

周国靓,郭新宇,郭尚敬,等. 玉米维管系统表型高通量解析与多组学研究进展[J]. 江苏农业科学,2022,50(20):9-18.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.20.002

玉米维管系统表型高通量解析与多组学研究进展

周国靓^{1,2,3,4}, 郭新宇^{2,3,4}, 郭尚敬¹, 张 颖^{2,3,4}

(1. 聊城大学农学院, 山东聊城 252000; 2. 北京市农林科学院信息技术研究中心, 北京 100097;
3. 国家农业信息化工程技术研究中心, 北京 100097; 4. 数字植物北京市重点实验室, 北京 100097)

摘要:维管束是贯穿玉米整株植物的输导组织和支持系统,其特性对玉米高产、稳产起着重要作用。随着对玉米需求的不断增长,以及作物源-库性状的改善和栽培水平的提高,维管束作为源库之间联系的重要纽带,其形态结构和生理功能对产量形成的作用日益受到育种工作者的重视。本文系统概述玉米根、茎、叶和果穗的维管束表型特征,以及维管系统在水分运输、物质营养运输及机械支撑等方面的功能;探讨维管系统表型的定义及其内涵;整理近年来国内外维管组织表型高通量获取方法并对比分析各种获取方法的优缺点;总结基于组学的维管系统表型-基因型关联组学分析研究进展;最后对玉米维管束系统研究面临的挑战和前景进行讨论,提出以表型组学为切入点,结合细胞生物学、计算机图像处理、计算数学等多学科交叉,高通量、系统获取维管束的表型信息,实现玉米果穗柄维管束表型的精准解析,以期开展基于组学的结构-功能探究、计算与模拟提供大数据支撑,并为玉米的抗性评价、品种选育及功能机制研究提供有益参考。

关键词:玉米;维管束;表型解析;多组学分析

中图分类号:S513.01 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2022)20-0009-10

21 世纪以来,世界人口快速增长、气候等环境

条件不断变化以及生物能源技术发展等因素,对作物增产提出了更高的要求,同时也给作物育种和作物基因改良带来新的挑战。近几年随着基因测序技术的飞速发展,水稻、玉米、小麦、大麦等我国主要农作物测序已经完成,在获得海量作物基因组学信息的基础上,如何高分辨、高效、深入解析基因功能、表型及环境响应三者的相互作用机理已成为一个全新的挑战。与飞速发展的基因组技术相比,表型分析已成为理解复杂性状遗传基础的瓶颈^[1-2]。为了打破这一瓶颈并提高分子育种的效率,迫切需

收稿日期:2021-12-01

基金项目:北京市农林科学院作物表型协同创新中心项目(编号:KJXC201917);北京市农林科学院青年基金(编号:QNJJ202124);北京市自然基金面上项目(编号:5202018);现代农业产业技术体系专项(编号:CARS-02);北京市农林科学院改革与发展项目。

作者简介:周国靓(1996—),女,山东淄博人,硕士研究生,主要从事作物表型组学研究。E-mail:zhouguoling96@qq.com。

通信作者:张 颖,博士,副研究员,主要从事作物表型组学研究。E-mail:zhangying@nrcita.org.cn。

[10]毛罕平,徐贵力,李萍萍. 番茄缺素叶片的图像特征提取和优化选择研究[J]. 农业工程学报,2003,2(3):133-136.

[11]毛罕平,胡 波,张艳诚,等. 杂草识别中颜色特征和阈值分割算法的优化[J]. 农业工程学报,2007,23(9):154-158.

[12]孙 俊,武小红,张晓东,等. 基于 MFICSC 算法的生菜图像目标聚类分割[J]. 农业工程学报,2012,28(13):149-153.

[13]刘 林,苑 进,张 岩,等. 日光温室基质培生菜鲜质量无损估算方法[J]. 农业机械学报,2021,52(9):230-240.

[14]黄林生,邵 松,卢宪菊,等. 基于卷积神经网络的生菜多光谱图像分割与配准[J]. 农业机械学报,2021,52(9):186-194.

[15]Du J J, Lu X J, Fan J C, et al. Image-based high-throughput detection and phenotype evaluation method for multiple lettuce varieties[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 11: 1-15.

[16]芦 兵,孙 俊,毛罕平,等. 高光谱和图像特征相融合的生菜

病害识别[J]. 江苏农业学报,2018,34(6):1254-1259.

[17]孔繁爽,伍艳莲,姜海燕. 基于图像特征提取的生菜形态可视化建模[J]. 安徽农业科学,2015,43(24):265-268,278.

[18]Sogaard H T, Olsen H J. Determination of crop rows by image analysis without segmentation[J]. Computers and Electronics in Agriculture, 2003, 38(2): 141-158.

[19]王丽君,淮永建,彭月橙. 基于叶片图像多特征融合的观叶植物种类识别[J]. 北京林业大学学报,2015,37(1):55-61.

[20]陈 旭,解天祺. 基于 B-CLBP 和 GLCM 特征的纹理材质分类[J]. 计算机应用与软件,2020,37(6):242-246.

[21]孙吉贵,刘 杰,赵连宇. 聚类算法研究[J]. 软件学报,2008,9(1):48-61.

[22]周世杰. 层次聚类的算法研究[J]. 课程教育研究,2018(40):240-241.

要可靠、自动和高通量的表型技术,为育种学家提供新的见解,以选择适应资源短缺和全球气候变化的新品种。作物表型极其复杂,是基因型(G)与多种环境型(E)相互作用的结果^[3]。这种相互作用不仅影响以细胞、组织、器官和植株水平上的结构性状衡量的作物生长发育过程,而且还影响以生理性状衡量的植物功能。作物表型获取可分为高通量、低分辨率的可见表型和低通量、高分辨率的深度表型^[4]。目前,作物表型组学研究主要集中在检测基于群体、植株及器官水平的有限的目标性状(target traits)方面,而并非进行从细胞到植株的全表型组性状分析。相对于群体、植株及器官水平表型信息获取技术的迅速发展,基于组织、细胞水平的植物微观表型信息获取的研究相对滞后^[5]。基于国际植物表型组织(IPPN)的3次问卷调查(2014—2018年)及Yang等的分析,未来表型技术发展将呈现地上表型至地下表型、宏观表型至微观表型、物理表型至生理表型、静态表型至动态表型的深层表型技术发展趋势^[6]。因此,发展作物基于细胞、组织水平的深度表型精准提取和分析研究,可为玉米农艺学家和育种学家提供更为丰富和全面的表型信息,并为玉米高产优质表型性状和特征值筛选与品种鉴定提供技术支撑。

流是作物源库的连接通道,是植株水分、物质运输的关键输导组织。维管束作为作物物流系统的重要组成部分,其分布模式及微观结构特征直接影响到作物的水分利用效率和光合生产能力,进而对作物产量形成产生重要影响。目前玉米高产和超高产栽培多选用紧凑型品种,关于紧凑型品种的群体光合特性及穗粒库容建成已有了较多的研究,表明紧凑型品种高产的原因在于其源足库大,但对于流这一环节在产量形成中的作用研究较少。随着计算机图像分析技术和显微成像技术的发展,以表型组学为切入点,基于图像的植物显微表型信息提取的技术方法不断创新,将大大提高作物维管束显微表型指标的检测效率与精度,为深度探究玉米维管束的生理功能和调控机理、建立高产高效优质作物生产体系奠定坚实基础。本文将系统概述玉米根、茎、叶和果穗的维管束表型特征,以及维管系统的功能;探讨维管系统表型的定义与内涵;总结近年来国内外维管组织表型高通量获取方法以及基于组学的维管系统表型、基因型关联组学分析研究进展;最后对玉米维管束系统研究面临的挑战和前

景进行讨论,以期为高效、精准、系统地研究玉米维管系统提供有益参考。

1 维管系统表型特征分析

维管系统是玉米水分和物质运输的干线,担负着体内物质代谢的交换功能,是植物体的生命线。玉米维管束通常是由木质部和韧皮部成束状排列组成的结构,主要存在于玉米根系、茎秆、叶片、穗柄及穗轴中。早期研究主要是借助显微观测技术获取器官内部组织的局部显微图像,进而分析其形态结构与生理功能之间的关系,通常以低效的人工检测为主,其研究主要集中在根、茎、叶、果穗4个部分。

1.1 根系维管束表型特征分析

玉米根系由表皮、皮层、中柱3个部分组成。表皮为最外一层细胞;皮层为表皮以内、中柱鞘以外的部分;中柱为皮层以内的部分。中柱由中柱鞘、维管束和髓组成,其中维管束由木质部和韧皮部组成。玉米根系外部组织(即表皮和皮层)与中柱的维管组织形成明显的同心圆结构(图1-A)。关于根系维管束表型特征的研究,通常制作根系石蜡切片或冷冻切片结合显微成像技术、电镜扫描技术和激光消融断层扫描等技术探究根系维管束的解剖特征,进而分析不同环境因子,如施肥、水分、种植密度等对维管束结构的影响^[7-10]。唐连顺等通过徒手切片和显微镜观察,发现稀土化合物能促进玉米幼根维管束数目增多^[11]。刘胜群等利用传统的切片方法研究玉米根的解剖结构时发现,随着次生根轮次增加导管数目逐步增多,推测根系导管数目增加可促进根系水分的运输能力从而促进植株生长发育^[12]。王庭梁等研究表明,玉米根系随着密度的增加,根系数目显著减少,根系中柱总直径显著减小,木质部导管总数、导管直径、韧皮部总横截面积显著降低^[13-14]。

1.2 茎维管束表型特征分析

茎秆是玉米植株的中轴,连接地上部分与地下部分器官的枢纽,茎由节和节间2个部分组成,其内部组织由表皮、基本组织和维管束构成(图1-B)。在基本组织中,纵向散生着许多柱状的维管束;近表皮处维管束数目较茎秆中心部位多。茎秆维管束上下贯穿,节间维管束的结构比较清晰,而茎节维管束结构复杂,在茎节内有的先横穿后再倾斜进入节间,有的在节内形成多级分支,相互连接,形成

网状管道。Shane 等研究玉米茎秆木质部输水路径时发现,在纵向维管束中仅有 3% 穿过节点进入下一节间,大多数维管束分化出横向和纵向的维管束分支,节间处的纵向维管束与节间维管束结构也迥然不同,同时大量不规则的导管分子存在于纵向和横向维管束的关联处,可作为 2 向或 3 向的连接通道,这种结构有利于茎节间及器官间的物质交流与增强抗倒折能力^[15]。有关茎秆维管束表型特征的研究主要集中在节间部位,早期主要是借助显微镜技术获取茎秆内部组织的显微图像并进行观察,进而分析不同环境因子,如干旱、种植密度等对茎秆维管束表型特征产生的影响。从现有关于玉米茎秆解剖结构的研究内容来看,干旱会改变玉米植株的生理生化 and 细胞结构,逐渐影响玉米的解剖结构,茎秆薄壁组织由排列整齐变为无序,耐旱性强的品种维管束排列紧密,导管较多,且导管直径较大^[16]。王娜等的研究发现,不同玉米品种、类型间与种植密度、茎秆髓区大维管束个数、茎秆第 3 节的长粗比呈显著正相关^[17]。崔海岩等研究表明,种植密度越高茎秆的硬皮组织越薄,另外,种植密度和维管束数目以及单个髓区大维管束面积成反比^[18]。冯海娟等的结果表明,紧凑型品种郑单 958 在较高密度下表现出在维管束结构、茎流速率上的优势,使其具有较强的耐密性,保持较高的产量^[19]。

1.3 叶片维管束表型特征分析

玉米是单子叶植物,叶脉属于平行脉,由条纹状平行排列的纵脉和起连接作用的侧脉组成^[20-21]。纵脉分为 4 类:中脉、大维管束、中等维管束、小维管束。中脉位于叶片中央(图 1-C),两侧间隔分布着大维管束、中等维管束和小维管束^[22]。通常情况下,2 根大维管束之间有 1~3 根中等维管束,中等维管束之间以及中等维管束和大维管束之间有 2~7 根小维管束^[23]。从解剖结构上看,叶片维管束呈长椭圆形,由维管束鞘、木质部、韧皮部和薄壁组织组成^[24]。维管束鞘细胞含有叶绿体,呈花环状排列在木质部和韧皮部之外。郑丕尧等将玉米叶片维管束按照横向、纵向以及维管束大小和结构分类后,研究不同叶位维管束系统解剖结构指出,位于中部的叶片维管束数目最多,其次是上部,下部叶片维管束数目最少;韧皮部、木质部面积的变化趋势同为中部最大、下部最小^[25]。王群瑛等研究发现,穗位叶维管束数目最多、导管粗度最大,穗部叶片解剖结构最为复杂,从穗部向上以及向下的叶片

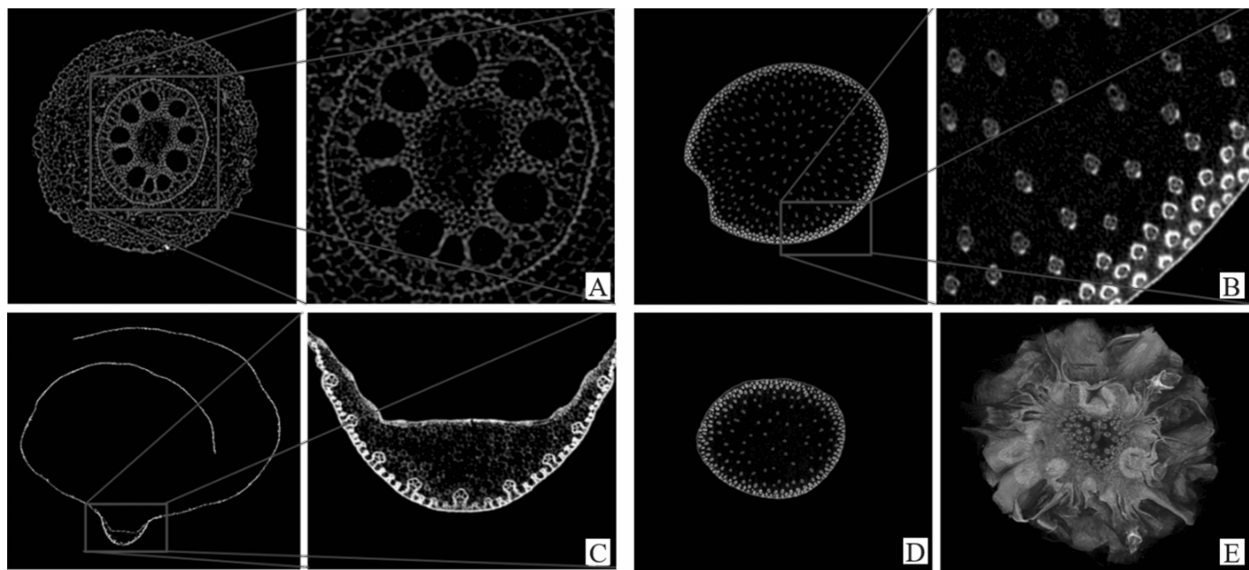
结构呈现简化的趋势^[26]。陶世蓉等研究指出,紧凑型玉米比平展型玉米解剖结构复杂,耐密性好的紧凑型玉米叶片中脉向内凹陷且叶片较宽,更利于光合物质收集和水分转运^[27]。种植密度、光照度、微量元素、水分胁迫等外界环境因素与叶片维管束的形态结构有着密切联系。李春奇等对不同种植密度下叶片解剖结构的差异进行了研究,结果表明,叶脉维管束间距随种植密度的增加而增大,维管束横截面积和木质部面积随种植密度的增加而减小^[28]。姜雯宇等研究发现,同一叶位的花环结构在光照度为 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的条件下发育最好,光照度过低发育不好,过高则光合结构被破坏^[29]。王盛锋等观察了不同土壤水分供应下锌对玉米叶片维管束结构的影响,发现在水分充足情况下,缺锌会导致维管束鞘细胞叶绿体结构异常,甚至细胞内容物消失;在干旱条件下缺锌时,维管束鞘细胞结构基本完好,认为在土壤水分充足时,缺锌导致的维管束鞘细胞结构破坏比干旱时更严重^[30]。李真真等研究表明,在水分胁迫下,随着干旱程度的加剧,玉米叶片和维管束面积均减小,维管束鞘细胞排列散乱,导管形态变得不规则,导管直径和木质部横截面积也逐渐减小^[31]。

1.4 果穗维管束表型特征分析

果穗维管束系统主要由穗柄维管束、苞叶维管束、穗轴维管束和小穗柄内维管束等组成。玉米穗部维管束是茎秆和果穗之间的物质通道,决定着养分的运输效率,从而影响着籽粒的物质积累^[32]。果穗柄是变态的茎,是连接茎秆和玉米果穗的唯一通道(图 1-D),其内具有约几百个纵向维管束延伸至玉米穗轴(图 1-E),其维管束筛管多而密集;穗轴末端为颖果基部具有维管组织的小穗柄,小穗柄由穗轴纵向维管束分化而来,与籽粒相连;苞叶着生于穗柄节,维管束和叶片维管束相似,维管束平行排列;在同一果穗穗轴中维管束的数目、面积呈现果穗基部>中部>顶部的规律^[33]。孟剑霞等利用徒手切片和显微镜对两自交系雌穗轴、苞叶做解剖观测,结果表明,单个维管束面积大且数量少,则有利于苞叶与穗轴发育^[34]。王娜等研究表明,雌穗轴维管束数目、维管束总横截面积与种植密度呈显著负相关,紧凑型品种在高密度条件下,产量水平高,耐密性好;而平展型玉米品种在高密度条件下,穗柄、穗轴内维管束数目减少、面积减小,产量降低^[17]。张善平等通过研究小穗轴维管束的解剖结

构变化及其与不同部位籽粒干质量的关系,发现小穗轴的维管束结构对于籽粒灌浆至关重要,对于耐密性较差的品种,穗轴的维管束面积会随密度增加而下降,而耐密性较好的品种,对穗轴维管束影响很小,

不阻碍籽粒灌浆^[35]。邵萌等利用 X-ray 技术研究了玉米果穗柄维管组织的纵向分布、果穗轴与籽粒维管组织的连接关系,并根据三维图像计算出维管束相关表型,加深了人们对果穗维管系统的认识^[32]。



图像由 Skyscan 1172 micro-CT(德国布鲁克公司)扫描获得。A—根系; B—叶片; C—茎秆; D—穗柄; E—穗轴

图1 玉米根系、茎秆、叶片、穗柄与穗轴维管束的显微 CT 扫描图像

2 维管系统功能分析

维管系统是玉米源库的连接通道,是植株水分、物质运输的关键输导组织和支撑系统。维管束主要分为韧皮部和木质部,前者包括筛管和伴胞,主要负责溶解状态的同化物运输;后者以导管为主,负责运输水分和无机盐类;同时,维管系统中木质素、纤维素、半纤维素等成分的形成,起到重要的支撑作用。玉米不同器官维管束的形态结构存在显著差异,其功能各有侧重,本部分将从水分运输、营养物质运输及机械支撑 3 个方面进行总结概括。

2.1 水分运输功能

连接玉米源库的维管系统是植株水分运输的关键输导组织。目前,有关玉米维管系统的表型特征与水分运输功能的研究主要集中在根系、叶片和茎秆,探究其维管束解剖结构特征(一般由能测量的指标描述,如维管束面积、导管直径等)对水分运输的影响。从植物水分生理来看,植物一生需要不断地吸收和散失水分,植物体内水分平衡是植物生长、发育和提高生产力的前提条件。而维管束是植物体内水分的运输工具,是植物保持水分平衡的必要条件。根系是植物水分吸收的主要器官,根内水

分运输分为从表皮到木质部导管的径向运输和沿木质部导管流动的轴向运输^[36]。Steudle 等认为,径向运输的水力导度与水流经过的细胞层数成反比,轴向运输的水力导度与水流经过的长度成反比,而两者均与水流经过的横截面积成正比^[37]。Liu 等利用压力探针技术研究玉米根系水分吸收时发现,根内径向水导与皮层厚度和根直径的比值呈负相关^[38]。根系内轴向水分运输与木质部导管性状密切相关,根系通过增加导管数目来增强对水分的运输能力以满足植株生长发育的需要^[12,39-41]。玉米茎秆维管束作为植株水分运输的主要通道,其分布模式及其微观结构特征直接影响到玉米的水分利用效率。于海秋等研究表明,耐旱性强的品种维管束排列紧密,维管束内导管较多,且导管直径较大^[16]。叶片作为水分运输的终端,水分在叶片维管束中的传输效率不仅限制整株植株的水分运输,而且对叶片的性状和大小产生影响^[42-43]。

2.2 营养物质运输功能

流作为玉米源库的连接通道,其分布模式及微观结构特征直接影响到作物的养分运输效率和光合生产能力,进而对作物产量形成产生重要影响。有关玉米维管系统的表型特征与营养物质运输功

能的研究主要集中在叶片维管束和果穗维管束 2 个方面。

玉米叶片维管束系统不仅是重要的水分输导组织,更是光合同化物的运输通道。玉米是典型的 C_4 植物,叶片维管束鞘细胞含有叶绿体,叶肉细胞和维管束鞘细胞协同参与 CO_2 的固定,大大提高玉米植株的光合效率,在源库输送中起着重要作用^[44-45]。位于玉米植株上部的叶片光合作用结构优于下部叶片,其光合作用产物的生产和运输对子粒的贡献率胜于下部叶片,特别是位于果穗部位的叶片,其良好的维管系统是源库之间协调、通畅和光合产物运输的基础和保障。叶片光合作用机理及维管系统中光合产物的装载、运输与卸载一直是研究的重点和难点。Fritz 等研究发现,¹⁴C 都集中在维管束薄壁筛管的装载和运输区域^[46]。

果穗柄和穗轴维管束是连接作物源库的重要通道,直接影响生物产量向籽粒产量转化,进而对作物产量形成产生重要影响。多位研究者通过研究玉米果穗发育期间维管束的发育状况,指出果穗内维管束的数目和面积越大则籽粒干质量和体积越大;穗柄的运输效率和运输量与籽粒干质量的生长呈正相关^[33,47-48]。这些研究表明,维管束的形态参数如维管束数量、面积等与穗部的库容关系呈正相关。研究还发现,穗位及粒位也会影响果穗维管束性状,下部退化果穗和秃顶的果穗维管束发育较差,维管束数目少、面积小,这与近年来研究热点穗退化、籽粒败育相关,说明果穗顶部维管束发育不良导致了籽粒营养物质供应受到限制^[32]。

2.3 机械支持功能

维管束中木质部为植物提供结构刚性,在机械支撑方面发挥着重要作用。维管束机械支持功能主要体现在茎秆抗倒伏能力上。茎秆的形态结构及维管束的表型差异与抗倒伏能力密切相关,如硬皮厚度、机械组织细胞层数、厚壁细胞外壁厚度、维管束数目及长与宽、维管束面积等^[17]。抗倒伏特性不同的玉米品系茎秆解剖结构存在明显的差异,Chang 等通过 2 个玉米综合群体对茎秆强度的轮回选择结果表明,随着茎秆强度的增加,维管束鞘厚度、木质化薄壁细胞壁、硬皮细胞腔隙以及茎秆硬皮组织均有不同程度加厚^[49]。孙世贤等探究了茎秆解剖结构和倒伏率的关系指出,茎秆的倒伏率与维管束面积大小、周围机械组织面积大小、硬皮组织厚度呈极显著相关^[50]。王立新等研究表明,田间

倒伏率与地面上第 3 节间的茎外围维管束的长宽、维管束内部厚壁细胞的厚度及皮层厚度呈显著负相关,但倒伏率与维管束数目呈显著正相关^[51]。王群瑛等对易倒伏、中抗倒伏和高抗倒伏品种进行茎秆解剖结构研究发现,茎秆硬皮组织厚、机械组织发达程度、维管束密度、维管束鞘厚度等与抗倒伏能力呈正相关^[26]。提高种植密度、促进光温资源利用率可增加玉米单位面积产量^[52-54],但崔海岩等指出玉米种植密度增加导致茎秆硬皮组织变薄、茎秆维管束数目和中央单个大维管束面积减小,使植株抗倒能力下降,倒伏率增加^[18]。Zhang 等研究发现,茎秆外周维管束总面积、茎秆短轴长、薄壁组织区域维管束面积占比和茎秆维管束总面积是影响茎秆弯曲载荷的重要因素^[55]。另外,叶片维管束作为叶片骨架,支撑叶肉组织,最大限度地使叶片处于完全展开状态,增加光合面积^[56];同时,叶片维管束末端逐渐变细,这种结构可以减轻其基部维管束的支撑负担,更经济有效地构建支撑骨架^[57-58]。

3 维管系统表型的定义与内涵

显微表型是作物表型组学的重要组成部分,显微性状获取对特异基因精准鉴定和功能预测发挥重要作用。但不可否认的是,相对于器官、植株和群体水平的表型信息获取与解析技术,显微表型研究相对较少、发展相对滞后^[5]。如何全面、快速地获得植物基于组织细胞的表型信息,是植物表型组学发展的必然趋势。基于表型在作物育种中的定义,作物维管系统表型可被定义为能够反映作物根系、茎秆、叶片、果穗等器官维管组织结构及其功能特征的所有性状的集合。在组学大数据的时代背景下,作物维管系统表型获取需要引入、集成和创新显微图像成像技术手段,结合图像处理、计算机、人工智能等多学科交叉,自动或半自动获取植株不同器官维管组织的显微图像,精准、自动解析维管组织的解剖结构性状和几何空间构型指标,构建满足组学大数据要求的现代显微表型技术体系。现代维管系统表型研究技术体系的构建重点取决于 2 点:第一,引入、集成和创新显微观测技术手段是决定维管组织显微图像获取效率及精度的关键,自从 16 世纪末显微镜诞生,显微观测技术不断发展与更新,一些先进的显微观测技术也逐渐引入、集成到植物显微表型研究领域,如基于 CT、激光断层扫描成像等。通过引入最新的显微观测技术,显著提高

了作物器官维管组织显微图像的获取效率,同时保证显微图像的精度及图像质量。第二,随着大数据、云计算、人工智能等新一代信息技术的迅猛发展,结合计算机图形图像、人工智能等多学科交叉,利用图像处理、三维建模和深度学习等技术将突破维管组织表型信息的自动化或半自动提取,实现维管组织解剖结构性状和几何空间构型指标的高效、精准、多维解析。

当前,以基因组和信息化技术高度融合为主的育种 4.0 时代,维管系统表型研究一般包括显微图像获取方法构建、维管束智能解析方法研发、表型数据获取、表型-基因型多组学数据分析等几个方面。显微图像获取方法构建即针对传统制片流程繁琐、效率低等问题,创建相对高效且保证图像获取精度和质量的显微图像获取方法,如 Burton 等创建利用激光消融断层扫描技术的作物根系显微图像获取技术体系^[59];Du 等创建基于 Micro-CT 的玉米器官组织的扫描成像技术体系^[60]。有了显微图像,接下来的工作就是如何从这些图像中自动化或半自动地提取有用的、具有生物学意义的表型信息。近年来,随着计算机图像分析技术的发展,在该研究领域涌现出新的维管束图像获取技术及相应表型解析算法和工具,大大提高了组织显微表型的获取效率与精准性^[61]。显微图像获取方法及维管束智能解析方法构建后,即可实现大群体的表型数据获取,量化维管束表型性状。表型-基因型多组学数据分析,则是以组学为切入点,对维管束表型数据、基因型数据及环境信息数据进行系统分析,探究维管组织表型性状间的相关性、基因与表型的关系、环境与表型的关系、基因和环境对表型的影响等。最终,实现显微表型-环境型-基因型多维组学大数据整合与分析利用,系统深入地挖掘基因型-表型-环境型内在关联,以揭示维管束结构和功能特征对遗传信息和环境变化的响应机制,为智能设计育种提出新的理论基础和表型信息支持。

4 维管组织表型高通量获取解析方法研究进展

近几年,随着显微成像技术和计算机图像分析技术的快速发展,该研究领域持续涌现出大量算法和工具(表 1),大大提高了维管束显微表型的获取效率与精准性^[61]。Wu 等基于石蜡切片的序列图像,计算机辅助计算实现了小麦根系维管束表型信息的提取^[62]。2012—2015 年,美国宾夕法尼亚大

学 Lynch 团队利用激光消融断层扫描技术(LAT)获取作物根系的显微图像,相继开发了 RootScan、RootAnalyzer 等根系分析软件,实现玉米、小麦等作物根系皮层、中柱等 22 个表型指标的自动检测,并与根系穿透性、抗拉强度、弯曲性能等生理指标相关联,构建 Bivariate relationships,阐明影响根系渗透性和生物力学特性的主要表型因子^[59,63-64]。Pan 等利用 Micro-CT 获取玉米根系显微图像,并基于 Simpeware 软件提取维管组织二维(2D)和三维(3D)表型性状,如后生木质部体积、表面积等,较传统方法显著减少了工作量、提高了效率^[65]。玉米茎秆不同于根系结构,具有更复杂的显微结构,导致有关茎秆组织显微表型检测与鉴定技术的挑战性更大。Legland 等利用简单的手工切片和平板扫描仪获取玉米茎秆横切面图像,然后通过半自动图像分析技术计算出玉米茎中维管束区域,该方法强调表型参数检测的高通量,但缺乏精准的木质部表型信息及周皮维管束的表型信息^[66]。Zhang 等利用番红和阿尔新蓝对玉米茎秆切片进行染色,然后根据组织颜色差异(木质化程度差异)检测维管束数量与分布特征,该方法显著提高了茎剖面的成像效果并获得较高的检测精度,但需进行较复杂的切片制备和染色工作^[67]。2016 年以来,Du 等构建基于 Micro-CT 的玉米器官组织的扫描成像技术体系,自主研发 VesselParser 茎秆维管束表型分析软件并不断升级,Micro-CT 扫描无需进行复杂样本制片,简单处理后整块样本即可直接扫描成像并获得微米级分辨率的茎秆显微图像,VesselParser 茎秆维管束表型分析软件可对 CT 图像进行自动分割、目标识别与特征分析,准确解析和计算出包括玉米茎秆维管束的数量、形状和分布等的 48 项表型参数^[60,68-69]。邵萌等利用 Micro-CT 扫描技术实现玉米雌穗果穗柄和穗轴的三维重构,并根据三维图像计算其维管束相关的表型指标^[32]。

5 基于组学的维管系统表型-基因型关联分析研究

植物生长发育是植物在基因和环境共同作用下的结果,在某种程度上是表型特征与生理功能的集合。植物的生长发育是一个复杂的网络,基因变异、表观遗传的改变、基因表达水平的异常等诸多因素都会影响着生命体特征的改变^[70-71]。随着高通量测序技术的发展进步,高通量表型技术与大规

表 1 作物维管束表型性状高通量获取方法

| 器官类型 | 图像获取方式 | 软件 | 表型参数 | 适用范围 | 参考文献 |
|------|------------------------|--|---|----------------------------|------------|
| 根 | 激光消融断层扫描 (LAT) | RootScan、RootScan2 | 根系横切面积、总皮层面积等 22 项指标 | 玉米、小麦和大麦根系 | [59,64] |
| | 激光显微镜 | RootAnalyzer | 根、组织区(皮层、中柱、内皮层、后生木质部)、中柱表型指标 | 玉米、小麦等作物根系 | [64] |
| | 微型电子计算机断层扫描 (Micro-CT) | Simpeware | 不仅是二维 (2D) 表型参数,还包括三维 (3D) 表型参数的定量分析,如:后生木质部体积、表面积等 | 玉米根系 | [65] |
| 茎 | 平板扫描仪获取徒手切割的茎段图像 | “Matgeom”, a library for geometric computing with Matlab | 茎秆维管束数目、空间分布性状 | 除去周皮和表皮的茎秆 | [66] |
| | 石蜡切片、FASGA 染色及显微成像 | Image J/Fiji platform | 茎秆横切片面积、纤维素等 19 项表型指标 | 玉米茎秆 | [67] |
| | 微型电子计算机断层扫描 (Micro-CT) | VesselParser | 茎秆横切面、表皮、周皮、髓表型性状及维管束表型性状,共计 48 项表型指标 | 首次实现整个玉米茎秆横截面内维管束表型性状的定量分析 | [55,60,69] |
| 果穗 | 微型电子计算机断层扫描 (Micro-CT) | Simpeware | 维管束相关表型指标 | 玉米雌穗果穗柄和穗轴 | [32] |

模数量性状基因座 (QTL) 或全基因组关联分析研究 (GWAS) 分析相结合为作物基因组学、基因表征和育种研究提供了一种新的方法^[72]。近年来,在许多作物中实现了将基因组数据与表型数据相结合的多组学研究,迅速解码了大量未知基因的功能,提高了人们对 G-P 图谱的理解^[73-74]。

随着源库性状的遗传改良和栽培措施的重大进展,流在产量形成中的作用越来越受到人们的关注。维管束是连接源与库的流,负责在器官间输送水、必需的营养物质、糖和氨基酸,并决定其运输效率^[75]。作为一种有效的源库间长距离运输系统,维管束表型与籽粒产量之间的相关性已在多种作物中报道^[76-78]。滕胜等以水稻双单倍体 (DH) 群体为试验材料结合 QTL 分析,鉴定调控水稻穗茎大、小维管束数目的 QTL 位点,共检测到 5 个控制大、小维管束数性状的主效数量性状位点^[79]。陈顺强等以水稻 DH 群体为试验材料结合 QTL 分析,鉴定了水稻不同部位大、小维管束数目的数量性状位点,共检测到 10 个与大、小维管束数目有关的 QTL,其中贡献率最大的为 28.1%^[80]。荆彦辉等利用 BC₃F₂ 群体,共检测到 15 个与水稻穗部大、小维管束数目相关的 QTL^[81]。Li 等以玉米关联分析群体为试验材料,通过全基因组关联研究,检测出 64 个与玉米木质素、纤维素和半纤维素相关的 SNPs 位点,并筛选出 6 个候选基因^[82]。Huang 等利用玉

米-大刍草试验群体鉴定了玉米茎秆顶位节间维管束数的 QTL,结果表明,维管束数量受大量小效应 QTL 的控制,共检测到 16 个 QTL,占表型变异的 52.2%,该研究为玉米茎秆维管束数的遗传结构解析提供了重要依据^[61]。孙高阳在 368 份玉米关联分析群体中利用覆盖全基因组的高密度标记对玉米穗柄维管束性状进行了 GWAS 研究,定位到 208 个与大、小维管束数目、面积和密度有关的显著的 SNPs 位点^[83]。杜宇茜利用 X179 和 NX531 获得的重组自交系 (RIL) 群体以及 248 份玉米自然群体为试验材料结合全基因组关联分析和连锁分析,筛选到 216 个与大、小维管束数目和面积有关的显著 SNP 位点,并挖掘到 11 个相关候选基因^[84]。Zhang 等以玉米关联分析群体为试验材料结合全基因组关联研究,共鉴定到调控 30 项茎秆显微表型性状的 1 562 个显著 SNPs 位点,筛选到调控维管束数目 (VBNum)、维管束面积 (VBAvArea)、维管束分布密度 (PZVBDensity) 等 20 项性状的 84 个特异候选基因,其研究结果有助于进一步了解茎秆维管束的表型特征成分,并为探究维管束形成和发育的遗传控制提供理论基础^[69]。

显然,大规模 QTL 或 GWAS 与高通量表型技术与相结合,不仅提升了人们对维管系统遗传机理解析的认识,而且为植物基因组学、基因表征和智能设计育种提供了一种新的方法。除此之外,随着维

管系统表型获取与解析技术的不断发展,相信维管组织研究在未来一定可以打破现有缺少大群体、深度表型信息的瓶颈,大力推动玉米全基因组关联分析等遗传学的研究进程。

6 总结和展望

有关玉米维管束的研究经过过去 20 多年的发展,已取得了一些进展,但相比典型的 C_3 作物水稻植株维管束的研究,还相对滞后,对于玉米整株维管束的分布、特点、关联性缺乏系统、完整的研究。传统的维管束解剖特征测定方法主要以器官的某一部分进行研究,缺乏完整、系统的维管束表型信息,且以人工检测为主,测定工作量大、测定效率低、主观性强,无法作为快速筛选优良品种的检测手段;另外,所获得的图像均为二维图像,由于二维图像及玉米根系、茎秆、籽粒等非均匀性的影响,利用现有的二维显微图像与计算机软件实现玉米组织结构的结构形态、密度、空间分布及维管束连接等分析存在较大困难。随着显微成像技术、CT 技术的不断发展,植物学、细胞生物学、计算机图像处理、计算数学等学科间的交叉,将大大推进玉米维管系统的理论及功能计算研究。探究玉米维管束的整体分布,根、茎、叶片及果穗中维管组织系统、完整的表型信息,各器官间维管束的关联与连接,维管束的建模仿真与功能计算都将是有待解决的问题。尤其果穗节、果穗柄是运转光合产物流的限速器官,果穗柄是源-库之间联系的最后一节纽带,其显微表型与玉米的产量息息相关。以表型组学为切入点,系统获取维管束的表型信息,实现玉米果穗柄维管束表型的精准解析,探究果穗柄维管束表型与基因型之间的关系,实现基于组学的结构-功能探究、计算与模拟,将对玉米的抗性评价、品种选育及功能机制研究具有重要意义。

总之,玉米维管系统的研究是一项十分复杂的科学任务具有重要意义和现实价值,要充分利用多学科交叉合作,尝试引进和运用新的思路与技术方法,系统完整地获取玉米维管系统的表型信息,探究结构与功能之间的关系,最终实现结构-功能计算与模拟,使其研究结果更好地服务于作物育种与生产实践。

参考文献:

[1] Jannink J L, Lorenz A J, Iwata H. Genomic selection in plant

breeding: from theory to practice [J]. Briefings in Functional Genomics, 2010, 9(2): 166-177.

[2] Araus J L, Cairns J E. Field high-throughput phenotyping: the new crop breeding frontier [J]. Trends in Plant Science, 2014, 19(1): 52-61.

[3] Xu Y B. Envirotyping for deciphering environmental impacts on crop plants [J]. Theoretical and Applied Genetics, 2016, 129(4): 653-673.

[4] Dhondt S, Wuyts N, Inzé D. Cell to whole-plant phenotyping: the best is yet to come [J]. Trends in Plant Science, 2013, 18(8): 428-439.

[5] Zhao C J, Zhang Y, Du J J, et al. Crop phenomics: current status and perspectives [J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 714.

[6] Yang W N, Feng H, Zhang X H, et al. Crop phenomics and high-throughput phenotyping: past decades, current challenges, and future perspectives [J]. Molecular Plant, 2020, 13(2): 187-214.

[7] Knipfer T, Fricke W. Water uptake by seminal and adventitious roots in relation to whole-plant water flow in barley (*Hordeum vulgare* L.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(2): 717-733.

[8] Henry A, Gowda V R P, Torres R O, et al. Variation in root system architecture and drought response in rice (*Oryza sativa*): phenotyping of the OryzaSNP panel in rainfed lowland fields [J]. Field Crops Research, 2011, 120(2): 205-214.

[9] Passot S, Gnacko F, Moukouanga D, et al. Characterization of pearl millet root architecture and anatomy reveals three types of lateral roots [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 829.

[10] Henry A, Cal A J, Batoto T C, et al. Root attributes affecting water uptake of rice (*Oryza sativa*) under drought [J]. Journal of Experimental Botany, 2012, 63(13): 4751-4763.

[11] 唐连顺, 张淑媛. 稀土化合物对玉米幼苗生理过程的影响 [J]. 山西农业科学, 1993, 21(2): 35-38.

[12] 刘胜群, 宋凤斌. 不同耐旱性玉米根系解剖结构比较研究 [J]. 干旱地区农业研究, 2007, 25(2): 86-91.

[13] 王庭梁. 不同密度下玉米营养器官结构与产量的关系 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2008: 16-18.

[14] 李春奇. 群体密度对玉米器官建成及其结构的调节效应 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2011: 14-17.

[15] Shane M W, McCully M E, Canny M J. The vascular system of maize stems revisited: implications for water transport and xylem safety [J]. Annals of Botany, 2000, 86(2): 245-258.

[16] 于海秋, 王晓磊, 蒋春姬, 等. 土壤干旱下玉米幼苗解剖结构的伤害进程 [J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(5): 143-147.

[17] 王娜, 李凤海, 王志斌, 等. 不同耐密型玉米品种茎秆性状对密度的响应及与倒伏的关系 [J]. 作物杂志, 2011(3): 67-70.

[18] 崔海岩, 靳立斌, 李波, 等. 遮阴对夏玉米茎秆形态结构和倒伏的影响 [J]. 中国农业科学, 2012, 45(17): 3497-3505.

[19] 冯海娟, 张善平, 马存金, 等. 种植密度对夏玉米茎秆维管束结构及茎流特性的影响 [J]. 作物学报, 2014, 40(8): 1435-1442.

[20] 陈健辉. 玉米 (*Zea mays* L.) 叶脉发育的研究 [J]. 广西植物, 1999(1): 65-69.

- [21] 汪黎明, 郭庆法, 王庆成. 中国玉米栽培学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1986: 44–50.
- [22] Sakaguchi J, Fukuda H. Cell differentiation in the longitudinal veins and formation of commissural veins in rice (*Oryza sativa*) and maize (*Zea mays*) [J]. Journal of Plant Research, 2008, 121 (6): 593–602.
- [23] Russell S H, Evert R F. Leaf vasculature in *Zea mays* L. [J]. Planta, 1985, 164 (4): 448–458.
- [24] 侯彦龙, 马 丹. 玉米生长发育规律研究现状[J]. 中国农业信息, 2014(23): 14.
- [25] 郑丕尧, 李小云. 玉米不同叶位叶解剖结构的研究: II. 不同叶位叶片维管束系统的观察[J]. 中国农业科学, 1986, 19 (6): 41–47, 99.
- [26] 王群英, 胡昌浩. 玉米茎秆抗倒特性的解剖研究[J]. 作物学报, 1991, 17 (1): 70–75, 82.
- [27] 陶世蓉, 初庆刚, 东先旺, 等. 不同株型玉米叶片形态结构的研究[J]. 玉米科学, 1995(2): 51–53.
- [28] 李春奇, 王庭梁, 程相文, 等. 种植密度对夏玉米穗位叶片解剖结构的影响[J]. 作物学报, 2011, 37 (11): 2099–2105.
- [29] 姜雯宇, 李 智, 张红亮, 等. 光强对玉米幼苗不同叶位叶片花环结构的影响[J]. 河南农业科学, 2013, 42 (2): 34–37.
- [30] 王盛峰, 高丽丽, 刘自飞, 等. 不同土壤水分供应下锌对玉米叶片超微结构的影响[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21 (8): 959–965.
- [31] 李真真, 张 莉, 李 思, 等. 玉米叶片气孔及花环和维管束结构对水分胁迫的响应[J]. 应用生态学报, 2014, 25 (10): 2944–2950.
- [32] 邵 萌, 张 颖, 郭新宇. 玉米果穗养分运输组织的表型研究进展[J]. 中国农业科技导报, 2016, 18 (3): 38–45.
- [33] 何启平, 董树亭, 高荣岐. 玉米果穗维管束系统的发育及其与穗粒库容的关系[J]. 作物学报, 2005, 31 (8): 995–1000, 1105.
- [34] 孟剑霞, 杨晓玲, 郭金耀, 等. 玉米果穗发育的维管束特性研究[J]. 中国农学通报, 2005, 21 (7): 216–219.
- [35] 张善平, 冯海娟, 刘 鹏, 等. 夏玉米果穗不同部位小穗轴维管束显微结构特点及其对子粒发育的影响[J]. 玉米科学, 2017, 25 (6): 58–62, 72.
- [36] van den Honert T H. Water transport in plants as a catenary process [J]. Discussions of the Faraday Society, 1948, 3: 146–153.
- [37] Steudle E, Frensch J. Water transport in plants: role of the apoplast [J]. Plant and Soil, 1996, 187 (1): 67–79.
- [38] Liu X F, Zhang S Q, Shan L. Heterosis for water uptake by maize (*Zea mays* L.) roots under water deficit: responses at cellular, single – root and whole – root system levels [J]. Journal of Arid Land, 2013, 5 (2): 255–265.
- [39] Lynch J P, Chimungu J G, Brown K M. Root anatomical phenes associated with water acquisition from drying soil: targets for crop improvement[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65 (21): 6155–6166.
- [40] Tyree M T, Davis S D, Cochard H. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? [J]. IAWA Journal, 1994, 15 (4): 335–360.
- [41] Tyree M T, Zimmermann M H. Xylem structure and the ascent of sap [M]. Berlin: Springer, 2002.
- [42] Roth – Nebelsick A, Uhl D, Mosbrugger V, et al. Evolution and function of leaf venation architecture: a review [J]. Annals of Botany, 2001, 87 (5): 553–566.
- [43] Zwieniecki M A, Boyce C K, Holbrook N M. Functional design space of single – veined leaves: role of tissue hydraulic properties in constraining leaf size and shape [J]. Annals of Botany, 2004, 94 (4): 507–513.
- [44] Covshoff S, Hibberd J M. Integrating C_4 photosynthesis into C_3 crops to increase yield potential [J]. Current Opinion in Biotechnology, 2012, 23 (2): 209–214.
- [45] Crespo H M, Frea M, Cresswell C F, et al. The occurrence of both C_3 and C_4 photosynthetic characteristics in a single *Zea mays* plant [J]. Planta, 1979, 147 (3): 257–263.
- [46] Fritz E, Evert R F, Nasse H. Loading and transport of assimilates in different maize leaf bundles [J]. Planta, 1989, 178 (1): 1–9.
- [47] 张凤路, 崔彦宏, 王志敏, 等. 玉米籽粒小穗柄维管束发育状况与籽粒败育关系研究[J]. 河北农业大学学报, 1999, 22 (1): 16–19.
- [48] 何启平, 董树亭, 高荣岐. 不同类型玉米品种果穗维管束的比较研究[J]. 作物学报, 2007, 33 (7): 1187–1196.
- [49] Chang H, Loesch P, Zuber M. Effects of recurrent selection for crushing strength on morphological and anatomical stalk traits in Corn [J]. Crop Science, 1976, 16 (5): 621–625.
- [50] 孙世贤, 戴俊英, 顾慰连. 氮、磷、钾肥对玉米倒伏及其产量的影响[J]. 中国农业科学, 1989, 22 (3): 28–33, 96.
- [51] 王立新, 郭 强, 苏 青. 玉米抗倒性与茎秆显微结构的关系 [J]. 植物学通报, 1990, 25 (3): 34–36.
- [52] 段民孝. 从农大 108 和郑单 958 中得到的玉米育种启示 [J]. 玉米科学, 2005, 13 (4): 49–52.
- [53] 赵 明, 李建国, 张 宾, 等. 论作物高产挖潜的补偿机制 [J]. 作物学报, 2006, 32 (10): 1566–1573.
- [54] 陈传永, 侯玉虹, 孙 锐, 等. 密植对不同玉米品种产量性能的影响及其耐密性分析 [J]. 作物学报, 2010, 36 (7): 1153–1160.
- [55] Zhang Y, Du J J, Wang J L, et al. High – throughput micro – phenotyping measurements applied to assess stalk lodging in maize (*Zea mays* L.) [J]. Biological Research, 2018, 51 (1): 40.
- [56] 李 乐, 曾 辉, 郭大立. 叶脉网络功能性状及其生态学意义 [J]. 植物生态学报, 2013, 37 (7): 691–698.
- [57] Sack L, Scoffoni C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future [J]. The New Phytologist, 2013, 198 (4): 983–1000.
- [58] Blonder B, Violle C, Bentley L P, et al. Venation networks and the origin of the leaf economics spectrum [J]. Ecology Letters, 2011, 14 (2): 91–100.
- [59] Burton A L, Williams M, Lynch J P, et al. RootScan: software for high – throughput analysis of root anatomical traits [J]. Plant and Soil, 2012, 357 (1/2): 189–203.

- [60] Du J J, Zhang Y, Guo X Y, et al. Micron – scale phenotyping quantification and three – dimensional microstructure reconstruction of vascular bundles within maize stalks based on micro – CT scanning[J]. Functional Plant Biology, 2016, 44(1): 10 – 22.
- [61] Huang C, Chen Q Y, Xu G H, et al. Identification and fine mapping of quantitative trait loci for the number of vascular bundle in maize stem[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2016, 58(1): 81 – 90.
- [62] Wu H W, Jaeger M, Wang M, et al. Three – dimensional distribution of vessels, passage cells and lateral roots along the root axis of winter wheat (*Triticum aestivum*) [J]. Annals of Botany, 2011, 107(5): 843 – 853.
- [63] Chimungu J G, Loades K W, Lynch J P. Root anatomical phenes predict root penetration ability and biomechanical properties in maize (*Zea mays*) [J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(11): 3151 – 3162.
- [64] Joshua C, Hamid L, Chun Y H, et al. RootScan and RootAnalyzer applied to a sample maize image [J]. PLoS One, 2015, 10(9): e0137655.
- [65] Pan X D, Ma L M, Zhang Y, et al. Three – dimensional reconstruction of maize roots and quantitative analysis of metaxylem vessels based on X – ray micro – computed tomography [J]. Canadian Journal of Plant Science, 2017, 98(2): 457 – 466.
- [66] Legland D, Devaux M F, Guillon F. Statistical mapping of maize bundle intensity at the stem scale using spatial normalisation of replicated images[J]. PLoS One, 2014, 9(3): e90673.
- [67] Zhang Y, Legay S, Barrière Y, et al. Color quantification of stained maize stem section describes lignin spatial distribution within the whole stem[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2013, 61(13): 3186 – 3192.
- [68] Zhang Y, Ma L, Pan X, et al. Micron – scale phenotyping techniques of maize vascular bundles based on X – ray microcomputed tomography[J]. Journal of Visualized Experiments, 2018(140): 58501.
- [69] Zhang Y, Wang J L, Du J J, et al. Dissecting the phenotypic components and genetic architecture of maize stem vascular bundles using high – throughput phenotypic analysis [J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(1): 35 – 50.
- [70] 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]. Theoretical and Applied Genetics, 2013, 126(4): 867 – 887.
- [71] Bolger M, Schwacke R, Gundlach H, et al. From plant genomes to phenotypes[J]. Journal of Biotechnology, 2017, 261: 46 – 52.
- [72] 薛晓杰, 杜晓云, 盖 艺, 等. 基于 GBS 测序开发 SNP 在植物上的应用进展[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(13): 62 – 68.
- [73] Campbell M T, Knecht A C, Berger B, et al. Integrating image – based phenomics and association analysis to dissect the genetic architecture of temporal salinity responses in rice [J]. Plant Physiology, 2015, 168(4): 1476 – 1489.
- [74] Campbell M T, Du Q, Liu K, et al. A comprehensive image – based phenomic analysis reveals the complex genetic architecture of shoot growth dynamics in rice (*Oryza sativa*) [J]. The Plant Genome, 2017, 10(2): 1 – 14.
- [75] Housley T L, Peterson D M. Oat stem vascular size in relation to kernel number and weight. I. Controlled environment [J]. Crop Science, 1982, 22(2): 259 – 263.
- [76] Cui K, Peng S, Xing Y, et al. Molecular dissection of the genetic relationships of source, sink and transport tissue with yield traits in rice[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2003, 106(4): 649 – 658.
- [77] Peterson D M, Housley T L, Luk T M. Oat stem vascular size in relation to kernel number and weight. II. Field environment [J]. Crop Science, 1982, 22(2): 274 – 278.
- [78] Nátrová Z. Anatomical characteristics of the uppermost internode of winter wheat genotypes differing in stem length [J]. Biologia Plantarum, 1991, 33(6): 491 – 494.
- [79] Teng S, Qian Q, Zeng D L, et al. QTL analysis of rice peduncle vascular bundle system and panicle traits [J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(3): 301 – 306.
- [80] 陈顺强, 汪 洋, 章志宏, 等. 用 RFLP 标记剖析水稻穗颈维管束及穗部性状的遗传基础[J]. 武汉植物学研究, 2004, 22(1): 15 – 21.
- [81] 荆彦辉, 孙传清, 谭禄宾, 等. 云南元江普通野生稻穗颈维管束和穗部性状的 QTL 分析[J]. 遗传学报, 2005, 32(2): 178 – 182.
- [82] Li K, Wang H W, Hu X J, et al. Genome – wide association study reveals the genetic basis of stalk cell wall components in maize[J]. PLoS One, 2016, 11(8): e0158906.
- [83] 孙高阳. 玉米穗柄维管束和株型相关性状的全基因组关联分析 [D]. 郑州: 河南农业大学, 2017: 13 – 21.
- [84] 杜宇茜. 玉米茎秆维管束相关性状 QTL 定位 [D]. 保定: 河北农业大学, 2018: 12 – 30.