

丁明亮,李宏生,杨木军,等. 玉米基因型对小麦×玉米杂交单倍体胚得胚率的影响[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(4): 764-769.
doi: 10.3969/j.issn.1000-4440.2019.04.002

玉米基因型对小麦×玉米杂交单倍体胚得胚率的影响

丁明亮, 李宏生, 杨木军, 杨忠慧, 李绍祥, 顾坚, 赵红, 黄格, 崔永祯, 刘琨

(云南省农业科学院粮食作物研究所, 云南 昆明 650205)

摘要: 为筛选小麦单倍体胚得胚率高的玉米品种,用糯、甜糯、甜、超甜 4 种类型共 8 个玉米品种分别与 6 个小麦 DH 系杂交诱导产生小麦单倍体胚,研究不同玉米类型、不同玉米基因型对小麦单倍体胚得胚率的影响。结果表明,同一小麦材料用不同玉米品种授粉,其得胚率可相差 1.48~3.10 倍,得胚率变幅为 15.43%~47.80%,筛选高得胚率玉米品种对提高小麦单倍体产生效率至关重要。4 种玉米类型间平均单倍体胚得胚率以甜糯型最高(33.86%)、超甜型最低(29.59%),8 个玉米品种以白甜糯的平均单倍体胚得胚率最高(38.17%),云超甜 2 号最低(28.63%),但相同玉米类型而基因型不同的玉米品种间单倍体胚得胚率差异大于玉米类型间单倍体胚得胚率的差异,因此筛选高得胚率玉米品种,关键是筛选玉米基因型而非玉米类型。小麦基因型与玉米基因型的互作对得胚率有极显著影响,对于小麦×玉米杂交的得胚率,玉米基因型与小麦基因型之间的组合存在“一般配合力”和“特殊配合力”的差异,因此可综合利用多个玉米品种来提高各种小麦材料的整体单倍体胚得胚率和单倍体生产效率。

关键词: 小麦×玉米; 玉米基因型; 单倍体胚; 得胚率

中图分类号: S513 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2019)04-0764-06

Effect of maize genotypes on embryo rate of haploid embryos in wheat×maize hybridization

DING Ming-liang, LI Hong-sheng, YANG Mu-jun, YANG Zhong-hui, LI Shao-xiang, GU Jian, ZHAO Hong, HUANG Ge, CUI Yong-zhen, LIU Kun

(*Institute of Food Crops, To screen the maize varieties with high embryo rate of haploid embryos, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kunming 650205, China*)

Abstract: To screen the maize varieties with high embryo rate of haploid embryos, eight maize cultivars belonging to four maize types (waxy, sweet waxy, sweet and super sweet) were crossed with six wheat DH lines, respectively. The effects of different maize types and genotypes on embryo rate of haploid embryos were studied. The results showed that the embryo rate of same wheat material pollinated with different maize cultivars differed between 1.48 to 3.10 times and ranged

收稿日期: 2018-11-27

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFD0101603); 云南省农业科学院科技创新及成果转化项目(2018BB02906); 云南省应用基础研究青年项目(2017FD015); 云南省农业科学院应用基础研究面上项目(YJM201801)

作者简介: 丁明亮(1987-), 男, 江西丰城人, 硕士, 副研究员, 研究方向为小麦遗传育种。(E-mail) 414108128@qq.com。李宏生为共同第一作者。

通讯作者: 刘琨, (E-mail) ynliukun@126.com

from 15.43% to 47.80%. Screening maize varieties with high embryo rate was essential to improve the efficiency of wheat haploid production. The average embryo rate of haploid embryos among the four maize types was highest in sweet waxy type (33.86%) and lowest in super sweet type (29.59%). Among the eight maize varieties, the white sweet waxy had the highest average embryo rate of haploid embryos (38.17%), while cloud super sweet 2nd cultivar had the lowest (28.63%). Differences in embryo rate of haploid embryo among maize varieties with same maize

type and different genotypes were greater than those among maize varieties with different maize types. So, the key to screening maize varieties with high embryo rate of haploid embryos was to select maize genotypes rate for rather than maize types. The interaction between wheat genotype and maize genotype has a significant effect on the embryogenesis rate. Therefore, for the haploid embryo induction rate by hybridization between wheat and maize, there are differences of "general combining ability" and "special combining ability" between the combination of maize genotype and wheat genotype. In conclusion, multiple maize varieties can be comprehensively used to improve the overall haploid embryo rate and haploid plant production efficiency of various wheat materials.

Key words: wheat×maize; maize genotype; haploid embryos; embryo rate

Zenkeler 等、Laurie 等建立的玉米花粉诱导小麦单倍体技术具有操作简便、成本低、诱导效果较好等特点^[1-3],是目前小麦上产生单倍体效率最高的途径之一,可用于加速种质创新,多基因聚合育种,构建分子作图群体以及基因表达与功能等研究^[4-14]。

在利用小麦玉米杂交产生小麦单倍体中,不断提高和稳定小麦材料的单倍体胚得胚率,是提高小麦单倍体产生效率的前提和基础。国内外相关研究表明,小麦单倍体胚得胚率除受小麦材料本身基因型的影响外^[4,9,14,15-25],还与多种因素有关,主要包括玉米基因型^[4,15-16,26-32],授粉^[18,11]和 2,4-D 处理方法^[4,22,27-28,33-35]以及授粉后杂交穗的处理方法、穗培养液配方、培养条件^[22,34-36]等,其中影响最大的是玉米基因型^[5,11,27]。为筛选得胚率高的玉米品种,国内外学者用不同类型的玉米做了相关研究,但因所用小麦材料多为杂交后代 F₁、F₂,即使是同一个麦穗,其小花间基因型也各不相同,导致不同的研究得到的结果差异较大^[11,15-16,28,35],如有的认为爆裂玉米的单倍体胚诱导率最高,有的则认为甜玉米或甜糯玉米的单倍体胚诱导率最好。为此,本研究拟利用小麦 DH 系为材料,分别与 4 种类型 8 个不同基因型的玉米品种杂交,研究不同玉米类型、不同玉米基因型对小麦单倍体胚得胚率的影响,以期筛选小麦单倍体胚得胚率高的玉米品种提供参考依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

1.1.1 小麦 从 2016 年云南省农业科学院嵩明科研实验基地种植的 4 100 个小麦 DH 系中随机收取 6 个抽穗期相同、遗传背景不同的 DH 纯系,作为本试验材料,试验编号为 A1~A6。

1.1.2 玉米 玉米材料均为云南省农业科学院粮

食作物研究所选育的玉米品种,共 4 种类型 8 个品种:糯玉米型(B1:珍禾糯 1 号;B2:云糯 3 号)、甜糯玉米型(B3:甜糯 888;B4:白甜糯)、甜玉米型(B5:云甜玉 6 号;B6:珍禾甜玉 1 号)、超甜玉米型(B7:云超甜 1 号;B8:云超甜 2 号)。其中白甜糯(B4)为已筛选出的具有较高单倍体胚诱导率的玉米品种^[10]。

1.2 试验方法

1.2.1 小麦×玉米 试验于 2017 年夏季在昆明进行。玉米材料按顾坚等^[11]确定的播期分 3 期播种,小麦材料播种 1 期。小麦抽穗后开花前,从 8 个 DH 株行中随机选取抽穗期一致,至少有 48 个穗子抽穗且与 8 个玉米品种花期相遇的 6 个小麦 DH 系材料,每个 DH 系分为 2 组,每组 3 穗,2 次重复,同一天进行人工去雄,保留全部小穗,每个小穗去除中部小花,只保留基部 2 朵小花;2 d 后用玉米花粉进行“滚粉”授粉^[11],授粉 24 h 后沿地表剪取穗子置于培养液进行室内离体培养,同时用 100 mg/L 的 2,4-D 溶液集中统一喷穗,培养液采用我们研制的高效配方^[36],培养 13~14 d 后取穗脱粒,在解剖镜下剥胚,逐穗统计授粉小花数和单倍体胚个数,并按组(每重复 3 穗)用以下公式计算各处理的单倍体胚得胚率:

$$\text{得胚率} = \frac{\text{单倍体胚总数}}{\text{总授粉小花数}} \times 100\%$$

1.2.2 数据分析 用 DPS 数据处理软件对试验数据进行整理分析。

2 结果与分析

2.1 小麦玉米杂交得胚率的方差分析

小麦玉米杂交产生小麦单倍体胚的得胚率方差分析结果见表 1。从表 1 可知,重复间差异不显著,说明试验重复间不存在系统误差,重复试验结果可靠;小麦基因型间、玉米基因型间以及两者互作间,其得胚率差异均达到极显著水平,说明小麦基因型

间、玉米基因型间以及两者互作间对单倍体胚得胚率均存在显著影响。因此,需对小麦基因型间、玉米

基因型间以及两者互作间进行多重比较,以筛选到小麦单倍体胚得胚率最高的玉米类型。

表1 小麦玉米杂交得胚率的方差分析

Table 1 Variance analysis of the haploid embryo rate by hybridization between wheat and maize

| 变异来源 | 平方和 | 自由度 | 均方 | F值 | P值 |
|---------|-------------|-----|-----------|-----------|---------|
| 区组间 | 0.362 6 | 1 | 0.362 6 | 0.405 9 | 0.527 2 |
| A(小麦材料) | 213.218 3 | 5 | 42.643 7 | 47.735 0 | 0 |
| B(玉米品种) | 852.634 2 | 7 | 121.804 9 | 136.347 4 | 0 |
| A×B | 3 741.932 0 | 35 | 106.912 3 | 119.676 8 | 0 |
| 误差 | 41.987 1 | 47 | 0.893 3 | | |
| 总变异 | 4 850.134 2 | 95 | | | |

2.2 小麦基因型对单倍体胚得胚率的影响

根据6个小麦DH材料分别与8个玉米品种杂交的平均单倍体胚得胚率统计结果(表2),6个小麦材料间得胚率差异显著,说明小麦基因型的差异对得胚率有显著影响;但试验中得胚率最高的A6(34.11%)与最低的A5(29.36%)之间在绝对数值上只相差不到5个百分点,差异相对较小。

表2 6个小麦DH材料与8个玉米品种杂交的单倍体得胚率比较

Table 2 Comparison of haploid embryo rate by hybridization between six wheat DH materials and eight maize varieties

| 小麦材料 | 授粉小花(个) | 颖果数(个) | 单倍体胚(个) | 得胚率(%) |
|------|---------|--------|---------|---------|
| A6 | 1 787 | 1 539 | 525 | 34.11a |
| A3 | 1 474 | 1 367 | 456 | 33.36ab |
| A2 | 1 559 | 1 241 | 405 | 32.63bc |
| A4 | 1 675 | 1 268 | 409 | 32.26c |
| A1 | 1 760 | 1 548 | 494 | 31.91c |
| A5 | 1 648 | 1 410 | 414 | 29.36d |

A1~A6为小麦材料编号。表中同一列数据后不同小写字母表示差异达到0.05显著水平。

2.3 玉米基因型对单倍体胚得胚率的影响

用8个玉米品种分别给6个小麦DH系授粉,每个玉米品种诱导6个小麦DH系产生单倍体胚的平均得胚率见表3。数据显示,不同基因型的玉米品种间小麦单倍体胚的得胚率存在显著差异,变幅为28.63%~38.17%;以白甜糯(B4)最高,其次是云甜玉6号(B5)、珍禾糯1号(B1),云超甜2号(B8)最低。

表3 不同玉米品种的小麦单倍体胚得胚率差异

Table 3 Differences of the wheat haploid embryo rate among different maize varieties

| 玉米品种 | 授粉小花(个) | 颖果数(个) | 单倍体胚(个) | 得胚率(%) |
|------|---------|--------|---------|---------|
| B4 | 1 371 | 1 205 | 460 | 38.17a |
| B5 | 1 205 | 1 031 | 357 | 34.63b |
| B1 | 1 413 | 1 201 | 408 | 33.97b |
| B2 | 1 098 | 892 | 290 | 32.51c |
| B7 | 1 270 | 1 054 | 322 | 30.55d |
| B6 | 1 192 | 982 | 297 | 30.24d |
| B3 | 1 296 | 1 073 | 317 | 29.54de |
| B8 | 1 158 | 936 | 268 | 28.63e |

B1:珍禾糯1号;B2:云糯3号;B3:甜糯888;B4:白甜糯;B5:云甜玉6号;B6:珍禾甜玉1号;B7:云超甜1号;B8:云超甜2号。表中同一列数据后不同小写字母表示差异达到0.05显著水平。

同时,相同玉米品种类型中的不同玉米基因型对小麦DH材料的单倍体胚得胚率也有显著影响(表4)。同为甜糯型,B4(白甜糯)与B3(甜糯888)的诱导率分别为38.17%和29.54%,极差最大,达到极显著水平;糯玉米类型的B1与B2、甜玉米类型的B5与B6以及超甜类型的B7与B8之间,得胚率的差异均达到显著水平。

此外,本试验中的玉米材料有糯、甜糯、甜、超甜4种类型,每种类型有2种基因型,如按类型统计,其单倍体胚平均得胚率的高低顺序为:甜糯(33.86%)>糯(33.24%)>甜(32.43%)>超甜(29.59%),但甜糯类型2个基因型间小麦单倍体胚得胚率的差异为8.63%,甜玉米2个基因型间差异4.39%(表4),分别约为类型间极差4.27%的2倍

和1倍,因此在小麦玉米杂交产生小麦单倍体胚高得胚率玉米品种筛选中,关键是筛选玉米基因型,而非玉米类型;如按基因型排序,其小麦单倍体胚得胚率的高低顺序为:B4(甜糯)>B5(甜)>B1(糯)>B2(糯)>B7(超甜)、B6(甜)>B3(甜糯)、B8(超甜)。

表4 玉米类型间小麦单倍体胚得胚率比较

Table 4 Comparison of wheat haploid embryo rate among different maize types

| 玉米类型 | 玉米品种 | 得胚率 (%) | 类型平均值 (%) | 品种间极差 (%) |
|------|------|---------|-----------|-----------|
| 糯 | B1 | 33.97b | 33.24 | 1.46 |
| | B2 | 32.51c | | |
| 甜糯 | B3 | 29.54de | 33.86 | 8.63 |
| | B4 | 38.17a | | |
| 甜 | B5 | 34.63b | 32.43 | 4.39 |
| | B6 | 30.24d | | |
| 超甜 | B7 | 30.55d | 29.59 | 1.92 |
| | B8 | 28.63e | | |

B1~B8 见表3注;同一列数据后不同小写字母表示差异达到0.05显著水平。

2.4 小麦基因型与玉米基因型间的互作对得胚率的影响

根据方差分析结果(表1),小麦基因型与玉米基因型的互作对得胚率也有极显著影响。试验中同一个小麦材料用不同玉米品种授粉,其得胚率见表5。从表5可知,小麦DH材料A1~A6分别与8个

表5 同一小麦DH材料与不同玉米品种杂交的小麦单倍体胚得胚率比较

Table 5 Comparison of haploid embryo rate of wheat by hybridization between the same wheat DH material and different maize varieties

| 处理 | 均值 | 处理 | 均值 | 处理 | 均值 | 处理 | 均值 | 处理 | 均值 | 处理 | 均值 |
|------|--------|------|--------|------|---------|------|---------|------|---------|------|--------|
| A1B3 | 41.80a | A2B5 | 41.43a | A3B1 | 42.31a | A4B4 | 42.40a | A5B4 | 42.88a | A6B4 | 47.80a |
| A1B6 | 37.26b | A2B1 | 40.37a | A3B2 | 35.52b | A4B8 | 36.83b | A5B8 | 37.37b | A6B2 | 44.27b |
| A1B5 | 34.03c | A2B6 | 35.95b | A3B5 | 34.63bc | A4B5 | 33.57c | A5B7 | 33.91c | A6B5 | 39.40c |
| A1B2 | 33.63c | A2B4 | 34.85b | A3B7 | 32.82cd | A4B1 | 33.54c | A5B3 | 28.97d | A6B1 | 34.88d |
| A1B4 | 30.22d | A2B2 | 33.63b | A3B8 | 31.95cd | A4B2 | 30.87cd | A5B6 | 26.24de | A6B7 | 34.70d |
| A1B1 | 28.88d | A2B8 | 29.09c | A3B4 | 30.89de | A4B6 | 30.52d | A5B5 | 24.65e | A6B3 | 33.55d |
| A1B7 | 28.33d | A2B7 | 26.28c | A3B3 | 30.27de | A4B7 | 27.28e | A5B1 | 23.76e | A6B6 | 22.92e |
| A1B8 | 21.12e | A2B3 | 19.44d | A3B6 | 28.56e | A4B3 | 23.19f | A5B2 | 17.14f | A6B8 | 15.43f |

A1~A6为小麦材料编号;B1~B8见表3注;同一列数据后不同小写字母表示差异达到0.05显著水平。

3 讨论

在小麦玉米杂交诱导小麦产生单倍体中,单倍体胚的得胚率是决定小麦单倍体产生效率的关键指

玉米品种杂交授粉,A1得胚率的最高值为41.80%,最低为21.12%,比值为1.98;A2得胚率的最高值为41.43%,最低为19.44%,比值为2.13;A3得胚率的最高值为42.31%,最低为28.56%,比值为1.48;A4得胚率的最高值为42.40%,最低为23.19%,比值为1.83;A5得胚率的最高值为42.88%,最低为17.14%,比值为2.50;A6得胚率的最高值为47.80%,最低为15.43%,比值为3.10。可见每个小麦材料得胚率的最高值与最低值之比最低为1.48倍(A3),最高为3.10倍(A6),小麦得胚率变幅为15.43%~47.80%。因此,筛选高诱导玉米基因型对成倍提高小麦玉米杂交小麦单倍体胚的得胚率尤为重要。

本试验中,白甜糯(B4)属于总体诱导率最高的玉米品种,与小麦材料A4、A5、A6杂交的得胚率均为最高,达到42.4%~47.8%,与A1、A2、A3杂交的得胚率略低,但均达到30%以上。另一方面,总体得胚率最低的玉米品种云超甜2号(B8),对某些小麦材料如A4、A5,其单倍体胚得胚率也可达到36.83%~37.37%;B4对A1和A3的单倍体胚得胚率只有30.22%和30.89%,而B3和B1则可将A1和A3的单倍体胚得胚率提高到41.80%和42.31%。因此,对于某些小麦材料,如果某个常用玉米品种授粉的得胚率较低,可尝试改用其他玉米品种授粉,就可能大幅提高其得胚率。

标之一。尽管小麦材料的单倍体胚得胚率受多种因素影响,但对于去雄、授粉方法、2,4-D处理以及授粉后麦穗的生长条件和营养条件等常规因素,均可通过整合国内外相关研究的优选方案,形成相对固

定的操作规程,不断降低这些因素对得胚率的影响。在此基础上,不断筛选单倍体胚得胚率高的玉米品种成为提高小麦材料单倍体胚得胚率的一个研究重点。

本研究中,同一小麦材料用不同玉米品种授粉,其得胚率可相差1.5~3.0倍,与前人的研究结果^[11,15-16,28,35]基本一致,表明筛选单倍体胚得胚率高的玉米品种对提高小麦玉米杂交小麦单倍体的生产效率至关重要。

对于高得胚率玉米品种的筛选,本研究结果表明,同一玉米类型(如甜糯、甜)内不同基因型间小麦单倍体胚得胚率的差异大于不同玉米类型间的差异,4种玉米类型的8个不同基因型的玉米品种,如按单倍体胚得胚率高低排序,类型间并无规律可循,因此筛选高得胚率玉米品种,关键是筛选玉米基因型,而非玉米类型。该结果与此前报道的多个研究结果均不一致,顾坚等^[11]认为,在单倍体胚得胚率上,甜糯型玉米>超甜玉米>甜玉米>普通玉米;蔡华等^[16]用不同的小麦 F_1 材料得出的结论分别是甜玉米(35.7%)>普通玉米(11.6%)>爆裂玉米(8.7%)>糯玉米(7.3%),以及爆裂玉米(9.9%)>糯玉米(8.9%)>普通玉米(8.2%)>甜玉米(4.6%)^[35];王广金^[28]用 F_2 代小麦材料得到的研究结果为甜玉米(8.71%)>糯玉米(6.54%)>普通玉米(5.65%);张新玲等^[26]的结论是甜玉米(2.99%)>糯玉米(2.27%)>普通玉米(2.08%);王重等^[37]则认为爆裂玉米(9.59%)>甜玉米(4.82%)>糯玉米(4.35%)。造成上述差异的原因,一方面是因为多数研究者所用的小麦材料均为杂交后代材料,同一材料株间、穗间、小花间基因型各不相同,对研究结果有干扰,另一方面是这些研究中每个玉米类型往往只选了一个品种(基因型)。本研究选用小麦DH系为材料,株间、穗间、小花间基因型完全相同,排除了小麦基因型对研究结果的影响,同时每个玉米类型又选用2个品种,其结果是,相同类型的不同品种间在单倍体胚诱导率上却表现出极显著的差异。

此外,本研究中小麦基因型与玉米基因型的互作对得胚率也有极显著影响,对于小麦×玉米杂交的得胚率,玉米基因型与小麦基因型之间的组合存在“一般配合力”和“特殊配合力”的差异,在实践中,不仅可筛选出对大多数小麦基因型均具有较高

单倍体胚诱导率的玉米品种(如B4),而且对于某些小麦材料,如果选用的某一玉米品种授粉的得胚率较低,可改用其他玉米品种授粉,就可能大幅提高其得胚率,这为减少小麦基因型对得胚率的影响,提高各种小麦材料的整体单倍体胚得胚率和单倍体产生效率提供了一条新思路。

参考文献:

- [1] ZENKTELER M, NITZSCHE W. Wide hybridization experiments in cereals[J]. *Theor Appl Genet*, 1984, 68: 311-315.
- [2] LAURIE D A, BENNETT M D. Wheat × maize hybridization[J]. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1986, 28(2): 313-316.
- [3] LAURIE D A, BENNETT M D. The production of haploid wheat plants from wheat × maize crosses[J]. *Theor Appl Genet*, 1988, 76:393-397.
- [4] TADEUSZ A, KAROLINA K, ANETTA K, et al. Segregation distortion in homozygous lines obtained via anther culture and maize doubled haploid methods in comparison to single seed descent in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Electronic Journal of Biotechnology*, 2014, 17:6-13.
- [5] 陈新民,陈孝. 小麦×玉米产生单倍体及双单倍体研究进展[J]. *麦类作物学报*, 1998, 18(3):1-4.
- [6] 王子宁,张艳敏,郭北海,等. 利用单倍体育种技术加快培育糯性小麦新品系[J]. *华北农学报*, 2001, 16(1):1-6.
- [7] 李大玮,欧阳平,邱纪文,等. 染色体消失法在小麦育种中应用的研究[J]. *农业生物技术学报*, 2000, 8(1):17-21.
- [8] 顾坚,杨木军,田玉仙,等. 小麦温光敏核不育系的育性提纯研究[J]. *麦类作物学报*, 2002, 22(2):30-32.
- [9] 丁明亮,赵红,顾坚,等. 小麦×玉米远缘杂交诱导小麦双单倍体的研究及育种应用进展[J]. *农业科学与技术*, 2017, 18(12):2203-2208.
- [10] 顾坚,田玉仙,李绍祥,等. 小花穗位及发育进度对小麦×玉米单倍体胚诱导率的影响[J]. *麦类作物学报*, 2005, 25(1):30-32.
- [11] 顾坚,刘琨,李绍祥,等. 昆明自然条件下利用小麦×玉米诱导小麦单倍体的研究初报[J]. *麦类作物学报*, 2006, 26(4):23-26.
- [12] KAZUHIRO S, KOUSUKE N. Efficient production of haploid wheat (*Triticum aestivum* L.) through crosses between Japanese wheat and maize (*Zea mays*) [J]. *Plant Cell Rep*, 1989, 8:263-266.
- [13] LAURIE D A, SYLVIE R. High frequencies of fertilization and haploid seedling production in crosses between commercial hexaploid wheat varieties and maize [J]. *Plant Breeding*, 1991, 106:182-189.
- [14] INAGAKI M, TAHIR M. Comparison of haploid production frequency in wheat varieties crossed with *Hordeum bulbosum* L and maize [J]. *Japan J Breed*, 1990, 40:209-216.

- [15] CHRISTINA B, SABINE G, TAMAS L. Effects of parental genotypes on haploid embryo and plantlet formation in wheat × maize crosses[J]. *Euphytica*, 1998, 103:319-323.
- [16] 蔡 华,马传喜,陆维忠. 不同小麦组合与不同玉米基因型远缘杂交诱导小麦单倍体的研究[J]. *作物杂志*, 2005(3): 67-69.
- [17] 张明爽. 利用小麦与玉米杂交诱导单倍体得胚率的研究[J]. *黑龙江农业科学*, 2010(5):23-24.
- [18] 陈新民,李学渊,陈孝,等. 不同杂交技术对小麦×玉米产生单倍体的影响[J]. *作物学报*, 1998,24(6):743-746.
- [19] INAGAKI M,TAHIR M. Production of haploid wheat through intergeneric crosses[J]. *Hereditas*,1992,116:117-120.
- [20] KISAN N S. Production of haploid wheat plants from wheat × maize crosses[J]. *Plant Breeding*,1993,110:96-102.
- [21] 蔡 华,马传喜,司红起,等. 利用小麦与玉米远缘杂交诱导小麦双单倍体的研究进展[J]. *麦类作物学报*,2006,26(4): 154-157.
- [22] CHERKAOUT S, LAMSAOURI O, CHLYAH A, et al. Durum wheat × maize crosses for haploid wheat production: influence of parental genotypes and various experimental factors [J]. *Plant Breeding*,2000,119:31-36.
- [23] 陈新民,赖桂贤,陈孝,等. 不同小麦组合与玉米杂交产生单倍体的差异[J]. *作物学报*,1996,22(4):437-441.
- [24] KISAN N S. Production of haploid wheat plants from wheat × maize crosses[J]. *Plant Breeding*, 1993, 110:96-102.
- [25] CHERKAOUT S, LAMSAOURI O, CHLYAH A, et al. Durum wheat × maize crosses for haploid wheat production: influence of parental genotypes and various experimental factors [J]. *Plant Breeding*, 2000,119:31-36.
- [26] 张新玲,高桂华,石书兵,等. 2,4 - D 对玉米花粉诱导小麦单倍体得胚率的影响[J]. *甘肃农业大学学报*,2007,42(3): 44-46.
- [27] 蔡 华,马传喜,陆维忠. 小麦与玉米远缘杂交诱导小麦单倍体的研究[J]. *麦类作物学报*,2004,24(2):11-14.
- [28] 王广金. 小麦与玉米杂交产生单倍体频率的研究[J]. *麦类作物学报*,1998,18(6):12-14.
- [29] INAGAKI M. Use of pollen storage and detached tiller culture in wheat polyploidy production through wide cross [J]. *Cereal Res Comm*, 1997,25:7-13.
- [30] VINESH V, BAINS N S,NANDA G S,et al. Maize genotypes show striking differences for induction and regeneration of haploid wheat embryos in wheat × maize system [J]. *Crop Sci*, 1999, 39: 1722-1727.
- [31] LEFEBVRE D,DEVAUX P. Doubled haploids of wheat from wheat× maize crosses:genotypic influence, fertility and inheritance of the 1B-1RS chromosome[J]. *Theor Appl Genet*,1996,93:1267-1273.
- [32] 孙敬三,刘辉,路铁刚,等. 利用小麦×玉米获得小麦单倍体[J]. *植物学报*,1992,34(11):817-821.
- [33] LAURIE D A. Factors affecting fertilization frequency in crosses of *Triticum aestivum* cv. highbury×*Zea mays* cv. Seneca60[J]. *Plant Breeding*,1989,103:133-140.
- [34] BALLESTEROS J, GARCIA-LLAMAS C, RAMIREZ M C, et al. Low relative humidity increase haploid production in durum wheat× maize crosses[J]. *Plant breeding*, 2003, 122:276-278.
- [35] 蔡 华,马传喜,司红起,等. 提高小麦×玉米产生的单倍体成胚率的研究[J]. *麦类作物学报*,2005,25(6):20-24.
- [36] 顾 坚,刘 琨,李绍祥,等. 小麦玉米杂交诱导小麦单倍体的割穗离体培养研究[J]. *麦类作物学报*,2008,28(1):1-5.
- [37] 王 重,樊哲儒,张跃强,等. 春小麦单倍体胚得胚率的影响因素研究[J]. *新疆农业科学*,2016,53(8):1405-1408.

(责任编辑:陈海霞)