

· 研究进展 ·

## 园艺学多学科交叉研究主要进展、 关键科学问题与发展对策<sup>\*</sup>

徐昌杰<sup>1</sup> 邓秀新<sup>2</sup> 黄三文<sup>3</sup> 陈昆松<sup>1</sup>  
孟庆峰<sup>4</sup> 谭新球<sup>5</sup> 罗晶<sup>5\*\*</sup> 杜生明<sup>5\*\*</sup>

(1. 浙江大学,杭州 310058;2. 华中农业大学,武汉 430070;3. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所,北京 100081;  
4. 国家自然科学基金委员会政策局,北京 100085;5. 国家自然科学基金委员会生命科学部,北京 100085)

**[摘要]** 基于第148期“双清论坛”,本文总结了我国园艺科学研究及产业发展所面临的国家重大需求,回顾了园艺学领域近年来通过园艺作物生物学与基础生物学等学科交叉所取得的主要进展和成就,凝炼了该领域未来5—10年的重大关键科学问题,探讨了前沿研究方向和自然科学基金资助战略。

**[关键词]** 园艺学;基础生物学;多学科交叉;基础研究

随着我国国民经济发展和农业产业结构调整,以及人们生活水平提高和健康意识的不断增强,园艺产品生产与消费得到快速发展,园艺产品总产量达9.21亿吨,超过世界园艺产品总产量的一半;全国园艺产业产值已占种植业总产值的45%强。园艺产业为丰富和改善国民膳食结构以及促进农民脱贫致富奔小康发挥了重要作用。但与此同时,目前,我国园艺产业也面临种质资源开发利用不足、新品种培育仍然有限、产品品质有待提高、生产环境调控技术有待发展、贮藏物流损耗亟需控制等问题。

园艺产业的快速发展离不开园艺科技进步,其中应用基础研究功不可没。近年来,基础生物学,特别是植物生物学的研究成果为园艺科学研究的发展提供了良好借鉴,也在一定程度上带动了园艺作物生物学基础研究的发展,在园艺作物基因组研究等领域取得了较好的成绩。但总体而言,这一借鉴与利用程度仍然有限,与模式植物生物学研究相比,园艺作物生物学研究与其差距又被再次拉大,这不利于现代园艺科学研究的持续发展,进而影响园艺产业技术提升和产业关键问题攻关的进程。

研讨园艺学和植物生物学的交叉,凝炼科学问

题,可以进一步推动园艺科技进步和产业发展。在此背景下,2015年11月12—13日,国家自然科学基金委员会生命科学部会同政策局联合召开了主题为“园艺学多学科交叉发展的关键科学问题与对策”的第148期双清论坛,来自国内20多所高校和科研院所的30名专家学者应邀参加了本次论坛。与会专家对园艺学多学科交叉发展现状与趋势、未来主要研究方向和科学问题进行了梳理,并提出了主题相关领域的国家自然科学基金资助战略。

### 1 园艺产业发展与科学研究面临的重大机遇与挑战

#### 1.1 园艺产业发展现状、机遇与问题

园艺产业是我国农业的优势产业,建国以来,特别是改革开放以来,我国园艺产业得到了持续稳定发展,至2014年,全国水果栽培面积达1260万公顷,产量1.61亿吨;蔬菜栽培面积达2140万公顷,产量7.60亿吨;花卉栽培面积达127万公顷。园艺产业总产值达2万多亿元,约占种植业总产值的45%强。我国果品与蔬菜总产量均居世界首位,果蔬总量超过世界果蔬总量的一半。园艺产业在我国

收稿日期:2016-04-01;修回日期:2016-05-16

<sup>\*</sup> 本文内容根据第148期双清论坛讨论内容整理。

<sup>\*\*</sup> 通信作者,E-mail:luoj@nsfc.gov.cn, dusm@nsfc.gov.cn

农业经济和社会发展中占据重要地位。园艺产业不仅是农业的重要组成部分,园艺产品还直接关系人们的生活品质和膳食健康,已成为世界各国,特别是经济发达国家消费者重点关注的主题。因此,园艺产业发展备受各级政府的关注,迎来了良好的发展机遇。

但与此同时,园艺产业发展中也面临一些瓶颈问题或挑战。首先,随着园艺产品总量的上升以及国民生活水平的提高,园艺产品消费正处于数量型向质量型的转变过程,在经济发达省份与地区更加突出。消费者期待园艺产品的品质进一步提高(如果实果味更浓等)和全面提升(如在重视风味的同时也十分注重产品色泽等)、产品的多样性更加丰富、市场供应期进一步拉长等,这些都要求园艺科技工作者和生产者的观念和工作重心进行相应的调整,注重育种以及良种配套栽培技术研发。其次,环境调控园艺作物生长发育,对于产量及品质提高有着相当大的影响。近年来随着全球气候变暖,极端高温和低温、旱害和涝害等自然灾害以及病虫害频繁发生,园艺作物的设施生产在调节产品供应期以及抵御不良环境中起着重要作用,但与此同时也带来了弱光、CO<sub>2</sub>不足以及连作障碍等问题。如何在非最优环境下实现稳产、增质、安全生产的目标是园艺产业面临的一大挑战。第三,我国园艺产品的采后损耗率高达30%左右,远高于发达国家的5%—10%。对于一些特色园艺产品,损耗率更是高达50%以上。如何进一步降低园艺产品采后损耗率,使产品以更高的质量扩大销售半径,是园艺产业面临的一个巨大挑战。此外,园艺产业发展还面临劳动力紧缺、成本上升等问题,生产效率提高需要攻克,亟需适合轻简化栽培的新品种及其栽培配套措施。

### 1.2 园艺科学研究发展机遇与挑战

园艺产业的迅猛发展对园艺科技的进步提出了强烈需求,国家和地方有关部门也加强了相应的科技投入,这使得我国园艺科学研究迎来了良好的发展机遇。同时,生命科学的研究发展日新月异,相关知识、技术可在园艺学研究领域应用,来自模式植物和大田作物的成功实例也提供了良好的借鉴,这些都有力地推动着园艺科学研究进入一个快速发展阶段。

但园艺科学研究也面临一些挑战,这很大程度上是由于园艺作物有着不同于模式植物或大田作物的一些独特性,如食用器官多元化(特别是蔬菜)、遗传背景高度杂合(特别是果树)、多年生(特别是果

树)、多胚性(如柑橘)、果实花粉直感、特殊营养器官的发育(特别是花卉和蔬菜类)、嫁接等无性繁殖、产品鲜活易腐易损特性等。这些特性使得园艺科学研究的问题也具有独特性,甚至唯一性。而且,研究的复杂性和难度大为增加。使得园艺科学研究水平与基础植物生物学的差距有加大的趋势。

就园艺作物而言,我国虽也有一些高精尖的研究成果,但总体而言研究水平尚不能居世界前列。根据刘彬和邓秀新<sup>[1]</sup>对近年园艺学领域的SCI论文数和引用情况进行分析,近5年(2010—2014)我国园艺学SCI论文数量已居世界第一,但在生物学领域高影响因子期刊刊载的论文数量仅居世界第五,且大多论文集中于生物化学与分子生物学领域,与园艺科学与园艺产业应用相结合的研究论文相当匮乏。我国园艺科学研究的质量提升迫在眉睫。

### 1.3 多学科交叉是现代园艺科技进步的重要保障

近年来,学科交叉日益受关注,大数据时代进一步助力多学科交叉。具有典型意义的是化学、生物与数学的交叉,助推了基因组学、代谢组学、蛋白组学为核心的各种组学发展,进而为人类、动物、植物等领域的传统科学问题(疾病成因、生长发育和性状表现等)解析和新型挑战(新型流行病、极端气候等)的应对等方面提供支撑。同时,多学科交叉使机理与机制研究层次更加丰富和深入,如动植物研究已从基因序列与表达差异分析,延伸至转录调控、小RNA、非编码DNA和长非编码RNA、以及表观遗传机制等多层面解析。

园艺产业的发展离不开园艺科技的进步,而园艺科技进步离不开园艺研究与理学、工学、农学和医学等多门类学科的支撑,特别是离不开与基础生物学各相关学科(如遗传学、分子生物学、生物技术等)的密切交叉。近年来,得益于与基础生物学的密切交叉,园艺作物基因组研究、环境生物学、发育与采后生物学等方面取得了一些突出的成就。多学科交叉已成为现代园艺科技进步的重要保障之一。

## 2 园艺学多学科交叉研究主要进展和成就

### 2.1 园艺作物遗传与环境生物学

#### 2.1.1 园艺作物基因组学的发展与应用

基因组作为一个物种遗传信息的总和,是生物学研究的重要工具和平台,随着测序技术的发展,园艺作物基因组学逐渐成为国际研究热点。应用第一代测序技术,2007年葡萄成为第一个完成基因组序列图谱的园艺作物,2008年番木瓜紧随其后。在高通量、低成本的第二代测序技术出现后,2009年黄

瓜率先应用该技术完成了基因组序列图谱,在其成功经验的带动下,多种蔬菜(白菜、甘蓝、番茄、辣椒、甜瓜、西瓜、莲藕)、果树(甜橙、苹果、桃、梨、草莓、香蕉、猕猴桃)和花卉(梅花)作物的基因组完成解析。在园艺作物中占重要地位的葫芦科、茄科、十字花科、蔷薇科和芸香科等均已有了作物完成了基因组序列解析。园艺学科也已全面进入基因组学时代,组学对整个学科的发展具有重要的推动作用。

基于自然群体种质资源材料的变异组研究可揭示物种的起源、驯化、分化和群体结构等群体遗传学特征,且是研究重要基因功能的“加速器”。在蔬菜作物中,我国率先开展了黄瓜的变异组研究,通过测序 115 份核心种质资源,揭示了黄瓜的群体结构,阐明了 3 个栽培群体是如何形成的,并且鉴定了 100 多个驯化和 400 多个群体分化基因组区域,为研究驯化性状提供了重要的候选基因,并利用群体分化快速克隆果实积累  $\beta$ -胡萝卜素的相关基因<sup>[2]</sup>。紧随其后,我国在番茄上也开展了类似的工作,揭示了番茄果实由小变大的基因基础。在果树作物中,甜橙和桃也开展了部分变异组研究,比如,我国研究者通过甜橙、柚和宽皮柑橘等的变异组研究,揭示甜橙是由柚和宽皮柑橘杂交产生<sup>[3]</sup>。变异组研究将成为园艺作物研究中的一个重要方向。

转录组、比较基因组和全基因组关联分析是加速挖掘重要功能基因的有效手段。在完成全基因组序列解析的园艺作物中均已有转录组研究,对研究基因功能具有重要的指导意义,但均是利用特定材料,且未涉及单细胞水平的转录组,限制了转录组的应用。比较基因组对研究基因功能分化具有重要的意义,随着近缘物种基因组序列的获得,比较基因组将为研究基因功能演化提供更多的信息。全基因组关联分析已在黄瓜和番茄中发现了重要的功能基因,在更多园艺作物的功能基因研究中将发挥更加重要的作用。我国研究人员综合利用上述多种方法,快速鉴定了黄瓜中苦味物质生物合成和调控的基因集<sup>[2]</sup>,对其它园艺作物重要农艺性状遗传基础解析具有重要的指导意义。

目前,完成基因组序列解析的园艺作物中有一半由我国研究人员主导或参与,可见我国在该领域已具备国际上的领先优势,同时,我国具有丰富的园艺作物种质资源材料,因此,应充分利用我国的基因组学和种质资源优势,进一步加强基因组学在推动园艺学科发展的作用。

### 2.1.2 园艺作物遗传规律与调控

种质资源是园艺作物遗传规律研究以及种质创

新与利用的基础材料,各国均在发掘种质资源优势方面参与国际竞争。长时间的驯化和育种,导致园艺作物栽培种遗传变异减小。近年来广泛收集园艺作物具有优异品质性状和高抗性的野生资源,同时发掘自然突变体,为分子辅助育种发掘了多态性标记和候选基因。园艺作物基因组学研究进展迅速,黄瓜、白菜、番茄、苹果、甜橙、西瓜、梨、桃、甘蓝、猕猴桃、梅花等园艺作物基因组序列图谱相继绘制完成,为重要农艺性状遗传机理和调控机制研究奠定了基础。园艺作物具有不同于模式植物和大田作物的特殊性状,这些性状的解析为育种提供了理论基础,也对栽培具有指导意义。通过构建遗传分离群体,基因组重测序结合 RNA 测序,现已实现对园艺作物性状控制基因的精细定位和克隆。而果树作物由于树体高大、童期长、自交不亲和,部分物种还具有多胚性,构建杂交分离群体难度大;通过构建植株矮小、早开花的模式果树作物可以有效解决以上问题。利用自然群体,结合全基因组关联分析(genome wide association study, GWAS)也能锁定关键基因(如葡萄香气、苹果果型等相关基因)<sup>[4,5]</sup>。利用代谢组学描绘了诸多园艺作物品质形成物质基础及发育过程中的变化规律,基于转录组、蛋白组、小RNA 组学解析了特殊性状及其形成规律的调控网络(如柑橘果实成熟衰老规律与调控<sup>[6]</sup>)。未来的热点将以优异种质资源发掘为核心,开展全基因组测序与评价,阐释物种驯化或进化历史,开发全基因组 SNP 标记进行关联分析,挖掘特异基因资源等研究。

种质创制是园艺作物遗传研究以及资源用于育种的一个关键环节。由于远缘物种间、种间有性杂交的生殖障碍,发掘利用野生种、近缘种的优异基因一直是园艺作物遗传改良的重大课题。种质创制的目的是产生可以利用的具有优异性状的育种新材料。性状改良方面,现代品种逐步从以产量提升为主的农艺性状改良转向营养品质、加工品质、外观品质以及与健康相关的功能性组分等性状的改良,同时更加注重抵抗生物和非生物胁迫以及农业资源有效利用的性状改良。因此,种质创制对亲本物种的选择范围更宽,涉及的生物多样性更复杂。资源创制的技术手段方面,由远缘杂交、系统选择、无性系选育等常规方法为主,向包括体细胞融合、以组学为基础的基因定向改良等生物技术手段与常规技术相结合的途径转变。以原生质体融合为代表的细胞工程技术,仍是柑橘等存在有性生殖障碍的园艺作物种质创制的重要手段<sup>[7]</sup>。分子标记辅助育种及基因

工程已逐步成为园艺作物性状定向改良的育种新技术。在不久的将来,基因组辅助育种也将应用于园艺作物品种改良。随着更多功能基因的发掘、新型分子标记的开发以及对主要性状遗传规律的深入解析,分子设计育种将成为园艺作物遗传改良的主要方向。

### 2.1.3 园艺作物环境生物学

园艺作物性状表现由遗传与环境协同调控,其中光照、温度、水分、营养等是最常见的环境因子,也是大家关注和研究的重点。光是植物生长发育所必不可少的能量来源,植物通过光合作用产生糖分,糖不仅为植物的生长发育提供能量和代谢中间产物,而且具有信号功能,它通过与激素、氮素营养等其它信号相互作用,调控园艺作物的生长发育。糖分积累是园艺生产中追求的一个重要目标,生产栽培过程中,一系列的栽培措施,包括果园覆反光膜、合理密植等都是为了提高园艺作物对光的利用效率而进行的栽培管理方式。

温度不仅影响园艺作物的生长发育和品质形成,也是园艺作物栽培区域的限制因子。近年来,随着科技水平的提高与设施园艺栽培的广泛应用,多种园艺作物实现了反季节栽培和全年供应。日光温室是我国设施蔬菜生产的主要基地,针对设施园艺生产中相对封闭的环境,易造成光照不足、CO<sub>2</sub>含量偏低等,可以通过补充光照和CO<sub>2</sub>气肥等方式进行调节<sup>[8]</sup>。对于多年生果树的设施栽培,可以通过化学处理打破休眠,改变果树的季节性采收模式,也可以实现部分果树的反季节生产。

随着我国经济的快速发展,水资源短缺的现象日益突出,我国的许多园艺作物(尤其是果树)主要种植在丘陵山地等缺水地带,因此,节水灌溉是目前园艺产业研究的一个重要方向,喷灌、滴灌等灌溉方式逐步替代大水漫灌,在节水上取得良好效果。研究园艺作物生长发育过程中的需水规律,提高水分利用效率,依然是园艺作物环境调控的重要研究方向。

营养元素对植物生长发育起着至关重要作用,尤其是生产中常用到的氮磷钾肥料,对园艺作物的产量和质量影响巨大。目前,人们为了追求高产,大量施用化肥,引起了一系列问题,如园艺产品中的硝态氮超标、病虫害加剧、土壤板结酸化、水体富营养化等,严重影响了农业可持续发展。我们已经初步了解了园艺作物对重要营养物质的吸收规律,同时,植物根系可以改变构型和吸收方式对营养环境作出响应,提高对营养元素的吸收;另外,局部施氮可以

改善根系的冗余状况,实现对肥料的高效利用。

植物在自然界中不可避免地会遭遇生物(病害、虫害)及非生物胁迫(炎热、干燥、寒冷、潮湿、重金属等)。而全球气候变化又加剧了上述胁迫,尤其是非生物胁迫对植物的危害。为应对各类胁迫,结合当今快速发展的基因组学、功能基因组学及生物信息学,世界主要农业国家纷纷以提高作物的抗逆性为重点,评价了各种作物包括其野生种的抗逆性,研究了抗逆作物的分子遗传机制,并从育种和栽培技术方面形成了一些应对措施等。在此背景下,园艺作物的抗逆生物学研究也取得一些进展,如已经系统评价了一些园艺作物种质资源如苹果的抗逆性(抗早期落叶病、干旱等),并分离了一些抗逆相关基因,其调控网络也逐渐清晰<sup>[9]</sup>;已从一些园艺作物中鉴定了与抗逆有关的QTLs和小分子RNA,也形成了基于生长调节剂应用等提高园艺作物抗逆性的措施。

## 2.2 园艺作物发育与采后生物学

### 2.2.1 园艺作物发育生物学

园艺作物性状表现随发育阶段而发生变化,研究其规律及内在机制是园艺作物发育生物学的核心内容。园艺作物既有与其它植物共有的科学问题,如自交不亲和,也有不同于模式植物或大田作物的特性,如不少蔬菜作物的植株形态构成的基本器官(根、茎或叶)变态为营养贮藏器官,以及花卉的花期和花器官形成调控在很大程度上影响了花卉的观赏性。

自交不亲和性是植物界普遍现象,大约50%的显花植物有此特性,同时远缘物种杂交又存在生殖障碍,这些在保证物种的遗传稳定性、多样性和适应性方面发挥了重要作用,但也对农业生产的制种(如远缘杂交育种等)和栽培(如需要异花授粉不便于省力化栽培)等环节带来不便。近来,在植物自交不亲和与生殖隔离机制及其调控方面取得了较大进展,也展现了农业生产应用的良好前景。在番茄上,基于茄族物种间生殖隔离障碍规律与机制的阐明,通过转化带有生殖障碍因子*ShSLF*和*ShCUL1*基因的栽培番茄,中国科学院遗传与发育生物学研究所薛勇彪研究组成功克服栽培番茄与秘鲁番茄之间的杂交障碍,使得远缘杂交育种成为可能;另一方面,英国科学家将虞美人的自交不亲和相关基因导入拟南芥,使得原本自交亲和的拟南芥获得了自交不亲和的特性<sup>[10]</sup>。考虑到远缘杂交障碍的普遍性以及自交不亲和性在园艺作物(蔷薇科、茄科和车前科中的不少植物是园艺作物)上的广泛性,这一领域的深

入研究和突破将有望带动产业技术的巨大变革。

园艺作物的根、茎、叶、花和果实除了发挥器官功能外,还是贮存多种与人类健康营养成分有关的产品器官。它们在大小、形状、表面特征和质地上的变化影响产量和品质。根、茎、叶、花和果实等基本器官变态为营养贮藏器官是园艺作物有别于模式植物和大田作物的特色科学问题,对其开展研究不仅可以丰富发育生物学理论,对于栽培调控园艺作物器官发育、产量和品质以及育种均具有重要意义。近年来,就蔬菜叶片变态的基因调控机制取得了较好进展,研究表明小分子 RNA 介导的表观遗传在大白菜叶球形成过程中有重要调控作用,其中 mi319a、miR156 和 miR165/6 分别调控叶球形状、形成时间和大小<sup>[11]</sup>;控制羽衣甘蓝颜色、生菜颜色、株型、叶型、叶夹角、茎刺、叶缘卷曲、结球性等性状的相关基因已得到定位或分离。相对而言,花、茎和根等器官变态的研究进展仍然较少,有待进一步开展。

开花是植物个体发育最重要的事件,花期调控是花卉等园艺作物科学研究和产业发展的一个重要主题。一朵花的形成包括花芽诱导、花原基形成和花器官发育等阶段,而每个阶段均受诸多内外因子影响,由一系列相关基因发挥调控作用。近年来研究鉴别了参与光周期调控植物开花的开关基因开花素以及对之起负调控作用的反开花素,鉴别了营养顶端分化为生殖顶端以及后者向前者逆转的相关基因,解析了调控网络,鉴别了开花素受体蛋白以及下游作用元件<sup>[12]</sup>。研究还揭示了不同植物,如菊花与拟南芥的光周期途径存在差异<sup>[13]</sup>,因而需要就具体园艺作物种类开展深入的研究。

### 2.2.2 园艺作物品质生物学

随着产业快速发展和园艺产品总产量的迅猛提高,发育期间的品质性状变化及机制得到了越来越密切的关注。品质包括外观和内质,其中色泽和风味分别是外观和内在品质的核心,风味包括由糖、有机酸和苦味物质等影响的口感以及香气物质所产生的香味。因此,品质生物学的核心是物质代谢及其调控,近年来随着组学等技术的应用,取得了较大的进展。

园艺产品色泽主要由花色苷、类胡萝卜素、甜菜色素和叶绿素等决定,其中尤以花色苷和类胡萝卜素是绝大多数园艺产品黄色、橙色、红色和蓝紫色等鲜艳色彩的来源,相关研究较多。在花色苷研究方面,负责花色苷代谢转录调控的 MYB 等转录因子成员已在多种园艺产品中得到分离;红叶桃、红叶

李、红肉桃、血橙等突变体器官中积累花色苷以及绿皮梨、水晶杨梅等缺乏花色苷的机制得到阐明<sup>[14,15]</sup>;光和温度等环境因子调控花色苷合成的机制研究也取得进展,光调控因子 CRY 和 COP 等得到鉴别<sup>[16]</sup>;近年来,花色素合成调控因子的启动子甲基化修饰、代谢产物糖基化和甲基化修饰以及液泡转运机制等引起关注<sup>[17]</sup>,但更多的细节与成因有待深入。在类胡萝卜素研究方面,CCD4 和 PSY 等关键基因及其功能得到进一步鉴别,如桃和枇杷等的果肉色泽变异分别与 CCD4 和 PSY2A 发生突变相关<sup>[18]</sup>;有色体发育,如红肉脐橙果肉新的有色体类型的形成以及白肉枇杷有色体发育障碍也直接关系类胡萝卜素积累<sup>[19,20]</sup>,但其更深层次的调控机制有待进一步研究。此外,与花色苷相比,类胡萝卜素的合成与代谢调控机制研究较为滞后。

糖和有机酸是决定果蔬口味的关键,近年来,糖酸研究在番茄、苹果、柑橘、梨等园艺作物中广泛开展,主要包括结合产业实际和代谢组分析的不同栽培和采后贮藏过程、不同器官中物质组分及变化规律研究;基于基因组、转录组的合成和降解相关基因的挖掘与分析;少量研究开始涉及其他功能蛋白,包括行使运转功能的蛋白(转运蛋白、质子泵)和具有调控功能效应的蛋白(转录因子、酸性转化酶抑制蛋白等)<sup>[21]</sup>。与此同时,近年来其它风味物质也逐渐受到重视,包括苦味(黄瓜、柑橘等)、涩味(柿、葡萄等)等<sup>[2,22]</sup>。利用色谱和质谱技术,苦味和涩味物质在不同果蔬中的分布及变化规律已初步明确;通过构建杂交群体、渐渗系等,结合 GWAS、转录组、分子标记等技术,苦味和涩味形成与去除相关调控基因也有一些报道。上述研究结果进一步丰富了对果实风味品质形成的生物学机制的认识。但由于园艺植物转基因,特别是多年生果树转基因体系的缺乏以及获得转基因果实周期较长,果实糖酸相关基因鲜见功能验证的报道。同时,风味物质合成与降解相关结构基因仍是目前研究热点,而上游相关调控因子有待于深入探究。

由于技术手段不足以及研究的复杂性等原因,以往植物芳香物质研究相对滞后。得益于各种组学技术的进步与应用,芳香品质的形成及调控正成为园艺植物发育与品质生物学的又一重要领域。芳香物质除了可使人产生愉悦的感觉,研究表明它还具有抑菌、抗氧化以及抗癌等重要生物活性,在植物授粉受精、种子传播和环境响应等生命活动中均起着重要作用。因此,就园艺植物芳香品质开展研究,一方面可以阐明这些植物重要次生代谢物质的

代谢调控机制,另一方面也为全面提升园艺品质提供科学依据。现在已鉴别的芳香物质超过1000种,但不同园艺植物的特征芳香组分仍不清楚。简单地采用定量的化学分析,并依据含量与阈值计算的香气数值并不能满足特征芳香物质鉴别的要求,而且会导致不正确的判断。在国际上,现行的解决方案大多采取在大规模开展代谢组学研究的基础上,结合消费者的感官分析结果,建立芳香物质的“响应矩阵”,判别消费者对不同种类物质的喜好,从而明确对于芳香品质形成具有重要作用的次生代谢物质<sup>[23]</sup>。尽管芳香物质与品质以及人们生活密切相关,但芳香物质生物合成关键基因鉴别仍非常有限,诸多研究有待深入开展。已有芳香物质生物合成关键基因鉴别的工作主要集中在番茄、草莓、牵牛花和玫瑰等园艺植物<sup>[24-26]</sup>。大多数园艺产品的芳香物质合成与成熟阶段密切相关,因而受成熟相关的转录因子调控。利用 *rin* 和 *nor* 等突变体,已经从模式果实番茄中鉴别出了受乙烯转录调控的脂肪酸途径 *LOX*、*HPL* 和 *ADH* 等基因<sup>[27]</sup>。基于成熟相关激素(如乙烯等)信号转导途径,开展转录因子对园艺植物芳香物质生物合成的调控研究正处于起步阶段。

### 2.2.3 园艺产品成熟衰老规律与调控

品质劣变是园艺产品采后的核心问题,由此导致巨大的采后损失和安全隐患。引起园艺产品采后品质(主要包括色、香、味和质地等)下降的因素主要有自身衰老造成的营养组分损耗和病原菌侵染引起的病害腐烂,且采后品质下降是一不可逆的生物学过程,已经成为采后损耗的主要因素。

近年来,园艺产品采后研究已由传统的保鲜规律分析与相应技术研发,转向涉及乙烯、质地、能量代谢、细胞程序性死亡、生物胁迫、温度胁迫、失水胁迫(主要是鲜切花和蔬菜)等较广泛的分子生物学机制解析。以园艺产品采后乙烯生物学研究为例,借鉴了模式植物的研究进展(乙烯信号转导、乙烯与其他激素互作等),是深入诠释园艺产品采后成熟衰老机制的重要路径;乙烯相关的 *RIN*、*AP2/ERF* 等一系列转录因子在番茄、香蕉、猕猴桃、苹果等重要果蔬中被陆续分离,且参与了采后后熟衰老调控<sup>[28,29]</sup>;基于乙烯及与其具有互作效应的其他植物激素的研究,鲜切花(月季和矮牵牛花等)花朵衰老的调节机制也初步得到明确。除乙烯相关转录因子外,还有大量的其他转录因子(*NAC*、*SBP* 等)也在不同的园艺产品中被报道参与了成熟衰老调控<sup>[30]</sup>。同时,模式植物中研究较为成熟的长链非编码 RNA、染色质

空间结构、DNA 甲基化、组蛋白修饰、蛋白磷酸化/去磷酸化、RNA 加工、基因沉默等,也在少量园艺产品有报道,为园艺产品衰老生物学相关机制研究提供了新方向。

在理论研究的基础上,园艺产品成熟衰老调控相关技术手段得到进一步的改进,并开展了产业示范推广应用。过去两个5年计划中园艺产品采后研究进一步接轨国际,并从园艺产品的采后“静态贮藏”转向“动态物流”,进一步明确了园艺产品从田间到餐桌的全产业链科技需求,使产后的研究内容进一步扩展。园艺产品采后研究过程中,不仅需要传统的物料特性与生物学机制研究,同时拓展了园艺学与理(化学、数学等)、工(计算机、自动化、制冷、机械制造等)、医(产品安全)等不同门类、不同学科的交叉,探索适宜于园艺产品采后物流的工艺、装备和规范,有效丰富了园艺产业的产业链内涵。

同时,园艺产品采后生物学研究中也存在一些问题,有待于进一步解决,其中有一些与其他园艺学方向的共性问题,如一些园艺作物,特别是如果树等多年生园艺作物,由于是高度杂合作物,品质性状复杂,且存在品种间/单果间的遗传背景差异,因此难以直接套用模式植物的生物学技术手段,需要创建相适应技术体系和对原有技术的改进;也有部分问题与其他园艺学方向关联,如以采后研究结果反向支撑育种,进而利用育种体系获得贮藏性提升的新品种;加强采前管理,提升现有品种的采后贮藏性。同时,采后生物学具有更多的特异性科学问题,如品质劣变机制、后熟衰老启动与加速因子等,也需加以重点关注。

## 3 未来5—10年园艺学多学科交叉发展目标及资助重点

### 3.1 发展目标

如前所述,得益于生物学研究日新月异的发展,来自遗传学、分子生物学和生物信息学、植物化学等基础生物学及组学(特别是基因组学、转录组学、代谢组学和蛋白质组学)等研究策略和技术手段在园艺作物生物学研究中开始得到应用,并已在园艺作物基因组测序、发育(含成熟衰老)与环境响应的分子基础解析、次生代谢及其调控的分子机制诠释等方面取得初步结果。但不可忽视的是,由于园艺作物的特殊性和复杂性,园艺学和基础生物学研究的差距仍然存在。因此,在未来5—10年,需针对园艺作物特殊性状和园艺产业重大问题,全面深入与基础生物学相关学科的交叉,提升园艺学研究水平,推

动园艺产业发展。

### 3.2 资助重点

本次双清论坛与会专家经过深入研讨,凝炼了园艺学科重大关键科学问题,并建议未来5—10年园艺学科应着重围绕以下7个领域,通过多学科交叉开展原创性研究。

#### 3.2.1 基于组学等新方法的园艺作物优异种质发掘与创制

园艺作物起源与进化的基因组学基础以及不同群体结构和基因组特点的全基因组关联技术分析;基于组学的功能基因挖掘以及园艺作物重要与特殊性状的遗传与表观遗传解析;园艺作物种质资源评价与优异种质发掘与利用;园艺作物种质创新与分子辅助育种新理论与方法。

#### 3.2.2 园艺作物轻简化生产的生物学基础

园艺作物适于轻简化生产的农艺性状(株型/树型、生长发育进程一致性等)相关功能基因挖掘及性状形成机制解析;适于轻简化生产的资源筛选评价与新品种选育;园艺作物轻简栽培技术(修剪、采收等)的生物学基础。

#### 3.2.3 设施条件下园艺作物可持续生产的生物学基础

园艺作物对设施特殊胁迫(如低温、弱光、高湿、高低CO<sub>2</sub>、土壤酸化和次生盐渍化等)响应与调控的生理与分子机制;设施园艺作物养分高效利用的生物学基础与调控机制;连作障碍形成中作物与土壤间的反馈调控机制;根域限制调控园艺作物生长发育的生物学原理。

#### 3.2.4 园艺作物绿色生产的关键基础研究

园艺作物抗逆重要基因/QTLs的挖掘与抗逆改良应用;园艺作物生长发育对多种胁迫的响应及其调控网络;园艺作物—有益有害生物—环境间的互作及其生态防控机制;园艺产品采后腐烂损耗发生的病理与生理基础及其控制途径。

#### 3.2.5 园艺产品品质形成机制与调控

品质构成的主要物质(色素、糖、有机酸、芳香物质等)代谢途径及其关键位点和关键基因鉴别;物质代谢的转录及表观遗传调控关键基因鉴别以及品质形成机制解析;物质转运、贮存和修饰的分子与细胞生物学机制;多种代谢的交互作用及调控机制;内部信号和环境因子对园艺作物品质形成的调控机制。

#### 3.2.6 园艺产品器官建成机制与调控

叶、花、茎和根形态发生、建成和变态的遗传与发育生物学基础;果实大小和形状多样性的分子与细胞生物学基础;园艺产品器官发育与产量形成的

调控途径及其生物学机制。

#### 3.2.7 园艺产品成熟衰老生物学机制

园艺产品成熟衰老关键基因的鉴别以及成熟衰老机制解析;园艺产品采后质地等品质变化机制与调控路径;物流微环境调控园艺产品成熟衰老的生物学基础;基于植物激素的园艺产品成熟衰老的调控机制;园艺产品采后冷害等生理失调的发生机制与调控。

## 4 结 语

园艺学是我国农业的重要组成部分,在发展农业经济和改善国民生活水平方面起着重要作用。我国园艺产业面临着种质资源开发利用不足、新品种培育落后于需求、产品品质有待提高、生产环境调控技术有待发展、贮运损耗较大等瓶颈问题,而这些问题解决依赖园艺科技进步。同时,园艺作物具有类型多样、多年生、无性繁殖、产品鲜活易腐烂等特点,赋予了园艺学独特的研究内容。近年来,得益于与基础生物学各相关学科的密切交叉,已在园艺作物种质创新、基因组研究、环境生物学、发育与采后生物学等方面取得了突破性进展。今后需进一步加强多学科交叉开展研究,以推动园艺科技进步,促进园艺产业发展。针对园艺作物特殊性状和园艺产业重大问题,提出了未来5—10年园艺学多学科交叉发展目标及资助重点。

## 参 考 文 献

- [1] 刘彬, 邓秀新. 基于文献计量的园艺学基础研究发展状况分析. 中国农业科学, 2015, 48(17): 3504—3514.
- [2] Shang Y, Ma YS, Zhou Y, et al. Biosynthesis, regulation, and domestication of bitterness in cucumber. *Science*, 2014, 346: 1084—1088.
- [3] Xu Q, Chen LL, Ruan XA, et al. The draft genome of sweet orange (*Citrus sinensis*). *Nature Genetics*, 45: 59—66.
- [4] Khan MA, Korban SS. Association mapping in forest trees and fruit crops. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63: 4045—4060.
- [5] Kumar S, Garrick DJ, Bink MC, et al. Novel genomic approaches unravel genetic architecture of complex traits in apple. *BMC Genomics*, 2013, 14: 393.
- [6] Ding YD, Chang JW, Ma QL, et al. Network analysis of postharvest senescence process in citrus fruits revealed by transcriptomic and metabolomic profiling. *Plant Physiology*, 2015, 168: 357—376.
- [7] Guo WW, Xiao SX, Deng XX. Somatic cybrid production via protoplast fusion for citrus improvement. *Scientia Horticulturae*, 2013, 163: 20—26.
- [8] 喻景权. “十一五”我国设施蔬菜生产和科技进展及其展望. 中国蔬菜, 2011, (2): 11—23.

- [9] Zhou S, Li M, Guan Q, et al. Physiological and proteome analysis suggest critical roles for the photosynthetic system for high water-use efficiency under drought stress in *Malus*. *Plant Science*, 2015, 236: 44—60.
- [10] Lin ZC, Eaves DJ, Sanchez-Moran E, et al. The *Papaver rhoeas* S determinants confer self-incompatibility to *Arabidopsis thaliana* in planta. *Science*, 2015, 350: 684—687.
- [11] Mao YF, Wu FJ, Yu X, et al. microRNA319a-targeted *Brassica rapa* ssp. *pekinensis* TCP genes modulate head shape in Chinese cabbage by differential cell division arrest in leaf regions. *Plant Physiology*, 2014, 164: 710—720.
- [12] Liu L, Zhu Y, Shen LS, et al. Emerging insights into florigen transport. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16: 607—613.
- [13] Yang YJ, Ma C, Xu YJ, et al. A zinc finger protein regulates flowering time and abiotic stress tolerance in chrysanthemum by modulating gibberellin biosynthesis. *The Plant Cell*, 2014, 26: 2038—2054.
- [14] 刘晓芬, 李方, 殷学仁等. 花青苷生物合成转录调控研究进展. *园艺学报*, 2013, 40: 2295—2306.
- [15] Zhou H, Lin-Wang K, Wang HL, et al. Molecular genetics of blood-fleshed peach reveals activation of anthocyanin biosynthesis by NAC transcription factors. *The Plant Journal*, 2015, 82: 105—121.
- [16] Li YY, Mao K, Zhao C, et al. MdCOP1 ubiquitin E3 ligases interact with MdMYB1 to regulate light-induced anthocyanin biosynthesis and red fruit coloration in apple. *Plant Physiology*, 2012, 160: 1011—1022.
- [17] Cheng J, Wei GC, Zhou H, et al. Unraveling the mechanism underlying the glycosylation and methylation of anthocyanins in peach. *Plant Physiology*, 2014, 166: 1044—1058.
- [18] Fu XM, Kong WB, Peng G, et al. Plastid structure and carotenogenic gene expression in red-and white-fleshed loquat (*Eriobotrya japonica*) fruits. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63: 341—354.
- [19] Zeng YL, Du JB, Wang L, et al. A comprehensive analysis of chloroplast differentiation reveals complex protein changes associated with plastoglobule biogenesis and remodeling of protein systems in sweet orange flesh. *Plant Physiology*, 2015, 168: 1648—1665.
- [20] Fu XM, Feng C, Wang CY, et al. Involvement of multiple phytoene synthase genes in tissue-and cultivar-specific accumulation of carotenoids in loquat. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65: 4679—4689.
- [21] Li SJ, Yin XR, Xie XL, et al. The Citrus transcription factor, CitERF13, regulates citric acid accumulation via a protein-protein interaction with the vacuolar proton pump, CitVHA-c4. *Scientific Reports*, 2016, 6: 20151.
- [22] Min T, Yin XR, Shi YN, et al. Ethylene-responsive transcription factors interact with promoters of ADH and PDC involved in persimmon (*Diospyros kaki*) fruit de-astringency. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63: 6393—6405.
- [23] Tieman D, Bliss P, McIntyre L, et al. The chemical interactions underlying tomato flavor preferences. *Current Biology*, 2012, 22: 1035—1039.
- [24] Scalliet G, Piola F, Douady CJ, et al. Scent evolution in Chinese roses. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2008, 105: 5927—5932.
- [25] Goulet C, Mageroy MH, Lam NB, et al. Role of an esterase in flavour volatile variation within the tomato clade. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 2012, 109: 19009—19014.
- [26] Aharoni A, Giri AP, Verstappen FWA, et al. Gain and loss of fruit flavor compounds produced by wild and cultivated strawberry species. *The Plant Cell*, 2004, 16: 3110—3131.
- [27] Qin GZ, Wang YY, Cao BH, et al. Unraveling the regulatory network of the MADS box transcription factor RIN in fruit ripening. *The Plant Journal*, 2012, 70: 243—255.
- [28] Liu MC, Gomes BL, Mila I, et al. Comprehensive profiling of ethylene response factor expression identifies ripening-associated ERF genes and their link to key regulators of fruit ripening in tomato. *Plant Physiology*, 2016, 170: 1732—1744.
- [29] Yin XR, Allan AC, Chen KS, et al. Kiwifruit EIL and ERF genes involved in regulating fruit ripening. *Plant Physiology*, 2010, 153: 1280—1292.
- [30] Fischer AM. The Complex Regulation of Senescence. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2012, 31: 124—147.

### Horticultural research by multidisciplinary crossing: main progresses, key scientific questions and developmental strategies

Xu Changjie<sup>1</sup> Deng Xiuxin<sup>2</sup> Huang Sanwen<sup>3</sup> Chen Kunsong<sup>1</sup>  
Meng Qinfeng<sup>4</sup> Tan Xinqiu<sup>5</sup> Luo Jing<sup>5</sup> Du Shengming<sup>5</sup>

(1. Zhejiang University, Hangzhou 310058; 2. Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070;

3. Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081;

4. Bureau of Policy, National Natural Science Foundation of China, Beijing 100085;

5. Department of Life Sciences, National Natural Science Foundation of China, Beijing 100085)

**Abstract** This review is based on the presentations and discussions at the 148th “Shuangqing Forum” organized by the National Natural Science Foundation of China. The major current issues and challenges facing horticultural industry were summarized. The main recent progresses and achievements in multidisciplinary horticultural research areas through interactions with other biological sciences were reviewed. Finally, key scientific questions and focal areas for funding through Natural Science Foundation of China in the next 5~10 years were suggested.

**Key words** horticulture; general biology; multidisciplinary research; fundamental research