

杂草抗药性生物型的研究进展

韩朋辉, 朱麟*

(1. 海南大学环境与植物保护学院, 海南儋州 571737; 2. 海南师范大学生命科学学院, 海南海口 571158)

摘要 简述了抗药性杂草生物型现状及其发展动态, 综述了杂草抗药性产生的原因和抗性机制的研究进展。

关键词 生物型; 抗药性; 形成原因

中图分类号 S451 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2008)21-09167-02

Research Progress in the Bio-type of the Weed with the Resistance to Herbicide

HAN Peng-hui et al. (College of Environment and Plant Protection, Hainan University, Danzhou, Hainan 571737)

Abstract The evolution of the weed's resistance to herbicide is an important problem in weed control. It is worth paying special attention to nowadays, especially to the evolution of many invading weed species. Here we summarized the development of the study on weed biotype, focusing on the mechanisms of weed biotype evolution and resistance to herbicide.

Key words Weed biotype; herbicide resistance; mechanism

据统计, 全世界农作物受杂草危害平均减产 9.7%, 其中粮食作物减产 10.4%^[1]。自 20 世纪 40 年代后期开始使用 2,4-D 类除草剂防除麦田及其他禾谷类作物农田阔叶杂草以来, 化学除草技术不断发展, 日益受到各国的重视, 已成为现代化农业生产不可缺少的一项措施。但是, 除草剂的长期和大量使用, 导致杂草抗药性增强。杂草的抗药性是指田间剂量(应注明剂量)条件下杂草能抵抗除草剂的遗传能力, 包括原先存在的不敏感特性(天然的抗药性)和由于除草剂的选择压而丧失敏感性所获得的抗药性。抗药性杂草生物型就是在杂草种群中天然存在的有遗传能力的某些杂草生物型。这些生物型在除草剂处理下能够存活。而该种除草剂在正常使用情况下能有效地防治该种杂草种群^[2]。自 20 世纪 70 年代中期以来, 全球抗药性杂草生物型一直呈上升趋势^[3], 其分布范围呈扩大趋势, 防除这种抗性杂草必须大大提高除草剂的用量^[4]。特别是交互抗药性的产生给农作物生产造成了威胁, 杂草发生大范围抗性后常由于缺乏经济有效的替代除草剂而给作物带来巨大的产量损失^[5]。因此, 农田抗药性杂草的研究进展值得重视^[6]。

1 抗药性杂草生物型的现状与发展趋势

1.1 现状 1950 年研究者在欧洲甘蔗田发现了铺散鸭跖草(*Commelina diffusa*) 和野胡萝卜(*Daucus carota*) 对除草剂 2,4-D 的抗性生物型^[7]。1968 年 Ryan 发现并于 1970 年公开报道了美国华盛顿州西北地区欧洲千里光(*Senecio vulgaris*) 对均三氮苯类除草剂西玛津和阿特拉津产生了抗性^[8]。此后, 在全世界范围内发现了多种抗药性杂草生物型。由于作用靶标单一的高效和超高效除草剂广泛、频繁地使用, 20 世纪 80~90 年代杂草抗药性增长速度相当于杀虫剂与杀菌剂抗性的总和。LeBaron 报道了全世界共有 113 种抗药性杂草生物型, 其中 58 种(双子叶杂草 41 种, 单子叶杂草 17 种)对均三氮苯类除草剂产生抗药性; 55 种(双子叶杂草 36 种, 单子叶杂草 19 种)对有机磷类、二硝基苯胺类、磺酰脲类、咪唑啉酮类等其他 14 类除草剂具有抗药性。对 1 种以上除草剂产生抗药性的杂草有 84 种(双子叶杂草 59 种, 单子叶杂草 25

种), 主要分布在美国、加拿大及欧洲、亚洲等 29 个国家和地区^[9]。苏少泉报道, 近 20 年来在世界范围内至少有 30 个以上的国家发现不同杂草对化学结构不同的多种类型除草剂产生了抗性, 抗性生物型种类已达 138 个, 其中以抗均三氮苯类除草剂的杂草种类最多, 其他较多的是 ALS(乙酰乳酸合成酶抑制剂与光合系统抑制剂)^[10]。20 世纪末, 在 47 个国家的多种农作物中已有 150 种杂草产生 233 种抗药性杂草生物型, 平均每年增加 9 种^[11]。目前, 在 59 个国家的多种农作物中已有 183 种杂草产生了 310 个抗药性生物型^[11]。

1.2 发展趋势

1.2.1 对多类最重要的除草剂产生抗性生物型。包括磺酰脲类、磺酰胺类、联吡啶类、硫代氨基甲酸酯类、二硝基苯胺类、脲类及芳氧苯氧丙酸类等。

1.2.2 许多杂草对作用靶标单一的高效除草剂容易产生生物型。如绿磺隆, 其原因是该类农药的作用位点单一, 加上大范围的重复使用, 导致杂草极易产生抗药性。据 Heap 报道, 在抗乙酰乳酸合成酶(ALS)抑制剂杂草中仅抗绿磺隆的抗药性杂草生物型总计就达 63 种, 其中双子叶杂草 43 种, 单子叶杂草 20 种, 共分布于 13 个国家和地区^[12]。

1.2.3 交互抗性与多抗性增多。在美国西北部地区和加拿大的谷类生产地区, 发现抗乙酰乳酸合成酶抑制剂的地肤、猪毛菜、繁缕、黑麦草、刺蒺藜、瑞士黑麦草、鼠尾看麦娘等磺酰脲类除草剂的抗药性杂草生物型对磺酰脲类各品种及咪唑啉酮类与磺酰胺类除草剂都具有交互抗性^[13]。在澳大利亚, 瑞士黑麦草(*Lolium rigidum*)对禾草灵的抗性生物型不仅对乙酰辅酶 A 羧酸酶抑制剂类的禾草灵、稳杀得、禾草克、盖草能、威霸等产生明显抗性, 而且对环乙烯二酮、绿磺隆、甲磺隆、氟乐灵产生了交互抗性^[14-15]。

1.2.4 稻田杂草产生抗性生物型。过去杂草抗性生物型往往局限于旱田作物。然而研究发现, 一些稻田杂草也不断产生抗性生物型。1986 年在菲律宾发现了尖瓣花(*Sphenoclea zeylanica*)的 2,4-D 抗性生物型; 1989 年在马来西亚出现了水虱草(*Eleusine indica*)的 2,4-D 抗性生物型; 在美国, Ouna 等在州水稻田发现水稗(*Echinochloa phylloogon*)异型莎草(*Cyperus difformis*)的苯磺隆(bensulfuron-methyl)抗性生物型^[16]。我国也报道了稗草的杂草生物型对丁草胺、杀草丹、绿麦隆等除草剂产生了抗药性。

作者简介 韩朋辉(1981-), 男, 河南洛阳人, 硕士研究生, 研究方向: 植物源农药。* 通讯作者。

收稿日期 2008-04-17

2 杂草产生抗药性生物型的原因

2.1 外部原因

2.1.1 选择学说。该学说认为,杂草种群在大面积使用除草剂之前,抗性特性就存在,只是因其频率极低而没有检测到^[17]。而在除草剂的选择压力下,自然群体中一些耐药性的个体或具有抗药性的遗传变异类型被保留,并能繁殖发展成一个较大的群体。在没有除草剂选择压力的条件下,由于抗性个体的竞争性比敏感性个体差,不能发展成一个抗性群体。而在田间情况下,由于一类或一种除草剂的大面积和长期连续使用,使原来敏感的杂草对除草剂的敏感性下降,敏感个体被杀死,抗性个体逐渐增多,通过多年的选择,以致于用同一种药剂的常规剂量难以防除。

2.1.2 诱导学说。该学说认为,由于除草剂的诱导作用,使杂草体内基因发生突变或基因表达发生改变,结果提高了对除草剂解毒能力或使除草剂与作用位点的亲和力下降而产生抗药性的突变体,然后在除草剂的选择压力下,抗药性个体逐步增加,发展成为抗药性生物型群体^[18-23]。杂草产生抗性后,大多数杂草抗药性生物型的遗传受单核显性或半显性基因控制,抗性的发展通过抗性生物型的花粉或种子传播^[24-26]。

2.2 内部原因 在杂草种群中,个体的多实性、易变性及多型性是杂草抗性生物型出现和产生的基础^[27-29]。在目前所发现的杂草抗性生物型中,一年生草本植物占优,这些杂草能够完全或部分自花结实,能移地生育,繁殖力高,结籽多,利于产生抗药性个体^[30]。而由于杂草群落的混杂性、种内异花授粉、基因重组、基因突变和染色体数目的变异性,一般杂草基因型都具有杂合性,这也是保证杂草具有较强适应性的重要因素。杂合性增加了杂草的变异性,从而大大增强了抗药性产生的可能性,进而增加了抗药性生物型产生的几率。

3 抗药性生物型杂草抗性机制

3.1 除草剂作用部位的改变 许多杂草中,抗药性杂草生物型的出现是由于除草剂作用位点发生了遗传修饰的结果。这在大多数磺酰脲类、咪唑啉酮类、三氮苯类、芳氧苯氧基丙酸类、环己烯酮类及二硝基苯胺类除草剂的抗性研究中得到证实。磺酰脲类和咪唑啉酮类除草剂的作用位点是 ALS。对这类除草剂的抗药性杂草生物型研究表明,ALS 对其抑制剂敏感性的改变是基于 ALS 基因的突变^[31],改变后的 ALS 对上述除草剂敏感性下降。而对抗芳氧苯氧基丙酸类和环己烯酮类除草剂的抗性生物型研究表明,这些抗性生物型是通过靶标酶 ACCase 的变化来解除或减少其与除草剂的亲和性而获得抗性。如瑞士黑麦草的抗性生物型对禾草灵的抗性就是由于部分 ACCase 基因突变而引起的^[32]。

3.2 杂草新陈代谢能力增强 敏感性生物型和抗药性生物型在代谢上的差异解释了抗药性生物型产生的机理。研究发现,多数获得抗药性的生物型都表现出对参与选择的除草剂代谢作用的增强,同时伴有解毒过程^[33]如水解作用、轭合作用和区隔化作用^[34]的发生。如苘麻(*Abutilon theophrasti*)对莠去津产生的抗性是通过谷胱甘肽的共轭作用而增强解毒。鼠尾看麦娘(*Alopecurus yosuroides* Huds)对绿磺隆产生抗性是通过 N 脱烃作用和 Cyp 450 催化羟基化或脱烷基化过程,使

除草剂迅速降解^[35]。在澳大利亚,还发现某些抗禾草灵的瑞士黑麦草(*Lolium rigidum*)对绿磺隆产生了交叉抗性^[36],其原因也是抗性个体新陈代谢能力增强的原因。有研究发现,在一些抗药性生物型中,除草剂代谢涉及的主要代谢解毒酶类如谷胱甘肽还原酶、过氧化物歧化酶、细胞色素 P450s 等的含量和活性的提高会使除草剂代谢为无毒化合物的能力加强^[34,37]。有研究发现,在马唐、鼠尾看麦娘、瑞士黑麦草、野燕麦中发现使用骠马后抗性生物型的 GSTB 活性增加,认为该代谢与抗性有关^[38-40]。

3.3 对除草剂的屏蔽作用或与作用位点的隔离 对除草剂及其有毒代谢物的屏蔽作用和隔离作用也被认为是杂草产生抗性生物型的一个重要机理。“隔离”机制是通过除草剂的“屏蔽”而得到的,即杂草对其体细胞“液泡”中的毒物进行代谢,或在除草剂到达“靶靶”之前将其“屏蔽”在液泡中,使除草剂达不到作用部位。如在野塘蒿、飞蓬属的 *Erigeron philadelphicus* 和小蒸草以及禾本科的 *Hordeum glaucum* 的抗性生物型中发现百草枯的移动受到了限制,而且叶绿体的功能如 CO₂ 固定和叶绿素荧光淬灭可以迅速恢复。这些均说明除草剂在作用位点的结合可能被阻止^[41]。

4 结语

抗药性杂草生物型种群,特别是尚未彻底阐明的非靶标交互抗性及多抗性生物型杂草种群,对除草剂的抗性谱极广,增加了防除困难。除草剂抗性种群的发展,大大缩短了除草剂使用年限,不仅给杂草防治,而且给农药公司除草剂品种开发带来新的难题。因此,还需要更深入地进行对抗性生物型杂草的形成、抗药性机理、综合防治的研究,从而做到科学地防除杂草,实现农业可持续发展。

参考文献

- [1] 王忠武. 农田杂草抗药性研究进展[J]. 杂粮作物,2006,26(2):130-132.
- [2] 赵善欢. 植物化学保护[M]. 北京:中国农业出版社,2000:263.
- [3] 王宏富,韩忻彦. 中国农田杂草可持续治理的现状展望[J]. 山西农业大学学报,2002(3):274-277.
- [4] MOSS S R. Herbicide to cross-resistance in slender foxtail (*Alopecurus myosuroides*) [J]. Weed Science,1990,38:492-496.
- [5] 马晓源. 农田杂草抗药性的发生为害、原因与治理[J]. 杂草科学,2002(1):5-9.
- [6] 张泽溥. 农田抗药性杂草种群的发展值得重视[J]. 植物保护,1990(5):41-43.
- [7] 张朝贤. 我国杂草科学研究与21世纪可持续发展农业[M]. 北京:中国科技出版社,1996:45-47.
- [8] RYAN GF. Resistance of common groundsel to simazine and atrazine[J]. Weed Science,1970,18(5):614-616.
- [9] 俞尔敏. 全球抗性除草剂杂草的发生情况[J]. 农药译丛,1998(3):10-16.
- [10] 苏少泉. 杂草抗药性及其治理[J]. 世界农业,1996(2):31-33.
- [11] HEAPI. The international survey of herbicide resistant weeds [EB/OL]. (2006-08-09) [2007-04-26] Http://www.weedscience.org.
- [12] HEAPI M. The occurrence of herbicide resistant weeds world wide[J]. Weed Science,2000,48(2):121-127.
- [13] 李永丰,刘正道. 抗药性杂草的种群发展及其防治对策[J]. 江西农业大学学报,1999,21(1):42-46.
- [14] BURNET M W M. Chloroacetamide resistance in rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) [J]. Weed Science,1994,42(2):153-157.
- [15] CATANZARO C J. Guanidic resistance of acetyl-coA carboxylase from ornamental grasses[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology,1993,45(2):147-153.
- [16] OSUNA MD, VIDOITO F, HSCHER A J, et al. Cross-resistance to bispyribac-sodium and bensulfuron-methyl in *Echinochloa phyllopogon* and *Cyperus difformis* [J]. Pesticide Biochemistry and Physiology,2002,73(1):9-17.
- [17] 黄建中. 农田杂草抗药性[M]. 北京:中国农业出版社,1994:12.

改变所引起的,归根结底是体内蛋白质差异表达的结果。因此,分析在杀虫剂作用下昆虫体内蛋白质表达的差异,不仅有利于阐明杀虫剂的作用机理和抗药性发生机制,还有可能分离、鉴定出与抗性相关的蛋白质,从而为抗性治理和新型高效杀虫剂的开发提供理论基础。该领域的研究也取得了可喜进展。赵瑞君等分析了抗性家蝇蛹期多肽的变化,发现杀虫剂能使抗性家蝇体内的多肽发生质和量的改变^[22]。程罗根等^[23]对比研究了溴氰菊酯抗性品系、杀螟丹抗性品系、杀虫双抗性品系和敏感品系小菜蛾成虫的蛋白质在表达上的差异,结果表明杀虫剂的选择作用使小菜蛾体内蛋白质的表达发生了变化^[23]。

3 蛋白质组学技术的应用前景

虽然从蛋白质组的角度分析昆虫抗性机理的研究刚刚起步,但是可以预见,随着双向电泳技术和质谱技术的结合与进一步完善以及蛋白质数据库的不断丰富与更新,通过对抗性群体和敏感群体中表达蛋白质的分析,可以明确差异表达蛋白质的归属、性质和功能,筛选与药物抗性相关的蛋白质,了解抗性相关基因对整个基因组以及生物进化可能产生的影响,为合理有效地开展抗药性防治和新型杀虫剂的研发提供研究基础。

参考文献

- [1] WILKINS M. Government backs proteome proposal [J]. *Nature*, 1995, 378: 653.
- [2] JUR R, MATHIAS M. What does it mean to identify a protein in proteomics? [J]. *Trends in Biochemical Sciences*, 2002, 27(2): 74.
- [3] CHEVALLET M, SANTON V, PONAS A, et al. New zwitterionic detergents improve the analysis of membrane proteins by two-dimensional electrophoresis [J]. *Electrophoresis*, 1998, 19: 1901 - 1909.
- [4] ROEPSTORFF P. Mass spectrometry in protein studies from genome to function [J]. *Curr Opin in Biotechnol*, 1997, 8: 6 - 13.
- [5] GRIFFIN J, GOODLETT D R, AEBERSOLD R. Advances in proteome analysis by mass spectrometry [J]. *Curr Opin Biotechnol*, 2001, 12(6): 607.
- [6] MANN M, HENDRICKSON R C, PANDEY A. Analysis of proteins and proteomes by mass spectrometry [J]. *Annu Rev Biochem*, 2001, 70: 437.
- [7] PANDEY A, MANN M. Proteomics to study genes and genomes [J]. *Nature*, 2000, 405: 837.
- [8] CORBETT J M, DUNN M J, POSCHA, et al. Positional reproducibility of protein spots in two-dimensional polyacrylamide gel electrophoresis using immobilized pH gradient isoelectric focusing in the first dimension: An interlaboratory comparison [J]. *Electrophoresis*, 1994, 15: 1205.
- [9] FERNANDEZ J, GHARAHDAZH F, MISCHE S M. Routine identification of proteins from sodium dodecyl sulfate polyacrylamide gel electrophoresis (SDS PAGE) gels or polyvinylidene difluoride membranes using matrix assisted laser desorption/ionization time-of-flight mass spectrometry (MALDI-TOF MS) [J]. *Electrophoresis*, 1998, 19: 1036.
- [10] CHEN P, XIE J Y, LIANG S P. Identification of protein spots in silver-stained two-dimensional gels by MALDI-TOF mass peptide map analysis [J]. *Acta Biochim Biophys Sin*, 2000, 2: 387.
- [11] FREDERIQUE RICCARDI, PASCALE GAZEAU, DOMINIQUE DE VIENNE, et al. Protein changes in response to progressive water deficit in maize [J]. *Plant Physiol*, 1998, 117: 1253.
- [12] PENG Y K, WANG Z Y, CHENG L G, et al. Effect of phosphoric amide herbicide APM on the structure and protein composition of chromosome in *Triticum durum* [J]. *Plant Prod Sci*, 2003, 6(2): 134.
- [13] 范国强, 李有, 郑建伟, 等. 泡桐丛枝病发生相关蛋白质的电泳分析 [J]. *林业科学*, 2003, 39(2): 119.
- [14] 谢玲, 应万涛, 张开泰, 等. 双向电泳和肽质量指纹谱技术鉴定支气管上皮细胞恶性转化相关蛋白质 ANX1-human [J]. *中国生物化学与分子生物学报*, 2000, 16(5): 569.
- [15] PETRICCINI E, ARDEKANI A M, HITT B A, et al. Use of proteomic patterns in serum to identify ovarian cancer [J]. *The Lancet*, 2002, 359: 572.
- [16] ANDERSEN J S, LYON C E, FOX A H, et al. Directed proteomic analysis of the human nucleus [J]. *Curr Biol*, 2002, 1: 1.
- [17] 赵锐, 纪建国, 郝守进, 等. 正常与重金属铅注射的兔脑蛋白质双向电泳图谱比较与鉴定 [J]. *生物化学与生物物理进展*, 2001, 28(6): 874.
- [18] 王新, 张宗友, 时永全, 等. 巴豆提取物诱导小鼠小肠组织中蛋白质差异表达的初步研究 [J]. *胃肠病学和肝病杂志*, 2000, 9(2): 103.
- [19] 章波, 栗永萍, 刘晓宏, 等. 小鼠小肠上皮细胞经射线照射后蛋白质组差异分析 [J]. *中华放射医学与防护杂志*, 2003, 23(4): 234.
- [20] SUN X, SONG Q, BARRETT B. Effects of ecdysone agonists on the expression of EcR, USP and other specific proteins in the ovaries of coding moth (*Cydia pomonella* L.) [J]. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 2003, 33: 829.
- [21] 黄定德, 陈杞, 韩玲, 等. 射线诱发的白血病小鼠胸腺细胞中 SHP2 表达及功能的研究 [J]. *第三军医大学学报*, 2004, 26(14): 1258.
- [22] 赵瑞君, 李国锦, 殷国荣, 等. 抗性家蝇蛹期多肽的双向电泳分析 [J]. *中国媒介生物学及控制杂志*, 1997, 8(2): 108.
- [23] 程罗根, 许勤, 于光, 等. 杀虫剂的选择作用对小菜蛾表达蛋白质的影响 [J]. *南京师范大学学报: 自然科学版*, 2006, 29(4): 101 - 104.
- [18] DOURAY P A. Effect of acetyl-coenzyme A carboxylase inhibitors on root cell transmembrane electric potentials in granicide-tolerant and susceptible corn (*Zea mays*) [J]. *Plant Physiology*, 1993, 103(3): 919 - 924.
- [19] GUTHRIE M J. DNA sequence variation in domain A of the acetolactate synthase genes of herbicide-resistant and susceptible weed biotypes [J]. *Weed Science*, 1992, 40(4): 670 - 676.
- [20] HALL L M, DEVINE M D. Cross-resistance of a chlorosulfuron-resistant biotype of *Stellaria media* to a triazopyr midre herbicide [J]. *Plant Physiology*, 1990, 93(3): 962 - 966.
- [21] HART S E, SAUNDERS J W, PENNER D. Chlorosulfuron-resistant sugarbeet: Cross-resistance and physiological basis of resistance [J]. *Weed Science*, 1992, 40(3): 278 - 383.
- [22] SAARI L L, COFFERMAN J C, PRIMAN M M. Mechanism of sulfonylurea herbicide resistance in the broadleaf weed *Kochia scoparia* [J]. *Plant Physiology*, 1990, 93(1): 55 - 59.
- [23] DE PRADO, RAFAEL A, FRANCO A TON C R. Cross-resistance and herbicide metabolism in grass weeds in Europe: Biochemical and physiological aspects [J]. *Weed Science*, 2004, 52: 441 - 447.
- [24] MAZUR B J. Isolation and characterization of plant genes coding for acetolactate synthase, The target enzyme for two classes of herbicides [J]. *Plant Physiology*, 1987, 85(4): 1110 - 1117.
- [25] STEVENS, SEEFELDT. Inheritance of dicofop resistance in wild oat (*Avena fatua* L.) biotypes from the Willamette valley of Oregon [J]. *Weed Science*, 1998, 46: 170 - 175.
- [26] TUCKER E S, POWLESS B. A biotype of hare barley (*Hordeum jubatum*) resistant to paraquat and diquat [J]. *Weed Science*, 1991, 39(2): 159 - 162.
- [27] 马晓渊. 抗药性杂草种群的发展及其理论对策 [J]. *杂草科学*, 1994(4): 1 - 4.
- [28] PUTWAIN P D, COLLINHA. Mechanism involved in the evolution of herbicide resistance in weeds [M]. England: Cambridge University Press, 1998: 24.
- [29] CASELEY J C, GUSSANS G W, ATKIN R K. Herbicide resistance in weeds and crops [M]. Butterworth Heinemann LTD, 1991.
- [30] 苏少泉. 杂草学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1993: 238 - 248.
- [31] STEPHEN B P, DALE L S. Herbicide resistance and world grains [M]. USA: CRC Press LLC, 2001: 28 - 31.
- [32] CHRISTOPHY DELYE D. PCR-based detection of resistance to acetyl-coA carboxylase-inhibiting herbicides in black grass and ryegrass [J]. *Pest Management Science*, 2002, (58): 474 - 478.
- [33] 姚建仁, 唐建辉. 杂草抗药性机制的研究 [J]. *世界农业*, 1991(10): 32 - 34.
- [34] 王宁源, 张玉娥. 杂草抗药性与化学防除 [J]. *雁北师范学院学报*, 2001, 22(3): 52 - 53.
- [35] 钱希. 杂草抗药性研究的进展 [J]. *生态学杂志*, 1997, 6(3): 58 - 62.
- [36] MOSS S R, RUBIN B. Herbicide-resistant weeds: A worldwide perspective [J]. *Journal of Agricultural Science*, 1993, 120: 141 - 148.
- [37] 黄春艳. 杂草抗药性研究概况 [J]. *黑龙江农业科学*, 1997(6): 45 - 47.
- [38] STEPHEN MOSS I C. Glutathione transferases in herbicide-resistant and herbicide-susceptible black grass [J]. *Pest Science*, 1997, 51: 244 - 250.
- [39] READ JOHN P H. New quick tests for herbicide resistance in black grass based on increased GST activity and abundance [J]. *Pest Management Science*, 2001, 58: 26 - 32.
- [40] KUK YONG IN, WU J R, DEER J F. Mechanism of fenoxaprop resistance in an accession of smooth crabgrass (*Digitaria ischaemum*) [J]. *Pesticide Biochemistry & Physiology*, 1999, 64(2): 112 - 123.
- [41] 赵善欢. 植物化学保护 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 266.

(上接第9168页)