

植物同源多倍体耐盐性研究进展

朱红菊, 刘文革

中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009

摘要: 多倍化是高等植物进化最重要的动力之一, 多倍体植物由于基因组组成以及基因表达方面的变化, 通常会表现出不同的生理现象, 多倍体的抗性优于其同源二倍体祖先。土壤盐碱化和次生盐渍化是影响农作物生产的重要因素, 严重制约着我国农业的可持续发展。同源多倍体植物耐盐能力较强, 是作物遗传改良的重要种质资源, 了解其耐盐机理对培育耐盐品种具有重要意义。本文从与盐胁迫相关的耐盐性进化、生理生化水平、细胞结构和分子层面等多角度总结了植物同源多倍体盐胁迫研究进展, 并以作者所在研究团队培育出的多倍体西瓜为例讨论了多倍体抗逆性研究存在的问题及未来的发展方向, 以为多倍体抗逆优势机理研究提供参考。

关键词: 同源多倍体; 耐盐性; 耐盐机制

Progress on salt resistance in autopolyploid plants

Hongju Zhu, Wenge Liu

Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agriculture Sciences, Zhengzhou 450009, China

Abstract: Polyploidization is a key driving force that plays a vital role in the evolution of higher plants. Autopolyploid plants often demonstrate altered physiology phenomena due to the different genome composition and gene expression patterns. For example, autopolyploid plants are more resistant to stresses than their homologous diploid ancestors. Soil salinity and secondary salinization are two vital factors affecting crop production which severely limit the sustainable development of agriculture in China. Polyploid plants are important germplasm resources in crop genetic improvement due to their higher salt tolerance. Revealing the mechanism of salt tolerance in homologous plants will provide a foundation for breeding new plants with improved salt resistance. In this review, we describe the existing and ongoing characterization of the mechanism of salt tolerance in autopolyploid plants, including the salt tolerance evolution, physiology, biochemistry, cell structure and molecular level researches. Finally, we also discuss the prospects in this field by using polyploid watermelon as an example, which will be helpful in polyploid research and plant breeding.

Keywords: autopolyploid; salt resistance; salt resistance mechanism

收稿日期: 2017-09-14; 修回日期: 2018-02-05

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(编号: 31471893), 中国农业科学院科技创新工程专项经费项目(编号: CAAS-ASTIP-2017-ZPRI)和现代产业技术体系建设专项(编号: CARS-26-03)资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China(No.31471893), the grants from the Agricultural Science and Technology Innovation Program (No. CAAS-ASTIP-2017-ZPRI), and Special Project for China Agriculture Research System (No. CARS-26-03)]

作者简介: 朱红菊, 在读博士, 研究方向: 多倍体西瓜抗逆。E-mail: huanpei633@163.com

通讯作者: 刘文革, 博士, 研究员, 研究方向: 西瓜多倍体育种与生物技术。E-mail: lwgwm@163.com

DOI: 10.16288/j.ycz.17-305

网络出版时间: 2018/4/17 10:38:35

URI: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1913.R.20180417.1038.001.html>

多倍化是高等植物基因组进化的显著特征之一, 大约有 75% 的被子植物和 95% 的蕨类植物在进化过程中发生过多倍化事件^[1]。多倍体植物通常具有 3 套或者 3 套以上染色体组, 按照染色体组的来源不同可分为由不同物种染色体组成的异源多倍体和由相同染色体组成的同源多倍体; 根据形成方式的不同又分为自然形成的多倍体和人工诱导形成的多倍体。自然形成的多倍体主要是物种为了适应环境, 经过长期自然选择进化而来; 人工诱导的同源多倍体主要是通过秋水仙素等诱变剂抑制纺锤丝的形成达到染色体加倍的目的^[2]。同源多倍体增大了植物基因组, 大大提高了抗性基因的容量, 丰富了抗性基因的遗传变异范围, 增加了优良基因组合的概率, 从而增强了植物对极端环境的适应性^[3]。人工诱导的植物同源多倍体染色体组的增多可以提供其二倍体祖先所没有的新的特征, 如孤雌生殖增加、组织器官增大、生物学产量提高、次生物质增加、抗性增强等, 即多倍体优势^[4]。同源多倍体因其独特的多倍体优势而被广泛地应用在农作物、园艺和药用植物领域。

土壤盐碱化一直威胁着人类赖以生存的有限土壤资源, 成为日益严重的环境和生态问题之一^[5]。据联合国教科文组织(UNESCO)和粮农组织(FAO)不完全统计, 在世界范围内, 近 1/3 的灌溉土地受到盐分胁迫, 并且降雨的缺乏加剧了盐渍化程度, 使土壤盐渍化面积逐年增加, 给农业生产造成重大损失^[6]。因此在人口不断增加、耕地日趋减少和淡水资源不足的情况下, 了解植物的耐盐机理、开发和利用耐盐植物资源、培育耐盐作物、有效控制和利用盐碱土, 对农业发展、粮食安全、生态环境等具有重要意义。

大量研究发现, 植物同源多倍体的耐盐能力超过了其同源二倍体(表 1)。盐胁迫对植物的影响是多方面的, 耐盐性是一种综合性状的表现, 植物适应盐胁迫方式和耐盐机理与其组织或细胞的生理代谢和生化变化相关。因此, 从与盐胁迫相关的耐盐性进化、生理生化水平、细胞结构和分子层面等多角度了解植物同源多倍体盐胁迫研究进展, 有助于全面了解植物同源多倍体的耐盐机理。

1 同源多倍体植物的进化

染色体加倍以后, 同源多倍体植物在形态特征上表现出与其原始二倍体不同的特征。同源多倍体植物植株高大, 茎粗叶厚, 叶面积增加, 种子变大。如四倍体荞麦(*Fagopyrum esculentum*)植株株高增加, 茎秆粗壮^[17]; 四倍体西瓜(*Citrullus lanatus*)叶片变厚, 保卫细胞数目增多^[18], 种子变宽变厚^[19]; 四倍体拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)体细胞、根细胞都比其原始二倍体增大^[20]。另外, 次生代谢物质如萜类、酚类、黄酮类、生物碱类、花青素、苯丙脂类的含量和种类均被诱导增加^[21]。植物同源多倍体在抗性方面也表现出很明显的优势, 如耐盐^[22]、抗病^[23]、耐冷^[24]等。

多倍化在生物演化历程中扮演了重要的角色, 同源多倍体构成了基因的多次重复, 提高了基因功能的保守性, 显著降低了突变和隐性基因纯合表现的可能性, 在严酷的自然条件下为其竞争提供了稳定的系统空间。研究表明, 几乎所有的开花植物在历史的某个节点上都经历了全基因组的加倍事件, 这种进化上的共性折射了多倍体进化与物种选择之间的紧密联系。多倍体能增加物种的多样性, 新物

表 1 盐胁迫下人工诱导的同源多倍体植物抗性强弱比较

Table 1 Comparison of the salt stress resistance of artificial induced homologous polyploidy plants

植物	耐盐能力	参考文献	植物	耐盐能力	参考文献
水稻 (<i>Oryza sativa</i> L.)	2x<4x	[7]	翼橙 (<i>Citrus macrophylla</i>)	2x<3x<4x	[12]
大麦 (<i>Hordeum bulbosum</i>)	2x<4x	[8]	柑橘 (<i>Citrus reticulata</i>)	2x<4x	[13]
油菜 (<i>Brassica rapa</i> L.)	2x<4x	[9]	苹果 (<i>Malus domestica</i>)	2x<4x	[14]
西瓜 (<i>Citrullus lanatus</i>)	3x<2x<4x	[10]	刺槐 (<i>Robinia pseudoacacia</i> L.)	2x<4x	[15]
白菜 (<i>Brassica oleracea</i> L.)	2x<4x	[11]	白花泡桐 (<i>Paulownia fortunei</i>)	2x<4x	[16]

2x、3x、4x 分别指二倍体、三倍体、四倍体。

种的基因组结构发生改变,包括重复基因的部分选择性丢失,同时也伴随着新功能基因的产生,极大地丰富了新的多倍体物种的遗传多样性。同时,基因组加倍也能增加多倍体物种在恶劣环境下的存活率。Fawcett等^[25]研究发现,大多数的开花植物大约在6500万年前的中垩纪经历了一次全基因组加倍事件,一些全基因组加倍的开花植物被选择性存活下来,所以多倍化能增加新物种的生活力和适应性。Ellstrand等^[26]对28个物种的生物入侵的成功率进行了分析,结果显示,多倍体物种更容易入侵新的生态环境。Chao等^[20]对拟南芥同源四倍体的进化进行了研究,发现在四倍体拟南芥的分布区,其土壤中的钠离子含量要远远高于二倍体拟南芥的原生地,染色体倍性的增加有助于提高拟南芥高盐环境的适应性。多倍化是植物适应逆境而进化的一个重要特征,但是多倍体进化的过程是漫长的,因此可以通过人工诱导形成多倍体,这样将会加快物种进化的进程,使植物更能适应环境的剧烈变化。

2 盐胁迫对同源多倍体植物生理生化水平的影响

盐胁迫对植物造成的伤害首先表现为渗透胁迫,其次是离子转运不平衡而引起的缺素症和单盐毒害,最后细胞内稳态被破坏而导致质膜透性的改变、活性氧的积累和代谢的紊乱,进而影响植物正常的生长发育^[27]。

2.1 渗透胁迫

渗透胁迫是指盐胁迫后植物体内的渗透压低于环境渗透压,植物体不能吸水甚至失水,最终导致生理干旱或者死亡。渗透胁迫是一个快速过程,在盐处理的第1~2天发生^[28]。研究发现,高盐浓度会对种子产生渗透抑制,只有胁迫减轻时才能消除这种抑制作用^[29]。受渗透胁迫的影响,高盐浓度下植物种子发芽率降低,用150 mmol/L NaCl处理后,三倍体和四倍体蜜杓西瓜(*Citrullus lanatus* 'Mimei')种子的发芽率(分别为77.8%和63.4%)显著高于其同源二倍体西瓜种子(30.6%),而低盐浓度(30~90 mmol/L NaCl)下,不同倍性西瓜种子的发芽率没有显著差

异^[30]。较高渗透调节能力是多倍体植物在盐胁迫初期耐盐的主要原因。

2.2 离子胁迫

在盐胁迫环境下,植物选择性地对无机离子进行吸收,尤其是 Na^+ 和 K^+ ,平衡细胞内离子稳态,减少盐胁迫对植物的伤害。盐胁迫下大麦(*Hordeum vulgare* L.)、陆地棉(*Gossypium hirsutum*)、柑橘(*Citrus reshni*)的根系可截留大部分的 Na^+ ,地上部运输 Na^+ 离子少,减少了盐对叶片的伤害;然而在NaCl胁迫下棉花体内95%以上的 Na^+ 积累在地上部, Na^+ 在茎和叶柄中滞留和积累,根中的 K^+ 向地上部选择性运输,以维持叶片中较高的 K^+/Na^+ 比^[31~33]。因此,不同植物对 Na^+ 和 K^+ 的吸收不同。多倍体是如何通过 Na^+ 和 K^+ 的吸收来适应盐胁迫的?研究发现,四倍体拟南芥分布区 Na^+/K^+ 远高于二倍体拟南芥分布区,染色体倍性的增加使拟南芥根细胞体积增大,细胞体积变化改变了根系 K^+ 含量,四倍体拟南芥通过根系聚集 K^+ 的方式达到其对高盐环境的适应^[20]。朱红菊等^[10]研究发现,盐胁迫下的四倍体西瓜叶片因为具有较高的 K^+ 和 Ca^{2+} 含量而比其同源二倍体更耐盐。Zhu^[34]研究认为,植物体细胞含有中央大液泡,能够整合大量的 Na^+ ,减少了细胞质中 Na^+ 质量分数,同时也缓解了细胞膜内外的渗透压。研究发现,四倍体油菜(*Brassica rapa* L.)细胞液泡整合 Na^+ 的能力比二倍体强,从而比二倍体有更强的耐盐胁迫能力^[9]。盐胁迫后二倍体和四倍体刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)叶片中Cl和 Na^+ 含量差异不大,但是四倍体刺槐叶片能积累更多的 K^+ ,四倍体刺槐依靠高的 K^+/Na^+ 比值来维持高耐盐能力^[15]。盐胁迫后四倍体柑橘根系中 Na^+ 含量显著高于二倍体, Na^+ 向地上部分运输减少,从而减少了盐胁迫对地上部分的伤害^[35]。因此,盐胁迫后,植物同源多倍体排出对自身伤害较大的 Na^+ 和吸收对自身有益的 K^+ ,通过叶片积累高 K^+ 类型、叶片中的液泡整合 Na^+ 类型、根部积累 Na^+ 类型等实现其自身耐盐机理。

2.3 氧化胁迫

在正常状态下,活性氧在植物体内的产生与清除处于平衡状态,植物生长不会受到影响。盐胁迫

条件下,植物体内活性氧平衡被打破,细胞内开始积累自由基,各类生物膜选择透过性能力降低,最终导致代谢紊乱,植物体受到胁迫伤害。伴随植物体内活性氧的积累,丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量增加,MDA 是膜质过氧化的产物,其含量间接反应了细胞膜受伤害程度。盐胁迫后植物内部防御系统会产生相应的渗透调节物质和抗氧化保护系统来抵御胁迫伤害,如保护酶系统超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和抗坏血酸氧化酶(ascorbate oxidase, APX)、谷胱甘肽还原酶(glutathion reductase, GR)的活性增强等^[36]。

盐胁迫后,二倍体和四倍体刺槐的 SOD 均增加,但是四倍体增加程度大于二倍体;四倍体中 POD、APX、GR 活性在盐胁迫后增加,尤其是 APX 和 GR 活性增加的最多^[15, 37],但是二倍体中几乎没有变化。研究发现,在相同的盐浓度下四倍体中游离的脯氨酸的含量比其同源二倍体显著增加,但是可溶性糖含量在两个倍性之间差异不显著,四倍体中 MDA 含量显著低于二倍体,因此四倍体水稻的耐盐能力强于其同源二倍体^[38]。盐胁迫下四倍体费尔南德斯橙(*Citrus sinensis* L.)叶片中丙二醛含量显著低于二倍体,同时四倍体中 SOD、POD 活性高于二倍体,通过这些抗氧化保护酶类活性的增加,四倍体费尔南德斯橙表现出高的耐盐胁迫能力^[39]。与二倍体砧木相比,四倍体砧木能增加金桔(*Citrus reticulata*)盐胁迫后叶片中 SOD、POD 酶活性,降低 H_2O_2 和 O_2^- 含量^[13]。因此,在逆境胁迫下同源多倍体植物能够迅速提高细胞内的抗氧化保护酶的活性以及可溶性糖和脯氨酸含量以提高渗透势,增强保护酶活性以保持质膜的稳定性,同时减少对细胞有伤害的物质的积累,减少质膜透性。

2.4 内源激素

盐胁迫下,植物内源激素水平受到影响,如盐胁迫会引起生长素(auxin, IAA)、细胞分裂素等水平的减少,进而抑制植物生长;盐胁迫下脱落酸和乙烯等的合成增加,促进植物的衰老。豆峻岭等^[40]研究不同倍性西瓜植株在生长过程中内源激素的变化,发现同一发育期不同倍性的西瓜植株内源激素差异

不显著。但是在干旱胁迫后,以四倍体黎檬(*Citrus limonia* Osbeck)做砧木的甜橙(*Citrus sinensis*)叶片中脱落酸(abscisic acid, ABA)的含量显著高于以二倍体做砧木的植株^[41]。二倍体和四倍体白花泡桐(*Paulownia fortunei*)经过盐处理后,其差异表达的蛋白主要参与了植物激素信号传导等途径^[42]。孟华兵等^[43]发现在盐胁迫后,二倍体和四倍体白菜型油菜(*Brassica rapa*)中参与调控 ABA 和乙烯的转录因子表达量差异显著。总之,针对同源多倍体盐胁迫后植物内源激素水平的研究相对较少,可能是因为植物内源激素对盐胁迫的响应不是直接的,而是间接地通过调控渗透调节、离子运输、光合作用和气孔开放等方式响应盐胁迫。

2.5 光合作用

光合作用是植物最基本的生命活动,逆境条件下植物正常的光合作用会受到影响。盐胁迫后植物叶片光合参数、渗透势、水势、蒸腾速率以及相对含水量等会发生变化,同时与光合作用相关的酶、光合色素、类囊体膜蛋白及膜脂也都受到影响。

NaCl 胁迫后,比较不同倍性刺槐的光合作用相关指数发现,四倍体的净光合速率、气孔导度受盐胁迫影响较小,而二倍体的净光合速率、气孔导度盐胁迫前后变化较大。四倍体在盐胁迫后有高的水分利用率,以至于其在相对低含水量的情况下依然有相对稳定的光合作用能力^[15]。盐胁迫后四倍体翼橙(*Citrus macrophylla*)叶片渗透势和蒸腾速率比二倍体低,气体交换相关参数比二倍体高,最终导致四倍体翼橙比二倍体耐盐^[12]。六倍体小麦(*Triticum aestivum* L.)比四倍体小麦(*Triticum turgidum* L.)具有更高的净光合速率、气孔导度、淀粉含量、叶绿素含量和电解质渗出率^[44]。在相同的盐浓度处理下,四倍体水稻(*Oryza sativa* L.)叶片中的叶绿素含量要显著高于其同源二倍体,四倍体中叶绿素 a 和叶绿素 b 的比值大于二倍体,四倍体的光合作用能力强于二倍体,四倍体水稻叶片的净光合速率也高于其同源二倍体^[7]。因此可以得出结论,同源多倍体的高耐盐能力与其光合作用相关指标密切相关,植物同源多倍体叶片通过响应各种光合作用信号来响应盐胁迫,盐胁迫后四倍体植株中净光合速率、气孔

导度、叶绿素含量高于二倍体,通过稳定光合系统实现耐盐能力。

3 盐胁迫对同源多倍体植物细胞结构和质膜透性的影响

盐胁迫影响植物的细胞结构,叶绿体是植物光合作用的场所,是对盐最敏感的一类细胞器,盐胁迫后植物的叶绿体会出现基粒片层紊乱、叶绿体肿胀、叶绿体膜破裂等现象^[45]。细胞的受伤害程度是植物本身受伤害大小的直接反应,因此研究植物多倍体盐胁迫后的细胞结构变化,将有助于从细胞学水平解析多倍体抗逆性机理^[46]。

Dhar 等^[47]对酿酒酵母(*Saccharomyces cerevisiae*)的长期耐盐筛选表明,盐胁迫可以诱导细胞多倍体化。研究发现,植物染色体加倍以后经常产生新的表型,二倍体加倍后细胞体积增加了两倍,但是细胞表面积只增加了 1.5 倍,降低了植物的生长速率,改变了植物体的形态。研究发现,多倍体细胞体积的增大与耐盐相关^[48]。盐胁迫导致活性氧物质如 O_2^- 和 H_2O_2 的积累,这些物质的积累会影响植物的细胞膜结构和核酸蛋白的稳定性^[49]。盐胁迫后,植物叶片叶绿体肿胀变圆、内部的类囊体紊乱、淀粉粒大量积累,严重影响植物的光合作用。受盐胁迫影响,四倍体水稻、柑橘、刺槐、马铃薯(*Solanum tuberosum*)的细胞膜和叶绿体受伤害程度远远小于其同源二倍体细胞^[48,12,50,51]。细胞是植物生活力反应的最直接的场所,细胞结构的完整性直接决定细胞行使自身功能的能力,多倍体植物在盐胁迫下细胞的结构能保持相对的完整,为植株的正常生长提供了相对稳定的场所,从细胞学层面上解释了植物多倍体耐盐的优势机理。

4 盐胁迫后同源多倍体植物在分子水平的变化

植物染色体同源加倍以后,在遗传水平上,多条同源染色体存在于同一细胞核中增加了染色体重组的概率,同时也可能诱导序列的消除。在表观遗传

水平上,多倍体化之后植物基因组会发生转座子激活、DNA 甲基化、组蛋白修饰、核仁显性和 RNA 干扰等。这些遗传和表观遗传因素,与基因的剂量效应和基因调控网络一起调节着多倍体化后植物基因的表达。植物多倍化后基因表达模式包括基因沉默、非加性表达、基因表达的基因组偏向性及组织特异性、基因激活等现象。转录组水平的变化影响蛋白质的翻译,植物同源加倍后的变化最终通过蛋白质的形式反应出来。盐胁迫后,对植物同源多倍体耐盐分子层面的研究主要集中在离子转运蛋白基因、渗透调节相关基因、信号传导相关基因、细胞抗氧化相关基因在表观遗传、转录组水平和蛋白水平的变化。

4.1 DNA 甲基化变化

表观遗传学是指不涉及 DNA 序列改变的基因或者蛋白表达的变化而引起的可遗传的表型改变。染色体加倍后,植物多倍体基因组结构未发生显著改变,但是表观遗传修饰发生了改变,全基因组加倍伴随胞嘧啶甲基化的增强^[52],由此导致了多倍体植物基因表达的改变^[53]。Zhang 等^[54]研究二倍体和四倍体水稻(*Oryza sativa* ssp. *indica* cv.)全基因组甲基化,分析发现,在转座元件附近 DNA 甲基化水平有很大的差异,这些甲基化水平的差异会影响相邻基因的表达。拟南芥染色体加倍以后原来在二倍体中表达的一些基因发生了沉默,但是用去甲基化物质 *aza-dC* 处理后,这些沉默的基因又重新恢复了活性^[55]。

盐胁迫下植物的基因组 DNA 甲基化水平上升被认为是植物抗盐的机理之一^[56]。Fang 等^[57]研究认为,油菜(*Brassica napus*)在盐胁迫后通过甲基化水平变化影响其耐盐基因的表达。盐胁迫后四倍体甘蓝型油菜叶片中甲基化水平比其二倍体增加,同时甲基化率四倍体也高于二倍体^[58]。朱红菊等^[59]研究发现,NaCl 处理西瓜幼苗后,在同一盐浓度下甲基化率二倍体大于四倍体,二倍体和四倍体西瓜甲基化水平与其受伤害程度呈正相关;DNA 甲基化通过调控与盐胁迫相关的基因的表达参与植物的盐胁迫。盐胁迫下基因组 DNA 甲基化水平上升是植物耐盐的机理之一,因此对盐胁迫下 DNA 甲基化及其相关基因的研究是植物同源多倍体耐盐的表观遗传研究

的重要方向。

4.2 耐盐相关基因表达

在正常生长的多倍体植物体内,大部分的基因表达量与二倍体相同,只有很少一部分基因的表达量存在差异。但是在盐胁迫条件下,多倍体为了适应环境,选择性地高表达一些盐胁迫相关基因,这些基因主要是一些与渗透调节、离子转运、抗氧化胁迫、信号转导的基因或是与这些途径相关的转录因子^[60](表 2)。

四倍体拟南芥中的 *BrNaCIR9* 在盐胁迫后被诱导,该基因能产生盐胁迫蛋白,增强四倍体拟南芥的耐盐能力^[61]。另外,小 RNA 也通过调控耐盐基因的表达参与了多倍体的耐盐机制。miR528b-3p 通过调节四倍体球茎大麦(*Hordeum bulbosum*)耐盐基因的表达增加了其耐盐适应能力^[8]。Fan 等^[16]研究在四倍体和二倍体泡桐幼苗盐胁迫后差异表达的 miRNA 的靶基因时发现,这些 miRNA 多与能量代谢、信号转导和转录调控相关的基因有关。拟南芥中与 ABA 信号转导有关的转录因子在盐胁迫后四倍体中的表达量高于了其二倍体植株^[62]。二倍体和四倍体的刺

槐的研究中也得到了一些差异的表达片段,这些差异表达片段的表达量在四倍体中高于二倍体,并且这些差异的表达片段经过测序后对应的基因分别与谷氧还蛋白、H-ATP 酶、GTP 结合蛋白、激素的信号传导等相关^[15]。不同的盐胁迫相关基因在不同倍性植物之间的表达差异最终通过参与不同的代谢通路参与盐胁迫,研究盐胁迫下多倍体植物的耐盐机理,主要应该关注参与光合作用、离子运输、激素信号传导、能量合成、抗氧化酶活性等途径的基因在不同倍性植物之间的差异表达。

4.3 耐盐相关蛋白表达谱

利用蛋白质组学分析多个二倍体和四倍体物种的蛋白质谱,几乎没有在二倍体和四倍体之间发现较大的蛋白质水平差异^[63]。对单倍体、二倍体和四倍体油菜(*Brassica oleracea*)的蛋白质组学研究发现,不同组织和基因型的差异是其蛋白质水平差异的唯一来源,而非倍性水平^[11]。拟南芥中的二倍体和其同源四倍体蛋白质组的差异仅有 6.8%。但是在生物和非生物逆境中拟南芥四倍体植株的功能蛋白质相对于其二倍体显著增加^[64]。利用高通量蛋白质组学

表 2 在多倍体植物中响应盐胁迫的部分基因及其功能

Table 2 Several genes in response to salinity stress in polyploidy plants

物种名及倍性	基因名称	基因功能注释	参考文献
刺槐(4x) (<i>Robinia pseudoacacia</i> L.)	<i>ASCF1</i>	ATP 合酶	[50]
	<i>FBA2</i>	二磷酸果糖醛缩酶	
	<i>LADP</i>	叶绿素酶 2	
	<i>HSP</i>	热激蛋白, 蛋白稳定性	
球茎大麦(4x) (<i>Hordeum bulbosum</i>)	<i>ERF2</i>	乙烯受体转录因子 2	[8]
	<i>PLDZ1</i>	磷脂酶	
	<i>MZT1B</i>	纺锤丝组织	
	<i>RFA1C</i>	DNA 绑定	
小麦(4x, 6x) (<i>Triticum aestivum</i> cv. Kharchia Local)	<i>EMS62134</i>	肌动蛋白 1	[60]
	<i>ABG75754.1</i>	盐响应蛋白	
	<i>AAK76737.1</i>	Na ⁺ /H ⁺ 转运	
	<i>EMS57734.1</i>	磷酸酶类蛋白	
白花泡桐(4x) (<i>Paulownia fortunei</i>)	<i>DREB2A</i> ;	转录因子	[16]
	<i>GsWRKY20</i> ;		
	<i>GAMYB</i>		
拟南芥(4x) (<i>Arabidopsis</i>)	<i>RC13</i>	过氧化物酶	[62]

4x 和 6x 表示染色体倍性。

技术分析拟南芥、水稻等多种植物的盐胁迫应答蛋白质表达图谱,发现植物耐盐性受到多基因网络体系的调控,各种信号与代谢途径之间相互交错、彼此关联。高通量的植物盐胁迫应答蛋白质组学研究从整体上揭示了盐胁迫相关代谢和信号网络应答机制,并反映了植物类群、物种、组织器官、细胞和亚细胞结构应答盐胁迫的相似与特异机制。

盐胁迫后,二倍体和四倍体刺槐叶片中共检测出 62 个差异显著的蛋白质位点^[50]。磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)是叶片中丰度最高的蛋白,Rubisco 相关的活化酶活性的增加会导致植物净光合速率的升高^[65,66],盐胁迫后四倍体刺槐中 Rubisco 蛋白大亚基的丰度显著高于其同源二倍体^[50]。蛋白磷酸甘油酸激酶(phosphoglycerate kinase, PGK)在多种物种中被验证能够提高植物逆境适应能力,盐胁迫后四倍体刺槐叶片中 PGK 的活性上调表达,二倍体中则没有出现上调表达^[15]。小麦中盐胁迫响应蛋白、锌指蛋白、离子转运受体蛋白、钙调蛋白等都均在二倍体和四倍体里存在显著差异^[60]。赵婉^[42]比较了盐胁迫后二倍体和四倍体白花泡桐蛋白质组学变化,共获得 91 个盐胁迫下的二倍体和四倍体泡桐的差异蛋白,其中 34 个是与倍性相关的盐应答蛋白,主要参与淀粉和蔗糖代谢、氨基酸和核苷酸糖代谢、光合作用、氧化磷酸化和核糖体的合成等通路。蛋白质是植物应对盐胁迫的最终产物,其丰度直接决定植物的耐盐能力。蛋白质表达谱响应不同倍性植物的盐胁迫,研究多倍体盐胁迫应该首先关注光合作用相关蛋白,其次是胁迫响应蛋白,之后是能量相关蛋白,通过对这几类蛋白质丰度的分析有助于了解植物同源多倍体耐盐机理。

5 同源多倍体耐盐性在育种中的应用

研究植物同源多倍体耐盐的机理主要目的是为了应用在生产中,随着对越来越多的多倍体植物的耐盐性进行研究,四倍体植物的耐盐能力已经得到了充分的证实。四倍体植物在遗传改良中具有重要的作用和价值,其本身既是优良的种质资源,又是三倍体和高倍性资源育种的基础^[67]。近年来,四倍体植物因为较好的抗逆特性已经被应用到育种工作

中,并作为重要的抗逆种质资源进行选育推广。

四倍体的耐盐育种工作在柑橘类作物中开展的比较多,包括挖掘耐盐砧木^[39]、筛选耐盐种质^[12]、培育耐盐品种等^[38]。目前四倍体柑橘类耐盐性品种已经广泛地应用到了柑橘产业中。在离体诱导多倍体西瓜过程中,利用不同倍性西瓜的耐盐性不同,只需对大批量的不定芽丛一次性地进行短时盐胁迫处理,就可以省掉独立的单株倍性鉴定过程,淘汰二倍体而筛选出四倍体^[68]。刺槐是我国水土保持的重要树种,四倍体刺槐因其较强的耐盐碱能力目前已经成为了我国园林绿化的主要树种^[50]。泡桐是我国林业生产中防风固沙和改善环境的主要树种,但是现有的品种不能在盐量大于 0.05% 的土壤上正常生长,邓敏捷等^[69]创制四倍体泡桐新种质提高了泡桐的耐盐胁迫能力,在 0.6% 的 NaCl 胁迫下,四倍体泡桐的耐盐能力显著高于二倍体。人工诱导加倍的‘寒富’四倍体苹果耐盐能力较其同源二倍体显著提高^[14,70],在提高抗逆性的同时丰富了苹果育种的种质资源,为培育优质抗逆苹果品种提供了有效途径。综合多倍体植物在育种中的应用,不难发现多倍体诱导已经成为创制植物种质资源的一个主要途径,由于多倍体植物在抗逆性方面的突出表现,通过染色体加倍途径而非转基因的途径培育出适合盐碱地栽培的品种变得更容易被人们接受。

6 结语与展望

植物同源多倍体因其独特的抗逆优势,已经越来越多地被应用到了育种工作中,人工诱导染色体加倍产生的新种质资源也逐渐增多,关于多倍体植物抗逆机制的研究工作有了深入进展。多倍体西瓜是人们对多倍体应用最成功的作物之一。多倍体西瓜具有许多二倍体亲本所没有的少籽(或无籽)、丰产、耐贮运、抗病抗逆性强、果实含糖量高等优良性状,尤其是抗逆适应性强。笔者所在研究团队长期从事多倍体西瓜研究,在基础研究以及多诱变和育种方面都做了较多工作。本研究团队已经诱变了 300 多份优质的四倍体西瓜种质资源,选育出 30 多个三倍体无籽西瓜品种,并在全国大面积推广^[71]。在多倍体西瓜基础研究方面,本团队研究发现四倍体西瓜

叶片^[8]、花粉^[72]、种子^[9]均表现出多倍体植物器官的巨大性,三倍体和四倍体西瓜中的次生代谢物质如Vc^[73]、番茄红素^[40]、糖^[74]等含量都比其同源二倍体高,而且四倍体西瓜与二倍体西瓜相比表现出较强的抗逆能力,如耐冷^[23]、耐淹水^[75]、抗枯萎病^[76]、耐盐^[10]等。关于多倍体西瓜的研究,Saminathan等^[77]通过高通量测序研究二倍体和四倍体转录组水平上的差异,发现不同倍性的西瓜中与细胞分裂、光受体、离子储存、信号传导、淀粉和蔗糖的降解途径、精氨酸生物合成途径、乙烯合成等相关基因的表达差异显著。四倍体西瓜耐盐能力的增加具体与哪些基因有关尚未有研究报道,表观遗传学和基因剂量效应在多倍体西瓜耐盐性机理方面是通过哪些基因发挥作用的也不得而知。因此,今后的研究方向将是结合分子生物学和生理生化变化共同解释多倍体西瓜的耐盐机理。

多倍体植物在育种中的应用除了抗逆优势之外,其结实率降低的性状也很关键。多倍体植物结实率降低既有优势又有劣势。同源多倍体结实率低的优势利用主要体现在多倍体西瓜育种中三倍体的无籽性和四倍体的少籽性利用^[9];多倍体结实率低的劣势主要体现在育种中需要提高多倍体植物收获种子的产量,如三倍体无籽西瓜育种中,需要对其四倍体亲本进行孕性恢复,以提高采种量,降低育种成本^[9]。当前研究的多倍体水稻育种,其关键在于选育出PMeS(polyloid meiosis stability)品系,突破多倍体育种结实率低的瓶颈^[37,78-80]。提高多倍体植物的结实率是多倍体植物育种中需要解决的问题。

植物同源多倍体的耐盐性机理复杂,受多方面的影响,包括离子吸收、光合作用、渗透调节物质、细胞结构、基因表达、蛋白翻译等。同源多倍体植物与其耐盐性之间的关系仍有许多未解之谜,今后还需要深入研究。有研究发现,多倍体的耐盐性还与其保持染色体组的稳定性相关,稳定者抗性强,非稳定者抗性强^[81]。一个新形成的多倍体最显著的特征是基因组不稳定,并经历快速重构,以达到多个基因组在细胞核内的和谐共存^[82,83]。人工合成的同源多倍体因为没有经历长期的自然进化,在形成初期会有一个基因组不稳定时期。因此,同源多倍体基因组的稳定性对其耐盐能力强弱的影响也是今

后的研究中需要关注的热点。目前,该领域在以下3个方向尚需进一步研究:(1)多倍体耐盐性研究在表观遗传学层面的研究还比较薄弱,如DNA甲基化与耐盐基因的相关性,组蛋白修饰对耐盐性的影响等;(2)随着生物信息学的发展,基因组学、表观遗传组学、蛋白质组学、离子组学等的研究突飞猛进,多组学关联分析将是多倍体植物耐盐性研究的热点;(3)同源多倍体基因组的稳定性对其耐盐能力的影响非常重要,只有探究清楚其中原因,才能了解人工诱导的同源多倍体耐盐性的机理。

参考文献(References):

- [1] Keith LA, Wendel JF. Polyploidy and genome evolution in plants. *Curr Opin Plant Biol*, 2005, 8(4): 135–141. [DOI]
- [2] Sattler MC, Carvalho CR, Clarindo WR. The polyploidy and its key role in plant breeding. *Planta*, 2016, 243(2): 281–296. [DOI]
- [3] Arrigo N, Barker MS. Rarely successful polyploids and their legacy in plant genomes. *Curr Opin Plant Biol*, 2012, 15(2): 140–146. [DOI]
- [4] Soltis PS, Soltis DE. The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2000, 97(13): 7051–7057. [DOI]
- [5] Liu SY, Chen SM, Chen Y, Guan ZY, Yin DM, Chen FD. *In vitro* induced tetraploid of *Dendranthema nankingense* (Nakai) Tzvel. shows an improved level of abiotic stress tolerance. *Sci Hortic*, 2011, 127(3): 411–419. [DOI]
- [6] Tester M, Davenport R. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Ann Bot*, 2003, 91(5): 503–527. [DOI]
- [7] Majumder MK, Mandal AK, Mahapatra S, Barma AD. The role of some physiological and biochemical parameters in evaluation of salt tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Indian Agri*, 2010, 54(1): 93–105. [DOI]
- [8] Liu BB, Sun GL. microRNAs contribute to enhanced salt adaptation of the autopolyploid *Hordeum bulbosum* compared with its diploid ancestor. *Plant J*, 2017, 91(1): 57–69. [DOI]
- [9] Meng HB, Jiang SS, Hua SJ, Lin XY, Li YL, Guo WL, Jiang LX. Comparison between a tetraploid turnip and its diploid progenitor (*Brassica rapa* L.): The adaptation to salinity stress. *Agric Sci China*, 2011, 10(3): 363–375. [DOI]
- [10] Zhu HJ, Liu WG, Zhao SJ, Lu XQ, Yan ZH, He N, Yuan

- PL, Guan LY. Effect of NaCl stress on mass fraction of Na^+ , K^+ and Ca^{2+} in different ploidy watermelon seedlings. *Acta Agric Bor-occid Sin*, 2014, 23(3): 151–158.
- 朱红菊, 刘文革, 赵胜杰, 路绪强, 阎志红, 何楠, 袁平丽, 关立颖. NaCl 胁迫对不同倍性西瓜幼苗 Na^+ 、 K^+ 和 Ca^{2+} 质量分数的影响. *西北农业学报*, 2014, 23(3): 151–158. [DOI]
- [11] Albertin W, Brabant P, Catrice O, Eber F, Jenczewski E, Chèvre AM, Thiellement H. Autopolyploidy in cabbage (*Brassica oleracea* L.) does not alter significantly the proteomes of green tissues. *Proteomics*, 2005, 8(5): 2131–2139. [DOI]
- [12] Ruiz M, Quiñones A, Martínez-Alcántara B, Aleza P, Morillon R, Navarro L, Primo-Millo E, Martínez-Cuenca MR. Effects of salinity on diploid (2x) and doubled diploid (4x) *Citrus macrophylla* genotypes. *Sci Hortic*, 2016, 207: 33–40. [DOI]
- [13] Balal RM, Shahid MA, Vincent C, Zotarelli L, Liu GD, Mattson NS, Rathinasabapathi B, Martínez-Nicolas JJ, Garcia-Sanchez F. Kinnow mandarin plants grafted on tetraploid rootstocks are more tolerant to Cr-toxicity than those grafted on its diploids one. *Environ Exp Bot*, 2017, 140: 8–18. [DOI]
- [14] Xue H, Zhang F, Zhang ZH, Fu JF, Wang F, Zhang B, Ma Y. Differences in salt tolerance between the diploid and autotetraploid ‘Hanfu’ apple. *Acta Hortic Sin*, 2015, 42(5): 826–832.
- 薛浩, 张锋, 张志宏, 傅俊范, 王丰, 张兵, 马跃. ‘寒富’苹果与其同源四倍体耐盐差异研究. *园艺学报*, 2015, 42(5): 826–832. [DOI]
- [15] Wang ZM, Wang MY, Liu LK, Meng FJ. Physiological and proteomic responses of diploid and tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) subjected to salt stress. *Int J Mol Sci*, 2013, 14(10): 20299–20325. [DOI]
- [16] Fan GQ, Li XY, Deng MJ, Zhao ZL, Yang L. Comparative analysis and identification of miRNAs and their target genes responsive to salt stress in diploid and tetraploid *Paulownia fortunei* seedlings. *PLoS One*, 2016, 11(2): e0149617. [DOI]
- [17] Xiong YC, Li FM, Zhang T. Performance of wheat crops with different chromosome ploidy: root-sourced signals, drought tolerance, and yield performance. *Planta*, 2006, 224(3): 710–718. [DOI]
- [18] Liu WG, Yan ZH, Rao XL. Comparison of the leaf epidermal ultra-structure morphology of different ploidy watermelon. *J Fruit Sci*, 2005, 22(1): 31–34.
- 刘文革, 阎志红, 饶小莉. 不同倍性西瓜的叶表皮微形态特征比较. *果树学报*, 2005, 22(1): 31–34. [DOI]
- [19] Lu XQ, Zhu HJ, Zhao SJ, He N, Liu WG. Variation of the induced autotetraploid watermelon seeds. *J Nucl Agric Sci*, 2017, 31(6): 1076–1085.
- 路绪强, 朱红菊, 赵胜杰, 何楠, 刘文革. 人工诱导的同源四倍体西瓜种子形态结构变异研究. *核农学报*, 2017, 31(6): 1076–1085. [DOI]
- [20] Chao DY, Dilkes B, Luo HB, Douglas A, Yakubova E, Lahner B, Salt DE. Polyploids exhibit higher potassium uptake and salinity tolerance in *Arabidopsis*. *Science*, 2013, 341(6146): 658–659. [DOI]
- [21] Bibhu PP, Misra BB. Is a plant’s ploidy status reflected in its metabolome? *Postdoc J*, 2015, 3(4): 1–11. [DOI]
- [22] Luo QX, Peng M, Zhang XL, Lei P, Ji XM, Wahsoon C, Meng FJ, Sun GY. Comparative mitochondrial proteomic, physiological, biochemical and ultrastructural profiling reveal factors underpinning salt tolerance in tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.). *BMC Genomics*, 2017, 18: 648–671. [DOI]
- [23] Fomeju BF, Falentin C, Lassalle G, Manzanares-Dauleux MJ, Delourme R. Comparative genomic analysis of duplicated homoeologous regions involved in the resistance of *Brassica napus* to stem canker. *Front Plant Sci*, 2015, 6: 772. [DOI]
- [24] Liu WG, Wang M, Yan ZH, Zhao H. Effect of cold hardening on SOD, POD activities and on contents of MDA in different ploidy watermelon seedling. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2004, 24(4): 578–582.
- 刘文革, 王鸣, 阎志红, 赵红. 冷锻炼对不同倍性西瓜幼苗 SOD、POD 活性及 MDA 含量的影响. *西北植物学报*, 2004, 24(4): 578–582. [DOI]
- [25] Fawcett JA, Maere S, Van De Peer Y. Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous–Tertiary extinction event. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2009, 106(14): 5737–5742. [DOI]
- [26] Ellstrand NC, Schierenbeck KA. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants?. *Euphytica*, 2006, 148(1-2): 35–46. [DOI]
- [27] Zhu JK. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci*, 2001, 6(2): 66–71. [DOI]
- [28] Xu M, Ma QR, Zhang JT, Wang LQ. Osmotic and ionic stress effects of high NaCl concentration on seedlings of four wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Acta Ecol Sin*, 2011, 31(3): 784–792.
- 徐猛, 马巧荣, 张继涛, 王林权. 盐胁迫下不同基因型冬小麦渗透及离子的毒害效应. *生态学报*, 2011, 31(3): 784–792. [DOI]

- [29] Wei Y, Dong M, Huang ZY, Tan DY. Factors influencing seed germination of *Salsola affinis* (Chenopodiaceae), a dominant annual halophyte inhabiting the deserts of Xinjiang, China. *Flora*, 2008, 203(2): 134–140. [DOI]
- [30] Yan ZH, Liu WG, Shi YB, Liu HY. Effect of NaCl stress on germination characteristics of different ploidy watermelon. *Chin Agric Sci Bull*, 2005, 21(1): 204–207. 阎志红, 刘文革, 石玉宝, 刘海勇. NaCl 胁迫对不同染色体倍性西瓜种子发芽特性的影响. *中国农学通报*, 2005, 21(1): 204–207. [DOI]
- [31] Ehsan T, Rengasamy P, McDonald GK. High concentrations of Na^+ and Cl^- ions in soil solution have simultaneous detrimental effects on growth of faba bean under salinity stress. *J Exp Bot*, 2010, 6(15): 4449–4459. [DOI]
- [32] Dong SW, Keith LA. Differential contributions to the transcriptome of duplicated genes in response to abiotic stresses in natural and synthetic polyploids. *New Phytol*, 2011, 190(4): 1045–1057. [DOI]
- [33] Podda A, Checcucci G, Mouhaya W, Centeno D, Rofidal V, Del Carratore R, Luro F, Morillon R, Ollitrault P, Maserti BE. Salt-stress induced changes in the leaf proteome of diploid and tetraploid mandarins with contrasting Na^+ and Cl^- accumulation behaviour. *J Plant Physiol*, 2013, 170(12): 1101–1112. [DOI]
- [34] Zhu JK. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Curr Opin Plant Biol*, 2003, 6(5): 441–445. [DOI]
- [35] Saleh B, Allario T, Dambier D, Ollitrault P, Morillon R. Tetraploid citrus rootstocks are more tolerant to salt stress than diploid. *Compt Rend Biol*, 2008, 331(9): 703–710. [DOI]
- [36] Parida AK, Das AB. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotox Environ Safety*, 2005, 60(3): 324–349. [DOI]
- [37] Jiang MQ, Xu FL, Peng M, Huang FL, Meng FJ. Methyl jasmonate regulated diploid and tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) tolerance to salt stress. *Acta Physiol Plant*, 2016, 38: 106. [DOI]
- [38] Jiang AM, Gan L, Tu Y, Ma HX, Zhang JM, Song ZJ, He YC, Cai DT, Xue XQ. The effect of genome duplication on seed germination and seedling growth of rice under salt stress. *Aust J Crop Sci*, 2013, 7(12): 1814–1821. [DOI]
- [39] Awang Y, Shafieizargar A, Juraimi AS, Othman R. Comparative studies between diploid and tetraploid Dez Orange [*Citrus sinensis* (L.) Osb.] under salinity stress. *Aust J Crop Sci*, 2013, 7(10): 1436–1441. [DOI]
- [40] Dou JL, Lu XQ, Liu WG, Zhao SJ, He N, Zhu HJ, Gao L. Correlations of endogenous hormones and lycopene accumulation during development of different ploidy watermelons. *Acta Hort Sin*, 2015, 42(5): 969–978. 豆峻岭, 路绪强, 刘文革, 赵胜杰, 何楠, 朱红菊, 高磊. 不同倍性西瓜内源激素与番茄红素积累的相关性研究. *园艺学报*, 2015, 42(5): 969–978. [DOI]
- [41] Allario T, Brumos J, Colmenero-Flores JM, Iglesias DJ, Pina JA, Navarro L, Talon M, Ollitrault P, Morillon R. Tetraploid Rangpur lime rootstock increases drought tolerance via enhanced constitutive root abscisic acid production. *Plant, Cell Environ*, 2013, 36(4): 856–868. [DOI]
- [42] Zhao W. The proteome analysis of diploid and autotetraploid *Paulownia fortunei* response to salt stress [D]. Henan Agricultural University, 2016. 赵婉. 二倍体和四倍体白花泡桐响应盐胁迫蛋白质组变化研究[学位论文]. 河南农业大学, 2016. [DOI]
- [43] Meng HB. Comparison between a tetraploid turnip and its diploid progenitor for their adaptation to salinity and cadmium stress and the underlying molecular mechanism [D]. Zhejiang University, 2010. 孟华兵. 白菜型油菜同源四倍体与二倍体之间盐和镉胁迫耐性的差异及其分子机理[学位论文]. 浙江大学, 2010. [DOI]
- [44] Yang CW, Zhao L, Zhang HK, Yang ZZ, Wang H, Wen SS, Zhang CY, Rustgi S, Von Wettstein D, Liu B. Evolution of physiological responses to salt stress in hexaploid wheat. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(32): 11882–11887. [DOI]
- [45] Zhen A, Bie Z L, Huang Y, Liu ZX, Lei B. Effects of salt-tolerant rootstock grafting on ultrastructure, photosynthetic capacity, and H_2O_2 -scavenging system in chloroplasts of cucumber seedlings under NaCl stress. *Acta Physiol Plant*, 2011, 33(6): 2311–2319. [DOI]
- [46] Barhoumi Z, Djebali W, Chaïbi W, Abdely C, Smaoui A. Salt impact on photosynthesis and leaf ultrastructure of *Aeluropus littoralis*. *J Plant Res*, 2007, 120(4): 529–537. [DOI]
- [47] Dhar R, Sägeser R, Weikert C, Yuan J, Wagner A. Adaptation of *Saccharomyces cerevisiae* to saline stress through laboratory evolution. *J Evolution Biol*, 2011, 24(5): 1135–1153. [DOI]
- [48] Vamosi JC, McEwen JR. Origin, elevation, and evolutionary success of hybrids and polyploids in British Columbia, Canada. *Botany*, 2013, 91(3): 182–188. [DOI]
- [49] Miyake H, Mitsuya S, Rahman M. Ultrastructural effects of salinity stress in higher plants. In: Rai AK, Takebe T, eds. Abiotic stress tolerance in plants. Dordrecht: Springer, 2006: 215–226. [DOI]

- [50] Meng FJ, Luo QX, Wang QY, Zhang XL, Qi ZH, Xu FL, Lei X, Cao Y, Chow WS, Sun GY. Physiological and proteomic responses to salt stress in chloroplasts of diploid and tetraploid black locust (*Robinia pseudoacacia* L.). *Sci Rep*, 2016, 6: 23098. [DOI]
- [51] Tu Y, Jiang AM, Gan L, Hossain M, Zhang JM, Peng B, Xiong YG, Song ZJ, Cai DT, Xu WF, Zhang JH, He YC. Genome duplication improves rice root resistance to salt stress. *Rice*, 2014, 7: 15. [DOI]
- [52] Lavania UC, Srivastava S, Lavania S, Basu S, Misra NK, Mukai Y. Autopolyploidy differentially influences body size in plants, but facilitates enhanced accumulation of secondary metabolites, causing increased cytosine methylation. *Plant J*, 2012, 71(4): 539–549. [DOI]
- [53] Lavania UC. Polyploidy, body size, and opportunities for genetic enhancement and fixation of heterozygosity in plants. *Nucleus*, 2013, 56(1): 1–6. [DOI]
- [54] Zhang J, Liu Y, Xia EH, Yao QY, Liu XD, Gao LZ. Autotetraploid rice methylome analysis reveals methylation variation of transposable elements and their effects on gene expression. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112(50): E7022–E7029. [DOI]
- [55] Mathieu O, Reinders J, Čaikovski M, Smathajitt C, Paszkowski J. Transgenerational stability of the *Arabidopsis* epigenome is coordinated by CG methylation. *Cell*, 2007, 130(5): 851–862. [DOI]
- [56] Xue H, Zhang F, Zhang ZH, Fu JF, Wang F, Zhang B, Ma Y. Differences in salt tolerance between diploid and autotetraploid apple seedlings exposed to salt stress. *Sci Hortic*, 2015, 190: 24–30. [DOI]
- [57] Fang YJ, Li J, Jiang JJ, Geng YL, Wang JL, Wang YP. Physiological and epigenetic analyses of *Brassica napus* seed germination in response to salt stress. *Acta Physiol Plant*, 2017, 39(6): 128. [DOI]
- [58] Meng HB, Du X, Jiang YX, Piao XC, Guo WL, Jiang LX. Comparison between tetraploid turnip (*Brassica rapa*) and its diploid progenitor of DNA methylation under cadmium stress. *J Nucl Agric Sci*, 2011, 24(6): 1297–1304. 孟华兵, 杜雪, 姜宇晓, 朴学成, 郭万里, 蒋立希. 镉胁迫下二倍体和同源四倍体油菜 DNA 甲基化差异分析. *核农学报*, 2011, 24(6): 1297–1304. [DOI]
- [59] Zhu HJ, Liu WG, Zhao SJ, Lu XQ, He N, Dou JL, Gao L. Comparison between tetraploid watermelon (*Citrullus lanatus*) and its diploid progenitor of DNA methylation under NaCl stress. *Sci Agric Sin*, 2014, 47(20): 4045–4055. 朱红菊, 刘文革, 赵胜杰, 路绪强, 何楠, 豆峻岭, 高磊. NaCl 胁迫下二倍体和同源四倍体西瓜幼苗 DNA 甲基化差异分析. *中国农业科学*, 2014, 47(20): 4045–4055. [DOI]
- [60] Goyal E, Amit SK, Singh RS, Mahato AK, Chand S, Kanika K. Transcriptome profiling of the salt-stress response in *Triticum aestivum* cv. Kharchia Local. *Sci Rep*, 2016, 6: 27752. [DOI]
- [61] Zheng BS, Rönnerberg E, Viitanen L, Salminen TA, Lundgren K, Morit ZT, Edqvist J. Arabidopsis sterol carrier protein-2 is required for normal development of seeds and seedlings. *J Exp Bot*, 2008, 59(12): 3485–3499. [DOI]
- [62] Llorente F, López-Cobollo RM, Catalá R, Martínez-Zapater JM, Salinas J. A novel cold-inducible gene from *Arabidopsis*, *RC13*, encodes a peroxidase that constitutes a component for stress tolerance. *Plant J*, 2002, 32(1): 13–24. [DOI]
- [63] Soltis DE, Misra BB, Shan SC, Chen SX, Soltis PS. Polyploidy and the proteome. *Biochim Biophys Acta*, 2016, 1864(8): 896–907. [DOI]
- [64] Ng DWK, Zhang C, Miller M, Shen Z, Briggs SP, Chen ZJ. Proteomic divergence in *Arabidopsis* autopolyploids and allopolyploids and their progenitors. *Heredity*, 2012, 108(4): 419–430. [DOI]
- [65] Jurczyk B, Hura K, Trzemecka A, Rapacz M. Evidence for alternative splicing mechanisms in meadow fescue (*Festuca pratensis*) and perennial ryegrass (*Lolium perenne*) Rubisco activase gene. *J Plant Physiol*, 2015, 176: 61–64. [DOI]
- [66] Fukayama H, Koga A, Hatanaka T, Misoo S. Small subunit of a cold-resistant plant, timothy, does not significantly alter the catalytic properties of Rubisco in transgenic rice. *Photosynth Res*, 2015, 124(1): 57–65. [DOI]
- [67] Page JT, Liechty ZS, Alexander RH, Clemons K, Hulse-Kemp AM, Ashrafi H, Van Deynze A, Stelly DM, Udall JA. DNA sequence evolution and rare homoeologous conversion in tetraploid cotton. *PLoS Genet*, 2016, 12(5): e1006012. [DOI]
- [68] Zhao L, Liu WG, Yan ZH, Zhu HJ. In vitro tissue induction and salt screening of diploid and tetraploid watermelon. *Acta Agric Bor-occid Sin*, 2016, 25(1): 86–91. 赵璘, 刘文革, 阎志红, 朱红菊. 四倍体和二倍体西瓜离体组织诱导与耐盐筛选研究. *西北农业学报*, 2016, 25(1): 86–91. [DOI]
- [69] Deng MJ, Zhang XS, Fan GQ, Zhang ZL, Dong YP, Wei Z. Comparative studies on physiological responses to salt stress in tetraploid *Paulownia* plants. *J Cent South Univ Fore Technol*, 2013, 33(11): 42–46. 邓敏捷, 张晓申, 范国强, 赵振利, 董焱鹏, 魏振. 四倍体泡桐对盐胁迫生理响应的差异. *中南林业科技大学学报*, 2013, 33(11): 42–46. [DOI]

- [70] Ou CQ, Li LG, He P, Zhang ZH. *In vitro* adventitious shoot regeneration and induction of tetraploid from leaves of Hanfu apple. *J Fruit Sci*, 2008, 25(3): 293–297, 450.
欧春青, 李林光, 何平, 张志宏. 寒富苹果叶片离体再生及四倍体诱导. 果树学报, 2008, 25(3): 293–297, 450. [DOI]
- [71] Liu WG, He N, Zhao SJ, Lu XQ. Advances in watermelon breeding in China. *China Cucurbits Veg*, 2016, 29(1): 1–7.
刘文革, 何楠, 赵胜杰, 路绪强. 我国西瓜品种选育研究进展. 中国瓜菜, 2016, 29(1): 1–7. [DOI]
- [72] Liu WG, Wang M, Yan ZH. Observation and comparison on pollen morphology of different ploidy watermelon. *Acta Horti Sin*, 2003, 30(3): 328–330.
刘文革, 王鸣, 阎志红. 不同倍性西瓜花粉形态观察. 园艺学报, 2003, 30(3): 328–330. [DOI]
- [73] Cheng ZQ, Liu WG, Liu ZM, Yan ZH, Zhao SJ, He N, Zhang J J. Comparison of vitamin C contents in watermelon fruits with different ploidy. *J Fruit Sci*, 2008, 25(5): 760–763.
程志强, 刘文革, 刘志敏, 阎志红, 赵胜杰, 何楠, 张俊杰. 不同倍性西瓜果实维生素 C 含量比较研究. 果树学报, 2008, 25(5): 760–763. [DOI]
- [74] Wan XS, Liu WG, Yan ZH, Zhao SJ, He N, Lu XQ, Liu P. Comparison of fructose, glucose, sucrose and total sugar contents in different ploidy watermelon fruits. *J Changjiang Veget*, 2010(8): 19–22.
万学闪, 刘文革, 阎志红, 赵胜杰, 何楠, 路绪强, 刘鹏. 不同倍性西瓜果实不同糖含量比较. 长江蔬菜, 2010(8): 19–22. [DOI]
- [75] Liu WG, Yan ZH, Wang C, Zhang HM. Response of antioxidant defense system in watermelon seedling subjected to waterlogged stress. *J Fruit Sci*, 2006, 23(6): 860–864.
刘文革, 阎志红, 王川, 张红梅. 西瓜幼苗抗氧化系统对淹水胁迫的响应. 果树学报, 2006, 23(6): 860–864. [DOI]
- [76] Liu WG, Yan ZH, Zhao SJ, Gu QS, Li L. Study on resistance to *Fusarium wilt* in different polyploidy of watermelons. *J Changjiang Veget*, 2009(18): 19–20.
刘文革, 阎志红, 赵胜杰, 古勤生, 李丽. 不同染色体倍性西瓜对枯萎病的抗性研究. 长江蔬菜, 2009(18): 19–20. [DOI]
- [77] Saminathan T, Nimmakayala P, Manohar S, Malkaram S, Almeida A, Cantrell R, Tomason Y, Abburi L, Rahman MA, Vajja VG, Khachane VA, Kumar B, Rajasimha HK, Levi A, Wehner T, Reddy UK. Differential gene expression and alternative splicing between diploid and tetraploid watermelon. *J Exp Bot*, 2015, 66(5): 1369–1385. [DOI]
- [78] Tu SB, Kong FL, Xu QF, He T. Breakthrough in hybrid rice breeding with autotetraploid. *Bull Chin Acad Sci*, 2003, 18(6): 426–428.
涂升斌, 孔繁伦, 徐琼芳, 何涛. 水稻同源四倍体杂种优势利用技术新体系的研究. 中国科学院院刊, 2003, 18(6): 426–428. [DOI]
- [79] Cai DT, Yuan LP, Lu XG. A new strategy of rice breeding in the 21st century. . Searching a new pathway of rice breeding by utilization of double heterosis of wide cross and polyploidization. *Acta Agron Sin*, 2001, 27(1): 110–116.
蔡得田, 袁隆平, 卢兴桂. 二十一世纪水稻育种新战略 II. 利用远缘杂交和多倍体双重优势进行超级稻育种. 作物学报, 2001, 27(1): 110–116. [DOI]
- [80] Zhao MH, Liu XD, Lu YG, Li JQ, Guo HB. Chromosome pairing behavior and reproduction in the hybrid developed by the interaction of different pollen sterile Genes in Autotetraploid rice. *Acta Agron Sin*, 2006, 32(10): 1472–1478. [DOI]
- [81] Jiang WK, Liu YL, Xia EH, Gao LZ. Prevalent role of gene features in determining evolutionary fates of whole-genome duplication duplicated genes in flowering plants. *Plant Physiol*, 2013, 161(4): 1844–1861. [DOI]
- [82] Comai L. Genetic and epigenetic interactions in allopolyploid plants. *Plant Mol Biol*, 2000, 43(2-3): 387–399. [DOI]
- [83] Chen ZJ, Ni ZF. Mechanisms of genomic rearrangements and gene expression changes in plant polyploids. *Bioessays*, 2006, 28(3): 240–252. [DOI]

(责任编辑: 张根发)