



评述与展望

Review and Progress

当前作物育种策略的思考

卢泳全✉

浙江农林大学林业与生物技术学院, 临安, 311300

✉ 通讯作者: luyongquan@zafu.edu.cn

分子植物育种, 2018 年, 第 16 卷, 第 1 篇 doi: [10.5376/mpb.cn.2018.16.0001](https://doi.org/10.5376/mpb.cn.2018.16.0001)

本文首次发表在 Molecular Plant Breeding 上。现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License 协议对其进行授权。只要对原作有恰当的引用, 版权所有人允许并同意第三方无条件的使用与传播。

引用格式(中文):

卢泳全, 2018, 当前作物育种策略的思考, 分子植物育种(online), 18(1): 1-10 (doi: [10.5376/mpb.cn.2018.16.0001](https://doi.org/10.5376/mpb.cn.2018.16.0001))

引用格式(英文):

Lu, 2018, Thinking about the Strategies for Current Crop Breeding, Molecular Plant Breeding, Vol.16, No.1 1-10 (doi: [10.5376/mpb.cn.2018.16.0001](https://doi.org/10.5376/mpb.cn.2018.16.0001))

摘 要 随着地球人口的逐年递增, 对粮食产量的需求也逐年提高, 如何在提高作物产量的同时降低投入成本将是未来一段时间作物育种的主要研究方向。与此同时, 我们还必须面对全球生态环境变化带来的一系列不利因素。另外, 又要降低农业的投入, 尤其是氮肥的使用量必须降低, 从而降低由于农业生产活动中的 CO₂ 排放和氮素施用造成的环境恶化。植物育种需要致力于产量潜力最大化的育种, 因此, 必须开发新的技术, 制定符合时代要求的育种策略, 加速育种进程, 从而保证世界粮食安全。

关键词 作物育种; 育种策略; 粮食安全

Thinking about the Strategies for Current Crop Breeding

Lu Yongquan ✉

College of Forest and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Lin'an, 311300

✉ Corresponding author email: luyongquan@zafu.edu.cn

Abstract As earth's population increasing year by year, the production of high-quality food must increase. How to improve crop production and reduce input costs will be the main research direction of crop breeding in the future. But this accomplishment will be particularly challenging in the face of global environmental change. In addition, we have to reduce agricultural inputs, especially nitrogen fertilizer usage, thus reducing the CO₂ emissions and environment deterioration result from the agricultural activities. Plant breeders need to focus on traits with the greatest potential to increase yield. Plant breeding needs to maximize yield potential breeding. Hence, must develop new to meet the requirements of the era of breeding strategy, accelerate the breeding process, to ensure food security in the world.

Keywords Crop Breeding; Breeding strategy; Food security

1 目前作物生产的新问题

民以食为天, 食以粮为先, 粮食人类生产和发展的基础, 粮食安全已经成为国际普遍关注的世界问题。作为人类赖以生存的最基本、最必需的物质资料, 保障粮食安全供给、避免粮食危机关系到世界的和平与稳定。然而当今世界面临人口剧增、环境恶化、资源枯竭等一系列不利于粮食生产的因素, 使得粮食危机成为未来世界发展中不可避免的问题。

1.1 人口压力

世界人口的快速增长是引起粮食危机的直接因素, 过重的人口压力无疑会使全球的粮食产量面临巨大压力。联合国人口基金会调查显示, 按照当前的人口增速计算, 到 2050 年, 世界人口将超过 90 亿, 那时的粮食需求将比现在多出 70% (Tester and Langridge., 2010), 才能满足世界人口对粮食的基本需求。如何能在推动经济发展并减少环境压力的同时, 为 90 多亿人口提供足够的粮食, 这是世界在今后几十年内面临的首要问题之一。

1.2 资源压力

全球粮食生产受到越来越多不利因素的制约, 首当其冲就是水资源短缺问题。由于世界上三分之一的粮食是由灌溉田生产的, 因此水资源短缺将会对农业产生巨大冲击(Munns and Tester, 2008)。尽管也可通过一些方法单独满足粮食需求。比如, 应对人口增长对耕地的需求时, 可以“围湖造田”, 这虽然能增加土地面积, 其结果却是严重地破坏了地表水资源, 使湖泊数量和面积都大大减少, 进一步加剧水资源的压力。为增加土地面积, 也可以将剩余的大片森林转变为耕地和牧场, 但这会进一步恶化农业对气候、生态系统



和长远经济发展产生的负面影响。因此, 为了达到全面平衡兼顾的效果, 需要养活这么多人口而不破坏地球的生态环境和耗尽自然资源, 这是人类今天面临的一个重大难题。

1.3 环境压力

宇宙环境是无限的, 但是适合于人类生存的环境空间是有限的, 迄今为止地球是发现的唯一适于生存的星球, 然而其生存空间及承载力是有限的。近年来全球环境不断恶化, 极端气候频繁发生, 干旱、洪涝灾害等异常气候逐年加剧, 给粮食生产带来严重影响(Brown et al., 2014)。

2 作物育种的策略

在人口增长、灾害频发等不利因素下, 粮食产量赶不上人口增长, 使世界粮食供应日趋紧张。如何能在推动经济发展并减少环境压力的同时, 解决全球粮食短缺问题, 是全球都在关注的头等大事, 也当今的育种学家必须思考的问题。要求育种学家针对全球环境变化现状提出育种目标, 制定合理的育种策略, 以保障世界粮食安全。

2.1 高产

就平均水平而言, 目前育种和农业发展已经使作物产量达到线性增长阶段, 平均增速为 3 200 万吨/年(Alston et al., 2009)。然而, 为了达到“到 2050 年粮食增长 70%”的目标, 必须生产更多的粮食才能满足这一需求。以此推测, 最低需要平均每年增产 4 400 万吨, 这意味着接下来的 40 年中平均年增产要比以往的预计产量增再加 38%才能满足需求。然而这种规模的持续增加在全球粮食生产历史中是前所未有的, 需要相当大的农艺方法的改进和作物育种改良方能实现。以小麦为例, 目前平均全球小麦的平均产量还不到 3 吨/公顷, 然而有许多地区的产量高达 10 吨/公顷, 这意味着绝大多数土地栽培的小麦产量低于 3 吨/公顷。也就是说全球大部分是低产的土地, 这些低产的土地为全球粮食持续大幅增长提供了较大的空间和可能性。因此在育种上, 可以找出这些低产田的主要限制因子来实现, 如果在低产地区每增产 1 吨/公顷, 可以比在高产田增加同样产量获得更高的收益, 从而提高全球粮食总产(Tester and Langridge, 2010)。

2.2 稳产

在一个稳定的环境条件下实现以上提及的增产目标已经是及其具有挑战性的, 更何况我们还将要面对由于全球环境变化带来的额外压力。尽管全球环境变化的某些方面有益于农业。如不断上升的二氧化碳作为 C3 作物的肥料, 估计全球小麦产量提升的 1%中有 0.3%归因于此(Fischer and Edmeades, 2010)。同时 CO₂ 的排放造成温室效应, 使全球气温上升。气温升高的一个好处是缓和低温带来的生长抑制, 这是在高纬度地区和高海拔地区普遍存在的作物生长限制一个因子。然而该变化也会带来很明显不利因素, 比如增加破坏性高温的事件的频率、新害虫和疾病的产生及改变干旱的模式, 还存在空气污染等其它负面影响, 特别是臭氧对植物生长的贡献也会因二氧化碳排放增加和温度升高而降低。

也就是说, 全球气候变化给农业带来非常不利的影响。因此我们需要在当今环境不断变化的全球气候条件下, 实现粮食的稳产。然而稳产比高产更难, 其原因在于选育过程中需要经历相应的气候条件, 才能有机会选择到与具有该气候条件相适的育种材料, 从而使所育品种具有与该气候条件相适应的遗传基础(Kraakman et al., 2004)。尽管育种需要多年多点的试验, 但在选育过程中也不一定有机会经历各种气候因子的筛选, 而且也不可能要求一个品种同时适应各种气象条件。因此, 针对不同气候条件, 可以制定相应的育种策略。比如在干旱和盐碱等非生物胁迫条件增加粮食, 最好通过选择与条件相适应的品种。当前我们更加需要在低产(胁迫)的环境条件下也能增产的育种策略。

2.3 经济有效

农业的最终目标是低投入高产出, 传统的农业生产是以产出为核心, 然而我们需要是可持续发展的农业生产, 因此必须转变传统的农业生产观念, 向经济有效的农业发展(De Ribou et al., 2013)。当前世界粮农组织提出可持续增加生产力和抵抗力、减少或消除温室气体排放、增强国家粮食安全和实现发展目标的“气候智能型农业”生产体系。也就是在不增加耕地面积的同时, 持续提高粮食生产率、提高农作物对气候变化的适应力、降低农业部门的温室气体排放等。因此解析不同生产条件下影响产量的限制因子, 尽可能地挖掘农作物自身的增产潜力是实现农业生产经济有效的育种策略。

当今农业生产对水体、土壤和空气造成严重的污染。其中, 不合理使用化肥是造成农业污染的一个主



要方面。以氮肥为例, 每年人类活动造成的氮排放已经比大气所能够固定的 N_2 的数量翻了一番, 这不仅对环境造成巨大影响, 而且施用过量化肥也意味着农民投入的成本增加(Peoples et al., 1995)。因此, 选育作物新品种需要比目前使用的品种有更高的氮肥利用效率, 以达到施用较少的氮肥生产高产优质粮食的目标, 这将是重要的育种策略。

病虫害对农业的为害是非常普遍也是十分严重的, 目前的主要防治手段还是大量使用农药。从食品安全和保护环境的角度讲, 我们必须尽快发展出可以替代农药的有效途径(Lewis et al., 1997)。自然条件下植物体自身对虫害具有多种多样的防御反应(Broekgaarden et al., 2011), 因此激发农作物自身对病虫害的抵抗能力, 是解决生物危害对农作物生产影响的经济有效的途径(Thompson, 2005)。在全基因组范围寻找在生物胁迫下分子变异的基因, 研究病虫害与抗性基因的互作机理, 从而筛选出抗性基因, 将抗性基因转入其它不具备抗性基因的作物中, 从而增加作物自身的抗性(Bergelson and Roux, 2010; Chan et al., 2010; Gust et al., 2010; Kump et al., 2011)。

2.4 协调农业

植物在良好的条件下比在胁迫条件下更有可能获得高产(Richards, 1993)。这种改进环境条件使之适合作物生长, 从而增加产量是目前较通用的方法。然而, 在当今全球气候条件下, 这点很难做到。因此, 在某种程度上需要改变育种目标, 令作物适应环境, 使其在传统观念中的不良环境中也可以获得高产稳产。比如有育种学家与病理学家、农学家之间密切联系, 以确保作物和种植制度变化的协调。而且, 当地政府也需要给予一定的政策支持, 例如, 在低供水条件和质量下, 通过水储存和运输网络等必要的农业的基础设施的配套, 协调农业基础设施管理, 保障作物生产能力, 从而维持粮食生产安全。

总之, 确保粮食可持续安全和发展, 是一个复杂的系统工程, 需要不断完善农业粮食生产系统、社会保障系统和环境生态系统等的协调统一。此外, 还应转变发展方式, 优化资源配置, 开拓“低投入, 高产出; 低消耗, 高效率; 低污染, 高品质”的农业粮食发展模式, 提高土地产出率。

3 功能基因的发掘

种质资源是育种的基础, 已有的研究表明育种的成功与否决定于优良种质的利用。为了提高育种效率, 实现作物高产目标, 必须扩大作物育种的种质资源。传统的育种中, 新的变异主要来源于作物的栽培种和野生近缘种。越来越多的研究表明, 单基因在增产方面有着显著的作用。例如对控制分蘖数、分枝数和籽粒数和矮秆基因驯化利用显著增加了产量。这些研究结果表明, 我们需要深入解析限制产量的因素, 从而有效利用优异基因资源。随着分子生物学的发展, 作物育种的方法发生了重大变化, 一系列的技术提高了功能基因的发掘速度和效率。

3.1 RNA 干涉

RNAi (RNA interference)即 RNA 干涉, 是近年来发现的在生物体内普遍存在的一种古老的生物学现象。小的非编码 RNA 剪切成短的双链 RNA, 称为 MicroRNA, 大量研究表明, MicroRNA 参与几乎所有的生理和代谢过程(Comai and Zhang, 2012; Khraiweh et al., 2012; Sun, 2012)。这些流程是直接或间接与农业生产的重要农业性状相关, 包括植物对环境胁迫的响应和植物生长发育的调节。鉴于 microRNA 是主要的调控因子以及调控网络中的重要核心成员(Jones-Rhoades et al., 2006), 对 microRNA 或 miRNA 相关网络进行分析, 可以揭示其参与重要农艺性状的调控机理(Sun, 2012)。此外, microRNA 自身就代表重要的基因库, 可以从中发掘参与重要农艺性状形成的候选基因(Sun, 2012; Zhou et al., 2012; Zhou et al., 2013)。

MicroRNA 基因改造技术(miRNA-based 通用技术)可能是作物育种最有前途的方法之一, 通过 RNAi 锚定靶基因并调控靶基因的表达可能是其提高作物产量的有力工具(Saurabh et al., 2014), 能够创造优良作物品种、增强对生物和非生物胁迫的耐受性, 提高生物质产量(Zhou and Luo, 2013)。

3.2 关联遗传学在基因筛选中的作用

尽管关联遗传学或者称为关联作图(association mapping, AM)于 20 世纪 80 年代就已经提出来, 但只是近些年才广泛用于植物遗传学研究(Hill and Weir., 1988)。基因型数据的激增和计算机分析相关数据的性能的加强促进了该方法在植物遗传研究中的应用。由于很多农艺性状都是由能够独立遗传的寡基因或多基因控制的, 使 AM 成为研究农艺性状的一个重要方法。该方法基于连锁不平衡(linkage disequilibrium, LD)分



析, 当所研究的对象具有较高遗传多样性和较低的 LD 时, AM 提供了高分辨性能。

AM 是当前植物遗传和植物育种研究中最活跃的研究领域之一, 其目标是确定基因组不同位点或区域对某个或某些性状表达的重要性。其很大一部分研究是利用标记辅助选择的策略分辨出标记与性状之间的关联性。AM 基于连锁不平衡分析, 既统计分析一群材料或个体的基因型标记的等位基因(各种分子标记, 包括 SNP 的单倍型)与这群材料或个体的表现型的关联性(Rafalski, 2010)。它通过关联的显著性检测 QTL 并对其进行定位(Mackay and Powell, 2006)。LD 可以通过多种方法计算, 但通常是通过检测不同位点的等位基因的共发生频率获得(Álvarez et al., 2014)。AM 分析包括以下几个步骤: 1 选取目标个体材料组成样本群体; 2 全基因组范围对样本群体进行基因型检测, 获得候选标记; 3 基于基因型分析群体结构; 4 根据目标性状对群体的表现型进行分类; 5 计算表现型与基因型之间的关联性。

早期的 AM 分析是基于候选基因法(Candidate genes, CG)。该方法需要对所研究性状有大量的背景知识; 后来发展出全基因组关联法(Genome-wide association, GWAS), 与 CG 相比, GWAS 对性状的表现型和基因型之间的背景研究知识要求的低一些。玉米是作物中首先进行 AM 分析的植物, Wilson 等(2004)利用 CG 法获得淀粉生物合成途径中的 6 个候选基因。同样用 CG 法分析了玉米类胡萝卜素生物合成途径, 表明 β -胡萝卜素羟化酶 1 是控制 β -胡萝卜素积累和玉米籽粒黄颜色表达的关键基因(Harjes et al., 2008; Yan et al., 2009)。Setter 等(2011)利用 350 个热带和亚热带玉米品系, 通过对 540 个候选基因的 1 229 个 SNP 标记评价后, 找到了 3 个与玉米干旱胁迫相关的基因: 丙酮酸脱氢酶基因、醛氧化酶基因和 MADS box 基因, 这 3 个基因也是糖代谢及 ABA 代谢途径中关键基因。小麦中也报道了用 CG 方法获得了与开花时间及春化作用有关的 6 个基因 37 (Rousset et al., 2011)。最近几年 GWAS 法在大麦(Cockram et al., 2010)、玉米 39 (Szalma et al., 2005)、水稻 40-41 (Iwata et al., 2009; Huang et al., 2010)和小麦(Neumann et al., 2011)中也取得了重要研究成果, 这些研究成果中有对简单性状的研究, 也有对复杂农艺性状的分析。这些研究成果阐明了作物高产稳产的遗传机理, 为作物的遗传育种研究奠定了基础。

3.3 表现型、基因型及环境的综合分析

随着经典分子测序方法的开展, 人们在高通量植物基因组学研究中取得了长足的进展(Yano and Tuberosa, 2009)。下一代测序技术又促使基因组学研究上一个新台阶(Schneeberger and Weige, 2011; Koboldt et al., 2013)。然而对植物表现型的研究需要协同并进才能满足作物育种对高产和高效的要求(Houle et al., 2010)。为了解析植物结构和功能与其性状间精确的数量关系, 从而实现低投入和环境资源友好型的农业生产, 科学家们提出了表现型组学(Phenomics)研究的概念。

表型组学囊括主要的生长性状(植物的生长, 叶片数, 小穗数等)、发育阶段(各器官的发生及雌雄花的发育等)、产量性状(籽粒数和籽粒重)与生理生化指标等与生长发育有关的重要指标。对这些指标的监控及数据的采集需要远程监控系统, 尤其是先进的田间图像采集传感技术(Dhondt et al., 2013)。当然, 为了能够处理表型基因组的海量复杂数据, 需要有相应的设备及开放的软件(Yang et al., 2013)包括分析所采集的 2D 及 3D 图像的软件(Biskup et al., 2007; Fiorani et al., 2012; Paprocki, 2012)。

综合地对植物生长发育过程采集的表现型多维数据进行分析, 然后再与整个基因组序列变异进行关联分析称为高通量表型分型技术(High throughput phenotyping, HTP) (Sirault et al., 2014)。HTP 整合了基因组及功能基因组数据以及它们与基因型、表现型、环境的相关信息, 是发掘与重要农艺性状相关新基因的有效途径(Langridge and Fleury, 2011)。

Yang 等(2014)结合高通量表型分析和 GWAS 研究了水稻的自然变异。用高通量水稻表现型分型设备(high-throughput rice phenotyping facility, HRPF)监测了水稻传统的 13 个重要农艺性状及 2 个新的与生长有关的性状。利用 GWAS 研究这 15 个性状, 鉴定出 141 个关联位点, 其中 25 个包含已知的基因, 如半矮秆基因 SD1 等。

植物表现型组学数据是对全世界开放的平台(plant-phenotyping. org), 许多小的实验室也构建了自己的平台体系(Zhang et al., 2012)。整合 HTP 和 GWAS 数据有望为性状的发掘速度带来新的变革, 加速表现型的预测研究(Topp et al., 2013)。Brown 等(2014)提出了关于该技术应用流程: 1 对遗传性状进行扑捉; 2 利用 GWAS 对遗传进行评价和预测; 3 利用已经具备功能结构的模式植物对环境作用与表现型预测。



植物表现型分型技术在作物遗传育种中具有重要的应用价值, 可以提高我们对生长在特定目标环境中作物生长发育的理解, 阐明影响其生长发育的表现型瓶颈, 完善数量遗传学和基因组学的理论基础。然而, 为了实现这一目标, 需要整合一支多学科交叉的团队, 包括生物学家、物理学家、生物统计学家和工程技术人员(Fiorani and Schurr, 2013)。

4 功能基因的应用技术

4.1 杂交

目前, 利用引进功能基因或外源种质是最常规、也是最效益有经济的办法就是使用杂交技术。据估计当今的四分之一的栽培种都携带了外源种的等位基因。通过不同遗传型亲本之间的杂交, 不仅可以引入目的基因, 而且杂种后代往往在产量、品质、抗性等方面比亲本表现更优(Mallet, 2005)。基于性状的杂交可以致力于目标性状在当前生长的主栽品种中表达, 而更大尺度的杂交(与野生种或其他物种)的杂交可能也是一个颇具潜力的研究。为了提高主要粮食作物的生产潜力, 人们试图寻找能够将 C4 系统引入小麦(Reynoldset al., 2010)、水稻(Kajala et al., 2011)的有效途径。但传统的杂交只能在不存在生殖隔离的物种间和物种内进行基因交流, 而且这种杂交所引进的基因具有一定的随机性, 需要在大量后代群体中进行筛选, 才能获得具有目标性状的后代个体。

4.2 转基因

转基因技术允许产生新的可遗传变异, 这些变异通常在自然(甚至是人为突变)的情况下是不能发生的。转基因典型的应用包括使用毒素蛋白质控制害虫和能够合成维生素的“黄金大米”(Mayer et al., 2008)。但是目前该技术的推广在许多国家受到限制, 其主要是因为政治因素和生命伦理问题。尽管顺式基因载体和无标记的转基因植株可能有助于缓解一些转基因技术带来的政治担忧。但是, 监管部门求缴纳高额转基因作物释放费用, 令转基因技术的推广受到限制。在未来 5 至 10 年非转基因方法可能仍是大部分作物提高产量的重要途径, 但转基因技术将不可避免地在大多数主要农作物的育种中开展(Møller et al., 2009)。

对未来转基因的部署至关重要是发现和鉴定基因和那些能够准确稳定地控制基因时空表达的调控基因。如 AP2/ERFs, 尤其是 DREB 和 ERF 亚家族, 由于其过表达能够提高对干旱、盐、冻害以及多种病害的抗性(Xu et al., 2011)是理想的作物产量提高的候选调控因子。

4.3 分子标记辅助选择

分子标记辅助选择(MAS)技术可以避免转基因技术中饱受争议的政治和伦理等问题的困扰。MAS 可以在 DNA 水平跟踪和监视发生于杂交和筛选过程中基因组特定的重组区域(Moose and Mumm, 2008)。MAS 在以下几方面应用具有明显的优势: 当目标基因具有较低的遗传性, 自然状态下是隐性性状, 包括难以辨别的又具有较高价值的表现型, 具有累积效应的基因(如疾病和害虫的抵抗)等。在这些情况下 MAS 可能更可靠、更方便, 比基于表现型的选择更容易。

在许多情况下 MAS 提供了一个很重要的表型选择的替代方法。然而, 选择的成功与否取决于标记对表型预测的可靠性。许多胁迫(特别是干旱和盐碱)是复杂的和高度变化的。因此对这些类型的特征, 有必要剖析构成胁迫耐受性组件共同特征, 从而加深对耐胁迫的机理的理解(Munns and Tester 2008; Salekdeh et al., 2009), 这就需要高通量表型基因组学(Finkel, 2009)研究。

目前 MAS 提供了基因累积的唯一可行的方法。分子标记在某些性状的遗传方式分析和评估遗传多样性也很重要。比如对紧密连锁性状的分析, 利用标记可以选择罕见关键的重组事件。基于 MAS 的育种和选择策略依靠廉价、有效的标记系统。该方法比较严重的限制因素在于一些物种缺乏有用的标记。然而新的测序平台允许在特定物种大规模开发单核苷酸多态性(SNPs)。新标记系统结合的标记选择和筛选策略为在作物育种和遗传学提供革命基础。

5 应用新技术几个问题

大多数作物遗传学家认为作物育种未来的挑战是如何丰富栽培品种基因库。尽管在作物改良中不乏应用野生种质成功的例子, 但利用野生亲缘作为新等位基因的来源仍是具有挑战性的。广泛利用野生种质资源基因库的有利等位基因还存在很多亟待解决的问题: 包括增加我们理解关键性状的分子基础, 扩大表型和基因型种质资源收集, 提高我们对分子重组的理解等, 如果这些基本的限制新技术的应用的问题可以解



决, 则可以大幅提高外来染色体区段的渐渗效率。

随着分子生物学的发展, 已经对多种植物进行全基因组测序, 从中可以快速高效地发掘基因资源。对于目前尚无法进行基因组测序的物种, 对转录组测序也可以获得功能基因。小 RNA 是近几年发展较快的领域, 这些技术可以快速高效地挖掘优异基因资源。这些技术加速开发新的优异基因资源, 为遗传和育种提供技术支持。分子育种对于作物的复杂性状的研究需要理解和操纵很多因子, 包括植物生长、发育、对生物胁迫和非生物胁迫的应答等。分子标记辅助选择(Molecular marker-assisted breeding, MAS)可以在基因组范围进行选择的策略, 用基因组测序和全基因组分子标记能高效地阐述不同遗传和环境因子, 通过有代表性的或全部的遗传资源或育种材料。目前, 该技术在对基因组的特定区段或等位基因、单倍型、连锁不平衡、基因网络及其对特定表现性的作用等研究的深入而快速发展(Xu et al., 2012)

对粮食安全的担忧加速了开发育种新技术和新策略的紧迫感。进一步的技术开发是重要的, 然而确保新技术的进步推广也将是一个重大挑战。新的选择策略方法主要依据复杂的遗传学理论, 使用计算机跟踪和管理田间试验, 用生物统计学进行试验设计并对试验结果及基因型、表现型和环境三者之间进行科学的评估。使得世界上大多数国家作物改良程序需要培训和能力提升(Godfray et al., 2010)。因此, 要求基础研究人员提供和获取新的标记, 给育种者提供高效、有效的筛查服务, 并加强育种人员释放材料的交流和沟通机制, 使相关的育种新策略得以顺利推广。

作者贡献

卢泳全负责论文的构思, 文献调研, 初稿撰写、修改以及最后的定稿。作者本人阅读并同意最终的文本。

致谢

海南省热带农业资源研究所方宣钧博士阅读本研究手稿, 并对论文提出深刻的意见, 在此深表感谢。

Reference

- Alston J.M., Beddow J.M., and Pardey P.G., 2009, Agricultural research, productivity, and food prices in the long run, *Science*, 325(5945): 1209-1210
<https://doi.org/10.1126/science.1170451>
PMid:19729642
- Álvarez M.F., Mosquera T., and Blair M.W., 2014, The use of association genetics approaches in plant breeding, *Plant Breeding Reviews*: 38: 17-68
<https://doi.org/10.1002/9781118916865.ch02>
- Bergelson J., and Roux F., 2010, Towards identifying genes underlying ecologically relevant traits in *Arabidopsis thaliana*, *Nature Reviews Genetics*, (12): 867-879
<https://doi.org/10.1038/nrg2896>
PMid:21085205
- Biskup B., Scharr H., Schurr U., and Rascher U., 2007, A stereo imaging system for measuring structural parameters of plant canopies, *Plant Cell Environ*, 30(10): 1299-308
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01702.x>
PMid:17727419
- Broekgaarden C., Snoeren T.A., Dicke M., and Vosman B., 2011, Exploiting natural variation to identify insect - resistance genes, *Plant Biotechnology Journal*, 9(8): 819-825
<https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2011.00635.x>
PMid:21679292
- Brown T.B., Cheng R., Sirault X.R., Rungrat T., Murray K.D., Trilek M., Furbank R.T., Badger M., Pogson B.J., and Borevitz J.O., 2014, Traitcapture: genomic and environment modelling of plant phenomic data, *Current Opinion in Plant Biology*, 18(1): 73-79
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.02.002>
PMid:24646691
- Chan E.K., Rowe H.C., and Kliebenstein D.J., 2010, Understanding the evolution of defense metabolites in *arabidopsis thaliana* using genome-wide association mapping, *Genetics*, 185(3): 991-1007
<https://doi.org/10.1534/genetics.109.108522>
PMid:19737743
PMCID:PMC2907214
- Cockram J., White J., Zuluaga D.L., Smith D., Comadran J., Macaulay M., Luo Z., Kearsey M.J., Werner P., Harrap D., Tapsell C., Liu H., Hedley P.E., Stein N., Schulte D., Steuernagel B., Marshall D.F., Thomas W.T., Ramsay L., Mackay I., Balding D.J., AGOUEB C., Waugh R., and O'Sullivan D.M., 2010, Genome-wide association mapping to candidate polymorphism resolution in the unsequenced barley genome, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(50): 21611-21616
<https://doi.org/10.1073/pnas.1010179107>



- Comai L., and Zhang B., 2012, Micromas: key gene regulators with versatile functions, *Plant Molecular Biology*, 80(1): 1
<https://doi.org/10.1007/s11103-012-9947-5>
PMid:22825768
- De Ribou B.D.S., Douam F., Hamant O., Frohlich M.W., and Negrutiu I., 2013, Plant science and agricultural productivity: why are we hitting the yield ceiling? *Plant Science*, 210(9): 159-176
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.05.010>
PMid:23849123
- Dhondt S., Wuyts N., and Inzé D., 2013, Cell to whole-plant phenotyping: the best is yet to come, *Trends in Plant Science*, 18(8): 428-439
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.04.008>
PMid:23706697
- Finkel E., 2009, With 'phenomics', plant scientists hope to shift breeding into overdrive, *Science*, 325: 380-381
https://doi.org/10.1126/science.325_380
PMid:19628831
- Fiorani F., and Schurr U., 2013, Future scenarios for plant phenotyping, *Annual Review of Plant Biology*, 64(1): 267
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050312-120137>
PMid:23451789
- Fiorani F., Rascher U., Jahnke S., and Schurr U., 2012, Imaging plants dynamics in heterogenic environments, *Current Opinion in Biotechnology*, 23(2): 227-235
<https://doi.org/10.1016/j.copbio.2011.12.010>
PMid:22257752
- Fischer R.A., and Gregory E., 2010, Breeding and cereal yield progress, *Crop Science*, 50(S1): S85-S98
<https://doi.org/10.2135/cropsci2009.10.0564>
- Godfray H.C.J., Beddington J.R., Crute I.R., Haddad L., Lawrence D., Muir J.F., Pretty J., Robinson S., Thomas S.M., and Toulmin C., 2010, Food security: the challenge of feeding 9 billion people, *Science*, 327(5967): 812
<https://doi.org/10.1126/science.1185383>
PMid:20110467
- Gust A.A., Brunner F., and Nürnberger T., 2010, Biotechnological concepts for improving plant innate immunity, *Current Opinion in Biotechnology*, 21(2): 204-210
<https://doi.org/10.1016/j.copbio.2010.02.004>
PMid:20181472
- Harjes C.E., Rocheford T.R., Bai L., Brutnell T.P., Kandianis C.B., Sowinski S.G., Stapleton A.E., Vallabhaneni R., Williams M., Wurtzel E.T., Yan J., and Buckler E.S., 2008, Natural genetic variation in lycopene epsilon cyclase tapped for maize biofortification, *Science*, 319(5861): 330-333
<https://doi.org/10.1126/science.1150255>
PMid:18202289
- Hill W.G., and Weir B.S., 1988, Variances and covariances of squared linkage disequilibria in finite populations, *Theoretical Population Biology*, 33(1): 54-78
[https://doi.org/10.1016/0040-5809\(88\)90004-4](https://doi.org/10.1016/0040-5809(88)90004-4)
- Houle D., Govindaraju D.R., and Omholt S., 2010, Phenomics: the next challenge, *Nature Reviews Genetics*, 11(12): 855-866
<https://doi.org/10.1038/nrg2897>
PMid:21085204
- Huang X.L., Wei X., Sang T., Zhao Q., Feng Q., Zhao Y., Li C., Zhu C., Lu T., Zhang Z., Li M., Fan D., Guo Y., Wang A., Wang L., Deng L., Li W., Lu Y., Weng Q., Liu K., Huang T., Zhou T., Jing Y., Li W., Lin Z., Buckler E.S., Qian Q., Zhang Q.F., Li J., and Han B., 2010, Genome-wide association studies of 14 agronomic traits in rice landraces, *Nature Genetics*, 42(11): 961-967
<https://doi.org/10.1038/ng.695>
PMid:20972439
- Iwata H., Ebana K., Fukuoka S., Jannink J.L., and Hayashi T., 2009, Bayesian multilocus association mapping on ordinal and censored traits and its application to the analysis of genetic variation among *Oryza sativa* L. germplasms, *Theoretical & Applied Genetics*, 118(5): 865-880
<https://doi.org/10.1007/s00122-008-0945-6>
PMid:19132337
- Jones-Rhoades M.W., Bartel D.P., and Bartel B., 2006, Micromas and their regulatory roles in plants, *Annual Review of Plant Biology*, 57(1): 19-53
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant.57.032905.105218>
PMid:16669754
- Kajala K., Covshoff S., Karki S., Woodfield H., Tolley B.J., Dionora M.J.A., Mogul R.T., Mabilangan A.E., Danila F.R., Hibberd J.M., and Quick W.P., 2011, Strategies for engineering a two-celled C4 photosynthetic pathway into rice, *Journal of Experimental Botany*, 62(9): 3001-3010
<https://doi.org/10.1093/jxb/err022>
PMid:21335436
- Khraiwesh B., Zhu J.K., and Zhu J., 2012, Role of mirnas and simas in biotic and abiotic stress responses of plants, *Biochimica Et Biophysica Acta*, 1819(2): 137-148



- Koboldt D.C., Steinberg K.M., Larson D.E., Wilson R.K., and Mardis E.R., 2013, The next-generation sequencing revolution and its impact on genomics, *Cell*, 155(1): 27-38
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2013.09.006>
PMid:24074859
PMCID:PMC3969849
- Kraakman A.T., Niks R.E., Pm V.D.B., Stam P., and Van Eeuwijk F.A., 2004, Linkage disequilibrium mapping of yield and yield stability in modern spring barley cultivars, *Genetics*, 168(1): 435-446
<https://doi.org/10.1534/genetics.104.026831>
PMid:15454555
PMCID:PMC1448125
- Kump K.L., Bradbury P.J., Wissner R.J., Buckler E.S., Belcher A.R., Oropeza-Rosas M.A., Zwonitzer J.C., Kresovich S., McMullen M.D., Ware D., Balint-Kurti P.J., and Holland J.B., 2011, Genome-wide association study of quantitative resistance to southern late blight in the maize nested association mapping population, *Nature Genetics*, 43(2): 163-168
<https://doi.org/10.1038/ng.747>
PMid:21217757
- Langridge P., and Fleury D., 2011, Making the most of 'omics' for crop breeding, *Trends in Biotechnology*, 29(1): 33-40
<https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2010.09.006>
PMid:21030098
- Lewis W.J., van Lenteren J.C., and Phatak S.C., 1997, A total system approach to sustainable pest management, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(23): 12243-12248
<https://doi.org/10.1073/pnas.94.23.12243>
PMid:9356432
- Mackay I., and Powell W., 2006, Methods for linkage disequilibrium mapping in crops, *Trends Plant Sci.*, 12(2):57-63
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.12.001>
PMid:17224302
- Mallet J., 2005, Hybridization as an invasion of the genome, *Trends in Ecology & Evolution*, 20(5): 229-237
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.02.010>
PMid:16701374
- Mayer J.E., Pfeiffer W.H., and Beyer P., 2008, Biofortified crops to alleviate micronutrient malnutrition, *Current Opinion in Plant Biology*, 11(2): 166-170
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2008.01.007>
PMid:18314378
- Møller I., Gilliam M., Jha D., Mayo G., Roy S.J., Coates J., Haseloff J., and Tester M., 2009, Shoot Na⁺ exclusion and increased salinity tolerance engineered by cell type-specific alteration of Na⁺ transport in *Arabidopsis*, *Plant Cell*, 21(7): 2163-2178
<https://doi.org/10.1105/tpc.108.064568>
PMid:19584143
PMCID:PMC2729596
- Moose S.P., and Mumm R.H., 2008, Molecular plant breeding as the foundation for 21st century crop improvement, *Plant Physiology*, 147(3): 969-977
<https://doi.org/10.1104/pp.108.118232>
PMid:18612074
PMCID:PMC2442525
- Munns R., and Tester M., 2008, Mechanisms of salinity tolerance, *Annual Review of Plant Biology*, 59(1): 651-681
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
PMid:18444910
- Neumann K., Kobiljski B., Denčić S., Varshney R.K., and Börner A., 2011, Genome-wide association mapping: a case study in bread wheat (*Triticum aestivum* L.), *Molecular Breeding*, 27(1): 37-58
<https://doi.org/10.1007/s11032-010-9411-7>
- Paprocki A., 2012, A novel mesh processing based technique for 3d plant analysis, *Bmc Plant Biology*, 12(1): 63-63
<https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-63>
PMid:22553969
PMCID:PMC3464618
- Peoples M.B., Freney J.R., and Mosier A.R., 1995, Minimizing gaseous losses of nitrogen, In: Bacon P.E., ed., *Nitrogen Fertilization in the Environment*, Marcel Dekker Inc, New York, USA, pp.565-602
- Rafalski J.A., 2010, Association genetics in crop improvement, *Current Opinion in Plant Biology*, 13(2): 174-180
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.12.004>
PMid:20089441



- Reynolds M., Bonnett D., Chapman S.C., Furbank R.T., Mane's Y., Mather D.E., and Parry M.A., 2010, Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies, *Journal of Experimental Botany*, 62(2): 439-452
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq311>
PMid:20952629
- Richards R., 1993, Breeding crops with improved stress resistance, In: Close T.J., and Bray E.A., eds., *Plant Responses to Cellular Dehydration During Environmental Stress Current Topics in Plant Physiology Series*, ASPP, Rockville, M, USA, pp.211-223
- Rousset M., Bonnin I., Remoué C., Falque M., Rhoné B., Veyrieras J.B., Madur D., Murigneux A., Balfourier F., Le Gouis J., Santoni S., and Goldringer I., 2011, Deciphering the genetics of flowering time by an association study on candidate genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.), *Theoretical & Applied Genetics*, 123(6): 907-926
<https://doi.org/10.1007/s00122-011-1636-2>
PMid:21761163
- Salekdeh G.H., Reynolds M., Bennett J., and Boyer J., 2009, Conceptual framework for drought phenotyping during molecular breeding, *Trends in Plant Science*, 14(9): 488-496
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.07.007>
PMid:19716744
- Saurabh S., Vidyarthi A.S., and Prasad D., 2014, RNA interference: concept to reality in crop improvement, *Planta*, 239(3): 543-564
<https://doi.org/10.1007/s00425-013-2019-5>
PMid:24402564
- Schneeberger K., and Weigel D., 2011, Fast-forward genetics enabled by new sequencing technologies, *Trends in Plant Science*, 16(5): 282-288
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.02.006>
PMid:21439889
- Setter T.L., Yan J., Warburton M., Ribaut J.M., Xu Y., Sawkins M., Buckler E.S., Zhang Z., and Gore M.A., 2011, Genetic association mapping identifies single nucleotide polymorphisms in genes that affect abscisic acid levels in maize floral tissues during drought, *Journal of Experimental Botany*, 62(2): 701-716
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq308>
PMid:21084430
PMCID:PMC3003815
- Sun G., 2012, Micrnas and their diverse functions in plants, *Plant Molecular Biology*, 80(1): 17-36
<https://doi.org/10.1007/s11103-011-9817-6>
PMid:21874378
- Szalma S.J., Buckler E.S., Snook M.E., and McMullen M.D., 2005, Association analysis of candidate genes for maysin and chlorogenic acid accumulation in maize silks, *Theoretical & Applied Genetics*, 110(7): 1324-1333
<https://doi.org/10.1007/s00122-005-1973-0>
PMid:15806344
- Tester M., and Langridge P., 2010, Breeding technologies to increase crop production in a changing world, *Science*, 327(5967): 818-822
<https://doi.org/10.1126/science.1183700>
PMid:20150489
- Thompson J.N., 2005, Coevolution: the geographic mosaic of coevolutionary arms races, *Current Biology*, 15(24): R992-R994
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.11.046>
PMid:16360677
- Topp C.N., Iyer-Pascuzzi A.S., Anderson J.T., Lee C.R., Zurek P.R., Symonova O., Zheng Y., Bucksch A., Mileyko Y., Galkovskyi T., Moore B.T., Harer J., Edelsbrunner H., Mitchell-Olds T., Weitz J.S., and Benfey P.N., 2013, 3d phenotyping and quantitative trait locus mapping identify core regions of the rice genome controlling root architecture, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(18): E1695-E1704
<https://doi.org/10.1073/pnas.1304354110>
PMid:23580618
PMCID:PMC3645568
- Wilson L.M., Whitt S.R., Ibáñez A.M., Rocheford T.R., and Goodman M.M., 2004, Dissection of maize kernel composition and starch production by candidate gene association, *Plant Cell*, 16(10): 2719
<https://doi.org/10.1105/tpc.104.025700>
PMid:15377761
PMCID:PMC520967
- Xu Y., Lu Y., Xie C., Gao S., Wan J., and Prasanna B.M., 2012, Whole-genome strategies for marker-assisted plant breeding, *Molecular breeding*, 29(4): 833-854
<https://doi.org/10.1007/s11032-012-9724-9>



- Xu Z., Chen M., Li L., and Ma Y., 2011, Functions and application of the AP2/ERF transcription factor family in crop improvement, *Journal of Integrative Plant Biology*, 53(7): 570-585
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2011.01062.x>
PMid:21676172
- Yan W., Li Y., Agrama H., Luo D., Gao F., Lu X., and Ren G., 2009, Association mapping of stigma and spikelet characteristics in rice (*Oryza sativa* L.), *Mol. Breed.*, 24: 277-292
<https://doi.org/10.1007/s11032-009-9290-y>
PMid:20234878
PMCID:PMC2837221
- Yang W., Duan L., Chen G., Xiong L., and Liu Q., 2013, Plant phenomics and high-throughput phenotyping: accelerating rice functional genomics using multidisciplinary technologies, *Current Opinion in Plant Biology*, 16(2): 180-187
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.03.005>
PMid:23578473
- Yang W., Guo Z., Huang C., Duan L., Chen G., Jiang N., Fang W., Feng H., Xie W., Lian X., Wang G., Luo Q., Zhang Q., Liu Q., and Xiong L., 2014, Combining high-throughput phenotyping and genome-wide association studies to reveal natural genetic variation in rice, *Nature Communications*, 5(6): 5087
<https://doi.org/10.1038/ncomms6087>
PMid:25295980
PMCID:PMC4214417
- Yano M., and Tuberosa R., 2009, Genome studies and molecular genetics-from sequence to crops: genomics comes of age, *Current Opinion in Plant Biology*, 12(2): 103-106
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.01.001>
PMid:19211299
- Zhang X., Jr H.R.J., and Borevitz J.O., 2012, Natural genetic variation for growth and development revealed by high-throughput phenotyping *in arabidopsis thaliana*, *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 2(1): 29-34
- Zhou M., and Luo H., 2013, MicroRNA-mediated gene regulation: potential applications for plant genetic engineering, *Plant Molecular Biology*, 83(1-2): 59-75
<https://doi.org/10.1007/s11103-013-0089-1>
PMid:23771582
- Zhou M., Li D., Li Z., Hu Q., Yang C., Zhu L., and Luo H., 2014, Constitutive expression of a mir319 gene alters plant development and enhances salt and drought tolerance in transgenic creeping bentgrass, *Plant Physiology*, 161(4): 1375-1391
- Zhou Z.S., Song J.B., and Yang Z.M., 2012, Genome-wide identification of brassica napus microRNAs and their targets in response to cadmium, *Journal of Experimental Botany*, 63(12): 4597-4613
<https://doi.org/10.1093/jxb/ers136>
PMid:22760473
PMCID:PMC3421990