文章编号：1005-0906(2026)01-0024-08 DOI: 10.13597/j.cnki.maize.science.20260104

转*Bar*、*dicX*基因耐除草剂玉米的创制

李 坤[1,2],安 闯[1],王云鹏[3],宋新元[3],武奉慈[3],
刘 艳[2],翁建峰[2],李新海[1,2]

(1.东北农业大学农学院,哈尔滨 150030; 2.中国农业科学院作物科学研究所,北京 100081;
3.吉林省农业科学院农业生物技术研究所,长春 130033)

摘 要：为开发新型耐除草剂玉米转化体,提高田间杂草防控效率,通过农杆菌介导玉米幼胚转化法,将含*Bar*、*dicX*和*EPSPS*基因的载体*pWEBA-dicX*转入玉米自交系CAL50幼胚中并获得转基因玉米。利用PCR和胶体金试纸条筛选阳性转基因株系,通过叶片涂抹法筛选出23个耐受1倍田间推荐中剂量浓度的草铵膦和麦草畏转基因株系,进一步针对*Bar*和*EPSPS*基因在转录和翻译水平的分子特征进行评价,为转基因耐除草剂玉米的研发提供材料和技术支撑。

关键词：玉米;遗传转化;转基因耐除草剂玉米;*Bar*基因;*dicX*基因

中图分类号：S513.035.3 **文献标识码**：A

Creation of Transgenic Herbicide-Tolerant Maize with *Bar* and *dicX* Genes

LI Kun[1,2], AN Chuang[1], WANG Yun-peng[3], SONG Xin-yuan[3], WU Feng-ci[3],
LIU Yan[2], WENG Jian-feng[2], LI Xin-hai[1,2]

(1. *Agricultural College, Northeast Agricultural University, Harbin* 150030;
2. *Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing* 100081;
3. *Institute of Agricultural Biotechnology, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun* 130033, China)

Abstract: In order to develop a new transgenic herbicide-tolerant maize and improve the control efficiency of weeds in the field, the overexpression vector *pWEBA-dicX* containing the *Bar*, *dicX* and *EPSPS* genes was introduced into young embryos of maize inbred line CAL50, yielding transgenic herbicide tolerant maize. Positive transgenic lines were identified through PCR and colloidal gold test strip, and 23 transgenic lines exhibiting resistance to the recommended medium dose concentration of Glufosinate ammonium and Dicamba were selected using the leaf coating method. Furthermore, molecular characterization of the *Bar* and *EPSPS* genes at both the transcriptional and translational levels was conducted to provide essential material and technical support for developing transgenic herbicide-tolerant maize.

Key words: Maize; Genetic transformation; Transgenic herbicide tolerant maize; *Bar* gene; *dicX* gene

玉米(*Zea mays* L.)是世界上重要的三大粮食作物之一,不仅用于生产食品和饲料,还广泛应用于工业和能源生产[1]。在我国,约有50%的玉米田受到杂草侵害[2]。杂草不仅侵占空间、抢夺养分,还传播病虫害,在生产中严重制约玉米产量[3]。因此,田间杂草控制成为亟须解决的问题。由于人工除草效率低、成本高,化学除草成为除草的主要方式[4]。在传统的作物生产中,除草剂选择有一定的限制,选择性除草剂除草效果不佳。玉米田常用除草剂多为选择性除草剂,如莠去津、烟嘧磺隆、硝磺草酮、苯唑草酮、2,4-D等[5]。广谱性除草剂可能会对作物产生药害[6]。因此,通过挖掘耐广谱除草剂基因,利用转基因等生物技术创制耐除草剂玉米品种,已成为解决草害这一问题的重要技术途径。

目前,全球转基因作物研发进展显著。国际农业生物技术应用服务组织(International Service for the Acquisition of Agribiotech Applications,ISAAA)统计,截止到2025年1月,已有46个国家批准了转基

录用日期：2025-02-27
基金项目：中国农业科学院科技创新工程项目(CAASZDRW202401)
作者简介：李 坤(1998-),男,河南周口人,硕士,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:15638069837@163.com
李新海本文通信作者。E-mail:lixinhai@caas.cn

因作物进行食用、饲用或者种植,全球获得批准的玉米转化体共有307个,其中有267个转化体含有耐除草剂性状,占比87%。作物中常用的除草剂抗性基因主要包括耐草甘膦基因、耐磺酰脲基因和耐草铵膦基因等,如*Bar*、*CP4 EPSPS*、*2,4-D*、*DMO*等基因,其配套的除草剂有草甘膦、草铵膦、ALS抑制剂类(磺酰脲、咪唑啉酮)、生长素类(2,4-D、麦草畏)等[7]。目前,国外在转基因玉米中已成功应用了*Bar*、*CP4 EPSPS*、*aad-1*、*DMO*等多个不同除草剂抗性机制的基因,研究策略也由单一基因转向多基因叠加的方向发展。我国转基因玉米研发紧随其后,研究者一方面通过对*Bar*、*CP4 EPSPS*密码子优化和基因叠加,创制出一批抗性优异的转基因耐除草剂玉米转化体;另一方面,新型基因开发与优化同步推进,研发出*cdP450*、*maroACC*等新型耐除草剂基因。草甘膦是广谱灭生性除草剂,具有低毒、无土壤残留、成本低等优点,在生产上得到广泛应用[8]。耐草甘膦基因的研发与发掘一直是主要方向,并已应用在多种作物中[9]。伴随着草甘膦的长期使用,已有多种杂草对草甘膦产生抗性[10]。研究发现,草铵膦是一种广谱高效、低毒有机磷除草剂,可以代替草甘膦用于田间杂草控制[11-12]。麦草畏是一种生长素类似物,通过破坏植物体内激素平衡,影响植物生长,最终导致杂草死亡,具有高效低毒、持效适中、除草范围广等优点[13-14]。因此,利用转基因技术在玉米中叠加不同耐除草剂基因,可以提高除草剂的适用性,延缓田间杂草产生抗性。

实验室前期从吸水链霉菌(*Streptomyces hygroscopicus*)中克隆*Bar*基因,作为耐草铵膦基因;从运动金球菌(*Croceicoccus mobilis*)中克隆出新型耐麦草畏基因,经密码子优化后命名为*dicX*,作为耐麦草畏基因。本研究采用农杆菌介导法将含有*Bar*(耐草铵膦)、*dicX*(耐麦草畏)和筛选标记*EPSPS*基因的植物三元表达载体*pWEBA-dicX*转入玉米受体材料CAL50,通过PCR、RT-qPCR、ELISA及叶片涂抹等方法筛选抗性植株,获得兼具多重耐除草剂新材料,为新型耐除草剂玉米转化体研发提供基因资源和材料支撑。

1　材料与方法

1.1　供试材料

受体自交系CAL50由中国农业科学院作物科学研究所提供,含目的基因*Bar*、*dicX*和筛选标记基因*EPSPS*的植物过表达载体*pWEBA-dicX*由吉林省农业科学院农业生物技术研究所提供。EHA105农杆菌购自上海唯地生物技术有限公司,Bar试纸条、EPSPS试纸条均购自青岛红杨树生物科技有限公司,RNA试剂盒、P520高保真酶均购自南京诺唯赞生物科技股份有限公司,ELISA酶联免疫试剂盒购自上海佑隆生物科技有限公司。保试达(18%草铵膦)由德国巴斯夫公司生产,麦草畏由山东中农联合生物科技股份有限公司生产。

1.2　实验方法

1.2.1　植物过表达载体*pWEBA-dicX*农杆菌转化

将植物过表达载体*pWEBA-dicX*转化至感受态农杆菌中,并涂布于LB固体培养基上(含壮观霉素和利福平抗性);放置于28 ℃恒温箱中黑暗培养,挑单克隆至LB液体培养基中,对菌液进行PCR、测序验证,特异性引物序列为dicX-F:5′-ATGCCGTTCGTGTACAACGCC-3′和dicX-R:5′-TTATCTGCCCCTCAGCCCGG-3′;Bar-F:5′-ATGTCCCCGGAGCGCCG-3′和Bar-R:5′-TCAAATCTCGGTGACTGGCAG-3′;EPSPS-F:5′-ATGGCGCAGATCAACAACATGG-3′和EPSPS-R:5′-TTAGGCCGCCTTCGTGTCGG-3′。

1.2.2　玉米遗传转化

采用农杆菌介导玉米幼胚转化法[15],将含有目的基因*Bar*、*dicX*和标记基因*EPSPS*的过表达载体*pWEBA-dicX*转入玉米受体自交系CAL50中,通过抗性筛选获得转基因玉米,并移栽种植于人工气候温室。

1.2.3　转基因玉米筛选

1.2.3.1　转基因玉米分子检测

取转基因玉米幼苗的叶片,用CTAB法提取DNA[16],对其进行PCR检测,筛选阳性植株。引物序列,dicX-JC-F:5′-CGTAGGCGACGTAGTTCAGG-3′,dicX-JC-R:5′-CAGTACGTCCACTCCAGCAA-3′;Bar-JC-F:5′-GCGGTCTGCACCATCGTGA-3′,Bar-JC-R:5′-CGCCTCGTGCATTCTCACG-3′;EPSPS-JC-F:5′-TTCAGCTTCAGCCCGTTCGC-3′和EPSPS-JC-R:5′-CCAGGCATCACCACCGTGA-3′。PCR程序:98 ℃ 30 s;98 ℃ 10 s,60 ℃ 5 s,72 ℃ 3 s,共35个循环;72 ℃ 1 min;12 ℃(保存)。充分研磨新鲜叶片后,加入缓冲液,使用胶体金试纸条检测Bar蛋白和EPSPS蛋白,3 min内观察试纸条检测线,筛选蛋白正常表达的转基因玉米株系。

1.2.3.2　转基因玉米抗性筛选

通过叶片涂抹法[17],筛选抗性转基因玉米株系。配制1倍推荐中剂量浓度的草铵膦和麦草畏,分别涂抹在玉米第2叶和第3叶上,7 d后观察叶片涂抹处的表型。

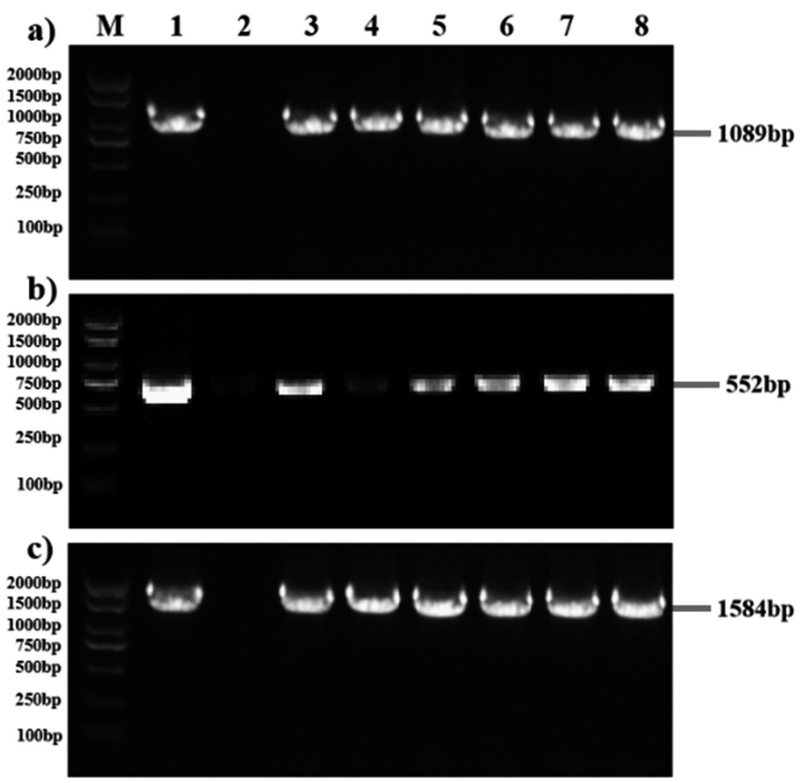
1.2.4 转基因玉米分子特征分析

取转基因玉米新鲜叶片，置于液氮中研磨成粉末，用试剂盒提取RNA(货号：RC411-01)，反转为cDNA，使用定量引物，明确每个转基因株系的基因表达量。定量引物序列，dicX-DL-F：5′-CGTAGGCGACGTAGTTCAGG-3′，dicX-DL-R：5′-CAGTACGTCCACTCCAGCAA-3′；Bar-DL-F：5′-GAGTCCACCGTCTACGTGTC-3′，Bar-DL-R：5′-CTCGTGCATTCTCACGGACG-3′；EPSPS-DL-F：5′-GCCAACCTGACCGTGGAAA-3′，EPSPS-DL-R：5′-GTCGGGTTCATCAGCACGTT-3′。提取转基因玉米叶片蛋白，通过酶联免疫反应，明确每个转基因株系的蛋白表达量。

2 结果与分析

2.1 植物过表达载体*pWEBA-dicX*农杆菌转化

将植物过表达载体*pWEBA-dicX*转化至根癌农杆菌EHA105感受态细胞中，涂布于壮观霉素和利福平抗性的LB培养基中，28 ℃暗培养，随机挑选6个单克隆，分别进行菌液PCR扩增。通过琼脂糖凝胶电泳检测PCR产物，结果表明，6个单克隆菌落的PCR条带大小均与目标片段一致(图1)，对PCR产物进行测序，结果与参考序列完全一致，表明过表达载体已成功转入农杆菌。



注：a为*dicX*基因的PCR检测；b为*Bar*基因的PCR检测；c为*EPSPS*基因的PCR检测。M为2 k Marker；1为阳性对照；2为阴性对照；3～8为农杆菌1～6。下图同

Note: a, PCR detection of the *dicX* gene; b, PCR detection of the *Bar* gene; c, PCR detection of the *EPSPS* gene. M, 2 k Marker; 1, Positive control; 2, Negative control; 3-8, Agrobacterium tumefaciens 1-6. The same below

图1 农杆菌的PCR检测

Fig.1 PCR detection of Agrobacterium tumefaciens

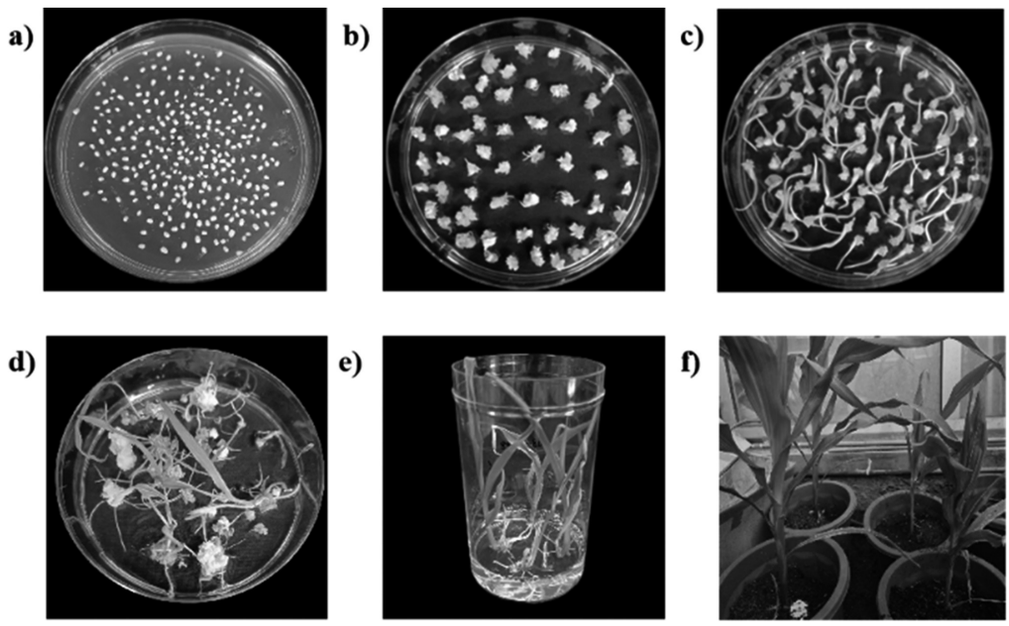
2.2 玉米遗传转化

为进一步获取转基因植株，选取农杆菌1的菌液震荡培养复苏，并将复苏菌液的OD_{600}值调为0.6左右。离心后用浸染液重新悬浮菌体，将OD_{600}值调为0.2～0.4，挑选0.8～1.2 mm大小的幼胚，通过农杆菌介导法侵染玉米幼胚。通过筛选培养获得201个愈伤组织，经恢复培养、分化培养、生根和移栽最终获得72株长势正常的转基因玉米(图2)。

2.3 转基因玉米筛选

2.3.1 转基因玉米分子检测

对获得的72株转基因玉米，进行PCR和胶体金试纸条检测，其中共有68株含有目的基因*dicX*、*Bar*和标记基因*EPSPS*，目标条带大小均符合预期，表明耐除草剂基因已成功整合至玉米基因组中(图3)。

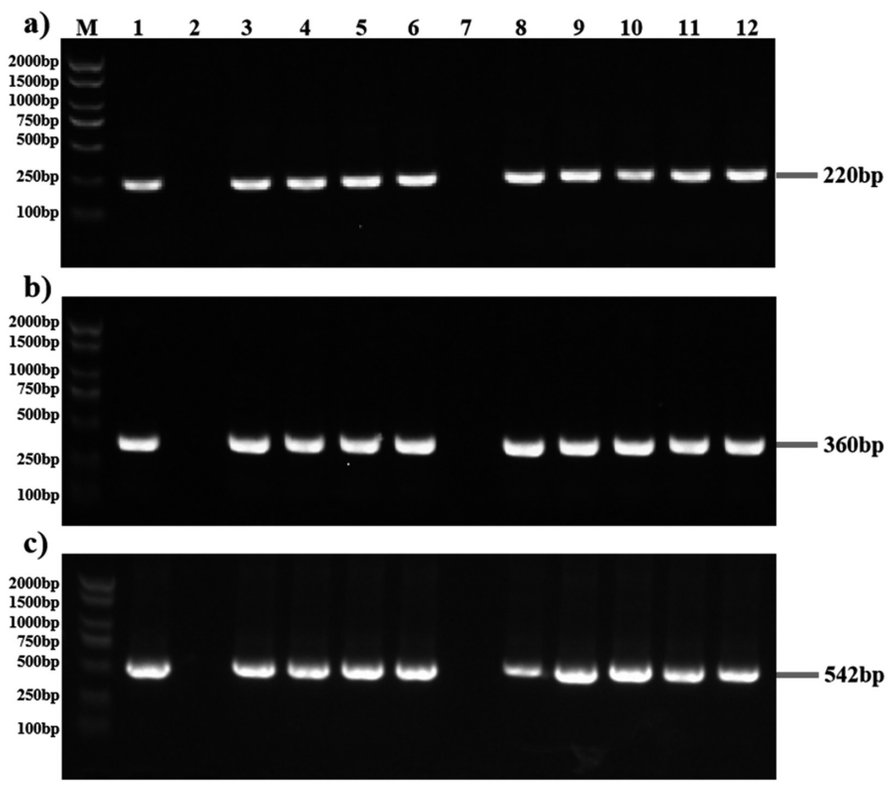


注:a为共培养;b为筛选培养;c为恢复培养;d为分化培养;e为生根培养;f为移栽温室

Note: a, Co-cultivation; b, Selection culture; c, Recovery culture; d, Differentiation culture; e, Rooting culture; f, Transplanting to greenhouse

图2　玉米幼胚的遗传转化

Fig.2　Genetic transformation of maize immature embryos



注:a为*dicX*基因的PCR检测;b为*Bar*基因的PCR检测;c为*EPSPS*基因的PCR检测。M为2 k Marker;1为阳性对照;2为阴性对照;3~12为部分转基因玉米株系

Note: a, PCR detection of the *dicX* gene; b, PCR detection of the *Bar* gene;c, PCR detection of the *EPSPS* gene. M, 2 k Marker;1, Positive control; 2, Negative control; 3-12, Some transgenic maize lines

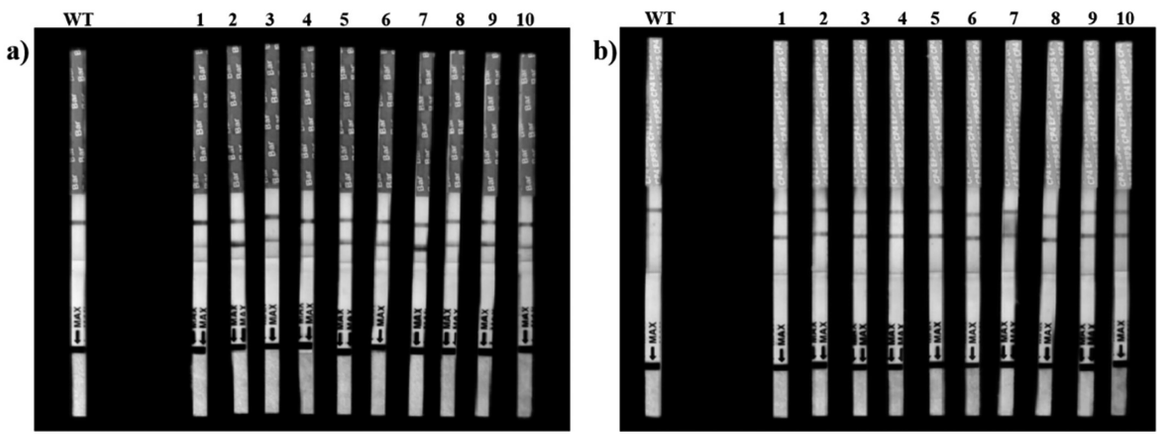
图3　转基因耐除草剂玉米的PCR检测

Fig.3　PCR detection of transgenic herbicide tolerant maize

试纸条检测结果与PCR检测结果一致，表明耐除草剂基因*Bar*和标记基因*EPSPS*在玉米中已正常表达(图4)。

2.3.2 转基因玉米抗性筛选

通过叶片涂抹法，对68株T_0代转基因植株第2片展开叶涂抹1倍推荐中剂量的草铵膦，第3片展开叶涂抹1倍推荐中剂量的麦草畏，7 d后观察叶片状态。有36株涂抹1倍推荐中剂量的草铵膦后，第2片叶无药害；55株涂抹1倍推荐中剂量的麦草畏后，第3片叶无药害(图5)。最终筛选出23个同时抗草铵膦和麦草畏的转基因玉米株系。

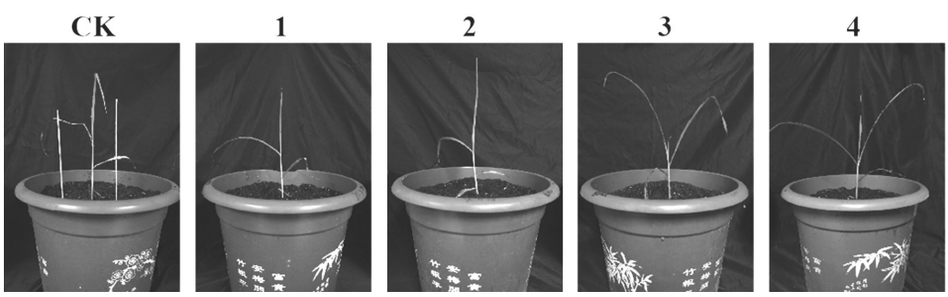


注：试纸条的上线为质控线、下线为检测线；a为Bar蛋白的胶体金试纸检测；b为EPSPS蛋白的胶体金试纸检测；WT为CAL50；1～10为部分转基因玉米株系

Note: The top line of the test strip is the quality control line, and the bottom line is the test line; a, Colloidal gold test strip detection for Bar protein; b, Colloidal gold test strip detection for EPSPS protein; WT, CAL50; 1-10, Some transgenic maize lines

图4 转基因耐除草剂玉米的胶体金试纸条检测

Fig.4 Colloidal gold test strip detection of transgenic herbicide tolerant maize



注：CK为CAL50；1～2为部分药害植株；3～4为部分抗性植株

Note: CK, CAL50; 1-2, Some herbicide-damaged plants; 3-4, Some herbicide-resistant plants

图5 T_0代转基因玉米抗性鉴定

Fig.5 Identification of resistance to T_0 generation transgenic maize

2.4 转基因玉米分子特征分析

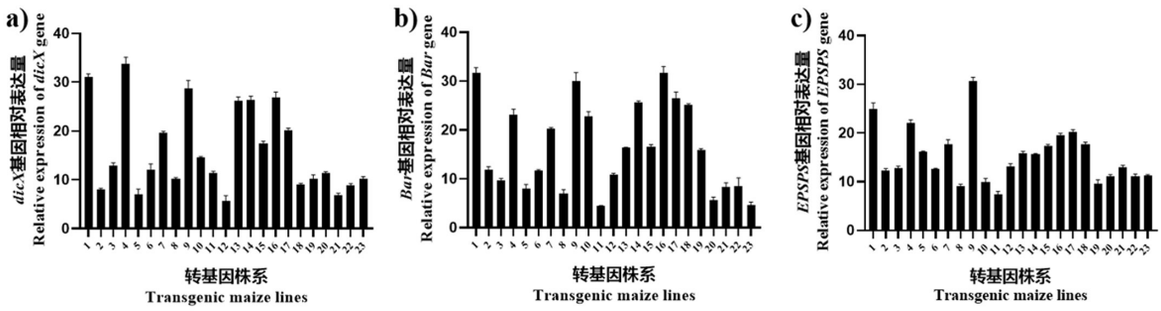
2.4.1 转基因玉米转录水平检测

为检测目的基因*dicX*、*Bar*和标记基因*EPSPS*在T_0代的转录情况，在V6时期取样提RNA，通过RT-qPCR检测表达量。23个株系中目的基因*dicX*的相对表达量在5.65～33.76，相对表达量平均值为16.02，高于相对表达量平均值的株系共有9个；目的基因*Bar*的相对表达量在4.45～31.69，相对表达量平均值为16.35，高于相对表达量平均值的株系共有11个；标记基因*EPSPS*的相对表达量在7.47～30.71，相对表达量平均值为15.26，高于相对表达量平均值的株系共有11个(图6)。

2.4.2 转基因玉米蛋白水平检测

为检测Bar蛋白和EPSPS蛋白在T_0代的表达，在V6时期取样提取蛋白，通过ELSIA检测表达量。23个株系中Bar蛋白的相对表达量在95.94～1 163.75 ng/g，相对表达量平均值为451.52 ng/g，高于相对表达量平均值的株系共有11个；EPSPS蛋白的相对表达量在519.50～3 193.40 ng/g，相对表达量平均值为1 677.38 ng/g，高于相对表达量平均值的

株系共有9个(图7)。Bar蛋白占可溶性蛋白的比重1.51～32.64 ng/mg,相对表达量平均值为14.19 ng/mg,高于相对表达量平均值的株系共有9个;EPSPS蛋白占可溶性蛋白的比重10.89～173.56 ng/mg,相对表达量平均值为56.09 ng/mg,高于相对表达量平均值的株系共有9个(图8)。

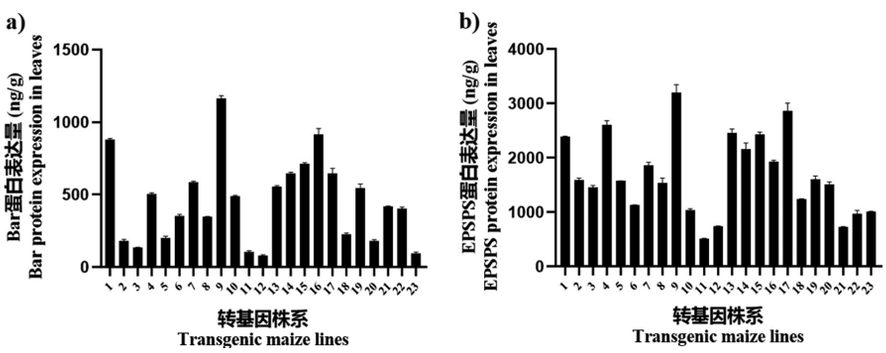


注:a为*dicX*基因表达量;b为*Bar*基因表达量;c为*EPSPS*基因表达量

Note: a, Expression level of *dicX* gene; b, Expression level of *Bar* gene; c, Expression level of *EPSPS* gene

图6　T_0代转基因玉米株系耐除草剂基因表达量检测

Fig.6　Detection of the expression levels of herbicide tolerant genes in T_0 transgenic maize lines

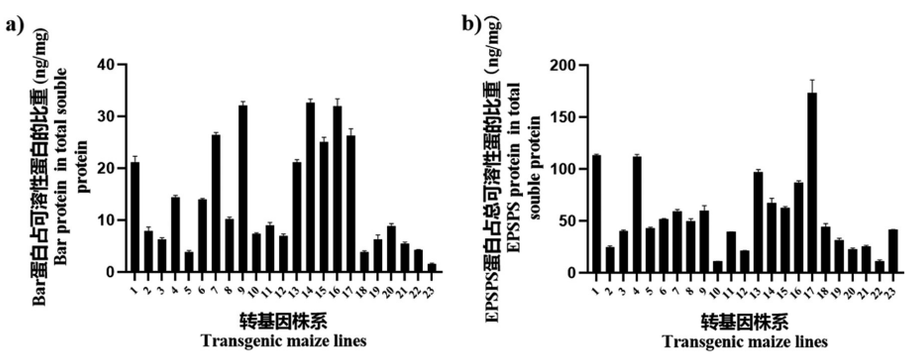


注:a为Bar蛋白表达量;b为EPSPS蛋白表达量

Note: a, Expression level of Bar protein; b, Expression level of EPSPS protein

图7　T_0代转基因玉米耐除草剂基因蛋白表达量

Fig.7　Protein expression levels of herbicide tolerant genes in T_0 transgenic maize



注:a为Bar蛋白占总可溶性蛋白的比重;b为EPSPS蛋白占总可溶性蛋白的比重

Note: a, Proportion of Bar protein in total soluble proteins; b, Proportion of EPSPS protein in total soluble proteins

图8　T_0代转基因玉米表达蛋白占总可溶性蛋白的比重

Fig.8　Proportion of expressed proteins in total soluble proteins of T_0 transgenic maize

3　结论与讨论

由于作物耕作制度和种植结构的调整,导致杂草群落演替替加剧,杂草种群防控难度凸显,对目前的杂草治理技术体系提出挑战,同时新作用靶标除草剂的研发进入瓶颈时期[18-19]。研究现有除草剂的抗

性基因成为解决这一问题的重要途径。

草铵膦对细菌和植物的谷氨酰胺合成酶(GS)有抑制作用,使细胞内氮代谢紊乱,抑制光合作用,使跨膜pH值梯度减少,从而整株植物死亡[20]。抗草铵膦基因主要有两种,一是使草铵膦乙酰化的*Bar*和*PAT*基因;二是谷氨酰胺合成酶(GS)活性受到抑制时,通过提高氨同化利用效率,缓解草铵膦对植物体毒性的谷氨酸脱氢酶基因(*GDHA*)[21]。麦草畏抗性基因主要是麦草畏单加氧酶基因(*DMO*),可催化麦草畏生成无除草剂活性的3,6-二氯水杨酸[22]。研究人员前期研究主要以单一耐除草剂基因或与抗虫基因创制复合性状转基因玉米为主,如转基因玉米T25、GA21、DLL259(B16)等[23]。单一除草剂的使用必然会导致杂草产生抗性,研究人员通过叠加不同除草剂抗性基因及挖掘新型耐除草剂基因,以此达到延缓杂草产生抗性的目的。孟山都公司研发出耐多种除草剂转基因玉米MON87419和MON87429。谢树章等研发出可耐受4倍推荐中剂量浓度的草铵膦和草甘膦的转基因耐除草剂玉米CM8401[24]。Li等创制出含有*GR79-EPSPS*和*GAT*基因的转基因耐除草剂玉米GG2,可耐受4倍田间推荐中剂量浓度的草甘膦。国内种子公司也研发出一系列抗性优异的转基因玉米,DBN9858可耐受标签推荐中剂量4倍的草甘膦和草铵膦;CX-1可耐受标签推荐中剂量4倍的草甘膦、二甲四氯和烟嘧磺隆。

本研究采取多基因策略,以*EPSPS*基因为标记基因用于遗传转化筛选抗性愈伤组织,以*Bar*基因和不同于*DMO*基因的新型耐麦草畏基因*dicX*为目的基因获得转基因耐除草剂玉米。利用基因叠加策略不仅可通过除草剂替换使用延缓杂草产生抗性,还能够通过不同除草剂组合使用,进一步延缓杂草产生抗性。正如长期大规模种植转基因*Bt*作物,导致害虫产生Bt抗性,这将影响转基因抗虫玉米的可持续应用[25]。“高剂量/庇护所”策略在延缓害虫对*Bt*作物产生抗性具有重要作用[26]。随着机械化的发展,人工除草成本的加剧,转基因耐除草剂玉米可作为“高剂量/庇护所”非抗虫转基因玉米,同时兼顾害虫防治和杂草防控。

本研究通过农杆菌介导法获得201个抗性愈伤组织,经植物组织培养获得72个转基因株系。利用PCR和胶体金试纸条检测,筛选出68个含有目的基因*Bar*、*dicX*和标记基因*EPSPS*的转基因株系。采用叶片涂抹法,以1倍中剂量浓度草铵膦和麦草畏处理,筛选出23个耐除草剂株系。对23个耐除草剂株系进行分子特征检测,目的基因*dicX*相对表达量高于相对表达量平均值16.19的株系共有9个;目的基因*Bar*相对表达量高于相对表达量平均值16.51的株系共有11个;标记基因*EPSPS*相对表达量高于相对表达量平均值15.27的株系共有11个。Bar蛋白的相对表达量高于相对表达量平均值451.52 ng/g的株系共有11个;EPSPS蛋白的相对表达量高于相对表达量平均值1 677.38 ng/g的株系共有9个。Bar蛋白占可溶性蛋白的平均相对表达量高于相对表达量平均值14.19 ng/mg的株系共有9个;EPSPS蛋白占可溶性蛋白的相对表达量高于占可溶性蛋白56.09 ng/mg的株系共有9个。最终筛选出9个相对表达量较高的转基因玉米株系,为耐除草剂玉米转化体的研发提供材料和技术支撑。

参考文献:

[1] 段灿星,王晓鸣,宋凤景,等 . 玉米抗穗腐病研究进展[J] . 中国农业科学,2015,48(11):2152-2164 .
DUAN C X, WANG X M, SONG F J, et al. Advances in research on maize resistance to ear rot[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48 (11): 2152-2164. (in Chinese)

[2] LI X J. Main problems and management strategies of weeds in agricultural fields in China in recent years[J]. Plant Protection, 2018, 44 (5): 77-84.

[3] LEONARD P, GIANESSI, NATHAN P. The value of herbicides in U.S crop production[J]. Weed Technology, 2007, 21(2): 559-566.

[4] LI S, LI P, LI X, et al. In maize, co-expression of *GAT* and *GR79-EPSPS* provides high glyphosate resistance, along with low glyphosate residues[J]. Abiotech, 2023, 4(4): 277-290.

[5] 王明思,于朋,潘双喜,等 . 玉米田常用除草剂对苘麻室内除草活性研究[J] . 玉米科学,2022,30(5):156-162 .
WANG M S, YU P, PAN S X, et al. Herbicidal activity of some herbicides to velvetleaf (Abutilon theophrasti) of maize field in greenhouse [J]. Journal of Maize Sciences, 2022, 30(5): 156-162. (in Chinese)

[6] 陈乐 . 麦草畏脱甲基酶Dmt50的催化机理及其在抗除草剂转基因工程中的应用潜力[D] . 南京:南京农业大学,2020 .

[7] 项星淳,芊鑫鑫,符晶晶,等 . 抗除草剂基因及其在作物中的应用研究进展[J] . 植物生理学报,2024,60(7):1068-1078 .
XIANG X C, YU X X, FU J J, et al. Progress in the study of herbicide-resistant genes and their application in crops[J]. Plant Physiology Journal, 2024, 60(7): 1068-1078. (in Chinese)

[8] 陈世国,强胜,毛婵娟 . 草甘膦作用机制和抗性研究进展[J] . 植物保护,2017,43(2):17-24 .
CHEN S G, QIANG S, MAO C J. Mechanism of action of glyphosate and research advances in glyphosate resistance[J]. Plant Protection, 2017, 43(2): 17-24. (in Chinese)

[9] 李香菊 . 我国耐除草剂转基因作物研发与产业化应用前景[J] . 植物保护,2023,49(5):316-324 .
LI X J. Development of herbicide tolerant crops and their commercialization in China[J]. Plant Protection, 2023, 49(5): 316-324. (in Chinese)

[10] HEAP I, DUKE S O. Overview of glyphosate resistant weeds world-

wide[J]. Pest Management Science, 2018, 74(5): 1040-1049.

[11] 岳润清，李文兰，孟昭东．转基因抗虫耐除草剂玉米自交系LG11的获得及抗性分析[J]．作物学报，2024，50(1)：89-99．
YUE R Q, LI W L, MENG Z D. Acquisition and resistance analysis of transgenic maize inbred line LG11 with insect and herbicide resistance[J]. Acta Agronomica Sinica, 2024, 50(1): 89-99. (in Chinese)

[12] 谢彦博，谭喜昌，邢珍娟，等．转基因耐除草剂玉米ZZM030对草铵膦、草甘膦及非靶标除草剂的耐受性评价[J]．玉米科学，2021，29(4)：51-55．
XIE Y B, TAN X C, XING Z J, et al. Tolerance evaluation of transgenic corn ZZM030 to glufosinate,glyphosate and non-target herbicides[J]. Journal of Maize Sciences, 2021, 29(4): 51-55. (in Chinese)

[13] 李娜，彭乾，何健，等．麦草畏降解菌株Sphingobium sp. Dca-5的分离、鉴定及降解特性[J]．应用与环境生物学报，2019，25(4)：943-949．
LI N, PENG Q, HE J, et al. Isolation, identification, and degradation characteristics of a dicambadegrading bacterium Sphingobium sp. Dca-5[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2019, 25(4): 943-949. (in Chinese)

[14] 张莹莹，赵团结，孔杰杰．抗麦草畏转基因大豆研发与利用[J]．大豆科技，2019(4)：44-48．
ZHANG Y Y, ZHAO T J, KONG J J. Status of development and utilization of genetically modified soybean with dicamba resistance[J]. Soybean Science Technology, 2019(4): 44-48. (in Chinese)

[15] 刘艳．农杆菌介导的玉米遗传转化技术的优化[D]．北京：中国农业大学，2018．

[16] 李敏．一种转基因抗虫耐除草剂玉米的分子特征和功能评价[D]．杨陵：西北农林科技大学，2023．

[17] 彭海霞，汪世娟，辛转霞，等．一种低成本、高效、操作简便的转基因植株鉴定方法[J]．生物技术进展，2024，14(6)：1016-1023．
PENG H X, WANG S J, XIN Z X, et al. A low-cost, efficient and easy-to-operate method for transgenic plant identification[J]. Current Biotechnology, 2024, 14(6): 1016-1023. (in Chinese)

[18] 李香菊．近年我国农田杂草防控中的突出问题与治理对策[J]．植物保护，2018，44(5)：77-84．
LI X J. Main problems and management strategies of weeds in agricultural fields in China in recent years[J]. Plant Protection, 2018, 44(5): 77-84. (in Chinese)

[19] 李香菊．我国转基因耐除草剂作物研发与应用[J]．现代农药，2023，22(1)：5-10．
LI X J. The development and application of genetically modified herbicide-tolerant crops in China[J]. Modern Agrochemicals, 2023, 22(1): 5-10. (in Chinese)

[20] KRENCHINSKI F H, CARBONARI C A, CESCO V J, et al. Glufosinate resistance level is proportional to phosphinothricin acetyltransferase gene expression in glufosinate-resistant maize[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2018, 66(48): 12641-12650.

[21] 吴潞梅，覃萍，闫彤，等．抗草铵膦除草剂转基因油菜新种质的创制及鉴定[J]．植物遗传资源学报，2022，23(6)：1696-1708．
WU L M, QIN P, YAN T, et al. Development and identification of transgenic rapeseed resistant to herbicide glufosinate[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(6): 1696-1708. (in Chinese)

[22] CAO M, SATO S J, BEHRENS M, et al. Genetic engineering of maize(*Zea mays*) for high-level tolerance to treatment with the herbicide dicamba[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2011, 59(11): 5830-5834.

[23] 黎裕，王天宇．玉米转基因技术研发与应用现状及展望[J]．玉米科学，2018，26(2)：1-15．
LI Y, WANG T Y. Germplasm enhancement in maize: advances and prospects[J]. Journal of Maize Sciences, 2018, 26(2): 1-15. (in Chinese)

[24] 谢树章，翁建峰，韩垚，等．耐除草剂转基因玉米CM8401的获得及功能性状鉴定[J]．玉米科学，2023，31(5)：42-48．
XIE S Z,WENG J F, HAN Y, et al. Acquisition and functional characterization of transgenic herbicide resistance maize CM8401[J]. Journal of Maize Sciences, 2023, 31(5): 42-48. (in Chinese)

[25] 王奎，王泽宇，束长龙，等．害虫对Bt杀虫蛋白抗性相关受体蛋白互作网络分析[J]．植物保护学报，2021，48(6)：1411-1421．
WANG K, WANG Z Y, SHU C L, et al. Network analysis of proteins interacting with receptors related to resistance to Bacillus thuringiensis pesticidal proteins[J]. Journal of Plant Protection, 2021, 48(6): 1411-1421. (in Chinese)

[26] 王丽丽，陈敏，李凌云，等．转基因抗虫玉米庇护种植策略对害虫种群及玉米产量的影响[J]．玉米科学，2024，32(10)：33-39．
WANG L L, CHEN M, LI L Y, et al. Effects of *Bt* maize on target pests and the yield[J]. Journal of Maize Sciences, 2024, 32(10): 33-39. (in Chinese)

(责任编辑：李万良)