中国科学: 生命科学 2024 年 第 54 卷 第 10 期: 1853 ~ 1862
SCIENTIA SINICA Vitae lifecn.scichina.com
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS
评 述 中国知名大学及研究院所专栏 中国热带农业科学院专辑

热带木本油料育种技术研究进展

李睿[1,2], 周丽霞[1,2], 贾效成[2], 林萍[3], 杨程[2], 徐玉芬[2], 侯明明[1,2], 曹红星[1,2*]

1. 热带作物生物育种全国重点实验室, 三亚 572025;
2. 中国热带农业科学院椰子研究所, 文昌 571339;
3. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 杭州 311400
* 联系人, E-mail: hongxing1976@163.com

收稿日期: 2024-02-02; 接受日期: 2024-07-01; 网络版发表日期: 2024-09-27
海南省重点研发计划(批准号: NZDYF2022XDNY207)、中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(批准号: 1630152022001)和海南省自然科学基金(批准号: 321QN341)资助

摘要 热带木本油料作物是我国农业的重要组成部分, 在国民经济和社会发展中占有重要地位. 食用油供给安全是关系国计民生的重大战略问题, 其中, 育种技术的进步是热带木本油料作物产业提升的重要推动力. 本文对近年来椰子、油棕、海南油茶的传统育种、主要育种目标性状分子遗传基础、分子标记辅助选择育种、全基因组选择育种技术, 以及转基因、基因编辑育种技术等方面的研究进展进行综述, 并对分子育种技术研究和新品种培育进行展望.

关键词 椰子, 油棕, 海南油茶, 育种技术

热带木本油料作物椰子(*Cocos nucifera*)、油棕(*Elaeis guineensis*)和海南油茶(*Camellia hainanica*)是我国食用油的重要来源之一[1]. 传统草本油料存在与粮争地矛盾, 增量空间有限, 亟需“多油并举”拓宽供给来源. 热带木本油料作物可在林地、坡地和滨海沙地等不宜种粮区域种植, 不逾越“耕地红线”, 并具有单位面积产油量高、经济寿命长等特点, 发展热带木本油料是提高食用油自给率的重要途径.

全球椰子种植面积约1200万公顷, 椰子果产量约6100万吨, 椰子油年产量310多万吨. 我国椰子种植面积约60万亩, 年产椰子果数量达2.2亿(约42万吨), 椰子油进口量约17万吨, 自给率不足1%[2]. 国内椰子油生产成本是进口椰子油的4~5倍. 全球油棕种植面积2000余万公顷, 棕榈油产量7000多万吨, 单位面积产油量约4.2吨/公顷. 目前油棕主要集中在南纬10度至北纬15度之间种植, 海南曾经于1960年和1980年代两次大规模推广油棕种植, 但由于所推广的品种不适应本地环境等原因, 未能成功. 因为油棕性喜高温多湿的气候, 最佳温度介于25℃~28℃之间, 当气温低于18℃时, 生长缓慢, 果实发育不良, 而我国热区冬季月均温一般在15℃~17℃之间, 最低温可降至5℃~8℃. 因缺乏适宜高纬度种植的耐寒品种, 我国尚无规模化油棕种植, 即使棕榈油已占我国食用油消费总量的20%, 仍全部依赖进口. 油茶(*Camellia oleifera*)是中国特有高端木本油料作物, 也是我国大宗油料作物之一, 全国栽培面积约6550万亩, 年产茶油约70万吨, 我国拥

引用格式: 李睿, 周丽霞, 贾效成, 等. 热带木本油料育种技术研究进展. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1853–1862
Li R, Zhou L X, Jia X C, et al. Research progress in breeding techniques for tropical woody oil crops (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1853–1862, doi: 10.1360/SSV-2023-0290

© 2024 《中国科学》杂志社 www.scichina.com
https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2023-0290

有完整的油茶加工产业链，主要分布在湖南、江西、广西、福建等油茶主产区，油茶产业总产值达1160亿元. 海南油茶(*Camellia hainanica*)同属于油茶组(*Sect. oleifera*), 其特殊之处为果实更大, 果皮棕色粗糙, 主要分布在海南地区[3]. 海南油茶的种植面积为12.30万亩, 茶油年产量约120吨, 产值约2亿元.

椰子、油棕、海南油茶等热带木本油料是典型的热带作物, 对温度和湿度等条件要求高, 目前仅在我国海南省以及广西、广东、云南部分地区种植. 在温度长时间低于10℃的环境下，会产生不同程度的寒害反应，影响正常生产. 我国严格意义的热带气候地区有限，要大面积发展热带木本油料产业，必须要在抗寒育种取得重大突破，解决产业大面积推广发展遇到区域和种业瓶颈. 但作为木本作物，椰子、油棕、海南油茶的传统杂交育种周期长且选择能力十分有限. 亟需加强耐寒、高油酸和高产等重要性状的解析、突破全基因组选择、遗传转化、基因编辑等生物育种技术“卡脖子”技术难题，加快新种质创制和新品种培育进程.

1 育种技术进展

1.1 传统育种

目前椰子、油棕和海南油茶品种多为传统育种获得. 其中包括:

斯里兰卡椰子研究所选育出世界闻名的国王椰子品种，还培育出CRIC 60 (T×T), CRIC 65 (D×T), CRISL 98 (T×SR), Kapruwana (DG×SR), CRISL 2012/Kapsuwaya (DB×T), CRISL 2013/kapsetha (DB×SR)等主栽品种. 菲律宾培育16个椰子品种和15个椰子杂交种，但该国存在严重的椰子致死性黄化病，对椰子产业和贸易造成较大影响. 印度拥有南亚国际椰子基因库，保存种质超过400多份，位居世界第一，选育出一系列高产优质杂交品种，其中印度大宗作物研究所侧重椰子根枯萎病和干旱抗性品种的培育[4]. 泰国培育的两个绿矮(一个香水椰、一个甜水椰)是较有影响力的品种，当前该国的香水椰已经成为世界上重要的鲜食椰子品种[2]. 我国椰子主产区为海南, 现有椰子品种90%以上为传统的本地高种，近年来热科院椰子所引进矮种和香水型椰子资源，并与海南高种杂交，育成的文椰78F1椰子新品种具有产量高，果大，抗风、抗寒的特性，生产潜力较大，此外“文椰4号”香水型椰子等“文椰”系列水果型椰子新品种也在海南逐步推广[2].

油棕主产国中, 马来西亚选育出GH500, Deli Dura×AVROS Pisifera, Calix 600等高产油棕品种, 在东南亚国家广泛推广种植，是世界上培育油棕新品种最多的国家，尤其马来西亚新培育的CPS3无性系，产油量可达753.78千克/亩; 印度尼西亚培育出Dumpy, PPKS 540, Yangambi等高产品种[5]; 哥斯达黎加针对当地高海拔地区的农业条件, 培育出Bamenda, Kigoma等多个耐寒油棕品种. 我国培育出高产、抗寒、适应性强“热油1号”“热油4号”“热油6号”油棕新品种3个，其中“热油1号”在云南保山(绝对低温0.2℃)和广西东兴(绝对低温0℃), 均表现较强适应性, 年产油量为233.36千克/亩, 为培育适应我国栽培的油棕耐寒优质高产新品种提供基础.

海南大学胡新文团队选育“海大油茶”“万海”和“侯臣”等系列海南油茶新品种[6,7]. 林萍等人[8]以6个普通油茶杂交组合子代林为试材，分析亲本在杂交子代单株产果量、果实大小、出籽率、干籽出仁率、种仁含油率、脂肪酸成分含量等17个经济性状的一般配合力和特殊配合力，估算各性状的遗传参数. 结果表明, 除鲜果干籽率外, 其余16个经济性状在6个杂交组合间均存在显著差异; 亲本在各性状的一般配合力差异达极显著水平，亲本间特殊配合力在单株产果量、单果质量、种仁含油率、油酸含量等重要育种形状上亦差异显著或极显著. 因此, 油茶杂交育种中, 除油酸含量外, 针对幼林大部分经济性状, 未评估过一般配合力的亲本材料，先评估其一般配合力比评估亲本间的特殊配合力更重要.

陈雅等人[9]利用攸县油茶(*Camellia yuhsienensis*)与普通油茶品种“华硕”(*Camellia oleifera* ‘Huashuo’)进行种间杂交，结果表明子代具有良好的育性，并且回交结实率较高. 陈永忠等人[10]通过杂交育种选育的子代，产量显著提高. 江西省林业科学院在进行油茶远缘杂交育种的过程中发现，红花油茶(*Camellia chekiangoleosa*)和普通油茶杂交后代均表现出果实较大、果皮较薄、出籽率高及含油率高的优良特性[11]. 以攸县油茶为母本, 以三华普通油茶品种为父本, 袁德义团队培育的“德油2号”杂交油茶新品种, 成熟后直径可达6厘米, 不仅果大皮薄, 而且便于采摘[12].

这些研究成果表明，种间杂交和远缘杂交在油茶

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2023-0290

育种中具有显著的优势，能够有效提升油茶的经济性状和生产效益. 因此, 在亲本选配时, 综合评估亲本配合力、遗传参数和遗传力，可以筛选最佳杂交亲本与杂交组合, 提高传统育种效率.

1.2　诱变育种

诱变育种是利用理化因素诱发变异，再通过选择和培育新品种的育种方法. 椰子所利用梯度辐照剂量对油棕种子进行诱变，获得639株突变株，筛选到3株EgFATB密码子提前终止的突变单株，为下一步低棕榈酸新品种选育提供材料. 谌丽施等人[13]使用太空诱变的油茶种子作为育种材料，通过对诱变材料生长情况的测量，发现太空诱变对油茶植株生长特性及光合特性影响显著, 为下一步筛选优良育种资源奠定基础.

1.3　分子标记辅助选择育种

分子标记辅助选择育种是指使用与性状紧密相关的DNA标记，借助分子标记对目标性状基因型进行选择, 从而缩短育种年限, 提高育种效率[14].

分子标记是指物种内个体或种群间基因组中能反映遗传差异的特异性DNA片段[15]. 首先出现的是1980~1990年开发出的限制性片段长度多态性(restriction fragment length polymorphism, RFLP)[16]、随机扩增多态性DNA(randomly amplified polymorphic DNA, RAPD)[17]、扩增片段长度多态性(amplified fragment length polymorphism, AFLP)[18],等标记类型, 但由于基因分型的多态性低、困难和不稳定，它们现在使用较少[19]. 如今，短序列重复(simple sequence repeats, SSR)[20,21]和单核苷酸多态性(single nucleotide polymorphism, SNP)已成为分子育种最常用的DNA标记[19].

2021年报道油棕中的第一组2001个SSR[22]. 此后, 越来越多的SSR被分离、表征并用于油棕的不同遗传研究[23~25]. 由于对 Pisifera, Dura 和*E. Oleifera* 的基因组进行测序[26,27]，现在使用生物信息学工具很容易获得 SSR 序列. 最近建立第一个油棕微卫星数据库[28]. 来自油棕的SSRs已被用于遗传多样性、种群结构、连锁定位和重要性状基因定位(quantitative trait locus, QTL)定位的分析. 然而, 由于SSR基因分型应用中存在的问题，包括无效等位基因(null alleles)、PCR反应中的打滑效应(stuttering effects)和等位基因遗漏(allelic dropout)等的影响，越来越多的学者正在转向使用SNP进行遗传研究[29].

SNP是两个DNA 序列之间单个核苷酸碱基的变化. 由于下一代测序(next generation sequencing, NGS)技术的快速发展, 以及测序成本的大幅降低, 测序基因分型(genotyping by sequencing, GBS)已被广泛用于SNPs检测[30,31]. 大多数SNP是二等位多态性的，这种变异可能是单个碱基转换或颠换导致，有利于快速和高通量的筛查. 2007年，在表达的序列标签中鉴定出油棕中的第一组SNP[32]. 最近，已经为油棕鉴定超过一百万个SNP[26,33]. 热科院椰子所开发椰子香味性状关联的分子标记，将香水椰子种苗鉴定的准确率从75%提高到99%[6]. 林萍等人[8]基于转录组SNP构建普通油茶主要品种资源的分子身份证，为杂交育种的亲本选配提供材料基础. 但海南油茶中相关研究尚未报道.

连锁图谱是DNA标记的图谱，利用杂交得到的重组值来确定染色体上遗传标记之间的相对位置和距离, 使用的遗传标记越多、越密集, 所得到的连锁图谱分辨率就越高[16]. 1997年报道第一张油棕连锁图谱, 由97个连锁基团上的24个RFLP标记组成[34]. 法国的一个研究小组发表第一张基于微卫星的连锁图，其中获得16个连锁基因, 包含800多个DNA标记[35]. 到目前为止，已经使用不同类型和数量的DNA标记构建20多个连锁图谱(表1). 最近, 报道具有超过10000个共显性DNA标记的超高密度连锁图谱[36,37]. 这些特别密集的连锁图谱可用于识别与重要性状相关的DNA标记. 然而, 目前大多数连锁图谱是由低于200个的油棕个体的群体构建而成，一般包含几百个DNA标记，这限制连锁组上紧密关联的DNA标记排序的准确性.

我国于2021年首次构建椰子基因组精细图谱，揭示椰子矮化和早结的分子遗传基础，利用这些标记构建我国椰子杂交制种和选育种技术体系，选育适宜我国热带北缘地区种植的第一批高产早结矮化型椰子新品种, 改变国内椰子栽培品种单一的现状. 耐寒品种的培育是椰子北移推广的必要条件，对低温胁迫应答机理的研究是开展耐寒品种选育的重要理论基础，研究发现在低温胁迫下，椰子幼苗中富集205种差异积累代谢产物，主要集中于氨基酸、类黄酮、碳水化合物、脂质和核苷酸代谢途径中；同时也发现与抗寒途径相关的WRKY, AP2/ERF, HSF, bZIP, MYB和bHLH

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2023-0290

表 1 油棕连锁谱图汇总

Table 1 Summary of linkage maps constructed in the oil palm

序号	年份	标记类型	标记数量	遗传图距(cM)	连锁基因数量	参考文献
1	1997	RFLP	97	870	24	[34]
2	2000	RAPD	48	399.7~449.3	12~15	[41]
3	2001	RFLP	84	852	22	[42]
4	2005	MS and AFLP	255+688	1743	16	[35]
5	2009	AFLP, RFLP, MS	252	1815	21	[43]
6	2010	SSR	251	1479	16	[44]
7	2011	AFLP	331	2274.5	16	[45]
8	2013	AFLP, RFLP, SSR	148	798.0	23	[46]
9	2013	SSR	362	1845.0	16	[47]
10	2014	SSR, Genes, SNP	190	1233.0	31	[48]
11	2014	SSR, AFLP	423	1931	16	[49]
12	2014	SSR, SNP	1331	1867	16	[24]
13	2015	SSR, SNP	480	1565.6	16	[50]
14	2015	SNP	1085	1429.6	16	[51]
15	2015	SSR	281	1935.0	16	[52]
16	2018	SNP, SSR	10023	2398.2	16	[36]
17	2018	SNP, DArT-based	1399–1466	1873.7~1720.6	16	[53]
18	2018	SNP	2413	1161.89	16	[36]
19	2019	SNP	27890	1151.7	16	[37]
20	2020	SNP	1054	1370	16	[54]

等转录因子家族被显著诱导上调[38]. 椰子脂肪酸合成代谢研究方面, 通过系统地研究比较椰子、油棕和椰枣中脂肪酸组成的相关基因和遗传控制, 在椰子基因组的22种脂类代谢途径中鉴定806种脂类相关基因[39]. 通过花期调控关键基因FT的功能研究, 对海南本地高种椰子、黄矮椰子苗期和成熟期进行转录组测序分析, 发现FT基因的可变剪切对高、矮种椰子的投产期的分化起关键作用[40].

油棕基因组(2*n*=32)具有高度杂合性, 马来西亚获得全球首个油棕基因组、解析油棕产量关键调控基因的作用机制[27]. 我国完成高产母本厚壳Dura基因组的高质量序列测定和多个种质资源的基因组重测序以及进化分析, 注释出近36105个高度可靠的油棕基因. 为油脂合成及调控基因功能研究和抗病高产育种提供重要基因组和表达谱分析数据[26].

QTL是指影响数量性状表达的染色体区域或基因簇[55]. GWAS利用连锁不平衡来定位与特定性状相关的基因位点, 而QTL分析则是通过确定分子标记与QTL之间的连锁关系来实现这一目标. QTL分析的基本原理是基于QTL与连锁标记的共分离现象. 当分子标记与某一个性状的QTL连锁时, 不同标记基因型的个体在表型上会表现出显著差异. 通过分析这些表型差异, 可以推断出与分子标记相连锁的QTL的位置和效应, 也就是对QTL进行定位.

在作物中, 许多重要的性状本质上是复杂的. 这些性状中的大多数由许多影响较小的基因、环境因素及其相互作用控制[56]. 自2001年以来, 一直在油棕中进行QTL性状定位研究[42,51,57,58]. 为绘制产油率相关性状和脂肪酸成分的QTL图谱, 几项研究发现, 产油量和脂肪酸成分由位于不同染色体中的许多QTL决定, 它们对表型变异(PV)的贡献率为5%至45%[42,51,59~61]. 有研究表明, 与油与果穗和油与果肉比率相关的QTL被定位在三个连锁组(即LG 1, LG 8和LG 10)上[31]. 这些QTL解释PV的7.65%至13.3%. 在两个QTL中, 具有较好基因型的棕榈树的平均O/B为~31%, 而在没有任何有益QTL基因型的树木中, 平均O/B为~28.2%, 表明

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2023-0290

使用DNA标记将具有有益基因型的QTL金字塔化可以加速遗传改良. 使用基于谱系的方法, 在育种计划的大量遗传多样化样本中检测到 18 个QTL控制性状, 包括鲜束重量和束数[62], 作者发现QTL模式依赖于遗传起源, 异种群体之间仅共享2009个QTL. 脂肪酸谱的QTL定位研究表明, 棕榈油中的脂肪酸是由许多QTL决定的, 其影响相对较小, 环境因素及其相互作用[47,63].

树干高度(即垂直生长)的QTL定位研究表明, 该性状的QTL位于不同的LGs上, 其效应在不同研究中也存在较大差异, 表明树高是一个复杂的性状, 由许多基因、环境因素及其相互作用决定[50,51,57,58]. 不同来源的棕榈树的不同基因或途径也可能影响不同种植材料的高度. 因此, 进一步研究该性状的QTL定位应利用多样化的油棕遗传材料来全面了解油棕树干高度的遗传基础.

尽管已经对几个重要性状进行许多QTL定位研究, 包括油产量相关性状、脂肪酸相关图谱、树干高度/垂直生长和对油棕灵芝病的抗性, 但似乎检测到的大多数QTL(尤其是那些对表型影响较小的QTL)具有家族特异性, 无法在其他具有不同遗传背景的家族中得到证实, 这限制它们在实际育种工作中的使用. 为找到可用于更广泛育种群体中的通用DNA标记, 必须使用世界范围内所有可用材料的大量代表种群进行分子标记开发.

1.4　全基因组选择育种

全基因组选择(genomic selection, GS)是通过全基因组范围内的高密度标记进行育种值估计, 继而进行全基因组范围内的标记辅助选择, 是缩短林木育种周期、加快林木育种进程的有效策略和方式, 长期以来一直是林木遗传改良研究中持续关注的热点. 然而在林木遗传改良中的应用受限于多年生林木自身童期长特性以及基因组和表型组等组学数据匮乏、研究基础薄弱等因素.

油棕是较早开展系统性GS研究的热带木本油料作物, 相关的研究主要集中在基于模拟数据和基于真实育种数据的研究两个方面. Wong和Bernardo[64]使用模拟数据评估表型选择、分子标记辅助选择(Marker-assisted selection, MAS)和全基因组选择(GS)这3类早期选择技术的育种效率, 研究发现在不同规模的育种群体中, 基因组选择的选择效率和选择效果均具优势. Cros等人[65]利用油棕果穗性状模拟数据发现, GS的选择效果更好, 且在连续4个育种周期中模型准确性随模型校准数据世代的增加而逐渐提高. 此外, Cros等人[66]使用分别由131个个体组成油棕Deli和Group B群体构建GS模型, 包含覆盖8个含油量性状的265个SSR标记数据, 研究结果发现GS模型的预测精度显著高于谱系模型的预测精度. Kwong等人[67]利用1218个体组成的油棕UR×AVROS群体, 分析RR-BLUP, BayesA, BayesCπ, Bayesian LASSO regression和Bayesian ridge regression等GS模型对6个含油量性状的预测精度, 结果发现, 不同GS模型之间的预测精度相近.

综上所述, 基因组选择在油棕育种中显示出显著的优势, 特别是在较小规模育种群体和较长育种周期的情况下. GS不仅提高选择效率, 还显著提升选择效果, 显示出在真实育种实践中的巨大潜力. 但椰子、油棕和海南油茶的相关研究仍在起步阶段, 截至目前尚未有利用全基因组选择育种技术培育出品种的报道出现.

1.5　转基因育种和基因编辑育种

热带作物中多年生、基因组杂合度高等问题导致热带作物的传统杂交育种周期长、难度大、进展慢[68]. 基因编辑技术的发展为热带作物育种带来新途径和新机遇. 但由于目前大部分热带作物的遗传转化体系不成熟, 极大限制基因编辑技术在热带作物育种中的应用.

椰子由于尚未建立完善的组织培养和遗传转化技术, 椰子基因编辑和分子设计育种进展缓慢. 斯里兰卡椰子研究所利用花药外植体成功获得椰子再生植株, 初步建立椰子组培技术; 随后细胞悬浮培养技术被应用于椰子组培, 可较大批量获得体细胞胚, 但目前为止尚不能大批量获得再生苗[69].

海南油茶国外基本上少见相关报道, 油茶研究全部集中在我国. 当前油茶分子育种还处于初级阶段, 同样亟需尽快建立油茶遗传转化技术. 椰子和海南油茶由于遗传转化技术不完善, 转基因和基因编辑应用未见报道, 亟需加强研究.

油棕组织培养技术经历数十年发展后, 已经可以实现优良杂交品种的快速扩繁, 能够有效保持亲本的优良性状, 缩短育苗周期, 且组织培养的油棕苗具有

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2023-0290

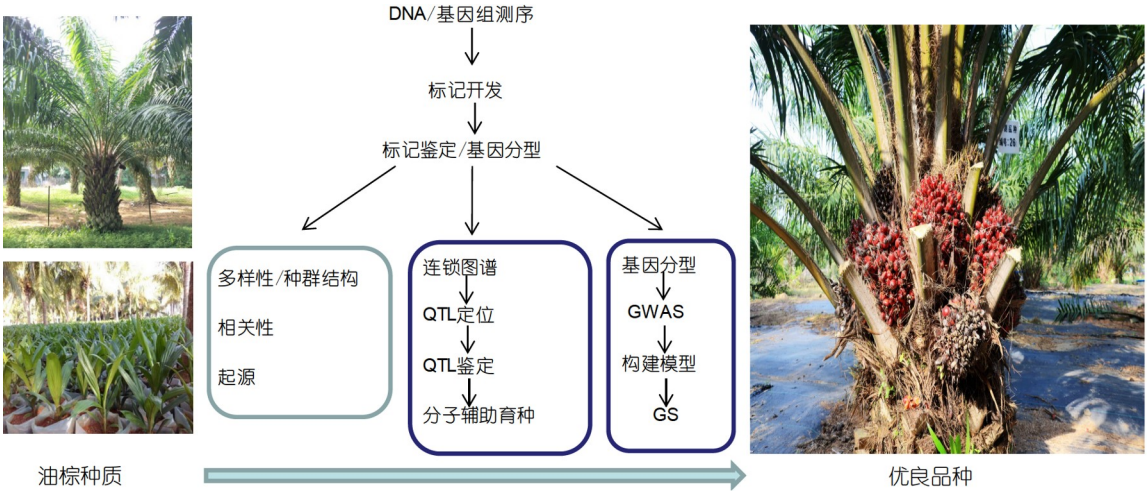


图 1 油棕种质资源(左)、分子标记辅助育种和全基因组选择方法育种方法(中)及优良品种(右)
Figure 1 Germplasm resources (left), MAS and GS breeding methods (middle), and good varieties (right)

一致性好、管理方便等特点, 单位面积产量比实生苗高30%[68,70]. 但目前油棕组织培养步骤中需要高浓度的外源生长素诱导, 导致体细胞变异[71,72], 严重制约油棕遗传转化技术的开发利用.

目前油棕的遗传转化主要使用农杆菌或基因枪法转化油棕胚性愈伤组织. 但转化后的愈伤组织的体胚发生频率较低, 难点在于芽的再生. 一般而言, 从胚性愈伤组织通过体胚发生过程来获得再生株系通常需要超过两年的时间, 其中体胚发生过程通常需要6到8个月, 这复杂的过程不仅延长育种周期, 还增加了实验和生产的成本[73,74]. 马来西亚和印度尼西亚的科研人员依托当地规模较大的商业化油棕组培苗生产产业, 对油棕转基因技术进行优化, 获得转基因苗或者转基因愈伤组织[75~77], 并且已经开始油棕基因编辑技术的应用, 获得油棕甲硫蛋白、异黄酮还原酶、油棕茎腐病易感基因等基因编辑愈伤组织株系; 建立可靶向4个目标基因的油棕多位点基因组编辑载体[78~80].

2 展望

以椰子、油棕、海南油茶为代表的热带木本油脂供应我国食用油消费总量的20%, 但几乎全部依赖进口, 急需培育独立自主知识产权、适应我国农业气候条件的品种. 但此前育种技术落后、种质资源挖掘利用不足、重要性状形成机理不清、种苗繁育技术不完善等问题极大限制现代育种技术在热带木本油料作物中的应用.

分子育种能够弥补传统育种手段周期长、效率低的缺陷, 最大限度利用种质资源, 快速定向培育新品种, 目前已成为育种方法研究的热点. 随着组学技术的发展, 三代长读长测序、高杂合基因组组装、高精度端粒-端粒基因组、泛三维基因组等技术手段愈加丰富[81,82], 育种目标愈加精准, 将成为热带木本油料作物新品种选育、产业高质量发展的关键核心技术.

然而由于热带木本油料作物自身生物学上的独特性, 尚未有利用分子育种方法培育出热带木本油料作物新品种的报道, 转基因、基因编辑、分子标记辅助选择和全基因组选择等育种技术还处于技术研发阶段. 今后应加强优异种质资源基因资源挖掘, 在热带木本油料作物重要性状形成机制解析基础上, 充分利用现代生物育种技术成果, 将全基因选择育种、分子设计育种等前沿技术用于实际育种工作, 早日突破瓶颈, 使得科学技术的进步服务于产业需求.

参考文献

1 Wang B M, Yan S H, Shang J B, et al. The study of characteristics of woody edible Oil trees and their utilization trends (in Chinese). Anhui Agric

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2023-0290

Sci Bull, 2022, 28:87–113 [王保明, 颜士华, 商建波, 等. 木本食用油料树种资源特征及其育种利用的研究进展. 安徽农学通报, 2022, 28: 87–113]
2 Zhang F, Wang J F, Wang H Y, et al. SWOT analysis of coconut industry development in Hainan province under the background of rural revitalization (in Chinese). World Trop Agric Inf, 2023, 7: 92, 794 [张锋, 王俊峰, 汪汇源, 等. 乡村振兴背景下海南省椰子产业发展的SWOT分析. 世界热带农业信息, 2023, 7: 92, 794]
3 Xu Z G, Yuan D Y, Tang Y C, et al. Camellia hainanica (Theaceae) a new species from Hainan, supported from morphological characters and phylogenetic analysis. Pakjbot, 2020, 52
4 Chen L Q. Introduction to Indian coconut germplasm resources (in Chinese). J Agric, 2008, 1: 42–44 [陈良秋. 印度椰子种质资源简介. 农学学报, 2008, 1: 42–44]
5 Cao H X, Yang M D, Feng M L, et al. The current situation and prospect of Oil palm industry in Indonesia (in Chinese). Chin J Trop Agric, 2019, 39: 101–105 [曹红星, 杨蒙迪, 冯美利, 等. 印度尼西亚油棕产业发展的现状和展望. 热带农业科学, 2019, 39: 101–105]
6 Wang H, Zhou Y, Deng Y J, et al. Analysis and evaluation of excellent germplasm resources and quality of *Camellia oleifera* in Hainan (in Chinese). Mol Plant Breed, 2021, 19: 4142–4152 [王海, 周扬, 邓雅洁, 等. 海南油茶优异种质资源及其品质的分析评价. 分子植物育种, 2021,19: 4142–4152]
7 Dai J N, Yu J, Qi H S, et al. DNA barcoding identification of different species in *Camellia* based on trnH-psbA and matK sequences (in Chinese). Chin J Trop Crops, 2021, 42: 611–619 [代佳妮, 于靖, 戚华沙, 等. 基于trnH-psbA和matK序列的不同种油茶种苗DNA条形码分析. 热带作物学报, 2021, 42: 611–619]
8 Lin P, Wang K L, Cai J Y, et al. SNP molecular markers for identifying oil tea varieties and their applications (in Chinese). China Invention Patent CN115852027A. 2023 [林萍, 王开良, 柴静瑜, 等. 用于鉴定油茶品种的SNP分子标记及其应用. 国家发明专利. CN115852027A. 2023]
9 Chen Y. Comparative analysis on the main characters of 18 excellentindividual plants in F_1 generation of interspecific hybridization of *Camellia Oleifera* (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2020 [陈雅. 油茶种间杂交F_1代18个优良单株主要性状比较分析. 硕士学位论文. 长沙: 中南林业科技大学, 2020]
10 Chen Y Z, Xiao Z H, Peng S F, et al. Study of fruit growing specialties and lts oil content in Oil-Tea Camellia (in Chinese). Forest Res, 2006, 019: 9–14[陈永忠,肖志红, 彭邵锋, 等. 油茶果实生长特性和油脂含量变化的研究. 林业科学研究, 2006, 019: 9–14]
11 Gong C, He X S, Wang Y J, et al. Primary experiments on *Camellia oleifera* cross breeding (in Chinese). J Central South Univ Forestry Technol, 2011, 31: 118–123 [龚春, 何小三, 王玉娟, 等. 油茶杂交育种试验初报. 中南林业科技大学学报, 2011, 31: 118–123]
12 Yuan Y C. Evaluation on the Important Traits of the Progeny of 'De You 2 Hao' × 'You Za 2' of Camellia Oleifera Abel (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Changsha: Central South University of Forestry and Technology, 2024 [袁迎春. 油茶'德油2号'×'攸杂2'子代重要性状评价. 硕士学位论文. 长沙: 中南林业科技大学, 2024]
13 Zhan L S, Qin A W, Sun Y, et al. Research of photosynthetic characteristics of M1 in *Camellia oleifera* by space mutagenesis (in Chinese). South For Sci, 2015, 43: 4 [谌丽施, 秦爱文, 孙颖, 等. 太空诱变油茶M1代光合特性的研究. 南方林业科学, 2015, 43: 4]
14 Xu Y. Molecular Plant Breeding. Oxfordshire: CABI, 2010
15 Phillips R L, Vasil I K. DNA-Based Markers in Plants. Dordrecht: Springer Science & Business Media, 2013, 6
16 Botstein D, White R L, Skolnick M, et al. Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. Am J Hum Genet, 1980, 32: 314–331
17 Williams J G K, Kubelik A R, Livak K J, et al. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucleic Acids Res, 1990, 18: 6531–6535
18 Vos P, Hogers R, Bleeker M, et al. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. Nucleic Acids Res, 1995, 23: 4407–4414
19 White S J, Cantsilieris S. Genotyping: Methods and Protocols. New York: Springer, 2018
20 Litt M, Luty J A. A hypervariable microsatellite revealed by *in vitro* amplification of a dinucleotide repeat within the cardiac muscle actin gene. Am J Hum Genet, 1989, 44: 397–401
21 Edwards A, Civitello A, Hammond H A, et al. DNA typing and genetic mapping with trimeric and tetrameric tandem repeats. Am J Hum Genet, 1991, 49: 746–756
22 Billotte N, Risterucci A M, Barcelos E, et al. Development, characterisation, and across-taxa utility of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) microsatellite markers. Genome, 2001, 44: 413–425
23 Rodriguez Lopez C M, Wetten A C, Wilkinson M J. Detection and quantification of *in vitro*-culture induced chimerism using simple sequence

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2023-0290

repeat (SSR) analysis in *Theobroma cacao* (L.). Theor Appl Genet, 2004, 110: 157–166
24 Ting N C, Jansen J, Mayes S, et al. High density SNP and SSR-based genetic maps of two independent oil palm hybrids. BMC Genomics, 2014, 15: 309
25 Myint K A, Amiruddin M D, Rafii M Y, et al. Genetic diversity and selection criteria of MPOB-Senegal oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) germplasm by quantitative traits. Industrial Crops Products, 2019, 139: 111558
26 Jin J, Lee M, Bai B, et al. Draft genome sequence of an elite *Dura* palm and whole-genome patterns of DNA variation in oil palm. DNA Res, 2016, 23: 527–533
27 Singh R, Ong-Abdullah M, Low E T L, et al. Oil palm genome sequence reveals divergence of interfertile species in Old and New worlds. Nature, 2013, 500: 335–339
28 Babu K R, Muckenthaler M U. miR-148a regulates expression of the transferrin receptor 1 in hepatocellular carcinoma. Sci Rep, 2019, 9: 1899
29 Yue G H, Xia J H. Practical considerations of molecular parentage analysis in fish. J World Aquaculture Soc, 2014, 45: 89–103
30 Davey J W, Hohenlohe P A, Etter P D, et al. Genome-wide genetic marker discovery and genotyping using next-generation sequencing. Nat Rev Genet, 2011, 12: 499–510
31 Bai B, Wang L, Lee M, et al. Genome-wide identification of markers for selecting higher oil content in oil palm. BMC Plant Biol, 2017, 17: 93
32 Riju A, Chandrasekar A, Arunachalam V. Mining for single nucleotide polymorphisms and insertions/deletions in expressed sequence tag libraries of oil palm. Bioinformation, 2007, 2: 128–131
33 Kwong Q B, Teh C K, Ong A L, et al. Development and validation of a high-density SNP genotyping array for african oil palm. Mol Plant, 2016, 9: 1132–1141
34 Mayes S, Jack P L, Corley R H V, et al. Construction of a RFLP genetic linkage map for oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Genome, 1997, 40: 116–122
35 Billotte N, Marseillac N, Risterucci A M, et al. Microsatellite-based high density linkage map in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Theor Appl Genet, 2005, 110: 754–765
36 Bai B, Wang L, Zhang Y J, et al. Developing genome-wide SNPs and constructing an ultrahigh-density linkage map in oil palm. Sci Rep, 2018, 8: 691
37 Ong A L, Teh C K, Kwong Q B, et al. Linkage-based genome assembly improvement of oil palm (*Elaeis guineensis*). Sci Rep, 2019, 9: 6619
38 Lu L, Yang W, Dong Z, et al. Integrated transcriptomic and metabolomics analyses reveal molecular responses to cold stress in coconut (*Cocos nucifera* L.) seedlings. Int J Mol Sci, 2023, 24: 14563
39 Deng Y, Lai J, Mao M, et al. Elucidation of the fatty acid regulatory network for different coconut varieties by integrating transcriptome and metabolome. J Trop Biol, 2022, 13: 478–487
40 Zhong Y Z. Molecular mechanisms regulation of alternative splicing of FT related todifferences in flowering time between tall and drawf coconut (in Chinese). Dissertation for Master's Degree. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2022 [钟雅珠. FT的可变剪切调控高、矮种椰子花期变异的分子机制研究. 硕士学位论文. 金华: 浙江师范大学, 2022]
41 Moretzsohn M C, Nunes C D M, Ferreira M E, et al. RAPD linkage mapping of the shell thickness locus in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Theor Appl Genet, 2000, 100: 63–70
42 Rance K A, Mayes S, Price Z, et al. Quantitative trait loci for yield components in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Theor Appl Genet, 2001, 103: 1302–1310
43 Singh R, Tan S G, Panandam J M, et al. Mapping quantitative trait loci (QTLs) for fatty acid composition in an interspecific cross of oil palm. BMC Plant Biol, 2009, 9: 114
44 Billotte N, Jourjon M F, Marseillac N, et al. QTL detection by multi-parent linkage mapping in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Theor Appl Genet, 2010, 120: 1673–1687
45 Seng T Y, Mohamed Saad S H, Chin C W, et al. Genetic linkage map of a high yielding FELDA deli×yangambi oil palm cross. PLoS ONE, 2011, 6: e26593
46 Ting N C, Jansen J, Nagappan J, et al. Identification of QTLs associated with callogenesis and embryogenesis in oil palm using genetic linkage maps improved with SSR markers. PLoS ONE, 2013, 8: e53076
47 Montoya C, Lopes R, Flori A, et al. Quantitative trait loci (QTLs) analysis of palm oil fatty acid composition in an interspecific pseudo-backcross from Elaeis oleifera (H.B.K.) Cortés and oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Tree Genet Genomes, 2013, 9: 1207–1225

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2023-0290

48 Jeennor S, Volkaert H. Mapping of quantitative trait loci (QTLs) for oil yield using SSRs and gene-based markers in African oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Tree Genet Genomes, 2014, 10: 1–14

49 Ukoskit K, Chanroj V, Bhusudsawang G, et al. Oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) linkage map, and quantitative trait locus analysis for sex ratio and related traits. Mol Breeding, 2014, 33: 415–424

50 Lee M, Xia J H, Zou Z, et al. A consensus linkage map of oil palm and a major QTL for stem height. Sci Rep, 2015, 5: 8232

51 Pootakham W, Jomchai N, Ruang-areerate P, et al. Genome-wide SNP discovery and identification of QTL associated with agronomic traits in oil palm using genotyping-by-sequencing (GBS). Genomics, 2015, 105: 288–295

52 Cochard B, Carrasco-Lacombe C, Pomiès V, et al. Pedigree-based linkage map in two genetic groups of oil palm. Tree Genet Genomes, 2015, 11: 68

53 Gan S T, Wong W C, Wong C K, et al. High density SNP and DArT-based genetic linkage maps of two closely related oil palm populations. J Appl Genet, 2018, 59: 23–34

54 Herrero J, Santika B, Herrán A, et al. Construction of a high density linkage map in Oil Palm using SPET markers. Sci Rep, 2020, 10: 9998

55 Geldermann H. Investigations on inheritance of quantitative characters in animals by gene markers I. Methods. Theoret Appl Genet, 1975, 46: 319–330

56 Soh A C, Mayes S, Roberts J A. Oil Palm Breeding: Genetics and Genomics. Boca Raton: CRC Press, 2018

57 Ong P, Maizura I, Marhalil M, et al. Association of SNP markers with height increment in MPOB-Angolan natural oil palm populations. J Oil Palm Res, 2018, 30: 61–70

58 Teh C K, Ong A L, Mayes S, et al. Major QTLs for trunk height and correlated agronomic traits provide insights into multiple trait integration in oil palm breeding. Genes, 2020, 11: 826

59 Seng T Y, Ritter E, Mohamed Saad S H, et al. QTLs for oil yield components in an elite oil palm (*Elaeis guineensis*) cross. Euphytica, 2016, 212: 399–425

60 Xia W, Luo T, Dou Y, et al. Identification and validation of candidate genes involved in fatty acid content in oil palm by genome-wide association analysis. Front Plant Sci, 2019, 10: 1263

61 Ting N C, Mayes S, Massawe F, et al. Putative regulatory candidate genes for QTL linked to fruit traits in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Euphytica, 2018, 214: 214

62 Tisné S, Denis M, Cros D, et al. Mixed model approach for IBD-based QTL mapping in a complex oil palm pedigree. BMC Genomics, 2015, 16: 798

63 Ting N C, Yaakub Z, Kamaruddin K, et al. Fine-mapping and cross-validation of QTLs linked to fatty acid composition in multiple independent interspecific crosses of oil palm. BMC Genomics, 2016, 17: 289

64 Wong C K, Bernardo R. Genomewide selection in oil palm: increasing selection gain per unit time and cost with small populations. Theor Appl Genet, 2008, 116: 815–824

65 Cros D, Tchounke B, Nkague-Nkamba L. Training genomic selection models across several breeding cycles increases genetic gain in oil palm in silico study. Mol Breeding, 2018, 38: 1–2

66 Cros D, Denis M, Sánchez L, et al. Genomic selection prediction accuracy in a perennial crop: case study of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Theor Appl Genet, 2015, 128: 397–410

67 Kwong Q B, Teh C K, Ong A L, et al. Evaluation of methods and marker systems in genomic selection of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). BMC Genet, 2017, 18: 107

68 Corley R H V, Tinker P B. The oil palm. 2016. doi: 10.1002/9781118953297

69 Kong E Y Y, Biddle J, Foale M, et al. Cell suspension culture: a potential *in vitro* culture method for clonal propagation of coconut plantlets via somatic embryogenesis. Industrial Crops Products, 2020, 147: 112125

70 Yarra R, Jin L, Zhao Z, et al. Progress in tissue culture and genetic transformation of oil palm: an overview. Int J Mol Sci, 2019, 20: 5353

71 Ong-Abdullah M, Ordway J M, Jiang N, et al. Loss of Karma transposon methylation underlies the mantled somaclonal variant of oil palm. Nature, 2015, 525: 533–537

72 Zhang D P, Wang Y, Shi P, et al. Research progress in mantled variation of oil Palm tissue cultured Plants (in Chinese). Trop Agric Sci, 2017, 37: 52–55 [张大鹏, 王永, 石鹏, 等. 油棕组培苗Mantled变异研究进展. 热带农业科学, 2017, 37: 52–55]

73 Siti Masura S. Post-genomic technologies for the advancement of oil palm research. JOPR, 2018, 29: 469–486

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2023-0290

74 Weckx S, Inzé D, Maene L. Tissue culture of oil palm: finding the balance between mass propagation and somaclonal variation. Front Plant Sci, 2019, 10: 722

75 Lee F C, Ong-Abdullah M, Ooi S E, et al. Cloning and characterization of Somatic Embryogenesis Receptor Kinase I (EgSERK I) and its association with callus initiation in oil palm. *In Vitro* Cell Devbiol Plant, 2019, 55: 153–164

76 Budiani A, Putranto R A, Riyadi I, et al. Transformation of oil palm calli using CRISPR/Cas9 system: toward genome editing of oil palm. IOP Conf Ser Earth Environ Sci, 2018, 183: 012003

77 Ooi S E, Ramli Z, Syed Alwee S S R, et al. EgHOX1, a HD-Zip II gene, is highly expressed during early oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) somatic embryogenesis. Plant Gene, 2016, 8: 16–25

78 Aprilyanto V, Darmawan C, Utomo C, et al. Development of CRISPR/Cas9 plasmid for multiple sites genome editing in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). In: Nuringtyas T R, Hidayati L, Rafieiy M, eds. 1st International Conference on Bioinformatics, Biotechnology, and Biomedical Engineering (BioMIC 2018). Yogyakarta. 2018. New York: AIP Publishing, 2019. 020002

79 Budiani A, Nugroho I B, Sari D A, et al. CRISPR/Cas9-mediated knockout of an oil palm defense-related gene to the pathogenic fungus Ganoderma boninense. Indones J Biotechnol, 2019, 24: 100

80 Yeap W C, Norkhairunnisa Che Mohd Khan W C, Norfadzilah Jamalludin W C, et al. An efficient clustered regularly interspaced short palindromic repeat (CRISPR)/CRISPR-associated protein 9 mutagenesis system for oil palm (*Elaeis guineensis*). Front Plant Sci, 2021, 12: 773656

81 Wang Y H, Yu J X, Tang H B, et al. Research status and prospect of plant complex genomes and pan-genomes. Sci Sin Vitae, 2024, 54: 233–246 [王英豪, 余嘉鑫, 唐海宝, 等. 植物复杂基因组与泛基因组研究现状与展望. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 233–246]

82 Huang X H, Long Y X, Wang M J. Pan-3D genome research promotes soybean genetic improvement (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2023, 53: 551–552 [黄鲜晖, 龙跃轩, 王茂军. 泛三维基因组研究推动大豆遗传改良. 中国科学: 生命科学, 2023, 53: 551–552]

Research progress in breeding techniques for tropical woody oil crops

LI Rui[1,2], ZHOU LiXia[1,2], JIA XiaoCheng[1], LIN Ping[3], YANG Cheng[2], XU YuFen[1], HOU MingMing[1,2] & CAO HongXing[1,2]

1 National Key Laboratory for Biological Breeding of Tropical Crops, Sanya 572025, China;
2 Coconut Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Wenchang 571339, China;
3 Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzou 311400, China

Tropical oil crops are an important component of agriculture in China, it plays an important role in the national economy and social development. The supply of edible oil is a major strategic issue related to national economy and the people's livelihood, and the progress of breeding technology is an important driving force for the improvement of the tropical oil crop industry. This article reviews the research progress in traditional breeding, genome sequencing, molecular genetic basis, and gene cloning of major breeding target traits, as well as transgene, gene editing, molecular marker assisted selection breeding, and whole genome selection breeding technologies of *Cocos nucifera*, *Elaeis guineensis*, and *Camellia hainanica*. It also provides prospects for research on molecular breeding technology and cultivation of new varieties.

coconut, oil palm, *Camellia hainanica*, breeding techniques

doi: 10.1360/SSV-2023-0290

https://www.sciengine.com/doi/10.1360/SSV-2023-0290