

非转基因抗除草剂玉米对三种乙酰乳酸合成酶抑制剂类除草剂的田间抗性表现

王景秀 倪汉文 姜临建*

(中国农业大学植物保护学院杂草防控研究室, 农业部作物有害生物监测与绿色防控重点实验室, 北京 100193)

摘要: 为评估中国农业大学培育的非转基因抗除草剂玉米品系 958R 和 335R 在大田条件下对乙酰乳酸合成酶(acetolactate synthase, ALS)抑制剂类除草剂的抗性表现, 利用甲咪唑烟酸、砒嘧磺隆、唑嘧磺草胺 3 种除草剂对郑单 958、958R、先玉 335、335R 共 4 种玉米杂交种进行了播后苗前土壤处理, 每种除草剂设 3 个处理剂量(1、3、9 倍推荐剂量), 并于施药 2 周和 4 周后进行株高测定, 于收获晾干后测产。结果表明, 在甲咪唑烟酸 216、648 g (a.i.)/hm² 处理下, 郑单 958 和先玉 335 均已绝产, 而 958R 和 335R 产量均未受影响; 在砒嘧磺隆或唑嘧磺草胺高剂量处理下, 常规玉米品种郑单 958 和先玉 335 株高的最高降幅分别为 25.7% 和 35.2%, 田间药害反应显著, 而 958R 和 335R 则抗性反应显著。研究表明, 非转基因抗除草剂玉米杂交种具有良好的田间抗性, 不仅能有效解决玉米田砒嘧磺隆和唑嘧磺草胺等 ALS 除草剂的药害问题, 还能够通过引入甲咪唑烟酸等新的 ALS 除草剂更好地防除玉米田的杂草。

关键词: 非转基因; 抗除草剂玉米; 乙酰乳酸合成酶

Field resistance assessment of non-transgenic herbicide resistant maize to three acetolactate synthase inhibiting herbicides

Wang Jingxiu Ni Hanwen Jiang Linjian*

(Key Laboratory of Pest Monitoring and Green Management, Ministry of Agriculture; Weed Control Laboratory, College of Plant Protection, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: The objective of this study is to investigate whether these non-transgenic imidazolinone resistant (IR) maize hybrids could show desired tolerance to various herbicide treatments under field condition in Beijing, China. Imazapic, rimsulfuron, and flumetsulam at one time, three times, nine times of the respective field recommendation rates were soil-applied to plots planted with IR maize hybrids, 958R and 335R, and conventional hybrids, Z958 and X335. Plant heights were measured at two and four weeks after treatment, and yields were recorded after harvest. The results showed that conventional hybrids produced no yield when treated with imazapic at 216 g (a.i.)/hm² and 648 g (a.i.)/hm², while the yields of IR maize hybrids were not affected. For rimsulfuron and flumetsulam, which were registered for maize, caused significant crop damage, up to 25.7% and 35.2% plant height reduction for Z958 and X335, at the highest application rates respectively; however, IR maize hybrids were more tolerant to rimsulfuron and flumetsulam than conventional hybrids. The results indicated that IR maize hybrids showed high level of herbicide resistance, thus providing a great tool not only to address current crop injury caused by maize-registered ALS herbicides including rimsulfuron and flumetsulam, but also to in-

基金项目: 国家公益性行业(农业)科研专项(201303022), 国家自然科学基金(31471785), 中央高校基本科研业务费专项资金(2017QC110)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: jianglinjian@cau.edu.cn

收稿日期: 2017-05-10

roduce new ALS herbicides to control weed in maize field in China.

Key words: non-genetically modified organism; herbicide resistant maize; acetolactate synthase

玉米田杂草种类繁多且生长迅速,如果未能有效防控,将造成玉米严重减产,甚至绝收(Hall et al., 1992)。现阶段我国玉米田主要依靠化学除草剂除草,除草剂选择不当、喷施超量、喷施时期不适宜等原因经常给玉米造成严重药害(周振龙,2009)。为确保除草剂在有效防除杂草的同时避免其产生药害,国外陆续培育了针对不同除草剂的抗除草剂玉米品种。通过转基因技术培育的抗草甘膦、抗草铵膦等玉米品种得到了广泛种植(The International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications, 2016)。此外,通过非转基因技术手段培育的抗咪唑啉酮除草剂玉米也有大面积的种植(陶波等, 2010)。转基因作物的商业种植须通过严格的审批、测试等诸多环节,周期长且成本高,因此,转基因抗除草剂玉米目前在中国尚未推广。作为常规玉米,非转基因抗除草剂玉米品种的推广不存在任何额外的审批障碍,能够直接用于解决我国玉米生产中的杂草问题。

20世纪80年代,国外公司通过筛选组织培养过程中自发产生的突变体或对花粉进行化学诱变等多种非转基因技术手段成功培育了抗咪唑啉酮玉米种质,其机理是使除草剂的靶点乙酰乳酸合成酶(acetolactate synthase, ALS)发生不同类型的突变。Zu-ver et al.(2006)研究表明,这些抗咪唑啉酮除草剂突变基因不会对玉米产量等农艺性状造成不良影响,国外公司于1992年首次推出了抗咪唑啉酮玉米品种(Tan et al., 2005)。咪唑啉酮除草剂的活性高、杀草谱广,配合抗咪唑啉酮玉米品种使用,可有效解决玉米田杂草问题,如Ransom et al.(2012)通过将咪唑啉酮除草剂包衣到抗咪唑啉酮玉米种子上,在非洲实现了对寄生杂草独脚金 *Striga hermonthica* 的有效防控。鉴于非转基因抗咪唑啉酮玉米在中国的巨大应用潜力,我国学者也陆续通过诱变得到了抗咪唑啉酮玉米种质(马力耕等,2014;方军等,2017),但是这些抗除草剂玉米种质的田间应用还未见报道。

抗咪唑啉酮玉米在中国大面积推广尚面临重大障碍。首先,咪唑啉酮类除草剂在土壤中的残效期很长,对后茬敏感作物会造成严重药害,降低产量甚至绝产(王险峰等,2009)。其次,我国农业生产规模小,复种指数高,轮作作物多样,施用咪唑啉酮类除草剂造成后茬作物药害的风险尤为突出。因此,如

何克服或者规避咪唑啉酮除草剂的这些问题,是抗咪唑啉酮玉米能否在中国大面积推广的关键。有些抗咪唑啉酮 ALS 基因对磺酰脲类、三唑嘧啶类等 ALS 除草剂具有交互抗性(Tan et al., 2005; Yu & Powles, 2014)。在我国砟嘧磺隆是主要用于玉米田苗后茎叶喷施的磺酰脲类除草剂,在国外也被用于苗前土壤处理剂来防除杂草(Ritter & Menbere, 2001);唑嘧磺草胺是在我国主要用于玉米田苗前土壤处理的一种三唑嘧啶类除草剂,对苘麻等大粒种子杂草防效尤为突出(张子丰和高士才,2012)。但是利用抗咪唑啉酮性状的交互抗性能否解决磺酰脲类、三唑嘧啶类等除草剂的药害问题,急需在大田条件下开展相关试验。

本课题组通过将非转基因抗咪唑啉酮除草剂玉米自交系与郑58(郑单958母本)和PH6WC(先玉335母本)分别杂交,获得了抗除草剂玉米品系958R和335R。为评估958R和335R在大田条件下对具有土壤活性的ALS抑制剂类除草剂——咪唑啉酮、磺酰脲、三唑嘧啶类除草剂是否具有预期的抗性表型,本课题组于2016年开展了田间抗性评估试验,通过测定和比较抗除草剂玉米品种和常规玉米品种在株高和产量等重要农艺性状方面对3种不同ALS除草剂处理的反应,以期为非转基因抗除草剂玉米在中国的推广应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试植物:本课题组通过将非转基因抗咪唑啉酮玉米自交系与郑58(郑单958母本)和PH6WC(先玉335母本)分别杂交,获得了含单拷贝抗除草剂基因的玉米品系958R和335R。常规玉米品种郑单958和先玉335,均购自北京思农种业有限公司。

药剂及仪器:240 g/L 甲咪唑烟酸(imazapic)水剂,巴斯夫欧洲公司;25%砟嘧磺隆(rimsulfuron)水分散粒剂,上海杜邦农化有限公司;80%唑嘧磺草胺(flumetsulam)水分散粒剂,江苏江南农化有限公司;SX-CS8C压力式喷雾器,浙江市下控股有限公司;TTJ60-11002扇形喷头,美国TeeJet公司。

1.2 方法

1.2.1 抗除草剂玉米对甲咪唑烟酸的田间试验

试验于2016年在中国农业大学上庄试验站进

行。2016年6月18日种植玉米,密度为66 667株/hm²。小区长3 m,宽2.4 m,每个小区种4行玉米,株距25 cm,行距60 cm,依次为郑单958、958R、先玉335、335R。6月19日,多云,微风,23~35℃,对每个小区中的4行不同品种的玉米同时喷施甲咪唑烟酸除草剂,剂量分别设置为72、216、648 g (a.i.)/hm²,因甲咪唑烟酸未在玉米田登记,72 g (a.i.)/hm²是其在花生田土壤处理的推荐剂量。试验同时设人工除草对照和不喷药空白对照,采用完全随机区组设计,每个处理4次重复。采用压力式喷雾器对土壤进行喷雾,喷头高度为30 cm,压力为0.2 MPa,药液喷施量为450 L/hm²。

1.2.2 抗除草剂玉米对砒嘧磺隆的田间试验

砒嘧磺隆处理剂量分别设置为18.75、56.25、168.75 g (a.i.)/hm²,其中18.75 g (a.i.)/hm²是其在玉米田茎叶处理的推荐剂量。其余方法同甲咪唑烟酸。

1.2.3 抗除草剂玉米对唑嘧磺草胺的田间试验

唑嘧磺草胺处理剂量分别设置为45、135、405 g (a.i.)/hm²,其中45 g (a.i.)/hm²是其在玉米田土壤处理的推荐剂量。其余方法与甲咪唑烟酸相同。

1.2.4 株高及产量调查

土壤喷雾处理14 d和28 d时测量玉米株高,每个小区每行连续测量6株玉米。玉米成熟之后,每个小区每行收获5穗玉米,装入尼龙袋中,自然条件下风干,待其充分干燥后脱粒并称量5穗玉米籽粒总质量,折合成单位面积产量。

1.3 数据分析

采用SPSS 22.0软件进行数据统计分析,应用Duncan氏新复极差法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 抗除草剂玉米对甲咪唑烟酸的田间抗性

甲咪唑烟酸土壤处理14 d时,与常规玉米相比,抗除草剂玉米表现出了明显的抗性。常规玉米的株高均受到显著抑制($P<0.05$),随着处理剂量的提高,与人工除草对照相比,郑单958和先玉335株高的降幅分别为13.6%~87.4%和15.8%~87.0%;抗除草剂玉米的株高也受到明显抑制,但是降幅比常规品种低,随着处理剂量的提高,与人工除草对照相比,958R的株高降幅为3.8%~42.7%,335R的株高降幅为9.7%~30.3%。在648 g (a.i.)/hm²剂量处理28 d时,郑单958和先玉335均已死亡,但是抗除草剂玉米的株高降幅均有一定程度的减轻,958R和335R

的株高降幅从14 d时的42.7%、30.3%分别降至28 d时的26.8%、22.7%。收获后测产,在216、648 g (a.i.)/hm²剂量下,郑单958和先玉335已经绝产,而958R和335R的产量与人工除草对照差异不显著。本试验地块的杂草基数较低,因此不喷药对照与人工除草对照的产量无显著差异(表1)。

2.2 抗除草剂玉米对砒嘧磺隆的田间抗性

与低剂量甲咪唑烟酸造成常规玉米药害不同,砒嘧磺隆只有在中、高剂量下,常规玉米品种才出现明显药害反应,而2个抗除草剂品种均表现出明显的抗性。在高剂量(168.75 g (a.i.)/hm²)砒嘧磺隆处理14 d时,与人工除草对照相比,郑单958的株高显著降低了25.5%,而958R的株高差异不显著;与人工除草对照相比,在中剂量(56.25 g (a.i.)/hm²)和高剂量(168.75 g (a.i.)/hm²)处理14 d时,先玉335的株高分别显著降低了13.6%和16.0%,而对335R的株高影响不显著。施药28 d时,与人工除草对照相比,在168.75 g (a.i.)/hm²剂量处理下,郑单958的株高显著降低了25.7%,与药后14 d时株高的降幅(25.5%)相当,而同一剂量处理下先玉335株高的降幅从处理14 d时的16.0%变为28 d时的20.8%,药害有一定程度的增加;在各剂量处理下,958R和335R的株高均未受到显著影响。测产结果表明,在砒嘧磺隆各剂量土壤处理下,958R、先玉335、335R的产量与人工除草对照的产量均无显著差异,而在砒嘧磺隆168.75 g (a.i.)/hm²剂量处理下,郑单958产量比人工除草对照的产量显著降低28.9%($P<0.05$,表2)。

2.3 抗除草剂玉米对唑嘧磺草胺的田间抗性

与砒嘧磺隆类似,在中、高剂量唑嘧磺草胺处理下,常规玉米品种出现了明显药害反应,而2个抗除草剂品种均表现明显抗性。与人工除草对照相比,在高剂量(405 g (a.i.)/hm²)唑嘧磺草胺处理14 d时,郑单958和先玉335的株高分别显著降低了22.8%和35.2%($P<0.05$),而958R和335R的株高没有显著变化。喷药28 d时,在高剂量(405 g (a.i.)/hm²)处理下,郑单958和先玉335株高的降幅分别是14.9%和25.3%($P<0.05$),与14 d时相比药害有所减轻,而958R和335R的株高均无显著变化。测产结果表明,唑嘧磺草胺各处理下郑单958、958R、335R的产量与人工除草对照的产量均差异不显著,高剂量(405 g (a.i.)/hm²)处理则造成先玉335产量比人工除草对照的显著降低37.9%($P<0.05$,表3)。

表 1 甲咪唑烟酸土壤处理对4种玉米株高和产量的影响
Table 1 The effect of soil-applied imazapic on plant height and yield of four maize lines

甲咪唑烟酸用量 Imazapic (g (a.i.)/hm ²)	药后14 d 株高 (cm) Plant height 14 d after treatment				药后28 d 株高 (cm) Plant height 28 d after treatment				产量 Yield (t/hm ²)			
	郑单 958 Zhengdan 958	958R	先玉 335 Xianyu 335	335R	郑单 958 Zhengdan 958	958R	先玉 335 Xianyu 335	335R	郑单 958 Zhengdan 958	958R	先玉 335 Xianyu 335	335R
人工除草对照 Weed free control	41.2±1.1 a	37.2±0.9 a	46.3±1.5 a	40.2±1.5 ab	111.8±0.6 ab	106.9±0.9 ab	124.6±2.4 a	109.7±1.5 ab	11.4±0.6 a	11.0±0.4 a	10.3±0.7 a	9.5±0.4 a
不喷药对照 Untreated control	41.6±1.5 a	36.4±1.5 a	46.9±0.8 a	41.1±1.6 a	116.2±1.8 a	112.5±4.4 a	125.9±3.3 a	115.0±1.5 a	11.9±1.2 a	10.0±1.1 a	9.5±0.6 a	9.2±1.5 a
72	35.6±4.1 a	35.8±1.3 a	39.0±2.1 b	36.3±1.2 bc	97.2±6.4 b	102.5±2.0 b	102.8±2.9 b	104.1±2.1 b	8.9±1.0 b	11.2±1.0 a	9.9±0.6 a	11.5±1.1 a
216	11.0±2.7 b	28.9±1.3 b	9.8±0.3 c	32.4±0.8 c	57.2±12.5 c	87.1±4.1 c	57.2±4.7 c	93.8±2.9 c	0.0±0.0 c	11.5±0.9 a	0.0±0.0 b	10.0±0.7 a
648	5.2±0.5 b	21.3±1.0 c	6.0±0.5 d	28.0±1.5 d	0.0±0.0 d	78.2±1.6 c	2.0±2.0 d	84.8±2.5 d	0.0±0.0 c	11.0±0.4 a	0.0±0.0 b	10.2±0.9 a

表中数据为平均数±标准差。同列数据中含有相同字母表示在0.05显著水平下没有显著性差异。郑单958和先玉335是常规玉米杂交种，958R和335R是非转基因抗除草剂玉米杂交种。Data are mean±SE. Means within the same column followed by the same letter are not significantly different from each other at $P<0.05$ by Duncan's new multiple range test. Z958 and X335 are conventional hybrids, 958R and 335R are non-transgenic herbicide resistant hybrids.

表2 氟啶磺隆土壤处理对4种玉米株高和产量的影响
Table 2 The effect of soil-applied rimsulfuron on plant height and yield of four maize lines

氟啶磺隆 Rimsulfuron (g (a.i.)/hm ²)	药后14 d 株高 (cm) Plant height 14 d after treatment				药后28 d 株高 (cm) Plant height 28 d after treatment				产量 Yield (t/hm ²)			
	郑单 958 Zhengdan 958	958R	先玉 335 Xianyu 335	335R	郑单 958 Zhengdan 958	958R	先玉 335 Xianyu 335	335R	郑单 958 Zhengdan 958	958R	先玉 335 Xianyu 335	335R
人工除草对照 Weed free control	41.2±1.1 a	37.2±0.9 a	46.3±1.5 a	40.2±1.5 a	111.8±0.6 a	106.9±0.9 a	124.6±2.4 a	109.7±1.5 ab	11.4±0.6 ab	11.0±0.4 a	10.3±0.7 a	9.5±0.4 a
不喷药对照 Untreated control	41.6±1.5 a	36.4±1.5 a	46.9±0.8 a	41.1±1.6 a	116.2±1.8 a	112.5±4.4 a	125.9±3.3 a	115.0±1.5 a	11.9±1.2 a	10.0±1.1 a	9.5±0.6 a	9.2±1.5 a
18.75	42.5±2.8 a	35.4±2.3 a	44.6±1.5 a	38.1±1.8 a	113.6±4.2 a	107.5±4.5 a	118.0±3.1 ab	106.2±4.0 b	10.6±0.4 abc	11.3±0.8 a	10.2±0.7 a	10.5±0.3 a
56.25	40.7±2.2 a	35.6±1.0 a	40.0±1.2 b	40.0±1.7 a	108.1±4.7 a	102.8±5.2 a	112.1±2.3 b	109.6±2.0 ab	9.0±0.4 bc	11.2±0.4 a	10.6±0.9 a	9.0±0.2 a
168.75	31.5±3.0 b	32.9±1.1 a	38.9±2.1 b	39.0±0.7 a	83.1±3.7 b	100.7±3.2 a	98.7±3.9 c	107.0±3.4 ab	8.1±0.6 c	10.3±0.7 a	8.2±0.2 a	10.6±0.4 a

表中数据为平均数±标准差。同列数据中含有相同字母表示在0.05显著水平下没有显著性差异。郑单958和先玉335是常规玉米杂交种，958R和335R是非转基因抗除草剂玉米杂交种。Data are mean±SE. Means within the same column followed by the same letter are not significantly different from each other at $P<0.05$ by Duncan's new multiple range test. Z958 and X335 are conventional hybrids, 958R and 335R are non-transgenic herbicide resistant hybrids.

表 3 唑啶磺草胺土壤处理对4种玉米株高和产量的影响
Table 3 The effect of soil-applied flumetsulam on plant height and yield of four maize lines

唑啶磺草胺 Flumetsulam (g (a.i.)/hm ²)	药后 14 d 株高 (cm) Plant height 14 d after treatment			药后 28 d 株高 (cm) Plant height 28 d after treatment			产量 Yield (t/hm ²)	
	郑单 958 Zhengdan 958	958R	先玉 335 Xianyu 335	335R	郑单 958 Zhengdan 958	958R	先玉 335 Xianyu 335	335R
人工除草对照 Weed free control	41.2±1.1 a	37.2±0.9 a	46.3±1.5 a	40.2±1.5 a	111.8±0.6 a	106.9±0.9 ab	124.6±2.4 a	109.7±1.5 a
不喷药对照 Untreated control	41.6±1.5 a	36.4±1.5 a	46.9±0.8 a	41.1±1.6 a	116.2±1.8 a	112.5±4.4 a	125.9±3.3 a	115.0±1.5 a
45	41.4±1.5 a	35.0±1.0 ab	43.4±1.9 a	38.4±2.4 a	109.9±2.2 ab	104.7±2.9 ab	117.6±2.2 ab	108.7±5.0 a
135	37.5±2.6 ab	32.4±1.9 b	41.1±1.6 a	41.5±3.4 a	101.9±3.9 bc	100.7±4.1 b	110.3±1.4 b	110.6±4.9 a
405	31.8±3.1 b	34.6±1.4 ab	30.0±4.2 b	38.0±1.2 a	95.1±4.3 c	101.4±2.1 b	93.1±4.0 c	106.7±1.7 a

表中数据为平均数±标准差。同列数据中含有相同字母表示在0.05显著水平下没有显著性差异。郑单958和先玉335是常规玉米杂交种, 958R和335R是非转基因抗除草剂玉米杂交种。Data are mean±SE. Means within the same column followed by the same letter are not significantly different from each other at $P<0.05$ by Duncan's new multiple range test. Z958 and X335 are conventional hybrids, 958R and 335R are non-transgenic herbicide resistant hybrids.

3 讨论

虽然砒嘧磺隆和唑嘧磺草胺均已在玉米田登记使用,但是玉米经常出现药害反应。Ritter & Membre(2001)也报道了砒嘧磺隆和唑嘧磺草胺土壤处理对玉米产生了明显的药害,这与本试验结果一致。ALS除草剂药害频发的重要原因是不同玉米品种对不同ALS除草剂敏感性不同(Stall & Bewick, 1992; 王健等, 2016),本试验中郑单958对砒嘧磺隆较先玉335敏感,而先玉335对唑嘧磺草胺较郑单958更敏感。O'Sullivan & Bouw(1998)也报道了不同玉米品种对砒嘧磺隆和烟嘧磺隆的敏感性明显不同。目前我国玉米品种数量多、更新快,无法对众多新的玉米品种进行ALS除草剂的安全性评估,因此将抗除草剂的ALS突变基因整合到玉米育种体系中是解决ALS除草剂药害问题的新途径。

作物或杂草的抗除草剂性状主要有2种不同的分子机制:一是除草剂靶点基因的点突变,其导致该靶点酶的生物学功能不再受除草剂的显著抑制,例如龙葵 *Solanum nigrum* 中 *psbA* 基因上的点突变赋予了对莠去津的抗性(Goloubinoff et al., 1984)。此外,靶点基因的超高表达也能带来除草剂抗性,这种机制也属于靶点抗性的范畴,例如长芒苋 *Amaranthus palmeri* 就能够通过增加EPSPS基因的拷贝数来提高其表达强度,从而实现了对其草甘膦的抗性(Gaines et al., 2010);二是通过高效地降解、转移或隔离除草剂等途径来显著降低除草剂对其靶点酶的抑制作用,例如转 *bar* 基因抗草铵膦植物就是通过迅速降解草铵膦实现对除草剂的抗性(Thompson et al., 1987)。非转基因抗咪唑啉酮除草剂作物和杂草则主要通过咪唑啉酮靶点基因即ALS基因上的点突变来实现。ALS基因上抗除草剂的突变位点很多,其中有的突变只能抗特定类型的ALS除草剂,例如S653位点突变只能抗咪唑啉酮类除草剂,而有的突变能抗所有ALS除草剂,例如W574位点突变对咪唑啉酮类、磺酰脲类、三唑嘧啶类等除草剂均有抗性(Tan et al., 2005; Yu & Powles, 2014)。本课题组培育的抗除草剂玉米的抗性基础是玉米ALS基因上的W574位点突变,因此其对几乎所有的ALS除草剂均有抗性,这是本试验中958R和335R对甲咪唑啉酮(咪唑啉酮类)、砒嘧磺隆(磺酰脲类)以及唑嘧磺草胺(三唑嘧啶类)3种不同种类的ALS除草剂均表现出抗性的遗传基础。抗除草剂玉米具有明确的抗性分子基础,这一重要特点为通过分子辅助手段快

速地将抗除草剂性状导入到我国骨干玉米自交系提供了极大的便利,有望及时为我国玉米生产提供新的除草技术方案。

值得指出的是,958R和335R的双亲中只有一个抗除草剂亲本,因此杂交种只具有单个拷贝抗除草剂基因。杂合的抗除草剂基因能够赋予植株显著的抗性水平,在其它植物上也有报道。例如,含有单拷贝ALS基因P197位点突变的拟南芥 *Arabidopsis thaliana*,表现出了对苯磺隆的抗性(Chen et al., 2017)。但是,抗除草剂基因杂合植物比纯合植株对除草剂的抗性水平低(Yu & Powles, 2014),这解释了958R和335R在高剂量ALS除草剂处理下仍表现出明显的药害反应。通过将杂交种的双亲均改良为抗除草剂亲本,培育出来的杂交种将具有纯合的抗除草剂基因,预期将对ALS除草剂有更高的抗性水平。培育纯合抗性杂交种的工作正在稳步推进,其抗性表型有待进一步鉴定。此外,本课题组将继续针对抗除草剂玉米对茎叶处理ALS除草剂的抗性表现开展研究。

参考文献 (References)

- Chen YY, Wang ZP, Ni HW, Xu Y, Chen QJ, Jiang LJ. 2017. CRISPR/Cas9-mediated base-editing system efficiently generates gain-of-function mutations in *Arabidopsis*. *Science China Life Sciences*, 60(5): 520–523
- Fang J, Piao ZZ, Wan CZ, Bai JJ, Yang RF. 2017. Maize imidazolinone-resistant protein, sequence and its application: CN106834260A. 2017-06-13 (in Chinese) [方军, 朴钟泽, 万常照, 白建江, 杨瑞芳. 2017. 具有抗咪唑啉酮类除草剂活性的玉米蛋白质、其编码基因及应用: CN106834260A. 2017-06-13]
- Gaines TA, Zhang W, Wang D, Bukun B, Chisholm ST, Shaner DL, Nissen SJ, Patzoldt WL, Tranel PJ, Culpepper AS, et al. 2010. Gene amplification confers glyphosate resistance in *Amaranthus palmeri*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(3): 1029–1034
- Goloubinoff P, Edelman M, Hallick RB. 1984. Chloroplast-coded atrazine resistance in *Solanum nigrum*: *psbA* loci from susceptible and resistant biotypes are isogenic except for a single codon change. *Nucleic Acids Research*, 12(24): 9489–9496
- Hall MR, Swanton CJ, Anderson GW. 1992. The critical period of weed control in grain corn (*Zea mays*). *Weed Science*, 40(3): 441–447
- Ma LG, Wang Z, Huang BY, Shi JY, Deng XW. 2014. Maize herbicide resistant protein and its application: CN103103176B. 2014-03-26 (in Chinese) [马力耕, 王峥, 黄拔严, 石久英, 邓兴旺. 2014. 玉米抗除草剂蛋白及其在植物育种中的应用: CN103103176B. 2014-03-26]

- O' Sullivan J, Bouw WJ. 1998. Sensitivity of processing sweet corn (*Zea mays*) cultivars to nicosulfuron/rimsulfuron. *Canadian Journal of Plant Science*, 78(1): 151–154
- Ransom J, Kanampiu F, Gressel J, Groote HD, Burnet M, Odhiambo G. 2012. Herbicide applied to imidazolinone resistant-maize seed as a *Striga* control option for small-scale African farmers. *Weed Science*, 60(2): 283–289
- Ritter RL, Menbere H. 2001. Preemergence and postemergence control of triazine-resistant common lambsquarters (*Chenopodium album*) in no-till corn (*Zea mays*). *Weed Technology*, 15(4): 879–884
- Stall WM, Bewick TA. 1992. Sweet corn cultivars respond differentially to the herbicide nicosulfuron. *HortScience*, 27(2): 131–133
- Tan SY, Evans RR, Dahmer ML, Singh BK, Shaner DL. 2005. Imidazolinone-tolerant crops: history, current status and future. *Pest Management Science*, 61(3): 246–257
- Tao B, Zhang HY, Zhang QH, Han YJ. 2010. Current knowledge and future challenges of non-genetically modified herbicide-resistant crops. *Journal of Plant Protection*, 37(3): 277–282 (in Chinese) [陶波, 张洪岩, 张庆贺, 韩玉军. 2010. 非转基因抗除草剂作物研究现状与展望. *植物保护学报*, 37(3): 277–282]
- The International Service for the Acquisition of Agri-biotech Applications. 2016. Global status of commercialized biotech/gm crops: 2016. ISAAA Brief No. 52. ISAAA: Ithaca, NY
- Thompson CJ, Movva NR, Tizard R, Crameri R, Davies JE, Lauwereys M, Botterman J. 1987. Characterization of the herbicide-resistance gene *bar* from *Streptomyces hygroscopicus*. *The EMBO Journal*, 6(9): 2519–2523
- Wang J, Zhong XM, Lü XL, Li FH, Shi ZS. 2016. Advances in research on tolerance of differential corn cultivars to the nicosulfuron. *Chinese Journal of Pesticide Science*, 18(3): 282–290 (in Chinese) [王健, 钟雪梅, 吕香玲, 李凤海, 史振声. 2016. 不同品种玉米对烟嘧磺隆的耐药性研究进展. *农药学报*, 18(3): 282–290]
- Wang XF, Fan ZW, Hu RJ, Zou W, Tong YC. 2009. Progress and solution of herbicide phytotoxicity. *Agrochemicals*, 48(5): 384–388 (in Chinese) [王险峰, 范志伟, 胡荣娟, 邹伟, 仝育存. 2009. 除草剂药害新进展与解决方法. *农药*, 48(5): 384–388]
- Yu Q, Powles SB. 2014. Resistance to AHAS inhibitor herbicides: current understanding. *Pest Management Science*, 70(9): 1340–1350
- Zhang ZF, Gao SC. 2012. Control of velvetleaf by flumetsulam in corn field. *Modernizing Agriculture*, (2): 4 (in Chinese) [张子丰, 高士才. 2012. 阔草清防除玉米田苋麻示范试验. *现代化农业*, (2): 4]
- Zhou ZL. 2009. Causes of herbicide damage in maize field and preventive measures. *Agricultural Science and Technology and Equipment*, (5): 17–18, 20 (in Chinese) [周振龙. 2009. 玉米田除草剂药害发生原因及防治措施. *农业科技与装备*, (5): 17–18, 20]
- Zuver KA, Bernards ML, Kells JJ, Sprague CL, Medlin CR, Loux MM. 2006. Evaluation of postemergence weed control strategies in herbicide-resistant isolines of corn (*Zea mays*). *Weed Technology*, 20(1): 172–178

(责任编辑:张俊芳)