

# 水稻转基因育种的研究进展与应用现状

刘志宏<sup>1</sup> 田媛<sup>2</sup> 陈红娜<sup>1</sup> 周志豪<sup>1</sup> 郑洁<sup>2</sup> 杨晓怀<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 深圳市农业科技促进中心,广东深圳 518000; <sup>2</sup> 暨南大学食品科学与工程系,广东广州 510632)

**摘要:**随着生物技术发展的不断深入,我国水稻种业的发展也面临着全新的机遇和挑战。目前,改善水稻品种质量的主要方法有分子标记技术、基因编辑技术和转基因技术。其中,转基因水稻是利用生物技术手段将外源基因转入到目标水稻的基因组中,通过外源基因的表达,获得具有抗病、抗虫、抗除草剂等优良性状的水稻品种。近年来,国内外在采用转基因技术进行水稻育种,提升水稻产量、改善水稻品质方面具有较多的研究进展。在阐述转基因技术工作原理的基础上,概述国内外利用转基因技术在优质水稻育种方面的研究进展,进一步探究转基因技术在我国水稻育种领域的发展前景。

**关键词:**转基因育种;水稻;病虫害;除草剂

## Research Progress and Application Status of Rice Transgenic Breeding

LIU Zhihong<sup>1</sup>, TIAN Yuan<sup>2</sup>, CHEN Hongna<sup>1</sup>, ZHOU Zhihao<sup>1</sup>, ZHENG Jie<sup>2</sup>, YANG Xiaohuai<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> Shenzhen Agricultural Technology Promotion Center, Shenzhen 518000, Guangdong ;

<sup>2</sup> Department of Food Science and Engineering, Jinan University, Guangzhou 510632 )

水稻(*Oryza sativa* L.)作为世界上重要的粮食作物之一,为世界超过1/3的人口提供了主粮,全球种植面积约1.4亿hm<sup>2</sup>[1]。“十二五”以来,我国水稻产量连续稳定在2亿t以上[2]。水稻作为我国的主要粮食作物,在我国粮食生产领域占据着十分重要的地位,水稻品种改良仍是保障种业持续发展和国家粮食安全重点。党的十八大以来,习近平总书记高度关心我国种业安全与发展,强调要把民族种业搞上去[3]。如今,随着生物技术发展的不断深入,我国水稻种业迎来了全新的挑战和机遇。转基因技术相较于传统水稻育种技术,属于新兴生物育种技术,为水稻育种提供了新思路。转基因技术近年来发展迅速,国内外已成功商业化应用于多种农作物,如甜菜、大豆、玉米和棉花等[4]。本文重点概述转基因技术在水稻抗病虫相关育种领域的国内外研究进展和应用情况,同时探究转基因技术在我国水稻育种领域的发展前景。

## 1 转基因技术

**1.1 国内外转基因作物发展现状** 转基因技术作为现代农业生物技术的核心组成部分,利用基因重组原理将一种生物的优良基因整合到另一种生物基因组中,使目标生物的基因得到优化并能进行表达和遗传,同时使目标生物获得优良性状,如抗虫性、抗逆性等[5]。

自1996年首例转基因农作物商业化应用以来,发达国家纷纷把转基因技术作为国家战略重点以增强农业国际竞争力。截至2021年,全球转基因作物产量已达1.9亿hm<sup>2</sup>[6],如表1所示,各国之间的转基因作物种植情况差异较大。中美之间对于转基因作物研发应用及法规管理均有许多不同,美国在立法上对于转基因作物较为宽松,没有单独的转基因作物管理体制,在管理上禁止对转基因食品及种子进行强制标注。

表1数据显示,我国转基因作物的种植面积较少,究其原因,主要是我国对转基因作物的相关管理十分严格,专门设有农业转基因相关法律法规。从2001年实施《农业转基因生物安全管理条例》,到

表1 2019–2021年主要国家转基因作物及种植面积<sup>[6]</sup>

排名	国家	种植面积(万 hm <sup>2</sup> )			转基因作物
		2019年	2020年	2021年	
1	美国	7150	–	7500	玉米、大豆、棉花、油菜、甜菜、苜蓿、木瓜、南瓜、马铃薯、苹果
2	巴西	5280	–	5600	大豆、玉米、棉花、甘蔗
3	阿根廷	2400	–	2600	大豆、玉米、棉花
4	加拿大	1250	1084	1160	油菜、玉米、大豆、甜菜、苜蓿、苹果
5	印度	1190	–	–	棉花
6	巴拉圭	410	–	–	大豆、玉米、棉花
7	中国	320	–	–	棉花、木瓜

–代表没有查询到相应数据

2022年6月新印发的《国家级转基因大豆品种审定标准(试行)》和《国家级转基因玉米品种审定标准(试行)》,一系列法律法规的印发,对中国转基因作物产业化的推进具有深远影响。

我国对农业转基因生物实行分阶段安全评价管理制度,按过程分为实验研究、中间试验、环境释放、生产性试验、申请安全证书等5个阶段。这5个阶段,缺一不可,在任何一个阶段发现任何一个对健康和环境不安全的问题,申请流程立即终止。依据《中华人民共和国种子法》《农业转基因生物安全管理条例》及《主要农作物品种审定办法》等法律法规的规定,转基因水稻品种获得安全证书后,还需通过品种审定,并获得种子生产经营许可证后,才可进入商业化生产应用。

自1997年以来,我国仅对7类农作物中的个别转基因作物品种发放了转基因生物安全证书(生产应用)。虽获得安全证书,但截至2022年底,我国获批商业化种植的转基因作物仍仅有抗虫棉和抗病番木瓜,其余已发放安全证书的转基因植物均未大面积商业化生产应用。据农业农村部数据显示,2019年我国转基因棉花和番木瓜种植面积达320万hm<sup>2</sup>,其中棉花占比约99%。除此之外,我国还批准了大豆、玉米、油菜、棉花、甜菜、木瓜、甘蔗、苜蓿等国外研发的转基因作物产品作为加工原料进入市场。

**1.2 水稻转基因技术** 水稻转基因技术方法主要是通过将外源基因转移到受体品种基因组中,经过筛选,从而获得含目标性状的水稻。常用的转化技

术有PEG介导法、电激法、农杆菌介导法、花粉管通道法及基因枪法等(表2),其中利用天然具有转化植物能力的革兰氏阴性菌根瘤农杆菌进行介导是目前水稻转基因育种中最常用的方法<sup>[7]</sup>。

## 2 水稻转基因技术的应用

**2.1 水稻抗虫性改良** 虫害是制约水稻生产的一个重要因素,常见的水稻害虫主要是鳞翅目类和同翅目。对于水稻抗虫性的改良,现有研究主要通过导入外源抗虫基因,使得水稻达到较好的抗虫效果,针对多种虫害进行共同抑制。外源抗虫基因主要有苏云金芽孢杆菌(*Bacillus thuringiensis* Berliner, 简称*Bt*)杀虫蛋白基因(如晶体蛋白基因*cry*和营养期杀虫蛋白基因*vip*)、马铃薯蛋白酶抑制剂II基因*pinII*、蛋白酶抑制剂基因(如豇豆胰蛋白酶抑制剂基因*CpTI*、修饰的豇豆胰蛋白酶抑制剂基因*sck*和大豆胰蛋白酶抑制剂基因*SbTI*)以及凝集素基因(如雪花莲凝集素基因*GNA*)<sup>[13]</sup>。

**2.1.1 转基因苏云金芽孢杆菌(*Bt*)水稻育种** 我国在抗虫转基因水稻研究方面起步较早,处于世界领先地位,我国首例获农业部颁发安全证书批准商业化种植的转基因粮食作物就是转基因抗虫水稻<sup>[14]</sup>。苏云金芽孢杆菌(*Bt*)作为一种普遍存在的革兰氏阳性和孢子形成细菌,可产生各种杀虫蛋白。*Bt*转基因水稻是目前主流的抗鳞翅目害虫转基因水稻,其优点在于杀虫蛋白只与特定害虫体内的特异性受体结合才能激活杀虫活性,致使害虫死亡,对人体无害。并且,杀虫蛋白在人体胃肠道酸性条件下不宜存活<sup>[15]</sup>。1989年Yang等<sup>[16]</sup>首次研发出*Bt*



植物凝集素如半夏凝集素、天南星凝集素、雪花莲凝集素等基因已经成功导入水稻、小麦等农作物中<sup>[29-30]</sup>,获得了多种转基因抗虫植株。崔彦芹等<sup>[31]</sup>利用农杆菌介导法将半夏凝集素基因 *pta* 导入水稻恢复系辐恢 838 中,获得抗虫效果较好的转基因水稻。

转基因抗虫水稻应用于农业生产,能够有效地降低劳动强度,节省大面积使用杀虫剂所需的成本,同时降低农药对益虫及农田生态的破坏,减少农药残留,对我国的水稻生产具有重要意义。我国转基因产品产业化遵循的是“非食用—间接食用—直接食用”原则,由于民众对转基因有疑虑和担心,社会上对转基因问题有争论,导致在国外市场通过商业化许可的华恢 1 号未能通过水稻品种审定。民众对于转基因食品的安全及转基因生物的信心还有待加强。

**2.2 水稻抗病性改良** 水稻病害作为影响水稻产量和质量的重要因素,通常根据其发病来源分为非侵染性和侵染性病害两种。非侵染性病害主要是由于水稻在生长过程中生长环境不适宜或存在有害物质。如水稻育秧期因覆土过深、蓄水等,使得稻秧缺氧导致生理性烂秧。侵染性病害则是由病原微生物侵染寄主所引起的,具有一定的传染性,常见的水稻病害有白叶枯病、稻瘟病、条纹叶枯病和纹枯病等,以上病害对我国的水稻产量均造成较大损失且后期补救费时费力。因此,转基因技术在抗病水稻育种具有重要意义。但抗病水稻的抗病性丧失、广谱性抗病水稻的研发、转基因水稻引起的土壤生态环境变化等仍是转基因抗病水稻科研需要解决的现实问题。

**2.2.1 抗白叶枯病转基因水稻** 白叶枯病 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) 是一种由革兰氏阴性菌水稻黄单胞菌引起的细菌性病害,会造成水稻枯死,一般发生在热带和亚热带地区,近年来因为南繁制种的频繁调运,病害逐步蔓延<sup>[32]</sup>。早在 1967 年 *Xa-1* 基因就被发现可以抵抗白叶枯病<sup>[33]</sup>,1998 年 Tu 等<sup>[34]</sup>用基因枪法将 *Xa21* 转化优良籼稻品种 IR72,转基因水稻获得了白叶枯病抗性,研究还发现转 *Xa21* 和 *Xa4* 两种基因的 IR72 对白叶枯病的抗性更强。章琦等<sup>[35]</sup>对普通野生稻进行水稻白叶枯病抗性鉴定时发现 1 个新的抗病基因 *Xa23* (*t*)。

目前,水稻中挖掘到的白叶枯病抗性基因有 *Xa21*、*Xa23* (*t*)、*Xa27*、*Xa4*、*Xa5* 等<sup>[36]</sup>,可以作为培育高抗白叶枯病转基因水稻的重要候选基因,从而培育出具有更高的水稻生长期全阶段抗病水稻。除了对水稻之外,从其他生物中也获得了抗白叶枯病基因,并应用于抗白叶枯病转基因水稻培育研究中。战园等<sup>[37]</sup>通过农杆菌介导法将苋色藜中抗白叶枯病的 *NDR1* 基因转化入水稻中,并接种白叶枯病菌进行抗病鉴定,发现转基因水稻的抗病性显著提高。Sadumpati 等<sup>[38]</sup>将芥菜 *BjNPR1* 导入籼稻中发现,与野生型相比,转基因水稻对白叶枯病的抗性增强。

**2.2.2 抗稻瘟病转基因水稻** 稻瘟病 (Rice blast) 是由丝状真菌稻瘟病菌造成的真菌病害,也是我国南北稻田最严重的水稻病害之一。稻瘟病的初期症状虽不明显,但传播速度极快,防治费时费力<sup>[39]</sup>。转基因抗稻瘟病水稻相关研究涉及的基因有几丁质酶基因<sup>[40]</sup>(能够降解稻瘟病菌细胞壁,破坏其细胞结构、干扰新陈代谢)、 $\beta$ -1,3 葡聚糖酶基因、核糖体失活蛋白基因、溶菌酶基因及葡萄糖氧化酶基因等<sup>[33]</sup>,已发现的稻瘟病主效抗性基因有 *Pi9*、*Pi2*、*Piz-t*、*Pigm*、*Pi40*、*Pi5*、*Pi39*、*Pi57* 等<sup>[41]</sup>。在最近的研究中,唐喆等<sup>[42]</sup>利用 Gateway 基因重组技术将稻瘟病 *SEC11* 基因的干扰片段构建到 Pbd103 载体上获得 HIGS 表达载体,并通过农杆菌介导转化法导入水稻中,获得了新的抗稻瘟病水稻,避免了抗病水稻的抗性易丧失的缺点。李娇等<sup>[43]</sup>利用稻瘟病菌株 Guy11 分别侵染水稻野生型 (ZH11) 和 *OsGLO1* 基因过表达 (*OsGLO1-OE*) 以及沉默 (*cas9-glo1*) 的转基因水稻,研究发现 *OsGLO1* 提升了水稻稻瘟病抗性。Pokhrel 等<sup>[44]</sup>通过将大豆中获得的异黄酮合酶基因 (*GmlFSI*) 导入到两种不同品系的水稻中发现,60% 以上植株表现出对稻瘟病抗性。

**2.2.3 抗水稻纹枯病转基因水稻** 纹枯病 (Sheath blight of rice) 是由立枯丝核菌侵染引起的真菌性病害,可导致水稻产量损失 10%~30%,严重时高达 50%。防治水稻纹枯病对保证和提高水稻生产效益具有至关重要的作用<sup>[45]</sup>。纹枯病和稻瘟病同为真菌类病害,因此其转基因技术操作类似。将来自哈茨木霉 P1 菌株的内切几丁质酶基因 *En* 导入水稻,

可获得具有明显水稻纹枯病抗性的转基因植株<sup>[14]</sup>。水稻的纹枯病抗性主要是由多种基因共同作用控制的数量性状,相关主基因抗病的水稻种质较少<sup>[46]</sup>,野生近缘种开发出的 *ShB* 抗性基因<sup>[47]</sup> 是如今研究纹枯病的表征分析非常重要的基因。近年来的研究中, Qi 等<sup>[48]</sup> 通过从枯草芽孢杆菌中鉴定出的草酸脱羧酶基因 *OxDC*, 通过农杆菌介导导入水稻中, 显著提高转基因水稻品系对稻瘟病和纹枯病的抗性, 并且分析得出 *Glutaredoxin* 和 *MADS box* 编码基因可能参与了 *OxDC* 抗水稻真菌病害的可能机制; Li 等<sup>[49]</sup> 发现了水稻抗病相关基因 *Os2H16*, 转录因子 *OsASR2* 特异性结合 GT-1 顺式元件并激活 *Os2H16* 的表达, 显著提高了水稻的抗病性。Maeda 等<sup>[50]</sup> 通过对番茄 DC3000 和真菌病原体 *Colletotrichum higginsianum* 进行筛选, 获得对纹枯病的抗病性基因 *BSR2*, 研究发现当水稻中导入 *BSR2* 基因后, 水稻的抗病性显著提高。

**2.3 水稻抗除草剂改良** 杂草作为影响水稻产量的重要因素, 不仅会在水稻生长过程中与水稻竞争消耗各种营养物质, 而且会带来更多虫害问题。传统的除草方式主要有人工除草、水旱轮作、合理灌溉以及化学除草等。应用除草剂对大部分杂草进行化学除草, 抑制或杀灭杂草生长的效果明显, 但无法防治杂草稻, 因为杂草稻与种植水稻生理特征等十分相似, 所以上述方法都只能减轻或降低杂草带来的危害, 不能从根源上解决杂草问题<sup>[51]</sup>。近年来的研究热点在如何培育出抗除草剂的新稻种, 使得除草剂在解决杂草稻的同时, 不影响栽培稻的生长。抗除草剂新稻种的培育有两种方法, 一种是将非转基因抗除草剂水稻与其相关的除草剂配合使用, 从而有效防治稻田杂草; 另一种就是培育抗除草剂转基因

水稻。表 3 总结了近年来抗除草剂转基因水稻的相关研究及其目标基因等, 由表 3 可知, 抗除草剂转基因水稻的培育是直接外源基因导入水稻中, 如抗草铵膦、草甘膦、磺酰脲类等除草剂转基因水稻, 通过基因枪法或农杆菌介导法将植物中的 *bar*、*pat*、*EPSPS* 除草基因以及人药物代谢酶细胞色素 P450 基因导入水稻中获得抗除草剂水稻。在抗除草剂转基因水稻育种领域, 我国的研究与国际水平还存在一定差距, 应当在寻求技术创新的同时, 大力推动转基因技术培育抗除草剂水稻, 促进我国农业现代化发展。

### 3 总结

我国作为一个人口众多的农业大国, 总体看粮食安全基础仍不稳固, 粮食安全形势依然严峻, 确保粮食安全十分重要。应用转基因水稻育种技术提高水稻产量, 可为促进农业可持续发展; 转基因抗虫、抗病、抗除草剂水稻的推广还将产生巨大的经济和社会效益。我国水稻种质资源多样性丰富、转基因水稻技术研究深入, 抗虫、抗病及抗除草剂水稻转基因研究方面取得显著的进展。未来, 转基因水稻的主要研究方向应在于广谱性抗病虫及抗除草剂转基因水稻的研发, 做到多种病害、虫害及除草剂的共同抵抗, 综合提高水稻产量及品质。但同时, 我国转基因水稻产业化还面临着许多问题, 如部分消费者对转基因食品的负面态度、转基因基础研究有待加强等。

为实现转基因水稻的产业化道路稳步前进, 未来转基因水稻的发展应该着重关注以下几个方面: (1) 在加强监管的前提下, 对转基因作物制种源头有条件放开; (2) 依法依规开展转基因作物品种审定, 允许获得安全证书的转基因作物商业化种植;

表 3 抗除草剂转基因水稻育种研究进展

目标基因	基因来源	转化方法	除草剂种类
<i>bar</i>	大多数植物中	基因枪法	草铵膦 <sup>[52-53]</sup>
<i>RePAT</i>	红球菌	农杆菌介导法	草铵膦 <sup>[54]</sup>
<i>G6-EPSPS</i>	恶臭假单胞菌	农杆菌介导法	草甘膦 <sup>[55]</sup>
<i>CP4-EPSPS</i>	根癌农杆菌	农杆菌介导法	草甘膦 <sup>[56]</sup>
<i>CYP2C9</i> 、 <i>CYP2C19</i> 、 <i>CYP1A1</i> 、 <i>CYP2B6</i>	人药物代谢酶细胞色素 P450	农杆菌介导法	根伸长抑制剂、光合作用抑制剂、类胡萝卜素抑制剂、磺酰脲类除草剂氯磺隆 <sup>[57-58]</sup>

(3)将转基因技术和基因编辑技术进行协同监管;  
(4)各省市等农业行政主管部门,应加强提高农业执法队伍理论知识水平,充分利用好农业农村部农作物种子质量监督检验测试中心等技术力量,并加大快速检测产品的应用;(5)加强宣传,提高民众对转基因技术的认知水平,改变消费者对转基因的负面认知态度。

### 参考文献

- [1] 唐璇, 吕树伟, 范芝兰, 陈文丰, 潘大建, 李晨. 水稻耐冷性鉴定研究进展. 植物遗传资源学报, 2023, 24 ( 2 ): 325-331
- [2] 徐春春, 纪龙, 陈中督, 方福平. 2021 年我国水稻产业形势分析及 2022 年展望. 中国稻米, 2022, 28 ( 2 ): 16-19
- [3] 徐春春, 闻军清, 纪龙, 陈中督, 方福平. 中国水稻种业发展现状、问题与展望. 中国稻米, 2022, 28 ( 5 ): 74-78
- [4] 国际农业生物技术应用服务组织. 2019 年全球生物技术 / 转基因作物商业化发展态势. 中国生物工程杂志, 2021, 41 ( 1 ): 114-119
- [5] Parrott W, Chassy B, Ligon J, Meyer L, Petrick J, Zhou J, Herman R, Delaney B, Levine M. Application of food and feed safety assessment principles to evaluate transgenic approaches to gene modulation in crops. Food Chemical Toxicology, 2010, 48 ( 7 ): 1773-1790
- [6] ISAAA. GM Approval Database. [2023-05-24]. <http://www.isaaa.org/gmapprovaldatabase/default.asp>
- [7] 殷敏. 农杆菌介导的水稻遗传转化体系的建立. 种业导刊, 2021 ( 6 ): 11-13
- [8] 彭小群, 王梦龙. 水稻遗传转化研究进展. 中国农学通报, 2021, 37 ( 27 ): 1-5
- [9] Shou H X, Frame B R, Whitham S A, Wang K. Assessment of transgenic maize events produced by particle bombardment or *Agrobacterium*-mediated transformation. Molecular Breeding, 2004, 13 ( 2 ): 201-208
- [10] Pitzschke A, Hirt H. New insights into an old story : *Agrobacterium*-induced tumour formation in plants by plant transformation. The EMBO Journal, 2010, 29 ( 6 ): 1021-1032
- [11] 简纯平, 李开绵, 欧文军. 花粉管通道法转基因育种研究进展. 热带作物学报, 2012, 33 ( 5 ): 956-961
- [12] 何伟, 祝蕾, 刘欣泽, 安学丽, 万向元. 玉米遗传转化与商业化转基因玉米开发. 中国生物工程杂志, 2021, 41 ( 12 ): 13-23
- [13] 傅强, 赖凤香, 陈洋, 李凯龙. 抗虫转基因水稻对非靶标生物的生态安全性研究进展. 植物生理学报, 2013, 49 ( 7 ): 655-663
- [14] 朱祯. 转基因水稻研发进展. 中国农业科技导报, 2010, 12 ( 2 ): 9-16
- [15] 宋子叶, 林秀峰, 严一字, 金永梅. 抗虫转基因水稻研究概况及其安全性. 农业与技术, 2020, 40 ( 8 ): 15-16
- [16] Yang H, Li J X, Guo S D, Chen X J, Fan Y L. Transgenic rice plants produced by direct uptake of  $\delta$ -endotoxin protein gene from *Bacillus thuringiensis* into rice protoplasts. Scientia Agricultura Sinica, 1989, 22: 1-5
- [17] Fujimoto H, Itoh K, Yamamoto M, Kyojuka J, Shimamoto K. Insect resistant rice generated by introduction of a modified  $\delta$ -endotoxin gene of *Bacillus thuringiensis*. Nature Biotechnology, 1993, 11 ( 10 ): 1151-1155
- [18] Li Y, Hallerman E M, Liu Q, Wu K, Peng Y. The development and status of *Bt* rice in China. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14 ( 3 ): 839-848
- [19] Chen M, Shelton A, Ye G Y. Insect-resistant genetically modified rice in China : from research to commercialization. Annual Review of Entomology, 2011, 56: 81-101
- [20] Chen H, Zhang G, Zhang Q, Lin Y. Effect of transgenic *Bacillus thuringiensis* rice lines on mortality and feeding behavior of rice stem borers ( Lepidoptera : Crambidae ). Journal of Economic Entomology, 2008, 101 ( 1 ): 182-189
- [21] Li Z, Li L K, Liu B, Wang L, Parajulee M N, Chen F J. Effects of seed mixture sowing with transgenic *Bt* rice and its parental line on the population dynamics of target stemborers and leafrollers, and non-target planthoppers. Insect Science, 2019, 26 ( 4 ): 777-794
- [22] 陈耕, 何珊, 韩兰芝, 彭于发. 转 *cry1Ab+cry1C* 双价抗虫水稻对二化螟的抗性评价. 中国生物防治学报, 2018, 34 ( 1 ): 71-78
- [23] Ling F, Zhou F, Chen H, Lin Y. Development of marker-free insect-resistant indica rice by *Agrobacterium tumefaciens*-mediated co-transformation. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1608
- [24] Cui Y, Li S, Zhang L, Luo H, Li Y, Zha R. Breeding and preliminary identification of binary insect-resistant transgenic rice. Journal of Southern Agriculture, 2016, 47 ( 2 ): 169-173
- [25] Xu C, Cheng J, Lin H, Lin C, Gao J, Shen Z. Characterization of transgenic rice expressing fusion protein *Cry1Ab/Vip3A* for insect resistance. Scientific Reports, 2018, 8 ( 1 ): 15788
- [26] 柳武革, 薛庆中. 蛋白酶抑制剂及其在抗虫基因工程中的应用. 生物技术通报, 2000 ( 1 ): 23-28
- [27] Orozco-Cardenas M, Mcgurl B, Ryan C A. Expression of an antisense prosystemin gene in tomato plants reduces resistance toward *Manduca sexta* larvae. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1993, 90 ( 17 ): 8273-8276
- [28] 何雨娟, 鞠迪, 王悦, 杨雪清, 王小奇. 水稻蛋白酶抑制剂基因 *OsLTPL164* 和 *OsLTPL151* 的组成型及诱导型表达模式. 中国农业科学, 2018, 51 ( 12 ): 2311-2321
- [29] He P, Jia H, Xue H, Zeng Y, Tian L, Hu X, Chang S, Jiang Y, Yu J. Expression of modified snowdrop lectin ( *Galanthus nivalis* Agglutinin ) protein confers aphids and *Plutella xylostella* resistance in *Arabidopsis* and cotton. Genes, 2022, 13 ( 7 ): 1169
- [30] Zhang Y, Deng Q, Chen J. Transgenic expression of *Pinellia ternata* agglutinin ( PTA ) and *Arisaema heterophyllum* agglutinin ( AHA ) in wheat confers resistance against the grain aphid, *Sitobion miscanthi*. Journal of Pest Science, 2021, 94 ( 4 ): 1439-1448
- [31] 崔彦芹, 李尚伟, 张丽萍, 杜娟, 李云峰, 查仁明. 半夏凝集素基因在水稻中的转化及筛选. 西南农业学报, 2015, 28 ( 4 ): 1419-1422
- [32] 刘苗, 彭莎莎, 陈建芝, 周亚林, 李成刚, 王丹. 水稻抗白叶枯病基

- 因全基因组关联分析. 湖南农业大学学报:自然科学版,2022,48(1):46-53
- [33] Yoshimura S, Umehara Y, Kurata N, Nagamura Y, Sasaki T, Minobe Y, Iwata N. Identification of a YAC clone carrying the *Xa-1* allele, a bacterial blight resistance gene in rice. *Theoretical Applied Genetics*, 1996, 93 (1): 117-122
- [34] Tu J, Ona I, Zhang Q, Mew T, Khush G, Datta S. Transgenic rice variety 'IR72' with *Xa21* is resistant to bacterial blight. *Theoretical Applied Genetics*, 1998, 97 (1): 31-36
- [35] 章琦, 赵炳宇, 赵开军, 王春连, 杨文才, 林世成, 阙更生, 周永力, 李道远, 陈成斌, 朱立煌. 普通野生稻的抗水稻白叶枯病 (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) 新基因 *Xa-23* (*t*) 的鉴定和分子标记定位. *作物学报*, 2000, 26 (5): 536-542
- [36] 张标明. 水稻抗白叶枯病主效基因 *Xa14* 的克隆与功能分析. 武汉: 华中农业大学, 2020
- [37] 战园, 张超, 占锦, 张永强. 转莧色藜 *NDR1* 基因水稻的获得及对白叶枯病抗性的初步研究. *中国农业科技导报*, 2017, 19 (5): 22-27
- [38] Sadumapati V, Kalambur M, Vudem D R, Kirti P B, Khareedu V R. Transgenic indica rice lines, expressing *Brassica juncea* Nonexpressor of pathogenesis-related genes 1 (*BjNPR1*), exhibit enhanced resistance to major pathogens. *Journal of Biotechnology*, 2013, 166 (3): 114-121
- [39] Yang N, Yu J, Wang A, Tang J, Zhang R, Xie L, Shu F, Kwabena O P. A rapid rice blast detection and identification method based on crop disease spores' diffraction fingerprint texture. *Journal of the Science of Food Agriculture*, 2020, 100 (9): 3608-3621
- [40] Rajestary R, Landi L, Romanazzi G. Chitosan and postharvest decay of fresh fruit: Meta-analysis of disease control and antimicrobial and eliciting activities. *Comprehensive Reviews in Food Science Food Safety*, 2021, 20 (1): 563-582
- [41] 程新杰, 岳洪亮, 张梦龙, 施伟, 朱国永, 代金英. 水稻抗稻瘟病分子机制研究进展. *大麦与谷类科学*, 2021, 38 (6): 12-16
- [42] 唐喆, 王光辉. *SEC11* 基因的 HIGS 表达载体构建及转基因水稻的抗病性分析. *西南农业学报*, 2021, 34 (12): 2572-2579
- [43] 李娇, 圣聪, 李涛, 喻晗晞, 李绚, 赵弘巍. *OsGLO1* 调控水稻抗稻瘟病的机制研究. *南京农业大学学报*, 2022, 45 (1): 64-71
- [44] Pokhrel S, Ponniah S K, Jia Y, Yu O, Manoharan M. Transgenic rice expressing isoflavone synthase gene from soybean shows resistance against blast fungus (*Magnaporthe oryzae*). *Plant Disease*, 2021, 105 (10): 3141-3146
- [45] 章慧敏, 宋旭东, 周广飞, 张振良, 冒宇翔, 陈国清, 陆虎华, 石明亮, 黄小兰, 薛林, 郝德荣. 玉米纹枯病研究进展. *江苏农业科学*, 2022, 50 (2): 8-14
- [46] Molla K A, Karmakar S, Molla J, Bajaj P, Varshney R K, Datta S K, Datta K. Understanding sheath blight resistance in rice: the road behind and the road ahead. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(4): 895-915
- [47] Prasad B, Eizenga G. Rice sheath blight disease resistance identified in *Oryza* spp. accessions. *Plant Disease*, 2008, 92 (11): 1503-1509
- [48] Qi Z, Yu J, Shen L, Yu Z, Yu M, Du Y, Zhang R, Song T, Yin X, Zhou Y. Enhanced resistance to rice blast and sheath blight in rice (*Oryza sativa* L.) by expressing the oxalate decarboxylase protein Bacisubin from *Bacillus subtilis*. *Plant Science*, 2017, 265: 51-60
- [49] Li N, Wei S, Chen J, Yang F, Kong L, Chen C, Ding X, Chu Z. *OsASR2* regulates the expression of a defense-related gene, *Os2H16*, by targeting the GT-1 cis-element. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16 (3): 771-783
- [50] Maeda S, Dubouzet J G, Kondou Y, Jikumaru Y, Seo S, Oda K, Matsui M, Hirochika H, Mori M. The rice *CYP78A* gene *BSR2* confers resistance to *Rhizoctonia solani* and affects seed size and growth in *Arabidopsis* and rice. *Scientific Reports*, 2019, 9 (1): 1-14
- [51] Jin M, Chen L, Deng X W, Tang X. Development of herbicide resistance genes and their application in rice. *The Crop Journal*, 2022, 10 (1): 26-35
- [52] Oard J H, Linscombe S D, Braverman M P, Jodari F, Blouin D C, Leech M, Kohli A, Vain P, Cooley J C, Christou P. Development, field evaluation, and agronomic performance of transgenic herbicide resistant rice. *Molecular Breeding*, 1996, 2 (4): 359-368
- [53] Tian X, Hao J, Fang B, Geng P, La H, Huang D, Wang H. Transformation of upland rice with the *bar* gene and selection for resistance to the herbicide Basta. *Euphytica*, 2015, 205 (1): 151-167
- [54] Cui Y, Liu Z, Li Y, Zhou F, Chen H, Lin Y. Application of a novel phosphinothricin N-acetyltransferase (*RePAT*) gene in developing glufosinate-resistant rice. *Scientific Reports*, 2016, 6 (1): 21259
- [55] Te Z, Lin C Y, Shen Z C. Development of transgenic glyphosate-resistant rice with *G6* gene encoding 5-enolpyruvylshikimate-3-phosphate synthase. *Agricultural Sciences in China*, 2011, 10 (9): 1307-1312
- [56] Chhapekar S, Raghavendrarao S, Pavan G, Ramakrishna C, Singh V K, Phanindra M L V, Dhandapani G, Sreevathsa R, Ananda K P. Transgenic rice expressing a codon-modified synthetic *CP4-EPSPS* confers tolerance to broad-spectrum herbicide, glyphosate. *Plant Cell Reports*, 2015, 34 (5): 721-731
- [57] Inui H, Shiota N, Ido Y, Inoue T, Hirose S, Kawahigashi H, Ohkawa Y, Ohkawa H. Herbicide metabolism and tolerance in the transgenic rice plants expressing human *CYP2C9* and *CYP2C19*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2001, 71 (3): 156-169
- [58] Kawahigashi H, Hirose S, Inui H, Ohkawa H, Ohkawa Y. Enhanced herbicide cross-tolerance in transgenic rice plants co-expressing human *CYP1A1*, *CYP2B6*, and *CYP2C19*. *Plant Science*, 2005, 168 (3): 773-781

(收稿日期: 2023-05-24)