

文章编号: 1005-0906(2008)01-0001-05

玉米单倍体育种研究进展

才 卓, 徐国良, CHANG Ming-tang*, 路 明(译), 张洪艳(校)

(吉林省农业科学院, 长春 130033)

摘要:介绍了玉米单倍体的发展历程、玉米单倍体诱导和加倍方法的研究进展,对单倍体育种应用价值和前景进行了评述。

关键词:玉米; 单倍体; 育种**中图分类号:** S513.035.2**文献标识码:** A

The Advances in Haploid Breeding of Maize

CAI Zhuo, XU Guo-liang, CHANG Ming-tang, LU Ming, ZHANG Hong-yan

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

Abstract: The advances in haploid history, haploid induction and doubling methods in maize were reviewed in the paper. The advantages and perspective of haploid application were summarized as well.

Key words: Maize; Haploid; Breeding

玉米双单倍体(doubled haploid, DH)技术能够快速提供来自供体亲本的稳定纯系。目前,全世界有250多个作物物种应用了双单倍体育种,12个物种中培育了300多个来自于栽培种的DH系(Forster, Thomas. 2005)。玉米单倍体的选育和加倍技术较为先进。与传统育种方法相比较,双单倍体技术是选育玉米自交系的一种最快、最简便、经济和直接的方法,可以生产100%纯合的优良自交系。目前,该技术正在得到广泛的普及应用。

1 单倍体育种研究历程

由于自然单性生殖或孤雌生殖单倍体非常罕见,因而在遗传和育种研究中没有引起人们的注意(Randolph. 1938; Randolph, Fisher. 1939)。大约80年前,Randolph(1932)在他的文章中写到:“Stadler L. J.首次报道了玉米单倍体”。据此,最初描述玉米单倍体应该是 Stadler 和 Randolph (Rober, et al. 2005)。East(1930)根据 Stadler 的研究和 Emerson R. A.未出

版的研究,指出可以通过单性生殖获得纯合子,由此双单倍体技术可以取代通过长期自交来获得纯合子的方法。但直到 Chase 将选育的优良纯合的 DH 系用于商业杂交种应用,玉米双单倍体技术才得到有限的发展(Chase. 1947)。Chase 阐述了双单倍体技术在玉米育种中的应用(Chase. 1951),并培育了非常有价值的 DH 系用于商业杂交种应用。他以单倍体作为亲本的第一个杂交种 (DeKalb 640) 就是用 3 个 DH 系和 1 个骨干自交系(B14 × H2167/H2386 × H2389) 双杂交获得 (Forster, Thomas. 2005)。H2167 来自 Sprague 的爱阿华硬秆综合种一环系; H2386 和 H2389 是姊妹系,来自 W22 × H225 杂交的 DH 系的二环系。该杂交种是第一个被广泛推广的耐密植杂交种,在美国东部地区多年处于重要地位,同时在法国南部、意大利北部和多瑙河流域大面积应用。此外,Chase 为商业杂交种生产还培育了许多其他系,如在 1967 年普及的杂交种 Dekalb XL66 (190 万袋) 和 1970 年的 Dekalb XL64(380 万袋)。可以说 Chase 在单倍体育种上第一个成功实现玉米单倍体自花受精(Chase. 1949),培育出大量的 DH 系; Chase 认识到如果能使用较好的遗传筛选材料,单性生殖率可低到 0.1% ~ 0.2%; 表明授粉材料影响单性生殖率(Chase. 1952); Chase 认为自然加倍率也较高,染色体人工加倍技术不是必需的。

收稿日期: 2008-01-06

作者简介: 才 卓(1956-),男,研究员,从事玉米育种工作。

E-mail: zhuocai@sohu.com

* CHANG Ming-tang(张铭堂),男,美国玉米育种家。

E-mail: ming.chang@basf.com

Northrup King 种子公司拥有 1 份具有红叶耳、

白色胚乳和紫色糊粉层硬粒型独特遗传性状的晚熟墨西哥食用玉米品系,这个品系对当时育种没有实际价值,但却是一份很好的遗传材料,1941年Charles R. Burnham 博士的研究生Coe用这份材料作色素研究,1950年Coe把它命名为Stock 6,自交后代平均单倍体诱导率为2.52% (Coe. 1959),并发展了几种标记方法,如CI-I或RI-nj。他的学生Sarkar K. R.将其运用到单倍体种子的鉴定(Coe,Sarkar. 1964; Sarkar,Coe. 1971)。Sarkar 对玉米单倍体诱导进行了更深入的研究(Sarkar, et al. 1972; Sarkar. 1975; Mathur, et al. 1976; Aman, Sarkar. 1978)。Kato (2002)以含 RI-scm2 标记的 Stock 6 与 4 个自交系和 4 个杂交种杂交诱导单倍体,用氧化亚氮气体加倍单倍体获得双单倍体后代。

一种突变基因 *ig1* 或不确定的配子体可以增加后代中孤雌单性生殖单倍体的发生频率(Kermicle. 1971; Lin. 1981)。*ig1* 对种子发育的作用是破坏雌配子体的细胞和核的正常分化,导致其具有卵子作用的细胞数量不确定。除了产生6%多胚、7%异花受精、45%提高胚乳的倍性和其他稀少的突变外,*ig1* stock 还可产生大约3%来自父本的单倍体种子(Kermicle. 1969)。高等植物的孤雌生殖给了育种家和遗传学家一个启示,可以直接将一个品系的细胞质转移到另一个品系(Chase. 1963)。在玉米育种中,*ig1/ig1* stock 在将一个自交系转化成细胞质雄性不育的研究中得到了实践应用。纯合的 *ig1/ig1* cms W22 stock 作为母本与一个正常的自交系杂交,它们除了携带雄性不育细胞质外,加倍的孤雌生殖单倍体植株同正常自交系是同源的。1969年俄罗斯克拉斯诺夫斯克农业研究所的 Chumak M. V. 开始了玉米单倍体研究,之后 Shcherbak V. S., Shatskaya O. A. 和 Zabirova E. R. 继续进行单倍体研究。他们利用 Chase PEM (紫色胚标记)、Coe Stock 6 和 1982 年从萨拉托夫大学 Tyrnov V. S. 和 Zavalishina A. N. 得到的几个 Stocks 作为原始材料。经过那些材料的杂交和对后代的个体选择,选育了几个新的诱导系,命名为 EMK (Embryo Marker Krasnodarsky) 或 ZMK (Zarodyshevsky Marker Krasnodarsky)。1991年选育的 EMK-1 单倍体诱导率在 6% ~ 10% 以上(Shatskaya. 2004)。Chumak 利用 DH 系 Kr 716 培育的杂交种有 Krasnodarsky 383MV (1998 ~ 2005)、Krasnodarsky 384MV (2000 ~ 2005)、Krasnodarsky 382MV(1992 至现在)和 Ross 387 MV (1994 ~ 2004)。Krasnodarsky 599MV 是利用 DH 系 Kr503-1 培育的杂交种。利用 DH 系 Kr640-3 培

育的杂交种丰产性较高,如 Krasnodarsky 290MV、Intercras 375 和 Intercras 405。2007 年一些含 Kr640-3 的杂交种在乌克兰已被登记。1982 年萨拉托夫大学培育的 AT-1 系可选出 90% ~ 100% 的母本单倍体,由于 AT-1 系的单倍体性质和二倍体种子稀少,面临失去这一品系的危机。此外,由于高感瘤黑粉病,使其不能得到实际应用。当它被转入到一个抗性品系后,新筛选的品系的单倍体诱导率约为 2% ~ 3% (Tyrnov. 1997)。进一步研究表明:用正常花粉粒给单倍体 AT-1 和 AT-3 早期授粉,单倍体发生频率分别为 3.6% 和 2.7%,而后期授粉单倍体发生频率分别为 78% 和 75%(Smolkina, Tyrnov. 2003),表明处理对单倍体发生频率有显著影响。Chalyk 等(1994)利用 KMS (Korichnevyy Marker Saratovsky) 和 ZMS 作为亲本选育了一个新的单倍体诱导系 MHI (Moldovian Haploid Inducer),该诱导系的平均诱导率达 6.5% (Chalyk. 1999; Eder, Chalyk. 2002)。由 KEMS (EMK-1) 和法国的诱导系 WS14(W23 ig /Stock 6) 作为亲本创造了新的诱导系 RWS (Rober. 1999; Rober, et al. 2005)。不同的国家也选育了许多其他的诱导系,包括中国农业大学的高诱 1 号 (Liu, Song. 2000)、UH400(Melchinger, et al. 2005) 和吉林省农科院的吉高诱 3 号(Cai zhuo. 2006)。高诱 1 号是在 Stock 6 与 BHO(Beijing High Oil Population) 杂交后代中选育的,诱导率达 5% ~ 6%。UH400 是 Hohenheim 大学 Melchinger 研究组的 Schipprack W 利用 KEMS 得到的自交系。吉高诱 3 号平均诱导率达 10% 以上。

2 单倍体诱导方法

玉米自然发生单倍体的频率是 0.05% ~ 0.1%。主要是母本单倍体(孤雌生殖),孤雄生殖单倍体很罕见,其发生的频率为十万分之一(Randolph, Fisher. 1939; Chase. 1948)。两种类型的单倍体发生频率因遗传背景而异。

2.1 遗传诱导

当某些遗传材料作父本或母本时,可以产生较高频率的单倍体种子,例如 A385、38-11(Chase. 1949)、Stock6(Coe. 1959)、*ig1* (不确定的配子体)基因(Kermicle. 1969)和部分来自于以上提到的一些后代品系。尽管有证据表明单倍体诱导过程中涉及到染色体的消失,但对单倍体诱导的机理仍然没有完全清楚(Rober, et al. 2005)。大多数杂交表明,Stock6 能够诱导出 2% ~ 3% 的单倍体;Krasnodar 为 6%~8%; MHI 为 5% ~ 6%。将纯合的含 *ig1* 植株作为母本能

够诱导出 1%~5% 的单倍体 (Shatskaya, et al. 1994)。颜色标记基因已经被导入到父本诱导系中, 如控制紫色叶片、叶鞘和植株(带有显性基因 *A1*、*A2*、*BI* 和 *PI*) , 还有更易于在穗上鉴定单倍体种子的紫色胚乳顶端和紫色胚芽 (带有显性基因 *A1*、*A2*、*Bz1*、*Bz2C1*、*C2* 和 *Rl-nj*) 的基因。*Rl-nj* 是极其有用的, 因为它作为父本与一个含 *rl* 的母本杂交会产生隐性性状和显性的斑纹。杂交种子具有紫色的胚乳顶端和紫色的胚芽, 而单倍体种子具有紫色的胚乳顶端, 但胚芽不为紫色, 这样可以辨认出来。单倍体所具有的形态学特征包括叶片较少、狭窄、直立, 偶尔出现白斑; 植株瘦弱并且生长缓慢; 细胞较小; 保卫细胞较小(Chase. 1969; Coe, Sarkar. 1964; Greenblatt, Bock. 1967; Dankov, et al. 1990; Han, et al. 2006)。利用高油诱导系的直感效应, 根据油的含量和胚的大小也可以快速鉴别单倍体种子, 准确度达 90%(Chen, Song. 2003)。在这种杂交中, 单倍体的胚比杂交种的更小。单粒种子核磁共振方法测定表明, 杂交种、自交污染和单倍体的种子平均含油量分别为 5.26%、3.86% 和 3.42%(Chen, Song. 2003)。为了从一个诱导系高效地选择单倍体, 光滑的或者无叶舌的隐性幼苗标记能够作为判断单倍体发生的一种可靠的辅助手段。将具有光滑的、无叶舌的系做母本与单倍体诱导系杂交, 将种子种植在砂台中, 从中筛选隐性的幼苗。只要没有自交污染或者染色体消失, 隐性性状的百分率就代表单倍体诱导率。

2.2 人工修饰

单倍体诱导率主要受遗传因素影响。一些研究表明改变环境或处理方式也能影响诱导率。例如将授粉时间推迟到下午、吐丝的时期、加热等因素都可能改变诱导率(Rober, et al. 2005; Zaharova. 1955; Aman, et al. 1981; Mathur, et al. 1980; Smolkina, Tyrnov. 2003)。

2.3 人工诱导

某些化学方法或者辐射也能诱导单倍体的形成, 例如马来酰肼(MH)、2,4-D、乙酸钠(NAA-Na)、赤霉素(GA3)、吲哚乙酸(IAA)、秋水仙素(Deanon. 1957; Zhao, Gu. 1988)、氟乐灵(Kato. 1997)、放射物(Mathur, et al. 1976)、排草丹 (Basagran) 以及其它除草剂(Dankov, et al. 1997; Wan, et al. 1991; Hansen, Andersen. 1998)。Kato 用氟乐灵处理开花前的雄穗来抑制花粉粒的第 2 次有丝分裂。Zhao 和 Gu、Tu 等和其他研究者将 40 mg/L MH +2%DMSO+0.1% 秋水仙素溶液注射到未授粉的玉米雌穗上也成功获得了 DH 系。

2.4 花药(粉)培养

花药(粉)培养已经被用于培育单倍体幼苗(Petolino, Jones. 1986; Wan, et al. 1991; Aulinger, et al. 2003; Zheng, et al. 2003; Barnabas. 2003; Armstrong, et al. 2004)。由于这些方法效率低、耗时并且需要一定的技术要求而使其应用受到限制。中国科学院遗传所的植物细胞和组织培养实验室(1975)首次报道了在玉米花药培养上的成功, 从愈伤组织萌发出绿色芽、叶片和根从而发育成幼苗, 根尖细胞染色体数的检测显示它们是具有 10 个染色体的单倍体。

2.5 远缘杂交和染色体消失

一些物种利用远缘杂交和染色体消失可以产生双单倍体。例如: 将玉米花粉授于小麦、燕麦或水稻上能够诱导未受精的单倍体胚的发育(Zhou, et al. 1979; Zenkteler, Nitzsche. 1984; Laurie, Bennett. 1986; Matzk, Mahn. 1994; Bains, et al. 1995; Berzonsky, et al. 2003; Inagaki. 2003; Rines. 2003)。这是一种培育 DH 系的非常有用技术, 由于双亲体细胞有丝分裂期间的不同步导致某一亲本染色体迅速消失, 只剩下来自于原始亲本的一组染色体。尽管玉米能够与亲缘植物如鸭茅状摩擦禾草和墨西哥类蜀黍杂交, 但到目前为止还没有这种方法成功应用于玉米的报道。

2.6 单性生殖(孤雌生殖或孤雄生殖)

单性生殖指的是从未受精配子体获得再生种子或幼苗的过程。它的遗传基础是具有可以通过单染色体或转移的片段来鉴定控制单性生殖反应的基因。将鸭茅状摩擦禾草的单性生殖基因引入玉米中是可能的(Sokolov, et al. 1998; Kindiger. 1998; Kindiger, Sokolov. 1998; Kindiger. 2006)。当前的研究鉴定了一个从鸭茅状摩擦禾草的 16L 染色体转移到玉米 6L 染色体的一个小片段, 证实该片段是形成单性生殖的原因。

3 染色体加倍方法

染色体加倍可以自然发生, 其发生频率可以通过选择加强。此外, 人工诱导加倍的方法也得到发展。

3.1 自然加倍

单倍体雄穗通过自然加倍可产生可育的双倍体。有证据表明一个单倍体植株的一小部分体细胞通过体细胞融合、核内复制、核内有丝分裂或者其它的一些机制来自然加倍(Jensen. 1974; Testillano, et al. 2004)。单倍体雄穗能否释放出正常花粉粒由遗传决定, 变化范围在 2.8%~46%。(Shatskaya, et al. 1994;

Liu, Song. 2000; Wei, Chen. 2006; Han, et al. 2006)。一般来说,许多单倍体雄穗只有少部分小花能够散播正常的花粉粒。雌穗的自然育性恢复率比单倍体雄穗的要高得多,在25%~94%(Chalyk. 1994; Liu, Song. 2000; Han, et al. 2006; Han, et al. 2006)。因此,雄穗的育性是双单倍体育种体系应用的限制性因素。利用正常双倍体植株的花粉粒给单倍体雌穗授粉,可以测定单倍体雌穗的育性恢复率、结实、加倍组织的大小和种子分布。平均每穗结实约25~30粒种子,随机分布或集中在某一特定区域的一大簇(Liu, Song. 2000; Han, et al. 2006)。单倍体细胞自然加倍的时间和频率由遗传背景决定。从某些亲本材料中选育出来的单倍体植株少数在有丝分裂早期加倍,一般这种材料具有较高的育性恢复率。另一些亲本材料选育出来的单倍体植株则更多地在晚期加倍,发育中的花药中产生许多分散的正常花粉粒,这些花药不能够展开自然散粉,但可通过剪开或其它机械方法来散粉。一般这种材料具有较低的育性恢复率。此外,还有从一些亲本材料获得的单倍体植株非常稳定,在有丝分裂期未发生染色体加倍现象。

3.2 人工加倍

通常雄穗育性的自然恢复率都未超过20%,因此,用化学处理方法来加倍染色体数尤为必要。一般来说,使用0.06%~0.5%的秋水仙素溶液来处理单倍体幼苗可将单倍体雄穗的加倍频率提高到20%~50%(Han, et al. 2006)。Kato(2002)利用一氧化二氮气体加倍单倍体,分别获得4个自交系和杂交种。

自然加倍特性可以通过再选择来提高,使用2个DH系作为亲本材料,进行下一轮选系可提高新选单倍体雄穗的自然加倍频率,育性恢复率从9.4%提高到33%(Chase. 1952; Zabirova, et al. 1996),甚至达到43%(Shatskaya, et al. 1994)。

4 DH系在遗传研究中应用价值

4.1 快速实现高度遗传纯合

DH系在一代中就可快速实现遗传纯合性。因为单倍体仅携带单拷贝基因,那些对种子或植株发育具有有害影响的基因很快就会表达,而这在单倍体阶段会被快速消除。这对于消除有害基因从而加强有利基因来快速改良基因库提供了有效的工具。它类似自然选择过程,但是从育种前景来看,它是固定和保存有利基因的一种非常快捷的方法,克服了传统育种为了达到基因纯合而连续多代自交的弊端。这些双单倍体在随后的几代不会表现遗传分离

或者自交衰退,除非基因自发突变或者异位引起一定的有害影响和基因分离。

4.2 利于高效配子体选择

配子体选择(Stadler. 1944)是一种简单有力的手段,它的潜力体现在双单倍体技术在育种上的应用。在配子体或单倍体水平上的选择比在双倍体水平上更有效,因为双单倍体获得任何携带n个有利基因的基因型概率是 $1/2^n$,远高于双倍体的 $1/4^n$ (Schlegel. 2003)。某种意义上来说双单倍体来自于配子体。利用双单倍体方法,一个具有优良遗传组成的配子体能够被快速地固定成为纯合的个体。基于同功酶、隐性标记基因和遗传相似性的研究表明单倍体的形成具有随机性(Chang. 1992; Chalyk, Chebotar. 2000; Seitz. 2005)。如果DH系的数量足够多,那么选择结果则非常有效。研究表明,双单倍体不会导致群体中基因型发生偏离。甚至通过系谱选择产生的选择系中,随机的双单倍体都能发现(Foster, Tomas. 2005)。DH系还是检测杂交产量潜力、杂种优势水平和产量稳定性理想材料,检测结果比含有各种遗传分离或自交水平的材料更可靠。一般选择的DH系各世代间都能保持高产和优良的农艺性状。

4.3 易于发现基因突变

玉米单倍体是突变研究的理想材料,可以利用单倍体来评估某一特定基因位点的自然突变率。因为单倍体只携带一套基因组,所以突变率的评估应当更准确和简单。在一块有着5万~10万个单倍体的田里,观察到一定的突变株如无叶舌、有光泽的、矮化、棕色叶脉、雄穗结实或者其它突变体是平常的。而研究子粒突变体比较困难,只有双单倍体的数量多到2万~5万个DH系时才能发现。有时一个双单倍体的果穗子粒全是糯质或甜的或不透明的,才能证明它们是纯合突变体。利用花粉培养在单核时期使用化学诱导剂处理花粉粒来产生突变体是非常有效的,而且能够直接产生纯合的突变体自交系(Szarejko. 2003)。双单倍体技术的另一个应用是代替回交转育来创造一个新的纯合突变体。例如一个糯质自交系与一个正常的黄色马齿型自交系杂交,杂交的种子再与一个诱导系杂交。理论上双单倍体的50%是纯合的糯质自交系,另外50%是纯合的黄色马齿型自交系。它们完全是新系,可能优于或不如原自交系,但是它们却是替代通过回交来改变性状的一种方法。

4.4 定位基因的理想材料

当前,为定位遗传简单的重要农艺性状,如抗病

性、株高等其他性状,作图群体常采用 DH 系。DH 群体是构建遗传连锁图谱的理想作图材料,它能够重复作图和取样。利用双单倍体材料已经构建了大麦、水稻、小麦、油菜籽和胡椒粉的遗传图谱。为培育和应用商业系,也可利用标记辅助育种(MAS)来鉴别最有价值的双单倍体。由于 DH 系的纯合性,因此也是实施 QTL(数量性状定位)分析的理想材料。利用多年多点的重复试验来合并和评估数据,进行 QTL 分析,如不同环境下的产量、产量潜力、常见的胁迫响应和产量稳定性等(Jansen, et al. 2003; Foster, Tomas. 2005)。

4.5 拓宽种质遗传基础

DH 系的再利用能够快速提高单倍体频率和育性恢复(Chase. 1952; Zabirova, et al. 1993; Shatskaya, et al. 1994; Liu, Song. 2000)。根据 Chase(1952)的研究,原始硬秆综合材料能够产生 0.13% 的单倍体,而来自双单倍体的单倍体材料能够产生 0.43% 的单倍体。原始硬秆综合材料的单倍体育性恢复率 9.4%,而来自双单倍体的单倍体育性恢复率则提高到 33%。显而易见,对单倍体培育和育性恢复的选择有利于遗传或种质丰富。以高产的 DH 系作为原始材料随机组配进行下一轮的单倍体选择,实现产量、生理和农艺性状为指标的种质资源的拓宽。通过轮回选择或者其它育种方法对选择的 DH 系进行再利用,这对于培育携带含有产量、抗虫性、耐逆性和农艺性状等更多有利等位基因的自交系是一种快速、有效的方法(Griffing. 1975; Gallais. 1988; Dietzmann, Wehr. 1996; Bouchez, Gallais. 2000; Chalyk, Rotarenco. 2001)。

5 发展前景

遗传诱导是诱导玉米单倍体的最有效方法。但仍有些技术障碍限制广泛应用:①3%的单倍体诱导频率太低;②利用标记系统来筛选单倍体不总是准确和高效的;③约 10%的染色体加倍频率偏低。如果能将单倍体诱导频率提高到 12%、提高颜色标记强度和加倍频率达到 30%,那么将显著提高双单倍体技术的应用效率。

双单倍体是快速培育纯合自交系的捷径。目前,在 20 多种作物中应用选育新的品种或纯系。玉米是唯一利用遗传方法大规模培育单倍体的作物。而在其它作物上存在技术难点、耗时和费用高等问题,导致双单倍体技术应用受到限制。多数情况下技术难点与基因型有关,因此只能应用于少数有限的基因型。此外,还有许多其它的困难需要克服,如自交衰退、胚萌发、染色体加倍、多倍体、白化病、生理缺陷、再生和育性等(Forster, Thomas. 2005)。

单倍体染色体加倍的技术问题是将双单倍体技术运用到作物育种中的限制因素之一。在玉米上,秋水仙素和除草剂可促使染色体数目加倍(Wang, et al. 1991)。由于秋水仙素是一种有毒的化学物质并且可能释放到环境中,所以不能得到大规模的应用。而除草剂可在土壤中降解,因此是一种较好的选择。化学处理有许多不同的方法,包括将化学溶液通过浸泡、注射、滴灌、喷雾等方法来处理培养的细胞、组织、种子、幼苗或植株(Jensen. 1974)。处理结果因方法而异。玉米雌穗的育性恢复率非常高,因此对雌性染色体加倍相对不重要。而雄穗自然育性恢复非常有用且存在变异,只有雄穗的自然加倍率很低或者低于 20% 的时候才需要染色体加倍,高于 20% 则可在实际育种上得到应用。此外,通过轮回选择或其它育种方法对选择的 DH 系的再利用也能够满足玉米群体改良的目标。

在植物育种中,双单倍体在基础遗传研究、分子研究和实践应用上有许多优点。玉米具有独特的遗传结构来产生有规律的或随机的大量单倍体。单倍体产生相当数量的双单倍体,其产量潜力可以通过测交来评估。结果表明 DH 系代表了原始育种群体配子体的一个随机样本(Chang. 1992; Seitz. 2005)。S2、S3 和 DH 系的多年多点试验比较表明:它们的子粒产量都没有显著的差异。相反,10 组 DH 系的测交结果变化范围较大,10 组中有 7 组通过双单倍体方法获得了高产系(Seitz. 2005)。这可能并不是一个普遍性的应用规律,但是它却表明了在玉米育种中应用 DH 系的潜在优势。

(责任编辑:李万良)