

# 新中国果树科学研究70年——龙眼

郑少泉<sup>1</sup>, 曾黎辉<sup>2</sup>, 张积森<sup>3</sup>, 林河通<sup>4</sup>, 邓朝军<sup>1</sup>, 庄伊美<sup>5</sup>

(<sup>1</sup>福建省农业科学院果树研究所, 福州 350013; <sup>2</sup>福建农林大学园艺学院, 福州 350002; <sup>3</sup>福建农林大学基因组与生物技术研究中心, 福州 350002; <sup>4</sup>福建农林大学食品科学学院, 福州 350002; <sup>5</sup>福建省亚热带植物研究所, 福建厦门 361006)

**摘要:**新中国成立70 a(年)以来,我国龙眼科学研究取得长足进展,在龙眼种质资源、遗传育种、采后生物学、生物技术等研究领域领跑国际同类研究。建立了国际上资源数量最多、类型最为丰富的国家级龙眼种质资源圃,杂交育种培育出有不同香气、留树保鲜期长、成熟期配套、优质丰产等优异性状的适宜轻简化栽培的系列新品种;利用新育成的不同熟期龙眼品种,结合催花技术和生态差异选择,在我国实现龙眼鲜果的周年供应;研发出了龙眼安全保鲜物流新技术;先后构建了龙眼的基因组草图和精细参考基因组图谱,促进龙眼基础研究进入了功能基因组学和分子育种研究时代。未来应进一步加强龙眼产业发展的基础研究与关键性技术的研发创新。

**关键词:**龙眼; 新中国; 70年; 科学研究; 回顾; 展望

中图分类号: S667.2

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2019)10-1414-07

## Fruit scientific research in New China in the past 70 years: Longan

ZHENG Shaoquan<sup>1</sup>, ZENG Lihui<sup>2</sup>, ZHANG Jisen<sup>3</sup>, LIN Hetong<sup>4</sup>, DENG Chaojun<sup>1</sup>, ZHUANG Yimei<sup>5</sup>

(<sup>1</sup>Fruit Research Institute, Fujian Academy of Agricultural Science, Fuzhou 350013, Fujian, China; <sup>2</sup>College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China; <sup>3</sup>Center for Genomic and Biotechnology, Fujian University of Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China; <sup>4</sup>College of Food Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, Fujian, China; <sup>5</sup>Fujian Institute of Subtropical Botany, Xiamen 361006, Fujian, China)

**Abstract:** In the past 70 years since the establishment of the People's Republic of China, longan (*Diospyros longan* Lour.) research has made a great progress. Chinese scientists are now taking the leading position in the world in research of longan germplasm resource collection, genetics and breeding, post-harvest biology and biotechnology. Chinese researchers have set up the National Longan Germplasm Resource Nursery in Fuzhou, where the largest collection of longan germplasm in the world is housed. Using a cross breeding system, Chinese researchers have bred new varieties with valuable traits including different fragrances, prolonged hanging life, divergence in maturation period, high quality and high yield, and made significant improvements in longan agricultural production techniques. With the application of varieties of diverged maturation periods according to ecological variations, and with the assistance of longan flower forcing technology, commercial supplies of longan are available year-round in China. Chinese researchers have also developed technologies for food safety and freshness preservation, which is a vital part of longan logistics. In addition, the draft genome sequence and fine reference genome map of longan have been successfully constructed, which accelerates the basic research of longan functional genomics and molecular breeding. In the future, basic research and key technology development and innovation related to longan industry development is expected to be further strengthened.

**Key words:** Longan; New China; 70 years; Scientific research; Review; Prospect

收稿日期: 2019-08-18 接受日期: 2019-09-03

基金项目: 国家荔枝龙眼产业技术体系龙眼遗传改良岗位(CARS-32-06); 果树的成花机制与调控(2018YFD1000104)

作者简介: 郑少泉, 男, 国家“万人计划”百千万工程领军人才, 福建省农业科学院二级研究员。E-mail: zsq333555@163.com

龙眼原产我国,是南方名优水果,栽培历史悠久,经济寿命长,其果实食药兼用,深受人们喜爱。我国是全世界最主要的龙眼生产国,福建、广东、广西和四川是我国主产区,海南、云南、贵州、重庆、台湾也有栽培,浙江仅零星分布。改革开放后,随着龙眼科技的进步,我国龙眼生产蓬勃发展。为更好发挥优势区域对龙眼产业的推动作用,由原农业部发布了2007—2020年两轮《龙眼优势区域布局规划》,使我国各产区的龙眼逐渐向优势区域发展,形成了各具特色的产区。据统计,2016年我国龙眼栽培面积达37.6万 $\text{hm}^2$ ,占世界的54.8%,产量191.4万t,占世界的54.7%;其面积是1978年的17.9倍,产量是1970年代大年的16.4倍、小年29.9倍。龙眼由原来的礼品果、富贵果成为普通百姓家的餐桌水果,这种转变与我国几代农业工作者的不懈努力分不开。

新中国成立后,我国龙眼科研发展可划分为四个阶段:第一阶段(1949—1966年)起步阶段。新中国成立初期,国家百废待兴,龙眼科学研究缺乏组织性和系统性;仅部分龙眼产区开展了品种调查、果实品质比较、焦核品种选育、生物学特性、营养器官解剖、花芽分化、“大小年”或隔年结果现象、果园土壤与土壤管理等研究,取得一定进展。第二阶段(1966—1978年)停滞阶段。十年动乱,科研停滞。第三阶段(1978—1998年)恢复发展阶段。我国投入的龙眼科研经费逐年增加,应用研究和应用基础研究齐头并进,涵盖了现代果树学研究的诸多领域,龙眼地方品种的发掘利用和以丰产稳产克服“大小年”为目标的栽培技术攻关等研究成果,支撑了龙眼生产的大发展。第四阶段(1998年至今)快速发展与领跑阶段。这个阶段我国经济社会发展对科技的需求日益旺盛,龙眼科学研究投入呈现增长,这个时期我国龙眼面积和产量均达到历史最高峰。国家级、省级龙眼科研平台相继建立(如国家热带水果改良中心福州龙眼分中心、国家龙眼野外科学观测站、福建省龙眼枇杷育种工程技术研究中心等),科研实力稳步提升,在龙眼种质资源、遗传育种、采后生物学、生物技术等研究领域领跑国际同类研究。

在龙眼科学研究70 a(年)间,以下四项标志性工作较为突出:一是国家龙眼基础性科技条件平台—国家龙眼种质圃的建立与种质资源鉴定评价技术体系的创建,使我国龙眼资源工作进入标准化、数字

化阶段,实现了资源的充分共享利用;二是挖掘并利用龙眼“光温钝感”种质,科学配置杂交组合,龙眼杂种后代童期缩短到1.5 a,大大加快了龙眼杂交育种步伐;三是热带地区龙眼利用氯酸钾催花反季节开花结果,结合新育成龙眼品种不同熟期、生态差异选择等,在我国实现龙眼鲜果的周年供应;四是龙眼先后构建了基因组草图和参考基因组图谱,解析了龙眼的家驯化起源与基因组演化,为其分子生物学、遗传学与分子育种研究奠定了基础。

## 1 种质资源研究

### 1.1 起源

中国龙眼种质资源丰富,种类多、分布广,主要分布在福建、广西、广东、云南、四川、贵州和台湾等省(区)。李永清<sup>[1]</sup>认为,在北纬 $18^{\circ}\sim 25^{\circ}$ ,东经 $98^{\circ}\sim 111^{\circ}$ 的广阔区域内,包括我国云南西南部、东南部,以及广西、海南地区,缅甸萨尔温江流域,越南北部,都是野生龙眼的共同起源地。云南西南部和东南部野生龙眼分布面积广、数量多,且地处缅甸、越南江河水系的上游,从而认为云南省西南部到东南部应是世界龙眼的起源中心。柯冠武等<sup>[2-3]</sup>研究论证了我国龙眼品种从原始类型向进化类型的演变,提出海南为龙眼的原产地;并认为龙眼栽培起源于我国的南部和西南部;提出我国云南为龙眼起源的初生中心,广东、广西和海南为龙眼起源的次生中心。

### 1.2 收集保存、鉴定评价与共享利用

新中国成立后,在资源调查的基础上,各省(区)相继开展了资源的收集和保存,建立了地方龙眼种质资源(品种)圃。1960年代,福建省农业科学院果树研究所开始收集龙眼种质资源;1973年建立龙眼原始材料圃,保存资源30多份。1979年国家果树种质福州龙眼圃筹建,1980年承担原农牧渔业部下发的“全国龙眼资源圃的建立与系统研究”任务,至1986年福州龙眼圃基本建成,共收集保存种质资源212份;1987年,原农业部科技司在福州宣布建立全国第一批15个国家果树种质资源圃,福州龙眼圃正式挂牌。2005年福州龙眼圃完成国债项目的改扩建。继而该圃的资源收集、保存、鉴定评价与利用等工作向标准化、规范化、数字化发展,编写“国家果树种质福州龙眼圃管理细则”等,出版《龙眼种质资源描述规范和数据标准》<sup>[4]</sup>,研制部颁标准《农作物种

质资源鉴定技术规程《龙眼》，福州龙眼国家野外科学观测研究站建立。

福州龙眼圃是我国唯一的、国际上资源数量最多、类型最为丰富的国家级种质资源圃。现有圃地3.49 hm<sup>2</sup>(包括2座连栋塑料大棚2 700 m<sup>2</sup>)，保存龙眼种质2个种364份，分别来源于我国9个省(区、市)及泰国、印度尼西亚、越南等4个国家。收集保存了一批特异种质，如特晚熟(‘12月龙眼’)、四季开花结果(‘四季蜜’)、二季开花结果(‘二造龙眼’)、焦核(‘沁后焦核’‘上迳焦核’‘北墘焦核’)、有特殊香味(‘冰糖味’‘凤梨味’‘桂花味’等)、白核、无核、果肉粉红色、果皮红色等种质。2001年以来，对龙眼种质资源花果性状、品质性状以及多样性、果实性状稳定性、功能成分等进行系统地鉴定评价，挖掘出优异资源60多份，向国内科研、高校、生产等单位分发种质2 000多份次，在我国龙眼育种及其产业发展中发挥了重要作用。国家龙眼圃是龙眼多样性保护、科普教育和国际交流的基地和窗口，已成为我国龙眼种质资源战略保存、技术研发和共享服务的重要平台。

国内学者利用形态学、孢粉学、同工酶、数量分类、分子标记及基因组重测序等方法研究龙眼种质资源的分类与亲缘关系，取得一定进展。黄爱萍等<sup>[5]</sup>通过果实数量分类，将种质资源划分为5大类群：I类群几乎涵盖了种质所有来源地和种质类型；II类群为泰国的‘施冲蒲’‘潘通’‘依登’以及福建的稀优种质‘上迳焦核’和贵州地方品种‘贵州2号’；III类群为福建的珍稀种质‘白核龙眼’以及印尼的‘万隆安’；IV类群、V类群均来源于福建。国内学者，通过对世界各地代表性的龙眼种质资源基因组重测序分析，阐明了龙眼的反季节生物学性状起源于龙眼种演化早期。

## 2 育种研究

龙眼育种主要是通过实生选种和有性杂交育种等途径，已育成新品种37个，其中‘储良’‘立冬本’‘松风本’‘冬宝9号’‘古山二号’等5个良种被农业部列为主导品种，在全国范围内推广，取得了巨大的经济社会效益<sup>[6]</sup>。

1949—1998年，我国种植的龙眼品种均是从大自然赋予的资源中采用实生选种的方式获得，以丰产为主要特征；这期间选育的品种或主栽的地方品

种，大多存在果实大的品种可溶性固形物含量低不甜(由于龙眼果肉酸含量极低，不甜的果实淡而无味)、可溶性固形物含量高的品种其果实小、无香气、风味单一等问题，明显影响了龙眼产业的核心竞争力。有鉴于此，福建省农业科学院果树研究所从1994年开始，在国际上率先采用人工有性杂交定向培育新品种，至今已经持续了25年，1998年育成国际上第一个杂交品种‘冬宝9号’。2005年后，以‘冬宝9号’为骨干亲本，发掘并利用龙眼的“光温钝感”种质，构建了高效的龙眼杂交育种技术体系，进入了以香型、大果优质、早结丰产、轻简栽培为目标的第二代杂交育种。龙眼一级鲜果三大经济性性状指标为：单果质量≥14 g、可溶性固形物含量≥18%和可食率≥70%，杂交培育出的新品种能同时达到或超过这三大指标，解决了生产上主栽品种难以同时达到的技术难题(表1)。2011年后，龙眼杂交育种进入第三代，杂种后代童期缩短到1.5 a，大大加快了龙眼育种周期。

郑少泉团队基于前期的育种积累，培育出有不同香气、果大、肉厚质脆、核小、离核易、口感好、早结丰产、成花易、留树保鲜期长、熟期配套的二代和三代杂交龙眼新品种；新育成的部分品种春季利用大枝多头高接换种当年嫁接次年则可试产，南亚热带龙眼产区秋季(8—9月)高接次年也能试产挂果；育成的优质大果杂交新品种‘宝石1号’、香型优质大果杂交新品种‘翠香’、香型优质大果杂交新品种‘冬香’等3个熟期配套、综合品质优良、特异性状突出的二代杂交新品种，2018年通过省级科技成果评审，成果均居同类研究国际领先水平。其中，‘冬香’是目前全球最晚熟的龙眼新品种。除了以上3个品种外，还有‘醉香’‘醇香’‘窖香’‘高宝’‘榕育8号’‘福晚8号’6个杂交龙眼新品种，分别在福建、广东、云南、贵州、重庆、海南等地中试示范，在四川泸州、广西大化和大新等地示范推广及大面积应用，丰富了品种类型，改善了我国龙眼品种结构。

2007—2009年，刘成明课题组进行了荔枝与龙眼属间远缘正反交的有益探索，随后获得杂种苗并筛选出若干抗寒单株。国内学者还应用RAPD、ISSR和SSR分子标记技术进行真假杂种的鉴定，提高了育种效率；以及开展龙眼杂交后代若干性状遗传倾向研究，以指导育种实践等。

表1 37个龙眼育成品种三大果实性状指标符合度情况(1978—2019年)

Table 1 The three indicators of fruit characteristics for 37 longan bred varieties (from 1978 to 2019)

指标 Indicators	小计 Subtotal	杂交育种10个 Ten varieties of cross breed		实生选种24个 24 varieties of Seedling		芽变选种2个 Two varieties of sport selection		引种1个 One varieties of Introduction	
		个数	占比	个数	占比	个数	占比	个数	占比
		Number	Proportion/%	Number	Proportion/%	Number	Proportion/%	Number	Proportion/%
单果质量≥14g Weight of fruit≥14g	12	9	75.0	3	25.0	0	0.0	0	0.0
可溶性固形物含量≥18% Total soluble solids of juice	35	10	28.6	22	62.9	2	5.7	1	2.8
可食率≥70% Edible rate≥70%	20	9	45.0	11	55.0	0	0.0	0	0.0
三个指标复合 Match of three indicators	12	9	75.0	3	25.0	0	0.0	0	0.0

### 3 栽培与土肥研究

#### 3.1 产期调节技术

1990年代末,台湾屏东科技大学颜昌瑞教授发明了利用氯酸钾的龙眼反季节催花技术,并在大陆率先指导郑少泉课题组在福建开展龙眼反季节催花技术研究,随后国内研究者在广东、广西和海南等地进行试验;迄今,反季节栽培仅在海南南部的热带产区可实现龙眼四季开花并丰产结果;广东西部的茂名早熟龙眼产区利用氯酸钾催花技术,使龙眼提早10~15 d成熟,提高种植效益;其它地区效果尚不稳定。期间,开展了相关机理的研究。从越南引进的‘四季蜜’品种在广东、广西、福建栽培后表现较好,通过修剪和药剂处理,能够春节应市。此外,结合利用新育成龙眼品种不同熟期、不同生态区的地域差异等,在我国可实现龙眼鲜果的周年供应。

#### 3.2 克服龙眼“大小年”结果栽培技术

龙眼花穗“冲梢”也即成花逆转,是龙眼树种的特殊生理现象,受品种、气候、栽培管理水平等影响,如何防止龙眼花穗“冲梢”的发生,是克服龙眼“大小年”结果的关键。研究者从形态学、内源激素、营养调控等方面研究龙眼花穗“冲梢”,提出以高水平水肥管理为前提的树冠矮化修剪、结果枝组培养、植物生长调节剂应用等综合技术措施,克服了龙眼的“大小年”结果,实现丰产稳产。晚近,随着新育品种如‘宝石1号’、‘醉香’和‘福晚8号’以及地方品种的挖掘如‘凤梨穗’等的应用,由于这些品种开花结果易,受不良气候影响小,是轻量化栽培的首选品种,也是利用品种来克服龙眼“大小年”结果的新途径。此外,部分产区还利用氯酸钾来促进龙眼正季开花,以

控制“大小年”结果。

#### 3.3 红壤龙眼园土壤改良熟化与营养施肥

庄伊美等<sup>[7-8]</sup>根据不同垦殖年限果园8种土壤酶活性、6种土壤养分含量及pH值等15项测试值进行聚类分析,将龙眼园土壤肥力演变进程归纳为土壤熟化正常演化与非正常演化两种模式;根据多年的系统研究,制定了丘陵红壤龙眼园土壤的大量、中量和微量元素以及有机质含量、pH值的适宜指标。通过广泛的土壤采样分析证实,龙眼土壤pH值与2种中量元素、5种微量元素有效养分含量存在显著或极显著相关( $n=120$ );龙眼土壤有机质含量与10种大、中、微量元素的有效养分含量及全氮含量、pH值呈极显著正相关( $n=315$ ),上述研究对土壤改良具有重要的理论和实践意义。1980年代至本世纪初,国内许多研究者针对龙眼树体营养状态及土壤养分含量变化进行了深入探讨,同时制定了相关品种的叶片营养元素含量适宜标准,对龙眼营养诊断指导合理施肥具有实践应用价值。庄伊美等<sup>[7]</sup>根据在福建丘陵地成年龙眼园8 a的田间定位比较试验结果,推荐了南亚热带丘陵地成年龙眼园的主要大量、中量元素的养分年施肥方案。基于这些研究结果,龙眼园施肥可实现由传统的施肥方法向以叶片营养分析为主结合土壤养分分析的营养诊断指导平衡施肥转变。

### 4 保鲜加工研究

1979年福建农学院洪启征教授在全国率先开展龙眼保鲜技术研究。1990年前,龙眼采后保鲜研究较少,1990年后,龙眼采后保鲜研究发展迅速,建立了龙眼采后处理技术流程和各环节技术参数,研

发出杀菌防腐保鲜剂处理结合塑料薄膜袋包装的低温自发气调贮藏,得到推广应用<sup>[9-10]</sup>。近10 a来,我国龙眼果实采后科学研究重点为果皮褐变、果肉自溶、采后病害等品质劣变机理和安全保鲜技术,明确了采后失水、低温冷害、病原微生物侵染和衰老是引起龙眼果实果皮褐变的主要因素,阐明了能量亏损和活性氧代谢失调在采后龙眼果实的果皮褐变发生中起重要作用,研发出外源提供能量ATP或外源活性氧清除剂(抗坏血酸、倍酸丙酯)控制采后龙眼果实果皮褐变的新技术。

近年来,福建农林大学林河通和华南农业大学陆旺金课题组开展龙眼果实采后果肉自溶发生的分子生理机制研究,发现了果胶甲酯酶、多聚半乳糖醛酸酶、纤维素酶、 $\beta$ -半乳糖苷酶、木葡聚糖内糖基转移酶/水解酶等细胞壁降解酶及其基因的转录表达特性与龙眼果实采后果肉自溶密切相关,开发出热处理、壳聚糖、外源活性氧清除剂等控制采后龙眼果实果肉自溶发生的新技术。

在龙眼果实采后病害研究方面,林河通课题组明确了拟茎点霉(*Phomopsis longanae* Chi.)和可可毛色二孢 [*Lasiodiplodia theobromae* (Pat.) Griff. & Maubl]是导致龙眼果实采后腐烂的最主要病原菌,明确了能量亏缺和膜系统功能丧失在龙眼果实采后抗病性下降和病害发生中起重要作用,同时研发出外源水杨酸、壳聚糖、生物拮抗菌解淀粉芽孢杆菌LY-1有效控制龙眼果实采后病害发生的新技术。

在龙眼果实安全保鲜技术方面,建立了龙眼果实采后处理的质量保证体系,并在生产上应用,如质量保证关键点控制(QACCP)、电子标签自动识别追溯系统、采后冷链流通系统。近年来,开发出采前喷施水杨酸、胺鲜酯、壳聚糖等增强采后龙眼果实耐贮性的采前安全栽培新技术,以及龙眼留树保鲜新技术。

1970年以来,我国龙眼果实加工技术研究主要集中在糖水龙眼罐头、龙眼肉和带壳龙眼干。龙眼干制技术由传统的太阳日晒、炭烤等发展为机械化热风干燥、微波真空干燥、真空冷冻干燥、过热蒸汽干燥、热泵干燥、太阳能节能干燥等新技术;干制龙眼肉采用安全的无硫护色技术,代替传统的二氧化硫或亚硫酸盐护色技术,确保龙眼肉的安全性;开发了高含水量(20%左右)的龙眼肉休闲食品;此外,还开发了龙眼浓缩汁、龙眼汁、龙眼饮料、龙眼酒、龙眼

果醋、龙眼保健茶、龙眼固体饮料、龙眼果肉药膳等产品的加工技术。近年来,龙眼功能成分提取与功能学评价成为研究热点。

## 5 生物技术研究

龙眼酚类物质含量高,茎段等外植体易褐变,离体快繁难度较大。1980年代,采用幼胚等生殖器官,龙眼组织培养取得突破。魏文雄等<sup>[11]</sup>首先报道龙眼幼胚子叶培养形成愈伤组织,并通过体细胞胚胎发生方式获得了再生植株。杨永青等<sup>[12]</sup>培养‘东壁’龙眼花药获得了花药单倍体植株。此后,赖钟雄等<sup>[13-14]</sup>系统研究了胚性愈伤组织的诱导与保持、体细胞胚胎的发生与发育以及胚状体萌发植株的影响因素,建立了高效的龙眼体细胞胚胎再生体系,并以龙眼胚性愈伤组织为起始材料,建立了优良胚性悬浮细胞系,原生质体培养获得再生植株。

曾黎辉等<sup>[15]</sup>在国际上率先研究了龙眼的遗传转化,发现发根农杆菌R1601对龙眼具有最强的侵染力,转化的无菌苗或胚状体产生大量的发状根,毛状根能分化产生胚状体,并得到再生植株。

龙眼分子生物学研究主要集中在开花和体胚发育。多数龙眼品种有“成花逆转”的现象,部分龙眼具有连续开花的特性如‘四季蜜’,因此龙眼是研究木本植物成花调控的良好材料。曾黎辉等<sup>[16-17]</sup>通过转录组分析发现,龙眼 *GIGANTEA (GI)*, *F-BOX 1 (FKF1)* 和 *EARLYFLOWERING 4 (ELF4)* 等调控节律和光周期基因与‘四季蜜’的成花特性相关,与龙眼花芽分化过程的激素调控相关。蛋白双向凝胶电泳分析发现类黄酮合成下降以及GA20ox表达上调与龙眼成花逆转有关<sup>[18]</sup>。赖钟雄研究团队分析了龙眼体胚发育相关基因和小分子RNA。林玉玲等<sup>[19]</sup>证实了miR390-TAS3-ARF3/-4途径在龙眼中的存在,并可能在龙眼体胚发生过程起作用。

## 6 基因组学研究

龙眼是二倍体,其染色体为 $2n = 2x = 30$ 。通过流式细胞检测法评估和K-mer频率分析法得出龙眼基因组大小两者都约是445 Mb,结果十分接近<sup>[19]</sup>。龙眼基因组杂合率较高,达0.88%。随着近年测序技术的进步,先后在国内两个团队的努力下,龙眼基因组研究取得显著的进展。福建农林大学赖钟雄团队首次发布了龙眼基因组的草图,以龙眼‘红核仔’

为主测序材料,基于二代基因组测序技术组装到51 392个重叠群(contigs),N50=26 kb,最终获得471.88 Mb的基因组序列,注释了31 007个编码蛋白基因和261.88 Mb(52.87%)的重复序列<sup>[20]</sup>。BUSCO比对分析揭示该基因组单拷贝基因的完整度约为94%,表明组装基因组的覆盖度较高。比较基因组学揭示龙眼基因组不存在近期的全基因组水平复制事件。基因家族的比较研究发现,龙眼中次生代谢相关的基因明显扩张的基因,收缩基因存在组织特异表达特征。此外,还鉴定龙眼中594个亮氨酸富集核苷酸结合位点基因<sup>[20]</sup>。

由于前期龙眼基因组草图基于二代测序技术,存在重叠群小,基因组中gap多,全基因组序列为片段化等不足,这使龙眼基因组在遗传学和以及比较基因组学的应用依然存在较大的障碍。为此,郑少泉团队、明瑞光团队和李建国团队联合构建龙眼精细参考基因组图谱,并通过大规模的重测序解析龙眼的起源与家驯化。项目组以‘石硖’为主测序材料,基于三代测序组装得到458.9 Mb的基因组,N50=1.154 Mb;基于Hi-C测序序列比对,将95%以上龙眼基因组挂载到15条染色体上;同时通过对‘石硖’和‘香脆’的杂交F<sub>1</sub>的98个后代植株进行重测序,获得15个连锁群含有407 194个SNP;比较Hi-C挂载的基因组和遗传图谱发现两者的Pearson相关系数达0.94,证明了基因组组装的可靠性;基于高质量的基因组图谱,项目组揭示了龙眼经历了古六倍化( $\gamma$ -WGD)事件后没有最近的多倍化发生,发现其中13号和14号染色体保留 $\gamma$ -WGD后的基因组框架;进一步发现龙眼和荔枝对应的2号和4号染色体发生了重组,是两个属间差异的遗传基础,这可能是属间杂交难以成功的基因组学基础;自然群体重测序分析发现龙眼栽培品种是多次起源,显示不同品种多次独立驯化而来;此外,通过转录组动力学分析,鉴定了龙眼氯酸钾诱导反季节成花的系列相关基因。参考基因组图谱的解析标志着龙眼基础研究进入了功能基因组学和分子育种研究时代。

## 7 展 望

我国龙眼是受中国—东盟自贸区零关税冲击最大的果树产业,国家层面对龙眼科技经费投入不足,导致了科技支撑产业发展受限,影响了龙眼产业水平的进一步提升。针对龙眼产业存在的问题,未来

应进一步加强龙眼产业发展的基础研究与关键性技术的研发创新。

重点加强种质资源的创新利用,加快培育广适型、加工专用型、轻筒栽培型优质新品种,研究推广丰产稳产优质配套技术,研发龙眼生产关键技术环节的农机具;采用新选育的龙眼换代新品种,利用高接换种技术对低产、低质、低效的果园进行品种更新换代,加大龙眼生产各个环节的重大关键技术试验示范和推广力度,推动产业转型升级。重点加强龙眼果实采后果皮褐变和果肉自溶的分子调控机制、采后病理生理等研究,开发确保龙眼果实品质的保鲜物流新技术。开发龙眼新型加工产品,研发新型配套的保鲜物流和加工设备,延伸产业链。基于龙眼基因组学与模式植物或近缘物种较成熟的研究成果,对其关键生物学性状的遗传学进行深入研究,进一步解析龙眼相关性状的分子机制;开发龙眼大规模的遗传标记,建立龙眼高效遗传转化体系,促进龙眼功能基因组学的研究、种质资源遗传特征鉴定和分子育种。

## 参考文献 References:

- [1] 李永清. 云南野生龙眼的调查研究[J]. 园艺学报, 1985, 12(4):223-227.  
LI Yongqing. An investigation on wild longan (*Dimocarpus Longan* Lour.) in Yunnan[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1985, 12(4):223-227.
- [2] 柯冠武, 黄进华, 邵小华, 陈熹. 龙眼各品种花粉形态及其系统位置[J]. 园艺学报, 1988, 15(2):109-114.  
KE Guangwu, WANG Jinhua, SHAO Xiaohua, CHEN Xi. Pollen morphology and systematic position on different varieties of longan (*Dimocarpus Longan* Lour.) [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1988, 15(2):109-114.
- [3] 柯冠武, 王长春, 唐自法. 龙眼栽培起源的胞粉学研究[J]. 园艺学报, 1994, 21(4):323-328.  
KE Guanwu, WANG Changchun, TANG Zifa. Palynological studies on the origin of longan cultivation[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1994, 21(4):323-328.
- [4] 郑少泉, 陈秀萍, 许秀淡, 蒋际谋, 黄爱萍, 邓朝军, 张守梅. 龙眼种质资源描述规范和数据标准[M]. 北京: 中国农业出版社, 2006.  
ZHENG Shaoquan, CHEN Xiuping, XU Xiudan, JIANG Jimou, HUANG Aiping, DENG Chaojun, ZHANG Shoumei. Descriptors and data standard for longan[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2006.
- [5] 黄爱萍, 陈秀萍, 胡文舜, 姜帆, 郑娟, 章希娟, 魏秀清, 邓朝军, 郑少泉. 龙眼种质资源果实性状多样性分析及其数量分类研

- 究[J]. 果树学报, 2010, 27(6): 938-945.
- HUANG Aiping, CHEN Xiuping, HU Wenshun, JIANG Fan, ZHENG Shan, ZHANG Xijuan, WEI Xiuqing, DENG Chaojun, ZHENG Shaoquan. Fruit character diversity analysis and numerical classification of longan (*Dimocarpus*) germplasm resources [J]. Journal of Fruit Science, 2010, 27(6): 938-945.
- [6] 郑少泉, 魏秀清, 蒋际谋, 姜帆, 黄爱萍. 我国龙眼育种现状、问题与发展思考[J]. 福建果树, 2010(4): 35-40.
- ZHENG Shaoquan, WEI Xiuqing, JIANG Jimou, JIANG Fan, HUANG Aiping. Actual state and corresponding strategy on longan breeding in China[J]. Fujian Fruits, 2010(4): 35-40.
- [7] 庄伊美. 荔枝龙眼枇杷芒果营养与施肥[M]. 北京: 中国农业出版社, 2015: 48-82.
- ZHUANG Yimei. Nutrition and fertilization for litchi, longan, loquat and mango[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2015: 48-82.
- [8] 庄伊美. 试论亚热带红壤果园土壤改良熟化[J]. 热带地理, 1991, 11(4): 320-327.
- ZHUANG Yimei. A discussion on the mellowness of the red earth in subtropical orchards[J]. Tropical Geography, 1991, 11(4): 320-327.
- [9] LIN H T, CHEN S J, CHEN J Q, HONG Q Z. Current situation and advances in postharvest storage and transportation of longan fruits[J]. Acta Horticulturae, 2001, 558: 343-51.
- [10] HOLCROFT D M, LIN H T, KETSA S. Harvesting and storage [M]// MENZEL C, WAITE G. Litchi and Longan: Botany, Cultivation and Uses. Wallingford, UK: CAB International, 2005: 273-295.
- [11] 魏文雄, 杨永青. 龙眼子叶胚状体的诱导和试管苗的培育[J]. 福建师范大学学报(自然科学版), 1981(2): 102-106.
- WEI Wenxiong, YANG Yongqing. The induction of embryoids from longan cotyledons and the culture of test-tube plant[J]. Journal of Fujian Normal University, 1981(2): 102-106.
- [12] 杨永青, 魏文雄. 龙眼花粉植株的诱导[J]. 遗传学报, 1984, 11(4): 288-293.
- YANG Yongqing, WEI Wenxiong. Induction of longan haploid plantlets from pollens cultured in certain proper media[J]. Acta Genetics Sinica, 1984, 11(4): 288-293.
- [13] 赖钟雄, 潘良镇, 陈振光. 龙眼体细胞胚胎的高频率萌发与植株再生[J]. 福建农业大学学报, 1998, 27(1): 31-36.
- LAI Zhongxiong, PAN Liangzhen, CHEN Zhenguang. Plant regeneration at high frequency from somatic embryos in longan [J]. Journal of Fujian Agricultural University, 1998, 27(1): 31-36.
- [14] 赖钟雄, 陈振光. 龙眼胚性悬浮细胞原生质体培养及其体胚发生再生植株[J]. 热带作物学报, 2002, 23(3): 53-58.
- LAI Zhongxiong, CHEN Zhenguang. Plant regeneration from protoplasts isolated from embryogenic suspension cells via somatic embryogenesis in longan[J]. Chinese Journal of Tropic Crops, 2002, 23(3): 53-58.
- [15] ZENG L H, CHEN Z G, LU L X. *In vitro* transformation mediated by Ri plasmid of agrobacterium rhizogenes and transgenic plant regeneration of longan. Proceedings of the first international symposium on litchi and longan[J]. Acta Horticulturae, 2001, 558: 149-154.
- [16] HUNG F, FU Z, ZENG L. Isolation and characterization of GI and FKF1 homologous genes in the subtropical fruit tree *Dimocarpus longan*[J]. Mol Breeding, 2017, 37: 90.
- [17] 付志远, 贾天琦, 彭媛, Saquib Weheed, 曾黎辉. 龙眼 ELF4 同源基因的克隆及功能初步分析[J]. 园艺学报, 2018, 45(5): 875-886.
- FU Zhiyuan, JIA Tianqi, PENG Yuan, Saquib Weheed, ZENG Lihui. Cloning and function analysis of ELF4 homolog genes in *Dimocarpus longan*[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2018, 45(5): 875-886.
- [18] YOU X, WANG L, LIANG W, ....., CHEN W. Floral reversion mechanism in longan (*Dimocarpus longan* Lour.) revealed by proteomic and anatomic analyses[J]. J Proteomics, 2012, 75(4): 1099-1118.
- [19] LIN Y, LIN L, LAI R. MicroRNA390-directed TAS3 cleavage leads to the production of tasiRNA-ARF3/4 during somatic embryogenesis in *Dimocarpus Longan* Lour[J]. Front Plant Sciences, 2015, 16(6): 1119. doi: 10.3389/fpls.2015.01119. eCollection 2015.
- [20] VANBUREN R, LI J, ZEE F, ....., MING R. Longli is not a hybrid of longan and lychee as revealed by Genome size analysis and trichome morphology[J]. Tropical Plant Biology, 2011, (4): 228-236.
- [21] LIN Y, MIN J, LAI R, ....., LAI Z. Genome-wide sequencing of longan (*Dimocarpus longan* Lour.) provides insights into molecular basis of its polyphenol-rich characteristics[J]. Gigascience, 2017, 5(6): 1-14.