

植物同源四倍体生殖特性及 DNA 遗传结构的变异

姜金仲, 李云, 程金新

(北京林业大学生物科学与技术学院, 林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要: 由于染色体加倍过程中的加倍因素和非加倍因素的影响, 同源四倍体的 DNA 遗传结构较其起源二倍体产生了变异, 进而导致其表现型发生相应的变异。和其起源二倍体相比, 同源四倍体的表现型变异表现在以下几个方面: 雌雄配子育性降低; 花粉(2n)的体积明显增大; 部分胚囊内卵细胞、助细胞及反足细胞数目有所增减; 自交繁殖过程中, 花粉的萌发及生长速度较慢、花粉管的形态部分畸形、部分极核受精过程及受精细胞(与精核结合的极核或卵)的进一步发育状况异常; 大多数育性或结实率会有不同程度的降低, 但降低的程度有因自交繁殖世代的推移而逐渐减小的趋势; 就一些植物种类而言, 同源四倍体有较好的远缘杂交亲和性。

关键词: 同源四倍体; 生殖; 同功酶; 分子标记

中文分类号: Q943

文献标识码: A

文章编号: 0253-9772(2006)09-1185-06

Variation of Both DNA Genetic Structure and Reproduction Traits of Plant Autotetraploid

JIANG Jin-Zhong, LI Yun, CHENG Jin-Xing

(College of Biological Science and Biotechnology, Beijing Forestry University, Key Laboratory of Genetics and Breeding of Forest tree and Ornamental Plant, MOE, Beijing 100083, China)

Abstract: Due to the effect of chromosome doubling, the DNA genetic structures of autotetraploid vary from its original diploid, and thus autotetraploid phenotype changes correspondingly. Compared with original diploid, the phenotype changes of autotetraploid were as follows. The part of its male and female gametes was of abortion. Its pollen (diplo-haplont) was significantly bigger. The number of egg cells or synergids or antipodal cells in its embryo sacs increases or reduces. While self-crossing procreation of it, pollen tubes and the fertilization processes of polar nucleus and the fertilized cells development were partly abnormal. Its reproductive capacity (or seed setting rate) dropped to some extents, which can be gradually improved with generations. For some plant species, it has a better cross-compatibility in distant hybridizations.

Key word: autotetraploid; procreation; isozymes; molecular marker

植物同源四倍体的生殖特性包括其雌雄配子的育性、受粉受精过程、减数分裂、远缘杂交亲和性等方面的内容, 由于染色体倍性的变化, 植物同源四倍体在所述几个方面(表现型)较其起源二倍体均

有所差异, 是为生殖特性变异。植物同源四倍体的 DNA 遗传结构变异是指因植物染色体倍性的变化或其变化过程而造成同源四倍体遗传物质或遗传物质之间的互作效应在 DNA 分子水平或同工酶水平上与

收稿日期: 2005-09-28; 修回日期: 2006-04-24

基金项目: 国家自然科学基金项目(编号: 30471412)、北京林业大学研究生基金项目(编号: 05jj038) [Supported by National Nature Science Foundation of China (No.30471412)and Financially supported by Graduate Fund of Beijing Forestry University (No.05jj038)]

作者简介: 姜金仲(1958—), 男, 河南上蔡人, 硕士, 高级讲师, 研究方向: 遗传育种, 生物技术。 jjz9911@sohu.com

通讯著者: 李云(1963—), 男, 河北蔚县人, 教授, 博士生导师, 研究方向: 遗传育种, 生物技术。 yunli63@163.com

其起源二倍体的差异,研究这些变异有益于从分子水平上揭示同源四倍体表现型变异的原因。

自首例植物同源四倍体[巨型月见草(*Oe.gigas*)]被发现(1908年前后)以来,同源四倍体在农作物、蔬菜、牧草、林木等遗传品质改良过程中逐渐得到了广泛应用,并使这些经济植物的育种水平得到了大幅度的提高。特别是过去的十多年间,同源四倍体的研究无论是从广度和深度上都取得了长足的进步,并积累了大量的文献。深入研读这些文献后发现,其中部分文献分别揭示的现象虽属不同植物种类,但这些现象之间的联系却反映了植物同源四倍体一些重要的、尚处于考证阶段的遗传学特性(较之起源二倍体的表现型变异),因此,与时俱进地总结与分析这些现象之间的联系有重要的遗传学和育种学意义。但又因其内容繁多而文章篇幅有限,本文只就其生殖特性变异及 DNA 遗传结构变异两个方面开展讨论。

1 雌雄配子的育性及受粉受精过程的变异

1.1 配子的育性及其形态结构特征的变异

由于减数分裂的不正常,同源四倍体的雌雄配子的育性均低于其起源二倍体,不同植物种类和同种植物不同类型或品种之间的配子败育率和败育方式不同。同源四倍体的一部分花粉是双单倍体,因而其体积多大于起源二倍体植株的花粉(单倍体)。同源四倍体的胚囊结构也因倍性的改变而发生了变异,表现为配囊内的卵细胞数量增加、助细胞及反足细胞的有无及形态的不相同等。

同源四倍体水稻败育花粉粒比率为 82.51%~86.65%,败育类型包括典败、圆败和染败等^[1]。柑桔同源四倍体花粉育性和花粉粒大小的测定结果显示,其花粉育性平均为 36%,约为起源二倍体(62%)的 60%,花粉粒体积平均为起源二倍体的 2 倍或双亲之和^[2],南荻同源四倍体花粉直径比起源二倍体花粉大 20.65%^[3],荞麦同源四倍体花粉粒的直径比起源二倍体花粉大 28%^[4]。同源四倍体西瓜花粉萌发率明显低于起源二倍体^[5]。Benavent G 等^[6]研究大麦的减数分裂时也发现,异常的分裂方式导致了花粉育性的降低。

同源四倍体水稻胚囊内反足细胞或反足细胞团的多态性比起源二倍体水稻的胚囊内表现得更明显,

主要表现为胚囊内部结构形态的多样性和位置的多样性等^[7]。同源四倍体水稻 APIV(4x)的成熟胚囊内存在有正常蓼型(43.0%)、退化型(36.0%)和变异型(21.0%)胚囊;变异型胚囊中包括双卵卵器(71.4%)、三卵卵器(17.5%)和无助细胞(11.1%)胚囊^[8]。广陆矮 4 号水稻同源四倍体大部分的胚囊在形成与发育过程中表现异常,至胚囊成熟时异常频率为 10.61%。L202 水稻同源四倍体的胚囊异常频率成熟时达到 45.65%^[8]。在紫血稻-(4)中退化型胚囊(反足细胞团的形态结构异常)高达 55.00%^[9]。

饲料型四倍体刺槐存在有明显的花器结构变异^[10],Beuselinck P R 等^[11]以莲藕为材料研究时也发现有类似现象。

1.2 受粉受精过程及受精细胞进一步发育状况的变异

与起源二倍体相比,同源四倍体自交繁殖过程中,其花粉的萌发及生长速度、花粉管的形态、部分极核受精过程及受精细胞(与精核结合的极核或卵)的进一步发育状况均有不同程度的变异,表现为时间延迟、畸形、部分极核不受精、精核与极核不融合、胚胎死亡、胚乳游离核发育不同步以及胚乳细胞化异常等。

紫血稻(4x)的花粉粒与相应的二倍体紫血稻(2x)相比,在柱头上萌发比较慢,花粉管在花柱内伸长比较迟缓、花粉管进入胚囊、精卵结合、精子与极核融合、合子和初生胚乳核发生第一次分裂的时间都比较迟^[9]。同源四倍体西瓜花粉生长速度缓慢,授粉后 12 小时到达花柱基部,比对照二倍体西瓜慢 3 小时^[12]。除发育速度慢外,花粉萌发和生长过程中还常出现畸形现象,表现为花粉管结节状、尖端膨大呈球形花粉管及双花粉管等;内源激素测定分析表明,上述现象与四倍体西瓜雌蕊和花粉中细胞分裂素——玉米素核苷(ZR)含量过高、雌蕊的 IAA 和 GA₃ 与 ABA 的比值低及花粉和雌蕊的互作效应不同有关^[13]

同源四倍体水稻约有 2/3 子房极核融合过程和游离核进一步发育方式与其起源二倍体不同,表现为极核未受精、精核与极核不能融合、两极核不能融合、极核虽融合但不分裂和胚乳游离核发育滞后等^[14]。自交时,四倍体西瓜的部分胚囊能正常发育成熟,但有花粉管进入的胚囊数仅为 35.0%(对照为 97.5%),有花粉管进入的配囊虽能产生合子胚,但部

分胚胎在球形胚阶段败育, 只有少部分能发育到成熟, 形成有活力的种胚^[13]。同源四倍体水稻有糊粉层细胞壁发育不同步、糊粉层细胞壁结构异常以及胼胝质“套”不消失等异常现象^[15]。

2 同源四倍体结实率(或育性)降低的原因及其随世代推移的变化

2.1 结实率降低的原因

一般认为, 异常的减数分裂行为、花器结构异常及环境条件不适均可导致同源四倍体的结实率(或育性)降低。

李爱华等^[16]以同源四倍体黄花菜新品系HAC—大花长嘴子花为材料, 观察其花粉母细胞减数分裂行为, 结果表明: 在减数分裂不同时期出现异常现象, 双线期和终变期见到四价体、三价体、二价体、单价体; 中期 I, 后期 I 和末期 I 均出现落后染色体, 后期 I 见到染色体桥和断片; 中期 II, 后期 II 和末期 II 有染色体不同步分离及不等分裂等现象; 四分体时期还出现多分体以及多核现象; 因此认为同源四倍体减数分裂不正常是造成四倍体黄花菜部分不育及结实率低的主要原因。朱必才等^[17]研究一些同源四倍体荞麦品种结实率极低(最高为 15%)的主要原因时认为: 自身花器结构和外界条件不适是引起部分四倍体荞麦结实率降低的主要原因, 如果花器结构和外界条件适宜, 同源四倍体荞麦的结实率可能接近普通二倍体荞麦。

2.2 同源四倍体育性(或结实率)随世代推移的变化

大多数同源四倍体育性(或结实率)较其起源二倍体均有不同程度的降低。例如, 菜心四倍体植株人工自交结籽率较起源二倍体(CK)明显降低, 平均降低率达 42.3%^[18]。但是, 一些试验证明, 这种降低率有因自交繁殖世代的推移而逐渐变小的趋势。

二倍体白菜(*Brassica var. communis* Tsen et Lee)同源四倍体的结籽率与小孢子母细胞的减数分裂行为密切相关, 自交一代的二价体数平均为 16.6%, 结籽率为 46.72%, 自交二代的二价体数提高到 17.16%, 结籽率为 58.5%, 表现出了随世代的推移、四倍体白菜的减数分裂异常行为和结实特性有逐步改善的趋势^[19]。

常金华等^[20]经过 10 多年对同源四倍体高粱进行系统选择, 大大提高了四倍体的结实率, 而且改善

了同源四倍体的细胞学行为。Santos J L 等^[21]以 *Arabidopsis thaliana* 为材料也观察到了细胞学行为改善的现象。

3 同源多倍体具有增加远缘杂交亲和性的趋势

部分水稻和高粱的远缘杂交试验结果表明同源四倍体较其起源二倍体有较好的远缘杂交亲和性; 提示同源四倍体在一些植物远缘杂交育种时, 可作为基因跨植物种属流动的中间体。但同源四倍体的这种特性是否具有普遍性还需进一步研究。

黄群策等^[22]以二倍体水稻为母本与狼尾草进行属间杂交时, 没有得到种子, 而用同源四倍体水稻与狼尾草杂交时, 总受精率和总成胚率分别达到了 6.36%~11.68% 和 4.11%~9.44%。二倍体水稻与假稻的生殖隔离是非常严格的, 然而, 假稻与同源四倍体水稻杂交的总受精率和总成胚率分别达到了 22.89% 和 20.82%^[23]。

梁芳等^[24]以二倍体普通栽培稻(*Oryza sativa*, $2n = 2x = 24$)为母本, 以非洲栽培稻(*Oryza glaberrima*, $2n = 2x = 24$)为父本进行远缘杂交配组, 结果表明, 二倍体普通栽培稻与非洲栽培稻杂交表现出一定的可交配性, 但结实率很低(0.32%~1.97%); 而以同源四倍体水稻(*Oryza sativa*, $2n = 4x = 48$)为母本, 以非洲栽培稻为父本杂交时, 杂交相对较易, 其结实率达到了 5.70%~8.86%。

常金华等^[25]用高粱同源四倍体与约翰逊草远缘杂交的结果表明, 四倍体高粱与约翰逊草正、反交均能结实, 而且后代性状遗传较稳定, 具有强大的杂种优势。

4 同源四倍体与其起源二倍体 DNA 遗传结构的差异

随着生物化学和分子生物学的不断发展, 人们把生物化学和分子生物学分析技术引入到同源四倍体 DNA 遗传结构变异分析工作中。从报道的若干植物种类分析结果可以看出, 在基因和同工酶水平上, 同源四倍体的 DNA 遗传结构与其起源二倍体均有不同程度的差异, 表现为 DNA 分子标记或同工酶的电泳图谱与起源二倍体相比, 有特异性谱带的增减。综合产生上述差异的原因可归纳为以下两点: (1) 非加倍因素, 即伴随着染色体加倍而产生的染色体

结构变异、基因突变及重组、核-质之间及合子胚与胚乳之间协调关系的变化等^[26]; (2) 加倍因素, 即纯粹的染色体数目增加。

栾丽等^[27]随机选用分布于水稻(*Oryzastativa*) 12 条染色体上的 15 对 SSR(simple sequence repeats) 引物, 对 18 种四倍体水稻和 9 种大面积种植的二倍体水稻进行了 SSR 多态性分析: 11 对具多态性的引物共检测到 33 条多态性条带, 平均每对引物检测到 3 个等位基因; 所有同源四倍体水稻的基因组与二倍体水稻的基因组大部分相同, 但在某些位点上具有差异, 从而筛选出了一些可用于区分二倍体与其同源四倍体的 SSR 标记。桑树二倍体($2n = 2x = 28$) 与其同源四倍体($2n = 4x = 56$) 在遗传结构上的 AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) 分子标记结果表明, 经秋水仙素诱变得到的同源 4x 与 2x 在 DNA 分子遗传结构上产生了一定程度的变异, 但 2x 与同源 4x 间的遗传差异小于种间差异^[28]。Luo Z W 等^[29]用分子标记研究四倍体的连锁群时, 发现四倍体的连锁群较其二倍体亲本也有差异。

黄芩(*Scutellaria baicalensis Georgi*) 二倍体和同源四倍体过氧化物酶的同工酶电泳分析及抗坏血酸过氧化物酶活性测定结果表明: 一年生时, 二倍体与同源四倍体过氧化物酶同工酶酶谱一致, 只是后者的着色程度大于前者; 但二年生时, 叶子同工酶谱中在 R_f 0.494 和 0.512 处出现新的谱带^[30]。8 个白术(*Atractylodes macrocephala Koidz*) 同源四倍体株系与其起源二倍体的过氧化物酶同工酶(POD) 的酶谱中, 四倍体各株系过氧化物酶同工酶谱比起源二倍体的均多了 R_f 0.310 的谱带, 且总过氧化物酶比活力也发生了很大改变^[31]。白菜同源四倍体及二倍体品种子叶期幼苗的过氧化物酶(PER)、酯酶(EST)及超氧化物歧化酶(SOD)活性测定结果显示: 耐寒生态型四倍体品种的 PER 和 EST 比相应二倍体品种增加 1~2 条特有的酶带, SOD 谱带无显著的差异; 耐热四倍体品种则相反, 3 种酶带均比二倍体品种减少 1 或 2 条^[32]。同源四倍体苦荞新品系(4x) 的种子蛋白质和叶片过氧化物酶同工酶的电泳图谱与其起源二倍体(2x) 有明显差异^[33]。

5 结束语

综上所述, 由于染色体加倍过程中的加倍因素和非加倍因素的影响, 使得同源四倍体的 DNA 遗传

结构较其起源二倍体产生了变异, 这种变异必然会导致同源四倍体的表现型发生相应的变异^[34]。就同源四倍体的生殖特性而言, 表现型的变异集中表现在以下几个方面: (1) 由于减数分裂的不正常, 使得同源四倍体的雌雄配子的育性均低于二倍体; 同源四倍体的花粉粒的体积明显大于二倍体植株的花粉; 同源四倍体部分胚囊内的卵细胞、助细胞及反足细胞数目有所增减; (2) 同源四倍体自交繁殖过程中, 会出现花粉的萌发及生长速度较慢、花粉管的形态部分畸形、部分极核受精过程异常(精核与极核不能融合、两极核不能融合、极核虽融合但不分裂)、胚胎死亡、胚乳游离核发育不同步以及胚乳细胞化异常等现象; (3) 大多数同源四倍体育性或结实率会有不同程度的降低, 但降低的程度有因自交繁殖世代的推移而逐渐减小的趋势; (4) 就一些植物种类而言, 同源四倍体较其起源二倍体有较好的远缘杂交亲和性。

关于植物同源四倍体生殖特性及 DNA 遗传结构变异的研究虽然已作了大量工作, 但仍存在进一步努力的空间: (1) 研究材料主要集中在主要农作物(草本)上, 而非主要农作物和木本植物则涉及较少, 这不利于从大量的客观事实中总结同源四倍体生殖特性变异的普遍规律。所以, 今后应有目的地选择一些有代表性的木本植物和除水稻、西瓜、高粱、荞麦以外的其它草本植物加以研究; (2) DNA 遗传结构变异的研究还不够深入, 目前的结论仍停留在加倍因素和非加倍因素效应混合分析状态, 若能把二种效应分开进行研究分析, 其研究结果将会对目前分子遗传学和分子生物学关于基因调控和转基因沉默的原理的研究起重要的参考和启迪作用; (3) 同源四倍体 DNA 遗传结构变异与其表现型变异之间的联系的研究水平、与分子生物学和分子遗传学的发展水平还不相称。

参考文献(References):

- [1] HUANG Qun-Ce, SUN Jing-San, BAI Su-Lan. Polymorphism of male and female gametophytes in autotetraploidy rice. *Hybrid Rice*, 1998, 14(1): 32~33.
黄群策, 孙敬三, 白素兰. 同源四倍体水稻雌雄配子多态性的研究. *杂交水稻*, 1998, 14(1): 32~33.
- [2] DENG Xiu-Xing. Study on the reproduction ability of anther of auto-and-allotetraploid of *Poncirus triroliata*. *Acta Horticulturae Sinica*, 1995, 22(1): 16~20.
邓秀新. 柑桔同源及异源四倍体花粉育性研究. *园艺学报*, 1995, 22(1): 16~20.

- [3] HE Li-Zhen, ZHOU Pu-Hua, LIU Xuan-Ming, CAO Xue-Jun, CAO Ming-De, LIU Yun-Sheng. Studies on the autotetraploid of *Triarrhena lutarioriparia* L. Liou. sp. nov. *Acta Genetica Sinica*, 1997, 24(6): 544~549.
何立珍, 周朴华, 刘选明, 曹学军, 曹明德, 刘云生. 南荻同源四倍体的研究. *遗传学报*, 1997, 24(6): 544~549.
- [4] ZHU Bi-Cai, GAO Li-Rong. A study on autotetraploid common buckwheat. *Hereditas*(Beijing), 1988, 10(6): 6~8.
朱必才, 高立荣. 同源四倍体荞麦的研究. *遗传*, 1988, 10(6): 6~8.
- [5] TAN Su-Ying, HUANG Zhen-Guang, LIU Wen-Ge. Study on the fetation of autotetraploid of watermelon. *Watermelon And Melon in China*, 1998, 1: 2~5.
谭素英, 黄贞光, 刘文革. 同源四倍体西瓜的胚胎发育研究. *中国西瓜甜瓜*, 1998, 1: 2~5.
- [6] Steward G W. The relation between pairing preference and chiasma frequency in tetrasomics of rye. *Genome* (Ottawa), 2004, 47(1): 122~134. [DOI](#)
- [7] HUANG Qun-Ce, XIANG Mao-Cheng, LIU Wen-Hai. Diversity of antipodal cells in the embryo sacs of autotetraploid rice. *Hybrid Rice*, 2002, 17(3): 47~50.
黄群策, 向茂成, 刘文海. 同源四倍体水稻胚囊内反足细胞团的多态性. *杂交水稻*, 2002, 17(3): 47~50.
- [8] ZHANG Hua-Hua, FENG Jiu-Huan, LU Yong-Gen, YANG Bing-Yao, LIU Xiang-Dong. Observation on formation and development of autotetraploid rice embryo sac using Laser Scanning Confocal Microscope. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 2003, 22(5): 380~384.
张华华, 冯九焕, 卢永根, 杨秉耀, 刘向东. 利用激光扫描共聚焦显微镜观察同源四倍体水稻胚囊的形成发育. *电子显微学报*, 2003, 22(5): 380~384.
- [9] LIN Ru, HUANG Qun-Ce. Study on the character gametophytes of autotetraploidy rice (ZX-4) before and after fecundation. *Aviso of Agricultural Science Sinica*, 1999, 5: 30~33.
林如, 黄群策. 同源四倍体水稻紫血稻(4)在受精前后的特异性研究. *中国农学通报*, 1999, 5: 30~33.
- [10] LI Yun, JIANG Jin-Zhong. On the introduction of tetraploid black locust for fodder. *Journal of Northeast Forestry University*, 2005, 32(Suppl.): 137~139.
李云, 姜金钟. 饲料型四倍体刺槐引种现状. *东北林业大学学报*, 2005, 32(Suppl.): 137~139.
- [11] Beuselink P R, Steiner J J, Rim Y W. Morphological comparison of progeny derived from 4x~2x and 4x~4x hybridizations of *Lotus glaber* Mill. and *L. corniculatus* L. *Crop Science* (Madison), 2003, 4(5): 1741.
- [12] LIANG Yi, TAN Su-Ying, HUANG Zhen-Guang. Study on the fetation of autotetraploid of watermelon. *Watermelon and Melon in China*, 1998, 15(3): 243~251.
梁毅, 谭素英, 黄贞光. 同源四倍体西瓜的胚胎发育研究. *中国西瓜甜瓜*, 1998, 15(3): 243~251.
- [13] TAN Su-Ying, HUANG Zhen-Guang, LIANG Yi. Relationship between germination and growth of pollens of autotetraploid watermelon and endogenous hormones. *Acta Agriculture Boxeali Sinica*, 2000, 15(4): 73~79.
谭素英, 黄贞光, 梁毅. 同源四倍体西瓜自交花粉萌发生长与内源激素的关系. *华北农学报*, 2000, 15(4): 73~79.
- [14] WANG Lan, LIU Xiang-Dong, LU Yong-Gen. Endosperm development in autotetraploid rice: the fusion of polar nuclei and the formation of endosperm cell wall. *Chinese J Rice Sci*, 2004, 18(4): 281~289.
王兰, 刘向东, 卢永根. 同源四倍体水稻胚乳发育: 极核融合和胚乳细胞化. *中国水稻科学*, 2004, 18(4): 281~289.
- [15] WANG Lan, LIU Xiang-Dong, LU Yong-Gen, FENG Jiu-Huan, XU Xue-Bin, Xu Shi-Xiong. Endosperm development in autotetraploid rice: the fusion of polar nuclei and the formation of endosperm cell wall. *Chinese J Rice Sci*, 2004, 18(6): 28~32.
王兰, 刘向东, 卢永根, 冯九焕, 徐雪宾, 徐是雄. 同源四倍体水稻胚乳发育: 糊粉层细胞壁纤维素物质发育、胚乳淀粉积累及胼胝质“套”的形成. *中国水稻科学*, 2004, 18(6): 28~32.
- [16] LI Ai-Hua, HE Li-Zhen. Study on meiotic behaviors and fertility of the autotetraploid of day lily. *Journal of Hunan Agricultural University*, 1998, 24(1): 14~17.
李爱华, 何立珍. 同源四倍体黄花草蓼减数分裂行为及其育性的探讨. *湖南农业大学学报*, 1998, 24(1): 14~17.
- [17] ZHU Bi-Cai, TIAN Xian-Hua, GAO Li-Rong. On the study of cytogenetics of tetrabuckwheat. *Hereditas*(Beijing), 1992, 1: 3~6.
朱必才, 田先华, 高立荣. 同源四倍体荞麦的细胞遗传学研究. *遗传*, 1992, 1: 3~6.
- [18] SHANG Ai-Qin, ZHANG Cheng-He, LIU Shi-Xiong. Inducement of homologous tetraploid flowering Chinese cabbage and its cytological study. *Henan Science*, 1999, 17(Suppl.): 6~9.
尚爱芹, 张成合, 刘世雄. 菜心多倍体诱变及其细胞学观察. *河南科学*, 1999, 17(增刊): 6~9.
- [19] ZHANG Cheng-He, SHEN Shu-Xing, WANG Yan-Hua, SHANG Ai-Qin, LIU Shi-Xiong. Inducement of autotetraploid Chinese cabbage (*Brassica var. communis* Tsen et Lee) and its cytological study. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 1999, 22(2): 53~56.
张成合, 申书兴, 王彦华, 尚爱芹, 刘世雄. 白菜同源四倍体的诱导及其细胞学研究(英). *河北农业大学学报*, 1999, 22(2): 53~56.
- [20] CHANG Jin-Hua, LUO Yao-Wu, WANG Bao-Yi. Study on the uses and improvements of autotetraploid sorghum. *Acta Agriculture Boxeali Sinica*, 1999, 1: 89~93.
常金华, 罗耀武, 王宝义. 同源四倍体高粱育性的改良及利用研究. *华北农学报*, 1999, 1: 89~93.
- [21] Santos J L, Alfaro D, Sanchez-Moran E, Armstrong S J, Franklin F C, Jones G H. Partial diploidization of meiosis in autotetraploid *Arabidopsis thaliana*. *Genetics* (Bethesda), 2003, 165(3): 153~159.
- [22] HUANG Qun-Ce, QIN Guang-Yong, LIANG Qiu-Xia. Embryological evidences of seed setting in intergeneric crosses of autotetraploid rice and *Pennisetum Alopecuroides*. *Hybrid Rice*, 2004, 19(1): 56~59.
黄群策, 秦广雍, 梁秋霞. 同源四倍体水稻与狼尾草杂交结实的胚胎学证据. *杂交水稻*, 2004, 19(1): 56~59.
- [23] HUANG Qun-Ce, XIANG Mao-Cheng, TANG Guo-Xiong. Embryological mechanism of bearing seeds in the cross of auto-

- tetraploid rice with *Leersia hexandra*. *Acta Agriculture Sinica*, 2002, 28(2): 286~288.
黄群策, 向茂成, 汤国雄. 同源四倍体水稻与假稻杂交结籽的胚胎学机理研究. *作物学报*, 2002, 28(2): 286~288.
- [24] LIANG Fang, HUANG Qun-Ce, XIANG Mao-Cheng. Crossability of distant hybridization between *O. sativa* and *O. glaberrima*. *Journal of Xiangtan Normal University (Natural Science Edition)*, 2004, 26(1): 79~81.
梁芳, 黄群策, 向茂成. 普通栽培稻与非洲栽培稻杂交的可交配性研究. *湘潭师范学院学报(自然科学版)*, 2004, 26(1): 79~81.
- [25] CHANG Jin-Hua, LUO Yao-Wu. Studies on the hybrid between autotetraploid sorghum and Johnson grass and the subsequent generation. *Acta Prataculturae Sinica*, 2002, 11(1): 56~58.
常金华, 罗耀武. 同源四倍体高粱与约翰逊草杂交及其后代表现. *草业学报*, 2002, 11(1): 56~58.
- [26] LI Shu-Xian. Several problems on autopolyploid breeding in plants. *Acta Bot Boreal-Occident Sinica*, 2003, 23(10): 1829~1841.
李树贤. 植物同源多倍体育种的几个问题. *西北植物学报*, 2003, 23(10): 1829~1841.
- [27] LUAN Li, KONG Fan-Lun, HE Tao, LIU Gang, TU Sheng-Bin. Genetic variation of tetraploid and diploid rice revealed by microsatellite marks. *Chin J Appl Environ Biol*, 2004, 10(5): 556~558.
栾丽, 孔繁伦, 何涛, 刘刚, 图胜斌. 用 SSR 标记检测同源四倍体与二倍体水稻的遗传差异. *应用与环境生物学报*, 2004, 10(5): 556~558.
- [28] WANG Zhuo-Wei, YU Mao-De, LU Cheng. The AFLP analysis of genetic diversity between diploid and artificially induced homologous tetraploid of mulberry. *Chinese Bulletin of Botany*, 2002, 19(2): 194~200.
王卓伟, 余茂德, 鲁成. 桑树二倍体及人工诱导的同源四倍体遗传差异的 AFLP 分析. *植物学通报*, 2002, 19(2): 194~200.
- [29] Luo Z W, Hackett C A, Bradshaw J E, McNicol J W, Milbourne D. Construction of a genetic linkage map in tetraploid species using molecular markers. *Genetics(Bethesda)*, 2001, 157(3): 1369.
- [30] XIE Xiao-Qun, GAO Shan-Lin. The analysis of peroxidase isoenzyme electrophoresis and activity of ascorbate peroxidase(ASP) in *Scutellaria baicalensis* Georgi. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2002, 11(1): 5~8.
谢小群, 高山林. 黄芩过氧化物酶同工酶电泳和抗坏血酸过氧化物酶活性分析. *植物资源与环境学报*, 2002, 11(1): 5~8.
- [31] CHENG Xin-Min, GAO Shan-Lin, BIAN Yun-Yun. Induction and identification of autotetraploid of *Mractylodes macrocephala* and comparison of its peroxidase and diploids. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2003, 12(1): 16~20.
程心旻, 高山林, 卞云云. 白术同源四倍体的诱导和鉴定及其与二倍体过氧化物酶的比较. *植物资源与环境学报*, 2003, 12(1): 16~20.
- [32] LIU Hui-Ji, WANG Hua, GAO Li-Hong. Comparisons of isoenzymes between autotetraploid and diploid Chinese cabbage varieties of different ecotypes. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 1997, 20(3): 26~30.
刘惠吉, 王华, 高丽红. 不同生态型同源四倍体和二倍体白菜品种的同功酶比较. *南京农业大学学报*, 1997, 20(3): 26~30.
- [33] ZHAO Gang, TANG Yu. Comparative study on main characters of a new strain of autotetraploid and its autodiploid parent stock in *Tartary rncckwheat*. *Bulletin of Science*, 1994, 5: 321~325.
赵钢, 唐宇. 同源四倍体苦荞新品系与原种主要性状的比较研究. *科技通报*, 1994, 5: 321~325.
- [34] Rosenthal D M, Schwarzbach A E, Donovan L A, Raymond O, Rieseberg L H. Phenotypic differentiation between three ancient hybrid taxa and their parental species. *International Journal of Plant Science (Chicago)*, 2002, 163(3): 387~401. [\[DOI\]](#)