

# 马铃薯 $4x \times 2x$ 杂种无性一代 产量及产量性状的表现

吕文河 梁吉利

(东北农业大学作物遗传育种系 哈尔滨 150030)

## 摘要

产生  $2n$  花粉的 *Neo-tuberosum* 双单倍体  $\times$  *Solanum phureja* 的二倍体杂种以及其与 *Neo-tuberosum* 双单倍体的回交后代与普通马铃薯 (*S. tuberosum* ssp. *tuberosum* 品种东农 303 进行了杂交。 $4x$  杂种在株高方面表现出了很强的杂种优势。商品薯产量与  $4x$  亲本无显著差异, 但两个杂种群体的最高值分别超  $4x$  亲本的  $260\text{g/株}$  和  $60\text{g/株}$ 。总产量杂种优势明显, 但杂种单株结薯数多, 平均块茎重小, 这些是限制  $4x \times 2x$  杂种利用的不利因素, 需要进一步地改善。

**关键词** 马铃薯,  $2n$  花粉,  $4x \times 2x$  杂交, 杂种优势

## 1 前言

历史证据表明, 普通马铃薯 (*Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*) 的遗传基础非常狭窄, 因此只以普通马铃薯为材料的育种方案很难进一步提高马铃薯的产量。在马铃薯的起源中心存在着大量的马铃薯原始栽培种和野生种, 它们是改善现有马铃薯品种的宝贵资源材料。然而, 由于许多种的 EBN 与普通马铃薯的不同, 限制了对这些种的直接利用。通过对马铃薯染色体的倍性操作, 在资源创新或新品种选育过程中, 就可以利用这些具有不同 EBN 的种。

由 Chase (1963)<sup>[1]</sup> 首次提出的分解育种 (Analytic breeding) 法特别适合利用二倍体种质拓宽普通马铃薯的遗传基础。从本质上讲, 这种育种法含有 3 个阶段: ①把普通马

薯 ( $4x$ ) 的倍性降到二倍体水平; ②在二倍体水平上进行育种; ③恢复四倍体的倍性并进行鉴定。优良授粉者的选育 (如 IVP35、IVP48、IVP101 等) 以及枝条水培法的应用使大量获得马铃薯的双单倍体成为可能<sup>[2,3]</sup>, 选择可育的双单倍体和原始二倍体栽培种或野生种杂交就可以获得可育的二倍体杂种, 然后选择农艺性状优良且产生  $2n$  花粉的二倍体杂种, 采用  $4x \times 2x$  杂交方式进行有性多倍化。由于  $4x \times 2x$  杂交组合很难产生三倍体杂种, 所以产生的杂种后代几乎完全都是四倍体<sup>[4]</sup>。马铃薯  $2n$  花粉的产生主要是由隐性的平行纺锤体基因 (ps) 所控制, 就遗传结果来说这相当于第一次分裂重组 (FDR)<sup>[5]</sup>。FDR 型  $2n$  花粉可以把  $2x$  亲本大约 80% 的异质性和大部分上位性传递给  $4x$  后代<sup>[6]</sup>。所传递的异质性和上位性的量是很重要的, 因为根据最大异质性概念 (Maximum heterozygosity concept), 马铃薯

的杂种优势主要是基于基因的位点内和位点间的互作<sup>[7,8]</sup>。杂种优势和等位基因的多样性有关。国外的早期研究一般是在  $4x \times 2x$  杂交组合类型中利用能产生 FDR 型  $2n$  花粉的普通马铃薯双单倍体  $\times S. phureja$  二倍体杂种, 根据家系平均值或分离出的高产后代, 研究者发现总产表现不同程度的杂种优势<sup>[9~14]</sup>。McHale 和 Lauer (1981)<sup>[15]</sup> 以及 Veilleux 和 Lauer (1981)<sup>[16]</sup> 在  $4x \times 2x$  组合中利用经选择的 *S. phureja* 无性系作花粉 (FDR) 亲本, 这些杂种后代的平均总产量超过利用普通马铃薯双单倍体  $\times S. phureja$  二倍体杂种作  $2x$  亲本的平均总产量, 但与  $4x$  亲本的产量无差异。总产的频数分布说明以 *S. phureja* 为  $2x$  亲本的组合可以分离出高产后代, 然而两种类型的杂种都有同样的问题: 商品薯产量低 (结薯多、块茎小), 地上部生长繁茂晚熟和薯形差芽眼深。我国对  $2n$  花粉的研究和利用起步较晚, 所用的  $2n$  花粉材料大都是从国外引进的<sup>[17~20]</sup>。

为进一步增加  $4x \times 2x$  四倍体后代的异质性, 本试验研究了以 *Neo-tuberosum* (经轮回选择适应长日照的 *S. tuberosum*ssp. *andigena*) 双单倍体  $\times S. phureja$  二倍体杂种以及回交后代 *Neo-tuberosum* 双单倍体  $\times$  (*Neo-tuberosum* 双单倍体  $\times S. phureja$ ) 作  $2x$  亲本的效果。为评价这些二倍体杂种在  $4x \times 2x$  育种中的利用价值, 授粉后对  $4x$  亲本上每个浆果所结种子粒数也进行了统计。

## 2 材料与方法

本试验以 IVP35 为诱导者, 诱导 *Neo-tuberosum* 无性系孤雌生殖产生双单倍体; 选择雌性能育的双单倍体植株与 *S. phureja* 杂交, 获得二倍体杂种, 并且以 *Neo-tuberosum* 双单倍体为母本与 *Neo-tuberosum* 双单倍体  $\times S. phureja$  杂种回交, 获得回交群

体。在以上两个群体中, 于开花期采集花粉, 在显微镜下观察无性系产生  $2n$  花粉的能力,  $2n$  花粉的频率根据花粉粒的大小来估计<sup>[21]</sup>。经筛选, 93-34049 (*Neo-tuberosum* 双单倍体  $\times$  (*Neo-tuberosum* 双单倍体  $\times S. phureja$ )) 和 93-34079 (*Neo-tuberosum* 双单倍体  $\times S. phureja$ ) 两个无性系  $2n$  花粉频率在 20% 左右。以东农 303 (雌性不育) 为母本, 用这两个能产生  $2n$  花粉的无性系 ( $2x$ ) 以及另外两个不能产生  $2n$  花粉的无性系 ( $2x$ ), 93-34124 和 93-13947 (对照), 作父本测交, 确定  $2n$  花粉材料在  $4x \times 2x$  杂交组合中的结实能力。1993 年 6 月 29 日授粉, 7 月 26 日收获浆果, 以浆果为单位计数每个浆果内种子粒数。1994 年, 种植两组合 (东农 303  $\times$  93-34049 和东农 303  $\times$  93-34079) 实生种子。秋收时, 按组合, 东农 303  $\times$  93-34049 (代号 G<sub>12</sub>) 和东农 303  $\times$  93-34079 (代号 G<sub>13</sub>), 每株实生苗保留一个中等大小的块茎, 供下年种植。1995 年, 两组合 (G<sub>12</sub> 和 G<sub>13</sub>) 以及相应的父母本共 5 个处理按随机区组设计进行田间排列, 重复 3 次。小区为 3 行区, 行长 6m, 株行距 30cm  $\times$  70cm。4 月 28 日播种, 9 月 10 日收获。按单株记载数据 (以便计算极差), 利用小区单株平均值进行方差分析。记载的项目及标准如下:

(1) 株高: 于开花期测量植株从地面到顶端的高度 (cm);

(2) 每株块茎数: 每株所结全部块茎数 (个);

(3) 每株商品薯产量: 每株块茎  $\geq 50g$  的块茎重 (g);

(4) 每株总产量: 每株所有块茎的重量 (g);

(5) 块茎重: 每株总产量/每株块茎数 (g)。

方差分析及处理平均数间的比较参照 K A Gomez 和 A A Gomez 的方法<sup>[22]</sup>。

### 3 结 果

不同组合  $4x \times 2x$  的结实状况不同(表 1)。两个产生  $2n$  花粉的无性系, 93-34049 和 93-34079, 参与的组合座果率、每浆果中种子粒数明显高于另外两个无  $2n$  花粉无性系参与的组合。93-34049 和 93-34079 间

也存在着差异, 前者在座果率、每浆果种子粒数方面优于后者, 但是前者变异却大于后者。不能产生  $2n$  花粉的无性系, 93-34124 和 93-13947, 在  $4x \times 2x$  杂交中的反应也不一样。东农 303 $\times$ 93-34124 组合虽然能结实, 但座果率很低, 仅 8%, 所结浆果瘦小, 里面的种子也不饱满; 东农 303 $\times$ 93-13947 组合根本就不能结实。

表 1  $4x \times 2x$  杂交组合的结实状况

组 合	授粉花数	浆果数	座果率(%)	每浆果种子数	
				$\bar{x} \pm S$	R
东农 303 $\times$ 93-34049	50	21	42	63.19 $\pm$ 29.45	18~134
东农 303 $\times$ 93-34079	50	11	22	53.36 $\pm$ 14.85	26~82
东农 303 $\times$ 93-34124	50	4	8	1.75 $\pm$ 0.50	1~2
东农 303 $\times$ 93-13947	50	0	—	—	—

注: 东农 303 $\times$ 93-34124 组合所结浆果瘦小、种子不饱满

表 2  $4x \times 2x$  杂种后代及其亲本的方差分析

变异来源	DF	MS				
		株高	块茎数/株	商品薯产量/株	总产/株	块茎重
区 组	2	3.32	3.37	1 756.87	12 240.87	6.07
处 理	4	203.26**	11.40**	69 702.43**	52 340.93**	809.23**
$4x$ vs $2x$	(1)	399.00**	16.94**	267 976.90**	191 730.18**	2 867.38**
东农 303 vs $G_{12}+G_{13}$	(1)	404.23**	23.37**	84.50	14 000.22	272.22**
$G_{12}$ vs $G_{13}$	(1)	1.40	1.19	9 048.17	3 552.67	80.67*
93-34049 vs 93-34079	(1)	8.40	4.08	1 700.17	80.67	16.67
误 差	8	3.20	1.20	2 325.28	2 808.53	11.23

注: \*, \*\* 分别表示达 0.05 和 0.01 显著水平

$G_{12}$ =东农 303 $\times$ 93-34-49,  $G_{13}$ =东农 303 $\times$ 93-34079

对  $4x \times 2x$  杂种后代及其亲本(共 5 个处理)所作的方差分析(表 2)表明, 所分析的各性状处理间均达 0.01 的显著水平。进一步地把处理间的变异分解, 进行组间比较(Between-Group Comparison)和组内比较(Within-Group Comparison)。四倍体和二

倍体间各性状差异均极显著。两组合四倍体后代和其  $4x$  亲本间在株高、块茎数/株、块茎重方面有极显著的差异, 而商品薯产量/株和总产量/株无显著差异。 $G_{12}$ 和  $G_{13}$ 两群体间除块茎重达 0.05 显著水平外, 其余性状皆不显著。两个  $2x$  亲本间各性状差异均不显著。

两组合各性状的超中优势列于表 3。各性状都表现出不同程度的杂种优势,尤以株高、商品薯产量/株、总产量/株表现突出。

表 4 列出了 4x×2x 杂种后代及其亲本各性状的平均值,并采用新复极差法对 5 个处理平均数作了多重比较,括号内数据是相应的极差值。G<sub>12</sub> 和 G<sub>13</sub> 群体的株高无显著差异,但二者却极显著地高于 4x 和 2x 亲本。

G<sub>12</sub> 和 G<sub>13</sub> 群体的单株块茎数倾向 2x 亲本,而与 4x 亲本东农 303 有显著差异。G<sub>12</sub> 和 G<sub>13</sub> 群体商品薯产量与 4x 亲本东农 303 虽然无显著差异,但 G<sub>12</sub> 和 G<sub>13</sub> 最高单株商品薯产量分别超过最高 4x 亲本东农 303,达 260g/株和 60g/株。G<sub>12</sub> 的总产显著地高于 4x 亲本东农 303,并且其最高单株总产超过东农 303

表 3 4x×2x 组合各性状的杂种优势

性状	东农 303×93-34049			东农 303×93-34079		
	后代	中亲值	杂种优势(%)	后代	中亲值	杂种优势(%)
株高(cm)	53.2	38.6	37.8**	52.2	37.4	39.6**
块茎数/株(个)	12.2	11.1	9.9	13.1	11.9	10.1
商品薯产量/株(g)	553.0	381.9	44.8**	475.3	365.0	30.2*
总产/株(g)	706.0	508.7	38.8**	657.3	512.4	28.3**
块茎重(g)	59.0	49.9	18.2**	51.7	48.2	7.3

注:\*,\*\* 分别表示达 0.05 和 0.01 显著水平

表 4 4x×2x 杂种后代及其亲本各性状的平均值和极差

性状	亲 本			后 代	
	东农 303(4x)	93-34049(2x)	93-34079(2x)	G <sub>12</sub> (4x)	G <sub>13</sub> (4x)
株 高 (cm)	38.5bB (23~60)	38.6bB (20~50)	36.3bB (20~48)	53.2aA (33~80)	52.2aA (22~70)
块茎数/株 (个)	9.3cB (5~16)	12.9abA (9~24)	14.5aA (8~25)	12.2bAB (6~23)	13.1abA (8~21)
商品薯产量/株 (g)	507.7aA (240~740)	256.0bB (100~430)	222.3bB (60~500)	553.0aA (170~1 000)	475.3aA (150~800)
总产/株 (g)	598.0bA (330~950)	419.3cB (260~610)	426.7cB (210~700)	706.0aA (280~1 130)	657.3abA (270~1 000)
块茎重 (g)	67.0aA (40~114)	32.7dC (20~45)	29.3dC (18~38)	59.0bAB (28~94)	51.7cB (24~88)

注:在同一行中,具有相同字母(小写字母  $\alpha=0.05$ ,大写字母  $\alpha=0.01$ )的处理差异不显著(新复极差法)

G<sub>12</sub>=东农 303×93-34049, G<sub>13</sub>=东农 303×93-34079

的最高单株 180g/株, 虽然 G<sub>13</sub> 和东农 303 无显著差异, 但其最高值超过相应东农 303 的最高值 50g/株。G<sub>12</sub> 和 G<sub>13</sub> 群体的平均块茎重虽然显著地高于其 2<sub>x</sub> 亲本, 但两者仍显著地低于其 4<sub>x</sub> 亲本东农 303。

#### 4 讨 论

东北农业大学马铃薯研究室选育出的 2<sub>n</sub> 花粉材料 93-34049 和 93-34079 可以应用于 4<sub>x</sub> × 2<sub>x</sub> 的育种方案中, 平均每个浆果种子粒数分别为 63.19 和 53.36, 因此, 每个浆果中种子粒数不会是一个限制因子。在 4<sub>x</sub> × 2<sub>x</sub> (2<sub>n</sub> 花粉) 杂交组合中, 虽然授粉是在同一天(6 月 29 日)下午进行的, 但同一组合每个浆果中种子粒数仍有很大差异, 这可能是由于母本植株子房可育的胚珠数不同、花序或花的营养条件不同以及花序在植株上的位置不同(荫蔽或暴露在阳光下)等。用无 2<sub>n</sub> 花粉材料作父本和 4<sub>x</sub> 母本杂交, 不同组合反应也不一样。在本试验中, 东农 303 × 93-34124 组合虽然产生了少量浆果, 但浆果中只有 1~2 粒种子, 发育也不良, 而东农 303 × 93-13947 根本就不能产生浆果。

本试验所用的 2<sub>n</sub> 花粉材料是 Neo-tuberosum 双单倍体 × S. phureja 二倍体杂种以及其与 Neo-tuberosum 双单倍体的回交后代, 这样的 2<sub>n</sub> 花粉材料与普通马铃薯(S. tuberosum ssp. tuberosum)品种(4<sub>x</sub>)杂交所产生的四倍体后代包含了三个种(亚种)的染色体, 预期会表现出很强的杂种优势。从本试验结果来看, 4<sub>x</sub> × 2<sub>x</sub> 杂交组合所产生的 4<sub>x</sub> 杂种后代株高表现出了很强的杂种优势。杂种后代商品薯产量/株虽然超中亲值, 但却和 4<sub>x</sub> 亲本无显著差异, 如果从选育新品种的角度来看, G<sub>12</sub> 和 G<sub>13</sub> 群体最高值分别超 4<sub>x</sub> 亲本东农 303 的最高值 260g/株和 60g/株, 说明这种 4<sub>x</sub> × 2<sub>x</sub> 杂交方式具有潜在的育种价值。

杂种后代的总产/株超过中亲值, 并且 G<sub>12</sub> 群体平均值超过 4<sub>x</sub> 亲本东农 303, 说明 4<sub>x</sub> 杂种在总产方面有很强的杂种优势。但是, 4<sub>x</sub> 杂种后代块茎数/株过多, 平均块茎重偏低。另外, 4<sub>x</sub> 杂种后代薯形不规则, 芽眼深(数据未列出)。显然, 这些是受 Neo-tuberosum 和 S. phureja 的影响。以上这些不利性状急需改善, 在选育 2<sub>n</sub> 花粉材料过程中, 注意选择结薯个数少、薯形规则、芽眼浅的 2<sub>x</sub> 无性系也许有助于改善这些缺点。

#### 参 考 文 献

- 1 Chase S S. Analytic breeding in *Solanum tuberosum* L. - A scheme utilizing parthenotes and other diploid stocks. *Can J Genet Cytol.* 1963, 5: 359~363
- 2 Hermesen J G Th and J Verdenius. Selection from *Solanum tuberosum* group Phureja of genotypes combining high-frequency haploid induction with homozygosity for embryo-spot. *Euphytica.* 1973, 22: 244~259
- 3 Peloquin S J and R W Hougas. Decapitation and genetic markers as related to haploid in *Solanum tuberosum*. *Eur Potato J.* 1959, 2: 176~183
- 4 Johnston S A, T P N den Nijs, S J Peloquin and R E Hanneman, Jr. The Significance of genetic balance to endosperm development in interspecific crosses. *Theor Appl Genet.* 1980, 57: 5~9
- 5 Mok D W S and S J Peloquin. The inheritance of three mechanisms of diplandroids (2<sub>n</sub> pollen) formation in diploid potatoes. *Heredity.* 1975, 35: 295~302
- 6 Peloquin S J, G L Yerk, J E Werner and E Darmo. Potato breeding with haploids and 2<sub>n</sub> gametes. *Genome.* 1989, 31: 1000~1004
- 7 Mendiburu A O, S J Peloquin and D W S Mok. Potato breeding with haploids and 2<sub>n</sub> gametes. P 249~258. In: K J Kasha (Ed) *Haploids in higher plants, advances and potential.* University of Guelph, Ontario, Canada, 1974
- 8 Mendoza H A and F L Haynes. Genetic basis of heterosis for yield in the autotetraploid potato. *Theor Appl Genet.* 1974, 45: 21~25
- 9 Hanneman R E and Peloquin S J. Crossability of 24-chromosome potato hybrid with 48-chromosome cultivars. *European Potato Journal.* 1967, 10: 62~72
- 10 Mendiburu A O and Peloquin S J. High yielding te-

- traploid from  $4x - 2x$  and  $2x - 2x$  matings. American Potato Journal, 1971, 48; 300~301
- 11 Quinn A A and Peloquin S J. Use of experimental tetraploids in potato breeding. American Potato Journal, 1973, 50; 415~420
- 12 Kidane-Mariam H M and Peloquin S J. Method of diploid formation and yield of progeny from reciprocal ( $4x - 2x$ ) crosses. Journal of American Society of Horticultural Science, 1975, 100; 602~603
- 13 Mok O W S and Peloquin S J. Breeding value of  $2n$  pollen (diplandroids) in tetraploid  $\times$  diploid crosses in potatoes. Theoretical and Applied Genetics, 1975, 46; 307~314
- 14 De Jong H and Tai G C C. Analysis of tetraploid-diploid hybrids in cultivated potatoes. Potato Research, 1977, 20; 111~121
- 15 McHale N A and Lauer F I. Breeding value of  $2n$  pollen from diploid hybrids and phureja in  $4x - 2x$  crosses in potatoes. American potato Journal, 1981, 58; 365~374
- 16 Veilleux R E and Lauer F I. Breeding behavior of yield components and hollow heart in tetraploid-diploid vs conventionally derived potato hybrids. Euphytica, 1981, 30; 547~561
- 17 田兴亚, 李景华. 马铃薯栽培种四倍体与二倍体杂种配合力的研究. 东北农学院学报, 1982, 13(2); 103~114
- 18 肖志敏, 王凤义. 马铃薯近缘栽培种间杂种育种价值的研究. 马铃薯杂志, 1987, 1(1); 15~19
- 19 冉毅东, 李景华. 马铃薯近缘栽培种间杂种优势及配合力的研究. 马铃薯杂志, 1988, 2(1); 1~10
- 20 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. 马铃薯杂志, 1996, 10(1); 24~28
- 21 Quinn A A, D W S Mok and S J Peloquin. Distribution and significance of diplandroids among the diploid Solanums. American Potato Journal, 1974, 51; 16~21
- 22 Gomez K A and A A Gomez. Statistical procedures for agricultural research. John Wiley and Sons, 1984

## YIELD AND YIELD COMPONENTS OF $4x \times 2x$ HYBRIDS IN THE FIRST YEAR CLONAL GENERATION

Lu Wenhe and Liang Jili

(Department of Crop Genetics and Breeding, Northeast Agricultural University, Harbin 150030)

### ABSTRACT

Diploid hybrid derived from *Neo-tuberosum* dihaploid  $\times$  *Solanum phureja* and progeny of the diploid hybrid backcrossed to *Neo-tuberosum* dihaploid, which could produce  $2n$  pollen, were crossed as males to *S. tuberosum* ssp. *tuberosum* cv. NEA303. The  $4x$  hybrids derived from  $4x \times 2x$  crosses shown strong heterosis in plant height. Marketable yield/plant for the  $4x$  hybrids was no better than that for the  $4x$  cultivar, but the best hybrid individual of the two hybrid populations exceeded the best individual cultivar by 260g/plant and 60g/plant, respectively. Total yield/plant for the  $4x$  hybrids performed strong heterosis, however tuber number/plant was high and mean tuber weight low. These limit the use of  $4x \times 2x$  hybrids in potato breeding and may be improved in near future.

**KEY WORDS:** potato,  $2n$  pollen,  $4x \times 2x$  cross, heterosis