

中图分类号: S532 文献标识码: A 文章编号: 1672-3635(2023)03-0265-08

DOI: 10.19918/j.cnki.1672-3635.2023.03.009

综 述

马铃薯育种技术的优化与新形势下的发展

李结平*, 单友蛟

(国际马铃薯中心亚太中心(中国), 北京 延庆 102100)

摘要: 作为全球第三重要的主粮, 马铃薯能提供比谷类粮食更加全面的人类所需营养物质, 被称为“完美的食品”, 优良的马铃薯品种对保障粮食安全和人类健康有重要意义。马铃薯的育种技术一直受到广泛的重视。综述论述了四倍体马铃薯传统育种的技术要点及优化想法, 包括野生种的利用价值和导入技术手段, 前育种研究的成功案例, 四倍体传统育种中亲本选择、早代选择和种薯扩繁的技术要点。随着农业新技术的突破, 杂交马铃薯‘优薯1号’表现出优良的农艺性状, 马铃薯育种技术有了更多的发展方向。如何利用马铃薯营养繁殖、再生能力强等生物学优势, 优化提升传统育种技术, 如何在新的育种技术发展方向下建设配套技术, 将是重要的研究课题。如何将快速发展的基因组和表型组等大数据分析技术、转基因工程技术、基因编辑技术等与马铃薯育种技术相结合, 加速育种进程, 高效获得目标品种是值得思考的课题。最后, 综述通过成功的实例引发对马铃薯育种技术发展的思考, 目的是优化当前马铃薯育种技术, 加速育种进程, 实现快速高效获得优良马铃薯品种, 应对将来气候变化和人口增加造成的粮食短缺问题。

关键词: 马铃薯; 四倍体育种; 二倍体杂交种; 组学技术; 基因编辑

Optimization on Potato Breeding Technology and Its Development Under New Situation

LI Jieping*, SHAN Youjiao

(International Potato Center (CIP), China Center for Asia-Pacific (CCCAP), Yanqing, Beijing 102100, China)

Abstract: As the third most important staple crop in the world, potatoes can provide more comprehensive nutrients required by humans than cereal grains, and are called "perfect food". Excellent potato varieties are of great significance in ensuring food security and human health. Potato breeding technology has been widely valued. In this review, the technical points and optimization ideas of traditional tetraploid potato breeding were discussed, including the utilization value of wild species and introduction technology, successful cases of pre-breeding research, parental selection, early generation selection and seed potato propagation in traditional tetraploid potato breeding. With the breakthrough of new agricultural technologies, the hybrid potato variety 'Upotato 1' has shown excellent agronomic characteristics, and potato breeding technology has more development directions. How to make use of biological advantages such as potato vegetative reproduction and strong regenerative ability to optimize and upgrade traditional breeding technologies, and

收稿日期: 2023-06-08

基金项目: 科技部国家重点研发计划项目(2021YFE0109600)。

作者简介: 李结平(1983-), 博士, 研究员, 从事营养生物强化马铃薯育种和分子机制研究。

*通信作者(Corresponding author): 李结平, E-mail: j.li@cgiar.org。

how to build supporting technologies under the development direction of new breeding technologies will be important research topics. How to combine the rapid development of big data analysis technology (genomes and phenomes), transgenic engineering technology and gene editing technology with potato breeding technology to accelerate the breeding process and obtain target varieties efficiently is a subject worthy of consideration. Finally, the review triggers thinking on the development of potato breeding technology through successful examples, with the aim of optimizing current potato breeding technology, accelerating the breeding process, achieving rapid and efficient access to excellent potato varieties, and addressing future food shortages caused by climate change and population growth.

Key Words: potato; tetraploid potato breeding; diploid hybrid; omics technology; gene editing

马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)是全球排名第三的主粮作物。据联合国粮食及农业组织的调查,当前全球约有140个国家种植马铃薯,2021年马铃薯全球总产量3.76亿t(鲜重),其中中国马铃薯总产量位居世界第一,约占到全球产量的四分之一(<http://faostat.fao.org>)。马铃薯富含淀粉、优质蛋白质、维生素(维生素B、维生素C等)、矿物质(钾、磷、镁等)、膳食纤维等人体必需的营养物质,所以其用途非常广泛,是一种宜粮、菜、饲和工业原料的重要作物,在保障世界粮食安全和减轻贫困方面发挥着关键作用。

通过育种方式获得高产优质的马铃薯品种是解决马铃薯产业问题的重要技术手段。一次育种投入,产生持续的经济社会收益,所以育种也是最经济、可持续地解决部分产业问题的手段。当前马铃薯商业品种大多是杂合四倍体材料,具有营养繁殖和基因组杂合的特性,使得其与谷物类作物(水稻、小麦)在育种技术上明显不同。在实际育种过程中需要发挥马铃薯独特的生物学特性,优化技术,达到高效育成马铃薯品种的目的。具有优良农艺性状的‘优薯1号’的产生,标志着杂交马铃薯研究取得重大突破,马铃薯育种技术将迎来重大变革,构建杂交马铃薯育种技术的配套技术和理论,迫切需要深入讨论与思考。当前,大数据分析技术、基因编辑技术等发展突飞猛进,对农业发展产生了巨大的推动作用。如何在马铃薯传统育种技术的基础上,融入新的理念和技术,充分利用马铃薯多样的遗传资源,选育更多优良品种,为保障人类粮食安全做出更大

贡献是需要研究的重要命题。综述阐述了目前马铃薯主要育种技术的要点,介绍了相关成功案例,结合接触的马铃薯育种有关的研究课题,列出优化的想法,针对新型生物技术和数据分析技术,提出与马铃薯育种技术相结合的可能途径和畅想,希望对相关研究有所帮助。

1 四倍体马铃薯传统育种技术要点及优化

1.1 利用野生种质资源

马铃薯自然种质资源很丰富,包含各种野生种、农家种及栽培种,遗传背景宽广,变异多样,为育种提供了宝贵的基础材料。充分研究利用野生种质资源可以有效提高马铃薯产量、逆境适应性等。马铃薯的起源地拥有丰富的野生材料,关于马铃薯的起源,不同研究人员有不同的观点,但一致认可马铃薯起源中心位于南美洲,集中在秘鲁和玻利维亚西北部。扩增片段长度多态性(Amplified fragment length polymorphism, AFLP)分子标记分群分析表明,马铃薯栽培种由*S. brevicaule*复合群体(*S. brevicaule* complex)单一驯化而来^[1]。Hawkes^[2]把马铃薯组(Petota)分为两个亚组,21个系,7个栽培种和228个野生种。之后,Spooner等^[3]根据形态、分子、杂交和实地观察数据把栽培种和野生种数量减少至4个栽培种和107个野生种。这107个野生种分布在美国西南部(北纬38°)至阿根廷中部与智利交接处(北纬41°)间^[4]。

育种成功案例表明,野生种的优良基因导入栽培种,可以有效改良栽培种的目标性状。四倍

体栽培种中一些重要的抗晚疫病 *R* 基因来自于野生种, 20 世纪上半叶, 显性 *R* 基因来自于野生种 *S. demissum*, *R3*、*R5*、*R6*、*R7*、*R8*、*R9*、*R10* 和 *R11* 集中于 11 号染色体的相近部位, *R1* 位于 5 号染色体, *R2* 位于 4 号染色体, *R4* 位于 12 号染色体^[5]。由于病原菌 *Phytophthora infestans* 的协同进化, 这些 *R* 基因抗性能力逐渐丧失, 育种家从其他的野生相关种质中导入更多抗性基因, 如从 *S. berthaultii* 的 10 号染色体导入 *Rpi-ber1*, 从 *S. bulbocastanum* 的 8, 6 和 4 号染色体分别导入 *RB/Rpi-blb1*, *Rpi-blb2* 和 *Rpi-blb3*, 从 *S. pinnatisectum* 7 号染色体导入 *Rpi-pnt1*, 从 *S. mochiquense* 导入 *Rpi-mcq1* (最初名 *Rpi-moc1*), 从原始栽培种 *S. phureja* 9 号染色体导入 *Rpi-phu1*^[6-8]。还有一些生物胁迫抗性基因同样来自于野生材料, 如由 *S. chacoense* 和 *S. acaule* 导入了抗病毒片段, 由 *S. vernei* 和 *S. spgazzinii* 导入了马铃薯抗孢囊线虫片段。研究表明, 一些重要的品种中包含了丰富的野生种质资源片段, 如由国际马铃薯中心 (International Potato Center, CIP) 引入中国的品种 ‘CIP-24’ 包含了 *S. acaule*, *S. demissum* 和 *S. stoloniferum* 的血缘^[9]。CIP 在 20 世纪 90 年代评价了 Piurana 和 Tuberosa 系 (Series) 野生种包括 *S. chiquidenum*, *S. paucisectum*, *S. piurae* 和 *S. cajamarquense* 的晚疫病抗性。2021 年释放的具有晚疫病广谱抗性马铃薯品种 ‘Matilde’ 也是利用了胚挽救获得的二倍体野生种与二倍体栽培种 *S. stenotomum* 杂交的后代资源, 经过十多年的导入选育而来^[10]。

从育种实例可以看出, 野生种遗传资源为栽培种提供了优良性状来源。如何有效快速将有价值的遗传资源导入目标品种, 扩大马铃薯育种种质遗传背景, 实现育种目标是个重要的课题。马铃薯野生种质资源导入栽培种的技术包括 2n 配子技术、原生质体融合再生技术等。能够结薯的野生种具有不同的倍性 (二倍体至六倍体), 普遍存在着与四倍体栽培种杂交不亲合的特性。野生种中几乎所有的二倍体是自交不亲合的, 而大部分的四倍体和六倍体是自交亲合的异源多倍体^[3]。

因为大部分的野生种是二倍体, 其中一种技术手段是采用诱导系将四倍体栽培种降倍至二倍体, 如使用 *S. phureja* 诱导系提供花粉 (诱导系 ‘PL-4’), 可以降低 *S. tuberosum* 的倍性至二倍体^[11-13]。这样育种家就可以在二倍体水平进行育种操作, 获得双单倍体和二倍体野生种的杂交组合, 通过轮回选择等进行群体改良, 然后采用单向有性多倍化 (Unilateral sexual polyploidization, USP) 将效应片段通过 2n 配子技术导入到四倍体栽培种。另一种利用野生种资源的杂交技术是双向有性多倍化 (Bilateral sexual polyploidization, BSP)^[14]。也可以通过体细胞融合的方式将基因导入到四倍体^[15]。体细胞融合的技术可以在四倍体 *S. tuberosum* 和二倍体材料间操作完成。如不结块茎的野生种 *S. brevidens* 含有软腐病和早疫病抗性基因, *S. bulbocastanum* 含有晚疫病水平抗性基因, 通过细胞融合技术都可以导入到马铃薯四倍体栽培种^[16,17]。

中国不是马铃薯的原产地, 多年定向的马铃薯选育必将导致马铃薯育种基础材料遗传背景狭窄, 材料多样性不足, 优良基因资源缺乏。所以, 通过引种的方式, 从马铃薯的起源中心秘鲁和玻利维亚西北部, 引进野生种, 育成高代品系和品种, 会极大增加国内育种基础材料的遗传背景丰富度, 这对中国马铃薯发展有非常大的促进作用。

1.2 前育种策略

利用野生种质资源主要的策略是前育种 (Pre-breeding)。由于基因组倍性、育性、农艺性状等原因, 野生种不能直接应用于四倍体杂交育种, 需要采用特别的杂交技术完成前育种过程, 同时前育种是针对特定性状构建育种群体的过程。欧洲和北美育种家将安第斯亚种 (*S. tuberosum* ssp. *andigenum*) 材料加入育种项目, 扩大遗传背景, 期望通过安第斯亚种与马铃薯亚种 (*S. tuberosum* ssp. *tuberosum*) 杂交重组的方式来提高产量^[18]。但是安第斯亚种短日照的特性使得组合的后代农艺性状很差, 不能直接推广于实际生产。育种家们进而采用前育种的策略, 对安第斯亚种进行光周

期性状选育, 获得了适应长日照的安第斯亚种 Neo-tuberosum, 将这个群体与马铃薯亚种做杂交, 结果显著提高了后代产量^[19]。Julius Kühn 研究所自 1950 年使用具有晚疫病抗性的野生种及原始栽培种, 如 *S. demissum*, *S. okadae*, *S. phureja*, *S. sparsipilum*, *S. stoloniferum*, *S. tuberosum* ssp. *andigenum*, *S. vernei* 和 *S. bulbocastanum* 与常用的品种, 如感病品种 ‘Adretta’ ‘Belana’ ‘Gala’ ‘Krone’ ‘Princess’ 和中度抗病品种 ‘Sarpò Mira’ ‘Alanis’ ‘Otolia’ 进行回交选择, 经过几十年前育种工作获得了 52 份含有多种抗晚疫病遗传资源的育种群体^[20]。前育种是利用野生种质资源, 根据特定性状, 构建中间育种群体的重要策略。

1.3 二倍体马铃薯轮回选择的优势

马铃薯的商业品种通常是高度杂合的四倍体, 基因组内存在大量基因互作, 使得四倍体育种具有不确定性, 同时也隐藏了大量的有害隐性基因, 需要更大的育种群体才能获得目标品系, 增加了育种成本^[21]。二倍体马铃薯间的轮回选择, 可以快速增加性状的遗传增益, 在短期内将性状指标提升至预期目标。如 CIP 自 2005 年启动马铃薯铁锌生物强化项目, 通过对 17 个来自于 *S. stenotomum* 和 *S. phureja* 的二倍体农家种杂交, 对块茎铁锌浓度性状进行轮回选择, 历时 8 年完成了三轮选择。最终产生了新的铁锌生物强化二倍体材料, 块茎中的铁锌平均浓度显著高于最初材料, 相对于基础群体, 第三轮的后代铁锌浓度遗传增益分别为 29%、26%^[22]。所以针对特殊的性状, 如品质、抗性进行二倍体轮回选择, 快速积累遗传增益, 再通过 2n 配子育种技术, 将获得的遗传增益导入到四倍体栽培种中是马铃薯育种的优化策略。

1.4 四倍体杂交育种

马铃薯最传统的育种技术是四倍体之间的杂交育种。通过四倍体父母本之间杂交将基因组进行重组, 产生新的表型变异, 通过选择获得表型良好的马铃薯子代。具体步骤为: 根据育种目标选择亲本, 配制杂交组合, 通过后代目标性状的选择, 获得综合性状突出的高代品系。育种的目

标需要综合考虑以下三个方面的性状, 产量相关性状: 块茎大小及数量、品质等; 生长相关性状: 株型、生物胁迫和非生物胁迫抗性等; 特定商业相关性状: 颜色、薯形、芽眼等。

1.4.1 亲本的选择

亲本的选择是育种计划中最重要的步骤, 特别是中期和长期的育种计划。亲本需要包含有育种目标的性状。多倍体和高度杂合基因组特征会因为显性和上位效应影响后代块茎的表现, 只有通过测试, 才能评估亲本特殊杂交组合的育种价值。亲本要有从野生种渗入的基因, 也可以来自互补的种质, 例如 Neo-tuberosum 和 Andigena, 以利用产量杂种优势^[23]。如果对亲本间的配合力不清楚, 即使做过很多次的杂交, 也很难获得优良性状的高代品系。如果能够获得亲本的一般配合力信息, 会极大增加育种成功的几率, 所以亲本配合力是育种设计的重要参考信息^[24,25]。预测配合力好的亲本, 集中精力评估更有价值的杂交组合, 是传统育种提高效率的基础性工作。具体测试配合力的方法可以采用如下形式进行: 每个杂交群体种植大约 200 株实生苗后代, 群体角度评估他们多年多点的表型, 通过遗传学方法分析, 比较评估不同亲本的一般配合力和特殊配合力。同时育种家可以通过核心种质的基因型, 对亲本血缘进行遗传关系分析, 避免使用遗传关系很近的材料作为亲本, 从而增加遗传多样性和后代的杂种优势^[26]。

1.4.2 早代选择

传统的四倍体杂交育种技术, 是通过一次杂交, 繁殖多代, 多年多点进行选育, 获得抗性强、产量高、品质好的后代材料。如果采用早代选择, 在温室较小的空间完成性状的选择, 淘汰率将达到 99%, 会大大减少后期的工作量, 有些性状能够保留到田间种植的环境中^[27]。但是根据研究早代选择并不是十分有效^[24], 因为环境对材料的表型有很大的影响, 商业种植的马铃薯虽然与实生苗具有相同的基因型, 但是其种植于田间, 生长环境与实生苗在温室中的较小生长空间完全不同, 致使最终产量、抗性等性状表现不

同。关于早代选择的影响有大量的研究, 针对产量性状, 有些学者认为早期选择是无效的^[28,29], 而有些学者则认为产量选择是可行的, 但效果有限。屈冬玉等^[30]认为早代评价和选择的有效性取决于不同组合的遗传基础, 实生苗阶段的块茎数、单株产量和商品薯率的早代选择效果依赖于特定组合。有学者认为培养基影响产量的早代选择效果。抗病性方面, 一般认为可根据病毒病、晚疫病和疮痂病抗性淘汰大量的实生苗^[31]。品质性状, 如淀粉含量^[32]、还原糖含量^[33]、炸片品质^[34]和其他性状, 如熟期、薯皮色、芽眼深浅、薯形、匍匐茎长短和长势性状^[35,36], 早代选择是行之有效的。如果利用早代选择的逻辑, 结合特殊性状分子标记进行辅助选择, 通过基因型调查的方式选育特异后代材料, 将极大加速马铃薯的育种进程, 显著减少育种成本。

1.4.3 扩繁种薯

在传统育种中, 加速育种进程的一个有效途径是在早代就获得大量的种薯, 便于早期开展多种环境的选择。利用马铃薯营养繁殖的特性, 在常规育种的实际操作中, 通过技术优化可以获得更多的微型薯。增加种薯数量有以下几个途径: 如实生种子产生实生苗后, 对实生苗进行多次切苗扦插, 增加实生苗数, 进而产生更多的微型薯。或者通过雾培的方式, 增加每株实生苗产生的微型薯数量^[37]。或者通过改变组培瓶培养基的成分和环境条件, 让组培苗在黑暗的生长环境中产生充足试管薯^[38]。这些技术都可以有效地在早代增加种薯的数量, 进而加速育种进程, 但是他们都要在特定的生长环境中完成, 对生长条件如灯光、种植基质有特定的要求, 需要通过课题研究的方式完善相应的技术, 形成高效规范的技术体系。

2 二倍体杂交马铃薯育种技术及思考

‘优薯1号’表现出优异的农艺性状^[39], 实现了杂交马铃薯的重大突破。由于繁殖系数大, 杂交育种理论和实践都很成熟, 可以预见杂交马铃薯系列技术将会对整个马铃薯行业产生颠覆性影

响, 也可能是马铃薯育种技术发展的重要方向。目前其处于体系完善发展的早期阶段, 有一系列相关的育种技术问题值得思考, 如随着马铃薯产业发展, 杂交种子的需求有多大? 如何借鉴杂交育种体系成熟的作物(如玉米、水稻)的成功经验和理论, 加速杂交马铃薯发展和应用? 制种环节是否需要采用合适的雄性不育系, 构建配套的恢复系, 来减少制种的成本? 可否结合基因操作技术, 获得特定的恢复系, 实现智能制种? 是否需要亲本根据杂种优势进行分群? 马铃薯由于有丰富的野生种, 可以预见马铃薯会产生多姿多彩的不同杂种优势群, 将来是采用多种杂种优势群, 还是参考杂交玉米的育种技术, 使用父母亲本“双群”理论, 分别在母本群和父本群内进行选择, 利用群间突出的配合力, 通过杂种优势提高杂交组合产量品质, 这些都是值得思考的问题。如果未来如此, 当前就要在亲本群内进行选择, 储备特定性状的自交系材料, 包括营养元素生物强化、加工品质等特色性状, 干旱、盐碱、极端温度等非生物胁迫抗性性状, 晚疫病、早疫病、病毒病、疮痂病、粉痂病等生物胁迫抗性自交系。

3 新型技术加速马铃薯育种

3.1 分子标记辅助选择及基因组选择育种

如前文所述, 利用分子标记对育种材料进行选择, 在早代通过单株基因型的鉴定, 将加速特定性状的选择进程, 减少后代的种植规模和成本投入, 从而提高育种效率。当前 Intertek 公司农业科研服务可以提供马铃薯包括晚疫病抗性、抗 X 病毒、抗 Y 病毒等的分子标记 (<https://www.intertek.com/agriculture/agritech/>)^[40]。将他们应用于实生苗阶段, 鉴定实生苗基因型, 选择特定基因型的子代用于田间表型鉴定, 可以有效缩小育种群体, 减少种植规模, 降低育种成本, 达到快速高效育种的目的。特别是对表型调查较为困难的性状, 如块茎营养元素浓度, 块茎品质和需要特定诱导条件的性状, 如晚疫病抗性、土传病害抗性, 分子标记辅助选择的促进作用将更为明显。

随着测序技术的不断突破, 测序成本越来越

低, 基因序列数据会越来越容易获取, 可以分析基因组数据, 通过基因预测方式集合有益基因淘汰有害基因, 从基因组层面预测材料的表型, 对候选材料进行选择。Zhang 等^[39]利用基因组选择技术获得一对自交系, 减少了有害基因的数量, 最终育成‘优薯1号’, 表现出良好的杂种优势, 这一成功的案例对马铃薯基因组选择的育种应用有很好的启示。

以上两种分子育种技术结合, 再利用马铃薯再生能力强的特性, 对经过选择的实生苗采用切段扦插等技术手段, 早代获得大量的微型薯, 实现多点的田间种植选育, 将显著加快育种进程, 减少时间、资金及资源的投入, 有效提高马铃薯育种效率。

3.2 表型组学技术对马铃薯育种促进作用

针对马铃薯表型组调查方法的研究会对马铃薯育种产生深远的影响。相对于大多数的主粮作物, 马铃薯的收获器官比较特殊, 是位于下部的块茎, 块茎含有丰富的水分, 马铃薯的表型组研究应具有与之相适应的特殊性。针对这些特定的性质, 开发出马铃薯表型调查的方法, 减少表型调查时间, 提高表型数据的精确性, 将有效加速马铃薯的育种进程。如调查马铃薯中的铁、锌等营养元素的浓度, 可以采用新鲜样品直接消解的方式, 代替谷类作物广泛采用干燥、粉末化等耗时的方式, 实现高通量的表型调查^[41]。

3.3 基因编辑育种

基因编辑技术的快速发展使精准编辑马铃薯基因, 快速提升目标性状成为可能。基因编辑技术经历了巨型核酸酶(Meganuclease)、锌指核酸酶(Zinc finger nucleases, ZFNs)、转录激活样效应因子核酸酶(Transcription activator-like effector nucleases, TALEN)和成簇规律间隔短回文重复(Clustered regulatory interspaced short palindromic repeat-CAS, CRISPR-Cas)不同阶段, 在CRISPR-Cas技术基础上开发出PE(Prime Editing)和twinPE(twin Prime Editing)技术, 更是实现了动物(人类)细胞基因组上精准插入长片段, 实现启动子和功能基因的精准插入^[42,43]。将来与无外源

DNA基因编辑技术相结合, 实现没有外源载体的功能基因插入, 将产生巨大的经济价值。当前马铃薯的商业品种大多采用无性繁殖, 基因组为杂合四倍体, 如果使用农杆菌介导的方法进行转化完成基因编辑, 包含CAS9基因的片段会整合到受体基因组, 只能通过重组交换才能除去整合的外源DNA, 但同时会引起品种的性状发生分离, 育成新品种的工作量相当于常规育种。如果采用无外源DNA的基因编辑技术将有效避免后代的杂交, 直接产生目标性状改良型的品种。目前马铃薯中无外源DNA的基因编辑主要通过原生质瞬时转化实现。使用原生质体作为受体材料进行无外源DNA的基因编辑技术, 存在两个技术瓶颈:(1)不同受体材料的原生质体再生植株的能力不同。需要通过优化培养基、光照等生长环境、原生质体原始密度等参数, 实现原生质体再生植株。(2)转化效率低的问题。因为无外源DNA原理基于瞬时转化, 再生阶段不能在培养基中加入筛选试剂, 所有的原生质体都有可能再生成植株, 如果瞬时转化效率低的话, 导致转化效率偏低, 后期对再生材料进行筛选将是一个工作量巨大的操作。通过标记蛋白筛选的方式, 在瞬时转化后富集转化成功的原生质体, 将是个可行的解决方案。如果采用流式细胞仪进行自动分选, 快速富集含有荧光的原生质体, 实现阳性原生质体进入再生阶段, 可以保障产生足够的阳性再生植株, 宜可采用手动方式选择含有荧光信号的原生质体, 但是手动选择会使最初原生质体密度处于较低的水平, 需要明确原生质体再生的最低适宜密度。

通过农杆菌介导的方式实现品种转基因改良, 同时存在筛选标记基因遗留的问题。当前, 此类遗传转化体系通常使用抗生素抗性基因, 如*NPT II*作为筛选基因, 在改良品种推广过程中会存在着基因漂移的风险, 抗生素抗性基因可能从转基因植物水平转移至土壤细菌或者野生植物中, 从而造成生态危害。转基因食品也可能发生抗性基因水平转移, 存在引起人体肠道菌群表达抗性基因的风险。如果使用草胺膦、草甘膦等抗

性基因作为筛选基因, 将可以避免抗生素抗性基因的影响, 同时他们也可以增强品种的抗除草剂能力。当前有相关转基因技术成功的报道, 部分马铃薯转基因材料已经成功导入了草甘膦抗性基因 *EPSPS*^[44]、草胺膦抗性基因 *BAR/PAT*^[45]。

综上所述, 传统的马铃薯育种技术是通过基因重组获得新的品种。结合前育种技术、二倍体轮回选择技术、诱导系降倍技术, 将包含野生种质资源在内的其他材料的抗性等优良遗传资源导入四倍体栽培种中, 四倍体亲本之间杂交, 通过选育获得优良的马铃薯品种。选择配合力强的亲本, 实现早代选择, 结合早代扩繁种薯将显著提高育种效率。二倍体杂交马铃薯育种的突破是马铃薯育种方向变化的重要事件, 需要思考一系列的配套技术。组学技术、基因工程技术的进步将与马铃薯育种技术相结合, 但是可能存在优化配套的问题, 希望通过课题研究的方式解决问题, 促进新技术推动马铃薯育种技术进步, 实现快速高效获得优良马铃薯品种, 以应对气候变化和人口增长的粮食短缺问题。

[参 考 文 献]

- [1] Spooner D M, Mclean K, Ramsay G, *et al.* A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2005, 102(41): 14694–14699.
- [2] Hawkes J G. *The potato: evolution, biodiversity and genetic resources* [M]. London: Belhaven Press, 1990.
- [3] Spooner D M, Ghislain M, Simon R, *et al.* Systematics, diversity, genetics, and evolution of wild and cultivated potatoes [J]. *Botanical Review*, 2014, 80(4): 283–383.
- [4] Hijmans R J, Spooner D M. Geographic distribution of wild potato species [J]. *American Journal of Botany*, 2001, 88(11): 2101–2112.
- [5] Blossie J, Gäbelein R, Hammann T, *et al.* Late blight resistance in wild potato species—resources for future potato (*Solanum tuberosum*) breeding [J]. *Plant Breeding*, 2022, 141(3): 314–331.
- [6] Jones J, Foster S J, Chu Z, *et al.* Late blight resistance genes and methods: Holland, WO2009013468 [P]. 2009–01–29.
- [7] Smilde W D, Brigneti G, Jagger L, *et al.* *Solanum mochiquense* chromosome IX carries a novel late blight resistance gene *Rpi-moc1* [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2005, 110(2): 252–258.
- [8] Park T H, Vleeshouwers V, Jacobsen E, *et al.* Molecular breeding for resistance to *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary in potato (*Solanum tuberosum* L.): a perspective of cisgenesis [J]. *Plant Breeding*, 2009, 128(2): 109–117.
- [9] Ortiz R. The state of the use of potato genetic diversity [M]. *Broadening the genetic base of crop production*. Wallingford, Oxfordshire, UK: CAB International, 2001: 181.
- [10] CROP TRUST. The future of food is wild [EB/OL]. (2021–12–12). <https://www.croptrust.org/news-events/news/the-future-of-food-is-wild/>.
- [11] Ordoñez B, Santayana M, Aponte M, *et al.* PL-4 (CIP596131. 4): an improved potato haploid inducer [J]. *American Journal of Potato Research*, 2021, 98: 255–262.
- [12] Janky S H, Peloquin S J, Yerck G L. The use of potato haploids to put 2x wild species germplasm into a usable form [J]. *Plant Breeding*, 1990, 104(4): 290–294.
- [13] Carpato D, Barone A. Ploidy level manipulations in potato through sexual hybridisation [J]. *Annals of Applied Biology*, 2005, 146(1): 71–79.
- [14] Jansky S. Overcoming hybridization barriers in potato [J]. *Plant Breeding*, 2010, 125(1): 1–12.
- [15] Wenzel G, Schieder O, Przewozny T, *et al.* Comparison of single cell culture derived *Solanum tuberosum* L. plants and a model for their application in breeding programs [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1979, 55: 49–55.
- [16] Mitchell J M, Williams C E, Haberlach G T, *et al.* Introgression and stabilization of *Erwinia* tuber soft rot resistance into potato after somatic hybridization of *Solanum tuberosum* and *S. brevidens* [J]. *American Journal of Potato Research*, 2002, 79: 19–24.
- [17] Helgeson J P, Pohlman J D, Austin S, *et al.* Somatic hybrids between *Solanum bulbocastanum* and potato: a new source of resistance to late blight [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1998, 96: 738–742.
- [18] Sood S, Bhardwaj V, Pandey S K, *et al.* History of potato breeding: improvement, diversification, and diversity [J]. *The Potato*

- Genome, 2017: 31–72.
- [19] Kumar R, Kang G S. Usefulness of *Andigena* (*Solanum tuberosum* ssp. *andigena*) genotypes as parents in breeding early bulking potato cultivars [J]. *Euphytica*, 2006, 150(1–2): 107–115.
- [20] Blossie J, Uptmoor R, Thieme R, *et al.* Insights into the genetic basis of the pre-breeding potato clones developed at the Julius Kuhn Institute for high and durable late blight resistance [J]. *Plant Genetic Resources Characterization and Utilization*, 2021, 19(5): 461–464.
- [21] Bharadwaj D N. Polyploidy in crop improvement and evolution [J]. *Plant Biology and Biotechnology*, 2015: 619–638.
- [22] Amoros W, Salas E, Hualla V, *et al.* Heritability and genetic gains for iron and zinc concentration in diploid potato [J]. *Crop Science*, 2020, 60(4): 1884–1896.
- [23] Bradshaw J E. Potato-breeding strategy [M]//Vreugdenhil D. *Potato biology and biotechnology*. Amsterdam: Elsevier Science BV, 2007: 157–177.
- [24] Bradshaw J E, Mackay G R. Breeding strategies for clonally propagated potatoes [J]. *Potato Genetics*, 1994: 467–497.
- [25] Gopal J. General combining ability and its repeatability in early generations of potato breeding programmes [J]. *Potato Research*, 1998, 41: 21–28.
- [26] Sun G, Wang-Pruski G, Mayich M, *et al.* RAPD and pedigree-based genetic diversity estimates in cultivated diploid potato hybrids [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 107: 110–115.
- [27] Bradshaw J E. *Potato breeding: theory and practice* [M]. Berlin: Springer International Publishing, 2021.
- [28] Huisheng S. Potato breeding in China [J]. *CIPs Circular*, 1984, 2: 12.
- [29] Zadina J. Selecting highly productive potato crosses according to the performance of the seedlings [J]. *Genetika A Slechteni*, 1971, 7(4): 269–273.
- [30] 屈冬玉, 詹家绥, 宋伯符, 等. 马铃薯育种早代选择的初步研究 [J]. *马铃薯杂志*, 1989, 3(2): 87–91.
- [31] Plaisted R L. *Advances and limitations in the utilization of Neotuberosum in potato breeding* [M]. The production of new potato varieties. Cambridge: Cambridge University Press, 1987: 186–196.
- [32] 刘淑华, 姜兴亚, 梁德林. 马铃薯高淀粉育种初世代比重相关性分析和测选方法的研究 [J]. *马铃薯杂志*, 1989, 3(3): 139–143.
- [33] 王凤义, 李景华. 马铃薯栽培种块茎还原糖含量及干物质含量的遗传分析 [J]. *马铃薯杂志*, 1988, 2(2): 72–78.
- [34] 李军, 李玉华, 刘喜才, 等. 马铃薯炸片品质与干物质含量早期选择的研究 [J]. *中国马铃薯*, 2001, 15(1): 17–19.
- [35] 黑龙江农业科学院马铃薯研究所. *中国马铃薯栽培学* [M]. 北京: 中国农业科学出版社, 1994: 97–100.
- [36] Howard H W. Experiments with potatoes on the effect of the pigment-restricting gene, *M* [J]. *Heredity*, 1962, 17(2): 145–156.
- [37] Çalışkan M E, Yavuz C, Yağız A K, *et al.* Comparison of aeroponics and conventional potato mini tuber production systems at different plant densities [J]. *Potato Research*, 2021, 64: 41–53.
- [38] Husain S, Shah S A H, Asghar S, *et al.* Micro-tuberization of four potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars through tissue culture [J]. *Research and Reviews: Journal of Botanical Sciences*, 2017(3): 1705.
- [39] Zhang C, Yang Z, Tang D, *et al.* Genome design of hybrid potato [J]. *Cell*, 2021, 184(15): 3873–3883.
- [40] Kante M, Lindqvist-Kreuzer H, Portal L, *et al.* Kompetitive allele specific PCR (KASP) markers for potato: an effective tool for increased genetic gains [J]. *Agronomy*, 2021, 11(11): 2315.
- [41] Scalable. Cost-effective phenotyping for quantitative genetics in potato [EB/OL]. (2021–05–22). <https://www.youtube.com/watch?v=OENLevuJ2dw>.
- [42] Anzalone A V, Randolph P B, Davis J R, *et al.* Search-and-replace genome editing without double-strand breaks or donor DNA [J]. *Nature*, 2019, 576(7785): 149–157.
- [43] Anzalone A V, Gao X D, Podracky C J, *et al.* Programmable deletion, replacement, integration and inversion of large DNA sequences with twin prime editing [J]. *Nature Biotechnology*, 2022, 40(5): 731–740.
- [44] Bakhsh A, Hussain T, Rahamkulov I, *et al.* Transgenic potato lines expressing *CP4-EPSP* synthase exhibit resistance against glyphosate [J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2020, 140(1): 23–34.
- [45] Soto N, Enríquez G A, Ferreira A, *et al.* Efficient transformation of potato stems segments from cultivar *Désirée* using phosphinothricin as selection marker [J]. *Biotechnología Aplicada*, 2007, 24(2): 139–144.