

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2023)01-0053-09

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2023.01.007

综 述

马铃薯野生种 *Solanum chacoense* 的特征特性及其在育种中的利用

刘园园^{1,2,3}, 董建科^{1,2,3}, 单雅成^{1,2,3}, 吴江海^{1,2,3}, 何天久⁴, 刘明慧^{1,2,3}, 李静文^{1,2,3}, 宋波涛^{1,2,3*}

(1. 华中农业大学园艺林学学院, 湖北 武汉 430070; 2. 果蔬园艺作物种质创新与利用全国重点实验室, 湖北 武汉 430070; 3. 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; 4. 贵州省农业科学院生物技术研究, 贵州 贵阳 550006)

摘 要: *Solanum chacoense* 是马铃薯种中分布范围最广、变异最大的野生种之一, 具有抗青枯病、抗马铃薯Y病毒(Potato virus Y, PVY)、抗晚疫病、抗线虫和优良加工品质等特性。为了更好地利用该野生种, 从 *S. chacoense* 的分类进展、植物学性状、农艺学性状等方面对其基本性状进行了描述, 并对其重要抗性资源和在育种中的利用进行梳理, 为基于该野生种的种质资源创新和育种利用提供了参考。

关键词: 野生种; *Solanum chacoense*; 性状; 种质资源; 育种

Characteristics and Application in Breeding of Wild Species *Solanum chacoense*

LIU Yuanyuan^{1,2,3}, DONG Jianke^{1,2,3}, SHAN Yacheng^{1,2,3}, WU Jianghai^{1,2,3}, HE Tianjiu⁴,LIU Minghui^{1,2,3}, LI Jingwen^{1,2,3}, SONG Botao^{1,2,3*}

(1. College of Horticulture and Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University, Wuhan, Hubei 430070, China;

2. National Key Laboratory for Germplasm Innovation and Utilization of Horticultural Crops, Wuhan, Hubei 430070, China;

3. Key Laboratory of Potato Biology and Biotechnology, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Wuhan, Hubei 430070, China;

4. Institute of Biotechnology, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guiyang, Guizhou 550006, China)

Abstract: *Solanum chacoense*, one of the most widely distributed and highly variable wild species, possesses numerous desirable characteristics such as resistance to bacterial wilt, potato virus Y (PVY), late blight, nematodes, and good processing quality. To make better use of this wild species, its basic characters were described from the classification, botanical characters and agronomic characters, and its important resistance resources and utilization in breeding were summarized, which would provide a reference for germplasm resources innovation and breeding utilization based on this wild species.

Key Words: wild species; *Solanum chacoense*; trait; germplasm resource; breeding

收稿日期: 2023-02-14

基金项目: 贵州山区马铃薯优质高产抗病新品种选育[黔科合支撑(2022)重点030]; 财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系(CARS-09)。

作者简介: 刘园园(1999-), 女, 硕士研究生, 从事马铃薯种质资源研究。

*通信作者(Corresponding author): 宋波涛, 博士, 教授, 主要从事马铃薯资源创新与利用研究, E-mail: songbotao@mail.hzau.edu.cn。

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是粮菜兼用作物, 其块茎中含有较为丰富的碳水化合物和钾、钙、铁等矿物质, 以及多种纤维、维生素和人体必需氨基酸, 同时马铃薯还具有低脂、低糖、低热量和既可鲜食又可加工等特点, 因此深受消费者的喜爱。马铃薯栽培种起源于南美洲安第斯山脉中部、濒临太平洋的秘鲁和玻利维亚区域^[1]。Spooner等^[2]进一步利用分子生物学证据证明, 秘鲁南部的安第斯山脉是马铃薯栽培种的单系起源地。从16世纪开始, 马铃薯栽培种逐渐传播到欧洲和世界其他地区, 到了19世纪中期, 爱尔兰和欧洲其他地区的农民就已经将马铃薯作为主要食物来源。谢从华和柳俊^[3,4]根据航海史料等时间推测, 马铃薯引进中国的时间可能为明永乐二十一年(1423年)郑和的第6次航海返回之时, 在清中后期马铃薯成为西南及其毗邻地区平民的救灾度荒之粮。由于起源于安第斯山脉的马铃薯栽培种只在短日照条件下结薯, 加上爱尔兰晚疫病的大爆发, 缺乏抗病品种, 使得马铃薯栽培种资源大量丢失, 马铃薯栽培种遗传基础的狭窄阻碍了马铃薯品种的遗传改良^[5]。马铃薯普通四倍体栽培种(*S. tuberosum*, $2n = 4x = 48$)具有高度的基因组杂合性和四体遗传的复杂性, 目前马铃薯基因库栽培种的抗性资源较少, 抗逆、加工品质等基因十分缺乏^[6,7], 这一系列的问题导致马铃薯的育种进程较为缓慢。

目前, 马铃薯已成为世界上超过13亿人的主食, 全球150多个国家和地区将马铃薯作为主粮或主要经济收入来源^[8-10], 其需求量在发展中国家日益增大, 但高产、优质和抗逆性强的马铃薯品种仍然较为缺乏。因此, 应加快选育出具有优良性状的马铃薯资源以适应全球气候环境条件不断变化的发展需求。幸运的是, 马铃薯的起源中心存在着非常丰富的马铃薯野生种资源, 这些野生种具有丰富的抗病抗逆基因, 这些基因是改良现有栽培种的宝贵资源。*S. chacoense*是所有野生种中最具多样化且分布最为广泛的马铃薯野生种之一, 其起源地主要在海拔约2 000 m的高原地区, 分布范围从秘鲁南部和东部到玻利维亚、阿根

廷、巴拉圭、乌拉圭、巴西南部等地区。野生型马铃薯*S. chacoense*具有丰富的抗性基因, 包括抗真菌、细菌、病毒性病害、甲虫、线虫等, 并已广泛通过常规杂交、体细胞融合等技术手段将其部分优良性状应用于马铃薯常规育种过程中。本文概述了野生马铃薯*S. chacoense*的重要优良性状, 并对其常见的育种利用进行总结, 为选育优良性状综合集成的马铃薯资源奠定基础。

1 基本性状描述

1.1 分类进展

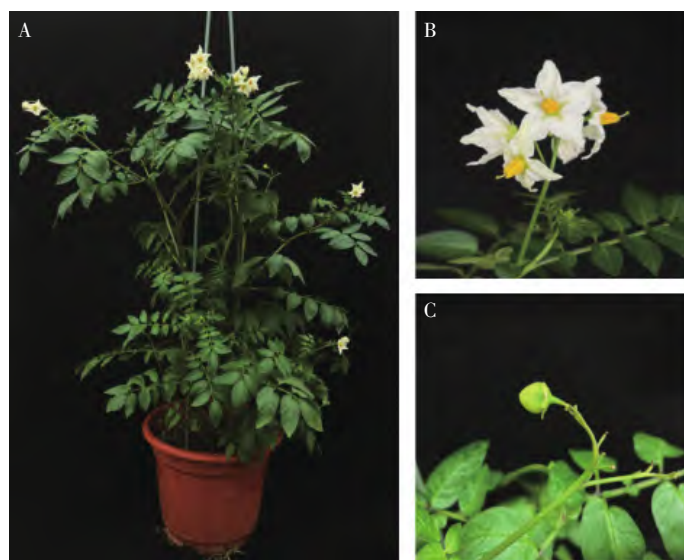
马铃薯具有分布范围广、种质资源丰富等特点。在漫长的马铃薯进化史上, 分类学家依据马铃薯的形态学、细胞学等特征, 对马铃薯进行了多次分类来划分和界定马铃薯物种。早期, Hawkes和Hjerting^[11]在1969年就定义划分了*S. chacoense*种, 并将*S. muelleri*划分为*S. chacoense*的一个亚种, 通过比较侧生小叶的宽度来区分该亚种。1990年, Hawkes^[12]根据马铃薯的形态学特征, 如叶片解剖结构、茸毛和花冠颜色, 将*S. chacoense*正式定义为茄属(*Solanum* L.)马铃薯组(Section *Petota* Dumort)马铃薯亚组(Subsection *Potatoe*)星状花冠大系(Superseries *Stellata*)*Yungasensa*系中的一个野生种。到了2014年, Spooner等^[13]总结了前人的工作, 利用分子生物学、现代基因组学等手段重新对马铃薯*Petota*组进行分类, 并沿用了Hawkes对马铃薯大系的分类方法, 重新将*S. chacoense*在不同出版物中的名称进行了统一与汇总, 仅采用*S. chacoense*这一单一名称。根据GRIN-Global上美国国家种质资源系统上的信息, *S. chacoense*用名包括以下: 同名为*S. rnezii*, *S. bitteri*, *S. boergeri*, *S. caipipendense*, *S. calvescens*, *S. cuevoanum*, *S. emmeae*, *S. garciae*, *S. gibberulosum*, *S. guaraniticum*, *S. horovitzii*, *S. jujuyense*, *S. knappei*, *S. laplaticum*, *S. limense*, *S. muelleri*, *S. paraguariense*, *S. parodii*, *S. renggeri*, *S. saltense*, *S. schickii*, *S. subtilius*和*S. yungasense*。

1.2 植物学性状

*S. chacoense*植株高0.5~2 m, 长势繁茂, 株

型直立。茎着生紫色, 植株主茎中下部分支较多, 主茎形状通常为微波状。叶片为奇数灰形, 叶缘平展, 深绿且有光泽, 正面和背面无毛至浓密短茸毛。小叶呈披针形, 着生密度中等, 顶小叶形状为椭圆形, 侧生小叶4~7对, 通常近等长。*S. chacoense* 野生种花冠通常为白色, 开花繁茂且花期较长, 花冠直径1.6~3.7 cm, 花冠形状从星形到近五边形, 无重瓣花, 花冠边缘平展, 正面无毛, 背面具柔毛, 特别是花冠顶端沿着中

脉边缘具柔毛。开花盛期, 新开放花朵柱头较长, 为绿色, 无裂, 柱头伸出花药长度约三分之一, 花药为黄色, 锥形。*S. chacoense* 为天然可自交二倍体马铃薯材料, 其作为母本或者自交产生的浆果为球形至卵形, 直径1.5~2 cm, 成熟时为绿色, 无毛。种子呈卵球形, 长约2 mm, 新鲜时白色至绿色, 干燥时带有褐色, 种子外侧有一层厚厚的“毛状”种皮, 种子潮湿时带有黏液, 当其被酶分解时种皮细胞呈蜂窝状(图1)。



注: A. M6(*S. chacoense*)植株表型; B. M6花; C. M6浆果。

Note: A. Phenotypes of M6 (*S. chacoense*); B. Flowers of M6; C. Berries of M6.

图1 *S. chacoense* 植物学性状

Figure 1 Botanical traits of *S. chacoense*

1.3 农艺学性状

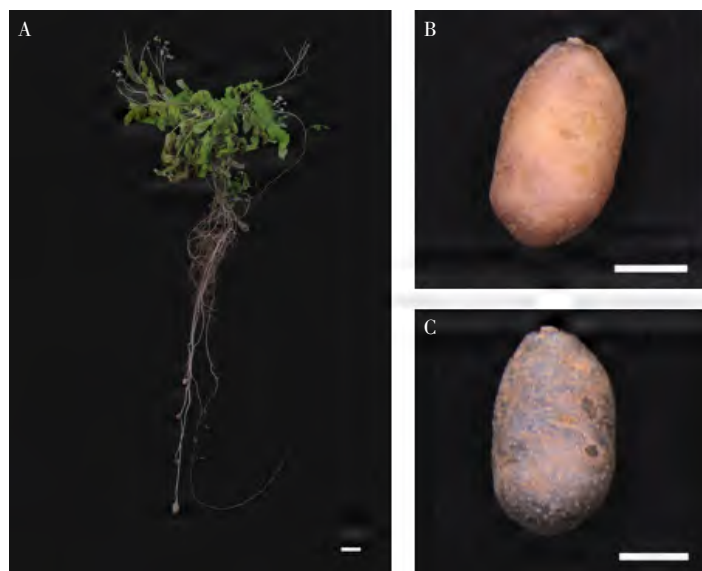
S. chacoense 的块茎形状大多数为扁椭圆形, 少数为楔形, 不同基因型的株系其块茎形状不同。大部分匍匐茎较长, 最长的可达到1 m以上(图2A)。薯块芽眼少而深, 薯皮中等光滑, 块茎表皮为浅黄色, 大部分株系的块茎为白肉, 但也存在黄肉类型的材料, 结薯较为分散。

野生种大部分结薯性状较差, *S. chacoense* 为能结薯的二倍体马铃薯野生种之一。试验中发现, *S. chacoense* 虽然匍匐茎较长, 但部分株系结薯能力相对优良, 黄超^[14]对野生种40-3

(*S. chacoense*, 2x)进行结薯情况研究, 结果发现40-3无论是在单株产量, 还是在单株结薯数和单薯重方面均高于栽培种对照材料DM1-3(*S. tuberosum*, 2x)。40-3收获后, 无论是遮光还是正常条件下存放(室温), 在7 d内薯皮的颜色都会从淡黄色慢慢变化, 逐渐趋于紫色, 到两周之后颜色几乎不再变化^[14]。Zhao等^[15]以黄皮黄肉的RH(*S. tuberosum*, 2x)为母本与同是黄皮黄肉的M6(*S. chacoense*, 2x)进行杂交产生F₁代RM, RM块茎也是黄皮黄肉, 但暴露在光照下块茎的薯皮与M6一样会逐渐变紫(图2B、2C), 对RM-210

块茎进行花青素积累期间的转录组分析发现, 在RM-210块茎花青素积累过程中, *StMYBA1* 基因的表达持续增加, 经研究表明, *StMYBA1* 基因在

光照条件下通过激活结构基因的表达促进马铃薯花青素的生物合成, 这些发现为马铃薯花青素合成调控机制的研究提供了理论依据。



注: A. C9701 (*S. chacoense*)匍匐茎, bars=3 cm; B. M6 (*S. chacoense*)新鲜块茎, bars=1 cm; C. M6 见光变紫块茎, bars=1 cm。

Note: A. Stolon of C9701 (*S. chacoense*), bars=3 cm; B. Fresh tuber of M6 (*S. chacoense*), bars=1 cm; C. Tuber of M6 showing purple pigmentation upon exposure to light, bars=1 cm.

图2 *S. chacoense* 材料农艺学性状
Figure 2 Agronomic traits of *S. chacoense*

1.4 生殖生物学特性

常规杂交是创制马铃薯资源最为常用且简单有效的途径。马铃薯普通栽培种遗传基础狭窄, 野生马铃薯具有较为丰富的遗传变异资源, 育种家们通常将野生马铃薯的优良性状导入到栽培种中, 但不同马铃薯种间杂交通常表现出杂交障碍, 胚乳败育等^[16,17], 无法产生有效种子。针对这一现象, 有许多假说来解释马铃薯种间杂交障碍或杂交不亲和, 包括合子前和合子后发育障碍, 而胚乳平衡数 (Endosperm balance numbers, EBN) 假说是目前较为认可的杂交障碍判定依据。Johnston 等^[18]发现当母本和父本的基因组比例在胚乳中偏离 2:1 时, 胚乳发育表现异常。EBN 决定了每个物种的“有效倍性”, 每个种根据其杂交情况被赋予特殊的“有效倍性”, 而非真实倍性。胚乳平衡数假说已被广泛应用于预测育种中杂交试验成功

与否。*S. chacoense* 被认为是很好的桥梁种, 其能产生 $2n$ 配子从而能很好的调节和应对不同的杂交亲本, 尽可能降低不同种之间的杂交障碍。华中农业大学马铃薯课题组前期从美国引进了 $USW4 \times S. chacoense$ 这一二倍体杂交组合, 并将其中的一个 F_1 代株系命名为 XD-3 ($2n = 2x = 24$), 经研究表明, XD-3 是一个可以产生 $2n$ 花粉且对马铃薯 Y 病毒 (Potato virus Y, PVY) 具有极端抗性的优良株系, 随后, 研究人员利用其与普通栽培种 (*S. tuberosum*, $2n = 4x = 48$) 进行杂交, 从大量的杂交后代中选育出了抗 PVY 的新材料^[14], 成功将 PVY 的抗性导入到普通栽培种中, 为后续的遗传育种研究奠定了基础。

2 *S. chacoense* 重要抗性资源鉴定与利用

野生马铃薯具有丰富的抗性基因。*S. chacoense*

具有抗马铃薯X病毒(Potato virus X, PVX)、PVY等病毒病的特征; 抗黄萎病、晚疫病、青枯病等真菌细菌性病害的特征^[19]; 同时由于其龙葵素含

量相对较高, 还具有抗马铃薯甲虫、金黄线虫和根结线虫等虫害的特征^[19]。 *S. chacoense* 抗性资源鉴定具体见表1。

表1 *S. chacoense* 抗性资源鉴定
Table 1 Resistant resources identification of *S. chacoense*

病害 Condition	类型 Type	抗性水平 Level of resistance	来源 Source
黄萎病 <i>Verticillium wilt</i>	真菌	中等抗性	Lynch 等 ^[20]
晚疫病 Late blight	真菌	中等抗性	Bachmann-Pfabe 等 ^[21]
早疫病 Early blight	真菌	抗	Jansky 等 ^[22]
青枯病 Bacterial wilt	细菌	中等抗性	Machida-Hirano ^[19]
黑胫病 Blackleg	细菌	中等抗性	Chung 等 ^[23]
软腐病 Soft rot	细菌	中等抗性	Chung 等 ^[23]
疮痂病 Scab	细菌	中等抗性	Machida-Hirano ^[19]
金黄线虫 Golden nematode	虫害	中等抗性	Castelli 等 ^[24]
根结线虫 Root knot nematode	虫害	中等抗性	Machida-Hirano ^[19]
甲虫 Beetle	虫害	中等抗性	Schaper ^[25] , Machida-Hirano ^[19]
马铃薯X病毒(Potato virus X, PVX)	病毒	中等抗性	Machida-Hirano ^[19]
马铃薯Y病毒(Potato virus Y, PVY)	病毒	中等抗性	Cai 等 ^[26] , Li 等 ^[27]
马铃薯卷叶病毒(Potato leafroll virus, PLRV)	病毒	中等抗性	Ross 和 Baerecke ^[28]
干旱 Drought	非生物胁迫	中等抗性	Machida-Hirano ^[19]
霜冻 Frost	非生物胁迫	中等抗性	Machida-Hirano ^[19]

2.1 青枯病抗性

马铃薯青枯病是由茄科雷尔氏菌(*Ralstonia solanacearum*)引起、发生在马铃薯的病害, 被认为是热带湿热地区最重要的马铃薯病害之一^[29]。主要危害叶、茎和薯块, 发病后植株下部叶片迅速凋萎, 叶脉变褐, 茎上生褐色条斑, 病薯切开后导管变褐色, 严重时腐烂并在内部形成空洞。马铃薯青枯病是分布较为广泛的细菌性土传病害, 发病时无免疫抗原使病情更加难以控制, 导致发病地区的减产较为明显, 严重的地区产量损失可达80%左右^[30]。

陈琳^[31]利用具有 *S. chacoense* 血缘的体细胞杂种群体进行抗性研究, 结果共检测出3个与青枯病的抗性相关的位点。蔡兴奎等^[32]利用‘中薯2号’经花粉诱导孤雌生殖后再加倍产生的3[#]、8[#](4x)与 *S. chacoense* 进行体细胞融合, 结果共获得100个

再生株系, 其中97%的再生株系为体细胞杂种(51个6x、14个8x、14个非整倍体、18个混倍体), 通过体细胞融合技术成功将 *S. chacoense* 的青枯病抗性导入到普通栽培种中。李映等^[33]对马铃薯四倍体栽培种的双单倍体株系81-15与二倍体野生种 *S. chacoense* 的原生质体融合后代株系(4x)进行了青枯病抗性鉴定和农艺性状鉴定, 共筛选到3个具有一定的青枯病抗性和较好的农艺性状的株系。汪晶^[34]利用抗青枯病的野生种 *S. chacoense* 与具有优良性状的双单倍体栽培种DH1、DH3和DH4进行体细胞融合, 结果表明, 体细胞杂种(8个6x、1个4x、1个7x、1个混倍体)的青枯病抗性均显著高于亲本栽培种, 其中3个株系的青枯病抗性水平高于亲本 *S. chacoense*。陈琳^[31]对体细胞杂种(*Solanum tuberosum* cv. 3[#] + *S. chacoense* acc. C9701)中的一个体细胞杂种系3C28-1(5x)及

其回交后代(14个4x、1个5x、其余为非整倍体)和自交后代进行了青枯病的抗性鉴定,发现体细胞杂种和其回交、自交后代对青枯病表现出不同水平的抗性。综上所述,马铃薯野生种*S. chacoense*具有青枯病抗性基因,且已通过多种方式转移到栽培种马铃薯中。

2.2 PVY病毒抗性

PVY的粒体形态为弯曲长杆状,是一种单链RNA病毒。致死温度在52~62℃,体外存活期为48~72 h。马铃薯主要通过无性繁殖,因此当马铃薯感染病毒病时,其块茎中的病毒会慢慢累积,块茎的品质和产量会逐年降低^[35,36]。当马铃薯只感染PVY病毒时,会减产50%左右^[37],当马铃薯受到PVY与PVX或马铃薯A病毒(Potato virus A, PVA)共同侵染时,其地上部会发生明显的变化,侵染严重的可能会减产80%以上^[37]。PVY是栽培马铃薯最主要的病毒病原体,对世界范围内马铃薯的块茎质量和产量造成严重损失。因此,世界各国皆把抗PVY作为抗病毒育种的主要目标。

*S. chacoense*中具有对PVY免疫或能引起过敏性反应的基因,Butenko和Kuchko^[38]将四倍体栽培种与二倍体野生种*S. chacoense*进行体细胞融合,创制了抗PVY的马铃薯体细胞杂种(5x)植株,标志着世界上第一个马铃薯原生质体融合获得成功,随后马铃薯原生质体融合研究进入快速发展期。Jansky等^[22]在2008年通过酶联免疫检测仪对39个不同的马铃薯野生种进行了PVY的抗性评价,结果发现*S. chacoense* 40-3中存在对PVY极端抗性的 R_{ychc} 基因。基于*S. chacoense*具有丰富的优良性状,华中农业大学马铃薯课题组前期将具有 R_{ychc} 基因的野生种*S. chacoense* 40-3作父本与对PVY敏感的近缘栽培种*S. phureja* DM1-3进行杂交,并从杂交后代中随机选取350个株系构建抗PVY的分离群体,成功地获得了对PVY抗感分离的遗传定位群体。李歌歌^[39]利用该群体对PVY进行极端抗性基因 R_{ychc} 的定位与克隆,该研究从*S. chacoense* 40-3中首次克隆到了位于IX号染色体上的PVY极端抗性基因 R_{ychc} ,并初步解析了 R_{ychc} 介导的抗病机理,还开发了一个可以100%准确指示马铃薯植株抗PVY表型的功能标记,进

而极大地提高了育种效率,对马铃薯的遗传育种提供了帮助。

2.3 低温糖化抗性

低温糖化是指在低温贮藏的过程中还原糖累积的区域不仅局限于芽眼周围,而且扩大到整个贮藏器官的现象^[40]。其后果会发生Millard反应^[41]从而产生带有苦味的褐色物质,这种物质是马铃薯在油炸时其中的羰基化合物(特别是还原糖)与游离的氨基化合物发生反应而产生的,这对马铃薯油炸制品的外观和食用品质造成了非常严重的影响。

*S. chacoense*是改良栽培种炸片品质的最佳野生种,具有耐低温糖化的优良性状^[42]。赵青霞^[43]研究发现,*S. chacoense*是适合炸片品质改良的渐渗系亲本,利用*S. chacoense*与高产、抗旱和抗病虫害但炸片品质较差的马铃薯栽培品种‘青薯2号’和‘甘农薯4号’进行杂交和回交,成功筛选出0732-43和0742-66两个渐渗系,经低温贮藏180 d后发现,这两个渐渗系的还原糖以及丙烯酰胺(Millard反应的重要产物)含量仍然较低,可以作为良好的炸片加工材料。黄超^[44]以低温敏感型材料E3作对照,分析40-3块茎中还原糖含量和油炸加工品质,结果发现,40-3在整个处理期间还原糖含量都很低而且比较稳定^[44]。Braun等^[44]利用马铃薯栽培种无性系US-W4与*S. chacoense*的一个7代自交系杂交成的F₂群体,定位马铃薯低温糖化抗性相关位点,成功在4号和6号染色体上分别定位到一个与抗低温糖化相关的QTL,但抗性基因的精细定位与克隆还尚未完成。

2.4 晚疫病抗性

晚疫病是由致病疫霉(*Phytophthora infestans*)引起的世界范围内马铃薯的主要病害之一^[19]。Micheletto等^[45]利用温室内和田间环境鉴定多个二倍体马铃薯野生种晚疫病抗性,结果显示不同的*S. chacoense*株系对晚疫病的抗性水平不同,随后以*S. chacoense*抗感材料为亲本进行杂交来鉴定后代的晚疫病抗性,结果发现其后代对晚疫病的抗性呈连续分布,因此明确了马铃薯晚疫病的抗性为多基因控制的数量性状。Bachmann-Pfabe等^[21]对来自14个国家的19个种的马铃薯进行抗晚疫病研

究,晚疫病致病菌侵染结果表明, *S. chacoense* 对晚疫病具有中等抗性。

2.5 其他抗性

马铃薯黄萎病是较难防治的土传性病害,其病原菌主要有大丽轮枝菌(*Verticillium dahliae* Kleb)和黑白轮枝菌(*Verticillium albo-atrum* Reinke & Berthold)两种,通常在初花期发病,盛花期过后达到高峰,轻者减产30%~40%^[46],重者减产50%~70%^[46]。Lynch等^[20]对*S. berthaultii*、*S. tarijense*和*S. chacoense*三个马铃薯种的398个基因型进行了黄萎病的抗性鉴定,结果发现除2份材料外,所有材料均鉴定出抗性基因型,并对*S. chacoense*中的2个基因型进行遗传研究,18-21R(PI472819)与12-9S(PI472810)杂交的F₁、F₂和回交群体的分离比表明,其中一个抗性基因型(18-21R)中的黄萎病抗性由一个单显性基因*Vt*控制,可以通过杂交导入到马铃薯栽培种中。Bae等^[47]在对二倍体杂种的黄萎病抗性研究中,开发了一个与黄萎病抗性紧密连锁的分子标记。

*S. chacoense*除抗多种病害外,也具有虫害抗性。*S. chacoense*抗马铃薯甲虫的研究开展很早,Sinden等^[48]对*S. chacoense*和*S. tuberosum*杂交的20个F₂代株系进行抗甲虫研究,该试验使植株先在生长室生长3周左右后,选取10株较为均匀的移栽至田间,在田间生长的前4周给予保护,在第五周后用甲虫进行侵袭,最后分为5个等级对植株进行损伤评级,结果发现在防御甲虫伤害以及控制甲虫数量方面,*S. chacoense*起到很重要的作用。同时研究人员发现*S. chacoense*还具有抗金线虫、根结线虫等多种虫害抗性^[19]。

3 *S. chacoense*种质资源在育种中的利用

*S. chacoense*一直是改良加工品种的重要种质来源^[49]。美国农业部利用‘Menominee’与*S. chacoense*杂交育成的品系再与‘Cherokee’进行杂交,育成品系‘B3672-3’,以‘B3672-3’与‘S47156’进行杂交,于1967年育成‘Lenape’等品种。‘Lenape’是一个抗低温糖化的优良炸片品种,通过此品种进而选育了许多具有*S. chacoense*血缘的优良品种,如以‘Lenape’作母本与‘Wauseon’进

行杂交,于1976年得到用于炸片和全粉加工的专用型品种‘Atlantic’^[50],该品种于1978年从国际马铃薯中心引入中国。鉴于‘Atlantic’具有许多优良特性,国内甘肃省农业科学院马铃薯研究所李高峰等^[51]以油炸加工型品种‘Atlantic’为母本,高淀粉、抗晚疫病品系‘L9705-9’为父本配制杂交组合,于2010年得到高淀粉、中抗晚疫病的‘陇薯8号’品种;为了进一步利用‘陇薯8号’超高淀粉的优良特性,甘肃省农业科学院李建武等^[52]以‘陇薯8号’为母本,‘早大白’为父本,通过有性杂交,于2020年选育出淀粉加工型马铃薯新品种‘陇薯16号’。甘肃农业大学农学院张峰等^[53]以‘Atlantic’为母本与‘L0029-35’进行杂交,于2016年选育出抗晚疫病的‘甘农薯6号’;以‘Atlantic’为母本,‘陇薯7号’为父本进行杂交,于2020年选育出薯条及全粉加工型马铃薯品种‘甘农薯7号’^[54]。此外,根据Reeves等^[55]研究发现,利用‘Lenape’还育成了许多其他优良品种,如‘Campbell 11’(‘Lenape’×‘Wauseon’, 1977)和‘Campbell’(‘Lenape’×‘Wauseon’, 1981);以及一些优良品系,包括‘BR5960-9’(‘B4808-19’×‘Lenape’)和‘B6563-2’(‘Lenape’×‘Caocade’),通过这些品系进一步利用,选育了一些优良品种,包括‘Campbell-14’(‘BR5960-9’×‘ND5737-3’, 1985)和‘Sunrise’(‘Wauseon’×‘B6563-2’, 1985)等。因此,*S. chacoense*作为改良栽培种抗性性状和炸片品质等的重要野生种已在育种中得到了广泛的应用,开展对*S. chacoense*重要性状的鉴定和利用评价对指导和优化马铃薯遗传育种具有重要意义。

[参 考 文 献]

- [1] 谢婷婷,柳俊.光周期诱导马铃薯块茎形成的分子机理研究进展[J].中国农业科学,2013,46(22):4657-4664.
- [2] 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, 2005, 102(41): 14694-14699.
- [3] 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.

- [4] 谢从华, 柳俊. 中国马铃薯从济荒作物到主粮之变迁 [J]. 华中农业大学学报, 2021, 40(4): 8–15.
- [5] 张丽娟. 不同遗传基础的资源材料与马铃薯种质改良 [J]. 中国马铃薯, 2009, 23(6): 357–359.
- [6] Zhou Q, Tang D, Huang W, *et al.* Haplotype-resolved genome analyses of a heterozygous diploid potato [J]. *Nature Genetics*, 2020, 52(10): 1018–1023.
- [7] 李继红, 刘山鸣, 郑学勤, 等. 马铃薯体细胞融合及杂交技术的研究 [J]. 热带作物学报, 1994(s1): 75–82.
- [8] Yousaf M F, Demirel U, Naeem M, *et al.* Association mapping reveals novel genomic regions controlling some root and stolon traits in tetraploid potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. *3 Biotech*, 2021, 11(4): 1–16.
- [9] Dong J, Li J, Deng G, *et al.* QTL analysis for low temperature tolerance of wild potato species *Solanum commersonii* in natural field trials [J]. *Scientia Horticulturae*, 2023, 310: 111689.
- [10] Zhang C, Yang Z, Tang D, *et al.* Genome design of hybrid potato [J]. *Cell*, 2021, 184(15): 3873–3883.
- [11] Hawkes J G, Hjerting J P. The potatoes of Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay [J]. *Economic Botany*, 1970, 24(3): 367.
- [12] Hawkes J G. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources [M]. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1990.
- [13] 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.
- [14] 黄超. 马铃薯资源 DM1-3 和 40-3 差异性状评价及 PVY 抗性转移 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2015.
- [15] Zhao X J, Zhang H L, Liu T F, *et al.* Transcriptome analysis provides *StMYBA1* gene that regulates potato anthocyanin biosynthesis by activating structural genes [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1087121.
- [16] 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*, 2017, 114(46): E9999–E10008.
- [17] Camadro E L, Carpato D, Peloquin S J. Substitutes for genome differentiation in tuber-bearing *Solanum*: interspecific pollen–pistil incompatibility, nuclear–cytoplasmic male sterility, and endosperm [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 109(7): 1369–1376.
- [18] Johnston S A, den Nijs T P M, Peloquin S J, *et al.* The significance of genic balance to endosperm development in interspecific crosses [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1980, 57(1): 5–9.
- [19] Machida–Hirano R. Diversity of potato genetic resources [J]. *Breeding Science*, 2015, 65: 26–40.
- [20] Lynch D R, Kawchuk L M, Hachey J, *et al.* Identification of a gene conferring high levels of resistance to *Verticillium wilt* in *Solanum chacoense* [J]. *Plant Disease*, 1997, 81(9): 1011–1014.
- [21] Bachmann–Pfabe S, Hammann T, Kruse J, *et al.* Screening of wild potato genetic resources for combined resistance to late blight on tubers and pale potato cyst nematodes [J]. *Euphytica*, 2019, 215(3): 48.
- [22] Jansky S H, Simon R, Spooner D M. A test of taxonomic predictivity: resistance to early blight in wild relatives of cultivated potato [J]. *Phytopathology*, 2008, 98(6): 680–687.
- [23] Chung Y S, Holmquist K, Spooner D M, *et al.* A test of taxonomic and biogeographic predictivity: resistance to soft rot in wild relatives of cultivated potato [J]. *Phytopathology*, 2011, 101(2): 205–212.
- [24] Castelli L, Ramsay G, Bryan G, *et al.* New sources of resistance to the potato cyst nematodes *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* in the commonwealth potato collection [J]. *Euphytica*, 2003, 129(3): 377–386.
- [25] Schaper P. The resistance of *S. chacoense* to the Colorado potato beetle [J]. *Zuchter*, 1953, 23(2): 331–343.
- [26] Cai X K, Spooner D M, Jansky S H. A test of taxonomic and biogeographic predictivity: resistance to potato virus Y in wild relatives of the cultivated potato [J]. *Phytopathology*, 2011, 101(9): 1074–1080.
- [27] Li G, Shao J, Wang Y, *et al.* *Ry_{che}* confers extreme resistance to potato virus Y in potato [J]. *Cells*, 2022, 11(16): 2577.
- [28] Ross H, Baerecke M L. Selection for resistance to mosaic virus (diseases) in wild species and in hybrids of wild species of potatoes [J]. *American Potato of Journal Research*, 1950, 27(8): 275–284.
- [29] French E R, Anguiz R, Aley P. The usefulness of potato resistance to *Ralstonia solanacearum*, for the integrated control of bacterial wilt [M]// Prior P, Allen C, Elphinstone J. *Bacterial Wilt Disease*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1998: 381–385.

- [30] Chen Y, He L, Xu J. Detection of bacterial wilt infection in potato using PCR [J]. Journal of Plant Protection Research, 2005, 32: 129–132.
- [31] 陈琳. 马铃薯体细胞杂种及其回交和自交后代遗传组分分析与青枯病抗性评价 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [32] 蔡兴奎, 柳俊, 谢从华. 马铃薯栽培种与野生种叶肉细胞融合及体细胞杂种鉴定 [J]. 园艺学报, 2004(5): 623–626.
- [33] 李映, 蔡兴奎, 李林章, 等. 马铃薯体细胞杂种的青枯病抗性鉴定 [J]. 中国马铃薯, 2005, 19(4): 198–203.
- [34] 汪晶. 二倍体马铃薯原生质体融合创制抗青枯病的新种质 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2009.
- [35] 韩学俭. 马铃薯病毒病的危害及防治 [J]. 植物医生, 2003(1): 15–16.
- [36] 郝艾芸, 张建军, 申集平. 马铃薯病毒病的种类及防治方法 [J]. 内蒙古农业科技, 2007(2): 62–63.
- [37] 黄美杰. 野生马铃薯抗 PVY 材料的筛选与评价 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2009.
- [38] Butenko R G, Kuchko A A. Somatic hybridizations in *Solanum tuberosum* × *S. chacoense* [J]. Biotechnology in Agriculture and Forestry, 1994, 27: 183–195.
- [39] 李歌歌. 马铃薯 Y 病毒极端抗性基因 $R_{Y_{ch}}$ 的克隆与功能分析 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2021.
- [40] 崔文娟. 转 AcInv 反义基因马铃薯生理生化变化及抗低温糖化特性分析 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2007.
- [41] 成娟. 转 AcInv 反义基因马铃薯品系块茎抗低温糖化特性及品质分析 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2006.
- [42] 赵青霞, 林必博, 张鑫, 等. 马铃薯抗低温糖化渐渗系培育和炸片品系筛选 [J]. 中国农业科学, 2013, 46(20): 4210–4221.
- [43] 赵青霞. 马铃薯抗低温糖化渐渗系培育和炸片品系筛选 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2013.
- [44] Braun S R, Endelman J B, Haynes K G, *et al.* Quantitative trait loci for resistance to common scab and cold-induced sweetening in diploid potato [J]. The Plant Genome, 2017, 10(3): 258–267.
- [45] Micheletto S, Boland R, Huarte M. Argentinian wild diploid *Solanum* species as sources of quantitative late blight resistance [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2000, 101(5–6): 902–906.
- [46] 朱元庆. 马铃薯黄萎病综合防治技术 [J]. 上海蔬菜, 2019, 169(6): 67–68.
- [47] Bae J, Halterman D, Jansky S. Development of a molecular marker associated with *Verticillium wilt* resistance in diploid interspecific potato hybrids [J]. Molecular Breeding, 2008, 22(1): 61–69.
- [48] Sinden S L, Sanford L L, Osman S F. Glycoalkaloids and resistance to the Colorado potato beetle in *Solanum chacoense* Bitter [J]. American Journal of Potato Research, 1980, 57: 331–343.
- [49] Love S L, Pavek J J, Thompson-Johns A, *et al.* Breeding progress for potato chip quality in North American cultivars [J]. American Journal of Potato Research, 1998, 75: 27–36.
- [50] Webb R E, Wilson D R, Shumaker J R, *et al.* Atlantic: a new potato variety with high solids, good processing quality, and resistance to pests [J]. American Journal of Potato Research, 1978, 55: 141–145.
- [51] 李高峰, 王一航, 文国宏, 等. 超高淀粉马铃薯新品种陇薯 8 号 [J]. 中国蔬菜, 2010(23): 36.
- [52] 李建武, 文国宏, 李高峰, 等. 马铃薯新品种陇薯 16 号的选育 [J]. 中国蔬菜, 2021(2): 101–103.
- [53] 张峰, 余斌, 赵宝颢, 等. 马铃薯新品种‘甘农薯 6 号’ [J]. 园艺学报, 2016, 43(s2): 2729–2730.
- [54] 农业农村部. 中华人民共和国农业农村部公告第 310 号 (上). [EB/OL]. (2020–10–20) [2023–02–13]. https://www.moa.gov.cn/nybg/2020/202008/202010/t20201020_6354691.htm.
- [55] Reeves A F, Cunningham C E, Nickeson R L, *et al.* Campbell 14: a *verticillium* resistant round white potato variety [J]. American Potato Journal, 1985, 62: 215–220.