



咖啡遗传育种研究进展

王曦奥¹, 廖振阳^{1,2}, 闫林¹, 胡丽松^{1,2*}

1. 中国热带农业科学院香料饮料研究所, 农业农村部香辛饮料作物遗传资源利用重点实验室, 万宁 571533;

2. 热带作物生物育种全国重点实验室, 三亚 572024

* 联系人, E-mail: hulis_catas@163.com

收稿日期: 2024-05-31; 接受日期: 2024-07-09; 网络版发表日期: 2024-09-30

国家现代农业产业技术体系(批准号: CARS-11)资助

摘要 咖啡被誉为“世界三大无酒精饮料”之一, 是重要的经济作物. 咖啡产业的发展经历全球化、速食化、精品化三个重要的阶段, 品种的不断驯化改良是支撑其风靡全球的重要因素. 本文以世界咖啡发展历程为主线, 归纳总结不同发展阶段咖啡遗传育种的特征, 并结合当前精品咖啡品种改良存在的问题和世界咖啡产业的发展趋势, 提出重点研究方向.

关键词 咖啡, 产业发展, 遗传育种

咖啡与茶、可可并称为世界三大饮料作物, 广泛种植在热带、亚热带地区, 全球收获种植面积超过1.8亿亩, 市场规模约12万亿元, 是热带地区重要的经济作物. 咖啡有着悠久的驯化和改良历史, 不同时期的品种选育有着显著的特征, 如具有中枢神经兴奋作用的咖啡因是咖啡被驯化成为饮料作物的重要原因, 发生在20世纪中叶以矮化育种和杂种优势利用为特征的“第一次绿色革命”显著提升咖啡全球产量, 使得咖啡成为风靡全球的饮料. 当前, 咖啡正经历着追求独特风味口感的精品化浪潮, 在全球气候变暖、极端天气频发的背景下, 咖啡品种选育面临新的挑战. 本文重点梳理咖啡起源、驯化、改良历史, 在归纳总结研究现状的基础上, 探讨咖啡新品种选育的发展趋势和研究方向.

1 咖啡起源

咖啡的起源地为埃塞俄比亚的卡法森林(Kaffa)地区, 咖啡一词最早出现于阿拉伯语Qahwah, 意思是“植物饮料”. 在其传播的过程中各个语系逐渐形成类似发音的单词, 如: Coffee(英语), Café(法语), Caffè(意大利语)、Koffie(荷兰语), Kahve(土耳其语), Kaffee(德语)等. 尽管咖啡起源于埃塞俄比亚, 但早期主要通过也门的摩卡港向世界传播和贸易. 在18世纪之前, 欧洲人普遍认为咖啡的原产地在阿拉伯世界. 1753年林奈在*Species Plantarum*中为咖啡命名为*Coffea arabica* L., 意为“阿拉伯世界的植物饮料”或“咖啡属下, 阿拉伯地区的物种”.

迄今为止, 咖啡属下已报道有120多个种, *Coffea arabica*(阿拉比卡, 小粒种咖啡)和*Coffea canephora*(罗

引用格式: 王曦奥, 廖振阳, 闫林, 等. 咖啡遗传育种研究进展. 中国科学: 生命科学, 2024, 54: 1874–1884

Wang X A, Liao Z Y, Yan L, et al. Research progress in genetic breeding of coffee (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2024, 54: 1874–1884, doi: 10.1360/SSV-2024-0037

布斯塔, 中粒种咖啡)是两个主要的商业化栽培种^[1,2]. *C. arabica*起源地和多样性中心主要位于埃塞俄比亚境内东非大裂谷南部山脉、南苏丹的博马高原和肯尼亚的马萨利斯山. *C. canephora*起源于非洲热带雨林, 分布范围从西非延伸至喀麦隆、中非共和国, 主要覆盖苏丹-几内亚森林、刚果共和国、乌干达、坦桑尼亚北部, 直至安哥拉北部.

*C. arabica*是咖啡属唯一的异源四倍体, 贡献了全球54%左右的咖啡产量, 日常消费中所提到的咖啡也大多指*C. arabica*. *C. canephora*和*C. eugenioides*(欧基尼奥伊德斯)是其亚基因组祖先^[3]. *C. canephora*和*C. eugenioides*杂交后经过自然加倍形成*C. arabica*. 基因组研究表明, 异源四倍体阿拉比卡咖啡与二倍体祖先种之间基因组结构高度保守, 且没有明显的亚基因组优势^[4]. 阿拉比卡咖啡形成后经历多次种群瓶颈, 使得野生资源存在遗传多样性低、环境适应性弱等问题, 因此咖啡新品种的选育面临着挑战^[4,5].

2 世界咖啡产业发展与遗传育种

2.1 咖啡全球化: 走出阿拉伯, 铁皮卡、波旁咖啡的传播

早在13世纪, 咖啡已经风靡阿拉伯世界, 在阿拉伯文化中占据重要价值. 林奈曾在*Hortus Cliffortianus*一书中批注: “咖啡只产于快乐的阿拉伯”. 研究者普遍认为富含咖啡因是咖啡被选择成为饮料作物的主要原因. 2014年, 由法国科学家联合全球29家科研单位完成二倍体咖啡*C. canephora*基因组的组装分析, 揭示咖啡、可可、茶中咖啡因合成的趋同演化, 生物碱合成、黄酮代谢等基因的扩增贡献咖啡独特的风味口感和功效, 从基因组层面解释咖啡成为饮料作物的重要原因^[6]. 17世纪之前, 咖啡贸易主要以经过烘焙而失活的咖啡豆为主, 咖啡的种植一直被牢牢控制在阿拉伯地区. 直至1670年, 咖啡才由印度僧侣从也门摩卡港引种到印度种植, 印度从此成为世界第二个商业咖啡产地. 1696年荷兰人将咖啡从印度引种到印度尼西亚, 进而开启印度尼西亚的咖啡种植. 1706年荷兰东印度公司将一株咖啡苗从爪哇运到阿姆斯特丹, 并在专门建造的温室中繁育成功. 1714年阿姆斯特丹市长赠送一株咖啡苗给法国国王. 经一株咖啡繁育的后代, 在随后的几十年间已经广泛种植到哥伦比亚、墨西哥、

危地马拉、巴西、秘鲁等美洲国家. 该咖啡资源的后代具有顶芽叶色古铜色, 叶片、种子呈狭长状, 植株高大(5米)等特点, 被命名为铁皮卡(Typica), 意为典型的咖啡品种. 铁皮卡在世界传播之后, 法国人于18世纪初将咖啡从也门引种到波旁岛(留尼汪岛)种植, 移植成活的咖啡种质顶芽为绿色, 叶片、果实呈圆形, 区别于铁皮卡古铜色顶, 叶片、种子细长的特点, 该咖啡资源被命名为波旁(Bourbon). 波旁咖啡一直到1860年才被引种到巴西, 进而在美洲传播. 20世纪前, 铁皮卡和波旁是世界咖啡种植的两大类型材料, 遍布除埃塞俄比亚之外的全球咖啡产区(图1). 在随后咖啡产业发展过程中, 品种单一、适应性不足、产量偏低等缺点逐渐显露.

2.2 咖啡速食化: 抗病高产新品种的选育

1861年, 英国探险家首次在东非维多利亚湖附近发现咖啡叶锈病和叶片上出现黄色圆形斑点的感病植株. 叶锈病是咖啡产业发展的限制性病害, 对世界咖啡产量、产地变迁、贸易产品产生深远影响. 咖啡叶锈病由担子菌门(Basidiomycota)锈菌纲(Urediniomycetes)锈菌亚纲(Urediniomycetidae)锈菌目(Uredinales)柄锈菌科(Pucciniaceae)驼孢锈菌属(*Hemileia vastatrix* Berk. & Br.)的真菌引起, 主要危害阿拉比卡和利比里卡咖啡, 对罗布斯塔咖啡危害较小^[7,8](图2A). 1869年, 斯里兰卡开始暴发咖啡叶锈病害, 由于铁皮卡对叶锈病毫无抗性(图2B), 斯里兰卡咖啡产量从1870年的4.5万吨跌至1889年的2300吨, 跌幅达95%. 锈病孢子在信风气流作用下, 从斯里兰卡岛上蔓延到整个亚洲咖啡产区, 对亚洲咖啡种植造成毁灭性的打击, 咖啡产区因此逐渐往美洲转移. 此后的100多年内, 咖啡叶锈病逐渐传播至全球咖啡产区(图2C), 叶锈病仍是咖啡产业面临的最严重病害, 造成的咖啡减产可超过30%, 培育抗锈病高产的新品种是解决这一难题的有效措施^[9,10].

进入20世纪, 世界咖啡消耗量激增, 高产抗病成为咖啡新品种选育最迫切的需求. 1927年葡萄牙植物学家D'Oliveira在东帝汶发现一株阿拉比卡(*C. arabica*)咖啡和罗布斯塔咖啡(*C. canephora*)的天然杂交种, 核型与阿拉比卡咖啡相同($2n=4X=44$), 农艺性状与阿拉比卡相似, 兼具罗布斯塔咖啡的高产和抗锈病特征, 被命名为Timor Hybrid^[11]. 20世纪50年代, Timor Hy-

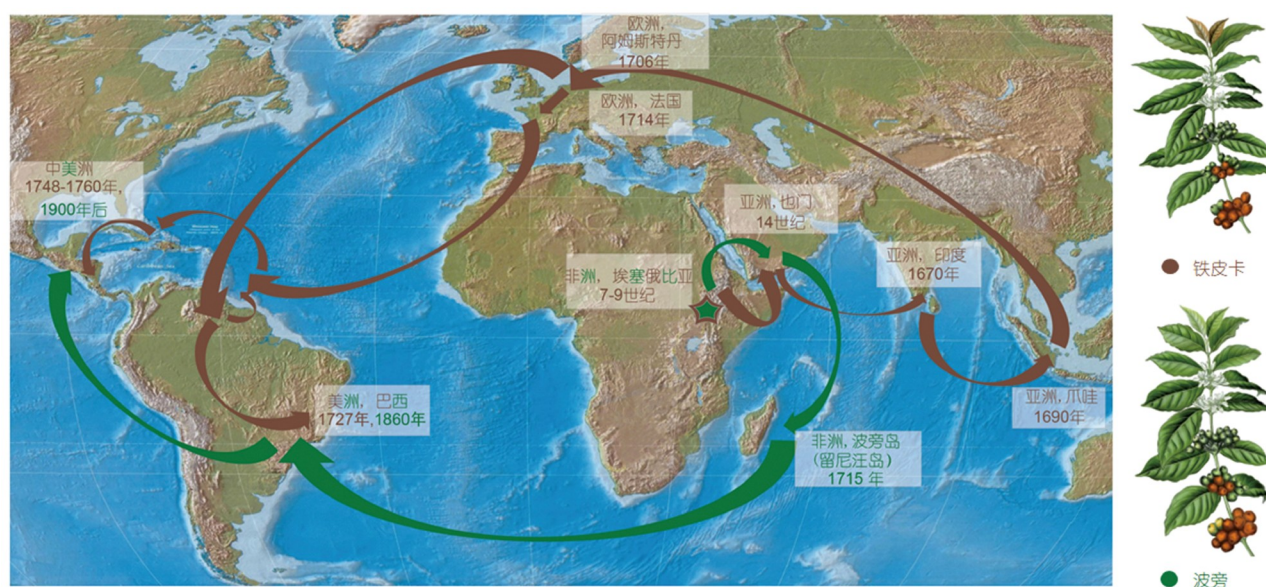


图1 世界咖啡传播路径。棕色箭头代表铁皮卡的传播路径, 绿色箭头代表波旁的传播路径

Figure 1 World transmission paths of coffee. The brown arrows represent the transmission path of Typica, and the green arrows represent the transmission path of Bourbon

brid被移栽到葡萄牙锈病研究中心(Centro de Investigação das Ferrugens do Cafeeiro, CIFC)进行系统改良, 并以CIFC命名新品种。1970年后推出抗锈病且高产的3个品系: CIFIC832/1, CIFIC832/2, CIFIC1343(表1)^[12]。鉴于罗布斯塔咖啡在抗锈病和高产方面的显著优势, 法国农业国际合作研究发展中心(French Agricultural Research Centre for International Development, CIRAD)利用秋水仙素处理获得基因组加倍的4倍体罗布斯塔咖啡, 与阿拉比卡咖啡杂交后创制出种间杂交材料“阿拉布斯塔”(Arabusta)^[13]。另外, 印度报道阿拉比卡(*C. arabica*)与利比里卡(*C. liberica*)的抗锈病种间杂交品种S288^[14]。种间杂交材料的发现和创制极大地丰富阿拉比卡咖啡遗传改良材料, 是咖啡品种选育史上的重大突破, 为抗病高产新品种的选育提供必要的遗传资源(表1)。

此时, 小麦、水稻等粮食作物正在进行着一场以矮化、半矮化育种为特征的第一次农业“绿色革命”, 全世界水稻和小麦产量因此增长了一倍。受此启发, 育种家在收集矮秆的咖啡突变体的基础上, 选育一批矮秆高产新品种, 代表性品种主要有卡杜拉(Caturra)、薇拉莎奇(Villa Sachi)、帕卡斯(Pacas)等, 其产量比传统的铁皮卡和波旁品种提升30%左右^[15]。矮秆品种进一步与抗病的种间杂交材料进行杂交, 诞生一批高产

抗病的超级品种, 如CIFIC832/1与卡杜拉的杂交品种卡蒂姆(Catimor), CIFIC832/2与薇拉莎奇(Villa Sarchi)的杂交品种莎奇姆(Sarchimors)^[16-18]。其中, 卡蒂姆兼具高产、抗病、稳产等优良形状, 成为最重要的栽培品种和育种材料, 在全世界广泛种植, 是咖啡速食化阶段的代表品种。另外, 育种家也在阿拉比卡咖啡种内发掘一批优异的种质, 主要包括肯尼亚“史考特实验室”(Scott Labs)选育的SL系列品种、铁皮卡豆型巨大的突变体“象豆”(Maragogype)、抗旱品种K7、抗浆果病(Coffee Berry Disease, CBD)JARC系列品种、抗线虫品种帕拉伊内玛(Parainema)、天然低咖啡因突变体尖身波旁(Laurina)、埃塞俄比亚瑰夏(Geisha)等^[19-23]。育种家利用这些材料进一步与“卡蒂姆”等品种进行杂交改良, 提升新品种的抗病和高产潜力, 在保障咖啡高产稳产的同时, 也为后续高品质咖啡时期的到来奠定基础。

咖啡速食化阶段的消费形式主要以速溶产品和烘焙咖啡粉为主。速溶咖啡主要成分为咖啡豆萃取物、牛奶和糖, 既掩盖咖啡萃取物的苦涩口感, 也满足咖啡爱好者对咖啡因的依赖, 简便的冲泡方式也使得速溶咖啡迅速占据市场, 诞生雀巢、麦斯威尔、希尔兄弟等知名品牌。烘焙咖啡粉主要采取深烘焙的方式, 强调咖啡豆甘苦味、呛香味和酒香味。星巴克以深烘

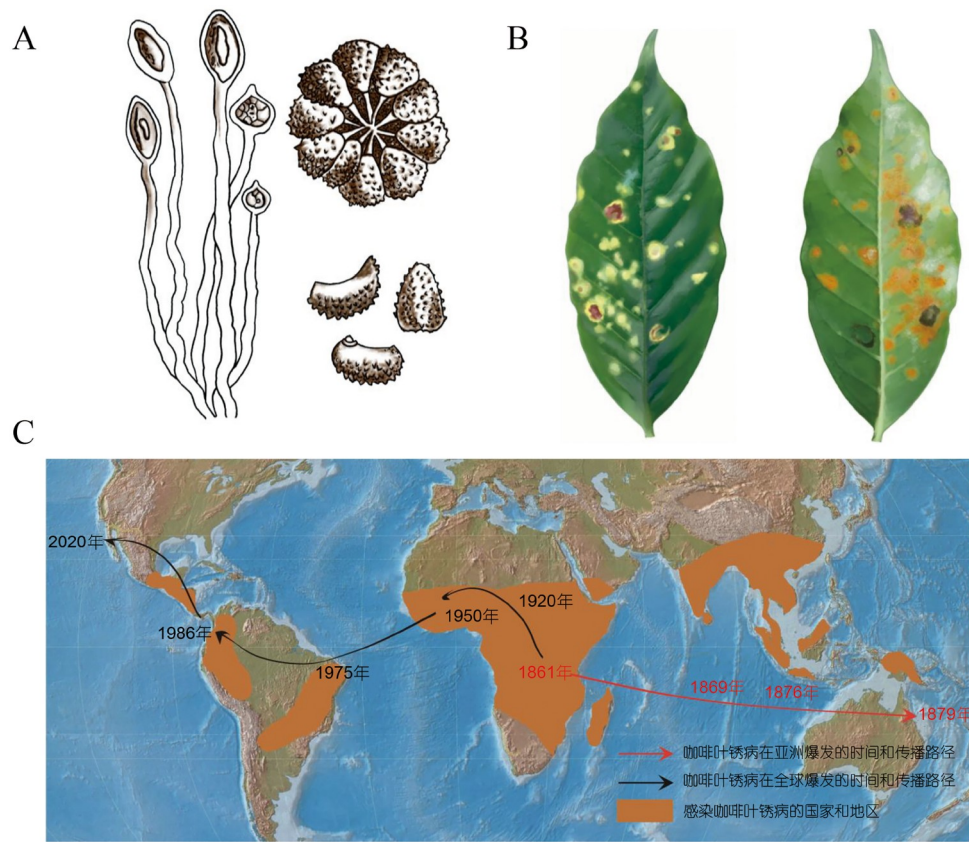


图 2 咖啡叶锈病及其在全球的暴发时间和路径. A: 咖啡叶锈病真菌的孢子形态; B: 被锈病侵染的咖啡叶片; C: 世界咖啡产区叶锈病暴发的时间

Figure 2 Coffee leaf rust disease and its outbreak around the world. A: The morphology of spores of coffee leaf rust fungus; B: coffee leaves infected by rust; C: the outbreak time of leaf rust in coffee producing regions around the world

焙的咖啡为底, 引进意大利浓缩咖啡技术, 配以牛奶、奶泡、巧克力, 打造家与办公室以外的“第三空间”, 进一步引领全球咖啡速食化消费. 由于深烘焙技术难以把控, 咖啡豆来源不一致等原因, 深烘焙咖啡豆风味的缺点逐渐被放大, 进入21世纪后, 浅烘焙成为主流技术, 卡提姆系列品种含有罗布斯塔咖啡的苦涩风味被高端市场摒弃, 咖啡引来新一轮的浪潮——精品化.

2.3 咖啡精品化: 优质新品种的选育

“精品咖啡”的概念由咖啡教母“娥娜·努森”(Erna Knutsen)在1974年的《茶与咖啡月刊》(Tea & Coffee Trade Journal)上提出^[24]. 精品咖啡即在特别的气候与地理条件下培育出具有独特风味的咖啡豆(Specialty Coffee, Special geographic microclimates produce beans with unique flavor profiles). “咖啡精品化”一般指围绕

追求独特风味口感的咖啡豆而采取的一系列措施, 主要包括: 高标准的选豆、独特的生豆处理技术、精湛的烘焙技术和冲煮技术等^[25]. 世界精品咖啡协会(Specialty Coffee Association, SCA)和咖啡品质协会(The Coffee Quality Institute, CQI)建立针对精品咖啡的一系列培训课程, 其中以Q-Grader最为权威, 是国际承认并通用的咖啡品鉴标准, 从种植者、育种家、咖啡贸易商、咖啡师到咖啡饮用者, 都使用这一标准评测咖啡品质, 为咖啡品质改良提供统一的标准. 浅烘焙加追求咖啡的花果香味和酸甜口感是这一阶段的主要特征^[26,27].

早期的咖啡烘焙者重视咖啡的地域风味, 由此诞生一批以产地命名的咖啡品种, 比如“肯尼亚AA”是指产自肯尼亚的AA等级的咖啡豆^[28]. 埃塞俄比亚耶加雪啡小镇盛产高品质咖啡, “耶加雪啡”也成为埃塞俄比

表 1 世界上重要的咖啡品种信息

Table 1 Information on the important coffee varieties around the world

品种来源	品种名称	主要特征
铁皮卡	铁皮卡 (Typica)	早期咖啡全球化传播过程中最重要的咖啡品种, 叶片狭长, 顶芽嫩叶为棕色, 分支、节间长, 风味均衡, 具有柑橘类的果香, 产量不高, 感锈病, 在全球各地均有种植
	象豆 (Maragogype)	世界最大的咖啡豆, 比一般咖啡豆至少大3倍, 豆质坚硬, 甜香迷人, 具有强烈的香气, 低酸中带甜、Body饱满, 主要在中南美洲种植
	科纳 (Kona)	世界上最知名、最昂贵的咖啡品种之一, 豆型饱满, 具有浓郁的肉桂香气, 葡萄酒和水果混合酸味, 口感顺滑, 主要产自美国西海岸科纳地区的莫纳罗亚山、瓦莱莱火山, 具有地区特色
铁皮卡变种	黄金曼特宁 (Golden Mandheling)	印度尼西亚的高品质咖啡代表, 口感甜度高、酸度低, 具有烘焙土司、松木、焦糖、草药香气
	帕奇 (Pache)	铁皮卡的天然突变体, 植株矮小, 具有高产潜力, 感叶锈病、烂果病. 具有肉桂、肉豆蔻等香料风味
	肯特 (Kent)	出自印度的铁皮卡变种, 对叶锈病有一定的抗性, 产量高, 是重要的育种材料
波旁	波旁 (Bourbon)	铁皮卡的知名变种, 树形紧凑, 叶片椭圆形, 顶芽绿色, 豆型短圆, 颗粒较小. 莓果香气、奶油口感、木香味优于铁皮卡, 是早期咖啡全球化传播过程中与铁皮卡齐名的品种
波旁变种	卡杜拉 (Caturra)	波旁的矮秆突变体, 节间短, 株型紧凑, 产量与抗病力均优于波旁, 能够适应密植, 产量潜力大, 适宜在海拔1000~1200米的中海拔种植
	帕卡斯 (Pacas)	波旁的另一个矮秆突变体, 株型比卡杜拉更加矮小、紧凑, 适宜密植, 果期较长, 适应性强, 在海拔600米以上即可正常生长, 且风味比一般的波旁更加丰富
	尖身波旁 (Laurina)	波旁突变体, 豆型细长, 显著区别于波旁的短圆形, 产量低、适应性差, 但天然低咖啡因, 具有荔枝和柑橘的香气, 是目前市场上最昂贵的咖啡
	SL28 (Scott Labs No.28)	出自肯尼亚“Scott laboratories”, 是肯尼亚咖啡的代表性品种, 具有果酸与甜感突出的风味
种内杂交品种	提克士 (Tekisic)	萨尔瓦多咖啡研究所选育的波旁品种, 节间长, 产量低, 但品质优, 具有浓烈的焦糖味
	新世界 (Mundo Novo)	铁皮卡和波旁的杂交种, 产量比红波旁高出30%以上, 适应性强, 是巴西的主栽品种, 一度占巴西咖啡种植面积的40%
	卡杜阿伊 (Catuai)	卡杜拉和新世界的杂交品种, 进一步结合卡杜拉植株矮小、产量潜力大的优势, 且耐寒抗风, 适宜规模化种植
	帕卡马拉 (Pacamara)	帕卡斯和象豆的杂交种, 具有“帕卡斯”的高产、“象豆”果实大, 环境适应性强, 产量稳定, 并且结合亲本丰富多变的风味, 被誉为与瑰夏齐名的新秀品种
种间杂交品种	提姆 (Hibrido de timor)	阿拉比卡咖啡和罗布斯塔咖啡天然杂交的后代, 具有罗布斯塔咖啡抗锈病的特点, 是全球咖啡抗锈病育种最重要的遗传资源
	卡提姆 (Catimor)	葡萄牙咖啡锈病研究中心用“Hibrido de timor”与“卡杜拉”杂交, 经多次回交选育而成, 具有矮秆、高产、抗锈病的特点, 是目前广泛栽培的优良品种
	阿拉布斯塔 (Arabusta)	人工创制的罗布斯塔和阿拉比卡种间杂交品种, 树形高大、抗逆性强, 但产量低, 品质一般, 常用作育种材料
	S288	基于阿拉比卡与利比里卡咖啡的天然杂交材料选育的品种, 抗旱、抗叶锈病, 风味与阿拉比卡相近
精品咖啡代表	阿拉摩莎 (C. aramosa)	阿拉比卡咖啡与C. racemosa的种间杂交品种, 是目前通过杂交选育的天然低咖啡因品种, 产量高于尖身波旁
	瑰夏 (Geisha)	精品咖啡的代表性品种, 香气、口感丰富, 与现有阿拉比卡咖啡具有无可比拟的优势. 自2005年以来, “瑰夏”连续多次获得国际名豆杯测大赛冠军
	耶加雪啡 (Yirgacheffe)	通常泛指埃塞俄比亚耶加雪啡产区的精品咖啡, 具有浓郁的茉莉花香、柠檬以及桃子、杏仁甜香和茶香, 风味口感. 近年来, 埃塞俄比亚建立交易分类标准, 以咖啡豆的等级为参考, 扩大耶加雪啡的范围
	蓝山 (Blue mountain)	早期知名的高品质咖啡品种, 抗烂果病, 酸甜苦味均衡, 具有奶油般口感、宜人花香以及黑巧克力风味, 但品质不稳定, 以牙买加产区最为出名

亚精品咖啡的代名词^[29]。印度尼西亚“曼特宁”、牙买加的“蓝山”、夏威夷“科纳”等咖啡均以其产地的地域命名^[30-32]。某一地域的咖啡风味口感和当地的环境密切相关,因此这一时期的咖啡命名并不指真正的单一品种,更多的代表着其产地独特风味,如以酸香味出名的“肯尼亚AA”、醇厚甘苦的“曼特宁”、具有浓郁肉桂香味的“科纳”、花香果香均衡的牙买加“蓝山咖啡”等。由于环境多变、品种混杂等因素,咖啡豆风味的稳定性难以保障,单一品种的咖啡逐渐受到重视,育种家围绕着独特风味口感进行新一轮的品种改良,主要包括:(i) 基于现有高产抗病品种的遗传改良。巴西坎皮纳斯农学研究所(Agronomical Institute of Campinas, IAC)利用阿拉布斯塔和红波旁、新世界多次回交的选育杂交品种“Icatu”,以及由此衍生的“Catuai”“Guara”“Obata”等^[33]。哥伦比亚利用CIFC1343与卡杜拉多次回交改良,选育出“Columbia”“Tabi”“Castillo”等品种^[34]。针对“卡提姆”风味缺陷进行的遗传改良是这一类新品种培育的标志。(ii) 起源地种质资源的发掘。20世纪60年代,联合国粮食及农业组织(Food and Agriculture Organization of the United Nations, FAO)与法国海洋科学与技术研究局(l' Office de la recherche scientifique et technique outre-mer, ORSTOM)进入埃塞俄比亚卡法森林收集一批种质资源,并分发至全球11个科研机构用于新品种改良,诞生如瑰夏、Chiroso, Nayarita等优异品种。这批编号为“ET+数字”的种质资源目前依然广泛应用在品种的杂交改良。Centroamericano, Starmaya, Mundo Maya, Milenio, Evaluna等品种的改良血统大多与这批资源有关联^[35]。(iii) 咖啡属其他物种的利用及远缘杂种创制。部分二倍体咖啡因较高的适应性收到育种家的重视,印度育种家利用秋水仙素加倍技术,创制利比利卡(*C. liberica*)与欧基尼奥伊德斯(*C. eugenioides*)的4倍体杂交种*C. ligenioides* ($2n=4X=44$)、*C. racemosa*与*C. robusta*的四倍体杂交种*C. racemusta* ($2n=4X=44$)^[36-38]。近年来,咖啡师用二倍体欧基尼奥伊德斯、利比利卡咖啡豆屡次在大赛中获得名次,二倍体咖啡独特的风味口感成为精品咖啡市场的新势力。二倍体咖啡的挖掘利用极大的丰富品种选育的遗传资源,为选育突破性咖啡新品种提供新种质和新思路^[39]。

在精品咖啡消费群体中,对咖啡因敏感或不适合摄入咖啡因的人群催生无咖啡因咖啡市场。知名行业

调研公司Transparency Market Research发布的《2021~2031年全球咖啡行业分析》报告指出:2021年欧洲无咖啡因咖啡市场为27.3亿美元,未来10年复合增长率达到7.0%,无咖啡因咖啡成为精品咖啡的新兴领域。目前市场上无咖啡因产品有两种,一是经过化学溶剂萃取后的无咖啡因咖啡豆;二是培育天然低咖啡因品种。由于溶剂处理影响咖啡其他风味物质且存在健康隐患,培育天然无咖啡因品种成为赢得这一赛道的关键。意大利知名咖啡企业“Illy”筛选出天然低咖啡因品种“尖身波旁”,咖啡因含量为普通阿拉比卡咖啡的50%,苦味较低,兼具精品咖啡果酸明亮的风味口感,于2019年获得北美烘焙大赛金奖。咖啡属下物种的咖啡因含量具有丰富的多样性,为培育新低咖啡因品种提供丰富的育种材料^[40]。巴西育种家以低咖啡因*C. racemosa*为材料,经秋水仙素处理染色体加倍后与阿拉比卡杂交培育出低咖啡因新品种“阿拉摩莎”(C. aramosa)。

咖啡功能基因组和生物技术研究为进一步培育真正的无咖啡因品种奠定理论和技术基础。咖啡因以黄嘌呤衍生物为前体,由不同的甲基化酶催化三步甲基化修饰形成,主要包括xanthosine methyltransferase (XMT), 7-methylxanthine methyltransferase (MXMT)和3,7-dimethylxanthine methyltransferase (DXMT)^[41]。日本科学家以*CaMXMT*的3'端UTR区域为靶标,构建RNAi转基因材料,获得叶片咖啡因含量降低30%~80%的低咖啡因后代^[42]。2004年,巴西育种家报道一例天然脱咖啡因的阿拉比卡咖啡,发现*DXMT*基因突变是影响咖啡因合成的原因,并根据基因序列开发用于低咖啡因材料早期筛选的SNP标记,但迄今为止,仍未见无咖啡因品种的成功选育和推广应用^[43,44]。最新的基因组研究发现,阿拉比卡咖啡亚基因组存在多个*DXMT*基因拷贝,并且亚基因组之间存在频繁的同源重组事件,咖啡因合成机制有待进一步解析^[4,5]。作为精品咖啡的新兴领域,无咖啡因咖啡反映出市场对咖啡产品的多元化需求,也一定程度上体现咖啡新品种选育的发展历程。通过突变体筛选、杂交选育等传统技术手段可以选育出低咖啡因品种,同时得益于功能基因组的发展,在咖啡因合成基因鉴定的基础上,探索利用转基因技术、分子标记技术辅助选育无咖啡因品种,由于咖啡因合成调控遗传机制的不明确,无咖啡因品种尚未见成功报道。

3 中国咖啡产业发展与遗传育种研究

我国咖啡产业发展和品种选育与世界咖啡的进程相似。19世纪末至20世纪初咖啡传入我国。20世纪50年代,苏联和东欧的需求促进我国咖啡种植业的快速发展,形成生产阿拉比卡咖啡的云南产区。同时期,安置在海南的东南亚归侨带来罗布斯塔咖啡的种子,进而形成以罗布斯塔为主的海南产区。1958年在英国伦敦举办的国际咖啡品尝会上,云南保山的阿拉比卡小粒种咖啡被评为“一等品”。1993年在比利时布鲁塞尔举行的世界咖啡评比大会上,保山咖啡更是荣获世界“尤里卡”金奖。1960年,周恩来总理到兴隆农场视察工作时,品尝兴隆咖啡并给予很高的赞誉,他说:“兴隆咖啡是世界一流的,我喝过许多外国咖啡,还是我们自己种的咖啡好喝”(图3)。初期,在云南种植的咖啡品种以“铁皮卡”和“波旁”为主,海南种植的咖啡品种主要为华侨自发带回的罗布斯塔咖啡种子繁育。我国这一阶段的咖啡产业发展同属于咖啡全球化传播的一部分,并且在初期就显现具备生产高品质咖啡的潜力^[45]。

20世纪90年代,我国咖啡产业进入速食化阶段,以雀巢、麦斯威尔进入中国为标志。这一时期的推广品种与世界咖啡速食化发展阶段类似,咖啡品种迎来以追求高产、抗锈病为需求的更新,主要包括云南德宏热带农业科学研究所从印度引进的抗病品种S288,从CIFC引进的卡提姆系列CIFC7960, CIFC7961, CIFC7962, CIFC7963等^[46]。其中, CIFC7963产量抗病等综合性状良好,成为后来云南省的主推品种,占小粒种咖啡种植面积的80%^[47]。中国热带农业科学院香料

饮料研究所张籍香研究员经过多年的筛选和品比区域试验,选出8个罗布斯塔咖啡无性系,干豆产量可达3500 kg/hm²,处于世界先进水平。“中粒种咖啡8个无性系的选育”在1998年通过成果鉴定并获海南省科技进步二等奖,1999年获国家科技进步三等奖(图3)。基于这8个无性系选育的新品种,占中粒种咖啡种植面积的95%以上^[48]。受制于种质资源匮乏、遗传育种研究起步较晚等原因,我国咖啡速食化阶段品种资源主要以境外引进为主。在原农业部“948计划”项目的支持下,我国咖啡研究者经过十多年持续的努力,引进一大批种质资源,云南德宏热带农业科学研究所所在云南瑞丽建立农业农村部咖啡种质资源圃,中国热带农业科学院香料饮料研究所依托咖啡种质资源建立国家香料饮料作物种质资源圃,为我国咖啡新品种选育提供必要的种质资源。

进入21世纪后,以速溶咖啡原材料供给为主的咖啡生产效益较低,种植面积与高峰期相比减少50%以上。受世界咖啡精品化浪潮的影响,我国咖啡产业逐步向精品化转型。由于精品咖啡的生豆处理、烘焙、品鉴等标准和话语权由国外主导,我国精品咖啡品种选育严重滞后于产业的发展需求。在小粒种产区,品种来源仍然以国外引进、试种、筛选为主,“瑰夏”是最主要的品种,并且已经筛选出达到精品咖啡的资源(图3)。另外,云南省农业科学院热带亚热带经济作物研究所黄家雄研究员选育“云咖1号”和“云咖2号”。其中,“云咖2号”为波旁和铁皮卡的杂交混血品种,口感细腻柔滑,香气层次丰富,品质达到精品咖啡水平。在中粒种罗布斯塔咖啡产区,为改变市场对罗布斯塔咖



图3 中国咖啡产业的发展历程。棕色方框代表阿拉比卡咖啡, 橙色方框代表罗布斯塔咖啡
Figure 3 The developmental history of coffee industry in China. The brown boxes represent *C. arabica*, and the orange boxes represent *C. robusta*

啡风味口感的偏见,近年来,中国热带农业科学院香料饮料组织策划一系列以优质罗布斯塔咖啡为原材料的咖啡烘焙、冲泡、品鉴比赛,让市场认识到罗布斯塔咖啡独特的热带水果风味,并且有着阿拉比卡咖啡无法比拟的醇厚厚度,逐渐提升罗布斯塔咖啡价值。整体上,我国咖啡精品化进程以及针对咖啡精品化的新品种选育处于起步阶段,优异种质资源的缺乏是限制我国咖啡品种选育的瓶颈,选育具有世界竞争力的高品质咖啡新品种是促进我国咖啡产业提质增效的关键。

4 问题与展望

咖啡有着悠久的品种改良驯化历史,品种的不断驯化改良是支撑咖啡风靡全球的重要因素。但从世界咖啡消费市场转变和品种改良历程来看,我国一直处于跟跑的地位,种质资源研究往往滞后于产业的发展需求。当前世界咖啡产业处于精品化升级的关键阶段,同时,全球气候变化加剧,极端气候频发等因素给咖啡品种改良提出新的挑战,选育具有自主知识产权的重大品种是我国咖啡产业升级的核心,针对这一目标,本文梳理三个重点的研究方向:

4.1 建立高品质咖啡评价标准,明确育种性状

现有的精品咖啡标准均由西方消费国主导,并且评价的重点在于最后冲泡阶段商品的风味口感,这些评价标准难以转变成明确的育种性状,咖啡生产国的品种选育具有一定的盲目性和随机性。同时由于该评价体系缺乏关于原材料统一的科学评价,生产国缺少产品的定价权,造成产业链利益分配失衡,严重影响世界咖啡产业的良性发展。前期认为葫芦巴碱、蔗糖、有机酸等物质影响着咖啡的风味^[49,50]。近期研究发现,咖啡的风味口感性状经历着复杂的化学反应,并且风味物质的形成与生豆发育、微生物发酵、烘焙等环节均有着密切的联系^[5,50-54]。另外,咖啡功能物质的生理活性研究有很多,但是这类功能物质往往是咖啡苦涩味的来源,如咖啡因、多酚、多萜等。有关咖啡的健康功能研究与以感官评价为主的精品咖啡存在矛盾^[56]。明确高品质咖啡的育种性状、建立综合风味口感和营养功效的评价新标准是当前育种首要解决的问题,也是我国引领精品咖啡消费市场转变,实现产业高质量发展的关键^[57]。

4.2 加强育种性状形成的基础理论研究,研发分子育种技术

尽管咖啡新品种选育支撑消费市场的转变,目前生产上广泛应用的品种和核心育种材料仅100多个(表1),并且育种技术仍然停留在无性系选育和杂交育种的阶段,重要育种性状的分子机理研究滞后难以支撑分子育种技术的研发,影响咖啡新品种选育效率。当前咖啡的育种目标对风味口感、高产稳产、适应性等复杂性状的高效耦合提出更高的需求,传统的育种技术无法支撑咖啡品种快速更新。另外,转基因和基因编辑技术已经在咖啡中成功实现,由于缺乏针对育种目标性状相关的功能基因研究,突破性转基因新材料创制仍未见报道。对育种性状形成分子机理的解析,特别是对于复杂性状的系统解析以及不同性状之间相互作用关系的研究成为分子育种技术研发的迫切需求。因此,需结合多种“组学”技术(如表型组、代谢组、表观组、功能基因组等)对咖啡群体进行广泛系统的研究,揭示咖啡品种人工驯化机制,挖掘控制产量、品质、适应性等重要性状形成的调控基因及优异等位基因变异,建立分子育种技术体系,为高效改良、创制优异新品种提供理论和技术参考。

4.3 开展二倍体咖啡有性生殖研究,构建咖啡杂交育种体系

世界咖啡研究组织(World Coffee Research, WCR)预估,2050年全球可用于种植咖啡豆的土地将减少50%,极端气候成为咖啡产业面临的最大风险^[58,59]。近20年来,阿拉比卡咖啡在全球咖啡产量的比重从70%减少为2023年的54%,而具有适应性强、产量高、遗传多样性高等优势的二倍体罗布斯塔咖啡产量占比从30%上升为46%,预计至2030年罗布斯塔咖啡产量占比将超过50%。罗布斯塔咖啡是典型的无性繁殖作物,基因组高度杂合、自交不亲和、后代严重分离等缺点限制有性杂交育种研究,新品种的选育主要依赖于无性系突变,难以支撑咖啡产业发展的新需求。黄三文等人发起的“优薯计划”在打破二倍体马铃薯自交不亲和、有害突变清除方面取得一系列原创性成果,构建二倍体马铃薯有性育种的理论和技术体系,为二倍体咖啡杂交育种提供可行的研究范式^[60-63]。因此,解析二倍体咖啡自交不亲和机制,建立克服自交衰退的方法,

构建二倍体咖啡杂交育种技术体系, 将成为咖啡育种的新“生长点”, 是我国在咖啡育种领域实现“弯道超

车”的关键, 也为推动世界咖啡产业新“绿色革命”奠定基础^[64]。

参考文献

- 1 Volk G M, Byrne P. Case Study: Coffee Wild Species and Cultivar. Fort Collins: Colorado State University Press, 2020
- 2 Noirot M, Charrier A, Stoffelen P, et al. Reproductive isolation, gene flow and speciation in the former *Coffea* subgenus: a review. *Trees*, 2016, 30: 597–608
- 3 Lashermes P, Combes M C, Robert J, et al. Molecular characterisation and origin of the *Coffea arabica* L. genome. *Mol Gen Genet*, 1999, 261: 259–266
- 4 Salojärvi J, Rambani A, Yu Z, et al. The genome and population genomics of allopolyploid *Coffea arabica* reveal the diversification history of modern coffee cultivars. *Nat Genet*, 2024, 56: 721–731
- 5 Scalabrin S, Magris G, Liva M, et al. A chromosome-scale assembly reveals chromosomal aberrations and exchanges generating genetic diversity in *Coffea arabica* germplasm. *Nat Commun*, 2024, 15: 463
- 6 Denoeud F, Carretero-Paulet L, Dereeper A, et al. The coffee genome provides insight into the convergent evolution of caffeine biosynthesis. *Science*, 2014, 345: 1181–1184
- 7 Nutman F J, Roberts F M. Coffee leaf rust. PANS Pest Artic News Summ, 1970, 16: 606–624
- 8 Nutman F J, Roberts F M, Clarke R. Studies on the biology of *Hemileia vastatrix* Berk. & Br. Trans Br Mycol Soc, 1963, 46: 27–44
- 9 Parrish S. Stuart McCook: Coffee is not forever: a global history of the coffee leaf rust. *Agric Hum Values*, 2021, 38: 857–858
- 10 Rodrigues A S B, Silva D N, Várzea V, et al. Worldwide population structure of the coffee rust fungus *Hemileia vastatrix* is strongly shaped by local adaptation and breeding history. *Phytopathology*, 2022, 112: 1998–2011
- 11 Sakiyama N S, Caixeta E T, Setotaw T A, et al. Híbrido de Timor: a valuable source of genetic variability for arabica coffee. 22nd International Conference on Coffee Science. 2009. 930–932
- 12 Muñoz-Pajares A J, Várzea V, Silva M C. The story of coffee: legend and truth. *Trends Plant Sci*, 2023, 28: 501–504
- 13 Jane J C, Kahiu N, James W M, et al. Genetic variability, heritability and correlation of quantitative traits for Arabusta coffee (*C. arabica* L. × Tetraploid *C. canephora* Pierre). *J Plant Breed Crop Sci*, 2020, 12: 50–57
- 14 Prakash N S, Marques D V, Varzea V M P, et al. Introgression molecular analysis of a leaf rust resistance gene from *Coffea liberica* into *C. arabica* L. *Theor Appl Genet*, 2004, 109: 1311–1317
- 15 Aurelie L, Pascale B, Andre Charrier, et al. Unraveling the origin of *Coffea arabica* ‘Bourbon pointu’ from La Réunion: a historical and scientific perspective. *Euphytica*, 2009, 168: 1–10
- 16 Várzea V M P, Marques V D, Pereira A P, et al. The use of Sarchimor derivatives in coffee breeding resistance to leaf rust. In: Proceedings of the 22nd International Conference on Coffee Science. Brazil. 2008. 1424–1429
- 17 Bertrand B., Aguilar G, Bompard E, et al. Agronomic performance and resistance to the main pests of Sarchimor and Catimor lines in Costa Rica. *Plant Rech Dev*, 1997, 4: 312–321
- 18 Bertrand B, Anthony F, Lashermes P. Breeding for resistance to *Meloidogyne exigua* in *Coffea arabica* by introgression of resistance genes of *Coffea canephora*. *Plant Pathol*, 2001, 50: 637–643
- 19 Hindorf H, Omondi C O. A review of three major fungal diseases of *Coffea arabica* L. in the rainforests of Ethiopia and progress in breeding for resistance in Kenya. *J Adv Res*, 2011, 2: 109–120
- 20 Nugroho D, Mawardi S, Yusianto Y, et al. Characterization of physical quality and flavour profile of Arabica coffee bean of Maragotype variety (*Coffea arabica* L. var. Maragotype Hort. Ex Froehner) and mother plant selection in East Java. *Pelita Perkebunan*, 2012, 28: 1–13
- 21 Boot W. Variety is the spice of coffee. *Roast*, 2006: 1–4
- 22 Van Der Vossen H A M, Walyaro D J. Breeding for resistance to coffee berry disease in *Coffea arabica* L. II. Inheritance of the resistance. *Euphytica*, 1980, 29: 777–791
- 23 Adler S, Verdeil J L, Lartaud M, et al. Morphological and histological impacts of the laurina mutation on fructification and seed characteristics in *Coffea arabica* L.. *Trees*, 2014, 28: 585–595

- 24 Han H Z. Coffeeology Series 1 (in Chinese). Hangzhou: Zhejiang People's Publishing House, 2022. 29 [韩怀宗. 精品咖啡学: 总论篇. 杭州: 浙江人民出版社, 2022. 29]
- 25 Poltronieri P, Rossi F. Challenges in specialty coffee processing and quality assurance. *Challenges*, 2016, 7: 19
- 26 Fioresi D B, Ramos A C, Bertolazi A A, et al. Adherence and concordance among Q-Graders in the sensory analysis of coffees. *J Sensory Stud*, 2023, 38: e12805
- 27 Li N, Sakamoto Y. Trends in Specialty Coffee. Cambridge: Springer, 2020. 407–443
- 28 Mugendi B J, Orero R, Mwit E. The relationship between adoption of coffee certification standards and productivity in Nyeri County in Kenya. *Asian Bus Manag*, 2015, 3: 430–439
- 29 Wolde Z, Tefera A, Yared S, et al. A review on coffee farming, production potential and constraints in Gedeo Zone, Southern Ethiopia. *J Nat Sci Res*, 2017, 7: 1–9
- 30 Harun I, Pohan S, Kurniawati D. Constructivism analysis of mandailing coffee as a coffee brand known in the world. *J Soc Interactions Humanities*, 2023, 2: 311–318
- 31 Hoy H E. Blue Mountain coffee of jamaica. *Econom Geography*, 1938, 14: 409–412
- 32 Giovannucci D, Smith V E. Guide to geographical indications. Geneva: International Trade Centre, 2009
- 33 Pinto M F, Carvalho G R, Botelho C E, et al. Selection of coffee progenies derived from Catuai with Icatu and Híbrido Timor. *Coffee Sci*, 2012, 7: 215–222
- 34 Holguín-Sterling L, Pedraza-Claros B, Pérez-Salinas R, et al. Physical-chemical and metataxonomic characterization of the microbial communities present during the fermentation of three varieties of coffee from colombia and their sensory qualities. *Agriculture*, 2023, 13: 1980
- 35 Montagnon C, Sheibani F, Benti T, et al. Deciphering early movements and domestication of *Coffea arabica* through a comprehensive genetic diversity study covering Ethiopia and Yemen. *Agronomy*, 2022, 12: 3203–3218
- 36 Ram S, Swamy R L, Vishveshwara S, et al. Natural self compatible tetraploid (*Coffea liberica* × *C. eugenoides*) coffee. *Indian J Plant Genetic Res*, 2005, 18: 315–316
- 37 Santa Ram A, Indu E, Chandrashekar A, et al. Identification of low caffeine coffees in some interspecific hybrids and their progenies. *J Plant Crops*, 2005, 33: 90–94
- 38 Mishra M K, Awati M, Anand C, et al. Molecular and physiological characterization of a natural interspecific coffee hybrid. *Ind J Plant Physiol*, 2018, 23: 810–821
- 39 Bertrand B, Davis A P, Maraval I, et al. Potential beverage quality of three wild coffee species (*Coffea brevipes*, *C. congensis* and *C. stenophylla*) and consideration of their agronomic use. *J Sci Food Agric*, 2023, 103: 3602–3612
- 40 Hamon P, Rakotomalala J J, Akaffou S, et al. Coffee in health and disease prevention, Netherland: Elsevier, 2015. 39–44
- 41 Kato M. Caffeine synthase and related methyltransferases in plants. *Front Biosci*, 2004, 9: 1833–1842
- 42 Ogita S, Uefuji H, Yamaguchi Y, et al. Producing decaffeinated coffee plants. *Nature*, 2003, 423: 823
- 43 Silvarolla M B, Mazzafera P, Fazuoli L C. A naturally decaffeinated arabica coffee. *Nature*, 2004, 429: 826
- 44 Favoretto P, da Silva C C, Tavares A G, et al. Assisted-selection of naturally caffeine-free coffee cultivars—characterization of SNPs from a methyltransferase gene. *Mol Breed*, 2017, 37: 31
- 45 Chen D X, Zhang J. Glories and dreams—historical textualism on the sixty-year rising process of coffee industry in new China (V) (in Chinese). *Chin J Trop Agric*, 2010, 30: 72–78 [陈德新, 张箭. 新中国咖啡产业60年的崛起历程——中国咖啡早期引种扩种历史考证系列文章(V). 热带农业科学, 2010, 30: 72–78]
- 46 Li J H, Zhou H. Dehong's coffee selection and breeding (in Chinese). *Trop Agric Sci Technol*, 2003, 26: 5–8 [李锦红, 周华. 德宏的咖啡选育种. 热带农业科技, 2003, 26: 5–8]
- 47 Chuan X X, Bai Y B. Summary of high and stable yield cultivation techniques for small grain coffee 7963 (in Chinese). *Trop Agric Sci Technol*, 2001, 24: 13–16 [钊相仙, 白燕冰. 小粒种咖啡7963高产、稳产栽培技术总结. 热带农业科技, 2001, 24: 13–16]
- 48 Long Y Z, Wang Z S. Adaptability study of 8 clones of medium grained coffee in the northern region of Hainan (in Chinese). *Trop Agric Sci Technol*, 1999, 3: 40–43 [龙宇宙, 王哲顺. 中粒种咖啡8个无性系在海南北部地区的适应性研究. 热带作物科技, 1999, 3: 40–43]
- 49 De Oliveira Fassio L, Malta M, Carvalho G, et al. Sensory description of cultivars (*Coffea arabica* L.) resistant to rust and its correlation with caffeine, trigonelline, and chlorogenic acid compounds. *Beverages*, 2016, 2: 1–2
- 50 Claro Gomes W P, Gonçalves Bortoleto G, Melchert W R. Spectrophotometry and chromatography analyses combined with chemometrics tools

- to differentiate green coffee beans into special or traditional. *J Food Sci*, 2023, 88: 5012–5025
- 51 Wang C, Sun J, Lassabliere B, et al. Coffee flavour modification through controlled fermentations of green coffee beans by *Saccharomyces cerevisiae* and *Pichia kluyveri*: Part I. effects from individual yeasts. *Food Res Int*, 2020, 136: 109588
- 52 de Oliveira Junqueira A C, de Melo Pereira G V, Coral Medina J D, et al. First description of bacterial and fungal communities in *Colombian coffee* beans fermentation analysed using Illumina-based amplicon sequencing. *Sci Rep*, 2019, 9: 8794–8803
- 53 Sittipod S, Schwartz E, Paravisini L, et al. Identification of flavor modulating compounds that positively impact coffee quality. *Food Chem*, 2019, 301: 125250
- 54 Martinez S J, Bressani A P P, Simão J B P, et al. Dominant microbial communities and biochemical profile of pulped natural fermented coffees growing in different altitudes. *Food Res Int*, 2022, 159: 111605
- 55 Yeager S E, Batali M E, Guinard J X, et al. Acids in coffee: a review of sensory measurements and meta-analysis of chemical composition. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 2023, 63: 1010–1036
- 56 Laukalēja I, Krūma Z. Quality of specialty coffee: balance between aroma, flavour and biologically active compound composition. *Res Rural Dev*, 2018, 1: 240–247
- 57 Williams S D, Barkla B J, Rose T J, et al. Does coffee have terroir and how should it be assessed? *Foods*, 2022, 11: 1907
- 58 Ebisa D B. Impacts of climate change on global coffee production industry: review. *Afr J Agric Res*, 2017, 12: 1607–1611
- 59 Kath J, Craparo A, Fong Y, et al. Vapour pressure deficit determines critical thresholds for global coffee production under climate change. *Nat Food*, 2022, 3: 871–880
- 60 Ye M, Peng Z, Tang D, et al. Generation of self-compatible diploid potato by knockout of S-RNase. *Nat Plants*, 2018, 4: 651–654
- 61 Ma L, Zhang C, Zhang B, et al. A *nonS-locus F-box* gene breaks self-incompatibility in diploid potatoes. *Nat Commun*, 2021, 12: 4142
- 62 Zhang C, Wang P, Tang D, et al. The genetic basis of inbreeding depression in potato. *Nat Genet*, 2019, 51: 374–378
- 63 Zhou Q, Tang D, Huang W, et al. Haplotype-resolved genome analyses of a heterozygous diploid potato. *Nat Genet*, 2020, 52: 1018–1023
- 64 Huang S. Strengthening basic research on asexual crop breeding to ensure stable and safe supply of national food and important agricultural product (in Chinese). *Bull Nat Natl Sci Found China*, 2024, 2: 147–149 [黄三文. 强化无性繁殖作物育种基础研究保障国家粮食和重要农产品稳定安全供给. *中国科学基金*, 2024, 2: 147–149]

Research progress in genetic breeding of coffee

WANG Xi'AO¹, LIAO ZhenYang², YAN Lin¹ & HU LiSong^{1,2}

1 Ministry of Agriculture Key Laboratory of Genetic Resources Utilization of Spice and Beverage Crops, Spice and Beverage Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Wanning 571533, China;

2 National Key Laboratory of Tropical Crop Biological Breeding, Sanya 572024, China

Coffee is an important economic crop, which is known as “one of the three major non-alcoholic beverages” in the world. The development of coffee production experienced three main stages: globalization, snackification, and specialization. The consistent domestication and improvement of coffee varieties are the reason for its popularization globally. Here, we summarized the characteristics of coffee breeding during different stages, and proposed the directions of future research based on the problems during the improvement of coffee varieties and the development trends of world coffee industry.

coffee, industrial development, genetic breeding

doi: 10.1360/SSV-2024-0037