

蔡晓锋, 葛晨辉, 王小丽, 等. 中国菠菜育种技术研究现状及展望[J]. 江苏农业学报, 2019, 35(4): 996-1005.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2019.04.035

中国菠菜育种技术研究现状及展望

蔡晓锋, 葛晨辉, 王小丽, 徐晨曦, 王全华

(上海师范大学生命科学学院植物种质资源工程技术研究中心/植物种质资源开发协同创新中心, 上海 200234)

摘要: 菠菜生长周期短, 适应性强, 营养丰富, 是中国最常见的绿叶菜类蔬菜之一。中国是世界上最大的菠菜生产国和消费国, 近几十年来, 菠菜生产发展较快, 栽培面积逐渐加大。随着生活水平的提高, 人们对菠菜品种提出了更高要求, 菠菜优良品种的选育也引起了高度重视。中国菠菜杂交育种研究起步较晚, 但仍然取得了一定成效, 本文综述了菠菜的植物学性状、种质资源收集及评价、育种方法及育种目标等方面的研究进展, 并针对菠菜育种中存在的主要问题提出了建议, 以期对菠菜育种提供参考。

关键词: 菠菜; 育种; 雌性系; 种质资源; 杂交

中图分类号: S636.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2019)04-0996-10

Advances and perspectives in research of spinach breeding technology in China

CAI Xiao-feng, GE Chen-hui, WANG Xiao-li, XU Chen-xi, WANG Quan-hua

(Shanghai Engineering Research Center of Plant Germplasm Resources, College of Life Sciences, Shanghai Normal University/Collaborative Innovation Center for Plant Germplasm Resources Development, Shanghai 200234, China)

Abstract: Spinach (*Spinacia oleracea* L.) is one of the most common green leafy vegetables in China, with short growth cycle, strong adaptability and rich nutrition. China is the largest spinach producer and consumer country in the world. In recent decades, spinach production has developed rapidly and the cultivation area has gradually increased. With the improvement of living standards, higher and more requirements have been proposed for spinach breeding, and the selection of improved varieties of spinach has attracted great attention. In addition, the research on spinach hybridization breeding initiated later in China, but it still achieved certain breakthroughs. This paper reviewed the research progresses on the spinach breeding in recent years, including botanical traits, collection and evaluation of germplasm resources, breeding methods and breeding objectives, as well as the main problems in spinach breeding were suggested. Therefore, hope to provide references for the studies on spinach breeding.

Key words: spinach; breeding; gynoecious inbred line; germplasm resources; hybridization

收稿日期: 2018-10-09

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(31501754); 上海市绿叶蔬菜产业技术体系项目[沪农科产字(2017)第2号]; 上海植物种质资源工程技术研究中心项目(17DZ2252700); 上海市科研创新行动计划项目(16391901000)

作者简介: 蔡晓锋(1986-), 男, 河南鹤壁人, 博士, 讲师, 主要从事蔬菜遗传育种及分子生物学研究。(E-mail) cxf0012@163.com

通讯作者: 王全华, (E-mail) wqh6352083@126.com

菠菜(*Spinacia oleracea* L.) 属于苋科藜亚科菠菜属植物, 是世界上一種重要的经济蔬菜作物, 主要以绿叶为产品器官的一、二年生草本植物。菠菜耐寒性强, 适应性广, 在中国南、北方均有栽培。并且蔬菜生长迅速、周期短, 复种指数高, 投资小, 产量高, 管理技术简单, 是一种可周年供应、经济实惠的绿叶菜类蔬菜, 深受广大生产者和消费者的喜爱^[1]。

菠菜具有很高的营养价值,富含 β -胡萝卜素、叶酸、叶黄素、维生素B、维生素K、维生素E和维生素C,也含有丰富的钙、磷、钠、铁和钾等矿物质元素。新鲜叶片中还含有丰富的抗氧化剂,是吸收氧自由基能力最高的蔬菜之一^[2-4]。菠菜是营养比较全面的蔬菜种类之一,具有降脂、降糖、抗氧化、抗癌等作用,被列入健康饮食菜单^[5-6]。2016年全球60多个国家和地区菠菜总产量 2.669×10^7 t。中国是世界上第一大菠菜生产和消费国,栽培面积约为 7.3×10^5 hm²,总产量约为 2.448×10^7 t,占世界总产量的91%左右,其经济价值约 3.01×10^{10} 元(<http://faostat3.fao.org>),但生产上中国菠菜种子主要依赖进口,2014年菠菜种子进口量约为 2.229×10^3 t,其经济价值约为 1.05×10^8 元。

近几年来,随着人们生活水平的提高,对菠菜产品的消费量越来越大,同时为了降低对国外菠菜种子的依赖性,中国加快了菠菜育种技术改进和菠菜雌性系育种技术完善的步伐。本文从菠菜生物学特性、种质资源的收集和评价、育种技术、育种目标进行综述,以期对菠菜育种工作者提供参考。

1 菠菜的生物学特性

1.1 菠菜的植物学特性

菠菜根为直根系,主根发达,侧根少,根群集中于30 cm的耕层内。主根上部粗壮,表皮呈白色、浅红色或紫红色,内部木栓化或半木栓化,幼嫩时味甜可食用^[7]。菠菜的茎在营养生长期短缩,生殖生长期花茎抽生,高达100~250 cm,其花茎直立中空,可分生多级侧枝,幼嫩时可食用。菠菜叶片具有异质性,不同品种或同一品种不同生长时期叶形不同。在营养生长期叶片簇生于短缩茎上,多为圆叶、椭圆叶或圆尖叶,少数为戟形叶,全缘或有少数锯齿状裂片;叶片深绿色或绿色,少数红色,是主要的食用部位。生殖生长期叶片多为小尖叶,戟形或三角状卵形,着生于花茎上。

菠菜属于异花授粉植物,花多为单性花,少数为两性花。一般为雌雄异株,少数为雌雄同株。雌、雄花均簇生于叶腋中,为不完全花。雄花呈穗状或圆锥花序,无花瓣,花萼和雄蕊均为4个,花药纵列,黄绿色,花粉量大,质轻,极易飞散,为风媒花,繁种时生殖隔离建议以5 km为宜。雌花无花柄或有长短不等花柄,花数6~20朵,无花瓣,花萼2~4裂,裂片

包被子房,有雌蕊1个,柱头4~8个,触须状,白色,授粉后枯黄^[6-7]。两性花分为雌花多于雄花和雄花多于雌花2种类型,同时具有雌花和雄花的特征,可自花授粉结实。

菠菜的种子由坚硬的革质花被包裹形成果实,为胞果,内含1粒种子^[7-8]。菠菜的种子(果实)分圆粒或有刺2种类型,有刺种子具有1~4个尖刺,种子千粒质量8~10 g。种皮革质,透气透水性差,直播发芽慢,不整齐,播种时最好浸种催芽,提高发芽率和发芽势。种子寿命短,使用年限1~3年。

1.2 菠菜的性型表现

菠菜植株的性型主要有5种:绝对雄株、营养雄株、雌雄异花同株、雌雄同花株和雌株^[6-7]。(1)绝对雄株:仅着生雄花,植株生长势弱,矮小,基生叶片小,茎生叶更小或退化或呈鳞片状。雄花着生于花茎先端或叶腋,为复穗状花序,抽苔最早,花期短,常在雌花开花前谢花,并且授粉受精所结种子种性退化,在采种时应及早拔除。有刺种子菠菜的纯雄株较多。(2)营养雄株:植株生长势较强,较高大,基部叶片较肥大,为高产株型。花茎茎生叶发达,雄花簇生于茎生叶叶腋或顶端,抽苔较迟,花期较长,是理想的供粉株型,其花期与雌株相近,在采种时适当选留营养雄株。无刺种子菠菜的营养雄株较多。(3)雌雄异花同株:同一株上具有雌花和雄花,能结籽,基生叶和茎生叶均较发达,植株较高大,抽苔期与雌株相近,为高产株型。不同植株间其雌雄花的比率不一,有雄花较多,或雌花较多,或早期生雌花、后期生少数雄花,或在整个生育期着生同等数量的雌花和雄花。(4)雌雄同花株:同一花内具有雌蕊和雄蕊。这类植株多同时生有单性的雌花和雄花,能结籽,株型、抽苔期与雌株相近。(5)雌株:植株生长旺盛,高大,只生雌花,基生叶和茎生叶发达,抽苔比绝对雄株迟7~14 d,雌花簇生于茎生叶的叶腋和顶端,是高产株型和生产种子的理想株型。

菠菜植株的性型不仅受基因型控制,同时也受环境条件的影响。同一品种中,如果氮肥施用量多,雌株所占比例就大;干旱条件下营养器官不发达,干旱促进雄花发生;与春播相比,冬播菠菜植株群体中雌株的比例较高一些。

1.3 菠菜抽苔开花条件

菠菜是典型的长日照蔬菜,在长日照条件下,低温并不是菠菜花芽分化的必要条件,即使不经

受低温,也可分化花芽并抽薹开花。例如在日照时间为14~15 h、日平均温度为24.6~24.9℃条件下,播种后17~19 d即可分化花芽。但在短日照条件下,低温有促进花芽分化的作用。在日照时间缩短至12 h以下时,种子经过低温(2±1)℃处理后,花芽分化期显著提早^[9]。花芽分化后,花器的发育、抽薹和开花均随温度的升高和日照时间的加长而加快。

2 菠菜种质资源收集、评价及利用

2.1 菠菜种质资源收集及分类

种质资源是植物育种与遗传学研究的基础。菠菜种质资源遗传变异相对较窄,菠菜属只包含1个栽培种(*Spinacia oleracea* L.)和2个野生种(*S. turkestanica* Ilj. 和 *S. tetrandra* Stev.),并且野生种资源数目相对较少。中国菠菜栽培历史悠久,在长期的栽培和人工驯化过程中形成了较为丰富的种质资源,目前中国国家基因库收集并保存了来自27个省市自治区和3个其他国家的菠菜种质资源333份^[10]。美国农业部(USDA)收集和保存了35个国家和地区的菠菜种质资源353份,其中包含8份*S. turkestanica*和5份*S. tetrandra*野生资源(<https://www.ars-grin.gov/>);荷兰遗传资源中心(CGN)保存了40个国家和地区的菠菜种质资源485份,其中包含75份*S. turkestanica*和2份*S. tetrandra*野生资源(<https://www.wur.nl/en/>)。Ebadi-Segheloo等收集评价了伊朗120份菠菜种质资源^[11]。Kaminishi等收集评价了日本182份菠菜种质资源^[12]。Avsar收集评价了95份土耳其菠菜种质资源^[4]。上海师范大学近几年收集保存了国内外菠菜种质资源626份,其中360份来源于美国农业部。

菠菜的分类主要是根据种子和叶片形态及分子标记进行。根据种子是否带刺将菠菜分为有刺类型(尖粒)和无刺类型(圆粒)。而根据叶片边缘缺刻的不同将菠菜分为戟形叶类型、中间型(尖叶类型)和圆叶类型。

用于菠菜分类的分子标记主要有AFLP、RAPD、SSR和SNP标记。张南利用形态学标记和RAPD标记分别将14份国内和10份国外引进的菠菜种质分成3和5个类群,将具有不同植株形态和不同地域来源及耐寒性不同的菠菜种质区分开^[13]。吴娅妮等利用20对AFLP标记将110份菠菜种质

资源分为2个类群,即欧美、西亚、东亚及中国北方种质类群,日本种质和中国南方种质类群^[14]。梅焱等利用形态学标记和18对AFLP标记将45份菠菜种质资源分为3类,即欧美种质类群、日本种质类群和中国本土种质类群^[15]。Gol等利用SSR标记将48份菠菜种质资源分为2类,即欧美种质类群和西亚及东亚种质类群^[16]。Shi等利用SNP标记将343份来源于世界各地的菠菜种质资源分为2类,即亚洲种质类群和欧美种质类群^[17]。Xu等利用SNP标记将120份菠菜种质资源分为2类,即东亚、中国种质类群和西亚、欧美及非洲种质类群^[18]。

此外还有通过植物学性状进行分类的。例如王蕾等对收集于国内的27份菠菜品种进行了植物学性状调查,通过多元统计的方法对其进行评价与分类,并根据试验结果选育了2个综合性状优良的组合^[19]。吴娅妮等对33份来源不同的菠菜种质资源进行植物学性状调查及评价,通过聚类分析将其分为2个类群,并筛选出形态学优势明显的2个类群,方便后期优良材料的选育^[20]。姚远等对40份来源不同的菠菜种质资源进行形态性状调查及评价,通过聚类分析将其分为4个类群^[21]。

2.2 中国菠菜种质资源评价及应用

中国在上世纪80年代就有关于菠菜种质资源评价及利用的报道。沈明珠等对收集于中国南北方的30份菠菜地方栽培种进行了硝酸盐和亚硝酸盐含量检测及系统评价^[22]。李锡香等对收集于神农架地区的42份菠菜品种进行了维生素C、草酸和粗蛋白质含量等品质分析和评价^[23]。王西娜等对30份中国北方普遍种植的菠菜品种进行了生长量及硝态氮含量分析^[24]。何海华通过盆栽试验研究低、高氮水平对40份菠菜品种硝酸盐累积的影响,并各筛选出1份适用于低和高氮水平的低硝态氮积累菠菜品种^[25]。齐敏等对来源于国内外的42份菠菜品种进行了V_C、可溶性糖、粗纤维、草酸、单宁和硝酸盐含量等品质指标的检测和分析,并筛选出1份V_C含量高、草酸含量低的国内品种和3份综合性状优良的国外品种^[26]。Wang等对98份国内外菠菜种质资源的12个主要农艺性状和4个品质性状(V_C、草酸、类胡萝卜素和硝酸盐含量)进行调查和检测,并对农艺性状与品质性状的相关性进行分析,为后期利用农艺性状间接评价品质指标提供了参考依据^[27]。

张南对 24 份国内外菠菜种质进行低温种子萌发和苗期耐寒性鉴定,筛选出极耐寒品种 2 份,耐寒品种 3 份,较耐寒品种 3 份^[13]。李智海等对 14 份国内外菠菜品种进行了耐海水菠菜种质鉴定,筛选出了 2 份较耐海水菠菜品种^[28]。沈丹婷通过对 14 份国内外不同地区的菠菜品种进行种子萌芽期和苗期高温胁迫试验,将菠菜分为耐热、中耐热和不耐热 3 种类型,并筛选出种子萌芽期和苗期耐高温的菠菜品种^[29]。

通过对菠菜种质资源形态指标、分子标记、品质性状和抗性指标进行系统研究与评价,为从种质材料中筛选有利用价值的材料提供了科学依据,从而减少了盲目性,提高了菠菜育种效率,并为今后品质育种、分子育种、抗性育种及优质栽培材料的选择提供了依据。

3 菠菜育种方法

3.1 引种与筛选

引种包含广义引种和狭义引种。广义引种是指把外地或国外的新品系或新品种,以及研究用的遗传材料引入当地。狭义引种是指生产性引种,即引入能供当地生产上推广栽培的优良品种。菠菜起源于古波斯地区,于公元 7 世纪传入中国,在中国适应性好,但中国菠菜种质资源相对匮乏,杂交育种工作起步较晚,与发达国家相比有很大差距。菠菜引种是解决中国菠菜品种短缺、丰富中国菠菜种质资源、加速菠菜育种进程的一项简便易行、见效快的重要途径和手段。

引种的菠菜品种是优良的地方品种或杂交种,引入后既可作为资源保存利用,又可直接应用于生产,也可作为杂交育种资源材料。目前中国生产上推广种植的品种大多数是从国外引进的,包括抗霜霉病品种、红色品种、耐热品种及耐抽薹品种。例如美国全能菠菜^[30]、胜先锋和日本大叶菠菜^[31-32]、丹麦的超能和哈利姆菠菜、日本的墨宝^[33]等。这些引进的品种经过多年多点的试验和示范,栽培面积不断扩大,目前在中国种子及生产市场上占一定比重。

3.2 选择育种

选择育种是利用现有品种在繁殖过程中产生的遗传变异,通过选择、淘汰的手段育成新品种。这种育种方法既可以改良现有品种,又能选育新种质或新品种。中国上世纪育成的菠菜品种及地方品种多

是通过此法获得,用这种方法能较快地获得新品种,并且选育出的品种对当地气候具有较强的适应性。例如内蒙古自治区农业科学院蔬菜研究所 1986 年从赤峰经棚地区的圆叶菠菜中采用系谱选择法选育出高产、优质、高效的菠菜新品种内菠一号^[34]。巴彦淖尔市农牧业科学院从五原县菠菜地方品种中采用系统选育法经 7 世代选育而成的巴菠 1 号,具有生长势强、纤维少、品质好、风味佳、营养生长期长、耐抽薹等特点^[35]。西宁市种子站从引进的韩国无穷花菠菜品种分离后代中经单株筛选提纯、系统选育出青海菠菜 1 号,该品种具有耐抽薹、耐寒、品质优等特点^[36]。青岛市地方品种洪兰菠菜的优化提纯,使该地方品种得到了较好的保护和开发^[37]。陕西省咸阳瓜果研究所以咸阳市郊区农家菠菜种群无刺变种为材料选育而成的品种西农猪耳朵,生长势强,生长速度快,品质好,耐寒性及抗病性好^[38]。牡丹江师范学院用当地品种经多代自交分离选育而成的强雌系品种本地 1 号,株型直立,叶片厚,叶色浓绿,极耐寒,在东北地区可越冬,春季返青早,生长迅速,产量形成快,抗病性好^[39]。

3.3 杂交育种

杂交育种是一种常规蔬菜育种技术,根据育种目标通过人工杂交的手段,将亲本优良性状组合到杂种后代中,再对其后代进行多代人工定向选择鉴定,以获得稳定遗传的具有栽培应用价值的新品系或新品种。尽管杂交育种可以将 2 个或多个亲本的优良性状组合到后代个体中,但需要耗费大量的时间和人力。杂交育种选育出的新品系或新品种已经成为中国许多杂种优势育种中使用比较广泛的亲本来源。例如山西省文水县蔬菜果树研究所利用自然杂交后代,经过系统选择育成 79-2317 和 79-3329 菠菜品种。品种 79-2317 生长势旺盛,耐热,抗病,雄雌同株率高,耐抽薹,收获食用期长;品种 79-3329 叶肉厚,纤维少,品质好,耐寒性好,耐热性强,耐抽薹,产量高^[40]。

3.4 杂种优势育种

杂种优势是指两个遗传组成不同(即基因型不同)的亲本杂交产生的 F_1 代个体在生活力、生长势、适应性和丰产性等方面都超过双亲的现象。而利用杂种优势选育用于生产的杂交组合的过程叫杂种优势育种。因此培育具备优良组合能力的亲本品种或自交系、选定组合,以及有效的杂种生产方法等是杂

种优势育种最重要的内容。菠菜是一种由风传播花粉的异花授粉植物,具有较强的杂种优势。在菠菜杂种优势育种中,最常用的2种育种方法是利用雌株系育种和利用雌性系育种。美国、荷兰、日本等国家的育种公司生产的菠菜杂交组合均是利用杂种优势育种方法培育而成,中国菠菜杂种优势育种工作起步较晚,与发达国家仍有很大差距。

3.4.1 利用雌株系育种 利用雌株系育种是指以纯度在95%以上的纯雌株系为母本,以优良雌雄异株系为父本,选育 F_1 杂交组合的方法。从优良品种群体中通过多代自交选择优良强雌性自交系作为雌株系,同时选育优良的雌雄异株系或强雌两性株系作为保持系。中国自上世纪80年代开展菠菜优势杂交育种工作以来,已经选育出许多具有自主知识产权的菠菜新品种。

北京市农业科学院蔬菜研究中心自1983年开始选育菠菜雌株系,经过几年努力,选育出叶肉厚、质嫩、纤维少、风味好、耐寒的菠菜新品种菠杂9号^[41];1987年利用强雌株系8309-10-2-2为母本、自交系79051-1-12为父本选育出早熟、抗病毒病的菠菜一代杂种菠杂10号,于1992年通过北京市品种审定^[42];1993年利用雌株率为50%~60%的雌株系93-148与优良自交系93-150配制成的一代杂种菠杂18号,于1999年通过北京市品种审定,该品种生长旺盛,风味好,较耐寒,抗霜霉病、病毒病,产量高^[43]。此外还选育出适于大棚栽培的早熟菠菜一代杂种菠杂15号^[44],加工和鲜食兼用的杂种一代菠杂冠能^[45],越冬早熟一代杂种京菠1号、京菠3号、京菠5号和京菠58号等^[46]。

华中农业大学园艺系自1986年开始进行菠菜一代杂种的选育工作,并于1991年利用从南方品种中选育出的强雌株系8605为母本和从国外圆叶品种中选育出的优良自交系87102为父本培育出菠菜一代杂种华菠1号,该品种具有早熟、耐热、丰产、质优等特点^[47];1995年以从内蒙古圆叶菠菜中选育出的强雌系9436为母本和从湖北省潜江市地方品种中选育出的自交系潜2系为父本选育出菠菜一代杂种华菠2号,该品种品质好,抗逆性强,综合性状优良,产量高^[48];1998年以从北方干旱地区地方品种中选育出的强雌系9408为母本和从湖北省潜江市地方品种中选出的高代自交系潜1系为父本选育出菠菜新品种华菠3号,该品种生长势强,产量高,

品质佳,耐热,较耐寒,抗霜霉病和病毒病^[49]。

上海农学院等多家单位选育出的品质较好、耐热、抗寒菠菜新品种联合1号和联合11号,于1992年通过鉴定^[50]。2002年莱阳农学院以从日本引入的材料中筛选出的雌株系84142为母本,以从日本菠菜急先锋中分离的911为父本配制一代杂种秋绿菠菜,该品种生长快,叶大而圆,品质好,晚抽薹^[51]。福建省福州市蔬菜科学研究所林碧英等以从当地品种中筛选出的优良雌株系48-1为母本,以从国外引进的圆叶品种自交分离的自交系54为父本选育出早熟一代杂种绿秋菠菜,该品种植株生长势强,整齐度高,尖叶类型,叶淡绿色,有浅缺刻^[52];2010年以从当地品种中筛选出的优良强雌株自交系53-5-5为母本,以从丹麦引进的圆叶品种经5代单株自交分离选择的优异自交系CY-3为父本配制的菠菜一代杂种绿华菠菜,植株生长势强,株型直立,叶绿色有缺刻,较耐寒,冬性较强^[53];以及以CY-3-5(圆)为母本,JF-2-6为父本选育的绿秀菠菜等^[45]。2016年山东省农业科学院等几家单位联合以从天秀超级菠菜通过多代自交创造的优良雌性株系TC01为母本,以青岛菠菜为父本选育出一代杂种鲁菠杂1号,该品种根系发达,株型半紧凑,高大直立,叶梗特粗,深绿色,长势较强,抗病,耐寒,耐热,晚抽薹,适应性极广^[54]。河南省安阳市蔬菜科学研究所从荷兰引进的圆叶菠菜品种中的强雌株系91-3-6为母本,以安阳当地圆叶菠菜品种中的优良自交系93-5为父本,培育出耐高温、品质优、生长快、产量高的一代杂种安菠大叶^[55]。此外还有中国科学院东北地理与农业生态研究所选育的东新1号、东新2号菠菜品种均是通过利用雌株系选育的耐抽薹大叶菠菜新品种^[56-57],以及上海种都种业科技有限公司选育的菠菜一代杂种英特^[58]等。

3.4.2 利用雌性系育种 利用雌性系育种是指通过只生雌花不生雄花且能稳定遗传的品系(雌性系)为母本,以优良雌雄异株系为父本,选育 F_1 杂交组合的方法。其中雌性系的选育方法有:从国内、外引进雌性系直接利用或转育;也可以雌性系为母本的 F_1 代杂种自交分离选育雌性系;也可利用雌雄株与完全花株或雌全株杂交,从后代中分离出纯雌株,再经回交、诱雄、自交得到。此外菠菜雌性系的繁殖需在隔离区用赤霉素处理促使部分雌株产生雄花,赤霉素诱雄的有效质量浓度是25~50 mg/L^[59-60]。

由于利用雌性系育种不需要另外选育保持系,可以有效地简化制种程序,提高杂交种子的质量和纯度,已成为中国菠菜育种的主要技术和手段。目前利用雌性系育种培育而成的菠菜杂种一代新品种数量还比较少,选育出的品种均是近几年通过审定或鉴定的品种。

2014 年中国农业科学院蔬菜花卉研究所从全能菠菜经 5 代自交纯化而成的雌性系 179 为母本,以从荷兰 3 号经 6 代自交纯化选育的自交系 220 为父本配制选育出菠菜新一代杂种蔬菠 1 号,该品种植株直立,生长势强,叶片宽大、尖圆形,叶色深绿,耐抽薹,商品性状优良^[61];以从日本东京绿经多代自交选择纯化而成的雌性系 221 为母本,以从荷兰胜先锋经多代自交选择纯化而成的自交系 213 为父本选育出菠菜一代杂种蔬菠 2 号,该品种植株直立,生长势强,叶片大、深绿色、尖圆形,叶面平展,植株生长速度较快,耐抽薹,商品性状优良^[62]。

2015 年上海师范大学以从美国引进的皇家盛世菠菜经过连续自交筛选出的抗病、耐热的稳定雌性系 SSM08-1-38 为母本,以从皇家盛世菠菜经过多代连续异交和回交选育出的耐热、抗病的雌雄异株高代自交系 SSF08-4-9 为父本配制选育出菠菜新一代杂种沪菠 1 号,该品种植株直立,株形紧凑,长势较强,叶片尖圆,叶色深绿,抗霜霉病,耐热,耐抽薹,商品性状优良^[63];2017 年以从美国引进的神箭菠菜品种中经连续自交筛选出的抗病耐热的稳定雌性系 SJ10-1-7 为母本,以从荷兰引进的全胜菠菜品种中经过多代连续姊妹杂交选育出的耐热、抗病的雌雄异株高代自交系 HL10-4-2-5 为父本配制选育出菠菜新一代杂种沪菠 5 号,该品种植株直立,株形紧凑,长势旺盛,圆尖叶,叶色墨绿,耐抽薹,抗霜霉病,耐热,商品性状优良^[64]。

3.5 多倍体育种

多倍体育种是指利用人工诱变或自然变异等,通过细胞染色体组加倍获得多倍体育种材料,用以选育符合人们需要的优良品种。最常用最有效的多倍体育种方法是用秋水仙素诱导处理萌发的种子或幼苗。李晓丽等结合不同温度和秋水仙素质量浓度处理菠菜的干种子、露白种子和生长点,通过筛选发现在 15℃ 下用 4 mg/mL 秋水仙素溶液处理露白种子 12 h 可获得菠菜四倍体,与对照超能菠菜相比四倍体菠菜表现为:发芽种子下胚轴增粗,幼苗子叶肥

厚,叶片下表皮气孔变大,气孔密度减小,叶绿素含量增加,植株紧凑,叶柄短,叶色深,叶片肥厚、变形,叶片的长宽比指数变小,植株的鲜质量和干质量增加^[65]。

3.6 分子标记育种

分子标记辅助选择育种可以在幼苗期对材料进行筛选,极大地提高选择的准确度和育种效率,减少育种过程中的盲目性,缩短选育时间和减少资金。分子标记辅助选择是随着现代分子生物学技术迅速发展而产生的新技术,是利用与目标性状基因紧密连锁的遗传标记,对目标性状进行跟踪选择的一项育种技术。目前中国针对菠菜分子标记的研究主要集中在菠菜性型鉴定及霜霉病抗性上,已有可用于进行苗期鉴定性别及霜霉病抗性的分子标记。

中国农业科学院蔬菜花卉研究所利用构建的遗传连锁图谱结合关联分析技术,将菠菜霜霉病抗性位点 *RPF1* 定位到菠菜 3 号染色体的 1.72 Mb 区域内,进一步通过 SLAF-Seq 开发的分子标记将 *RPF1* 定位到 0.89 Mb 区域内,该区域包含 14 个 *R* 基因,并鉴定出 3 个抗菠菜 1~7、9、11、13 和 15 号霜霉病生理小种的候选基因 (*Spo12729*、*Spo12784* 和 *Spo12903*),并且根据这 3 个基因在感病和抗病菠菜材料之间的差异位点开发了 3 个分子标记,为后期进行菠菜霜霉病分子标记抗性鉴定提供保障^[66]。

杨金华等利用 ISSR 扩增体系在雌、雄 DNA 混池中筛选出一个能扩增出约 1 200 bp 雌性连锁标记 *I62*,并将其转化为稳定性和特异性更好的 SCAR 标记,该标记在雌株中可以扩增出 1 176 bp 的特异条带,而雄株中没有其条带^[67]。刘丹丹等采用 SRAP-BSA 法筛选到 3 个与性别基因 *X/Y* 紧密连锁 SRAP 标记, *SRAP4.3*、*SRAP5.7* 和 *SRAP9.5*,并将 *SRAP5.7* 和 *SRAP9.5* 转化为 SCAR 标记 (*S5.7*、*S9.5*),将 *SRAP4.3* 转化为 *dCAPs* 标记 (*D4.3*)。其中 SCAR 标记 *S5.7*、*S9.5* 与 *Y* 基因共分离, *dCAPs* 标记 *D4.3* 与 *X/Y* 基因紧密连锁,遗传距离为 0.3 cM。分子标记 *S5.7* 和 *S9.5* 在菠菜雄株里可以分别扩出 126 bp 和 119 bp 的特异其条带,在雌株里没有条带。*dCAPs* 标记 *D4.3* 在雌、雄株中都可以扩出 179 bp 的条带,用 *AluI* 内切酶酶切,雌株只有 1 条带,而雄株有两条带,分子标记鉴定结果与表型鉴定结果一致,这 3 个分子标记可以用于分子标记辅助选择育种^[68]。

4 菠菜育种目标

4.1 高产优质

产量和品质是菠菜品种选育的重要指标。菠菜的产量构成因素主要有株型、单株叶数、叶片大小、单株质量等;菠菜的品质包括外观品质,例如叶色、叶面光泽度等,以及内在品质,例如草酸、硝酸盐及维生素 C 含量等。菠菜育种过程中应选择外观品质好、内在品质优的品系或品种,例如低草酸、低硝酸盐及高维生素 C 含量。此外还应该选育风味佳、口感好、涩味低的品种。

4.2 适合于机械化采收

菠菜等绿叶菜类蔬菜栽培和收获是一项季节性强、劳动强度大、劳动密集型作业。中国菠菜生产过程仍以传统的人工劳作为主,机械化作业的几乎没有,但随着劳动力成本日益增加,发展机械化将成为未来的研究热点,而适于机械化操作也将是菠菜育种的目标之一。当前中国各地已陆续开展菠菜全程机械化技术研究,例如江苏省“设施蔬菜生产主要环节机械化技术集成应用”初步形成了一套菠菜生产全程机械化技术体系。湖北省武汉市制定了“菠菜生产全程机械化技术规程”。山东农业大学胡敏设计了菠菜整株机械收获试验台,为整株有序收获机的研制提供了理论依据和数据参考^[69]。目前上海地区已有关于选育适于机械化采收的菠菜品种研究,根据绿叶菜机械化采收的特性,初步选育了 1 个适用于机械化采收的菠菜新品种,目前正在进行品种登记过程中。

4.3 抗病

菠菜在中国可以实现周年栽培^[1],但在长期、固定栽培生产环境中,菠菜病害也随之发展,危害加重,尤其是春秋 2 季霜霉病的大规模暴发,常给种植者造成重大的损失。由于中国菠菜种子主要依靠进口,如果种子检疫检验和消毒工作不严,会使一些病害随引种而进入国内。而生产上为预防病害发生大量使用农药,不仅提高了生产成本,而且带来环境污染及残留问题,同时也加剧了菠菜病菌的突变,导致药效日益降低。此外随着中国逐步推进化肥农药施用减量化,依靠遗传改良提高菠菜的抗病性,选育抗病品种是解决此问题的关键。中国菠菜抗病育种主要针对菠菜霜霉病和病毒病进行。其中菠菜霜霉病菌已有 16 个生理小种^[70],前期选育的菠菜品种对

新出现的生理小种缺乏抗性,因此必须根据生理小种变化不断选育新抗霜霉病品种。菠菜病毒病在中国报道相对较少,但近几年也有逐步增加趋势,生产上抗病毒病的菠菜品种较少,因此必须加快对菠菜病毒病抗性品种的选育。此外还应该选育具有多种抗性的菠菜品种。

4.4 耐热

菠菜属于耐寒性蔬菜,可以忍受-10℃低温,最适宜生长温度为15~25℃,不耐高温,温度超过35℃会导致菠菜生长发育速度变缓,产量低,品质差。夏季高温是限制菠菜生产的主要环境因子,培育耐热性强的菠菜品种是解决热胁迫最根本最有效的途径,因此选育耐热菠菜品种也是目前菠菜育种的重要内容。

4.5 耐抽薹

菠菜是典型的长日照蔬菜,在长日照(日照时间 ≥ 13 h)条件下,即使不经受低温,也可分化花芽并抽薹开花。在春茬、夏茬和早秋菠菜栽培过程中,如果栽培的品种不耐抽薹,经常会出现早期抽薹现象,对生产造成巨大的损失。因此培育耐抽薹的菠菜品种也是目前菠菜育种的重要目标。

4.6 设施栽培专用品种

设施栽培是实现菠菜周年栽培的有效途径,但菠菜在设施栽培过程中由于栽培密度大极易发生霜霉病,并且早春栽培时低温寡照和夏秋栽培时高温强光也严重影响菠菜的生长和发育,因此这也是菠菜育种需要解决的重要问题。

此外,土壤盐渍化是影响蔬菜生产的一个重要因素。随着温室、设施大棚的发展和蔬菜的连作生产,导致设施内土壤盐渍化严重,影响蔬菜产量和品质。因此要减轻这种危害,研究和培育耐盐碱品种是一种见效快、耗资少的有效手段。

4.7 加工菠菜品种

菠菜是中国消费者喜爱的蔬菜品种之一,也是重要的出口蔬菜品种,主要以速冻菠菜和脱水菠菜形式出口美国、日本、韩国和香港等国家和地区;同时速冻菠菜和脱水菠菜也是军需、旅游方便食品中的重要蔬菜之一,因此需要选育适于加工脱水和速冻的菠菜品种。速冻菠菜和脱水菠菜品种选育要求叶片颜色深、宽大、肥厚,不易折、不散株,干物质含量较高,粗纤维含量低,成熟期一致,脱水速冻后叶片不裂。此外菠菜加工品还有菠菜纸、菠菜面片等,

品种要求叶片颜色深,叶绿素含量高,加工后成型好,色泽一致,不起卷,光滑,不易碎。

4.8 特色品种

中国菠菜各地传统品种地方特色明显,具有很多有特色的农艺性状,但由于长期缺乏提纯更新,种性退化严重,抗病性差,产量低,品质一般,种植效益不高。面对品质需求、熟期搭配等多样化的市场需求新特点,地方品种的提纯复壮及用于杂交育种的高产优质特色新品种的选育也是菠菜育种的一个目标。

此外中国已经引进几个红色菠菜品种,但其叶片为浅绿色戟形叶,外观品质不佳,产量较低,抗病性和耐抽薹性差。为丰富中国菠菜品种类型的多样性,通过遗传改良选育适合中国消费需求的红色菠菜品种也是菠菜育种的主要内容。

5 菠菜育种中存在的问题

5.1 种质资源评价深度不够

国内菠菜种质资源的收集和评价指标多集中于主要农艺性状以及 V_c 、可溶性糖、粗纤维、草酸、单宁、类胡萝卜素和硝酸盐含量等常见品质指标上,对其他品质指标评价较少。例如菠菜是叶酸积累比较高的蔬菜,国内对其种质资源的调查尚少;只有少数对盐水和高温等逆境胁迫评价和分析的报道,对其他非生物逆境胁迫以及霜霉病抗性、病毒病抗性等研究的报道寥寥无几。经过近几十年的引种及选育,中国已经积累了较为丰富的菠菜种质资源,但存在许多菠菜种质命名混淆、种质重复等问题,并且有关菠菜核心资源的研究尚少。

5.2 种质资源缺乏系统性评价

国内菠菜种质资源的评价材料比较少,尽管中国已经收集引进了国内外许多菠菜种质资源,但缺乏对其系统性的评价。丰富的种质资源是筛选、创制和选育优质、抗病性强的菠菜新种质的基础,而对大范围的菠菜种质资源进行系统性的植物学性状、品质性状和抗病性鉴定则为有针对性筛选优良材料的基础。

5.3 中国菠菜育种技术尚需改善

目前中国菠菜育种工作相比于国外还有很大差距,育种技术以传统育种方法为主,雌性系育种、生物育种技术应用很少。菠菜杂交制种仍多以雌株系为主,制种工作量大,费工费力,并且种子纯度较低。

另外中国菠菜分子育种工作尚未起步,尽管已筛选到一些与菠菜性别和抗霜霉病基因有关的分子标记,但尚未运用到遗传育种中。

5.4 中国自主选育的菠菜品种数量较少

经过几十年的品种选育,中国菠菜育种已经取得一定的成绩,但目前中国自主选育的拥有知识产权的菠菜新品种数量相对较少。据统计,1987~2018年全国各地通过审定(鉴定)的菠菜品种只有36个,其中北京市审定品种11个,上海市审定品种5个,黑龙江省审定品种4个,福建、山东和湖北省各审定品种3个,山西省和内蒙古自治区各审定品种2个,河南和陕西省各审定1个品种。中国菠菜选育单位以国家和省市级等科研单位为主,农业种子公司和相关民营企业仍以鉴定或推广国外品种为主,对国内菠菜品种的选育和推广兴趣不大。

5.5 中国菠菜新品种需加大推广力度

育种单位选育的菠菜新品种推广力度有限,没有更好地发挥中国菠菜新育成品种的地域优势,与种子企业、农技推广部门结合不紧密,新品种、新成果推广速度慢,转化效率低。此外国内菠菜种子价格明显低于国外种子,种子销售和推广企业更愿意去推广进口菠菜种子,以谋取更多的利润。

5.6 设施专用菠菜品种选育研究薄弱

随着中国菠菜消费需求的增加,菠菜塑料大棚等设施保护地栽培面积持续增加,但生产上很少有专门针对设施栽培的菠菜品种。目前设施栽培品种主要为市场推广品种,在设施栽培中抗病性差,抗逆性弱,产量低,需要尽快培育适合设施栽培的专用品种。

5.7 优良品质菠菜品种少

菠菜属于速生性蔬菜作物之一,生长速度快,生产周期短,菠菜育种中选育目标也多针对于产量。随着中国消费需求的转变和人民生活水平的提高,对蔬菜产品数量的需求,已逐渐被产品品质所取代。但生产上很少有具有优良品质的品种。

6 展望

中国菠菜育种工作起步较晚,种质资源也相对匮乏,菠菜的遗传育种研究相对落后,大多数品种是利用有性杂交育种和杂种优势育种完成,在分子标记辅助育种上相对落后。分子标记辅助选择育种技术已在其他蔬菜育种中广泛应用。随着菠菜基因组

的测序完成,利用全基因组关联分析,结合传统遗传定位将筛选获得更多与耐热、性别调控、抗霜霉病等性状有关的分子标记,这些分子标记在菠菜辅助育种上具有极大潜力和应用价值。利用分子生物学的手段选育高产、优质、抗逆性强的菠菜新品种将是主要研究方向。另外应加强菠菜种质资源的收集和鉴定,丰富菠菜育种材料,充分挖掘菠菜现有种质资源,结合新的育种手段,例如分子标记辅助育种和遗传修饰育种等改良现有菠菜优良自交系,培育菠菜新品种,为菠菜遗传育种提供技术基础和理论保障。同时加强各育种方法的结合,相互辅助,以加快育种进程。

参考文献:

- [1] 蔡晓峰,葛晨辉,王小丽,等. 上海地区菠菜周年栽培技术[J]. 长江蔬菜, 2018(9): 23-25.
- [2] 黄碧阳,林碧英,李彩霞,等.LED红蓝光配比对菠菜生长及品质的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(7): 131-135.
- [3] SABAGHNI A, ASADI-GHARNEH H, JANMOHAMMADI M. Genetic diversity of spinach (*Spinacia oleracea* L.) landraces collected in Iran using some morphological traits [J]. Acta Agriculturae Slovenica, 2014, 103(1): 101-111.
- [4] AVSAR B. Genetic diversity of Turkish spinach cultivars (*Spinacia oleracea* L.) [D]. Master Dissertation, Turkey: Graduate School of Engineering and Sciences, 2011.
- [5] CORRELL J C, BLUHM B H, FENG C, et al. Spinach: better management of downy mildew and white rust through genomics [J]. European Journal of Plant Pathology, 2011, 129(2): 193-205.
- [6] 冯国军,刘大军. 菠菜的营养价值与功能评价[J]. 北方园艺, 2018(10): 175-180.
- [7] 程智慧. 蔬菜栽培学各论[M]. 北京: 科学出版社, 2014: 220-221.
- [8] 董玉琛,刘旭,李锡香. 中国作物及其野生近缘植物-蔬菜作物卷(下)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2008: 970-974.
- [9] 程智慧,陆幅一. 菠菜栽培技术[M]. 北京: 金盾出版社, 2012.
- [10] LI X X. Collection and evaluation of spinach germplasm resources in China [C]. Guangzhou, China: International Spinach Conference, 2013.
- [11] EBADI-SEGHELOO A, MOHEBODINI M, JANMOHAMMADI M, et al. The use of some morphological traits for the assessment of genetic diversity in spinach (*Spinacia oleracea* L.) landraces [J]. Plant Breeding and Seed Science, 2014, 69(1): 69-80.
- [12] KAMINISHI A, KITA N. Seasonal change of nitrate and oxalate concentration in relation to the growth rate of spinach cultivars [J]. Hortscience, 2006, 41(7): 1589-1595.
- [13] 张南. 菠菜种质资源遗传多样性及耐寒性鉴定[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2007.
- [14] 吴娅妮,康俊根,王文科,等. 菠菜种质遗传多样性和亲缘关系的 AFLP 分析[J]. 园艺学报, 2013, 40(5): 913-923.
- [15] 梅 斌,崔彦玲,郭 军,等. 菠菜育种材料的遗传多样性分析[J]. 湖北农业科学, 2014, 53(11): 2561-2566.
- [16] GOL S, GOKTAY M, ALLMER J, et al. Newly developed SSR markers reveal genetic diversity and geographical clustering in spinach (*Spinacia oleracea*) [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2017, 292(4): 847-855.
- [17] SHI A, QIN J, MOU B, et al. Genetic diversity and population structure analysis of spinach by single-nucleotide polymorphisms identified through genotyping-by-sequencing [J]. PLoS ONE, 2017, 12(11): e0188745.
- [18] XU C X, JIAO C, SUN H H, et al. Draft genome of spinach and transcriptome diversity of 120 *Spinacia* accessions [J]. Nature Communications, 2017, 8: 15275.
- [19] 王 蕾,林家宝,刘 庆. 多元分析应用于菠菜品种分类和杂种优势预测[J]. 上海农学院学报, 1989, 7(1): 53-60.
- [20] 吴娅妮,梅 斌,崔彦玲,等. 菠菜种质资源形态特征分析[J]. 河南农业科学, 2015, 44(6): 119-124.
- [21] 姚 远,崔彦玲,陈海丽,等. 菠菜种质资源形态性状的多样性分析[J]. 上海农业学报, 2016, 32(1): 76-79.
- [22] 沈明珠,李俊国,东惠茹,等. 中国菠菜硝酸盐累积和含量水平的研究[J]. 园艺学报, 1986, 13(4): 257-262.
- [23] 李锡香,晏儒来,向长萍,等. 神农架及三峡地区菠菜种质资源品质评价[J]. 作物品种资源, 1994(2): 29-31.
- [24] 王西娜,王朝辉,陈宝明,等. 不同品种菠菜叶柄和叶片的硝态氮含量及其与植株生长的关系[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(5): 675-681.
- [25] 何海华. 低硝酸盐菠菜及其 NR 基因克隆的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2008.
- [26] 齐 敏,陈海丽,唐晓伟,等. 不同来源菠菜品种营养品质分析与评价[J]. 中国蔬菜, 2009(22): 20-27.
- [27] WANG X L, CAI X F, XU C X, et al. Diversity of nitrate, oxalate, vitamin C and carotenoid contents in different spinach accessions and their correlation with various morphological traits [J]. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2018, 93(4): 409-415.
- [28] 李智海,孙 锦,李 娟,等. 耐海水菠菜种质鉴定与形态指标选择[J]. 中国蔬菜, 2009(8): 11-17.
- [29] 沈丹婷. 菠菜耐热性的初步研究[D]. 上海: 上海交通大学, 2012.
- [30] 吴龙井,林旺根. 创汇农业新品种——全能菠菜[J]. 福建农业, 1997(2): 9.
- [31] 林 峰. 菠菜品种比较试验[J]. 长江蔬菜, 2009(19): 39-41.
- [32] 王瑞英,高峻岭,李祥云. 青岛市有机栽培菠菜的品种筛选[J]. 北方园艺, 2008(3): 16-18.
- [33] 任启军,李子昂,姜 涛,等. 优质耐寒菠菜新品种墨宝[J]. 长江蔬菜, 2013(17): 16.
- [34] 陈源润,方乃武,曹继龙,等. 菠菜新品种内菠一号选育及利用[J]. 内蒙古农业科技, 1995(1): 35.

- [35] 张旭,王刚,陶格斯,等. 菠菜新品种巴波1号的选育[J]. 内蒙古农业科技, 2013(6): 99,132.
- [36] 王慧,冯黄波,张煜,等. “青海菠菜1号”品种[Z]. 国家科技成果, 2009.
- [37] 魏艳杰. 洪兰菠菜品种优化及栽培技术[J]. 蔬菜, 2009(10): 15-16.
- [38] 赵芳云,张道. 菠菜新品种-西农猪耳朵[J]. 西北园艺, 2004(11): 42.
- [39] 刘丹,陈鑫,李然红,等. 两个品种菠菜在牡丹江地区种植的比较[J]. 园艺与种苗, 2018(2): 39-40.
- [40] 李海棠. 菠菜新品种 79-2317、79-3329 介绍[J]. 长江蔬菜, 1988(6): 15.
- [41] 孙盛湘. 菠菜一代杂种新品种——波杂9号波杂10号[J]. 蔬菜, 1989(4): 18.
- [42] 孙盛湘,丁明. 菠菜一代杂种——波杂10号的选育[J]. 中国蔬菜, 1994(1): 3-5.
- [43] 崔彦珍,孙盛湘. 圆籽大叶菠菜新品种‘波杂18号’[J]. 园艺学报, 2001,28(6): 578.
- [44] 孙盛湘. 大棚菠菜品种——波杂15号[J]. 北京农业, 1998(9): 29-30.
- [45] 孙盛湘. 加工、鲜食兼用菠菜新品种“波杂冠能”[J]. 蔬菜, 1999(6): 17.
- [46] 国家蔬菜品种鉴定委员会. 中国蔬菜优良品种(2004-2015)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2017.
- [47] 晏儒来,徐跃进,李锡香,等. 菠菜新品种——华菠一号的选育[J]. 长江蔬菜, 1994(2): 44.
- [48] 徐跃进,向长萍,晏儒来,等. 圆叶菠菜一代杂种华菠2号[J]. 中国蔬菜, 2001(3): 51.
- [49] 徐跃进,向长萍,晏儒来,等. 菠菜新品种华菠3号的选育推广[J]. 湖北农业科学, 1999(6): 47-48.
- [50] 林家宝,王岳定,何平,等. 产量高品质好的菠菜新品种[J]. 上海蔬菜, 1991(2): 19-20.
- [51] 李敏,刘仁,盖毓琚. 菠菜新品种秋绿的选育[J]. 中国蔬菜, 2002(6): 35-36.
- [52] 林碧英,高山,林峰. 菠菜新品种绿秋的选育[J]. 中国蔬菜, 2007(4): 33-34,63.
- [53] 林碧英,高山,林峰,等. 菠菜新品种绿华的选育[J]. 中国蔬菜, 2010(16): 99-100.
- [54] 孟庆华,宫慧慧,赵逢涛,等. 高产、优质、抗逆出口专用型菠菜鲁菠杂1号[J]. 长江蔬菜, 2016(5): 15-16.
- [55] 高振茂,杜丽红. 圆叶菠菜新品种安菠大叶[J]. 北京农业, 2004(3): 8-9.
- [56] 班文杰,赵恒田,沈云霞,等. 东新2号晚抽薹菠菜制种技术及栽培技术关键[J]. 种子世界, 2008(1): 50.
- [57] 赵恒田,王新华,班文杰,等. 晚抽薹大叶菠菜新品种‘东新1号’[J]. 园艺学报, 2004,31(5): 706.
- [58] 张秀荣,张延安,化娟莉. 菠菜新品种——英特[J]. 蔬菜, 2015(5): 74-75.
- [59] 任吉君,王艳,刘洪家,等. 菠菜的性别表现与化学控制[J]. 生物学杂志, 1994(3): 28-29.
- [60] 秦瑞云,王少净,刘新鑫,等. 赤霉素(GA3)对菠菜性别分化的影响及分子机制[J]. 江苏农业科学, 2017,45(5): 133-135.
- [61] 张合龙,钱伟,刘伟,等. 菠菜新品种蔬菠1号的选育[J]. 中国蔬菜, 2015(9): 72-73.
- [62] 钱伟,张合龙,刘伟,等. 菠菜新品种蔬菠2号的选育[J]. 长江蔬菜, 2016(8): 51-52.
- [63] 葛晨辉,蔡晓锋,徐晨曦,等. 耐热菠菜新品种‘沪菠1号’[J]. 园艺学报, 2015, 42(2): 399-400.
- [64] 葛晨辉,蔡晓锋,王小丽,等. 菠菜新品种‘沪菠5号’[J]. 园艺学报, 2017, 44(4): 807-808.
- [65] 李晓丽,徐跃进,田福发,等. 秋水仙素诱导菠菜和黄瓜四倍体方法的筛选[J]. 湖北农业科学, 2003(1): 68-69.
- [66] SHE H, QIAN W, ZHANG H, et al. Fine mapping and candidate gene screening of the downy mildew resistance gene RPF1 in spinach[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2018, 131(12): 2529-2541.
- [67] 杨金华,付庆云,秦瑞云,等. 菠菜性别相关的ISSR标记[J]. 西北农业学报, 2014, 23(9): 203-206.
- [68] 刘丹丹,钱伟,张合龙,等. 菠菜性别基因X/Y连锁标记的筛选及应用[J]. 园艺学报, 2015, 42(8): 1583-1590.
- [69] 胡敏. 菠菜整株机械收获试验台设计与试验研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2016.
- [70] 蔡晓锋,王小丽,徐晨曦,等. 菠菜霜霉病抗性遗传与育种研究进展[J]. 长江蔬菜, 2018(10): 50-54.

(责任编辑:张震林)