

DOI: 10.5846/stxb201711132026

方燕, 闵东红, 高欣, 王中华, 王军, 刘萍, 刘霞. 不同抗旱性冬小麦根系时空分布与产量关系研究. 生态学报, 2019, 39(8): - .
Fang Y, Min D H, Gao X, Wang Z H, Wang J, Liu P, Liu X. Relationship between spatiotemporal distribution of roots and grain yield of winter wheat varieties with differing drought tolerance. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(8): - .

不同抗旱性冬小麦根系时空分布与产量关系研究

方 燕^{1,2}, 闵东红², 高 欣², 王中华², 王 军^{2,*}, 刘 萍³, 刘 霞³

1 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 水土保持研究所, 西北农林科技大学, 杨凌 712100

2 西北农林科技大学, 农学院, 杨凌 712100

3 陕西省西安市高陵区农技推广中心, 高陵 710200

摘要:为明确不同抗旱性冬小麦品种 (*Triticum aestivum* L.) 根系时空分布及其与产量的关系, 以抗旱性品种“长武 134”、“长旱 58”和干旱敏感性品种“小偃 22”、“西农 979”为材料, 采用根箱试验研究干旱胁迫和充分供水条件下 4 个品种在拔节期、开花期和成熟期根系总生物量、总根长密度、根系在表层 (0—20 cm) 和深层 (20 cm 以下) 土壤中的垂直分布、动态变化及其对产量的影响。结果表明, 干旱胁迫下抗旱性品种产量显著高于干旱敏感性品种, 其中长旱 58 产量最高, 西农 979 最低; 充分供水条件下, 西农 979 产量最高, 长武 134 最低, 长旱 58 与小偃 22 之间没有差异。相关分析表明, 产量与各生育时期根系性状均有显著关系。多元逐步回归分析的结果显示, 干旱胁迫和充分供水条件下, 拔节期深层根生物量对产量有正效应, 而成熟期总根长密度对产量表现为负效应。通径分析表明, 干旱胁迫下, 根系性状对产量的直接贡献大小为开花期总根长密度 (10.541) > 拔节期深层根生物量 (10.361) > 成熟期总根长密度 (1-0.311); 充分供水时, 成熟期总根长密度 (1-1.561) > 拔节期深层根生物量 (10.831)。本研究表明, 减少成熟期总根长密度, 增加拔节期深层根生物量对抗旱性及干旱敏感性冬小麦品种产量均有显著的正效应, 增加开花期根长密度有利于提高抗旱性冬小麦产量。

关键词:冬小麦 (*Triticum aestivum* L.); 根生物量; 根长密度; 产量; 干旱胁迫

Relationship between spatiotemporal distribution of roots and grain yield of winter wheat varieties with differing drought tolerance

FANG Yan^{1,2}, MIN Donghong², GAO Xin², WANG Zhonghua², WANG Jun^{2,*}, Liu Ping³, Liu Xia³

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

2 College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

3 Gaoling District Agricultural Technology Promotion Center, Gaoling, Shaanxi 710200, China

Abstract: The spatiotemporal distribution of roots affects a plant's ability to uptake soil resources, which ultimately influences grain yield. A rhizobox experiment was conducted with or without water stress using four winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars with differing drought tolerance (drought tolerant: Changwu 134 and Changhan 58; drought sensitive Xiaoyan 22 and Xinong 979). Plants were grown in soil-filled rhizoboxes under moderate drought (MD, 55% of field capacity) and well-watered (WW, 85% of field capacity) conditions. When exposed to drought stress, the yield of the drought tolerant cultivars were greater than that of the drought sensitive cultivars. Changhan 58 had the highest grain yield and Xinong 979 had the lowest. When well-watered, the highest grain yield was from Xinong 979, while the lowest was from Changwu 134, and the yields from Changhan 58 and Xiaoyan 22 were similar. A correlation analysis showed that root

基金项目:国家自然科学基金青年科学基金项目 (41807516; 31601383); 中国博士后科学基金 (2018M631199)

收稿日期:2017-11-13; **网络出版日期:**2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bbrwangjun@nwfu.edu.cn

traits at different growth stages was significantly correlated with grain yield. A multiple stepwise regression analysis showed that the subsoil root biomass at stem elongation had a significant positive effect on grain yield, while total RLD (root length density) had a negative effect on grain yield regardless of water supply. A path analysis showed that the order of direct contribution to grain yield was that of total RLD at anthesis ($|0.54|$) > subsoil root biomass at stem elongation ($|0.36|$) > total RLD at maturity ($| -0.31 |$) when under moderate drought. When under well-watered condition, the higher direct contribution to grain yield was that of total RLD at maturity ($| -1.56 |$) and then subsoil root biomass at stem elongation ($|0.83|$). We conclude that reducing total RLD at maturity and increasing subsoil root biomass at stem elongation contributed to the high yield. The cultivars with increased total RLD at anthesis may increase grain yield in rain-fed dryland agricultural regions.

Key Words: winter wheat (*Triticum aestivum* L.); root biomass; root length density; grain yield; drought stress

在我国西北地区,干旱是威胁作物生产最主要的限制因素,也是导致其产量低而不稳的主要因素^[1-2]。充分挖掘作物自身的抗旱节水潜力,对保证作物的高产稳产和维护该地区粮食安全具有重要意义^[3]。冬小麦作为西北地区最主要的粮食作物,其产量主要取决于土壤水分。根系是调控植物与土壤水分关系最主要的器官,其发育程度直接影响地上部生长状况及籽粒产量^[4],在作物抗旱性中具有重要作用^[5]。然而目前对抗旱性冬小麦品种的鉴定主要集中于地上部形态性状和生理指标^[6-9],相比之下,由于根系的不可见性以及取根的困难性,对根系性状与产量之间相关性的研究关注相对较少^[10-11]。

目前对旱地小麦品种根系的选育主要有以下几种观点:传统的农学观点认为具有深而广的大根系品种是抗旱育种的首选性状。根系越大,作物从土壤中汲取水分和养分的能力就越强,因而其抗旱能力也越强^[12-13]。但前人对旱地小麦根系进化史进行了深入的研究^[14-16],认为旱地小麦的根系过于庞大,是一种“生长冗余”,小根系品种是旱地作物的首选根型^[5]。然而作为水分吸收器官,根系必须维持一定的大小,根系过浅易导致收获后深层水资源不能被充分利用,因此有学者提出具有深根系的小麦更适应干旱胁迫环境^[17]。

以往对旱地小麦根系的研究大多局限于单个生育时期,未能把小麦各个生育时期根系特性研究相结合。根系的生长发育是一个动态变化过程,研究生育期较长的冬小麦,必须考虑不同生育时期品种的根系生长特性差异^[18],同时需要区分“冗余”的根系是否具有空间格局异质性,及其是否存在于冬小麦整个生育时期中;此外,研究各生育时期根系与产量之间的相关性,对全面理解根系生长动态过程与小麦抗旱性关系具有重要意义。因此,本文利用根箱试验,选用抗旱性不同的冬小麦品种为材料,试图研究:1)不同抗旱性冬小麦在水分胁迫和充分供水条件下全生育期内根系垂直分布情况及其动态变化;2)不同生育时期各土层根系特性与地上部生长及产量之间的关系,旨在为冬小麦根系育种和高产优质栽培中根系生长调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用两个抗旱性品种长武 134、长旱 58^[19]和两个干旱敏感性冬小麦品种小偃 22、西农 979^[20]为试验材料。该材料由西北农林科技大学农学院和黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室提供。两种类型冬小麦分别为陕西渭北旱塬和关中灌区两大麦区的主栽品种。

1.2 试验设计

试验于 2016 年 10 月至 2017 年 6 月在西北农林科技大学黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室防雨棚下进行。整个生育期设置两个水分处理:分别为干旱胁迫 (Moderate Drought:田间持水量 50%—55%) 和充分供水 (Well-Watered:田间持水量 80%—85%)。使用自主设计的透明根箱培养装置 (长宽高 40 cm×3 cm×60 cm)。供试土壤为表层 20 cm 耕层娄土,风干过 5 mm 筛。所用土壤理化性状:全氮 0.93 g/kg,全磷 0.88 g/kg,有机质 19.1 g/kg,碱解氮 65.0 g/kg,速效磷 17.9 mg/kg,速效钾 163.6 mg/kg,田间持水量和萎蔫系

数分别为 26%和 9%。装土前在根箱底部铺设约 2 cm 厚石子并用滤纸隔开,边缘埋入长 70 cm,直径 2 cm 的 PVC 管用于浇水,装土前保证每桶(石子+PVC 管+根箱)重量一致。每根箱装干土 12 kg,为确保养分充足,装土前施 N 0.36 g/kg,施 P_2O_5 0.68 g/kg。于 2015 年 10 月进行播种,每根箱播种 6 粒,覆盖珍珠岩防止蒸发。出苗后间苗到 3 株。采用称重法并通过 PVC 管进行浇水,每隔 2—5 日进行控水。每处理设置 9 个重复,采用完全随机设计。文中所有数值均以根箱为单位。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 地上部指标测定

分别在冬小麦主要的生育时期(拔节期、开花期)测定株高、总茎数和叶面积,测定完成后,置于 75℃ 烘干至恒重,并用万分之一天平称量地上生物量。成熟期时测定穗重、千粒重和谷粒数等产量性状,并测定每根箱产量。

1.3.2 根系形态指标测定

分别在拔节期、开花期和成熟期将根箱打开,根系采集分为两层,0—20 cm 根系标记为表层根系,20 cm 以下根系标记为深层根系。所取根土样用 400 目尼龙网过滤冲洗,洗去泥土后移入玻璃器皿再用清水漂洗,仔细除去杂物。取新鲜冬小麦根系用 4%的亚甲基蓝染色 10 分钟,用扫描仪扫描根系后,用 WinRHIZO 根系分析系统软件进行分析,从而获得各土层样品中根系的总根长。然后用吸水纸吸干根系,将其置于 105℃ 下快速杀死半小时,在恒温 75℃ 下烘干 48 h 后用万分之一天平称量,得到根生物量。并计算根长密度

$$\text{根长密度 RLD}(\text{cm}/\text{cm}^3) = \text{根长 Length}(\text{cm}) / \text{Volume 土体体积}(\text{cm}^3)$$

1.4 数据处理

采用 R 语言 3.2.5 对数据进行差异显著性检验(LSD 法),采用 psych 和 agricolae 包进行相关关系、多元逐步回归及通径分析,采用 ggplot2 包进行绘图。

2 结果与分析

2.1 水分和品种对总根生物量、总根长密度的影响

表 1 为不同处理冬小麦总根生物量和根长密度在不同生育时期的动态变化。水分和品种处理对各生育时期总根生物量和总根长密度的影响均达到显著水平($P<0.05$);各生育时期的总根生物量在水分和品种处理间具有极显著交互作用($P<0.01$),但对各生育时期的总根长密度而言,水分和品种的交互作用仅在拔节期达到显著水平($P<0.01$)。

两个水分条件下,全生育期内抗旱品种的总根生物量和根长密度均高于干旱敏感性品种(表 1)。干旱胁迫条件下,长武 134 总根生物量在冬小麦全生育期均为最高,并显著高于长旱 58。小偃 22 总根长密度显著高于西农 979,且在拔节和成熟期与长旱 58 没有差异。充分供水条件下,拔节期和成熟期长旱 58 的总生物量显著高于长武 134,但开花期则与此相反。拔节期和开花期时,小偃 22 与西农 979 总根生物量一致,花后西农 979 的总根长密度维持较低的水平,成熟期时仅为小偃 22 的 35%(表 1)。

上述分析表明,两种水分条件下,抗旱性品种的根系生物量和根长密度在各生育时期均高于干旱敏感性品种。这说明在旱地条件下,冬小麦需要维持一定的根系大小才能保证对土壤水分的充分吸收;当水分供应充足时,将更多的光合产物分配给地下显然是对资源的浪费。

2.2 水分和品种对根系时空分布的影响

干旱胁迫条件下,抗旱性品种的表层根生物量和根长密度在三个重要生育时期均显著高于干旱敏感性品种(图 1, 2)。与长武 134 相比,拔节时长旱 58 降低了表层土壤中的根系(根生物量和根长密度),而增加了深土层的根系。深土层中小偃 22 的根系均显著高于西农 979,且与长旱 58 没有差异(图 1, 2)。开花期和成熟期时,长武 134 在表层根系仍显著高于长旱 58,而小偃 22 和西农 979 的根生物量在两个土层中没有显著差异,但小偃 22 根长密度高于西农 979(图 1, 2)。与西农 979 相比,成熟期小偃 22 的两个土层的根长密度均

维持较高的水平(图2)。

表1 不同处理冬小麦总根生物量(g)和总根长密度(cm/cm^3)动态变化

Table 1 The dynamics of total root biomass and total root length density of winter wheat at different treatments

处理 Treatment		总根生物量 Total RB /g			总根长密度 Total RLD/ (cm/cm^3)		
		拔节期 Stem elongation	开花期 Anthesis	成熟期 Maturity	拔节期 Stem elongation	开花期 Anthesis	成熟期 Maturity
干旱胁迫 MD	长武 134 (CW134)	2.04a	4.96a	3.57a	0.69b	3.54a	0.93a
	长旱 58 (CH58)	1.88b	4.23b	3.00b	0.81a	3.39a	0.84ab
	小偃 22 (XY22)	1.71c	2.52c	2.26c	0.75ab	2.13b	0.83b
	西农 979 (XN979)	1.41d	2.51c	2.26c	0.66b	1.74c	0.64c
充分供水 WW	长武 134 (CW134)	5.06b	8.32a	6.76b	1.72a	4.64a	1.64a
	长旱 58 (CH58)	5.97a	7.45b	7.01a	1.75a	4.52a	1.48b
	小偃 22 (XY22)	3.07c	4.02c	3.51c	1.36c	2.62b	0.88b
	西农 979 (XN979)	3.22c	3.75c	2.97d	1.52b	2.03c	0.31c
水分 Water		**	**	**	**	**	**
品种 Cultivar		**	**	**	**	*	**
水分×品种 Cultivar×Water		**	**	**	**	ns	ns

同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$), * 表示显著($P<0.05$), ** 表示极显著($P<0.01$), ns 表示不显著; MD: Moderate drought; WW: Well-watered; RB: Root biomass; RLD: Root length density

充分供水时,拔节期长旱 58 在表层和深层的根系均为最高。开花期和成熟时长武 134 表层根生物量超过长旱 58,达到显著水平。而长旱 58 深土层根长密度显著高于长武 134(图 1, 2)。干旱敏感性品种小偃 22 和西农 979 在开花期时全土层根生物量没有差异。而成熟期小偃 22 在两个土层中根长密度显著高于西农 979(图 1, 2)。

抗旱性与干旱敏感性品种根系生物量和根长密度的差异主要来自于表层土壤。无论是干旱胁迫还是充分供水,整个生育期内两个抗旱性品种表层根系生物量和根长密度均显著高于两个干旱敏感性品种。

2.3 水分和品种对不同生育时期地上部的影响

拔节期时,水分处理对株高没有影响,但对总茎数、叶面积和地上部生物量的影响达到极显著水平($P<0.01$);而品种处理仅对叶面积造成影响($P<0.05$);拔节期各地上部性状没有表现出显著的交互作用。到开花期时,水分和品种处理对各地上部性状的影响均达到极显著水平($P<0.01$),但水分和品种的交互效果仅对叶面积有显著影响($P<0.05$),对其它地上部性状的影响并不显著(表 2)。

表2 水分和品种对拔节期株高、总茎数、叶面积和地上部生物量的影响

Table 2 Effects of water and cultivar on plant heights, tiller number, leaf area and aboveground biomass at stem elongation

处理 Treatment		株高 Plant height/cm	总茎数 Tiller /No.	叶面积 Leaf area/ cm^2	地上部生物量 Aboveground biomass/g
干旱胁迫 MD	长武 134 (CW134)	14.27c	12.22a	1484b	2.62b
	长旱 58 (CH58)	16.22b	11.78ab	1663a	3.26a
	小偃 22 (XY22)	16.91b	11.89ab	1505b	3.39a
	西农 979 (XN979)	23.36a	10.44b	1130c	2.23c
充分供水 WW	长武 134 (CW134)	14.53c	13.78a	2042b	3.87c
	长旱 58 (CH58)	17.71b	13.89a	2625a	5.69a
	小偃 22 (XY22)	18.34b	14.00a	2500a	5.29a
	西农 979 (XN979)	26.24a	13.89a	2001b	4.77b
水分 Water		ns	**	**	**
品种 Cultivar		ns	ns	*	ns
水分×品种 Water×Cultivar		ns	ns	ns	ns

同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$), * 表示显著($P<0.05$), ** 表示极显著($P<0.01$), ns 表示不显著

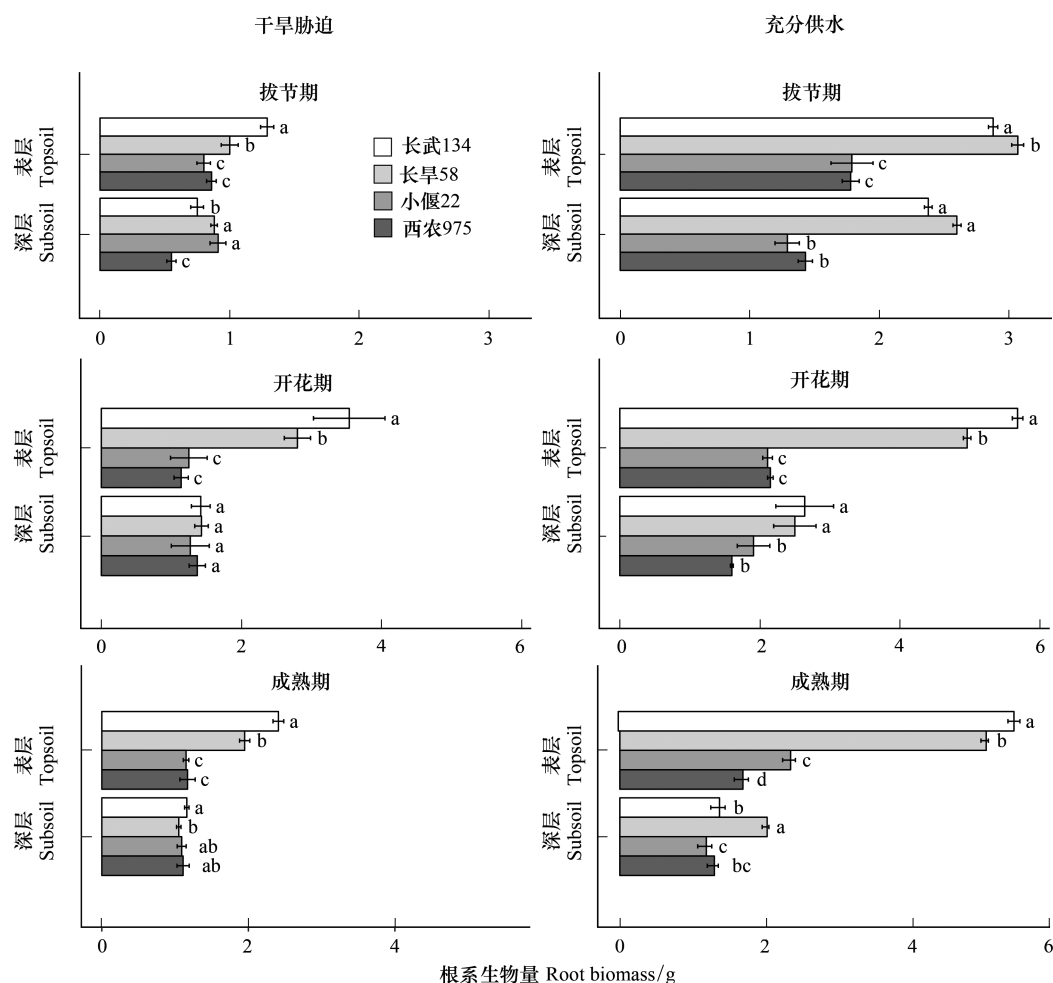


图1 不同处理根系生物量时空分布的动态变化

Fig.1 The dynamics on spatiotemporal root biomass distribution of different treatments at different growth stage

MD: 干旱胁迫, Moderate drought; WW: 充分供水, Well-watered

干旱胁迫和充分供水条件下,均为长旱 58 叶面积最高,西农 979 最低。充分供水条件下,长旱 58 和小偃 22 的叶面积没有差异。并且在两个水分条件下,长旱 58 和小偃 22 地上生物量相似并显著高于其它两个品种(表 2)。由此可见,无论哪种水分条件下,长旱 58 和小偃 22 苗期时相较于长武 134 和西农 979 生长更旺盛;开花期时,抗旱品种的株高较高,但总茎数和叶面积较少。干旱胁迫条件下,长旱 58 的总茎数最少,而地上部生物量最高。而在充分供水条件下,西农 979 总茎数最多,叶面积最大,地上部生物量最高(表 3)。干旱胁迫下开花期抗旱性品种较低的总茎数,为减少光合产物向无效分蘖的分配提供了可能。由此可见,与长武 134 和西农 979 相比,长旱 58 和小偃 22 属于早期生长势强的品种。开花期时,长旱 58 在干旱胁迫下表现最好;而充分供水条件下,西农 979 超过小偃 22,为 4 个品种中长势最好的品种。

2.4 水分和品种对产量和产量性状的影响

由表 4 可知,水分处理显著影响产量和各产量性状($P<0.05$; $P<0.01$);品种处理对穗数、成穗率和地上部生物量的影响达到显著水平($P<0.05$; $P<0.01$);产量性状中,穗数、成穗率、千粒重以及地上部生物量均表现出显著的交互作用($P<0.05$; $P<0.01$)。

干旱胁迫条件下,长旱 58 产量最高,长武 134 次之,小偃 22 显著高于西农 979。长旱 58 的穗数、成穗率、谷粒数和地上生物量显著高于其它几个品种;在充分供水条件下,西农 979 的产量最高,产量优势来源于较高的成穗率和千粒重,其收获指数为 4 个品种中最高。小偃 22 和长旱 58 的产量间没有差异,但小偃 22 的穗数

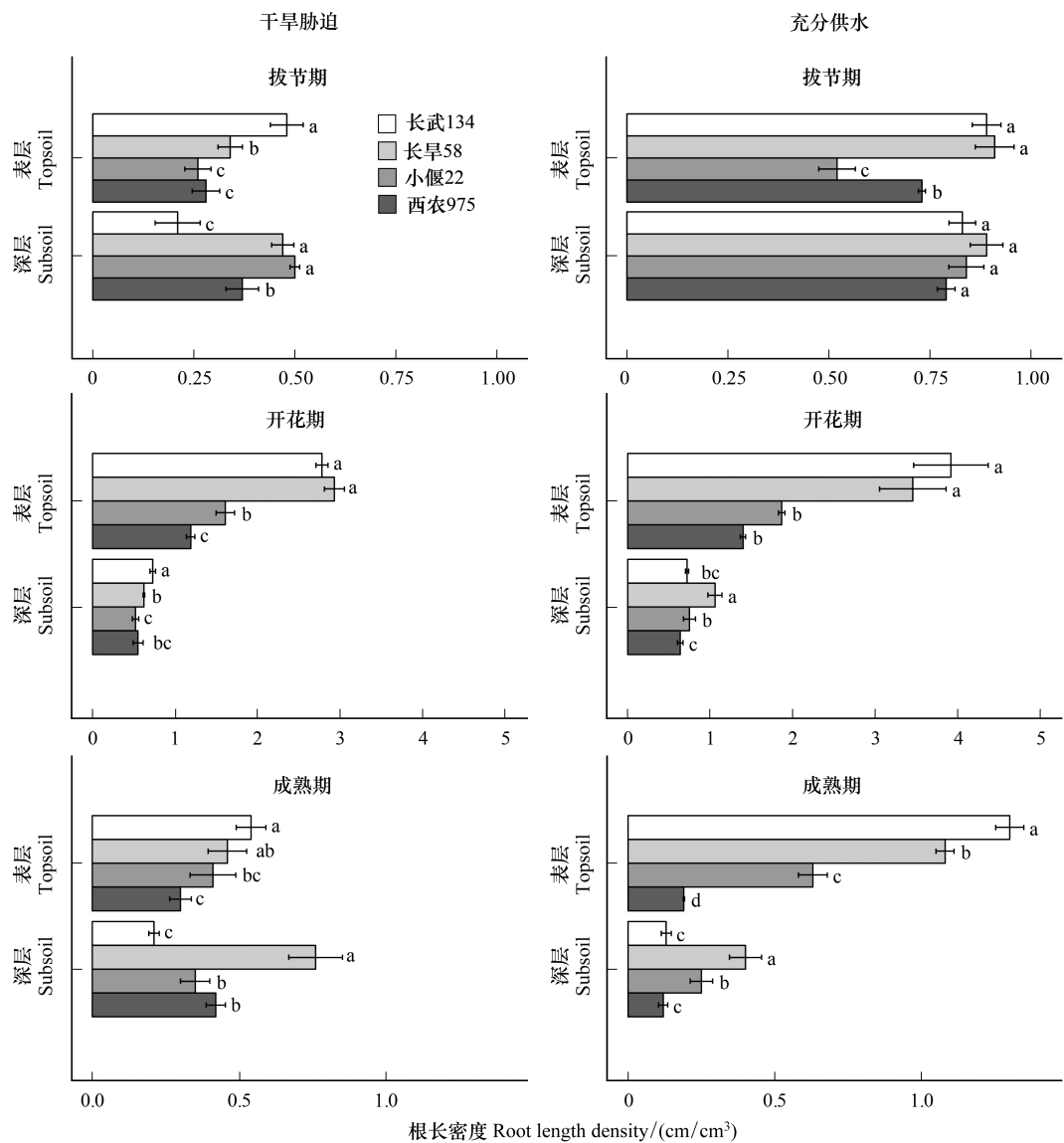


图 2 不同处理根长密度时空分布的动态变化

Fig.2 The dynamics on spatiotemporal root length density distribution of different treatments at different growth stage

和千粒重显著高于长旱 58(表 4)。抗旱性品种在干旱胁迫下保持了较高的产量水平,而干旱胁迫下产量表现最差的干旱敏感性品种西农 979 在水分条件改善时产量得到显著提高。

表 3 水分和品种对开花期株高、总茎数、叶面积和地上部生物量的影响

Table 3 Effects of water and cultivar on plant heights, tiller number, leaf area and aboveground biomass at anthesis					
处理 Treatment		株高 Plant Height/cm	总茎数 Tiller /No.	叶面积 Leaf area/cm ²	地上部生物量 Aboveground biomass/g
干旱胁迫 MD	长武 134 (CW134)	48.89b	6.40c	1916b	5.62c
	长旱 58 (CH58)	52.38a	8.90b	1920b	7.98a
	小偃 22 (XY22)	41.69c	9.60a	2638a	6.40b
	西农 979 (XN979)	36.40d	8.00b	2186b	5.32c
充分供水 WW	长武 134 (CW134)	56.73a	11.20b	2835b	12.25a
	长旱 58 (CH58)	59.86a	9.60b	2608b	12.07a

续表					
处理 Treatment		株高 Plant Height/cm	总茎数 Tiller /No.	叶面积 Leaf area/cm ²	地上部生物量 Aboveground biomass/g
	小偃 22(XY22)	48.33b	10.60b	2634b	9.60b
	西农 979 (XN979)	43.26c	14.00a	3128a	12.75a
水分 Water		**	**	**	**
品种 Cultivar		**	**	**	**
水分×品种 Water×Cultivar		ns	ns	*	ns
同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$), * 表示显著 ($P<0.05$), * * 表示极显著 ($P<0.01$), ns 表示不显著					

表 4 水分和品种对冬小麦产量和产量性状的影响
Table 4 Effects of water and cultivar on grain yield and yield traits

处理 Treatment		产量 Yield/g	穗数 SN/No.	成穗率 Spike per tillers/%	谷粒数 GN/No.	千粒重 TKW/g	地上部 生物量 Aboveground biomass/g	收获指数 HI
干旱胁迫 MD	长武 134 (CW134)	2.24b	4.29b	33.23b	66.4b	34.2a	9.91b	0.23b
	长旱 58 (CH58)	2.40a	4.80a	37.09a	73.7a	33.7a	10.6a	0.23b
	小偃 22 (XY22)	1.93c	4.44b	28.33c	65.8b	29.6c	8.80c	0.22b
	西农 979 (XN979)	1.50d	3.56c	27.78d	57.8c	28.4c	5.74d	0.27a
充分供水 WW	长武 134 (CW134)	3.53c	6.22bc	42.68c	109b	36.8c	14.3b	0.23b
	长旱 58 (CH58)	3.69b	5.33c	45.71b	116a	36.8c	16.1a	0.23b
	小偃 22 (XY22)	3.67b	7.33a	48.46a	108b	39.1b	15.4ab	0.24b
	西农 979 (XN979)	4.09a	6.67b	49.66a	110b	41.0a	15.9a	0.28a
水分 Water		**	**	**	**	*	**	*
品种 Cultivar		ns	**	*	ns	ns	*	ns
水分×品种 Water×Cultivar		ns	**	**	ns	**	*	ns

同列不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$), * 表示显著 ($P<0.05$), ** 表示极显著 ($P<0.01$), ns 表示不显著; SN: Spike number; GN: Grains number; TKW: Thousand kernel weight; HI: Harvest index.

2.5 不同时期根系性状与产量的相关性分析

由表 5 可以看出,干旱胁迫下,拔节期深层根生物量(0.69 *)和拔节期总根生物量(0.89 **)与产量呈正相关关系。除了开花期深层根生物量,其余开花期根系性状均与产量正相关。而除了成熟期表层根生物量,其余成熟期根系性状与产量呈负相关关系(表 5);充分供水条件下,产量与拔节期表层根生物量负相关而与深层根生物量正相关。产量与开花期和成熟期各根系性状均呈现负相关关系,其中成熟期各土层根长密度与产量的负相关关系达极显著水平($P<0.01$)(表 6)。

通过以上根系性状和产量的相关分析表明,干旱胁迫条件下,苗期和开花期适当提高根系生物量或根长密度,有利于产量的提高。而在成熟期时,较高的根生物量、尤其是根长密度易导致产量降低;充分供水条件下各生育时期较高的根生物量或根长密度均对产量不利。对于旱地冬小麦,苗期和开花期维持较高的根系生物量或根长密度有利于产量的提高,而在成熟期时或水分充足的条件下,干物质向根系的投入必然减少光合产物对籽粒部分的分配。

2.6 不同时期根系性状对产量的多元逐步回归分析和通径分析

以不同时期表层、深层和总根生物量和根长密度为自变量,以产量(Y)为因变量进行逐步回归分析。经过分析得到逐步回归方程:

干旱胁迫下, $Y(\text{产量}) = -0.93 + 1.25 X_{12}(\text{开花期总根长密度}) + 0.15 X_2(\text{拔节期深层根生物量}) - 0.18 X_{18}(\text{成熟期总根长密度})$ ($R^2 = 0.97, F = 126.4, P < 0.001$);

表 5 干旱胁迫下不同生育期冬小麦根系性状与产量的相关系数

性状 Traits	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	X9	X10	X11	X12	X13	X14	X15	X16	X17	X18	Y
X1	1.00																		
X2	-0.06	1.00																	
X3	0.79**	0.57	1.00																
X4	0.82**	-0.01	0.67*	1.00															
X5	-0.79**	0.51	-0.34	-0.74*	1.00														
X6	-0.19	0.74*	0.30	0.10	0.60*	1.00													
X7	0.91**	0.19	0.86**	0.83**	-0.58*	0.13	1.00												
X8	0.19	0.05	0.19	0.03	-0.06	-0.06	0.04	1.00											
X9	0.91**	0.19	0.87**	0.79**	-0.56	0.11	0.95**	0.33	1.00										
X10	0.83**	0.38	0.92**	0.70**	-0.40	0.24	0.94**	0.10	0.92*	1.00									
X11	0.49	0.25	0.56	0.30	0.02	0.39	0.66*	0.21	0.69**	0.71*	1.00								
X12	0.81**	0.38	0.91**	0.68*	-0.37	0.26	0.94**	0.12	0.92**	1.00**	0.77*	1.00							
X13	0.61*	-0.29	0.32	0.66*	-0.85**	-0.46	0.35	-0.01	0.33	0.23	-0.33	0.17	1.00						
X14	-0.74*	0.02	-0.59*	-0.60*	0.42	-0.10	-0.83**	-0.23	-0.85**	-0.82**	-0.85**	-0.85**	-0.01	1.00					
X15	-0.41	-0.10	-0.40	-0.26	0.01	-0.29	-0.60*	-0.21	-0.63*	-0.64*	-0.91**	-0.69*	0.42	0.9**	1.00				
X16	-0.77**	-0.07	-0.68*	-0.70*	0.42	-0.21	-0.87**	-0.18	-0.88**	-0.85**	-0.84**	-0.87**	-0.09	0.95**	0.82**	1.00			
X17	-0.82**	0.13	-0.59*	-0.79**	0.62*	-0.02	-0.87**	0.05	-0.81**	-0.81**	-0.68*	-0.82**	-0.31	0.9**	0.68*	0.93**	1.00		
X18	-0.79**	-0.04	-0.67*	-0.72*	0.46	-0.19	-0.88**	-0.14	-0.88**	-0.85**	-0.82**	-0.87**	-0.13	0.95**	0.81**	1**	0.95**	1.00	
Y	0.56	0.69*	0.89**	0.54	-0.04	0.58	0.80**	0.07	0.78**	0.70*	0.72*	0.91**	-0.06	-0.67*	-0.63*	-0.74*	-0.60*	-0.73**	1.00

X1:拔节期表层根生物量; X2:拔节期深层根生物量; X3:拔节期总根生物量; X4:拔节期表层根长密度; X5:拔节期深层根长密度; X6:拔节期总根长密度; X7:开花期表层根生物量; X8:开花期深层根生物量; X9:开花期总根生物量; X10:开花期表层根长密度; X11:开花期深层根长密度; X12:开花期总根长密度; X13:成熟期表层根生物量; X14:成熟期深层根生物量; X15:成熟期总根生物量; X16:成熟期表层根长密度; X17:成熟期深层根长密度; X18:成熟期总根长密度; Y:产量, yield; * 表示显著 ($P<0.05$), ** 表示极显著 ($P<0.01$)

表 6 充分供水下不同生育期冬小麦根系性状与产量的相关系数
Table 6 Correlation coefficient of root traits at each growth stage with grain yield under well-watered

性状 Traits	X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8	X9	X10	X11	X12	X13	X14	X15	X16	X17	X18	Y
X1	1.00																		
X2	0.96**	1.00																	
X3	0.99**	0.99**	1.00																
X4	0.82**	0.87**	0.85**	1.00															
X5	0.20	0.30	0.26	0.11	1.00														
X6	0.82**	0.89**	0.87**	0.98**	0.29	1.00													
X7	0.95**	0.92**	0.94**	0.84**	0.29	0.86**	1.00												
X8	0.8**	0.83**	0.82**	0.53	0.35	0.57	0.79**	1.00											
X9	0.95**	0.93**	0.95**	0.8**	0.31	0.82**	0.99**	0.87**	1.00										
X10	0.92**	0.89**	0.91**	0.76**	0.36	0.8**	0.95**	0.79**	0.95**	1.00									
X11	0.67*	0.66*	0.67*	0.37	0.30	0.41	0.44	0.54	0.48	0.47	1.00								
X12	0.94**	0.92**	0.94**	0.75**	0.38	0.8**	0.94**	0.81**	0.95**	0.99**	0.58	1.00							
X13	0.96**	0.93**	0.96**	0.76**	0.33	0.8**	0.97**	0.87**	0.99**	0.97**	0.55	0.98**	1.00						
X14	0.73**	0.76**	0.75**	0.65*	0.16	0.66*	0.55	0.51	0.56	0.49	0.87**	0.58	0.59	1.00					
X15	0.98**	0.96**	0.98**	0.79**	0.32	0.82**	0.96**	0.86**	0.97**	0.95**	0.64*	0.97**	0.99**	0.7**	1.00				
X16	0.88**	0.84**	0.87**	0.59	0.44	0.65*	0.92**	0.89**	0.95**	0.94**	0.50	0.94**	0.97**	0.45	0.93**	1.00			
X17	0.84**	0.8**	0.83**	0.50	0.54	0.58	0.8**	0.8**	0.83**	0.8**	0.75**	0.85**	0.87**	0.65*	0.88**	0.9**	1.00		
X18	0.89**	0.84**	0.88**	0.58	0.46	0.65*	0.91**	0.89**	0.94**	0.93**	0.56	0.94**	0.96**	0.50	0.94**	1.00	0.93**	1.00	
Y	-0.60*	0.61*	-0.55	-0.17	0.56	-0.27	-0.63*	-0.67*	-0.66*	-0.73*	-0.43	-0.73*	-0.73*	-0.23	-0.68*	-0.86**	-0.82**	-0.87**	1.00

*表示显著($P<0.05$), **表示极显著($P<0.01$)

充分供水下, $Y(\text{产量}) = 4.02 - 1.13 X_{18}(\text{成熟期总根长密度}) + 0.54 X_2(\text{拔节期深层根生物量})$ ($R^2 = 0.93$, $F = 74.43$, $P < 0.001$)。

结果显示,多元回归分析达显著水平。为进一步确定多元回归分析确定的几个主要根系性状对产量的直接效应与间接效应,对其进行通径分析,发现干旱胁迫下三个根系性状对产量的直接作用(直接通径系数)大小依次为开花期总根长密度($|-0.54|$)>拔节期深层根生物量($|-0.36|$)>成熟期总根长密度($|-0.31|$)。充分供水下,成熟期总根长密度的绝对值($|-1.56|$)大于拔节期深层根生物量($|-0.83|$) (表 7)。

说明无论是在干旱胁迫还是充分供水条件下,减少成熟期的总根长密度(X_{18}),增加拔节期深层根生物量(X_2)对产量有重要的正效应。干旱胁迫下,增加开花期总根长密度可提高冬小麦产量。

表 7 冬小麦产量决定因子的通径分析

Table 7 Path analysis of grain yield

自变量 Independent variable	与 Y 的简单 相关系数 The simple correlation coefficient between Y and other traits	直接通径系数 (直接作用) Direct path coefficient (Direct action)	间接通径系数(间接作用) Indirect path coefficient (Indirect action)		
干旱胁迫 MD					
			X12	X2	X18
X12	0.91 **	0.54		0.14	0.23
X2	0.69 *	0.36	0.21		0.12
X18	-0.73 **	-0.31	-0.47	0.05	
充分供水 WW					
			X18	X2	—
X18	-0.87 **	-1.56		0.69	—
X2	0.61 *	0.83	-0.22		—

* 表示显著($P < 0.05$), ** 表示极显著($P < 0.01$)

3 讨论

两个水分条件下,抗旱性冬小麦的根系更为发达,其总根生物量和根长密度均显著高于干旱敏感性品种,这与前人的研究结果一致^[21]。半干旱雨养农业区的植物根系通常较大,这是自然选择的结果,也是进化上稳定的生长对策^[22]。长期以来,大根系品种成为衡量小麦抗旱性的重要指标。但大量实践证明,过大的根系未能给旱地作物的产量带来实质性提高。在有限的水分条件下,植物通过形成庞大的根系提高个体竞争力,但这种行为于群体水平上的产量是不利的,以人类利益而言则出现了“根系冗余”^[5]。在人工育种过程中,小麦随产量提高根系呈减小的趋势。根据生活史进化对策理论中的权衡思想,当光合产物向某一器官分配的增多,将必然导致向其他功能器官的分配减少。降低光合产物向根系的分配比例及减少根系对同化产物的消耗量,对提高旱地小麦的繁殖分配尤为重要^[16,23]。本研究亦发现,抗旱性品种长旱 58 较长武 134 根系更小,但产量更高。

拔节期时,抗旱品种长旱 58 在干旱胁迫下的总根长密度和深层土壤中的根生物量和根长密度都显著高于长武 134。当水分充足时,长旱 58 的根生物量在表层和深层都显著高于长武 134。同时,长旱 58 的地上生物量在两个水分条件下均显著高于长武 134。研究表明,在苗期拥有更高叶面积和/或生物量被认为是早期生长势(early vigour)强的作物^[24],同时,也被认为是潜在根系活力强的作物^[12]。通常这种早期强生长势的作物根系下扎和延伸速度更快,并具有较高的根生物量和根长密度^[25],可以快速吸收氮等营养元素,提高氮素利用效率^[26]。本研究中,与西农 979 相比,拔节时干旱胁迫条件下小偃 22 的叶面积、地上部生物量和根系、尤其是深层根生物量和根长密度更高,生长势更强。多元逐步回归和通径分析表明,拔节期较高的深层根生物量对产量有显著的正效应。增加冬小麦苗期深层根系有利于改善作物对水分和养分的吸收,并促进作物生

长^[12]。同时,早期生长势强的品种较多的叶面积和地上生物量能够覆盖更多裸露的地表,减少表层土壤水分蒸发,将更多水分用于作物生长,并有助于缓解生育后期的干旱胁迫^[12,27]。因此,与西农 979 相比,小偃 22 的抗旱性更强^[20],可能也与其早期较强的生长势有关。Botwright 等^[28]的研究也表明,早期生长势强的小麦品种产量更高。对澳大利亚小麦的研究发现,早期生长势强的小麦品种能够在早期吸收更多的氮素,有很大的增产和提高小麦品种的潜能,这与其在生育早期深土层中更高的根长密度有关^[12]。

两个水分条件下,开花期和成熟期时长武 134 的表层根生物量和根长密度仍显著高于长旱 58。表层较高的根系分布能够吸收更多的表土水分和养分^[29]。但在干旱胁迫下,表层较高的根系促使种内竞争加剧^[30],并导致根源信号物质 ABA 增加,进而降低作物的气孔导度和光合速率^[31]。与古老品种相比,现代高产春小麦品种减少了对根系部分,尤其是表层根系干物质的投入^[16,23]。同时,干旱胁迫下表层根系的降低有利于作物维持产量稳定^[32-33]。由此可见,旱地作物根系的“生长冗余”主要发生在表土层中。为验证这种“根系冗余”的存在,通过根修剪实验人为去除部分表层根系,发现群体间激烈的地下竞争得到缓解,而产量和水分利用效率得到提高^[32]。开花期时,虽然长武 134 和长旱 58 两品种的深层根生物量没有差别,但长旱 58 的深层根长密度在开花期和成熟期仍显著高于长武 134。干旱胁迫下,根系向深土层发展更有利于旱地作物生长。当表土层水分枯竭时,深土层中根系分布对土壤有效水的充分吸收起到积极作用^[33]。有研究发现,小麦在花后每额外获得 1 mm 的深土层水分,产量增加 62 kg/hm²^[29]。Lynch 和 Wojciechowski 提出 SCD (Steep, cheap, and deep) 根系模型,认为该根型可以促进深层土壤水分的吸收和利用,是旱地作物的理想根型^[34]。因此,旱地作物深层根系并不存在“生长冗余”,而深层根系的增加,对旱地作物维持较高的产量及产量潜力具有非常重要的作用^[35]。

根长密度是根系研究的重要指标^[36],与根生物量相比,根长密度更能体现根系的吸水活性^[37]。本研究表明,干旱条件下开花期总根长密度和成熟期总根长密度均与产量呈显著相关关系。旱作条件下,高效合理的利用土壤水分是关系作物产量高低的主要因素。开花期时较高的根长密度有利于干旱条件下的水分吸收^[38-39]。干旱的土层中,水分向根表面流动受土壤阻力的影响^[39-40]。土壤中根长密度越高,根系与土壤间的接触面积就越大,水分流向根表面积的阻力就越小^[40],对土壤水分的有效吸收越大^[41-42],在生育中后期能够捕捉更多的水分满足自身需求,有利于后期灌浆并提高产量^[43]。经过相关、多元回归和通径分析,显示干旱胁迫下开花期总根长密度对产量的直接贡献最大,对产量有显著的正效应。但根系是碳水化合物主要的消耗者,维持庞大的根生物量和根长密度都需要消耗大量的光合产物^[18],进而对灌浆后期造成影响。成熟期总根长密度在两个水分条件下对产量的直接贡献(直接通径系数)均为负值,尤其在水分充足的条件下,成熟期总根长密度对产量的直接贡献最大。与小偃 22 相比,西农 979 花后光合产物向籽粒中运转更快^[44],这可能与其生育后期根长密度降低有关。但作为水分吸收器官,根系必须保证一定的大小。充分供水时,成熟期西农 979 的总根长密度仅为小偃 22 的 35%,过低的花后根长密度可能使西农 979 难以维持后期叶片光合功能,这可能是其花后干物质积累量显著低于小偃 22^[44]的主要原因。

本研究表明,旱地冬小麦根系的“生长冗余”具有高度的空间异质性,根系冗余主要发生在表土层中;对深土层而言,更多的根长密度有助于对生育后期土壤有效水分的充分吸收,有利于维持较高的产量。因此,高产旱地小麦品种根系的选育不能简单的以大/小来区分^[12]。各主要生育期根系特性都对产量具有重要作用。苗期时冬小麦生物量增加迅速,对水分和养分需求较高^[45],因而苗期拥有更高深层根系的品种对产量形成具有正效应。同时,开花期时根系的生长发育对作物生产非常重要^[46],尤其是易受干旱胁迫的地区,开花期较高的根长密度有利于产量的提升。此外,成熟期仍维持过高的根长密度则易消耗更多的碳水化合物,对产量形成具有负效应。未来旱地冬小麦根系的选育应减少表层的“根系冗余”,同时兼顾各生育时期根系的生长特点,通过遗传育种和采用有效的农艺措施选择苗期具有更多深层根系、开花期时有较高根长密度而成熟后根系衰亡更快的品种,将有利于旱地冬小麦产量的提高。该实验结果能否更好的应用于旱地农业的生产实践中,今后还需采用田间实验进行进一步验证。

致谢:感谢澳大利亚联邦科学与工业研究组织(CSIRO)Jairo Palta 研究员和陈应龙教授对实验指导和摘要润色给予大力帮助,感谢高陵区农作物研究所惠东静老师和高陵区农技推广中心对本实验的大力支持,特此致谢。

参考文献(References):

- [1] 屈艳萍, 高辉, 吕娟, 苏志诚, 程晓陶, 孙洪泉. 基于区域灾害系统论的中国农业旱灾风险评估. 水利学报, 2015, 46(8): 908-917.
- [2] Deng X P, Shan L, Zhang H P, Turner N C. Improving agricultural water use efficiency in arid and semiarid areas of China. *Agricultural Water Management*, 2006, 80(1/3): 23-40.
- [3] 山仑. 充分挖掘植物自身的抗旱节水潜力. 大自然, 2009, (1): 1-1.
- [4] Hammer G L, Dong Z S, McLean G, Doherty A, Messina C, Schussler J, Zinselmeier C, Paszkiewicz S, Cooper M. Can changes in canopy and/or root system architecture explain historical maize yield trends in the U.S. Corn Belt? *Crop Science*, 2009, 49(1): 299-312.
- [5] Zhang D Y, Sun G J, Jiang X H. Donald's ideotype and growth redundancy: a game theoretical analysis. *Field Crops Research*, 1999, 61(2): 179-187.
- [6] Edmeades G O, Bolaños J, Chapman S C, Lafitte H R, Bänziger M. Selection improves drought tolerance in tropical maize populations: I. Gains in biomass, grain yield, and harvest index. *Crop Science*, 1999, 39(5): 1306-1315.
- [7] Araus J L, Slafer G A, Reynolds M P, Royo C. Plant breeding and drought in C_3 cereals: what should we breed for? *Annals of Botany*, 2002, 89(7): 925-940.
- [8] Richards R A, Rebetzke G J, Condon A G, Van Herwaarden A F. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Science*, 2002, 42(1): 111-121.
- [9] Abdolshahi R, Nazari M, Safarian A, Sadathossini T S, Salarpour M, Amiri H. Integrated selection criteria for drought tolerance in wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding programs using discriminant analysis. *Field Crops Research*, 2015, 174: 20-29.
- [10] Herder G D, Van Isterdael G, Beeckman T, De Smet I. The roots of a new green revolution. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(11): 600-607.
- [11] Manschadi A M, Christopher J, Devoil P, Hammer G L. The role of root architectural traits in adaptation of wheat to water-limited environments. *Functional Plant Biology*, 2006, 33(9): 823-837.
- [12] Palta J A, Chen X, Milroy S P, Rebetzke G J, Dreccer M F, Watt M. Large root systems: are they useful in adapting wheat to dry environments? *Functional Plant Biology*, 2011, 38(5): 347-354.
- [13] Waddell H A, Simpson R J, Ryan M H, Lambers H, Garden D L, Richardson A E. Root morphology and its contribution to a large root system for phosphorus uptake by *Rytidosperma* species (wallaby grass). *Plant and Soil*, 2017, 412(1/2): 7-19.
- [14] 王建永, 李朴芳, 程正国, Batool A, 吕广超, 祝英, 熊友才. 旱地小麦理想株型与生长冗余. 生态学报, 2015, 35(8): 2428-2437.
- [15] 李朴芳, 程正国, 赵鸿, 张小丰, 李冀南, 王绍明, 熊友才. 旱地小麦理想株型研究进展. 生态学报, 2011, 31(9): 2631-2640.
- [16] Siddique K H M, Belford R K, Tennant D. Root: shoot ratios of old and modern, tall and semi-dwarf wheats in a Mediterranean environment. *Plant and Soil*, 1990, 121(1): 89-98.
- [17] Wasson A P, Richards R A, Chatrath R, Misra S C, Prasad S V S, Rebetzke G J, Kirkegaard J A, Christopher J, Watt M. Traits and selection strategies to improve root systems and water uptake in water-limited wheat crops. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(9): 3485-3498.
- [18] Ehdaie B, Layne A P, Wainess J G. Root system plasticity to drought influences grain yield in bread wheat. *Euphytica*, 2012, 186(1): 219-232.
- [19] Sun Y Y, Wang X L, Wang N, Chen Y L, Zhang S Q. Changes in the yield and associated photosynthetic traits of dry-land winter wheat (*Triticum aestivum* L.) from the 1940s to the 2010s in Shaanxi Province of China. *Field Crops Research*, 2014, 167: 1-10.
- [20] 张龙龙, 杨明明, 董剑, 赵万春, 高翔, 陈冬阳. 三个小麦新品种不同生育阶段抗旱性的综合评价. 麦类作物学报, 2016, 36(4): 426-434.
- [21] Hudak C M, Patterson R P. Root distribution and soil moisture depletion pattern of a drought-resistant soybean plant introduction. *Agronomy Journal*, 1996, 88(3): 478-485.
- [22] 张大勇, 姜新华, 赵松岭, 段舜山. 半干旱区作物根系生长冗余的生态学分析. 西北植物学报, 1995, 15(5): 110-114.
- [23] Song L, Li F M, Fan X W, Xiong Y C, Wang W Q, Wu X B, Turner N C. Soil water availability and plant competition affect the yield of spring wheat. *European Journal of Agronomy*, 2009, 31(1): 51-60.
- [24] Richards R A, Lukacs Z. Seedling vigour in wheat - sources of variation for genetic and agronomic improvement. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2002, 53(1): 41-50.
- [25] Rebetzke G J, Richards R A. Genetic improvement of early vigour in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1999, 50(3): 291-302.
- [26] Pang J Y, Milroy S P, Rebetzke G J, Palta J A. The influence of shoot and root size on nitrogen uptake in wheat is affected by nitrate affinity in the

- roots during early growth. *Functional Plant Biology*, 2015, 42(12): 1179-1189.
- [27] Liao M T, Palta J A, Fillery I R P. Root characteristics of vigorous wheat improve early nitrogen uptake. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2006, 57(10): 1097-1107.
- [28] Botwright T L, Condon A G, Rebetzke G J, Richards R A. Field evaluation of early vigour for genetic improvement of grain yield in wheat. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2002, 53(10): 1137-1145.
- [29] Kang S Z, Zhang L, Liang Y L, Dawes W. Simulation of winter wheat yield and water use efficiency in the Loess Plateau of China using WAVES. *Agricultural Systems*, 2003, 78(3): 355-367.
- [30] Ma S C, Xu B C, Li F M, Liu W Z, Huang Z B. Effects of root pruning on competitive ability and water use efficiency in winter wheat. *Field Crops Research*, 2008, 105(1/2): 56-63.
- [31] Du Y L, Wang Z Y, Fan J W, Turner N C, Wang T, Li F M. β -Aminobutyric acid increases abscisic acid accumulation and desiccation tolerance and decreases water use but fails to improve grain yield in two spring wheat cultivars under soil drying. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(13): 4849-4860.
- [32] Fang Y, Xu B C, Turner N C, Li F M. Grain yield, dry matter accumulation and remobilization, and root respiration in winter wheat as affected by seeding rate and root pruning. *European Journal of Agronomy*, 2010, 33(4): 257-266.
- [33] Fang Y, Liu L, Xu B C, Li F M. The relationship between competitive ability and yield stability in an old and a modern winter wheat cultivar. *Plant and Soil*, 2011, 347(1/2): 7-23.
- [34] Lynch J P, Wojciechowski T. Opportunities and challenges in the subsoil: pathways to deeper rooted crops. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(8): 2199-2210.
- [35] Fang Y, Du Y L, Wang J, Wu A J, Qiao S, Xu B C, Zhang S Q, Siddique K H M, Chen Y L. Moderate drought stress affected root growth and grain yield in old, modern and newly released cultivars of winter wheat. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 672.
- [36] Schmidhalter U, Selim H M, Oertli J J. Measuring and modeling root water uptake based on ^{36}Cl discrimination in a silt loam soil affected by groundwater. *Soil Science*, 1994, 158(2): 97-105.
- [37] Coelho E F, Or D. Root distribution and water uptake patterns of corn under surface and subsurface drip irrigation. *Plant and Soil*, 1999, 206(2): 123-136.
- [38] White C A, Sylvester-Bradley R, Berry P M. Root length densities of UK wheat and oilseed rape crops with implications for water capture and yield. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(8): 2293-2303.
- [39] Nakhforoosh A, Gausgruber H, Kaul H P, Bodner G. Wheat root diversity and root functional characterization. *Plant and Soil*, 2014, 380(1/2): 211-229.
- [40] Draye X, Kim Y, Lobet G, Javaux M, Tardieu F. Model-assisted integration of physiological and environmental constraints affecting the dynamic and spatial patterns of root water uptake from soils. *Journal of Experimental Botany*, 2010, 61(8): 2145-2155.
- [41] Kirkegaard J A, Lilley J M, Howe G N, Graham J M. Impact of subsoil water use on wheat yield. *Australian Journal of Agricultural Research*, 2007, 58(4): 303-315.
- [42] Manschadi A M, Hammer G L, Christopher J T, deVoil P. Genotypic variation in seedling root architectural traits and implications for drought adaptation in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant and Soil*, 2008, 303(1/2): 115-129.
- [43] Ludlow M M, Muchow R C. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Advances in Agronomy*, 1990, 43: 107-153.
- [44] 李学军, 李立群, 张瑞轩, 伍跃成, 刘顺, 王辉. 高产优质小麦新品种西农 979 叶面积、叶绿素含量及干物质积累的特点. *麦类作物学报*, 2008, 28(6): 1054-1057.
- [45] Heřmanský A, Středa T, Chloupek O. Improved wheat grain yield by a new method of root selection. *Agronomy for Sustainable Development*, 2015, 35(1): 195-202.
- [46] Davidson D J, Chevalier P M. Preanthesis tiller mortality in spring wheat. *Crop Science*, 1990, 30(4): 832-836.