

DOI: 10.13376/j.cbls/20160

文章编号: 1004-0374(2016)10-0000-09



杨万能, 博士, 副教授, 华中农业大学工学院硕士生导师, 华中农业大学“作物遗传改良国家重点实验室”水稻植物表型组学团队负责人。主要从事植物表型组学研究。先后主持国家高技术研究发展计划“863”子课题、国家自然科学基金青年基金、武汉市科技晨光计划等项目。在 *Nat Commun* 等国内外重要杂志上发表论文 25 篇, 其中水稻表型平台研发相关工作被 *Nat Rev Genet* 点评为亮点研究工作。

水稻表型组学研究概况和展望

段凌凤, 杨万能*

(华中农业大学国家农作物分子技术育种中心, 作物遗传改良国家重点实验室, 武汉 430070)

摘要: 水稻功能基因组学和水稻育种研究都已进入大规模、高通量时代。表型信息获取与分析是水稻功能基因组学和现代作物育种研究的基础。目前, 表型检测主要停留在传统人工获取的阶段, 劳动量大, 效率低, 对大批量水稻样本的生长测量几乎不可行, 表型数据的质量受人工主观因素影响也较大。某些表型参数的获取还需破坏性测量, 无法实现连续测量。近年来, 表型组学的兴起给解决这一问题带来了新的契机。现以水稻为主, 对表型组学的国内外研究现状展开综述, 并对表型组学的未来进行分析与展望。

关键词: 水稻; 植物表型组学; 高通量表型测量; 功能基因组学; 作物育种

中图分类号: 文献标志码: A

Research advances and future scenarios of rice phenomics

DUAN Ling-Feng, YANG Wan-Neng*

(National Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, National Center of Plant Gene Research, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: Functional genomics and crop breeding have reached the large-scale and high-throughput stage. Extraction and analysis of plant phenotypic information is essential for functional genomics and crop breeding. In the past, extraction of plant phenotypic information has mainly relied on traditional manual measurement, which is labor intensive, inefficient and error-prone, making growth investigation of large-scale plant population almost impossible. Especially, manual measurement of some phenotypic information involves in destructive sampling, thus it is unable for repeated inspection on the same plant. Plant phenomics has brought about new opportunities to address these issues. In this review, we summarize recent studies and the challenges in plant phenomics.

Key words: rice; plant phenomics; high-throughput phenotyping; functional genomics; crop breeding

收稿日期: ; 修回日期:

基金项目: 国家重点研发计划“水稻功能基因组研究与应用”项目(2016YFD0100900); 国家高技术研究发展计划(“863”计划)(2013AA102403)

*通信作者: E-mail: ywn@mail.hzau.edu.cn

水稻是世界最主要的粮食作物之一，全世界近一半人口以稻米为主食。水稻的生产和分配问题关系到世界半数以上人口的粮食安全问题。中国是世界上最大的稻米生产国和消费国，水稻产量占国内粮食总产量的 1/3 以上，水稻的生产问题对中国的意义尤为重大。伴随着我国人口不断增长、耕地质量的退化、环境恶化及农村劳动力不足等压力，粮食产量增速明显放缓，严重威胁着我国的粮食安全，培育优良水稻品种、提高水稻单产一直是我国重要战略目标之一。

水稻的基因组较小，且其基因组与小麦、玉米等主要禾本科作物的基因组上存在共线性，因此水稻作为理想的模式作物，其重要农艺性状的功能基因组研究是植物生物学的研究热点。张启发等提出“RICE2020”计划，呼吁国内外研究者通力合作，在 2020 年基本确定水稻基因组中所有基因的功能，并将其应用到水稻作物遗传改良^[1]。通过对基因功能的解析，在育种过程中可有针对性地设计、改良品种，提高育种效率。开展水稻全基因组选择育种技术，对推动我国从传统育种向以基因组信息为依据的现代化科学育种转型，进而提高我国水稻育种创新能力及种业竞争能力具有重要作用^[2]。

在基因组学研究中，往往需要大批量的表型检测，从而筛选突变植株并识别相应的遗传基因^[3]。传统的表型测量主要依靠人工，劳动量大，效率低，对大批量样本的生长发育测量几乎不可行，表型数据的质量受人工主观因素影响也较大。近年来，我国劳动力成本一直呈现较快的持续性上涨，农业劳动力工资也在快速上涨，其中玉米、大豆、小麦、

稻谷的生产雇工工资年均涨幅达 9% 以上^[4]。全国普遍存在着农业“用工难”的问题，有些地区甚至出现“雇不到、雇不起”的现象。劳动力成本的上升，将大大增加表型测量的成本。如图 1 所示，以水稻考种为例，近 5 年内考种成本增加了将近 1 倍。与之相对的，测序费用大幅度下降而效率则大大增加^[5]。另外，人工测量某些表型参数如生物量、绿叶面积等只能在特定时间或生长阶段对植株进行破坏性测量，无法对同一株植株进行连续测量。而植物的生长是一个复杂的动态过程，受复杂的基因网络及环境因子的动态调控。不同基因调控植株生长的方式可能不同。有些基因在植株生长的各个阶段都起作用，而有些基因则只在某个特定时间点对植株的生长起调控作用。比如，随着植株的生长，其生物量会不断改变。两个不同的基因型可能在某个特定的生长阶段具有完全相同的生物量，但其遗传控制的时间变化模式 (temporal pattern) 却差异很大。仅分析单一时间点的表型来定位相关基因，将导致很多对生长起调控作用的位点都无法检测到。Yan 等^[6]分析了水稻在不同生长阶段的株高，发现一些位点 (quantitative trait locus, QTL) 在各个生长阶段都能检测到，而有些位点则只在某一个或某几个特定时间点才能检测到。Busemeyer 等^[7]的研究也表明，黑小麦的生物量形成中也有类似的与生长阶段有关的位点。这就要求对植物的各个生长阶段的表型进行分析，以解开这些表型性状形成的遗传控制的时间变化模式。由于缺乏相应的表型观测工具，研究学者们对复杂性状的基因动态调控机理仍处于所知较少的阶段。综上所述，急需发展无损、高通量、

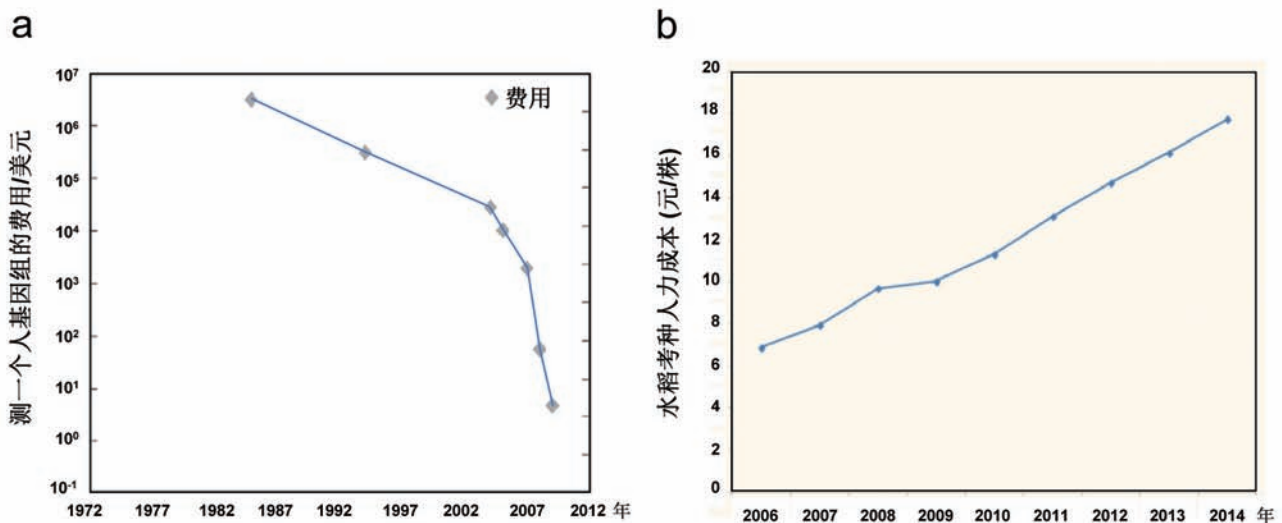


图1 水稻考种成本及测序费用与效率的发展变化^[5]

客观准确的表型测量技术。

1 植物表型组学

表型组学 (phenomics) 是一门在基因组水平上系统研究某一生物或细胞在各种不同环境条件下所有表型的学科^[8]。综合自动化控制、光学成像、图像分析及计算机技术等多种现代科学技术, 表型组学研究可追踪分析基因型、环境与表型的关系。植物表型组学研究主要包括实验设计、数据采集及数据管理与分析等三个方面。实验设计即精心设计和控制实验方案, 包括基因操作与组合、植物繁殖与栽培、环境设置等; 数据采集则为记录量化及定性化植株表型性状及环境信息的过程, 是生态学、农学和生态生理学等研究中挖掘植株功能多样性、比较物种/品种性能及植株对环境的应答等的基础^[9]; 数据管理与分析是对海量的表型及环境数据进行管理及系统分析, 以获取表型性状之间的关联、基因和环境与表型之间的关系等。作物表型性状分析和多品种作物表型数据库的建立, 对培育抗旱、抗倒伏、抗毒、抗虫、耐盐碱、营养利用率高等具有显著优良表型的作物品种有重要的参考价值。

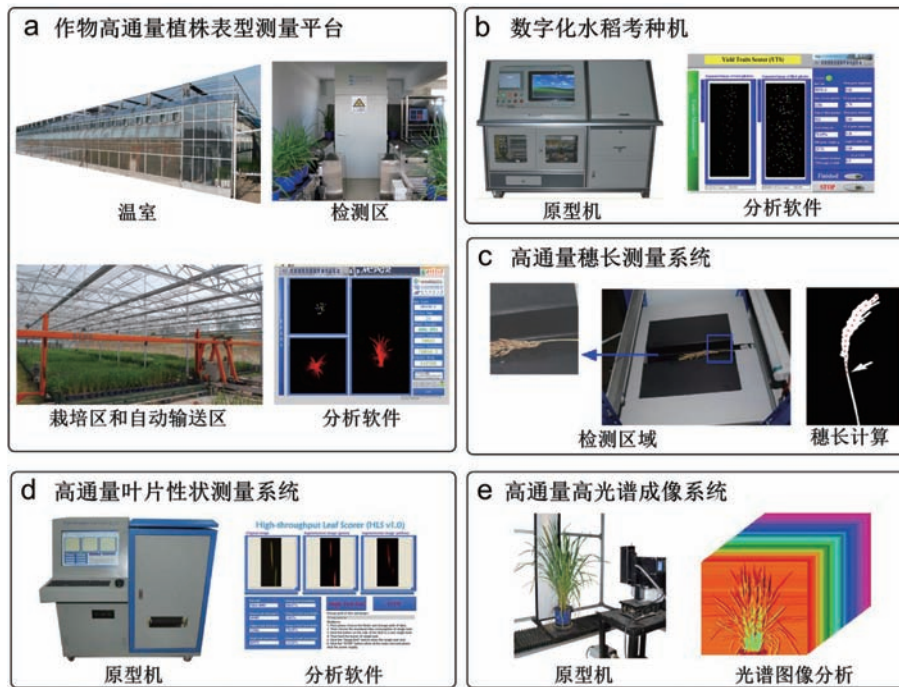
基于光学成像和图像分析技术, 可自动化测量作物的表型。最为重要的一个优势在于无损, 可对同一株植株进行连续测量, 获取植株生长相关的表型性状。如在植株胁迫研究中, 通过对植株在一段时间内的连续生长测量, 可明晰植株对胁迫的响应模式及其对胁迫的抗性。另外, 基于光学成像的表型测量, 可快速高效地完成表型的提取, 从而使得对大批量样本的生长测量成为可能。通过结合基因学分析如全基因组关联分析 (GWAS)、QTL 分析等, 可定位到引起植株胁迫响应差异的基因位点。基于图像信息的表型平台的一个重要优势就是能在稳定一致的环境条件下, 以量化的方式, 客观、准确、快速、无损地获取植物的表型^[10], 且不仅可以获取传统人工能测量的表型性状如株高、生物量等, 还能提取到人工无法测量的新性状如植株密度、谷粒投影面积等^[11]。

2 国内外高通量表型测量平台

21 世纪以来, 随着传统表型观测手段这一瓶颈日益突显以及对自动化智能化农业装备的一贯重视, 国际上尤其是欧美发达国家植物表型组学研究发展十分迅猛。比利时 CropDesign 公司是世界上最早开始从事商业化大型表型测量平台研制的公司,

其开发的 TraitMill 平台集全自动生长设施和自动植物成株图像采集及处理技术为一体, 以水稻为模式作物, 能分析水稻全生育期表型参数包括地上部分生物量、开花时间、收获指数、绿色指数等, 并成功应用于水稻增产、抗逆基因筛选等^[12]。德国 LemnaTec 公司开发的“全自动高通量植物 3D 成像系统”(Scanalyzer 3D), 通过拍摄一幅顶视图像和两幅互成 90° 的侧视图像, 获取植株的 3-D 信息, 能够提供全自动的表型分析, 且成功应用于玉米和拟南芥成像和分析, 并已推广至拜耳、孟山都、先锋等大型跨国种业集团及德国、荷兰、法国、英国、意大利、美国、澳大利亚、加拿大、印度、日本等国的科研单位。2008 年成立的澳大利亚植物表型组学实验室 (Australian Plant Phenomics Facility), 总投资超过 5 000 万美金, 包括两个表型研究平台 (植物高精度观测平台和高通量植物加速平台), 已经成功应用于谷物盐胁迫研究^[13]、植物抗旱性研究^[14]、抗 (硼) 毒性研究^[15]、高通量谷物生物量精准建模和预测^[16]、盐胁迫和根系发育研究^[17] 等。2011 年 1 月德国 LemnaTec 公司和荷兰著名 KeyGene 公司联合宣布其共同研发的植物表型工厂 PhenoFab 正式运行, 标志着该表型研究平台正式应用于商业化作物育种。其他国际上有代表性的高通量表型平台包括 PHENOPSIS^[18]、GROWSCREEN^[19]、GROWSCREEN FLUORO^[20]、GROWSCREEN-Rhizo^[21]、Phenodyn^[22]、Glyph^[23]、Phenoscope^[24] 等。

国内表型组研究虽然起步较晚, 但部分研究所和农业院校近几年开始重视表型组平台和团队建设, 取得了一定的阶段性进展。华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室和华中科技大学武汉光电国家实验室联合研发团队经过 8 年的努力, 成功研制了一种全生育期高通量水稻表型测量平台, 主要包括作物高通量植株表型测量平台和数字化水稻考种机两部分, 如图 2 所示^[11]。其中, 作物高通量植株表型测量平台可以自动提取水稻株高、叶面积、分蘖数、穗数^[11,25] 等表型数据, 按一个工作日 24 小时计算, 每天可测量 1 920 株水稻。数字化水稻考种机可测量总粒数、实粒数、结实率、单株产量、粒长、粒宽、粒面积等, 效率为 1 分钟/株。将获取的表型数据与全基因组关联分析相结合, 不仅可以鉴定传统表型观测手段已鉴定的遗传位点, 还能鉴定到新的遗传位点。由该团队开发的水稻叶片性状分析仪 (leaf scorer), 可量化测量水稻叶片的信息^[26]; 穗长测量平台, 可自动快速测量水稻穗长^[27];



(a)作物高通量植株表型测量平台；(b)数字化水稻考种机；(c)高通量穗长测量系统；(d)高通量叶片性状测量系统；(e)高通量高光谱成像系统。

图2 全生育期高通量水稻表型测量平台^[11]

基于高光谱成像仪，可准确地估测水稻生物量，还可提取海量光谱表型性状^[28]。

2014年，中国农业科学院生物技术研究所通过引进德国 LemnaTec 公司开发的 Scanalyzer 3D，建成全自动高通量 3D 成像植物表型组学研究平台。整套系统由可见光 3D 成像系统、近红外 3D 成像系统、自动传送系统以及自动灌溉与称重系统组成，可以获得植物、根系和土壤的水分含量信息等 50 多个表型参数，包括了植物的结构、宽度、密度、对称性、叶长、叶宽、叶面积、叶角度、叶颜色、叶病斑、植株含水量等信息，综合评价植株状况。并且可以估算植株的鲜重，计算植物的每日生长率，获得植物的生长曲线。另外，可以精确地控制植株的灌溉量，结合称重，获得盆栽植物的土壤蒸散和植株蒸腾，获知植株生活史不同阶段对水分的利用情况，进行植物水分利用效率研究。该平台测量一株植物约用时 40 秒，以每天运转工作 12 小时计算，则一天可进行 1 000 株植物的表型成像。可以预见，随着国内作物功能基因组和作物育种技术的飞速发展，传统表型技术的瓶颈会更加突显，更多的科研院所和高等院校会越来越重视植物表型组平台和团队建设。

随着表型组学的兴起，国内外越来越多的研究

者们意识到了其重要性，为了加强全世界表型组学研究人员交流与合作，2009 年在澳大利亚植物表型组研究中心、2011 年在德国尤利希植物表型研究中心、2014 年在印度金奈分别成功举行了第一、二、三届植物表型组学国际会议，会议均明确指出，高通量植物表型测量技术的发展将在今后的作物育种中具有极其重要的意义，将为现代育种研究提供更好的研究方法和途径。鉴于此，2014 年底，由德国尤利希植物表型研究中心发起号召，来自全球 11 个不同国家的 17 所大学或研究所共同成立国际植物表型组国际组织 (International Plant Phenotyping Network, IPPN)，如图 3 所示。该组织旨在通过加强国际间合作，更好的促进植物表型组技术和植物表型组学科发展，使其更好的服务于作物改良和育种。国际植物表型组学会组织和部分代表性研究机构网址见表 1。

3 作物地上部分表型自动化测量技术

结合各种现代光学成像技术及图像处理与分析技术，可连续、无损、自动地测量水稻的表型性状。对于水稻等单子叶作物，由于各器官间相互遮挡，一般拍摄多个角度下的植株图像，并开发对应的图像处理与分析算法，进而提取出各个表型性状。如

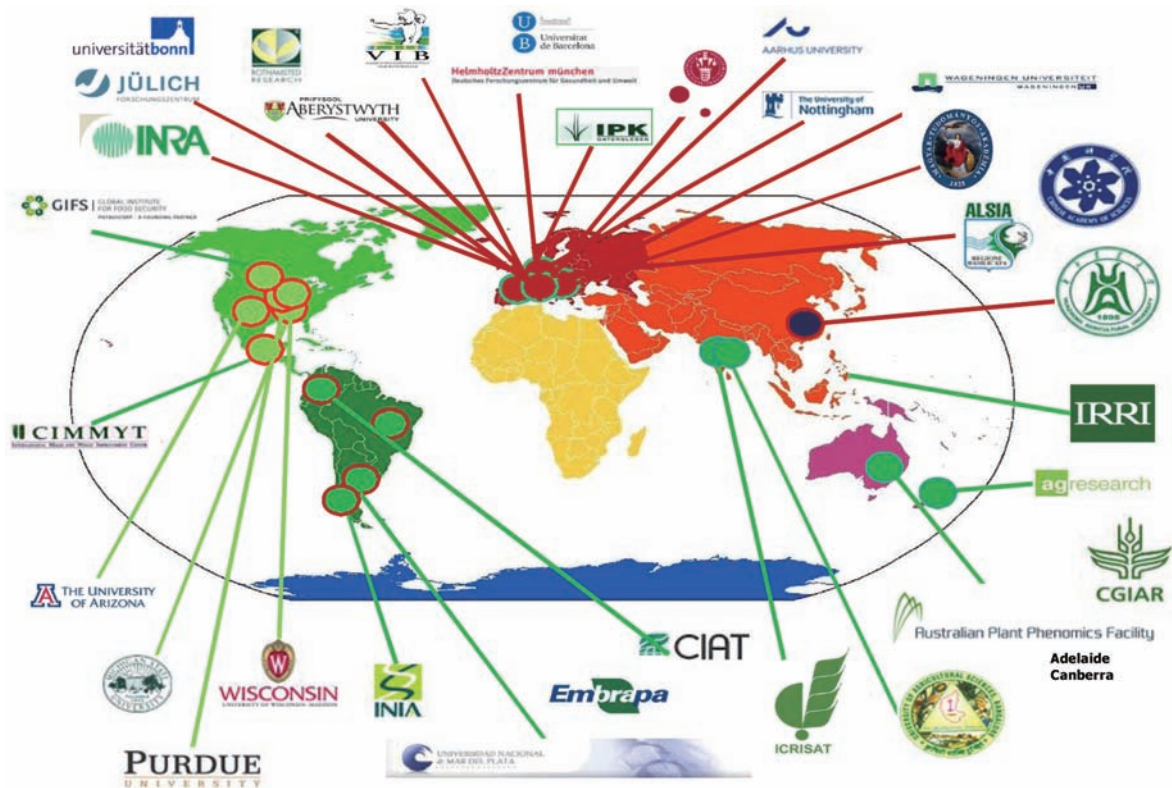


图3 国际植物表型组学会成员全球分布图

表1 国际植物表型组学会组织和部分代表性研究机构

植物表型组研究组织和相关机构(英文全称)	网站
国际植物表型组学会	
International Plant Phenotyping Network, IPPN	http://www.plant-phenotyping.org/
欧洲植物表型组学会	
European Plant Phenotyping Network, EPPN	http://www.plant-phenotyping-network.eu/
德国植物表型组学会	
German Plant Phenotyping Network, GPPN	http://www.dppn.de/dppn/EN/Home/home_node.html
德国尤利希植物表型研究中心	
Jülich Plant Phenotyping Centre, JPPC	http://www.fz-juelich.de/portal/EN/Home/home_node.html
德国莱布尼茨植物研究中心	
Leibniz Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research, IPK	http://www.ipk-gatersleben.de/en/
澳大利亚植物表型组研究中心	
Australian Plant Phenomics Facility, APPF	http://www.plantphenomics.org.au/
英国阿伯里斯特威斯国家植物表型组研究中心	
National Plant Phenomics Centre	http://www.plant-phenomics.ac.uk/en/
英国诺丁汉大学植物表整合植物生物学研究中心	
The Centre for Plant Integrative Biology, CPIB	https://www.cpiib.ac.uk/
丹麦奥胡斯大学	
Aarhus University	http://www.au.dk/en/
美国普渡大学植物表型研究组	
Purdue University	https://ag.purdue.edu/plantsciences/Pages/Phenotyping.aspx
美国威斯康星大学	
University of Wisconsin	http://www.wisc.edu/
美国丹佛植物科学研究中心	
Donald Danforth Plant Science Center	http://www.danforthcenter.org/

通过不同角度的植株投影面积,可估测叶面积或生物量,对于处于早期生长阶段、仅含有轻微遮挡程度的植株其预测效果较好^[29-30]。然而,当植株长大后尤其是分蘖后,遮挡较严重;不同品种间的遮挡情况也不一致,而不同器官间其密度也存在差异。简单的投影面积无法准确的估测叶面积或生物量。需结合生长天数、形态学参数、纹理参数等能反映植株生长情况的特征参数构建估测模型,以提高生物量估测模型的性能。通过分析植株的颜色信息,还可量化研究由于胁迫或病变等引起的植株衰老程度。植株的三维结构可反映植株对环境的响应,且包含有生长相关的信息,也是非常重要的表型性状,而传统的人工方法很难获取。通过3D重建算法,从多幅二维图像中重建出三维植株,不需要昂贵的设备,是一个常用的方法。其缺点在于需要大量的预处理及后处理。另一种方法则是通过3D激光扫描获取植株三维图像,可提取生物量^[31]、生长相关表型^[32]等。基于光学成像技术,还可实现生理生化表型性状的自动提取,如植物冠层温度可通过红外成像技术测量。同时,由于叶片温度主要取决于蒸腾作用,红外成像还可作为筛选植株气孔导度差异、量化诊断植株对旱胁迫的响应等的一个可行的技术手段^[33]。植株的水分含量则可通过近红外成像技术进行无损估测^[34]。荧光成像能在生长速率下降前检测出因胁迫造成的光合功能的差异,因此,很适合用于进行植株光合作用的相关研究^[35]。

相对于室内实验室环境,大田的环境相对复杂,其表型获取的难度也相对较大。大田地上部分表型测量的一个行之有效的方法是将多种传感器安装于可在田间行走的机械装置上,从而获取多种信息,如声呐传感器可用于测量冠层高度,红外传感可用于测量冠层温度,可见光CCD相机拍摄可见光RGB彩色图像,多光谱或高光谱传感器获取光谱反射信息等。结合多种传感器,可准确地估测生物量等性状^[36]。大田表型的一个突出的难点在于环境尤其是光照的不稳定性。这给图像处理带来了很大的难度。通过将传感器安装于一个可移动的成像暗室之内,通过移动暗室在田间行走采集图像,可解决田间光照不稳定的问题^[37]。在大田环境下,植株以群体而非单株的形式生长,不同植株间相互遮挡,这给研究大田群体条件下单株植株的表型带来了很大困难。目前大田表型测量也主要集中在通过相机获取作物冠层图像及光谱,继而实现对群体表型参数的测量,如估测水稻单位平面积产量、水稻关

键发育期自动观测、水稻氮素营养诊断、叶面积指数和地上部分生物量监测等。近年来,大田表型测量的一个重要趋势是使用便携式设备如带有高分辨相机的智能手机拍摄图片并进行图像处理,获取简单的表型性状,如基于Android手机测量水稻剑叶角度、病虫害识别、叶面积测量等。配备无线网络,还可将图片无线传输至实验室内的图像工作站进行进一步的分析,获取更为复杂的表型信息。

4 作物根系表型自动化测量

作物根系生长于土壤中,这使得要获取高对比度的根系图像进而分析根部表型的难度非常大。传统人工对根部表型的观测主要采用直接将根部从土壤中挖出、清洗后测量,需要耗费大量的时间,且容易产生操作失误而增加测量误差,无法保证测量结果的可靠性。无损原位根系测量方法不破坏植物根系的原始分布,可连续观测与研究植物根系的形态及结构特征,如根长、根长密度、生物量密度、周转率等。微根管技术通过在土壤中插入透明的观察管,利用观察镜或相机等观察装置观察管外壁根系的生长动态,并通过手工绘制或图像等进行记录,是一种常用的无损根系测量方法。其不足在于仅能获得根系的局部信息,另外观察装置的材料及其安装方式、光线泄露、温度湿度变化等都可能在不同程度上影响到根系的生长^[38]。根箱法^[21]及在此基础上发展的容器法将作物根系的生长限制在较小的范围内,并通过透明观察面获取图像。根箱法易于控制根系生长条件,可以方便地研究单个或多个环境因素对根系的影响。但是这种方法中根系倾向于在容器壁处密集生长。将作物栽培在透明的非土壤介质如营养液、凝胶等中,能方便地进行根系观察与测量,其缺点在于这些非土壤介质的理化性质与土壤差别较大,无法真实地展现根系在土壤中的形态及结构的动态发展情况。X射线断层成像技术(CT)能获得物体内部的结构信息,是土壤环境根系研究中一个很有潜力的技术手段。通过高分辨CT系统(μ CT,高达24 μ m)及高鲁棒的软件RooTrak,可恢复整个根系的结构^[39]。然而,对于水稻等根系较细的作物,其根系对X射线的吸收较少,CT成像后的图像信噪比较低,图像处理的难度较大。

5 种子表型自动化测量

基因组学及作物育种学的最终目的是提高作物的产量及品质。通过简便便宜的数码相机或扫描仪

采集种子或穗的图像, 并开发相应图像处理软件, 可方便地测量种子及穗的表型性状, 如种子尺寸、形状、颜色等信息^[40-41]、穗部结构和种子相关表型性状等^[42]。有国内研究团队研发水稻产量相关性状提取装置, 集自动脱粒、自动测量、自动包装功能为一体, 可提取的参数包括总粒数、实粒数、千粒重、粒长、粒宽等, 平均相对误差在 5% 以下, 按一天 24 小时工作计算, 每天可测量 1 440 株水稻^[43]。此外, 通过集成多种光学成像传感器, 比如近红外成像装置, 还可测量稻米蛋白质含量及水分含量等品质参数^[44]。

6 表型数据管理及分析

高通量自动化表型测量平台每天可产生大量图像, 在特定生长周期或全生育期对作物的监测则将产生海量数据, 如何对这些海量数据进行管理和分析是表型组学研究中的重要内容。通过开发图像分析算法, 可从一张图像中提取成百上千的图像特征 (E-Traits), 而这些 E-traits 并不都具有生物学意义, 因此, 必须从这些原始的 E-traits 中筛选出有意义的特征并阐明其生物学意义, 以便于不具有图像分析先验知识的人员理解其含义。另外, 表型受到基因型及环境的交互控制。基因组控制了转录组、蛋白质组和代谢组, 从而直接决定了表型组。而环境如种植期和植株密度, 生长过程中的生物胁迫及光照、水分、温度、营养等因素也会在很大程度上影响植物的生长发育, 从而影响到其表型。因此, 在记录表型信息的同时, 必须记录植物生长过程相对应的环境信息。

在表型数据管理及分析方面, 也有一些相关研究。PHENOPSIS DB 用于管理与分析 PHENOPSIS 平台收集的图像及数据, 可方便地研究分析拟南芥基因 × 环境的交互作用^[45]。HTPheno 系统则可自动处理与分析高通量表型平台中获取的图像^[46]。而另一些管理软件, 如 IAP 等, 则具有数据综合管理与分析功能, 可处理与分析多种作物如玉米、大麦、拟南芥等的图像, 且允许用户通过插件的形式向 IAP 系统添加其他处理函数, 以扩展其功能^[47]。

将表型组学信息、基因组学信息及其他组学如代谢组学、蛋白质组学及转录组学的信息综合起来进行数据重析和深入挖掘, 已得到了越来越多学者们的关注。要联合分析相互独立的表型实验数据, 或将表型数据与现有的生物学数据库及资源进行数据分析及挖掘, 首先需要按照规定的标准对表型数

据进行存储, 因此, 需定义描述数据的数据——元数据及本体 (Ontology) 模型。在信息学中, 本体被定义为相关概念及其关系的规范化表述。具体地, 在表型组学中, 本体则被用来表述对种内或种间的表型、基因型及环境因素之间系统关系的规范化说明^[48]。Li 等^[49]开发的本体驱动表型组学数据管理系统 (PODD), 能够以可重复利用的方式, 储存及分发由 APPF 平台产生的大量图像、光谱数据及多种生理数据。一个典型的数据管理系统包括中央数据存储库、文件服务器及特定的数据库方案。这样一个系统可方便地实现不同来源的数据之间的交互^[50]。

开发准确、鲁棒、自动的图像分析方法, 从图像中提取有意义的表型性状, 是自动化表型测量的关键。植物是一个复杂的动态系统, 随着植株的生长, 植株的外观表现如形状、大小、颜色、姿态、纹理等都会不断改变。同一时间不同品种的植株, 其外观表现差异也很大, 这增加了自动化植物图像分析的难度。随着现代光学成像技术及自动化技术的进步, 表型测量硬件装置不再是主要瓶颈, 而对多种光学图像的分析与处理则成为表型测量的新的瓶颈^[51]。

7 问题与挑战

无论是水稻还是其他农作物, 表型组技术的匮乏和落后已成为功能基因组学及作物育种研究的瓶颈之一, 笔者分析未来 5 到 10 年植物表型组主要面临的挑战如下。(1) 高通量在体表型检测: 水稻在无损伤表型测量过程中表型性状也会随着水稻的生长发生改变, 为了保证测量数据的有效性和筛选的准确性, 要求能用最短时间完成大批量表型性状测量任务。目前大多数表型测量技术和仪器只针对单株或小批次水稻测量, 无法实现真正意义上的高通量测量。(2) 多个表型参数的并行测量: 大部分现有表型测量技术和仪器都只针对少数几个表型性状甚至是单一表型性状, 而在水稻研究如水稻抗性特征筛选中, 往往需要同时提供多种表型信息, 以便于更准确全面地进行分析。(3) 数字化图像特征 E-traits 的挖掘和生物学理解: 自动化表型获取技术主要基于数字图像提取相应的图像特征, 这些 E-traits 中有些无法和传统的农艺表型性状直接对应, 如何正确解读 E-traits, 挖掘出真正对功能基因组有价值的量化性状, 是植物表型组发展关键所在。(4) 高通量表型技术如何从室内走向大田, 以及两者的相互联系。(5) 怎样实现盆栽和大田土壤中水

稻根系高通量无损观测, 哪些根系表型性状具有更高的遗传力。(6) 如何在同等测量效率和准确性的前提下降低表型平台成本, 比如田间便携式表型设备研发。

在过去十年, 人们很好地解决了为什么要进行水稻测序以及怎样测序这个难题, 现在我们应当有信心去迎接新的挑战: 表型组学^[52]。可以预见, 结合高通量表型分析平台和基因组分析技术, 必将成为植物基础研究学者快速解码大量未知基因功能的重要科学工具, 对发现并揭示作物重要基因功能, 加强和提升我国在作物功能基因组及作物遗传改良领域的地位有非常重要的意义。

[参 考 文 献]

- [1] Zhang Q, Li J, Xue Y, et al. Rice 2020: a call for an international coordinated effort in rice functional genomics. *Mol Plant*, 2008, 1: 715-9
- [2] 肖景华, 吴昌银, 袁猛, 等. 中国水稻功能基因组研究进展与展望. *科学通报*, 2015, 60: 1711-22
- [3] Dhondt S, Wuyts N, Inzé D. Cell to whole-plant phenotyping: the best is yet to come. *Trends Plant Sci*, 2013, 18: 428-39
- [4] 金三林, 朱贤强. 我国劳动力成本上升的成因及趋势. *经济纵横*, 2013, 2: 37-42
- [5] 周晓光, 任鲁风, 李运涛, 等. 下一代测序技术: 技术回顾与展望. *中国科学: 生命科学*, 2010, 4: 23-37
- [6] Yan J, Zhu J, He C, et al. Molecular dissection of developmental behaviour of plant height in rice (*Oryza sativa* L.). *Genetics*, 1998, 150:1257-65
- [7] Busemeyer L, Ruckelshausen A, Miller K, et al. Precision phenotyping of biomass accumulation in triticale reveals temporal genetic patterns of regulation. *Sci Rep*, 2013, 3: 2442
- [8] 玉光惠, 方宣钧. 表型组学的概念及植物表型组学的发展. *分子植物育种*, 2009, 7: 639-45
- [9] Bolger M, Weisshaar B, Scholz U, et al. Plant genome sequencing - applications for crop improvement. *Plant Biotechnol J*, 2014, 8: 31-7
- [10] Parent B, Shahinnia F, Maphosa L, et al. Combining field performance with controlled environment plant imaging to identify the genetic control of growth and transpiration underlying yield response to water-deficit stress in wheat. *J Exp Bot*, 2015, 66: 5481-92
- [11] Yang W, Guo Z, Huang C, et al. Combining high-throughput phenotyping and genome-wide association studies to reveal natural genetic variation in rice. *Nat Commun*, 2014, 5: 5087
- [12] Reuzeau C, Frankard V, Hatzfeld Y, et al. Traitmill™: a functional genomics platform for the phenotypic analysis of cereals. *Plant Genet Resources*, 2006, 4: 20
- [13] Rajendran K, Tester M, Roy SJ. Quantifying the three main components of salinity tolerance in cereals. *Plant Cell Environ*, 2009, 32: 237-49
- [14] Berger B, Parent B, Tester M. High-throughput shoot imaging to study drought responses. *J Exp Bot*, 2010, 61: 3519-28
- [15] Schnurbusch T, Hayes J, Sutton T. Boron toxicity tolerance in wheat and barley: Australian perspectives. *Breeding Sci*, 2010, 60: 297-304
- [16] Goltzarian MR, Frick RA, Rajendran K, et al. Accurate inference of shoot biomass from high-throughput images of cereal plants. *Plant Methods*, 2011, 7: 1-11
- [17] Rahnama A, Munns R, Poustini K, et al. A screening method to identify genetic variation in root growth response to a salinity gradient. *J Exp Bot*, 2011, 62: 69-77
- [18] Granier C, Aguirrezabal L, Chenu K, et al. PHENOPSIS, an automated platform for reproducible phenotyping of plant responses to soil water deficit in *Arabidopsis thaliana* permitted the identification of an accession with low sensitivity to soil water deficit. *New Phytol*, 2006, 169: 623-35
- [19] Walter A, Scharr H, Gilmer F, et al. Dynamics of seedling growth acclimation towards altered light conditions can be quantified via GROWSCREEN: a setup and procedure designed for rapid optical phenotyping of different plant species. *New Phytol*, 2007, 174: 447-55
- [20] Jansen M, Gilmer F, Biskup B, et al. Simultaneous phenotyping of leaf growth and chlorophyll fluorescence via GROWSCREEN FLUORO allows detection of stress tolerance in *Arabidopsis thaliana* and other rosette plants. *Funct Plant Biol*, 2009, 36: 902-14
- [21] Nagel KA, Putz A, Gilmer F, et al. GROWSCREEN-Rhizo is a novel phenotyping robot enabling simultaneous measurements of root and shoot growth for plants grown in soil-filled rhizotrons. *Funct Plant Biol*, 2012, 39: 891-904
- [22] Sadok W, Naudin P, Boussuge B, et al. Leaf growth rate per unit thermal time follows QTL-dependent daily patterns in hundreds of maize lines under naturally fluctuating conditions. *Plant Cell Environ*, 2007, 30: 135-46
- [23] Pereyra-Irujo GA, Gasco ED, Peirone LS, et al. GlyPh: a low-cost platform for phenotyping plant growth and water use. *Funct Plant Biol*, 2012, 39: 905-13
- [24] Tisné S, Serrand Y, Bach L, et al. Phenoscope: an automated large-scale phenotyping platform offering high spatial homogeneity. *Plant J*, 2013, 74: 534-44
- [25] Duan L, Huang C, Chen G, et al. Determination of rice panicle numbers during heading by multi-angle imaging. *Crop J*, 2015, 178: 211-9
- [26] Yang W, Guo Z, Huang C, et al. Genome-wide association study of rice (*Oryza sativa* L.) leaf traits with a high-throughput leaf scorer. *J Exp Bot*, 2015, 66: 5605-15
- [27] Huang C, Yang W, Duan L, et al. Rice panicle length measuring system based on dual-camera imaging. *Comput Electron Agr*, 2013, 98: 158-65
- [28] Feng H, Jiang N, Huang C, et al. A hyperspectral imaging system for an accurate prediction of the above-ground biomass of individual rice plants. *Rev Sci Instrum*, 2013, 84: 095107

- [29] Honsdorf N, March TJ, Berger B, et al. High-throughput phenotyping to detect drought tolerance QTL in wild barley introgression lines. *PLoS One*, 2014, 9: e97047
- [30] Hairmansis A, Berger B, Tester M, et al. Image-based phenotyping for non-destructive screening of different salinity tolerance traits in rice. *Rice*, 2014, 7:16
- [31] Keightley K, Bawden G. 3D volumetric modeling of grapevine biomass using Tripod LiDAR. *Comput Electron Agr*, 2010, 74: 305-12
- [32] Paulus S, Dupuis J, Riedel S, et al. Automated analysis of barley organs using 3D laser scanning: an approach for high throughput phenotyping. *Sensors*, 2014, 14: 12670-86
- [33] Jones HG, Serraj R, Loveys BR, et al. Thermal infrared imaging of crop canopies for the remote diagnosis and quantification of plant responses to water stress in the field. *Funct Plant Biol*, 2009, 36: 978-89
- [34] Kobori H, Tsuchikawa S. Prediction of water content in *Ligustrum japonicum* leaf using near infrared chemometric imaging. *J Near Infrared Spec*, 2009, 17: 151-7
- [35] Lázár D. The polyphasic chlorophyll a fluorescence rise measured under high intensity of exciting light. *Funct Plant Biol*, 2006, 33: 9-30
- [36] Sanchez PA, Gore MA, Heun JT, et al. Development and evaluation of a field-based high-throughput phenotyping platform. *Funct Plant Biol*, 2014, 41: 68-79
- [37] Busemeyer L, Mentrup D, Möller K, et al. BreedVision - a multi-sensor platform for non-destructive field-based phenotyping in plant breeding. *Sensors*, 2013, 13: 2830-47
- [38] 周本智, 张守攻, 傅懋毅. 植物根系研究新技术 Minirhizotron的起源、发展和应用. *生态学杂志*, 2007, 26: 253-60
- [39] Mairhofer S, Zappala S, Tracy SR, et al. RooTrak: automated recovery of three-dimensional plant root architecture in soil from X-ray micro-computed tomography images using visual tracking. *Plant Physiol*, 2012, 158: 561-9
- [40] Tanabata T, Shibaya T, Hori K, et al. SmartGrain: high-throughput phenotyping software for measuring seed shape through image analysis. *Plant Physiol*, 2012, 160: 1871-80
- [41] Whan AP, Smith AB, Cavanagh CR, et al. GrainScan: a low cost, fast method for grain size and colour measurements. *Plant Methods*, 2014, 10: 23
- [42] AL-Tam F, Adam H, Anjos A, et al. P-TRAP: a panicle trait phenotyping tool. *BMC Plant Biol*, 2013, 13: 122
- [43] Duan L, Yang W, Huang C, et al. A novel machine-vision-based facility for the automatic evaluation of yield-related traits in rice. *Plant Methods*, 2011, 7: 44
- [44] Kawamura S, Natsuga M, Takekura K, et al. Development of an automatic rice-quality inspection system. *Comput Electron Agr*, 2003, 40: 115-26
- [45] Fabre J, Dauzat M, Nègre V, et al. PHENOPSIS DB: an information system for *Arabidopsis thaliana* phenotypic data in an environmental context. *BMC Plant Biol*, 2011, 11: 7
- [46] Hartmann A, Czauderna T, Hoffmann R, et al. HTPheno: an image analysis pipeline for high-throughput plant phenotyping. *BMC Bioinformatics*, 2011, 12: 148
- [47] Klukas C, Chen D, Pape JM. Integrated analysis platform: an open-source information system for high-throughput plant phenotyping. *Plant Physiol*, 2014, 165: 506-18
- [48] Mungall CJ, Gkoutos GV, Smith CL, et al. Integrating phenotype ontologies across multiple species. *Genome Biol*, 2010, 11: R2
- [49] Li YF, Kennedy G, Ngoran F, et al. An ontology-centric architecture for extensible scientific data management systems. *Future Gener Comp Sy*, 2013, 29: 641-53
- [50] Billiau K, Sprenger H, Schudoma C, et al. Data management pipeline for plant phenotyping in a multisite project. *Funct Plant Biol*, 2012, 39: 948-57
- [51] Minervini M, Schar H, Tsiftaris S. Image analysis: the new bottleneck in plant phenotyping. *IEEE Signal Proc Mag*, 2015, 32: 126-31
- [52] Houle D, Govindaraju DR, Omholt S. Phenomics: the next challenge. *Nat Rev Genet*, 2010, 11: 855-66