

二倍体小麦种间气孔与光合特征差异

王春艳^{1,2}, 李茂松^{1,2,*}, 宋吉青^{1,2}, 迟永刚¹, 王秀芬^{1,2}, 武永锋^{1,2}

(1. 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京 100081; 2. 农业部农业环境与气候变化重点开放实验室, 北京 100081)

摘要:选取 5 个二倍体小麦种为实验材料, 利用数码图像显微镜处理系统、气体交换参数测定系统和叶绿素荧光动力学参数测定系统, 研究了二倍体小麦种间气孔特征与光合特性的差异。结果表明, 二倍体小麦种间气孔和光合特征存在较大的差异: 其中 S 基因型 (*Ae. Sect. Sitopsis*) 的气孔长度、周长和面积最大, 而其宽度、密度和气孔指数却是最小的; D 基因型 (*Ae. Tauschii*) 的气孔宽度、密度和气孔指数最大, 而其长度、周长和面积却是最小的; D 基因型 (*Ae. Tauschii*) 的净光合速率最大, 而 S 基因型 (*Ae. Sect. Sitopsis*) 的净光合速率最小。气孔周长与气孔面积呈显著正相关关系, 而气孔密度与气孔面积呈显著负相关关系。二倍体小麦的净光合速率与气孔导度呈显著正相关关系, 同时气孔限制值的变化趋势与细胞间隙 CO₂ 浓度的变化趋势相反, 说明二倍体小麦的光合能力主要受气孔限制。在几个种中, 乌拉尔图小麦 (*T. urartu*) 具有较高的净光合速率和气孔导度, 同时细胞间隙 CO₂ 浓度最低, 气孔限制值最大, 在光合能力和耐光抑制方面有较明显的优势; 而野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 则在光合能力和耐光抑制方面不存在优势。同时, 乌拉尔图小麦 (*T. urartu*) 的叶绿素含量最高, 而野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 最低, 叶绿素含量可能也是造成二倍体种间光合能力差异的原因之一。

关键词:二倍体; 小麦; 光合特性; 气孔特征; 基因型

文章编号: 1000-0933(2008)07-3277-07 中图分类号: S512.1 文献标识码: A

Differences in stomatal and photosynthetic characteristics of five diploidy wheat species

WANG Chun-Yan^{1,2}, LI Mao-Song^{1,2,*}, SONG Ji-Qing^{1,2}, CHI Yong-Gang¹, WANG Xiu-Fen^{1,2}, WU Yong-Feng^{1,2}

1 Institute of Environment and Sustainable Development for Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Science, Beijing 100081, China

2 Key Laboratory of Agro-Environment & Climate Change, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3277 ~ 3283.

Abstract: Five diploidy wheat species were chosen as research materials in this research to determine the differences in stomatal and photosynthetic characteristics. The results of the study showed that species with S genomes (*Ae. Sect. Sitopsis*) had the largest values in stomatal length, girth and area, and the lowest values in stomatal width, density and index. On the contrary, the species with D genomes (*Ae. Tauschii*) had the highest values in stomatal width, density and index, and the lowest values in stomatal length, girth and area. The net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (G_s) were higher in species with D genomes (*Ae. Tauschii*) and lower in species with S genomes (*Ae. Sect. Sitopsis*), respectively.

基金项目:国家 863 计划资助项目(2006AA100215, 2006AA100202); 国家科技部支撑计划资助项目(2006BAD04B07); 中央级公益性科研院所基本科研资助项目“农业干旱灾损评估方法研究”

收稿日期:2007-11-22; **修订日期:**2008-03-13

作者简介:王春艳(1971~), 女, 黑龙江省甘南县人, 博士, 副研究员, 主要从事作物逆境生理生态研究. E-mail: chunyanrx@gmail.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lims@cjac.org.cn

Foundation item: The project was financially supported by National 863 Program of China (No. 2006AA100215, 2006AA100202) and National Science and Technology Planning Project Contract Research of China (No. 2006BAD04B07) and Basic research item of China “Evaluation method of drought on agriculture”

Received date: 2007-11-22; **Accepted date:** 2008-03-13

Biography: WANG Chun-Yan, Ph. D. Associate Professor, mainly engaged in eco-physiological performance of crops under environmental stress. E-mail: chunyanrx@gmail.com

The net photosynthetic rate showed significant correlation with stomatal conductivity, and the changes of intercellular CO₂ content showed the opposite trend to the changes of stomata limitation, indicating that the stomatal conductivity is the main factor limiting the photosynthetic rate. *T. urartu* with higher net photosynthetic ability showed higher values in stomatal conductivity and stomata limitation, and lower values in intercellular CO₂ content. However, *T. boeoticum* showed the opposite trend. *T. urartu* had higher values in chlorophyll content of flag leaf area while *T. boeoticum* had lower values, indicating that higher chlorophyll content might be another reason for its higher photosynthetic ability among diploidy wheat species.

Key Words: diploidy; wheat; photosynthetic and stomatal characteristics; genotype

二倍体小麦作为 A、B、D、G 染色体组的供体,由于其基因组倍性低、遗传多样性高,已成为小麦遗传改良研究的热点^[1,2]。尽管野生一粒小麦(*T. boeoticum*)、栽培一粒小麦(*T. monococcum*)和乌拉尔图小麦(*T. urartu*)3 个种都含有 A 染色体组,但大多数研究者认为乌拉尔图小麦(*T. urartu*)是多倍体小麦 A 染色体组的主要供体^[3~7],粗山羊草(*Ae. Tauschii*)是 D 染色体组的供体^[8~12]。二倍体小麦不同种间的特性存在差异,如小麦水分利用效率(WUE)从大到小的染色体组的排列顺序为 RR > DD > AA > BB, R 染色体组上可能存在控制高水分利用效率基因^[13];根重根冠比染色体组的大小顺序为 AA > BB > RR > DD, A 染色体组上可能存在控制根系生长的基因^[13]。

小麦从二倍体向多倍体进化的过程中,光合速率下降,叶片衰老速率变慢^[14,15]。作为 CO₂ 进出的重要器官,气孔在进化过程中的变化对于研究光合速率的变化具有重要意义。叶片光合速率的下降存在气孔和非气孔因素的影响^[16],有研究表明,二倍体小麦的光合作用在开花前受气孔因素的影响,而开花后受非气孔因素的影响^[4,17]。

小麦近缘种属是一个巨大的优良性状基因库,含有栽培种缺少的许多抗性基因及高光效基因,深入研究小麦进化过程中不同小麦进化材料光合效率的差异及其生理机制,对改进栽培措施和选育高光效品种并扩大其遗传基础具有重要意义。因此,本研究以 5 种小麦野生近缘植物为样本,利用数码图像显微镜处理系统,研究二倍体小麦种间气孔特征参数变异及其与光合特征的关系,以期小麦优异遗传资源的发现提供基础资料。

1 材料与方法

1.1 材料的选取

选用二倍体小麦材料 5 种,均取自中国农业科学院作物品种资源研究所内的国家农作物种质保存中心。包括 AA 染色体组的乌拉尔图小麦(*T. urartu*)、A^mA^m染色体组的野生一粒小麦(*T. boeoticum*)和栽培一粒小麦(*T. monococcum*)、DD 染色体组的粗山羊草(*Ae. Tauschii*)和 SS 染色体组的拟斯卑尔脱山羊草(*Ae. Sect. Sitopsis*)。

1.2 处理设置

本试验采用盆栽方式,所用土壤中有有机质、全氮、全磷、全钾含量分别为 16.80、0.69、1.62、17.02 g kg⁻¹。播种前施肥量为:每 1000g 干土施用 0.22 g (NH₄)₂HPO₄, 0.171 g 尿素,0.6 g 饼肥。于 2004 年 10 月播种,每个品种 5 盆,每盆 3 株。返青后保持土壤含水量在田间持水量的 75% 左右。在拔节孕穗期进行测量。

1.3 气孔特征和光合特征的观测

(1) 采用印迹法 从每个处理上选取健康的上数第 1 片完全展开叶,滴极小滴速干胶于 18mm × 18mm 的盖玻片上,将其迅速按在下表皮中部靠近主脉处,过 6 ~ 10s 待其风干结成膜后轻轻剥下,把带有叶表皮印迹的盖玻片压在载玻片上。利用数码显微镜摄像系统(DMB5-2223IPL, Motic Digital Imaging, 中国)观测气孔密度和形态特征。

(2)气孔密度的观测 每个处理各制5个临时装片于40倍数显微镜下观测。每一装片上随机选30个视野,即每个样品共取150幅图片,计算每幅图片上的气孔个数,取平均值,除以图片面积,统计每平方毫米叶片上的气孔数目,即气孔密度(Number mm⁻²)。

(3)气孔指数计算 统计气孔密度的同时,计算同一图片上表皮细胞的数目。气孔指数计算公式为 $I = (S)/(S + E) \times 100$ 。式中 I 为气孔指数, S 为一定面积内气孔的数目, E 为相同面积内表皮细胞的数目。

(4)气孔形态特征的观测 每个处理各制5个临时装片于40倍数显微镜下观测。每一装片上随机捕捉10幅图象,即每个样品共50幅图片。每幅图片上的气孔无论大小均进行测量。测量气孔长度、宽度、周长、面积。气孔长度为平行于气孔器的最长值,气孔宽度是垂直于气孔器的最宽值。

(5)光合系统参数 选择晴朗天气在8:00至18:00使用便携式光合仪(Li-COR6400, USA)在开放气路系统自然光照下测量净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)等。每个种小麦选择5株,选取每株最上端的完全展开叶进行测量。

(6)荧光动力学参数 使用便携式荧光计(PAM-2000, Walz, Germany)进行测量,在测量光合速率后,在自然光下直接测量相同叶片的光量子效率。

(7)叶绿素相对含量(SPAD值) 用叶绿素测定仪(SPAD-502, Minolta, Japan)测定各小麦品种标记叶片的叶绿素相对含量。测定时避开叶脉,每片叶等间距测定5点,5点数据取平均值。

(8)数据分析 采用SPSS 11.5 统计分析软件对数据进行 One-Way ANOVA 方差分析,并用 LSD 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 气孔特征参数

5个基因型二倍体小麦叶片下表面气孔长度平均值为41.32μm,不同基因型小麦叶片气孔长度大小顺序为SS(45.76μm) > AA(41.31μm) > DD(38.29μm),差异显著(表1)。种间叶片气孔长度大小顺序为拟斯卑尔脱山羊草(*Ae. speltoides*) > 栽培一粒小麦(*T. monococcum*) ≈ 乌拉尔图小麦(*T. urartu*) > 野生一粒小麦(*T. boeoticum*) ≈ 粗山羊草(*Ae. Tauschii*)。气孔宽度平均值为20.78μm,不同基因型小麦叶片气孔宽度大小顺序为DD(22.30μm) > AA(20.40μm) ≈ SS(19.99μm)。二倍体小麦种间叶片气孔宽度大小顺序为粗山羊草(*Ae. Tauschii*) ≈ 乌拉尔图小麦(*T. urartu*) > 栽培一粒小麦(*T. monococcum*) ≈ 拟斯卑尔脱山羊草(*Ae. speltoides*) > 野生一粒小麦(*T. boeoticum*)。气孔周长平均值为120.52μm,不同基因型小麦叶片气孔周长大小顺序为SS(130.92μm) > AA(119.76μm) > DD(115.30μm),差异显著。

表1 不同二倍体小麦种间气孔特征参数比较
Table 1 Stomatal characters parameters of different wheat species

种名 Species	染色体 Genome	气孔长度 (μm) Stomatal length	气孔宽度 (μm) Stomatal width	气孔周长 (μm) Stomatal girth	气孔面积 (μm ²) Stomatal area	气孔密度 (No. mm ⁻²) Stomatal density	气孔指数 Stomatal index
粗山羊草 <i>Ae. Tauschii</i>	DD	38.92 c *	22.30 a	115.95 b	743.22 ab	70.99a	30.22 a
栽培一粒 <i>T. monococcum</i>	A ^m A ^m	43.03 b	20.75 ab	123.03 ab	770.68 ab	56.27 ab	21.54 c
拟斯卑尔脱山羊草 <i>Ae. Sect. Sitopsis</i>	SS	45.81 a	19.87 b	130.35 a	812.03 a	50.06 b	24.17 b
乌拉尔图小麦 <i>T. urartu</i>	AA	41.64 b	21.87 ab	121.38 b	790.07 a	62.49 ab	20.02 c
野生一粒小麦 <i>T. boeoticum</i>	A ^m A ^m	39.67 c	18.51 b	115.20 b	665.63 b	68.37 a	21.40 c

* 相同字母表示在0.05水平上差异不显著 The same letter are not significantly different in $p=0.05$

二倍体小麦种间叶片气孔周长大小顺序为拟斯卑尔脱山羊草(*Ae. Sect. Sitopsis*) > 栽培一粒小麦(*T. monococcum*) ≈ 乌拉尔图小麦(*T. urartu*) > 粗山羊草(*Ae. Tauschii*) ≈ 野生一粒小麦(*T. boeoticum*)。气孔面积平均值为752.69μm²,不同基因型小麦叶片气孔面积大小顺序为SS(819.94μm²) > AA(740.31μm²) ≈ DD(738.28μm²)。

二倍体小麦种间叶片气孔面积最大值为拟斯卑尔脱山羊草 (*Ae. Sect. Sitopsis*), 最小值为野生一粒小麦 (*T. boeoticum*), 乌拉尔图小麦 (*T. urartu*)、栽培一粒小麦 (*T. monococcum*) 和粗山羊草 (*Ae. Tauschii*) 居中。气孔密度平均值为 61.64 个 mm^{-2} , 不同基因型小麦叶片气孔密度大小顺序为 DD (70.99 个 mm^{-2}) > AA (62.38 个 mm^{-2}) $\approx$ SS (50.05 个 mm^{-2})。二倍体小麦种间叶片气孔密度大小顺序为粗山羊草 (*Ae. Tauschii*) $\approx$ 野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) > 乌拉尔图小麦 (*T. urartu*) > 栽培一粒小麦 (*T. monococcum*) > 拟斯卑尔脱山羊草 (*Ae. speltoides*)。气孔指数平均值为 23.47, 不同基因型小麦叶片气孔指数大小顺序为 DD (30.22) > SS (24.17) > AA (20.98), 差异显著。二倍体小麦种间叶片气孔指数最大为粗山羊草 (*Ae. Tauschii*), 最小为拟斯卑尔脱山羊草 (*Ae. Sect. Sitopsis*), 栽培一粒小麦 (*T. monococcum*)、野生一粒小麦 (*T. boeoticum*)、乌拉尔图小麦 (*T. urartu*) 居中。气孔面积与周长呈显著正相关关系 ($r=0.7808^{**}$) (图 1), 气孔面积与气孔密度呈显著负相关 ($r=-0.6911^{**}$) (图 2), 表明随着单个气孔越大, 气孔数目越少。

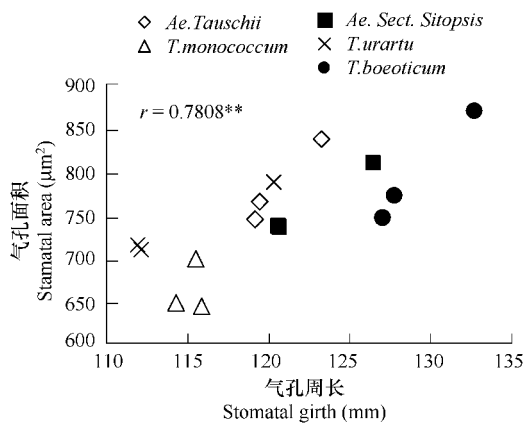


图 1 不同二倍体小麦种间气孔面积与气孔周长的相互关系

Fig. 1 The relationship between stomatal area and stomatal girth among different species

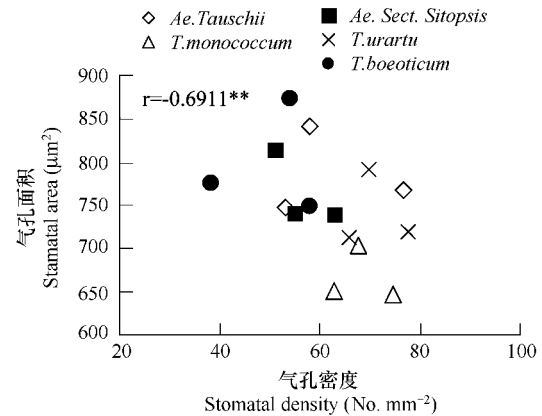


图 2 不同二倍体小麦种间气孔面积与气孔密度的相互关系

Fig. 2 The relationship between stomatal area and stomatal density among different species

2.2 二倍体小麦净光合速率、气孔导度和光化学量子效率日变化

除野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 外, 其它二倍体种的净光合速率日变化都呈现双峰曲线, 在 10:00 达到第一个峰值, 14:00 左右降到最低, 16:00 又出现第二个高峰 (图 3)。乌拉尔图小麦 (*T. urartu*) 和粗山羊草 (*Ae. Tauschii*) 全天的净光合速率一直保持较高。气孔导度的变化趋势与净光合速率基本一致 (图 4), 其中乌拉尔

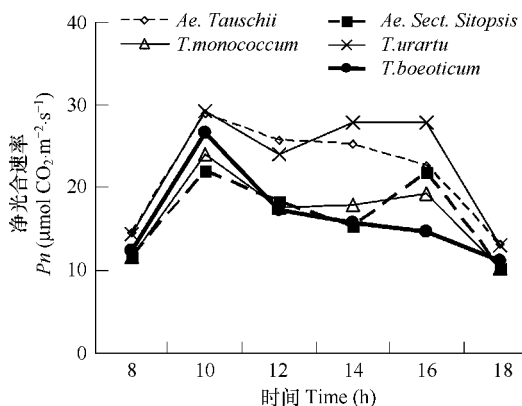


图 3 不同二倍体小麦种的净光合速率日变化

Fig. 3 The diurnal changes of net photosynthetic rate among wheat species

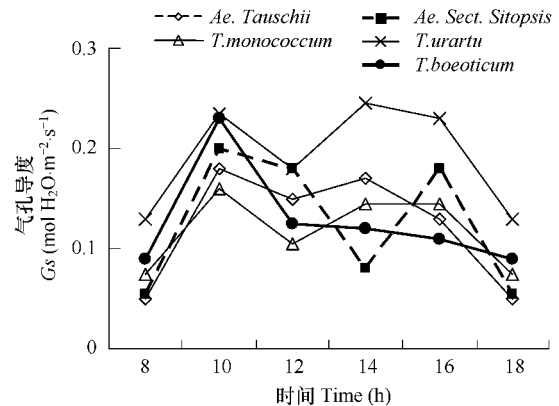


图 4 不同二倍体小麦种的气孔导度日变化

Fig. 4 The diurnal changes of stomatal conductivity among wheat species

图小麦 (*T. urartu*) 全天的气孔导度较高。

拟斯卑尔脱山羊草 (*Ae. Sect. Sitopsis*) 的细胞间隙 CO_2 浓度日变化最大, 在 12:00 降低至最低值, 低于其它种 (图 5); 粗山羊草 (*Ae. Tauschii*) 全天的细胞间隙 CO_2 浓度除 12:00 外均低于其它种, 在 14:00 和 16:00 达到最低值; 其它 3 个种日变化以及品种间差异均不大。气孔限制值与细胞间隙 CO_2 浓度变化相反 (图 6), 拟斯卑尔脱山羊草 (*Ae. Sect. Sitopsis*) 的气孔限制值日变幅最大, 在 12:00 达到最大值, 明显高于其它种; 粗山羊草 (*Ae. Tauschii*) 全天均保持较高的气孔限制值, 并在 14:00 和 16:00 达到最高值; 其它 3 个种日变化以及品种间差异均不大。同时, 气孔导度与净光合速率呈显著的正相关关系 (图 7), 说明二倍体小麦的光合速率可能主要受气孔的限制。二倍体小麦种间的光量子效率日变化有显著差异 (图 8)。野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 和拟斯卑尔脱山羊草 (*Ae. Sect. Sitopsis*) 在 12:00 左右达到最低值, 而栽培一粒小麦 (*T. monococcum*)、乌拉尔图小麦 (*T. urartu*)、粗山羊草 (*Ae. Tauschii*) 在 14:00 左右达到最低值。其中粗山羊草 (*Ae. Tauschii*)、栽培一粒小麦 (*T. monococcum*) 全天量子效率较大, 表明其受光抑制的程度较小, 而野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 的全天光量子效率较低, 表明其受光抑制的程度可能较大。

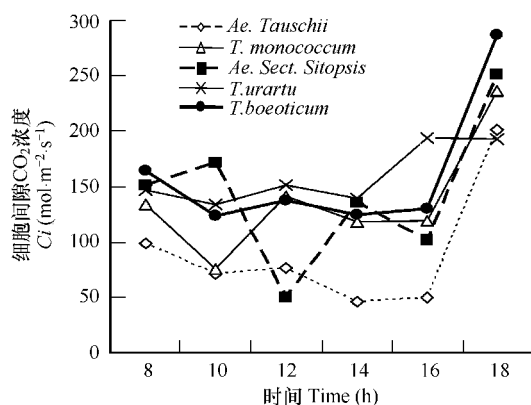


图 5 不同二倍体小麦种细胞间 CO_2 浓度日变化

Fig. 5 The diurnal changes of intercellular CO_2 content among different species

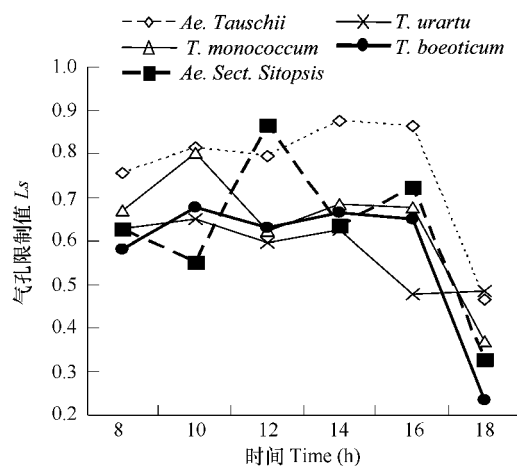


图 6 不同二倍体小麦种气孔限制值日变化

Fig. 6 The diurnal changes of stomatal limitation (L_s) among different species

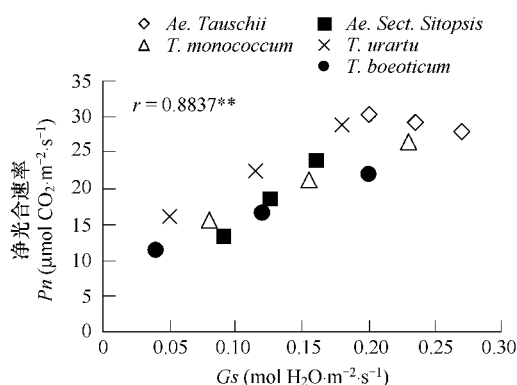


图 7 不同二倍体小麦种净光合速率与气孔导度的相关关系

Fig. 7 The relationship between net photosynthetic rate and stomatal conductivity among different species

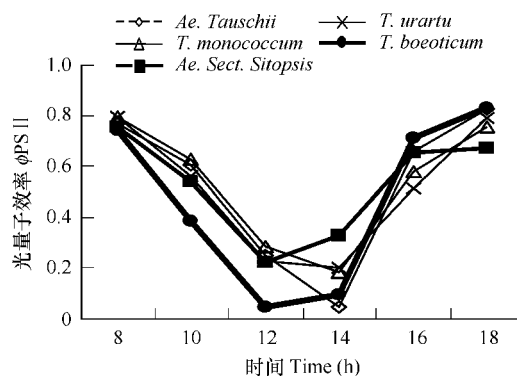


图 8 不同二倍体小麦种光量子效率日变化

Fig. 8 The diurnal changes of ϕPSII among different species

2.3 叶绿素含量

二倍体种间叶绿素相对含量差异显著 (图 9)。其中乌拉尔图小麦 (*T. urartu*) 和拟斯卑尔脱山羊草 (*Ae.*

speltoides) 的叶绿素含量最高, 野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 叶绿素含量最低。二倍体小麦种间的叶面积差异显著。其中粗山羊草 (*Ae. Tauschii*) 具有叶面积最大, 而乌拉尔图小麦 (*T. urartu*) 和野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 的叶面积较小。

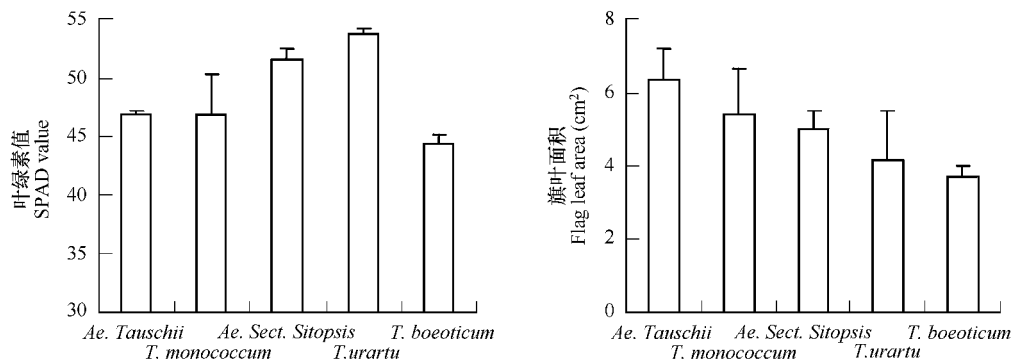


图9 不同品种二倍体小麦的叶绿素含量和旗叶叶面积

Fig. 9 The Chlorophyll II content of flag leaf area among different species

3 讨论

研究表明小麦二倍体种间的气孔特征存在较大的差异。其中 S 基因型 (*Ae. Sect. Sitopsis*) 具有最大的气孔长度、周长和面积, 而其气孔宽度、密度和气孔指数却是最小的; D 基因型 (*Ae. Tauschii*) 具有最大的气孔宽度、密度、指数, 而其气孔长度、周长、面积却是最小的。D 基因型 (*Ae. Tauschii*) 具有最大的净光合速率, 而 S 基因型 (*Ae. Sect. Sitopsis*) 的净光合速率最小。气孔周长与气孔面积呈显著正相关关系, 说明气孔越大, 气孔的密度就越低。二倍体小麦的净光合速率与气孔导度呈显著正相关关系, 同时气孔限制值的变化趋势与细胞间隙 CO_2 浓度的变化趋势相反, 说明二倍体小麦的光合能力主要受气孔限制, 二倍体小麦气孔导度种间差异适用于小孔扩散原理, 即气体通过小孔的扩散速率不与小孔的面积成比例, 而与小孔的周长成比例, 小孔越小, 单位面积上散失的水分就越多。因此气孔大而少的 S 基因组 (*Ae. Sect. Sitopsis*) 的气孔导度可能是小的, 而气孔小而多 D 基因组 (*Ae. Tauschii*) 的气孔导度可能是大的。

乌拉尔图小麦 (*T. urartu*) 具有较高的净光合速率和气孔导度, 并且在午间其气体交换参数相对其它种下降幅度较小, 同时细胞间隙 CO_2 浓度最低, 气孔限制值最大, 在光合能力和耐光抑制方面有较明显的优势。此结论和 Austin 的观点一致^[5]。野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 的净光合速率和气孔导度较低, 在 10:00 到达波峰后, 没有再次出现峰值, 且叶绿素荧光 F_v/F_m 值在较短的时间内就降低到了波谷, 降低的幅度较大, 可见野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 在光合能力和耐光抑制方面不存在优势。同时, 乌拉尔图小麦 (*T. urartu*) 的叶绿素含量最高, 而野生一粒小麦 (*T. boeoticum*) 最低, 叶绿素含量可能也是造成二倍体种间光合能力差异的原因之一。

References:

- [1] Dong Y S. Desirable characteristics in perennial *Triticum* collected in China for wheat improvement. *Hereditas*, 1992, 175—178.
- [2] Dewey D R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae*. In: J. P. Gustafson ed. *Gene Manipulation in Plant Improvement*. New York: Plenum Press, 1984. 209—279.
- [3] Chelak V R. Cytogenetic study of hybrids between *Triticum monococcum* L. var. *flavescens* and some tetraploid wheat species. *Tsitologiya Genetika*, 1980, 14: 2, 11—15.
- [4] Terachi T, Tsunewaki K. The molecular basis of genetic diversity among cytoplasm of *Triticum* and *Aegilops* VIII. Mitochondrial RFPL analyses using cloned genes as probes. *Molecular Biology and Evolution*, 1992, 9:5, 917—931.
- [5] Dvorak J, Diterlizzi P, Zhang H B, Resta P. The evolution of polyploidy wheats: Identification of the A-genome species. *Genome*, 1993, 36:21—31.

- [6] Takumi S, Nasuda S, Liu Y C, Tsunewaki K. Wheat phylogeny determined by RFLP analysis of nuclear DNA. 1. einkorn wheat. Japn. Genet, 1993, 68: 73 — 79.
- [7] Castayna R, Maga G, Perenzin M, Hein M, Salamini F. RFLP-based genetic relationships of einkorn wheats. Theor. Appl. Genet. , 1994, 88: 818 — 823.
- [8] Kihara H. Discovery of the DD-analyser, one of the ancestors of vulgare wheat. Agric. Hort. (Tokyo), 1944, 19: 889 — 890.
- [9] Mcfadden E S, Sears E R. The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing *hexaploid* relatives. J. Hered. , 1946, 37: 81 — 89, 107 — 116.
- [10] Sarkar P, tebbins G L. Morphological evidence concerning the origin of the B genome of wheat. Am. J. Bot. , 1956, 43: 297 — 304.
- [11] Kimber G, Athwal R S. A reassessment of the course of evolution of wheat. Proc. Natl. Acad. Sci. , USA, 1972, 69: 912 — 915.
- [12] Tsunewaki K, Ogiwara Y. The molecular basis of genetic diversity among cytoplasms of *Triticum* and *Aegilops* species. II. On the origin of polyploidy wheat cytoplasms as suggested by chloroplast DNA restriction fragment pattern. Genetics, 1983, 101: 155 — 171.
- [13] Zhang S Q, Shan L. Difference of water use efficiency of diploidy wheat species with different chromosome set and its relationship with root system growth. Acta Agronomica Sinica, 2003, 29(4): 569 — 573.
- [14] Austin R B, Morgan C L, Ford M A, Bhagwat S G. Flag leaf photosynthesis of *Triticum aestivum* and related diploid and tetraploid species. Annals of Botany, 1982, 49: 177 — 189.
- [15] Evans J R, Seemann J R. Differences between wheat genotypes in specific activity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase and the relationship to photosynthesis. Plant Physiology, 1984, 74: 759 — 765.
- [16] Castayna R, Maga G, Perenzin M, *et al.* RFLP-based genetic relationships of einkorn wheats. Theoretical and Applied Genetics, 1994, 88: 818 — 823.
- [17] Liu J H, Sun J Y, Dai Y B. Late-growth photosynthetic characteristics and grain yield of different wheat evolutionary materials. Journal of Plant Ecology, 2007, 31(1): 138 — 144.

参考文献:

- [13] 张岁岐, 山仑. 二倍体小麦种间水分利用效率的差异及与根系生长的关系. 作物学报, 2003, 29(4): 569 ~ 573.
- [17] 刘建辉, 孙建云, 戴廷波, 等. 不同小麦进化材料生育后期光合特性和产量. 植物生态学报, 2007, 31(1): 138 ~ 144.