

# 河北省小麦田麦瓶草对苯磺隆的抗性机制

薛鑫慧<sup>1,2</sup> 户申奥<sup>1,2</sup> 董佳博<sup>1,2</sup> 丁晓菲<sup>2</sup> 韦庆康<sup>2</sup> 马红<sup>1\*</sup> 黄兆峰<sup>2\*</sup>

(1. 东北农业大学植物保护学院, 哈尔滨 150030; 2. 中国农业科学院植物保护研究所, 北京 100193)

**摘要:** 为明确河北省小麦田麦瓶草 *Silene conoidea* 抗性种群对苯磺隆的抗性机制, 通过整株生物法测定、靶标乙酰乳酸合成酶 (acetolactate synthase, ALS) 基因序列分析、ALS 活性测定、代谢酶抑制试验和交互抗性及多抗性测定进行分析。结果表明: 苯磺隆对麦瓶草 DZ-2R 抗性种群的生长抑制中量 GR<sub>50</sub> 为 527.60 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>, 对 S2400 敏感种群的 GR<sub>50</sub> 为 3.99 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>, DZ-2R 抗性种群的抗性指数达 132.23, 对苯磺隆处于高抗水平; ALS 基因序列分析发现 DZ-2R 抗性种群第 574 位氨基酸由色氨酸 (TGG) 突变为亮氨酸 (TTG), 且 ALS 基因的相对拷贝数和相对表达量在抗性和敏感种群中均无显著差异; 苯磺隆对 DZ-2R 抗性种群的半数抑制浓度 I<sub>50</sub> 为 211.50 μmol/L, 是其对 S2400 敏感种群的 19.71 倍; 细胞色素 P450 酶抑制剂马拉硫磷和谷胱甘肽-S-转移酶抑制剂 NBD-CI 预处理分别使苯磺隆对 DZ-2R 抗性种群的 GR<sub>50</sub> 下降了 53.43% 和 60.48%; 交互抗性和多抗性试验发现 DZ-2R 抗性种群对甲基二磺隆、双氟磺草胺和双草醚等 ALS 抑制剂表现出交互抗性, 但对双唑草酮和唑草酮表现敏感。综上表明麦瓶草 DZ-2R 种群对苯磺隆的抗性是由 ALS 基因突变与代谢解毒能力增强协同所致。

**关键词:** 麦瓶草; 苯磺隆; 乙酰乳酸合成酶; 除草剂抗性; 抗性机制

## Mechanisms of tribenuron-methyl resistance in weed *Silene conoidea* from wheat fields in Hebei Province

Xue Xinhui<sup>1,2</sup> Hu Shen'ao<sup>1,2</sup> Dong Jiabo<sup>1,2</sup> Ding Xiaofei<sup>2</sup> Wei Qingkang<sup>2</sup>  
Ma Hong<sup>1\*</sup> Huang Zhaofeng<sup>2\*</sup>

(1. College of Plant Protection, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, Heilongjiang Province, China;

2. Institute of Plant Protection, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193, China)

**Abstract:** To elucidate the resistance mechanisms of tribenuron-methyl-resistant weed *Silene conoidea* population from wheat fields in Hebei Province, this study conducted whole-plant bioassays, target-site acetolactate synthase (ALS) gene sequencing analysis, ALS activity assays, metabolic enzyme inhibition experiments, and cross-resistance and multi-resistance determinations. The results showed that the GR<sub>50</sub> of the DZ-2R population to tribenuron-methyl was 527.60 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>, whereas that of the S2400 population was 3.99 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>, resulting in a resistance index of 132.23, which at a high resistance level. ALS gene sequencing revealed a point mutation at the nucleotide position 574 in the DZ-2R population, where the codon for tryptophan (TGG) was substituted by leucine (TTG), and there was no significant difference in the relative copy number and relative expression levels of the ALS gene between the two populations. ALS activity assays showed that the I<sub>50</sub> value of the DZ-2R population was 211.50 μmol/L, which was 19.71-fold higher than that of the S2400 population. In metabolic

enzyme inhibition assays, pretreatment with the cytochrome P450 inhibitor malathion and the glutathione *S*-transferase inhibitor NBD-Cl reduced the  $GR_{50}$  of the DZ-2R population by 53.43% and 60.48%, respectively. Cross- and multiple-resistance analyses indicated that the DZ-2R population exhibited cross-resistance to other ALS-inhibiting herbicides, including mesosulfuron-methyl, florasulam, and bispyribac-sodium, but remained sensitive to the bipyrazone and carfentrazone-ethyl. In conclusion, these results indicate that the resistance to tribenuron-methyl in the *S. conoidea* DZ-2R population is mediated by a combination of *ALS* target-site mutation and enhanced metabolic detoxification.

**Key words:** *Silene conoidea*; tribenuron-methyl; acetolactate synthase; herbicide resistance; resistance mechanism

小麦是全球第二大主粮作物,保持小麦产量的稳定对保障国家粮食安全具有重要意义(程蓬等, 2024)。杂草是制约小麦产量的重要因素之一,我国小麦田已发现200余种杂草,每年由杂草造成的产量损失约占小麦总产量损失的10%~15%(于硕等, 2024)。麦瓶草 *Silene conoidea* 是一年生阔叶杂草(张雷等, 2015),竞争力强,休眠力强,目前已成为冬小麦田的重要恶性杂草之一(Zengin et al., 2018)。麦瓶草作为秋冬季或早春萌发的一年生杂草,其种子可在土壤中存活超过3年(Tanveer et al., 2017),通过风力、水流及农事活动传播形成持续入侵。此外,麦瓶草可作为叶蝉等害虫的中间寄主(Gabrys et al., 2025),其叶片表面携带的条形柄锈菌 *Puccinia striiformis* 夏孢子可使相邻小麦植株染病率提高(Young et al., 2003)。麦瓶草的生育期与冬小麦高度重合,不仅与冬小麦争夺水分和养分,更使其难以通过作物轮作或播期调整等农业措施进行有效防控,施用化学除草剂仍是控制该杂草最常用的手段。

乙酰乳酸合成酶(acetolactate synthetase, ALS)抑制剂类除草剂通过与靶标 ALS 结合而抑制其活性,阻断亮氨酸、缬氨酸和异亮氨酸3种支链氨基酸的生物合成,导致植物细胞分裂受阻而死亡。ALS 抑制剂类除草剂包括磺酰脲类、咪唑啉酮类、三唑并嘧啶类、嘧啶水杨酸类和磺酰胺基羰基三唑啉酮类5类(Vázquez-García et al., 2022)。其中,磺酰脲类除草剂具有高选择性和对哺乳动物低毒性的优点,使它们在杂草防除中被广泛使用。苯磺隆属于磺酰脲类除草剂,是小麦田重要的阔叶杂草除草剂,但由于长期大量使用,越来越多的抗性杂草被发现和报道,已有24种小麦田杂草被报道对苯磺隆产生了抗性(Heap, 2025),例如牛繁缕 *Malachium aquaticum* (吴翠霞等, 2016)、播娘蒿 *Descurainia sophia* (高兴祥等, 2014)、猪殃殃 *Galium aparine* (彭学岗等, 2009)、荠菜 *Capsella bursa-pastoris* (刘君良等,

2011)以及麦家公 *Lithospermum arvense* (吴小虎等, 2011)等。抗药性杂草不断发生和发展,对全球粮食安全构成重大威胁,明确杂草抗药性机制对于科学制订抗性治理策略具有重要意义。

杂草对除草剂的抗性机制可分为靶标抗性和非靶标抗性(韩云静等, 2023)。其中,靶标抗性通常与除草剂靶标基因的功能性位点突变有关,例如 *ALS* 基因的 Ala-122、Pro-197、Ala-205、Phe-206、Asp-376、Arg-377、Trp-574、Ser-653 和 Gly-654 位点突变,或靶标基因的过量表达,从而导致植物对除草剂产生抗性(Wang et al., 2023)。非靶标抗性则包括减少除草剂的吸收与转运、增强对除草剂的代谢解毒能力以及对除草剂的物理屏蔽作用等(马红等, 2024)。上述这两种机制既可以独立发挥作用,也可协同产生叠加效应(刘健等, 2020),使得杂草抗药性问题更加复杂,防控难度增加。针对河北省田间发现的麦瓶草抗性种群,本研究通过整株生物法测定麦瓶草 DZ-2R 种群对苯磺隆的抗性水平,检测 *ALS* 基因是否存在靶标突变,利用代谢酶抑制剂试验评估其是否存在非靶标抗性,并检测麦瓶草抗性种群的交互抗性和多抗性,解析其对苯磺隆的抗性机制,以期抗性麦瓶草的科学用药提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试杂草:本研究于2024年在河北省保定市和衡水市等小麦主产区采集了12个麦瓶草种群。温室培养后通过16.87 g (a.i.)/ $hm^2$ 苯磺隆筛选发现,有两个麦瓶草种群存活,抗性频率为16.67%。其中, DZ-2R 种群的存活率最高,因此选择该种群作为抗性种群,选择种群 S2400 作为敏感对照。将这两个麦瓶草种群的种子用200 mg/L 赤霉素溶液浸种24 h,彻底打破种子休眠。将其播种至装有育苗基质的直径14 cm、高7 cm的塑料盆内,每盆10粒,覆

盖0.5~1.0 cm育苗基质后,于昼夜温度30℃/25℃、16 h光照/8 h黑暗条件下培养至3~4叶期,每盆定苗6株,取5~6叶期幼苗供试。

药剂和试剂:75%苯磺隆(tribenuron-methyl)水分散粒剂,山东胜邦绿野化学有限公司;30%甲基二磺隆(mesosulfuron-methyl)可分散油悬浮剂,拜尔中国有限公司;50 g/L双氟磺草胺(florasulam)悬浮剂、10%唑草酮(carfentrazone-ethyl)可湿性粉剂,江苏瑞邦农化股份有限公司;15%双草醚(bispyribac-sodium)悬浮剂,安徽美程化工有限公司;10%双唑草酮(bipyrazone)可分散油悬浮剂,青岛清原农冠抗性杂草防治有限公司;45%马拉硫磷(malathion)乳油,德州绿霸精细化工有限公司;98%4-氯-7-硝基苯并呋喃(4-chloro-7-nitrobenzofurazan, NBD-Cl)原药,上海麦克林生化科技股份有限公司。DNAs-secure新型植物基因组DNA提取试剂盒、 $2\times$ Taq PCR预混试剂、Easy蛋白质定量试剂盒,北京天根生化科技有限公司;染料法荧光定量PCR预混液、EasyScript一步法去除gDNA及第一链cDNA合成试剂盒、高纯度RNA提取试剂盒,北京全式金生物技术有限公司;其余均为国产分析纯。

仪器:3WP-2000型生测喷雾塔,南京农业机械化研究所;TEEJET TP6504E喷头,斯普瑞喷雾系统上海有限公司;Mastercycler Pro梯度PCR仪,艾本德中国有限公司;SpectraMax iD5e酶标仪,美谷分子仪器上海有限公司;Applied Biosystems 7500实时荧光定量PCR仪、NanoDrop One微量分光光度计,赛默飞世尔科技中国有限公司;Sephadex G25色谱柱,德国达姆施塔特默克集团;JY600C通用型电泳仪,北京君意东方电泳设备有限公司。

## 1.2 方法

### 1.2.1 麦瓶草DZ-2R种群对苯磺隆的抗性水平测定

采用整株生物法进行测定。取5~6叶期麦瓶草DZ-2R抗性种群和S2400敏感种群幼苗,使用3WP-2000型生测喷雾塔对其进行茎叶喷雾处理,抗性种群的苯磺隆(田间推荐剂量为16.87 g(a.i.)/ $\text{hm}^2$ )喷施剂量分别为0(对照)、67.48、134.96、269.92、539.84、1 079.68和2 159.36 g(a.i.)/ $\text{hm}^2$ ,敏感种群的苯磺隆喷施剂量分别为0(对照)、1.05、2.11、4.22、8.44、16.87和33.74 g(a.i.)/ $\text{hm}^2$ 。试验进行2次独立重复,每个浓度处理设3个重复,每个重复为1盆。喷雾过程中,喷头孔径为0.3 mm,喷雾压力为0.3 MPa,雾滴直径约为100  $\mu\text{m}$ ,喷头流量为90 mL/min。除草剂喷雾完成后,将幼苗置于昼夜温度30℃/25℃、

16 h光照/8 h黑暗的温室中继续培养21 d,齐地面剪下每个处理所有麦瓶草的地上部分,称量两个种群的地上部分鲜重,计算导致鲜重降低50%所需的除草剂剂量 $\text{GR}_{50}$ ,评估DZ-2R种群的抗性水平,计算抗性指数。抗性指数=苯磺隆对抗性种群的 $\text{GR}_{50}$ /苯磺隆对敏感种群的 $\text{GR}_{50}$ 。使用四参数对数逻辑方程确定 $\text{GR}_{50}$ 。拟合模型为 $y = C + \frac{D - C}{1 + \left(\frac{x}{\text{GR}_{50}}\right)^b}$ ,式

中, $x$ 为除草剂的施用剂量; $D$ 为反应上限; $C$ 为反应下限; $b$ 为曲线斜率; $y$ 为相应剂量处理下的鲜重。

### 1.2.2 麦瓶草种群ALS基因序列分析

分别采集5~6叶期未进行任何处理的DZ-2R抗性种群和S2400敏感种群的叶片,每个种群采集10株的全部叶片,经液氮速冻后,利用DNAs-secure新型植物基因组DNA提取试剂盒提取其基因组DNA(genomic DNA, gDNA)。为解析抗性种群的抗性分子机制,针对麦瓶草ALS基因中9个已知与抗性相关的突变位点Ala-122、Pro-197、Ala-205、Phe-206、Asp-376、Arg-377、Trp-574、Ser-653、Gly-654,利用Oligo 7软件设计特异性引物(表1)进行PCR检测。20  $\mu\text{L}$  PCR反应体系:50 ng/ $\mu\text{L}$  gDNA 1  $\mu\text{L}$ 、10  $\mu\text{mol/L}$ 正反向引物各0.5  $\mu\text{L}$ 、 $2\times$ Taq PCR预混试剂10  $\mu\text{L}$ 和Nuclease-free Water 8  $\mu\text{L}$ 。PCR扩增程序:94℃预变性3 min;94℃变性30 s,58℃退火30 s,72℃延伸1 min,共34个循环;最后72℃延伸5 min。扩增产物经1%琼脂糖凝胶电泳验证后,由北京擎科生物有限公司进行测序,所得序列使用Chromas软件进行多序列比对分析,明确突变位点和类型。

### 1.2.3 麦瓶草ALS基因相对拷贝数和表达量测定

取5~6叶期麦瓶草DZ-2R抗性种群和S2400敏感种群幼苗分别喷施16.87 g(a.i.)/ $\text{hm}^2$ 苯磺隆,方法同1.2.1,于施药前和施药后24 h分别采集两个种群的新鲜叶片各0.5 g,采用1.2.2方法获得其gDNA,利用微量分光光度计测定gDNA的浓度和纯度,并通过1%琼脂糖凝胶电泳检测其完整性。根据测定结果,用无核酸酶水稀释后,精确取10 ng合格的gDNA作为ALS基因拷贝数分析的模板。样品的总RNA利用高纯度RNA提取试剂盒提取,经微量分光光度计检测其浓度和纯度,并通过1%琼脂糖凝胶电泳评估其完整性。取1 000 ng总RNA,使用EasyScript一步法去除gDNA及第一链cDNA合成试剂盒进行反转录,所得cDNA用于ALS基因相对表达量分析。ALS基因检测特异性引物为ScALS-F

(5'-GATGCAATTCCTCCGAGT-3')/ScALS-R(5'-G-GAAGCCCAAATCCCATCG-3'),以白玉草 *Silene vulgaris* 的 *Actin* 基因为内参基因,其扩增引物为 SvACT-F (5'-GGGCTGTGATCTCTTTGCTC-3')/Sv-ACT-R (5'-ATTGTTCCGGTATGGAAGCTC-3')。所有引物均由北京擎科生物科技股份有限公司合成。20  $\mu$ L 荧光定量PCR反应体系:染料法荧光定量PCR

预混液 10  $\mu$ L、10  $\mu$ mol/L 正反向引物各 0.5  $\mu$ L、gDNA 或 cDNA 模板 1  $\mu$ L、ddH<sub>2</sub>O 8  $\mu$ L。PCR 反应条件:94  $^{\circ}$ C 预变性 30 s;94  $^{\circ}$ C 变性 5 s,60  $^{\circ}$ C 退火 15 s,72  $^{\circ}$ C 延伸 10 s,共 40 个循环。根据反应结束后的循环阈值,以未施药 S2400 敏感种群为基准进行定量分析,采用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  法计算 ALS 基因相对拷贝数和相对表达量。试验设 2 次技术重复,每个处理设 4 个生物学重复。

表 1 麦瓶草 ALS 基因扩增引物

Table 1 Primers for amplification of the ALS gene of *Silene conoidea*

引物名称 Primer name	引物序列(5'-3') Primer sequence (5'-3')	退火温度 Annealing temperature/ $^{\circ}$ C	扩增位点 Amplification site
ScAls-1F	CCGCAAATACCAAACCCTCC	58	Ala-122, Pro-197
ScAls-1R	CCACCACCAACATACAGAACA		
ScAls-2F	CAAGTTCGGAGGCGAATGAT	56	Ala-205, Phe-206, Asp-376, Arg-377
ScAls-2R	CAAGCCCACTGGAGGTCA		
ScAls-3F	CGAGGGTGAGGAAGAGCA	55	Trp-574, Ser-653, Gly-654
ScAls-3R	TCTTCCATCACCCCTCGTTTA		

#### 1.2.4 离体条件下苯磺隆对麦瓶草 ALS 活性的影响

ALS 的提取和测定按照 Yu et al. (2004) 和 Han et al. (2012) 的方法进行,并略有改进。取 5~6 叶期未经任何处理的麦瓶草抗性种群和敏感种群叶片各 4 g,液氮充分研磨后加入 8 mL 研磨缓冲液进行均质化。随后向溶液中滴加等体积的 100% (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 混匀,4  $^{\circ}$ C 下以 12 000 $\times$ g 离心 20 min,将所得 ALS 沉淀重溶于 3.5 mL 重悬缓冲液中。使用 Sephadex G25 色谱柱和 5 mL 洗脱缓冲液对 ALS 蛋白进行脱盐,获得脱盐酶提取液。将 100  $\mu$ L 脱盐酶提取液和 100  $\mu$ L 不同浓度的苯磺隆添加到 1.5 mL 离心管中,以未添加苯磺隆的处理为对照。S2400 敏感种群 ALS 活性检测的苯磺隆处理浓度分别为 0(对照)、0.001、0.01、0.1、1、10、100、1 000  $\mu$ mol/L, DZ-2R 抗性种群 ALS 活性检测的苯磺隆处理浓度分别为 0(对照)、0.01、0.1、1、10、100、1 000、10 000  $\mu$ mol/L,处理后即时用 Easy 蛋白质定量试剂盒(Bradford 法)测定 ALS 浓度,于 530 nm 处测定各样品的吸光度值,试验进行 2 次独立重复,每个浓度处理设 3 个技术重复。与未处理的对照相比,使酶活性降低 50% 所需的除草剂浓度定义为半数抑制浓度 I<sub>50</sub>。

#### 1.2.5 代谢酶抑制剂对麦瓶草抗苯磺隆的影响

为检测细胞色素 P450 单加氧酶(cytochrome P450, CYP450)和谷胱甘肽-S-转移酶(glutathione S-transferase, GST)是否参与麦瓶草 DZ-2R 抗性种群对苯磺隆的抗性机制,分别采用 CYP450 抑制剂马

拉硫磷和 GST 抑制剂 NBD-Cl 对抗性种群进行预处理后再喷施苯磺隆。前期预试验表明单独喷施 1 000 g (a.i.)/hm<sup>2</sup> 马拉硫磷和 270 g (a.i.)/hm<sup>2</sup> NBD-Cl 对麦瓶草抗性和敏感种群的生长均无影响,因此用上述浓度下的马拉硫磷和 NBD-Cl 进行单独预处理。取 5~6 叶期麦瓶草抗性种群幼苗,喷施 1 000 g (a.i.)/hm<sup>2</sup> 马拉硫磷后 1 h 再喷施苯磺隆,施用方法和剂量同 1.2.1,处理后 21 d 齐地面剪下每个处理所有麦瓶草的地上部分,计算 GR<sub>50</sub>,方法同 1.2.1,用于评估 CYP450 在抗性形成中的作用。取 5~6 叶期麦瓶草抗性种群幼苗,喷施 270 g (a.i.)/hm<sup>2</sup> NBD-Cl 后 48 h 再喷施苯磺隆,施用方法和剂量同 1.2.1,后续步骤同马拉硫磷预处理试验,用于评估 GST 在抗性形成中的作用。试验进行 2 次独立重复,每个浓度处理设 3 个重复,每个重复为 1 盆。

#### 1.2.6 麦瓶草种群对其他除草剂的敏感性测定

为测定麦瓶草 DZ-2R 抗性种群对其他 ALS 抑制剂类除草剂和其他作用机制除草剂是否产生了交互抗性和多抗性,选用 ALS 抑制剂类除草剂甲基二磺隆(4.5、9 和 18 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>)、双氟磺草胺(1.5、3 和 6 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>)和双草醚(13.5、27 和 54 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>)以及对羟苯基丙酮酸双氧化酶(4-hydroxyphenyl pyruvate dioxygenase, HPPD)抑制剂类除草剂双唑草酮(15、30 和 60 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>)和原卟啉原氧化酶(proto-porphyrinogen oxidase, PPO)抑制剂类除草剂唑草酮(13.5、27 和 54 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>)进行测定。取 5~6 叶期

麦瓶草抗性种群和敏感种群幼苗,采用1.2.1方法喷施上述不同浓度除草剂,处理后21 d齐地面剪下每个处理所有麦瓶草的地上部分,计算每种除草剂对S2400敏感种群和DZ-2R抗性种群的鲜重防效。试验进行2次独立重复,每个浓度处理设3个重复,每个重复为1盆。鲜重防效=(对照鲜重-处理鲜重)/对照鲜重×100%。

### 1.3 数据分析

试验数据用Excel 2016软件进行整理分析并使用Graphpad Prism 9.0作图,应用SPSS 27.0软件对试验数据进行统计分析,采用Student's *t*检验法进行差异显著性检验。

## 2 结果与分析

### 2.1 麦瓶草DZ-2R种群对苯磺隆的抗性水平

麦瓶草DZ-2R抗性种群与S2400敏感种群对苯磺隆的敏感性存在明显差异,在小麦田间推荐剂量处理下,S2400敏感种群的生长被完全抑制,而DZ-2R抗性种群在32倍田间推荐剂量539.84 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>处理下仍有新叶长出(图1)。进一步量化发现,苯磺隆对S2400敏感种群的GR<sub>50</sub>为3.99 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>,对DZ-2R抗性种群的GR<sub>50</sub>为527.60 g (a.i.)/hm<sup>2</sup>,抗性指数为132.23,表明麦瓶草DZ-2R抗性种群已经对

苯磺隆产生了高水平抗性(抗性指数>10)。

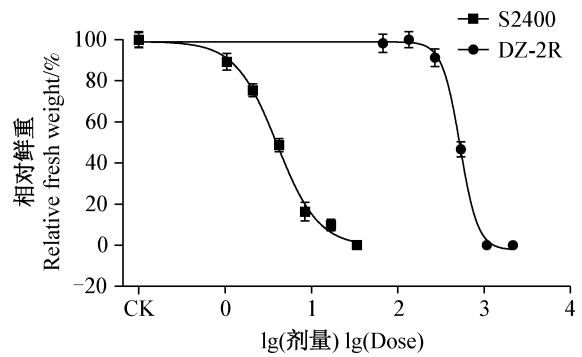


图1 麦瓶草S2400敏感种群和DZ-2R抗性种群在苯磺隆处理下的相对鲜重

Fig. 1 Relative fresh weight of S2400 sensitive population and DZ-2R resistant population of *Silene conoidea* under tribenuron-methyl treatment

图中数据为平均数±标准差。Data are mean±SD.

### 2.2 麦瓶草ALS基因序列分析

麦瓶草DZ-2R抗性种群经PCR扩增获得约2 000 bp的ALS基因片段,针对9个已报道突变位点的序列进行比对分析发现,DZ-2R抗性种群在ALS基因编码区第574位点处存在TGG→TTG的单碱基突变(图2)。该突变引起第574位点处的色氨酸(Trp)被替换为亮氨酸(Leu)。

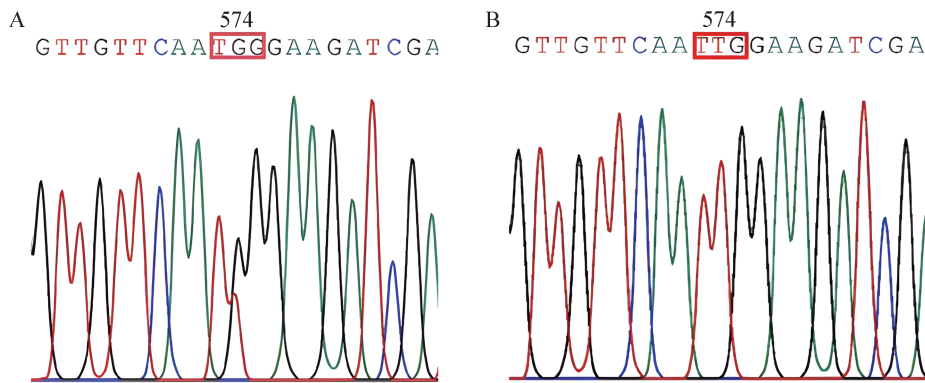


图2 麦瓶草S2400敏感种群(A)和DZ-2R抗性种群(B)的ALS基因第574位点突变比对结果  
Fig. 2 Alignment of the ALS gene sequences at position 574 in the S2400 susceptible population (A) and the DZ-2R resistant population (B) of *Silene conoidea*

### 2.3 麦瓶草ALS基因相对拷贝数和表达量

实时荧光定量PCR检测结果显示,未经任何处理的麦瓶草S2400敏感种群与DZ-2R抗性种群的ALS基因相对拷贝数无显著差异(图3-A)。此外,经过苯磺隆处理后敏感种群和抗性种群的ALS基因相对表达量也无显著差异(图3-B)。这表明DZ-2R抗性种群对苯磺隆的抗性与ALS基因拷贝数和过表达均无关。

### 2.4 离体条件下苯磺隆对麦瓶草ALS活性的影响

在离体条件下,麦瓶草DZ-2R抗性种群和S2400敏感种群的ALS活性平均分别为96.23 μmol/L和73.76 μmol/L,前者是后者的1.30倍。苯磺隆处理后S2400敏感种群的ALS活性被明显抑制,随着药剂浓度升高,ALS活性呈现迅速下降趋势(图4),苯磺隆对敏感种群的I<sub>50</sub>为10.73 μmol/L;但DZ-2R抗性种群的ALS活性在0~100 μmol/L浓度苯磺隆处理下呈

现平缓下降趋势(图4),苯磺隆对抗性种群的 $I_{50}$ 为 211.50  $\mu\text{mol/L}$ ,是其对S2400敏感种群的19.71倍。

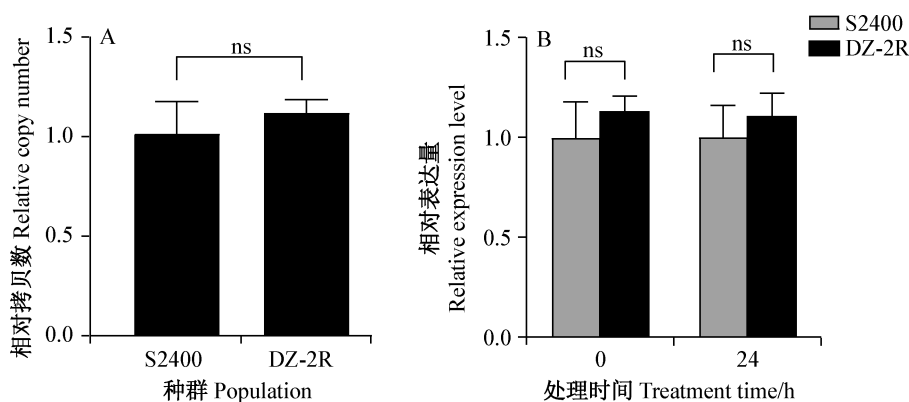


图3 麦瓶草S2400敏感种群和DZ-2R抗性种群ALS基因的相对拷贝数(A)和相对表达量(B)

Fig. 3 Relative copy number (A) and relative expression levels (B) of the *ALS* gene in the S2400 susceptible population and the DZ-2R resistant population of *Silene conoidea*

图中数据为平均数 $\pm$ 标准差。ns表示敏感种群与抗性种群间经Student's *t*检验法检验无显著差异( $P>0.05$ )。Data are mean $\pm$ SD. ns indicates no significant difference between sensitive and resistant populations by Student's *t* test ( $P>0.05$ ).

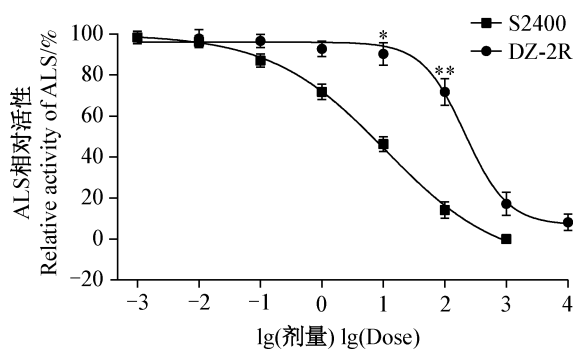


图4 离体条件下麦瓶草S2400敏感种群和DZ-2R抗性种群ALS对苯磺隆的响应

Fig. 4 Response of *ALS* to tribenuron-methyl in the S2400 susceptible population and the DZ-2R resistant population of *Silene conoidea* under *in vitro* conditions

图中数据为平均数 $\pm$ 标准差。\*和\*\*分别表示敏感种群与抗性种群间经Student's *t*检验法检验差异显著( $P<0.05$ 和 $P<0.01$ ) Data are mean $\pm$ SD. \* or \*\* indicates significant differences between sensitive and resistant populations by Student's *t* test ( $P<0.05$  or  $P<0.01$ ).

## 2.5 代谢酶抑制剂对麦瓶草抗苯磺隆的影响

经CYP450抑制剂马拉硫磷预处理后,苯磺隆对麦瓶草DZ-2R抗性种群的 $GR_{50}$ 由527.60 g (a.i.)/ $\text{hm}^2$ 降至245.72 g (a.i.)/ $\text{hm}^2$ ,下降了53.43%,说明CYP450在麦瓶草对苯磺隆的抗性中发挥了作用;经GST抑制剂NBD-Cl预处理后,苯磺隆对DZ-2R抗性种群的 $GR_{50}$ 降至208.5 g (a.i.)/ $\text{hm}^2$ ,下降了60.48%,说明GST也在麦瓶草对苯磺隆的抗性中发挥了作用(表2)。表明除靶标位点突变外,DZ-2R抗性种群中还可能存在着以代谢解毒为特征的非靶标抗性机制。

## 2.6 麦瓶草DZ-2R种群的交互抗性和多抗性

麦瓶草DZ-2R抗性种群对同为ALS抑制剂的甲基二磺隆、双氟磺草胺以及双草醚在田间推荐剂量下的敏感性降低,鲜重防效均小于10%,表明麦瓶草DZ-2R抗性种群对上述除草剂存在交互抗性(表3)。但在田间推荐剂量的双唑草酮和唑草酮处理下,DZ-2R抗性种群的生长被完全抑制(表3),表明麦瓶草DZ-2R抗性种群对这两种除草剂无抗性。

表2 代谢酶抑制剂预处理后麦瓶草S2400敏感种群和DZ-2R抗性种群对苯磺隆的敏感性

Table 2 Sensitivity of the S2400 susceptible population and DZ-2R resistant population of *Silene conoidea* to tribenuron-methyl following pretreatment with metabolic enzyme inhibitors

种群 Population	$GR_{50}$ /(g (a.i.)/ $\text{hm}^2$ )		
	苯磺隆 Tribenuron-methyl	马拉硫磷+苯磺隆 Malathion+tribenuron-methyl	NBD-Cl+苯磺隆 NBD-Cl+tribenuron-methyl
S2400	3.99 $\pm$ 0.28	2.64 $\pm$ 1.25	3.81 $\pm$ 1.69
DZ-2R	527.60 $\pm$ 5.39	245.72 $\pm$ 4.96	208.50 $\pm$ 5.77

表中数据为平均数 $\pm$ 标准差。Data are mean $\pm$ SD.

表3 不同除草剂对麦瓶草种群地上部分的鲜重防效

Table 3 Fresh weight control effect of different *Silene conoidea* populations with different herbicides treatment

除草剂 Herbicide	作用位点 Target	剂量 Does/(g (a.i.)/hm <sup>2</sup> )	鲜重防效 Fresh weight control effect/%	
			S2400	DZ-2R
甲基二磺隆 Mesosulfuron-methyl	ALS	4.5	59.40±3.36	3.73±1.41
		9.0	100.00±0.00	2.85±1.93
		18.0	100.00±0.00	4.17±1.41
双氟磺草胺 Florasulam	ALS	1.5	100.00±0.00	4.20±1.71
		3.0	100.00±0.00	5.31±1.16
		9.0	100.00±0.00	6.10±1.94
双草醚 Bispyribac-sodium	ALS	13.5	71.83±5.45	6.01±1.87
		27.0	100.00±0.00	9.03±2.59
		54.0	100.00±0.00	14.77±3.43
双唑草酮 Bipyrazone	HPPD	15.0	100.00±0.00	100.00±0.00
		30.0	100.00±0.00	100.00±0.00
		60.0	100.00±0.00	100.00±0.00
唑草酮 Carfentrazone-ethyl	PPO	13.5	100.00±0.00	100.00±0.00
		27.0	100.00±0.00	100.00±0.00
		54.0	100.00±0.00	100.00±0.00

ALS: 乙酰乳酸合成酶; HPPD: 对羟基苯丙酮酸双加氧酶; PPO: 原卟啉原氧化酶。表中数据为平均数±标准差。ALS: Acetolactate synthase; HPPD: 4-hydroxyphenylpyruvate dioxygenase; PPO: protoporphyrinogen oxidase. Data are mean±SD.

### 3 讨论

ALS抑制剂类除草剂容易驱动杂草产生抗性,在连续施用3至5年后便可导致杂草种群产生抗性(张朝贤等,2009;Powles & Yu,2010)。本研究结果表明,麦瓶草DZ-2R抗性种群对苯磺隆的抗性水平是S2400敏感种群的132.23倍,采集该种群的麦田中苯磺隆连续施用已超过10年。为了研究麦瓶草DZ-2R抗性种群可能的靶标抗性机制,分别扩增比对两个种群的靶标ALS基因序列,发现DZ-2R抗性种群ALS基因第574位氨基酸位点发生色氨酸(Trp)到亮氨酸(Leu)的点突变(W574L)。在小麦田中,荠菜(张乐乐,2018)和猪殃殃(王红春等,2020)均发现ALS基因发生了W574L突变,但其ALS对苯磺隆的敏感性降低幅度有所不同,而且未有直接证据表明ALS总催化活性与杂草生物型存在直接关系(Zhao et al.,2019;Sun ZH et al.,2024)。Sun PL et al.(2024)研究发现,稗*Echinochloa crus-galli* AH-R抗性种群发生了W574L突变,其ALS活性是敏感种群的59.7倍,异源表达含W574L突变的ALS蛋白后稗对五氟磺草胺的敏感性显著降低。

ALS的W574L突变使其空间构象发生变化,导致靶标酶与除草剂之间的结合受损或减弱,而且底

物通道的结构也会相应发生改变(Duggleby et al.,2008)。这两种变化协同使除草剂活性降低,最终导致W574L突变体对ALS抑制剂类除草剂表现出抗性。在田紫草*Lithospermum arvense*(Wang et al.,2019)、猪殃殃(Deng et al.,2019)、播娘蒿(Deng et al.,2017)中W574L突变的生物型对5种ALS抑制剂类除草剂都产生了高水平抗性。除了靶标位点突变外,杂草对除草剂产生抗性还可能与靶标基因拷贝数增加或过量表达有关,这在稗属*Echinochloa*杂草(Panozzo et al.,2021)和马唐*Digitaria sanguinalis*(Wang et al.,2023)中已有相关报道。然而,本研究并未在麦瓶草DZ-2R抗性种群中发现ALS基因表达量或拷贝数方面的显著变化,其抗性形成可能依赖于其他机制。ALS基因不同位点的突变可能导致抗性敏感生物型间ALS总催化活性存在差异(Yu et al.,2010)。结合本研究麦瓶草DZ-2R抗性种群和S2400敏感种群的ALS离体活性测定结果,推测可能与其特定的ALS突变类型密切相关,但其分子基础仍有待于通过进一步的晶体结构解析加以阐明。

马拉硫磷和NBD-Cl常被用作CYP450和GST参与除草剂代谢抗性的检测(张静等,2024),本研究采用马拉硫磷和NBD-Cl对麦瓶草进行预处理后,

苯磺隆对麦瓶草 DZ-2R 抗性种群的 GR<sub>50</sub> 分别降低了 53.43% 和 60.48%, 表明 DZ-2R 抗性种群存在代谢酶 CYP450 和 GST 解毒作用导致的非靶标抗性机制。王楠(2022)在牛繁缕中已验证 *CYP86A206* 基因对苯磺隆具有代谢功能。此外, Xiang et al.(2006)在酵母中异源表达的小麦 *CYP71C6v1* 基因同样参与了对苯磺隆的代谢。袁自成(2022)也发现 *BnGST78* 和 *BnGST86* 基因的过表达可显著缓解了甜菜 *Beta vulgaris* 在苯磺隆处理后的生长抑制作用。上述研究结果均表明 CYP450 和 GST 在杂草对苯磺隆的解毒过程中发挥着重要作用。

在除草剂的长期选择压力下, 植物可能进化出多种抗性机制, 以增强其在受胁迫环境中的适应性和繁殖优势(Torra et al., 2021; Damalas & Koutroubas, 2024; Riechers et al., 2024)。在对 ALS 抑制剂产生抗性的杂草种群中非靶标抗性机制与靶标抗性机制可能同时存在, 例如反枝苋 *Amaranthus retroflexus* (Cao et al., 2021)、狗尾草 *Setaria viridis* (Lan et al., 2024) 以及升马唐 *Digitaria ciliaris* (Yang et al., 2023) 等杂草中两种抗性机制均存在。为延缓麦瓶草种群中多种抗性机制的演化及抗性种群的扩散, 在生产中要避免单一药剂长期连续使用, 应选择不同作用机理的除草剂如双唑草酮、唑草酮等轮换使用及科学混用。

### 参 考 文 献 (References)

- Cao Y, Wei SH, Huang HJ, Li WY, Zhang CX, Huang ZF. 2021. Target-site mutation and enhanced metabolism confer resistance to thifensulfuron-methyl in a multiple-resistant redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*) population. *Weed Science*, 69(2): 161-166
- Cheng P, Guo X, Xin XL, Tong JY, Jie MH, Guo MY, Hao XN, Yuan WW, Li Q, Wang BT. 2024. Disease resistance evaluation and molecular detection of resistance genes of 83 Xinong wheat varieties (lines). *Journal of Plant Protection*, 51(1): 237-248 (in Chinese) [程蓬, 郭璇, 辛秀丽, 全嘉垚, 鲜慕华, 郭梦莹, 郝肖娜, 元魏魏, 李强, 王保通. 2024. 83 份西农系小麦品种(系)抗性鉴定及抗病基因分子检测. *植物保护学报*, 51(1): 237-248]
- Damalas CA, Koutroubas SD. 2024. Herbicide resistance evolution, fitness cost, and the fear of the superweeds. *Plant Science*, 339: 111934
- Deng W, Yang Q, Zhang YZ, Jiao HT, Mei Y, Li XF, Zheng MQ. 2017. Cross-resistance patterns to acetolactate synthase (ALS)-inhibiting herbicides of flixweed (*Descurainia sophia* L.) conferred by different combinations of ALS isozymes with a Pro-197-Thr mutation or a novel Trp-574-Leu mutation. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 136: 41-45
- Deng W, Di YJ, Cai JX, Chen YY, Yuan SZ. 2019. Target-site resistance mechanisms to tribenuron-methyl and cross-resistance patterns to ALS-inhibiting herbicides of catchweed bedstraw (*Galium aparine*) with different ALS mutations. *Weed Science*, 67(2): 183-188
- Duggleby RG, McCourt JA, Guddat LW. 2008. Structure and mechanism of inhibition of plant acetohydroxyacid synthase. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(3): 309-324
- Gabrys AM, Dietrich CH, Trivellone V. 2025. Inferring tripartite associations of vector-borne plant pathogens using a next-generation sequencing approach. *Pathogens*, 14(1): 74
- Gao XX, Li M, Gao ZJ, Fang F, Zhang YL, Qi JS. 2014. Determination of flixweed (*Descurainia sophia*) resistance to tribenuron-methyl in Shandong Province. *Journal of Plant Protection*, 41(3): 373-378 (in Chinese) [高兴祥, 李美, 高宗军, 房锋, 张悦丽, 齐军山. 2014. 山东省小麦田播娘蒿对苯磺隆的抗性测定. *植物保护学报*, 41(3): 373-378]
- Han HP, Yu Q, Purba E, Li M, Walsh M, Friesen S, Powles SB. 2012. A novel amino acid substitution Ala-122-Tyr in *ALS* confers high-level and broad resistance across ALS-inhibiting herbicides. *Pest Management Science*, 68(8): 1164-1170
- Han YJ, Meng ZW, Wu J, Zhang Y, Zhou FY. 2023. Resistance of Chinese sprangletop *Leptochloa chinensis* to cyhalofop-butyl and metamifop in rice fields in Anhui Province and its possible molecular mechanism. *Journal of Plant Protection*, 50(4): 1089-1095 (in Chinese) [韩云静, 孟紫为, 武健, 张勇, 周凤艳. 2023. 安徽省稻田千金子对氰氟草酯和唑啉草胺的抗性及其靶标分子机制. *植物保护学报*, 50(4): 1089-1095]
- Heap IM. 2025. The international herbicide-resistant weed database. <http://www.weedscience.org>. (2025-06-01)
- Liu J, Fang JP, Dong LY. 2020. Analysis of the resistance level and its mechanism of barnyard grass *Echinochloa oryzoides* population HJHL-715 to penoxsulam. *Journal of Plant Protection*, 47(1): 197-204 (in Chinese) [刘健, 房加鹏, 董立尧. 2020. 稻稗 HJHL-715 种群对五氟磺草胺的抗药性水平及抗性机理分析. *植物保护学报*, 47(1): 197-204]
- Liu JL, Wang JX, Liu WT, Jin T, Li XF, Bi YL. 2011. Resistance level of *Capsella bursa-pastoris* to tribenuron-methyl in winter wheat fields in northern China. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 13(4): 347-353 (in Chinese) [刘君良, 王金信, 刘伟堂, 金涛, 李小芳, 毕亚玲. 2011. 中国北方部分地区麦田荠菜对苯磺隆的抗性水平. *农药学报*, 13(4): 347-353]
- Lan YN, Cao Y, Sun Y, Wang RL, Huang ZF. 2024. Enhancing the tolerance of a green foxtail biotype to mesotrione via a cytochrome P450-mediated herbicide metabolism. *Agronomy*, 14(10): 2399
- Ma H, Wang YC, Sun Y, Gao H, Tao B, Han YJ. 2024. Advances in

- non-target resistance mechanisms of weeds to nine kinds of commonly used herbicides with different mechanisms of action. *Plant Protection*, 50(1): 15–23 (in Chinese) [马红, 王月超, 孙莹, 高红, 陶波, 韩玉军. 2024. 杂草对9类常用不同作用机制除草剂的非靶标抗性机制研究进展. *植物保护*, 50(1): 15–23]
- Panozzo S, Mascanzoni E, Scarabel L, Milani A, Dalazen G, Merotto AJ, Tranel PJ, Sattin M. 2021. Target-site mutations and expression of ALS gene copies vary according to *Echinochloa* species. *Genes*, 12(11): 1841
- Peng XG, Wang JX, Liu JL, Yang JH. 2009. Mechanism of resistance to tribenuron-methyl in a resistant biotype of *Galium aparine*. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 11(2): 191–196 (in Chinese) [彭学岗, 王金信, 刘君良, 杨纪辉. 2009. 麦田抗性生物型猪殃殃对苯磺隆的抗性机制. *农药学报*, 11(2): 191–196]
- Powles SB, Yu Q. 2010. Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology*, 61: 317–347
- Riechers DE, Soltani N, Chauhan BS, Concepcion JCT, Geddes CM, Jugulam M, Kaundun SS, Preston C, Wuerrfel RJ, Sikkema PH. 2024. Herbicide resistance is complex: a global review of cross-resistance in weeds within herbicide groups. *Weed Science*, 72(5): 465–486
- Sun PL, Niu LL, He PF, Yu HY, Chen JC, Cui HL, Li XJ. 2024. Trp-574-Leu and the novel Pro-197-His/Leu mutations contribute to penoxsulam resistance in *Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv. *Frontiers in Plant Science*, 15: 1488976
- Sun ZH, Cong JN, Cao WL, Yuan G, Meng Z, Wang S, Li CJ, Teng CH. 2024. A205V, D376E, W574L, S653T, and S653N substitutions in acetohydroxy acid synthase from *Amaranthus retroflexus* L. show different functional impacts on herbicide resistance. *Agronomy*, 14(9): 2148
- Tanveer A, Javaid MM, Abbas RN, Ali HH, Nazir MQ, Balal RM, Shahid MA. 2017. Germination ecology of catchfly (*Silene conoidea*) seeds of different colors. *Planta Daninha*, 35: e017152429
- Torra J, Osuna MD, Merotto A, Vila-Aiub M. 2021. Editorial: multiple herbicide-resistant weeds and non-target site resistance mechanisms: a global challenge for food production. *Frontiers in Plant Science*, 12: 763212
- Vázquez-García JG, de Portugal J, Torra J, Osuna MD, Palma-Bautista C, Cruz-Hipólito HE, De Prado R. 2022. Comparison between the mechanisms of Clearfield® wheat and *Lolium rigidum* multiple resistant to acetyl CoA carboxylase and acetolactate synthase inhibitors. *Environmental Pollution*, 306: 119438
- Wang HC, Chen JM, Gu T, Wang K, Tao Y, Lou YL. 2022. Resistance of *Galium aparine* to tribenuron-methyl and its resistance mechanism in wheat fields in Jiangsu Province. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 36(12): 2374–2380 (in Chinese) [王红春, 陈俊敏, 谷涛, 王可, 陶园, 娄远来. 2022. 江苏省麦田猪殃殃对苯磺隆的抗性水平及靶标抗性机理研究. *核农学报*, 36(12): 2374–2380]
- Wang N. 2022. Study on metabolic function of P450 gene *CYP86A206* to tribenuron-methyl in *Myosoton aquaticum* (L.) Moench. Master thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University (in Chinese) [王楠. 2022. 牛繁缕P450s基因 *CYP86A206* 对苯磺隆的代谢功能研究. 硕士学位论文. 泰安: 山东农业大学]
- Wang Q, Ge LA, Zhao N, Zhang LL, You LD, Wang DD, Liu WT, Wang JX. 2019. A Trp-574-Leu mutation in the acetolactate synthase (ALS) gene of *Lithospermum arvense* L. confers broad-spectrum resistance to ALS inhibitors. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 158: 12–17
- Wang RL, Sun Y, Lan YN, Wei SH, Huang HJ, Li XJ, Huang ZF. 2023. ALS gene overexpression and enhanced metabolism conferring *Digitaria sanguinalis* resistance to nicosulfuron in China. *Frontiers in Plant Science*, 14: 1290600
- Wu CX, Liu WT, Lu XT, Ma SZ, Kong FH, Wang JX. 2016. Resistance of three kinds of broadleaved weeds in wheat field to tribenuron-methyl in Henan Province. *Journal of Triticeae Crops*, 36(9): 1264–1268 (in Chinese) [吴翠霞, 刘伟堂, 路兴涛, 马士仲, 孔繁华, 王金信. 2016. 河南省3种麦田阔叶杂草对苯磺隆的抗性. *麦类作物学报*, 36(9): 1264–1268]
- Wu XH, Wang JX, Liu WT, Guo HJ, Cui XY, Chen YB. 2011. Resistance of *Lithospermum arvense* to tribenuron-methyl in winter wheat fields in part of Shandong Province. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 13(6): 597–602 (in Chinese) [吴小虎, 王金信, 刘伟堂, 郭鹤久, 崔夕英, 陈业兵. 2011. 山东省部分市县麦田杂草麦家公 *Lithospermum arvense* 对苯磺隆的抗药性. *农药学报*, 13(6): 597–602]
- Xiang WS, Wang XJ, Ren TR. 2006. Expression of a wheat cytochrome P450 monooxygenase cDNA in yeast catalyzes the metabolism of sulfonylurea herbicides. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 85(1): 1–6
- Yang Q, Zhu JL, Yang X, Wei T, Lv M, Li YF. 2023. Ile-1781-Leu target mutation and non-target-site mechanism confer resistance to acetyl-CoA carboxylase-inhibiting herbicides in *Digitaria ciliaris* var. *chrysolephara*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 71(21): 7988–7995
- Young CS, Paveley ND, Vaughan TB, Thomas JM, Lockley KD. 2003. Predicting epidemics of yellow rust (*Puccinia striiformis*) on the upper canopy of wheat from disease observations on lower leaves. *Plant Pathology*, 52(3): 338–349
- Yu Q, Shane Friesen LJ, Zhang XQ, Powles SB. 2004. Tolerance to acetolactate synthase and acetyl-coenzyme A carboxylase inhibiting herbicides in *Vulpia bromoides* is conferred by two co-existing resistance mechanisms. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 78(1): 21–30
- Yu S, Li MY, Hu MM, Lian L, Jin T, Peng XG, Chen XT, Wang JX, Liu WT, Wang HZ. 2024. Herbicidal characteristics of herbicide-

- bipyrazone in wheat fields. *Journal of Plant Protection*, 51(4): 875–881 (in Chinese) [于硕, 李明宇, 胡萌萌, 连磊, 金涛, 彭学岗, 陈秀涛, 王金信, 刘伟堂, 王恒智. 2024. 小麦田除草剂双唑草酮的作用特性. *植物保护学报*, 51(4): 875–881]
- Yu ZH, Wen X, Xi Z. 2010. Insight into herbicide resistance of W574L mutant *Arabidopsis thaliana* acetohydroxyacid synthase: molecular dynamics simulations and binding free energy calculations. *Science China Chemistry*, 53(1): 91–102
- Yuan ZC. 2022. Gene screening of glutathione transferase and study on the non-target-site-based resistance under tribenuron-methyl stress in *Brassica napus*. Master thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University (in Chinese) [袁自成. 2022. 苯磺隆胁迫下的油菜 GST 基因筛选与非靶标抗性研究. 硕士学位论文. 南京: 南京农业大学]
- Zengin G, Mahomoodally MF, Aktumsek A, Ceylan R, Uysal S, Mocan A, Yilmaz MA, Picot-Allain CMN, Ćirić A, Glamočlija J, et al. 2018. Functional constituents of six wild edible *Silene* species: a focus on their phytochemical profiles and bioactive properties. *Food Bioscience*, 23: 75–82
- Zhang CX, Ni HW, Wei SH, Huang HJ, Liu Y, Cui HL, Sui BF, Zhang M, Guo F. 2009. Current advances in research on herbicide resistance. *Scientia Agricultura Sinica*, 42(4): 1274–1289 (in Chinese) [张朝贤, 倪汉文, 魏守辉, 黄红娟, 刘延, 崔海兰, 隋标峰, 张猛, 郭峰. 2009. 杂草抗药性研究进展. *中国农业科学*, 42(4): 1274–1289]
- Zhang J, Guo J, Kong LW, Yang L, Zheng Y, Tao B. 2024. Synergistic effect of metabolic enzyme inhibitor PX on barnyardgrass control. *Journal of Plant Protection*, 51(3): 731–740 (in Chinese) [张静, 郭静, 孔令伟, 杨柳, 郑燕, 陶波. 2024. 代谢酶抑制剂PX对除草剂防除稗草的增效作用. *植物保护学报*, 51(3): 731–740]
- Zhang L, Yao HQ, Wu YP, Guo MM, Yu KL, Qiu CM, Zhang H. 2015. Observation of chromosome number and karyotype analysis of *Silene conoidea* L. *Journal of Dezhou University*, 31(4): 80–83 (in Chinese) [张雷, 姚洪庆, 吴允鹏, 郭明明, 于凯丽, 仇春梅, 张红. 2015. 麦瓶草的染色体数目观察及核型分析. *德州学院学报*, 31(4): 80–83]
- Zhang LL. 2018. Molecular mechanism of resistance to tribenuron-methyl in Shepherd's purse (*Capsella bursa-pastoris*) from wheat fields. PhD thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University (in Chinese) [张乐乐. 2018. 麦田杂草荠菜(*Capsella bursa-pastoris*)对苯磺隆抗性分子机制的研究. 博士学位论文. 泰安: 山东农业大学]
- Zhao N, Yan YY, Luo YL, Zou N, Liu WT, Wang JX. 2019. Unraveling mesosulfuron-methyl phytotoxicity and metabolism-based herbicide resistance in *Alopecurus aequalis*: insight into regulatory mechanisms using proteomics. *Science of the Total Environment*, 670: 486–497

(责任编辑: 李美娟)