

王新超,王璐,郝心愿,等.中国茶树遗传育种发展、创新之回顾与展望[J].华中农业大学学报,2022,41(5):1-8.
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2022.05.001

主持人语:茶学是当前唯一以单一作物为名设立有本科、硕士、博士层次的专业,而且拥有几千年历史的文化底蕴。茶既是一种传统农产品,更是一种文化产品。品饮茶,不但解渴、保健养生,更可以怡情。茶文化是中华民族传统文化之一,在全国精神文明建设中具有独特的作用。茶产业在我国农村脱贫过程中发挥了巨大作用,当前已成为乡村振兴的支柱产业。茶早已成为一种在全球广为饮用的天然饮品,茶产业链涉及产前、产中、产后等方面。在当前促进乡村振兴的进程中,茶产业需要在全产业链上进行提档升级。为此,本期《茶产业研究专题》围绕茶产业链进行组稿,内容涉及茶树育种、绿色生态茶园构建、红茶加工、茶叶微生物、茶叶功能等方面,以期引起茶行业各界对茶产业链建设的重视,推动茶产业提质增效,促进乡村振兴。

中国茶树遗传育种发展、创新之回顾与展望

王新超,王璐,郝心愿,李娜娜,黄建燕,丁长庆,杨亚军

中国农业科学院茶叶研究所/国家茶树改良中心,杭州 310008

摘要 我国作为茶树原产地和世界产茶大国,有着悠久的茶树育种历史和深厚的研究基础,育成了世界上数量最多的茶树品种,无性系茶树品种和无性繁殖技术最早出现于我国。改革开放后,我国茶树遗传育种研究工作加速,进入21世纪后在育成品种数量及多样性、育种技术、育种基础理论等多个领域取得了较好成果,特别是在茶树全基因组测序与组装、功能基因组学等领域引领世界,并有力支撑了我国茶产业的高质量发展。本文回顾了我国茶树遗传育种研究的历史及成就,梳理了在茶树主要性状遗传规律、育种技术、突破性品种创新等方面存在的问题。针对这些问题,提出了在茶树遗传育种基础理论创新、育种技术创新和品种创新方面的研究重点,以期为茶树遗传育种研究提供参考。

关键词 茶树;遗传育种;品种;育种技术;育种理论;分子设计育种

中图分类号 S571.103 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2022)05-0001-08

茶树作为起源于我国的重要经济作物,在我国灿烂的农耕文化中具有独特的地位,也对推动我国与世界的交流起着重要的作用。茶叶深深融入中国人生活,成为传承中华文化的重要载体。新中国成立后,特别是改革开放以后,茶产业在推动我国宜茶区域“三农”发展、脱贫攻坚和乡村振兴中发挥着独特的作用。一粒种子可以改变世界,品种是农业的“芯片”,以半矮化育种和杂种优势利用为代表的“绿色革命”对推动世界农业生产发展发挥了无可替代的作用,因此,不断选育优良品种是保障农业生产持续发展的重要保障。作为茶产业技术链条上游的重要一环,茶树新品种选育在推动我国茶产业发展、提高茶园单位面积效益和促进茶叶产业结构调整中起

到了重要作用。本文简要回顾我国茶树遗传育种研究的历史及成就,重点对现代茶树遗传育种的研究现状进行总结,分析当前研究存在的问题,并提出未来的研究重点与展望,以期抛砖引玉。

1 中国茶树遗传育种研究历史回顾

作为茶树的起源地和最早利用茶树的国家,我国有关茶树遗传育种的早期文献可以追溯到《尔雅》等文献。唐代陆羽所著的《茶经》“茶之源”中有“紫者上,绿者次;笋者上,芽者次;叶卷上,叶舒次”的论述,论述了形态特征与茶叶品质的关系。宋代《东溪试茶录》“茶名”篇根据茶树叶型、树型和发芽期将茶树分为7类:一曰白叶茶,次有柑叶茶,三曰早茶,

收稿日期:2022-02-11

基金项目:浙江省农业新品种选育重大科技专项(2021C02067-5);财政部和农业农村部:国家现代农业(茶叶)产业技术体系绿茶品种改良岗位(CARS-19-01A)

王新超,E-mail:xcw75@tricaas.com

四曰细叶茶,五曰稽茶,六曰晚茶,七曰从茶。但清代以前,茶树种植的全是有性繁殖群体,直至清代才出现了茶树压条和扦插技术,在福建一带出现了无性繁殖茶树群体,形成了最初的无性系品种,如铁观音、水仙、黄桠、福鼎大白茶等^[1]。但直至新中国成立才逐渐开展系统的无性系茶树品种选育及育种基础理论研究,20世纪80年代以后育种进程加速,进入21世纪后,我国在茶树遗传育种多个领域更是取得了多项成果,引领了世界相关领域的发展^[2-3]。

1.1 育成了一大批茶树新品种,有效支撑了我国茶产业高质量发展

2000年以前,我国茶树品种管理采用审定制度,分为国家级和省级品种2个层级,分别由原国家农业

部和各省(市、区)农业部门主管,国家层面由“全国茶树良种审定委员会(1989年改名为“全国农作物品种审定委员会茶树专业委员会)”承担审定职责。2000年《中华人民共和国种子法》(以下简称《种子法》)修订后,茶树品种不列入强制审定,2003年成立了全国茶树品种鉴定委员会,在农业主管部门的指导下组织全国性的茶树新品种区域试验和鉴定工作,育种者自愿鉴定。国家级层面共进行了10批的全国性茶树品种审(认、鉴)定工作,134个品种获得了品种认(审、鉴)定证书,包括117个无性系品种和17个曾经对我国茶产业做出重要贡献、知名度比较大的有性系群体品种(表1)。另外,还审(认)定了200余个省级品种。这些品种在推动我国茶产业发

表1 2015年以前通过审(认、鉴)定的国家级茶树品种名单

Table 1 List of national registered tea plant cultivars before 2015

审(认、鉴)定年份 Registration year	品种名称 Cultivar name
1985	有性系 Jat cultivar: 勐库大叶种 Mengku Daye、凤庆大叶种 Fengqing Daye、勐海大叶种 Menghai Daye、乐昌白毛茶 Lechang Baimao、海南大叶种 Hainan Daye、凤凰水仙 Fenghuang Shuixian、宁州种 Ningzhouzhong、黄山种 Huangshanzhong、祁门种 Qimenzhong、鸠坑种 Jiukengzhong、云台山种 Yuntaishanzhong、湄潭苔茶 Meitan Taicha、凌云白毛茶 Lingyun Baimaocha、紫阳种 Ziyangzhong、早白尖 Zaobaijian、宜昌大叶种 Yichang Daye、宜兴种 Yixingzhong
1987	无性系 Clonal cultivar: 福鼎大白茶 Fuding Dabaicha、福鼎大毫茶 Fuding Dahaocha、福安大白茶 Fu'an Dabaicha、梅占 Meizhan、政和大白茶 Zhenghe Dabaicha、毛蟹 Maoxie、铁观音 Tieguanyin、黄桠 Huangdan、福建水仙 Fujian Shuixian、本山 Benshan、大叶乌龙 Daye Wulong、大面白 Damianbai、上梅洲 Shangmeizhou 黔湄419 Qianmei 419、黔湄502 Qianmei 502、福云6号 Fuyun 6、福云7号 Fuyun 7、福云10号 Fuyun 10、楮叶齐 Zhuyeqi、龙井43 Longjing 43、安徽1号 Anhui 1、安徽3号 Anhui 3、安徽7号 Anhui 7、迎霜 Yingshuang、翠峰 Cui Feng、劲峰 Jinfeng、碧云 Biyun、浙农12 Zhenong 12、蜀永1号 Shuyong 1、英红1号 Yinghong 1、蜀永2号 Shuyong 2、宁州2号 Ningzhou 2、云抗10号 Yunkang 10、云抗14号 Yunkang 14、菊花春 Juhua Chun
1994	桂红3号 Guihong 3、桂红4号 Guihong 4、杨树林 783 Yangshulin 783、皖农95 Wannong 95、锡茶5号 Xicha 5、锡茶11号 Xicha 11、寒绿 Hanlu、龙井长叶 Longjing Changye、浙农113 Zhenong 113、青峰 Qingfeng、信阳10号 Xinyang 8、八仙茶 Baxiancha、黔湄601 Qianmei 601、黔湄701 Qianmei 701、高芽齐 Gaoyaqi、楮叶齐12号 Zhuyeqi 12、白毫早 Baihaozao、尖波黄13号 Jianbohuang 13、蜀永703 Shuyong 703、蜀永808 Shuyong 808、蜀永307 Shuyong 307、蜀永401 Shuyong 401、蜀永3号 Shuyong 3、蜀永906 Shuyong 906
1998	鄂茶4号 E'cha 4
2002	兔早2号 Fuzao 2、岭头单丛 Lingtou Dancong、秀红 Xiuhong、五岭红 Wulinghong、云大淡绿 Yunda Danlu、赣茶2号 Gancha 2、黔湄809 Qianmei 809、舒茶早 Shuchazao、皖农111 Wannong 111、早白尖5号 Zaobaijian 5、南江2号 Nanjiang 2、浙农21 Zhenong 21、鄂茶1号 E'cha 1、中茶102 Zhongcha 102、黄观音 Huangguanyin、悦茗香 Yuemingxiang、茗科1号 Mingke 1、黄奇 Huangqi
2004	桂绿1号 Guilü 1
2006	名山白毫131 Mingshan Baihao 131
2010	霞浦春波绿 Xiapu Chunbolü、春雨1号 Chunyu 1、春雨2号 Chunyu 2、茂绿 Maolü、南江1号 Nanjiang 1、石佛翠 Shifocui、皖茶91 Wancha 91、尧山秀绿 Yaoshan Xiulü、桂香18号 Guixiang 18、玉绿 Yulü、浙农139 Zhenong 139、浙农117 Zhenong 117、中茶108 Zhongcha 108、中茶302 Zhongcha 302、丹桂 Dangui、春兰 Chunlan、瑞香 Ruixiang、鄂茶5号 E'cha 5、鸿雁9号 Hongyan 9、鸿雁12号 Hongyan 12、鸿雁7号 Hongyan 7、鸿雁1号 Hongyan 1、白毛2号 Baimao 2、金牡丹 Jinmudan、黄玫瑰 Huangmeigui、紫牡丹 Zimudan
2011	特早213 Tezao 213
2014	中茶111 Zhongcha 111、黔茶8号 Qiancha 8、安庆8902 Anqing 8902、巴渝特早 Bayu Tezao、山坡绿 Shanpolü、苏茶120 Sucha 120、花秋1号 Huaqiu 1、天府28号 Tianfu 28、湘妃翠 Xiangfeicui、鸿雁13号 Hongyan 13

展、满足不同时期市场需求中发挥了重要的作用^[2-3]。

2015年《种子法》再次修订,茶树列入非主要农作物登记范畴,茶树品种在推广前必须进行登记。施行登记制度以后,茶树品种选育的程序相对于以前有所简化,各育种单位根据《非主要农作物品种登记指南—茶树》的要求,进行了品种的登记申报。2018年,第一批9个茶树品种通过了非主要农作物品种登记,截至2022年1月30日,共计128个品种获得了登记证书(表2),包括部分2015年以前通过审(认、

鉴)定的品种。这些新登记的茶树新品种围绕“机器换人”“优质安全”“多元利用”等产业需求,包括适合机采的新品种‘中茶501’‘中茶502’、特异新品种‘中黄1号’‘中白1号’‘紫嫣’、超细绿茶粉专用品种‘浙农302’、氮高效品种‘中茗6号’‘中茗7号’、早生优质品种‘保靖黄金茶1号’、地方名茶专用品种‘庐云1号’等,这些新品种不仅丰富了我国茶树品种的结构,也为下一步我国茶产业高质量发展提供了坚实的品种保障^[2]。

表2 2018年以来取得登记证书的茶树品种名单

Table 2 List of registered tea plant cultivars after 2018

年份 Year	数量 Number	品种名称 Cultivar name
2018	9	毛蟹 Maoxie、本山 Benshan、黄旦 Huangdan、铁观音 Tieguanyin、梅占 Meizhan、大叶乌龙 Daye Wulong、紫嫣 Ziyan、川茶6号 Chuancha 6、陕茶1号 Shancha 1 蒙山5号 Mengshan 5、茶农98 Chanong 98、锡茶24号 Xicha 24、鸿雁1号 Hongyan 1、皖茶8号 Wancha 8、皖茶9号 Wancha 9、黔茶1号 Qiancha 1、黔茶8号 Qiancha 8、黔辐4号 Qianfu 4、苔选0310 Taixuan 0310、白牡丹 Baimudan、青农3号 Qingnong 3、寒梅 Hanmei、青农38号 Qingnong 38、鄂茶1号 E'cha 1、鄂茶5号 E'cha 5、橘叶齐 Zhuyeqi、湘波绿2号 Xiangbolu 2、西莲1号 Xilian 1、白毫早 Baihaozao、黄金茶2号 Huangjincha 2、保靖黄金茶1号 Baojing Huangjincha 1、玉笋 Yunsun、碧香早 Bixiangzao、茗丰 Mingfeng、尖波黄13号 Jianbohuang 13、潇湘1号 Xiaoxiang 1、湘红3号 Xianghong 3、湘茶研4号 Xiangchayan 4、湘茶研2号 Xiangchayan 2、湘茶研8号 Xiangchayan 8、庐云3号 Luyun 3、中黄1号 Zhonghuang 1、中黄2号 Zhonghuang 2、北茶36 Beicha 36、庐云1号 Luyun 1、庐云2号 Luyun 2、北茶1号 Beicha 1、中茶111 Zhongcha 111 东方紫蝉 Dongfang Zichan、渝茶3号 Yucha 3、渝茶4号 Yucha 4、云抗10号 Yunkang 10、云茶1号 Yuncha 1、皖茶10号 Wancha 10、景白2号 Jingbai 2、景白1号 Jingbai 1、鄂茶6号 E'cha 6、鄂茶11号 E'cha 11、鄂茶12号 E'cha 12、湘茶研1号 Xiangchayan 1、湘茶研3号 Xiangchayan 3、黄金茶168号 Huangjincha 168、中白1号 Zhongbai 1、金茗1号 Jinming 1、桂茶1号 Guicha 1、桂茶2号 Guicha 2、中茶502 Zhongcha 502、中茶601 Zhongcha 601、中茶602 Zhongcha 602、中茶603 Zhongcha 603、浙农12 Zhenong 12、浙农113 Zhenong 113、浙农117 Zhenong 117、浙农121 Zhenong 121、浙农21 Zhenong 21、浙农25 Zhenong 25、浙农139 Zhenong 139、浙农301 Zhenong 301、浙农302 Zhenong 302、浙农701 Zhenong 701、浙农702 Zhenong 702、浙农901 Zhenong 901、浙农902 Zhenong 902、谷雨春 Guyuchun、舒茶早 Shuchazao、鸿雁7号 Hongyan 7、中茶112 Zhongcha 112、中茶125 Zhongcha 125、中茶147 Zhongcha 147、东茗1号 Dongming 1 川茶10号 Chuancha 10、川沐318 Chuanmu 318、天府5号 Tianfu 5、天府6号 Tianfu 6、中茗66号 Zhongming 66、凹富后单丛 Aofuhou Dacong、漕溪1号 Caoxi 1、浮梁橘叶1号 Fuliang Zhuye 1、赣茶4号 Gancha 4、婺绿1号 Wulu 1、春闰 Chungui、瑞香 Ruixiang、九龙袍 Jiulongpao、中茶102 Zhongcha 102、中茶302 Zhongcha 302、中茶108 Zhongcha 108、中茶604 Zhongcha 604、中茶605 Zhongcha 605、中茶606 Zhongcha 606、春雨二号 Chunyu 2、栗峰 Lifeng、杭茶21号 Hangcha 21、杭茶22号 Hangcha 22、春雨一号 Chunyu 1、鄂茶201 E'cha 201、彝黄1号 Yihuang 1、湘茶研6号 Xiangchayan 6、玉绿 Yulu、西山茶1号 Xishancha 1、西山茶8号 Xishancha 8、中茶501 Zhongcha 501、中茗7号 Zhongming 7
2019	39	中茶149 Zhongcha 149、中茶152 Zhongcha 152、中茶153 Zhongcha 153、中茶154 Zhongcha 154、中茶158 Zhongcha 158、中茗6号 Zhongming 6
2020	42	
2021	32	
2022	6	

另外,植物品种权作为知识产权保护的一种形式,也逐渐为育种家所重视。茶树被列入中华人民共和国《农业植物新品种保护名录 第七批》,截至2021年底,共计98个新品种获得植物品种权^[2]。

群体种在我国茶业发展中曾经发挥了重要的作用,但随着产业的发展,其弊端逐渐显现。为了发挥无性系良种的增产增效作用,1992年,原农业部提出了良种无性化建议。1997年原农业部正式要求各地淘汰种子直播和移栽实生苗的老办法,做到发展新

茶园和老茶园换种改植采用无性系良种,明确提出经过30a的努力,实现茶树无性系良种化^[4]。经过几十年的推动,我国无性系良种化比例由20世纪80年代初的10%左右提高到2020年的68%^[5]。无性系良种在推动我国茶产业发展,特别是名优茶发展中起到了至关重要的作用,依托‘白叶1号’‘中黄1号’‘中黄2号’‘保靖黄金茶1号’等为代表的良种打造出了“安吉白茶”“天台黄茶”“缙云黄茶”“广元黄茶”“保靖黄金茶”等知名品牌,是“一个品种造就了一个

产业”的生动范例^[3]。

1.2 形成了比较完备的育种技术体系,有效助推了育种技术创新

我国茶树育种仍然以传统的系统选种方法为主,辅以人工杂交和诱变育种,生物技术育种技术也有了相应的技术储备。对已通过登记的128个品种进行了统计,采用人工杂交育成的品种有16个,辐射诱变的有2个(中茶108、黔辐4号),其他都是通过系统选种法育成。虽然系统选种法仍然是茶树育种的主要方法,但该方法存在较大的缺点,比如育种目标盲目性大,以“撞大运”的小概率方式进行选择。为了提高育种目标的精准性和提高基因突变频率,新的育种技术如诱变育种技术手段运用到茶树育种中。研究人员对诱变的剂量进行了比较系统的研究,如董丽娟等^[6]提出了He-Ne激光茶树育种最佳剂量,杨跃华等^[7-8]研究了 γ 射线辐照以及 γ 射线和化学诱变剂复合处理的生物学效应,提出了插穗以及大叶种和中小叶种茶籽的适宜半致死剂量。多种诱变源如 γ 射线、激光、 N^+ 离子注入、化学诱变、航天诱变等被应用到茶树育种,并取得了初步的成果^[3]。

以分子标记辅助育种和基因工程育种为代表的现代生物技术育种技术在20世纪成为推动植物育种技术进步的主要力量。但茶树生物技术育种起步较晚,目前仍然停留在实验室技术储备阶段,尚无利用生物技术育成茶树品种的报道。但一些为分子辅助育种技术做的储备研究取得了阶段性的研究成果。在遗传连锁图谱构建上,构建了多个遗传连锁图谱,且遗传距离逐渐缩短^[9-12],越来越多的与重要性状关系密切的QTL数字性状位点被精准定位^[13-14],多个功能性的分子标记被开发出来,离实际运用也越来越近^[15-16]。基于茶树重测序结果,中国农业科学院茶叶研究所设计出了一款200 K的高密度茶树SNP芯片,该芯片可以快速定位QTL、发掘功能基因和SNP分型^[17]。茶树的重要性状往往是复杂性状,受多个基因控制,这为全基因组关联分析(genome-wide association studies, GWAS)技术的利用提供了舞台。GWAS是一种高效地将表型和基因型进行关联并用于遗传作图和搜寻相关性状候选基因的方法,可同时对多个复杂性状进行分析,具有高通量、精度高和花费时间少等显著优点。早期茶树的GWAS研究,受限于测序费用的高昂和基因组的缺乏,多采用的是简化基因组测序技术,如SLAF-seq (specific locus amplified fragment sequencing)^[10]、RAD-seq (restriction-site associated DNA sequencing)^[12]和

BSR-Seq (bulk segregant RNA-seq)^[18]等,受益于测序价格的下降和茶树全基因组测序的完成,基于重测序的GWAS技术也在茶树上开始应用,如Wang等^[19]和Fang等^[20]利用GWAS技术,分别发掘了多个与春季发芽期、茶叶风味等性状关联的SNP等位变异和候选基因。这些研究结果为今后的分子标记辅助育种技术在茶树上的实践奠定了基础。在基因工程育种技术方面也进行了探索,如Lü等^[21]优化了农杆菌介导的转化体系,唐雨薇等^[22]对茶树CRISP/Cas9载体的构建进行了探索。

进行准确的茶树早期鉴定,对于茶树这样童期长的作物提高育种效率尤为重要。我国的茶树育种工作者也进行了有效的探索,取得了一定的研究成果。如杨亚军等^[23-24]建立了基于品种主要生化成分含量预测制红、绿茶品质的模型,并明确幼龄茶树与成龄茶树的化学成分没有明显差异,从二龄茶树即可应用化学鉴定方法开展早期鉴定;戴伟东等^[25]发现鲜叶中山柰酚-3-葡萄糖苷/山柰酚-3-半乳糖苷比值与茶树品种适制性密切相关,比值 >2.3 适制红茶,比值 <2.3 适制绿茶。Mu等^[26]发现鲜叶中S/R-芳樟醇的对映异构体比例高于90:10的品种适制绿茶和白茶,R/S- α -紫罗兰酮的对映异构体比例高于99:1的品种适制绿茶和红茶。发掘与目标性状紧密连锁的稳定分子标记是进行茶树早期鉴定最有效的技术,可以避免环境因素变化带来的不利影响。Jin等^[15-16]开发了相应的功能标记,可进行低咖啡碱和高二羟基儿茶素材料的快速筛选。

1.3 在茶树育种基础理论研究上取得了具有应用价值的创新性成果

育种基础理论是推动育种技术创新和指导有目的性品种选育的源头。茶树是典型的异花授粉植物,具有高度的杂合性和异质性。加之它又是多年生的木本植物,导致茶树基础研究长期滞后。在经典遗传学研究上,茶树性状经典遗传规律的研究大都出现在2000年以前,而且也主要集中在表型性状上,如一芽三叶重、芽叶重、育芽力、茸毛、萌芽期等,而对于品质性状以及重要的抗性性状的经典遗传规律研究则较少^[3,27]。进入21世纪以后,随着现代分子生物学技术的快速发展,我国茶树分子遗传学研究一枝独秀,成果不断涌现,成为世界茶学相关研究领域的引领者。遗传群体是进行目标性状遗传规律研究的物质基础,多家单位构建了茶树人工杂交 F_1 代遗传群体,并用于遗传图谱构建、QTL定位等研究。在高密度茶树遗传图谱构建上,遗传图距

平均已经缩短到0.39 cM,为下一步基因图位克隆打下了良好基础^[17]。在分子层面也开始了茶树杂种优势机制的研究,如Zheng等^[28]综合转录组学和代谢组学的研究结果,认为非加性效应在茶树挥发性组分的杂种优势中起着主要作用。更值得一提的是我国科学家在世界上率先完成了茶树全基因组的测序和多个染色体级别高质量基因组的组装,以及多个材料的重测序,为深入开展茶树遗传学、功能基因组学研究奠定了雄厚的数据基础^[29-37]。伴随着高通量测序技术的发展以及全基因组测序的完成,在茶树目标性状调控基因的克隆及表达调控上,也取得了许多有意义的研究成果^[2-3,38]。如Wang等^[39]发现品种间抗寒性差异的主要机制是活性氧清除能力及其清除相关基因表达的差异。Zhang等^[40]利用不同氮效率品种鉴定出茶树品种间氮浓度响应差异的关键基因^[40]。茶的风味品质和健康功效密切相关,Dai等^[41]系统研究了茶树单宁酶基因家族及其功能,证实它们参与调控了酯型儿茶素、没食子单宁和鞣花单宁的代谢。Fu等^[42]比较了白化和绿色茶树材料中L-茶氨酸水解酶基因CsPDX2.1的表达差异,发现该基因在绿色材料叶片中的表达量显著高于黄色材料叶片,与材料间茶氨酸含量呈负相关,为解析白(黄)化茶树品种的高氨基酸含量机制提供了新的思路。

2 我国茶树遗传育种研究存在的问题与未来发展展望

2.1 存在的主要问题

虽然我国茶树遗传育种研究有悠久的历史、完备的科研体系和世界上规模最大的从业人员数量,也取得了领域内举世瞩目的成绩,但也应该看到,在困扰茶树遗传育种基础理论创新、育种新技术创新和品种创新上仍有一些长期存在的问题没有解决^[2-3,38]。

一是对茶树主要性状遗传规律的研究基础仍然薄弱。精准育种的实现依赖于对目标性状基本遗传规律的了解。由于茶树自身特殊性造成的目标性状经典遗传规律研究的长周期性和困难性,从事这方面研究的人员越来越少,形成了茶树经典遗传育种理论基础薄弱的局面,反过来又制约了茶树突破性品种的育成。而在分子遗传学方面,虽然纵向对比取得了较为显著的成就,受益于全基因组测序的完成,茶树的功能基因鉴定数量规模化增长,但由于缺

乏茶树遗传转化体系这个最大的技术“瓶颈”,茶树特有基因的功能鉴定还是需要借助于异源表达的手段,但这种间接鉴定的结果无法获得与同源表达直接鉴定一样的准确结果,特别是对复杂性状所涉及的调控模块更无法准确鉴定到。虽然近年来借助于寡核苷酸沉默手段实现了部分基因的同源验证^[43],但该项技术无法长时间稳定表达且对大部分性状的功能基因鉴定并不适用。技术的局限影响到对目标性状调控基因及其“调控模块”研究的准确性,使得分子遗传研究结果对育种实践的指导效果大打折扣。可喜的是,茶树上已经有利用愈伤组织进行基因编辑实现调控咖啡碱合成基因的报道^[44-45],有望实现茶树基因功能同源鉴定。

二是育种技术创新进展缓慢。进入21世纪后,植物育种技术创新速度不断加快,新的育种技术不断涌现,植物分子设计育种技术体系逐渐成熟并在育种实践上得以运用,如在水稻等作物上已经建立了从“分子模块”到“设计型品种”的现代生物技术育种创新体系,育成了多个品种,实现了多个优异性状的集成^[46-47],以CRISPR/Cas 9为代表的基因编辑技术实现了目标性状新材料的精准创制^[48],这些设计育种(designer breeding)新技术可以更为精准地满足产业需求。如前所述,茶树育种还是以系统选择为主,育种盲目性大、效率低、周期长、育成品种性状同质性程度高的弊端一直存在,导致品种更新速度以及育成品种的性状很难跟上产业发展的步伐^[2]。育种技术的落后已经成为制约茶树育种取得突破性成果的最大“卡脖子”问题。

三是育成品种数量多而在生产推广应用少的现象没有根本扭转。虽然我国育成品种的数量居世界前列,但根据相关部门的统计,育成品种在生产上推广利用的比例却很低,大部分品种育成以后就束之高阁,很难在生产中推广利用。这固然与品种存在时间性这个经济学属性有关,但深层次的原因,则是因为育成的品种大部分仅仅是对已有品种某些性状的局部改良,综合性状表现平平,不被种植者和市场所接受。

2.2 发展展望

茶产业是绿色产业、健康产业,也是我国乡村振兴的支柱产业,其高质量发展对我国茶产区实现共同富裕至关重要。不断推出满足产业和消费需求、充分发挥茶树品种在保障茶产业高质量可持续发展中的基础性作用,是我国茶树育种工作者的使命担当。结合学科和产业发展趋势,在未来一段时间内,

应从以下几个方面发力^[2-3]:

一是加强茶树遗传育种基础理论的创新。准确把握重要性状的遗传规律及其调控机制是实现茶树精准育种和定向育种的关键。在茶产业快速发展、消费市场变化日新月异的大背景下,尽快推出满足需求的品种依赖于对目标性状遗传机制的准确解析。应从经典遗传学和分子遗传学2个维度,加强茶树遗传育种基础理论的创新。经典遗传学方面,要借助于人工杂交群体,瞄准主要农艺、经济性状,开展杂交后代目标性状遗传规律、杂种优势等研究,以指导亲本配组和后代选择;分子遗传学方面,要借助于高通量的现代生物组学、信息学、合成生物学等手段,利用我国最为丰富的茶树种质资源,发掘目标性状形成的遗传基础及其调控网络,揭示复杂性状全基因组编码规律其调控模块^[47],解析杂种优势形成的分子机制,为最终实现茶树品种的定向培育和分子设计育种奠定理论基础。

二是进一步加快育种技术创新。要发挥茶树无性繁殖的优势,在以下几个方面加快育种技术创新:(1)传统育种技术创新。加快远缘杂交、高效定向诱变、倍性育种和目标性状早期鉴定等技术研究;(2)分子设计育种技术创新。综合运用现代育种手段,以提高育种效率、缩短育种周期、聚合优良性状为目标,借助于现代分子生物学、生物组学、信息学、合成生物学等先进的技术手段,在高通量实用分子标记发掘、全基因组高效选择、基因功能同源鉴定、分子模块精准鉴定、基因组编辑以及杂交胚早期挽救等技术上实现突破,建立高效分子设计育种技术体系和高通量的早期精准鉴定平台,突破茶树传统育种技术瓶颈,为突破性品种创新提供技术支撑。

三是以产业需求为导向加快品种创新。近年来,随着城镇化程度的提高、茶叶消费群体和理念的变化以及生态低碳生产方式的深入人心,我国茶产业发展到了新的阶段^[5]。在此大背景下,为支撑我国茶产业高质量发展的品种需求,在优质、高效(高产)的育种目标基础上,需要在以下几个育种目标上实现品种创新:(1)宜机化优质品种选育,满足“机器换人”目标;(2)健康成分富集品种选育,满足人民健康需求目标;(3)生态型(高肥效、抗病虫)优质品种选育,满足绿色生产目标;(4)加工型优质品种选育,满足新型茶产品消费需求目标;(5)抗逆新品种选育,满足应对气候灾害目标。

参考文献 References

- [1] 杨亚军,梁月荣.中国无性系茶树品种志[M].上海:上海科学技术出版社,2014.YANG Y J,LIANG Y R.Clonal tea plant cultivar records of China [M].Shanghai:Shanghai Agricultural Science and Technology Press,2014 (in Chinese).
- [2] 王新超,王璐,郝心愿,等.茶树遗传育种研究“十三五”进展及“十四五”发展方向[J].中国茶叶,2021(9):50-57.WANG X C, WANG L,HAO X Y, et al. Tea genetics and breeding progress during the 13th Five-Year Plan period and development direction in the 14th Five-Year Plan [J]. China tea, 2021 (9) : 50-57 (in Chinese).
- [3] 王新超,王璐,郝心愿,等.中国茶树遗传育种40年[J].中国茶叶,2019(5):1-6.WANG X C, WANG L,HAO X Y, et al. The development and main achievements of tea genetics and breeding of China in the past 40 years [J].China tea,2019(5):1-6 (in Chinese).
- [4] 山人.20世纪中国的茶树育种和良种推广[J].中国茶叶,2000(4):3-5.SHAN R. Tea plant breeding and extension of China in 20th century [J].China tea,2000(4):3-5 (in Chinese).
- [5] 姜仁华,熊兴平,姚明哲.我国茶叶科技“十三五”进展及“十四五”发展思考[J].中国茶叶,2021,337(9):17-24.JIANG R H, XIONG X P, YAO M Z. Progress of tea science and technology in China and meditation on its development during the 14th Five-Year Plan period [J]. China tea, 2021, 337 (9) : 17-24 (in Chinese).
- [6] 董丽娟,贺利雄,王鹏飞.He-Ne激光对茶树诱变生理效应的研究[J].应用激光,1988,8(6):280-282.DONG L J, HE L X, WANG P F. A tentative study on the physiological effect of He-Ne laser irradiation on inducing tea plant mutation [J]. Applied laser, 1988, 8(6): 280-282 (in Chinese).
- [7] 杨跃华,林树祺.茶树人工诱变技术的研究 I. 茶树辐照的生物学效应[J].茶叶科学,1990,10(1):19-24.YANG Y H, LIN S Q. Study on the techniques of mutagenesis in tea plant I. Biological effects of irradiation on tea plant [J]. J Tea Sci, 1990, 10(1) : 19-24 (in Chinese).
- [8] 杨跃华,林树祺.茶树人工诱变技术的研究 II. 理化复合处理对茶树的生物学效应[J].茶叶科学,1990,10(2):47-52.YANG Y H, LIN S Q. Study on the techniques of mutagenesis in tea plant II . Biological effects of physicochemical mutagens on tea plant [J]. J Tea Sci, 1990, 10(2) : 47-52 (in Chinese).
- [9] 马建强,姚明哲,陈亮.茶树遗传图谱研究进展[J].茶叶科学,2010,30(5):329-335.MA J Q, YAO M Z, CHEN L. Research progress in genetic map of tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. J Tea Sci, 2010, 30(5) : 329-335 (in Chinese).
- [10] MA J Q, HUANG L, MA C L, et al. Large-scale SNP discovery and genotyping for constructing a high-density genetic map of tea plant using specific-locus amplified fragment sequencing (SLAF-seq) [J/OL]. PLoS One, 2015, 10(6) : e0128798 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128798>.
- [11] TAN L Q, WANG L Y, XU L Y, et al. SSR-based genetic mapping and QTL analysis for timing of spring bud flush, young shoot color, and mature leaf size in tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. Tree genetics & genomes, 2016, 12(3) : 52 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1007/s11295-016-1008-9>.
- [12] XU L Y, WANG L Y, WEI K, et al. High-density SNP linkage

- map construction and QTL mapping for flavonoid-related traits in a tea plant (*Camellia sinensis*) using 2b-RAD sequencing [J/OL]. BMC genomics, 2018, 19: 955 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-5291-8>.
- [13] MA J Q, JIN J Q, YAO M Z, et al. Quantitative trait loci mapping for theobromine and caffeine contents in tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. J Agr Food Chem, 2018, 66(50): 13321-13327.
- [14] HUANG R, WANG J Y, YAO M Z, et al. Quantitative trait loci mapping for free amino acid content using an albino population and SNP markers provides insight into the genetic improvement of tea plants [J/OL]. Hortic Res-England, 2022, 9: uhab029 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1093/hr/uhab029>.
- [15] JIN J Q, YAO M Z, MA C L, et al. Association mapping of caffeine content with TCS1 in tea plant and its related species [J]. Plant Physiol Bioch, 2016, 105: 251-259.
- [16] JIN J Q, LIU Y F, MA C L, et al. A novel F3'5'H allele with 14 bp deletion is associated with high catechin index trait of wild tea plants and has potential use in enhancing tea quality [J]. J Agr Food Chem, 2018, 66(40): 10470-10478.
- [17] WEI K, WANG X, HAO X, et al. Development of a genome-wide 200 K SNP array and its application for high-density genetic mapping and origin analysis of *Camellia sinensis* [J]. Plant Biotechnol J, 2022, 20: 414-416.
- [18] JIN J Q, MA J Q, YAO M Z, et al. Functional natural allelic variants of flavonoid 3', 5'-hydroxylase gene governing catechin traits in tea plant and its relatives [J]. Planta, 2017, 245(3): 523-538.
- [19] WANG R J, GAO X F, YANG J, et al. Genome-wide association study to identify favorable SNP allelic variations and candidate genes that control the timing of spring bud flush of tea (*Camellia sinensis*) using SLAF-seq [J]. J Agr Food Chem, 2019, 67(37): 10380-10391.
- [20] FANG K, XIA Z, LI H, et al. Genome-wide association analysis identified molecular markers associated with important tea flavor-related metabolites [J/OL]. Hortic Res-England, 2021, 8: 42 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00477-3>.
- [21] LÜ Q, CHEN C, XU Y, et al. Optimization of agrobacterium tumefaciens-mediated transformation systems in tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. Hortic Plant J, 2017, 3(3): 105-109.
- [22] 唐雨薇, 刘丽萍, 王若娴, 等. 茶树咖啡碱合成酶 CRISPR/Cas9 基因组编辑载体的构建 [J]. 茶叶科学, 2016, 36(4): 414-426. TANG Y W, LI L P, WANG R X, et al. Development of a CRISPR/Cas9 constructed for genome editing of caffeine synthase in *Camellia sinensis* [J]. Journal of tea science, 2016, 36(4): 414-426 (in Chinese).
- [23] 杨亚军. 茶树育种品质早期化学鉴定 II. 鲜叶的主要生化组分与绿茶品质的关系 [J]. 茶叶科学, 1991, 11(2): 127-131. YANG Y J. Chemical evaluation on tea quality during early-stage of breeding program II. Relationship between the biochemical component content in the shoots and the quality of green tea [J]. J Tea Sci, 1991, 11(2): 127-131 (in Chinese).
- [24] 杨亚军. 茶树育种品质早期化学鉴定 I. 鲜叶的主要生化组分与红茶品质的关系 [J]. 茶叶科学, 1990, 10(2): 59-64. YANG Y J. Chemical evaluation on tea quality during early-stage of breeding program I. Relationship between the biochemical component content in the shoots and the quality of black tea [J]. J Tea Sci, 1990, 10(2): 59-64 (in Chinese).
- [25] 戴伟东, 解东超, 吕美玲, 等. 黄酮醇糖苷与茶树品种适制性关系 [J]. 食品科学, 2017, 38(16): 104-109. DAI W D, XIE D C, LÜ M L, et al. Relationship of flavonol glycoside and processing suitability of tea varieties [J]. Food Sci, 2017, 38(16): 104-109 (in Chinese).
- [26] MU B, ZHU Y, LV H P, et al. The enantiomeric distributions of volatile constituents in different tea cultivars [J]. Food Chem, 2018, 265: 329-336.
- [27] 郭吉春, 叶乃兴, 何孝延. 茶树杂交一代展叶期的遗传变异 [J]. 茶叶科学, 2004, 24(4): 255-259. GUO J C, YE N X, HE X Y. Genetic variation in the leaf-expansion period of the first hybrid generation tea plants. [J]. J Tea Sci, 2004, 24(4): 255-259 (in Chinese).
- [28] ZHENG Y, WANG P, CHEN X, et al. Transcriptome and metabolite profiling reveal novel insights into volatile heterosis in the tea plant (*Camellia Sinensis*) [J/OL]. Molecules, 2019, 24: 3380 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.3390/molecules24183380>.
- [29] XIA E H, ZHANG H B, SHENG J, et al. The tea tree genome provides insights into tea flavor and independent evolution of caffeine biosynthesis [J]. Mol Plant, 2017, 10(6): 866-877.
- [30] WEI C, YANG H, WANG S, et al. Draft genome sequence of *Camellia sinensis* var. *sinensis* provides insights into the evolution of the tea genome and tea quality [J]. PNAS, 2018, 115(18): E4151-E4158.
- [31] XIA E, TONG W, HOU Y, et al. The reference genome of tea plant and resequencing of 81 diverse accessions provide insights into its genome evolution and adaptation [J]. Mol Plant, 2020, 13(7): 1013-1026.
- [32] ZHANG Q J, LI W, LI K, et al. The chromosome-level reference genome of tea tree unveils recent bursts of non-autonomous LTR retrotransposons in driving genome size evolution [J]. Mol Plant, 2020, 13(7): 935-938.
- [33] ZHANG W, ZHANG Y, QIU H, et al. Genome assembly of wild tea tree DASZ reveals pedigree and selection history of tea varieties [J/OL]. Nat Commun, 2020, 11: 3719 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17498-6>.
- [34] WANG X, FENG H, CHANG Y, et al. Population sequencing enhances understanding of tea plant evolution [J/OL]. Nat Commun, 2020, 11: 4447 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18228-8>.
- [35] ZHANG X, CHEN S, SHI L, et al. Haplotype-resolved genome assembly provides insights into evolutionary history of the tea plant *Camellia sinensis* [J]. Nat Genet, 2021, 53(8): 1250-1259.
- [36] ZHANG W, LUO C, SCOSSA F, et al. A phased genome based on single sperm sequencing reveals crossover pattern and complex relatedness in tea plants [J]. Plant J, 2021, 105(1): 197-208.
- [37] WANG P, YU J, JIN S, et al. Genetic basis of high aroma and stress tolerance in the oolong tea cultivar genome [J/OL]. Hortic Res-England, 2021, 8: 107 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00542-x>.
- [38] XIA E H, TONG W, WU Q, et al. Tea plant genomics: achievements, challenges and perspectives [J/OL]. Hortic Res-England, 2020, 7: 7 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1038/s41438-019-0225-4>.
- [39] WANG L, YAO L N, HAO X Y, et al. Transcriptional and physiological analyses reveal the association of ROS metabolism with

- cold tolerance in tea plant [J]. *Environ Exp Bot*, 2019, 160: 45-58.
- [40] ZHANG F, WANG L, BAI P, et al. Identification of regulatory networks and hub genes controlling nitrogen uptake in tea plants [*Camellia sinensis* (L.) O.Kuntze] [J]. *J Agr Food Chem*, 2020, 68(8):2445-2456.
- [41] DAI X, LIU Y, ZHUANG J, et al. Discovery and characterization of tannase genes in plants: roles in hydrolysis of tannins [J]. *New Phytol*, 2020, 226(4):1104-1116.
- [42] FU X, CHENG S, LIAO Y, et al. Characterization of l-theanine hydrolase in vitro and subcellular distribution of its specific product ethylamine in tea (*Camellia sinensis*) [J]. *J Agr Food Chem*, 2020, 68(39):10842-10851.
- [43] ZHAO M Y, ZHANG N, GAO T, et al. Sesquiterpene glucosylation mediated by glucosyltransferase UGT91Q2 is involved in the modulation of cold stress tolerance in tea plants [J]. *New Phytol*, 2020, 226(2):362-372.
- [44] MA W, KANG X, LIU P, et al. The analysis of transcription factor CsHB1 effects on caffeine accumulation in tea callus through CRISPR/Cas9 mediated gene editing [J]. *Process Biochem*, 2021, 101:304-311.
- [45] MA W, KANG X, LIU P, et al. The NAC-like transcription factor CsNAC7 positively regulates the caffeine biosynthesis-related gene yhNMT1 in *Camellia sinensis* [J/OL]. *Hortic Res-England*, 2022, 9 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1093/hortre/uhab046>.
- [46] 薛勇彪, 种康, 韩斌, 等. 开启中国设计育种新篇章——“分子模块设计育种创新体系”战略性先导科技专项进展 [J]. *中国科学院院刊*, 2015, 30(3):393-402. XUE Y B, CHONG K, HAN B, et al. New chapter of designer breeding in China: update on strategic program of molecular module: based designer breeding systems [J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2015, 30(3):393-402 (in Chinese).
- [47] 薛勇彪, 种康, 韩斌, 等. 创新分子育种科技, 支撑我国种业发展 [J]. *中国科学院院刊*, 2018, 33(9):893-899. XUE Y B, CHONG K, HAN B, et al. Innovation and achievements of designer breeding by molecular modules in China [J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2018, 33(9):893-899 (in Chinese).
- [48] ZHANG Y, IAFFALDANO B, QI Y. CRISPR ribonucleoprotein-mediated genetic engineering in plants [J/OL]. *Plant Commun*, 2021, 2: 100168 [2022-02-11]. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100168>.

Retrospect and prospect of development and innovation of tea plant genetics and breeding in China

WANG Xinchao, WANG Lu, HAO Xinyuan, LI Nana, HUANG Jianyan, DING Changqing, YANG Yajun
*Tea Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences/
 National Center for Tea Improvement, Hangzhou 310008, China*

Abstract China has a long history of tea plant breeding and a solid research foundation as the origin of tea plants and a major tea producing country in the world. Clonal tea cultivars and vegetative propagation techniques first appeared in China, and China has bred the largest number of tea cultivars in the world. The researches on the genetics and breeding of tea plants in China have accelerated after the reform and opening up. After entering the 21st century, it has achieved good results in many fields including the number and diversity of cultivars bred, breeding technology, and basic theory of breeding, especially in the fields of tea whole genome sequencing and assembly, functional genomics and other fields, leading the world and strongly supporting the high-quality development of tea industry in China. This article reviews the history and achievements of researches on the genetics and breeding of tea plants in China, and sorts out the problems existing in the genetic rules of the main characters of tea plants, breeding techniques, and innovation of breakthrough varieties. In view of these problems, some priorities of researches on the innovation of basic theories of genetics and breeding, breeding technology and cultivar in the future are put forward. It will provide valuable reference for further studies on the genetics and breeding of tea plants.

Keywords tea plant; genetics and breeding; cultivar; breeding technology; breeding theory; molecular design breeding

(责任编辑:张志钰)