

崔荣荣 戴伟民 强 胜 等. 抗草铵膦转基因杂交水稻 II 优 86B 及其恢复系 86B 向杂草稻的基因漂移[J]. 江苏农业学报, 2013 29(4) : 708-714.

doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2013.04.003

抗草铵膦转基因杂交水稻 II 优 86B 及其恢复系 86B 向杂草稻的基因漂移

崔荣荣, 戴伟民, 强 胜, 宋小玲

(南京农业大学杂草研究室 江苏 南京 210095)

摘要: 为评价南京地区抗草铵膦转 *bar* 基因水稻 II 优 86B 及其恢复系 86B 在田间释放后抗性基因漂移到杂草稻的潜在风险, 在农田生态环境下以转 *bar* 基因 II 优 86B 和恢复系 86B 为花粉供体, 以丹东、泰州、肇庆 3 地采集的杂草稻为花粉接受材料, 检测抗性基因漂移率。结果表明, 在杂草稻移栽和直播两种种植方式下, 只有移栽方式下的泰州杂草稻和直播方式下的肇庆杂草稻与 II 优 86B 花期相遇, 检测到的基因漂移率分别为 0.136% 和 0.018%。与恢复系 86B 花期相遇的只有直播方式下的肇庆杂草稻, 检测到的基因漂移率为 0.016%。以上研究结果表明在南京地区抗草铵膦转基因水稻 II 优 86B 及恢复系 86B 向肇庆杂草稻以及 II 优 86B 向泰州杂草稻存在抗性基因漂移的风险。

关键词: 抗草铵膦转基因水稻; 杂草稻; 基因漂移; 安全性评价

中图分类号: S511.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2013)04-0708-07

Gene flow from transgenic glufosinate-resistant rice II you 86B and its restorer line 86B to weedy rice

CUI Rong-rong, DAI Wei-min, QIANG Sheng, SONG Xiao-ling

(Weed Research Laboratory, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: To provide information of environment safety of transgenic glufosinate-resistant (GR) rice, II You 86B and its restorer 86B, the potential risk of gene flow from these two cultivars to weedy rice was assessed in Nanjing. The GR rice was the donor of pollen and weedy rice (from Dandong, Taizhou, Zhaoqin) was receptor, and the gene flow frequency was measured. The results showed that the flowering time of Taizhou transplanted weedy rice and Zhaoqin directly-seeded weedy rice overlapped with that of II You 86B. The gene flow frequencies from II You 86B to Taizhou weedy rice and Zhaoqin weedy rice were 0.136% and 0.018% respectively. The flowering of restorer 86B overlapped with that of Zhaoqin directly-seeded weedy rice, and gene flow frequency was 0.016%. The results indicated that there was a potential gene flow from GR II You 86B and 86B to Zhaoqing weedy rice in Nanjing, as well as from II You 86B to Taizhou weedy rice.

Key words: transgenic glufosinate-resistant rice; weedy rice; gene flow; safety assessment

收稿日期: 2013-01-19

基金项目: 转基因重大专项(2013ZX08011、2009ZX08012-020B); 国家自然科学基金项目(30800604)

作者简介: 崔荣荣(1986-), 女, 江苏东台人, 硕士研究生, 主要研究方向为转基因作物环境安全性评估。(Tel) 025-84395117; (E-mail) 2009116112@njau.edu.cn

通讯作者: 宋小玲 (E-mail) sxl@njau.edu.cn

水稻是重要的禾谷类作物, 为全球近一半人口提供粮食。中国是最大的水稻生产国和消费国。随着转基因技术的发展, 中国已培育出大量抗虫、抗病、抗除草剂等转基因水稻。2009年中国农业部批准了转基因抗虫水稻华恢1号和 *Bt* 汕优63 在湖北省生产应用的安全证书, 这预示着转基因水稻在中国的商业

化进程又向前迈进了一步。由于抗除草剂转基因作物的环境释放可能会带来生态风险,因此在任何转基因作物环境释放前,对其进行安全性评估是非常必要的。其中,转基因作物的抗性基因向野生近缘杂草的漂移是安全性评价中不可缺少的内容。

目前关于转基因水稻基因漂移的研究对象主要包括非转基因栽培稻、野生稻(普通野生稻和药用野生稻)、稗草以及杂草稻。转基因水稻向常规栽培稻的基因漂移率因种类和距离不同存在一定的差异,但最大的转基因漂移频率仍然低于 1%^[1-5]。普通野生稻与栽培稻亲缘关系近,可交配性好,因此在自然条件下,如果两者具有部分地理分布重叠,花期花时相遇就会出现基因漂移,目前测得其最大的基因漂移率为 11%~18%,最大的漂移距离为 250 m^[6-8]。药用野生稻与栽培稻亲和性差,因此在自然条件下转基因栽培稻不存在向该野生稻基因漂移的可能性^[9-10]。由于稗草与栽培稻高度不亲和,因此转基因栽培稻的抗性基因也不可能漂移到稗草中^[11-12]。

与转基因水稻发生基因漂移的野生近缘种中最值得关注的是杂草稻(*Oryza sativa f. spontanea*)。目前世界上主要水稻种植国家和地区均有杂草稻发生,已成为限制拉丁美洲、东南亚国家水稻产量提高的最主要的杂草^[13-14]。在中国杂草稻的发生和危害逐年加重,主要原因在于:首先,其种子落粒性、休眠性及抗逆性强,导致它有极强的杂草特性;其次,在水稻整个生长期,杂草稻与栽培稻竞争光和矿质营养等,严重影响了水稻的生产^[15-17];再次,杂草稻与栽培稻对除草剂的反应一致,使得目前尚无针对杂草稻的除草剂。因此如果转基因水稻的抗性基因漂移到杂草稻中,并引起其适合度的提高,将可能对农田生态环境造成巨大威胁。目前已有研究证实,接受抗性基因的杂草稻和转基因水稻的杂交后代与杂草稻相比其生态适合度并没有明显降低^[18-20]。

关于转基因水稻抗性基因向杂草稻漂移的研究已经有不少报道,不同品种,不同的试验设计与条件,得出的基因漂移率都有一定的差异。不少研究者采用同心圆的种植方式来研究风向以及漂移距离与基因漂移率的关系,试验结果表明顺风方向基因漂移率大,逆风方向基因漂移率小,而且随着距离的增加,基因漂移频率明显下降^[5,21]。Zuo 等采用 4 株转基因水稻包围 1 株杂草稻的种植方式,研究了田间自然情况下的异交率,结果表明基因漂除了

受转基因水稻和杂草稻亲和性影响外,还与花期重叠的时间长短、植株的高度差异等密切相关^[22]。

由于杂草稻对中国水稻生产存在严重威胁,农业部转基因安全评估办公室规定任何转基因水稻在申请生产应用安全证书时,必须充分评价目的基因向杂草稻的漂移。遵循环境生物安全评价中的个案原则,根据杂草稻与栽培稻相伴生的特性,本试验拟采用抗草铵膦转基因水稻 II 优 86B 及其转基因恢复系 86B 与杂草稻隔行种植,研究其在南京地区移栽和直播方式下与杂草稻发生基因漂移的最大可能性,以期能为转基因水稻 II 优 86B 在江苏的安全释放提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 抗除草剂转基因水稻 抗草铵膦转基因水稻材料 II 优 86B 和 86B 都为籼稻,抗性基因为 *bar* 基因,从潮湿链霉菌(*Streptomyces hygroscopicus*)中分离克隆,能解除除草剂 Basta(有效成分为草铵膦,2-氨基-4-[羟基(甲基)膦酰基]丁酸铵)对生物体内谷氨酰胺合成酶的抑制,而不会导致氨积累引起的植物死亡。

1.1.2 非转基因水稻材料 3 种杂草稻分别于 2008 年采集于江苏泰州(TZ: WRJS015)、辽宁丹东(DD: WRLN004)、广东肇庆(ZQ: WRGD025),除了丹东的杂草稻为粳型外,其余的都为籼型,稻种低温保存备用。

1.2 方法

1.2.1 试验地总体概况 试验在南京农业大学江浦试验田的转基因水稻安全评估试验区进行。试验田严格按照农业部标准选取,四周 100 m 以内没有水稻种群,试验地周围设置 2 m 高的防护栏,并配专人管理。土壤 pH 介于 6 与 7 之间,偏酸性。土壤肥力良好,排灌情况良好。试验期间,无影响整个试验结果的恶劣气候因素。对需要收获的转基因水稻材料,单独收获、单脱、单藏,由专业技术人员专人运输和保管。检测试验完毕后,除需要保留的材料外,剩余的转基因试验材料一律烧毁。

1.2.2 试验设计

1.2.2.1 大田安排 II 优 86B 向杂草稻的基因漂移试验于 2009 年 6~11 月进行,86B 向杂草稻的基因漂移试验于 2010 年 6~11 月进行。

移栽方式下的基因漂移率:转基因水稻和3种杂草稻育秧,待秧苗达到4叶1心时移栽到整好的稻田中,每种杂草稻和转基因水稻采用隔行种植的方式移栽,行距为30 cm,株距为25 cm,面积为348 m²,3种杂草稻的总面积为1 044 m²。

直播方式下的基因漂移率:将4叶1心期的转基因水稻秧苗移栽,行距为60 cm,株距为25 cm,当天将经过浸种2 d的杂草稻种子直播在2行转基因水稻之间,杂草稻沿直线播种,每行播种量为565粒。每种杂草稻和转基因水稻混种的面积为348 m²,3种杂草稻的总面积为1 044 m²。

1.2.2.2 花期观察 对种植的杂草稻和转基因水稻花期进行观察,并统计它们的花期重叠时间。

1.2.2.3 种子收获 水稻成熟后,按品种和种植方式分别收获种子,晒干后备用。第2年6月,将收获的种子称干粒重,每个种重复4次,放入30℃光照培养箱培养,测量其发芽率。

1.2.2.4 抗性植株筛选 将收获的种子称重后种植于大田,待幼苗长至三叶期后,喷施800 μl/L草铵膦(20%草铵膦水剂,永农生物科学有限公司产品),7 d后喷施1 600 μl/L草铵膦,统计存活数,并取存活植株的叶片带回实验室做分子鉴定。

1.2.2.5 *bar* 基因的检测 大田筛选植株叶片用新型广谱植物基因组DNA快速提取试剂盒[原平浩(天津)生物技术有限公司]提取基因组DNA。*bar* 基因扩增引物为P1:5'-GCACCATCGTCAACCACTAC-3',P2:5'-GC-CAGAAACCCACGTCAT-3'。按下列组分配制50.0 μl反应体系:5.0 μl 10×*Ex Taq* Buffer,4.0 μl MgCl₂(25 mmol/L),4.0 μl dNTP Mixture(各2.5 mmol/L),2.0 μl 各引物(10 μmol/L),0.5 μl TaKaRa *Ex Taq* DNA聚合酶(5 U/μl)[宝生物工程(大连)有限公司]约20 ng模板DNA。PCR扩增在Whatman Biometra TGRADIENT Thermocycler上进行。反应条件:94℃预变性5 min;94℃变性30 s,55℃退火30 s,72℃延伸1 min,35个循环;最后72℃延伸10 min。扩增获得的429 bp产物在2%琼脂糖凝胶和90 V电压条件下电泳1 h。EB染色后在紫外灯下观察并拍照,以上所有检测都以相应的杂草稻和转基因水稻为对照。

1.2.2.6 转基因漂移频率的计算 86B抗性基因漂移频率=除草剂处理后的存活杂草稻苗总数/除草剂处理前的杂草稻总苗数×100%;II优86B抗性基因漂移频率=除草剂处理后的存活杂草稻总

苗数×2/除草剂处理前的杂草稻总苗数×100%;除草剂处理前的杂草稻总苗数=种子总质量/千粒重×1 000×发芽率。

2 结果

2.1 II优86B向杂草稻的基因漂移

2.1.1 花期相遇情况 在杂草稻移栽方式下,只有泰州杂草稻与转基因水稻II优86B花期相遇,相遇期长达16 d(表1)。在杂草稻直播方式下,只有肇庆杂草稻与转基因水稻II优86B花期相遇,相遇期长达15 d(表2)。

表1 移栽方式下的3种杂草稻与II优86B的花期

Tabal 1 Flowering date of the three transplanted weedy rice populations and II you 86B

种群	始花期 (月-日)	盛花期 (月-日)	终花期 (月-日)
II优86B(与DD混种)	09-06	09-20	09-27
DD	08-18	08-23	09-01
II优86B(与TZ混种)	09-06	09-20	09-27
TZ	09-05	09-19	09-22
II优86B(与ZQ混种)	09-07	09-20	09-27
ZQ	08-30	09-03	09-05

DD、TZ和ZQ分别表示丹东、泰州和肇庆杂草稻。

表2 直播方式下的3种杂草稻与II优86B的花期

Tabal 2 Flowering date of the three directly-seeded weedy rice populations and II you 86B

种群	始花期 (月-日)	盛花期 (月-日)	终花期 (月-日)
II优86B(与DD混种)	09-08	09-21	09-26
DD	08-26	08-30	09-06
II优86B(与TZ混种)	09-07	09-20	09-26
TZ	09-26	10-03	10-06
II优86B(与ZQ混种)	09-06	09-21	09-27
ZQ	09-08	09-20	09-23

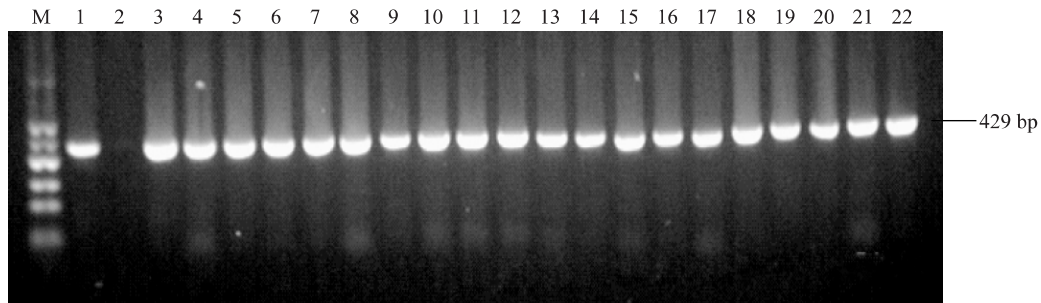
DD、TZ和ZQ分别表示丹东、泰州和肇庆杂草稻。

2.1.2 抗性筛选及分子标记检测 经过两次喷施草铵膦后,发现与转基因水稻II优86B花期未相遇的杂草稻后代植株全部变黄枯死,而与转基因水稻II优86B花期相遇的肇庆杂草稻(直播方式下)和泰州杂草稻(移栽方式下)都有存活植株,存活植株总数分别为730株和550株。

根据设计的特异性引物对杂草稻存活植株的总DNA进行扩增,都得到了*bar*基因的429 bp扩增条带,与作为阳性对照的抗除草剂转基因水稻II优86B扩增出来的条带一致,而作为阴性对照的杂草

稻都没有扩增产物(图 1、图 2)。进一步证明了大田筛选验证过的杂草稻存活植株均携带了抗草铵膦转基因水稻的 *bar* 基因。直播方式下的肇庆杂草稻

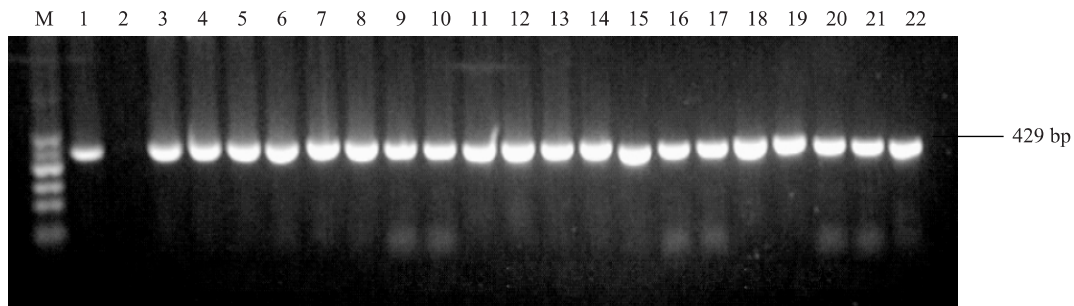
与 II 优 86B 的漂移频率为 0.018%, 移栽方式下的泰州杂草稻与 II 优 86B 的漂移频率为 0.136%, 其他杂草稻与 II 优 86B 的漂移频率为 0(表 3)。



M: Marker; 1: II 优 86B; 2: 肇庆杂草稻(ZQ); 3~22: II 优 86B×ZQ(F₁)。

图 1 与 II 优 86B 隔行种植的肇庆杂草稻中 *bar* 基因的分子检测

Fig. 1 Detection of the *bar* gene in Zhaoqing weedy rice interlacedly-planted with II You 86B



M: Marker; 1: II 优 86B; 2: 泰州杂草稻(TZ); 3~22: II 优 86B×TZ(F₁)。

图 2 与 II 优 86B 隔行种植的泰州杂草稻中 *bar* 基因的分子检测

Fig. 2 Detection of the *bar* gene in Taizhou weedy rice interlacedly-planted with II You 86B

表 3 抗草铵膦转基因水稻 II 优 86B 向杂草稻的基因漂移率

Table 3 Gene flow frequency from transgenic rice II you 86B to weedy rice

杂草稻	播种方式	发芽率 (%)	种子量 (g)	千粒重 (g)	抗性植株总数	基因漂移频率 (%)
泰州杂草稻	移栽	95.50	18 675	22.1	550	0.136
肇庆杂草稻	直播	86.75	16 963	17.3	730	0.018

2.2 恢复系 86B 向杂草稻的基因漂移

2.2.1 花期相遇情况 从表 4 中可看出 移栽方式下, 转基因水稻与杂草稻花期没有相遇; 直播方式下 转基因水稻只与来自肇庆的杂草稻花期相遇 8 d(表 5)。

2.2.2 抗性筛选及分子检测 经过两次喷药之后, 发现除了与转基因水稻恢复系 86B 花期相遇的肇庆杂草稻(直播方式下)有 90 株存活外, 其余杂草稻都全部死亡。根据设计的特异性引物对杂草稻存活植

株的总 DNA 进行扩增, 都得到了 *bar* 基因的 429 bp 扩增条带, 与作为阳性对照的抗草铵膦转基因水稻 II 优 86B 扩增出来的条带一致。作为阴性对照的杂草稻都没有相应的扩增产物(图 3)。进一步证明大田筛选验证过的杂草稻存活植株均携带了抗草铵膦转基因水稻的抗性 *bar* 基因。直播方式下转基因水稻恢复系 86B 向肇庆杂草稻的抗性基因漂移频率为 0.016%, 向其他杂草稻基因漂移频率为 0。

表 4 移栽方式下的 3 种杂草稻与恢复系 86B 的花期

Tabal 4 Flowering date of the three transplanted weedy rice populations and restorer line 86B

种群	始花期 (月-日)	盛花期 (月-日)	终花期 (月-日)
86B(与 DD 混种)	10-05	10-11	10-17
DD	08-13	08-19	08-26
86B(与 TZ 混种)	10-05	10-11	10-18
TZ	09-15	09-02	09-26
86B(与 ZQ 混种)	10-04	10-10	10-16
ZQ	09-21	09-26	10-02

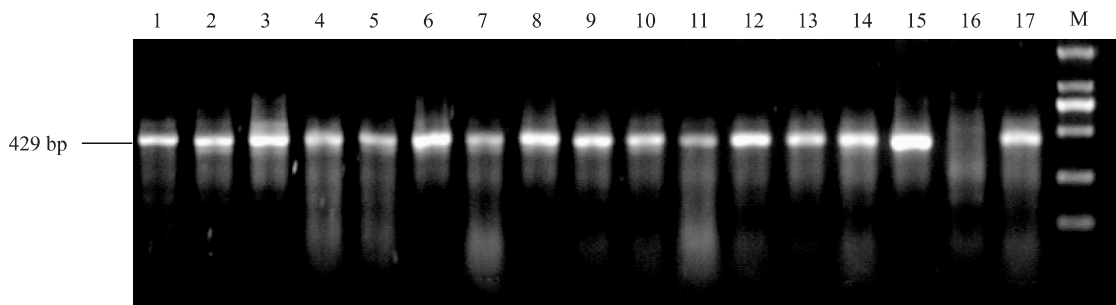
DD、TZ 和 ZQ 表示丹东、泰州和肇庆杂草稻。

表 5 直播方式下的 3 种杂草稻与恢复系 86B 的花期

Tabal 5 Flowering date of the three transplanted weedy rice populations and restorer line 86B

种群	始花期 (月-日)	盛花期 (月-日)	终花期 (月-日)
86B(与 DD 混种)	10-05	10-12	10-17
DD	09-07	09-12	09-16
86B(与 TZ 混种)	10-04	10-09	10-14
TZ	10-14	10-18	10-23
86B(与 ZQ 混种)	10-06	10-14	10-19
ZQ	10-04	10-10	10-14

DD、TZ 和 ZQ 表示丹东、泰州和肇庆杂草稻。

M: Marker; 1 ~ 15: 86B × ZQ(F₁); 16: 肇庆杂草稻(ZQ); 17: 86B。图 3 抗除草剂 *bar* 基因的分子检测Fig. 3 Detection of the *bar* gene conferring herbicide resistance in rice

3 讨论

很多试验已经证实, 尽管异交率变化值很大, 但是以花粉流为媒介的转基因水稻与杂草稻间的基因漂移在自然条件下是可以发生的。供试材料的生物学特性和环境的因素均影响异交率^[23]。其中有性亲和的程度是决定物种能否发生杂交的首要条件, 它决定着两物种间能否发生自然杂交^[24-27]。粳稻与籼稻是亚洲栽培稻的 2 个亚种, 分别代表水稻种具有一定生殖隔离的 2 个基因库, 它们在地理分布、形态、生理生化以及 DNA 分子水平等方面存在明显差异。在水稻育种中, 粳籼杂交, 其后代存在结实率低、籽粒不饱满、生育期偏长、植株偏高等特点。在不同类型栽培水稻和杂草稻的亲性和性研究中也有类似的结果。Zuo 等通过人工杂交研究了转基因抗草铵膦水稻和 15 个采集于不同省份不同类型的杂草稻杂交亲和性, 发现粳、籼杂交的结实率能达到 70% 以上, 和杂草稻自交结实率无明显差异, 粳、籼

杂交的结实率较低, 只有 30% 左右^[22]。栽培水稻和同种类型的杂草稻亲和性更好, 基因漂移的风险更大。本试验中的花粉供体材料 II 优 86B 和恢复系 86B 为籼型水稻, 3 种花粉受体材料中, 来源于泰州和肇庆的杂草稻为籼型杂草稻, 而来源于丹东的杂草稻为粳型杂草稻。在不考虑其他因素下, 应该是 II 优 86B 和恢复系 86B 与泰州及肇庆杂草稻的漂移率大于与丹东杂草稻的漂移率。

当花粉供体和受体间存在亲和性且空间并存时, 花期同步会对是否发生异交以及异交率的大小起决定作用。本试验中杂草稻分别采集于江苏、辽宁、广东 3 个不同生态区, 在南京种植会由于光照时间、光强、温度等外部环境的变化而有可能改变花期特性, 因此本试验结果只能说明在南京地区该转基因水稻与这 3 种杂草稻的花期相遇情况。在转基因水稻 II 优 86B 与 3 种杂草稻隔行种植的情况下, 只有移栽方式下的泰州杂草稻和直播方式下肇庆杂草稻与 II 优 86B 的花期相遇, 并且在试验中也检测到

了携带抗性基因的杂交后代,而其他杂草稻与 II 优 86B 花期不同步,不存在基因漂移的风险;恢复系 86B 与直播方式下的肇庆杂草稻花期相遇,也检测出了基因漂移率,其他杂草稻因与转基因水稻花期不同步,因此最终没有检测出基因漂移。因本试验只在南京地区进行的,要探讨除品种因素外的气候条件的影响,可能需要进一步做不同地点和不同年份的研究。

花粉供体和受体的株高对异交率有明显影响^[22]。转基因水稻的株高为 105.78 ~ 108.7 cm,在移栽方式下,与转基因水稻花期相遇的泰州杂草稻,平均株高为 78.04 cm,明显矮于转基因水稻;直播方式下的肇庆杂草稻平均株高为 118.03 cm,明显高于转基因水稻。从株高角度来讲,向移栽方式下的泰州杂草稻的基因漂移率会高于向直播方式下的肇庆杂草稻,试验结果也验证了这一点。

抗性基因能否成功漂移到野生近缘种并对农业生产和生态环境造成威胁除了取决于转基因作物能否和野生近缘种发生初始杂交外,还决定于杂种的适合度是否下降^[28-29]。适合度是个体在特定环境条件下的生存和繁殖能力,它决定杂交后代能否在自然界中生存定居,并建立种群^[30-31]。适合度的改变与父母本的基因型、抗性基因本身和环境条件,以及它们之间的相互作用^[32-38]有关。因此对于该转基因水稻的抗性基因通过花粉漂移到杂草稻后可能引起的生态风险还需进一步对杂交后代的适合度进行研究。

有报道已经证明在选择压下后代的适合度会增大^[29,33]。对除草剂抗性作物而言,虽然首次发生基因漂移的频率极低,但如果第一年农田生态系统中有 1 株抗除草剂的杂交后代,在除草剂的选择压下,杂交后代存活并繁殖,会导致翌年至少有近百株这样的抗性后代,其抗性后代种群会随着世代的增加以极快的速度扩大,将会引起不可预测的生态后果。因此在转基因水稻 II 优 86B 和 86B 在江苏种植前务必要防范向杂草稻特别是泰州杂草稻的基因漂移。

参考文献:

- [1] RONG J, SONG Z P, SU J, et al. Low frequency of transgene flow from Bt/CpTI rice to its nontransgenic counterparts planted at close spacing[J]. *New Phytologist*, 2005, 168: 559-566.
- [2] RONG J, XIA H, ZHU Y Y, et al. Asymmetric gene flow between traditional and hybrid rice varieties (*Oryza sativa*) indicated by nuclear simple sequence repeats and implications for germplasm conservation[J]. *New Phytologist*, 2004, 163: 439-445.
- [3] 陆永良, 彭于发, 王涓霞, 等. 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[J]. *中国水稻科学*, 2010, 24(6): 663-666.
- [4] 张富丽, 佟洪金, 刘勇, 等. 无标记基因抗虫水稻外源基因向常规栽培水稻漂移研究[J]. *西南农业学报*, 2011, 24(5): 1733-1737.
- [5] CHUN Y J, KIM D I, PARK K W, et al. Gene flow from herbicide-tolerant GM rice and the heterosis of GM rice-weed F₂ progeny[J]. *Planta*, 2011, 233: 807-815.
- [6] SONG Z P, LU B R, ZHU Y G, et al. Gene flow from cultivated rice to the wild species *Oryza rufipogon* under experimental field conditions[J]. *New Phytologist*, 2003, 157: 657-665.
- [7] CHEN L J, LEE D S, SONG Z P, et al. Gene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to its weedy and wild relatives[J]. *Annals of Botany*, 2004, 93: 67-73.
- [8] WANG F, YUAN Q H, SHI L, et al. A large-scale field study of transgene flow from cultivated rice (*Oryza sativa*) to common wild rice (*O. rufipogon*) and barnyard grass (*Echinochloa crusgalli*) [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2006, 4: 667-676.
- [9] 刘琳莉, 宋小玲, 强胜, 等. 用荧光显微镜技术观察药用野生稻和转基因水稻的不亲和性[J]. *中国农业科学*, 2004, 37(4): 469-472.
- [10] 宋小玲, 强胜, 刘琳莉. 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[J]. *南京农业大学学报*, 2002, 25(3): 5-8.
- [11] 宋小玲, 强胜, 刘琳莉, 等. 通过转 bar 基因水稻与稗草杂交的亲性和研究评价基因漂移[J]. *中国农业科学*, 2002, 35(10): 1228-1231.
- [12] 姜大刚, 姚涓, 陈伟庭, 等. 转基因水稻外源基因向稗草的漂移研究[J]. *安徽农业科学*, 2011, 39(12): 6963-6964.
- [13] OLSEN K M, CAICEDO A L, JIA Y L, Evolutionary genomics of weedy rice in the USA[J]. *J of Intergrative Plant Biol*, 2007, 49(6): 811-816.
- [14] SHIVRAIN V K, BURGOS N R, SCOTT R C, et al. Diversity of weedy red rice (*Oryza sativa* L.) in Arkansas, U. S. A. in relation to weed management[J]. *Crop Protection*, 2010, 29: 721-730.
- [15] ELLSTRAND N C, HEREDIA S M, LEAK-GARCIA J A, et al. Crops gone wild: evolution of weeds and invasives from domesticated ancestors[J]. *Evolutionary Applications*, 2010, 3: 494-504.
- [16] THURBER C S, REAGON M, GROSS B L, et al. Molecular evolution of shattering loci in U. S. weedy rice[J]. *Molecular Ecology*, 2010, 19: 3271-3284.
- [17] JIANG Z, XIA H, BASSO B, et al. Introgression from cultivated rice influences genetic differentiation of weedy rice populations at a local spatial scale[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, 124: 309-322.

- [18] LANGEVIN S A , CLAY K , GRACE J. The incidence and effects of hybridization between cultivated rice and its related weed red rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Evolution* ,1990 44: 1000-1008.
- [19] ARRIOLA P E , ELLSTRAND N C. Fitness of interspecific hybrids in the genus *Sorghum*: persistence of crop genes in wild populations [J]. *Ecological Applications* ,1997 7: 512-518.
- [20] SONG X L , WANG Z , QIANG S. Agronomic performance of F₁ , F₂ and F₃ hybrids between weedy rice and transgenic glufosinate-resistant rice [J]. *Pest Management Science* ,2011 67: 921-931.
- [21] MESSEGUER J , MARFA V , CATALA M M , et al. A field study of pollen-mediated gene flow from Mediterranean GM rice to conventional rice and the red rice weed [J]. *Molecular-Breeding* , 2004 13(1) : 103-112.
- [22] ZUO J , ZHANG L J , SONG X L , et al. Innate factors causing differences in gene flow frequency from transgenic rice to different weedy rice biotypes [J]. *Pest Management Science* , 2011 67: 677-690.
- [23] SHIVRAIN V K , BURGOS N R , ANDERS M M , et al. Gene flow between Clearfield™ rice and red rice [J]. *Crop Protection* , 2007 26: 349-356.
- [24] DALE P J. Spread of engineered genes to wild relatives [J]. *Plant Physiology* ,1992 100: 13-15.
- [25] ELLSTRAND N C , PRENTICE H C , HANCOCK J F. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics* , 1999 30: 539-563.
- [26] CHAPMAN M A , BURKE J M. Letting the gene out of the bottle: the population genetics of genetically modified crops [J]. *New Phytologist* ,2006 170: 429-443.
- [27] SONG X L , LIU L L , WANG Z , et al. Potential gene flow from transgenic rice (*Oryza sativa* L.) to different weedy rice (*Oryza sativa* f. *spontanea*) accessions based on reproductive compatibility [J]. *Pest Management Science* ,2009 65: 862-869.
- [28] DEVOS Y , SCHRIJVER A D , REHEUL D. Quantifying the introgressive hybridisation propensity between transgenic oilseed rape and its wild/weedy relatives [J]. *Environ Monit Assess* , 2009 , 149: 303-322.
- [29] LONDO J P , BAUTISTA N S , SAGERS C L , et al. Glyphosate drift promotes changes in fitness and transgene gene flow in canola (*Brassica napus*) and hybrids [J]. *Ann Bot* , 2010 , 106(6) : 957-965.
- [30] JENCZEWSKI E , RONFORT J , CHEVRE A M. Crop-to-wild gene flow , introgression and possible fitness effects of transgenes [J]. *Environ Biosafety Res* ,2003 2: 9-24.
- [31] 卢宝荣 , 夏 辉. 转基因植物的环境生物安全: 转基因逃逸及其潜在的生态风险的研究和评价 [J]. *生命科学* , 2011 , 23(2) : 186-194.
- [32] MERCER K L , ANDOW D A , WYSE D L , et al. Stress and domestication traits increase the relative fitness of crop-wild hybrids in sunflower [J]. *Ecology Letters* , 2007 10: 383-389.
- [33] ROSE C W , MILLWOOD R J , MOON H S , et al. Genetic load and transgenic mitigating genes in transgenic *Brassica rapa* (field mustard) × *Brassica napus* (oilseed rape) hybrid populations [J]. *BMC Biotechnology* , 2009 9: 93.
- [34] HAUSER T P , DAMGAARD C , JORGENSEN R B. Frequency-dependent fitness of hybrids between oilseed rape (*Brassica napus*) and weedy *B. rapa* (Brassicaceae) [J]. *Am J Bot* , 2003 , 90: 571-578.
- [35] VACHER C , WEIS A E , HERMANN D. Impact of ecological factors on the initial invasion of *Bt* transgenes into wild populations of birdseed rape (*Brassica rapa*) [J]. *Theor Appl Genet* , 2004 , 109: 806-814.
- [36] WHITNEY K D , RANDELL R A , RIESEBERG L H. Adaptive introgression of herbivore resistance traits in weedy sunflower *Helianthus annuus* [J]. *Am Nat* , 2006 , 167: 794-807.
- [37] CAMPBELL L G , SNOW A A. Competition alters life history and increase the relative fecundity of crop-wild radish hybrids (*Raphanus* spp.) [J]. *New Phyt* , 2007 , 173: 648-660.
- [38] CAMPBELL L G , SNOW A A. Can feral weeds evolve from cultivated radish (*Raphanus sativus* , Brassicaceae) ? [J]. *American Journal of Botany* , 2009 , 96(2) : 498-506.

(责任编辑:汪恒英)