

## 环境胁迫对不同倍性大花蕙兰类原球茎增殖和分化的影响

周珊珊<sup>1</sup>, 谢利<sup>1</sup>, 王辰辉<sup>1</sup>, 周玉亮<sup>1</sup>, 曾瑞珍<sup>1</sup>, 郭和蓉<sup>1</sup>, 王木桂<sup>1</sup>, 张志胜<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup>华南农业大学广东省植物分子育种重点实验室, 广州510642; <sup>2</sup>国家植物航天育种工程技术研究中心, 广州510642

**摘要:** 本文研究了低温、高温、紫外线和暗培养对二倍体、三倍体和四倍体大花蕙兰类原球茎(PLBs)增殖和分化的影响。结果表明, 10 °C下培养, 四倍体PLBs增殖率最高; 35 °C下培养20 d, 三倍体和四倍体PLBs死亡率显著低于二倍体, 表明多倍体PLBs具有更强的抵御低温和高温能力。紫外灯下培养30 d, PLBs的增殖率大小依次是四倍体>三倍体>二倍体, 与日光灯下相反, 说明多倍体PLBs对紫外线耐受力比二倍体强。暗培养30 d, 二倍体PLBs增殖率和芽分化率明显提高, 而三倍体和四倍体增殖率没有明显变化, 其芽分化率明显降低。在黑暗条件下继代培养30 d, 二倍体PLBs增殖率降低, 但降幅小于三倍体和四倍体, 芽分化率则进一步提高, 而三倍体和四倍体PLBs芽分化率进一步降低, 表明多倍体PLBs对黑暗的耐受力变弱。多倍体PLBs中SOD、POD和CAT的活性均高于二倍体, MDA含量低于二倍体, 抗氧化酶系及MDA的变化是导致多倍体PLBs抗性增强的重要原因。

**关键词:** 大花蕙兰; 多倍体; 类原球茎; 环境胁迫

## Effects of Environmental Stress on Proliferation and Differentiation of Protocorm-Like Bodies of Different Ploidy *Cymbidium* hybridum

ZHOU Shan-Shan<sup>1</sup>, XIE Li<sup>1</sup>, WANG Chen-Hui<sup>1</sup>, ZHOU Yu-Liang<sup>1</sup>, ZENG Rui-Zhen<sup>1</sup>, GUO He-Rong<sup>1</sup>, WANG Mu-Gui<sup>1</sup>, ZHANG Zhi-Sheng<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup>Guangdong Provincial Key Laboratory of Plant Molecular Breeding, South China Agriculture University, Guangzhou 510642, China; <sup>2</sup>National Engineering Research Center of Plant Space Breeding, Guangzhou 510642, China

**Abstract:** The proliferation and bud differentiation rate were measured in protocorm-like bodies (PLBs) of diploid, triploid and tetraploid *Cymbidium* hybridum with different conditions of low and high temperature, ultraviolet radiation (UV) and dark. The results showed that the proliferation rate of tetraploid PLBs was the highest at 10 °C; and the death rates of triploid and tetraploid PLBs were significantly lower than that of diploid PLBs at 35 °C for 20 d, suggesting that polyploidy PLBs had a stronger ability to resist low and high temperature. Under UV light, the proliferation rates showed the following trend: tetraploid>triploid>diploid, but showed opposite trends under fluorescent lamp, indicating that polyploid PLBs were more resistant to UV light. After cultured in dark for 30 d, the proliferation and bud differentiation rates of diploid were obviously increased, however, the bud differentiation rates of polyploids were decreased, and their proliferation rates were little changed. Subcultured in dark for 30 d, the bud differentiation rate of diploid further increased, while those of polyploids further decreased, although the proliferation rate of diploid was decreased, but the range of decrease was lower than those of polyploids, demonstrating that polyploid PLBs were more sensitive to dark condition. The activities of SOD, POD and CAT in polyploid PLBs were higher than those in diploid, and MDA contents were lower than that in diploid, which indicated the changes of antioxidant enzyme system and MDA were important reasons for the enhancement of PLBs resistance.

**Key words:** *Cymbidium* hybridum; polyploid; PLBs; environmental stress

多倍体是体细胞中含有三个或三个以上染色体组的个体(Chen和Ni 2006), 在植物界普遍存在, 是植物物种进化和多样性形成的重要方式, 并在植物系统演化、抗逆中起着重要作用(Rieseberg等2003), 同时, 多倍体育种是兰花育种的重要方法(张志胜2010)。因此进行多倍体性状变化及其机

理研究, 对揭示植物多倍体进化机制、培育适应性更好的植物新品种具有重要意义。

收稿 2015-01-29 修定 2015-06-20

资助 广东省科技攻关项目(2006A20201002和2011A020102004)和广州市农业局项目(1210699和1310998)。

\* 通讯作者(E-mail: zszhang@scau.edu.cn; Tel: 13711026839)。

大量研究表明,植物染色体组加倍后,抗逆性明显增强(商宏莉等2003;李培旺等2004;Comai 2005;赵静2011)。多倍体抗逆性的增强是由于其具有更强的细胞膜保护能力和渗透调节能力(朱恒星2009;王园园等2013)、更高的抗氧化酶活性(徐伟钰2006;Deng等2012)、以及低的丙二醛含量(颜志明等2007)等方面原因影响。另外,基因组加倍后,基因表达模式的改变也是导致多倍体抗性的变化的重要原因。张琴(2013)研究结果表明,染色体加倍会导致与抗寒性相关基因如PAL基因等表达的改变,从而改变了多倍体的耐胁迫能力。上述研究都是在植株水平上进行的,而在组织和细胞水平上对多倍体的适应性和抗性研究报道较少。此外,与多倍体对光强和光质(如黑暗和紫外线)胁迫的相关研究也少见报道。

大花蕙兰是具有重要观赏价值和经济价值的高档花卉,其商业化品种多数为多倍体(朱根发等2006)。本研究以大花蕙兰二倍体及其同源三倍体和四倍体的类原球茎为材料,研究高温、低温和光照对其增殖和分化的影响,测定类原球茎中超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)等生理生化指标。旨在揭示不同倍性大花蕙兰在组织细胞水平上的抗性差异及其生理生化机理,为兰花多倍体育种和进化的深入研究积累更多资料。

## 材料与amp;方法

### 1 供试材料

试验材料为大花蕙兰‘楠山幻想曲’(*Cymbidium hybridum* ‘Kusuda Fantasy’)二倍体( $2n=2x=40$ ),三倍体( $2n=3x=60$ )和四倍体( $2n=4x=80$ )的类原球茎(protocorm-like bodies, PLBs),材料由周珊珊创建并保存于华南农业大学广东省植物分子育种重点实验室。

### 2 方法

#### 2.1 环境胁迫处理

将PLBs切成 $0.5\text{ cm}^3$ 大小,接入 $\text{MS}+1.0\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  6-BA+ $0.1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$  NAA+ $0.5\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 活性炭+ $20\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 糖+ $7.5\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 卡拉粉+10%椰子汁的培养基上,每瓶接7块,重量在 $0.8\sim 1.1\text{ g}$ 之间,每处理接16瓶。接种后将材料分别放入5个光照恒温培养箱中培养。低温处理的培养箱温度为 $10\text{ }^\circ\text{C}$ ;高温处理的培养箱温度为 $35\text{ }^\circ\text{C}$ ;紫外线处理的培养箱只开紫外灯

(8 W),培养瓶顶端距灯管 $10\text{ cm}$ ;暗培养处理不开照明灯和紫外灯,各处理的其他培养条件与对照相同。对照的培养条件为 $25\text{ }^\circ\text{C}$ ,光照时间为 $14\text{ h}\cdot\text{d}^{-1}$ ,光照强度为 $15\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。培养30 d后,将在 $10\text{ }^\circ\text{C}$ 、紫外灯或黑暗条件下培养的PLBs分别接种到新配制的培养基上,在原培养和对照条件下继代培养30 d。

培养结束时,记录每瓶分化出的芽和苗数,称取每瓶中类原球茎的重量, $35\text{ }^\circ\text{C}$ 处理记录培养过程中死亡的类原球茎数,并计算增殖率、芽/苗分化率和死亡率。增殖率( $\%$ )=(培养后类原球茎重量-接种重量)/接种重量 $\times 100$ ;芽/苗分化率( $\%$ )=[分化出的芽(苗)数/接种类原球茎块数] $\times 100$ ;死亡率( $\%$ )=(死亡的类原球茎块数/接种类原球茎块数) $\times 100$ 。

#### 2.2 生理生化指标测定

取二倍体、三倍体和四倍体类PLBs各 $0.5\text{ g}$ ,先加入 $2\text{ mL } 0.05\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的磷酸缓冲液(pH 7.8),研磨匀浆后,再加入 $3\text{ mL}$ 磷酸缓冲液混匀, $4\text{ }^\circ\text{C}$ 下 $7423\times\text{g}$ 离心 $15\text{ min}$ ,上清液即为粗酶液,用于测定。SOD和过氧化物酶(peroxidase, POD)活性测定参考李合生等(2000)的方法。过氧化氢酶(catalase, CAT)活性测定采用过氧化氢分解法测定(何宇炯等1996)。丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸法(李合生等2000)。

#### 2.3 统计分析方法

以上试验结果均采用SPSS 18.0统计软件进行分析,以邓肯氏新复极差法(Duncan’s)测验,在 $P$ 为 $0.05$ 水平上比较差异显著性。

## 实验结果

### 1 低温对不同倍性大花蕙兰PLBs的增殖和分化的影响

#### 1.1 低温对大花蕙兰PLBs增殖的影响

从图1-A和图4-D~F中看出,在 $10\text{ }^\circ\text{C}$ 培养条件下,二倍体、三倍体和四倍体大花蕙兰PLBs的增殖率显著低于在 $25\text{ }^\circ\text{C}$ 培养下的,但不同倍性大花蕙兰PLBs增殖率下降幅度不同,四倍体最小,二倍体次之,三倍体最大。这表明,四倍体PLBs对低温适应性变强,三倍体对低温适应性变弱。将 $10\text{ }^\circ\text{C}$ 下培养30 d的PLBs分别转移到 $10$ 和 $25\text{ }^\circ\text{C}$ 下进行继代培养,结果(图1-B)发现, $10\text{ }^\circ\text{C}$ 下培养的二倍体PLBs增殖率的从 $33.42\%$ 降低到 $26.1\%$ ,而三倍体和四倍

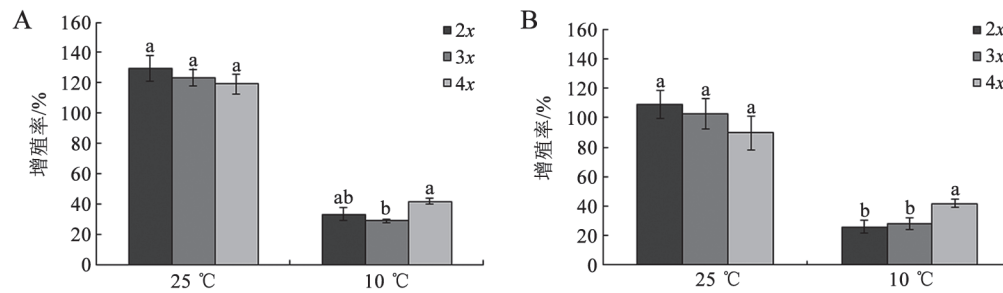


图1 在不同温度下二倍体、三倍体和四倍体大花蕙兰PLBs的增殖率

Fig.1 Proliferation rate of PLBs of diploid, triploid and tetraploid *C. hybridum* at different temperatures

A: 在不同温度下PLBs的初代培养; B: 10 °C培养的PLBs继代培养。不同小写字母表示同一处理下不同倍性间差异显著( $P < 0.05$ ), 下图同此。

体的增殖率基本未变; 而在25 °C下, 四倍体PLBs增殖率增幅最小, 三倍体次之, 二倍体最大。说明多倍体对温度变化适应性强, 二倍体适应性弱。

### 1.2 低温对大花蕙兰PLBs分化的影响

从表1可以看出, 25 °C培养条件下, 二倍体、三倍体和四倍体的芽/苗分化率分别为37.14%、3.57%和25.95%, 3种倍性间差异显著, 多倍化导致PLBs的芽/苗分化率显著降低。在10 °C培养条件

下, 芽/苗分化率为0, 说明10 °C低温抑制了大花蕙兰PLBs的芽分化。10 °C培养后转25 °C继代培养, 二倍体、三倍体和四倍体的芽/苗分化率分别为71.4%、0和35.18%。这表明低温对不同倍性芽分化能力影响不同, 低温对三倍体PLBs芽分化的抑制作用更持久。

## 2 紫外线对不同倍性大花蕙兰PLBs的增殖和分化的影响

### 2.1 紫外线对大花蕙兰PLBs增殖的影响

从图2-A中看到, 在紫外灯下培养, 二倍体、三倍体和四倍体PLBs的增殖率大小依次是 $4x > 3x > 2x$ , 与在日光灯下相反, 说明多倍体PLBs对紫外线的耐受力变强。同时, 长时间在紫外线照射下, 新生的类原球茎白化(图4-G~I), 恢复日光灯照射后, 白色类原球茎变绿。将紫外灯下培养的PLBs分别转移到紫外灯和日光灯下继代培养(图2-B), 3种倍性材料的增殖率均显著下降, 说明紫外灯下培养30 d对二倍体、三倍体和四倍体PLBs均已造成严重伤害。

表1 在不同培养温度下不同倍性大花蕙兰PLBs的芽/苗分化率

Table 1 Bud/seedling differentiation rate of PLBs of different ploidy *C. hybridum* at different temperatures

倍性	芽/苗分化率/%			
	初代培养		10 °C继代培养	
	25 °C	10 °C	25 °C	10 °C
二倍体	37.14±5.51 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>	71.40±10.23 <sup>a</sup>	0 <sup>a</sup>
三倍体	3.57±0.28 <sup>c</sup>	0 <sup>a</sup>	0 <sup>c</sup>	0 <sup>a</sup>
四倍体	25.95±3.54 <sup>b</sup>	0 <sup>a</sup>	35.18±4.65 <sup>b</sup>	0 <sup>a</sup>

同列不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ )。下表同此。

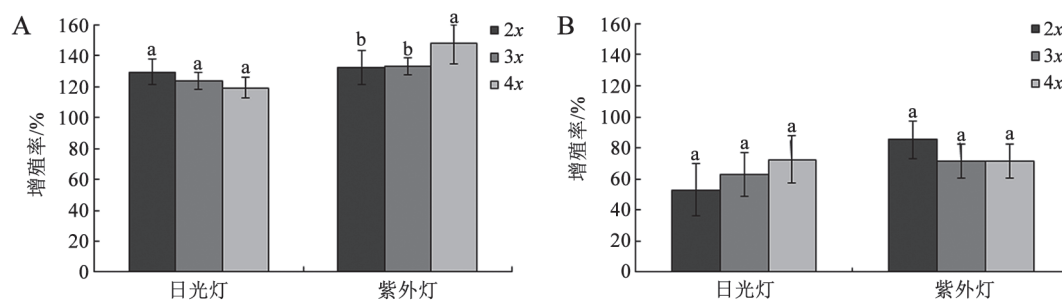


图2 在不同光质下二倍体、三倍体和四倍体大花蕙兰PLBs的增殖率

Fig.2 Proliferation rate of PLBs of diploid, triploid and tetraploid *C. hybridum* under different light qualities

A: PLBs在日光灯和紫外灯下的初代培养; B: 紫外灯培养后的PLBs在日光灯和紫外灯继代培养。

## 2.2 紫外线对大花蕙兰PLBs分化的影响

由表2可见, 紫外灯下培养, 二倍体和四倍体的芽/苗分化率均比日光灯下培养的低, 但四倍体下降幅度大于二倍体, 紫外灯下培养的三倍体芽/苗分化率高于日光灯下培养的芽/苗分化率。说明紫外线对不同倍性大花蕙兰PLBs分化影响不同。将在紫外灯下培养的PLBs转移至紫外灯下培养, 二倍体和四倍体的芽/苗分化率继续下降, 三倍体芽/苗分化继续上升。而将在紫外灯下培养的PLBs转移至日光灯下培养, 二倍体芽/苗分化率迅速增高、三倍体和四倍体芽/苗分化率则恢复到无紫外线处理的水平。表明紫外线促进三倍体的芽分化、而二、四倍体的芽分化受紫外线抑制。

表2 在不同光质下不同倍性大花蕙兰PLBs的芽/苗分化率  
Table 2 Bud/seedling differentiation rate of PLBs of different ploidy *C. hybridum* under different light qualities

倍性	芽/苗分化率/%			
	初代培养		紫外灯处理的继代培养	
	日光灯	紫外灯	紫外灯	日光灯
二倍体	37.14±5.51 <sup>a</sup>	25.00±4.06 <sup>a</sup>	22.62±4.29 <sup>a</sup>	66.67±7.17 <sup>a</sup>
三倍体	3.57±0.28 <sup>c</sup>	4.28±0.71 <sup>c</sup>	8.73±0.79 <sup>b</sup>	2.38±2.38 <sup>c</sup>
四倍体	25.95±3.54 <sup>b</sup>	14.28±1.45 <sup>b</sup>	6.81±0.34 <sup>b</sup>	24.74±14.28 <sup>b</sup>

## 3 黑暗培养对不同倍性大花蕙兰PLBs的增殖和分化的影响

### 3.1 黑暗培养对大花蕙兰PLBs增殖的影响

从图3-A可以看出, 与光照条件相比, 暗培养下二倍体的增殖率明显提高、三倍体和四倍体无明显变化, 黑暗培养下类原球茎白化的程度强于紫外线培养下的(图4-J~L)。将暗培养下的3种倍

性PLBs分别转移到黑暗和光照下培养(图3-B), 二倍体、三倍体和四倍体增殖率均明显下降, 但三倍体和四倍体下降幅度明显高于二倍体。表明长期的黑暗对不同倍性PLBs增殖均不利, 但多倍体对暗培养耐受性比二倍体弱。

### 3.2 黑暗培养对大花蕙兰PLBs分化的影响

从表3可知, 黑暗培养下, 三倍体和四倍体芽/苗分化率明显低于光培养下的芽/苗分化率, 而二倍体的芽/苗分化率明显提高。表明黑暗培养有利于二倍体的芽分化, 染色体加倍不仅导致大花蕙兰多倍体PLBs芽分化能力显著降低, 而且导致对黑暗培养适应性变弱。

## 4 高温对不同倍性大花蕙兰PLBs存活的影响

在35 °C条件下, 二倍体、三倍体和四倍体PLBs均从第6天开始PLBs由绿色变为黄色, 逐渐死亡(图5)。在第10天时, 二倍体死亡率为50.9%, 三倍体为24.1%, 四倍体为19.4%。第20天时, 二、三和四倍体的死亡率分别是97.3%、82.1%和73.5%(图6)。结果表明, 与二倍体相比, 四倍体和三倍体具有更强的耐高温胁迫能力。

## 5 不同倍性大花蕙兰PLBs抗氧化酶活性和MDA含量

从表4可以看出, 二倍体、三倍体和四倍体PLBs中的SOD活性差异显著, 三倍体中的SOD活性最高、四倍体次之、二倍体最低。不同倍性间的POD活性没有显著差异。但CAT活性差异显著, 四倍体最高, 三倍体次之, 二倍体最低。不同倍性间的丙二醛MDA含量差异也显著, 大小趋势是2x>3x>4x, 说明在PLBs阶段, 四倍体和三倍体膜脂过氧化作用小与二倍体, 当受逆境胁迫时, 伤害程度较低, 因此抗性强。

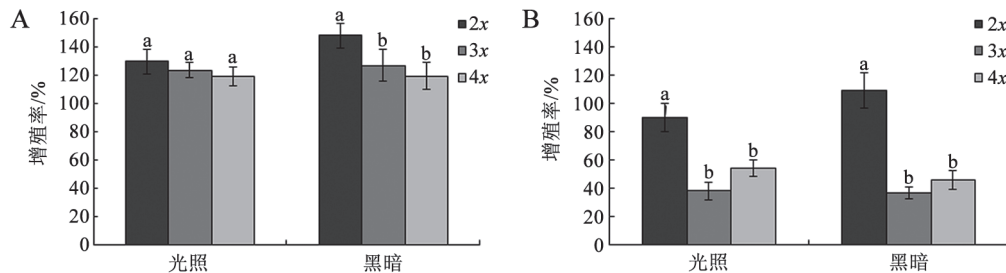


图3 在不同光照下二倍体、三倍体和四倍体大花蕙兰PLBs的增殖率

Fig.3 Proliferation rate of PLBs of diploid, triploid and tetraploid *C. hybridum* under different light intensity

A: PLBs在光照和黑暗条件下的初代培养; B: 黑暗培养后的PLBs分别在光照和黑暗下继代培养。

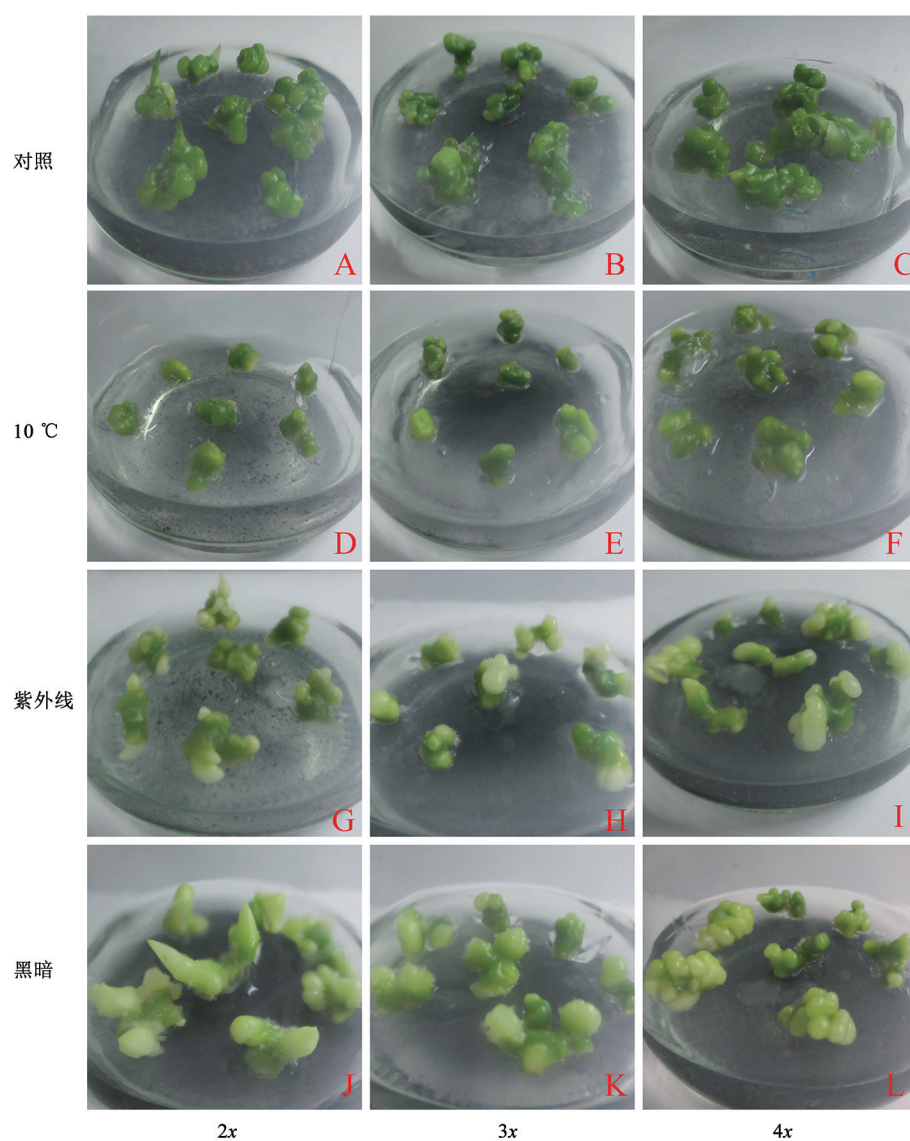


图4 在不同环境胁迫下二倍体、三倍体和四倍体大花蕙兰类原球茎的增殖和芽分化情况

Fig.4 Proliferation and bud/seedling differentiation of PLBs of diploid, triploid and tetraploid *C. hybridum* at different environmental stress

A~C: 正常培养; D~F: 10 °C; G~I: 紫外线照射; J~L: 黑暗。

表3 在不同光照下不同倍性大花蕙兰PLBs的芽/苗分化率

Table 3 Bud/seedling differentiation rate of PLBs of different ploidy *C. hybridum* under different light intensity

倍性	芽/苗分化率/%			
	初代培养		黑暗处理的继代培养	
	光照	黑暗	光照	黑暗
二倍体	37.14±5.51 <sup>a</sup>	47.61±5.46 <sup>a</sup>	42.28±8.24 <sup>a</sup>	79.36±8.83 <sup>a</sup>
三倍体	3.57±0.28 <sup>c</sup>	1.19±1.19 <sup>b</sup>	0 <sup>c</sup>	0 <sup>c</sup>
四倍体	25.95±3.54 <sup>b</sup>	7.14±13.7 <sup>b</sup>	9.43±2.12 <sup>b</sup>	2.14±1.09 <sup>b</sup>

## 讨 论

多倍体是植物进化的重要方式,也是植物改良的主要途径之一。本研究首次以二倍体大花蕙兰及其同源三倍体和四倍体类原球茎为材料,在组织细胞水平上研究了不同倍性大花蕙兰类原球茎对环境胁迫的抗性。结果表明,多倍体类原球茎对低温、高温和紫外线耐受性增强,但对黑暗的耐受性变弱。这为进一步开展多倍体进化机理和育种研究积累了新资料。

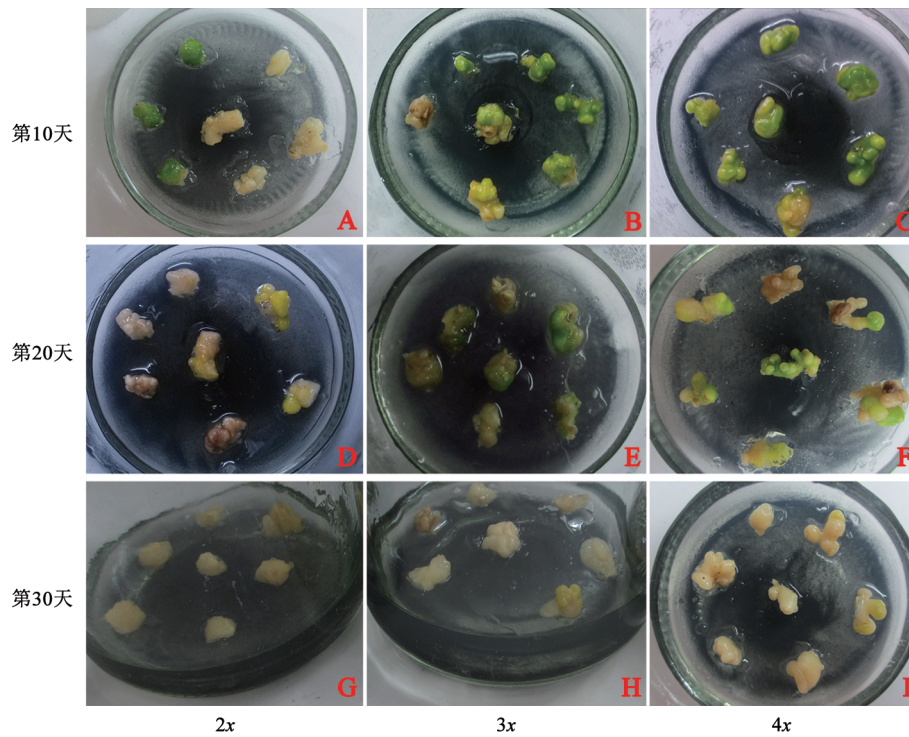


图5 在35 °C下二倍体、三倍体和四倍体大花蕙兰类原球茎的存活情况  
Fig.5 The survival of PLBs of diploid, triploid and tetraploid *C. hybridum* at 35 °C  
A~C: 35 °C培养第10天; D~F: 35 °C培养第20天; G~I: 35 °C培养第30天。

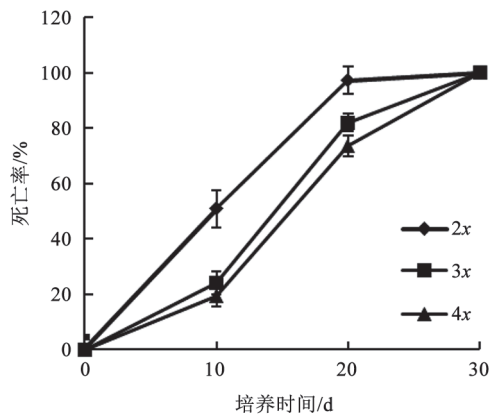


图6 在35 °C培养下二倍体、三倍体和四倍体大花蕙兰PLBs的死亡率  
Fig.6 Death rate of PLBs of diploid, triploid and tetraploid *C. hybridum* at 35 °C

植物的耐热性和抗寒性与MDA含量呈负相关关系(李衍素等2007; 王小丽等2009), 与SOD、POD和CAT活性呈正相关关系(刘小俊等2011; 孙军利等2014)。王园园等(2013)对二倍体和四倍体杂交兰抗逆性的研究结果表明, 四倍体较二倍体

杂交兰具有更强的抗高温和低温特性, 高温胁迫下, 四倍体的SOD和CAT活性增幅均显著大于二倍体, POD活性的降幅则小于二倍体; 而低温胁迫下, 杂交兰叶片抗氧化酶(SOD、POD和CAT)活性总体上呈增加趋势, 且四倍体增幅显著大于二倍体。本研究发现, 三倍体和四倍体类原球茎比二倍体更耐高温和低温, 其SOD、POD和CAT的活性比二倍体高, MDA含量比二倍体低, 说明在组织细胞水平耐热性和抗寒性与SOD、POD和CAT活性以及MDA含量密切相关, SOD、POD和CAT活性以及MDA含量可以成为组织细胞水平筛选耐热和抗寒大花蕙兰类原球茎的依据。但组织细胞水平耐高温耐寒性与植株水平是否一致还有待于进一步研究。

光照与植物的生长、发育、分布等密切相关。黄荣福等(1996)对青藏高原59个草本植物倍性研究时发现, 多年生草本被子植物多倍体频率随海拔高度上升而增加。本试验中, 在紫外灯下培养, 多倍体类原球茎增殖率的增幅高于二倍体增幅, 表明多倍体PLBs在强紫外线环境中适应能

表4 不同倍性大花蕙兰PLBs中SOD、POD、CAT活性和MDA含量

Table 4 The activities of SOD, POD, CAT and MDA content of PLBs of different ploidy *C. hybridum*

倍性	SOD活性/ $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)	POD活性/ $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)	CAT活性/ $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)	MDA含量/ $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$
二倍体	83.44±4.46 <sup>b</sup>	6.51±0.45 <sup>a</sup>	6.76±0.31 <sup>c</sup>	0.881±0.055 <sup>a</sup>
三倍体	118.03±4.72 <sup>a</sup>	6.98±0.60 <sup>a</sup>	7.67±0.79 <sup>b</sup>	0.782±0.012 <sup>b</sup>
四倍体	87.07±3.36 <sup>b</sup>	6.80±1.79 <sup>a</sup>	9.24±2.04 <sup>a</sup>	0.536±0.115 <sup>c</sup>

力变强。而研究表明, 紫外线通过抑制光合作用物质合成(Yao和Liu 2006; 黄梅玲等2010)以及光氧化造成植株体内IAA含量下降(Li等2002)影响植物生长, 多倍体具有的较强紫外线适应能力可能由于基因组剂量的变化引起了植物体内内源激素含量(孙敏红和张蜀宁2006; 齐永顺等2009)和光合作用(Coate等2011; 安飞飞等2013)的改变而导致的。在组织培养中, 暗培养有利于提高中间繁殖体的增殖率(邢小明2013), 但不利于分化, 本研究结果也表明短期暗培养有利于类原球茎的增殖, 但连续暗培养导致增值率下降。暗培养对不同倍性类原球茎增殖的影响不同, 对多倍体类原球茎增殖影响更大, 暗培养不利于多倍体类原球茎的芽苗分化, 但二倍体的芽苗分化率不降反增。表明多倍体对黑暗环境适应性更差, 其机理有待于进一步的研究。

### 参考文献

- 安飞飞, 凡杰, 李庚虎, 简纯平, 李开绵(2013). 华南8号木薯及其四倍体诱导株系叶片蛋白质组及叶绿素荧光差异分析. 中国农业科学, 46 (19): 3978-3987
- 何宇炯, 徐如涓, 赵毓橘(1996). 表油菜素内酯对绿豆幼叶衰老的促进作用. 植物生理学报, 22 (1): 58-62
- 黄梅玲, 江洪, 金清, 余树全(2010). UV-B辐射胁迫下不同起源时期的3种木本植物幼苗的生长及光合特性. 生态学报, 30 (8): 1998-2009
- 黄荣福, 卢学峰, 沈颂东(1996). 青藏高原东北部植物染色体数目和多倍性研究. 西北植物学报, 16 (3): 310-318
- 李合生, 孙群, 赵世杰, 章文华(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社
- 李培旺, 李昌珠, 周朴华, 蒋丽娟(2004). 绿玉树多倍体诱导及其抗寒性研究. 湖南林业科技, 31 (5): 7-9
- 李衍素, 高俊杰, 陈民生, 于贤昌(2007). 高温胁迫对豇豆幼苗叶片膜伤害与保护性物质的影响. 山东农业大学学报(自然科学版), 38 (3): 378-382
- 刘小俊, 李跃建, 刘臣巨, 房超, 梁根云, 杨宏, 赵云(2011). 四倍体南瓜的诱变和特性研究. 植物生理学报, 47 (3): 281-285
- 齐永顺, 张志华, 王同坤, 杜国强, 张京政(2009). 同源四倍体玫瑰香葡萄嫩枝扦插不定根发生过程中内源激素的变化. 园艺学报, 36 (4), 565-570
- 商宏莉, 郭启高, 宋明, 刘华颖, 万群, 陈琳, 梁国鲁(2003). 生姜四倍体抗热性与抗寒性的初步研究. 西南农业大学学报(自然科学版), 25 (3): 210-211
- 孙敏红, 张蜀宁(2006). 二、四倍体不结球白菜子叶再生能力及其与内源激素的关系. 南京农业大学学报, 29 (2): 25-28
- 王小丽, 裴玉贺, 郭新梅, 张恩盈, 宋希云(2009). 低温胁迫下玉米幼苗的几种生理生化指标的变化. 植物生理学通讯, 45 (5): 487-490
- 王园园, 尹翠翠, 王广东(2013). 高温胁迫对二倍体和四倍体杂交兰相关生理生化特征的影响. 西北植物学报, 33 (4): 735-740
- 邢小明(2013). 波叶红果树愈伤组织诱导及抗逆性研究[学位论文]. 浙江临安: 浙江农林大学
- 徐伟钰, 张蜀宁, 张杰, 张振超, 侯喜林(2006). 高温胁迫对二倍体和四倍体萝卜生长和膜伤害的影响. 南京农业大学学报, 29 (4): 43-47
- 颜志明, 张蜀宁, 汤伟华, 张丽丽, 王开冻(2007). 二倍体和四倍体扬花萝卜的品质特性及抗寒性比较研究. 西北植物学报, 27 (7): 1405-1410
- 孙军利, 赵宝龙, 郁松林(2014). 外源水杨酸对高温胁迫下葡萄几种抗氧化酶活性和抗氧化物含量的影响. 植物生理学报, 50 (7): 1014-1018
- 张琴(2013). 芸薹属多倍体植物进化及适应性的分子机制研究. 武汉: 武汉大学
- 张志胜(2010). 园林植物遗传育种学. 北京: 中国林业出版社, 298-323
- 赵静(2011). 四倍体与二倍体杜仲生长、抗寒及主要药物成分的比较研究[学位论文]. 河北保定: 河北农业大学
- 朱根发, 吕复兵, 王碧青, 陈明莉(2006). 大花蕙兰品种的染色体数目分析. 园艺学报, 33 (2): 417-421
- 朱恒星(2009). 四倍体长春花(*Catharanthus roseus*)生物学特性研究及DNA甲基化分析[学位论文]. 重庆: 西南大学
- Chen ZJ, Ni ZF (2006). Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids. *Bioessays*, 28 (3): 240-252
- Coate JE, Schlueter JA, Whaley AM, Doyle JJ (2011). Comparative evolution of photosynthetic genes in response to polyploid and

- nonpolyploid duplication. *Plant Physiol*, 155 (4): 2081~2095
- Comai L (2005). The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nat Rev Genet*, 6 (11): 836~846
- Deng BL, Du WC, Liu CL, Sun WW, Tian S, Dong HS (2012). Antioxidant response to drought, cold and nutrient stress in two ploidy levels of tobacco plants: low resource requirement confers polytolerance in polyploids? *Plant Growth Regul*, 66 (1): 37~47
- Li Y, Zu YQ, Chen JJ, Chen HY (2002). Intraspecific responses in crop growth and yield of 20 soybean cultivars to enhanced ultraviolet-B radiation under field conditions. *Field Crop Res*, 78 (2): 1~8
- Rieseberg LH, Raymond O, Rosenthal DM, Lai Z, Livingstone K, Nakazato T, Durphy JL, Schwarzbach AE, Donovan LA, Lexer C (2003). Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science*, 301 (5637): 1211~1216
- Yao XQ, Liu Q (2006). Changes in morphological, photosynthetic and physiological responses of Mono Maple seedlings to enhanced UV-B and to nitrogen addition. *Plant Growth Regul*, 50 (2-3): 165~177