

DOI: 10.3969/j.issn.2095-1787.2012.02.003

转基因水稻外源基因向近缘种群 漂流和渐渗的研究进展

汤日圣

江苏省农业科学院, 江苏省农业生物学重点实验室, 江苏 南京 210014

摘要: 水稻是我国最重要的粮食作物之一,我国有 8 亿以上的人口以稻米作为主食。但在水稻生产中,由于病、虫、草害及不良气候等逆境因子的影响,严重制约了水稻的高产、稳产。转基因生物技术的迅速发展,为水稻抗性育种提供了新途径。自 20 世纪 80 年代以来,我国全方位地开展了转基因水稻的研发,目前已经培育出大量的抗病、抗虫、抗除草剂和抗逆的转基因水稻品种,这将为提高我国水稻的生产力和确保粮食安全做出重要的贡献。但转基因水稻的基因漂流及其可能带来的生物安全问题备受关注。已有报道证明,外源转基因可以通过异交向非转基因品种和野生近缘种漂流。在不同的试验条件下,抗除草剂基因有 0.05% ~ 0.53% 逃逸的可能,其向不育系的最大漂移频率可达 4.518%。抗虫基因向相邻非转基因水稻的平均漂移频率最高为 0.875%。因此,本文对水稻与其近缘野生种的杂交情况,转基因水稻外源基因向非转基因品种、野生近缘种以及野生非近缘种的漂流和渐渗及其潜在的生态环境风险等方面进行了简要分析,并对转基因水稻的发展进行了展望,以期对转基因水稻的安全应用提供参考。

关键词: 转基因水稻; 基因漂流; 近缘种群; 生物安全

Advance in understanding gene flow and introgression from transgenic rice to its related species

Ri-sheng TANG

Key Laboratory of Jiangsu Province for Agrobiolgy, Jiangsu Academy of Agricultural Science, Nanjing, Jiangsu 210014, China

Abstract: Rice is one of the most important food crops in China, a staple food for over 800 million people. Diseases, pests, weeds, harsh climate as well as other stress conditions severely retard high and stable rice yields. Transgenic technology has offered a novel means to breed rice varieties and cultivars against these stresses. In China, many GM (genetically modified) varieties and cultivars of rice resistant to some diseases, pests, weeds, and abiotic stresses have been generated since the 1980s, which have the potential to improve rice productivity and food security of China. On the other hand, the potential gene horizontal transfer and release into environment of GM rice might cause a serious issue of biological and environmental safety. Former papers have demonstrated that foreign genes would flow to non-transgenic cultivars and wild relative species by outcrossing. For example, under different experimental conditions, transferred herbicide resistance genes showed a frequency from 0.05% to 0.53% to escape, while the most probability drifting to male sterile lines was up to 4.518%. At the same time, the highest average drifting frequency from insect-resistance transgenic rice to neighbouring non-transgenic rice was 0.875%. In this article, several key aspects of the GM rice were addressed, including the hybridization of rice cultivars with their wild relatives, the transgene flow from GM rice to non-GM rice cultivars, and the flow from the wild relatives to the wild allies and their potential ecological risks. Meanwhile, a brief analysis was made on the environmental biosafety problems of GM rice. And a perspective on GM rice was given in the end of the article. The study will provide the reference for security application of transgenic rice.

Key words: transgenic rice; gene flow; related species; biosafety

水稻 *Oryza sativa* L. 是我国最重要的粮食作物之一,也是我国种植面积最大的粮食作物,我国有 8 亿以上的人口以水稻为主食(陈庆根和杨万江, 2010)。但在水稻生产实践中,由于病、虫、草害及不良气候等逆境因子的影响,严重制约了水稻的高产、稳产(朱祯,2010)。目前,生产上对于水稻病、

虫、草害的防治普遍采用化学方法,这不仅大幅度增加了生产成本和劳动强度,而且极易造成环境污染。因此,培育优良水稻抗性品种成为学者们的研究热点。随着转基因生物技术的迅速发展,我国在应用转基因技术改良水稻品种方面进行了大量的研究,并已培育出抗病、抗虫、抗除草剂以及抗逆的转基因水稻品种,且一些品系已完成生物安全性评价,进入田间释放和生产性试验阶段,其中 2 个品系已获农业部颁发的安全证书,正向实用化方向发展(朱楨,2010; Wang *et al.*, 1999; Wang & Johnston, 2007)。但转基因水稻外源基因向非转基因品种、野生近缘种以及野生非近缘种的漂流和渐渗及其可能带来的生物安全问题备受关注。近年来,学者们对转基因水稻可能存在的生态环境风险进行了大量的研究,为实现转基因水稻商品化生产提供了许多依据。本文根据前人的研究结果,对水稻与其近缘野生种的杂交情况,转基因水稻外源基因漂流和渐渗及其潜在的生态环境风险等方面进行简要分析,以期对转基因水稻的安全应用提供参考。

1 水稻与其近缘野生种的杂交情况

1.1 栽培稻的近缘野生种及其分布

栽培稻包括起源于南亚和东南亚的亚洲栽培稻 *O. sativa* L. 和起源于非洲西部的非洲栽培稻 *O. glaberrima* Steud., 前者广泛种植于全世界的热带、亚热带以及温带的局部地区,后者主要种植于西非的局部地区。与栽培稻同属于禾本科 Gramineae 稻属 *Oryza* L. 的近缘野生种有 20 多种。栽培稻及其近缘野生种和杂草稻包含了 10 种基因组类型,即 AA、BB、CC、BBCC、CCDD、EE、FF、GG、JJHH 和 JJKK(中国农业科学院作物品种资源研究所,1984)。

根据形态学、细胞遗传学、生物化学和分子生物学的研究,我国的野生稻主要有普通野生稻 *O. rufipogon* Griff、药用野生稻 *O. officinalis* Wall. 和疣粒野生稻 *O. meyeriana* Ball. 3 个种,其基因组分别为 AA、CC 和 GG 类型(范树国和张再君,2000; 卢宝荣等,2001; 全国野生稻资源考察协作组,1984)。其中,普通野生稻广泛分布于广东、广西、海南、云南、江西、福建以及湖南等省(自治区);药用野生稻分布范围相对较小,在海南、广东、广西、云南发现;疣粒野生稻因对生态条件要求严格,仅分布于云南、海

南 2 个省(全国野生稻资源考察协作组,1984)。此外,栽培稻的近缘野生种还包括杂草稻,其基因组与栽培稻同属于 AA 型,它伴生于我国长江中下游、海南、辽宁等地的水稻田或沟边或栽培稻与野生稻的中间地带。其形态与亚洲栽培稻相似(王渭霞等,2005),兼有野生稻和栽培稻的特性,在我国粗放栽培的稻田(尤其是直播稻)中经常出现(中国农业科学院作物品种资源研究所,1984)。

1.2 栽培稻与近缘种的亲缘关系及杂交亲和力

1.2.1 栽培稻与 AA 基因组野生稻 大量的研究表明,栽培稻与 AA 基因组野生稻均具有较高的杂交亲和性,除了与南方野生稻的杂交结实率小于 5% 外,其余都近于或大于 10%,而栽培稻与多年生或一年生普通野生稻的杂种 F_1 的自交结实率都在 11% 以上(卢宝荣等,2003; Huang *et al.*, 2002; Lu *et al.*, 1997; Majumder *et al.*, 1997; Naredo *et al.*, 1997, 1998; Nezu *et al.*, 1960; Oka & Morishima, 1967; Pental & Barnes, 1985)。在自然环境中,栽培稻与普通野生稻的异交率最高可在 50% 以上(Oka & Morishima, 1967)。

Oka & Chang 早在 1961 年就指出,栽培稻能与杂草稻发生自然杂交。Langevin *et al.* (1990) 也指出,在直播稻田中,栽培稻与杂草稻能发生自然杂交并产生可育的后代,杂交率为 1.08% ~ 52.18%。此外,转基因水稻的花粉在杂草稻柱头上能正常萌发生长,花粉管能顺利生长进入杂草稻子房,结实率为 8% ~ 75%(宋小玲等,2004)

1.2.2 栽培稻与 CC 基因组野生稻 药用野生稻与栽培稻分属不同的基因组类型,它们有一定的亲缘关系(周毅等,1996),但亲缘关系较远(陈瑞阳和宋文芹,1982; 卢宝荣等,2001; 谭光轩和王红星,1999),杂交亲和性小,直接获得杂交种子的难度大。尽管栽培稻的花粉在药用野生稻的柱头上基本能正常萌发生长,并能释放内容物,但花粉管生长速度明显变慢,到达花柱基部则停止生长,花粉管顶端异常膨大,最终杂交后的结实率为 0(宋小玲等,2002)。国内外同类研究表明,栽培稻与非同源染色体组野生稻的杂种 F_1 均表现完全不育,自交不能结实,甚至经染色体加倍育成的双二倍体亦自交不育(何光存,1999)。

1.2.3 栽培稻与 GG 基因组野生稻 在我国的 3 种野生稻中,疣粒野生稻与栽培稻的差异最大,亲

缘关系最远(陈瑞阳和宋文芹,1982;卢宝荣等,2001;谭光轩和王红星,1999;王玉微等,2005),杂交的难度最大。采用人工授粉也很难使子房膨大,难以得到可供培养的幼胚。即便偶尔得到杂种植株,其育性也不正常甚至完全不育(何光存,1999)。

2 转基因水稻外源基因的漂流和渐渗

2.1 转基因水稻研发进展

水稻是世界上最早应用转基因技术进行品种改良的作物之一(Ajisaka *et al.*, 1993; Yahiro *et al.*, 1993)。自1986年Uchimiya *et al.*首先获得卡那霉素抗性的转基因水稻愈伤组织以来,转基因水稻尤其在抗性研究方面取得了重大进展(朱祯,2010; Wang *et al.*, 1999; Wang & Johnston, 2007)。目前,国内外已将外源 *bar*、*Bt* 毒蛋白、*Xa* (包括 *Xa4*、*Xa7*、*Xa10*、*Xa21*) 和 *GNA* 等抗性基因导入水稻,先后获得抗病(白叶枯病、纹枯病、稻瘟病)(何迎春和高必达,2002; 燕义唐,1992; Christou *et al.*, 1991)、抗虫(螟虫)(李聪等,2011; 李桂英等,2003; 王忠华等,2000; 朱常香等,1999; 朱祯,2010; Cheng *et al.*, 1998; Datta *et al.*, 1998; Shu *et al.*, 2000; Tu *et al.*, 2000; Wang *et al.*, 1999; Wünn *et al.*, 1996; Ye *et al.*, 2009)、抗除草剂(草丁膦等)(何迎春和高必达,2002; 侯海军等,2009; 肖国樱等,2007; 朱冰等,1996)、抗环境胁迫(盐、碱)(孙国凤,1997)植株。我国已有抗螟虫(*Bt* 和 *CpTI* 基因)、稻飞虱和白叶枯病(*Xa21* 基因)的转基因水稻先后通过国家安全审查,进入环境释放试验或生产示范阶段(燕义唐,1992; 杨友才和周清明,2003; 朱祯,2010; Ghareyazie *et al.*, 1997; Huang *et al.*, 2000; Tu *et al.*, 2000; Vain *et al.*, 1998; Wünn *et al.*, 1996),抗除草剂和抗盐的转基因水稻品种也已培育成功(侯海军等,2009; 肖国樱等,2007; 朱冰等,1996; Huang *et al.*, 2002, 2005)。

2.2 水稻基因漂流

基因漂流是自然界中的一个普遍现象。水稻虽为自花授粉植物,但通常不同个体和品种之间,特别是栽种距离较近的品种之间仍有0.1%~1.0%异交率(莫惠栋,1978; Messeguer *et al.*, 2001),若品种花器柱头外露或内外稃张开时间较长或花期有风,异交频率则可以显著提高。如Jia *et al.* (2007)以不同籼、粳稻不育系为花粉受体进行的研究发

现,相邻种植时基因漂流频率最低为1.56%(培矮64S),最高可达92.01%(中9A)。栽培稻与其亲缘关系很近的野生近缘种(如普通野生稻)、栽培稻的返祖退化类型及与其野生近缘种产生天然杂交分离和种质渗入后形成的伴生杂草(如杂草稻)享有相同的基因组,它们之间没有显著的生殖隔离,很容易产生基因交流(张富丽等,2011; Langevin *et al.*, 1990; Oka & Morishima, 1967)。在自然环境中,栽培稻向普通野生稻基因漂流的概率为1.21%~2.94%(Chen *et al.*, 2004; Huang *et al.*, 2002)。因此,从基因型、时间和空间分布上看,栽培稻与栽培稻以及栽培稻与含有完全相同基因组的野生稻和杂草稻之间的基因漂移和种质渗入可以较频繁地发生(卢宝荣等,2003; Ellstrand *et al.*, 1999)。

2.3 转基因水稻外源基因漂流

当在转基因水稻邻近田块种植花期相同的非转基因品种时,极易造成品种间的天然杂交,即外源基因可以通过异交向非转基因品种漂流。已有研究证明,抗除草剂和抗虫转基因水稻的抗性基因可向非转基因水稻漂流,在不同的试验设计条件下抗除草剂基因有0.05%~0.53%逃逸的可能(陆永良等,2010; 肖国樱,2009; Messeguer *et al.*, 2001),当花粉受体为部分可育的两系不育系时,抗除草剂基因的最大漂移频率可达4.518%(肖国樱,2009)。Jia *et al.* (2007)研究也表明,*bar* 基因向不育系的漂流频率大于向常规稻和杂交稻的漂流频率。张富丽等(2011)研究表明,抗虫转基因水稻华恢1号与相邻非转基因水稻合系22-2、天香、明恢63、P1157可发生不同程度的转基因漂移,平均漂移频率最高为0.875%,但漂移频率随着距离的加长而降低,在7 m以外的转基因漂移频率为0。据报道,抗草丁膦转*bar* 基因水稻与红稻杂交后, F_1 代表现出对草丁膦的抗性(Oard *et al.*, 2000; Sankula *et al.*, 1998)。这表明转基因水稻外源基因很容易向近缘野生种或杂草稻漂流和杂交渗入。

栽培稻与其非近缘野生种在进化过程中,已经形成了非常明显的生殖隔离。在一般情况下,它们之间很难产生天然杂交。如将转抗除草剂基因水稻花粉授予药用野生稻和疣粒野生稻,由于其杂交不亲和性,杂交后结实率均为0(何光存,1999; 宋小玲等,2002)。这说明转基因水稻外源基因向其非近缘野生种漂流和发生杂交渗入的可能性较小。

3 转基因水稻外源基因向近缘种群漂流和渐渗潜在的生态环境风险

3.1 外源基因向非转基因品种漂流和渐渗潜在的生态环境风险

栽培稻相邻品种间可能存在一定的异交(天然杂交)情况。如在粳、粳并存稻区,一些植株高大、长势极旺、成熟较迟且结实率极低的稻株,就是粳稻与籼稻天然杂交而形成的杂种。因此,如果转基因品种与非转基因品种的种植距离较近,且在生育期、开花习性都相似的情况下,外源基因向非转基因品种漂流而导致生态环境风险的可能性就非常大。由于异交导致的外源基因逃逸主要通过花粉流来实现,而水稻花粉的散布又是借助风力来完成,花粉散布范围随风速增大而扩大,当风速为 $10 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ (约为 5 级风) 时,水稻花粉的最大传播距离可达 110 m (Huang *et al.*, 2002)。值得注意的是, Jia *et al.* (2007) 以不育系为花粉受体的研究发现,在广州基因向不育系的最大漂流距离为 150 m (频率为 0.007%),而在三亚基因最大漂流距离可达 250 ~ 320 m (频率为 0.003% ~ 0.009%)。因此,在转基因水稻与非转基因水稻之间采取大于 110 m 的空间隔离,或利用其他高秆作物设立的隔离带,可以有效避免转基因水稻外源基因通过天然杂交向非转基因品种漂流和渐渗的危险(卢宝荣等, 2003)。而在转基因水稻与不育系繁殖和杂交稻制种田之间则应采取更严格的空间隔离距离,以避免外源基因向水稻不育系的漂流,影响不育系繁殖和杂交稻制种过程的种子纯度(Jia *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2006)。

3.2 外源基因向普通野生稻漂流和渐渗潜在的生态环境风险

在自然环境下,栽培稻和普通野生稻之间具有明显的基因交流,很容易发生杂交渗入,栽培稻的基因能转移到 AA 基因组野生稻中 (Chu & Oka, 1970; Huang *et al.*, 2002; Langevin *et al.*, 1990; Oka & Chang, 1961; Oka & Morishima, 1967; Song *et al.*, 2003)。因此,如果转基因水稻种植于有野生近缘种分布的地区,外源基因通过天然杂交向普通野生稻漂流和渐渗潜在的生态环境风险就较高。如外源基因为抗性基因,则其很可能在普通野生稻种群中固定和累加,提高其抗性能力,促使其迅速发展而形成难以控制的恶性杂草,造成难以预测的生态

风险。因此,在抗性转基因水稻释放前,有必要对 AA 基因组野生稻的分布、其与转基因水稻的亲合性以及抗性基因向野生稻漂流的可能性等进行研究。

3.3 外源基因向药用野生稻、疣粒野生稻漂流和渐渗潜在的生态环境风险

受遗传和杂交亲和力的影响,栽培稻与非 AA 基因组野生稻自然杂交成功的可能性极小。因此,有关栽培稻基因向非 AA 基因组野生稻转移的报道较少。转基因水稻与药用野生稻杂交不亲和,其抗性基因漂移到药用野生稻并造成生态环境风险的可能性也较小。但抗性水稻的花粉管可以穿过药用野生稻的柱头并在其中生长,其花粉内容物释放在野生稻的花柱或子房中,也存在潜在的抗性基因水平转移的风险(刘琳莉等, 2004a、2004b; 宋小玲等, 2002)。疣粒野生稻基因组高度分化,与栽培稻的亲缘关系很远,两者之间存在比栽培稻与药用野生稻之间更大的生殖障碍,更难形成杂种及其回交后代,迄今还没有二者杂交成功的报道(贾东亮等, 2001),所以转基因水稻外源基因向疣粒野生稻发生基因漂流并造成潜在生态环境风险的可能性极小。

3.4 外源基因向杂草漂流和渐渗潜在的生态环境风险

外源基因向杂草漂流和渐渗是人们担心的一个问题,尤其是抗性基因,如 *bar* 基因,能从转基因水稻漂移到近缘杂草上,形成超级杂草,难以控制,从而破坏生态平衡。杂草稻和栽培稻不仅具有重叠分布的空间和花期相遇的时间,而且在遗传上具有很近的亲缘关系。因此,如果转基因水稻种植于有杂草稻分布的地区,其与杂草稻之间发生基因漂流的可能性较大,存在很高的生态环境风险。

稗草 *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv 是稻田中与水稻伴生的恶性杂草,与水稻的亲缘关系很远,杂交不亲和。据报道,转基因水稻花粉在无芒稗 *E. crusgalli* (L.) Beauv. var. *mitis* (Pursh) Peterm. 柱头上不能正常萌发生长,花粉管更不能穿过无芒稗柱头进入其花柱,所以水稻外源基因向稗草漂流和渐渗并造成生态环境风险的可能性极小(姜大刚等, 2011; 刘琳莉等, 2004a; 马丽莲等, 2004; Wang *et al.*, 2006)。

水稻与其他没有亲缘关系的杂草之间,由于生殖隔离很难异交,在自然条件下,不可能发生杂交,也就不存在基因的漂流问题。中国水稻研究所经

多年环境释放试验,在种植抗除草剂转基因水稻周围,未发现除草剂抗性基因直接漂移进杂草(姜大刚等,2011)。

4 展望

在过去的20多年里,我国转基因水稻的研究取得了巨大的进步,但由于其可能存在的生物安全问题仍颇具争议,至今没有转基因水稻进入商业化生产。事实上,外源基因向非转基因品种和野生近缘种的漂流和渐渗,及其可能带来的生物安全问题也是存在的。然而,种植抗病、抗虫、抗除草剂及抗逆的水稻可以明显降低生产成本,提高产量,大幅度减轻因使用农药而造成的环境污染。因此,为了最大限度地降低转基因水稻的安全隐患,研究者们在外源基因的选择与修饰、表达调控与遗传转化等方面开展了有益的探索,尤其是抗生素选择标记基因的剔除和目的基因组织特异性、诱导性表达调控等技术已趋于成熟,为转基因水稻走向商业化提供了一定的技术储备。此外,我国从2004年启动了转基因水稻的环境和食用安全性评价工作。我们相信随着转基因技术的进步以及安全性评价方法的不断完善,转基因水稻可能存在的生物安全问题将在未来的研究中逐渐得到解决;同时,只要坚持“科学规划、积极研究、稳步推进、加强管理”的方针,转基因水稻将能在规范的安全防范措施和监管体制下进入商品化生产。

参考文献

陈庆根,杨万江. 2010. 中国稻农业生产经济效益比较及影响因素分析——基于湖南、浙江两省565户稻农的生产调查. 中国农村经济, (6): 16–24.

陈瑞阳,宋文芹. 1982. 中国三种野生稻染色体组型的研究. 植物学报, 24(3): 226–229.

范树国,张再君. 2000. 中国野生稻遗传资源的保护及其在育种中的利用. 生物多样性, 8(2): 138–142.

何光存. 1999. 细胞工程与分子生物学相结合——野生稻优异种质资源利用的有效途径. 生物工程进展, 18(2): 41–45.

何迎春,高必达. 2002. 含烟草几丁质酶基因的质粒PBG1121的构建及水稻转化. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 28(2): 93–96.

侯海军,周浩,曾翔,肖国樱. 2009. 转基因抗除草剂两系杂交早稻新组合高产栽培试验初报. 湖南农业科学, (3): 21–23.

贾东亮,舒理慧,宋运淳,覃瑞,祝莉莉,何光存. 2001. 栽培稻与疣粒野生稻杂种F₁代的基因组原位杂交鉴定. 武汉植物学研究, 19(3): 177–180.

姜大刚,姚涓,陈伟庭,潘志文,周峰,梅曼彤. 2011. 转基因水稻外源基因向稗草的漂移研究. 安徽农业科学, 39(12): 6963–6964.

李聪,张启军,刘少奎,赖东,漆庆明,吕川根. 2011. *sbk*和*sch*双价抗虫转基因水稻的育成和鉴定. 中国水稻科学, 25(6): 599–604.

李桂英,许新萍,夏嫄,傅家谟,盛国英. 2003. 转*GNA*+*SBTi*双价基因抗虫水稻的遗传分析及抗虫性研究. 中山大学学报, 42(1): 125–126.

刘琳莉,强胜,宋小玲. 2004a. 用³²P标记花粉放射自显影技术研究转基因水稻与几个野生近缘种的可交配性. 核技术, 27(8): 616–619.

刘琳莉,强胜,宋小玲,胡金良. 2004b. 用荧光显微技术观察药用野生稻(*Oryza officinalis* Wall)和转基因水稻的不亲和性. 中国农业科学, 37(4): 469–472.

卢宝荣,葛颂,桑涛,陈家宽,洪德元. 2001. 稻属分类的现状及存在的问题. 植物分类学报, 39(4): 373–388.

卢宝荣,宋志平,陈家宽. 2003. 转基因稻是否会通过基因逃逸导致生态风险? 自然科学进展, 13(1): 30–35.

陆永良,彭于发,王渭霞,孙兴强,陈丽娟,余柳青. 2010. 抗除草剂转基因水稻基因漂移至常规栽培稻的频率研究初报. 中国水稻科学, 24(6): 663–666.

马丽莲,郭龙彪,钱前. 2004. 转基因水稻安全性评价的内容. 中国稻米, (5): 48–49.

莫惠栋. 1978. 种稻原理和技术. 南京: 江苏人民出版社.

全国野生稻资源考察协作组. 1984. 我国野生稻资源普查与考察. 中国农业科学, (6): 1–8.

宋小玲,刘琳莉,强胜. 2004. 抗除草剂转基因水稻抗性基因漂移的安全性探讨. 江苏农业科学, (6): 1–5.

宋小玲,强胜,刘琳莉,徐言宏,刘友良. 2002. 药用野生稻(*Oryza officinalis* Wall)和转*bar*基因水稻(*Oryza sativa* L.)花粉杂交的基因漂移. 南京农业大学学报, 25(3): 5–8.

孙国凤. 1997. 在拟南芥和水稻中导入甜菜碱生物合成系统基因已确认其耐碱性. 生物技术通报, (6): 40–41.

谭光轩,王红星. 1999. 野生稻亲缘关系研究进展. 大自然探索, 18(1): 75–80.

王渭霞,朱廷恒,邵国胜,玄松南. 2005. 杂草稻的分类、起源及利用研究进展. 杂草科学, (2): 1–5.

王玉微,陈成斌,曾汉来,张万霞,任民,盖红梅,杨庆文. 2005. 栽培稻与其野生近缘种的可交配性研究. 植物遗传资源学报, 6(3): 245–250.

王忠华,舒庆尧,崔海瑞,叶恭银,高明尉,夏英武,成雄鹰, Altosaar I. 2000. *Bt*转基因水稻“克螟稻”杂交后代

- 二化螟抗性研究初报. 作物学报, 26(3): 310–314.
- 肖国樱. 2009. 抗除草剂转基因水稻花粉漂移距离及生态风险分析. 杂交水稻, 24(4): 78–80.
- 肖国樱, 唐俐, 袁定阳, 邓晓湘, 袁隆平, 辛世文. 2007. 转 *Bar* 基因抗除草剂两系杂交早稻恢复 *Bar68-1* 的培育研究. 杂交水稻, 22(6): 57–61.
- 燕文唐. 1992. 水稻条纹叶枯病毒外壳蛋白基因在工程水稻植株中的表达. 植物学报, 34(12): 899–906.
- 杨友才, 周清明. 2003. 转基因水稻研究进展. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 29(1): 85–88.
- 张富丽, 佟洪金, 刘勇, 尹全, 王东, 宋君, 陶李, 常丽娟, 刘文娟, 李忆, 雷绍荣, 游米沙. 2011. 无标记基因抗虫水稻外源基因向常规栽培水稻漂移研究. 西南农业学报, 24(5): 1733–1735.
- 中国农业科学院作物品种资源研究所. 1984. 作物品种资源研究. 北京: 农业出版社.
- 周毅, 邹喻苹, 洪德元, 周骏马, 陈受宜. 1996. 中国野生稻及栽培稻核糖体 DNA 第一转录间隔区序列分析及其系统学意义. 植物学报, 38(10): 785–791.
- 朱冰, 黄大年, 杨炜, 薛锐, 肖晗, 田文忠, 李良才, 戴顺洪. 1996. 利用基因枪法获得可遗传的抗除草剂转基因水稻植株. 中国农业科学, 29(6): 15–20.
- 朱常香, 胡全安, 温孚江, 郑成超, 张杰. 1999. 用两个抗虫基因分别转化水稻及抗虫株系的获得. 农业生物技术学报, 7(3): 259–266.
- 朱祯. 2010. 转基因水稻研发进展. 中国农业科技导报, 12(2): 9–16.
- Ajisaka H, Maruta Y and Kumashiro T. 1993. Evaluation of transgenic rice carrying an antisense glutelin gene in an isolated field//Jones D D. *Proceedings of the 3rd Internal Symposium on the Biosafety Results of Field Tests of Genetically Modified Plants and Microorganisms*. Oakland, California: University of California, 291–298.
- Chen L J, Lee D S, Song Z P, Suh H S and Lu B R. 2004. Gene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to its weedy and wild relatives. *Annals of Botany (Lond)*, 93: 67–73.
- Cheng X Y, Sardana R and Altossar I. 1998. Agrobacterium-transformed rice plants expressing synthetic *cryIA(b)* and *cryIA(c)* genes are highly toxic to striped stem borer and yellow stem borer. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95: 2767–2772.
- Christou P, Ford T L and Kofrom M. 1991. Production of transgenic rice (*Oryza Sativa* L.) plants from agronomically important indica and japonica varieties via electric discharge particle acceleration of exogenous DNA into immature zygotic embryos. *Nature Biotechnology*, 9: 957–962.
- Chu Y E and Oka H I. 1970. Introgression across isolating barriers in wild and cultivated *Oryza* species. *Evolution*, 24: 344–355.
- Datta K, Vasquez A, Tu J M, Torrizo L, Alam M F, Oliva N, Abrigo E, Cohen M, Khush G S and Datta S K. 1998. Constitutive and tissue-specific differential expression of the *cryIA(b)* gene in transgenic rice plants conferring resistance to rice insect pest. *Theoretical and Applied Genetics*, 97: 20–30.
- Ellstrand N C, Prentice H C and Hancock J F. 1999. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relative. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 30: 539–563.
- Ghareyazie B, Alinia F and Menguito C A. 1997. Enhanced resistance to two stem borers in an aromatic rice containing asynthetic *cryIA(b)* gene. *Molecular Breeding*, (3): 401–414.
- Huang J, Rozelle S, Pray C and Wang Q. 2002. Plant biotechnology in China. *Science*, 295: 674–676.
- Huang J K, Hu R F, Rozelle S and Pray C. 2005. Insect-resistant GM rice in farmers' fields: assessing productivity and health effects in China. *Science*, 308: 688–690.
- Jia S R, Wang F, Shi L, Yuan Q H, Liu W G, Liao Y L, Li S G, Jin W J and Peng H P. 2007. Transgene flow to hybrid rice and its male-sterile lines. *Transgenic Research*, 16: 491–501.
- Langevin S, Clay K and Grace J. 1990. The incidence and effects of hybridization between cultivated rice and its related weed rice (*Oryza sativa* L.). *Evolution*, 44: 1000–1008.
- Lu B R, Naredo M E, Juliao A and Jackson M T. 1997. Hybridization of AA genome rice species from Asia and Australia. II. Meiotic analysis of *Oryza meridionalis* and its hybrids. *Genetic Resources & Crop Evolution*, 44: 25–31.
- Majumder N D, Ram T and Sharma A C. 1997. Cytological and morphological variation in hybrid swarms and introgressed population of interspecific hybrids (*Oryza rufipuogon* Groff × *O. sativa* L.) and its impact on evolution of intermediate types. *Euphytica*, 94: 295–302.
- Messeguer J, Fogher C, Guiderdoni E, Marfà V, Català M M, Baldi G and Melé E. 2001. Field assessment of gene flow from transgenic to cultivated rice (*Oryza sativa* L.) using a herbicide resistance genes as tracer marker. *Theoretical and Applied Genetics*, 103: 1151–1159.
- Naredo M E, Juliao A, Lu B R and Jackson M T. 1997. Hybridization of AA genome rice species from Asia and Australia. I. Crosses and development of hybrids. *Genetic Resources & Crop Evolution*, 44: 17–24.
- Naredo M E, Juliao A, Lu B R and Jackson M T. 1998. Taxonomic status of *Oryza glumaepatula* Steud, a diploid wild rice

- species from the New World. II. Hybridization among South American, Asian, and Australian AA genome species. *Genetic Resources & Crop Evolution*, 45: 205–214.
- Nezu M, Katayama T C and Kihara H. 1960. Genetic study of the genus *Oryza*. I. Crossability and chromosomal affinity among 17 species. *Seiken Zoho*, 11: 1–11.
- Oka H I and Chang W T. 1961. Hybrid swarms between wild and cultivated rice species *Oryza perennis* and *O. sativa*. *Evolution*, 15: 418–430.
- Oka H I and Morishima H. 1967. Variations in the breeding systems of a wild rice, *Oryza perennis*. *Evolution*, 21: 249–258.
- Oard J, Cohn M, Linscombe S, Gealy D and Gravois K. 2000. Field evaluation of seed production, shattering, and dormancy in hybrid populations of transgenic rice (*O. sativa*) and the weed, red rice (*O. sativa*). *Plant Science*, 157: 13–22.
- Pental D and Barnes S R. 1985. Interrelationship of cultivated rice *Oryza sativa* and *O. glaberrima* with *O. perennis* complex. *Theoretical and Applied Genetics*, 70: 185–191.
- Sankula S, Braverman M P and Oard J H. 1998. Genetic analysis of glufosinate resistance in crosses between transformed rice (*O. sativa*) and red rice (*O. sativa*). *Weed Technology*, 12: 209–214.
- Shu Q Y, Ye G Y, Cui H R, Cheng X Y, Xiang Y B, Wu D X, Gao M W, Xia Y W, Hu C, Sardana R and Altosaar I. 2000. Transgenic rice plants with a synthetic *cry1Ab* gene from *Bacillus thuringiensis* were highly resistant to eight lepidopteran rice pest species. *Molecular Breeding*, 6: 433–439.
- Song Z P, Lu B R and Chen J K. 2004. Pollen flow of cultivated rice measured under experimental conditions. *Biodiversity and Conservation*, 13: 579–590.
- Song Z P, Lu B R, Zhu Y G and Chen J K. 2003. Gene flow from cultivated rice to the wild species *Oryza rufipogon* under experimental field conditions. *New Phytologist*, 157: 657–665.
- Tu J M, Zhang G, Datta K, Xu C, He Y, Zhang Q, Khush G S and Datta S K. 2000. Field performance of transgenic elite commercial hybrid rice expressing *Bacillus thuringiensis* δ -endotoxin. *Nature Biotechnology*, 18: 1101–1104.
- Uchimiya H, Fushimi T, Hashimoto H, Harada H, Syono K and Sugawara Y. 1986. Expression of a foreign gene in callus derived from DNA-treated protoplasts of rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular General Genetics*, 204: 204–207.
- Vain P, Worland B, Clarke M C, Richard G, Beavis M, Liu H, Kohli A, Leech M, Snape J, Christou P and Atkinson H. 1998. Expression of an engineered cysteine proteinase inhibitor (Oryzacystatin-I Δ D86) for new atode resistance in transgenic rice plants. *Theoretical and Applied Genetics*, 96: 266–271.
- Wang F, Yuan Q H, Shi L, Qian Q, Liu W G, Kuang B G, Zeng D L, Liao Y L, Cao B and Jia S R. 2006. A large-scale field study of transgene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to common wild rice (*O. rufipogon*) and barnyard grass (*Echinochloa crusgalli*). *Plant Biotechnology Journal*, 4: 667–676.
- Wang Y and Johnston S. 2007. The status of GM rice R & D in China. *Nature Biotechnology*, 25: 717–718.
- Wang Z X, Yano M, Yamanouchi U, Iwamoto M, Monna L, Hayasaka H, Katayose Y and Sasaki T. 1999. The *Pib* gene for rice blast resistance belongs to the nucleotide binding and leucine-rich repeat class of plant disease resistance genes. *The Plant Journal*, 19: 55–64.
- Wünn J, Klöti A, Burhardt P K, Ghosh Biswas G C, Launis K, Iglesias V A and Potrykus I. 1996. Transgenic indica rice breeding line IR58 expressing a synthetic *cryIA(b)* gene from *Bacillus thuringiensis* provides effective pest control. *Biotechnology*, 14: 171–176.
- Yahiro Y, Kimura Y and Hayakawa T. 1993. Biosafety results of transgenic rice plants expressing rice stripe virus-coat protein gene// Jones D D. *Proceedings of the 3rd Internal Symposium on the Biosafety Results of Field Tests of Genetically Modified Plants and Microorganisms*. Oakland, California: University of California, 23–36.
- Ye R J, Huang H Q, Yang Z, Chen T Y, Liu L, Li X H, Chen H and Lin Y J. 2009. Development of insect-resistant transgenic rice with *Cry1C**-free endosperm. *Pest Management Science*, 65: 1015–1020.