

辽诱系列玉米单倍体诱导系的选育

刘欣芳¹, 马 骏¹, 齐 欣¹, 弓 雪¹, 孟庆国¹, Eduard Khatefov²,
Suprunov Anatoly³, 赵念力¹, 白 添⁴, 姜 敏¹, 王延波¹

(1. 辽宁省农业科学院玉米研究所, 沈阳 110161; 2. 俄联邦研究中心瓦维洛夫全俄植物遗传资源研究所, 俄罗斯;

3. 俄联邦国家预算科学机构 P.P. 国家谷类研究中心, 俄罗斯; 4. 东北育才学校, 沈阳 110179)

摘 要: 采用多个测验种逐代跟踪测定诱导率的方法, 利用俄罗斯引进的单倍体诱导系资源, 经过5年7代选育出辽诱系列玉米单倍体诱导系辽诱1号、辽诱2号、辽诱3号和辽诱4号。对22个品种的诱导效果试验表明, 辽诱1号、辽诱2号、辽诱3号和辽诱4号的综合诱导率分别为6.85%、7.53%、6.66%和6.03%, 比对照高诱五号分别高出0.6倍、0.8倍、0.6倍和0.4倍。诱导基因检测结果表明, 辽诱系列诱导系具有诱导率高、花粉量大、抗病、抗倒、易繁殖等优良特性, 且存在和高诱五号共同的诱导基因GRMZM2G471240, 是开展玉米单倍体育种的理想诱导系。

关键词: 玉米; 单倍体诱导系; 平均诱导率; 综合诱导率; 诱导基因

中图分类号: S513.035.3

文献标识码: A

Breeding of LAAS-set Haploid Inducers with High Frequency Parthenogenesis in Maize

LIU Xin-fang¹, MA Jun¹, QI Xin¹, GONG Xue¹, MENG Qing-guo¹, Eduard Khatefov²,
Suprunov Anatoly³, ZHAO Nian-li¹, BAI Tian⁴, JIANG Min¹, WANG Yan-bo¹

(1. *Corn Research Institute, Liaoning Academy of Agricultural Science, Shenyang 110161;*

2. *Federal Research Center All-Russian Scientific Research Institute of Plant Genetic Resources named after N.I. Vavilov(VIR), Russia;*

3. *National Center of Grain named after P.P. Lukyanenko, Federal State Budget Scientific Organization, Russia;*

4. *Northeast Yucai School, Shenyang 110179, China)*

Abstract: A batch of haploid inducer resources was introduced from Russia in 2013 and used for breeding. LAAS-1, LAAS-2, LAAS-3 and LAAS-4 were bred by using multi-test materials with high frequency inducing rate (IR) through 7 generations between 5 years. The results of induction effect test for 22 entries showed that the IR of LAAS-1, LAAS-2, LAAS-3 and LAAS-4 were 6.85%(0.6 times higher than CK), 7.53%(0.8 times higher than CK), 6.66%(0.6 times higher than CK) and 6.03%(0.4 times higher than CK), respectively. The results of induced gene test indicated that the LAAS-set haploid inducers and CAU-5 shared the same induced gene GRMZM2G471240. LAAS-set haploid inducers are ideal inducers for haploid breeding of maize at present in good characteristics such as high inducing rate, abundant pollen quantity, resistance to blight and lodging, easy reproduction, etc.

Key words: Maize; Haploid inducer; Average inducing rate; Composite inducing rate; Inducer gene

录用日期: 2018-11-19

基金项目: 农业部转基因生物新品种培育重大专项(2016ZX08003003-008)、辽宁省农业领域青年科技创新人才培养计划项目(2015024)、辽宁省科技厅“中俄(辽宁)创新创业基地项目”

作者简介: 刘欣芳(1981-), 女, 副研究员, 硕士, 从事玉米种质资源创新研究。E-mail: xinfangliu2002@126.com
王延波和姜 敏为本文通讯作者。

全球人口的快速增长及气候变化, 对选育高产、抗病等优良玉米品种提出了更高的要求。近年来, 单倍体育种已经成为代替常规育种的有效方法, 成为跨国种业公司自交系的主要选育方法之一^[1]。

单倍体育种最关键的步骤之一就是要要有优良的诱导系。1949年 Chase 阐述了花粉基因型在诱导产生单倍体过程中的关键作用^[2]。Coe、Chumak、Tyrnov、Zavalishina 等先后开展了提高单倍体诱导率

的研究,分别选育出了0.02%~8%的诱导系^[3-6]。自2010年以后,育种家逐渐选育出了一些诱导率突破10%的诱导系^[7-9]。我国育种家选育出了一批孤雌生殖诱导系,刘志增等选育出农大高诱一号^[10],才卓等选育出了吉高诱3号^[11],Xu等选育出了高诱五号^[12],岳尧海等选育出了吉诱101号^[13]。

虽然国内外已经选育出了一批优良诱导系,这些单倍体诱导系在辽宁生态区应用的适应性及诱导率方面还需进一步鉴定和完善。2013年,辽宁省农业科学院玉米研究所从俄罗斯研究中心瓦维洛夫全俄植物遗传资源研究所引进了一批单倍体诱导系资源,采用多个测验种逐代跟踪测定诱导率的方法,即在诱导系的选育过程中,同时使用两个测验品种逐代检测诱导率,稳定后选取多个品种测定综合诱导率。经过5年7代的选择,选育出诱导率高、花粉量大、抗病、抗倒、易繁殖的辽诱系列玉米单倍体诱导系。

1 材料与方法

1.1 供试材料

基础材料:2013年从俄罗斯引进的玉米单倍体诱导系低代材料477份,是含有Stock6血缘和*ACR-nj*基因的Vavilov Collection C-799(VIR 799)俄罗斯材料。这批低代材料子粒性状分为白粒、紫粒、黄粒等;糊粉层标记呈多样化,分别为非常明显的紫色标记、花纹紫色标记、轻微紫点标记等;田间农艺性状各不相同,茎秆颜色多为绿色,少数为紫色;抗倒性和抗病性差异较大。

被测材料:2013年以先玉335群体为被测材料,2014~2015年以辽单566和先玉335为被测材料,2016年以辽单566为被测材料。经过6个世代的选育,诱导系农艺性状已经稳定。2017年选取丹340、S121、E28、Mo17、辽3162、沈137、B37、辽2379、C8605-2、吉853、黄早四、先玉335、辽单566、郑单958、辽单588、丹玉402、沈玉21、辽瑞群体C₀(瑞德血缘)、辽热群体C₀(78599血缘)、辽锋群体C₀(先玉335血缘)、辽黄群体C₀(黄早四血缘)、辽旅群体C₀(旅大红骨血缘)共22份不同血缘的自交系、杂交种和群体材料来测定这些诱导系的综合诱导率。

对照诱导系:高诱一号、MT-2、高诱五号由中国农业大学陈绍江课题组提供。2013~2014年以高诱一号和MT-2为对照诱导系,结果表明,MT-2诱导率均高于高诱一号,最终计算诱导率时以MT-2的诱导率为对照。2014~2017年,以高诱五号为对照诱导系材料(高诱五号诱导率高于MT-2)。

1.2 选育方法

2013~2017年在辽宁沈阳和海南佛罗镇对引进的俄罗斯低代诱导系材料按系谱法进行选择。2013~2015年重点选育单株;2016~2017年重点检测穗行。

1.2.1 诱导率测定

根据岳尧海^[13]采用的紫色标记挑选单倍体子粒、株型剔除田间假单倍体的方法进行诱导率测定。

单倍体子粒的挑选:根据Navajo显性遗传标记具有紫色糊粉层和紫色胚的特点,选取顶端糊粉层为紫色,胚无色,且胚面较小、呈三角形、凹陷较深的记为候选单倍体子粒。

假单倍体子粒的排除:播种时将候选单倍体子粒分别单粒播种,待玉米苗长至5~6片叶时,根据幼苗长势、植株高度、叶片长度、叶片颜色以及叶片着生角度等标准剔除粗壮的二倍体植株,此过程即排除假单倍体子粒,将剩下的单倍体植株计算为上一代获得的单倍体子粒数。

诱导率的计算:诱导率=(单倍体子粒数-田间假单倍体数)/总子粒数×100%。

1.2.2 农艺性状的筛选

除了诱导率要高于对照,严格按着以下标准来选育优良诱导系,子粒具有明显的顶部糊粉层标记,花粉量大,抗病性好,抗倒性好,易繁殖。

1.2.3 综合诱导率的测定

经过2013~2016年6个世代的选育,2017年S7代诱导系已经稳定。将穗行混粉,分别测定22份被诱导材料的诱导率,每份被测材料杂交3个果穗,按照诱导率的测定方法计算稳定诱导系的综合诱导率。

1.3 诱导基因的检测

2016年, Timothy Kelliher^[14]和 Liu CX^[15]几乎同时克隆到了1个控制单倍体诱导性状的基因*GRMZM2G471240*,该基因是由于4 bp碱基的插入而产生了诱导效应。本课题组将高诱五号及每份诱导系取3株叶片提取DNA,根据*GRMZM2G471240*序列信息,设计3对引物:1F:GCACCAGTTTCTATGTGTCCTCT, 1R:TCGTAGGTAGAGAAGATGATAGGCT; 2F:GCCATGTCCGCGCTGAGGAA, 2R:AGCTGGCCGCCATGAAGATGT; 3F:TGGTGTGTCCATCGGGACG, 3R:TGTCTCTCCCGTAGTGTCATCATA,并将产物序列拼接后和*GRMZM2G471240*基因进行比对,检测辽诱系列单倍体诱导系是否含有这个诱导基因。PCR反应体系为2×taq MIX的常规体系,反应程序为,94℃变性5 min;94℃变性30 s,58℃退火30 s,72℃延伸1 min,共进行35个循环;72℃延伸

5 min, 4°C保存。

2 结果与分析

2.1 逐代测定诱导率的结果统计

诱导材料于2013年引进并鉴定繁殖,由于第一年熟期没有确定,所以大部分没有测验果穗,选取子

粒 Navajo 斑纹标记明显、抗病性好、抗倒性好、易繁殖的穗行下一年继续播种。

通过对测验种逐代选育的方法,最终来源5份材料选育出8份稳定诱导系,其年际间的平均诱导率均高于对照,2015年的9-1-1-9-2对先玉335的诱导率达到18.82%(表1)。

表1 辽诱系列玉米单倍体诱导系对不同品种的逐代诱导率统计
Table 1 The inducing rates of LAAS-set haploid inducers to different materials

| 世代 Generation | 来源及穗行 Origination and ear rows | 测验种1诱导率(%) IR of Test 1 | 测验种2诱导率(%) IR of Test 2 | 平均诱导率(%) Average IR |
|------------------|-----------------------------------|----------------------------|----------------------------|------------------------|
| S1 (2013春) | 310-1 | 8.63 | | 8.63 |
| | 318-4 | 7.51 | | 7.51 |
| | 9-1 | 6.88 | | 6.88 |
| | 65-1 | 10.45 | | 10.45 |
| | 281-1 | 7.09 | | 7.09 |
| S2 (2014春) | 310-1-3 | 9.09 | 5.26 | 9.02 |
| | 318-4-1 | 7.41 | | 7.41 |
| | 9-1-1 | | 7.18 | 7.18 |
| | 65-1-3 | 4.05 | 4.12 | 4.11 |
| | 281-1-1 | 12.62 | - | 12.62 |
| | 281-1-2 | 4.17 | 2.07 | 3.25 |
| | 310-1-3-21 | 13.04 | 16.59 | 14.71 |
| S3 (2014冬) | 318-4-1-4 | 9.52 | 3.42 | 5.65 |
| | 318-4-1-9 | 5.49 | 10.82 | 9.47 |
| | 9-1-1-9 | 6.69 | 13.30 | 9.40 |
| | 65-1-3-2 | 5.81 | 11.20 | 7.65 |
| | 65-1-3-6 | 3.53 | 16.92 | 9.33 |
| | 281-1-1-1 | 15.38 | 12.24 | 13.14 |
| | 281-1-1-2 | 4.67 | 8.49 | 6.59 |
| S4 (2015春) | 310-1-3-21-3 | 13.88 | 3.94 | 8.91 |
| | 318-4-1-4-1 | 2.18 | 9.83 | 6.01 |
| | 318-4-1-9-1 | 3.87 | 3.75 | 3.81 |
| | 9-1-1-9-2 | 7.52 | 18.82 | 13.17 |
| | 65-1-3-2-1 | 9.12 | 10.59 | 9.86 |
| | 65-1-3-6-3 | 4.66 | 3.81 | 4.24 |
| | 281-1-1-1-1 | 3.97 | 15.07 | 9.52 |
| S5 (2015冬) | 281-1-1-1-6 | 2.33 | 8.26 | 5.30 |
| | 310-1-3-21-3-1 | 5.02 | 5.43 | 5.22 |
| | 318-4-1-4-1-1 | 8.97 | 5.02 | 6.99 |
| | 9-1-1-9-2-1 | 9.84 | 6.84 | 8.34 |
| | 65-1-3-2-1-1 | 7.21 | 4.94 | 6.08 |
| | 65-1-3-6-3-1 | 9.64 | 4.72 | 7.18 |
| | 281-1-1-1-1-1 | 8.95 | 6.00 | 7.48 |
| S6 (2016春) | 281-1-1-1-6-1 | 7.49 | 5.01 | 6.25 |
| | 310-1-3-21-3-1-1 8 | 4.73 | | 4.73 |
| | 318-4-1-4-1-1-1 19 | 4.40 | | 4.40 |
| | 318-4-1-9-1-1 24 | 4.51 | | 4.51 |
| | 9-1-1-9-2-1-1 29 | 2.32 | | 2.32 |
| | 65-1-3-6-3-1-1 39 | 4.13 | | 4.13 |
| | 65-1-3-6-3-1-3 54 | 4.13 | | 4.13 |
| 281-1-1-1-1-1 65 | 2.26 | | 2.26 | |
| 281-1-1-1-6-1 | 2.69 | | 2.69 | |

注:测验种1和测验种2,2013年只有1个测验种即先玉335群体,2014~2015年分别为辽单566和先玉335,2016年为辽单566。

Note: There was only one test material in 2013 which is Xianyu335 population; in 2014 and 2015, Liaodan566 and Xianyu335 were used; and only Liaodan566 was used in 2016.

2.2 综合诱导率的测定结果

综合2013~2016年的试验结果,2017年选取8份优良诱导系继续选育,以高诱五号(97Y2)为对照诱导系。选取共22份材料作为被测材料,分别为代表旅大红骨、塘四平头、lancaster、Reid的自交系11份,不同组合的杂交种6份,各血缘组配的群体5份,以测定备选优良诱导系的综合诱导率。结果显示,97Y2(高诱五号)、97Y8(310-1-3-21-3-1-1穗行)、

97Y19(318-4-1-4-1-1-1穗行)、97Y24(318-4-1-9-1-1穗行)、97Y29(9-1-1-9-2-1-1穗行)、97Y39(65-1-3-6-3-1-1穗行)、97Y54(65-1-3-6-3-1-3穗行)、97Y65(281-1-1-1-1-1穗行)、97Y77(281-1-1-1-6-1穗行)的平均诱导率分别为4.18%、4.22%、5.63%、6.66%、4.91%、5.06%、6.03%、7.53%、6.85%,其中,97Y24、97Y54、97Y65、97Y77综合表现突出,诱导率分别比高诱五号高出0.6倍、0.4倍、0.8倍和0.6倍(表2)。

表2 优良诱导系的综合诱导率测定

Table 2 Determination of comprehensive induction rate of excellent inducers

| 测验种 Test material | 诱导系及对应诱导率(%) Inducers and their IRs | | | | | | | | |
|----------------------|--|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 97Y2 | 97Y8 | 97Y19 | 97Y24 | 97Y29 | 97Y39 | 97Y54 | 97Y65 | 97Y77 |
| 单340 | 8.38 | 5.12 | 9.55 | 10.48 | 9.85 | 10.15 | 12.11 | 5.29 | 8.09 |
| S121 | 5.15 | 2.66 | 3.10 | 6.25 | 3.43 | 6.24 | 0.00 | 11.72 | 10.99 |
| E28 | 4.08 | 4.83 | 10.96 | 5.24 | 3.98 | 4.94 | 5.89 | 7.63 | 12.50 |
| Mo17 | 4.00 | 7.56 | 13.11 | 5.56 | 12.00 | 4.85 | 5.78 | 7.21 | 6.56 |
| 辽3162 | 2.49 | 6.57 | 3.92 | 2.73 | 4.99 | 0.89 | 0.00 | 4.53 | 3.11 |
| 沈137 | 10.00 | 13.37 | 12.50 | 20.37 | 2.78 | 12.12 | 14.45 | 18.03 | 16.39 |
| B73 | 7.73 | 6.86 | 9.58 | 22.97 | 5.32 | 0.00 | 40.00 | 21.21 | 8.17 |
| 辽2379 | 9.09 | 8.28 | 18.99 | 21.95 | 15.63 | 11.01 | 13.13 | 16.39 | 14.90 |
| C8605-2 | 1.85 | 2.86 | 6.30 | 10.30 | 4.30 | 2.24 | 0.00 | 9.15 | 9.67 |
| 吉853 | 6.59 | 13.33 | 7.19 | 5.56 | 11.11 | 7.98 | 9.39 | 18.03 | 10.80 |
| 黄早四 | 3.23 | 3.21 | 11.35 | 7.08 | 4.71 | 20.00 | 4.67 | 2.76 | 9.06 |
| 先玉335 | 3.58 | 3.74 | 5.87 | 13.59 | 1.42 | 6.67 | 7.13 | 7.41 | 8.97 |
| 辽单566 | 7.14 | 5.76 | 5.09 | 7.80 | 2.22 | 6.20 | 3.52 | 6.65 | 5.63 |
| 郑单958 | 4.35 | 0.68 | 7.42 | 5.23 | 3.45 | 1.90 | 1.10 | 4.93 | 6.17 |
| 辽单588 | 6.33 | 2.62 | 5.53 | 4.96 | 1.43 | 3.97 | 4.85 | 6.20 | 7.10 |
| 丹玉402 | 5.00 | 5.19 | 5.09 | 3.85 | 12.46 | 0.00 | 9.09 | 22.26 | 9.45 |
| 沈玉21 | 3.89 | 10.38 | 10.28 | 7.57 | 8.88 | 3.10 | 7.27 | 13.04 | 6.33 |
| 辽瑞群体 | 4.56 | 3.96 | 3.90 | 4.55 | 8.68 | 0.00 | 3.49 | 6.88 | 6.12 |
| 辽热群体 | 7.06 | 1.32 | 3.66 | 3.24 | 5.50 | 24.47 | 30.21 | 12.73 | 12.94 |
| 辽锋群体 | 6.29 | 3.31 | 1.63 | 2.43 | 7.17 | 2.68 | 5.91 | 8.61 | 5.33 |
| 辽黄群体 | 0.77 | 3.06 | 5.70 | 12.33 | 3.36 | 6.69 | 7.27 | 5.96 | 1.19 |
| 辽旅群体 | 1.64 | 2.07 | 2.52 | 8.39 | 0.00 | 7.01 | 2.09 | 2.96 | 5.45 |
| 综合诱导率 | 4.18 | 4.22 | 5.63 | 6.66 | 4.91 | 5.06 | 6.03 | 7.53 | 6.85 |

2.3 辽诱系列玉米单倍体诱导系的命名及田间农艺性状

通过连续多年跟踪测定诱导率及调查农艺性状,97Y24、97Y54、97Y65、97Y77均具有良好的农艺性状及较高的单倍体诱导率。按诱导率高且紫色标记明显的原则,分别将97Y77、97Y65、97Y24和97Y54命名为辽诱1号、辽诱2号、辽诱3号和辽诱4号。这4份诱导系的田间农艺性状均表现优良,都具有花粉量大、茎秆坚韧、抗病性好、易繁殖等优点(表3)。4份材料的子粒均明显具有由*R-nj*基因控制的子粒

Navajo斑纹标记,其中,辽诱1号的叶片、茎秆和花药等表现出明显的紫色。

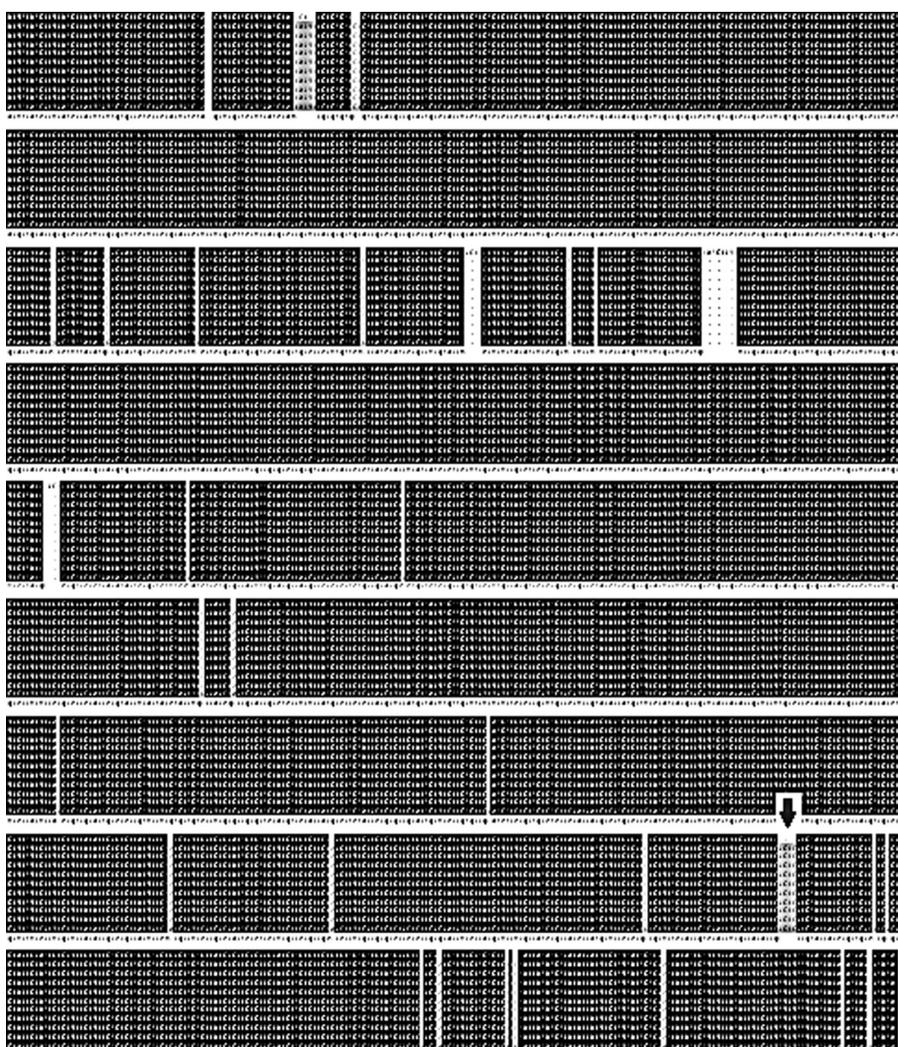
2.4 诱导基因的检测结果

设计3对引物检测高诱五号及自选诱导系的*GRMZM2G471240*基因,拼接结果表明,他们与*GRMZM2G471240*基因同源率为98.71%,自选诱导系与高诱五号的同源率为100%,他们在第1572~1575碱基处共同插入AGCG这4个碱基(图1),存在1个共同的诱导基因。

表3 辽诱系列玉米单倍体诱导系田间表现

Table 3 The agricultural characters of LAAS-set haploid inducers

| 诱导系 Inducer | 辽诱1号 LAAS-1 | 辽诱2号 LAAS-1 | 辽诱3号 LAAS-1 | 辽诱4号 LAAS-1 |
|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| 综合诱导率(%) | 6.85 | 7.53 | 6.66 | 6.03 |
| 倒折率(%) | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 大斑病抗性 | 高抗 | 高抗 | 高抗 | 高抗 |
| 丝黑穗抗性 | 高抗 | 高抗 | 高抗 | 高抗 |
| 结实粒数/穗 | 150 | 150 | 150 | 200 |
| 株高(cm) | 157.70 | 147 | 159 | 198.70 |
| 穗位高(cm) | 50 | 44 | 49 | 60 |
| 雄穗分枝数(个) | 13 | 8 | 15 | 9 |
| 植株颜色 | 紫 | 绿 | 绿 | 绿 |
| 子粒标记 | 深 | 深 | 深 | 深 |



注:从上到下样品顺序依次为, Genebank 数据、高诱五号、97Y8、97Y19、97Y24、97Y29、97Y39、97Y45、97Y54、97Y65、97Y77;箭头处为4 bp 碱基插入位点。

Note: Orders from up to blow: Genebank, CAU-5, 97Y8, 97Y19, 97Y24, 97Y29, 97Y39, 97Y45, 97Y54, 97Y65, 97Y77. The location of arrow is the 4 bp insertion.

图1 GRMZM2G471240基因比对结果

Fig.1 Blastn to GRMZM2G471240 gene

3 结论与讨论

玉米单倍体诱导系的诱导效果受气候条件的影响而不同。高诱五号在沈阳地区多年鉴定的诱导率结果比文献报道的偏低,可能是受近几年沈阳地区干旱气候的影响。2016年夏季干旱高温,对玉米的授粉效果产生了较大影响,其他诱导系在2016年的诱导率也明显低于其他生长季,辽诱1号、辽诱2号、辽诱3号和辽诱4号的诱导率分别为2.69%、2.26%、4.51%、4.13%,低于2015年的6.25%、7.48%、7.03%、7.18%和2017年的6.85%、7.53%、6.66%、6.03%。因此诱导系的综合诱导效果要根据多年多点的诱导效果来判定。

近年来,诱导系基因的定位及克隆也取得了重要进展。本试验选育的辽诱系列玉米诱导系存在和Timothy Kelliher、Liu C X报道的同一个诱导基因,但辽诱系列玉米诱导系的诱导率均高于高诱五号,其2017年综合诱导率分别高出0.6、0.8、0.6、0.4倍,且对特定血缘的基础材料会表现出更高的诱导率,说明这些诱导系还存在其他的诱导位点,目前已经组建作图群体,将深入探明其机理,使诱导系的利用更好地为抗病、高产的玉米育种服务。

玉米单倍体诱导系的诱导效果因诱导系的血缘和被诱导材料的血缘不同而不同。2017年的综合诱导率测定结果表明,辽诱系列诱导系对22份诱导材料均能诱导产生单倍体。为了更好地利用这些优良诱导系,下一步将对这些诱导系的诱导特点进行深入研究,找到其对应的高诱导材料,同时也找到目的诱导材料对应的优良诱导系,使诱导系和单倍体育种基础材料的配对达到最优化。

参考文献:

- [1] Albrecht E M, Wolfgang S, Tobias W, et al. Rapid and accurate identification of in vivo-induced haploid seeds based on oil content in maize[J]. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2129.
- [2] Chase S S. Monoploid frequencies in a commercial double cross hybrid maize, and its component single cross hybrids and inbred lines [J]. *Genetics*, 1949, 34: 328-332.
- [3] Coe E H. A line of maize with high haploid frequency[J]. *Am. Nat.*,

1959, 93: 381-382.

- [4] Chumak M V. The use of haploid in breeding maize. Proceedings of the tenth meeting of the maize and sorghum section of Eucarpia[J]. Varna, 1979, 9: 17-19.
- [5] Tyrnov V S, Zavalishina A N. Induction of high frequency occurrence of matroclinal haploids in maize[J]. Report of USSR Academy of Science. *Genetics*, 1984, 276: 735-738.
- [6] Zavalishina A N, Tyrnov V S. Induction of matroclinal haploidy in maize in vivo[M]. *Reproductive Biology and Plant Breeding*, 1992, 221-222.
- [7] Rotarencu V, Dicu G, State D, et al. New inducers of maternal haploids in maize[J]. *Maize Genet Coop Newsletter*, 2010, 84: 21-22.
- [8] Prigge V, Schipprack W, Mahuku G, et al. Development of in vivo haploid inducers for tropical maize breeding programs[J]. *Euphytica*, 2012, 185: 481-490.
- [9] Prigge V, Xu X, Li L, et al., New insights into the genetics of in vivo induction of maternal haploids, the backbone of doubled[J]. *Genetics*, 2012, 190: 781-793.
- [10] 刘志曾, 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. Breeding and identification of high frequency parthenogenetic haploid induction lines in maize[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(5): 570-574. (in Chinese)
- [11] 才卓, 徐国良, 刘向辉, 等. 玉米高频率单倍体诱导系吉高诱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 Sciences*, 2007, 15(1): 1-4. (in Chinese)
- [12] Xu X, Li L, Dong X, et al. Gametophytic and zygotic selection leads to segregation distortion through in vivo induction of a maternal aploid in maize[J]. *J. Exp Bot*, 2013, 64(4): 1083-1096.
- [13] 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.
Yue Y H, Lu M, Zhang J X, et al. Breeding of maize haploid high frequency induction line Jiyou No.101[J]. *Crops*, 2017(3): 35-38. (in Chinese)
- [14] Timothy Kelliher, Dakota Starr 1, et al. MATRILINEAL, a sperm-specific phospholipase, triggers maize haploid induction[J]. *Nature*, 2017, 542: 105-109.
- [15] Liu C X, Li X, Meng D X, et al. A 4 bp insertion at *ZmPLA1* encoding a putative phospholipase A generates haploid induction in maize[J]. *Molecular Plant*, pp.doi: 10.1016/j.molp.2017.01.011

(责任编辑: 朴红梅)