

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2023)06-0536-19

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2023.06.006

综 述

## 马铃薯种质演化与分类研究进展

宋波涛<sup>1\*</sup>, 涂 卫<sup>2</sup>, 王海波<sup>3</sup>, 董建科<sup>1</sup>, 袁平平<sup>4</sup>, 景晟林<sup>1,5</sup>, 刘园园<sup>1</sup>, 焦文标<sup>1</sup>

( 1. 华中农业大学园艺林学学院/农业农村部马铃薯生物学与生物技术重点实验室, 湖北 武汉 430070;

2. 黄冈师范学院生物与农业资源学院/经济林木种质改良与资源综合利用湖北省重点实验室, 湖北 黄冈 438000;

3. 湖北民族大学生物与食品工程, 湖北 恩施 445000; 4. 国际马铃薯中心亚太中心(中国), 北京 102100;

5. 四川师范大学生命科学学院/四川师范大学植物功能基因组及生物信息学研究中心, 四川 成都 610101 )

**摘 要:** 马铃薯野生种具有丰富的遗传变异, 是栽培马铃薯遗传改良的重要优良性状来源。然而, 关于野生和栽培马铃薯的分类长期以来一直存在争议。1990年Hawkes将*Petota*组划分为21个分类系, 其中包含7个栽培种和228个野生种。随着分子生物学和测序技术的发展, 2014年Spooner等对马铃薯分类进行整合和补充, 基于各种形态学和分子证据, 最终将*Petota*组划分为由107个野生种和4个栽培种组成的3个进化枝。此外, 考古学和现代基因组学分析证实了*S. candolleianum*是栽培马铃薯的直接祖先种。随着近年来大量的马铃薯种质被测序, 更多的基因组信息被揭示, 结合新兴的基因组选择育种、基因编辑等技术, 有望创新马铃薯育种模式与机制, 为马铃薯精准分子育种提供新思路。综述探究了马铃薯种质演化、分类进展以及利用展望, 以为马铃薯种质资源改良和育种利用提供参考。

**关键词:** 马铃薯; 种质资源; 演化; 分类; 野生种

## Progress in the Evolution and Taxonomy of Potato Germplasm Resources

SONG Botao<sup>1\*</sup>, TU Wei<sup>2</sup>, WANG Haibo<sup>3</sup>, DONG Jianke<sup>1</sup>, YUAN Pingping<sup>4</sup>,JING Shenglin<sup>1,5</sup>, LIU Yuanyuan<sup>1</sup>, JIAO Wenbiao<sup>1</sup>

( 1. College of Horticulture and Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University/Key Laboratory of Potato Biology and Biotechnology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Wuhan, Hubei 430070, China; 2. College of Biology and Agricultural Resources, Huanggang Normal University/Hubei Key Laboratory of Economic Forest Germplasm Improvement and Comprehensive Utilization of Resources, Huanggang, Hubei 438000, China; 3. College of Biological and Food Engineering, Hubei Minzu University, Enshi, Hubei 445000, China; 4. CIP-China Center for Asia Pacific, Beijing 102100, China; 5. College of Life Sciences, Sichuan Normal University/Plant Functional Genomics and Bioinformatics Research Center, Sichuan Normal University, Chengdu, Sichuan 610101, China )

**Abstract:** Potato wild species possess abundant genetic diversity that serves as crucial repositories for desirable traits in genetic improvement of cultivated potatoes (*Solanum tuberosum* L.). Nevertheless, the classification of wild and

收稿日期: 2023-11-07

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFD1100201); 国家现代农业(马铃薯)产业技术体系(CARS-09); 中央引导地方科技发展资金(23ZYYS0376)。

作者简介: 宋波涛(1975-), 博士, 教授, 主要从事马铃薯遗传育种与分子生物学研究。

\*通信作者(Corresponding author): 宋波涛, E-mail: songbotao@mail.hzau.edu.cn。

cultivated potatoes has long been a subject of contention. In 1990, Hawkes categorized seven cultivated species and 228 wild species, divided into 21 taxonomic series in the section *Petota*. Subsequently, with the rise of molecular biology and sequencing technologies, Spooner consolidated and supplemented the potato classification with diverse morphological and molecular evidence in 2014, which resulted in the division of the section *Petota* into three evolutionary clades, comprising 107 wild species and four cultivated species. Furthermore, using archaeological and modern genomic analyses, it is verified that *S. candolleianum* is the immediate ancestor of cultivated potato. Recent resequencing efforts have provided additional genomic information on diverse potato germplasms. These findings, coupled with emerging technologies like genomic selection breeding and genome editing, are anticipated to innovate models and approaches for potato breeding and offer new avenues for precise molecular breeding. In this article, the evolutionary trajectory, taxonomic evolution and the prospects for utilization of potato germplasm were reviewed, in order to provide reference for the improvement and breeding utilization of potato germplasm resources.

**Key Words:** potato; germplasm; evolution; taxonomy; wild species

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是茄科(Solanaceae)茄属(*Solanum*)马铃薯亚组(*Potatoe*)能形成地下块茎的一年生草本植物,在全世界范围内广泛种植和消费,是全球粮食系统中最重要非谷物类作物。马铃薯原产于南美洲安第斯山脉的高寒山区,广泛分布于北美南部、中美洲及南美洲,具有丰富的生态多样性和广阔适应性。

野生近缘种是作物改良的重要基因资源库,因此,许多野外自然种群被采集并存放在世界各地的基因库中。野生马铃薯种群复杂,由于种间存在有性杂交亲和的可能、同源和异源多倍性机制并存、有性繁殖和无性繁殖兼具等因素都会导致部分种之间的表型高度相似,进而致使马铃薯种质的分类十分复杂。Hawkes<sup>[1]</sup>于1990年对马铃薯组进行综合分类处理,将其分为21个分类系,包含7个栽培种和228个野生种。自1990年以来,多国学者对全球各地的马铃薯种群进行了广泛采集,结合形态学和分子研究,使马铃薯种的数量减少了一半,并阐明了内类群与外类群的新关系<sup>[2]</sup>。近年来,随着基因组测序的普及,极大地推动了马铃薯分类与演化研究<sup>[3-6]</sup>,这为种质资源有效利用提供了良好的技术基础。

## 1 马铃薯起源与演化

### 1.1 马铃薯种质资源收集历程

在马铃薯种质资源的收集与保存中,多国科学

家和探险家做出了重要贡献。苏联科学家Voronov和Bukasov最早于1925~1926年在南美洲系统地收集了大量马铃薯种质样本,这些样本成为了现在俄罗斯瓦维洛夫植物遗传资源研究所(The Vavilov Institute of Plant Industry, VIR)的第一批马铃薯种质资源<sup>[7]</sup>;随即Juzepczuk和Vavilov于1930~1933年继续在南美洲进行马铃薯收集工作,这些收集成果使得研究人员首次认为马铃薯是在秘鲁-玻利维亚高原和智利南部独立驯化的,并确定了大约20种野生马铃薯祖先<sup>[7]</sup>。

欧洲科考队与此同时也进行了马铃薯种质资源的多次调查与收集。德国学者于1930~1931年对智利和玻利维亚进行了科考,1958年对中美洲科考,1988~1989年对秘鲁和哥伦比亚科考<sup>[8]</sup>,这些科考为德国马铃薯种质资源库贡献了大量样本。英国探险队于1938~1939年前往墨西哥和南美洲,他们在阿根廷、玻利维亚、秘鲁等地共收集了1 164份马铃薯种质<sup>[9]</sup>,并建立了英国马铃薯种质资源库(Commonwealth Potato Collection, CPC),该批收藏品现存于苏格兰James Hutton研究所。荷兰探险队在1955年和1974年搜集了种质资源,其中1959年Okada在阿根廷、玻利维亚、秘鲁和厄瓜多尔采集的样本被保存在现在的荷兰马铃薯遗传资源中心(The Centre for Genetic Resources, The Netherlands, CGN)<sup>[10]</sup>。如今,CGN收藏了来自12个美洲国家的2 700份马铃薯材料,2004年部分种质被送回到玻

利维亚的安第斯块根块茎国家种质库马铃薯库<sup>[11]</sup>。

美国马铃薯种质库成立于20世纪40年代末, 为避免引进的品种对美国马铃薯产业或当地野生种构成威胁, 当时收集任务仅限于美国境内。自20世纪90年代以来, 美国科学家Spooner与危地马拉、荷兰和德国的研究人员合作, 在拉丁美洲国家进行了大规模的野生马铃薯收集<sup>[12,13]</sup>。20世纪70年代初, 国际马铃薯种质库建立, 坐落于秘鲁利马的国际马铃薯中心(The International Potato Center, CIP)内。CIP联合秘鲁国家农业研究所(Instituto Nacional de Investigación Agraria, INIA)与Bamberg、Hawkes、Spooner等众多著名的国际科学家展开紧密合作, 在超过12个国家进行了100多次的收集任务<sup>[2,14]</sup>。2017~2018年CIP继续与INIA联手, 在秘鲁各地共同进行了18次马铃薯野生近缘种的收集任务, 根据Spooner等<sup>[2]</sup>的分类法, 共收集到26个种的322份马铃薯种质资源。

根据世界粮食和农业植物遗传资源信息和早期预警系统(World information and early warning system on plant genetic resources for food and agriculture, WIEWS, <https://www.fao.org/wIEWS/zh/>)以及作物信托基金(Crop Trust)提供的数据: 目前在全球范围内, 共有82 293份马铃薯种质资源保存于59个国家的89个机构和4个国际/地区研究中心。法国、德国、印度、俄罗斯、美国及CIP共同保存了全球50%以上的马铃薯种质资源, 其中法国国家农业科学研究院(National Research Institute for Agriculture, Food and the Environment, INRAE)保存了12 120份, 占全球马铃薯种质资源的11%; 其余依次是VIR、CIP、德国莱布尼茨植物遗传学和作物植物研究所(Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, IPK)、美国国家植物种质资源系统(National Plant Germplasm System, NPGS)以及印度中央马铃薯研究所(Central Potato Research Institute, ICAR)。通过多国科学家和探险家的共同努力, 全球范围内的马铃薯遗传资源得到了广泛收集和保存, 这些收集活动对马铃薯的种质多样性研究和作物改良具有重要意义, 也为世界各地马铃薯研究人员和种植者提供了宝贵资源。

## 1.2 基于考古学和形态学观点的马铃薯栽培种起源

根据地球上栽培植物种类分布的不平衡性, 苏联植物学家瓦维洛夫(Vavilov)于20世纪20~30年代考察和收集了几乎世界各地的栽培植物资源, 利用地理区分法, 于1926年<sup>[15]</sup>首次提出栽培植物起源中心学说, 并于1935年<sup>[16]</sup>进一步将栽培植物起源中心划分为8个中心和3个亚中心, 认为栽培马铃薯起源于南美中心(第Ⅷ中心)的安第斯山区, 包括秘鲁、玻利维亚和厄瓜多尔南部。

事实上, 关于栽培马铃薯的起源长期以来有两种假说, 但一直都备受争议。第一个是苏联科学家提出的多点起源假说(Multiple origin hypothesis), 支持Vavilov的观点, 认为马铃薯地方品种多样性集散地主要分布在秘鲁至玻利维亚高原和智利南部的奇洛埃岛地区及其毗邻的岛屿这两个中心, 分别由不同地理区域的野生种进化而来<sup>[2]</sup>。第二个是英国科学家提出的单一起源假说(Restricted origin hypothesis), 该假说认为南美洲的马铃薯驯化发生在哥伦比亚和玻利维亚之间的某个区域, 从二倍体野生种开始, 然后进化出多倍体, 随后这些适应短日照的地方品种扩展到新的生态环境, 北至哥伦比亚和委内瑞拉, 南至智利沿海<sup>[2,17]</sup>。实际上, 这两种假说的分歧主要是关于智利四倍体地方品种的起源和分类。

栽培马铃薯的起源和演化历史究竟有多长, 目前众多学者仍在不断探索。马铃薯块茎化石研究表明, 马铃薯在秘鲁被当作食物至少有10 000年历史。智利南部古代火坑遗迹中回收的马铃薯残留物表明, 这一地区食用马铃薯的历史至少有13 000年<sup>[1]</sup>。基于这种考古证据, 研究人员一致认为马铃薯块茎的消费要早于现代农业, 这与考古学证据认为马铃薯是在南美首次种植的结果一致<sup>[1]</sup>。分子生物学证据进一步表明, 马铃薯栽培种的安第斯品种群从秘鲁南部和紧邻玻利维亚北部的*S. brevicaulle*混合群体中的二倍体野生种单一驯化而来<sup>[18]</sup>, 祖先二倍体种群和驯化二倍体可能具有相同的质体DNA单倍型; 而安第斯品种群里三倍体和四倍体可能有多个起源中心, 他们可能由二

倍体未减数分裂多倍化或种间杂交而形成。安第斯品种群后期的分化可能与来自 *S. brevicaulle* 混合群体以外的野生种基因渗入有关, 最终致使栽培种传播到更广泛的地理区域<sup>[19]</sup>。而 *S. berthaultii* 和 *S. maglia* 的基因渗入, 则可能是智利南部沿海低山的智利地方品种形成的原因<sup>[2]</sup>。综上所述, 栽培马铃薯的起源问题可能需要从更广泛的现场采集样本中获得更多的数据, 并在基因组学和考古学方面进一步研究。

### 1.3 基于基因组学的马铃薯栽培种演化与起源新观点

近年来, 随着分子生物学和现代基因组学分析技术的快速发展, 研究者对探究马铃薯起源与演化的途径和方法日渐丰富。Hardigan 等<sup>[3]</sup>利用现代基因组学方法分析了栽培种和野生种之间的渐渗情况, 驯化基因分析表明仅是有限的基因组对栽培马铃薯的早期改良起推动作用。此外, 在野生种、地方品种和北美栽培品种的基因编码序列中证实了大量的共有等位基因, 这表明地方品种与野生种群的杂交可能促成了栽培种的杂合性和多样化。Bao 等<sup>[20]</sup>利用 20 份马铃薯野生种的三代 HiFi reads, 评估了野生基因组在四倍体栽培种‘合作 88’中的渐渗情况, 发现‘合作 88’基因组中约有 25.52% 的区域有高精度野生基因组的覆盖, 其中在 5 个较大的单倍型上, 有超过 50% 的区间存在明显渐渗。

Li 等<sup>[4]</sup>对马铃薯组中 43 个野生种的 178 个基因型、4 个栽培种的 21 个基因型以及两个不结薯外类群 (*S. etuberosum* 和 *S. palustre*) 各 1 个基因型 (按 2014 年 Spooner 等的分类标准), 共计 201 个基因型进行基因组测序, 系统分类学分析表明南美马铃薯地方栽培种是单系起源于秘鲁南部, 由 *S. candolleianum* 野生种驯化而来, 同时将马铃薯野生群体分为 4 个高度分化的亚群。Tang 等<sup>[6]</sup>利用三代测序平台测序并组装 *Petota* 组有代表性的二倍体种质 44 份 (24 份野生种、20 份栽培种) 及 *Etuberosum* 组 2 个不结薯种的基因组, 并构建系统发育树。根据所测基因组数据和茄科所公布基因组推测, *Etuberosum* 在 830 万年前从 *Lycopersicon* 和 *Petota* 的共同祖先分化出来,

*Etuberosum* 是番茄和马铃薯共同祖先的姊妹系, 等位基因频率比较显示 *Petota* 与 *Etuberosum* 存在明显的基因流动, 马铃薯基因组上 8.4% 的基因是由 *Etuberosum* 渗入的, 种间基因交流一定程度上解释了马铃薯家族系统发育混乱的原因。系统发育分析认为南美洲与北美洲间的地理隔离可能导致进化枝 1 和进化枝 2 的种演化为进化枝 3 和进化枝 4 的野生种以及其他地方品种的姊妹系, 此外, 研究同时还发现 *S. candolleianum* 是栽培马铃薯的姊妹系, 进一步支持该物种是栽培马铃薯的直接祖先。

马铃薯驯化起源于南美洲的秘鲁一带, 长期的自然选择使得马铃薯形成了在短日照下结薯的特性, 这些材料一旦种植到长日照区域, 结薯的时间就会推迟, 甚至无法结薯。而现代马铃薯栽培种能够在高纬度、长日照条件下结薯, 这一关键性状的驯化是马铃薯能够在全世界不同地区广泛种植的关键, 这一性状可能是受关键驯化基因 *CDF1* 功能获得性变异后所致。当 *CDF1* 发生功能性突变后, 将会产生长日照结薯的表型, 现在长日照结薯材料中共发现了两种不同的变异类型, 两种变异都导致了蛋白质序列的缺失<sup>[5,6]</sup>。研究者通过对 43 个南美地方品种、16 个现代栽培品种及时间跨度在 1660~1896 年的 29 个历史植物样本进行了基因组测序, 结果表明在 1650~1750 年期间收集的欧洲马铃薯与安第斯地方品种密切相关, 传入欧洲后, 马铃薯与智利地方品种融合。欧洲成为从南美洲各地引进的多种马铃薯品种的大熔炉, 远距离传播与杂交习性导致了欧洲马铃薯资源广泛且多样性丰富<sup>[5]</sup>。

综上所述, 基于基因组学证据, *Petota* 组可分为 Clade1+2、Clade3、Clade4 三大进化枝, Clade4 可进一步分为 South 和 North 两亚群, 栽培类群位于 North 类群的末端。系统进化分析发现, *S. median*、*S. raphanifolium* 和 *S. candolleianum* 是与栽培种亲缘关系最近的野生种, 二代基因组和三代基因组测序分析结果均表明南美马铃薯地方栽培种是单系起源于秘鲁南部, 由 *S. candolleianum* 野生种驯化而来, *S. candolleianum* 是栽培马铃薯的直接祖先。

## 2 马铃薯组的经典分类演变历程

### 2.1 基于形态学的马铃薯组分类

茄属(Genus *Solanum*)内种的数量众多极易混淆, 因此分类学家建立了不同的亚属(Subgenus), 其中马铃薯亚属 *Potatoe* 包含了马铃薯和其他在分类上与其有一定程度类似的种群。马铃薯亚属可细分为不同的组(Section), 其中马铃薯组(*Petota*, 早期文献中也称为 *Tuberarium*)进一步又可分为两个亚组(Subsection), 基节亚组(*Basarthrum*)和基上节亚组(*Hyperbasarthrum*)。这两个亚组是以花柄节的位置来区分的, 基节亚组中花柄节是在花梗的基部, 而在基上节亚组中花柄节与花梗基部有一定的距离, 一般接近花梗中部或在花萼下面; 另一个特征为基节亚组中的种均不能结块茎, 而基上节亚组包括了所有能结块茎的种。实际上, 基上节亚组与之后报道的马铃薯亚组(Subsection *Potatoe*)是同物异名, 但马铃薯亚组被更广泛采纳<sup>[1]</sup>。此外, Hawkes<sup>[21]</sup>还建立了另外一个亚组, 无匍枝薯亚组(*Estolonifera*), 该亚组的种与结块茎的马铃薯种在地上部分很相似, 但不产生匍匐茎和块茎。

植物分类学中最常用的两个“种”为分类学种和生物学种, 若严格按生物学种的概念对 *Petota* 组进行分类, 将仅有少量几个种。但实际上, 马铃薯的许多栽培种和野生种之间能够自然或人工杂交产生杂种一代, 这显然与生物学种的定义不相符。分类学种易于识别、使用方便, 但分类学种主观性较强, 不同的分类学家对同一植物的分类标准存在一定差异。对马铃薯而言, 各国分类学家对原产地马铃薯采用诸多分类方法进行分类从而出现了不同的分类系统(主要以分类学家所承认的系和种的数目为依据)。Bitter<sup>[22]</sup>于1912~1913年间首次在马铃薯亚属内 *Petota* 组上进行系(Series)的描述, 确认了50多个野生马铃薯的新种、亚种或变种。1924年, Rydberg<sup>[23]</sup>将墨西哥和中美洲的马铃薯分为5个非正式阶元(Informal groups): *Bulbocastana*、*Juglandifolia*、*Oxycarpa*、*Pinnatisecta* 和 *Tuberosa*。1944年, Hawkes<sup>[9]</sup>对20世纪30年代

英国探险队在墨西哥和南美收集的种质进行分类, 最终描述为52个新种、亚种或变种, 并将Rydberg<sup>[23]</sup>所描述的5个非正式阶元归入系 *Cuneolata* 和 *Conicibaccata* 中。1956年Hawkes<sup>[24]</sup>首次对遍布整个类群的 *Petota* 组进行现代意义上的系统分类, 共分为106个种; Correll<sup>[25]</sup>的分类方法与此类似, 引用大量的标本和精美的插图, 将 *Petota* 组分为26个系159个种。

20世纪中后期, Hawkes<sup>[1]</sup>进一步完善后所提出的马铃薯种质资源综合分类处理系统被人们广为接受, 其根据植物形态上的区别、结薯习性等特征将 *Petota* 组分为两个亚组, 21个系, 包含7个栽培种和228个野生种。据统计自Correll<sup>[25]</sup>后, 不同分类学家共发表了494个野生分类群名称和626个栽培分类群名称(包括未正式发表的名称)<sup>[2]</sup>。

### 2.2 马铃薯组的Hawkes经典分类系统

基于植物形态、结薯习性或其他特征的差异, Hawkes<sup>[1]</sup>将马铃薯组(*Petota*)细分为两个亚组, 即无匍枝薯亚组(*Estolonifera* Hawkes)和马铃薯亚组(*Potatoe* G. Don)(表1)。将与结块茎马铃薯种非常相似但实际上不结块茎以及不产生匍匐茎的系都划入 *Estolonifera* 亚组, 将226个结块茎的马铃薯种归入 *Potatoe* 亚组。在对所有结薯种进行综合比较后, Hawkes<sup>[1]</sup>把形态学上相近的种集合为系(Series), 而 *Estolonifera* 亚组包含有2个系, 即无薯系和胡桃叶系(表1)。以花冠形状和花瓣排列方法为依据, 在 *Potatoe* 亚组下(种之上)细分了两个大系(Superseries): 五角星形花冠大系(*Stellata*)和轮状花冠大系(*Rotata*)。在两个大系下, 又进行系的进一步细分, 将9个系归于 *Stellata* 大系, 10个系归于 *Rotata* 大系。

综上所述, *Petota* 组分为 *Estolonifera* 和 *Potatoe* 两个亚组, *Potatoe* 亚组包含 *Stellata* 和 *Rotata* 两个大系, 两个大系共计细分为21个系, 7个栽培种均归入到 *Tuberosa* 系中。基于Hawkes<sup>[1]</sup>的分类, 栽培马铃薯都属于茄科(*Solanaceae*)茄属(*Solanum*)马铃薯亚属(Subgenus *Potatoe*)马铃薯组(Section *Petota*)马铃薯亚组(Subsection *Potatoe*)轮状花冠大系(Superseries *Rotata*)马铃薯系(Series *Tuberosa*)。

表1 马铃薯组中常见马铃薯种的倍性与分类

Table 1 Classification and ploidy level of the better-known wild and cultivated potato species in the genus *Solanum*, section *Petota*

| 马铃薯组<br><i>Petota</i> Dumortier   |                                                  | 基于倍性的种的分布<br>Distribution of species based on ploidy                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            |
|-----------------------------------|--------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 无匍枝薯亚组 <i>Estolonifera</i> Hawkes |                                                  |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| I                                 | <i>Etuberosa</i> Juzepczuk (无薯系)                 | 2x: <i>S. brevidens</i> , <i>S. etuberosum</i> , <i>S. fernandezianum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| II                                | <i>Juglandifolia</i> (Rydb.) Hawkes (胡桃叶系)       | 2x: <i>S. juglandifolium</i> , <i>S. lycopersicoides</i> , <i>S. ochranthum</i> , <i>S. sitiens</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| 马铃薯亚组 <i>Potatoe</i> G. Don       |                                                  |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| 五角星形花冠大系 <i>Stellata</i> Hawkes   |                                                  |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| I                                 | <i>Morelliformia</i> Hawkes (龙葵型系)               | 2x: <i>S. morelliforme</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |
| II                                | <i>Bulbocastanum</i> (Rydb.) Hawkes (球果系)        | 2x: <i>S. bulbocastanum</i> , <i>S. clarum</i> ;<br>3x: <i>S. bulbocastanum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| III                               | <i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawkes (羽叶裂系)        | 2x: <i>S. brachistotrichum</i> , <i>S. cardiophyllum</i> , <i>S. jamesii</i> , <i>S. pinnatisectum</i> , <i>S. tarnii</i> ,<br><i>S. trifidum</i> ;<br>3x: <i>S. cardiophyllum</i> , <i>S. jamesii</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |
| IV                                | <i>Polyadenia</i> Bukasov ex Correll (多腺系)       | 2x: <i>S. lesteri</i> , <i>S. polyadenium</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| V                                 | <i>Commersoniana</i> Bukasov (孔目松系)              | 2x: <i>S. commersonii</i> ,<br>3x: <i>S. calvescens</i> , <i>S. commersonii</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| VI                                | <i>Circaeifolia</i> Hawkes (旋卷叶系)                | 2x: <i>S. capsicibaccatum</i> , <i>S. circaeifolium</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| VII                               | <i>Lignicaulia</i> Hawkes (木茎薯系)                 | 2x: <i>S. lignicaule</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
| VIII                              | <i>Olmosiana</i> Hawkes (奥尔莫斯薯系)                 | 2x: <i>S. olmosense</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| IX                                | <i>Yungasense</i> Correll (永根生氏系)                | 2x: <i>S. chacoense</i> , <i>S. huancabambense</i> , <i>S. tarijense</i> , <i>S. yungasense</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| 轮状花冠大系 <i>Rotata</i> Hawkes       |                                                  |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| X                                 | <i>Megistacroloba</i> Cárdenas et Hawkes (大顶裂片系) | 2x: <i>S. astleyi</i> , <i>S. boliviense</i> , <i>S. megistacrolobum</i> , <i>S. raphanifolium</i> , <i>S. sogarandinum</i> ,<br><i>S. sanctae-rosae</i> , <i>S. toralapanum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |
| XI                                | <i>Cuneolata</i> Hawkes (楔翼系)                    | 2x: <i>S. infundibuliforme</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
| XII                               | <i>Conicibaccata</i> Bitter (锥形果系)               | 2x: <i>S. chomatophilum</i> , <i>S. laxissimum</i> , <i>S. santolallae</i> , <i>S. violaceimarmoratum</i> ;<br>4x: <i>S. agrimonifolium</i> , <i>S. colombianum</i> , <i>S. flahaultii</i> , <i>S. longiconicum</i> , <i>S. oxycarpum</i> ;<br>6x: <i>S. moscopanum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| X III                             | <i>Piurana</i> Hawkes (多鲑系)                      | 2x: <i>S. albornozii</i> , <i>S. cantense</i> , <i>S. hypacanthum</i> , <i>S. paucisectum</i> , <i>S. piurae</i> ;<br>4x: <i>S. tuquerense</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
| X IV                              | <i>Ingifolia</i> Ochoa (羽翼叶系)                    | 2x: <i>S. raquialatum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| X V                               | <i>Maglia</i> Bitter (马格利亚薯系)                    | 2x: <i>S. maglia</i> ;<br>4x: <i>S. maglia</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
| X VI                              | <i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawkes 野生种<br>(马铃薯系)     | 2x: <i>S. acroscopicum</i> , <i>S. andreanum</i> , <i>S. alandiae</i> , <i>S. avilesii</i> , <i>S. berthaultii</i> ,<br><i>S. breviaule</i> , <i>S. bukasovii</i> , <i>S. canasense</i> , <i>S. candolleanum</i> , <i>S. chancayense</i> ,<br><i>S. chiquidenum</i> , <i>S. coelestipetalum</i> , <i>S. gandarillasii</i> , <i>S. gourlayi</i> , <i>S. immite</i> ,<br><i>S. incamayoense</i> , <i>S. kurtzianum</i> , <i>S. leptophyes</i> , <i>S. marinasense</i> , <i>S. medians</i> ,<br><i>S. microdontum</i> , <i>S. mochiquirense</i> , <i>S. multidissectum</i> , <i>S. multiinterruptum</i> ,<br><i>S. neocardenasii</i> , <i>S. neorossii</i> , <i>S. okadae</i> , <i>S. oplocense</i> , <i>S. pampasense</i> , <i>S. sandemanii</i> ,<br><i>S. sparsipilum</i> , <i>S. spegazzini</i> , <i>S. venturii</i> , <i>S. vernei</i> , <i>S. verrucosum</i> , <i>S. virgultorum</i> ;<br>3x: <i>S. microdontum</i> , <i>S. venturii</i> ;<br>4x: <i>S. gourlayi</i> , <i>S. oplocense</i> , <i>S. sucrense</i> ;<br>5x: <i>S. oplocense</i> |
|                                   | 栽培种                                              | 2x: <i>S. ajanhuiri</i> , <i>S. phureja</i> , <i>S. stenotomum</i> ;<br>3x: <i>S. × chaucha</i> , <i>S. × juzepczuki</i> ;<br>4x: <i>S. tuberosum</i> ;<br>5x: <i>S. × curtilobum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           |

续表 1

| 马铃薯组                    |                                      | 基于倍性的种的分布                                                                                                                                                                                           |
|-------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Petota</i> Dumortier |                                      | Distribution of species based on ploidy                                                                                                                                                             |
| X VII                   | <i>Acaulia</i> Juzepczuk(无茎系)        | 4x: <i>S. acaule</i> ;<br>5x: <i>S. acaule</i> ;<br>6x: <i>S. albicans</i>                                                                                                                          |
| X VIII                  | <i>Longipedicellata</i> Bukasov(长梗系) | 3x: <i>S. × vallis-mexici</i> ;<br>4x: <i>S. fendleri</i> , <i>S. hjertingii</i> , <i>S. papita</i> , <i>S. polytrichon</i> , <i>S. stoloniferum</i>                                                |
| X IX                    | <i>Demissa</i> Bukasov(落果系)          | 5x: <i>S. × edinense</i> , <i>S. × semi-demissum</i> ;<br>6x: <i>S. brachycarpum</i> , <i>S. demissum</i> , <i>S. guerreroense</i> , <i>S. hougasii</i> , <i>S. iopetalum</i> , <i>S. schenckii</i> |

注：“×”表示杂交种。  
Note: "×" indicates hybrids.

3 现行马铃薯组分类

3.1 基于形态学和分子水平的马铃薯组综合分类

Hawkes<sup>[1]</sup>的分类体系在过去一段时间被广泛接受并应用。然而，随着分子生物学和生物技术的发展及在植物分类学上的应用，基于质体DNA限制酶切位点和核DNA序列对*Petota*组的系统发育研究极大地改变了分类学家对外类群与内类群关系的认识，导致*Petota*组内部分种间隶属关系与Hawkes<sup>[1]</sup>的分类处理有较大差异。Hawkes<sup>[1]</sup>之后的诸多分子和形态学研究往往无法支持许多传统上公认的马铃薯种，从而导致所承认马铃薯种的数量减少。Spooner和Salas<sup>[26]</sup>的研究将Hawkes<sup>[1]</sup>所认定的235个马铃薯种减少到190个；Spooner等<sup>[2]</sup>系统性概述了1990年以来*Petota*组在系统学、多样性、遗传学、进化等方面的历史概况和最新进展，结合各种形态学、分子标记、杂交可育性和田间观察等研究数据，重新将两个不结薯的系划入外类群*Etuberosum*，其余19个结块茎的系根据核DNA数据分为3个分支(图1)，同时对部分传统公认的马铃薯野生种进行重新划定，最终将*Petota*组重新划分为4个栽培种和107个野生种<sup>[2]</sup>(表2)，并提出了基于3个分支的种间关系的假设(图1)。Spooner等<sup>[2]</sup>的分类使人们对物种界限的界定更侧重于形态学和分子标记的结合分析，遵循系统发育概念的同时也能识别一个基本的生物集群。

随着DNA芯片技术快速发展，芯片技术也逐渐应用到植物分类研究中。Hardigan等<sup>[30]</sup>利用包含8 303个单核苷酸多态性(Single nucleotide polymorphism, SNP)

的微珠芯片对*Petota*组中具有广泛代表性的25个种的74份种质进行系统发育关系和等位基因多样性评价，系统发育结果显示基于SNP的遗传距离在很大程度上支持了当前*Petota*组内种的划分；多样性分析结果表明安第斯地方品种群之间的多样性程度高于现代栽培品种群。Berdugo-Cely等<sup>[31]</sup>利用上述SNP芯片对哥伦比亚南部Nariño大学马铃薯种质资源库的144个栽培种基因型进行遗传多样性、遗传结构和连锁不平衡分析，筛选的4 750个多态标记可将二倍体和四倍体基因型划分为2个或3个亚群。这些亚群的杂合性和连锁不平衡程度较高。四倍体基因型的多样性水平较二倍体高，而二倍体的连锁不平衡较四倍体高。进一步分析发现秘鲁的四倍体基因型较哥伦比亚的四倍体具有更高的多样性，然而哥伦比亚的四倍体基因型的连锁不平衡高于秘鲁四倍体。哥伦比亚和秘鲁的四倍体基因型在遗传多样性和连锁不平衡水平上的差异可能是由于秘鲁是马铃薯起源中心，秘鲁四倍体没有经过强选择所致。

3.2 野生种现行分类

由于*Petota*组内的系在形态学上通常未明确定义，不同分类学家对种与系的隶属关系争议较大，因此关于*Petota*组的分类一直都存在争议。Spooner和Salas<sup>[26]</sup>对*Petota*组内种的界限、起源和系统发育进行了大量实地再调查，并对其形态数据进行了数值分类学研究。这些形态学研究证实了种内存在广泛的形态特性变异，并且亲缘关系相近的种间形态特性有重叠。

表2 Spooner等<sup>[2]</sup>的茄属马铃薯组的分类(所认可的种用粗体罗马字体表示)Table 2 The classification of the genus *Solanum*, section *Petota* by Spooner *et al.*<sup>[2]</sup> (accepted species in bold Roman font).

| 分类单元(缩进的斜体种名为 Hawkes 1990 及之后所报道的同义词)<br>Taxon(Synonyms from Hawkes 1990 or later descriptions indented) | 缩写<br>Code | 分布地区 <sup>1</sup><br>Countries <sup>1</sup> | 倍性和EBN <sup>2</sup><br>Ploidy and (EBN) <sup>2</sup> | 核进化枝 <sup>3</sup><br>Nuclear clade <sup>3</sup> |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|---------------------------------------------|------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| 野生种 Wild species                                                                                         |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum acaule</b> Bitter                                                                             | acl        | ARG, BOL, PER                               | 4x (2EBN), 6x                                        | Complex <sup>[27]</sup>                         |
| <i>S. acaule</i> f. <i>incuyo</i> Ochoa (1994)                                                           |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. acaule</i> var. <i>punae</i> (Juz.) Hawkes                                                         |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum acroglossum</b> Juz.                                                                          | acg        | PER                                         | 2x (2EBN)                                            | 3                                               |
| <b>Solanum acroscopicum</b> Ochoa                                                                        | acs        | PER                                         | 2x                                                   | [4] (3)*                                        |
| <i>S. lopez-camarenae</i> Ochoa                                                                          |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum</b> × <b>aemulans</b> Bitter & Wittm.                                                         | aem        | ARG                                         | 3x, 4x (2EBN)                                        | [4]                                             |
| <i>S. acaule</i> subsp. <i>aemulans</i> (Bitter & Wittm.) Hawkes & Hjert.                                |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S.</i> × <i>indunii</i> K.A. Okada & A.M. Clausen                                                     |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum agrimonifolium</b> Rydb.                                                                      | agf        | GUA, HON, MEX                               | 4x (2EBN)                                            | 3+4                                             |
| <b>Solanum albicans</b> (Ochoa) Ochoa                                                                    | alb        | ECU, PER                                    | 6x (4EBN)                                            | 3+4                                             |
| <i>S. acaule</i> subsp. <i>palmirensis</i> Kardolus (1998)                                               |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum albornozi</b> Correll                                                                         | abz        | ECU                                         | 2x (2EBN)                                            | 3                                               |
| <b>Solanum amayanum</b> Ochoa                                                                            | amy        | PER                                         | 2x (2EBN)                                            | 4                                               |
| <b>Solanum anamatophilum</b> Ochoa                                                                       | amp        | PER                                         | 2x (2EBN)                                            | 3                                               |
| <i>S. peloquinianum</i> Ochoa                                                                            |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum andreanum</b> Baker                                                                           | adr        | COL, ECU                                    | 2x (2EBN)                                            | 3                                               |
| <i>S. burtonii</i> Ochoa                                                                                 |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. correllii</i> Ochoa                                                                                |            |                                             | 4x (4EBN)                                            |                                                 |
| <i>S. cyanophyllum</i> Correll                                                                           |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. paucijugum</i> Bitter                                                                              |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. regularifolium</i> Correll                                                                         |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. serratoris</i> Ochoa                                                                               |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. solisii</i> Hawkes                                                                                 |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. suffrutescens</i> Correll                                                                          |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. tuquerrense</i> Hawkes                                                                             |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum augustii</b> Ochoa                                                                            | agu        | PER                                         | 2x (1EBN)                                            | 3                                               |
| <b>Solanum ayacuchense</b> Ochoa                                                                         | ayc        | PER                                         | 2x (2EBN)                                            | 4                                               |
| <b>Solanum berthaultii</b> Hawkes                                                                        | ber        | ARG, BOL                                    | 2x (2EBN), 3x                                        | 4 (4 south)*                                    |
| <i>S. flavoviridens</i> Ochoa                                                                            |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. tarijense</i> Hawkes                                                                               |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S.</i> × <i>litusunum</i> Ochoa                                                                       |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S.</i> × <i>trigalense</i> Cárdenas                                                                   |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S.</i> × <i>zudaniense</i> Cárdenas                                                                   |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum</b> × <b>blanco-galdosii</b> Ochoa                                                            | blg        | PER                                         | 2x (2EBN)                                            | 3                                               |
| <b>Solanum boliviense</b> Dunal in DC.                                                                   | blv        | ARG, BOL, PER                               | 2x (2EBN)                                            | 4 (4 south)*                                    |
| <i>S. astleyi</i> Hawkes & Hjert.                                                                        |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. megistacrolobum</i> Bitter                                                                         |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. megistacrolobum</i> f. <i>purpureum</i> Ochoa (1994)                                               |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. sanctae-rosae</i> Hawkes                                                                           |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. toralapanum</i> Cárdenas & Hawkes                                                                  |            |                                             |                                                      |                                                 |

续表 2

| 分类单元(缩进的斜体种名为 Hawkes 1990 及之后所报道的同义词)<br>Taxon(Synonyms from Hawkes 1990 or later descriptions indented) | 缩写<br>Code | 分布地区 <sup>1</sup><br>Countries <sup>1</sup> | 倍性和 EBN <sup>2</sup><br>Ploidy and (EBN) <sup>2</sup> | 核进化枝 <sup>3</sup><br>Nuclear clade <sup>3</sup> |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|---------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <b>Solanum bombycinum</b> Ochoa                                                                          | bmb        | BOL                                         | 4x                                                    | [3+4]                                           |
| <b>Solanum brevicaule</b> Bitter                                                                         | brc        | ARG, BOL, PER                               | 2x (2EBN)                                             | 4 (4 south)*                                    |
| <i>S. alandiae</i> Cárdenas                                                                              |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. avilesii</i> Hawkes & Hjert.                                                                       |            |                                             | 4x (4EBN)                                             |                                                 |
| <i>S. gourlayi</i> Hawkes                                                                                |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. gourlayi</i> subsp. <i>pachytrichum</i> (Hawkes) Hawkes & Hjert.                                   |            |                                             | 6x (4EBN)                                             |                                                 |
| <i>S. gourlayi</i> subsp. <i>saltense</i> A.M. Clausen & K.A. Okada                                      |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. gourlayi</i> subsp. <i>vidaurei</i> (Cárdenas) Hawkes & Hjert.                                     |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. hondelmannii</i> Hawkes & Hjert.                                                                   |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. hoopesii</i> Hawkes & K.A. Okada                                                                   |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. incamayoense</i> K.A. Okada & A.M. Clausen                                                         |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. leptophyes</i> Bitter                                                                              |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. oplocense</i> Hawkes                                                                               |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. setulosistylum</i> Bitter.                                                                         |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. sparsipilum</i> (Bitter) Juz. & Bukasov                                                            |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. sparsipilum</i> subsp. <i>calcense</i> (Hawkes) Hawkes                                             |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. spegazzinii</i> Bitter                                                                             |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. sucrense</i> Hawkes                                                                                |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. ugentii</i> Hawkes & K.A. Okada                                                                    |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. virgultorum</i> (Bitter) Cárdenas & Hawkes                                                         |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. × subandigena</i> Hawkes                                                                           |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <b>Solanum × brucheri</b> Correll                                                                        | bru        | ARG                                         | 3x                                                    | [4]                                             |
| <i>S. × viirsoii</i> K.A. Okada & A.M. Clausen                                                           |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <b>Solanum buesii</b> Vargas                                                                             | bue        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 4                                               |
| <b>Solanum bulbocastanum</b> Dunal                                                                       | blb        | GUA, HON, MEX                               | 2x (1EBN), 3x                                         | 1 (1+2)*                                        |
| <i>S. bulbocastanum</i> subsp. <i>dolichophyllum</i> (Bitter) Hawkes                                     |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. bulbocastanum</i> subsp. <i>partitum</i> (Correll) Hawkes                                          |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <b>Solanum burkartii</b> Ochoa                                                                           | brk        | PER                                         | 2x                                                    | 4                                               |
| <i>S. irosinum</i> Ochoa                                                                                 |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. irosinum</i> f. <i>tarrosum</i> Ochoa (1999)                                                       |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <b>Solanum cajamarquense</b> Ochoa                                                                       | cjm        | PER                                         | 2x (1EBN)                                             | 3 (4 south)*                                    |
| <b>Solanum candolleanum</b> Berthault                                                                    | buk        | PER                                         | 2x (2EBN), 3x                                         | 4                                               |
| <i>S. abancayense</i> Ochoa                                                                              |            |                                             |                                                       | 4 (4 north)*                                    |
| <i>S. achacachense</i> Cárdenas                                                                          |            |                                             |                                                       | 4 (4 north)*                                    |
| <i>S. ambosinum</i> Ochoa                                                                                |            |                                             |                                                       | 4 (4 north)*                                    |
| <i>S. ancoripae</i> Ochoa (1999)                                                                         |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. antacochense</i> Ochoa                                                                             |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. aymaraesense</i> Ochoa                                                                             |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. bill-hookeri</i> Ochoa                                                                             |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. bukasovii</i> Juz.                                                                                 |            |                                             |                                                       | 4 (4 north)*                                    |
| <i>S. bukasovii</i> var. <i>multidissectum</i> (Hawkes) Ochoa                                            |            |                                             |                                                       | 4 (4 north)*                                    |

续表 2

| 分类单元(缩进的斜体种名为 Hawkes 1990 及之后所报道的同义词)<br>Taxon(Synonyms from Hawkes 1990 or later descriptions indented)             | 缩写<br>Code | 分布地区 <sup>1</sup><br>Countries <sup>1</sup> | 倍性和 EBN <sup>2</sup><br>Ploidy and (EBN) <sup>2</sup> | 核进化枝 <sup>3</sup><br>Nuclear clade <sup>3</sup> |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|---------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <i>S. bukasovii</i> f. <i>multidisectum</i> (Hawkes) Ochoa (1999)                                                    |            |                                             |                                                       | 4 (4 north)*                                    |
| <i>S. canasense</i> Hawkes                                                                                           |            |                                             |                                                       | 4 (4 north)*                                    |
| <i>S. canasense</i> var. <i>xerophilum</i> (Vargas) Hawkes                                                           |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. chillonanum</i> Ochoa (1989)                                                                                   |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. coelestispetalum</i> Vargas                                                                                    |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. hapalosum</i> Ochoa                                                                                            |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. huancavelicae</i> Ochoa (1999)                                                                                 |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. longiusculus</i> Ochoa                                                                                         |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. marinasense</i> Vargas                                                                                         |            |                                             |                                                       | 4 (4 north)*                                    |
| <i>S. multidisectum</i> Hawkes                                                                                       |            |                                             |                                                       | 4 (4 north)*                                    |
| <i>S. orophilum</i> Correll                                                                                          |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. ortegae</i> Ochoa (1998)                                                                                       |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. pampasense</i> Hawkes                                                                                          |            |                                             |                                                       | 4 (4 north)*                                    |
| <i>S. puchupuchense</i> Ochoa (1999)                                                                                 |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. sarasarae</i> Ochoa                                                                                            |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. sawyeri</i> Ochoa                                                                                              |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. saxatile</i> Ochoa, as 'saxatilis'                                                                             |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. sicuanum</i> Hawkes (1990)                                                                                     |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. sparsipilum</i> subsp. <i>calcense</i> (Hawkes) Hawkes                                                         |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. tapojense</i> Ochoa                                                                                            |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. tarapatanum</i> Ochoa                                                                                          |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <i>S. × mollepujroense</i> Cárdenas & Hawkes                                                                         |            |                                             |                                                       | 4                                               |
| <b>Solanum cantense</b> Ochoa                                                                                        | cnt        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 3                                               |
| <b>Solanum cardiophyllum</b> Lindl.                                                                                  | cph        | MEX                                         | 2x (1EBN), 3x                                         | 1 (1+2)*                                        |
| <i>S. cardiophyllum</i> subsp. <i>lanceolatum</i> (Berthault) Bitter                                                 |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <b>Solanum chacoense</b> Bitter                                                                                      | chc        | ARG, BOL, BRA,<br>PAR, PER, URU             | 2x (2EBN), 3x                                         | 4 (4 south)*                                    |
| <i>S. arnezii</i> Cárdenas                                                                                           |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. calvescens</i> Bitter                                                                                          |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. chacoense</i> subsp. <i>chacoense</i>                                                                          |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. chacoense</i> subsp. <i>muelleri</i> (Bitter) Hawkes                                                           |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. tuberosum</i> subsp. <i>yanacochense</i> Ochoa (2001);<br>[= <i>S. yanacochense</i> (Ochoa) Gorbatenko (2006)] |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. yungasense</i> Hawkes                                                                                          |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <b>Solanum chilliasense</b> Ochoa                                                                                    | chl        | ECU                                         | 2x (2EBN)                                             | 3                                               |
| <b>Solanum chiquidenum</b> Ochoa                                                                                     | chq        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 3                                               |
| <i>S. ariduphilum</i> Ochoa                                                                                          |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. chiquidenum</i> f. <i>amazonense</i> Ochoa (1994)                                                              |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. chiquidenum</i> var. <i>gracile</i> Ochoa (1994)                                                               |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <i>S. chiquidenum</i> var. <i>robustum</i> Ochoa (1994)                                                              |            |                                             |                                                       |                                                 |
| <b>Solanum chomatophilum</b> Bitter                                                                                  | chm        | ECU, PER                                    | 2x (2EBN)                                             | 3                                               |
| <i>S. chomatophilum</i> f. <i>sausianense</i> Ochoa (1994)                                                           |            |                                             |                                                       |                                                 |

续表 2

| 分类单元(缩进的斜体种名为 Hawkes 1990 及之后所报道的同义词)<br>Taxon(Synonyms from Hawkes 1990 or later descriptions indented) | 缩写<br>Code | 分布地区 <sup>1</sup><br>Countries <sup>1</sup> | 倍性和EBN <sup>2</sup><br>Ploidy and (EBN) <sup>2</sup> | 核进化枝 <sup>3</sup><br>Nuclear clade <sup>3</sup> |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|---------------------------------------------|------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <i>S. chomatophilum</i> var. <i>subnivale</i> Ochoa (1994)                                               |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. huarochiriense</i> Ochoa                                                                           |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. jalcae</i> Ochoa                                                                                   |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. pascoense</i> Ochoa                                                                                |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. taulisense</i> Ochoa                                                                               |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum clarum</b> Correll                                                                            | clr        | GUA, MEX                                    | 2x                                                   | 1                                               |
| <b>Solanum colombianum</b> Dunal                                                                         | col        | COL, ECU, PAN, PER, VEN                     | 4x (2EBN)                                            | 3+4                                             |
| <i>S. cacetanum</i> Ochoa                                                                                |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. calacalinum</i> Ochoa                                                                              |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. jaenense</i> Ochoa                                                                                 |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. moscopanum</i> Hawkes                                                                              |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. nemorosum</i> Ochoa                                                                                |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. orocense</i> Ochoa                                                                                 |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. otites</i> Dunal                                                                                   |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. pamplonense</i> L.E. López                                                                         |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. subpanduratum</i> Ochoa                                                                            |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. paramoense</i> Bitter                                                                              |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. sucubunense</i> Ochoa                                                                              |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum commersonii</b> Dunal                                                                         | cmm        | ARG, BRA, URU                               | 2x (1EBN), 3x                                        |                                                 |
| <b>Solanum contumazaense</b> Ochoa                                                                       | ctz        | PER                                         | 2x (2EBN)                                            | 3                                               |
| <b>Solanum demissum</b> Lindl.                                                                           | dms        | GUA, MEX                                    | 6x (4EBN)                                            | Complex <sup>3</sup>                            |
| <i>S. × semidemissum</i> Juz.                                                                            |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum × doddsii</b> Correll                                                                         | dds        | BOL                                         | 2x (2EBN)                                            | 4                                               |
| <b>Solanum dolichocremastrum</b> Bitter                                                                  | dcm        | PER                                         | 2x (1EBN)                                            | 3                                               |
| <i>S. chavinense</i> Correll                                                                             |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. huanuchense</i> Ochoa                                                                              |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum × edinense</b> Berthault                                                                      | edn        | MEX                                         | 5x                                                   | [4]                                             |
| <i>S. × edinense</i> subsp. <i>salamanii</i> (Hawkes) Hawkes                                             |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum ehrenbergii</b> (Bitter) Rydb.                                                                | ehr        | MEX                                         | 2x (1EBN)                                            | 1                                               |
| <i>S. cardiophyllum</i> subsp. <i>ehrenbergii</i> Bitter                                                 |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum flahaultii</b> Bitter                                                                         | flh        | COL                                         | 4x                                                   | 3+4                                             |
| <i>S. neovalenzuelae</i> L.E.López                                                                       |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum gandarillasii</b> Cárdenas                                                                    | gnd        | BOL                                         | 2x (2EBN)                                            | 4                                               |
| <b>Solanum garcia-barrigae</b> Ochoa                                                                     | gab        | COL                                         | 4x                                                   | 3+4                                             |
| <i>S. donachui</i> (Ochoa) Ochoa                                                                         |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum gracilifrons</b> Bitter                                                                       | grc        | PER                                         | 2x                                                   | 4                                               |
| <b>Solanum guerreroense</b> Correll                                                                      | grr        | MEX                                         | 6x (4EBN)                                            | [Complex <sup>3</sup> ]                         |
| <b>Solanum hastiforme</b> Correll                                                                        | hsf        | PER                                         | 2x (2EBN)                                            | 4                                               |
| <b>Solanum hintonii</b> Correll                                                                          | hnt        | MEX                                         | 2x                                                   | 1                                               |
| <b>Solanum hjertingii</b> Hawkes                                                                         | hjt        | MEX                                         | 4x (2EBN)                                            | 1+4                                             |
| <i>S. hjertingii</i> var. <i>physaloides</i> (Correll) Hawkes                                            |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. leptosepalum</i> Correll                                                                           |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <i>S. matehualae</i> Hjert. & T.R. Tarn                                                                  |            |                                             |                                                      |                                                 |
| <b>Solanum hougasii</b> Correll                                                                          | hou        | MEX                                         | 6x (4EBN)                                            | Complex <sup>3</sup>                            |

续表 2

| 分类单元(缩进的斜体种名为 Hawkes 1990 及之后所报道的同义词)<br>Taxon(Synonyms from Hawkes 1990 or later descriptions indented)                                                                                                                                                                                            | 缩写<br>Code | 分布地区 <sup>1</sup><br>Countries <sup>1</sup> | 倍性和 EBN <sup>2</sup><br>Ploidy and (EBN) <sup>2</sup> | 核进化枝 <sup>3</sup><br>Nuclear clade <sup>3</sup> |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|---------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <b>Solanum huancabambense</b> Ochoa                                                                                                                                                                                                                                                                 | heb        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 3                                               |
| <b>Solanum humectophilum</b> Ochoa                                                                                                                                                                                                                                                                  | hmp        | PER                                         | 2x (1EBN)                                             | 3                                               |
| <b>Solanum hypacrarthrum</b> Bitter<br><i>S. guzmanguense</i> Whalen & Sagást.                                                                                                                                                                                                                      | her        | PER                                         | 2x (1EBN)                                             | 3                                               |
| <b>Solanum immite</b> Dunal<br><i>S. yamobambense</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                                                         | imt        | PER                                         | 2x (1EBN), 3x                                         | 3                                               |
| <b>Solanum incasicum</b> Ochoa                                                                                                                                                                                                                                                                      | ins        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             |                                                 |
| <b>Solanum infundibuliforme</b> Phil.                                                                                                                                                                                                                                                               | inf        | ARG, BOL                                    | 2x (2EBN)                                             | 4                                               |
| <b>Solanum iopetalum</b> (Bitter) Hawkes<br><i>S. brachycarpum</i> (Correll) Correll                                                                                                                                                                                                                | iop        | MEX                                         | 6x (4EBN)                                             | 3+4                                             |
| <b>Solanum jamesii</b> Torr.                                                                                                                                                                                                                                                                        | jam        | MEX, USA                                    | 2x (1EBN)                                             | 1 (1+2)*                                        |
| <b>Solanum kurtzianum</b> Bitter & Wittm.<br><i>S. ruiz-lealii</i> Brücher                                                                                                                                                                                                                          | ktz        | ARG                                         | 2x (2EBN)                                             | 4 (4 south)*                                    |
| <b>Solanum laxissimum</b> Bitter<br><i>S. neovargasii</i> Ochoa<br><i>S. santolallae</i> Vargas                                                                                                                                                                                                     | lxs        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 4 (4 north)*                                    |
| <b>Solanum lesteri</b> Hawkes & Hjert.                                                                                                                                                                                                                                                              | les        | MEX                                         | 2x                                                    | 1                                               |
| <b>Solanum lignicaule</b> Vargas                                                                                                                                                                                                                                                                    | lgl        | PER                                         | 2x (1EBN)                                             | 4                                               |
| <b>Solanum limbanense</b> Ochoa                                                                                                                                                                                                                                                                     | lmb        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 4 (4 north)*                                    |
| <b>Solanum lobbianum</b> Bitter                                                                                                                                                                                                                                                                     | lbb        | COL                                         | 4x (2EBN)                                             | 3+4                                             |
| <b>Solanum longiconicum</b> Bitter                                                                                                                                                                                                                                                                  | lgc        | CRI, PAN                                    | 4x                                                    | 3+4                                             |
| <b>Solanum maglia</b> Schltdl.                                                                                                                                                                                                                                                                      | mag        | ARG, CHL                                    | 2x, 3x                                                |                                                 |
| <b>Solanum malmeanum</b> Bitter                                                                                                                                                                                                                                                                     |            | ARG, BRA, PAR, URU                          | 2x (1EBN)<br>3x                                       |                                                 |
| <b>Solanum medians</b> Bitter<br><i>S. arahuayum</i> Ochoa<br><i>S. sandemaniai</i> Hawkes<br><i>S. tacnaense</i> Ochoa<br><i>S. weberbaueri</i> Bitter                                                                                                                                             | med        | CHL, PER                                    | 2x (2EBN), 3x                                         | 4 (4 north)*                                    |
| <b>Solanum × michoacanum</b> (Bitter) Rydb.                                                                                                                                                                                                                                                         | mch        | MEX                                         | 2x                                                    | [1]                                             |
| <b>Solanum microdontum</b> Bitter<br><i>S. microdontum</i> subsp. <i>gigantophyllum</i> (Bitter) Hawkes & Hjert.<br><i>S. microdontum</i> var. <i>montepuncoense</i> Ochoa                                                                                                                          | med        | ARG, BOL                                    | 2x (2EBN), 3x                                         | 4 (4 south)*                                    |
| <b>Solanum minutifoliolum</b> Correll                                                                                                                                                                                                                                                               | min        | ECU                                         | 2x (1EBN)                                             | 3                                               |
| <b>Solanum mochiquense</b> Ochoa<br><i>S. chancayense</i> Ochoa<br><i>S. incahuasinum</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                     | mcq        | PER                                         | 2x (1EBN)                                             | 3                                               |
| <b>Solanum morelliforme</b> Bitter & Muench                                                                                                                                                                                                                                                         | mrl        | BOL, GUA, MEX, HON                          | 2x                                                    | 1                                               |
| <b>Solanum multiinterruptum</b> Bitter<br><i>S. chrysoflorum</i> Ochoa<br><i>S. moniliforme</i> Correll<br><i>S. multiinterruptum</i> f. <i>albiflorum</i> Ochoa<br><i>S. multiinterruptum</i> f. <i>longipilosum</i> Correll<br><i>S. multiinterruptum</i> var. <i>machaytambinum</i> Ochoa (1999) | mtp        | PER                                         | 2x (2EBN), 3x                                         | 4 (3, 4 north)*                                 |

续表 2

| 分类单元(缩进的斜体种名为 Hawkes 1990 及之后所报道的同义词)<br>Taxon(Synonyms from Hawkes 1990 or later descriptions indented)                                                                                                                                  | 缩写<br>Code | 分布地区 <sup>1</sup><br>Countries <sup>1</sup> | 倍性和 EBN <sup>2</sup><br>Ploidy and (EBN) <sup>2</sup> | 核进化枝 <sup>3</sup><br>Nuclear clade <sup>3</sup> |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|---------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <i>Solanum neocardenasii</i> Hawkes & Hjert.                                                                                                                                                                                              | ncd        | BOL                                         | 2x                                                    |                                                 |
| <i>Solanum neorossii</i> Hawkes & Hjert.                                                                                                                                                                                                  | nrs        | ARG                                         | 2x                                                    | 4                                               |
| <i>Solanum neovavilovii</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                         | nvv        | BOL                                         | 2x (2EBN)                                             | 4                                               |
| <i>Solanum</i> × <i>neoweberbaueri</i> Wittm.                                                                                                                                                                                             | nwb        | PER                                         | 3x                                                    | [4]                                             |
| <i>Solanum nubicola</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                             | nub        | PER                                         | 4x (2EBN)                                             | 4                                               |
| <i>Solanum okadae</i> Hawkes & Hjert.                                                                                                                                                                                                     | oka        | BOL                                         | 2x                                                    | [4]                                             |
| <i>Solanum olmosense</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                            | olm        | ECU, PER                                    | 2x (2EBN)                                             | 3                                               |
| <i>Solanum oxycarpum</i> Schiede                                                                                                                                                                                                          | oxc        | MEX                                         | 4x (2EBN)                                             | 3+4                                             |
| <i>Solanum paucisectum</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                          | pcs        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 3                                               |
| <i>Solanum pillahuatense</i> Vargas                                                                                                                                                                                                       | pll        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 4                                               |
| <i>Solanum pinnatisectum</i> Dunal                                                                                                                                                                                                        | pnt        | MEX                                         | 2x (1EBN)                                             | 1 (1+2)*                                        |
| <i>Solanum piurae</i> Bitter                                                                                                                                                                                                              | pur        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 3                                               |
| <i>Solanum polyadenium</i> Greenm.                                                                                                                                                                                                        | pld        | MEX                                         | 2x                                                    | 1 (1+2)*                                        |
| <i>Solanum raphanifolium</i> Cárdenas & Hawkes<br><i>S. hawkesii</i> Cárdenas                                                                                                                                                             | rap        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 4                                               |
| <i>Solanum raqualatum</i> Ochoa<br><i>S. ingaeifolium</i> Ochoa                                                                                                                                                                           | raq        | PER                                         | 2x (1EBN)                                             | 3                                               |
| <i>Solanum</i> × <i>rechei</i> Hawkes & Hjert.                                                                                                                                                                                            | rch        | ARG                                         | 2x, 3x                                                | [4]                                             |
| <i>Solanum rhomboideilanceolatum</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                | rhl        | PER                                         | 2x (2EBN)                                             | 3                                               |
| <i>Solanum salasianum</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                           | sls        | PER                                         | 2x                                                    | 4                                               |
| <i>Solanum</i> × <i>sambucinum</i> Rydb.                                                                                                                                                                                                  | smb        | MEX                                         | 2x                                                    | [1]                                             |
| <i>Solanum scabrifolium</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                         | scb        | PER                                         | 2x                                                    | 3                                               |
| <i>Solanum schenckii</i> Bitter                                                                                                                                                                                                           | snk        | MEX                                         | 6x (4EBN)                                             | Complex <sup>3</sup>                            |
| <i>Solanum simplicissimum</i> Ochoa (1989)                                                                                                                                                                                                | smp        | PER                                         | 2x (1EBN)                                             | 3                                               |
| <i>Solanum sogarandinum</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                         | sgr        | PER                                         | 2x (2EBN), 3x                                         | 4 (3)*                                          |
| <i>Solanum stenophyllidium</i> Bitter<br><i>S. brachistotrichium</i> (Bitter) Rydb.<br><i>S. nayaritense</i> (Bitter) Rydb.                                                                                                               | sph        | MEX                                         | 2x (1EBN)                                             | 1 (1+2)*                                        |
| <i>Solanum stipuloideum</i> Rusby <sup>[28]</sup><br><i>S. circaeifolium</i> Bitter<br><i>S. circaeifolium</i> subsp. <i>quimense</i> Hawkes & Hjert.<br><i>S. capsicibaccatum</i> Cárdenas<br><i>S. soestii</i> Hawkes & Hjert.          | stp        | BOL                                         | 2x (1EBN)                                             |                                                 |
| <i>Solanum stoloniferum</i> Schltdl.<br><i>S. fendleri</i> A. Gray<br><i>S. fendleri</i> subsp. <i>arizonicum</i> Hawkes<br><i>S. papita</i> Rydb.<br><i>S. polytrichon</i> Rydb.<br><i>S. stoloniferum</i> subsp. <i>moreliae</i> Hawkes | sto        | MEX, USA                                    | 4x (2EBN)                                             | Complex <sup>3</sup>                            |
| <i>Solanum tarnii</i> Hawkes & Hjert.                                                                                                                                                                                                     | trn        | MEX                                         | 2x                                                    | 1                                               |
| <i>Solanum trifidum</i> Correll                                                                                                                                                                                                           | trf        | MEX                                         | 2x (1EBN)                                             | 1                                               |
| <i>Solanum trinitense</i> Ochoa                                                                                                                                                                                                           | trt        | PER                                         | 2x (1EBN)                                             | 3                                               |
| <i>Solanum</i> × <i>vallis-mexici</i> Juz.                                                                                                                                                                                                | vll        | MEX                                         | 3x                                                    |                                                 |
| <i>Solanum venturii</i> Hawkes & Hjert.                                                                                                                                                                                                   | vnt        | ARG                                         | 2x (2EBN)                                             | 4                                               |

续表 2

| 分类单元(缩进的斜体种名为 Hawkes 1990 及之后所报道的同义词)<br>Taxon(Synonyms from Hawkes 1990 or later descriptions indented)                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | 缩写<br>Code | 分布地区 <sup>1</sup><br>Countries <sup>1</sup>                                    | 倍性和 EBN <sup>2</sup><br>Ploidy and (EBN) <sup>2</sup> | 核进化枝 <sup>3</sup><br>Nuclear clade <sup>3</sup> |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|--------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|
| <b>Solanum vernei</b> Bitter & Wittm.<br><i>S. vernei</i> subsp. <i>ballsii</i> (Hawkes) Hawkes & Hjert.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | vrn        | ARG                                                                            | 2x (2EBN)                                             | 4 (4 south)*                                    |
| <b>Solanum verrucosum</b> Schltdl.<br><i>S. macropilosum</i> Correll                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         | ver        | MEX                                                                            | 2x (2EBN), 3x, 4x                                     | 4 (4 south)*                                    |
| <b>Solanum violaceimarmoratum</b> Bitter<br><i>S. multiflorum</i> Vargas<br><i>S. neovavilovii</i> Ochoa<br><i>S. urubambae</i> Juz.<br><i>S. villuspetalum</i> Vargas                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | vio        | BOL, PER                                                                       | 2x (2EBN)                                             | 4 (4 north)*                                    |
| <b>Solanum wittmackii</b> Bitter                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | wtm        | PER                                                                            | 2x (1EBN)                                             | [3]                                             |
| <b>Solanum woodsonii</b> Correll                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | wds        | PAN                                                                            | 4x                                                    | 4                                               |
| <b>栽培种</b> <sup>(29)</sup> Cultivated species                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |            |                                                                                |                                                       |                                                 |
| <b>Solanum tuberosum</b> L. Chilotanum group<br><br><i>S. tuberosum</i> subsp. <i>tuberosum</i>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | tub        | Chilean landraces<br>智利地方品种                                                    | 4x (4EBN)                                             | 4                                               |
| <b>Solanum tuberosum</b> Andigenum group<br><br><i>S. chaucha</i> Juz. & Bukasov<br><i>S. parvicorollatum</i> Lechn.<br><i>S. phureja</i> Juz. & Bukasov<br><i>S. phureja</i> subsp. <i>estradae</i> (L. López) Hawkes<br><i>S. phureja</i> subsp. <i>hygrothermicum</i> (Ochoa) Hawkes<br><i>S. stenotomum</i> Juz. & Bukasov<br><i>S. stenotomum</i> Juz. & Bukasov subsp. <i>goniocalyx</i> (Juz. & Bukasov) Hawkes<br><i>S. tuberosum</i> subsp. <i>andigenum</i> Hawkes | tub        | Landraces from W Venezuela<br>south to N Argentina<br>从委内瑞拉西部向南到阿<br>根廷北部的地方品种 | 2x (2EBN), 3x,<br>4x (4EBN)                           | 4                                               |
| <b>Solanum ajanhuiri</b> Juz. & Bukasov                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      | ahj        | BOL, PER                                                                       | 2x (2EBN)                                             | 4                                               |
| <b>Solanum curtilobum</b> Juz. & Bukasov                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     | cur        | BOL, PER                                                                       | 5x                                                    | 4                                               |
| <b>Solanum juzepczukii</b> Juz.                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              | juz        | ARG, BOL, PER                                                                  | 3x                                                    | 4                                               |

注: <sup>1</sup>国家缩写: ARG 阿根廷、BOL 玻利维亚、BRA 巴西、CHL 智利、COL 哥伦比亚、CRI 哥斯达黎加、ECU 厄瓜多尔、GUA 危地马拉、HON 洪都拉斯、MEX 墨西哥、PAN 巴拿马、PAR 巴拉圭、PER 秘鲁、URU 乌拉圭、USA 美国、VEN 委内瑞拉。

<sup>2</sup>倍性和EBN参考 Spooner 和 Hijmans<sup>[12]</sup>。

<sup>3</sup>分支关系是基于质体或核基因组进化支研究的结果; 图中括号里的进化支是根据与形态相似的种进化支关系的假设。这里的进化枝 1 包括原质体进化枝 1 和 2 里的种。

\*来自 Li 等<sup>[4]</sup>基因组数据对种分支关系的更新。

Note: <sup>1</sup> County codes are ARG Argentina, BOL Bolivia, BRA Brazil, CHL Chile, COL Colombia, CRI Costa Rica, ECU Ecuador, GUA Guatemala, HON Honduras, MEX Mexico, PAN Panama, PAR Paraguay, PER Peru, URU Uruguay, USA United States of America, VEN Venezuela.

<sup>2</sup> Spooner and Hijmans<sup>[12]</sup> present references to ploidy and EBN determinations.

<sup>3</sup> Cladistic relationships are based on plastid or nuclear clade investigations. The evolution branches in square brackets are based on the assumption of evolutionary relationships with morphologically similar species. Nuclear clade 1 here includes species placed in both clades 1 and 2 of the plastid results.

\*The update of species branching relationships is derived from genomic data by Li *et al*<sup>[4]</sup>.

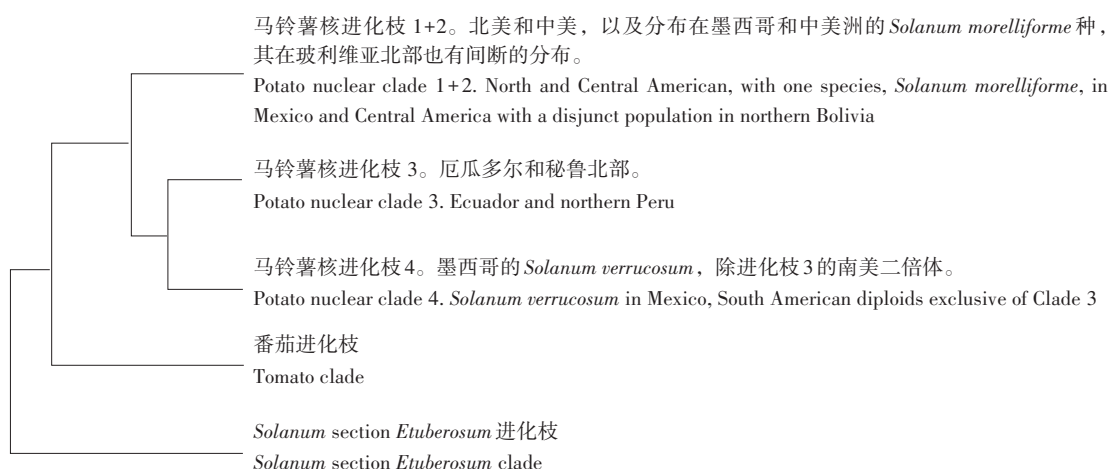


图1 基于核DNA测序数据的马铃薯组二倍体种的进化枝关系<sup>[2]</sup>

Figure 1 Cladistic relationships of the diploid species of *Solanum* section *Petota* based on nuclear DNA sequencing data<sup>[2]</sup>

关于马铃薯种的界限、起源和系统发育的研究通常与各种类型的分子标记、DNA序列数据以及形态学数据相结合。从20世纪80年代开始, 质体分子标记尤其是叶绿体DNA(cpDNA)限制性内切酶位点被证明是研究系统发育高效的标记<sup>[32,33]</sup>, 这为评估植物细胞质多样性乃至物种分类提供了一种更为便捷的方法<sup>[34]</sup>。1992年, Spooner和Sytsma<sup>[35]</sup>基于叶绿体DNA限制性内切酶位点的研究结果将墨西哥和中美洲的马铃薯分成3个进化枝(Clade); 紧接着, Spooner和Castillo<sup>[36]</sup>于1997年采用同样的分析方法对南美洲的野生马铃薯进行再分类, 结合上述中美洲和墨西哥种的cpDNA研究结果, 最终把马铃薯组分成4个进化枝。

相对于质体在分类上的应用, 具有更高分辨力的细胞核分子标记也广泛地用于马铃薯种质分类。Kardolus等<sup>[37]</sup>首次利用AFLP技术分析了*Petota*组内19个分类群的系谱关系, AFLP标记分类结果与Hawkes<sup>[1]</sup>的分类学观点基本一致。Lara-Cabrera和Spooner<sup>[38,39]</sup>进一步利用AFLP标记、核DNA微卫星标记以及形态学数据验证北美和中美二倍体野生马铃薯分类结果, 形态学和AFLP标记数据补充和完善了先前的叶绿体分类结果, 较好地支持除*S. brachistotrichum*和*S. stenophyllidium*外的北美和中美的二倍体种在进化枝的位置关系。Spooner等<sup>[40]</sup>在*Petota*组的13个系33个种中对马铃薯单拷

贝基因*GBSSI*进行克隆测序, 与质体划分的4个进化枝的结果类似, 将*Petota*组划分为3个主要的进化枝(将质体划分的进化枝1和进化枝2合并为一个进化枝, 记为Clade 1+2)。GBSSI数据与前期cpDNA数据支持的*S. bulbocastanum*和*S. cardiophyllum*与北美和中美的二倍体种的分属不同进化枝的假设不一致, 这表明cpDNA和核DNA数据结果是有分歧的<sup>[40,41]</sup>。

为更系统性地探究*Petota*组内系的分类, Jacobs等<sup>[42]</sup>做了大量研究工作以验证Hawkes<sup>[1]</sup>所提出21个分类系假说和Spooner和Castillo<sup>[36]</sup>所提出4个进化枝假说的正确性, 利用200多个AFLP标记对包括196个不同分类种群、15个亚种及17个杂种大约5000个基因型进行基因分型, 最终将*Petota*组分成了10个非正式的种群: 北美二倍体种群、*Acaulia*种群、*Longipedicellata*种群、*Iopetala*种群、二倍体*Conicibaccata*种群、二倍体*Piurana*种群、四倍体*Piurana*种群、*Circaeifolia*种群、多倍体*Conicibaccata*种群和*Verrucosa*种群。根据其分类结果, Hawkes及前人所认可的大多数系都不能被认定为自然群体。同样地, Spooner及其合作者所提出的分类系统也缺少证据支持, 较大一部分种群不能在结构上细分, 暗示马铃薯系统发育结构的缺失是*Petota*组中复杂的生物学情况所致, 与分类方法无关<sup>[41]</sup>。自然种间杂交被认为是*Petota*组的一

种主要的进化机制。前人对种间杂交种的认定大多是通过双亲的中间形态、地理分布数据推断以及人工构建的杂种和与假定的天然杂种进行性状比较<sup>[2,43]</sup>。分子标记数据以及种间杂种的细胞学分析越来越广泛应用于 *Petota* 组内种间杂交种的验证<sup>[2,44]</sup>, 为区分种的界限提供了更为确切的方法依据。

### 3.3 栽培种现行分类

无论是 Juzepczuk 和 Bukasov<sup>[45]</sup>或 Hawkes<sup>[9]</sup>等科学家采用国际植物命名法规(International code of botanical nomenclature, ICBN)分类法对马铃薯栽培种的分类, 还是 Dodds<sup>[46]</sup>依据国际栽培植物命名法规(International code for nomenclature of cultivated plants, ICNCP)进行马铃薯地方品种群的划分, 基于形态学、细胞学、生殖生物学等技术对马铃薯栽培种的分类一直难以令人信服。进入 21 世纪后, 由于分子生物学技术的兴起, 分类学家们利用质体 DNA 标记和核微卫星标记, 结合形态学再调查进一步对马铃薯栽培种进行再分类。Huamán 和 Spooner<sup>[47]</sup>以 Hawkes 分类系统中 7 个栽培种的 267 份样本材料检验栽培马铃薯地方品种种群分类的形态学支持, 结果显示一些形态学证据支持 *S. ajanhuiri*、*S. chaucha* (*S. tuberosum* Andigenum)、*S. curtilobum*、*S. juzepczukii* 及 *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* (*S. tuberosum* Chilotanum) 的划分, 较少有证据支持其他分类单元。为此, 提出新的分类学见解, 栽培马铃薯所有地方品种群归为 *S. tuberosum*, 在此之下进一步分 8 个品种群: Ajanhuiri Group、Andigenum Group、Chaucha Group、Chilotanum Group、Curtlobum Group、Juzepczukii Group、Phureja Group 及 Stenotomum Group。

Spooner 等<sup>[48]</sup>用 50 个核微卫星标记和一个可区分大多数智利低山地方品种与安第斯高山地方品种的质体 DNA 缺失标记, 分析了与上述栽培种分类单元的 742 份种质和 8 份近缘种, 综合 Huamán 和 Spooner<sup>[47]</sup>的形态学数据和历史鉴定结果, 将栽培马铃薯分为 4 个种: (1) *S. tuberosum*, 分为两个品种群(安第斯高山 Andigenum 品种群的二倍体、三倍体和四倍体以及智利低山 Chilotanum 品种群的

四倍体地方品种); (2) *S. ajanhuiri* (二倍体); (3) *S. juzepczukii* (三倍体); (4) *S. curtilobum* (五倍体)。Gavrilenko 等<sup>[19]</sup>利用 15 个叶绿体 SSR 标记研究了 Hawkes<sup>[1]</sup>分类系统中 237 份栽培种种质和 155 份近缘野生种种质, 系统发育分析结果同样支持了 Spooner 等<sup>[48]</sup>和 Ovchinnikova 等<sup>[29]</sup>所修订的栽培马铃薯的 4 种分类。以上新的分类体系在考虑形态特征与染色体倍性的同时, 利用质体 DNA 分子标记和核 SSR 标记详细分析马铃薯栽培种的分子构成, 这有助于描述重要遗传信息, 改进了栽培马铃薯原有分类, 最终将马铃薯栽培种的数量从 7 个缩减至 4 个, 简化了分类, 并且更准确地代表这些结块茎植物的基因库结构, 为马铃薯育种家提供有价值的遗传资源。

综上所述, 目前世界上广为种植的马铃薯为马铃薯普通栽培种(*S. tuberosum*)。该种又分为 2 个品种群(Group), 即安第斯品种群(Andigenum Group)和智利品种群(Chilotanum Group), 前者包括安第斯高海拔地区的二倍体、三倍体和四倍体基因型; 后者为生长于智利低海拔地区的四倍体地方品种<sup>[48,49]</sup>。这两个品种群在地理位置上相互隔离, 分别适应于不同的光周期条件, 而且安第斯品种群还具有一定程度的单向杂交不亲和的特点, 使得种性得以保持。

### 3.4 马铃薯种质利用展望

一个多世纪以来, 马铃薯育种学家一直在尝试将野生近缘种引入其育种计划中, 虽然来自包括 *S. acaule*、*S. chacoense*、*S. demissum*、*S. brevicaulis*、*S. stoloniferum* 和 *S. vernei* 在内的野生种中的一些特定抗性基因已成功渗入到栽培种<sup>[50]</sup>, 对栽培马铃薯的品种改良产生了重大影响, 但已育成的马铃薯主要品种遗传多样性依然保持在较低水平<sup>[51]</sup>。在方法上, 为了增加马铃薯栽培种基因库的遗传多样性, 已使用远缘杂交、倍性操作、原生质体融合、基因工程、基因编辑等多种技术手段从马铃薯野生种引入不同抗性基因。

现代生物技术打破了有性杂交不亲和的桎梏, 允许与栽培种存在杂交障碍的野生种在育种中得以利用, 甚至可将野生马铃薯基因直接转移到现有广

泛种植使用的品种中。在这些生物技术中, 基因工程技术在马铃薯中已得到广泛研究和应用, 通过对不同来源的目的基因进行克隆、重组, 再整合至马铃薯基因组, 使其表达和遗传, 从而获得优良性状的马铃薯新种质。基因组学、调控组学、转录组学、蛋白质组学、代谢组学、表型组学等研究加快了对马铃薯抗旱、耐盐、抗寒等胁迫基因资源的挖掘, 为种质改良提供了大量基因资源。

尽管马铃薯种质利用在材料与方法上均已取得一些突破, 但仍面临一些重要瓶颈问题亟需解决, 如种间杂交不亲和、高通量表型鉴定、野生种群中优异基因资源的挖掘、无基因型依赖的遗传转化体系、分子育种技术体系不健全和遗传累赘的剔除。在分子育种技术体系方面, 前期虽然通过基因工程、转录组学等手段挖掘并克隆了一些功能基因, 但传统的基因工程手段一般通过基因转化或者基因沉默技术进行作物改良, 在具体育种应用和商业化种植上一直充满争议。在分子标记辅助选择育种(Molecular marker assisted selection, MAS)方面, 虽然MAS可加快新品种选育进程, 但实际应用中仍存在局限性。迄今关于马铃薯重要性状相关分子标记主要聚焦于抗病性等研究, 且开发的分子标记数量少且覆盖基因组密度低, 难以确定与目标基因紧密连锁的标记; 其次, 许多重要农艺性状由多基因调控, 易受环境影响, 导致标记与性状发生分离; 此外, 马铃薯普通栽培品种为同源四倍体, 基因组高度杂合, 致使开发其分子标记存在较多困难, 这些都限制在马铃薯育种中广泛应用。关于全基因组选择(Genomic selection, GS)技术, 虽然GS可将前景选择和背景选择结合起来选育优良新品种, 相较于MAS显著提高了育种选择效率, 但迄今为止还没有基于SNP标记为基础的基因组选择技术系统应用于马铃薯育种的报道。

随着基于CRISPR(Clustered regularly interspaced short palindromic repeats)的基因编辑技术在水稻、玉米和大豆等作物的种质改良中广泛应用, 近年来马铃薯基因编辑研究同样取得了一些进展。在马铃薯上已实现DNA-free基因编辑, 研究人员利用颗粒结合型淀粉合成酶(Granule-bound starch

synthase, GBSS)作为靶标, 通过原生质体分离、转染和分化等步骤, 成功地将所有4个GBSS等位基因全部突变, 完全消除了酶活性。不仅如此, 基因编辑在低龙葵碱马铃薯种质创制、低温糖化改良和生物胁迫抗性改良上等方面也取得了重要突破<sup>[52-54]</sup>。因此, 基因编辑技术特别是DNA-free基因编辑为马铃薯中靶基因定向突变提供了新的途径, 将打开创新马铃薯育种材料新研究领域, 为马铃薯精准分子育种提供新思路<sup>[55]</sup>。通过基因组编辑对马铃薯野生资源或栽培种的近亲直接进行重头驯化也是马铃薯野生种质利用的途径之一。此外, 随着人们在分子和基因组水平上对马铃薯种质资源的认识逐步加深, 进而对马铃薯及其野生种演化与分类的描述更加准确, 使种的概念更加明确, 更能准确地显示出其之间的内在联系。这必将给马铃薯遗传育种工作者提供丰富信息, 从而有效利用这些种质资源, 加快马铃薯遗传改良与新种质创制进程。

#### [ 参 考 文 献 ]

- [ 1 ] Hawkes J G. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources [M]. London: Belhaven Press, 1990.
- [ 2 ] Spooner D M, Ghislain M, Simon R, *et al.* Systematics, diversity, genetics, and evolution of wild and cultivated potatoes [J]. Botanical Review, 2014, 80(4): 283-383.
- [ 3 ] Hardigan M A, Laimbeer F P E, Newton L, *et al.* Genome diversity of tuber-bearing *Solanum* uncovers complex evolutionary history and targets of domestication in the cultivated potato [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 2017, 114(46): E9999-E10008.
- [ 4 ] Li Y P, Colleoni C, Zhang J J, *et al.* Genomic analyses yield markers for identifying agronomically important genes in potato [J]. Molecular Plant, 2018, 11(3): 473-484.
- [ 5 ] Gutaker R M, Weiss C L, Ellis D, *et al.* The origins and adaptation of European potatoes reconstructed from historical genomes [J]. Nature Ecology and Evolution, 2019, 3(7): 1093-1101.
- [ 6 ] Tang D, Jia Y, Zhang J, *et al.* Genome evolution and diversity of wild and cultivated potatoes [J]. Nature, 2022, 606(7914): 535-541.

- [7] Loskutov I G. Vavilov and his institute: a history of the world collection of plant genetic resources in Russia [M]. Italy: International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI), 1999.
- [8] Nagel M, Dulloo M, Bissessur P, *et al.* Global strategy for the conservation of potato [M]. Bonn: Global Crop Diversity Trust, 2022.
- [9] Hawkes J G. Potato collecting expeditions in Mexico and South America. II. Systematic classification of the collections [M]. Aberystwyth: Imperial Bureau of Plant Breeding and Genetics, 1944: 1–142.
- [10] Ross H. German botanical and agricultural expedition to the Andes 1959 [J]. Plant Introduction Newsletter, 1960(8): 1–5.
- [11] Cadima Fuentes X, van Treuren R, Hoekstra R, *et al.* Genetic diversity of Bolivian wild potato germplasm: changes during ex situ conservation management and comparisons with resampled in situ populations [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2017, 64(2): 331–344.
- [12] Spooner D M, Hijmans R J. Potato systematics and germplasm collecting, 1989–2000 [J]. American Journal of Potato Research, 2001, 78(4): 237–268.
- [13] Spooner D M, Hoekstra R, Van den Berg R G, *et al.* *Solanum* sect. *petota* in Guatemala; Taxonomy and genetic resources [J]. American Journal of Potato Research, 1998, 75(1): 3–17.
- [14] Huamán Z, Hoekstra R, Bamberg J B. The Inter-genebank potato database and the dimensions of available wild potato germplasm [J]. American Journal of Potato Research, 2000, 77(6): 353–362.
- [15] Vavilov N I. Studies on the origins of cultivated plants [J]. Bulletin of Applied Botany of Genetics and Plant Breeding, 1926, 16: 1–248.
- [16] Vavilov N. The phyto-geographical basis for plant breeding [M]. Cambridge: University Press, 1935.
- [17] Hawkes J G. The evidence for the extent of N. I. Vavilov's new world Andean centres of cultivated plant origins [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 1999, 46(2): 163–168.
- [18] Spooner D M, McLean K, Ramsay G, *et al.* A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 2005, 102(41): 14694–14699.
- [19] Gavrilenko T, Antonova O, Shuvalova A, *et al.* Genetic diversity and origin of cultivated potatoes based on plastid microsatellite polymorphism [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2013, 60(7): 1997–2015.
- [20] Bao Z, Li C, Li G, *et al.* Genome architecture and tetrasomic inheritance of autotetraploid potato [J]. Molecular Plant, 2022, 15(7): 1211–1226.
- [21] Hawkes J G. Nomenclatural and taxonomic notes on the infrageneric taxa of the tuber-bearing *Solanums* (Solanaceae) [J]. Taxon, 1989, 38(3): 489–492.
- [22] Bitter G. *Solana nova vel minus cognita*. V–XI [J]. Repertorium novarum specierum regni vegetabilis, 1912–1913, 11: 349–394, 431–473, 12: 1–10, 49–90, 136–162.
- [23] Rydberg P A. The section *Tuberarium* of the genus *Solanum* in Mexico and Central America [J]. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 1924, 51: 145–154.
- [24] Hawkes J. A revision of the tuber-bearing *Solanums* [J]. Scottish Plant Breeding Station Annual Report, 1956: 37–109.
- [25] Correll D S. The potato and its wild relatives [M]. Renner: Texas Research Foundation, 1962.
- [26] Spooner D M, Salas A. Structure, biosystematics, and genetic resources [M]//Gopal J, Khurana S M P. Handbook of potato production, improvement, and postharvest management. Binghamton: Haworth's Press, 2006.
- [27] Cai D, Rodriguez F, Teng Y, *et al.* Single copy nuclear gene analysis of polyploidy in wild potatoes (*Solanum* section *Petota*) [J]. BMC Evolutionary Biology, 2012, 12: 70.
- [28] Spooner D M, Knapp S. *Solanum stipuloideum* Rusby, the correct name for *Solanum circaeifolium* Bitter [J]. American Journal of Potato Research, 2013, 90(4): 301–305.
- [29] Ovchinnikova A, Krylova E, Gavrilenko T, *et al.* Taxonomy of cultivated potatoes (*Solanum* section *Petota*: Solanaceae) [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2011, 165(2): 107–155.
- [30] Hardigan M A, Bamberg J, Buell C R, *et al.* Taxonomy and genetic differentiation among wild and cultivated germplasm of *Solanum* sect. *Petota* [J]. The Plant Genome, 2015, 8(1): 1–16.
- [31] Berdugo-Cely J A, Martínez-Moncayo C, Lagos-Burbano T C. Genetic analysis of a potato (*Solanum tuberosum* L.) breeding collection for southern Colombia using Single Nucleotide Polymorphism (SNP) markers [J]. PLoS One, 2021, 16(3): e0248787.
- [32] Huang B, Ruess H, Liang Q, *et al.* Analyses of 202 plastid

- genomes elucidate the phylogeny of *Solanum* section *Petota* [J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 1–7.
- [33] Spooner D M, Sytsma K J, Conti E. Chloroplast DNA evidence for genome differentiation in wild potatoes (*Solanum* sect. *Petota*: Solanaceae) [J]. American Journal of Botany, 1991, 78(10): 1354–1366.
- [34] Powell W, Baird E, Duncan N, *et al.* Chloroplast DNA variability in old and recently introduced potato cultivars [J]. Annals of Applied Biology, 1993, 123(2): 403–410.
- [35] Spooner D M, Sytsma K J. Reexamination of series relationships of Mexican and Central American wild potatoes (*Solanum* sect. *Petota*): evidence from chloroplast DNA restriction site variation [J]. Systematic Botany, 1992: 432–448.
- [36] Spooner D M, Castillo R T. Reexamination of series relationships of South American wild potatoes (*Solanaceae*: *Solanum* sect. *Petota*): evidence from chloroplast DNA restriction site variation [J]. American Journal of Botany, 1997, 84(5): 671–685.
- [37] Kardolus J P, van Eck H J, van den Berg R G. The potential of AFLPs in biosystematics: a first application in *Solanum* taxonomy (Solanaceae) [J]. Plant Systematics and Evolution, 1998, 210(1–2): 87–103.
- [38] Lara-Cabrera S I, Spooner D M. Taxonomy of Mexican diploid wild potatoes (*Solanum* sect. *Petota*): morphological and microsatellite data [J]. Monographs in Systematic Botany, 2005, 104: 199.
- [39] Lara-Cabrera S I, Spooner D M. Taxonomy of North and Central American diploid wild potato (*Solanum* sect. *Petota*) species: AFLP data [J]. Plant Systematics and Evolution, 2004, 248(1–4): 129–142.
- [40] Spooner D M, Rodríguez F, Polgár Z, *et al.* Genomic origins of potato polyploids: *GBSSI* gene sequencing data [J]. Crop Science, 2008, 48(S1): S–27.
- [41] 吕文河, 王晓雪, 白雅梅, 等. 马铃薯及其野生种的分类 [J]. 东北农业大学学报, 2010, 41(7): 143–149.
- [42] Jacobs M M, Van Den Berg R G, Vleeshouwers V G, *et al.* AFLP analysis reveals a lack of phylogenetic structure within *Solanum* section *Petota* [J]. BMC Evolutionary Biology, 2008, 8(1): 145.
- [43] Spooner D M, van den Berg R G. An analysis of recent taxonomic concepts in wild potatoes (*Solanum* sect. *Petota*) [J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 1992, 39: 23–37.
- [44] Raimondi J P, Peralta I, Masuelli R W, *et al.* Examination of the hybrid origin of the wild potato *Solanum ruiz-lealii* Brücher [J]. Plant Systematics and Evolution, 2005, 253: 33–51.
- [45] Juzepczuk S, Bukasov S. A contribution to the question of the origin of the potato [J]. Trudy Vsesoyuznogo S" zeda po Genetike i Selekcii Semenovodstvu i Plemennomu Zhivotnovodstvu. Leningrad, 1929, 3: 593–611.
- [46] Dodds K. Classification of cultivated potatoes [M]//Correll D S. The potato and its wild relatives. Contributions from Texas Research Foundation, Botanical Studies, 1962.
- [47] Huamán Z, Spooner D M. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *Petota*) [J]. American Journal of Botany, 2002, 89(6): 947–965.
- [48] Spooner D M, Nunez J, Trujillo G, *et al.* Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 2007, 104 (49): 19398–19403.
- [49] 谢从华, 柳俊. 中国马铃薯引进与传播之辨析 [J]. 华中农业大学学报, 2021, 40(4): 1–7.
- [50] Bradshaw J, Bryan G, Ramsay G J P R. Genetic resources (including wild and cultivated *Solanum* species) and progress in their utilisation in potato breeding [J]. Potato Research, 2006, 49: 49–65.
- [51] Wang F, Li F, Wang J, *et al.* Genetic diversity of the selected 64 potato germplasms revealed by AFLP markers [J]. Molecular Plant Breeding, 2011, 2(4): 22–29.
- [52] Clasen B M, Stoddard T J, Luo S, *et al.* Improving cold storage and processing traits in potato through targeted gene knockout [J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(1): 169–176.
- [53] Nakayasu M, Akiyama R, Lee H J, *et al.* Generation of  $\alpha$ -solanine-free hairy roots of potato by CRISPR/Cas9 mediated genome editing of the *St16DOX* gene [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 131: 70–77.
- [54] Zhan X, Zhang F, Zhong Z, *et al.* Generation of virus-resistant potato plants by RNA genome targeting [J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(9): 1814–1822.
- [55] Hou X, Guo X, Zhang Y, *et al.* CRISPR/Cas genome editing system and its application in potato [J]. Frontiers in Genetics, 2023, 14: 1017388.