东北农业科学 2022,47(1):39-43,131
Journal of Northeast Agricultural Sciences DOI: 10.16423/j.cnki.1003-8701.2022.01.009

1867×陇薯7号优良株系的SSR及染色体构型和育性分析

王 丹[1,2],张志成[3],于肖夏[1]*,于 卓[1]
(1. 内蒙古农业大学农学院,呼和浩特 010019;2. 集宁师范学院生命科学学院,内蒙古 乌兰察布 012000;3. 乌兰察布农牧业科学研究院,内蒙古 乌兰察布 012000)

摘 要:为深入研究马铃薯1867×陇薯7号杂交组合的杂种F_1无性株系在细胞和分子水平的差异,本试验以1867和陇薯7号为对照材料,利用SSR分析34个株系的DNA位点差异,明确选出16个优良株系的花粉育性及其染色体配对构型,为马铃薯新品种选育提供优质材料。研究表明:(1)利用筛选的2对SSR特异引物S118和STI047,能够区别出34个杂种株系和其双亲,并建立其SSR指纹图谱;(2)杂种株系C2、C3、C4、C5、C9、C10、C11、C12、C14、C19、C20、C21、C23、C26、C29和C30的花粉可育率之间存在明显差异,介于19.01%~90.59%之间,且株系C2、C3和C26显著高于母本1867;(3)16个杂种株系的染色体构型差异明显,介于1.71%~14.80%之间,其中株系C2、C3、C5、C9、C11、C12、C14、C20、C21、C26和C29二价体构型的频率较高,且以株系C26的二价体比例最高(14.80%)。本试验构建34个马铃薯株系的SSR指纹图谱,明确16个优异株系的染色体构型及花粉育性差异,为马铃薯杂交育种提供丰富的种质资源。

关键词:马铃薯;杂种株系;SSR指纹图谱;花粉育性;染色体配对构型
中图分类号:S532 **文献标识码**:A **文章编号**:2096-5877(2022)01-0039-05

Analysis of SSR, Chromosome Configuration and Fertility of 1867 × Longshu 7 Hybrid Lines

WANG Dan[1,2], ZHANG Zhicheng[3], YU Xiaoxia[1]*, YU Zhuo[1]
(1. *College of Agronomy, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot* 010019; 2. *College of Life Science, Jining Normal University, Ulanqab* 012000; 3 *Ulanqab Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences, Ulanqab* 012000, China)

Abstract: To deep research the differences among hybrid lines from 1867 × Longshu 7 in DNA level and cytogenetical level, and the test used 1867 and Longshu 7 as contrast, and analyzed DNA site difference of 34 lines by using SSR, and the pollen fertility and chromosome configuration of 16 excellent lines selected, which could provide for breeding qualitative materials of new potato varieties. The result showed that (1) Two SSR primers S118 and STI047 could identify 34 hybrid lines and their parents, which constructed SSR fingerprint. (2) The pollen fertility rate of hybrid C2, C3, C4, C5, C9, C10, C11, C12, C14, C19, C20, C21, C23, C26, C29 and C30 was significantly different, ranging from 19.01% to 90.59%. In addition, line C2, C3 and C26 were significantly higher than the female parent "1867". (3) Chromosome configurations of the 16 hybrid lines was significantly different, ranging from 1.71% to 14.80%. The frequencies of C2, C3, C5, C9, C11, C12, C14, C20, C21, C26 and C29 divalent configurations were higher, and the proportion of C26 was the highest (14.80%). In this study, SSR fingerprints of 34 potato lines were constructed, and the differences of chromosome configuration and pollen fertility of 16 excellent lines were determined, providing abundant germplasm resources for potato cross breeding.

Key words: Potato; Hybrid lines; SSR fingerprint; Pollen fertility; Chromosome paired configuration

---

收稿日期:2020-05-14
基金项目:内蒙古自治区科技重大专项(zdzx2018019);内蒙古农业大学动植物品种选育(培育)专项资助项目(YZGC2017006);乌兰察布市基础项目(2021JC205)
作者简介:王 丹(1988-),女,讲师,博士,主要从事马铃薯遗传育种研究。
通讯作者:于肖夏,女,博士,副教授,E-mail: yuxiaoxia1985@sina.com

马铃薯是耐贫瘠、喜冷凉、耐旱作物，含有维生素、蛋白质、淀粉、花青素等多种营养物质，为人体提供热量，富含Ca、K、Mg、Zn、Fe、Sn等矿质元素和人体必需的8种氨基酸[1-2]。我国自2015年实施马铃薯主粮化战略以来，马铃薯食品种类不断增加，加工型产品层出不穷，使得从前的副食品、加工原料迅速转变为主粮、制成品，不单单能解决饥饱，更成为健康食品的代言人之一，营养丰富均衡，成为保障粮食安全的首选作物之一[3-5]。生产上长期种植的马铃薯品种如夏坡蒂（Shepody）、费乌瑞它（Favorita）等，抗黑痣病、晚疫病能力较弱。马铃薯新品种的选育是当前马铃薯产业体系中最为重要的任务之一[6-8]。

明确亲本与杂交株系间的DNA、减数分裂染色体构型及花粉育性差异，可以为选育马铃薯新品种奠定分子基础。张明飞等用SSR分子标记技术分析7个新品系及其亲本的指纹差异[9]；于卓等利用10对SSR引物建立5个马铃薯新品系的指纹图谱[10]。张自强等对3个马铃薯杂种株系进行SSR指纹特征分析[11]。外界环境中温湿度、营养和同源染色体能否准确配对等因素直接影响和制约植物减数分裂的进行，在联会基因中会发生突变，同源染色体配对出现异常现象，如单价体、三价体等结构，导致形成配子不平衡，而这些配子都是不育的[12]。染色体的异常配对与花粉育性关系密切，一般二价体频率的高低与花粉育性的高低成正比关系[13]。

本课题组从国外引进马铃薯材料1867（四倍体，2n=4x=48），在呼和浩特和乌兰察布市种植，田间表现良好（产量高、品质较好，属中熟品种），其缺点是抗病性弱，与国内抗病性和适应强、晚熟品种陇薯7号杂交，得到杂交组合1867×陇薯7号的杂种F_1单株材料1 847个；从大田种植试验表现获得34个抗逆性强的F_1无性株系，次年通过对34个F_1无性株系的产量和品质等测定，筛选得到16个F_1二代株系。本试验利用SSR分子标记技术分析1867×陇薯7号杂交组合的34个无性一代株系的DNA指纹，并通过镜检观察选出16个无性二代株系的花粉育性及染色体配对构型，为马铃薯杂交育种提供丰富的种质资源。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试材料是马铃薯组合1867×陇薯7号杂种F_1中选出的无性系一代C1~C34及选出16个无性二代株系C2、C3、C4、C5、C9、C10、C11、C12、C14、C19、C20、C21、C23、C26、C29和C30。16个株系的抗逆性强，长势良好，还原糖含量均小于0.1%。其中株系C29淀粉含量为21.39%，可作为高淀粉材料加以利用；株系C14干物质含量为25.22%，且为高维C株系（23.288 mg/100 g）。

1.2 杂种株系的SSR指纹特征

1.2.1 DNA提取与检测

取34个株系及亲本材料的幼嫩叶片提取DNA（用天根植物基因组试剂盒），1.0%的琼脂糖凝胶电泳检测纯度。检测结果显示：34个株系及亲本材料的基因组DNA条带清晰，纯度高，没有拖尾现象，可用于下一步SSR扩增。

1.2.2 PCR扩增程序和体系

PCR扩增程序：（1）预变性：95 ℃ 4 min，1个循环；（2）变性：94 ℃ 30 s，退火：56 ℃ 45 s，延伸：72 ℃ 90 s，共34个循环；延伸：72 ℃10 min，1个循环，反应终止[14]。

PCR扩增体系（共20 μL）：（1）ddH_2O 14.11 μL；（2）10×Buffer（Mg^{2+}） 2.0 μL；（3）dNTPs 1.4 μL；（4）Taq DNA polymerase 0.09 μL；（5）Forword primer 0.7 μL；（6）Reverse prime 0.7 μL；（7）DNA template 1.0 μL。

1.2.3 电泳及银染

PAGE凝胶电泳方法：凝胶浓度为6%，用量扩增产物5 μL，电泳仪调至70 W电泳1 h。

玻璃胶板显色方法：（1）配制固定液，将蒸馏水2 L、酒精200 mL、冰乙酸20 mL混合均匀，放入玻璃胶板，固定15 min；（2）用蒸馏水漂洗3 min；（3）银染：用1.5% $AgNO_3$染色15 min；（4）蒸馏水中速漂5 s；（5）配制显影液，将蒸馏水2 L、NaOH 60 g、甲醛10 mL混合均匀，放入胶板显色10 min；（6）蒸馏水漂洗，自然晾干；（7）扫描胶板[15]。

1.2.4 引物筛选

以1.2.1的34份马铃薯材料基因组DNA为模板，采用SSR分子标记，对40对马铃薯特异性引物（从NCBI中搜集）进行筛选。利用凝胶电泳从中筛选出2对多态性丰富、条带清晰稳定的SSR

表1 两对SSR引物序列

引物名称	上游引物（5′-3′）	下游引物（5′-3′）
STI047	ACTGCTGTGGTTGGCGTC	ACGGCATAGATTTGGAAGCATC
S118	AGAGATCGATGTAAAACACGT	GTGGCATTTTGATGGATT

扩增引物(表1),进行指纹图谱构建。

1.3　育性的鉴定

采用镜检法对16个杂种株系及其亲本的花粉育性进行检测。具体方法:用镊子夹取马铃薯花药,将花粉轻轻挤到载玻片上,用胶头滴管加两滴1.0%醋酸洋红,用镊子混合使其花粉均匀分散,在10倍显微镜(OlympusBX51)下观察并统计花粉育性情况。染色均匀、花粉粒饱满、形状有规则的是可育花粉;花粉染色浅或者是没有染上色、花粉空瘪、形状无规则是不可育花粉。花粉可育率=(可育花粉粒总数/观察花粉粒总数)×100%[16]。

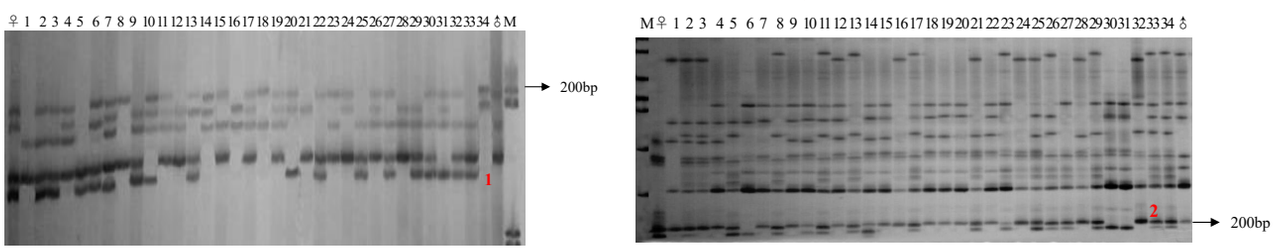
1.4　染色体配对构型

采用镜检法观测16个杂种株系及其亲本的染色体构型,染色体在减数分裂期中期Ⅰ(PMCMⅠ)时最短最粗,能够清晰分辨不同价体的染色体,是观察和计数的最佳时期。具体方法:现蕾初期取亲本和16个株系的花蕾浸泡于卡诺液(无水乙醇:冰醋酸=3:1)中,于冰箱(4 ℃)固定24 h,然后用自来水冲洗浸泡在70%酒精中。用镊子取出花蕾,挤出花药,用镊子轻轻去除杂质,加入卡宝品红1~2滴,染色30 s,盖盖玻片,轻敲气泡,在显微镜下观察染色体形态并拍照[17]。

2　结果与分析

2.1　34个杂种株系的SSR指纹差异分析

由图1和图2可知:株系C2~C4、C7、C9~C12、C14、C16~C17、C19和C25~C33扩增得到互补型特征条带(新特征),表明这些株系出现父母本的特征带,还出现亲本其中一方没有的特征带或亲本均没有的新特征带;扩增出缺失型条带的是株系C1、C5、C8、C18、C20~C22、C24和C34,表明这些株系与亲本一方的条带扩增位置相似,但有缺失;以上两种类型均可证实为真实杂交种;出现父本型的是株系C15和C23,表明其条带扩增位置与父本完全相同;母本型的是株系C6和C13,表明其条带扩增位置与母本完全相同;上述两种类型是否为伪杂种(与亲本扩增完全一致)还需用另一对引物验证。另外,株系C2、C3、C27、C30和C32的指纹无差异,株系C4、C11、C17、C19和C26指纹无差异,株系C25和C33指纹无差异,株系C12和C28指纹无差异,株系C9和C29指纹无差异,以上16个株系DNA指纹特征有无差异需用另一对引物进行验证。引物S118鉴定结果显示,上述父本型株系C15和C23、母本型株系C6和C13均出现互补型或新的SSR特征带,可证实上述株系为真实杂交种。



注:M.DNA Maker 100;♀.1867;♂.陇薯7号;1-34.1867×陇薯7号杂种F_1

图1　引物STI047(1)和S118(2)对34个杂种株系扩增得SSR指纹图

因此,SSR分子标记技术在马铃薯杂种单株鉴定及区别单株间指纹差异时,因其引物的特异性,应选取至少2对SSR引物结果才能更加准确。

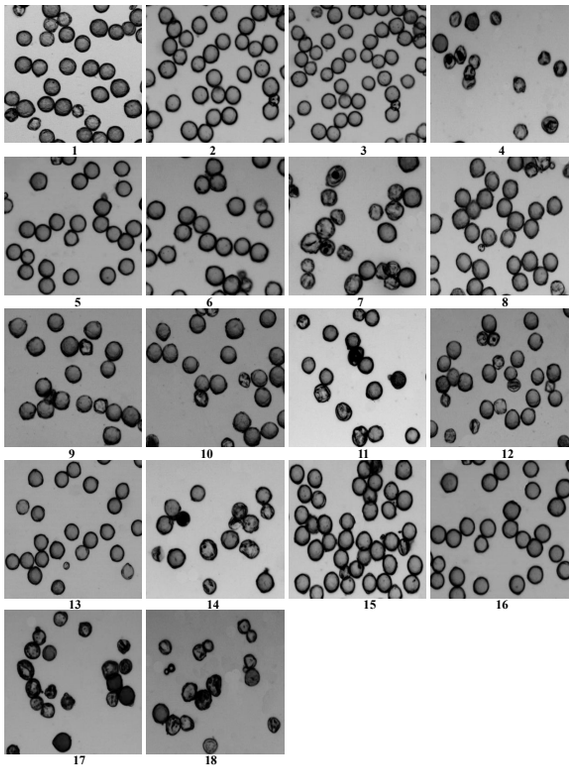
2.2　杂种F_1优异株系花粉育性差异分析

从杂种F_1优异株系花粉育性差异结果(图2、表2)分析可知:父本陇薯7号花粉可育率是83.33%,而母本1867花粉育性较低,可育率为14.79%,二者差异显著;16个优良杂种株系间的花粉可育率变幅较大,在19.01%~90.59%之间,其中株系C2、株系C3和株系C26均在85%以上,与父本差异不显著,显著高于母本,而株系C2、C3、C4、C5、C9、C10、C11、C12、C14、C19、C20、C29和C30的花粉可育率变化各异,均显著高于母本,低于父本,变幅为19.01%~78.86%。

根据16个优良株系育性程度,可作为马铃薯杂交育种的相关种质资源加以利用。株系C2、C3、C5、C9、C11、C20、C21、C26和C29的花粉可育率均高于50%,杂交时可作父本材料,株系C4、C10、C12、C14、C19、C23和C30低于50%,可作为母本材料杂交利用。

2.3　16个杂种株系的PMCMⅠ染色体构型差异分析

从16个杂种株系的PMCMⅠ染色体构型差异(表3、图3)可知:父本陇薯7号染色体中总二价体频率为13.52,其中环状二价体为9.58,占比70.86%,育性较高,配对构型为1.25Ⅰ+13.52Ⅱ+0.94Ⅲ+4.42Ⅳ;母本材料1867 PMCMⅠ染色体配对构型的单价体和三价体频率较高,二价体频率



注：1.♂陇薯7号；2. 株系C2；3. 株系C3；4. 株系C4；5. 株系C5；6. 株系C9；7. 株系C10；8. 株系C11；9. 株系C12；10. 株系C14；11. 株系C19；12. 株系C20；13. 株系C21；14. 株系C23；15. 株系C26；16. 株系C29；17. 株系C30；18.♀1867

图2 16个株系及其亲本的花粉育性

表2 各株系及其亲本的花粉育性

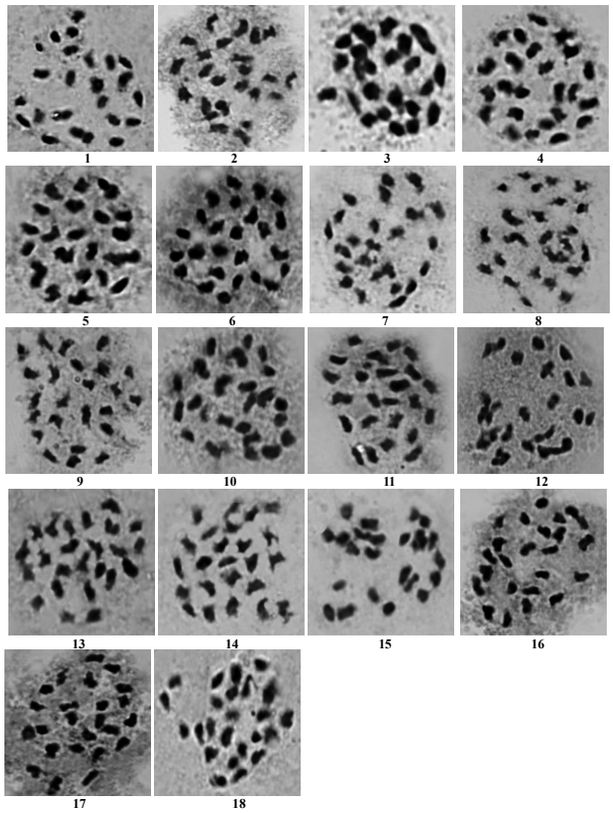
材料	可育数	总数	可育率(%)
1867♀	1 050	7 100	14.79kK
株系C2	6 150	7 230	85.06aA
株系C3	7 620	8 670	87.89aA
株系C4	1 150	6 050	19.01jJ
株系C5	3 200	4 650	68.82cC
株系C9	4 020	6 900	58.26dD
株系C10	1 700	5 150	33.01hH
株系C11	6 900	8 750	78.86bB
株系C12	2 800	6 100	45.90fF
株系C14	3 100	7 200	43.06gG
株系C19	3 450	10 100	34.16hH
株系C20	4 260	8 340	51.08eE
株系C21	4 850	8 200	59.15dH
株系C23	2 400	7 500	32.00hH
株系C26	7 700	8 500	90.59aA
株系C29	4 100	6 850	59.85dD
株系C30	1 200	5 400	22.22iI
陇薯7号♂	7 250	8 700	83.33aA

注：小写字母表示在0.05水平差异显著，大写字母表示在0.01水平差异显著

表3 16个杂种株系及亲本染色体构型

材料	观察细胞数	Ⅰ	Ⅱ			Ⅲ	Ⅳ
			环状	棒状	总数		
1867♀	178	12.58	0.70	1.64	2.34	7.96	1.72
株系C2	195	1.17	9.50	4.07	13.57	1.23	4.00
株系C3	167	1.05	9.97	4.27	14.24	1.17	3.74
株系C4	187	12.45	0.51	1.20	1.71	9.32	1.04
株系C5	156	1.93	8.16	3.50	11.66	2.16	4.06
株系C9	145	2.63	7.24	3.10	10.34	3.39	3.63
株系C10	162	8.72	1.92	4.48	6.40	6.90	1.45
株系C11	155	1.60	9.39	4.03	13.42	1.77	3.57
株系C12	179	4.92	2.29	5.34	7.63	4.81	3.35
株系C14	191	5.74	2.29	5.35	7.64	6.35	1.98
株系C19	178	8.68	1.73	4.04	5.77	7.10	1.62
株系C20	185	3.51	2.57	5.60	8.56	3.89	3.92
株系C21	145	2.85	2.73	6.36	9.09	3.09	4.43
株系C23	166	7.57	1.23	2.88	4.11	7.65	2.32
株系C26	178	1.03	10.36	4.44	14.80	1.13	3.49
株系C29	164	2.59	7.53	3.23	10.75	2.75	3.91
株系C30	159	12.56	0.53	1.24	1.77	9.24	1.05
陇薯7号♂	154	1.25	9.58	3.94	13.52	0.94	4.42

注：Ⅰ、Ⅱ、Ⅲ、Ⅳ分别表示单价体、二价体、三价体和四价体



注:1. ♂陇薯7号;2. 株系C2;3. 株系C3;4. 株系C4;5. 株系C5;6. 株系C9;7. 株系C10;8. 株系C11;9. 株系C12;10. 株系C14;11. 株系C19;12. 株系C20;13. 株系C21;14. 株系C23;15. 株系C26;16. 株系C29;17. 株系C30;18.♀1867

图3　16个杂种株系及其亲本的染色体构型

低,与上述花粉育性结果(14.79%)相匹配,配对构型为12.58Ⅰ+2.34Ⅱ+7.96Ⅲ+1.72Ⅳ;亲本染色体构型差异比较明显,与双亲相比,16个优良杂种株系的染色体配对构型明显不同。

株系C2、C3、C26染色体的总二价体频率均高于亲本材料,以环状二价体为主,变幅为13.57~14.80,配对构型分别为1.17Ⅰ+13.57Ⅱ+1.23Ⅲ+4.00Ⅳ、1.05Ⅰ+14.24Ⅱ+1.17Ⅲ+3.74Ⅳ和1.03Ⅰ+14.80Ⅱ+1.13Ⅲ+3.49Ⅳ;株系C5、C9、C11、和C29染色体的总二价体频率均高于母本材料,低于父本材料,并且以环状二价体为主,配对构型为1.93Ⅰ+11.66Ⅱ+2.16Ⅲ+4.06Ⅳ、2.63Ⅰ+10.34Ⅱ+3.39Ⅲ+3.63Ⅳ、1.60Ⅰ+13.42Ⅱ+1.77Ⅲ+3.57Ⅳ和2.59Ⅰ+10.75Ⅱ+2.75Ⅲ+3.91Ⅳ;株系C4(1.71)和C30(1.77)染色体的总二价体频率均低于母本材料,以棒状二价体为主,配对构型分别为12.45Ⅰ+1.71Ⅱ+9.32Ⅲ+1.04Ⅳ和12.56Ⅰ+1.77Ⅱ+9.24Ⅲ+1.05Ⅳ。

16个株系的染色体配对构型与花粉育性相匹配,且二者呈现一定的相关性,二价体频率高的株系,其花粉育性也高,为充分分析杂种株系的育性程度提供了细胞遗传学依据。

3　讨　论

自然界中的植物很多都是多倍体植株,马铃薯是无性繁殖作物,减数分裂时非同源染色体自由组合使其变异丰富,杂交后代群体出现变异和分离,在人工选育过程中,由于花粉污染、自交等原因出现伪杂种,如果没有及时排除掉,会无形增加大量人力、物力,进行盲目筛选,增加育种难度,因此进行杂种早期真实性鉴定非常必要[18]。

马铃薯SSR分子标记技术具有多态性、可靠性高及共显性等优点[19],在杂种真实性鉴定时被广泛应用,但其SSR引物具有特异性,有时不能扩增出与亲本有差异的特异性条带,可能被认为是伪杂种淘汰,并且大部分育种工作者只对主要的农艺性状和形态学差异显著的表型性状进行鉴定,使得交换频率低的位点的DNA处在基因杂合状态,也可能被认为是伪杂种淘汰,增加标记引物的数量能够有效地减少因标记位点不纯而引起的差异,因此应利用2对或2对以上的SSR引物进行鉴定[15]。本研究先将后代群体中长势弱、产量低、不抗病的单株淘汰掉,用筛选出的两对SSR引物将34个杂种株系区分开来,为马铃薯新品种的有效选育奠定基础。

减数分裂配对构型分析是明确亲缘关系和识别外源染色体的重要手段,细胞减数分裂是由多基因控制的,不论哪个基因发生突变,染色体都会发生异常配对,如单价体、三价体和落后染色体等,导致杂种不育最终导致花粉败育[20]。本研究分析马铃薯杂交组合1867×陇薯7号的16个后代株系染色体配对构型和花粉育性显示:16个杂种株系的二价体频率与花粉育性呈现出一定的正比,表明该植株的性状是否能够稳定遗传与二价体频率和育性有很大的联系,为马铃薯品种的成功选育提供理论支持。

参考文献:

[1] 张　萌,罗其友,高明杰,等.马铃薯市场研究进展及展望[J].中国马铃薯,2017,31(2):113-118.

[2] 谢从华.马铃薯产业的现状与发展[J].华中农业大学学报(社会科学版),2012(1):1-4.

[3] Frank A C, Haverkort A J, Steyn J M. Climate change and potato production in contrasting South African agro-ecosystems 2. assessing risks and opportunities of adaptation strategies[J]. Potato Research, 2013, 56(1):51-66.

(下转第131页)

价[J].食品科学,2012,33(10):169-172.
[2] 方向前,闫伟平,吕端春,等.吉林省湿润冷凉区玉米分蘖对产量及产量构成的影响[J].吉林农业科学,2015,40(1):1-4.
[3] 刘乐承,晏儒来.红菜薹产量构成因素的研究[J].湖北农学院学报,1998(1):26-29.
[4] 凌凤楼,马景勇.影响水稻分蘖有关栽培因素的研究[J].吉林农业科学,1999,24(3):5-7.
[5] Dun E A, Brewer P B, Beveridge C A. Strigolactones: discovery of the elusive shoot branching hormone[J]. Trends in Plant Science, 2009, 14 (7):364-372.
[6] Ljung K, Bhalerao R P, Sandberg G. Sites and homeostatic control of auxin biosynthesis in Aridopsis during vegetative growth[J]. Plant Journal for Cell&Molecular Biology, 2001, 28(4):465-474.
[7] Stirnberg P, Van D S K, Leyser H M. MAX1 and MAX2 control shoot lateralbranching in Arabidopsis[J]. Development, 2002, 129(5): 1131-1141.
[8] Ongaro V, Leyser O. Hormonal control of shoot branching[J]. Journal of experi-mental botany, 2008, 59(78):67-74.
[9] Emery R J N, Longnecker N E, Atkins C A. Branch development in *Lupinus angustifolius* L. II. Relationship with endogenous ABA , IAA and cytokinins in axillary and main stem buds [J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(320): 555-562.
[10] 王镜淞,杨文鹏,柴友荣.禾本科植物腋生分枝发生的分子与激素调控[J].天津农业科学,2012,18(3):15-21.
[11] Cook C E, Whichard L P, Turner B, et al. Germination of witchweed *(Striga lutea* Lour.*)*: isolation an properties of a potent stimulant[J].Science, 1967, 154(3753): 1189-1190.
[12] Yokota T, Sakai H, Okuno K, et al. Alectrol and orobanchol, germination stimulants for *Orobanche* minor, from its host red clover[J].Phytochemistry, 1998, 49: 1967-1973.
[13] Matusova R, Rani K, Verstappen F W, et al. The strigolactone germination stimulants of the plant-parasitic striga and orobanche spp. are derived from the carotenoid pathway[J]. Plant Physiology, 2005, 139(2):920-934.
[14] Gomezroldan V, Fermas S, Brewer P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching[J]. Nature, 2008, 455(7210): 189-194.
[15] Umehara M, Hanada A, Yoshida S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones[J].Nature, 2008, 455 (7210): 195-200.
[16] Umehara M, Cao M, Akiyama K, et al. Structural Requirements of Strigolactones for Shoot Branching Inhibition in Rice and Arabidopsis[J]. Plant & Cell Physiology, 2015, 56(6): 1059-1072.
[17] Borghi L, Liu G W, Emonet A, et al. The importance of strigolactone transport regulation for symbiotic signaling and shoot branching[J]. Planta, 2016, 243(6): 1351-1360.
[18] 王光明,刘保国,陈　静.内源激素ABA对水稻再生芽萌发的影响[J].西南大学学报(自然科学版),1997(4):338-342.
[19] O′ Neill D P, Ross J J. Auxin regulation of the gibberellin pathway in pea[J]. Plant Physiology, 2002, 130(4): 1974-1982.

(责任编辑:刘洪霞)

(上接第43页)

[4] 卢肖平.马铃薯主粮化战略的意义、瓶颈与政策建议[J].华中农业大学学报(社会科学版),2015(3):1-7.
[5] 韩忠才,张胜利,徐　飞,等.雾培马铃薯产量性状相关性分析[J].东北农业科学,2018,43(6):36-39.
[6] 屈冬玉,谢开云,金黎平,等.中国马铃薯产业发展与食物安全[J].中国农业科学,2005,38(2):358-362.
[7] Wustman R. Qualitative analysis of starch potato production on farms in Northeast Netherlands[J]. Potato Research, 2005, 48(3): 117-129.
[8] Keijbets M J H. Potato processing for the consumer: developments and future challenges[J]. Potato Research, 2008, 51(3): 271-281.
[9] 张明飞,于　卓,于肖夏,等.7个马铃薯新品系的主要农艺性状与营养品质及其细胞学和SSR分析[J].西北植物学报,2018,38(4):644-653.
[10] 于　卓,李景伟,于肖夏,等.5个马铃薯新品系染色体构型及遗传差异的SSR分析[J].种子,2018,37(9):18-21,27.
[11] 张自强,于肖夏,鞠天华,等.3个马铃薯杂种优良株系的核型及SSR分析[J].西北植物学报,2014,34(7):1318-1324.
[12] Zickler D, Kleckner N. The leptotene-zygotene transition of meiosis[J]. Annual Review of Genetics, 1998(32): 619-697.
[13] 王士泉.芍药属两物种染色体结构变异杂合性研究[D].北京:中国科学院研究生院,2006.
[14] 甘　霖,于肖夏,鞠天华,等.马铃薯杂种F_1无性株系的ISSR鉴定[J].植物研究,2013,33(2):243-247.
[15] 王　丹.专用型马铃薯优良新品系研究[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2016.
[16] 房永雨,于肖夏,于　卓,等.低氢含量高丹草新品系主要农艺性状及染色体构型分析[J].草业学报,2012,21(2):162-170.
[17] 于　卓,刘永伟,赵晓杰,等.高粱11A与3种苏丹草杂交种F_1代的农艺性状及细胞遗传学研究[J].草业学报,2006,15(1):90-96.
[18] 王亚云.牡丹杂交后代的形态学和SSR分子标记鉴定[D].北京:中国林业科学研究院,2012.
[19] 薛文君,宋　丽,王爱东,等.水稻品种选育中常用的分子标记概述[J].东北农业科学,2017,42(2):22-26.
[20] 何金华,程杏安,陈志雄,等.同源四倍体水稻花粉母细胞减数分裂期间微管骨架组织和结构变化[J].作物学报,2010,36(10):1777-1785.

(责任编辑:王　昱)