

小麦抗旱性研究进展与展望

李 龙,毛新国,王景一,李超男,柳玉平,景蕊莲

(中国农业科学院作物科学研究所/农作物基因资源与基因改良国家重大科学工程,北京 100081)

摘 要:利用优异基因资源改良小麦抗旱性是应对干旱和保障粮食安全的重要途径。结合国内外小麦抗旱性研究的最新进展和本研究组的研究实践,概述了现行主要抗旱性鉴定方法的适用对象和评价指标,以及小麦抗旱种质创新、抗旱基因资源发掘与利用等方面的研究成果,同时提出未来小麦抗旱性研究的重点任务和发展方向,即建立基于高通量表型鉴定的抗旱性综合评价技术体系,建立基于高通量基因型鉴定的抗旱基因资源发掘平台,创建基于综合运用多学科技能的智慧育种策略,以期为加快小麦抗旱性遗传改良提供信息资源和理论参考。

关键词:小麦;抗旱性;基因资源;种质创新;育种

中图分类号:S512 **文献标志码:**A

Progress and prospect of wheat research on drought resistance

LI Long, MAO Xinguo, WANG Jingyi, LI Chaonan, LIU Yuping, JING Ruilian

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

Abstract: Improving drought resistance of wheat with elite genetic resources is an important strategy to cope with drought stress and ensure food security. Based on the recent progress of wheat drought resistance research at domestic and abroad and our research practices, this paper summarized the applicable objects and evaluation criteria of the current main methods for drought resistance identification, the research achievements in the germplasm enhancement of drought resistance and discovery and utilization of genes regulating drought resistance. The key tasks and directions of wheat drought resistance research in the future have been proposed in this study, which is to establish a comprehensive evaluation technology system for drought resistance based on high-throughput phenotyping strategy as well as an exploration platform for genes regulating drought resistance based on high-throughput genotyping strategy. Researchers also suggest creating intelligent breeding strategies based on integrated utilization of multidisciplinary skills to provide information resources and theoretical guidance for accelerating the genetic improvement of wheat drought resistance.

Keywords: wheat; drought resistance; gene resources; germplasm enhancement; breeding

小麦是全人类的主要粮食作物,2020年全球总产量约 7.16×10^8 t,养活了近1/5的人口(FAOSTAT, <https://www.fao.org/faostat/en/#data>)。然而,为了应对人口增长、疾病侵袭和战争动荡等持久性或突发性问题,全球小麦产量仍需大幅提高^[1]。随着气候变化以及耕地面积减少的形势日益严峻,实现这一目标将主要依赖于提高小麦自身生产力^[2]。小麦主要分布在干旱和半干旱地区,干旱缺水是影响小麦生产力的主要环境因素。因此,培育并选用抗

旱高产小麦品种是抵御干旱、保障粮食安全的重要途径。科学地提高小麦抗旱性需要深入认识以下问题:干旱胁迫对小麦生产力的危害机理是什么?如何从大量的种质资源中鉴定抗旱种质?抗旱种质中蕴含哪些优异基因资源?如何利用抗旱基因资源高效创新小麦种质?这些问题涉及小麦抗旱性改良的物质基础和有效手段,也是长期以来小麦研究的核心问题。本文系统阐述了上述问题的研究现状,并探讨今后有待加强和扩展的重点研究内

收稿日期:2022-07-29

修回日期:2022-11-15

基金项目:国家重点研发计划项目(2021YFD1200603);国家现代农业产业技术体系(CARS-03-5)

作者简介:李龙(1989-),男,山东菏泽人,助理研究员,主要从事小麦抗旱耐热基因资源发掘与利用研究。E-mail:lilong01@caas.cn

通信作者:景蕊莲(1958-),女,山西芮城人,研究员,主要从事作物抗逆生物学研究。E-mail:jingruilian@caas.cn

容,以期为加快培育突破性抗旱高产小麦新品种提供理论参考。

1 干旱对小麦生产的影响

全球大约 50% 的小麦产区遭受周期性干旱胁迫^[3],我国受旱地区也十分广泛。国家统计局最新数据 (<https://data.stats.gov.cn/%20easyquery.htm?cn=C01>) 显示,2021 年我国旱灾受灾面积为 342.6 万 hm²,约占总受灾面积的 29%,旱灾成灾面积 140.7 万 hm²,约占总成灾面积的 30%。据农业农村部报道,干旱年份中河南、山东和河北等 8 省小麦受旱面积约占其冬小麦种植面积的 40%;另外,随着全球气候变化,我国黄淮冬麦区和北部冬麦区的干旱形势仍将持续加剧^[4]。干旱缺水严重影响小麦产量形成,Daryanto 等^[5]对 1980—2015 年发表的 144 项小麦抗旱性研究结果进行荟萃分析(meta-analysis),发现干旱胁迫导致小麦产量平均下降 21%。Zhang 等^[6]通过分析 1980—2017 年期间发表的 60 项研究结果认为,干旱胁迫使得小麦产量平均下降 28%,而持续重度干旱造成小麦产量下降幅度可高达 92%^[7];另外,穗粒数、千粒重、株高等重要产量相关农艺性状下降幅度分别约为 30%~50%、15%~20%、10%~35%^[8],叶片含水量、光合速率和叶绿素含量等关键生理性状下降幅度分别可达 70%、30%和 20%^[9]。

表 1 干旱导致小麦籽粒产量的下降幅度

Table 1 Reductions in grain yield in wheat caused by drought stress

干旱发生时期 Drought period	产量下降幅度 Yield reduction/%	国家 Country	参考文献 Reference
苗期~成熟期 Seedling to maturity	15~21	埃及 Egypt	[10]
分蘖期~开花期 Tillering to anthesis	63	巴基斯坦 Pakistan	[11]
孕穗期~成熟期 Booting to maturity	37	伊朗 Iran	[12]
抽穗期~灌浆期 Heading to grain filling	58~92	印度 India	[7]
抽穗期~成熟期 Heading to maturity	29	摩洛哥 Morocco	[13]
抽穗期~成熟期 Heading to maturity	44	美国 America	[14]
抽穗期~成熟期 Heading to maturity	40	南非 South Africa	[8]
抽穗期~成熟期 Heading to maturity	57	匈牙利 Hungary	[15]
开花期~灌浆期 Anthesis to grain filling	17~22	中国 China	[16]
开花期~成熟期 Anthesis to maturity	36	埃塞俄比亚 Ethiopia	[17]

干旱胁迫可能发生在小麦的各个生长发育阶段(如表 1 所示),其危害的主要生理途径表现为以下方面:一是改变细胞膜的结构与透性,细胞膜在干旱缺水条件下失去半透性,从而引起胞内氨基酸、糖类物质外渗^[18];二是破坏正常代谢过程,如光合作用显著下降或停止^[19],呼吸作用增强,使得氧化磷酸化解偶联,能量以热能的形式耗散,使得蛋白质合成过程削弱,分解速率加剧,进而影响核酸代谢,DNA 和 RNA 合成受阻,导致遗传调控紊乱^[20];三是水分分配异常,蒸腾作用强烈的功能叶向分生组织或幼嫩组织夺取水分,导致幼嫩组织严重失水,发育不良^[21];四是原生质体的机械损伤,干旱胁迫使细胞脱水,向内收缩,破坏原生质体的结构,骤然复水则会引起细胞质与细胞壁的不协调膨胀,从而撕裂原生质,造成组织或器官死亡^[22]。此外,不同生育期缺水对小麦产量形成的危害程度不同,开花期和灌浆期对于水分亏缺尤为敏感,主要是由于干旱导致该时期小麦叶片衰老加速,光同化系统受到氧化损伤,碳固定和同化物转运效率降低,花粉不育,胚珠败育,以及库容量下降等^[23]。

2 小麦抗旱种质资源鉴定评价

小麦在进化和驯化过程中不断适应环境,形成了形态、生理、遗传特性迥异的多样性种质,其中一些种质表现出强抗旱性,这些种质资源是改良小麦抗旱性的物质基础。多年来国内外学者不断探索,总结出了适用于小麦不同生育期的抗旱性鉴定评价技术体系。芽期主要采用高渗溶液法,通常使用 PEG-6000 和甘露醇等高渗透势溶液模拟干旱环境,检测发芽率、发芽势、发芽指数及活力指数等指标来比较不同材料的萌发能力。任毅等^[24]利用该方法从 301 份冬小麦种质中筛选到‘川麦 44’、‘皖麦 33’及‘藁城 8901’等芽期抗旱种质。该方法具有重复性好、操作简便等优点,但是鉴定结果难以准确反映小麦在复杂田间环境下的抗旱性表现。苗期主要采用反复干旱法,测定指标为反复干旱存活率,即多次干旱处理后幼苗存活率的平均值。早在 20 世纪前叶,前苏联研究人员就利用该方法鉴定了上万份小麦种质,并建立了小麦抗旱基因库^[25]。通过实施反复干旱,可以使不同种质的细胞膜透性、叶片水势及酶活性等性状差异凸显,从而有效考量小麦种质在不同干旱胁迫下的存活能力。该方法也具有较好的重复性,通过合理的土壤组分配比及试验设计能够有效控制环境效应,目前已经广泛应用于各类粮食及经济作物^[26-27],但该方法需要

旱棚等特殊设施支持。成株期主要采用田间鉴定法,通过设置水、旱两种处理,重点考量逆境条件下不同种质最终的生产能力,测定指标一般为产量及其构成因素。田间鉴定在降水量较低的地区进行,旱处理一般为雨养条件,水处理进行灌溉,优点是鉴定条件接近生产实际,不过该方法受环境影响较大,尤其是不同年际间的降水量重复性较低,实施前应注重试验地点的选择和试验设计的合理性^[28]。2007年颁布的国家标准《小麦抗旱性鉴定评价技术规范》(GB/T 21127-2007)中明确了相关试验的条件要求,为种质资源评价和遗传改良提供了科学、准确、可操作性强的规范化标准,已被国家农作物品种审定委员会和育种单位广泛采用,加速了全国作物抗旱性鉴定评价的标准化进程,提高了优异种质资源的共享水平和育种效率。

随着作物抗旱性研究仪器设备和分析方法的不断升级换代,目前能够检测的性状种类更加丰富,因此,抗旱性评价指标的选择也引起了广泛的关注。早期主要是基于发芽率、存活率或产量,通过抗旱系数或抗旱指数进行单指标评价,随后引入了隶属函数法,而后基于主成分及灰色关联度分析方法形成更为复杂的综合评价方法,旨在提高种质资源鉴定的客观性和准确性^[29]。祁旭升等^[30]发现抗旱性综合评价值与单指标评价值高度相关,但少量种质出现了跃级的现象,此外,从汪灿等^[31]的鉴定结果来看,不同指标抗旱系数与综合评价值存在较大差异。本研究组对单指标评价方法与综合评价方法的鉴定结果进行比较分析,认为在育种工作中,如果仅通过单指标筛选亲本,可能导致育种后代产量提升潜力较小,而根据综合指标筛选优异种质进行杂交,有望聚合更多的优异基因,从而提高育种效率^[32]。因此,在实际应用中,应综合考虑鉴定评价的目的以及不同鉴定方法的准确性和工作量,选择合适的鉴定评价方法和指标,例如在进行大规模种质抗旱性评价工作中,可采用单指标评价方法,而针对优异亲本材料或品种的遴选工作,应将单指标分析与综合指标分析方法结合运用。

3 小麦抗旱种质创新

基于抗旱性鉴定评价结果,选择优异抗旱种质作为亲本进行杂交,聚合抗旱优异等位基因,是培育抗旱新品种的基本策略。国际玉米小麦改良中心(CIMMYT)长期致力于小麦抗旱种质创新和品种选育,利用野生近缘种、地方品种和育成品种中筛选到的‘Aragon03’、‘Pastor’、‘CATBIRD’、‘Wariquam’、

‘KALYANSONA’等优异种质进行杂交,相继培育出‘Babax’、‘SeriM82’、‘Borlaug100’、‘Opata M85’、‘Gladius’等一批突破性的抗旱高产小麦品种,并分享给不同国家和地区种植或育种利用,不仅提高了世界干旱半干旱地区的小麦生产力,同时也显著提高了全球旱地小麦育种水平^[33-34]。此外,CIMMYT的研究人员利用四倍体小麦(*Triticum turgidum* L.)与二倍体粗山羊草(*Aegilops tauschii* Coss.)杂交创制了1577份人工合成六倍体小麦,极大地拓宽了现代小麦的遗传多样性,为利用小麦野生祖先种的优良基因搭建了桥梁^[35]。目前,利用这些人工合成小麦种质与来源于20多个国家的小麦育成品种进行杂交,已经相继育成86个高产耐逆小麦新品种,为全球旱地小麦生产贡献了30%的产量增益^[36]。

我国也始终将抗旱性改良作为小麦育种工作的中心任务之一,并取得了丰硕成果。例如,四川省农科院从CIMMYT引进大量人工合成六倍体小麦,通过与本地品种杂交,培育出了‘川麦42’、‘川麦43’、‘川麦48’等一系列高产广适小麦品种^[37]。中国农业科学院牵头带动全国小麦工作者历时近40年对2.4万份小麦种质进行了抗旱性鉴定,遴选出强抗旱种质110多份,利用这些种质培育出了‘晋麦47’、‘长6878’及‘洛旱7号’等一批抗旱节水小麦新品种^[38],其中,‘晋麦47’具有适应性广、稳产高产、低投入高产等出等优点,被连续选为国家黄淮冬麦区旱地区域试验对照品种长达22年(1998-2020年)^[39]。国家黄淮冬麦区旱地区域试验是我国优选抗旱高产小麦品种的主要平台,于2005年被进一步细分为黄淮旱肥、旱薄两组区域试验,旱薄组区域试验主要面向抗旱耐瘠薄小麦品种选育。截至目前,国家黄淮冬麦区旱薄组区域试验已推选出‘洛旱13’、‘西农219’和‘中麦36’等22个抗旱耐瘠高产小麦品种(表2),这些品种的推广种植大幅提高了我国小麦中低产田的生产水平。

‘中麦36’是以‘晋麦47’为受体亲本,遗传远缘的抗逆稳产品种‘陕优225’为供体亲本,通过3次回交和自交,在多生态环境中选择出的抗旱高产稳产广适小麦新品种,与山西省农业科学院棉花研究所合作育成^[40]。该品种自2017年参加生产试验以来,连续4年(2017—2020年)被农业部推介为黄淮冬麦区旱地展示示范新品种,并于2020年接替‘晋麦47’成为国家黄淮冬麦区旱薄组区域试验对照品种,为我国旱地小麦品种评价利用树立了新标杆。‘中麦36’生产试验平均产量 $5\,563.5\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$,比对照品种‘晋麦47’增产12.6%,株高降低12 cm左右,

表 2 2005—2022 年国家区域试验黄淮冬麦区旱薄组推选品种

Table 2 Varieties approved by the national trial of arid and infertile group in Huang-Huai River Valleys facultative wheat zone from 2005 to 2022

序号 No.	品种名称 Variety	杂交组合 Cross combination	审定编号 Approval No.
1	运早 22-33	89D46/90-13-20	国审麦 2005019
	Yunhan 22-33	89D46/90-13-20	No.2005019
2	长 6359	82230-6/94-5383	国审麦 2006019
	Chang 6359	82230-6/94-5383	No.2006019
3	西农 928	陕 229/莱州 953	国审麦 2008013
	Xinong 928	Shaan 229/Laizhou 953	No.2008013
4	运早 20410	晋麦 54/长 5613	国审麦 2008014
	Yunhan 20410	Jinmai 54/Chang 5613	No.2008014
5	洛早 9 号	豫麦 49/山农 45	国审麦 2009022
	Luohan 9	Yumai 49/Shannong 45	No.2009022
6	洛早 13	洛早 2 号/晋麦 47	国审麦 2009023
	Luohan 13	Luohan 2/Jinmai 47	No.2009023
7	沧麦 6005	临汾 6154/321-4-6	国审麦 2010013
	Cangmai 6005	Linfen 6154/321-4-6	No.2010013
8	西农 219	谱优 9 号/Q0031-21	国审麦 2013020 No.2013020
	Xinong 219	//西农 928 Puyou 9/Q0031-21 //Xinong 928	
9	运早 115	烟 361/临 139	国审麦 2014014
	Yunhan 15	Yan 316/Lin 139	No.2014014
10	洛早 15	晋麦 47/豫麦 2 号	国审麦 2014015
	Luohan 15	Jinmai 47/Yumai 2	No.2014015
11	品育 8161	长 4802 /临优 9202	国审麦 20170022
	Pinyu 8161	Chang 4802/Linyou 9202	No.20170022
12	晋麦 100 号	晋麦 79/临早 5408	国审麦 20170023
	Jinmai 100	Jinmai79/Linhan 5408	No.20170023
13	中麦 36	晋麦 47/陕优 225	国审麦 20180064 No.20180064
	Zhongmai 36	//晋麦 47 ³ Jinmai 47/Shaanyou 225 //Jinmai47 ³	
14	长 6990	03-6564/晋太 170	国审麦 20180065
	Chang 6990	03-6564/Jintai 170	No.20180065
15	品育 8155	97 土 31/917-44907	国审麦 20190044
	Pinyu 8155	97Tu31/917-44907	No.20190044
16	铜麦 6 号	Q104/R92(6)	国审麦 20190045
	Tongmai 6	Q104/R92(6)	No.20190045
17	中信麦 68	众信 4003/济麦 20	国审麦 20190046
	Zhongxinmai 68	Zhongxin 4003/Jimai 20	No.20190046
18	临早 8 号	晋麦 79 号/临早 5408	国审麦 20200033
	Linhan 8	Jinmai 79/Linhan 5408	No.20200033
19	运早 1512	运早 618/临优 145	国审麦 20210065
	Yunhan 1512	Yunhan 618/Linyou 145	No.20210065
20	长 7080	03-6838/核丰 4 号	国审麦 20210066
	Chang 7080	03-6838/Hefeng 4	No.20210066
21	渭麦 9 号	烟 D27/2000-168	国审麦 20210067
	Weimai 9	Yan D27/2000-168	No.20210067
22	运早 1392	运早 20404/临抗 5025	国审麦 20220058
	Yunhan 1392	Yunhan 20404/Linkang 5025	No. 20220058

茎秆基部节间较短,穗下节较长(约占株高的 1/3),重心下移,使得抗倒性显著增强(图 1a、b);在干旱条件下,‘中麦 36’有效穗数和穗粒数的稳定性表现

尤为突出,有效穗数较对照品种增加 3.7 万,同时穗粒数和千粒重与对照品种相当;此外,分蘖期和拔节期的根深均显著大于‘晋麦 47’(图 1c、d)。从基因组水平来看,‘中麦 36’的优良性状得益于‘晋麦 47’和‘陕优 225’优异等位基因的互补与聚合,‘中麦 36’不仅保留了其轮回亲本‘晋麦 47’中绝大多数优异等位基因,同时还导入了 59 个‘陕优 225’基因组中与株高(18 个)、有效穗数(4 个)、千粒重(7 个)、小区产量(8 个)、冠层温度(9 个)、根深(13 个)相关的优异等位基因,这些优异等位基因在小麦表型塑造中具有显著的累加效应,这意味着通过分子育种策略科学选择和聚合优异等位基因是进一步加快小麦抗旱性遗传改良的有效途径。

4 小麦抗旱基因资源发掘与利用

长期以来,小麦优异等位基因的发掘效率远远滞后于水稻、玉米等主要农作物,其主要原因在于小麦为异源六倍体作物,基因组庞大(15.4~15.8 Gb)且结构复杂,序列注释难度高^[41-42]。随着小麦参考基因组信息的日趋完善,以及表型与基因型鉴定技术的快速发展,小麦优异基因资源发掘和分子标记开发效率大幅提升^[43-44]。目前,国内外研究者已发掘到一批小麦抗旱相关基因,并对其作用机理进行深入解析(表 3)。例如,Mega 等^[45]发现 ABA 受体基因 *TaPYL4* 能够提高小麦对 CO₂ 的固定能力和羧化速率,从而加强光合活性和抗旱性。Bi 等^[46]克隆到 1 个 AP2/ERF 家族基因 *TaSHN1*,该基因通过降低叶片的气孔密度和失水率,增加表皮蜡质中的烷烃含量,从而提高小麦抗旱性。在我国,康振生团队利用不同地理来源的小麦自然群体,通过全基因组关联分析发掘出小麦抗旱基因 *TaNAC071-A*,并发现 MYB 转录因子 TaMYBL1 可结合并调控 *TaNAC071-A* 基因表达,从而导致 *TaNAC071-A* 表达量变化和小麦抗旱性差异^[47]。马有志团队从强抗逆大豆品种‘铁丰 8 号’中克隆了转录因子基因 *GmTDN1*,发现该基因可协同提高小麦的抗旱性和氮肥利用效率,为同步改良小麦抗旱节水和氮肥利用效率开辟了新途径^[48]。本课题组通过结合全基因组关联分析、连锁作图及集群分离分析等方法鉴定到 *TaSnRK2.10*、*TaMYB5* 和 *TaERF73* 等关键小麦抗旱基因,其中, *TaSnRK2.10* 能够磷酸化 *TaERD15* 和 *TaENO1*,调控 *DREB2s*、*HSFs*、*HSPs*、*Dehydrins*、*LEAs* 等干旱应答基因的表达模式,参与协调小麦在干旱条件下维持较低的基础代谢水平,从而提高抗旱性^[49-51]。目前我们已基于这些基因的启动子或编



图 1 ‘晋麦 47’ 与 ‘中麦 36’ 表型比较

Fig.1 Comparison of phenotypes between ‘Jinmai 47’ and ‘Zhongmai 36’

表 3 近 5 年报道的小麦抗旱相关基因

Table 3 Drought-resistant genes in wheat reported in the last five years

基因 Gene	调控性状 Regulated trait	参考文献 Reference
<i>TaCML20</i>	水溶性碳水化合物含量、籽粒产量 Water soluble carbohydrate content, Grain yield	[55]
<i>TaCOMT</i>	褪黑素含量 Melatonin content	[56]
<i>TaDr1</i>	开花期、籽粒产量 Flowering time, Grain yield	[57]
<i>TaDTG6-B</i>	存活率 Survival rate	[58]
<i>TaERF73</i>	根深、千粒重、株高 Root depth, Thousand-grain weight, Plant height	[49]
<i>TaERF87</i>	脯氨酸含量 Proline content	[59]
<i>TaGSNE</i>	根长、穗粒数、千粒重 Root length, Grain number per spike, Thousand kernel weight	[60]
<i>TaH2B-7D</i>	相对含水量、脯氨酸含量、MDA 含量 Relative water content, Proline content, MDA content	[61]
<i>TaMOR</i>	冠状根数目 Crown root number	[62]
<i>TaMYB5</i>	卷叶、冠层温度 Leaf rolling, Canopy temperature	[50]
<i>TaNAC071-A</i>	水分利用效率、存活率 Water-use efficiency, Survival rate	[47]
<i>TaPUB1</i>	抗氧化能力、光合速率、保水力 Antioxidant potential, Photosynthetic rate, Water retention	[63]
<i>TaPYL4</i>	ABA 敏感性、水分利用效率 ABA sensitivity, Water-use efficiency	[45]
<i>TaSHN1</i>	气孔密度、失水率 Stomatal density, Water loss rate	[46]
<i>TaSIM</i>	可溶性糖含量、脯氨酸含量 Soluble sugar content, Proline content	[64]
<i>TaSNAC8-6A</i>	侧根数目、水分利用效率 Lateral root number, Water-use efficiency	[65]
<i>TaSnRK2.10</i>	MDA 含量、抗氧化能力、气孔导度 MDA content, Antioxidant potential, Stomatal conductance	[51]
<i>TaVSR1-B</i>	根深 Root depth	[66]
<i>TdPIP2;1</i>	抗氧化能力 Antioxidant potential	[67]
<i>TdSHN1</i>	根长、生物量、抗氧化能力 Root length, Biomass, Antioxidant potential	[68]

码区序列变异开发了多种类型的分子标记(CAPS、dCAPS、KASP) [52-54], 利用这些标记可以对根系、农艺、生理等抗旱相关性状的优异单倍型或等位基因进行精准选择,从而有效提高小麦抗旱基因型鉴定的准确性。

小麦抗旱性是复杂的数量性状,由分布在庞大基因组上的众多基因协同调控,如果不考虑环境影响以及基因间的连锁与互作效应,仅仅对单个或少数优异等位基因进行选择,难以高效改良小麦抗旱性,这也是目前抗旱基因理论研究与育种实践相脱节的主要问题[69]。因此,如何有效地应用优异抗旱基因资源是目前小麦育种面临的重大科学问题和难点。多组学(基因组、转录组、代谢组、表型组)技术与机器学习的深度融合为抗旱基因资源的高效利用提供了新的契机[70]。例如,王向峰团队与马闯团队利用玉米遗传材料的系谱关系和表型数据模拟育种过程,提出“基因组优化设计”策略,即通过模型算法模拟出理论上尽可能多的聚合了优异等位基因的虚拟基因组,育种家可根据自交系中含有的虚拟基因组中优异等位基因个数选择优良品系,也可以参考虚拟基因组信息选择优异等位基因互补的自交系进行杂交,从而利用最少的遗传材料、最短的育种周期,最大限度地将优异等位基因聚合于后代材料中[71]。李慧慧团队提出了利用作物海量多组学数据进行全基因组选择的深度学习策略(DNNGP),即通过构建预测模型,根据基因组估计育种值进行早期个体的预测和选择,从而缩短育种世代间隔,该策略能够针对具有复杂结构的多组学海量数据进行数学建模,实现了育种大数据的高效

整合,为深度利用基因资源和表型信息实现“经验育种”到“精确育种”的转化提供了有效工具^[72]。目前,这些新的分子育种策略已经逐步由理论研究阶段转向实际应用阶段,也必将有效提高优异抗旱基因资源的应用水平。

5 问题与展望

过去几十年,我国针对小麦抗旱性的科学研究沿着从种质资源评价到基因发掘、再到种质创新和利用的思路不断推进,助力我国旱地小麦连年增产,已取得显著成效^[73]。然而在面对人口增长和环境变化的双重压力下,我们仍需加速提升旱地小麦生产力水平,向着更高的育种目标奋进,这将有赖于优异种质、基因资源、育种策略三方面的创新发展(图 2)。

5.1 建立基于高通量表型鉴定的抗旱性综合评价技术体系

在抗旱种质鉴定评价方面,需同步提升鉴定效率和精度,即实现“综合鉴定”和“高效评价”,这就要求我们研发高通量表型鉴定技术及其配套条件。一方面应建立地面高通量表型检测平台,将光电技术、自动化控制技术和计算机图形处理技术集于一体,通过光、温、水(湿度)、CO₂等不同的环境感应器实现作物抗旱性表型参数全自动、无损伤、高通量

准确提取,例如法国农业科学院、澳大利亚植物功能基因组中心,以及华中农业大学作物表型中心均建立了高通量表型观测温室系统,通过该系统已经完成了在人工控制环境条件下大量作物种质的抗旱性鉴定,发掘出了一批强抗旱种质^[74]。另一方面是发展无人机表型观测平台,通过无人机搭载可见光成像传感器、热红外成像传感器、多光谱成像传感器、高光谱成像传感器、激光雷达成像传感器等新型光温图像采集设备,快速获取田间的作物表型参数,减少环境和人工检测误差的影响。同时,应进一步加强地面和无人机表型鉴定平台技术与数据的有机整合,从不同视角尽可能多的获取不同水分环境下的小麦形态和生理指标,利用大数据分析方法建立综合评价体系,全面高效准确地评价小麦种质的抗旱性^[75]。

5.2 建立基于高通量基因型鉴定的抗旱基因资源发掘平台

自 1977 年 Sanger 发明双脱氧法测序至今,基因测序技术经历了三次大变革,目前已经能够对规模化种质全基因组进行低成本、高通量、高精度测序,并构建 DNA 指纹图谱、单倍型图谱和泛基因组^[76]。例如,通过对 3010 份亚洲栽培稻基因组测序,剖析了水稻核心种质资源的基因组遗传多样性,推动了水稻规模化基因发掘和复杂性状的分子改良,提升

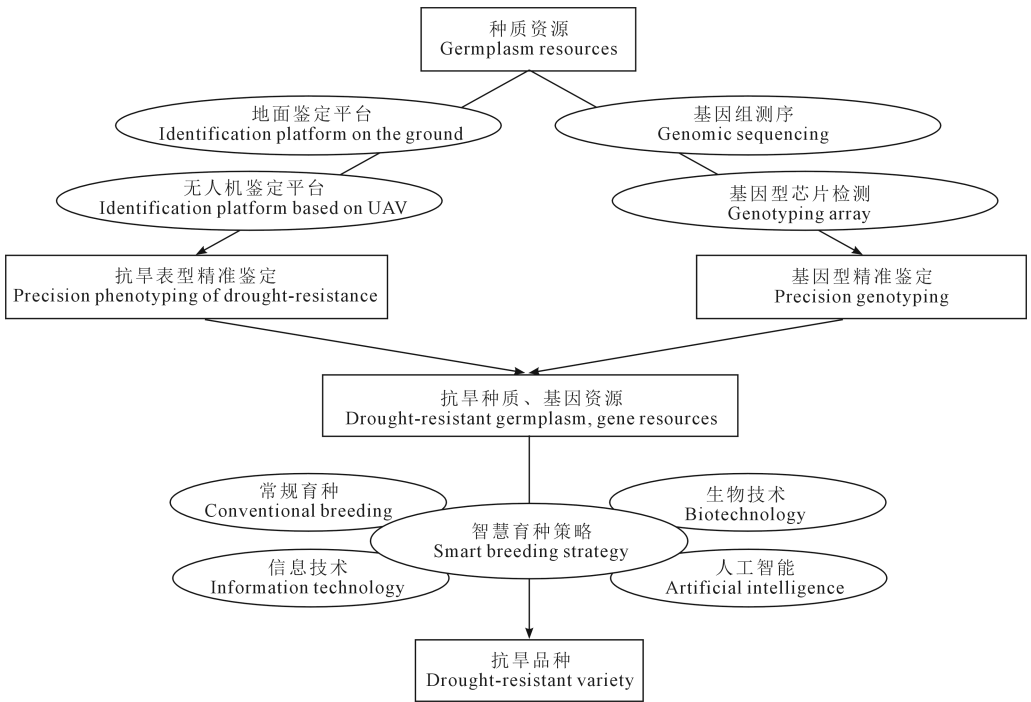


图 2 小麦抗旱性改良策略框架图

Fig.2 Framework of drought resistance improvement strategy in wheat

了全球水稻分子育种水平^[77]。对 2898 份大豆基因组测序以及 26 份代表性大豆品种高质量基因组组装,构建了大豆泛基因组图谱,极大地促进了大豆功能基因组学研究^[78]。目前在小麦中也完成了‘中国春’、‘藏 1817’和‘Fieldier’等小麦品种的基因组测序与组装,获得了多个高质量参考基因组,同时对多个小麦群体进行了简化基因组测序,初步建立了小麦基因组变异数据库,为高效发掘小麦优异基因提供了丰富的基因组信息^[41, 79-81]。基于此,我国的小麦研究工作者已经创建了小麦基因资源发掘平台,如小麦基因定位与基因组研究平台整合了超过 3500 份小麦的全基因组、外显子组和转录组数据,兼容四种集群分离分析模型,有助于研究者利用集群分离分析方法定位并克隆小麦抗旱及其它复杂性状调控基因^[82]。未来随着小麦基因组变异信息的不断扩充以及泛基因组的构建完成,高通量小麦基因资源发掘平台建设将更加完善,通过搭载更多的抗旱相关表型与基因型关联分析模型,将推动小麦抗旱基因资源高效发掘。

5.3 创建基于综合运用多学科技能的智慧育种策略

先进的育种策略是将种质、基因和表型数据信息资源有机整合,为作物生产力的提升提供重要理论支撑。进入 21 世纪以来,随着互联网、机器学习、人工智能等现代信息技术的迅猛发展,全球已迈入大数据时代^[83]。信息科学与生命科学的交叉融合为育种策略的创新发展提供了新的契机。“一把尺子一杆秤、用牙咬、用眼瞪”的常规育种体系正在大跨步走向“常规育种+生物技术+信息技术+人工智能”的智慧育种模式^[84]。2018 年,美国玉米遗传育种学家 Buckler 教授提出“育种 4.0”概念,我国水稻遗传育种学家张启发教授也提出了“5G 育种”概念,其本质都是育种策略的智能化、工程化升级^[85-86]。实际上,美国依据过去几十年所积累的海量育种数据,已经可以进行作物表型的模拟,每一个育种环节都能够通过大数据驱动,辅助育种家筛选材料进行杂交组配,可以说基本进入了“育种 4.0”时代。虽然我国整体育种模式与之相比仍有差距,但在生物技术和数据模型分析等科学研究方面已跻身世界先进行列。例如,高彩霞团队在基因编辑方面取得了一系列重大突破,其中多重“基因剪刀”实现了对小麦基因序列的精准操控^[87]。王向峰团队与严建兵团队合作研发的 LightGBM 工具箱整合了育种材料遗传结构解析、标记筛选与模块设计、全基因组选择模型、数据可视化等功能模块,可以

为作物基因组设计育种提供一站式理论指导^[88]。因此,我们今后应着重加强生物信息学、群体遗传学、基因编辑、大数据、智能计算等多学科的综合应用,创建系统实用的智慧育种策略,为未来小麦抗旱性等复杂性状的遗传改良提供技术支撑。

总之,通过对种质资源的精准鉴定评价,基因资源的高效发掘利用,以及育种方法的集成创新,将整体推进小麦抗旱性理论研究向育种实践的转变,进一步发挥小麦的抗旱增产潜力,为在全球气候变化背景下保障国家粮食安全做出新贡献。

参考文献:

- [1] BENTLEY A R, DONOVAN J, SONDER K, et al. Near-to long-term measures to stabilize global wheat supplies and food security [J]. *Nature Food*, 2022, 3(7): 483-486.
- [2] FERNANDO A, SELVARAJ M, ISHITANI M, et al. How utilizing the genes involved in drought tolerance could tackle the climate change-related food crisis? [J]. *Molecular Plant*, 2021, 14(10): 1601-1603.
- [3] FAROOQ M, HUSSAIN M, SIDDIQUE K H M. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2014, 33(4): 331-349.
- [4] LIU X D, LIU B H, HENDERSON M, et al. Observed changes in dry day frequency and prolonged dry episodes in Northeast China [J]. *International Journal of Climatology*, 2015, 35(2): 196-214.
- [5] DARYANTO S, WANG L X, JACINTHE P A. Global synthesis of drought effects on maize and wheat production [J]. *PLoS One*, 2016, 11(5): e0156362.
- [6] ZHANG J M, ZHANG S Q, CHENG M, et al. Effect of drought on agronomic traits of rice and wheat: a meta-analysis [J]. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2018, 15(5): 839.
- [7] DHANDA S S, SETHI G S. Tolerance to drought stress among selected Indian wheat cultivars [J]. *The Journal of Agricultural Science*, 2002, 139(3): 319-326.
- [8] MWADZINGENI L, SHIMELIS H, TSILO T J. Combining ability and gene action controlling yield and yield components in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought-stressed and nonstressed conditions [J]. *Plant Breeding*, 2018, 137(4): 502-513.
- [9] PRABA M L, CAIRNS J E, BABU R C, et al. Identification of physiological traits underlying cultivar differences in drought tolerance in rice and wheat [J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2009, 195(1): 30-46.
- [10] BONDOK A E T, MOUSA W M E, RADY A M S, et al. Phenotypical, physiological and molecular assessment of drought tolerance of five Egyptian teosinte genotypes [J]. *Journal of Plant Interactions*, 2022, 17(1): 656-673.
- [11] AFZALF, REDDY B, GUL A, et al. Physiological, biochemical and agronomic traits associated with drought tolerance in a synthetic-derived wheat diversity panel [J]. *Crop and Pasture Science*, 2017, 68(3): 213-224.
- [12] SHAMSI K, PETROSYAN M, NOOR-MOHAMMADI G, et al. The role of water deficit stress and water use efficiency on bread wheat

- cultivars[J]. Journal of Applied Biosciences, 2010, 35: 2325-2331.
- [13] EL GATAA Z, SAMIR K, TADESSE W. Genetic dissection of drought tolerance of elite bread wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes using genome wide association study in Morocco[J]. Plants, 2022, 11(20): 2705.
- [14] PRASAD P V V, PISIPATI S R, MOMČILOVIĆ I, et al. Independent and combined effects of high temperature and drought stress during grain filling on plant yield and chloroplast EF-Tu expression in spring wheat[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2011, 197(6): 430-441.
- [15] BALLA K, RAKSZEGI M, LI Z, et al. Quality of winter wheat in relation to heat and drought shock after anthesis[J]. Czech Journal of Food Sciences, 2011, 29(2): 117-128.
- [16] RU C, HU X T, CHEN D Y, et al. Nitrogen modulates the effects of short-term heat, drought and combined stresses after anthesis on photosynthesis, nitrogen metabolism, yield, and water and nitrogen use efficiency of wheat[J]. Water, 2022, 14(9): 1407.
- [17] NEGISHO K, SHIBRU S, MATROS A, et al. Association mapping of drought tolerance indices in ethiopian durum wheat (*Triticum turgidum* ssp. durum) [J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 838088.
- [18] SHAH S M D M, SHABBIR G, MALIK S I, et al. Delineation of physiological, agronomic and genetic responses of different wheat genotypes under drought condition[J]. Agronomy, 2022, 12(5): 1056.
- [19] MU Q, XU J T, YU M, et al. Physiological response of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) during vegetative growth to gradual, persistent and intermittent drought[J]. Agricultural Water Management, 2022, 274: 107911.
- [20] LIU J X, ZHANG J W, ZHU G R, et al. Effects of water deficit and high N fertilization on wheat storage protein synthesis, gluten secondary structure, and breadmaking quality[J]. The Crop Journal, 2022, 10(1): 216-223.
- [21] MULERO G, JIANG D, BONFIL D J, et al. Use of thermal imaging and the photochemical reflectance index (PRI) to detect wheat response to elevated CO₂ and drought[J]. Plant, Cell & Environment, 2023, 46(1): 76-92.
- [22] AL-QURAAN N A, SAMARAH N H, TANASHA A. Effect of drought stress on wheat (*Triticum durum*) growth and metabolism: insight from GABA shunt, reactive oxygen species and dehydrin genes expression[J/OL]. Functional Plant Biology. (2022-11-09). <https://www.publish.csiro.au/fp/FP22177>. DOI: 10.1071/FP22177.
- [23] SENAPATI N M, STRATONOVITCH P, PAUL M J, et al. Drought tolerance during reproductive development is important for increasing wheat yield potential under climate change in Europe[J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(9): 2549-2560.
- [24] 任毅, 颜安, 张芳, 等. 国内外 301 份小麦品种(系)种子萌发期抗旱性鉴定及评价[J]. 干旱地区农业研究, 2019, 37(3): 1-14.
- REN Y, YAN A, ZHANG F, et al. Identification and evaluation of drought tolerance of 301 wheat varieties (lines) at germination stage[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2019, 37(3): 1-14.
- [25] 胡荣海, 昌小平, 王翼. 反复干旱法的生理基础及其应用[J]. 华北农学报, 1996, 11(3): 51-56.
- HU R H, CHANG X P, WANG H. The physiological base and utilization of repeated drought method[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 1996, 11(3): 51-56.
- [26] 王兴荣, 刘章雄, 张彦军, 等. 大豆种质资源不同生育时期抗旱性鉴定评价[J]. 植物遗传资源学报, 2021, 22(6): 1582-1594.
- WANG X R, LIU Z X, ZHANG Y J, et al. Evaluation on drought resistance of soybean germplasm resources at multiple growth periods[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2021, 22(6): 1582-1594.
- [27] 李其勇, 朱从桦, 李星月, 等. 水稻川香 29B 近等基因导入系苗期根系形态、叶片生理生化特性与抗旱性的关系[J]. 干旱地区农业研究, 2022, 40(4): 238-248.
- LI Q Y, ZHU C H, LI X Y, et al. Relationship between root morphology, physiological and biochemical characteristics of leaves and drought resistance of Chuanxiang 29B near-isogenic introgression lines at seedling stage[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2022, 40(4): 238-248.
- [28] 张文新, 段迎新, 章爽, 等. 基于 3 种水分控制条件的玉米品种抗旱性综合评价[J]. 干旱地区农业研究, 2022, 40(1): 163-174, 183.
- ZHANG W X, DUAN Y X, ZHANG S, et al. Comprehensive evaluation of drought resistance in maize varieties based on three water conditions[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2022, 40(1): 163-174, 183.
- [29] 韩永亮, 李世云, 路正营, 等. 62 份陆地棉种质资源苗期抗旱性综合评价及耐旱种质筛选[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(6): 28-38.
- HAN Y L, LI S Y, LU Z Y, et al. Comprehensive identification and selection of drought resistance of 62 cotton varieties (lines) at cotton seedling stage[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2021, 39(6): 28-38.
- [30] 祁旭升, 王兴荣, 张彦军, 等. 胡麻成株期抗旱指标筛选与种质抗性鉴定[J]. 核农学报, 2015, 29(8): 1596-1606.
- QI X S, WANG X R, ZHANG Y J, et al. Drought resistance indexes selection for oil flax at the adult stage and drought resistance identification of oil flax germplasm[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2015, 29(8): 1596-1606.
- [31] 汪灿, 周棱波, 张国兵, 等. 薏苡种质资源苗期抗旱性鉴定及抗旱指标筛选[J]. 中国农业科学, 2017, 50(15): 2872-2887.
- WANG C, ZHOU L B, ZHANG G B, et al. Drought resistance identification and drought resistance indices screening of job's tears (*Coxi lacryma-jobi* L.) germplasm resources at seedling stage[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(15): 2872-2887.
- [32] 李龙, 毛新国, 王景一, 等. 小麦种质资源抗旱性鉴定评价[J]. 作物学报, 2018, 44(7): 988-999.
- LI L, MAO X G, WANG J Y, et al. Drought tolerance evaluation of wheat germplasm resources[J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(7): 988-999.
- [33] MONDAL S, DUTTA S, CRESPO-HERRERA L, et al. Fifty years of semi-dwarf spring wheat breeding at CIMMYT: grain yield progress in optimum, drought and heat stress environments[J]. Field Crops Research, 2020, 250: 107757.
- [34] CRESPO-HERRERA L A, CROSSA J, HUERTA-ESPINO J, et al. Genetic gains for grain yield in CIMMYT's semi-arid wheat yield trials grown in suboptimal environments[J]. Crop Science, 2018, 58

- (5): 1890-1898.
- [35] ROSYARA U, KISHII M, PAYNE T, et al. Genetic contribution of synthetic hexaploid wheat to CIMMYT's spring bread wheat breeding germplasm[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 12355.
- [36] TANG Y L, ROSEWARNE G M, LI C S, et al. Physiological factors underpinning grain yield improvements of synthetic-derived wheat in southwestern China[J]. Crop Science, 2015, 55(1): 98-112.
- [37] 张知仪, 李朝苏, 郭大明, 等. 川麦 42 等人工合成小麦衍生品种的示范推广及成效[J]. 西南农业学报, 2009, 22(4): 1146-1152.
- ZHANG Z Y, LI C S, GUO D M, et al. Extension and achievement of synthetic hexaploid wheats-derived varieties Chuanmai42 and its sister lines[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2009, 22(4): 1146-1152.
- [38] 王晓鸣, 邱丽娟, 景蕊莲, 等. 作物种质资源表型性状鉴定评价: 现状与趋势[J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(1): 12-20.
- WANG X M, QIU L J, JING R L, et al. Evaluation on phenotypic traits of crop germplasm: status and development[J]. Journal of Plant Genetic Resources, 2022, 23(1): 12-20.
- [39] 张婷, 温宏伟, 袁凯, 等. 晋麦 47 EMS 突变体库的构建及高代突变材料品质性状的初步分析[J]. 核农学报, 2021, 35(8): 1731-1739.
- ZHANG T, WEN H W, YUAN K, et al. Construction of ethyl methane sulfonate mutant library of Jinmai 47 and preliminary analysis of quality characteristics of high generation mutants[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2021, 35(8): 1731-1739.
- [40] 杨子光, 孙军伟, 孟丽梅, 等. 中麦 36 在河南旱地应用前景探析[J]. 农业科技通讯, 2020, (4): 234-236.
- YANG Z G, SUN J W, MENG L M, et al. Analysis on the application prospect of Zhongmai 36 in Henan dry land[J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2020, (4): 234-236.
- [41] International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC). Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome[J]. Science, 2018, 361(6403): eaar7191.
- [42] BAILEY-SERRES J, PARKER J E, AINSWORTH E A, et al. Genetic strategies for improving crop yields[J]. Nature, 2019, 575(7781): 109-118.
- [43] LI L, MAO X G, WANG J Y, et al. Genetic dissection of drought and heat-responsive agronomic traits in wheat[J]. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(9): 2540-2553.
- [44] LI A L, HAO C Y, WANG Z Y, et al. Wheat breeding history reveals synergistic selection of pleiotropic genomic sites for plant architecture and grain yield[J]. Molecular Plant, 2022, 15(3): 504-519.
- [45] MEGA R, ABE F, KIM J S, et al. Tuning water-use efficiency and drought tolerance in wheat using abscisic acid receptors[J]. Nature Plants, 2019, 5(2): 153-159.
- [46] BI H H, SHI J X, KOVALCHUK N, et al. Overexpression of the TaSHN1 transcription factor in bread wheat leads to leaf surface modifications, improved drought tolerance, and no yield penalty under controlled growth conditions[J]. Plant, Cell & Environment, 2018, 41(11): 2549-2566.
- [47] MAO H D, LI S M, CHEN B, et al. Variation in cis-regulation of a NAC transcription factor contributes to drought tolerance in wheat[J]. Molecular Plant, 2022, 15(2): 276-292.
- [48] ZHOU Y B, LIU J, GUO J K, et al. *GmTDN1* improves wheat yields by inducing dual tolerance to both drought and low-N stress[J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(8): 1606-1621.
- [49] DU Y, LI C N, MAO X G, et al. TaERF73 is associated with root depth, thousand-grain weight and plant height in wheat over a range of environmental conditions[J]. Food and Energy Security, 2022, 11(1): e325.
- [50] ZHU Z, WANG J Y, LI C N, et al. A transcription factor TaMYB5 modulates leaf rolling in wheat[J]. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 897623.
- [51] ZHANG Y F, WANG J Y, LI Y Y, et al. Wheat TaSnRK2.10 phosphorylates TaERD15 and TaENO1 and confers drought tolerance when overexpressed in rice[J]. Plant Physiology, 2023, 191(2): 1344-1364.
- [52] WANG Y X, XU Q F, CHANG X P, et al. A dCAPS marker developed from a stress associated protein gene *TaSAP7-B* governing grain size and plant height in wheat[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2018, 17(2): 276-284.
- [53] HUANG J F, LI L, MAO X G, et al. dCAPS markers developed for nitrate transporter genes *TaNRT2L12s* associating with 1000-grain weight in wheat[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2020, 19(6): 1543-1553.
- [54] UR REHMAN S, WANG J Y, CHANG X P, et al. A wheat protein kinase gene *TaSnRK2.9-5A* associated with yield contributing traits[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2019, 132(4): 907-919.
- [55] KALAIPANDIAN S, XUE G P, RAE A L, et al. Overexpression of *TaCML20*, a calmodulin-like gene, enhances water soluble carbohydrate accumulation and yield in wheat[J]. Physiologia Plantarum, 2019, 165(4): 790-799.
- [56] YANG W J, DU Y T, ZHOU Y B, et al. Overexpression of *TaCOMT* improves melatonin production and enhances drought tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(3): 652.
- [57] ZOTOVA L, KURISHBAYEV A, JATAYEV S, et al. The general transcription repress or *TaDr1* is co-expressed with *TaVrn1* and *TaFT1* in bread wheat under drought[J]. Frontiers in Genetics, 2019, 10: 63.
- [58] MEI F M, CHEN B, DU L Y, et al. A gain-of-function allele of a DREB transcription factor gene ameliorates drought tolerance in wheat[J]. Plant Cell, 2022, 34(11): 4472-4494.
- [59] DU L Y, HUANG X L, DING L, et al. TaERF87 and TaAKS1 synergistically regulate TaP5CS1/TaP5CR1-mediated proline biosynthesis to enhance drought tolerance in wheat[J]. New Phytologist, 2023, 237(1): 232-250.
- [60] KHAN N, ZHANG Y F, WANG J Y, et al. TaGSNE, a WRKY transcription factor, overcomes the trade-off between grain size and grain number in common wheat and is associated with root development[J]. Journal of Experimental Botany, 2022, 73(19): 6678-6696.
- [61] WANG X B, REN Y Z, LI J J, et al. Knock-down the expression of *TaH2B-7D* using virus-induced gene silencing reduces wheat drought tolerance[J]. Biological Research, 2019, 52(1): 14.
- [62] LI C N, WANG J Y, LI L, et al. *TaMOR* is essential for root

initiation and improvement of root system architecture in wheat[J]. Plant Biotechnology Journal, 2022, 20(5): 862-875.

[63] ZHANG G Q, ZHANG M, ZHAO Z X, et al. Wheat *TaPUB1* modulates plant drought stress resistance by improving antioxidant capability[J]. Scientific Reports, 2017, 7(1): 7549.

[64] YU Y H, BI C X, WANG Q, et al. Overexpression of *TaSIM* provides increased drought stress tolerance in transgenic *Arabidopsis* [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2019, 512(1): 66-71.

[65] MAO H D, LI S M, WANG Z X, et al. Regulatory changes in *TaSNAC8-6A* are associated with drought tolerance in wheat seedlings[J]. Plant Biotechnology Journal, 2020, 18(4): 1078-1092.

[66] WANG J Y, LI L, LI C N, et al. A transposon in the vacuolar sorting receptor gene *TaVSR1-B* promoter region is associated with wheat root depth at booting stage[J]. Plant Biotechnology Journal, 2021, 19(7): 1456-1467.

[67] AYADI M, BRINI F, MASMOUDI K. Overexpression of a wheat aquaporin gene, *TdPIP2;1*, enhances salt and drought tolerance in transgenic durum wheat cv. Maali[J]. International Journal of Molecular Sciences, 2019, 20(10): 2389.

[68] DJEMAL R, KHOUDI H. Combination of the endogenous promoter-intron significantly improves salt and drought tolerance conferred by TdSHN1 transcription factor in transgenic tobacco [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2019, 139: 435-445.

[69] XIAO J, LIU B, YAO Y Y, et al. Wheat genomic study for genetic improvement of traits in China [J]. Science China Life Sciences, 2022, 65(9): 1718-1775.

[70] GOEL S, SINGH K, GREWAL S, et al. Impact of “Omics” in improving drought tolerance in wheat[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2020, 39(3): 222-235.

[71] CHENG Q, JIANG S Q, XU F, et al. Genome optimization via virtual simulation to accelerate maize hybrid breeding[J]. Briefings in Bioinformatics, 2022, 23(1): bbab447.

[72] WANG K L, ABID M A, RASHEED A, et al. DNNP, a deep neural network-based method for genomic prediction using multi-omics data in plants[J]. Molecular Plant, 2023, 16(1): 279-293.

[73] 杨子光, 郭利磊, 张珂, 等. 黄淮旱地冬小麦主要性状演变规律研究[J]. 作物杂志, 2020, (4): 30-36.

YANG Z G, GUO L L, ZHANG K, et al. Development trend of the major traits of winter wheat varieties (lines) in the Huang-Huai dryland[J]. Crops, 2020, (4): 30-36.

[74] GUO Z L, YANG W N, CHANG Y, et al. Genome-wide association studies of image traits reveal genetic architecture of drought resistance in rice[J]. Molecular Plant, 2018, 11(6): 789-805.

[75] MAES W H, STEPPE K. Perspectives for remote sensing with unmanned aerial vehicles in precision agriculture[J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(2): 152-164.

[76] REYES V P, KITONY J K, NISHIUCHI S, et al. Utilization of genotyping-by-sequencing (GBS) for rice pre-breeding and improvement: a review[J]. Life, 2022, 12(11): 1752.

[77] WANG W S, MAULEON R, HU Z Q, et al. Genomic variation in 3010 diverse accessions of Asian cultivated rice[J]. Nature, 2018, 557(7703): 43-49.

[78] LIU Y C, DU H L, LI P C, et al. Pan-genome of wild and cultivated soybeans[J]. Cell, 2020, 182(1): 162-176.e13.

[79] SATO K, ABE F, MASCHER M, et al. Chromosome-scale genome assembly of the transformation-amenable common wheat cultivar ‘Fielder’ [J]. DNA Research, 2021, 28(3): dsab008.

[80] JULIANA P, POLAND J, HUERTA-ESPINO J, et al. Improving grain yield, stress resilience and quality of bread wheat using large-scale genomics[J]. Nature Genetics, 2019, 51(10): 1530-1539.

[81] GUO W L, XIN M M, WANG Z H, et al. Origin and adaptation to high altitude of Tibetan semi-wild wheat[J]. Nature Communications, 2020, 11(1): 5085.

[82] ZHANG L C, DONG C H, CHEN Z X, et al. WheatGmap: a comprehensive platform for wheat gene mapping and genomic studies[J]. Molecular Plant, 2021, 14(2): 187-190.

[83] CRAVERO A, BUSTAMANTE A, NEGRIER M, et al. Agricultural big data architectures in the context of climate change: a systematic literature review[J]. Sustainability, 2022, 14(13): 7855.

[84] XU Y B, ZHANG X P, LI H H, et al. Smart breeding driven by big data, artificial intelligence, and integrated genomic-environmental prediction[J]. Molecular Plant, 2022, 15(11): 1664-1695.

[85] WALLACE J G, RODGERS-MELNICK E, BUCKLER E S. On the road to breeding 4.0: unraveling the good, the bad, and the boring of crop quantitative genomics [J]. Annual Review of Genetics, 2018, 52: 421-444.

[86] VARSHNEY R K, SINHA P, SINGH V K, et al. 5Gs for crop genetic improvement [J]. Current Opinion in Plant Biology, 2020, 56: 190-196.

[87] LI S N, LIN D X, ZHANG Y W, et al. Genome-edited powdery mildew resistance in wheat without growth penalties[J]. Nature, 2022, 602(7897): 455-460.

[88] YAN J, XU Y T, CHENG Q, et al. LightGBM: accelerated genomically designed crop breeding through ensemble learning[J]. Genome Biology, 2021, 22(1): 271.