

人工选择下旱地小麦生长塑性与产量形成特征

刘英霞¹ 王建永¹ 程正国¹ Asfa Batool¹ 祝英^{1,2} 陈应龙^{3,4} 王静¹ 熊友才^{1*}

(¹兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室/干旱农业生态研究所/生命科学院, 兰州 730000; ²甘肃省科学院生物研究所, 兰州 730000; ³中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; ⁴西澳大学地球与环境学院/西澳大学农业研究所, 澳大利亚佩斯 6009)

摘要 旱地小麦在进化过程中经受了自然和人工的双重选择, 其中人工选择在品种驯化和改良过程中扮演了关键的角色. 本文综述了人工选择下旱地小麦进化特征、生理可塑性、形态可塑性和种群属性演变等几个相对独立、但又相互联系的问题, 探讨了旱地小麦适应逆境胁迫的生理生态机理, 并勾画了其进化路线. 在旱地小麦从二倍体到六倍体的漫长进化历程中, 自然选择对小麦适应外界环境起到关键作用; 随着人工选择的介入, 以产量为主要目标的性状选择不断得到强化, 从群体上呈现适应逆境的形态特征. 人工选择下旱地小麦的水分及养分利用效率不断提升, 生物量分配呈现出地下部减少、地上部增加的分配特征, 对密度胁迫和高温胁迫的耐受性不断增强, 但单位面积光合速率呈逐渐降低趋势. 旱地小麦生产是复杂的群体过程, 而非简单的个体反应. 人工选择提高了旱地小麦的种群适合度和个体繁殖分配, 强化了与环境的协同性, 却弱化了其自然种群属性. 本文还对旱地小麦的进化图进行了描绘, 对气候变化下旱地小麦育种和栽培管理提出几点建议.

关键词 旱地小麦; 人工选择; 生理塑性; 表型塑性; 进化

Growth plasticity and yield formation in dryland wheat (*Triticum aestivum*) under artificial selection. LIU Ying-xia¹, WANG Jian-yong¹, CHENG Zheng-guo¹, ASFA Batool¹, ZHU Ying^{1,2}, CHEN Ying-long^{3,4}, WANG Jing¹, XIONG You-cai^{1*} (¹State Key Laboratory of Grassland and Agro-Ecosystems, Institute of Arid Agroecology, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; ²Institute of Biology, Gansu Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; ³State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China; ⁴School of Earth and Environment, Institute of Agriculture, the University of Western Australia, Perth 6009, Australia).

Abstract: Dryland wheat has gone through double selections, including natural and artificial selection, in the evolutionary process. During this process, artificial selection played a key role in variety domestication and improvement. This paper summarized a few relatively independent but interrelated issues including evolutionary characteristics, physiological plasticity, morphological plasticity and population attribute transition in dryland wheat under artificial selection. It provided an overview on physiological and ecological mechanism of dryland wheat adapting to stress conditions, and an outline of wheat evolution route. In the long-term evolutionary history of dryland wheat from diploid to hexaploid, natural selection acted as a key role for wheat adaptation to stress environments. With the intervention of artificial selection, the yield-oriented phenotyping has been continuously strengthened, and morphological characteristics of wheat tended to display a fine adaptation to adverse environments at population level. As a product of artificial selection, water and nutrient use efficiencies were improved constantly, and biomass allocation pattern showed the characteristics of

本文由科技部国际科技合作项目(2015DFG31840)、国家科技支撑计划项目(2015BAD22B04)、教育部直属高校海外名师项目(Ms2011LZDX059)和中央高校基本科研业务费重点项目(lzujbky-2015-br02)资助 This work was supported by the International Cooperation Program of Ministry of Science and Technology of China (2015DFG31840), the State Science and Technology Support Program (2015BAD22B04), the Overseas Masters Program of Ministry of Education (Ms2011LZDX059) and the Fundamental Research Funds for the Central Universities of China (lzujbky-2015-br02).

2016-12-01 Received, 2017-07-31 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xiongye@lzu.edu.cn

lowering below-ground parts and increasing above-ground parts. In the meantime, the tolerance to density and high temperature stresses tended to be enhanced, while photosynthetic rate per unit area was decreased gradually. Dryland wheat production was a complex population process, rather than a simple individual performance. Artificial selection increased population fitness and individual reproductive allocation in dryland wheat, which in turn strengthened its coordination with environment, but weakened its attributes of natural population. This paper also drew an outline of dryland wheat evolution, and provided a few suggestions for breeding strategies and cultivation management of dryland wheat under climate change.

Key words: dryland wheat; artificial selection; physiological plasticity; phenotypic plasticity; evolution.

自然选择和人工选择因选择目标、生存环境及选择压力的差异,往往导致不同的进化结果。早在 19 世纪,达尔文就指出在作物从野生种进化到现代品种过程中,人工选择和自然选择存在目标异向性^[1]。自然选择倾向于个体选择,即竞争能力强的个体被选择下来^[2];而人工选择的方向是强化群体优势,具有较高产量潜力的个体被选择下来。麦类作物是典型的人工选择产物^[3]。在长期的进化过程中,作物不仅受到以高个体竞争力为目标的自然选择的作用,也受到以高群体产量为目标的人工选择的影响。在长期的人工选择作用下,作物所具有的性状已经弱化了自然种群属性而强化了人工种群属性,即朝向有利于人类生产的方向转变^[4]。小麦进化过程中两种选择作用的权衡关系(trade-off)一直是存在的,且反映在小麦的生理和形态学特征上,最终影响了小麦的种群属性和产量。

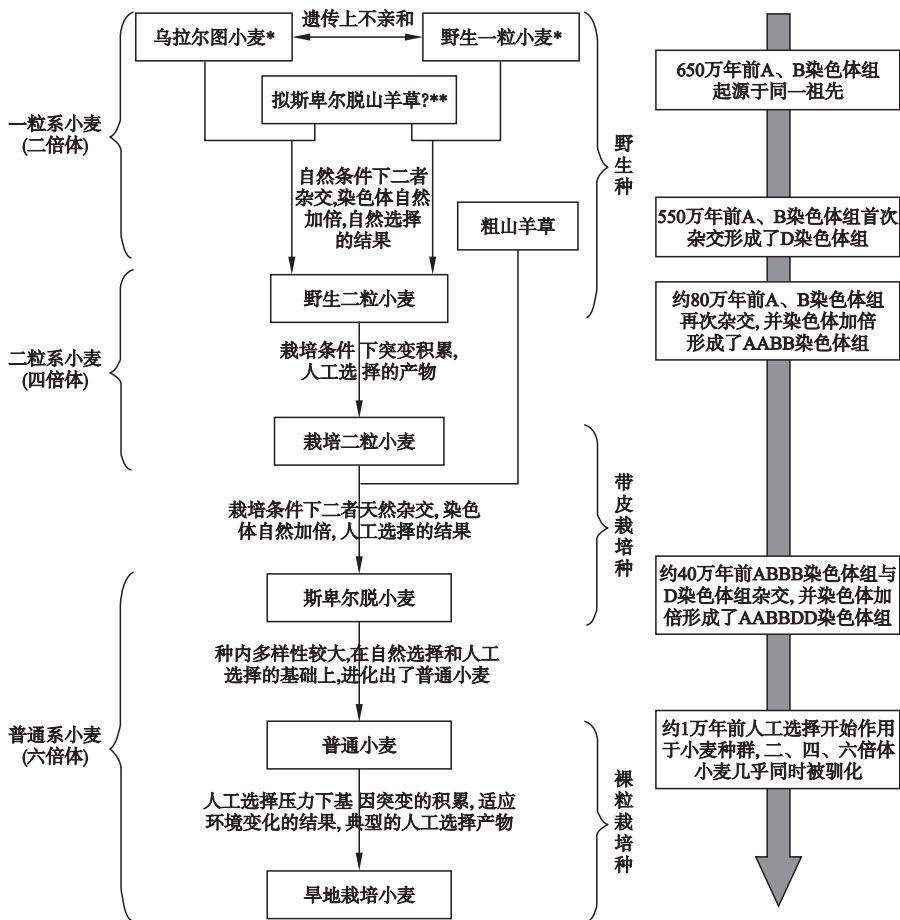
小麦是世界上种植时间最长的粮食作物之一,也是目前世界上第二大粮食作物,对解决粮食安全问题具有重要地位^[5-7]。气候变化对人类的严重影响已成为公认的事实,农业生产是受气候变化影响最敏感和脆弱的领域之一^[8-9],同样小麦生产对气候变化也非常敏感^[6,10]。气候变化可使农业区的降雨、温度和大气 CO₂ 浓度均发生改变。气候环境条件是植物生长重要的生理生态因子,它们的变化会引起植物形态及生理可塑性的变化,这种形态、生理可塑性的变化即是植物对环境的响应及适应方式^[11]。表型可塑性是同一基因型植物对不同环境响应产生不同表型的特性,特定的可塑性本身可遗传,也可接受选择而发生进化,是植物适应外界环境变化的表型基础^[12-13]。作物在漫长的进化过程中,已形成了一系列的生存策略,进化出高度适应当地气候条件的形态、生理特征,即通过生理和形态上的可塑性来适应外界环境。而随着人工选择的介入,作物的形态生理特征会发生相应的改变^[14-15],种群属性也会发生

改变。在气候变化背景下,了解作物进化过程中生理和形态可塑性的演变规律,了解其种群属性的演变趋势,是作物育种需要考虑的问题。本文综述了小麦自二倍体至六倍体的进化过程中生理和形态可塑性的变化趋势,探讨了小麦种群属性改变的生态学机制,为今后小麦育种及栽培管理提出了建议。

1 旱地小麦染色体起源

旱地小麦是现代六倍体小麦的一种特殊类型,是在干旱半干旱地区经过长期的人工选择而培育出的适应当地环境的小麦品种。旱地小麦由二倍体到四倍体再到六倍体的进化是在自然选择和人工选择的双重作用下完成的^[15]。染色体组为 AA 的乌拉尔图小麦(*Triticum urartu*)或野生一粒小麦(*T. boeoticum*)^[14,16]与染色体组为 BB 的二倍体植物在自然条件下杂交并染色体加倍,得到染色体组为 AABB 的野生二粒小麦(*T. dicoccoides*)^[14,17]。野生二粒小麦在人工选择下,经穗轴韧性上突变的积累,形成了穗轴坚韧、小穗不易断落的栽培二粒小麦(*T. dicoccum*)^[18]。栽培二粒小麦与粗山羊草(*Aegilops tauschii*)天然杂交,经过染色体加倍产生了染色体组为 AABBDD 的六倍体斯卑尔脱小麦(*T. spelta*)^[19-20]。斯卑尔脱小麦经过突变的积累和人工选择逐渐进化成为现代六倍体小麦(即普通小麦, *T. aestivum*, $2n=42$, AABBDD)^[21]。普通小麦染色体组起源的研究经历了很长时间,但目前还没有统一的认识^[17]。有学者将具有 AB 染色体组的四倍体小麦与野生一粒小麦杂交能得到正常结实的杂交种,而认为多倍体小麦的 A 染色体组起源于野生一粒小麦或栽培一粒小麦(*T. monococcum*)^[22]。随着对小麦形态学、细胞学和免疫化学的深入研究,更多学者认为乌拉尔图小麦是 A 染色体组的供体^[14]。虽然目前诸多学者对 B 染色体组的起源进行了大量研究,但仍存在较大争议^[16]。有学者采用形态学比较或杂交的方法

普通小麦有多个野生近缘种,这些野生近缘种与普通小麦含有一个或多个相同的染色体组^[14].野生种中的野生一粒小麦、野生二粒小麦和阿拉拉特小麦(*T. araraticum*),它们的籽粒蛋白质含量均较高且具有较强的抗病性,阿拉拉特小麦还表现出较好的抗旱性^[27].其他野生近缘种如山羊草、冰草(*Agropyron cristatum*)和簇毛麦(*Haynaldia villosa*)等属的一些物种具有抗病、高度抗旱、抗寒和耐盐性,其具有的相关抗性基因具有较高的应用价值^[28].小麦育种经验表明,对遗传资源了解越透彻,越容易选出理想的亲本.了解小麦染色体的起源与进化和小麦野生近缘种的种群多样性,有利于正确制定遗传资源收集和原位保存策略,为以后亲本选配及育种工作打下良好的基础^[29].随着以群体产量为目标的人工选择的强化,小麦的基因型、表型及外界环境三



* 小麦 A 染色体组来源的两种可能性: 1) 来源于乌拉尔图小麦, 2) 来源于野生一粒小麦, 图中展示了这两种可能来源. ** 小麦 B 染色体组的来源争议一直很大, 有近 10 种植物被认为是其供体, 目前较多学者认为拟斯卑尔脱山羊草是小麦 B 染色体组的供体, 但已发生了较大变异, 此处用“?”表示其作为 B 染色体组供体的不确定性. * Two hypotheses of the origin of A-genome in wheat were shown in the Figure: 1) originated from the *T. urartu*, and 2) originated from the wild einkorn wheat (*T. boeoticum*). ** It has been controversial on the origin of B-genome, and there were more than 10 kinds of plant species were considered as the donor of the B-genome. Currently, more researchers believed that the *Aegilops speltoides* was the donor of the B-genome, but great variation occurred during its evolution. Here “?” indicated that the uncertainty of B-genome’s donor.

者呈现出复杂的交互关系,小麦与环境相互作用的关系也考虑在育种工作的范畴内.在气候变化背景下,小麦基因型与环境的互作,野生近缘种多样性及染色体组的起源研究更需得到生态学家和农学家的重视,为今后小麦育种提供参考.

2 旱地小麦生理可塑性演变趋势

生理可塑性是指植物生理生化反应特征.作物的生理可塑性受到环境因子的影响,特别在气候变化下这种影响尤为显著.环境因子也会影响作物产量,如光照强度和光照时间直接决定了碳水化合物积累的多少,过高或过低的温度都会影响作物的产量和品质, CO_2 浓度会影响气孔参数和光合速率等.基于作物自身的遗传特性和生理可塑性,了解小麦进化过程中生理塑性的变化趋势,理解作物响应环境变化的生理生态学机制,对于改善旱区农业生态管理技术和选育高生理特性的小麦品种有重要意义,可促进当地农业的发展.

2.1 光合速率的演变趋势

光合作用是作物生长的生理基础,改善光合性能是小麦实现高产的根本途径.许多研究者发现,随着小麦倍性的增加,其光合速率有减小趋势^[30-33].有人认为小麦在进化过程中,叶片结构的不同可能是导致光合速率下降的原因^[30],也有人认为气孔密度和叶绿素含量降低可能是普通小麦光合能力降低的原因^[33].魏爱丽等^[31]发现,野生一粒小麦的穗、叶、鞘等非叶光合器官的光合速率均高于栽培品种,认为野生一粒小麦具有较好的捕获和传递光能的结构和功能.虽然小麦进化过程中各器官的光合速率均有不同程度的降低,但与二、四倍体相比,六倍体仍然具有更高的产量.这是因为六倍体小麦单位面积的净光合速率虽然较低,但由于六倍体小麦在花后其光合速率的下降速度比二、四倍体慢,且叶片衰老速率慢^[34],表现出较高的叶面积指数,因此六倍体具有更高的物质合成能力.

2.2 水分利用效率演变趋势

经典意义上的水分利用效率(water use efficiency, WUE)是作物的生物量与蒸腾蒸发所消耗水量的比值^[35].作物水分利用效率是多基因控制的性状,并受到环境因素的影响,通过改良作物株型以提高作物 WUE 存在很大潜力.小麦的 WUE 是研究的热点问题,了解小麦 WUE 的演变趋势及生态学机制,对培育高 WUE 品种有重要启示.目前较多研究者已从器官、个体和群体水平对 WUE 进行了大量

研究.在器官水平上,小麦叶片的 WUE 随着小麦倍性的增加而增加^[36-37].在个体和群体水平上,小麦生物量水分利用效率(WUE_b)和产量水分利用效率(WUE_g)随小麦倍性的增加均呈增加趋势^[37-38].小麦在染色体倍性增加的过程中其生育期变短,各生育期均提前,蒸腾耗水量相对减少,而生物量和产量却显著增加,使得 WUE_b 和 WUE_g 均显著提高^[39].这说明旱地小麦在水分亏缺的情况下,对水分的利用能力显著提高,能够适应干旱环境,作物的抗旱性增加.另有研究表明,随着植物倍性的增加,气孔密度呈降低趋势,气孔大小呈增加趋势^[40];气孔的大小、密度与水分利用效率有显著的相关性^[41].早在 1982 年, Cowan^[42] 通过研究植物体内的水分吸收散失系统,提出植物体水分利用的气孔最优调节理论.该理论认为,植物在漫长的进化过程中演变出各种适应水分亏缺的结构和机制,尽可能实现对水分利用的最优化.随着小麦倍体的增加,气孔特征的变化降低了蒸腾蒸发速率,减少了水分散失,提高了水分利用效率.小麦 WUE 的演变趋势,不仅反映了小麦生育期、生物量和产量的演变趋势,也反映了其气孔特征的演变趋势,这种演变受到基因与环境的双重制约.

2.3 养分利用效率演变趋势

目前对小麦养分利用效率的研究已有不少报道,研究者从不同耕作方式、施肥量、进化材料和器官水平对其进行了研究^[43-46].随着小麦的进化,养分利用效率总体呈现上升趋势,然而某些元素利用效率的变化趋势仍存在争议:如以生物量为基础的氮利用率(NUE_b),有的研究表现为升高趋势^[47-48],有的则表现为下降趋势^[37];而以生物量为基础的磷利用率(PUE_b)的研究均呈降低趋势^[37,47].随着小麦倍性的增加,以籽粒产量为基础的 NPK 3 种元素的利用效率(NUE_g 、 PUE_g 和 KUE_g)均呈上升趋势.这反映了旱地小麦在进化过程中,通过增加对养分的利用效率,强化了对干旱环境的生态适应能力,这是作物获得高产的一个重要因素.这些复杂的变化趋势表明小麦养分利用效率具有明显的基因型差异^[37],同时外界条件对该性状也产生较大影响.

2.4 耐热性的演变趋势

随着气候变化尤其是温室效应的加剧,高温对小麦的影响越来越受到重视.高温使小麦旗叶光合产物输出加快,同化效率降低,光合持续期缩短,造成产量和品质的下降^[49-50].小麦扬花后期和灌浆期的高温胁迫虽然可以提高蛋白质含量,但却改变了各蛋白的比例,从而降低了蛋白质的质量,使小麦品

质降低^[51-52]。另外,高温胁迫可缩短灌浆期,导致籽粒充实不良,穗粒数减少,最终导致减产。在高温逆境下二、四倍体小麦叶面积和叶绿素含量大幅降低,而六倍体小麦仍能维持较高的叶面积和叶绿素含量,使光合产物积累维持在较高水平。随着倍性的增加,小麦响应高温胁迫的生态适应策略发生转变,使小麦对高温的耐受性有所改善^[53]。自然界中,高温往往是与干旱等非生物胁迫同时发生的,体现作物耐热性性状的一些酶、蛋白质等生化指标的改善,往往也能够提高作物的干旱适应性^[54]。全球气候变暖下高温对农作物的危害日益凸显,高温胁迫也将成为农业生产中的世界性难题^[55]。如何缓解高温对小麦品质及产量的影响,提高小麦对高温的耐受性,是今后小麦育种需要关注的问题。

在旱地小麦漫长的进化过程中,外界环境的复杂变化如极端的温度和干旱条件均能影响到小麦的生长和产量,小麦的各个生理指标也发生相应的改变以适应外界环境的变化。如前文所述,作物耐旱性的增加,往往也增加了耐热性;光合速率降低的品种,其叶片的衰老速率往往较为缓慢,各生理指标间存在协同进化发展的趋势,各指标间存在权衡关系,人工选择影响了这种权衡关系,使得小麦的各个生理指标的表现更有利于高产^[56]。

3 旱地小麦形态学可塑性演变趋势

形态学可塑性表现为植物的形态结构特征随环境的变化而发生相应的变化^[13,57-58]。如随着光照强度的不同,植物的株高、单叶面积等形态指标会发生表型差异;在弱光环境下,植物对光资源的竞争可能会导致对茎部生物量分配的增加(株高增加);随着水分状况的不同,根系的大小(指生物量的大小)及构型也会不同,如干旱胁迫能够显著影响小麦的生物量分配。但对于不同倍性小麦来说,在应对干旱胁迫时却有着不同的生物量分配策略^[53,59]。研究发现,在干旱环境下,二、四倍体小麦地下生物量的降低幅度要大于地上部分,而六倍体小麦地上、地下部分生物量在干旱胁迫下降低幅度没有显著差异^[59-60]。可见外界环境条件不仅能够影响植物的形态特征,也能影响植物体的生物量分配。植物的株型是植株的形态特征及各器官的空间排列方式。在农业生产中,作物的株型既是品种特性,又受栽培环境的影响。实践表明,小麦产量的突破与株型的改良密切相关,高产的基因型必然有其相适应的株型结构^[61]。“理想株型”理论的提出及育种实践^[62],使小麦产量跃上

一个新的台阶。现代小麦的演变是由原始的野生种,经过自然轮回杂交和驯化,逐渐演变成目前广为栽培的六倍体普通小麦。其株型也经历了由“高根冠比、低收获指数、高冠幅/株高、小穗和种子扁长”等杂草型向“低根冠比、高收获指数、小冠幅/株高、大穗多粒”的作物型演变^[15,26,59]。了解人工选择作用下小麦形态学特征的演变趋势,可为塑造高产稳产的“理想株型”小麦提供依据。

3.1 茎形态的演变趋势

小麦株高是直接影响倒伏的关键因素,小麦倒伏与否则会影响产量的高低。小麦进化过程中由于自然选择和人工选择的共同作用,其株高也呈现较大的变化趋势。部分研究发现小麦株高呈现出先升高后降低的趋势^[63-64]。李朴芳^[53]则认为,小麦由二倍体到六倍体其株高一直呈增加趋势,并认为从二倍体到四倍体株高的增加是以自然选择为主导的适应性进化,而四倍体到六倍体株高的增加则主要是以产量为目标的人工选择的结果。小麦株高的演变趋势并不是简单的增高或降低,而包含了人工选择和自然选择的权衡、作物自身资源分配策略的改变以及应对环境变化的生态适应等过程。随着密植程度的升高,过矮的株型势必会影响有效光合面积,相对较高的株型则有利于冠层透光,产生更多的光合产物。但随着小麦株高的增加,对茎秆的能量投入也将增加,这就相应减少了分配到籽粒中的能量,当植株超过一定的高度,必然会造成小麦减产。因此在以产量为目标的人工选择作用下,小麦的株高不可能一直增加。自建国以来,我国小麦品种更换了5~7次,其株高的变化趋势由高变矮^[28]。20世纪60年代小麦平均株高比50年代下降了3.3 cm,70年代比60年代下降了7.5 cm,80年代比70年代又下降了8.3 cm^[14],目前种植的小麦株高已基本稳定^[65]。可见高产作物的株高会维持在一个适合的高度,既保证了良好的透光性和较高的光合面积,又不至消耗过多的能量以降低对籽粒的能量投入。

3.2 叶形态的演变趋势

叶片是小麦进行光合作用、呼吸作用和蒸腾作用的重要器官,小麦的生产能力与叶面积大小、叶空间分布状态是分不开的。小麦进化过程中各叶片的叶夹角、叶开度、弯曲度均表现为逐渐增大趋势,但叶长宽比则呈逐渐减小趋势^[15]。刘建辉^[34]通过对不同小麦进化材料叶面积的比较发现,在小麦开花前,单株总叶面积的大小关系依次为:二倍体>四倍体>六倍体;而开花后,二、四倍体小麦的单株总叶面积

下降速率比六倍体小麦要快,具体表现为花后 20 d,二、四倍体小麦的单株总叶面积较开花期下降了 90%,而六倍体小麦单株总叶面积仅下降了 50%左右.这可能与二、四倍体小麦在花期以前无效分蘖多,花期后无效分蘖快速衰退有关.在小麦进化过程中,叶片形态的变化为:二倍体小麦叶片细长、叶片数少;四倍体小麦叶片长而宽、叶片数较多;普通小麦叶片短而宽、叶片数量少^[15],这说明随着小麦由二倍体向六倍体进化,小麦叶片的长宽比变小,叶片朝着短而宽的方向演变,叶片数量呈现先增加后减少的趋势.小麦叶型的这种变化,符合 Donald^[62]提出的理想株型理论有关叶型的描述:叶片少、小而挺.这也充分说明小麦叶型的演变是朝着理想株型塑造的方向发展的,有利于小麦的群体密植和产量的提高.

3.3 根系大小的演变趋势

根系是作物重要的吸收、合成、固定和支持器官,对作物的生长发育和产量形成起着不可忽视的作用,是衡量作物生产水平的一个重要指标^[66].根系的大小(指根系生物量大小)和形态直接影响作物对水分和养分的吸收利用能力,进而影响地上生物量和产量.小麦的根冠比是反映根系与地上部分生长和干物质积累协调状况的重要指标,根系的生长状况与地上部分生理代谢和干物质的积累密切相关.根冠比过小表明根系生长不良,难以为地上部分输送充足的养分和水分,而根冠比过大则出现根系冗余^[67],使光合产物向营养生长投入过多,向生殖生长投入减少,影响地上生物学产量和经济产量的形成.在小麦进化过程中,随染色体倍性的增加,小麦的根系生长呈递减趋势,而地上部分生长呈递增趋势,即根冠比随小麦倍性的增加而降低^[15,38-39]. Palta 等^[68]认为根系生物量的减少主要与作物分蘖数、根条数和根质量的减少有关.小麦根系的演变趋势与理想株型理论提出的根系为小根系一致.在黄土高原地区,随着集水农业的迅猛发展,过去占优势的大根系古老品种逐渐被小根系品种取代,这些小根系品种能够适应当地的生态环境,获得了较高的产量.小麦进化中根系虽减小了,水分、养分利用效率却显著提高^[48].根系大小的演变趋势不仅是作物适应波动环境的一种生态对策^[69],也包含人工选择的干预.随着小麦由野生种进化到现代栽培品种,其根系特征的变化反映了小麦由自然种群向人工种群的演变.

3.4 地上生物量及收获指数的演变趋势

个体大小是生物体最明显的形态特征.小麦地上生物量的多少反映了其个体大小,与小麦的产量有着密不可分的联系.较高的地上生物量是高产的物质基础.随着小麦由二倍体到六倍体的进化,小麦的地上生物量呈现出先升高后略微下降的演变趋势^[39,64].在小麦的进化过程中其地下生物量显著减少,地上生物量呈增加趋势,这是小麦进化过程中生物量分配模式由下向上发生迁移的结果^[53].小麦地上生物量的增加使较多的能量分配到营养器官叶、茎以及生殖器官穗中,促进了产量的提高.

收获指数是经济产量与同化产物总量之比,标志着同化产物向籽粒分配的效率,在一定程度上反映了流的通畅性和源的生理效能^[53].源、库、流三者既相互独立又相互联系,在一定条件下协调、平衡,最终决定作物的产量.现代小麦较原始二倍体小麦高产的主要原因就是收获指数的增加.现代小麦产量的显著增加主要源于花后光合产物的高效积累,虽然六倍体小麦单株穗数比二倍体和四倍体小麦少,但由于花期后维持了相对较长的光合功能期和相对较高的单株叶面积,能够制造更多的光合产物,表现出较高的产量和收获指数^[34].不仅作物的形态、光合性能会影响到收获指数,田间微环境的变化也能影响到收获指数的大小.随着集约型农业的发展,人工栽培环境下作物生存墒情得到改善,促使更多的能量分配到籽粒部分,优化了资源分配,作物的收获指数逐步得到提高.随着小麦的进化,分蘖数减少,导致穗数减少,但其穗粒数和千粒重显著增加^[53],这在一定程度上增加了小麦的库容量,为小麦收获指数的提高奠定了基础.小麦产量的提高与其收获指数的增加是显著相关的,当今粮食问题日益严峻,扩大小麦的库容量,提高收获指数,是提高小麦产量行之有效的方法.

4 旱地小麦与环境的互作及种群属性

植物与环境的相互作用一直是生态学研究热点问题.植物在漫长的进化过程中与环境相互作用,逐渐形成了许多生理形态方面的适应对策,以最大程度减小逆境的不利影响,这些适应对策的表现即为植物性状,也称植物属性^[70].从种群尺度的角度看,种群的适应对策则表现为种群属性.生态理论认为同一性状的大部分差异是环境变化下植物适应的结果,这些差异会通过短时间的适应和选择,产生新的生态型甚至基因型. Nevo 等^[71]通过对旱区小麦野

表 1 旱地小麦进化过程中竞争能力、产量形成因子、生理和形态指标的演变
Table 1 Evolutionary trend of competitiveness, yield formation factors, physiological and morphological traits in dryland wheat

	二倍体 Diploid	四倍体 Tetraploid	六倍体 Hexaploid
竞争能力 Competitiveness	个体竞争能力强	个体竞争能力较强	个体竞争能力弱
株高、叶面积、分蘖数 Plant height, leaf area and tillers number	植株矮小, 单株叶面积较小, 分蘖多	植株较高, 单株叶面积较大, 分蘖较多	植株较高、适于密植, 单株叶面积较大, 分蘖少
生物量 Biomass	地上生物量小, 地下生物量大, 根冠比大, 根系冗余多	地上生物量变大, 根系生物量变小, 根冠比减小, 根系冗余较多	地上生物量大, 根系生物量小, 根冠比继续减小, 根系冗余变小
产量形成因子 Yield formation factor	穗粒数少, 千粒重低, 低收获指数和产量	穗粒数及千粒重均增加, 收获指数和产量提高	穗粒数及千粒重持续增加, 收获指数和产量继续升高
光合特性及叶片衰老速度 Photosynthesis and leaf senescence	单位面积叶片光合速率高, 花后叶片衰老快	单位面积叶片光合速率降低, 花后叶片衰老速度变慢	单位面积叶片光合速率有所降低, 花后叶片衰老速度慢

生近缘种的研究发现,从 1980 年到 2008 年短短 28 年时间内小麦野生近缘种对于旱环境产生了适应性演变,无论基因型还是表现型均发生了显著性变异,可见小麦野生近缘种对于旱环境具有较强的适应机制.植物在进化的过程中会不断地适应周围的环境,同时也会反过来对外界环境产生影响.植物与环境间的相互选择过程能影响植物群落的属性和进化.不仅植物与植物之间能够协同进化,植物与环境也能达到协同进化的效果^[72].有研究发现,黄土高原地区环境因素能够显著影响旱地小麦的产量.环境差异是引起我国旱地春小麦产量差异的主要原因,环境间、基因型与环境互作等引起的小麦产量的变异要远大于基因型引起的变异^[73].因此要重视基因型与环境互作对小麦进化的影响.

自然植物种群因环境变化产生新的生态型,往往更能适应当前环境,有更强的竞争力和更高的适合度.如在干旱半干旱地区,旱生植物往往具有较大的根系和较高的根冠比,而对于这些地区的旱地小麦来说,其根冠比却远远低于自然植被的根冠比^[74].且随着人工选择的干预,旱地小麦的根系生物量呈减小趋势,根冠比呈降低趋势,而产量却显著增加,相对于自然植物而言,减少了生长冗余^[67] (growth redundancy).从种群进化角度来看,大根系小麦对水肥等限制性资源有较强的竞争力;而根据资源分配理论,有限资源向某一功能器官分配过多,而分配到其他功能器官的资源就会相应减少.当小麦的根系增加到一定程度后,对根系的生物量分配便不再增加,资源分配格局趋于稳定,最终达到进化上的稳定(evolutionarily stable strategy, ESS).从作物本身的自然属性出发,生长冗余的特性是长期进化过程中形成的适应环境波动、提高竞争能力的生态对策,是长期自然选择和进化的结果^[75].在自然选

择和人工选择的双重作用下,旱地小麦由二倍体到古老六倍体继而到现代品种的进化过程中,其资源分配策略和形态特征均发生了一系列的变化(表 1, 图 2).现代小麦与二、四倍体小麦以及古老六倍体小麦相比,具有根系变小、株高和地上部分生物量适中、根冠比变小、叶片功能期较长等特征.现代小麦品种更高产高效,更适于密植.在人工选择作用下,旱地小麦种群的演变过程是一个不断消减冗余,但又无法完全消除冗余的过程^[59],其种群属性也由自然种群演变为人工种群.

5 展 望

作物在长期的进化过程中形成了一系列的生存策略,通过生理和形态上的可塑性来应对外界环境的变化.可塑性使作物对气候变化具有更强的适应性,且更易获得稳产.小麦作为自然选择和人工选择双重作用下的产物,其群体生产具有自然种群和人工种群的属性.随着人工选择的强化,小麦生理和形态学特性的演变均带有强烈的人工选择痕迹,也更

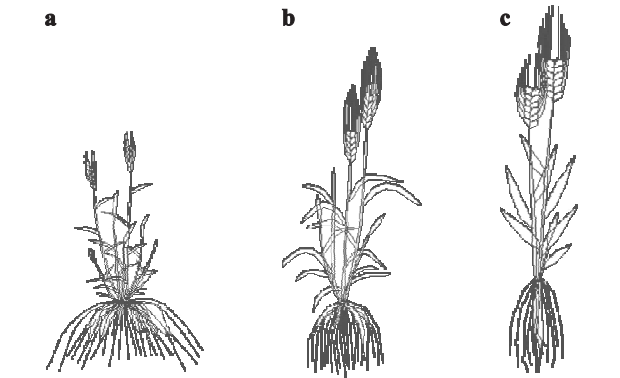


图 2 旱地小麦进化过程中株型变化示意图
Fig.2 Schematic diagram of plant architecture change during the dryland wheat evolution.
a) 二倍体 Diploids; b) 四倍体 Tetraploid; c) 六倍体 Hexaploid.

加适于密植,提高了群体产量,强化了人工种群属性特征.同时针对小麦生理特性的可塑性,育种过程中应更重视非叶光合器官光合能力的选择,协同提高各器官的光合能力,达到“增源”的目的.因此,基于小麦的进化特征和种群属性演变的生态学机制研究,可为未来的小麦育种及栽培管理工作提供理论支持,可降低气候变化对小麦产量带来的负面影响,确保粮食安全.

旱地小麦作为干旱半干旱雨养农业区的主粮作物,对维持当地农民生计和解决粮食安全具有重要意义.在长期的进化过程中,旱地小麦对于干旱环境从生理、形态学等方面产生了适应.了解旱地小麦进化过程中生理、形态学特征的变化趋势,了解旱地小麦的种群属性及与环境互作的复杂关系,有利于培育出适应干旱环境的旱地小麦品种.为此我们对今后旱地小麦的育种与栽培管理提出以下建议:1)基于形态学特征的演变趋势和“理想株型”的育种思想,进一步改良作物株型,在半干旱雨养农业区应培育小根系品种,减少根系的生长冗余;可以采取适当的栽培管理措施(深播)来控制根系的生长,尤其是避免开花前期土壤水分的过度利用.2)采用刈割或者化学处理方法,适当减少生长前期的叶面积和无效分蘖数等,减少小麦的消耗器官,减少地上部分的生长冗余.同时在扬花期及灌浆期侧重穗粒数和千粒重的增加,达到“扩库”的目的.3)采用适当的播种密度,增加群体密度等.4)干旱地区外界环境的波动性大,环境的变化对作物种群属性的演变起着举足轻重的作用,因此需强化人工选择的影响,提高旱地小麦种群与环境的协同性;改良小麦的生理特性以响应气候的变化,培育高光效及耐热性强的小麦品种.

旱地小麦生产是复杂的群体过程,而非简单的个体反应,应基于群体生产的思想来培育新品种,培育小根系、弱竞争者以及生长冗余小的个体,突显人工选择下的种群属性.目前日益明显的气候变化对小麦的适应性提出新的要求^[65],今后我国小麦育种将面临更严峻的挑战,既要继续改良作物株型和生理特性,提高个体繁殖分配能力,强化与环境的协同性;还要降低个体的竞争力,减少生长冗余,弱化自然种群属性.意识到种群生态学与进化生物学相结合的重要性,促进两学科观点的融合将为作物育种和农业发展提供新的指导思想.

参考文献

[1] Darwin C. The Variation of Animals and Plants under

Domestication. London: John Murray, 1868

[2] Denison RF, Kiers ET, West SA. Darwinian agriculture: When can humans find solutions beyond the reach of nature selection? *The Quarterly Review of Biology*, 2003, **78**: 145–168

[3] Li F-M (李凤民), Yan X (鄢 郇), Guo A-H (郭安红), *et al.* A discussion on the non-hydraulic root-sourced signals and life history strategy of wheat crops. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2000, **20** (3): 510–513 (in Chinese)

[4] Zhao S-L (赵松岭), Li F-M (李凤民), Zhang D-Y (张大勇), *et al.* Crop production is a population process. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1997, **17** (1): 100–104 (in Chinese)

[5] Sui N (隋 娜), Li M (李 萌), Tian J-C (田纪春), *et al.* Photosynthetic characteristics of super high yield wheat cultivars at late growth period. *Acta Agonomica Sinica* (作物学报), 2005, **31** (6): 808–814 (in Chinese)

[6] Mayer KFX, Rogers J, Doležel J, *et al.* A chromosome-based draft sequence of the hexaploid bread wheat (*Triticum aestivum*) genome. *Science*, 2014, **345**: 1251788

[7] Pfeifer M, Kugler KG, Sandve SR, *et al.* Genome interplay in the grain transcriptome of hexaploid bread wheat. *Science*, 2014, **345**: 1250091

[8] Alexandrov VA, Hoogenboom G. Vulnerability and adaptation assessments of agricultural crops under climate change in the southeastern USA. *Theoretical and Applied Climatology*, 2000, **67**: 45–63

[9] Li B-G (李白鸽). A Study on the Evolution Characteristics of Agricultural Climate Resources and Wheat and Rice Potential Productivity during the Last 30 Years in Jianghuai Region. Master Thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011 (in Chinese)

[10] Li G (李 广), Li Y (李 玥), Huang G-B (黄高宝), *et al.* The effects of climate change on dryland wheat production under different tillage systems. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2012, **21** (5): 160–168 (in Chinese)

[11] Xu Z-Z (许振柱), Zhou G-S (周广胜), Xiao C-W (肖春旺), *et al.* Interactive effects of doubled atmospheric CO₂ concentrations and soil drought on whole plant carbon allocation in two dominant desert shrubs. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2005, **29** (2): 281–288 (in Chinese)

[12] Wang T-H (王天慧). The Study of Plant Phenotypic Plasticity and Life-history Strategies. PhD Thesis. Changchun: Northeast Normal University, 2006 (in Chinese)

[13] Lu X-M (陆霞梅), Zhou C-F (周长芳), An S-Q (安树青), *et al.* Phenotypic plasticity, allometry and invasiveness of plants. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2007, **26** (9): 1438–1444 (in Chinese)

[14] Dong Y-C (董玉琛), Zheng D-S (郑殿生). China Wheat Genetic Resources. Beijing: China Agriculture Press, 1999 (in Chinese)

[15] Li P-F (李朴芳), Cheng Z-G (程正国), Zhao H (赵鸿), *et al.* Current progress in plant ideotype research of dryland wheat (*Triticum aestivum* L.). *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31** (9): 2631–2640 (in Chinese)

[16] Yu B-L (余波瀾), Huang Z-F (黄朝峰), Zhou W-J (周文娟), *et al.* Evolution study of wheat (*Triticum aestivum* L.) A, B and D genome based on DNA sequence similarity. *Acta Genetica Sinica* (遗传学报), 2001, **28**

- (7): 635–639 (in Chinese)
- [17] Marcussen T, Sandve SR, Heier L, *et al.* Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat. *Science*, 2014, **345**: 1250092
 - [18] Cao Y-P (曹亚萍). The origin and evolution of wheat and genetic resources of Chinese wheat. *Journal of Wheat Research* (小麦研究), 2008, **29**(3): 1–10 (in Chinese)
 - [19] Wang X-R (王晓蓉), Li W (李伟), Zheng Y-L (郑有良). Principal component and cluster analysis of agronomic characters in *Triticum dicoccum* Schrank. *Journal of Sichuan Agricultural University* (四川农业大学学报), 2007, **25**(3): 239–248 (in Chinese)
 - [20] Yu W-L (于伟丽). Advances of study on *Triticum dicoccoides* and its application in wheat improvement. *Shandong Agricultural Sciences* (山东农业科学), 2009 (9): 14–18 (in Chinese)
 - [21] Pu Z-E (蒲至恩), Liu Y-X (刘亚西), Li W (李伟). Origin and genetics of spelt wheat (*Triticum spelta* L.) and its utilization in the genetic improvement of common wheat (*T. aestivum* L.). *Journal of Plant Genetic Resources* (植物遗传资源学报), 2009, **10**(3): 475–479 (in Chinese)
 - [22] Fang J-Y (房敬义). Cloning, Molecular Evolutionary Analysis and Genetic Transformation of Novel High Molecular Weight Glutenin Genes from *Aegilops tauschii*. PhD Thesis. Wuhan: Huazhong University of Science and Technology, 2008 (in Chinese)
 - [23] He R-F (何瑞锋). The origin and evolution of wheat genome. *Bulletin of Biology* (生物学通报), 1999, **34**(5): 17–18 (in Chinese)
 - [24] Xiao J (肖静), Tian J-C (田纪春). Reviewed on D genome of *T. aestivum* L. *Molecular Plant Breeding* (分子植物育种), 2008, **6**(3): 537–541 (in Chinese)
 - [25] Tanno K, Willcox G. How fast was wild wheat domesticated? *Science*, 2006, **311**: 1886
 - [26] Dubcovsky J, Dvorak J. Genome plasticity: A key factor in the success of polyploid wheat under domestication. *Science*, 2007, **316**: 1862–1866
 - [27] Zhang J-B (张金波), Wang W (王威), Xiao J (肖菁), *et al.* Study and utilization of wild relatives of wheat in Xinjiang Uygur Autonomous Region. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2011, **27**(5): 29–32 (in Chinese)
 - [28] Liu X (刘旭), Zheng D-S (郑殿生), Dong Y-C (董玉琛), *et al.* Diversity assessment of crops and their relatives in China. *Journal of Plant Genetic Resources* (植物遗传资源学报), 2008, **9**(4): 411–416 (in Chinese)
 - [29] Fu X-Y (傅晓艺), Fu Y-W (付艺伟), Liu G-R (刘桂茹). Advanced research on genetic diversity of wheat. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), 2008, **23**(suppl.): 142–145 (in Chinese)
 - [30] Zhang R-X (张荣铤), Zhang Y-Z (张玉忠), Shen Y-G (沈允钢), *et al.* Responses of photosynthesis to light, temperature, CO₂ and water stress in different wheat species. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1995, **21**(2): 161–164 (in Chinese)
 - [31] Wei A-L (魏爱丽), Zhang Y-H (张英华), Huang Q (黄琴), *et al.* Dynamic characteristics of photosynthetic rate and carbon assimilation enzyme activities of different green organs in different genotypes of wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2007, **33**(9): 1426–1431 (in Chinese)
 - [32] Shi L (史磊). Photosynthetic Characteristics of Different Wheat Genotypes under Water Stress. Master Thesis. Yangling: Northwest A&F University, 2006 (in Chinese)
 - [33] Li M-S (李茂松), Wang C-Y (王春艳), Song J-Q (宋吉青), *et al.* Evolutional trends of leaf stomatal and photosynthetic characteristics in wheat evolutions. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(11): 5385–5391 (in Chinese)
 - [34] Liu J-H (刘建辉). Differences of Nitrogen Utilization Efficiency and Its Physiological Mechanism in Different Wheat Related Species. Master Thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2007 (in Chinese)
 - [35] Bolger TP, Turner NC. Transpiration efficiency of three Mediterranean annual pasture species and wheat. *Oecologia*, 1998, **115**: 32–38
 - [36] Zhang Z-B (张正斌), Xu P (徐萍). Reviewed on wheat genome. *Hereditas* (遗传), 2002, **24**(3): 389–394 (in Chinese)
 - [37] Huang ML, Deng XP, Zhao YZ, *et al.* Water and nutrient use efficiency in diploid, tetraploid and hexaploid wheats. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2007, **49**: 706–715
 - [38] Zhang S-Q (张岁岐), Shan L (山仑), Deng X-P (邓西平). Changes of water use efficiency and its relation to root growth in wheat evolution. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 2002, **47**(17): 1327–1331 (in Chinese)
 - [39] Huang M-L (黄明丽), Deng X-P (邓西平), Zhou S-L (周生路), *et al.* Grain yield and water use efficiency of diploid, tetraploid and hexaploid wheats. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27**(3): 1113–1121 (in Chinese)
 - [40] Shao HB, Chu LY, Jaleel CA, *et al.* Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants-biotechnologically and sustainably improving agriculture and the eco-environment in arid regions of the globe. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2009, **29**: 131–151
 - [41] Hamid K, Philippe M, Shao HB, *et al.* Variation for stomatal characteristics and water use efficiency among diploid, tetraploid and hexaploid Iranian wheat landraces. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2010, **57**: 307–314
 - [42] Cowan IR. Regulation of water use in relation to carbon gain higher plants// Lange L, ed. *Physiological Plant Ecology II*. Berlin: Springer, 1982: 589–613
 - [43] He X-Y (何晓雁), Hao M-D (郝明德), Li H-C (李慧成), *et al.* Effects of different fertilization on yield of wheat and water and fertilizer use efficiency in the Loess Plateau. *Plant Nutrition and Fertilizer Science* (植物营养与肥料学报), 2010, **16**(6): 1333–1340 (in Chinese)
 - [44] Chang X-H (常旭虹), Zhao G-C (赵广才), Yang Y-S (杨玉双), *et al.* Effects of tillage mode and nitrogen application rate on nitrogen use efficiency of wheat in a farming-pasture zone of North China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(4): 995–1000 (in Chinese)
 - [45] Li T-L (李廷亮), Xie Y-H (谢英荷), Hong J-P (洪坚平), *et al.* Effects of nitrogen application rate on photosynthetic characteristics, yield, and nitrogen utilization in rainfed winter wheat in southern Shanxi. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2013, **39**(4): 704–711 (in Chinese)
 - [46] Wang L-F (王丽芳), Wang D-X (王德轩), Shang-guan Z-P (上官周平). Structural characters and nutrient contents of leaves as well as nitrogen distribution

- among different organs of big-headed wheat. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, **33**(17): 5219–5227 (in Chinese)
- [47] Liu M-J (刘敏娟), Li Y-Y (李秧秧), Zhang S-Q (张岁岐). Relationship between N and P use-efficiency across different wheat evolution materials. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2002, **22**(3): 34–37 (in Chinese)
- [48] Li Y-Y (李秧秧), Zhang S-Q (张岁岐), Shao M-A (邵明安). Interrelationship between water use efficiency and nitrogen use efficiency of different wheat evolution materials. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(9): 1478–1480 (in Chinese)
- [49] Wardlaw IF. Interaction between drought and chronic high temperature during kernel filling in wheat in a controlled environment. *Annals of Botany*, 2002, **90**: 469–476
- [50] Matsuki J, Yasui T, Kohyama K, *et al.* Effect of environmental temperature on structure and gelatinization properties of wheat starch. *Cereal Chemistry*, 2003, **80**: 476–480
- [51] Mondal S, Singh RP, Crossa J, *et al.* Earliness in wheat: A key to adaptation under terminal and continual high temperature stress in South Asia. *Field Crops Research*, 2013, **151**: 19–26
- [52] Talukder ASMHM, McDonald GK, Gill GS. Effect of short-term heat stress prior to flowering and early grain set on the grain yield of wheat. *Field Crops Research*, 2014, **160**: 54–63
- [53] Li P-F (李朴芳). Domesticated Mechanism of Plant Type and Adversity Adaptive Strategies in Dryland Wheat and Oat. PhD Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2014 (in Chinese)
- [54] Barnabás B, Jäger K, Fehér A. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell & Environment*, 2008, **31**: 11–38
- [55] Zhang Y-H (张英华), Wang Z-M (王志敏). The effect of heat on grain growth in the growing period of wheat. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国农业生态学报), 2006, **14**(3): 8–11 (in Chinese)
- [56] Evans LT, Dunstone RL. Some physiological aspects of evolution in wheat. *Australian Journal of Biological Sciences*, 1970, **23**: 725–742
- [57] Niinemets U, Valladares F, Ceulemans R. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant, Cell & Environment*, 2003, **26**: 941–956
- [58] Sultan SE. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 2000, **5**: 537–542
- [59] Wang J-Y (王建永). Evolvement of Physio-ecological Characteristics and Mechanism of Yield Formation in Dryland Wheat. PhD Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2016 (in Chinese)
- [60] Qin XL, Nilas KJ, Qi L, *et al.* The effects of domestication on the scaling of below- vs. aboveground biomass in four selected wheat (*Triticum*; Poaceae) genotypes. *American Journal of Botany*, 2012, **99**: 1112–1117
- [61] Fu Z-L (傅兆麟). Exploring on plant-type of super-high-yield genotypes in wheat. *Journal of Yunnan Agricultural University* (云南农业大学学报), 2007, **22**(1): 17–22 (in Chinese)
- [62] Donald CM. The breeding of crop ideotype. *Euphytica*, 1968, **17**: 385–403
- [63] Wang J-Y (王建永), Li P-F (李朴芳), Cheng Z-G (程正国), *et al.* Plant ideotype and growth redundancy in dryland wheats. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2015, **35**(8): 1–15 (in Chinese)
- [64] Zhou X-Y (周雪英). Physiological Effects of Post-drought and Rewatering on Wheat with Different Ploidy. Master Thesis. Yangling: Northwest A&F University, 2007 (in Chinese)
- [65] He Z-H (何中虎), Xia X-C (夏先春), Chen X-M (陈新民), *et al.* Progress of wheat breeding in China and the future perspective. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2011, **37**(2): 202–215 (in Chinese)
- [66] Ma Y-X (马元喜). The Root of Wheat. Beijing: China Agriculture Press, 1999 (in Chinese)
- [67] Zhang DY, Sun GJ, Jiang XH, *et al.* Donald's ideotype and growth redundancy: A game theoretical analysis. *Field Crops Research*, 1999, **61**: 179–187
- [68] Palta JA, Chen X, Milroy SP, *et al.* Large root systems: Are they useful in adapting wheat to dry environments? *Functional Plant Biology*, 2011, **38**: 347–354
- [69] Yang X-Q (杨晓青). Study on the Relations between Roots Characteristics and WUE of Different Type Winter Wheat Varieties. Master Thesis. Yangling: Northwest A&F University, 2004 (in Chinese)
- [70] Meng T-T (孟婷婷), Ni J (倪健), Wang G-H (王国宏). Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2007, **31**(1): 150–165 (in Chinese)
- [71] Nevo E, Fu YB, Pavlicek T, *et al.* Evolution of wild cereals during 28 years of global warming in Israel. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2012, **109**: 3412–3415
- [72] Wang D-L (王德利), Gao Y (高莹). Competitive evolution and coevolution. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2005, **24**(10): 1182–1186 (in Chinese)
- [73] Chang L (常磊), Chai S-X (柴守玺), Yang D-L (杨德龙), *et al.* Variation analysis on the grain yield and main agronomic traits of spring wheat in rainfed regions of China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(11): 2821–2829 (in Chinese)
- [74] Nezhadhamadi A, Prodhon ZH, Faruq G. Drought tolerance in wheat. *The Scientific World Journal*, 2013, **2013**: 1–12
- [75] Zhang R (张荣), Sun G-J (孙国钧), Li F-M (李凤民). Definition of redundancy and the ecological mechanism of its occurrence. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2003, **23**(5): 844–851 (in Chinese)

作者简介 刘英霞,女,1986年生,硕士.主要从事旱地小麦生理生态演化研究. E-mail: liuyingxia929@163.com

责任编辑 张凤丽