

The weed fitness in herbicide resistance research

Fitness chwastów w badaniach odporności na herbicydy

Kazimierz Adamczewski¹, Adam Dobrzański^{2,3}

Summary

The aim of the studies was review of literature data on weed fitness. However the expression-weed fitness has not been commonly used by the Polish weed scientists so far, some research dealt with the above phenomenon were done in Poland. In general, weed fitness can be defined as weed reproductive capabilities, and adjustment of single genes from the gene pool to new conditions being a result of herbicide applications. Therefore, weed survival and reproduction are regarded as two main criteria determining weed fitness. In each weed population there are individual plants characterized by a different level of sensitivity to applied herbicides. Sensitive weed plants of the same species are effectively controlled by herbicides. As a result of intraspecific competitiveness, resistant weed plants or plants with acquired resistance survive and become dominant in agrophytocenosis. Studies on weed fitness are mainly concerned with the effects of long term application of herbicides. Among other things, morpho-physiological differences between resistance and susceptible weed species biotypes are determined, biotype reproduction capabilities as well as quantitative relations depending on agro-ecological conditions.

Key words: weeds, herbicides, selection, weed fitness

Streszczenie

Przedstawiono przegląd literatury dotyczący fitnessu chwastów. W polskiej literaturze z herbologii słowo fitness chwastów, jak do tej pory, nie wystąpiło mimo, że badania z tego zakresu były prowadzone. Fitness można zdefiniować jako sukces reprodukcyjny chwastów lub dostosowanie się pojedynczych genów w puli genowej populacji do warunków wynikających ze stosowania herbicydów. Są dwa podstawowe kryteria związane z fitnessem, przetrwanie i reprodukcja. W każdej populacji chwastów znajdują się osobniki charakteryzujące się zróżnicowanym stopniem wrażliwości na herbicydy. Dlatego osobniki wrażliwe tego samego gatunku po zastosowaniu herbicydu zamierają. Na skutek konkurencji wewnątrz gatunkowej osobniki odporne oraz uodpornione pozostają i zaczynają dominować w agrofitycenozie. Zadaniem prac badawczych dotyczących fitnessu jest poszukiwanie cech przystosowawczych organizmu, które pozwalają na przekazanie ich potomstwu, a więc dziedziczenie. W badaniach fitnessu nie uwzględnia się bezpośredniego działania herbicydów na chwasty. Dotyczą one efektów długofalowego działania ich stosowania. W badaniach fitnessu określa się między innymi różnice morfologiczne i fizjologiczne pomiędzy biotypami odpornymi i wrażliwymi oraz stosunki ilościowe w populacji określonego gatunku, w zależności od warunków agroekologicznych, a także potencjał reprodukcyjny.

Słowa kluczowe: chwasty, herbicydy, selekcja, fitness chwastów

¹ Instytut Ochrony Roślin – Państwowy Instytut Badawczy
Władysława Węgorka 20, 60-318 Poznań
K.Adamczewski@iorpib.poznan.pl

² Instytut Ogrodnictwa, ³ Wyższa Szkoła Ekonomiczno-Humanistyczna
Wydział Nauk Społecznych i Przyrodniczych
Konstytucji 3 Maja 1/3, 96-100 Skierniewice
adam.dobrzaski1@neostrada.pl

Wstęp / Introduction

Herbicydy można zaliczyć do chemicznych czynników powodujących stres zarówno roślin uprawnych, jak i zwalczanych chwastów. Reakcja chwastów na herbicydy wyraża się stopniem ich zniszczenia uzależnionym od sposobu działania różnych substancji aktywnych, czynników środowiska, mechanizmów fizjologicznych oraz reakcji biochemicznych roślin. Każdy gatunek ma przy tym dolną i górną granicę tolerancji na określoną substancję aktywną wykorzystywaną do regulacji zachwaszczenia. W aspekcie ewolucyjnym stresy mogą przyczynić się do pozytywnej selekcji roślin (Larcher 1987), ponieważ przetrwać mogą tylko organizmy o dużej odporności i zdolności przystosowania się do czynników stresogennych. Efektem tego może być selekcja i powstawanie form uodpornionych na te czynniki. W przypadku roślin uprawnych jest to zjawisko pozytywne, natomiast dla chwastów trudno jest to uznać za korzystne. W populacji tego samego gatunku osobniki wrażliwe na użyty herbicyd zamierają. Osobniki odporne mogą stać się dominantami w niszy ekologicznej, zwłaszcza gdy czynnik powodujący stres działa stale lub powtarza się okresowo. Może to być wynikiem częstego stosowania herbicydów o podobnym mechanizmie działania i powodować zmiany stosunków ilościowych pomiędzy gatunkami oraz pogorszenie skuteczności chwastobójczej. Na skutek konkurencji wewnątrzgatunkowej odporne oraz uodpornione gatunki chwastów pozostają i zaczynają dominować w agroflocenie. Może to być następstwem zmian w puli genowej, które są podstawowym procesem prowadzącym do zróżnicowania się populacji jednego gatunku (Gajewski 1987). Dlatego w obrębie każdej populacji chwastów można spotkać osobniki o różnej odporności na każdy czynnik stresu. Między innymi, dlatego nawet w przypadku gatunków uznawanych za wrażliwe, po zastosowaniu zalecanych dawek herbicydów rzadko uzyskuje się stu procentową skuteczność zniszczenia i pewna niewielka liczba osobników pozostaje. Zatem uodpornianie się chwastów na herbicydy jest zwykle powiązane z konkurencją pomiędzy odpornymi i uodpornionymi osobnikami oraz roślinami uprawnymi. Zjawisko odporności chwastów uznawanych za wrażliwe na zalecane do ich zwalczania herbicydy, nie jest nowe i jest odnotowane w wielu krajach (Heap 1999, 2008, 2012). Obejmuje obecnie 211 gatunków (124 dwuliściennych i 87 jednoliściennych) i 393 biotypy uodpornione w 60 krajach, także w Polsce (Lipecki 1988; Gadamski i wsp. 1996; Rola i Rola 2002; Stachecki i Adamczewski 2002; Kucharski i Rola 2006; Adamczewski i Kierzek 2007, 2011). Każdy selektywnie działający herbicyd charakteryzuje się dość ściśle określonym spektrum chwastobójczego działania, zazwyczaj podanym w dokumentacji skuteczności biologicznej, w zaleceniach dla praktyki rolniczej i w etykietach-instrukcjach stosowania; przy czym zwykle gatunki chwastów są dzielone na trzy grupy: wrażliwe, średnio wrażliwe i odporne. Ta ostatnia grupa powinna się nazywać chwastami „niezwalczanymi”, czyli tolerującymi herbicydy. Pojawianie się odporności zachodzi w grupie gatunków wrażliwych i średnio wrażliwych. W zbiorowisku chwastów po zastosowaniu herbicydów mogą

pozostać gatunki o naturalnej odporności i osobniki zaliczane do gatunków wrażliwych o tzw. odporności nabytej, które uodporniły się pod wpływem stosowanych zabiegów.

Celem pracy jest przegląd badań z zakresu fitnesu chwastów (ang. weed fitness) wykonany w ostatnich latach z podaniem wyników badań własnych.

Zdolność przystosowawcza chwastów a odporność na herbicydy / Weeds adapt ability and herbicide resistance

Pojęcie „fitnes chwastów”, do tej pory, nie występuje w literaturze polskiej dotyczącej herbologii. W publikacjach obcojęzycznych, szczególnie angielskojęzycznych, spotykane jest określenie weed fitness (Gressel i Segel 1990; Maxwell i wsp. 1990a, b; Sibony i Rubin 2003; Baucom i Mauricio 2004; Massinga i wsp. 2005). Bourdot i wsp. (1996), Holt (1996) oraz Sibony i Rubin (2003) używają określenia „ecological fitness”, a Gressel (1987), Gressel i Segel (1990) oraz Al-Ahmad i wsp. (2005) „competitive fitness”. Co zatem należy rozumieć pod tym pojęciem dotyczącym fitnesu chwastów (ang. weed fitness)? W przypadku odporności chwastów, fitnes jest ogólnie zdefiniowany jako sukces reprodukcyjny lub dostosowanie się pojedynczych genów w puli genowej populacji do warunków wynikających ze stosowania herbicydów. Są dwa podstawowe kryteria związane z fitnesem: przetrwanie i reprodukcja. Fitnes chwastów to nie to samo co adaptacja, bo adaptacja to proces, natomiast fitnes to badanie cech, które decydują o odporności chwastów. Jest więc możliwe przyjęcie w polskiej terminologii z zakresu herbologii pojęcia semantycznego „fitnes chwastów” na określenie zespołu zjawisk dotyczących odporności. Crow (1986) opisuje fitnes jako ewolucyjną korzyść fenotypu, opartą na jego zdolności do przeżycia i sukcesu w reprodukcji. Podobnie Silvertown (1982) oraz Silvertown i Lovet Doust (1993) definiują fitnes jako miarę względnej ewolucyjnej korzyści jednego genotypu w porównaniu z drugim. Według tych autorów wyraża się to większą płodnością jednego z genotypów w porównaniu z drugim. Praktycznym wyrazem tego jest predyspozycja organizmu do pomyślnego rozwoju, przetrwania i rozmnażania, przy czym płodność zależy od zdolności do tworzenia żywotnego pyłku i nasion w cyklu życiowym rośliny. Szansa przeżycia i wydania potomstwa nie jest jednakowa dla wszystkich osobników danego gatunku, ponieważ cechuje je zmienność genetyczna w obrębie populacji. Jednym z mechanizmów ewolucji biologicznej jest selekcja naturalna, której wynikiem są zmiany w populacji zwiększające przystosowanie gatunku do warunków środowiska. Dostosowanie można rozpatrywać na poziomie osobników i poszczególnych genów. Także herbicydy wpływają na przebieg procesu selekcji w obrębie osobników tego samego gatunku, co może być powiązane z uodpornianiem się chwastów na używane środki (Christoffers 1999). W przypadku chwastów, osobniki odporne, posiadające cechy umożliwiające przeżycie, po presji selekcyjnej wywołanej zastosowaniem herbicydu, mają większą szansę na przeżycie i rozmnażanie niż wrażliwe, co prowadzi do zwiększania

częstości ich występowania (Jasieniuk i wsp. 1996; Pedersen i wsp. 2007). Cechy te zależą w dużej mierze od składu genetycznego oraz od zmian w genomie będących wynikiem mutacji. Wynikiem tych zmian mogą być różnice w przebiegu procesów fizjologicznych. Pojęcie fitnes chwastów można więc rozumieć jako cechy przystosowawcze gatunku do zabiegu chwastobójczego jedną substancją aktywną lub różnymi substancjami, najczęściej o podobnym mechanizmie działania (Crow 1986; Gressel 1987; Maxwell i wsp. 1990b; Leroux 1993; Jensen 1993; Holt i Thil 1994; Jasieniuk i wsp. 1996; Massinga i wsp. 2005; Vila-Aiub i wsp. 2009).

Populacja każdego gatunku jest zróżnicowana i uważa się, że częstość występowania cech przyrodniczych warunkujących reakcję na warunki środowiska jest w przybliżeniu zgodna z rozkładem normalnym (krzywa Gausa). Prawdopodobnie jest tak w przypadku reakcji chwastów na herbicydy. W obrębie gatunku wrażliwego, większość osobników jest bardzo wrażliwa i niszczone skutecznie, niewielka część może być odporna, bo ma cechy umożliwiające przetrwanie, a część jest średnio wrażliwa. Z tego wynika, że permanentne stosowanie jednej substancji aktywnej może doprowadzić do zwiększenia w zbiorowisku chwastów osobników niezwalczanych. Populację tworzą osobniki rozmnażające się płciowo, zapylające się krzyżowo o wspólnej puli genowej (Dobzansky 1950). Nie można więc wykluczyć wzajemnego krzyżowania się wrażliwych biotypów chwastów z odpornymi.

Każdej roślinie może towarzyszyć stres biotyczny i abiotyczny. Chwasty i rośliny uprawne, w wyniku stosowania herbicydów, są w szczególny sposób narażone na ten stres. Zewnętrzными objawami stresu herbicydowego są różnego rodzaju, wyraźnie widoczne uszkodzenia, np. zahamowanie wzrostu, brak wschodów, chloroza. Zmiany te mogą polegać także na wprowadzaniu do środowiska nie tylko herbicydów, lecz także innych ksebnobiotyków, np. inne środki ochrony roślin, nawozy i stosowaniu zabiegów agrotechnicznych. W takim przypadku mówimy o kondycji chwastów, która bywa często używane w badaniach nad skutecznością biologiczną herbicydów, w których opisywany jest stan roślin podczas wykonywania obserwacji. Nie ma to jednak nic wspólnego z fitnessem chwastów.

O przeżywalności chwastów w środowisku i ich zdolności do konkurencji z roślinami uprawnymi decyduje wiele wskaźników ekofizjologicznych. Są to między innymi: produktywność fotosyntezy, zdolność do pobierania z gleby wody i składników pokarmowych oraz akumulacji biomasy, wskaźnik LAI (leaf area index – wskaźnik powierzchni liściowej), liczba liści, dynamika wzrostu i wielkość roślin. Wskaźniki te mogą zależeć od uwarunkowań zewnętrznych oraz przystosowania fizjologicznego i biochemicznego wytworzonego w organizmie chwastów pod wpływem herbicydów. Przystosowanie to, gdy jest wynikiem mutacji, może mieć charakter dziedziczny, co oznacza, że rośliny potomne biotypu odpornego będą miały cechę odporności.

Stwierdzono, iż fitness chwastów jest podstawą każdej odporności na herbicydy w miejscu działania (target site resistance), czyli jeżeli odporność mutacyjna była

neutralna lub bardzo jej bliska nie byłoby naturalnej odporności ze względu na losowe przenoszenie genów i wcześniejsze stosowanie herbicydów. Wiele chwastów odpornych na herbicydy wykazuje mniejszą żywotność w porównaniu z biotypami wrażliwymi tego samego gatunku. Potwierdzono to w przypadku niektórych herbicydów, zwłaszcza inhibitorów fotosytemu II. Zmniejszona fotosynteza w miejscu działania, w chloroplastach, jest uważana za przyczynę niższej wydajności fotosyntezy i zmniejszenia fitnessu roślin odpornych na triazyny. Oprócz różnic w potencjale fotosyntetycznym biotypy odporne chwastów, w porównaniu z biotypami wrażliwymi, mogą charakteryzować się mniejszym wzrostem i wskaźnikiem LAI, mniejszą akumulacją biomasy, tworzą też mniej nasion, a więc ich potencjał reprodukcyjny jest mniejszy (Leroux 1993). Mogą więc być mniej konkurencyjne dla uprawianych roślin. Wykazano, że tolerujące glifosat biotypy produkowały o 35% mniej nasion niż wrażliwe (Baucom i Mauricio 2004). Egzystencja uodpornionych biotypów w zbiorowisku chwastów zdaniem wielu autorów jest głównie uzależniona od substancji aktywnej, na którą się uodporniły. Bourdot i wsp. (1996) podają, że odporne na MCPA biotypy *Ranunculus acris* (jaskier ostry) wykazują gorszą ekologiczną zdolność przystosowawczą (ecological fitness) w porównaniu z wrażliwymi. Biotypy odporne mogą posiadać cechy wskazujące, że ich fitness, czyli zdolność do rozwoju, przetrwania i rozmnażania jest gorsza niż biotypu wrażliwego, gdy brakuje czynnika stresogennego czyli herbicydu, który wywołał odporność. Dlatego zaniechanie lub zmniejszenie częstotliwości jego stosowania prowadzi zwykle do wyeliminowania biotypów odpornych (Gressel i Segel 1990; Warwick i Black 1994).

Populacja gatunku zwalczanego herbicydem, na który wytworzyła się odporność, składa się zazwyczaj z biotypów R (resistant – odporne) i S (susceptible – wrażliwe). Biotypy te mogą występować w łanie rośliny uprawnej w różnych stosunkach ilościowych, uzależnionych od częstotliwości stosowania herbicydu, warunków środowiska i konkurencji nie tylko pomiędzy chwastami a rośliną uprawną, ale także między biotypem R i S. Stąd można spotkać się z określeniem realtive weed fitness (RWF) – względny fitness chwastów, używanym w pracach wielu autorów (Gressel i Segel 1990; Matthews 1994; Warwick i Black 1994; Massinga i wsp. 2005). Według Nalewaji (1990) ilość odpornych osobników w populacji jest powiązana z usunięciem z niej osobników o genach recesywnych odpowiedzialnych za cechę wrażliwości i z dobrym dostosowaniem się (fitness) do warunków, chociaż odporność też może być cechą recesywną. Osobniki odporne o genach recesywnych, gdy zaprzestanie się stosowania herbicydów, które odporność spowodowały, gorzej dostosowują się do warunków środowiska i z czasem zanikają. W klasyfikacji herbicydów według HRAC – Herbicide Resistance Action Committee (Heap 2012) podano informację o odporności względnej i o konkurencji pomiędzy biotypami R i S dla substancji aktywnych o różnym mechanizmie działania. W regulacji zachwaszczenia wskazane jest uwzględnianie stosunków ilościowych pomiędzy biotypami odpornymi i wrażliwymi.

Z określeniem realtive weed fitness – względny fitness chwastów, często łączony jest termin fitness cost – koszt fitnessu. Zależy on od genów i alleli odpowiedzialnych za odporność i wrażliwość (Williamia i wsp. 1995; Baucom i Mauricio 2004; Menchari i wsp. 2008). Fitnes chwastów to także badania kosztów, jakie ponoszą chwasty w wyniku dostosowania się do odporności na herbicydy. Ocena kosztów fitnessu polega między innymi na porównaniu wzrostu roślin biotypu odpornego (R) i wrażliwego (S), w szczególności biomasy części wegetatywnej oraz organów rozmnażania – nasion i jest to „wspólna wartość – waluta” (Bergelson i Purrington 1996; Vila-Aiub i wsp. 2009, 2011). Przykładem określenia kosztów związanych z mutacją genu psbA – Ser-264-Gly w chloroplastach, który prowadzi do odporności chwastów na triazyny w fotosyntezie w fotosystemie II jest ograniczenie procesu fotosyntezy przez zwolniony lub zahamowany przepływ elektronów, ograniczenie wzrostu, szczególnie po wschodach, zmniejszenie zdolności konkurencyjnej, zmniejszenie produkcji nasion (Leroux 1993).

Zakres badań fitnessu chwastów / Research range of weed fitness

Z prac wymienionych autorów wynika, że w badaniach zjawiska „weed fitness”, czy też używając nazwy spolszczonej „fitnessu chwastów”, uwzględnia się nie-bezpośrednie działanie herbicydów na chwasty, wyrażające się widocznymi objawami fitotoksyczności i stanem morfofizjologicznym roślin bezpośrednio po zabiegu, nazwane często kondycją chwastów, co ma miejsce w przypadku oceny skuteczności chwastobójczej. Badania fitnessu chwastów obejmują zespół zagadnień dotyczących efektu długotrwałego działania herbicydów, czyli badania cech dostosowawczych chwastów do siedliska na skutek stosowania herbicydów oraz określenia, jakie koszty poniosły chwasty w wyniku zabiegów chemicznych. Celem badań jest poszukiwanie cech przystosowawczych organizmu pozwalających na przekazywanie ich potomstwu, a więc dziedziczenie. Należy uwzględniać, w jaki sposób i czym różnią się biotypy odporne na herbicydy (R – resistant) od biotypów wrażliwych (S – susceptible) porównując je najlepiej w warunkach, w jakich one występują, tj. w warunkach siedliska polowego. Jest to jednak często trudne do wykonania, dlatego prowadzone są

także badania na mikropoletkach i w wazonach. Badania fitnessu powinny dotyczyć całego okresu wzrostu i rozwoju roślin. W doświadczeniach jako wskaźniki różnic fitnessu najczęściej oceniane są parametry łatwiejsze do ustalenia takie, jak: produktywność biomasy, dynamika wzrostu roślin i niektóre cechy morfologiczne. Fitnes jest związany z allelami odporności, które mogą być przenoszone za pomocą pyłku lub przez nasiona. Dotyczy więc zmian i różnic pomiędzy biotypami chwastów o charakterze dziedzicznym, przenoszonych na następne pokolenia. Badania fitnessu dotyczą między innymi takich zagadnień, jak: określenie różnic morfologicznych i fizjologicznych pomiędzy biotypami odpornymi (R) i wrażliwymi (S) oraz stosunków ilościowych R do S w populacji określonego gatunku w zależności od warunków ekologicznych, czy wystąpiły zmiany genetyczne (zmiany lub mutacje w allelach) oraz czy wystąpiły zmiany biochemiczne (np. zwiększona produkcja enzymów odpowiedzialnych za metabolizm herbicydów w biotypach R lub enzymy bardziej aktywne), co pozwala na określenie potencjału reprodukcyjnego porównywanych biotypów, ilość i jakość nasion.

Najwięcej badań z zakresu fitnessu wykonuje się w krajach, w których odporność chwastów na herbicydy stanowi poważny problem, a więc w USA, Anglii, Francji, Niemczech i Włoszech. Eksperymenty z fitnessem nie ograniczają się tylko do badań podstawowych, ale mają także charakter użytkowy, dotyczą poszukiwania cech, które umożliwiałyby diagnostykę chwastów odpornych. W USA, w ostatnich latach, na skutek uprawy roślin GMO (genetically modified organisms) i powszechnego stosowania glifosatu, pojawiły się chwasty odporne na tę substancję aktywną (Heap 2012). Duży problem w transgenicznych uprawach soi, bawełny i kukurydzy stanowią odporne biotypy przymiotna kanadyjskiego. Jego nasiona (niełupki) są bardzo drobne, zaopatrzone puchem, stąd łatwo przenoszone są na duże odległości. Prowadzi się wiele badań na temat fitnessu biotypów odpornych przymiotna kanadyjskiego. Doświadczenia wykonane przez Shrestha i wsp. (2010) wskazują na zmiany faz rozwojowych i cech morfologicznych biotypów odpornych na glifosat. Niektóre fazy rozwojowe biotypów odpornych przymiotna kanadyjskiego przebiegały znacznie szybciej niż biotypów wrażliwych (tab. 1). Biotypy odporne były

Tabela 1. Fazy rozwojowe *Conyza canadensis* biotypu odpornego (R) i wrażliwego (S) na glifosat
Table 1. Development stage of *Conyza canadensis* biotype resistant (R) and susceptible (S) to glyphosate

(Shrestha i wsp. 2010)

Fazy rozwojowe – Developmental stages	Dni po posadzeniu – Days after transplanting	
	R	S
Rozeta – Rosete	37	36
Początek wzrostu pędu – Bolting	56	65
Pierwszy pąk kwiatowy – First but	128	148
Pierwszy kwiat – First flower	138	160
Pierwsze nasiona – First seed	146	171

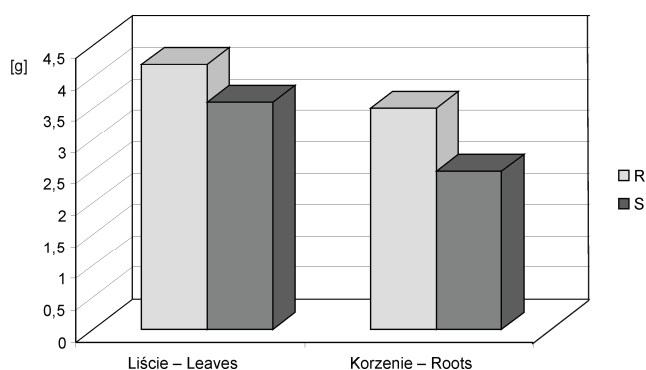
Tabela 2. Niektóre cechy morfologiczne *Conyza canadensis* biotypu odpornego (R) i wrażliwego (S) na glifosat
 Table 2. Some morphological features of *Conyza canadensis* biotype resistant (R) and susceptible (S) to glyphosate
 (Shrestha i wsp. 2010)

Badane cechy – Examination features	Biotyp – Biotype	
	R	S
Wysokość w fazie kwitnienia [cm] – Height at flowering stage [cm]	105	85
Liczba kwiatów na roślinie – Number of flower on plant	5212	4944
Liczba nasion z rośliny – Number of seeds from plant	376 225	341 210
Biomasa w fazie kwitnienia [g/roślina] – Biomass at blooming stage [g/plant]	105	125

Tabela 3. Wielkość nasion *Apera spica-venti* biotypu odpornego (R) i wrażliwego (S) na herbicydy sulfonilomocznikowe
 Table 3. Seeds size of *Apera spica-venti* biotype resistant (R) and susceptible (S) to sulfonilurea herbicides

Biotypy Biotype	Liczba pomiarów Number of measurement	MTZ 1000 seeds weight	Wielkość nasion [mm] – Seed size [mm]			
			długość length	długość ości arista length	szerokość width	powierzchnia surface
S	3,314	0,235 (100)	2,26 (100)	4,41 (100)	0,45 (100)	1,09 (100)
R	3,538	0,265 (113)	2,59 (115)	4,00 (91)	0,56 (124)	1,22 (112)
NIR (0,05)		istotne	istotne	istotne	istotne	istotne
LSD (0,05)		significant	significant	significant	significant	significant

wyższe i wydawały więcej nasion niż biotypy wrażliwe, charakteryzowały się jednak mniejszą biomasą w fazie kwitnienia (tab. 2). Według autorów tych badań, występujące różnice fitnessu biotypów odpornych i wrażliwych są korzystniejsze dla tych pierwszych, stąd tak szybkie rozprzestrzenienie się odporności. W doświadczeniach nad odpornością miotły zbożowej wykonanych w Instytucie Ochrony Roślin w Poznaniu wykazano, że zielona masa części nadziemnych i korzeni w fazie krzewienia biotypu odpornego na herbicydy sulfonilomocznikowe była większa w porównaniu z biotypem wrażliwym (rys. 1).



Rys. 1. Świeża masa liści i korzeni *Apera spica-venti* biotypu odpornego (R) i wrażliwego (S) na herbicydy sulfonilomocznikowe w fazie pełni krzewienia (masa 12 roślin w g)

Fig. 1. Fresh weight of leaves and roots of *Apera spica-venti* biotype resistant (R) and sensitive (S) to sulfonilurea herbicides at full tiller stage (mass of 12 plants in g)

Najmniej zmienną cechą roślin jest materiał rozmnożeniowy, tj. nasiona, dlatego badania wielkości nasion mają duże znaczenie. Badania wykonane z miotłą zbożową

przez Adamczewskiego i Matysiak (2009) wykazały duże różnice w wielkości nasion (ziarniaków) pomiędzy biotypami odpornymi i wrażliwymi (tab. 3). Ze względu na fakt, iż nasiona miotły zbożowej są małe i drobne, to różnice te trudno jest zauważyć. Jednak pomiary podane w liczbach względnych wskazują na duże różnice w wielkości nasion występujące pomiędzy biotypem odpornym i wrażliwym. Nasiona biotypów odpornych miały większą masę, były dłuższe i szersze. Trudno jest jednak powiedzieć czy występujące różnice w wielkości nasion mają wpływ na rozprzestrzenienie się tych biotypów.

Podsumowanie / Summation

1. Zmiany zachodzące w organizmach roślinnych pod wpływem herbicydów rzadko obejmują wszystkie elementy cyklu życiowego chwastów. Mogą być nieznaczne, często nie zauważalne, statystycznie nieistotne, ale pełnią ważną rolę w długoterminowej strategii uodpornienia się chwastów na herbicydy.
2. Fitness chwastów to cechy przystosowawcze organizmu pozwalające na ich przekazywanie potomstwu, a więc dziedziczenie. Inaczej mówiąc jest to zaistniały stan, jaki powstał w wyniku dostosowania się określonego biotypu lub populacji składającej się z różnych gatunków do warunków agroekologicznych, powiązany z sukcesem w reprodukcji, pomimo stosowania herbicydów.
3. Można wyróżnić dwa podstawowe kryteria fitnessu chwastów: zdolność do przetrwania „stresu herbicydowego” i reprodukcję.
4. Fitness jest obszarem badawczym o dużym znaczeniu i powinien być uwzględniany w badaniach odporności chwastów na herbicydy.

Literatura / References

- Adamczewski K., Kierzek R. 2007. Występowanie biotypów miotły zbożowej (*Apera spica-venti* L.) odpornej na herbicydy sulfonylo-mocznikowe. Prog. Plant Prot./Post. Ochr. Roślin 47 (3): 333–340.
- Adamczewski K., Matysiak K. 2009. Niektóre aspekty z biologii *Apera spica-venti* (L.). Pam. Puł. 150: 7–17.
- Adamczewski K., Kierzek R. 2011. Problem odporności chwastów na herbicydy w Polsce. Prog. Plant Prot./Post. Ochr. Roślin 51 (4): 1665–1674.
- Al-Ahmad H., Galili S., Gressel J. 2005. Poor competitive fitness of transgenically mitigated tobacco in competition with the wild type in a replacement series. Planta 222 (2): 372–385.
- Bergelson J., Purrington C.B. 1996. Surveying patterns in costs of resistance in plants. The American Naturalist 148 (3): 536–558.
- Baucom R.S., Mauricio R. 2004. Fitness costs and benefits of novel herbicide tolerance in a noxious weed. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 101 (36): 13386–13390.
- Bourdot G.W., Saville D.J., Hurrell G.A. 1996. Ecological fitness and the decline of resistance to the herbicide MCPA in a population of *Ranunculus acris*. J. Appl. Ecol. 33 (1): 151–160.
- Christoffers M.J. 1999. Genetic aspects of herbicide - resistant weed management. Weed Technol. 13: 647–652.
- Crow J.F. 1986. Basic Concepts in Population, Quantitative, and Evolutionary Genetics. New York, W.H. Freeman and Co, 273 pp.
- Dobzansky T. 1950. Evolution in the tropics. American Scientist 38: 208–221.
- Gadamski G., Ciarka D., Gawroński S.W. 1996. Molecular survey of Polish resistant biotypes of weeds. p. 547–550. Proc. Second International Weed Science Congress. Copenhagen, 25–28 June 1996, vol. 2, 1398 pp.
- Gajewski W. 1987. Genetyka Ogólna i Molekularna. PWN, Warszawa, 472 ss.
- Gressel J. 1987. Appearance of single and multi-group herbicide resistances and strategies for their prevention. The BCPC Conference – Weeds 2: 479–488.
- Gressel J., Segel L.A. 1990. Modelling the effectiveness of herbicide rotations and mixtures as strategies to delay or preclude resistance. Weed Technol. 4: 186–198.
- Heap I. 1999. The occurrence of herbicide-resistant weeds worldwide. Pest. Sci. 51: 235–243.
- Heap I. 2008. Herbicide resistant weeds: global's and Impact. p. 224–225. 5th Meeting International Weed Science Congress. Canada, Vancouver, 23–27 June 2008, abstr. 551, 333 pp.
- Heap I. 2012. International Survey of Herbicide Resistant Weeds. <http://www.weedscience.org/In.asp>, dostęp: 30.08.2012.
- Holt J.S., Thil D.C. 1994. Growth and productivity of resistant plants. p. 299–316. In: „Herbicide Resistance in Plants. Biology and Biochemistry” (S.B. Powles, J.A.M. Holtum, eds.). CRC Press, Lewis Publishers, 353 pp.
- Holt J.S. 1996. Ecological fitness of herbicide-resistant weeds. p. 387–392. Proc. Second International Weed Science Congress. Copenhagen, 25–28 June 1996, vol. 2, 1398 pp.
- HRAC (Herbicide Action Committee) 2012. www.hracglobal.com, dostęp: 30.08.2012.
- Jasieniuk M., Brülé-Babel A.L., Morrison I.N. 1996. The evolution and genetics of herbicide resistance in weeds. Weed Sci. 44: 176–193.
- Jensen J.E. 1993. Fitness of herbicide-resistant weed biotypes described by competition models. Beschreibung der Fitness von herbizidresistenten Unkrautbiotypen durch Konkurrenzmodelle. Capacité adaptative de biotypes résistants de mauvaises analysée par des modèles de compétition. p. 25–32. 8th Symp. Europ. Weed Res. Soc. Braunschweig, 14–16 Juni 1993, 872 pp.
- Kucharski M., Rola H. 2006. Common chickweed (*Stellaria media* L.) populations resistant to photosystem II inhibiting herbicides in Poland. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz (Journal of Plant Diseases and Protection) 20: 123–129.
- Larcher W. 1987. Stress by pflanzen. Naturwissenschaften 74: 158–167.
- Leroux G.D. 1993. Relative fitness of s-triazine susceptible and resistant biotypes of *Chenopodium album*. Phytoprotection 74: 143–152.
- Lipecki J. 1988. *Capsella bursa-pastoris* (L) Med. – another weed resistant to simazine? Acta Soc. Bot. Pol. 1: 187–189.
- Massinga R.A., Al-Khatib K., Amand P.St., Miller J.F. 2005. Relative fitness of imazamox-resistant common sunflower and prairie sunflower. Weed Sci. 53 (2): 166–174.
- Matthews J.M. 1994. Management of herbicide resistant population. p. 317–335. In: „Herbicide Resistance in Plants. Biology and Biochemistry” (S.B. Powles, D.L. Shaner, eds.). CRC Press, Lewis Publishers, 353 pp.
- Maxwell B.D., Roush M.L., Radosevich S.R. 1990a. Prevention and management resistant weeds. p. 260–267. Proc. Australian Weeds Conference. South Australia, Adelaide, 6–10 August 1990, 564 pp.
- Maxwell B.D., Roush M.L., Radosevich S.R. 1990b. Predicting the evolution and dynamics of herbicide resistance in weed populations. Weed Technol. 4: 2–13.
- Menchari Y., Chauvel B., Darmency H., Délye C. 2008. Fitness costs associated with three mutant acetylcoenzyme A carboxylase alleles endowing herbicide resistance in black-grass *Alopecurus myosuroides*. J. Appl. Ecol. 45: 939–947.
- Nalewaja J.D. 1990. Cultural practices for weed resistance management. Weed Technol. 13: 643–646.
- Pedersen B.P., Neve P., Andreassen C., Powles S.B. 2007. Ecological fitness of a glyphosate-resistant *Lolium rigidum* population: Growth and seed production along a competition gradient. Basic Applied Ecol. 8: 258–268.
- Rola H., Rola J. 2002. Teoria i praktyka uodparniania się chwastów segetalnych na herbicydy stosowane w Polsce. Prog. Plant Prot./Post. Ochr. Roślin 41 (1): 375–382.
- Shrestha A., Hanson B.D., Fidelibus M.W., Alcorta M. 2010. Growth, phenology, and intraspecific competition between glyphosate-resistant and glyphosate-susceptible horseweeds (*Conyza canadensis*) in the San Joaquin Valley of California. Weed Sci. 58: 147–153.
- Sibony M., Rubin B. 2003. The ecological fitness of ALS-resistant *Amaranthus retroflexus* and multiple-resistant *Amaranthus blitoides*. Weed Res. 43 (1): 40–47.

- Silvertown J.W. 1982. Introduction to Plant Population Ecology. Longan, London and New York, 282 pp.
- Silvertown J.W., Lovet Doust J. 1993. Introduction to Plant Population Biology. Blackwell Scientific Publication, London, 210 pp.
- Stachecki S., Adamczewski K. 2002. *Chenopodium album*, *Amaranthus retroflexus* – występowanie i reakcja na herbicydy o różnym mechanizmie działania. Pam. Puł. 129: 247–252.
- Vila-Aiub M.M., Neve P., Powles S.B. 2009. Fitness costs associated with evolve herbicide resistance alleles in plants. New Phytologist 184: 751–767.
- Vila-Aiub M.M., Neve P., Roux F. 2011. A unified approach to the estimation an interpretation of resistance costs in plants. Heredity 107: 386–394.
- Warwick S.I., Black L.D. 1994. Relative fitness of herbicide-resistant and susceptible biotypes of weeds. Phytoprotection 75 (4): 37–49.
- Williams M.M. II, Jordan N., Yerkes C. 1995. The fitness cost of triazine resistance in jimsonweed (*Datura stramonium* L.). Am. Midl. Nat. 133: 131–137.