

# Wurzelmethoden für die Pflanzenzüchtung

Stefan Kutschka<sup>1</sup>, Doris Schuhwerk<sup>1</sup>, Alireza Nakhforoosh<sup>1</sup>, Heinrich Grausgruber<sup>1</sup>,  
Hans-Peter Kaul<sup>1</sup>, Willibald Loiskandl<sup>2</sup> und Gernot Bodner<sup>1</sup>

## Zusammenfassung

Wurzeleigenschaften wurden in der Pflanzenzüchtung bisher kaum berücksichtigt. Die Züchtung auf Ertragspotential führte sogar zu einer tendenziellen Verringerung der Durchwurzelungsintensität. Für die Verbesserung der Toleranz gegenüber abiotischem Stress und für eine ressourceneffiziente Produktion ist die Wurzel jedoch ein zentrales Pflanzenorgan. Die Aufnahme von Wurzelparametern als Zuchtziel erfordert eine klare Definition des Zielmerkmals in Abhängigkeit des hydrologischen Regimes. Dies kann über Wurzel-Boden-Simulationsmodelle erreicht werden. Bisher existiert keine geeignete Methode zur Phänotypisierung von Wurzelsystemen unter Feldbedingungen, die ausreichende Genauigkeit mit hohem Probendurchsatz verbindet. Ausgehend von einer Übersicht über Labor- und Feldmethoden wird eine Kombination aus Modellierung, Screening-Methoden und Detailbeschreibung von vorselektierten Kandidaten vorgeschlagen, um Wurzeleigenschaften in der Züchtung zu berücksichtigen.

*Schlagwörter:* Wurzeleigenschaften, Stresstoleranz, Züchtung, Messmethoden

## Summary

Root traits are rarely considered as breeding target. Breeding for yield potential in the context of intensive agricultural management has even resulted in reduced rooting vigor of modern cultivars. However, the root is an essential plant organ to improve crop tolerance against abiotic stress as well as for a resource efficient cropping system. Consideration of root properties in breeding requires first an accurate definition of the target trait in relation to the hydrological site conditions which can be assisted by the use of root-soil simulation models. There is still no appropriate method for phenotyping root systems under field conditions that combine sufficient accuracy with the high throughput required in breeding experiments. Following a general overview of field and laboratory methods of root measurement, we propose a scheme integrating modeling, quick screening and detailed description of pre-selected candidates to include root traits in breeding programs.

*Keywords:* root traits, stress tolerance, breeding, measurement methods

## Einleitung

Die züchterische Verbesserung von Kulturpflanzen hat in Verbindung mit Veränderungen des landwirtschaftlichen Managements zu einem stetigen Ertragszuwachs im 20. Jahrhundert geführt. Seit den 1990er Jahren wurde jedoch ein Auseinanderfallen der Ertragssteigerungen und des Wachstums der Weltbevölkerung beobachtet. Die Erschließung neuen Ackerlandes ist begrenzt – Inkulturnahme marginaler Standorte würde nur wenig zu einem höheren Produktionsumfang beitragen, während gleichzeitig die Ausweitung der Anbaufläche auf Kosten schützenswerter natürlicher Ökosysteme geht. Auch die Ertragssteigerung durch Intensivierung der Produktion ist problematisch, da bereits heute intensive Produktionssysteme die Umwelt belasten, während die Verfügbarkeit der Produktionsfaktoren (Wasser, Phosphor) knapper wird und damit auch mit einer tendenziellen Steigerung der Produktionskosten einhergeht.

Demnach ist auf produktionstechnischer Seite vor allem die Steigerung der Ressourcen-Nutzungseffizienz ein wesentliches Ziel. Die Pflanzenzüchtung war über Jahrzehnte auf die Verbesserung des Ertragspotentials unter Bedingungen

optimaler Wasser- und Nährstoffversorgung konzentriert. Die künftigen Rahmenbedingungen erfordern verstärkt eine Konzentration auf Ertragsbildung und -stabilität in low-input Systemen. Im Zusammenhang mit der Verknappung von Wasserressourcen sprach LYNCH (2007) von der Notwendigkeit einer „blauen Revolution“, in der die verbesserte Wassernutzung in der Pflanzenproduktion im Zentrum steht. In diesem Zusammenhang wies er auf die Rolle des Wurzelsystems hin. WAINES und EHDAIE (2007) untersuchten züchterische Veränderungen des Wurzelsystems im 20. Jahrhundert bei Weizen. Sie konnten zeigen, dass das Zuchtziel Ertragspotential unter high-input Bedingungen indirekt zu einer Verringerung der Wurzelsystemgröße führte. Mit wenigen Ausnahmen (Reis, Kichererbse) findet sich bis heute keine systematische Züchtung auf Wurzeleigenschaften.

Die Bedeutung der Wurzel als Zuchtziel ergibt sich aus ihrer wesentlichen Rolle in der Stresstoleranz. LEVITT (1980) unterschied drei Mechanismen pflanzlicher Stresstoleranz: das zeitliche Ausweichen vor der Stressperiode, die physiologische Resistenz gegen Dehydratation der Gewebe, und die Vermeidung von Stress durch reduzierte Wasserabgabe

<sup>1</sup> Institut für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung, Universität für Bodenkultur Wien, Gregor Mendel Straße 33, A-1180 WIEN

<sup>2</sup> Institut für Hydraulik und Landeskulturelle Wasserwirtschaft, Universität für Bodenkultur Wien, Muthgasse 18, A-1190 WIEN

\* Ansprechpartner: Dr. Gernot Bodner, gernot.bodner@boku.ac.at

oder verbesserte Aufnahme. Züchterisch wurde eine Anpassung der Kulturpflanzen an das Auftreten von Stress durch frühreife Sorten in Gebieten mit Sommertrockenheit erreicht. Auch Mechanismen der Stressvermeidung über physiologische Reaktionen am Blatt wurden bearbeitet, etwa die intrinsische Wassernutzungseffizienz über die Methode der Kohlenstoff-Isotop-Diskriminierung (CONDON et al. 2002). BLUM (2005) wies jedoch darauf hin, dass viele Mechanismen der Stresstoleranz zulasten der Ertragsbildung gehen. Statt der Wassernutzungseffizienz, die häufig durch einen hohen stomatären Widerstand erreicht wird (UDAYAKUMAR et al. 1998), sollte daher eher die effiziente Wassernutzung im Mittelpunkt stehen (BLUM 2009). Dies wiederum rückt die Wurzel in den Mittelpunkt des Interesses.

Eine der wesentlichen Herausforderungen dabei ist jedoch die Methodik. Eine Vielzahl möglicher Parameter sowie die in der Züchtung übliche hohe Zahl an Genotypen stehen der Schwierigkeit der Beobachtung gegenüber. Im Folgenden wird eine Übersicht über Zielgrößen im Wurzelbereich gegeben sowie Methoden in Hinblick auf ihre züchterische Anwendbarkeit diskutiert. Daraus soll ein Schema für die Bearbeitung von Wurzelparametern im Kontext der Züchtung vorgeschlagen werden. Schwerpunkt für die vorliegende Arbeit bildet der Kontext Trockenstress.

## Material und Methoden

Neben einem Literaturüberblick über züchtungsrelevante Wurzelparameter und Methoden, werden ausgewählte Ansätze vorgestellt, die in Versuchen zum Vergleich von Wurzelparametern verschiedener Getreidesorten erhoben wurden. In Feldversuchen wurden dabei bildanalytische Messungen von Wurzeln aus Bodenzylindern mittels WinRhizo durchgeführt, sowie Messungen der Wurzelkapazität nach CHLOUPEK (1977). Als Labormethoden werden

Messsysteme und Auswertungsmethoden für Keimpflanzen sowie Rhizoboxsysteme für die Untersuchung ganzer Wurzelsysteme vorgestellt.

## Ergebnisse und Diskussion

### Wurzelparameter

*Tabelle 1* gibt einen Überblick über Wurzelparameter, die von züchterischer Relevanz im Zusammenhang mit verbesserter Trockentoleranz sein können.

CALDERINI et al. (1999) erwähnen, dass die züchterische Ertragssteigerung weniger von einer höheren Gesamtbio-massebildung kommt, denn von einer erhöhten Assimilatverlagerung ins Korn (Harvest Index). Demnach kann bei gleichem Assimilationspotential, die Ausbildung eines intensiven Wurzelsystems auch auf eine Assimilatkonkurrenz hinweisen, die bei wenig bearbeiteten Genotypen verstärkt jene Organe fördert, die das Überleben und Fortbestehen unter Mangelbedingungen sichern (SIDDIQUE und TENNANT 1990). *Tabelle 1* zeigt jedoch, dass zahlreiche Wurzelparameter keine negative Relation zum Ertrag erwarten lassen und sich daher als Zuchtziel für verbesserte Stresstoleranz ohne negative Ertragswirkung anbieten.

Züchterisch ergeben sich daraus mehrere Herausforderungen. Zum ersten gilt es, die genetische Variabilität eines Zielparameters festzustellen. Insofern die Wurzel bisher nur wenig in der Züchtung berücksichtigt wurde, kann erwartet werden, dass sowohl im vorhandenen Sortenspektrum als auch in genetischen Ressourcen ausreichend Variabilität vorliegt (BLUM 2010). Zum zweiten stellt sich angesichts der Vielfalt von Wurzelparametern die Frage, welcher in einer bestimmten Situation als Zuchtziel zu definieren ist, da die Effektivität eines Wurzelparameters für die Pflanzenwasserversorgung von der hydrologischen Standort-situation abhängt. Ergebnisse umfassender Wurzeluntersuchungen

**Tabelle 1: Wurzelparameter, Trockentoleranz und Ertrag\***

Parameter	Bedeutung	Referenz	Negative Ertragsbeziehung
Wurzeltiefe	Erhöhung des Bodenvolumens zur Wasseraufnahme	Kage und Ehlers (1996)	Möglich
Wurzellängen-/oberflächendichte	Wasseraufnahme aus trockenen Bodenschichten	Vamerali et al. (2003)	Möglich
Einschränkung der Seitenwurzelbildung	Vermehrte Assimilatallokation zu tiefen Wurzeln	Xiong et al. (2006)	Nein
Spezifische Wurzellänge/-oberfläche	Höhere Aufnahmefläche pro Einheit Wurzelbiomasse	Ryser (2006)	Nein
Zahl samenbürtiger Wurzeln	Assimilatinvestition in tiefgehende Wurzeln	Grando und Ceccarelli (1995)	Nein
Wurzelleitfähigkeit (radial und axial)	Zeitlicher Verlauf des Wasserentzugs	Richards und Passioura (1989)	Nein
Aquaporine	Regelung der radialen Leitfähigkeit	Javot und Maurel (2002)	Nein
Wurzelplastizität	Morphologische Stress-Anpassung	Bell und Sultan (1999)	Nein
Tiefenverteilung	Räumliche Aufteilung des Wasserentzugs	Bodner et al. (2008)	Nein
Eindringstärke	Durchwachsen von Verdichtungen	Zheng et al. (2000)	Möglich
Wurzelbiomasse	Assimilatallokation zum Wurzelsink	Siddique et al. (1990)	Ja
Wurzelkapazität	Durchwurzelungsintensität und -funktionalität	Chloupek (1977)	Möglich
Stresskompensation	Aufnahmekapazität einzelner tiefer Wurzeln	Šimůnek und Hopmans (2008)	Nein
Membranstabilität	Physiologische Stabilität unter Trockenheit	Huang und Fry (1998)	Nein
Mykorrhizierungsgangrad	Erhöhung der Aufnahmefläche	Allen (2007)	Möglich
Trockenheitssignalisierung	Steuerung oberirdische Reaktionen (Stomata)	Hsiao et al. (2000)	Möglich

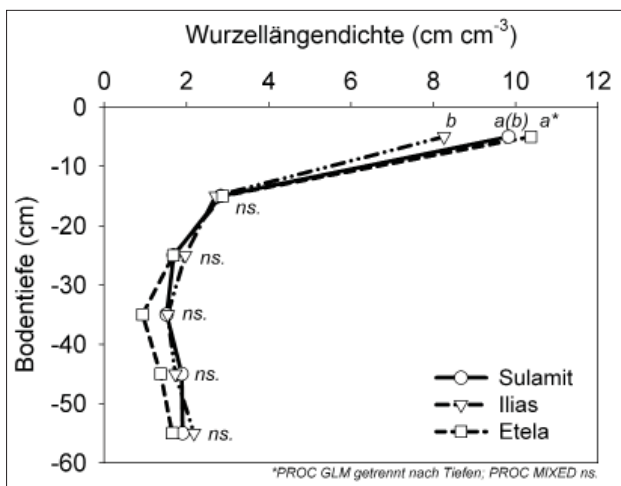
\*Die Literaturliste kann über den Autor bezogen werden.

und begleitender ökohydrologischer Modellierungsstudien zeigten, dass die natürliche Vegetation ihr Wurzelsystem auf die vorliegenden hydrologischen Bedingungen optimiert (z.B. VAN WIJK 2011, JACKSON et al. 2000). Die Nutzung ökohydrologischer Modellansätze und Optimierungshypothesen könnte zu einer standortangepassten Definition geeigneter Zielmerkmale im Wurzelsystem beitragen. Darauf folgt die wesentliche Herausforderung der Selektion aus einer potentiell hohen Vielfalt bei gleichzeitig starker Interaktion der Merkmalsausprägung mit den Umweltbedingungen (Tropismen). Die Plastizität des Wurzelsystems bedeutet hohe Genotyp-Umweltinteraktionen und damit eine besondere Bedeutung der Selektionsbedingungen. Gerade die hohe Variabilität von Niederschlägen als Merkmal eines Trockengebiets lässt die Anpassungsfähigkeit des Wurzelsystems an die aktuelle Wasserversorgung eher als gewünschte Eigenschaft erscheinen denn eine konstitutiv hohe Assimilatallokation in die Wurzel.

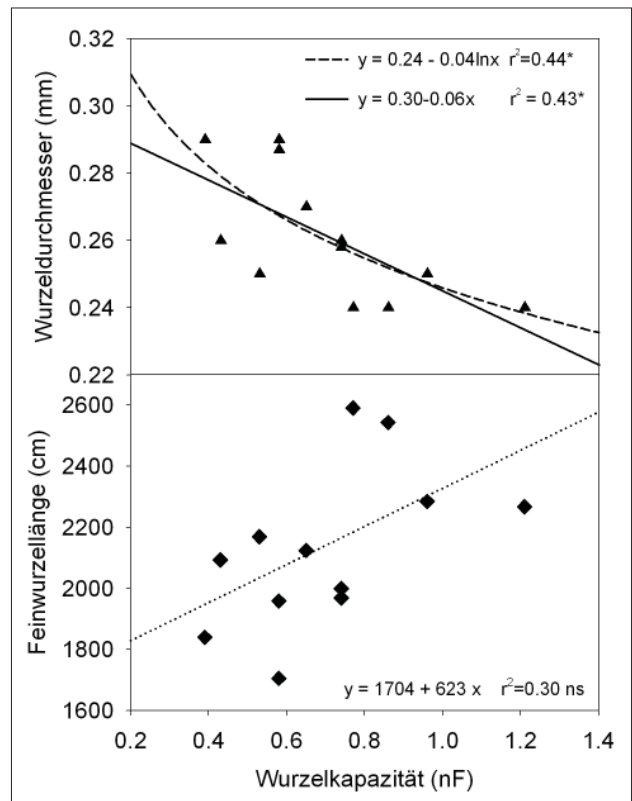
**Feldmessmethoden**

Klassische Feldmethoden der quantitativen Wurzelanalyse beruhen auf der Entnahme von Bodenproben und deren nachfolgender Bearbeitung (Auswaschung, Bildanalyse) im Labor (z.B. HIMMELBAUER et al. 2004). *Abbildung 1* zeigt ein typisches Ergebnis dieser Messmethode. Die arbeitsintensive Probenentnahme und -nachbearbeitung erfordert ein an die Kulturpflanze sowie den Standort angepasstes Beprobungsschema, um bei hoher natürlicher Boden- und Wurzelsystemheterogenität eine statistisch absicherbare Unterscheidbarkeit zu erlangen (BENGOUGHT et al. 2000).

Eine weitere Einschränkung dieser destruktiven Methode ist die Störung des Wurzelraumes und Wasserhaushaltes durch die Beprobung, was besonders auf züchterischen Kleinparzellen eine wichtige Einschränkung ist. Damit wird die Untersuchung von Wachstum und Entwicklung des Wurzelsystems weitestgehend verunmöglicht. Für dynamische Betrachtungen im Freiland bieten Minirhizotrone einen Ansatz, bei jedoch eingeschränktem Beobachtungsfeld,



**Abbildung 1: Tiefenverteilung der Wurzellängendichte von drei Winterweizen-Sorten mittels Bodenzylinderentnahme und anschließender Bildanalyse**



**Abbildung 2: Zusammenhang von Wurzelkapazität, Wurzel Durchmesser und Feinwurzellänge**

erhöhten Kosten für das Messsystem und Anfälligkeit auf Störeinflüsse durch die Zugangsrohre (z.B. JOSLIN und WOLFE 1999).

Zu den nicht-destruktiven Feldmethoden zählt die Messung der Wurzelkapazität (CHLOUPEK 1977), ein Ansatz, der spezifisch aus einem züchterischen Kontext entwickelt wurde. Sie beruht auf einer Messung der Kapazität des elektrischen Feldes zwischen einer Boden- und Pflanzenelektrode, das mit der Größe der, als zylindrischer Kondensator verstandenen, Wurzeloberfläche sowie auch mit dem Wurzel Durchmesser zusammenhängt (DALTON, 1995). Dieser Zusammenhang wird jedoch von zahlreichen anderen Faktoren beeinflusst und teilweise überlagert, die so die Korrelation des Messsignals mit direkt gemessenen Wurzelparametern erschweren (*Abbildung 2*).

Dennoch ist die Wurzelmessung auf Grundlage der elektrischen Eigenschaften im Boden-Wurzel-System ein Ansatz, an dem intensiv gearbeitet wird, um die physikalische Interpretation des Messsignals zu verbessern und mit bildgebenden Verfahren zu koppeln (z.B. AMATO et al. 2009, CAO et al. 2010). Für züchterische Ansätze im Feldversuch scheint die Weiterentwicklung dieses Ansatzes vielversprechend. Für prozessorientierte Wurzelforschung dürfte jedoch, auch bei wesentlicher Verbesserung der Signalauswertung, die erreichbare Auflösung beschränkend bleiben.

In Verbindung mit elektrischen Methoden kommt auch der Bewertung von Wassergehalts – bzw. Wasserpotentialprofilen mithilfe inverser Modellierung eine Bedeutung zu. Da sowohl elektrische Wurzel- als auch kapazitive Wassergehaltsmessung von den dielektrischen Eigenschaften des



Abbildung 3: Scan einer Rhizobox mit dem Wurzelbild von Sonnenblume

Systems ausgehen, scheint eine Verbindung dieser Ansätze über eine entsprechende Messsignalinterpretation möglich. Besonders die effektive Funktionalität der Wurzel kann über Wasserentzugsprofile bewertet werden und es könnten Ansätze aus der Geophysik (z.B. Bodenradar) Verwendung finden (ZENONE et al. 2008).

### Labormethoden

Es liegen zahlreiche Labormethoden zur Quantifizierung von stressrelevanten Wurzelparametern vor. Häufig werden Keimwurzeigenschaften bestimmt unter der Annahme, von der Ausprägung des primären Wurzelsystems auf das voll entwickelte Wurzelbild schließen zu können. Keimwurzelbildung sowie Wachstum und Architektur samenbürtiger Primärwurzeln von Jungpflanzen wurden für züchterische Fragestellungen verwendet, da sie einen hohen Probendurchsatz erlauben und die Merkmale (Zahl der samenbürtigen Wurzeln, primärer Verzweigungswinkel) eine hohe Heritabilität aufweisen (z.B. SANGUINETI et al. 2007). Verschiedene Substrate können verwendet werden, wie etwa Gel, Filterpapier oder andere poröse Materialien. Diese erlauben eine einfache und rasche Quantifizierung wichtiger primärer Wurzelparameter.

Die Untersuchung ausgewachsener Wurzelsysteme in Laborversuchen erfolgt häufig über transparente Boxen (Abbildung 3).

Diese erlauben die Messung der Wurzelarchitektur in einem zweidimensionalen System mit natürlichem Boden oder Sand als Substrat. Verschiedene Bauarten wurden publiziert, wobei das durchwurzelbare Bodenvolumen (Natürlichkeit des Systems) gegen die Sichtbarkeit an der Oberfläche (Vollständigkeit der Beobachtung) abgewogen werden muss (KUCHENBUCH und INGRAM 2002). Die Vermessung kann durch Übertragung der Wurzelbilder auf eine transparente Folie, über Scannen oder Fotografieren der Oberfläche mit anschließender Bildanalyse bis hin zur Nutzung unterschiedlicher Lichtspektren gehen (z.B. NAKAJI et al. 2008). Ein Überblick über vorhandene Software zur Quantifizierung der Wurzelparameter an transparenten Oberflächen findet sich bei LE BOT et al. (2010).

Moderne Methoden zur dreidimensionalen Abbildung von Wurzelsystemen (z.B. NMR-Imaging, Computertomographie) sind für die Untersuchung von Prozessen auf der Einzelwurzelkala sowie von Boden-Wurzelinteraktionen bedeutend, für züchterische Zwecke jedoch derzeit noch weniger zielführend, da die Detailinformation auf Kosten des möglichen Probendurchsatzes, der Größe der Versuchsgefäße als auch der Kosten geht.

Eine hauptsächliche Problematik von Labormethoden ist die Frage der Übertragbarkeit in die Feldsituation. Wenngleich manche Autoren einen Zusammenhang zwischen verbesserter Trockentoleranz im Feldversuch und Wurzeleigenschaften im Laborversuch fanden (z.B. INAGAKI et al. 2010), konnten WOJCIECHOWSKI et al. (2009) zeigen, dass das verwendete Substrat nicht nur die Ausprägung der Wurzel beeinflusste, sondern auch zu unterschiedlichen Schlussfolgerungen im Vergleich von Genotypen führen kann.

### Schlussfolgerungen

Bisher liegt keine befriedigende Methode zur Phänotypisierung von Wurzeleigenschaften im Kontext pflanzenzüchterischer Versuche vor. Insbesondere für die Feldanwendung ist ausschließlich die Verwendung indirekter Methoden möglich, wenn ein züchterisches Screening großer Populationen erforderlich ist. Damit ist eine Kombination von Ansätzen notwendig, ausgehend von Modellierung zur Bestimmung des Zielmerkmals in einer gegebenen hydrologischen Situation, über Laborscreening bzw. indirekte Feldscreening-Methoden mit hohem Durchsatz bis zur Selektion weniger Kandidaten, deren Wurzelsystem detailliert mit direkten Methoden auf Morphologie und Architektur beschrieben wird (Abbildung 4). Somit ist immer noch die Schlussfolgerung von BLUM (1988) gültig, dass Wurzelforschung in der Züchtung auf Stresstoleranz vor allem einen erklärenden Beitrag leistet, der zum Verständnis der Mechanismen beiträgt, die bekanntermaßen stresstoleranten Sorten zugrundeliegen. Dieser Einschränkung steht jedoch die potentielle Bedeutung der Wurzel für eine mit dem Ertragspotential kompatible Verbesserung der Ressourcennutzungseffizienz gegenüber. Eine Orientierung auf die Entwicklung von Messmethoden für die Pflanzenzüchtung ist daher eine zentrale Aufgabe der Wurzelforschung.

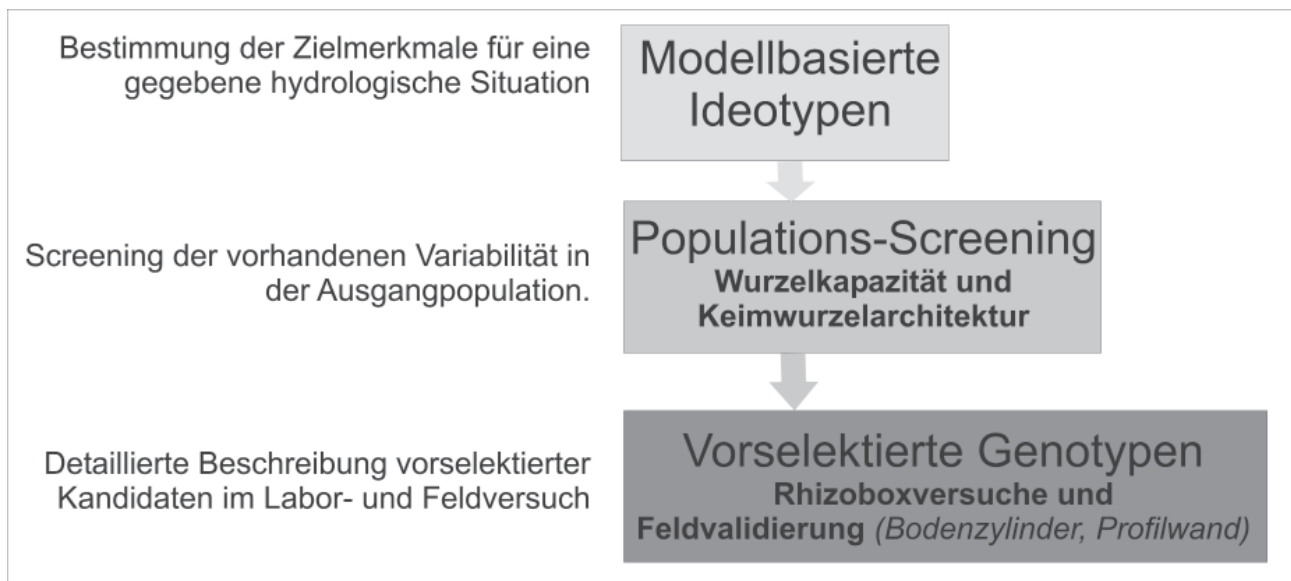


Abbildung 4: Schema für die Integration von Wurzelmerkmalen in ein Züchtungsprogramm

## Literatur

- AMATO, M., G. BITELLA, R. ROSSI, J.A. GOMEZ, S. LOVELLI and J.J. FERREIRA GOMES, 2009: Multi-electrode 3D resistivity imaging of alfalfa root zone. *Eur. J. Agron* 31, 213-222.
- BENGOUGH, A.G., A. CASTRIGNANO, L. PAGES and M. VAN NOORDWIJK, 2000: Sampling strategies, scaling and statistics. In A.L. SMIT, A.G. BENGOUGH, C. ENGELS, M. VAN NOORDWIJK, S. PELLERIN, S.C. VAN DE GEIJN (Hrsg.) *Root Methods: A Handbook*. Springer NY, 147-174.
- BLUM, A., 2005: Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Aust. J. Agr. Res.* 56, 1159-1168.
- BLUM, A., 2009: Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research* 112, 119-123.
- BLUM, A., 2010: *Plant breeding for water-limited environments*. Springer NY.
- CALDERINI, D.F., M.P. REYNOLDS and G.A. SLAFER, 1999: Genetic gains in wheat yield and associated physiological changes during the twentieth century. In SATORRE E.H. und G.A. SLAFER (Hrsg.) *Wheat. Ecology and physiology of yield determination*. Haworth Press, NY., 351-378.
- CAO, Y., T. REPO, R. SILVENNOINEN, T. LETHO and P. PELKONEN, 2010: An appraisal of the electrical resistance method for assessing root surface area. *J. Exp. Bot.* 61, 2491-2497.
- CHLOUPEK, O., 1977: Evaluation of the size of a plant's root system using its electrical capacitance. *Plant Soil* 48, 525-532.
- CONDON, A.G., R.A. RICHARDS, G.J. REBETZKE and G.A. FARQUHAR, 2002: Improving intrinsic water-use efficiency. *Crop Sci.* 42, 122-131.
- DALTON, F.N., 1995: In-situ root extent measurement by electrical capacitance methods. *Plant Soil* 173, 157-165.
- HIMMELBAUER, M.L., W. LOISKANDL and F. KASTANEK, 2004: Estimating length, average diameter and surface area of roots using two different Image analyses systems. *Plant Soil* 260, 111-120.
- INAGAKI, M.N., M. MORI and M.M. NACHIT, 2010: Yield comparison for synthetic-derived bread wheat genotypes with different water uptake abilities under increasing soil water deficits. *Cereal Res. Comm.* 38, 497-505.
- JACKSON, R.B., J.S. SPERRY and T.E. DAWSON, 2000: Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends Plant Sci.* 5, 482-488.
- JOSLIN, J. D. and M.H. WOLFE, 1999: Disturbances during minirhizotron installation can affect root observation data. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 218-221.
- KUCHENBUCH, R.O. and K.T. INGRAM, 2002: Image analysis for non-destructive and non-invasive quantification of root growth and soil water content in rhizotrons. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 165, 573-581.
- LE BOT, J., V. SERRA, J. FABRE, X. DRAYE, S. ADAMOWICZ and L. PAGES, 2010: DART: a software to analyse root system architecture and development from captured images. *Plant soil* 326, 261-273.
- LEVITT, J. 1980: *Responses of plants to environmental stresses. V.2. Water, radiation, salt, and other stresses*. Academic Press, NY.
- LYNCH, J.P., 2007: Roots of the second green revolution. *Aust. J. Bot.* 55, 493-512.
- NAKAJI, T., K. NOGUCHI and H. OGUMA, 2008: Classification of rhizosphere components using visible-near infrared spectral images. *Plant Soil* 310, 245-261.
- SANGUINETI, M.C., S. LI, M. MACCAFERRI, S. CORNETI, F. RONDONO, T. CHIARI and R. TUBEROSA, 2007: Genetic dissection of seminal root architecture in elite durum wheat germplasm. *Ann. Appl. Biol.* 151, 291-305.
- SIDDIQUE, K.H.M. and D. TENNANT, 1990: Root:shoot ratios of old and modern, tall and semi-dwarf wheats in a Mediterranean environment. *Plant Soil* 121, 89-98.
- VAN WIJK, M.T., 2011: Understanding plant rooting patterns in semi-arid systems: an integrated model analysis of climate, soil type and plant biomass. *Global Ecol. Biogeogr.* 20, 331-342.
- WAINES, J.G. and B. EHDAIE, 2007: Domestication and crop physiology: roots of green-revolution wheat. *Ann. Bot.* 100, 991-998.
- WOJCIECHOWSKI, T., M.J. GOODING, L. RAMSAY and P.J. GREGORY, 2009: The effects of dwarfing genes on seedling root growth of wheat. *J. Exp. Bot.* 60, 2565-2573.
- ZENONE, T., G. MORELLI, M. TEOBALDELLI, F. FISCHANGER, M. MATTEUCCI, M. SORDINI, A. ARMANI, C. FERRE, T. CHITI and G. SEUFERT, 2008: Preliminary use of ground-penetrating radar and electrical resistivity tomography to study tree roots in pine forests and poplar plantations. *Funct. Plant Biol.* 35, 1047-1058.