

# 油菜田看麦娘对高效氟吡甲禾灵产生抗药性的生理响应\*

黄世霞<sup>1,3</sup> 郑青松<sup>2</sup> 王庆亚<sup>3\*\*</sup> 张守栋<sup>3</sup>

(<sup>1</sup>安徽农业大学生命科学学院, 合肥 230036; <sup>2</sup>南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095; <sup>3</sup>南京农业大学生命科学学院, 南京 210095)

**摘要** 采用种子检测法, 鉴定了对除草剂高效氟吡甲禾灵产生抗药性的看麦娘 (*Alopecurus aequalis* Sobol.) 生物型 JXRII。为探讨看麦娘对高效氟吡甲禾灵产生抗性的生理反应, 以敏感生物型 JJSII 为对比, 喷施高效氟吡甲禾灵后, 测定抗药生物型和敏感生物型几个重要生理指标变化情况的差异。结果表明: 高效氟吡甲禾灵处理下, JJSII 的叶片电解质泄漏率、MDA 含量极显著上升, 叶绿素、类胡萝卜素含量下降; JXRII 叶片的电解质渗透率、MDA 含量、叶绿素、类胡萝卜素均与对照无显著差异; 高效氟吡甲禾灵处理下, JJSII 的 GSH 含量在处理后就开始逐渐下降, JXRII 的 GSH 含量始终高于对照; 二者可溶性糖含量均增加, 敏感生物型 JJSII 可溶性糖含量增加的幅度远远大于抗性生物型 JXRII; 这 2 种群体经除草剂胁迫下, 除草剂对敏感性生物型的生理变化影响大, 抗性生物型表现为一定的生理适应性。

**关键词** 高效氟吡甲禾灵; 看麦娘; 生理指标; 抗性生物型; 胁迫

中图分类号 Q945 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2010)4-0674-06

**Physiological responses of *Alopecurus aequalis* to herbicide haloxyfop-R-methyl.** HUANG Shi-xia<sup>1,3</sup>, ZHENG Qing-song<sup>2</sup>, WANG Qing-ya<sup>3</sup>, ZHANG Shou-dong<sup>3</sup> (<sup>1</sup>College of Life Science, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; <sup>2</sup>College of Natural Resources and Environmental Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; <sup>3</sup>College of Life Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(4):674-679.

**Abstract:** *Alopecurus aequalis* is a troublesome weed in oilseed rape field, and herbicide haloxyfop-R-methyl is often used for its control. A rapid identification by the method of seed bioassay showed that *A. aequalis* biotype JXRII had the resistance to the herbicide, while biotype type JJSII was in adverse. In order to approach the differences in the physiological responses of the two biotypes to the herbicide, haloxyfop-R-methyl was sprayed on them, and some important physiological indices were determined. Two days after spraying haloxyfop-R-methyl, the leaf glutathione (GSH) content of JJSII decreased gradually, while that of JXRII increased. After spraying haloxyfop-R-methyl for 6 days, the leaf electrolytic leakage and malondialdehyde (MDA) content of JJSII increased markedly, and the chlorophyll (Chl) and carotenoid (Car) contents decreased. On the contrary, the leaf electrolytic leakage and the leaf MDA, Chl, and Car contents of JXRII had no significant differences with the control. Spraying haloxyfop-R-methyl increased the leaf soluble sugar content of the two biotypes, but the increment was much more for JJSII than for JXRII. It was suggested that haloxyfop-R-methyl strongly affected the physiological aspects of susceptible biotype of *A. aequalis*, while the resistant biotype had some physiological adaptability to the herbicide stress.

**Key words:** haloxyfop-R-methyl; *Alopecurus aequalis*; physiological index; resistant biotype; stress.

\* 江苏省十五科技攻关项目 (BE2001346) 和安徽农业大学校长基金资助项目 (2005)。

\*\* 通讯作者 E-mail: qiangyawang@yahoo.com.cn

收稿日期: 2009-08-17 接受日期: 2009-11-14

高效氟吡甲禾灵(haloxyfop-R-methyl)为芳氧苯氧丙酸类(aryloxyphenoxypropionate, AOPP)内吸收传导型除草剂,在“酸陷阱”的作用机理下,在韧皮部积累,运输到分生组织,抑制脂肪酸的合成(Christopher & Holtum, 2000),由于其选择性好,药效稳定,无土壤残留,具有低的哺乳动物毒性,(苏少泉, 2006),是阔叶作物田间防除禾本科杂草的新一代氟代杂环超高效活性除草剂,近年来备受关注。自从20世纪90年代进入中国以来(山东农药信息, 2008),在中国油菜田广为使用,并取得了明显的经济效益,但从杂草化学防除的现状来看,长期单一使用高效氟吡甲禾灵等AOPP类除草剂,使防除对象杂草敏感性逐渐下降,导致该除草剂用量加大,防效降低,甚至无效(强胜, 2001; 苏少泉, 2006)。在国外关于该类除草剂产生抗性的杂草种类报道日益增多,据不完全统计,从1982年的1种发展到现在的至少35种(Heap, 2007),抗性发展速度之快,已引起化学除草工作者的担忧。在中国也确实出现杂草对该类除草剂产生抗药性的现象(黄世霞等, 2006, 2008; 杨彩宏等, 2007)。关于抗性杂草方面的研究,还停留在初级阶段,且多数集中于抗性杂草的鉴定方法上,为了延缓抗性的发展,近些年来,越来越多的学者开始更加注重抗性产生的机理研究,从分子生物学角度来阐述抗性的关系,目前普遍认为是基因发生突变的结果(Brown *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2006; Yu *et al.*, 2007b)。当前关于除草剂产生抗性的生理响应研究还鲜有文献报道,本研究采用种子测定法,鉴定了采自不同施药年限油菜田里的恶性杂草看麦娘(*Alopecurus aequalis*)对高效氟吡甲禾灵产生抗药性,并试图从抗、感生物型在生理水平上对除草剂的不同响应,来反映其与抗性的关系,为杂草对该类除草剂产生抗性的生理机理以及杂草抗药性进一步治理提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

**1.1.1 供试植物** 为了以示区分,将采自南京市江

宁县未使用除草剂的油菜田的看麦娘和施用氟吡甲禾灵8年的油菜田的看麦娘,分别命名为JJSII生物型和JXRII生物型。

**1.1.2 供试除草剂** 10.8%高效氟吡甲禾灵乳油,美国陶氏益农公司进口分装。

### 1.2 实验方法

**1.2.1 种子检测法鉴定抗药性** 2种生物型看麦娘种子于4℃冰箱中浸种5d后,分别移入9cm培养皿,每皿50粒,加入7ml不同浓度高效氟吡甲禾灵溶液,设置浓度为0、0.0005、0.001、0.002、0.004、0.008、0.032 ml·L<sup>-1</sup>,4次重复,放入18℃培养箱中暗培养,每隔2d加入1ml蒸馏水,7d后,随机取40株幼苗测量芽(地上部分)的长度(Kuk *et al.*, 2000; Tal *et al.*, 2000)。

**1.2.2 生理指标测定** 在2种生物型看麦娘的4叶期,用有效成分33 g·hm<sup>-2</sup>高效氟吡甲禾灵处理后,分别于0、2、4、6d取样,重复4次,对照用清水处理,参照《现代植物生理学实验指南》(上海植物生理学会, 1999)的方法测定电解质外渗率;采用赵世杰等(1994)改进的方法测定丙二醛(MDA)及可溶性糖含量;分别于0、2、4、6、10d取样,参照张宏政(1990)方法测定叶绿素(Chl)和类胡萝卜素(Car)含量;分别于0、2、4、6、8d取样,参照Guri(1983)方法测定谷胱甘肽(GSH)的含量。

### 1.3 数据处理

采用Excel 2003计算平均值和标准差并作图;用SPSS统计软件进行单因素方差分析,采用Duncan新复极差法进行多重比较,最小显著差法(LSD)检验各平均值差异显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 抗性检测结果

由表1可知,2种看麦娘生物型的芽长均随着高效氟吡甲禾灵浓度的升高呈下降趋势。但JJSII生物型下降最快,当除草剂浓度为0.0005 ml·L<sup>-1</sup>时,就已强烈抑制其芽长,而JXRII生物型则在0.008 ml·L<sup>-1</sup>时才被强烈抑制,表现出一定的抗药

表1 高效氟吡甲禾灵处理对不同生物型看麦娘幼芽长度(cm)的影响

Tab.1 Effects of haloxyfop-R-methyl on the shoot length of *Alopecurus aequalis*

	高效氟吡甲禾灵处理浓度(ml·L <sup>-1</sup> )						
	0	0.0005	0.001	0.002	0.004	0.008	0.032
JXRII	16.9±0.8	15.6±1.3	14.7±1.6	9.9±0.6	8.0±0.9	2.1±0.9	0
JJSII	19.6±0.9	2.9±1.1	0	0	0	0	0

性。可认为 JXRII 为抗性生物型, JJSII 为敏感性生物型。

## 2.2 高效氟吡甲禾灵处理对不同生物型看麦娘叶片电解质渗漏率和 MDA 含量的影响

2 种生物型看麦娘经高效氟吡甲禾灵处理, 测其叶片电解质渗漏率(图 1), 高效氟吡甲禾灵处理第 6 天, 敏感生物型 JJSII 叶片电解质渗漏率显著增加(图 1B), 而 JXRII 叶片电解质渗漏率与对照差异不显著(图 1A)。除草剂处理后第 6 天, 除草剂敏感生物型 JJSII 看麦娘叶片 MDA 含量显著上升, 为对

照的 6 倍多(图 2B), 而 JXRII 在处理, 与对照差异不显著(图 2A)。

## 2.3 高效氟吡甲禾灵处理对不同生物型看麦娘叶片光合色素含量的影响

除草剂处理 2 d 后, JJSII 看麦娘叶片基本停止生长, 但抗性生物型叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b)、总叶绿素 (Chl) 和类胡萝卜素 (Car) 含量与对照差别不大, 处理 6 d 后, JJSII 心叶略有发黄症状, Chl 含量略有下降, 处理 10 d, Chl 含量下降显著, 为对照的 36%, 而 Car 处理 6 d 就开始下降, 处理 10 d, 下降越发显著, 为对照的 49%; 而 JXRII 叶片 Chl 和 Car 含量相对于对照基本没有显著变化(表 2)。随着除草剂处理时间的延长, 只有 JJSII-T 叶片 Chl a 含量呈下降趋势, 而其他则是上升; 抗性生物型的 Chl b 含量变化不显著, 而敏感生物型在前 6 d 也基本没变化, 至第 10 天极显著减少, 其 Chl a/Chl b 值达最低; 处理 10 d 后, 敏感型 Car/Chl 值高于抗性生物型。

## 2.4 高效氟吡甲禾灵处理对不同生物型看麦娘叶片可溶性糖和 GSH 含量的影响

除草剂处理后, 敏感生物型 JJSII 和抗性生物型 JXRII 随着时间的推移, 可溶性糖含量均逐渐显著增加(图 3)。但 JJSII 的可溶性糖含量增加更显著(图 3B)。处理后的第 6 天, JJSII 的可溶性糖含量为其对照的 9.2 倍(图 3B), 而 JXRII 约为对照的 1.5 倍(图 3A)。

从图 4 可以看出, 高效氟吡甲禾灵处理 2 d, JXRII 叶片 GSH 的含量显著增加, 处理 4 d 下降, 随

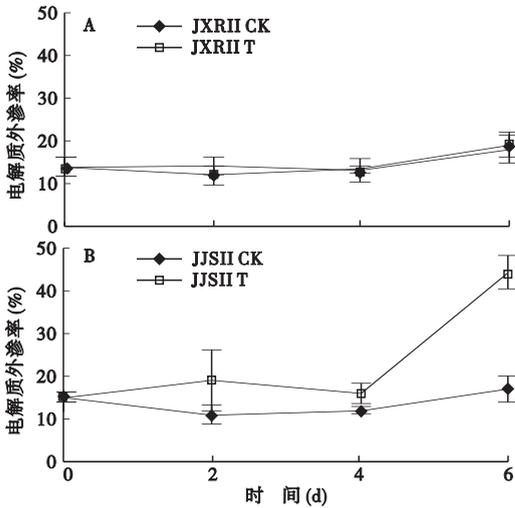


图 1 高效氟吡甲禾灵处理对不同生物型看麦娘叶片电解质渗漏率的影响

Fig. 1 Effects of haloxyfop-R-methyl on electrolytic leakage in leaves of *Alopecurus aequalis*

CK 为对照; T 为处理。下同。

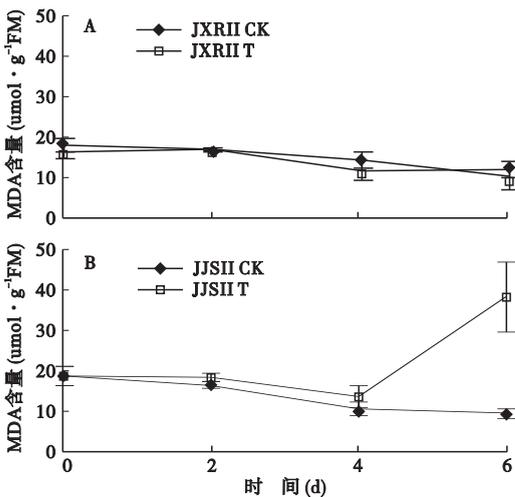


图 2 高效氟吡甲禾灵处理对不同生物型看麦娘叶片 MDA 含量的影响

Fig. 2 Effects of haloxyfop-R-methyl on MDA content in leaves of *Alopecurus aequalis*

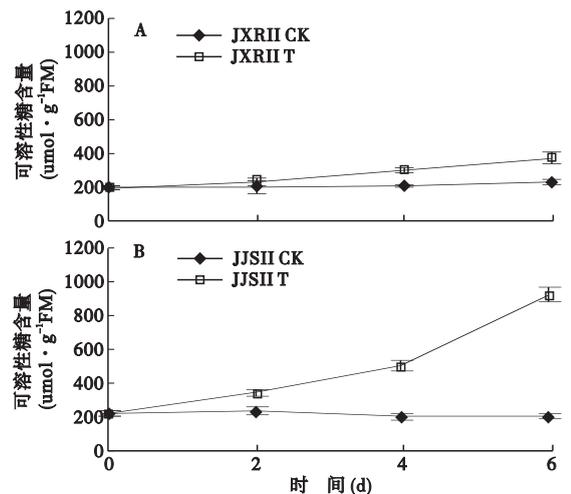


图 3 高效氟吡甲禾灵处理对不同生物型看麦娘叶片可溶性糖含量的影响

Fig. 3 Effects of haloxyfop-R-methyl on soluble sugar content in leaves of *Alopecurus aequalis*

表 2 高效氟吡甲禾灵处理对不同生物型看麦娘叶片光合色素含量的影响

Tab. 2 Effects of haloxyfop-R-methyl on leaf photosynthetic pigments content of *Alopecurus aequalis*

	天数 (d)	Chl a 含量 (mg · g <sup>-1</sup> FM)	Chl b 含量 (mg · g <sup>-1</sup> FM)	Chl 含量 (mg · g <sup>-1</sup> FM)	Car 含量 (mg · g <sup>-1</sup> FM)	Chl a/Chl b 比值	Car/Chl 比值
JXRII-CK	0	2.10 cde	0.88 abc	2.98 bede	0.67 bed	2.41 bc	0.23 cd
	2	1.96 de	0.72 bc	2.68 cde	0.65 cd	2.76 ab	0.24 bc
	4	2.06 cde	0.76 bc	2.81 cde	0.70 abcd	2.72 abc	0.25 b
	6	1.93 de	0.73 bc	2.66 cde	0.66 cd	2.63 abc	0.25 b
	10	2.47 ab	0.89 ab	3.36 ab	0.81 a	2.78 ab	0.24 bc
JXRII-T	0	2.10 cde	0.88 abc	2.98 bede	0.67 bed	2.41 bc	0.23 cd
	2	2.14 bede	0.80 bc	2.93 bede	0.70 abcd	2.68 abc	0.24 bc
	4	1.94 de	0.70 c	2.64 de	0.64 d	2.79 ab	0.24 bc
	6	2.19 bede	0.82 bc	3.01 bede	0.73 abcd	2.67 abc	0.24 bc
	10	2.33 bc	0.81 bc	3.14 bc	0.77 abc	2.87 ab	0.24 bc
JJSII-CK	0	2.20 bede	0.80 bc	3.00 bede	0.70 abcd	2.75 ab	0.23 cd
	2	2.32 bc	0.80 bc	3.12 bed	0.73 abcd	2.91 a	0.24 bc
	4	2.23 bed	0.80 bc	3.03 bede	0.74 abcd	2.78 ab	0.24 bc
	6	2.16 bede	0.77 bc	2.92 bede	0.74 abcd	2.82 ab	0.25 b
	10	2.70 a	1.00 a	3.70 a	0.79 ab	2.70 abc	0.21 d
JJSII-T	0	2.20 bede	0.80 bc	3.0 bede	0.70 bc	2.75 ab	0.23 cd
	2	1.88 e	0.72 bc	2.60 e	0.63 d	2.66 abc	0.25 b
	4	2.03 cde	0.69 c	2.73 cde	0.69 abcd	2.93 a	0.25 b
	6	1.90 de	0.74 bc	2.64 de	0.66 cd	2.57 abc	0.25 b
	10	0.91 f	0.43 d	1.34 f	0.39 e	2.26 c	0.29 a

同列不同字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ )。

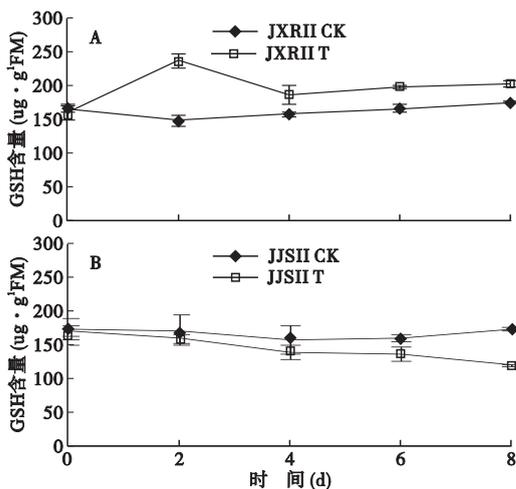


图 4 高效氟吡甲禾灵处理对不同生物型看麦娘叶片 GSH 含量的影响

Fig. 4 Effects of haloxyfop-R-methyl on GSH content in leaves of *Alopecurus aequalis*

随着时间的延长,逐渐呈增加趋势,在这 8 d 内叶片中的 GSH 含量均比对照高;而 JJSII 一直呈下降的趋势,均比对照低。

### 3 讨论

#### 3.1 除草剂的长期使用与杂草的抗药性

AOPP 类除草剂所针对的靶标为乙酰辅酶 A 羧化酶 (Acetyl-CoA carboxylase, ACCase, EC 6.4.1.2),它是植物脂肪酸生物合成的关键酶 (Podkowinski *et al.*, 2003)。据研究此酶对 ACCase 抑制剂的敏感性有很大的差异,只有定位于禾本科植物叶绿体中的 ACCase 对 AOPP 类除草剂敏感,而其他的同动物中的 ACCase 一样具有天然的耐药性 (Délye *et al.*, 2003; Ruiz-Santaella *et al.*, 2006)。但是,长期单一使用高效氟吡甲禾灵等 AOPP 类除草剂,使防除对象即禾本科杂草易产生抗药性。本研究中, JXRII 生物型的看麦娘正是因为采自施用氟吡甲禾灵 8 年的油菜田而获得对高效氟吡甲禾灵较强的抗性,而 JJSII 生物型的看麦娘采自未使用除草剂的油菜田,表现出对高效氟吡甲禾灵高度的敏感性,证实了在除草剂长期的选择压下,极易出现抗性生物型,这与前人研究结果一致 (Neve & Powles, 2005; Yu *et al.*, 2007a)。

### 3.2 膜完整性与看麦娘抗性的关系

MDA 是脂质过氧化的主要终产物之一,会严重损伤生物膜结构与功能,造成细胞内膜系统和正常代谢紊乱,现常作为细胞氧化损伤的重要指标(Nemat Alla *et al.*, 2008)。本研究中,敏感生物型看麦娘经除草剂处理 6 d,叶片 MDA 含量和电解质渗漏率均迅速上升,表明细胞膜伤害严重,细胞膜透性显著增加,电解质大量外漏,从而加速了敏感型植物的衰老和死亡,而抗性生物型看麦娘几乎不受影响,表明抗性生物型抗氧化能力较强。

### 3.3 光合色素的含量与看麦娘抗性的关系

Chl 和 Car 是植物进行光合作用的主要色素,它们的改变影响着植物光合作用,其中 Chl a/Chl b 的比值代表类囊体的垛叠程度,类囊体的垛叠程度越小,光抑制越强(Aro *et al.*, 1993),潘慧云等(2008)也认为 Chl a/Chl b 比值能反应光合活性的强度,比值低说明光合作用受抑制;Car 具有保护叶绿素的功能。在逆境下,Car 的降解速度要慢于 Chl, Car/Chl 比值的变化反应植物对逆境的适应能力(Jiménez & Niell, 2003),Varone 等(2007)认为 Car/Chl 比值的升高是植物在逆境胁迫下的保护性应激反应,同时也反应通过光抑制来降低光合作用。本试验中,除草剂处理 10 d,敏感生物型植株叶片的 Chl 和 Car 含量显著降低,Chl a/Chl b 比值达最低,Car/Chl 比值升高,而对抗性生物型无显著影响,表明除草剂对敏感生物型的伤害效应也包含对光合色素及其功能的影响,从而构成了敏感生物型的重要胁迫因子。

### 3.4 可溶性糖含量变化与看麦娘抗性的关系

为了适应逆境,一些植物在代谢过程中积累可溶性糖,一方面用于植物的生长,另一方面降低细胞渗透势,缓解诸多逆境对植物造成的渗透效应,还可在细胞内起保护酶类的作用,对植物的生长起到调节保护作用(Gill *et al.*, 2003)。张秋芳等(2007)研究除草剂处理水葫芦后,各部分可溶性糖也显著提高。张学昆等(2007)研究表明,耐涝型油菜在缺氧胁迫下可溶性糖积累量显著高于对涝害敏感型油菜的。徐宗才等(2008)研究不同品种马铃薯叶片可溶性糖含量与品种抗旱性的关系,结果表明,马铃薯叶片可溶性糖含量的相对值与品种抗旱性均呈极显著正相关。本研究发现,抗、感生物型经除草剂处理后,二者可溶性糖含量均增加,敏感生物型 JJSII 可溶性糖含量增加的幅度却远远大于抗性生物型 JX-

RII。金红等(2003)在研究抗除草剂转基因黄瓜中发现在除草剂处理后,也发现非抗性芽可溶性糖总量多数株系比抗性芽高出很多。敏感生物型却积累较高的可溶性糖这一现象有待于进一步研究。

### 3.5 GSH 含量变化与看麦娘抗性的关系

GSH 是植物体内重要的非酶性抗氧化剂,其含量的变化也是植物逆境反应之一(杨春武, 2007)。陈沁和刘友良(2000)研究表明,在盐胁迫下耐盐性强的大麦叶片内 GSH 含量先上升,后下降;耐盐性较弱的大麦 GSH 含量一直下降。国外也有报道指出,耐干旱和耐热的植物在水分胁迫和温度胁迫下也表现 GSH 含量的增加,GSH 含量增加可能是其合成增加或降解减少引起的,能与体内有害物质结合,是保护性反应(Burke *et al.*, 1985)。这与本研究相类似,抗性生物型在经除草剂处理后 GSH 上升,其在植物体内可能与除草剂及其代谢产物能结合形成结合物,使除草剂造成的伤害显著减小。

可见,对敏感生物型看麦娘来说,高效氟吡甲禾灵显著提高其叶片细胞 MDA 含量、极大地破坏了其细胞膜的完整性、显著降低其叶片的 Chl 和 Car 含量,影响其色素构成、叶片可溶性糖含量大幅度积累;而对抗性生物型看麦娘来说,高效氟吡甲禾灵对其叶片细胞 MDA 含量、细胞膜的完整性、叶片的 Chl 和 Car 含量无显著影响,显著提高 GSH 含量表现出对高效氟吡甲禾灵的抗药性。

### 参考文献

- 陈沁,刘友良. 2000. 谷胱甘肽对盐胁迫大麦叶片活性氧清除系统的保护作用. 作物学报, **26**(3): 365-371.
- 黄世霞,王庆亚,张守栋. 2006. 油菜田看麦娘对高效盖草能产生抗药性的现状研究. 安徽农业科学, **34**(9): 1913-1914,1916.
- 黄世霞,王庆亚,张守栋. 2008. 油菜田看麦娘对精喹禾灵和烯禾啉交互抗性. 农药, **47**(9): 679-681,688.
- 金红,杜胜利,陈峥. 2003. 转基因黄瓜主要农艺性状观察及其种子抗性研究. 天津农业科学, **9**(1): 9-11.
- 潘慧云,李小路,徐小花,等. 2008. 甲磺隆对沉水植物伊乐藻的生理生态效应研究. 环境科学, **29**(7): 1845-1848.
- 强胜. 2001. 杂草学. 北京: 中国农业出版社.
- 山东农药信息. 2008. 除草剂高效氟吡甲禾灵(Haloxyfop-P-methyl). 山东农药信息, (6): 40.
- 上海植物生理学会. 1999. 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社.
- 苏少泉. 2006. ACCase 特性、功能及其抑制除草剂发展与杂草抗性. 农药研究与应用, **10**(6): 1-8.
- 徐宗才,田丰,刘云. 2008. 不同品种马铃薯叶片生理

- 特性与抗旱性研究. 干旱地区农业研究, **26**(5): 153-155.
- 杨彩宏, 董立尧, 李俊, 等. 2007. 油菜田日本看麦娘对高效氟吡甲禾灵抗药性的研究. 中国农业科学, **40**(12): 2759-2765.
- 杨春武, 李长有, 尹红娟. 2007. 小冰麦对盐胁迫和碱胁迫的生理响应. 作物学报, **33**(8): 1255-1261.
- 张宏政. 1990. 作物生理研究法. 北京: 农业出版社.
- 张秋芳, 刘波, 官雪芳, 等. 2007. 水葫芦防除剂“杀草克乐”对水葫芦若干生理特性的影响. 农业环境科学学报, **26**(5): 1812-1815.
- 张学昆, 范其新, 陈洁, 等. 2007. 不同耐湿基因型甘蓝型油菜苗期对缺氧胁迫的生理差异响应. 中国农业科学, **40**(3): 485-491.
- 赵世杰, 许长成, 邹琦, 等. 1994. 植物组织中丙二醛测定方法的改进. 植物生理学通讯, **30**(3): 207-210.
- Aro EM, McCaffery S, Anderson JM. 1993. Photoinhibition and D1 protein degradation in peas acclimated to different growth irradiances. *Plant Physiology*, **103**: 835-843.
- Brown AC, Moss SR, Wilson ZA, et al. 2002. An isoleucine to leucine substitution in the ACCase of *Alopecurus myosuroides* (blackgrass) is associated with resistance to the herbicide sethoxydim. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, **72**: 160-168.
- Burke JJ, Gamble PE, Hatfield JL, et al. 1985. Plant morphological and biochemical responses to field water deficits. *Plant Physiology*, **79**: 415-419.
- Christopher JT, Holtum JAM. 2000. Dicotyledons lacking the multisubunit form of the herbicide-target enzyme acetyl coenzyme A carboxylase may be restricted to the family Geraniaceae. *Australian Journal of Plant Physiology*, **27**: 845-850.
- Délye C, Zhang XQ, Chalopin C, et al. 2003. An isoleucine residue within the carboxyl-transferase domain of multidomain acetyl coenzyme A carboxylase is a major determinant of sensitivity to aryloxyphenoxypropionate but not to cyclohexanedione inhibitors. *Plant Physiology*, **132**: 1716-1723.
- Gill PK, Sharma AD, Prabhjeet S, et al. 2003. Changes in germination, growth and soluble sugar contents of *Sorghum bicolor* (L.) moench seeds under various abiotic stresses. *Plant Growth Regulation*, **40**: 157-162.
- Guri A. 1983. Variation in glutathione of *Phaseolus vulgaris* prior to and after exposure to ozone. *Canadian Journal of Plant Science*, **63**: 733-737.
- Heap IM. 2007. International survey of herbicide resistant weeds online. Weed Science Society of America <http://www.weedscience.org/In.asp>.
- Jiménez C, Niell FX. 2003. Influence of high salinity and nitrogen limitation on package effect and C/N ratio in *Dunaliella viridis*. *Hydrobiologia*, **492**: 201-206.
- Kuk YI, Burgos NR, Talbert RE. 2000. Cross- and multiple resistance of diclofop-resistant *Lolium* spp. *Weed Science*, **48**: 412-419.
- Nemat Alla MM, Badawi AM, Hassan NM, et al. 2008. Herbicide tolerance in maize is related to increased levels of glutathione and glutathione-associated enzymes. *Acta Physiologica Plantarum*, **30**: 371-379.
- Neve P, Powles SB. 2005. Recurrent selection with reduced herbicide rates results in the rapid evolution of herbicide resistance in *Lolium rigidum*. *Theoretical and Applied Genetics*, **110**: 1154-1166.
- Podkowinski J, Jelenska J, Sirikhachornkit A, et al. 2003. Expression of cytosolic and plastid Acetyl Coenzyme A Carboxylase genes in young wheat plants. *Plant Physiology*, **131**: 763-772.
- Ruiz-Santaella JP, Heredia A, de Prado R. 2006. Basis of selectivity of cyhalofop-butyl in *Oryza sativa* L. *Planta*, **223**: 191-199.
- Tal A, Kotoula-Syka E, Rubin B. 2000. Seed-bioassay to detect grass weeds resistant to acetyl coenzyme a carboxylase inhibiting herbicides. *Crop Protection*, **19**: 467-472.
- Varone L, Gratani L. 2007. Physiological response of eight Mediterranean maquis species to low air temperatures during winter. *Phyosynthetica*, **45**: 385-391.
- Yu Q, Cairns A, Powles S. 2007a. Glyphosate, paraquat and ACCase multiple herbicide resistance evolved in a *Lolium rigidum* biotype. *Planta*, **225**: 499-513.
- Yu Q, Collavo A, Zheng MQ, et al. 2007b. Diversity of acetyl coenzyme A carboxylase mutations in resistant *Lolium populations*: evaluation using clethodim. *Plant Physiology*, **145**: 547-558.
- Zhang XQ, Powles SB. 2006. The molecular bases for resistance to acetyl coenzyme A carboxylase (ACCCase) inhibiting herbicides in two target-based resistant biotypes of annual ryegrass (*Lolium rigidum*). *Planta*, **223**: 550-557.

---

作者简介 黄世霞,女,1978年11月生,博士研究生,讲师。主要从事植物学,杂草抗性的研究。E-mail: huangshixia520@126.com

责任编辑 李凤芹

---