

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2020)04-0245-07

综 述

利用二倍体资源选育油炸加工马铃薯品种

马子竣, 孙继英, 刘玲玲, 汝甲荣, 王怀鹏, 牛若超*
(黑龙江省农业科学院克山分院, 黑龙江 克山 161606)

摘 要: 二倍体种是马铃薯育种工作中的重要种质资源。马铃薯的产量与其遗传异质性在一定程度上是正相关的, 由于历史原因导致中国马铃薯资源遗传基础狭窄, 有效利用二倍体资源拓宽马铃薯种质资源的遗传基础和提高育成品种的加工品质是当务之急。文章对受胚乳平衡数影响的马铃薯远缘杂交障碍进行阐述, 列举了 $2n$ 配子的利用、分解育种法和细胞融合等克服方法, 简述了国内外在二倍体马铃薯上研究所取得的成绩。旨在为国内马铃薯育种工作者利用二倍体资源选育油炸加工马铃薯品种提供借鉴和指引。

关键词: 马铃薯; 二倍体; 马铃薯品种; 油炸加工

Breeding Potato Varieties Suitable for Frying with Diploid Potato Germplasms

MA Zijun, SUN Jiying, LIU Lingling, RU Jiarong, WANG Huaipeng, NIU Ruochao*
(Keshan Branch, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Keshan, Heilongjiang 161606, China)

Abstract: Diploids are the important germplasms for potato breeding. The yield of potato is positively correlated with its genetic heterogeneity to some extent, and the genetic base of potato resources in China is narrow due to historical reasons. It is urgent to effectively use diploid resources to broaden the genetic base of potato germplasm resources and improve the processing qualities of potato varieties. In this review, the obstacle of distant hybridization of potato affected by Endosperm Balance Number was described; the utilization of $2n$ gametes, the analytic breeding methods and cell fusion methods were listed; and the achievements of diploid potato research at home and abroad were summarized. The purposes were to provide reference and guidance for domestic potato breeders to breed fried potato varieties with diploid germplasms.

Key Words: potato; diploid; potato variety; fried processing

马铃薯块茎营养丰富、单位面积产量高, 在中国已成为第四大主粮作物, 在总产和总播种面积上已经多年位居全球首位。由于消费方式的变化和生活水平的提高, 马铃薯炸条、炸片加工产品消费量逐年攀升。国内自主育成的加工型马铃薯品种利用有限, 国外引进品种一直占据主导地位。在品种方面, ‘Atlantic’、‘Russet Burbank’、‘Shepody’和

‘Innovator’一直占据着较大的市场份额。国内市场对马铃薯深加工产品需求量扩大, 但是专用马铃薯供应却不足^[1], 随着马铃薯主粮化工程的持续推进, 这一矛盾必将进一步突显^[2]。而且随着“世界贸易一体化”推进, 国际间知识产权保护意识加强, 国内种薯繁育单位在非授权下种植经营国外这些品种所面临的经济风险逐渐加剧。如何加快育成优质、多

收稿日期: 2020-03-06

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD0200800)。

作者简介: 马子竣(1986-), 男, 硕士, 助理研究员, 从事农作物遗传育种与栽培技术研究。

*通信作者(Corresponding author): 牛若超, 高级农艺师, 从事科研管理与科技开发工作, E-mail: niuruochao@126.com。

抗、适宜深加工、丰产性好的自主马铃薯加工型品种, 一直困扰着马铃薯育种家。当前, 中国马铃薯育种主要是在普通栽培种内杂交, 研究证实马铃薯育种在四倍体水平杂交加工品质很难有所突破^[3], 通过 $4x \times 2x$ 种间杂交可以显著提高后代的比重^[4,5]。

1 马铃薯加工品种的育种目标

作物育种首先需要按照预期市场需求制定好长期的育种目标, 在配制组合后对分离后代进行有方向的选择和有计划地改良。油炸加工型马铃薯的育种目标, 首先要满足抗性的需求和对光照的适应性, 并且具有较高的产量, 然后还要满足加工方面的特殊需要。薯皮薄且光滑, 表面芽眼要浅而少, 这样有利于机械清洗去皮; 较低的还原糖含量, 一般要求低于0.4%(鲜重), 高于0.1%(鲜重)最好, 以防止发生美拉德反应产生褐化^[6]; 抗低温糖化, 在低温贮藏后还原糖含量仍然较低, 可直接用于加工免除常温出库升温回暖环节^[7]; 髓部要小, 由于髓部富集更多的天冬酰胺和还原糖, 易产生美拉德反应, 油炸也更易产生丙烯酰胺类有毒物质^[8]; 炸条型品种薯形上要求其长筒形或长椭圆形, 且具有一定的长度; 炸片品种在薯形上要求圆球形或者细圆柱形, 直径不宜过大, 一致性要好; 要求无畸形和二次生长; 薯皮不宜绿化; 薯肉颜色以白色为佳, 淡乳黄色亦可接受; 食味品质要无异味杂味, 炸条要求薯香味浓郁。

在制成品的品质上, 炸片型要求酥脆; 炸条型要求薯肉挺实起砂, 不易弯曲或塌陷变形, 这个性状与其干物质含量和相对密度有关; 较好的加工品质需要较高干物质含量作为支持, 马铃薯块茎的干物质含量一般用水比重法快速测定^[9]。

2 遗传异质性对马铃薯产量的影响

Mondoza 和 Haynes^[10]曾提出马铃薯品种或品系的产量公式 $X = f(A + R + Y)$

式中: A 代表光温适应性基因, R 代表抗性基因, Y 代表产量相关基因。其中的 Y 代表多基因控制的光能利用率、光能向化学能转化的转化效率等产量有关基因。在 A 与环境相适宜且 R 基因抗逆

性较好的前提下, 从遗传学角度分析产量潜力与遗传异质性相关, 一个位点的多个等位基因若产生变异, 并且位点内等位基因的变异引起一些位点内的互作效应, 一定范围内此类互作效应与杂种优势正相关^[11,12]。由此可见, 在保证品种的适应前提下, 从遗传基因层面提高其抗性、增加其遗传异质性、增强等位基因间互作效应是提高产量的有效途径。

3 国内普通栽培种遗传基础狭窄

3.1 历史成因

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)一年生草本, 原产于南美洲的安第斯山脉, 在其起源中心分布着多种倍性的野生资源种^[13]。生产上广泛种植的马铃薯(*S. tuberosum* ssp. *tuberosum*)是四倍体($2n = 4x = 48$)作物^[13]。最早为探险家在南美发现土著居民栽培作为食物, 遂被引入欧洲种植, 其后于明代万历年间传入中国^[14]。在此过程中经过长日照选择, 19世纪的晚疫病大流行的毁灭, 导致马铃薯遗传基础变得狭窄。中国有序的科研育种工作开始于20世纪40年代, 以引进鉴定外来品种和筛选国外配制组合的实生后代为主^[15], 由于光照选择和适应性淘汰导致中国马铃薯种质资源遗传基础极为狭窄^[16]。

3.2 分子生物学考证

段绍光^[16]对2012年以前中国审定登记的马铃薯品种进行分析, 其中共利用423个亲本配制组合, 自行选育品种379个。作为亲本利用10次以上的品种如下: ‘多子白’利用27次, ‘Epoka’(‘疫不加’)19次, ‘Schwalbe’(‘燕子’)19次, ‘Katahdin’(‘卡他丁’)17次, ‘Mira’(‘米拉’)12次, ‘克新2号’12次。邸宏等^[17]对中国部分品种资源进行RAPD和AFLP分析, 认为中国马铃薯种质资源遗传距离狭窄, 柴莹^[18]利用SSR-PCR技术分析得出结论一致。赵光磊等^[19]对黑龙江主栽马铃薯品种进行RAPD分析, 得出同样结论。李丽等^[20]对贵州省审定品种进行SSR分析结论相同, 同时得出同一单位育成品种遗传关系相近。进年来随着马铃薯生物技术的普及, 国内学者叶景秀等^[21]和段艳凤等^[22]通过试验都得出马铃薯遗传基础狭窄的结论。

4 二倍体及其优良性状

4.1 丰富的二倍体资源

在马铃薯的起源中心南美洲, 广袤的 Andes 山脉和 Lake Titicaca 盆地原始森林里, 分布着大量普通栽培种的祖先二倍体 *S. stenotomum* ($2n = 2x = 24$), 被当地农民栽培种植。在所有能结块茎的种里据统计, 四倍体仅占 11.5%, 二倍体约为 74%, 其中二倍体包含原始栽培种和野生种的大部分^[12]。有效的对二倍体资源加以利用, 拓宽马铃薯遗传基础, 提升加工品质是当前马铃薯育种的当务之急。

4.2 二倍体种及其优良性状

马铃薯共有 8 个栽培种, 在其起源地被当地农民广泛栽培, 其中二倍体马铃薯栽培种, 有以下 4 个种^[23]。

窄刀种 (*S. stenotomum* Juz.et Buk): 对癌肿病、疮痂病具有抗性, 抗低温, 高淀粉, 并含有能产生 $2n$ 配子和诱导普通栽培种孤雌生殖的基因。

角萼薯 (*S. goniocalyx* Juz.et Buk): 具有多种块茎颜色和形状变异。

阿江惠种 (*S. ajanhuri* Juz.et Buk): 块茎无异味, 具有耐寒性。

富利亚种 (*S. phureja* Juz.et Buk): 长日照下可结薯, 熟期短, 块茎休眠期短、淀粉含量较高、低还原糖、蛋白含量略高, 抗病毒病和类病毒, 抗青枯病、疮痂病。并含有能产生 $2n$ 配子和诱导普通栽培种孤雌生殖的基因。

5 二倍体利用方法

马铃薯的普通栽培种和二倍体种分属马铃薯不同的种, 首先二者之间杂交受花期不遇和授粉环境不同的限制, 其次还有授粉成功后表现胚乳败育和后代易夭折等限制。花期和环境因素等可以人工调节, 研究证实^[24]后代的败育是受胚乳平衡数 (Endosperm balance number, EBN) 影响。每个种有特定的 EBN, 当胚乳母本和父本的 EBN 之比为 2:1 的情况下才具有正常的发育能力, 后代才能正常成活^[25]。

虽然二倍体和四倍体马铃薯远缘杂交受 EBN 限制, 但广大马铃薯育种工作者探索发现, 下列操作

途径可克服二者杂交的障碍。

5.1 细胞融合杂交

通过组织培养技术获得栽培种和二倍体的无菌组培苗, 进行液体悬浮培养, 然后分别通过酶液在不同温度下进行预处理, 分别获得二者的悬浮原生质体体系, 然后利用化学方法或者电融合方法把二者的原生质体进行融合。通过一定比例和配方的激素进行再生培养, 继代扩繁后对成苗进行鉴定。有研究证实细胞融合可以将二倍体的青枯病抗性有效遗传给后代^[26]。细胞融合的杂种后代可以筛选出具有花粉育性的资源^[27]。

5.1.1 化学融合方法

将获得的原生质体利用一定的促融剂促进细胞相互融合, 然后用固定液固定, 将融合后的杂交细胞进行分离培养。应用较多的是 PEG 法, 南相日^[27]利用 PEG 法和多聚鸟氨酸法分别获得了融合后代。李风云等^[28]通过叶肉原生质体融合, 将抗晚疫病的二倍体野生种和由二倍体加倍而成的四倍体马铃薯感病材料进行融合, 对成苗后代进行晚疫病鉴定, 后代中 3 个株系超过抗性亲本, 11 个株系抗性与抗性亲本相当。

5.1.2 电融合方法

利用电细胞融合仪产生的电场进行处理悬浮原生质体, 获得融合后代。蔡兴奎等^[29]对马铃薯原生质体电融合技术进行了相关的探索和优化, 在交流 (AC) 电场 100 V/cm 作用下双核融合率达 43.3%, 交流 (AC) 电场作用时间 20 s 时核融合率 46.2%, 时间延长会导致串珠过长、多核融合率增加、双核融合率降低; 直流 (DC) 电场强度 1 100 V/cm 频率 60 μ s 脉冲 1 次条件下双核融合率最高, 加大直流电强度和脉冲的次数都会引起原生质体破裂和串珠结构解体。司怀军和戴朝曦^[30]通过双单倍体与二倍体电融合试验, 发现正弦波频率 1 MHz 的交流 (AC) 电场 150 V/cm 和频率 637.5 μ s 的直流 (DC) 电场强度 1 200 V/cm 脉冲 1 次条件下, 原生质体融合频率均可达 30%, 融合获得了具有较强分化能力的愈伤组织, 并有少量愈伤组织分化为绿色植株。

5.2 对二倍体加倍

通过试验手段使二倍体加倍与四倍体处于相同倍性水平, 然后通过授粉使二者能正常授粉产生具

有生活能力的后代。

5.2.1 秋水仙素加倍法

通过利用一定浓度的秋水仙素处理二倍体马铃薯野生种的腋芽, 可以获得人工四倍体^[31]。秋水仙素浸泡法和混合培养基培养法可以获得人工多倍体^[32]。

5.2.2 细胞融合加倍法

通过前述的细胞融合方法进行试验, 其中存在着自体 and 异体融合的类型。王清等^[33]和戴朝曦等^[34]在对马铃薯进行电融合体细胞杂交过程中发现, 在细胞融合时自体融合频率高于异体融合的频率。因此, 自体融合可以作为一种加倍手段加以应用。

5.3 分解育种法

该方法简而言之分为三个步骤, 即将四倍体马铃薯降倍, 在二倍体水平进行杂交、遗传分析和选择, 恢复四倍体水平。

5.3.1 四倍体普通栽培种降倍

对四倍体的花药进行组织培养可以诱导产生双单倍体^[35], 当花药处于小孢子单核靠边期是取材外植体的最佳时机。赵欣^[36]对不同基因型的马铃薯栽培种花药进行培养, 发现基因型差异影响培养成功率, 高温 33 ℃ 预处理 3 d 效果最佳, 碳源为蔗糖时浓度为 60 g/L 时愈伤诱导率最高, 如果用麦芽糖作为碳源效果更好, 并发现通过花粉外部形态长度和颜色可以确定小孢子单核靠边期。卢翠华等^[37]利用三份材料进行花药培养, 认为小孢子的发育阶段可以通过花药的外部形态确定, 即花药呈现浅绿到黄绿色时小孢子处于单核靠边期, 这一时期为外植体最佳取材时间, 对取得的双单倍体后代进行了栽培鉴定, 发现多数植株能正常开花, 花粉可育, 并且部分花粉粒为 2n 花粉粒。越恋和何凤发^[38]对 20 个马铃薯材料的花药诱导, 发现高温和低温预处理具有促进作用, 高温黑暗预培养能提高诱导效率, 在培养基中加入马铃薯提取物和活性炭粉有利于培养。

通过利用优良授粉者的花粉授粉四倍体可以诱导产生双单倍体, 诱导率受诱导材料和母本配合力的影响。东北农业大学(原东北农学院)筛选出的优良授粉者 NEA-P16 和 NEA-P19 可以高频诱发产生双单倍体^[39]。高建军^[40]对诱导孤雌生殖的材料和母本进行了筛选, 发现 PHU035 在试验中优于 IVP101 和 PHU1.22 为最优授粉者, 母本‘中天薯 10 号’与‘夏坡

蒂’的坐果率最高。

5.3.2 利用中间“桥梁”种杂交

一般来说, 二倍体马铃薯的 EBN 是 2, 而马铃薯双单倍体的 ENB 也是 2, 所以杂交比较容易成功。但是, 有时二者亲缘关系较远, 就很难直接进行杂交取得成功或者表现为后代不育, 这时可以利用作为“桥梁”第三个种加以解决。比如^[41]: 普通栽培种的双单倍体与 *S. sparsipilum* 杂交后代由于质核互作表现为雄性不育, 利用 *S. chacoense* 先与栽培种的双单倍体杂交, 后代再与 *S. sparsipilum* 杂交, 后代不育的问题即可解决^[42]。

5.3.3 利用 2n 配子恢复四倍体水平

在减数分裂过程中, 染色体分离异常可产生两种类型的未减数配子(2n 配子), 第一次分裂重组(First division restitution, FDR)和第二次分裂重组(Second division restitution, SDR)。FDR 在后期 I 同源染色体未进行预期的分离, 染色体进行有丝分裂, 产生两个没有进行减数分裂的小孢子二分体; SDR 第二次分裂重组异常, 即在同源染色体分裂之后姐妹染色单体不向两极移动。在二倍体马铃薯中部分种具有产生一定比例 2n 花粉的能力^[43,44], 可以加以利用配制 4x × 2x 组合。产生 2n 卵的概率相对较低^[45], 所以对此利用较少。利用二倍体马铃薯产生 2n 配子的能力即可实现二倍体和四倍体的有性杂交, 亦是分解育种法中通过有性杂交手段进行多倍化的重要步骤。

6 二倍体研究取得的成绩

李成^[45]对 4x × 2x 后代选育成功的马铃薯品种‘甘农薯 2 号’、其他栽培品种和二倍体进行蛋白质组学研究, 发现二倍体具有四倍体所不具备的一些抗性相关酶和蛋白, 其中一些蛋白具有抗逆性功能; 在四倍体中具有调节块茎膨大和细胞增长的相关酶和蛋白, 部分蛋白位点在二倍体中是不具备的; ‘甘农薯 2 号’作为杂交后代蛋白质位点兼具二者特点, 同时具有一些独特的蛋白。

Lu 等^[46]研究发现二倍体的 PHU-STN 后代大部分无性系的粗蛋白含量高于对照品种‘Atlantic’和‘克新 2 号’, 因此二倍体的种质资源在提高马铃薯蛋白含量方面有极高育种价值。李莹等^[47]在加格达奇通

过2年田间试验,发现 $4x \times 2x$ 高世代选系比重均值极显著高于 $4x \times 4x$ 后代的均值,并且杂种后代部分株系的比重显著高于对照品种‘Shepody’,同时指出在二倍体利用上遗传设计和有效选择是关键。

Hutten等^[48]利用二倍体产生的不同类型的2n配子分别进行种间杂交,对后代进行统计分析发现,FDR类型2n配子后代的产量表现具有优势,SDR类型2n配子后代的熟期变异类型更为丰富,比重方面FDR后代的部分株系高于SDR后代的,熟期、炸片品质方面两种类型差异不大。Buso等^[49]利用二倍体FDR类型2n配子与四倍体杂交后代与四倍体比较研究证实, $4x \times 2x$ 后代块茎产量和干物质含量高于四倍体后代,有部分株系表现为早熟,块茎休眠期更短,并认为种间杂交后代需要进行有效的、长期的选择才能在生产上利用。

盛万民^[50]利用具有富利亚种(*S. phureja* Juz.et Buk)血缘材料和四倍体材料进行双列杂交,认为杂种后代的选系具有高比重的优良特性,比重、芽眼深度、维生素C和淀粉含量遗传呈现基因加性效应,并且由于细胞质遗传效应存在具有二倍体血缘的亲本做父本或母本,正交和反交分别取得的后代比重差异显著。这说明二倍体资源在利用上要充分考虑其性状的细胞质遗传特性。卜庆云等^[51]用富利亚种(*S. phureja* Juz.et Buk)和6份四倍体栽培种进行杂交获得十余个杂交组合,并对其实生苗后代和无性系后代性状进行了评价与分析,发现实生苗后代和无性系后代在单株产量、淀粉含量、单株结薯数量上极显著正相关,所以这几个性状可以进行早代选择,并且‘春薯5-DH38’后代综合入选率较高。

马铃薯疮痂病不但会影响马铃薯的外观品质,而且块茎发生疮痂附近的薯肉在油炸时容易发生褐化。疮痂病是国内马铃薯主产区的主要病害之一,广大种植者和科研工作者一直受其困扰。Haynes等^[52]对二倍体PHU-STN后代的271个材料进行疮痂病抗性鉴定,其中2个极抗、248个抗,这说明二倍体中具有疮痂病的抗性基因。这说明通过 $4x \times 2x$ 杂交,向杂种后代导入二倍体血缘中的疮痂病抗性基因在理论上是可行的。Braun等^[53]在2个二倍体‘US-W4’和‘524-8’构建的分离群体中进行QTL分

析,在第11号染色体上定位到与疮痂病抗性有关的两个部分重合的QTL表型贡献率分别为21.0%和18.2%,在4号和6号染色体各定位到1个马铃薯耐低温糖化相关QTL,表型贡献率分别为17.1%和19.4%,这进一步说明二倍体在加工品质育种上利用价值,且试验所用‘US-W4’易与栽培种进行杂交。

Jakuczun和Zimnoch-Guzowska^[54]以‘Irys’、‘Mila’、‘Bintje’和‘Saturna’4个品种为对照,对未经选择17个二倍体家系进行评价,发现在多个家系中表皮绿化和内部变绿高度相关,二倍体中可以选出抗光照绿化的材料,且抗绿化的遗传规律受亲本的一般配合力和特殊配合力影响。

7 讨 论

把握核心亲本。美国选育的加工品种都具有核心亲本‘Lenape’的血缘^[55],这一点是值得借鉴的。选择在中国适应范围广、综合性能较好且具有加工所要求的部分品质性状的品种或者品系作为基础材料,针对其缺点有目的性的杂交、回交进行改良。

二倍体资源具有部分优良的加工品质,同时也是拓宽现有马铃薯遗传基础的重要材料,有效地加以利用是当务之急。但这是一把“双刃剑”,二倍体同时还具有一些不利于生产的性状,这在杂交选育工作中是要加以汰除。后代的部分性状在实生苗世代选择是有效的,在早代选择并适当的淘汰可以有效降低育种圃场用地面积,解决有限的育种圃场面积和大量繁殖的无性系后代之间的矛盾。

通过杂交技术将二倍体的部分优良性状、丰富的遗传异质性地有效地向基础材料中导入,对后代进行有效地品质鉴定和评价,并加以选择和淘汰。后代的选优和有目的性的杂交改良,持续的进行才能对多个性状逐步提高,这是个长期工作并不是一蹴而就的。

马铃薯优良的品种是在满足光照、温度等环境适应性和具有抗逆性的前提下,具有一定的遗传异质性保证有足够的产量优势,多个优良性状的基因聚合产生的。马铃薯油炸加工型品种要求的性状较多,品质性状综合要求较高。在马铃薯油炸加工品种的选育上工作是持续而长期的,广大马铃薯育种工作者任重而道远。

[参 考 文 献]

- [1] 谢从华. 马铃薯产业的现状与发展 [J]. 华中农业大学学报: 社会科学版, 2012(1): 1-4.
- [2] 卢肖平. 马铃薯主粮化战略的意义、瓶颈与政策建议 [J]. 华中农业大学学报: 社会科学版, 2015(3): 1-7.
- [3] Plaisted R L, Peterson L C. Two cycles of phenotypic recurrent selection for high specific gravity [J]. American Potato Journal, 1963, 40(11): 396-402.
- [4] Wannamaker M J, Collins W W. Transfer of high dry matter from the 2x to 4x level in potato [J]. American Potato Journal, 1992, 69(4): 221-228.
- [5] 李莹, 吕文河, 白雅梅, 等. 4x-4x和4x-2x杂种后代高世代选系比重的比较 [J]. 中国马铃薯, 2013, 27(4): 193-198.
- [6] Talburt W F, Schwimmer S, Burr H K. Structure and chemical composition of the potato tuber [J]. Potato Processing, 1975: 11-42.
- [7] Pereira A S da, Tai G C C, Yada R Y, et al. Potential for improvement by selection for reducing sugar content after cold storage for three potato populations [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1994, 88(6-7): 678-684.
- [8] Rommens C M, Shakya R, Heap M, et al. Tastier and healthier alternatives to French fries [J]. Journal of Food Science, 2010, 75(4): 109-115.
- [9] Schipper P A. The relationship between specific gravity and percentage dry matter in potato tuber [J]. American Potato Journal, 1976, 53(4): 111-122.
- [10] Mendoza H A, Haynes F L. Genetic basis of heterosis for yield in the autotetraploid potato [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1974, 45(1): 21-25.
- [11] Mendoza H A, Haynes F L. The genetic relationship among the potato varieties in the United States [J]. Hort Science, 1974(9): 328-330.
- [12] Mendoza H A, Haynes F L. Some aspects of breeding and inbreeding in potatoes [J]. American Potato Journal, 1973, 50(6): 216-222.
- [13] Hawkes J G. The Potato: Evolution, biodiversity and genetic source [M]. Oxford: Belhaven Press, 1990.
- [14] 赵国磐, 佟屏亚. 马铃薯的起源与传播(一) [J]. 种子世界, 1988(9): 9-10.
- [15] 佟屏亚, 赵国磐. 马铃薯史略 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 1991: 8.
- [16] 段绍光. 马铃薯种质资源遗传多样性评价和重要性状的遗传分析 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2017.
- [17] 邸宏, 陈伊里, 金黎平. RAPD和AFLP标记分析中国马铃薯主要品种的遗传多样性 [J]. 作物学报, 2006(6): 899-904.
- [18] 柴莹. 马铃薯种质资源遗传多样性分析 [D]. 张家口: 河北北方学院, 2019.
- [19] 赵光磊, 张雅奎, 吴凌娟, 等. 黑龙江省马铃薯主栽品种遗传多样性的RAPD分析 [J]. 中国马铃薯, 2014, 28(2): 65-69.
- [20] 李丽, 黄先群, 何天久, 等. 贵州马铃薯审定品种及区试材料的SSR遗传多样性分析 [J]. 西南农业学报, 2013, 26(3): 909-913.
- [21] 叶景秀, 张凤军, 张永成. 青海省20个主要马铃薯审定品种的SSR标记遗传分析 [J]. 种子, 2013, 32(6): 1-4.
- [22] 段艳凤, 刘杰, 卞春松, 等. 中国88个马铃薯审定品种SSR指纹图谱构建与遗传多样性分析 [J]. 作物学报, 2009, 35(8): 1451-1457.
- [23] Dodds K S, Paxman G J. The genetic system of cultivated diploid potatoes [J]. Evolution, 1962, 16(2): 154-167.
- [24] Johnston S A, Hanneman R E. Endosperm balance factors in some tuber - bearing *Solanum* species [J]. American Potato Journal, 1978, 55: 380.
- [25] 田伶俐. 马铃薯体细胞杂种胞质遗传组成及其与青枯病抗性的关系 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2010.
- [26] 郭鲜蒲. 马铃薯体细胞杂种及其回交后代的遗传稳定性分析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2011.
- [27] 南相日. 马铃薯细胞融合方法的研究 [J]. 中国农学通报, 2006, 22(4): 71-74.
- [28] 李凤云, 蔡兴奎, 盛万民, 等. 马铃薯叶肉原生质体融合创制抗晚疫病新种质 [C]// 屈冬玉, 陈伊里. 马铃薯产业与中国式主食. 哈尔滨: 哈尔滨地图出版社, 2016: 267-275.
- [29] 蔡兴奎, 柳俊, 谢从华. 马铃薯叶肉原生质体电融合参数优化及杂种植株再生 [J]. 华中农业大学学报, 2003(5): 494-498.
- [30] 司怀军, 戴朝曦. 马铃薯原生质体融合技术的研究 [J]. 甘肃农业大学学报, 1997(3): 87-90, 62.
- [31] 徐志君. 马铃薯多倍体的诱导及其快速鉴定方法的建立 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2016.
- [32] 张艳萍, 蒲秀琴. 秋水仙素诱导马铃薯野生种 *S. acaule* 多倍体的初步研究 [J]. 中国种业, 2018(6): 66-68.
- [33] 王清, 黄惠英, 李学才, 等. 二倍体马铃薯体细胞电融合的研究

- 究[J]. 甘肃农业大学学报, 2001(4): 394-399.
- [34] 戴朝曦, 孙顺娣, 李继红. 马铃薯体细胞电融合技术的研究[J]. 兰州大学学报: 自然科学版, 1994, 30(增刊): 82-87.
- [35] 刘辉. 马铃薯花药培养及双单倍体植株的鉴定[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2009.
- [36] 赵欣. 马铃薯栽培种花药培养与再生植株的鉴定[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2010.
- [37] 卢翠华, 石瑛, 邸宏, 等. 马铃薯四倍体栽培品种花药培养及再生植株的鉴定[J]. 中国蔬菜, 2009(18): 60-63.
- [38] 越恋, 何凤发. 马铃薯花药培养影响因素的研究[J]. 西南大学学报: 自然科学版, 2008(10): 56-61.
- [39] 吕文河, 李景华. 自马铃薯二倍体栽培种(*Solanum phureja*)自交后代中选育诱发高频率双单倍体授粉者的研究[J]. 马铃薯杂志, 1987, 1(1): 2-7.
- [40] 高健军. 马铃薯品种的孤雌生殖诱导研究[D]. 西宁: 青海大学, 2014.
- [41] 孙慧生. 马铃薯育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 93.
- [42] 吕文河, 王亮, 陈伊里, 等. 二倍体马铃薯主要农艺性状及其2n花粉频率的表现[J]. 马铃薯杂志, 1999, 13(2): 67-70.
- [43] 田兴亚, 陈伊里, 吕文河, 等. 对产生2n配子的二倍体杂种遗传效应的估计[J]. 马铃薯杂志, 1996, 10(1): 24-28.
- [44] 孙慧生. 马铃薯育种学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 147.
- [45] 李成. 马铃薯匍匐茎发育特性、二倍体野生种与四倍体栽培种块茎差异蛋白质组研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2015.
- [46] Lu W H, Yu M, Bai Y M, *et al.* Crude protein content in diploid hybrid potato clones of *Solanum phureja* - *S. stenotomum* [J]. Potato Research, 2012, 55(3-4): 315-322.
- [47] 李莹, 吕文河, 白雅梅, 等. 4x-4x和4x-2x杂种后代高世代选系比重的比较[J]. 中国马铃薯, 2013, 27(4): 193-198.
- [48] Hutten R C B, Schippers M G M, Hermesen J G Th, *et al.* Comparative performance of FDR and SDR progenies from reciprocal 4x-2x crosses in potato [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1994, 89(5): 545-550.
- [49] Buso J A, Boiteux L S, Peloquin S J. Heterotic effects for yield and tuber solids and type of gene action for five traits in 4x potato families derived from interploid (4x-2x) crosses [J]. Plant Breeding, 2008, 119(2): 111-117.
- [50] 盛万民. 马铃薯二倍体栽培种*S. phureja*与普通栽培种的四倍体杂种育种价值的研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2000.
- [51] 卜庆云, 吕文河, 陈伊里, 等. 几个新的优良二倍体杂种配制的4x-2x组合的评价[C]//2001年全国马铃薯种薯生产产业化研讨会, 2001: 125-129.
- [52] Haynes Kathlee G, Christ B J, Burkhart C R, *et al.* Heritability of resistance to common scab in diploid potatoes [J]. American Journal of Potato Research, 2009, 86(3): 165-170.
- [53] Braun S R, Endelman J B, Haynes K G, *et al.* Quantitative trait loci for resistance to common scab and cold-induced sweetening in diploid potato [J]. The Plant Genome, 2017, 10(3): 391-405.
- [54] Jakuczun H, Zimnoch-Guzowska E. Inheritance of tuber greening under light exposure in diploid potatoes [J]. American Journal of Potato Research, 2006, 83(3): 211-221.
- [55] Douches D S, Mass D, Jastrzebski K, *et al.* Assessment of potato breeding progress in the USA over the last century [J]. Crop Science, 1996, 36: 1544-1552.

丁香吩®



马铃薯晚疫病防治剂



保定市亚达益农农业科技有限公司（原保定市亚达化工有限公司）成立于1997年，是国家定点农药企业，多年来先后获得过河北省高新技术企业、国家科技成果推广示范企业、重合同守信誉企业、消费者信得过企业等荣誉称号。

我公司独家配方生产的植物源农药“丁香吩”牌丁香酚经过多年的推广应用，对预防和治疗马铃薯晚疫病效果显著，具有速效治疗、长效保护、低毒绿色、无交互抗性等特点，是“减药增效”和替代化学药剂的选择产品。

我公司多年来始终坚持“以质量求生存、以信誉求发展；为客户服务、让农民满意”的方针，坚持贯彻国家“农药减量增效、使用零增长”的发展目标，愿与大家携手共进、共同合作、共谋发展。

联系电话：0312-8683157