

当前小麦研究的国际热点

张英华, 王志敏, 周顺利, 王彬, 薛盈文, 刘云鹏, 王超, 奚文星

中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100193

摘要 综述了当前国际上小麦研究的几个热点, 包括小麦产量潜力的研究、优异种质资源的利用、气候变化与小麦生产、小麦抗非生物胁迫、小麦微量营养和小麦综合管理。分析表明, 未来产量的提高应主要依靠生物产量的增长, 在此基础上尽可能维持或增加收获指数; 小麦种质资源丰富, 含大量优异基因, 可用于提高植株抗性和改善品质; 全球变暖会威胁粮食安全, 需提高小麦生产对气候变化的适应能力; 提高小麦耐逆机能, 除重视利用一般的生理机制外, 需要更加突出地重视利用贮藏物质运转、持绿性、非叶光合机能、根系构型等重要性状; 提高籽粒微量营养素含量可通过施肥、常规育种和转基因技术实现; 实施小麦综合管理可克服小麦生产中的多个限制因子, 通过发挥技术和要素的互作协同效应, 实现小麦高产高效。

关键词 小麦; 产量潜力; 种质资源; 非生物胁迫; 微量营养

中图分类号 S512.1

文献标志码 A

doi 10.3981/j.issn.1000-7857.2014.13.011

Current Hotspots of International Wheat Research

ZHANG Yinghua, WANG Zhimin, ZHOU Shunli, WANG Bin, XUE Yingwen, LIU Yunpeng, WANG Chao, XI Wenxing

College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Abstract This review focuses on recent advances in some key areas of wheat production, namely determination of potential yield, utilization of germplasm resources, resistance to abiotic stresses, micronutrient and integrated crop management. The main opinions are as follows: Raising wheat yield in the future may rely mainly on the growth of biomass, based on which the harvest index needs to be maintained or increased as much as possible. Wheat germplasm resources are rich, including a large number of excellent genes, which can be used to improve the resistance to adversity and quality. Global warming threatens food security, thus the adaptability of wheat production to climate change needs to be improved. To improve wheat resistance to adversity, important traits including translocation of reserves, the stay-green ability, non-leaf photosynthetic property and root system configuration should be considered as well as common physiological mechanisms. The biofortification of grain micronutrient can be realized by application of fertilizers, conventional plant breeding and genetic-engineering techniques. Application of integrated wheat management can overcome the multiple limiting factors in wheat production, and high yield and efficiency can be achieved by the synergistic interaction of technologies and elements.

Keywords wheat; yield potential; germplasm resource; abiotic stress; micronutrient

小麦是全球最重要的粮食作物之一, 提供了人类20%的热量和蛋白质, 占全球粮食贸易量的20%, 对保障人类营养健康发挥着不可替代的作用。到2050年, 如果现有土地面积不变, 为满足人类需求小麦产量每年需提高1.0%~2.3%, 发展中国家小麦产量需增加60%, 而与此同时, 由于气候变化导

致的气温增加又可能使产量减少20%~30%^[1], 土壤质量退化、水资源短缺、病虫害发展将严重限制产量增长与稳定。如何提高小麦产量、减少环境风险、提高资源利用效率、改善产品营养, 是当前国际小麦育种和栽培科学研究共同方向。全球小麦育种计划提出的未来育种重点为: 1) 高而稳定的产量

收稿日期: 2014-01-02; 修回日期: 2014-03-17

基金项目: 国家科技支撑计划项目(2011BAD16B14); 农业部公益性行业科研专项项目(201303133, 201203031); 国家小麦产业技术体系建议专项(CARS-3-1-25); 北京市青年英才专项(31056101)。

作者简介: 张英华, 副教授, 研究方向为作物节水高产栽培生理, 电子邮箱: zhangyh1216@126.com; 王志敏(通信作者), 教授, 研究方向为作物高产栽培与生理, 电子邮箱: zhimin206@263.net

引用格式: 张英华, 王志敏, 周顺利, 等. 当前小麦研究的国际热点[J]. 科技导报, 2014, 32(13): 64-69.

潜力;2) 持久抗病性;3) 水分利用效率与干旱忍耐力;4) 耐热性;5) 适宜的产品品质;6) 提高籽粒 Zn 和 Fe 含量;7) 适应保护性耕作。国际小麦栽培界正在加强保护性农作和综合的作物管理研究。本文对近期国际小麦研究的几个热点,包括小麦产量潜力提高途径、遗传资源利用、气候变化与小麦生产、小麦抗非生物胁迫、小麦微量营养和综合管理等进行简要综述,以期促进中国小麦科研工作者把握国际前沿动态,为小麦生产和科学研究作出更大贡献。

1 提高小麦产量潜力的研究

小麦产量是复杂性状。第一次绿色革命使小麦产量潜力大幅度提高,主要是由于收获指数的增加(由 0.30 提高到 0.45~0.5),而生物产量没有明显增长,甚至下降^[2]。收获指数增加的原因主要是两个方面:其一,由于矮秆基因的导入改变了开花前植株物质分配模式,投入茎秆的物质减少,相对增加了同化物向穗的分配,从而增加了穗粒数;其二,由于育种选择(早开花、株形改良)和农学作用(增加后期肥水和病虫害控制等),延长了叶面积持续期,从而增加了后期物质积累。新的绿色革命如何进一步提高产量潜力?近年来国内外学者进行了广泛的讨论。一些学者认为,增加收获指数是过去增产的主要途径,也是未来继续增产的有效途径,且通过增加收获指数增产不需要增加投入,也是高效的途径^[3];但大多数学者认为,收获指数的增加有一定限度(最高可达 0.62),且增加的难度越来越大,未来产量的提高应主要依靠生物产量的增长,在此基础上尽可能维持或增加收获指数^[4]。为此,需要同时提高开花前和开花后的光合物质生产,并同时增强同化物向产品器官的分配效率。近期的研究表明,一些国家 20 世纪 80 年代以来小麦品种产量潜力的提高与生物产量有较大的相关性^[5],英国的研究还表明,新品种高产的获得是由于提高了开花前的生长速率(这使单位面积粒数进一步增加)并同时扩大了灌浆期物质供源(通过增加茎秆贮藏物)^[6]。

为了提高生物产量,当前国内外研究的热点是如何改进作物的光合效率。尽管 Evans 等学者认为,主要作物的单叶光合效率过去在品种改良过程中没有提高,且难以改进,但许多学者仍试图通过性状育种、广泛杂交、基因转导^[7]、化学调控及农学选择来提高叶片光合作用。目前,提高 C₃ 作物叶片净同化率的途径有:提高 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)的再生能力,增加气孔导度,调控 Rubisco 酶活性,提高或加速 Rubisco 的专化机能,尝试 C₄ 单细胞表达,导入 C₄ 结构或增强 C₄ 代谢活性等。在小麦等作物上已提出了一些高光合性能的综合选择指标,如冠层温度下降值(CTD)、稳定碳同位素辨别率(Δ)、叶片光谱特征、荧光动力学特征等^[8]。近期学术界已重视小麦叶片以外非叶片光合的作用^[9],特别是穗光合,因为穗在籽粒灌浆期截获了 50% 的光,对产量有重要贡献。

目前来看,小麦产量增加的瓶颈是生物量,但物质分配模式仍有较大的改善余地。尽管 *Rht* 基因提高了收获指数,但生殖生长过程对环境的适应仍是提高产量潜力的一个挑战^[10]。穗生产力的生理和遗传基础以及实现物质分配最优化同时维持植株抗倒性的途径还需要更好地了解,以确保增加的辐射利用率转化成农学产量。高产必须建立足够大的库容,因此增加穗粒数仍是挖掘和提高小麦产量潜力的重要方面,需要进一步探明穗粒数的调控机制。许多研究表明,穗粒数与开花期穗干重密切相关,顶部小花(第 3、4、5 朵)的存活明显受水氮供应和品种的影响,小花死亡实际上与穗分化早期的发育阶段没有关系,主要受穗生长起始的引发,即穗部物质供应不足引起的^[11]。通过调节光周期反应基因,相对延长穗生长持续期(顶端小穗形成到开花的生长时间)可增加同化物向穗的分配率,增加可育小花结实率^[12]。改善花前氮、磷等营养物质向穗的分配也可能增加穗粒数^[13]。也有学者认为小花死亡的起始是一个发育过程,与穗部营养短缺没有关系^[14]。还有学者认为穗产籽力(籽粒数/穗颖干重)可解释品种间产量的变异^[11,13,15],认为穗产籽力是一个稳定的性状,是可以选择的,受几个具有低的遗传×环境互作基因的控制^[11]。在过去的品种改良过程中,由于穗粒数与粒重的负相关,使得粒重没有明显改良(中国小麦品种粒重有较大提高),未来进一步提高产量需要重视粒重潜力。小麦粒重的潜力并不完全决定于开花以后,花前穗和子房发育状况及环境条件对最终粒重有很大影响。增加粒重除了改善花前、花后物质供源外,需要调整穗结构,并研究促进穗内强弱势粒均衡充实的机制与途径。

国际小麦玉米改良中心(CIMMYT)有大量研究集中在提高遗传产量潜力、提高对遗传病的抗性、对干旱的适应性和终端利用品质。CIMMYT 科学家从产量潜力的概念模型“产量=光截获(LI)×辐射利用率(RUE)×收获指数(HI)”分析认为,需要在产量形成不同阶段从源库两个方面综合改善产量性状。在籽粒生长前,从源的方面要增加光截获(LI),通过提高 Rubisco 活性和选择 C₄ 性状提高 CO₂ 固定速率;从库的方面要增加光合产物向发育穗的分配(影响 HI),降低小花败育率,最优化物候模式,提高抗倒伏性。在籽粒生长期,从源的方面要增加冠层光合,可通过提高细胞耐热性、改善光分布、改善氮分布、提高穗光合、选择持绿基因型等来实现;从库的方面要提高光合产物向籽粒的分配(HI),消除弱余分蘖,保证足够的根系以利于资源捕获(HI/RUE)。这些性状中,叶片光合、生物量(RUE)、冠层结构、色素组成(Chl a:b, 类胡萝卜素)、收获指数(HI)、物候模式、穗分配指数等可通过表型进行选择,某些抗性基因、抗倒伏性状、穗光合等可通过分子标记进行选择。在综合研究基础上,筛选优良种质资源,利用生理和分子育种并结合常规育种方法,整合多种优异农艺性状(抗病虫、抗旱、耐热、早熟、高光合、高分配、高水分利用效率),开发具有高产潜力的小麦品系(图 1)^[16]。

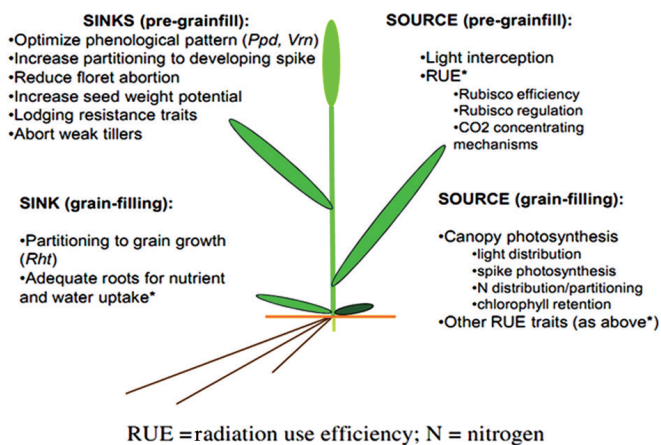


图1 提高小麦产量潜力的策略

Fig. 1 Strategies for increasing wheat yield potential

2 遗传资源的利用

小麦种质资源非常丰富,普通小麦(*Triticum*)有25000种以上,山羊草属有1500种以上,许多材料都未被开发利用,已有的表型数据有待利用,此外还需研究新表型,关系图谱是解开遗传多样性的有效工具,比较容易检测开发新基因^[17]。除了利用种内遗传资源外,还可以利用种间遗传资源。比如,用小黑麦做桥梁把黑麦的有益基因转移到小麦中^[18]。小麦-黑麦转化体表现出许多优良特性,如抗白粉病、锈病,抗虫,耐胁迫(叶片表面蜡质多于大多数小麦品种),适应性广(幼苗长势好),产量潜力高等特性^[19,20],通过对优异基因利用,明显提高了小麦抗病虫性和抗逆性。目前,食用小麦多是面包小麦和硬粒小麦,对斯卑尔托小麦和二粒小麦等应用较少,然而研究表明,二粒小麦粗蛋白、脂肪、纤维素和灰分、维生素含量都高于面包小麦^[21],品质较好,有待进一步开发利用。

3 气候变化与小麦生产

由人类活动导致的温室气体(CO₂、CH₄、N₂O)排放已改变了环境,最明显的变化是全球变暖。过去的100年里全球年平均温度增加了0.85℃,下一个100年,全球年均温度可能会升高2.4~6.4℃,其中大陆温度升高幅度将高于海洋,高纬度地区温度升高幅度高于热带,冬季温度升高幅度高于夏季,夜间温度升高幅度高于白天,将会出现更多极端炎热的白天和夜晚,每年的无霜期也会更短^[22]。尽管研究表明,CO₂增加可提高某些C₃作物生长速率,但温度升高会降低蛋白质含量和抗病性,缩短籽粒灌浆期,降低穗生产力,增加水分胁迫程度,增大呼吸,降低生物量,减少穗粒数,最终会降低籽粒产量,威胁粮食安全^[22]。据预测,温度每升高1℃,产量降低10%,到2050年高温将导致南亚小麦产量损失21%~34%^[22]。温度升高还会导致海平面抬升,土壤盐碱化,可耕地减少^[22]。气候变化已引起广泛关注,多数国家都开展了气候变化对农

业生产影响的相关研究。联合国粮农组织(FAO)提出发展“气候智慧型农业”(climate smart agriculture),即发展“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生产体系”。因此,因地制宜研究建立适应气候变化的小麦高产高效技术十分重要。

4 小麦抗非生物胁迫

由于气候变化,小麦遭受生物和非生物胁迫的风险与灾害也在增加。在全球许多地区,干旱、高温或低温胁迫是限制小麦生产力的主要非生物胁迫因素,在高产的同时如何提高小麦的抗逆性一直是小麦研究的热点。小麦对胁迫的反应有逃避和忍耐两种机制,忍耐又有避免损伤和忍受损伤两种。就干旱来说,干旱的类型决定了植物不同反应策略。当干旱不存在时,产量潜力决定于生产量;当干旱严重时,避旱和耐旱就变得更重要了。如果干旱是可预测的,通过改变表型和播期避旱是一个很好的选择;如果干旱变得不可预测,那么耐旱特性就变得更重要。干旱对植株功能的影响是复杂的,这依赖于胁迫持续期、胁迫强度、胁迫发展进程、胁迫可预测性、基因型、作物发育阶段以及是否与其他胁迫存在互作。就植株对干旱的反应来说,短期反应表现在:地下部根系产生干旱信号并向地上部传送,根系相关基因表达,产生渗透调节物质,木质部水势发生改变;地上部茎秆接收到根信号后,相关基因表达,生长受抑制,叶片接收到根信号后气孔关闭,碳同化降低,相关基因表达,并可能产生多种胁迫的信号。长期反应表现在:地下部根系膨压维持不变,根生长持续进行,吸收面积增大,根/冠比增加;地上部茎生长受抑制,叶片蒸腾降低,相关基因表达,并产生渗透调节物质^[23]。其中,气孔关闭是节水的一个重要机制。了解胁迫下信号的变化和相关耐旱机制有利于改善作物管理,对这些机制的理解还要结合生理学和分子生物学的研究。我们需要鉴定不同环境条件下产量的限制因子,并建立与产量和品质相关的一些生理方面的标记以便为抗逆育种提供帮助^[24]。

提高小麦耐逆机能,除重视利用一般的生理机制外,需要更加突出地重视利用贮藏物质运转、持绿性(stay green)、非叶光合机能、根系构型等重要性状。在长时间干旱过程中,对贮存土壤水的利用变得更为重要^[25]。提高深层土壤根重比例有利于提高作物从深层土壤获取水分的能力,降低冠层温度,并最终提高地上部生物量和产量^[4]。较深的根系和茎秆贮藏碳水化合物的再运转是作物适应干旱的策略,通过改良根系系统提高小麦产量仍有巨大潜力。根系特性可通过遗传选择,基因型间差异较大;也可通过栽培管理调控,如拔节前控水可促进根系下扎,提高深层土壤根系比例^[26]。

根系是决定作物抗旱性和作物产量的重要方面,根系的功能制约着冠层的发展与资源利用效率。长期以来,对小麦地上部的研究和改良已经取得很大进步,并推动了产量的不断提高,然而由于地下部研究的难度,人们对根系的了解相

对较少,对根系性状的改良进展缓慢。同步提高作物的抗旱性和高产性,需要从作物整体出发进行综合的遗传改良。

2010年, *Nature* 杂志发表一篇访评性文章:“Food: An underground revolution”,几位科学家认为,第一次绿色革命通过作物地上部性状改良(如矮化育种)、肥水的充分供给提高了籽粒产量,但忽视了地下部分的变异,新的绿色革命的关键是根系,需进行根系改良即“地下革命”^[27]。Waines等^[28]表明,绿色革命培育的现代小麦品种的根系体积远小于当地原始品种,这样小的根系不利于有效吸收水肥和获得最高产量;认为作物生理学家和作物育种家应重新设计小麦全株型(包括地上和地下部),并开展对根系性状的直接选择。2010年,Den Herder等^[29]指出,继续依靠增加肥水使用来提高产量已不可行,现在已到了必须改善作物吸收和利用养分能力的时候,研究的焦点是改良根系。根系——这一作物“被隐藏的一半”,在未来作物高产高效和抗逆生产中的作用已经突显。

5 小麦微量营养

目前,全球有20亿人口缺Fe,20亿人口缺Zn,50万儿童缺维生素A^[30]。改善微量营养缺乏可通过饮食多样化来调节,不过这条途径花费较大,对发展中国家居民来说不容易做到;食品中增加微量元素含量,如富Fe、富碘食品需要接触市场,靠市场推广;提供补充品,如补Fe、Zn和维生素A剂需遵医嘱。因此,对于发展中国家来说,开发富含Fe、Zn和维生素A的小麦、水稻、玉米、木薯等大宗作物是改善微量营养缺乏的最经济有效的途径。在小麦上,希望把籽粒Zn含量从目前的大多数品种基线水平34 μg/g提高到44 μg/g水平、Fe含量从基线水平40 μg/g提高到62 μg/g水平。小麦原始种和近缘种籽粒Zn、Fe含量分别可达85 μg/g和75 μg/g,可作为重要种质供源。生物富集微量营养可通过施肥、常规育种和转基因技术实现(图2)^[31]。

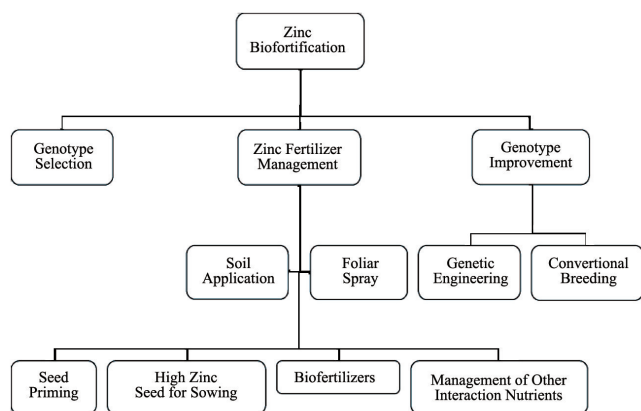


图2 籽粒Zn富集的农学途径

Fig. 2 Agronomical approach to grain zinc enrichment

研究表明,土壤施用ZnSO₄同时叶片喷施ZnSO₄可使小麦籽粒Zn含量提高3倍^[32]。通过常规选择和QTL定位筛选高Fe品系^[33]、提高Fe从土壤的吸收(如高亲和力的Fe吸收转运子的表达)^[34,35]、增加韧皮部和木质部的装载^[36]、促进Fe从营养器官向贮存器官的移动^[37]、提高籽粒库强度(如用胚乳特异启动子超表达Fe基因)、增加生物有效性(如应用低植酸突变体)^[38]以及多种途径结合有望提高籽粒Fe积累。未来研究应尝试使多个基因集中在单个位点以便把这些基因转移到多个品种中,另外要关注Fe基因的胚乳特异表达,筛选低植酸含量的材料,借助QTL开发新基因,加强生物有效性的检测,同时保持广谱品种所具有的食味和加工品质。为了提高Zn肥应用效率,需要研究Zn应用的土壤、植物临界Zn浓度,开发环境友好的Zn肥源及高效使用方法。同步选择高产、高微营养素含量的新品种是未来小麦育种的重要挑战。

6 小麦综合管理

小麦品种产量潜力的挖掘有赖于作物管理技术的进步。20世纪80年代,国外一些学者就提出“多学科综合革命(multidisciplinary revolution)”思想,即把农业有关的多学科增产技术综合起来组成一个有机联系的综合体系,同步克服作物生产中的多个限制因子,通过发挥技术和要素的互作协同效应,实现作物生产率的大幅度增长。此后,许多国家的科技人员根据这一思想开展了作物“最高产量研究”(MYR)和“最大效益产量研究”(MEY),该研究的宗旨是综合利用有关领域的最新科学技术,充分发挥各项有关技术措施对于增产的正交互作用,最大限度地发挥作物增产潜力,获取作物遗传因素和当地自然条件所允许的最高产量;并在此基础上,通过对收入和产出的经济分析,找出获得最大经济效益时的产量水平和相应的综合技术措施。有关最高产量研究已经取得丰硕成果,如美国有关科学家通过这样的研究曾获得14505 kg/hm²最高产量。不仅展现了小麦高产潜力,而且为农民提供了适用的高产高效技术。中国近年开展的高产创建活动,也是通过技术集成创建区域最高产量。

欧洲国家近年在大力研究和实施作物综合管理(integrated crop management, ICM),其基本思想是综合平衡生产收益、社会责任和环境友好性的栽培体系,强调将现代技术与好的传统技术、好的农户管理原则相结合,并以一种高效、清洁的方式来生产高质量食品。在生产管理中突出要求发挥综合措施的互作效应,避免投入浪费,提高资源和能源利用效率,减少环境污染,重视作物健康与产品质量。在欧洲,近年已经启动了4项大的ICM研究计划,其中最大的计划也是最大的联合组织称之为LEAF(linking environment and farming),已有越来越多的农户参与。英、法等国的高等院校还专门设立了ICM教学课程。在农场实践层面,目前ICM强调的主要技术原则是:1)采用合理轮作;2)采取适宜的栽培管理技术,如最少耕作、养分平衡管理、病虫害综合管理(IPM)、作物健康栽培等;3)精细选择适宜

的品种和种子;4) 最小化地依靠化肥、农药和燃料能源等人工投入;5) 维持当地生态景观;6) 保护生物多样性,如制定杂草的生态经济阈值等。一些国家已形成小麦综合管理技术的标准化程序。

7 结论

小麦科学研究领域广阔,研究任务艰巨。为满足未来人类需求,首先小麦产量必须大幅度提高。据预测,改善农业生态环境缩小产量差,产量可提高75%;提高栽培耕作技术,如提高氮、磷和水等资源的利用效率,注重精准农业和现代信息技术的利用,重视土壤耕作、秸秆还田和培肥地力,产量可提高40%;有效的杂草防除和病虫害防治以及提高抗逆性,产量可提高28%;减少收获后损失,产量可提高20%;育种和生理学研究的进步以及优异遗传资源的利用,产量可提高50%^[16];转基因技术对提高产量的贡献现在还无法估算;全球温度升高会降低小麦产量,温度每升高1℃,产量降低10%。所有上述单项措施的有效组合有望使小麦产量提高70%^[16],但能否实现这一目标,仍需要科研人员做大量研究工作。为了提高产量,有学者提出现代小麦理想型包括:中秆抗倒(实心茎、地上部有更多的节间,地下有更多的根);更短更高效的叶片(光合最大化);大穗、更多的小穗数和每穗更多的籽粒数(>4)、较大的籽粒;有抗病和抗非生物胁迫的新基因;更高的收获指数和产量潜力;对春化和光周期依赖更少(更好的适应性);较早熟但持绿性好;更好的终端利用品质;更好的适应耕作系统和环境可持续性^[39]。在创造高产高效理想型品种的同时,栽培学工作者需要更加深入地研究高产、优质、高效、生态、安全多目标协调理论与综合管理技术。

参考文献(References)

- [1] Rosegrant M W, Agcaoili-Sombilla M, Perez N D. Global food projections to 2020: Implications for investment[M]. Washington, DC: Diane Publishing, 1995.
- [2] Evans L T. Crop evolution, adaptation and yield[M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1993: 169-267.
- [3] Fischer R A. Wheat physiology at CIMMYT and raising the yield plateau [C]// Increasing Yield Potential in Wheat: Breaking the Barriers. Mexico: CIMMYT, 1996.
- [4] Reynolds M P, Ortiz-Monasterio J L, McNab A. Application of physiology in wheat breeding[M]. Mexico: CIMMYT, 2001.
- [5] Siddique K H M, Kirby E J M, Perry M W. Ear: Stem ratio in old and modern wheat varieties; Relationship with improvement in number of grains per ear and yield[J]. Field Crops Research, 1989, 21: 59-78.
- [6] Shearman V J, Sylvester-Bradley R, Scott R K, et al. Physiological processes associated with wheat yield progress in the UK[J]. Crop Science, 2005, 45: 175-185.
- [7] Ku M S B, Kano-Murakami Y, Matsuoka M. Evolution and expression of C₄ photosynthesis gene[J]. Plant Physiology, 1996, 111: 949-957.
- [8] Araus J L, Amaro T, Casadesús J, et al. Relationships between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durum wheat[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1998, 25(7): 835-842.
- [9] Wang Z M, Wei A L, Zheng D M. Photosynthetic characteristics of non-leaf organs of winter wheat cultivars differing in ear type and their relationship with grain mass per ear[J]. Photosynthetica, 2001, 39: 239-244.
- [10] Barnabas B, Jager K, Feher A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals[J]. Plant Cell and Environment, 2008, 31: 11-38.
- [11] Gonzalez F G, Miralles D J, Slafer G A. Wheat floret survival as related to pre-anthesis spike growth[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(14): 4889-4901.
- [12] Slafer G A, Araus J L, Royo C, et al. Promising eco-physiological traits for genetic improvement of cereal yields in Mediterranean environments[J]. Annals of Applied Biology, 2005, 146: 61-70.
- [13] Abbate P E, Andrade D H, Lazaro L, et al. Grain yield in recent Argentine wheat cultivars[J]. Crop Science, 1998, 38: 1203-1209.
- [14] Bancal P. Positive contribution of stem growth to grain number per spike in wheat[J]. Field Crops Research, 2008, 105: 27-39.
- [15] Acreche M, Briceno-Felix G, Martin Sanchez J A, et al. Physiological bases of genetic gains in Mediterranean bread wheat yield in Spain[J]. European Journal of Agronomy, 2008, 28: 162-170.
- [16] Reynolds M, Bonnett D, Chapman S C, et al. Raising yield potential of wheat. I. Overview of a consortium approach and breeding strategies [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(2): 439-452.
- [17] Börner A, Neumann K, Kobiljski B. Wheat genetic resources—How to exploit[J]. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding, 2011, 47: 43-48.
- [18] Saulescu N N, Ittu G, Ciuca M, et al. Transferring useful rye genes to wheat, using Triticale as a bridge[J]. Czech Journal of Genetics and Plant Breeding, 2011, 47: 56-62.
- [19] Friebe B, Hatchett J H, Sears R G, et al. Transfer of Hessian fly resistance from "Chaupon" rye to hexaploid wheat via a 2BS/2R1 wheat-rye chromosome translocation[J]. Theoretical and Applied Genetics, 1990, 79: 385-389.
- [20] Kim W, Johnson J W, Graybosch R A, et al. The effect of T1DL1RS wheat-rye chromosomal translocation on agronomic performance and end-use quality of soft wheat[J]. Cereal Research Communications, 2003, 31: 301-308.
- [21] Xie W, Nevo E. Wild emmer: Genetic resources, gene mapping and potential for wheat improvement[J]. Euphytica, 2008, 164: 603-614.
- [22] Braun H J, Atlin G, Payne T. Multi-location testing as a tool to identify plant response to global climate change[M]. Reynolds M P. Climate Change and Crop Production. Wallingford, UK: CABI Publishers, 2010: 115-138.
- [23] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought—from genes to the whole plant[J]. Functional Plant Biology, 2003, 30: 239-264.
- [24] Chaves M M. Crop resistance to abiotic stresses—mechanisms, traits and mitigation strategies[C]. 6th International Crop Science Congress, Brasil, August 6-10, 2012.
- [25] Zhang X Y, Pei D, Chen S Y. Root growth and soil water utilization of winter wheat in the North China Plain[J]. Hydrological Processes, 2004, 18(12): 2275-2287.
- [26] 薛丽华, 张英华, 段俊杰, 等. 调亏灌溉下冬小麦根系分布与耗水的关系[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(4): 693-697.
- Xue Lihua, Zhang Yinghua, Duan Junjie, et al. Relationship between

- root distribution and water consumption of winter wheat under regulated deficit irrigation[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2010, 30(4): 693-697.
- [27] Gewin V. Food: An underground revolution[J]. *Nature*, 2010, 466: 552-553.
- [28] Waines J G, Ehdaie B. Domestication and crop physiology: Roots of green-revolution wheat[J]. *Annals of Botany*, 2007, 100(5): 991-998.
- [29] Den Herder G, Van Isterdael G, Beeckman T, et al. The roots of a new green revolution[J]. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(11): 600-607.
- [30] Oritiz-Monasterio I, Palacios-Rojas N, Meng E, et al. Enhancing the mineral and vitamin content of wheat and maize through plant breeding [J]. *Journal of Cereal Science*, 2007, 46: 293-307.
- [31] Hussain S, Maqsood M A, Rahmatullah. Increasing grain zinc and yield of wheat for the developing world: A review[J]. *Emirates Journal of Food Agriculture*, 2010, 22(5): 326-339.
- [32] Yilmaz A, Ekiz H, Torun B, et al. Effect of different zinc application methods on grain yield and zinc concentration in wheat cultivars grown on zinc-deficient calcareous soils[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 1997, 20: 461-471.
- [33] Sperotto R A, Ricachenevsky F K, Waldow V de A, et al. Iron biofortification in rice: It's a long way to the top[J]. *Plant Science*, 2012, 190: 24-39.
- [34] Kobayashi T, Nakanishi H, Takahashi M, et al. In vivo evidence that *Ids3* from *Hordeum vulgare* encodes a dioxygenase that converts 2'-deoxymugineic acid to mugineic acid in transgenic rice[J]. *Planta*, 2001, 212: 864-871.
- [35] Ishimaru Y, Masuda H, Suzuki M, et al. Overexpression of the OsZIP4 zinc transporter confers disarrangement of zinc distribution in rice plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58: 2909-2915.
- [36] Ishimaru Y, Masuda H, Bashir K, et al. Rice metal-nicotianamine transporter, OsYSL2, is required for the long-distance transport of iron and manganese[J]. *Plant Journal*, 2010, 62: 379-390.
- [37] Sperotto R A, Ricachenevsky F K, Duarte G L, et al. Identification of up-regulated genes in flag leaves during rice grain filling and characterization of OsNAC5, a new ABA-dependent transcription factor[J]. *Planta*, 2009, 230: 985-1002.
- [38] Kuwano M, Mimura T, Takaiwa F, et al. Generation of stable low phytic acid transgenic rice through antisense repression of the 1D-myo-inositol 3-phosphate synthase gene (*RINO1*) using the 18-kDa oleosin promoter[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2009, 7: 96-105.
- [39] Scheeren P L, Caetano V. Co-evolution of breeding strategies and cropping systems for raising wheat yield potentials on stressful environments[C]. 6th International Crop Science Congress, Brasil, August 6-10, 2012.

(责任编辑 王媛媛)

·学术动态·



中国科学技术协会

欢迎定向赠阅《科技导报》

《科技导报》是中国科学技术协会的学术会刊,主要刊登自然科学、技术工程领域原创性的研究论文,并及时报道国内外重要科技新闻和科技进展,深度评论重大科技新闻、科技事件、科技热点、科技人物、科技现象,具有很强的学术性、导向性、新闻性、可读性,正努力办成适合科技工作者个人阅读、“好看”的学术期刊。

2014年,科技日报社继续向1400多名中国科学院、中国工程院院士赠阅《科技导报》;

中国科协办公厅继续向中国科协第八次全国代表大会代表赠阅《科技导报》;

中国科协组织人事部继续向历届中国青年科技奖获得者、中国青年女科学家奖获得者赠阅《科技导报》;

中国科协国际联络部继续向在国际组织任职的中国科技工作者赠阅《科技导报》;

中国科协学会服务中心继续向中国科协所属全国学会秘书长赠阅《科技导报》。

为强强联合、优势互补,欢迎科研机构、企业和科学家、企业家出资订刊,向特定读者群体冠名赠阅《科技导报》。

联系人:科技日报社出版发行部 于辉

电话:010-62194182

电子信箱:yuhui@cast.org.cn