



2012-2013

*Report on Advances in
Plant Biology*

中国科学技术协会 主编

中国植物生理与植物分子生物学学会 编著

中国科学院植物研究所

植物生物学
学科发展报告

中国科学技术出版社



014033379

Q94
17
2012-2013

2012—2013

植物生物学 学科发展报告

REPORT ON ADVANCES IN
PLANT BIOLOGY

中国科学技术协会 主编
中国植物生理与植物分子生物学学会 编著



中国科学技术出版社

· 北 京 ·



北航

C1721902

Q94

17

2012-2013

图书在版编目 (CIP) 数据

2012—2013 植物生物学学科发展报告 / 中国科学技术协会主编;
中国植物生理与植物分子生物学学会编著. —北京: 中国科学技术
出版社, 2014.2

(中国科协学科发展研究系列报告)

ISBN 978-7-5046-6549-2

I. ① 2… II. ① 中… ② 中… III. ① 植物学—生物学—学科发展—
研究报告—中国—2012—2013 IV. ① Q94-12

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2014) 第 006359 号

策划编辑	吕建华 赵 晖
责任编辑	高立波
责任校对	王勤杰
责任印制	王 沛
装帧设计	中文天地

出 版	中国科学技术出版社
发 行	科学普及出版社发行部
地 址	北京市海淀区中关村南大街 16 号
邮 编	100081
发行电话	010-62103354
传 真	010-62179148
网 址	http://www.cspbooks.com.cn

开 本	787mm × 1092mm 1/16
字 数	390 千字
印 张	17
版 次	2014 年 4 月第 1 版
印 次	2014 年 4 月第 1 次印刷
印 刷	北京市凯鑫彩色印刷有限公司
书 号	ISBN 978-7-5046-6549-2/Q · 181
定 价	60.00 元

(凡购买本社图书, 如有缺页、倒页、脱页者, 本社发行部负责调换)

2012—2013

植物生物学学科发展报告

REPORT ON ADVANCES IN
PLANT BIOLOGY

首席科学家 许智宏 陈晓亚

顾问组 (按姓名拼音首字母顺序)

邓兴旺 方荣祥 李家洋 孙大业 武维华
赵进东 朱健康

专家组

组长 何祖华

副组长 黄继荣

成员 (按姓名拼音首字母顺序)

曹晓风	晁代印	崔晓峰	龚继明	巩志忠
郭 岩	李传友	李来庚	刘宏涛	米华玲
彭良才	漆小泉	戚益军	秦 源	沈前华
宋纯鹏	唐威华	王二涛	王佳伟	王彦章
谢道昕	谢 芳	徐增富	薛红卫	杨洪全
杨淑华	杨贞标	张立新	张 鹏	朱新广

学术秘书 郁萌萌 冷 冰 周 丽 荆爱霞

序

科技自主创新不仅是我国经济社会发展的核心支撑，也是实现中国梦的动力源泉。要在科技自主创新中赢得先机，科学选择科技发展的重点领域和方向、夯实科学发展的学科基础至关重要。

中国科协立足科学共同体自身优势，动员组织所属全国学会持续开展学科发展研究，自2006年至2012年，共有104个全国学会开展了188次学科发展研究，编辑出版系列学科发展报告155卷，力图集成全国科技界的智慧，通过把握我国相关学科在研究规模、发展态势、学术影响、代表性成果、国际合作等方面的最新进展和发展趋势，为有关决策部门正确安排科技创新战略布局、制定科技创新路线图提供参考。同时因涉及学科众多、内容丰富、信息权威，系列学科发展报告不仅得到我国科技界的关注，得到有关政府部门的重视，也逐步被世界科学界和主要研究机构所关注，显现出持久的学术影响力。

2012年，中国科协组织30个全国学会，分别就本学科或研究领域的发展状况进行系统研究，编写了30卷系列学科发展报告（2012—2013）以及1卷学科发展报告综合卷。从本次出版的学科发展报告可以看出，当前的学科发展更加重视基础理论研究进展和高新技术、创新技术在产业中的应用，更加关注科研体制创新、管理方式创新以及学科人才队伍建设、基础条件建设。学科发展对于提升自主创新能力、营造科技创新环境、激发科技创新活力正在发挥出越来越重要的作用。

此次学科发展研究顺利完成，得益于有关全国学会的高度重视和精心组织，得益于首席科学家的潜心谋划、亲力亲为，得益于各学科研究团队的认真研究、群策群力。在此次学科发展报告付梓之际，我谨向所有参与工作的专家学者表示衷心感谢，对他们严谨的科学态度和甘于奉献的敬业精神致以崇高的敬意！

是为序。

韩功臣

2014年2月5日

前言

植物是生物圈最基础的物质和能量来源，可以说是地球生命系统存在和运行的基石。对于人类而言，它不仅提供了我们赖以生存的氧气、食物、能源和日用材料，同时也与我们的生态环境和身心健康密切相关，因而植物科学的研究与人类的生活和社会发展密不可分。随着我国科研投入的不断加大，国际交流合作不断增强，植物科学各个方面都取得了重大进展，学术水平总体上接近国际前沿，甚至有些领域已达到国际领先水平，我国的学术影响力以及学术地位在国际上也日益提升。

中国植物生理与植物分子生物学学会于2012年承接了中国科学技术协会学科发展研究项目。学会根据中国科学技术协会相关文件的要求，于2012年8月9日召开项目开题会，成立植物生物学发展研究课题组，邀请中国科学院许智宏院士、陈晓亚院士任首席科学家，同时成立专家组。会议讨论和确定了《植物生物学学科发展报告》的框架，落实了综合报告与植物抗逆分子机制、植物表观遗传与RNA干扰调控机制、植物免疫、植物代谢组、植物激素、植物—微生物共生与植物氮素营养、植物生物物质合成与生物技术、光合作用与光能转化、植物光信号转导与生物节律调控等9个专题报告撰写工作的牵头人，并明确了报告撰写的进度要求。此后，各专题随即开始收集国内外相关资料，进行专题研究，着手撰写研究报告。2013年6月，中国植物生理与植物分子生物学学会组织召开专家研讨会，对《植物生物学学科发展报告》初稿进行了充分的讨论，提出修改意见，据此，确定了《2012—2013植物生物学学科发展报告》的最后文稿。

本报告面向社会公众和管理部门的读者，分综合报告和专题报告两部分，论述了近三年来国内外植物生物学研究的发展动态，中国植物生物学研究取得的新进展和新成果，今后植物生物学的研究发展方向和关键技术，提出了学科发展趋势，便于读者概要了解中国植物生物学在促进经济发展、社会稳定和丰富人民物质和文化生活等方面的重要作用。现代植物生物学是一门具有广泛应用功能和强大生命力的学科，扩大植物生物学在学术界及社会中的影响力，更有利于增强从事植物生物学研究科技人员的历史和社会责任感，促进植物生物学更好、更快地发展。

本报告是在中国科学技术协会的指导下，经过众多专家、学者参与调研和撰写，既有分工，又有合作，集思广益最终完成的。在此衷心感谢中国科学技术协会领导的关心和支持，感谢中国植物生理与植物分子生物学学会理事以及所有参与调研和撰写的专家、学者，感谢学会办公室的工作人员付出的辛勤劳动！

尽管课题组同志做出了很大努力，但由于时间紧、任务重，同时亦受篇幅以及搜集、占有资料和工作人员水平所限，对一些重大问题的研究、探讨的深度和广度有待进一步提高。本报告的不足之处，敬请各位读者不吝指正。

中国植物生理与植物分子生物学学会

2013年10月

目 录

序	韩启德
前言	中国植物生理与植物分子生物学学会

综合报告

植物生物学近年研究现状及发展趋势	3
一、引言	3
二、植物生物学学科最新研究进展	4
三、植物生物学国内外研究进展比较	25
四、植物生物学学科发展趋势及展望	46
参考文献	54

专题报告

植物抗逆分子机制研究进展	73
植物表观遗传与 RNA 干扰调控机制研究进展	87
植物免疫研究进展	107
植物代谢组研究进展	124
植物激素研究进展	131
植物—微生物共生与植物氮素营养研究进展	141
植物生物质合成与生物技术研究进展	164
光合作用与光能转化研究进展	180
植物光信号转导与生物节律调控研究进展	209

ABSTRACTS IN ENGLISH

Comprehensive Report

Plant Biology: Current Status and Development Trends	249
--	-----

Reports on Special Topics

Research Progress on Mechanisms of Plant Stress Tolerance	251
Research Progress on Plant Epigenetics and RNA Interference	252
Research Progress on Plant Immunity	252
Research Progress on Plant Metabolomics	253
Research Progress on Plant Hormones	253
Research Progress on Plant-microbe Symbiosis and Nitrogen Nutrition	253
Research Progress on Plant Biomass and Biotechnology	254
Research Progress on Photosynthesis and Solar Radiation Conversion	255
Research Progress on Plant Light Signaling and Circadian Rhythms	255
索引	257

综合报告

植物生物学近年研究现状及 发展趋势

一、引言

植物是生物圈内最基础的物质和能量来源，是地球生命系统存在和运行的基石。对于人类而言，它不仅提供了我们赖以生存的氧气、食物、能源和日用材料，同时也与我们的生态环境和身心健康密切相关，因而植物科学的研究与人类的生活和社会发展密不可分。特别是近二三十年以来，环境污染、粮食安全、食品安全、资源短缺以及能源危机等问题日益严重，且在我国表现得尤为突出。鉴于这些问题与植物的密切关系，它们的最终解决毫无疑问地有赖于植物科学的发展。

进入 21 世纪以来，随着多个模式生物基因组测序的完成，生命科学不断取得突破，植物科学也取得长足进展。特别是近 5 年以来，以二代测序技术、全基因组关联分析 (genome-wide association study)、不同组学为代表的生物技术的兴起，使得植物学研究领域进入了一个新的阶段，主要表现为高通量、大数据、细节深入、重点突破以及交叉发展的特征。随着我国科研投入的不断加大，国际交流合作不断增强，国外杰出人才的持续回流，近年来我国植物科学更是呈现出爆炸式发展的态势，特别是在植物基因组学、植物群体遗传学和进化生物学、作物重要农艺性状、表观遗传学、发育生物学以及信号转导等各个方面都取得了重大进展，学术水平总体上接近国际前沿，学术影响力以及学术地位在国际上也日益提升。本报告将聚焦于植物科学研究的前沿和热点，力求多方位、多层次地介绍我国植物科学在近年内取得的重要研究进展。

二、植物生物学学科最新研究进展

(一) 植物基因组与分子遗传学

1. 植物基因组测序

大规模测序是最近 5 年来发展最为迅速的生物技术,涌现了一大批高通量、低价格的深度测序技术 (deep sequencing), 与传统的 Sanger 测序技术相对应, 被称为下一代测序 (next-generation sequencing, NGS) 或二代测序技术 (second-generation sequencing)。比较著名的二代测序技术平台包括: Roche 公司的 454 测序技术、Ion PGM 的 Ion Proton 半导体测序技术、美国应用生物系统公司 (ABI) 的 SOLiD 测序技术以及 Illumina 公司的 HiSeq、MiSeq 等。随着二代测序精度和长度的不断升高以及价格的不断下降, 这些测序技术被广泛应用于基因组学、转录组学、群体遗传学、表观遗传学以及 DNA-蛋白质互作。其中基因组学, 包括植物基因组学, 是受二代测序技术影响最深的领域。

从头测序方面, 近 5 年不断有新物种的基因组序列草图被公布。如稍早的玉米 (Schnable et al., 2009)、高粱 (*Sorghum bicolor*) (Paterson et al., 2009)、大豆 (Schmutz et al., 2010)、单叶模式植物二穗短柄草 (*Brachypodium distachyon*) (Vogel, 2010) 等。近两年, 草莓 (*Fragaria vesca*) (Shulaev et al., 2011)、可可 (*Theobroma cacao*) (Argout et al., 2011)、番茄 (Sato, 2012)、大麦 (Mayer et al., 2012)、棉花 (Paterson et al., 2012) 等重要农艺、经济及粮食作物全基因组序列分析也得以完成。

我国科学家在此领域也非常活跃, 主导或参与了多种蔬菜作物、经济作物以及资源植物的序列测定。特别是近 2 年, 分别完成了马铃薯 (Xu et al., 2011)、谷子 (*Setaria italica*) (Zhang et al., 2012b, Jia et al., 2013a)、二倍体棉花 (*Gossypium raimondii*) (Wang et al., 2012a)、小盐芥 (*Thellungiella salsuginea*) (Wu et al., 2012b)、毛竹 (*Phyllostachys heterocycla*) (Peng et al., 2013b)、西瓜 (Guo et al., 2013b)、甜橙 (*Citrus sinensis*) (Xu et al., 2013)、短花药野生稻 (*O. brachyantha*) (Chen et al., 2013b)、小麦 (Jia et al., 2013b; Ling et al., 2013) 等十数个植物基因组序列的测定和分析。

除了不同物种的从头测序, 比较基因组学是植物基因组学的另一个重要发展方向。基因组的测序为研究植物的功能基因提供了强大的支持, 但对功能基因的直接挖掘以及进化生物学的作用非常有限。深度测序技术的快速发展使得大规模的植物基因组重测序 (resequence) 工作变得可行, 加速了通过自然变异挖掘功能基因以及进化生物学的研究。2008 年, 国际合作组开始启动 1001 拟南芥基因组深度重测序工作, 计划用约 5 年的时间重测序 1001 份分布于全世界的野生拟南芥品系。目前该计划已经接近尾声, 其中 854 个品系的序列组装及已完成并释放以及 DNA 多态性信息。这项工作已经极大地促进了本地适应 (local adaptation) 的研究以及基因功能的鉴定。

我国科学家在植物比较基因组学领域也取得了杰出成果，特别是在水稻方面的研究，最近几年一直处于世界领先地位。王文课题组与深圳华大基因研究院等多个合作单位对 50 份具有代表性的野生稻和栽培稻材料进行了重测序，并根据重测序数据对亚洲栽培稻的起源历史进行分析，鉴定出了 700 多个可能受到强烈人工选择的区域 (Xu et al., 2012b)。陈明生研究组与合作者对短花药野生稻 (*O. brachyantha*) 进行了重测序，发现栽培稻基因组驯化过程中经历过串联基因重复和基因转移导致的大量基因扩增 (Chen et al., 2013b)。韩斌课题组与中国水稻研究所及日本国立遗传所等单位合作通过对 400 多份普通野生稻的重测序和序列变异分析，并与 950 余份栽培稻的基因组数据一起构建了水稻基因组遗传变异图谱以及进化树图谱，揭示了栽培水稻的详细驯化路径，证实了水稻单点起源学说 (Huang et al., 2012b)。除了水稻，我国科学家在大豆比较基因组方面也做出了出色的工作。香港中文大学林汉明研究组协同华大基因研究院等多家科研单位对 17 份野生大豆株系和 14 份栽培大豆株系进行了全基因组重测序，共发现了 630 多万个单核苷酸多态性位点 (SNPs)，鉴定了大豆驯化过程中 18 万多个 DNA 片段的获得和缺失变异，为揭示大豆驯化过程中的关键基因变异提供了重要线索 (Lam et al., 2010)。

2. 植物群体遗传学

群体遗传学自诞生 1 个世纪以来 (以连锁不平衡的概念提出为起点)，进展一直比较缓慢，直到最近一个十年，因基因组学技术的进步，突然呈现出爆炸式发展。群体遗传学的研究基础是连锁不平衡，主要方法是全基因组关联研究 (genome-wide association study, 简称 GWAS)。GWAS 最先在动物以及人类遗传中得到广泛应用，在植物中的应用一开始只是局限于玉米等异交植物群体，在水稻、拟南芥等自交植物中应用极为有限。2010 年 Atwell 等率先报道了利用 GWAS 分析 107 个拟南芥品种，发现了包括开花时间，抗病性，种子休眠，离子组差异以及营养生长等表型差异的遗传基础，开启了研究自交植物群体遗传学的先河 (Atwell et al., 2010)。GWAS 目前已经成为分析自然变异的遗传基础以及遗传进化的强有力手段。

水稻因其高度的自交性以及强烈的人工选择特点，连锁不平衡 (linkage disequilibrium, LD) 水平很高，群体结构复杂，所以相关的 GWAS 的研究非常困难。我国韩斌研究组首次利用二代测序技术进行大样本、低丰度的基因组测序和基因分型方法，构建出一张涵盖栽培稻两大亚种 (粳稻和籼稻) 的 500 余份地方品种的高密度水稻单体型图谱。利用这张图谱的基础上，研究者对籼稻的 14 个农艺性状进行了 GWAS 分析，鉴定了这些重要农艺性状的多个关联位点以及候选基因 (Huang et al., 2009)。随后，该研究组进一步扩大了研究群体，利用 950 份水稻品种对抽穗期和产量相关性状进行了关联分析，鉴定到多个新的关联位点。他们在水稻全基因组关联分析研究中开发的基于单倍体型分析的局部基因组序列组装的模拟算法，对鉴定基因的序列变异也具有重要意义。这些发现为水稻遗传学研究和水稻育种提供了重要的数据和思路，并开辟了新的研究途径，是水稻遗传学研究的重要进展。

在其他植物研究方面，我国严建兵及其合作者，利用 368 份玉米自交系为材料，利用

RNA-seq 方法进行了籽粒发育期的转录组水平大规模测序, 获得了上百万个 SNP, 利用全基因组关联分析, 深入地解析了玉米籽粒油份的遗传基础 (Li et al., 2013a)。韩斌研究组协同中国农科院作物所等多家单位, 对 916 份谷子品种进行了全基因组测序, 并利用单倍体型图谱的方法对谷子的产量、抗病性等 47 个重要性状进行了全基因组关联分析, 鉴定到了 512 个控制这些性状的遗传位点 (Jia et al., 2013a)。

3. 植物分子遗传与功能基因

21 世纪初, 植物分子遗传学的不断出现重大突破, 研究的重点逐渐从发现基因转移到对基因功能的研究上来。而过去几年对具有应用价值的功能基因的挖掘有了长足的进展, 主要与植物, 特别是作物的长发育等相关。水稻是东亚、南亚以及东南亚的最为主要的粮食作物, 最近几年, 以中国和日本为代表的亚洲国家不断在水稻的功能基因研究方面取得突破, 克隆了众多控制重要农艺性状的基因位点, 并揭示了这些基因的功能和作用机制研究, 取得了突出的成果。近五年来, 我国科学家克隆了数十个重要农艺性状基因, 包括控制株高和穗粒数的 Ghd7、控制分蘖数和分蘖角的 PROG1、控制理想株型的 IPA1、控制粒宽和粒重的 GW5、控制水稻粒长的 GS3、控制穗型 DEP1 和 DEP2、控制水稻灌浆的 GIF1 等。最近两年更是连续取得瞩目的成果。

水稻等农作物的株型与其产量密切相关, 而株型主要包括分蘖性状、叶片性状、株高性状等。近两年, 我国科学家克隆了多个与株型相关的功能基因。在早期的工作中, 李家洋及钱前等首先以水稻单分蘖突变体 *mo1* (*monoculm 1*) 为材料, 研究发现 GRAS 家族转录因子 MOC1 是调控分蘖芽生长发育的关键转录因子。2012 年, 李家洋与钱前研究员等人合作研究发现水稻 TAD1 (*TILLERING AND DWARF 1*) 基因能够编码一个细胞分裂后期启动复合物, 直接调控 MOC1, 导致后者以依赖于细胞周期进程的方式降解, 从而揭示了通过细胞周期调控分蘖以及植物株型建成的新机制 (Xu et al., 2012a)。

种康研究组研究发现了水稻转录因子 MADS57 能够直接结合并阻抑独脚金内酯 (新激素) 受体基因 D14 的转录, 从而达到控制营养器官侧芽分化和分蘖形成新功能。TCP 型的转录因子 TB1 可以与 MADS57 蛋白互作形成蛋白复合体使其转录活性降低。同时 miRNA444 直接抑制 MADS57 基因的转录。从而 miRNA、MADS 和 TCP 型转录因子及酯酶 D14 构成的水稻分蘖数调控的 miMTD (miRNA/MADS/TCP/D14) 分子网络之崭新机制, 不但拓展了 MADS 基因功能, 同时加深了人们对侧芽器官分化和分蘖形成分子调控网络的了解, 而且在水稻高产分子设计育种方面具有重要的应用潜力 (Guo et al., 2013a)。

叶片是植物进行光合作用的场所, 它的很多性状, 如叶夹角, 决定着植物的灌层结构以及宏观层面的光合效率, 进而影响作物的产量。近来的研究发现叶夹角主要由植物激素油菜素内酯 (brassinosteroid, BR) 通过诱导近轴面细胞伸长来调节的。种康研究组的研究发现水稻中 GSK3/BIN2 类激酶的下游底物 C3H 锌指蛋白 LIC 可以行使转录抑制子的作用, 拮抗 BZR1 的功能, 从而负调油菜素内酯 (BR) 信号通路, 降低叶片倾角 (Zhang et al., 2012a)。叶枕是叶夹角处的重要结构, 影响着叶夹角的形成。我国熊立仲研究组和

周奕华研究组通过合作研究发现水稻 MAPKKK 家族 ILA1 基因影响叶夹角的大小,而这种影响是 ILA1 通过调控多个细胞壁合成关键基因的表达,进而影响叶枕部位机械组织来实现的 (Ning et al., 2011)。

在鉴定株高性状功能基因方面,我国科学家最近几年也取得很好的成果。何祖华课题组继克隆了控制最上节间伸长基因 EUI 后 (Zhu et al., 2006),近年又鉴定了控制节间生长和株高的 BUI1 基因 (bent uppermost internode1),发现 BUI1 编码一个植物特异的 Class II formin 蛋白,调控细胞微丝骨架 (actin cytoskeleton) 的装配和动态变化,从而调控细胞的伸长和极性扩展,并最终影响了水稻的节间发育 (Yang et al., 2011b)。张大兵研究组在同期杂志上也同时独立报道了类似的结果 (Zhang et al., 2011)。

株型相关性状一般都是间接影响作物产量的农艺性状,而谷粒性状以及穗部性状则往往直接决定或影响着作物产量。傅向东研究组研究发现来自于巴基斯坦优质水稻 Basmati 这个品种中, GW8 基因 (该基因编码转录因子 OsSPL16) 启动子产生变异,导致基因表达下降,从而使水稻的籽粒变得细长,并且淀粉粒的排列等发生变化,可以很好的改善稻米的外观口感。我国大面积种植的高产水稻中含有的是 GW8 基因的另一个变异类型,它能促进细胞分裂和增加稻米粒重,使得水稻更为高产。而来自伊朗水稻品种中的一个新的 GW8 基因突变类型可以把 GW8 基因的优质和高产这两个优异性状结合起来。从而为杂交稻高产优质分子育种直接提供了有重要应用价值的新基因,也为揭示水稻品质和产量协同提升的分子奥秘提供了新线索 (Wang et al., 2012b)。林鸿宣研究组继克隆了控制水稻粒宽的 QTL GW2 之后 (Song et al., 2007),于 2012 年又分离了一个控制水稻粒长的主效 QTL 位点 GL3.1/qGL3,发现该基因编码了一个 PP2A Ser/Thr 蛋白磷酸酶 OsPPKL1。进一步的研究表明该蛋白通过负调节颖壳胞的纵向分裂使籽粒变长 (Qi et al., 2012a)。张红生研究组独立的研究发现同样的结果 (Zhang et al., 2012c)。

水稻籽粒的其他性状,如落粒性以及谷粒品质也是重要的农艺性状。韩斌课题组研究人员,通过对携带有野生稻落粒 QTL 片段的广陆矮 4 号品系 SL4 进行 γ -ray 诱变,筛选到两个不落粒突变体 shat1 和 shat2,并通过图位克隆分离到这两个基因。他们发现 SHAT2 是野生稻落粒 QTL SH4 的新等位基因,而 SHAT1 则编码了一个 AP2 类的转录因子。通过进一步的研究,他们阐明了不同落粒之间的关系,建立了控制籽粒脱落的分子机制网络 (Zhou et al., 2012)。薛红卫研究组基于表达谱的研究,鉴定了一个在水稻生殖发育过程中优先表达的转录因子 MADS29,并通过反向遗传学、细胞生物学以及分子生物学的研究,揭示了 MADS29 通过直接结合程序化死亡相关基因的启动子区调控这些基因的表达,从而影响正常灌浆和胚乳发育 (Yin & Xue, 2012)。此外,韩斌研究组最近还鉴定了控制水稻驯化过程中重要性状种子附属芒退化消失的关键基因 An-1,发现它编码一个 bHLH 类的转录因子,并揭示了这个基因的作用机制及其在驯化中的作用 (Luo et al., 2013)。

4. 植物表观遗传学及小 RNA

表观遗传学 (epigenetics) 是 21 世纪初期迅速发展起来的一个遗传学的分支,主要研