

玉米抗烟嘧磺隆基因研究进展

王浩宇, 刘庆志, 张永中

(山东农业大学农学院, 山东 泰安 271018)

摘要: 我国于20世纪90年代初期开始推广烟嘧磺隆, 作为高效、广谱的磺酰脲类除草剂, 大量应用于玉米苗后杂草防治。多年生产实践发现, 烟嘧磺隆会对部分玉米品种产生一定药害, 从而造成玉米产量下降。挖掘并应用玉米抗烟嘧磺隆基因, 培育抗除草剂新品种, 是解决药害问题的最有效方法。本文概述烟嘧磺隆的除草、选择及解毒机制, 不同玉米品种对烟嘧磺隆抗性差异, 对玉米抗烟嘧磺隆基因的遗传机制、基因定位和克隆及不同单倍型等进展进行系统阐述, 加快抗性基因的应用进程, 推进抗除草剂新品种培育, 保障我国玉米生产安全。

关键词: 玉米; 烟嘧磺隆; 抗性基因; 遗传机制

中图分类号: S435.131

文献标识码: A

Research Advances of the Resistance Gene to Nicosulfuron in Maize

WANG Hao-yu, LIU Qing-zhi, ZHANG Yong-zhong

(Agricultural College, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China)

Abstract: Nicosulfuron has been widely applied in China since the early 1990s, which was used as an efficient, broad-spectrum sulfonylurea maize herbicide at seedling stage. However, recent reports indicate that nicosulfuron is genotype dependent, it causes serious injuries to some maize varieties, which can result in a reduction of maize grain yield. The most effective way to solve the problem is to discover and apply the resistance gene of nicosulfuron in maize, which could cultivate new varieties of herbicide resistance. In this review, we expound the development of the weed control, selection, detoxification mechanism and the resistance differences of different maize varieties to nicosulfuron. Meanwhile, we focus on systematic summary and explanation of the progress of genetic mechanism, gene localization, cloning and different haplotypes of resistance to nicosulfuron in maize. That will help us accelerate the process of the application of resistance genes and the herbicide resistance varieties breeding, which would ensure the safety of maize production in China.

Key words: Maize; Nicosulfuron; Resistance gene; Genetic mechanism

玉米(*Zea mays* L.)是我国第一大粮食作物^[1], 其稳产和增产对保障国家粮食安全具有重要意义。杂草是影响作物产量的重要因素之一, 不但会与其争夺光照、水分和营养物质, 还会促进病虫害的传播^[2], 目前杂草控制仍以化学除草为主。玉米田苗后除草剂种类繁多, 有三氮苯类除草剂、植物激素类除草剂和磺酰脲类除草剂等类型^[3]。其中, 磺酰脲

类除草剂烟嘧磺隆(Nicosulfuron)具有高效性、广谱性和选择性强的特点, 对玉米田中发生的多数1年生禾本科杂草、部分阔叶杂草及部分莎草科杂草具有较好防治效果^[4]。随着其使用年限和面积的不断增长, 玉米生产中频繁出现由烟嘧磺隆导致的药害^[5], 其中, 大部分爆裂玉米、鲜食玉米对烟嘧磺隆表现敏感, 一些普通玉米杂交种和自交系如登海9号、泰13系和3841等也对烟嘧磺隆敏感。目前我国玉米品种存在烟嘧磺隆药害加重的趋势^[6]。玉米一旦产生药害, 其心叶基部便会褪绿, 不能正常抽出, 叶片皱缩扭曲, 主茎不能正常伸长, 雌穗小, 严重影响玉米产量^[7]。因此, 挖掘抗烟嘧磺隆基因, 培育玉米抗性品种是减轻或避免除草剂药害最经济有效的途径。本文通过阐述烟嘧磺隆作用机理, 分析目前玉

录用日期: 2022-09-26

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(31601320)、泰山产业英才(高效生态农业产业创新类)

作者简介: 王浩宇(1999-), 山东潍坊人, 本科, 主要从事农学专业研究。E-mail: 76470477@qq.com

张永中为本文通信作者。E-mail: zhangyz@sdaa.edu.cn

米对烟嘧磺隆抗性遗传研究进展,为选育抗烟嘧磺隆玉米新品种和保障玉米安全生产提供参考。

1 烟嘧磺隆的作用机理

1.1 烟嘧磺隆的除草机制

烟嘧磺隆被植物吸收后,会通过杂草的木质部导管和韧皮部筛管运输到各个部位。烟嘧磺隆是乙酰乳酸合成酶(ALS)的抑制剂,ALS 不仅能专一高效

地催化丙酮酸转化为 α -乙酰乳酸,用于合成亮氨酸(Leu)和缬氨酸(Val),还可催化 α -丁酮酸与丙酮酸合成 α -乙酰- α -羟基丁酸,最终合成异亮氨酸(Ile)。因此,烟嘧磺隆可通过对ALS的抑制作用,阻断支链氨基酸的生物合成,阻碍细胞分裂等生理过程(图1),使杂草心叶变黄、叶梢变紫,最终整株变为赤褐色后枯死^[8,9]。

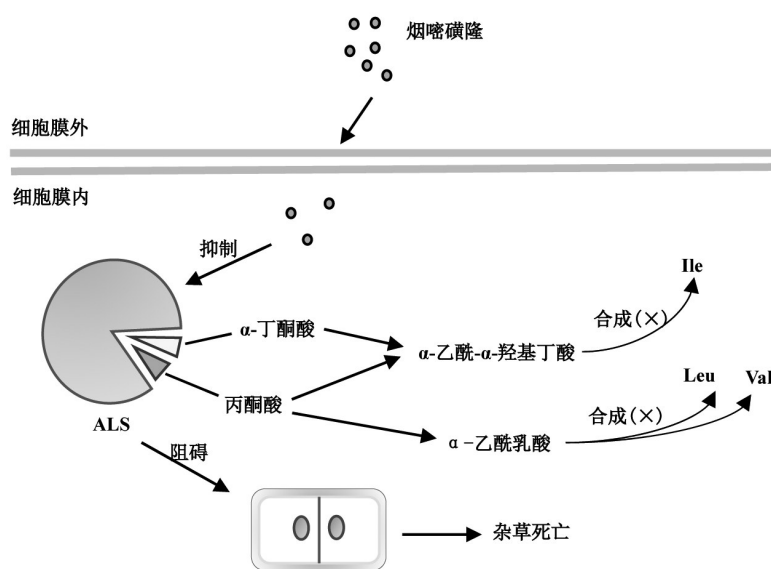


图1 烟嘧磺隆的除草机制

Fig.1 Herbicidal mechanism of nicosulfuron

1.2 烟嘧磺隆的选择机制

不同除草剂具有不同选择机制,其选择机制因植物解毒能力、抗性基因及药剂吸收与转运机制的差异而不同^[10-14]。研究表明,烟嘧磺隆的选择机制是由植物对其代谢能力的差异而决定^[15]。单子叶植物如小麦、玉米等作物对磺酰脲类除草剂的代谢解毒能力强,此类除草剂分解产物很快与葡萄糖缀合而形成无害代谢产物;双子叶植物如棉花、大豆等代谢这类除草剂的能力很弱,导致烟嘧磺隆难以被分解而易受毒害^[16,17]。因此,棉花、大豆等双子叶植物对烟嘧磺隆更敏感,在生产实践中很少利用烟嘧磺隆作为这类作物的除草剂。

1.3 烟嘧磺隆的解毒机制

在烟嘧磺隆的解毒过程中,细胞色素P450单加氧酶(CYP450)和谷胱甘肽-S-转移酶(GSTs)两种酶系统起着重要作用^[18-20]。CYP450 是一类广泛分布于植物体内的代谢酶系,可通过催化除草剂化合物芳基羟基化、N-脱烷基化和环甲基羟基化等反应,使其极性增强,活性下降,降低其对植物的毒害^[21-23]。目前,多个与P450蛋白代谢型除草剂代谢

相关基因已经被分离、克隆并应用,在玉米中相关基因研究甚少。前人研究发现,在大豆、水稻等作物中导入抗性基因,能显著提高其对烟嘧磺隆等除草剂的抗性,如在大豆中转入犬牙草 *P450-N-Z1* 基因,植株会显著地提高对烟嘧磺隆、嘧啶磺隆和2,4-二氯苯氧乙酸的耐受性^[24]。过表达 *CYP81A10v7* 基因的水稻对氯磺隆具有高度抗性,对氯甲苯隆和氟乐灵也具有中等抗性^[25]。与非转基因水稻相比,转入 *CYP1A1*、*CYP2B6* 和 *CYP2C19* 基因的水稻对除草剂莠去津、异丙甲草胺、氟草敏以及三者混合物的耐受性显著增强^[26]。GSTs 是一类庞大多功能基因家族,可催化谷胱甘肽(GSH)与烟嘧磺隆发生缀合,形成无毒大分子缀合物,保护植物细胞免受氧化胁迫的伤害。Shimabukuro 等在1970年报道玉米GSTs可通过催化阿特拉津与GSH共轭反应来保护玉米免受除草剂危害^[27]。玉米GSTs基因在转基因小麦和水稻中表达可以增强两者对除草剂的抗性^[28,29]。

植物体内的一些抗氧化酶如超氧化物歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶等也参与了烟嘧磺隆的解毒代谢^[30]。玉米在苗期会通过上调体内抗氧化酶基

因表达量和提高抗氧化酶活性来提高清除活性氧(ROS)能力^[31],减少烟嘧磺隆胁迫下玉米幼苗中超氧阴离子和过氧化氢积累量^[32],缓解烟嘧磺隆对脂质和蛋白质的破坏,减轻烟嘧磺隆药害。此外,小麦体内抗氧化酶活性的增加也在一定程度上缓解了喷施除草剂后产生的ROS对细胞的损伤^[33]。

研究表明,C₄光合酶活性大小及其关键基因表达差异也与玉米对烟嘧磺隆抗性密切相关^[34,35]。烟嘧磺隆抗性玉米自交系NT在喷施烟嘧磺隆后,其磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)和NADP-苹果酸脱氢酶(NADP-MDH)等光合酶活性显著高于敏感性玉米自交系NS,且烟嘧磺隆显著促进了NT中NADP-MDH基因的转录水平,但在NS中NADP-MDH基因的表达量与对照相比增加不明显。因此,植物的代谢解毒能力是多种解毒酶协同作用的结果,烟嘧磺隆能否对作物产生毒害与植物代谢解毒能力的强弱密切相关。

2 不同玉米品种对烟嘧磺隆的抗性差异研究

生产中不同玉米地块出现的烟嘧磺隆药害程度不同,这种差异是由品种遗传背景、喷药时期、环境条件及施用方法等因素的综合作用结果,其中遗传背景是最为重要的影响因素。由于不同类型玉米遗传背景不同,导致其对烟嘧磺隆的抗性差异较大^[36]。不同类型玉米对烟嘧磺隆的抗性由强到弱的顺序依次为马齿型>硬粒型>一般型>普甜型>爆裂型^[37,38]。因此,马齿型玉米杂交种大多对烟嘧磺隆抗性较强^[39],甜玉米对烟嘧磺隆的抗性较弱^[40,41],且随着甜度提高,抗性也随之减弱^[42,43]。另外,生育时期的不同也影响着玉米对烟嘧磺隆的抗性。玉米在2叶期前和6叶期后对烟嘧磺隆较为敏感,施药容易产生药害,但在3~5叶期时,玉米对烟嘧磺隆抗性较强,这个阶段是最佳喷药时期^[44]。作物对烟嘧磺隆的抗性除了与其遗传背景和生育时期显著相关外,还与温度、湿度和光照条件等环境因素有关^[45]。不同玉米品种在温度适宜条件下药害减轻,而在温度较低或较高时药害加重。此外,较高的空气湿度也有助于玉米药害的产生。

3 玉米抗烟嘧磺隆的遗传研究

3.1 玉米抗烟嘧磺隆的遗传机制

不同玉米品种的抗除草剂差异主要由相关抗性基因决定,因此对抗性基因的挖掘及作用机理的研究有利于深入了解玉米对烟嘧磺隆的抗性机制。从

20世纪90年代烟嘧磺隆推广应用以来,在玉米抗烟嘧磺隆遗传机制方面就有许多报道。Kang用烟嘧磺隆敏感性自交系Mp313E和抗性自交系SC212M杂交,F₁表现为全抗,F₂抗性与敏感性比例为3:1,卡方检验极显著,并用敏感性自交系L668和Mo17验证该结果^[46]。Dowler用Ab18(敏感性)×ZC2451#(P)C3,并回交Ab18构建的群体性状分离为1:1,证明玉米对烟嘧磺隆的抗性是显性单基因遗传^[47]。Pataky等对玉米自交系Cr1×Cr2的F_{3:4}家系喷药后观察其抗性差异,发现抗:分离:敏感的比例为3:2:3,符合孟德尔单基因分离理论,验证自交系Cr1对烟嘧磺隆的抗性受显性基因*Nsf1*控制^[48]。综上所述,目前发现玉米的烟嘧磺隆抗性由核内显性单基因所控制。

3.2 玉米抗烟嘧磺隆的基因定位和克隆进展

近年来,随着遗传连锁分析、组学技术和生物信息学等研究方法的应用,玉米对烟嘧磺隆抗性基因的定位和克隆研究也逐步深入。2008年,Nordby等利用80对均匀覆盖全基因组的SSR标记对玉米自交系Cr1×Cr2的F_{3:4}家系进行多态分析,获得1个位于5S(bin 5.01)染色体上与抗性有关的SSR标记bnlg1382^[49]。史振声等利用1对糯玉米近等基因系及其F₂群体,对烟嘧磺隆抗性基因进行了初步定位,最终将*Nsf1*定位到玉米第5号染色体IDP7704和umc2036两个标记之间(20.3 cM),且该区域内包含玉米抗烟嘧磺隆基因*ben1*^[50]。洪翠萍等对玉米自交系Wny-1、yn-6和(Wny-1/yn-6//yn-6)BC₁群体进行遗传分析,发现yn-6对烟嘧磺隆的敏感性由1对隐性核基因*nsfy*控制,并通过SSR分子标记分析将该基因定位到第5号染色体短臂5.01位置^[51]。胡海军利用烟嘧磺隆抗性沈糯509和烟嘧磺隆敏感性沈糯509组配的F₂代群体,将抗性基因初步定位于5号染色体短臂(bin 5.01)S129和IDP6476标记之间,两个标记之间的遗传距离为2.0 cM^[52]。刘小民等利用BSA结合RNA-seq技术,使用两套不同的F₂群体将玉米对烟嘧磺隆抗性基因定位在5号染色体短臂(chr 5:1.1–15.3 Mb和chr 5:0.5–18.2 Mb)上;进一步对定位区间内的18个基因进行差异表达分析,最终锁定CYP81A9基因为玉米抗烟嘧磺隆候选基因^[53,54]。

研究表明,控制玉米对烟嘧磺隆抗性的基因*Nsf1*位于第5号染色体短臂5.01位置^[55,56],该基因含有细胞色素P450基因家族特征序列^[57]。刘明宏通过克隆中华结缕草的细胞色素P450基因*KC 3-1*,获得了抗烟嘧磺隆和硝磺草酮两种除草剂的转基因水稻。刘程毅将从玉米B73基因组中筛选的与烟嘧磺

隆代谢有关的细胞色素 P450 基因 253 导入水稻体内,获得了抗烟嘧磺隆的转基因水稻,说明 *NsfI* 和细胞色素 P450 基因与烟嘧磺隆抗性高度相关^[58,59]。

3.3 玉米抗烟嘧磺隆基因的不同单倍型研究

NsfI 基因的突变造成了玉米对烟嘧磺隆抗性的降低或者缺失,不同来源的玉米材料在该位点上产生多个突变类型。烟嘧磺隆抗性自交系 B73 中存在 1 对位于第 5 号染色体短臂上的显性等位基因位点 *NsfI*,通过同源序列比对发现,该基因与 1 个水稻 P450 基因序列高度相似。与 B73 不同的是,敏感性自交系 GA209 和 B90 的 DNA 序列插入长度为 392 bp 的 DNA 片段,可能造成玉米自交系细胞色素 P450 等位基因功能性失活,失去对烟嘧磺隆的抗性。刘小民等对不同烟嘧磺隆敏感性自交系的序列比对分析发现,与抗性材料相比,敏感性自交系 HB39 和 HB41 中识别出细胞色素 P450 单加氧酶血红素结合基序“FxxGxxxCxG”,但序列中的 3 个缺失、1 个插入和几个点突变最终降低其对烟嘧磺隆的抗性。

玉米对烟嘧磺隆的抗性还与细胞色素 P450 基因(*CYP*)的突变有关,其中,纯合敏感基因型(*cyp/cyp*)的玉米受药害最严重,杂合基因型(*CYP/cyp*)的玉米受药害程度中等,纯合抗性基因型(*CYP/CYP*)玉米不受药害影响,且会降低麦草畏和其他细胞色素代谢型除草剂的伤害^[60-62]。特异性细胞色素 P450 基因 *CYP8IA9* 的突变会导致玉米对烟嘧磺隆及其他 P450 代谢除草剂的抗性降低。与抗性材料相比,烟嘧磺隆敏感性玉米中发现了该基因的多个突变类型。

4 结论与展望

为了利用烟嘧磺隆抗性基因,解决玉米生产药害问题,前人对玉米喷施烟嘧磺隆后的生理生化特性和烟嘧磺隆的除草、选择及解毒机制进行系统研究,阐述玉米对烟嘧磺隆抗性的形成规律。*CYP450*、*GSTs* 以及许多种类的抗氧化酶协同参与烟嘧磺隆代谢网络的构建,提高玉米对烟嘧磺隆的代谢解毒能力,消除烟嘧磺隆的毒性,使玉米体内的 ALS 无法被抑制,从而保障玉米植株正常生长。

玉米抗烟嘧磺隆的遗传研究表明,玉米对烟嘧磺隆的抗性是由显性单基因 *NsfI* 所控制,并通过基因定位技术将其定位在 5 号染色体短臂 5.01 位置,最终确定 *CYP8IA9* 基因为玉米抗烟嘧磺隆的目的基因。此外,细胞色素 P450 基因突变与抗烟嘧磺隆基因 *NsfI* 不同单倍型变化,都可导致玉米对其抗性的降低或缺失。

前人通过挖掘玉米和中华结缕草中烟嘧磺隆抗

性基因,并在水稻中进行功能验证,但在玉米中对烟嘧磺隆抗性基因进行克隆和功能解析少有报道。有研究表明,*C₄* 光合酶活性及其关键基因表达与玉米对烟嘧磺隆抗性有关,*C₄* 光合酶基因与烟嘧磺隆抗性基因 *NsfI* 的互作目前仍不明确。因此在玉米中对烟嘧磺隆抗性基因研究尚有不足。

针对目前玉米抗烟嘧磺隆基因功能研究较少、分子机制尚不明确的问题,可大量收集玉米抗烟嘧磺隆的种质资源,采用分子生物学、细胞生物学、遗传学、生物信息学等现代生物学研究手段,验证烟嘧磺隆抗性基因的功能和诠释网络调控途径,进一步揭示玉米对烟嘧磺隆的抗性分子机制,为解决生产实践中玉米受烟嘧磺隆药害问题,为培育满足农业生产需求的抗烟嘧磺隆玉米品种奠定良好基础。

参考文献:

- [1] 李少昆,赵久然,董树亭,等. 中国玉米栽培研究进展与展望[J]. 中国农业科学,2017,50(11):1941-1959.
LI S K, ZHAO J R, DONG S T, et al. Advances and prospects of maize cultivation in China[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50 (11): 1941-1959. (in Chinese)
- [2] OERKE E C. Crop losses to pests[J]. Journal of Agricultural Sciences, 2006, 144(1): 31-43.
- [3] 赵德友. 玉米除草剂的种类及使用方法[J]. 农业与技术,2015, 35(24):18.
SUN X M. Types and application methods of maize herbicides[J]. Agriculture and Technology, 2015, 35(24): 18. (in Chinese)
- [4] 黄义召,谢娜,赵孔平,等. 氯吡嘧磺隆与烟嘧磺隆混用对玉米田杂草防除效果及安全性[J]. 中国农学通报,2018,34(35):93-97.
HUANG Y Z, XIE N, ZHAO K P, et al. The mixture of halosulfuron-methyl with nicosulfuron: weed control effect and safety in maize field[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2018, 34(35): 93-97. (in Chinese)
- [5] 李洪姣. 烟嘧磺隆对玉米的安全剂筛选及其作用机制研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学,2016.
- [6] 井秋月,胡超,冯蕾,等. 春玉米对烟嘧磺隆耐性机制的初步研究[C]. 全国农药学科教学科研研讨会,2012.
- [7] 洪翠萍. 玉米烟嘧磺隆敏感性鉴定及基因定位[D]. 济南:山东农业大学,2012.
- [8] SILVA W C, MOURA J G D, OLIVEIRA A B D, et al. Effect of post-emergence application of nicosulfuron in mixture with atrazine for weed control in sweet sorghum[J]. Sugar Tech, 2020, 23: 596-605.
- [9] 刘小民,张宏军,李秉华,等. 安全剂 cyprosulfamide 对烟嘧磺隆的解毒作用[J]. 杂草科学,2014,32(1):87-90.
LIU X M, ZHANG H J, LI B H, et al. Detoxification effect of safener cyprosulfamide in protecting maize from the phytotoxicity of nicosulfuron[J]. Journal of Weed Sciences, 2014, 32(1): 87-90. (in Chinese)
- [10] 谢婧倩. 三类型手性除草剂的对映体选择性[D]. 杭州:浙江大学,2017.
- [11] CHRISTOPHE, DÉLYE, ARNAUD, et al. Molecular mechanisms

- of herbicide resistance[J]. *Weed Science*, 2015, 63(sp1): 91–115.
- [12] 沈常超. 精噁唑禾草灵和双苯噁唑酸及其衍生物防治杂草稻的技术研究[D]. 南宁: 广西大学, 2017.
- [13] 张玉英. 拟南芥糖基转移酶基因 UGT91C1 抗除草剂磺草酮的作用分析[D]. 济南: 山东大学, 2020.
- [14] 刘婷婷. 以抗五氟磺草胺稗为优势种的稻田杂草化学防除技术研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2020.
- [15] KOEPPE M K, BAREFOOT A C, COTTERMAN C D, et al. Basis of selectivity of the herbicide flupyr-sulfuron-methyl in wheat[J]. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 1997, 59(2): 105–117.
- [16] ABIT M J M, AL-KHATIB K, DAVID L, et al. Differential response of grain sorghum hybrids to foliar-applied mesotrione[J]. *Weed Technology*, 2009, 23(1): 28–33.
- [17] DUBELMAN A M, SOLSTEN T R, FUJIWARA H, et al. Metabolism of halosulfuron-methyl by corn and wheat[J]. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, 1997, 45(6): 2314–2321.
- [18] DIMAANO N G, IWAKAMI S. Cytochrome P450-mediated herbicide metabolism in plants: current understanding and prospects[J]. *Pest Management Science*, 2021, 77(1): 22–32.
- [19] FELDMANN K A. Cytochrome P450s as genes for crop improvement[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2001, 4(2): 162–167.
- [20] BARRETT M. Metabolism of herbicides by cytochrome P450 in corn[J]. *Drug Metabol Drug Interact*. 1995, 12(3–4): 299–315.
- [21] MCKINNON, ROSS A. Cytochrome P450 1. multiplicity and function[J]. *Australian Journal of Hospital Pharmacy*, 2000, 30(2): 54–56.
- [22] DIMAANO N G, IWAKAMI S. Cytochrome P450-mediated herbicide metabolism in plants: current understanding and prospects[J]. *Pest Management Science*, 2020, 77(1): 22–32.
- [23] RENAULT H, BASSARD J E, HAMBERGER B, et al. Cytochrome P450-mediated metabolic engineering: current progress and future challenges[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2014, 19: 27–34.
- [24] ZHENG T, YU X, SUN, Y, et al. Expression of a cytochrome P450 gene from bermuda grass *Cynodon dactylon* in soybean confers tolerance to multiple herbicides[J]. *Plants(Basel, Switzerland)*, 2022, 11(7): 949.
- [25] HAN H, YU Q, BEFFA R, et al. Cytochrome P450 *CYP81A10v7* in *Lolium rigidum* confers metabolic resistance to herbicides across at least five modes of action[J]. *Plant Journal*, 2021, 105(1): 79–92.
- [26] KAWAHIGASHI H, HIROSE S, OHKAWA H, et al. Phytoremediation of the herbicides atrazine and metolachlor by transgenic rice plants expressing human *CYP1A1*, *CYP2B6*, and *CYP2C19*[J]. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, 2006, 54(8): 2985.
- [27] SHIMABUKURO R H, FREAR D S, SWANSON H R, et al. Glutathione conjugation. An enzymatic basis for atrazine resistance in corn[J]. *Plant Physiology*, 1971, 47(1): 10–14.
- [28] MILLIGAN A S, DALY A, PARRY M, et al. The expression of a maize glutathione S-transferase gene in transgenic wheat confers herbicide tolerance, both in planta and in vitro[J]. *Molecular Breeding*, 2001, 7(4): 301–315.
- [29] HU T, QÜ X, XIAO G, et al. Enhanced tolerance to herbicide of rice plants by over-expression of a glutathione S-transferase[J]. *Molecular Breeding*, 2009, 24(4): 409–418.
- [30] WU Z X, XU N W, YANG M, et al. Responses of photosynthesis, antioxidant enzymes, and related gene expression to nicosulfuron stress in sweet maize(*Zea mays* L.)[J]. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2022, 29(25): 37248–37265.
- [31] 杨敏, 李向岭, 韩金玲, 等. 烟嘧磺隆胁迫对甜玉米幼苗活性氧积累, 抗氧化系统及相关基因表达的影响[J]. *核农学报*, 2021, 35(9): 2182–2193.
- YANG M, LI X L, HAN J L, et al. Nicosulfuron stress on active oxygen accumulation, antioxidant system and related gene expression in sweet maize seedlings[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2021, 35(9): 2182–2193. (in Chinese)
- [32] WANG J, ZHONG X, ZHU K, et al. Reactive oxygen species, antioxidant enzyme activity, and gene expression patterns in a pair of nearly isogenic lines of nicosulfuron-exposed waxy maize(*Zea mays* L.)[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2018, 25(19): 19012–19027.
- [33] BUONO D D, IOLI G, NASINI L, et al. A comparative study on the interference of two herbicides in wheat and Italian ryegrass and on their antioxidant activities and detoxification rates[J]. *Journal of Agricultural & Food Chemistry*, 2011, 59(22): 12109–12115.
- [34] WANG J, GAO H, GUO Z, et al. Adaptation responses in C_4 photosynthesis of sweet maize(*Zea mays* L.) exposed to nicosulfuron[J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2021, 214: 112096.
- [35] 蒙彦宇. 甜玉米对烟嘧磺隆的耐药性生理机制研究[D]. 秦皇岛: 河北科技师范学院, 2022.
- [36] EBERLEIN C V, ROSOW K M, GEADELMANN J L, et al. Differential tolerance of corn genotypes to DPX-M6316[J]. *Weed Science*, 1989, 37(5): 651–657.
- [37] 张艳刚, 李虎群, 张小龙, 等. 烟嘧磺隆在夏玉米上容易发生药害的原因及对策[J]. *中国植物导刊*, 2010, 30(6): 40–41.
- ZHANG Y G, LI H Q, ZHANG X L, et al. Causes and countermeasures of the harmful effects of nicosulfuron on summer maize[J]. *China Plant Protection*, 2010, 30(6): 40–41. (in Chinese)
- [38] 陶波, 苏少泉, 刘金宇. 农作物对磺酰脲类除草剂耐性的研究[J]. *东北农业大学学报*, 1995(2): 105–110.
- TAO B, SU S Q, LIU J Y, et al. Study on tolerance of crops to sulfonylurea herbicides[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 1995(2): 105–110. (in Chinese)
- [39] DOWLER W. Sensitivity of selected field corn inbreds(*Zea mays*) to nicosulfuron[J]. *Weed Technology*, 1995, 9(4): 779–782.
- [40] O'SULLIVAN J, THOMAS R J, SIKKEMA P H. Sweet corn(*Zea mays*) cultivar tolerance to nicosulfuron[J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 2000, 80(2): 419–423.
- [41] CHOE E, WILLIAMS M M. Expression and comparison of sweet corn *CYP81A9s* in relation to nicosulfuron sensitivity[J]. *Pest Management Science*, 2020, 76(9): 3012–3019.
- [42] REYNOSO M S, ALVAREZ C M, CRUZ L, et al. Research article Genetic damage in Mexican and South American sweet corn varieties due to the herbicides nicosulfuron and topramezone[J]. *Genetics and Molecular Research*, 2019, 18(2).
- [43] PARK H H, LEE D J, KUK Y I. Effects of various environmental conditions on the growth of *Amaranthus patulus* Bertol. and changes of herbicide efficacy caused by increasing temperatures[J].

- Agronomy, 2021, 11(9): 1773–1773.
- [44] 胡超. 春玉米对烟嘧磺隆敏感性的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2011.
- [45] WOOD R J, MITROVIC S M, LIM R P, et al. The influence of reduced light intensity on the response of benthic diatoms to herbicide exposure[J]. Environmental Toxicology & Chemistry, 2016, 35(9): 2252–2260.
- [46] KANG M S. Inheritance of susceptibility to nicosulfuron herbicide in maize[J]. Journal of Heredity, 1993(3): 216–217.
- [47] DOWLER W. Sensitivity of selected field corn inbreds(*Zea mays*) to nicosulfuron[J]. Weed Technology, 1995, 9(4): 779–782.
- [48] PATAKY J K, NORDBY J N, WILLIAMS M, et al. Inheritance of cross-sensitivity in sweet corn to herbicides applied postemergence [J]. Journal of the American Society for Horticulturalence, 2006, 131(6): 744–751.
- [49] NORDBY J N, WILLIAMS M M, II, PATAKY J K, et al. A common genetic basis in sweet corn inbred Cr1 for cross sensitivity to multiple cytochrome P450–metabolized herbicides[J]. Weed Science, 2008, 56(3): 376–382.
- [50] 史振声, 胡海军, 李致闻. 用近等位基因系进行糯玉米抗烟嘧磺隆的基因定位[C]. 2012年全国玉米遗传育种学术研讨会暨新品种展示观摩会论文及摘要集, 2012.
- [51] 洪翠萍, 韩帅, 张彦军, 等. 玉米烟嘧磺隆敏感基因的遗传分析及基因定位[J]. 华北农学报, 2012, 27(4): 149–152.
- HONG C P, HAN S, ZHANG Y J, et al. Genetic analysis and gene mapping of sensitivity to nicosulfuron in corn[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2012, 27(4): 149–152. (in Chinese)
- [52] 胡海军. 糯玉米抗烟嘧磺隆基因的定位及生物信息学分析[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2014.
- [53] LIU X M, BI B, XU X, et al. Rapid identification of a candidate nicosulfuron sensitivity gene(Nss) in maize(*Zea mays* L.) via combining bulked segregant analysis and RNA-seq[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(5): 1351–1361.
- [54] 刘小民, 许贤, 李秉华, 等. 玉米对烟嘧磺隆敏感基因的定位及候选基因分析[C]. 第十三届全国杂草科学大会论文摘要集, 2017.
- [55] FLEMING A A, BANKS P A, LEGG J G. Differential response of maize inbred to bentazon and other herbicides[J]. Canadian Journal of Plant Science, 1988, 68(2): 501–507.
- [56] WILLIAMS M, SOWIOSKI S, DAM T, et al. Map-based cloning of the nsf1 gene of maize[C]// Program and Abstracts of the 48th Maize Genetics Conference.
- [57] PAPORISCH A, RUBIN B. Isoxadifen safening mechanism in sweet corn genotypes with differential response to P450–metabolized herbicides[J]. Pesticide Biochemistry and Physiology, 2017, 138: 22–28.
- [58] 刘明宏. 耐二种除草剂转基因水稻研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2012.
- [59] 刘程毅. 转基因抗烟嘧磺隆水稻的研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2011.
- [60] MEYER M D, PATAKY J K, II M M W. Genetic factors influencing adverse effects of mesotrione and nicosulfuron on sweet corn yield[J]. Agronomy Journal, 2010, 102(4): 1138–1144.
- [61] LANDAU C, BERNARDS M, HAGER A, et al. Significance of application timing, formulation, and cytochrome P450 genotypic class on sweet corn response to dicamba[J]. Weed Science, 2022, 70(2), 167–173.
- [62] WILLIAMS M M I, WAX L M, PATAKY J K, et al. Further evidence of a genetic basis for varied levels of injury to sweet corn hybrids from cytochrome P450–metabolized herbicides applied postemergence[J]. HortScience, 2008, 43(7): 2093–2097.
- (责任编辑: 姜媛媛)