

# 乙醯乳酸合成酵素抑制型除草劑抗性之生化及分子遺傳<sup>1</sup>

王慶裕

國立中興大學農藝學系

## 摘 要

硫醯尿素類(sulfonylureas)除草劑為低劑量低毒性之除草劑，其所抑制的關鍵酵素是乙醯乳酸合成酵素(acetolactate synthase; ALS; E.C 4.1.3.18)，此酵素是控制支鏈氨基酸leucine, isoleucine及valine合成之關鍵酵素。ALS酵素蛋白之合成乃受細胞核控制，而在葉綠體表現其活性。在植物體中抑制ALS活性之除草劑有四大類，即sulfonylurea, imidazolinone, triazolopyrimidine及pyrimidinyl oxybenzoate類除草劑。植物體對除草劑之抗性可從突變體選拔及基因轉殖方式獲得，引起抗性之原因包括植物體內ALS抗性基因之表現、啟動子(promoter)調節、葉綠體轉移胜肽等。從交感抗性類型之研究亦可了解，不同的點突變位置與特定之交感抗性類型有關，突變結果使ALS酵素蛋白之胺基酸發生取代置換，因而改變ALS對於除草劑之敏感度增加抗性。

關鍵詞：乙醯乳酸合成酵素、除草劑、生化、分子遺傳。

## Biochemistry and Molecular Genetics of Resistance to Acetolactate Synthase Inhibiting Herbicides

Ching-Yuh Wang

*Department of Agronomy, National  
Chung-Hsing University, Taichung, Taiwan, R.O.C.*

- 
1. 本文係整理自Guttieri, M. J., C. V. Eberlein, C. A. Mallory-Smith, and D. C. Thill.(1996). Molecular genetics of target-site resistance to acetolactate synthase-inhibiting herbicides. In: *Molecular Genetics and Evolution of Pesticide Resistance* (T.M.Brown ed.), Chap. 2. American Chem. Society, Washington, DC. 以及Saari, L. L. and C. J. Mauvais.(1996). Sulfonylurea herbicide-resistant crops. In: *Herbicide-Resistant Crops* (S. O. Duke ed.), Chap. 8. Lewis Publishers.兩篇文章。

### Abstract

Sulfonylureas are effectively applied in weed control with low-dosage and safety. The target site of this herbicide is acetolactate synthase (ALS; E.C 4.1.3.18), which protein synthesis is controlled by nucleic genome and which activity is expressed in chloroplast mainly. In plants, 4 kinds of ALS-inhibiting herbicides, i.e. sulfonylureas, imidazolinones, triazolopyrimidines and pyrimidinyl oxybenzoates, are described, and the related resistance could be obtained by mutant selection or gene transformation. The resistance of plants to sulfonylureas is resulted from expression of resistant ALS gene, regulation of promoter, etc. In general, different patterns of cross-resistance are closely related to point mutation, which causes substitution of specific amino acid in ALS protein and subsequently resulted in a lower sensitivity of ALS to ALS-inhibiting herbicides.

Key words: ALS, Herbicides, Biochemistry, Molecular genetics.

### 前 言

雜草之化學性防除法為目前常用之防除法，但在實際應用上必須要求安全性及降低對於人畜的危害。在諸多除草劑中，硫醯尿素類(sulfonylureas)除草劑具備了低劑量之使用特性，同時其所抑制的關鍵酵素是乙醯乳酸合成酵素(acetolactate synthase ; ALS; E.C 4.1.3.18)，此酵素是控制支鏈氨基酸leucine, isoleucine及valine合成之關鍵酵素，一旦此酵素活性受到除草劑抑制，則使支鏈氨基酸不能合成，漸使植物死亡。而此支鏈氨基酸代謝途徑在動物體內並不存在。由於發展新的除草劑必需花費極大的成本，若能利用除草劑抗性可以增加作物的選擇性。在1989年，Barrett曾針對禾本科作物之硫醯尿素類毒性防制作一綜合論述(參考 王，1996a)。此外，王(1996b,c)亦針對硫醯尿素類除草劑對玉米生長之影響，及雜草對ALS抑制型除草劑之抗性機制與遺傳分別作綜合論述。自1989年以後，有更多的研究者尋求抗性作物，並利用分子方法進行抗性基因轉殖。近年來由於相關研究日益增多，因此本文乃針對迄1996年為止有關作物對硫醯尿素類除草劑產生抗性之生化及分子遺傳機制作更進一步之介紹。

## 乙醯乳酸合成酵素之生化及分子遺傳學

ALS酵素之作用，可催化二個平行反應，即將2分子pyruvate結合成1分子acetolactate，以及將一分子pyruvate與一分子2-oxobutyrate結合成一分子acetohydroxybutyrate。Acetolactate係合成valine與leucine之前驅物，而acetohydroxybutyrate則為合成isoleucine前驅物。ALS酵素蛋白質的合成係由細胞核控制，而在葉綠體中表現活性。在高等植物中尚未建立其活體內寡聚體構造(oligomeric structure)。大部分的二倍體(diploid)植物種類具有單一ALS基因座(locus)，玉米較特殊具有二個基因座，四倍體(tetraploid)煙草亦具有二個基因座，而十字花科(*Brassica*)植物則有許多基因座。成熟的ALS蛋白質約由575個氨基酸分子組成，依物種而異。成熟的ALS氨基酸序列在不同物種間具高度保留性。

在原核生物(prokaryotes)及真核生物(eukaryotes)上，ALS有不同的四級構造。腸傷寒細菌(enterobacteria)有多重的ALS isozymes，每一isozymes係由大、小亞單位以 $\alpha_2\beta_2$ 方式結合排列。例如來自*Salmonella typhimurium*之ALS isozyme I<sup>14</sup>，其分子量138,000係分別由9,700及59,300大、小的二個亞單位構成。然而在酵母菌及植物體內，僅發現由ALS單一亞單位構成之單聚體(monomers)及寡聚體(oligomers)。單聚體之分子量約在58,000~72,877之間。

在一些植物種類中ALS蛋白質有超過一種以上的型式。例如玉米、大豆、canola、*Brassica napus* L.及菸草之單倍體基因組(haploid genome)含有2個以上ALS基因。然而甜菜及十字花科雜草阿拉伯芥(*Arabidopsis thaliana*)僅含單一ALS基因。比較阿拉伯芥及菸草中之ALS蛋白質，其上氨基酸保留有85%；而二物種之ALS基因，其上核 酸亦保留有75%。來自酵母菌及細菌之ALS酵素其氨基酸序列亦有三大保留區域(conserved domains)。在植物中也發現有類似的保留區域。從來自於阿拉伯芥(*csrl*等位基因)、*Brassica napus* (ALS1, ALS2, ALS3等位基因)、玉米(二個等位基因)、*Xanthium strumarium*(一個等位基因)及菸草(*SuRA*與*SuRB*等位基因)等基因所衍生出上ALS氨基酸序列可知，此九個等位基因從第一個完全保留區域(domain)開始算起，其序列具有63%的同質性。

在植物體中抑制ALS活性之除草劑有四大類，即sulfonyleurea，imidazolinone，triazolopyrimidine及pyrimidinyl oxybenzoate類除草劑。由於

sulfonylurea類除草劑具有高效能，低劑量及安全性，故廣泛使用。而imazethapyr及imazaquin等imidazolinone類除草劑也逐漸用以防除雜草。Triazolopyrimidine及pyrimidinyl oxybenzoate類是屬於較新的除草劑，而flumetsulam則屬於triazolopyrimidin類，多用於玉米及大豆田間雜草管理。

由於從細菌、酵母菌及植物中分離出來的ALS活性會受到sulfonylureas抑制，且從一些抗性突變體中得到的ALS對於sulfonylureas之抑制作用並不敏感，以及將抗性ALS基因轉移至感性植物後之抗性表現，均足以說明此ALS酵素是sulfonylureas作用之目標位置(target site)。

## 獲得除草劑抗性之方法

一般而言sulfonylurea類除草劑抗性引入作物中有二種方式，第一種方式是對在含有sulfonylurea培養基中的突變體細胞或種子進行選拔；第二種方式則將負責ALS不敏感型式(Insensitive forms)編碼之基因經由轉移(transformation)引入作物。

### 1. 突變體選拔

第一個成功的生產sulfonylureas抗性作物，是從培養在chlorsulfuron之菸草細胞中篩選出，再生長為突變體植株。此抗性的原因是ALS具有對sulfonylureas不敏感的类型。其他菸草品系(lines)也找到抗其他sulfonylurea類除草劑之突變種，且抗性遺傳屬於半顯性。此外，一些甜菜、canola、大豆、亞麻、蕎麥及黃金花(*Lotus corniculatus* L.)品系，在sulfonylureas選拔壓力下，尤其常用chlorsulfuron，亦獲得抗性。大體而言，大部分作物所獲得的抗性乃是其ALS對sulfonylureas較不敏感，且屬於半顯性或隱性突變。唯一例外是大豆屬於單一基因隱性突變，其ALS對sulfonylureas之敏感度未發生改變。

大部分作物抗性之選拔起初是使用癒合組織(callus)或懸浮培養(suspension cultures)為材料，然而經誘變之大豆種子也可用以選拔抗性，且對sulfonylureas具抗性之雜草刺萵苣(prickly lettuce; *Lactuca serriola* L.)也可用以發展具抗性之商業用萵苣，由於刺萵苣與商用萵苣具相同染色體數，故可能經由遺傳雜交過程轉移抗性基因。

### 2. 基因轉移(transformation)

經由抗性基因轉移成功的作物常見於菸草例子，其他作物抗 sulfonyleureas 基因轉移成功的作物包括 canola, 菊苣(chicory; *Cichorium intybus* L.)、棉花、亞麻、玉米、水稻、甜菜及番茄。在菸草案例中常利用葉圓片(leaf discs)或原生質體，與帶有對 sulfonyleureas 不敏感 ALS 基因之農桿菌一起培養。其他雙子葉植物亦採用類似方法。然而單子葉植物則必須採用不同步驟，水稻及玉米轉移基因的方式則是藉助於將外覆 DNA 之微粒分別打入原生質體及形成胚的癒合組織中，再進行選拔與植株再生過程。

### ALS 基因表現與突變引起之抗性

經由基因轉移或突變體選拔產生的 sulfonyleureas 抗性，其抗性程度決定於 ALS 基因之特殊突變、抗性基因表現程度及用以篩選的除草劑。意即，ALS 上不同的氨基酸變化會改變抗性外表型，而抗性或感性 ALS 基因之表現程度也會影響整個植株的抗性表現。

#### · 作物體內的 ALS 抗性基因

對 sulfonyleureas 具抗性之煙草、canola、菊苣、亞麻及水稻，可從阿拉伯芥突變體 *csr1-1* 取得 ALS 抗性基因。此外甜菜突變體之 ALS 基因及 canola 突變體之 ALS 基因亦可加以利用，後者之基因係在體外(*in vitro*)進行突變，由 Ser 取代 Pro<sub>173</sub> 之後再利用農桿菌載體(vectors)重新引入植物體內。玉米之抗性則係其 ALS 基因突變而將 ALS 蛋白質上的 Pro<sub>197</sub> 取代為 Ser，如同阿拉伯芥之抗性。一般而言植物常利用 *csr1-1* 基因，此基因使阿拉伯芥中 ALS 酵素之 Pro<sub>197</sub> 取代為 Ser。Pro<sub>197</sub> 突變通常被描述為對 sulfonyleureas 具選擇性抗性，但對 imidazolinones 不具抗性。事實上，應該說 ALS 蛋白質上 proline 改變會使植物對大部分的 sulfonyleureas 具抗性，但對某些 imidazolinones 仍具輕微的交感抗性。

除了單一點突變之外，ALS 基因之雙重突變亦會引起作物抗 sulfonyleureas。負責編碼突變體 ALS 蛋白質之 *SurB-Hra* 基因會改變 2 個氨基酸，使 Pro<sub>196</sub> 取代為 Ala 及 Trp<sub>573</sub> 取代為 Leu，此種基因可引入菸草、番茄及棉花。單獨一種氨基酸改變使菸草具抗性，但二種氨基酸同時改變可使其對 sulfonyleureas 與 imidazolinones 之抗性增加。

除上述情況外亦發現有兩個個別的 ALS 抗性基因分別引入菸草，例如

*crs1-1*及來自canola之*ahas3r*基因；後者造成ALS蛋白質上Trp<sup>557</sup>取代為Leu。研究發現二種分別具單一基因之品系對chlorsulfuron具抗性，但有Trp突變者對DPX-R9674 除草劑(thifensulfuron與tribenuron methyl混合物)之抗性較Pro突變體為大。而同時具二種抗性基因之品系其抗性則小於Trp突變者，此可能與同時帶有二個基因之品系為單質性(hemizygous)有關。

## 2. 啟動子(promoter)與基因表現

在轉殖作物中ALS抗性基因之表現，部份決定於調控基因表現的啟動子。大部分案例中來自菸草鑲嵌病毒之CaMV35S promoter通常可使基因有高度表現，增加mRNA生成量。有些例子則仍使用原本的ALS promoters，例如阿拉伯芥*csrl-1*基因係配合本身之promoter，其可使轉殖的菊苣與亞麻具sulfonylureas抗性，但同樣情況在水稻中則無法有足夠的抗性。

## 3. 葉綠體轉移胜肽(transit peptide)之角色

目前尚不清楚到底抗性ALS蛋白質轉移進入葉綠體的過程對於整個植物抗性有何影響。在正常植株中大部分的ALS位於葉綠體中。因此pre-ALS蛋白質欲進入葉綠體必須藉助葉綠體轉移胜肽。有關負責編碼轉移胜肽之DNA序列，在阿拉伯芥與菸草ALS基因間並無高度保留。

當單子葉植物水稻在CaMV35S promoter控制下，轉入雙子葉植物阿拉伯芥之*csrl-1*基因後，對sulfonylureas具有抗性。此暗示著ALS轉入葉綠體之機制是不同植物物種之間所保留下之一種功能，使得ALS在葉綠體內外均具正常功能。

# 除草劑作用位置之抗性

目前已描述出一些作物及阿拉伯芥植物之分子遺傳學，由於一些點突變(point mutation)造成植物對於sulfonylureas, imidazolinone, 或pyrimidinyl oxybenzoate三類除草劑具有抗性。其中有部份點突變也使田間選拔出之雜草生物型(biotypes)具抗性。此外，亦發現特定的交感抗性形式(pattern of cross-resistance)似乎與特定的點突變有關。

## 1. 實驗室選拔除草劑抗性

爲了增加除草劑在雜草防除上之利用性，一些實驗室已在作物及阿拉伯芥材料中選拔出對ALS抑制劑具抗性之材料，包括從阿拉伯芥材料選殖抗性基因產生抗性作物。通常對於ALS抑制劑抗性之選拔可以分離出具抗性的突變體，找到對於除草劑不敏感的ALS。此外，也有不同的抗性機制，例如具primisulfuron抗性之玉米，其耐性係因增加代謝所致，而具chlorsulfuron抗性之大豆，則係其隱性抗性等位基因造成非目標位置之抗性。

有關高等植物選拔ALS抑制劑抗性之第一篇報告，乃是針對菸草細胞培養材料進行chlorsulfuron與metsulfuron methyl抗性選拔，研究者鑑定出菸草C3及S4二個抗性突變體。從S4細胞培養中更進一步選拔，可鑑定出S4-Hra突變體，其較C3與S4更具抗性。從C3突變體ALS基因之DNA序列分析鑑定出Pro<sub>196(197)</sub>密碼子(codon)發生點突變。而由Gln代替Pro；又從S4-Hra突變體ALS基因之DNA序列分析也鑑定出Pro<sub>196(197)</sub>密碼子發生點突變，由Ala取代Pro，同時第二個點突變是Trp<sub>573(591)</sub>，由Leu代替Trp。此外，也從菸草細胞培養抗sulfonylureas除草劑之基因中發現點突變Ala<sub>199(205)</sub>，由Asp取代ALS酵素蛋白質上Ala氨基酸。

從阿拉伯芥種子材料選拔ALS抑制劑抗性之結果發現，針對chlorsulfuron選拔可鑑定出抗性Csrl-1等位基因。此顯性等位基因對於chlorsulfuron (屬於sulfonylureas除草劑)及triazolopyrimidine sulfonamide具高度抗性，卻對imazapyr (屬於imidazolinone類除草劑)及pyrimidinyl oxybenzoate具低度抗性。Csrl-1突變體之抗性與Pro<sub>197</sub>密碼子之點突變有關，造成Ser取代Pro。有關阿拉伯芥種子對於imazapyr之抗性選拔，已鑑定出Csrl-2等位基因，又稱爲imr等位基因。不同於Csrl-1的是，Csrl-2等位基因使阿拉伯芥細胞對於imazapyr及pyrimidinyl oxybenzoate具高度抗性，而對chlorsulfuron及triazolopyrimidine sulfonamide具低度抗性。研究者認爲Csrl-2等位基因具抗性之原因主要是Ser<sub>653(670)</sub>密碼子在接近3'端處發生突變，終至Asn取代Ser。

有關阿拉伯芥種子對於triazolopyrimidine sulfonamide抗性選拔，從其突變體鑑定出Csrl-3等位基因，其類似Csrl-2，均爲顯性等位基因。有關Csrl-3抗性之分子基礎尚未見報告。然而值得注意的是Csrl-3類似Csrl-1等位基因，對chlorsulfuron及triazolopyrimidine sulfonamide具高度抗性，而對imazapyr或pyrimidinyl oxybenzoate具低度抗性。

將玉米以imidazolinone類除草劑imazethapyr及imazaquin培養，可找出抗性基因型，從二個抗性基因型中鑑定出ALS基因序列。ICI8532IT突變體之抗

性，係Ala<sup>57(155)</sup>密碼子發生點突變，由Thr取代Ala。從ICI8532IT分離出之ALS可抗imidazolinone及pyrimidinyl oxybenzoate，但對於chlorsulfuron及flumetsulam(屬於triazolopyrimidine類)不具抗性。*Pioneer 3180 IR*突變體之抗性則係Trp<sup>542(591)</sup>密碼子發生點突變，由Leu取代Trp，此突變體之ALS可抗四大類的ALS抑制劑。

*B.napus*細胞培養中選拔出高度抗性之細胞系(cell line)。從這些抗性細胞系發現ALS等位基因ALS3，其在Trp<sup>557(591)</sup>密碼子上發生點突變，使Leu取代Trp，如同玉米*Pioneer3180IR*及菸草*S4-Hra*突變體。*B. napus*突變體之ALS3基因，用以轉殖至菸草。學者描述其中三種轉移基因(transgenes)，第一種transgene 22對chlorsulfuron約有10倍抗性，但對imazethapyr或triazolopyrimidine sulfonamide無交感抗性。第二種transgene 35對chlorsulfuron約有4倍抗性，對imazethapyr具10倍抗性，而對triazolopyrimidine sulfonamide具1000倍抗性。第三種transgene 43對chlorsulfuron之抗性超過100倍，而且對imazethapyr及triazolopyrimidine sulfonamide抗性超過1000倍，學者認為造成抗性變異如此大的原因，乃在於轉移基因之表現(expression)。

## 2. 具除草劑抗性之雜草生物型

第一種對ALS抑制劑具抗性之雜草生物型，即具chlorsulfuron抗性之刺萵苣，首先於1987年北愛達荷州(Idaho)被鑑定出，時為chlorsulfuron問市使用後5年。此生物型之抗性基礎乃是其ALS經過修飾。此抗性生物型就整株表現而言，其對其他sulfonylurea類除草劑及imazethapyr與imazapyr具交感抗性。但對imazaquin不具抗性。從DNA系列分析證實Pro<sup>173(197)</sup>密碼子發生點突變，使抗性生物型中ALS氨基酸序列上Pro被His取代。

從1987年以後，研究者已廣泛地在27種植物物種中證實ALS抑制劑之抗性。大部分報告提及的sulfonylurea類除草劑抗性是發生在kochia(地膚，掃手草；*Kochia scoparia*)。迄今為止，發生在kochia抗性生物型中之抗性機制，均是修飾ALS。在北美洲的十個抗chlorsulfuron生物型中，有七個是負責Pro<sup>173(197)</sup>編碼之密碼子發生突變。其餘三個生物型，則是因其ALS對chlorsulfuron不敏感，其對imazethapyr之敏感度較感性生物型小3~11倍。

研究者評估298個具chlorsulfuron抗性之kochia生物型(抗性定義為I<sub>50</sub>增加2倍量)對於三種sulfonylurea類除草劑(metsulfuron methyl, sulfometuron methyl, 及triasulfuron)及imazapyr之交感抗性。其中，179種測試之抗性生物

型，對metsulfuron methyl具抗性。在298個生物型中，均對metsulfuron methyl具抗性，除了其中一種，其餘也均對triasulfuron具抗性。在158種具chlorsulfuron抗性之生物型中，其中145種對imazapyr也具抗性，然而對後者而言，其 $I_{50}$ 數值之R/S比值(抗性與感性生物種中 $I_{50}$ 劑量比值)之範圍常在5~7之間，對於sulfonylureas除草劑而言，則約在30~60之間。

從華盛頓東部地區之俄羅斯薊(*Salsola iberica*)材料中，得到具chlorsulfuron與metsulfuron methyl抗性之生物型。從其中一種生物型之ALS基因上，可定出包含編碼Pro<sup>173(197)</sup>區域之DNA序列，研究發現此種生物型發生點突變，使得ALS基因上編碼出之Pro被Leu取代。

最近報告發現蒼耳(野茄；common cocklebur, *Xanthium strumarium*)有抗imazaquin之生物型。其中一種是在施用imazaquin三年後產生。從此一生物型中分離出之ALS並不抗flumetsulam(屬於triazolopyrimidine類)或chlorimuron(屬於sulfonylurea類)，其抗性基礎乃是負責編碼Ala<sup>133(155)</sup>的部位發生點突變，使Thr取代Ala。

第二種抗imazaquin之common cocklebur生物型，乃是在田間重複施用imazaquin經過4年以後產生。在此一生物型中發現有三種獨特的點突變使氨基酸發生取代現象，包括Gln<sup>260</sup>取代為His，Asn<sup>522</sup>取代為Ser，及Trp<sup>552(591)</sup>取代為Leu。自此種生物型中分離出之ALS酵素，不但可以抗imazaquin及pyrimidinyl oxybenzoate，同時也抗chlorsulfuron及flumetsulam。由於在Pioneer 3180 IR玉米突變種(係Leu取代Trp)中也發現有類似的交感抗性類型，故認為Trp取代為Leu為造成交感抗性之原因。

## 抗性作物之田間測試

欲成功發展抗性作物必須產量與品質的表現能與田間現行優良品種相同。目前所發展之sulfonylureas抗性作物通常是來自溫室或實驗室，而非田間之研究。但也有少數sulfonylureas抗性作物之田間研究報告。例如在不施用除草劑之情況下，兩個帶有 $csrl-1$ 基因之轉殖菸草品系，其產量較對照組低。然而同樣具有 $csrl-1$ 基因之轉殖亞麻，則在田間具有與對照組相同之表現。從1990至1994年，在許多田間試驗中也發現帶有菸草 $SurB-Hra$ 基因之棉花，產量與非轉殖親本相等。

還有一些研究也檢驗抗性作物在除草劑施用下之田間表現。經由 sulfonyleureas 抗性選拔的黃金花(birdsfoot trefoil)，在除草劑施用下整體的禾草產量(forage yield)會受到影響，但影響的程度較不具抗性之品系小。來自菸草 HRA 品系之突變基因可用以轉移至其他菸草及蕃茄，在一般 sulfonyleureas 之推薦劑量下經轉殖之品系較不易受藥害。從上述一些研究顯示，sulfonyleureas 抗性作物在田間之產量表現與非轉殖作物相同。

## 結 語

迄今為止，阿拉伯芥 *Csrl-1*，菸草 *C3*，刺萵苣及地膚之 ALS 蛋白質上 Pro<sup>197</sup> 氨基酸被取代時，對 sulfonyleureas 除草劑具高度抗性。且阿拉伯芥之 Pro<sup>197</sup> 被取代時，對 triazolopyrimidine 亦具高度抗性。此外在菸草細胞培養中，以 Asp 取代 Ala<sup>155</sup> 時，對 sulfonyleureas 具抗性，但不會有交感抗性現象。於阿拉伯芥 *Csrl-2* 中，以 Asn 取代 Ser<sup>653(670)</sup> 時，對 imidazolinone 及 pyrimidinyl oxybenzoate 具抗性。而對 sulfonyleureas 及 triazolopyrimidine 幾無抗性。在 *ICI8532IT* 玉米及對 imazaquin 具抗性之牛蒡生物型中，Ala<sup>57(155)</sup> 被 Thr 取代，可抗 imidazolinone 及 pyrimidinyl oxybenzoate。此外，*Pioneer 3180 IR* 玉米及牛蒡生物型中，Trp<sup>542(591)</sup> 取代為 Leu，來自高度抗性 *B. napus* 細胞培養中之 *AHAS3* 等位基因，似乎對四大類 ALS 抑制劑均具抗性。大體而言，只要具有相同之點突變，從實驗中突變體獲得之交感抗性類型與來自田間選出之雜草生物型之交感抗性類型有密切相關。而點突變發生之部位似乎與交感抗性型式有關。

在各類型除草劑中，sulfonyleurea 類除草劑兼具低劑量與較安全之特性，因此在未來使用除草劑時值得重視與應用。若能將抗性基因轉殖於目標作物，必然可以提高藥劑之選擇性(selectivity)及延長其使用年限，減少除草劑在研發工作之投資，尤其逢機式的尋求新型除草劑甚為耗費財力。從本文可以了解植物對於除草劑不同的抗性類型與發生點突變之位置有關，若能了解抗性類型與點突變位置之詳細關係，建立抗性基因基因庫，發展出抗性作物，則配合特定除草劑之使用，相信有助於增強除草劑之利用效果，有效進行田間雜草防治工作。

## 引用文獻

- 王慶裕(譯)。1996a。禾本科作物之硫醯尿素類除草劑毒性之防制。中華民國雜草學會簡訊3(3)：3-6。
- 王慶裕。1996b。雜草對acetolactate synthase(ALS)抑制劑之抗性機制與遺傳。中華民國雜草學會簡訊3(4)：2-4。
- 王慶裕。1996c。硫醯尿素類除草劑對玉米生長之影響。科學農業44：275-278。