

玉米单倍体育种技术研究进展

朱 末, 闻 竟, 李世界, 韩四平*

(吉林省农业科学院农业生物技术研究所, 长春 130033)

摘要:与常规选育方式相比,玉米单倍体育种技术可以在很大程度上优化传统育种方法。该技术的高效利用,可以节省时间和育种成本,获得明显的成效。现阶段,玉米单倍体育种技术相对较多,应用的鉴定方式也比较多元化。为保证玉米单倍体育种技术的广泛应用和推广,应结合现状,科学地研究和运用。本文对玉米单倍体获得方法及其鉴定方法的研究进展进行了综述,并对玉米单倍体育种技术的应用进行了展望,以期为该技术的推广应用提供参考。

关键词:玉米;单倍体;育种技术

中图分类号:S513.032

文献标识码:A

文章编号:2096-5877(2023)06-0064-05

Advancements in Research on Haploid Breeding Technology in Maize

ZHU Mo, WEN Jing, LI Shijie, HAN Siping*

(Institute of Agricultural Biotechnology, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130033, China)

Abstract: Compared with traditional breeding methods, corn haploid breeding technology can greatly optimize traditional breeding methods. Effective use of this technology can save a significant amount of breeding time and costs, and achieve significant results. Currently, there are relatively rich techniques for haploid selection in maize and the identification methods used are relatively diverse. In order to ensure widespread application and promotion of haploid maize cultivation technology, scientific research and application should be carried out in conjunction with the current situation. This article reviews the progress of research on methods for obtaining and identifying maize haploids, and discusses the application of maize haploid selection technology as a reference for the promotion and application of this technology.

Key words: Maize; Haploid; Breeding techniques

玉米是重要的粮食作物,也是重要的饲料、医药及工业原材料。研发并培育出具有优良品质和高产性能的玉米新品种,对于保障我国粮食安全、推动畜牧业发展以及促进国民经济的可持续发展具有深远而重大的意义。单倍体育种(DH)是指通过诱导系对单倍体细胞进行诱导,然后通过自然和人为的方式加倍得到纯合型二倍体细胞。在此基础上,通过两代遗传操作,理论上可以得到一个具有100%纯合度的品系。利用DH技术可以极大地缩短选育时间,减少大量的人工、物力、财力的投入。在这样的优势下,DH技

术已经被世界各大种业公司所采用。

1 单倍体的发现及单倍体诱导系的选育

1952年,Chase在玉米果穗中发现了单倍体,1959年Coe选育出第一个玉米单倍体诱导系“Stock6”,并利用该诱导系对其他玉米进行了授粉,获得的单倍体率为2.29%^[1]。“Navajo-ABPI”双重标记体系,能够在胚乳与胚芽中特异地表达紫色花色苷,并具有控制紫色叶片、叶鞘与根部的R1-nj标签,以其为基础,能够对单倍体种子进行快速筛选,加速DH技术的推广^[2]。但“Stock6”的雄性植株具有对温度敏感、花粉性差、遗传标记容易受到母系遗传背景影响、诱导率较低等缺陷。因此,利用“Stock6”作为基本材料对许多品种进行基因改造,从而获得具有较高诱导率和较好农艺性状的诱导系^[3]。1969年从美国的商业种质资源中筛选到了诱导系W23,其诱导率为3%^[4];

收稿日期:2023-04-28

基金项目:吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2020RCG004、CXGC2021RCB004);吉林省科技发展计划青年成长科技项目(20230508124RC)

作者简介:朱末(1989-),男,助理研究员,博士,主要从事作物分子育种研究。

通讯作者:韩四平,男,硕士,副研究员,E-mail:hansp@cjaas.com

Lashermes 等^[5]采用“W23ig×Stock6”杂交系,获得了诱导率在 2%~5% 的诱导系 WS14; 1964 年法国 Chalyk 等^[6]以 KMS×ZMS 群体为材料,在 MHI(摩尔氏不定芽)中培育出诱导系,其诱导率可达 6.5%; 德国霍姆海姆大学 Roeber 等^[7]以“Stock6”为材料,筛选到 RWS 型玉米,其诱导率可达 13%,并对其进行了初步研究^[8]。1999 年 Liu 等^[9]通过“Stock6×BHO”(来自北京的高含油量玉米群体)培育获得诱导系“农大高诱 1 号”,其诱导率为 1.92%~9.25%,平均值为 5.34%,该诱导系具有花粉时间长且易于繁殖等特点,同时还表达由 *ABPI* 基因编码的紫色标记。2003 年陈绍江课题组培育出诱导系“农大高诱 5 号”(CAU5),其诱导率达到 12%^[10]; 2007 年才卓等^[11]利用“Stock6×M278”培育出高频率单倍生殖诱导系“吉高诱系 3 号”,单倍体诱导率为 5.50%~15.94%,平均诱导率为 10.40%。这种具有高诱导性的诱导系的培育,显著提升了单倍体的应用价值,证明了高诱导性诱导系在农业科学研究中的巨大潜力^[12]。

2 产生单倍体诱导的机制

自 Coe 培育出“Stock6”以来,通过“Stock6”培育出了许多具有较高诱导率的新型诱导系,但其形成机理尚不清楚^[13-14]。近年来,国内外学者对单倍体诱导系的生物学机制进行了大量的遗传研究,2012 年 Prigge 等^[15]将该 QTL 定位在 bin1.04 位点。在此基础上,2013 年 Dong 等^[16]对该基因进行了精细定位,将其定位在 243 kb 区间。2017 年 Doreen 与太平洋生物科技公司联合完成了 B73 全基因组测序,获得了 B73 全基因组序列。同年,美国先正达公司、中国农业大学、法国里昂大学通过精细定位,全基因组测序等技术克隆了一个玉米单倍体诱导基因 *MATRILINEL* (*MTL*)^[17], 又称 *ZmPLA1*^[18]、*NLD*^[19], 虽然命名各不相同,但已证实该基因功能突变是由一个 4-bp (CGAG) 碱基插入第四外显子,导致 20 个氨基酸产生移码突变,引起了诱导反应。但目前已知的 *MATRILINEL* 等基因并不能很好地解释这一现象。2019 年 Zhong 等^[20]对“CAUHOI×CAU5”群体的子代采用图位克隆技术,对 *qhir8* 的候选基因区域进行了精细定位。2022 年 Jiang 等^[21]解析了玉米单倍体诱导关键基因 *ZmPLA1* 导致单倍体发生的分子机制,研究发现,精细胞中活性氧 (ROS) 的增多是诱导玉米单倍体产生的关键因素。同时鉴定出一种全新的基因 *ZmPOD65*, 该基因能诱导单倍体的发生。

基于这一发现研发出一种利用化学试剂处理花粉以诱导单倍体产生的新方法。

3 单倍体的诱导率及其影响因素

单倍体诱变率的高低,对诱导系的诱变效果有较大的影响。第一个可诱导的“Stock6”单倍体细胞株诱导率仅为 1%~3%。2003 年俄罗斯学者在 Stock6 基因的基础上进行了改造,获得了一批诱导率为 6%~10% 的 EMK 和 ZMK 的诱导系材料; 1999 年, Chalyk^[6] 研究发现, MHI 诱导系的平均诱导率为 6.5%。而在罗马尼亚,水稻 PHIs 的诱导率则在 12.1%~14.5%。2009 年 Geiger 等^[22] 研究显示, RWS 诱导系的诱导率大约在 8%, 而其近缘系 RWK-76 的诱导率则在 9%~10%。2012 年, Roeber^[7] 使用无叶舌测验种与选育的“UH400”进行了测交,得到的诱导率分别为 8%、15%。当使用无叶舌测验种与高油诱导系“UH600”进行测交时,其诱导率可达到 10.2%。中国农业大学陈绍江等^[10,23] 利用“Stock6”与高油分玉米杂交获得“CAUHIO”诱导系,诱导率可达 5.3%~5.8%。吉林省农业科学院才卓等^[11] 以“Stock6”“M278”为材料,培育出“JAAS3”诱导系,诱导率在 5.5%~15.9%,平均值为 10.4%。

另外,诱导率并不仅仅与诱导系本身有关,还与诱导系的遗传背景密切相关^[24]。1988 年 Lashermes 等^[25] 研究表明,“Stock6”在不同母体中的诱导率存在显著差异。因此,在进行单倍体诱导时,需要充分考虑和了解诱导系的遗传背景,以达到更好的诱导效果。Eder 等^[26] 对马齿型、硬粒型、半马齿型三种类型的玉米进行了诱导试验,发现诱导率随所用材料的基因型变化较大,其诱导率变化幅度在 2.7%~8.0%。2009 年 Li 等^[27] 利用“农大高诱 1 号”对多种类型的玉米品种进行了诱导,结果表明该品种在 Reid 群、Lancaster 群中的诱变效果好于来源于我国的品种。

单倍体诱导系的诱导率除了与受体基因型有关外,还与环境有关。研究发现,具有较好生态适应性和较高诱导率的温带型单倍体诱导系,在热带作物上使用会受限。为此,构建了一种对热带环境适应能力强、农艺性状优良的 TAILs,其诱导率高达 6%~9%。在此基础上,对新型 TAILs 进行了基因工程改造,进一步增强了其诱导性,诱导率可达到 9%~14%。单倍体诱导系的诱导率也与传粉时间有关。玉米是一种具有双重受精特性的作物,1990 年 Kermicle 等^[28-29] 提出在双受精过程

中,由于花丝长度的增长,导致两个精核间的异步转运。2000年刘志增等^[30]研究发现,在单倍性植株中,若能使精子的线粒体变长,则能使精子的线粒体变宽,从而使单倍性植株的诱变率更高。2016年李向永等^[31]按花丝长设定了不同的传粉期,发现在花丝长 ≥ 8 cm的情况下,单倍体诱导率平均为17.9%,是普通传粉者(花丝长 < 4 cm)的2.9倍。

4 单倍体的育性恢复

4.1 单倍体育性的自然恢复

影响单倍体结实的主要原因是雄性不育。单倍体苗中,大多数的雌穗均能保持正常的生长发育。但雄穗产生自然恢复较为罕见,很多种质的自然加倍率很低,或者根本不能自然加倍。雄穗的可育性在不同遗传类型之间有较大的差别。一些学者提出,雄性不育的恢复除了受遗传类型的控制外,还受外界条件的影响。2012年段民孝等^[32]研究发现,由于栽培地区的不同,单倍体的自然加倍率差别较大,其中以甘肃张掖地区春季播种的单倍体为最佳,北京地区春季种植玉米的自然加倍率最小。2012年蔡泉等^[33]研究表明,不同来源的材料其单倍体自然加倍率差异明显,相同来源的单倍体在海南和黑龙江的自然加倍率也有明显差异,在海南比黑龙江更有利于玉米单倍体的自然加倍。2016年才卓等^[34]研究发现单倍体雄穗自然加倍能力具有极显著的累加遗传效应,在良好组合条件下仅通过一次轮选,加倍率就有可能实现成倍增长,证明玉米自身遗传系统具有单倍体雄穗自然加倍遗传恢复(修复)能力。

4.2 秋水仙素化学加倍

对于单倍体细胞的染色体加倍,不同的物种、不同的起源,其加倍方式也各不相同。在某些特定条件下,单倍体细胞形成可育后代的能力会受到严重限制,导致其可育性较低,这有利于用种子或幼苗进行加倍染色体的培养。化学诱导剂的应用是使玉米单倍体育种成为可能的关键。目前,秋水仙素诱导的染色体加倍仍然是最广泛应用的方法。虽然在多种农作物上已经积累了丰富的经验,包括浓度的掌握和特定的处理方式,但要达到高频率、低损伤、低成本以及操作简化的目标,还需进行更深入的研究。目标是最大程度地发挥秋水仙素在染色体加倍中的作用,同时优化操作流程和降低成本。与其他农作物相比,玉米的单倍体化学加倍速率相对较慢^[35],这与其自

身的特性有一定关系,例如:种子根部发育不良,施药后难以存活,且无分蘖,茎尖不能加倍的几率也相对较低等。

浸种法和浸根法的操作步骤相对简便,但由于需要较高的秋水仙素浓度,导致成本增加,且存在安全风险。同时,这两种方法还需经历育苗和移栽等环节,其中单倍体幼苗移植后生长缓慢,存活率较低。相比之下,在大田环境下,注射法不仅操作简便、效率高,而且成本更为低廉。2006年文科等^[36]对浸种、浸根及注射处理单倍体植株的田间存活率、雄穗的散粉率以及雌穗的结实率等进行了分析,结果表明在散粉性和结实率上,浸种法和注射法的处理效果较好。

4.3 化学加倍中辅助剂的选择

通过选用适当的共溶剂,可以有效地提高单倍体加倍效率。目前,共溶剂主要是二甲基亚砜、赤霉素、吐温,其中以二甲基亚砜的应用最广泛^[37]。二甲基亚砜能够更好地渗透进分生组织,增强分生组织的活性,从而达到最大限度地发挥秋水仙碱的效果。

4.4 自然加倍杂交诱导单倍体

国内外专家很早就开始了玉米单倍体自然加倍杂交诱导研究,目前已有品种通过国家、省级审定,并在生产中推广应用。才卓等^[38-40]以先玉335F₁为基础材料,通过重复自然加倍杂交诱导单倍体,获得高自然加倍群体吉Gjb335DH,发现并证实单倍体株群农艺性状与雄穗自然加倍能力逐轮显著提高,选育出的育种新材料吉GJB335DH3(DH系)自然加倍率超高,其散粉率为91.24%,自交结实率为74.37%。利用选育出的DH系组配出玉米品种吉单466,2019年通过吉林省品种审定委员会审定,并大面积推广应用。2017年以瑞德类群遗传背景骨干系为基础材料,经DH轮回选择创制出两套自然加倍率高达80%以上、散粉性能好(散粉花序比例大、花药饱满、粉量充足)的瑞德类群高加倍核心DH系种质群。目前,利用筛选出的DH系组配的组合已经参加预备试验及多点异地测试。

4.5 其他加倍试剂和加倍方法

用于玉米单倍体加倍试验的秋水仙素对植物产生了一定的毒害作用,如产生白化苗、畸形苗,甚至致死^[41]。最常见的几个用来代替秋水仙素药剂APM、Trifluralin、Pronamide、安磺灵等都显示出了不同程度的成倍增殖效果^[42]。Wan等^[43]研究发现,在不增加细胞变异速率的情况下,APM和

Pronamide也能形成双单倍体花粉。目前,一些国家已经将其用于单倍体加倍试验,并建立了一系列的双单倍体加倍体系,作为一种新型的双单倍体加倍药剂,有望取代秋水仙素^[18]。另外,N2O还能促进细胞的加倍,2002年Kato等^[44]研究结果显示,N2O能促进细胞在早期的分裂。另外,N2O也被用于小麦、高粱和大麦等农作物上。2019年先正达公司Kelliher研究团队^[45]通过基因编辑技术,利用诱导产生单倍体的玉米花粉通过授粉的方式诱导商业化品种,这一创新性的方式能够快速控制稳定的育种材料。

5 单倍体育种技术存在的问题及展望

如何培育出具有较高诱导率的诱导系,以增加选择精度和加倍效率是目前单倍体育种领域研究的重点和难点^[34]。持续提高单倍体育种的效率,减少生产费用,并与生产实际紧密结合是单倍体育种研究的最终目标。通过对与单倍体诱导紧密相关的主效基因进行分子辅助筛选,并将其进行聚合,可持续提升表型筛选的效率,从而获得更高诱导率(>20%)的诱导系^[46]。在已有研究的基础上,在单倍体鉴定系统中引入多个分子标记,或在单倍体鉴定系统中引入易识别的分子标记,并开发自动鉴定装置,以减少假阳性率,提升鉴定效率。Wang等^[47]近期研究发现,将甜菜红素合成系统导入玉米单倍体诱导系中,创制幼胚、芽、幼苗和成熟植株均能大量积累甜菜红素的RUBY单倍体诱导系,同时创制了番茄RUBY单倍体诱导系,实现了玉米和番茄中高效单倍体鉴别体系。在单倍体育种中,要选择安全、有效的加倍试剂,强化幼胚拯救技术,缩短加倍周期,提高成倍率。在此基础上,要进一步提高单倍体育种与其他技术的结合水平,扩大应用领域。

2019年Wang等^[48]将CRISPR/Cas9技术引入玉米单倍体诱导系,在改良玉米性状的基础上,获得具有基因编辑效应的单倍体诱导系,这种方法与2017年Kelliher等^[17]在甜玉米、拟南芥、小麦等作物上采用的HI-Edit技术相似,都可以在不依赖于基因型的情况下,对单个基因进行编辑,避免了复杂而耗时的基因渐渗。近年来,基因编辑技术的不断进步,使得CRISPR/Cas9能够同时对多个基因进行编辑。通过将多个优异等位变异在同一遗传背景下进行聚合,再通过单倍体获得具有较高纯合度的DH系,可加速杂交育种进程^[49-50]。

双单倍体在遗传研究、分子研究和实践应用

上有许多优点^[4,51-53]。双单倍体可以大大提高诱导率,并且通过双单倍体诱导技术选育的品种更具杂种优势,纯度、一致性均能得到保障,国内外各大种业公司和研究机构均密切关注和进行深入研究^[54],目前,单倍体技术已经拓展到番茄、烟草等经济作物上^[55-58],为创建通用性的杂交诱导单倍体技术体系提供了技术支撑。

参考文献:

- [1] Coe E H. A Line of Maize with high haploid frequency[J]. *American Naturalist*, 1959, 93: 381-382.
- [2] 邵泽广. 玉米单倍体育种技术应用研究进展[J]. *现代农业科技*, 2022(12): 13-15.
- [3] 贾波, 谢庆春, 余艳欢. 4个玉米单倍体诱导系的诱导效果[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(5): 129-133.
- [4] 才卓, 徐国良, 张铭堂, 等. 玉米单倍体育种研究进展[J]. *玉米科学*, 2008, 16(1): 1-5.
- [5] Lashermes P, Beckert M. Genetic control of maternal haploidy in maize (*Zea mays* L.) and selection of haploid inducing lines[J]. *Theoretical & Applied Genetics*, 1988, 76(3): 405-410.
- [6] Chalyk S T. Creating new haploid-inducing lines of maize[J]. *Maize Genet Coop Newslett*, 1999, 73: 53-54.
- [7] Roeber F K, Gordillo G A, Geiger H H. In vivo haploid induction in maize—Performance of new inducers and significance of doubled haploid lines in hybrid breeding[J]. *Maydica*, 2005, 50(3): 275-283.
- [8] 周恭伟, 崔丽琼. 三体、单体、三倍体和单倍体遗传的辨析及应用[J]. *生物学教学*, 2023, 48(6): 87-89.
- [9] Liu Z Z, Song T M. The Breeding and Identification of Haploid Inducer with High Frequency Parthenogenesis in Maize[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(5): 570-574.
- [10] 陈绍江, 黎亮, 李浩川, 等. 玉米单倍体育种技术[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2011: 42.
- [11] 才卓, 徐国良, 刘向辉, 等. 玉米高频率单倍生殖诱导系吉高诱系3号的选育[J]. *玉米科学*, 2007, 15(1): 1-4.
- [12] 余艳欢, 贾波, 谢庆春. 玉米单倍体诱导和加倍研究进展[J]. *大麦与谷类科学*, 2022, 39(5): 9-13.
- [13] 衡燕芳, 范开建, 陈绍江, 等. 玉米单倍体工程化育种研究进展和展望[J]. *中国基础科学*, 2022, 24(5): 15-23.
- [14] 余奎军, 刘艳妮, 程晋龙, 等. 玉米单倍体育种技术研究进展及展望[J]. *宁夏农林科技*, 2021, 62(10): 25-30.
- [15] Prigge V, Xu X W, 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.
- [16] Dong X, Xu X, Miao J, et al. Fine mapping of qhir1 influencing in vivo haploid induction in maize[J]. *Theoretical And Applied Genetics*, 2013, 126(7): 1713-1720.
- [17] Kelliher T, Starr D, Richbourg L, et al. Matrilineal, a sperm-specific phospholipase, triggers maize haploid induction[J]. *Nature*, 2017, 542(7639): 105-109.
- [18] 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(10): 520-522.
- [19] Gilles L M, Khaled A, Laffaire J B, et al. Loss of pollen-specific phospholipase NOT LIKE DAD triggers gynogenesis in maize[J].The EMBO Journal, 2017, 36(6): 707-717.
- [20] Zhong Y, Liu C, Qi X, et al.Mutation of ZmDMP enhances haploid induction in maize[J].Nature Plants, 2019(5): 575-580.
- [21] Jiang C, Sun J, Li R, et al. A reactive oxygen species burst causes haploid induction in maize—Science Direct[J]. Molecular Plant, 2022, 15(6): 943-955.
- [22] Geiger H H, Gordillo. Doubled haploids in hybrid maize breeding[J].maydica, 2009, 54(4): 485-499.
- [23] 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, 29(4): 587-590.
- [24] 王薪淇, 岳尧海, 董亚琳, 等. 21份玉米单倍体诱导系遗传背景及诱导率分析[J]. 东北农业科学, 2019, 44(6): 10-13, 32.
- [25] Lashermes P, Beckert M. Genetic control of maternal haploidy in maize(*Zea mays* L.) and selection of haploid inducing lines[J]. Theoretical & Applied Genetics, 1988, 76(3): 405-410.
- [26] Eder J, Chalysk S. In vivo haploid induction in maize[J]. Theoretical & Applied Genetics, 2002, 104(4): 703-708.
- [27] Li L, Xu X W, Jin W W, et al. Morphological and molecular evidences for DNA introgression in haploid induction via a high oil inducer CAUHOI in maize[J].Planta, 2009, 230(2): 367-376.
- [28] Kermicle J L, Allen J O. Cross-incompatibility between maize and teosinte[J].Maydica, 1990, 35(4): 399-408.
- [29] 赵延明, 董树亭, 张锁良, 等. 玉米单倍体育种技术研究与应用进展[J]. 玉米科学, 2007, 15(5): 60-64.
- [30] 刘志增, 宋天明. 玉米单倍体雌雄育性的自然恢复以及染色体的化学加倍[J]. 作物学报, 2000, 26(6): 947-952.
- [31] 李向永, 姜 龙, 王薪淇, 等. 糯玉米单倍体诱导和加倍的研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2016, 44(8): 90-96.
- [32] 段民孝, 赵久然, 刘新香, 等. 不同种植地点对玉米单倍体自然加倍率的影响[J]. 作物杂志, 2012(2): 68-70.
- [33] 蔡 泉, 曹靖生, 史桂荣, 等. 玉米单倍体在黑龙江与海南自然加倍效果的对比研究[J]. 玉米科学, 2012, 20(5): 7-9.
- [34] 才 卓, 徐国良, 任 军, 等. 玉米单倍体雄穗自然加倍性轮选遗传修复与高加倍率材料的创制[J]. 玉米科学, 2016, 24(4): 1-6.
- [35] 卢振宇. 玉米单倍体育种关键技术研究探讨[J]. 农家致富顾问, 2017(16): 80.
- [36] 文 科, 黎 亮, 刘玉强, 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.
- [37] 姜 昱, 王玉民, 王中伟, 等. 我国玉米单倍体育种技术研究进展[J]. 玉米科学, 2008, 16(6): 48-51, 57.
- [38] 才 卓, 徐国良, 于明彦, 等. 玉米单倍体高自然加倍种质快捷轮选方法及高加倍瑞德核心种质的创制[J]. 玉米科学, 2021, 29(4): 1-8.
- [39] 才 卓, 徐国良, 于明彦, 等. 玉米单倍体高自然加倍材料吉 Gjb335HD3 的遗传分析与 QTL 初定位研究[J]. 玉米科学, 2020, 28(6): 1-7, 17.
- [40] 才 卓, 徐国良, 郭 琦, 等. 基于自然加倍为主体的 DH 双轮回选择玉米育种技术体系的构思[J]. 玉米科学, 2018, 26(1): 1-7.
- [41] 张潇誉, 任姣姣, 吴鹏昊. 玉米单倍体诱导败育数量性状位点定位及全基因组选择[J]. 新疆农业大学学报, 2022, 45(2): 87-93.
- [42] 高佳琪, 王 琨, 徐梅艳, 等. 鲜食玉米单倍体诱导率的影响因素研究[J]. 玉米科学, 2021, 29(5): 15-21.
- [43] Wan Y, Duncan D R, Rayburn A L, et al. The use of antimicrotubule herbicides for the production of doubled haploid plants from anther-derived maize callus[J]. Theoretical And Applied Genetics, 1991, 81(2): 205-211.
- [44] Kato A, Geiger H H. Chromosome doubling of haploid maize seedling using nitrous oxide gas at the flower primordial stage[J]. Plant Breeding, 2008, 121(5): 370-377.
- [45] Kelliher T, Starr D, Su X, et al. One-step genome editing of elite crop germplasm during haploid induction[J]. Nature Biotechnology, 2019, 37(3): 287-292.
- [46] 王 东, 郑 威, 冯 晔, 等. 玉米单倍体诱导加倍技术在实践中的应用[J]. 农业科技通讯, 2021(1): 254-256.
- [47] Wang D, Zhong Y, Feng B, et al. The RUBY reporter enables efficient haploid identification in maize and tomato[J]. Plant Biotechnology Journal, 2023(5): 1-9.
- [48] Wang B, Zhu L, Zhao B, et al. Development of a haploid-inducer mediated genome editing system for accelerating maize breeding[J]. Molecular Plant, 2019, 12(4): 597-602.
- [49] 徐建文, 左淑珍. 基于玉米单倍体育种发展方向和技术问题研究[J]. 黑龙江科技信息, 2009(7): 107.
- [50] Dong L, Li L, Liu C, et al. Genome Editing and Double-Fluorescence Proteins Enable Robust Maternal Haploid Induction and Identification in Maize[J]. Molecular Plant, 2018, 11(9): 1214-1217.
- [51] 邢锦丰, 张如养, 段民孝, 等. 单倍体技术在玉米育种中的应用及其问题探讨[J]. 作物杂志, 2012(2): 15-17.
- [52] 徐岱青. 单倍体技术在玉米种质改良和育种中的应用方向[J]. 农民致富之友, 2014(20): 87-88.
- [53] 武阳春, 杜金洹, 郭 琦, 等. 玉米“单倍体+轮回选择”技术在育种中的应用探析[J]. 东北农业科学, 2022, 47(1): 17-21.
- [54] 王化冰, 刘励蔚, 朴莲玉, 等. 国内玉米单倍体诱导及籽粒鉴别技术的研究进展[J]. 东北农业科学, 2020, 45(6): 28-31, 85.
- [55] Jacquier N M A, Gilles L M, Pyott D E, et al. Puzzling out plant reproduction by haploid induction for innovations in plant breeding[J]. Nature Plants, 2020(6): 610-619.
- [56] 武云昊, 孙 洁, 姜 龙, 等. 不同遗传基础甜玉米单倍体的诱导和加倍效果研究[J]. 东北农业科学, 2022, 47(1): 31-34.
- [57] Zhong Y, Chen B, Wang D, et al. In vivo maternal haploid induction in tomato[J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(2): 250-252.
- [58] Zhang X, Zhang L, Zhang J, et al. Haploid induction in allotetraploid tobacco using DMPs mutation[J]. Planta, 2022, 255(5): 98-110.

(责任编辑:范杰英)