

我国水稻田杂草抗药性研究进展

董立尧*, 高原, 房加鹏, 陈国奇

(南京农业大学植物保护学院, 农作物生物灾害综合治理教育部重点实验室, 南京 210095)

摘要 水稻是我国最主要的粮食作物之一, 杂草的危害严重影响了水稻的产量与品质。化学防除仍然是治理水稻田杂草最有效的途径。目前我国水稻田稗属杂草、千金子、马唐、雨久花、野慈姑、异型莎草、耳叶水苋、眼子菜、节节菜、萤蔺等多种杂草对二氯喹啉酸、五氟磺草胺、氟氟草酯、噁唑酰草胺、苄嘧磺隆、吡嘧磺隆、双草醚、噁草酮、乙氧氟草醚等多种常用除草剂产生了抗药性。面对日趋严重的水稻田抗药性杂草的危害, 对抗药性杂草进行深入系统的研究以达到科学防治的目的显得尤为重要。本文总结了我国水稻田抗药性杂草的抗药性水平、靶标酶抗药性机理、代谢酶抗药性机理和其他抗药性机理, 归纳了抗药性杂草的交互抗性、多抗性发生情况以及抗药性治理现状, 分析了我们在杂草抗药性研究与治理方面面临的问题。

关键词 水稻; 杂草; 抗药性水平; 抗药性机理; 抗性治理

中图分类号: S 451. 21 **文献标识码:** A **DOI:** 10. 16688/j. zwbh. 2018250

Research progress on the herbicide-resistance of weeds in rice fields in China

DONG Liyao, GAO Yuan, FANG Jiapeng, CHEN Guoqi

(College of Plant Protection, Nanjing Agricultural University, Key Laboratory of Integrated Management of Crop Diseases and Pests, Ministry of Education, Nanjing 210095, China)

Abstract Rice is one of the most important cereal crops in China. Weed occurrence in rice fields causes serious threats on the production and quality of rice. Currently, chemical herbicides are the main resources for weed control in rice fields. To date, more than ten weed species in rice fields in China, including *Echinochloa phyllopogon*, *E. crusgalli* var. *crusgalli*, *E. crusgalli* var. *zelayensis*, *E. glabrescens*, *Leptochloa chinensis*, *Digitaria sanguinalis*, *Monochoria korsakowii*, *Sagittaria trifolia*, *Cyperus difformis*, *Ammannia auriculata*, *Potamogeton distinctus*, *Rotala indica* and *Schoenoplectus juncooides*, have evolved resistance to various herbicides such as quinclorac, penoxsulam, cyhalofop-butyl, metamifop, bensulfuron-methyl, pyrazosulfuron-ethyl, bispyribac-sodium, oxadiazon and oxyfluorfen. On the background of increasing serious threats caused by herbicide-resistant weeds, in-depth and systematic researches on this topic are urgently needed. Here we summarized the resistant factors, target-site mechanisms, metabolic mechanisms and other kinds of non-target-site mechanisms in herbicide-resistant weed species. We also reviewed patterns of cross-resistance and multiple-resistance, as well as the status of management in herbicide-resistant weeds. At the end, we analyzed problems in the researches and management of herbicide resistance in China.

Key words rice; weed; resistance level; resistance mechanism; resistance management

水稻是我国三大主粮作物之一, 我国有 65% 以上的人口主食大米^[1]。我国是水稻种植大国, 种植面积达 2 996. 2 万 hm^2 , 稻米产量 2. 1 亿 t, 约占我国粮食总产量的 33. 6%^[2-5]。杂草是影响水稻产量和品质的重要因素^[6-7]。据统计, 我国每年因杂草危害造成的水稻产量损失约 1 000 万 t, 平均损失率在 15% 左右, 发生严重时甚至减产 50% 以上^[4, 7-8]。

我国水稻田杂草种类较多, 比较普遍发生的大约有 24 科 60 多种, 在不同的栽培方式下, 杂草种类差异较大。以长江中下游地区为例, 水直播稻田优势杂草种群主要有稗属杂草 *Echinochloa* spp.、千金子 *Leptochloa chinensis*、节节菜 *Rotala indica*、鳢肠 *Eclipta prostrata*、鸭舌草 *Monochoria vaginalis*、异型莎草 *Cyperus difformis*、丁香蓼 *Ludwigia epi-*

收稿日期: 2018-06-03 修订日期: 2018-07-17

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD0200300)

* 通信作者 E-mail: dly@njau.edu.cn

lobiloides 等^[9];旱直播稻田优势杂草种群主要有稗属杂草、杂草稻 *Oryza sativa*、千金子、马唐 *Digitaria sanguinalis*、狗尾草 *Setaria viridis*、异型莎草、扁秆蔗草 *Schoenoplectus planiculmis*、野荸荠 *Heleocharis plantagineiformis*、牛毛毡 *Heleocharis yokoscensis*、水莎草 *Juncellus serotinus*、鳢肠、眼子菜 *Potamogeton distinctus*、矮慈姑 *Sagittaria pygmaea*、空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides*、鸭舌草、水竹叶 *Murdannia triquetra* 等^[9];移栽稻田(含机插秧稻田)优势杂草种群主要有稗属杂草、陌上菜 *Lindernia procumbens*、矮慈姑、鸭舌草、节节菜 *Rotala indica*、千金子、异型莎草、空心莲子草、鳢肠、水苋菜 *Ammannia baccifera*、扁秆蔗草、马唐、眼子菜等^[10]。

当前,化学防除是最为便捷有效的稻田杂草防控手段,我国水稻田中广泛使用的土壤封闭处理除草剂主要有丙草胺(pretilachlor)、丁草胺(butachlor)、乙草胺(acetochlor)、苯噻酰草胺(mefenacet)、噁草酮(oxadiazon)、丙炔噁草酮(oxadiargyl)、莎稗磷(anilofos)、吡嘧磺隆(pyrazosulfuron-methyl)、苄嘧磺隆(bensulfuron-methyl)、二甲戊乐灵(pendimethalin)、禾草丹(thiobencarb)等单剂及其复配剂;常用的茎叶处理除草剂有二氯喹啉酸(quinclorac)、氰氟草酯(cyhalofop-butyl)、五氟磺草胺(penoxsulam)、嘧啶肟草醚(pyribenzoxim)、双草醚(bispyribac-sodium)、噁唑酰草胺(metamifop)、敌稗(propanil)、灭草松(bentazone)、2 甲 4 氯钠(MCPA-sodium)、氯氟吡氧乙酸(fluroxypyr)、异噁草松(clomazone)等单剂及其复配剂。

由于对丁草胺、二氯喹啉酸、苄嘧磺隆、吡嘧磺隆、五氟磺草胺、氰氟草酯等除草剂的连年、大量使用,我国水稻田部分杂草抗药性发生严重。1991 年华南农业大学黄炳球教授发现了抗丁草胺的稗草^[11]。从 2000 年开始,抗激素类除草剂二氯喹啉酸的稗属杂草也于全国多个水稻产区被发现^[12-14],抗苄嘧磺隆、吡嘧磺隆等磺酰脲类除草剂的雨久花、野慈姑、鸭舌草、眼子菜、耳叶水苋以及抗五氟磺草胺(三唑并嘧啶类除草剂)的稗属杂草等也陆续被报道^[15-21]。近几年,千金子对芳氧苯氧丙酸酯类除草剂氰氟草酯的抗性问题的日益突出^[22-23]。

我国对稻田杂草抗药性机理的研究起步较晚。研究比较早的是稗草抗丁草胺的机理^[24]。随后雨

久花、野慈姑对苄嘧磺隆抗药性的生化和分子机理被初步明确^[25-28]。千金子对氰氟草酯的抗药性机理也被明确^[22]。稗草对五氟磺草胺的抗药性机理^[19]、西来稗 *Echinochloa crusgalli* var. *zelayensis* 对二氯喹啉酸的抗药性机理取得了一定的研究成果^[13, 29-30]。

至于杂草抗药性治理在我国的研究与实践则更晚,由于抗性杂草的交互抗性和多抗性问题使其变得更加复杂,甚至可能使杂草对还没上市的新药产生抗药性。

为了梳理我国水稻田杂草的抗药性情况,本文总结了抗药性杂草的种类与抗药性水平,归纳了抗药性机理以及由此产生的交互抗性多抗性情况,还综述了抗药性治理的方法,分析了我国杂草抗药性研究治理方面存在的问题,展望了今后的研究趋势。

1 我国水稻田抗药性杂草及其抗药性水平

我国水稻田已发现杂草抗药性所涉及的除草剂主要为乙酰乳酸合成酶(acetolactate synthase, ALS 或称为 acetohydroxyacid synthase, AHAS)抑制剂类、乙酰辅酶 A 羧化酶(acetyl CoA carboxylase, ACCase)抑制剂类以及激素类除草剂。

1.1 我国水稻田抗 ALS 抑制剂类除草剂的杂草及其抗药性水平

ALS 抑制剂类除草剂因其高效、低毒、广谱、安全、低残留等优点,被广泛应用于水稻田防除各类杂草。ALS 抑制剂按化学结构主要分为五类:磺酰脲类、咪唑啉酮类、嘧啶硫(氧)代苯甲酸酯类、磺酰胺羰基三唑啉酮类和三唑并嘧啶类^[31]。我国目前所报道的对 ALS 抑制剂的抗药性主要是对磺酰脲类中的苄嘧磺隆、吡嘧磺隆、三唑并嘧啶类的五氟磺草胺和嘧啶硫(氧)代苯甲酸酯类的双草醚的抗药性。

磺酰脲类除草剂中的苄嘧磺隆和吡嘧磺隆被广泛应用于稻田。稻田杂草对这两种药剂的抗药性出现比较早,相关报道也非常多。早在 2004 年,吴明根等报道了延边地区雨久花及野慈姑对苄嘧磺隆产生了很强的抗药性^[15];2007 年,该课题组又发现了雨久花和野慈姑对苄嘧磺隆和吡嘧磺隆的抗药性,其中雨久花对两种药剂的相对抗性倍数分别为 10.3 和 6.5,野慈姑对两种药剂的相对抗性倍数为 16.0 和 11.2^[32]。随后大量抗苄嘧磺隆和吡嘧磺隆的雨久花、野慈姑被发现^[28, 33-34]。另据报道,采自宁波地区的耳叶水苋、江苏及周边安徽和浙江省稻区的

节节菜、贵州省部分稻田的眼子菜对苄嘧磺隆已产生明显的抗药性,最高的相对抗性倍数分别为120、132和29^[35-37]。2015年,有研究者甚至发现了对吡嘧磺隆产生了近4 000倍抗药性的异型莎草生物型^[16]。近年来,抗吡嘧磺隆、苄嘧磺隆的萤蔺也被发现并报道^[38-39]。

五氟磺草胺因对稗草具有良好的防除效果而被广泛应用于水稻田。我国多个稻区的稗 *E. crusgalli* var. *crusgalli*、硬稗稗 *E. glabrescens* 和无芒稗 *E. crusgalli* var. *mitis* 种群对五氟磺草胺产生了抗药性,有些种群相对抗性倍数甚至达到了上千倍^[20],湖南稻田的稗对五氟磺草胺的敏感性研究也有类似情况^[19]。

1.2 我国水稻田抗 ACCase 抑制剂类除草剂的杂草及其抗药性水平

ACCase 抑制剂主要分为三类,即芳氧苯氧基丙酸酯类、环己烯酮类和苯基吡唑啉类。目前我国水稻田中广泛应用的 ACCase 抑制剂类除草剂主要是芳氧苯氧基丙酸酯类中的氰氟草酯和噁唑酰草胺。

氰氟草酯能高效防除千金子,对其他禾本科杂草也有一定的效果。2017年,Yu等^[22]报道了采自长江中下游地区的千金子种群对氰氟草酯已产生了较强的抗药性,相对抗性倍数达到75.8。文马强等^[23]在湖南也发现了抗氰氟草酯的千金子种群,最高相对抗性倍数达到了11.0。

噁唑酰草胺可极好地防除稻田中大多数一年生禾本科杂草。左平春等^[40]通过测定采自辽宁省、黑龙江省、湖南省和江西省不同稗草种群体内 ACCase 的活性以确定杂草对噁唑酰草胺的敏感性,结果表明部分种群对噁唑酰草胺敏感性降低,相对抗性倍数分别为33.8、30.1和14.9,表明这3个稗草种群对噁唑酰草胺已产生了抗药性。此外,蒋易凡等^[41]在江苏水稻田发现了3个抗噁唑酰草胺的马唐种群。

1.3 我国水稻田抗其他类除草剂的杂草及其抗药性水平

酰胺类除草剂中的丁草胺是水稻田中应用比较早的土壤封闭处理剂。自1991年以来,我国辽宁、广东、湖北、黑龙江等地均有抗丁草胺稗草的报道,最高相对抗性倍数为12.0^[11,24]。

二氯喹啉酸因能高效防除稗草而被引入稻田^[42],该除草剂具有生长素类化合物的特性^[43]。早在2000年,在湖南省安乡县就发现了抗二氯喹啉酸的

稗草,其相对抗性倍数高达28.7^[12]。徐江艳研究发现,采自江苏、上海地区的部分西来稗生物型已经对二氯喹啉酸产生了不同程度的抗药性,其相对抗性倍数从3.3到66.9不等^[13],采自江苏省丹阳的无芒稗种群也对二氯喹啉酸产生了明显的抗药性^[44]。吴声敢^[45]发现采自浙江陶堰和塘下的抗药性稗草对二氯喹啉酸的相对抗性倍数更是高达718.5和695.8,江苏、安徽等地区采集的稗草种群对二氯喹啉酸的敏感性也正逐年下降。此外,东北地区,宁夏,广东等地区均有发现抗二氯喹啉酸稗草的报道^[46-51]。可见,稗草对二氯喹啉酸的抗药性在我国各稻区的发生已较为普遍。

在我国稻田同样应用比较广泛的原卟啉原氧化酶抑制剂类除草剂噁草酮和乙氧氟草醚也出现了相关的抗性稗种群^[52]。

2 我国水稻田杂草抗药性机理

杂草抗药性机理主要包括除草剂作用位点的改变、对除草剂解毒能力的提高、隔离作用及吸收传导的差异等^[53-54]。我国水稻田杂草抗 ALS 抑制剂、ACCase 抑制剂类除草剂的靶标抗性机理属于除草剂作用位点的改变导致的抗药性机理,即靶标机理,其中靶标酶对除草剂敏感性下降、靶标酶基因突变、靶标酶基因表达量的改变可能独立或共同导致了抗药性的产生。而非靶标抗性机理中,由细胞色素 P450 氧化酶和谷胱甘肽-S-转移酶(GST)导致的代谢抗性在水稻田杂草抗药性机理中研究越来越多。稗草对激素类除草剂二氯喹啉酸的抗药性机理研究也取得了进展。

2.1 靶标酶变化导致的杂草抗药性

2.1.1 靶标酶敏感性下降导致的杂草抗药性

对于 ALS 抑制剂和 ACCase 抑制剂类除草剂来说,靶标酶 ALS 和 ACCase 敏感性的降低将导致这两类除草剂与之亲和力下降,进而导致杂草对除草剂产生抗药性。一般来说,抗性生物型靶标酶活性要高于敏感生物型,对除草剂表现出敏感性降低,这在许多稻田抗药性杂草的相关报道中得到了证实^[19, 55-61]。靶标酶基因编码的氨基酸序列未发现突变而靶标酶活性存在差异所导致的抗药性也是实际存在的。卢宗志^[28]研究雨久花对磺酰脲类除草剂的抗药性时发现,两个抗性种群 ALS 均对苄嘧磺隆和吡嘧磺隆变得不敏感,但只在一个抗性种群中

发现 ALS 基因编码的氨基酸序列发生突变(脯氨酸-197-组氨酸),因此,ALS 活性改变也是雨久花对磺酰脲类除草剂产生抗性的机理之一。另有研究表明 ACCase 对噁唑酰草胺敏感性降低可能是稗草对其产生抗药性的原因之一^[40]。李已夫^[19]研究发现,对五氟磺草胺高抗的稗草种群其离体 ALS 对五氟磺草胺的 IC₅₀ 均高于敏感种群,而在活体条件下,抗性生物型稗草 ALS 活性受到抑制后还能恢复,这可能与稗草对五氟磺草胺的抗药性有关。

2.1.2 靶标酶基因突变导致的杂草抗药性

目前关于抗 ALS 抑制剂和 ACCase 抑制剂类除草剂的抗性机理中,报道最多的是靶标酶氨基酸位点突变所导致的抗药性。

对于 ALS 抑制剂来说,已在植物、酵母和大肠杆菌中鉴定出了 26 个氨基酸位点与 ALS 抑制剂的抗性有关,其中 8 个已经在杂草中被鉴定出来^[62-63]。我国稻田杂草对 ALS 抑制剂的抗性机理主要是 197 位氨基酸发生突变。雨久花 ALS 氨基酸发生脯氨酸-197-组氨酸(197 位的脯氨酸突变为组氨酸)的突变已被证实是其对磺酰脲类除草剂产生抗性的原因^[27-28]。野慈姑对磺酰脲类除草剂的抗性机理是 ALS 氨基酸第 197 位发生突变(脯氨酸-197-丝氨酸,脯氨酸-197-组氨酸,脯氨酸-197-苏氨酸和脯氨酸-197-亮氨酸)^[57, 64];Li 等发现鳢肠对多种 ALS 抑制剂的抗药性也是 197 位氨基酸的突变(脯氨酸-197-丝氨酸)导致的^[58]。另外 7 个与 ALS 抑制剂的抗性有关的氨基酸位点,122 位丙氨酸、205 位丙氨酸、376 位天门冬氨酸、377 位精氨酸、574 位色氨酸、653 位丝氨酸以及 654 位甘氨酸^[62-63]的突变情况在水稻田抗性杂草中还未见报道。

ACCase 氨基酸突变是杂草对 ACCase 抑制剂产生抗药性的重要机制。到目前为止,已经有 14 个抗性位点基因的突变被认为与 ACCase 抗性相关^[62, 65-68]。目前所发现的我国水稻田抗 ACCase 抑制剂类除草剂的杂草中 ACCase 氨基酸主要发生 1 781 位、2 027 位和 1 999 位的突变。于佳星^[69]发现千金子对氰氟草酯产生抗药性的机理是由于 ACCase 基因所编码的氨基酸发生色氨酸-2027-半胱氨酸、色氨酸-1999-丝氨酸和色氨酸-1999-亮氨酸突变;左平春^[56]发现稗对噁唑酰草胺产生抗性的靶标机理是抗性稗 ACCase 基因编码的氨基酸 1 781 位的异亮氨酸突变为亮氨酸以及 2 027 位的色氨酸突变为

半胱氨酸。其他与 ACCase 抑制剂相关的抗性突变还未在我国稻田杂草中报道。

2.1.3 靶标酶基因表达量的改变导致的杂草抗药性

靶标酶基因的表达量上调也可能导致杂草产生抗药性。杂草受到除草剂胁迫后,靶标基因过量表达合成足够的蛋白,从数量上弥补被除草剂钝化的酶,从而有足够量的酶仍然能正常发挥作用,导致杂草对除草剂产生抗药性^[54, 70]。刘冰发现抗性耳叶水苋生物型 ALS 达到峰值时的表达量是敏感型的 1.86 倍,这可能是耳叶水苋对苄嘧磺隆产生抗药性的原因之一^[71]。在我国关于稻田杂草 ALS 基因和 ACCase 基因表达量差异导致抗药性的报道还比较少。

2.2 代谢酶变化导致的杂草抗药性

除靶标抗性机理外,其他抗性机理属于非靶标抗性机理的范畴,目前认为,代谢抗性是非靶标抗性机制中最重要的组成部分。除草剂在植物体内的代谢是一个非常复杂的过程,需要多种酶的协同作用。该过程大致可分为三个阶段:1)除草剂分子被转化成一个更加亲水的代谢物,这一阶段涉及细胞色素 P450 氧化酶系、酯酶、水解酶、氧化酶和过氧化物酶;2)该代谢物与植物体内受体分子结合,涉及的酶主要有 GST 和糖基转移酶;3)进一步耦合后,进入氧化步骤,代谢物进入液泡或者细胞壁进行进一步降解,主要涉及 ABC 转运蛋白^[72-73]。在除草剂代谢过程的众多相关酶中以细胞色素 P450 氧化酶和 GST 与抗药性的关系研究最为广泛。

2.2.1 细胞色素 P450 氧化酶系改变导致的杂草抗药性

细胞色素 P450 氧化酶系所参与的底物裂解和氧化作用被认为是代谢过程中第一阶段最重要的反应。细胞色素 P450 氧化酶系中又以细胞色素 P450 和 NADPH-细胞色素 P450 还原酶最为重要^[74]。国外已有较多关于杂草细胞色素 P450 氧化酶参与除草剂的代谢而引起抗药性的报道。例如 Iwakami 等^[75]发现水田稗 *Echinochloa oryzoides* 对双草醚的抗药性与 CYP71AK2 和 CYP72A254 基因较高的表达水平以及 CYP72A254 的突变有关,随后又发现了其对苄嘧磺隆的代谢抗性也与细胞色素 P450 氧化酶基因的高表达水平相关^[76]。目前,我国水稻田抗性杂草涉及细胞色素 P450 氧化酶的代谢抗性机理研究还比较少。

2.2.2 GST 的改变导致的杂草抗药性

GST 被认为是植物体内解毒代谢过程中第二

阶段的重要组分,GST 可能参与除草剂的轭合反应^[77]。有研究表明 GST 代谢丁草胺可能是稗草抗或耐丁草胺的机制之一^[24]。文马强等^[23]研究发现,敏感千金子种群 GST 活力在氰氟草酯处理后 3~7 d 均低于同期抗性种群,可能是抗性千金子种群对氰氟草酯产生抗药性的原因之一。

2.3 其他原因导致的杂草抗药性

抗二氯喹啉酸的稗草在我国发现以来,引起了国内许多研究者的重视,并在抗性机理的研究方面做了大量工作。Xu 等^[13]发现抗性西来稗生物型在二氯喹啉酸处理后体内乙烯的生物合成途径未被启动,1-氨基环丙烷-1-羧酸 (ACC) 合成酶的活性、ACC 的含量、ACC 氧化酶的活性以及乙烯的含量均没有被诱导升高,而敏感生物型则相反。Gao 等^[29]进一步研究发现控制合成 ACC 合成酶和 ACC 氧化酶的基因 *EcACS-like*, *EcACS7* 和 *EcACO1* 的 mRNA 水平未被二氯喹啉酸诱导上升可能是导致 ACC 合成酶活性和 ACC 氧化酶活性没有被诱导升高并最终导致乙烯释放量未增加的直接原因,并通过乙烯生物合成抑制剂进一步证明了乙烯生物合成途径受阻与西来稗对二氯喹啉酸抗药性的密切关系。而且,抗性西来稗生物型具有更强的氰化物解毒能力,使得抗性生物型面临有毒物质氰化物以及氰化物积累所诱导产生的乙烯的威胁更小^[30]。此外,抗氧化能力的强弱可能也与西来稗对二氯喹啉酸的抗药性相关^[78]。也有学者研究表明 glutamate receptor-like 基因和 GH3 基因在抗性和敏感稗草中表达模式的差异可能与其对二氯喹啉酸的抗药性机理相关^[79-80]。由此可见二氯喹啉酸作为一种激素类除草剂,其抗性机理比较复杂,涉及的面比较广,更加深层次的、尤其是与受体相关的抗性机理仍然需要进一步的研究。

3 水稻田抗性杂草的交互抗性和多抗性

我国水稻田抗性杂草发生交互抗性是比较普遍的现象,多抗性也时有发生。

3.1 我国水稻田杂草的交互抗性

杂草对除草剂的交互抗性是指一个杂草生物型由于存在单个抗性机制而对两种或两种以上相同作用机理的除草剂产生抗药性^[53]。我国水稻田抗性杂草对 ALS 抑制剂类除草剂产生交互抗性最为常见,报道也最多。吴明根等^[81]发现采自延边地区的

野慈姑对苄嘧磺隆和吡嘧磺隆的相对抗性倍数分别为 57.3 和 20.0,说明抗性野慈姑对这两种除草剂产生交互抗性。叶照春等^[17]研究了贵州稻田杂草眼子菜对苄嘧磺隆、吡嘧磺隆的抗药性,发现其最高相对抗性倍数分别为 7.5 和 10.7,表明眼子菜对这两种药剂产生了交互抗性。此外,东北地区的萤蔺和雨久花对苄嘧磺隆和吡嘧磺隆的交互抗性也有报道^[39,82]。随着五氟磺草胺在我国水稻田的大量使用,近年来涉及五氟磺草胺的交互抗性也被发现。高陆思等^[83]发现采自湖南省的异型莎草对苄嘧磺隆和五氟磺草胺产生了交互抗性。Li 等^[58]甚至发现了对吡嘧磺隆、苄嘧磺隆、甲磺隆以及五氟磺草胺四种 ALS 抑制剂产生交互抗性的鳢肠。

我国水稻田抗性杂草对 ACCase 抑制剂类除草剂产生的交互抗性也有报道。左平春等^[56]发现采自东北地区的 3 个稗草种群对噁唑酰草胺和氰氟草酯产生了交互抗性,对噁唑酰草胺的相对抗性指数为 33.7、27.2 和 15.2,对氰氟草酯的相对抗性倍数为 25.7、12.8 和 10.3。Yu 等^[22]研究表明抗氰氟草酯的千金子同时也对 ACCase 抑制剂中的芳氧苯氧丙酸类除草剂以及新苯基吡唑啉类除草剂产生了不同程度的交互抗性。

3.2 我国水稻田杂草的多抗性

杂草对除草剂的多抗性是指抗性杂草生物型对两种或两种以上不同作用机理的除草剂产生抗药性。王琼等^[44]发现采自安徽省的稗对五氟磺草胺、氰氟草酯、丁草胺、噁嗪草酮和二甲戊灵产生了明显的抗药性,硬稗对噁嗪草酮和丁草胺则产生了抗药性;采自江苏省的无芒稗对二氯喹啉酸和噁嗪草酮产生了明显的抗药性。Yang 等^[84]在安徽省发现抗二氯喹啉酸和 ALS 抑制剂类除草剂五氟磺草胺、双草醚的稗草种群。目前我国水稻田抗性杂草产生多抗性的报道相对较少。

4 我国水稻田抗性杂草的治理

我国水稻田抗药性杂草特别是交互抗性和多抗性杂草的产生,给杂草的防除带来了新的挑战。目前,我国水稻田抗性杂草的治理还处在起步阶段。主要是通过换用其他除草剂以及人工除草等措施治理抗性杂草。

5 问题与展望

我国学者在抗性杂草的发现、抗性水平的确定、

抗性机理的研究等方面做了大量的工作,取得了一定成果,但是仍然还有很多问题需要研究与协调。首先,我国到底哪些杂草对哪些除草剂产生了抗药性,它们的分布如何?抗性水平如何?目前的研究与报道还不够系统,对于抗性水平问题因为没有统一可比的敏感生物型杂草和切实可行的杂草抗性标准,以致不同实验室对同一杂草抗性的数据不可比。其次,不同杂草以及不同地区相同杂草产生抗药性的原因是什么,目前的研究还不够深入。再次,不同抗性杂草或相同杂草不同抗性种群存在哪些除草剂的交互抗性和多抗性,目前的研究还不够全面。还有,部分地区无的放矢地进行抗性治理,有些企业或研究人员在没有搞清楚某地区什么草对什么药产生抗药性的前提下,就开始治理抗性了,这种做法很盲目。

所以,治理抗药性杂草至少需要对疑似抗性杂草进行生物测定,确定其抗什么除草剂,搞清抗性机理以及交互抗性的药剂,避开相同作用机理的药剂,选择不同作用机理且对作物安全的除草剂进行防除,再配合水稻品种利用、栽培方式利用、水利用、鸭共作利用等农艺、生态措施进行抗性治理。

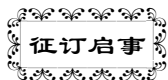
参考文献

- [1] 赵凌,赵春芳,周丽慧,等. 中国水稻生产现状与发展趋势[J]. 江苏农业科学, 2015(10): 105-107.
- [2] MACLEAN J L, DAWE D C, HARDY B, et al. Rice almanac: source book for the most important economic activity on earth [M]. Oxfordshire: CABI Publishing, 2002: 110.
- [3] 周锡跃,徐春春,李凤博,等. 世界水稻产业发展现状、趋势及对我国的启示[J]. 农业现代化研究, 2010, 31(5): 525-528.
- [4] 于改莲. 稻田除草剂的正确施用方法[J]. 农药, 2001, 40(12): 43-45.
- [5] 中华人民共和国统计局. 中国统计年鉴 2017[DB/OL]. [2018-05-30]. <http://www.stats.gov.cn/tjsj/ndsj/2017/indexch.htm>.
- [6] 郑和斌. 湖南省稻田杂草发生情况及防除技术[J]. 湖南农业科学, 2013(22): 54-55.
- [7] 高彩霞. 水稻田杂草防除技术要点[J]. 农业与技术, 2016, 36(21): 128-129.
- [8] 张为农. 我国水稻除草剂发展趋势[J]. 农药市场信息, 2014(6): 33-34.
- [9] 董立尧,王红春,陈国奇,等. 直播稻田杂草防控技术[M]. 北京:中国农业出版社, 2016.
- [10] 胡小倩,周伟军,王尖,等. 长江中下游地区移栽稻田杂草发生规律及其综合防治[C]//长沙:第十一届全国杂草科学大会, 2013: 18.
- [11] 黄炳球,林韶湘. 我国稻田稗草对丁草胺的抗药性研究[J]. 华南农业大学学报, 1993(1): 103-108.
- [12] 李拥兵,黄华枝,黄炳球,等. 我国中部和南方稻区稗草对二氯喹啉酸的抗药性研究[J]. 华南农业大学学报, 2002, 23(2): 33-36.
- [13] XU J, LV B, WANG Q, et al. A resistance mechanism dependent upon the inhibition of ethylene biosynthesis [J]. Pest Management Science, 2013, 69(12): 1407-1414.
- [14] 马国兰. 稗草(*Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.)对二氯喹啉酸的抗药性研究[D]. 长沙:湖南农业大学, 2013.
- [15] 吴明根,曹凤秋,杜小军,等. 延边地区稻田抗药性杂草的研究[J]. 杂草科学, 2005(1): 14-15.
- [16] 高陆思. 异型莎草对 AHAS 抑制剂的抗性及其防除药剂筛选[D]. 海口:海南大学, 2015.
- [17] 叶照春,王楠,陆德清,等. 稻田杂草眼子菜对磺酰脲类除草剂的抗性研究[J]. 植物保护, 2013, 39(3): 144-147.
- [18] 刘蕊. 耳叶水苋对苄嘧磺隆的抗药性及生物学特性研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2012.
- [19] 李已夫. 湖南省水稻田稗草对五氟磺草胺的抗性及其机理研究[D]. 长沙:湖南农业大学, 2015.
- [20] 王琼. 水稻田 3 种主要稗属(*Echinochloa* spp.)杂草对五氟磺草胺的抗药性研究[D]. 南京:南京农业大学, 2015.
- [21] 王晓琳,牛利川,蒋潮宸,等. 不同稗草种群对五氟磺草胺的敏感性差异[J]. 杂草学报, 2017, 35(1): 8-14.
- [22] YU J, GAO H, PAN L, et al. Mechanism of resistance to cyhalofop-butyl in Chinese sprangletop (*Leptochloa chinensis* (L.) Nees)[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2017, 143: 306.
- [23] 文马强,周小毛,刘佳,等. 直播水稻田千金子对氟氟草酯抗性测定及抗性生化机理研究[J]. 南方农业学报, 2017, 48(4): 647-652.
- [24] 付仲文. 稻田稗草对丁草胺的抗性测定及机理初步研究[D]. 北京:中国农业科学院, 2000.
- [25] 郎红,吴明根,李俭,等. 延边慈姑抗磺酰脲类除草剂的分子机制[J]. 吉林农业大学学报, 2015(3): 296-300.
- [26] 吴明根,郑承志,李昕妍. 抗苄嘧磺隆慈姑 ALS 基因突变位点[J]. 江苏农业学报, 2010, 26(1): 222-224.
- [27] 张云月,卢宗志,李洪鑫,等. 抗苄嘧磺隆雨久花乙酰乳酸合成酶突变的研究[J]. 植物保护, 2015, 41(5): 88-93.
- [28] 卢宗志. 雨久花对磺酰脲类除草剂抗药性研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2009.
- [29] GAO Y, LI J, PAN X, et al. Quinclorac resistance induced by the suppression of the expression of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) synthase and ACC oxidase genes in *Echinochloa crus-galli* var. *zelayensis* [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2018, 146: 25-32.
- [30] GAO Y, PAN L, SUN Y, et al. Resistance to quinclorac caused by the enhanced ability to detoxify cyanide and its molecular mechanism in *Echinochloa crus-galli* var. *zelayensis* [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2017, 143: 231-238.

- [31] DUGGLEBY R G, MCCOURT J A, GUDDAT L W. Structure and mechanism of inhibition of plant acetohydroxyacid synthase [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2008, 46 (3): 309–324.
- [32] 吴明根, 刘亮, 时丹, 等. 延边地区稻田抗药性杂草的研究[J]. *延边大学农学报*, 2007(1): 5–9.
- [33] 陈丽丽. 黑龙江省野慈姑对磺酰脲类除草剂的敏感性研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013.
- [34] 付丹妮, 赵铂锤, 陈彦, 等. 东北稻田野慈姑对苄嘧磺隆抗药性研究[J]. *中国植保导刊*, 2018, 38(1): 17–23.
- [35] 刘蕊, 朱金文, 高锐, 等. 稻田稗草与耳叶水苋对除草剂的抗性初步研究[M]//张朝贤. 农田杂草与防控. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2011: 155–160.
- [36] 金圣务. 抗磺酰脲类除草剂节节菜(*Rotala indica*)的检测及其抗性分布、抗药性分子机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
- [37] 叶照春, 王楠, 陆德清, 等. 贵州稻田杂草眼子菜对苄嘧磺隆的敏感性测定[J]. *西南农业学报*, 2013, 26(2): 576–578.
- [38] 李威. 黑龙江省稻田萤蔺对四种除草剂抗药性初步研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014.
- [39] 刘亚光, 李敏, 李威, 等. 黑龙江省萤蔺对苄嘧磺隆和吡嘧磺隆抗性测定[J]. *东北农业大学学报*, 2015, 46(10): 29–36.
- [40] 左平春, 纪明山, 臧晓霞, 等. 稻田稗草对噻唑嘧草胺的抗药性水平和 ACCase 活性[J]. *植物保护学报*, 2017, 44(6): 1040–1045.
- [41] 蒋易凡, 陈国奇, 董立尧. 稻田马唐对稻田常用茎叶处理除草剂的抗性水平研究[J]. *杂草学报*, 2017, 35(2): 67–72.
- [42] TALBERT R E, BURGOS N R. History and management of herbicide-resistant barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) in Arkansas Rice [J]. *Weed Technology*, 2007, 21(2): 324–331.
- [43] GROSSMANN K, KWIATKOWSKI J. Selective induction of ethylene and cyanide biosynthesis appears to be involved in the selectivity of the herbicide quinclorac between rice and barnyardgrass [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1993, 142(4): 457–466.
- [44] 王琼, 陈国奇, 姜英, 等. 水稻田稗属(*Echinochloa* spp.)杂草对稻田常用除草剂的敏感性[J]. *南京农业大学学报*, 2015, 38(5): 804–809.
- [45] 吴声敢. 我国长江中下游稻田稗草对二氯喹啉酸的抗药性研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2006.
- [46] 董海, 蒋爱丽, 纪明山, 等. 辽宁省长芒稗对二氯喹啉酸的抗药性研究[J]. *辽宁农业科学*, 2005(5): 6–8.
- [47] 蒋爱丽, 纪明山, 董海. 三种稗草对二氯喹啉酸的敏感性研究[J]. *杂草学报*, 2005, 23(1): 6–7.
- [48] 刘亚光, 刘蓝坤, 朱金文, 等. 黑龙江省稻稗对二氯喹啉酸敏感性研究[J]. *东北农业大学学报*, 2014, 45(8): 6–10.
- [49] 卢宗志, 王洪立, 李红鑫, 等. 吉林省中西部稗草对丁草胺、二氯喹啉酸的抗药性研究[M]//张朝贤. 农田杂草与防控. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2011: 161–162.
- [50] 马洪文, 贺奇, 王昕, 等. 宁夏稻田稗草对二氯喹啉酸敏感性的测定[J]. *宁夏农林科技*, 2016, 57(8): 20–21.
- [51] 杨彩宏, 冯莉, 岳茂峰, 等. 广东省稻田稗草对二氯喹啉酸的抗药性测定[C]//西宁: 第九届全国杂草科学大会论文摘要集, 2009: 119.
- [52] CHEN G, WANG Q, YAO Z, et al. Penoxsulam-resistant barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) in rice fields in China [J]. *Weed Biology and Management*, 2016, 16(1): 16–23.
- [53] 徐汉虹. 植物化学保护学[M]. 第4版. 北京: 中国农业出版社, 2007.
- [54] POWLES S B, YU Q. Evolution in action: plants resistant to herbicides [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61(1): 317–347.
- [55] 吴明根, 曹凤秋, 刘亮. 磺酰脲类除草剂对抗、感性雨久花乙酰乳酸合成酶活性的影响[J]. *植物保护学报*, 2007, 34(5): 545–548.
- [56] 左平春. 稗草对噻唑嘧草胺的抗药性研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2017.
- [57] FU D, SHAFI J, ZHAO B, et al. Bensulfuron-methyl resistant *Sagittaria trifolia* L.: multiple resistance, cross-resistance and molecular basis of resistance to acetolactate synthase-inhibiting herbicides [J]. *Archives of Biological Sciences*, 2017, 69(4): 649–658.
- [58] LI D, LI X, YU H, et al. Cross-resistance of eclipta (*Eclipta prostrata*) in China to ALS inhibitors due to a Pro-197–Ser Point Mutation [J]. *Weed Science*, 2017, 65(5): 547–556.
- [59] 李平生, 魏松红, 纪明山, 等. 辽宁省稻田野慈姑对苄嘧磺隆的抗药性[J]. *植物保护学报*, 2015, 42(4): 663–668.
- [60] 刘亮. 延边地区雨久花抗磺酰脲类除草剂机理的初步研究[D]. 延吉: 延边大学, 2007.
- [61] 师慧. 黑龙江省水田萤蔺对 ALS 抑制剂的抗药性研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2016.
- [62] BECKIE H J, TARDIF F J. Herbicide cross resistance in weeds [J]. *Crop Protection*, 2012, 35(3): 15–28.
- [63] YU Q, POWLES S B. Resistance to AHAS inhibitor herbicides: current understanding [J]. *Pest Management Science*, 2014, 70(9): 1340–1350.
- [64] WEI S, LI P, JI M, et al. Target-site resistance to bensulfuron-methyl in *Sagittaria trifolia* L. populations [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2015, 124: 81–85.
- [65] SHANKHAR K S, BAILLY G C, DALE R P, et al. A novel W1999S mutation and non-target site resistance impact on acetyl-CoA carboxylase inhibiting herbicides to varying degrees in a UK *Lolium multiflorum* population [J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(2): e58012.
- [66] KERSHNER K S, ALKHATIB K, KROTHAPALLI K, et al. Genetic resistance to acetyl-coenzyme A carboxylase-inhibiting herbicides in grain sorghum [J]. *Crop Science*, 2012, 52(1): 64–73.
- [67] KAUNDUN S S, HUTCHINGS S J, DALE R P, et al. Broad resistance to ACCase inhibiting herbicides in a ryegrass population is due only to a cysteine to arginine mutation in the target enzyme [J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(6): e39759.
- [68] KAUNDUN S S, HUTCHINGS S J, DALE R P, et al. Role of a novel I1781T mutation and other mechanisms in conferring resistance to acetyl-CoA carboxylase inhibiting herbicides in a

- black-grass population [J]. PLoS ONE, 2013, 8(7): e69568.
- [69] 于佳星. 水稻田千金子(*Leptochloa chinensis*)对氰氟草酯抗药性及其靶标酶机理研究[D]. 南京:南京农业大学, 2017.
- [70] DEWAELE E, FORLANI G, DEGRANDE D, et al. Biochemical characterization of chlorsulfuron resistance in *Cichorium intybus* L. var. Witloof [J]. Journal of Plant Physiology, 1997, 151(1): 109–114.
- [71] 刘冰. 耳叶水苋对 ALS 抑制剂的抗性及其 ALS 基因表达研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学, 2015.
- [72] CUMMINS I, BRYANT D N, EDWARDS R. Safener responsiveness and multiple herbicide resistance in the weed black-grass (*Alopecurus myosuroides*) [J]. Plant Biotechnology Journal, 2010, 7(8): 807–820.
- [73] TAL A, ROMANO M L, STEPHENSON G R, et al. Glutathione conjugation: A detoxification pathway for fenoxaprop-ethyl in barley, crabgrass, oat, and wheat [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 1993, 46(3): 190–199.
- [74] 黄剑. 小菜蛾抗阿维菌素系细胞色素 P450 的研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2005.
- [75] IWAKAMI S, UCHINO A, KATAOKA Y, et al. Cytochrome P450 genes induced by bispyribac-sodium treatment in a multiple-herbicide-resistant biotype of *Echinochloa phyllopogon* [J]. Pest Management Science, 2014, 70(4): 549–558.
- [76] IWAKAMI S, ENDO M, SAIKA H, et al. Cytochrome P450 CYP81A12 and CYP81A21 are associated with resistance to two acetolactate synthase inhibitors in *Echinochloa phyllopogon* [J]. Plant Physiology, 2014, 165(2): 618–629.
- [77] BOWLES D, ISAYENKOVA J, LIM E K, et al. Glycosyltransferases: managers of small molecules [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2005, 8(3): 254–263.
- [78] 徐江艳. 稻田西来稗(*Echinochloa crusgalli* var. *zelayensis*)对二氯喹啉酸的抗药性及其机理研究[D]. 南京:南京农业大学, 2013.
- [79] LI G, WU S, CAI L, et al. Identification and mRNA expression profile of glutamate receptor-like gene in quinclorac-resistant and susceptible *Echinochloa crus-galli* [J]. Gene, 2013, 531(2): 489–495.
- [80] LI G, XU M F, CHEN L P, et al. A novel EcGH3 gene with a different expression pattern in quinclorac-resistant and susceptible barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) [J]. Plant Gene, 2016, 5(C): 65–70.
- [81] 吴明根, 吴松权, 朴仁哲, 等. 磺酰脲类除草剂对抗、感性慈姑 ALS 活性的影响[J]. 农药, 2007, 46(10): 701–703.
- [82] 黄元炬. 黑龙江省雨久花对磺酰脲类除草剂抗性测定及治理[D]. 北京:中国农业科学院, 2013.
- [83] 高陆思, 崔海兰, 骆焱平, 等. 异型莎草对不同除草剂的敏感性研究[J]. 湖北农业科学, 2015, 54(9): 2123–2126.
- [84] YANG X, YU X Y, LI Y F. De novo assembly and characterization of the barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) transcriptome using next-generation pyrosequencing [J]. PLoS ONE, 2013, 8(7): e69168.

(责任编辑:田 喆)



征订启事

欢迎订阅 2019 年《植物保护》杂志

《植物保护》创刊于 1963 年,是由中国科协主管,中国植物保护学会和中国农业科学院植物保护研究所主办的学术类刊物。本刊为全国中文核心期刊、中国科技核心期刊、RCCSE 中国核心学术期刊、中国农业核心期刊,已被中国科学引文数据库(CSCD)、清华同方、万方、维普、龙源期刊网、超星等各大数据库收录。曾荣获国家期刊奖提名奖(科技类)、全国优秀科技期刊奖、中国科协优秀学术期刊奖等十余项奖励。2015 年受到中国科协精品期刊工程项目资助。2017 年荣获 2016 年百种中国杰出学术期刊称号,并被评为第四届中国精品科技期刊。

报道内容:有关植物病理、农林业昆虫、杂草及鼠害等农作物有害生物、植物检疫、农药等植物保护各学科原创研究性论文和具有创新性、实用性技术成果文章。理论与实践并重,对生产有很强的指导作用。

栏目设置:专论与综述、专家视角、研究报告、研究简报、调查研究、实验方法与技术、技术与应用、有害生物动态等。本刊兼营广告。

读者对象:农林业科研院所研究人员、高等院校相关专业教师及研究生、各级植保科技人员、农药研究与生产人员、植物医生、农技干部等。

发行和订阅:双月刊,大 16 开,铜版纸印刷,240 页,35 元/期,210 元/年。国内邮发代号 2—483,全国各地邮局均可订阅。国外由中国国际图书贸易总公司发行,发行代号 BM450。直接在本刊编辑部订阅,可享受 9 折优惠,全年 189 元,若需挂号,每期另加 3 元。

联系方式:北京市海淀区圆明园西路 2 号中国农科院植保所《植物保护》编辑部,邮编 100193;电话:010-62819059(兼传真);E-mail:zwbh1963@263.net;网址:http://www.plantprotection.ac.cn