

# 玉米 (*Zea mays*) × 四倍体多年生玉米 (*Zea perennis*) 可育三倍体形态学和细胞遗传学研究

吕桂华<sup>1</sup>, 唐祈林<sup>2</sup>, 郭国锦<sup>1</sup>, 陈坚剑<sup>1</sup>, 荣廷昭<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> 浙江省东阳玉米研究所, 东阳 322100; <sup>2</sup> 四川农业大学玉米研究所, 雅安 625014)

**摘要:** 通过将普通玉米与四倍体多年生玉米大量杂交, 获得一株部分可育三倍体植株 MT-71, 为外源遗传物质在普通玉米的导入创造新种质。MT-71 杂交结实率分别为  $3X/2X = 7.84\%$ ,  $2X/3X = 0.56\%$ ,  $3X/4X = 0.52\%$ , 开放授粉结实率为  $1.18\%$ ; 其花粉母细胞 (PMC) 染色体平均构型为  $2.30I + 3.72II + 6.49III + 0.23IV$ ;  $3X/2X$  后代植株染色体几乎包括所有  $2n = 20 \sim 30$  染色体数目,  $2X/3X$  和开放授粉后代中染色体数目仅有  $2n = 20, 21$ 。结果表明, MT-71 可产生有功能的雌雄配子, 其中  $n = 10, 11$  的配子更易遗传; 雌配子体对额外染色体的传递能力显著高于雄配子体, 异源三倍体最有效的遗传方式为  $3X/2X$ 。

**关键词:** 玉米; 四倍体多年生玉米种; 非整倍体; 减数分裂;  $2n$  配子

## Study on Morphologic and Cytogenetic Characterization of Fertile Triploid from *Zea mays* × *Zea perennis*

LV Gui-hua<sup>1</sup>, TANG Qi-lin<sup>2</sup>, GUO Guo-jing<sup>1</sup>, CHEN Jian-jian<sup>1</sup>, RONG Ting-zhao<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> Dongyang Maize Research Institute of Zhejiang province, Dongyang 322100; <sup>2</sup> Maize Research Institute, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014)

**Abstract:** By a large number of hybridization between ordinary maize and tetraploid perennial maize, a partially fertile triploid MT-71 was obtained, and it created new ordinary maize germplasm. The setting percentage of MT-71 was  $7.84\%$  ( $3X/2X$ ),  $0.56\%$  ( $2X/3X$ ), and  $0.52\%$  ( $3X/4X$ ) respectively. The open pollination rate was  $1.18\%$ . The chromosome configuration of the pollen mother cells (PMC) was  $2.30I + 3.72II + 6.49III + 0.23IV$ . The chromosomes of  $3X/2X$  progenies had almost all  $2n = 20 \sim 30$  chromosome number, while the chromosome number was only  $2n = 20, 21$  in  $2X/3X$  and open pollination progenies. These results showed that the MT-71 could produce a function male and female gametes, and  $n = 10, 11$  gametes were heritable. Meanwhile, the extra chromosome transmission ability of the female gametophyte was significantly higher than the male gametophyte, and  $3X/2X$  was the most effective mode of allotriploid.

**Key words:** maize; *Zea perennis*; aneuploid; meiosis;  $2n$  gametes

四倍体多年生玉米 (*Zea perennis*,  $2n = 40$ ) 是玉米 (*Z. mays* L.,  $2n = 20$ ) 的野生近缘种, 植株生长繁茂、根系发达、分蘖多、再生性强, 具有耐寒、耐旱、高抗等优良特性, 是选育优良饲草重要种质资源。同

时, 其遗传物质在栽培玉米的导入, 对拓展和创新玉米遗传种质基础具有重要意义<sup>[1]</sup>, 玉米等位基因位点变异率只有大刍草的  $57\%$ <sup>[2]</sup>, 核苷酸多样性较大刍草低  $30\%$  左右<sup>[3-4]</sup>。四倍体多年生玉米与普通玉

收稿日期: 2014-10-08 修回日期: 2014-12-30 网络出版日期: 2015-10-14

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20151014.1431.034.html>

基金项目: 教育部长江学者和创新团队发展计划项目 (IRT0453); 四川饲草育种攻关项目 (05jy029-033-2); 浙江省公益性面上项目 (2014C32028); 浙江省重大科技专项农业项目玉米新品种选育 (2012C12902-4)

第一作者: 主要从事玉米种质资源创新。E-mail: 451292678@qq.com

通信作者: 唐祈林, 研究方向为玉米野生近缘种种质资源利用。E-mail: tangqilin71@163.com

米杂交  $F_1$  ( $2n = 30$ ) PMC 减数分裂构型为  $5 III + 5 II + 5 I$  [5-6], 高度不育, 限制了四倍体多年生玉米特异基因在栽培玉米中的转移和运用。

异附加系、代换系、易位系是利用外缘物种进行基因组研究和品种改良的重要遗传材料, 可育异源三倍体是获得这类遗传材料的重要途径 [7]。因同源染色体的严格配对、染色体减数不均衡分裂, 异源三倍体理论上高度不育; 但在部分物种中物种异源三倍体已成功获得后代, 如香蕉、落花生属 [8]、小麦属和大麦属 [9]、百合 [10] 等。为获得含有四倍体多年生玉米遗传物质的特异遗传种质, 探讨异源代换染色体对三倍体植物结实率的影响, 创制大量附加系、代换系和易位系材料, 笔者在大量普通玉米与四倍体多年生玉米杂交后代中, 发现一株雌雄配子都部分可育三倍体植株 (MT-71), 通过与普通玉米—四倍体多年生玉米  $F_1$  的形态学和减数分裂、杂交结实率以及杂交后代染色体数目比较, 旨在了解 MT-71 染色体组成、雌雄配子遗传模式以及异源代换三倍体高结实率的原因, 为四倍体多年生玉米在玉米育种中的运用提供一定的模式和理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

普通玉米 (*Zea mays*) 自交系 48-2 ( $P_1$ ), 四倍体多年生玉米 (*Z. perennis*) 9475 ( $P_2$ ), 普通玉米 × 四倍体多年生玉米杂交后代  $F_1$ 、可育  $F_2$  回交后代  $BC_1F_2$  ( $F_2 \times P_1$ ) 以及 MT-71 ( $BC_1F_2 \times P_2$ )。其中  $F_1$ 、 $BC_1F_2$  由唐祈林老师获得, 9475 引自国际小麦-玉米改良中心 (CIMMYT)。

### 1.2 方法

**1.2.1 田间表型和结实率调查** 与一般大田试验方法相同, 48-2、9475、 $F_1$  和  $BC_1F_2$  为群体观察平均值, MT-71 为单株观察值。

**1.2.2 染色体制片** 采用 Y. C. Song 等 [11] 原生质

体制片技术。种子室温下浸泡 24 h, 置于 27℃ 培养箱中发芽, 待根尖长到 1.0 ~ 1.5 cm 时, 取前端 0.3 ~ 0.5 cm 根尖于饱和  $\alpha$ -溴萘溶液中 25℃ 处理 3 ~ 6 h, 然后用新鲜固定液 (甲醇: 冰乙酸 = 3: 1) 在 4℃ 下固定 12 ~ 24 h, 转移到 70% 的乙醇中保存。制片时, 水洗净根尖后, 用终浓度 3% 纤维素酶和 1% 果胶酶 28℃ 酶解 2.5 ~ 3 h, 吸去酶液, 水洗 3 次, 火焰干燥法制片, 醋酸洋红染色 30 s, 用 Olympus-BX41 显微镜和 CCD700 摄像系统照相。

**1.2.3 减数分裂观察** 在天气晴朗的日子 10:00 - 11:00 (8 - 9 月, 雅安) 取花药长度为 3 ~ 3.5 mm 的幼穗, 用卡诺氏固定液 I 固定, 4℃ 下固定 12 ~ 24 h, 然后转移到 70% 的乙醇中保存。制片时, 用解剖针挑出花药于载玻片上, 用刀片切开花药, 挤出分裂细胞卡宝品红染色 15 s, 微烤后压片, 进行显微观察并用 DP70 照相系统统计。

**1.2.4 花粉育性和大小观察** 散粉前, 取植株雄穗上、中、下 3 个部位的小穗, 用 FAA 固定液固定。检测时剥取小穗内的花药, KI-I 溶液染色, 每小穗记录 3 个视野, 放大倍数为 10 × 10, 按 D. N. Duwick [12] 方法计算可育率; 利用 IPP 5.1 软件进行花粉大小的测定。

## 2 结果与分析

### 2.1 植物学形态

玉米、四倍体多年生玉米及其杂交  $F_1$ 、回交后代  $BC_1F_2$  和 MT-71 各类试材表型性状调查结果见表 1。从表 1 可知, MT-71 生长势强, 单分蘖表型性状如株高、叶长、叶宽等与玉米极其相似, 雄花分枝数、花药长度、穗行数等与玉米相近; 杂交  $F_1$  在植株高度、分蘖性、多年生习性、子粒、穗行 (1 行) 等表型性状与四倍体多年生玉米相似, 多年生, 具有类似竹鞭的地下根茎, 穗行数为 1 行, 无法正常结实; 普通玉米、 $BC_1F_2$  和 MT-71 都为一年生, 须根系, 多穗行, 可结实。

表 1 杂交亲本、 $F_1$ 、 $BC_1F_2$  和 MT-71 部分表型性状

Table 1 Partial phenotypic traits of hybrid parents,  $F_1$ ,  $BC_1F_2$  and MT-71

(cm)

材料名称 Materials	染色体数目 Chromosome number	株高 Plant height	叶长 Length of leaves	叶宽 Width of leaves	雄花分枝数 Male spike number	雄花长 Length of male spike	花药长 Length of anthers	分蘖数 Number of tillers	穗行数 Rows per ear	生长习性 Growth habit
48-2	20	176.45	89.34	8.37	14.76	29.23	1.45	1	16	一年生
9475	40	168.77	70.02	3.52	3.36	14.54	1.18	>30	1	多年生
$F_1$	30	>200	74.38	6.24	3.21	22.13	1.37	>30	1	多年生
$BC_1F_2$	20	>160	80.12	7.86	5.65	28.68	1.34	3	10	一年生
MT-71	30	>180	83.72	8.32	6.43	38.16	1.8	12	4	一年生

## 2.2 花粉母细胞减数分裂观察与花粉育性

MT-71 与杂种  $F_1$  ( $2n = 30$ ) 花粉母细胞减数分裂时染色体配对均不正常(表 2)。MT-71 花粉母细胞中期四价体、三价体、二价体和一价体的数目变幅分别为 1~5 个、1~13 个、1~9 个和 1~4 个,减数分裂中期 I 平均染色体构型为  $2.30I + 3.72II + 6.49III + 0.23IV$ (图 1a~b)。玉米 × 四倍体多年生玉米杂种  $F_1$  三价体、二价体和一价体的数目变幅分别为 1~8 个、4~6 个和 2~7 个,构型为  $4.57I + 5.03II + 5.17III$ 。四价体、三价体、二价体和一价体的空间分布表现相同,四价体为环形或长棒形,三价体为长柄平锅状,二价体成梭形,单价体染色体没有三价体和二价体浓缩紧密,染色体相对较大(图 1a~b)。MT-71 和  $F_1$  均存在滞后染色体,频率分别为 64% 和 51%,变幅均为 1~5 个。在 MT-71 中还观察到特有的异常现象:约 27% 的花粉母细胞在减数分裂第二次分裂过程,当一子细胞进入后期 II 时,另一子细胞还处于中期 II(图 1g~i);少量五分体和六分体也被观察

到(图 1c~f)。在 6 月、7 月、8 月,MT-71 花粉可染率分别为 28.75%、38.53%、40.12%,可染花粉发育完全,呈圆形,花粉直径平均大小为  $50.16 \mu\text{m}$ 。

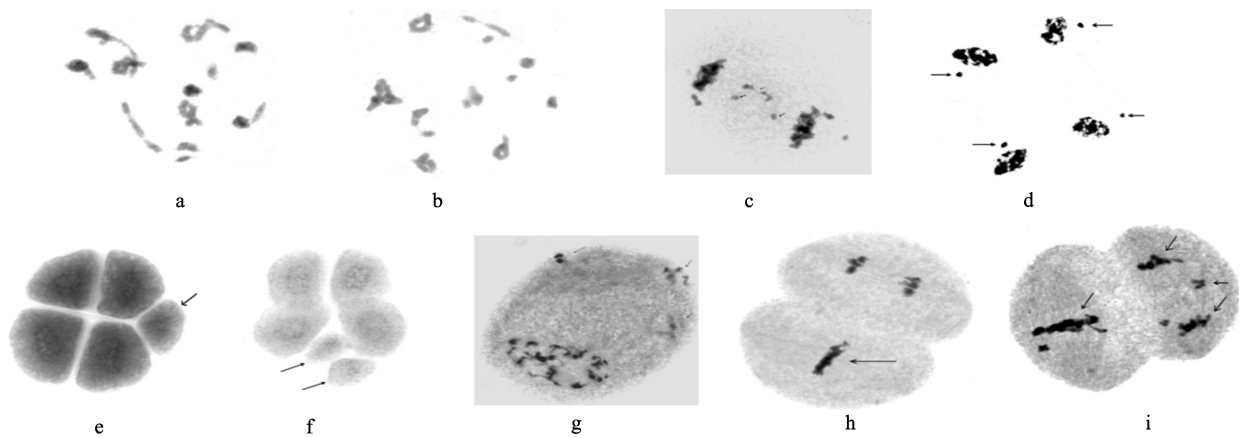
表 2 MT-71、 $F_1$  花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体构型

Table 2 The meiosis I chromosome configurations of PMC in MT-71 and  $F_1$

材料 Materials	不同构型染色体平均数 Means of different chromosome configurations			
	单价体 I Univalent	二价体 II Bivalent	三价体 III Trivalent	四价体 IV Tetraploid
MT-71	2.30 (1~4)	3.72 (1~9)	6.49 (1~13)	0.23 (1~5)
$F_1$	4.57 (2~7)	5.03 (4~6)	5.17 (1~8)	-

括号内数字表示染色体不同价体数目变异幅度

Bracket number indicates the variation of different valence of chromosomes



a~b: 减数分裂中期 I 构型; c: 滞后染色体和染色体桥; d: 单价体形成的单分体; e: 五分体; f: 六分体; g~i: 异常纺锤丝; g: 多微核  
a~b: meiotic metaphase configurations, c: lagging chromosomes and chromosome bridge, d: univalent, e-f: ployad, g-i: abnormal spindle fibers; g: micronuclei

图 1 异源三倍体减数分裂染色体

Fig. 1 Meiotic chromosomes in allotriploid MT-71

## 2.3 MT-71 雌、雄配子的传递率及后代染色体数目

MT-71 与二倍体亲本 48-2 分别正反交,以及开放授粉结实率见表 3。结果表明 MT-71 产生的雌、雄配子均有一定的传递能力,在  $2X/3X$  中杂交后代中,只得到  $2n = 20$  和  $2n = 21$  两种染色体数目植株。其中  $2n = 20$  植株占到 84.62%,远远高于  $2n = 21$  的 15.38%,表明  $n = 11$  染色体数目的雄配子可以与  $n = 10$  染色体的卵子形成合子,但其

传递率和竞争能力不如  $n = 10$  的配子。同时,后代中并未观察到高于  $n = 21$  染色体数目的植株,表明超过  $n + 1$  的配子可能是无功能的或无法完成双受精,低数目额外染色体配子可遗传能力高于高数目染色体的配子。

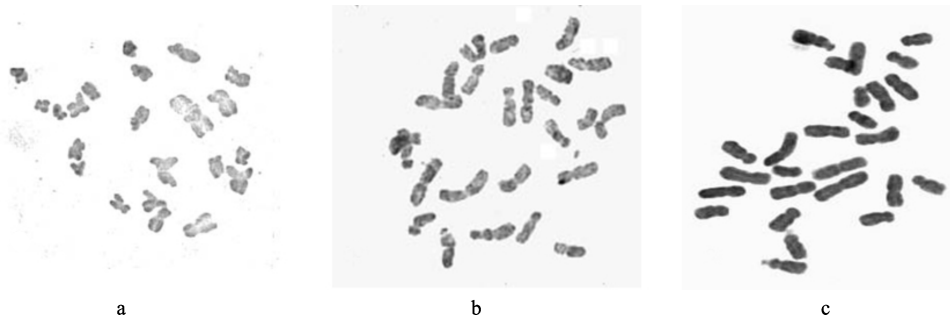
在  $3X/2X$  杂交后代中,染色体数目变异范围为 20~30。开放授粉后代群体中,相应的染色体变异范围被观察到(图 2)。由表 4 可以看出,染色体数目  $2n$  为 20、21、22 的植株在后代中所占比例分别为

表 3 异源三倍体与二倍体、四倍体杂交结实率

Table 3 Seed setting rate of allotriploid × diploid progenies and allotriploid × tetraploid progenies

杂交组合 Combination	授粉小花数 Floret number	种子数 Seeds number	结实率(%) Seed setting rate
MT-71 × 48-2	612	48	7.84
MT-71 × 9475	576	3	0.52
48-2 × MT-71	3024	17	0.56
MT-71(开放授粉)	1018	12	1.18

23.68%、21.05% 和 28.95%，三者之和达 73.68%，染色体数目超过 23 条的植株所占比例仅为 26.32%。结果表明，异源三倍体可以产生功能性  $n = 10 \sim 19$  雌配子，但不同染色体数目雌配子生活力和竞争能力不同，低数目额外染色体雌配子获得后代能力强于高数目额外染色体雌配子。三体和 非整倍体在  $3X/2X$  和  $3X$  开放授粉中出现的频率远远高于  $2X/3X$ ，雌配子将额外染色体传递给后代的能力远远高于雄配子。



a;23 条染色体;b;25 条染色体;c;26 条染色体

a;23-chromosomes of progeny plant,b;25-chromosomes of progeny plant,c;26-chromosomes of progeny plant

图 2  $3X/2X$  杂交后代的染色体数目Fig 2 No. of chromosomes in  $3X/2X$  hybrid progeny

表 4 MT-71 与玉米正反交及后代同一染色体数目概率

Table 4 Probabilities of the same chromosome number in reciprocal cross of MT-71 and 48-2 and their progenies

杂交组合 Combination	植株数 No. of plants	同一染色体数目的植株数 Number of plants with the same chromosome number										
		20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
MT-71 × 48-2	38	9	8	11	1	-	6	-	1	-	-	2
	所占比例(%)	23.68	21.05	28.95	2.63		15.79		2.63			5.26
48-2 × MT-71	13	11	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	所占比例(%)	84.62	15.38									
MT-71(开放授粉)	11	5	3	1	-	-	1	-	-	-	-	1
	所占比例(%)	45.45	27.27	9.09			9.09					9.09

### 3 讨论

种间杂种减数分裂中期 I 染色体配对情况，反映物种间染色体同源性，能在染色体全长水平衡量植物的亲缘关系。MT-71 减数分裂中期 I 平均构型  $2.30I + 3.72II + 6.49III + 0.23IV$  与  $F_1$   $5III + 5II + 5I$  减数分裂构型有较大差异。除非同源染色体随机联会和部分同源染色体结合外，MT-71 减数分裂异常主要来自于自身染色体组成。在已有报道中，杂交  $F_1$  中 5 个单价体来源于玉米 B 基因组<sup>[5,13-14]</sup>。本试验中 MT-71 单价体数目降低至 2.3 个，亲本 BC<sub>1</sub>

$F_2$  中可能有部分四倍体多年生玉米 C 染色体组的导入，Q. L. Tang 等<sup>[15]</sup> 研究结果一致。

平行纺锤丝和三极纺锤丝作为  $2n$  配子出现的主要原因<sup>[16-18]</sup>，在本试验中均被观察到。MT-71 第二次减数分裂纺锤丝运动时间上严重不同步，当一子细胞分裂完成终止减数分裂时，另一子细胞染色体还处于赤道板上，从而导致  $2n$  配子的产生(图 1h~i)。这种现象与减数分裂第二次分裂复原(SDR)不完全相同<sup>[21]</sup>，SDR 是由于突变或其他原因导致在 MII 时核不分离而形成  $2n$  配子，整个花粉母细胞纺锤丝行为一致。异常纺锤丝、单价体、滞后染

色体以及单分体的出现,可能是多分体和微核形成的主要原因。

染色体不平衡分离、非联会染色体纵裂、染色体桥的形成以及滞后染色体的出现都会导致三倍体花粉育性的降低。本研究中,MT-71 花粉可育性高达 40.12%,其原因可能为减数分裂时高频率的染色体联会(6.49Ⅲ)以及 2n 配子的产生,若三倍体出现的频率越高,那么在三倍体中形成可育花粉的几率就越大<sup>[20]</sup>,但花粉可育性与结实率却没有必然联系<sup>[21-22]</sup>。本研究中,MT-71 作为花粉供体,与二倍体和四倍体杂交时结实率分别为 0.56% 和 0,原因可能为:(1)配子体染色体数目的不平衡;(2)基因组或染色体数目的不平衡导致合子发育失败;(3)胚乳无法正常发育;(4)授粉技术,在物种杂交过程中,杂交时间、技术和方法也都是限制结实率重要因素<sup>[23]</sup>。

大量学者研究表明单倍体(X)、二倍体(2X)和三倍体配子(3X)在异源三倍体是可以产生的,尤其是在香蕉和车前草中,它们产生的频率还很高,在菠菜 3X/2X 后代中能观察到染色体数目从 2n ~ 3n 的所有植株。本试验中,MT-71 后代几乎包括所有 2n ~ 3n 的染色体数目,表明 MT-71 雌配子对额外染色体有很高的忍耐力。同时,MT-71 高结实率以及对额外染色体的忍耐力还可能与玉米的倍性有关,大量研究认为,玉米是二倍体化的四倍体,玉蜀黍属染色体基数  $X = 5$ <sup>[24-25]</sup>,相应 MT-71 可被认为异源六倍体。此外,MT-71 中被代换染色体对其结实率可能也有一定影响。

四倍体多年生玉米种一直是多年生玉米研究的重要材料,本研究中较高结实率 MT-71 不再具有多年生特征,这为多年生玉米研究一直未获成功提供了一定的证据。野生近缘种是许多作物优良基因的重要资源库,本研究可育三倍体以及非整倍体的成功获得是利用四倍体多年生玉米种优良基因的重要步骤,异源三倍体的最佳利用方式为 3X/2X。异源代换三倍体 MT-71 获得的大量非整倍体不仅在玉米遗传学、细胞遗传学和染色体工程方面具有重要意义,同时在玉蜀黍属亲缘关系和进化研究中也得到广泛利用。

#### 参考文献

- [1] Illis H H, Doebley J. Taxonomy of *Zea* (Gramineae) II Subspecific categories in the *Zea mays* complex and ageneric synopsis [J]. *Am J Bot*, 1980, 67:994-1004
- [2] Stephen I W, Irie Vroh B, Steve G Sc, et al. The effects of artificial selection on the maize genome [J]. *Science*, 2005, 308: 1310-1314
- [3] Yves Vigouroux, Sharon Mitchell. An analysis of genetic diversity across the maize genome using microsatellites [J]. *Genetics*, 2005, 169:1671-1630
- [4] Shawn E, Whites, Doebley J F. The molecular evolution of terminal ear 1, a regulatory gene in the genus *Zea* [J]. *Genetics*, 1999, 153:1455-1462
- [5] Molina M C, Naranjo C A. Cytogenetic studies in the genus *Zea*: I. Evidence for five as the basic chromosome number [J]. *Theor Appl Genet*, 1987, 73:542-550
- [6] Naranjo A, Poggio L, Molina M D, et al. Increase in multivalent in  $F_1$  hybrids of *Zea diploperennis* × *Z. perennis* by colchicines treatment [J]. *Hereditas*, 1994, 120:241-244
- [7] 顾爱侠, 申书兴, 陈雪平, 等. 大白菜与结球甘蓝杂交获得异源三倍体及其生殖特性的研究 [J]. *园艺学报*, 2006, 33(1): 73-77
- [8] Simpson C E, Davis K S. Meiotic behavior of a male-fertile triploid *Arachis* L. hybrid [J]. *Crop Sci*, 1983, 23:581-584
- [9] Blanco A, Fracchiolla G V, Greco B. Intergeneric wheat × barley hybrid [J]. *J Hered*, 1986, 77:98-100
- [10] Lim K B, Ramanna M S, Jacobsen E. Evaluation of  $BC_2$  progenies derived from 3x-2x and 3x-4x crosses of *Lilium hybrids*; a GISH analysis [J]. *Theor Appl Genet*, 2003, 106:568-574
- [11] Song Y C, Liu L H, Ding Y. Comparisons of G-banding patterns in six species of peaceae [J]. *Hereditas*, 1994, 121:31-38
- [12] Duvick D N. Allelism and comparative genetics of fertility restoration of cytoplasm pollen sterile maize [J]. *Genetic*, 1956, 41: 544-565
- [13] Naranjo A, Molina M C. New cytological evidences for a basic number  $X = 5$  in the genus *Zea* [J]. *Maize Genetics Coop Newsletter (USA)*, 1987, 61:62-63
- [14] Poggio L, Molina M C, Naranjo C A. Cytogenetic studies in the genus *Zea*: 2. Colchicine induced multivalents [J]. *Theor Appl Genet*, 1990, 79:461-464
- [15] Tang Q L, Rong T Z, Song Y C, et al. Introgression of perennial teosinte genome into maize and identification of Genomic in-situ hybridisation and microsatellite markers (SSR) [J]. *Crop Sci*, 2005, 45:717-721
- [16] Carputo D, Cardi T, Frusciant L, et al. Male fertility and cytology of triploid hybrids between tetraploid *Solanum commersonii* ( $2n = 4x = 48, 2EBN$ ) and Phureja-Tuberosum haploid hybrids ( $2n = 2x = 24, 2EBN$ ) [J]. *Euphytica*, 1995, 83:123-129
- [17] Lopez-Lavalle L B, Orjeda G. Occurrence and cytological mechanism of 2n pollen formation in a tetraploid accession of *Ipomoea batatas* (sweet potato) [J]. *J Hered*, 2002, 93:185-192
- [18] Mok D W, Peloquin S J. Three mechanisms of 2n pollen formation in diploid potatoes [J]. *Can J Genet Cytol*, 1975, 17:217-225
- [19] Rhodes M M, Dempsey E. Introduction of chromosome doubling at meiosis by the elongate gene in maize [J]. *Genetics*, 1966, 54: 505-522
- [20] Tilquin J P, Brouwer K, Horvat F. Unusual cytological patterns in microsporo Genesis in a cultivar of *Fuchsia Multiple spindle* [J]. *Theor Appl Genet*, 1984, 67:413-417
- [21] Yue J L, Ivan T L. Studies of chromosome distribution in triploid *Rhoeo* [J]. *Caryologia*, 1979, 32:205-214
- [22] Chen L F, Palmer R G. Cytological studies of triploids and their progeny from male-sterile (*ms1*) sobean [J]. *Theor Appl Genet*, 1985, 71:400-407
- [23] 唐祈林, 杨克诚, 郑祖平, 等. 玉米与玉米近缘种可杂交性研究 [J]. *作物学报*, 2006, 32(1): 144-146
- [24] 唐祈林, 李晚忱, 宋运淳, 等. 玉米 × 四倍体多年生玉米  $F_1$  减数分裂构型及不同构型的染色体来源研究 [J]. *中国农业科学*, 2004, 37(3): 473-476
- [25] Brunner S, Morgante M. Gene duplication and exon shuffling by helitron-like transposons generate interspecies diversity in maize [J]. *Nat Genet*, 2005, 37:997-1002