

DOI:10.16861/j.cnki.zggc.2024.0131

马铃薯遗传多样性研究进展

王海艳, 王立春, 田国奎, 李凤云, 潘 阳, 庞 泽, 郝智勇

(黑龙江省农业科学院克山分院·农业农村部马铃薯生物学与遗传育种重点实验室·
黑龙江省马铃薯种质资源与遗传改良工程技术中心 黑龙江齐齐哈尔 161005)

摘要: 马铃薯为茄科茄属一年生草本植物, 营养全面, 产量高, 而且抗逆性强。我国马铃薯种质资源丰富, 研究其遗传多样性可以为优质马铃薯资源的挖掘打下基础。主要从马铃薯种质资源形态学、细胞学、生物化学、分子水平 4 个方面对马铃薯遗传多样性进行总结和展望, 以为马铃薯资源遗传改良、优异种质筛选和新种质的培育、种质资源的利用提供参考。

关键词: 马铃薯; 种质资源; 遗传多样性; 资源利用

中图分类号: S532

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2024)12-009-10

Research progress on genetic diversity of potato

WANG Haiyan, WANG Lichun, TIAN Guokui, LI Fengyun, PAN Yang, PANG Ze, HAO Zhiyong

(Keshan Branch of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences/Potato Biology and Genetics Key Laboratory of Ministry of Agriculture and Rural Affairs/Heilongjiang Potato Germplasm Resources and Genetic Improvement Engineering Technology Center, Qiqihar 161005, Heilongjiang, China)

Abstract: Potato is an annual herbaceous plant in the Solanaceae genus *Solanum*, with comprehensive nutrition, high yield, and strong stress resistance. China have abundant potato germplasm resources, and studying their genetic diversity can lay the foundation for the excavation of high-quality potato resources. The authors mainly summarized and prospected the genetic diversity of potato from four aspects: morphology, cytology, biochemistry and molecular level, aiming to provide reference for genetic improvement, screening of excellent germplasm, cultivation of new germplasm, and utilization of potato germplasm resources.

Key words: Potato; Germplasm; Genetic Diversity; Resource utilization

马铃薯是我国重要的粮菜兼用作物, 是我国的第四大主粮, 在促进农业经济发展、保障国家粮食安全方面起到了不可替代的作用^[1]。马铃薯营养价值和药用价值均较高, 是脱贫地区主要的种植作物^[2]。从 1934 年开始, 我国陆续从国外引进马铃薯种质资源, 这些资源一方面经过鉴定后直接推广应用^[3], 另一方面作为亲本材料进行新品种的培育^[4]。然而, 我国马铃薯育种过程中使用的亲本来源有限, 长期的人为定向选择使得马铃薯种质资源遗传背景比较狭窄, 遗传多样性并不丰富^[5]。所以, 种质资源的引进、精准鉴定和有效利用成为当前我国马

铃薯育种工作的主要内容之一, 通过对种质资源的挖掘可以补充亲本资源, 拓宽遗传背景。

种质资源的遗传多样性是生物多样性的基础, 在杂交育种过程中, 遗传多样性起到了重要的作用。对作物的遗传基因进行研究和利用的前提条件就是开展遗传多样性分析^[6]。通过遗传多样性分析, 可以进一步了解种质资源的遗传背景及其个体间的亲缘关系, 从而明确种质资源利用的方向^[7]。笔者从形态学水平、细胞学水平、生物化学水平、DNA 分子水平 4 个方面对马铃薯遗传多样性的研究进展进行归纳总结, 并提出展望, 以为进一步

收稿日期: 2024-03-02; 修回日期: 2024-07-12

基金项目: 黑龙江省农业科学院应用研发项目(2020YYF004); 国家马铃薯产业技术体系齐齐哈尔综合试验站(CARS-09-ES37); 黑龙江省“揭榜挂帅”科技攻关项目(2022ZXJ06B02-02a, 2022ZXJ06B01-03); 黑龙江省农业科技创新跨越工程项目(CX23GG02); 黑龙江省农业科技创新跨越工程农业科技基础创新优秀项目(CX22YQ30); 黑龙江省省属科研院所科研业务费项目(CZKYF2024-1-C003); 黑龙江省农业科技创新跨越工程项目(CX23YQ12)

作者简介: 王海艳, 女, 助理研究员, 研究方向为马铃薯遗传育种及加工马铃薯品质。E-mail: shuangyu_1986@126.com

通信作者: 王立春, 男, 研究员, 研究方向为马铃薯遗传育种。E-mail: potato2008@126.com

揭示马铃薯种质资源间的亲缘关系、种质资源的鉴定与评价、优质资源的开发利用提供参考。

1 基于形态学水平的遗传多样性研究

形态学多样性分析是研究种质资源最重要的方法。表型性状一般通过形态学标记进行研究。形态学标记是指作物在发育进程中可用肉眼观察,或者可以用仪器进行测量的基本特征,质量性状和数量性状都可以使用形态学标记来进行标记^[8]。数量性状有3类,分别为二元性状、定性多态性状和数量多态性状。二元性状容易记录,只用“有”和“无”作为评判的标准,但只能描述一些简单的性状;定性多态性状容易采集,效率比较高,而且容易区分统计,应用比较广泛;数量多态性状受到外界环境的影响会呈现出连续的变化,重复性差,可靠性低^[9-10]。表型与基因型之间是互作的,所以植物形态学性状之间的差异可以反映出基因型之间的差异^[11]。

马铃薯分类最直观的方法就是形态学标记,马铃薯的形态学指标多达41个,其中薯皮颜色、薯肉颜色、芽眼深浅等指标是重要的形态学指标^[12]。徐晓等^[13]对冀西北地区收集的195份马铃薯种质资源进行遗传多样性分析和综合评价,发现16个描述型性状中有62个变异类型,遗传多样性指数较高的有株型、薯形、薯肉颜色、薯皮颜色、芽眼深浅和块茎整齐度。数值型性状中变异系数较大的是单株结薯数。采用离差平方和的方法进行聚类,将195份资源划分为4个类群,各类群之间具有明显的表型性状差异。其中,有9份优质种质可以作为鲜食马铃薯杂交的亲本材料。韩志刚等^[14]对30个马铃薯品种的11个质量性状和11个数量性状进行了遗传多样性分析,得出叶片颜色、薯肉颜色、薯形、商品薯率是影响马铃薯遗传多样性和变异的最主要因子,将材料聚类为三大类,第I类为鲜食型品种,第II类为油炸加工型品种,第III类为淀粉加工型品种。形态学性状容易受到遗传物质和生长环境的共同调控,因此需要对表现突出的资源进行多年多点的表型鉴定,以便确定资源优异性状的稳定性及遗传力。

2 基于细胞学水平的遗传多样性研究

细胞学标记主要研究染色体的数量和结构特

征,染色体是遗传物质的载体,染色体的畸变会导致遗传变异。染色体的变异主要包括数量变异(整倍性和非整倍性)和结构变异(核型和带型)。杨馨月等^[15]采用染色体制片法对彩色马铃薯品系的花粉育性及花粉母细胞PMCM I染色体构型进行研究,发现在细胞学水平上可以鉴定品种的花粉育性,染色体配对构型中二价体出现的频率与花粉育性有很大关系,出现频率越高,花粉可育率越高。张明飞等^[16]对7个马铃薯品系的核型进行分析,确定了不同品系的核型公式。祁娜^[17]对10个马铃薯品种染色体核型进行了分析,表明马铃薯根尖细胞染色体数目为 $2n=4x=48$,为四倍体。染色体有2B核型、1B核型、2A核型和1A核型。王茜茹等^[18]采用石蜡切片的方式对4个块茎发生时期进行组织细胞学观察,发现马铃薯块茎薯形差异关键时期是匍匐茎弯钩期,髓部组织细胞层数之间的差异造成了长、圆薯形的差异。

细胞学标记能在染色体水平上检测种质资源遗传多样性,它不受生态环境的影响,但经济和人工的投入成本比较高,染色体切片制作难度大,标记的数量少,因此在应用上具有一定的局限性^[19]。细胞学标记在马铃薯上的应用比较少。

3 基于生物化学水平的遗传多样性研究

生化标记主要有种子贮藏蛋白标记和同工酶标记^[20]。种子贮藏蛋白标记主要有醇溶蛋白、清蛋白、球蛋白和谷蛋白。不同品种在遗传上的差异可以通过品种间种子贮藏蛋白组成的差异来进行分析。张玲丽等^[21]对小麦大青芒遗传多样性进行研究,发现在编码种子醇溶蛋白的Gli-1位点、编码高分子质量麦谷蛋白亚基的Glu-B1位点遗传多样性比较丰富。张冬芬^[22]研究认为,绝大多数四倍体小麦材料都可以利用醇溶蛋白谱带的差异进行区分,但是这种遗传变异仅限于第1和第6同源群的位点,此方法并不能区分全部的试验材料,要想有效鉴定出优异的资源必须结合其他方法。

同工酶是基因表达的产物,生物体遗传基础的差异可以通过同工酶之间的差异反映出来。通过分析同工酶谱带,可以将控制谱带表达的基因识别出来^[23]。同工酶标记是十分有效的遗传多样性检测标记,因为谱带与等位基因之间的对应关系非常明确^[24]。常用的同工酶有超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、多酚氧化酶(PPO)、酯酶(EST)、

过氧化氢酶(CAT)、淀粉酶等。洪森荣等^[25]对高山马铃薯种质资源的过氧化物酶(POD)、酯酶(EST)和多酚氧化酶(PPO)同工酶进行了分析,表明云南和恩施高山马铃薯遗传分化程度较低。另外,同工酶检测取材时要保证材料选择的一致性,否则会产生不同的结果。岳新丽等^[26]对14个山西省马铃薯主栽品种同工酶酶谱的差异进行了分析,结果表明,区分马铃薯品种的一个重要指标是马铃薯植株芽的过氧化物酶同工酶,取材时最好选择马铃薯新生植株的芽。白艳菊等^[27]也认为,马铃薯叶片和芽的过氧化物酶同工酶谱分辨率高,可以作为品种鉴定和纯度分析的依据。

同工酶标记还能反映植物的抗性水平。刘可为等^[28]对马铃薯叶片中过氧化物酶及其同工酶活性进行了研究,认为其同工酶谱带变化与植物抗病虫能力强弱有关。裴怀弟等^[29]研究认为,过氧化物同工酶谱带可以反映植物的抗盐性能力强弱。

同工酶分析方法操作简单快速、成本低、耗时短,它能间接反映DNA水平的变化,但是容易受到植物的生长环境、发育阶段、检测环境等因素的影响,因此标记不具有共显性。所以,多个同工酶之间的相互佐证鉴定,或者使用不同的标记方法是确定种质资源遗传性状比较可靠的方法^[30]。同工酶在马铃薯遗传多样性的研究中应用的比较少。

4 基于分子标记的遗传多样性研究

形态学标记、细胞学标记、生化标记都是基于基因表达的结果,而分子标记可以直接反映出基因组DNA的差异。遗传多样性的差异可以通过DNA分子上某些酶切位点或扩增片段之间的差异反映出来^[31-32]。分子标记可以有效验证表型性状和基因型变异之间的关系,是DNA分子水平遗传多样性的直接反映,与其他的标记技术相比具有共显性,不会受到外界环境条件和不同发育阶段的影响,快速、准确且比较稳定^[33]。分子标记技术的应用比较广泛,如种子真伪及纯度检验、农艺性状的QTL定位、种质资源的分类与鉴定^[34]。

4.1 AFLP分子标记

AFLP即扩增片段长度多态性,植物基因组DNA经过限制性内切酶切割后可以选择性地进行PCR扩增,只需要少量纯化的基因组DNA便可以进行酶切和扩增,具有多态性好、分辨率高、重复性好、稳定性强等优点^[35]。AFLP技术难度大,成本比较高,在生产实践中并没有大规模应用^[36]。李风云

等^[37]利用AFLP标记对19份克新系列马铃薯进行遗传多样性分析,从30对AFLP引物中筛选出具有多态性的引物7对,共扩增出495个条带,其中多态性条带302条,19个材料的遗传距离在0.2091~0.7679,19份材料可以划分为4类。新型栽培种和CIP种质资源的引入拓宽了品种间的遗传差异。李芳第^[38]利用AFLP标记从81对引物中筛选出10对多态性引物,扩增出521个条带,其中多态性条带488条,多态性比例93.6%。青海主栽马铃薯品种与国内品种和CIP引进资源遗传差异较大,新品种培育过程中可以利用CIP种质资源进行亲本组配,进而拓宽我国马铃薯狭窄的遗传基础。王舰^[39]以CIP引进资源、其他国家引进资源和国内育成品种共计288份马铃薯种质为试验材料,利用筛选出的10对AFLP引物进行扩增,标记多态性位点983个,多态性比率99.49%,PIC为0.9857~0.9897,288份种质遗传多样性较丰富,亲缘关系较远。

AFLP标记可用于品种纯度鉴定。王玲平等^[40]利用筛选出的AFLP引物组合E-ACC/M-CTA和E-ACC/M-CTT,可以对父母本及子代进行有效的区分,从而实现种子纯度的快速鉴定。高世斌等^[41]用引物组合EcoRI-AGG/MseI-CAA对玉米骨干自交系进行了AFLP指纹图谱鉴定,扩增出具有多态性的条带40条,其中个别自交系有自己的特征条带。可以用此方法对玉米自交系种质进行鉴定。

AFLP标记可用于遗传图谱的构建及基因定位分析。崔阔澍^[42]以彩色马铃薯父母本及F₁群体的210个单株为研究对象,利用52对多态性丰富的AFLP引物进行PCR扩增,标记了113个位点,其中多态性位点79个,占比69.99%,并构建出父本和母本的遗传连锁图谱,检测到控制单株产量、花青素含量、商品薯率的QTL位点共计24个,分布在双亲的19个连锁群上。李建武^[43]利用AFLP标记构建了双亲的遗传连锁图谱,在双亲图谱上定位到控制块茎淀粉含量的相关QTL有11个,控制熟性相关的QTL有6个。

4.2 RAPD分子标记

RAPD标记又称随机扩增多态性DNA,是1990年Williams和Welsh研究出来的一种标记^[44-45]。RAPD标记的模板是植物基因组DNA,引物是一段随机的短寡核苷酸序列,它能将多个PCR扩增出来的DNA片段区分开,并形成多态性。RAPD分子标记技术所需要的样品少、检测的灵敏度高、对设备要求简单、成本低廉。这种标记属于

显性标记,无法区分杂合体和纯合体,稳定性和重复性都比较差^[46],因此限制了它的应用。随着第3代分子标记技术的发展,它的应用越来越少。

RAPD 技术可以用于遗传多样性分析及亲缘关系远近分析。赵光磊等^[47]对 24 个国外马铃薯品种进行了遗传多样性分析,从 80 个 RAPD 引物中筛选出 29 个,扩增出 165 条 DNA 条带,其中多态性条带 116 条,占比 70.3%。马铃薯品种间相似系数在 0.514~0.816,仅有 7.25% 的品种间相似系数小于 0.6,24 个马铃薯品种可以划分为两大类 6 亚类。因此,应用 RAPD 分子技术开展亲缘关系远近分析是可行的。赵光磊等^[48]应用 RAPD 分析技术对黑龙江省马铃薯主栽品种遗传多样性进行研究发现,其多样性水平较低,亲缘关系比较近。田国奎等^[49]对克新系列马铃薯遗传多样性进行研究发现,1000 条 RAPD 引物中有 7 条多态性引物,扩增出 52 条条带,其中多态性条带有 43 个,19 个马铃薯品种可划分为三大类。RAPD 标记对马铃薯遗传多样性的分析结果是可靠的,聚类分析结果与系谱分析基本一致,这对马铃薯育种实践中亲本组配具有一定的指导意义。杨先泉等^[50]利用 RAPD 标记分析了四川省 21 个地方品种和 10 个栽培品种的遗传关系,发现地方品种遗传变更多样,与栽培品种间亲缘关系较远,具有更高的育种价值。

RAPD 技术可以进行品种的纯度和真伪鉴定。张少平等^[51]筛选出 1 个具有父本特征带的 RAPD 引物,可以利用其对苦瓜杂交种进行纯度鉴定。韩道杰等^[52]筛选出 1 个 RAPD 引物(R2),在父本和母本中可以扩增出相应条带,在杂交种中可以扩增出 2 条互补条带,利用此引物可以鉴定杂交种的纯度,鉴定准确度高于大田。

另外,RAPD 分子标记分析还在马铃薯甲虫、马铃薯早疫病病菌、马铃薯黄萎病菌遗传多样性研究等方面都有相关报道^[53-55]。

4.3 SSR 分子标记

SSR 分子标记,即简单重复序列,又叫微卫星标记,属于第 2 代分子标记技术。它由 2~6 个核苷酸组成,首尾相接组成串联的重复序列,被检测的样本中核心序列重复的次数越多,其等位基因数目越多,多态性越高^[20]。SSR 分子标记具有共显性,多态性高,重复性好,需要的 DNA 样品数量不多,而且对 DNA 样品质量要求不高,技术难度不高。

SSR 分子标记技术在马铃薯上应用比较广泛,如遗传多样性分析、亲缘关系分析、遗传图谱构建

等方面。安苗等^[56]以 52 个马铃薯品种(系)为试验材料,采用 SSR 标记研究其亲缘关系,从 225 对 SSR 引物中筛选出 16 对引物,利用筛选出来的引物扩增出多态性条带 147 个,多态性条带占比 64.71%,通过聚类分析,在遗传相似系数 0.23 处,将 52 份材料划分为三大类,其中类群 I 均适宜晋北地区种植。利用 4 对引物(C59、C33、S25、S151)可对全部的供试品种进行区分,并且构建了 52 个马铃薯品种(系)的数字化指纹图谱,建立了分子身份证。因此,利用 SSR 分子标记技术对种质资源的遗传多样性进行评价是可行的。张晓煜等^[57]以 176 份马铃薯种质资源为研究对象,利用 16 个 SSR 引物共扩增出 91 个多态性位点,多态性位点占比 94.8%。通过聚类分析将 176 份材料划分为八大类。其中 4 对引物(S25、S151、S174 和 S189)可以对马铃薯种质资源之间的遗传背景差异进行高效区分。通过 SSR 标记聚类的结果与表型性状在类群划分上具有一致性,但是应以 SSR 标记聚类结果为主,表型性状分析为辅。段绍光等^[58]也认为,应将 SSR 分子标记技术和表型性状相结合去评价马铃薯种质资源的遗传多样性。宋峥等^[59]研究认为,44 份湖北省马铃薯地方种质资源平均遗传距离在 0.212 7,资源的遗传背景比较狭窄。遗传相似系数为 0.692 时,将 44 份供试材料划分为五大类。利用 2 对 SSR 引物(SKTHKA 和 S192)构建了遗传图谱,可将这些种质资源精准区分。利用 SSR 标记还可以对马铃薯疮痂病抗性资源的亲缘关系进行分析,筛选出遗传距离相对较远的疮痂病抗性资源,为马铃薯抗病育种提供材料^[60]。

SSR 分子标记技术还可以用于种子纯度检测。蒋钰东等^[61]利用具有多态性的 2 个 SSR 标记(RM208 和 RM217)对杂交水稻(组合为 6026A/德恢 6099)F₁代 200 个单株进行了纯度检测,发现有 195 个单株为 F₁代种子,其他 5 个为杂株。SSR 鉴定结果比田间鉴定结果的纯度数值高。程维舜等^[62]用 1 对 SSR 引物 BVWS01897 对 100 粒西瓜杂交种进行纯度鉴定,发现其纯度为 99%,此鉴定结果与大田鉴定结果高度一致,因此利用此技术对西瓜品种纯度进行室内快速鉴定是可行的。

4.4 ISSR 分子标记

ISSR 分子标记(简单重复序列区间)是在简单重复序列基础上发展起来的分子标记技术,该标记结合了 RAPD 和 SSR 分子标记技术的优点,克服了 RAPD 标记技术重复性和稳定性差的缺点,多态性

比较丰富,重复性和稳定性高,操作性好,产物特异性强^[63-65]。ISSR分子标记技术不会受到外界环境因素的影响,而且可以快速、准确地鉴别种质资源的亲缘关系。

利用ISSR分子标记技术可以分析种质资源间亲缘关系的远近^[66-68]。陈兆贵等^[69]利用ISSR-PCR分子标记技术对36个马铃薯品种进行鉴定,并对其遗传多样性进行分析。利用筛选出来的9对引物扩增后得到81条清晰的条带,多态性条带占比80.25%。马铃薯品种间遗传相似系数为0.78~0.91,在遗传相似系数为0.80时,将36份马铃薯材料划分为四大类。36个材料遗传多样性丰富度一般,亲缘关系比较接近。赵永秀等^[70]对30份马铃薯品种的多态性和亲缘关系进行了分析,从56对ISSR引物中筛选出了6条引物,通过PCR扩增出47条多态性条带,占比为90.38%。品种间遗传相似系数为0.40~0.95,在相似系数为0.75时,30份材料可划分为六大类。这说明试验材料间遗传差异比较大,遗传多样性非常丰富。

利用ISSR分子标记技术还可以进行种质资源鉴定工作,及早剔除杂株。周亚星等^[71]利用ISSR引物BS-76889构建的ISSR指纹图谱能够精确地识别出5个马铃薯品种。甘霖^[72]利用ISSR分子标记技术,通过鉴定后代材料中是否具有1条或者多条父本的ISSR特征带,对子代群体中无性株系进行真伪鉴定。在F₁代尽早筛出假杂种,可以减轻育种过程的工作量,降低杂交种的鉴定成本。

4.5 SRAP分子标记

SRAP分子标记即相关序列扩增多态性,该标记可以利用独特引物对基因的特定区域进行扩增,操作比较简单,多态性高、重复性好,而且成本比较低^[73]。

SRAP分子标记可以用于遗传多样性分析。张旭^[74]以108份马铃薯资源为试验材料,从289对SRAP引物组合中筛选出了24对引物,共扩增出405个多态性条带,多态性位点占比89.6%。遗传相似系数为0.267 0~0.913 0,通过聚类分析,在遗传相似系数在0.50处,将108份马铃薯种质资源分为六大类。姚华开等^[75]研究了10份马铃薯品种间的亲缘关系和遗传差异,从56对SRAP引物中筛选出了10对引物,多态性条带有36条,占比37.5%,10份品种可以划分为四大类。

SRAP分子标记可用于遗传图谱构建,从而进行品种鉴定。王颖等^[76]以10份马铃薯新品系为研

究对象,利用SRAP分子标记技术,研究其在DNA水平上的遗传差异。从144对引物中筛选出10对多态性丰富的引物,筛选出多态性位点条带165个,多态性比率为79.33%,各品系间遗传差异较大。用特异性引物m3/e1建立了能对品系进行明确区分的SRAP指纹图。各品系的遗传距离在0.219 5~0.740 5,以遗传距离0.5为基准,将10份马铃薯材料划分为四大类。李景伟等^[77]用特异性引物M5BE7建立了能鉴定株系和亲本的SRAP指纹图谱。张明飞等^[78]利用SRAP分子标记进行了四倍体马铃薯杂交亲本的遗传图谱构建,用筛选出来的36对引物进行PCR扩增,得到了598个SRAP标记,母本YSP-4含有274个分子标记,标记间距5.74 cM,连锁群总长度是1 572.2 cM;父本MIN-021有324个分子标记,标记间距5.96 cM,连锁群总长度是1 932.23 cM。SRAP标记在马铃薯品种资源评价中效果良好,可应用性比较强。

4.6 SNP分子标记

SNP分子标记是指由单个核苷酸的缺失、插入、转换或者颠换等遗传变异所引起的基因组水平多态性的标记手段。SNP标记呈二态性,位点丰富,遗传稳定性高,可以自动化分析,在分子标记辅助育种、群体进化研究、亲缘关系鉴定等方面都有应用^[79]。

SNP分子标记可以用于亲缘关系和遗传多样性的研究中,从而提高种质资源的利用效率。韩志刚等^[80]对148份马铃薯种质资源的遗传多样性进行了研究,在过滤筛选后,明确能够定位在染色体上的SNP位点为1 192 472个,占98.55%,11号染色体上没有位点分布,分布位点最多的是5号染色体,各品种遗传相似系数在0.784~0.958,占97.5%。148份材料可以划分为三大类,大部分材料遗传相似系数高,遗传背景不丰富。王舰^[81]利用SNP标记对288份马铃薯种质资源的遗传多样性和群体结构进行了研究,发现马铃薯种质资源具有不明显的地域差异,可能与早期的马铃薯资源都是从外部引种有关。利用SNP标记的多态性位点丰富,区分度大,可以准确划分群体结构。

SNP分子标记可以用于分子标记辅助育种,可以对品种进行鉴别。单建伟等^[81]开发了包含120个SNP标记的SNP-Panel,可以完全覆盖马铃薯12条染色体,并筛选出60个SNP分子标记能将46份马铃薯资源区分开。田红丽等^[82]建立了一套包含96个SNP位点的高鉴别力的核心SNP位点集,均匀

分布在 10 条染色体上,对玉米杂交种和自交系的识别率在 99.14%以上,可以实现对品种真实性的精准鉴定。

SNP 分子标记可以用于遗传连锁图谱的构建,从而对作物重要性状进行 QTL 定位。李景伟^[83]利用 SNP 分子标记技术构建了一张由 12 个连锁群组成的四倍体彩色马铃薯遗传连锁图谱,其中包含 4167 个分子标记,图谱总长 2 143.36 cM,平均间距 0.51 cM,该图谱是目前密度最高的关于彩色马铃薯的遗传连锁图谱。依据该图谱可以对彩色马铃薯淀粉含量和干物质含量、花青素含量及产量进行 QTL 定位。

4.7 InDel 分子标记

InDel 标记属于新型的分子标记技术,它是根据同源或者同一物种的不同个体之间在同一位点上,通过序列比对发生的不同大小 DNA 片段插入或者缺失而设计的多态性引物。InDel 标记结果比较准确,重演性好,而且开发成本低,操作简单易行^[84]。

InDel 标记在遗传多样性分析中应用较多^[85-87]。卢霞等^[88]利用从黄瓜重测序基因组中挖掘和筛选的 68 对 InDel 标记对 48 份材料进行了遗传多样性研究,结果表明,其中有 39 对标记具有丰富多态性,48 份材料中有 79 个等位基因,遗传距离在 0~0.955 1,相似系数为 0.44~1.00,说明试验材料间亲缘关系比较近,遗传多样性不丰富。相似系数在 0.44 时,可将 48 份材料划分为两大类,第一大类为刺密黄瓜,第二大类为水果黄瓜,此研究从分子水平上阐述了黄瓜亲本材料的遗传差异和杂种优势的关系。胡陶铸^[89]利用筛选出来的 34 对 InDel 引物对 139 份番茄种质资源进行遗传多样性分析,这些 InDel 标记可以覆盖 12 条染色体,等位基因数在 2~6,标记具有很高的多态性,说明这些种质资源具有丰富的遗传多样性。并且利用 5 对 InDel 引物构建了番茄的遗传图谱,可以对品种进行准确鉴定。邹剑锋^[90]利用筛选出的 6 对 InDel 引物扩增出多态性条带 22 条,占比 91.67%,这些引物可以用于南瓜品种遗传多样性研究。叶卫军等^[91]利用 15 对 InDel 引物对安徽地区 66 个绿豆品种进行遗传多样性分析,发现其遗传多样性水平比较低,遗传背景狭窄。

InDel 标记可以应用在品种纯度鉴定中^[92]。陆佳毓等^[93]对 22 份木薯资源进行基因组重测序,从中检测到了 InDel 位点 1 737 846 个,筛选出 64 个 InDel 位点并设计引物,经琼脂糖凝胶电泳检测,有 20

对引物呈多态性,占比为 31.25%。在遗传相似系数 0.62 时,可将 72 份材料划分为两大类,开发出的 InDel 标记 IDC 可以用于特定木薯材料的鉴定。冯健起等^[94]利用筛选出来的 1 对谱带差异大且稳定的 InDel 引物(BrID90029)可以准确鉴定大白菜汴早九号杂交种的纯度。刘志浩^[95]用 20 对 InDel 引物对玉米杂交种的纯度进行了鉴定。暴会会等^[96]开发了 4 对 InDel 引物可以用于马铃薯杂交后代材料的鉴定。潘磊等^[97]用 12 对多态性程度较高的(PIC>0.3)InDel 引物对菜豆种质资源基因型之间的差异进行了有效区分,25 份资源具有中等的遗传多样性水平。

利用 InDel 标记可以对作物重要性状进行基因定位分析。舒启琼^[98]通过全基因组关联分析对马铃薯抗寒性状候选基因进行挖掘,发现 2 号染色体的 36~37 Mb 有抗寒相关的基因,共 204 个,在这个候选区域内开发出 2 个 InDel 分子标记(Chr2ID22 和 Chr2ID79),多态性比例在 70%以上。杜晓芬等^[99]对 2 个谷子品种进行了基因组重测序,获得了 1392 个多态性的 InDel 标记,第 9 条染色体上定位到 1 个控制株高的主效 QTL(qPH9-2),并预测了 1 个与株高相关的关键候选基因。

InDel 标记在各作物中应用比较普遍,在作物种质资源利用中起到了技术支撑的作用,但是在马铃薯种质资源研究方面相对较少。

4.8 分子标记技术的发展

第 2 代分子标记技术虽然在第 1 代分子标记的基础上有所优化,检测的周期缩短、灵敏度变高,但仍然存在一定的缺点,如试验的稳定性和重复性差、成本高、技术难度大等。随着第 3 代分子标记技术的发展,其稳定性、重复性大大提升,技术难度降低,可以自动化分析,其发展前景非常广阔。SNP 和 InDel 标记在马铃薯种质资源遗传多样性的研究、遗传图谱的构建以及重要性状的基因定位、品种的纯度检测等方面应用较多,在各大作物中已成为主流分子标记技术手段。具体见表 1。

5 展望

开展作物育种工作的基础是有大量可利用的作物种质资源,种质资源合理利用和新种质创制的前提是分析植物表型性状遗传多样性。马铃薯形态学标记作为遗传标记的基础,在种质资源遗传多样性研究中的作用是不可替代的,它可以从质量性状和数量性状两个方面进行分析,与 DNA 分子标记

表1 分子标记类型统计
Table 1 Statistical table of molecular marker types

标记类型 Maker type	名称 Name	发展时间 Development time	优点 Advantage	缺点 Disadvantage	应用领域 Application area
AFLP	扩增片段长度多态性 Amplified fragment length polymorphism markers	第2代分子标记 Second generation molecular markers	不需要了解基因组的信息, 可以进行酶切和扩增, 具有多态性好、分辨率高、重复性好、稳定性强等优点。 Without understanding the information of the genome, enzyme digestion and amplification could be performed, which had the advantages of good polymorphism, high resolution, good repeatability, and strong stability.	技术难度大, 成本比较高, 要求实验人员有较高的技术水平。对DNA的纯度和内切酶的质量要求比较高。 The technical difficulty was high, the cost was relatively high, and it required experimental personnel to have high technical skills. High requirements were placed on the purity of DNA and the quality of endonucleases.	可用于遗传多样性研究、品种纯度鉴定、遗传图谱的构建及基因定位分析。 It could be used for genetic diversity research, variety purity identification, genetic map construction, and gene mapping analysis.
RAPD	随机扩增多态性DNA Randomly amplified polymorphic DNA	第2代分子标记 Second generation molecular markers	需要的试验样品少、检测的灵敏度高、对实验设备要求简单、成本低廉。 The required experimental samples were few, the detection sensitivity was high, the requirements for experimental equipment were simple, and the cost was low.	这种标记属于显性标记, 无法区分杂合体和纯合体, 稳定性和重复性都比较差。 This marker belonged to dominant markers and could not distinguish between heterozygotes and homozygotes, with poor stability and repeatability.	可用于遗传多样性分析及亲缘关系远近分析、品种的纯度和真伪鉴定。 It could be used for genetic diversity analysis, phylogenetic analysis, purity and authenticity identification of varieties.
SSR	简单重复序列, 又叫微卫星标记 Simple sequence repeats, also known as microsatellite	第2代分子标记 Second generation molecular markers	SSR分子标记具有共显性, 多态性高, 重复性好, 需要的DNA样品数量不多, 而且对DNA样品质量要求不高, 技术难度不高。 SSR molecular markers had codominance, high polymorphism, good repeatability, required a small number of DNA samples, and did not require high quality of DNA samples, resulting in low technical difficulty.	未经过DNA测序的物种, 要获得SSR标记, 需要知道重复序列两端的序列信息, 引物的设计要根据序列信息而定, 不容易获得。但是目前已经发表了可直接利用的引物序列, 克服了这一缺点。 For species that had not undergone DNA sequencing, in order to obtain SSR markers, it was necessary to know the sequence information at both ends of the repeating sequence. The design of primers should be based on the sequence information, which was not easy to obtain. However, direct primer sequences had been published to overcome this drawback.	可用于种子纯度检测、遗传多样性分析、亲缘关系分析、遗传图谱的构建。 It could be used for seed purity testing, genetic diversity analysis, phylogenetic analysis, and genetic map construction.
ISSR	简单重复序列区间 Inter-simple sequence repeat	第2代分子标记 Second generation molecular markers	多态性比较丰富, 重复性和稳定性高, 操作性好, 产物特异性强。不会受到外界环境因素影响。 The polymorphism was relatively rich, with high repeatability and stability, good operability, and strong product specificity. Not affected by external environmental factors.	这种标记大多属于显性标记, 无法区分杂合体和纯合体。反应条件必须事先优化好, 否则引物、温度、模板DNA的浓度等因素会影响其结果。 This type of marker was mostly dominant and cannot distinguish between heterozygotes and homozygotes. The reaction conditions must be optimized in advance, otherwise factors such as primers, temperature, and template DNA concentration would affect the results.	可用于种质资源间亲缘关系的远近分析、种质资源的鉴定。 It could be used for distance analysis of genetic relationships between germplasm resources and identification of germplasm resources.

表1 (续)
Table 1 (Continued)

标记类型 Maker type	名称 Name	发展时间 Development time	优点 Advantage	缺点 Disadvantage	应用领域 Application area
SRAP	相关序列扩增多态性 Sequence-related amplified polymorphism	第2代分子标记 Second generation molecular markers	该标记可以利用独特引物对基因的特定区域进行扩增,操作比较简单、多态性高、重复性好,而且成本比较低。 This marker could amplify specific regions of genes using unique primers, with simple operation, high polymorphism, good repeatability, and low cost.	引物大小要选择 17~18 bp,否则会影响其效果。此标记较少扩增基因稀少的着丝粒附近区域及端粒区域。 The length of primers should be selected between 17-18 bp, otherwise it would affect their effectiveness. This marker would have less amplification in the vicinity of the centromere and telomere regions where genes were scarce.	此标记可以在序列未知的情况下进行遗传多样性分析、遗传图谱构建,以及对作物重要性状的基因定位。 This marker could be used for genetic diversity analysis, genetic map construction, and gene mapping of important crop traits in situations where the sequence was unknown.
SNP	单核苷酸多态性 Single nucleotide polymorphism	第3代分子标记 Third generation molecular markers	SNP 标记呈二态性,位点丰富,遗传稳定性高,可以自动化分析。 SNP markers exhibited dimorphism, abundant loci, high genetic stability, and could be automated for analysis.	检测成本和技术相对较高。 The testing cost and technology were relatively high.	可用于亲缘关系和遗传多样性的研究、分子标记辅助育种及遗传连锁图谱的构建。 It could be used for research on genetic relationships and diversity, molecular marker assisted breeding, and construction of genetic linkage maps.
InDel	插入与缺失 Insertion and deletion	第3代分子标记 Third generation molecular markers	结果比较准确,重演性好,而且开发成本低,操作简单易行。 The results were relatively accurate, had good reproducibility, and had low development costs, making the operation simple and feasible.	无。 No shortcomings.	可用于遗传多样性分析、品种纯度鉴定、对作物重要性状进行基因定位分析。 It could be used for genetic diversity analysis, variety purity identification, and gene mapping analysis of important crop traits.

技术互相辅助成为马铃薯遗传多样性研究的主要方法。随着测序技术的完善和成熟、测序成本的下降,以及组装方法的改进,加上近几年基因组序列图谱的公布,利用全基因组测序技术对马铃薯重要性状相关的遗传基础进行研究已成为主流的研究手段^[100]。全基因组重测序可以对候选基因进行精准的定位和分析,可对控制某一性状基因的深度挖掘和有效利用提供理论依据,同时能够提高创制新种质的效率^[101]。利用马铃薯种质资源遗传图谱可以判断出遗传背景和亲缘关系的远近,通过图谱的分析确定出种质资源间的遗传距离,进而制定亲本组配的方案^[102]。未来测序技术在马铃薯种质资源研究中的应用会越来越广泛,这有利于更深入地剖析资源,也可为分子标记辅助育种提供理论指导。

参考文献

[1] 王素华,李树举,杨丹,等.中国马铃薯产业的发展现状及方向[C]//中国作物学会马铃薯专业委员会,湖南省常德市农林科学研究院.2019中国马铃薯大会论文集,2019:44-50.
[2] 李建国,周安玲,王晶,等.马铃薯产业现状分析与主食化发展建议[J].现代食品,2023,29(17):21-25.
[3] 王立春,盛万民,李风云,等.国外马铃薯品种资源的引进与筛

选鉴定[J].中国农学通报,2008,24(2):371-375.
[4] 吴燕,沈洪飞,李江涛,等.中早熟鲜食马铃薯新品种‘疆薯2号’的选育[J].中国马铃薯,2023,37(6):573-576.
[5] 秦军红,张婷婷,孟丽丽,等.引进马铃薯种质资源抗旱性评价[J].植物遗传资源学报,2019,20(3):574-582.
[6] 尚占环,姚爱兴.生物遗传多样性研究方法及其保护措施[J].宁夏农学院学报,2002,23(1):66-69.
[7] 邹奕,吴则东,兴旺,等.甜菜种质资源遗传多样性研究进展[J].中国糖料,2018,40(5):73-76.
[8] 朱丽,代雪凤,张盛林,等.魔芋种质资源遗传多样性研究进展[J].分子植物育种,2024,22(13):4392-4399.
[9] 马道承,王凌晖,梁机.形态标记在植物中的应用研究进展[J].江苏农业科学,2022,50(8):55-62.
[10] 王江民,陈素梅,滕年军,等.基于形态性状的菊属与亚菊属植物亲缘关系研究[J].植物遗传资源学报,2013,14(6):1031-1037.
[11] 宣继萍.结缕草属植物种质资源多样性研究[D].南京:南京农业大学,2008.
[12] 徐建飞,金黎平.马铃薯遗传育种研究:现状与展望[J].中国农业科学,2017,50(6):990-1015.
[13] 徐晓,杨梦颖,满全财,等.195份马铃薯种质资源表型性状综合评价[J].核农学报,2023,37(9):1710-1722.
[14] 韩志刚,谢锐,金晓蕾,等.基于表型性状的马铃薯种质资源遗传多样性分析[J].北方农业学报,2021,49(5):9-17.
[15] 杨馨月,张霞,于卓,等.彩色马铃薯新品系细胞学观测及 SSR

- 指纹图谱构建[J]. 种子, 2023, 42(11): 93-100.
- [16] 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.
- [17] 祁娜. 10个马铃薯新品种的染色体核型及 SSR 分析[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021.
- [18] 王茜茹, 惠志明, 徐建飞, 等. 马铃薯薯形发育的组织细胞学研究[J]. 中国蔬菜, 2020(4): 67-73.
- [19] 陈琴, 李洋, 郭元元, 等. 丝瓜种质资源遗传多样性研究进展[J/OL]. 分子植物育种, 1-12[2023-07-06]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20230706.0823.002.html>.
- [20] 刘贺贺, 石洪峰. 黄精属植物种质资源遗传多样性研究进展[J]. 现代农业科技, 2023(17): 83-89.
- [21] 张玲丽, 王辉, 李立会, 等. 中国小麦地方品种大青芒遗传多样性研究[J]. 中国农业科学, 2007(8): 1579-1586.
- [22] 张冬芬. 四倍体小麦种子贮藏蛋白和 SSR 标记遗传多样性研究[D]. 四川雅安: 四川农业大学, 2004.
- [23] 隋益虎, 李敏, 胡能兵, 等. 32份辣椒种质遗传多样性的同工酶分析[J]. 西北植物学报, 2014, 34(5): 908-914.
- [24] 刘贺贺, 蒋红霞, 富贵, 等. 青藏高原蕨麻种质资源遗传多样性 POD 同工酶分析[J]. 西北农业学报, 2016, 25(3): 413-422.
- [25] 洪森荣, 张铭心, 叶思雨, 等. 高山马铃薯种质资源遗传多样性的同工酶分析[J]. 浙江农业学报, 2018, 30(9): 1445-1453.
- [26] 岳新丽, 湛润生, 王春珍, 等. 应用过氧化物同工酶鉴定山西省马铃薯主栽品种[J]. 中国农学通报, 2018, 34(30): 52-55.
- [27] 白艳菊, 李学湛, 吕典秋, 等. 应用过氧化物同工酶(POD)鉴定马铃薯品种及纯度的研究初报[J]. 杂粮作物, 2005(6): 370-371.
- [28] 刘可为, 白丽, 黄倩茹, 等. 不同损伤方式对马铃薯叶片过氧化物酶及其同工酶活性的影响[J]. 南方农业, 2020, 14(26): 156-157.
- [29] 裴怀弟, 刘润萍, 林玉红, 等. NaCl 胁迫对马铃薯试管苗 POD 酶活性及同工酶的影响[J]. 甘肃农业科技, 2020(6): 12-15.
- [30] 陈彩锦, 王学敏, 刘文辉, 等. 草种质资源遗传多样性研究进展[J]. 草地学报, 2024, 32(2): 349-357.
- [31] 周延清. 三种经济植物遗传多样性的 ISSR 和 RAPD 分析、*fad* 基因克隆和农杆菌介导的遗传转化[D]. 西安: 西北大学, 2005.
- [32] 吴世安, 吕海亮, 杨继, 等. 叶绿体 DNA 片段的 RFLP 分析在黄精族系统学研究中的应用[J]. 植物分类学报, 2000, 38(2): 97-110.
- [33] 王庆军, 朱薇, 王跃华, 等. 分子标记在葡萄种质资源遗传多样性研究中的应用进展[J]. 中国果树, 2023(7): 15-20.
- [34] 苏国钊, 李媛媛, 陈宇华, 等. 苦瓜 DNA 分子标记研究进展[J]. 中国瓜菜, 2023, 36(6): 10-15.
- [35] 何元浩, 胡凤荣. 基于 AFLP 分子标记的 30 个风信子品种遗传多样性分析[J]. 分子植物育种, 2023, 21(9): 2955-2963.
- [36] 许兰杰, 余永亮, 杨红旗, 等. 基于表型和 DNA 分子标记的菊花种质研究进展[J]. 分子植物育种, 2024, 22(8): 2626-2638.
- [37] 李风云, 盛万民, 刘昭军, 等. 马铃薯品种遗传多样性的 AFLP 分析[J]. 中国农学通报, 2007, 23(8): 58-61.
- [38] 李芳弟. 马铃薯种质资源遗传多样性的 AFLP 分析[D]. 西宁: 青海大学, 2010.
- [39] 王舰. 马铃薯种质资源遗传多样性研究及块茎性状的全基因组关联分析[D]. 北京: 中国农业大学, 2017.
- [40] 王玲平, 戴丹丽, 吴晓花, 等. AFLP 分子标记技术在浙蒲 2 号种子纯度快速鉴定中的应用[J]. 浙江农业学报, 2008(2): 84-87.
- [41] 高世斌, 李晚忱, 荣廷昭, 等. 玉米骨干自交系 AFLP 指纹图谱鉴定[J]. 四川农业大学学报, 2001(2): 126-128.
- [42] 崔阔澍. 彩色马铃薯高密度分子遗传连锁图谱构建及花青素等重要性状 QTL 定位[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2015.
- [43] 李建武. 马铃薯(*Solanum tuberosum* L.) 块茎淀粉含量及植株熟性性状的 QTL 定位与遗传分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2019.
- [44] WILLIAMS J G, KUBELIK A R, LIVAK K J, et al. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers[J]. *Nucleic Acids Research*, 1990, 18(22): 6531-6535.
- [45] WELSH J, MCCLELLAND M. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers[J]. *Nucleic Acids Research*, 1990, 18(24): 7213-7218.
- [46] 田再民, 封生霞, 籍立杰, 等. 分子标记在马铃薯育种中的应用[J]. 河北北方学院学报(自然科学版), 2013, 29(1): 27-31.
- [47] 赵光磊, 张雅奎, 吴凌娟, 等. 引进国外马铃薯种质资源的遗传多样性分析[J]. 中国农学通报, 2017, 33(15): 21-24.
- [48] 赵光磊, 张雅奎, 吴凌娟, 等. 黑龙江省马铃薯主栽品种遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 中国马铃薯, 2014, 28(2): 65-69.
- [49] 田国奎, 李风云, 刘昭军, 等. 克新系列马铃薯遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 中国农学通报, 2007(12): 81-84.
- [50] 杨先泉, 张佳, 刘坚, 等. 应用 RAPD 分析四川马铃薯地方品种与部分栽培品种间遗传关系[J]. 中国农学通报, 2010, 26(22): 40-44.
- [51] 张少平, 张玉灿, 张伟光, 等. RAPD 分子标记对苦瓜杂交种纯度的检测[J]. 福建农业学报, 2013, 28(8): 828-831.
- [52] 韩道杰, 严文倩, 孙德祥, 等. 南瓜杂交种纯度 RAPD 标记鉴定研究[J]. 宁夏农林科技, 2019, 60(7): 1-2, 18.
- [53] 刘旸, 付开赞, 吐尔逊·阿合买提, 等. 不同地理种群马铃薯甲虫 SSR、RAPD 遗传多样性分析[J]. 新疆农业科学, 2016, 53(9): 1608-1617.
- [54] 台莲梅, 左豫虎, 张亚玲, 等. 黑龙江省马铃薯早疫病病原遗传多样性分析[J]. 作物杂志, 2017(3): 151-156.
- [55] 申建芳. 东北、华北马铃薯黄萎病原菌分离鉴定和遗传多样性及生物防治的初步研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2017.
- [56] 安苗, 王彤彤, 付逸婷, 等. 52 个马铃薯遗传多样性分析及 SSR 分子身份证构建[J]. 生物技术通报, 2023, 39(12): 136-147.
- [57] 张晓煜, 王仕鹏, 曹昆山, 等. 基于表型性状与 SSR 标记的马铃薯种质资源遗传多样性研究[J]. 西北农业学报, 2024, 33(8): 1436-1447.
- [58] 段绍光, 金黎平, 李广存, 等. 马铃薯品种遗传多样性分析[J]. 作物学报, 2017, 43(5): 718-729.
- [59] 宋峥, 王崇, 徐颖华, 等. 马铃薯地方种质资源的 SSR 遗传多样性分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(21): 7143-7153.
- [60] 聂峰杰, 巩福, 甘晓燕, 等. 马铃薯资源抗疮痂病鉴定及 SSR 遗传多样性分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(5): 1609-1618.
- [61] 蒋钰东, 何茹薇, 罗俊涛, 等. 8 个杂交水稻新组合种子纯度的分子标记鉴定[J]. 中国种业, 2022(1): 71-74.
- [62] 程维舜, 罗茜, 洪娟, 等. 利用荧光标记 SSR 鉴定西瓜杂交种的纯度研究[J]. 中国果菜, 2020, 40(12): 36-41.
- [63] LE N T, NGUYEN T M, TRAN V T. Genetic diversity of panax

- stipuleanatus tsai in north vietnam detected by inter simple sequence repeat (ISSR) markers[J]. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*, 2016, 30(3): 506-511.
- [64] ZHANG X A, KONG W P, WANG X T, et al. Genetic diversity analysis of 34 fig varieties (*Ficus carica* L.) based on ISSR molecular marker[J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2020, 67(1): 913-921.
- [65] 田奇琳, 何炎森, 敬月美, 等. 基于 SSR 分子标记的多花水仙资源遗传多样性分析[J]. *种子*, 2023, 42(5): 91-96.
- [66] 崔洁, 王丹丹, 王倩玉, 等. 山西与内蒙古产蒙古黄芪的 ISSR 体系优化及遗传多样性分析[J]. *天然产物研究与开发*, 2019, 31(11): 1941-1948.
- [67] 黄敏, 黄旭萍, 陈孝丑, 等. 基于 ISSR 分子标记的枫香遗传多样性分析[J]. *福建农林大学学报(自然科学版)*, 2022, 51(4): 524-532.
- [68] 马彪, 魏少萍, 苗佳敏, 等. 基于 ISSR 分子标记的红豆草资源遗传多样性分析[J]. *四川农业大学学报*, 2023, 41(4): 619-625.
- [69] 陈兆贵, 张荃锋, 卢晓琪, 等. 基于 ISSR 分子标记的冬种马铃薯品种遗传多样性分析[J]. *湖南农业科学*, 2022(1): 8-11.
- [70] 赵永秀, 高茜, 孙淑英, 等. 马铃薯不同品种(系)遗传多样性的 ISSR 分析[J]. *分子植物育种*, 2016, 14(12): 3430-3435.
- [71] 周亚星, 周伟, 徐寿军, 等. 马铃薯 ISSR 体系优化及品系间遗传差异分析[J]. *内蒙古民族大学学报(自然科学版)*, 2019, 34(5): 407-412.
- [72] 甘霖. 马铃薯杂交种 ISSR 鉴定与高产优质株系选育研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2013.
- [73] GAO S M, CONG R, GAO L, et al. Genetic diversity analysis of phenotypic character and SRAP molecular markers in 45 tree peony cultivars[J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2020, 43(2): 291-302.
- [74] 张旭. 基于表型性状及 SRAP 标记的马铃薯遗传多样性评价[D]. 太原: 山西农业大学, 2019.
- [75] 姚华开, 罗英舰, 郑元利, 等. 基于 SRAP 分子标记的马铃薯品种遗传多样性分析[J]. *安徽农业科学*, 2021, 49(15): 104-107.
- [76] 王颖, 于卓, 于肖夏, 等. 10 个马铃薯新品系遗传差异的 SRAP 分析[J]. *种子*, 2019, 38(11): 16-19.
- [77] 李景伟, 于卓, 于肖夏, 等. 马铃薯优良杂种株系细胞遗传学特性及 SRAP 分析[J]. *东北师大学报(自然科学版)*, 2021, 53(2): 86-93.
- [78] 张明飞, 于卓, 于肖夏, 等. 四倍体马铃薯 SRAP 分子遗传连锁图谱的构建[J]. *草业学报*, 2019, 28(8): 190-199.
- [79] 范广轩, 王洪亮, 邢秀梅. SNP 标记的研究进展及其应用[J/OL]. *特产研究*, 1-9(2024-01-30). <https://link.cnki.net/urlid/22.1154.S.20231127.1246.011>.
- [80] 韩志刚, 郝文胜, 谢锐, 等. 基于全基因组重测序 SNP 标记的 148 份马铃薯种质遗传多样性分析[J]. *西北植物学报*, 2021, 41(8): 1302-1314.
- [81] 单建伟, 索海翠, 王丽, 等. 基于 ddRADseq 的马铃薯品种遗传多样性分析[J]. *广东农业科学*, 2021, 48(12): 120-128.
- [82] 田红丽, 杨扬, 范亚明, 等. 用于玉米品种真实性鉴定的最优核心 SNP 位点集的研发[J]. *作物学报*, 2024, 50(5): 1115-1123.
- [83] 李景伟. 彩色马铃薯高密度 SNP 遗传连锁图谱构建及花青素含量等重要性状的 QTL 定位[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2022.
- [84] 刘丹, 孙玉友, 魏才强, 等. InDel 分子标记及其在水稻研究中的应用[J]. *种子*, 2017, 36(9): 47-52.
- [85] 唐芬, 赵路宽, 苏一钧, 等. 基于 InDel 标记分析 305 份中国甘薯登记品种遗传多样性[J]. *植物遗传资源学报*, 2024, 25(4): 576-591.
- [86] 李群三, 陈景斌, 顾和平, 等. 基于 InDel 标记的国内绿豆品种遗传多样性分析及指纹图谱构建[J]. *植物遗传资源学报*, 2019, 20(1): 122-128.
- [87] 张强强, 江海坤, 王艳, 等. 基于 InDel 标记的茄子种质资源遗传多样性分析[J]. *中国蔬菜*, 2020(10): 42-47.
- [88] 卢霞, 刘梦华, 邓志军, 等. 基于 InDel 标记的黄瓜种质资源遗传多样性分析[J]. *江苏农业科学*, 2021, 49(1): 49-54.
- [89] 胡陶铸. 基于 InDel 标记的番茄种质资源的遗传多样性分析[D]. 上海: 上海交通大学, 2019.
- [90] 邹剑锋. 中国南瓜种质资源遗传多样性 SSR 和 InDel 标记分析[D]. 佛山: 佛山科学技术学院, 2020.
- [91] 叶卫军, 杨勇, 张丽亚, 等. 基于分子标记的安徽省绿豆种质资源遗传多样性分析[J]. *分子植物育种*, 2020, 18(14): 4782-4789.
- [92] 潘伟芹, 马卉, 许学, 等. 利用 InDel 分子标记鉴定杂交籼稻中籼粳交杂株[J]. *中国农学通报*, 2023, 39(33): 107-113.
- [93] 陆佳毓, 王明, 肖鑫辉, 等. 基于木薯全基因组重测序的 InDel 标记开发及应用[J]. *分子植物育种*, 2024, 22(10): 3224-3235.
- [94] 冯健起, 王培云, 蔡亚平, 等. 利用 InDel 标记鉴定汴早九号大白菜杂交种纯度[J]. *中国瓜菜*, 2023, 36(12): 33-38.
- [95] 刘志浩. 利用 InDel 标记进行玉米纯度及亲子鉴定[D]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2022.
- [96] 暴会会, 向丹, 杨皓媛, 等. InDel 标记筛选马铃薯杂交后代及抗寒性鉴定[J/OL]. *分子植物育种*, 1-11(2023-08-29). <http://link.cnki.net/urlid/46.1068.S.20230828.1437.004>.
- [97] 潘磊, 宋丽娟, 高桐, 等. 菜豆种子遗传变异的 InDel 分子标记分析[J]. *江西农业大学学报*, 2020, 42(2): 250-258.
- [98] 舒启琼. 马铃薯抗寒性状全基因组关联分析及分子标记开发[D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2021.
- [99] 杜晓芬, 钱枰励, 唐楚楚, 等. 基于 InDel 标记的谷子株高 QTL 定位[J]. *核农学报*, 2024, 38(2): 217-230.
- [100] DING L, LEY T J, LARSON D E, et al. Clonal evolution in relapsed acute myeloid leukaemia revealed by whole-genome sequencing[J]. *Nature*, 2012, 481(7382): 506-510.
- [101] FUENTES-PARDO A P, RUZZANTE D E. Whole-genome sequencing approaches for conservation biology: Advantages, limitations, and practical recommendations[J]. *Molecular Ecology*, 2017, 26(20): 5369-5406.
- [102] 黄艳玲, 张从合, 严志, 等. 中国农作物种质资源保护的研究进展[J]. *杂交水稻*, 2024, 39(1): 11-16.