

文章编号: 1005-0906(2014)01-0001-06

高通量数据采集技术在现代玉米育种中的应用

董春水¹, 才卓²

(1. 世界种业网; 2. 玉米科学)

摘要: 现代作物育种技术的进步充分体现了从经验科学走向精确科学的过程。在过去的几十年里, 世界范围内玉米新品种选育技术取得了长足发展, 特别是随着分子生物学的兴起, 育种家能够精确地了解育种群体的遗传组成, 为精确地进行后代选择创造了一个必要条件。随着现代精确育种技术的发展, 育种家需要用性状表现型数据和基因型数据在基因型和表现型之间建立因果联系。基因型数据的获取已经实现了标准化和工业化, 费用相对低廉, 性状表现型数据的获取日益变成了精确育种技术的瓶颈, 亟待创新突破。近年来, 通过育种家、工程师、数据科学家之间的通力合作, 可以应用于作物育种过程的高通量数据采集技术逐步发展完善, 使实时动态采集植物生长发育动态和环境反馈的非破坏性数据成为可能, 为今后精确育种技术的发展提供了另一个必要条件。

关键词: 玉米; 性状表现型分型; 生长发育动态; 图像处理; 遥感技术

中图分类号: S513.035

文献标识码: A

Application of High-throughput Data Acquisition Technologies in Modern Maize Breeding

DONG Chun-shui¹, CAI Zhuo²(1. *The World Seed Net*; 2. *Journal of Maize Sciences*)

Abstract: Modern crop breeding technology vividly demonstrates its growing path from the empirical to the precision. In the last few decades, worldwide maize breeding technologies had been experienced significant advancement, especially after application of molecular biology in the breeding process. As the advances in precision breeding technology, breeders are required to establish robust relationships between genotypes and phenotypes. Nowadays, genotyping technology has advanced dramatically, the cost and throughput allow that breeders to genotype their entire breeding population with no many burdens. Precision phenotyping is becoming the bottleneck in the precision breeding technology and innovative breakthroughs are urgent needs. Recent years breeders, engineers, and data scientists collaborate together to develop high throughput data acquisition methods that enable to monitor growth dynamics of plants non-destructively and environmental responses in real time. This provides another underlying pillars to support precision progeny selections.

Key words: Maize; Trait phenotyping; Growth dynamics; Image processing; Remote sensing

收稿日期: 2013-12-10

基金项目: 国家“863”计划“强优势玉米杂交种的创制与应用”(2011AA10A103)、国家“863”计划“玉米DH工程化育种技术与新品种选育研究”(2012AA101203)、吉林省“双十”攻关“玉米单倍体规模化育种技术研究与新品种选育”(11ZDGG002)

作者简介: 董春水, 博士, 旅美学者, 世界种业网(<http://theworldseeds.com>)创办人。

E-mail: spring.water@theworldseeds.com

通讯作者: 才卓, 研究员, 《玉米科学》(<http://www.ymkx.com.cn>)主编。E-mail: caizhuo@126.com

随着世界人口的不断增长, 预期到本世纪中叶, 世界人口会达到 90 亿。为不断满足人类对粮食需求的逐步增长, 产量需要大幅度提高才能满足这种需求, 这是当前摆在全球育种家面前的一个艰巨挑战^[1]。面对这一挑战, 育种家必须实现 2.4% 的产量年遗传增益才能实现这一目标。有研究表明, 世界上 24% ~ 39% 的玉米、水稻、小麦或大豆的农田产量已在徘徊不前^[2,3], 因此, 在今后的若干年内, 通过多种途径如开垦新的农田、增加单位面积产量等才能满足这一目标要求。

过去的一个多世纪中,作物育种学结束了眼观、手摸、尺量的历史阶段,已从粗放的经验科学发展成为精准科学。基因型分型(Genotyping)技术和表现型分型(Phenotyping)技术是这门精确科学的两大基石。近 30 年来,以分子标记(Molecular marker)和基因组测序(Genomic sequence)技术为标志的分子育种技术日臻完善,对单个生物个体的基因测序成为可能,使育种群体的高通量低成本基因分型技术成为现实。与此形成明显对比的是应用了百余年的表现型分型技术发展缓慢,表现型数据采集耗费大量人力、物力和时间,采集数据的地点、群体大小和性状都十分有限,远没有达到获得基因型数据的高通量低成本水平^[4~6]。与几十年前相比,数据采集技术并没有显著的突破和创新,仍然处在爬坡阶段,随着自动控制技术、计算机和其他信息技术、图像处理技术的发展,性状表现型数据的采集也得到了一定程度的发展,很多创新性的技术概念或原型已经提出或开始研发,但还远远没有达到成熟的程度,与在作物育种的各个研究环节上的广泛应用还有一段距离。

随着分子育种和基因组选择等技术在育种后代选择中的广泛应用^[7],现代育种技术越来越依赖于大量的基因型和高质量的表现型数据分析,用于各种预测模型的参数估计,进而评估育种群体中后代的理论表现,实现在不增加田间测试成本的基础上,更加有效地利用各种基因型数据直接评价育种后代的可能表现,在育种早期剔除没有价值的遗传材料,更迅速地筛选出符合育种目标的优良后代,最终创造出抗逆性强、高产优质的作物新品种,适宜在生产上推广应用,以便更好地利用一切可以利用的土地资源,生产出更多、更安全的农产品,为解决世界范围内的食品短缺问题提供有效的解决方案。

对作物生长发育和产量起决定作用的性状很多,除了少数是遗传上比较简单的质量性状,多数是有多个微效基因控制的复杂性状,如生物产量、冠层结构、抗逆境能力、开花期等地上部分性状和根系侧根数、根系下扎深度等地下部性状,这些性状通过不同的生理过程决定产量构成因子。另外,作物的生长发育是一个动态过程,在没有合适的高效数据采集技术时很难连续观测各种生理性状。由于时间、人力、资金等多方面的制约,性状表现型的采集已经成为高效、快速、精确育种中的瓶颈^[8~10],亟待技术创新,发展出高通量数据采集技术,为快速、准确地获取育种群体表现型相关性状提供技术保障。

高通量基因分型技术和高通量表型分型技术产生海量的数据,如何有效存储、加工、分析与利用这

些信息,通过这些信息进行育种后代选择的决策,是一个对数据科学家的挑战^[9,11]。本文对在作物育种过程中使用的各种高通量表型分型技术进行总结和评价,阐述存在的问题和解决方法,展望未来的高通量表型分型技术的发展前景。

1 数据采集技术

就玉米育种而言,育种家针对育种目标要考虑大量不同性状如产量、品质、抗病虫特性、适应或避逆境性等。作物的生长发育进程对作物产量形成起着决定性作用,开花期和成熟期的不同可以极大地影响作物产量和品质;与作物吸收和转化各种资源相关的性状都是十分重要的^[12],如光合作用效率、叶面积大小、叶片厚薄、叶向及夹角等冠层相关的性状与干物质生产密切相关,对产量的形成有极大贡献;根系的大小和深浅与作物有效获取水分和矿物营养至关重要。当然,作物产量及其组成因子是重要的表现型数据,它们被用来评判一个品种的好坏,决定育种后代的前途。一些性状使用传统的技术可以获取,尽管没有达到高通量的水平,如产量及其构成因子利用收割机和手工收获的方法还是可以采集的;其他性状如根系在土壤中下扎深度和速度、侧根的数量等等在各种环境下都很难获取。

通常情况下,大田作物生长环境特点非常显著,不可控、变数大。育种家在选择试验田进行育种试验时,基本要求是年际间变异小、土壤地势平坦、地力均匀等,以便减少试验误差,提高性状比较的准确率。但是,育种后代的测试,一般情况下都包括成百上千个品系,土壤变异度和田间操作造成的环境变异很难消除^[13,14],只有将试验材料在尽可能多的重复或环境下测试,以期获得较为准确的表现型数据,为后代选择提供可靠的依据。在作物育种的不同环节上,用生长箱、温室等创造可控环境经常会被使用,如进行抗旱性育种时,育种家会使用防雨篷的可控环境来调控土壤水分补给,从而比较不同品系在水分胁迫环境下的表现。由于防雨篷设施仍然不能大量测试育种群体,一个替代的方案是选择生长季干旱少雨或没有降雨的天然环境,如新疆沙漠北缘的绿洲地带就是良好的选择。

环境和性状决定了试验的空间和时间尺度,从而决定了采用何种数据采集技术。在可控环境下如温室可以使用自动温室加上德国 LemnaTec 公司研发的高通量数据采集系统(<http://www.lemnatech.com/>),从而快速获取单株植物的生长数据如叶面积、叶绿素含量、干物质等。在一般大田环境下,鉴于试验的

规模,遥感光谱成像技术是一种很好的选择,无人机的使用使这一技术向实用迈进了一大步。另外,基于地面的遥感和遥测系统也在开发之中,如使用 GPS 定位系统的性状数据采集的移动设备也可以获取高分辨率的试验小区数据。

1.1 遥感光谱成像技术(Remote spectral imaging)

遥感光谱成像技术是通过携带各种光谱辐射成像设备获取作物冠层的可见光区、红外、远红外光谱区和高光谱区的数字图像。该技术可以在相对短的时间内摄取包含很大区域的试验信息。特别是无人机技术的发展可以实现在试验地上空旋停,进而获取高质量的数字影像。通过图像解析,可以获得冠层光合作用相关的性状、气体交换率、冠层结构和状态、生物量以及产量等数据,应用到生物量和产量的预测、水分胁迫监测、病虫害的诊断等^[1]。该技术的极大挑战是数字图像的解析、性状数据的提取需要计算机科学家、图像处理专家和作物生理学家的密切合作,才有可能产生对作物育种有价值的数据。

1.2 遥测技术(Remote measuring)

遥测是利用各种探头获取试验小区的高质量数据如株高、冠层反射率、冠层温度等,其显著优点是不需要太多的数据加工处理工作;主要限制是不可能同时获取多个试验小区的数据,以试验小区的数量来衡量,采集数据的速度相对慢得多。

1.3 X 光成像技术(X-ray imaging)

玉米的根系生长在地下,不能实现直观测量,获取根系相关的性状数据是十分困难的。在实验室环境中,科学家研发了多种设备用来监测根系的动态变化,使用 X 光容积成像技术可以及时准确地获取根系在某一时间段的生长状态,给科学家提供一个量化根系性状的手段^[6]。基于 X 光专用于根系研究的实验室系统已经开始商业化(<http://www.phenotypescreening.com>)。

1.4 活体测定技术

这是改良的传统测定方法,在没有好的替代方法出现之前仍然是十分实用的。根据性状的不同可以有不同的解决方案。如干物质的测定可以根据植物体积和质量之间的异速生长关系,通过测定形态性状而估计出来^[7];观测根长、伸长速率、种子根数和根的伸展角等可以通过根系生长箱进行^[8]。

2 高通量数据采集技术的应用

高通量数据采集技术在生物量的估计、冠层温度和含水量的估测、根系性状的非破坏性采集、生育阶段的监测、产量及其构成因子的估测等方面都有

成功的案例。

2.1 干物质积累数据采集

在玉米生长的各个阶段,干物质生产和积累至关重要,营养生长期的干物质积累不但标志作物对环境的反应而且是决定产量形成的基础。在田间条件下只能通过破坏性采集植株样本,小范围小批量地采集一些生物量的数据。高效的、非破坏性的、连续干物质采集技术凸显出重要性^[9]。现有的方法分成两大类:一是使用异速生长关系来估计干物质的方法;二是通过图像中的绿色面积与干物质之间关联关系的图像分析法。

研究人员很早就了解动植物的异速生长关系^[10~23]。对玉米而言,主要是利用植株的茎秆体积与干物质之间的稳定关系,通过测量株高和茎粗,然后估计玉米单株的干物质质量或通过测量果穗直径来估算果穗的重量。与直接测定干物质相比,这种方法的优点是在不破坏植株的前提下快速测定株高和茎粗,对同一植株在生育期间可以多次重复测定,从而获得植株生长的动态数据。

近年来,研究如何用各种光谱成像和图像分析技术来较精确地估测作物干物质质量进展较大,Montes 等研究了近红外光谱和作物冠层光谱反射与作物生物量之间的关系,提出了相应的关系模型^[23,24]。Golzarian 等报道了利用自动化温室数据采集系统 Lemna Tec (<http://www.lemnatec.com>)产生的数字图像来精确估计植株的干物重^[25]。

2.2 根系性状非破坏性数据采集

根系是作物获取各种矿质营养和水分的重要器官和系统,负责合成多种激素和氨基酸,同时具有储存同化产物的功能,所以作物产量的高低和抗逆性与根系结构密切相关。玉米植株的根系下扎深度与其抗旱性和产量呈高度正相关^[26]。Hammer 等利用作物模型研究美国玉米带玉米产量逐年增加的内在因素,发现垂直下扎较深的根系是高密度种植条件下玉米增产的内在原因^[27]。土壤中缺磷的情况下,在浅层水平方向上扩展的根系可以帮助作物吸收土壤中的活性磷元素,有助于提高作物产量^[28]。

由于根系主要生长在地面以下,与地上部分截然不同,很难在不破坏植株的情况下采集到必要的根系数据,如根系的下扎深度和速度、根系侧根的多少和长度、侧根的分支数量、根系的质量等。近年来,对根系的研究获得了越来越多的关注。科学家从不同的角度研发出多种方法来实际“观测”根系结构等性状,主要是通过根系成像和对图像进行处理分析^[29]。现在面临的最大挑战是控制条件下获得的根

系性状与田间根系性状的相关性。另外,研究人员利用获得的根系性状数据进行 QIL 定位,以便在作物育种中加以利用。

在实验室条件下有各种二维和三维影像方法,最为简单是二维根系生长箱。这种方法是在两块平板玻璃或其他透明材料中间填充一层土壤或其他类似土壤的基质,透过透明的平板材料可以观察到作物的根系下扎和展开的情况,如使用凝胶填充的两片或一片透明塑料盘做成的生长箱种植幼苗,在不破坏植株的条件下,可以观测根长、伸长速率、种子根数和根的伸展角等;也有利用改良的类似根系生长箱研究玉米^[31]、高粱^[32]的根系性状,利用育种群体进行 QIL 定位,为抗旱育种提供参考。同时研发出配套的软件系统用来分析三维图像,从而自动提取根系结构性状^[33]。采用类似 CT 扫描的方法,使用 X 光对根系进行扫描^[34,35],或者利用低剂量的 X 光对根系生长的特殊介质直接产生透视图像(<http://www.phenotypescreening.com/>),建立三维根系数据库。这些方法十分耗时并且昂贵,同时后期的图像处理也是一个极大的挑战。目前,作为一种非破坏性根系性状数据采集方法还有待进一步发展完善。

在田间条件下,Trachsel 等报道了一种可以用来在田间条件下获得玉米植株根系性状的方法,包括次生根和气生根的数量、夹角、和分支类型等^[36]。Grift 等人报道了使用机器视觉算法(Machine vision algorithm)获得玉米根系性状分形维数(Fractal dimension, 代表根系复杂程度)和根顶角(Root top angle)的高通量方法^[37],初步研究结果表明,分形维数受多个微效基因控制,而根顶角受少数加性基因控制。

2.3 植株性状数据遥感成像分析

遥感成像技术是一种十分有前途的高通量数据采集技术,从不同的角度研究如何在作物育种中利用遥感技术获取大量有关作物生长状态的多种性状的数据,这对在田间筛选大量遗传资源和育种群体的后代具有深远的意义。

Vina 等提供了利用遥感监测玉米生育动态的方法,研究从电磁波谱的可见光区导出的可见光区大气阻抗指数(Visible atmospherically resistant index, VARI)与玉米生育期间干物质积累、生殖器官的出现和叶片衰老之间的关系,指出 VARI 可以帮助辨别生育期内不同的转换期,提供了一种监测玉米生育期的高通量方法^[38]。

玉米实际种植密度是一个十分重要的产量构成因子,田间直接调查耗费大量人力并出现误差。研究

人员研究使用遥感和机器视觉等方法来高效快速地获得玉米的实际种植密度。Shrestha 和 Steward 研制了使用机器视觉自动采集种植密度的地面操作自动系统^[39]。Tang 和 Tian 研发了用于识别玉米苗和植株主茎的图像处理算法,这些算法还可以利用拼接的植株行图像在生育前期自动获得植株间距的数据^[40]。Thorp 等研究了航拍高光谱遥感图像与田间玉米种植密度的关系,提出了使用航拍高光谱遥感图像估算玉米植株密度的方法^[41]。

在抗逆育种中,需要获得玉米对自然灾害的抗逆能力指标,如高效精确地评估冰雹和风灾对作物的损失,需要调查植株的损失和叶片脱落情况。Erickson 等研究了如何利用遥感技术来获取这些指标^[42]。

冠层的大小与干物质生产和积累直接相关,利用遥感技术监测作物冠层的动态变化,对选育高产力的作物品种具有现实意义。冯晓等利用高光谱遥感技术来估测玉米冠层的 LAI 动态变化,建立了使用多个单波段指数的多元回归模型来估算冠层 LAI^[43]。

2.4 代谢生理数据采集

随着全球气候变化的加剧,气候异常逐渐增加,极端气候出现的几率升高,抗旱育种变得越来越重要^[44]。与作物产量性状一样,抗旱性是一组极其复杂的性状组合。在作物生长的不同时期,作物对干旱的反应完全不同,并由不同的遗传机制控制,所以,很难给抗旱性下一个确切、统一的定义。因此,作物抗旱性必须分解成多种不同的子性状。近年来,科学工作者使用高通量成像技术来研究作物抗旱反应,并研发出一系列使用这些技术测定抗旱性相关的子性状的方法。Berger 等提供了一个十分详细的综述,包括使用温红外成像技术、可见光和近红外成像技术、荧光成像和反射成像技术等^[45]。Winterhalter 等研究了在灌溉和干旱条件下热带玉米杂交种苗期的冠层水分质量和冠层温度之间的关系^[46],发现多种光谱指数和红外温度与冠层水分质量有极好的相关性,可以用于决定作物的水分胁迫水平。通过使用高通量的光谱和红外温度测定,可以快速决定杂交种的抗旱类型,从而帮助育种家在育种过程中选择后代。O'Shaughnessy 等报道了使用辐射热成像仪和测温仪评估大豆和棉花作物水分胁迫状态^[47],用红外温度仪测定冠层的温度,用冠层温度计算出经验水分胁迫指数,并发现该指数和叶片的水势呈高度线性负相关,这为直接测定作物水分胁迫提供了一种方法。

3 高通量育种数据采集技术的发展与展望

伴随高通量基因分型技术和高通量表现型分型技术的迅猛发展,海量数据的采集、加工、分析、可视化和应用到育种决策过程成为时代的标志,精确育种正式迎来了大数据(Big data)时代^[48]。高通量数据采集技术已经成为进一步促进作物产量提高的创新热点。

3.1 田间数据高通量采集技术的突破

随着作物产量的提高,作物育种的难度也不段增大,要想有突破,需要增加育种群体的规模和测试环境的数量,在资源、资金和人力有限的条件下,其挑战尤为突出。如何突破这些限制,增加育种效率,关键在开发出适合大田应用的高通量数据采集技术,使育种家可以及时获得各个生育关键期的各种性状数据。随着遥感技术的发展,携带多种光谱成像设备的小型无人机是最佳选择,其主要优点是可以高效、快速、实时地在大范围内获得育种后代的数据,增加了数据之间的可比性,从而增强后代选择的准确率。

3.2 根系实时动态监测系统的研发

随着对作物抗逆境能力的认识发展,提高作物水分利用率和氮高效研究已经成为育种家的主要育种目标之一,作物从土壤中摄取水分和养分的能力就成为研究的关键所在。要想分析清楚作物根系的生长发育和分布,就需要在研究方法上有突破,主要是如何采集根系生长发育的数据。目前现有的方法都不能达到在田间实时动态地监测根系生长发育的要求。根据作物根系的分布与水分利用的密切关系,有多种监测土壤水分的仪器可供选择,这些仪器一般安装有一系列探头,可以监测土壤剖面不同深度的土壤水分变化,从土壤含水量的实时变化可以直接计算出根系吸取水分的活跃土壤层次,从而推断出根系生长的速度和分布范围,达到实时监测根系的目的。

3.3 低成本、高效率数据采集系统的研发

除了技术的稳定性和实用性外,成本是决定一项新技术成败的不可忽略的因素,就像分子标记和基因组测序技术一样,只有技术成本降低到一定水平,才能被广泛采用。

3.4 高效集成数据分析和决策软件的开发

在大数据时代,如何实现数据的高效存储、加工、分析、可视化和应用于决策过程是一个现实挑战,各国科学家都在寻求高效实用的解决方案^[49]。在

作物育种过程中,涉及到多种类型的复杂数据,建立高效的数据管理系统尤为重要。

参考文献:

- [1] Timan D, Balzer C, Hill J, et al. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture[J]. PNAS, 2011, 108: 20260–20264.
- [2] Ray D K, Ramankutty N, Mueller N D, et al. Recent patterns of crop yield growth and stagnation[J]. Nature Communication, 2012, 3: 1293.
- [3] Ray D K, Mueller N D, West P C, et al. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050[J]. PLoS One, 2013, 8: 66428.
- [4] Fiorani F, Schurr U. Future scenarios for plant phenotyping[J]. Annu. Rev. Plant Biol., 2013, 64: 267–291.
- [5] Furbank R T, Tester M. Phenomics – technologies to relieve the phenotyping bottleneck[J]. Trends in Plant Science, 2011, 16(13): 635–643.
- [6] White J W, Andrade-Sanchez P, Gore M A, et al. Field-based phenomics for plant genetics research[J]. Field Crops Research, 2012, 133: 101–112.
- [7] Dong C S, Cai Z. Current status and perspectives of maize breeding technologies[J]. Journal of Maize Sciences, 2012, 20(1): 1–9.
- [8] Zhu C, Gore M, Buckler E S, et al. Status and prospects of association mapping in plants[J]. The Plant Genome Journal, 2008, 1(1): 5–20.
- [9] Cobb J N, DeClerck G, Greenberg A, et al. Next-generation phenotyping: requirements and strategies for enhancing our understanding of genotype-phenotype relationships and its relevance to crop improvement[J]. Theor. Appl. Genet., 2013, 126: 867–887.
- [10] Araus J L, Serret MD, Edmeades G O. Phenotyping maize for adaptation to drought[J]. Front. Physiol., 2012. doi: 10.3389/fphys.2012.00305.
- [11] Dong C S, Cai Z. Advances in modern data-driven breeding technologies[J]. Journal of Maize Sciences, 2013, 21(1): 1–8.
- [12] Araus J L, Cairns J E. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier[J]. Trends in Plant Science, 2013, 19(1): 52–61.
- [13] Gebbers R, Adamchuk V I. Precision agriculture and food security[J]. Science, 2010, 327: 828–831.
- [14] Schirrmann M, Gebbers R, Kramer E. Performance of automated near-infrared reflectance spectrometry for continuous in situ mapping of soil fertility at field scale[J]. Vadose Zone Journal, 2013. 2013: vzj2012.0199.
- [15] Weber V S, Araus J L, Cairns J E, et al. Prediction of grain yield using reflectance spectra of canopy and leaves in maize plants grown under different water regimes[J]. Field Crops Research, 2012, 128: 82–90.
- [16] Flavel R J, Guppy C N, Tighe M, et al. Non-destructive quantification of cereal roots in soil using high-resolution X-ray tomography[J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(7): 2503–2511. doi: 10.1093/jxb/err421.
- [17] Maddonni G A, Oregui M E. Intra-specific competition in maize: early establishment of hierarchies among plants affects final kernel set[J]. Field Crops Research, 2004, 85(1): 1–13.
- [18] Bengough A G, Gordon D C, Ellis R P, et al. Gel observation chamber for rapid screening of root traits in cereal seedlings[J]. Plant and Soil, 2004, 262: 63–70.
- [19] Busemeyer L, Ruckelshausen A, Möller K, et al. Precision phenotyping of biomass accumulation in triticale reveals temporal genetic pat-

- terms of regulation[J]. *Scientific Reports*, 2013, 3: 2442. DOI: 10.1038/srep02442.
- [20] Niklas K J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological reviews of the Cambridge [J]. Philosophical Society*, 2004, 79(4): 871–889.
- [21] Niklas K J, Enquist B J. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2001, 98(5): 2922–2927.
- [22] Banavar J R, Moses M E, Brown J H, et al. A general basis for quarter-power scaling in animals[J]. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 2010, 107: 15816–15820.
- [23] Montes J M, Melchinger A E, Reif J C. Novel throughput phenotyping platforms in plant genetic studies [J]. *Trends in plant science*, 2007, 12(10): 433–436.
- [24] Montes J M, Technow F, Dhillon B S, et al. High-throughput non-destructive biomass determination during early plant development in maize under field conditions [J]. *Field Crops Research*, 2011, 121(2): 268–273.
- [25] Golzarian M R, Frick R A, Rajendran K, et al. Accurate inference of shoot biomass from high-throughput images of cereal plants [J]. *Plant Methods*, 2011, 7(1): 2.
- [26] Ribaut J-M, Betran J, Monneveux P, et al. Drought tolerance in maize. p. 311–344. In Bennetzen J L, Hake S C(eds.), *Handbook of Maize: Its Biology*[C]. Springer New York, New York, NY. 2009.
- [27] Hammer G L, Dong Z, McLean G, et al. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. corn belt[J]. *Crop Science*, 2009, 49(1): 299–312.
- [28] Zhu J, Kaeppler S M, Lynch J P. Topsoil foraging and phosphorus acquisition efficiency in maize[J]. *Functional Plant Biology*, 2005, 32(8): 749–762.
- [29] Gregory P J, Bengough A G, Grinev D, et al. Root phenomics of crops: opportunities and challenges [J]. *Functional Plant Biology*, 2009, 36(11): 922–929.
- [30] Manschadi A M, Hammer G L, Christopher J T, et al. Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat[J]. *Plant and Soil*, 2008, 303(1–2): 115–129.
- [31] Singh V, van Oosterom E J, Jordan D R, et al. Morphological and architectural development of root systems in sorghum and maize [J]. *Plant and Soil*, 2010, 333(1–2): 287–299.
- [32] Singh V, van Oosterom E J, Jordan D R, et al. Genetic variability and control of nodal root angle in sorghum[J]. *Crop Science*, 2011, 51(5): 2011–2020.
- [33] Clark R T, MacCurdy R B, Jung J K, et al. Three-dimensional root phenotyping with a novel imaging and software platform[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(2): 455–465.
- [34] Jenneson P, Gilboy W, Mortona E, et al. An X-ray micro-tomography system optimised for the low-dose study of living organisms [J]. *Applied Radiation and Isotopes*, 2003, 58(2): 177–181.
- [35] Tracy S R, Roberts J A, Black C R, et al. The X-factor: visualizing undisturbed root architecture in soils using X-ray computed tomography[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(2): 311–313.
- [36] Trachsel S, Kaeppler S M, Brown K M, et al. Shovelomics: high throughput phenotyping of maize root architecture in the field[J]. *Plant and Soil*, 2010, 341(1–2): 75–87.
- [37] Grift T E, Novais J, Bohn M. High-throughput phenotyping technology for maize roots [J]. *Biosystems Engineering*, 2011, 110(1): 40–48.
- [38] Vina A, Gitelson A A, Rundquist D C, et al. Monitoring maize phenology with remote sensing[J]. *Agronomy Journal*, 2004, 96: 1139–1147.
- [39] Shrestha D S, Steward D L. Automatic corn plant population measurement using machine vision [J]. *Transactions of the ASAE*, 2003, 46(2): 559–565.
- [40] Tang L, Tian L F. Plant identification in mosaicked crop row images for automatic emerged corn plant spacing measurement[J]. *Transactions of the ASABE*, 2008, 51(6): 2181–2191.
- [41] Thorp K R, Steward B L, Kaleita A L, et al. Using aerial hyperspectral remote sensing imagery to estimate corn plant stand density[J]. *Transactions of the ASABE*, 2008, 51(1): 311–320.
- [42] Erickson B J, Johannsen C J, Vorst J J, et al. Using remote sensing to assess stand loss and defoliation in maize [J]. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, 2004, 70(6): 717–722.
- [43] Feng X, Zheng G Q, Qiao S, et al. Estimation models of summer maize LAI based on canopy reflectance spectra[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2008, 16(6): 86–89.
- [44] Salekdeh G H, Reynolds M, Bennett J, et al. Conceptual framework for drought phenotyping during molecular breeding[J]. *Trends in Plant Biology*, 2009, 14(9): 488–496.
- [45] Berger B, Parent B, Tester M. High-throughput shoot imaging to study drought responses [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(13): 3519–3528.
- [46] Winterhalter L, Misteel B, Jampatong S, et al. High throughput phenotyping of canopy water mass and canopy temperature in well-watered and drought stressed tropical maize hybrids in the vegetative stage[J]. *European Journal of Agronomy*, 2011, 35: 22–32.
- [47] O'Shaughnessy S A, Evett S R, Colaizzi P D, et al. Using radiation thermography and thermometry to evaluate crop water stress in soybean and cotton[J]. *Agricultural Water Management*, 2011, 98(10): 1523–1535.
- [48] Cole J B, Newman S, Foertter F, et al. Breeding and genetics symposium: really big data: processing and analysis of very large data sets [J]. *Journal of Animal Sciences*, 2012, 90(3): 723–733.
- [49] Brauer E K, Singh D K, Popescu S C. Next-generation plant science: putting big data to work [J]. *Genome Biology*, 2014, 15: 301. doi:10.1186/gb4149.

(责任编辑:李万良)