

学术引领系列




国家科学思想库

中国学科发展战略

作物功能基因组学

中国科学院

 科学出版社

学术引领系列

国家科学技术学术著作出版基金资助出版



国家科学思想库

中国学科发展战略

作物功能基因组学

中国科学院

科学出版社

北京

图书在版编目(CIP)数据

作物功能基因组学/中国科学院编. —北京: 科学出版社, 2019.1

(中国学科发展战略)

ISBN 978-7-03-059813-4

I. ①作… II. ①中… III. ①作物-基因组-研究 IV. ①S5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2018)第 263842 号

责任编辑: 王 静 李 迪 田明霞 / 责任校对: 樊雅琼

责任印制: 肖 兴 / 封面设计: 黄华斌 陈 敬

科学出版社 出版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码: 100717

<http://www.sciencep.com>

中国科学院印刷厂 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2019 年 1 月第 一 版 开本: 720×1000 1/16

2019 年 1 月第一次印刷 印张: 38

字数: 766 000

定价: 368.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换)

中国学科发展战略

指导组

组 长：白春礼

副组长：张 涛 秦大河

成 员：王恩哥 朱道本 傅伯杰

陈宜瑜 李树深 杨 卫

工作组

组 长：李 婷

副组长：苏荣辉

成 员：钱莹洁 马新勇 薛 淮

冯 霞 林宏侠 王振宇

赵剑峰

中国学科发展战略·作物功能基因组学

项目 组

组 长：张启发

成 员：（以姓氏汉语拼音为序）

陈晓亚 韩 斌 赖锦盛 李家洋 林鸿宣 刘胜毅
毛 龙 万建民 王道文 吴昌银 武维华 熊立仲
薛勇彪 严建兵 周永明 朱玉贤

秘 书：肖景华

专 家 组

组 长：张启发

成 员：（以姓氏汉语拼音为序）

曹晓风 陈玲玲 程祝宽 种 康 邓秀新 韩 斌
黄学辉 李家洋 林鸿宣 刘耀光 毛 龙 万建民
吴昌银 徐明良 薛勇彪

秘 书：肖景华

工作及编写组

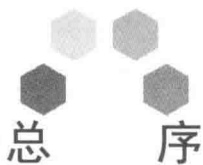
组 长：张启发

副组长：吴昌银

成 员：（以姓氏汉语拼音为序）

蔡义忠	曹双河	陈 浩	陈玲玲	陈荣智	程祝宽
储成才	刁现民	杜 波	傅向东	高彩霞	龚继明
何光存	何予卿	何中虎	胡 杰	胡 勇	黄学辉
黄 勇	贾冠清	金危危	赖锦盛	黎志康	李国亮
李兴旺	李一博	练兴明	梁 彦	卢 洪	陆 青
罗 杰	马崇烈	马 男	毛传澡	毛 龙	倪中福
欧阳亦聃		邱树青	商海红	宋国立	宋任涛
田志喜	涂金星	王道文	王 磊	王石平	王永红
吴昌银	谢 磊	谢为博	邢永忠	熊立仲	徐明良
徐 强	严建兵	杨万能	杨小红	姚颖垠	余四斌
喻辉辉	袁 猛	张大兵	张坤普	张启发	张忠华
张祖新	赵 雷	赵 艳	周道绣	周发松	

秘 书：肖景华



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，而且也为人人才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和我国现代化进程的

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

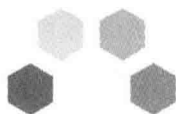
发展方向，同时也极大地提升了我国农业生命科学研究的整体水平。

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