

优良玉米自交系四-287的选育与应用研究

路明, 张志军, 岳尧海, 周旭东, 张建新, 马英杰, 王绍平, 刘文国

(吉林省农业科学院/玉米国家工程实验室(长春)/国家玉米工程技术研究中心(吉林)/

农业部东北中部玉米生物学与遗传育种重点实验室, 长春 130033)

摘要: 四-287是以四-444×255为基础材料,经北方和海南连续自交6代选育而成的优良玉米自交系,具有早熟、配合力高、抗病性好、结实性好、适应性广等优点。与四-444相比,四-287在熟期、抗病、抗逆、农艺性状上实现了改良创新,是2000年以来东北区塘四平头种质改良的成功范例。以其作为亲本及衍生系选育出吉单27等玉米新品种并大面积推广应用,推动了塘四平头种质在春玉米早熟地区的规模化应用。

关键词: 玉米;自交系;四-287;品种选育

中图分类号: S513.035

文献标识码: A

Study on Breeding and Utilization of Maize Inbred Line SI-287

LU Ming, ZHANG Zhi-jun, YUE Yao-hai, ZHOU Xu-dong, ZHANG Jian-xin,

MA Ying-jie, WANG Shao-ping, LIU Wen-guo

(Jilin Academy of Agricultural Sciences/National Engineering Laboratory For Maize(Changchun) /

National Engineering Research Center for Maize(Jilin) / Key Laboratory Biology and Genetic

Improvement of Maize in Northeast Region, Ministry of Agriculture, Changchun 130033, China)

Abstract: Maize inbred Si-287 was bred from two inbred lines Si-444 × 255 by six generations of continuous inbreeding in the North and Hainan province of China. It had the advantages of early maturity, high combining ability, great disease resistance, good firmness, wide adaptability, and so on. Compared with the Si-444, it had achieved improvement and innovation in maturity, disease resistance, stress resistance and agronomic traits, which was a successful example of the germplasm improvement of “Tangsipingtou” in Northeast China since 2000. With its use as a parent and derivative system, it had selected new maize varieties such as Jidan 27 promoted and applied in large areas, which promoted the large-scale application of the “Tangsipingtou” germplasm in early maturity areas of spring maize.

Key words: Maize; Inbred line; Si-287; Breeding

优良高配合力玉米自交系的不断创新推动了我国玉米品种的更新换代,保障了国家的粮食安全。20世纪70年代末,我国玉米育种中应用的种质主要是金皇后、获白、塘四平头、旅大红骨、兰卡斯特5大系统^[1]。塘四平头种质对我国玉米育种和生产贡献巨大,优良自交系黄早四是我国玉米育种和种子生产中最重要骨干材料之一,它具有配合力高、植株

紧凑、综合农艺性状好的突出特点,因而被广泛应用^[2]。塘四平头选系在东北地区高感丝黑穗病,叶斑病抗性弱,给生产带来严重威胁与灾害^[3];子粒白顶、粒色浅,组配杂交种商品品质差,需针对东北春玉米区的生态特点进行重点改良。吉853、四-444的育成开创了塘四平头种质在北方生态区的应用,实现了优质高产品种选育的突破^[3,4],使塘四平头种质成为吉林和东北春玉米区核心种质。90年代以来,由于东北地区玉米生产存在熟期偏晚、水分高、品质差、综合抗病抗逆能力差、产量低而不稳等突出问题,塘四平头改良种质如四-444面临抗病性下降和种性衰退等问题^[5],本研究针对我国骨干核心种质遗传改良关键问题,制定了“以本土资源为核心,广聚优异基因,创制新优系”的种质改良与创新技术

录用日期: 2019-04-27

基金项目: 国家玉米产业技术体系项目(CARS-02-06)、吉林省农业科技创新工程创新团队项目(CXGC2017TD001)

作者简介: 路明(1978-),研究员,主要从事玉米分子育种工作。

Tel: 0434-6283207 E-mail: lum7893@163.com

刘文国为本文通讯作者。

路线,选育出优良自交系四-287,并育成优良新品种大面积推广应用,取得显著的经济和社会效益。

1 选育过程

针对我国特有重要资源塘四平头在东北区应用的“瓶颈”问题,自1993年起开展了种质改良研究。1993年春,以育成的塘四平头种质衍生系四-444为主要遗传背景,导入著名地方品种金皇后的后代255(金03)组成窄基群体。在保持塘四平头种质配合力高、耐旱、耐密性强、淀粉含量高的优良性状同时,利用地方品种金皇后含有的优良基因及逐步累加的高抗丝黑穗病及广适性基因,重点改良塘四平头种质易感春玉米区限制性病害丝黑穗病的缺点。1993~1995年,选育过程中运用隔离条件下天然混粉打破基因连锁、田间接种丝黑穗病菌、螟虫卵块、自交等育种手段以及近红外漫反射光谱分析(NIR-DRSA)跟踪评测子粒淀粉含量的方法,经海南-北方穿梭选择6代,通过对早熟、耐旱、抗病、高淀粉等关键性状控选,1996年育成早熟抗病、配合力高、综合性状好的新自交系四-287。2007年获国家植物新品种保护权(CNA20030078.4)。

2 主要特征特性

公主岭地区出苗至成熟120 d左右,需≥10℃活动积温2 450℃·d左右。子粒浅黄色,半马齿型,品

质优良。叶鞘绿色,株型平展,株高175 cm,穗位高55 cm,成株19片叶,雄穗分枝数2~4个,雄穗主轴明显,花粉黄色,花丝绿色。果穗筒形,白轴,穗长16~17 cm,穗粗3.8 cm,12~14行,行粒数38粒左右,百粒重27 g,单穗粒重115 g。抗玉米大斑病、弯胞叶斑病、丝黑穗病。一般产量3 500 kg/hm²以上,保苗6.0万株/hm²。

3 技术创新

四-287的选育是以我国重要种质塘四平头遗传背景为核心,融合地方品种多抗广适等优异基因,在保持四-444高配合力、抗病、抗逆、综合农艺性状好、适应性广等优良性状基础上,在熟期、抗病、抗逆、农艺性状等方面实现持续改良创新,是2000年以来东北区塘四平头种质改良的成功范例。

3.1 解决塘四平头种质易感春玉米区限制性病害(丝黑穗病)的突出问题,提升综合抗病能力

导入抗丝黑穗病基因,经田间接种丝黑穗病菌多代筛选鉴定,育成的四-287在抗丝黑穗病方面得到了显著提高。多年的育种实践和两年的接种鉴定表明,四-287抗玉米丝黑穗病克服了塘四平头种质易感北方限制性病害丝黑穗病的缺点,提升了塘四平头种质的应用价值(表1)。此外,抗大斑病能力也得到了提高,高抗玉米大斑病。四-444表现中抗^[6]、高抗玉米粗缩病^[7]。

表1 四-287等自交系的丝黑穗病鉴定
Table 1 Identification of head smut in Si-287 and other inbred lines

系 名 Name	2009年		2010年	
	病株率(%)	抗性	病株率(%)	抗性
	Disease rate	Resistance	Disease rate	Resistance
四-287	4.8	R	2.6	R
四-444	62.5	HS	40.6	HS
吉 853	40.0	S	25.3	S

注:数据来自吉林省农业科学院植物保护研究所的鉴定报告。
Note: The data comes from the identification report of the Institute of Plant Protection, Jilin Academy of Agricultural Sciences.

3.2 提升耐旱、耐盐碱性,为广适奠定基础

四-287具有较强的抗逆性,在耐旱、耐盐碱方面均高于四-444^[8]。经四年2点共7个环境下的耐旱性鉴定表明(表2),四-287总体耐旱级别为抗(R),其中,1个环境下表现高抗(HR)、3个环境下表现抗(R)、2个环境下表现中抗(MR)和1个环境下表现感(S);四-444总体耐旱级别为感(S),其中,3个环境下表现中抗(MR)、3个环境下表现感(S)和1个环境下表现高

感(HS)。在2个适宜耐盐碱筛选浓度下种子萌发和幼苗胁迫试验表明^[9],四-287苗期表现中耐盐碱,四-444表现高感(表3)。

3.3 早熟、矮秆、含水量低,成为机收品种选育的核心种质

四-287具有早熟、矮秆、收获指数高等特点。研究表明,其含有早熟 *Dwarf8* 基因保守序列自5'末端第677位单核苷酸G(表4),在染色体3.04-3.05区

段(umc1504–bnlg420)检测到控制四-287开花性状的主效位点^[10],成熟期较塘四平头种质提早5 d以上(表5)。

宜机收相关的性状配合力研究表明^[11],应用四-287容易组配出生育期短、抽丝期短、穗位低、收

获时含水量低的杂交组合,可与其他优良自交系构建群体,开展循环育种(表6)。耐密性研究表明^[12],四-287植株最矮、穗位较矮、秃尖短、空秆率低,对密度压力反应不敏感,耐密性好,一般配合力效应值较高。

表2 四-287与四-444的耐旱性比较
Table 2 Comparison of drought tolerance between Si-287 and Si-444

自交系 Inbred line	年份 Year							耐旱评价 Evaluation of drought resistance
	2006	2007	2007	2008	2008	2008	2009	
	HN	XJ	HN	XJ-1	XJ-2	HN	XJ	
四-287	R	M	S	M	HR	R	R	R
四-444	M	S	HS	M	M	S	S	S

表3 四-287与四-444苗期盐碱耐性综合比较
Table 3 Comparison of saline-alkali tolerance between Si-287 and Si-444

自交系 Inbred line	发芽率 Germination rate	相对电导率 Relative conductivity	超氧化物歧化酶活性 SOD activity	丙二醛含量 MDA content	脯氨酸含量 Pro content	平均值 Average value	评 价 Evaluation of resistance
四-287	3	4	5	1	3	3.2	中耐
四-444	4	5	6	2	5	4.0	高感

表4 四-287与塘四平头种质的比较
Table 4 Comparison of between Si-287 and Si-444

自交系 Inbred line	等位变异 Allelic variation	酶切片段(bp) Digested fragment	成熟天数 Mature days	株高(cm) Plant height	收获指数 Harvest index
四-287	G	100 ~ 150	75.88	136.67	49.36
四-444	G	100 ~ 150	80.88	132.67	45.35
吉 853	G	100 ~ 150	80.38	190.73	47.21
黄早四	C	258	83.75	147.67	38.23
塘四平头	C	258	87.13	154.00	41.38

注:数据来自专利“辅助筛选早熟和/或矮秆和/或高收获指数玉米的方法”(发明专利号:ZL200810112764)。
Note: The data comes from the patent “Method for the assisting screening of maize with early maturity, short stalk, high harvest index” (Invention patent number: ZL200810112764).

表5 控制四-287的花期相关QTL
Table 5 QTL for flowering related traits detected in Si-287

性 状 Trait	QTL	染色体 Chr.	标记区间 Marker interval	LOD	作用方式 Gene action	贡献率(%) R ²
抽穗期	dt3	3	umc1504–bnlg420	5.8	A	21.9
散粉期	dtp3	3	umc1504–bnlg420	6.8	A	21.0
吐丝期	dt3	3	umc1504–bnlg420	4.9	A	16.5

表6 国内测验种宜机收性状和产量性状一般配合力效应值
Table 6 GCA effect value of machine harvest and yield traits with domestic test species

测验种 Test species	生育期 Growth period	抽丝期 Drawing period	株 高 Plant height	穗位高 Ear height	收获时子粒含水量 Grain moisture at harvest	行粒数 Number of grains	穗行数 Number of rows	百粒重 100-seed weight	产 量 Yield
郑 58	2.17**	1.09**	-16.18*	-8.84**	1.18**	-0.89**	-0.02	0.48**	-0.16**
昌 7-2	2.51**	0.99**	18.18**	17.47**	1.09**	1.03**	0.39**	-0.38**	0.37**
四-144	-2.02**	0.01	-2.99**	-2.25**	-0.96**	1.08**	-0.09**	-1.85**	-0.30**
四-287	-2.66**	-2.09**	1.00*	-6.38**	-1.31**	-1.22**	-0.28**	1.75**	0.09*
LSD _{0.05}	0.09	0.09	0.98	0.44	0.07	0.15	0.05	0.15	0.09
LSD _{0.01}	0.13	0.12	1.39	0.62	0.10	0.21	0.08	0.21	0.13

注:**表示0.01水平下差异显著。
Note: ** indicates significant difference at 0.01 level.

4 应用情况

4.1 培育出一批玉米新品种大面积推广应用,推动了塘四平头种质在春玉米早熟地区的规模化应用

近些年来,四-287已成为春玉米区塘四平头种质中最常用的骨干自交系之一。以其为亲本育成了8个玉米新品种通过审定并大面积推广应用,如吉单27、吉东16、吉单53等(表7)。其中,国家审定1个,吉林省审定7个,配制的杂交种主适应区为黑、

吉、内蒙古、宁、晋、陕等省(区)。

吉单27(四-287×四-144),中早熟品种,自2002年起通过吉、黑、蒙、晋、陕、宁6省(区)审(认)定,自2005年起连续11年成为农业部主导品种,是吉林和黑龙江省的玉米主推品种,曾作为吉林、黑龙江省、国家区域试验的主对照品种。高产稳产、优质抗逆、早熟多抗、广适性好,实现春玉米区单交种综合产能新突破,2007年获吉林省科技进步一等奖。

表7 直接利用四-287育成的品种
Table 7 Bred varieties through Si-287 used directly

序 号 No.	品 种 Variety	来 源 Origin	审定编号 Validation number	育成单位 Breeding unit
1	吉单27	四-287×四-144	吉审玉2002009、黑审玉2005019、蒙认玉2007002、晋引玉2008003、陕引玉2010019、宁审玉2015010	吉林省农业科学院
2	吉东16	四-287×D22	国审2007004、蒙认玉2008028、晋引玉2010003	吉林省吉东种业有限责任公司
3	吉单18	四-287×吉A-034	吉审玉2008012	吉林省农业科学院
4	吉单32	四-287×150	吉审玉2004005、黑审玉2010017、蒙认玉2012012	吉林省农业科学院
5	吉单46	四-287×7922	吉审玉2002012	吉林省农业科学院
6	吉单92	四-287×吉1037	吉审玉2007004、蒙认玉2008005、黑审玉2016024、宁引玉2018060	吉林省农业科学院
7	吉单53	四-287×A5302	吉审玉2015013	吉林省农业科学院
8	中江玉5号	C12×四-287	吉审玉2016019	江苏中江种业股份有限公司

四-287也已成为我国玉米育种的核心种质资源,以其为改良受体,采用回交、二环选系等各种改良方法,按照不同的育种目标,选育一批出改良系,组配出品种通过审定并推广应用(表8)。

4.2 作为我国骨干种质应用在玉米遗传育种研究中,推动了玉米学科进步

正是由于四-287发挥的巨大作用,我国科研工作者将其作为实验材料,开展了一系列的玉米遗传育种研究。基于四-287的高配合力用做测验种,开展了优良玉米自交系、玉米群体的性状配合力和杂种优势分析^[13],应用国外种质开展了对四-287的遗传改良研究,获得具有应用价值的改良系;以其作为

表8 四-287衍生系及育成品种(部分)
Table 8 Inbred lines and bred varieties derived from Si-287 (portion)

序 号 No.	自交系 Inbred line	来 源 Origin	育成品种 Bred variety	来 源 Origin
1	KM36	(四 287×哲 446)×四 287	吉农大 1 1 5(国审玉 2007003) 吉农大 578(国审玉 2008002) 吉农大 516(吉审玉 2007006)	KM36×KM12 KM36×KM27 KM36×KM2361
2	吉 V152	四-287×98107	吉单 513(蒙审玉 2014039)	吉 V203×吉 V152
3	ME094	四 287×A244(Va35×MO17)	隆平 703(蒙审玉 2015008 号)	ME094×A167
4	H80	(四-444×81162-9)×四-287	四育 80(吉审玉 2009007)	H80×宾 62
5	吉 K287	四-287×吉 1037	吉单 502(吉审玉 2009009、 蒙认玉 2014011 号)	吉 V022×K287
6	吉 A3301	四-287×四 273	吉单 33(吉审玉 2011010)	吉 A3301×吉 A3302
7	Nf1644	四 287×ZA204(461×3324)	鹏诚 10 号(蒙审玉 2015005 号)	Nf1644×E1067
8	DL14E-3	四-287×哲 951	鹏诚 216(吉审玉 2014009)	DL14E-3×A-32T
9	M5414	四 287×PH09B	利禾 8(蒙审玉 2015020 号) 利禾 12(蒙审玉 2018021 号)	M5414×F730; M5414×RA394
10	F1103	扎 461×四-287	丰田 15(蒙审玉 2009027 号)	F1103×T2103
11	真 247	四-444×四 287	真金 202(蒙审玉 2009030 号)	真 247×真 324
12	2156-c1	四-287×德国杂交种	中农育 6 号(蒙审玉 2018019 号)	2042-c1×2156-c1
13	W2885	四 287×四-444	利民 27(蒙审玉 2012020 号)	W2885×E99

塘四平头骨干种质,应用分子标记技术分析了遗传多样性和群体结构^[14]。作为试验材料,开展了耐旱、耐盐碱、抗病、营养高效等性状鉴定研究^[15];以四-287作为亲本构建遗传定位群体,开展了花期、农艺性状QTL定位^[16];作为优良亲本与PHB1M等组配基础材料,开展性状配合力和遗传力研究^[17],这些都极大地推动了玉米学科的科学进步。

玉米自交系四-287在抗性、熟期等重要性状上较黄改系有显著的突破,成为新时期东北区塘四平头种质的骨干自交系,组配的杂交种高产稳产、优质抗逆、早熟多抗、广适性好,极大地提升了我国春玉米区的粮食生产能力,为我国玉米的稳步持续增产提供了保障。

参考文献:

[1] 吴景锋. 我国主要玉米杂交种种质基础评述[J]. 中国农业科学, 1983(2): 1-8.
Wu J F. Review on germplasm basis of main maize hybrids in China [J]. Scientia Agricultura Sinica, 1983(2): 1-8. (in Chinese)

[2] 曾三省, 任 蕤, 刘新芝. 黄早四在我国玉米育种和生产中的重要地位[J]. 玉米科学, 1996, 4(1): 1-6.
Zeng S X, Ren R, Liu X Z. The important position of Huangzaosi in maize breeding and production in China[J]. Journal of Maize Sciences, 1996, 4(1): 1-6. (in Chinese)

[3] 才 卓, 柳迎春, 许明学, 等. 玉米自交系吉 853 的选育与应用研

究[J]. 玉米科学, 2010, 18(3): 1-5, 10.
Cai Z, Liu Y C, Xu M X, et al. Research on breeding and application of maize inbred line Ji853[J]. Journal of Maize Sciences, 2010, 18 (3): 1-5, 10. (in Chinese)

[4] 孙发明, 于明彦, 文贞顺. 多抗、高配合力玉米自交系 444 的选育与推广[J]. 吉林农业科学, 2005(1): 29-31.
Sun F M, Yu M Y, Wen Z S. Breeding and promotion of multi-resistant and high combining ability maize inbred lines 444[J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2005(1): 29-31. (in Chinese)

[5] 孙发明, 徐艳荣, 仲 义, 等. 玉米自交系 444 在东北地区的应用与创新[J]. 农业与技术, 2013, 33(4): 102-103.
Sun F M, Xu Y R, Zhong Y, et al. Application and innovation of maize inbred line 444 in Northeast China[J]. Agriculture and Technology, 2013, 33(4): 102-103. (in Chinese)

[6] 温义鹏, 李成军, 于培洋, 等. 不同玉米自交系对大斑病和灰斑病抗性分析[J]. 玉米科学, 2012, 20(1): 135-137.
Wen Y P, Li C J, Yu P Y, et al. Resistance analysis on the northern leaf blight and the gray leaf spot of the corn inbred lines[J]. Journal of Maize Sciences, 2012, 20(1): 135-137. (in Chinese)

[7] 李铁忠, 金 迪. 不同玉米自交系对粗缩病的抗性鉴定与分析[J]. 辽宁农业职业技术学院学报, 2012, 14(2): 17-18.
Li T Z, Jin D. Identification and analysis of resistance of different maize inbred lines to rough disease[J]. Journal of Liaoning Agricultural College, 2012, 14(2): 17-18. (in Chinese)

[8] Hao Z, Li X, Su Z, et al. A proposed selection criterion for drought resistance across multiple environments in maize[J]. Breeding Science. 2011, 61: 101-108.

- [9] 杨书华,张春宵,朴明鑫,等. 69份玉米自交系的苗期耐盐碱性分析[J]. 种子, 2011, 30(3): 1-6.
Yang S H, Zhang C X, Piao M X, et al. Analysis on salt and alkaline tolerance of sixty-nine maize inbred lines at seedling stage[J]. Seed, 2011, 30(3): 1-6. (in Chinese)
- [10] 孙婷婷,姜 昱,沈 鑫,等. 利用F₂₃群体对玉米花期相关性状的QTL分析[J]. 玉米科学, 2013, 21(2): 42-46.
Sun T T, Jiang Y, Shen X, et al. QTL analysis of flowering related traits in maize using F₂₃ population[J]. Journal of Maize Sciences, 2013, 21(2): 42-46. (in Chinese)
- [11] 刘 剑,孙继颖,高聚林,等. 16份美国玉米自交系配合力鉴定及利用潜力分析[J]. 北方农业学报, 2017, 45(6): 1-10.
Liu J, Sun J Y, Gao J L, et al. Analysis of combining ability and utilization potential of 16 American maize inbred lines[J]. Journal of Northern Agriculture, 2017, 45(6): 1-10. (in Chinese)
- [12] 马占林,张建华,李大勇,等. 国外Iodent玉米种质WY11对塘四平头群自交系“四287”的改良效果[J]. 吉林农业大学学报, 2016, 38(6): 663-670.
Ma Z L, Zhang J H, Li D Y, et al. Improvement effect of foreign iodent maize inbred WY11 on inbred line “Si-287” of Tangsipingtou Group[J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2016, 38(6): 663-670. (in Chinese)
- [13] 金振国,高 利,孙艳杰,等. 七个玉米群体主要农艺性状配合力分析[J]. 黑龙江农业科学, 2018(8): 1-7.
Jin Z G, Gao L, Sun Y J, et al. Combining ability analysis of main agronomic traits of seven maize populations[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2018(8): 1-7. (in Chinese)
- [14] 赵泽双,杨书华,张春宵,等. 69份玉米自交系的遗传关系分析及三大病害鉴定有效标记的筛选[J]. 玉米科学, 2012, 20(2): 17-26.
Zhao Z S, Yang S H, Zhang C X, et al. Analysis on genetic relationships of 69 maize inbred lines and screening of effective markers used in three main diseases identification[J]. Journal of Maize Sciences, 2012, 20(2): 17-26. (in Chinese)
- [15] 许振华,谢传晓,吴永升,等. 玉米自交系苗期氮敏感基因型差异分析[J]. 玉米科学, 2010, 18(1): 34-41.
Xu Z H, Xie C X, Wu Y S, et al. Differences analysis of nitrogen sensitive genotypes in seedling among maize inbred lines[J]. Journal of Maize Sciences, 2010, 18(1): 34-41. (in Chinese)
- [16] 房海悦,曲文利,李毅丹,等. 不同种植密度条件下玉米茎秆穿刺强度QTL分析[J]. 玉米科学, 2017, 25(1): 52-56.
Fang H Y, Qu W L, Li Y D, et al. QTL analysis for rind penetrometer resistance(RPR) in maize under different plant densities[J]. Journal of Maize Sciences, 2017, 25(1): 52-56. (in Chinese)
- [17] 张坤明,逯晓萍,薛春雷,等. 61份玉米DH系的SSR标记分析及性状遗传研究[J]. 玉米科学, 2018, 26(5): 14-20, 29.
Zhang K M, Lu X P, Xue C L, et al. Genetic study of 61 maize DH lines based on SSR analysis[J]. Journal of Maize Sciences, 2018, 26(5): 14-20, 29. (in Chinese)

(责任编辑:朴红梅)

(上接第59页)

- [56] 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: e201796603.
- [57] 李 响. 利用单细胞测序技术剖析玉米遗传重组交换和单倍体诱导的机制[D]. 华中农业大学, 2017.
- [58] Ravi M, Chan S W L. Haploid plants produced by centromere-mediated genome elimination[J]. Nature, 2010, 464(7288): 615.
- [59] Maheshwari S, Tan E H, West A, et al. Naturally occurring differences in CENH3 affect chromosome segregation in zygotic mitosis of hybrids[J]. PLoS Genetics, 2015, 11(1): e1004970.
- [60] Kleiber D, Prigge V, Melchinger A E, et al. Haploid fertility in temperate and tropical maize germplasm[J]. Crop Science, 2012, 52(2): 623-630.
- [61] Wu P H, Ren J J, Li L, et al. Early spontaneous diploidization of maternal maize haploids generated by in vivo haploid induction[J]. Euphytica, 2014, 200(1): 127-138.
- [62] Sugihara N, Higashigawa T, Aramoto D, et al. Haploid plants carrying a sodium azide-induced mutation(fdr1) produce fertile pollen grains due to first division restitution(FDR) in maize(*Zea mays* L.) [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(12): 2931-2941.
- [63] Cifuentes M, Rivard M, Pereira L, et al. Haploid meiosis in Arabidopsis: double-strand breaks are formed and repaired but without synapsis and crossovers[J]. PLoS One, 2013, 8(8): e72431.
- [64] Ren J J, Wu P H, Tian X L, et al. QTL mapping for haploid male fertility by a segregation distortion method and fine mapping of a key QTL qhm4 in maize[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2017, 130(7): 1349-1359.
- [65] Prasanna B M, Chaikam V, Mahuku G. Doubled haploid technology in maize breeding: theory and practice[M]. CIMMYT, 2012.

(责任编辑:朴红梅)