

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2019)01-0043-08

综 述

马铃薯抗寒种质资源分类及其利用

康 黎, 彭晓君, 陈 琳, 涂 卫, 梅文祥, 宋波涛*

(华中农业大学园艺林学学院/华中农业大学园艺植物生物学教育部重点实验室/

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)

摘 要: 马铃薯(*Solanum tuberosum*)作为最重要的粮食作物之一, 在全世界范围内被广泛种植, 但马铃薯栽培种均不耐低温霜冻且马铃薯栽培种内几乎没有遗传变异, 在生产过程中通常遭受霜冻而导致严重减产甚至绝收。马铃薯野生种中具有丰富的抗寒种质资源, 部分野生种材料耐低温霜冻能力强并且能通过短暂的冷驯化使耐低温霜冻性得到进一步提高, 是改良普通栽培品种耐冻性的重要种质资源。已有研究表明至少在35个马铃薯野生种中发现有耐低温霜冻的无性系存在。在所有具有强抗寒能力野生种当中, *S. commersonii*和*S. acaule*被认为是抗寒能力最强的2个野生种, 是改良马铃薯耐冻性的重要基因资源。随着近年来气候变化加剧, 极端天气愈来愈频繁, 引进马铃薯野生种质资源并评价其耐冻能力, 挖掘植物自身的耐冻基因, 解析耐冻机制, 进而培育耐低温霜冻的马铃薯品种尤显必要。

关键词: 马铃薯; 种质资源; 抗寒育种

Classification and Utilization of Freezing Tolerant Germplasm in Potato

KANG Li, PENG Xiaojun, CHEN Lin, TU Wei, MEI Wenxiang, SONG Botao*

(College of Horticulture and Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University/Key Laboratory of Horticultural Plant Biology (HAU),

Ministry of Education of the People's Republic of China/Key Laboratory of Potato Biology and Biotechnology,

Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China, Wuhan, Hubei 430070, China)

Abstract: Potato is one of the most important food crops with wide geographic distribution. However, potato varieties are sensitive to frost and almost have no genetic variation, leading to tremendous economic losses of potato production. There are some wild potato species with frost tolerance and their frost tolerance abilities could be also further improved through short-term cold acclimation. Previous studies showed that at least 35 wild potato species had genotypes tolerant to freezing. Among all of the wild species with strong tolerance to freezing, *S. commersonii* and *S. acaule* are considered to be the most tolerant ones and are useful to improve potato freezing tolerance as important genetic resources. With the increasing trend of environment deterioration and frequent natural disasters, it is necessary to introduce potato frost tolerant germplasm, evaluate frost tolerance, isolate related genes and discover molecular mechanism for breeding new potato varieties with frost tolerance.

Key Words: potato; germplasm; freezing tolerance breeding

收稿日期: 2017-07-23

基金项目: 国家马铃薯现代农业产业技术体系(CARS-10-P06); 国家自然科学基金(31501354); 中央高校基本科研业务费专项基金(2662015PY150)。

作者简介: 康黎(1991-), 男, 硕士研究生, 从事马铃薯遗传育种研究。

*通信作者(Corresponding author): 宋波涛, 博士, 教授, 主要从事马铃薯遗传育种与分子生物学研究, E-mail: songbotao@mail.hzau.edu.cn。

现在广泛种植的马铃薯品种均为马铃薯普通栽培种(*Solanum tuberosum*), 几乎都不耐低温霜冻, 没有低温驯化能力, 仅有‘郑薯5号’等少数几个品种具有极其微弱的抗寒能力^[1], 说明栽培种内不存在抗寒遗传变异, 这使得从普通栽培种内部挖掘抗性材料可能性极低。目前, 虽然也有一些具有抗寒能力的栽培品种被报道, 如‘Alaska Frostless’^[2]等, 但离广泛应用还有很长一段距离, 因此, 加强对马铃薯抗寒种质资源的研究, 引入新的抗性种质将有助于中国马铃薯产业的持续健康发展。

1 马铃薯抗寒种质资源

马铃薯的抗寒性不仅取决于其种的属性, 也与低温驯化相关。低温驯化(也称冷驯化)是将植物置于低温环境中(0~12℃), 植物体内发生一系列生理生化变化, 使植物产生适应性反应, 以提高对低温抵抗能力的过程(Cold acclimation, CA)^[3]。马铃薯栽培品种的遗传背景十分的狭隘且几乎没有抗寒能力和低温驯化能力, 但马铃薯野生种资源丰富, 按 Hawkes^[4]的分类标准, 可分为21个系235个种, 栽培种数量为7个, 野生种数量为228个, 其中很多野生种存在耐低温霜冻的资源, 而且还有一些资源具有较强的低温驯化能力。

Li^[5]对60个野生种进行梯度降温处理, 处理时间为24 h, 结果表明*S. acaule*大部分的致死温度可达-6.5℃, 抗寒能力最强, 其次是*S. boliviens*、*S. megistacrolobum*和*S. commersonii*, 致死温度可低至-5.0℃, 此外, *S. demissum*、*S. torflapanum*、*S. sanctae-rose*存在致死温度为-4.0℃的无性系。Palta和Li^[6]通过同样的方法, 也发现*S. acaule*、*S. multidissectum*、*S. demissum*、*S. megistacrolobum*、*S. sanctae-rose*、*S. commersonii*、*S. vernei*存在有无性系能够忍耐-5℃以下低温的植株。Chen和Li^[7]将结薯马铃薯种的抗寒能力和冷驯化能力进行了分类(表1), 基于有无低温驯化能力和植株的抗寒能力将马铃薯的抗寒性分成5类: 抗寒型马铃薯种并能够低温驯化; 抗寒型马铃薯种不能够低温驯化; 霜冻敏感型马铃薯种能够低温驯化; 霜冻敏感型马铃薯种不能够低温驯化; 霜冻敏感型马铃薯种。Vega和Bamberg^[8]通过田间自然霜冻

法, 对101个种2 635份材料的抗寒性鉴定, 并将抗性分为7个等级(0~6, 0代表没有受到损伤, 6代表植株死亡), 结果显示*S. acaule*、*S. albicans*抗寒能力最强, 等级为0; 其次是*S. commersonii*, 等级为0.05; 此外, *S. demissum*、*S. megistacrolobum*、*S. paucisectum*、*S. multidissectum*、*S. sanctae-rose* 5个野生种的等级介于0.5~1。Luthra等^[9]于早春时候将21个种共86个材料的植株置于室外生长7 d后, 统计叶片的损伤率鉴定其抗寒能力, 并划分10个等级(1~10, 1表示叶片损伤率低于10%, 10表示叶片损伤率高于90%), 其中有18个材料的等级为1, 分布在*S. goniocalyx*、*S. arnezii*、*S. demissum*、*S. spegazzinii*中。赵喜娟^[10]通过人工冷冻法对18个野生种的97份材料进行抗寒性评价, 处理温度-3.5℃, 处理时间24 h, 评级方法与田间自然霜冻法相同, 结果表明*S. acaule*、*S. bukasovii*、*S. commersonii*等野生种均具有较强抗寒能力, 评级介于0~1; 而*S. chomatophilum*、*S. demissum*、*S. megistacrolobum*和*S. acaule*等野生种中也有部分植株抗寒能力较强, 其中*S. acaule*中77%的植株评级小于2。在所有具有强抗寒能力野生种当中, 来自无茎系的野生种和*S. commersonii*被认为是抗寒能力最强的2类野生种, 已有研究表明来自无茎系的野生种*S. acaule*在驯化前后分别能忍受-6和-9℃的低温, 而*S. commersonii*驯化前后分别能忍受-4.5和-11.5℃的低温^[7], 是被研究和利用最多的耐冻性资源, 以下将就这2类野生种的利用情况进行综述。

2 马铃薯无茎系野生种分类及其利用

2.1 无茎系野生种分类

S. acaule、*S. ×aemulans*、*S. albicans*等无茎系野生种早在20世纪50年代就已经被发现, 但直到1990年才由Hawkes最早提出了无茎系的概念, 在其分类体系中, 无茎系作为马铃薯组的一个系, 包括有5个野生种。但早在无茎系概念还没有提出来, 分类学家对上述野生的分类和命名产生了分歧, 直到现在分歧仍然存在。总体来说, 大部分分类学家对马铃薯无茎系内野生种划分的分歧主要是区别系内种与亚种之间的划分, 特别

表1 马铃薯种的抗寒性和冷驯化能力分类
Table 1 Classification of tuber-bearing *Solanum* species in terms of cold tolerance and cold acclimation

分类 Category	马铃薯种 Species	致死温度(℃) Killing temperature	
		驯化前 Before acclimation	驯化后 After acclimation
抗寒型马铃薯种并能够低温驯化 Cold tolerance and cold acclimation	<i>S. acaule</i>	-6.0	-9.0
	<i>S. commersonii</i>	-4.5	-11.5
	<i>S. multidissectum</i>	-4.0	-8.5
	<i>S. chomatophilum</i>	-5.0	-8.5
抗寒型马铃薯种不能够低温驯化 Cold tolerance but no cold acclimation	<i>S. bolviense</i>	-4.5	-4.5
	<i>S. megistacrolobum</i>	-5.0	-5.0
	<i>S. sanctae-rosae</i>	-5.0	-5.0
	<i>S. oplocense</i>	-3.0	-8.0
霜冻敏感型马铃薯种能够低温驯化 Frost sensitivity but cold acclimation	<i>S. polytrichon</i>	-3.0	-6.0
	<i>S. brachistotrichum</i>	-3.5	-3.5
	<i>S. cardiophyllum</i>	-3.0	-3.0
	<i>S. fendleri</i>	-3.0	-3.0
霜冻敏感型马铃薯种不能够低温驯化 Frost sensitivity and no cold acclimation	<i>S. jamesii</i>	-3.0	-3.0
	<i>S. kurtzianum</i>	-3.5	-3.5
	<i>S. microdontum</i>	-3.0	-3.0
	<i>S. pinnatisectum</i>	-2.5	-2.5
	<i>S. stonotonum</i>	-3.5	-3.5
	<i>S. stoloniferum</i>	-3.0	-3.0
	<i>S. sucrense</i>	-3.0	-3.0
	<i>S. tuberosum</i>	-3.0	-3.0
	<i>S. venturii</i>	-3.5	-3.5
	<i>S. vernei</i>	-3.5	-3.5
	<i>S. verrucosum</i>	-3.0	-3.0
	<i>S. trifidum</i>	-3.5	死亡

是 *S. albicans* 和 *S. ×aemulans* 的划分上。早期的分类中 *S. albicans* 则是作为 *S. acaule* 的亚种 *S. acaule* var. *albicans* 或 *S. acaule* ssp. *albicans* 存在; 而 *S. ×aemulans* 一直以来都是作为 *S. acaule* 的亚种而被人所熟知, 但 Spooner 等^[11] 却认为 *S. acaule* ssp. *aemulans* 和 *S. ×indounii* 只是野生种 *S. ×aemulans* 的 2 种不同倍性, 相关的分类差异见表 2^[7,11-14]。

2.2 无茎系野生种起源与演化

马铃薯无茎系野生种主要分布在南美洲安第斯山脉, 分布在海拔 3 500~4 500 m^[14]。无茎系的起源和演化是一个非常复杂的关系, 是多个野生种相互渗透的过程。

早期的研究人员通过一些形态学的观察和杂交试验等研究发现 *S. acaule* 的植株形态与 *S. megistacrolobum* 非常相似, 而叶片形态则与

表2 马铃薯无茎系野生种分类
Table 2 Classification of *Solanum acaule* Juz

文献 Reference	Correll ^[12]	Hawkes ^[13]	Hawkes ^[4]	Spooner 等 ^[11]
	<i>S. acaule</i>	<i>S. acaule</i> ssp. <i>acaule</i>	<i>S. acaule</i> ssp. <i>acaule</i>	<i>S. acaule</i>
		<i>S. acaule</i> ssp. <i>punae</i>	<i>S. acaule</i> ssp. <i>punae</i>	
分类 Classification	<i>S. acaule</i> var. <i>aemulans</i>	<i>S. acaule</i> ssp. <i>aemulans</i>	<i>S. acaule</i> ssp. <i>aemulans</i>	<i>S. ×aemulans</i>
			<i>S. ×indounii</i>	
	<i>S. acaule</i> var. <i>albicans</i>	<i>S. acaule</i> ssp. <i>albicans</i>	<i>S. albicans</i>	<i>S. albicans</i>
			<i>S. ×viirsoii</i>	

S. canasense 非常类似, 而且 *S. acaule* 的繁殖习性也与上述2个野生种有共同之处, 这表明 *S. acaule* 的形成过程中可能有 *S. megistacrolobum* 与 *S. canasense* 杂交这个环节的参与^[15]。Nakagawa 和 Hosaka^[16]通过对上百份野生种的核 DNA 和叶绿体 DNA 进行 RFLPs 分析, 发现 *S. acaule* 的叶绿体 DNA 在序列结构与 *S. megistacrolobum*、*S. sanctae-rose* 的非常相似, 都属于 C 类型; *S. acaule* 的核 DNA 与 *S. megistacrolobum*、*S. sanctae-rose* 同样具有极高的相似性, 在进化树上距离非常近, 都属于 Cluster 1 类型, 由此推测 *S. acaule* 的起源可能和这2个野生种相关。此外, 还有研究表明二倍体野生种 *S. boliviens* 可能在 *S. acaule* 形成过程中发挥了重要的作用。Goncarik^[17]通过检测数百份野生种和栽培种中叶绿体简单重复序列 (cpSSR) 类型并对各个种血缘进行分析, 发现 *S. acaule* 和 *S. boliviens* 的 cpSSR 具有高度的相似性, 由此推断 *S. boliviens* 可能通过杂交的方式直接参与了 *S. acaule* 形成过程。上述研究表明, 在 *S. acaule* 的形成过程中, 二倍体野生种 *S. boliviens*、*S. megistacrolobum*、*S. canasense* 都可能参与其中, 其中 *S. megistacrolobum* 和 *S. boliviens* 可能性最大; 实际上, 也有分类学家认为 *S. megistacrolobum*、*S. sanctae-rose* 和 *S. boliviens* 其实是同一个物种, 即 *S. boliviens*^[11], 这也进一步证明了马铃薯种的形成其实是野生种在进化过程长期相互渗透的过程。

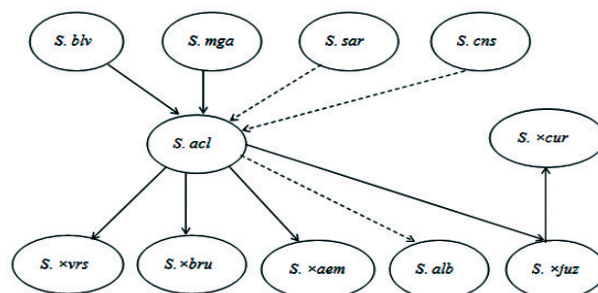
野生种 *S. acaule* 也与无茎系其他种的形成有着密切的联系。*S. ×aemulans* 可能是 *S. acaule* ssp. *acaule* 和二倍体野生种 *S. megistacrolobum* 的天然杂交后代^[18], 且因为 *S. megistacrolobum* 能产生 2n 配

子, 而导致了 *S. ×aemulans* 存在三倍体和四倍体2种不同的倍性; *S. albicans* 则有可能是 *S. acaule* ssp. *punae* 和一个与无茎系亲缘关系较远的二倍体杂交后经过天然加倍而形成的^[4]。

除了参与无茎系其他野生种的形成, *S. acaule* 还可能参与了其他野生种和原始栽培种的形成。*S. ×brucheri* 可能是 *S. acaule* ssp. *acaule* 和二倍体野生种 *S. infundibuliforme* 的天然杂交后代^[19]。原始栽培种 *S. ×juzepczukii* 和 *S. ×curtilobum* 可能也会有 *S. acaule* 的血缘^[20-22], 具体演化的过程为: *S. ×juzepczukii* 为 *S. acaule* 与 *S. stenomum* 的天然杂交后代, *S. ×curtilobum* 则为 *S. ×juzepczukii* 的 2n 配子与 *S. tuberosum* ssp. *andigenum* 的天然杂交后代 (图1)。

2.3 无茎系野生种在抗寒育种中的应用

马铃薯无茎系野生种中拥有丰富的耐低温霜冻材料, 是马铃薯抗寒育种的重要种质资源, *S. acaule* 则是无茎系中利用最为普遍的野生种, 是目前已知抗寒能力最强的野生种之一。英国早在20世纪40年代就试图利用 *S. acaule* 来培育抗寒马铃薯品种, 但收效甚微。从目前已有的报道来看, 利用 *S. acaule* 选育出来的并且具有抗寒能力品种只有 ‘Alaska Frostless’^[12], 该品种的选育过程中有一个加倍后的 *S. acaule* 无性系参与了其中, 其经过驯化后 LT₅₀ 可以达到 -4.6 °C。除了 ‘Alaska Frostless’, 其余的均为一些可用于抗寒育种的中间材料。Estrada^[23]用四倍体的 *S. acaule* 和二倍体的 *S. phureja* 以及四倍体的普通栽培种依次杂交后成功获得了杂种后代, 有27%的后代具有较强的抗



S. aca = *S. acaule*; *S. xcur* = *S. xcurtilobum*; *S. blv* = *S. boliviensis*; *S. mga* = *S. megistacrolobum*; *S. sar* = *S. sanctae-rose*; *S. cns* = *S. canasense*; *S. xvrs* = *S. xvirsii*; *S. xbru* = *S. xbrucherii*; *S. xaem* = *S. xaemulans*; *S. alb* = *S. albicans*; *S. xjuz* = *S. xjuzepezkii*.

图1 无茎系的起源与演化

Figure 1 Origin and evolution of *acaule* Juz

寒能力;稍晚一些, Estrada^[24]又直接从*S. acaule*和*S. phureja*的杂种后代中鉴定了一个四倍体acaphu, acaphu可直接和四倍体栽培种杂交产生四倍体的后代,且后代中某些植株能够忍耐-5℃低温2h不死; Bamberg等^[25]通过用加倍后*S. commersonii*作为桥梁种,成功获得了ACL-CMM-TBR 3者的种间杂种,该种间杂种具有一定的抗寒能力和驯化能力,可用于后续的抗寒育种。

2.4 马铃薯野生种在抗病育种中的应用

除了抗寒能力之外,马铃薯无茎系野生种中还拥有丰富的抗马铃薯病毒材料,是马铃薯抗病毒育种的重要种质资源,特别是野生种*S. acaule*。据不完全统计,野生种*S. acaule*中存在有抗瘤肿病,抗马铃薯X病毒(Potato virus X, PVX)、马铃薯卷叶病毒(Potato leafroll virus, PLRV)、马铃薯纺锤块茎类病毒(Potato spindle tuber viroid, PSTVd)的材料^[26,27]。

野生种*S. acaule*在马铃薯病毒抗性育种中的利用已经非常的广泛,已经获得了非常多育种中间材料和一些品种。有研究用7XY.1、Bolona等四倍体的普通栽培种和*S. acaule*杂交,授粉第2d再用*S. phureja*(IVP35)进行二次授粉,待第一次授粉后14~27d采用胚抢救(Embryo rescue),成功地获得了3个可育的四倍体杂种,这3个杂种均检测出了PSTVd抗性,而且在随后的研究中表明,这3个四倍体均具有优良结薯表型^[28,29]; Watanabe

等^[30]通过染色体加倍和多次回交的方式,获得了含有*S. acaule*血缘的四倍体杂种,这些杂种中有部分植株检测到了PLRV和PSTVd抗性;还有研究人员通过将*S. acaule*和普通栽培种进行体细胞融合,获得一批倍性不一的体细胞杂种,这些体细胞杂种中均存在有PVX极端抗性植株,且有些植株结薯性状非常优良,可作为育种中间材料^[31-33]。此外,波兰科学家利用染色加倍将*S. acaule*的一个基因型变成同源八倍体后与普通栽培种杂交后进行多次回交,成功的获得回交杂种MPI44.106/10,该杂种被用于抗PVX的育种亲本,并用其选育出了多个抗PVX的品种,典型的如‘Barbara’^[34];中国黑龙江省农业科学院马铃薯研究所同样通过加倍的方法将野生种*S. acaule*的PVX抗性导入到了普通栽培种当中,并通过3~4代轮回选择后成功获得了多份抗PVX的育种亲本^[35]。

3 *S. commersonii*及其在抗寒育种中利用

3.1 野生种*S. commersonii*概述

*S. commersonii*隶属马铃薯组孔目松系,为二倍体野生种,EBN(Endosperm balance number)=1,主要分布在阿根廷,乌拉圭,巴西等国家,生长于安第斯山脉海拔400m左右的区域。在Hawkes^[4]的分类体系中,*S. commersonii*分为2个亚种,分别是*S. commersonii* ssp. *commersonii*和*S. commersonii* ssp. *malmeanum*;但在Spooner等^[11]

的分类体系中, *S. commersonii* ssp. *malmeanum* 不再是 *S. commersonii* 的一个亚种, 而是作为一个独立的野生种, 命名为 *S. malmeanum*。

S. commersonii 种内具有丰富的抗性资源, 据不完全统计, *S. commersonii* 种内不仅存在有马铃薯疮痂病、PVX、科罗拉多甲虫等病虫害的抗性, 对某些不良环境也具有极强的耐性, 其中最为典型的的就是耐低温霜冻^[11]。研究表明 *S. commersonii* 具有极强的低温驯化能力, 驯化后其 LT_{50} 达 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以下, 低温驯化能力高于 $7\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上^[7], 是已知低温驯化能力最强的马铃薯野生种。

3.2 *S. commersonii* 在抗寒育种中的应用

目前在利用 *S. commersonii* 进行抗寒育种方面, 已经取得了一些初步的成果。Caidi 等^[36]利用二倍体的 *S. commersonii* 和四倍体的栽培种进行体细胞融合后得到了雄性不育杂种后代, 70% 是四倍体, 其中编号为 cmm1 的种间杂种的驯化能力达到了 $6\text{ }^{\circ}\text{C}$; Nyman 和 Waara^[37]利用二倍体栽培种和 *S. commersonii* 体细胞融合得到杂种, 经检测, 某些种间杂种驯化后能够忍受 $-9\text{ }^{\circ}\text{C}$ 左右的低温。Chen 等^[38]同样利用 *S. commersonii* 和二倍体栽培种体细胞融合后获得了一个四倍体的杂种后代, 该四倍体和栽培种 ‘Wis AG 231’ 回交后代中, 有 21% 的后代低温驯化能力得到了显著提升(即驯化能力大于或等于 $2.5\text{ }^{\circ}\text{C}$), 其中某些植株的结薯产量甚至超过了回交亲本。Bastia 等^[39]同样利用体细胞融合的方法获得了不同倍性的杂种, 在四倍体杂种中, 一些杂种驯化后 LT_{50} 低于 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$, 而在八倍体中, 有些杂种驯化后 LT_{50} 甚至可达 $-9\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。Seppänen 等^[40]也是通过原生质体融合的手段获得了 *S. commersonii* 和栽培种可育的体细胞杂种, 其中一个编号为 SH9A 的杂种经过低温驯化其 LT_{50} 为 $-5.2\text{ }^{\circ}\text{C}$, 且其自交后代中同样能检测抗低温植株存在, 值得一提的, SH9A 还具有对 PVX 的极端抗性。上述这些都是通过体细胞融合的方式得到杂种后代, 而 Carputo 等^[41,42]则是通过杂交的手段, 成功获得了 *S. commersonii* 和四倍体栽培种 ‘UP88-P5’ 的 F_1 代(三倍体), 这些后代经过驯化后能够忍耐 $-6.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的低温 2 h, 其中编号为 B10 的植株可以忍耐 $-7.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的低温, 在该三倍体与四倍

体栽培种 ‘Tollocan’ 的 BC1 和 BC2 中, 均有抗寒能力较强的植株存在(BC1 中有植株的驯化抗寒性为 $-5.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, BC2 中植株的驯化抗寒性也可达 $-4.8\text{ }^{\circ}\text{C}$)。

4 马铃薯抗寒育种展望

马铃薯野生种拥有丰富的抗寒种质资源, 但目前对抗性资源的利用尚未获得理想的效果, 至今还没有能够被推广种植的抗寒品种。目前马铃薯育种技术主要有传统杂种育种、倍性育种、体细胞融合、桥梁育种、分子标记辅助选择育种以及转基因技术等方法。传统杂交育种是目前最主要的育种手段之一, 但在抗寒育种上收效甚微, 一方面, 由于 EBN 不同的原因, 大部分马铃薯抗寒资源难以直接和栽培种进行杂交; 另一方面, 大部分野生种抗寒能力是一个由多基因控制的数量性状, 在多次回交的过程中容易导致抗性衰减。倍性育种、体细胞融合、桥梁育种虽然能够克服远缘杂交不亲和性, 创制新的抗寒种质资源, 但在后续的过程仍需要进行常规的杂交。在转基因技术上, 由于目前对于抗寒能力的遗传规律和分子机制的解析尚不够完全, 所取得的成果也比较少, 民众对转基因技术也还存在较大的争议。此外, 在分子标记开发上, 目前极少有能应用于抗寒育种的分子标记被报道。因此, 加强对马铃薯抗寒遗传规律和分子机制的研究, 开发更多能应用于抗寒育种的分子标记, 将极大的推动马铃薯抗寒育种的进程。

[参 考 文 献]

- [1] 魏亮. 中国主要马铃薯品种抗寒性鉴定及抗寒相关基因表达分析 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012.
- [2] Dearborn C H. Alaska Frostless, an inherently frost resistant potato variety [J]. American Journal of Potato Research, 1969, 46 (1): 1-4.
- [3] Levitt J. Response of plants to environmental stresses: Volume 1, Chilling, freezing and high temperature stresses [M]. New York: Academic Press, 1980.
- [4] Hawkes J G. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources [M]. London: Belhaven Press, 1990.

- [5] Li P H. Frost killing temperatures of 60 tuber-bearing *Solanum* species [J]. American Journal of Potato Research, 1977, 54(9): 452–456.
- [6] Palta J P, Li P H. Frost-hardiness in relation to leaf anatomy and natural distribution of several *Solanum* species [J]. Crop Science, 1979, 19(5): 665–671.
- [7] Chen H, Li P H. Characteristics of cold acclimation and deacclimation in tuber-bearing *Solanum* species [J]. Plant Physiology, 1980, 65(6): 1146–1148.
- [8] Vega S E, Bamberg J B. Screening the U. S. potato collection for frost hardiness [J]. American Journal of Potato Research, 1995, 72(1): 13–21.
- [9] Luthra S K, Gopal J, Manivel P, *et al.* Screening of wild and cultivated species of potato for frost tolerance in north-central plains of India [J]. Potato Journal, 2007, 34: 45–46.
- [10] 赵喜娟. 马铃薯苗期抗寒性直接鉴定方法的建立与抗寒资源筛选 [D]. 武汉: 华中农业大学, 2013.
- [11] 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.
- [12] Correll D S. The potato and its wild relatives [J]. Taxon, 1962(96): 288.
- [13] Hawkes J G. Biosystematics of the potato [M]//Harris P. The Potato Crop: The scientific basis for improvement. London: Chapman and Hall, 1978: 13–64.
- [14] Bukasov S M. The origin of potato species [J]. Physis (Buenos Aires), 1939, 18: 41–46.
- [15] Ugent D. Biogeography and origin of *Solanum acaule* Bitter [J]. Synthesis, 1981, 36(32): 527–529.
- [16] Nakagawa K, Hosaka K. Species relationships between a wild tetraploid potato species, *Solanum acaule* Bitter, and its related species as revealed by RFLPs of chloroplast and nuclear DNA [J]. American Journal of Potato Research, 2002, 79(2): 85–98.
- [17] Goncarik M N. Growth and development of *Solanum tuberosum* in the valley of the Enisei River north of the Arctic Circle [J]. Botanicheskii Zhurnal, 1960: 507–523.
- [18] Okada K A, Clausen A M. Natural hybridization between *Solanum acaule* Bitt. and *S. megistacrolobum* Bitt. in the province of Jujuy, Argentina [J]. Euphytica, 1982, 31(3): 817–835.
- [19] Okada K A, Clausen A M. Natural triploid hybrids between *Solanum acaule* Bitter and *S. infundibuliforme* Philippi in the province of Jujuy, Argentina [J]. Euphytica, 1985, 34(1): 219–231.
- [20] Hawkes J G. The origin of *Solanum Juzepczukii* Buk and *S. curtilobum* Juz. et Buk [R]. Existencias: 7a. Notas: Sobre tiro de: Zeitschrift für Pflanzenzucht, 1962, 47(1): 1–14.
- [21] Schmiediche P E, Hawkes J G, Ochoa C M. Breeding of the cultivated potato species *Solanum ×juzepczukii* Buk. and *Solanum ×curtilobum* Juz. Et Buk [J]. Euphytica, 1980, 29(3): 685–704.
- [22] 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.
- [23] Estrada R N. Frost resistant potato hybrids via *Solanum acaule* Bitt. diploid-tetraploid crosses [J]. American Journal of Potato Research, 1980, 57(12): 609–619.
- [24] Estrada R N. Acaphu: A tetraploid, fertile breeding line, selected from an *S. acaule* × *S. phureja* cross [J]. American Journal of Potato Research, 1984, 61(1): 1–7.
- [25] Bamberg J B, Hanneman Jr R E, Palta J P, *et al.* Using disomic 4x (2EBN) potato species' germplasm via bridge species *Solanum commersonii* [J]. Genome, 1994, 37(5): 866–870.
- [26] Hawkes J G, Hjerting J P. The potatoes of Bolivia: their breeding value and evolutionary relationships [J]. Brittonia, 1989, 42(2): 164.
- [27] Ross H. Potato breeding—problems and perspectives [J]. Fortschritte der Pflanzenzüchtung (Germany), 1986, 16: 107–129.
- [28] Iwanaga M, Freyre R, Watanabe K. Breaking the crossability barriers between disomic tetraploid *Solanum acaule*, and tetrasomic tetraploid *S. tuberosum* [J]. Euphytica, 1991, 52(3): 183–191.
- [29] Watanabe K N, Orrillo M, Vega S, *et al.* Potato germplasm enhancement with disomic tetraploid *Solanum acaule*. II. Assessment of breeding value of tetraploid F1 hybrids between tetrasomic tetraploid *S. tuberosum* and *S. acaule* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1994, 88(2): 135.
- [30] Watanabe K, Arbizu C, Schmiediche P E. Potato germplasm enhancement with disomic tetraploid *Solanum acaule*. I. Efficiency of introgression [J]. Genome, 1992, 35(1): 53–57.
- [31] Yamada T, Mrsoo S, Ishii T, *et al.* Characterization of somatic hybrids between tetraploid *Solanum tuberosum* L. and dihaploid

- S. acaule* [J]. Breeding Science, 1997, 47(3): 229–236.
- [32] Ross H. The use of wild *Solanum* species in German potato breeding of the past and today [J]. American Journal of Potato Research, 1966, 43(3): 63–80.
- [33] Rokka V M, Tauriainen A, Pietilä L, *et al.* Interspecific somatic hybrids between wild potato *Solanum acaule* Bitt. and anther-derived dihaploid potato (*Solanum tuberosum* L.) [J]. Plant Cell Reports, 1998, 18(1): 82–88.
- [34] 孙慧生. 马铃薯育种学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 49–50, 202.
- [35] 夏平. 国外种质资源在我国马铃薯生产中的应用 [J]. 中国马铃薯, 2000, 14(1): 41–43.
- [36] Caidi T, Ambrosio F D, Consoli D, *et al.* Production of somatic hybrids between frost-tolerant *Solanum commersonii* and *S. tuberosum*: characterization of hybrid plants [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1993, 87(1): 193–200.
- [37] Nyman M, Waara S. Characterization of somatic hybrid between *Solanum tuberosum* and its frost-tolerant relative *Solanum commersonii* [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1997, 95(7): 1127–1132.
- [38] Chen Y K H, Palta J P, Bamberg J B. Freezing tolerance and tuber production in selfed and backcross progenies derived from somatic hybrids between *Solanum tuberosum* L. and *S. commersonii* Dun [J]. Theoretical and Applied Genetics, 1999, 99(1–2): 100–107.
- [39] Bastia T, Carotenuto N, Basile B, *et al.* Induction of novel organelle DNA variation and transfer of resistance to frost and *Verticillium* wilt in *Solanum tuberosum* through somatic hybridization with 1 EBN *S. commersonii* [J]. Euphytica, 2000, 116(1): 1–10.
- [40] Seppänen M M, Cardi T, Hyökki M B, *et al.* Characterization and expression of cold-induced glutathione S-transferase in freezing tolerant *Solanum commersonii*, sensitive *S. tuberosum* and their interspecific somatic hybrids [J]. Plant Science, 2000, 153(2): 125–133.
- [41] Carpato D, Cardi T, Palta J P, *et al.* Tolerance to low temperatures and tuber soft rot in hybrids between *Solanum commersonii* and *Solanum tuberosum* obtained through manipulation of ploidy and endosperm balance number (EBN) [J]. Plant Breeding, 2000, 119 (2): 127–130.
- [42] Carpato D, Parisi M, Consiglio F, *et al.* Aneuploid hybrids from 5x–4x crosses in potato: Chromosome number, fertility, morphology and yield [J]. American Journal of Potato Research, 2003, 80: 93–101.

丁香吩®



亚达益农



马铃薯晚疫病首选治疗剂

保定市亚达益农农业科技有限公司（原保定市亚达化工有限公司）成立于1997年，是国家定点农药企业，多年来先后获得过河北省高新技术企业、国家科技成果推广示范企业、重合同守信誉企业、消费者信得过企业等荣誉称号。

我公司独家配方“丁香吩”牌丁子香酚经过多年的推广应用对预防和治疗马铃薯晚疫病效果显著，具有速效治疗、长效保护、低毒绿色、无交互抗性等特点，而且是“减药增效”和替代化学药剂的首选产品。

我公司多年来始终坚持“以质量求生存、以信誉求发展；为客户服务、让农民满意”的方针，坚持贯彻国家“农药减量增效、使用零增长”的发展目标，愿与大家携手共进，共同合作，共谋发展！联系电话：0312-8683157