutuvat veden mukana ksyleemiin. Ksyleemistä herbisidi kulkeutuu haihdutusvirtauksen mukana lehtiin. Maaperän ollessa hyvin kuiva ja ilman suhteellisen kosteuden suuri saattaa virtaus suuntautua ksyleemissä myös päinvastoin.

Symplastinen systeemi käsittää kasvin protoplasmakokonaisuuden mukaanlukien solujen soluliman (sytoplasma) ja solulimasäikeet (plasmodesmit) sekä nilan (floeemi). Symplastisesti liikkuvat herbisidit imeytyvät kasvin maanpäällisistä osista ja kulkeutuvat fotosynteesituotteiden mukana nilaan.

Kulkeutumismekanismeista on useita eri käsityksiä. Varmuudella ei tiedetä, kuinka herbisidi siirtyy nilaan. Siellä herbisidit noudattavat yhteyttämistuotteiden kulkeutumisperiaatetta. Kun symplastisesti liikkuva herbisidi saapuu juureen, se saattaa kerääntyä juuren kärkiin tai varastopaikkoihin (Ashton ja Cratfs 1981).

Kasvissa tapahtuu myös herbisidien sivusuuntaista siirtymistä nilasta johtosolukon puuosaan ja päinvastoin. Vuonna 1960 Radvan ym. osoittivat härkäpavulla (*Vicia faba*), että 2,4-D kulkeutuu lehtiin levitettynä aluksi symplastisesti nilassa ja etäisyyden kasvaessa käsittelykohdasta myös puussa. Juuriston kautta annettu ¹⁴C-leimattu radioaktiivinen 2,4-D kulkeutuu pääosin ksyleemissä, mutta aina jonkin verran myös floeemissa (Radvan ym. 1960). Myös glyfosaatti kulkeutuu sekä apo- että symplastisesti (Segure ym. 1978).

221. Imeytymiseen vaikuttavat tekijät

Lämpötilan kohoaminen lisää yleensä fenoksihappojen imeytymistä lehtien pinnalta. Sharma ja Vanden Born (1970) totesivat 2,4-D:n dimetyyliamiinisuolan imeytymisen haapaan (*Populus tremuloides*) lisääntyvän lämpötilan noustessa. Sargent ja Blackman (1962) havaitsivat saman pavulla (*Phaseolus vulgaris*) tekemillään lehtikokeilla.

Robertson ja Kirkwood (1969) esittivät lämpötilan kohoamisen vaikutuksen perustuvan lipofiilisten molekyylien tunkeutumiseen kutikulan läpi, koska lämpötilan nousu muuttaa kutikulan fysikaalisia ominaisuuksia, esim. lipidimolekyylien viskositeettia. Lämpötilan vaikutuksella solun aineenvaihduntaan on myös merkitystä absorptioon.

Ilman suhteellinen kosteus vaikuttaa haihtumisaikaan ja ilmarakojen toimintaan ja lisäksi kohotessaan todennäköisesti lisää kutikulan hydraatiota. Kosteuden kohotessa herbisidien imeytyminen lisääntyy. Sharma ja Vanden Born (1970) osoittivat, että 2,4-D:n dimetyyliamiinisuola imeytyy noin kaksi kertaa tehokkaammin kosteassa kuin kuivassa ilmassa. Samankaltaisia tuloksia ovat saaneet myös Pallas (1960) ja Baur ym. (1974).

Maaperän kosteuden vaikutuksesta imeytymiseen on saatu ristiriitaisia tietoja. Basler ym. (1961) ja Pallas ja Williams (1962) totesivat, ettei sillä ole merkitystä 2,4-D:n imeytymisessä pavun lehtiin. Agbakoba (1968)

osoitti Ashton ja Crafts'n (1981) mukaan, että peltokierto (*Convolvulus arvensis*) absorboi kosteissa olosuhteissa enemmän 2,4-D:tä kuin kuivissa.

Absorptioon vaikuttavat myös valaistusolot. Sargent ja Blackman (1962) osoittivat pavulla (*Phaseolus vulgaris*) ja kirjopeipillä (*Coleus Blumei*) 2,4-D:n absorptioon olevan suuremman valossa kuin pimeässä, ja myöhemmin useilla eri lajeilla valon suuren intensiteetin lisäävän 2,4-D:n absorptiota (Sargent ja Blackman 1972).

Kasvin ikä ja kasvukauden ajankohta I. kasvuvaihe sekä kasvilaji vaikuttavat myös herbisidien imeytymiseen. Sargent ja Blackman (1962 ja 1972) osoittivat 2,4-D:n imeytyvän helpoimmin pavun (*Phaseolus vulgaris*) nuoriin lehtiin. Sharma ja Vanden Born (1970) tutkivat ajankohdan vaikutusta 2,4-D:n dimetyyliamiiniin ja etyyliesterin imeytymiseen hopeapoppelin (*Populus alba*) lehtiin. 2,4-D:n etyyliesterin imeytymisessä ei ollut eroja kesä-syyskuun aikana, mutta 2,4-D:n amiini imeytyi parhaiten heinäkuussa. He oletivat imeytymisen lisääntymisen heinäkuussa johtuvan lehden pinnalla olevista halkeamista ja rei'istä. Vauriot lehden pinnalla syntyvät hyönteisten imennästä ja syönnistä ja muista ympäristökijöistä. Kutikulan vauriot olisivat omiaan lisäämään polaaristen yhdisteiden (esim. 2,4-D:n amiini-suola) imeytymistä vesiliukoista tietä.

Imeytymiseen vaikuttavista biottisista tekijöistä on lehden rakenne olennaisen tärkeä. Norris (1974) osoitti, että kutikulan paksuus ei vaikuttanut 2,4-D:n imeytymiseen, mutta vahan poistaminen kutikulan pinnalta lisäsi sitä. Baker ja Bukovac (1971) puolestaan esittivät, että kutikulan pinnalla olevan vahan määrällä ja kasvilajin herkkyydellä 2,4-D:lle ei ole korrelaatiota.

Sargent ja Blackman (1962) havaitsivat käyttäessään koekasveina papua (*Phaseolus vulgaris*) ja kirjopeippiä (*Coleus Blumei*), että merkittävästi enemmän 2,4-D:tä imeytyi lehtien ala- kuin yläpinnalta. Molemmilla lajeilla imeytyneen 2,4-D:n määrä korreloi ilmarakojen määrän kanssa positiivisesti.

2,4-D:n dimetyyliamiinia imeytyi haavan (*Populus tremuloides*) lehtiin niiden alapinnalta noin kaksi kertaa enemmän kuin yläpinnalta, kun taas 2,4-D:n etyyliesteri imeytyi yhtä hyvin lehden kummaltakin pinnalta (Sharma ja Vanden Born 1970). Wyrill ja Burnside (1976) vertasivat 2,4-D:n ja glyfoosaatin imeytymistä silkkiyrtillä (*Asclepias sy-*

riaca) ja oleanterilla (*Apocynum cannabinum*). Molemmat herbisidit imeytyivät helpommin silkkiyrtin lehtiin. Tutkijat esittivät eron johtuvan testikasvien lehtien rakenne-eroista; silkkiyrtin lehdessä on vähemmän epikutikulaarista vahaa ja kutikulaa kuin oleanterin lehdessä. Lisäksi ilmarakojen ja solukarvojen esiintyminen myös lehden yläpinnalla edesauttoi tutkijoiden mukaan herbisidien tunkeutumista silkkiyrtin lehtiin.

Perustellusti voidaan olettaa, että imeytyneen torjunta-aineen määrä korreloi voimakkaasti sen vaikutusasteen kanssa. Tämän hypoteesin avulla voidaan kotimaisista metsäherbisiditutkimuksista esittää lyhyesti tulokset, jotka kuvaavat kasvin iän ja sen kasvuvaiheen merkitystä fenoksiherbisidien imeytymiseen ja toisaalta eri kasvilajien erilaista ominaisuutta absorboida niitä.

Männyn iällä on Rummukainen (1969) osoittanut olevan keskeisen merkityksen siihen, missä vaiheessa kasvukautta männyn-taimi saavuttaa torjunta-ainekestävyyden ja todennut, että aivan pienet männyn taimet saattavat säilyä arkoina myöhäissyksyyn asti; jostakin nuoruusvaiheen ominaisuudesta johtuen ne absorboivat fenoksiherbisidijä myös syksyllä.

Kasvuvaiheen merkityksen ovat osoittaneet hieman toisistaan poikkeavalla tavalla Rummukainen (1969), Lyly (1979) ja Pohtila ja Pohjola (1983): Ennen tietyn lämpösummarajan ylittymistä kasvukauden aikana kehittyneet männynneulaset vaurioituvat fenoksiherbisidien vaikutuksesta; torjunta-aineen imeytyminen vähenee suhteessa kasvun etenemiseen.

Havupuulajeista kuusi on mäntyä kestävämpi (Rummukainen 1969), lehtipuista leppä herkin, pihlaja kestävin (Lyly 1979). Hypoteesin mukaan tämä johtuu lajien välisistä eroista torjunta-aineiden absorptiossa.

Vastaavanlaisia hypoteeseja tukevia havaintoja on esitettävissä runsaasti. Vaikka torjunta-aineen vaikuttaakseen on imeydyttävä kasviin, ei siitä välttämättä seuraa havaittavaa torjunta-ainevaikutusta. Torjunta-aine voi kasvin sisällä sitoutua inefektiivisesti tai poistua kasvista. Siksi edellä esitetyn kaltaisille oletuksille ei voida antaa enempää sijaa.

Muita torjunta-aineiden imeytymiseen vaikuttavia tekijöitä ovat torjunta-aine ja sen kemiallinen formaatio, pH ja lisäaineet. Norris ja Freed (1966) tutkivat 2,4-D:n ja 2,4,5-T:n eri formaatioiden imeytymistä vaahteran

(*Acer macrophyllum*) lehtiin. 2-etyyliheksyyliesteri imeytyi paljon paremmin kuin happo- tai trietanoliamiini. Happomuoto imeytyi helpommin kuin amiini.

Que Hee ja Sutherland (1973) tutkivat 2,4-D:n eri formaatioiden imeytymistä aurin-gonkukkaan (*Helianthus annuus*). Pitkäketjuiset 2,4-D:n amiinit, tetraksyliamiini ja dodekyyliamiini imeytyivät paremmin kuin lyhytketjuiset dimetyyliamiinisulolat ja yhtä hyvin kuin esterimuodot.

Vetyioniväkevyydellä on keskeinen merkitys heikkoina orgaanisina happoina olevien herbisidien imeytymiseen (Sargent 1965). Dissosioitumaton molekyyli on rasvaliukoisempi ja läpäisee helpommin kutikulan kuin anioni (Sargent ja Blackman 1962).

Imeytyminen noudattaa yleensä läheisesti dissosioitumiskäyrää (Bukovac 1976). Dissosioitumattomien herbisidien (amiinit ja esterit) imeytymiseen ei vetyionikonsentraatiolla kuitenkaan ole merkitystä (Robertson ja Kirkwood 1970). Imeytymisnopeuteen voidaan vaikuttaa myös pinta-aktiivisuutta säätelevillä aineilla.

222. Kulkeutumiseen vaikuttavat tekijät

Lämpötilan kohoaminen vaikuttaa fenoksiherbisidien kulkeutumiseen eri tavoin eri kasvilajeilla: vaikutus voi olla kulkeutumista edistävä tai estävä (Richardson 1977). Ilman suuri suhteellinen kosteus yleensä edistää kulkeutumista (Pallas 1960). Vedenpuute, joka usein liittyy lämpötilan kohoamiseen, hidastaa kulkeutumista (Basler ym. 1961, Pallas ja Williams 1962).

Norris ja Freed (1966) havaitsivat herbisidimolekyylin heikon polaarisuuden edistävän kulkeutumista tutkittuaan eri fenoksihappoja vaahteralla (*Acer macrophyllum*). He totesivat myös esterimuotojen happomuotoja alhaisemman suhteellisen liikkuvuuden korjautuvan niiden suuremmalla absorptiolla, ja näin enemmän herbisidijä kerääntyi juuriin.

Eliasson (1965) tutki haavalla (*Populus tremula*) kloorattujen fenoksihappojen basipetaalista kulkeutumista ja haihdutusvirtausta. Kun 2,4-D:llä tai 2,4,5-T:llä käsiteltiin haavan alalehtiä saatiin vain heikko ja hidas kasvureaktio juurissa. Sen sijaan kasvupisteet version kärjissä reagoivat voimakkaasti. Eliasson osoitti basipetaalisen kulkeutumisen kä-

sittelystä oksasta tapahtuvan nilassa, kun taas akropetaalinen kulkeutuminen käsittelemättömään versoon tapahtui puussa. Kulkeutuminen juuriin oli hyvin vähäistä.

23 Fysiologiset ja biokemialliset vaikutukset

Fenoksihappojen vaikutukset kasviin ovat samankaltaisia kuin luonnollisen kasvuhormonin indolylietikkahapon (IAA). Luontaisesti IAA:n taso kasvilla on hormonimetaboliaa säätelemä ja kasvureaktiot siten normaaleja. IAA-peroksidaasi, joka hajottaa IAA:ta, ei pysty hajottamaan synteettisiä aukiineja, ja niiden aikaansaama hormonivaikutus on siten epänormaali ja pitkäaikaisempi kuin IAA:n.

Fenoksihappojen vaikutuksia on tutkittu 1940-luvulta lähtien, mutta vieläkin ei täysin tiedetä, mihin niiden vaikutus perustuu ja miksi jotkut lajit ovat niille herkkiä, toiset kestäviä. Jopa saman lajin eri lajikkeiden välillä on kestävyudessa suuria eroja (Luckwill ja Lloyd-Jones 1960).

Sell ym. (1949) tutkivat pavun (*Phaseolus vulgaris*) varren valkuaisainemäärää 2,4-D-käsittelyn jälkeen ja havaitsivat sen nousseen. Aminohapoista erityisesti asparagiinin, lysiin, valiinin, metioniinin ja fenylalaniinin määrät kohosivat. Rebstock ym. (1954) tutkivat 2,4-D:n vaikutusta pavun fosforimetaboliaan ja totesivat 2,4-D:llä käsiteltyjen kasvien varsien sisältävän lähes kaksinkertaisen määrän nukleinihappoja käsittelemättömiin verrattuna.

Swanson (1946) sekä Murray ja Whiting (1947) tutkivat 2,4-D:n ja sen eri suolojen histologisia vaikutuksia papuun. He havaitsivat 2,4-D:n kiihdyttävän solunjakautumista useissa eri solukoissa; endodermisissä, lieriöketoissa (perisykli), nilan tylppysolukossa, jällessä, ksyleemissä ja ydinsäteissä. Myös Beal (1946) sai samansuuntaisia tuloksia.

Cardenas ym. (1968) tutkivat 2,4-D:n aiheuttamia fysiologisia muutoksia sappiruoholla (*Xanthium* spp.). Testikasvit lakastuivat ja kuolivat 10 päivän kuluessa käsittelystä. Heidän mukaansa kuoleminen johtui normaalin apikaalisen kasvun estymisestä ja pääversion epänormaalista kasvusta. Uuden juuri- ja lehtisolukon muodostumisen lakkaaminen ja ravinnepula johtivat autotrofian estymiseen. Näiden vaikutusten biokemialli-

sena aiheuttajana oli tutkijoiden mukaan epänormaali nukleiinihappometabolia.

Kiepal (1970) tutki fenoksihapoilla käsitellyn rikkasinapin (*Sinapsis arvensis*) anatomiaa. Hän ei havainnut endodermissä solujen jakautumista, koska endodermi oli käsitellyn seurauksena aina tuhoutunut. Sen sijaan lie-riöketto ja erityisesti nilan ja ydinsäteiden parenkyymi (tylppysolukko) reagoivat intensiivisesti monisuuntaisesti jakautuen.

Whitworth ja Muzik (1967) tutkivat pelto-kierron (*Convulvulus arvensis*) eri kloonien herkkyyttä 2,4-D:lle. Ulkoisilla morfologisilla tekijöillä ei ollut merkitystä herkkyyteen. Kemikaalien imeytyminen tai kulkeutuminen eivät myöskään olleet kriittisiä tekijöitä. Merkittävien fysiologinen ero oli solutasolla: molempien kloonien varsileikkeet tuottivat kallussolukkoa 2,4-D:tä sisältävässä ravinto-agarissa. Kallussolukon määrä oli herkällä kloonilla sekä tilavuudeltaan että kuivapainoltaan kaksinkertainen kestävään verrattuna. Myös hydraatioaste oli edellisellä korkeampi.

Key ym. (1966) selvittivät 2,4-D:n vaikutuksia soijapavun (*Glycine max*) nukleiinihappo- ja proteiinimetaboliaan. Solujen jakautuminen ja piteneminen estyi sirkkavarren kärjessä ja epikotyyliissä. Solujen pituuskasvu estyi ja säteensuuntainen laajeneminen kiihtyi sirkkalehtien alapuolella. Sirkkavarren tyvessä ilmeni solunjakautumista ja sivujuurten muodostumista. 2,4-D esti nukleiinihappo- ja valkuaisainesynteesiä kärkikasvusolukossa. Muissa sirkkavarren osissa RNA-synteesi kiihtyi, jolloin RNA/DNA-suhde suureni ja proteiini/RNA-suhde pieneni. 2,4-D kiihdytti erityisesti ribosomi-RNA:n synteesiä. Tutkijat totesivat tulosten tukevan käsitystä, jonka mukaan 2,4-D:n herbisidivai-utus liittyy RNA- ja valkuaisainesynteesiin johtaen massiiviseen solukoiden tuotantoon, säätelemättömään kasvuun ja lopulta kasvin kuolemaan.

Soijapavun sirkkavarsisolukoilla tekemien-
sä kokeiden perusteella myös Hardin ym. (1970) esittivät, että 2,4-D stimuloi RNA-polymeraasin aktiivisuutta lisäten RNA- ja valkuaisainesynteesiä. Cherry (1976) piti mahdollisena, että plasmamembraanissa sijaitseva hormonireseptori liittyy tapahtumaan. Hänen mukaansa herbisidi sitoutuu plasmamembraaniin, jossa se joko aiheuttaa muutoksen lipoproteiinin rakenteessa tai kiinnittyy reseptoriin sytoplasmassa ja saa näin aikaan hormonaalisen reaktion. Vapautunut

reseptori kulkee sitten sytoplasman läpi tumaan, missä se säätelee transkriptiota (vrt. Venis 1971, Hardin ja Cherry 1972).

Unrau ja Larter raportoivat vuonna 1952 2,4-D:n aiheuttavan meioottisia kromosomimuutoksia vehnällä (*Triticum aestivum*) ja ohralla (*Hordeum vulgare*). Liang ym. (1969) havaitsivat 2,4-D:n aiheuttavan kromosomimuutoksia durran (*Sorghum vulgare*) siitepölyhiukkasten emoluissa.

Fawcett ja Slife (1978) selvittivät 2,4-D:n vaikutusta eri rikkakasvien siementuotantoon. Testikasveista jauhosavikan (*Chenopodium album*), viherrevonhännän (*Amaranthus retroflexus*) ja hulluruohon (*Datura stramonium*) siementuotanto laski 64—99 %, kun taas kiinanpoutaheinän (*Setaria faber*) siementuotanto nousi 307 %. Siementen elinvoimaisuudessa ei ollut merkitseviä eroja kontroleihin verrattuna. Hulluruohon (*Datura stramonium*) siemenistä kasvatetuissa kasveissa havaittiin herbisidivaurion oireita.

Yleisesti ottaen 2,4-D kiihdyttää varren solujen kasvua väkevyuden noustessa 10^{-7} M:sta 10^{-4} M:in ja estää pitoisuudessa 10^{-3} M. Toisaalta juurisolujen kasvu estyy pitoisuuden noustessa 10^{-9} M:sta 10^{-4} M:in. Koska fenoksihapot aiheuttavat solujen kasvun lisääntymistä, on niiden ajateltu toimivan kuten IAA eli lisäävän solunseinän joustavuutta. Turgoripaineen voima pakottaa sitten solut laajenemaan.

Tällä hetkellä on vallalla kaksi oletusta tähän liittyvästä mekanismista: lisääntynyt autolyttisten entsyymien synteesi tai solunseinän alentunut pH. Auksiinien on todettu indusoivan molempia.

Edellisessä oletuksessa autolyttisten entsyymien lisääntynyt aktiivisuus aiheuttaa erityisesti kovalenttisten sidosten katkeamisia solunseinässä. Samanaikaisesti kasvaa niiden entsyymien aktiivisuus, jotka syntetisoivat uutta seinämateriaalia laajentuneeseen solunseinään. Näiden entsyymien lisääntynyt aktiivisuus johtuisi niiden kiihtyneestä synteesistä, jonka puolestaan aiheuttaa fenoksihapon stimuloima RNA-synteesi.

Jälkimmäisessä oletuksessa pH:n alenemisen on esitetty aiheuttavan kovalenttisten sidosten pilkkoutumista suoraan tai lisääntyneen autolyttisten entsyymien aktiivisuuden seurauksena. Hypoteesit eivät ole toisiaan poissulkevia (Ashton ja Crafts 1981).

24. Hajoaminen ja inaktivaatio

Fenoksihappojen biokemiallinen hajoaminen kasveissa on yksityiskohtaisesti selvittämättä, vaikka tutkimuksia aiheesta on usean vuosikymmenen ajalta. Eniten on tutkittu sivuketjun katkeamista tai irtoamista ja renkaan hydroksylaatiota. 1970-luvulla alettiin lisäksi selvittää aminohappokonjugaattien merkitystä herbisidien inaktivaatioissa.

Weintraub ym. (1952) osoittivat, että 2,4-D:n karboksyyli-ryhmän hiili hapettuu metyleeniryhmän hiiltä helpommin hiilidioksidiksi. ¹⁴C-leimatulla 2,4-D:llä tehdyissä kokeissa ei havaittu renkaan ensimmäisen hiiliatomin vapautumista, joten rengas ei metaboloitunut.

Luckwill ja Lloyd-Jones (1960) tutkivat 2,4-D:n hajoamista eri kasvilajeilla. Heidän mukaansa kasvin herkkyys 2,4-D:lle korreloi voimakkaasti sen kykyyn hapettaa karboksyyli- tai metyleenihiili 2,4-D:n sivuketjusta. He havaitsivat eri omenalajikkeilla ja mansikalla tekemissään kokeissa karboksyylihiilen dekarboksyloituvan kaksi kertaa helpommin kuin metyleenihiilen.

Dubovoy ym. (1973) tutkivat 2,4-D-1¹⁴C:n dekarboksylaatiota 18 eri kasvilajilla. Heidän mukaansa kasvin kyky hapettaa 2,4-D:n sivuketju ei korreloinut sen herbisidiherkkyiden kanssa. Tutkijat päättelivät 2,4-D:n hajoamisen alkavan eetterisidoksen hydrolyysillä, jolloin tuloksena olisi 2,4-dikloorifenoli ja asetaatti.

Hagin ym. (1970) tutkivat 2,4-D:n metaboliaa kolmella heinäajalla (*Bromus inermis*, *Phleum pratense* ja *Dactylis glomerata*). He esittivät em. lajien kestävyuden johtuvan niiden kyvystä muuttaa 2,4-D inaktiiviseksi 3-(2,4-dikloorifenoksi)propionihapoksi. Steen (1973) ja Steen ym. (1974) eivät kuitenkaan löytäneet 3-(2,4-dikloorifenoksi)propionihappoa useilla kasvilajeilla tekemissään kokeissa. Heidän mukaansa 2,4-D hajoaa 2,4-dikloorifenoliksi.

Useissa tutkimuksissa on osoitettu, ettei sivuketjun dekarboksylaatio ole fenoksihappojen inaktivaation tärkein vaihe. Muina inaktivaatioteinä ovat renkaan hydroksylaatio ja aminohappokonjugaattien muodostuminen. Solukkoväljelmillä tehdyissä kokeissa on osoitettu, että renkaan hydroksylaatio on olennainen vaihe 2,4-D:n hajoamisessa. Metaboliatuotteina syntyy tällöin 4-hydroksi-2,5-dikloorifenoksietikkahappoa ja 4-hydroksi-2,3-dikloorifenoksietikkahappoa. Mui-

ta mahdollisia hydroksylaatiotuotteita ovat 4-hydroksi-2-kloorifenoksietikkahappo ja 3-hydroksi-2,4-dikloorifenoksietikkahappo (Bristol ym. 1977, Feung ym. 1973, 1975 sekä Fleeker ja Steen 1971).

Collins ja Gaunt (1970 ja 1971) havaitsivat MCPA:n renkaan hydroksylaation tutkimuksessaan, joissa koekasveina olivat rapsi (*Brassica napus*), puna-ailakki (*Melandrium rubrum*) ja herne (*Pisum sativum*). MCPA:n hydroksylaatiotuotteina tunnistettiin 4-kloori-2-hydroksimetyylifenoksietikkahappoa (hydroksi-MCPA) ja N-(4-kloori-2-metyylifenoksietikka)-L-aspartaattihappoa 1. MCPA-aspartaattihappoa. Hydroksi-MCPA:sta muodostui edelleen β -glykosidia eli 4-kloori-2- β -D-glukopyranosiidimetyyli-fenoksietikkahappoa. Rapsista (*Brassica napus*) löydettiin myös β -sitoutunut MCPA:n sokeriesteri (4-kloori-2-metyylifenoksiasetyyli β -D-glukosi). Näistä metaboliatuotteista MCPA-aspartaattihappo osoitti MCPA:n kaltaisia fytoksisia vaikutuksia, kun taas hydroksi-MCPA oli inaktiivinen.

Fenoksihapot voivat yhdistyä myös aminohappojen ja mahdollisesti proteiinien kanssa. Yhdistyminen tapahtuu tällöin herbisidin COOH-ryhmän ja aminohapon NH₂-ryhmän välillä. 2,4-D:n on havaittu yhdistyvän mm. seuraavien aminohappojen kanssa: asparagiini, alaniini, glutamiini, isoleusiini, leusiini, metioniini, valiini, fenylalaniini ja tryptofaani (Chkanikov ym. 1972, Feung ym. 1973, 1975, 1977 ja Bristol ym. 1977).

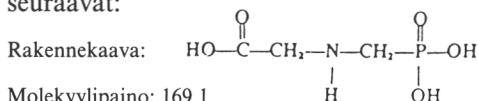
Feung ym. (1977) tutkivat kahtakymmentä 2,4-D:n aminohappokonjugaattia käyttäen koekasveina papua (*Phaseolus vulgaris*), auringonkukkaa (*Helianthus annuus*), hernettä (*Pisum sativum*) ja soijaa (*Glycine max*). Kaikki konjugaatit osoittivat herbisidiaktiivisuutta. Vähiten polaariset aminohappokonjugaatit olivat aktiivisimpia, aromaattiset ja eniten polaariset vähiten aktiivisia.

Chkanikov ym. (1972) tutkivat 2,4-D:n aminohappoderivaattien kulkeutumista soijassa (*Glycine max*) ja havaitsivat niiden pidättyvän käsiteltyyn lehteen. 2,4-D:n aminohappoderivaatteja ei löytynyt nilan siiviläputkista. Tutkijoiden mukaan aminohappokonjugaattien muodostuminen immobilisoi 2,4-D:n lehtisolukkoon. Toisin kuin 2,4-D:n aminohappokonjugaatit, renkaan hydroksylaatio ja sivuketjun katkeaminen aiheuttavat täydellisen detoksifikaation (Chkanikov ym. 1976 Ashton ja Crafts'n 1981 mukaan).

3. GLYFOSAATTI

31. Rakenne ja fysikaaliset ominaisuudet

Glyfosaatin eli N-(fosfonometyyli)glysiinin rakenne ja fysikaaliset ominaisuudet ovat seuraavat:



Molekyylipaino: 169,1

Olomuoto: kiinteä, valkoinen, hajuton aine

Sulamispiste: 200°C

Kiehumispiste: ei määritetty

LD₅₀-arvo: oraalinen 4320 mg/kg (rotta)

Liukoisuus: vesi (25°C) 1,2 %, muut liuottimet: ei liukene (Herbicide handbook 1979)

Kauppavalmist: Roundup on glyfosaatin isopropyylimiamiini-suola, tehoainemäärä 360 g/l (Maamiehen Lääke 1/83, 1983).

32. Imeytymiseen ja kulkeutumiseen vaikuttavat tekijät

321. Lämpötila, kosteus, valo

Jordan (1977) tutki glyfosaatin myrkyllisyyttä bermudaheinällä (*Cynodon dactylon*). Näkyvät vauriot olivat 24 tuntia käsittelystä suurempia ilman suhteellisen kosteuden ollessa 100 % kuin 40 % kahdessa eri kasvatuslämpötilassa (22°C ja 32°C). Tuorepainomäärien perusteella 0,56 kg/ha glyfosaattia oli myrkyllisempi 32°C:n kuin 22°C:n lämpötilassa suhteellisen kosteuden ollessa 40 %, mutta sen ollessa 100 % myrkyllisyydellä ei ollut merkitsevää eroa.

Alle 10 % ¹⁴C-glyfosaatista imeytyi käsiteltyyn lehteen 22°C lämpötilassa ja 40 % suhteellisessa kosteudessa, korkeampi lämpötila ja kosteampi ilma (32°C ja 100 %) nosti imeytyneen herbisidin määrän 70 %:in. 5–6-kertainen määrä ¹⁴C-glyfosaattia imeytyi kasviin 100 % suhteellisessa kosteudessa verrattuna 40 % kosteuteen.

Merkitsevästi enemmän ¹⁴C-glyfosaattia kulkeutui käsitellystä lehdestä muihin kasvinosiin 32°C kuin 22°C lämpötilassa suhteellisen kosteuden ollessa 40 %, mutta eroa ei ollut suhteellisen kosteuden arvolla 100 %. Lämpötilan nousu 25°C:sta 35°C:een laski glyfosaatin myrkyllisyyttä puuvillalla (*Gos-*

sypium hirsutum) 21–40 %:a. Suhteellisen kosteuden kohoaminen 40 %:sta 100 %:in lisäsi imeytymistä 3–6-kertaiseksi (Wills 1978).

McWhorter ym. (1980) havaitsivat kokeissaan, että johnsonheinällä (*Sorghum halepense*) ¹⁴C-glyfosaatin absorptio lähes kaksinkertaistui ja kulkeutuminen parani lämpötilan noustessa 24°C:sta 35°C:en. Toisaalta lämpötilan vastaava lasku lisäsi ¹⁴C-glyfosaatin absorptiota soijalla (*Glycine max*) noin 100 %, kulkeutumista 100–1200 % ja myrkyllisyyttä yli 200 % (McWhorter ym. 1980).

Kokeissaan saarnella (*Fraxinus excelsior*) ja rauduskoivulla (*Betula verrucosa*) Lund-Høie (1979) havaitsi lämpötilan ja suhteellisen kosteuden nousun lisäävän eksponentiaalisesti ¹⁴C-glyfosaatin määrää. Chase ja Appleby (1979) saivat samansuuntaisia tuloksia kokeissa, joissa testikasvina oli kaisla (*Cyperus rotundus*). Glyfosaatti hidasti kaislan kasvua eniten kosteissa olosuhteissa. Kolme kertaa enemmän ¹⁴C-glyfosaattia kulkeutui kasvin maanalaisiin osiin 90 %:n kuin 50 %:n suhteellisessa kosteudessa (Chase ja Appleby 1979).

Glyfosaatin biologisen tehokkuuden ja ilman suhteellisen kosteuden välisen riippuvuuden havaitsivat myös Pohtila ja Pohjola (1983). Heidän mukaansa kyseinen riippuvuus oli tosin päinvastainen kuin edellä esitetyissä tutkimuksissa. Tämä johtunee siitä, että toistuvien kuurottaisten sateitten välillä ilman suhteellinen kosteus on korkea: Kun torjunta-aineen levitys sattuu tällaisille sääjaksoille, torjunnan teho on heikko, koska torjunta-aine huuhtoutuu sateen seurauksena pois lehvästöstä. Torjuntahetkeä seuranneiden sateiden vaikutus torjuntatehon heikentäjänä ilmeneekin selkeästi Pohtilan ja Pohjolan (1983) tutkimuksesta.

Vedenpuutteen on todettu estävän glyfosaatin imeytymistä ja kulkeutumista useilla eri kasvilajeilla (Chase ja Appleby 1979, Moosavi-Nia ja Dore 1979, McWhorter ym. 1980 ja Whitwell ym. 1980).

Kells ja Rieck (1979) osoittivat johnsonheinällä (*Sorghum halepense*) ja Whitwell ym.

(1980) bermudaheinällä (*Cynodon dactylon*) glyfosaatin imeytyvän ja kulkeutuvan paremmin valossa kuin pimeässä. Abu-Irmaileh ja Jordan (1979) havaitsivat glyfosaatin aiheuttavan kloroosia valossa pidetyissä kaislan (*Cyperus rotundus*) lehdissä; pimeässä glyfosaatin vaikutusta ei ilmennyt.

322. Lisäaineet

Lisäaineet vaikuttavat glyfosaatin imeytymiseen ja kulkeutumiseen ja siten sen fytotoksisuuteen. Monien epäorgaanisten suolojen on todettu alentavan glyfosaatin myrkyllisyyttä. Raudan ja alumiinin suolat alensivat myrkyllisyyttä eniten, kalsiumin ja sinkin runsaasti ja magnesiumin melko runsaasti. Natrium ja kalium eivät vaikuttaneet glyfosaatin myrkyllisyyteen (Stahlman ja Phillips 1979).

Turner ja Loader (1980) tutkivat ammoniumsulfaatin ja torjunta-ainevalmisteen pinta-aktiivisuutta säätelevien lisäaineiden vaikutusta glyfosaatin isopropyylamiinisuaolan fytotoksisuuteen. Juolavehnällä (*Agropyron repens*) tehdyissä kokeissa havaittiin pelkän ammoniumsulfaatin vaikuttavan vain hyvin vähän glyfosaatin myrkyllisyyteen. Toisaalta monet lisäaineet lisäsivät glyfosaatin tehoa. Yksin käytettynä suhteellisen hydrofiiliset ei-ioniset tai kationiset lisäaineet olivat tehokkaampia. Ammoniumsulfaatin kanssa käytettyinä lipofiilimmät lisäaineet antoivat parhaat tulokset.

Lund-Høie (1979) havaitsi saarnella (*Fraxinus excelsior*) ja koivulla (*Betula verrucosa*) tekemissään kokeissa ammoniumsulfaatin lisäävän ¹⁴C-glyfosaatin imeytymistä ja kulkeutumista noin kolminkertaiseksi. Molempien lajien juuriin kulkeutui 2—3 kertainen määrä radioaktiivisuutta lisäainetta käytettäessä. Ammoniumsulfaatin optimipitoisuus oli noin 1 %.

McWhorter ym. (1980) havaitsivat pinta-aktiivisuussäteen ja kaliumfosfaatin (KH₂PO₅) lisäävän glyfosaatin imeytymistä ja kulkeutumista soijalla (*Glycine max*). Pelkkä säde hidasti ja pelkkä KH₂PO₅:n edisti glyfosaatin kulkeutumista.

323. Käyttäytyminen kasveissa

Radioaktiivinen lehtiin annettu glyfosaatti imeytyi nopeasti juolavehnään (*Agropyron repens*) ja kulkeutui juuriin ja lehtiin. Muis-

sakin tutkituissa rikkakasvilajeissa glyfosaatti kulkeutui vilkkaimman aineenvaihdunnan alueille (Sprankle ym. 1975).

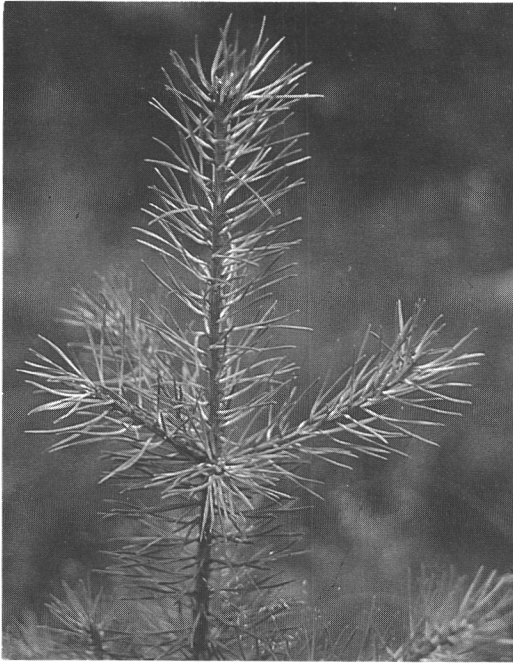
Segure ym. (1978) havaitsivat glyfosaatin kulkeutuvan sekä symplastisesti että apoplastisesti kaikkialle italianraiheinässä (*Lolium multiflorum*) ja puna-apilassa (*Trifolium pratense*). ¹⁴C-glyfosaatti kulkeutui puuvillassa (*Gossypium hirsutum*) parhaiten vanhoista kasvinosista ylöspäin (Wills 1978). ¹⁴C-glyfosaatti kulkeutui nilassa ja kasautui meristemaattisen kasvun alueille johnsonheinässä (*Sorghum halepense*) (Kells ja Rieck 1979).

Saarni (*Fraxinus excelsior*) absorboi ¹⁴C-glyfosaattia noin 3,5 kertaa enemmän kuin rauduskoivu (*Betula verrucosa*). Koivulla glyfosaatti kulkeutui lehdistä pääasiassa meristemaattisesti aktiivisimpiin kasvinosiin (source-sink-periaate), saarnella suuri osa symplastiin kulkeutuneesta ¹⁴C-glyfosaatista siirtyi lateraalisesti nilasta puuosaan ja haihdutusvirtauksen seurauksena edelleen vanhoihin lehtiin. Glyfosaatin kertyminen juuriin oli siten saarnella hyvin vähäistä (Lund-Høie 1979).

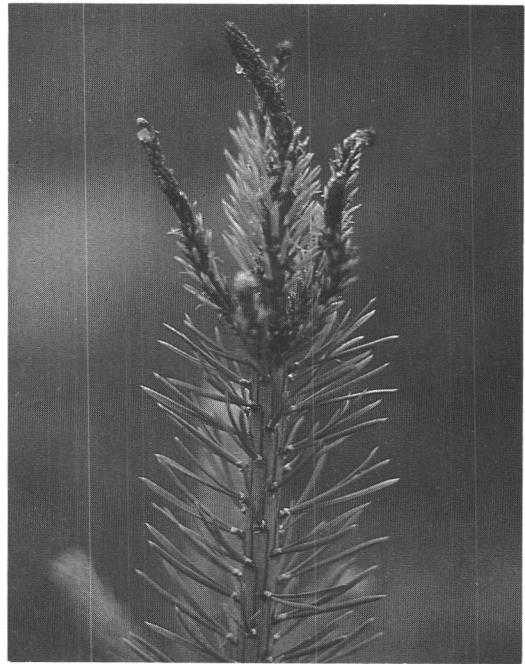
Gottrup ym. (1976) tutkivat glyfosaatin kulkeutumista herkällä pelto-ohdakkeella (*Cirsium arvense*) ja kestäväällä kenttätyräkällä (*Euphorbia esula*). Herbisidi kulkeutui kummallakin lajilla sekä symplastisesti että apoplastisesti, eikä kummaltakaan havaittu ¹⁴C-glyfosaatin hajoamisen välituotteita viikon kuluttua käsittelystä. Bermudaheinä (*Cynodon dactylo*) ja koiso (*Solanum carolinense*) akkumuloivat glyfosaatin nopeasti kasvaviin juuriin ja rönsyihin (Whitwell ym. 1980).

Putnam (1976) tutki glyfosaatin sekä glyfosaatin ja simatsiinin (2-kloori-4,6-bisetyyli-amino-1,3,5-triatsiini) seoksen vaikutuksia omena (*Malus sylvestris*), päärynään (*Pyrus communis*), kirsikkaan (*Prunus cerasus*) ja persikkaan (*Prunus persica*). Torjunta-aineet eivät aiheuttaneet havaittavia vaurioita ruiskutettuna kolmena vuotena puiden tyvelle. Käyttömäärät vaihtelivat 1.1 kilosta 6.6 kiloon hehtaaria kohden. Runkoon siveltyinä glyfosaatti vaurioitti vain persikkaa. ¹⁴C-glyfosaatti kulkeutui nopeasti käsitellyistä alaosien lehdistä saman oksan muihin lehtiin, silmuihin ja hedelmiin, mutta ei havaittavasti muualle. 90 päivän kuluttua käsittelystä 92—98 % ¹⁴C-glyfosaatista oli muuttumatonta eli hajoaminen oli hyvin hidasta.

Kulkeutumiseroista johtuen fenoksiherbisidien aiheuttamat vauriot männyn (*Pinus*



Kuva 1. MCPA vaurioittaa herkimmin männyn (*Pinus sylvestris*) torjuntavuoden neulasia.
Figure 1. Pine (*Pinus sylvestris*) needles growing before spraying are most sensitive to MCPA damages.



Kuva 2. Glyfosaatin vaikutukset näkyvät männyn (*Pinus sylvestris*) taimessa torjuntaa seuraavan kasvukauden kasvaimissa.
Figure 2. The effects of glyphosate in the pine plant (*Pinus sylvestris*) are visible in the shoots of the next growing period after the spraying.

sylvestris) taimissa näkyvät selvimmin käsittelyvuoden neulasissa (kuva 1), glyfosaatin seuraavan vuoden kasvaimissa (kuva 2) (Lylly 1979).

Punanata (*Festuca rubra*) absorboi kaksi kertaa enemmän glyfosaattia kuin ruokohelppi (*Phalaris arundinacea*). Molemmissa kasveissa herbisidi kulkeutui yhtä nopeasti. Punanata oli kuitenkin kestävämpi. Ruokohelppi vaurioitui runsaasti 3–4 päivän kuluttua käsittelystä ja kuoli kahden viikon kuluessa. ¹⁴C-glyfosaattia kasautui kuitenkin nopeammin punanatan juuriin. 5–10 % imeytyneestä glyfosaatista voitiin todeta kasvien kasvatuliuoksesta. Tämä osoittaa juurten kykenevän erittämään lehtien kautta annettua herbisidiä ympäristöön (Marquis ym. 1979).

Davis ym. (1979) tutkivat pakkaskäsittelyn vaikutusta sinimailaseen (*Medicago sativa*) ja juolavehnään (*Agropyron repens*). Esikäsitteily (−4°C) suojaasi sinimailaseen glyfosaattiriisikutuksessa, mutta ei suojannut merkittävästi juolavehnää. Pakkaskäsittely lisäsi glyfosaatin kulkeutumista juolavehnässä mutta vähensi sinimailasessa.

Baur (1979) totesi glyfosaatin inhihoivan tehokkaasti aukiinin basipetaalista kulkeutumista maissintaimien itutupissa. ¹⁴C-indolylietikkahapon kulkeutumismuutos puuvillan (*Gossypium hirsutum*) sirkkavarsissa aleni merkittävästi, kun subletaali annos glyfosaattia levitettiin sirkkalehdille vuorokautta ennen kuin kulkeutuminen mitattiin. Glyfosaatti ja IAA samanaikaisesti annettuina eivät vaikuttaneet IAA:n basipetaaliseen kulkeutumiseen.

33. Fysiologiset ja biokemialliset vaikutukset

Glyfosaatin fysiologisista ja biokemiallisista vaikutuksista on 1970-luvun alun jälkeen julkaistu runsaasti tutkimuksia. Erityisesti on selvitetty aineen vaikutuksia aromaattisten aminohappojen biosynteesiin. Glyfosaatin on todettu vaikuttavan myös suoraan fytotoksisesti tuhoamalla soluorganelleja. Eräät tutkijat ovat lisäksi havainneet glyfosaatin kiihdyttävän solujen vanhenemista (mm. Nilsson 1977 sekä Pihakaski ja Pihakaski 1980).

Aromaattisilla aminohapoilla on tärkeä osa kasvien metaboliassa. Ne toimivat valkuaisainesynteesin ja fenyylipropanoidien metabolian lähtöaineina. Fenyylipropanoidiyhdisteisiin kuuluvat mm. monet pigmentit ja solunseinän rakennusaine ligniini. Glyfosaatin on todettu inhiboivan korismihapon muodostumista sikimihaposta. Korismihappo on antrakininien ja aromaattisten aminohappojen biosynteesin prekursorina kasveille välttämätön (Fedtke 1982).

Seuraavassa on luettelonomaisesti esitelty eräitä tutkimustuloksia glyfosaattia käsittelevästä laajasta kirjallisuudesta. Tutkimusten kohdekasveina ovat miltei yksinomaan maatalouden rikka- ja viljelykasvit.

Javorski (1972) tutki glyfosaatin vaikutusta limaskan (*Lemna gibba*) aromaattisten aminohappojen biosynteesiin. Glyfosaatin aiheuttama kupulimaskan kasvun estyminen voitiin poistaa lisäämällä L-fenylalaniinia ravintoalustaan. *Rhizobium japonicum*-bakteerilla glyfosaatin vaikutus voitiin poistaa lisäämällä L-fenylalaniinia ja L-tyrosiinia. Javorskin mukaan glyfosaatti vaikutti estäen ja alentaen korismihappomutaasin ja/tai prenaattidehydraasin toimintaa.

Abu-Irmaileh ja Jordan (1978) havaitsivat glyfosaatin aiheuttavan kaislan (*Cyperus rotundus*) lehdissä merkittävää klorofylli- ja karotenoidipitoisuuksien laskua. Karotenoidipitoisuus laski klorofyllipitoisuutta nopeammin. Katalaasispesifinen aktiivisuus laski 30 % kontrolliin verrattuna.

El-Masry ja Rehm (1977) tutkivat glyfosaatin ja Morphactin-lisäaineen vaikutusta kaislan juurimukulaan. Käytetty glyfosaattiannos ei tappanut kaikkia leposilmuja. Lisäainekäsittely vapautti eloonjääneet leposilmut dormanssista, jolloin glyfosaatti tappoi syntyvät versot. Glyfosaatilla havaittiin myös voimakas morfogeneettinen vaikutus jälkijuuriin; ne muuttuivat ylöspäin suuntautuviksi versoiksi.

Shaner (1978) havaitsi glyfosaatin vähentävän haihdutusta herneellä (*Pisum sativum*), auringonkukalla (*Helianthus annuus*) ja pavulla (*Phaseolus vulgaris*). 29 tunnin kuluttua käsittelystä haihdutus oli alentunut puoleen. Shaner ja Lyon (1980) tutkivat glyfosaatin ja aromaattisten aminohappojen vaikutusta pavun haihdutukseen. Glyfosaatti kulkeutui katkaistuista versoista haihtumisvirtauksen mukana lehtiin, jolloin haihdutus väheni 40—50 % solukkokonsentraation ollessa 50—3000 nM glyfosaattia tuorepainogram-

maa kohti. Tyrosiinin ja fenylalaniinin samanaikainen lisäys esti inhibition, samoin pelkän tyrosiinin (10^{-3} M) lisäys. Pelkän fenylalaniinin (10^{-3} M) lisäys ei poistanut glyfosaatin vaikutusta. Glyfosaatilla käsitellyissä lehdissä oli 6 tunnin kuluttua käsittelystä 50 % vähemmän sisäsyntyistä tyrosiinia ja fenylalaniinia kuin vertailuryhmässä.

O'Brien ja Prendeville (1979) havaitsivat glyfosaatin lisäävän solunseinän läpäisevyyttä limaskalla (*Lemna minor*). Mitä pitempi aika käsittelystä kului, sitä pienempi konsentraatio muutti läpäisevyyttä. Glyfosaatilla ja dalaponilla $\alpha\alpha$ -diklooripropionihappo) käsitellyissä kasveissa havaittiin näkyviä vaurioita 2—4 vrk:n kuluttua käsittelystä.

Campbell ym. (1976) tutkivat elektronimikroskooppisesti glyfosaatin vaikutusta juolavehjän (*Agropyrum repens*) kloroplastin hienorakenteeseen ja havaitsivat soluvaurioita kaikilla käyttämillään torjunta-ainemäärillä (0,56—4,45 kg/ha) vuorokauden kuluttua käsittelystä. Ensimmäiset vauriot solujen sisällä olivat kloroplastin osittainen tai täydellinen tuhoutuminen, ribosomaalisen endoplasmaattisen retikulumin (RER) paisuminen ja vesikkeliön muodostuminen. Kokeen jatkuessa myös muut soluorganellit tuhoutuivat. Soluorganellien tuhoutuminen saattoi tutkijoiden mukaan johtua tonoplastien hajoamisesta, jolloin vakuoleista vapautui hydrolyyttisiä entsyymejä kuten proteaaseja, nukleaaaseja, fosfataaseja ja esteraaseja.

Pihakaski ja Pihakaski (1980) tutkivat glyfosaatin vaikutuksia taskulapasammalen (*Pellia epiphylla*) fotosynteesiin ja hienorakenteeseen. Glyfosaatti aiheutti nopeasti fotosynteesiaktiiviteetin alenemisen. Nettofotosynteesin estyminen oli voimakkainta ensimmäisen viikon aikana. Tämän jälkeen inhibitio heikkeni, mutta kohosi jälleen 4—5 viikon kuluttua käsittelystä. Vuorokauden kuluttua käsittelystä havaittiin hienorakenteen muutoksina kloroplastin pinnalla ja sytoplasmassa rakkulamaisia putkimaisia rakenteita, ilmeisesti kloroplastin stromasta irronneita jyväsiä sekä RER:n ja ribosomien rappeutumista, rasvapisaroiden lisääntymistä ja sytoplasmian vakuoloitumista. Kun käsittelystä kulunut aika piteni, estyi grananmuodostus ja solukelmut katkeilivat.

Duke ja Hoagland (1978) tutkivat maissilla (*Zea mays*) glyfosaatin vaikutusta fenoliyhdisteiden metaboliaan. Glyfosaatti indusoi fenylalaniiniammonialyaasin (PAL) aktiivisuutta pimeässä kasvatetun maissin juurissa.

Glyfosaatilla ei ollut vaikutusta liukoisten proteiinien määrään entsyymipreparaateissa. Tutkijat otaksuivat glyfosaatin lisäävän kasvua estävien fenolien biosynteesiä (myös Duke ym. 1980).

Ekanayake ym. (1979) tutkivat hirssillä (*Panicum repens*) glyfosaatin vaikutusta aminohappojen määrään. Kokonaisaminohappopitoisuus nousi käsittelyn jälkeen saavuttaen huippunsa 8 vuorokauden kuluttua. Juurissa pitoisuus oli kolminkertainen kontrolliin verrattuna. 15 vuorokauden kuluttua kokonaisaminohappopitoisuus oli laskenut alle kontrollitason. Tilanne palautui normaaliksi noin 50 vuorokauden kuluttua käsittelystä.

Tymonko ja Foy (1978) tutkivat glyfosaatin aiheuttamaa proteiinisynteesin estymistä soijapavun (*Glycine max*) lehtisolukkoviljelmillä. Glyfosaattikäsittely tehtiin ¹⁴C-leusiinia sisältävään viljelmään. Glyfosaatti inhiboi leusiinin liittymistä TCA:han liukenemattomiin aineisiin. Inhibition aste riippui glyfosaatin konsentraatiosta. Fenyylalaniinin tai fenyylalaniinin, tyrosiinin ja tryptofaanin lisäys vähensi inhibitiota. Sikimihappojen intermediaattien lisäys (sikimihappo, D-arabinoheptonihappo-7-fosfataasi) lievensi inhibitiota vain vähän.

Nilsson (1977) tutki glyfosaatin vaikutusta kevätvehnän (*Triticum aestivum*) aminohappopitoisuuteen. Glyfosaattikäsittely vähensi kaikkien muiden aminohappojen paitsi aspargiinihapon ja glutamiinihapon kokonaismäärää. Vapaiden aminohappojen, erityisesti aspargiinihapon, aspargiinin, glutamiinihapon ja glutamiinin määrä sen sijaan kohosi. Tyrosiinin ja fenyylalaniinin määrä aleni huomattavasti. Sekä kokonaisammoniakkin että vapaan ammoniakkin määrä kohosi herbisidikäsittelyn seurauksena. Nilsson (1977) otaksui glyfosaatin vaikuttavan transaminaatioreaktioihin ja kiihdyttävän vanhenemisprosessia.

Amrhein ym. (1980) tutkivat viljatataren (*Fagopyrum esculentum*) sirkkavarsilla ja paimenmataran (*Galium mollugo*) solukkoviljelmillä glyfosaatin vaikutusta sikimihappotiehen ja havaitsivat testikasvien akkumuloidun glyfosaatin läsnäollessa sikimihappoa. Paimenmataran solut sisälsivät sikimihappoa jopa 10 % kuivapainostaan kasvettaaan 10 vuorokautta ravintoalustalla, joka sisälsi 0,5 mM glyfosaattia. Glyfosaatti esti korismihapon ohjaaman antrakininien synteesin paimenmataralla. Korismihappo ja o-sukkinyy-

libentsoaatti (antrakininien prekursori) vähensivät inhibitiota. Tutkijat otaksuivat glyfosaatin estävän biosynteesiketjussa sikimihapon muuttumista korismihapoksi ja saivat vahvistusta käsitykselleen *Aerobacter aerogenes*-bakteerilla tekemästään kokeesta: soluttomassa bakteeriuutteessa glyfosaatti esti sikimihapon muuttumisen korismihapoksi.

Holländer ja Amrhein (1980) tutkivat glyfosaatin vaikutusta viljatataren (*Fagopyrum esculentum*) sikimihappotiehen ja havaitsivat glyfosaatin estävän valon indusoimaa fenyylipropanoidiaineiden (klorogeenihappo, protosyanidiini, rutiini ja antosyaani) kerääntymistä etioloituneisiin sirkkavarsiin. Glyfosaatin aiheuttama inhibitiota oli 90 % yhden mM:n pitoisuudella. Glyfosaatin rakenteelliset sukulaisaineet N, N-bisfosfonometyyliiglysiini, aminometyyliiglysiini, metyyliiglysiini ja iminodiasetaatti eivät vaikuttaneet akkumuloidumista estävästi. Kaikista testatuista aminohapoista vain L-fenyylalaniini esti inhibition. Osittainen antosyaanisynteesin palautuminen saatiin lisäämällä korismihappoa, fenyylipuryvaattia, trans-sinnamaattia, p-kumaraattia ja naringenia. Fenyylialaniinikonsentraatio aleni glyfosaatilla käsitellyissä sirkkavarsissa ja glyfosaatti alensi tehokkaasti myös PAL-inhibiittorilla (L- α -aminoksi- β -fenyylipropionaatti) aikaansaatua korkeaa fenyylialaniinitasoa.

Glyfosaatti esti ¹⁴C-sikimihapon liittymisen kaikkiin kolmeen aromaattiseen aminohappoon ja radioaktiivinen sikimihappo kerääntyi solukkuun. Glyfosaatti vaikuttaa aromaattisten aminohappojen biosynteesiin ennen korismihapon muodostumista, sillä sikimihappoa kerääntyy glyfosaatilla käsitelyihin solukoihin. Glyfosaatti esti korismihappojohdannaisten, antrakininien, synteesin paimenmataran (*Galium mollugo*) solukkoviljelmässä ja esti korismihapon muodostumisen sikimihaposta *Aerobacter aerogenes*-bakteerin soluttomassa uutteessa (Amrhein ym. 1980, Holländer ja Amrhein 1980).

34. Hajoaminen ja inaktivaatio

Glyfosaatin hajoaminen kasvissa on hyvin hidasta. Radioaktiivisella glyfosaatilla tehdyissä kokeissa on hiilidioksidin havaittu olevan glyfosaatin tärkeimmän hajoamistuotteen (Lund-Høie 1979). Muina metaboliatuotteina on raportoitu aminometyylifosfonihappo (AMPA) ja sarkosiini (CH₃NHCH₂COOH)

(Sandberg ym. 1978 Ashton ja Crafts'n 1981 mukaan).

Torstensson ja Aamisepp (1977) selvittivät MCPA:n ja glyfosaatin inaktivoitumista maaperässä. MCPA:n teho ei laskenut 10 viikossa steriloidussa maassa mutta glyfosaatin teho aleni hieman. Testikasveina olivat vehnä (*Triticum aestivum*) (glyfosaatti) ja rapsi (*Brassica napus*) (MCPA).

Putnam (1976) havaitsi glyfosaatin hajoavan vähäisessä määrin (2—8 %) aminometyylifosfonihapoksi omenassa (*Malus sylvestris*) ja päärynässä (*Pyrus communis*) 90 vuoro-

kauden kuluessa käsittelystä. Lund-Høie (1979) vertasi ¹⁴C-glyfosaatin metaboliaa saarnessa (*Fraxinus excelsior*) ja rauduskoivussa (*Betula verrucosa*). ¹⁴CO₂:a vapautui koivusta kaksi kertaa enemmän kuin saarnesta. Absorboidusta ¹⁴C:stä hävisi koivussa 30—40 % kahdessa kuukaudessa. Schultz ja Burnside (1980) selvittivät 2,4-D:n ja glyfosaatin metaboliaa oleanterilla (*Apocynum cannabinum*). 12 vuorokauden kuluttua käsittelystä oli 34—35 % 2,4-D:stä ja 93—96 % glyfosaatista alkuperäisessä muodossaan.

4. YHTEENVETO

Vaikuttaakseen kasvissa on torjunta-aineen saavutettava kasvin fysiologisesti aktiiviset osat. Ensi vaiheessa torjunta-aine imeytyy kasviin. Imeytymisen tarkkaa mekanismia ei tunneta. Imeytymistä seuraa kulkeutuminen, mikä voi tapahtua sekä apo- että symplastisesti. Imeytymiseen ja kulkeutumiseen vaikuttavat torjunta-ainevalmisteen ja absorboivan pinnan, yleensä kasvin lehden, rakenteen lisäksi lämpötila, ilmankosteus, valo ja kasvualueen kosteus.

Lämpötilan nousu lisää sekä fenoksiherbisidien (Sharma ja Vanden Born 1970) että glyfosaatin (Jordan 1977) imeytymistä, ellei veden puute aiheuta tähän rajoituksia (Agbakoba 1968, Ashton ja Crafts'n 1981 mukaan). Myös ilman suhteellisen kosteuden nousu lisää torjunta-aineiden imeytymistä (Sharma ja Vanden Born 1970, Jordan 1977), mutta vaikuttaa enemmän glyfosaattiin (Lund-Høie 1979) kuin fenoksiherbisideihin (Baur ym. 1974).

Imeytymisnopeuteen voidaan vaikuttaa käyttämällä torjunta-aineen yhteydessä lisäaineita ja muuttamalla sen pinta-aktiivisuutta. Lund-Høie (1979) havaitsi saarnella (*Fraxinus excelsior*) ja koivulla (*Betula pendula*) tekemissään kokeissa ammoniumsulfaatin lisäävän glyfosaatin imeytymistä ja kulkeutumista 2—3-kertaiseksi. Myös saman torjunta-aineen eri formaatit imeytyivät eri tavalla: Norris ja Freed (1966) havaitsivat 2,4-D:n esterimuodon imeytyvän vaahteran (*Acer macrophyllum*) lehtiin huomattavasti paremmin kuin happo- tai amiinimuotojen.

Sekä fenoksiherbisidien että glyfosaatin akropetaalinen kulkeutuminen lehtipuilla tapahtuu pääosin apoplastisesti, basipetaalinen symplastisesti (Eliasson 1965, Lund-Høie 1979). Vain hyvin vähäisiä torjunta-ainemääriä kulkeutui saarnella (*Fraxinus excelsior*) ja haavalla (*Populus tremula*) juuriin. Hedelmäpuilla havaitsi Putnam (1976) lehtiin sisällä, mutta ei rungon kautta muihin oksiin.

Fenoksiherbisidit ja glyfosaatti vaikuttavat kasvien keskeisiin biosynteesireaktioihin: edelliset stimuloivat epänormaalien nukleinihapposynteesin (t-RNA), jälkimmäinen estää antrakininien ja aromaattisten aminohappojen syntyä. Kummassakin tapauksessa vaikutus kohdistuu lopulta valkuaisainesynteesiin, fenoksiherbisidien sitä kiihdyttäen, glyfosaatin sitä estäen.

Fenoksiherbisidien vaikutukset kasviin ovat samankaltaisia kuin luonnollisen kasvuhormonin indolylyetikkahapon (IAA). Luontaisesti IAA:n tasoa kasvissa säätelee IAA-peroksidaasi. Se ei kuitenkaan kykene hajottamaan synteettisiä aukiaineita, mistä johtuen niiden hormoni vaikutus on epänormaali. Hardinin ym. (1970) mukaan 2,4-D stimuloi RNA-polymeraasin aktiivisuutta ja lisää siten valkuaisainesynteesiä.

Cherryn (1976) mukaan 2,4-D kiinnittyy plasmamembraniin, jossa se joko aiheuttaa muutoksen lipoproteiinien rakenteessa kiinnittyen hormonireseptoriin, tai kiinnittyy siihen sytoplasmassa. Tällöin vapautuu faktori, joka kulkeutuu sitten sytoplasmasta kautta

tumaan, missä se säätelee transkriptiota. Kiihtynyt RNA-synteesi lisää autolyyttisten entsyymien määrää. Nämä pilkkovat soluseinän kovalenttisia sidoksia. Myös uutta soluseinämateriaalia syntetisoivien entsyymien aktiivisuus lisääntyy. Tämä johtaa massiiviseen kontrolloimattomaan solukoiden tuotantoon, autotrofian katoamiseen ja lopulta kasvin kuolemaan (Key ym. 1966, Ashton ja Crafts 1981).

Edellä esitetty on oletamus. Myös toinen oletamus, jonka mukaan säätelemätön kasvu johtuisi herbisidin stimuloimasta pH:n alenemisesta, mikä johtaisi suoraan soluseinämän kovalenttisten sidosten pilkkoutumiseen, on voimassa. Em. oletamukset eivät ole toisiaan poissulkevia (Ashton ja Crafts 1981).

Glyfosaatti estää sikimihapon muuttumisen korismihapoksi, mikä on kasveille antrakinonien ja aromaattisten aminohappojen biosynteesin esiasteena välttämätön (Fedtke 1982). Tällöin valkuaisainesynteesi ja fenyylipropanoidien (mm. monet pigmentit, ligniini)

ni) synteesi estyy (Amrhein ym. 1980, Holländer ja Amrhein 1980).

Herbisidit vaikuttavat kasvien siementuotantoon lajikohtaisesti sitä lisäten tai vähentäen (Fawcett ja Slife 1978). Fenoksiherbisidien on havaittu aiheuttavan muutoksia viljelykasvien generatiivisissa solukoissa (Unrau ja Larter 1952, Liang ym. 1969, Fawcett ja Slife 1978).

Fenoksiherbisidien myrkkövaikutus kasveissa loppuu joko sivuketjun pilkkoutumisen ja renkaan hydroksylaation kautta tai siten, että ne muodostavat aminohappokonjugaatteja (Weintraub ym. 1952, Bristol ym. 1977, Feung ym. 1977). Jälkimmäinen tapa ei johda täydelliseen myrkyllisyyden häviämiseen.

Lund-Høie (1979) on havainnut hiilidioksidin olevan glyfosaatin tärkeimmän hajoamistuotteen. Glyfosaatin hajoamisen on todettu olevan hyvin hidasta (Putnam 1976). Osa lehvästään ruiskutetusta glyfosaatista erittyy kasvin juurien kautta maahan (Marquis ym. 1979).

KIRJALLISUUS — REFERENCES

- Abu-Irmaileh, B.E. & Jordan, L.S. 1978. Some aspects of glyphosate action in purple nutsedge (*Cyperus rotundus*). *Weed Sci.* 26(6): 700—703.
- , Jordan, L.S. & Kumamoto, J. 1979. Enhancement on CO₂ and ethylene production and cellulase activity by glyphosate in *Phaseolus vulgaris*. *Weed Sci.* 27(1): 103—106.
- Amrhein, N., Deus, B., Gerhke, P. & Steinrücken, H.C. 1980. The site of inhibition of the shikimate pathway by glyphosate. II. Interference of glyphosate with chorismate formation in vivo and in vitro. *Plant Physiol.* 66: 830—834.
- Ashton, F.M. & Crafts, A.S. 1981. Mode of action of herbicides. 2. painos. John Wiley & Sons, 525 s. New York.
- Audus, J.L. (toim.) 1976. *Herbicides: Physiology, Biochemistry, Ecology*. Vol 1. 2. painos. Academic Press, 608 s. New York.
- Baker, E.A. & Bukovac, M.J. 1971. Characterization of the components of plant cuticles in relation to the penetration of 2,4-D. *Ann. appl. Biol.* 67: 243—253.
- Basler, E., Todd, G.W. & Meyer, R.E. 1961. Effects of moisture stress on absorption, translocation, and distribution of 2,4-dichlorophenoxy acetic acid in bean plants. *Plant Physiol.* 36: 573—576.
- Baur, J.R. 1979. Effect of glyphosate on auxin transport in corn and cotton tissues. *Plant Physiol.* 63: 882—886.
- , Bovey, R.M. & Riley, I. 1974. Effect of pH on foliar uptake of 2,4,5-T-¹⁴C. *Weed Sci.* 22: 481—486.
- Beal, J.M. 1946. Reactions of decapitated bean plants to certain of the substituted phenoxy compounds. *Bot. Gaz.* 108: 166—186.
- Bristol, D.W., Ghanuni, A.M. & Oleelson, A.E. 1977. Metabolism of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid by wheat cell suspension cultures. *J. Agric. Food Chem.* 25: 1308—1314.
- Bukovac, M. 1976. Herbicide entry into plants. Teoksessa: Audus, J.L. (toim.). *Herbicides: Physiology, biochemistry, ecology*. Vol 1. Academic Press, New York. 608 s.
- Campbell, W.F., Evans, J.O. & Reed, S.C. 1976. Effects of glyphosate on chloroplast ultrastructure of quackgrass mesophyll cells. *Weed Sci.* 24: 22—25.
- Cardenas, J., Slife, F.W., Hanson, J.B. & Butler, H. 1968. Physiological changes accompanying the death of cocklebur plants treated with 2,4-D. *Weed Sci.* 16: 96—100.
- Chase, R.L. & Appleby, A.P. 1979. Effects of humidity and moisture stress on glyphosate control of *Cyperus rotundus* L. *Weed Res.* 19: 241—246.
- Cherry, J.H. 1976. Action on nucleic acid and protein metabolism. Teoksessa: Audus, J.L. (toim.). *Herbicides: Physiology, biochemistry, ecology*. Vol 1. Academic Press, New York. 608 s.
- Chkanikov, D.I., Makeev, A.M., Pavlova, N.N. & V.P. 1972. N-(2,4-dichlorophenoxyacetyl)-L-glutamic acid — A new metabolite of 2,4-D. *Fiziologiya Rastanii* 19: 436—442.
- , Makeev, A.M., Pavlova, N.N., Artimenko, E.N. & V.P. 1976. The function of herbicide metabolism

- in plant resistance to 2,4-D. *Physiol Agrochimia* 13: 120—126. (Ref. Ashton, F.M. & Crafts, A.S. 1981. Mode of action of herbicides)
- Collins, D.J. & Gaunt, J.K. 1970. The metabolic fate of 4-chloro-2-methylphenoxyacetic acid in peas. *Proc. Biochem. Soc. in Biochem. J.* 118: 54.
- & Gaunt, J.K. 1971. The metabolism of 4-chloro-2-methylphenoxyacetic acid in plants. *Proc. Biochem. Soc. in Biochem. J.* 124: 9.
- Davis, H.E., Fawcett, R.S. & Harvey, R.G. 1979. Effects of frost and maturity on glyphosate phytotoxicity, uptake and translocation. *Weed Sci.* 27(1): 110—114.
- Dubovoy, V.P., Chkanikov, D.I. & Makeev, A.M. 1973. Certain characteristics of 2,4-D decarboxylation in plants. *Fiziologiya Rastanii* 20: 1261—1267.
- Duke, S.O. & Hoagland, R.E. 1978. Effects of glyphosate on metabolism of phenolic compounds. I. Induction of phenylalanine ammonia-lyase activity in darkgrown maize roots. *Plant Sci. Letters* 11: 185—190.
- , Hoagland, R.E. & Elmore, C.D. 1980. Effects of glyphosate on metabolism of phenolic compounds. V. L-aminooxy-phenylpropionic acid and glyphosate effects on phenylalanine ammonia-lyase in soybean seedlings. *Plant Physiol.* 65(1): 17—21.
- Ekanayake, A., Wickremasinghe, R.L. & Liyanaga, H.D.S. 1979. Studies on the mechanism of herbicidal action of N-(phosphonomethyl)glycine. *Weed Res.* 19(1): 39—43.
- El-Masry, R. & Rehm, S. 1977. The effects of growth regulators and herbicides on purple nutsedge (*Cyperus rotundus* L.). 4. Effects of glyphosate and morphactin on the viability of tubers. *Z. Acker- und Pflanzenbau* 144: 259—267.
- Eliasson, L. 1965. Interference of the transpiration stream with the basipetal translocation of leaf-applied chlorophenoxy herbicides in aspen (*Populus tremula* L.). *Physiol. Plant.* 18: 506—516.
- Fawcett, R.S. & Slife, F.W. 1978. Effects of 2,4-D and dalapon on weed seed production and dormancy. *Weed Sci.* 26(6): 543—547.
- Fedtke, C. 1982. Biochemistry and physiology of herbicides action. Springer-Verlag, Berlin. 210 s.
- Feung, C.S., Hamilton, R.S. & Mumma, R.O. 1973. Metabolism of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. V. Identification of metabolites in soybean callus tissue cultures. *J. Agric. Food Chem.* 21: 637—640.
- , Hamilton, R.S. & Mumma, R.O. 1975. VII. Comparison of metabolites from five species of plant callus tissue cultures. *J. Agric. Food Chem.* 23: 373—376.
- , Hamilton, R.S. & Mumma, R.O. 1977. XI. Herbicidal properties of amino acid conjugates. *J. Agric. Food Chem.* 25: 898—900.
- Fleeker, J. & Steen, R. 1971. Hydroxylation of 2,4-D in several weed species. *Weed Sci.* 19: 507—510.
- Gottrup, O., O'Sullivan, P.A., Schraa, R.J. & Vanden Born, W.H. 1976. Uptake, translocation and selectivity of glyphosate in Canada thistle and leafy spurge. *Weed Res.* 16: 197—201.
- Hagin, R.D., Linscott, D.L. & Dawson, J.E. 1970. 2,4-D metabolism in resistant grasses. *J. Agric. Food Chem.* 18: 848—850.
- Hardin, J.W., O'Brien, T.J. & Cherry, J.H. 1970. Stimulation of chromatin-bound RNA polymerase activity by a soluble factor. *Biochem. Biophys. Acta* 224: 667—670.
- & Cherry, J.H. 1972. Solubilization and partial characterization of soybean chromatin-bound RNA polymerase. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 48: 299—306.
- Herbicide Handbook of the Weed Society of America. 1979. 4. painos. Champaign. 479 s.
- Holländer, H. & Amrhein, N. 1980. The site of inhibition of the shikimate pathway by glyphosate. I. Inhibition by glyphosate of phenylpropanoid synthesis in buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench.). *Plant Physiol.* 66(5): 823—829.
- Hynninen, E.-L. & Blomqvist, H. 1986. Torjunta-aineiden myynti Suomessa 1985. Summary: Sales of Pesticides in Finland in 1985. *Kemia, Kemi* 13: 725—728.
- Jaworski, E.G. 1972. Mode of action of N-phosphonomethylglycine: Inhibition of aromatic amino acid biosynthesis. *J. Agric. Food Chem.* 20: 1195—1198.
- Jordan, T.N. 1977. Effects of temperature and relative humidity on the toxicity of glyphosate to bermudagrass (*Cynodon dactylon*). *Weed Sci.* 25: 448—451.
- Kells, J.J. & Rieck, C.E. 1979. Effects of illuminance and time on accumulation of glyphosate in johnsongrass (*Sorghum halepense*). *Weed Sci.* 27(2): 235—237.
- Key, J.L., Lin, C.Y., Clifford, E.M., Jr. & Douglas, R. 1966. Relation of 2,4-D-induced growth aberrations to changes in nucleic acid metabolism in soybean seedlings. *Bot. Gaz.* 127: 87—94.
- Kiepal, Z. 1970. Anatomie patologiczna lodygi gorczycy polnej (*Sinapsis arvensis*). Summary: Pathological anatomy of *Sinapsis arvensis* L. stem. Histological-anatomical changes caused by herbicides of the type auxin. *Acta Agrobotanica* 23: 73—84.
- Kirsi, M. 1968. Herbisidien vaikutusmekanismeista. *Luonnon Tutkija* 1—2: 33—38.
- Liang, G.H.L., Feltner, K.C. & Russ, O.G. 1969. Meiotic and morphological response of grain sorghum to atrazine, 2,4-D, oil and other combinations. *Weed Sci.* 17: 8—12.
- Luckwill, L.C. & Lloyd-Jones, C.P. 1960. Metabolism of plant growth regulators. II Decarboxylation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid in leaves of apple and strawberry. *Ann. Appl. Biol.* 48: 626—636.
- Lund-Høie, K. 1979. The physiological fate of glyphosate-¹⁴C in *Betula verrucosa* and *Fraxinus excelsior*. The effect of ammonium sulphate and the environment on the herbicide. *Meld. Norg. landbr. högskole* 58(30): 1—24.
- Lyly, O. 1979. Vesakontorjunta-aineiden lentoleivitys; sen ajoittaminen ja käyttökohteet. *Metsähallitus, Tutkimuslasku* 130. 44 s.
- Maamiehen Lääke 1/1983, 1983. Torjunta-aineet 1983. *Famos-Yhtymä Oy.* 64 s.
- Marquis, L.Y., Comes, R.D. & Yang, C.P. 1979. Selectivity of glyphosate in creeping red fescue and red canarygrass. *Weed Res.* 19: 335—342.
- McWhorter, C.G., Jordan, T.N. & Wills, G.D. 1980. Translocation of ¹⁴C-glyphosate in soybean (*Glycine max*) and johnsongrass (*Sorghum halepense*). *Weed Sci.* 28(1): 113—118.
- Moosavi-Nia, H. & Dore, J. 1979. Factors affecting glyphosate activity in *Imperata cylindrica* (L.) Beau. and *Cyperus rotundus* L. I. Effect of soil moisture. *Weed Res.* 19: 137—143.
- Murray, M.A. & Whitney, A.G. 1947. A comparison of the effectiveness of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid and four of its salts in inducing histological responses in bean plants. *Bot. Gaz.* 109: 13—39.
- Nilsson, G. 1977. Effect of glyphosate on the amino

- acid content in spring wheat plants. Swedish J. Agric. Res. 7: 153—157.
- Norris, R.F. 1974. Penetration of 2,4-D in relation to cuticle thickness. Amer. J. Bot. 61: 74—79.
- Norris, L.A. & Freed, V.A. 1966. The absorption and translocation characteristics of several phenoxyalkyl acid herbicides in big leaf maple (*Acer macrophyllum* Purch.). Weed Res. 6: 203—211.
- O'Brien, M.C. & Prendeville, G.N. 1979. Effect of herbicides on cell membrane permeability in *Lemna minor* L. Weed Res. 19(6): 331—334.
- Pallas, J.E. 1960. Effects of temperature and humidity on foliar absorption and translocation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid and benzoic acid. Pl. Physiol., Lancaster 35: 575—580.
- & Williams, G.G. 1962. Foliar absorption and translocation of P and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid as affected by soil moisture tension. Bot. Gaz. 123: 175—180.
- Pihakaski, S. & Pihakaski, K. 1980. Effects of glyphosate on ultrastructure and photosynthesis of *Peltia epiphylla*. Ann. Bot. 46: 133—141.
- Pohtila, E. ja Pohjola, T. 1983. Lehvätöruiskutuksen ajoitus kasvukauden aikana. The timing of foliage spraying during the growing season. Acta For. Fenn. 181. 36 s.
- Pokorny, R. 1941. Some chlorophenoxyacetic acids. J. Amer. Chem. Society 63: 1768.
- Putnam, A.R. 1976. Fate of glyphosate in deciduous fruit trees. Weed Sci. 24(4): 425—430.
- Que-Hee, S.S. & Sutherland, R.G. 1973. Penetration of amine salt formations of 2,4-D into sunflower. Weed Sci. 21: 115—118.
- Radwan, M.A., Stocking, C.R. & Currier, H.B. 1960. Histoautoradiographic studies of herbicidal translocation. Weeds 8: 657—665.
- Rebstock, T.L., Hamner, C.L. & Sell, H.M. 1954. The influence of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on the phosphorus metabolism of cranberry bean plants. Plant Physiol. 29: 490—491.
- Richardson, R.G. 1977. A review of foliar absorption and translocation of 2,4-D and 2,4,5-T. Weed Res. 17(4): 259—272.
- Robertson, M.M. & Kirkwood, R.C. 1969. The mode of action of foliar applied translocated herbicides with particular reference to the phenoxy acid compounds. I. The mechanism and factors influencing herbicide absorption. Weed Res. 9: 224—240.
- & Kirkwood, R.C. 1970. II. The mechanism and factors influencing translocation, metabolism and biochemical inhibition. Weed Res. 10: 94—120.
- Rummukainen, U. 1969. Vesakoiden lentoruiskutus-ajankohta. Summary: On the optimum time of spraying coppies from the air. Commun. Inst. For. Fenn. 69. 33 s.
- Ruokonen, M. 1975. Lehtien kautta annetun fenoksiherbisidin käyttäytyminen kasvissa. Kirjallisuuteen perustuva tarkastelu. Summary: The behavior off leaf-applied herbicides in plants. A study based on literature. Folia Forestalia 238. 23 s.
- Sandberg, C.L., Meggitt, W.F. & Penner, D. 1978. Effect of diluent volume and calcium on glyphosate phytotoxicity. Weed Sci. 26(5): 476—479.
- Sargent, J.A. 1965. The penetration of growth regulators into leaves. A. Rev. Pl. Physiol. 16: 1—12.
- & Blackman, G.E. 1962. Studies on foliar penetration. I. Factors controlling the entry of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. J. Exp. Bot. 13: 348—368.
- & Blackman, G.E. 1972. IX. Patterns of penetration of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid into the leaves of different species. J. Exp. Bot. 23(76): 830—841.
- Schultz, M.E. & Burnside, O.C. 1980. Absorption, translocation and metabolism at 2,4-D and glyphosate in Hemp Dogbane (*Apocynum cannabinum*). Weed Sci. 28(1): 13—20.
- Segura, J., Bingham, S.W. & Foy, C.L. 1978. Phytotoxicity of glyphosate to Italian ryegrass (*Lolium Multiflorum*) and red clover (*Trifolium pratense*). Weed Sci. 26: 32—36.
- Sell, H.M., Luecke, R.W., Taylor, B.M. & Hamner, C.L. 1949. Changes in chemical composition of the stem of red kidney bean plants treated with 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Plant Physiol. 24: 295—299.
- Shaner, D.L. 1978. Effects of glyphosate on transpiration. Weed Sci. 26(5): 513—516.
- Shaner, D.L. & Lyon, J.L. 1980. Interaction of glyphosate with aromatic amino acids on transpiration in *Phaseolus vulgaris*. Weed Sci. 28: 31—35.
- Sharma, M.P. & Vanden Born, W.H. 1970. Foliar penetration of picloram and 2,4-D in aspen and balsam poplar. Weed Sci. 18: 57—63.
- Sprankle, P., Meggitt, W.F. & Penner, D. 1975. Absorption, action and translocation of glyphosate. Weed Sci. 23: 235—240.
- Stahlman, P.W. & Phillips, W.M. 1979. Effects of water quality and spray volume on glyphosate phytotoxicity. Weed Sci. 27(1): 38—41.
- Steen, R.C. 1973. A study of 2,4-D side-chain degradation in plants. Dis. Abstr. Int., B 33: 4122.
- Steen, R.C., Schultz, I.R., Zimmerman, D.C. & Fleeker, J.R. 1974. Absence of 3-(2,4-dichlorophenoxy) propionic acid in plants treated with 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Weed Res. 14: 23—28.
- Struckmeyer, B.E. 1951. Plant growth substances. pp 167—174. Edit. F. Skoog. University of Wisconsin Press. Madison. (Ref. J.L. Audus 1981).
- Swanson, C.P. 1946. Histological responses of the red kidney bean to aqueous sprays of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Bot. Gaz. 107: 522—531.
- Torjunta-aineet 1983. 1982. Kemira Oy. 80 s.
- Torstenson, N.T.L. & Aamissepp, A. 1977. Detoxification of glyphosate in soil. Weed Sci. 17(3): 209—212.
- Turner, D.J. & Loader, M.P.C. 1980. Effect of ammonium sulphate and other additives upon the phytotoxicity of glyphosate to *Agropyron repens* (L.) Beauv. Weed Res. 20: 139—146.
- Tymonko, J.M. & Foy, C.L. 1978. Inhibition of protein synthesis by glyphosate. Supplement to Plant Physiol. 61: 41.
- Unrau, J. & Larter, E.N. 1952. Cytogenetical responses of cereals to 2,4-D. I. A study of meiosis of plants treated at various stages of growth. Canadian Journal of Botany 30: 22—27.
- Venis, M.A. 1971. Stimulation of RNA transcription from pea and corn DNA by protein retained on sepharose coupled to 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 68: 1824—1827.
- Weintraub, R.L., Brown, J.W., Fields, M. & Rohan, J. 1952. Metabolism of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. I. ¹⁴CO₂ production by bean plants treated with labelled 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Plant Physiol. 27: 293—301.
- Whitwell, T., Banks, P., Basler, E. & Santelmann, P.W. 1980. Glyphosate absorption and translocation in bermudagrass (*Cynodon dactylon*) and activity in horsetnet (*Solanum carolinense*). Weed Sci. 28(1): 93—96.

- Whitworth, J.W. & Muzik, T.J. 1967. Differential response of selected clones of bindweed to 2,4-D. *Weeds* 15: 275—280.
- Wills, G.D. 1978. Factors affecting toxicity and translocation of glyphosate in cotton (*Gossypium hirsutum*). *Weed Sci.* 26(5): 509—513.

- Wyrill, J.B. & Burnside, O.C. 1976. Absorption, translocation and metabolism of 2,4-D and glyphosate in common milkweed and hemp dogbane. *Weed Sci.* 24(6): 557—566.

Total of 100 references

SUMMARY

Phenoxy herbicides and glyphosate in plants. Literature review

In order to have an effect, the herbicide has to reach the physiologically active tissues of the plant. In the first stage the herbicide is absorbed into the plant. Absorption is followed by translocation, which can take place either apoplastically or symplastically. The factors affecting absorption and translocation include the structure of the herbicide compound and the absorbing surface, which is usually the foliage, as well as the temperature and humidity of the air, light and the moisture content of the substrate.

An increase in temperature increases the absorption of both phenoxy herbicides (Sharma & Vanden Born 1970) and glyphosate (Jordan 1977), unless a lack of water is limiting (Agbakoba 1968, Ashton & Crafts 1981). An increase in the relative air humidity also increases absorption of herbicides (Sharma & Vanden Born 1970, Jordan 1977), although this is more effective in the case of glyphosate (Lund-Høie 1979) than phenoxy herbicides (Bauer et al. 1974).

The absorption rate can be increased by using additives mixed with the herbicide, and by changing the surface activity of the herbicide. Lund-Høie (1979) found, in experiments carried out on ash (*Fraxinus excelsior*) and birch (*Betula verrucosa*) that ammonium sulphate increased by a factor of two or three the absorption and translocation of glyphosate. Different derivatives of the same herbicide also have different absorption characteristics. Norris and Freed (1966) found that the ester form of 2,4-D was more readily absorbed by maple (*Acer macrophyllum*) leaves than the acidic or amino derivatives.

The acropetalic translocation of both phenoxy herbicides and glyphosate primarily takes place apoplastically, basipetalic symplastically (Eliasson 1965, Lund-Høie 1979). Only very small amounts of herbicide passed into the roots of ash (*Fraxinus excelsior*) and aspen (*Populus tremula*). Putnam (1976) observed that when glyphosate was sprayed onto the leaves of fruit trees, the herbicide was translocated within the branch, but not via the stem to other branches.

Phenoxy herbicides and glyphosate affect the most important biosynthetic reactions of plants: the former stimulate abnormal nucleic acid synthesis (t-RNA), and the latter prevent the formation of anthraquinones and aromatic amino acids. In both cases the effect is directed at protein synthesis, phenoxy herbicides speeding it up and glyphosate inhibiting it.

The effect of phenoxy herbicides on plants are similar to that of the natural growth hormone, indole acetic acid (IAA). The IAA level in plants is naturally controlled by a feed-back system — IAA peroxidase. However, it is not capable of degrading synthetic

auxins, and hence their hormonal effect is abnormal. According to Hardin et al. (1970), 2,4-D stimulates the activity of RNA polymerase and thus increases protein synthesis.

According to Cherry (1976), 2,4-D becomes attached to the plasmic membrane, where it either causes changes in the structure of the lipoproteins by fastening onto the hormone receptor, or becomes attached to the hormone receptor in the cytoplasm and thus brings about a hormonal reaction. Auxin binds with a receptor located in the plasmalemma, resulting in rapid release of a factor that migrates to the nucleus and there modifies the activity of RNA polymerase. Accelerated RNA synthesis increases the levels of autolytic enzymes. These break covalent bonds in the cell-wall. The activity of enzymes which synthesise new cell-wall material is also increased. This results in massive, uncontrolled production of cells, the loss of autotrophia, and finally the death of the plant (Key et al. 1966, Ashton & Crafts 1981).

The mechanisms presented above are only hypothetical. There is also another hypothesis, according to which unregulated growth is due to the pH decrease stimulated by the herbicide, which in turn results in the direct breaking of the covalent bonds in the cell-wall. However, the above hypotheses do not exclude each other (Ashton & Crafts 1981).

Glyphosate inhibits the conversion of sikimic acid into chorismic acid, which is an essential precursor in the biosynthesis of anthraquinones and aromatic amino acids in plants (Fedtke 1982). Protein synthesis and the synthesis of phenyl propanoids (e.g. many pigments, lignin) are inhibited in this fashion (Amrhein et al. 1980, Holländer & Amrhein 1980).

The effect of herbicides on the seed production of plants is species-specific, either increasing or decreasing it (Fawcett & Slife 1978). Phenoxy herbicides have been found to bring about changes in the generative tissues of crop plants (Unrau & Larter 1952, Liang et al. 1969, Fawcett & Slife 1978).

The inactivation of phenoxy herbicides in plants takes place either through the breaking of side chains and hydroxylation of the aromatic ring, or conversion into amino acid conjugates (Weintraub et al. 1952, Bristol et al. 1977, Feung et al. 1977). The latter mechanism does not result in complete detoxification.

In experiments carried out with glyphosate, carbon dioxide proved to be its most important degradation product (Lund-Høie 1979). The breakdown of glyphosate has been shown to be very slow (Putnam 1976). Part of the glyphosate sprayed onto the foliage is excreted into the soil via the roots (Marquis et al. 1979).

METSÄNTUTKIMUSLAITOS

THE FINNISH FOREST RESEARCH INSTITUTE

Tutkimusosastot — *Research Departments*

Maantutkimusosasto
Department of Soil Science

Suontutkimusosasto
Department of Peatland Forestry

Metsänhoidon tutkimusosasto
Department of Silviculture

Metsänjalostuksen tutkimusosasto
Department of Forest Genetics

Metsänsuojelun tutkimusosasto
Department of Forest Protection

Metsäteknologian tutkimusosasto
Department of Forest Technology

Metsänarvioimisen tutkimusosasto
Department of Forest Inventory and Yield

Metsäekonomian tutkimusosasto
Department of Forest Economics

Matemaattinen osasto
Department of Mathematics

Metsäntutkimusasemat — *Research Stations*

Parkanon tutkimusasema
Parkano Research Station
Os. — *Address:* 39700 Parkano, Finland
Puh. — *Phone:* (933) 82 912

Muhoksen tutkimusasema
Muhos Research Station
Os. — *Address:* Kirkkosaarentie, 91500 Muhos, Finland
Puh. — *Phone:* (981) 431 404

Suonenjoen tutkimusasema
Suonenjoki Research Station
Os. — *Address:* 77600 Suonenjoki, Finland
Puh. — *Phone:* (979) 11 741

Punkaharjun tutkimusasema
Punkaharju Research Station
Os. — *Address:* 58450 Punkaharju, Finland
Puh. — *Phone:* (957) 314 241

Ojajoen koeasema
Ojajoki Field Station
Os. — *Address:* 12700 Loppi, Finland
Puh. — *Phone:* (914) 40 356

Kolarin tutkimusasema
Kolari Research Station
Os. — *Address:* 95900 Kolari, Finland
Puh. — *Phone:* (9695) 61 401

Rovaniemen tutkimusasema
Rovaniemi Research Station
Os. — *Address:* Eteläranta 55
96300 Rovaniemi, Finland
Puh. — *Phone:* (960) 15 721

Joensuun tutkimusasema
Joensuu Research Station
Os. — *Address:* PL 68
80101 Joensuu, Finland
Puh. — *Phone:* (973) 1514 000

Kannuksen tutkimusasema
Kannus Research Station
Os. — *Address:* PL 44
69101 Kannus, Finland
Puh. — *Phone:* (968) 71 161

Ruotsinkylän jalostuskoeasema
Ruotsinkylä Field Station
Os. — *Address:* 01590 Maisala, Finland
Puh. — *Phone:* (90) 824 420



- No 726 Lehto, Tarja: Männyntaimien mykorritsat keskustaimitarhoilla.
Mycorrhizal status of Scots pine nursery stock in Finland.
- No 727 Kinnunen, Kaarlo: Taimilajin ja maanmuokkauksen vaikutus männyn ja kuusen taimien alkukehitykseen.
Effect of seedling type and site preparation on the initial development of Scots pine and Norway spruce seedlings.
- No 728 Saarsalmi, Anna & Mälkönen, Eino: Harmaalepikon biomassan tuotos ja ravinteiden käyttö.
Biomass production and nutrient consumption in *Alnus incana* stands.
- No 729 Oksanen-Peltola, Leena: Eteläsuomalaisen VT-männikön uudistamisvaihtoehtojen yksityistaloudellinen edullisuusvertailu.
Profitability comparisons of some regeneration alternatives of *Vaccinium* type pine stands in private forests of southern Finland.
- No 730 Metsätilastollinen vuosikirja 1988.
Yearbook of Forest Statistics, 1988.
- No 731 Hynynen, Jari & Kukkola, Mikko: Harvennustavan ja lannoituksen vaikutus männikön ja kuusikon kasvuun.
Effect of thinning method and nitrogen fertilization on the growth of Scots pine and Norway spruce stands.
- No 732 Pajuoja, Heikki: Suomen puunkäyttö ja poistuma 1986—1987.
Wood utilization and total drain in Finland 1986—1987.
- No 733 Saksa, Timo: Männyn taimikoiden tila auraus- ja äestysaloilla Etelä-Savossa.
State of Scots pine plantations in ploughed or harrowed reforestation areas in central Finland.
- No 734 Korhonen, Kari T: Puutavaralajijakauman arvioinnin luotettavuus valtakunnan metsien inventoinnissa.
Reliability of estimation of timber assortment distribution in National Forest Inventory of Finland.
- No 735 Salonen, Tommi & Oja, Seppo: Metsäntutkimuslaitoksen julkaisut 1988.
Abstracts of publications of the Finnish Forest Research Institute, 1988.
- No 736 Poikajärvi, Helena, Sepponen, Pentti & Varmola, Martti (toim.): Tutkimus luonnonsuojelualueilla.
Research activities on the nature conservation areas.
- No 737 Lyly, Olavi & Kurki, Hannu: Fenoksiherbisidit ja glyfosaatti kasveissa. Kirjallisuuskatsaus.
Phenoxy herbicides and glyphosate in plants. Literature review.
- No 738 Raulo, Jyrki & Hokkanen, Tatu: Harmaa- ja tervalepän karikesato.
Litter fall of *Alnus incana* and *Alnus glutinosa*.