

玉米孤雌生殖诱导系的选育方法研究

刘志增 宋同明 滕文涛 薛国宾 刘丽娟

(中国农业大学作物学院)

摘要 本试验通过对北农大高油(BHO)与 Stock6 F₁ 的自交后代、BC₁ 和 BC₂ 后代分离群体单株单倍体诱导率的分布趋势分析发现, 在 3 个群体中均以诱导率最低的类型占绝大部分, 诱导率较高(相对于 Stock6)的类型所占比率很小, 而诱导率突出的类型所占比率更小。在 F₁ 自交后代系统中出现了诱导率大大超出高亲的极端类型, 而在 BC₁ 和 BC₂ 的后代系统中未见有诱导率超高的跳跃性分布类型。随着 Stock6 回交次数的增加, 后代中分离出诱导率超亲类型的可能性越来越小。因此 BHO 中可能存在不同于 Stock6 的诱导单倍体基因。与 BC₁ 和 BC₂ 后代相比, BHO/Stock6 的自交后代中籽粒 Navajo 标记更趋向于深标记类型, 表明 BHO 中也具有增强籽粒色素的修饰基因。BC₁ 和 BC₂ 的后代中, 没有发现大胚类型, 而 F₁ 的自交后代中则获得了一些大胚面的穗行。由 ABPI 等基因控制的紫色植株标记受修饰基因的影响比较小。

关键词 玉米; 孤雌生殖; 诱导系; 选育

分类号 S334.1; S513

Study on the Method of Corn Parthenogenetic Inducing-Line Development

Liu Zhizeng Song Tongming Teng Wentao Xue Guobin Liu Lijuan
(College of Crop Sciences, CAU)

Abstract Distributive tendency of haploid rate induced by single plant in subsequent self-crossing generations of BHO/Stock6 (F₁), BHO/Stock6/Stock6 (BC₁) and BHO/Stock6/Stock6/Stock6 (BC₂) populations was analyzed. The results indicated that in the three populations most individuals belonged to the low haploid inducing rate (HR) type, a small part to moderate HR type (about the same level as stock6), and only a few to high HR type. In F₁'s progenies considerable amount of transgressive segregates with higher haploid inducing ability were found, on the contrary there was no jumping distribution in that of BC₁ and BC₂. With the increase of backcrossing times, the transgressive segregates decreased, indicating that there exists some kind of haploid-inducing gene(s) different from that of Stock6 in BHO. Compared with BC₁ and BC₂, the kernel Navajo marker of some F₁ segregates were obviously intensified, suggesting that some modifier genes of R^{-nj} may also exist in BHO. Among the two forms no large gem type was found, while in the later some ear-rows with large gem appeared. The purple plant marker (ABPI) was not significantly affected by modifier gene.

Key words corn; parthenogenesis; inducing-line; breeding

收稿日期: 1999-09-09

刘志增, 北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区), 100094

利用单倍体育种以缩短育种年限、实现配子体选择、加快选系速度,是几代育种家的梦想。但是由于获取单倍体技术上的原因,这一愿望一直未能实现。自从Coe发现玉米高频孤雌生殖诱导系Stock6以来^[1],育种家已利用Stock6作父本诱导了大量母本单倍体。孤雌生殖诱导系具有杂交诱导母本雌配子体形成高频单倍体的能力,符合单倍体育种的基本要求,从而使玉米单倍体育种可能变为一种现实的育种方法。但是在实际应用中发现,Stock6存在许多严重的缺陷,如其雄花对温度敏感,在温度偏高时,花粉量很少或者不散粉,因而无法利用其花粉;其次,Stock6的自交结实性也很差,穗粒腐病严重,往往得不到种子;另外,Stock6籽粒的Navajo遗传标记表达较弱。因此,利用Stock6诱导单倍体的关键是首先要对其进行改造,也就是在保持孤雌生殖诱导能力的前提下,克服上述缺点。国外在这方面起步较早,并已经育成了一些新的诱导系^[2~4],它们不但适应当地的生态环境,而且诱导率有了进一步的提高,因此利用价值已经大大超出Stock6。遗憾的是,一些改良成功的高频诱导系已经申请了专利权(Shatskaya和Chalyk私人通讯,1997),限制了国际间材料的自由交换。作为一项可能会给玉米育种进程带来显著变化的育种新技术,我们应当尽快掌握并加以运用。而要建立我国自主的玉米单倍体育种体系,就必须从Stock6的改良入手。虽然Stock6引入时间不长,但本项研究经过连续数代的大群体测交和高强度选择,已经获得了单倍体诱导率达5%~6%、遗传标记显著增强、花粉量大、抗病性好的新诱导系农大高诱一号。现将诱导系的选育方法总结如下。

1 材料与方法

1.1 选育诱导系的基础材料

Stock6引自美国玉米遗传合作社,具有高频诱导孤雌生殖单倍体的能力,它带有2个标记性状:籽粒Navajo斑纹,由A1A2C1C2R-nj互补基因控制;植株紫色,由A1A2C2BPI互补基因控制。这2个标记性状对于绝大部分玉米材料表现为显性。北农大高油(BHO)是本实验室的一个高油改良群体,胚面很大,在田间曾经发现过自发产生的单倍体。在BHO群体内不同单株与Stock6的数十个杂交果穗中,选择其中籽粒Navajo斑纹标记最深的一个杂交果穗作为选系的原始组合。于是利用这一组合(F₁)再与Stock6回交1或2次,形成F₁自交、1次回交(BC₁)和2次回交(BC₂)共3个选系基础群体。BC₂是利用Stock6给BC₁的S₀植株授粉产生的,由于BC₁的S₀植株已经发生分离,故从S₀中选择4个优良标记穗行计授粉20余穗。

1.2 后代处理程序

1996~1998年分别在北京和海南对上述杂交和回交后代群体进行连续4个世代的选育。由于BC₁的自交一代和BC₂的回交当代就已经发生性状分离,所以对BC₁和BC₂后代的选择与F₁后代的选择是同步的。后代处理按系谱法进行。各代的选择重点包括:单倍体诱导率、籽粒Navajo标记、植株ABPI标记、籽粒大胚性状、花粉量、结实性以及抗病性等。

S₁: 由于遗传标记基因处于杂合状态,因此本代未测定单倍体诱导率,重点对籽粒Navajo标记和植株ABPI标记进行选择,凡籽粒标记未达2级以上者均予以淘汰。

S₂: 继续加强对Navajo标记和ABPI标记的选择,对于胚和胚乳上色斑扩大的,加大选择群体,保留大胚籽粒,凡结实性差的均淘汰。由于本年度开花期遭遇少有的异常高温干旱,对雄穗的散粉能力是一个严酷的选择条件,因而许多雄穗不散粉或散粉不畅的个体被淘汰。对于所

有紫色植株则利用其花粉进行单株诱导率测交, 单倍体测验种为 H4/Syn695, 每株测交 5 穗以上。对籽粒标记分离的测交种, 则根据有标记的部分测单倍体诱导率。

S₃: 从收获的 S₂ 植株果穗上的籽粒来看, 多数个体的 Navajo 标记已经纯合, 有的果穗上出现一些胚部标记达到 4 级的籽粒。S₃ 播种种子均选自果穗中的标记深者。由于所选种子数量少, 播种按单粒点播。其他性状的选择标准同 S₂。S₃ 中所有具有 ABP1 标记的紫色植株除自交外, 全部进行单株诱导率测定, 测交方法同上。

S₄: 所收获的 S₃ 果穗籽粒的 Navajo 标记几乎均已纯合, 因此对 S₄ 主要选择籽粒标记深者播种, 单粒点播, 本代单株诱导率测定根据 S₃ 单株测交结果, 对诱导率高的系统进行重点选配。单倍体测验种采用黄绿苗自交系 Syn695y_g。黄绿苗测验种与诱导系杂交后不但籽粒标记明显, 而且在苗期即可对单倍体进行鉴定, 因此测定结果准确可靠。测交时, 每个被测单株至少授粉 7 穗以上。除黄绿苗测验种外, 部分穗行用 H4/Syn695 为测验种进一步测交, 每穗行测交 5 株, 每株测交 5 穗以上。

S₅: 在对 S₄ 的高诱导率家系进行全面鉴定的基础上, 选择其中诱导率最高、标记深、胚面大、综合性状好的穗行中的优良单株进行重点繁殖。

1.3 单倍体的鉴定方法

测交籽粒由具有标记的二倍体和单倍体籽粒组成, 其中二倍体占绝大多数。单倍体籽粒的糊粉层为紫色或紫红色, 而胚部无色; 胚面较小, 且凹陷较深。而正常杂交的二倍体籽粒的胚和糊粉层均有紫色。因此二者易于区分。有时测交籽粒中还含有少量的胚和糊粉层均未着色的籽粒, 它们是由于花粉污染所致。然而仅仅根据籽粒标记所选得的“单倍体”并不十分可靠, 所以还必须进行幼苗或植株鉴定。

将选得的“单倍体”籽粒精细播种。出苗后根据植株 ABP1 紫色标记可以非常容易地对单倍体进行鉴别, 凡幼苗叶鞘全部为紫色者均不是单倍体。但是由于该标记性状仍处于分离状态, 因此一些单倍体还需要根据幼苗的生长发育速度、株高、叶片长度、叶色以及叶片夹角等来判断。单倍体表现为生长发育慢、植株矮、叶片短且较上冲、叶色浅等。一般到拔节期即可完全判定。对于从 Syn695y_g 测验种中所选得的“单倍体”, 在温室苗床中根据黄绿苗性状(y_g)进行鉴定。单倍体苗(y_g)为黄绿色, 而二倍体苗(Ygy_g)的叶片为绿色, 二者极易分清。

$$\text{单倍体诱导率} = \text{单倍体苗数} / \text{测交结实粒数} \times 100\%$$

1.4 遗传标记的选择标准

籽粒 Navajo 标记(胚部)参照刘志增和宋同明提出的方法按 7 级标准划分^[5]。各代所有用于播种的籽粒都经过籽粒标记检查, 籽粒标记的入选标准是: 胚部标记必须达到 2 级以上, 择优录选大胚籽粒。单倍体测交时仅选用紫色植株的花粉, 并仅以紫株所结的种子进代。

2 结果与分析

2.1 不同基础群体后代的选系效果比较

利用高油群体 BHO 与单倍体诱导系 Stock6 杂交, 并以 Stock6 进行 1 次回交和 2 次回交, 从而形成了 Stock6 所占遗传比重分别为 50%、75% 和 82.5% 的 3 个基础群体。经过对各个群体后代中分离出来的所有具有 ABP1 紫株标记的单株与单倍体测验种进行测交, 并将其籽粒 Navajo 斑纹标记明显的测交组合进行了单倍体诱导率的鉴定。

由于在 S_2 代之前未进行单倍体诱导率测定, 所以 S_2 代具有优良遗传标记植株的单倍体诱导率分布是随机的。另外, 由于 S_2 代的单倍体诱导率鉴定是在下一代进行的, S_3 代的播种材料未及参考 S_2 代的诱导率资料, 同时所有 S_3 代的紫株均予以诱导率测交, 因此, 实际上 S_3 代具有优良标记的植株的诱导率分布也未受选择的影响。于是对 S_2 和 S_3 两个世代中 3 个不同群体的单株诱导率分布进行了比较分析。由表 1 可见, 在 3 个群体中均以诱导率最低的类型占绝大部分, 诱导率较高的类型所占比率很小, 而诱导率突出的类型所占比率更小。这表明高诱导率性状具有隐性遗传的特点。

表 1 BHO/Stock6 的 F_1 、 BC_1 和 BC_2 后代分离群体中
单株单倍体诱导率及分布频率(括号内)

诱导率区间 $Q\%$	S_2 样本数			S_3 样本数		
	F_1 群体	BC_1 群体	BC_2 群体	F_1 群体	BC_1 群体	BC_2 群体
0 $\alpha < 0.2$	11 (78.6)	15 (60)	7 (63.6)	33 (67.3)	89 (79.5)	24 (55.8)
0.2 $\alpha < 0.4$	0	3 (12)	0	2 (4.1)	9 (8)	10 (23.3)
0.4 $\alpha < 0.6$	1 (7.1)	5 (20)	1 (9.1)	3 (6.1)	7 (6.3)	3 (7)
0.6 $\alpha < 0.8$	1 (7.1)	2 (8)	0	3 (6.1)	4 (3.6)	4 (9.3)
0.8 $\alpha < 1.0$	0		2 (18.2)	2 (4.1)	1 (0.9)	1 (2.3)
1.0 $\alpha < 1.20$	0		0	2 (4.1)	0	1 (2.3)
1.20 $\alpha < 1.40$	0		1 (9.1)	2 (4.1)	1 (0.9)	
1.40 $\alpha < 1.60$				0	0	1 (0.9)
1.60 $\alpha < 2.00$	1 (7.1)			0		
2.00 $\alpha < 2.50$				0		
2.5 $\alpha < 3.15$				2 (4.1)		
合计	14	25	11	49	112	43

从不同群体中诱导率突出类型的分布来看, 在 F_1 自交后代系统中出现了诱导率极端突出的类型, 其中 S_2 中最高单株诱导率为 1.68%, S_3 中为 3.15%, 这种类型与同一系统中相近类型的分布区域相隔很大的跨度, 二者诱导率值相差 1 倍以上。而在 BC_1 和 BC_2 的后代系统中, 单株诱导率的分布比较具有连续性, 虽然也分布着一些诱导率较高的类型, 但未见有诱导率超高的跳跃性分布类型。在 S_2 代, 除 F_1 后代系统出现一诱导率超高类型外, BC_1 和 BC_2 中的最高单株诱导率基本与原始亲本 Stock6 的诱导率相当 (Stock6 的单倍体诱导率经测定为 0.91%)。而在 S_3 中, F_1 后代系统分离出的最高单株诱导率已相对于 Stock6 的 3 倍之多, BC_1 系统中分离出的最高单株诱导率也较上代有较大幅度的提高, 达 1.4%, 明显高于 Stock6, 但是 BC_2 系统的最高单株诱导率却从 S_2 代的 1.39% 降为 1.11%, 与 Stock6 的诱导率基本持平。这表明随着 Stock6 回交次数的增加, 后代中分离出诱导率超亲类型的可能性越来越小。由于在 BHO 群体中曾经发现过自发产生的单倍体, 因此 BHO/Stock6 的自交后代所出现的大幅度超亲分离可能与双亲中诱导单倍体的基因发生重组有关。而在 BC_2 后代中双亲遗传重组的可能性大大降低, 实际上又恢复了 Stock6 的特性。此外, 随着回交次数的增加, Stock6 的一些其他不良性状如散粉困难、结实性差、Navajo 标记弱和容易感病等也不容易被克服。因此, 采用 F_1 自交后代群体进行选系效果最好。

2.2 对 BHO/Stock6 自交后代系统诱导率性状的选择

在对 BHO/Stock6 自交后代系统单株标记性状选择的基础上, 对 $S_2 \sim S_4$ 代单株单倍体诱导率进行了广泛测定。在 S_2 代被测单株中, 发现 BHO/Stock6(43)-2-6 单株的诱导率最高, 达 1.68%, 遗憾的是在本世代玉米花期恰逢罕见高温天气, 使这一诱导率最高的单株授粉后未能结实。而另一诱导率较高的单株 BHO/Stock6(52)-6-5 则由于籽粒 Navaajo 标记较差而被淘汰。诱导率位居第三的 BHO/Stock6(52)-2-5 具有较深的植株和籽粒色素标记, 同时还具有大胚面等优良性状, 因此被选入下一分离世代。在随后的分离世代中, S_3 代诱导率最高的前 4 位单株以及 S_4 代的前 5 位单株均来源于 S_2 代的 BHO/Stock6(52)-2-5 单株。可见单倍体诱导率性状的遗传传递力是比较高的。从世代间诱导率的变化来看, BHO/Stock6(52)-2-5 在其后的分离世代中出现了诱导率超亲的类型, 在 S_3 代它所分离出的最高单株诱导率达 3.15%, 而到 S_4 代所分离出的最高单株诱导率已达 6.52%。由于 S_4 代最高诱导率单株所在穗行的植株性状和标记性状已经稳定, 因此将其中一个高诱导率单株进行繁殖形成新的孤雌生殖单倍体诱导系, 并定名为农大高诱一号, 其系谱为: BHO/Stock6(52)-2-5-8-13。高诱一号的单倍体诱导率为 5.82%。

表 2 BHO/Stock6 自交后代中各个世代单倍体高诱导率前 5 位单株的系谱关系

S_2		S_3		S_4	
系 谱	诱导率 φ %	系 谱	诱导率 φ %	系 谱	诱导率 φ %
(43)-2-6	1.68	(52)-2-5-8	3.15	(52)-2-5-11-16	6.52
(52)-6-5	0.69	(52)-2-5-1	2.91	(52)-2-5-8-14	6.17
(52)-2-5	0.55	(52)-2-5-11	2.06	(52)-2-5-10-6	6.04
(52)-2-4	0.24	(52)-2-5-10	1.22	(52)-2-5-7-8	5.91
(24)-2-7	0.18	(24)-2-7-13	1.04	(52)-2-5-8-13	5.82

2.3 遗传标记性状的选择

孤雌生殖诱导系诱导的单倍体是通过标记性状来加以识别的, 没有高效可靠的标记性状, 就无法在育种中应用这一技术。因此优良的标记性状对于单倍体诱导系是必不可少的。在 Stock6 中前人已经导入了 2 个显性标记性状^[6], 即籽粒 Navaajo 标记和 ABP1 紫株标记, 但是其 Navaajo 标记的表达很弱, 无法直接应用, 而紫株标记的表达非常可靠^[5]。因此在利用 Stock6 选育新的单倍体诱导系时, 需加强其籽粒 Navaajo 标记, 保持其紫株标记, 如有可能导入新的显性标记。

由于 BHO 群体内不同单株与 Stock6 的数十个原始杂交果穗的籽粒 Navaajo 标记有较大差异, 因此 BHO 群体中与籽粒色素表达有关的基因必然也存在差异。而选系用的原始杂交果穗是其中 Navaajo 标记最深者, 故该组合中可能具有增强籽粒色素的修饰基因。在 S_2 代分离群体的自交果穗中, BHO/Stock6 自交后代的籽粒 Navaajo 胚部标记为 3 级的占 45.5%, 4 级的占 27.3%, 1 级和 2 级类型相对较少(表 3); BC_1 后代的标记则主要集中在 2 级(43.5%), 其次为 1 级和 3 级, 4 级仅占 6.5%; 而 BC_2 中未出现 Navaajo 标记达到 4 级的类型。因此与 BC_1 和 BC_2 后代相比, BHO/Stock6 的自交后代中籽粒 Navaajo 标记更趋向于深标记类型, 具体表现为籽粒胚芽色素加深, 着色面积扩大, 甚至分离出整个胚面全部着色的紫盾状体类型, 同时糊

粉层着色面积也相应扩大。这种情况在BC₂ 后代中未曾出现, 在BC₁ 后代中也比较少见。另外许多BHO/Stock6 的S₂ 代果穗的籽粒Navajo 标记已经纯合, 至S₃ 代大部分穗行已经纯合, 表明BHO 具有控制该标记性状的7对显性互补基因中的多数。

对于ABP1紫株标记, 从3个后代系统中均易于获得, 但以BC₂ 的后代纯合最快, 而F₁ 自交后代纯合最慢。但该标记的表达受修饰基因的影响比较小, 只要纯合后均能达到大致相同的表达效果。大量单倍体诱导率测交试验证明, 所有紫色纯合株与绿株杂交的后代除单倍体外均表现为紫色株。故紫株标记是除籽粒标记外识别假单倍体的重要辅助标记。

与上述Stock6 的2个色素标记不同, 高油群体BHO 具有独特的大胚性状。大胚对于小胚表现不完全显性。由于普通玉米材料的胚面相对而言都比较小, 所以大胚面也是一个易于识别的籽粒标记。但是大胚面的遗传比较复杂, 一般认为是

由多基因控制的性状, 因此在选择时需要保持适当的群体规模。在上述BC₁ 和BC₂ 后代中, 没有发现大胚类型, 而在F₁ 自交后代中则获得了一些大胚面的穗行。据观察, 在分离世代一旦出现大胚类型, 一般都可以传递给后代, 说明大胚性状的遗传力是比较高的。

通过对标记性状的严格选择, 使得所有入选下一代的材料均具有可以接受的标记性状。在此基础上再对单倍体诱导率进行选择, 从而能够实现诱导率性状与标记性状的有机结合。正是按着这一技术路线, 经过连续多代的大规模选择, 在BHO/Stock6 的自交后代中选育出了籽粒Navajo 标记加深并兼具ABP1紫株标记和大胚面标记, 且单倍体诱导率更高的孤雌生殖诱导系农大高诱一号。

3 讨论

本试验通过对BHO/Stock6 的自交、BC₁ 和BC₂ 后代分离群体单株单倍体诱导率的分布趋势分析发现, 在3个群体后代中均以诱导率最低的类型占绝大部分, 诱导率较高(相对于Stock6)的类型所占比率很小, 而诱导率突出的类型所占比率更小。这表明高诱导率性状具有隐性遗传的特点。因此适合于采用系谱法进行选择。在F₁ 自交后代系统中出现了诱导率大大超出高亲的极端类型, 这种类型与同一群体中诱导率邻近类型相隔很大的区间。而在BC₁ 和BC₂ 的后代系统中, 单株诱导率的分布比较具有连续性, 虽然也分布着一些诱导率较高的类型, 但未见有诱导率超高的跳跃性分布类型。随着Stock6 回交次数的增加, 后代中分离出诱导率超亲类型的可能性越来越小。由于在BHO 群体中曾经发现过自发产生的单倍体, 因此BHO/Stock6 的自交后代所出现的大幅度超亲分离可能与双亲中诱导单倍体的基因发生重组有关。而在BC₂ 后代中双亲遗传重组的可能性大大降低, 恢复了Stock6 的特性。故选育新诱导系时基础群体的创造非常重要, 用来改造Stock6 的基础材料必须具有能够克服其缺点的互补性状, 更重要是应具有增强Stock6 诱导能力的互补或修饰基因, 可达到事半功倍的效果。当然

表3 S₂ 代群体中不同等级Navajo 标记果穗的分布频率

Navajo 标记等级	F ₁ 自交系统	BC ₁ 系统	BC ₂ 系统
0	0	0	0
0.5	0	0	0
1	13.6	26.1	18.5
2	13.6	43.5	48.1
3	45.5	23.9	33.3
4	27.3	6.5	0
5	0	0	0
统计穗数	22	46	17

发现具有这种特点的材料比较困难,高油玉米群体BHO 就是其中之一。此外在组配基础群体时不宜将 Stock6 的遗传成分导入过多,否则改良难以实现^[7]。

籽粒 Navajo 标记是选择单倍体的关键性状。该性状的遗传非常复杂,除了 $A1A2Bz1Bz2C1C2R-nj$ 7 个必须的显性互补基因外,还有 Pr 和 in 等修饰基因, $C1$ 、 $R1$ 、 $Bz1$ 、 $Bz2$ 和 Pr 等基因则具有剂量效应^[6]。与 BC_1 和 BC_2 后代相比,BHO/Stock6 的自交后代中籽粒 Navajo 标记更趋向于深标记类型,如籽粒胚芽色素加深,着色面积扩大等。这种情况在 BC_2 后代中未曾出现,在 BC_1 后代中也比较少见。由此推测 BHO 原始杂交株中可能具有增强籽粒色素的修饰基因。

作为另外一类籽粒显性性状,大胚面标记在色素标记欠明显的情况下有助于区分二倍体和单倍体籽粒,因此可作为色素标记的补充。在上述 BC_1 和 BC_2 后代中,没有发现大胚面类型,而在 F_1 自交后代中则获得了一些大胚面的穗行。而由 $ABP1$ 等基因控制的紫色植株标记则能够在苗期甚至种子发芽时区分单倍体和二倍体,是除籽粒标记外识别假单倍体重要辅助标记。由于该标记的表达受修饰基因的影响比较小,因此只要纯合后均能达到大致相同的表达效果。在 3 个群体的分离后代中,以 BC_2 的后代紫株标记纯合最快,而 F_1 自交后代纯合最慢。

单倍体诱导率、籽粒 Navajo 斑纹标记、 $ABP1$ 紫色植株标记、大胚面以及散粉性能和结实性等诸多性状是由不同的遗传基因所控制的。本试验之所以能够在杂交后代中使这些有利基因集合于一体并得以提高,可归纳为以下几点原因: 选择了恰当的原始材料,BHO 与 Stock6 的互补性很强,能够克服 Stock6 的一般缺陷,同时在诱导率性状和籽粒 Navajo 标记性状上有加强作用; 采取了正确的组配方式,实践证明自交后代比回交后代更为有利; 对单株单倍体诱导率进行了连续多代的全面测定; 对标记性状进行了严格的早代选择等。

参 考 文 献

- 1 Coe E H. A line of maize with high haploid frequency. *Amer Nat*, 1959, 93: 381~ 382
- 2 Lashemes P, Beckert M. Genetic control of maternal haploidy in maize (*Zea mays* L) and selection of haploid inducing lines. *Theor Appl Genet*, 1988, 76: 405~ 410
- 3 Sarkar K R, Pandey A, Ayan, P G, et al. Stabilization of high haplois inducer lines. *Maize Genet Coop New s Lett*, 1994, 68: 64~ 65
- 4 Shatskaya O A, Zabirowa E R, Shcherbak V S, Chanak M V. Mass induction of maternal haploids in corn. *Maize Genet Coop New s Lett*, 1994, 68: 51
- 5 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. *中国农业大学学报*, 1998, 3(增刊): 6~ 10
- 6 张铭堂. 玉米之遗传: 花青素合成. *科学农业*, 1995, 43(3~ 4): 89~ 119
- 7 Sarker K R, Sudha P. Development of maternal haploidy-inducer lines in maize. *Indian J Agri Sci*, 1972, 42: 781~ 786