

马铃薯 2x-2x, 4x-2x 和 2x-4x 杂交产生的四倍体杂种块茎产量和 特性的优势表现及遗传分析

冉毅东 戴朝曦

(甘肃农业大学农业生物工程研究所, 甘肃兰州, 730070)

提 要 利用能产生 2n 配子的二倍体杂种与四倍体普通栽培种(*S. tuberosum* L.)和四倍体新型栽培种(Neo-tuberosum)进行了 2x-2x, 4x-2x 和 2x-4x 间的杂交, 获得了 18 个杂交组合的 4x 杂种家系, 将这些家系与其 10 个 4x 亲本品种(品系)及对照品种在同一地点进行了连续两年的比较试验。结果表明: 4x 杂种家系单株平均块茎产量比亲本两年分别高 16% 和 19%; 其中最好的 6 个杂种家系比较好的 4 个品种(品系)分别高 20% 和 43%; 杂种产量的优势主要表现在单株块茎数目的显著增多, 但在块茎商品率方面则与 4x 亲本差异不显著, 而且杂种块茎的表现还不如 4x 亲本及对照品种, 这是由于具 2n 配子特性的 2x 亲本这些性状较差所致。试验结果还表明杂种的遗传背景愈复杂其杂种优势也愈强, 进一步说明马铃薯的产量与遗传异质性(多样性)的强弱可能有明显关系, 利用 2n 配子特性可获得较高的遗传异质性。

关键词 马铃薯; 2n 配子; 杂种优势; 有性多倍化

同源四倍体普通栽培种马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)的位点间和位点内的基因杂合性比倍性本身更重要^[4, 5, 6, 9]。Rowe(1967)曾发现通过马铃薯二倍体细胞加倍产生的四倍体并不增加其生长势和块茎产量^[8]。而 Mediburu 和 Peloquin(1977)则发现通过有性多倍化途径产生的四倍体其产量显著增加^[4]。由有性多倍化产生的四倍体杂种同一基因座上的等位基因可以达到 3 个或 4 个成员差别的杂结合, 但是, 由二倍体细胞加倍产生的四倍体每个基因座只具有两个成员差别的杂结合。因此, 有性多倍化可提供较多的遗传变异和较强的杂种优势。

马铃薯野生种和近缘栽培种是马铃薯的主要遗传资源, 由于多数是以二倍体形式存在于自然界, 与四倍体栽培种很难杂交产生后代, 但它可以通过与栽培种的双单倍体杂交引入有益于生产需要的基因, 然后再经 2n 配子把这些基因转移到四倍体水平的马铃薯栽培种中^[2]。2n 配子能保存和转移二倍体水平的基因位点内和位点间的互作到 4x 水平。这些互作对于产量性状和其它多基因控制性状的杂种优势是重要的^[4, 5]。

在马铃薯中, 2n 配子的形成有两个基本模式, 即: 第一次分裂重组(First Division Restitution 简称 FDR)和第二次分裂重组(Second Division Restitution 简称 SDR)。FDR 2n 配子形成时若有交换的发生(FDR-CO), 它可通过 4x-2x 和 2x-2x 的交配把二倍体中近 80% 的杂合性和大部分的上位作用传递到 4x; 若无交换发生, (FDR-NCO)则可保存和传递 100% 的杂

收稿日期: 1995-01-24, 终审完毕日期: 1995-10-04

合性。SDR 2n 配子只可传递约 40% 的杂合性^[2]。马铃薯 2n 花粉主要通过减数分裂中期 I 平行纺锤体(FDR)途径形成^[10], 2n 卵主要通过减数分裂第二次分裂省略形成 SDR^[9]。

通过 2n 配子产生四倍体后代的育种方法包括通过 4x-2x 和 2x-4x 杂交的单向有性多倍化途径和通过 2x-2x 的双向有性多倍化途径, 从 4x-2x, 2x-4x 和 2x-2x 杂交产生的 4x 无性系在世界上已开始应用^[4, 7]。本研究用引自美国的三个产生 2n 配子的二倍体材料, 与现有普通栽培种和新型栽培种杂交获得了 4x 家系, 并对不同遗传背景下的 4x 杂种无性系的块茎产量及块茎性状进行了分析。

1 材料和方法

1.1 材料来源 本试验使用了能高频率产生 2n 配子的 3 个二倍体(2n=2x=24)材料(均引自美国威斯康星州大学)。其中 T710 品系产生 2n 卵, 是通过减数分裂第二次分裂省略形成的, 遗传上相当于 SDR。它是栽培种马铃薯双单倍体与野生种(*Solanum chacoense*)或其杂种(*S. chacoense* × *S. infundibuliforme*)杂交产生的二倍体杂种。T704 和 M6 品系产生 2n 花粉, 主要是通过平行纺锤体(FDR-CO)产生的, 其来源分别为: (*S. phreja* × *S. tuberosum* 双单倍体)和(*S. tuberosum* 双单倍体 × *S. chacoense*)的杂种。所用的 4x 普通栽培种(*S. tuberosum*)品种有甘农薯 1 号, Desiree、陇薯 1 号(对照), 品系 84-47、86024 和 4x 新型栽培种(Neo-tuberosum)品系 NW168、NW168-2、NW163、NT₁、NT₂ 和 NW156-1。

1.2 方法步骤 1990~1991 年在甘肃省临夏州农科所试验站进行了 4x-2x, 2x-4x 和 2x-2x 的不同组合的杂交。从 4x-2x 和 2x-4x 杂交中获得了 17 个组合的杂交浆果, 每果种子数为 36-191 粒, 全部为四倍体后代。而 2x-2x 杂交只获得了 1 个组合浆果, 每浆果种子数 27-92 粒, 也全为四倍体后代。1991~1992 年分别将上年获得的杂交种子按组合播种在温室育苗盘中育苗, 然后移栽于大田中, 每组合 30 株, 分组合收获块茎。1991 年种植了 11 个组合, 1992 年种植了 15 个组合(两年中有重复的组合)。1992~1993 年将上年收获的块茎, 用随机区组法种植。3 次重复, 每个组合种 2 行, 每行 15 株, 行距 70 cm, 株距 20 cm, 用亲本及四倍体品种(品系)作对照。在生育期中进行与大田生产相一致的正常田间管理。

1.3 数据处理 收获时测量和记载每个组合的单株块茎产量, 单株块茎数, 单株商品块茎数及块茎表现的平均值及范围。商品块茎数指每株中直径大于 5 cm 的块茎数。块茎表现分 1~3 等级, 对每个块茎评分后进行平均(1—为所期望的块茎表现, 即: 块茎规则, 块茎光滑且大小一致, 浅芽眼; 3—小的不规则的块茎, 芽眼深; 2—介于二者之间)。用 t 测验法和 Duncan 的新复极差法分析平均数间的差异显著性, 杂种优势值用与四倍体亲本平均值和当地推广的品种对照比较的增减值得。

2 结果

2.1 杂种后代性状表现及杂种优势比较

表 1 列出了来自 4x-2x, 2x-4x 和 2x-2x 杂交组合中的 18 个组合的 4x 家系和 10 个四倍体优良品种(系)及 1 个较好二倍体亲本的单株块茎重, 块茎数目, 商品块茎数及块茎表现的平均值和分布范围。统计测验表明: 两年中所有杂交组合的后代的单株块茎产量都显著地高于品种和品系的平均值($P \leq 0.05$)。在 1992 年 1993 年两年中杂种后代家系在产量上存在较大变异, 从组合平均数上看, 其单株产量在 1992 年比品种及品系高 16.9%, 而与对照“陇

表 1 1992 年及 1993 年来自 2n 配子的 4x 杂种无性系与四倍体亲本及对照品种的一些块茎性状平均值和变异范围的比较

Table 1 Comparisons of the averages and the ranges of eighteen 4x hybrid families from 2n gamete hybrids and their 2x and 4x parents (cultivars or breeding lines) as well as the control cultivar in 1992 and 1993.

材料 Materials	块茎产量平均值 Averages of tuber yield (kg/plant)		块茎表现 ¹ Tuber appearance		单株块茎数 Tuber number/plant		商品块茎数(直径> 5 cm) Commercial tubers /plant (Diam- eter>5 cm)	
4x 家系 4x hybrid families	0.353 (0.26~1.51) ²	0.436 (0.20~0.230)	2.3 (1.4~3.0)	2.5 (1.2~3.0)	9.6 (1~26)	8.5 (1~23)	2.4 (0~5)	3.6 (0~11)
品种和品系 Cultivars(lines)	0.302* (0.15~0.55)	0.365* (0.10~0.14)	1.4* (1.0~2.5)	1.5* (1.0~2.7)	5.0* (3~9)	5.3* (1~7)	3.1 (1~7)	2.7 (1~5)
2x 亲本 2x parent	0.180* (0.15~1.3)	0.104* (0.1~0.39)	2.2* (1.0~2.6)	2.1* (1.2~2.4)	7.0* (2~11)	4.6* (0~13)	1.4* (0~3)	0.7* (0~3)
对照 4x control	0.361 (0.2~1.3)	0.364* (0.20~1.10)	1.2* (1.0~1.3)	1.2* (0.9~1.2)	7.0* (4~10)	5.5* (2~9)	3.2 (2~7)	2.5 (2~5)

注: 1. 评分标准见材料和方法; 2. 括号中数字为范围; 3. * 表示在 0.05 水平上与四倍体杂种家系差异显著。

Note: 1. 1 to 3 scale (1—smooth, uniform tubers, shallow eyes; 2—between 1 and 3; 3—small or rough tubers, deep eyes).

2. The number in parentheses are ranges 3. * shows significantly difference from 4x hybrids at 0.05 level.

表 2 6 个最好的来自 2n 配子材料的 4x 杂种与 4 个最好品种(品系)单株平均产量的比较

Table 2 Comparison of average yield per plant between 6 best 4x hybrids from 2n gamete materials and 4 best 4x parent and control cultivars or breeding lines

Year	1992	1993		
材料 Materials	单株平均块茎产量 Averages tuber yield ¹⁾ (kg/plant)		材料 Materials	单株平均块茎产量 Averages tuber yield (kg/plant)
杂种 Hybrids(4x)			杂种 Hybrids(4x)	
T710×NW168	0.378 bc ²⁾		T710×甘农 7 号	0.466 b
T710×T704	0.375 bc		Desiree×M6	0.371 bc
T710×NT2	0.446 a		T710CNTIKL	0.551 a
甘农薯 1 号×T704	0.481 a		T710×NW168-2	0.600 a
T710×甘农 7 号 (Gannongsu No. 1)	0.380 b		T710×NW163-2	0.442 c
T710×NW168-2	0.389 b		甘农薯 1 号×T704	0.602 a
X	0.408 ³⁾		X	0.505*
品种(品系) Cultivars(lines)			品种(品系) Cultivars(lines)	
甘农薯 1 号 (Ganongsu No. 1)	0.301 d		甘农薯 1 号	0.365 d
NW168	0.370 bc		NW168-2	0.334 e
NT1	0.318 d		陇薯 1 号	0.384 c
陇薯 1 号(Nongsu No. 1)	0.360 c		NW163-2	0.328 f
X	0.339		X	0.352

注: 1) 平均数每材料按 30 株计; 2) 数字后有不同字母者表示用邓肯法多重比较差异达显著水平(P<0.05); 3) * 表示杂种与品种产量平均数间 t 测验达到显著差异。

Note: 1) The averages are from 30 plants for each family. 2) Averages followed by different letters are significantly different at the 0.05 level according to Duncan's multiple range test 3). * shows that the difference of the averages between the hybrid families and cultivars (lines) was significant at 0.05 level by t-test.

薯1号”的差异不显著。但在1993则分别高出19.5%和19.5%。从杂交组合中选出的6个最好的组合的产量平均值在1992年试验中比最好的4个品种及品系的平均值高20%，而1993年则高出43%。根据Duncan的多重比较测验，1992年和1993年6个最好的杂交组合都比最好品种(品系)的产量高或无显著差异(表2)。

在块茎表现，单株块茎数目方面，杂交组合与品种及品系间的差异在两年中均达到显著水平($P < 0.05$)，但在块茎性状(即芽眼深浅和表面规则性)方面，都不如4x亲本品种，而杂交后代的单株块茎数目则显著多于品种(表1)。在商品块茎数目方面两者无显著差异，说明杂交组合在块茎产量上优势主要表现在单株块茎的数目上的增多，而不在大小上。

2.2 不同遗传背景下的杂种优势表现 根据4x-2x, 2x-4x和2x-2x的亲本的不同遗传组成，将四倍体杂交后代家系大体分为两类：一种是含有*S. phureja*或*S. chacoense*和*S. tuberosum*种质的2n配子2x杂种与普通栽培种(4x)杂交的后代；另一种是含有*S. chacoense*和*S. tuberosum*种质的2n配子2x杂种与新型栽培种(4x)杂交的后代。1993年的试验结果表明，含有三种不同种质的4x家系其平均产量显著地高于只含有两种种质的4x家系(表3)。1992年的试验也有类似的趋势。

表3 具有不同遗传背景的4x-2x, 2x-4x和2x-2x的4x杂种无性系产量比较(1993)
Table 3 Comparisons of the average yield per plant of 4x hybrids with different genetic background from 4x-2x and 2x-4x hybridization in 1993

遗传背景 Genetic background	2x(<i>S. phureja</i> 或 <i>S. chacoense</i>) +4X(<i>S. tuberosum</i>)	遗传背景 Genetic background	2x(<i>S. chacoense</i> + <i>S. tuberosum</i>) +4x(Neo-tuberosum)
杂种 hybrid	单株平均产量(kg/每株) Mean tuber yield(kg/plant)	杂种 Hybrid	单株平均产量(kg/每株) Mean tuber yield(kg/plant)
T710×甘农薯1号	0.466	T710×NW163-2	0.600
T710×704	0.371	T710×NW163-2	0.442
甘农薯1号×T704	0.601	T7107×NT1	0.551
84-47×M6	0.297	T710×NW163-2	0.370
T710×84-47	0.311	NT1×T704	0.364
Desiree×M6	0.371		
平均数 Average	0.402 b ¹⁾	0.465 a	

注：1) 平均数后a和b表示t-测验时两总平均数间差异达显著水平。

Note: 1) The letter a and b showed that the difference between the two averages was significant at 0.05 level by t-test.

3 讨论

虽然参试的杂交组合数量有限，但来自4x-2x, 2x-4x和2x-2x的杂种4x家系与优良栽培品种(品系)在产量上的差异及优势均已充分地表现出来(表1)。杂种家系显著高的产量有可能来自2x亲本的遗传多样性，这种具有遗传多样性的2x材料是由近缘栽培种或野生种二倍体间杂交得到的，其多样性可通过2n配子转移到4x水平的杂种中，因而对于同一等位基因座而言，通过2n配子在有性杂交产生的4x-2x, 或2x-4x的杂种四倍体基因型中可达到3个或4个等位基因成员的杂合性，即： $A_1A_2 \times A_3A_3A_4A_4 \rightarrow A_1A_2A_3A_4$ 或 $A_1A_2 \times A_3A_3A_3A_4 \rightarrow A_1A_2A_3A_3$, $A_1A_2A_3A_4$ 等(反交也一样)。在2x-2x交产生的四倍体杂种中，同样可得到这样的杂合基因型(即： $A_1A_2 \times A_1A_3$ (FDR) $\rightarrow A_1A_1A_2A_3$ 或 $A_1A_2 \times A_3A_4 \rightarrow A_1A_2A_3A_4$)，而正常栽培

培种四倍体由于来自种内杂交, 其遗传基因异质程度较差, 其优良个体中的基因座可能多数为 $A_1A_1A_2A_2$ 的基因型。虽然在现代马铃薯育种方法中, 可以用普通栽培种马铃薯的双单倍体同二倍体的野生或近缘栽培种杂交来增加遗传多样性, 引入新的等位基因, 从而改进农艺性状, 但利用 2n 配子特性可以获得更多的等位基因的杂合性, 获得更强的杂种优势。另外, 本试验结果还表明, 杂种的遗传背景愈复杂其后代单株产量的优势愈强(表 3)。2n 配子产生的杂种为增加遗传异质性创造了条件, 这是 2n 配子材料利用中最可贵的一面, 与前人的结果一致^[19]。

本试验的结果还表明, 2x-4x, 4x-2x 及 2x-2x 产生的四倍体后代, 在块茎产量上的优势主要表现在块茎数目上, 而在商品块茎数目上无变化(表 1), 这可能与 2x 亲本在这些性状上表现较差有关。因此, 改善 2x 亲本的块茎特性是 2n 配子利用中的重要关键。

参 考 文 献

- 1 冉毅东, 李景华, 1988, 马铃薯杂志, 2(1), 1~9.
- 2 Douches, D. S. and C. F. Quiros, 1988, Euphytica, 38, 247~260.
- 3 Armo, E. and S. J. Peloquin, 1991, Euphytica, 53, 1~9.
- 4 Mendiburu, A. O. and S. J. Peloquin, 1977, Euphytica, 26, 373~583.
- 5 Mendoza, H. A. and F. L. Haynes, 1974, Theor. Appl. Genet., 45, 21~25.
- 6 McCoy, T. J. and D. E. Rowe, 1986, Theor. Appl. Genet., 72, 80~83.
- 7 Peloquin, S. J., et al., 1989, Genome, 31, 1000~1004.
- 8 Rowe, P. R. 1967, America Potato Journal, 44, 195~203.
- 9 Werner, J. E. and S. J. Peloquin, 1991, Euphytica, 50, 21~29.
- 10 Werner, J. E. and S. J. Peloquin, 1991, Potato Research, 261~267.

Heterosis and Genetic Analysis of Yield and Tuber Characters of 4x Hybrids from 2x-2x, 4x-2x and 2x-4x Crosses in Potato

Ran Yidong Dai Chaoxi

(Agrobiotechnology Institute, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070)

Abstract 18 hybrid families were obtained from 2x-2x, 4x-2x and 2x-4x crosses by using two 4x cultivated cultivars and 2 breeding lines (*S. tuberosum* L.), Six 4x Neo-tuberosum lines and three 2x interspecific hybrids (which could produce 2n gametes). The results of a comparative experiment between these families and ten 4x parent cultivars (or breeding lines) as well as control 4x cultivar for two years (1992~1993), showed that the average tuber yield per plant of 4x hybrid families was 16% and 19% higher than that of 4x parent cultivars (lines) respectively. The average yield of the 6 best hybrid families was 20% and 43% higher than that of the 4 best parent and control in the 2 years respectively. The heterosis in the yield of the 4x hybrids was mainly expressed as a higher tuber number per plant, but the commercial tuber yield showed no significant difference between the hybrids and their 4x parents. The tuber appearance of hybrids was worse than that of the 4x parent cultivars.

The results of this experiment also illustrated that the more complex genetic background in the hybrid, the more heterosis it would have, which further proved that there was a significant correlation between the genetic diversity and heterosis. The high yield of the 4x hybrids might be due to the genetic diversity brought by the 2x wild potato diversities.

Key words Potato; 2n gametes; Heterosis; Sexual polyploid