专论与综述
Reviews

杂草对除草剂非靶标抗性机理研究进展

毕亚玲[1*]， 李君君[2]， 戴玲玲[2]， 李云峰[1]， 朱伟华[2]

(1. 安徽科技学院农学院，凤阳 233100；2. 安徽科技学院资源与环境学院，凤阳 233100)

摘要 随着除草剂的大面积持续使用，近年来抗性杂草种类增多，危害面积不断增加，危害程度逐渐加重。杂草对除草剂抗性问题业已成为威胁全球粮食安全的关键问题之一。杂草对除草剂的抗药机制主要分为靶标抗性和非靶标抗性，非靶标抗性主要包括对除草剂解毒能力增强、屏蔽作用或与作用位点的隔离作用等机理。本文主要对除草剂的非靶标抗性机制中的 P450s、GSTs、ABC 转运蛋白和谷胱甘肽转运体等进行综述，并对非靶标抗性机制研究前景进行展望。

关键词 杂草； 非靶标抗性； P450s； GSTs； ABC 转运蛋白

中图分类号： S 482.4 **文献标识码：** A **DOI：** 10.16688/j.zwbh.2019355

Research advances in non-target resistance mechanisms of weeds to herbicides

BI Yaling[1*]， LI Junjun[2]， DAI Lingling[2]， LI Yunfeng[1]， ZHU Weihua[2]

(1. *College of Agriculture*, *Anhui Science and Technology University*, *Fengyang* 233100, *China*;
2. *College of Resources and Environment*, *Anhui Science and Technology University*, *Fengyang* 233100, *China*)

Abstract With the continuous use of herbicides in a large area, the species, damage area and damage degree of resistant weeds have been increasing and aggravating in recent years. Weed resistance to herbicides has become one of the key issues threatening global food security. The mechanisms of weed resistance to herbicides can be divided into target resistance and non-target resistance. Non-target resistance mainly includes the enhanced ability of detoxifying herbicides, shielding effect or isolation with action sites. In this paper, P450s, GSTs, ABC transporters and glutathione transporters involved in the non-target resistance mechanism of herbicides were reviewed, and the prospect of non-target resistance mechanism was discussed.

Key words weeds; non-target resistance; P450s; GSTs; ABC transporter

农田杂草的发生威胁到农作物的产量，同时严重降低了全球粮食作物的品质，造成了巨大的经济损失[1-2]。自 20 世纪 70 年代除草剂的大面积持续推广应用以来，因其相较于人工除草方式更加高效、省力等优点迅速成为防除农田草害的重要手段[3]。除草剂的使用虽然极大地提高了农作物产量，但是由于许多杂草抗药性的发展演变，使得除草剂的应用效果正逐步受到影响[4]。除草剂抗性是指杂草在除草剂正常的致死剂量下仍能生存和繁殖的能力[5]。截至目前，已有 70 个国家报道了 262 个杂草品种涉及 512 个抗除草剂案例[6]。杂草的抗药性机制主要分为靶标抗性和非靶标抗性，杂草对除草剂的靶标抗性机制主要是指靶标酶基因发生突变，改变了其分子结构，使靶标酶对除草剂的敏感性降低或者靶标酶过度表达[7-8]。而在非靶标抗性机制下，到达靶标位点的除草剂分子数量逐渐减少，这是由于除草剂对非毒性代谢物的解毒能力增强、除草剂在植物体内转运和吸收能力降低等作用。

1 概况

杂草对除草剂的非靶标抗性机制比靶标抗性机制更为复杂，是植物胁迫反应的一部分，并且随着时

收稿日期： 2019-07-13 **修订日期：** 2019-11-15
基金项目： 安徽省高校自然科学研究重点项目(KJ2017A511)；2019 年度高校优秀青年人才支持计划(gxyq2019060)；农业农村部 2019 年农产品质量安全监管专项(农药)(15197038)；安徽科技学院稳定人才项目(NXWD201604)
* 通信作者 E-mail：byl-211@163.com

间的推移不断演变[9]。当今科学家们关于杂草对除草剂非靶标抗性机制的研究主要是从比较生理学和生理生态学方面进行[10]。

杂草对除草剂的非靶标抗性机制是指所有降低到达植物体内靶标位点的除草剂有效致死剂量的机制[11]。这些机制主要包括解毒代谢作用、吸收传导受到阻碍、氧化代谢、屏蔽作用或者隔离作用，其中除草剂的解毒代谢作用被认为是目前最常见的非靶标抗性机制[12]。除草剂的解毒过程遵循 4 个阶段模式[13-14]。解毒过程的第一阶段会激活某些功能基团，从而使这些功能基团暴露在第二阶段的酶中。氧化是一种典型的第一阶段解毒反应，主要通过细胞色素 P450 单加氧酶或者多功能氧化酶完成[15-17]。解毒过程的第二阶段一般是利用硫醇类物质或者糖类将大量亲水分子与活化的异物结合，从而使第三阶段的 ABC 转运蛋白能够识别第二阶段解毒的最终产物，此阶段主要通过谷胱甘肽 *S*-转移酶和糖基转移酶完成[18-21]。解毒过程的第三阶段是通过主动运输将结合分子运入液泡或细胞外空间，ABC 转运蛋白是参与第三阶段解毒最常见的转运体[14,21]。解毒过程的第四阶段则涉及液泡或细胞外空间中共轭分子的进一步降解，另外许多与植物代谢相关的酶可能参与除草剂的非靶标抗性。

2 细胞色素 P450 单加氧酶与杂草非靶标抗性

细胞色素 P450s(cytochrome P450s, CYP450s)是参与生物代谢的最庞大蛋白酶超家族[22]。同时细胞色素 P450 单加氧酶在杂草对除草剂解毒过程的第一阶段中起着非常重要的作用，常见的催化反应主要有 *O*-脱烷基化、芳基羟基化、环甲基羟基化、*N*-脱烷基化、*S*-氧化反应等作用[23-24]，可以为后面的除草剂解毒反应奠定基础[25]。而 P450s 参与植物对除草剂解毒过程最早是由 Frear 等在棉花的微粒体代谢灭草隆(monuron)试验中发现[26]。

Höfer 等[27]研究发现，拟南芥 *Arabidopsis thaliana* CYP76s 家族成员 CYP76C1、CYP76C2 和 CYP76C4 参与苯脲类除草剂的代谢，对苯脲类除草剂起到解毒的作用。Xiang 等[28]发现 P450s (CYP71C6V1)在小麦代谢磺酰脲类除草剂氯磺隆(chlorsulfuron)和醚苯磺隆(triasulfuron)中起作用；研究人员发现了在水稻和拟南芥中参与除草剂苄嘧磺隆(bensulfuron-methyl)解毒过程的 CYP72A31 和 CYP81A6[29-31]；Iwakami 等[32]发现了在水田稗 *Echinochloa oryzoides*(异名：*E. phyllopogon*)中参与除草剂苄嘧磺隆和五氟磺草胺(penoxsulam)解毒过程的 CYP81A12 和 CYP81A21。而在 P450s 抑制剂处理向日葵后对咪唑啉酮类除草剂的敏感性增加，表明 P450s 对除草剂的解毒是引起抗咪唑啉酮类除草剂抗性的机制之一，并有不同的 P450s 同工酶参与了对咪唑啉酮类除草剂抗性的产生[33]。

另外，还可以通过 P450s 酶活性与杂草抗除草剂能力的相关性，确定 P450s 在非靶标除草剂抗性中的作用。Cocker 等[34]和 Letouzé 等[35]研究表明 P450s 酶与 GSTs 和糖基转移酶等参与除草剂解毒过程的解毒酶之间存在协同作用。Aldahir 等[36]研究发现 P450s 参与了早熟禾 *Poa annua* 对除草剂嗪草酮(metribuzin)的解毒过程。

安全剂在除草剂中的添加使用，可以更安全地诱导植物体内某些 P450s 基因的表达。目前为止，已经有试验证明安全剂能够诱导并增强植物体内由 P450s 介导的芳氧苯氧丙酸酯类、咪唑啉酮类、氯乙酰胺类、磺酰脲类、磺酰胺类除草剂的代谢[37]。

刘惠君等[38]研究发现，在加入安全剂 NA 和解草啶处理后，玉米植株体内 P450s 的含量分别比对照相应地提高了 5.63 倍和 3.30 倍。Deng 等[39]发现 NA 也能够使水稻体内苄嘧磺隆的 *O*-脱甲基作用增强 4.5 倍。据 Forthoffer 报道[40]NA 也同样能诱导小麦植株内 *CYP71C1*、*CYP71C3*、*CYP72A5*、*CYP73A7* 和 *CYP92A1* 基因的表达。既可以从酶学角度证明安全剂的使用能够更安全地诱导并增强植物体内某些 P450s 基因的表达，同时也从基因转录水平加以证明。但目前关于安全剂对 P450s 基因诱导转录的上、下游分子机制所知甚少，主要是技术的束缚阻碍了对编码基因 P450s 的鉴定[41]。

3 谷胱甘肽 *S*-转移酶(GSTs)与杂草非靶标抗性

谷胱甘肽 *S*-转移酶(GSTs)是存在于动植物体内的一个庞大酶族。在植物体中，GSTs 对不同的生物和非生物胁迫发生的反应，具有鲜明的酶特异性以及表达模式[42-43]。GSTs 可以催化还原型谷胱甘肽与各种亲电子外源化合物的结合反应，获得无毒或者毒性低于母体化合物的衍生物，使植物获得除草剂抗性和选择性，可以减少农作物受到的危

害[44-45]。Lamoureux 等[46]发现的玉米植株体内 GSTs 与莠去津(atrazine)产生共轭作用,生成无毒的轭合物,是 GSTs 早期参与除草剂解毒的研究之一,并且在当时已有试验结果阐明了 GSTs 生成的轭合物在几种杂草对莠去津的抗性中起到解毒作用[47]。

更多的研究表明,GSTs 的活性提高使 GSTs 在除草剂非靶标抗性机制中扮演相关角色。GSTs 活性通常是用 1-氯-2,4-二硝基苯(CDNB)等模型底物来研究的,即用光吸收法检测 GSTs 与人工底物的结合。唐子慧等[48]通过测定 GSTs 的活性,得出看麦娘 *Alopecurus aequalis* 对精喹禾灵(quizalofop-*P*-ethyl)产生抗性的原因可能是 GSTs 增强了药剂的代谢作用。

GSTs 介导的除草剂抗性也可能针对多种除草剂,有时甚至比 P450s 介导的抗药性更多样化[49]。关于诱导引起 GSTs 活性增加可能由两种机制导致:一是诱导引起植物体内一种或几种 GSTs 同工酶过量表达;二是诱导所引起的新同工酶合成[50]。

Chronopoulou 等[51]在菜豆 *Phaseolus vulgaris* 苗的叶片上喷施精吡氟禾草灵(fluazifop-*P*-butyl)测定 GSTs 的活性,其结果显示处理组 GSTs 的活性为野生型的 2.7～2.9 倍,表明 GSTs 在植物对精吡氟禾草灵的解毒机制中起到重要作用。Gaines 等[52]通过转录组测序发现,GSTs 影响细胞色素 P450s 基因的代谢增强,GSTs 既可以和除草剂结合起到直接作用,也可以间接促进植物的应激反应,进化植物对除草剂的抗性。Gronwald 等[53]研究发现苘麻 *Abutilon theophrasti* 中的 GSTs 与除草剂发生轭合作用增加轭合物的生成,从而使苘麻对莠去津产生抗性。Bright 研究表明 GSTF1 介导的代谢作用,导致黄酮的积累,以及次生物、抗氧化物等发生变化,且过表达 *GSTF*1 的植株获得了抗药性[54]。Zhao 等[55]研究发现 *GSTF*1 和 *GT*75*d*1 基因表达可能与甲基二磺隆(mesosulfuron-methyl)的抗性有关,但 *GSTT*3 和 *GT*83*A*1 在抗除草剂中的作用尚不清楚。

4　三磷酸腺苷结合盒转运蛋白(ABC)和谷胱甘肽转运体与杂草非靶标抗性

在植物对除草剂解毒过程的第二阶段中,硫醇或糖将大量亲水分子与活化的异物结合生成解毒产物。但随着解毒产物在细胞内的大量积累,最终会导致参与本阶段的相关解毒酶活性降低,如 Ishikawa[56]研究发现部分谷胱甘肽轭合物表现出同时抑制 GSTs 和谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)活性的能力。所以这些解毒物需要被除草剂解毒第三阶段的转运体做进一步处理,最常见的转运体就是 ABC 转运蛋白(ATP-binding cassette transporter)。

ABC 转运蛋白是普遍存在于原核生物和真核生物中的跨膜转运蛋白,是目前发现的生物体内最大的,功能最广泛的蛋白家族之一[57]。据水稻和拟南芥的全基因组测序结果显示,水稻有 128 个 ABC 转运蛋白基因,拟南芥有 129 个,是目前已完成基因组测序植物中 ABC 转运蛋白最多的[58]。这类蛋白能通过利用 ATP 水解所释放的能量直接转运物质,包括谷胱甘肽结合物在内的多种化合物。例如此类蛋白中的多耐药相关蛋白(multidrug resistance-associated protein, MRP)便是通过主动运输将葡萄糖轭合物和谷胱甘肽轭合物转运到液泡中,并在其中扮演重要角色。

作为植物体内的 ABC 转运体参与植物对除草剂解毒过程的第一份证据,是 Martinoia 等[59]在大麦对异丙甲草胺(metolachlor)试验中,发现异丙甲草胺与 GSH 作用生成的轭合物可以借助 ATP 结合盒 ABC 转运体通过主动运输转移至液泡内。其他相关试验表明,除草剂衍生物的葡萄糖苷结合物也可通过 ABC 转运蛋白在大麦叶肉细胞液泡中固定[60]。Hart 等[61]提出植物抵抗百草枯(paraquat)毒害的机理可能是 ABC 转运体将百草枯转移至植物细胞液泡中,或通过提高抗氧化酶的活性来实现。Yang 等[62]研究发现播娘蒿 *Descurainia sophia* 对苯磺隆(tribenuron-methyl)的非靶标抗性可能是由 P450s 介导的代谢抗性和 ABC 转运体介导的代谢产物固存所致。

另外 Pang 等[63]发现位于植物细胞膜上的谷胱甘肽转运体(glutathione transporter)具有介导谷胱甘肽轭合物和 GSH 运输的功能,从而表明谷胱甘肽转运体参与了植物对外源化合物的解毒过程,并发挥重要作用。Pang 等[64]在 2010 年发现玉米中编码谷胱甘肽转运蛋白的基因 *ZmGT*1 在莠去津的诱导下,表达量提高了约 4～5 倍,表明谷胱甘肽转运蛋白在玉米解毒外源有害物质的过程中可能发挥着作用。

5 屏蔽作用或隔离作用与杂草非靶标抗性

杂草的屏蔽作用或隔离作用是指除草剂到达靶标位点之前被固定在某些植物组织或细胞内，从而产生抗性[65]。Dinelli 等[66]通过研究两种黑麦草 *Lolium* spp. 对禾草灵（diclofop-methyl）的抗性机制，主要是杂草对除草剂的屏蔽作用或对作用位点的隔离作用使得禾草灵不能到达作用位点。Jóri 等[67]研究百草枯在植物细胞内的分布情况，发现杂草可以通过将除草剂隔离运输至液泡等细胞代谢不活跃区来减轻除草剂对杂草的毒害。

6 展望

随着化学除草剂的广泛使用，杂草防除越来越难，甚至对农业生产造成严重威胁，因而引发的经济和农业安全问题备受关注。其中杂草对除草剂的非靶标抗性机制被视为是杂草综合可持续治理发展中的主要障碍，特别是非靶标抗性机制中的 P450s、GSTs、ABC 转运体和谷胱甘肽转运体形成的抗性以及交互抗性。国内外科学家将新一代高通量 DNA 测序技术应用到杂草抗性机理的研究中[68]，RNA 测序（RNA-seq）也对研究杂草的非靶标抗性机理做出了重要贡献。这些先进技术的出现可以更深入地对非靶标抗性机制中所涉及的基因、表达产物以及运输途径进行研究，并对该机制中的各要素之间的相互影响和作用机制进行揭示，以期为杂草抗性问题提供综合治理方案。

参考文献

[1] 洪志刚，贺德全. 农田杂草的发生特点、危害及防控措施探究[J]. 福建农业，2015，22(5)：124.

[2] OERKE E C. Crop losses to pests [J]. Journal of Agricultural Science，2006，144(1)：31－43.

[3] 张朝贤，黄红娟，崔海兰，等. 抗药性杂草与治理[J]. 植物保护，2013，39(5)：99－102.

[4] HEAP I. Global perspective of herbicide-resistant weed [J]. Pest Management Science，2014，70(9)：1306－1315.

[5] 毕亚玲. 小麦田日本看麦娘对精噁唑禾草灵和甲基二磺隆的抗性研究[D]. 泰安：山东农业大学，2013.

[6] HEAP I. International survey of herbicide resistant weeds [EB/OL]. [2019－07－13]. http://www.weedscience.org.

[7] SAMMONS R D，GAINES T A. Glyphosate resistance：state of knowledge [J]. Pest Management Science，2014，70(9)：1367－1377.

[8] GHANIZADEH H，HARRINGTON K C. Non-target site mechanisms of resistance to herbicides [J]. Critical Reviews in Plant Sciences，2017，36(1)：24－34.

[9] DÉLYE C. Unravelling the genetic bases of non-target-site-based resistance (NTSR) to herbicides：a major challenge for weed science in the forthcoming decade [J]. Pest Management Science，2013，69(2)：176－187.

[10] DEVINE M D，SHUKLA A. Altered target sites as a mechanism of herbicide resistance [J]. Crop Protection，2000，19：881－889.

[11] 张乐乐，王倩，李伟，等. 河南省麦田荠菜对苯磺隆的抗性及其交互抗性[J]. 植物保护学报，2018，45(3)：536－542.

[12] 李健，李美，高兴祥，等. 杂草抗药性及其机理研究进展[J]. 山东农业科学，2016，48(12)：165－170.

[13] SANDERMANN H. Molecular ecotoxicology of plants [J]. Trends in Plant Science，2004，9(8)：406－413.

[14] BARTHOLOMEW D M，DYK D E V，LAU S M C，et al. Alternate energy-dependent pathways for the vacuolar uptake of glucose and glutathione conjugates [J]. Plant Physiology，2002，130(3)：1562－1572.

[15] WERCK-REICHHART D，HEHN A，DIDIERJEAN L. Cytochromes P450 for engineering herbicide tolerance [J]. Trends in Plant Science，2000，5(3)：116－123.

[16] SCHULER M A，WERCK-REICHHART D. Functional genomics of P450s [J]. Annual Review Plant Biology，2003 (54)：629－667.

[17] YUN M，YOGO Y，MIURA R，et al. Cytochrome P-450 monooxygenase activity in herbicide-resistant and-susceptible late watergrass (*Echinochloa phyllopogon*) [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology，2005，83(2/3)：107－114.

[18] ANDERSON M P，GRONWALD J W. Atrazine resistance in a velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) biotype due to enhanced glutathione *S*-transferase activity [J]. Plant Physiology，1991，96 (1)：104－109.

[19] 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.

[20] READE J P H，MILNER L J，COBB A H. A role for glutathione *S*-transferases in resistance to herbicides in grasses [J]. Weed Science，2004，52(3)：468－474.

[21] KLEIN M，BURLA B，MARTINOIA E. The multidrug resistance-associated protein (MRP/ABCC) subfamily of ATP-binding cassette transporters in plants [J]. FEBS Letters，2006，580(4)：1112－1122.

[22] 李翔宇，王助乾，孙春玉，等. 植物细胞色素 P450s 及其在植物新陈代谢中的作用[J]. 安徽农业科学，2016，44(13)：129－134.

[23] RIECHERS D E，KREUZ K，ZHANG Qin. Detoxification without intoxication：herbicide safeners activate plant defense gene expression [J]. Plant Physiology，2010，153(1)：3－13.

[24] KREUZ K，TOMMASINI R，MARTINOLA E. Old enzymes for a new job：herbicide detoxification in plants [J]. Plant

Physiology, 1996, 111(2): 349 - 353.

[25] MORANT M, BAK S, MOLLER B L, et al. Plant cytochromes P450: tools for pharmacology, plant protection and phytoremediation [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2003, 14(2): 151 - 162.

[26] FREAR D S, SWANSON H R, TANAKA F S. *N*-demethylation of substituted 3-(phenyl)-1-methylureas: isolation and characterization of a microsomal mixed function oxidase from cotton [J]. Phytochemistry, 1969, 8(11): 2157 - 2169.

[27] HÖFER R, BOACHON, RENAULT H, et al. Dual function of the cytochrome P450 CYP76 family from *Arabidopsis thaliana* in the metabolismof monoterpenols and phenylurea herbicides [J]. Plant Physiology, 2014, 166(3): 1149 - 1161.

[28] XIANG Wensheng, WANG Xiangjing, REN Tianrui. Expression of a wheat cytochrome P450 monooxygenase cDNA in yeast catalyzes the metabolism of sulfonylurea herbicides [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2006, 85(1): 1 - 6.

[29] SAIKA H, HORITA J, TAGUCHI-SHIOBARA F, et al. A novel rice cytochrome P450 gene, *CYP72A31*, confers tolerance to acetolactate synthase-inhibiting herbicides in rice and *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 2014, 166(3): 1232 - 1240.

[30] LIU Chao, LIU Shuangqing, FANG Wang, et al. Expression of a rice *CYP81A6* gene confers tolerance to bentazon and sulfonylurea herbicides in both *Arabidopsis* and tobacco [J]. Plant Cell Tissue and Organ Culture, 2012, 109(3): 419 - 428.

[31] PAN Gang, ZHANG Xianyin, LIU Kede, et al. Map-based cloning of a novel rice cytochrome P450 gene *CYP81A6* that confers resistance to two different classes of herbicides [J]. Plant Molecular Biology, 2006, 61(6): 933 - 943.

[32] 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.

[33] BRECCIA G, GIL M, VEGA T, et al. Contribution of nontarget-site resistance in imidazolinone-resistant Imisun sunflower [J]. Bragantia, Campinas, 2017, 76(4): 536 - 542.

[34] COCKER K M, NORTHCROFT D S, COLEMAN J O, et al. Resistance to ACCase-inhibiting herbicides and isoproturon in UK populations of *Lolium multiflorum*: mechanisms of resistance and implications for control [J]. Pest Management Science, 2001, 57(7): 587 - 597.

[35] LETOUZÉ A, GASQUEZ J. Enhanced activity of several herbicide-degrading enzymes: a suggested mechanism responsible for multiple resistance in blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) [J]. Agronomie, 2003, 23(7): 601 - 608.

[36] ALDAHIR P, SVYANTEK A W, CHEN Shu, et al. Target and nontarget resistance mechanisms induce annual bluegrass (*Poa annua*) resistance to atrazine, amicarbazone, and diuron [J]. Weed Technology, 2016, 30(3): 773 - 782.

[37] HATZIOS K K, BURGOS N. Metabolism-based herbicide resistance: regulation by safeners [J]. Weed Science, 2004, 52(3): 454 - 467.

[38] 刘惠君，田宝莲，熊明瑜. 除草剂及安全剂诱导下植物细胞色素P450酶的光谱分析[C]. 大连：第五届全国环境化学大会，2009.

[39] DENG Fan, HATZIOS K K. Characterization of cytochrome P450-mediated bensulfuron-methyl O-demethylation in rice [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2002, 74(2): 102 - 115.

[40] FORTHOFFER N, HELVIG C, DILLON N, et al. Induction and inactivation of a cytochrome P450 confering herbicide resistance in wheat seedlings [J]. European Journal Drug Metabolism and Pharmacokinetics, 2001, 26(1/2): 9 - 16.

[41] 胡利锋，刘小安，孙兰，等. 除草剂安全剂作用机理研究进展[J]. 农药学学报，2017，19(2)：152 - 161.

[42] ANDREWS C J, CUMMINS I, SKIPSEY M, et al. Purification and characterization of a family of glutathione transferases with roles in herbicide detoxification in soybean (*Glycine max* L.); selective enhancement by herbicides and herbicide safeners [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2005, 82(3): 205 - 219.

[43] PETER A C, MARTIJN R, MARTIN K B, et al. Induction of glutathione-*S*-transferase mRNA levels by chemopreventive selenocysteine Se-conjugates [J]. Biochemical Pharmacology, 2002, 63(10): 1843 - 1849.

[44] MARRS K A. The functions and regulation of glutathione *S*-transferases in plants [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1996, 47(1): 127 - 158.

[45] 张雪，陶磊，乔晟，等. 谷胱甘肽转移酶在植物抵抗非生物胁迫方面的角色[J]. 中国生物工程杂志，2017，37(3)：92 - 98.

[46] LAMOUREUX G L, SHIMABUKURO R, SWANSON H R, et al. Metabolism of 2-chloro-4-ethylamino-6-isopropylamino-*S*-triazine (atrazine) in excised sorghum leaf sections [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 1970, 18(1): 81 - 86.

[47] JENSEN K I N, STEPHENSON G R, HUNT L A. Detoxification of atrazine in three gramineae subfamilies [J]. Weed Science, 1977, 25(3): 212 - 220.

[48] 唐子慧，周小毛. 油菜田看麦娘对精喹禾灵抗性监测及与烯草酮交互抗性[J]. 中国农学通报，2016，32(18)：170 - 175.

[49] RUBIN B, CASIDA J E. R-25788 effects on chlorsulfuron injury and acetohydroxyacid synthae activity [J]. Weed Science, 1985, 33(4): 462 - 468.

[50] TAL A, ROMAO M L, STEPHENSON G R, et al. Gluatathione conjugation: a detoxification pathway for fenoxa-propethyl in barley-crabgrass oat and wheat [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 1993, 46(3): 190 - 199.

[51] CHRONOPOULOU E, MADESIS P, ASIMAKOPOULOU B, et al. Catalytic and structural diversity of the fluazifop-inducible glutathione transferases from *Phaseolus vulgaris* [J]. Planta, 2011, 235(6): 1253 - 1269.

（下转 12 页）

(5): 213 - 218.

[60] XUE Huali, BI Yang, ZONG Yuanyuan, et al. Effects of elicitors on trichothecene accumulation and *Tri* genes expression in potato tubers inoculated with *Fusarium sulphureum* [J]. European Journal of Plant Pathology, 2017, 148(3): 1 - 13.

[61] YIN Yan, LI Yongcai, BI Yang, et al. Postharvest treatment with β - aminobutyric acid induces resistance against dry rot caused by *Fusarium sulphureum* in potato tuber [J]. Agricultural Sciences in China, 2010, 9(9): 1372 - 1380.

[62] SUN Xiaojuan, BI Yang, LI Yongcai, et al. Postharvest chitosan treatment induces resistance in potato against *Fusarium sulphureum* [J]. Agricultural Sciences in China, 2008, 7(5): 615 - 621.

[63] 燕璐，寇宗红，毕阳，等. 壳聚糖处理对两种马铃薯干腐病菌的抑制效果比较[J]. 食品工业科技，2015，36(13)：334 - 337.

[64] LI Yongcai, SUN Xiaojuan, BI Yang, et al. Antifungal activity of chitosan on *Fusarium sulphureum* in relation to dry rot of potato tuber [J]. Agricultural Sciences in China, 2009, 8(5): 597 - 604.

[65] PICARD K, PONCHET M, BLEIN J P, et al. Oligandrin. A proteinaceous molecule produced by the mycoparasite *Pythium oligandrum* induces resistance to *Phytophthora parasitica* infection in tomato plants [J]. Plant Physiology, 2000, 124(1): 379 - 395.

[66] 刘筱，潘静宇，李永才，等. 寡雄蛋白(Oligandrin)处理对马铃薯块茎干腐病及苯丙烷代谢的影响[J]. 食品工业科技，2017，38(6)：339 - 344.

[67] 赵莹，薛华丽，毕阳，等. 低质量浓度 T - 2 处理对马铃薯块茎苯丙烷代谢活性的诱导[J]. 食品科学，2015，36(6)：232 - 235.

[68] LI Yongcai, BI Yang, HU Jie, et al. Induced resistance in potato tuber tissue against *Fusarium sulphureum* infection by hyphal cell wall extract from *Trichothecium roseum* [J]. Acta Botanica Boreali - Occidentalia Sinica, 2009, 29(4): 749 - 753.

[69] YU Xiaoyan, BI Yang, YAN Lu, et al. Activation of phenylpropanoid pathway and PR of potato tuber against *Fusarium sulphureum* by fungal elicitor from *Trichothecium roseum* [J]. World Journal of Microbiology and Biotechnology, 2016, 32(9): 142.

（责任编辑：田　喆）

（上接 5 页）

[52] GAINES T A, LORENTZ L, FIGGE A, et al. RNA-Seq transcriptome analysis to identify genes involved in metabolism-based diclofop resistance in *Lolium rigidum* [J]. Plant Journal, 2014, 78(5): 865 - 876.

[53] GRONWALD J W, ANDERSEN R N, YEE C. Atrazine resistance in velvetleaf (*Abutilon theophrasti*) due to enhanced atrazine detoxification [J]. Pesticide Biochemistry & Physiology, 1989, 34(2): 149 - 163.

[54] BRIGHT J. Key role for a glutathione *S*-transferase in multiple-herbicide resistance in grass weeds [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2013, 110(19): 5812 - 5817.

[55] ZHAO Ning, LI Wei, BAI Shuang, et al. Transcriptome profiling to identify genes involved in mesosulfuron-methyl resistance in *Alopecurus aequalis* [J/OL]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1391. DOI: 10.3389/fpls.2017.01391.

[56] ISHIKAWA T. The ATP-dependent glutathione *S*-conjugate export pump [J]. Trends in Biochemical Science, 1992, 17(11): 463 - 468.

[57] 阎波，刘思思，陈娟，等. 药用植物铁皮石斛 ABC 转运蛋白基因的鉴定及其差异表达分析[J]. 药学学报，2018，53(7)：1177 - 1189.

[58] SCHULZ B, KOLUKISAOGLU H U. Genomics of plant ABC transporters: The alphabet of photosynthetic life forms or just holes in membranes? [J]. FEBS Letters, 2006, 580(4): 1010 - 1016.

[59] MARTINOIA E, GRILL E, TOMMASINI R, et al. ATP-dependent glutathione *S*-conjugate 'export' pump in the vacuolar membrane of plants [J]. Nature, 1993, 364(6434): 247 - 249.

[60] GAILLARD C, DUFAUD A, TOMMASINI R, et al. A herbicide antidote (safener) induces the activity of both the herbicide detoxifying enzyme and of a vacuolar transporter for the detoxified herbicide [J]. FEBS Letters, 1994, 352(2): 219 - 221.

[61] HART J J, DITOMASO J M, LINSCOTT D L, et al. Transport interactions between paraquat and polyamines in roots of intact maize seedings [J]. Plant Physiology, 1992, 99(4): 1400 - 1405.

[62] YANG Qian, DENG Wei, LI Xuefeng, et al. Target-site and non-target-site based resistance to the herbicide tribenuron-methyl in flixweed (*Descurainia sophia* L.) [J]. BMC Genomics, 2016, 17(1): 551. DOI: 10.1186/s12864-016-2915-8.

[63] PANG Sen, DUAN Liusheng, LIU Zhiqian, et al. Co-induction of a glutathione-*S*-transferase, a glutathione transporter and an ABC transporter in maize by xenobiotics [J/OL]. PLoS ONE, 2012, 7(7): e40712. DOI: 10.1371/journal.pone.0040712.

[64] PANG Sen, LI Xuefeng, LIU Zhiqian, et al. ZmGT1 transports glutathione conjugates and its expression is induced by herbicide atrazine [J]. Progress in Biochemistry and Biophysics, 2010, 37(10): 1120 - 1127.

[65] 陈世国，强胜，毛婵娟. 草甘膦作用机制和抗性研究进展[J]. 植物保护，2017，43(2)：17 - 24.

[66] DINELLI G, BONETTI A, MAROTTI I, et al. Possible involvement of herbicide sequestration in the resistance to diclofop-methyl in Italian biotypes of *Lolium* spp. [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2005, 81(1): 1 - 12.

[67] JÓRI B, SOÓS V, SZEG D, et al. Role of transporters in paraquat resistance of horseweed *Conyza canadensis* (L.) Cronq. [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2007, 88(1): 57 - 65.

[68] 王曦，汪小我，王立坤，等. 新一代高通量 RNA 测序数据的处理与分析[J]. 生物化学与生物物理进展，2010，37(8)：834 - 846.

（责任编辑：田　喆）