

密级

论文编号：

# 中国农业科学院 博士研究生学位论文

## 二倍体马铃薯加工品质及重要农艺性状 的遗传分析

**Genetic Dissection of Processing Quality and Important  
Agronomic Traits in Diploid Potato (*Solanum tuberosum* L.)**

博 士 研 究 生： 金黎平

指 导 教 师： 方智远 院士

申请学位类别： 农学博士

专 业： 蔬菜学

研 究 方 向： 马铃薯遗传育种

培 养 单 位： 中国农业科学院研究生院  
中国农业科学院蔬菜花卉研究所

提交日期 2006 年 12 月

Confidential Level:

No.:

**Chinese Academy of Agricultural Sciences**

# **Doctoral Dissertation**

**Genetic Dissection of Processing Quality and Important  
Agronomic Traits in Diploid Potato (*Solanum tuberosum* L.)**

Doctoral candidate: Jin Liping

Supervisor: Professor Fang Zhiyuan

Major: Science of Vegetable

Speciality: Potato Genetics and Breeding

Chinese Academy of Agricultural Sciences: Graduate School  
Institute of Vegetables and Flowers

Submitted Date: December 2006

# 独 创 性 声 明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得中国农业科学院或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名：

时间：            年    月    日

# 关于论文使用授权的声明

本人完全了解中国农业科学院有关保留、使用学位论文的规定，即：中国农业科学院有权保留送交论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。同意中国农业科学院可以用不同方式在不同媒体上发表、传播学位论文的全部或部分内容。

**(保密的学位论文在解密后应遵守此协议)**

研究生签名：

时间：            年    月    日

导师签名：

时间：            年    月    日

# 论文评阅人、答辩委员名单

论文题目	二倍体马铃薯加工品质及重要农艺性状的遗传分析				
论文作者	金黎平	指导教师	方智远	培养单位	蔬菜花卉研究所

	姓名	职称职务	导师类别	单位	专业
评阅人	陈伊里	教授	博士生导师	东北农业大学	作物遗传育种
	王 蒂	教授/校长	博士生导师	甘肃农业大学	作物遗传育种
	谢从华	教授/副校长	博士生导师	华中农业大学	作物遗传育种
答辩主席	张振贤	教 授	博士生导师	中国农业大学	蔬菜学
答辩委员	徐家炳	研究员	博士生导师	北京农林科学院	蔬菜学
	何中虎	研究员	博士生导师	中国农业科学院作物科学研究所	作物遗传育种
	陈伊里	教授	博士生导师	东北农业大学	作物遗传育种
	杜永臣	研究员/所长	博士生导师	中国农业科学院蔬菜花卉研究所	蔬菜学
	朱德蔚	研究员	博士生导师	中国农业科学院	蔬菜学
	孙日飞	研究员/副所长	博士生导师	中国农业科学院蔬菜花卉研究所	蔬菜学
	王晓武	研究员	博士生导师	中国农业科学院蔬菜花卉研究所	蔬菜学
答辩时间与地址		2006 年 12 月 23 日下午，蔬菜花卉所综合楼 212 会议室			
记录人员		张扬勇			

# 摘 要

普通栽培马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)为高度杂合的无性繁殖同源四倍体作物, 极其复杂的异质性和四体遗传导致加工品质和重要农艺性状遗传分析和改良困难。利用二倍体材料简化了遗传分离比例、可应用现有的二倍体遗传模型进行遗传分析并更有效的挖掘和利用二倍体资源中的优异基因, 进而通过倍性育种及遗传工程育种将有利性状转育到四倍体普通栽培品种。以往的研究由于缺乏合适的试验材料和方法, 对马铃薯重要性状的遗传分析不够系统和深入, 往往利用二倍体作物的分析方法进行四倍体的遗传分析, 且大多数集中在性状的配合力和遗传力分析上, 尤其是加工品质的遗传分析非常有限。

本试验通过对双列杂交设计的 6 个二倍体群体为材料, 应用 ANOVA 方法分析了加工品质和重要农艺性状的亲本配合力效应, 应用 Minque(1)方法的遗传模型直接进行了性状的遗传效应、遗传率和遗传相关估算; 选用多个性状差异显著的二倍体亲本构成的分离群体, 探讨了炸片品质遗传变异、耐低温糖化加工品质评价和选择的方法, 构建了马铃薯遗传连锁图谱图, 并进一步开展了重要农艺性状的 QTL 定位与遗传效应分析。获得了以下主要结论:

1. 通过遗传效应分析, 明确了一批可作为加工品质和产量性状改良的亲本材料。亲本 11379-03 的产量性状因子具有显著的正向 GCA 和加性效应值, 同时炸片颜色具有负向 GCA 和加性效应值, 与特定亲本杂交时有较强的互作效应, 是高产和油炸加工品质遗传改良的优良亲本; 亲本 CH72.03 的单株块茎重有极显著的正向 GCA 和加性效应值, 是一个优良的高产改良亲本; 08675-21 的炸片颜色负向 GCA 值和加性效应显著, 是一个改良炸片颜色的优良亲本, 但不利于产量性状的改良。CH72.03×11379-03 产量性状有显著的特殊配合力和显性效应, 为高产优良组合, 08675-21×10875-04 炸片颜色有显著的负向显性效应, 为炸片颜色改良优良组合。

2. 通过对马铃薯加工品质和重要农艺性状的遗传效应值分析, 为其育种选择提供了理论依据。极显著的加性效应和较低的狭义遗传率(42.5%)说明基因累加作用对干物质含量的改良极为重要, 该性状受微效多基因控制。炸片颜色、单株结薯数具有极显著的加性、显性和加性×环境互作效应, 说明基因累加和互作效应对这两个性状都很重要, 基因累加作用受一定环境的影响, 但炸片颜色的遗传率高( $h_N^2$  和  $h_B^2$  分别为 60.7%和 64.4%), 能有效稳定地传递给后代, 可进行早代选择; 单株结薯数的遗传率较低( $h_N^2$  和  $h_B^2$  分别为 47.1%和 51.7%), 说明易受环境的影响。单个块茎重具有极显著的加性、显性和显性×环境互作效应, 遗传率低( $h_N^2$  和  $h_B^2$  分别为 25.2%和 36.6%), 说明该性状的遗传既有基因累加又有基因互作作用, 且基因互作受特定环境的影响较大。单株块茎重具有显著的加性和显性效应, 基因累加和互作效应共同作用于该性状, 前者更重要, 狭义遗传率较高为 53.5%, 但同时有较强的基因互作, 遗传改良中要选择加性效应和 GCA 值高且亲缘关系较远的双亲。

3. 重要性状遗传相关分析结果表明: 干物质含量与炸片颜色、单株块茎重、单株结薯数之间存在极显著的正向加性遗传相关; 炸片颜色与单株块茎重、单个块茎重间存在极显著的加性遗传相关; 单株块茎重与单株结薯数、单个块茎重间有极显著的加性遗传和显性遗传正相关。在二倍体性状遗传改良中, 可依据遗传相关系数进行相关性状的选择。

4. 采用 AFLP 和 SSR 分子标记技术, 以二倍体马铃薯  $F_1$  代分离群体(02018 群体:

08675-21×09901-01)的 125 个基因型为材料,应用 JoinMap3.0 软件对 02018 分离群体进行了连锁分析,构建了包含 17 个主要连锁群、由 152 个 AFLP 标记和 6 个 SSR 标记组成的国内首个马铃薯遗传连锁图谱。图谱覆盖基因组总长度为 946.0cM,平均每个连锁群上的分子标记数为 9.92 个,每个连锁群上标记数在 5~22 个之间。标记间平均图距 5.99cM。17 个主要连锁群长度在 29.0cM~89.0cM 之间,平均长为 55.65cM。并利用 3 个 SSR 标记,分别将遗传连锁图谱中第 12、14 和 17 等 3 个连锁群定位到马铃薯第 4、第 2 和第 9 染色体上。

5. 炸片颜色在分离后代中呈偏正态分布,是由主效基因控制的数量性状,与前人的研究结果相同。经 3 年的评价和选择,02018-32、02018-44 和 02018-93 等 12 份在收获后炸片颜色浅和综合农艺性状优异的二倍体基因型用于炸片品质的改良。与 4℃贮藏 90 天相比,02018 群体后代块茎在 6℃低温贮藏 80 天再回暖后炸片颜色易恢复,并选择了 02018-93,02018-94,02018-105,02018-176,02018-77 和 02018-248 等 6 份耐低温糖化且综合农艺性状优良的二倍体基因型。

6. 应用构建的遗传图谱及建图群体,采用区间作图和多 QTL 复合作图方法对四种加工及农艺性状进行了 QTL 定位及遗传效应分析。在 02018 群体遗传图谱的 10 个连锁群上,共检测到 39 个 QTL。其中控制炸片颜色的 QTL19 个,包含 3 个为主效基因位点,控制干物质含量的 QTL13 个,也包含 3 个为主效基因位点,和控制单株结薯数的 QTL7 个,没检测到控制单个块茎重的 QTL。另外,估算了单个 QTL 的遗传贡献率。多个控制炸片颜色和控制干物质含量的 QTL 位点出现在同一连锁群的同区域内,从分子水平证明了这两个性状间的高度遗传相关。

关键词:二倍体马铃薯;加工品质和农艺性状;数量遗传分析;遗传连锁图谱;QTL 定位

## Abstract

The common cultivated potato (*Solanum tuberosum* L.) is a tetraploid with tetrasomic inheritance and high heterogeneous genetic base, genetic segregation is more complicated than ones with disomic inheritance. The genetic analysis and improvement of characters, such as tuber processing quality traits and yield components which tend to be quantitatively inherited, are far more difficult than those at diploid potato. Reviewing the earlier studies indicated that a few systematic investigations on genetics of important traits in potato were undertaken and most focused on estimates of combining ability for agronomic traits due to limited materials and methodologies available. So it is necessary to exploit existing genetic variation and to dissect agronomic and processing quality traits at diploid level as the diploid potatoes represent an advantage which can simplify the genetic analysis by using diploid genetic model. This method enables a more efficient exploitation of genes of desired characters from 2x species and integration of these genes into tetraploid cultivated potatoes by using of chromosome manipulation and genetic engineering.

In the present study, analysis of general combining ability (GCA) and specific combining ability (SCA), genetic main effects and genetic×environment interaction effects, heritability for chipping quality and yield components, and genetic correlations between traits was conducted, using a genetic model, based on 2 year experimental data of quantitative traits of 6 progeny populations from 4 diploid parents in a mating design of Griffing's method IV. A genetic informative segregation population propagated from hybrids of two diploid parents with significant differences in processing qualities and agronomic traits was used to develop molecular genetic linkage maps by AFLP and SSR technologies. Furthermore, quantitative trait loci (QTL) analysis of chipping qualities and yield components was performed. The main conclusions are as follows:

1. The significant positive effects of GCA and additive for yield components, and the significant negative effects of GCA, additive and dominance for chipping color were found in the parent of 11379-03. The high significant positive effects of GCA and additive for tuber yield were showed in the parent of CH72.03. And the parent of 08675-21 was with significant negative effects of GCA and additive for tuber chipping color. It was suggested that 11379-03 and CH72.03 be good parents for tuber yield improvement, 11379-03 be also used for chipping color improvement, while 08675-21 be an excellent parent for chipping color but with low tuber yield. Positive effects of SCA and dominance for tuber yield were significant with CH72.03x11379-03, and 08675-21x10875-04 showed significant negative effect of dominance for chipping color.

2. The estimated results of genetic effects and heritability for chipping qualities and important agronomic characters indicated that:

Performance of tuber dry matter content was controlled by additive minor poly-genes because of the high significant additive effect and relatively low narrow sense heritability (42.5%).

Effects of additive and additive x environment interaction, and gene interaction (dominance effect)

were of high significant importance for chipping color and tuber set. Additive heritability of chipping color (60.7%) was the highest amongst traits studied, that makes it possible to screen this trait at early breeding generations. Additive heritability of tuber set was 47.1%.

Tuber size was with the lowest additive heritability (25.2%) among characters studied in the experiments, while variation of tuber size was affected by effects of additive, gene interaction and dominance×environment interaction as well.

Effects of additive and gene interaction (dominance) were significant for tuber yield, and the additive effect, with 53.5% heritability, was more important.

3. There were strong positive additive genetic correlation between tuber dry matter content and each of chipping color, tuber yield and tuber set. Chipping color was positively associated with tuber yield and tuber size. Tuber yield showed very strong positive additive and dominance genetic correlations with tuber set and tuber weight.

4. Based on AFLP and SSR markers, a molecular linkage map of potato was initially developed by using F<sub>1</sub> segregating population from the cross between the diploid potato parents of 08675-21 and 09901-01. 152 AFLP and 6 SSR markers were organized into 17 main linkage groups covering a total distance of 946cM. The average interval distance was 5.99 cM between markers. Length of linkage groups varied from 29.0 cM to 89.0 cM and the number of markers linkage to each group ranged from 5 to 22. Using 3 SSR markers, the linkage groups of 12, 14 and 17 were located to chromosome 4, 2 and 9, respectively.

5. In the segregating population (02018) derived from 08621-75 x 09901-01, the character of chipping color presented a normal distribution but inclined to one side. It could be concluded that chipping color was a quantitative trait controlled by major genes. Through evaluation in three years, 12 diploid genotypes of 02018-32, 02018-44 and 02018-93 etc. were screened out with light chipping color immediate after harvesting and with desirable agronomic traits. The results of cold chipping experiments showed that the reconditioning of chipping color was easier for the genotypes stored under 6°C for 80 days than those stored under 4°C for 90 days. 6 diploid genotypes of 02018-93, 02018-94, 02018-105, 02018-176, 02018-77 and 02018-248 were identified as good cold chippers through two years experiments being carried out under 4°C/6°C cold-storage and reconditioning at 18°C.

6. Interval mapping and multiple-QTL model mapping (MQM) methods were employed in mapping and analyzing of QTL-controlled traits of chipping color, tuber dry matter content, tuber set and tuber size. 39 putative QTL, of which were 19 for chipping color including 3 major gene loci, 13 were for tuber dry matter content including 3 major gene loci, and 7 were for tuber set, were mapped on 10 LGs of the population 02018. None QTLs were determined for tuber size. Accordingly the genetic contributions to traits for each QTL were also estimated.

**Key words:** Diploid potato (*Solanum tuberosum* L.); Chipping and agronomic trait; Quantitative genetic analysis, Genetic linkage map; Quantitative trait loci (QTL)



## 英文缩略表

英文缩写	英文全称	中文名称
AFLP	amplified fragment length polymorphism	扩增片段长度多态性
APS	ammonium persulfate	过硫酸铵
ANOVA	Analysis of variance	方差分析
Bis	Bis-Acrylamide	甲叉双丙烯酰胺
bp	base pair	碱基对
BSA	bulked segregant analysis	混合分组分析
CAPS	cleaved amplified polymorphic sequence	酶切扩增多态性序列
cDNA	complementary DNA	互补 DNA
cM	centiMorgans	厘摩
CTAB	Cetyl-Trimethyl-Ammonium Bromide	溴代十六烷基三甲胺
DNA	deoxyribonucleic acid	脱氧核糖核酸
EB	ethidium bromide	溴化乙锭
EDTA	ethylenediaminetetra-acetate	乙二胺四乙酸
EST	expressed sequence tag	表达序列标签
GCA	General combining ability	一般配合力
LTS	low temperature sweetening	低温糖化
MAS	marker assisted selection	标记辅助选择
PAGE	polyacrylamide gel electrophoresis	聚丙烯酰胺凝胶电泳
PCR	polymerase chain reaction	聚合酶链式反应
PVX	Potato virus X	马铃薯 X 病毒
PVY	Potato virus Y	马铃薯 Y 病毒
PLRV	Potato leaf roll virus	马铃薯卷叶病毒
QTL	quantitative trait loci	数量性状位点
RAPD	random amplified polymorphic DNA	随机扩增多态性 DNA
RFLP	restriction fragment length polymorphism	限制性酶切片段长度多态性
RNase	Ribonuclease	RNA 酶
SCA	specific combining ability	特殊配合力
SCAR	sequence characterized amplified region	特异扩增序列区段
SSH	suppression subtractive hybridization	抑制性差减杂交
SSR	simple sequence repeats	简单序列重复
Taq	Thermus aquaticus DNA polymerase	栖热水生菌 DNA 聚合酶
TBE	Tris/borate acid/EDTA buffer	Tris/硼酸/EDTA 缓冲液
TEMED	N,N,N',N'-Tetramethylethylenediamine	N,N,N',N'-四甲基二乙胺

TF	Tuber family	块茎家系
Tris	Tris-hydroxymethyl-Aminomethane	三羟甲基氨基甲烷
TS	True seed	实生种子
U	Unit	单位

---

# 目 录

摘 要 .....	I
ABSTRACT .....	III
英文缩略表 .....	V
第一章 绪论 .....	1
1.1 马铃薯产业发展现状 .....	1
1.2 马铃薯作物遗传育种特点 .....	2
1.2.1 性状遗传特性 .....	2
1.2.2 马铃薯育种特点 .....	2
1.3 我国马铃薯遗传育种研究进展 .....	2
1.3.1 我国马铃薯种质资源研究概况 .....	3
1.3.2 我国马铃薯育种进展 .....	4
1.4 马铃薯重要性状的遗传研究 .....	4
1.4.1 植株和块茎形态性状的遗传 .....	4
1.4.2 重要农艺性状的遗传分析 .....	5
1.4.2.1 重要性状的遗传率估算 .....	5
1.4.2.2 重要性状的配合力研究 .....	9
1.4.2.3 炸片颜色的遗传分析 .....	13
1.5 马铃薯QTL定位的研究方法 .....	13
1.5.1 分子标记的类型及特点 .....	13
1.5.2 马铃薯分子遗传图谱的构建 .....	14
1.5.3 马铃薯QTL检测研究进展 .....	14
1.5.3.1 与抗性相关的QTL .....	15
1.5.3.2 控制块茎性状的QTL .....	17
1.6 本研究的目的和意义 .....	17
第二章 二倍体马铃薯加工品质及重要农艺性状数量遗传学分析 .....	18
2.1 引言 .....	18
2.2 材料与方法 .....	18
2.2.1 供试材料 .....	18
2.2.2 方法 .....	19
2.2.2.1 试验地点 .....	19
2.2.2.2 家系的获得 .....	19
2.2.2.3 田间试验设计 .....	20
2.2.2.4 调查记载项目与标准 .....	20
2.2.2.5 分析方法 .....	21
2.3 结果与分析 .....	22
2.3.1 配合力效应分析 .....	22
2.3.1.1 性状的方差分析 .....	22
2.3.1.2 配合力方差分析 .....	24
2.3.1.3 亲本配合力效应分析 .....	26
2.3.1.4 配合力效应方差及其他遗传参数分析 .....	27

2.3.2 遗传效应、基因型与环境互作效应分析 .....	28
2.3.2.1 重要性状的遗传方差分量分析 .....	29
2.3.2.3 亲本重要性状的遗传效应值预测 .....	31
2.3.2.4 性状间遗传相关分析 .....	33
2.4 讨论 .....	37
2.4.1 亲本育种价值的综合评价 .....	37
2.4.2 性状的遗传效应 .....	38
2.5 小结 .....	39
<b>第三章 二倍体马铃薯分子遗传图谱的构建与分析 .....</b>	<b>41</b>
3.1 引言 .....	41
3.2 材料与方法 .....	41
3.2.1 材料 .....	41
3.2.2 方法 .....	43
3.2.2.1 基因组DNA提取 .....	43
3.2.2.2 AFLP分析 .....	43
3.2.2.3 SSR分析 .....	46
3.2.2.4 数据分析 .....	47
3.3 结果与分析 .....	47
3.3.1 DNA模板检测 .....	47
3.3.2 预扩增检测 .....	47
3.3.3 标记多态性 .....	48
3.3.4 标记的偏分离分析 .....	50
3.3.5 分子遗传图谱的构建与分析 .....	51
3.4 讨论 .....	54
3.4.1 作图群体及标记类型的选用 .....	54
3.4.2 分子标记的偏分离 .....	55
3.4.3 连锁群的染色体定位 .....	55
3.4.4 图谱的比较和完善 .....	56
3.5 小结 .....	56
<b>第四章 二倍体马铃薯群体重要性状的变异及选择 .....</b>	<b>57</b>
4.1 引言 .....	57
4.2 试验材料与方法 .....	57
4.2.1 试验材料 .....	57
4.2.2 试验方法 .....	57
4.2.2.1 炸片颜色鉴定 .....	57
4.2.2.2 低温储藏设计 .....	57
4.2.2.3 其他性状的鉴定 .....	58
4.3 结果与分析 .....	58
4.3.1 炸片颜色的分离和选择 .....	58
4.3.2 耐低温糖化炸片颜色选择 .....	62
4.4 讨论 .....	65
4.4.1 二倍体材料的炸片颜色鉴定 .....	65
4.4.2 二倍体材料其他性状的鉴定 .....	65

4.5 小结 .....	66
<b>第五章 马铃薯炸片颜色及其他三种重要性状QTL定位 .....</b>	<b>67</b>
5.1 引言 .....	67
5.2 材料与方法 .....	67
5.2.1 材料 .....	67
5.2.2 方法 .....	67
5.2.3 数据整理和QTL分析 .....	68
5.3 结果与分析 .....	68
5.3.1 四种重要性状双亲值及变异 .....	68
5.3.2 炸片颜色性状的QTL定位 .....	70
5.3.3 干物质含量的QTL定位 .....	73
5.3.4 单株结薯数的QTL定位 .....	75
5.3.5 单个块茎重的QTL定位 .....	77
5.3.6 数量性状等位效应 .....	79
5.4 讨论 .....	81
5.4.1 不同年份炸片颜色性状的QTLs .....	81
5.4.2 QTLs的总体分布及控制不同性状QTLs之间的连锁 .....	81
5.4.3 所定位QTLs与前人研究结果的一致性 .....	81
5.5 小结 .....	82
<b>第六章 结论 .....</b>	<b>83</b>
参考文献 .....	85
附录 1 .....	96
附录 2 .....	97
致 谢 .....	98
作者简历 .....	99

## 第一章 绪论

普通栽培马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是茄科(Solanaceae)、茄属(*Solanum*)马铃薯亚属(Potatoes(G.Don)D'Arcy)马铃薯组(Petota)马铃薯亚组(Potatoe)能形成地下块茎的一年生草本植物,是四倍体作物( $2n=4x=48$ ),起源于拉丁美洲秘鲁和玻利维亚等国的安第斯山脉高原地区,早在8000~10000年前,生活在秘鲁和玻利维亚交接处 Titicaca 湖边的古代印第安人就开始驯化和栽培马铃薯。16世纪西班牙和英国的探险家分别从拉丁美洲将马铃薯带回本国种植,而后传入欧洲各地。在16世纪末到17世纪,马铃薯从海路传入我国华北地区,从东南亚传到台湾福建等地。尽管马铃薯在世界各地种植的历史(除原产地外)仅400年左右,但由于马铃薯适应性广、生长周期短,单位面积产量高,块茎营养成分丰富,用途广泛,成为世界上继水稻、小麦和玉米后的第4大粮、菜、饲和工业原料兼用的主要农作物,在世界上温带、热带和亚热带150多个国家均有栽培(2005, FAO Stat.)。一般生产上应用的是马铃薯普通栽培亚种的四倍体品种。

由于现有四倍体普通栽培品种亲本遗传基础狭窄,难以作为亲本育成具有突破性的具有优异农艺性状和加工专用品种,同时同源四倍体普通栽培马铃薯的四体遗传异常复杂,导致遗传分析困难。自然界中目前发现马铃薯有235个不同倍性的野生种(wild species)和栽培种(cultivated species),其中226个结薯种中的74%左右是二倍体(diploid)(Hawkes, 1990),蕴含着丰富的有价值的基因,包括高干物质含量(dry matter content)、低还原糖含量(reducing sugar content)、耐低温糖化(cold sweetening)等优良的加工品质性状(金黎平等, 2003)。因此,为了更有效的挖掘和利用二倍体资源中的优异基因,在简化了遗传分离比例的二倍体水平进行遗传研究和更有效性状改良,通过倍性育种(sexual polyploidization)及遗传工程(genetic engineering)育种将存在于二倍体材料中的有利性状转育到四倍体普通栽培品种对提高我国马铃薯育种水平异常重要。

### 1.1 马铃薯产业发展现状

马铃薯是世界上继水稻、小麦和玉米后的第4大作物。根据联合国粮农组织统计数据,2005年世界马铃薯种植总面积达1865.24万hm<sup>2</sup>,总产量为32197.42万t,由于人口增加、作物本身的优势、粮食供应危机和经济发展,亚洲、非洲和拉丁美洲将成为世界发展马铃薯的热点区域。利用马铃薯为原料的加工业发展在西方发达国家和发展中国家存在巨大差距,发达国家马铃薯加工占到总产量的40~60%,而发展中国家的马铃薯加工比例不超过10%。

我国是世界上马铃薯生产的第一大国,既是主要粮食作物又作为经济作物,在农民增收和粮食安全中发挥重要作用,种植地区遍及全国各省、市、自治区。据《中国农业年鉴统计》,2005年种植面积为488.09万hm<sup>2</sup>,总产量7086万t。近年来,在农业产业化发展的新形势下,随着加工业的发展和种植业结构的调整,马铃薯成了一些地区稳产、高产和经济价值高的优势作物。但由于缺乏各类优质专用型品种,在我国的马铃薯消费中,作为鲜食利用占总产量的50%以上,淀粉等初加工占15%左右。马铃薯加工工业被认为是中西部地区一个新的经济增长点,其中马铃薯食品加工业正在兴起,消费市场将进一步扩大。

## 1.2 马铃薯作物遗传育种特点

### 1.2.1 性状遗传特性

马铃薯是自花授粉作物，但在生产上利用时为无性繁殖作物。目前世界上广泛栽培的是四倍体( $2n=4x=48$ )普通栽培马铃薯亚种(*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*)的品种，是杂交或回交的第一代无性系，均为杂合体，遗传上有极其复杂的异质性，无论自交、回交都会产生分离；染色体重组频率高，后代分离程度大；由于马铃薯的高度杂合性，再加上是同源四倍体(auto-tetraploid)四体遗传(tetrasomic inheritance)(Cadman,1942)，在遗传研究上比较困难。

有一些抗病性状及花色、皮肉色等性状是由单基因方式遗传的，但绝大多数重要性状是数量性状如：产量，块茎大小、数目，比重，干物质含量，晚疫病田间抗性，含糖量，炸片颜色，薯条食味等，易受环境的影响，在后代分离呈连续性分布，一般应用数量遗传的方法研究，但目前研究不深入。

### 1.2.2 马铃薯育种特点

因植物本身的四体遗传特性和高度杂合性给马铃薯育种带来许多困难(Ross,1986; Watanabe et al,1995)：难以通过亲本的表现来预测后代的性状；近交引起衰退、纯合所需时间长，且纯合后代常常因核-质互作而引起自花授粉不育，使马铃薯不能利用杂种优势进行改良；同源四倍体的四体遗传比二倍体遗传复杂，加上亲本本身的高度杂合性，使杂种后代分离大而复杂，具有亲本优良性状或超亲的个体少、比例低于二倍体作物；应用普通细胞遗传学方法难以鉴别单个染色体，同时用表型评价难以调控染色体重组和转入；育种目标通常是易受环境高度影响的数量性状，同源四倍体理论(Bingham 1983)，认为后代的最大杂合优势是通过最多的基因位点互作和来源不同的基因获得的，同源四倍体作物位点内的互作(显性)和杂合性是影响数量性状重要因子，同时加性效应对数量性状贡献较大；亲本常常不开花或雄性不育，并存在杂交不亲和，难以获得所需的杂交组合。

无性繁殖在育种上的优点是入选的优良基因型可随时固定并以无性系形式予以繁殖生产，但育种材料在评价鉴定和繁殖过程中极易被病毒病感染引起退化而影响进一步的评价和选择。由于杂交育种中实生世代的繁殖方法和生长条件不同于块茎播种无性世代，实生苗世代和无性一代的选择有效率很低，无性繁殖材料难以贮藏且每年必须种植一次，繁殖系数低，选择周期长。四倍体种质资源遗传背景狭窄，缺乏优良的抗病和品质基因，为了拓宽栽培马铃薯的遗传背景，南美的近缘种资源成为引入新基因的来源(Hanneman 和 Peloquin, 1969; Haynes, 1972; Plaisted, 1980)，丰富了马铃薯遗传育种基因库。

## 1.3 我国马铃薯遗传育种研究进展

中国的马铃薯遗传育种研究经历了从国外引种鉴定筛选到品种间杂交、种间杂交和综合生物技术育种的过程。据统计在过去的 60 多年共育成了 250 多个品种，虽然取得了巨大的成就，但由于长期以来强调高产抗病育种，忽略品质育种，各种专用型品种尤其是加工品种奇缺，不能满足加工业发展和出口创汇的需要。因此，重视种质资源研究利用，加强育种技术和育种方法研究，

选育鲜薯食用、食品加工用、淀粉加工用等专用型品种的是现阶段我国马铃薯育种的主要任务。

### 1.3.1 我国马铃薯种质资源研究概况

我国育成品种亲本资源绝大多数是从国外引入的,属于普通栽培种类型(*S.tuberosum*),少数含有原始栽培种及野生种血缘。

我国马铃薯主要资源的性状多样性见表 1-1。在 387 份国内地方品种和育成品种(系)中,高产品种(系)占总品种(系)的比例最高,达 41.3%,从国外引进的 302 份资源中抗病资源的比例明显较高,116 份野生近缘种中各种品质性状和抗病性的资源比例明显高于育成和引进品种(系)。90 年代以来,通过增加国际交往,引进了许多各类专用型品种、育种中间材料、野生种和原始栽培种等。据估计,目前我国共保存了各类马铃薯资源 2000 余份次。

几十年来,利用常规和生物技术相结合的育种技术和方法,创造了几百份具有不同优良特性品系亲本,通过轮回选择进行群体改良,选育出了 NS12-156-1、NS79-12-1 等新型栽培种(*Neo-tuberosum*)新材料,拓宽了我国马铃薯育种的遗传基础。

我国在 80 年代开始倍性育种研究,应用种间杂交技术诱导普通栽培品种孤雌生殖,获得了大量双单倍体,筛选出一大批高频率产生 2n 花粉二倍体近缘种与双单倍体杂种材料,并通过有性多倍化将 *S.phureja*、*S.chacoense*、*S.vernei* 和 *S.demissum* 等种质资源的青枯病抗性、低还原糖含量、病毒病抗性和高淀粉含量转移到四倍体普通栽培种中(屈冬玉, 1996a)。

表 1-1 我国马铃薯品种资源主要性状(根据 1983 年的《全国马铃薯品种资源编目》整理)

Table 1-1 Characteristics of genetic resource in China

性状 Characteristic	国内品种(品系) Chinese variety(clone)		国外引进品种(系) Exotic variety(clone)		近缘种 Relative	
	数 量	所占比例(%)	数 量	所占比例(%)	数 量	所占比例(%)
	Number	Percentage	Numbers	Percentage	Number	Percentage
早熟	75	19.4	36	11.90	18	15.50
休眠期短	43	11.1	8	2.65	19	16.40
高产	160	41.3	69	22.80	60	51.70
高淀粉含量	38	9.8	25	8.28	78	67.20
品质优良	31	8.0	—	—	11	9.48
抗晚疫病	93	24.0	49	16.20	63	54.30
抗癌肿病	16	4.1	23	7.62	61	52.60
抗粉痂病	—	—	—	—	45	38.80
抗疮痂病	2	0.5	6	1.99	27	23.30
抗环腐病	19	4.9	10	3.31	64	55.20
抗青枯病	4	1.03	—	—	53	45.70
抗黑胫病	7	1.81	—	—	—	—
抗二十八星瓢虫	1	0.26	—	—	10	8.62
抗 PVX	3	0.77	8	2.65	20	17.20
抗 PVY	22	5.68	26	8.61	34	29.30
抗 PLRV	9	2.33	14	4.64	42	36.20
抗 PVA	5	1.29	20	6.62	26	22.40
抗旱	15	3.88	—	—	2	1.72
耐寒	5	1.29	—	—	2	1.72
抗涝	5	1.29	—	—	26	22.40
适应高海拔	3	0.77	—	—	39	33.60
红皮	57	14.73	37	31.90	—	—
紫皮	32	8.23	5	1.65	—	—
总数	387 <sup>1</sup>		302 <sup>1</sup>		116 <sup>1</sup>	

1: 各性状数量间有重复。



### 1.3.2 我国马铃薯育种进展

我国从 20 世纪 30 年代后期开始有计划地进行马铃薯资源引进和品种改良工作。从 1936~1951 年,从引进品种中鉴定出胜利(Triumph)、卡它丁(Katahdin)等多个品种在各地推广(杨鸿祖, 1978)。抗晚疫病是 1950~1969 年我国马铃薯引种和育种的主要目标,这期间从引进和地方品种中筛选了 36 个抗晚疫病的优良品种,为后来的马铃薯杂交育种提供了优良亲本材料。60~70 年代随着大量品种资源的引入和育成品种的推广应用,病毒危害、品种种性退化日趋严重,抗病毒病成为 20 世纪 70 年代的主要育种目标,这期间各育种单位陆续育成 80 多个具有晚疫病田间抗性兼抗病毒病的品种(程天庆, 1987)。80 年代初,在新型栽培种、二倍体野生种和近缘种的利用上有了新的进展,1981~1989 年全国育成优良品种 50 多个。90 年代以后,强调多性状的聚合育种,重视了早熟、鲜薯食用和出口、高淀粉和食品加工等专用型品种的选育,育成了新品种 120 多个。

在新品种选育取得巨大成就的同时,马铃薯遗传理论和高效育种技术的研究也取得重大进展,尤其是在利用  $2n$  配子的倍性育种研究领域取得了重大突破,对孤雌生殖诱导和  $2n$  配子形成机理遗传上有了较深入的研究(Qu et al, 1996b),并已获得了一大批二倍体亲本、四倍体 $\times$ 二倍体的四倍体后代材料,为加工、高淀粉和抗青枯病等育种奠定了基础。

## 1.4 马铃薯重要性状的遗传研究

马铃薯为多倍性作物,基本染色体数为  $n=12$ (Smith, 1927),在自然界中存在二倍体( $2n=24$ )、三倍体( $2n=36$ )、四倍体( $2n=48$ )、五倍体( $2n=60$ )和六倍体( $2n=72$ )。生产上应用的可栽培品种是四倍体种( $2n=4X=48$ ),其杂交后代的分离较二倍体作物复杂得多。品种选育的难度大,据统计,一个马铃薯优良品种的选择机率是二十万分之一(Plaisted, 1984)。马铃薯植株的重要特征特性在不同的种和品种间变化很大,只有通过遗传分析研究才能了解各种性状的遗传规律,经选择加速遗传进度,提高育种效率。在选择方法理论中,狭义遗传率  $h_N^2$ (即加性遗传方差/表型方差)是非常重要的独立衡量数(Bos 和 Caligari, 1995),育种者一旦得知  $h_N^2$  就可预测目标性状的选择响应(R)。而遗传方差可以通过适当的交配设计(双列杂交、巢式杂交、因式杂交)估算(Tai 和 De Jong, 1991; Tarn et al., 1992)。尽管基于二倍体自花授粉种子作物上的遗传交配设计并不完全适合于四倍体的马铃薯,但由于缺乏二倍体研究材料,通常利用四倍体品种为材料遗传分析。

### 1.4.1 植株和块茎形态性状的遗传

重要的马铃薯植株形态和块茎性状的遗传最早由 Swaminathan 和 Howard(1953)进行过综述。Ortiz 和 Huaman(1994)对马铃薯的色素分布、株型、茎上性状(包括茎颜色、茸毛、茎翼)、叶片性状(包括不同部位的色素、叶形、小叶形状、侧小叶)、花性状(花序数以及单个花序花数、花序类型、花萼基部长、花冠颜色、花冠形状、柱头类型、子房壁颜色、畸形花、种子胚斑)、块茎性状(薯皮色、薯形、薯肉色、芽眼颜色、芽颜色、芽眼深度、匍匐茎长度)等特征性状的遗传进行了综述,以上性状均为单基因控制性状,控制的基因对数有所不同,并且某些性状还有修饰基因存在。马铃薯的块茎肉色遗传率较高,比重遗传率相对较低,两个性状的变异都是连续性的(Cunaingham, 1963)。

H.DeJong(1993,1994)研究得出马铃薯块茎形状在二倍体水平下展现长和圆两种,圆薯形对长薯形为显性由单基因 *Ro* 控制(图 1-1),用 RFLP 标记分析将 *Ro* 位点定位在 10 号染色体上。Li 等(2005)用含有 107 个单株的二倍体马铃薯 F1 群体对控制芽眼深浅的基因进行研究,发现研究群体的块茎芽眼深浅和长圆两个性状都是分离的,大多数后代中表现出深芽眼与圆形连锁,并用 AFLP、SSR 标记将控制芽眼深度的重要位点 *Eyd/eyd* 定位在第 10 号染色体上。薯肉的颜色遗传相对比较简单,黄色对白色显性,受单基因控制,同时受少数修饰基因的作用。

### 1.4.2 重要农艺性状的遗传分析

马铃薯的品质和重要农艺性状大多数为多基因控制的数量性状。现代数量遗传学的建立有赖于 Nilsson-Ehle(1909)、Johannsen(1909)和 East(1915)的实验工作以及 Fisher(1918)的理论工作,提出了数量性状遗传的多因子学说,认为数量性状受多个具有累加作用的因子控制,而这些因子也是按孟德尔方式遗传的。数量遗传学通过一些精妙的遗传设计和统计模型,将数量性状表型的总效应、总方差,分解为属于基因型(genotype)的、环境(environment)的、加性(additive)的、显性(dominance)的、上位性(epistasis)的以及多效性(pleiotropy)的等分量,并在此基础上估计了遗传率( $h^2$ )、显性度(dominancy)、遗传进度(选择响应 selection response)和遗传相关(genetic correlation)等参数,使一个数量性状的表型遗传特征得到较全面的描述。

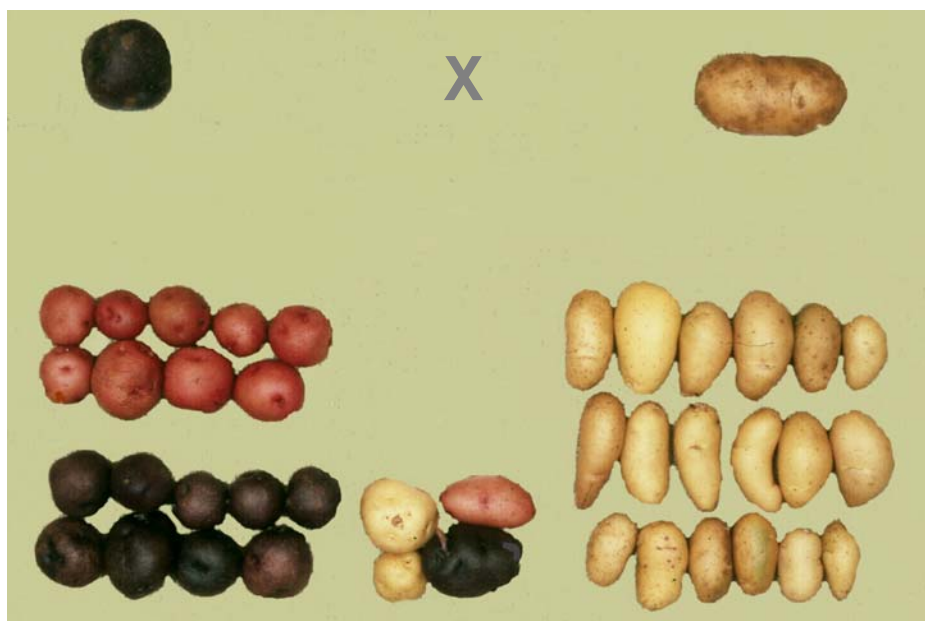


图1-1 / 和*Ro*基因重组结果  
Fig1-1 Recombinants as result of crossovers between I and Ro

#### 1.4.2.1 重要性状的遗传率估算

为了通过选择获得遗传进度,育种者进行遗传参数的估算和分析对于育种中提高直接选择和相关选择的效率十分重要,为预期重要性状的选择进度提供理论依据。通过对群体遗传率的估算,应用其遗传率信息进行选择,并可预测和观察选择反应。众多研究者分别对马铃薯的重要农艺性状、植株和块茎形态和品质性状进行了研究,结果整理在表 1-2 中。由于所用研究材料的不同得

出了不同的遗传率估算值,其中单株块茎产量(tuber yield)的广义遗传率(heritability in the broad sense)在 0.24~0.94 之间,狭义遗传率(heritability in the narrow sense)在 0.06~0.96 之间;重要的产量因子单株结薯数(tuber set)广义遗传率在 0.30~0.82 之间,狭义遗传率在 0.08~0.85 之间;平均单块重(tuber size)的广义遗传率在 0.76~0.86 之间,狭义遗传率在 0.15~0.94 之间;比重(specific gravity)的狭义遗传率在 0.28~0.90 之间;其他性状不一列举。平均单块重和比重等高遗传率的性状在表现型基础上选择有效,选择产量因子比选择产量本身更重要(Chaudhary, 1984; Bihman,1984),在实生苗世代选择比重能取得较好效果(Johansen, 1967)。高遗传率伴随高遗传进度说明了加性基因的作用(Panse,1957; Rowe,1969; Sawant,1974),平均块茎重和商品薯率基本上是加性作用(Landeo,1982; Bihman, 1984),单株结薯数、单株主茎数和单株生产力易受环境影响(Dayal, 1972; Pandita,1980; Maity,1977),遗传率高低不定,而遗传进度始终很大,说明加性和非加性作用同时存在(金黎平, 1988),对单株生产力非加性影响更大(Sanford,1979),Rowe(1969)认为单株结薯数的显性和加性作用均等。马铃薯是无性繁殖作物,可以同时利用加性和非加性方差。

对于块茎产量的遗传不同研究者得出不同的结论,说明产量性状的复杂性和易受环境条件的影响,在育种选择时既要选择高产亲本又要在后代中直接选择高产个体。产量因子平均块茎重和单株结薯数在后代平均数较高时变异系数最大(Maries, 1969)。大块茎有显性基因作用(Plaisted, 1972),因此在杂交育种中,要增加平均块茎重只要选择一个具有大块茎的亲本即可。

表 1-2 马铃薯重要性状遗传率研究

Table 1-2 Estimates of heritability of important traits in potato

性状 Trait	广义遗传 率( $h_B^2$ )	狭义遗传 率( $h_N^2$ )	遗传进 度(RS)	文献 Reference	试验材料与设计 Material and design
<b>农艺性状</b>					
块茎茄碱含量	0.86-0.89			Sanford & Sinden(1972)	10 个组合, 2 年
	0.25-0.26			Ross et al(1978)	3 个无性系, 4 年 5 地点
	0.54			Jacob van Dam et al(1999)	1 个组合 216 个 F1 单株
	0.50			Jacob van Dam et al(1999)	1 个组合 176 个 F1 单株
比重		0.70		Tai(1976)	30 个组合, 双列, 3 年
		0.90		Maries(1976)	35 个组合, 9 个亲本, 双列
	0.72	0.71		盛万民等(2001)	12 个组合, 双列
		0.28		Ruttencutter 等(1979)	PHU-STN 杂种群体
		0.28		Hayes 等(1989)	PHU-STN 杂种群体
		0.66		Hayes 等(1995)	PHU-STN 杂种群体
		0.37		Hayes 等(1995)	PHU-STN 杂种群体
		0.43		Hayes 等(1995)	PHU-STN 杂种群体
淀粉含量	0.96	0.52		杨万林等(2004b)	22 个组合, 双列
干物质含量	0.63			Bradshaw et al(2000)	143 组合, 2 年
	0.91			Bradshaw et al(2000)	15 个亲本, 2 年
油炸颜色	0.90			Bradshaw et al(2000)	143 组合, 双列, 2 年
	0.94			Bradshaw et al(2000)	15 个亲本, 2 年

还原糖含量	0.54	0.34	盛万民等(2001)	12 个组合, 双列
Vc 含量	0.81	0.62	盛万民等(2001)	12 个组合, 双列
蛋白质含量	0.95	0.55	盛万民等(2001)	12 个组合, 双列
单株块茎重	0.59		Chaudhary&Sharma(1984)	339 个 F1C2 无性系
	0.33		Gopal et al(1994)	135 个 F1C3 无性系
	0.55		Du Plooy et al(1996)	14 个无性系、2 地点、3 播期
	0.45		Jacob van Dam et al(1999)	1 个组合 216 个 F1 单株
	0.24		Jacob van Dam et al(1999)	1 个组合 176 个 F1 单株
	0.44	0.15	金黎平等(1988)	20 个组合
	0.71	0.35	金黎平等(1988)	29 个无性系
		0.61	Thompson&Mendoza(1984)	4×4 NCII 交配设计
		0.26	Tai(1976)	30 个组合, 双列, 3 年
	0.43		Bradshaw et al(2000)	143 个组合后代, 2 年
	0.84		Bradshaw et al(2000)	15 个品种, 2 年
		0.96	Maries(1989)	35 个组合, 9 个亲本, 双列
	0.69	0.06	刘佩兰和姜润田(1989)	21 个组合, 双列
		0.30	Ortiz& Golmirzaie(2003a)	100 个组合, 2 个地点
		0.14	Ortiz& Golmirzaie(2003a)	48 个组合, 2 个地点
		0.26	Ortiz& Golmirzaie(2003b)	1 组合 64 个 F1 单株, 2 个地点
		0.35	Ortiz& Golmirzaie(2003b)	1 组合 80 个 F1 单株, 2 个地点
	0.94	0.16	杨万林等(2004b)	22 个组合, 双列
单株结薯数	0.67		Chaudhary&Sharma(1984)	339F1C2 无性系
	0.30		Gopal et al(1994)	135F1C3 无性系
	0.64		Du Plooy et al(1996)	14 个无性系、2 地点、3 播期
	0.44		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 216 个 F1 单株
	0.48		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 176 个 F1 单株
	0.82	0.49	金黎平等(1988)	20 个组合
	0.76	0.43	金黎平等(1988)	29 个无性系
		0.64	Thompson&Mendoza(1984)	4×4 NCII 交配设计
		0.25	Tai(1976)	30 个组合, 双列, 3 年
		0.85	Maries(1989)	35 个组合, 9 个亲本
	0.82	0.25	刘佩兰和姜润田(1989)	21 个组合, 双列
		0.13	Ortiz& Golmirzaie(2003b)	1 组合 64 个 F1 单株, 2 个地点
		0.32	Ortiz& Golmirzaie(2003b)	1 组合 80 个 F1 单株, 2 个地点
	0.67	0.08	杨万林等(2004b)	22 个组合, 双列
平均单块重	0.89	0.60	金黎平等(1988)	20 个组合
	0.87	0.61	金黎平等(1988)	29 个无性系
		0.61	Thompson&Mendoza(1984)	4×4 NCII 交配设计
		0.87	Tai(1976)	30 组合, 双列, 3 年

		0.94	Maries(1989)	35 组合, 9 亲本
	0.94	0.15	刘佩兰和姜润田(1989)	21 个组合, 双列
	0.76	0.51	杨万林等(2004b)	22 个组合, 双列
商品薯率	0.82	0.17	金黎平等(1988)	20 个组合
	0.91	0.36	金黎平等(1988)	29 个无性系
薯形	0.79	0.77	Ortiz& Golmirzaie(2003)	100 个组合, 2 个地点
		0.51	Ortiz& Golmirzaie(2003)	48 个组合, 2 个地点
	0.997	0.33	杨万林等(2004b)	22 个组合, 双列
皮色	0.97	0.31	杨万林等(2004b)	22 个组合, 双列
肉色	0.12	0.46	杨万林等(2004b)	22 个组合, 双列
块茎二次生长	0.24		Jacob van Dam et al(1999)	1 个组合 216 个 F1 单株
	0.51		Jacob van Dam et al(1999)	1 个组合 176 个 F1 单株
	0.86		Bradshaw et al(2000)	143 个组合, 双列, 2 年
芽眼深度	0.78	0.57	盛万民等(2001)	12 个组合, 双列
休眠期	0.57		Thompson et al(1980)	4 套二倍体后代
	0.58		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 216 个 F1 单株
生育期	0.58		Tai &Young(1984)	20 无性系, 3 年
	0.62		Lynch &Kozub(1988)	9 无性系, 3 年, 5 个地点
	0.33		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 216 F1 单株
	0.17		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 176 F1 单株
	0.55		Bradshaw et al(2000)	143 组合后代
	0.91		Bradshaw et al(2000)	15 个亲本
		0.75	Maries(1989)	35 组合, 9 个亲本
<b>形态性状</b>				
株高	0.58		Tai&Young(1984)	20 无性系, 3 年
	0.63		Yildirim&Caliskan(1985)	11 无性系, 2 年, 3 地点
	0.42		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 216F1 单株
	0.23		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 176F1 单株
	0.39	0.08	金黎平等(1988)	20 个组合
	0.64	0.16	金黎平等(1988)	29 个无性系
		0.19	Maries(1989)	35 组合, 9 亲本
	0.69	0.13	杨万林等(2004a)	22 个组合
主茎节数	0.31		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 216 个 F1 单株
	0.20		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 176 个 F1 单株
单株主茎数	0.45	0.24	金黎平等(1988)	20 个组合
	0.75	0.54	金黎平等(1988)	29 个无性系
		0.91	Maries(1989)	35 组合, 9 个亲本
叶片大小	0.29		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 216 个 F1 单株
	0.26		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 176 个 F1 单株

顶端小叶大小	0.33		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 216 个 F1 单株
	0.34		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 176 个 F1 单株
叶边缘波澜	0.43		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 216 个 F1 单株
	0.31		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 176 个 F1 单株
顶小叶形状	0.38		Jacob van Dam et al(1999)	1 组合 216 个 F1 单株
叶指数	0.56	0.05	金黎平等(1988)	20 个组合
	0.91	0.18	金黎平等(1988)	29 个无性系
茎粗	0.48	0.11	金黎平等(1988)	20 个组合
	0.39	0.10	金黎平等(1988)	29 个无性系
早疫病抗性	0.73	0.61	Christ&Haynes(2001)	280 个无性系, 2 年
		0.83	Herriott 等(1986)	PHU-STN 群体
晚疫病抗性	0.68	0.61	杨万林等(2004a)	22 个组合
		0.78	Haynes&Christ (1999)	PHU-STN 群体
疮痂病抗性	0.378		Bradshaw et al(2000)	143 个组合, 双列, 2 年
	0.69		Bradshaw et al(2000)	15 个亲本, 2 年
PLRV 抗性		0.89	Mihovilovich et al(2000)	21 组合, 2 年

#### 1.4.2.2 重要性状的配合力研究

配合力(Combining ability)是指因双亲交配组合不同而表现出子代的差异, 不同亲本间有不同的组合能力。最初是在异花授粉作物玉米的杂种优势利用上提出了一般配合力(General combining ability, GCA)和特殊配合力(Specific combining ability, SCA)的概念(Sprague, 1942)。GCA 主要由基因加性效应所决定, SCA 是基因的显性作用、上位性互作效应和基因与环境互作效应的综合结果(Plaisted, 1962)。配合力和遗传分析是作物育种的基础方法之一。配合力分析可以通过育种早世代一定数量样本的试验, 对亲本和后代群体的遗传特性进行分析和评价, 筛选具有高配合力的亲本, 在杂交育种过程中进行亲本选配, 预测杂交组合后代群体的表现。

目前, 配合力分析已经广泛地应用于马铃薯遗传育种中(Horsman et al, 1997), 对资源的产量、品质、抗病性进行遗传分析(Phillips et al, 1997; Gopal 1997, 1998)。双亲 GCA 平均值高的杂交组合群体表现优于双亲 GCA 都低的组合(Mendoza, 1985; Neele 等, 1991)。许多研究者对马铃薯的重要产量因子块茎数、块茎重和主茎数, 品质因子干物质含量和比重、块茎外观和薯形, 重要病虫害的抗性等进行了 GCA 和 SCA 研究, 由于研究材料的不同得到了不同的结果, 部分结果整理于表 1-3 中。块茎数和主茎数受 GCA 和 SCA 的作用(Killick, 1977; Verlleux and Lauer, 1981; Brown and Caligari, 1989; Maries, 1989; Neele et al., 1991; Sharma et al, 1998; 隋启君和姜兴亚, 1992), 主要是 GCA 效应, 但部分研究结果认为 GCA 效应低于 SCA 效应(Gopal, 1998a; Kumar, 2004; Gopal&Minocha, 1998c; 刘佩兰和姜润田, 1989; 古锋和宋伯符, 1993; 杨万林等, 2004b), 说明这两个性状受加性和非加性效应影响都较大; 块茎重多数研究结果表明主要为 GCA 效应(Tai, 1976; Maries, 1989; Neele et al., 1991; 古锋和宋伯符, 1993; 隋启君和姜兴亚; 杨万林等, 2004b), 但也有研究认为 GCA 的效应小于 SCA(Gopal, 1998a; Kumar, 2004; Gopal&Minocha, 1998c; Sharma et al 1998); 块茎产量 GCA 和 SCA 效应同时存在, 大多数研究认为 SCA 效应比 GCA 效

应更大(表 1-3); 块茎比重 GCA 和 SCA 效应同时存在, 但 GCA 效应值更重要, 说明比重的加性作用更大(Tai,1976; Killick,1977; Maris,1989; Neele et al.,1991; 古锋和宋伯符, 1993)。其他性状的 GCA 和 SCA 效应不在此一一细述, 研究材料的不同、研究环境不同, 配合力研究的结果也不尽相同(见表 1-3)。

表 1-3 一般配合力和特殊配合力及其方差大小(参考 Bradshaw&Mackay 'Potato Genetics',1994 整理)  
Table 1-3 General and specific combining ability (>, <and =used where components of variance Estimatesd;  
recip=reciprocal difference)

性状和文献 Trait and reference	配合力 Combining ability	GCA-亲本值相关 GCA-parental value correlation	亲本中值-后代相关 Midparent-progeny correlation
蒸煮后变黑 After-cooking blackening			
Dalianis et al., 1966	GCA		
Killick,1977	SCA		
青枯病抗性 Bacterial wilt resistance			
Tung,1992	GCA<SCA(两者×地点互作)		
外观 Breeders' visual preference			
Brown & Caligari,1989	GCA		0.41
Maries,1989	GCA (>反交)	0.97	0.72
Neele et al., 1991a	GCA>SCA		0.64
杨万林等, 2004b	GCA>SCA		
裂薯率 Cracked tubers (%)			
Killick,1977	SCA		
出苗期 Date of emergence			
Maris,1989	GCA (<反交) <SCA	0.30	0.16
干物质 Dry matter			
Sharma et al (1998)	GCA<SCA		
杨万林等, 2004b	GCA>SCA		
早疫病抗性 Early Blight resistance			
Gopal,1998b	GCA<SCA		0.11
芽眼深度 Eye depth			
Neele et al., 1991a	GCA>SCA		0.78
株型 Haulm type			
Maries,1989	GCA<SCA	0.77	0.55
空心 Hollow heart			
Veilleux and Lauer,1981	GCA	SCA	
晚疫病植株抗性 Late blight in foliage			
Killick and Malcolmson,1973	GCA<SCA		
Malcolmson and Killick,1980	GCA		
Stewart et al., 1992	GCA (SCA×年份)	0.97	
杨艳丽, 2001	GCA>SCA		
杨万林等, 2004a	GCA>SCA		
晚疫病块茎抗性 Late blight in tubers			

Stewart et al., 1992	GCA	SCA	0.67	
成熟期 Maturity				
Killick, 1977	GCA			
Maries, 1989	GCA (>反交)		0.84	0.72
机械损伤 Mechanical damage				
De Maine et al., 1992	GCA		0.91	
主茎数 Number of main stems				
Maries, 1989	GCA (>反交)		0.97	0.85
Sharma et al, 1998	GCA<SCA			
线虫抗性 Potato cyst nematode-Pallida				
Phillips et al., 1979	GCA=SCA		0.46	
Phillips and Dale, 1982	1) GCA 2) GCA=SCA			
株高 Plant height				
Maries, 1989	GCA (=反交)<SCA		0.26	0.21
Sharma et al (1998)	GCA>SCA			
杨万林等, 2004	GCA<SCA			
植株生长势 Plant vigor				
Gopal, 1999	GCA			
Gopal 1998a	GCA>SCA(第一代) GCA<SCA(第二代)			
Kumar R. 2004	GCA<SCA			
Gopal&Minocha, 1998c	GCA>SCA(SCA×世代)			
杨万林等, 2004a	GCA>SCA			
薯形整齐度 Regularity of tuber shape				
Neele et al., 1991a	GCA>SCA			0.85
薯形 Shape of tuber				
Neele et al., 1991a	GCA>SCA			0.50
Gopal&Minocha, 1998c	GCA<SCA(SCA×世代)			
Gopal, 1998a	GCA<SCA(第一代) GCA>SCA(第二代)			
杨万林等, 2004b	GCA>SCA			
比重 Specific gravity				
Tai, 1976	GCA>SCA			
Killick, 1977	GCA 和 SCA			
Maries, 1989	GCA (>反交)		0.85	0.81
Neele et al., 1991	GCA>SCA			0.74
古锋和宋伯符, 1993	GCA>SCA(第二代)			
质地 Texture				
Killick, 1977		SCA		
块茎数 Tuber number				
Tai, 1976		SCA		
Killick, 1977	GCA 和 SCA			
Verlleux and Lauer, 1981	GCA			
Brown and Caligari, 1989	GCA			0.71



Maries,1989	GCA (>反交)	0.69	0.59
Neele et al., 1991	GCA>SCA		0.57
Gopal,1999	GCA		
Gopal,1998a	GCA<SCA(第一和二代)		
Kumar R. 2004	GCA<SCA		
Gopal&Minocha,1998c	GCA<SCA(SCA×世代)		
Sharma et al (1998)	GCA>SCA		
刘佩兰和姜润田,1989	GCA<SCA		
古锋和宋伯符, 1993	GCA<SCA(第一代)		
隋启君和姜兴亚,1992	GCA>SCA		
杨万林等, 2004b	GCA<SCA		
平均块茎重 Tuber weight (mean)			
Tai,1976	GCA(>GCA×年份)		
Killick,1977	GCA 和 SCA		
Brown and Caligari,1989	GCA 和 SCA(和 GCA×地点)		0.40
Maries,1989	GCA(>反交)	0.96	0.78
Gopal,1999	GCA		
Neele et al.,1991	GCA>SCA(>反交)		0.81
Gopal,1998a	GCA<SCA(第一和二代)		
Kumar R. 2004	GCA<SCA		
Gopal&Minocha,1998c	GCA<SCA(SCA×世代)		
Sharma et al (1998)	GCA<SCA		
刘佩兰和姜润田,1989	GCA=SCA		
古锋和宋伯符, 1993	GCA>SCA(第一代)		
隋启君和姜兴亚,1992	GCA>SCA		
杨万林等, 2004b	GCA>SCA		
小块茎率 Tubers<30mm by weight (%)			
Neele et al.,1991	GCA=SCA (>反交)		0.73
块茎产量 Tuber yield			
Plaisted et al., 1962	GCA<SCA (均与地点互作)		
Tai,1976	SCA		
Killick,1977	SCA		
Veilleux and Lauer,1981	GCA 和 SCA		
Brown and Caligari,1989	GCA(GCA×地点)		0.55
Maries,1989	GCA(=反交)	0.78	0.51
Neele et al.,1991	GCA=SCA(>反交)		0.14
Gopal,1999	GCA		
Gopal,1998a	GCA>SCA 第一代		
	GCA<SCA 第二代		
Kumar R. 2004	GCA<SCA		
Gopal&Minocha,1998c	GCA>SCA(SCA×世代)		
Sharma et al (1998)	GCA<SCA		
刘佩兰和姜润田,1989	GCA<SCA		
隋启君和姜兴亚,1992	GCA>SCA		
PLRV 抗性 PLRV resistance			
Mihovilovich et al(2000)	GCA		
黑痣病 Gangrene resistance			
Bradshaw et al(1996)	GCA>SCA		

### 1.4.2.3 炸片颜色的遗传分析

Accatino(1973)认为炸片颜色(chipping color)是高度遗传的,并从二倍体水平上用传统遗传学方法提出炸片颜色受两个主效基因控制。Ewing(1974)也认为炸片颜色是可以遗传的。Marquea(1986)提出还原糖含量的增加导致炸片颜色变深,而且还原糖和氨基酸两者同时参与了炸片颜色的形成,还原糖含量是炸片颜色变化的一个限制性因素。不同品种的还原糖含量不同,遗传决定了块茎中还原糖含量的多少,因此,对炸片颜色应进行还原糖含量的遗传改良研究。Douches(1994)利用 RFLP、RAPD 和同工酶标记对二倍体的 F1 群体(Haploids *S.tuberosum*×*S.chacoense*)×*S.phureja* 进行了研究,发现 1 个同工酶位点和 12 个 RAPD 标记与炸片颜色连锁,6 个 QTLs 决定炸片颜色,在 2 号和 4 号染色体上分别有 1 个,2 个在 5 号染色体上,1 个在 10 号染色体上。炸片颜色还受贮藏期间温度的影响,当低温贮藏时,还原糖含量增加,称之为低温糖化(cold sweetening),引起炸片颜色变深(Blenkinsop, 2002)。耐低温糖化由基因决定,是可以遗传的性状,许多研究者从不同的马铃薯育种材料中选育出能低温贮藏直接炸片的基因型(Brown, 1990; Mackey, 1990; Hanneman, 1994; Hamernik, 1998 和 Groza, 1999)。Thill(1994)根据经典遗传学理论,在二倍体水平上提出 3 个位点假说,这 3 个位点即能控制炸片颜色的逆转,也影响贮藏期间炸片颜色的变化。

## 1.5 马铃薯 QTL 定位的研究方法

数量性状表型上的连续变异是不同数量性状位点(quantitative trait loci, QTL)和环境的累积效应(Paterson, 1991)。经典的数量遗传学的研究内容包括:影响一个性状的最少位点数(Lande 1981);估计基因的平均效应(Mather and Jinks 1971)、多基因互作以及基因与环境互作的程度等。然而这些方法不能确定单个 QTL 的效应及位置。分子标记的研究为一度处于瓶颈的数量遗传研究注入了新的活力,并使传统育种技术发生了巨大变化。完整、饱和分子图谱的建立,可将多个数量基因剖分为离散的孟德尔因子,并借助于现代分子遗传学的方法对其进行遗传操作。随着分子生物学技术的发展,新型的分子标记不断被建立,各种研究方法也不断深入,使得对 QTL 进行精确定位、研究 QTL 与 QTL 之间的关系,并最终对 QTL 进行图位克隆已成为可能。

1988 年分子标记技术首次被应用于马铃薯遗传图谱构建,至今马铃薯的许多重要农艺性状的 QTL 已被鉴定出来,马铃薯的分子数量遗传研究已取得了前所未有的进展。

### 1.5.1 分子标记的类型及特点

遗传标记(Genetic markers)是一种可遗传的、特殊的、易于识别的表现形式,可分为形态标记(morphological markers)、细胞学标记(cytological markers)、生化(同工酶)标记(biochemical markers)和分子标记(molecular markers)等类型。基因组 DNA 的变异是分子标记遗传多态性形成的基础。分子标记按技术原理可分为基于 DNA 分子杂交的 RFLP,基于聚合酶链式反应(Polymerase chain reaction, PCR)的 RAPD、SSR、RGAs 和 STS,基于 PCR 和限制性酶切技术的 CAPS、COS 和 AFLP 等分子标记。目前,这些分子标记技术都已应用于马铃薯研究中。

### 1.5.2 马铃薯分子遗传图谱的构建

构建遗传图谱的遗传材料是分离群体,用于作图的分离群体又称为作图群体。作为作图群体选择合适的亲本和适当的杂交组合类型,是成功和高效作图的关键。对一般作物而言,作图群体分为临时性分离群体(F<sub>2</sub>、及衍生家系 F<sub>3</sub>、F<sub>4</sub> 及回交群体等)和永久性分离群体(重组近交系 RILs、双单倍体群体 DH、回交近交系 BILs 及近等基因系 NILs)。但对于马铃薯而言,一般材料都处于高度遗传杂合状态,杂交一代的每颗实生种子都是完全不同的基因型,F<sub>1</sub> 就相当于其他作物的 F<sub>2</sub>,很难构建真正意义上的 DH、重组近交系作图群体,所以目前用于分子连锁图谱构建的群体多为杂交一代群体。

鉴于遗传分析的需要,用于作图研究的群体一般为二倍体,但栽培种马铃薯都为同源四倍体。也有一些研究者创建了一些四倍体作图群体,构建了遗传图谱用于性状的 QTL 分析(Luo, 2001 和 2004; Hackett, 2003; Simko, 2004a,b&c)。

自 1988 年 Boinerbale 等构建了第一张马铃薯 RFLP 图谱至今,世界上已有至少几十张马铃薯分子连锁图谱被公开发表。2006 年荷兰瓦赫宁根大学发表的马铃薯“超密图谱”(UHO)含有 10365 个分子标记,是目前世界上密度最大的马铃薯分子连锁图谱,利用此图谱定位了许多重要的抗病性状基因。2001 年 Chen 等使用 69 个基因建立的第一个马铃薯功能图谱,为候选基因研究奠定了基础。多数遗传图谱都是为了定位控制重要性状的基因或 QTL 构建的,根据发表的文章将部分图谱的基本情况总结于表 1-4 中。

### 1.5.3 马铃薯 QTL 检测研究进展

目前最常用的 QTL 定位分析方法有四种:单一标记分析法(The single Marker Mapping)、区间作图法(The Interval Mapping)、复合区间作图法(The Composite Interval Mapping)、混合线性模型(The Mixed Linear Model)。在具体研究中,除了考虑用哪种分析方法外,还应充分考虑到影响作图精度的主要因素如标记区间大小、性状遗传率、群体大小和基因的效应值大小等。遗传作图和 QTL 定位常用的软件包括以下几种:JionMap/MapQTL, MapMaker / QTL, QTL Cartographer, MultiQTL, CRI-MAP Version 和用 SAS 软件编制的 ANOVA 程序等。在马铃薯中应用最多的是 JionMap/MapQTL 和其辅助软件 MapChart。

目前,已鉴定出马铃薯的产量、抗逆性、淀粉含量、糖含量、花青素含量及油炸颜色等一些农艺性状及加工品质性状的 QTL(Medina, 2002; Rouppe,1999; Van Eck,1994)。具体定位情况根据文献报道总结于表 1-5 中。

表 1-4 马铃薯遗传连锁图谱的构建

Table 1-4 Linkage maps of potato

群体大小 No. of Individual	作图群体(亲本) Population(parent)	标记类型 Type of Marker	标记数 No. of Marker	图谱长度 (cM) Map distance	连锁 群 LG	参考文献 Reference
65	<i>S.phureja</i> ×( <i>S.tuberosum</i> × <i>S.chacoense</i> )	RFLP and isozyme markers	134	1189	12	Bonierbale(1988)
155	N263	RFLP	多于 1400	684	12	Tanksley(1992)
157, 49	K31, LH	RFLP	288, 320	—	24	Schafer-Pregl(1998)
94	4X: Stirling×12601ab1	AFLP	397	990.9	20	Meyer(1998)
91	G87D2.4.1, I88.55.6.	RFLP,SSR,CAPS	330	—	12	Collins1(1999)
90-150,49	K31, LH	RFLP,CAPS,SCAR	85	功能图谱	12	Chen(2001)
138	PDH538×IVP48	AFLP,CAPS,SSR	384	1086	12	Bryan(2002)
146	H94A	RFLP,AFLP	433	—	12	Menendez(2002)
189	H94C	RFLP,AFLP	447	—	12	Menendez(2002)
117	Rosa H1×spg 88S.334.19	RFLP,AFLP	135, 85	594, 596	16, 12	Caromel(2003)
132	<i>S.phureja</i> × <i>S.stenotomum</i>	RFLP	112	855.2	12	Costanzo(2005)
136	SH83-92-488× RH89-039-16	AFLP,SSR,RFLP, CAPS,SCAR	10365	751,773	12	Hans van Os(2006)

### 1.5.3.1 与抗性相关的 QTL

马铃薯抗性包括抗病性、抗虫性、耐旱性、耐寒性、耐热性等，多为数量遗传，对抗性QTL的鉴定研究非常多。其中对晚疫病(*Phytophthora infestans*)抗性的研究是最多的，从 1994 年到 2005 年共有 10 多篇文献是报道晚疫病抗性QTL定位的，先后定位了近百个控制晚疫病抗性的QTL，并发现晚疫病的抗性成熟性呈正相关性，许多研究证明在不同群体都检测到了同时控制这两个性状的QTL；其次对孢囊线虫(*Globodera pallida*)的研究较多；还有一些学者克罗拉多甲虫(*Leptinotarsa decemlineata*)抗性的QTL定位也做了一定的研究(Hawthorne, 2001&2003)。病毒病抗性中只有卷叶病抗性是数量遗传的，Marczewski W做了许多研究工作，定位了多个QTL，其中主效的QTL能解释 60%的表型变异。从以上报道我们发现，与抗性相关的QTL广泛分布在 12 条染色体上，但多集中分布在第 5 和 11 染色体上(见表 1-5)，在这两个染色体上存在几个抗性基因簇，许多抗性相关的QTL集中的分布在这两条染色体上的几个区段。

表 1-5 马铃薯 QTL 定位研究  
Table1-5 Mapping of QTLs in potato

性状 Traits	群体 Population	QTL数目 No. of QTLs	标记类型 Type of marker	连锁群 LGs	贡献率 Var %	参考文献 References
块茎产量 Tuber yield	K31	15-26	RFLP	1,3,4,5,6,7, 8,9,10, 12	—	Schafer-Pregl(1998)
	LH	21	RFLP	1,3,4,5,6,7, 10,12	—	Schafer-Pregl(1998)
晚疫病抗性 Resistance to <i>Phytophthora</i> <i>infestans</i>	F <sub>1</sub>	11	RFLP	2,3,4,5,6,7, 9,11,12	—	Leonards-Schippers (1994)
	F <sub>1</sub> ,94	21	AFLP	1,3,4, 6, 8, 10,11	0.9-31.6	Meyer(1998)
	PD	2个主效	RFLP,CAP S,LM-PCR	3,7	—	Friederike Trognitz(2002)
	BC-E,BC-H	—	CAPS	11个染色体	7-34	Brouwer(2004)
	<i>S.phureja</i> × <i>S.stenotomum</i>	3	112RFLP	3,5,11	22,17,10	Costanzo(2005)
晚疫病抗性和熟性 Resistance to <i>Phytophthora</i> <i>infestans</i> & maturity	5个F <sub>1</sub>	18个, 3个主效	RFLP	3, 4, 5, 9, 11和12	8.3-20.7	Petra O.(1999)
	F <sub>1</sub>	—	AFLP,SSR	4,5	10.6-54.7	Bradshaw(2004)
	2个F <sub>1</sub>	11	PCR	—	—	Bormann(2004)
	6个F <sub>1</sub>	—	AFLP,CAP S,SSR	1,3,4,5,6,7, 10	8-42	Visker(2005)
孢囊线虫抗性 Resistance to <i>Globodera</i> <i>pallida</i>	PDH538× IVP48	2	AFLP,CAP S, SSR	5,9	24, 17.6	Bryan (2002)
	RosaH1× spg 88S.334.19	3	RFLP, AFLP	5,6,12	56,19,15	Caromel(2003)
	<i>S.sparsipilum</i>	2	—	5,11	76.6,12.7	Caromel(2005)
根结线虫抗性 Resistance to <i>Meloidogyne</i> spp.	BF15H1× 8S.329.15	1	—	12	94.5	Kouassi(2005)
卷叶病毒抗性 Resistance to PLRV	DW 91-1187	3	RAPD, ISSR 等	5,6,11	50-60	Marczewski (2002,2004)
淀粉含量 Starch content	K31	5-18	RFLP	1,3, 5, 6, 7, 8, 10,12	—	Schafer-Pregl(1998)
	LH	8-12	RFLP	1,3,4,7,10, 12	—	Schafer-Pregl(1998)
	H94A&H94C	18	RFLP,AFLP	3,7,8,9	小于 26	Menendez(2002)
ABA 含量 ABA content	回交群体	4	RFLP	2,4,7	4.8-10.9	Simko(1997)
薯形 Tuber shape	USW5337.3 ×77.2102.37	1	RFLP	10	75	Herman(1994)
炸片色泽 Chipping color	( <i>S. tuberosum</i> × <i>S. chacoense</i> ) × <i>S. phureja</i>	6	RFLP 、 RAPD 和 同工酶	2,4,5,10	—	Douches(1994)
休眠期 Dormancy	BCT,BCB	8	RFLP	2、3、4、5 和 8	小于 31	Van den Berg(1996)

### 1.5.3.2 控制块茎性状的 QTL

由于四倍体在遗传变异上的复杂性，一般都在二倍体水平进行马铃薯的 QTL 定位研究，除了与抗性相关的研究以外，多数研究都与块茎性状有关。1998 年 Schafer-Pregl R 等利用两个双单倍体的 F1 群体，定位了几十个控制产量和块茎淀粉的 QTL；1994 年 Douches 等利用 RFLP、RAPD 和同工酶标记对二倍体的 F1 群体(Haploids *S.tuberosum*×*S.chacoense*) ×*S.phureja* 进行研究，检测到 6 个决定炸片颜色的 QTLs，分布在 2、4、5 和 10 号染色体上；同年 Herman J van Eck 等在第 10 号染色体检测到了一个能解释 75%的遗传变异的控制块茎形状的主效 QTL，1997 年 Simko I 等利用一个回交群体定位了 6 个与 ABA 含量相关的 QTL，但都为微效的 QTL；早在 1994 和 1996 年，一些研究者在并没有发现块茎休眠与晚疫病抗性相关的情况下，就已经对薯块的休眠进行了 QTL 分析，检测到了多个 QTL 为点，但多为微效位点，最多解释表型变异的 31%(Van den Berg, 1996)。

## 1.6 本研究的目的和意义

尽管生物技术在作物遗传改良中的作用越来越大，但常规育种仍然是马铃薯品种改良中最重要和最常用的方法。常规杂交育种最重要的是优良亲本的选配，配合力分析和遗传参数分析为亲本选配提供重要的理论依据。我国马铃薯育种虽然已经在多方面取得重大成就，但还存在品种资源的遗传背景狭窄、二倍体资源未能有效的利用于育种中，对遗传育种理论研究尤其是重要性状的遗传分析不重视等问题。由于缺乏系统的性状遗传和亲本资源研究及其配合力测试等，育种组合的配制大多根据经验盲目进行，一些重要性状的分子标记辅助选择体系尚未有效的应用于育种当中。后代选择主要是以表型选择为主，极易受到环境条件和人为因素如经验的干扰，导致选择准确率低，育种效率不高，尤其难以育成突破性的加工品种。因而加强遗传研究，尤其是基因连锁图的建立以及改良选择技术是当今马铃薯育种亟待解决的问题。

我国不多的遗传研究由于缺乏研究材料也仅限于四倍体水平，局限于 ANOVA 方法的亲本主要性状的 GCA 和 SCA 分析，无法应用基于二倍体种子作物的数量遗传研究方法对四倍体马铃薯进行进一步的性状遗传方差的分解，研究加性、显性及其环境互作对性状的作用。本试验通过以双列杂交设计的 6 个二倍体群体为材料，应用 ANOVA 方法进行加工品质和主要农艺性状的配合力分析，应用 Minque(1)方法、根据加性-显性与合作的遗传模型直接进行重要性状的遗传效应及其与环境互作的分析，为马铃薯育种亲本选择并对后代进行预测提供理论依据，并为进一步的遗传研究和改良提供基础，对于提高育种效率和马铃薯育种的理论水平具有重要意义。

通过对 02018 群体 125 份基因型块茎进行收获后炸片颜色评价和耐低温加工选择，旨在得到优良炸片性状遗传改良材料，为优良炸片品种的选育奠定基础。同时，以具有许多农艺性状及加工品质性状差异显著的二倍体马铃薯亲本 08675-21 与 09901-01 杂交获得的 02018 分离群体为材料，利用 AFLP 和 SSR 技术构建马铃薯分子连锁图谱，并对炸片颜色性状进行 QTL 分析，为马铃薯常规育种结合分子标记辅助选择育种提供理论依据。

## 第二章 二倍体马铃薯加工品质及重要农艺性状数量遗传学分析

### 2.1 引言

炸片颜色、干物质含量和产量性状是马铃薯加工品种改良中非常重要的性状。而这些性状均为多基因控制的数量性状,受环境与遗传的共同作用,存在着基因型与环境的互作,其中遗传因素起着主导的作用(Pereira et al,1993; Neele et al,1989; Hughes&Fuller,1984; Stevenson et al,1964, Tai,1976),炸片颜色的遗传稳定性受遗传互作的影响(Loiselle et al 1990)。为了提高马铃薯重要性状的改良效率,许多研究者通过不同的遗传设计和方差分析统计模型对马铃薯的产量重要因子块茎数、块茎重和主茎数,品质因子干物质含量和比重、块茎外观和薯形、重要病虫害的抗性等进行了一般配合力和特殊配合力研究,认为双亲一般配合力平均值高的杂交组合群体表现优于双亲一般配合力都低的组合(Mendoza, 1985; Neele 等, 1991),并据此估算了加性和非加性作用、遗传相关系数。但由于 ANOVA 分析方法上的局限性,不能在估算配合力效应的同时应用相同模型估算遗传效应,且大多数研究在遗传及其复杂的四倍体水平上应用基于二倍体作物上研发的遗传分析方法,导致结果误差大、真实性差。

马铃薯二倍体野生种和原始栽培种是拓宽现有遗传资源背景和培育加工专用型品种的重要种质资源,对经多年改良的二倍体亲本的农艺性状和重要的加工品质性状进行系统全面的和研究,具有重要的理论和实践意义。为了进一步深入探讨马铃薯加工品质和农艺性状的遗传表现,有必要在遗传相对简单和符合遗传分析模式的二倍体水平上,采用比 ANOVA 法为基础更合适的遗传分析统计模型,将数量性状表型的总效应、总方差分解为属于基因型的、环境的、加性的、显性的等分量,并在此基础上估计遗传率、遗传相关等参数,使一个数量性状的表型遗传特征得到较全面的描述,为育种提供更好的遗传理论依据,但目前国内外尚未见这方面的报道。

本研究以二倍体马铃薯双列杂交后代加工性状和重要农艺性状 2 年的数据应用 Griffing(基于 ANOVA 方法)分析方法进行了亲本的 GCA、SCA 效应值估算和遗传参数的估算,应用 Minque(1)方法,根据加性-显性-环境的遗传模型直接进行重要性状的遗传效应及其与环境互作的分析,估算各项遗传效应及其与环境的互作方差分量、遗传率和成对性状间各项遗传效应的遗传相关,为利用优良马铃薯亲本提供理论依据。

### 2.2 材料与方法

#### 2.2.1 供试材料

本试验所采用的亲本是具有野生种血缘的二倍体马铃薯,共 4 个亲本(高度杂合的无性系),按照 Griffing 方法 4 组配成 6 个杂交组合(杂交设计见表 2-1),F1 代即为分离群体。二倍体组合杂交实生种子由加拿大农业食品部在福瑞德克通(Fredericton)的马铃薯研究中心 Henry DeJone 博士提供。这些二倍体亲本均为马铃薯普通栽培种(*S. tuberosum*)品种的双单倍体(Haploid)或双单倍体和二倍体原始栽培种或野生种的杂种并经多年改良的优异材料。各亲本具体的血缘和特性描述如

下:

CH72.03: 是该马铃薯研究中心选育的四倍体品系 F51013 经孤雌生殖诱导后产生的双单倍体, 含有火玛(Houma)、Charles Downing、卡它丁(Katahdin)、Earlaine、Irish Cobbler 等品种的血缘。被认为是最好的双单倍体之一, 块茎大, 芽眼浅, 开花繁茂, 雄性不育, 炸片颜色深, 油炸加工品质差, 易感疮痂病。

11379-03: 是二倍体原始栽培种 *S. phureja* 的多个选系与多个四倍体普通栽培品种经孤雌生殖诱导产生的双单倍体的杂种经多年多代选育而成, 含有的血缘及其复杂。11379-03 中晚熟、薯形长圆、低还原糖含量、薯皮和薯肉白色。优良的油炸加工品种选育二倍体亲本。

08675-21: 是多个普通四倍体品种经孤雌生殖产生的双单倍体分别与二倍体原始栽培种 *S. goniocalyx* 和 *S. phureja* 杂交后经多次多年杂交选育而成, 还含有四倍体马铃薯普通栽培品种 Chippewa、Katahdin、President 和 Merrimack 等的血缘。是综合性状优异的油炸加工用二倍体亲本材料, 并且高产和抗疮痂病。

10875-04: 为二倍体马铃薯原始栽培种(*S. phureja*)和多个普通栽培品种的双单倍体的杂种后代, 经多年多次杂交改良选育而成的二倍体亲本材料。块茎圆形, 薯皮和薯肉白色, 高产, 炸片品质优, 中抗疮痂病。

表 2-1 马铃薯二倍体杂交设计

Table2-1 Mating design of Diallel Cross

父本(♂) 母本(♀)	11379-03	08675-21	10875-04
CH72.03	02003	02004	02002
11379-03		02023	02025
08675-21			02016

## 2.2.2 方法

### 2.2.2.1 试验地点

河北省张北县地处冀西北坝上高原, 系内蒙古高原南缘, 海拔高度 1450 米左右, 气候冷凉, 昼夜温差大, 日照时间长, 无霜期 100 天左右,  $\geq 10^{\circ}\text{C}$  有效积温  $2300^{\circ}\text{C}$  左右, 马铃薯从播种到收获(5 月~9 月份)期间月平均最高气温在  $24.8\sim 29.8^{\circ}\text{C}$  之间, 最低气温  $-4.6\sim 7.5^{\circ}\text{C}$ , 月平均气温  $11.1\sim 18.4^{\circ}\text{C}$  之间, 7 月份气温最高。正常年份年降水量 380mm 左右, 分布不均匀, 一般为 5~6 月份干旱、降水量分别在 28.6 和 65mm, 7~8 月份为雨季、降水量为 100mm 左右。当地在 2003 年和 2004 年 5~8 月马铃薯生长期均遭受严重干旱。

### 2.2.2.2 家系的获得

实生种子催芽: 试验用组合杂种实生种子(TS)于 2002 年 9 月 2 日按组合分别在垫有滤纸培养皿中浸泡 24 小时, 用蒸馏水清洗后盖紧培养皿盖以保持湿度, 置于  $22\sim 24^{\circ}\text{C}$  温度下催芽。每日早晨用蒸馏水清洗种子, 直至 50%左右的种子发芽。



播种育苗、移栽和管理：大约 50% 的种子发芽后于 2002 年 9 月 9 日在中国农业科学院蔬菜花卉研究所的马铃薯育种温室中，用蛭石掺拌种子均匀后撒播到事先准备好浇足水的育苗盘中，基质为蛭石和草炭(1:1)的营养土，播后覆盖塑料薄膜以保温保湿，直到出苗，在此过程中要严防混杂和温度太高烤苗。10 月 9 日将所有实生苗移栽至南口日光温室中，每个营养钵中移栽一棵苗，由于马铃薯无性繁殖作物的高度异质性，杂种一代即为分离世代，因此每棵苗为一个基因型。生长期间要精细管理，尤其加强温度和水分的管理，及时浇水、拔草、防虫防病。

收获：2003 年 1 月 7 日按组合收获实生小薯。从每个组合的每个实生苗中收获一个块茎组成实生薯后代家系(tuber family, 1 个块茎即为 1 个基因型)，供 2003 年田间试验。

### 2.2.2.3 田间试验设计

每个杂交组合的实生薯家系(tuber family)后代中随机选取 90 块(即 90 个基因型)，于 2003 年种植在河北张家口市张北县。田间完全随机区组排列，3 次重复，每个小区 30 株。收获全部单株，从每个重复每个组合的每个单株中各取 1 个中等大小的块茎组成 1 套家系，每个重复每组合共取 2 套家系，其中 1 套供比重、干物质含量和炸片颜色的测定，另 1 套留作 2004 年试验(保留与 2003 年相同的基因型)。2004 年田间试验设计与 2003 年相同。

2003 年试验地的前茬作物为燕麦，试验于 5 月 21 日播种，9 月 18 日收获。株行距分别为 30cm 和 75cm，施用农家肥和复合肥为基肥。生长期由于干旱灌溉 2 次。

2004 年试验地前茬作物为马铃薯，试验于 5 月 18 日播种，9 月 12 日收获。株行距分别为 30cm 和 75cm，以农家肥和复合肥为基肥。不曾灌溉。

### 2.2.2.4 调查记载项目与标准

2003 年和 2004 年分别调查记载以下重要的加工品质和产量性状。

**单株块茎重：**单株所产生块茎的质量，收获时测量各重复组合小区内每个基因型的块茎质量，计算组合小区平均数。以 g 为单位。

**单株结薯数：**单株所产生块茎的个数，收获时测量各重复组合小区内每个基因型产生的块茎数目，计算组合小区平均数。以个为单位。

**单个块茎重：**组合内平均块茎大小。收获后各重复组合小区内每个基因型的单株块茎重除以单株结薯数，计算组合小区平均数。以 g 为单位。

**比重：**采用水比重法测定组合家系块茎的平均比重。称重每个家系的全部块茎质量。  
块茎比重=块茎在空气中的质量/(块茎在空气中的质量-块茎在水中的质量)

**干物质含量的测算：**德国的美尔凯尔 19 世纪末发现块茎比重与干物质含量之间存在一定的相关性，且淀粉含量与干物质之间的差是比较固定的常数 5.75。并在这个基础上制定了 Mepke 表(见附录 1)，因此测出块茎的比重就可以从表中查出干物质含量。

**炸片颜色：**块茎的选取与切片：从每个家系的每个单株各选取 1 个直径大于 3cm 无虫害、无裂纹、无绿皮和薯肉的块茎，清洗、去皮后采用美国生产的 NEMCON55200AN 型切片机切成厚度为 1mm 左右薯片 3 片，用清水漂洗去除切片表面上的淀粉、糖及其它物质，并用干毛巾吸干切片表面的积水。

油炸及颜色的分级：在 Toastmaster 型油炸锅中放入适量的食用植物调和油，油温控制在 170℃

左右,然后将薯片置于铁篮中,入油炸 3~5min 至薯片表面没有明显的气泡后取出沥去油份。待冷却后,根据美国休闲食品协会提供的马铃薯炸片颜色参考标准,将炸片颜色值划分成 10 个级别(1~10),炸片颜色为 1 时,表示炸片颜色最好(The lightest color),炸片颜色值为 10 表示颜色最差(The darkest color),炸片颜色的各级标准见图 2-1。读取每个基因型的炸片颜色级别,应用加权平均发计算组合平均值,公式为:组合平均值= $\Sigma(\text{颜色级别} \times \text{出现次数}) / \Sigma(\text{出现次数})$ 。

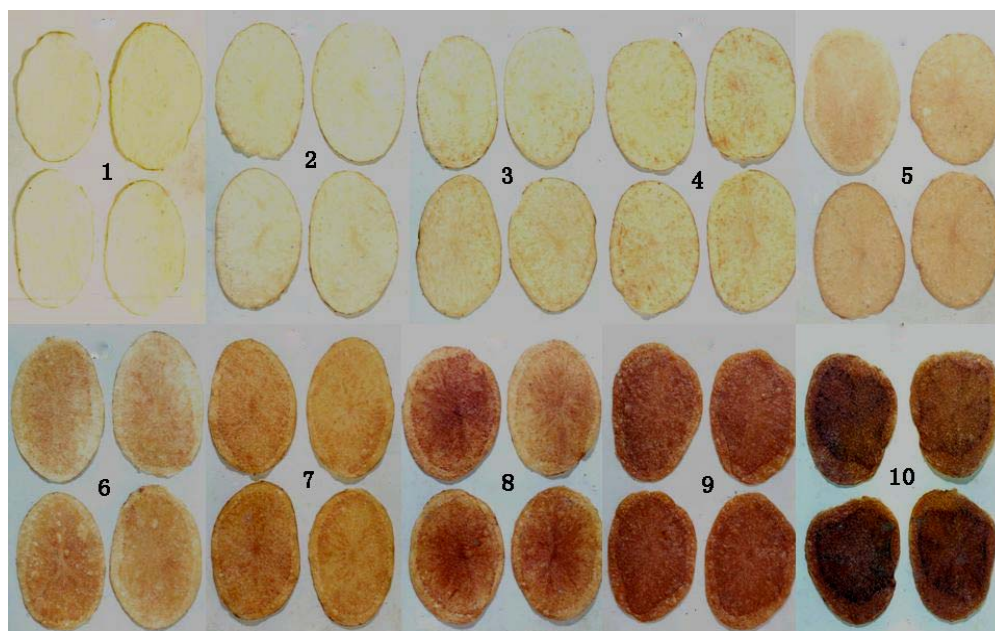


图 2-1 美国休闲食品协会炸片颜色评分标准

Fig2-1 The chipping color standard from American Snack Food Association

## 2.2.2.5 分析方法

### 2.2.2.5.1 配合力效应分析

配合力分析常用的方法一般有完全双列杂交、不完全双列杂交和部分双列杂交等方法。完全双列即 Griffing 法是指一组亲本间所能进行的全部杂交组合,有 4 种设计方法,本研究应用的是 Griffing 方法 4,即试验材料仅包括一套正交 F1 组合。配合力分析基于随机区组方差分析的基础上,进行亲本间配合力方差分析和显著性测验,应用固定模型估算亲本的 GCA 效应和 SCA 效应值,但需要应用随机模型利用方差期望值根据亲本材料的遗传组成推导出遗传方差分量的估算公式,由于马铃薯亲本难以纯合,遗传方差的估算只能借用其他作物的方法,存在较大的偏差。

本研究中用 2003 年和 2004 年的数据进行联合方差分析,分别按年度进行配合力方差分析,配合力分析应用 Griffing 方法 4(Griffing, 1956)。应用的数学模型为:

$y(\text{表型值}) = \mu(\text{均值}) + g_i(\text{母本一般配合力效应值}) + g_j(\text{父本一般配合力效应值}) + s_{ij}(\text{特殊配合力效应值}) + e_{ij}(\text{误差值})$ 。

一般配合力效应:  $g_i = (px_j - 2X_{..}) / (p(p-2))$ ; 特殊配合力效应:  $s_{ij} = X_{ij} - (X_i + X_j) / (p-2) + X_{..} / ((n-1)(n-2))$

一般配合力效应方差  $\text{Var}(gca) = ((p-1) / p(p-2)) \sigma^2$

特殊配合力效应方差  $\text{Var}(sca) = ((p-3) / (p-1)) \sigma^2$

使用浙江大学开发的 DPS 数据处理系统软件 6.5 版(唐启义等, 2002)进行数据分析。

### 2.2.2.5.2 遗传参数、遗传效应、基因型与环境互作效应分析

2003 年和 2004 年的数据应用加性-显性-环境互作的遗传模型, 采用 MINQUE(I)法(Rao, 1971; 朱军, 1992) 估算各项遗传效应及其与环境的互作方差分量、各项方差分量占表现型方差的比率、遗传率和成对性状间各项遗传效应及与环境互作的遗传相关系数, 各估算值的标准误用 Jackknife 的方法(朱军等, 1993)对年份内试验区组抽样而估算, 然后检验各遗传参数的显著性。

应用的数学模型:

$y(\text{表型值}) = \mu(\text{均值}) + E(\text{环境}) + A(\text{加性}) + D(\text{显性}) + AE(\text{加性-环境互作}) + DE(\text{显性-环境互作}) + B(\text{区组}) + e(\text{误差})$ 。

方差和协方差(朱军, 1993b)分解为:

$$V_P = V_A + V_D + V_{AE} + V_{DE} + V_e, \quad C_P = C_A + C_D + C_{AE} + C_{DE} + C_e$$

遗传相关系数分解为:

$$r_A = C_A / \sqrt{V_A(1)V_A(2)}, \quad r_D = C_D / \sqrt{V_D(1)V_D(2)}, \\ r_{AE} = C_{AE} / \sqrt{V_{AE}(1)V_{AE}(2)}, \quad r_{DE} = C_{DE} / \sqrt{V_{DE}(1)V_{DE}(2)}$$

遗传率分解为:

$$h^2 = \text{普通狭义遗传率}(h_N^2) + \text{互作狭义遗传率}(h_{NE}^2) = V_A / V_P + V_{AE} / V_P$$

$$H^2 = \text{普通广义遗传率}(h_B^2) + \text{互作广义遗传率}(h_{BE}^2) = (V_A + V_D) / V_P + (V_{AE} + V_{DE}) / V_P$$

应用于数据分析的软件是浙江大学朱军教授研发的 QGA Station 数量遗传分析软件(朱军, 1997), 并由徐海明副教授帮助软件运行进行数据分析。

## 2.3 结果与分析

### 2.3.1 配合力效应分析

至今为止, 还没有为马铃薯等多倍体无性繁殖作物专门设计的分析软件, 本研究以马铃薯二倍体为试验材料, 应用二倍体自花授粉作物经典的数量性状分析进行了性状方差分析和配合力方差分析, 应用固定模型估算了一般配合力和特殊配合力效应值, 应用随机模型的期望值估算了配合力效应方差、性状的加性、显性和遗传率等遗传参数。

#### 2.3.1.1 性状的方差分析

2003 年和 2004 年组合后代产量和加工重要性状平均值列于表 2-2。数据显示, 受环境影响, 2004 年各性状的表现普遍比 2003 年差。块茎比重降低, 炸片颜色值增高, 单株块茎重和单个块茎重下降, 单株结薯数增多, 单株块茎重的差异最小。

2003 年和 2004 年各组合的比重平均值分别在 1.0739~1.0833 和 1.0638~1.0755 之间; 2004 年的各组合的炸片颜色平均值除了组合 CH72.03×08675-21 比 2003 年降低以外, 其他组合均有所增高, 其中组合 11379-03×08675-21 在 2003 年和 2004 年分别为 4.16 和 5.19, 炸片颜色平均值最低, 2003 年炸片颜色值最高的组合 CH72.03×11379-03 为 6.67, 2004 年最高的组合 08675-21×10875-04 从 2003 年的 4.55 增加到 6.93; 组合 CH72.03×11379-03 的单株块茎重平均值最高, 2003 年和 2004 年分别达 523.14g 和 475.95g, 组合 08675-21×10875-04 的组合单株块茎重

平均值最低, 2003 年和 2004 年分别为 228.17g 和 160.07g; 单株结薯数的组合平均值 2003 年变化范围为 4.86~7.79 个, 2004 年的变化幅度为 6.99~12.99 个; 单个块茎重的组合平均值变化范围从 2003 年的 41.44~67.86g 下降到 2004 年的 21.21~43.88g。由表 2-2 可见, 组合 CH72.03×11379-03 具有较高的干物质含量, 最深的炸片颜色, 最高的单株块茎重和单个块茎重, 较多的单株结薯数; 组合 11379-03×08675-21 的比重受年份影响大、炸片颜色最浅, 单株块茎重第二; 组合 08675-21×10875-04 的炸片颜色年份间变化大。

表 2-2 马铃薯二倍体后代产量和加工性状的平均表型值

Table 2-2 Phenotypic means of traits for diploid progenies in two years

组 合 Cross	性 状 Trait	比 重 Specific gravity		干物质含量 (%) Dry matter		炸片颜色 Chipping color		单株块茎重 (g) Tuber yield		单株结薯数 Tuber set		单个块茎重 (g) Tuber size	
		2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004
CH72.03×11379-03		1.0826	1.0739	20.24	18.35	6.67	6.72	523.14	475.95	7.79	10.95	67.86	43.88
CH72.03×08675-21		1.0805	1.0755	19.81	18.68	5.82	5.45	246.13	251.93	5.70	8.80	43.59	28.61
CH72.03×10875-04		1.0782	1.0663	19.31	16.71	5.71	6.63	275.45	203.12	4.86	6.99	57.33	29.91
11379-03×08675-21		1.0833	1.0694	20.33	17.46	4.16	5.19	304.07	280.76	7.44	12.99	41.44	21.61
11379-03×10875-04		1.0739	1.0647	18.37	16.39	5.05	5.56	253.73	216.06	5.89	7.24	43.35	29.75
08675-21×10875-04		1.0815	1.0638	19.90	16.16	4.55	6.93	228.17	160.07	5.85	7.55	41.91	21.21

2003 年和 2004 年组合后代各性状的年度方差分析结果列于表 2-4。结果表明: 2003 年各组合后代间的干物质含量无显著性差异, 单个块茎重和单株结薯数组组合间在 0.05 水平上呈显著差异, 而单株块茎重和炸片颜色组合间在 0.01 水平上呈极显著差异。说明除干物质含量外, 其他 4 个性状确实在组合间存在遗传上的差异。2004 年干物质含量和炸片颜色在各组合后代间无显著性差异, 单株结薯数各组合间在 0.05 水平上呈显著差异, 单株块茎重和单个块茎重组组合间在 0.01 水平上呈极显著差异。说明干物质含量和炸片颜色外, 其他 3 个性状确实在组合间存在遗传上的差异。

二倍体组合后代性状两年的联合方差分析结果列于表 2-3。结果显示各组合后代干物质含量在组合间呈显著性差异、组合×年份无显著性差异, 在年份间存在极显著差异, 而在表 2-4 的 2003 年和 2004 年分年度方差分析结果中, 干物质含量在各组合间均无显著性差异, 说明联合方差分析中干物质含量试验材料间的差异主要是年份间差异引起的; 炸片颜色、单株块茎重、单株结薯数和单个块茎重在组合间均存在极显著差异, 联合方差分析结果与 2003 年和 2004 年的分年度方差分析结果相符, 说明试验组合间确实存在遗传上的差异, 组合×年份交互均无显著性差异, 而年份间除了单株结薯数差异不显著外, 其他均存在极显著差异。

表 2-3 二倍体组合联合方差分析表  
Table 2-3 Combined-ANOVA for harvested results of diploid populations in two years

变异来源	自由度	均方 Mean square					
		单株结薯数	单株块茎重	单个块茎重	炸片颜色	比重	干物质含量
Source	DF	tuber set	Tuber yield	Tuber size	Chipping Color	Specific gravity	Dry matter
年份 Year	1	73.525**	1447.778	2734.385**	3.167**	0.001**	46.083**
年份内区组间 Rep/year	4	1.231	3248.611	144.674	0.391	0.00004	1.737
组合间 Cross/year	5	18.250**	72864.644**	444.208*	3.004**	0.0001*	4.115*
组合×年份 Cross×year	5	3.471	1214.676	81.581	0.333	0.00002	0.798
机误 Error	20	3.339	4022.867	121.635	0.352	0.00004	1.646
CV%		23.87	23.41	29.12	10.55	0.56	6.96

\*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著。  
\*\*and\* indicate significant at the 0.01and 0.05 levels, respectively.

2.3.1.2 配合力方差分析

由于应用 Griffing 的方法分析环境效应有困难，且各性状组合×年份的互作方差无显著性差异，因此将分别应用 2003 年和 2004 年的数据对二倍体马铃薯组合后代的干物质含量、炸片颜色、单株块茎重、单株结薯数和单个块茎重等性状进行配合力方差分析。由于干物质含量在 2003 年和 2004 年组合间均不存在遗传上的显著性差异，均不作 2003 年和 2004 年的配合力方差分析，炸片颜色在 2004 年的方差分析中显示不存在遗传上的显著性差异，不作 2004 年的配合力方差分析。组合后代的炸片颜色、单株块茎重、单株结薯数和单个块茎重等性状的一般配合力和特殊配合力方差分析结果列于表 2-4。

表 2-4 2003 年和 2004 年二倍体马铃薯重要性状配合力方差分析  
Table2-4 Variance analysis of combining ability for harvesting results. Data from Zhangbei, 2003 and 2004

变异来源	自由度	均方/Mean square										期望值	
		单株块茎重		单株结薯数		单个块茎重		炸片颜色		干物质含量		固定模型	随机模型
		Tuber yield		Tuber set		Tuber size		Chipping color		Dry matter		Fixed model	Random model
		2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004		
区组/Block	2	171.282	1100.115	1.994	0.268	154.447	16.377	0.398	1.510	0.476	2.750	—	—
组合/Progeny	5	36273.593**	37292.040**	3.785*	17.384*	355.979*	202.955**	2.541**	1.737	1.589	3.299	—	—
误差/Error	10	1832.677	2174.037	1.010	1.024	80.918	36.046	0.145	1.172	0.691	1.821	—	—
一般配合力	3	43941.987**	53548.330**	5.227*	25.026**	462.977**	292.222**	3.748**	—	—	—	$\sigma^2+(2/3)\Sigma g_i^2$	$\sigma^2+\sigma_s^2+2\sigma_g^2$
特殊配合力	2	16514.001**	8605.071*	1.081	3.948*	130.321	46.037	0.488*	—	—	—	$\sigma^2+(1/2\Sigma\Sigma s_{ij}^2)$	$\sigma^2+\sigma_s^2$
误 差	10	610.892	724.679	0.337	0.341	26.973	12.015	0.048	—	—	—	$\sigma^2$	$\sigma^2$

\*：在 0.05 水平上差异显著；\*\*：在 0.01 水平上差异显著。

\*\* and \* indicate significant at the 0.01 and 0.05 levels, respectively.

2003 年分析结果表明:单株块茎重、单个块茎重和炸片颜色的一般配合力效应间在 0.01 水平上呈极显著差异,而单株结薯数的一般配合力效应间呈显著差异;单株块茎重的特殊配合力在不同的组合间存在极显著差异,炸片颜色的特殊配合力在不同的组合间呈显著差异,可以认为这些配合力效应间存在真实的差异。而单株结薯数和单个块茎重在不同的组合间无显著型差异。

2004 年分析结果表明:单株块茎重、单株结薯数和单个块茎重一般配合力效应间在 0.01 水平上呈极显著差异;单株块茎重和单株结薯数的特殊配合力不同的组合间在 0.05 水平上存在显著差异,单个块茎重在不同的组合间无显著型差异。

据遗传学理论,一般配合力(GCA)是对亲本基因型加性效应的度量,受外界环境条件影响较小,一般能够稳定地遗传给后代,特殊配合力(SCA)主要反映非加性基因效应(马育华,1982)。从表 2-4 可见,在本试验中,单株块茎重、单株结薯数和炸片颜色的遗传受加性基因效应和非加性基因效应的共同作用,单株块茎重在 2003 年和 2004 年的配合力方差分析中 GCA 和 SCA 的方差分析均显示显著性差异,说明非加性作用对单株块茎重很重要,而单个块茎重主要受加性基因效应的作用。

### 2.3.1.3 亲本配合力效应分析

应用固定模型进行亲本的一般配合力和特殊配合力效应估算。

#### 2.3.1.3.1 一般配合力(GCA)效应值分析

单株块茎重、单株结薯数、单个块茎重和炸片颜色等各亲本的一般配合力效应值列于表 2-5, 2003 年和 2004 年的结果尽管各亲本各性状的 GCA 效应估算值有所不同,但有一致的结果:

单株块茎重:亲本 11379-03 和 CH72.03 有较高的正向一般配合力效应值:11379-03 两年的 GCA 效应值分别为 82.797g 和 89.414g, CH72.03 分别为 64.688g 和 68.527g,与其他亲本的 GCA 效应值差异极显著,说明 11379-03 和 CH72.03 的后代产量性状普遍较好。亲本 10875-04 的 GCA 效应值最低,两年分别为-78.997g 和-107.348g, 08675-21 次之,2003 年和 2004 年分别为-68.488g 和 107.348g。

单株结薯数:亲本 11379-03 和 08675-21 有较高的一般配合力效应值:11379-03 两年的 GCA 效应值分别为 1.177 和 1.961,与其他亲本的 GCA 效应值差异极显著;亲本 08675-21 两年的 GCA 效应值分别为 0.113 和 1.043,其中 2004 年与其他亲本的 GCA 效应值差异达极显著差异;说明 11379-03 和 08675-21 后代的单株结薯数较多。亲本 10875-04 的 GCA 效应值最低,2003 年和 2004 年的 GCA 效应值分别为-1.083 和-2.741;同时 CH72.03 两年的效应值分别为-0.207 和-0.263。

单个块茎重:亲本 CH72.03 和 11379-03 有较高的一般配合力效应值:CH72.03 在 2003 年和 2004 年 GCA 效应值分别为 10.521 和 7.457,与其他亲本的 GCA 效应值均达极显著差异;亲本 11379-03 两年的 GCA 效应值分别为 2.454 和 3.882,与其他亲本的 GCA 效应值呈显著性差异;说明 CH72.03 和 11379-03 的后代的块茎普遍较大。亲本 08675-21 的 GCA 效应值最低,两年分别为-10.399 和-8.031, 10875-04 次之,两年的 GCA 值分别为-2.576 和-3.307。

炸片颜色:由于 2004 年方差分析结果显示炸片颜色在各组合间无显著性差异,因此只有 2003 年的配合力分析结果。亲本 CH72.03 有较高的正向一般配合力效应值,为 1.111,与其他亲本的 GCA 效应值呈极显著差异,说明 CH72.03 后代的炸片颜色值较高,不宜作炸片品质改良的亲本。其它亲本具有负向 GCA 效应值,其中 08675-21 的效应值为-0.724,为所有亲本中最低,与 CH72.03



和 11379-03 有极显著差异；10875-04 次之，为-0.336，11379-03 为-0.051。

表 2-5 各亲本的一般配合力效应值估算  
Table2-5 Estimates of general combining ability for parents

亲本 Parent	性状 Traits	单株块茎重 Tuber yield(g)		单株结薯数 Tuber set		单个块茎重 Tuber size (g)		炸片颜色 Chipping color	
		2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004
CH72.03		64.688**	68.527**	-0.207	-0.263	10.521**	7.457**	1.111**	—
11379-03		82.797**	89.414**	1.177**	1.961**	2.454*	3.882*	-0.051*	—
08675-21		-68.488	-50.594	0.113	1.043**	-10.399	-8.031	-0.724	—
10875-04		-78.997	-107.348	-1.083	-2.741	-2.576	-3.307	-0.336	—

\*: 在 0.05 水平上差异显著；\*\*: 在 0.01 水平上差异显著。  
\*\*and \* indicate significant at the 0.01and 0.05 levels, respectively.

### 2.3.1.3.2 特殊配合力(SCA)效应值分析

组合的优劣在于其特殊配合力的高低，而特殊配合力与一般配合力之间没有明显的对应关系，一般配合力高的双亲，其组合的特殊配合力不一定就高，因此分析特殊配合力效应在选择育种中至关重要。由于单个块茎重的 SCA 方差在 2003 年和 2004 年的试验中不存在组合间的显著性差异，在 2003 年的试验中单株结薯数的 SCA 方差在组合间不存在显著性差异，因此，将分别就 2003 年和 2004 年的试验中 SCA 方差在组合间存在显著性差异的性状进行 SCA 效应值的计算(表 2-6)。结果表明：在 2003 年和 2004 年的试验中，组合 CH72.03×11379-03、08675-21×10875-04 单株块茎重的 SCA 效应值最高为 70.539 和 53.36，在 2003 年的试验中，组合 CH72.03×10875-04 和 11379-03×08675-21 炸片颜色的 SCA 效应值为-0.391，在 2004 年的试验中，CH72.03×10875-04 和 11379-03×08675-21 单株结薯数的 SCA 效应值最高为 0.902。将求得 SCA 效应值与相应的组合均值对比发现两者之间并无相关性，结果仅供参考。

表 2-6 组合的特殊配合力效应值估算  
Table2-6 Estimates of specific combining ability effect for parents

组合 Cross	性状 trait	单株块茎重 Tuber yield		单株结薯数 Tuber set		炸片颜色 Chipping color	
		2003		2004		2003	
		SCA	均值 Mean	SCA	均值 Mean	SCA	均值 Mean
CH72.03×11379-03		70.539	523.14	53.36	475.95	0.163	10.95
CH72.03×08675-21		-55.186	246.13	-30.655	251.93	-1.065	8.80
CH72.03×10875-04		-15.354	275.45	-22.705	203.12	0.902	6.99
11379-03×08675-21		-15.354	304.07	22.705	280.76	0.902	12.99
11379-03×10875-04		-55.186	253.73	-30.655	216.06	-1.065	7.24
08675-21×10875-04		70.539	228.17	53.36	160.07	0.163	7.55

### 2.3.1.4 配合力效应方差及其他遗传参数分析

应用随机模型配合力方差期望值公式(表 2-4)估算出配合力的效应方差以及加性、显性、遗



传方差和遗传率等遗传参数值列于表 2-7。结果表明：

单株块茎重：GCA 和 SCA 效应方差相近，一般配合力和特殊配合力同等重要，受加性方差和显性方差共同作用，2003 年试验结果显性作用大于加性作用，而 2004 年试验结果显示显性作用小于加性作用。2003 年和 2004 年试验遗传决定度分别为 88.45%和 88.73%，狭义遗传率分别为 40.47%和 70.20%。说明马铃薯单株块茎重的遗传较复杂，同时加性作用和显性作用都比较重要，且较易受环境影响，在遗传改良中，应尽量选择一般配合力和块茎产量均高的亲本，也不能忽视特殊配合力的作用。

单株结薯数：一般配合力效应方差略大于特殊配合力效应方差，主要受加性方差作用，2003 年和 2004 年试验的遗传决定度分别为 58.19%和 88.65%，狭义遗传率分别为 49.76%和 70.56%，说明单株结薯数受环境影响较大，因 2003 年和 2004 年的环境差异以及种薯大小的差异而影响了单株结薯数的表现。

单个块茎重：GCA 效应方差大于 SCA 效应方差，但差异不大，加性方差大于显性方差，受加性和显性效应的共同作用，但主要是加性作用。2003 年和 2004 年试验分析的遗传决定度分别为 61.15%和 70.32%，狭义遗传率分别为 42.81%和 61.26%，说明该性状较易受环境的影响。

炸片颜色：GCA 效应方差大于 SCA 效应方差，加性方差大于显性方差，主要受加性作用的影响。2003 年分析结果：遗传决定度和狭义遗传率分别为 89.23%和 74.70%，是测性性状中遗传率最高的性状，亲本的炸片质量能有效稳定地传递给后代，因此，在炸片颜色的遗传改良中，应选择炸片颜色浅的材料作亲本。

表 2-7 配合力效应方差及其他遗传参数

Table 2-7 Estimates of variance of combining ability and genetic parameters							
遗传参数 parameter	单株块茎重 Tuber yield		单株结薯数 Tuber number		单个块茎重 Tuber size		炸片颜色 Chipping color
	2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003
Var(gca)	229.085	271.755	0.126	0.128	10.115	4.506	0.018
Var(sca)	203.631	241.560	0.112	0.114	8.991	4.005	0.016
加性方差 $V_A$	6390.328	13546.909	1.202	6.368	89.165	74.389	1.005
显性方差 $V_D$	7646.108	3577.8576	0.204	1.633	38.188	11.003	0.196
遗传方差 $V_G$	14036.437	17124.766	1.406	8.000	127.353	85.392	1.201
表型方差 $V_P$	15869.114	19298.803	2.416	9.025	208.271	121.438	1.346
遗传决定度 $H_B^2$	88.45%	88.73%	58.19%	88.65%	61.15%	70.32%	89.23%
狭义遗传率 $H_N^2$	40.27%	70.20%	49.76%	70.56%	42.81%	61.26%	74.70%

### 2.3.2 遗传效应、基因型与环境互作效应分析

配合力分析有助于我们认识亲本材料的参与杂交的组合能力，但 Griffing 的配合力分析模型及其分析方法以方差分析(ANOVA)为基础，具有一些难以克服的局限性：无法对方差分析无显著差异的性状进行 GCA 和 SCA 估算；无法分析较复杂的遗传模型，所估算的一般配合力方差的标准误较大，因而不易检验出显著的一般配合力方差，还无法直接估算狭义遗传率的标准误；要求后代观察值必须是正态分布，否则会出现偏差；对双列杂交设计的同一个试验不能应用同一模型估算亲本配合力和遗传参数，需要分别用固定模型和随机模型才能估算配合力效应和遗传参数方

差(见 2.3.1), 由于采用不同的模型, 对同一组材料分析的结果可能不仅一致; 本试验在应用 Griffing 方法进行分析时, 所得到的特殊配合力效应与组合均值一致性差, 不能反应亲本间真正的互作效应。基因的加性和显性效应在各种环境下可能表现不一致, 如果遗传试验在不同年份或地点实施, 便可以估算加性和显性效应与环境的互作。Rao(1971)提出的最小范数二阶无偏估算法(Minque)对遗传效应和互作效应的估算不需要进行迭代运算, 对线性模型也没有正态分布的限定, 可以无偏地估算各项方差分量, 从而获得遗传方差分量的无偏估计值, 朱军(1992)又提出了采用 MINQUE 方法估算成对性状之间遗传协方差分量的算法。

生产上广泛栽培的马铃薯品种都属杂交或回交的第一代同源四倍体无性系, 尽管目前常用的二倍体种子作物的数量遗传研究方法的假设和模型并不适合四倍体马铃薯作物, 但由于缺乏适合的方法, 依旧应用于马铃薯加工品质和重要农艺性状等数量性状的研究上。由于马铃薯是高度杂合无性繁殖作物, 由于近交衰退等原因, 无论是四倍体还是二倍体都难以得到纯合的育种材料, 但育种亲本的优良性状一旦获得即可通过无性繁殖固定, 因此在繁殖过程中是稳定的。育种亲本杂交后 F1 代即为分离世代。

本研究随机选取二倍体马铃薯材料按双列杂交进行遗传设计, 得到了分离世代, 并在不同年份(即不同环境)进行了试验, 后代的表现受基因加性效应、显性效应以及加性、显性和环境互作效应的影响, 符合 Rao(1971)、浙江大学朱军教授及其同事研发的 Minque 的统计分析模型即加性+显性+环境互作模型, 性状的表现型方差值( $V_p$ )的分量组成是  $V_p = \text{遗传方差}(V_G) + \text{遗传与环境互作方差}(V_{GE}) + \text{误差方差}(V_e) = \text{加性方差}(V_A) + \text{显性方差}(V_D) + \text{加性和环境互作方差}(V_{AE}) + \text{显性和环境互作方差}(V_{DE}) + \text{误差方差}(V_e)$ 。

### 2.3.2.1 重要性状的遗传方差分量分析

干物质含量、炸片颜色、单株结薯数、单株块茎重、单个块茎重等遗传效应及其与环境互作效应的方差分析列于表 2-8, 各性状的遗传方差分量占表型方差的比率列于表 2-9。结果表明: 加性效应和显性效应对加工品质和农艺性状的作用不一致, 其中干物质含量、炸片颜色、单株结薯数、单个块茎重的加性效应在 0.01 水平上显著, 单株块茎重加性效应在 0.05 水平上显著; 各被测性状的加性方差与表型方差的比率均在 0.01 水平上显著; 炸片颜色、单株结薯数和单个块茎重显性效应在 0.01 水平上显著, 单株块茎重显性效应在 0.05 水平上显著; 单株块茎重和单个块茎重的显性方差与表型方差的比率也达到 0.01 水平上显著。干物质含量只有在 0.01 水平上显著的加性效应, 显性效应方差估算值为 0, 其他性状的显性方差所占表型方差的比例都比加性效应方差的比率低, 说明这些性状虽然受加性和显性效应的共同作用, 但加性效应更重要, 尤其是炸片颜色和单株结薯数主要是加性效应的作用; 与其他性状相比, 单株块茎重和单个块茎重显性效应方差值较大, 说明这两个性状受加性效应作用的同时, 显性效应的作用也较大。

炸片颜色和单株结薯数的加性×环境互作方差在 0.01 水平上显著, 单个块茎重的显性×环境互作效应方差在 0.05 水平上显著, 但仅单个块茎重的显性互作方差与表型方差的比率显著, 其他均不显著, 说明炸片颜色、单株结薯数和单个块茎重在不同环境下表现有所不同。

表 2-8 产量性状和炸片性状遗传效应和环境互作效应的方差分量估算值

Table 2-8 Estimates of variance components for genetic effects and genotype×environment interaction effects of traits

遗传参数	干物质含量	炸片颜色	单株块茎重	单株结薯数	单个块茎重
Parameter	Dry matter	Chipping color	Tuber yield	Tuber set	Tuber size
加性 (Additive variance) $V_A$	1.214**	0.674**	10859.70*	3.526**	57.475**
显性(Dominance variance) $V_D$	0.000	0.041**	5425.900*	0.347**	25.952**
加性×环境( $A \times E$ interaction) $V_{AE}$	0.000	0.042**	0.000	0.279**	0.000
显性×环境( $D \times E$ interaction) $V_{DE}$	0.000	0.000	0.000	0.000	22.739**
机误(Error) $V_e$	1.646*	0.352**	4022.840*	3.339*	121.636*
表型方差(Phenotype variance) $V_P$	2.860*	1.109*	20308.400**	7.492*	227.802

\*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著。

\*\* and \* indicate significant at the 0.01 and 0.05 levels, respectively.

表 2-9 二倍体马铃薯产量和加工性状遗传方差占表型方差的比率

Table 2-9 Estimates of proportion of genetic variance components to phenotypic variances for traits

参数	干物质含量	炸片颜色	单株块茎重	单株结薯数	单个块茎重
Parameter	Dry matter	Chipping color	Tuber yield	Tuber set	Tuber size
加性方差/表型方差( $V_A/V_P$ )	0.425**	0.607**	0.535**	0.471**	0.252**
显性方差/表型方差( $V_D/V_P$ )	0.000	0.037	0.267**	0.046	0.114**
加性×环境方差/表型方差( $V_{AE}/V_P$ )	0.000	0.038	0.000	0.037	0.000
显性×环境方差/表型方差( $V_{DE}/V_P$ )	0.000	0.000	0.000	0.000	0.100*
机误方差/表型方差( $V_e/V_P$ )	0.575**	0.317**	0.198**	0.446**	0.534**

\*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著。

\*\* and \* indicate significant at the 0.01 and 0.05 levels, respectively

遗传率是度量性状的遗传变异占表现型变异相对比率的重要遗传参数,遗传率可分解为普通遗传率和互作遗传率。性状的狭义遗传率、广义遗传率和互作狭义遗传率、互作广义遗传率的估算值列于表 2-10。所有被测性状的狭义遗传率和广义遗传率均达 0.01 水平显著,其中炸片颜色的狭义遗传率最高,为 60.7%,而与环境的互作遗传率小,干物质含量的狭义遗传率 42.5%,互作遗传率为 0,因此该性状加性效应有绝对重要的作用,但遗传率较低,可能受复杂的微效多基因控制。在遗传改良中,应选择炸片颜色均较浅和干物质含量均较高的亲本进行杂交,炸片颜色可在早代进行选择。其他性状如单株结薯数和单株块茎重的狭义遗传率也较高分别达到 47.10%和 53.5%,而互作遗传率较低,但单株块茎重的广义遗传率最高达 80.2%,说明显性作用也较大,因此在遗传改良中亲本选择较复杂,既要选择产量较高的材料也要考虑显性效应可能产生的杂种优势。单个块茎重的狭义遗传率和广义遗传率较低,分别为 25.2%和 36.6%,且在 0.01 水平有显著的互作广义遗传率,说明该性状只有特定环境下选择有效。

所有被测性状的机误方差与表型方差的比率均达极显著水平,其中干物质含量、单株结薯数、单个块茎重的机误方差分别达到 57.5%、44.6%和 53.4%,单株块茎重的机误方差最低为 19.8%,

说明除单株块茎重外，其他性状受环境机误的影响较大。与本文 2.3.1.1.中所述的年份间表现型差异相符。

表 2-10 马铃薯加工性状和产量性状遗传率估算值

Table 2-10 Estimates of heritability components for processing and yield traits					
遗传率	干物质含量	炸片颜色	单株块茎重	单株结薯数	单个块茎重
Heritability	Dry matter	Chipping color	Tuber yield	Tuber set	Tuber size
狭义遗传率( $h_N^2$ )	0.425**	0.607**	0.535**	0.471**	0.252**
广义遗传率( $h_B^2$ )	0.425**	0.644**	0.802**	0.517**	0.366**
互作狭义遗传率( $h_{NE}^2$ )	0.000	0.038	0.000	0.037	0.000
互作广义遗传率( $h_{BE}^2$ )	0.000	0.038	0.000	0.037	0.100**

\*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著。

\*\*and \* indicate significant at the 0.01 and 0.05 levels, respectively

### 2.3.2.3 亲本重要性状的遗传效应值预测

#### 2.3.2.3.1 亲本重要性状的加性效应分析

表 2-11 列出了亲本各被测性状的加性效应和加性-环境互作遗传效应预测值。亲本各性状的加性效应预测值即为育种值，相当于亲本的一般配合力。各亲本对重要性状遗传改良的潜在价值主要通过加性效应来评价。

**块茎干物质含量：**从提高块茎的干物质含量来说，亲本 10875-04 有负向加性效应，在 0.01 水平上显著，说明当该亲本利用于高干物质含量育种时，将不利于其后代块茎干物质含量的提高。其他 3 个亲本具有正向加性效应，但都不显著，其中亲本 CH72.03 的加性效应值最高为 0.667，作为亲本将有利于后代干物质含量的提高。各亲本的干物质含量在不同的环境中均无显著性加性-环境互作效应。

**炸片颜色：**从炸片颜色的遗传改良来说，亲本 08675-21 有显著的负向加性效应值，达-0.594，作为亲本有利于后代炸片颜色的降低。而亲本 CH72.03 具有较高的 0.01 水平显著的正向加性效应，作为亲本时将有利于后代炸片颜色变深，因此不宜作为炸片颜色改良亲本。其他两个亲本具有不显著的负向加性效应值。08675-21 在 2004 年有显著的负向加性×环境互作效应值，说明该亲本在 2004 年的环境条件下有利于炸片颜色的改良。其他亲本的加性×环境互作效应值在不同的年份间各有正向和负向，但均不显著。

**单株块茎重：**各亲本均在 0.01 水平上有显著的加性效应值，其中 11379-03 和 CH72.03 有正向加性效应值，分别为 73.474 和 50.822，作为亲本将有利于后代单株块茎重的改良，而 10875-04 和 08675-21 为负向加性效应值，不利于单株块茎重的正向改良。各亲本的平均块茎重均无显著性加性-环境互作效应。

**单株结薯数：**11379-03 有显著的正向加性效应值，作为亲本有利于增加后代的单株薯块数，而 10875-04 有显著的负向效应，作为亲本不利于后代的单株结薯数增加。CH72.03 有较小的负向加性效应，08675-21 的加性效应值为正向，但均不显著。不同的亲本在不同年份环境条件下有不同的加性×环境互作效应值，但均不显著。

**单个块茎重：**各亲本有不同的加性效应值，但均不显著。其中 CH72.03 和 11379-03 的加性效应值为正向，利于增加单个块茎重遗传改良，08675-21 和 10875-04 的加性效应值为负值，不

利于后代单个块茎重的改良。各亲本均无显著性加性×环境效应值。

表 2-11 亲本加工和产量性状的加性效应和加性环境互作效应预测值  
Table 2-11 Predication value of additive effects and additive×enviroment interaction effects of parents

亲本 Parent	干物质含量 Dry matter	炸片颜色 Chipping color	单株块茎重 Tuber yield	单株结薯数 Tuber set	单个块茎重 Tuber size
加性随机效应 Additive effect					
CH72.03	0.667	0.789**	50.822**	-0.262	6.127
11379-03	0.157	-0.006	73.474**	1.406*	2.192
08675-21	0.300	-0.594*	-45.070**	0.565	-6.311
10875-04	-1.124**	-0.189	-79.226**	-1.710*	-2.008
加性×环境随机效应 Additive×enviroment effect					
CH72.03 在 E1(AE1 in E1)		0.311		-0.073	
11379-03 在 E1(AE2 in E1)		-0.026		0.102	
08675-21 在 E1(AE3 in E1)		-0.172		-0.090	
10875-04 在 E1(AE4 in E1)	无显著性效 应 NS	-0.113	无显著性效 应 NS	0.061	无显著性效 应 NS
CH72.03 在 E2(AE1 in E2)	应 NS	0.022 <sup>+</sup>		-0.037	
11379-03 在 E2(AE2 in E2)		0.023		0.488	
08675-21 在 E2(AE3 in E2)		-0.079*		0.327	
10875-04 在 E2(AE4 in E2)		0.033		-0.777	

\*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著。

\*\*and \* indicate significant at the 0.01 and 0.05 levels, respectively. NS: No significant difference.

E1: refers to the year of 2003, E2 refers to the year of 2004

### 2.3.2.3.2 亲本重要性状的显性效应分析

性状的显性效应是反应杂种优势程度的主体部分。表 2-12 列出了亲本各被测性状的显性效应和显性-环境互作遗传效应预测值。亲本各性状的显性效应预测值相当于组合的特殊配合力。

干物质含量各组合均无显著显性效应和显性×环境互作效应。

炸片颜色: 炸片颜色值越低表明组合的炸片颜色越浅。组合 08675-21×10875-04 存在显著的负向显性效应, 说明这两个亲本的组合有杂种优势, 有利于后代炸片颜色的改良, 在本试验中是个最理想的炸片颜色改良的组合。其他组合虽各有正向或方向显性效应, 但均不显著。各组合均无显著性显性×环境互作效应。

单株块茎重: CH72.03×11379-03 具有最高的显性效应, 在 0.01 水平上显著, 两个亲本间具有特殊配合力和杂种优势, 预示将有利于后代单株块茎重向增加方向改良并将有超亲个体出现。11379-03×10875-04 和 CH72.03×08675-21 两个组合有显著的负向显性效应, 不利于后代单株块茎重即产量的增加。08675-21×10875-04 的有正向的显性效应, 但不显著。CH72.03×10875-04 和 11379-03×08675-21 两个组合的显性效应为负值, 但不显著。无显著性显性×环境互作效应。

单株结薯数: 各组合均无显著性显性效应和显性×环境效应存在。

单个块茎重: CH72.03×11379-03 有较高的正向显性随机效应, 但各组合均无显著性显性效应。CH72.03×10875-04 在 2003 年的环境下有正向的显性×环境互作效应, 而在 2004 年的环境下

这种互作效应呈负向, 且均显著, 说明该组合的单个块茎重在不同的环境条件有不同的表现, 且差异较大, 2003 年的环境有利于该性状的表现, 而 2004 年却不利于其表现。11379-03×08675-21 组合在 2004 年的环境条件有显著的负向显性×环境互作效应。说明这几个组合尤其是 CH72.03×10875-04 的单个块茎重极易受环境条件的影响。

表 2-12 杂交组合加工和产量性状的显性效应和显性环境互作效应预测值

Table2-12 Predication value of dominance effects and dominance×environment interaction effects between parents

组合	干物质含量	炸片颜色	单株块茎重	单株结薯数	单个块茎重
Cross	Dry matter	Chipping color	Tuber yield	Tuber set	Tuber size
显性随机效应 Dominance effect					
CH72.03×11379-03		0.317	140.325**	0.628	8.926
CH72.03×08675-21		0.082	-53.278*	-0.446	-4.356
CH72.03×10875-04	无显著性效	0.004	-32.008	-0.333	0.418
11379-03×08675-21	应 NS	-0.302	-1.247	0.804	-2.935
11379-03×10875-04		-0.017	-59.507*	-0.621	-4.206
08675-21×10875-04		-0.083*	5.715	-0.032	2.153
显性×环境效应 Dominance×Environment effect					
2003	CH72.03×11379-03				6.986
	CH72.03×08675-21	无显著性	无显著性	无显著性	-7.529
	CH72.03×10875-04	效应	效应	效应	3.080*
	11379-03×08675-21	NS	NS	NS	0.551
	11379-03×10875-04		NS	NS	-7.787
	08675-21×10875-04				4.700
2004	CH72.03×11379-03				2.114
	CH72.03×08675-21	无显著性	无显著性	无显著性	3.089
	CH72.03×10875-04	效应	效应	效应	-2.654*
	11379-03×08675-21	NS	NS	NS	-3.543*
	11379-03×10875-04		NS	NS	3.499
	08675-21×10875-04				-2.505
2003 年效应平均值					
	19.55	5.33	277.33	6.23	46.59
2004 年效应平均值					
	17.29	5.92	264.65	9.08	29.16

\*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著。

\*\* and \* indicate significant at the 0.01 and 0.05 levels, respectively; NS: No significant difference

### 2.3.2.4 性状间遗传相关分析

#### 2.3.2.4.1 性状间遗传和遗传与环境互作协方差分析

不同性状间的加性、显性、加性×环境互作、显性×环境互作协方差分析结果见表 2-13。



表 2-13 二倍体后代重要性状间的遗传主效应和遗传与环境互作效应的协方差分量

Table 2-13 Estimates of covariance components for genetic main effects and GE interaction effects between important traits in diploid potato

性状 Traits	协方差 Covariance Parameters	炸片颜色 Chipping color	单株块茎重 Tuber yield	单株结薯数 Tuber set	单个块茎重 Tuber size
干物质含量 Dry matter	加性 $CoV_A$	0.410	92.277	1.104	5.088
	显性 $CoV_D$	0.050	0.869	0.342	-1.494
	加性×环境互作 $CoV_{AE}$	-0.050	-11.566	0.652	-4.488
	显性×环境互作 $CoV_{DE}$	-0.113	14.225	-0.626	5.061
	机误 $CoVe$	0.044	6.363	0.562	-0.795
	表型 $CoV_P$	0.342	102.168	2.035*	4.562
	基因型 $CoV_G$	0.298	95.805	1.473	3.739
炸片颜色 Chipping color	加性 $CoV_A$		60.332*	0.039	6.384*
	显性 $CoV_D$		13.042	-0.180	1.476
	加性×环境互作 $CoV_{AE}$		0.295	-0.372	0.595
	显性×环境互作 $CoV_{DE}$		-2.431	0.099	0.277
	机误 $CoVe$		-3.839	0.555	-2.988
	表型 $CoV_P$		67.400**	0.141	5.744
	基因型 $CoV_G$		71.238**	-0.414	8.732**
单株块茎重 Tuber yield	加性 $CoV_A$			115.589	434.582
	显性 $CoV_D$			63.008	473.881
	加性×环境互作 $CoV_{AE}$			30.384	-197.369
	显性×环境互作 $CoV_{DE}$			-27.570	86.644
	机误 $CoVe$			31.131	355.972
	表型 $CoV_P$			212.542*	1153.710
	基因型 $CoV_G$			181.410	797.738
单株结薯数 Tuber set	加性 $CoV_A$				-6.873
	显性 $CoV_D$				7.431
	加性×环境互作 $CoV_{AE}$				5.330
	显性×环境互作 $CoV_{DE}$				0.448
	机误 $CoVe$				-13.307
	表型 $CoV_P$				1153.710
	基因型 $CoV_G$				797.738

\*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著。

\*\*and \* indicate significant at the 0.01 and 0.05 levels, respectively

干物质含量与单株结薯数有显著的表型协方差, 炸片颜色与单株块茎重间存在显著的加性协方差和极显著的表型、基因型协方差, 与单个块茎重间存在显著的加性协方差和基因型协方差, 说明两个性状间存在遗传相关。单株块茎重与单株结薯数之间存在显著的表型协方差。

#### 2.3.2.4.2 性状间遗传相关分析

通过性状间的遗传相关分析,可以在不同的环境条件下对欲改良的性状进行相关选择或间接选择。性状间的遗传相关可分解为加性相关、显性相关、加性 $\times$ 环境互作相关和显性 $\times$ 环境互作相关,并针对不同的相关类型采取有针对性的措施进行选择。各项相关系数的估算值见表 2-14。干物质含量与炸片颜色之间显著的加性效应正相关,相关系数为 0.454;与单株块茎重之间存在极显著的加性遗传和基因型正相关,相关系数分别达 0.804 和 0.681,同时还存在显著的表型相关;与单株结薯数存在极显著的加性遗传相关(0.534)和显著的表型相关(0.440);与单个块茎重有显著的基因型相关(0.367)。炸片颜色与单株块茎重之间存在着极显著的加性遗传正相关(0.705)、基因型相关(0.642)和表型相关(0.449);与单株结薯数之间存在基因型负相关(-0.233),且机误相关极显著;与单个块茎重之间存在极显著的加性遗传(1.000)、基因型(0.974)和表型正相关(0.361)。单株块茎重与单株结薯数之间有极显著的加性遗传、显性遗传、基因型和表型正相关,相关系数分别为 0.591、1.000、0.698 和 0.545,单株结薯数是单株块茎重的重要构成因子;与单个块茎重之间存在极显著的显性遗传相关(1.000)、显著的加性遗传相关(0.550)和表型相关(0.536),但同时机误相关较大,说明易受环境的影响。单株结薯数与单个块茎重存在极显著的基因型正相关(0.302),和显著的机误负相关,说明两者之间的相关易受环境的影响,两者之间还存在不显著的加性遗传负相关。单株结薯数和单个块茎重是马铃薯单株块茎重的两个产量因子,同时也是一对矛盾体,在选择时要同时考虑,适当平衡。



表 2-14 二倍体加工和产量性状间遗传相关系数估算值

Table 2-14 Estimates of genetic correlation coefficients between important traits in diploid potato

性状 traits	遗传相关系数 Parameters	炸片颜色 Chipping color	单株块茎重 Tuber yield	单株结薯数 Tuber set	单个块茎重 Tuber size
干物质含量 Dry matter	加性 $r_A$	0.454*	0.804**	0.534**	0.609
	显性 $r_D$	0.000	0.000	0.000	0.000
	加性×环境互作 $r_{AE}$	0.000	0.000	0.000	0.000
	显性×环境互作 $r_{DE}$	0.000	0.000	0.000	0.000
	机误 $r_e$	0.058	0.078	0.240	-0.056
	表型 $r_P$	0.192	0.424*	0.440*	0.132
	基因型 $r_G$	0.310	0.681**	0.656	0.367*
炸片颜色 Chipping color	加性 $r_A$		0.705**	0.025	1.000**
	显性 $r_D$		0.873	-1.000	1.000
	加性×环境互作 $r_{AE}$		0.000	-1.000	0.000
	显性×环境互作 $r_{DE}$		0.000	0.000	0.000
	机误 $r_e$		-0.102	0.512*	-0.457*
	表型 $r_P$		0.449**	0.049	0.361**
	基因型 $r_G$		0.642**	-0.233*	0.974**
单株块茎重 Tuber yield	加性 $r_A$			0.591**	0.550*
	显性 $r_D$			1.000**	1.000**
	加性×环境互作 $r_{AE}$			0.000	0.000
	显性×环境互作 $r_{DE}$			0.000	0.000
	机误 $r_e$			0.269	0.509**
	表型 $r_P$			0.545**	0.536*
	基因型 $r_G$			0.698**	0.607
单株结薯数 Tuber set	加性 $r_A$				-0.483
	显性 $r_D$				1.000
	加性×环境互作 $r_{AE}$				0.000
	显性×环境互作 $r_{DE}$				0.000
	机误 $r_e$				-0.660*
	表型 $r_P$				-0.169
	基因型 $r_G$				0.302**

\*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著。

\*\*and \* indicate significant at the 0.01 and 0.05 levels, respectively

## 2.4 讨论

### 2.4.1 亲本育种价值的综合评价

在马铃薯研究上, 尚未有应用 Minque 法进行遗传效应分析的报道, 因此本研究利用二倍体亲本材料的分离后代的组合平均数, 应用 Griffing 配合力分析法和 MINQUE 法分别进行了重要性状的遗传分析, 后者的遗传分析得到了较合理的结果。同时试验材料中含有多个普通栽培种 (*S.tuberosum*) 品种和二倍体原始栽培种 (*S.phureja* 和 *S.goniocalyx*) 的血缘, 并且经过了多年的遗传改良, 能产生 2n 配子, 能通过有性加倍, 将优异基因引入普通栽培种中, 不但拓宽了栽培马铃薯的遗传背景, 并为遗传育种提供了优良亲本材料。

由于 Griffing 法是基于方差分析(ANOVA)上, 因此不能对方差分析无显著差异的性状进行 GCA 和 SCA 估算, 其他性状两种方法的 GCA 效应和加性效应估算值列于表 2-15, SCA 和显性效应的估算值列于表 2-16, 分别进行比较, GCA 和加性效应结果的趋势基本一致, 而 SCA 和显性效应的结果两者之间相去甚远, Minque 法的结果与组合均值表现更一致。依据两种分析方法所得到的结果, 各亲本的育种价值综合评价如下:

CH72.03: 配合力分析结果表明单株块茎重、单个块茎重和炸片颜色有正向一般配合力效应值, 在 0.01 水平上显著; 遗传分析结果表明在单株块茎重和炸片颜色两个性状有 0.01 水平上显著的正向加性效应, 单个块茎重有较高的正向加性效应值, 但不显著; 单株结薯数的一般配合力和加性效应均为负向, 但不显著。CH72.03 与另一亲本 11379-03 杂交时, 有 0.01 水平显著的正向显性效应和特殊配合力效应。因此, 可以推断 CH72.03 在作为育种亲本时, 可将高单株块茎重和单个块茎重稳定地遗传给后代, 是一个优良的高产育种亲本, 且通过提高单个块茎重实现高产, 但与不同的亲本的杂交后代有不同的表现, 且差异明显。不能用作油炸加工品质改良的亲本。

11379-03: 该亲本在单株块茎重、单株结薯数和单个块茎重均有在 0.05 或 0.01 水平上显著的一般配合力正向效应值, 炸片颜色在 0.05 水平上有显著的负向一般配合力; 同时遗传分析表明单株块茎重和单株结薯数有显著的正向加性效应值, 单个块茎重有正向加性效应值和炸片颜色有负向加性效应值但均不显著。11379-03 作为父本与 CH72.03 杂交在试验所有组合中有最高的 SCA 和在 0.01 水平上显著的显性效应, 但作为母本与 10875-04 杂交时则 SCA 和显性效应值最低, 且达到 0.05 水平显著。因此, 11379-03 是一个具有高一般配合力和育种值的高产亲本, 且炸片颜色浅, 在育种中可作为一个高产和油炸品质改良的优良亲本, 但与特定亲本杂交时较强的显性效应, 显示一定的杂种优势和劣势。

08675-21: 单株块茎重的一般配合力和加性效应值均为负向, 其中负向加性效应值在 0.01 水平上显著, 单株结薯数的 GCA 和加性效应值都为正向但不显著, 单个块茎重有较高的负向 GCA 和加性效应, 由于单株结薯数和单个块茎重是马铃薯单株块茎重的 2 个重要因子, 因此该亲本的单株块茎重的负向 GCA 和加性效应主要是由单个块茎重的负向 GCA 和加性效应引起的; 炸片颜色的 GCA 和加性效应均为负向, 且均达到 0.05 水平上显著, 是参试亲本中的最低值, 就炸片颜色而言, 08675-21 是一个最理想的亲本。SCA 分析和显性效应分析表明 08675-21 与其他亲本杂交时, 产量性状的效应值普遍较低, 结合加性效应和 GCA 的结果, 说明 08675-1 用于产量性状

改良时, 由于单个块茎重低, 难以获得高产后代。

10875-4: 单株块茎重、单株结薯数和单个块茎重均有负向 GCA 效应值和加性效应值, 其中单株块茎重和单株结薯数的加性效应分别达 0.01 水平极显著和 0.05 水平显著, 说明 10875-4 不能用于产量性状改良。炸片颜色由负向 GCA 和加性效应值, 可用于炸片颜色加工品质的改良。

表 2-15 Griffing 法亲本一般配合力效应和 Minque 法加性效应结果比较

Table2-15 Estimates of GCA by Griffing and additive effect by Minque for traits

亲本	单株块茎重		单株结薯数		单个块茎重		炸片颜色	
Parent	Tuber yield		Tuber set		Tuber size		Chipping color	
	Griffing	Minque	Griffing	Minque	Griffing	Minque	Griffing	Minque
CH72.03	66.607**	50.822**	-0.235	-0.262	8.989**	6.127	1.111**	0.789**
11379-03	86.105**	73.474**	1.569**	1.406*	3.168*	2.192	-0.051*	-0.006
08675-21	-59.541	-45.070**	0.578	0.565	-9.215	-6.311	-0.724**	-0.594*
10875-04	-93.172	-79.226**	-1.912	-1.710*	-2.941	-2.008	-0.336	-0.189

\*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著。

\*\*and \* indicate significant at the 0.01 and 0.05 levels, respectively

表 2-16 Griffing 法亲本 SCA 效应和 Minque 法显性效应结果比较

Table2-16 Estimates of SCA by ANOVA and Dominance effect by Minque for traits

组合	单株块茎重		单株结薯数		单个块茎重		炸片颜色	
Cross	Tuber yield		Tuber set		Tuber size		Chipping color	
	Griffing	Minque	Griffing	Minque	Griffing	Minque	Griffing	Minque
CH72.03×11379-03	61.949	140.325**	0.163	0.628	—	8.926	0.281	0.317
CH72.03×08675-21	-42.921	-53.278*	-1.065	-0.446	—	-4.356	0.111	0.082
CH72.03×10875-04	-19.029	-32.008	0.902	-0.333	—	0.418	-0.391	0.004
11379-03×08675-21	-19.029	-1.247	0.902	0.804	—	-2.935	-0.391	-0.302
11379-03×10875-04	-42.921	-59.507*	-1.065	-0.621	—	-4.206	0.111	-0.017
08675-21×10875-04	61.949	5.715	0.163	-0.032	—	2.153	0.281	-0.083*

\*: 在 0.05 水平上差异显著; \*\*: 在 0.01 水平上差异显著。

\*\*and \* indicate significant at the 0.01 and 0.05 levels, respectively

## 2.4.2 性状的遗传效应

遗传育种手段进行性状改良的预期效果取决于这个性状的表现型变异是否主要取决于遗传效应, 而在遗传变异中, 如果加性效应的变异是主要分量, 在早期分离世代进行选择常能获得较好的预期效果, 如果是非加性效应为主, 则杂种优势的利用有较大的潜力。以往不同的研究者用不同的材料和方法在不同的生态环境下对四倍体马铃薯重要性状进行遗传分析得到了不同的结果(见表 1-3), 比重和干物质含量同时受加性(GCA, 下同)和显性(SCA, 下同)的作用, 大多数研究认为加性作用更重要, 而在本研究结果显示干物质含量只有加性作用, 并且无任何环境互作效应存在; 本研究中, 单株结薯数同时受加性和显性作用但加性作用更重要并且有显著环境效应, 这与以往大多数研究这结果一致; 单株块茎重虽然有显著的加性和显性效应, 但加性效应更重要这与多数研究认为的显性效应更重要不一致, 可能是因为倍性不同的原因, 四倍体中基因互作效

应会更大一些；单个块茎重与前人的研究结果基本一致，但有极显著的显性环境的互作。前人的研究将炸片颜色作为单基因控制性状进行研究(Thill 等, 1994; Acctino, 1973)，但本试验认为炸片颜色在组合后代中分离呈连续性，并且主要是加性效应的作用，同时有显著的显性效应作用，有较高的狭义遗传率。

性状之间相关性的遗传分析，对于选择育种具有重要的指导意义。但试验用的二倍体后代本身较四倍体生长势弱，产量低、抵御不良环境能力弱，在 2003 年和 2004 年的生长环境中干旱严重，可能造成少数后代材料不能正常成熟，影响炸片颜色和干物质含量与块茎成熟直接相关的性状的数据等，因此干物质含量与单株块茎重、炸片颜色与单株块茎重和单个块茎重之间极显著的高加性相关系数结果仅供参考。

## 2.5 小结

1. 用 2 年的数据进行亲本各性状配合力分析，结果表明：亲本 11379-03 的单株块茎重、单株结薯数、单个块茎重 3 个性状具有显著或极显著的正向一般配合力效应值，同时炸片颜色具有负向一般配合力，是一个高产遗传改良和油炸加工品质改良的优良亲本。亲本 CH72.03 的单株块茎重、单个块茎重和炸片颜色有较高的正向一般配合力效应值，是一个优良的高产亲本，但是不能用于炸片颜色的改良；08675-21 的炸片颜色负向一般配合力最低，是一个改良炸片颜色的优良亲本，但不利于产量性状的改良。

2. 用 2003 年和 2004 年数据进行了遗传参数分析，结果表明：块茎干物质含量具有极显著加性效应，狭义遗传率为 42.5%，说明基因累加作用对干物质含量的改良极为重要，但较低的狭义遗传率说明干物质含量遗传的复杂性，有可能受微效多基因控制，在遗传改良时，应选择干物质含量都高的材料作亲本；炸片颜色具有极显著的加性、显性和加性×环境互作效应，狭义遗传率和广义遗传率分别为 60.7%和 64.4%，说明亲本炸片颜色可以有效稳定地传递给后代，且可以在早代进行选择，但在特定环境下有不同的效果；单株块茎重具有显著的加性和显性效应，狭义遗传率和广义遗传率分别为 53.5%和 80.2%，说明遗传改良中，亲本可以将单株块茎重较稳定地传递给后代，但同时受显性效应即基因互作的影响，在选择亲本时，不但要选择加性效应即 GCA 值高的亲本，还要尽量选择亲缘关系较远的双亲以获得最大的基因互作效应；单株结薯数具有极显著的加性、显性和加性×环境互作效应，狭义遗传率和广义遗传率分别为 47.1%和 51.7%，说明单株结薯数的遗传较复杂，既有基因累加作用又有基因互作，且易受环境的影响，由于单株结薯数和单个块茎重都是单株块茎重的重要因子，因此在选择时要综合考虑两者之间的关系；单个块茎重具有极显著的加性、显性和显性×环境互作效应，狭义遗传率和广义遗传率较低，分别为 25.2%和 36.6%，说明该性状遗传的复杂性，既有基因累加作用又有基因互作作用，且基因互作在特定环境下有不同的表现，遗传率低，受环境影响大，在进行遗传改良时，综合考虑单株块茎重、单株结薯数和单个块茎重选择亲本。

3. 两种分析方法的结果表明：亲本的 GCA 效应和加性效应结果的趋势基本一致，而 SCA 和显性效应的结果两者之间相去甚远，Minque 法的结果与组合均值表现更一致；两种方法估算的各性状狭义遗传率的绝对值虽有较大的差异，但有较一致的趋势，如用两种方法估算的炸片颜色的狭义遗传率均为被测性状中最高的，分别为 74.7%和 60.7%。

4. 配合力分析和 Minque 遗传效应分析的结果显示 08675-21 和 11379-03 一般配合力和加性负向效应值高(炸片颜色浅)炸片颜色改良优良亲本；单株块茎重、单株结薯数和单个块茎重的 GCA 和加性效应值高的高产性状遗传改良优良亲本 11379-03 和 CH72.03；尤其是 11379-03 是个产量和炸片颜色均优良的亲本，薯形外观漂亮，且能产生  $2n$  花粉，可用于有性加倍选育四倍体品种；筛选出特殊配合力高、显性效应值高(基因互作)有一定杂种优势的高产优良组合 CH72.03×11379-03 和炸片颜色浅优良组合 08675-21×10875-04。

5. 遗传相关分析结果表明：干物质含量与炸片颜色、单株块茎重、单株结薯数之间存在极显著的加性效应正相关；炸片颜色与单株块茎重、单个块茎重间存在极显著的加性遗传相关；单株块茎重与单株结薯数、单个块茎重间有极显著的加性遗传和显性遗传正相关；单株结薯数与单个块茎重存在不显著的加性遗传负相关。在性状遗传改良中，可依据遗传相关系数进行相关性状的选择。

## 第三章 二倍体马铃薯分子遗传图谱的构建与分析

### 3.1 引言

20 世纪 80 年代以来,随着分子遗传学的发展和分子标记技术的建立,包括马铃薯在内的许多重要农作物的分子遗传图谱已被成功构建。由于马铃薯在遗传上的复杂性和特殊性,多采用二倍体种的杂种后代群体进行作图分析。自 1988 年 Bionerbale 等构建了第一张马铃薯 RFLP 遗传图谱以来,世界上已有多张马铃薯分子图谱问世。其中比较典型的有:1991 年 Gebhardt 等利用 2 个回交群体构建的一个包括 340 个 RFLP 标记和一个形态标记(块茎皮色)的分子连锁图谱;1992 年 Tanksley 等构建的一个高密度马铃薯 RFLP 遗传图谱;2001 年 Chen 等利用 69 个已知序列基因构建的第一个马铃薯功能图谱;2002 年 Menendez 等用 RFLP 和 AFLP 标记相结合构建的两张图谱和 2006 年荷兰瓦赫宁根大学完善的马铃薯“超密图谱”(UHO)。

AFLP 标记与 RFLP、RAPD 标记相比,不仅可靠性和重复性好而且具有较高的多态性。该技术自 1995 年 Vos 等发明以来,已在作物分子育种中得到了广泛应用。SSR 标记是在图谱构建中应用比较广泛的标记,稳定性优于 RAPD 标记,在多态性上虽然不如 AFLP 标记,但一对引物可以检测到多个等位基因。SSR 标记应用较广的另一个主要原因是 SSR 标记是在基因组中仅存在一个拷贝的共显性标记,可以定位染色体,在整合遗传图谱时发挥着重要作用。

我国在马铃薯分子育种方面虽然已经取得重大进展,但至今国内尚未见一张公开发表的马铃薯分子连锁图谱,这限制了数量性状定位和基因克隆工作的开展。为此,本研究以二倍体马铃薯为材料,利用 AFLP 和 SSR 技术构建分子连锁图谱,旨在为进一步开展重要农艺性状和加工品质性状的 QTL 定位奠定良好基础。

### 3.2 材料与方法

#### 3.2.1 材料

用于作图的二倍体马铃薯分离群体 02018 是母本 08675-21 和父本 09901-01 经有性杂交产生的杂种一代的 125 个基因型,杂种种籽及其亲本均有由加拿大农业食品部在福瑞德克通(Fredericton)的马铃薯研究中心 H. DeJone 博士提供。两个亲本的系谱见图 3-1。母本 08675-21 和父本 09901-01 均为经遗传改良的二倍体无性系,其中母本 08675-21 是多个普通四倍体品种的双单倍体与二倍体原始栽培种 *S.goniocalyx* 和 *S.phureja* 的杂种经多次杂交选育而成,还含有四倍体马铃薯普通栽培品种 Chippewa、Katahdin、President 和 Merrimack 等的血缘,第二章研究结果表明是综合性状优异的油炸加工用亲本材料;父本 09901-01 含有二倍体原始栽培种 *S.phureja* 和四倍体马铃薯普通栽培品种 Katahdin 的血缘,两者之间存在着许多差异显著的农艺性状及加工品质性状,如:炸片颜色、单株块茎数、块茎平均重、单株产量、芽眼多少、芽眼颜色、花色和茎色等(图 3-2),09901-01 块茎圆形、白色薯肉、芽眼较深、抗疮痂病、炸片颜色深,08675-21 块茎圆形、芽眼浅、炸片颜色浅和抗疮痂病。

群体实生种子(TS)于 2002 年 9 月 2 日在在垫有滤纸培养皿中浸泡 24 小时后,在 22~24℃ 温度下保湿催芽,发芽后,于 9 月 9 日播种于中国农业科学院蔬菜花卉研究所的马铃薯温室的育苗盘中,基质为蛭石和草炭,比例为 1:1。10 月 9 日将所有实生苗移栽至南口大棚,每个营养钵中移栽一棵苗。由于马铃薯无性繁殖作物的高度异质性,杂种一代即为分离世代,因此每棵苗为一个基因型。生长期间注意温度和水分的管理,防虫防病。于 2003 年 1 月 20 日按单株收获实生薯群体,2003 年 5 月 19 日在河北省张家口市张北县试验地,将实生薯块茎按单株(1 个单株即 1 个基因型)播种成株系,2003 年 9 月 11 日收获株系。2004 和 2005 两年将 02018 群体按单株系种植在张北县试验地,每年按单株系收获。

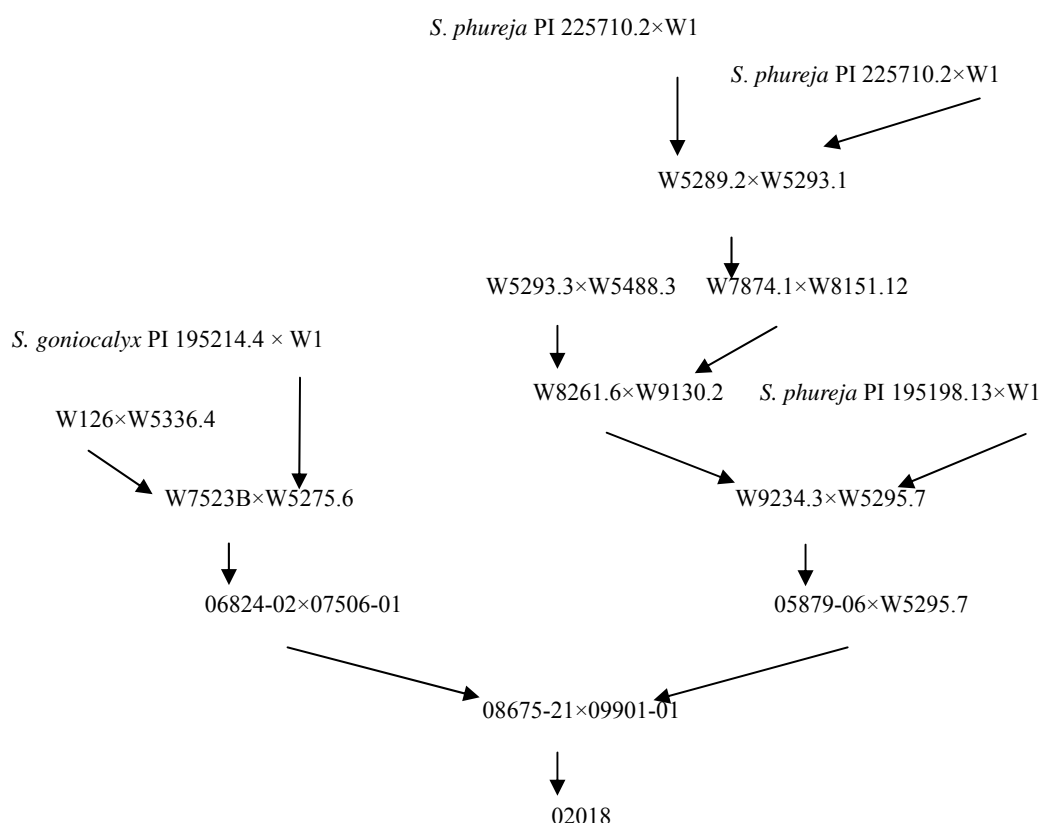


图 3-1 试验材料 02018 群体的系谱

Fig.3-1 Pedigree of 02018 population

注: W1 为 Katahdin 的双单倍体, W126 为 Merrimack 的双单倍体

Note: W1 is a haploid from the variety of Katahdin; W126 is a haploid from Merrimack.

2004 年秋从收获的每个单株系(基因型)中取 3 个块茎种到南口温室,取出苗后 1 个月的新鲜叶片提取基因组 DNA 用于分子连锁图谱构建。



图 3-2 作图亲本的部分性状特点

Fig.3-2 Character difference in parents

### 3.2.2 方法

#### 3.2.2.1 基因组 DNA 提取

基因组 DNA 提取参照改良 CTAB 法(Van der Beek et al. 1992)。具体操作步骤如下:

取 100mg 叶片放到特制塑料袋中, 加少量 100 $\mu$ lCTAB(pH8.0)用试管研磨至匀浆状, 再加入 600 $\mu$ l CATB(pH8.0)抽提缓冲液, 上下颠倒混匀转入 1.5ml 离心管中。

65 $^{\circ}$ C 水浴 1 小时。置 4 $^{\circ}$ C 冰箱中冷至 15 $^{\circ}$ C 以下。

加入 300 $\mu$ l 氯仿: 异戊醇(24: 1); 上下混匀 5min, 保证充分混匀。

于 12000rpm 室温离心 10min, 取上清 300 $\mu$ l 转至另一预先装有 200 $\mu$ l 异丙醇的离心管中, 混匀。4 $^{\circ}$ C 放置至少 30min 以上(上清液: 乙丙醇、1 : 0.6)。

12000rpm 4 $^{\circ}$ C 离心 10min, 弃上清, 用 70%乙醇洗涤后, 再次离心, 倒出乙醇, 干燥 DNA。加入 100 $\mu$ l TE(pH8.0, )或加超纯水溶解 DNA(含 1 $\mu$ l 1mg/ml 的 RNase)。

37 $^{\circ}$ C 水浴 30min, 或室温 1h。

取 1~5 $\mu$ l 电泳检测(一般浓度在 50~100ng 之间)。用 1%的琼脂糖凝胶: 1g 琼脂糖, 加 100mlTBE buffer(0.5%的), 加热熔解到没有油状物为止, 凉至 50 $^{\circ}$ C, 加 1 滴 EB(0.5 $\mu$ g/ml), 倒入胶槽, 插入梳子, 待凝固后检测。电泳液用 0.5%的 TBE buffer。

#### 3.2.2.2 AFLP 分析

AFLP 分析参照 Vos 等(1995)的方法, 并略加改动。实验中的接头和引物由上海生工生物有限公司合成, 其序列如表 3-1。

I 模板制备(限制性内切酶的消化和接头连接 *EcoR* I /*Mse* I )

1) 在 0.2ml 离心管中依次配置下述反应液, 全量 20 $\mu$ l, 其中包括:

去离子水

12.125 $\mu$ l



NEBBuffer2 (10×)	2.0μl
BSA (10mg/ml)	0.2μl
ATP (10mM)	1.0μl
<i>EcoR</i> I adapter (5pmol/μl)	0.4μl
<i>Mse</i> I adapter (50pmol/μl)	0.4μl
<i>EcoRI</i> (20U/μl)	0.125μl
<i>MseI</i> (10U/μl)	0.25μl
T4 ligase (350U/μl)	0.5μl
DNA (100-200ng/μl)	3.0μl

2) 37℃温浴 12hrs;

3) -20℃保存备用。

## II 扩增反应

### 1) 预扩增

a) 预扩增体系如下:

去离子 H <sub>2</sub> O	9.5μl
PCR buffer (10×)	2.0μl
dNTP (2 mM Each)	2.0μl
MgCl <sub>2</sub> (25mM)	1.2μl
M00 (50 ng/μl)	0.6μl
E00 (50 ng/μl)	0.6μl
Taq-polymerase (5U/μl, Promega)	0.1μl
酶切连接后的 DNA	4.0μl
总体积	20.0μl

b) 预扩增反应程序如下:

94℃ 3 min ;

94℃ 30 sec;

56℃ 30 sec;

72℃ 1min;

29 times to 2;

72℃ 10min;

END。

预扩增产物检测: 取 5μl 预扩增产物用 1%的琼脂糖凝胶检测。电泳 8min 和 30min 分别用凝胶成像系统照 1 次相。8min 时的可以估算模板的浓度, 30min 时可以检测酶切产物的大小。

预扩增产物稀释 20 倍, -20℃保存

选择性扩增:

引物组合: 选择性扩增所用的引物组合为: E+3(AAA、AAC、AAG、AAT、ACA、ACC、ACG、ACT、AGA、AGC、AGG、AGT、ATA、ATC、ATG 和 ATT)与 M+3(CAA、CAC、CAG、CAT、CCA、CCC、CCG、CCT、CGA、CGC、CGG、CGT、CTA、CTC、CTG 和 CTT)

自由组合的 256 对引物组合。

选择性扩增体系：

去离子水	9.8μl
10×PCR buffer	2.0μl
dNTP (2mM Each)	2.0μl
MgCl <sub>2</sub> (25mM)	1.0μl
M00+3 (50 ng/μl)	1.0μl
E00+3 (50 ng/μl)	1.0μl
Taq-polymerase (5U/μl, Promega)	0.2μl
预扩产物稀释 30×	3.0μl
总体积	20.0μl

a) 选择性扩增反应程序：

94°C 5 min ;  
 94°C 30sec;  
 65°C 30 sec, -0.7°C/cycle;  
 72°C 1min;  
 12 times to 2;  
 94°C 30 sec;  
 56°C 30 sec;  
 72°C 1min + 1s/cycle;  
 25 times to 6;  
 72°C 5min;  
 END。

b) 变性：选扩结束后，各加入 7.0μl 的甲酰胺染料(98%甲酰胺、10mmol/L EDTA、0.25% 溴酚兰、0.25%二甲苯氰 FF)，95°C 加热 3min 后立即在冰浴中冷却。

### III 银染检测

1) 丙烯酰胺凝胶的准备：

a) 玻璃板的清洗：首先用自来水和洗涤灵将玻璃板(长板和短板)洗干净，然后用蒸馏水冲洗板面，最后用无水乙醇冲洗并空置晾干。使用前用酒精将玻璃板再擦拭干净。注意：洗板时长板和短板应分开，避免相互污染。

b) 涂板：Repel(剥离硅烷)溶液的配制—取3ml氯仿+300μlRepel。Binding(亲和硅烷)溶液的配制—取3ml无水酒精+10μl冰醋酸+10μl Binding。将配好的Repel溶液均匀地涂在短板上，将Binding液均匀地涂在长板上，放置20min以上。在涂板过程中，应避免两种溶液相互污染。Repel和Binding的作用是丙烯酰胺凝胶固定在长板上、下板时易于与短板分离。

c) 灌胶：将长板和短板装配好，调至水平。检查梳子是否合适，以及梳子插入的最佳位置。最好旁边放一钩子，用于钩出灌胶过程中产生的气泡。取6%的PA 胶60ml，加入3000μl 10%过硫酸氢(APS)和60μlTEMED，轻轻混匀，根据电泳槽的类型选取合适的灌胶方式。灌完后，将梳子插入适当位置，将板调至水平。并用夹子夹紧，以防点样时漏样。放置至少2h以上，待胶凝

固完全时电泳。

d) 电泳：将梳子小心拔出，并将插梳子的一端清洗干净，必要时用洗瓶冲洗插梳子处。用纸将玻璃板擦干，以防电泳时短路。将板装到电泳槽中，加入合适的电泳缓冲液(一般为1XTBE)，用移液器将梳子处的气泡赶出，将梳子轻轻插入，其深度为刚进入胶面1mm。接通电源，恒功率70W预电泳30min，用移液器将点样孔中的气泡逐个赶出。

## 2)银染：

a) 固定：将玻璃板从电泳槽取下，拔出梳子，并轻轻将长板取下，放入2升10%的醋酸溶液中，轻轻摇动20~30min。

b) 漂洗：取出长板，在蒸馏水中漂洗2次，每次3min。

c) 染色：在2L蒸馏水中加入2g硝酸银，3ml甲醛，染色30min。

d) 显影：在蒸馏水中迅速漂洗一下，转入预冷的碳酸钠溶液中(其中加3 ml 甲醛，400 $\mu$ l10mg/ml 的硫代硫酸钠)，至条带清晰为止，将板取出放入醋酸溶液中，终止2min左右。

e) 漂洗：将板放入蒸馏水中漂洗10min，自然风干、照相。

选用 *EcoR* I /*Mse* I 引物组合进行扩增，预扩增反应采用 E00/M00，*EcoR*+3 和 *Mse*+3 用于选择扩增。相应接头和引物序列见表 3-1。

表 3-1 酶切连接接头序列及预扩增引物序列

Table3-1 Adaptor of restriction-Ligation and primer of pre-amplified

接头及引物名	序列
<i>Mse</i> I top adaptor	5'-GAC GAT GAG TCC TGA G-3'
<i>Mse</i> I bottom adaptor	3'-TA CTC AGG ACT CAT-5'
<i>EcoR</i> I top adaptor	5'-CTC GTA GAC TGC GTA CC-3'
<i>EcoR</i> I bottom adaptor	3'-CAT CTG ACG CAT GGT TAA-5'
E00	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CA-3'
M00	5'-GAT GAG TCC TGA GTA A-3'

### 3.2.2.3 SSR 分析

SSR 分析参照 Steven Tanksley(2005)的方法，并略加改动。实验中的引物序列参考 Steven Tanksley(2005)和 S. Feingold(2005)，由上海生工生物有限公司合成。

PCR 扩增体系：

去离子水	12.2 $\mu$ l
10 $\times$ PCR buffer	2.0 $\mu$ l
dNTP (10mM Each)	0.4 $\mu$ l
Primer1 (50 ng/ $\mu$ l)	1.0 $\mu$ l
Primer2 (50 ng/ $\mu$ l)	1.0 $\mu$ l
Taq-polymerase (2.5U/ $\mu$ l, Promega)	0.4 $\mu$ l
DNA (150ng)	3.0 $\mu$ l
总体积	20.0 $\mu$ l

PCR 扩增反应程序:

94℃ 5 min ; 94℃ 30sec; 56℃ 45sec; 72℃ 45 sec; 34 times to 2; 72℃ 10min; END。反应产物保存在 4℃, 用 2-3%的琼脂糖凝胶在 0.5 倍的 TBE 缓冲液中标准电压进行电泳检测。

### 3.2.2.4 数据分析

AFLP 的数据是将银染后的胶板放置在白光灯箱上, 按照点样顺序逐条对多态性带进行比对, 在出现差异谱带的地方进行记录, 有记为 1, 无则记录为 0。带型不清记为“-”, 生成“0”和“1”组成的原始矩阵。SSR 的数据用伯乐凝胶成像系统照相后对照照片进行统计, 记录方法同上。在分离图谱上的标记用引物组合表示。应用计算机软件 Joinmap 3.0 构建连锁图谱, 将“0”和“1”原始矩阵分别转换成 CP 群体所要求的数据格式。先打开 New project 命令并建立新的 Project, 通过 Load data 命令导入数据。再用命令“Individual genot.freq.”排除缺失数据过多的单株, 用“Locus genot. freq.”命令分析标记的偏分离情况。在 LOD Groupings(tree)窗口下, 用 Calculate 命令进行标记连锁分组(LOD=2.0~10.0), 选用合适的标记连锁组群, 用 Create Groups for Mapping 命令获得用于作图的组群, 用 Calculate map 命令建立框架图, 并计算图距。采用 Kosambi 函数(Kosambi, 1944)进行图谱距离计算。

## 3.3 结果与分析

### 3.3.1 DNA 模板检测

100mg 叶片用改良 CTAB 法提取的 DNA 用 100ulTE(含 1μl 1mg/ml 的 RNase)溶解, RNA 酶消化后, 取 2μlDNA 以 λDNA 作对照, 用 1%的琼脂糖电泳检测 DNA 浓度和纯度(见图 3-3)。

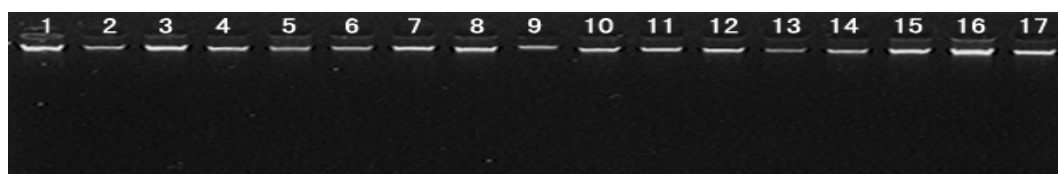


图 3-3 DNA 模板琼脂糖凝胶检测

Fig.3-3 Analysis of DNA template on 1 % agarose gel

注: 泳道 9 为 50ng 的 λDNA, 其他为单株系的 DNA

Note: 9th line is λDNA of 50ng, the rest are DNA of some genotypes from 02018 population.

### 3.3.2 预扩增检测

预扩增后, 为了保证选择性扩增的顺利进行, 首先取 5ul 预扩增产物进行 1%琼脂糖凝胶电泳检测。为了更好的估计模板的浓度, 电泳 8 分钟左右进行一次紫外检测, 根据亮度确定稀释倍数, 电泳 30 分钟后再进行一次检测, 主要是检测预扩产物的大小范围。从图 3-4 可以看出各单株系预扩产物浓度基本一致, 而且电泳 30 分钟后呈现 smear 状, 大小分布在 100-600bp 之间, 证明酶切非常充分, 完全符合要求, 可以用于选择性扩增。

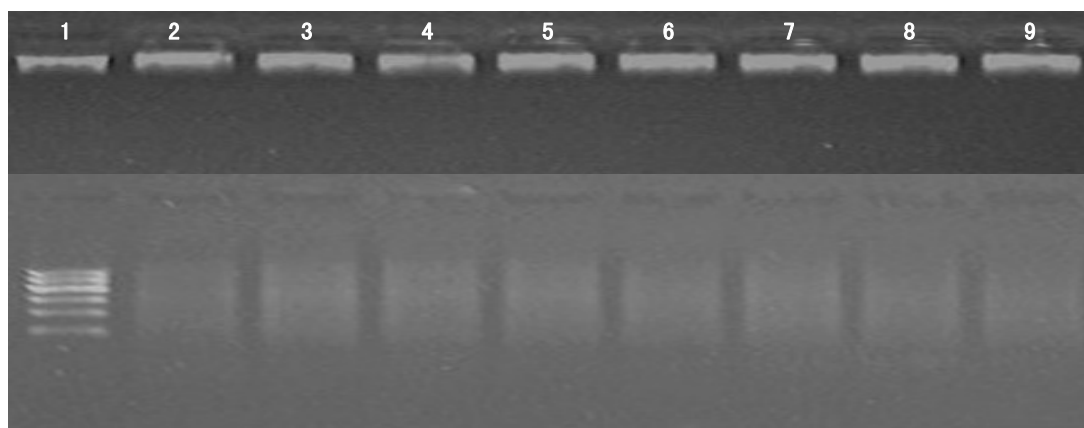


图 3-4 预扩产物琼脂糖凝胶检测

Fig.3-4 Analysis of pre-amplification products on 1 % agarose gel

注：1 为 DNAMarker 自上而下分别为 600、500、400、300、200 和 100bp；2-9 为不同单株系的预扩产物

Note: 1st lane is DNAMarker I (from up to down are 600、500、400、300、200 and 100bp), the rest are from 02018 population genotypes

### 3.3.3 标记多态性

利用作图亲本及 8 个随机单株对 256 对 AFLP 引物组合进行多态性分析，根据扩增多态性条带的数目、清晰度及重复性共筛选出 27 对能在群体无性系间扩增出 15 条差异条带的引物，将其中 10 对引物组合用于分子遗传连锁图谱的构建，表 3-2 列出了用于图谱构建的 AFLP 引物组合及其多态性。同时，用作图亲本用 30 对 SSR 引物进行多态性分析(Feingold,2005 和 Tanksley,2005)，筛选出 7 对在群体无性系间扩增出差异常条带的引物，引物序列及退火温度等见表 3-3。

表 3-2 用于 AFLP 分析的引物组合

Table3-2 Primer combinations applied in AFLP analysis

引物组合 Primer	引物序列 Primer sequence	多态性条带数 Polymorphic band
e32	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CAA C-3'	22
m51	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACC A-3'	
e34	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CAA T-3'	31
m51	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACC A-3'	
e38	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CAC T-3'	22
m47	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACA A-3'	
e38	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CAC T-3'	19
m48	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACA C-3'	
e38	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CAC T-3'	25
m49	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACA G-3'	
e38	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CAC T-3'	34
m50	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACA T-3'	
e38	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CAC T-3'	17
m59	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACT A-3'	
e39	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CAC T-3'	22
m51	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACC A-3'	
e40	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CAG C-3'	16
m55	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACG A-3'	
e44	5'-GAC TGC GTA CCA ATT CAT C-3'	23
m55	5'-GAT GAG TCC TGA GTA ACG A-3'	

表 3-3 用于 SSR 分析的引物序列

Table3-3 Primer combinations applied in SSR analysis

SSR 引物 名称 SSR Name	重复序列 Repeat motif	引物序列 Primer sequences (5'-3')	退火温度 Annealing T (°C)	染色体 Chromo- some	位点数 No. of alleles	多态性带大小 Polymorphic band sizes(bp)
S_T031	(TCA) <sub>n</sub>	AGGCGCACTTTAACTTCCAC CGGAACAAATTGCTCTGATG	60-54	1	11	129-171
S_T029	(CA) <sub>imp</sub> (TC) <sub>imp</sub>	GACTGGCTGACCCTGAACCTC GACAAAATTACAGGAACTGCAAA	60-54	2	13	124-172
SSR593	(TAC) <sub>7</sub>	TGGCATGAACAACAACCAAT AGGAAGTTGCATTAGGCCAT	55	4	6	285-295
SSR128	(CAG) <sub>6</sub> (CAA) <sub>3</sub> (CAG) <sub>7</sub>	GGTCCAGTTCAATCAACCGA TGAAGTCGTCTCATGGTTCG	55	6	6	123-106
SSR73	(AG) <sub>2</sub> (AGA) <sub>7</sub> (TAGTGA) <sub>2</sub> NA	TGGGAAGATCCTGATGATGG TTCCCTTTCCTCTGGACTCA	55	9	5	1300-700
S_T023	(GGC) <sub>n</sub> (GGT) <sub>n</sub>	GCGAATGACAGGACAAGAGG TGCCACTGCTACCATAACCA	60-54	10	11	142-205
S_T051	(TA) <sub>n</sub>	GGTCTCCATTAGCCCTCTGAG ACATAAATGGATCACACA	58-52	12	12	149-187

### 3.3.4 标记的偏分离分析

AFLP 标记和 SSR 标记在 F<sub>1</sub> 群体中的分离分别见图 3-5 和图 3-6。在 125 个单株的分离群体中, 统计了 264 个位点的基因型分布, 来自母本 08675-21 的位点 65 个, 来自父本 85 个, 来自双亲的 114 个; 在  $P<0.01$  的条件下, 对所得的 AFLP 标记进行适合性测验, 有 160 个标记表现的分离比率符合孟德尔分离比例(1: 1 或 3:1), 104 个标记表现为偏分离, 偏分离比率为 39.39%。在偏分离的 104 个标记中, 23 个标记位点为母本 08675-21 特异位点, 21 个位点为父本 09901-01 特异位点, 60 个来自双亲的位点。在来自单一亲本的 44 个标记位点中, 有 36 个 (78.26%) 标记位点都是偏向有带的亲本。

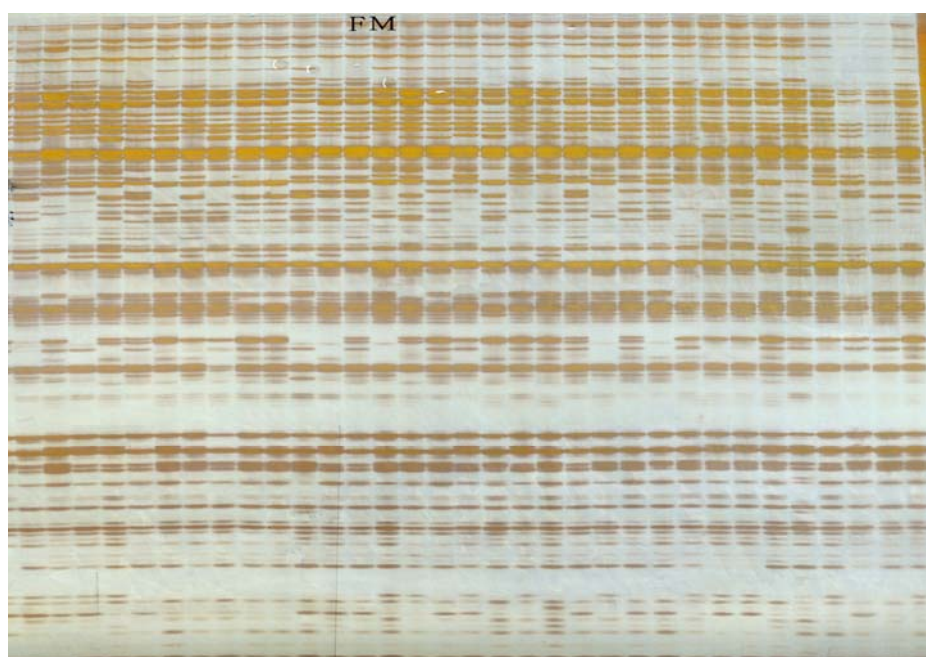


图 3-5 AFLP 分子标记在 F<sub>1</sub> 群体的分离

Fig.3-5 The segregation of AFLP markers in F<sub>1</sub> population derived from the cross of 09901-01 and 08675-21

注: F.母本; M.父本; 其它泳道均为F<sub>1</sub> 分离群体单株, Note: F. Female; M. Male; The rest lanes are from F<sub>1</sub> segregating progenies



图3-6 SSR分子标记在F<sub>1</sub>群体的分离

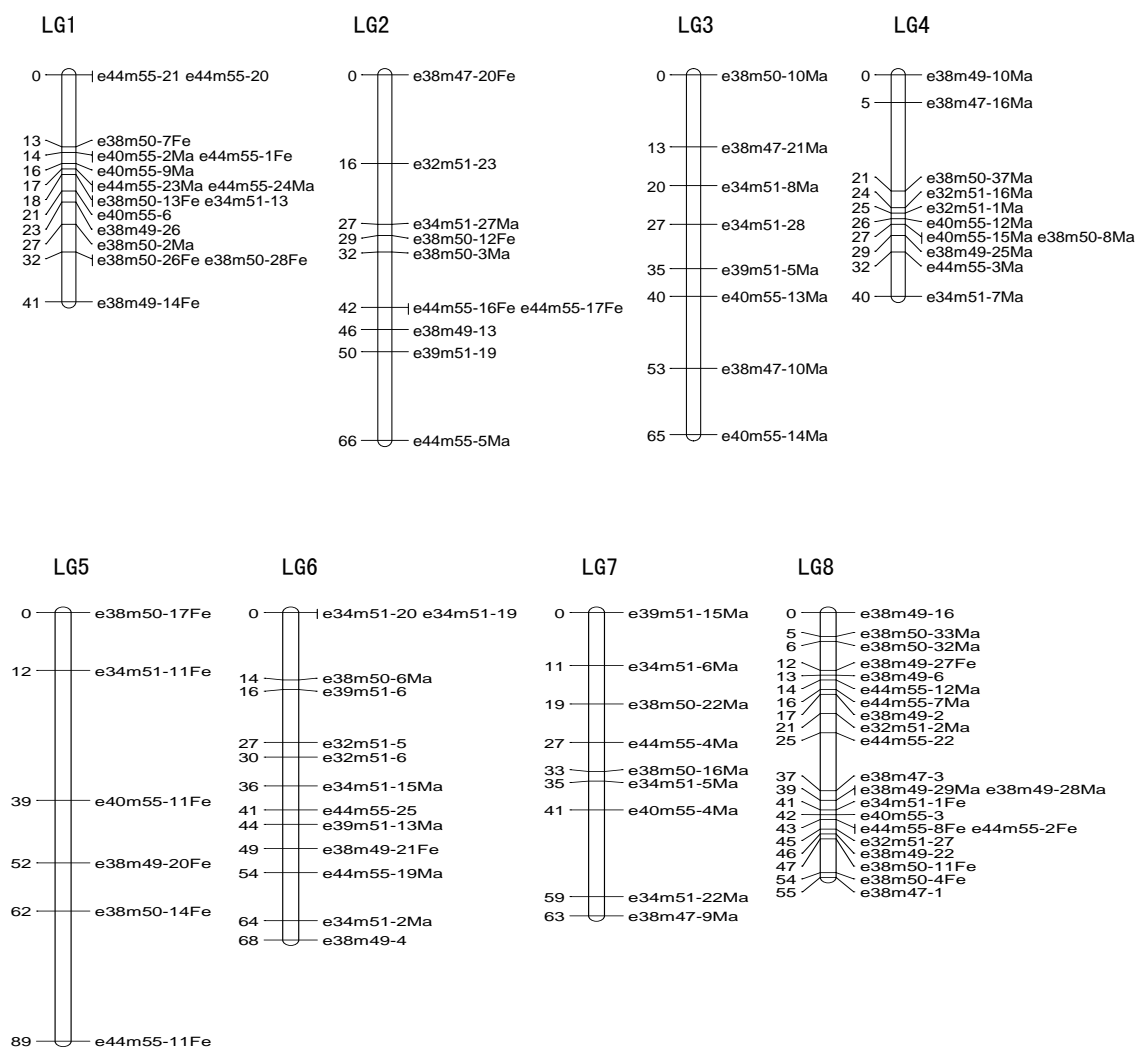
Fig. 3-6 The segregation of SSR markers in F<sub>1</sub> population derived from the cross of 09901-01 and 08675-21

注: 1. Marker, 自上而下分别为600、500、400、300、200和100bp; 2.母本; 3.父本; 4-32.F<sub>1</sub> 分离群体基因型;

Note: 1. Marker, 1st lane is DNAMarker I (from up to down are 600、500、400、300、200 and 100bp); 2. Female; 3. Male; 4-32. F<sub>1</sub> segregating progenies

### 3.3.5 分子遗传图谱的构建与分析

利用 JoinMap3.0 软件对该群体进行连锁分析, 得到一张包含17个主要连锁群的遗传连锁图, 共计158个分子标记(152个AFLP标记和6个SSR标记)在LOD2-10范围内分布于各个连锁组群(LGs)上。该连锁图覆盖基因组总长度为946cM, 标记间平均图距5.99cM。17个主要连锁群长度变化在29cM–89.0cM之间, 平均长为55.65cM, 其中LG5最长89cM, LG9最短29cM(图3-7, 表3-4)。





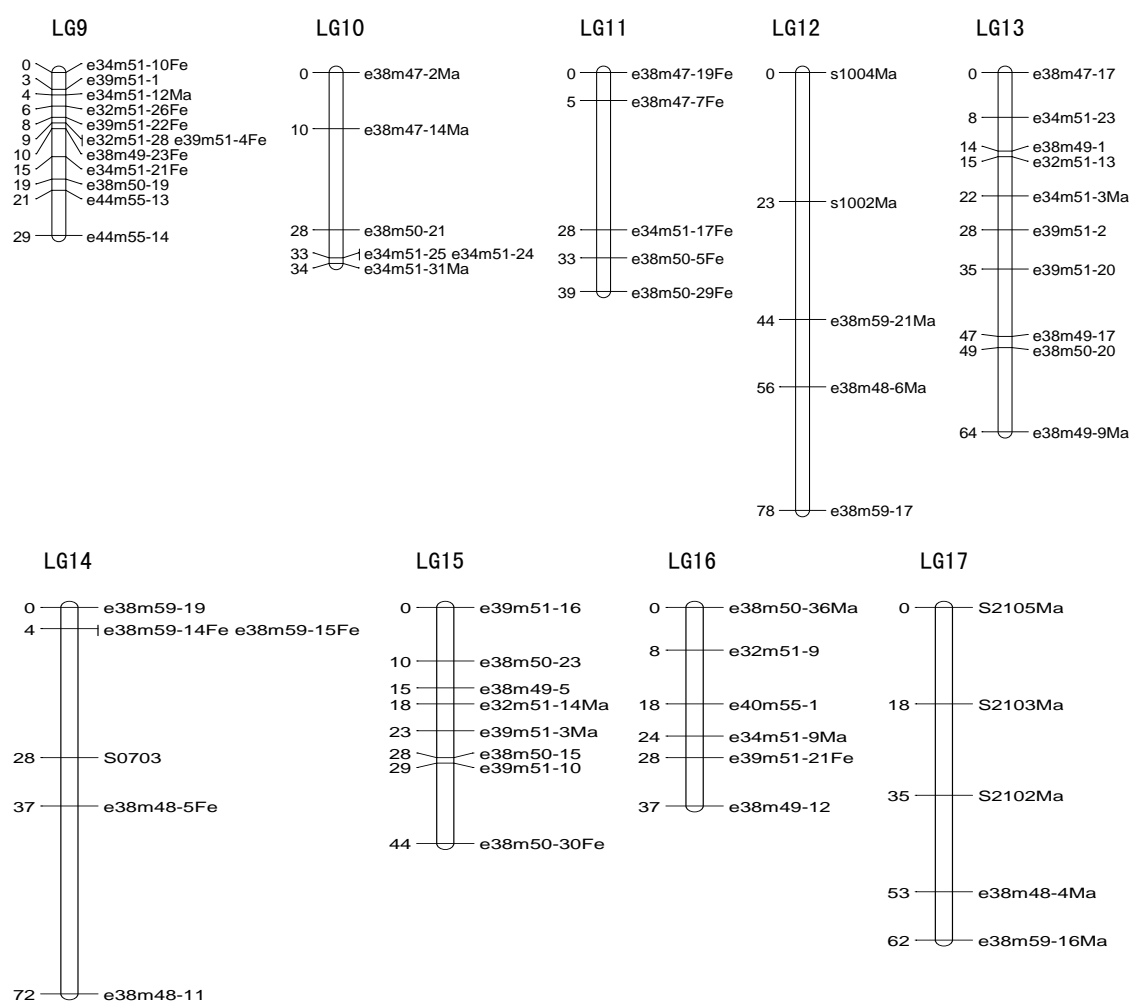


图3-7 02018群体的分子遗传图谱

Fig.3-7 Linkage map of 02018 population

注：图谱左侧为图谱距离，右侧为分子标记。Note: Map distances are indicated on the left side of linkage groups and locus names on the right

AFLP 分子标记在连锁群上的分布不太均匀，没有标记密集区出现，但在 LG5、LG11、LG12 和 LG14 上出现了大于 20cM 的空隙。不同连锁群间的图距有一定差异，各连锁群平均图距集中在 2.42cM(LG9)-15.6cM(LG12)之间。平均每个连锁群上的分子标记数为 9.92 个，LG8 上分子标记数最多，为 22 个，LG11、LG12 和 LG17 上面分子标记数分布最少，只有 5 个。

对偏分离分子标记在连锁群上的分布进行了统计，158 个标记上共有 50 个标记在 0.01 水平上发生不同程度的偏分离，偏分离比率为 31.65%。除了第 3 和第 4 连锁群外每个连锁群都含有 1-10 个不同数目的偏分离标记(表 3-4)。

各个连锁群的详细信息如下(表 3-4)：

LG1：长度为 41cM，分布有 16 个 AFLP 标记平均图距为 2.56cM，包括 3 个偏分离标记，偏分离标记比例为 18.8%；在 0-13 cM 有 1 个较大空隙，在 13-32cM 区段 13 个标记分布比较均匀，平均距离为 1.46cM。

LG2：长度为 66cM，包含 10 个 AFLP 标记，平均图距 6.60cM，包括 4 个偏分离标记，偏分离标记比例为 40.0%。

LG3: 长度为 66cM, 包括 8 个 AFLP 标记, 平均图距较大为 8.13cM, 分布较均匀, 不包含偏分离标记。

LG4: 长度为 40cM, 分布有 11 个 AFLP 标记, 平均图距为 3.64cM; 无偏分离标记; 在 5-21 cM 有一个较大的间隔空隙出现。

LG5: 长度为 89cM, 是 17 个连锁群中最长的, 但是只包括 6 个 AFLP 标记, 所以平均图距较大为 14.83cM; 分布有 3 个偏分离标记, 偏分离标记比例为 60.0%; 标记分布均匀, 有 2 个 27cM 的间隔空隙出现。

LG6: 长度为 68cM, 分布有 13 个 AFLP 标记, 平均图距为 5.23cM; 6 个偏分离标记, 偏分离标记比例为 46.2%; 标记分布比较均匀, 没有超过 20cM 的间隔空隙出现。

LG7: 长度为 63, 包括 9 个 AFLP 标记, 平均图距为 7.00cM; 分布有 1 个偏分离标记, 偏分离标记比例为 11.1%; 在 41-59cM 有较大间隔空隙出现。

LG8: 长度为 55cM, 分布有 22 个 AFLP 标记是 17 个连锁群中所含标记数最多的标记, 平均图距为 2.50cM; 含有 10 个偏分离标记, 是 7 个连锁群中含有偏分离标记最多的连锁群, 偏分离标记比例为 45.5%。

LG9: 长度只有 29cM, 是 17 个连锁群中最短的, 但包括 12 个 AFLP 标记, 因此平均图距最小为 2.42cM, 分布有 9 个偏分离标记, 偏分离标记比例最高为 75.0%。

LG10: 长度为 34cM, 分布有 6 个 AFLP 标记, 平均图距为 5.67cM; 含有 3 偏分离标记, 偏分离标记比例为 50.0%; 在 10-28cM 有一个较大间隔空隙出现。

LG11: 长度为 39cM, 只包括 5 个 AFLP 标记, 平均图距为 7.80cM, 分布有 1 个偏分离标记, 偏分离标记比例为 20.0%; 在 5-28cM 有 1 个较大间隔空隙出现。

LG12: 长度为 78cM, 分布有 3 个 AFLP 标记和 2 个 SSR 标记, 平均图距在 17 个连锁群中最大为 15.60cM, 有 3 个超过 20cM 间隔空隙出现; 包括 2 个偏分离标记, 偏分离标记比例为 40%。

LG13: 长度为 64cM, 包括 10 个 AFLP 标记, 平均图距为 6.40cM, 分布有 1 个偏分离标记, 偏分离标记比例为 10.0%; 标记分布比较均匀。

LG14: 长度为 72cM, 分布有 5 个 AFLP 标记和 1 个 SSR 标记, 平均图距较大为 12.00cM, 分布有 1 个偏分离标记, 偏分离标记比例为 16.7%; 在 4-28cM 有一个较大间隔空隙出现, 并且在 37-72cM 出现了该图谱中最大的间隔空隙。

LG15: 长度为 44cM, 包括 8 个 AFLP 标记, 平均图距较大为 5.50cM, 分布有 1 个偏分离标记, 偏分离标记比例为 12.5%。

LG16: 长度为 37cM, 6 个 AFLP 标记较均匀的分布在连锁群上, 平均图距为 6.17cM; 分布有 3 个偏分离标记, 偏分离标记比例为 50.0%。

LG17: 长度为 62cM, 分布有 3 个 SSR 标记和 2 个 AFLP 标记, 平均图距较大为 12.40cM, 分布有 2 个偏分离标记, 偏分离标记比例为 40.0%。

表 3-4 分子标记在分子遗传图谱上的分布

Table3- 4 Distribution of molecular markers on genetic map

连锁群 Linkage group	标记数 No. of markers	平均标记数 Density (marker/cM)	10cM 以上间 距数 No. of gaps	平均距离 Average interval (cM)	偏分离标记数 No. of distorted	长度 Length (cM)
LG1	16	0.39	1	2.56	3	41
LG2	10	0.15	4	6.60	4	66
LG3	8	0.12	3	8.13	0	65
LG4	11	0.28	1	3.64	0	40
LG5	6	0.07	4	14.83	3	89
LG6	13	0.19	3	5.23	6	68
LG7	9	0.14	2	7.00	1	63
LG8	22	0.40	1	2.50	10	55
LG9	12	0.41	0	2.42	9	29
LG10	6	0.18	2	5.67	3	34
LG11	5	0.13	1	7.80	1	39
LG12	5	0.06	4	15.60	2	78
LG13	10	0.16	2	6.40	1	64
LG14	6	0.08	3	12.00	1	72
LG15	8	0.18	2	5.50	1	44
LG16	6	0.16	1	6.17	3	37
LG17	5	0.08	3	12.40	2	62
总计/平均 Sum/Mean	158	0.19	2.18	5.99	50	946

注: gaps 代表相邻标记距离大于 20cM 的间距。Note: A gap indicates a distance between two adjacent markers of more than 20 cM.

## 3.4 讨论

### 3.4.1 作图群体及标记类型的选用

对一般作物而言, 作图群体分为临时性分离群体(F2、及衍生家系 F3、F4 及回交群体等)和永久性分离群体(重组近交系 RILs、双单倍体群体 DH、回交近交系 BILs 及近等基因系 NILs)。但对于马铃薯而言, 由于其高度杂合, F1 实生果中的每颗种子都是完全不同的基因型, 所以无法得到一般作物的常规作图群体。因此, F1 群体成了马铃薯遗传图谱构建的常用群体。作图群体的大小直接影响图谱的饱和度, 作图群体越大, 可以检测重组的最小图距越小, 可以辨别的

最大图距越大。国外发表的多张马铃薯图谱,作图群体个体数多在 90 到 256 之间。本研究所用作图群体有 125 个单株系,已经满足构建框架图谱的要求。

AFLP 标记被认为是多态性水平最高、检测位点数量最大的一种分子标记。本研究充分证明证实了该标记的高效性,平均每对引物组合产生多态性标记为 24.6 个。但也存在不足,如成本较高,DNA 多态性谱带有发生错配与缺失的可能等,针对遗传图谱的构建 AFLP 标记的一大缺陷在于难以覆盖染色体重组交换机率小的区域(如着丝粒区域、端粒区域等)。本研究采用的是 EcoR I /Mse I 引物组合,这种引物检测的位点多聚集在着丝粒两侧甲基化程度较高的重复序列区域。本研究获得的图谱中有标记密集区出现,在 AFLP 标记图谱中比较常见,在其它许多马铃薯 AFLP 遗传图谱上均发现了 EcoR I /Mse I AFLP 标记簇。聚集的原因尚不太清楚,可能与异染色质区重组率低、限制性酶切位点在异染色质区的分布或重复序列在着丝粒及端粒附近区域的分布有关。试验中的标记簇不是很明显,但存在不均衡的现象。如果采用 Pst I /Mse I 内切酶组合或其它特性互补的组合,多态性标记分布也许可以改善。

与 AFLP 标记相比,SSR 标记数量丰富,DNA 多态性更高,可覆盖整个基因组,特别是在以重复序列为主的核染色体区域有较好的覆盖度。SSR 标记作为其他分子标记的补充,可提供较高的遗传信息以填补其他分子标记遗留下的空白或缝隙,是一种非常好的锚定标记。所以本研究利用了两种分子标记进行遗传图谱的构建,但是由于所选的 35 对 SSR 标记中只有 7 对引物在作图亲本间存在多态性,获得的 SSR 标记很少,最终只有 6 个 SSR 标记被定位在图谱中,只有 3 个连锁群被锚定在不同的染色体上,即三个连锁群 12、14 和 17 连锁群分别锚定在第 4、2 和 9 染色体上。

### 3.4.2 分子标记的偏分离

等位基因的偏分离是生物界普遍存在的现象,被认为是生物进化的动力之一。主要有两种观点解释偏分离产生的原因。一些研究者用自交不亲和来阐述该现象,原因是在许多作物的遗传图谱中偏分离的标记多集中在一个或少数几个连锁群上,说明这些区域可能存在自交不亲和位点。另一种解释便是所谓的遗传搭车效应(hitchhiking),即分子标记偏分离程度与影响等位基因频率的遗传因子连锁有关。在一些连锁群中存在着控制配子生活力和竞争力的座位,其结果是影响配子选择产生偏分离。标记在连锁图中偏分离的比例一般在 30%以内,但也有远远高出这一比例的,这与所用标记类型及选用作物及群体相关。本研究中偏分离比例达 31.65%。除了第 3 和第 4 连锁群外每个连锁群都含有 1-10 个不同数目的偏分离标记。在偏分离标记中,不存在偏向单一亲本的情况,但在来自单亲的偏分离标记中 90%的标记都偏向有带的亲本,这一现象可能由配子体或孢子体选择造成,也可能与马铃薯作物本身的遗传高度杂合性有关。

### 3.4.3 连锁群的染色体定位

本试验所构建的遗传连锁图谱中第 12、14 和 17 等 3 个连锁群含有前人定位到马铃薯图谱中的 SSR 标记,所以我们推测这三个连锁群分别对应 4、2 和 9 染色体。其他 14 个连锁群上不含锚定标记所以无法定位染色体,但是我们可以肯定这 17 个连锁群中,至少有 5 个应该分别和其他连锁群在同一条染色体上。但是由于标记数较少,标记间距较大,所以在一些区域不能连接断裂成 17 个连锁群。

### 3.4.4 图谱的比较和完善

1988 年 Bonierbale 等构建了第一张马铃薯 RFLP 遗传图谱,覆盖基因组 1189cM。至今在国际上公开发表的遗传图谱已有几十张,比较已发表图谱的标记间平均距离,发现变化很大(594-1189cM),这与作图的标记类型和数目有关,从侧面也反映了覆盖基因组大小的不同。图谱大小的变化反映了位点间重组频率特征和作图亲本之间的亲缘关系的远近,亲缘关系远的图谱覆盖基因组较大。另外,图谱距离的大小与采用数据计算软件(MapMaker 和 JoinMap)或不同的数学函数(Haldane 函数和 Kosambi 函数)计算图谱距离有关(Vuylsteke et al., 1999)。本研究获得图谱的图距为 946cM,与其它已经发表的来源于相同函数获得的图谱距离大小相比,覆盖基因组距离居于中间水平。但是多数已发表的遗传图谱都含有 12 个连锁群,本研究构建的遗传图谱却含有 17 个连锁群,所以至少有 5 个连锁群应该是其他连锁群的一部分。造成这种结果的可能原因一方面是标记数太少,另一方面所用标记多为 EcoR I /Mse I AFLP 标记,要想完善该图谱,可以在今后用 Pst I /Mse I AFLP 标记和其他 PCR 标记进行进一步的补充,增加图谱密度,弥补图谱中间的空缺。

目前已构建的马铃薯遗传图谱中,只有 Hans van Os(2006)构建的高密度图谱饱和度较高,含有 10365 个标记,而其它多数图谱都只含有几百个标记,而且大部分是在不同的实验室利用不同的作图群体构建的,相互之间难以参考利用。遗传图谱的整合能大大增加标记位点的数量和有效作图群体的大小,特别是分子遗传图谱与经典遗传图谱的整合,对于重要经济性状的准确定位和图位克隆目的基因等都是十分必要的。

## 3.5 小结

采用 AFLP 和 SSR 分子标记,利用由加拿大农业食品部在福瑞德克通(Fredericton)的马铃薯研究中心 Henry DeJone 博士提供二倍体马铃薯组合实生种子获得 F1 代分离群体(02018 群体)为材料,亲本 08675-21 和 09901-01 在炸片颜色、干物质含量、单株结薯数和单个块茎重等性状存在显著差异,应用 JoinMap3.0 软件对 02018 分离群体进行了连锁分析,构建了国内首个包含 17 个主要连锁群、由 152 个 AFLP 标记和 6 个 SSR 标记组成的马铃薯遗传连锁图谱。图谱覆盖基因组总长度为 946cM,平均每个连锁群上的分子标记数为 9.92 个,标记间平均图距 5.99cM。17 个主要连锁群长度在 29cM-89.0cM 之间,平均长为 55.65cM,其中 LG5 最长 89cM, LG9 最短 29cM。为炸片颜色和部分重要性状的 QTL 定位研究奠定了基础,将用于炸片颜色、干物质含量、单株结薯数和单个块茎重的 QTL 定位。

利用 3 个 SSR 标记,分别将遗传连锁图谱中第 12、14 和 17 等 3 个连锁群初步定位到马铃薯第 4、第 2 和第 9 染色体上。

## 第四章 二倍体马铃薯群体重要性状的变异及选择

### 4.1 引言

从发展趋势来看,我国马铃薯产品的市场需求正处于日益增长的阶段。随着经济的发展,我国居民的食物消费结构正在发生巨大的变化,快餐和休闲类食品的消费将会出现巨大的增长。但我国目前种植的炸片加工型马铃薯品种多由国外引进,品质优但抗病性、适应性较差。因此,油炸加工型品种的选育已成为我国马铃薯育种工作的重点之一,由于种质资源异常缺乏,也是育种难点。欧美先进国家已拥有系统的加工品种选育技术,形成了相当程度的品种专用化和亲本专用化。在引进利用国外加工品种的同时,加强对优良加工品种育种亲本的筛选,对我国的加工专用品种选育十分重要。

02018 二倍体马铃薯群体的父母本是聚合了许多优良性状的二倍体材料,双亲的  $2n$  配子发生频率都较高,群体基因型之间在许多性状上存在显著差异。通过对群体中优良基因型的选择,一方面,可以利用这些材料直接与四倍体材料杂交进行品种选育,另一方面,可以继续在三倍体水平用于育种材料特殊性状的改良。总之,利用二倍体马铃薯群体的遗传变异进行优良育种材料的选择对于加工专用品种的选育非常重要。

### 4.2 试验材料与方法

#### 4.2.1 试验材料

实验材料为 02018 分离群体,是母本 08675-21 和父本 09901-01 经有性杂交产生的杂种一代,种植情况参见第三章。对照材料为大西洋和 08675-21。

#### 4.2.2 试验方法

##### 4.2.2.1 炸片颜色鉴定

2003、2004 和 2005 年分别在收获后一周内进行炸片颜色鉴定,每个基因型取 3 块代表性的块茎,洗净去皮后用美国生产的 NEMCON55200AN 型切片机切成近 1mm 左右的薄片,用清水洗去切片上的淀粉、糖及其它物质,然后在干毛巾上平铺切片,并覆盖另一干毛巾,去除切片表面的积水。用 Toastmaster 型炸片锅,170℃左右棕榈油进行炸片,油炸 3-5 分钟至薯片表面没有明显的气泡后取出沥去油份。待冷却后,根据美国休闲食品协会提供的马铃薯炸片颜色参考标准(见图 2-1),将炸片颜色值由浅到深划分成 10 个级别(1-10),炸片颜色值为 1 表示炸片颜色最浅,炸片颜色值为 10 表示颜色最深。

##### 4.2.2.2 低温储藏设计

2004 年秋冬,根据 02018 群体 2003 和 2004 两年的炸片颜色鉴定结果,选取炸片颜色浅的

12 份基因型块茎进行低温储藏和回暖处理,6℃低温贮藏 80 天,然后 18℃回暖 27 天,以 Atlantic 作为对照。低温贮藏期间每隔 10 天进行一次炸片颜色鉴定,回暖后再进行一次炸片颜色鉴定。2005 年收获后一周内对 02018 群体进行炸片颜色鉴定后,当天取所有基因型无病、无损伤、有代表性的 3 个块茎进行 90 天的 4℃低温储藏处理和 20 天的 19℃回暖处理,低温储藏和回暖处理后进行 2 次炸片颜色鉴定。

### 4.2.2.3 其他性状的鉴定

#### 4.2.2.3.1 比重的测定

采用盐水比重法进行测量。每个基因型按块茎大小比例取成熟的块茎 1-2kg 进行测定。

盐水比重法的步骤是:首先将块茎放入低浓度的盐溶液中。能飘浮的块茎,其比重与其溶液相同或低于溶液的比重。那些沉到底的块茎取出来、晾干后再放入下一级别溶液中。在这一级别中飘浮的块茎,其比重可介于上一溶液比重和这一溶液比重之间。这种方法可以配置所需要的任意浓度。通过这种方法,不仅可以获得平均比重,还能得到所测定的样本间的变异范围。盐溶液配制及温度校准表见附录 2。

#### 4.2.2.3.2 农艺性状测定

1)单株块茎重:无性系单株的块茎质量,收获时测量每个基因型株系的块茎质量,除以株数求平均数。

2)单株结薯数:单株所产生块茎的个数,收获时每个基因型无性系随机取 10 株测产生的块茎数目,计算平均数。以个为单位。

3)块茎芽眼数:单个块茎平均芽眼数量,每个基因型数 10-15 个块茎,求平均数。

4)芽眼深浅:按深、中和浅统计,每个基因型数 10-15 个块茎,求平均数。

## 4.3 结果与分析

### 4.3.1 炸片颜色的分离和选择

从 2003 到 2005 年对收获后的 02018 群体进行 3 年的炸片颜色鉴定,鉴定结果见表 4-1。多数基因型 3 年的炸片颜色鉴定结果基本一致,但有的单株不同年份的结果存在差异,而且个别基因型差异较大,如 02018-5、02018-14 和 02018-41 等。可能存在以下原因:二倍体试验材料块茎较小、难以控制精确的切片厚度,生长环境条件不同,不同年份收获时的气温不同且会遇气温骤降等,对环境条件和温度较敏感的基因型炸片颜色有变化,且炸片颜色以图片为标准目测难免存在一定误差。

表 4-1 02018 群体收获后炸片颜色评价结果

Table 4-1 Tuber frying color scores for genotypes from 02018 population in 3 years

单株编号	炸片颜色值 Chipping color			单株编号	炸片颜色值 Chipping color		
genotypes	2003	2004	2005	genotypes	2003	2004	2005
08675-21(♀)	2	3	2	02018-126	6	4	4
09901-01(♂)	7	7	7	02018-127	5.5	5	3
02018-2	4.5	3	-	02018-128	5	6	-
02018-4	3	3	4	02018-129	4.5	5	4
02018-5	4	10	4	02018-133	5	3	3
02018-8	5.5	4	3	02018-134	6.5	6	5
02018-11	4	6	4	02018-137	-	6	7
02018-12	5.5	7	5	02018-139	4	8	7
02018-13	6	8	8	02018-142	4.5	4	4
02018-14	3.5	7	4	02018-145	-	3.5	-
02018-21	6.5	-	4	02018-146	6.5	8	8
02018-25	6.5	5	-	02018-147	4.5	3	7
02018-28	4.5	7.5	-	02018-152	5.5	6	4
02018-30	5.5	-	3	02018-153	6.5	5	5
02018-31	-	5	4	02018-157	5	5	7
02018-32	4	3	3	02018-158	4	-	-
02018-33	4.5	6	7	02018-159	7.5	-	5
02018-35	5.5	5	-	02018-160	6	5	5
02018-37	4	-	6	02018-162	5.5	-	-
02018-39	5.5	-	6	02018-163	6.5	7	4
02018-40	5	5	5	02018-164	6.5	3.5	6
02018-41	6.5	2.5	5	02018-165	-	6	5
02018-44	4	-	3	02018-167	-	-	3
02018-45	-	7	2	02018-169	6	5	7
02018-51	8	5	5	02018-170	5.5	5	6
02018-52	3.5	3.5	-	02018-173	8	8	6
02018-55	5.5	6	5	02018-176	6.5	3	3
02018-57	4.5	3	6	02018-177	4	2	-
02018-58	4	4.5	3	02018-178	4	3.5	4
02018-59	8.5	6.5	5	02018-179	2	6	3
02018-60	7.5	8	7	02018-184	5.5	-	5
02018-64	5	5	7	02018-186	3.5	2	-
02018-65	4.5	5	-	02018-187	5.5	5	8
02018-71	5.5	6	3	02018-189	9	7	8
02018-73	3.5	4	4	02018-190	4.5	5	3
02018-74	3.5	3	4	02018-191	4	5	6



02018-75	5.5	2.5	3	02018-192	6.5	3	-
02018-76	7	6	4	02018-196	5	3	-
02018-78	7.5	8	5	02018-199	5	4.5	3
02018-79	4.5	7	4	02018-200	-	6.5	4
02018-80	5.5	-	4	02018-206	4	3	4
02018-82	4	4.5	-	02018-207	3	5	7
02018-83	2.5	5	3	02018-208	4.5	4	6
02018-84	6.5	5	8	02018-212	8	8	8
02018-88	-	4	6	02018-214	3	5.5	-
02018-93	5	3.5	3	02018-215	-	7.5	4
02018-94	5.5	3	4	02018-218	6.5	5	6
02018-96	8	9	4	02018-220	5	6	5
02018-97	8	5.5	-	02018-221	7	3	2
02018-100	4.5	-	4	02018-224	5.5	5	7
02018-102	3	3	6	02018-225	4	4	2
02018-103	8.5	6	6	02018-231	3.5	3	-
02018-104	5.5	6	-	02018-232	8	3	4
02018-105	3.5	2	3	02018-234	8	8	4
02018-106	6.5	6	4	02018-235	5	-	6
02018-107	7	8	5	02018-237	9	8	6
02018-109	3	3	4	02018-239	4	4	-
02018-110	3.5	5	4	02018-244	5.5	4.5	4
02018-111	5.5	6	-	02018-246	8	6	6
02018-112	7.5	2	5	02018-248	4	2	4
02018-115	7.5	7	-	02018-249	5.5	3	3
02018-119	6.5	5	6	02018-266	-	-	4
02018-124	4	5	3	02018-912	-	5	8
02018-77	4	3	3				
变异系数				0.2887	0.3563	0.3318	

注：“-”表示没有炸片颜色鉴定结果。Note: “-” means no evaluation of fry color scores

将 3 年的炸片颜色鉴定结果统计绘制成频率分布图(图 4-1)，经正态性检验（表 4-2），可见 2003 年和 2004 年的分布都呈正态分布，2005 年的分布略有偏向左边但不显著，可以推断炸片颜色分离呈正态分布的数量性状，可能由主效基因控制，但具体的主效基因个数无法推断，与前人的研究结果相符：Accatino(1973)在二倍体水平上用经典遗传学方法研究提出炸片颜色受 2 个主效基因控制；Thill(1994)根据经典遗传学理论，在二倍体水平上提出 3 个位点假说，这 3 个位点即能控制炸片颜色的逆转，也能影响到贮藏期间颜色的变化。

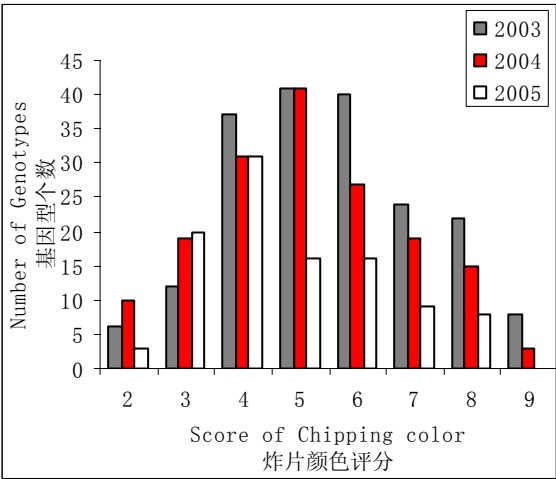


图 4-1 炸片颜色 02018 群体分离图  
Fig 4-1 Segregating of chipping color in 02018

表 4-2 02018 群体后代炸片颜色分布正态性检验

Table 4-2 Result of Normal distribution testing for 02018 segregating population

性状 traits	炸片颜色 Chipping color		
	2003	2004	2005
平均偏差	1.25	1.42	1.33
极差	7.00	8.00	6.00
方差	2.41	3.18	2.52
标准差	1.55	1.78	1.59
标准误	0.15	0.17	0.16
变异系数	0.2887	0.3563	0.3318
样本数	113	112	103
均值	5.38	5.01	4.79
偏度 P 值	0.1155	0.1805	0.038
峰度 P 值	0.2601	0.2344	0.1758

通过对 3 年的炸片颜色鉴定结果进行逐年评价、纵向比较，并进行了比重、薯形和皮色等综合性状的鉴定，以炸片颜色为主结合对芽眼颜色、芽眼深浅、比重、单薯重、单株产量和单株结薯数的鉴定结果，对 02018 群体基因型进行了综合评价筛选，选出编号为 02018-32、02018-44、02018-93、02018-99、02018-105、02018-179、02018-221、02018-913、02018-77、02018-248、02018-94 和 02018-176 共 12 份优良的育种材料(炸片颜色见图 4-2)，入选材料的其他农艺性状列于表 4-3。

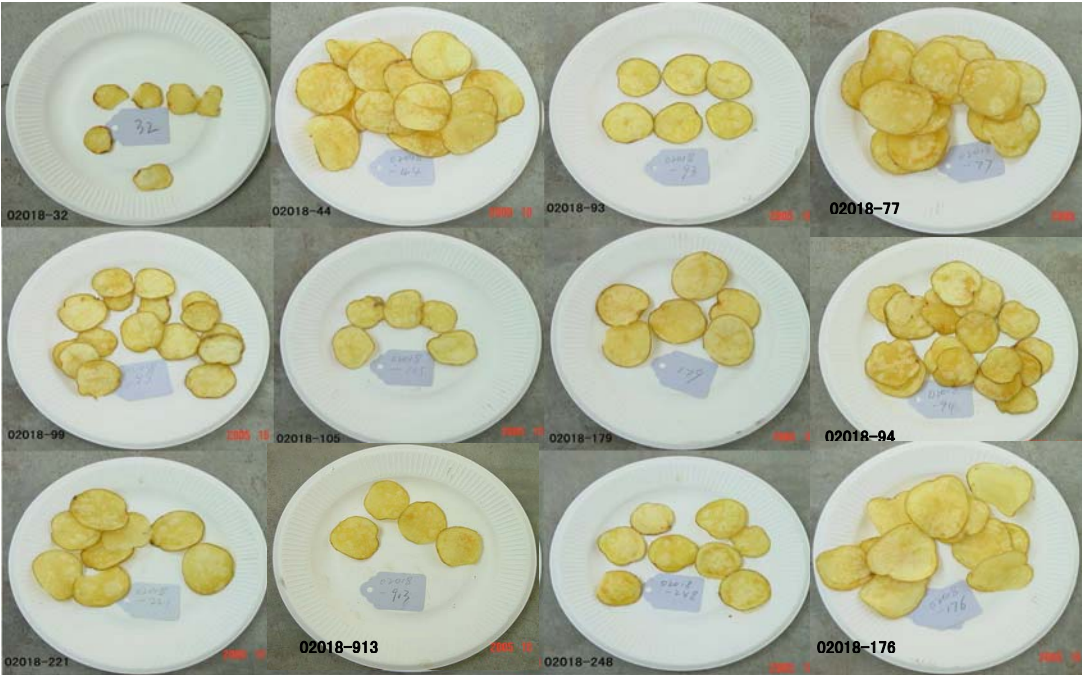


图 4-2 油炸颜色浅的基因型

Fig.4-2 Genotypes with good frying color in 02018 population

表 4-3 入选基因型及亲本性状统计

Table 4-3 Traits of parents and selected genotypes

编号 genotype	炸片颜色 Chipping color	芽眼颜色 Color of eye	芽眼深浅 Depth of eye	茎色 Color of stem	比重 Specific gravity	单薯重 Tuber size	单株结薯数 Tuber set	单株块茎重 Tuber yield
08675-21(♀)	2	黄	浅	绿	1.0401	18.92	5.33	100.89
09901-01(♂)	7	红	较深	带紫	1.1296	15.08	4.11	62.00
02018-32	3	黄	浅	绿	1.0604	3.76	7.00	26.33
02018-44	3	黄	较深	带紫	1.0816	31.75	5.33	169.33
02018-93	3	黄	较深	绿	1.0917	10.08	7.22	72.78
02018-99	3	黄	浅	绿	1.0730	10.61	2.00	21.22
02018-105	3	黄	深	带紫	1.0744	9.09	4.91	44.64
02018-179	3	黄	浅	绿	1.0771	35.55	2.20	78.20
02018-221	2	黄	较深	绿	1.0922	15.46	5.90	91.20
02018-248	4	红	较深	绿	1.0991	15.11	8.00	120.90
02018-94	4	黄	较深	绿	1.0706	10.11	4.50	45.50
02018-176	3	红	较深	绿	1.0760	16.15	3.90	62.99
02018-77	3	黄	浅	绿	1.0974	39.35	8.50	334.50
02018-913	3	黄	中	绿	1.0620	7.57	11.50	87.00

4.3.2 耐低温糖化炸片颜色选择

2004 年秋，通过对 2003 和 2004 年两年的炸片颜色鉴定结果进行比较和筛选，选择无病害且块茎数多的 9 个收获后炸片颜色浅的基因型进行 6℃低温贮藏 80 天并 18℃回暖 27 天后进行炸片颜色的鉴定。低温贮藏期间和回暖后的炸片颜色见表 4-4。四倍体炸片品种 Atlantic 在 6℃

贮藏 30 天时，炸片颜色即达到了 6.5，贮藏 80 天时炸片颜色达 8.5，在回暖后炸片颜色降低到 4。炸片颜色浅的亲本 08675-21 在贮藏 10 天后炸片颜色即达 5.5，贮藏 80 天后，炸片颜色为 7.5，回暖后降低到 5。02018 的后代材料中 02018-77 和 02018-99 在 6℃贮藏 40 天时炸片颜色依旧为 3.5 和 4.5，50 天时炸片颜色均达到 5.5，贮藏 80 天回暖 27 天后炸片颜色分别降低到 3.5 和 4；02018-94 耐低温糖化表现最优，在低温贮藏 70 天时，炸片颜色依旧为 4.5，80 天时达到 5，在回暖 27 天后，炸片颜色降低到 3。02018-52 在回暖后炸片颜色从冷藏直接炸片的 6 降低到 4.5。因此 02018-94、02018-77、02018-99 和 02018-52 耐 6℃低温贮藏回暖后炸片颜色低于 4.5(市场接受色值)。02018-77 在 6℃低温贮藏下不同时间的炸片颜色见图 4-3，02018-77、02018-52、02018-94 和 02018-99 在 6℃低温贮藏 80 天直接油炸的炸片颜色见图 4-4。



图 4-3 02018-77 在不同贮藏时间炸片颜色  
Fig.4-3 Chipping color of 02018-77 in different days under 6℃ cold storage



图 4-4 不同基因型冷藏 80 天后的炸片颜色  
Fig.4-4 Chipping color of genotypes 80 days under 6℃cold storage

表 4-4 6℃低温储藏和 18℃回暖处理材料的炸片颜色

Table4-4 Tuber frying-color scores of genotypes stored at 6℃ and re-conditioning at 18℃

基因型 Genotype	低温储藏及回暖时间 days after cold storage and reconditioning									
	0 天 0day	10 天 10days	20 天 20days	30 天 30days	40 天 40days	50 天 50days	60 天 60days	70 天 70days	80 天 80days	回暖 27 天 reconditioning
Atlantic(ck)	1	1.5	2.5	6.5	6.5	7.5	7.5	7.5	8.5	4
08675-21(♀)	2	5.5	5.5	6.5	6.5	4.5	6	7	7.5	5
02018-52	3.5	2.5	3.5	5.5	6	4.5	5	6	6	4.5
02018-66	2	4.5	3.5	5.5	6.5	7	7	7	7.5	6
02018-73	4	5.5	6.5	9	8.5	8.5	8.5	8.5	9	7
02018-77	2.5	2.5	2.5	2.5	3.5	5.5	6	6.5	6.5	3.5
02018-94	3	3.5	4	2.5	6	2.5	4	4.5	5	3
02018-99	2	2.5	2.5	4.5	4.5	5.5	5	5	4.5	4
02018-109	3	4.5	6.5	7.5	7.5	7	8	7.5	9	6.5
02018-168	2.5	5.5	5.5	6.5	6.5	7	7	7	8.5	5.5

2005 年秋，将 81 份在收获后炸片颜色浅的基因型在 4℃低温储藏 90 天直接炸片和在 19℃回暖处理 20 天的炸片颜色鉴定结果如下：经过 90 天 4℃低温储藏几乎所有无性系的炸片颜色

评分都达到了 10, 但仍然有包括一个亲本在内共 22 个基因型炸片颜色评分仍在 8.5, 这些基因型分别是: 08675-21(亲本)、02018-21、02018-25、02018-30、02018-37、02018-40、02018-55、02018-71、02018-76、02018-88、02018-93、02018-94、02018-100、02018-103、02018-126、02018-137、02018-152、02018-176、02018-207、02018-220、02018-244 和 02018-913。所有材料进行了 20 天 19℃回暖处理, 回暖后炸片颜色的鉴定结果见表 4-5。其中 02018-59、02018-93、02018-105 等 10 份后代基因型的炸片颜色降低到 5, 02018-94、02018-31、02018-75 等 11 份后代基因型的炸片颜色降低到 6。

表 4-5 19℃回暖处理 20 天后炸片颜色鉴定结果

Table4-4 Tuber frying-color scores of the genotypes reconditioning 20 days at 19℃

炸片颜色 Frying color	基因型编号 Genotype of 02018 progenies
5	02018-59, 02018-93, 02018-105, 02018-125, 02018-127, 02018-152, 02018-176, 02018-184, 02018-190, 02018-248
6	02018-31, 02018-75, 02018-76, 02018-84, 02018-94, 02018-100, 02018-124, 02018-126, 02018-160, 02018-168, 02018-221
7	02018-21, 02018-30, 02018-37, 02018-45, 02018-51, 02018-55, 02018-57, 02018-60, 02018-62, 02018-91, 02018-102, 02018-107, 02018-110, 02018-129, 02018-133, 02018-137, 02018-157, 02018-165, 02018-172, 02018-173, 02018-174, 02018-200, 02018-215, 02018-235, 02018-237, 02018-244, 02018-913
8	02018-5, 02018-14, 02018-40, 02018-45, 02018-78, 02018-83, 02018-88, 02018-96, 02018-103, 02018-106, 02018-159, 02018-167, 02018-182, 02018-203, 02018-218, 02018-224, 02018-225, 02018-238, 02018-239, 02018-249, 02018-266, 02018-912
9	02018-112, 02018-134, 02018-139, 02018-146, 02018-147, 02018-164, 02018-170, 02018-208, 02018-212, 02018-914

通过 2 年的低温贮藏炸片颜色鉴定, 结合芽眼颜色、芽眼深浅、比重、单薯重、单株产量和单株结薯数的测定结果, 从二倍体群体 02018 中选出 02018-93、02018-94、02018-105、02018-176、02018-248 和 02018-77 等 6 份耐低温且综合加工品质较好的基因型, 将进一步用于耐低温糖化加工品质的遗传改良中。图 4-5 为入选基因型在不同贮藏时期的油炸颜色鉴定结果。





图 4-5 低温储藏及回暖鉴定筛选出的 5 份耐低温材料

Fig4-5 Genotypes with high resistant to cold sweetening

注：1,2,3行分别为收获后直接油炸、4℃贮藏90天直接油炸和冷藏后在19℃回暖20天后的油炸颜色。

Note: The line of 1,2,3 is showing the chipping colors after harvesting, storage 90 days at 4℃ and reconditioning in 20 days at 19℃, respectively.

## 4.4 讨论

### 4.4.1 二倍体材料的炸片颜色鉴定

由于本试验所用材料为二倍体马铃薯，产量低块茎较小，所以其中部分无性系在个别年份的数据未能统计。2003 年时这一群体共有 200 多份基因型单株系，由于自然淘汰目前只剩 160 多份，为了保存材料部分单株系未进行炸片颜色鉴定。表 4-1 中只列出了用于遗传连锁图谱构建的 126 份材料的鉴定结果。为了使每个单株系保证一定的数量，更准确的进行炸片颜色评价，2006 年将 02018 群体进行了一次扩繁留种。

02018 群体中某些相同的基因型收获后的炸片颜色鉴定结果在 3 年间存在一定差异，造成这种差异的原因很多，在结果分析部分 3.1.1 已详细说明。虽然根据第二章的遗传分析，炸片颜色是高度遗传的，但环境条件和温度有一定的影响，且不同的基因型的敏感程度不同。其中当地种植条件和收获时温度是人为无法控制的，感染病毒基因型将进行脱毒、收获时尽量避免机械损伤。炸片颜色的测定方法将引进国外专门测定炸片颜色的仪器，将减少评价误差。

### 4.4.2 二倍体材料其他性状的鉴定

比重、单株结薯数和单株块茎重等性状的遗传复杂，遗传率不高，易受环境条件的影响，种植年份、土壤条件、气候条件、种植条件、出苗时间和收获时间等因素对上述性状均有较大的影响，尤其是二倍体马铃薯如果生育期不够块茎不能完全成熟，对比重和产量影响较大。而

炸片颜色、薯皮性状和芽眼性状等受外界环境影响较小，遗传率较高，适宜早期选择。所以在综合评价筛选炸片材料时，主要针对炸片颜色、薯皮性状和芽眼等性状来进行。

## 4.5 小结

1. 经过对 02018 分离群体后代进行 3 年的炸片颜色遗传变异研究，炸片颜色在分离后代中呈正态分布，可以推断炸片颜色是数量性状，与前人的研究结果相同。

2. 经 3 年炸片颜色鉴定和综合农艺性状评价，筛选出 02018-32、02018-44、02018-93、02018-99、02018-105、02018-179、02018-221、02018-913、02018-77、02018-248、02018-94 和 02018-176 等 12 份在收获后炸片颜色浅和综合农艺性状优异的二倍体基因型可以用于炸片品质的改良。

3. 02018 群体后代基因型通过 2 年耐低温储藏炸片颜色评价结果说明在 6℃贮藏 80 天后较 4℃下贮藏 90 天易在回暖后恢复炸片颜色，并筛选出 02018-93, 02018-94, 02018-105, 02018-176, 02018-77 和 02018-248 等 6 份耐低温且综合加工品质优良的二倍体育种材料。

## 第五章 马铃薯炸片颜色及其他三种重要性状 QTL 定位

### 5.1 引言

马铃薯的许多农艺性状和加工品质性状均为数量性状。应用传统的数量遗传学方法可以检测其整体遗传效应和环境效应,却无法解析单个基因的遗传效应,更无法对单个 QTL 进行遗传操作,这常常成为常规育种的难点。

利用分子连锁图谱,可以追踪重要农艺性状和加工品质性状基因。目前,已经鉴定出一些与淀粉含量、低温糖化及炸片颜色性状相关的 QTL 位点或染色体区域。在马铃薯的抗病性方面的 QTL 定位研究较多,尤其是晚疫病和线虫方面,并且取得了很大进展。由于目前用于 QTL 研究图谱的不饱和性,大部分性状的基因定位研究尚处于初级阶段,提供的遗传信息和 QTL 定位的精确度有待进一步完善和提高。

本研究利用具有许多差异显著农艺性状及加工品质性状的二倍体马铃薯亲本 08675-21 与 09901-01 杂交获得的 02018 群体为材料,构建了国内第一张马铃薯分子连锁图谱,开展马铃薯炸片颜色性状 QTL 定位与遗传效应分析,为进一步探讨马铃薯相关性状的 QTL 精细定位、图位克隆、基因组比较及分子标记辅助选择育种提供分子水平上的依据。

### 5.2 材料与方法

#### 5.2.1 材料

用于 QTL 分析的群体为 02018 二倍体马铃薯分离群体,群体亲本的遗传背景及 02018 群体在 2003 年前的种植情况见第三章的材料和方法。2004 年 5 月 15 将 2003 年秋收获的亲本及群体块茎播种于河北省张家口市张北县育种试验地,9 月 24 日按基因型收获;2004 年 12 月从收获的每个单株系(基因型)中取 3 个块茎种到南口温室,取出苗后 1 个月的新鲜叶片提取基因组 DNA 用于分子连锁图谱构建;2005 年 5 月 12 日将 2004 年秋收获的亲本及后代块茎播种于河北省张家口市张北县试验地,9 月 18 日按基因型收获。

#### 5.2.2 方法

2003、2004 和 2005 年 3 年秋季收获的块茎用于性状评价鉴定。

**炸片颜色:** 2003、2004 和 2005 年分别在收获后一周内进行炸片颜色鉴定,3 年鉴定的基因型数分别为 116、115 和 106 个,每个基因型取 3 个代表性的块茎(大小中等均匀,无病虫害侵染),炸片方法见 4.2.2.1。

**单个块茎重:** 116 个基因型用于单个块茎重的统计,采用电子天平称量法,每个基因型称取总重量,除以块茎总数,求平均数。

**单株块茎数:** 110 个基因型用于单株块茎数的统计,对每个基因型随机取 10 株进行统计,求平均数。



**块茎干物质含量：**109 个单株用于比重的统计，每个基因型随机取成熟的块茎 1-2kg 进行比重测定，测定方法用盐水比重法(见 4.2.2.3.1)。在测得比重后，经查 Mepkep 表(附录 1)得到相应的块茎干物质含量。

5.2.3 数据整理和 QTL 分析

采用 Excel 对性状进行统计分析，获得柱形分布图。

使用 MAPQTL4.0((Plant Research Internal, Wageningen-University and Research Centre, Wageningen, The Netherlands)进行各性状的 QTL 分析。首先使用区间作图法(interval mapping, IM)找到确定的 QTLs 和与其紧密连锁的标记(Van Ooijen, 1992)。根据模拟计算表确定不同连锁群的 LOD 阈值(Van Ooijen, 1999)，使用 MAPQTL4.0 中的 Automatic cofactor selection 对与 IM 检测到的 QTLs 紧密连锁的标记进行选择，在  $P<0.02$  水平上显著的标记作为 cofactor 用于多模型 QTL 作图(mutiple QTLmodel, MQM)的检测。利用 MAPQTL4.0 中的 Permutation Test 命令(1000 次重复)，估计每一个连锁群上在  $\alpha=0.05$  水平上的 LOD 阈值。IM 和 MQM 都以 5cM 的步骤扫描整个基因组。以连锁群上 LOD 值最高的位置作为 QTL 的位置。

5.3 结果与分析

5.3.1 四种重要性状双亲值及变异

02018 群体父母本炸片颜色、单株结薯数、干物质含量和单个块茎重的表型值以及分离后代这 4 种性状的均值、变异幅度和标准差列于表 5-1 中。母本 08675-21 炸片颜色评分值为 2，单株结薯数为 5.33，干物质含量为 21.1%，单个块茎重为 18.92g；父本的炸片颜色评分值为 8，单株结薯数为 4.11，干物质含量为 19.8%，单个块茎重为 15.08g。除了炸片颜色在双亲间表现明显的差异外，其余 3 个性状双亲间无明显差异，但在群体 02018 后代中出现了分离，并且不同基因型间差异显著(见表 5-1)，炸片颜色值变异幅度 2-9，单个块茎重、单株结薯数和块茎干物质含量的变异幅度分别为 5.93-62.58、1.2-15.56 和 0.0644-0.2934。这几种性状在 02018 群体的分布情况见图 5-1。经正态性检验，炸片颜色和干物质含量在后代分离群体中呈正态分布，其他性状呈偏态分布(表 5-2)。炸片颜色分离见图 5-2。

表 5-1 各性状的双亲值及在分离群体中的分布  
Table 5-1 Parents value and distribution of traits in segregation population

性状 traits	炸片颜色 Chipping color			单个块茎重 Tuber size	单株结薯数 Tuber set	干物质含量 Dry matter
	2003	2004	2005			
母本值 female	2.00	2.00	2.00	18.92	5.33	0.2112
父本值 male	8.00	8.00	7.00	15.08	4.11	0.1989
F1 变异幅度 Various	2-9	2-9	2-8	5.93-62.58	1.2-15.56	0.0644-0.2934
F1 均值 mean	1.55	1.78	1.59	13.29	2.43	0.2186
标准差 SD	1.51	1.78	1.67	9.44	1.93	0.04

表 5-2 02018 群体后代性状分布正态性检验

Table5-2 Results of normal distribution testing for the traits of 02018 segregating population

性状 traits	干物质含量	炸片颜色 Chipping color			单个块茎重	单株结薯数
	Dry matter	2003	2004	2005	Tuber size	Tuber set
平均偏差	0.033	1.25	1.42	1.33	6.37	1.52
极差	0.176	7.00	8.00	6.00	59.78	8.30
方差	0.0017	2.4086	3.1846	2.5226	89.1463	3.7325
标准差	0.04	1.55	1.78	1.59	9.44	1.93
标准误	0.004	0.146	0.168	0.156	0.888	0.187
变异系数	0.1886	0.2887	0.3563	0.3318	0.7207	0.4476
样本数	103	113	112	103	113	107
均值	0.2161	5.38	5.01	4.79	13.10	4.32
偏度系数 skew	-0.4127	0.36	0.31	0.49	2.46	0.78
偏度 U 值 Uskew	-1.7347	1.57	1.34	2.08	10.80	3.32
偏度 P 值	0.0828	0.1155	0.1805	0.038	0.0001	0.0009
峰度系数 kurt	-0.29	-0.51	-0.54	-0.64	8.33	0.12
峰度 U 值 Ukurt	-0.6172	-1.1262	-1.1891	-1.3539	18.45	0.25
峰度 P 值	0.5371	0.2601	0.2344	0.1758	0.0001	0.8033

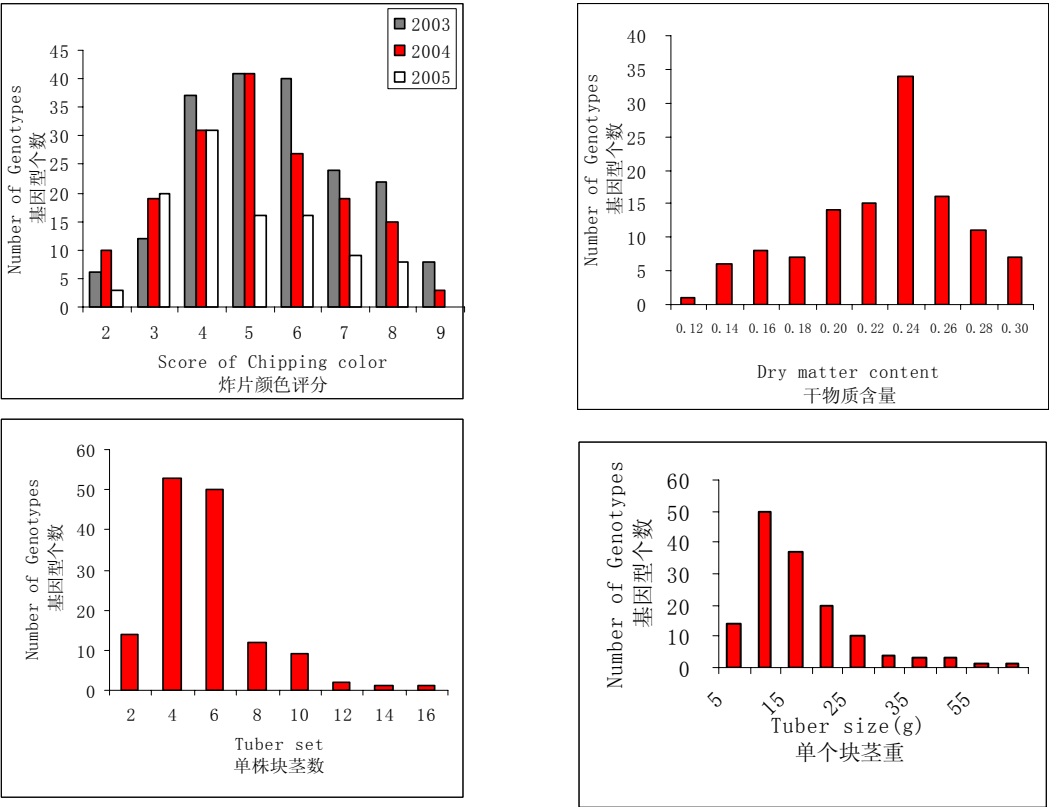


图 5-1 马铃薯四个重要性状在分离群体中分布

Fig5-1 The frequency distribution of genotype for four traits in F<sub>1</sub> population in diploid potato

注：纵坐标为单株数目；横坐标为表型值。Note: Ordinate refers to number of genotypes; Abscissa refers to phenotypic value

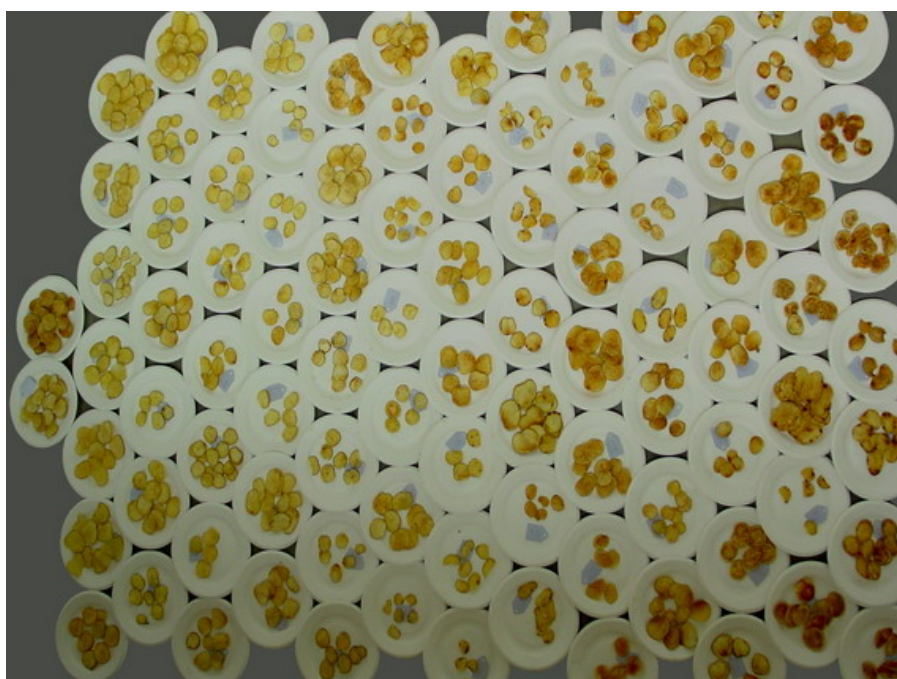


图 5-2 炸片颜色在 02018 群体中的分离

Fig5-2 Segregating of chipping color in F1 population of 02018

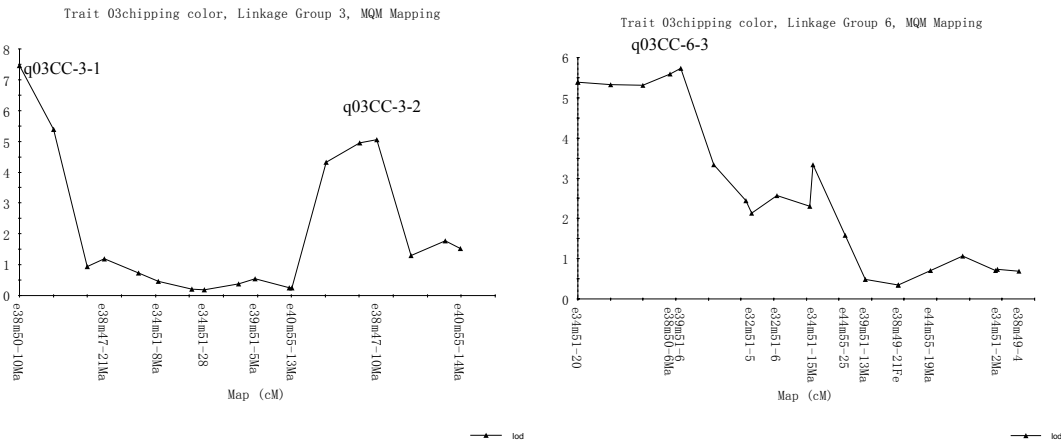
### 5.3.2 炸片颜色性状的 QTL 定位

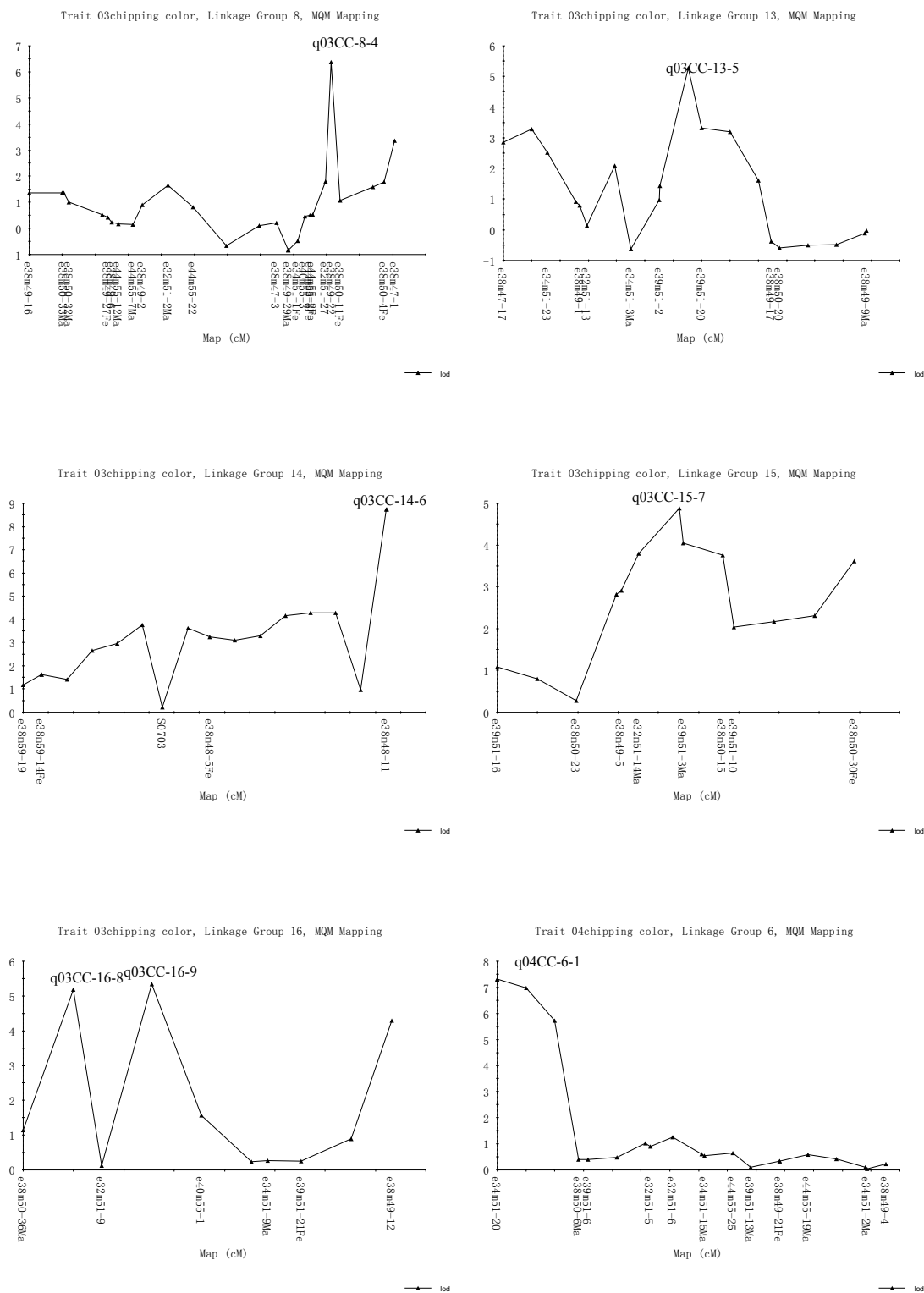
用 2003、2004 和 2005 等 3 年收获后的炸片颜色结果进行 QTL 分析, 共检测到 19 个控制炸片颜色的 QTLs, 分别分布在 3、6、8、12、13、14、15 和 16 连锁群上(图 5-4), 这 19 个 QTLs 解释表型的变异程度(见表 5-3)从 5.50%到 70%, 其中 q04CC-6-1、q04CC-12-2 和 q03CC-13-5 解释较高的表型变异, 分别为 70.00%、54.6%和 44.50%, 可能是主效 QTL; q04CC-6-1 和 q04CC-12-2 分别与标记 E34M51-20 和 S1004 共分离, q03CC-13-5 两边的侧翼标记分别为 E39M51-2 和 E39M51-20, 区间为 12.40cM。在 3 号连锁群的 0cM 处, 03 和 05 年都检测到了相同的控制炸片颜色的 QTLs q03CC-3-1 和 q05CC-3-1, 与标记 E38M50-10 共分离, 可分别解释 11.60%和 17.00%的表型变异; 在 13 号连锁群的 32.60cM 处, 03 和 04 年都检测到了相同的控制炸片颜色的 QTLs, q03CC-13-5 和 q04CC-13-3 分别解释 44.50%和 14.20%的表型变异。q04CC-13-3 解释的表型变异小于 q03CC-13-5, 但是 04 年在 q04CC-13-3 附近还检测到了另外一个 QTL 为点 q04CC-13-4, 它能解释 14.10%的表型变异。并且分别在 3、14 和 15 等 3 个连锁群几乎相同的位点附近, 2003 和 2005 年都检测到了控制炸片颜色的 QTLs: q03CC-3-2 和 q05CC-3-2, q03CC-14-6 和 q05CC-14-5, q03CC-15-7 和 q05CC-15-6, 解释表型变异依次为 11.0%、18.20%、11.9%、19.20%、7.40%和 19.20%。检测到的所有 QTL 位点的标记或是两侧的标记都统计在表 5-3 中, 似然图见图 5-3。

表 5-3 控制炸片颜色的 QTL 及其效应

Table 5-3 Summary of putative QTL controlling chipping color traits and its effect

QTL	LG	Position(cM)	LOD	Flanking loci	Interval(cM)	Expl(%)
q03CC-3-1	3	0.00	7.45	e38m50-10Ma	0.00	11.60
q03CC-3-2	3	52.60	5.06	e38m47-10Ma	0.00	11.00
q03CC-6-3	6	14.10	5.59	e38m50-6Ma	0.00	5.50
q03CC-8-4	8	45.70	6.37	e38m49-22	0.00	10.60
q03CC-13-5	13	32.60	5.28	e39m51-2;e39m51-20	12.40	44.50
q03CC-14-6	14	72.20	8.74	e38m48-11	0.00	11.90
q03CC-15-7	15	14.80	2.82	e38m50-23;e38m49-5	16.60	7.40
q03CC-16-8	16	5.00	5.19	e38m50-36Ma;e32m51-9	7.80	7.00
q03CC-16-9	16	12.80	5.34	e32m51-9;e32m51-9	9.90	7.30
q04CC-6-1	6	0.00	7.29	e34m51-20	0.00	70.00
q04CC-12-2	12	0.00	5.66	s1004Ma	0.00	54.60
q04CC-13-3	13	32.60	4.54	e39m51-2;e39m51-20	8.50	14.20
q04CC-13-4	13	40.00	4.77	e39m51-20;e38m49-17	12.00	14.10
q05CC-3-1	3	0.00	6.89	e38m50-10Ma	0.00	17.00
q05CC-3-2	3	62.60	13.56	e38m47-10Ma;e40m55-14Ma	12.30	18.20
q05CC-8-3	8	0.00	7.97	e38m49-16	0.00	13.40
q05CC-12-4	12	75.80	7.75	e38m48-6Ma;e38m59-17	21.90	16.40
q05CC-14-5	14	67.1	1338.4	e38m48-5Fe;e38m48-11	35.1	19.20
q05CC-15-6	15	5.00	1286.85	e39m51-16;e38m50-23	9.80	19.20





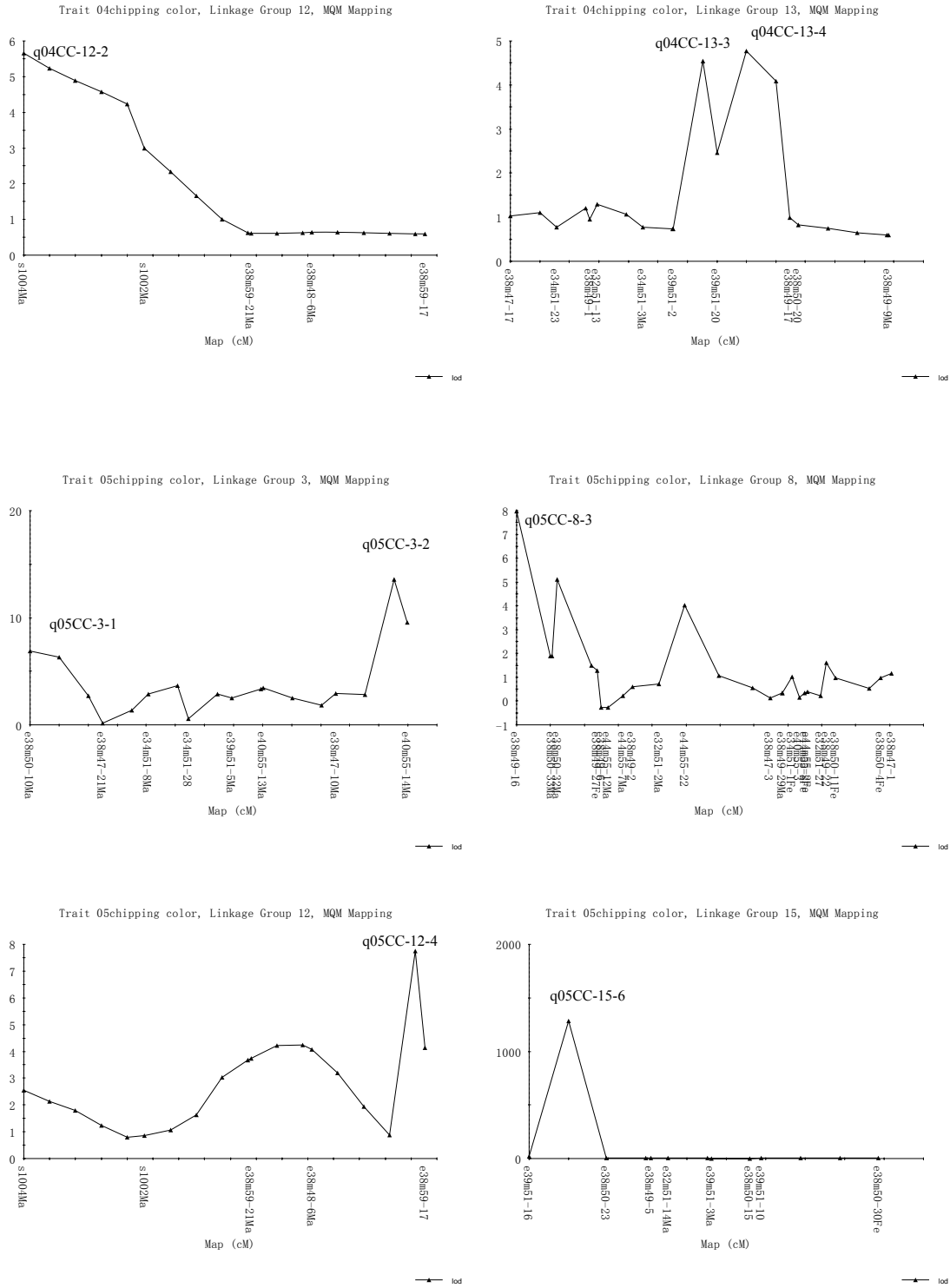


图 5-3 控制马铃薯炸片颜色性状的 QTL 似然图

Fig5-3 QTL likelihood maps for chipping color in potato

### 5.3.3 干物质含量的 QTL 定位

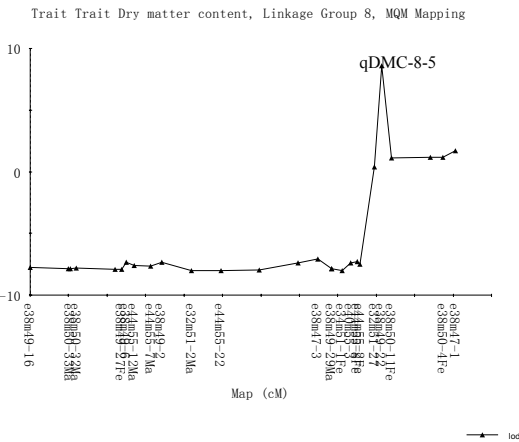
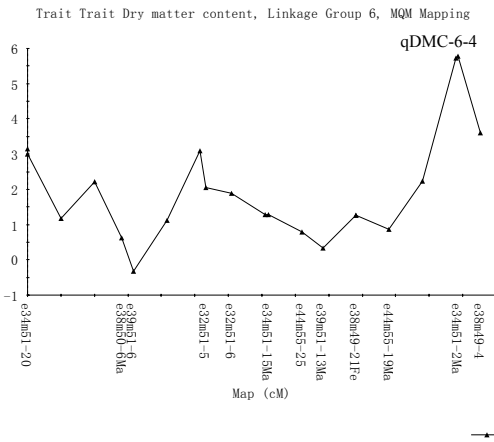
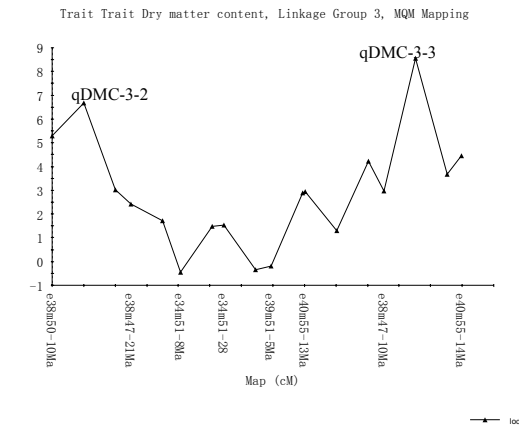
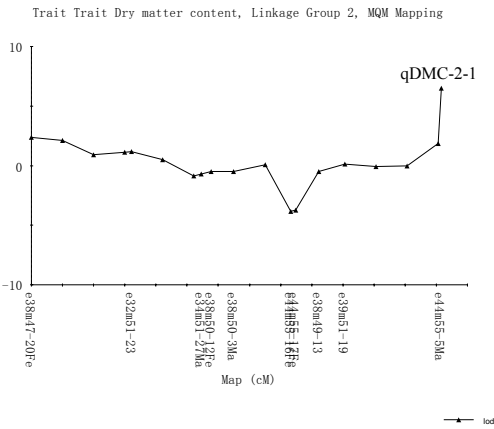
用 2005 年统计的干物质含量数据进行 QTL 分析, 结果检测到 13 个控制干物质含量的 QTLs, 这些 QTLs 分别位于 2、3、6、8、10、13、14 和 15 连锁群上(图 5-4), 其中 qDMC-8-5、qDMC-13-7 和 qDMC-14-10 解释表型变异较高分别为 34.00%、28.70%和 26.70%, 可能为主效

的 QTL。这 3 个 QTLs 分别与标记 E38M49-22、E38M47-17 和 E38M48-11 共分离。其他 10 个 QTL 解释表型变异较小，具体见表 5-4 和图 5-4。

表 5-4 控制干物质含量的 QTL 及其效应

Table 5-4 Summary of putative QTL controlling dry matter content traits and its effect

QTL	LG	Position(cM)	LOD	Flanking loci	Interval(cM)	Expl(%)
qDMC-2-1	2	65.80	6.51	e44m55-5Ma	0.00	2.70
qDMC-3-2	3	5.00	6.67	e38m50-10Ma;e38m47-21Ma	12.50	2.10
qDMC-3-3	3	57.60	8.56	e38m47-10Ma;e40m55-14Ma	12.30	2.80
qDMC-6-4	6	64.30	5.78	e34m51-2Ma	0.00	1.40
qDMC-8-5	8	45.70	8.59	e38m49-22	0.00	34.00
qDMC-10-6	10	20.4	6.76	e38m47-14Ma;e38m50-21	17.2	2.70
qDMC-13-7	13	0	7.14	e38m47-17	0	28.70
qDMC-13-8	13	45.00	6.87	e39m51-20;e38m49-17	12.3	2.40
qDMC-13-9	13	58.8	7.68	e38m50-20;e38m49-9Ma	15.3	2.90
qDMC-14-10	14	72.2	5.19	e38m48-11	0	26.70
qDMC-15-11	15	0	6.13	e39m51-16	0	10.00
qDMC-15-12	15	29.4	4.65	e39m51-10	0	1.40
qDMC-15-13	15	44.3	6.54	e38m50-30Fe	0	2.00



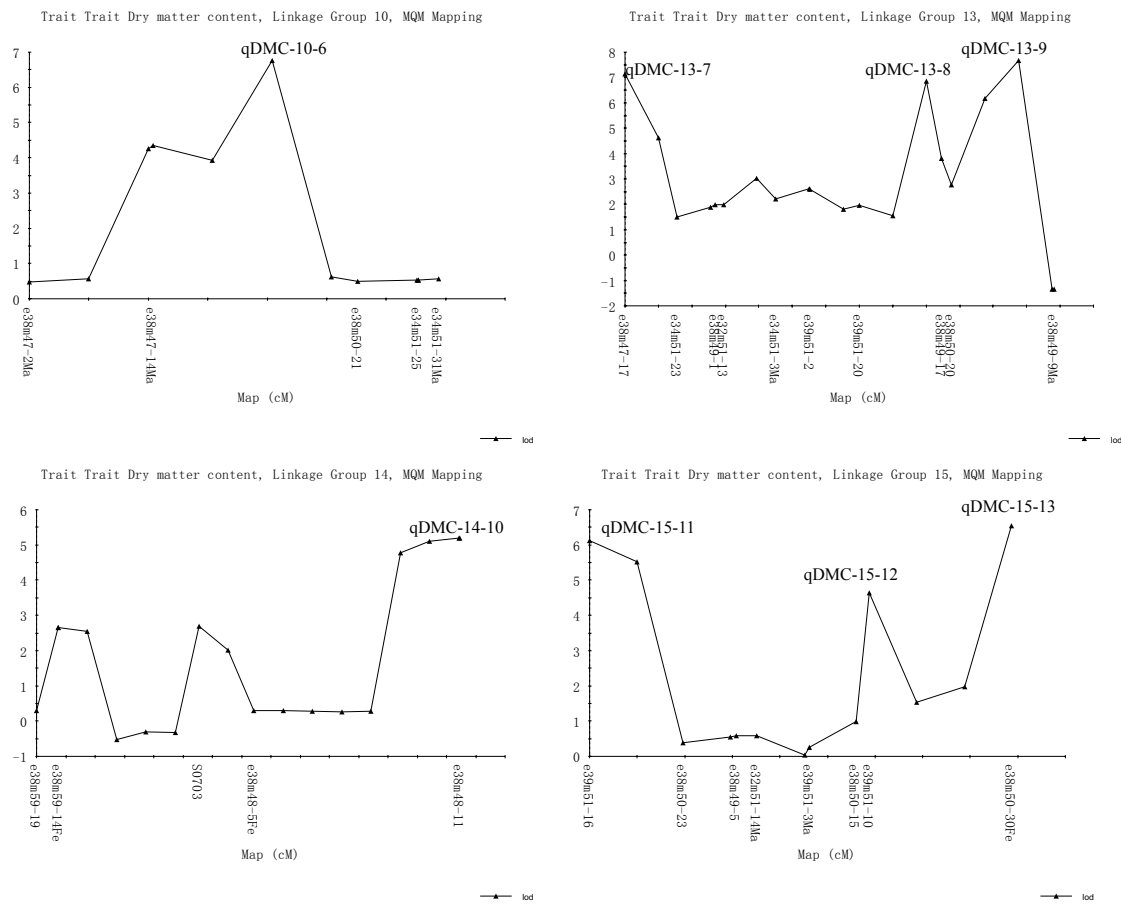


图 5-4 控制干物质含量性状的 QTL 似然图

Fig5-4 QTL likelihood maps for dry matter content traits in potato

5.3.4 单株结薯数的 QTL 定位

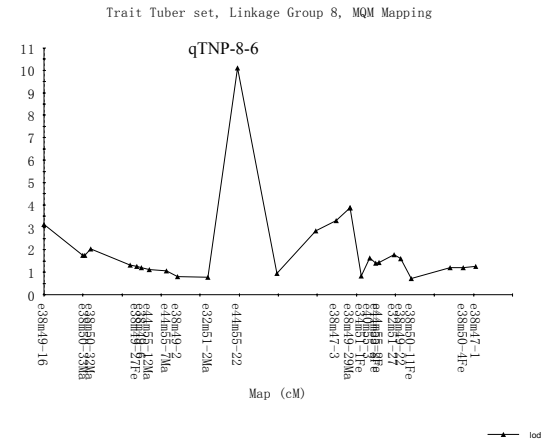
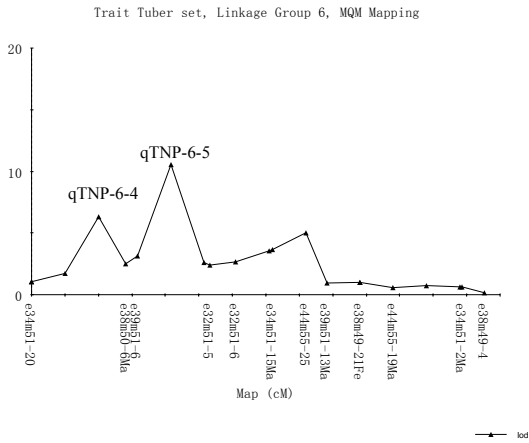
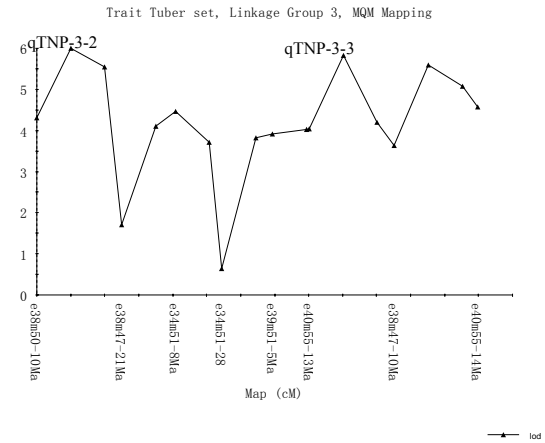
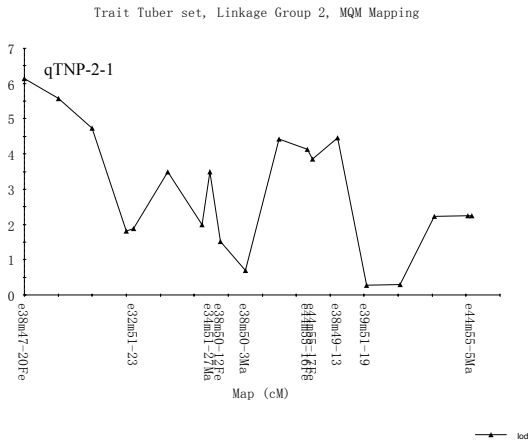
用 2005 年统计的单株结薯数数据进行 QTL 分析，检测到 7 个控制单株结薯数的 QTLs，它们分别位于第 1、第 6 和 12 连锁群上(图 5-6)，解释表型变异基本相近，在 11.50%到 12.80% 之间。qTNP-12-7 解释表型变异最多，为 12.80%，距两边的侧翼标记 S1004 和 S1002 的距离分别为 10.27cM 和 13.13cM；qTNP-12-7 解释表型变异最少为 11.50%，距两边的侧翼标记 E34M51-19 和 E38M50-6 的距离分别为 6.3cM 和 7.8cM。qTNP-2-1 和 qTNP-10-6 分别与标记 E38M47-20 和 E44M55-22 共分离。具体见表 5-5 和图 5-5。



表 5-5 控制单株块茎数的 QTL 及其效应

Table 5-5 Summary of putative QTL controlling tuber set traits and its effect

QTL	LG	Position(cM)	LOD	Flanking loci	Interval(cM)	Expl(%)
qTNP-2-1	2	0	6.15	e38m47-20Fe	0	11.60
qTNP-3-2	3	5	6	e38m50-10Ma;e38m47-21Ma	12.5	12.20
qTNP-3-3	3	45.1	5.82	e40m55-13Ma;e38m47-10Ma	12.5	12.40
qTNP-6-4	6	10	6.3	e34m51-19;e38m50-6Ma	14.1	11.50
qTNP-6-5	6	20.8	10.56	e39m51-6;e32m51-5	10.8	11.90
qTNP-8-6	8	24.8	10.1	e44m55-22	0	11.60
qTNP-12-7	12	5	10.27	s1004Ma;s1002Ma	23.4	12.80



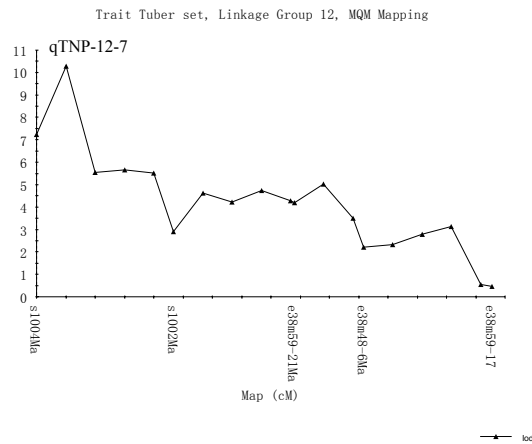
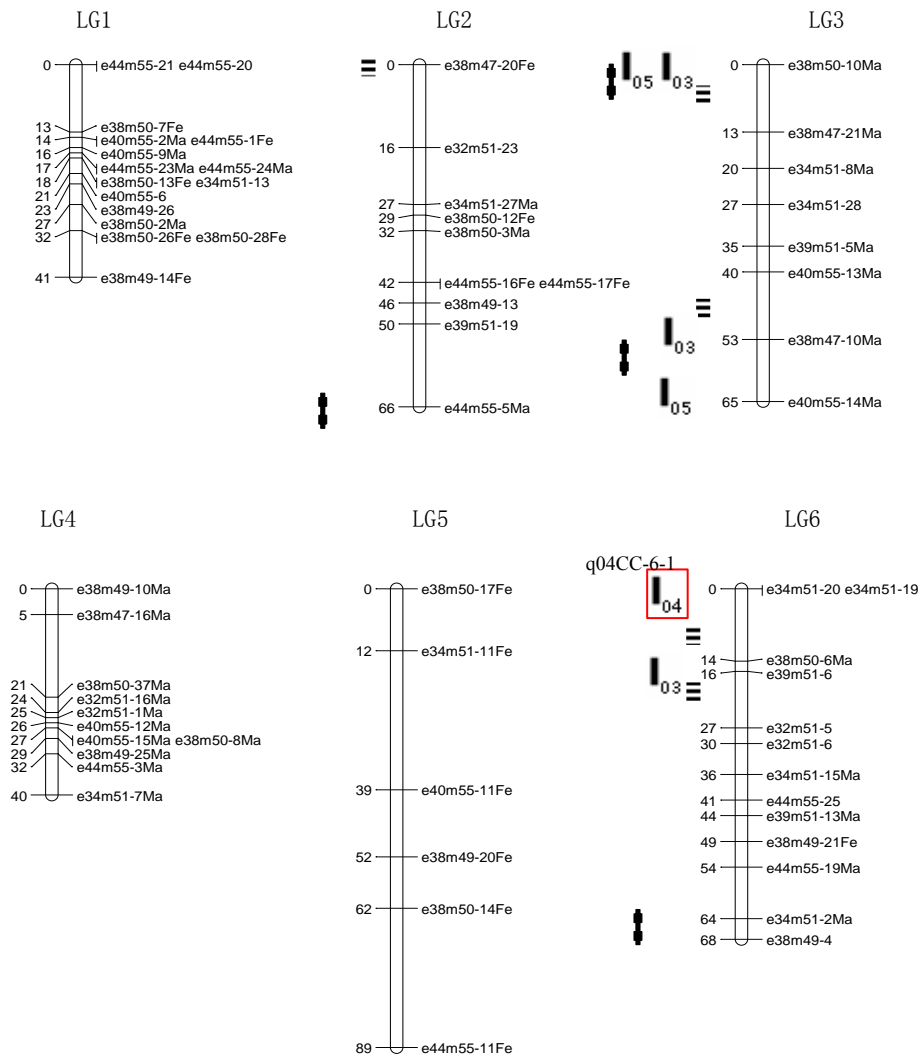


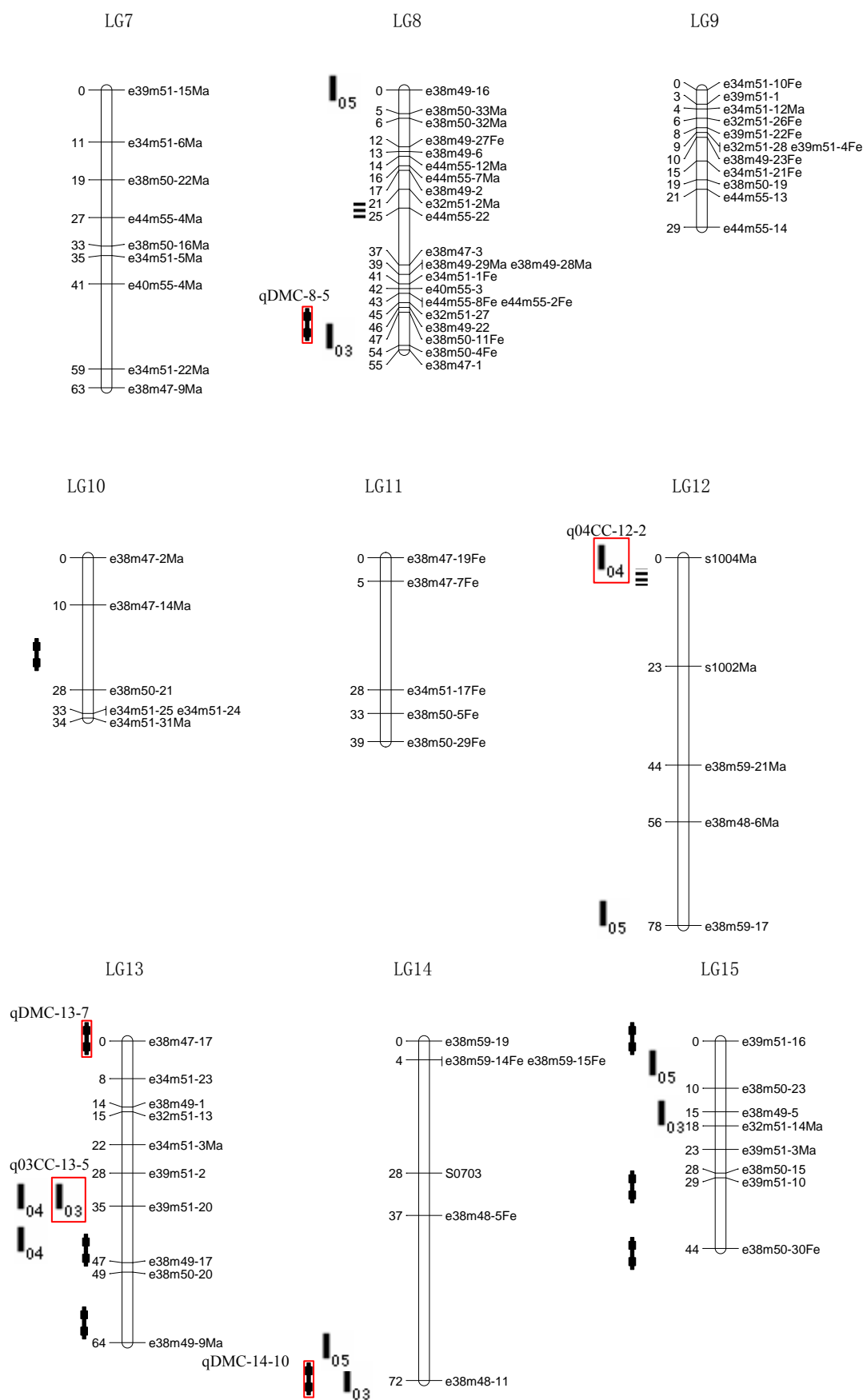
图 5-5 控制单株块茎数性状的 QTL 似然图

Fig5-5 QTL likelihood maps for tuber set traits in potato

5.3.5 单个块茎重的 QTL 定位

没有检测到控制单个块茎重的 QTL。





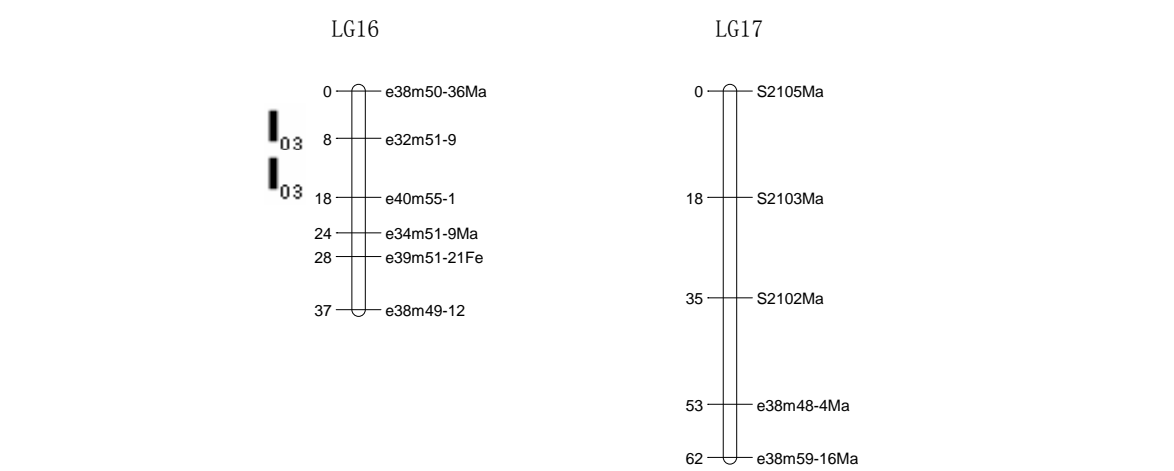


图 5-6 马铃薯四个农艺和品质性状 QTL 在 F<sub>1</sub> 分子遗传图谱上的分布

Fig5-6 Distribution of QTL for four agronomic and quality traits in F<sub>1</sub> genetic linkage map

注：03、04和05 2003、2004 和 2005 年的炸片颜色；≡单株结薯数；Tuber dry matter content；★单个块茎重  
Note: 03, 04 and 05 Chipping color in 2003, 2004 and 2005, respectively; ≡Tuber set; Tuber dry matter content; ★Tuber size

5.3.6 数量性状等位效应

利用 MapQTL 对 02018 群体 QTLs 的四个等位组合 ac、ad、bc 和 bd 的性状值进行估算，结果统计见表 5-5。数量性状等位位点组合性状值的差值最大为 3.2，即 14 连锁群上的 q03CC-14-6 处 mu\_ac 与 mu\_ad 的差值。控制炸片颜色的主效 QTLs 中 q03CC-13-5 和 q04CC-6-1 的数量性状等位位点组合 bc 都是增效的，ac 都是减效的，但是 q04CC-12-2 正好相反，它的数量性状等位位点组合 ac 是增效的，bc 是减效的。在控制干物质含量的主效 QTLs 中，数量性状等位位点组合的性状值相对较小，qDMC-13-7 时差异最大的，ad 的 0.22 对 bc 的 0.14。

表 5-5 数量性状等位位点效应

Table 5-5 Effect of quantitative trait alleles

QTL	LG	Flanking loci	Position (cM)	mu_ac {00}	mu_ad {00}	mu_bc {00}	mu_bd {00}
q03CC-3-1	3	e38m50-10Ma	0.00	2.88(-)	3.90	5.02(+)	3.08
q03CC-3-2	3	e38m47-10Ma	52.60	5.12(-)	6.11	6.32(+)	5.26
q03CC-6-3	6	e38m50-6Ma	14.10	7.47(+)	6.28	5.62(-)	6.46
q03CC-8-4	8	e38m49-22	45.70	3.73(-)	5.66(+)	4.64	4.49
q03CC-13-5	13	e39m51-2;e39m51-20	32.60	5.72(-)	7.66	8.73(+)	6.04
q03CC-14-6	14	e38m48-11	72.20	7.28(+)	4.08(-)	4.80	4.75
q03CC-15-7	15	e38m50-23;e38m49-5	14.80	4.95(-)	5.36	5.74	6.33(+)
q03CC-16-8	16	e38m50-36Ma;e32m51-9	5.00	6.70	5.55	5.04(-)	7.44(+)
q03CC-16-9	16	e32m51-9;e32m51-9	12.80	6.62	5.60	5.05(-)	7.25(+)
q04CC-6-1	6	e34m51-20	0.00	5.25(-)	5.56	7.13(+)	6.01
q04CC-12-2	12	s1004Ma	0.00	5.25(+)	3.36	2.30(-)	5.00
q04CC-13-3	13	e39m51-2;e39m51-20	32.60	5.05(-)	6.20	7.46(+)	5.17
q04CC-13-4	13	e39m51-20;e38m49-17	40.00	4.32(-)	5.74	7.17(+)	5.10
q05CC-3-1	3	e38m50-10Ma	0.00	7.80(+)	6.27(-)	7.02	7.62
q05CC-3-2	3	e38m47-10Ma;e40m55-14Ma	62.60	7.13	6.04(-)	6.10	7.14(+)
q05CC-8-3	8	e38m49-16	0.00	7.76	7.77	8.23(+)	6.79(-)
q05CC-12-4	12	e38m48-6Ma;e38m59-17	75.80	8.34(+)	7.80	6.52(-)	7.20
q05CC-14-5	14	e38m48-5Fe;e38m48-11	67.1	-1.83(-)	-0.83	0.17(+)	-0.83
q05CC-15-6	15	e39m51-16;e38m50-23	5.00	7.00(-)	8.00	8.00	8.00
qDMC-2-1	2	e44m55-5Ma	65.80	0.19(-)	0.23(+)	0.22	0.21
qDMC-3-2	3	e38m50-10Ma;e38m47-21Ma	5.00	0.17(-)	0.18	0.20(+)	0.19
qDMC-3-3	3	e38m47-10Ma;e40m55-14Ma	57.60	0.17(-)	0.19	0.21(+)	0.18
qDMC-6-4	6	e34m51-2Ma	64.30	0.19(-)	0.20	0.22(+)	0.20
qDMC-8-5	8	e38m49-22	45.70	0.19(-)	0.26(+)	0.23	0.23
qDMC-10-6	10	e38m47-14Ma;e38m50-21	20.4	0.19	0.18	0.17(-)	0.19
qDMC-13-7	13	e38m47-17	0	0.19	0.22(+)	0.14(-)	0.18
qDMC-13-8	13	e39m51-20;e38m49-17	45.00	0.17(+)	0.12(-)	0.15	0.16
qDMC-13-9	13	e38m50-20;e38m49-9Ma	58.8	0.17(+)	0.12(-)	0.16	0.15
qDMC-14-10	14	e38m48-11	72.2	0.19	0.16(-)	0.22(+)	0.19
qDMC-15-11	15	e39m51-16	0	0.19(+)	0.17	0.16	0.16
qDMC-15-12	15	e39m51-10	29.4	0.15	0.15	0.15	0.18(+)
qDMC-15-13	15	e38m50-30Fe	44.3	0.20(-)	0.22(+)	0.21	0.21
qTNP-2-1	2	e38m47-20Fe	0	7.88	9.15(+)	7.38(-)	8.87
qTNP-3-2	3	e38m50-10Ma;e38m47-21Ma	5	9.01(+)	8.72	7.99	7.15(-)
qTNP-3-3	3	e40m55-13Ma;e38m47-10Ma	45.1	8.98(+)	8.91	8.00	7.09(-)
qTNP-6-4	6	e34m51-19;e38m50-6Ma	10	6.81(-)	7.24	6.95	8.44(+)
qTNP-6-5	6	e39m51-6;e32m51-5	20.8	6.89(-)	7.36	6.95	8.44(+)
qTNP-8-6	8	e44m55-22	24.8	7.95	7.81(-)	10.43(+)	8.42
qTNP-12-7	12	s1004Ma;s1002Ma	5	7.07	6.08(-)	6.42	7.82(+)

## 5.4 讨论

### 5.4.1 不同年份炸片颜色性状的 QTLs

2003、2004 和 2005 年对炸片颜色性状分别检测出 9 个、4 个和 6 个 QTLs。第 6 和 13 连锁群上几乎相同的位置在 03 和 04 年都检测到了 QTL, q03CC-6-3 和 q04CC-6-1, q03CC-13-5 和 q04CC-13-3、q04CC-13-4。q04CC-6-1 的贡献率要比 q03CC-6-3 高, 为 70.00%; q03CC-13-5 的贡献率较高为 44.50%, 但在 04 年几乎相同的位置检测到了两个 QTL q04CC-13-3、q04CC-13-4, 他们总的贡献率为 28.30%。第 3、14 和 15 连锁群上几乎相同的位置在 03 和 05 年都检测到了 QTL, q03CC-3-1 和 q05CC-3-1, q03CC-3-2 和 q05CC-3-2, q03CC-14-6 和 q05CC-14-5, q03CC-15-7 和 q05CC-15-6。这 8 个 QTL 解释变异程度都不是很大, 且相差很小, 在 7.40%-19.20%之间。总之, 3 年检测到的 QTLs 数目、所在图谱位置及解释表型的变异程度都不同程度的存在差异, 但在图谱的许多相同位置不同年份都检测到了相同的 QTLs。分析造成不同年份检测到 QTLs 有所不同的原因可能是: 不同年份群体的种植土壤、水肥及其他生长条件不同; 不同年份收获时的温度有所不同; 由于退化导致能满足试验分析的基因型数目逐年减少, 2003、2004 和 2005 年用来鉴定炸片颜色的基因型数目分别为 113、111 和 103 个。

### 5.4.2 QTLs 的总体分布及控制不同性状 QTLs 之间的连锁

本研究检测到了控制 3 个性状的 QTLs 共 39 个, 主要分布在 3、6、8、12、13、14 和 15 连锁群, 其中 3、13 和 15 连锁群上分布的 QTLs 超过 5 个; 在 1、4、5、7、9、11 和 17 连锁群上没有监测到 QTLs。之所以出现这种 QTL 聚集现象, 主要的原因可能是检测的性状都为与块茎有关的性状, 控制同一种组织的基因 QTL 更可能集中在染色体的同一区段, 就像在马铃薯的第 5 和 11 连锁群存在多个抗病基因簇一样。

控制干物质含量的 QTLs 在许多连锁群上与控制炸片颜色的 QTLs 存在连锁, 如第 3、8、14 和 15 连锁群上都含有同时控制两种性状的位点或区域; 控制单数结薯数的 QTLs 也在许多连锁群上与控制炸片颜色的 QTLs 存在连锁, 连锁的 QTLs 分布在第 3、6 和 12 连锁群上; 而且在第 3 连锁群的 2 个位点附近同时检测到控制 3 种性状的 QTL。这种现象从分子水平解释了第二章中炸片颜色性状与块茎干物质含量、单株结薯数的高度遗传相关的结果。

### 5.4.3 所定位 QTLs 与前人研究结果的一致性

1994 年 Douches 等也在 2、4、5 和 10 号染色体上检测到了 6 个决定炸片颜色的 QTLs。本研究在 12 和 14 连锁群即第 2 和 4 号染色体上检测到了 4 个决定炸片颜色的 QTLs, 并且还在 3、6、8、13、15 和 16 等 6 个连锁群上也定位了多个 QTLs。许多研究者将控制比重的 QTL 进行了检测, 在 1、3、4、5、6、7、8、9、10、11 和 12 号染色体上都发现了 QTL 存在(Schafer-Pregl, 1998; Bonierbale, 1993; Freyer, 1994), 在本实验中我们在 2、3、6、8、10、13、14 和 15 连锁群共检测到了 13 个 QTLs, 相对其他性状而言, 检测到的控制比重的 QTL 较多, 说明其广泛分布在大多数染色体上, 要想聚合这一性状在育种中应用比较困难。

## 5.5 小结

应用包含 158 个分子标记位点(152 个 AFLP 标记和 6 个 SSR 标记)的马铃薯遗传图谱及建图群体,采用区间作图和多 QTL 复合作图方法对 02018 群体四种加工及农艺性状进行了 QTL 定位及遗传效应分析。在 02018 群体遗传图谱的 10 个连锁群上,共检测到 39 个 QTL。其中 19 个控制炸片颜色的 QTL, 13 个控制干物质含量的 QTL 和 7 个控制单株结薯数的 QTL, 没检测到控制单个块茎重的 QTL。

控制炸片颜色的 QTL 中 q04CC-6-1、q04CC-12-2 和 q03CC-13-5 解释较高的表型变异, 分别为 70.00%、54.6%和 44.50%, 可能为主效 QTL; 控制干物质含量的 QTLs 中 qDMC-8-5、qDMC-13-7 和 qDMC-14-10 解释表型变异较高分别为 34.00%、28.70%和 26.70%, 可能为主效的 QTL; 没有检测到控制单株结薯数的主效 QTLs。

利用 2003、2004 和 2005 等 3 年的炸片颜色鉴定数据进行 QTL 分析, 在许多连锁群上不同年份检测到了不同的 QTLs, 但是, 在 3 号、13 号、14 号和 15 号连锁群的不同区段, 至少两年以上检测到了相同的 QTLs。

## 第六章 结论

**6.1** 利用 4 个二倍体马铃薯亲本, 按 Griffing 完全双列杂交方法 4 进行交配设计, 用 2 年的完全随机区组试验数据, 应用 ANOVA 法进行了亲本各性状配合力分析和应用 Minque(1)法进行了遗传效应分量方差、协方差及其与环境的交互作用效应、遗传率、遗传相关等分析。Minque(1)方法应用于马铃薯重要性状的遗传分析在国内外尚未见报道。结果表明:

**6.1.1** 亲本 11379-03 的单株块茎重和单株结薯数性状具有显著或极显著的正向 GCA 效应值和显著的正向加性效应值, 同时炸片颜色具有负向 GCA 值和加性效应值, 与特定亲本杂交时较强的显性效应, 显示一定的杂种优势, 是一个适合高产遗传改良和油炸加工品质改良的优良亲本; 亲本 CH72.03 的单株块茎重和炸片颜色有较高的极显著正向 GCA 效应值和正向加性效应值, 与 11379-03 杂交时有显著的显性效应和杂种优势, 是一个优良的高产改良亲本, 但与不同亲本组合的杂交后代有不同的表现, 且差异明显, 不能用于炸片颜色的改良; 08675-21 的炸片颜色负向 GCA 值和加性效应最低, 是一个改良炸片颜色的优良亲本, 但不利于产量性状的改良。CH72.03×11379-03 是特殊配合力高、显性效应值高(基因互作)有一定杂种优势的高产优良组合, 08675-21×10875-04 为炸片颜色浅优良组合。优良炸片亲本 08675-21 与炸片颜色差、干物质含量高的二倍体亲本 09901-01 的杂交组合后代分离群体用于遗传连锁图谱的构建和部分重要性状的 QTL 定位。

**6.1.2** 极显著的加性效应说明基因累加作用对干物质含量的改良极为重要, 但较低的狭义遗传率(42.5%)说明遗传的复杂性, 可能受微效多基因控制, 在遗传改良时, 应选择干物质含量都高的材料作亲本; 炸片颜色具有极显著的加性、显性和加性×环境互作效应, 狭义遗传率和广义遗传率分别为 60.7%和 64.4%, 说明亲本炸片颜色可以有效稳定地传递给后代, 且可以在早代进行选择, 但在特定环境下有不同的效果; 单株块茎重具有显著的加性和显性效应, 狭义遗传率和广义遗传率分别为 53.5%和 80.2%, 说明遗传改良中, 亲本可以将单株块茎重较稳定地传递给后代, 但同时受基因互作的影响, 在选择亲本时, 不但要选择加性效应即 GCA 值高的亲本, 还要尽量选择亲缘关系较远的双亲以获得最大的基因互作效应; 单株结薯数具有极显著的加性、显性和加性×环境互作效应, 狭义遗传率和广义遗传率分别为 47.1%和 51.7%, 说明单株结薯数的遗传较复杂, 既有基因累加作用又有基因互作, 且易受环境的影响, 由于单株结薯数和单个块茎重都是单株块茎重的重要因子, 因此在选择时要综合考虑两者之间的关系; 单个块茎重具有极显著的加性、显性和显性×环境互作效应, 狭义遗传率和广义遗传率较低, 分别为 25.2%和 36.6%, 说明该性状遗传的复杂性, 既有基因累加作用又有基因互作作用, 且基因互作在特定环境下有不同的表现, 遗传率低, 受环境影响大, 在进行遗传改良时, 综合考虑单株块茎重、单株结薯数和单个块茎重选择亲本。

**6.1.3** 遗传相关分析结果表明: 干物质含量与炸片颜色、单株块茎重、单株结薯数之间存在极显著的加性效应正相关; 炸片颜色与单株块茎重、单个块茎重间存在极显著的加性遗传相关; 单株块茎重与单株结薯数、单个块茎重间有极显著的加性遗传和显性遗传正相关; 单株结薯数与单个块茎重存在不显著的加性遗传负相关。在性状遗传改良中, 可依据遗传相关系数进行相关性状的选择。



**6.2** 采用 AFLP 和 SSR 分子标记, 利用由加拿大农业食品部在福瑞德克通(Fredericton)的马铃薯研究中心 Henry DeJone 博士提供二倍体马铃薯组合实生种子获得 F1 代分离群体(02018 群体)的 125 个基因型为材料, 亲本 08675-21 和 09901-01 在炸片颜色、干物质含量、单株结薯数和单个块茎重等性状存在显著差异, 应用 JoinMap3.0 软件对 02018 分离群体进行了连锁分析, 构建了国内首个包含 17 个主要连锁群、由 152 个 AFLP 标记和 6 个 SSR 标记组成的马铃薯遗传连锁图谱。图谱覆盖基因组总长度为 946cM, 平均每个连锁群上的分子标记数为 9.92 个, 标记间平均图距 5.99cM。17 个主要连锁群长度在 29cM–89.0cM 之间, 平均长为 55.65cM, 其中 LG5 最长 89cM, LG9 最短 29cM。为炸片颜色和部分重要性状的 QTL 定位研究奠定了基础, 并用于炸片颜色、干物质含量、单株结薯数和单个块茎重的 QTL 定位。

利用 3 个 SSR 标记, 分别将遗传连锁图谱中第 12、14 和 17 等 3 个连锁群初步定位到马铃薯第 4、第 2 和第 9 染色体上。

**6.3** 经过对 02018 分离群体后代进行 3 年的炸片颜色遗传变异研究, 炸片颜色在分离后代中呈正态分布, 可以推断炸片颜色是由主效基因控制的数量性状, 与前人的研究结果相同。经 3 年炸片颜色和综合农艺性状评价, 筛选出 02018-32、02018-44、02018-93、02018-99、02018-105、02018-179、02018-221、02018-913、02018-77、02018-248、02018-94 和 02018-176 等 12 份在收获后炸片颜色浅和综合农艺性状优异的二倍体基因型可以用于炸片品质的改良。02018 群体后代基因型通过 2 年耐低温储藏炸片颜色评价结果说明在 6℃贮藏 80 天后比 4℃下贮藏 90 天易回暖后恢复炸片颜色, 并进一步筛选出 02018-93, 02018-94, 02018-105, 02018-176, 02018-77 和 02018-248 等 5 份耐低温且综合加工品质优良的二倍体育种材料。

**6.4** 应用包含 158 个分子标记位点(152 个 AFLP 标记和 6 个 SSR 标记)的马铃薯遗传图谱及建图群体, 采用区间作图和多 QTL 复合作图方法对 02018 群体四种加工及农艺性状进行了 QTL 定位及遗传效应分析。在 02018 群体遗传图谱的 10 个连锁群上, 共检测到 39 个 QTL, 其中控制炸片颜色的 QTL 19 个, 包含 3 个为主效基因位点, 控制干物质含量的 QTL 13 个, 也包含 3 个为主效基因位点, 和控制单株结薯数的 QTL 7 个, 没检测到控制单薯重的 QTL。

利用 2003、2004 和 2005 等 3 年的炸片颜色鉴定数据进行 QTL 分析, 在许多连锁群上不同年份检测到了不同的 QTLs, 但是, 在 3 号、13 号、14 号和 15 号连锁群的不同区段, 至少两年以上检测到了相同的 QTLs。

## 参考文献

1. 程天庆。关于改进我国马铃薯育种工作的商榷。马铃薯杂志, 1987, 1(3):32-36。
2. 古锋, 宋伯符。马铃薯栽培品种的配合力分析——A 法和 B 法及不同世代对试验结果的影响。马铃薯杂志, 1993, 7(3):139-144。
3. 黑龙江省农科院等主编。全国马铃薯品种资源目录。黑龙江科学技术出版社, 1983。
4. 金黎平, 屈冬玉, 谢开云, 卞春松, 段绍光。我国马铃薯种质资源和育种技术研究进展。种子, 2003, 131(5):98-100。
5. 金黎平, 朱明凯, 程天庆。马铃薯植株性状遗传相关及遗传通径系数分析。马铃薯杂志, 1988, 2(4):201-207。
6. 联合国粮农组织统计数据库 <http://faostat.fao.org>
7. 刘佩兰和姜润田。马铃薯 6 个亲本配合力分析。马铃薯杂志, 1989, 3(1):34-37。
8. 马育华。植物育种的量遗传基础。江苏: 江苏科学技术出版社。1982, 410-426, 376-398
9. 盛万民, 王凤义, 牛志敏, 曹淑敏, 张丽娟, 石瑛, 田兴亚, 陈伊里, 吕文河。马铃薯二倍体栽培种 *S.phureja* 与普通栽培种的四倍体杂种品质性状育种价值的研究。中国马铃薯, 2001, 15(2):72-77。
10. 隋启君, 姜兴亚。几个马铃薯亲本主要农艺性状的配合力分析。马铃薯杂志, 1992, (1):40-42。
11. 孙慧生。马铃薯育种学。中国农业出版社, 2003。
12. 唐启义, 冯明光。实用统计分析及其 DPS 数据处理系统。北京: 中国农业出版社, 2002, 271-292。
13. 杨鸿祖。我国马铃薯生产事业的历史概况。西安市科学技术情报研究所资料选编, 1978。(马铃薯专辑)
14. 杨万林, 李先平, 吴毅歆等。马铃薯植株 7 个主要性状的配合力分析。西北农林科技大学学报(自然科学版), 2004, 32(9):23-30。
15. 杨艳丽, 罗文富, E. Chujoy 等。马铃薯无性系对晚疫病的抗病性配合力分析。山东农业大学学报, 2001, 32(2): 147-151。
16. 中国农业统计年鉴。北京: 中国统计出版社, 2005。
17. 朱军, 季道藩, 许馥华。作物品种间杂种优势遗传分析的新方法。遗传学报, 1993, 20(3): 262-271。
18. 朱军。Mixed model approaches for estimating covariances between two traits with unequal design matrices. 生物数学学报, 1993b, 8(3):24-30。
19. 朱军。遗传模型分析方法。北京: 中国农业出版社, 1997。
20. 朱军。Mixed model approaches for estimating genetic variances and covariances(英文)。生物数学学报, 1992, 7(1):1-11。
21. 朱军。广义遗传模型与数量遗传分析新方法。浙江农业大学学报, 1994(6):551-559。

22. 朱军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法. 生物数学学报, 1993a, 8:6-18.
23. Accatino P. Inheritance of the potato chip color at the diploid and tetraploid levels of ploidy. [Ph.D. Thesis]. University of Wisconsin- Madison, 1973, 62.
24. Ashkenazi V, Chani E, Lavi U, Levy D, Hillel J, Veilleux R E. Development of microsatellite markers in potato and their use in phylogenetic and fingerprinting analyses. Genome, 2001, 44(1):50-62.
25. Bingham E T. Maximizing heterozygosity in autopolyploids. In: W.H. Lewis (ed.), Proc. Intern. Conf. Polyploidy: biological relevance. Plenum Press, New York, 1983, 474-489.
26. Birhman R K, Verma S M, Anand S K. Phenotypic and genotypic variation for some important quantitative characters in potato (*Solanum tuberosum* L.). Indian Journal of Agricultural Research, 1984, 18(3):137-142.
27. Blenkinsop R W, Copp L J, Yada R Y. Changes in compositional parameters of tubers of potato (*Solanum tuberosum*) during low-temperature storage and their relationship to chip processing quality. J Agric Food Chem, 2002, 50(16): 4545-4553.
28. Bonierbale M W, Plaisted P L and Tanksley S D. RFLP maps based on a common set of clones reveal modes of chromosome evolution in potato and tomato. Genetics, 1988, 120:1095-1103.
29. Bormann C A, Rickert M, Ruiz R A, Paal J, Lubeck J, Strahwald J, Buhr K, Gebhardt C. Tagging quantitative trait loci for maturity-corrected late blight resistance in tetraploid potato with PCR-based candidate gene markers. Mol Plant Microbe Interact, 2004, 17(10):1126-1138.
30. Bos I, Caligari P. Selection methods in plant breeding. Chapman and Hall, 1995, 174-221.
31. Bradshaw J E, Pande B, Bryan G J, Hackett C A, Mclean K, Stewart H E, Waugh R. Interval mapping of quantitative trait loci for resistance to late blight [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary], height and maturity in a tetraploid population of potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*). Genetics, 2004, 168(2):983-995.
32. Bradshaw J E, Wastle R L, Stewart H E. Assessing general combining ability for gangrene resistance by means of a glasshouse seedlings test. Potato Research, 1996, 39:179-183.
33. Bradshaw J E, Todd D, Wilson R N. Use of tuber progeny tests for genetical studies as part of a potato (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*) breeding programme. Theor Appl Genet, 2000, 100:772-781.
34. Brouwer D J, Jones E S, St Clair D A. QTL analysis of quantitative resistance to *Phytophthora infestans* (late blight) in tomato and comparisons with potato. Genome, 2004, 47(3): 475-492.
35. Brown J, Caligary P D S. Cross prediction in a potato breeding programme by evaluation of parental material. Theoretical and Applied Genetics, 1989, 77 (22): 246-252.
36. Brown J, Mackay G R, Bain H, Griffith D W, Allison M J. The processing potential of

- tubers of the cultivated potato, *Solanum tuberosum* L., after storage at low temperatures. 2. Sugar concentration. Potato Research, 1990, 33:219-227.
37. Bryan J, Mclean K, Bradshaw E, De Jong S, Phillips M, Castelli L, Waugh R. Mapping QTLs for resistance to the cyst nematode *Globodera pallida* derived from the wild potato species *Solanum vernei*. Theor Appl Genet, 2002, 105(1):68-77.
38. Cadman C H. Autotetraploid inheritance in the potato: some new evidence. Jouenal of Genetics. 1942, 44:33-52.
39. Caranta C, Pflieger S, Lefebvre V, Daubeze a M, Thabuis A, Palloix A. QTLs involved in the restriction of *cucumber mosaic virus* (CMV) long-distance movement in pepper. Theor Appl Genet, 2002, 104(4): 586-591.
40. Caromel B, Mugniery D, Kerlan M C, Andrzejewski S, Palloix A, Ellisseche D, Rousselle-Bourgeois F, Lefebvre V. Resistance quantitative trait loci originating from *Solanum sparsipilum* act independently on the sex ratio of *Globodera pallida* and together for developing a necrotic reaction. Mol Plant Microbe Interact, 2005, 18(11): 1186-1194.
41. Caromel B, Mugniery D, Lefebvre V, Andrzejewski S, Ellisseche D, Kerlan M C, Rousselle P, Rousselle-Bourgeois F. Mapping QTLs for resistance against *Globodera pallida* (Stone) *Pa2/3* in a diploid potato progeny originating from *Solanum spegazzinii*. Theor Appl Genet, 2003, 106(8):1517-1523.
42. Chaudhary S K, S K Sharma. Genetic variability for yield and its components in potato breeding material. Indian J.Agric Sci, 1984, 54:941-942.
43. Chen X, Salamini F, Gebhardt C. A potato molecular-function map for carbohydrate metabolism and transport. Theor Appl Genet, 2001, 102:284-295.
44. Christ B J, Haynes K G. Inheritance of Resistance to early blight disease in a diploid potato population. Plant Breeding, 2001,120:169-172.
45. Collins A, Milbourne D, Ramsay L, Meyer R, Chatot-Balandras C, Oberhagemann P, De Jong W, Gebhardt C, Bonnel E and Waugh R. QTL for field resistance to late blight in potato are strongly correlated with maturity and vigour. Molecular Breeding. 1999, 5:387-398.
46. Costanzo S, Simko I, Christ B J, Haynes K G. QTL analysis of late blight resistance in a diploid potato family of *Solanum phureja* x *S. stenotomum*. Theor Appl Genet, 2005, 111(3):609-617.
47. Cunaingham C E, Stevenson F J. Inheritance of factors affecting potato chipping color and their association with specific gravity. American Potato Journal, 1963, 40:253-265.
48. Dalianis C D, Plaisted R L, Peterson L C. Selection for freedom from after cooking darkening in a potato breeding program. American Potato Journal, 1966, 43:207-215.
49. Dayal T R, Upadhya M D, Malhotra V P, Mehra K L. Heritability and correlation in yield and other quantative characters in potato (*Solanum tuberosum* L.) Indian Journal of

- Agricultural Sciences, 1972, 42:464-466.
50. De Jong H, Vj B. Inheritance of tuber shape in cultivated diploid potatoes. *Am Potato J*, 1993, 70:267-283.
  51. De Jong H. Inheritance of pigmented tuber flesh in cultivated diploid potatoes. *Am Potato J*, 1987, 64:337-343.
  52. De Maine M J, Bradshaw J E, Caligari P D S. Inheritance of external mechanical damage resistance of potato cultivars. *Annals of Applied Biology*, 1992, 121:379-384.
  53. Douches D, Freyre R. Identification of genetic factors influencing chip color in diploid potato *Solanum* spp. *Am Potato J*, 1994, 71:581-590.
  54. Du Plooy F I, Eisenberg B E, Vorster H J, Roux C Z, Geerthsen J M P. Study of the inheritance of some agronomic traits in a potato breeding population. *J.S.Afr. Soc Hort. Sci*, 1996, 6:20-22.
  55. East E M. Studies on size inheritance in *Nicotiana*. *Genetics*, 1915, 1:164-176.
  56. Ewing E E. Potato chip color. *American Potato Journal*, 1974, 51:242-243.
  57. Feingold S, Lloyd J, Norero N, Bonierbale M, Lorenzen J. Mapping and characterization of new EST-derived microsatellites for potato (*Solanum tuberosum* L.). *Theor Appl Genet*, 2005, 111(3):456-466.
  58. Fisher R A. The correlations between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans Roy Soc Edinb*, 1918, 52:399-433.
  59. Frary A., Xu Y, Liu J, Mitchell S, Tedeschi E, Tanksley S. Development of a set of PCR-based anchor markers encompassing the tomato genome and evaluation of their usefulness for genetics and breeding experiments. *Theor Appl Genet*, 2005, 111:291-312.
  60. Freyre R, Warnke S, Sosinki B, et al. Quantitative trait locus analysis of tuber dormancy in diploid potato (*Solanum* spp. ). *Theor Appl Genet*, 1994, 89:474-480.
  61. Friederike Trognitz, Patricia Manosalva, Rene Gysin, et al. Plant defense genes associated with quantitative resistance to Potato Late Blight in *Solanum phureja*×*Dihaploid S. tuberosum* Hybrids. *MPMI*, 2002, 15(6):587-597.
  62. Gopal J. General combining ability and its repeatability in early generations of potato programmes. *Potato Research*. 1998a, 41:21-28.
  63. Gopal J. General combining ability of tuberosum females with tuberosum and andigena males in potatoes. *Journal Indian Potato Association*, 1999, 26(1&2):43-49.
  64. Gopal J. Heterosis and combining ability analysis for resistance to early blight(*Alternaria solani*) in potato. *Potato Research*, 1998b, 41:311-317.
  65. Gopal J & Minocha J L. Heterosis and combining ability analysis in potato over two clonal generations. *Journal of Indian Potato Association*, 1998c, 25(1&2):8-15.
  66. Gopal J, C Guar & M S Rana. Heritability, and intra-and inter-generation associations between tuber yield and its components in potato(*Solanum tuberosum* L.). *Plant Breed*,

- 1994, 112:80-83.
67. Greiner S, Rausch T, Sonnewald U, Herbers K. Ectopic expression of a tobacco invertase inhibitor homolog prevents cold-induced sweetening of potato tubers. *Nat Biotechnol*, 1999, 17(7):708-711.
  68. Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.*, 9:463-493.
  69. Groza H, Bowen B, Jiang J. Potato breeding results of cold chipping. In: Abstract of the 14<sup>th</sup> Triennial Conference of the European Association for Potato Research, Sorrento, Italy. 1999:333-334.
  70. Hackett C A, Pande B, Bryan G J. Constructing linkage maps in autotetraploid species using simulated annealing. *Theor Appl Genet*, 2003, 106(6):1107-1115.
  71. Hamernik A J, Hanneman JR R E. Breeding 2x haploid X species potatoes that chip from 2°C cold storage. *American Journal of Potato Research*, 1998, 75(6):278-279.
  72. Hanneman R E. Evaluation of new sources of species germplasm that chip directly from 2 °C storage. *Am. Potato J*, 1994, 72:362.
  73. Hanneman RE Jr, Peloquin SJ. Use of Phureja and haploids to enhance the yield of cultivated tetraploid potatoes. *Am. Potato J*, 1969, 46:436
  74. Hans van Os, Sandra Andrzejewski, Erin Bakker, et al. Construction of a 10000 marker ultra-dense genetic recombination map of potato: providing a framework for accelerated gene isolation and a genome-wide physical map. *Genetics*, 2006, Apr 2; [ Epub ahead of print ].
  75. Hawthorne D J. AFLP-based genetic linkage map of the Colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata*: sex chromosomes and a pyrethroid-resistance candidate gene. *Genetics*, 2001, 158(2):695-700.
  76. Hawthorne D J. Quantitative trait locus mapping of pyrethroid resistance in Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (*Coleoptera: Chrysomelidae*). *J Econ Entomol*, 2003, 96(4):1021-1030.
  77. Hayes K G, Christ B J. Heritability of resistance to foliar late blight in a diploid hybrid potato population of *Solanum phureja*-*Solanum stenotomum*. *Plant Breeding*, 1999, 118:431-434.
  78. Hayes K G, Hayes F L, Henderson W R. Heritability of specific gravity of diploid potato under high temperature growing conditions. *Crop Science*, 1989, 29:622-625.
  79. Hayes K G, Wilson D R, Kang M S. Genotype×environment interaction for specific gravity in diploid potatoes. *Crop Science*, 1995, 35:977-981.
  80. Hayes K G. Variance components for yield and specific gravity in a diploid potato population after two cycles of recurrent selection. *American Potato Journal*, 2001, 78:69-75.
  81. Hawkes J G. THE POTATO Evaluation, Biodiversity and Genetic Resources. London

- Belhaven Press, 1990.
82. Herriott A B, Hayes F L, Shoemaker P B. The heritability of resistance to early blight in diploid potatoes(*Solanum tuberosum* subsp.*phureja* and *Istenotomum*). American Potato Journal, 1986, 63:229-232.
  83. Horsman K, Bergervoet J E M, Jacobsen. Somatic hybridization between *Solanum tuberosum* and other strains. Euphytica, 1997, 97(3):345-352.
  84. Jacob van Dam, Ilan Levin, Paul C.Struik, David Levy. Genetic characterization of tetraploid potato(*Solanum tuberosum* L.) emphasizing genetic control of total glycoalkaloid content in the tubers. Euphytica, 1999, 110:67-76.
  85. Johansen R H, Miller J C, Newsom D W, Fontenot J F. The influence of environment on the specific gravity, plant maturity and vigor of potato progenies. American Potato Journal, 1967, 44:107-122.
  86. Killick R J. Genetic analysis of several traits in potatoes by means of a diallel cross. Annals of Applied Biology, 1997, 86:279-289.
  87. Kosambi D D. The estimation of map distance from recombination value. Ann Eugen, 1944, 12:172-175.
  88. Kouassi A B, Kerlan M C, Caromel B, Dantec J P, Fouville D, Manzanares-Dauleux M, Ellisseche D, Mugniery D. A major gene mapped on chromosome XII is the main factor. of a quantitatively inherited resistance to *Meloidogyne fallax* in *Solanum sparsipilum*. Theor Appl Genet. 2006, 112(4):699-707.
  89. Kumar R. Estimation of genetic variances and combining ability in potato (*Solanum tuberosum*). Indian Journal of Agricultural Sciences, 2004, 74(10):544-547.
  90. Landeo J A, Hanneman R E Jr. Genetic variation in *Solanum tuberosum* group *andigena* haploids. Theoretical and Applied Genetics, 1982, 62(4):311-315.
  91. Leonards-Schippers C, Gieffers W, Schafer-Pregl R, Ritter E, Knapp S J, Salamini F, Gebhardt C. Quantitative resistance to *Phytophthora infestans* in potato: a case study for QTL mapping in an allogamous plant species. Genetics, 1994, 137(1):67-77.
  92. Li X Q, De Jong H, De Jong D M, De Jong W S. Inheritance and genetic mapping of tuber eye depth in cultivated diploid potatoes. Theor Appl Genet, 2005, 110(6):1068-1073.
  93. Luo Z W, Hackett C A, Bradshaw J E, Mcnicol J W, Milbourne D. Construction of a genetic linkage map in tetraploid species using molecular markers. Genetics, 2001, 157(3):1369-1385.
  94. Luo Z W, Zhang R M, Kearsey M J. Theoretical basis for genetic linkage analysis in autotetraploid species. Proc Natl Acad Sci U S A, 2004, 101(18):7040-7045.
  95. Mackay G R, Brown J, Tottance J W. The processing potential of tubers of the cultivated potato(*Solanum tuberosum* L.) after storage at low temperature. Fry color. Potato Research, 1990, 33:211-218.

96. Maity S, Chatterjee B N. Growth attributes of potato and their inter-relationship with yield. *Potato Research*, 1977, 20(4):337-341.
97. Marczewski W, Flis B, Syller J, Schafer-Pregl R, Gebhardt C. A major quantitative trait locus for resistance to *Potato leafroll virus* is located in a resistance hotspot on potato chromosome XI and is tightly linked to *N*-gene-like markers. *Mol Plant Microbe Interact*, 2001, 14(12):1420-1425.
98. Marczewski W, Flis B, Syller J, Strzelczyk-Zyta D, Hennig J, Gebhardt C. Two allelic or tightly linked genetic factors at the *PLRV.4* locus on potato chromosome XI control resistance to potato leafroll virus accumulation. *Theor Appl Genet*, 2004, 109(8):1604-1609.
99. Marczewski W, Hennig J, Gebhardt C. The Potato *virus S* resistance gene *Ns* maps to potato chromosome VIII. *Theor Appl Genet*, 2002, 105(4):564-567.
100. Marquez G, Anon M. Influence of reducing sugars and amino acids in the colour development of fried potatoes. *Journal of Food Science*, 1986, 51(6):157-160.
101. Maries B. Analysis of an incomplete diallel cross among three ssp. *Tuberosum* varieties and seven long-day adapted ssp. *andigena* clones of the potato (*Solanum tuberosum* L.). *Euphytica*, 1989, 41:163-182.
102. Maries B. Studies on maturity, yield, under water weight and some other characters of potato progenies. *Euphytica*, 1969, 18:297-319.
103. Medina B, Fogelman E, Chani E, Miller R, Levin I, Levy D, Veilleux E. Identification of molecular markers associated with leptine in reciprocal backcross families of diploid potato. *Theor Appl Genet*, 2002, 105(6-7):1010-1018.
104. Menendez C M, Ritter E, Schafer-Pregl R, Walkemeier B, Kalde A, Salamini F, Gebhardt C. Cold sweetening in diploid potato: mapping quantitative trait loci and candidate genes. *Genetics*, 2002, 162(3):1423-1434.
105. Mendoza H A. Selection on uniform progenies to use TPS in commercial potato production. Report of planning Conference on Innovative Methods for Propagating Potatoes. Lima: Peru Technology Publishing Corporation. 1985, 257-264.
106. Meyer R C, Milbourne D, Hackett C A, Bradshaw J E, McNichol J W, Waugh R. Linkage analysis in tetraploid potato and association of markers with quantitative resistance to late blight (*Phytophthora infestans*). *Mol Gen Genet*, 1998, 259(2):150-160.
107. Mihovilovich E, L Alarcón, P L Pérez, and M Bonierbale. Discovery and Evaluation of a Valuable new Source of Resistance to PLRV: *Solanum tuberosum* subsp. *Andigena*. CIP Program Report 1999-2000, 95-103.
108. Neele A E F, Nab H J and Louwes K M. Identification of superior parents in a potato breeding programme. *Theoretical and Applied Genetics*, 1991, 82:264-272.
109. Ortiz R, Golmirzaie A M. Genetic parameters for agronomic characteristics. I. Early and



- intermediate breeding populations of true potato seed. *Hereditas*, 2003a, 139:212-216.
110. Ortiz R, Golmirzaie A M. Genetic parameters for agronomic characteristics. II. Intermediate and advanced stages in a true potato seed breeding population. *Hereditas*, 2003b, 139:217-222.
111. Ortiz R, Huaman Z. Inheritance of Morphological and tuber characteristics. In *Potato Genetics* edited by Bradshaw J E and Mackay G R, published by CAB International, 1994, 263-283.
112. Pandita M L, Sidhu A S. Correlation and path analysis of some economic characters in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Haryana Journal of Horticultural Sciences*, 1980, 9:62-65.
113. Panse V G. Genetics of quantitative characters in relation to plant breeding. *Indian Journal of Genetics of Planting Breeding*, 1957, 17:318-328.
114. Paterson A. H, Damon S, Hewitt J D, Zamir D, Rabinowitch H D, Lincoln S E, Lander E S and Tanksley S D. Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: comparison across species, generations, and environments. *Genetics*, 1991, 127:181-197.
115. Petra O, Catherine C, Ralf Schäfer-Pregl, et al. A genetic analysis of quantitative resistance to late blight in potato: Towards marker assisted selection. *Mol Breeding*, 1999, 5:399-415.
116. Phillips M S, Wilson L A, Forrest J M S. General and specific combining ability of potato parents for resistance to the white potato cyst nematode (*Globodera pallida*). *Journal of Agricultural Science*, 1979, 92:255-256.
117. Plaisted R L, Cubillos A. Selection of parents on the basis of components of yield. *American Potato Journal*, 1972, 49:182-186.
118. Plaisted R L. Progress and future plans for the use of Neo-tuberosum populations. In: *Utilization of the genetic resources of the potato III. Report of the planning conference*, 1980, International Potato Center. Lima, Peru.
119. Plaisted R L. Selecting for resistance to diseases in early generations. *American Potato Journal*, 1984, 61:395-403.
120. Plaisted R L, Sanford L, Federer W T, Kehr, A E. and Peterson L C. Specific and general combining ability for yield in potatoes. *American Potato Journal*, 1962, 39:185-197.
121. Qu DY, Ramanna R S, Jacobsen Jr et al. Use of Unreduced Gametes of Diploid Potato for TPS Production through 4x-2x Crosses. *Holland CGIS Press*, 1996a.
122. Qu DY, Ramanna R S, Jacobsen Jr et al. A Comparison of Progeny from Diallel Crosses of Diploid Potato with Regard to the Frequencies of 2n Pollen. *Euphytica*, 1996b, 4:313-320.
123. Ross H. Potato breeding: problems and perspectives. *J. Plant Breeding supplement 13, Advances in Plant Breeding*. Parey, Berlin and Hamburg, 1986, 132.
124. Rouppe Van Der Voort J N, Van Eck H J, Van Zandvoort P M, Overmars H, Helder J, Bakker J. Linkage analysis by genotyping of sibling populations: a genetic map for the potato cyst nematode constructed using a “pseudo-F2” mapping strategy. *Mol Gen Genet*, 1999, 261(6):1021-1031.

125. Rowe P R. Quantitative variation in diploid potatoes. *American Potato Journal*, 1969, 46:132-186.
126. Ruttencutter G, Hayes F L, Moll R H. Estimation of narrow-sense heritability for specific gravity in the diploid potatoes(*Solanum tuberosum* subsp.*phureja* and *stenotomum*). *American Potato Journal*, 1979, 56:447-453.
127. Sanford L L, Sindén S L. Inheritance of potato glycoalkaloids. *Am. Potato. J.*, 1972, 49:209-217.
128. Sanford L L. Effect of random mating in yield and specific gravity in two populations. *American Potato Journal*, 1979, 56:597-607.
129. Sawant A R, Mandloi K K. genotype  $\times$  environment interaction, heritability and genetic advance for yield in potato (*S. tuberosum* L.). *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 1974, 44(3):159-164.
130. Schafer-Pregl R, Ritter E, Concilio L, et al. Analysis of quantitative trait loci (QTLs) and quantitative trait alleles (QTAs) for potato tuber yield and starch content. *Theor Appl Genet*, 1998, 97:834-846.
131. Sharma Y K, Katoch P C, Sharma S K, Chaudhary S K. Genetic analysis for combining ability in true potato seed populations. *Journal of Indian Potato Association*, 1998, 25(1&2):33-38.
132. Simko I, Costanzo S, Haynes K G, Christ B J, Jones R W. Linkage disequilibrium mapping of a *Verticillium dahliae* resistance quantitative trait locus in tetraploid potato (*Solanum tuberosum*) through a candidate gene approach. *Theor Appl Genet*, 2004a, 108(2):217-224.
133. Simko I, Haynes K G, Ewing E E, Costanzo S, Christ B J, Jones R W. Mapping genes for resistance to *Verticillium albo-atrum* in tetraploid and diploid potato populations using haplotype association tests and genetic linkage analysis. *Mol Genet Genomics*, 2004b, 271(5):522-531.
134. Simko I, Mcmurry S, Yang H M, Manschot A, Davies P J, Ewing E E. Evidence from Polygene Mapping for a Causal Relationship between Potato Tuber Dormancy and Absciscic Acid Content. *Plant Physiol*, 1997, 115(4):1453-1459.
135. Simko I. One potato, two potato: haplotype association mapping in autotetraploids. *Trends Plant Sci*, 2004c, 9(9):441-448.
136. Simth, H B. Chromosome counts in the varieties of *Solanum tuberosum* and allied wild species. *Genetics*. 1927. 12:84-92.
137. Sprague G F, L A Tatum. General vs specific combining ability in single crosses of corn. *J Am Soc Agron*, 1942, 34(8):923-932.
138. Stevenson F J, Akeley R V, Cunningham C E. The potato—its genetic and environment variability. *American Potato Journal*, 1964, 41:46-53.
139. Stewart H E, Wastie R L, Bradshaw J E, Brown J. Inheritance of resistance to late blight in

- forliage and tubes of progenies from parents differing in resistance. *Potato Research*, 1992, 35:313-319.
140. Swaminathan M S, Howard H W. The cytology and genetics of the potato(*Solanum tuberosum* L.) and related species. *Bibliographia Genetica*, 1953, 16:1-192
141. Tai G C C, De Jong H. Evaluation of potato hybrids obtained from tetraploid-diploid crosses. *Plant Breeding*, 1991, 107:183-189.
142. Tai G C C, Young D A. Early generation selection for important agronomic characteristics in a potato breeding population. *American Potato Journal*, 1984, 61:419-434.
143. Tai G C C. Estimation of general and specific combining abilities in potato. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 1976, 18:463-470.
144. Tanksley S D, Ganai M W, Prince J P, De Vicente M C, Bonierbale M W, Broun P, Fulton T M, Giovannoni J J, Grandillo S, Martin G B. High density molecular linkage maps of the tomato and potato genomes. *Genetics*, 1992, 132(4):1141-1160.
145. Tarn T R, Tai G C C, De Jong H. Breeding potatoes for long-day temperate climates. *Plant Breed. Rev.*, 1992, 9:217-332.
146. Thill C A, Peloquin S J. Inheritance of potato chip color at the 24 chromosome level. *Am Potato J*, 1994, 71:629-646.
147. Thompson P G, Haynes F L, Moll R H. Estimation of genetic variance components and heritability for tuber dormancy in diploid potatoes. *Am. Potato J*, 1980, 57:39-46.
148. Thompson P G, Mendoza H A. Genrtic variance estimates in a heterogenous potato population propagated from true seed(TPS). *American Potato Journal*, 1984, 61:697-702.
149. Trognitz F, Manosalva P, Gysin R, Ninio-Liu D, Simon R, Del Herrera M R, Trognitz B, Ghislain M, Nelson R. Plant defense genes associated with quantitative resistance to potato late blight in *Solanum phureja* x dihaploid *S. tuberosum* hybrids. *Mol Plant Microbe Interact*, 2002, 15(6):587-597.
150. Tung P X. Genetic variation for bacterial wilt resistance in a population of tetraploid potato. *Euphytica*, 1992, 61:73-80.
151. Van den Berg JH, Ewing E E, Plaisted R L, et al. QTL analysis of potato tuber dormancy. *Theor Appl Genet*, 1996, 93:317-324.
152. Van Der Beek J G, R Verkerk, Zebel P. Mapping strategy for resistance genes in tomato based on RFLPs between cultivars: *Cf9* on chromosome 1. *Theor Appl Genet*, 1993, 84: 106-112.
153. Van Eck H J, Jacobs J M, Stam P, et al. Multiple alleles for tuber shape in diploid potato detected by qualitative and quantitative genetic analysis using RFLPs. *Genetics*, 1994, 137(1): 303-309
154. Van Ooijen J W, Voorrips R E. JoinMap® 3.0, Software for the calculation of genetic linkage maps. *Plant Research International*, Wageningen, the Netherlands, 2001.

155. Veilleux R E, Lauer F I. Breeding behaviour of yield components and hollow heart in tetraploid-diploid vs. conventionally derived potato hybrids. *Euphytica*, 1981, 30:547-561.
156. Visker M H, Keizer L C, Van Eck H J, Jacobsen E, Colon L T, Struik P C. Can the QTL for late blight resistance on potato chromosome 5 be attributed to foliage maturity type? *Theor Appl Genet*, 2005, 106(2):317-325.
157. Vos P, Hogers R, Bleeker M, Reijans M, Van De Lee T, Hornes M, Frijters A, Pot J, Peleman J, Kuiper M. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Res*, 1995, 23(21): 4407-4414.
158. Vuylsteke M, Mank R, Antonise R, Bastiaans E, Senior M L, Stuber C W, Melchinger A E, Lubberstedt T, Xia X C, Stam P, Zabeau M, Kuiper M. Two high-density AFLP linkage maps of *Zea mays* L.: analysis of distribution of AFLP markers. *Theor. Appl. Genet*, 1999, 99:921-935.
159. Watanabe K, Orrillo M, Iwanaga M, Ortiz R, Freyre R, Perez S. Diploid potato germplasm derived from wild and land race genetic resources. *American Potato Journal*, 1995, 71(9):599.
160. Young N D. QTL mapping and quantitative disease resistance in plants. *Annu Rev Phytopathol*, 1996, 34:479-501.

## 附录 1

Mepkep 表

5Kg 块茎在 水中重量(g)	比重	干物质含量 (%)	淀粉含量 (%)	5Kg 块茎在 水中重量(g)	比重	干物质含量 (%)
235	1.0493	13.10	7.40	465	1.1025	24.50
240	1.0504	13.30	7.60	470	1.1038	24.78
245	1.0515	13.60	7.80	475	1.1050	25.04
250	1.0526	13.80	8.10	480	1.1062	25.29
255	1.0537	14.10	8.30	485	1.1074	25.55
260	1.0549	14.30	8.60	490	1.1086	25.81
265	1.0560	14.60	8.80	495	1.1099	26.09
270	1.0571	14.80	9.00	500	1.1111	26.34
275	1.0582	15.00	9.30	505	1.1123	26.60
280	1.0593	15.30	9.50	510	1.1136	26.88
285	1.0604	15.50	9.70	515	1.1148	27.13
290	1.0616	15.75	10.00	520	1.1161	27.41
295	1.0627	15.95	10.23	525	1.1173	27.67
300	1.0638	16.22	10.47	530	1.1186	27.95
305	1.0650	16.48	10.72	535	1.1198	28.20
310	1.0661	16.71	10.96	540	1.1211	28.48
315	1.0672	16.95	11.20	545	1.1224	28.76
320	1.0684	17.20	11.45	550	1.1236	29.02
325	1.0695	17.44	11.69	555	1.1249	29.30
330	1.0707	17.70	11.94	560	1.1261	29.55
335	1.0718	17.93	12.18	565	1.1274	29.83
340	1.0730	18.19	12.44	570	1.1286	30.09
345	1.0741	18.42	12.67	575	1.1299	30.37
350	1.0753	18.68	12.93	580	1.1312	30.64
355	1.0764	18.92	13.16	585	1.1325	30.92
360	1.0776	19.17	13.42	590	1.1338	31.20
365	1.0787	19.41	13.66	595	1.1351	31.48
370	1.0799	19.67	13.91	600	1.1364	31.58
375	1.0811	19.92	14.17	605	1.1377	32.03
380	1.0822	20.16	14.41	610	1.1390	32.31
385	1.0834	20.41	14.66	615	1.1403	32.59
390	1.0846	20.67	14.92	620	1.1416	32.87
395	1.0858	20.93	15.18	625	1.1429	33.15
400	1.0870	21.18	15.43	630	1.1442	33.43
405	1.0881	21.42	15.67	635	1.1452	33.70
410	1.0893	21.70	15.92	640	1.1468	33.98
415	1.0905	21.93	16.18	645	1.1481	34.26
420	1.0917	22.19	16.44	650	1.1494	34.54
425	1.0929	22.45	16.70	655	1.1507	34.62
430	1.0941	22.70	16.95	660	1.1521	35.12
435	1.0953	22.96	17.21	665	1.1534	35.39
440	1.0965	23.22	17.47	670	1.1547	35.67
445	1.0977	23.47	17.72	675	1.1561	35.97
450	1.0989	23.73	17.98	680	1.1574	36.25
455	1.1001	23.99	18.24	685	1.1587	36.53
460	1.1013	24.24	18.49	690	1.1601	36.83

附录 2

附录 2-1 每 100ml 水所需要的盐量

盐 (g/100ml)	密度 ( 6℃)	盐 (g/100ml)	密度 ( 6℃)
8.5	1.0615	11.9	1.0868
8.7	1.0630	12.1	1.0884
8.9	1.0645	12.3	1.0899
9.1	1.0660	12.5	1.0914
9.3	1.0675	12.7	1.0929
9.5	1.0689	12.9	1.0944
9.7	1.0704	13.1	1.0960
9.9	1.0719	13.3	1.0975
10.1	1.0733	13.5	1.0990
10.3	1.0748	13.7	1.1005
10.5	1.0763	13.9	1.1020
10.7	1.0778	14.1	1.1035
10.9	1.0793	14.3	1.1050
11.1	1.0808	14.5	1.1065
11.3	1.0823	14.7	1.1080
11.5	1.0838	14.9	1.1095
11.7	1.0853	15.1	1.1110

附录 2-2 马铃薯比重的校准表  
(马铃薯块茎和水温度均为 10℃时为 0)

水 (℃)	3.3	4.4	7.2	10.0	12.8	15.6	18.3	21.1	23.9	26.7
块茎(℃)										
3.3	-.0021	-.0020	-.0018	-.0018	-.0020	-.0023	-.0029	-.0038	-.0047	-.0058
4.4	-.0017	-.0016	-.0014	-.0014	-.0016	-.0019	-.0025	-.0034	-.0043	-.0052
7.2	-.0009	-.0008	-.0006	-.0006	-.0008	-.0011	-.0017	-.0026	-.0035	-.0044
10.0	-.0003	-.0002	0000	0000	-.0002	-.0005	-.0011	-.0020	-.0029	-.0038
12.8	.0001	.0002	.0004	.0004	.0002	-.0001	-.0007	-.0016	-.0025	-.0034
15.6	.0004	.0005	.0007	.0007	.0005	.0002	-.0004	-.0013	-.0022	-.0031
18.3	.0005	.0006	.0008	.0008	.0006	.0003	-.0003	-.0012	-.0021	-.0030
21.1	.0007	.0007	.0009	.0009	.0007	.0004	-.0002	-.0011	-.0020	-.0029
23.9	.0007	.0008	.0010	.0010	.0008	.0005	-.0001	-.0010	-.0019	-.0028
26.7	.0008	.0009	.0011	.0011	.0009	.0006	0000	-.0009	-.0018	-.0027
29.4	.0009	.0010	.0012	.0012	.0010	.0007	.0001	-.0008	-.0017	-.0026
32.2	.0010	.0011	.0013	.0013	.0011	.0008	.0002	-.0007	-.0016	-.0025
35.0	.0011	.0012	.0014	.0014	.0012	.0009	.0003	-.0006	-.0015	-.0024
37.8	.0012	.0013	.0015	.0015	.0013	.0010	.0004	-.0005	-.0014	-.0023

## 致 谢

在论文顺利完成之际，我首先要衷心感谢我尊敬的导师方智远院士。在百忙之中，他仍对论文的选题、试验设计给予详尽的指导，对论文进行逐字逐句的修改。他睿智而虚怀若谷，他高尚的品德、渊博的学识、亲历亲为的工作精神和严谨求实的治学态度将使我受益终生。

本研究的试验材料由加拿大农业和食品部福瑞克通马铃薯研究中心 H. DeJong 博士提供，在此表示最真诚的感谢，并感谢多年来与我们研究工作的紧密合作和热情支持。

浙江大学朱军副校长为本研究提供了数量遗传学分析软件，徐海明副教授热情帮助牺牲休息时间以最快的速度为本研究进行数据处理，衷心感谢你们及时雨般的无私帮助！

本研究的数据分析还得到了国际马铃薯中心的 E.Chujoy 博士的帮助，在我近乎无礼的要求下，在当天就得到他的回复，感激之情无以言表！

既是领导又是师兄的屈冬玉副院长总是能在关键时候给予我最大的帮助，工作再忙，也在最短的时间内为我的论文进行不厌其烦的修改，我衷心感谢他一贯以来对我学业、工作和生活上的关心和支持！

论文试验具体实施过程中得到了马铃薯课题组谢开云、庞万福、卞春松、段绍光和高秀平等同事在各方面的帮助和支持，特别是刘杰和孔德男在数据调查和具体实验过程中给予我无私的帮助，同时也得到本课题组众多研究生的帮助，在此表示我衷心的感谢，感谢你们对我的理解！我庆幸自己能在这样的集体中工作和学习！感谢生物技术室王晓武博士、黄三文博士和张延国在实验上和工作上的一贯支持和帮助！

本论文的田间试验是河北张家口市张北县的试验基地上完成的，感谢河北省高寒作物研究所的尹江研究员、马恢副研究员对本研究实验材料的种植、田间管理和收获提供的大力帮助。感谢为本研究作出贡献的本课题组、南口及张北的临时工作人员。

衷心感谢所领导对我工作和论文的关心、理解和支持，衷心感谢各处室领导和老师对我工作的一贯支持和关心！

特别感谢徐利群在综合考试、中期考核和论文答辩等许多事务性工作上的巨大帮助！

感谢我的丈夫和女儿给我不断的鞭策和鼓励，感谢他们容忍和理解我这个不太称职的妻子和母亲！特别是善解人意、聪慧要强的女儿，使我有更多的精力和时间投入工作和研究中。

感谢我婆婆远离家乡、不顾体弱多病，仍在为我们忙碌，照顾我们的饮食起居！

感谢父母的养育之恩并从小培养我不断追求上进的精神、感谢他们多年来的支持和理解。我无以为报，惟有更加努力！感谢我所有的亲人们对我的理解、鼓励和支持！

借此机会，我还要衷心感谢我的硕士导师朱明凯和程天庆先生、感谢美国科学院院士 S. J. Peloquin 教授和加拿大的戴乔治博士，是他们在不同的关键时期给予我热情指导，带我深入马铃薯研究王国！感谢我在国内外所有的合作者，给予我工作上的支持和温暖的友情！

## 作者简历

金黎平，女，汉族，1963年4月出生，浙江东阳人。中国农业科学院蔬菜花卉研究所马铃薯遗传育种课题组副组长，中国农科院首批杰出人才三级岗位专家，硕士研究生导师。兼任农业部种植业司马铃薯生产专家组专家，中国作物学会马铃薯专业委员会委员育种学部主任，第一届全国农作物品种审定委员会马铃薯专业组委员，《中国马铃薯》杂志编委，贵州、宁夏等省区的马铃薯或农业科技顾问。1984年浙江农业大学农学专业毕业，获学士学位。1987年从中国农科院研究生院蔬菜遗传育种专业毕业，获硕士学位。一直从事马铃薯遗传与育种研究和脱毒种薯生产工作，现任农业部948重大项目“马铃薯产业关键技术引进创新与示范推广”首席专家，主持国家十一五科技支撑课题“高产优质专用薯类及其他作物育种技术和新品种选育”，科技部平台项目子课题马铃薯资源评价和创新，科技部公益性专项资金项目和国际马铃薯中心合作项目等。1989年3~5月赴菲律宾当时国际马铃薯中心第六中心进行为期3个月马铃薯育种和种薯生产进修，1993年7月~1994年1月赴美国威斯康星大学作访问学者，多次赴美国、加拿大、多个欧洲和国际马铃薯中心考察访问、参加国际会议，进行马铃薯种质资源改良、倍性育种、加工品种选育等研究，并与上述国家和机构的研究者建立了良好的合作关系。

主持完成了国家十五863计划课题“马铃薯高效育种技术及优质、多抗、高产新品种选育”，国家十五攻关子课题“马铃薯优质抗病种质资源创新”，共同主持完成国家十五863计划重大专项课题“优质抗病马铃薯倍性育种技术研究与应用”和“分子标记辅助选择选育抗病、优质马铃薯新品种”，和“高效优质马铃薯栽培技术研究示范”，国家“九五”科技攻关子专题“马铃薯新品种选育与育种技术研究”；作为首席专家，与宁夏合作共同完成了农业部948项目“马铃薯特色专用品种和种薯技术引进及产业化”；参加完成了“七五”~“九五”国家科技攻关、联合国计划发展署援助项目、国家自然科学基金项目、农业部948项目和国际马铃薯中心项目等。主持育成了9个、参加育成了2个马铃薯早中晚熟新品种和炸片用加工新品种，取得了多项科研成果，其中1项获农业部科技成果二等奖，为第3名，2项获中国农业科学院科学技术二等奖，分别为第1和第4名，育成的品种已在全国范围内推广应用。曾多次被联合国世界粮农组织(FAO)和计划发展署(UNDP)项目聘请为项目专家和顾问为国内外国际项目服务。在国内外刊物和学术会议发表了60余篇学术论文，参与出版了8部书的编写和翻译，主编出版1部。



## 研究生期间发表的主要论文

1. 金黎平, 屈冬玉, 卞春送, 连勇等. 早熟优质马铃薯新品种中薯4号的选育.《中国蔬菜》增刊, 2002.
2. 孟兆君, 尹江, 金黎平等. 马铃薯抗PLRV育种的家系遗传分析. 中国马铃薯, 2001(5): 265-270.
3. 金黎平, 屈冬玉, 谢开云, 卞春松等. 中国马铃薯育种技术研究. 陈伊里, 屈冬玉主编, 中国马铃薯研究与产业开发, 哈尔滨工程大学出版社, 2003, 10-19.
4. 邸红, 金黎平, 陈伊里. RAPD分子标记马铃薯新型栽培种遗传多样性研究. 园艺学报, 2004, 31(3):384-386. 通讯作者
5. Jin L.P. Qu D.Y. et al. Potato Germplasm, Breeding Studies in China. Proceedings of the Fifth World Potato Congress in Kunming, Yunnan, 2004, China, 175-178.
6. 金黎平. 马铃薯及其近缘种的利用. 陈伊里, 屈冬玉主编, 马铃薯产业与东北经济振兴, 哈尔滨工程大学出版社, 2005, 225-232.
7. 邸红, 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. 作物学报, 2006, 32(6):899-904.
8. Carputo D. Jin Liping. Use of the Endosperm Balance Number (EBN) in Potato Genetics and Breeding. 中国马铃薯, 2006, 20(3).
9. 金黎平, 屈冬玉, 谢开云等. 染色体倍性操作在马铃薯遗传育种中的应用. 陈伊里, 屈冬玉主编, 马铃薯产业与高新技术, 哈尔滨: 哈尔滨工程大学出版社, 2002, 81-85.
10. 王鹏, 连勇, 金黎平. 马铃薯块茎休眠及萌发过程中几种酶活性变化. 华北农学报, 2003, 18(3):33-36.
11. 连勇, 邹颖, 金黎平等. 马铃薯试管薯形成过程中几种内源激素的变化. 园艺学报, 2002, 29(6):537-541.
12. 金黎平, 屈冬玉, 谢开云, 卞春松等. 我国马铃薯种质资源和育种技术研究进展. 种子, 2003, 5: 98-100.
13. 卞春松, 金黎平, 谢开云等. 不同基质对马铃薯微型薯高效生产的影响. 种子, 2003, 5: 103-105.
14. 谢开云, 金黎平, 庞万福等. 马铃薯感病植株带毒块茎分布与脱毒材料的获取. 生物技术学报, 2004, 19(增刊): 168~170.
15. 李广存, 金黎平, 谢开云等. 抑制差减杂交(SSH)技术及其在植株基因分离上的应用. 中国生物工程杂志, 2004, 24(9): 26-32.
16. 卞春松, 金黎平, 谢开云等. 必速灭防治马铃薯疮痂病效果研究. 中国马铃薯, 2004, 18(4): 211~213.
17. 王晓明, 金黎平, 尹江等. 马铃薯抗病毒病育种研究进展. 中国马铃薯, 2005, 19(5): 285-289.
18. 郜刚, 金黎平, 屈冬玉等. 马铃薯青枯病抗性的共性AFLP标记的初步定位. 西北植

物学报, 2005,25(2):269-274。

19. 李广存, **金黎平**, 谢开云等。 马铃薯青枯病抗性鉴定新方法。 中国马铃薯, 2006, 20(3): 129-134。
20. 范敏, **金黎平**, 刘庆昌, 屈冬玉等。 马铃薯抗旱机理及其相关研究进展。 中国马铃薯, 2006, 20(2):101-107。
21. 李广存, **金黎平**, 谢开云, 卞春松, 段绍光, 屈冬玉。 马铃薯 KTI-like EST 的分离及表达分析。 园艺学报(近期刊出)。
22. 李广存, **金黎平**, 谢开云, 李颖, 屈冬玉。 马铃薯蛋白酶抑制子 StPI 基因的克隆及表达。 中国农业科学(已接受)。
23. **金黎平**, 刘杰, 方智远。 二倍体马铃薯 AFLP 分子遗传图谱构建 园艺学报(已接受)。

**书籍:**

24. 主编《马铃薯优良品种及丰产栽培技术》。北京: 中国劳动保障出版社, 2002, 12 万字。
25. 编写马铃薯部分《中国蔬菜品种志》。北京: 中国农业出版社, 2003 年, 8 万字。
26. 参编《马铃薯产业与东北经济振兴》哈尔滨: 哈尔滨工程大学出版社, 2005。
27. 编写马铃薯部分《中国粮食作物及其野生近缘植物》粮食作物卷。 北京: 中国农业出版社, 2006 年, 7 万字。