

作物种质资源表型性状鉴定评价: 现状与趋势

王晓鸣, 邱丽娟, 景蕊莲, 任贵兴, 李英慧, 李春辉, 秦培友, 谷勇哲, 李 龙

(中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081)

摘要: 表型是作物基因型与环境互作后呈现出来的性状, 包括形态学、生育期、产量、品质、抗性等性状。作物种质资源具有丰富的遗传多样性, 并经过数千年在世界不同区域驯化利用中的人工选择, 形成了表型性状的多样性, 构成育种家选育作物新品种的物质基础。认识和发现作物种质资源表型的多样性需要通过系统、科学的鉴定, 特别是培育适应全球气候变化下环境的品种, 更需在大量种质资源中发掘和利用抗旱、耐热、抗病虫、水肥高效利用等特性的材料。作物种质资源各类表型性状的鉴定需对环境进行有效的控制, 而多年多点的鉴定可以准确观察鉴定性状的变异水平或表达稳定性, 是育种家准确选择和利用性状的重要依据。作物种质资源表型性状的鉴定主要采用田间鉴定、设施鉴定、仪器分析、感官鉴定的方式。近年来, 作物种质资源表型性状鉴定已从单一环境、低通量、粗放型鉴定转变为多年多环境、重点性状、高通量精准型鉴定。随着组学技术、智能与信息技术的快速发展, 作物种质资源的表型性状鉴定已进入一个新阶段, 形成作物育种中重要性状准确快速发掘与应用的坚实基础。

关键词: 作物; 种质; 表型; 鉴定; 评价

Evaluation on Phenotypic Traits of Crop Germplasm: Status and Development

WANG Xiao-ming, QIU Li-juan, JING Rui-lian, REN Gui-xing,

LI Ying-hui, LI Chun-hui, QIN Pei-you, GU Yong-zhe, LI Long

(*Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081*)

Abstract: The phenotype, as outcome of genotype that interplays with environmental factors, includes different traits such as architecture, growth stage, yield characters, quality, and resistance to biotic and abiotic stresses. After long-term natural variations in eco-system as well as domestication and cultivation in agricultural eco-system crop germplasm obtained rich genetic and phenotypic diversity, as the fundamental basis in breeding for new varieties. It is of interest to explore and understand the phenotypic diversity by scientific and systematical identification and evaluation. Identifying elite germplasm resources that showed drought and heat tolerant, disease and pest resistant, high efficient use of water and fertilizer is absolutely important to breed new varieties with environmental adaptability under global climate change. Testing for phenotypic variations under controlled environment at multiple locations for years is desirable and highly recommended. The methods for identifying phenotypic variations are conducted in the fields, facilities, instruments and with person sensory. The identification of crop germplasm traits, which were surveyed at one environment (locus) with expected low-throughput and low accuracy, has been popularly performed at multi-environments with high-throughput and precise characterization. By taking advantage of rapid development on technologies of multi-Omics, artificial intelligence, image recognition and analysis, researches on phenotypic traits of crop germplasm resource will step for a new stage, valuable for crop breeding in the future.

Key words: crop; germplasm; phenotypic trait; identification; evaluation

收稿日期: 2021-08-02 修回日期: 2021-11-17 网络出版日期: 2021-08-18

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210802001>

第一作者研究方向为作物抗病性, E-mail: wangxiaoming@caas.cn

基金项目: 中国农业科学院科技创新工程 (CAAS-ASTIP-2017-ICS)

Foundation project: The Agricultural Science and Technology Innovation Project of Chinese Academy of Agricultural Sciences (CAAS-ASTIP-2017-ICS)

农作物生产正面临全球人口持续增长、气候变化导致的非生物和生物胁迫加剧、新冠肺炎疫情和全球经济衰退引发的粮食危机的巨大压力^[1-2]。持续保持农作物生产的稳定及产量与品质的提升,离不开对作为新品种培育基础的丰富多样作物种质资源的深入挖掘与利用。

特异性是作物种质资源的重要特征之一,特异性种质是培育新品种的基础。作物种质资源的表型多样性由农艺性状、产量性状、抗性性状、品质性状等特性所构成,是各类种质遗传物质(DNA)的多态性在不同环境下的总体表达。作物种质表型鉴定的目的是在具有丰富多样性的作物种质群体中发掘具有生产利用价值但尚未被充分利用的特异性种质及其基因,例如丰产性、广适性、抗病虫性、抗旱耐盐耐热等抗逆性、高油分、专用营养等种质。

1 表型性状鉴定是认识作物种质资源和培育新品种的基石

广义的作物表型是指在正常或有胁迫因素存在的生长环境下,作物遗传控制的基因与环境互作后表现出的各种外部和内部的特性,如株高、产量、品质、抗性等。

1.1 表型是认识和利用作物种质资源的基础

1.1.1 作物种质资源的表型多样性是品种选育的动力 作物的形态多样化来自对不同环境的适应,抗病虫和抗逆境能力的多样化来自作物与生物及非生物胁迫的长期互作选择,品质的多样化与种植环境及人们的选择密切相关。通过各种技术方法开展作物表型鉴定是了解、利用和管理农作物的基础^[3]。我国复杂的自然环境赋予了我国农作物种类及其野生资源的多样性,近万年的农耕史形成了表型与遗传特性丰富的农家种和选育品种^[4-7]。通过表型性状鉴定能够促进对我国农作物种质资源多样性、本底性的系统认知,构成了新品种选育的动力。

1.1.2 作物种质资源对环境的可塑性是培育品种的基础 植物在适应波动的环境中进化,有些甚至对不同地域间差异极大的光温变化表现为钝感,具有生长环境广适性、产量或抗性稳定性的特征。环境可塑性强的作物种质在获得准确表型鉴定后,将成为育种家培育可大范围推广种植品种的重要亲本^[8-9]。多数作物种质表型性状表达具有区域环境下的稳定性与优异性特点,这类种质可以成为区域化育种的重要基础材料^[10]。

1.1.3 作物特异性表型是解决当前育种瓶颈的材料基础 全球气候变暖导致作物生产面临前所未有的非生物与生物胁迫环境,由此将引发玉米、水稻、大豆和小麦等作物减产 18%~43%^[11]。为保护作物生产,亟需从大量资源中发掘能有效克服或耐受相关胁迫的种质,如抗旱玉米^[12]、耐热小麦^[13]、抗虫水稻^[14]等。

1.1.4 特异表型种质是基因研究、分子设计育种和转基因作物培育的前提 对作物重要性状控制基因挖掘是当前热点之一。通过精准的表型性状鉴定,科学家可从作物近缘种、野生种、地方品种中找到克服各类逆境的性状,进而克隆相关基因,开展分子设计育种,或通过转基因技术使其得到育种应用^[15]。

1.2 高效与准确的作物种质表型发掘是现代育种的支撑

1.2.1 具有优异农艺和产量性状的种质是育种的恒久基础 作物育种是将优异性状集中到新品种的过程。因此,围绕产量性状构成,系统鉴定作物种质的基本农艺性状已成为种质资源发掘和利用的基础,也是新品种选育的重要依托。

1.2.2 作物产业化发展对品种表型的新要求 伴随作物生产规模化、集约化、机械化的产业化发展,与群体产量提升相关的矮秆、耐密、抗倒性状,与机械化收获相关的籽粒灌浆脱水快、不炸荚、熟期短等性状已成为种质资源特性挖掘的重点。

1.2.3 良好抗性作物品种是稳定产量、扩大种植范围的重要保障 针对性地挖掘和利用对生物与非生物胁迫具有良好抗性的材料,已成为培育有效抵御气候变化的新品种的重点。发掘适应瘠薄地、滩涂地、盐碱地、寒地种植的特殊种质并培育新品种是解决我国耕地减少、土壤质量偏低问题的重要途径。

1.2.4 生态友好型新品种培育需要新表型种质的注入 作物种质中一些新的表型性状逐步得到育种利用,如对土壤养分和水分高效利用、高光效、抗新病虫害等表型的发掘对于培育绿色品种和提高产品质量至关重要^[16],而低甲烷排放种质对水稻育种和生产具有重大意义^[17]。

1.2.5 食品营养品质优质化、多样化特异种质成为新需求 品质优异或满足特定人群营养需求的品种培育正在得到重视,而具有品质特异表型的种质是支撑这些品种培育的重要基础,如高抗性淀粉和低谷蛋白含量水稻种质的发掘^[18],对人无过敏源(蛋

白/酶等)的大豆、花生、菜豆种质^[19-20],维生素C、花色苷等具有抗氧化活性的功能物质含量高的种质^[21]等。

1.2.6 适宜工业化加工的专用种质将得到更多利用 农产品的工业化、规模化精深加工需要各类适宜的、专用的农作物原料,只有针对性地从大量种质资源中鉴定出高淀粉、高蛋白、高脂肪、高赖氨酸、低直链淀粉、高生物活性物质及功能活性等特异性状的材料,才可能培育出加工专用的品种。

2 作物种质资源表型鉴定的基本原理及环境控制

对于作物种质资源,表型性状主要包括以下几类:基本农艺和产量性状(植株个体的植物学形态与产量性状、群体的物候学特性)、品质特性(植株食用部分的营养成分、加工或饲用部分的化学成分)、生物抗性(对病虫害及杂草的抵抗能力)、非生物抗性(又称抗逆性,指对旱涝、低温高温、盐碱/养分缺乏/重金属等土壤环境的耐受能力)、养分利用性状(对土壤中水分、养分的利用效率)、适宜机收性状(抗倒折性、早熟性、果荚抗裂角性、籽粒脱水性)等。

2.1 作物表型鉴定的基本原理

作物表型是作物基因型与环境互作所形成的,在基因型固定的条件下,决定表型性状表达程度的是环境。对于作物种质资源,表型性状鉴定的基本原理就是在一定的鉴定环境下使作物种质资源中不同遗传控制的基因型得以充分表达。在鉴定过程中,表型性状的充分、有效表达既受鉴定圃所处的大环境(土壤环境、气候环境)的影响,也受种植群体密度这一生物环境的影响。

由于作物种质资源表型性状鉴定具有材料数量多(基因型类型多)、单份材料种子量相对少的特点,因此开展作物种质资源表型鉴定一般分为两个层次:首先对大量种质进行单点一年或多年初步鉴定,然后选择重点种质进行多年多点多重复多环境下的精准鉴定,以使鉴定性状展示出在不同时空条件下的变异水平,为性状的育种利用、遗传分析、基因挖掘研究提供非常准确的信息。

作物种质资源表型形成是长期进化与驯化的结果。作物种质的价值主要体现在育种利用上,因此作物种质资源表型鉴定与性状选择需在接近生产条件的环境中进行^[22],而田间多变环境中鉴定所获得的表型性状数据对育种家更具参考

价值^[3]。

2.2 作物表型性状鉴定的环境控制

2.2.1 农艺和产量性状表型鉴定的环境控制 作物种质资源的农艺性状和产量性状需在适宜该作物生长的环境下鉴定,提供作物生长必需的营养及水分、合理的群体种植密度、正常的田间管理、控制病虫害发生、准确记载相关气候信息。若要考察其性状的稳定性或变异范围(环境型),则采取多年多点(多环境)方式鉴定^[23-24]。

2.2.2 生物与非生物逆境抗性表型鉴定的环境控制 中等偏高水平的生物胁迫强度(控制接种用病菌浓度或害虫群体数量)与非生物胁迫强度(控制旱、渍、盐、极端温度、土壤氮素等因素水平)可使大量鉴定种质资源的抗性/耐性以不同水平获得表达^[25],有利于育种家选用。高强度的逆境胁迫环境则适于发掘特异抗源材料和抗性基因^[26-27]。

2.3 作物表型表达的环境可塑性

作物种质资源表型具有在不同环境下表达的可塑性,反映不同种质对环境适应性的强弱^[28-29],重要表型在不同环境下表达的稳定性直接影响育种家对该性状的选择与利用。不同环境下的性状可塑性水平主要受到作物种质基因型的控制,也受到表型鉴定中人为因素的影响。因此,多年多点的鉴定可以准确揭示性状的可塑性水平。

3 作物表型的主要鉴定方式

3.1 田间条件下的表型鉴定

田间鉴定表型涉及各类农艺性状(包括植物学性状、植株生长性状、产量性状、群体生育期性状等)、生物胁迫抗性性状(包括抗病性、抗虫性等)、非生物胁迫抗性性状(包括抗旱性、耐渍性/耐涝性、耐热性、耐寒性、抗冻性、耐盐碱性、耐荫性、耐铝酸性、耐重金属、除草剂抗性、中微量元素缺乏/过量敏感性等)、环境养分和水分利用性状(包括氮素、磷素、钾素、水分等)、适宜机收性状(早熟性、茎秆抗倒折性、果荚抗裂角性、籽粒脱水性、棉花落叶性等)。

田间鉴定并非是在完全自然条件下的鉴定,鉴定者也要通过各种栽培措施保证鉴定种质的正常生长,并对施加的胁迫逆境强度予以人为调控。进行作物表型性状田间鉴定时,以下要素是获得可靠表型的关键:性状鉴定圃选址、鉴定试验设计及田间管理方案、性状描述规范性与数据采集标准、鉴定性状的调查方法、性状分级与评判标准等^[30-32]。

3.2 设施条件下的表型鉴定

作物种质资源的一些特性可通过设施(温室、人工气候室、培养箱、旱棚、盐池、冷水池等)中的可控环境进行鉴定。鉴定设施可调控昼夜温度与湿度、光照强度与长度、逆境强度,以满足相关表型鉴定的需求。设施鉴定主要涉及生物与非生物胁迫性状及少量农艺性状的表型,如苗期抗病性和抗虫性、萌芽至苗期的抗旱性和耐盐性、水稻耐冷性等^[33-38]。

3.3 仪器分析条件下的表型鉴定

作物种质资源的果实与籽粒的营养品质、加工品质、碾磨品质、重要功能因子、植株中工业加工用成分(纤维等)的特性鉴定、部分农艺性状(抗倒性、光合能力等)和生物/非生物抗性相关生物物质的表型需要采用相应仪器的测定获得;与品质相关蛋白/酶表型可以采用基于仪器分析的分子检测技术予以测定,如豆类籽粒中的特异蛋白、胰蛋白酶抑制剂、小麦谷蛋白亚基等。

3.4 利用味觉和嗅觉的感官鉴定

一些作物种质资源的果实风味品质需采用人感官鉴定方式予以确认,如各种水果(包含西瓜与甜瓜)色香味鉴定、甜糯玉米食用品质鉴定等。感官鉴定是人们利用味觉、嗅觉以及视觉的综合分析能力,并根据市场对品质的需求判断该作物种质风味品质的市场适合度。

4 我国作物种质资源表型鉴定重要进展及对育种的贡献

4.1 基本农艺与产量性状鉴定

我国自 20 世纪 80 年代始,在国家项目依托下,已完成保存在国家种质库、种质圃中的 52 万份各类农作物种质资源的基本农艺与产量性状鉴定。各类作物鉴定的农艺性状从最初的数项发展至数十项,逐渐形成完善。如小麦从 9 项鉴定内容增至 27 项,水稻从 12 项增至 44 项,玉米从 14 项增至 67 项。经过鉴定,发掘出许多农艺与产量性状突出的种质用于新品种选育或生产推广,如矮仔占等一批携带半矮秆基因的种质为水稻矮化育种提供了重要亲本,引发了水稻育种第一次绿色革命,使产量提升 20%~30%^[39]。“太谷核不育小麦”是我国特有的小麦显性雄性不育天然突变体,我国首创了矮秆基因标记的矮败小麦,在此基础上育成的轮选 987 不仅在北部冬麦区大面积推广,而且建立了轮回选择育种平台,成为北部冬麦区育种的骨干亲本^[40]。

野生近缘植物往往具有丰富的基因资源,包含高产、抗病虫、抗逆以及育性控制等优异基因,因此在遗传育种和杂种优势利用等方面具有极大潜力。不育野生稻种质“野败”的发现为水稻雄性不育系的选育打开了突破口。东乡野生稻是世界上分布最北的普通野生稻,能自然越冬,耐冷性极强,为提高南方水稻品种耐寒性提供了丰富的基因资源^[41]。

4.2 生物胁迫抗性鉴定

培育具有较强抗病虫能力的新品种是利用作物抗性减轻病虫害流行造成生产损失的主要手段,而为育种家提供优质抗病虫种质就成为重要的基础。自 20 世纪 70 年代以来,我国在粮食作物、经济作物、蔬菜作物、果树作物、牧草绿肥作物种质资源中开展了针对 538 种病虫害的抗性鉴定。据不完全统计,在 130 余种作物上完成抗病性和抗虫性鉴定约 183 万份次,有力支撑了各种作物在不同育种阶段的抗病虫新品种选育,为减轻田间病虫害对作物生产的为害做出了贡献。例如,从 871 个野生稻中鉴定发掘出广谱抗白叶枯病种质 RBB16,其后将抗病基因 *Xa23* 转入普通水稻并在生产上推广^[42];从 1 万余份水稻种质中筛选获得 212 份抗条纹叶斑病材料,鉴定出 *STVII* 等多个抗病基因^[26],抗病新品种的推广有效解决了被称为“水稻癌症”的条纹叶枯病控制难题。小麦种质繁 6、周 8425B 等之所以能够成为被育种家广泛利用的骨干亲本,与其具有良好的条锈病抗性密切相关^[43-44]。玉米种质 X178、齐 319 和沈 137 被鉴定为抗多种病害种质,由于抗病谱广,作为亲本分别培育出的品种农大 108、鲁单 50、沈单 10 号具有较好的抗病性,成为各区域的主要推广品种^[45]。

4.3 非生物胁迫抗性鉴定

我国对作物种质资源大规模的非生物胁迫抗性鉴定工作始于 20 世纪 80 年代,并在 21 世纪得到快速发展。根据不同作物的生产区域特点,在粮食、经济、蔬菜、果树、牧草与绿肥等作物中分别开展了抗旱性、耐涝/渍性、耐热性、耐冷(寒)/抗冻性、耐盐碱性、耐铝毒性、耐氟性、耐瘠性、耐荫性、抗倒性等抗逆性鉴定^[46-47]。迄今,已在近 100 种各类作物上鉴定了 27.8 万份次种质。在小麦、玉米、水稻、棉花、大豆等主要作物的抗逆性鉴定方面取得了显著成果。例如,我国作物种质资源库保存有 5 万余份小麦种质资源,小麦研究者历时 40 年对其中 2.4 万份种质进行了抗旱性鉴定,遴选出强抗旱耐热种质 110 多份,培育出晋麦 47、长 6878、洛早 7 号及中麦

36等一批抗旱节水小麦新品种,大幅提高了我国小麦中低产田的生产水平,同时为节约水资源、改善生态环境等发挥了重要作用^[48-49]。

4.4 品质性状鉴定

作物种质资源的品质性状是决定种质利用方向、品种消费预期、深加工潜力评估的重要依据。随着我国经济发展以及国民对多元化、个性化营养膳食需求增加,作物种质资源品质性状鉴定与评价工作愈发重要。作物种质资源品质性状鉴定内容主要包括营养品质(淀粉、蛋白质、脂肪等)、功能品质(微量元素、膳食纤维、生物活性物质及其功能活性等)、加工品质(磨粉品质、碾米品质、食品加工品质等)和感官品质(外部感官品质、食味品质)。粮食作物主要鉴定与营养、功能以及加工品质相关的性状,油料作物以含油量、不饱和脂肪酸等性状为核心内容,棉花与麻类作物以纤维为重点品质性状,薯类作物以淀粉为主,糖料作物主要为含糖量,而水果与果树类种质则以甜度、可溶性固形物、风味、果肉硬度等为主要鉴定内容。35年来,我国已对25万份各类作物种质进行了品质鉴定,许多品质优异的种质或作为育种亲本利用,或直接进行生产推广。例如优质纤维棉花种质锦444作为亲本材料选育出大面积推广的品种中棉所49;高油抗病芝麻种质安徽宿县芝麻为父本培育出高油、抗病、大粒芝麻新品种中芝15;高淀粉、抗性好的马铃薯种质AMYLEX作为母本培育出大面积推广的早熟、高产、抗病、适于淀粉加工的马铃薯品种克新22号;从美国引进的丰产、优质、晚熟柑橘品种少核默科特在重庆三峡库区大面积种植^[46-47]。

4.5 养分水分高效利用性状鉴定

当前,我国农业发展更加注重绿色高效,化肥投入逐渐减少,灌溉用水更为科学。经过以产量为核心指标的鉴定,已筛选出一批耐土壤低氮、低磷环境以及对氮磷及水分高效利用的优异种质资源^[50-52],并发现了一些耐低氮和低磷的水稻、玉米、小麦品种^[53],以及具有水分高效利用特征的小麦、玉米、大豆、谷子品种。

5 作物种质资源表型性状鉴定发展趋势

5.1 表型鉴定策略与重点任务发生重大改变

5.1.1 重要农艺性状从单点单环境鉴定到时序性鉴定 在我国作物种质资源表型鉴定初期阶段,面对数十万份种质,农艺及产量性状多为一年一点鉴定结果。这种单一环境所获得的鉴定数据无法全面反

映出作物物质表型性状的变异范围,育种家较难进行选择与利用。近年,随着精准鉴定的推出,部分主要作物开展了种质资源多年多点的农艺性状及其他性状的时序性鉴定。至2020年,完成了3000份水稻种质在7个生态点、3000份小麦种质在6个生态点、2000份玉米种质在6个生态点各3年的主要农艺及产量性状鉴定。在经济作物中,进行了2000份大豆、1650份油菜、1650份棉花、1750份蔬菜的多年多点精准鉴定。这种时序性鉴定,充分利用不同的环境条件,明确了各类表型性状的变异水平,为选择光温非敏感的广适性种质、区域适应性种质并进行育种利用提供了可能。

5.1.2 绿色优质多抗性成为表型鉴定的重点 利用优异种质培育绿色优质多抗品种已成为新趋势,例如对病虫害具有较好抗性的品种可以减少农药施用^[54-55];对非生物胁迫具有忍耐力的品种能够获得稳定的产量并可向相似环境地区推广种植^[56];水肥高效利用品种具有节肥节水少投入和保护环境的优势^[57-58]。实现具有这些特色性状新品种的培育,首要的基础是从众多的种质资源中发掘出相应特性的种质,我国在作物种质资源中已开始相关性状鉴定。

5.1.3 表型鉴定从低通量粗放型转向高通量精准化 近10年,科技进步为农作物表型性状高通量精准化鉴定提供了可能,各类表型鉴定平台设施、数据自动采集与分析设备快速投入应用^[59]。高通量田间表型鉴定技术的发展推动了作物种质资源规模化高效鉴定,为基因型分析、相关基因克隆与育种利用创造了可能。

5.1.4 标准化成为表型鉴定信息交流的重要条件

2006年以来,我国全面开始实施作物种质资源表型鉴定标准化,建立了147种作物的种质资源描述规范和数据标准;制定了以作物种质资源性状评价鉴定、抗病抗虫性鉴定、抗旱耐盐耐渍性鉴定为主要内容的国家标准和农业行业标准100余个;水稻、小麦、玉米、大豆、棉花、油菜、蔬菜等作物还制定了种质资源重要性状精准鉴定技术规程。联合国粮食及农业组织(FAO, Food and Agriculture Organization of the United Nations)下属主要农业研究机构也建立了各类作物种质资源性状鉴定标准,但迄今还缺乏国际统一与通用的作物种质资源表型性状鉴定技术体系与性状描述标准^[3]。

5.2 作物表型精准化鉴定技术快速发展

5.2.1 田间环境下作物表型组学鉴定技术 作物的大量表型性状鉴定主要依赖于田间环境下的规

模化鉴定,适应高通量、精准化的鉴定技术发展迅速。田间模式下的高通量表型平台(HTPPs, high-throughput phenotyping platforms)已经从理念发展至实际应用,在水稻、小麦、玉米、大豆、棉花、油菜、豆类等作物的农艺性状、抗性性状鉴定都有成功的实践。各类地面与空中自动移动与信号传感设施和信息传输技术研发与应用,实现了作物外观表型的智能化自动采集^[59-61]。

5.2.2 可控环境下作物表型组学鉴定技术 规模化可控环境下作物表型性状鉴定主要是基于表型组学研究技术平台。机器视觉技术及智能图像处理系统的快速发展极大提高了设施条件下非生物胁迫抗性鉴定的通量和精度^[60]。如法国农业科学院、澳大利亚植物功能基因组中心以及中国华中农业大学作物表型中心均建立了自动观测温室系统^[62],中国华中农业大学通过该系统已经完成了多种作物的抗旱性鉴定,发掘出一批抗旱种质及基因资源^[63-64]。设施鉴定技术作为未来高通量抗性鉴定的关键推动力,在现代农业中具有不可替代的重要作用。

5.2.3 作物表型图像采集技术 近年来,针对不同作物、不同场景、不同性状的表型采集技术发展迅速,如高空远距离表型图像采集(卫星图像采集、飞机航拍图像采集、无人机图像采集),地面近距离表型图像采集(车辆采集、固定台架或高架缆索图像采集、近距离图像采集)^[60,65-66]。基于植株组织的三维性状采集技术已投入应用^[67-68]。

5.2.4 高通量表型鉴定数据处理技术 作物种质资源表型鉴定产生数量巨大和高度多维的数据,计算机信息处理技术的快速发展对支撑作物种质资源表型的高通量快速采集、非文字数据化记录、图像传输与分析、多维统计分析至关重要。在图像分析过程中,机器学习等技术将极大提升科学家对作物发育过程中表型性状变化的全面认识^[69-70]。在作物性状表型鉴定中,各种模型、算法的发展给予了科学分析表型数据以重要支撑^[71-72],是表型鉴定数据处理中不可或缺的一环。

作物表型鉴定已经从外部形态性状发展至抗性、品质成分、生理与代谢特征等多方面的性状,甚至对单细胞、单器官/组织的表型进行鉴定。针对作物种质资源的规模化代谢组学表型研究正在成为发掘控制作物主要代谢过程相关基因的有力工具^[73]。表型鉴定必定走向多学科的合作,通过与作物表型的多组学、多平台联合研究实现对大数据的采集、传输、储存、解读与利用,才能够做到表型鉴定

与作物育种紧密结合^[74-75]。

6 结论

准确认知表型是了解农作物的第一步。作物种质资源各类性状的表型鉴定决定着农作物生产的未来。通过突破表型性状精准鉴定技术,开展多学科联合的规模化鉴定,充分解析已经收集保存的作物种质资源的遗传特性,挖掘满足作物高产、优质、抗逆和绿色发展需求的种质资源和基因资源,是作物种质资源工作者的重大责任。

参考文献

- [1] Pareek A, Dhankher O P, Foyer C H. Mitigating the impact of climate change on plant productivity and ecosystem sustainability. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(2): 451-456
- [2] Laborde D, Martin W, Swinnen J, Vos R. COVID-19 risks to global food security. *Science*, 2020, 369(6503): 500-502
- [3] Pieruschka R, Schurr U. Plant phenotyping: Past, present, and future. *Plant Phenomics*, 2019, 1(3): 1-6
- [4] 中国农学会遗传资源学会. 中国作物遗传资源. 北京: 中国农业出版社, 1994: 27-46
- [5] Society of Crop Genetic Resources, Chinese Association of Agricultural Sciences. *Crop genetic resources in China*. Beijing: China Agriculture Press, 1994: 27-46
- [6] 董玉琛, 郑殿升. 中国作物及其野生近缘植物 - 粮食作物卷. 北京: 中国农业出版社, 2006: 1-29
- [7] Dong Y C, Zheng D S. *Crops and their wild relatives in China: Grain crops*. Beijing: China Agriculture Press, 2006: 1-29
- [8] 郑殿升, 杨庆文, 刘旭. 中国作物种质资源多样性. *植物遗传资源学报*, 2011, 12(4): 497-500, 506
- [9] Zheng D S, Yang Q W, Liu X. Diversity of crop germplasm resources in China. *Journal of Plant Genetics Resources*, 2011, 12(4): 497-500, 506
- [10] 刘旭. 中国作物栽培历史的阶段划分和传统农业形成与发展. *中国农史*, 2012, 31(2): 3-16
- [11] Liu X. Stage division of Chinese crop cultivation history and formation of traditional agriculture. *Agricultural History of China*, 2012, 31(2): 3-16
- [12] Laitinen R A E, Nikoloski Z. Genetic basis of plasticity in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(3): 739-745
- [13] Lozada D N, Carter A H. Insights into the genetic architecture of phenotypic stability traits in winter wheat. *Agronomy*, 2020, 10(3): 368
- [14] Cortinovis G, Vittori V D, Bellucci E, Bitocchi E, Papa R. Adaptation to novel environments during crop diversification. *Current Opinion in Plant Biology*, 2020, 56: 203-217
- [15] Vogel E, Donat M G, Alexander L V, Meinshausen M, Ray D K, Karoly D, Meinshausen N, Frieler K. The effects of climate extremes on global agricultural yields. *Environmental Research Letters*, 2019, 14(5): 054010
- [16] Wu X, Feng H, Wu D, Yan S J, Zhang P, Wang W B, Zhang J, Ye J L, Dai G X, Fan Y, Li W K, Song B X, Geng Z D, Yang W L, Chen G X, Qin F, Terzaghi W, Stitzer M, Li L, Xiong

- L Z, Yan J B, Buckler E, Yang W N, Dai M Q. Using high-throughput multiple optical phenotyping to decipher the genetic architecture of maize drought tolerance. *Genome Biology*, 2021, 22 (1): 185
- [13] Ni Z F, Li H J, Zhao Y, Peng H R, Hu Z R, Xin M M, Sun Q X. Genetic improvement of heat tolerance in wheat: Recent progress in understanding the underlying molecular mechanisms. *The Crop Journal*, 2018, 6 (1): 32-41
- [14] Lu H P, Luo T, Fu H W, Wang L, Tan Y Y, Huang J Z, Wang Q, Ye G Y, Gatehouse A M R, Lou Y G, Shu Q Y. Resistance of rice to insect pests mediated by suppression of serotonin biosynthesis. *Nature Plants*, 2018, 4 (6): 338-344
- [15] Fernie A R, Yan J B. De novo domestication: An alternative route toward new crops for the future. *Molecular Plant*, 2019, 12 (5): 615-631
- [16] Li S, Tian Y H, Wu K, Ye Y F, Yu J P, Zhang J Q, Liu Q, Hu M Y, Li H, Tong Y P, Harberd N P, Fu X D. Modulating plant growth-metabolism coordination for sustainable agriculture. *Nature*, 2018, 560 (7720): 595-600
- [17] Su J, Hu C, Yan X, Jin Y, Chen Z, Guan Q, Wang Y, Zhong D, Jansson J, Wang F, Schnürer A, Sun C. Expression of barley SUSIBA2 transcription factor yields high-starch low-methane rice. *Nature*, 2015, 523 (7562): 602-606
- [18] Guo D S, Ling X T, Zhou X G, Li X, Wang J Y, Qiu S, Yang Y W, Zhang B L. Evaluation of the quality of a high-resistant starch and low-glutelin rice (*Oryza sativa* L.) generated through CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, 68 (36): 9733-9742
- [19] Pandey A K, Sudini H K, Upadhyaya H D, Varshney R K, Pandey M K. Hypoallergen peanut lines identified through large-scale phenotyping of global diversity panel: Providing hope toward addressing one of the major global food safety concerns. *Frontiers in Genetics*, 2019, 10: 1177
- [20] Wu Y M, Guan R X, Liu Z X, Li R Z, Chang R Z, Qiu L J. Synthesis and degradation of the major allergens in developing and germinating soybean seed. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2012, 54 (1): 4-14
- [21] Liu Y, Tikunov Y, Schouten R E, Marcelis L F M, Visser R G F, Bovy A. Anthocyanin biosynthesis and degradation mechanisms in solanaceous vegetables: A review. *Frontiers in Chemistry*, 2018, 6: 52
- [22] 王兰芬, 武晶, 王昭礼, 余莉, 吴宪志, 张时龙, 王述民. 普通菜豆种质资源表型鉴定及多样性分析. *植物遗传资源学报*, 2016, 17 (6): 976-983
Wang L F, Wu J, Wang Z L, Yu L, Wu X Z, Zhang S L, Wang S M. Morphological diversity and classification of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) germplasm resource. *Journal of Plant Genetics Resources*, 2016, 17 (6): 976-983
- [23] Xu Y B. Envirotyping for deciphering environmental impacts on crop plants. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129 (4): 653-673
- [24] Millet E J, Kruijjer W, Coupel-Ledru A, Prado S A, Cabrera-Bosquet L, Lacube S, Charcosset A, Welcker C, van Eeuwijk F, Tardieu F. Genomic prediction of maize yield across European environmental conditions. *Nature Genetics*, 2019, 51 (6): 952-956
- [25] 李龙, 毛新国, 王景一, 昌小平, 柳玉平, 景蕊莲. 小麦种质资源抗旱性鉴定评价. *作物学报*, 2018, 44 (7): 988-999
Li L, Mao X G, Wang J Y, Chang X P, Liu Y P, Jing R L. Drought tolerance evaluation of wheat germplasm resources. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44 (7): 988-999
- [26] Wang Q, Liu Y Q, He J, Zheng X M, Hu J L, Liu Y L, Dai H M, Zhang Y X, Wang B X, Wu W X, Gao H, Zhang Y H, Tao X R, Deng H F, Yuan D Y, Jiang L, Zhang X, Guo X P, Cheng X N, Wu C Y, Wang H Y, Yuan L P, Wan J M. *STV11* encodes a sulphotransferase and confers durable resistance to rice stripe virus. *Nature Communications*, 2014, 5: 4768
- [27] Ye J R, Zhong T, Zhang D F, Ma C Y, Wang L N, Yao L S, Zhang Q Q, Zhu M, Xu M L. The auxin-regulated protein ZmAuxRP1 coordinates the balance between root growth and stalk rot disease resistance in maize. *Molecular Plant*, 2019, 12 (3): 360-373
- [28] Schneider H M, Lynch J P. Should root plasticity be a crop breeding target? *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 546
- [29] Arnold P A, Kruuk L E B, Nicotra A B. How to analyse plant phenotypic plasticity in response to a changing climate. *New Phytologist*, 2019, 222: 1235-1241
- [30] 李立会, 李秀全. 小麦种质资源描述规范和数据标准. 北京: 中国农业出版社, 2006: 1-86
Li L H, Li X Q. Descriptors and data standard for wheat (*Triticum aestivum* L.). Beijing: China Agriculture Press, 2006: 1-86
- [31] 张小琼, 郭剑, 代书桃, 任元, 李凤艳, 刘京宝, 李永祥, 张登峰, 石云素, 宋燕春, 黎裕, 王天宇, 邹华文, 李春辉. 玉米花期根系结构的表型变异与全基因组关联分析. *中国农业科学*, 2019, 52 (14): 2391-2405
Zhang X Q, Guo J, Dai S T, Ren Y, Li F Y, Liu J B, Li Y X, Zhang D F, Shi Y S, Song Y C, Li Y, Wang T Y, Zou H W, Li C H. Phenotypic variation and genome-wide association analysis of root architecture at maize flowering stage. *Scientia Agricultura Sinica*, 2019, 52 (14): 2391-2405
- [32] 段灿星, 董怀玉, 李晓, 李红, 李春辉, 孙素丽, 朱振东, 王晓鸣. 玉米种质资源大规模多年多点多病害的自然发病抗性鉴定. *作物学报*, 2020, 46 (8): 1135-1145
Duan C X, Dong H Y, Li X, Li H, Li C H, Sun S L, Zhu Z D, Wang X M. A large-scale screening of maize germplasm for resistance to multiple diseases in multi-plot demonstration for several years under natural condition. *Acta Agronomica Sinica*, 2020, 46 (8): 1135-1145
- [33] Liu L, Wang M N, Zhang Z W, See D R, Chen X M. Identification of stripe rust resistance loci in U.S. spring wheat cultivars and breeding line using genome-wide association mapping and *Yr* gene markers. *Plant Disease*, 2020, 104 (8): 2181-2192
- [34] 朱振东, 付海宁, 孙素丽, 段灿星, 杨晓明. 加拿大豌豆品种 (系) 抗白粉病表型和基因型鉴定. *植物遗传资源学报*, 2014, 15 (5): 1028-1033
Zhu Z D, Fu H N, Sun S L, Duan C X, Yang X M. Phenotypic and genotypic identification of powdery mildew resistance in 36 pea cultivars or lines from Canada. *Journal of Plant Germplasm Resources*, 2014, 15 (5): 1028-1033
- [35] Oyiga B C, Ogbonnaya F C, Sharma R C, Baum M, Léon J, Ballvora A. Genetic and transcriptional variations in *NRAMP-2* and *OPAQUE1* genes are associated with salt stress response in

- wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132(2): 323-346
- [36] Sun J, Yang L M, Wang J G, Liu H L, Zheng H L, Xie D W, Zhang M H, Feng M F, Jia Y, Zhao H W, Zou D T. Identification of a cold-tolerant locus in rice (*Oryza sativa* L.) using bulked segregant analysis with a next-generation sequencing strategy. *Rice*, 2018, 11: 24
- [37] Li L, Mao X G, Wang J Y, Chang X P, Reynolds M, Jing R L. Genetic dissection of drought and heat-responsive agronomic traits in wheat. *Plant Cell and Environment*, 2019, 42(9): 2540-2553
- [38] Li L, Peng Z, Mao X G, Wang J Y, Li C N, Chang X P, Jing R L. Genetic insights into natural variation underlying salt tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(4): 1135-1150
- [39] 余应弘, 吴云天, 曾翔, 袁隆平. 水稻矮源遗传研究与利用. *湖南农业科学*, 2007(5): 20-24
Yu Y H, Wu Y T, Zeng X, Yuan L P. Present situation of utilization on rice dwarf gene resources and its research advances in molecular biology. *Hunan Agricultural Sciences*, 2007(5): 20-24
- [40] 何中虎, 庄巧生, 程顺和, 于振文, 赵振东, 刘旭. 中国小麦产业发展与科技进步. *农学学报*, 2018, 8(1): 99-106
He Z H, Zhuang Q S, Cheng S H, Yu Z W, Zhao Z D, Liu X. Wheat production and technology improvement in China. *Journal of Agriculture*, 2018, 8(1): 99-106
- [41] Mao D H, Yu L, Chen D Z, Li L Y, Zhu Y X, Xiao Y Q, Zhang D C, Chen C Y. Multiple cold resistance loci confer the high cold tolerance adaptation of Dongxiang wild rice (*Oryza rufipogon*) to its high-latitude habitat. *Theoretical Applied Genetics*, 2015, 128(7): 1359-1371
- [42] Wang C L, Zhang X P, Fan Y L, Gao Y, Zhu Q L, Zheng C K, Qin T F, Li Y Q, Che J Y, Zhang M W, Yang B, Liu Y G, Zhao K J. XA23 is an executor R protein and confers broad-spectrum disease resistance in rice. *Molecular Plant*, 2015, 8(2): 290-302
- [43] 陈国跃, 刘伟, 何员江, 苟璐璐, 余马, 陈时盛, 魏育明, 郑有良. 小麦骨干亲本繁 6 条锈病成株抗性特异位点及其在衍生品种中的遗传解析. *作物学报*, 2013, 39(5): 827-836
Chen G Y, Liu W, He Y J, Gou L L, Yu M, Chen S S, Wei Y M, Zheng Y L. Specific loci for adult-plant resistance to stripe rust in wheat founder parent Fan 6 and their genetic dissection in its derivatives. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(5): 827-836
- [44] 肖永贵, 殷贵鸿, 李慧慧, 夏先春, 阎俊, 郑天存, 吉万全, 何中虎. 小麦骨干亲本“周 8425B”及其衍生品种的遗传解析和抗条锈病基因定位. *中国农业科学*, 2011, 44(19): 3919-3929
Xiao Y G, Yin G H, Li H H, Xia X C, Yan J, Zheng T C, Ji W Q, He Z H. Genetic diversity and genome-wide association analysis of stripe rust resistance among the core wheat parent Zhou 8425B and its derivatives. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(19): 3919-3929
- [45] Wang X M, Zhang Y H, Xu X D, Li H J, Wu X F, Zhang S H, Li X H. Evaluation of maize inbred lines currently used in Chinese breeding programs for resistance to six foliar diseases. *The Crop Journal*, 2014, 2(4): 213-222
- [46] 中国农业科学院作物科学研究所. 中国作物种质资源保护与利用 10 年进展. 北京: 中国农业出版社, 2012: 1-392
Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences. Progress in conservation and utilization of crop germplasm resources during 2001-2010 in China. Beijing: China Agriculture Press, 2012: 1-392
- [47] 刘旭, 张延秋. 中国作物种质资源保护与利用“十二五”进展. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2016: 1-583
Liu X, Zhang Y Q. Progress in conservation and utilization of crop germplasm resources during 2011-2015 in China. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2016: 1-583
- [48] 李龙, 毛新国, 王景一, 昌小平, 柳玉平, 景蕊莲. 小麦种质资源抗旱性鉴定评价. *作物学报*, 2018, 44(7): 988-999
Li L, Mao X G, Wang J Y, Chang X P, Liu Y P, Jing R L. Drought tolerance evaluation of wheat germplasm resources. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(7): 988-999
- [49] 白彦明, 李龙, 王绘艳, 柳玉平, 王景一, 毛新国, 昌小平, 孙黛珍, 景蕊莲. 蚂蚱麦和小白麦衍生系的遗传多样性分析. *作物学报*, 2019, 45(10): 1468-1477
Bai Y M, Li L, Wang H Y, Liu Y P, Wang J Y, Mao X G, Chang X P, Sun D Z, Jing R L. Genetic diversity assessment in derivative offspring of Mazhamai and Xiaobaimai wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(10): 1468-1477
- [50] Luo B W, Tang H T, Liu H L, Su S Z, Zhang S Z, Wu L, Liu D, Gao S B. Mining for low-nitrogen tolerance genes by integrating meta-analysis and large-scale gene expression data from maize. *Euphytica*, 2015, 206(1): 117-131
- [51] Lu H Y, Yang Y M, Li H W, Liu Q J, Zhang J J, Yin J Y, Chu S S, Zhang X Q, Yu K Y, Lv L L, Chen X, Zhang D. Genome-wide association studies of photosynthetic traits related to phosphorus efficiency in soybean. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1226
- [52] Liu Y J, Chen Q M, Tan Q H. Responses of wheat yields and water use efficiency to climate change and nitrogen fertilization in the North China plain. *Food Security*, 2019, 11: 1231-1242
- [53] Deng Y P, Men C B, Qiao S F, Wang W J, Gu J F, Liu L J, Zhang Z J, Zhang H, Wang Z Q, Yang J C. Tolerance to low phosphorus in rice varieties is conferred by regulation of root growth. *The Crop Journal*, 2020, 8(4): 534-547
- [54] Zhai K R, Deng Y W, Liang D, Tang J, Liu J, Yan B X, Yin X, Lin H, Chen F D, Yang D Y, Xie Z, Liu J Y, Li Q, Zhang L, He Z H. RRM transcription factors interact with NLRs and regulate broad-spectrum blast resistance in rice. *Molecular Cell*, 2019, 74(5): 996-1009
- [55] Roth M G, Webster R W, Mueller D S, Chilvers M I, Faske T R, Mathew F M, Bradley C A, Damicone J P, Kabbage M, Smith D L. Integrated management of important soybean pathogens of the United States in changing climate. *Journal of Integrated Pest Management*, 2020, 11(1): 1-28
- [56] Yu S B, Ali J, Zhang C P, Li Z K, Zhang Q F. Genomic breeding of green super rice varieties and their deployment in Asia and Africa. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(5): 1427-1442
- [57] Hawkesford M J, Griffiths S. Exploiting genetic variation in nitrogen use efficiency for cereal crop improvement. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, 49: 35-42
- [58] Wang Y Y, Cheng Y H, Chen K E, Tsay Y F. Nitrate transport, signaling, and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology*,

- 2018, 69(1): 85-122
- [59] Yang W N, Feng H, Zhang X H, Zhang J, Doonan J H, Batchelor W D, Xiong L Z, Yan J B. Crop phenomics and high-throughput phenotyping: Past decades, current challenges, and future perspectives. *Molecular Plant*, 2020, 13(2): 187-214
- [60] Jin X L, Zarco-Tejada P J, Schmidhalter U, Reynolds M P, Hawkesford M J, Varshney R K, Yang T, Nie C W, Li Z H, Ming B, Xiao Y G, Xie Y D, Li S K. High-throughput estimation of crop traits: A review of ground and aerial phenotyping platforms. *IEEE Geoscience and Remote Sensing Magazine*, 2021, 9(1): 200-231
- [61] Volpato L, Pinto F, González-Pérez L, Thompson L G, Borém A, Reynolds M, Gérard B, Molero G, Rodrigues F A Jr. High throughput field phenotyping for plant height using UAV-based RGB imagery in wheat breeding lines: Feasibility and validation. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 591587
- [62] Duan L F, Han J W, Guo Z L, Tu H F, Yang P, Zhang D, Fan Y, Chen G X, Xiong L Z, Dail M Q, Williams K, Corke F, Doonan J H, Yang W N. Novel digital features discriminate between drought resistant and drought sensitive rice under controlled and field conditions. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 492
- [63] Guo Z L, Yang W N, Chang Y, Ma X S, Tu H F, Xiong F, Jiang N, Feng H, Huang C L, Yang P, Zhao H, Chen G X, Liu H Y, Luo L J, Hu H H, Liu Q, Xiong L Z. Genome-wide association studies of image traits reveal genetic architecture of drought resistance in rice. *Molecular Plant*, 2018, 11(6): 789-805
- [64] Li B Q, Chen L, Sun W N, Wu D, Wang M J, Yu Y, Chen G X, Yang W N, Lin Z X, Zhang X L, Duan L F, Yang X Y. Phenomics-based GWAS analysis reveals the genetic architecture for drought resistance in cotton. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(12): 2533-2544
- [65] Chawade A, van Ham J, Blomquist H, Bagge O, Alexandersson E, Ortiz R. High-throughput field-phenotyping tools for plant breeding and precision agriculture. *Agronomy*, 2019, 9(5): 258
- [66] Kim J Y. Roadmap to high throughput phenotyping for plant breeding. *Journal of Biosystems Engineering*, 2020, 45: 43-55
- [67] Qiu Q, Sun N, Bai H, Wang N, Fan Z Q, Wang Y J, Meng Z J, Li B, Cong Y. Field-based high-throughput phenotyping for maize plant using 3D LiDAR point cloud generated with a “phenomobile”. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 554
- [68] Teramoto S, Takayasu S, Kitomi Y, Arai-Sanoh Y, Tanabata T, Uga Y. High-throughput three-dimensional visualization of root system architecture of rice using X-ray computed tomography. *Plant Methods*, 2020, 16: 66
- [69] Selvaraj M G, Valderrama M, Guzman D, Valencia M, Ruiz H, Acharjee A. Machine learning for high-throughput field phenotyping and image processing provides insight into the association of above and below-ground traits in cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Plant Methods*, 2020, 16: 87
- [70] Jiang Y, Li C Y. Convolutional neural networks for image-based high-throughput plant phenotyping: A review. *Plant Phenomics*, DOI: 10.34133/2020/4152816
- [71] Liu S Y, Martre P, Buis S, Abichou M, Andrieu B, Baret F. Estimation of plant and canopy architectural traits using the digital plant phenotyping platform. *Plant Physiology*, 2019, 181(3): 881-890
- [72] Petegrosso R, Song T C, Kuang R. Hierarchical canonical correlation analysis reveals phenotype, genotype, and geoclimate associations in plants. *Plant Phenomics*, DOI: 10.34133/2020/1969142
- [73] Djande C Y H, Pretorius C, Tugizimana F, Piater L A, Duber I A. Metabolomics: A tool for cultivar phenotyping and investigation of grain crops. *Agronomy*, 2020, 10(6): 831
- [74] Jia J Z, Li H J, Zhang X Y, Li Z C, Qiu L J. Genomics-based plant germplasm research (GPGR). *The Crop Journal*, 2015, 5(2): 166-174
- [75] Scossa F, Alseekh S, Fernie A R. Integrating multi-omics data for crop improvement. *Journal of Plant Physiology*, 2021, 257: 153352