

除草劑抗藥性現況與管理策略

農業藥物毒物試驗所

袁秋英研究員

一、除草劑抗性歷年發展概述

全球最早紀錄雜草抗藥性是 1957 年在加拿大抗二, 四-地 (2,4-D) 的野胡蘿蔔 (*Daucus carota* L.)⁽⁶¹⁾。由於雜草的生命週期較長，並未快速形成重大問題。然而 1968 年在美國首度出現千里光 (*Senecio vulgaris* L.) 族群具有抗三氮苯類除草劑 (triazine) 的嚴重狀況⁽⁵²⁾。隨後各國也陸續報導三氮苯類除草劑及其他除草劑的案例，尤其普遍發生在玉米農田，當時因考量此類藥劑對地下水污染的疑慮，歐盟各國自 2004 年 3 月起禁止使用草脫淨 (atrazine) 和草滅淨 (simazine)，因此得以減緩危害。1930 年至 1980 年間多種除草劑陸續被開發上市，1975 年後雜草抗藥性的案例即開始迅速增加，每年約新增 11 個案例⁽²⁵⁾。1980 年初乙醯乳酸合成酶抑制劑 (acetolactate synthase, ALS) 和 乙醯輔酶 A 羧化酶抑制劑 (acetyl-Co A carboxylase, ACCase) 的抗藥性雜草明顯增加，至 2000 年起 ALS 抑制劑案例數量首次超過光合系統 II (PSII) 抑制劑。此外，抗嘉磷塞 (glyphosate) 或固殺草 (glufosinate) 等基改作物自 1996 年開始推廣和種植，農民只施用相同藥劑；加上近 30 多年來沒有新作用機制的除草劑上市⁽¹⁶⁾，這是造成全球除草劑抗性日益嚴重的關鍵因素。防除抗性草不僅增加除草成本，抗性草也與作物競爭養分和水分，英國小麥田的大穗看麥娘 (*Alopecurus myosuroides* Huds.) 造成產量損失約為每年 80 萬噸，相當於 4 億英鎊的損失；而美國因抗嘉磷塞而導致的成本增加約為每年數十億美元^(15,58)，顯示除草劑抗藥性對農業生產面的嚴重衝擊。

二、全球雜草抗藥性現況

截至 2022 年 11 月 6 日，根據除草劑抗性作用委員會 (Herbicide Resistance Action Committee, HRAC) 於國際抗除草劑雜草調查資料庫 (International herbicide resistant weed database) 記錄

⁽²⁶⁾(<http://www.weedscience.org/Pages/SOASummary.aspx>)，全球目前有 267 種不同抗性雜草，其中雙子葉植物 154 種，單子葉植物 113 種。這些雜草對 21 種特定除草劑作用機制的 165 種除草劑具有抗性的案例共有 515 種。主要發生在 72 個國家的 96 種作物（尤其是小麥、玉米、大豆和水稻）和路旁空地等處。其中出現抗性草案例最多的前 10 種作用機制除草劑及數量，依序為乙醯乳酸合成酶抑制劑 (acetolactate synthase, ALS)-171 種、光合系統 II 抑制劑 (photosystem PSII)-87 種、5-烯醇丙酮酸莽草酸-3-磷酸合成酶抑制劑 (5-enol-pyruvylshikimate-3-phosphate synthase, EPSPS)-56 種、乙醯輔酶 A 羧化酶抑制劑 (acetyl-Co A carboxylase, ACCase)-50 種、生長素類似物抑制劑 (auxins mimics)-42 種、光合

系統 I 抑制劑 (photosystem PSI)-32 種、原卟啉原氧化酶的抑制劑 (protoporphyrinogen oxidase, PPOX)-14 種、超長鏈脂肪酸抑制劑(very long chain fatty acid)-13 種、微管抑制劑 (microtubule assembly)-12 種及麩胺醯胺合成酶抑制劑 (glutamine synthetase, GS) -6 種 (Fig. 1)，其中嘉磷塞的抗性草數量仍逐年持續增加。

267 種雜草出現多重抗性的現象也持續演變，其中難防除的 15 種雜草，以禾本科、莧科和菊科雜草為主，分別有 8、4 和 3 種，根據其嚴重性及其對不同作用機制抗性的數量依序為硬質黑麥草(*Lolium rigidum* Gaud.)-14 種、稗草 (*Echinochloa crus-galli* (L.) P. Beauv.)-11 種、早熟禾(*Poa annua* L.)-10 種、長芒莧(*Amaranthus palmeri* S. Watson)-8 種、野燕麥 (*Avena fatua* L.)-8 種、牛筋草 (*Eleusine indica* L.)-8 種、多花黑麥草(*Lolium perenne* L. ssp. *multiflorum* (Lam.) Husnot)-8 種、大穗看麥娘(*Alopecurus myosuroides* Huds.)-7 種、糙果莧 (*Amaranthus tuberculatus* (Moq.) J.D. Sauer)-7 種、芒稷(*Echinochloa colona* L.)-7 種、綠穗莧(*Amaranthus hybridus* L.)-6 種、野苧蒿(*Conyza sumatrensis* (Retz.) Walker)-6 種、反枝莧(*Amaranthus retroflexus* L.)-5 種、豬草(*Ambrosia artemisiifolia* L.)-5 種以及加拿大蓬(*Conyza canadensis* L.)-5 種(Fig. 2)。此現象反應出種植者過度依賴化學除草劑，反而可能大幅縮短此等商品的市場壽命，同時造成無法速效降低抗性草的蔓延和危害。

目前除草劑抗藥性問題已普遍發生在全球各地，抗藥案例數量最多的 15 個國家分別是美國 (128)、澳大利亞 (89)、加拿大 (54)、巴西 (47)、中國 (40)、日本 (35)、法國 (34)、阿根廷(30)、意大利 (25)、以色列 (24)、西班牙 (22)、馬來西亞(21)、土耳其(19)、紐西蘭(19)、英國 (18)。近年來，中國、巴西和其他南美洲和亞洲國家報告的案例數量大幅增加，各國主要危害的雜草種類亦不同，其中以禾本科的硬質黑麥草是世界上抗除草劑最嚴重的雜草，在全球 12 個國家對 12 種不同的除草劑作用模式產生了抗性，主要危害的地區是澳洲的農田，硬質黑麥草的近緣種例如意大利黑麥草(*Lolium multiflorum* Lam)和多年生黑麥草(*Lolium perenne* L.)也同樣容易產生抗性生物型(bio-type)。歐洲最重要的抗除草劑雜草是大穗看麥娘，分布在 14 國的農田，可抗 5 種作用機制的除草劑。美國各州的長芒莧、糙果莧和反枝莧等莧屬雜草以及野苧蒿和加拿大蓬危害面積最為嚴重。亞洲地區的稗草、早熟禾和牛筋草等雜草，也都為農民帶來極大困擾，同時破壞農地生態多樣性，演變為當地的優勢族群。

臺灣於 1994 年曾出現抗巴拉刈(paraquat)的野苧蒿(*Conyza sumatrensis* (Retz.))⁽⁶⁾，後因噴施嘉磷塞之後，抗巴拉刈的族群即漸漸消失。1998 年間藥毒所在苗栗縣東勢鎮梨園發現嘉磷塞無法有效傷害的華九頭獅子草(*Dicliptera chinensis* (L.) Juss.)，經藥效及生理特性分析，顯示此草為自發性耐受嘉磷塞的草種^(4,64)。另於同時期在高雄市燕巢區種植芭樂的農民反應牛筋草有抗嘉磷塞現象，經收集多處牛筋草種子及藥效測試，牛筋草具有抗嘉磷塞和 ACCase 抑

制劑(伏寄普和快伏草等)的不同生物型^(2,3,5)，經比對抗及感性株的 EPSPS 基因序列，敏感植株第 106 個胺基酸為脯胺酸(proline)，而抗性植株變為丙胺酸(alanine)，此處差異造成牛筋草對嘉磷塞的抗藥性，以半致死劑量估算約增加 4.8 倍，同時也建立了 multiplex RT-PCR 的分子鑑定方法 (Fig. 3)⁽³⁾。由於農民常用固殺草為輪用或替代藥劑，無法完全抑制牛筋草包覆在葉鞘的芽點，而會快速再長新生葉片，因此目前抗性牛筋草成為臺灣農田難以防除的雜草，也因此常為田區內高密度的優勢種。2010 年在台中市休耕田發現繖花龍吐珠 (*Hedyotis corymbosa* (L.) Lam.) 的抗嘉磷塞族群，經藥劑劑量分析及分子鑑定，顯示 EPSPS 基因於第 178 個脯氨酸變異為絲氨酸(serine)(此部位相當於牛筋草的第 106 個胺基酸)，造成對嘉磷塞的抗性增加約 10 倍⁽¹⁾，近年因固殺草價格降低，噴施嘉磷塞藥效不佳者，經農民輪用固殺草等其他藥劑之故，繖花龍吐珠並未成為難防除的優勢草種。

若與全球抗性草的危害程度比較，臺灣農地發生抗性草的種類和危害情況並不嚴重，另一能原因為臺灣為小農制度，農民勤於田間管理，除了隨藥效不佳而自行更換藥劑或混合用藥以外，也常搭配機械割草、覆蓋塑膠布或作物輪作等方式除草，較不易造成單一抗性草種持續擴大。

三、除草劑抗性的演化與風險評估

自 2000 年初以來，大多數歐洲國家針對除草劑抗藥性風險進行評估。使用的抗藥性風險評估基礎是 EPPO 標準：「PP 1/213 (4) 抗藥性風險分析」(PP 1/213 (4) Resistance risk analysis)⁽¹⁷⁾。此抗藥性風險包括對除草劑的固有風險和種植管理風險。固有風險區又區分為目標雜草和除草劑的特性，目標雜草部分需考慮可能產生抗性的生物學特性，例如生命週期、繁殖方式、種子產量、傳播分佈、抗性基因屬性及其初始頻率、藥劑篩選壓力與其生理的適應性等性狀；除草劑部分包括活性成分的作用模式、已知的抗性現況以及抗性和交叉抗性的作用機制。至於種植管理風險部分需評估除草劑的使用模式及其他非學藥劑除草等方法(Fig. 4)⁽⁴¹⁾。有關雜草、除草劑和種植管理單元分述於下：

(一)雜草之特性

全球耕地約有數千種雜草，目前只有 267 種雜草出現抗性，而其中也只有約 20~30 種因為初期未善加管控而持續擴散。以雜草種類與抗性之相關性而言，雖然禾本科植物的案例較高，但幾乎沒有證據表明在科級存在明顯差異，根據 Heap (2014) 的研究，*Lolium* (黑麥屬)、*Amaranthus* (莧屬)、*Conyza* (假蓬屬) 和 *Echinochloa* (稗屬) 的雜草是世界上對除草劑抗性最嚴重的雜草之一。涉及抗藥性演化之特性分述於下：

1. 雜草繁殖及遺傳特性與抗藥性

根據文獻報導一年生雜草物種比二年生或多年生雜草物種更易進化為抗性品系⁽²⁸⁾，一年生草生活史短，基因變異機率多。大多數抗性是由顯性或半顯性

等位基因控制，僅較少由隱性等位基因顯現的抗性案例。一般除草劑的抗性是由細胞核的 DNA 遺傳，然而對三氮苯類除草劑的抗性是通過葉綠體中非核 DNA 的母體遺傳。異花授粉較自花授粉的雜草可共享和積累抗性基因，同時傳播會更快⁽⁴⁸⁾。抗藥性也發生在自花授粉雜草，例如狗尾草(*Setaria viridis* L.)、牛筋草和野燕麥等^(32,35,65)。此外，繁殖力強、種子數量多的雜草具有較多的抗除草劑生物型，例如長芒莧、糙果莧和稗草等 (Table 1)，其中糙果莧在授粉後 10 天內即可產生種子^(38,40)。

雜草種群中產生抗藥性的演化方式有兩種。一種是自然隨機突變所造成，通常發生在除草劑目標位置的抗性，此特定基因的突變發生頻率非常低，通常估計僅 10^{-5} - 10^{-9} ，然而一般單一種雜草的平均土壤種子庫為 $1000/m^2$ (或是 $10^7/ha$) 種子⁽³²⁾，因此推估每公頃可能可出現 100 株抗性雜草，若任由抗性雜草產生大量的種子以及累積在土壤中，下期耕種後持續擴大繁殖是抗性雜草難以防控的主要原因之一。例如長芒莧每株可生產超過 500,000 粒種子，每年每公頃至少可增加 1,600 萬顆種子進入土壤種子庫，棉花田的單株抗性長芒莧 3 年即可能因大量抗性植株而不堪重負⁽²⁴⁾。另一種是雜草族群中持續存在變異的結果，可能涉及許多不同的基因，每個基因只賦予很小程度的抗性，經過數代抗性逐漸增加，此種現象較易發生在非目標位置的抗性。雜草可能透過多點基因變異，產生對不同除草劑的多重抗性(multiple resistance)，或者由於代謝能力增強，造成非目標抗性增強，而形成對不同作用機制除草劑的交叉抗性(cross-resistance)⁽⁴⁰⁾。

2.適應性懲罰

列舉大穗看麥娘和黑麥草對 ACCase 抑制劑的抗性，若為 Ile-1781-Leu 突變之故，並不會造成其他生理作用的不良影響⁽³⁹⁾，然而若是 ser-264-gly 突變。雜草對三氮苯類除草劑的抗性發生在 ser-264-gly 突變，另會導致抗性株的生物量、競爭力 and 種子產量降低，此現象被稱為適應性懲罰(fitness penalty)⁽²⁷⁾。此現象依雜草及除草劑種類和抗性機制而定，亦可作為預測除草劑抗性演化的參考訊息。

3.選拔壓力

一般除草劑的篩選壓力取決於除草劑使用頻率、除草劑持久性和雜草出現規律、除草劑的作用位置和抗性機制等因素。與植物族群自然演化相比，選拔壓力是決定雜草抗性演化的最重要因素。例如如果所有抗性雜草只有 5% 易感植物在除草劑施用後存活，則選拔壓力 (SP) 將為 $1/0.05=20$ ，顯示選拔的強度越高，預期的抗性進化速度就越快。因此重複使用具有相同作用機制的除草劑是抗性演變的最大風險因素⁽²³⁾。

(二)除草劑之作用特性

根據 Moss (2017) 的論述由全球大數據分析，將不同作用機制除草劑出現抗性草的數量及總抗性草數量的比率推估，可將不同作用類別除草劑的抗藥性風險，區分為 4 種等級，抗性草案例佔 10% 或 10% 以上者，屬於高度風險藥劑，例如 ALS、PSII 和 EPSP synthase 抑制劑；抗性草案例介於 5~10% 者，屬於中度風險藥劑，例如 ACCase 抑制劑、生長素藥劑、PSI 抑制劑；抗性草案例介於 1~5% 者，屬於低度風險藥劑，例如微管抑制劑、脂肪合成、類胡蘿蔔素合成抑制劑等；抗性草案例低於 1% 者，屬於非常低度風險藥劑，例如核酸及細胞伸長抑制劑等除草劑 (Table 2)。以下分別列舉 3 種高風險 ALS、PSII 和 EPSPS 抑制劑以及非目標位點抗性之風險緣由。

1. 乙醯乳酸合成酶抑制劑 (ALS inhibitors)

導致除草劑抗性的除草劑因素與除草劑的使用方式及除草劑與目標位置的相互作用有關。ALS 除草劑自 1980 年上市以來已在全球廣泛使用，因為此類藥劑可防治多種雜草，用量低(主成分通常低於 25 克/公頃)，對哺乳類動物的毒性亦低。然而自 1995 年以來，已鑑定出大量的目標酵素 ALS 的突變，ALS 抑制劑的抗藥性問題日趨嚴重，Beckie (2006) 曾報導 ALS 抑制劑只需施用 5 次，即可出現抗性生物型。目前至少有 20 種氨基酸的取代造成抗性，例如 Ala-122、Pro-197、Ala-205、Asp-376、Arg-377、Trp-574、Ser-653、Gly-654 等位置，其中 Pro-197-Ser 和 Trp-574-Leu 突變最常見，而且 Pro-197 至少可被 12 個氨基酸取代而產生抗性，雖然不同變異造成的抗性強度也不一致，但只要於此等位點發生突變，即呈現藥劑抑制 ALS 酵素活性的效果降低，目前抗性案例佔總抗性草的 33%，亦即顯示 ALS 抑制劑為何是最具抗藥性風險的除草劑⁽⁴⁰⁾。

2. 光合系統 II 抑制劑 (PSII inhibitors)

三氮苯類除草劑是 PSII 抑制劑，例如草脫淨、草殺淨(ametryn)和草滅淨等藥劑。抗性的發生主要是由於編碼 D1 蛋白的葉綠體 psbA 基因產生突變所致。其中幾乎所有三氮苯抗性雜草都具有 Ser-264-Gly 氨基酸取代現象，導致光合能力降低，產生相當高的抗性。另有其他位點的變異例如 Ala-251-Val、Asn-266-The、Phe-255-Ile、Ser-264-Thr 和 Val-219-Ile，呈現不同的抗性程度，此類多點變異同樣為增強抗性風險的原因，目前抗性案例佔總抗性草的 17%⁽⁴⁰⁾。

3. EPSP synthase inhibitor-嘉磷塞

嘉磷塞主要作用位置為 5-烯醇丙酮酸莽草酸-3-磷酸合成酶 (5-enol-pyruvylshikimate-3-phosphate synthase, EPSPS)，且為目前唯一位於此作用點的除草劑。嘉磷塞於 1972 年上市以來，20 餘年全球皆未出現抗性案例，自 1996 年、1997 年和 1998 年起分別開始種植抗嘉磷塞基改大豆、棉花和玉米等作物，嘉磷塞抗藥性案例數量顯著大增，主要因為種植者最初幾乎完全依賴嘉磷塞除草，因此對雜草造成極大篩選壓力。例如抗嘉磷塞基改大豆田連續施用嘉磷塞 3 年和 6 年後，即出現加拿大蓬和豬草的抗性生物型⁽⁴⁷⁾。歐盟多國種植傳

統作物(非轉改作物)可能因為長年依賴嘉磷塞之故，也陸續出現嘉磷塞抗性雜草，例如至少 14 年連續使用嘉磷塞的果園，才出現硬質黑麥草和意大利黑麥草的抗性生物型⁽⁵⁵⁾。嘉磷塞抗性機制主要是標的酵素 EPSP synthase 的突變，此外另有 EPSP synthase 基因增幅、液泡隔離藥劑、抑制細胞吸收以及增強代謝等多種非目標作用機制，因此目前在 31 個國家出現 56 種抗嘉磷塞雜草，佔總抗性草的 11%，也晉升為高風險藥劑的第 3 順位。

4. 非目標位點抗性

若除草劑的抗性機制屬於非目標位點抗性，其作用機制尚有多處生理反應不甚明瞭，一般於細胞色素 P450 單氧化酶(phytochrome P450 monooxygenases)和穀胱甘肽-S-轉移酶 (glutathione-S-transferases, GST)等酵素的代謝能力增強現象，此為多重步驟的複雜生理反應，而且關鍵因素是除草劑的代謝和解毒程度，大多取決於除草劑的分子結構，而不是其作用機制⁽³⁰⁾，此等抗性可能初期僅涉及少數基因賦予的低程度抗性，然而經過數代篩選後，整個族群有轉變為更高程度抗性的風險，甚至對不同作用機制的藥劑產生交叉抗性⁽⁴⁰⁾。

(三)種植管理

種植者可以經由調整栽種管理方式來降低除草劑抗性的風險。當除草劑是唯一可用於控制雜草的方法時，抗性風險最高，尤其每年使用數次相同作用機制的除草劑。除草劑抗性的風險在單一種栽種模式也相對較高，例如免耕或土壤低度干擾的種植方式抗性發生率增加^(12,13)。若運用雜草綜合管理方法，包括輪作、機械除草、作物播種率、最佳行株距以及預防雜草種子落入土壤等措施，皆可降低抗藥性的風險⁽⁴¹⁾。

四、除草劑抗藥性之管理策略與實際效益

除草劑抗性管理計劃必須在種植前即開始實施，成功根除抗性草族群的第一步是在早期識別抗性發生與否，此時侵染和散佈機率較小且易於控制。進而了解雜草的萌芽模式、生育期長度、繁殖力、傳播方式和雜草種子在土壤中的持久性，利用雜草生命週期中的弱點改變與作物的競爭關係，防止抗性草繁殖，並減少土壤種子庫^(11,42)。彙整除草劑抗性管理之相關訊息，分述如下：

(一)預防性措施

1. 種植的作物種子不含雜草種子：種植無雜草作物種子是防止新雜草進入田間的第一步，也是防止除草劑抗性擴散到新地區的重要策略。
2. 定期觀察和紀錄農田雜草的防治效果：早期發現和迅速阻止抗性草的蔓延至關重要⁽²⁹⁾。在作物種植前後即開始了解田區雜草發生情形，尤其在作物收穫時仍出現的雜草，是很好的初階指標，可能為產生抗性之故。然而實地考察的過程相當耗費工，若缺乏適當的專業知識，不易正確識別雜草，成為農民

的一大挑戰。

- 3.防止雜草種子或無性繁殖器官在田間運移和散佈：時常清潔農機具，避免抗性草被夾帶而擴散全區或鄰田。
- 4.防除田間四周雜草，避免花粉或種子進入田區：包括田間邊緣、路邊、溝渠、鐵路和河岸帶等區域。
- 5.避免雜草種子落入土壤：作物收穫時為避免大量雜草種子進入土壤種子庫，在收穫時收集和破壞雜草種子是重要策略之一⁽⁶⁰⁾。一種帶有錘磨式裝置的機器，該裝置安裝在聯合收割機上，用於粉碎或研磨種子，降低或消除種子的活力，稱為採收雜草種子的控制裝置(harvest weed seed control, HWSC)。各國皆分別針對重要抗性草進行測試，包括澳洲的黑麥草和野蘿蔔；加拿大和美國的野燕麥、長芒莧和稗草；歐洲的大穗看麥娘^(53,56)，即使此種機械非常適合在收穫時捕獲或破壞雜草種子，然而對野燕麥和黑麥草種子破碎率約僅30和60%，仍低於大多數除草劑約80%的效果⁽⁵⁹⁾。此外，聯合收割機尚可外加2種附件，一是使用連接在收割機後部的收集穀殼裝置，可從田間去除高達85%的硬質黑麥草。另一種附件是安裝在收割機後部的打包設備，讓含有雜草種子的稻草和穀殼在離開收割機時直接打包，然而此二附件並未被廣泛用於清除雜草種子⁽⁶⁰⁾。

(二)除草劑使用方法的調整

1.使用萌前除草劑

農民趨於依賴具有土壤殘留活性的萌前除草劑來防除對ALS、ACCase抑制劑或嘉磷塞的抗性草，尤其應用在玉米、大豆、棉花等寬行作物相當普遍。近年的調查顯示，美國棉花種植者的雜草管理計劃已從單純依賴嘉磷塞，轉變為採用更多樣化作用機制的萌前除草劑的配合使用；2000年至2015年間，在美國大豆田使用萌前除草劑的面積從25%增加到70%^(37,46)。

2.混合或輪用除草劑

根據多種除草劑產生抗性的突變個體的發生率等於每種除草劑突變率的乘積，例如除草劑A的突變率為 1×10^{-6} ，除草劑B的突變率為 1×10^{-8} ，除草劑A+B的突變率為 1×10^{-14} ，顯示混用藥劑可大幅降低雜草出現抗性生物型的機率⁽⁹⁾。Powles等人(1997)亦報導，將兩種不同作用機制的除草劑混合使用比在二者間交替使用更能延緩抗性。例如將ALS抑制劑與光合系統II抑制劑或生長素類除草劑混合施用，對延遲ALS抑制性抗性的發生比每年輪用一次的效果更好⁽¹⁰⁾。若在玉米田混合施用4-羥苯丙酮酸雙加氧酶抑制劑(4-

hydroxyphenylpyruvate dioxygenase, HPPD)和光合系統II抑制劑對藜

(*Chenopodium album* L.)、三裂葉豬草(*Ambrosia trifida* L.)和糙果莧的防除具有協同效果⁽⁶²⁾。澳洲硬質黑麥草的試驗也呈現混用藥劑優於輪用的效果(Fig. 5)⁽⁹⁾。先正達公司也曾發表在巴西的大豆田的試驗，種植前使用嘉磷塞添加剋

草同(clethodim)，然後在 14-21 天後使用巴拉刈加左旋莫多草(s-metolachlor)，可有效控制日益嚴重的抗性二耳草(*Digitaria insularis*)⁽³⁴⁾。

另外由於基改作物至今仍維持相當廣大的種植面積，美國自 2014 年以來，抗除草劑大豆的使用率約為 94%。為因應基改作物田雜草抗藥性的嚴重問題，研發公司已陸續將基改大豆、玉米及棉花增強為具有雙抗或三抗特性的品系。例如巴斯夫推出 LL GT27，可同時抗嘉磷塞、固殺草和 isoxaflutole。Corteva Agriscience 公司開發的 Enlist E3 品系，可抗嘉磷塞、固殺草和 2,4-地 (Table 3)⁽⁸⁾。若農民種此等多抗品系再配合輪流使用這些除草劑，可望逐漸降低抗性草的數量，然而另有學者認為此策略僅可延緩多重抗性草的出現時間，並無法真正阻止抗性草的發生。

3. 除草劑產品實施除草劑作用機制(mode of action)標籤化，並開展宣傳活動。

全球 HRAC (除草劑抗性作用委員會) 制定了一份關於 2020 年除草劑作用機制 MOA 分類審查的說明書，統一分類方式，將字母編碼過渡為到數字編碼，目前可歸類為 34 種和其他類別，其中有 21 種作用機制的除草劑被登錄出現抗性雜草 (<https://hracglobal.com/tools/2020-review-of-the-herbicide-moa-classification>, <http://www.weedscience.org/Pages/SOASummary.aspx>)。美國雜草科學協會 (WSSA) 和除草劑抗性行動委員會都制定了簡單、明確的作用機制名稱；為支持抗藥性管理機制的推動，澳洲各國、加拿大、美國雜草科學協會 (WSSA) 以及 CropLife 所有成員承諾到 2023 年將在除草劑商品標籤加上作用機制圖示和代碼⁽⁷⁾。

(三) 作物種植方式的調整

1. 培育可增強對雜草競爭力的作物品種：

針對重要作物進行品種選育或改良，以增強對雜草的競爭力為一重要性狀，可採用早期生長速度、株高、分蘗、葉角和冠層形成為篩選的農藝性狀指標⁽⁵¹⁾。例如三種小麥品系 W320605、W390403 和 W470201 種植期間的雜草種子數量較一般商業品種明顯減少，且播種率高者雜草亦較少 (Fig.6)⁽⁸⁾。

2. 增加作物與雜草競爭力的種植方式

提高播種率、窄行距、調整種植日期等方法，一般皆具有減少雜草的繁殖力、土壤種子庫和除草劑抗性風險的效果^(44,45)。例如澳洲小麥採用高播種率提高作物與黑麥草的競爭力，得以減少黑麥草種子庫的數量。種植早熟品種也可能於收穫時避開雜草種子的產生期⁽⁵⁰⁾。

3. 輪作系統的運用：

將抗嘉磷塞棉花與抗固殺草棉花輪作，或是抗嘉磷塞棉花與非基改棉花輪作，可減少嘉磷塞施用次數，因此長芒莧抗性風險降低約 50%，抗性的發生約

延遲 2-至 3 年⁽⁴³⁾。抗嘉磷塞棉花與玉米輪作比僅種植抗嘉磷塞棉花，可降低長芒莧出現抗性生物型約 2 倍的風險⁽⁴³⁾。然而大約 38-50% 的美國農田是由租賃農民經營⁽⁵⁷⁾。農民關切作物的經濟收益，而不在意次年可能不利於耕種的影響，所以輪作策略常不易推動和施行。

(四)新穎科技於除草劑抗藥性之研發

1.無人機結合人工智能技術辨視重要目標雜草，協助實地偵察或進行特定地點的噴藥施作⁽¹¹⁾。

澳洲各國針對特定地點雜草管理 (site-specific weed management, SSWM) (或精確雜草管理) 的研究和開發已經進行了 20 多年，主要用於高價值園藝作物⁽⁶³⁾。儘管已證明具有經濟效益，在大規模作物的種植者對 SSWM 的使用率相對較少⁽³³⁾。然而在休耕地使用可識別雜草再噴施藥劑的噴霧器，使用率趨於普遍，例如 WEED-It™ 或 WeedSeeker™ 噴霧器 (Fig. 7)，據報導可節省高達 90% 的除草劑⁽¹⁴⁾。

2.通過 RNA 干擾靜默抗性基因以恢復除草劑功效。

孟山都公司正在開發 RNAi 技術，應用嘉磷塞和雙股 RNA (dsRNA) 的混合物干擾雜草中除草劑抗性基因的表達。初步研究顯示 BioDirect™ 與除草劑結合使用時可以逆轉抗性⁽⁴⁹⁾。該技術已在對 ALS、HPPD 和 PPOX 抑制性除草劑具有抗性的雜草中得到證明^(21,54)。RNAi 是抗性雜草管理的革命性技術，但距離商業化還有相當時間。另有引入雄性不育 (male sterility) 基因以減少種子產量的相關研究⁽²²⁾，其功效與適用性仍待觀察。

(五)採用「最佳管理作業」(best management practices ,BMPs)的建議。

建立「最佳管理作業」的起因是因為一般農民認為預防只會降低風險，而不是零風險，另一關鍵因素是農民預期未來會有新的除草劑可使用⁽¹⁸⁾，或是業者將會引入新的抗性基改作物品種，因此大部分農民不會採用較複雜的管理方法。根據美國 1,000 多名種植玉米、棉花和大豆農民的調查結果，發現使用不同作用機制的多種除草劑是最少被選用的方法之一，因為會額外增加除草的成本⁽¹⁹⁾，例如在喬治亞州和阿肯色州棉花田、密蘇里州大豆田和阿肯色州水稻田防除的抗嘉磷塞的長芒莧、糙果莧和稗草的額外成本，每公頃分別增加 48、48 及 64 美元⁽³⁶⁾。

因此針對各個地區問題嚴重的雜草，應由雜草科學家、除草劑生產者、推廣人員等共同合作，進行實地研究，收集數據並驗證管理模組的適用性，建立「最佳管理作業」⁽⁴³⁾。此種雜草管理方式類似於雜草的綜合管理 (integrated weed management, IWM)，考量的重點不僅是如何善用不同作用機制的除草劑，結合非化學方法，成為一種可簡易操作同時維護成本效益的管理方法，同時最終須可達成減少除草劑用量和降低抗性雜草種子庫的效果。例如使用萌前除草

劑同時配合早期播種、調整播種率與行株距，可因作物植株冠層抑制較晚發芽雜草的生長，為減少雜草種子產量的策略之一，例如使用除草劑和非化學方法對大穗看麥娘的防治效果如圖 8 所示^(20,40)。

五、結語

全球除草劑抗藥性問題已普遍發生在各國重要糧食作物和果樹等農地，抗性草種類及多重抗性現象仍持續增加，如何有效延緩及降低抗性草的危害，實為當前仍待克服的嚴重問題。經由分析各國於登錄於國際抗除草劑雜草調查資料庫的大數據，得以了解屬於抗藥性高風險雜草及除草劑的種類及其特性，以減緩藥劑選拔壓力和避免花粉及種子持續蓄積於土壤種子庫為原則，進而建構多樣化的最佳管理作業，包括使用不同作用機制的除草劑、非化學除草方式及配合適當種植系統等方法，同時須考量容易操作、節省工時，以及不額外增加除草成本等因素，方可提升農民執行的意願，最終才得以有效解決抗性草對農業生產與生態平衡的衝擊。

參考文獻

- 1.林李昌、張家彥、袁秋英。2016。抗嘉磷塞雜草-繖花龍吐珠(*Hedyotis corymbosa*) 5-烯醇丙酮酸莽草酸-3-磷酸合成酶之點突變及分子快速鑑定。臺灣農藥科學。1: 70-90。
- 2.袁秋英、謝玉貞、蔣慕琰。2005。牛筋草(*Eleusine indica*)對嘉磷塞抗藥性反應之測定。植保會刊 47: 129-140。
- 3.袁秋英、謝玉貞、蔣慕琰。2005。抗嘉磷塞牛筋草 EPSP synthase 基因選殖及抗藥性之分子鑑定。植保會刊 47: 251-262。
- 4.袁秋英、蔣慕琰。2001。華九頭獅子草對嘉磷塞之反應。植物保護學會會刊 43:29-38。
- 5.蔣永正、侯秉賦、王智屏、蔣慕琰。2007。牛筋草(*Eleusine indica*)對 ACCase 抑制型除草劑抗性之探討。植物保護學會會刊。49: 311-324
- 6.蔣永正、蔣慕琰、朱德民。1994。臺灣野塘蒿(*Erigeron Sumatrensis*)對巴拉刈 (Paraquat)抗藥性之研究。中華民國雜草學會會刊。15:1-19。
- 7.Beckie, H. J. 2006. Herbicide-resistant weeds: Management tactics and practices. *Weed Technol.* 20: 793-814.
- 8.Beckie, H. J.; Ashworth, M. J. and Flower, K. C. 2019. Herbicide resistance management: Recent developments and Trends. *Plants.* 8: 1-13.
- 9.Beckie, H. J., Busi, R., Lopez-Ruiz, F. J. and Umina, P. A. 2021. Herbicide resistance management strategies: how do they compare with those for insecticides, fungicides and antibiotics? *Pest. Manag Sci.* 77: 3049-3056.
- 10.Beckie, H. J. and Reboud, X. 2009. Selecting for weed resistance: Herbicide rotation and mixture. *Weed Technol.* 23: 363-370.
- 11.Beckie, H. J. and Harker, K. N. 2017. Our Top 10 Herbicide-Resistant Weed Management Practices. *Pest. Manage. Sci.* 73: 1045-1052.
- 12.Beckie, H. M. 2009. Herbicide resistance in weeds: Influence of farm practices. *Prairie Soils and Crops:* 2: 17-23.
- 13.Beckie, H. M., Leeson, J. Y. et al. 2008. Risk assessment of weed resistance in the Canadian Prairies. *Weed Technol.* 22: 741-746.
14. Cameron, J. and Storrie, A. 2014. Summer Fallow Weed Management: A Reference Manual for Grain Growers and Advisers in the Southern and Western Grains Regions of Australia; GRDC Publ. ICN00012. 2014; 71p. Available online: https://grdc.com.au/__data/assets/pdf_file/0028/98632/summer-fallow-weedmanagement-manual.pdf.pdf (accessed on 1 May 2019).
- 15.Carpenter, J. and Gianessim L. 2010. Economic impact of glyphosate-resistant weeds, in *Glyphosate Resistance in Crops and Weeds: History, Development and Management*, ed. by Nandula V. Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, pp.

- 297-312.
16. Dayan, F. E. 2019. Current status and future prospects in herbicide discovery. *Plants* 8: 341. <https://doi.org/10.3390/plants8090341>
 17. EPPO, 2015. Efficacy evaluation of plant protection products PP 1/213 (4) Resistance risk analysis. *OEPP/EPPO Bull.* 45: 371-387.
 18. Foresman, C. and Glasgow, L. 2008. US grower perceptions and experiences with glyphosate-resistant weeds. *Pest Manag. Sci.* 64: 388-391.
 19. Frisvold, G.B., Hurley, T. M. and Mitchell, P. D. 2009. Adoption of best management practices to control weed resistance by corn, cotton, and soybean growers. *AgBioForum* 12: 370-381.
 20. Gomez-Macpherson, H. and Richards, R.A. 1995. Effect of sowing time on yield and agronomic characteristics of wheat in south-eastern Australia. *Aust. J. Agric. Res.* 46: 1381-1399.
 21. Green, J. M. 2014. Current state of herbicides in herbicide-resistant crops. *Pest Management Science* 70: 1351-1357.
 22. Gressel, J. 2012. Containing and mitigating transgene flow from crops to weeds, to wild species, and to crops. In A. Altman & P. M. Hasegawa (Eds), *Plant biotechnology and agriculture. Prospects for the 21st century* (pp. 509–523). Elsevier.
 23. Gressel, J. and Segel, L. A. 1982. Inherrelating factors controlling the rate of appearance of resistance: the outlook for the future. In: *Herbicide Resistance in plant* (eds H LeBaron & J Gressel), 325-347. John Wiley & Sons, New York.
 24. Griffith, G. M., Norsworthy, J. K. and Griffin, T. 2010. Cotton yield reductions associated with spatial movement of glyphosate-resistant Palmer amaranth. *Ark. Crop Prot. Assoc.* 14:11.
 25. Heap, I. 2014. Global perspectives of herbicide-resistant weeds. *Pest Management Sci.* 70: 1306-1315.
 26. Herbicide Resistance Action Committee (2022) Detecting herbicide resistance. <http://www.hracglobal.com/pages/detectingherbicideresistance.aspx>.
 27. Hole, J. S. 1990. Fitness and ecological adaptability of herbicide-resistant biotypes. In: *Managing Resistance to Agrochemicals: From Fundamental Research to Practical Strategies* (eds MB Green, H LeBaron & W Moberg), 419-428. American Chemical Society, Washington, DC.
 28. Holt, J. S., Welles, S. R., Silvera, K., Heap, I. M., Heredia, S. M., Martinez-Berdeja, A., Palenscar, K. T., Sweet, L. C. and Ellstrand, N.C. 2013. Taxonomic and life history bias in herbicide resistant weeds: implications for deployment of resistant crops. *PLoS One* 8 (9), e71916. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071916>.

29. Holst, N., Rasmussen, I. A. and Bastiaans, L. 2007. Field weed population dynamics: a review of model approaches and applications. *Weed Res* 47: 1-14.
30. James, E. H., Kemp, M. S. and Moss, S. R. 1995. Phytotoxicity of trifluoromethyl and methyl-substituted dinitroaniline herbicides on resistant and susceptible populations of black-grass (*Alopecurus myosuroides*). *Pesticide Sci.* 43: 273-277.
31. Jasieniuk, M., Brule-Babel, A. L. and Morrison, I. N. 1994. Inheritance of trifluralin resistance in green foxtail (*Setaria viridis*). *Weed Sci.* 42: 123-127.
32. Jasieniuk, M., Brule-Babel, A. L. and Morrison, I. N. 1996. The evolution and genetics of herbicide resistance in weeds. *Weed Sci.* 44: 176-193.
33. Katalin, T. G. Eniko, L. and István, T. 2013. Economic benefits of precision weed control and why its uptake is so slow. *Stud. Agric. Econ.* 115: 40-46.
34. Kaundun, S. S. 2020. Syngenta's contribution to herbicide resistance research and management. *Pest Manag Sci* 77: 1564-1571.
<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1002/ps.6072>.
35. Kern, A. J., Myers, T. M., Jasieniuk, M., Murray, Be., Maxwell, S. D. and Dyer, W. E. 2002. Two recessive gene inheritance for triallate resistance in *Avena fatua* L. *J. of Heredity* 93: 48-50.
36. Legleiter, T. R., Bradley, K. W. and Massey, R. E. 2009. Glyphosate-resistant waterhemp (*Amaranthus rudis*) control and economic returns with herbicide programs in soybean. *Weed Technol.* 23: 54-61.
37. Lima, A. and Mendes, K. 2020. Variable Rate Application of Herbicides for Weed Management in Pre- and Postemergence. In *Pests, Weeds and Diseases in Agricultural Crop and Animal Husbandry Production*, Dimitrios Kontogiannatos; Kourti, A., Mendes, K.F., Eds., IntechOpen: London, UK.
38. Maxwell, B. D. and Mortimer, A. M., 1994. Selection for herbicide resistance. In: Powles, S.B., Holtum, J.A.M. (Eds.), *Herbicide Resistance in Plants: Biology and Biochemistry*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA, pp. 1-25.
39. Menchari, Y. Chauvel, B., Darmency, H. and Delve, C. 2008. Fitness costs are associated with three mutant acetyl-coenzyme A carboxylase alleles endowing herbicide resistance in black-grass *Alopecurus myosuroides*. *J. of Applied Ecology* 45: 939-947.
40. Moss, S. 2017. Herbicide resistance in weeds. Hatcher PE, Froud-Williams RJ (Eds.), *Weed Research: Expanding Horizons*, John Wiley & Sons, Chichester, UK (2017), pp. 181-214.
41. Moss, S., Ulber, L. and den Hoed, I. 2019. A herbicide resistance risk matrix. *Crop Prot.* 115: 13-19.
42. Neve, P., Diggle, A. J., Smith, F. P. and Powles, S. B. 2003. Simulating evolution of glyphosate resistance in *Lolium rigidum*, I: population biology of a rare

- resistance trait. *Weed Res.* 43: 404-417.
43. Neve, P., Norsworthy, J. K., Smith, K. L. and Zelaya, I. A. 2011. Modeling glyphosate resistance management strategies for Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) in cotton. *Weed Technol.* 25: 335-343.
 44. Norsworthy, J. K., P. Jha, and Bridges, Jr. W. 2007. Sicklepod (*Senna obtusifolia*) survival and fecundity in wide- and narrow-row glyphosate-resistant soybean. *Weed Sci.* 55: 252-259.
 45. Norsworthy, J. K., Ward, S. M., Shaw, D. R., Llewellyn, R. S., Nichols, R. L., Webster, T. M., Bradley, K. W., Frisvold, G., Powles, S. B., Burgos, N. R., Witt, W. W., and Barrett, M. 2012. Reducing the risks of herbicide resistance: best management practices and recommendations. *Weed Science*, 60: 31-62.
 46. Peterson, M.A., Collavo, A., Ovejero, R., Shivrain, V. and Walsh, M.J. 2018. The challenge of herbicide resistance around the world: A current summary. *Pest Manag. Sci.* 74: 2246-2259.
 47. Pollard, J. M., Sellers, B. A. and Smeda, R. J. 2004. Differential response of common ragweed to glyphosate. *Proc. North. Cent. Weed Sci. Soc.* 59: 27.
 48. Powles, S. B. and Yu, Q. 2010. Evolution in action: plants resistant to herbicides. *Annual Review of Plant Biology* 61: 317-347.
 49. Reddy, K. N. and Jha, P. 2016. Herbicide-resistant weeds: Management strategies and upcoming technologies. *Indian J. Weed Sci.* 48: 108-111.
 50. Reddy, K. N. and Norsworthy, J. K. 2010. Glyphosate-resistant crop production systems: impact on weed species shifts. Pages 165-184 in V. K. Nandula, ed. *Glyphosate Resistance in Crops and Weeds: History, Development, and Management*. Singapore: J. Wiley
 51. Rose, S. J., Burnside, O. C. Specht, J. E. and Swisher, B. A. 1984. Competition and allelopathy between soybeans and weeds. *Agron. J.* 76: 523-528.
 52. Ryan, G. F. 1970. Resistance of common groundsel to simazine and atrazine. *Weed Sci.* 18: 614-616.
 53. Schwartz-Lazaro, L. M., Green, J. K. and Norsworthy, J. K. 2017. Seed retention of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) and barnyardgrass (*Echinochloa crus-galli*) in soybean. *Weed Technol.* 31: 617-622.
 54. Shaner, D. L. and Beckie, H. J. 2014. The future for weed control and technology. *Pest Management Science* 70: 1329-1339.
 55. Simarmata, M. and Penner, D. 2008. The basis for glyphosate resistance in rigid ryegrass (*Lolium rigidum*) from California. *Weed Sci.* 56: 181-188.
 56. Tidemann, B.D., Hall, L.M., Harker, K.N., Beckie, H.J., Johnson, E.N. and Stevenson, F.C. 2017. Suitability of wild oat (*Avena fatua*), false cleavers (*Galium spurium*), and volunteer canola (*Brassica napus*) for harvest weed seed control in

- western Canada. *Weed Sci.* 5: 769-777.
57. USDA-NASS U.S. Department of Agriculture—National Agricultural Statistics Service. 2007. 2007 Census of Agriculture—Demographics. http://www.agcensus.usda.gov/Publications/2007/Online_Highlights/Fact_Sheets/demographics.pdf. Accessed October 25, 2010.
58. Varah, A., Ahodo, K., Coutts, S. R., Hicks, H. L., Comont, D., Crook, L. et al. 2020. The costs of human-induced evolution in an agricultural system. *Nat Sustain* 3: 63-71.
59. Walsh, M. J., Aves, C. and Powles, S. B. 2017. Harvest weed seed control systems are similarly effective on rigid ryegrass. *Weed Technol.* 31: 178-183.
60. Walsh, M. J., Harrington, R. B. and Powles, S. B. 2012. Harrington Seed Destructor: A new nonchemical weed control tool for global grain crops. *Crop Sci.* 52: 1343-1347.
61. Westwood, J., Charudattan, R., Duke, S., Fennimore, S., Marrone, P., Slaughter, D., Swanton, C., Zollinger, R., 2018. Weed management in 2050: perspectives on the future of weed science. *Weed Sci.* 66, 275–288.
61. Whitehead, C. W. and Switzer, C. M. 1963. The differential response of strains of wild carrot to 2,4-D and relative herbicides. *Canadian J. of Plant Sci.* 43: 255-262.
62. Wrubel, R. P. and Gressel, J. 1994. Are herbicide mixtures useful for delaying evolution of resistance? a case study. *Weed Technol.* 8: 635-648.
63. Young, S. L. and Pierce, F. J. 2014. *Automation: The Future of Weed Control in Cropping Systems*; Springer: New York, NY, USA, 265p.
64. Yuan, C. I., Chiang, M. Y. and Chen, Y. M. 2002. Triple mechanisms of glyphosate-resistance in a naturally occurring glyphosate resistant plant *Dicliptera chinensis*. *Plant Sci* 163: 543–554.
65. Zeng, L. and Baird, W. V. 1997. Genetic basis of dinitroaniline herbicide resistance in a highly resistant biotype of goosegrass (*Echinochloa indica*). *J. of Heredity.* 88: 427-432.

Number Resistant Species for Several Herbicide Sites of Action (HRAC Codes)

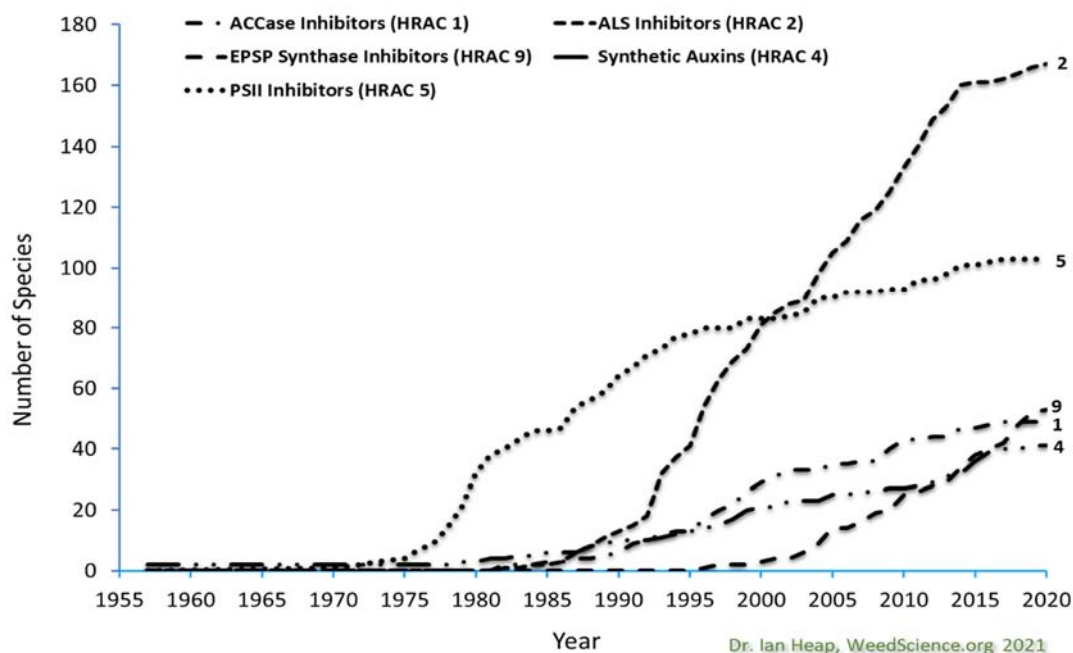


Fig.1. 全球 5 種作用機制除草劑之抗性草數量.

(資料來源：Heap, 2021, 國際抗除草劑雜草調查數據庫(International herbicide resistant weed database), <http://www.weedscience.org/Pages/SOASummary.aspx>.)

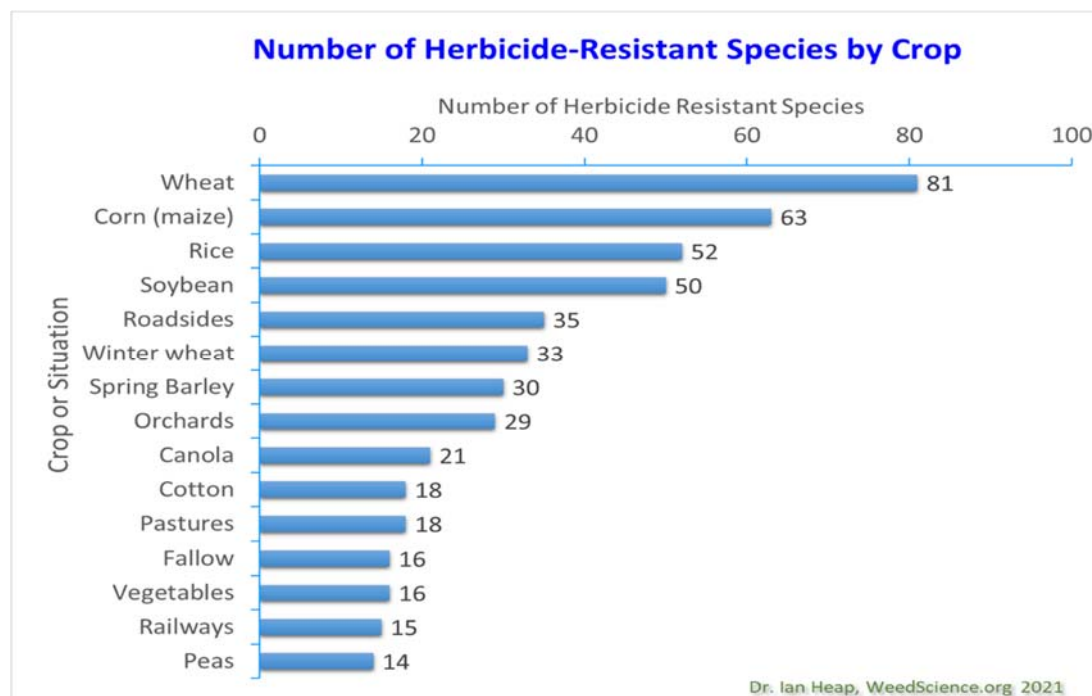


Fig. 2. 全球前 15 名多重抗性雜草及對不同作用機制除草劑的抗性數量.

(資料來源：Heap, 2021, 國際抗除草劑雜草調查數據庫(International herbicide resistant weed database), <http://www.weedscience.org/Pages/SOASummary.aspx>.)

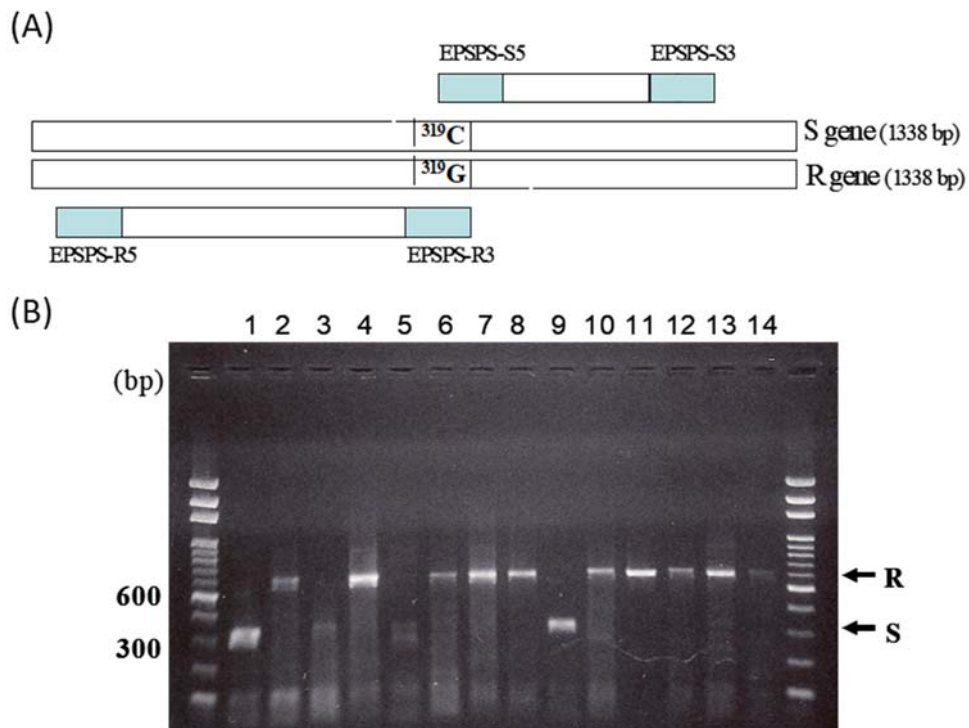


Fig. 3. 利用 EPSPS-R5/EPSPS-R3 及 EPSPS-S5/EPSPS-S3 兩組專一性引子之 Multiplex RT-PCR，檢測 14 個牛筋草植株。(A) 引子之設計，引子序列詳見表一。(B) 第 2、4、6、7、8、10、12 及 13 欄為抗性牛筋草，第 1、3、5 及 9 欄為感性牛筋草。

(資料來源：袁秋英、謝玉貞、蔣慕琰。2005。抗嘉磷塞牛筋草 EPSP synthase 基因選殖及抗藥性之分子鑑定。植保會刊 47: 251-262。)

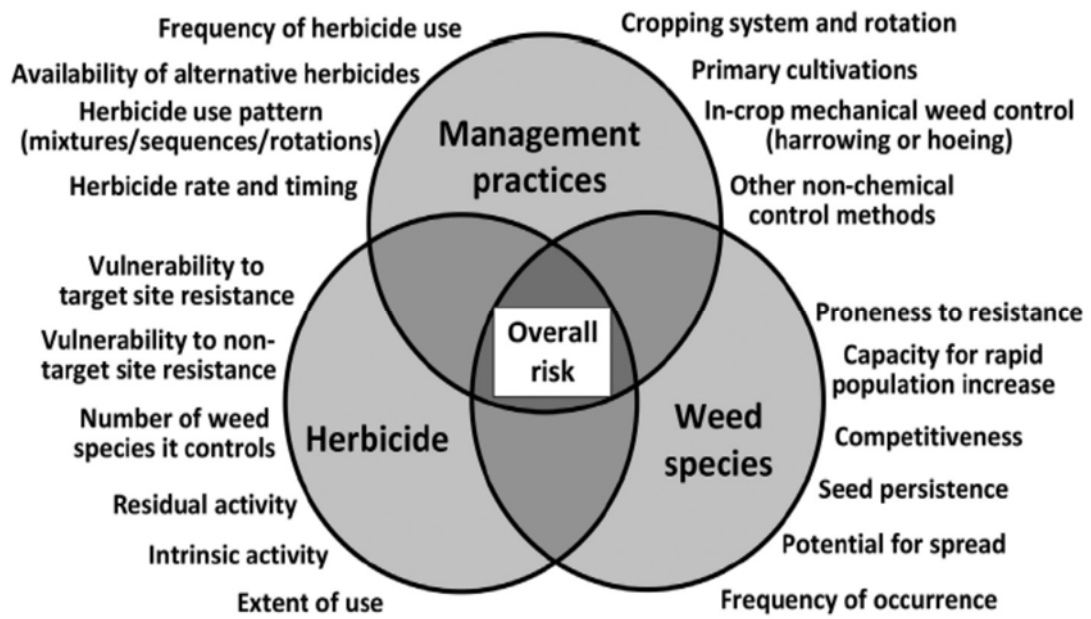


Fig. 4. Components of each of the three main resistance risk factors (Moss, 2017).
 (資料來源：Moss, S., Ulber, L., den Hoed, I. A herbicide resistance risk matrix. Crop Prot. 2019, 115, 13-19.)

Table 1. Biological characteristics of selected common and troublesome agronomic weed species (Vencill, 2012)

Weed	Dioecious	obligate outcrosser	Fecundity (seed plant ⁻¹)	Seedbank longevity(yr)	Resistance cases	Rank
<i>Amaranthus palmeri</i>	yes	no	1,000,000	3	25	3
<i>A. tuberculatus</i>	yes	no	1,000,000	3	37	3
<i>Alopecurus myosuroides</i>	yes	no	3,000	1-2	26	3
<i>Ambrosia artemisifolia</i>	no	no	6,000	1	19	2
<i>A. trifida</i>	no	weak	1,400	4	18	2
<i>Avena fatua</i>	no	yes	1,000	3	39	2
<i>Chenopodium album</i>	no	yes	72,000	4	42	1
<i>Echinochloa crus-galli</i>	no	yes	500,000	5	31	3
<i>Ipomoea spp.</i>	no	yes	1,500	1	0	1
<i>Kochia scoparia</i>	no	yes	4,100	2	34	2
<i>Lolium rigidum</i>	yes	no	2,000	1-2	44	3
<i>Poa annua</i>	no	yes	1,000	2	21	3
<i>Senna obtusifolia</i>	no	yes	200	>5	0	1
<i>Xanthium strumarium</i>	no	yes	9,000	2	17	2

(資料來源：Vencill L,W., R. L. Nichols, T. Webster, S. Moss, 2014: Framework for an expert evaluation for the evolution of weed resistance. JuliusKühn-Archiv 443, 45-51)

Table 2. Herbicide resistance risk based on HRAC mode of action (MOA) groups (Heap, 2018; updated 2022)

Resistance risk	HRAC groups	Legacy HRAC groups	Site of action	Example of active ingredient	Dicots	Monocots	No. of resistant species	% of total
High	2	B	inhibition of Acetolactate synthase	chlorsulfuron	105	65	170	33
	5	C1 C2	PSII inhibitors - Serine 264 binders	atrazine	53	34	87	17
	9	G	inhibition of EPSP synthase	glyphosate	27	29	56	11
Medium	1	A	inhibition of acetyl CoA carboxylase	sethoxydim	0	50	50	10
	4	O	auxins Mimics	2,4-D	33	8	41	8
	22	D	PSI electron diversion	paraquat	22	10	32	6
Low	14	E	inhibition of protoporphyrinogen oxidase	oxyfluorfen	10	4	14	3
	15	K3 N	very long chain fatty acid inhibitors	butachlor	2	11	13	3
	3	K1	inhibition of microtubule assembly 2	trifluralin	2	10	12	2
	10	H	inhibition of glutamine synthase	glufosinate	1	5	6	1
	34	F3	inhibition of lycopene cyclase	amitrole	1	5	6	1
	12	F1	phytoene desaturase inhibitors	diflufenican	4	1	5	1
	6	C3	PSII inhibitors - histidine 215 binders	bromoxynil	3	1	4	1
	29	L	inhibition of cellulose inhibitors	dichlobenil	0	4	4	1
	0	Z	anti-microbutule mitotic disrupter	flamprop-methyl	3	0	3	1
	27	F2	intibition of hydroxyphenyl pyruvate dioxygenase	isoxaflutole	0	3	3	1
Very low	13	F4	intibition of microtubule assembly	clomazone	0	3	3	1
	-	-	four other MOA	-	1	3	4	1
					267	246	513	

(資料來源：(1) Moss, S., Ulber, L., den Hoed, I. A herbicide resistance risk matrix. *Crop Prot.* 2019, 115, 13-19. (2) International herbicide resistant weed database)

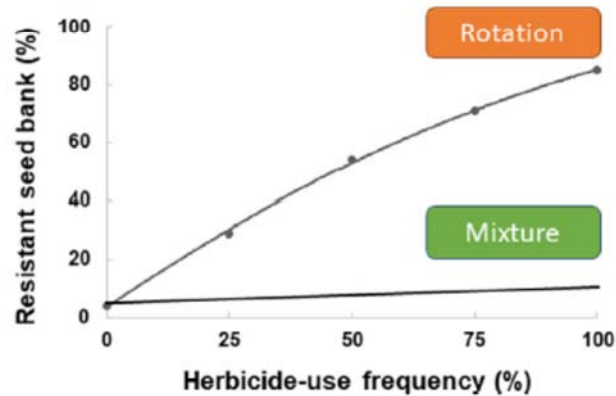


Fig 5. Herbicide rotation recommendations for *Lolium rigidum* (annual ryegrass) in Australia (top): based on site of action (WSSA group 3: trifluralin, propyzamide = pronamide; group 8: triallate, prosulfocarb; group 15: pyroxasulfone; group 30: cinmethylin) and mode of metabolism (P450, GST enzyme families); (bottom) effect of herbicide mixtures (bromoxynil/MCPA and ethalmetsulfuron) versus rotations (ethametsulfuron used one, two, or three times over 4 years) on the herbicide-resistant seed bank of *Thlaspi arvense* L. (field pennycress) in western Canada (adapted from Beckie and Reboud15). (資料來源：Beckie HJ, Busi R, Lopez-Ruiz FJ and Umina PA, 2021. Herbicide resistance management strategies: how do they compare with those for insecticides, fungicides and antibiotics? *Pest Manag Sci* 77:3049-3056.)

Table 3. Herbicide resistance (HR) traits in cultivars of major agronomic crops.

HR trait	Soybean	Maize	Cotton	Rice	Canola	Wheat
ACCCase inhibitor		*		*		*
ALS inhibitoe		*		*	*	*
Triazine ¹⁾					*	
glyphosate	*	*	*		*	
glufosinate	*	*	*		*	
glyphosate + glufosinate	*	*	*			
glyphosate + triazine					*	
glyphosate + dicamba	*		*			
glyphosate + 2,4-D + APP (ACCCase)		*				
glyphosate + isoxaflutole	*		*			
glyphosate + glufosinate + dicamba	*		*			
glyphosate + glufosinate + 2,4-D	*					
glyphosate + isoxaflutole + glufosinate	*					
¹⁾ Australia only.						
APP: aryloxyphen oxypropionate						

(資料來源：Beckie, H.J.; Ashworth, M.J.; Flower, K.C. Herbicide resistance management: Recent developments and Trends. Plants 2019, 8, 161, 1-13.)

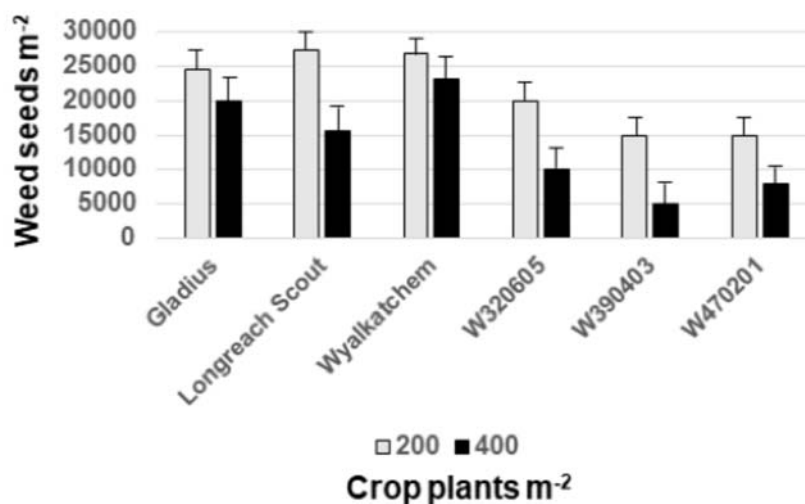


Fig. 6. Weed seed production in field plots of wheat lines W320605, W390403 and W470201 with enhanced weed competitiveness compared with three commercial wheat cultivars.

(資料來源：Beckie, H.J.; Ashworth, M.J.; Flower, K.C. Herbicide resistance management: Recent developments and Trends. Plants 2019, 8, 161, 1-13.)

How a *WeedSeeker*[®] sensor works

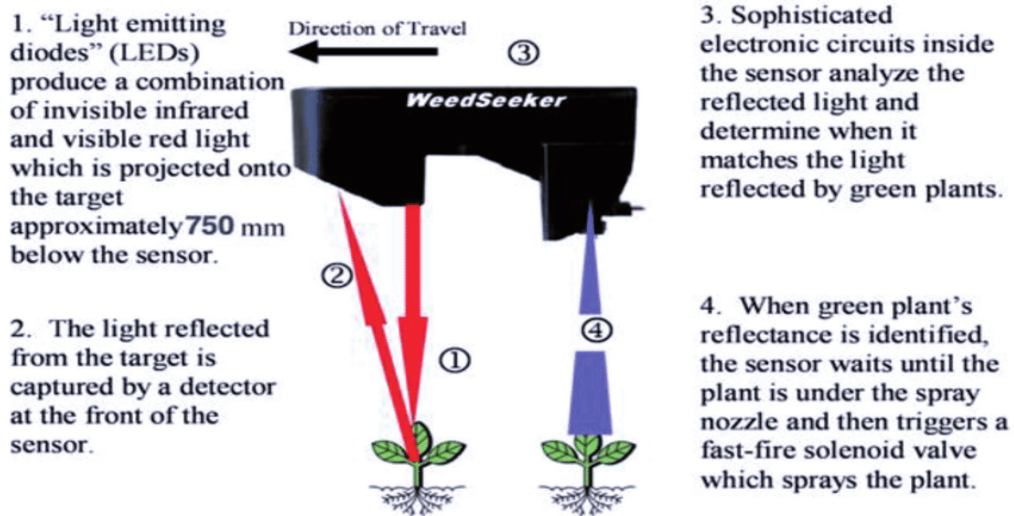


Fig. 7. How a WeedSeeker sensor works.

(資料來源：Lima, A., Mendes, K. Variable Rate Application of Herbicides for Weed Management in Pre- and Postemergence. In *Pests, Weeds and Diseases in Agricultural Crop and Animal Husbandry Production*, Dimitrios Kontogiannatos; Kourti, A., Mendes, K.F., Eds., IntechOpen: London, UK, 2020.)

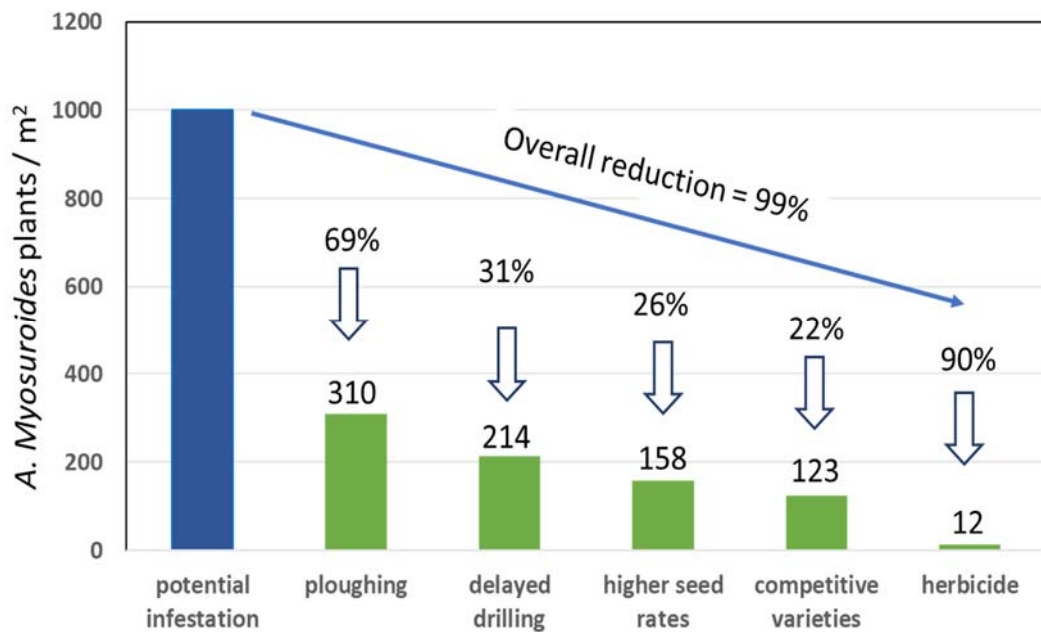


Fig. 8. Potential benefit of integrating the use of several non-chemical methods with herbicides for control *Alopecurus myosuroides*. The percentage figures above each arrow are taken from Lutman et al. (2013) and give a combined 90% reduction in weed population. Assuming herbicides give 90% control, an overall reduction in weed population of 99% is achieved.

(資料來源：Moss S (2017) Herbicide resistance in weeds. Hatcher PE, Froud-Williams RJ (Eds.), Weed Research: Expanding Horizons, John Wiley & Sons, Chichester, UK (2017), pp. 181-214)