

· 热点评述 ·

而今迈步从头越：马铃薯育种跨入“有种”时代

许操*

中国科学院遗传与发育生物学研究所, 植物基因组学国家重点实验室, 北京 100101

摘要 现代栽培马铃薯(*Solanum tuberosum*)是同源四倍体, 基因组高度杂合, 遗传组成复杂, 存在严重的自交衰退, 优异性状难以聚合, 使得育种周期漫长, 造成基于种子传代的马铃薯杂交育种难以突破。与此同时, 块茎无性繁殖导致马铃薯繁殖系数低、储运成本高和易携带病虫害等痼疾, 且种薯脱毒成本高, 限制其产业化发展。近期, 中国农业科学院深圳农业基因组研究所黄三文团队运用基因组设计理论和方法体系培育杂交马铃薯, 用二倍体育种替代四倍体育种, 实现了用杂交种子繁殖替代薯块繁殖, 创制了第1代高纯度的二倍体自交系和杂种优势明显的杂交马铃薯品系。该研究是马铃薯育种领域里程碑式的重大成果, 开启了基于基因组设计和种子迭代的马铃薯生物育种新纪元。

关键词 马铃薯, 基因组设计, 自交系, 杂交育种

许操 (2021). 而今迈步从头越: 马铃薯育种跨入“有种”时代. 植物学报 56, 516–519.

马铃薯(*Solanum tuberosum*)是世界第三大粮食作物, 也是最重要的块茎作物, 是全球13亿人的主粮(Stokstad, 2019)。马铃薯是光合效率最高的C3作物之一, 也是平均耗水量最少的主粮作物, 其适应性非常强, 能在不同纬度、海拔、日长及气候条件下生长, 特别是能在饥饿人口分布较多的非洲地区种植, 且产量可观。因此, 马铃薯在保障人类粮食安全方面具有巨大潜力(唐蝶, 2019)。

大约8 000–10 000年前, 马铃薯起源于南美洲安第斯山脉。约1 000年前, 印第安人发现马铃薯可以无性繁殖, 并开始使用块茎种植马铃薯。500多年前, 马铃薯被欧洲探险家带出南美洲, 并最终走向世界。200多年前, 人类开始通过块茎繁殖的方式广泛种植四倍体马铃薯(Markel and Shih, 2021)。然而, 119年前, 美国育成的薯条加工型品种Russet Burbank至今仍是其主栽品种(Bethke et al., 2014)。据《长安客话》(蒋一葵著)记载, 马铃薯于明朝万历年间传入中国(徐建飞和金黎平, 2017), 而60多年前我国育成的克新1号至今仍是国内主要栽培品种之一(邱晨辉, 2021)。200多年前的繁育方式延续至今, 100多年前培育的品种仍在广泛栽种, 以至于育种家慨叹: 基于

种子传代的马铃薯杂交育种陷入百年停滞(100-year genetic stagnation) (Markel and Shih, 2021)。可见, 马铃薯“有种”繁育的突破可谓“雄关漫道真如铁”。

显然, 实现马铃薯“有种”繁育需要一次技术革新, 即用二倍体杂交育种替代四倍体育种, 用杂交种子繁殖替代薯块繁殖, 使其与水稻(*Oryza sativa*)和小麦(*Triticum aestivum*)等主要粮食作物一样, 播下种子, 收获土豆, 实现品种快速更新换代。因此, 荷兰、中国和美国等国科学家纷纷呼吁开展二倍体马铃薯的研究和育种工作(Lindhout et al., 2011; 李颖等, 2013; Jansky et al., 2016)。2021年6月24日, *Cell*杂志发表了中国农业科学院深圳农业基因组研究所黄三文团队杂交马铃薯基因组设计的重大研究成果, 该研究运用基因组设计理论和方法体系培育杂交马铃薯, 用二倍体育种替代四倍体育种, 实现了用杂交种子繁殖替代薯块繁殖, 创制了优薯1号马铃薯杂交种(Zhang et al., 2021) (图1)。这一重大创新进展以及优薯1号的诞生, 突破了马铃薯有种繁育的“雄关漫道”, 实现了“而今迈步从头越”。

一项开启新时代重大成果的科研构思往往源自产业需求。尽管马铃薯是重要的粮食作物, 且与之配

收稿日期: 2021-09-02; 接受日期: 2021-09-16

基金项目: 国家自然科学基金(No.31991183)

* E-mail: caoxu@genetics.ac.cn

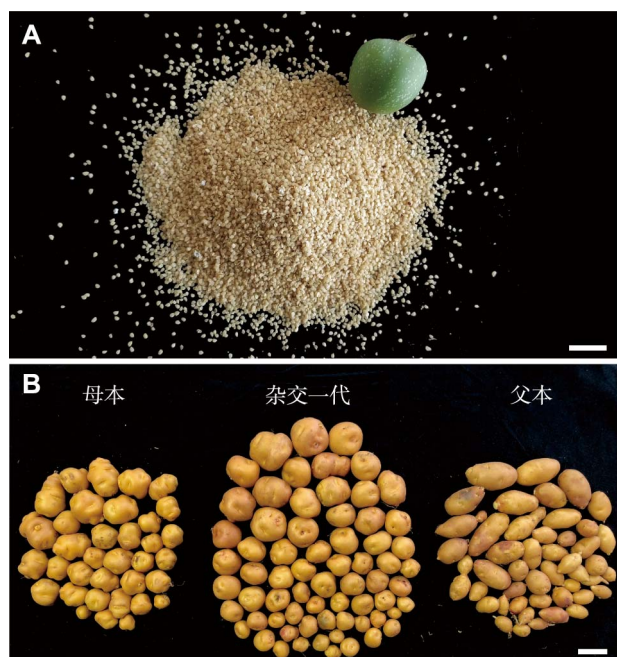


图1 自交马铃薯的果实、种子和杂交马铃薯杂种优势(图片由张春芝提供)
(A) 自交马铃薯的果实和种子(bar=1 cm); **(B)** 杂交马铃薯杂种一代杂种优势(bar=5 cm)

Figure 1 Fruit, seeds of parental lines and hybrid vigor of F_1 hybrid (These pictures were provided by Chunzhi Zhang)
(A) Fruit and seeds of self-compatible potato (bar=1 cm); **(B)** Tuber yield illustrating the hybrid vigor of F_1 hybrid (bar=5 cm)

套的工农业体系相对稳定运行,但两大结构性障碍一直挑战着全球马铃薯产业,其落后局面与人类社会的快速发展和技术创新的突飞猛进形成鲜明对比。首先,现代栽培马铃薯是同源四倍体,基因组高度杂合,遗传组成极其复杂,存在严重的自交衰退(inbreeding depression),导致遗传改良进展缓慢,优异性状难以聚合,育种周期漫长。其次,长期以来,马铃薯主要采用块茎无性繁殖,存在繁殖系数低、储运成本高和易携带病虫害等缺陷,且种薯脱毒成本较高,导致优质种薯难以像其它主粮种子一样轻易实现跨地域传播和种植(Zhang et al., 2021)。

与现代栽培马铃薯以四倍体为主的情况不同,自然界中74%以上的马铃薯种质是二倍体(金黎平和杨宏福, 1996)。筛选鉴定优异二倍体马铃薯种质,将其改造成以自交系为基础进行种子繁殖的二倍体作物,不仅可以破除上述结构性障碍,还能通过杂交育种获得杂种优势,有望推动马铃薯产业的绿色革命。然而,

要实现二倍体杂交马铃薯育种绝非易事,它需要高度纯合的自交系亲本用于杂交并呈现杂种优势,但天然二倍体马铃薯种质与生俱来的自交不亲和(self-incompatible)和自交衰退两大特性成为阻碍高纯度优异自交系培育的最大难题。

自交不亲和是指植物自花授粉后不会产生种子的现象,是植物生物学基础研究的经典命题。很多作物(如番茄(*S. lycopersicum*))都是在驯化过程中自交不亲和基因发生自然变异,进而产生自交亲和后代而被人类选择用于杂交育种(Li and Chetelat, 2010)。中国科学院遗传与发育生物学研究所薛勇彪团队以金鱼草(*Antirrhinum majus*)和矮牵牛(*Petunia hybrida*)等植物为模式,在自交不亲和控制机制方面取得了一系列原创性发现,尤其是阐明了*S-RNase*基因决定自交不亲和的分子机制,为打破二倍体马铃薯自交不亲和限制奠定了理论基础(Qiao et al., 2004a, 2004b)。在前期研究中,黄三文团队利用比较基因组学方法,结合基因组编辑技术敲除了马铃薯*S-RNase*基因,获得自交亲和的马铃薯种质(Ye et al., 2018)。随后,他们又从野生马铃薯中筛选到2个自然变异的自交亲和株系,并鉴定了控制该性状的基因,其中一个为*S-RNase*表达降低所致,另一个则是*Sli* (*S-locus inhibitor*)基因过表达所致(Zhang et al., 2019)。该团队采用反向遗传学和正向遗传学相结合的策略逐步解决了二倍体马铃薯自交不亲和问题。

自交衰退是指生物的自交后代出现生活力下降、抗性减弱及产量降低等现象。马铃薯在长期无性繁殖过程中积累了大量的隐性有害突变,一旦自交,有害突变的效应便会在后代显现出来,导致自交衰退。前期,黄三文团队对马铃薯自交衰退的遗传基础进行了系统解析,发现可以通过对遗传背景差异大的自交系进行杂交以掩盖杂交种中有害突变的效应(Zhang et al., 2019)。但导致自交衰退的有害突变镶嵌分布在马铃薯的2套单倍型中,无法通过重组彻底淘汰(Zhou et al., 2020)。因此,必须借助基因组大数据进行选择和设计,淘汰有害突变,克服自交衰退,才能获得优良的纯种自交系。

基于前期研究,黄三文团队绘制并践行了二倍体杂交马铃薯基因组设计育种的四步走路线图(Zhang et al., 2021)。

第1步是选定用于培育自交系的起始材料(**starting materials**)。从自交亲和的二倍体马铃薯种质中选择基因组杂合度较低和有害突变数目较少的材料作为起始材料。起始材料的选择决定最终的成败。研究人员选择来自4个不同亚群的二倍体材料PG6359、RH、C10-20和E86-69, 它们携带不同的自交亲和基因, 可以保证亲本自交亲和, 同时有效避免与某个自交亲和基因连锁的有害突变在F₁杂交后代中出现连锁累赘, 影响杂种优势的呈现。通过对上述材料进行基因组分析, 发现基因组杂合度与有害突变的数量呈正相关, 从全基因组视角印证了将杂合度和有害突变数作为起始材料选择标准的合理性。

第2步是起始材料自交群体(S₁)的表型鉴定和遗传解析, 揭示显著性有害突变(**large-effect deleterious mutations**)和优异等位基因在基因组中的分布规律。起始材料基因组中显著性有害突变主要以杂合形式存在, 自交后代的纯合个体会呈现显著的不良性状, 可以通过表型分析甄别。如果有害突变影响配子或合子的发育, 则该位点后代不同基因型的分离比会偏离孟德尔定律, 可以通过遗传分析进行辨别。通过大规模测序, 研究人员鉴定出在苗期和结实期的全基因组偏分离区域, 定位到育性相关的有害突变基因, 并确定了培育自交系需要淘汰的有害突变和聚合的优良等位基因。黄三文团队将经典遗传学、表型组学和基因组学巧妙结合, 提高了遗传筛选的通量、效率以及精准度。

第3步是高度纯合自交系的选育。这一步的主要任务是剔除显著性有害突变, 打破连锁累赘, 聚合优异性状, 实现自交系高度纯合。黄三文团队选择携带优良等位基因的起始材料自交群体进行自交, 利用基因组分析辅助选择, 淘汰在相斥相(**repulsion phase**)中紧密连锁的有害突变, 挑选高纯合度后代个体继续自交。经过多代自交, 研究人员终于成功培育出PG 6359和E86-69两个综合表现优异的高纯合度自交系。这部分工作借鉴了分子标记辅助育种的精髓, 并将辅助通量从常见的分子标记升级为基因组全景扫描。

最后一步是杂交种的选育, 即将不同遗传背景是自交系进行杂交, 并对杂交后代进行性状评价和杂种优势分析。前面3步的精准度直接决定了这一步的成功率。黄三文团队根据基因组测序结果, 选择基因组互补性比较高的自交系进行杂交, 获得了杂种优势显

著的杂交种。例如, 将2个自交系PG6359和E86-69进行杂交, 获得了F₁代杂交马铃薯, 其性状均一性好, 呈现显著的杂种优势, 产量比亲本高31%。对F₁代杂交种的亲本A6-26和E4-63进行全基因组测序和分析, 发现2个自交系的基因组存在互补性, F₁代中近90%的变异是杂合子, 表明大多数有害突变在F₁代杂种中被掩盖, 从全基因组视角解释了杂种优势产生的原因。

从起源于安第斯山脉的块茎植物到问世于世界之窗深圳的二倍体杂交马铃薯, 该研究将基因组设计理念贯穿始终, 运用自如。从基因组指导起始材料的选择到基因组分析揭示自交群体的遗传基础; 从基因组辅助优异自交系的选育到杂种优势的基因组分析, 这一突破性科学成果无疑是马铃薯育种领域的里程碑, 是生物育种理念革新与技术突破的杰出代表。

致谢 感谢中国科学院遗传与发育生物学研究所左建儒研究员对稿件的宝贵建议; 感谢中国科学院遗传与发育生物学研究所于绪琛和姜焕昌同学在文献整理和图片编辑方面给予的帮助; 感谢中国农业科学院深圳农业基因组研究所黄三文研究员和张春芝研究员提供图片。

参考文献

- 金黎平, 杨宏福 (1996). 马铃薯遗传育种中的染色体倍性操作(综述). 农业生物技术学报 4, 70–75.
- 李颖, 李广存, 李灿辉, 屈冬玉, 黄三文 (2013). 二倍体杂种优势马铃薯育种的展望. 中国马铃薯 27, 96–99.
- 邱晨辉 (2021). 第一代全基因组设计的杂交马铃薯问世!《细胞》刊文. 中国青年报 2021-06-25.
- 唐蝶 (2019). 马铃薯自交衰退的遗传基础. 硕士论文. 深圳: 中国农业科学院农业基因组研究所. pp.1–46.
- 徐建飞, 金黎平 (2017). 马铃薯遗传育种研究: 现状与展望. 中国农业科学 50, 990–1015.
- Bethke PC, Nassar AMK, Kubow S, Leclerc YN, Li XQ, Haroon M, Molen T, Bamberg J, Martin M, Donnelly DJ (2014). History and origin of Russet Burbank (Netted Gem) a sport of Burbank. *Am J Potato Res* 91, 594–609.
- Jansky SH, Charkowski AO, Douches DS, Gusmini G, Richael C, Bethke PC, Spooner DM, Novy RG, De Jong H, De Jong WS, Bamberg JB, Thompson AL, Bizimungu B, Holm DG, Brown CR, Haynes KG,

- Sathuvalli VR, Veilleux RE, Miller JC Jr, Bradeen JM, Jiang JM** (2016). Reinventing potato as a diploid inbred line-based crop. *Crop Sci* **56**, 1412.
- Li WT, Chetelat RT** (2010). A pollen factor linking inter- and intraspecific pollen rejection in tomato. *Science* **330**, 1827–1830.
- Lindhout P, Meijer D, Schotte T, Hutten RCB, Visser RGF, van Eck HJ** (2011). Towards F₁ hybrid seed potato breeding. *Potato Res* **54**, 301–312.
- Markel K, Shih PM** (2021). From breeding to genome design: a genomic makeover for potatoes. *Cell* **184**, 3843–3845.
- Qiao H, Wang F, Zhao L, Zhou JL, Lai Z, Zhang YS, Robbins TP, Xue YB** (2004a). The F-box protein AhSLF-S₂ controls the pollen function of S-RNase-based self-incompatibility. *Plant Cell* **16**, 2307–2322.
- Qiao H, Wang HY, Zhao L, Zhou JL, Huang J, Zhang YS, Xue YB** (2004b). The F-box protein AhSLF-S₂ physically interacts with S-RNases that may be inhibited by the ubiquitin/26S proteasome pathway of protein degradation during compatible pollination in *Antirrhinum*. *Plant Cell* **16**, 582–595.
- Stokstad E** (2019). The new potato. *Science* **363**, 574–577.
- Ye MW, Peng Z, Tang D, Yang ZM, Li DW, Xu YM, Zhang CZ, Huang SW** (2018). Generation of self-compatible diploid potato by knockout of *S-RNase*. *Nat Plants* **4**, 651–654.
- Zhang CZ, Wang P, Tang D, Yang ZM, Lu F, Qi JJ, Tawari NR, Shang Y, Li CH, Huang SW** (2019). The genetic basis of inbreeding depression in potato. *Nat Genet* **51**, 374–378.
- Zhang CZ, Yang ZM, Tang D, Zhu YH, Wang P, Li DW, Zhu GT, Xiong XY, Shang Y, Li CH, Huang SW** (2021). Genome design of hybrid potato. *Cell* **184**, 3873–3883.
- Zhou Q, Tang D, Huang W, Yang ZM, Zhang Y, Hamilton JP, Visser RGF, Bachem CWB, Buell CR, Zhang ZH, Zhang CZ, Huang SW** (2020). Haplotype-resolved genome analyses of a heterozygous diploid potato. *Nat Genet* **52**, 1018–1023.

Conquering the Summit: A New Era Towards Hybrid Seed Potato Breeding

Cao Xu*

State Key Laboratory of Plant Genomics, Institute of Genetics and Developmental Biology,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract Modern cultivated potato (*Solanum tuberosum*) is a clonally propagated autotetraploid, with highly heterozygous genome, complex genetic background, and severe inbreeding depression, making it difficult to combine eminent traits and resulting in a long breeding cycle and the dilemma of ‘genetic stagnation’ of potato hybrid breeding. Moreover, clonal propagation leads to low reproduction coefficient, high cost of storage and transportation, whereas tubers are easy to carry viruses and pests, which have hindered the development of potato industry for a long time. Recently a team led by Sanwen Huang in Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, successfully use genome design to develop the pure and fertile potato lines and thereby the hybrid F₁, reinvent potato from a clonally propagated tetraploid into a seed-propagated diploid. This work is a milestone in potato breeding, that starts a new era of genome design and rapid potato breeding.

Key words potato, genome design, inbred line, hybrid breeding

Xu C (2021). Conquering the summit: a new era towards hybrid seed potato breeding. *Chin Bull Bot* **56**, 516–519.

* E-mail: caoxu@genetics.ac.cn

(责任编辑: 白羽红)