

文明富, 杨俊贤, 潘方胤, 等. 甘蔗遗传改良研究进展 [J]. 广东农业科学, 2016, 43 (6) : 58–63.

甘蔗遗传改良研究进展

文明富, 杨俊贤, 潘方胤, 吴文龙, 陈月桂, 官锦燕
(广东省科学院广州甘蔗糖业研究所, 广东 广州 510316)

摘 要: 甘蔗属于多年生热带亚热带的大型草本植物, 是公认的将光能转化为化学能效率最高的植物之一。甘蔗作为重要的糖料和能源作物, 品种改良一直以来都受到人们极大的重视, 甘蔗传统育种和品种配套栽培技术大大提高了蔗茎产量和蔗糖分含量。近年来, 生物技术的发展与应用为甘蔗遗传改良提供了很大的帮助。为了便于育种人员充分了解甘蔗遗传改良的研究进展, 针对甘蔗常规育种、基因组学、转基因技术及分子标记辅助育种等研究方向进行了阐述。

关键词: 甘蔗; 遗传改良; 基因组学; 转基因; 分子标记辅助育种

中图分类号: S566.103.2

文献标识码: A

文章编号: 1004–874X (2016) 06–0058–06

Review on genetic improvement of sugarcane (*Saccharum* spp.)

WEN Ming-fu, YANG Jun-xian, PAN Fang-yin, WU Wen-long,
CHEN Yue-gui, GUAN Jin-yan

(Guangzhou Sugarcane Industry Research Institute, Guangdong Academy
of Sciences, Guangzhou 510316, China)

Abstract: Sugarcane (*Saccharum* spp.) is a large-stature perennial grass that is cultivated in tropical and semi-tropical regions of the world, and it is one of the most efficient crops in the world in converting energy from sunlight into chemical energy. Global interest in sugarcane genetic improvement has increased significantly due to its economic impact on sustainable energy and sugar production. Sugarcane traditional breeding and cultivation techniques have contributed to a huge increase in sugarcane yield and sucrose content. In recent years, efforts to improve sugarcane have focused on the development of biotechnology for this crop. It is very critical to know information about genetic improvement of sugarcane for the breeder. In this paper, the progress in conventional breeding, genomics, transgenics and marker-assisted breeding for genetic improvement of sugarcane were reviewed.

Key words: sugarcane; genetic improvement; genomics; transgenics; marker-assisted breeding

甘蔗 (*Saccharum* spp.) 是中国乃至世界第一大糖料作物, 蔗糖占世界食糖总产的 75% 以上, 占我国食糖总产的 90% 以上; 也是第一代生物能

源作物, 其作为可再生替代能源用于燃料乙醇和生物质产品的生产。从 20 世纪 70 年代开始, 世界上许多国家制订了发展燃料乙醇代替部分石油的可再生清洁能源战略, 其中以巴西利用甘蔗生产燃料乙醇作为汽车动力能源最为成功。从 1979 年首辆以燃料乙醇为驱动的生物能源汽车问世以来, 到 2003 年, 巴西使用乙醇汽油混合燃料的汽车有 1 550 万辆, 完全使用乙醇作为燃料的汽车达 220 万辆^[1]。2010 年巴西以甘蔗作为主要原料生产生物能源的产量已经取代了该国 47.6% 左右的能源消费, 成为世界上生物能源利用最高的国家^[2]。

甘蔗是公认的具有较高光合速率和干物质积

收稿日期: 2015–11–27

基金项目: 广东省科技计划项目 (2014A030304012, 2014A020208012, 2015A030302009); 湛江市科技计划项目 (2014A03020, 2015A03014); 广东省农机农艺配套甘蔗良种选育关键技术创新能力建设项目 (粤农计 [2015]6 号)

作者简介: 文明富 (1982–), 男, 硕士, 农艺师, E-mail: wenmingfu308@163.com

通讯作者: 杨俊贤 (1962–), 男, 研究员, E-mail: siriyjx@163.com

累能力的 C4 植物^[3-4], 是栽培作物中单位产量最高的作物^[5]。据国际粮农组织 (FAO) 数据统计^[6], 在 2011/2012 榨季, 世界上甘蔗主要生产国家中, 巴西甘蔗种植面积达 $9.60 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 收获总产量约 $7.34 \times 10^8 \text{ t}$, 平均单产为 76.45 t/hm^2 。而印度和中国甘蔗种植面积、总产量、平均单产分别为 $4.94 \times 10^6 \text{ hm}^2$ 、 $3.42 \times 10^8 \text{ t}$ 、 69.25 t/hm^2 和 $1.73 \times 10^6 \text{ hm}^2$ 、 $1.15 \times 10^8 \text{ t}$ 、 66.52 t/hm^2 。

1 甘蔗遗传改良目标

甘蔗作为重要的糖料和能源作物, 品种改良受到极大重视。由于甘蔗具有独特的遗传模式, 它是由多倍体原种热带种 (*Saccharum officinarum* L. $2n=80$, $X=10$) 作母本、多倍体细茎野生种 (*Saccharum spontaneum* L. $2n=40 \sim 128$, $X=8$) 作父本, 经过一系列杂交形成的异源多倍体作物, 染色体数在 $100 \sim 150$ 条之间, 其中约 $75\% \sim 85\%$ 的染色体来源于热带种, $15\% \sim 25\%$ 来源于细茎野生种, 在第一次和第二次 (热带种作母本, F_1 作父本) 杂交过程中, 染色体按照 $2n+n$ 的特有方式传递, 杂交后代的糖分、产量等农艺性状得以快速恢复稳定, 这个过程被称为甘蔗“高贵化”过程^[7], 这种独特的遗传模式加大了甘蔗遗传改良的困难。但是, 随着现代生物技术的快速发展、基因组测序成本的降低, 对甘蔗功能基因组学、结构基因组学的发展起到非常大的推动作用, 促进了甘蔗遗传改良的进一步发展。

品种是蔗糖业发展的关键, 优良品种不仅能增加单位面积产蔗量、产糖量、降低生产成本, 还能提早开榨、延长榨期、提高糖厂设备利用率, 获得最高的经济效益。国内外蔗糖生产发展的历史表明, 只有不断更新品种, 才能促进糖业生产持续健康发展, 满足市场需求。根据现代甘蔗产业发展要求, 可将甘蔗育种目标分为两类: 一是改良品种性状, 主要包括改良糖分 (蔗糖分、糖锤度、视纯度和重力纯度等), 提高产量 (分蘖力、有效茎数、茎径、株高、生长速度、萌芽率、宿根性能等), 增强抗逆性 (抗病性、抗虫性、抗倒伏、抗旱性、抗寒性和耐贫瘠等) 和选育种植管理的品种 (有无蔗毛、脱叶性) 等^[8-9]; 二是培育不同用途类型品种, 主要包括糖料型甘蔗 (纤维分 $\leq 14\%$)、能源型甘蔗 (纤维分 $\geq 30\%$) 和糖能兼用型甘蔗 ($14\% < \text{纤维分} < 30\%$)^[10]。

2 甘蔗常规育种进展

甘蔗育种发展至今, 其发展进程大概可分为 5

个阶段^[9]: (1) 利用热带种选育时期。该时期始于 1858 年 Barbados 报道发现甘蔗可以结实, 进而在种内进行杂交育种, 该时期品种的主要特点是高糖、低纤维、高纯度, 但适应性较差, 宿根性不好, 抗病性弱, 如 H109、B716、Q813 等^[11]。(2) 利用“高贵化”过程选育高贵化品种时期。1885 年, Soltwedel 进行了甘蔗与斑茅杂交的尝试^[12]; 1893 年, Moquette 和 Wakker 获得了热带种黑车里本与印度种甘沙的杂交种^[13]; 1897 年, Kobus 进行印度种春尼与热带种的杂交^[14]; 1911 年, Wilbrink 又成功地进行了印度种甘沙与热带种的杂交^[15]; 此后, Jeswiet 用热带种与 Wilbrink 所获得的杂交后代回交, 从而使杂交后代的糖分、产量等农艺性状得以快速恢复和稳定^[16]; 1921 年, Jeswiet 通过杂交成功选育出 POJ2878 优良品种^[13]。该时期主要特征是拉开了种间杂交的序幕, 并且通过回交恢复稳定了后代糖分、产量等农艺性状, 培育出高糖、高纤维、适应性好、宿根性强、抗病好的品种, 如 Co281、Co290 等^[17]。(3) 利用高贵化品种培育杂交后代时期。从 1930—1950 年 20 年期间, 主要是利用培育的高贵化品种进行杂交, 选育更加优良的新品种。具有代表性的有 1937 年利用 POJ2878 $\times$ Co290 组合进行杂交, 培育出适合于热带种植的 Co419; 1939 年培育的在 50、60 年代大量推广的新品种 NCo310; 1945 年夏威夷研究中心培育的 H32-8560, 占据了当地种植面积的 60% 以上^[13]。该时期主要是利用高贵化品种进行杂交, 培育创造更多的种质资源。(4) 利用高贵化杂交后代选育现代品种时期。从 1950—1965 年约 15 年期间, 主要利用培育的大量高贵化后代育种材料进行杂交, 选育适合各个地区种植的高糖、高产、高抗、宿根好的现代甘蔗品种, 且这些现代甘蔗品种分布在所有甘蔗种植地区^[18]。该时期主要是利用高贵化培育的优良种质资源作为杂交亲本, 通过杂交促使种间优良基因进一步整合, 选育更加优良的现代甘蔗栽培品种。(5) 拓宽品种遗传组成源选育种时期。该时期主要通过不断杂交或回交增加后代的基础种质, 快速改良甘蔗杂交后代的糖分、产量和其他农艺性状^[19]。

国外培育的甘蔗新品种主要包括巴西联邦大学培育的 RB 系列品种和圣保罗州坎皮纳斯农业研究所培育的 IAC 系列等^[20], 如 RB99395、IAC86-2210; 美国农业部运河点甘蔗试验站、夏威夷甘蔗研究所和路易斯安那州甘蔗研究所培育的 CP 系列、H 系列和 HoCP 系列的新品种^[21], 如 CP72-1210、95H4006、HoCP95-988 等; 印度培

育的 Co 系列品种 Co997、Co1001、Co527 等^[21]；澳大利亚培育的 Q 系列品种 Q174、Q205、Q208 等^[22]；印度尼西亚培育的 POJ 系列和 EK 系列甘蔗新品种等。

我国甘蔗品种培育大致可以分为 3 个时期^[23-24]：(1) 当地品种时期，该时期以种植当地地方品种作为制糖原料为标志，代表品种有竹蔗、芦蔗和罗汉蔗等；(2) 引进品种时期，该时期以引进和推广其他国家和地区的品种为标志，代表品种主要有 POJ2878、POJ2725、NCo310、Co290、Co281、CP49-50、CP34-120 等；(3) 自育品种时期，该时期以我国育成的品种取代外来品种为标志。近年来，我国甘蔗自育种品种包括粤糖、桂糖、闽糖、云蔗、柳城、台糖等系列。目前，新台糖 22 号等新台糖系列品种、粤糖 93-159、粤糖 00-236、桂糖 21 号、柳城 05-136 等自育品种占据我国蔗区种植面积的主导地位。

当前，甘蔗新品种培育的糖分和产量增幅越来越小。对粤糖系列甘蔗 4 个主要推广品种粤糖 85-177、粤糖 99-66、粤糖 00-236、粤糖 03-393 研究评估表明，培育新品种的糖分增加幅度逐代缩小^[23]。Waclawovsky 等^[25]研究表明，近年来世界上甘蔗产量增长率一直在 1%~1.5% 之间，预计今后产量增长率还会下降。主要原因可能是全球商业栽培品种的育种亲本主要来自 POJ2878 的 F₄、F₅ 代后裔^[26]，品种改良利用的种质资源十分有限，狭窄的育种亲本遗传基础造成育种群体遗传变异的严重不足，最终限制了品种改良的效果。因此，针对传统育种的局限性，生物技术可能成为甘蔗遗传改良的关键。

3 甘蔗生物技术改良研究进展

3.1 甘蔗基因组学

甘蔗基因组学是未来甘蔗改良必不可少的工具。然而，异源多倍体基因组的复杂性和现代品系的种间杂交阻碍了甘蔗基因组学方面的研究及甘蔗育种过程中基因组学工具的应用。到目前为止，在 NCBI 数据库中，可以获得来自不同甘蔗品种的 31 555 条核苷酸序列（包括 1 218 条 mRNA 序列）和 284 818 条 EST 序列（<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>）。这些 EST 序列来自 70 多个不同甘蔗的 cDNA 文库和多个转录本，材料主要包括甘蔗的幼苗、根、茎、叶、花、种子及非生物胁迫处理的愈伤组织和利用内生固氮菌侵染的幼苗等不同组织和器官^[27]。目前甘蔗细菌人工染色体（BAC）库是构建自染色体数 2n=115 的杂交品系 R570，该文库含有 283 158 个克隆，覆盖该品种多倍体基因组

（预测基因组大小为 10 Gb）的 1.3 倍^[28]。据悉，来自巴西等国的科学家正在对该 BAC 文库进行测序构建精细的物理图谱^[29]。同时，科学家们正在对巴西品种 SP80-3280 进行 BAC 文库的构建及文库克隆测序^[30]。另外，近年来中国农业科学院甘蔗研究中心联合深圳华大基因（BGI）正在对细茎野生种 GXS87-16（2n=64）进行 BAC 文库的构建和全基因组测序研究^[31]。甘蔗 BAC 文库的构建及详细物理图谱信息对甘蔗基因组结构了解至关重要。

在全基因组测序方面，高粱作为甘蔗亲缘关系较近的作物，其基因组序列对甘蔗基因组的研究有很大的帮助，高粱基因组测序的完成，对甘蔗基因组学研究提供了重要的比较基因组学工具^[32-33]。Wang 等^[34]研究利用 1 961 个单拷贝高粱寡核苷酸探针在甘蔗商业品种 R570 构建的 BAC 进行杂交，获得 20 个甘蔗 BACs，并且每个 BACs 与 20 个高粱染色体臂一一对应。甘蔗 BACs 的编码区域平均有 95.2% 的序列与高粱序列相匹配，若以高粱基因组为模板对序列重叠群排序，可覆盖 20 个 BAC 序列中的 78.2%。大约有 53.1% 的甘蔗 BAC 序列与高粱的序列是相联配的，不能相联配的区域包括非编码区和重叠序列。在可联配的区域中，甘蔗有 209 个基因已经被注释，高粱有 202 个被注释，其中有 17 个表现为甘蔗所特有的，且都得到了甘蔗序列表达标签（ESTs）的验证；而在 12 个高粱特有基因中，只有 1 个得到高粱序列表达标签（ESTs）的验证。在 17 个甘蔗特有基因中，有 12 个基因在 GenBank 的非冗余蛋白数据库中没有找到匹配蛋白，它们可能是参与编码甘蔗特异过程中的其他蛋白。相对于甘蔗来说，高粱的直系同源区域的扩大，主要是通过反转录转座子的增加来实现。因此，甘蔗和高粱的基因组在基因区域上大部分是共线的，高粱基因组能用作异源多倍体甘蔗基因组中许多基因区间 DNA 组装的模板。

3.2 甘蔗转基因技术

甘蔗组织离体培养和再生体系技术 40 年前就开始建立和逐步完善^[35]，这对甘蔗遗传转化体系的发展十分重要。然而甘蔗非整倍性的多倍体、庞大的基因组及复杂的遗传背景，使得转基因技术存在转化效率低等问题。由于基因枪法（微弹轰击法）具有不受宿主限制、靶受体类型广泛、可控度高、操作简便和快速等优点，是甘蔗转基因技术前期主要使用的方法^[36-37]。随着成本低、成功率高、导入的外源基因多为单拷贝、遗传稳定性好的农杆菌介导的遗传转化方法不断发展和优化，其在甘蔗转基因研究中得到了广泛应用^[38]。在甘蔗遗传转化过程中，主要受限因素包括转化效率低、转基因

失活、体细胞克隆变异和回交困难等^[40]。必须对转化方法进一步优化,使转基因表达得到更好的控制,实现稳定的表达。

甘蔗转基因研究主要集中在改良增加蔗糖分积累和蔗茎产量、增强抗病能力、提高抗逆性新品种等方面^[39-44]。研究发现,通过成熟期的甘蔗茎秆糖量的转录组学分析表明,参与细胞壁新陈代谢相关基因具有表达差异^[39];通过宿根矮化病菌诱导甘蔗差异表达基因的 cDNA-SCoT 分析,发现多个参与了甘蔗宿根矮化病原菌互作的过程的相关基因^[45];通过消减文库技术和 cDNA 芯片技术分析,筛选出与甘蔗水分胁迫响应相关的醛脱氢酶基因(SSADH)^[46];通过病毒外壳蛋白的过量表达或下调病毒反义 mRNA 对植物甘蔗花叶病毒(SCMV)^[47]、甘蔗黄叶病毒(SCYLV)^[48]和斐济病病毒(FDV)^[49]产生抗性;通过调控甘蔗乙烯生物合成途径中甘蔗乙烯受体基因 Sc-ERS 基因的表达,可以增强甘蔗叶片光合作用,提高甘蔗的抗旱性能^[50]。这些关键基因将有利于高糖高产、抗病、适应性强甘蔗新品种的培育。当前,非商业化甘蔗转基因品系已取得突破性的进展,部分品系正在进行田间测试^[20, 39]。由于受到转基因作物管理条例限制,将延缓商业化转基因品种的释放。因此,一个转基因新品种的培育与应用一般需要相当长的时间。

3.3 分子标记辅助育种

当前,用于遗传作图分析的甘蔗品种的染色体数通常都超过 100 条,可用于发展标记的基因组序列非常有限。大部分遗传图谱都是基于显性标记位点,这些显性标记位点作为单剂量标记,后代分离比例按 1:1 的比例存在(记“1”)或不存在(记“0”)进行统计分析;对异源多倍体甘蔗而言,这种统计方法对甘蔗进行重组率与连锁相估算时,其结果仅是一个近似值;并且,有一些证据表明,单剂量位点只能检测出 70% 左右的多态性位点^[51]。利用 13 个甘蔗作图群体已构建了 18 张分子遗传连锁图谱,使用标记数为 1 500~2 000 个^[52],使用的分子标记包括 RFLP^[53]、AFLP^[54]、TRAP^[53]、EST-SSR^[55]和 DART^[56]等,可见目前所有已构建的甘蔗遗传图谱都是不完整的。要获得覆盖整个甘蔗基因组的高密度遗传图谱,需要开发更多的 SNP 标记。另外,通过对甘蔗相关性状进行 QTL 定位研究,已获得部分与抗病、抗逆、产量、含糖分及农艺性状相关的 QTL 位点^[57-61]。由于甘蔗基因组的复杂性,对于目标性状来说,大部分的基因组区间不能被扫描到,这方面的不足限制了分子标记辅助选择的应用。同时,甘蔗遗传模式表明

甘蔗遗传连锁不平衡是广泛存在的^[62]。利用性状关联的分子标记,通过连锁分析和关联分析来确定甘蔗相关性状的 QTL 时,低密度的标记和粗略的遗传统计方法,利用关联分析还比较困难。

在甘蔗育种中利用分子标记辅助选择是一项具有挑战性的任务。许多最重要的性状是由多个数量性状位点共同作用,每个数量性状仅贡献整体表型的小部分^[63]。甘蔗 QTL 定位主要是基于单剂量标记分析或复合区间作图^[62]。要获得有效的结果,需要开发新研究模型及统计方法,同时也要考虑到 QTL 与环境互作和基因关联的影响。因此,甘蔗分子辅助育种还有许多挑战性的问题等待解决。

4 结语

甘蔗作为重要的糖料作物和能源作物,品种改良一直受到了人们极大的重视。传统育种和品种配套栽培技术已经大大提高蔗茎产量和蔗糖分含量,推动着甘蔗糖业稳步向前发展。然而,随着现代生物技术的迅速发展,甘蔗凭借其在农业和工业上的重要性,吸引着大批科学家开展包括分子生物学、生物信息学、遗传学等在内的多学科联合攻关。伴随新一代低成本 DNA 测序技术的使用,使曾经让人望而生畏的、价格昂贵的异源多倍体甘蔗基因组的测序成为一种现实的可能。未来,生物技术遗传改良技术将辅助加快甘蔗传统育种的步伐,培育出更优良的新品种。

参考文献:

- [1] Borrero M A V, Pereira J T V, Miranda E E. An environmental management method for sugar cane alcohol production in Brazil[J]. *Biomass and Bioenergy*, 2003, 25(3): 287-299.
- [2] Hofsetz K, Silva M A. Brazilian sugarcane bagasse: Energy and non-energy consumption[J]. *Biomass and Bioenergy*, 2012, 46: 564-573.
- [3] Rae A L, Jackson M A, Nguyen C H, et al. Functional specialization of vacuoles in sugarcane leaf and stem[J]. *Tropical Plant Biology*, 2009, 2(1): 13-22.
- [4] Arnoult S, Brancourt-Hulmel M. A review on miscanthus biomass production and composition for bioenergy use: Genotypic and environmental variability and implications for breeding[J]. *Bioenergy Research*, 2015, 8(2): 1-25.
- [5] Loomis R S, Williams W A. Maximum crop productivity: an estimate[J]. *Crop Sci*, 1963, 3: 67-72.
- [6] FAO. FAOSTAT data[EB/OL]. <http://faostat3.fao.org/home/index.html>, 2011.
- [7] Butterfield M K, D' Hont A, Berding N. The sugarcane

- genome: a synthesis of current understanding, and lessons for breeding and biotechnology [J]. *Proc S Afr Sug Technol Ass*, 2001, 75: 1-5.
- [8] 李奇伟, 邓海华. 当前我国甘蔗品种选育与推广中存在的突出问题及对策 [J]. *甘蔗糖业*, 2011 (4): 70-76.
 - [9] Ming R, Moore P H, Wu K, et al. Sugarcane improvement through breeding and biotechnology [J]. *Plant Breeding Reviews*, 2006, 27: 15.
 - [10] Loureiro M E, Barbosa M H P, Lopes F J F, et al. Sugarcane breeding and selection for more efficient biomass conversion in cellulosic ethanol//Routes to cellulosic ethanol [M]. Springer New York, 2011: 199-239.
 - [11] Kennedy A J, Rao P S, Oriol P. Handbook, October 2000 [R]. Cirad, 2011.
 - [12] Stevenson G C. Genetics and Breeding of Sugar Cane [M]. London: Longmans, Green, 1965.
 - [13] Jeswiet J. The development of selection and breeding of the sugar cane in Java [J]. *Proc Congr Intern Soc Sugar Cane Techn*, 1930, 3: 44-57.
 - [14] Smartt J, Simmonds N W. Evolution of crop plants [C]. ed. 2. Longman Scientific & Technical, 1995.
 - [15] Ethirajan A S. Sugarcane Hybridization Techniques// Anonymous (eds.), Copersucar International Sugarcane Breeding Workshop [C]. Copersucar, Brazil, 1987: 129-148.
 - [16] Simmonds N W. Evolution of crop plants [M]. London: Longman Group Ltd, 1976.
 - [17] Roach B T. Origin and improvement of the genetic base of sugarcane [J]. *Proc Aust Soc Sugar Cane Technol*, 1989, 11: 34-47.
 - [18] Tew T L. World sugarcane variety census-Year 2000 [J]. *Sugar Cane International*, 2003, 2: 12-18.
 - [19] Walker D I T. Manipulating the genetic base of sugarcane//Copersucar International Sugarcane Breeding Workshop [C]. Copersucar, Piracicaba, Brazil, 1987: 321-334.
 - [20] Cheavegatti-Gianotto A, Abreu H M C D, Arruda P, et al. Sugarcane (*Saccharum officinarum*): a reference study for the regulation of genetically modified cultivars in Brazil [J]. *Tropical Plant Biology*, 2011, 4 (1): 62-89.
 - [21] Duncelman P H, Breaux R D. Breeding sugarcane varieties for Louisiana with new germplasm [J]. *Proc Int Soc Sugar Cane Technol*, 1972, 14: 233-239.
 - [22] Heinz D J. Wild *Saccharum* species for breeding in Hawaii [J]. *Proc Int Soc Sugar Cane Technol*, 1967, 12: 1037-1043.
 - [23] 李奇伟, 陈子云, 梁红. 现代甘蔗改良技术 [M]. 广州: 华南理工大学出版社, 2000: 11-13.
 - [24] 陈如凯 许莉萍, 林彦铨, 等. 现代甘蔗遗传育种 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2011: 2-12.
 - [25] Waclawovsky A J, Sato P M, Lembke C G, et al. Sugarcane for bioenergy production: an assessment of yield and regulation of sucrose content [J]. *Plant Biotechnol J*, 2010, 8: 263-276.
 - [26] Jackson P A. Breeding for improved sugar content in sugarcane [J]. *Field Crops Research*, 2005, 92 (2): 277-290.
 - [27] Manners J M, Casu R E. Transcriptome analysis and functional genomics of sugarcane [J]. *Tropical Plant Biology*, 2011, 4 (1): 9-21.
 - [28] Tomkins J P, Yu Y, Miller-Smith H, et al. A bacterial artificial chromosome library for sugarcane [J]. *Theor Appl Genet*, 1999, 99 (3-4): 419-424.
 - [29] Setta N D, Metcalfe C J, Cruz G M Q, et al. Building the sugarcane genome for biotechnology and identifying evolutionary trends [J]. *Bmc Genomics*, 2014, 15 (4): 1-18.
 - [30] Dal-Bianco M, Carneiro M S, Hotta C T, et al. Sugarcane improvement: how far can we go [J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2012, 23 (2): 265-270.
 - [31] Li Y R, Yang L T. Research and development priorities for sugar industry of China: Recent research highlights [J]. *Sugar Tech*, 2015, 17 (1): 9-12.
 - [32] Bedell J A, Budiman M A, Nunberg A, et al. Sorghum genome sequencing by methylation filtration [J]. *PLoS Biology*, 2005, 3 (1): 13.
 - [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 [J]. *Bmc Plant Biology*, 2014, 14 (1): 190-190.
 - [34] Wang J, Roe B, Macmil S, et al. Microcollinearity between autopolyploid sugarcane and diploid sorghum genomes [J]. *BMC Genomics*, 2010, 11 (1): 261.
 - [35] Lakshmanan P, Geijskes J, Aitken K S, et al. Sugarcane biotechnology: the challenges and opportunities [J]. *In Vitro Cell Dev Biol-Plant*, 2005, 41: 345-363.
 - [36] 李杨瑞. 生物技术在甘蔗上的应用 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2009.
 - [37] Weng L X, Deng H H, Xu J L, et al. Transgenic sugarcane plants expressing high levels of modified cry1Ac provide effective control against stem borers in field trials [J]. *Transgenic Res*, 2011, 20: 759-772.
 - [38] Manickavasagam M, Ganapathi A, Anbazhagan V R, et al. Agrobacterium-mediated genetic transformation and development of herbicide-resistant sugarcane (*Saccharum* species hybrids) using axillary buds

- [J]. Plant Cell Rep, 2004, 23 (3) : 134–143.
- [39] Hotta C T, Lembke C G, Domingues D S, et al. The biotechnology roadmap for sugarcane improvement [J]. Trop Plant Biol, 2010, 3: 75–87.
- [40] Debibakas S, Rocher S, Garsmeur O, et al. Prospecting sugarcane resistance to Sugarcane yellow leaf virus by genome-wide association [J]. Theoretical & Applied Genetics, 2014, 127 (8) : 1719–1732.
- [41] Zhang M, Zhuo X, Wang J, et al. Phosphomannose isomerase affects the key enzymes of glycolysis and sucrose metabolism in transgenic sugarcane overexpressing the manA gene. [J]. Molecular Breeding, 2015, 35 (3) : 1–10.
- [42] Priji P J, Hemaprabha G. Sugarcane specific drought responsive candidate genes belonging to ABA dependent pathway identified from basic species clones of *Saccharum* sp. and *Erianthus* sp [J]. Sugar Tech, 2014, 17 (2) : 130–137.
- [43] McIntyre C L, Goode M L, Cordeiro G, et al. Characterisation of alleles of the sucrose phosphate synthase gene family in sugarcane and their association with sugar-related traits [J]. Molecular Breeding, 2015, 35 (3) : 1–14.
- [44] Chen Z L, Gui Y Y, Qin C X, et al. Isolation and expression analysis of sucrose synthase gene (ScSuSy4) from sugarcane [J]. Sugar Tech, 2015, 3: 1–7.
- [45] Casu R E, Jarmey J M, Bonnett G D, et al. Identification of transcripts associated with cell wall metabolism and development in the stem of sugarcane by affymetrix gene chip sugarcane genome array expression profiling [J]. Funct Integr Genomics, 2007, 7: 153–167.
- [46] 陈明辉, 张保青, 宋修鹏, 等. 宿根矮化病菌诱导甘蔗差异表达基因的cDNA-SCoT分析 [J]. 作物学报, 2013, 39 (6) : 1119–1126.
- [47] 张积森, 郭春芳, 王冰梅, 等. 甘蔗水分胁迫响应相关醛脱氢酶基因的克隆及其表达特征分析 [J]. 中国农业科学, 2009, 42 (8) : 2676–2685.
- [48] Gilbert R A, Glynn N C, Comstock C, et al. Agronomic performance and genetic characterization of sugarcane transformed for resistance to sugarcane yellow leaf virus [J]. Field Crops Res, 2009, 111: 39–46.
- [49] Zhu Y J, McCafferty H, Osterman G, et al. Genetic transformation with untranslatable coat protein gene of sugarcane yellow leaf virus reduces virus titers in sugarcane [J]. Transgenic Res, 2011, 20: 503–512.
- [50] McQualter R B, Dale J L, Harding R M, et al. Production and evaluation of transgenic sugarcane containing a Fiji disease virus (FDV) genome segment S9-derived synthetic resistance gene [J]. Aust J Agric Res, 2004, 55: 139–145.
- [51] 魏源文. 乙烯利调控甘蔗基因的差异表达及甘蔗乙烯受体基因 Sc-ERS 的克隆研究 [D]. 南宁: 广西大学, 2007.
- [52] Alwala S, and Kimbeng C A. Molecular genetic linkage mapping in *Saccharum*: strategies, resources and achievements [M]. CRC Press, Science Publishers. 2010.
- [53] Wu R, Ma C X, Wu S S, et al. Linkage mapping of sex-specific differences [J]. Genet Res, 2002, 79: 85–96.
- [54] Andru S, Pan Y B, Thongthawee S, et al. Genetic analysis of the sugarcane (*Saccharum* spp.) cultivar ‘LCP 85–384’. I. Linkage mapping using AFLP, SSR, and TRAP markers [J]. Theor Appl Genet, 2011, 123: 77–93.
- [55] 刘新龙, 毛钧, 陆鑫, 等. 甘蔗SSR和AFLP分子遗传连锁图谱构建 [J]. 作物学报, 2010, 36 (1) : 177–183.
- [56] Oliveira K M, Pinto L R, Marconi T G, et al. Functional integrated genetic linkage map based on EST-markers for a sugarcane (*Saccharum* spp.) commercial cross [J]. Mol Breed, 2007, 20: 189–208.
- [57] Wang J, Roe B, Macmil S, et al. Microcollinearity between autopolyploid sugarcane and diploid sorghum genomes [J]. BMC Genomics, 2010, 11: 261.
- [58] Margarido G R A, Pastina M M, Souza A P, et al. Multi-trait multi-environment quantitative trait loci mapping for a sugarcane commercial cross provides insights on the inheritance of important traits [J]. Molecular Breeding, 2015, 35 (8) : 1–15.
- [59] Banerjee N, Siraree A, Yadav S, et al. Marker-trait association study for sucrose and yield contributing traits in sugarcane (*Saccharum* spp. hybrid) [J]. Euphytica, 2015, 205 (1) : 185–201.
- [60] Santos F R C, Pinto L R, Carlini-Garcia L A, et al. Marker-trait association and epistasis for brown rust resistance in sugarcane [J]. Euphytica, 2014, 203 (3) : 533–547.
- [61] Gouy M, Rousselle Y, Chane A T, et al. Genome wide association mapping of agro-morphological and disease resistance traits in sugarcane [J]. Euphytica, 2015, 202 (2) : 269–284.
- [62] Pastina M M, Pinto L R, Oliveira K M, et al. Molecular mapping of complex traits//Henry R J, Kole C. Genetics, Genomics and Breeding of Sugarcane [C]. CRC Press, Science Publishers, 2010.
- [63] Wei X, Jackson P A, Hermann S, et al. Simultaneously accounting for population structure, genotype by environment interaction, and spatial variation in marker-trait associations in sugarcane [J]. Genome, 2010, 53: 973–981.

(责任编辑 邹移光)