

文章编号: 1005-0906(2014)04-0001-07

# 基因工程在玉米抗旱育种中的应用

韦正乙<sup>1</sup>, 张玉英<sup>1,2</sup>, 王云鹏<sup>1,3</sup>, 邢少辰<sup>1</sup>

(1. 吉林省农业科学院农业生物技术研究所, 长春 130033; 2. 吉林农业大学生命科学学院, 长春 130184;  
3. 吉林农业大学农学院, 长春 130184)

**摘要:** 干旱是影响农业生产的重要灾害之一。利用转基因方法培育抗旱玉米新品种是一个有效的新手段。近年来, 渗透调节物质合成相关基因、转录因子基因和信号传导相关基因在玉米抗旱转基因研究中获得新进展, 同时伴侣蛋白基因、解毒酶相关基因、代谢相关基因和转运或通道蛋白基因在植物抗旱方面的作用机制研究正逐步推进, 不但为玉米转基因抗旱研究提供了丰富的基因资源和基础材料, 同时也为抗旱转基因玉米新品种培育奠定了坚实基础。归纳近年来基因工程技术在玉米抗旱研究方面的最新进展, 结合相关研究工作, 提出玉米抗旱转基因育种的思路和存在问题, 为今后玉米的抗旱转基因研究提供参考。

**关键词:** 玉米; 抗旱育种; 转基因

**中图分类号:** S513.035.3

**文献标识码:** A

## Recent Application of Transgenic Engineering for Drought Resistance Breeding in Maize

WEI Zheng-yi<sup>1</sup>, ZHANG Yu-ying<sup>1,2</sup>, WANG Yun-peng<sup>1,3</sup>, XING Shao-chen<sup>1</sup>

(1. *Agro-Biotechnology Research Institute, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033;*  
2. *School of Life Sciences, Jilin Agricultural University, Changchun 130184;*  
3. *Faculty of Agronomy, Jilin Agricultural University, Changchun 130184, China*)

**Abstract:** Drought is a major disaster in agricultural production. It is therefore of remarkable significance to enhance drought resistance of maize, transgenic technology is an efficient approach to go through. In recent years, many new progresses of drought-resistance breeding in maize have been achieved by introducing foreign genes which encoding osmotic adjustment substances synthases, transcription factors and signal transduction factors. Meanwhile, studies on mechanism in plant drought resistance are having been steadily pushed forwards, regarding chaperonins, detoxifying enzymes, metabolism-related enzymes and transporters. These works not only provide abundant gene resources and genetic materials for drought-resistance research of maize transformation, but also pave the way to breed new drought-resistance varieties of transgenic maize subsequently. The latest advances in this area and proposed new ideas for transgenic maize breeding were summarized, hopefully to offer the beneficial guidance for future research.

**Key words:** Maize; Drought resistance breeding; Transgene

玉米是世界上最重要的粮食作物之一,也是重

要的饲料作物和工业原料。2011年全球玉米种植面积为168 490万hm<sup>2</sup>,产量达876 680万t<sup>[1]</sup>。2012年我国玉米播种面积为3 494.9万hm<sup>2</sup>,产量达20 812万t<sup>[2]</sup>。20世纪80年代以来,转基因技术迅速发展,现已成为一种有效的作物品种遗传改良手段。根据国际农业生物技术应用服务组织的报告,从1996年转基因作物开始商业化生产到2011年,已经有196个转化事件获得了环境释放审批,涉及的物种有25个。玉米获得审批的转基因作物中转化

收稿日期: 2013-12-18

基金项目: 国家转基因生物新品种培育重大专项(2013 ZX08003-001)

作者简介: 韦正乙(1980-), 男, 广西来宾人, 助理研究员, 博士, 从事植物分子生物学与基因工程研究。

Tel: 0431-87063127 E-mail: weizy932@163.com

邢少辰为本文通讯作者。E-mail: xingsc@cjaas.com

事件数量最多,达到121个<sup>[3]</sup>。2012年全球有17个国家种植转基因玉米,种植面积占玉米种植总面积的35%<sup>[4]</sup>。

干旱是全球农业生产面临的重大灾害之一,每年导致作物减产达50%以上<sup>[5]</sup>。玉米是一种对干旱很敏感的作物,干旱特别是花期干旱对产量影响极大,因此,培育抗旱性能优异的玉米品种是一个重大研究课题。利用传统育种方法改良玉米的抗旱性能不易获得突破,随着植物抗旱生理生化和分子机理研究不断获得新进展,通过转基因方法高效、快捷地培育抗旱玉米品种成为可能。近年来,随着基因挖掘手段的不断创新,玉米抗旱转基因研究有了长足发展。目前,玉米抗旱基因工程转入的基因主要编码3类蛋白,即酶类、转录因子类和其他抗旱相关蛋白。

## 1 酶类基因

生物的一切生命过程都有酶的参与。在正常的生理过程中,酶的表达是有序的,但植物在逆境条件下有些酶会有爆发式的表达,这种异常的表达是为了使植物能够适应逆境,减少不利环境带来的伤害。因此,将在逆境生理中表达的酶类基因转入到玉米基因组中,理论上可以提高其抗逆水平,包括增强其抗旱能力。

### 1.1 脂类代谢相关酶的基因

磷酸肌醇信号途径是一个重要的细胞信号传导途径,磷脂酶C(Phospholipase C, PLC)是该途径的关键酶。在植物中,磷酸肌醇特异性磷脂酶C通过膜受体接受细胞外信号而激活,使磷酸酰肌醇-4,5-二磷酸(PIP<sub>2</sub>)转变为三磷酸肌醇(IP<sub>3</sub>)和二酯酰甘油(DAG),而DAG进一步被二酯酰甘油激酶(DGK)磷酸化,变成磷脂酸(PA)。IP<sub>3</sub>和PA是植物体内的两种第二信使,在植物抗逆信号转导中发挥重要作用。将玉米来源的磷脂酶C1基因*ZmPLC1*转入玉米,用PEG6000模拟干旱实验,结果显示,转基因玉米种子与非转基因对照的萌发速度存在显著差异;幼苗期渗透处理,转基因植株叶片叶绿素含量和相对含水量较高,细胞膜损伤程度较低,溶质势较低,叶片中积累的可溶性糖和游离氨基酸含量也高于非转基因对照。田间水分胁迫试验表明,在干旱胁迫条件下,*ZmPLC1*过表达能提高玉米转基因植株的生物量和子粒产量<sup>[6]</sup>。

磷脂酰肌醇(Phosphatidylinositol, PtdIns)是细胞膜的主要成分之一,也是植物应对环境胁迫的信号分子。Liu等<sup>[7]</sup>在玉米中过表达玉米磷脂酰肌醇合成

酶(PtdIns synthase, PIS)基因(*ZmPIS*),结果表明,干旱处理后植物体内的磷脂和半乳糖脂含量显著增加,磷脂代谢途径和ABA合成途径中的基因表达量显著上调;这些代谢产物的变化反映到玉米的生长发育上,综合表现为在开花期之前,转基因玉米的抗旱性显著高于非转基因对照,暗示*ZmPIS*可能是通过改变膜细胞膜的脂类组成和增加ABA的合成来提高植物的抗旱性。

### 1.2 渗透调节物质合成酶基因

渗透调节物质是指一些亲水性强的极性小分子物质,包括氨基酸、单糖或双糖类、次生代谢物如甜菜碱等。在植物受到水分胁迫(如干旱、盐碱等)时,这类物质的增加有助于植物维持细胞结构和细胞内酶的活性,继续保持相对正常的生理活动。

甜菜碱是植物中一种重要的渗透调节物质,在植物抵御干旱、盐碱、寒冷等逆境时,甜菜碱起到保持胞质水分的作用,从而提高植物的抗逆性。甘氨酸肌氨酸甲酰转移酶(Glycine sarcosine methyltransferase, GSMT2)和二甲基甘氨酸甲酰转移酶(Dimethylglycine methyltransferase, DMT2)是甜菜碱合成途径中的两个酶。He等<sup>[8]</sup>把来自细菌*Aphanethece halophytica*的这两个酶的基因即*ApGSMT2*和*ApDMT2*转入玉米,并对转基因玉米的抗旱性进行了评估,结果表明,在干旱条件下与非转基因植株相比,转基因植株糖类和游离氨基酸的积累量增加,叶绿素含量较高,光合速率较强,生物量较大;丙二醛含量低,电解质渗漏少,显示出较强的抗旱性。胆碱脱氢酶(Choline dehydrogenase)也是甜菜碱合成途径中的一个酶。Quan等<sup>[9]</sup>把来自大肠杆菌的胆碱脱氢酶基因(*betA*)转入玉米,转基因玉米中的甜菜碱积累比非转基因对照高,其抗旱性也相应得到提高。在此基础上,Wei等<sup>[10]</sup>把*betA*转基因玉米与转入源自盐芥的液泡氢离子-焦磷酸酶基因(Vacuolar H<sup>+</sup>-pyrophosphatase, VP)的玉米杂交,获得了同时具有*betA*和*TsVP*的双价转基因玉米,研究表明,干旱条件下双价转基因玉米植株比转单价(仅有*betA*或*TsVP*)有更高的甜菜碱含量和H<sup>+</sup>-PPase活性,相对含水量更高,而且细胞的损伤程度较低;双价转基因玉米的长势比其父母本好,生长迟缓现象轻,散粉吐丝间隔期较短,产量比其父母本和非转基因对照都高。因此,通过单独转化不同代谢途径的基因,然后通过常规杂交方法聚合到一起获得的双价或者多价转基因玉米,可能比只导入单个基因的抗旱效果要好,即共表达多个基因是获得抗旱玉米的一个可行的途径。

单糖类物质也是重要的渗透调节物质,并与植

物的抗逆性有密切关系,其中尤以非还原性海藻糖和甘露糖最为重要。Dong等<sup>[11]</sup>把6-磷酸海藻糖合成酶(Trehalose-6-phosphate synthase, *TPS*)基因转入玉米,田间生物学鉴定结果显示,转基因玉米的抗旱性得到了提高。Adams等<sup>[12]</sup>把大肠杆菌甘露醇-1-磷酸脱氢酶基因(*D-mannitol-1-phosphate dehydrogenase, mt1D*)转入玉米,同样获得了抗旱性优越的转基因玉米,并获得了专利权。

### 1.3 氨基酸合成酶类

谷氨酸脱氢酶(Glutamate dehydrogenase, *GDH*)在C<sub>3</sub>植物中可以调节植物的生长和代谢。David等<sup>[13]</sup>把源于大肠杆菌的谷氨酸脱氢酶基因(*gdhA*)导入玉米基因组中,T<sub>3</sub>代玉米转基因材料在多数干旱地区的出苗率和生物量都比非转基因对照有所增加,在缺水条件下,其抗旱能力得到提高。因此,在半干旱地区,转*gdhA*基因的玉米有望能得到更好的收成。

S-腺苷甲硫氨酸合成酶(*S-adenosylmethionine-synthetase, SAMS*)是生物合成乙烯和多胺前体的关键酶。乙烯与多胺是植物体内重要生长调节物质,与植物抵御非生物逆境(如水分胁迫、温度胁迫、盐胁迫等)密切相关。杨政伟等<sup>[14]</sup>将源于小麦的*SAMS*基因导入玉米,60 h的水分胁迫处理后,转基因玉米的叶片相对含水量、叶绿素含量、脯氨酸含量和超氧化物歧化酶(*SOD*)活性均比非转基因玉米上升,转基因玉米叶片的电导率、丙二醛(*MDA*)含量则比非转基因玉米下降,表明转基因玉米的抗旱性得到了提高。

### 1.4 其他酶类基因

质子泵是一类ATP酶,可以通过调节胞质和细胞器的离子/电荷平衡,以缓解不同逆境胁迫给植物造成的伤害。Li等<sup>[15]</sup>将盐芥中编码液泡H<sup>+</sup>-PPase(即液泡质子泵)的基因(*TsVP*)导入玉米基因组中,干旱胁迫时,转基因玉米中*TsVP*的表达可以促进其根系的生长,显著增加生物量和根冠比,且转基因株系的穗重和粒重明显高于对照株系,差异达到显著或极显著水平,表明*TsVP*的表达在提高转基因玉米的抗旱性方面作用显著。

蛋白激酶负责体内蛋白质的磷酸化,调节蛋白质的结构和活性,应答外部环境的变化。烟草蛋白激酶(*Nicotiana Protein Kinase, NPK*)受干旱和盐等胁迫诱导,在抗冷、抗高温和耐盐中起重要作用。Shou<sup>[16]</sup>等研究发现,NPK在植物抗旱中也起重要作用,把*NPK1*转入玉米,转基因玉米在干旱条件下的产量与良好浇灌的对照持平。研究也证明,转*NPK1*的玉米在甘露醇渗透(模拟干旱)胁迫中,长势比非转

基因对照好<sup>[17]</sup>。

*Pto*(*Pseudomonas syringae* pv *tomato*)是一种番茄病原体,番茄对该病原体的抗性基因是*Pto*,*Pto*蛋白作用的发挥需要*Pto*蛋白激酶互作因子(*Pto kinase interactor, Pti*)的参与。*Pti*是一类在植物中广泛存在的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶,使植物能够响应逆境诱导,起到保护作用。石薇等<sup>[18]</sup>利用花粉管通道法把来自玉米的*ZmPti1*和*ZmPti1-1*转入玉米自交系吉444中,通过对T<sub>1</sub>代转基因植株产量构成因素和干旱系数分析,证明这两个基因的导入增强了玉米的抗旱性。

钙调磷酸酶B类似蛋白(*Calcineurin B-like proteins, CBL*)互作蛋白激酶(*CBL-interacting protein kinases, CIPKs*)是另一个响应逆境诱导的蛋白激酶,在植物干旱信号传递中起着重要的作用,该酶活性的增强可以提高植物的抗旱性。石薇等把来自玉米的*ZmCIPK2*导入玉米过量表达,玉米的抗旱性得到了改善。

杨芳<sup>[19]</sup>把豌豆过氧化氢酶基因(*Catalase, CAT*)转入玉米,转基因植株在15% PEG6000模拟干旱条件下,其生长没有受到可观察到的影响,而非转基因植株已经萎蔫,并且转基因植株的细胞膜损伤、光系统II活性、丙二醛含量及过氧化氢酶活性等指标都优于非转基因对照,显示玉米的抗旱性得到了提高。

Lu等<sup>[20]</sup>把拟南芥钼辅因子硫化酶基因(*Low expression of osmotically responsive genes, LOS5*)转入玉米,发现该基因的表达显著提高了玉米醛脱氢酶基因(*ZmAo*)的表达及该酶的活性,从而引起脱落酸(*ABA*)的积累,提高了玉米的抗旱性;这种抗旱性的提高,表现在较小的叶片气孔开度、较高的相对含水量和叶细胞水势;在干旱处理后,与野生型相比,转基因植株叶片萎蔫度、电解质渗漏量、丙二醛含量和H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量都较低,而抗性酶类的活性和脯氨酸的含量都比较高。此外,*LOS5*的表达还促进了干旱条件下逆境调节基因的表达,复水后根系的发育以及生物量的提高。

## 2 转录因子基因

转录因子是调节基因表达的反式作用因子,它通过与基因启动子上的特异序列相结合激活基因,实现调节功能基因表达。众多转录因子在植物抗逆的过程中会得到表达,进而激活抗逆相关的基因,从而使植物有可能在逆境中得以存活。

### 2.1 DREB转录因子

DREB[DRE(drought response element) binding



protein, 脱水响应元件结合蛋白]转录因子是转录因子中的一类,属于AP2/EREBP转录因子家族,是一类在植物中特有的、与生长发育调控以及应答非生物逆境胁迫有关的转录因子。

CBF因子(C-repeat binding factor)是DREB转录因子中的一个小家族,在植物抗旱和耐冷中起重要作用。Zhang等<sup>[21]</sup>把盐芥CBF1基因(*TsCBF1*)转入玉米,转基因植株的耐旱性明显提高,且花粉发育正常,单株子粒产量明显高于对照;未转基因植株雄穗分支数减少,雄蕊发育不良,花粉败育,散粉吐丝间隔期长,单株子粒产量低;转基因植株在干旱处理过程中生长发育较正常,具有明显增强的耐旱性。杨东歌等<sup>[22,23]</sup>把拟南芥*CBF4*转入玉米,干旱处理后转基因植株的脯氨酸和叶绿素含量是非转基因对照的2倍,显示出更好的抗旱性。刘粉霞<sup>[24]</sup>和王源等<sup>[25]</sup>分别把拟南芥*CBF1*和来源于玉米的*ZmDREB3*转入玉米,均获得了转基因材料,获得抗旱性优越的转基因玉米。

## 2.2 其他转录因子

NF-Y因子,即核转录因子-Y(Nuclear transcription factor Y, NF-Y),又称CAAT结合因子(CAAT-binding factor, CBF),是在真核生物中广泛存在的一类转录因子,由A、B和C 3个亚基组成。在植物中NF-Y参与开花、固氮和抗逆等诸多生理过程<sup>[26]</sup>。Nelson等<sup>[27]</sup>把来自玉米的*ZmNF-YB2*转入玉米中,在预计减产50%的缺水情况下,转基因玉米比非转基因对照增产50%。

脱落酸-胁迫-成熟诱导蛋白(Abscisic acid-, stress-, and ripening-induced proteins, ASRs)会在植物抵御逆境的过程中积累。近年来研究表明,ASRs在植物细胞水分缺乏的耐受中起重要作用,是一个转录因子。Virilouvet等<sup>[28]</sup>过量表达*ZmASR1*,在大田缺水的情况下,玉米的产量(与水分充足的情况相比)没有降低;进一步的研究揭示,*ZmASR1*基因是通过影响支链氨基酸的合成来提高玉米的抗旱能力。

WKRY转录因子因N-端含有高度保守的七肽序列“WRKYGQK”而得名,属于锌指型转录调控因子,调控一系列非生物胁迫相关基因的表达,增强植物的抗逆能力。曹士亮等<sup>[29]</sup>将厚叶旋蒴苣苔WKRY2基因(*BcWKRY2*)转入玉米,研究表明,该基因已整合到玉米的基因组中,玉米的抗旱性能够获得提高。

## 3 其他基因

晚期胚胎富集蛋白(Late embryogenesis abun-

dant protein, LEA)通过控制植物叶片气孔的关闭阻止水分蒸发和细胞脱水。*HVA1*(*Hordeum vulgare* abundant protein 1)基因来源于大麦,编码LEA3。LEA3是LEA蛋白家族的成员之一。李楠<sup>[30]</sup>把*HVA1*转入烟草,转基因植株叶片的保水率提高近1倍,增强了转基因烟草的抗旱能力;进一步把*HVA1*转入玉米,提高玉米的抗旱能力。姜敏等<sup>[31]</sup>把*HVA1*导入玉米,通过苗期反复干旱法及田间标记性状抗旱鉴定,转基因玉米的抗旱性得到提高。Nguyen等<sup>[32]</sup>研究表明,*T<sub>3</sub>*代转*HVA1*的玉米植株,其叶片相对含水量、叶片和根的生物量较非转基因植株高,且能在15 d完全干旱的条件下存活,而非转基因植株则已死亡。

植物在受干旱胁迫时,蛋白质降解和失活的速度会极大提高,因此,需要快速合成大量的蛋白质以维持细胞生存;与此同时,mRNA的降解速度也加快,而合成蛋白质需要稳定的mRNA。此时,一些伴侣蛋白如冷休克蛋白(Cold shock proteins, CSPs)可以和mRNA结合,从而稳定mRNA结构,防止其降解,进而促进新蛋白质的合成,提高植物的抗旱能力。Castiglioni等<sup>[33]</sup>把来自大肠杆菌的冷休克蛋白基因(*CspA*)和来自枯草杆菌的冷休克蛋白基因(*CspB*)转入玉米,试验结果显示,在干旱条件下两个基因的导入均提高了玉米的营养生长速度,叶绿素b含量和光合速率;转基因玉米的结实穗数和穗粒数都比对照组高,因此也提高了产量。

蓝铜蛋白(Blue copper protein, BCP)受干旱胁迫的强烈诱导,可能参与植物在干旱条件下的信号传递及体内活性氧的清除。周羽等<sup>[34]</sup>把厚叶旋蒴苣苔的蓝铜蛋白基因(*BcBCP*)转入玉米,提高玉米的抗旱性。

## 4 展 望

植物在应答干旱胁迫时,按时间先后顺序可分为几个步骤:第一,信号接受和传递;第二,抗旱相关转录因子表达;第三,直接或间接功能基因表达和功能实现;第四,干旱适应或抗旱性提高。每一步都有许多因子在发挥作用,这些因子既相互作用,又受其他因素影响,所以,增强或减弱任何一个步骤中某个或多个因子的作用都可能使植物的抗旱性发生改变。Yang等<sup>[35]</sup>总结植物在干旱胁迫条件下一些因子的作用和相互之间的联系,图1是根据他们的文献修改的,描述了这些相互作用。

导入与加强信号接受和传递相关因子的基因(主要是一些合成或富集信号分子的酶类基因)是提高抗旱性的措施之一,如*ZmPLC1*、*ZmPIS*、*SAMS*和

*NPK1* 基因。但是,干旱信号传递中的酶尤其是激酶,在信号联级放大中发挥着关键作用,其中有些激酶如钙依赖蛋白激酶(Calcium-dependent protein ki-

nases, CDPKs)和 CIPK,已经转入其他植物并获得了良好的效果,而导入玉米中的报道极少。

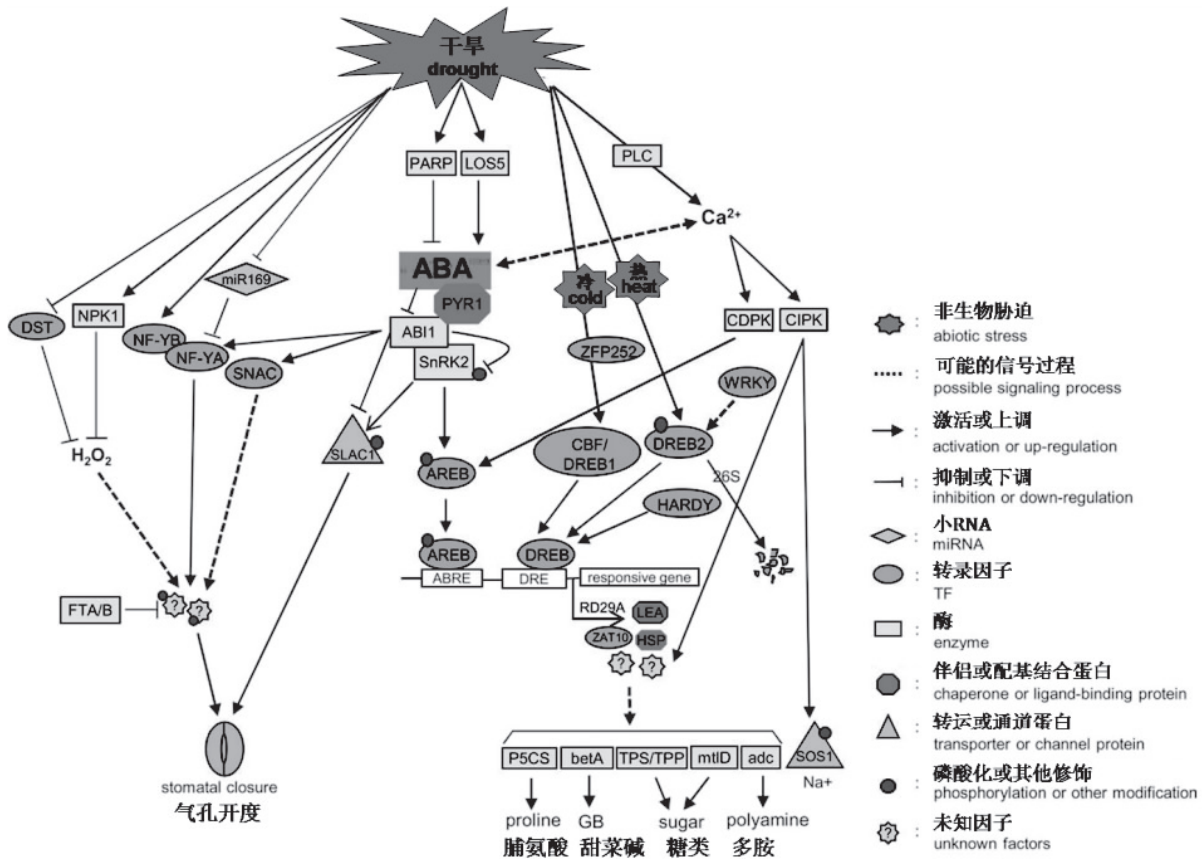


图1 植物干旱信号传导中一些因子的相互作用

Fig.1 Schematic presentation of the signaling relationships among some factors in plant drought resistance

与激酶不同,抗旱相关转录因子则是现在植物抗旱转基因研究中的新宠,已转入玉米基因的有 *TsCBF1*、*AtCBF4*、*AtCBF1*、*ZmDREB3* 和 *ZmASRs1* 等。但是,脱落酸响应因子结合蛋白(Abscisic acid response element binding protein, AREB)、胁迫响应 NAC [Stress-responsive NAC (no apical meristem, Arabidopsis transcription activation factor and cup shaped cotyledon), SNAC]等,仍未有转入玉米的报道。

渗透胁迫是干旱对植物造成的伤害之一,因此,转入渗透调节物质合成相关的酶的基因,一直以来是抗旱转基因研究的重要领域。这类基因中,转入玉米的有 *ApGSMT2*、*ApDMT2*、*betA*、*TPS1* 和 *mtlD* 等。尽管单纯转入这类基因作用有限,但是其作用是直接的,更重要的是与其他同类基因的作用具有可加性,因而,在多基因转化中有着广阔的前景。

在干旱条件下,植物细胞的衰老加速,各种蛋白质变性和核酸降解速度加快。因此,转入伴侣因子如 *HVA1*、*CspA*、*CspB* 等基因,可维持蛋白质的稳定性

和各种酶的活性,有利于提高植物的抗旱性。这些基因的转入确实提高了玉米的抗旱性。而此时转入代谢相关的酶类基因,及时补充合成相应的酶如 *gdhA*,可维持代谢平衡而提高抗旱性。这是一个新颖的帮助细胞“度过危机”的方式,开辟了抗旱转基因研究的另一个途径。

除了加速衰老,干旱胁迫时植物细胞也会产生有毒物质如 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 等,这些有毒物质会加速细胞的死亡,转入和表达一些解毒酶,如 *CAT* 和 *LOS5*,可通过清除细胞内的有毒物质而提高植物的抗旱性。另外,因细胞失水造成细胞内离子紊乱也是干旱胁迫的重要危害,需要离子转运蛋白或通道蛋白维持离子平衡。目前在玉米的抗旱转基因研究中,转入这些基因的报道甚少。

用于玉米转化的基因分为以下几类,渗透调节物质合成相关基因(Osmotic adjustment substances synthases, OASSs)、转录因子基因(Transcription factors, TFs)、信号传导相关基因(Signal transduction fac-

tors, STFs)、伴侣蛋白基因(Chaperonins)、解毒酶相关基因(Detoxifying enzymes, DEs)、代谢相关基因(Metabolism-related enzymes, MREs)和转运或通道蛋白基因(Transporters)。这几类基因在本文涉及文献中的应用情况如图2所示。

由图2可以看出,玉米抗旱转基因的研究中导入最多的外源基因是信号传导相关基因,其次是转

录因子基因和渗透调节物质合成相关基因,这3类基因共占了68%,其他基因所占比例相对较小。然而,本文涉及的基因数量总共25个,还有几个基因转化后并未进行抗旱生物学鉴定;即便是最多的信号传导相关基因,其用于转化的数量也只有7个。因此,无论是哪类基因,对于玉米的抗旱转基因研究来说,都还有很长的路要走。

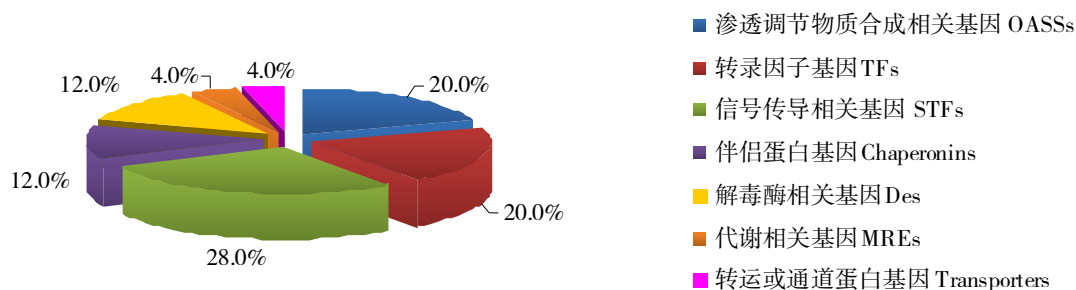


图2 本文涉及的基因功能分类及用于转化应用的比例

Fig.2 Functional classification of genes involved and the percentages of genetic transformation for application

已有研究表明,通过转基因手段培育抗旱玉米新品种是一条有别于传统育种且行之有效的途径,正成为引导玉米种业发展的一个强力引擎。作为全球最大的生物技术公司,孟山都公司目前已经开发出了具有抗旱能力的转基因玉米品种。虽然我国的玉米抗旱转基因研究较早,本文的文献中有一半以上的研究成果来自我国学者,但目前我国仍没有获得安全证书的抗旱转基因玉米转化事件。随着技术手段的不断更新,植物的抗逆性机理正在逐步揭示<sup>[36]</sup>,有更多的抗旱相关基因被克隆<sup>[37]</sup>,将来还会有越来越多的这类基因被发现并转化到玉米中加以应用。现在,多种玉米转基因技术已经成熟<sup>[38]</sup>,如何创新性的利用已有的基因和技术资源,研发出优良的抗旱转基因玉米新品种,将成为今后相当长一段时间内的需要攻克的难关。

#### 参考文献:

- [1] <http://datacenter.cngrain.com/IndexProduce.aspx?Flag=1&IsHome=1&IsHome=-1&TId=2>.
- [2] [http://www.stats.gov.cn/tjfx/fxbg/t20121130\\_402855454.htm](http://www.stats.gov.cn/tjfx/fxbg/t20121130_402855454.htm).
- [3] James, Clive. Global Status of Commercialized Biotech/GM Crops: 2012. ISAAA Brief No. 44[M]. Ithaca, NY: ISAAA, 2012.
- [4] GM crops: A story in numbers[J]. Nature, 2013, 497(4774): 22-23.
- [5] 唐益苗,赵昌平,高世庆,等.植物抗旱相关基因研究进展[J].麦类作物学报,2009,29(1):166-173.  
Tang Y M, Zhao C P, Gao S Q, et al. Advances in genes related to plant drought tolerance[J]. Journal of Triticeae Crops, 2009, 29(1): 166-173. (in Chinese)
- [6] Wang C R, Yang A F, Yue G D, et al. Enhanced expression of phospholipase C1(*ZmPLC1*) improves drought tolerance in transgenic

maize[J]. Planta, 2008, 227: 1127-1140.

- [7] Liu X X, Zhai S M, Zhao Y J, et al. Overexpression of the phosphatidylinositol synthase gene(*ZmPIS*) conferring drought stress tolerance by altering membrane lipid composition and increasing ABA synthesis in maize[J]. Plant Cell and Environment, 2013, 36(5): 1037-1055.
- [8] He C M, He Y, Liu Q, et al. Co-expression of genes *ApGSM2* and *ApDMT2* for glycinebetaine synthesis in maize enhances the drought tolerance of plants[J]. Mol. Breeding, 2013, 31(3): 559-573.
- [9] Quan R D, Shang M, Zhang H, et al. Engineering of enhanced glycine betaine synthesis improves drought tolerance in maize[J]. Plant Biotechnology Journal, 2004, 2(6): 477-486.
- [10] Wei A Y, He C M, Li B, et al. The pyramid of transgenes *TsVP* and *BetA* effectively enhances the drought tolerance of maize plants[J]. Plant Biotechnology Journal, 2011, 9(2): 216-229.
- [11] Dong C L, Zhang M Y, Zhang Y Q, et al. Transformation of trehalose synthase gene(*TPS* Gene) into corn inbred line and identification of drought tolerance[J]. African Journal of Biotechnology, 2011, 10(68): 15253-15258.
- [12] Adams T R, Anderson P C, Daines R J, et al. Transgenic maize with increased mannitol content: U.S. Patent 5,780,709[P]. 1998-7-14.
- [13] David A L, Rajsree M, RaWqa A. Improved drought tolerance of transgenic *Zea mays* plants that express the glutamate dehydrogenase gene(*gdhA*) of *E. coli* [J]. Euphytica, 2007, 156: 103-116.
- [14] 杨政伟,胡银岗,王琨,等.转*SAMS*基因玉米自交系获得及抗旱性分析[J].西北植物学报,2011,31(6):1084-1089.  
Yang Z W, Hu Y G, Wang K, et al. Transformation of *SAMS* gene and drought-tolerance analysis of transgenic plants in maize inbred line[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2011, 31(6): 1084-1089. (in Chinese)
- [15] Li B, Wei A Y, Song C X, et al. Heterologous expression of the *TsVP*



- gene improves the drought resistance of maize[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2008, 6: 146–159.
- [16] Shou H X, Bordallo P, Wang K. Expression of the Nicotiana protein kinase(*NPKI*) enhanced drought tolerance in transgenic maize[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(399): 1013–1019.
- [17] Shireen K A, Ebtissam H A H, Hashem A H, et al. Genetic transformation of the Nicotiana Protein Kinase(*NPKI*) gene confers osmotic tolerance in Egyptian maize[J]. *Australian Journal of Basic Applied Sciences*, 2009, 3(2): 828–835.
- [18] 石薇, 黄丛林, 张秀海, 等. 采用花粉管通道法将蛋白激酶基因导入玉米自交系的研究[J]. *华北农学报*, 2011, 26(4): 46–49.
- Shi W, Huang C L, Zhang X H, et al. Studies on transformation of maize inbred line with protein kinase genes by pollen-tube-pathway[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2011, 26(4): 46–49. (in Chinese)
- [19] 杨芳. 豌豆过氧化氢酶基因在玉米中的转化[D]. 济南: 山东师范大学, 2006.
- [20] Lu Y, Li Y J, Zhang J C, et al. Overexpression of Arabidopsis molybdenum cofactor sulfurase gene confers drought tolerance in maize(*Zea mays* L.)[J]. *PLoS One*, 2013, 8(1): e52126. doi:10.1371/journal.pone.0052126
- [21] Zhang S J, Li N, Gao F, et al. Over-expression of *TsCBF1* gene confers improved drought tolerance in transgenic maize[J]. *Molecular Breeding*, 2010, 26: 455–465.
- [22] 杨东歌, 杨凤萍, 陈绪清, 等. 外源脱水应答转录因子 *CBF4* 基因转化玉米的获得[J]. *作物学报*, 2009, 35(10): 1759–1763.
- Yang D G, Yang F P, Chen X Q, et al. Obtainment of transformed maize with dehydration-responsive transcription factor *CBF4* gene[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(10): 1759–1763. (in Chinese)
- [23] 刘粉霞. 农杆菌介导的玉米遗传转化的建立及拟南芥 *CBF1* 转基因玉米的研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2003.
- [24] 王源, 黄丛林, 张秀海, 等. 转录因子基因 *ZmDREB3* 转化玉米的研究[J]. *作物杂志*, 2012(3): 58–61.
- Wang Y, Huang C L, Zhang X H, et al. Genetic transformation of transcription factor *ZmDREB3* of maize into maize inbred lines[J]. *Crops*, 2012(3): 58–61. (in Chinese)
- [25] Laloum T, Mita S D, Gamas P, et al. CCAAT-box binding transcription factors in plants: Y so many?[J]. *Trends in Plant Science*, 2012, 18(3): 157–166.
- [26] Nelson D E, Repetti P P, Adams T R, et al. Plant nuclear factor Y (NF-Y) B subunits confer drought tolerance and lead to improved corn yields on water-limited acres[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104(42): 16450–16455.
- [27] Virlovet, Jacquemot M P, Gerentes D, et al. The ZmASR1 protein influences branched-chain amino acid biosynthesis and maintains kernel yield in maize under water-limited conditions[J]. *Plant Physiology*, 2011(157): 917–936.
- [28] 曹士亮, 王成波, 史桂荣, 等. 利用花粉管通道法将 *BcWRKY2* 抗旱基因导入玉米的研究[J]. *作物杂志*, 2013(1): 32–36.
- Cao S L, Wang C B, Shi G R, et al. Transferring *BcWRKY2* drought resistance gene into maize inbred lines by pollen tube pathway[J]. *Crops*, 2013(1): 32–36. (in Chinese)
- [29] 李楠. 抗旱基因 HAV1 在烟草及玉米中的遗传转化研究[D]. 北京: 首都师范大学, 2007.
- [30] 刘祥久, 姜敏, 张喜华, 等. 用开苞导入法将抗旱耐盐基因导入玉米自交系的初步研究[J]. *杂粮作物*, 2005, 25(3): 134–135.
- Liu X J, Jiang M, Zhang X H, et al. Study on transferring the gene of salt tolerance and drought resistance into corn inbred line by opening the shuck[J]. 2005, 25(3): 134–135. (in Chinese)
- [31] Nguyen T X, Sticklen M. Barley HVA1 gene confers drought and salt tolerance in transgenic maize(*Zea Mays* L.)[J]. *Advances in Crop Science and Technology*, 2013, 1: 105.
- [32] Castiglioni P, Warner D, Bensen R J, et al. Bacterial RNA chaperones confer abiotic stress tolerance in plants and improved grain yield in maize under water-limited conditions[J]. *Plant Physiology*, 2008, 147: 446–455.
- [33] 周羽, 卢翠华, 王振华, 等. 农杆菌侵染玉米萌动胚转化抗逆基因 *BcBCP1*[J]. *玉米科学*, 2011, 19(5): 52–54.
- Zhou Y, Lu C H, Wang Z H, et al. Introduction of *BcBCP1* gene mediated by *Agrobacterium tumefaciens* into germinating embryo of maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2011, 19(5): 52–54. (in Chinese)
- [34] Yang S J, Vanderbeld B, Wan J X, et al. Narrowing down the targets: towards successful genetic engineering of drought-tolerant crops[J]. *Molecular plant*, 2010, 3(3): 469–490.
- [35] Aroca R. Plant responses to drought stress[M]. From morphological to molecular features (first ed.) Springer-Verlag GmbH, Berlin Heidelberg, 2012.
- [36] Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Gene networks involved in drought stress response and tolerance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(2): 221–227.
- [37] 尹祥佳, 翁建峰, 谢传晓, 等. 玉米转基因技术研究及其应用[J]. *作物杂志*, 2010(6): 1–9.
- Yin X J, Weng J F, Xie C X, et al. The maize genetic transformation technology, current status and applications[J]. *Crops*, 2010(6): 1–9. (in Chinese)

(责任编辑:高阳)