

综 述 Reviews

马铃薯抗寒研究进展

舒启琼^{1,2}, 罗小波², 李飞^{2,*}, 罗充^{1,*}¹贵州师范大学生命科学学院, 贵阳550001²贵州省农业科学院生物技术研究所, 国家马铃薯改良中心贵州分中心, 贵州省马铃薯工程技术研究中心, 贵阳550006

*共同通信作者: 罗充(gzluochong@163.com)、李飞(gzlfei@sina.com)

摘要: 低温胁迫作为影响马铃薯生长发育的重要环境因素之一, 制约着马铃薯产业健康稳定发展。近年来, 关于马铃薯抗寒性研究取得了一定成果。本文重点阐述了不同抗寒性鉴定方法间差异及其在马铃薯抗寒品种筛选中的应用, 以期梳理出较便捷可靠的抗寒性评价方法和抗寒马铃薯品种。通过综述马铃薯冻害发生原因、抗寒性生理研究及冻害预防措施等方面将为马铃薯抗低温霜冻提供实际生产参考。此外, 本文综述了马铃薯抗寒分子机制和QTL定位研究进展, 以为马铃薯抗寒性状遗传改良提供丰富的基因资源和理论基础。

关键词: 马铃薯; 低温胁迫; 品种鉴定; 抗寒机制

Research progress on cold resistance of potato

SHU Qiqiong^{1,2}, LUO Xiaobo², LI Fei^{2,*}, LUO Chong^{1,*}¹School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550001, China²Institute of Biotechnology, Guizhou Academy of Agricultural Sciences, Guizhou Branch of National Potato Improvement Center, Guizhou Potato Engineering Technology Research Center, Guiyang 550006, China

*Co-corresponding authors: Luo C (gzluochong@163.com), Li F (gzlfei@sina.com)

Abstract: Low temperature stress is one of the important environmental factors affecting potato growth and development, restricting the healthy and stable development of potato industry. In recent years, some achievements have been made in the research of potato cold resistance. In this study, the differences between different methods of cold resistance identification and their application in the screening of cold-resistant varieties were emphatically expounded. The more convenient and reliable evaluation methods of cold resistance and varieties of cold-resistant potato will be selected. The cold resistance physiological research and prevention measures of potato frost damage were summarized, the practical production reference of potato frost resistance will be provided. In addition, the molecular mechanism and QTL mapping of potato cold resistance were reviewed, providing abundant genetic resources and theoretical basis for the genetic improvement of potato cold resistance traits.

Key words: potato; low temperature stress; variety identification; cold resistance mechanism

收稿 2021-01-07 修定 2021-05-09

资助 马铃薯耐冻种间育种材料的研究与应用(黔农育专字[2018]020号)、贵州省马铃薯遗传改良科技创新人才团队(黔科合平台人才[2020]5002)、国家自然科学基金(31960445)和贵州省科学技术基金(黔科合基础[2020]1Z015)。

马铃薯(*Solanum tuberosum*)属于茄科(*Solanaceae*)茄属(*Solanum*)植物,具有二倍体($2n=24$)、三倍体($2n=36$)、四倍体($2n=48$)、五倍体($2n=60$)和六倍体($2n=72$),只有二倍体和四倍体能够结薯块,原产于南美洲安第斯山,约在16世纪70年代传入中国。马铃薯作为世界第四大粮食作物,块茎富含蛋白质、维生素、矿物质和膳食纤维等,具有良好保健作用(黄强等2020)。马铃薯具有适应性广、易栽培、营养价值高等优点,对提高全球粮食安全和营养水平发挥着积极作用,在解决地区粮食短缺和消除世界贫困中也扮演着重要作用。

马铃薯为喜凉不耐寒作物,栽培马铃薯品种大部分不耐低温霜冻,冬春季低温霜冻严重影响马铃薯产量和品质。2008年,中国南方各地冰雪灾害致使马铃薯受灾面积约40.93万 hm^2 ,造成经济损失高达10亿元(寇爽等2015)。2016年,江西省鄱阳湖地区低温寒潮导致马铃薯幼苗冻死率为75%~95%,减产幅度40%,造成严重经济损失(张晓元等2016)。2018年,广西省玉林地区低温寒潮导致当地马铃薯无法正常生产达到商品薯标准(100 g以上),进而造成严重经济损失(朱小燕等2020)。马铃薯野生种存在较强抗寒能力,通过与栽培种杂交能够为重要性状遗传改良提供丰富资源(李飞2013)。随着分子生物学的不断发展,通过分子标记辅助育种技术解析马铃薯抗寒机制及遗传特性,定位抗寒相关基因,挖掘抗寒种质资源,将为马铃薯产业健康稳健发展提供重要支撑。

1 马铃薯冻害及原因分析

当马铃薯植株遭受低温冻害时会表现出茎干瘫软倒伏,叶片呈墨绿色水渍状,叶片丧失光合能力而停止生长,继而严重影响马铃薯产量(李飞和金黎平2007)。低温胁迫伴随着细胞膜结构和脂质组分改变,主要表现为植物细胞内不饱和脂肪酸含量变化和脂质过氧化作用。不饱和脂肪酸含量越少,细胞膜越易发生低温相变(Theocharis等2012)。低温胁迫诱导脂质过氧化作用使细胞膜流动性降低、细胞膜功能受损。冻害会造成植物细胞间或细胞内结冰,直接破坏细胞膜完整性,使细胞变形而丧失细胞功能。低温诱导植物产生光抑制现象,

造成植物气孔关闭,阻断二氧化碳来源引起光合速率下降,导致光合功能受到抑制。

马铃薯低温冻害原因可以分为环境因素和人为因素。环境因素中光照时长短、气候温度低(倒春寒)、降水量少和土壤墒情差等因素都会加剧冻害发生(张晓元等2016;朱小燕等2020;夏泽等2020)。人为因素主要表现为栽培措施不到位,如播种太早、不覆膜或覆膜不及时、农民缺乏科学栽培意识等都给马铃薯在苗期遭受低温冻害留下隐患。此外,马铃薯品种选择也会造成马铃薯抗冻害存在差异,栽种时应尽量选择抗寒能力较强的马铃薯品种。

2 马铃薯抗寒性鉴定方法

目前关于植物抗寒性表型鉴定的方法主要有3种:(1)田间自然霜冻法;(2)生理生化指标测定法;(3)电解质渗漏法(图1)。Vega和Bamberg (1995)最先使用田间自然霜冻法对马铃薯抗寒性划分成7个等级:0级代表没有损伤;1到6级分别代表顶部叶片轻微伤害、少数顶部叶片冻死、大多数顶部叶片冻死、所有顶部叶片和叶柄冻死、所有叶片冻死和所有叶片及茎秆冻死。田间自然霜冻法依赖于露地自然气候环境,能够直观准确反映植物在自然冰冻条件下的受冻害情况(林苗苗等2020)。生理生化指标测定法是通过低温胁迫下植物可溶性糖(soluble sugar, SS)、可溶性蛋白(soluble protein, SP)、脯氨酸(proline, Pro)、丙二醛(malondialdehyde, MDA)以及抗氧化酶超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)、过氧化物酶(peroxidase, POD)等生理生化指标测定来直观反应植物抗寒性,具有简单易操作特点;该方法已经广泛应用于石榴、猕猴桃、马铃薯和小麦等植物抗寒性鉴定(Soloklui等2018;万琳琛等2001;潘妃2016;李桐等2019)。电解质渗漏法通过测定植物电导率结合Logistic方程推算半致死温度(LT_{50})进行抗寒性鉴定,具有比生理生化指标测定法更准确的优点,是目前最可靠的鉴定方法(焦其庆等2019)。为了使实验结果更为准确,马铃薯抗寒性鉴定会在3种方法中选择任意2种或者3种方法同时使用,并结合聚类分析与隶属函数法

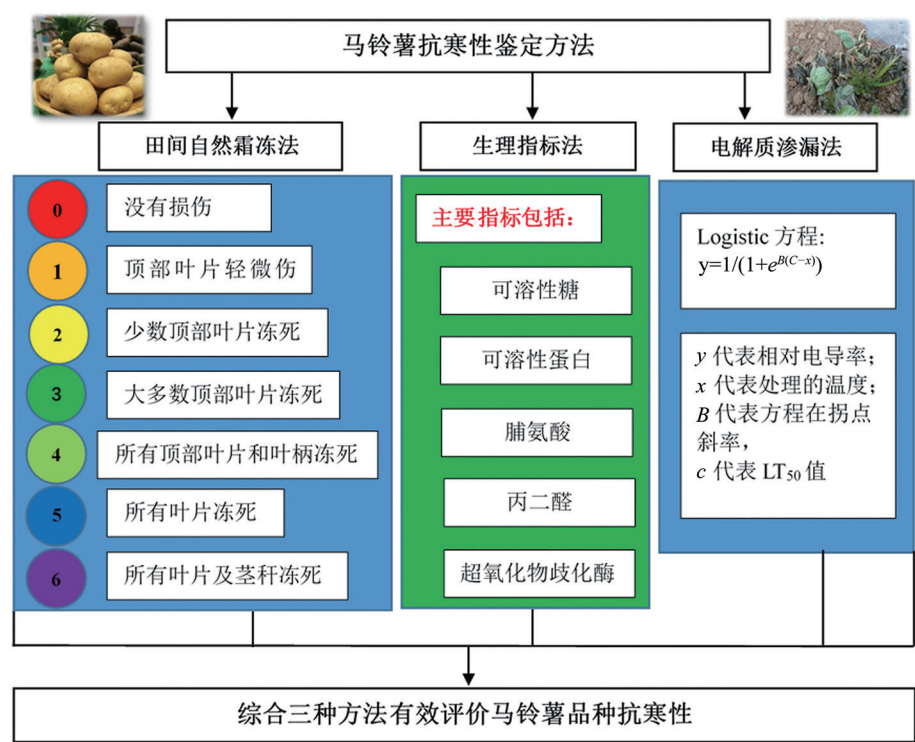


图1 马铃薯抗寒性评价方法流程
Fig. 1 Process of cold resistance evaluation method in potato

进行数据分析, 以此综合评价马铃薯抗寒性(杨慧菊等2017; 李华伟等2018; 丁旭等2019; 丁红映等2019)。鉴定植物抗寒性方法还有组织褐变法、生长状况测试法、冻害指数调查法和生物电阻抗图谱法等, 但这些方法都存在费时费力等缺点。基于基因组学、蛋白质组学等技术手段鉴定植物抗寒性将成为研究的新方向(徐呈祥2012)。

3 马铃薯品种抗寒性评价

不同马铃薯品种间抗寒性差异较大, 筛选出抗寒马铃薯品种对马铃薯抗低温霜冻栽培具有重要意义(表1)。李飞(2008)利用田间自然霜冻法对26份材料进行评价, 筛选出03079-444、03079-435、03079-343等13个耐冻型材料和‘中薯3号’、03079-322、03088-344 3个霜冻敏感型材料。赵喜娟(2013)对来源于*S. chomatophilum*、*S. acaule*、*S. paucissectum*等108份野生种试管苗材料进行-3.5℃处理24 h, 筛选出*S. acaule*等27份抗寒材料和*S. demissum*等69份低温敏感材料。采用生理指标测定法, 发现

受低温胁迫后的第5天, ‘桂农薯1号’幼苗叶片中SP、CAT、SOD和POD活性均显著高于‘费乌瑞它’, 表现出较强抗寒性(邓英毅等2017)。对广西不同冬种马铃薯品种进行抗寒性比较, 测定了‘丽薯6号’、‘费乌瑞它’和‘兴佳2号’在4℃低温胁迫下叶绿素、相对含水量、SP、MDA含量以及抗氧化酶活性, 抗寒性强弱结果为: ‘丽薯6号’>‘兴佳2号’>‘费乌瑞它’ (李丽淑等2017)。杨慧菊等(2017)分析了10个马铃薯品种苗期遭受低温胁迫的叶片相对电导率、MDA、SOD、POD和SP含量变化, 结合主成分分析法、隶属函数法和聚类分析法进行抗寒性综合评价; 抗寒性强弱顺序为: ‘丽薯6号’>‘中薯20号’>‘滇薯701’>‘冀张薯12号’>‘青薯9号’>‘合作88’>‘中薯18号’>‘滇同薯1号’>‘师大6号’>‘宣薯2号’。李华伟等(2016)采用电导率测定法结合Logistic方程鉴定了65份马铃薯材料, 筛选出‘郑薯6号’、‘桂农薯1号’及4份后代品系(0712801、0917-8056、D540和0719017)为较抗寒材料。潘妃(2016)通过电解质渗漏法对54份马铃薯材料进行抗寒性

表1 马铃薯品种抗寒性筛选
Table 1 Screening of cold resistance in potato cultivars

抗寒性鉴定方法	材料数量/个	抗寒材料	霜冻敏感材料	参考文献
自然霜冻法	26	03079-444、03079-435、03079-343	‘中薯3号’、03079-322、03088-344	李飞2008
自然霜冻法	108	<i>S. acaule</i> 、 <i>S. tuberosum</i> 、 <i>S. paucissectum</i>	<i>S. demissum</i> 、 <i>S. hjertingii</i> 、 <i>S. megistacrolobum</i>	赵喜娟2013
生理指标法	2	‘桂农薯1号’	‘费乌瑞它’	邓英毅等2017
生理指标法	3	‘丽薯6号’	‘兴佳2号’‘费乌瑞它’	李丽淑2017
生理指标法	10	‘丽薯6号’‘中薯20号’‘滇薯701’	‘师大6号’‘宣薯2号’	杨慧菊等2017
电解质渗漏法	65	‘郑薯6号’‘桂农薯1号’‘克新1号’	‘闽薯1号’‘紫云1号’‘中薯3号’	李华伟等2016
电解质渗漏法	54	AV9、GS393、8033(4)	8033(9)、21×11、41×5	潘妃2016
电解质法和自然霜冻法	40	<i>S. acaule</i> 、 <i>S. paucissectum</i> 、 <i>S. albicans</i>	<i>S. berthaultii</i> 、‘南中552’‘华恩1号’	涂卫等2015
电解质渗漏法和自然霜冻法	115	‘晋薯2号’‘克新2号’‘郑薯5号’	‘中薯12号’‘双川4号’‘蒙薯12号’	魏亮等2017
电解质渗漏法和自然霜冻法	103	GS393、CBADG-13X、acanle-4	Anti-10、‘陇薯5号’	丁红映等2019

鉴定, 筛选出AV9、GS393、8033(4)等5份抗寒材料以及8033(9)、21×11、41×5等25份不抗寒材料。涂卫等(2015)利用电解质渗漏法与苗期抗寒鉴定直接评价体系对40份马铃薯材料进行抗寒性鉴定, 筛选获得*S. acaule*、*S. paucissectum*、*S. albicans*等21份具有较强抗寒能力的马铃薯材料。魏亮等(2017)采用电导率渗漏法和自然霜冻法对116份马铃薯品种进行了抗寒性鉴定, 筛选出‘晋薯2号’、‘克新2号’、‘郑薯5号’和‘郑薯6号’4份抗寒性材料。采用电导率法和田间自然霜冻法结合隶属函数法和聚类分析法鉴定103份马铃薯材料, 获得AV9、BS214、GS393、‘狗头山药’、‘临薯3号’等16份抗寒材料和Anti-10、‘陇薯5号’、Sten-1等21份霜冻敏感材料(丁红映等2019)。综上, 开展马铃薯抗寒性等级评价, 避免选择单一评价方法, 需结合多种方法进行综合评价, 使得结果更准确可靠。

4 马铃薯抗寒性生理研究

通过外源喷施生长物质、杂交育种和化学诱变等手段对提高马铃薯幼苗耐寒性具有一定效果。López-Delgado等(2018)研究发现水杨酸(salicylic acid, SA)和H₂O₂能够介导马铃薯低温胁迫耐受力, 诱导CAT酶活性增强而提高马铃薯耐寒性。李华伟等(2018)通过对马铃薯幼苗外源喷施0.5 mmol·L⁻¹ SA进行低温胁迫处理, 测定渗透调节物质和抗氧化酶活性, 结果发现外源喷施SA能够通过调控马铃薯渗透调节能力和抗氧化能力来减轻细胞膜损伤, 抵御低温伤害。对马铃薯幼苗喷施浓度为10 mg·L⁻¹脱落酸(abscisic acid, ABA)、0.5 mmol·L⁻¹亚精胺(spermidine, Spd)和0.01 mg·L⁻¹油菜素内酯(brassinolide, BR) 3种生长物质能提高马铃薯的低温耐受性(王国莉等2018)。丁旭等(2019)通过对马铃薯幼苗外源喷施不同浓度和不同次数的亚硒酸钠(disodium selenite, DS), 发现经2次喷洒3 mg·L⁻¹ DS, 马铃薯幼苗抗寒性最强。黄萍等(2019)利用甲基磺酸乙酯(ethyl methane sulfonate, EMS)诱变处理马铃薯‘费乌瑞它’愈伤组织, 添加L-羟脯氨酸(L-hydroxyproline, L-Hyp)培养筛选, 获得具有抗寒能力EMS诱变马铃薯突变体。通过对马铃薯植株进行生理指标测定能够获得较为准确的抗寒性资

源, 但具有强抗寒能力马铃薯大部分为二倍体野生种, 不能直接运用于马铃薯生产实际。通过外源喷施生长物质或化学诱变对提高马铃薯幼苗抗冻性有一定积极作用, 同时也会导致马铃薯生长缓慢、植株矮小、环境破坏、资源浪费等系列问题, 制约马铃薯产业发展。

5 马铃薯抗寒性分子机制研究

随着分子生物学技术不断发展, 马铃薯抗寒性相关基因研究取得系列进展。低温胁迫对植物伤害主要有破坏细胞膜、影响光合作用和生理代谢。马铃薯低温冷驯化后硬脂酰酰基载体蛋白去饱和酶基因(*stearoyl-acyl carrier protein desaturase*, *SAD*)表达上调能够增强马铃薯冷胁迫耐受性(Amiri等2010)。李飞(2013)利用转录组测序技术从3个野生马铃薯种中分离出不饱和脂肪酸合成途径中的关键脱氢酶基因*SAD*, 并成功将*SAD*基因过表达在栽培种‘中薯8号’中, ‘中薯8号’抗寒性提高。将拟南芥冷响应元件结合因子(*Arabidopsis thaliana cold responsive-element binding factor 3*, *AtCBF3*)在马铃薯中过表达, 增强马铃薯抗氧化作用和低温耐受性(Dou等2015)。原生质体糖与细胞壁转化酶(*cell-wall invertase*, *CWI*)主要通过诱导ABA显著影响马铃薯抗寒性(Deryabin等2016)。研究表明二倍体野生种*S. commersonii*具有极强抗寒性, 通过转录组测序发现855个基因冷驯化后表达上调, 主要包括*CBF3*、E3泛素连接酶(*high expression of osmotically responsive gene 1*, *HOS1*)、*CBF*调控转录因子(*inducer of CBF expression 1*, *ICE1*)、SUMO E3连接酶(*small ubiquitin-like modifier E3 Ligase*, *SIZ1*)等抗寒基因(Aversano等2015)。转录组和代谢组分析发现马铃薯亚精胺脱羧酶基因(*arginine decarboxylase 1*, *ADC1*)在低温处理下高表达, 过表达*ADC1*导致腐胺含量增加显著提高马铃薯的抗冻能力(Kou等2018)。过表达*S. pinnatisectum*的*CBF1* (*SpCBF1*)基因提高了马铃薯冷诱导基因(*cold responsive genes*, *COR*)表达, SOD活性及SS含量增加, 提高马铃薯抗寒能力(Zhu等2018)。Li等(2018)将*S. tuberosum CBF1* (*StCBF1*)和*S. commersonii CBF1* (*ScCBF1*)基因过表达在拟南芥中, 与对照相比, 2

个基因过表达植株耐低温能力更强, 且*ScCBF1*比*StCBF1*效果更显著。谢洁等(2019)研究发现马铃薯材料GS393分离的*StmiRNA390*受低温胁迫诱导, 抑制其靶基因*SCLRRK1* (*leucine-rich repeat receptor-like protein kinase*, *LRR-RLK*)表达。Che等(2020)研究发现, 过表达马铃薯*StSOD1*基因(*S. tuberosum superoxide dismutase*, *StSOD1*), 能够调控马铃薯体内抗氧化酶活性并提高抗寒性。过表达淀粉酶抑制剂基因(*S. berthaultii amylase inhibitor*, *SbAI*)能够减少马铃薯淀粉合成以抵御短期低温胁迫(Slugin等2020)。尽管报道了系列马铃薯抗寒基因, 但是马铃薯抗寒分子机制仍未完全清楚, 需要进一步研究。

6 抗寒性状QTL定位研究

植物抗寒性是一个受多基因控制的复杂数量性状, 可通过绘制分子遗传图谱, 确定马铃薯抗寒相关QTL具体位置, 进而解析遗传机制。Vega等(2000)利用抗寒材料*S. commersonii*和霜冻敏感材料*S. cardiophyllum*的回交群体构建遗传连锁图谱, 图谱长479.4 cm, 包含77个RAPD标记和2个SSR标记; 在2个不同连锁群鉴定到非适应阶段抗寒相关QTLs 2个, 表型变异为44%; 鉴定到抗寒相关2个QTLs, 表型变异为24.9%。潘妃(2016)通过对54份材料构建抗寒差异性群体, 结合简化基因组测序技术筛选出与马铃薯抗寒性相关的1个SNP标记S-6-0620。邓高峰(2019)利用低温敏感型的*S. verucosum* (母本)与*S. commersonii* (父本)构建BC₁分离群体, 进行BSA和DNA-seq联合分析绘制平均 Δ (SNP-index)和G'值分布图; 发现峰值都位于2号染色体上, 预测抗寒位点可能位于2号染色体36.23~45.14 Mb。上述关于马铃薯抗寒性QTL定位研究存在遗传图距大、分子标记少和定位区间大等缺点; 马铃薯抗寒性QTL关键位点有待进一步分离鉴定。

7 马铃薯冻害预防措施

通过长期田间观察实践, 研究者们积累了大量马铃薯冻害预防措施以减少薯农损失(黄有惠等2004; 李飞和金黎平2007; 秦广生2011; 张晓元

2016)。薯农首先应该依据当地天气预报和气象资料选择适合播种时间,在地下土壤温度稳定在7~8℃较为合宜。播种后合理施肥和浇水,马铃薯对钾元素需求最多,可通过增施钾肥来促进植株体内蛋白质、糖类等营养物质合成而增强抗寒能力,0.2%~0.5%磷酸二氢钾或400~500倍植物防冻剂溶液能够有效预防霜冻。其次是加强田间管理,及时覆膜提高地温,有效排水使土壤具有良好通透性,促进根系生长发育。还可通过灌水、喷水、熏烟等措施防霜,熏烟设点为每公顷60~75个。若遭受低温冻害则要及时进行田间调查,及时清除完全坏死的地上部分植株,剪除枯死枝叶,通过施用多菌灵、广枯灵灌根预防黄萎病、立枯病;用中生菌素或农用链霉素喷雾预防青枯病等。

8 马铃薯抗寒性研究展望

低温胁迫严重影响冬春季马铃薯生产,提高马铃薯抗寒性,进而提高马铃薯产量及品质成为马铃薯产业亟需解决的关键问题。马铃薯抗寒性鉴定和抗寒性生理研究已经相对成熟,并取得了一定的成绩,抗寒性基因挖掘与功能验证方面的研究也取得一定成果,但马铃薯抗寒性状分子机制仍待进一步解析。随着马铃薯基因组测序的完成,马铃薯抗寒野生种资源丰富,为分离鉴定马铃薯抗寒关键基因提供重要基础,基因编辑技术的快速发展为创制抗寒四倍体栽培种提供新的研究方向。解析马铃薯低温胁迫响应的分子机制和创制抗寒性马铃薯材料对马铃薯生产实际具有重要意义。

参考文献(References)

- Amiri RM, Gholamreza SJ, Alexander M, et al (2010). Expression of acyl-lipid $\Delta 12$ -desaturase gene in prokaryotic and eukaryotic cells and its effect on cold stress tolerance of potato. *J Integr Plant Biol*, 52 (3): 289–297
- Aversano R, Contaldi F, Ercolano MR, et al (2015). The *Solanum commersonii* genome sequence provides insights into adaptation to stress conditions and genome evolution of wild potato relatives. *Plant Cell*, 27 (4): 954–968
- Che YZ, Zhang N, Zhu X, et al (2020). Enhanced tolerance of the transgenic potato plants overexpressing Cu/Zn superoxide dismutase to low temperature. *Sci Hortic*, 261: 108949
- Deng GF (2019). Preliminary Mapping the freezing tolerance gene and development of linkage markers to wild potato *S. commersonii* (dissertation). Wuhan: Huazhong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [邓高峰 (2019). 马铃薯野生种 *S. commersonii* 抗寒基因的初定位和标记开发(学位论文). 武汉: 华中农业大学]
- Deng YY, Zheng X, Xiong J, et al (2017). Identification of field cold resistance of new potato variety Guinongshu No.1 planted in winter. *J Southern Agric*, 48 (1): 66–71 (in Chinese with English abstract) [邓英毅, 郑虚, 熊军等 (2017). 马铃薯新品种桂农薯1号冬种田间耐寒性鉴定. 南方农业学报, 48 (1): 66–71]
- Deryabin AN, Burakhanova EA, Trunova TI (2016). Apoplastic sugars and cell-wall invertase are involved in formation of the tolerance of cold-resistant potato plants to hypothermia. *Dokl Biochem Biophys*, 465: 366–369
- Ding X, Ding HY, Wang M, et al (2019). Studies on physiology of cold tolerance improved by selenium in potato seedling. *China Veget*, (1): 41–46 (in Chinese with English abstract) [丁旭, 丁红映, 王明等(2019). 硒提高马铃薯幼苗抗寒性生理研究. 中国蔬菜, (1): 41–46]
- Ding HY, Xiong XY, Wang WX, et al (2019). Evaluation of freezing tolerance of 103 potato germplasm resources. *China Veget*, (12): 46–55 (in Chinese with English abstract) [丁红映, 熊兴耀, 王万兴等(2019). 103份马铃薯种质资源的耐寒性评价. 中国蔬菜, (12): 46–55]
- Dou H, Xu K, Meng Q, et al (2015). Potato plants ectopically expressing *Arabidopsis thaliana* CBF3 exhibit enhanced tolerance to high-temperature stress. *Plant Cell Environ*, 38 (1): 61–72
- Huang P, Li F, Yan Q (2019). Selection of cold-resistant variant on potato by EMS. *Southwest China J Agric Sci*, 32 (2): 241–245 (in Chinese with English abstract) [黄萍, 李飞, 颜谦(2019). EMS诱变马铃薯抗寒突变体筛选. 西南农业学报, 32 (2): 241–245]
- Huang Q, Shu T, Liu XL, et al (2018). Overview of the nutritional value of potato. *Mod Food*, (16): 66–67 (in Chinese with English abstract) [黄强, 舒婷, 刘小龙等(2018). 马铃薯的营养价值概述. 现代食品, (16): 66–67]
- Huang YH, Zhang JS, Ma HY (2004). Prevention and remedy of freezing injury of potato in early spring. *Chin Potato*, (3): 168 (in Chinese) [黄有惠, 张家森, 马海艳(2004). 早春马铃薯冻害的预防与补救. 中国马铃薯, (3): 168]
- Jiao QQ, Feng LJ, Yin YL, et al (2019). Research progress on evaluation of freezing injury and cold resistance of pomegranate. *Plant Physiol J*, 55 (4): 425–432 (in Chinese with English abstract) [焦其庆, 冯立娟, 尹燕雷等(2019). 石榴冻害及抗寒评价研究进展. 植物生理学报, 55 (4): 425–432]
- Kou S, Chen L, Tu W, et al (2018). The arginine decarboxy-

- lase gene *ADCI*, associated to the putrescine pathway, plays an important role in potato cold-acclimated freezing tolerance as revealed by transcriptome and metabolome analyses. *Plant J*, 96 (6): 1283–1298
- Kou S, Tu W, Zhao XJ, et al (2015). Analysis of freezing tolerance on hybrid progenies of potato cultivars. *Chin Potato*, (5): 257–262 (in Chinese with English abstract) [寇爽, 涂卫, 赵喜娟等(2015). 马铃薯普通栽培种杂交后代抗寒性分析. *中国马铃薯*, (5): 257–262]
- Li F (2008). Assessment and mechanism study for freezing tolerance in *Solanum acaule* seeding (dissertation). Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese with English abstract) [李飞(2008). 野生马铃薯植株苗期耐冻性鉴定及耐冻机理研究(学位论文). 北京: 中国农业科学院]
- Li F (2013). Isolation and function analysis of the gene related to frost tolerance in potato (dissertation). Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese with English abstract) [李飞(2013). 马铃薯耐冻相关基因克隆与功能分析(学位论文). 北京: 中国农业科学院]
- Li F, Jin LP (2007). Frost injury of potato and its controlling measures. *Guizhou Agric Sci*, (3): 121–127 (in Chinese with English abstract) [李飞, 金黎平(2007). 马铃薯霜冻害及防御措施. *贵州农业科学*, (3): 121–127]
- Li HW, Lin ZJ, Xu YQ, et al (2016). Predicting cold tolerance of potato plants by electric conductivity measurements on leaves under low-temperature stress. *Fujian J Agric Sci*, 31 (8): 810–815 (in Chinese with English abstract) [李华伟, 林志坚, 许泳清等(2016). 电导率法及Logistic方程鉴定马铃薯材料的耐寒性. *福建农业学报*, 31 (8): 810–815]
- Li HW, Lin ZJ, Xu YQ, et al (2018). Effects of exogenous salicylic acid on the physiological characteristics and growth of potato seedlings under low temperature stress. *Mol Plant Breed*, 16 (10): 3321–3326 (in Chinese with English abstract) [李华伟, 林志坚, 许泳清等(2018). 外源水杨酸对低温胁迫下马铃薯幼苗生理指标的影响. *分子植物育种*, 16 (10): 3321–3326]
- Li J, Wang Y, Yu B, et al (2018). Ectopic expression of *St-CBF1* and *ScCBF1* have different functions in response to freezing and drought stresses in *Arabidopsis*. *Plant Sci*, 270: 221–233
- Li LS, Yang X, Tang ZP, et al (2017). Cold resistance of potato varieties for winter-planting in Guangxi. *Fujian J Agric Sci*, 32 (6): 587–592 (in Chinese with English abstract) [李丽淑, 杨鑫, 唐洲萍等(2017). 广西冬种马铃薯不同品种耐寒性比较. *福建农业学报*, 32 (6): 587–592]
- Li T, Fu LS, Liu X, et al (2019). Study on low temperature treatment methods and the identification index of cold resistance screening of winter. *J Triticeae Crops*, 39 (7): 851–858 (in Chinese with English abstract) [李桐, 付连双, 刘鑫等(2019). 冬小麦抗寒性鉴定的低温处理方式和鉴定指标的研究. *麦类作物学报*, 39 (7): 851–858]
- Lin MM, Sun SH, Qi XJ, et al (2020). Advances in research on cold resistance in kiwifruit. *J Fruit Sci*, 37 (7): 1073–1079 (in Chinese with English abstract) [林苗苗, 孙世航, 齐秀娟等(2020). 猕猴桃抗寒性研究进展. *果树学报*, 37 (7): 1073–1079]
- López-Delgado HA, Martínez-Gutiérrez R, Mora-Herrera ME, et al (2018). Induction of freezing tolerance by the application of hydrogen peroxide and salicylic acid as tuber-dip or canopy spraying in *Solanum tuberosum* L. plants. *Potato Res*, 61: 195–206
- Pan F (2016). Research of SNP marker associated with potato cold tolerance (dissertation). Changsha: Hunan Agricultural University (in Chinese with English abstract) [潘妃(2016). 马铃薯抗寒性状相关的SNP分子标记研究(学位论文). 长沙: 湖南农业大学]
- Qin GS (2011). Freezing injury of potato and mitigation measures. *Xiandai Nongye Keji*, (8): 122–123 (in Chinese) [秦广生(2011). 马铃薯冻害及减灾措施. *现代农业科技*, (8): 122–123]
- Slugina MA, Filyushin MA, Meleshin AA, et al (2020). Differences in the amylase inhibitor gene *SbAI* expression in potato during long-term tuber cold storage and in response to short-term cold stress. *Russ J Genet*, 56 (3): 375–378
- Soloklui AAG, Gharaghani A, Oraguzie N, et al (2018). Heritability and combining ability for cold hardiness from partial dialleles in Iranian pomegranate cultivars. *Hortic Sci*, 53 (4): 427–431
- Theocharis A, Christophe C, Essaïd AB (2012). Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. *Planta*, 235 (6): 1091–1105
- Tu W, Zhao XJ, Kou S, et al (2015). Establishment and application of direct cold-resistance evaluation system for potato seedlings. *Chin Potato J*, 29 (1): 1–7 (in Chinese with English abstract) [涂卫, 赵喜娟, 寇爽等(2015). 马铃薯苗期抗寒能力直接评价体系的建立与应用. *中国马铃薯*, 29 (1): 1–7]
- Vega SE, Bamberg JB (1995). Screening the U.S. potato collection for frost hardiness. *Am Potato J*, (72): 13–21
- Vega SE, Palta JP, Bamberg JB (2000). Variability in the rate of cold acclimation and deacclimation among tuber-bearing *Solanum* (potato) species. *Am Soc Hortic Sci*, 125 (2): 205–211
- Wan LC, Xiao ZA, Wang YD, et al (2001). Study on the cold hardiness of the interspecific somatic hybrids between *Actinidia chinensis* Planch and *A. kolomikta* Maxim. *J Fruit Sci*, (3): 148–151 (in Chinese with English abstract)

- [万琳琛, 肖尊安, 王英典等(2001). 猕猴桃属种间体细胞杂种试管苗的抗寒性. 果树学报, (3): 148–151]
- Wang GL, Chen ZG, Zhang YM, et al (2018). Effects of three plant growth substances on cold resistance of potatoes. J Huizhou Univ, 38 (6): 21–28 (in Chinese with English abstract) [王国莉, 陈兆贵, 张银枚等(2018). 三种植物生长物质对马铃薯低温抗冷性的影响. 惠州学院学报, 38 (6): 21–28]
- Wei L, Xu JF, Bian CS, et al (2017). Identification and evaluation of the freezing tolerance of major potato varieties in China. Plant Physiol J, 53 (5): 815–823 (in Chinese with English abstract) [魏亮, 徐建飞, 卞春松等(2017). 中国主要马铃薯栽培品种抗寒性的鉴定与评价. 植物生理学报, 53 (5): 815–823]
- Xia Z, Wang YB, Pang SW, et al (2020). Investigation on freezing damage of winter sowing potato in Chuanba River valley of Chengxian County. Agric Technol, 40 (7): 44–45 (in Chinese with English abstract) [夏泽, 王永斌, 庞世伟等(2020). 成县川坝河谷区冬播马铃薯冻害调查. 农业与技术, 40 (7): 44–45]
- Xie J, Wang M, Ding YH, et al (2019). Expression and structural analysis of *SC MI390-5p* and its target genes in potato response to low temperature. Sci Agric Sin, 52 (13): 2295–2308 (in Chinese) [谢洁, 王明, 丁红映等(2019). 马铃薯低温响应的 *ScmiR390-5p* 及其靶基因表达与结构分析. 中国农业科学, 52 (13): 2295–2308]
- Xu CX (2012). Research progress on the mechanism of improving plant cold hardiness. Acta Ecol Sin, 32 (24): 7966–7980 (in Chinese) [徐呈祥(2012). 提高植物抗寒性的机理研究进展. 生态学报, 32 (24): 7966–7980]
- Yang HJ, Guo CH (2017). Comprehensive evaluation of cold resistance of potato varieties. Mol Plant Breed, 15 (2): 716–724 (in Chinese with English abstract) [杨慧菊, 郭华春(2017). 马铃薯不同品种抗寒性综合评价. 分子植物育种, 15 (2): 716–724]
- Zhang XY, Yang L, Hu S, et al (2016). Technology of winter cropping potato and remedial measures of it suffered freezing injury in Poyang Lake cotton area. Cotton Sci, 38 (6): 64–68 (in Chinese with English abstract) [张晓元, 杨磊, 胡树明等(2016). 鄱阳湖棉区冬作马铃薯技术与遭受冻害补救措施. 棉花科学, 38 (6): 64–68]
- Zhao XJ (2013). Establishing cold resistant direct identification method of potato seedlings and screening cold resistant resources (dissertation). Wuhan: Huazhong Agricultural University (in Chinese with English abstract) [赵喜娟(2013). 马铃薯苗期抗寒性直接鉴定方法的建立与抗寒资源筛选(学位论文). 武汉: 华中农业大学]
- Zhu W, Shi K, Tang R, et al (2018). Isolation and functional characterization of the *SpCBF1* gene from *Solanum pinatisectum*. Physiol Mol Biol Plants, 24 (4): 605–616
- Zhu XY, Huang CS, Deng YQ (2020). Influence of low temperature and frost on potato production in Yulin city in 2017. J Agric Catastrophol, 10 (2): 96–97 (in Chinese with English abstract) [朱小燕, 黄春莎, 邓雅倩(2020). 玉林市2017年低温霜冻对马铃薯生产的影响分析. 农业灾害研究, 10 (2): 96–97]