

网络出版时间:2015-06-10 08:40 DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2015.07.004
网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20150610.0840.004.html

玉米单倍体诱导系 JS6-2 诱导效果的研究

杨 巍¹,任雪娇¹,崔学宇¹,慈佳宾¹,任启彪²,杨伟光¹,吴春胜¹

(1 吉林农业大学 农学院,吉林 长春 130118;2 吉林省种子管理总站,吉林 长春 130062)

【摘要】【目的】探讨玉米单倍体诱导系 JS6-2 对不同基础材料、不同授粉时期和果穗不同部位的诱导效果,为玉米单倍体育种技术的应用提供理论依据。【方法】以玉米单倍体诱导系 JS6-2 为诱导材料,Stock6 和农大高诱 1 号为对照,对不同基础材料进行了杂交诱导,同时比较了不同授粉时期、不同果穗部位对单倍体诱导率的影响。【结果】JS6-2 对自交系及杂交种均具有诱导产生单倍体的能力,对自交系诱导中,JS6-2 单倍体诱导率(8.29%)明显高于农大高诱 1 号(1.70%)和 Stock6(0.66%);对杂交种诱导中,JS6-2 单倍体诱导率(8.22%)同样明显高于其他 2 个诱导系(1.35%和 0.76%)。JS6-2 杂交诱导单倍体最佳时期为雌穗吐丝后 3~8 d;果穗顶部的单倍体诱导率(6.87%)高于底部(5.61%)。【结论】玉米单倍体诱导系 JS6-2 的诱导效果明显好于农大高诱 1 号和 Stock6;Reid、No Reid 材料以及 Reid×DOM 和 No Reid×DOM 杂优模式材料的单倍体诱导率高;田间杂交诱导时,建议在雌穗吐丝 3~5 d 整齐剪断花丝进行杂交诱导,单倍体诱导效果好。

【关键词】 玉米;单倍体诱导系;诱导效果

【中图分类号】 S335.4;S513.035.2 **【文献标志码】** A **【文章编号】** 1671-9387(2015)07-0089-06

Induced rate of maize haploid inducer JS6-2

YANG Wei¹,REN Xue-jiao¹,CUI Xue-yu¹,CI Jia-bin¹,REN Qi-biao²,
YANG Wei-guang¹,WU Chun-sheng¹

(1 College of Agronomy, Jilin Agriculture University, Changchun, Jilin 130118, China;

2 Jilin Seed Administration Station, Changchun, Jilin 130062, China)

Abstract: 【Objective】 Induction effects of maize haploid inducer JS6-2 with different germplasms, artificial pollination times and sites were studied to improve maize haploid breeding. 【Method】 Using JS6-2 as inducing line and Stock6 and Cau ho 1 as control, induction rates between inbred lines and hybrids with different artificial pollination times and sites of ear were compared. 【Result】 JS6-2 had the ability of inducing inbred lines and hybrids. The induction rates of JS6-2 for inbred lines and hybrids were higher than Cau ho 1 and Stock6. The average induction rates for inbred lines were 8.29%, 1.70% and 0.66%, while those for hybrids were 8.22%, 1.35% and 0.76%, respectively. 【Conclusion】 JS6-2 was much more efficient than Cau ho 1 and Stock6 in induction of inbred and hybrid lines. Reid, No Reid, Reid×DOM, and No Reid×DOM had high induction rates. Optimal artificial pollination period for inducer JS6-2 was 3-5 d after silking at top site of ear.

Key words: maize; haploid induce lines; effect of induction

〔收稿日期〕 2014-11-11

〔基金项目〕 吉林农业大学科研启动基金项目(201204);国家“863 计划”项目(2011AA10A103);农业部 948 项目(2011-G1-21);国家农转资金项目(2014GB2B100006);吉林省现代农业产业技术体系项目(2013001J-1);国家转基因重大专项(2014ZX800305B);国家科技支撑计划项目(2014BAD01B01)

〔作者简介〕 杨 巍(1981-),男,吉林白山人,助理研究员,博士,主要从事玉米遗传育种及作物栽培研究。
E-mail:davidyoung588@126.com

〔通信作者〕 杨伟光(1960-),男,吉林梨树人,教授,博士生导师,主要从事玉米遗传育种研究。E-mail:ywng789@126.com

玉米单倍体育种(Haploid Breeding)技术是传统育种技术的革命,与分子育种技术、转基因技术形成了现代玉米育种技术的新体系^[1-4]。国内外各大公司、科研院所和高等院校相继开展了玉米单倍体育种,以加速培育玉米优良自交系、育成新品种步伐,并应用于玉米育种实践^[5]。然而玉米单倍体育种受两个因素限制:一是难以获得足够数量的单倍体,即单倍体诱导率低,Stock6 仅为 3%^[6-9];二是单倍体二倍化困难,即加倍率低,单倍体植株的自然加倍率仅在 0.4%~1.2%^[10]。玉米单倍体诱导效率的提高可以大大提升单倍体育种的效率,同时可以节约育种成本^[11-12]。因此,如何提高单倍体诱导效率一直是人们探索的重要课题。研究表明,单倍体诱导率的高低与不同基础材料及杂交组合的双亲有关;同一父本诱导系对不同母本杂交诱导产生的单倍体频率均存在着显著差异^[6,9]。本研究以自选单

倍体诱导系 JS6-2 为父本,Stock6 和农大高诱 1 号为对照,研究诱导系 JS6-2 对玉米不同母本基因型材料、不同授粉时期、果穗不同部位的诱导效果,以期为玉米单倍体育种奠定基础。

1 材料与方法

供试材料为吉林农业大学 2007 年以 Stock6/吉高诱 3 为基础材料,采取南北穿梭育种,于 2010 年育成的诱导率高、遗传标记明显的高频率单倍体诱导系 JS6-2。Stock6 和农大高诱 1 号(Cau ho 1)为外引诱导系。本试验共进行如下 3 方面处理。

1.1 不同母本基础材料对单倍体诱导率的影响

用于诱导的基础材料包括自交系和杂交种 2 种,其中,10 个骨干自交系为 2011 年由中国东北春玉米区选择,10 个杂交组合为 10 个自交系以不同杂种优势模式组配而成(表 1)。

表 1 供试母本材料

Table 1 Maternal materials

基础材料 Foundation material	所属类群 Germplasm	基础材料 Foundation material	所属类群 Germplasm
郑 58 Zheng 58	Reid	郑 58×PH6WC Zheng 58×PH6WC	Reid×Reid
PH6WC	Reid	郑 58×PHGJ4 Zheng 58×PHGJ4	Reid×Reid
PHGJ4	Reid	PHGJ4×PH4CV	Reid×No Reid
昌 7-2 Chang 7-2	DOM	PHGJ4×丹 340 PHGJ4×Dan 340	Reid×DOM
吉 853 Ji 853	DOM	PH6WC×S122	Reid×DOM
S122	DOM	PH4CV×PHB1M	No Reid×No Reid
丹 340 Dan 340	DOM	PH4CV×Mo17	No Reid×No Reid
PHB1M	No Reid	PHB1M×丹 340 PHB1M×Dan 340	No Reid×DOM
PH4CV	No Reid	PHB1M×S122	No Reid×DOM
Mo17	No Reid	S122×昌 7-2 S122×Chang 7-2	DOM×DOM

注:DOM 为旅大红骨群+塘四平头群。表 2 同。

Note:DOM stands for Lüda Red Cob and Tangsipingtou germplasms. The same for table 2.

2012 年夏,于吉林农业大学种子工程玉米育种基地,以基础材料为母本,JS6-2、Stock6、农大高诱 1 号为父本,于母本吐丝后 3~4 d 后进行杂交诱导。每个基础材料 10~20 穗,收获后挑选无色胚芽尖、紫色粒顶的籽粒为准单倍体。2012 年冬,于吉林农业大学海南育种基地,结合植株标记进行进一步的田间鉴定。依据田间鉴定结果统计单倍体诱导率。单倍体诱导率=(准单倍体粒数/杂交总粒数)×100%。

1.2 不同授粉时期对单倍体诱导率的影响

2012 年和 2013 年,于吉林农业大学海南育种基地,以郑单 958、吉农玉 833、农华 101、吉农玉 719 为母本,父本诱导系为 JS6-2,选择不同授粉时期进行授粉。根据母本雌穗吐丝后的时间进行授粉时期

的划分:剪开苞叶授粉定义为 0 d,刚吐丝时定义为 1 d,依次往后记录吐丝后的时间。具体分为以下 3 个处理:早期授粉 0~2 d,中期授粉 3~5 d,晚期授粉 6~8 d。单倍体统计与鉴定同 1.1 节。

1.3 不同果穗部位单倍体诱导率的差异

2012 年冬,选用 5 个杂交种郑单 958、先玉 335、利民 33、农华 101、吉农玉 833,种植于吉林农业大学海南三亚育种基地,其遗传基础见表 2。以诱导系 JS6-2 为父本,杂交诱导各杂交种 30 穗。收获后选择结实性好的果穗,按底部(约为果穗长度的 1/2)和顶部(同上)分开脱粒。脱粒后根据籽粒遗传标记进行单倍体的初步鉴定。2013 年夏,在吉林长春对单倍体进行进一步的种植鉴定,具体鉴定方法同 1.1 节。

表 2 供试材料的遗传基础
Table 2 Germplasms of cultivars

品种 Cultivar	血缘 Germplasm	优势模式 Cross mode
郑单 958 Zhengdan 958	郑 58×昌 7-2 Zheng 58×Chang 7-2	Reid×DOM
先玉 335 Xianyu 335	PH6WC×PH4CV	Reid×No Reid
利民 33 Limin 33	L201×L269	Reid×No Reid
吉农玉 833 Jinongyu 833	J1255×昌 7-2 J1255×Chang 7-2	Reid×DOM
农华 101 Nonghua 101	NH60×S121	Reid×DOM

2 结果与分析

2.1 单倍体诱导系 JS6-2 对不同玉米基础材料的诱导效果

2.1.1 诱导系 JS6-2 对不同自交系的诱导效果

诱导系 JS6-2、Stock6 和农大高诱 1 号对不同玉米自交系的诱导效果见表 3。由表 3 可知,诱导系

JS6-2、Stock6 和农大高诱 1 号对玉米自交系均具有产生孤雌生殖单倍体的能力,其中 JS6-2 的平均单倍体诱导率为 8.29%,农大高诱 1 号的平均单倍体诱导率为 1.70%,Stock6 的平均单倍体诱导率最低,为 0.66%。JS6-2 的单倍体诱导率极显著高于其他 2 个诱导系,而农大高诱 1 号与 Stock6 的单倍体诱导率无显著差异。

表 3 单倍体诱导系 JS6-2 对不同玉米自交系的诱导效果

Table 3 Induction effects of haploid inducer JS6-2 for inbred lines

材料名称 Inbred line	JS6-2			Stock6			农大高诱 1 号 Cau ho 1		
	总粒数 Total kernels	单倍体粒数 Haploid kernels	单倍体诱导率/% Haploid inducing rate	总粒数 Total kernels	单倍体粒数 Haploid kernels	单倍体诱导率/% Haploid inducing rate	总粒数 Total kernels	单倍体粒数 Haploid kernels	单倍体诱导率/% Haploid inducing rate
郑 58 Zheng 58	1 103	104	9.43	1 223	20	1.64	1 002	32	3.19
PH6WC	1 255	117	9.32	1 320	12	0.91	1 455	36	2.47
PHGJ4	906	71	7.84	1 359	3	0.22	1 230	19	1.54
昌 7-2 Chang 7-2	664	45	6.78	798	12	1.50	562	8	1.42
吉 853 Ji 853	1 001	57	5.69	669	0	0	463	0	0
S122	677	47	6.94	786	0	0	780	3	0.38
丹 340 Dan 340	367	31	8.45	523	7	1.34	998	10	1.00
PHB1M	1 441	133	9.23	1 161	1	0.09	1 023	28	2.74
PH4CV	1 106	109	9.86	968	3	0.31	1 132	36	3.18
Mo17	951	89	9.36	897	5	0.56	903	10	1.11
均值 Average			8.29 A			0.66 B			1.70 B

注:不同大写字母表示 0.01 水平下差异极显著,不同小写字母表示 0.05 水平下差异显著。下表同。

Note: Capital letters stand for significant difference at 0.01 level, while small letters stand for significant difference at 0.05 level. The same below.

不同母本基础材料的单倍体诱导率存在显著差异。JS6-2 对自交系材料诱导中,PH4CV 的单倍体诱导率最高,为 9.86%,吉 853 的单倍体诱导率最低,为 5.69%,变异幅度 4.17%。Stock6 对自交系材料诱导中,郑 58 的单倍体诱导率最高,达到 1.64%,吉 853、S122 的单倍体诱导率最低,为 0,变异幅度 1.64%。农大高诱 1 号对自交系材料诱导中,郑 58 和 PH4CV 的单倍体诱导率较高,达到 3.19%和 3.18%,吉 853 的单倍体诱导率最低,为 0,变异幅度 3.19%。

2.1.2 诱导系 JS6-2 对不同杂交组合的诱导效果

单倍体诱导系 JS6-2、Stock6 和农大高诱 1 号对不同杂交组合的诱导效果见表 4。由表 4 可知,3 个

诱导系中对杂交组合的平均单倍体诱导率同样以 JS6-2 最高,为 8.22%;其次是农大高诱 1 号,为 1.35%;Stock6 最低,为 0.76%。JS6-2 的单倍体诱导率同样极显著高于其他 2 个诱导系,其他 2 个诱导系的单倍体诱导率无显著差异。

JS6-2 对不同杂交材料诱导中,PH6WC×S122、PH4CV×PHB1M、PHB1M×丹 340 的单倍体诱导率较高,分别为 10.13%、9.93%和 9.79%,PHGJ4×丹 340 最低,单倍体诱导率为 4.97%,变异幅度 5.16%。Stock6 单倍体诱导率最高的组合为 PHB1M×丹 340,诱导率 1.33%,最低的 PHB1M×S122,诱导率 0,变异幅度 1.33%。农大高诱 1 号单倍体诱导率最高的组合为 PHB1M×丹

340, 诱导率 2.71%, 最低的组合为 PHB1M×S122, 诱导率 0.81%, 变异幅度 1.90%。

综上所述, 单倍体诱导系 JS6-2 对母本基础材料的诱导率极显著高于其他 2 个诱导系。不同基础材料存在差异, 自交系中, Reid、No Reid 材料诱导

率高, 而 DOM 则低; 杂交种中, Reid×DOM、No Reid×DOM 以及 Reid、No Reid 群内诱导率高, 而 DOM 则低。因此, 选用适当基础材料对提高单倍体诱导率有一定作用。

表 4 单倍体诱导系 JS6-2 对不同玉米杂交组合的诱导效果

Table 4 Induction effects of haploid inducer JS6-2 for different cross combinations

杂交组合 Cross combination	JS6-2			Stock6			农大高诱 1 号 Cau ho 1		
	总粒数 Total kernels	单倍体 粒数 Haploid kernels	单倍体 诱导率/% Haploid inducing rate	总粒数 Total kernels	单倍体 粒数 Haploid kernels	单倍体 诱导率/% Haploid inducing rate	总粒数 Total kernels	单倍体 粒数 Haploid kernels	单倍体 诱导率/% Haploid inducing rate
郑 58×PH6WC Zheng 58×PH6WC	2 733	227	8.31	1 992	10	0.50	1 755	15	0.85
郑 58×PHGJ4 Zheng 58×PHGJ4	1 108	100	9.03	1 798	22	1.22	1 602	19	1.19
PHGJ4×PH4CV	578	39	6.75	1 566	5	0.32	1 220	13	1.07
PHGJ4×丹 340 PHGJ4×Dan 340	1 228	61	4.97	1 363	9	0.66	975	15	1.54
PH6WC×S122	691	70	10.13	2 001	15	0.75	1 261	21	1.67
PH4CV×PHB1M	1 904	189	9.93	1 988	18	0.91	1 222	19	1.55
PH4CV×Mo17	877	74	8.44	1 331	16	1.20	1 021	13	1.27
PHB1M×丹 340 PHB1M×Dan 340	1 011	99	9.79	980	13	1.33	922	25	2.71
PHB1M×S122	780	56	7.18	1 320	0	0	1 110	9	0.81
S122×昌 7-2 S122×Chang 7-2	507	39	7.69	1 460	11	0.75	1 132	10	0.88
均值 Average			8.22 A			0.76 B			1.35 B

2.2 不同授粉时期对单倍体诱导率的影响

不同授粉时期 JS6-2 对不同材料单倍体诱导率的影响结果见表 5。由表 5 可以看出, 不同授粉时期 JS6-2 杂交诱导单倍体以雌穗吐丝后 3~5 d、6~8 d 的单倍体诱导率较高, 分别为 8.56% 和 8.75%, 极显著高于 0~2 d 的单倍体诱导率(5.19%)。说

明 JS6-2 杂交诱导单倍体最佳时期为雌穗吐丝后 3~8 d。此时雌穗花丝基本全部吐出, 便于整齐剪断进行杂交。由于雌穗吐丝 3~5 d 单倍体结实率较 6~8 d 高, 推荐雌穗吐丝 3~5 d 进行杂交诱导。不同品种(杂交组合)在不同杂交诱导授粉时期诱导率没有显著差异。

表 5 不同授粉时期对单倍体诱导系 JS6-2 诱导率的影响

Table 5 Effect of haploid inducer JS6-2 on induction rates for artificial pollination periods

授粉时期/d Pollination period	郑单 958 Zhengdan 958	吉农玉 833 Jinongyu 833	农华 101 Nonghua 101	吉农玉 719 Jinongyu 719	均值 Average
0~2	5.10	5.22	5.31	5.15	5.19 B
3~5	8.45	7.94	8.53	9.31	8.56 A
6~8	7.67	9.54	8.51	9.29	8.75 A
均值 Average	7.07 a	7.57 a	7.45 a	7.92 a	7.50

2.3 果穗不同部位对单倍体诱导率的影响

由表 6 可知, 郑单 958、先玉 335 和吉农玉 833 等 3 个杂交种果穗顶部的单倍体诱导率均明显高于底部, 其中郑单 958 果穗顶部和底部的单倍体诱导率分别为 7.93% 和 5.45%, 先玉 335 果穗顶部和底部的单倍体诱导率分别为 8.05% 和 5.31%, 吉农玉 833 果穗顶部和底部的单倍体诱导率分别为 8.31% 和 6.15%。而利民 33 和农华 101 果穗顶部的单倍体诱导率低于底部, 其中利民 33 果穗顶部和底部的

单倍体诱导率分别为 4.80% 和 5.02%, 农华 101 果穗顶部和底部的单倍体诱导率分别为 5.72% 和 6.11%; 但底部与顶部的单倍体诱导率相差不大。综合 5 个品种果穗顶部与底部来看, 果穗顶部的单倍体诱导率(6.87%)高于底部(5.61%)。

综合整个果穗平均单倍体诱导率同样发现, 不同品种(不同基础材料)的单倍体诱导率存在差异。本研究中吉农玉 833 最高, 为 7.23%, 利民 33 最低, 为 4.91%, 差异显著。前者杂优模式是 Reid×

DOM,后者杂优模式是 Reid×No Reid。

表 6 果穗顶部和底部对单倍体诱导率的影响

Table 6 Effect of sites of ear on haploid induction rates

品种 Cultivar	部位 Site	总粒数 Total kernels	单倍体粒数 Haploid kernels	单倍体诱导率/% Haploid inducing rate	平均单倍体诱导率/% Average haploid inducing rate
郑单 958 Zhengdan 958	顶部 Top	3 340	265	7.93	6.69 a
	底部 Bottom	3 029	165	5.45	
先玉 335 Xianyu 335	顶部 Top	2 647	213	8.05	6.68 a
	底部 Bottom	2 940	156	5.31	
利民 33 Limin 33	顶部 Top	3 938	189	4.80	4.91 c
	底部 Bottom	3 945	198	5.02	
吉农玉 833 Jinongyu 833	顶部 Top	3 189	265	8.31	7.23 a
	底部 Bottom	2 535	156	6.15	
农华 101 Nonghua 101	顶部 Top	2 711	155	5.72	5.91 b
	底部 Bottom	2 620	160	6.11	
合计 Summation	顶部 Top	15 825	1 087	6.87	6.22
	底部 Bottom	12 449	675	5.61	

3 讨 论

3.1 单倍体诱导系 JS6-2 的诱导效果

自 1956 年 Coe 育成单倍体诱导系 Stock6, Chang 提出玉米单倍体育种的流程之后,国内外育种单位与机构相继开展了玉米单倍体育种工作。如杜邦先锋、孟山都等国际公司已经大规模运用,实现了“工厂化”,但在主要技术上存在严重缺陷,其中,单倍体诱导率及加倍率低是限制玉米单倍体育种的瓶颈。

2010 年吉林农业大学对 Stock6 进行了遗传改良,从中选育出新的单倍体诱导系 JS6-2。本研究在 2012 年至 2013 年,以玉米单倍体诱导系 JS6-2 为材料,Stock6 和农大高诱 1 号为对照,研究了诱导系 JS6-2 对不同基因型材料的诱导效果,结果表明,JS6-2 对玉米自交系及杂交种均具有诱导产生单倍体的能力,JS6-2 的诱导率(8.22%~8.29%)明显高于农大高诱 1 号和 Stock6。JS6-2 诱导率高,农艺性状优良,抗玉米大斑病强,花粉量大,为较好的单倍体诱导系。该诱导系的育成,对玉米单倍体育种将具有一定作用。

3.2 玉米单倍体育种中母本基因型的选择

不同母本基础材料的单倍体诱导率和加倍率存在显著差异^[2-3,13]。本研究结果表明,不同母本基因型材料间单倍体诱导率差异显著,自交系中,Reid、No Reid 群诱导率高;杂交种中,Reid×DOM、No Reid×DOM 杂优模式诱导率高。这与 Rober 等^[14]、刘志增等^[15]的研究结果相一致。Chase^[16]认为这种影响源于母本基因型所产生的雌配子中有害基因频率的不同。

3.3 杂交诱导授粉时期和授粉部位的选择

本研究结果表明,在雌穗吐丝中期(3~5 d)、晚期(6~8 d)杂交授粉的单倍体平均诱导率高。Chase^[17]、Seaney^[18]的研究结果均表明,通过延迟授粉的手段可以提高单倍体的诱导率。田间杂交实践表明,中期授粉的结实率常高于中后期授粉的结实率,因此认为田间杂交诱导时,雌穗吐丝后 3~4 d 整齐剪断花丝,4~5 d 进行杂交诱导,效果更好。

本研究亦发现果穗顶部籽粒的单倍体诱导率高于底部。这与 Sarkar 等^[19]、Chalyk^[20]、Rotarenco 等^[21]的研究结果相类似。推测位于果穗顶部的未成熟卵细胞较果穗下部的成熟卵细胞在未受精的情况下更容易发育成单倍体幼胚^[20]。玉米花丝是逐步伸长的,由于在生长过程中花丝直径增大,授粉后在下部花丝中可能有更多的花粉管通向胚囊,尽管诱导系花粉的精子与极核结合形成单授精,可能有其他花粉的精子进入胚囊作为补偿精子与卵细胞结合,进而形成异核受精而完成双授精,这可能造成果穗下部诱导率较果穗上部低。

4 结 论

1)玉米单倍体诱导系 JS6-2 对玉米自交系及杂交种均具有诱导产生单倍体的能力,其诱导效果明显高于农大高诱 1 号和 Stock6。

2)不同基因型材料间的单倍体诱导率存在显著差异,自交系中,Reid、No Reid 群诱导率高;杂交种中,Reid×DOM、No Reid×DOM 杂优模式的单倍体诱导率高。

3)雌穗吐丝后 3~5 d 的中期授粉,单倍体诱导率高于早期授粉。因此建议田间杂交诱导时,雌穗

吐丝后 3~4 d 整齐剪断花丝,3~5 d 进行杂交,单倍体诱导效果更好。

4) 果穗顶部的单倍体诱导率高于底部。

[参考文献]

- [1] 李国良, 苏俊, 李春霞, 等. 农大高诱 1 号对玉米不同种质和世代单倍体诱导频率的研究 [J]. 玉米科学, 2008, 16(5): 3-6.
Li G L, Su J, Li C X, et al. Research on haploids frequency of different germplasm and generations in maize by Cauho inducer 1 [J]. Journal of Maize Sciences, 2008, 16(5): 3-6. (in Chinese)
- [2] 张如养, 段民孝, 赵久然, 等. 单倍体技术在玉米种质改良和育种中的应用方向 [J]. 作物杂志, 2012(5): 4-7.
Zhang R Y, Duan M X, Zhao J R, et al. The application of haploid technology on germplasm improvement and breeding in maize [J]. Crops, 2012(5): 4-7. (in Chinese)
- [3] 文科, 黎亮, 陈绍江, 等. 高效生物诱导玉米单倍体及其加倍方法研究初报 [J]. 中国农业大学学报, 2006, 11(5): 17-20.
Wen K, Li L, Chen S J, et al. Study on bio-haploid inducing and doubling efficiency in maize [J]. Journal of China Agricultural University, 2006, 11(5): 17-20. (in Chinese)
- [4] 刘晓广, 金玄吉. 孤雌生殖诱导技术在玉米育种上的利用效果 [J]. 吉林农业科学, 1999, 24(1): 23-25.
Liu X G, Jin X J. The use of parthenogenesis induced effects on maize breeding technology [J]. Jilin Agricultural Sciences, 1999, 24(1): 23-25. (in Chinese)
- [5] 余建华, 蔡群峰, 加那提, 等. 化学药剂诱导玉米孤雌生殖 [J]. 中国农业大学学报, 1999, 4(3): 5-10.
Yu J H, Cai Q F, Jia N T, et al. Maize parthenogenesis induced by chemical [J]. Journal of China Agricultural University, 1999, 4(3): 5-10. (in Chinese)
- [6] 刘志增, 宋同明. 玉米孤雌生殖诱导系 Stock6 的表现及其遗传改良初报 [J]. 中国农业大学学报, 1998, 3(增刊 3): 6-10.
Liu Z Z, Song T M. The performance and improvement of corn gynogenesis-inducer Stock6 [J]. Journal of China Agricultural University, 1998, 3(S3): 6-10. (in Chinese)
- [7] Sarkar K R, Coe E H. A genetic analysis of the origin of maternal haploids in maize [J]. Genetics, 1969, 54: 453-464.
- [8] 刘治先, 张铭堂. 玉米 Stock6 的遗传特征及其在育种上的应用 [J]. 山东农业科学, 1996(3): 4-7.
Liu Z X, Zhang M T. Genetic characteristics of maize inbred Stock6 and its application in breeding [J]. Journal of Shandong Agricultural Science, 1996(3): 4-7. (in Chinese)
- [9] 徐国良, 代玉仙, 刘晓丹, 等. 玉米单倍体诱导率和加倍率研究 [J]. 玉米科学, 2012, 20(2): 1-5.
Xu G L, Dai Y X, Liu X D, et al. Research on the induced rates and the doubling rates of haploid in maize [J]. Journal of Maize Science, 2012, 20(2): 1-5. (in Chinese)
- [10] Chalyk S T. Properties of maternal haploid maize plants and potential application to maize breeding [J]. Euphytica, 1994, 79: 13-18.
- [11] 张铭堂, 段民孝, 赵久然, 等. 玉米单倍体加倍(DH)系籽粒性状表现的研究 [J]. 华北农学报, 2009, 24(1): 128-132.
Zhang M T, Duan M X, Zhao J R, et al. A study of kernel trait expression among doubled haploid maize pure lines [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2009, 24(1): 128-132. (in Chinese)
- [12] 才卓, 徐国良, 刘向辉, 等. 玉米高频率单倍体生殖诱导系吉高诱 3 号的选育 [J]. 玉米科学, 2007, 15(1): 1-4.
Cai Z, Xu G L, Liu X H, et al. The breeding of JAAS3-haploid inducer with high frequency parthenogenesis in maize [J]. Journal of Maize Science, 2007, 15(1): 1-4. (in Chinese)
- [13] 王贺, 李继竹, 杨伟光, 等. 秋水仙素和除草剂浸芽加倍玉米单倍体效率的研究 [J]. 吉林农业大学学报, 2013, 35(4): 384-388.
Wang H, Li J Z, Yang W G, et al. Study on doubling efficiency of maize bud soaked by herbicide and colchicine [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2013, 35(4): 384-388. (in Chinese)
- [14] Rober F K, Gordillo G A, Geiger H H. *In vivo* haploid induction in maize—performance of new inducers and significance of doubles haploid lines in hybrid breeding [J]. Maydica, 2005, 50: 275-283.
- [15] 刘志增, 宋同明. 玉米高频率孤雌生殖单倍体诱导系的选育与鉴定 [J]. 作物学报, 2000, 26(5): 570-574.
Liu Z Z, Song T M. Maize breeding and identification of high frequency lone female reproductive haploid inducer [J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 26(5): 570-574. (in Chinese)
- [16] Chase S S. Monoploids and diploids of maize: A comparison of genotypic equivalents [J]. Amer J Bot, 1964, 51: 928-933.
- [17] Chase S S. Monoploids and monoploid derivatives of maize (*Zea mays* L.) [J]. Bot Review, 1969, 35: 117-168.
- [18] Seaney R R. Monoploids in maize [J]. Maize Genet Coop News Lett, 1954, 28: 22.
- [19] Sarkar K R, Prasanna B M, Gayen P. Distribution of haploids on the ear [J]. Maize Genet Coop News Lett, 1995, 69: 107.
- [20] Chalyk S T. Creating new haploid-inducing lines of maize [J]. Maize Genet Coop News Lett, 1999, 73: 53-54.
- [21] Rotarenco V A, Mihailov M E. The influence of ear age on the frequency of maternal haploids produced by a haploid-inducing lines [J]. Maize Genet Coop News Lett, 2007, 81: 9-10.