

Rezistentnost korova na herbicide

Sava Vrbničanin

Univerzitet u Beogradu, Poljoprivredni fakultet, Beograd, Srbija
e-mail: sava@agrif.bg.ac.rs

REZIME

Rezistentnost korova na herbicide predstavlja stečenu otpornost jedinki da u uslovima njihove duže izloženosti istom herbicidu, odnosno herbicidima istog mehanizma delovanja na koje su u početku njihove primene bile osetljive prežive primenu preporučenih i znatno većih količina herbicida, završe životni ciklus i ostave potomstvo. Najčešći mehanizmi rezistentnosti korova na herbicide su: rezistentnost na primarnom mestu delovanja, rezistentnost locirana izvan primarnog mesta delovanja, ukrštena i višestruka (multipla) rezistentnost. Do sada u Svetu je potvrđeno 514 slučajeva rezistentnosti (vrsta x mesto delovanja) i to kod 262 korovske vrste (152 dikotile, 110 monokotila), a najveći broj potvrđenih slučajeva se odnosi na herbicide inhibitore ALS enzima, FS II, EPSPS enzima, inhibitori ACC-aza, sintetičke auksine itd. U Srbiji postoji potvrđeno više slučajeva smanjene osetljivosti korovskih vrsta na herbicide inhibitore FS II i ALS enzima, a visok nivo rezistentnosti je potvrđen na ALS inhibitore kod vrsta: *Amaranthus retroflexus*, *Sorghum halepense*, *Ambrosia artemisiifolia* i *Helianthus annuus*.

Ključne reči: rezistentnost, herbicidi, mehanizam rezistentnosti, korovi.

UVOD

Razvoj rezistentnosti korova na herbicide je normalan i predvidiv ishod u prirodnoj selekciji. Ova pojava je povezana sa činjenicom da u prirodi (u divljim i korovskim populacijama) postoje pojedinačni rezistentni aleli (retke mutacije koje se mere promilima) pre nego što se bilo koji herbicid uvede u primenu i da se brojnost tih jedinki u uslovima intenzivne primene istih herbicida stalno povećava i kada one u populaciji postanu dominantne tada ih najčešće detektujemo kao rezistentne populacije (Heap, 2014). Opšte prihvaćena definicija

rezistentnosti organizama na pesticide, koju je predložila svetska asocijacija *United Nations Food and Agriculture Organization* 1965. godine (LeBaron and Gressel, 1982) je ovu pojavu definisala kao »oslabljenu reakciju« biljnih ili životinjskih populacija na primenu pesticida ili drugih agenasa koji se koriste za njihovo suzbijanje. Dakle, rezistentnost je zasnovana na različitoj reakciji između prirodno osetljive i rezistentne populacije. Heap i LeBaron (2001) su rezistentnost korova na herbicide definisali kao kapacitet korovske populacije, koja je prethodno bila osetljiva na herbicide, da preživi primenu preporučenih i znatno većih količina primene herbicida, završi životni ciklus i ostavi potomstvo.

ISTORIJAT RAZVOJA REZIDENTNOSTI KOROVA NA HERBICIDE

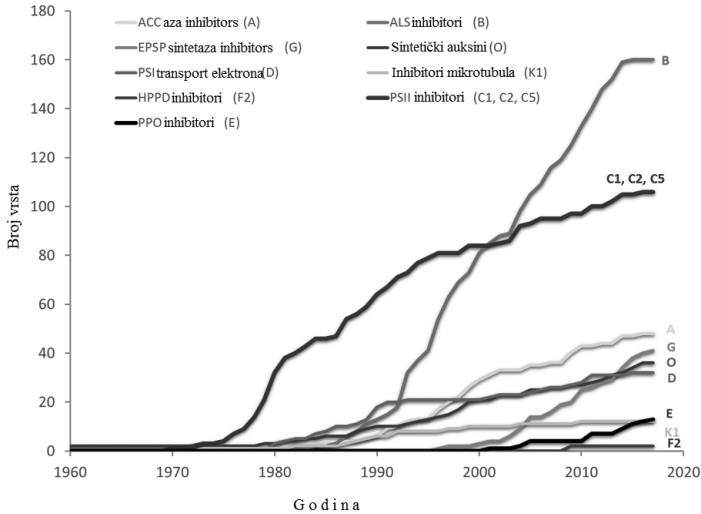
Prvi potvrđeni slučaj rezistentnosti korova na herbicide se odnosi na korovsku vrstu *Senecio vulgaris* L. (fam. *Asteraceae*) koja je nakon 10 uzastopnih ili naizmeničnih godina primene triazina preživela primenu čak 18 kg ha⁻¹ simazina (inhibitor fotosistema II (FS II)) (Ryan, 1970). Nakon prvog potvrđenog rezistentnog biotipa u narednih desetak godina potvrđeno je oko 30 rezistentnih korovskih vrsta pre svega na području SAD i Zapadne Evrope pri čemu je kod najvećeg broja potvrđenih slučajeva to bila rezistentnost na herbicide inhibitore FS II. Nakon toga, broj potvrđenih slučajeva je iz godine u godinu rastao pri čemu je u poslednjoj dekadi XX veka došlo do ubrzanog razvoja rezistentnih korovskih biotipova na herbicide inhibitore acetolaktat/acetohidroksi-kisele sintetaze (ALS/AHAS) (pre svega na sulfoniluree i imidazolinone) i inhibitore 5-enolpiruvatšikimat 3-fostaf sintetaze (EPSPS) tj. glicine (Tabela 1, Slika 1) (Heap, 2020).

Tabela 1. Dinamika razvoja rezistentnosti korova na herbicide (po dekadama) kod mehanizama delovanja sa najvećim brojem potvrđenih rezistentnih biotipova

Table 1. First confirmed cases of weed species that have developed resistance to different herbicide sites of action, given in decades

Grupe herbicida prema mehanizmu delovanja Herbicide groups by site of action	Broj korovskih vrsta / No. of weed species					Ukupno Total
	Vremenski period po dekadama / Time periods in decades					
	1970-1979	1980-1989	1990-1999	2000-2009	2010-2020	
Inhibitori FS II (C1)	20	32	11	7	4	74
Inhibitori EPSPS enzima	/	/	2	18	30	50
Inhibitori ALS enzima	/	11	62	53	39	165
Inhibitori ACC-aze	/	5	20	16	8	49
Ukupno	20	48	95	94	60	338

Neke korovske vrste kao što su: *Lolium rigidum*, *Echinochloa crus-galli* var. *crus-galli*, *Poa annua*, *Alopecurus myosuroides*, *Avena fatua*, *Echinochloa colona*, *Eleusine indica*, vrste roda *Amaranthus* itd. imaju veći afinitet za razvoj rezistentnosti nego što je to slučaj sa drugim vrstama a razlog je njihova izražena genetička varijabilnost. Osim toga, mnoge korovske vrste su razvile rezistentnost na više herbicida istog mehanizma delovanja kao i na herbicide



Slika 1. Hronološki rast razvoja rezistentnosti korova na herbicide u svetu (Heap, 2020)
Figure 1. Chronological increase of herbicide resistant weeds in the world (Heap, 2020)

različitih mehanizama delovanja (Tabela 2). Takođe, herbicidi iz različitih hemijskih grupa i različitog mehanizma delovanja (npr. sulfoniluree, sintetički auksini) se značajno razlikuju u pogledu rizika za razvoj rezistentnosti korova na njih. Osim toga, različite hemijske grupe sa istim mehanizmom delovanja kao što su herbicidi inhibitori ALS enzima (imidazolinoni (IMI), sulfoniluree (SU), triazolopirimidini (TP), pirimidiniltio (ili oks)-benzoati (PTB) i sulfonilamino-karboniltriazolinoni (SCT)) se takođe mogu razlikovati u pogledu nivoa rizika za razvoj rezistentnosti. Do sada sulfoniluree su se pokazale kao najrizičnija hemijska grupa u odnosu na fenomen rezistentnosti korova na herbicide, zatim slede herbicidi inhibitori FS II, potom inhibitori acetil CoA karboksilaze (ACC-aze), potom inhibitori EPSPS enzima, zatim sintetički auksini itd. (Grafik 1).

Generalno, pored postojanja pojedinačnih (meri se promilima) rezistentnih alela u divljim/korovskim populacijama ključni činioci koji doprinose razvoju rezistentnosti korova na herbicide su: (i) gajenje useva u monokulturi (koja favorizuje razvoj nekoliko dominantnih vrsta korova) i prisustvo korova u visokoj brojnosti, (ii) veličina i genetička varijabilnost korovske populacije, (iii) specifične mutacije na primarnom mestu delovanja herbicida, (iv) nivo ekspresije rezistentnog gena, (v) velika produkcija semena i vegetativnih reproduktivnih organa, (vi) raznošenje semena i polena, (vii) učestala primena istog ili herbicida istog mehanizma delovanja, (viii) perzistentnost herbicida u zemljištu itd.

Prema poslednjim podacima u Svetu je potvrđena rezistentnost kod 514 slučajeva (vrsta x mesto delovanja) i to kod 262 vrste (152 dikotile i 110 monokotila) u 93 useva i 70 zemalja (Heap, 2020), a najveći broj potvrđenih slučajeva se odnosi na herbicide ALS inhibitore, na drugom mestu su inhibitori FS II, na trećem su inhibitori EPSPS enzima, zatim inhibitori ACC-aza itd. (Tabela 3).

Tabela 2. Broj rezistentnih korovskih vrsta koje su razvile rezistentnost na četiri i više mehanizama delovanja herbicida**Table 2.** Number of weed species resistant to four or more mechanisms of herbicide action

Vrsta Species	Ukupno Total	HRAC grupe prema mehanizmu delovanja HRAC group by mechanism of action									Ostali Others	
		A	B	C1	C2	D	G	K1	O	F2		
<i>Lolium rigidum</i>	14											7
<i>Echinochloa crus-galli</i> var. <i>crus-galli</i>	11											4
<i>Poa annua</i>	10											4
<i>Avena fatua</i>	8											5
<i>Eleusine indica</i>	8											2
<i>Lolium perenne</i> subs. <i>multiflorum</i>	8											3
<i>Amaranthus palmeri</i>	8											2
<i>Alopecurus myosuroides</i>	7											2
<i>Echinochloa colona</i>	7											1
<i>Amaranthus tuberculatus</i>	7											2
<i>Amaranthus hybridus</i>	6											2
<i>Conyza sumatrensis</i>	6											1
<i>Amaranthus retroflexus</i>	5											2
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	5											1
<i>Conyza canadensis</i>	5											0
<i>Kochia scoparia</i>	5											0
<i>Lolium perenne</i>	5											2
<i>Raphanus raphanistrum</i>	5											1
<i>Senecio vernalis</i>	5											2
<i>Alopecurus japonicus</i>	4											0
<i>Bidens pilosa</i>	4											0
<i>Bromus tectorum</i>	4											0
<i>Chenopodium album</i>	4											0
<i>Conyza bonariensis</i>	4											0
<i>Hordeum murinum</i> ssp. <i>galucum</i>	4											0
<i>Ishaemum rugosum</i>	4											0
<i>Senecio vulgaris</i>	4											1
<i>Setaria viridis</i>	4											0
<i>Sisymbrium orientale</i>	4											1
<i>Sorghum halepense</i>	4											0

Tabela 3. Broj korovskih vrsta koje su razvile rezistentnost prema mehanizmu delovanja herbicida
Table 3. Number of herbicide resistant weed species by mechanism of action

Mehanizam delovanja Mechanism of action	HRAC grupa	Primer herbicida	Dikot.	Monokot.	Ukupno
ALS inhibitori	B	hlorsulfuron	101	64	165
Inhibitori FS II	C1	atrazin	51	23	74
EPSP sintetaze inhibitori	G	glifosat	24	20	50
ACC-aza inhibitori	A	setoksidim	0	49	49
Sintetički auksini	O	2,4-D	33	8	41
FS I elektronski transport	D	parakvat	22	10	32
FS II inhibitori (uree i amidi)	C2	hlorotoluron	11	18	29
PPO inhibitori	E	oksifluorfen	10	3	13
Inhibitori mikrotubula	K1	trifluralin	2	10	12
Inhibitori lipida	N	trialat	0	10	10
Inhibitori dugog lanca masnih kiselina	K3	butahlor	2	5	7
Biosinteza karotenoida (nepoznato del.)	F3	amitrol	1	5	6
FS II inhibitori (nitrili)	C3	bromoksinil	3	1	4
Inhibitori biosinteze karotenoida	F1	diflufenikan	3	1	4
Inhibitori sinteze glutamina	H	glufosinat amonium	0	4	4
Inhibitori celuloze	L	dihlobenil	0	3	3
Antimikrotubularni mitotički destruktori	Z	flamprop-metil	0	3	3
HPPD inhibitori	F2	izoksafutol	2	0	2
DOXP inhibitori	F4	klomazon	0	2	2
Inhibitori mitoze	K2	profam	0	1	1
Nepoznati	Z	endotal	0	1	1
Inhibitori izduživanja ćelije	Z	difenzokvat	0	1	1
Inhibitori nukleinskih kiselina	Z	MSMA	1	0	1
Ukupno			266	248	514

Ista korovska vrsta može da razvije rezistentnost na više mehanizama tako da ukupan broj (266+248=514) ne znači toliki broj različitih vrsta

U odnosu na broj potvrđenih rezistentnih korovskih vrsta sa najvećim brojem su sledeće botaničke familije: *Poaceae* (85 vrsta), *Asteraceae* (44), *Brassicaceae* (22), *Cyperaceae* (12), *Amaranthaceae* (11), *Scrophulariaceae* (9), *Polygonaceae* (9), *Chenopodiaceae* (7), *Alismataceae* (7) i *Caryophyllaceae* (6). Prema broju aktivnih supstanci (a.s.) na koje je potvrđena rezistentnost na prvom mestu su inhibitori ALS enzima sa 57 a.s., zatim PPO inhibitori sa 29 a.s., inhibitori dugog lanca masnih kiselina i inhibitori FS II sa po 26 a.s., sintetički auksini sa 25 a.s., inhibitori ACC-aza sa 21 a.s., inhibitori fotosintetma II (uree i amidi) sa 20 a.s., inhibitori lipida sa 19 a.s., inhibitori mikrotubula sa 16 a.s. i HPPD inhibitori sa 12 a.s. (Heap, 2020). Atrazin (inhibitor FS II) je aktivna supstanca, za sada, sa najvećim brojem potvrđenih rezistentnih vrsta (66), na drugom mestu je imazetapir (44), potom slede tribenuron-metil (43), imazamoks (37), hlorsulfuron (36), metsulfuron-metil (35), glifosat (34), jodosulfuron-metil-natrijum (33), fenoksaprop-P-etil (31), simazin (31), bensulfuron-metil (29), tifensulfuron-metil (27), fluzifop-P-butil (25), pirazosulfuron-etil (25) itd. U odnosu na broj potvrđenih rezistentnih

korovskih vrsta po zemljama (i mestu delovanja herbicida) u prvih deset mesta su: USA, Australija, Kanada, Francuska, Brazil, Kina, Španija, Izrael, Japan i Nemačka (Tabela 4) (Heap, 2020).

Tabela 4. Države sa najvećim brojem potvrđenih rezistentnih korovskih vrsta

Table 4. Top ten countries with the highest number of confirmed herbicide resistant weed species

Država Country	Ukupan broj rezistentnih vrsta Total number of resistant species	Broj rezistentnih korovskih vrsta u odnosu na mehanizam delovanja Number of resistant weed species by site of action				
		ALS	ACC-aze	PS II	EPSPS	Sintetički auksini
USA	165	53	15	26	17	10
Australia	96	26	13	8	20	4
Kanada	68	25	4	13	6	6
Francuska	56	22	6	22	3	1
Brazil	50	20	7	4	9	3
Kina	45	17	8	1	2	5
Španija	41	10	2	18	6	1
Izrael	37	13	6	12	2	0
Japan	36	21	2	1	3	0
Nemačka	33	11	5	13	0	0

U odnosu na vrstu useva u kojima je najveći broj potvrđenih rezistentnih korovskih vrsta na herbicide na prvom mestu je pšenica, a zatim slede kukuruz, pirinač, soja itd. (Tabela 5).

Tabela 5. Broj korovskih vrsta po usevima koje su razvile rezistentnost

Table 5. Number of herbicide resistant weed species by crop

Usev Crop	Broj korovskih vrsta Number of weed species
Pšenica	81
Kukuruz	65
Pirinač	52
Soja	50
Pored puteva	35
Ozima pšenica	33
Jari ječam	30
Voćnjaci	28
Uljana repica	21
Pamuk	18
Pašnjaci	18
Povrtnjaci	16
Duž želiznica	15
Grašak	13
Zaparložene površine	12

Rezistentne populacije u prirodi mogu da se održavaju na određenom nivou više godina, čak i u odsustvu selekcionog pritiska (tj. primene herbicida na koje je biotip korova razvio rezistentnost), pri čemu će njihova postojanost zavisiti od efikasnosti suzbijanja nehemijskim metodama ili herbicidima na koje su osetljive, dugovečnosti semena, fitnesa i širenja rezistentnog semena u polju.

MEHANIZMI REZISTENTNOSTI

Postoji širok opseg potencijalnih mehanizama rezistentnosti korova na herbicide, s tim što svaka biohemijska promena koja omogućava biljci da preživi primenu herbicida može da bude uzrok rezistentnosti (Elezović i sar., 2003). Prema mehanizmu rezistentnosti korova na herbicide svi procesi se mogu grupisati u nekoliko tipova rezistentnosti i to: 1) rezistentnost na primarnom mestu delovanja herbicida, 2) rezistentnost locirana izvan primarnog mesta delovanja herbicida, 3) ukrštena rezistentnost i 4) višestruka (multipla) rezistentnost (Sammons and Gaines, 2014; Yu and Powles, 2014; Vrbničanin et al., 2017a).

Rezistentnost na primarnom mestu delovanja herbicida (*Target-Site Resistance*, TSR) nastaje kao rezultat jedne ili više mutacija na genu odgovornom za enzim koji vezuje herbicid. Kod ovakvog tipa rezistentnosti dolazi do smanjenja afiniteta vezivanja herbicida za dati enzim te izostaje efikasnost herbicida. Veliki broj, mada ne baš svi slučajevi rezistentnosti korova na herbicide ALS inhibitore, inhibitore ACC-aza, triazine, dinitroaniline itd. su rezultat mutacija na primarnom mestu delovanja herbicida. Prekomerna amplifikacija gena isto može biti uzrok razvoja rezistentnosti korova na herbicide koja takođe pripada TSR. Treće, povećana sinteza ciljanog enzima takođe može biti uzrok razvijene rezistentnosti na primarnom mestu delovanja herbicida.

Rezistentnost izvan primarnog mesta delovanja herbicida (*Non-Target-Site Resistance*, NTSR) je bazirana na metabolizmu koji smanjuje aktivnost herbicida pre nego dospe do ciljanog mesta delovanja. To se dešava kroz smanjeno usvajanje (penetraciju) ili umanjenu translokaciju herbicida, povećanu kompartmentaciju (sekvencijaciju) ili dekoksidaciju (metabolizam) herbicida, i kao rezultat ne dospevanja herbicida do mesta delovanja izostaje efekat i propadanje biljaka. NTSR bazirana na biohemijskim reakcijama koje vode ka detoksikaciji herbicida se odvijaju u nekoj od reakcija kao što su: oksidacija, redukcija, hidroliza i konjugacija (Dekker and Duke, 1995; Fischer et al., 2008).

Ukrštena rezistentnost (*Cross-Resistance*, CR) je rezistentnost gde jedan mehanizam uslovljava rezistentnost na više herbicida iz različitih hemijskih grupa, ali istog mehanizma delovanja. Ukrštena rezistentnost može biti kontrolisana sa jednim, dva ili više gena koji kontrolišu jedan mehanizam delovanja. Postoji dva tipa ukrštene rezistentnosti: ukrštena rezistentnost ciljanog mesta delovanja herbicida (TS-CR) i ukrštena rezistentnost izvan ciljanog mesta delovanja herbicida (NTS-CR). Spram ovoga češće se javlja TS-CR gde izmenjeno mesto delovanja herbicida potvrđuje rezistentnost na više ili sve herbicide koji inhibiraju isti enzim. S druge strane, NTS-CR je tip rezistentnosti u kome je uključen mehanizam koji nije vezan za

primarno mesto delovanja ciljanog enzima. Ti mehanizmi su bazirani na smanjenom usvajanju i translokacije ili ubrzanoj detoksikaciji herbicida (LeBaron and Utah, 2008).

Višestruka/multipla rezistentnost (*Multiple-Resistance*, MR) je tip rezistentnosti gde dva ili više mehanizama rezistentnosti prisutni u jednoj biljci ili populaciji (jedna populacija razvije rezistentnost na više herbicida iz različitih hemijskih grupa sa različitim mehanizmom delovanja) (Collavo and Sattin, 2014).

HIBRIDIZACIJA: PUT KA STVARANJU REZISTENTNIH KOROVSKIH BIOTIPOVA

Spontano ukrštanje između vrsta je veoma česta pojava kod biljaka i životinja. Procenjeno je da oko 25% biljnih i 10% životinjskih vrsta je podložno hibridizaciji. Između ostalog, usled spontanog ukrštanja korova unutar vrste ili srodnih vrsta mogu nastati invazivne korovske populacije s jedne strane, kao i rezistentni biotipovi korova s druge strane ukoliko u procesu hibridizacije učestvuju tolerantni usevi na herbicide (npr. hibridi suncokreta tolerantni na ALS inhibitore).

Hibridizacija je pojam koji je bio poznat još u doba Karl Linea i Čarls Darvina. Složenost hibridizacije Čarls Darwin je u svom delu „Hibridi” istakao rekavši da se ne može postaviti jasna granica između same „vrste,” i „varijeteta,” iste. Složenost i evolutivni značaj ovog procesa je rezultat činjenice što od malobrojne populacije pojedinih vrsta mogu nastati nove, mnogobrojne populacije a tokom vremena (evolucije) i vrste.

Spontana hibridizacija, odnosno transfer gena, je normalan proces koji se u prirodi neprekidno dešava, kako između srodnih gajenih i korovskih tj. divljih vrsta, tako i između populacija korovskih ili divljih vrsta. Do transfera gena može doći sa useva na korov ili sa korova na usev. Rezultat procesa su hibridne biljke koje imaju drugačije osobine od „roditelja.” Te osobine često omogućavaju novonastalim individuama da opstanu u različitim i promenljivim ekološkim uslovima i čine ih adaptibilnijim u odnosu na roditelje. Hibridizacija na relaciji „usev” - „korov” je povećala interesovanja naučne javnosti po uvođenju GMO (genetski modifikovani organizmi) i tolerantnih useva na herbicide. S obzirom da korovi koji poseduju određene karakteristike za vrstu najčešće nisu u potpunosti kompatibilni sa drugim korovima (zbog izražene populacione varijabilnosti) je razlog zašto geni iz gajene vrste teže opstaju u korovskoj populaciji, i to je verovatno razlog zašto u prethodnom periodu nije bilo više interesovanja za ovaj (hibridizacija „usev-korov”) proces (Ellstrand, 1999). Međutim, zahvaljujući novim biotehnologijama i uvođenjem u proizvodnju GM i tolerantnih useva na herbicide do transfera gena dolazi kada se u blizini nalazi odgovarajući kompatibilan hibridizacioni partner (npr. tolerantni hibrid suncokreta i korovski suncokret, obe pripadaju vrsti *Helianthus annuus*) (Božić et al., 2015, 2019). Kretanje gena je određeno biologijom vrste i može varirati zavisno od načina razmnožavanja, evolucije biljke i načina oprašivanja (polinacije). Generalno, da bi uopšte došlo do hibridizacije, moraju biti ispunjeni određeni uslovi: 1) vrste treba da se nalaze na istom lokalitetu, 2) da budu polno kompatibilne, 3) da im se preklapa period cvetanja, 4) da postoji/e vektori polena (vetar, voda, insekti) itd. (Božić

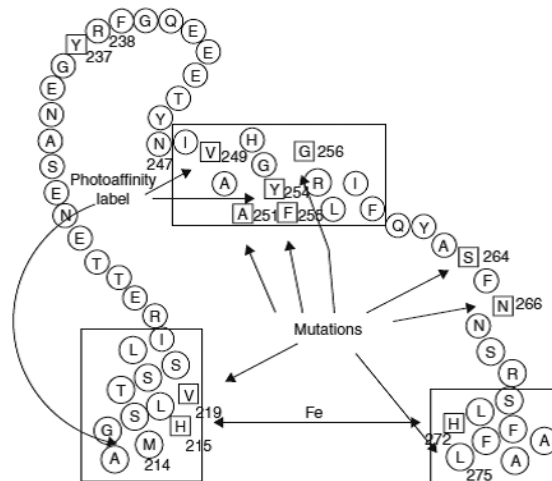
et al., 2015; Vrbničanin et al., 2017b). Kao rezultat uspešne hibridizacije između tolerantnih, odnosno GMO useva i divljih srodnika/korova mogu nastati rezistentni korovski hibridi.

REZISTENTNOST NA HERBICIDE INHIBITORE FS II (TRIAZINE)

Triazinski herbicidi su otkriveni u laboratoriji hemijske kompanije J.R. Geigy, Ltd. 1952. godine čije sedište je u Bazelu, Švajcarska (Müller, 2008) i oni su u drugoj polovini XX veka, imali važnu ulogu u zaštiti useva od korova. Triazinski herbicidi inhibiraju FS II kod fotosintetski aktivnih organizama. Mehanizam njihovog delovanja se odnosi na vezivanje za D₁ protein u FS II, sprečavajući transport elektrona do plastokinona (Trebst, 2008). Rezistentnost mnogih korovskih vrsta na triazinske herbicide postignuta je kao rezultat modifikacija molekula D₁ proteina, odnosno mutacije hloroplast gena psbA koji kodira D₁ protein (Mechant et al., 2008; Ashworth et al., 2016). Kao što je u uvodnom delu ovog rada navedeno, prvi slučaj rezistentnosti na herbicide je upravo potvrđen kod herbicida inhibitora FS II kada su jedinke vrste *S. vulgaris* preživlele primenu 18 kg ha⁻¹ simazina.

Na mestu mutacija dolazi do supstitucija aminokiseline glicina (Gly) sa serinom (Ser) ili treoninom (Thr) na poziciji 264 (Ser-264-Gly/Thr) što je najčešći slučaj, zatim supstitucije valina (Val) sa izoleucinom (Ile) na poziciji 219 (Val-219-Ile), ili leucina (Leu) sa Val na poziciji 218 (Leu-218-Val), alanina (Ala) sa Val na poziciji 251 (Ala-251-Val) ili asparagina (Asn) sa Thr na poziciji 266 (Asn-266-Thr) (Slika 2).

Kod urea herbicida, takođe inhibitora FS II isto dolazi do njihovog vezivanja za D1 protein, ali ne na identičnom mestu kao kod triazina (Gronwald, 1994). Moguća je i ukrštena rezistentnost na triazine i uracile.



Slika 2. Aminokiselinske sekvence na D1 proteinu gde se vezuju herbicidi inhibitori FS II (Trebst, 2008)
Figure 2. The amino acid sequence of the herbicide-binding D1 protein in the PS II (Trebst, 2008)

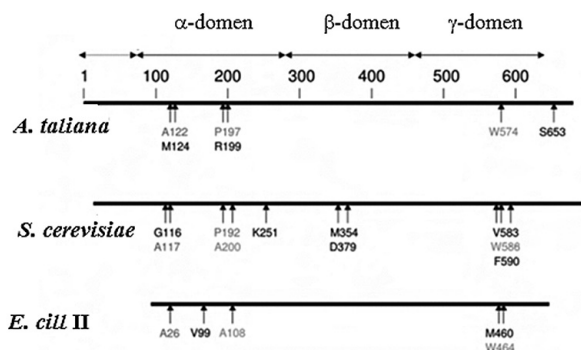
Osim mogućih substitucija aminokiselina na D₁ proteinu takođe česti razlozi rezistentnosti su i smanjeno usvajanje, umanjena translokacija i/ili detoksikacija triazinskih herbicida kod mnogih korovskih vrsta. Pored toga, u zavisnosti od herbicida, interakcije između herbicida, specifičnosti aminokiselinskih supstitucija, različiti nivoi ukrštene ili negativno ukrštene rezistentnosti su potvrđeni za različite mutacije na D1 proteinu (Mengistu et al., 2005).

REZISTENTNOST NA HERBICIDE ALS INHIBITORE

Herbicidi inhibitori ALS (AHAS) enzima pripadaju jednoj od pet hemijskih grupa: imidazolinoni (IMI), sulfoniluree (SU), triazolopirimidini (TP), pirimidinilto (ili oksibenzoati (PTB) i sulfonilamino-karboniltriazolinoni (SCT), pri čemu su sulfoniluree najzastupljenije (oko 30 komercijalizovanih herbicida) (Mallory-Smith and Retzinger, 2003). Prvi komercijalizovani SU herbicid bio je hlorsulfuron uveden u primenu 1982. godine od strane DuPont kompanije za suzbijanje korova u usevima strnih žita. Gotovo istovremeno, kompanija Cyanamid je otkrila strukturalno novu hemijsku grupu herbicida, IMI, ali sa istim mehanizmom delovanja (inhibiri ALS enzima). Nakon toga otkrivene su i preostale tri hemijske grupe sa istim mehanizmom delovanja. ALS je prvi enzim koji ima esencijalnu ulogu u biosintezi aminokiselina valina, leucina i izoleucina (Devine et al., 1993).

Prvi slučaj rezistentnosti na herbicide ALS inhibitore je utvrđen pet godina nakon uvođenja SU herbicida u primenu i to kod korovskih vrsta *Lactuca serriola* i *Kochia scoparia* na hlorsulfuron (Shaner, 1992).

Rezistentnost korova na herbicide ALS inhibitore je posledica izmene gena koji kodira ALS enzim. U zavisnosti od vrste organizama (biljke, kvasci, bakterije) izmena enzima (mutacije) može da se javi na različitim mestima tj. α , β i γ domenu proteina (Slika 3) (Pang et al., 2004). Do sada je poznato da se mutacije moguće javiti na osam mesta aminokiselinskih ostataka: Ala-122, Pro-197, Ala-205, Asp-376, Arg-377, Trp-574, Ser-653 i Gly-654. Najčešća mutacija



Slika 3. Mesta mutacija na ALS enzimu kao rezultat razvoja rezistentnosti na herbicide ALS inhibitore (Pang et al., 2004)

Figure 3. ALS mutations conferring herbicide resistance (Pang et al., 2004)

je supstitucija prolina (Pro) na poziciji 197 sa više aminokiselina u α -domenu (Pro-197-Ser/Leu/Thr/Gln/Ala/Asn/His/Tyr/Arg/Glu/Ile). Jedna ili više od navedenih mutacija su potvrđene kod npr. vrsta *K. scoparia*, *Descurainia sophia*, *Papaver rhoeas*, *Lolium rigidum*, *Apera spicaventi* itd. Osim navedenih čest uzrok rezistentnosti je i supstitucija aminokiseline triptofana (Trp) na poziciji 574 sa Leu ili metioninom (Met) ili Gly (Trp-574-Leu/Met/Gly), što je takođe potvrđena kod više korovskih vrsta, kao i ukrštena rezistentnost sa SU, IMI i TP herbicidima (Beckie and Tardif, 2012; McElroy et al., 2013; Riar et al., 2015; Deng et al., 2016).

Generalno, manji broj potvrđenih slučajeva rezistentnosti na herbicide ALS inhibitore se odnosi na izmenu aktivnosti enzima, smanjenu translokaciju i detoksikaciju. Osim toga, mnoge korovske vrste rezistentne na herbicide ALS inhibitore su razvile multiplu rezistentnost koja pored ALS inhibitora uključuje rezistentnost i na druge mehanizme delovanja herbicida, npr. auksine, EPSPS i ACC-aza inhibitore (Preston et al., 2013; Liu et al., 2016).

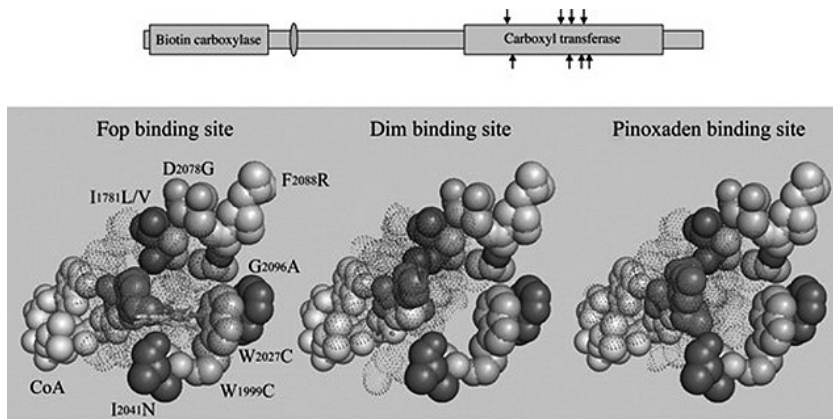
REZISTENTNOST NA HERBICIDE ACC-AZA INHIBITORE

Herbicidi inhibitori ACC-aza obuhvataju tri hemijske grupe: ariloksifenoksipropionske kiseline (APP/FOP), cikloheksandioni (CHD/DIM) i fenilpirazolini (FP/DEN). Prvi herbicid ACC-aze inhibitor je komercijalizovan 1975. godine (Monaco et al., 2002). To su tipični graminicidi, odnosno, herbicidi namenjeni za suzbijanje travnih korova u širokolisnim usevima, sa izuzecima koji se koriste u strnim žitima i pirinču. Mehanizam delovanja ovih herbicida je inhibicija biosinteze masnih kiselina putem blokiranja acetyl-CoA-karboksilaze (ACC-aze) (Monaco et al., 2002). Sprečavanje sinteze lipida vodi ka destrukciji ćelijskih membrana, usled čega nema porasta i na kraju biljke propadaju. ACC-aza u živim organizmima egzistira u dve forme: prokariotska (multisubjedinčna) koji se sastoji od nekoliko (17-51 kDa) subjedinica (Li and Cronan, 1992) i eukariotska (multifunkcionalna) koja se sastoji od multifunkcionalnog polipeptida (220-280 kDa). Kod biljaka postoje obe forme ovog enzima i oni su lokalizovani u različitim delovima ćelije (Al Feel et al., 1992). Kod dikotila egzistiraju obe forme ovog enzima ali u različitim delovima ćelije, i to prokariotska u plastidima i eukariotska forma u citoplazmi. Kod monokotila u plastidima i u citoplazmi se nalazi samo eukariotska multifunkcionalna forma ovog enzima. Inhibitori ACC-aza selektivno inhibiraju eukariotsku plastidnu formu enzima, dok eukariotska i prokariotska citoplazmatska forma nisu pogođene dejstvom inhibitora. Shodno tome, ovi herbicidi efikasno suzbijaju samo uskolisne korove, odnosno, potpuno su selektivni za širokolisne useve (Gronwald, 1992).

Prvi slučaj rezistentnosti na herbicide inhibitore ACC-aza je potvrđen tri godine nakon uvođenja FOP i DIM herbicida kod vrste *Alopecurus myosuroides*.

Generalno, mehanizam rezistentnosti na herbicide inhibitore enzima ACC-aze može nastati kao rezultat metabolizma ili promene primernog mesta delovanja herbicida, odnosno, supstitucije aminokiselina u regionu karboksil-transferaze unutar enzima ACC-aze gde se vezuje herbicid (Slika 4) (Zhang et al., 2004; Jang et al., 2013). Potvrđen je veći broj aminokiselinskih supstitucija kod više travnih korovskih vrsta, a supstitucije Asp-2078-Gly

i Cys-2088-Agr su najučestalije i sa najizraženijom rezistentnošću na inhibitore ACC-aza (Beckie and Tardif, 2012).



Slika 4. Mesta mutacija na enzimu ACC-aza kao rezultat razvoja rezistentnosti na herbicide ACC-aza inhibitore (Jang et al., 2013)

Figure 4. Single amino acid mutations in acetyl-CoA carboxylase in monocot resistant weed populations (Jang et al., 2013)

Osim navedenog, promena aktivnosti enzima, ekspresija gena i detoksikacija su takođe česti slučajevi razvoja rezistentnosti korova na ovu grupu herbicida. Kod vrsta *Alopecurus myosuroides* (Keshtkar et al., 2015), *Echinochloa crus-galli* (Iwakami et al., 2015), *Lolium rigidum* (Yu et al., 2007) i *Lolium perenne* (Liu et al., 2016) potvrđena je NTSR i TSR multipla rezistentnost na herbicide ACC-aza i ALS inhibitore, kao i ACC-ase i EPSPS inhibitors, odnosno inhibitore fotosinteze.

REZISTENTNOST NA HERBICIDE EPSPS INHIBITORE

Glifosat kao neselektivni translokacioni herbicid je razvila kompanija Chemical Company Monsanto 1974. godine. Aktivna komponenta glifosata N-(fosfometil) glicin je derivat aminokiselinskog glicina i fosfonske kiseline. Ciljano mesto delovanja glifosata je enzim EPSPS (5-enolpiruvilšikimat-3-fosfat sintetaza), odgovoran za sintezu aromatičnih aminokiselina neophodnih za sintezu regulatora rasta, antocijana, fenola i proteina (Steinrucken and Amrhein, 1980). Mesto delovanja glifosata je locirano u hloroplastu i prvi slučaj rezistentnosti je potvrđen 1996. godine kod vrste *Lolium rigidum*. Uvođenjem GM useva otpornih na glifosat u SAD i drugim delovima sveta dovelo je do ogromnog povećanja potrošnje ovog herbicida (u usevima pamuka, uljane repice, kukuruza, pšenice, šećerne repe, krompira itd.).

Razvoj rezistentnosti korova na glifosat je rezultat: mutacija na EPSPS enzimu, amplifikacije/ekspresije gena na ciljanom mestu, sekvestracije aktivne supstance u vakuolama, smanjenog

usvajanja i ograničene translokacije herbicida (Sammons and Gaines, 2014). U mnogim potvrđenim slučajevima rezistentnosti korova na glifosat utvrđeni su različiti menahizmi NTSR (ograničeno usvajanje i translokacija, vakuolarna sekvestracija) i TSR (supstitucija aminokiselina na mestu delovanja, ekspresija/amplifikacija EPSPS gena, izmenjena aktivnost enzima). Na osnovu cDNK sekvence EPSPS gena potvrđeno je da su najčešće supstitucije Pro sa Ser/Ala/Thr/Leu (Pro-106-Ser/Ala/Thr/Leu) na poziciji 106 EPSPS proteina kod mnogih korovskih vrsta koje su razvile rezistentnost na glifosat (*Amaranthus tuberculatus*, *Eleusine indica*, *Echinochloa colona*, *Lolium rigidum*, *Lolium multiflorum*, *Poa annua*) (Nandula et al., 2013; Bearson et al., 2002; Alarcón-Reverte et al., 2013; Perez-Jones et al., 2007; Cross et al., 2015).

STANJE REZIDENTNOSTI KOROVA NA HERBICIDE U SRBIJI

U našoj zemlji prvo suočavanje sa ovim fenomenom i njegovo proučavanje započeto je 1990-ih godina na vrstama *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album* i *Chenopodium hybridum* u odnosu na herbicide inhibitore FS II tj. atrazin (Janjić i sar., 1992, 1994a,b, 1995). Do sada, u Srbiji je kod više korovskih vrsta potvrđena smanjena osetljivost na inhibitore FS II (*A. retroflexus*, *Setaria viridis*, *Chenopodium hybridum* i *Abutilon theophrasti*) i inhibitore ALS enzima (*A. retroflexus*, *Echinochloa crus-galli*, *Datura stramonium*, *Chenopodium album*, *Helianthus annuus* i *Sorghum halepense*) (Božić et al., 2005, 2007, 2011, 2016; Vrbnicanin et al., 2005, 2012; Pavlovic et al., 2006, 2007a,b, 2014). Poslednjih par godina sa visokim indeksom potvrđena je rezistentnost na herbicide inhibitore ALS enzima (sulfoniluree, imidazolinoni) kod vrsta: *Amaranthus retroflexus* na području Banata i Bačke (Meseldžija i Konstantinović, 2011; Malidža i sar., 2015b), *Sorghum halepense* na području Južnog Banata, nekim lokalitetima u Mačvi, Severnoj i Zapadnoj Bačkoj, Sremu i Braničevskom okrugu (Malidža et al., 2014, 2015a,b) kao i kod vrste *Ambrosia artemisiifolia* (podaci nisu publikovani) i korovskog suncokreta *Helianthus annuus* (Stojićević i sar., 2016; Vrbnicanin et al., 2017c; Božić et al., 2019). Osim toga visok indeks rezistentnosti divljeg sirka na herbicide inhibitore enzima ACC-aza je potvrđen na području jugo-zapadne Bačke (Malidža i Rajković, 2017, 2018).

ANTIREZIDENTNA STRATEGIJA

Antirezistentna strategija uključuje sve dostupne preventivne, agrotehničke, fizičke i hemijske mere za efikasno, ekonomično i održivo suzbijanje korova (Norsworthy, 2012; Pavlovic et al., 2014): 1) pregled parcela i inventarizacija korova u polju, 2) sprečavanje plodonošenje korova i smanjenje rezervi semena u zemljištu, 3) sprečavanje raznošenja semena i vegetativnih reproduktivnih organa po parceli i izvan parcela, 4) održavanje obradivih i neobradivih površina nezakorovljenim, 5) setva čistog semenskog materijala i korišćenje zgorelog stajnjaka, 6) gajenje kompetitivnih useva/genotipova, 7) uništavanje postžetvenih ostataka

kako bi se uništilo seme i vegetativni reproduktivni organi korova (*Integrated Harrington Seed Destructor*), 8) primena agrotehničkih i fizičkih mera gde god je to prikladno, 9) primena herbicida sa različitim mehanizmom delovanja, praktikovati dvojne trojne kombinacije, 10) kod primene herbicida poštovati preporučene količine spram vrste i nivoa zakorovljenosti useva, 11) poštovati plodored, 12) intenzivirati istraživanja, edukaciju i profesionalnu/stručnu komunikaciju, 13) definisati i objaviti smernice za upravljanje antirezistentnom strategijom.

Sektor državne uprave, univerziteti, instituti, centri za razvoj i transfer tehnologija, poljoprivredne savetodavne službe, poljoprivredni proizvođači i drugi relevantni akteri treba da budu povezani za proaktivno rešavanje problema nastalih kao rezultat razvoja rezistentnosti korova na herbicide kako bi se razvila isplativa strategija i praksa upravljanja rezistentnošću koja podrazumeva efikasno, ekonomično, bezbedno i održivo suzbijanje korova.

ZAHVALNICA

Ovaj rad rezultat je rada u okviru projekta 451-03-68/2020-14/200116, Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije.

LITERATURA

- Alarcón-Reverte, R., García, A., Urzúa, J., Fischer, A. J.:** Resistance to Glyphosate in Junglerice (*Echinochloa colona*) from California. *Weed Science*, 61, 48–54, 2013.
- Al-Feel, W., Chirala, S. S., Wakil, S. J.:** Cloning of the yeast FAS3 gene and primary structure of yeast acetyl-CoA carboxylase. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89, pp. 4534–4538, 1992.
- Ashworth, M. B., Han, H., Knell, G., Powles, S. B.:** Identification of Triazine-Resistant *Vulpia bromoides*. *Weed Technology*, 30, 456–463, 2016.
- Baerson, S. R., Rodríguez, D. J., Tran, M., Feng, Y., Biest, N. A., Dill, G. M.:** Glyphosate-Resistant Goosegrass. Identification of a Mutation in the Target Enzyme 5-Enolpyruvyl- shikimate-3-Phosphate Synthase. *Plant Physiology*, 129, 1265–1275, 2002.
- Beckie, H. J., Tardif, F. J.:** Herbicide cross resistance in weeds. *Crop Protection*, 35, 15–28, 2012.
- Božić, D., Vrbničanin, S., Barać, M., Stefanović, L.:** Determination of the degree of resistance of *Sorghum halepense* (L.) Pers. to nicosulfuron. *International Maize Conference: Accomplishments and Perspectives*. Book of Abstracts, Belgrade, p. 59, 2005.
- Božić, D., Vrbničanin, S., Barać, M., Stefanović, L.:** Determination of Jonsongrass (*Sorghum halepense* (L.) Pers.) level of sensitivity to nicosulfuron. *Maydica*, 52 (3), 271–277, 2007.
- Bozic, D., Vrbnicanin, S., Saric, M., Pavlovic, D., Ritz, C.:** Response of weedy sunflower (*Helianthus annuus* L.) populations to nicosulfuron. *Resistance*, Harpenden, UK, Abstract book, p. 97, 2011.
- Bozic, D., Pavlovic, D., Bregola, V., Di Loreto, A., Bosi, S., Vrbnicanin, S.:** Gene Flow from Herbicide-Resistant Sunflower Hybrids to Weedy Sunflower. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 122 (4), 183–188, 2015.
- Božić, D., Vrbničanin, S., Stojčević, D., Pavlović, D.:** Effect of nicosulfuron on the populations of invasive weedy sunflower. In the Proceedings of German Conference Weed Biology and Weed Control, Braunschweig, Germany - Julius Kühn Archiv, 452, 225–231, 2016.
- Božić, D., Saulić, M., Savić, A., Gibbings, G., Vrbničanin, S.:** Studies on gene flow from herbicide resistant to weedy sunflower. *Genetika*, 51 (1), 297–308, 2019.

- Collavo, A., Sattin, M.:** First glyphosate-resistant *Lolium* spp. biotypes found in a European annual arable cropping system also affected by ACCase and ALS resistance. *Weed Science*, 54, 325-334, 2014.
- Cross, B. R., McCarty, B. L., Tharayil, N., McElroy, S. J., Chen, S., McCullough, E. M., Powell, A. B., Bridges, C. W.:** A Pro106 to Ala Substitution is Associated with Resistance to Glyphosate in Annual Bluegrass (*Poa annua*). *Weed Science*, 63, 613-622, 2015.
- Dekker, J. H., Duke, S. O.:** Herbicide-Resistant Field Crops. Iowa State University, Digital Repository. http://lib.dr.iastate.edu/agron_pubs, 1995.
- Deng, W., Yanga, Q., Zhang, Y., Jiao, H., Mei, Y., Li, X., Zheng, M.:** Cross-resistance patterns to acetolactate synthase (ALS)-inhibiting herbicides of flaxweed (*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, 2017.
- Devine, M. D., Duke, S. O., Fedtke, C.:** Physiology of Herbicide Action. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ, 1993.
- Elezović, I. Božić, D., Vrbničanin, S.:** Rezistentost korova na herbicide, stanje, uzroci nastanka i mogućnosti sprečavanja pojave rezistentosti. *Pesticidi*, 18 (1), 5-21, 2003.
- Ellstrand, N. C., Prentice, H. C., Hancock, J. F.:** Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 539-563, 1999.
- Fischer, A., Pavlovic, D., Yasuor, H., Merotto, A., Vrbnicanin, S., Bozic, D.:** Are non target-siter herbicide resistance and environmental stress tolerance related. 5th IWSC, CD Abstracts, Vancouver, Canada, pp. 41-42, 2008.
- Gronwald, J. W.:** Resistance to photosystem II inhibiting herbicides. In: *Herbicide Resistance in Plants: Biology and Biochemistry* (Eds. Powles, S.B. and Holtum, J.A.M.), Lewis Publishers, Boca Raton, Florida, pp. 27-60, 1994.
- Gronwald, J. W., Eberlein, C. V., Betts, K. J., Baerg, R. J., Ehlke, N. J., Wyse, D. L.:** Mechanism of diclofop resistance in an Italian ryegrass (*Lolium multiflorum* Lam.) biotype. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 44, 126-139, 1992.
- Heap, I.:** Herbicide Resistant Weeds. In: *Integrated Pest Management. Pesticide Problems*, Vol. 3 (Eds. Primentel, D. and Peshin, R.). Springer, pp. 281-303, 2014.
- Heap, I.:** The International Survey of Herbicide Resistant Weeds. Online. Internet. October 1, 2020. Available www.weedscience.org
- Heap, I., LeBaron, H.:** Introduction and Overview of resistance. In: *Herbicide Resistance in World Grains* (Eds. Powles, S.B., Shanel, D.L.). CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 1- 22, 2001.
- Iwakami, S., Hashimoto, M., Matsushima, K., Watanabe, H., Hamamura, K., Uchino, A.:** Multiple-herbicide resistance in *Echinochloa crus-galli* var. *formosensis*, an allohexaploid weed species, in dry-seeded rice. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 119, 1-8, 2015.
- Jang, S. R., Marjanovic, J., Gomicki, P.:** Resistance to herbicides caused by single amino acid mutations in acetyl-CoA carboxylase in resistant populations of grass weeds. *New Phytologist*, 197, 1110-1116, 2013.
- Janjić, V., Marisavljević, D., Ajder, S., Stefanović, L.:** Prilog proučavanju rezistentosti *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album* i *Chenopodium hybridum* primenom metode fluorescencije. IX Jugoslovensko savetovanje o zaštiti bilja, Vrnjačka Banja, 129-130, 1992.
- Janjić, V., Stanković-Kalezić, R., Radivojević, Lj., Marisavljević, D., Jovanović, Lj., Ajder, S.:** Rezistentost *Amaranthus retroflexus* L. i *Chenopodium album* L. prema atrazinu, *Acta biologica Iugoslavica*, series G: *Acta herbologica*, 3 (1), 63-73, 1994a.
- Janjić, V., Stanković-Kalezić, R., Radivojević, Lj., Ajder, S., Marisavljević, D., Jovanović, Lj.:** Distribucija rezistentosti *Amaranthus retroflexus* L. prema atrazinu. *Acta biologica Iugoslavica*, series G: *Acta herbologica*, 3 (1), 23-31, 1994b.
- Janjić, V., Stanković-Kalezić, R., Radivojević, Lj., Marisavljević, D., Ajder, S., Jovanović, Lj.:** Detection some triazine resistant weeds using chlorophyll fluorescence. International symposium on weed and crop resistance to herbicides, Cordoba (Spain) 134, 1995.

- Keshtkar, E., Mathiassen, S. K., Moss, S. R., Kudsk, P.:** Resistance profile of herbicide-resistant *Alopecurus myosuroides* (black-grass) populations in Denmark. *Crop Protection*, 69, 83-89, 2015.
- LeBaron, H. M., Gressel, J.:** Herbicide Resistance in Plants. Wiley Interscience, N.Y., 1982.
- LeBaron, H. M., Utah, H.:** Distribution and Management of Triazine-Resistant Weeds. In: *The Triazine Herbicides 50 years Revolutionizing Agriculture* (eds. Homer M. LeBaron, Janis E. McFarland and Orvin C. Burnside). Elsevier, pp. 119-133, 2008.
- Liu, M., Hulting, A. G., Mallory-Smith, C.:** Characterization of Multiple Herbicide-Resistant Italian Ryegrass (*Lolium perenne* ssp. *multiflorum*) Populations from Winter Wheat Fields in Oregon. *Weed Science*, 64, 331-338, 2016.
- Malidža, G., Rajković, M., Vrbničanin, S., Božić, D.:** Cross-resistance of *Sorghum halepense* to ALS inhibitors in Serbia and implications for resistance management. VII Congress on Plant Protection, „Integrated Plant Protection Knowledge – Based Step Towards Sustainable Agriculture, Forestry and Landscape Architecture” Book of Abstracts, pp. 143-144, 2014.
- Malidža, G., Rajkovic, M., Vrbnicanin, S., Bozic, D.:** Identification and distribution of ALS resistant *Sorghum halepense* populations in Serbia. In the Proceedings of the 17th European Weed Research Society Symposium „Weed management in changing environments”, Montpellier, France, p. 98, 2015a.
- Malidža, G., Rajković, M., Vrbničanin, S., Božić, D., Jurišić, J.:** Suzbijanje divljeg sirtka i običnog štira rezistentnih na ALS inhibitore. Zbornik rezimea radova XIII savetovanja o zaštiti bilja, Zlatibor, 70-71, 2015b.
- Malidža, G., Rajković, M.:** Rezistentnost divljeg sirtka (*Sorghum halepense* (L) Pers.) na herbicide inhibitore ACC-aze u Srbiji. XIV Savetovanje o zaštiti bilja, Zbornik rezimea radova, Zlatibor, 92-93, 2017.
- Malidža, G., Rajković, M.:** Johnsongrass (*Sorghum halepense*) resistance to ACCase inhibiting herbicides in Serbia. Book of Abstracts of the 18th European Weed Research Society Symposium, Ljubljana, Slovenia, 2018.
- Mallory-Smith, C. A., Retzinger, E. J.:** Education Revised Classification of Herbicides by Site of Action for Weed Resistance Management Strategies. *Weed Technology*, 17, 605-619, 2003.
- Meseldžija, M. Konstantinović, B.:** Activity of acetolactate synthase (ALS) of redroot pigweed in relation to imazethapyr application. *African Journal of Biotechnology*, 10 (47), 9577-9585, 2011.
- McElroy, J. S., Flessner, M. L., Wang, Z., Dane, F., Walker, R. H., Wehtje, G. R.:** A Trp574 to Leu Amino Acid Substitution in the ALS Gene of Annual Bluegrass (*Poa annua*) Is Associated with Resistance to ALS-Inhibiting Herbicides. *Weed Science*, 61, 21-25, 2013.
- Mechant, E., De Marez, T., Hermann, O., Bulcke, R.:** Resistance of *Chenopodium album* to photosystem II-inhibitors. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences*, 73 (4), 913-917, 2008.
- Mengistu, L. W., Christoffers, M. J., Lym, R. G.:** A *psbA* mutation in *Kochia scoparia* (L) Schrad from railroad rights-of-way with resistance to diuron, tebuthiuron and metribuzin. *Pest Management Science*, 61, 1035-1042, 2005.
- Monaco, T. J., Weller, S. C., Ashton, F. M.:** *Weed Science, Principles and Practices*. Fourth edition, John Wiley and Sons, Inc., 2002.
- Müller, G.:** History of the Discovery and Development of Triazine Herbicides 13. In: *The Triazine Herbicides 50 years Revolutionizing Agriculture*, eds. Homer M. LeBaron, Janis E. McFarland and Orvin C. Burnside. Elsevier, pp. 13-31, 2008.
- Nandula, K. V., Ray, D. J., Ribeiro, N. D., Pan, Z., Reddy, N. K.:** Glyphosate Resistance in Tall Waterhemp (*Amaranthus tuberculatus*) from Mississippi is due to both Altered Target-Site and Nontarget-Site Mechanisms. *Weed Science*, 61, 374-383, 2013.
- Norsworthy, J. K., Ward, S. M., Shaw, D. R. et al.:** Reducing the Risks of Herbicide Resistance: Best Management Practices and Recommendations. *Weed Science*, 12 Special Issue, 31-62, 2012.
- Pang, S. S., Duggleby, R. G., Schowen, R. L., Guddat, L. W.:** The crystal structure of *Klebsiella pneumoniae* acetolactate synthase with enzyme-bound cofactor and with an unusual intermediate. *The Journal of Biological Chemistry*, 279, 2242-2253, 2004.

- Pavlović, D., Vrbničanin, S., Elezović, I., Jovanović, Lj., Marisavljević, D.:** Alternations in amount of chlorophyll as indicator of resistance for *Chenopodium album* L. and *Amaranthus retroflexus* L. to atrazine. *Journal of Plant Diseases and Protection*, XX, 131-138, 2006.
- Pavlović, D., Vrbničanin, S., Božić, D., Simončić, A.:** *Abutilon theophrasti* Medic. Population Responses to Atrazine. *Journal Central European Agriculture*, 8 (4), 435-442, 2007a.
- Pavlović, D., Vrbničanin, S., Božić, D., Marisavljević, D.:** Testing resistance of *Abutilon theophrasti* Med. to atrazine. 14th EWRS Symposium, Book of Abstract, Hamar (Norway), p. 157, 2007b.
- Pavlovic, D., Bozic, D., Marisavljevic, D., Andjelkovic, A., Vrbnicanin, S.:** Studies of weed resistance to herbicides in Serbia. EWRS A joint workshop of the EWRS Herbicide Resistance and Herbicide Tolerant Varieties Working Groups, Frakfurt, Germany. Book of Abstracts, p. 27, 2014.
- Perez-Jones, A., Park, K. W., Polge, N., Colquhoun, J., Mallory-Smith, C. A.:** Investigating the mechanisms of glyphosate resistance in *Lolium multiflorum*. *Planta*, 226, 395-404, 2007.
- Preston, C., Dolman, F. C., Boutsalis, P.:** Multiple Resistance to Acetohydroxyacid Synthase-Inhibiting and Auxinic Herbicides in a Population of Oriental Mustard (*Sisymbrium orientale*). *Weed Science*, 61, 185-192, 2013.
- Riar, D. S., Tehranchian, P., Norsworthy, J. K., Nandula, V., McElroy, S., Srivastava, V., Chen, S., Bond, J. A., Scott, R. C.:** Acetolactate Synthase-Inhibiting, Herbicide-Resistant Rice Flatsedge (*Cyperus iria*): Cross-Resistance and Molecular Mechanism of Resistance. *Weed Science*, 63, 748-757, 2015.
- Ryan, G. F.:** Resistance of common groundsel to simazine and atrazine. *Weed Science*, 18, 614-616, 1970.
- Sammons, R. D., Gaines, T. A.:** Glyphosate resistance: state of knowledge. *Pest Management Science*, 70, 1367-1377, 2014.
- Shaner, D.:** Herbicide resistance: Where are we? How did we get here? Where are we going? *Weed Technology*, 9, 850-856, 1992.
- Steinrucken, H. C., Amrhein, N.:** The herbicide glyphosate is a potent inhibitor of 5-enolpyruvylshikimic acid-3-phosphate synthase. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 94, 1207-1212, 1980.
- Stojčićević, D., Božić, D., Dimitrijević, D., Miladinović, D., Vrbničanin, S.:** Osetljivost hibridnih formi divljeg suncokreta prema tribenuron-metilu i imazamoksu. X Kongres o korovima, Vrdnik, Srbije, CD zbornik rezimea, p. 74, 2016.
- Trebst, A.:** The Mode of Action of Triazine Herbicides in Plants. In: *The Triazine Herbicides 50 years Revolutionizing Agriculture*, eds. Homer M. LeBaron, Janis E. McFarland and Orvin C. Burnside. Elsevier, pp. 101-111, 2008.
- Vrbničanin, S., Božić, D., Pavlović, D.:** Ispitivanje na rezistantnosti na *Datura stramonium* L. na nikosulfuron. I Kongres za zaštita na rasteinijata. Zbornik na trudovi, 153-156, 2005.
- Vrbničanin, S., Sarić, M., Pavlović, D., Božić, D.:** Effect of nicosulfuron on weedy sunflower (*Helianthus annuus* L.). Abstract of Science 1st International Symposium of Iğdir, Iğdir, Turkey, p. 22, 2012.
- Vrbnicanin, S., Pavlovic, D., Bozic, D.:** Weed Resistance to Herbicides. In: *Herbicide Resistance* (Ed. Z. Pacanoski). InTech open science/ open minds, pp. 7-36, 2017a.
- Vrbnicanin, S., Bozic, D., Pavlovic, D.:** Gene Flow From Herbicide-Resistant Crops to Wild Relatives. In: *Herbicide resistance* (Ed. Z. Pacanoski). InTech open science/ open minds, pp. 37-63, 2017b.
- Vrbnicanin, S., Stojicevic, D., Bozic, D., Miladinovic, D., Dimitrijevic, A.:** Weedy sunflower (*Helianthus annuus* L.) response to herbicide ALS inhibitors. *Global Herbicide Resistance Challenge*, Denver, Colorado, USA. USB Proceedings, 2017c.
- Yu, Q., Collavo, A., Zheng, M. Q., Owen, M., Sattin, M., Powles, S. B.:** Diversity of Acetyl-Coenzyme A Carboxylase Mutations in Resistant *Lolium* Populations: Evaluation Using Clethodim. *Plant Physiology*, 145, 547-558, 2007.
- Yu, Q., Powles, S.:** Metabolism-Based Herbicide Resistance and Cross-Resistance in Crop Weeds: A Threat to Herbicide Sustainability and Global Crop Production. *Plant Physiology*, 166, 1106-1118, 2014.
- Zhang, H., Tweel, B., Tong, L.:** Molecular basis for the inhibition of the carboxyltransferase domain of acetylcoenzyme-A carboxylase by haloxyfop and dielofop. *Proc Nati Acad Sei USA*. 101, 5910-5915, 2004.

Weed resistance to herbicides

SUMMARY

Weed resistance to herbicides represents the acquired resistance of individuals to complete the life cycle and leave offspring in the conditions of extended exposure to the same herbicide, i.e. herbicides of the same mechanism of action to which they were sensitive at the beginning of the application. Based on the herbicide resistance mechanisms, all processes can be grouped as follows: target-site resistance, non-target-site resistance, cross-resistance and multiple-resistance. Currently, herbicide resistance has been reported in 514 cases (species x site of action) worldwide, in 262 weed species (152 dicotyledons, 110 monocotyledons). Many of those biotypes are resistant to ALS inhibitors, PS II inhibitors, EPSPS inhibitors and ACC-ase inhibitors. The higher degree of resistance to ALS inhibitors has been confirmed in the following weed species: *Amaranthus retroflexus*, *Sorghum halepense*, *Ambrosia artemisiifolia* and *Helianthus annuus*.

Key words: resistance, herbicides, resistance mechanism, weeds.