

杂草对激素类除草剂抗药性研究进展

谷涛, 李永丰*, 张自常, 杨霞, 曹晶晶, 杨倩

(江苏省农业科学院植物保护研究所, 南京 210014)

摘要 农田杂草严重影响作物的产量和品质,对除草剂的过度依赖和长期使用,使杂草对除草剂的抗性问题的日益突出。目前已有 262 种杂草(152 种双子叶和 110 种单子叶)的 512 个生物型对 23 类中的 167 个除草剂产生抗性。激素类除草剂作为除草剂的重要成员,为禾谷类作物田的杂草防除提供了保障,然而在使用了几十年后,44 种杂草对此类除草剂产生了抗药性。本文对激素类除草剂的分类应用、除草机理、抗性现状、抗性机理等进行了综述,以期对激素类除草剂的应用和抗激素类除草剂杂草的防除提供参考。

关键词 杂草; 激素类除草剂; 抗药性; 抗性机理

中图分类号: S 481, S 482.4 **文献标识码:** A **DOI:** 10.16688/j.zwbh.2019595

Research progress in weed resistance to auxin herbicides

GU Tao, LI Yongfeng*, ZHANG Zichang, YANG Xia, CAO Jingjing, YANG Qian

(Institute of Plant Protection, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract Weeds in farmlands seriously affect the yield and quality of crops, and the weed resistance has become a serious problem due to prolonged use and over-reliance on limited herbicides. At present, 512 biotypes of 262 weeds (152 dicots and 110 monocots) have evolved resistance to 167 herbicides with 23 different sites of action. Auxin herbicides, as one of the important herbicides, provide a critical tool for weed control in cereal crops. However, 44 weed species have developed resistance to them after decades of continuous use. In this paper, the classification and application, weed control mechanism, resistance status and resistance mechanism on auxin herbicides were systematically summarized, in order to provide a reference for the application of auxin herbicides and control of resistant weeds.

Key words weeds; auxin herbicides; herbicide resistance; resistance mechanism

杂草是农田生态系统中非有意识栽培的植物。全球有杂草 8 000 多种,对农业生产造成危害的有 2 500 余种^[1]。我国幅员辽阔,气候多样,杂草种类庞杂。迄今为止,我国已发现农田杂草 1 400 多种,其中 641 种列入《中国主要农作物杂草名录》,分属 89 科 374 属;这些杂草中,对我国农业生产造成严重危害的杂草有 130 余种,恶性杂草 37 种^[2]。多数杂草生长迅速、根系发达、繁殖能力突出,在农田生态系统中具有较强的竞争能力,它们与作物竞争水分、养分和光照,严重影响农作物的产量和品质^[3]。人类在栽培作物的过程中,与杂草进行了长期的斗争,经历了从“徒手拔草”的人工除草时代到今天以化学除草为主,生态、物理方法为辅的综合治理阶

段。我国使用化学除草剂始于 20 世纪 70 年代,此后大量的化学除草剂从国外引进,国内化学除草剂的品种日益丰富。在这些除草剂中,激素类除草剂的作用不容忽视,此类除草剂的结构与生长素吲哚-3-乙酸(IAA)类似,低浓度时对植物有促生作用,高浓度时杀死植物^[4]。它的出现为禾谷类作物田阔叶杂草的防除提供了有力的保障。

单一除草剂大量使用,抗性问题的日益凸显,促使化学除草剂从单剂向复配剂的转变。复配剂的出现,一定程度上遏制了抗性杂草的蔓延,保证了粮食生产安全,但交互抗性和多抗性杂草的出现,又缩短了复配剂的使用寿命,增加了农业生产者的除草压力,尤其是作用方式独特的激素类除草剂也相继出现

收稿日期: 2019-10-31 修订日期: 2020-02-15

基金项目: 国家自然科学基金(31501657)

* 通信作者 E-mail:liyongfeng_2010@163.com

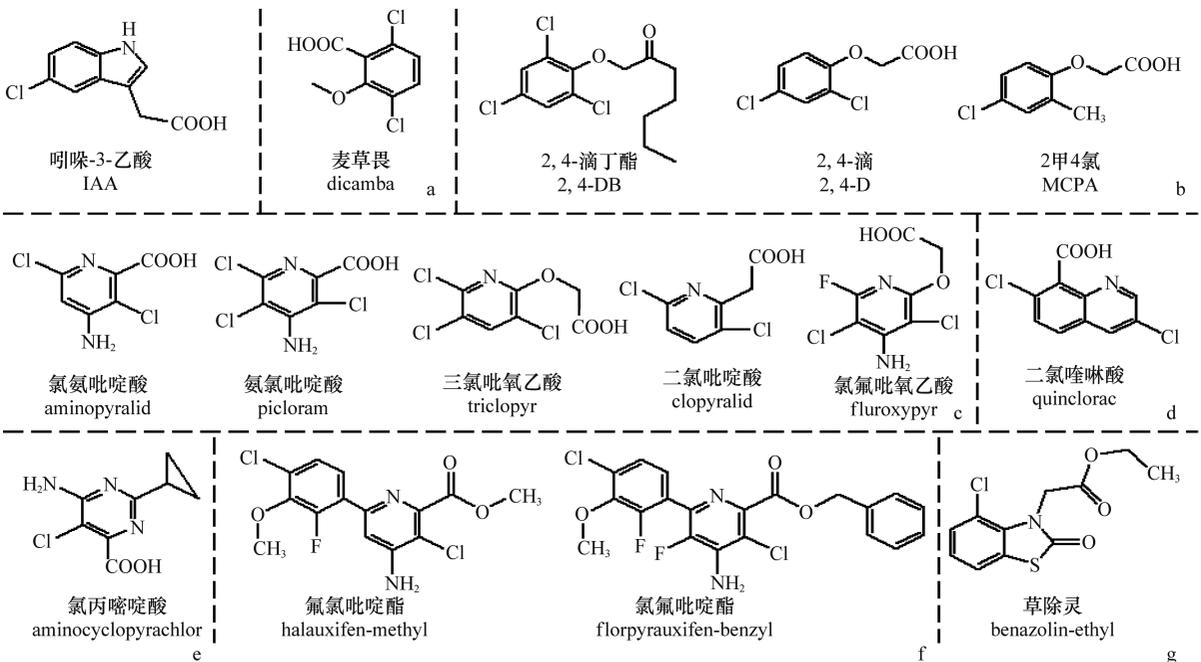
抗性问题,给杂草的有效治理带来了前所未有的挑战。全球学者在杂草生物学与生态学、杂草群落演替规律、杂草化学与生物防治技术,以及综合防治技术等方面进行了大量的研究工作^[5],取得了一系列可喜的成绩,但也发现了一些亟待解决的问题。本文总结了杂草对激素类除草剂的抗性现状,归纳了杂草对激素类除草剂抗性机理方面的研究进展,展望了今后的研究趋势,为激素类除草剂的研究和应用提供参考。

1 激素类除草剂的种类及其作用方式

自1942年发现2,4-滴的除草活性以后,许多激素类除草剂被相继开发利用。根据分子结构中的芳基、杂环或羧酸位置的不同,激素类除草剂可分为苯甲酸(benzoic acids)、苯氧羧酸(phenoxy carboxylic acids)、吡啶羧酸(pyridine carboxylic acids)、喹啉羧酸(quinoline carboxylic acids)、嘧啶羧酸(pyrimidine carboxylic acids)、芳基吡啶甲酸酯(arylpicolinate)和其他,共7类。如常见除草剂麦草畏属于苯甲酸类(图1a);2,4-滴、2,4-滴丁酯、2甲4氯等属于苯氧羧酸类(图1b);氯氨吡啶酸、氨氯吡啶酸、三氯吡氧乙酸、二氯吡啶酸、氯氟吡氧乙酸等属于吡啶羧酸类(图1c);二氯喹啉酸属于喹啉羧酸类(图1d);

氯丙嘧啶酸属于嘧啶羧酸类(图1e);氯氟吡啶酯、氟氯吡啶酯等属于芳基吡啶甲酸酯类(图1f);草除灵不属于上述任何一类,归为其他类(图1g)。

激素类除草剂可影响植物体内的激素平衡,对植物生长和发育有广泛的影响。植物在激素类除草剂的作用下“过度”生长,从而死亡^[4]。Grossmann等将杂草对激素类除草剂的反应分为三个阶段:第一阶段是刺激阶段,这一过程发生在除草剂作用后的数小时内,1-氨基环丙烷-1-羧酸合成酶(1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) synthase, ACS EC 4.4.1.14)被大量诱导合成,乙烯含量增加,植物畸形生长(叶偏上性生长,组织膨大,茎卷曲),脱落酸开始累积。第二阶段是抑制阶段,发生在24 h之内,此时根茎生长受阻,气孔关闭,蒸腾作用减弱,碳同化和淀粉合成变少,活性氧 ROS 增加。第三个阶段是组织衰败阶段,叶绿体损伤,进而失绿,膜和维管系统崩塌,最终植物萎蔫、坏死^[4]。除对植物的生理生化有影响以外,最新的研究发现,激素类除草剂主要通过受体蛋白发挥效应。受体蛋白在感知除草剂后,调控下游基因表达,对植物造成影响。受体蛋白的差异是激素类除草剂在作物和杂草之间产生选择性的主要原因^[6-7]。



a: 苯甲酸类; b: 苯氧羧酸类; c: 吡啶羧酸类; d: 喹啉羧酸类; e: 嘧啶羧酸类; f: 芳基吡啶甲酸酯类; g: 其他类
 a: benzoic acids; b: phenoxy carboxylic acids; c: pyridine carboxylic acids; d: quinoline carboxylic acids; e: pyrimidine carboxylic acids; f: arylpicolinate; g: Others

图1 IAA和激素类除草剂主要品种的结构式

Fig. 1 Structural formula of IAA and auxin herbicides

激素类除草剂在农业生产中具有重要的作用,水稻、小麦、玉米、油菜等大宗作物田,均有激素类除草剂的使用(表 1)。大多数激素类除草剂用来防除阔叶杂草,对禾本科杂草无效,但是也有个别除草剂可以用来防除禾本科杂草,如二氯喹啉酸、氯氟吡啶酯等。二氯喹啉酸是巴斯夫公司于 1984 年开发的除草剂,其经济、高效、安全,对“臭名昭著”的稻田杂草稗草 *Echinochloa* spp. 有特效。氯氟吡啶酯(灵斯科)是陶氏益农新开发的激素类除草剂,登记作物为水稻,可用来防除稗草、千金子

Leptochloa chinensis 等禾本科杂草,野慈姑 *Sagittaria trifolia*、雨久花 *Monochoria korsakowii* 等阔叶类杂草,异型莎草 *Cyperus difformis*、碎米莎草 *C. iria* 等莎草,杀草谱广,应用前景广阔。二氯吡啶酸、草除灵分别为陶氏益农和拜耳股份公司开发的除草剂,可用作油菜田阔叶杂草的防除。激素类除草剂除了在作物田中大显身手外,在非耕地如草原、牧场、森林等领域也起到了重要的作用,这些除草剂包括氯氨吡啶酸、氨氯吡啶酸、氯丙嘧啶酸等(表 1)。

表 1 激素类除草剂的主要品种及其用途

Table 1 Major varieties and applications of auxin herbicides

分类 Classification	除草剂 Herbicide	作物/场所 Crop/Site	防治杂草 Targeted weed	开发公司 Company	主要剂型 Major formulation
苯甲酸类 benzoic acids	麦草畏	小麦、玉米	猪殃殃、芥菜、藜、蓼等阔叶杂草	巴斯夫欧洲公司等	480 g/L 水剂
苯氧羧酸类 phenoxy carboxylic acids	2,4-滴	小麦、水稻、玉米、甘蔗等	藜、苋等阔叶杂草及萌芽期禾本科杂草等	美国陶氏益农公司等	98%原药
	2,4-滴丁酯	小麦、水稻、玉米、谷子等	播娘蒿、反枝苋、铁苋菜、芥菜、苘麻、藜、蓼、马齿苋、鸭跖草、猪殃殃等双子叶杂草	拜耳股份公司	57%乳油
	2 甲 4 氯	小麦、水稻、玉米等	播娘蒿、芥菜、猪殃殃、鸭舌草、泽泻、野慈姑等阔叶杂草	澳大利亚纽发姆有限公司	750 g/L 水剂
吡啶羧酸类 pyridine carboxylic acids	氯氨吡啶酸	草原、牧场(禾本科)	橐吾、乌头、棘豆属及薊属等阔叶杂草	美国陶氏益农公司	21%水剂
	氨氯吡啶酸	非耕地	紫茎泽兰、薇甘菊等阔叶杂草	美国陶氏益农公司	24%水剂
	三氯吡氧乙酸	森林	灌木和阔叶杂草	美国陶氏益农公司	480 g/L 乳油
喹啉羧酸类 quinoline carboxylic acids	二氯吡啶酸	油菜、玉米、甜菜	刺儿菜、苣荬菜、鬼针草、稻槎菜、大巢菜等	美国陶氏益农公司	75%可溶粒剂
	氯氟吡氧乙酸	小麦、玉米等	猪殃殃、泽漆、繁缕、马齿苋、藜、蓼等阔叶杂草	美国陶氏益农公司	200 g/L 乳油
	二氯喹啉酸	水稻	稗草等	巴斯夫欧洲公司等	50%可湿性粉剂
嘧啶羧酸类 pyrimidine carboxylic acids	氯丙嘧啶酸	非耕地	阔叶杂草	美国杜邦公司	50%可溶粒剂
芳基吡啶甲酸酯类 arylpicolinate	氯氟吡啶酯	水稻	稗草、千金子等禾本科杂草,野慈姑、雨久花、泽泻、鸭舌草等阔叶类杂草,异型莎草、碎米莎草等莎草类杂草	美国陶氏益农公司	3%乳油
	氟氯吡啶酯	小麦、大麦	播娘蒿、芥菜、猪殃殃等阔叶杂草	美国陶氏益农公司	93%原药
其他类 Others	草除灵	油菜	繁缕、牛繁缕、雀舌草、苋、猪殃殃等一年生阔叶杂草	拜耳股份公司	500 g/L 悬浮剂

2 杂草对激素类除草剂的抗药性现状

从 20 世纪 50 年代发现鸭跖草 *Commelina communis* 和野胡萝卜 *Daucus carota* 对 2,4-滴的抗药性开始,激素类除草剂的抗性问题的广泛引起了人们的广泛关注。20 世纪 70—80 年代,发现抗激素类除

草剂杂草生物型仅有 8 例;21 世纪初(2000 年—2019 年),发现抗性杂草生物型已达 47 例(图 2)。对激素类除草剂产生抗药性的杂草主要为阔叶类杂草,禾本科杂草仅有止血马唐 *Digitaria ischaemum* 和一些稗属杂草。目前,已经有 17 科 44 种杂草对激素类除草剂产生了抗药性^[8](表 2)。阔叶杂草中

表 2 抗激素类除草剂的杂草生物型(部分)¹⁾

Table 2 Some weed biotypes resistant to auxin herbicides

科 Family	抗性杂草 Resistant weed	年份 Year	国家 Country	抗性模式 Resistance pattern	除草剂 Herbicide	抗性指数 Resistance level	参考文献 Reference
车前科 Plantaginaceae	长叶车前 <i>Plantago lanceolata</i>	2016	美国	O/4	2,4-滴	≥6.2	[9]
唇形科 Labiatae	牻牛儿苗 <i>Galteopsis tetrahit</i>	1998	加拿大	O/4	麦草畏, 氯氟吡氧乙酸, 2甲4氯	—	[29]
花荵科 Butomaceae	黄花蔺 <i>Limncharis flava</i>	1998	马来西亚	O/4, B/2	2,4-滴, 苄嘧磺隆	—	[8]
禾本科 Gramineae	普通稗 <i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>crus-galli</i>	1999	美国	O/4, C2/7	二氯喹啉酸, 敌稗	—	[8]
		2010	中国	O/4, A/1, B/2	二氯喹啉酸, 氟氯草酯, 双草醚	158.20	[49]
		2012	中国	O/4	二氯喹啉酸	< 32.31	[55]
	孔雀稗 <i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>crus-galli</i>	1999	巴西	O/4	二氯喹啉酸	—	[8]
	光头稗 <i>Echinochloa colona</i>	2000	哥伦比亚	O/4	二氯喹啉酸	—	[65]
	西米稗 <i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>zelayensis</i>	2013	中国	O/4	二氯喹啉酸	3.3~66.9	[61]
	无芒稗 <i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>mitis</i>	2006	中国	O/4	二氯喹啉酸	< 4.33	[67]
	长芒稗 <i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>caudate</i>	2004	中国	O/4	二氯喹啉酸	< 5.09	[68]
	水稗 <i>Echinochloa phyllipogon</i>	1997	美国	O/4, A/1, B/2	二氯喹啉酸, 五氟磺草胺, 精噁唑禾草灵, 双草醚	6~17	[69]
	止血马唐 <i>Digitaria ischaemum</i>	2000	美国	O/4	二氯喹啉酸	—	[70]
菊科 Compositae	丝路蓟 <i>Cirsium arvense</i>	1985	匈牙利	O/4	2,4-滴, 2甲4氯	—	[8]
	飞廉 <i>Carduus nutans</i>	1981	新西兰	O/4	2,4-滴	—	[8]
	黄星蓟 <i>Centaurea solstitialis</i>	1988	美国	O/4	氨基吡啉酸	—	[8]
	意大利蓟 <i>Carduus pycnocephalus</i>	1997	新西兰	O/4	2,4-滴, 2甲4氯, 2甲4氯丁酸	—	[8]
	翅果假吐金菊 <i>Solidia sessilis</i>	1999	新西兰	O/4	二氯吡啉酸, 氨基吡啉酸, 三氯吡氧乙酸	—	[8]
	野苣荬 <i>Lactuca serriola</i>	2007	美国	O/4	2,4-滴, 2甲4氯, 麦草畏	25	[10]
	蓝花矢车菊 <i>Centaurea cyanus</i>	2012	波兰	O/4	麦草畏	—	[8]
	斑点矢车菊 <i>Centaurea stoebe</i> ssp. <i>micranthos</i>	2013	加拿大	O/4	二氯吡啉酸, 氨基吡啉酸	> 25 600	[77]
	赛金盏 <i>Arctotheca calendula</i>	2015	澳大利亚	O/4	2,4-滴	—	[8]
	苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>	2015	澳大利亚	O/4	2,4-滴	—	[8]
	苏门白酒草 <i>Erigeron sumatrensis</i>	2017	巴西	O/4, C2/7, D/22, E/14, G/9	2,4-滴, 草甘膦, 百草枯, 敌草隆, 敌草胺, 苯噻磺草胺	—	[8]
	节毛飞廉 <i>Carduus acanthoides</i>	2019	阿根廷	O/4, G/9	2,4-滴, 草甘膦	—	[8]
桔梗科 Campanulaceae	尖瓣花 <i>Sphenoclea zeylanica</i>	1995	马来西亚	O/4	2,4-滴	—	[8]

续表 2 Table 2 (Continued)

科 Family	抗性杂草 Resistant weed	年份 Year	国家 Country	抗性模式 Resistance pattern	除草剂 Herbicide	抗性指数 Resistance level	参考文献 Reference
藜科 Chenopodiaceae	藜 <i>Chenopodium album</i>	2015	新西兰	O/4	氯氨吡啶酸, 氯氨吡啶酸, 二氯吡啶酸, 麦草畏	7.2~19.1	[40-42]
	地肤 <i>Kochia scoparia</i>	2009	美国	O/4	麦草畏	11.3	[81]
毛茛科 Ranunculaceae	乌头叶毛茛 <i>Ranunculus acris</i>	2009	澳大利亚	O/4	2,4-滴, 麦草畏, 氯氟吡氧乙酸	12	[26-27]
茜草科 Rubiaceae	锯瓣藤 <i>Galium spurium</i>	2010	新西兰	O/4, B/2	2甲4氯, 唑啉磺草胺, 噻吩磺隆	—	[80]
	猪殃殃 <i>Galium aparine</i>	1996	加拿大	O/4, B/2	二氯喹啉酸, 咪草烟, 甲磺隆, 甲密磺隆, 甲基噻吩磺隆, 醚苯磺隆, 苯磺隆	>16	[71]
伞形科 Umbelliferae	野胡萝卜 <i>Daucus carota</i>	2017	伊朗	O/4, B/2	2,4-滴, 2甲4氯, 碘甲磺隆钠, 苯磺隆	—	[8]
	繁缕 <i>Stellaria media</i>	1957	加拿大	O/4	2,4-滴	—	[8]
	水虱草 <i>Fimbristylis littoralis</i>	1993	美国	O/4	2,4-滴	—	[11]
	野芥 <i>Sinapis arvensis</i>	1985	美国	O/4	2甲4氯丙酸	—	[8]
	野萝卜 <i>Raphanus raphanistrum</i>	1989	马来西亚	O/4	2,4-滴	—	[8]
	播娘蒿 <i>Descurainia sophia</i>	1990	加拿大	O/4	2,4-滴, 2,4-滴丙酸, 2甲4氯, 2甲4氯丙酸, 麦草畏, 氯氨吡啶酸	—	[8]
	东方大蒜芥 <i>Sisymbrium orientale</i>	2008	土耳其	O/4, B/2	麦草畏, 丙苯磺隆, 甲基噻吩磺隆, 醚苯磺隆, 苯磺隆	—	[8]
	芜菁 <i>Brassica rapa</i>	2010	澳大利亚	O/4, B/2, F1/12	2,4-滴, 氯磺隆, 甲氧咪草烟, 灭草烟, 吡氟酰草胺	—	[14]
	短果芥 <i>Hirschfeldia incana</i>	2011	中国	O/4	2甲4氯	—	[8]
	直立石龙尾 <i>Limnophila erecta</i>	2005	澳大利亚	O/4, B/2	2,4-滴, 2甲4氯, 咪草烟, 磺草唑胺, 甲磺隆	—	[8]
	糙果苋 <i>Amaranthus tuberculatus</i>	2015	阿根廷	O/4	2,4-滴	—	[8]
	长芒苋 <i>Amaranthus palmeri</i>	2016	阿根廷	O/4, B/2	2,4-滴, 甲磺隆	—	[8]
	绿穗苋 <i>Amaranthus hybridus</i>	2002	马来西亚	O/4, B/2	2,4-滴, 苄嘧磺隆, 醚磺隆, 甲基二磺隆, 吡啶磺隆	—	[8]
	竹节菜 <i>Commelina diffusa</i>	2009	美国	O/4, B/2, C1/5	2,4-滴, 氯氨吡啶酸, 氯氨吡啶酸, 阿特拉津, 氯嘧磺隆, 咪草烟	9.12	[19-20]
	虞美人 <i>Papaver rhoeas</i>	2018	美国	O/4	2,4-滴	—	[8]
	鸭跖草科 Commelinaceae	2016	阿根廷	O/4, G/9	2,4-滴, 麦草畏, 草甘膦	—	[22]
	罂粟科 Papaveraceae	1957	美国	O/4	2,4-滴	—	[8]
		2016	法国	O/4, B/2	2,4-滴, 2甲4氯, 碘甲磺隆钠, 甲基二磺隆, 甲磺隆	—	[8]

D) A/1, B/2, C2/7, D/22, E/14, F1/12, G/9, O/4 分别为 ACC 抑制剂类、ALS 抑制剂类、光系统 II 抑制剂类、光系统 I 抑制剂类、PPO 抑制剂类、类胡萝卜素合成抑制剂类、EPSP 合酶抑制剂类和激素类除草剂。

A/1, B/2, C2/7, D/22, E/14, F1/12, G/9 and O/4 indicate the herbicide groups of ACCase inhibitors, ALS inhibitors, PSII inhibitors (ureas and amides), PSI electron diverter, PPO inhibitors, carotenoid biosynthesis inhibitors, EPSP synthase inhibitors and synthetic auxins, respectively.

菊科、十字花科、苋科占比最大,它们对 2,4-滴、麦草畏、氨基吡啶酸、二氯吡啶酸、2 甲 4 氯、三氯吡氧乙酸等除草剂产生了抗药性。禾本科杂草中止血马唐、普通稗 *Echinochloa crus-galli* var. *crus-galli*、孔雀稗 *E. crus-galli* var. *crus-galli*、西来稗 *E. crus-galli* var. *zelayensis*、光头稗 *E. colona*、无芒稗 *E. crus-galli* var. *mitis*、长芒稗 *E. crus-galli* var. *caudate* 和水稗 *E. phyllopogon* 对二氯喹啉酸产生了抗性(表 2)。

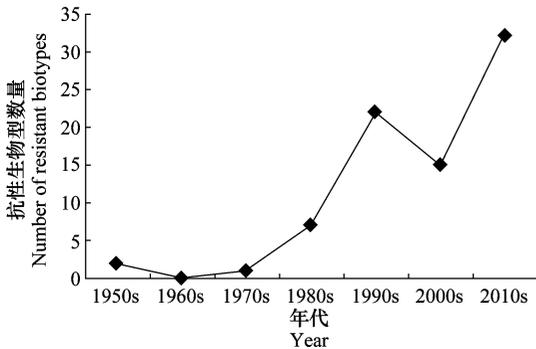


图 2 抗激素类除草剂杂草的发生趋势^[8]

Fig. 2 Trends in the occurrence of auxin herbicide-resistant weeds in the world^[8]

激素类除草剂中,2,4-滴已经使用了 70 多年,抗性杂草出现最早,相关报道最多。目前对 2,4-滴产生抗药性的杂草主要有长叶车前 *Plantago lanceolata*^[9]、黄花蔺 *Limncharis flava*^[8]、丝路蓟 *Cirsium arvense*^[8]、飞廉 *Carduus nutans*^[8]、意大利蓟 *Carduus pycnocephalus*^[8]、野苣荬 *Lactuca serriola*^[10]、赛金盏 *Arctotheca calendula*^[8]、苦苣菜 *Sonchus oleraceus*^[8]、苏门白酒草 *Conyza sumatrensis*^[8] (种名已订正为 *Erigeron sumatrensis*)、节毛飞廉 *Carduus acanthoides*^[8]、尖瓣花 *Sphenoclea zeylanica*^[8]、猪殃殃 *Galium aparine*^[8]、野胡萝卜^[11]、水虱草 *Fimbristylis miliacea*^[8]、野芥 *Sinapis arvensis*^[8,12-13]、野萝卜 *Raphanus raphanistrum*^[14-16]、东方大蒜芥 *Sisymbrium orientale*^[8,17-18]、芜菁 *Brassica rapa*^[8]、短果芥 *Hirschfeldia incana*^[8]、直立石龙尾 *Limnophila erecta*^[8]、糙果苋 *Amaranthus tuberculatus*^[19-21]、长芒苋 *Amaranthus palmeri*^[8]、绿穗苋 *Amaranthus hybridus*^[22]、竹节菜^[8]、虞美人 *Papaver rhoeas*^[8,23-25]、地肤 *Kochia scoparia*^[26-28]等(表 2)。1957 年,在美国夏威夷发现了抗 2,4-滴的鸭跖草。同年,在加拿大安大略首次发现了抗 2,4-滴的野胡萝卜^[8]。2007 年, Burke 等在美国华盛顿州发现的野苣荬生物型对 2,

4-滴、2 甲 4 氯和麦草畏均产生了抗药性,其中对 2,4-滴抗性达到了 25 倍^[10]。2009 年, Bernardis 等在美国内布拉斯加州发现了抗 2,4-滴的糙果苋,其相对抗性指数为 9.12^[19]。1999 年到 2013 年间,在澳大利亚发现了多个抗 2,4-滴的野萝卜生物型,其中 2010 年发现的抗性生物型对激素类(O/4)、ALS 抑制剂类(B/2)、类胡萝卜素合成抑制剂类(F1/12)三种作用方式不同的除草剂产生了抗药性^[14-16]。2016 年, DellaFerrera 等在阿根廷发现了对 2,4-滴、麦草畏、草甘膦产生了抗药性的绿穗苋^[22]。同年, Patton 等首次发现了抗 2,4-滴的长叶车前种群,该种群对 2,4-滴抗性指数达到了 6.2 倍以上^[9]。2017 年, Christoffoleti 等发现了对 O/4、光系统 II 抑制剂类(C2/7)、光系统 I 抑制剂类(D/22)、PPO 抑制剂类(E/14)、EPSP 合酶抑制剂类(G/9)等 5 种作用方式不同的除草剂均产生抗药性的苏门白酒草^[8]。

麦草畏作为激素类除草剂中的重要一员,属于苯甲酸类激素类除草剂,被广泛应用于小麦、玉米田的杂草防除。对其产生抗性的杂草主要有鼬瓣花 *Galeopsis tetrahit*^[29]、野苣荬^[10]、蓝花矢车菊 *Centaurea cyanus*^[8]、地肤^[26-28,30-39]、藜 *Chenopodium album*^[40-42]、野芥^[8,43]、绿穗苋^[22]、虞美人^[23]等。其中地肤、藜等为农田常见杂草,在我国各地均有分布,部分田块发生量大,危害严重。早在 1994 年, Cranston 等和 Goss 等就发现了对麦草畏和氨基吡啶酸产生抗药性的地肤^[30,32],此后大量的抗性地肤生物型被发现^[26-28,31,33-39]。如 2009 年, Crespo 等在美国内布拉斯加州采集了 67 个地肤种群,对其抗性指数进行测定,结果最不敏感种群和最敏感种群的相对抗性指数达到了 11.3^[31]。2015 年, Ghannizadeh 等发现了两个抗麦草畏的藜种群(种群 L 和 M),抗性指数分别为 7 和 19^[40];2017 年发现这两个抗性种群对氨基吡啶酸、氨基吡啶酸、二氯吡啶酸有交互抗性^[41]。

二氯喹啉酸是在二氯吡啶酸结构基础上开发的激素类除草剂,作为主要除稗剂,已经使用了近 30 年。目前稗属杂草中的普通稗^[44-60]、西来稗^[61-64]、孔雀稗^[8]、光头稗^[65-66]、无芒稗^[67]、长芒稗^[68]和水稗^[69]对其产生了抗药性。1992 年, Lopez-Martinez 等在西班牙南部单季稻区发现了两种抗二氯喹啉酸的稗草生物型 I、R,抗性指数分别达到 6 和 26,发现的另一个生物型 X 对二氯喹啉酸和莠去津均产生了

抗药性^[44]。2000 年,我国湖南省安乡县发现了抗二氯喹啉酸的普通稗草,其相对抗性指数为 28.7^[45]。2007 年,吴声敢等发现采自浙江陶堰和塘下的稗草种群对二氯喹啉酸的相对抗性指数非常高,达 695.8 和 718.5^[46]。2010 年,Xu 等从我国江苏、安徽和上海等多个稻区采集西来稗种群,其中部分种群对二氯喹啉酸产生了抗性,抗性指数处于 3.3~66.9 之间^[61]。除了稗属杂草以外,马唐属的止血马唐^[70]和拉拉藤属锯锯藤 *Galium spurium*^[71-73]也对二氯喹啉酸产生了抗性,关于二氯喹啉酸抗性报道已屡见不鲜^[8,44-73],其抗性非常普遍,抗性水平呈上升态势。

杂草除了对以上几种激素类除草剂产生抗性以外,对其他激素类除草剂诸如氯氨吡啶酸、氨氯吡啶酸、二氯吡啶酸、氯氟吡氧乙酸等也产生了抗性。其中对氯氨吡啶酸产生抗性的杂草主要有糙果苋^[20]、虞美人^[23]、藜^[41],对氨氯吡啶酸产生抗性的杂草主要有翅果假吐金菊 *Soliva sessilis*^[8]、糙果苋^[20]、藜^[41]、黄星菊 *Centaurea solstitialis*^[8,74-76]、斑点矢车菊 *Centaurea stoebe* ssp. *micranthos*^[77]、野芥^[8,78],对二氯吡啶酸产生抗性的杂草主要有翅果假吐金菊^[8]、藜^[41]、斑点矢车菊^[77]、黄星菊^[74,76,79],对氯氟吡氧乙酸产生抗性的杂草主要有繁缕 *Stellaria media*^[8]、鼬瓣花^[29]、地肤^[26-27,32,36-37,39]。2017 年,Crespo 等对前期采集的糙果苋材料进行抗性水平分析,发现糙果苋种群 FS 对 2,4-滴、氯氨吡啶酸、氨氯吡啶酸三种激素类除草剂产生了交互抗性,抗性指数分别为 52、3.9、3.6^[20]。2016 年,Mangin 等首次报道了斑点矢车菊对二氯吡啶酸和氨氯吡啶酸的抗药性,其中对氨氯吡啶酸的抗性指数高达 25 600^[77]。激素类除草剂的抗性已不容忽视,解决杂草对激素类除草剂的抗性已刻不容缓。

3 杂草对激素类除草剂的抗性机理

虽然已经发现 44 种杂草对激素类除草剂产生了抗药性,但是由于激素类除草剂的作用机理复杂,对其抗性机制的研究一直是难点。梳理目前已获得的研究结果,激素类除草剂的抗性机理可以分为两类:即由于抗性相关基因位点突变而产生抗药性和非位点突变产生抗药性。

3.1 抗性相关基因位点突变

激素类除草剂抗性机理研究比较多的是关于二

氯喹啉酸的抗性研究。现有证据表明,对二氯喹啉酸的抗药性与植物体内乙烯生物合成有关(图 3)^[4,60-63,69,73,81-84]。植物接触二氯喹啉酸后,激发 ACS 和 ACC 氧化酶(ACC oxidase,ACO EC 1.14.17.4)的活性,体内乙烯含量增加,副产物—氰化物(cyanide)大量增加,植物受到氰化物的毒害,生长受到抑制进而死亡^[82]。ACS 和 ACO 是乙烯生物合成途径中的关键酶, β -氰丙氨酸合成酶(β -cyanoalanine synthase, β -CAS EC 4.4.1.9)是植物体内降解氰化物的关键酶,这 3 个酶被认为与二氯喹啉酸的抗药性紧密相关(图 3)。如 2015 年,董明超等从二氯喹啉酸抗性和敏感生物型稗草材料中克隆 ACO 基因(*EcACO*),并通过异源表达对其功能进行验证,结果发现抗性和敏感生物型材料 *EcACO* 之间存在 5 个差异位点,其中 3 个位点处于保守区域内,敏感材料的 *EcACO* 催化乙烯生成速率是抗性材料的 2.15 倍,预示着 ACO 位点突变引起的酶活性变化可能是该型稗草产生抗性的原因^[85]。

用孟德尔规律对杂草的抗性特征进行遗传分析,发现对二氯喹啉酸产生抗性的猪殃殃^[72]和对二氯吡啶酸产生抗性的黄星菊^[76]的抗性性状属单基因隐性遗传。类似研究发现,抗 2,4-滴和氨氯吡啶酸地肤的抗性性状受显性基因控制,回交试验表明抗 2,4-滴、氨氯吡啶酸和麦草畏的基因可能位于相邻的连锁区域^[86]。2009 年,Preston 等也发现抗麦草畏地肤生物型的抗性性状受单基因显性控制^[26]。上述这些研究表明激素类除草剂的抗药性可能与靶标位点突变相关。目前,在拟南芥中已经发现了 TIR1、AFB1、AFB2、AFB3、AFB4、AFB5 等 6 个激素受体,这些受体发生突变或缺失后,拟南芥表现为对激素不敏感或者发育缺陷^[87-90],进一步研究发现蛋白 AUX/IAA 与 ARF(生长素响应因子)参与了这一过程(图 3)^[6,91]。当激素或者激素类除草剂不施加作用时,AUX/IAA 与 ARF 结合,阻遏了下游基因的表达;当激素或激素类除草剂施加作用时,SCFs 复合物中的激素受体 TIR/AFB 识别 AUX/IAA,并将其泛素化,最后泛素化的 AUX/IAA 被 26S 蛋白酶体降解,原来被阻遏的基因在 ARF 的作用下转录表达。激素或者激素类除草剂在 TIR/AFB 识别 AUX/IAA 的过程中起到了一个“分子胶”的作用^[4](图 3)。不同的 TIR/AFB 蛋白负责识别不同激素或激素类除草剂,TIR/AFB 和 AUX/

IAA 的突变可能导致杂草对某种激素类除草剂产生抗药性^[87]。如 Leclere 等对敏感地肤生物型和兼抗 2,4-滴、氯氟吡氧乙酸、麦草畏的地肤生物型进行

转录组测序,提取抗性相关基因进行比对,发现抗性和敏感生物型的 IAA16 存在位点差异,基因 IAA16 的突变导致抗药性产生^[27]。

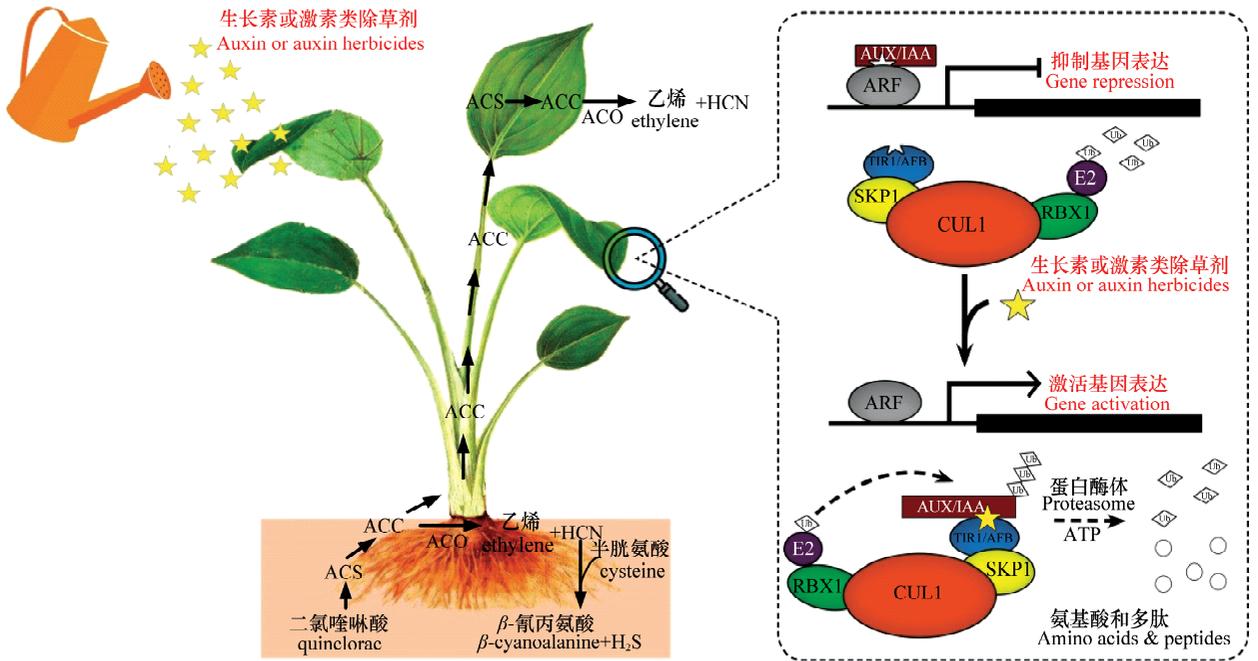


图 3 激素类除草剂可能的信号转导途径^[4,81]

Fig. 3 Proposed mechanism and mode of action of auxin herbicides^[4,81]

3.2 激素类除草剂非位点突变抗性

利用¹⁴C 标记技术研究杂草在激素类除草剂吸收、转运和代谢方面的差异。发现抗性和敏感性野葛苣对 2,4-滴的代谢没有差异,但抗性野葛苣对 2,4-滴的吸收比敏感性野葛苣弱,说明抗性产生与除草剂吸收、转运有关^[92]。野萝卜对 2,4-滴的抗药性与膜上 ABCB 转运蛋白活性有关^[93]。黄星菊对二氯吡啶酸的抗药性与吸收、转运无关,但与二氯吡啶酸代谢有关,抗性生物型代谢速度更快^[79]。鼬瓣花对 2 甲 4 氯的抗性与除草剂在抗性生物型中的低传导和根组织中高代谢有关^[29],虞美人对 2,4-滴的抗性机制与之相似^[24]。而在研究地肤对麦草畏的抗性时,发现抗药性的产生与麦草畏吸收、转运和代谢均无相关性^[30],这与稗草对二氯喹啉酸抗性与吸收、转运和代谢无关一致^[82,94]。除吸收、转运和代谢引起的抗性外,抗性相关酶活性变化和基因差异表达也是抗药性产生原因之一。如 Xu 等发现西来稗对二氯喹啉酸抗性水平与 ACS 和 ACO 酶的活性呈负相关,即植物体内 ACS 和 ACO 的活性越低,其抗药性越强^[61]。Abdallah 等发现止血马唐经 KCN 处理后,抗性止血马唐茎中的氰化物的含量比敏感生

物型低,同时抗性止血马唐 β -CAS 的活性更高,约是敏感生物型的 4 倍^[70]。Yasuor 等也发现抗二氯喹啉酸水稗中的 β -CAS 的活性更高^[69]。Chayapakdee 等最近通过在拟南芥中转 β -CAS1 基因和敲除水稻中 β -CAS 等方法,发现 β -CAS 的活性高低与二氯喹啉酸的抗性没有相关性,二氯喹啉酸的抗药性可能与 β -CAS 的作用无关^[95]。Gao 等对西来稗中的多个 ACS 和 ACO 基因表达量进行分析,结果表明这几个基因的表达量在抗敏性材料中存在差异。敏感生物型(JNNX-S)受二氯喹啉酸的刺激后,基因 *EcACS-like*、*EcACS7* 和 *EcACO1* 表达量显著提高;而在两个抗性生物型(R1 和 R2)中,这几个基因的表达量基本没有变化(12~24 h)^[63]。Peng 等也发现普通稗受二氯喹啉酸处理后,敏感生物型中 ACO1 基因的表达量显著上调,而抗性生物型中该基因的表达量没有显著变化,预示着抗药性产生与 ACO1 基因表达量有关^[60]。乙烯通路相关基因与激素类除草剂抗性密切相关,但其他基因诸如 IAA 酰胺合成酶基因 *GH3*^[96]、光合作用相关基因^[64]、激酶基因^[66]、谷胱甘肽 S-转移酶基因^[66]、F-box 蛋白^[66] 相关基因等的差异表达也与激素类除草剂抗药性有关。

总之,激素类除草剂除草机理复杂,其抗性机理研究进展缓慢。尤其是稗草对二氯喹啉酸的抗药性问题极为普遍,稗草对二氯喹啉酸的广泛抗性,预示着该机理是一个普遍性的规律,可能与受体突变有关,此方面研究需要投入更大的精力。

4 问题与展望

激素类除草剂大量使用,其引起的杂草抗性问題已不容忽视。全球学者在激素类除草剂的应用和杂草抗性机理方面做了大量的工作,我国学者在这方面也取得了优异的成绩,但仍存在一些问题。在除草剂应用方面,激素类除草剂易产生药害,需特别注意施药时期、使用剂量等问题。有些药剂挥发性大、残效期长,要注意防范飘移药害和下茬药害。熟悉药剂特性,严格按照说明用药,尤为关键。在基础研究方面,抗药性研究中的敏感性材料来源不同,敏感性材料这一“基线”本身就存在差异,以至于同一个抗性生物型,不同实验室得出的抗性水平差距明显,难以比较分析。另外,杂草遗传背景解析较少,杂草学研究深入不够。激素类除草剂的作用靶点尚未明确,此类除草剂会影响植物的生长、发育等诸多过程,形成了一个复杂的调控网络,与其他除草剂相比较,杂草不易对其产生抗药性^[97],对其抗性机理研究也不能笼统套用固有模式。激素类除草剂虽同为一类除草剂,但在植物体内的受体不止一个^[98],这就增加了抗性机理研究的难度。与其他作用靶标明确除草剂的抗性研究显著不同,研究杂草对激素类除草剂的抗性,需要对杂草的遗传背景更加了解,随着测序技术的发展应用,大量杂草遗传信息将被公布,杂草这一“黑匣子”将被打开。通过遗传信息比对,有望发现更多激素类除草剂的作用受体,从而解析除草剂与受体蛋白、受体蛋白与其他蛋白相互作用,为开发新型除草剂、培育抗激素类除草剂的作物提供助力。最后,杂草遗传操作体系研究有待加强。一旦杂草遗传操作有所突破,杂草中许多基因的功能将得以验证,杂草学科发展必将更上一层楼。未来,随着杂草生态适合度以及杂草和作物相互作用方面研究取得显著进展,新型化学除草剂、抗除草剂作物加上合理的生态防控,杂草抗性问題必将得到有效解决。

参考文献

[1] 杨小育. 世界性恶性杂草的分布与危害[J]. 世界农业, 1992

(4): 40-42.

- [2] 李香菊. 近年我国农田杂草防控中的突出问题与治理对策[J]. 植物保护, 2018, 44(5): 82-89.
- [3] KHALIQ A, MATLOOB A, CHAUHAN B S. Weed management in dry-seeded fine rice under varying row spacing in the rice-wheat system of Punjab, Pakistan [J]. Plant Production Science, 2014, 17(4): 321-332.
- [4] GROSSMANN K. Auxin herbicides: current status of mechanism and mode of action [J]. Pest Management Science, 2010, 66(2): 113-120.
- [5] 强胜. 中国杂草生物学研究的新进展[J]. 杂草学报, 2018, 36(2): 5-13.
- [6] LEE S, SUNDRAM S, ARMITAGE L, et al. Defining binding efficiency and specificity of auxins for SCF^{TIR1/AFB}-Aux/IAA co-receptor complex formation [J]. ACS Chemical Biology, 2014, 9(3): 673-682.
- [7] PRIGGE M, GREENHAM K, ZHANG Y, et al. The *Arabidopsis* auxin receptor F-box proteins AFB4 and AFB5 are required for response to the synthetic auxin picloram [J]. G3: Genes, Genomes, Genetics, 2016, 6(5): 1383-1390.
- [8] HEAP I. International survey of herbicide resistant weeds [DB/OL]. <http://www.weedscience.com>. 2019-10-09.
- [9] PATTON A J, WEISENBERGER D V, SCHORTGEN G P. 2, 4-D-resistant buckhorn plantain (*Plantago lanceolata*) in managed turf [J]. Weed Technology, 2018, 32(2): 182-189.
- [10] BURKE I C, YENISH J P, PITTMANN D, et al. Resistance of a prickly lettuce (*Lactuca serriola*) biotype to 2, 4-D [J]. Weed Technology, 2009, 23(4): 586-591.
- [11] STACHLER J M, KELLS J J, PENNER D. Resistance of wild carrot (*Daucus carota*) to 2, 4-D in Michigan [J]. Weed Technology, 2000, 14(4): 734-739.
- [12] HALL J C, WEBB S R, DESHPANDE S. An overview of auxinic herbicide resistance: wild mustard (*Sinapis arvensis* L.) as a case study [J]. ACS Symposium Series, 1996, 645: 28-43.
- [13] YAJIMA W, HALL J C, KAV N N V. Proteome-level differences between auxinic-herbicide-susceptible and-resistant wild mustard (*Sinapis arvensis* L.) [J]. Journal of Agricultural & Food Chemistry, 2004, 52(16): 5063-5070.
- [14] OWEN M J, MARTINEZ N J, POWLES S B. Multiple herbicide-resistant wild radish (*Raphanus raphanistrum*) populations dominate Western Australian cropping fields [J]. Crop and Pasture Science, 2015, 66(10): 1079-1085.
- [15] WALSH M J, POWLES S B, BEARD B R, et al. Multiple-herbicide resistance across four modes of action in wild radish (*Raphanus raphanistrum*) [J]. Weed Science, 2004, 52(1): 8-13.
- [16] WALSH M J, OWEN M J, POWLES S B. Frequency and distribution of herbicide resistance in *Raphanus raphanistrum* populations randomly collected across the Western Australian wheatbelt [J]. Weed Research, 2007, 47(6): 542-550.

- [17] PRESTON C, DOLMAN F C, BOUTSALIS P. Multiple resistance to acetohydroxyacid synthase-inhibiting and auxinic herbicides in a population of oriental mustard (*Sisymbrium orientale*) [J]. *Weed Science*, 2013, 61(2): 185–192.
- [18] DANG H T, MALONE J M, BOUTSALIS P, et al. Reduced translocation in 2,4-D-resistant oriental mustard populations (*Sisymbrium orientale* L.) from Australia [J]. *Pest Management Science*, 2017, 74(6): 1524–1532.
- [19] BERNARDS M L, CRESPO R J, KRUGER G R, et al. A waterhemp (*Amaranthus tuberculatus*) population resistant to 2,4-D [J]. *Weed Science*, 2012, 60(3): 379–384.
- [20] CRESPO R J, WINGEYER A B, KRUGER G R, et al. Multiple-herbicide resistance in a 2,4-D-resistant waterhemp population from Nebraska [J]. *Weed Science*, 2017, 65(6): 743–754.
- [21] SHERGILL L S, BARLOW B R, BISH M D, et al. Investigations of 2,4-D and multiple herbicide resistance in a Missouri waterhemp (*Amaranthus tuberculatus*) population [J]. *Weed Science*, 2018, 66(3): 386–389.
- [22] DELLAFERRERA I, CORTÉS E, PANIGO E, et al. First report of *Amaranthus hybridus* with multiple resistance to 2,4-D, dicamba, and glyphosate [J/OL]. *Agronomy*, 2018, 8(8): 140. DOI:10.3390/agronomy8080140.
- [23] REY-CABALLERO J, MENÉNDEZ J, GINÉ-BORDONABA J, et al. Unravelling the resistance mechanisms to 2,4-D (2,4-dichlorophenoxyacetic acid) in corn poppy (*Papaver rhoeas*) [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2016, 133: 67–72.
- [24] JOEL T, ROJANO-DELGADO A M, JORDI R C, et al. Enhanced 2,4-D metabolism in two resistant *Papaver rhoeas* populations from Spain [J/OL]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8:1584. DOI:10.3389/fpls.2017.01584.
- [25] KATI V, SCARABEL L, THIERY-LANFRANCHI D, et al. Multiple resistance of *Papaver rhoeas* L. to 2,4-D and acetolactate synthase inhibitors in four European countries [J]. *Weed Research*, 2019, 59(5): 367–376.
- [26] PRESTON C, BELLES D S, WESTRA P H, et al. Inheritance of resistance to the auxinic herbicide dicamba in kochia (*Kochia scoparia*) [J]. *Weed Science*, 2009, 57(1): 43–47.
- [27] LECLERE S, WU Chenxi, WESTRA P, et al. Cross-resistance to dicamba, 2,4-D, and fluroxypyr in *Kochia scoparia* is endowed by a mutation in an AUX/IAA gene [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2018, 115(13): 2911–2920.
- [28] NANDULA V K, MANTHEY F A. Response of kochia (*Kochia scoparia*) inbreds to 2,4-D and dicamba [J]. *Weed Technology*, 2002, 16(1): 50–54.
- [29] WEINBERG T, STEPHENSON G R, MCLEAN M D, et al. MCPA (4-chloro-2-ethylphenoxy acetate) resistance in hempnettle (*Galeopsis tetrahit* L.) [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2006, 54(24): 9126–9134.
- [30] CRANSTON H J, KERN A J, HACKETT J L, et al. Dicamba resistance in kochia [J]. *Weed Science*, 2001, 49(2): 164–170.
- [31] CRESPO R J, BERNARDS M L, SBATELLA G M, et al. Response of Nebraska kochia (*Kochia scoparia*) accessions to dicamba [J]. *Weed Technology*, 2014, 28(1): 151–162.
- [32] GOSS G A, DYER W E. Physiological characterization of auxinic herbicide-resistant biotypes of kochia (*Kochia scoparia*) [J]. *Weed Science*, 2003, 51(6): 839–844.
- [33] KERN A J, CHAVERRA M E, CRANSTON H J, et al. Dicamba-responsive genes in herbicide-resistant and susceptible biotypes of kochia (*Kochia scoparia*) [J]. *Weed Science*, 2005, 53(2): 139–145.
- [34] HOWATT K A, PHILIP W, NISSEN S J. Ethylene effect on kochia (*Kochia scoparia*) and emission following dicamba application [J]. *Weed Science*, 2006, 54(1): 31–37.
- [35] VARANASI V K, GODAR A S, CURRIE R S, et al. Field-evolved resistance to four modes of action of herbicides in a single kochia (*Kochia scoparia* L. Schrad.) population [J]. *Pest Management Science*, 2015, 71(9): 1207–1212.
- [36] JHA P, KUMAR V, LIM C A. Variable response of kochia [*Kochia scoparia* (L.) Schrad.] to auxinic herbicides dicamba and fluroxypyr in Montana [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2015, 95(5): 965–972.
- [37] KUMAR V, JHA P. Differences in germination, growth, and fecundity characteristics of dicamba-fluroxypyr-resistant and susceptible *Kochia scoparia* [J/OL]. *PLoS ONE*, 2016, 11(8): e0161533. DOI:10.1371/journal.pone.0161533.
- [38] PETTINGA D J, OU J, PATTERSON E L, et al. Increased chalcone synthase (CHS) expression is associated with dicamba resistance in *Kochia scoparia* [J]. *Pest Management Science*, 2018, 74(10): 2306–2315.
- [39] KUMAR V, CURRIE R S, JHA P, et al. First report of kochia (*Bassia scoparia*) with cross-resistance to dicamba and furoxypyr in Western Kansas [J]. *Weed Technology*, 2019, 33(2): 335–341.
- [40] GHANIZADEH H, HARRINGTON K C, JAMES T K, et al. A quick test using seeds for detecting dicamba resistance in fathen (*Chenopodium album*) [J]. *Australian Journal of Crop Science*, 2015, 9(4): 337–343.
- [41] GHANIZADEH H, HARRINGTON K C. Cross-resistance to auxinic herbicides in dicamba-resistant *Chenopodium album* [J]. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 2017, 60(1): 45–53.
- [42] GHANIZADEH H, HARRINGTON K C, JAMES T K. A comparison of dicamba absorption, translocation and metabolism in *Chenopodium album* populations resistant and susceptible to dicamba [J]. *Crop Protection*, 2018, 110: 112–116.
- [43] MEIKLE A, FINCH R P, MCROBERTS N, et al. A molecular genetic assessment of herbicide-resistant *Sinapis arvensis* [J]. *Weed Research*, 1999, 39(2): 149–158.
- [44] LOPEZ-MARTINEZ N, MARSHALL G, DEPRADO R. Re-

- sistance of barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) to atrazine and quinclorac [J]. Pesticide Science, 1997, 51(2): 171-175.
- [45] 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性研究[J]. 华南农业大学学报, 2002, 23(2): 33-36.
- [46] 吴声敢, 赵学平, 吴长兴, 等. 我国长江中下游稻区稗草对二氯喹啉酸的抗性研究[J]. 杂草科学, 2007, 27(3): 25-26.
- [47] MALIK M S, BURGOS N R, TALBERT R E. Confirmation and control of propanil-resistant and quinclorac-resistant barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) in rice [J]. Weed Technology, 2010, 24(3): 226-233.
- [48] RAHMAN M M, SAHID I B, JURAIMI A S. Study on resistant biotypes of *Echinochloa crus-galli* in Malaysia [J]. Australian Journal of Crop Science, 2010, 4(2): 106-114.
- [49] 俞欣妍, 葛林利, 刘丽萍, 等. 直播稻田稗草对二氯喹啉酸, 氰氟草酯与双草醚除草剂复合抗性的初步研究[J]. 江苏农业学报, 2010, 26(6): 1438-1440.
- [50] 杨彩, 冯莉, 杨红梅, 等. 稻田稗草对丁草胺和二氯喹啉酸抗药性的测定[J]. 农药, 2011, 50(8): 606-607.
- [51] 常向前, 张舒, 余柳青, 等. 湖北省稻田稗草对二氯喹啉酸的抗性及其生物学特性观察[J]. 湖北农业科学, 2011(24): 109-111.
- [52] 马国兰, 余柳青, 刘都才, 等. 湖南稻区稗草对二氯喹啉酸的抗性研究[J]. 杂草科学, 2012, 30(1): 22-25.
- [53] YANG Xia, YU Xinyan, LI Yongfeng, et al. De novo assembly and characterization of the barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) transcriptome using next-generation pyrosequencing [J/OL]. PLoS ONE, 2013, 8(7): e69168. DOI:10.1371/journal.pone.0069168.
- [54] LI Gang, WU Shenggan, CAI Leiming, 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.
- [55] 马国兰, 柏连阳, 刘都才, 等. 我国长江中下游稻区稗草对二氯喹啉酸的抗性研究[J]. 中国水稻科学, 2013, 27(2): 184-190.
- [56] MATZENBACHER F O, BORTOLY E D, KALSING A, et al. Distribution and analysis of the mechanisms of resistance of barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) to imidazolinone and quinclorac herbicides [J]. Journal of Agricultural Science, 2015, 153(6): 1-15.
- [57] 张纪利, 吴尚, 李保同, 等. 江西省稻田稗草对丁草胺和二氯喹啉酸的抗性测定[J]. 杂草科学, 2015(3): 29-33.
- [58] WU Lamei, FANG Yong, YANG Haona, et al. Effects of drought-stress on seed germination and growth physiology of quinclorac-resistant *Echinochloa crus-galli* [J/OL]. PLoS ONE, 2019, 14(4): e0214480. DOI:10.1371/journal.pone.0214480.
- [59] MARCHESI C, SALDAIN N E. First report of herbicide-resistant *Echinochloa crus-galli* in Uruguayan rice fields [J]. Agronomy, 2019, 9(12): 790.
- [60] PENG Qiong, HAN Heping, YANG Xia. Quinclorac resistance in *Echinochloa crus-galli* from China [J]. Rice Science, 2019, 26(5): 300-308.
- [61] XU Jiangyan, LYU Bo, WANG Qiong, et al. A resistance mechanism dependent upon the inhibition of ethylene biosynthesis [J]. Pest Management Science, 2013, 69(12): 1407-1414.
- [62] GAO Yuan, PAN Lang, SUN Yu, 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.
- [63] GAO Yuan, LI Jun, PAN Xukun. 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.
- [64] GAO Yuan, PAN Xukun, SUN Xutao, et al. Is the protection of photosynthesis related to the mechanism of quinclorac resistance in *Echinochloa crus-galli* var. *zelayensis*? [J]. Gene, 2019, 683: 133-148.
- [65] VALVERDE B E. Status and management of grass-weed herbicide resistance in Latin America [J]. Weed Technology, 2007, 21(2): 310-323.
- [66] WRIGHT A A, RODRIGUEZ-CARRES M, SASIDHARAN R, et al. Multiple herbicide-resistant junglerice (*Echinochloa colona*): identification of genes potentially involved in resistance through differential gene expression analysis [J]. Weed Science, 2018, 66(3): 347-354.
- [67] 董海, 蒋爱丽, 李林生, 等. 辽宁省无芒稗对二氯喹啉酸的抗性研究[J]. 北方水稻, 2007(6): 36-39.
- [68] 董海, 蒋爱丽, 纪明山, 等. 辽宁省长芒稗对二氯喹啉酸的抗性研究[J]. 辽宁农业科学, 2005(5): 6-8.
- [69] YASUOR H, MILAN M, ECKERT J W, et al. Quinclorac resistance: a concerted hormonal and enzymatic effort in *Echinochloa phyllopogon* [J]. Pest Management Science, 2012, 68(1): 108-115.
- [70] ABDALLAH I, FISCHER A J, ELMORE C L, et al. Mechanism of resistance to quinclorac in smooth crabgrass (*Digitaria ischaemum*) [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2006, 84(1): 38-48.
- [71] HALL L M, STROMME K M, HORSMAN G P, et al. Resistance to acetolactate synthase inhibitors and quinclorac in a biotype of false cleavers (*Galium spurium*) [J]. Weed Science, 1998, 46(4): 390-396.
- [72] VAN EERD L L, MCLEAN M D, STEPHENSON G R, et al. Resistance to quinclorac and ALS-inhibitor herbicides in *Galium spurium* is conferred by two distinct genes [J]. Weed Research, 2004, 44(5): 355-365.
- [73] VAN EERD L L, STEPHENSON G R, KWIATKOWSKI J, et al. Physiological and biochemical characterization of quinclorac resistance in a false cleavers (*Galium spurium* L.) biotype [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2005, 53

- (4): 1144 - 1151.
- [74] FUERST E P, STERLING T M, NORMAN M A, et al. Physiological characterization of picloram resistance in yellow starthistle [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 1996, 56(2): 149 - 161.
- [75] SABBA R P, STERLING T M, LOWNDS N K. Effect of picloram on resistant and susceptible yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*): the role of ethylene [J]. *Weed Science*, 1998, 46(3): 297 - 300.
- [76] SABBA R P. Inheritance of resistance to clopyralid and picloram in yellow starthistle (*Centaurea solstitialis* L.) is controlled by a single nuclear recessive gene [J]. *Journal of Heredity*, 2003, 94(6): 523 - 527.
- [77] MANGIN A R, HALL L M. First report: spotted knapweed (*Centaurea stoebe*) resistance to auxinic herbicides [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2016, 96(6): 928 - 931.
- [78] MITHILA J, HALL J C. Production of an auxinic herbicide-resistant microspore-derived doubled haploid wild mustard (*Sinapis arvensis* L.) plant [J]. *Crop Protection*, 2007, 26(3): 357 - 362.
- [79] VALENZUELA-VALENZUELA J M, LOWNDS N K, STERLING T M. Clopyralid uptake, translocation, metabolism, and ethylene induction in picloram-resistant yellow starthistle (*Centaurea solstitialis* L.) [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2001, 71(1): 11 - 19.
- [80] LUSK C S, HURRELL G A, HARRINGTON K C, et al. Resistance of *Ranunculus acris* to flumetsulam, thifensulfuron-methyl and MCPA in New Zealand dairy pastures [J]. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 2015, 58(3): 271 - 280.
- [81] GROSSMANN K, SCHELTRUP F. Selective induction of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC) synthase activity is involved in the selectivity of the auxin herbicide quinclorac between barnyard grass and rice [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 1997, 58(2): 145 - 153.
- [82] GROSSMANN K, KWIATKOWSKI J. The mechanism of quinclorac selectivity in grasses [J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2000, 66(2): 83 - 91.
- [83] GROSSMANN K. Mode of action of auxin herbicides; A new ending to a long, drawn out story [J]. *Trends in Plant Science*, 2001, 5(12): 506 - 508.
- [84] GROSSMANN K. Auxin herbicide action; lifting the veil step by step [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2007, 2(5): 421 - 423.
- [85] 董明超, 杨霞, 张自常, 等. 抗性稗草 1-氨基环丙烷-1-羧酸氧化酶基因的克隆与表达分析 [J]. *中国农业科学*, 2015, 48(20): 4077 - 4085.
- [86] JUGULAM M, MCLEAN M D, HALL J C. Inheritance of picloram and 2, 4-D resistance in wild mustard (*Brassica kaber*) [J]. *Weed Science*, 2005, 53(4): 417 - 423.
- [87] MOCKAITIS K, ESTELLE M. Auxin receptors and plant development: a new signaling paradigm [J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 2008, 24(1): 55 - 80.
- [88] DHARMASIRI N, DHARMASIRI S, ESTELLE M. The F-box protein TIR1 is an auxin receptor [J]. *Nature*, 2005, 435(7041): 441-445.
- [89] KEPINSKI S, LEYSER O. The *Arabidopsis* F-box protein TIR1 is an auxin receptor [J]. *Nature*, 2005, 435(7041): 446-451.
- [90] DHARMASIRI N, DHARMASIRI S, WEIJERS D, et al. Plant development is regulated by a family of auxin receptor F box proteins [J]. *Developmental Cell*, 2005, 9(1): 109 - 119.
- [91] XU Tan, CALDERON-VILLALOBOS L I A, SHARON M, et al. Mechanism of auxin perception by the TIR1 ubiquitin ligase [J]. *Nature*, 2007, 446(7136): 640 - 645.
- [92] RIAR D S, BURKE I C, YENISH J P, et al. Inheritance and physiological basis for 2,4-D resistance in prickly lettuce (*Lactuca serriola* L.) [J]. *Journal of Agricultural and food Chemistry*, 2011, 59(17): 9417 - 9423.
- [93] GOGGIN D E, CAWTHRAY G R, POWLES S B. 2,4-D resistance in wild radish; reduced herbicide translocation via inhibition of cellular transport [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(11): 3223 - 3235.
- [94] LOVELACE M L, TALBERT R E, HOAGLAND R E, et al. Quinclorac absorption and translocation characteristics in quinclorac and propanil-resistant and -susceptible barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) biotypes [J]. *Weed Technology*, 2007, 21(3): 683 - 687.
- [95] CHAYAPAKDEE P, SUNOHARA Y, ENDO M, et al. Quinclorac resistance in *Echinochloa phyllopogon* is associated with reduced ethylene synthesis rather than enhanced cyanide detoxification by β -cyanoalanine synthase [J]. *Pest Management Science*, 2020, 76(4): 1195 - 1204.
- [96] LI Gang, XU Mingfeng, CHEN Liping, 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: 65 - 70.
- [97] WALSH M J, MAGUIRE N, POWLES S B. Combined effects of wheat competition and 2,4-D amine on phenoxy herbicide resistant *Raphanus raphanistrum* populations [J]. *Weed Research*, 2009, 49(3): 316 - 325.
- [98] WALSH T A, NEAL R, MERLO A O, et al. Mutations in an auxin receptor homolog AFB5 and in SGT1b confer resistance to synthetic picolinate auxins and not to 2, 4-dichlorophenoxyacetic acid or indole-3-acetic acid in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiology*, 2006, 142(2): 542 - 552.