



甘蔗育种研究进展

赵婷婷^{1,2†}, 孙婷婷^{1,2†}, 王俊刚^{1,2}, 王文治^{1,2}, 冯翠莲^{1,2}, 刘新龙³, 甘仪梅^{1,2}, 赵培方³, 徐超华³, 林继山^{1,2}, 曹峥英^{1,2}, 张树珍^{1,2*}

1. 热带作物生物育种全国重点实验室, 中国热带农业科学院热带生物技术研究所, 海口 571101;

2. 农业部热带作物生物学与遗传资源利用重点实验室/海南热带农业资源研究院, 海南省热带农业生物资源保护与利用重点实验室/中国热带农业科学院三亚研究院, 三亚 572024;

3. 云南省农业科学院甘蔗研究所, 开远 661699

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: zhangshuzhen@itbb.org.cn

收稿日期: 2024-02-09; 接受日期: 2024-07-06; 网络版发表日期: 2024-08-29

国家重点研发计划(批准号: 2022YFD2301102)和国家甘蔗产业技术体系(批准号: CARS-170301)资助

摘要 甘蔗是重要的糖料和能源作物, 在世界农业经济发展和保障食糖供应方面发挥着重要作用. 近年来, 世界各国在甘蔗优异种质资源保护与利用、甘蔗创新性优良新品种培育、甘蔗基因组及功能基因挖掘、甘蔗生物育种技术研发及应用等方面取得一系列创新性研究成果, 促进了甘蔗育种领域的迅速发展, 同时提出甘蔗育种研究领域亟待解决的关键问题及甘蔗新品种培育的重大需求, 为创制甘蔗突破性新品种提供新路径.

关键词 甘蔗, 资源保护, 品种培育, 生物育种

甘蔗(*Saccharum* spp.)是重要的糖料和能源作物. 甘蔗产糖占世界食糖的70%、我国食糖的88%. 食糖是世界范围内大宗交易农产品, 近年来世界食糖消费量持续增加, 需要增加供给来维持供需平衡. 我国是食糖消费大国, 目前我国食糖来源自主生产约占70%、进口占30%左右^[1]. 为保障我国食糖安全, 需提升我国食糖自给率及食糖产量以满足消费需求. 作为重要的糖料作物, 我国甘蔗生产面临土地资源禀赋差、人工生产成本低、极端气候影响、机械化程度低、高糖宜机品种匮乏等限制因素, 对我国甘蔗产业升级和可持续发展提出新的要求和挑战. 甘蔗优良新品种培育及更新换代是甘蔗产业发展面临的核心问

题, 是满足日益增长的食糖需求、降低甘蔗生产成本、保障我国食糖供给的安全有效途径.

自19世纪末甘蔗进入杂交育种时代以来, 国内外甘蔗杂交育种历程已有100多年, 从蔗王POJ2878到育成世界系列优良甘蔗现代栽培种, 促进了世界糖业的稳健发展^[2]. 20世纪50年代以来, 我国甘蔗品种历经5次升级换代, 实现了从主要栽培低糖低产地方品种和引进品种向栽培自育高产高糖品种的转变^[3]. 近十年来, 甘蔗产量由2011年的65.7吨/公顷上升至2021年的81.0吨/公顷, 甘蔗平均产糖率由2011/2012~2015/2016榨季的11.83%升至2016/2017~2020/2021榨季的12.59%, 很大程度上保障了我国食糖供给安全, 这主

引用格式: 赵婷婷, 孙婷婷, 王俊刚, 等. 甘蔗育种研究进展. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1814–1832

Zhao T T, Sun T T, Wang J G, et al. The research progress on sugarcane breeding (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1814–1832, doi: 10.1360/SSV-2023-0295

要得益于甘蔗优良品种的更新换代^[4]。然而现代甘蔗栽培种糖分性状基因主要来自热带种(*S. officinarum*), 少部分来自印度种(*S. bareri*)和中国种(*S. sinense*), 抗逆基因主要来自割手密(*S. spontaneum*)。甘蔗杂交育种面临亲本遗传背景差异小、可用优质亲本资源少、基因连锁状态难以打破、育种周期长、育成品种综合性状难以超越现有桂糖42号、柳城05-136栽培品种等突出问题, 突破性新品种的培育进入平台期。急需利用新型高效精准生物育种技术来改良甘蔗品种, 实现高产高糖抗逆宜机甘蔗优质新品种选育目标。

目前甘蔗新品种的突破主要依赖杂交育种技术, 定向基因工程分子育种及精准分子设计育种技术基于基因组及重要农艺性状分子遗传机理解析之上。甘蔗是同源异源杂交高倍体作物, 基因组庞大且存在非整倍性, 基因组测序及完整组装存在困难与重重挑战。经过多年的努力与技术创新, 近年来我国在甘蔗基因组测序及组装方面取得突破性进展, 完成割手密同源四倍体AP85-441/NP-X基因组^[5,6]、二倍体蔗茅(*Erianthus fulvus*)基因组^[7,8]和现代杂交栽培种中蔗1号的基因组^[9]的测序并组装至染色体水平。国内外在甘蔗重要农艺性状解析及高糖、高产、抗逆基因挖掘方面也取得一系列进展。建立了甘蔗遗传转化及基因编辑技术体系, 获得一批抗逆性和甘蔗组分得到改良的转基因及基因编辑材料, 为利用生物育种新技术进行甘蔗遗传改良提供了理论和技术支撑。本文主要综述国内外甘蔗种质资源利用、新品种培育、基因组及功能基因组研究、生物育种技术应用领域取得的重要进展, 为利用生物育种技术培育优良甘蔗新品种提供参考。

1 甘蔗种质资源保护及利用

1.1 甘蔗种质资源分类

甘蔗种质资源是甘蔗育种的源头, 为甘蔗育种提供多样化的基础基因资源库。甘蔗种质资源包括甘蔗属内的各个种、甘蔗近缘属植物及人工创制的杂交品种和亲本材料^[10]。甘蔗属于禾本科(Poaceae)高粱族(*Andropogoneae* Dumort.)甘蔗亚族(*Saccharinae* Grieseb.)甘蔗属热带亚热带植物。甘蔗属主要分6个种, 即热带种($2n=80$)、割手密($2n=40\sim128$)、中国种($2n=80\sim124$)、印度种($2n=111\sim120$)、大茎野生种(*S.*

robustum, $2n=60\sim200$)及食穗种(*S. edule*, $2n=60\sim80$)^[11,12]。热带种又称高贵种, 茎秆粗、产量高、糖分高、多汁、纤维低、抗逆性和抗病虫性较差, 原产亚洲及太平洋诸岛^[13]。割手密又称细茎野生种, 生势强、分蘖强、宿根性好、糖分低、蔗汁少、抗逆性强, 大量分布在亚洲和大洋洲的热带和亚热带地区^[13]。中国种植株高大、糖分高、宿根性好、耐旱耐贫瘠、对萎缩病免疫, 抗根腐病和嵌纹病, 原产我国, 印度北部、伊朗、中南半岛等也有分布^[13]。印度种分蘖多、耐寒、抗萎缩病、胶滴病、根腐病, 主要分布在印度^[8]。大茎野生种纤维分高、糖分低、宿根性好、抗风抗虫, 主要分布在南太平洋新几内亚一带^[13]。食穗种也称肉质花穗种, 主要分布在新几内亚至斐济, 花絮可供食用^[13]。

甘蔗近缘属包括蔗茅属(*Erianthus* Michaux.)、芒属(*Miscanthus* Anderss.)、河八王属(*Narenga* Bor.)和硬穗茅属(*Sclerostachya* A.)。蔗茅属分布在温带、亚热带和热带, 约有16种, 我国已发现有台蔗茅(*E. formosanum*)、滇蔗茅(*E. rockii*)、蔗茅和斑茅(*E. arundinaceum*)等4个种^[12]。蔗茅与甘蔗属杂交的后代表现为生长势、糖分下降不显著、分蘖多、特别耐旱^[12]。其中斑茅具有较强的抗病虫性、耐旱性、耐寒性、耐贫瘠性, 宿根性好、分蘖强、适应性广, 是甘蔗生物量育种的重要亲本, 近年对其研究较多, 通过杂交和回交已获得了含有斑茅真实血缘的BC5材料。芒属茎秆直立高大, 与甘蔗属杂交的后代表现为很强的杂种优势和抗病性, 多分布在亚洲、太平洋诸岛屿和南非等地, 全世界有20个种, 我国常见的约有10种^[12]。河八王属分布在亚洲东南部的热带、亚热带地区, 有2个种, 植株直立高大, 耐旱、耐贫瘠, 极易与甘蔗属杂交获得早熟、分蘖强、抗病和耐渍性^[12]。甘蔗界把甘蔗属及其近缘属所构成的一个群体, 合称为“甘蔗属复合群”(Saccharum complex)^[11,14], 是甘蔗种质资源收集保存的主要对象, 也是甘蔗育种的材料基础。现代甘蔗栽培种来源于甘蔗属内少数几个种之间的杂交后代。同时, 甘蔗在自然条件下能与其近缘植物产生杂交, 对扩宽甘蔗遗传基础、培育新品种具有潜在利用价值。

甘蔗属及其近缘属物种是热带和亚热带地区天然存在的甘蔗品种改良的宝贵基因库, 在充分利用甘蔗属内种间杂交改良甘蔗的基础上, 如果能充分将甘蔗近缘属种的优良基因资源引入甘蔗基因库中, 将会大

大拓展甘蔗基因组成结构, 获得创新甘蔗新种质。

1.2 甘蔗种质资源的收集和保存

甘蔗种质资源的广泛收集及保存是甘蔗育种亲本来源的重要保障。甘蔗种质资源的收集最早始于19世纪50年代^[15]。1892~1984年, 澳大利亚和美国先后从新几内亚收集到NG15、拔地拉、印度割手密、春尼等优异种质资源并广泛应用于杂交育种^[16]。印度政府在1912~1985年之间收集割手密、斑茅等野生种质资源1100余份^[17]。国际甘蔗技师协会(International Society of Sugar Cane Technologists, ISSCT)自1957年起在印尼、泰国、新几内亚等获得近800份热带种资源, 保存于美国和印度甘蔗种质资源保存中心, 为甘蔗高糖育种储备了丰富的育种亲本^[18,19]。截至2019年, 美国国家甘蔗种质资源圃保存甘蔗种质资源2197份, 印度甘蔗种质资源圃保存甘蔗种质资源数5143份。

我国是甘蔗种质资源起源和多样性中心之一, 分布有大量的甘蔗野生种质资源。自20世纪70年代起, 我国各省区甘蔗科研机构开始种质资源收集。云南省农业科学院甘蔗研究所创建的国家甘蔗种质资源圃, 通过收集、征集、引进和交换等方式, 收集保存了34个国家和国内6个属15个种5500余份甘蔗种质资源, 甘蔗种质资源保存量跃居世界第一位。同时, 云南农业大学甘蔗研究所、广西壮族自治区农业科学院甘蔗研究所、广西大学等科研单位也先后逐步开展甘蔗种质资源搜集, 为我国甘蔗遗传改良提供重要种质资源。

综上所述, 世界甘蔗主产国都高度重视甘蔗种质资源的收集和保存。我国甘蔗种质资源收集虽然起步晚, 但是经过几十年的发展, 种质资源保存量跃居世界首位, 为甘蔗品种改良提供丰富的亲本资源。

1.3 甘蔗种质资源的利用

甘蔗种质资源利用主要是指甘蔗属复合群中各个种在甘蔗育种上的应用。甘蔗育成品种的染色体组成主要由热带种和割手密构成, 少部分含有印度种、中国种、大茎野生种基因资源^[20~22]。现代甘蔗栽培种主要将热带种和割手密进行杂交, 再通过种间不断地回交杂交, 基因优化重组改良而来。利用热带种和爪哇割手密Glagah ($2n=112$, $x=14$)、印度割手密($2n=64$, $x=8$)杂交回交育成POJ2878, Co281, Co290和Co213等优良品种, 提高了甘蔗产量、糖分及抗性^[13]。例如, 美

国和澳大利亚利用割手密与自育品种杂交, 然后不断进行“封闭式”轮回杂交, 在发掘割手密优良抗逆性的同时, 对其杂交后代的糖分和产量不断进行改良, 育成的CP型和Q型品种均具有早熟、高糖、高产、抗逆性强等优良特性。

我国育种机构引入CP型和Q型品种作为亲本进行杂交育种, 育成了一批综合性状优良的甘蔗新品种^[23]。海南育种场利用崖城割手密($2n=64$, $x=8$)创制出崖城系列亲本材料, 育成32个品种。其中粤糖93-159 (粤农73-204×CP72-1210)、云蔗05-51 (崖城90-56×ROC23)、柳城05-136 (CP81-1254×ROC22)和桂糖42号(ROC22×桂糖92-66)在我国蔗区得到大面积推广应用。系谱分析显示这些品种均含有3~4个不同类型的割手密血缘, 表明割手密作为重要的野生亲本, 对世界甘蔗产业的发展起着重要的推动作用。我国台湾则在大茎野生种利用方面成效显著, 将大茎野生种后代PT43-52进行杂交利用, 育成了一系列F型和ROC型新台糖品种, 对我国甘蔗生产和新品种培育产生深远影响。

目前, 甘蔗种质资源利用主要集中于少数热带种、割手密、中国种、印度种、大茎野生种, 大部分种质资源仍未得到有效利用, 进一步开展种质资源精准评价, 加强甘蔗种质资源利用, 挖掘育种潜力强的育种亲本, 将推动甘蔗种质资源的高效利用。

2 甘蔗品种更替及新品种培育

2.1 世界甘蔗育种的历程

甘蔗杂交育种是甘蔗品种改良的主要技术, 使甘蔗品种糖分、产量、宿根性、抗逆性等特性均得到大幅改善, 大大促进了甘蔗产业的发展。1858~1859年, 科学家们先后在爪哇和巴巴多斯发现甘蔗能够产生种子, 为甘蔗杂交育种拉开序幕(图1)^[24,25]。1888年, 甘蔗育种家在爪哇和巴巴多斯开始开展甘蔗杂交育种(图1)^[24]。20世纪初, 甘蔗育种家Jesweit首创甘蔗“高贵化”育种法(图1)。首先以热带种(高贵种)为母本, 割手密为父本进行杂交, 获得第一代“高贵化”后代, 其中热带种(高贵种)染色体占比58.8%^[26]。第一代高贵化后代再连续与热带种(高贵种)或其后代回交, 经过第二、第三次“高贵化”过程获得第三代杂交后代, 其中热带种(高贵种)染色体占比87.8%, 而割手密染色体占比由41.2%

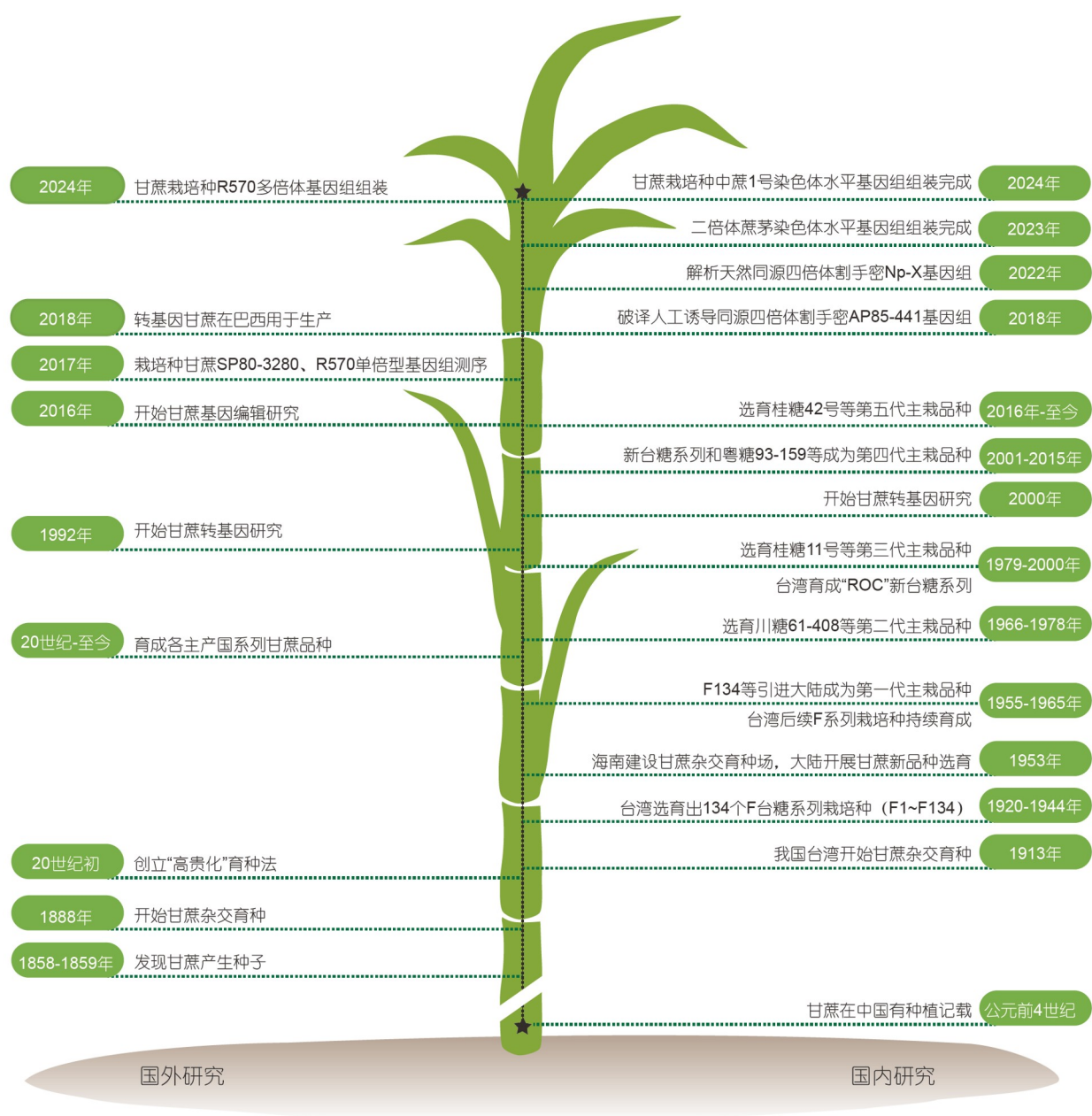


图 1 国内外甘蔗育种研究发展的重要事件及时间节点
Figure 1 Timeline of major events in the research field of sugarcane breeding

降至12.2%(图2)^[26]。在甘蔗高贵化育种过程中，热带种(高贵种)染色体占比逐步增加，以恢复其高糖特性，割手密染色体占比逐渐降低，以利用其抗性基因，这一杂交育种过程称为“高贵化”育种。经过“高贵化”杂交育种，育成了一系列大茎、高糖、高产、抗病的优良甘蔗品种，其中以POJ2878最为著名，被誉为世界第一号蔗王。

在“高贵化”育种取得重大突破后，甘蔗育种家相继开展甘蔗原始种及优良杂交种间的杂交育种工作以选育出适应各国生长条件的优良甘蔗新品种。印度和美国分别利用3个甘蔗原始种(热带种、割手密和印度种)和5个甘蔗原始种(热带种、割手密、印度种、大茎野生种和中国种)育成Co213、Co281、Co290、H32-8560、H49-5等优良品种^[27]。经高贵化育成的

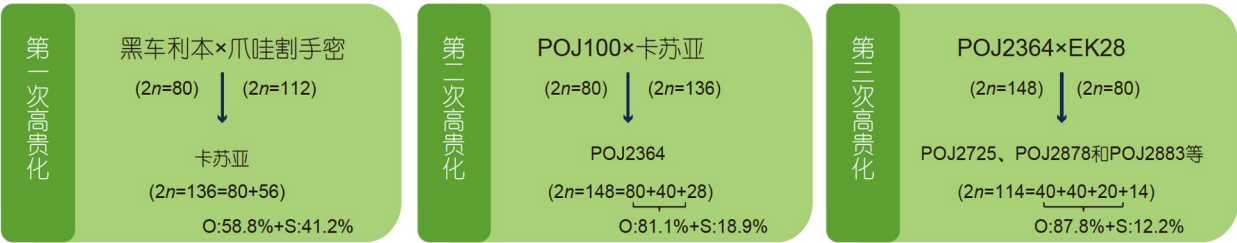


图2 爪哇甘蔗高贵化育种系谱。“O”代表热带种,“S”代表割手密^[21]

Figure 2 The pedigree of sugarcane noblization breeding in Java. “O” represents the *Saccharum officinarum*, “S” represents *S. spontaneum*

POJ2878、Co290、Co419和CP49-50等优良品种不仅被用作甘蔗生产上的优质品种,而且作为核心育种亲本育成之后系列甘蔗优良品种,育成品种数分别达181个、29个、81个、70个^[27],对世界范围内甘蔗新品种培育影响深远。

巴西、印度、泰国、澳大利亚、美国等蔗糖生产大国均具备完善的甘蔗育种技术体系,以各国育种单位育成系列品种为主栽品种,其中RB、SP和CTC系列品种为巴西育成品种;CP、HoCP、L等系列品种为美国育成品种;Co系列品种为印度育成品种;Q、KQ系列品种为澳大利亚育成品种;KK、K、LK和UT等系列品种为泰国育成品种。世界上部分甘蔗种植国家育种起步较晚,目前仍以引进品种为主。

综上所述,经过甘蔗“高贵化”育种及不断的种间杂交育种进程,各甘蔗主产国育成系列甘蔗优良品种,促进甘蔗品种的更新换代,保障世界范围内甘蔗高产稳产。

2.2 我国甘蔗品种的培育与更换

甘蔗新品种选育和应用,是促进糖业可持续发展的基础措施,各蔗糖生产国都高度重视甘蔗新品种的选育。在甘蔗新品种选育方面,从种质资源收集、评价、杂交利用,到杂交后代的选择,均已形成成熟的杂交育种技术体系。包括完善的亲本数据信息、高效的花期调控和杂交技术、家系评价与单株选择相结合的选择技术及不同生态区的品种测试等。

我国台湾于1913年开始甘蔗杂交育种工作(图1)。1920~1944年,选育出134个F台糖系列栽培种,命名为F1~F134^[28]。1953年,在海南建立甘蔗杂交育种场(图1),各甘蔗研究单位相继开展甘蔗新品种的选育研究,各省区逐步形成了甘蔗育种科研体系。1955年之前,

大陆栽培的品种主要是罗汉蔗、芦蔗、草甘蔗地方品种和POJ2878等品种(图1)。1955~1965年,台湾育成后续F系列栽培种^[28],其中F134和F108等品种被引入大陆与印度引进的Co419和Co290等品种成为我国第一代主栽品种(图1),甘蔗平均亩产2.20吨,较同期全球平均亩产低1.14吨;1966~1978年,我国自主选育的川糖61-408、粤糖63-237、粤糖57-423和云蔗65-225等品种成为第二代主栽品种(图1),平均亩产2.24吨,较同期全球平均亩产低1.34吨;1979~2000年,我国大陆自主选育的桂糖11号、桂糖15号、云蔗71-388和粤糖86-368等品种成为第三代主栽品种(图1),平均亩产3.66吨,较全球平均亩产低0.08吨。同一时期,台湾甘蔗糖业研究所育成“ROC”新台糖系列品种,且该系列品种因其广适性不仅在台湾当地大量种植,在大陆各蔗区都被大量种植^[29]。2001~2015年,台湾甘蔗研究所育成的ROC22、ROC10、ROC20、ROC16和ROC25等,以及广州甘蔗糖业研究所育成的粤糖93-159等品种成为第四代主栽品种(图1),平均亩产4.51吨,较同期全球平均亩产低0.08吨;2016年至今,我国育种机构自主选育的桂糖42号、桂柳05-136、云蔗081609、桂糖44号和云蔗0551等品种快速在全国推广应用,成为全国第五代主栽品种(图1),平均亩产达5.14吨,超同期全球平均亩产0.4吨(表1)。2023年,我国自主选育的第五代主栽品种种植面积1258万亩,占全国甘蔗种植面积的83.39%(表2)。第五代具有自主知识产权新品种的选育和推广应用,使我国甘蔗平均亩产首次超过全球平均亩产,说明品种改良对甘蔗糖业的贡献效果显著。

经过一百多年的努力,我国甘蔗主栽品种从种植地方品种和引进品种为主到实现种植自主选育品种,使甘蔗产量得到大幅提升,育种成效显著,有效促进甘蔗产业的良性发展,保障了我国甘蔗种业及食糖供给安全。

表 1 不同历史时期我国主栽甘蔗品种及产量^{a)}

Table 1 The major sugarcane cultivars and yields at different historical periods^{a)}

年代	代表品种	我国甘蔗亩产(t)	全球甘蔗亩产(t)
1955之前	罗汉蔗、芦蔗、草甘蔗、POJ2878	—	—
1955~1965	F134, Co419, Co290, F108	2.2	3.35
1966~1978	选3、川糖61-408、粤糖63-237、云蔗65-225、粤糖57-423	2.24	3.59
1979~2000	桂糖11号、桂糖15号、云蔗71-388、福引79-8、粤糖86-368	3.66	4.05
2001~2015	新台糖22号、新台糖10号、新台糖20号、新台糖16号、新台糖25号、粤糖93-159	4.51	4.59
2016至今	桂糖42号、桂柳05-136、云蔗081609、桂糖44号、云蔗0551	5.14	4.74

a) 数据来源于FAOSTAT

表 2 2023年全国第五代主栽品种种植面积及在全国的占比^{a)}

Table 2 The planting areas and ratio of major sugarcane cultivars from the fifth generation in 2023^{a)}

品种	种植面积(万亩)	在全国占比(%)
桂糖42号	471.93	31.45
桂柳05136	459.94	30.6
云蔗081609	96.35	6.42
桂糖44号	59.41	3.96
云蔗0551	51.39	3.43
粤糖00236	43.24	3.13
桂糖49号	43.06	2.24
桂糖55号	19.51	1.3
粤糖55号	12.85	0.86
合计	1257.68	83.39

a) 数据来源于全国甘蔗糖业信息中心

3 甘蔗基因组研究

参考基因组的解析不仅可以帮助人们更好地了解一个物种的遗传信息，提高我们对物种多样性遗传基础的理解，还是作物重要农艺性状形成的分子机理解析以及全基因组分子设计育种的重要基础。甘蔗基因组差异较大，热带种基因组大小为7.50~8.55 Gb，大茎野生种7.56~11.78 Gb，割手密的基因组大小为3.36~12.64 Gb^[30]。现代甘蔗栽培品种基因组75%~85%来自热带种、15%~25%来自割手密^[5]，染色体条数多在110~120条之间^[31]。由于甘蔗染色体的多倍性及非整倍性，甘蔗的基因组序列和关键农艺性状遗传解析及分子标记辅助育种等都面临巨大的困难和挑

战^[32~35]。

甘蔗是世界上较早启动植物基因组学研究的物种之一。20世纪90年代末科学家已经开始尝试利用BAC文库解析甘蔗栽培种R570、割手密SES208和热带种LA-purple基因组序列信息(图1)^[36~38]。但是由于基因组的复杂性和成本高昂，甘蔗基因组染色体序列测序与组装工作一直进展缓慢。直到2017年，才有甘蔗栽培品种SP80-3280的400 Mb基因组被释放出来(图1)^[39]。虽然甘蔗R570基因组测序工作紧接着被发表了出来(图1)^[40]，但只是一套382 Mb的嵌合单倍体基因组。直到中国学者开发ALLHiC算法，并基于PacBio单分子测序、高分辨率染色体构象捕获(high-throughput chromosome conformation capture, HiC)的物理图谱以及超高密度遗传图谱成功将同源四倍体甘蔗割手密AP85-441基因组组装到32条染色体(图1)^[5,6]，至此甘蔗基因组的破译才算有了突破性进展。割手密基因组破译不仅解析了甘蔗属割手密的基因组进化、抗逆性、高糖以及自然群体演化的遗传学基础，而且使更复杂的甘蔗栽培种基因组的解析成为可能，是甘蔗基因组研究的一个里程碑事件。2022年研究人员利用PacBio测序平台的CCS reads、ONT平台的Ultra-long reads对染色体基数为 $x=10$ 的自然同源四倍体割手密Np-X ($2n=4x=40$)进行了基因组组装，并利用Hi-C技术将该基因组挂载到了染色体水平，最终得到了2.76 Gb基因组，并且在超过92%的染色体中组装出了着丝粒结构(图1)^[41]。该研究系统解析了甘蔗茎野生种种质资源的演化，不仅极大地丰富了我们同源多倍体基因组演化的认识，而且对甘蔗从头杂交育种具有一定的理论指导意义。

近年来甘蔗近源种和栽培种基因组的破译工作不断取得进展. 2020~2021年破译了芒^[42]、南荻(*M. lutaripariensis*)^[43]和五节芒(*M. floridulus*)^[44]3种芒属基因组. 2022年, 甘蔗栽培种Khon Kaen 3 (KK3)被报道部分基因组组装到了染色体水平, 其基因组约10.8 Gb, 其中46.5%的基因组序列挂载到56条染色体上^[45]. 2023年, 蔗茅基因组^[7,8]被组装到染色体水平. 2024年3月法国的D'Hont团队^[46]重新对R570进行了基因组测序和组装, 整合多种证据, 包括PacBio HiFi、Bionano和染色体染色(stain optical mapping)、遗传连锁图谱、同源性、单染色体分选测序和Hi-C等, 构建得到一个大小为5.04 Gb, N50为12.6 Mb的基因组. 他们利用这个高连续性的基因组组装, 不仅填补了R570物理遗传图中的一个未知的间隙, 还详细描述了与单拷贝Bru1褐锈病抗性位点相关的可能基因^[46], 由于现代栽培种甘蔗的复杂性, 该工作只完成现代杂交栽培种甘蔗基因组的部分组装. 2024年4月, 广西大学张木清教授与中国农业科学院深圳农业基因组研究所张兴坦研究员合作^[9], 首次从染色体水平破译现代杂交栽培种甘蔗中蔗1号的基因组, 研究采用了一种新的“基于血缘组分的降维”组装策略, 辅以各种测序技术(PacBio, HiC), 最终突破完成了中蔗1号114条染色体的基因组破译工作. 完整的栽培种基因组破译是甘蔗基础生物学研究领域的又一个里程碑事件, 研究结果不仅为现代甘蔗杂交种的起源和进化提供了独特的视角, 也有助于揭示甘蔗优良农艺性状的分子遗传机制, 对开展甘蔗精准育种具有重要的指导意义.

4 甘蔗重要功能基因挖掘及性状解析

4.1 甘蔗产量和糖分相关基因挖掘及性状解析

甘蔗产量和糖分性状是由多基因控制的复杂数量性状, 甘蔗育种经常出现“高产不高糖, 高糖不高产”新材料, 其核心问题是甘蔗碳的分配机理遗传网络非常复杂, 目前对碳分配的平衡决定机制不明确, 需要在理论研究上进行创新. 甘蔗糖产量主要由有效茎、株高、茎粗、茎秆糖含量4个因素决定, 这4个因素相辅相成, 主要由光合作用产生碳源的流向路径不同形成性状的差异. 有效分蘖决定有效茎数, 控制甘蔗分蘖相关基因主要包括*TBI*, *TAD1*, *MOC1*和*CCD8*基因, 但其具体生物学功能有待进一步研究^[47]. 而甘蔗分蘖与

模式植物水稻的分蘖特性相似, 也是由多基因控制的数量性状, 其研究思路和方法可为分蘖相关功能基因的解析提供借鉴^[48,49]. 在Garcia Tavares等人^[50]的研究中, 甘蔗中赤霉素(gibberellin, GA)不敏感蛋白ScGAI (GA-insensitive)活性的改变能造成蔗茎大量生长及结构分子和储存的碳分配的改变; ScGAI通过与ScPIF3/PIF4和乙烯信号元件ScEIN3/ScEIL1相互作用来调控甘蔗茎和叶的时空生长, 被认为是茎秆生长和发育的关键分子调节因子^[50]. 进一步的研究发现与ScGAI相比编码缺乏N端DELLA结构域的ScGAI-like (ScGAIL)蛋白在拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)中的过表达可导致株高显著降低、光合速率增加及植株对GA的不敏感, 使用GA₃或GA₄₊₇处理也不能补偿ScGAIL过表达转基因株系表达的矮化表型^[51]. 蛋白互作验证表明, 在5个与ScGAIL相互作用的蛋白中, 只有一个与ScGAI发生交互作用, 提示ScGAIL和ScGAI可能具有不同但重叠的功能^[51]. 随着现代测序技术的发展, 利用组学的方法在甘蔗栽培种、热带种和割手密材料中, 鉴定出多个与蔗糖代谢、光合作用和糖转运等相关基因, 发现与高粱相比, 甘蔗中的液泡膜糖转运蛋白(tonoplast sugar transporter, TSTs)发生了基因家族的扩张, 所以推测TSTs参与蔗糖在液泡中的积累^[5]. 此外, 蔗糖合成酶(sucrose synthase, SuSy)和苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)也被报道能够通过影响碳源的分配而影响糖分和产量的形成^[52]. 另外, 对甘蔗属间调控糖分积累的机制分析表明, 调控糖分积累主要是依靠调控转录表达进行的, 而不是通过功能基因的获得或丢失^[41]. 这些研究为甘蔗产量和糖分改良提供了重要的研究方向.

4.2 甘蔗抗逆相关基因挖掘及性状解析

除高产高糖核心育种性状以外, 抗逆性也是影响甘蔗产量性状的重要指标. 在甘蔗生产史上, 热带种曾因病害影响大幅减产, 对蔗糖产业造成严重威胁. 科学家通过“高贵化”育种将割手密中的抗逆基因引入热带种血缘中, 在甘蔗各主产国育成一系列高糖高产抗逆性强的栽培种, 推动甘蔗产业良性发展. 抗逆基因资源的运用在甘蔗优良品种选育及应用上发挥重要作用. 对甘蔗抗逆相关基因资源挖掘及性状解析将为利用生物技术培育优质抗逆甘蔗新品种夯实基础.

黑穗病、褐条病、叶枯病、褐锈病和花叶病是危

害甘蔗的主要真菌和病毒病害^[53]。福建农林大学团队在甘蔗黑穗病、褐条病、叶枯病、褐锈病、花叶病抗病基因的分离鉴定中取得突破进展。通过集群分离RNA测序(bulked segregant RNA-sequence, BSR-seq)技术和单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)分析, 对抗病性状关联基因进行数量性状位点(quantitative trait locus, QTL)定位, 从甘蔗中筛选出24个抗黑穗病关键基因^[54]、279个抗褐条病基因^[55]、12个抗叶枯病关键基因^[56]、9个抗花叶病关键基因^[57]。抗褐条病相关基因主要包括MAPK级联、SA、ABA、ROS、Ca²⁺信号激活等免疫信号传导及抗坏血酸-谷胱甘肽循环相关基因^[55]。甘蔗抗叶枯病基因主要包括受体激酶和乙烯响应转录因子^[56]。在甘蔗与黑穗病菌互作的转录组分析过程中, 挖掘到7个JA通路关键信号转导因子, *JAZ* (jasmonate ZIM domain)基因, 其中*ScJAZ6*被证实黑穗病下发挥积极作用^[58]。此外, 甘蔗中抗病基因还包括茉莉酸信号途径中丙二烯氧化物合成酶(allene oxide synthase, AOS)、丙二烯氧化物环氧化酶(allene oxide cyclase, AOC)、MYC (myelocytomatosis), SA信号通路中的病程相关蛋白(pathogenesis-related protein, PR) *ScPRI0*和*ScPRI*、ROS平衡相关的过氧化氢酶(catalase, CAT)等基因^[59-64]。*Brul*是第一个被报道的增加甘蔗对褐锈病抗性的主效基因, 其对不同国家的各种褐锈病分离株均具有抗性^[65]。这些甘蔗抗病基因的分离鉴定为抗病甘蔗品种改良提供基因资源。

除甘蔗病害外, 甘蔗生长也受到螟虫、蚜虫等虫害的危害。目前有关甘蔗抗病机制研究较多, 内源杀虫基因挖掘及机制研究较少。Medeiros等人^[66]发现, 甘蔗丝氨酸蛋白酶抑制剂、丝氨酸蛋白酶和Clp蛋白酶系统亚基的表达与甘蔗螟虫(*Diatraea saccharalis*)的食草性和组织损伤相关。甘蔗伤诱导蛋白(sugarcane wound-inducible proteins, Sugarwin) SUGARWIN1和SUGARWIN2是甘蔗螟虫诱导基因, 其转录本在甘蔗螟虫摄食的伤口部位显著增加^[67]。代谢组和转录组联合分析从甘蔗中筛选出脂氧合酶(lipoxygenase, LOX)、谷胱甘肽转移酶(glutathione-S-transferase, GST)、过氧化氢酶(peroxidase, POD)、CAT和PR1等多个抗食草性夜蛾(*Spodoptera frugiperda*)候选基因^[68]。转甘蔗半胱氨酸蛋白酶抑制剂1 (sugarcane cysteine peptidase inhibitor 1, CaneCPI-1)基因和V型ATP

酶(V-ATPase E)亚基基因甘蔗植株抑制甘蔗象鼻虫(*Sphenophorus levis*)生长, 降低虫害的发生^[69,70]。这些研究为甘蔗抗虫基因功能研究及抗虫机制解析奠定基础, 然而甘蔗中关键抗虫基因筛选还需要进行深入的研究。

甘蔗种植还受干旱、低温等非生物逆境胁迫的影响。对甘蔗响应非生物胁迫基因的研究主要集中在转录因子、功能蛋白、激酶类编码基因及miRNA及其靶标基因等方面。甘蔗乙烯响应因子(ethylene-responsive factor, ERF)、脱水响应元件结合蛋白(dehydration-responsive element-binding proteins, DREB)、R2R3-MYB、NAP、WRKY等转录因子均在甘蔗抵抗干旱、渗透或盐胁迫等非生物胁迫中发挥重要的作用^[71-77]。转斑茅*EaDREB2B*基因通过提高生理适应能力和促进胁迫相关基因的表达增强甘蔗对水分亏缺和盐胁迫的耐受性^[73]。甘蔗R2R3-MYB转录因子ScMYB2参与ABA介导的叶片衰老信号通路, 并在响应干旱诱导的甘蔗衰老中发挥积极作用^[74]。与转录因子相比, 功能蛋白和激酶类在甘蔗抗逆研究方面则更为深入。在甘蔗中过表达斑茅热休克蛋白(heat shock protein, HSP) *EaHSP70*、乙二醛酶途径的活性氧清除酶乙二醛酶(glyoxalase III, Gly III) *EaGly III*、细胞壁松动蛋白(α -expansins) *EaEXPA1*、脯氨酸合成途径的限速酶吡咯啉-5-羧酸合成酶(Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthase, P5CS) *SoP5CS*、ATP柠檬酸裂解酶(ATP citrate lyase, ACL) *SoACLA-1*、受体类细胞质激酶(receptor-like cytoplasmic kinase, RLCK) *ScRIPK*、蔗糖非发酵相关蛋白激酶2 (sucrose non-fermenting1-related protein kinase 2, SnRK2) *SoSnRK2.1*等基因, 均可提高甘蔗干旱或盐胁迫耐受性^[78-84]。另外, 研究表明miRNA及其靶标基因也参与调控甘蔗对干旱和低温等胁迫的调控^[85-87]。这些研究为甘蔗逆境应答机制研究及抗逆甘蔗遗传改良和分子育种提供了重要的基因资源。

以上研究表明国内外在甘蔗重要性状基因挖掘方面取得很好的进展, 为甘蔗重要性状形成机制解析提供理论基础。然而甘蔗重要性状机理解析研究还不够深入, 决定甘蔗重要性状的关键基因及作用机制还不清楚。在前期研究的基础上, 继续深入解析甘蔗重要性状形成机制及挖掘关键功能基因, 将为利用现代生物育种技术进行甘蔗品种改良提供理论支撑。

5 甘蔗育种新技术研发及应用

5.1 甘蔗诱变育种

诱变育种可产生许多重要农艺性状的突变, 具有高频率、广突变、周期短等特性, 可以有效缩短育种年限, 创制稀有新种质^[88]。国内最早报道甘蔗诱变育种的研究是朱鹤健(1959年)和许书昌(1962年)使用⁶⁰Co γ 射线辐射F134^[89]。桂辐80-29、粤糖辐83-5、粤糖辐90-15以及桂糖22号等品种均是通过⁶⁰Co γ 射线辐射甘蔗种茎种芽经诱变选育成的代表性品种^[89]。桂辐90-10、桂辐97-18等品种则是采用理化结合的诱变方法对愈伤组织进行诱变处理并经多代筛选育成的优良诱变品种。用甲基磺酸乙酯(ethylmethane sulfonate, EMS)对甘蔗愈伤组织进行诱变, 获得了耐高盐、耐水渍、抗黑穗病、耐除草剂等方面提升的甘蔗突变体^[90,91]。中国热带农业科学院热带生物技术研究所将甘蔗种子和愈伤组织搭乘神舟十号飞船到太空进行诱变, 选育出优良品种“中辐1号”, 获得非主要农作物品种登记授权。

5.2 甘蔗分子标记辅助选择育种

分子标记辅助选择育种是通过分析与决定目标性状基因紧密连锁的分子标记, 在植株生长的任何阶段对目标性状基因型进行选择而获得优良单株的育种方法^[92,93], 具有省时省力, 效率高的特点。限制性内切酶片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)作为第一代分子标记的代表, 在甘蔗种质遗传多态性检测遗传图谱构建、重要性状相关QTL定位中发挥了重要作用。如利用RFLP和扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)分子标记完成了甘蔗野生种割手密SES208、栽培种R570等多个甘蔗遗传图谱的构建^[94], 定位了甘蔗重要性状如蔗茎产量(株高、茎粗、茎重、有效茎数)、糖分、纤维分等相关QTL及抗褐锈病主效基因*Bru1*^[95-98]。第二代分子标记的代表为简单重复序列(simple sequence repeats, SSR)标记, 因其具有共显性遗传特征、重复性好和多态性丰富等优点, 广泛应用于甘蔗遗传多样性的分析、遗传连锁图谱的构建及性状相关QTL的定位^[99]。利用SSR分子标记或SSR与RFLP、AFLP分子标记结合分别构建不同甘蔗种遗传图谱, 并在其杂交后代群体中定位性状关联分子标记

和QTL, 已获得糖分和产量性状、抗褐锈病、抗黄点病、抗黑穗病、抗白叶病、抗根腐病、抗斐济病关联的QTL和分子标记^[100-103]。

SNP是继RFLP和SSR之后发展起来的第三代标记技术, 是近几年甘蔗指纹图谱构建及重要性状基因定位的高效技术。SNP芯片则是一种效益高、通量高的基因分型工具。2016年, 澳大利亚Aitken开发了首张甘蔗SNP芯片(345K)^[104]。随后, 福建农林大学与佛罗里达大学研究团队合作开发了Axiom甘蔗100K SNP芯片, 构建了割手密IND81-146、热带种Green German、CP80-1827的高质量遗传图谱, 其中Green German和IND81-146遗传图谱分别是甘蔗中SNP标记数量最多、标记密度最大的高密度连锁图谱, 同时挖掘出18个控制甘蔗黄叶病毒抗性的QTL^[105,106]; 利用该芯片还构建了新台糖22和YT93-159的高质量遗传图谱, 并定位到6个与叶枯病抗性相关的QTL, 筛选出20个与叶枯病抗性相关的候选基因^[56,107]; 此外, 利用该芯片对甘蔗根系相关性状进行全基因组关联分析, 初步定位到101个与根系相关的SNP位点, 注释到79个候选基因^[108]。以上研究表明Axiom甘蔗100K SNP芯片的广谱性和高效性, 具有良好的应用和推广价值。

虽然分子标记在甘蔗种质遗传研究中得到了广泛的应用, 但目前能够应用于甘蔗分子标记辅助育种的只有抗褐锈病基因标记。抗褐锈病主效基因*Bru1*自1996年在R570遗传图谱中被发现和定位^[95], 直到2008年才开发出与*Bru1*基因紧密连锁的标记R12H16和9020-F4^[109]。此后, 国内外甘蔗界把这2个标记广泛应用于抗褐锈病种质资源鉴定、抗性品种筛选以及田间抗性鉴定等^[110-112]。随着甘蔗基因组、转录组测序的完全组装和数据库的完善以及生物信息学分析能力的提升, 甘蔗高质量遗传图谱及遗传标记的获取也将会更加快速准确, 相应的分子标记辅助选择育种将发挥更大作用, 将对甘蔗精准分子育种的进程起到重要的促进作用。

5.3 甘蔗全基因组选择育种

全基因组选择育种(genomic selection, GS)利用基因型和表型来构建特定的GS模型, 估计分子标记的效应值或个体育种值(GEBV)来评估亲本的选育价值, 可通过优化选择最佳亲本基因组组合来聚合优势等位基

因, 从而培育宜机、高产、高糖、高抗的甘蔗优良新品种. 基因组设计育种与传统育种技术相比, 具有定向、高效、精准等优点, 是保障国家食糖产业健康可持续发展的新的技术体系与途径.

甘蔗基因组庞大且复杂, 用传统的育种方法聚合优良基因极具挑战性. 长期以来, 复杂的多倍体特性造成甘蔗育种的基因分型和遗传图谱构建进展缓慢, 基于二倍体的QTL定位锁定关联目标性状的方法无法应用于甘蔗. 目前已成功破译高质量的甘蔗基因组, 为针对多倍体作物分子标记的开发奠定了基础. 在多倍体育种中, 即使在有表型信息的情况下, 标记比系谱能更有效地估计育种价值^[113]. Gouy等人^[114]利用1499个DArT (diversity arrays technology) 标记, 对两组167份甘蔗材料采用4种GS模型, 对10个性状进行全基因组预测, 其预测精度在0.11~0.62之间. Deomano等人^[115]将2351份甘蔗材料分成3组, 采用GS模型对糖分和产量两个性状进行预测, 预测准确率为0.25~0.45. 采用相同方法对单位面积总甘蔗产量、糖分和纤维含量等3个性状进行预测, 也得到近似结果^[116,117], 分析认为非加性遗传效应导致了甘蔗的低预测准确率, 应综合考虑非加性遗传效应, 以提高预测准确率^[116,118]. Islam等人^[119]利用人工接种的方法对432份甘蔗材料进行抗性评价, 通过靶向富集测序技术获得8825个单核苷酸多态性标记, 构建多个预测GS模型, 褐锈病预测准确率0.28~0.4, 黄锈病预测准确率0.13~0.29, 且发现将已知抗病基因作为GS模型中的固定效应, 可以大大降低GS所需的最小标记数和训练数据集, 提高预测准确性. 采用相同的材料和方法, 产量和糖分预测准确率也得出相似的结论^[120]. 利用GS模型预测甘蔗性状准确率低主要是由于甘蔗产量、糖分和抗性同时受多个数量性状位点或基因组区域的调控, 低性状遗传力和强非加性效应对甘蔗的基因组选择影响较大, 单纯基于育种值选择亲本并不能明显提高甘蔗产量、糖分和抗性性状的遗传增益. 因此在GS模型构建中, 应综合考虑非加性效应及环境影响才能提高模型预测准确度.

总之, 全基因组选择技术能够全面解析不同群体的遗传组成, 可以更加有效地分析性状形成的遗传基础, 并有针对性地选择具有优良基因型的亲本进行杂交, 提高甘蔗育种效率, 加速宜机高产高糖甘蔗新品种的培育.

5.4 甘蔗基因编辑育种

基因编辑技术因其对多等位基因的定点敲除、替换、插入和大片段缺失等精准修饰和编辑, 且改良后的作物表型能稳定地遗传给下一代, 被快速应用到多种农作物遗传改良中. 近年来, 甘蔗也开始基因编辑研究, 已报道有类转录激活因子效应物核酸酶(transcription activator-like effector nucleases, TALENs)和RNA介导的规律成簇间隔短回文重复序列及其关联(clustered regularly interspaced short palindromic repeats/CRISPR-associated, CRISPR/Cas) 2种基因编辑技术应用于甘蔗.

2016年, Jung和Altpeter^[121]首次报道利用TALENs基因编辑技术成功敲除甘蔗木质素生物合成咖啡酸-O-甲基转移酶(caffeic acid 3-O-methyl- transferase, COMT)基因, 降低了甘蔗中木质素的含量(图1). 进一步研究表明, TALEN对109个COMT基因中的107个位点实现了同时编辑, 使甘蔗中木质素含量减少和木质素单体比例发生变化, 同时还使其糖化效率提高了39%~44%, COMT编辑甘蔗可用于生产乙醇和其他生物产品的提取^[122]. 2021年, Eid等人^[123]首次利用CRISPR/Cas9基因编辑技术成功编辑甘蔗栽培品种CP88-1762中叶绿素生物合成相关镁螯合酶(magnesium chelatase, MgCh)基因, 使植株的叶绿素含量显著降低. 此外该团队还利用CRISPR/Cas9介导定向同源修复(homology directed repair, HDR)方法, 建立甘蔗基因定向突变技术体系, 实现了甘蔗乙酰乳酸合成酶(ace-tolactate synthase, ALS)多等位基因突变, 将氨基酸Trp574置换为Leu和/或Ser653置换为Ile, 成功开发了耐烟嘧磺隆除草剂的甘蔗材料^[124]. 2024年, Laksana等人^[125]采用CRISPR/Cas9技术编辑甘蔗中木质素合成相关*SoLIM*转录因子基因, 获得木质素含量降低甘蔗, 为培育适于生物乙醇生产的能源蔗奠定基础. 我国甘蔗基因编辑育种的研究也取得了良好的进展, 中国热带农业科学院热带生物技术研究所甘蔗研究团队于2020年申请并授权“构建了一种针对甘蔗的CRISPR/Cas9载体及其构建方法和应用”的专利, 为CRISPR/Cas9系统在甘蔗育种中的应用奠定基础^[126].

以上研究表明, 甘蔗虽然是高倍体作物, 编辑效率相对较低, 但基因编辑技术可以成功实现多等位基因同时编辑, 创制新的优异突变体材料. 随着甘蔗基因

组的全面解析及功能基因的挖掘, 利用基因编辑技术改良甘蔗品种及创新种质将会使甘蔗生物育种进入全新的阶段。

5.5 甘蔗基因工程育种

甘蔗属于异源高倍体作物, 由于甘蔗的近交系数大, 遗传基础狭窄, 且全球甘蔗改良的种质资源十分有限, 因而进一步培育高产抗逆的甘蔗新品种比较困难。利用现代基因工程技术方法对现有的甘蔗栽培种进行遗传改良是进一步提高甘蔗产量和抗逆性的主要措施。1992年Bower和Brich^[127]建立了基因枪介导的以胚性愈伤组织为受体材料和以NPTII基因为筛选标记的甘蔗转基因技术体系, 获得了全球第一株外源基因稳定整合的甘蔗转基因植株。2000年, 中国热带农业科学院热带生物技术研究所团队成功获得海藻糖合酶转基因甘蔗(图1)^[128]。随后转基因技术在甘蔗抗虫、抗除草剂、抗病和抗非生物胁迫等相关性状的遗传改良中发挥了重要的作用。

(1) 甘蔗抗虫基因工程。抗虫转基因甘蔗培育中使用的抗虫基因主要为苏云金芽孢杆菌Bt杀虫蛋白^[129,130]、蛋白酶抑制剂^[131]和植物凝集素^[132]相关基因, 其中又以利用Bt系列基因培育抗虫转基因甘蔗最为普遍。首次报道的抗虫转基因甘蔗是导入经过修饰的抗甘蔗螟虫的Cry1A(b)基因^[133,134]。Cry系列基因如Cry1Aa, Cry1Ab, Cry1Ac和Cry2Ab是目前在甘蔗转基因抗虫育种上应用最多的一类Bt杀虫蛋白, 可以特异性地毒杀鳞翅目昆虫, 且杀虫效果十分理想^[130,135~137]。通过农杆菌介导技术, 先后将Cry1Ac, Cry1Ab, Cry1C和Cry2A等基因分别导入至甘蔗栽培品种ROC22中, 转基因植株在室内和田间的测试中均表现出了优异的抗甘蔗螟虫特性^[138~140]。此外, Riaz等人^[129]开发了表达另一种Bt蛋白——Vip3A毒素的转基因甘蔗品系, 其与未转化的甘蔗对照品系相比, 转基因品系对甘蔗二点螟的抗性增强(死亡率高达100%)。巴西2018年种植了全球第一批转基因甘蔗, 该转基因甘蔗转入了来自Bt的Cry1Ab基因。2022年, 巴西Bt抗虫转基因甘蔗播种面积大幅增长, 相较于2021/2022榨季的3.7万公顷, 2022/2023榨季预计增加为7万公顷, 同比增长89%。2023年1月, 我国农业农村部颁发了以加工原材料形式进口CTC研发的抗虫转基因甘蔗CTC175-A和CTC91087-6的安全证书(农基安证字(2022)第054、农

基安证字(2022)第055)。在更多国家允许进口转基因甘蔗为加工原材料的情况下, 巴西转基因甘蔗的种植面积将进一步扩大, 有像抗虫抗除草剂转基因大豆一样接近100%种植转基因甘蔗的趋势。

(2) 甘蔗抗除草剂基因工程。我国耕地资源宝贵, 因耕地缺乏我国甘蔗多为旱坡地种植, 杂草危害尤为严重。杂草对甘蔗的危害具体表现在杂草能大量地掠夺甘蔗生长所需的水分、养料与阳光, 从而阻碍甘蔗生长, 降低产量。将抗除草剂基因导入到甘蔗中, 获得抗除草剂转基因甘蔗, 使用除草剂进行蔗田除草, 能大幅降低劳动强度, 降低成本。2000年, Falco等人^[141]利用基因枪法将Bar基因导入甘蔗栽培品种中, 获得首例抗除草剂的转基因甘蔗。Wang等人^[138,142]通过农杆菌介导技术, 先后将草铵膦抗性基因Bar和草甘膦抗性基因CP4-EPSPS导入到甘蔗主栽品种中, 获得的转基因甘蔗植株在室内和室外均表现出优异的耐除草剂特性。此外, 基因编辑技术也为农作物抗除草剂育种提供了新的技术策略。Oz等人^[124]利用CRISPR/Cas9编辑系统介导的多等位基因突变技术突变乙酰乳酸合酶基因(acetolactate synthase, ALS)培育了广谱抗除草剂的甘蔗植株。通过基因工程技术培育更加环境友好型抗除草剂甘蔗新品种有利于减少对环境有害的除草剂的使用, 将使甘蔗的种植生产更加环保和可持续。

(3) 甘蔗抗病基因工程。甘蔗的致病病原体多达100多种, 且很多高产的甘蔗品种通常对多种病原体敏感, 因此需要通过基因工程技术手段对商业化高产高糖品种进行多抗病性的聚合育种。针对病毒性病害如甘蔗花叶病, 基因工程育种中主要采用导入外壳蛋白基因(capsid protein, CP)和转录后沉默机制(transcriptional gene silencing, PTGS)的RNAi技术进行抗病育种研究。Apriasti等人^[143]将编码甘蔗花叶病毒(sugarcane mosaic virus, SCMV)CP基因全长(927 bp)和N端缺失的CP基因序列(702 bp)分别导入到甘蔗中, 人工抗病性接种鉴定表明导入CP基因全长的转基因植株抗病性更强, 且能稳定遗传给下一代植株。Aslam等人^[144]将SCMV的CP基因短链发卡结构导入到甘蔗中, 转基因株系中表现出不同的抗病等级, 部分株系能达到免疫级别。Wang等人^[145]通过将双链RNA分解酶基因pac1导入到甘蔗栽培种ROC22中, 通过特异性降解RNA病毒双链的RNA复制中间体(replicative form, RF), 获得了对RNA类病毒具有广谱抗性的转基因植

株. 基因工程抗细菌性病害育种研究目前仅有的报道是将白纹黄单胞菌解毒素(albicidin detoxifying, albD)基因导入到甘蔗中实现对由白纹黄单胞菌引起的甘蔗白条病的抗性^[146]. Nayyar等人^[147]将 β -1,3-葡聚糖酶(β -1,3-glucanase)基因导入到甘蔗中, 获得了对赤腐病有不同抗性等级的转基因甘蔗植株. 由于甘蔗病害种类繁多, 通过基因工程技术进行多基因聚合广谱抗病育种是后期甘蔗抗病育种的重要途径.

(4) 甘蔗抗非生物逆境基因工程. 干旱、高盐、贫瘠和低温胁迫是甘蔗生产中主要的非生物逆境胁迫因素, 其中又以干旱对甘蔗生产的影响最大, 因此通过基因工程技术手段培育耐旱甘蔗新品种尤为迫切^[148]. 将来源于大肠杆菌和苜蓿根瘤菌的胆碱脱氢酶(choline dehydrogenase, CHDH)基因导入到甘蔗中培育的抗旱转基因植株获得了印度尼西亚商业化应用的审批, 成为全球第一个商业化应用的抗旱转基因甘蔗. 转录调节因子是甘蔗抗非生物逆境基因工程中利用最多的基因, 其中以利用DREB类基因家族培育抗逆转基因甘蔗最为普遍. Reis等人^[149]获得的*AtDREB2A*过表达转基因甘蔗在干旱胁迫下与对照相比较, 表现为较高的相对含水量, 光合速率和出芽率. 此外, 热休克蛋白基因(heat shock protein, HSP), B-box蛋白基因, 乙烯响应基因(ethylene responsive factor, TERF1), 焦磷酸化转移酶基因(pyrophosphoryltransferase, PPase)等均有助于甘蔗抗逆育种研究的报道^[78,150-152]. 甘蔗抗非生物逆境基因工程育种的研究已经很多, 但将优异抗旱、抗寒和耐盐胁迫等抗非生物逆境的转基因甘蔗用于商业化应用还有很多挑战需要攻克, 很多目前已经获得的抗逆转基因植株缺乏田间自然条件下的抗逆栽培验证.

6 甘蔗育种存在问题及展望

虽然我国在甘蔗育种方面已取得了一定进展, 然而, 相比于大宗作物水稻和玉米还有较大差距. 例如, 种质资源鉴定、评价和利用不足, 基因挖掘鉴定数量有限, 优异性状新种质创制数量偏少; 育种技术落后, 主要依靠常规育种技术培育新品种, 分子设计育种还

处于初级阶段; 甘蔗新登记品种呈井喷态势, 但缺乏突破性新品种. 因此, 建议下一步开展甘蔗育种创新, 培育综合性状优良甘蔗新品种, 以通过甘蔗育种科技进步, 促进甘蔗种业快速发展. 可重点从以下方面开展.

(1) 加强种质资源评价和优异资源的利用: 虽然目前我国收集甘蔗种质资源数量最多, 然而不同甘蔗种中具有育种潜力的种质资源评价和利用不足. 可通过创建核心种质库, 对资源进行深度精准评价, 挖掘优异资源为遗传育种和种质创新提供有价值的遗传材料, 从而提高资源的利用效率.

(2) 加强甘蔗宜机高糖高产高抗等重要性状分子机理解析及基因挖掘: 虽然对一些甘蔗糖分产量及抗逆相关基因功能进行了初步研究, 但甘蔗这些重要性状形成的关键调控基因挖掘鉴定不足, 重要性状形成基因调控网络及作用机理不明确, 今后应加强宜机高糖高产高抗等性状分子机理解析及基因资源挖掘, 为甘蔗遗传改良提供重要理论依据和基因资源.

(3) 加强选育宜机高产高糖高抗甘蔗新品种: 目前甘蔗生产中人工成本高是限制甘蔗收益的关键因素, 为降低生产成本提高效益, 需种植宜机化甘蔗优良品种, 在育种目标上要从高糖高产转变为宜机高糖高产抗逆, 选育宿根性好、株型紧凑直立、生长整齐、抗倒伏、脱叶性强、蔗茎纤维适中、抗逆性强的宜机高产高糖高抗甘蔗新品种. 现有主栽品种如桂糖42和柳城05-136纤维含量低、蔗茎脆、机收茎秆易破裂、破头、导致宿根性差; 另外该品种易感黑穗病和螟虫, 仍需选育宜机高产高糖高抗甘蔗新品种.

(4) 加强利用分子设计育种技术培育突破性甘蔗新品种: 目前甘蔗优良栽培种来自于杂交育种, 杂交育种亲本遗传背景狭窄, 优势基因重组周期长、效率低. 随着栽培种甘蔗基因组测序完成、重要农艺性状相关功能基因的不断解析, 可以利用分子标记、全基因组选择、转基因、基因编辑、合成生物学、人工智能等分子设计育种新技术, 精准高效聚合育种群体中的优异等位变异, 根据育种目标加速定向改良甘蔗新品种. 未来利用分子设计育种技术获得高产高糖抗逆宜机突破性甘蔗新品种将成为可能.

参考文献

- 1 Liu X X, Meng W Y, Li W. Domestic and foreign sugar markets in 2022/23 crushing season and their prospect for 2023/24 crushing season (in

- Chinese). *Sugar Canes*, 2023, 52: 69–83 [刘晓雪, 蒙威宇, 李维. 2022/2023年榨季国内外食糖市场回顾与2023/2024年榨季展望. *甘蔗糖业*, 2023, 52: 69–83]
- 2 Al-Khayri J M, Jain S M, Johnson D V. *Advances in Plant Breeding Strategies: Industrial and Food Crops*. Cham: Springer, 2019
- 3 Zhang Y B, Deng J, Hu Z H. The 13th Five-Year Plan of cane sugar industry in China and development trend of 14th Five-Year Plan (in Chinese). *Sugar Crop China*, 2022, 44: 71–76 [张跃彬, 邓军, 胡朝晖. “十三五”我国蔗糖产业现状及“十四五”发展趋势. *中国糖料*, 2022, 44: 71–76]
- 4 Zhang Y B, Zhao P F, Hu Z H, et al. The recent achievements and development trends of sugarcane improvement in China (in Chinese). *Sugar Crop China*, 2024, 46: 87–92 [张跃彬, 赵培方, 胡朝晖, 等. 近年我国甘蔗品种的育种成就与发展趋势. *中国糖料*, 2024, 46: 87–92]
- 5 Zhang J, Zhang X, Tang H, et al. Allele-defined genome of the autopolyploid sugarcane *Saccharum spontaneum* L. *Nat Genet*, 2018, 50: 1565–1573
- 6 Zhang X, Zhang S, Zhao Q, et al. Assembly of allele-aware, chromosomal-scale autopolyploid genomes based on Hi-C data. *Nat Plants*, 2019, 5: 833–845
- 7 Kui L, Majeed A, Wang X, et al. A chromosome-level genome assembly for *Erianthus fulvus* provides insights into its biofuel potential and facilitates breeding for improvement of sugarcane. *Plant Commun*, 2023, 4: 100562
- 8 Wang T, Wang B, Hua X, et al. A complete gap-free diploid genome in *Saccharum* complex and the genomic footprints of evolution in the highly polyploid *Saccharum* genus. *Nat Plants*, 2023, 9: 554–571
- 9 Bao Y, Zhang Q, Huang J, et al. A chromosomal-scale genome assembly of modern cultivated hybrid sugarcane provides insights into origination and evolution. *Nat Commun*, 2024, 15: 3041
- 10 Ge J Y. *Monograph on Crop Breeding* (in Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2006 [盖钧镒. 作物育种学各论. 北京: 中国农业出版社, 2006]
- 11 Daniels J, Roach B T. *Taxonomy and Evolution in Sugarcane Improvement Through Breeding*. Amsterdam: Elsevier Press, 1987
- 12 Fang J P, Que Y X, Chen R K. A review of *Saccharum* origin and its evolutionary relationship with related genera (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 2014, 35: 816–822 [方静平, 阙友雄, 陈如凯. 甘蔗属起源及其与近缘属进化关系研究进展. *热带作物学报*, 2014, 35: 816–822]
- 13 Chen R K. *Modern Sugarcane Genetic Breeding* (in Chinese). Beijing: China Agriculture Press, 2011 [陈如凯. 现代甘蔗遗传育种. 北京: 中国农业出版社, 2010]
- 14 Mukherjee S K. Origin and distribution of *Saccharum*. *Bot Gazette*, 1957, 119: 55–61
- 15 Kandasami P A, Thiraviam N. Utilization of *Saccharum robustum* in the evolution of commercial cultivars. *Sugarcane*, 1987, 3: 15–17
- 16 Tew T L, Purdy L H, Lamadji S, et al. Indonesian sugarcane germplasm collecting expedition-1984. *Hawai Plant Record*, 1991, 61: 25–43
- 17 Berding N, Roach B T. Germplasm collection, maintenance, and use. *Dev Crop Sci*, 1987, 11: 143–210
- 18 Naidu K M, Sreenivasan N T V. *Conservation of Sugarcane Germplasm*. Piracicaba: Copersucar Technology Center, 1987
- 19 Heinz D J. *Germplasm Utilization and Conservation*. Coimbatore: Sugarcane Breeding Institute, 1989
- 20 D'Hont A, Grivet L, Feldmann P, et al. Characterisation of the double genome structure of modern sugarcane cultivars (*Saccharum* spp.) by molecular cytogenetics. *Mol Gen Genet*, 1996, 250: 405–413
- 21 Cuadrado A, Acevedo R, Moreno Diaz De La Espina S, et al. Genome remodelling in three modern *S. officinarum* × *S. spontaneum* sugarcane cultivars. *J Exp Bot*, 2004, 55: 847–854
- 22 D'Hont A. Unraveling the genome structure of polyploids using FISH and GISH; examples of sugarcane and banana. *Cytogenet Genome Res*, 2005, 109: 27–33
- 23 Qi Y W, Deng H H, Li Q W. Advance in utilization of sugarcane germplasm in China mainland (in Chinese). *Crop Res*, 2012, 26: 443–446 [齐永文, 邓海华, 李奇伟. 我国大陆甘蔗种质资源利用进展. *作物研究*, 2012, 26: 443–446]
- 24 Stevenson G C. *Genetics and Breeding of Sugar Cane*. London: Longman, 1965
- 25 Kennedy A. West indies central sugar cane breeding station. *Int Sugar J*, 2004, 106: 672+675+706
- 26 Peng S G. The noble breeding method of sugarcane is an effective method for variety improvement (in Chinese). *Guangxi Agr Sci*, 1987, 1: 10–13 [彭绍光. 甘蔗高贵化育种法是品种改良的有效方法. *广西农业科学*, 1987, 01: 10–13]
- 27 Wu C W, Zhao P F, Xia H M. *Modern Sugarcane Hybrid Breeding and Selection Techniques* (in Chinese). Beijing: Science Press, 2014 [吴才文, 赵培方, 夏红明. 现代甘蔗杂交育种及选择技术. 北京: 科学出版社, 2014]
- 28 Peng S G. Varietal evolution of sugarcane in Taiwan (in Chinese). *Southwest China J Agr Sci*, 1996, 9: 117–124 [彭绍光. 台湾省甘蔗品种的变

- 迁. 西南农业学报, 1996, 9: 117–124]
- 29 Mao J, Ying X M, Lu X, et al. Collection and conservation for breeding strategy of sugarcane germplasm resource in Taiwan (in Chinese). *Sugar Crop China*, 2011, 2: 55–74 [毛钧, 应雄美, 陆鑫, 等. 台湾甘蔗种质资源收集保存与育种策略. 中国糖料, 2011, 2: 55–74]
 - 30 Zhang J, Nagai C, Yu Q, et al. Genome size variation in three *Saccharum* species. *Euphytica*, 2012, 185: 511–519
 - 31 Wu H L, Wang X H, He L L, et al. Analysis and comparison of chromosome karyotype of ten sugarcane varieties (in Chinese). *Chin Agr Sci Bull*, 2013, 29: 72–78 [吴海兰, 王先宏, 何丽莲, 等. 10个甘蔗品种染色体核型分析与比较. 中国农学通报, 2013, 29: 72–78]
 - 32 Price S. Cytogenetics of modern sugar canes. *Econ Bot*, 1963, 17: 97–106
 - 33 Aitken K S, McNeil M D, Berkman P J, et al. Comparative mapping in the Poaceae family reveals translocations in the complex polyploid genome of sugarcane. *BMC Plant Biol*, 2014, 14: 190
 - 34 Wen Y. Characteristics and cellular genetics of various species of sugarcane (in Chinese). *Sugarcane*, 1998, 5: 23–27 [文颖. 甘蔗属各个种的特点及细胞遗传概况. 甘蔗, 1998, 5: 23–27]
 - 35 Ding X E, Hou X, Deng Z H. Research progress on chromosomal inheritance of sugarcane (in Chinese). *Subtrop Agric Res*, 2021, 17: 238–243 [丁雪儿, 侯潇, 邓祖湖. 甘蔗染色体遗传研究进展. 亚热带农业研究, 2021, 17: 238–243]
 - 36 Tomkins J P, Yu Y, Miller-Smith H, et al. A bacterial artificial chromosome library for sugarcane. *Theor Appl Genet*, 1999, 99: 419–424
 - 37 Grivet L, Arruda P. Sugarcane genomics: depicting the complex genome of an important tropical crop. *Curr Opin Plant Biol*, 2002, 5: 122–127
 - 38 Souza G M, Berges H, Bocs S, et al. The sugarcane genome challenge: strategies for sequencing a highly complex genome. *Trop Plant Biol*, 2011, 4: 145–156
 - 39 Riaño-Pachón D M, Mattiello L. Draft genome sequencing of the sugarcane hybrid SP80-3280. *F1000Res*, 2017, 6: 861
 - 40 Garsmeur O, Droc G, Antonise R, et al. A mosaic monoploid reference sequence for the highly complex genome of sugarcane. *Nat Commun*, 2018, 9: 2638
 - 41 Zhang Q, Qi Y, Pan H, et al. Genomic insights into the recent chromosome reduction of autopolyploid sugarcane *Saccharum spontaneum*. *Nat Genet*, 2022, 54: 885–896
 - 42 Mitros T, Session A M, James B T, et al. Genome biology of the paleotetraploid perennial biomass crop *Miscanthus*. *Nat Commun*, 2020, 11: 5442
 - 43 Miao J, Feng Q, Li Y, et al. Chromosome-scale assembly and analysis of biomass crop *Miscanthus lutarioriparius* genome. *Nat Commun*, 2021, 12: 2458
 - 44 Zhang G, Ge C, Xu P, et al. The reference genome of *Miscanthus floridulus* illuminates the evolution of *Saccharinae*. *Nat Plants*, 2021, 7: 608–618
 - 45 Shearman J R, Pootakham W, Sonthirod C, et al. A draft chromosome-scale genome assembly of a commercial sugarcane. *Sci Rep*, 2022, 12: 20474
 - 46 Healey A L, Garsmeur O, Lovell J T, et al. The complex polyploid genome architecture of sugarcane. *Nature*, 2024, 628: 804–810
 - 47 Qiu L H, Fan Y G, Luo H M, et al. Advances of regulation study on tillering formation and stem forming from available tillers in sugarcane (*Saccharum officinarum*) (in Chinese). *Plant Physiol J*, 2018, 54: 192–202 [丘立杭, 范业庚, 罗含敏, 等. 甘蔗分蘖发生及成茎的调控研究进展. 植物生理学报, 2018, 54: 192–202]
 - 48 Yu H, Wang B, Chen M J, et al. Research advance and perspective of rice breeding by molecular design (in Chinese). *Chin Bull Life Sci*, 2018, 30: 1032–1037 [余泓, 王冰, 陈明江, 等. 水稻分子设计育种发展与展望. 生命科学, 2018, 30: 1032–1037]
 - 49 Liu T, Zhang X, Zhang H, et al. *Dwarf and High Tillering1* represses rice tillering through mediating the splicing of *D14* pre-mRNA. *Plant Cell*, 2022, 34: 3301–3318
 - 50 Garcia Tavares R, Lakshmanan P, Peiter E, et al. *ScGAI* is a key regulator of culm development in sugarcane. *J Exp Bot*, 2018, 69: 3823–3837
 - 51 Chai Z, Fang J, Yao W, et al. *ScGAIL*, a sugarcane N-terminal truncated DELLA-like protein, participates in gibberellin signaling in *Arabidopsis*. *J Exp Bot*, 2022, 73: 3462–3476
 - 52 Souza G M, Van Sluys M A, Lembke C G, et al. Assembly of the 373k gene space of the polyploid sugarcane genome reveals reservoirs of functional diversity in the world's leading biomass crop. *GigaScience*, 2019, 8: 1–8
 - 53 Subhani M, Chaudhry M, Khaliq A, et al. Efficacy of various fungicides against sugarcane red rot (*Colletotrichum falcatum*). *Int J Agric Biol*, 2008, 10: 725–727
 - 54 Wu Q, Su Y, Pan Y B, et al. Genetic identification of SNP markers and candidate genes associated with sugarcane smut resistance using BSR-

- Seq. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 1035266
- 55 Cheng W, Wang Z, Xu F, et al. Screening of candidate genes associated with brown stripe resistance in sugarcane via BSR-seq analysis. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 15500
- 56 Wang Z, Ren H, Pang C, et al. An autopolyploid-suitable polyBSA-seq strategy for screening candidate genetic markers linked to leaf blight resistance in sugarcane. *Theor Appl Genet*, 2022, 135: 623–636
- 57 Lu G, Wang Z, Pan Y B, et al. Identification of QTLs and critical genes related to sugarcane mosaic disease resistance. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1107314
- 58 Liu F, Sun T, Wang L, et al. Plant jasmonate ZIM domain genes: shedding light on structure and expression patterns of JAZ gene family in sugarcane. *BMC Genomics*, 2017, 18: 771
- 59 Sun T, Chen Y, Feng A, et al. The allene oxide synthase gene family in sugarcane and its involvement in disease resistance. *Ind Crop Prod*, 2023, 192: 116136
- 60 Sun T, Cen G, You C, et al. *ScAOC1*, an allene oxide cyclase gene, confers defense response to biotic and abiotic stresses in sugarcane. *Plant Cell Rep*, 2020, 39: 1785–1801
- 61 Ren Y, Zou W, Feng J, et al. Characterization of the sugarcane *MYC* gene family and the negative regulatory role of *ShMYC4* in response to pathogen stress. *Ind Crop Prod*, 2022, 176: 114292
- 62 Peng Q, Su Y, Ling H, et al. A sugarcane pathogenesis-related protein, *ScPRI0*, plays a positive role in defense responses under *Sporisorium scitamineum*, SrMV, SA, and MeJA stresses. *Plant Cell Rep*, 2017, 36: 1427–1440
- 63 Chu N, Zhou J R, Rott P C, et al. *ScPRI* plays a positive role in the regulation of resistance to diverse stresses in sugarcane (*Saccharum* spp.) and *Arabidopsis thaliana*. *Ind Crop Prod*, 2022, 180: 114736
- 64 Wu Q, Chen Y, Zou W, et al. Genome-wide characterization of sugarcane catalase gene family identifies a *ScCAT1* gene associated disease resistance. *Int J Biol Macromol*, 2023, 232: 123398
- 65 Li W F, Wang X Y, Huang Y K, et al. Molecular detection of *Bru1* gene and identification of brown rust resistance in Chinese sugarcane germplasm. *Sugar Tech*, 2017, 19: 183–190
- 66 Medeiros A, Mingossi F, Dias R, et al. Sugarcane serine peptidase inhibitors, serine peptidases, and Clp protease system subunits associated with sugarcane borer (*Diatraea saccharalis*) herbivory and wounding. *Int J Mol Sci*, 2016, 17: 1444
- 67 Medeiros A H, Franco F P, Matos J L, et al. *Sugarwin*: a sugarcane insect-induced gene with antipathogenic activity. *Mol Plant Microbe Interact*, 2012, 25: 613–624
- 68 Li A M, Wang M, Chen Z L, et al. Integrated transcriptome and metabolome analysis to identify sugarcane gene defense against fall armyworm (*Spodoptera frugiperda*) herbivory. *Int J Mol Sci*, 2022, 23: 13712
- 69 Schneider V K, Soares-Costa A, Chakravarthi M, et al. Transgenic sugarcane overexpressing CaneCPI-1 negatively affects the growth and development of the sugarcane weevil *Sphenophorus levis*. *Plant Cell Rep*, 2017, 36: 193–201
- 70 Mohan C, Shibao P Y T, de Paula F F P, et al. hRNAi-mediated knock-down of *Sphenophorus levis* V-ATPase E in transgenic sugarcane (*Saccharum* spp. interspecific hybrid) affects the insect growth and survival. *Plant Cell Rep*, 2021, 40: 507–516
- 71 Trujillo L E, Sotolongo M, Menéndez C, et al. *SodERF3*, a novel sugarcane ethylene responsive factor (*ERF*), enhances salt and drought tolerance when overexpressed in tobacco plants. *Plant Cell Physiol*, 2008, 49: 512–525
- 72 Sakuma Y, Liu Q, Dubouzet J G, et al. DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of *Arabidopsis* DREBs, transcription factors involved in dehydration- and cold-inducible gene expression. *Biochem Biophys Res Commun*, 2002, 290: 998–1009
- 73 Augustine S M, Ashwin Narayan J, Syamaladevi D P, et al. Overexpression of EaDREB2 and pyramiding of EaDREB2 with the pea DNA helicase gene (*PDH45*) enhance drought and salinity tolerance in sugarcane (*Saccharum* spp. hybrid). *Plant Cell Rep*, 2015, 34: 247–263
- 74 Guo J, Ling H, Ma J, et al. A sugarcane R2R3-MYB transcription factor gene is alternatively spliced during drought stress. *Sci Rep*, 2017, 7: 41922
- 75 Carrillo-Bermejo E A, Gamboa-Tuz S D, Pereira-Santana A, et al. The *SoNAP* gene from sugarcane (*Saccharum officinarum*) encodes a senescence-associated NAC transcription factor involved in response to osmotic and salt stress. *J Plant Res*, 2020, 133: 897–909
- 76 Wang L, Liu F, Zhang X, et al. Expression characteristics and functional analysis of the *ScWRKY3* gene from sugarcane. *Int J Mol Sci*, 2018, 19: 4059
- 77 Shen Q Q, Wang T J, Wang J G, et al. Functional identification of *Saccharum spontaneum* transcription factor SsWRKY1 to improve drought

- tolerance in sugarcane (in Chinese). *Acta Agron Sin*, 2023, 49: 2654–2664 [沈庆庆, 王天菊, 王俊刚, 等. 割手密转录因子SsWRKY1提高甘蔗品种抗旱能力的功能鉴定. *作物学报*, 2023, 49: 2654–2664]
- 78 Augustine S M, Cherian A V, Syamaladevi D P, et al. *Erianthus arundinaceus* HSP70 (*EaHSP70*) acts as a key regulator in the formation of anisotropic interdigitation in sugarcane (*Saccharum* spp. hybrid) in response to drought stress. *Plant Cell Physiol*, 2015, 56: 2368–2380
 - 79 Mohanan M V, Pushpanathan A, Padmanabhan S, et al. Overexpression of glyoxalase III gene in transgenic sugarcane confers enhanced performance under salinity stress. *J Plant Res*, 2021, 134: 1083–1094
 - 80 Ashwin Narayan J, Chakravarthi M, Nerkar G, et al. Overexpression of expansin *EaEXPA1*, a cell wall loosening protein enhances drought tolerance in sugarcane. *Ind Crop Prod*, 2021, 159: 113035
 - 81 Li J, Phan T T, Li Y R, et al. Isolation, transformation and overexpression of sugarcane *SoP5CS* gene for drought tolerance improvement. *Sugar Tech*, 2018, 20: 464–473
 - 82 Zhu K, Huang C, Phan T T, et al. Overexpression of *SoACLA-1* gene confers drought tolerance improvement in sugarcane. *Plant Mol Biol Rep*, 2021, 39: 489–500
 - 83 Fang J, Chai Z, Huang R, et al. Receptor-like cytoplasmic kinase ScRIPK in sugarcane regulates disease resistance and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Front Plant Sci*, 2023, 14: 1191449
 - 84 Phan T T, Sun B, Niu J Q, et al. Overexpression of sugarcane gene *SoSnRK2.1* confers drought tolerance in transgenic tobacco. *Plant Cell Rep*, 2016, 35: 1891–1905
 - 85 Gentile A, Dias L I, Mattos R S, et al. MicroRNAs and drought responses in sugarcane. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 58
 - 86 Yang Y, Zhang X, Su Y, et al. miRNA alteration is an important mechanism in sugarcane response to low-temperature environment. *BMC Genomics*, 2017, 18: 833
 - 87 Yang Y, Yu Q, Yang Y, et al. Identification of cold-related miRNAs in sugarcane by small RNA sequencing and functional analysis of a cold inducible ScmiR393 to cold stress. *Environ Exp Bot*, 2018, 155: 464–476
 - 88 Purankar M V, Nikam A A, Devarumath R M, et al. Radiation induced mutagenesis, physio-biochemical profiling and field evaluation of mutants in sugarcane cv. CoM 0265. *Int J Radiat Biol*, 2022, 98: 1261–1276
 - 89 Xu W W, Long S H, Qiu C S, et al. Research progress in mutation breeding of sugarcane (in Chinese). *Chin J Trop Agric*, 2017, 37: 68–73 [许雯雯, 龙松华, 邱财生, 等. 甘蔗诱变育种研究进展. *热带农业科学*, 2017, 37: 68–73]
 - 90 Buqori D M A I, Avivi S, Hartatik S, et al. Effect of waterlogging on the morphological characters of mutant sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) in the early stage. *Ecol Environ Conserv*, 2022, doi: 10.53550/EEC.2022.v28i04s.003
 - 91 Dalvi S G, Tawar P N, Suprasanna P, et al. EMS-based *in vitro* mutagenesis and mutant screening for smut resistance with agronomic traits in sugarcane. *Sugar Tech*, 2021, 23: 854–864
 - 92 Chukwu S C, Rafii M Y, Ramlee S I, et al. Marker-assisted selection and gene pyramiding for resistance to bacterial leaf blight disease of rice (*Oryza sativa* L.). *Biotechnol Biotech Equipment*, 2019, 33: 440–455
 - 93 Gouda G, Gupta M K, Donde R, et al. Marker-assisted selection for grain number and yield-related traits of rice (*Oryza sativa* L.). *Physiol Mol Biol Plants*, 2020, 26: 885–898
 - 94 da Silva J, Honeycutt R J, Burnquist W, et al. *Saccharum spontaneum* L. ‘SES 208’ genetic linkage map combining RFLP- and PCR-based markers. *Mol Breed*, 1995, 1: 165–179
 - 95 Daugrois J H, Grivet L, Roques D, et al. A putative major gene for rust resistance linked with a RFLP marker in sugarcane cultivar ‘R570’. *Theoret Appl Genet*, 1996, 92: 1059–1064
 - 96 Ming R, Liu S, Bowers J E, et al. Construction of a *Saccharum* consensus genetic map from two interspecific crosses. *Crop Sci*, 2002, 42: 570–583
 - 97 Pinto L R, Garcia A A F, Pastina M M, et al. Analysis of genomic and functional RFLP derived markers associated with sucrose content, fiber and yield QTLs in a sugarcane (*Saccharum* spp.) commercial cross. *Euphytica*, 2010, 172: 313–327
 - 98 Balsalobre T W A, da Silva Pereira G, Margarido G R A, et al. GBS-based single dosage markers for linkage and QTL mapping allow gene mining for yield-related traits in sugarcane. *BMC Genomics*, 2017, 18: 72
 - 99 Luo H M, Xiong F Q, Qiu L H, et al. Application study of molecular markers associated with traits in sugarcane molecular breeding (in Chinese). *Crops*, 2022, 2: 35–43 [罗含敏, 熊发前, 丘立杭, 等. 性状相关的分子标记在甘蔗分子育种中的应用研究. *作物杂志*, 2022, 2: 35–43]

- 100 Singh R K, Singh S P, Tiwari D K, et al. Genetic mapping and QTL analysis for sugar yield-related traits in sugarcane. [Euphytica](#), 2013, 191: 333–353
- 101 Neuber A C, Camilo Dos Santos F R, Da Costa J B, et al. Survey of the *Brul* gene for brown rust resistance in Brazilian local and basic sugarcane germplasm. *Plant Breed*, 2017, 136: 182–187
- 102 Gao Y J, Zhang R H, Zhang G M, et al. Screening of SSR markers linked to smut resistance genes in sugarcane (in Chinese). *Chin J Trop Crops*, 2013, 34: 2222–2226 [高铁静, 张荣华, 张革民, 等. 与甘蔗抗黑穗病基因连锁的SSR标记筛选. *热带作物学报*, 2013, 34: 2222–2226]
- 103 Wei X, Jackson P A, McIntyre C L, et al. Associations between DNA markers and resistance to diseases in sugarcane and effects of population substructure. [Theor Appl Genet](#), 2006, 114: 155–164
- 104 Aitken K S, Farmer A, Berkman P, et al. Generation of a 345K sugarcane SNP chip. *Int Sugar J*, 2017, 119: 816–820
- 105 You Q, Yang X, Peng Z, et al. Development and applications of a high throughput genotyping tool for polyploid crops: single nucleotide polymorphism (SNP) array. [Front Plant Sci](#), 2018, 9: 104
- 106 You Q, Yang X, Peng Z, et al. Development of an Axiom Sugarcane100K SNP array for genetic map construction and QTL identification. [Theor Appl Genet](#), 2019, 132: 2829–2845
- 107 Wang Z, Lu G, Wu Q, et al. Isolating QTL controlling sugarcane leaf blight resistance using a two-way pseudo-testcross strategy. [Crop J](#), 2022, 10: 1131–1140
- 108 Lin P P. Genome-wide association study of root traits in sugarcane (in Chinese). Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2022 [林萍萍. 甘蔗根系性状全基因组关联分析. 福州: 福建农林大学, 2022]
- 109 Le Cunff L, Garsmeur O, Raboin L M, et al. Diploid/polyploid syntenic shuttle mapping and haplotype-specific chromosome walking toward a rust resistance gene (*Brul*) in highly polyploid sugarcane ($2n \sim 12x \sim 115$). [Genetics](#), 2008, 180: 649–660
- 110 Costet L, Le Cunff L, Royaert S, et al. Haplotype structure around *Brul* reveals a narrow genetic basis for brown rust resistance in modern sugarcane cultivars. [Theor Appl Genet](#), 2012, 125: 825–836
- 111 Racedo J, Perera M F, Bertani R, et al. *Brul* gene and potential alternative sources of resistance to sugarcane brown rust disease. [Euphytica](#), 2013, 191: 429–436
- 112 Li W F, Wang X Y, Huang Y K, et al. Identification of resistance to brown rust and molecular detection of *Brul* gene in 34 sugarcane cultivated original species (in Chinese). *Mol plant Breed*, 2015, 13: 1814–1821 [李文凤, 王晓燕, 黄应昆, 等. 34份甘蔗栽培原种抗褐锈病性鉴定及 *Brul* 基因的分子检测. *分子植物育种*, 2015, 13: 1814–1821]
- 113 Roorkiwal M, Rathore A, Das R R, et al. Genome-enabled prediction models for yield related traits in chickpea. [Front Plant Sci](#), 2016, 7: 1666
- 114 Gouy M, Rousselle Y, Bastianelli D, et al. Experimental assessment of the accuracy of genomic selection in sugarcane. [Theor Appl Genet](#), 2013, 126: 2575–2586
- 115 Deomano E, Jackson P, Wei X, et al. Genomic prediction of sugar content and cane yield in sugar cane clones in different stages of selection in a breeding program, with and without pedigree information. [Mol Breed](#), 2020, 40: 38
- 116 Yadav S, Wei X, Joyce P, et al. Improved genomic prediction of clonal performance in sugarcane by exploiting non-additive genetic effects. [Theor Appl Genet](#), 2021, 134: 2235–2252
- 117 Hayes B J, Wei X, Joyce P, et al. Accuracy of genomic prediction of complex traits in sugarcane. [Theor Appl Genet](#), 2021, 134: 1455–1462
- 118 Voss-Fels K P, Wei X, Ross E M, et al. Strategies and considerations for implementing genomic selection to improve traits with additive and non-additive genetic architectures in sugarcane breeding. [Theor Appl Genet](#), 2021, 134: 1493–1511
- 119 Islam M S, McCord P H, Olatoye M O, et al. Experimental evaluation of genomic selection prediction for rust resistance in sugarcane. [Plant Genome](#), 2021, 14: e20148
- 120 Islam M S, McCord P, Read Q D, et al. Accuracy of genomic prediction of yield and sugar traits in *Saccharum* spp. hybrids. [Agriculture](#), 2022, 12: 1436
- 121 Jung J H, Altpeter F. TALEN mediated targeted mutagenesis of the caffeic acid O-methyltransferase in highly polyploid sugarcane improves cell wall composition for production of bioethanol. [Plant Mol Biol](#), 2016, 92: 131–142
- 122 Kannan B, Jung J H, Moxley G W, et al. TALEN-mediated targeted mutagenesis of more than 100 *COMT* copies/alleles in highly polyploid sugarcane improves saccharification efficiency without compromising biomass yield. [Plant Biotechnol J](#), 2018, 16: 856–866
- 123 Eid A, Mohan C, Sanchez S, et al. Multiallelic, targeted mutagenesis of magnesium chelatase with CRISPR/Cas9 provides a rapidly scorable phenotype in highly polyploid sugarcane. [Front Genome Ed](#), 2021, 3: 654996

- 124 Oz M T, Altpeter A, Karan R, et al. CRISPR/Cas9-mediated multi-allelic gene targeting in sugarcane confers herbicide tolerance. *Front Genome Ed*, 2021, 3: 673566
- 125 Laksana C, Sophiphun O, Chanprame S. Lignin reduction in sugarcane by performing CRISPR/Cas9 site-direct mutation of SoLIM transcription factor. *Plant Sci*, 2024, 340: 111987
- 126 Wang J G, Wang W Z, Zhao T T, et al. A CRISPR/Cas9 carrier and its construction method and application for sugarcane. Chinese Patent. CN202010439028.0[P].CN111718953A. 2020 [王俊刚, 王文治, 赵婷婷, 等. 一种针对甘蔗的CRISPR/Cas9载体及其构建方法和应用. 中国专利. CN202010439028.0[P].CN111718953A. 2020]
- 127 Bower R, Birch R G. Transgenic sugarcane plants via microprojectile bombardment. *Plant J*, 1992, 2: 409–416
- 128 Zhang S Z, Zheng X Q, Lin J F, et al. Cloning of trehalose synthase gene and transformation into sugarcane (in Chinese). *J Agr Biotechnol*, 2000, 8: 385–388 [张树珍, 郑学勤, 林俊芳, 等. 海藻糖合酶基因的克隆及转化甘蔗的研究. 农业生物技术学报, 2000, 8: 385–388]
- 129 Riaz S, Nasir I A, Bhatti M U, et al. Resistance to *Chilo infuscatellus* (Lepidoptera: Pyraloidea) in transgenic lines of sugarcane expressing *Bacillus thuringiensis* derived Vip3A protein. *Mol Biol Rep*, 2020, 47: 2649–2658
- 130 Cristofolletti P T, Kemper E L, Capella A N, et al. Development of transgenic sugarcane resistant to sugarcane borer. *Trop Plant Biol*, 2018, 11: 17–30
- 131 Punithavalli M. Spatial distribution of proteinase inhibitors among diverse groups of sugarcane and their interaction with sugarcane borers. *Indian J Entomol*, 2022, 84: 693–696
- 132 Sétamou M, Bernal J S, Legaspi J C, et al. Evaluation of lectin-expressing transgenic sugarcane against stalkborers (*Lepidoptera: Pyralidae*): effects on life history parameters. *J Econ Entomol*, 2002, 95: 469–477
- 133 Arencibia A, Vazquez R, Prieto D. Transgenic sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) plants are tolerant to stem borer (*Diatraea saccharalis* F.) attack despite the low expression levels of *cryIA(c)* gene from *Bacillus thuringiensis* var. kurstaki HD-1. *Biotechnologia*, 1996, 13: 1–3
- 134 Arencibia A, Vázquez R I, Prieto D, et al. Transgenic sugarcane plants resistant to stem borer attack. *Mol Breed*, 1997, 3: 247–255
- 135 Gao S, Yang Y, Wang C, et al. Transgenic sugarcane with a *cryIAc* gene exhibited better phenotypic traits and enhanced resistance against sugarcane borer. *PLoS ONE*, 2016, 11: e0153929
- 136 Gao S, Yang Y, Xu L, et al. Particle bombardment of the *cry2A* gene cassette induces stem borer resistance in sugarcane. *Int J Mol Sci*, 2018, 19: 1692
- 137 Deng Z N, Wei Y W, Pan Y Q, et al. Research progress on insect resistant transgenic sugarcane (in Chinese). *J South Agric*, 2012, 1452–1456 [邓智年, 魏源文, 潘有强, 等. 甘蔗抗虫转基因研究进展. 南方农业学报, 2012, 1452–1456]
- 138 Wang W Z, Yang B P, Feng X Y, et al. Development and characterization of transgenic sugarcane with insect resistance and herbicide tolerance. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1535
- 139 Wang W Z, Hu T J, Yang B P, et al. Nurture of pest resistant sugarcane by genetic transformation of *Cry2A* gene (in Chinese). *Mol Plant Breed*, 2020, 18: 2893–2898 [王文治, 胡天娇, 杨本鹏, 等. 转 $Cry2A$ 基因抗虫甘蔗植株的培育. 分子植物育种, 2020, 18: 2893–2898]
- 140 Feng C L, Wan Y, Wang J G, et al. Establishment of a transformant-specific detection method for *CryIAc-2A-gna* transgenic sugarcane BCG-17 (in Chinese). *Biotechnol Bull*, 2021, 37: 248–258 [冯翠莲, 万玥, 王俊刚, 等. 转 $CryIAc-2A-gna$ 基因甘蔗BCG-17转化体特异性检测方法的建立. 生物技术通报, 2021, 37: 248–258]
- 141 Falco M C, Tulmann Neto A, Ulian E C. Transformation and expression of a gene for herbicide resistance in a Brazilian sugarcane. *Plant Cell Rep*, 2000, 19: 1188–1194
- 142 Wang W Z, Yang B P, Feng C L, et al. Efficient sugarcane transformation via bar gene selection. *Trop Plant Biol*, 2017, 10: 77–85
- 143 Apriasti R, Widyaningrum S, Hidayati W N, et al. Full sequence of the coat protein gene is required for the induction of pathogen-derived resistance against sugarcane mosaic virus in transgenic sugarcane. *Mol Biol Rep*, 2018, 45: 2749–2758
- 144 Aslam U, Tabassum B, Nasir I A, et al. A virus-derived short hairpin RNA confers resistance against sugarcane mosaic virus in transgenic sugarcane. *Transgenic Res*, 2018, 27: 203–210
- 145 Wang W, Wang J, Feng X, et al. Breeding of virus-resistant transgenic sugarcane by the integration of the *PacI* gene. *Front Sustain Food Syst*, 2022, 6: 925839
- 146 Zhang L, Xu J, Birch R G. Engineered detoxification confers resistance against a pathogenic bacterium. *Nat Biotechnol*, 1999, 17: 1021–1024
- 147 Nayyar S, Sharma B K, Kaur A, et al. Red rot resistant transgenic sugarcane developed through expression of β -1,3-glucanase gene. *PLoS ONE*, 2017, 12: e0179723

- 148 Ferreira T H S, Tsunada M S, Bassi D, et al. Sugarcane water stress tolerance mechanisms and its implications on developing biotechnology solutions. *Front Plant Sci*, 2017, 8: 1077
- 149 Reis R R, Andrade Dias Brito da Cunha B, Martins P K, et al. Induced over-expression of AtDREB2A CA improves drought tolerance in sugarcane. *Plant Sci*, 2014, 221-222: 59–68
- 150 Mbambalala N, Panda S K, van der Vyver C. Overexpression of *AtBBX29* improves drought tolerance by maintaining photosynthesis and enhancing the antioxidant and osmolyte capacity of sugarcane plants. *Plant Mol Biol Rep*, 2021, 39: 419–433
- 151 Rahman M A, Wu W, Yan Y, et al. Overexpression of TERF1 in sugarcane improves tolerance to drought stress. *Crop Pasture Sci*, 2021, 72: 268–279
- 152 Raza G, Ali K, Ashraf M Y, et al. Overexpression of an H⁺-PPase gene from Arabidopsis in sugarcane improves drought tolerance, plant growth, and photosynthetic responses. *Turk J Biol*, 2016, 40: 109–119

The research progress on sugarcane breeding

ZHAO TingTing^{1,2}, SUN TingTing^{1,2}, WANG JunGang^{1,2}, WANG WenZhi^{1,2}, FENG CuiLian^{1,2},
LIU XinLong³, GAN YiMei^{1,2}, ZHAO PeiFang³, XU ChaoHua³, LIN JiShan^{1,2},
CAO ZhengYing^{1,2} & ZHANG ShuZhen^{1,2}

1 National Key Laboratory for Tropical Crop Breeding, Institute of Tropical Bioscience and Biotechnology, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou 571101, China;

2 Key Laboratory of Biology and Genetic Resources of Tropical Crops/Key Laboratory for Biology and Genetic Resources of Tropical Crops of Hainan Province, Hainan Institute for Tropical Agricultural Resources/Sanya Institute of Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Sanya 572024, China;

3 Sugarcane Research Institute, Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Kaiyuan 661699, China

As an important sugar and energy crop, sugarcane contributes significantly to ensuring worldwide sugar supply and agricultural economic development. In recent years, sugarcane producing countries around the world have made a series of innovative research progresses in collection and utilization of germplasms, breeding of new varieties, mining of genomic and functional genes, and development and applications of biological breeding technologies in sugarcane, which benefits sugarcane breeding world widely. Meanwhile, we discussed the demand for the cultivation of new sugarcane varieties and proposed the key issues that need to be resolved in the field of sugarcane breeding. It will provide new insight for breeding new creative sugarcane varieties.

sugarcane, resource protection, cultivar breeding, biological breeding

doi: [10.1360/SSV-2023-0295](https://doi.org/10.1360/SSV-2023-0295)