

樟树的开花特性及传粉生物学研究

刘淑娟, 杨爱红, 周华, 刘腾云, 李彦强, 钟永达, 余发新*

(江西省科学院生物资源研究所/江西省观赏植物遗传改良重点实验室, 江西南昌 330096)

摘要 [目的]研究樟树的开花及传粉生物学特性。[方法]测量花部综合特征, MTT法测花粉活性, 联苯胺-过氧化氢法测柱头的可授性, 通过异交指数、花粉胚珠比和人工授粉试验测定樟树的繁育系统类型, 通过访花观察确定樟树的主要传粉者类型。[结果]樟树的花较小, 柱头-花药间存在一定的空间分离; 樟树的单花期3~4 d, 花粉的高活性可以持续到开花后的第3天, 而柱头具有较高的可授性是在花开的前2 d; 樟树的繁育系统为兼性异交, 自交亲和, 需要传粉者, 且樟树的结实率受到传粉者不足的限制, 导致其自然结实率偏低, 只有36.7%。[结论]该研究可为深入开展樟树的种质资源保存、杂交育种以及良种选育等工作奠定基础。

关键词 樟树; 传粉生物学; 繁育系统; 结实率; 花粉活性; 柱头可授性

中图分类号 S718.4 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2019)01-0111-04

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2019.01.034



开放科学(资源服务)标识码(OSID):

Floral Traits and Pollination Biology of *Cinnamomum camphora* (Lauraceae)

LIU Shu-juan, YANG Ai-hong, ZHOU Hua et al (Key Laboratory of Horticultural Plant Genetic and Improvement of Jiangxi/Institute of Biology and Resources, Jiangxi Academy of Sciences, Nanchang, Jiangxi 330096)

Abstract [Objective] To study the floral traits and pollination biology of *Cinnamomum camphora*. [Method] To measure the floral traits, detect the pollen viability by MTT solution and stigma receptivity by benzidine-H₂O₂ solution. The breeding system was tested through outcross index (OCI), pollen ovule ratio index (P/O) and artificial pollination experiment. Through the pollination observation, we determined the main pollinators of *C. camphora*. [Result] The flowers of *C. camphora* were very small, there was some space separation between the stigma and anthers. The single flowering period of camphor tree was 3 to 4 days, the high activity of pollen can persist into the third day after flowering, the stigma had a high ability to be maintained in the first two days after flowering. The breeding system of *C. camphora* was facultative outcross and selfing affinity, it needed pollinators for successful pollination, the seed setting rate of *C. camphora* was limited by the deficiency of pollinators, resulting in a low natural seed setting rate as only 36.7%. [Conclusion] This study can lay a foundation for further research on the conservation of *C. camphora* germplasm resources, hybridization and breeding.

Key words *Cinnamomum camphora*; Pollination biology; Breeding system; Seed setting rate; Pollen viability; Stigma receptivity

樟树(*Cinnamomum camphora*)又名樟木、芳樟、小叶樟、乌樟等,是生长于热带和亚热带地区的优势多用途树种,与楠、梓、桐合称为“江南四大名木”,为国家二级重点保护野生植物^[1]。樟树在我国既是珍贵的盛产芳香油类的经济林树种,又是水源涵养、河堤防护的重要防护林树种,还是优质的园林绿化树种,具有重要的经济和园艺价值,广泛分布于北亚热带以南地区。野生樟树主要分布于秦岭、长江流域以南各省区,多分布于海拔300~1 000 m的低山丘陵地区;人工培育的樟树林分布更为广泛,多栽培在海拔200 m以下的丘陵、山地与平原等地区。樟树性喜温暖湿润的气候,耐湿热、抗高温,能够适应40℃的高温气候;但不耐寒,因此一般适合种植在年平均气温16℃以上的亚热带以南地区^[2-3]。樟树的典型特征为树形高大美观(可达30~40 m)、冠幅大、寿命长(成为古树,寿命长达1 000年以上)。樟树木材致密美观且切面光滑,自有一股独特的芳香味,还可以防腐防蛀,因而被称为“香樟”,广泛用于制作家具、手工艺品以及供建筑、造船之用^[4-5];樟树是重要的行道树和园林绿化树种,病虫害少,适宜栽种,在我国长江流域及以南地区被广泛种植在居民小区、公园、道路两侧等。然而其结籽量大,落籽持续时间

长,影响了地面的整洁与美观,给环卫工作者带来了不小的工作,若能通过杂交育种选育出不结籽或结籽量小的樟树新品种,将会大大提高樟树的景观利用价值。

此外,随着天然林禁伐政策的实施,我国优质用材树种供求矛盾日益突出,尤其是珍贵阔叶材,其来源几近枯竭。樟树是热带亚热带常绿阔叶林的重要组成部分之一,其高质量人工林的培育和开发利用对于缓解用材需求、满足人们用材需求、保护环境等具有重要的作用。然而,当前樟树的良种化水平低,尤其是材用樟树的遗传改良还没有真正起步,现有樟树通常存在生长速度慢、干形差、出材率低等问题,严重影响了其利用价值^[6],如果能够通过杂交育种等措施选育出生长快、干形直、材质好的优良品种,将会极大地促进工业原料林的发展以及树种、林种结构的调整,提高森林质量。种种需求表明,开展樟树杂交育种工作是樟树优良品种选育的重要途径。现有对樟属植物的研究还主要集中在生物学特性^[7]、栽培和移植技术^[8-9]、苗期的遗传变异^[10-11]、精油成分^[12-13]、精油提取方法^[13-15]、抗干旱及低温胁迫^[16-18]等方面,其杂交育种工作尚未起步。了解植物的繁育机理和交配系统类型是进行杂交育种和良种选育工作的前提,目前樟树在这方面的研究还少之又少,这将严重阻碍其杂交育种及良种选育工作的开展,因此,对樟树的繁育系统、交配模式及传粉过程等进行系统性的基础性研究势在必行。笔者通过对樟树花粉及柱头活性、繁育系统、交配模式、传粉过程等进行研究,揭示樟树的繁育系统特性,旨在为今后

基金项目 国家自然科学基金项目(31500460);江西省科学院重点科研项目(2018-YZD2-05)。

作者简介 刘淑娟(1982—),女,安徽宿州人,助理研究员,博士,从事植物繁殖生态学研究。*通信作者,研究员,博士,从事林木遗传育种研究。

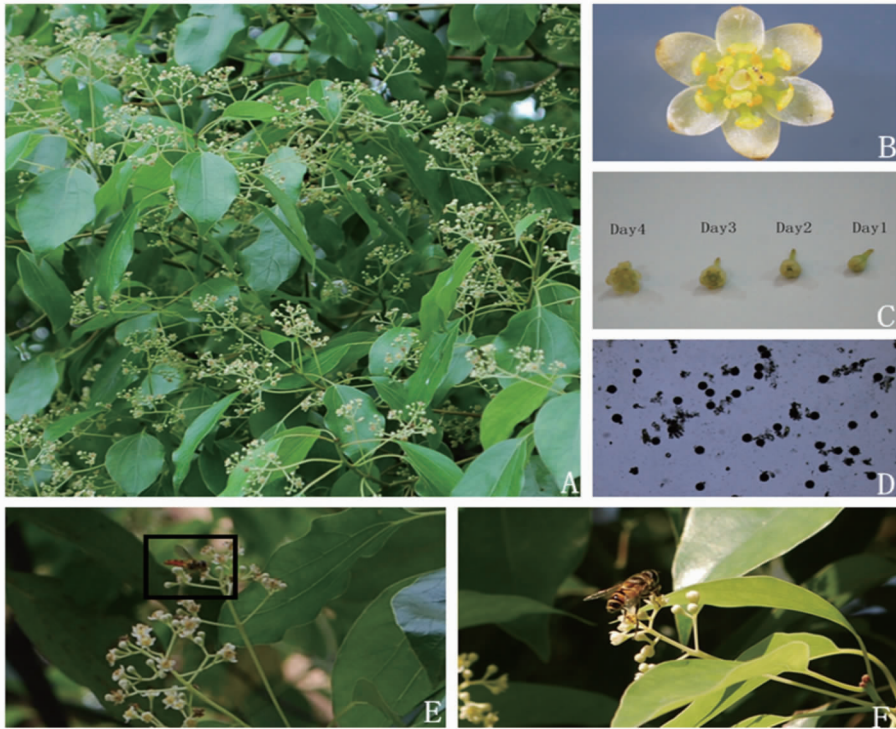
收稿日期 2018-09-13

深入开展樟树的种质资源保存、杂交育种以及良种选育等工作奠定基础。

1 材料与方法

1.1 材料 以分布于江西省科学院院内、南昌大学校内以及艾溪湖湿地公园等试验点的樟树为材料,试验开展时间为

2017、2018年的4—5月。樟树的开花期为每年的4—5月,持续约30d,花小而多(图1A),花药2轮,内轮3个为败育雄蕊,外轮6个花药为可育雄蕊,柱头1个,位于2轮雄蕊的中间(图1B),单花花期3~4d(图1C)。果实球形,成熟后为黑紫色,直径约0.5cm,果实成熟期在10—11月。



注:A.整株开花动态;B.体视显微镜下的单花结构;C.单花的开花动态;D.MTT染色后的花粉着色情况;E、F.樟树的主要传粉昆虫食蚜蝇(E)和蜜蜂(F)

Note:A. The whole plant blossomed; B. The single-flower structure under the microscope; C. The flowering of single flower; D. Pollen coloring after MTT staining; E, F. The main pollinator *Syrphidae* (E) and *Apis mellifera* (F) of *C. camphora*

图1 樟树的开花特性

Fig.1 The flowering of *C. camphora*

1.2 方法

1.2.1 繁育系统。

1.2.1.1 异交指数(outcrossing index, OCI)的估算。测量花部综合特征,包括花朵直径、花药开裂时间与柱头可授期的时间间隔、柱头与花药的空间位置,按照 Dafni^[19]的标准对其进行繁育系统的描述。

1.2.1.2 花粉胚珠比(pollen-ovule ratio, P/O)的估算。随机采摘即将散粉的花蕾状态的花15朵,用70%乙醇固定于离心管中并带回实验室。在实验室,将整朵花放在小研钵中充分研碎,在5mL容量瓶中稀释定容,充分振荡摇匀,用移液枪随机吸取5滴(每滴50 μ L)滴于载玻片上,在NikonE100显微镜100 \times 倍数下数花粉的数量,取5滴的平均值乘以稀释倍数100,即为该花的花粉产量^[19-20]。将子房放在体视显微镜下解剖,并将胚珠均匀散开,统计胚珠数量。

1.2.1.3 花粉活力与柱头可授性。花粉活力测定采用MTT染色法^[21-23],事先将樟树花苞套袋,花开一小口(针孔大小)即开始散粉,将此状态视为开花第1天,分别选取开花第1、2、3、4天的花各10朵,带回实验室测花粉活性。首先滴1~2

滴MTT溶液在载玻片上,然后剥掉花瓣,手持花梗将花药部分在MTT滴液里来回蹭几次,盖上盖玻片。10min后在低倍镜下观察,选取5个视野,每个视野花粉数在30粒以上,取其平均值作为花粉活力指标。凡是染成深红色甚至紫色的花粉,其生活力为强(图1D),红色的次之,无色的为不具活力的花粉或不育花粉。花粉活力=某视野变色的花粉粒数目/该视野花粉粒总数 \times 100%。

柱头可授性测定采用联苯胺-过氧化氢法^[23]:随机选择处于开花前1d、开花第1天,第1、2、3、4天的花各10朵,将柱头取下浸入凹面载玻片含有联苯胺-过氧化氢反应液(1%联苯胺:3%过氧化氢:水=4:11:22,体积比)的凹陷处。若柱头具可授性,则柱头周围呈现蓝色并有大量气泡出现。根据蓝色深浅和气泡多少表示可授性强弱。

1.2.1.4 套袋及人工授粉试验。在盛花期分别选取花苞状态的花进行套袋处理,待袋内的花苞开放后再进行人工授粉处理:①套袋人工辅助自花,取自花或同株异花的花粉作为花粉供体,授在柱头上,然后套袋直至花凋谢;②套袋人工辅助异花,将花苞状态的花套袋,待花开放后,选择另一试验点

的植株作为花粉源将花粉授到柱头上,套袋直至花凋谢;③套袋自动自花处理,一直套袋直至花凋谢;④对照处理,自然状态,不去雄,不套袋,使其自然授粉。一个植株内不同处理用不同颜色的尼龙线标记。整个授粉处理植株内,同一种处理用同一种颜色的尼龙线标记。

1.2.2 访花昆虫的观察。盛花期分别在 3 个试验点随机选取樟树 1 枝,统计正在开放的花数,以 30 min 为一个时间段,从 9:00—17:00 记录来访昆虫的种类、访花数量、访花行为及访问单花的时间,总观察时间大于 30 h。

1.2.3 数据分析。所有数据统计分析、做图均采用 SPSS 19.0 软件,统计数据用平均值±标准差表示, N 代表样本量。

2 结果与分析

2.1 繁育系统

2.1.1 异交指数(OCI)。按照 Dafni^[19] 的标准进行花序直径、花朵大小和开花行为的测量及繁育系统的评判,具体方法:①花朵或花序直径<1 mm 记为 0,1~2 mm 记为 1,2~6 mm 记为 2,>6 mm 记为 3;②花药开裂时间与柱头可授期的时间间隔,同时或雌蕊先熟记为 0,雄蕊先熟记为 1;③柱头与花药的空间位置,同一高度记为 0,空间分离记为 1,三者之和为 OCI 值。

评判标准:OCI 为 0 时,繁育系统为闭花受精;OCI=1 时,繁育系统为专性自交;OCI 为 2 时,繁育系统为兼性自交;OCI 为 3 时,繁育系统为自交亲和,有时需要传粉者;OCI 为 4 时,繁育系统为部分自交亲和,异交,需要传粉者。据此标准,樟树的开花直径为(4.98±0.51)mm,记为 2;柱头和花药几乎同时成熟或雌蕊先熟,记为 0;柱头和花药间有分离,记为 1。樟树的 OCI 得分为 3,其繁育系统为自交亲和,需要传粉者。

2.1.2 花粉胚珠比(P/O)。樟树的平均花粉产量是 2 047,而胚珠数为 1,因此其花粉胚珠比为 2 047,根据 Cruden^[24] 的标准:P/O 为 2.7~5.4 时,其繁育系统为闭花受精;P/O 为 18.1~39.0 时,繁育系统为专性自交;P/O 为 31.9~396.0 时,繁育系统为兼性自交;P/O 为 244.7~2 588.0 时,繁育系统为兼性异交;P/O 为 2 108.0~195 525.0 时,繁育系统为专性异交。樟树的 P/O 为 2 047,据此标准可判断其繁育系统为兼性异交。

2.1.3 花粉活力与柱头可授性。樟树花在刚开一小孔时花药已散粉,且花粉具有较高活性,花粉高活性一直持续到花开第 3 天,第 4 天开始,花开始萎蔫,花药和柱头均开始变黑,花粉活力明显降低(图 2)。柱头在开花第 1 天,即花刚开一小孔时,具有较强的可授性(++),之后的第 2(+),3(+/-)天,柱头的可授性逐渐减弱,到第 4 天完全失活,柱头没有可授性(-)。

2.1.4 套袋及人工授粉试验。套袋试验结果发现,4 种处理下的樟树均能结实。其中,经人工异交授粉处理的结实率与结籽率均显著高于其他处理(表 1)。无论是套袋自动自花授粉还是人工辅助自花授粉,樟树都可以结实,说明樟树具有一定的自交亲和性;而套袋后人工辅助异花授粉可以明显

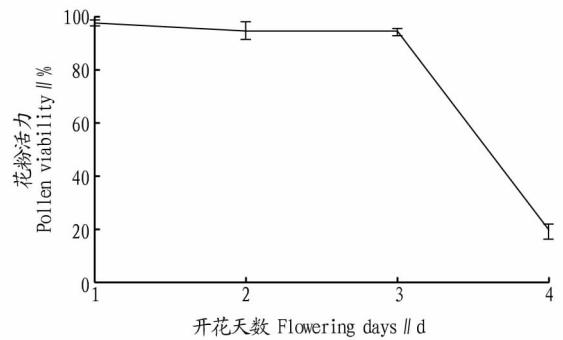


图 2 开花后不同天数花粉活力

Fig. 2 The pollen viability in different days after flowering

提高樟树的结实率,说明自然条件下,樟树存在异源花粉限制。综上所述,樟树的繁育系统为兼性异交,自交亲和。

表 1 人工授粉结实率

Table 1 Fruit-set ratio of hand pollination

处理 Treatment	花数 Number of flowers	果数 Number of fruit	结实率 Fruit set ratio / %
套袋自动自花 Automation self-pollination	30	2	6.7
套袋人工辅助自花 Artificial assisted self-flower	30	11	36.7
套袋人工辅助异花 Artificial assisted cross-flower	30	21	70.0
自然对照 Natural pollination	30	11	36.7

2.2 访花昆虫的观察 访花观察发现,樟树的主要传粉昆虫是食蚜蝇(*Syrphidae*,图 1E),其次是蜜蜂(*Apis mellifera*,图 1F),偶尔见到蝇类访问。食蚜蝇的访花时间从 09:00 开始,随着温度升高,活动量也逐渐加大,至 15:00—16:00,访花的食蚜蝇最多,活动量也达到最大。食蚜蝇在访问樟树时,会在同一株上连续访问十几至二十朵花,平均每小时每花的被访问次数为 0.016 次,每朵花的平均停留时间为 2~3 s。蜜蜂的访花高峰期在 10:00—12:00,下午相对较少,总体访花频率也较低,平均每小时访花数为 0.012,每朵花的停留时间为 1~2 s。蝇类的访花频率最低,偶尔可见 1 只,一次访问 1~2 朵花。

3 结论与讨论

3.1 樟树的开花特性与传粉适应 樟树的花在开放第 1 天,即刚刚裂开一小孔时,花药即开始散粉且花粉具有较高的活性(大于 97%),此时的柱头同样具有较强的可授性,但由于这个时候柱头花药间存在一定距离,柱头位于花药的下方,即柱头花药间在空间上有一定隔离,这大大降低了自动自花授粉的可能性^[25]。随着开花天数的推移,花粉持续保持较高活性(90%以上),但柱头具有较强可授性仅持续 2 d,到了第 3 天,柱头活性减弱,柱头-花药间的空间分离也逐渐缩小。可见,开花前期柱头花药空间结构上的分离是一种避免自花授粉的机制^[26]。

然而,樟树辅助自花授粉的结实率跟自然授粉的结果相似,推测自然状态下樟树的座果在很大程度上来自同株异化授粉,这主要依据野外访花观察结果。樟树单株的开花量巨

大,其主要访花者食蚜蝇或蜜蜂会在同一棵樟树上连续访花10朵以上,这样就会限制花粉的来源,造成同株异花授粉。此外,樟树的开花期恰值阴雨季节,温度较低,阴、雨等恶劣天气不仅影响昆虫访花频率,也影响花粉及柱头的生命力^[27]。气象因素还影响生境内的昆虫区系,进而影响樟树访花者的种类和数量^[28]。樟树的传粉昆虫种类单一,主要是食蚜蝇或蜜蜂,访问频率均较低,且食蚜蝇传粉效率低,而樟树的柱头可授期短(2 d),因此受天气的影响严重,最终影响到樟树的结实率,导致跟其开花量相比,樟树的自然结实率较低,为36.7%。

3.2 樟树繁育系统类型的判定 根据 Dafni^[19] 的标准和 Gruden^[24] 的标准可知,两指标的结果基本一致,樟树的繁育系统是兼性异交,自交亲和,这和人工授粉及访花观察的结果也是一致的。OCI 检测是从植物形态适应虫媒传粉出发,相对于 P/O 准确性更高^[29]。而人工控制授粉试验则排除了环境因素和授粉过程的差异,直接关注柱头和花粉识别对结实率的影响,为3种方法中最为有效的检测方式^[30]。从不同来源花粉授粉的结果看,辅助自花授粉处理的结实率明显低于辅助异株异花授粉处理,可见樟树存在一定的近交衰退,而自然授粉的平均结实率与异株异花授粉处理之间的统计分析结果差异显著,说明樟树自然条件下的有性繁殖系统受到花粉限制和缺少传粉昆虫的影响^[31-32]。该研究综合3种测定方法的结果,判定樟树为兼性异交,自交亲和,需要传粉者(该结果和 Shivaprasad 等^[33] 对樟属 *C. sulphuratum* 的研究结果一致),且结实率受到传粉者不足的限制。后续试验将会对樟树不同授粉处理的种子萌发情况及萌发规律做进一步研究,从种子萌发层面判定樟树的近交衰退水平及繁育系统类型。

参考文献

- [1] 钟永达,胡晓建,余发新. 香樟的分子生物学研究进展[J]. 江西科学, 2015, 33(2): 184-187, 194.
- [2] 贾永娟. 塑料中溴代阻燃剂分析方法研究[D]. 北京:北京化工大学, 2011.
- [3] 龚期绳,龚伟. 樟树良种繁育及栽培利用研究进展[J]. 江西林业科技, 2014, 42(6): 20-21, 56.
- [4] 郑万钧. 中国树木志:第1卷[M]. 北京:中国林业出版社, 1983: 163-170.
- [5] 刘汉霞,张庆华,江桂斌,等. 多溴联苯醚及其环境问题[J]. 化学进展, 2005, 17(3): 554-562.
- [6] 钟永达,田晓娟,李彦强,等. 材用樟树研究进展[J]. 江西科学, 2017, 35(6): 859-863.

(上接第98页)

参考文献

- [1] 阮孟斌,彭明. 植物响应非生物胁迫相关基因的研究进展[J]. 热带生物学报, 2011, 2(4): 364-372.
- [2] 崔杰,孙西欢,马娟娟,等. 干旱胁迫及复水对作物生长和产量影响的研究[J]. 山西水利, 2011, 27(6): 31-32, 42.
- [3] 朱芸晔. 番茄 DWD 家族的生物信息学分析及生化特征[D]. 合肥:合肥工业大学, 2015.
- [4] BIEDERMANN S, HELLMANN H. WD40 and CUL4-based E3 ligases: Lubricating all aspects of life[J]. Trends in plant science, 2010, 16(1): 38-46.
- [5] ZHU Y Y, HUANG S X, MIAO M, et al. Genome-wide identification, sequence characterization, and protein-protein interaction properties of

- [7] 杨应龙. 香樟树的特征特性及栽培技术[J]. 现代农业科技, 2011(12): 213, 234.
- [8] 邱运亮. 大苗木樟树移植技术的研究[J]. 中国种业, 2004(12): 42-43.
- [9] 周新菊. 樟树良种繁育及栽培利用研究进展[J]. 广东林业科技, 2009, 25(1): 68-71.
- [10] 姚小华,任华东,王开良,等. 樟树苗期萌芽特性遗传变异初步研究[J]. 江西农业大学学报, 2001, 23(4): 538-543.
- [11] 姚小华,任华东,吴柯久,等. 樟树苗期遗传变异研究[J]. 江西农业大学学报(自然科学版), 1999, 21(3): 320-328.
- [12] 张国防,陈存及,邢建宏. 樟树干叶 DNA 提取方法的研究[J]. 江西农业大学学报, 2006, 28(1): 111-114.
- [13] 林达定. 芳香樟不同无性系主要生理性状分析与评价[D]. 福州:福建农林大学, 2011.
- [14] DOYLE J J, DICKSON E E. Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis[J]. Taxon, 1987, 36(4): 715-722.
- [15] 张国防,陈存及,赵刚. 樟树叶油地理变异的研究[J]. 植物资源与环境学报, 2006, 15(1): 22-25.
- [16] 尤扬,刘宏,吴荣升,等. 低温胁迫对香樟幼树抗寒性的影响[J]. 广东农业科学, 2009(11): 23-25.
- [17] 王丁,姚健,薛建辉. 土壤干旱胁迫对樟树(*Cinnamomum camphora* (L.) Presl) 苗木水力结构特征的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(5): 2725-2731.
- [18] 程许娜,王鹏霄,张静,等. 干旱胁迫对樟树幼苗叶片生理特性的影响[J]. 湖南农业科学, 2011(23): 117-120.
- [19] DAFNI A. Pollination ecology: A practical approach [M]. Oxford: Oxford University Press, 1992.
- [20] 刘淑娟,杨爱红,周华,等. 橙花瑞香的繁殖特性研究[J]. 广西植物, 2018, 38(5): 626-634.
- [21] 左丹丹,明军,刘春,等. 植物花粉生活力检测技术进展[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(16): 4742-4745.
- [22] 张超仪,耿兴敏. 六种杜鹃花属植物花粉活力测定方法的比较研究[J]. 植物科学学报, 2012, 30(1): 92-99.
- [23] 刘巧,易陈燃,郑硕理,等. 云南易危植物红马银花的传粉生物学研究[J]. 西北林业科学, 2017, 46(3): 96-102.
- [24] CRUDEN R W. Pollen-ovule ratios: A conservative indicator of breeding systems in flowering plants[J]. Evolution, 1977, 31(1): 32-46.
- [25] 凡辉. 樟树生殖生物学研究[D]. 福州:福建农林大学, 2014.
- [26] WEBB C J, LLOYD D G. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II. Herkogamy [J]. New Zealand journal of botany, 1986, 24(1): 163-178.
- [27] 钱一凡,黎云祥,陈兰英,等. 深山含笑传粉生物学研究[J]. 广西植物, 2015, 35(1): 36-41, 108.
- [28] 彭东辉,兰思仁,吴沙沙. 毛茛传粉生物学研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2012, 20(6): 618-625.
- [29] 张建,杨发君,刘顺,等. 膜荚黄芪繁殖系统的研究[J]. 人参研究, 2009, 21(3): 17-20.
- [30] 吴佩纹,高素萍,张硕,等. 蓝花丹结实率低的传粉生物学和繁育系统初探[J]. 广西植物, 2016, 36(1): 107-113.
- [31] 黄双全,郭友好. 传粉生物学的研究进展[J]. 科学通报, 2000, 45(3): 225-237.
- [32] 戴国礼,秦晏,曹有龙,等. 黑果枸杞的花部结构及繁育系统特征[J]. 广西植物, 2013, 33(1): 126-132.
- [33] SHIVAPRASAD D, PRASANNAKUMAR C N, SOMASHEKAR R K. Reproductive biology of *Cinnamomum sulphuratum* Nees. from wet evergreen forest of Western Ghats in Karnataka [J]. Proceedings of the international academy of ecology and environmental sciences, 2015, 5(1): 7-15.

- [1] DDB1 (damaged DNA binding protein-1)-binding WD40-repeat family members in *Solanum lycopersicum* [J]. Planta, 2015, 241(6): 1337-1350.
- [2] WANG Y L, LI Q, XIE J, et al. Involvement of the single *Cul4* gene of Chinese mitten crab *Eriocheir sinensis* in spermatogenesis [J]. Gene, 2014, 536(1): 9-17.
- [3] SCRIMA A, FISCHER E S, LINGARAJU G M, et al. Detecting UV-lesions in the genome: The modular CRL4 ubiquitin ligase does it best! [J]. FEBS Letters, 2011, 585(18): 2818-2825.
- [4] 熊桂红,刘小娟,杨靓,等. 水稻蛋白激酶 OsCIPK5 的亚细胞定位分析及 RNAi 转基因水稻的获得[J]. 福建农业学报, 2017, 32(4): 353-358.
- [5] 杨述章,高兰阳,孙晓春,等. 过量表达 *SlWD6* 基因增强番茄抗旱和耐盐功能[J]. 应用与环境生物学报, 2015, 21(3): 413-420.
- [6] 余佳,苗敏,高兰阳,等. 番茄 *SlWDR141* 基因的克隆及功能研究[J]. 中国科技论文, 2017, 12(6): 639-646.