



九层之台，起于累土^①

白春礼

近代科学诞生以来，科学的光辉引领和促进了人类文明的进步，在人类不断深化对自然和社会认识的过程中，形成了以学科为重要标志的、丰富的科学知识体系。学科不但是科学知识的基本单元，同时也是科学活动的基本单元：每一学科都有其特定的问题域、研究方法、学术传统乃至学术共同体，都有其独特的历史发展轨迹；学科内和学科间的思想互动，为科学创新提供了原动力。因此，发展科技，必须研究并把握学科内部运作及其与社会相互作用的机制及规律。

中国科学院学部作为我国自然科学的最高学术机构和国家在科学技术方面的最高咨询机构，历来十分重视研究学科发展战略。2009年4月与国家自然科学基金委员会联合启动了“2011~2020年我国学科发展战略研究”19个专题咨询研究，并组建了总体报告研究组。在此工作基础上，为持续深入开展有关研究，学部于2010年底，在一些特定的领域和方向上重点部署了学科发展战略研究项目，研究成果现以“中国学科发展战略”丛书形式系列出版，供大家交流讨论，希望起到引导之效。

根据学科发展战略研究总体研究工作成果，我们特别注意到学科发展的以下几方面的特征和趋势。

一是学科发展已越出单一学科的范围，呈现出集群化发展的态势，

^① 题注：李耳《老子》第64章：“合抱之木，生于毫末；九层之台，起于累土；千里之行，始于足下。”

呈现出多学科互动共同导致学科分化整合的机制。学科间交叉和融合、重点突破和“整体统一”，成为许多相关学科得以实现集群式发展的重要方式，一些学科边界更加模糊。

二是学科发展体现了一定的周期性，一般要经历源头创新期、创新密集区、完善与扩散期，并在科学革命性突破的基础上螺旋上升式发展，进入新一轮发展周期。根据不同阶段的学科发展特点，实现学科均衡与协调发展成为了学科整体发展的必然要求。

三是学科发展的驱动因素、研究方式和表征方式发生了相应的变化。学科的发展以好奇心牵引下的问题驱动为主，逐渐向社会需求牵引下的问题驱动转变；计算成为了理论、实验之外的第三种研究方式；基于动态模拟和图像显示等信息技术，为各学科纯粹的抽象数学语言提供了更加生动、直观的辅助表征手段。

四是科学方法和工具的突破与学科发展互相促进作用更加显著。技术科学的进步为激发新现象并揭示物质多尺度、极端条件下的本质和规律提供了积极有效手段。同时，学科的进步也为技术科学的发展和催生战略新兴产业奠定了重要基础。

五是文化、制度成为了促进学科发展的重要前提。崇尚科学精神的文化环境、避免过多行政干预和利益博弈的制度建设、追求可持续发展的目标和思想，将不仅极大促进传统学科和当代新兴学科的快速发展，而且也为人成长并进而促进学科创新提供了必要条件。

我国学科体系系由西方移植而来，学科制度的跨文化移植及其在中国文化中的本土化进程，延续已达百年之久，至今仍未结束。

鸦片战争之后，代数学、微积分、三角学、概率论、解析几何、力学、声学、光学、电学、化学、生物学和工程科学等的近代科学知识被介绍到中国，其中有些知识成为一些学堂和书院的教学内容。1904年清政府颁布“癸卯学制”，该学制将科学技术分为格致科(自然科学)、农业科、工艺科和医术科，各科又分为诸多学科。1905年清朝废除科举，此后中国传统学科体系逐步被来自西方的新学科体系取代。

民国时期现代教育发展较快，科学社团与科研机构纷纷创建，现代学科体系的框架基础成型，一些重要学科实现了制度化。大学引进欧美的通才教育模式，培育各学科的人才。1912年詹天佑发起成立中华工程师会，该会后来与类似团体合为中国工程师学会。1914年留学美国的学者创办中国科学社。1922年中国地质学会成立，此后，生理、地理、气象、天文、植物、动物、物理、化学、机械、水利、统计、航空、药学、医学、农学、数学等学科的学会相继创建。这些学会及其创办的《科学》《工程》等期刊加速了现代学科体系在中国的构建和本土化。1928年国民政府创建中央研究院，这标志着现代科学技术研究在中国的制度化。中央研究院主要开展数学、天文学与气象学、物理学、化学、地质与地理学、生物科学、人类学与考古学、社会科学、工程科学、农林学、医学等学科的研究，将现代学科在中国的建设提升到了研究层次。

中华人民共和国建立之后，学科建设进入了一个新阶段，逐步形成了比较完整的体系。1949年11月新中国组建了中国科学院，建设以学科为基础的各类研究所。1952年，教育部对全国高等学校进行院系调整，推行苏联式的专业教育模式，学科体系不断细化。1956年，国家制定出《十二年科学技术发展远景规划纲要》，该规划包括57项任务和12个重点项目。规划制定过程中形成的“以任务带学科”的理念主导了以后全国科技发展的模式。1978年召开全国科学大会之后，科学技术事业从国防动力向经济动力的转变，推进了科学技术转化为生产力的进程。

科技规划和“任务带学科”模式都加速了我国科研的尖端研究，有力带动了核技术、航天技术、电子学、半导体、计算技术、自动化等前沿学科建设与新方向的开辟，填补了学科和领域的空白，不断奠定工业化建设与国防建设的科学技术基础。不过，这种模式在某些时期或多或少地弱化了学科的基础建设、前瞻发展与创新活力。比如，发展尖端技术的任务直接带动了计算机技术的兴起与计算机的研制，但科研力量长期跟着任务走，而对学科建设着力不够，已成为制约我

国计算机科学技术发展的“短板”。面对建设创新型国家的历史使命，我国亟待夯实学科基础，为科学技术的持续发展与创新能力的提升而开辟知识源泉。

反思现代科学学科制度在我国移植与本土化的进程，应该看到，20 世纪上半叶，由于西方列强和日本入侵，再加上频繁的内战，科学与救亡结下了不解之缘，新中国建立以来，更是长期面临着经济建设和国家安全的紧迫任务。中国科学家、政治家、思想家乃至一般民众均不得不以实用的心态考虑科学及学科发展问题，我国科学体制缺乏应有的学科独立发展空间和学术自主意识。改革开放以来，中国取得了卓越的经济建设成就，今天我们可以也应该静下心来思考“任务”与学科的相互关系，重审学科发展战略。

现代科学不仅表现为其最终成果的科学知识，还包括这些知识背后的科学方法、科学思想和科学精神，以及让科学得以运行的科学体制、科学家的行为规范和科学价值观。相对于我国的传统文化，现代科学是一个“陌生的”“移植的”东西。尽管西方科学传入我国已有一百多年的历史，但我们更多地还是关注器物层面，强调科学之实用价值，而较少触及科学的文化层面，未能有效而普遍地触及到整个科学文化的移植和本土化问题。中国传统文化以及当今的社会文化仍在深刻地影响着中国科学的灵魂。可以说，迄 20 世纪结束，我国移植了现代科学及其学科体制，却在很大程度上拒斥与之相关的科学文化及相应制度安排。

科学是一项探索真理的事业，学科发展也有其内在的目标，即探求真理的目标。在科技政策制定过程中，以外在的目标替代学科发展的内在目标，或是只看到外在目标而未能看到内在目标，均是不适当的。现代科学制度化进程的含义就在于：探索真理对于人类发展来说是必要的和有至上价值的，因而现代社会和国家须为探索真理的事业和人们提供制度性的支持和保护，须为之提供稳定的经费支持，更须为之提供基本的学术自由。

20 世纪以来，科学与国家的目的不可分割地联系在一起，科学

事业的发展不可避免地要接受来自政府的直接或间接的支持、监督或干预，但这并不意味着，从此便不再谈科学自主和自由。事实上，在现当代条件下，在制定国家科技政策时充分考虑“任务”和学科的平衡，不但是最大限度实现学术自由、提升科学创造活力的有效路径，同时也是让科学服务于国家和社会需要的最有效的做法。这里存在着这样一种辩证法：科学技术系统只有在具有高度创造活力的情形下，才能在创新型国家建设过程中发挥最大作用。

在全社会范围内创造一种允许失败、自由探讨的科研氛围；尊重学科发展的内在规律，让科研人员充分发挥自己的创造潜能；充分尊重科学家的个人自由，不以“任务”作为学科发展的目标，让科学共同体自主地来决定学科的发展方向。这样做的结果往往比事先规划要更加激动人心。比如，19世纪末德国化学学科的发展史就充分说明了这一点。从内部条件上讲，首先是由于洪堡兄弟所创办的新型大学模式，主张教与学的自由、教学与研究相结合，使得自由创新成为德国的主流学术生态。从外部环境来看，德国是一个后发国家，不像英、法等国拥有大量的海外殖民地，只有依赖技术创新弥补资源的稀缺。在强大爱国热情的感召下，德国化学家的创新激情迸发，与市场开发相结合，在染料工业、化学制药工业方面进步神速，十余年间便领先于世界。

中国科学院作为国家科技事业“火车头”，有责任提升我国原始创新能力，有责任解决关系国家全局和长远发展的基础性、前瞻性、战略性重大科技问题，有责任引领中国科学走自主创新之路。中国科学院学部汇聚了我国优秀科学家的代表，更要责无旁贷地承担起引领中国科技进步和创新的重任，系统、深入地对自然科学各学科进行前瞻性战略研究。这一研究工作，旨在系统梳理世界自然科学各学科的发展历程，总结各学科的发展规律和内在逻辑，前瞻各学科中长期发展趋势，从而提炼出学科前沿的重大科学问题，提出学科发展的新概念和新思路。开展学科发展战略研究，也要面向我国现代化建设的长远战略需求，系统分析科技创新对人类社会发展 and 我国现代化进程的

影响，注重新技术、新方法和新手段研究，提炼出符合中国发展需求的新问题和重大战略方向。开展学科发展战略研究，还要从支撑学科发展的软、硬件环境和建设国家创新体系的整体要求出发，重点关注学科政策、重点领域、人才培养、经费投入、基础平台、管理体制等核心要素，为学科的均衡、持续、健康发展出谋划策。

2010年，在中国科学院各学部常委会的领导下，各学部依托国内高水平科研教育等单位，积极酝酿和组建了以院士为主体、众多专家参与的学科发展战略研究组。经过各研究组的深入调查和广泛研讨，形成了“中国学科发展战略”丛书，纳入“国家科学思想库—学术引领系列”陆续出版。学部诚挚感谢为学科发展战略研究付出心血的院士、专家们！

按照学部“十二五”工作规划部署，学科发展战略研究将持续开展，希望学科发展战略系列研究报告持续关注前沿，不断推陈出新，引导广大科学家与中国科学院学部一起，把握世界科学发展动态，夯实中国科学发展的基础，共同推动中国科学早日实现创新跨越！



前 言

20 世纪 90 年代以来，在人类基因组研究的带动下，作物基因组研究有了巨大的进展。1997 年国际水稻基因组测序计划（IRGSP）启动，多国科学家合作完成了粳稻品种日本晴全基因组序列，于 2005 年在 *Nature* 杂志上发表，开作物基因组研究之先河，为功能基因组及育种应用奠定了坚实的基础。

21 世纪以来，我国政府不失时机，将水稻、小麦、玉米、棉花、大豆、油菜、花生、番茄等作物的功能基因组研究列入国家计划。通过三个五年计划，科学家在作物功能基因组研究领域目标明确、合理布局、扎实工作、攻坚克难、勇攀高峰，取得了一系列重大成果。我国科学家独立、主导或参与完成了多个主要作物参考基因组的测序，建立了功能基因组技术、资源与信息平台，建成了多种作物的大型突变体库及其相应的数据信息库，建立了表达组、代谢组、表型组等平台技术，开展了大规模的重测序和全基因组关联分析；分离克隆了一大批控制产量、株型、品质、抗病、抗虫、抗逆、养分高效利用、雄性不育-育性恢复、杂种不育-广亲和等重要性状的数以百计的基因，解析了基因的生物学功能，构建了调控网络；研制了多种基因组育种芯片，建立了育种技术体系，应用基因组技术培育出一批新品种和新材料，提升了种业科技水平。十几年来，新的科学发现和新技术不断涌现，一代优秀青年科学家茁壮成长、铸就卓越，大量研究成果发表在国际最高水平的学术刊物上，这是我国植物生物学研究从来没有过的壮丽情景，真可谓波澜壮阔、高潮迭起。我国植物功能基因组研究整体水平跃升到国际先进行列，尤其对水稻等作物的研究引领了国际

发展方向，同时也极大地提升了我国农业生命科学研究的整体水平。

为促进我国作物功能基因组研究的健康发展，进一步明确长远发展方向，我们承担了中国科学院学部发展战略研究课题“水稻等主要农作物功能基因组研究发展态势分析”。该项目旨在回顾 21 世纪以来我国在作物功能基因组领域取得的进展，分析植物功能基因组的国际前沿发展趋势，调研经济社会和产业发展对功能基因组的新需求，认识功能基因组新进展为产业提供的新机遇，为作物功能基因组规划和布局提供参考。

在实施过程中，项目组召开了一系列的研讨会，包括一次以“水稻功能基因组研究的现状和未来”为题的香山会议，注重以国际上人类基因组的发展路径和前沿为参照，探讨作物功能基因组新的生长点和制高点，展望发展前景和长远目标；着重关注应用功能基因组研究成果于作物绿色新品种的培育，发展基因组育种技术体系，提升我国种业创新能力和国际竞争力，为我国资源节约、环境友好的绿色农业做贡献。在此基础上，我们邀请承担“国家重点研发计划”从事水稻、玉米、小麦等作物功能基因组研究的优秀专家编撰了这部《中国学科发展战略·作物功能基因组学》。我们衷心感谢各位同仁积极配合、辛勤劳动，在百忙中完成了编写工作。然而，由于篇幅所限，大量的优秀成果未能在本专辑中得以反映，挂一漏万在所难免，谨致歉意。

张启发 韩 斌

2018 年 1 月



摘 要

近十几年来，功能基因组学已成为作物生命科学研究的核心领域，其研究成果为农业的可持续发展提供了强大的科技支撑。本书系统总结了水稻、小麦、玉米、油菜、棉花等主要农作物功能基因组研究成果，通过分析我国主要农作物功能基因组研究的现状，凝练未来研究的方向，确立新突破点。针对我国粮食生产中面临的重大问题，特别是我国在社会经济结构转型时期的农业可持续发展和粮食安全问题，致力从农作物基础研究的角度提出解决方案和应对的策略。

全书分 13 章，从农业发展对作物功能基因组研究需求分析入手提出问题，系统回顾了主要农作物功能基因组学研究历史及现状，包括作物功能基因组研究平台，产量、品质、抗病、抗虫、养分、抗非生物逆境、生殖发育和株型重要性状功能基因组研究成果和关键科学问题的探讨，提出了作物功能基因组研究的重点方向和长远目标。展望了基因组研究成果和基因组新技术对作物育种创新带来的推动和变革，分析了作物商业化育种模式和我国种业发展的策略和趋势。

农业发展对作物功能基因组的需求。长期以来，我国农作物生产片面追求高产导致高水肥和农药化肥的滥用，形成了高投入、低产出和环境污染的难以持续发展的困境。未来我国农业发展必须走资源节约、环境友好、优质高产、高效安全的绿色道路。绿色农业的发展需要作物功能基因组研究提供新的基因资源，新的遗传改良技术和优良新品种。

作物功能基因组学的研究进展。自 21 世纪初完成水稻基因组测序以来，已鉴定了一批控制重要农艺性状的功能基因及其分子网络。

同时,通过借鉴水稻功能基因组研究的成功经验与研究平台,我国在小麦、玉米、大豆、油菜、棉花等其他农作物的基因组研究也取得了重大进展,相继完成了基因组序列测定,努力提高基因组组装的精度和质量,为功能基因组研究提供了基础。国内外在功能基因组平台的建设取得长足进步和不断地创新,包括(1)基因组测序;(2)作物种质的基因组资源;(3)作物表型组平台的发展;(4)基因表达谱分析平台;(5)表观基因组;(6)高通量组学分析的多个平台,基因组学、转录组、代谢组学和蛋白组学等各类组学研究平台及其不断完善和拓展;(7)各类生物信息数据库。

本书系统总结了农作物产量、品质、抗病、抗虫、养分、抗非生物逆境、生殖发育和株型等重要农艺性状研究领域的进展和成果,提出了各领域未来研究的关键科学问题。

产量性状。迄今为止,约有100个农作物产量相关基因被解析。这些基因大多在水稻、玉米和小麦中存在同源基因,并且功能相对保守,可用于定向改良作物产量。未来关键科学问题聚焦于:重要产量相关基因发掘和分子基础;产量构成因子和产量形成的调控网络;抽穗期与产量的调控关系;同化产物高效转运的分子机制;单株产量和群体产量的关系。

品质性状。我国在水稻粒形、垩白、蒸煮食味与营养品质,玉米营养品质、油分、微量营养元素,小麦品质性状功能基因组学研究等领域取得了突破性进展。未来需要发掘更多重要的功能基因,深入认识主要品质性状分子调控机制,重点探寻解决高产与优质矛盾的潜在分子机理。

抗病性状。国内外学者在重要农作物中鉴定、克隆和功能验证了大量调控抗病性状的重要功能基因,并对部分基因抗病分子机制进行了深入的剖析。这些基因赋予作物对真菌、细菌、病毒、线虫等病原生物的抗性,为作物抗病遗传改良提供了基因资源、科学依据和具体实施案例。未来的重点是深化对抗病机制的认识,抗病基因的分子调控网络解析和抗病基因发掘和利用。

抗虫性状。我国在抗虫资源筛选、抗虫性状遗传、抗虫基因定位和克隆、抗虫机理研究等方面取得了重大的进展。未来农作物抗虫性状功能基因组研究内容主要包括：农作物抗虫基因发掘，农作物与害虫的互作机理与作物抗虫性调控，害虫的遗传变异与作物持久抗性。

养分利用性状。我国在作物必需矿质营养元素（包括氮、磷、钾、硫、镁、钙、铁、锰、铜、锌、镍、钼、硼和氯）的吸收、同化、分配利用及信号调控的功能基因及其分子调控机制方面取得了系列进展。今后养分利用功能基因组研究的关键科学问题包括：挖掘具有重要育种价值的养分高效利用基因；阐明完整的养分吸收利用及信号调控的分子网络；明确氮、磷、钾等养分吸收利用间的相互关系；明确养分高效与有害元素阻抗之间的关系；发掘养分与生长发育及重要产量性状间互作的关键基因；阐明共生固氮的分子机制等。

非生物逆境性状。近年来主要作物抗旱性、耐盐性、低温或高温耐受性的功能基因组研究取得了一系列有影响的进展，鉴定和克隆了一大批基因。提出了作物抗逆性研究的共性科学问题（抗逆性的遗传与分子机制与遗传改良）和不同逆境抗性特异性科学问题（作物对不同逆境信号感知和早期应答的分子机制）。进一步的研究将聚焦到有应用前景的基因发掘，解析调控网络，重要基因的育种应用。

生殖发育性状。近年在我国在作物雌雄配子体发育过程的调控机制以及作物雄性不育等分子机理相关方面进展突出。作物生殖发育功能基因组的重点研究方向是鉴定控制重要作物如水稻、玉米、小麦等花序、花器官形成的分子机制，并解析雄性和雌性生殖细胞发育、种子形成，及其与环境因子的互作机制。

株型性状。作物株型是重要的产量性状，作物株型功能基因组取得了系列进展。今后的研究将主要围绕株型基因的发掘及其功能研究，解析株型形成的遗传调控网络，株型性状之间的协同调控机制，株型基因在作物育种中的运用展开。

在此基础上，提出了作物功能基因组研究未来的发展方向包括：建立和完善国际共享的功能基因组研究的技术和资源平台，在继续按

“Rice 2020”全面展开水稻等作物的功能基因组研究的基础上，抢占学科制高点、布局前沿领域，引领未来国际作物功能基因组的发展。

加强研究成果的应用转化。在作物功能基因组研究的基础上发展起来的基因组育种科学技术体系，正在迅速成为现代作物育种的核心竞争力，正在推动种业的变革和快速发展，建立具有国际竞争力的商业化育种体系和企业。以基因组育种培育具有绿色性状的高产、优质的农作物品种，将为农业的绿色发展提供支撑和保障。



目 录

总序.....	i
前言.....	vii
摘要.....	ix

第 1 章 农业发展对作物功能基因组研究需求分析..... 1

1.1 我国主要作物的生产现状.....	2
1.2 我国作物生产面临的主要挑战.....	3
1.3 功能基因组学是当今生命科学热点领域.....	5
1.4 我国作物功能基因组研究克隆的重要功能基因.....	6
1.5 作物功能基因组研究是未来农业发展的重要技术支撑.....	9
参考文献.....	14

第 2 章 主要作物功能基因组学研究历史及现状..... 20

2.1 水稻基因组学研究历史及现状.....	21
2.1.1 水稻基因组测序的开启.....	21
2.1.2 我国水稻功能基因组研究计划.....	24
2.1.3 我国水稻功能基因组研究主要成绩.....	26
2.1.4 水稻功能基因组研究发展趋势.....	32
2.2 玉米基因组学研究历史及现状.....	34
2.2.1 玉米参考基因组测序基本完成.....	34
2.2.2 玉米基因组重测序与驯化改良.....	35
2.2.3 玉米功能基因组研究主要成绩.....	38
2.2.4 玉米基因组研究面临的挑战及机遇.....	43
2.3 小麦基因组学研究历史及现状.....	45

2.3.1	小麦基因组测序进展	46
2.3.2	建立了一系列小麦功能基因组研究平台	47
2.3.3	小麦功能基因组研究取得的重要进展	51
2.3.4	小麦基因组研究面临的挑战及机遇	56
2.4	其他作物功能基因组学研究历史与现状	57
2.4.1	大豆功能基因组研究	57
2.4.2	油菜功能基因组研究	67
2.4.3	棉花功能基因组研究	73
2.4.4	谷子功能基因组研究	78
2.4.5	高粱功能基因组研究	80
2.4.6	园艺作物功能基因组研究	84
	参考文献	90

第3章 作物功能基因组研究平台 108

3.1	作物基因组测序	109
3.1.1	基因组测序技术的发展历史	109
3.1.2	基因组测序技术的最新进展	110
3.1.3	作物基因组的测序策略	111
3.1.4	重要作物的参考基因组测序	112
3.1.5	作物基因组的序列解读	113
3.1.6	基因组测序与作物遗传分析	114
3.1.7	基因组测序与作物的驯化研究	116
3.1.8	基因组测序与作物分子育种	117
3.2	作物种质资源基因组平台	118
3.2.1	作物种质资源概况	118
3.2.2	人工创制的种质资源	121
3.2.3	用于功能基因组研究的其他种质资源	124
3.2.4	种质资源基因组多样性与利用	125
3.3	作物表型组分析平台	129
3.3.1	建立植物表型组分析平台的意义	129
3.3.2	国际植物表型组分析平台研究进展	131
3.3.3	我国植物表型组分析平台研究进展	139

3.3.4	植物表型组技术特色和发展展望	143
3.4	基因表达谱分析平台	144
3.4.1	基因表达谱的含义及其研究意义	145
3.4.2	基因表达谱构建的研究方法	145
3.4.3	主要作物基因表达谱构建研究进展	147
3.4.4	基因表达谱研究存在的问题及发展趋势	153
3.5	作物表观基因组研究	156
3.5.1	作物表观基因组研究现状	157
3.5.2	作物表观基因组与生长发育	160
3.5.3	水稻表观基因组与(非)生物胁迫	162
3.5.4	表观突变对水稻农艺性状的影响	163
3.5.5	水稻表观基因组与杂种优势	164
3.5.6	作物表观基因组学展望	164
3.6	作物高通量组学分析平台	167
3.6.1	基因组学分析平台	167
3.6.2	转录组学分析平台	170
3.6.3	代谢组学分析平台	175
3.6.4	蛋白质组学分析平台	179
3.7	生物信息数据库	182
3.7.1	生物综合类数据库简介	183
3.7.2	主要作物生物信息数据库	183
3.7.3	基因功能分析相关的主题类数据库	189
3.7.4	中国学者在作物数据库建设上的贡献	192
3.7.5	作物数据库存在的问题及发展趋势	196
	参考文献	197

第 4 章 作物产量性状功能基因组研究

4.1	构成作物产量性状的主要因素	220
4.1.1	不同作物产量性状的构成因素	220
4.1.2	产量性状构成因素的贡献分析	220
4.2	生殖转换时间对产量的贡献	221
4.2.1	影响产量的主要开花期基因	221

4.2.2	开花期基因影响品种地域分布	222
4.3	穗型对作物产量的贡献	224
4.3.1	作物的穗型	224
4.3.2	调控穗型发育的功能基因	227
4.3.3	穗型发育基因在不同作物中的保守性和多样性	233
4.4	粒型基因的克隆及分子机制	233
4.4.1	G 蛋白信号途径	233
4.4.2	蛋白酶降解途径	234
4.4.3	植物激素信号途径	235
4.4.4	miRNA 调控途径	236
4.4.5	细胞周期途径	237
4.4.6	其他途径	238
4.5	作物产量性状功能基因组研究的关键科学问题	239
4.5.1	产量性状的重要功能基因发掘与分子机制解析	240
4.5.2	产量性状形成的分子调控网络	240
4.5.3	控制产量性状基因优良单元型的发掘和利用	241
4.5.4	抽穗期与产量的调控关系	242
4.5.5	同化物运输的分子机制	242
4.5.6	单株产量和群体产量的关系	243
	参考文献	243

第 5 章 作物品质性状功能基因组研究

5.1	作物品质的需求与重要性分析	253
5.1.1	不同作物品质需求分析	253
5.1.2	基因组研究对品质遗传改良的贡献	254
5.2	我国稻米品质功能基因组研究进展	257
5.2.1	稻米外观品质的研究	257
5.2.2	稻米蒸煮食味品质的研究	261
5.2.3	稻米营养品质的研究	263
5.3	我国玉米营养品质的功能基因组研究进展	264
5.3.1	玉米籽粒蛋白的分子调控网络解析	264
5.3.2	玉米油分功能基因组研究	267

5.3.3	玉米微量营养元素等健康品质研究	269
5.4	小麦品质功能基因组研究进展	270
5.4.1	我国小麦品种品质研究概况	270
5.4.2	基因组研究改良小麦品质的研究进展	271
5.4.3	小麦品质分子育种进展	271
5.5	作物品质性状功能基因组研究的关键科学问题	273
5.5.1	影响品质性状的重要功能基因发掘与分子机制解析	274
5.5.2	品质形成基因的分子调控网络构建	277
5.5.3	控制品质性状基因的优良单倍型的发掘和利用	277
	参考文献	278

第 6 章 作物抗病性状功能基因组研究

6.1	作物抗病机制概况	287
6.1.1	作物病害的分类及对作物的危害	287
6.1.2	对作物抗病机制的认识	288
6.2	水稻抗病性状功能基因组研究	289
6.2.1	水稻抗稻瘟病研究进展	289
6.2.2	水稻抗白叶枯病研究进展	291
6.2.3	水稻抗病毒病研究进展	293
6.2.4	水稻抗其他病害研究进展	294
6.3	玉米抗病性状功能基因组研究	295
6.3.1	玉米抗真菌性病害研究进展	296
6.3.2	玉米抗病毒性病害研究进展	298
6.4	小麦、大麦抗病性状功能基因组研究	298
6.4.1	麦类作物的主要病害	298
6.4.2	小麦抗病功能基因组研究进展	299
6.4.3	大麦抗病功能基因组研究进展	300
6.5	大豆、油菜抗病性状功能基因组研究	301
6.5.1	大豆主要病害及抗病基因克隆	301
6.5.2	油菜主要病害及抗病基因克隆	302
6.6	其他作物抗病性状功能基因组研究	303
6.6.1	棉花主要病害及抗病基因克隆	303

6.6.2 园艺作物主要病害及抗病基因克隆	304
6.7 作物抗病性状功能基因组研究的关键科学问题	306
6.7.1 抗病机制的认识	306
6.7.2 抗病基因的分子调控网络解析	307
6.7.3 抗病基因发掘和利用	308
参考文献	308

第7章 作物抗虫性状功能基因组研究

7.1 作物抗虫性状与资源鉴定	318
7.1.1 植物抗虫性	318
7.1.2 作物抗虫资源的鉴定	319
7.2 作物抗虫性状遗传与基因定位	321
7.2.1 水稻抗飞虱基因的遗传分析	321
7.2.2 水稻抗螟虫基因的遗传分析	323
7.2.3 小麦、玉米抗虫基因的遗传分析	323
7.2.4 大豆抗虫基因的遗传分析	324
7.3 作物抗虫基因的克隆与功能分析	325
7.3.1 已克隆的抗虫基因	325
7.3.2 作物抗虫基因的功能	327
7.4 作物抗虫分子机制	328
7.4.1 植物对昆虫取食的信号识别	329
7.4.2 植物抗虫信号的传递	331
7.4.3 作物抗虫性物质	335
7.5 基于功能基因组学研究成果的作物抗虫育种	337
7.5.1 分子标记辅助抗虫育种	337
7.5.2 抗虫基因多样性的利用	338
7.6 作物抗虫性状功能基因组研究的关键科学问题	339
7.6.1 作物抗虫基因发掘及其起源、演化与分布规律	340
7.6.2 作物与害虫的互作机制及作物抗虫性调控	341
7.6.3 害虫的遗传变异与作物持久抗性	342
参考文献	343

第 8 章 作物养分利用功能基因组研究	354
8.1 作物氮利用功能基因组研究.....	356
8.1.1 作物对氮的需求.....	356
8.1.2 作物氮转运蛋白功能研究.....	356
8.1.3 作物响应氮信号的调控机制.....	359
8.2 作物磷利用功能基因组研究.....	360
8.2.1 作物对磷的需求.....	360
8.2.2 作物磷活化、吸收的功能基因组研究.....	361
8.2.3 作物响应磷信号的调控机制.....	364
8.3 作物钾利用功能基因组研究.....	368
8.3.1 作物对钾的需求.....	368
8.3.2 作物钾离子转运蛋白功能研究.....	368
8.3.3 作物响应钾信号的调控机制.....	369
8.4 其他必需元素利用的功能基因组研究.....	370
8.4.1 作物对其他必需大量元素利用的分子机制研究.....	370
8.4.2 作物对微量元素利用的分子机制研究.....	371
8.5 作物养分利用功能基因组研究的关键科学问题.....	377
8.5.1 作物对养分吸收的分子机制解析.....	377
8.5.2 作物养分信号调控分子网络解析.....	379
8.5.3 养分高效基因的发掘与利用.....	380
8.6 小结.....	381
参考文献.....	381
第 9 章 作物抗非生物逆境功能基因组研究	393
9.1 作物抗旱功能基因组研究.....	393
9.1.1 基于组学的抗旱功能基因组研究.....	394
9.1.2 抗旱功能基因的鉴定与分子机制解析.....	395
9.2 作物耐盐功能基因组研究.....	400
9.2.1 利用组学方法研究作物耐盐性.....	400
9.2.2 作物耐盐基因的鉴定与功能分析.....	401
9.3 作物耐低温功能基因组研究.....	403

9.3.1	利用组学方法研究作物耐低温	403
9.3.2	作物耐低温基因的鉴定与功能分析	405
9.4	作物耐高温功能基因组研究	408
9.4.1	利用组学方法研究作物耐高温	408
9.4.2	作物耐高温基因的鉴定与功能分析	409
9.5	作物抗非生物逆境功能基因组研究的关键科学问题	413
9.5.1	作物抗非生物逆境的相关研究平台	413
9.5.2	作物对不同非生物逆境特异性的科学问题	414
	参考文献	415
第 10 章 作物生殖发育功能基因组研究		432
10.1	作物小孢子发育分子机制研究	432
10.1.1	花药发育相关基因的分子网络	432
10.1.2	减数分裂相关基因的功能研究	435
10.2	作物大孢子发育分子机制研究	436
10.2.1	雌配子体发生的发育生物学过程	436
10.2.2	影响雌配子体育性基因的研究进展	436
10.3	作物雄性不育与杂种优势的利用	437
10.3.1	人工不育系在杂种优势中的运用	437
10.3.2	细胞质雄性不育研究进展	438
10.3.3	光温敏雄性不育研究进展	441
10.4	作物生殖发育功能基因组研究的关键科学问题	443
10.4.1	作物生殖发育的分子网络解析	443
10.4.2	环境条件影响育性的分子机制解析	444
	参考文献	444
第 11 章 作物株型功能基因组研究		454
11.1	作物株型研究概述	454
11.1.1	作物株型的定义	455
11.1.2	作物株型的研究历史	455
11.1.3	作物株型对产量的贡献	456

11.1.4	作物株型功能基因组的研究现状	456
11.2	作物株型相关基因的克隆和功能研究	457
11.2.1	调控叶型的基因功能研究	459
11.2.2	调控株高的基因功能研究	461
11.2.3	调控分蘖数目的基因功能研究	464
11.2.4	调控分蘖角度的基因功能研究	466
11.2.5	调控穗型的基因功能研究	468
11.3	作物株型功能基因组研究的关键科学问题	468
11.3.1	株型基因的发掘及其功能研究	469
11.3.2	解析株型形成的遗传调控网络	470
11.3.3	解析株型性状之间的协同调控机制	470
11.3.4	株型基因在作物育种中的运用	471
	参考文献	472

第 12 章 作物功能基因组研究的重点方向和长远目标

12.1	组学研究平台的不断完善与整合	478
12.1.1	组学研究平台的完善和拓展	478
12.1.2	组学研究平台的整合和利用	478
12.2	解析基因组所有基因及调控序列的功能	479
12.2.1	主要作物基因组功能注释现状	480
12.2.2	非编码序列在基因组中的作用	482
12.2.3	基因功能研究方法和手段的创新	483
12.3	重要农艺性状形成的分子机制	485
12.3.1	水稻重要农艺性状形成的分子机制	485
12.3.2	玉米重要农艺性状形成的分子机制	487
12.3.3	小麦重要农艺性状形成的分子机制	489
12.4	作物三维基因组研究	490
12.4.1	作物三维基因组学研究背景和意义	490
12.4.2	人类及相关物种的大规模基因组计划	491
12.4.3	三维基因组学研究内容和方法	492
12.4.4	三维基因组数据的计算和分析方法	495
12.4.5	作物三维基因组研究初期拟解决的关键问题	497

12.5	作物种质资源基因组多样性发掘与利用	498
12.5.1	种质资源基因组多样性分析与泛基因组的组装	499
12.5.2	核心种质的精细评价与基因多样性的发掘利用	500
12.5.3	创新种质资源、发掘利用优异等位基因	501
12.5.4	作物种质资源平台信息的整合	502
	参考文献	502
第 13 章 作物基因组技术对农业发展的引领与支撑作用		509
13.1	作物基因组育种新技术	511
13.1.1	全基因组育种技术的发展	511
13.1.2	基因组编辑技术及利用	518
13.1.3	转基因育种技术及利用	524
13.1.4	单倍体育种技术	529
13.2	作物育种目标的演变与发展	534
13.2.1	高产、稳产的育种目标	534
13.2.2	品质育种目标	538
13.2.3	资源节约、环境友好的育种目标	541
13.2.4	生产方式变革推动育种目标调整	544
13.3	作物商业化育种模式分析	548
13.3.1	国际种业巨头的商业化育种模式	548
13.3.2	我国开展商业化育种的概况	551
13.3.3	建立中国特色的商业化育种模式	554
13.4	作物基因组研究促进农业生产方式的变革	556
13.4.1	基因组育种实现作物品种特色化和系列化	557
13.4.2	需要绿色通道快速审定定向改良的作物新品种	560
13.4.3	农业生产方式的变革对作物新品种的需求分析	562
	参考文献	564
关键词索引		571
“水稻等主要农作物功能基因组研究发展态势分析”中国科学院咨询项目 项目组人员名单		576



第 1 章

农业发展对作物功能基因组 研究需求分析^①

摘要：作物功能基因组学是作物生命科学研究的核心领域之一，其研究成果对农业的可持续发展提供了强大的科技支撑。作物功能基因组学特别是水稻功能基因组学的最新研究成果，包括种质资源创新、重大应用价值基因的发掘和功能解析、基因组编辑技术和全基因组分子育种技术等，为建设资源节约型和环境友好型的生态农业奠定了坚实的基础。本章通过总结我国传统农业发展对粮食增产的重大贡献，剖析我国农业发展中面临的一些主要问题，将作物功能基因组研究成果应用到我国传统农业生产，发掘和利用更多的优异种质资源、培育重大突破的新品种，对提升我国种业创新能力、保障我国粮食安全和农业可持续发展具有重大意义。

我国是一个农业大国，农业安全和发展与国家和人民的利益息息相关。我国农业发展虽然取得了巨大成就，但是也面临着许多严峻挑战。特别是在国家十八届三中全会期间提出的建设“两型”农业的战略下，如何进一步保障粮食安全成了一个巨大的命题。种子是农业的基础，“良种”是实现粮食增产的第一要素。而良种的培育过程是对决定多个优良性状的基因的完美组合。作物基因组学研究为我们破译作物功能基因的奥秘提供了契机。21 世纪以来，主要作物水稻（*Oryza sativa* L.）（IRGSP, 2005; Zhang et al., 2016b）、玉米（*Zea*

① 胡杰，何予卿

mays L.) (Schnable et al., 2009)、大豆 (*Glycine max* L.) (Schmutz et al., 2010) 和小麦 (*Triticum aestivum* L.) (Jia et al., 2013; Ling et al., 2013) 等基因组相继被破译。在全基因组测序的基础上,我国科学家适时地启动了旨在解析重要作物性状基因功能的“功能基因组学”研究计划,并在许多方面走在国际相关研究的前列。本章结合我国作物生产现状和面临的诸多挑战,从农业发展对作物功能基因组研究的需求方面进行分析,重点阐述了特异种质资源的发掘、重要育种价值基因的克隆、基因组编辑技术和全基因组育种对作物遗传改良和现代农业发展的贡献。

1.1 我国主要作物的生产现状

我国是一个农业大国,新中国成立后特别是改革开放以来,我国粮食生产取得了举世瞩目的伟大成就,成功解决了 13 亿人口的吃饭问题,创造了以不足世界 9%的耕地养活世界近 21%人口的奇迹,为全面建成小康社会、保障国家现代化作出了巨大贡献。1949 年我国粮食产量仅有 1131.8 万 t,1978 年提高到 3047.65 万 t,特别是 2004~2016 年,中国粮食生产实现“十二连增”,到 2015 年达到历史最高水平的 6214.4 万 t。我国农业发展取得的巨大成就,科技水平的不断提高发挥了重要作用。新中国成立初期我国农业科技贡献率在“一五”期间还不到 20%,到 2014 年已经达到 56%,农业科技在我国农业发展中取得了显著成效。目前,我国水稻、小麦、玉米三大粮食作物已迈入世界农业科技大国行列,水稻功能基因组研究、超级稻研究与新品种选育均居国际领先水平。一大批优质、高产、抗逆、广适性的超级杂交稻、杂交玉米、杂交小麦等粮食新品种的选育和大规模推广,为我国粮食单产和总产的提高作出了巨大贡献(张启发,2015)。主要表现在以下三个方面。

1) 遗传育种技术的提高使作物品种产量大幅度提高。新中国成立以来,我国已收集和保存各类作物种质资源 33 万份,自主培育并大规模推广的 41 种作物新品种和新组合近 6000 个,使得我国粮棉油等主要作物品种在全国范围内更换 3~5 次,优良作物良种覆盖率达到 85%~90%,同时品种的更换在产量、品质和抗性上都得到了很大的改良,一般可增产 10%~30%,良种在科技进步中发挥的作用占 30%左右。

2) 化肥、农药和田间管理技术的改进提高了作物产量。在作物种植上,通过改进施肥技术,增施化肥和推广配方施肥、平衡施肥等肥料技术,提高化

肥利用率 10%以上,作物增产 10%~15%;同时通过水利工程建设和改进灌溉技术等节水措施提高水利用率 30%~40%,增产 20%~30%及以上。

3) 生物技术的发展为作物新品种的选育提供了新的机遇。从早期的选择育种,到后来的杂交育种、杂种优势的利用、航天育种和诱变育种,每一个阶段都带来了作物产量的飞跃。同时分子生物学的飞速发展,细胞工程技术、分子标记技术和转基因技术等现代育种技术均取得了成功,相继创造了一批具有抗病虫害、抗除草剂、优质高产等特性的水稻、小麦、玉米、大豆、油菜等新品系,取得了超级杂交稻、优质专用小麦、高产优质玉米和转基因抗虫棉等一批新成果。特别是转基因抗虫棉获得了广泛的推广,转基因抗虫水稻和耐储藏番茄获得了农业部颁发的安全证书。随着作物水稻、小麦、玉米和油菜功能基因组研究的重大突破,大批重要作物性状如产量、品质、生物逆境和非生物逆境抗性等重要基因均已被定位和克隆,这些重要基因正通过分子标记辅助选择(marker assisted selection, MAS)体系等应用于作物育种中,将大大提升我国作物新品种的竞争力。

总之,新中国成立以来农业为保障我国粮食安全和国家稳定作出了巨大贡献,但这种水、肥、农药等高投入和消耗资源环境的现象成为我国未来农业发展的重要限制因子。特别是进入 21 世纪以来,我国农业发生结构性的改变,人口增多、农业人口老龄化、耕地面积减少、环境恶化和对粮食稳产、高产的进一步需求,迫切需要利用作物功能基因组学的最新成果升级我国传统农业生产技术,建设资源节约型和环境友好型的生态农业体系,这样才能继续保证我国粮食安全和农业可持续发展。

1.2 我国作物生产面临的主要挑战

我国是人口众多的发展中国家,粮食安全一直是政府的头等大事。然而,我国自然资源相对不足,人均资源占有量少,农业快速发展几十年来,由于一味地追求产量,大肥大水高投入的粗放式生产,直接导致我国农业发展与资源环境之间的矛盾加剧。随着人口的持续增加,对粮食的需求数量还会持续增加,这种供需矛盾日益突出的局面将会长期存在,这一现实已经成为制约我国经济可持续发展的主要因素。主要表现在以下几方面。

1) 干旱及气候变化对农业影响巨大。我国水资源分布不均和降水季节不匀是造成农业缺水旱灾的重要因素。我国降水量年内及年际间变化大,使得位

于东亚季风区内的地区水旱灾害频繁。据统计,我国作物受旱面积每年3亿~4亿亩^①,粮食损失200亿~350亿kg,约占各种自然灾害粮食损失总量的60%。其次,我国水资源分布表现为南多北少、东多西少。我国北方气候相对干燥,土壤偏砂性,以旱地为主,地下水位低,造成我国北方乃至西北地区长期缺水,少水干旱已成为这些地区农业生产发展的主要限制因子。

我国高碳农业极大地增加了农业温室气体的排放,是温室气体的重要来源,直接影响气候变化,加剧了农业高投入、高消耗、高污染和低产出的局面。气候变化对我国作物产量的影响主要表现为:温度逐年升高导致作物的生长期普遍缩短,影响籽粒产量和降低品质;气候变化加剧作物病虫害的发生;温度影响肥效的释放和利用率及极端气候频繁发生,使作物产量和品质等受到严重影响。

2) 化肥、农药超量施用。化肥和农药是农业生产最基本和必需的生产资料,为作物的产量提高作出了巨大的贡献。我国长期以来农业种粮方式是大肥大水,化肥、农药使用粗放。我国耕地面积约占世界9%,却消耗了全球35%以上的化肥、农药,直接导致农民种粮成本大大提高。另外,过量的化肥和农药的施用并没有带来产量的增加,直接导致我国成为单位肥料投入最大、粮食产出率最低的国家之一。据统计,20世纪50年代,我国每千克纯氮可增产15~20kg稻谷,到2000年降为5kg,而菲律宾每千克纯氮可以增产15~18kg稻谷,我国肥料利用率极低(彭少兵等,2002;彭少兵,2014)。农药的过量施用不断使害虫受害或死亡,而且增强了害虫的耐药性,直接破坏了农田生态系统的食物链,是害虫大发生的重要原因。大量的化肥、农药施用,还会导致土壤板结和土壤结构变化,使其肥力下降,甚至污染地下水环境,严重影响农产品质量、人民群众的身体健康和农业生态环境。这种高投入、高浪费、高消耗、低产出和破坏农业生态环境的粮食生产现状,不符合我国农业可持续发展的需求,需要改变。

3) 作物育种和品种存在的问题。作物遗传育种在我国农业科学中占有核心地位,为保障粮食安全作出了重要贡献。我国粮食产量的“十二连增”离不开作物遗传育种学的创新和进步。

自从以矮秆为基础的第一次绿色革命成功以来,我国主要粮食作物以矮秆、抗倒、耐肥、密植为基础,以大肥大水和高农药的粗放管理为手段,以提高单位面积的产量为目标,形成了高投入、污染环境和低产出的生产模式,难

^① 1亩≈666.7m²

以持续发展。近年来,我国育种学家在高产稳产、抗病虫和优质上取得了一些新的突破,但总体上还存在以下问题:①品种单一,血缘关系重复的品种较多。例如,汕优 63 曾经在生产上推广达 20 年之久,面积最大时占我国杂交水稻面积的 50%,随着稻瘟病和白叶枯病的大发生才慢慢退出历史舞台。当前,生产上的主要两系品种血缘关系父本都以 9311 类型为主,不育系血缘关系也较窄,也是当前品种单一造成稻瘟病和稻曲病流行的重要原因之一。②多抗性品种较少。我国每年审定的水稻品种中,抗稻瘟病、白叶枯病的单一抗性品种不到 5%,多种抗性聚合和抗虫型品种更是少之又少。一方面,生产上多种病虫害频繁发生,而品种抗性不强,甚至是高感品种;另一方面,农药使用过量化和多样化,使害虫对农药的抗药性增强。最终的结果就是农民投入增加和作物产量损失依然严重。此外,大量的农药造成农产品残留,不利于健康,加大了环境污染和降低品质。③营养高效未能列入作物育种目标。由于化肥的利用率不作为我国育种的主要目标,导致选育的高产品种过多依赖化肥的大量施用。大量的化肥由于不能被作物吸收利用,大大浪费了投入和污染了自然生态环境。④缺少应对极端环境的耐受性新品种。随着全球气候变暖,极端气温变化日益频繁,季节性旱、涝、局部高低温危害严重,已经成为继耕地之后长期制约我国农业发展的重要因素。因此,开展作物节水抗旱,苗期和灌浆期耐低温与高温逼熟,以及穗期高低温影响水稻、小麦等结实性研究,均对提高我国作物的稳产性、缓解气候导致的极端恶劣环境造成作物减产,以及保障粮食安全具有重要的战略意义。⑤资源的发掘、筛选和利用不够,缺乏有重大突破性的新种质资源。例如,水稻籼粳杂交种优势的利用、野生稻优异抗病虫基因的利用等刚刚起步,急需加大研究投入。

总体来说,未来我国农业发展必须改变长期以来以资源消耗和环境污染为代价的发展模式,提倡以发展优质、高产、高效、环保、安全的现代绿色农业为目标,依靠生物技术和功能基因组学的科技创新,发掘和培育高效水肥利用、对生物逆境和非生物逆境抗性增强、产量和品质提高的作物新品种,实现我国农业的可持续发展。

1.3 功能基因组学是当今生命科学热点领域

20 世纪 50 年代以来生命科学各领域,特别是分子生物学的突破性进展,使生命科学在自然科学中的位置发生了革命性的变化,生命科学已成为未来自

然科学中的带头学科之一。在目前的生命科学研究中，凡是涉及生命体重要现象的课题都离不开对基因及其功能的解析。

目前，生命科学基础研究已成为农业科技创新的原动力。作为生命科学前沿的基础学科之一，作物功能基因组学的发展直接关系到人类所面临的粮食、人口、能源和环境等重大科学问题的解决。优先发展作物功能基因组研究对我国由传统农业向现代农业升级以及服务社会经济发展起着重要的促进作用，它不但可以为我国现代高科技农业的可持续发展提供强大的技术支撑，而且为生命科学基础研究的深入发展提供了广阔的平台。目前，功能基因组学研究正表现出根据研究目标和研究内容不断细化的发展趋势。随着各种高通量生物技术和大数据处理技术的快速发展，对生命活动的分子调控机制进行整体的、动态的描述已成为生命科学研究的重要途径。此外，生命系统各种分子之间不是独立作用，而是在各个相关“组”之间存在着广泛的相互作用和相互调控，联合不同层次分子信息综合解析生命复杂网络和动态活动规律已成为本领域新的发展趋势之一。另外，功能基因组学的发展在依托生命科学基础研究的理论与方法不断创新的同时，越来越依赖其他学科如数理科学、化学、信息和材料科学等提供的新理论、新技术和新突破。例如，功能基因组学新的分析手段的发展需要材料、分析等学科发展的有力支撑，同时海量组学数据的分析处理及系统模型的整合也依靠生物信息学的不断发展。生命科学、生物技术与其他科学的整合和交叉，将是 21 世纪生命科学发展的重要动力。

1.4 我国作物功能基因组研究克隆的重要功能基因

由于作物的大部分重要性状，如产量、品质等主要为数量性状，受多基因控制，近 20 多年来，我国科研工作者已经构建了大量的作物遗传群体，通过建立分子标记连锁遗传图谱，对水稻、玉米、小麦、棉花和油菜等重要作物进行了大规模的基因定位和克隆，定位的性状基本涵盖所有重要性状，如产量、品质、生物逆境和非生物逆境抗性等，精细定位了近 1000 个数量性状基因座 (quantitative trait locus, QTL) (黎裕等, 2010)，克隆了近 400 个基因 (图 1-1)，奠定了我国作物功能基因组学在国际上的先进地位 (邱丽娟等, 2011; Jiang et al., 2012; Rao et al., 2014; 肖景华等, 2015; 胡杰和何予卿, 2016)。重要进展包括以下几方面。

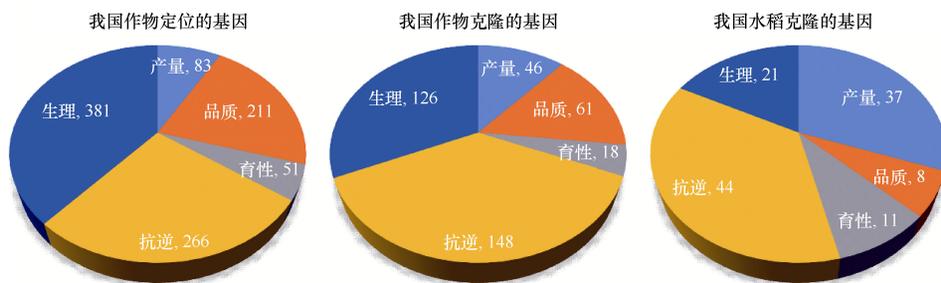


图 1-1 我国近年来在主要作物中定位和克隆基因的情况

(1) 作物产量相关基因的克隆及其功能鉴定

Li 等 (2003) 克隆了控制水稻分蘖的基因 *MOCI*, 该基因编码一个属于 GRAS 家族的转录因子, 主要在腋芽中表达, 功能是促进分蘖和腋芽的生长。在玉米中也克隆了控制分枝的基因 *tb1* (Studer et al., 2011)。在大麦中最近克隆了一个由植物激素[赤霉素 (GA)、吲哚乙酸 (IAA) 和细胞分裂素 (CK)] 介导的控制花序形态的基因 *Vrs2*, 该基因的突变进一步影响了大麦的穗型和株型 (Youssef et al., 2017)。*GS3* 是国际上第一个被发现的调控作物粒型的基因, 对水稻粒型起决定作用 (Fan et al., 2006)。*GS5* 是控制水稻粒型、种子大小和千粒重的微效 QTL, 是国际上克隆的第一个正调控种子大小的基因 (Li et al., 2011)。此外, 一系列与水稻籽粒相关的基因被克隆和功能验证, 如 *GW2* (Song et al., 2007)、*qSW5/GW5* (Shomura et al., 2008; Weng et al., 2008)、*GL7/GW7* (Wang et al., 2015d; Wang et al., 2015b)、*GW8* (Wang et al., 2012b)、*GS2* (Che et al., 2015; Duan et al., 2015; Hu et al., 2015b) 等, 对水稻产量和品质的遗传改良奠定了重要基础。

不育性直接影响以籽粒收获为产品的作物的产量, 也是间接的重要产量性状之一。我国科学家成功克隆了籼粳广亲和 *S5* 位点的 5 号基因, 同时于 2012 年还发现广亲和现象是两个与之紧密连锁的基因 (3 号和 4 号基因) 和 5 号基因协同作用控制杂种不育, 这一重要发现揭示了水稻籼粳杂种育性调控的分子机制, 为有关籼粳杂种不育、物种生殖隔离分子机制、生物进化的研究提供了借鉴和参考 (Chen et al., 2008a; Yang et al., 2012)。Yi3A 是我国在油菜中发现的原生型细胞核雄性不育类型, Xin 等 (2016) 研究表明, Yi3A 的育性受到 *MS5* 位点的 3 个复等位基因控制, 并成功克隆了 *MS5*。*MS5* 编码一个功能未知的芸薹属特异蛋白 (孤儿基因), 通过调控减数分裂早期染色体的结构和减数分裂进程, 调控生殖细胞发育。

(2) 作物品质相关基因的克隆及其功能鉴定

随着人们生活水平的提高,作物品质显得越来越重要。近年来水稻、玉米和小麦等作物品质相关基因的研究取得了一系列重要进展。在水稻中,控制直链淀粉合成的基因 *Wx* (Wang et al., 1990), 影响储藏蛋白的基因 *OsRab5a*、*gpa3* (Wang et al., 2010; Ren et al., 2014), 决定香味的基因 *Badh2* (Chen et al., 2008b) 相继被克隆。*OsAAP6* 是分离克隆的一个控制水稻种子蛋白质含量的 QTL, 它通过调控种子中的谷蛋白、醇溶蛋白、球蛋白、清蛋白和淀粉的合成与积累来控制种子蛋白质含量 (Peng et al., 2014)。Li 等 (2014) 成功分离克隆了第一个控制稻米蛋白品质的主效 QTL 基因 *Chalk5*, 它对很多稻米品质性状具有大的普遍性影响, 尤其极大地影响外观品质、精米产量和储藏蛋白的总含量。在玉米中相继克隆了多个影响胚乳蛋白特性的 *opaque* 类突变体基因, 其中 *o1*、*o2*、*o5* 和 *o7* 的克隆为进一步研究胚乳中储藏蛋白的合成和转运机制奠定了基础, 同时也为分子标记辅助选择培育优质蛋白特别是高赖氨酸含量玉米提供了参考 (Hartings et al., 2011; Myers et al., 2011; Wang et al., 2011, 2012a)。此外, 在玉米中, Li 等 (2013) 基于全基因组关联分析 (genome-wide association study, GWAS), 共发现 74 个座位与籽粒油分相关性状显著关联, 其中 1/3 的座位编码油脂代谢的关键酶; 鉴定出 26 个与籽粒总含油量显著相关的座位, 能解释 83% 的表型变异。

(3) 作物生物逆境和非生物逆境抗性基因的克隆及其功能验证

生物逆境抗性基因 稻瘟病、白叶枯病和纹枯病是水稻的三大病害。目前已经成功分离克隆了 9 个抗白叶枯病的主效基因: *Xa1*、*Xa3/Xa26*、*xa5*、*Xa10*、*xa13*、*Xa21*、*Xa23*、*Xa27* 和 *xa25*。克隆了 26 个稻瘟病抗性基因: *Pi37*、*Pit*、*Pish*、*Pib*、*Pi21*、*Pi63*、*Pid2*、*Pi9*、*Pi2*、*Piz-t*、*Pid3*、*Pi25*、*Pi36*、*Pi5*、*Pik-h/Pi54*、*Pik-m*、*Pb1*、*Pik*、*Pik-p*、*Pia*、*Pi1*、*Pi56*、*Pita*、*PiCO39*、*Ptr*、*Pi48* (国家水稻数据中心 http://www.ricedata.cn/gene/gene_pi.htm)。最近在谷梅 4 号和地谷中分别克隆了广谱抗稻瘟病基因 *Pigm* (Deng et al., 2017) 和 *Bsr-d1* (Li et al., 2017)。克隆了 7 个褐飞虱抗性基因: *Bph14*、*Bph26*、*Bph3*、*bph29*、*Bph18*、*Bph9* 和 *Bph32* (Du et al., 2009; Tamura et al., 2014; Liu et al., 2015; Wang et al., 2015c; Ji et al., 2016; Ren et al., 2016; Zhao et al., 2016b)。此外, 在玉米中还克隆了抗黑穗病基因 *ZmWAK* (Zuo et al., 2015), 在小麦中克隆了抗赤霉病基因 *Fhb1* (Rawat et al., 2016)。这些主要作物的主要抗病虫基因的克隆和分子鉴定不仅对研究它们的抗病虫机制有很大的帮助, 也为抗病虫分子育种提供了丰富的功能基因和分子标记。

非生物逆境抗性基因 植物在干旱、盐碱和高低温等逆境下，可以激发内源信号传递系统，调节非生物胁迫应答和适应相关基因表达，进而适应不利环境。*SKCI* 是从耐盐水稻品种 Nona Bokra 中筛选出的一个主效 QTL，其对水稻耐盐表型变异的贡献率达 40.1% (Ren et al., 2005)。*COLD1* 是水稻感受低温的重要 QTL，该基因编码一个 G 蛋白信号调节因子，粳稻特异的 SNP2 影响了 *COLD1* 蛋白活性而赋予粳稻耐寒性 (Ma et al., 2015)。最近在玉米中克隆了苗期耐旱性基因 *ZmVPP1*，该基因启动子区域一个 366bp 插入的包含 MYB 类转录因子识别位点的元件可能对玉米的抗旱性至关重要 (Wang et al., 2016)。

氮、磷资源等高效利用基因 Sun 等 (2014) 在水稻中克隆了氮介导生长反应的 QTL——*qNGR9*，其显性等位基因 *depl-1* 能显著提高水稻氮的同化效率，提高收获指数和产量。Hu 等 (2015a) 从籼稻中克隆出了高氮利用效率基因 *NRT1.1B*，它编码一个硝酸盐转运蛋白，在籼粳稻间只有一个氨基酸的差别，且籼稻与粳稻呈现出显著的分化，籼稻型具有更高的硝酸盐吸收及转运活性。*OsPTF1* 是第一个被报道在植物中有明确提高磷效率功能的转录因子，该基因为磷胁迫诱导转录因子表达调控、高亲和磷转运体及控制根系发生发育的激素代谢过程奠定了重要基础 (Yi et al., 2005)。*Pup1* 是国际水稻研究所在 Kasalath 中鉴定的一个与磷缺乏耐性相关的主要数量性状位点，该基因是一个 *Pup1* 特异的蛋白激酶基因 (*PSTOL1*)，当种植在磷缺乏土壤时，*PSTOL1* 在现代水稻品种中的超表达可以提高谷物产量 (Gamuyao et al., 2012)。

总之，我国作物品种资源丰富，具有大量与产量、品质、抗性和营养高效利用等相关的诸多有利性状。在现代作物育种过分追求产量的过程中，这些本来有利的性状和基因逐步丢失，使得目前生产上的推广品种单一化严重。随着下一代测序技术的发展和生物信息学的兴起，利用新一代测序技术和全基因组关联分析 (GWAS) 进行种质资源分析、基因定位和克隆及其功能分析将变得更加容易。未来品种需要利用功能基因组学的研究成果将这些作物资源中的有利基因加以发掘和利用，为作物分子育种培育出高效、安全、资源节约和环境友好的现代化作物新品种提供坚实的基础。

1.5 作物功能基因组研究是未来农业发展的重要技术支撑

从 20 世纪 80 年代开始，我国相继启动了 863 计划、973 计划和转基因新品种培育重大专项等重大研究计划，我国作物种质资源鉴定、各种组学及高产优质多抗作物新品种的培育均取得了重大进展。2014 年《国家中长期科学和技术

发展规划纲要（2006—2020年）》实施情况中期评估“农业领域专题评估报告”中，“水稻等主要农作物功能基因组学”的研究成果被列为农业领域重大标志性成果之首。特别是我国作为世界上较早启动作物功能基因组研究计划的国家，项目针对作物生产中“少投入、多产出、保护环境”的作物育种目标，在水稻、玉米、小麦中克隆了一大批调控产量、品质、抗逆、养分水分高效吸收利用等重要农艺性状功能基因和调控因子，初步解析了一些基因的调控网络。进入“十三五”以来，我国作物功能基因组的研究成果将继续为农业发展作出贡献，主要表现在以下几方面。

（1）农业发展需要作物功能基因组研究提供新基因

农业的发展，其核心就是遗传改良，是在科学技术的基础上对基因进行遗传改良。因此，基因是至关重要的一步。一个基因决定一个良种，带来一个产业，甚至引发一次科技革命的例子也不再是新闻。目前，我国科研工作者已经在水稻、玉米、小麦等重要作物中克隆了400多个基因。对于模式作物水稻来说，迄今全世界鉴定或克隆的水稻基因大约2000个（<http://www.ricedata.cn/gene>），仅仅占水稻全部基因的4%。要解析水稻和其他作物的全部基因功能，任务相当艰巨。更为重要的是，很多基因都是在突变体中鉴定出来的，其利用还有一定的局限性，因此，利用作物功能基因组发掘和评价与绿色农业发展相关资源和基因显得尤为重要。目前，在水稻抗病虫基因的利用方面，基因育种价值的评估已取得了一些进展（Hu et al., 2013; Fang et al., 2015; Khanna et al., 2015）。此外，在一些特异种质中存在稀有变异基因，它们一般很难通过关联分析检测到，但是又非常重要，如控制水稻粒型的主效基因*GW2*（Song et al., 2007）、来源于药用野生稻的抗褐飞虱基因*Bph14*（Du et al., 2009）。这些稀有变异基因的发掘不但有助于丰富功能基因组研究，而且为功能基因的驯化和演化提供了研究线索。

值得注意的是，有很多重要的基因都是一因多效的。例如，水稻直立和紧穗基因*DEP1*，它编码一个G蛋白的 γ 亚基，通过G蛋白信号通路调控水稻直立穗型、每穗粒数、氮素利用效率和抗逆（Huang et al., 2009; Sun et al., 2014; Kunihiko et al., 2013; Zhang et al., 2015）。在我国的东北粳稻区，超过50%的水稻品种携带*depl1*的等位基因，其在水稻育种中的应用已经接近100年，为保障我国水稻稳产高产作出了巨大贡献（Xu et al., 2016; Zhao et al., 2016a）。此外，*GHD7*也表现为一因多效，在长日条件下，增强基因的表达可以显著增加株高、每穗粒数和延缓抽穗（Xue et al., 2008），*GHD7*还参与了水稻剑叶的叶绿素合成（Wang et al., 2015a）。其功能减弱的单倍型能够种植在温带甚至更