

# 国内玉米单倍体诱导及籽粒鉴别技术的研究进展

王化冰<sup>1</sup>, 刘励蔚<sup>1</sup>, 朴莲玉<sup>1</sup>, 唐 铭<sup>1</sup>, 冯咏琪<sup>2</sup>, 修荆昌<sup>1\*</sup>

(1. 吉林省农作物新品种引育中心, 长春 130000; 2. 吉林省种子管理总站, 长春 130000)

**摘要:**玉米单倍体育种技术具有缩短育种周期、改善远缘杂交不亲和等优势,在玉米育种科研单位和企业中应用十分广泛,并与转基因育种技术、分子标记辅助育种技术并称为现代玉米育种三大技术。单倍体育种的核心是利用孤雌生殖诱导系诱导产生单倍体,进而加倍形成DH系,为配制杂交组合提供材料基础。中国在该技术应用上起步较晚,但发展速度较快。本文就孤雌生殖诱导系的诱导机理、诱导系的选育和单倍体籽粒鉴定方法三个方面,综述了我国在玉米单倍体育种诱导及鉴别方面的研究进展,旨在为该方向的研究提供借鉴参考。

**关键词:**玉米;单倍体;研究进展

中图分类号:S513

文献标识码:A

文章编号:2096-5877(2020)06-0028-04

## Research Progress on Maize Haploid Induction and Grain Identification in China

WANG Huabing<sup>1</sup>, LIU Liwei<sup>1</sup>, PIAO Lianyu<sup>1</sup>, TANG Ming<sup>1</sup>, FENG Yongqi<sup>2</sup>, XIU Jingchang<sup>1\*</sup>

(1. Jilin Province Crop Introduction and Breeding Center of New Varieties, Changchun 130000; 2. Jilin Provincial Seed Management Station, Changchun 130000, China)

**Abstract:**The technology of maize haploid breeding has the advantages of shortening the breeding cycle and improving distant hybridization incompatibility. It is widely used in maize breeding research units and enterprises. Maize haploid breeding technology, transgenic breeding technology and molecular marker-assisted breeding technology constitute three major technologies of modern maize breeding. The core of haploid breeding is to use parthenogenetic induction lines to induce haploids, and then to double to form DH lines, providing a material basis for the configuration of hybrid combinations. China started late in the application of this technology, but has developed rapidly. This article reviews the research progress on maize haploid breeding in China in three aspects of selection, the induction mechanism of parthenogenetic induction lines, selection of induction lines, and haploid identification methods, aiming at providing reference for researchers in this direction.

**Key words:** Maize; Haploid; Research progress

玉米单倍体育种技术以其能显著缩短育种周期,改善远缘杂交不亲和等优势被育种工作者广泛应用。1952年Chase等人首次在玉米中发现了自然产生的单倍体,1956年Coe发现了第一个能诱导产生单倍体的玉米自交系,此后便开启了对单倍体育种的探索与研究,该育种技术现已逐渐成为玉米商业化育种的核心<sup>[1]</sup>。我国在单倍体育种技术研究上起步较晚,在经过几代科研工作者的不断努力后,玉米单倍体育种也获得了较大突

破,缩短了与欧美之间的距离。但在诱导机理、诱导率和单倍体鉴定等方面仍存在技术壁垒,因此加速玉米单倍体育种技术研究步伐,提高中国玉米单倍体育种水平,具有十分重要的理论和现实意义。

### 1 我国玉米孤雌生殖单倍体诱导系诱导机理的研究进展

孤雌生殖诱导是指利用孤雌生殖诱导系作父本与常规种质资源杂交时,能够产生一定频率的孤雌生殖单倍体。玉米的孤雌生殖单倍体诱导是受细胞核基因的控制且能稳定遗传的性状。但杂交诱导后产生的玉米籽粒中除了单倍体外,还存

收稿日期:2019-05-28

基金项目:吉林省乡村振兴专项资金(2130106)

作者简介:王化冰(1983-),男,农艺师,从事玉米育种研究。

通讯作者:修荆昌,男,研究员,E-mail: jlxjujc@163.com

在一定数量的二倍体。单倍体籽粒的产生是一个概率事件,不符合孟德尔遗传定律<sup>[2]</sup>,研究过程十分艰难复杂,关于单倍体诱导机理存在单受精理论和染色体消除理论两种观点。

### 1.1 单受精理论

自然条件下玉米杂交过程中发生双受精,即一个精子与卵细胞结合形成受精卵发育成胚,另一个精子与极核结合形成受精极核发育成胚乳,产生正常的二倍体子代。单受精则是指一个精子与胚囊中的极核结合,另一精子不与卵细胞结合,未受精的卵细胞在受精胚乳的诱导下形成了胚,进而形成单倍体。刘志增等<sup>[3]</sup>发现在诱导杂交过程中,小孢子中的两个精子传输速度不同,传输速度快的能够完成受精,而传输速度慢的精子则不能授精,因此导致了单受精的发生,并通过花粉离体萌发花粉管试验中发现花粉管中精核间距越大,单受精发生的概率就越高。Rotarenco等<sup>[4]</sup>发现玉米杂交诱导过程中发生的延迟受精会导致异雄核受精发生,进而影响单倍体诱导率。但目前的试验对单受精理论仅是推测,并未有明确单受精过程被揭示,该理论的真实性和有待进一步验证。

### 1.2 染色体消除理论

染色体消除理论是指能够正常发生双受精,但由于一些特殊原因使与卵细胞结合的精子发生染色体片段的消失和降解,产生单倍体。近年来越来越多的研究支持孤雌生殖诱导产生单倍体是由染色体消除导致的。张姿丽等<sup>[5]</sup>利用Stock6的衍生系HZ11与常规材料杂交后,发现部分染色体存在延迟有丝分裂的现象,产生非整倍体的籽粒,SSR分子标记结果表明,产生单倍体都携带HZ11的基因型。因此,提出了诱导系诱导产生单倍体是由于受精后染色体消除导致的。徐小炜<sup>[6]</sup>通过分析诱导系杂交诱导产生的败育籽粒发现,杂交诱导过程中发生着连续的染色体排除,该过程直接导致籽粒发育异常及籽粒停止生长的现象。Zhao等<sup>[7]</sup>利用两种携带不同染色体片段的诱导系CAU<sup>B</sup>和CAU<sup>YIP</sup>杂交诱导郑单958,对所产生的单倍体进行检测发现有少量存在诱导系的染色体片段,说明诱导过程存在染色体排除,由于排除不完全使单倍体中存在父本诱导系的染色体片段。虽然存在杂交父本染色体片段渗入等有利试验的证明,但染色体消除的过程并未揭示,其染色体消除的具体时间和发生原因等问题也无相关试验支撑,因此该理论的真实性和有待进一步验证。

### 1.3 诱导基因的研究进展

单倍体诱导性状是由2个主效QTL和8个微效QTL控制的,受环境因素影响较大,其中主效QTL *qhir1*在多个诱导系中被检测到,对诱导率的影响很大<sup>[8]</sup>。董昕利等<sup>[9]</sup>利用基因分型子代检测的方法对*qhir1*进行精细定位,证明该基因存在于分子标记X291和X263之间,物理距离为243 kb,同时发现该基因区间不仅控制着单倍体诱导率,还能导致败育籽粒。刘晨旭等<sup>[10]</sup>的研究发现单倍体诱导基因*ZmPLA1*,该基因的第四外显子处发生4 bp(CGAG)插入,从而引起20个氨基酸的位移突变,是诱导产生单倍体的原因,并采用CRISPER/Cas9基因编辑技术对该基因进行功能验证,检测到T1代材料的诱导率达1.85%~3.51%。

转*ZmPLA1*基因的材料虽然具备诱导能力,但其诱导率低于现代常规诱导系,因此挖掘并克隆出控制诱导率的功能基因对于分析诱导机制及生产应用是至关重要的。钟裕等<sup>[11]</sup>对*qhir8*进行精细定位并采用基因分型子代检测的方法成功定位到能编码DUF679结构域膜蛋白的基因*ZmDMP*,在*ZmPLA1*突变基础上,*ZmDMP*的第131 bp上发生了单核苷酸突变(T-C),使诱导率提高了2~3倍,同时发现当*ZmDMP*基因被敲除后诱导系具有独立的单倍体诱导能力,诱导率提高5~8倍。

## 2 单倍体诱导系选育与应用的研究进展

### 2.1 单倍体诱导系的选育

所有诱导产生玉米单倍体的方法中,以单倍体诱导系的应用最为成熟和广泛。玉米杂交过程中能够自然发生孤雌生殖产生单倍体,但概率很低,一般小于0.1%<sup>[12]</sup>,直到能够稳定诱导获得单倍体的诱导系Stock 6出现,但Stock 6存在自交结实差、穗腐严重、花粉对温度敏感等问题,达不到农业生产的要求,我国研究人员一直致力于以Stock 6为基础研究材料,与其他诱导系或个别性状强的非诱导系材料进行杂交,采用系谱选系法、回交法、分子标记法及转基因辅助手段选育散粉量大、诱导率高的单倍体诱导系。

#### 2.1.1 系谱法选育诱导系

系谱选系法对诱导系的选育有重要贡献,该

方法能够全面、宏观地观察优缺点,对遗传标记的定向选择性较高,我国研究人员利用系谱法选育出的诱导系比例是最高的。刘志增等<sup>[13]</sup>利用北大高油群体 BHO 和 Stock 6 系谱选系选育出抗病性强、花粉量大的诱导系高诱 1 号,单倍体诱导率达到 5%~6%。才卓<sup>[14]</sup>利用 Stock 6 和籽粒带有紫斑的国外材料 M278,自交后进行 6 个世代的选择,培育出诱导率高、标记性好、综合性状优良的诱导系吉高诱系 3 号,该系诱导率达到 5.5%~15.94%,平均诱导率为 10.4%,高于亲本近 3 倍。

岳尧海等<sup>[15]</sup>在俄罗斯诱导系 Y6×高诱 1 号后代中,利用系谱法选育出了吉诱 101 号,平均诱导率为 8.95%,对 Lancaster 群和 Reid 群的诱导率较高,抗倒伏、早熟,综合农艺性状优良,是适应东北生态区的新型单倍体诱导系。陈增齐等<sup>[16]</sup>以 Stock 6 和 T68 为基础材料构建二环系,连续 3 代自交后通过杂交导入 *ig* 基因,再复合杂交高诱 1 号,选育出单倍体诱导系丹诱 3 号,平均诱导率在 10%~15% 之间,对旅大红骨群体的材料诱导率较高。刘欣芳等<sup>[17]</sup>对引进的俄罗斯低代诱导系按系谱法进行选择,选育出了辽诱 1 号到辽诱 4 号,平均诱导率在 6.19%~7.53% 之间,对玉米丝黑穗病和大斑病具有高抗性。

### 2.1.2 分子标记、转基因辅助法选育诱导系

回交育种应用于单倍体诱导系的选育中,能够对后代群体的变异进行较大的控制和选择,既可保持轮回亲本(常规稳定自交系)优良性状,又可以增添非轮回亲本(诱导系)的目标性状,如遗传标记、单倍体诱导力等,是改良诱导系材料不良农艺性状的重要手段,在实际回交选育的过程中,通常采用回交与系谱相结合、分子标记法、转基因手段等辅助选育方式。

董昕<sup>[18]</sup>将 B73 和低频诱导系 CAU2 杂交的子一代  $F_1$  与 B73 回交,利用 *qhir1* 区域的分子标记 X18 检测群体单株基因型,携带 *qhir1* 位点的单株被筛选出来继续与 B73 回交,再继续利用 X18 标记筛选回交,五代后选育出了诱导系 CAU<sup>B73</sup>,该诱导系平均诱导率为 15.38%,且农艺性状良好,繁殖能力较强。金危危等<sup>[19]</sup>将玉米自交系 HiIIA 和 HiIIB 杂交获得  $F_1$ ,利用转基因技术将着丝粒特异组蛋白突变体(CENH3-YEP)的编码基因导入到  $F_1$  代中,并将此植株作为母本与 CAU5 杂交,获得的子代群体按照染色体的荧光信号由高到低作为单株的入选标准,以 CAU5 作为轮回亲本,回交 5

代得到单倍体诱导系 CAU5<sup>YEP</sup>,诱导率显著高于 CAU5,达到 11.81%,且茎秆壮,散粉量多,同时该诱导系诱导产生的单倍体在幼胚时期就可利用荧光信号来鉴别出来,对单倍体的早期筛选有重要作用。

## 2.2 单倍体诱导系的应用

单倍体诱导选系能够将选育速度缩短至 2 代,获得高度纯合、性状优良 DH 系,最终目的在于选育出高产、适应性强、优质的玉米杂交种。北京市农林科学院以单倍体诱导技术选育的 DH 系 DH070109 为母本,以京 24Ht 为父本育成早熟玉米新品种京科 193,该品种于 2013 年通过北京市品种审定委员会审定,两年区试平均产量比对照(京单 28)增产 8.26%,生产测试平均产量比对照增产 11.31%<sup>[20]</sup>。

任雪娇等<sup>[21]</sup>利用三角形杂种优势模式构建基础群,利用单倍体育种技术育成晚熟玉米新品种吉农玉 833,2015 年通过吉林省品种委员会审定,在 2014 年的生产测试中平均产量比对照(郑单 958)增加 8.1%。丹东农科院利用单倍体技术选育出了 4 个晚熟品种丹玉 505、辽禾 338、万育 979 和佳昌 990,1 个中晚熟品种宏硕 737 通过辽宁省品种审定委员会审定(2015),这些玉米品种截至 2016 年累计推广面积 25.33 万  $hm^2$  并持续增加<sup>[16]</sup>。

## 3 单倍体籽粒鉴定方法的研究进展

由于玉米单倍体只含有一套染色体,在植株大小和生长能力上要显著弱于正常的二倍体,最初辨别单倍体的方法只有田间鉴定法,通过田间种植比对个体间株高、叶片长度等外部形态挑选出单倍体,后有实验室手段鉴定单倍体,如显微镜观察根尖染色体数目、流式细胞仪检测细胞核中 DNA 含量、通过人工照射 X 射线,以玉米叶片出现坏死的时间长短等<sup>[22]</sup>。这些方法都耗费了大量的人力物力,且鉴定周期长,甚至会造成植株的永久性伤害,在实际生产中难以推广和应用。直到 Coe<sup>[23]</sup>将 *R1-nj* 颜色标记导入到诱导系材料中,可以通过肉眼对玉米籽粒进行区分,我国研究人员也致力于玉米单倍体的籽粒鉴定,这种鉴定方式效率高、操作简单、成本投入小,最大程度地保护了种子的完整性。

### 3.1 Navajo 标记鉴定法

利用 Navajo 标记基因 *R1-nj*,通过玉米籽粒胚及胚乳的颜色来辨别单倍体的方法最为通用。该方法具有操作简单、成本低、识别率高等优势,杂

交后代籽粒可分为3个类型:①胚乳顶部糊粉层为紫色,胚芽也为紫色的是二倍体籽粒,②胚乳顶部糊粉层为紫色,胚芽为白色的是拟单倍体籽粒,③胚乳顶部糊粉层和胚芽都为白色的是受污染的花粉籽粒。Navajo 标记法能够淘汰多数二倍体籽粒,筛选出的拟单倍体籽粒还需进一步鉴定认证。

### 3.2 花粉直感效应鉴定方法

利用 Navajo 标记能够筛选出绝大多数的单倍体籽粒,但 *R1-nj* 基因受诱导材料遗传背景的影响,在部分材料中表达弱,使鉴定结果不准。陈绍江等<sup>[24]</sup>提出利用花粉直感效应法,根据籽粒的油分含量来判断是否为单倍体。当高油诱导系作为父本进行诱导时,其单倍体籽粒的含油量显著低于二倍体籽粒,利用籽粒含油量鉴别是否为单倍体,该方法的鉴定准确率可达90%。

### 3.3 基于 Navajo 标记、花粉直感效应的机械化鉴定方法

刘金<sup>[25]</sup>以玉米油分花粉直感效应原理为基础,与核磁共振技术相结合,研发出玉米单倍体核磁共振全自动单倍体分选系统,由进样模块、自动称重模块、自动含油率测试模块和自动排样模块四个环节协同工作,对单倍体籽粒进行分拣,平均准确率达到91.4%,平均分拣速度达到4 s/粒。刘玉梅<sup>[26]</sup>在 Navajo 标记基础上设计开发了基于计算机视觉的玉米单倍体高通量自动分选系统,该系统在通过传动、翻滚及处理部件工作后成功获得玉米籽粒胚面的图像,同时根据快速鲁棒性特征和支持向量机分类法结合对玉米单倍体进行分类识别,识别率达到95%。李伟<sup>[27]</sup>对玉米单倍体籽粒和杂合二倍体近红外透射光谱进行机器学习,根据 *R1-nj* 颜色标记挑选出单倍体籽粒,其中以神经网络鉴别模型和最小二乘法模型的识别率最高,为93.26%和95.42%。同时对颜色模糊不清晰、肉眼识别不明显的数据集建模,其中偏最小二乘法的鉴别模型识别率最高,为93.39%。该机器学习能够脱离对玉米籽粒颜色的依赖性鉴定单倍体,取得了一定突破。

## 4 展 望

### 4.1 诱导基因的克隆与应用

单倍体育种技术对作物育种具有重要意义,但受物种基因型和产生方法的限制,使得该技术在部分作物中无法开展,玉米诱导基因 *ZmPLA1* 和 *ZmDMP* 的克隆及功能验证,在分子水平上解

释了高频诱导现象的发生,为其他作物利用杂交诱导的方式获得单倍体提供了借鉴参考,而 *ZmPLA1* 基因也已在水稻、小麦上成功获得单倍体,在单子叶植物中该基因的保守性较高,有团队利用基因编辑技术敲除拟南芥中 *ZmDMP* 的同源基因后成功获得拟南芥单倍体,证实了 *ZmDMP* 基因在双子叶植物中同样具有较高的保守性<sup>[28]</sup>,这也为单倍体诱导系杂交诱导的育种方式开拓了双子叶作物资源,未来更要针对诱导基因之间连锁、互作效应进行研究,揭示单倍体诱导的分子机制,提高诱导效率,并尝试将主效诱导基因修饰后应用于其他作物,开发更多作物的单倍体育种,更有望创建单、双子叶作物各自的高效单倍体育种体系,改变育种模式、加速育种进程。

### 4.2 高频诱导系的选育与应用

目前针对玉米单倍体诱导系的选育主要依赖于 Stock 6 材料,以系谱法选育的手段居多,但所选育出的诱导系诱导率仍不符合当前育种规模的需求,且单倍体的鉴定过度依赖人工,使鉴定结果误差偏高。未来诱导系的选育要更多地应用分子标记技术和转基因技术,定向选择有诱导主效标记或诱导基因的单株,减少测验量,降低假阴性率,提高诱导效率,扩大诱导系的应用规模。

### 4.3 单倍体籽粒的自动规模化鉴定

计算机视觉、机器学习等方法的应用使得玉米单倍体籽粒的自动化识别成为可能,胚面的自动化采集系统解决了对人工摆放的依赖,实现了从半自动化向自动化的突破,然而可应用的材料数量较少,需要扩大玉米品种的试验范围,开发新的快速识别分拣算法,升级鉴定样机的品质和规模,最终将自动鉴定系统推入市场,进行规模化分拣。

### 4.4 大数据与单倍体育种的结合生产

农业规模化生产和应用时代已经来临,玉米育种行业也正是因为其庞大的表型规模和漫长的纯合过程导致其产出比不高,单倍体育种最显著的优势就是缩短育种周期,但在筛选目标性状等方面仍需要进行大量的试验,如果将互联网大数据的概念与单倍体育种相结合,以高通量测序、表型推算、机器鉴定信息采集等为手段,开发玉米单倍体的精准育种,将更符合未来农业市场的需求。

### 参考文献:

[1] Chase S S. Monoploids in maize[M]. Ames: Iowa State College

## 参考文献:

- [ 1 ] 沙洪林,岳玉兰,杨健,等.吉林省玉米田杂草发生与危害现状的研究[J].吉林农业科学,2009,34(2):36-39,58.
- [ 2 ] 王义生,郑建波,荆秀华,等.30%氯氟·烟·莠可分散油悬浮剂对玉米田恶性杂草防效及安全性研究[J].吉林农业科学,2013,38(1):30-32,49.
- [ 3 ] 唐广洲,孙家衡,崔东梅,等.玉米田除草剂药害原因分析及补救措施与建议[J].安徽农学通报,2009,15(8):171.
- [ 4 ] 李正名.新农药创制的现状和发展趋势[J].世界农药,1999,21(6):1-4.
- [ 5 ] 王广祥,纪东铭,陈长学,等.20%烟嘧磺隆·辛酰溴苯腈防除春玉米田杂草试验[J].吉林农业科学,2008,33(6):56-58.
- [ 6 ] 王广祥,刘喜尧,王喜军,等.40%磺草酮·莠去津悬浮剂苗后防除玉米田杂草应用技术研究[J].吉林农业科学,2008,33(1):40-42,53.
- [ 7 ] 刘煜财,孟庆颖,蔡欣茹,等.40%烟嘧磺隆·2,4滴异辛酯油悬浮剂防除玉米田杂草药效及安全性研究[J].吉林农业科学,2011,36(6):46-48.
- [ 8 ] 沙洪林,林秀峰,杨建,等.几种玉米苗后化学除草剂杀草谱及混用试验[J].吉林农业科学,2008,33(6):59-62.
- (责任编辑:王昱)
- 
- Press, 1952: 399.
- (下转第85页)
- (上接第31页)
- [ 2 ] 董昕.玉米单倍体诱导基因 *qhir1* 精细定位与新型诱导系选育研究[D].北京:中国农业大学,2014.
- [ 3 ] 刘志增,宋天明.玉米孤雌生殖单倍体的诱导与父本花粉在离体萌发花粉管中精核间距的相关性分析[J].西北植物学报,2000(4):495-502,690.
- [ 4 ] Rotareno V, Dicu G, Armaniu M, et al. 玉米杂交诱导单倍体机理探析[J].玉米科学,2010,18(6):27-30.
- [ 5 ] Zhang Z, Qiu F, Liu Y, et al. Chromosome elimination and in vivo haploid production induced by Stock 6-derived inducer line in maize (*Zea mays* L.)[J]. Plant Cell Reports, 2008, 27(12): 1851-1860.
- [ 6 ] 徐小炜.玉米母本单倍体诱导性状的遗传与生物学机理研究[D].北京:中国农业大学,2013.
- [ 7 ] Zhao X, Xu X, Xie H, et al. Fertilization and Uniparental Chromosome Elimination during Crosses with Maize Haploid Inducers[J]. Plant Physiology, 2013, 163(2): 721-731.
- [ 8 ] Prigge V, Xu X, Li L, et al. New insights into the genetics of in vivo induction of maternal haploids, the backbone of doubled haploid technology in maize[J]. Genetics, 2012, 190(2): 781-793.
- [ 9 ] Dong X, Xu X, Miao J, et al. Fine mapping of *qhir1* influencing in vivo haploid induction in maize[J]. Theor. Appl. Genet, 2013, 126(7): 1713-1720.
- [ 10 ] Liu C, Li X, Meng D, et al. A 4-bp Insertion at *ZmPLA1* Encoding a Putative Phospholipase A Generates Haploid Induction in Maize[J]. Molecular Plant, 2017, 10(3): 520-523.
- [ 11 ] Zhong Y, Liu C X, Qi X L, et al. Mutation of *ZmDMP* enhances haploid induction in maize[J]. Nature plants, 2019, 5(6): 575-580.
- [ 12 ] Randolph L F. Note on haploid frequencies[J]. Maize Genet Coop. Newsletter, 1940, 14: 23-24.
- [ 13 ] 刘志增,宋天明.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.
- [ 14 ] 才卓,徐国良,刘向辉,等.玉米高频率单倍体诱导系吉高诱系3号的选育[J].玉米科学,2007,15(1):1-4.
- [ 15 ] 岳尧海,路明,张建新,等.玉米单倍体高频诱导系吉诱101号的选育[J].作物杂志,2017(3):35-38.
- [ 16 ] 陈增齐,丰光,李妍妍,等.优良玉米单倍体诱导系丹诱3号的选育与应用[J].种子,2018,37(6):101-105.
- [ 17 ] 刘欣芳,马骏,齐欣,等.辽诱系列玉米单倍体诱导系的选育[J].玉米科学,2020,28(1):25-30.
- [ 18 ] 董昕.玉米单倍体诱导基因 *qhir1* 精细定位与新型诱导系选育研究[D].北京:中国农业大学,2014.
- [ 19 ] 金危危,陈绍江,孙占勇,等.培育玉米单倍体诱导率高于玉米单倍体诱导系CAU5的玉米单倍体诱导系的方法:中国, CN104342450A[P].2015-02-11.
- [ 20 ] 邢锦丰,段民孝,王元东,等.玉米新品种京科193的选育及配套技术[J].作物杂志,2013(3):155-157.
- [ 21 ] 任雪娇,杨巍,慈佳宾,等.基于玉米DH育种技术的“吉农玉833”选育报告[J].吉林农业大学学报,2017,39(4):500-504.
- [ 22 ] Evellyn G O C, Livia M C D, Fernanda O B, et al. Identification of haploid maize by flow cytometry, morphological and molecular markers[J]. Ciência e Agrotecnologia, 2013, 31: 25-31.
- [ 23 ] Coe E H. A line of maize with high haploid frequency[J]. The American Naturalist, 1959, 93(873): 381-382.
- [ 24 ] 陈绍江,宋天明.利用高油分的花粉直感效应鉴别玉米单倍体[J].作物学报,2003(4):587-590.
- [ 25 ] 刘金.玉米单倍体自动化鉴别与新型诱导系选育研究[D].北京:中国农业大学,2015.
- [ 26 ] 刘玉梅.基于机器视觉的玉米单倍体籽粒分拣技术研究[D].青岛:中国石油大学(华东),2015.
- [ 27 ] 李伟.玉米单倍体诱导效应分析与机器学习在DH技术中的应用[D].北京:中国农业大学,2017.
- [ 28 ] Yu Z, Chen B J, Li M R, et al. A DMP-triggered in vivo maternal haploid induction system in the dicotyledonous Arabidopsis[J]. Nature Plants, 2020, 6(5): 466-472.
- (责任编辑:王丝语)