

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第7期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.07.001

论文标题： 林木多倍体育种研究进展及展望

作　　者： 张 琳，刘庆雅

收稿日期： 2026-05-26

引文格式： 张琳,刘庆雅.林木多倍体育种研究进展及展望[J].中南林业科技大学学报,2026,46(7):1-12.

Zhang L, Liu Q Y. Research progress and prospects of forest polyploid breeding[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(7):1-12.

相关论文推荐

Recommended articles

杜仲分子育种研究进展

Advances in the molecular breeding of *Eucommia ulmoides*

油茶分子育种研究进展

Advances in the molecular breeding of *Camellia oleifera*

我国油茶科技进展与未来核心技术

Scientific and technological progress and future core technologies of oil tea *Camellia* in China

枣分子育种研究进展

Advance in molecular breeding of Chinese jujube

栗属植物育种技术研究进展

Research progress of *Castanea* plants breeding technology

中国核桃育种研究进展

Research progress on walnut breeding in China

枣树育种研究进展

Breeding progress on Chinese jujube

第 46 卷 第 7 期
2026 年 7 月

中南林业科技大学学报
Journal of Central South University of Forestry & Technology

Vol. 46 No. 7
Jul. 2026

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.07.001

http: //qks.csuft.edu.cn

林木多倍体育种研究进展及展望

张　琳，刘庆雅

（中南林业科技大学 a. 木本油料资源利用全国重点实验室；b. 岳麓山实验室品种创制中心；
c. 经济林培育与保护教育部重点实验室，湖南 长沙 410004）

摘　要：多倍体育种是创制林木新品种、培育优良种质的重要途径之一。本综述系统综述了近年来国内外利用物理、化学和生物等方法诱导林木多倍体的研究进展：物理方法以温度激变、机械损伤为代表，操作便捷，但存在诱导效率偏低、可控性较差的问题；化学方法以秋水仙素处理为代表，技术成熟、应用最广，是目前林木多倍体创制的主流方法，但仍存在嵌合体发生率偏高和处理后恢复周期较长等问题；生物方法（如原生质体融合和胚乳培养等）近年来发展迅速，在克服远缘不亲和及生殖隔离、缩短育种周期方面展现出独特优势。当前林木多倍体育种研究主要集中于杨树、桉树等代表树种，通过多种途径已成功获得同源四倍体与三倍体植株。多倍体植株表现出器官巨大特性，纤维长度与木材材性显著改良，并显示出较强的抗逆性。未来应进一步优化 3 类方法的协同应用模式，同时积极探索基因编辑等新兴技术在多倍体创制中的应用潜力，推动林木多倍体育种向高效化与精准化方向发展。

关键词：林木；多倍体育种；诱导方法；鉴定方法

中图分类号：S722.3　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)07-0001-12

Research progress and prospects of forest polyploid breeding

Zhang Lin, Liu Qingya

(a. State Key Laboratory of Woody Oil Resources Utilization; b. Yuelushan Laboratory Non-wood Forests Variety Innovation Center;
c. Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-wood Forest Trees, Ministry of Education,
Central South University of Forestry & Technology, Changsha 410004, Hunan, China)

Abstract: Polyploid breeding is one of the important ways to create new varieties of forest trees and cultivate excellent germplasm. This article systematically reviewed recent advances in the induction of polyploidy in forest trees using physical, chemical, and biological methods both domestically and internationally. The physical method is represented by temperature change and mechanical damage, which is easy to operate, but has the problems of low induction rate and poor controllability. Colchicine treatment, as the representative of chemical methods, is the most mature and widely used method. It is the mainstream method for polyploid creation of forest trees. However, high chimerism incidence and prolonged recovery time post-treatment remain major drawbacks. Biological methods such as protoplast fusion and endosperm culture have developed rapidly in recent years, showing unique advantages in overcoming distant incompatibility and reproductive isolation and shortening the breeding cycle. At present, the research on polyploid breeding of forest trees mainly focuses on representative tree species such as poplar and eucalyptus, and homologous tetraploid and triploid plants have been successfully obtained through various methods. Polyploid plants exhibit giant organs, significantly improved fiber length and wood properties, as well as enhanced stress resistance. In the future, the collaborative application mode of the three methods should be further optimized, and the application potential of emerging technologies such as gene editing in polyploid creation should be actively explored to promote the development of forest polyploid breeding in the direction of high efficiency and precision.

Keywords: forest; polyploid breeding; induction method; identification method

多倍体是指体细胞中含有 3 套及以上染色体组的生物个体 [1]。根据染色体组来源，可将其分为同源多倍体和异源多倍体。其中，同源多倍体的染色体组来源于同一个物种；异源多倍体的染

收稿日期（Received）：2026-05-26　　**修订日期**（Revised）：2026-06-30

基金项目：岳麓山实验室种业专项（YLS-2025-ZY02049）。

第一作者：张琳（triwoodtim918@126.com），教授，博士，博士研究生导师。

引文格式：张琳 , 刘庆雅 . 林木多倍体育种研究进展及展望 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(7):1-12.

Zhang L, Liu Q Y. Research progress and prospects of forest polyploid breeding[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(7):1-12.

色体组则来源于不同但亲缘关系较近的物种，实质是物种杂交和染色体加倍共同作用的结果[2]。多倍体形成途径主要包括自然突变和人工诱导。自然突变通常源于未减数配子的融合，而人工诱导则是通过外界手段促使染色体数目加倍[3]。已有研究显示，约 70% 的被子植物在进化史上曾经历过多倍化事件，表明多倍体形成是推动物种进化与新物种形成的重要驱动力之一[4]。

人工诱导多倍体是指利用物理、化学或生物方法，干预植物细胞分裂，抑制纺锤体的形成，使复制染色体不能正常分离，进而导致染色体加倍，最终获得多倍体植株的技术[5]。研究表明，多倍体植株通常表现出抗逆性增强，包括对病虫害等生物胁迫及干旱、低温等非生物胁迫的耐受能力[6-8]。此外，多倍体育种通过染色体加倍可直接创制具有器官巨大化和抗逆性增强等优良性状的新种质[9]，丰富了林木育种的遗传多样性；对于远缘杂交，异源多倍化能够通过赋予不同来源的染色体以同源配对的能力，从而恢复其育性，实现不同物种间优良基因的结合[10]，为实现“优质、高产、高效”育种目标提供关键技术支撑。

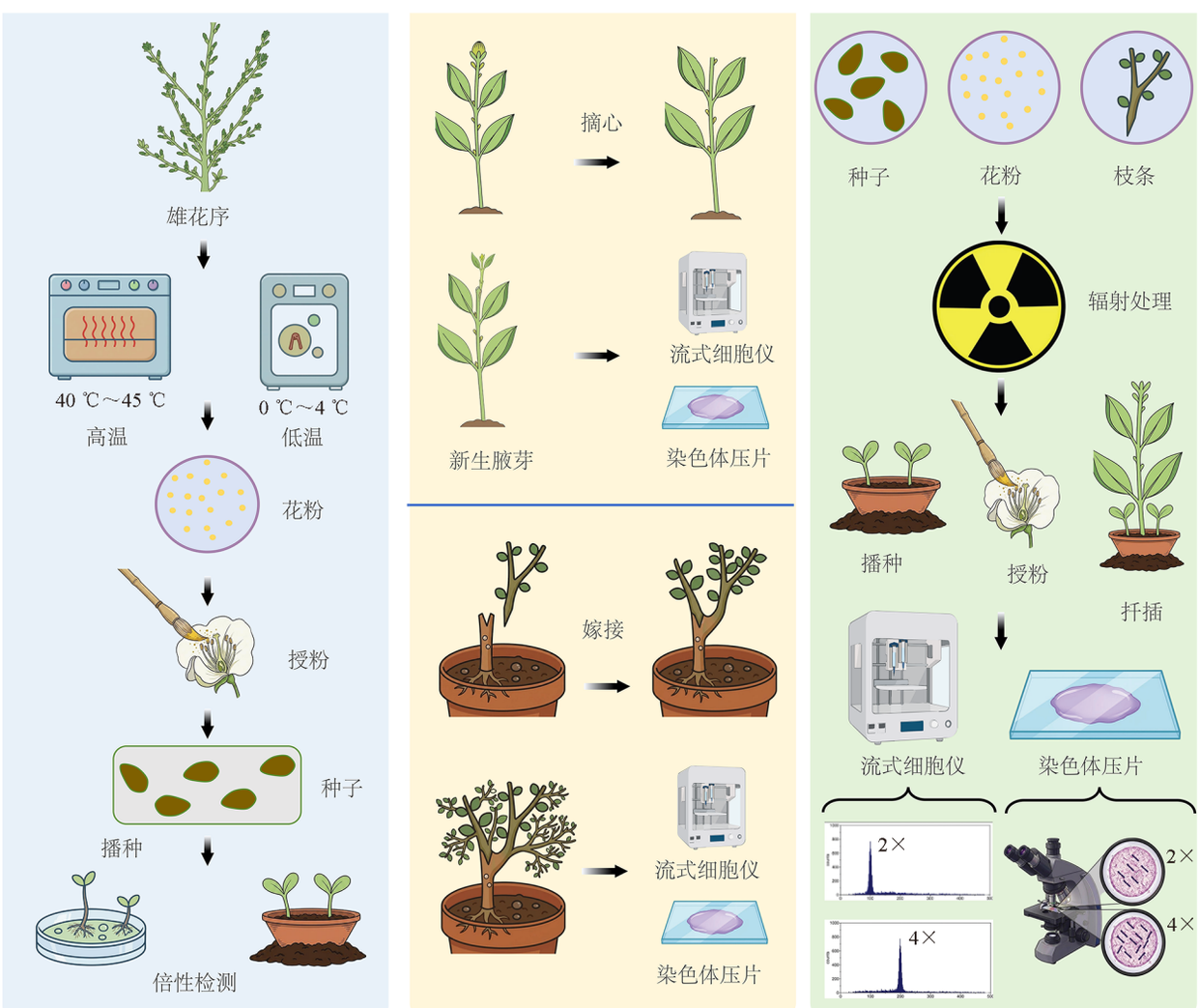
1　林木多倍体诱导方法

1.1　物理方法诱导

在有丝分裂的中期至后期，细胞内纺锤丝对环境条件的改变极为敏感。此时施加物理胁迫可有效抑制纺锤体形成或破坏已形成的纺锤体，使细胞核加倍。物理诱导多倍体主要有温度激变、机械损伤和辐射等方法（图 1）。

1.1.1　温度激变

温度激变是物理诱导方法中应用最早且研究



（a）温度激变诱导多倍体流程
The flow of temperature induced polyploidy

（b）机械损伤诱导多倍体流程
The flow of mechanical damage induced polyploidy

（c）辐射诱导多倍体流程
The flow of radiation-induced polyploidy

图 1　物理方法诱导多倍体的流程
Fig. 1　The process of polyploid induction by physical method

最为广泛的技术之一，分为高温休克和低温休克（图1a）。其作用原理是通过极端温度影响细胞的酶活性和微管蛋白的聚合，使纺锤体无法正常形成，导致加倍细胞核产生，最终诱导多倍体形成。高温休克常使用40 ℃～45 ℃的热水或热空气对材料进行诱导，处理时间在几十分钟到几小时不等。此法具有成本低、操作便捷、无化学毒害等优点。温度激变作为物理诱导多倍体的关键手段之一，其有效性高度依赖于处理时机与细胞周期的精准匹配。在高温诱导方面，有相关研究明确了特定发育阶段的关键处理窗口。尾叶桉*Eucalyptus urophylla*通过高温（44 ℃）处理合子6 h，成功获得四倍体植株[11]。此外，银灰杨*Populus canescens*在花粉母细胞发育至双线期至终变期时，以38 ℃或41 ℃的高温处理6 h，获得了诱导率高达56.33%的二倍性花粉[12]。低温休克通常针对细胞分裂旺盛的材料，如萌发的种子、茎尖、愈伤组织等，需在0 ℃～8 ℃低温下处理数小时。已有研究证实，在毛白杨*Populus tomentosa*花粉母细胞减数分裂Ⅱ中期施加4 ℃低温并持续诱导48 h，可成功获得平均诱导率为9.51%的二倍性花粉，利用该二倍性花粉展开杂交育种成功获得三倍体植株1株[13]。

1.1.2 机械损伤

机械损伤通过反复摘心、嫁接等操作诱导植株产生创伤组织，刺激伤口处细胞在修复过程中发生染色体加倍[14]，如图1b所示。该方法理论基础是细胞受到强烈刺激后会加速分裂修复伤口，在异常活跃的细胞分裂过程中，有丝分裂纺锤体的形成出错概率增加，从而导致染色体复制后未能正常分离，进而形成多倍体细胞。

反复摘心是多次修剪去除植物的顶芽，打破顶端优势，促使其腋芽萌发。新生腋芽在旺盛的分裂过程中，可能因细胞周期调控失常而发生染色体加倍。嫁接诱导依赖砧木与接穗愈合过程中愈伤组织的形成与再分化。嫁接结合部由双方细胞共同增殖形成的愈伤组织可进一步分化产生不定芽或枝条，该过程中偶尔会发生染色体加倍现象[15]。该领域的重要奠基性工作可追溯至1907年Winkler的经典试验。该研究将番茄*Solanum lycopersicum*与龙葵*Solanum nigrum*进行嫁接，并在嫁接结合部愈伤组织再生的枝条中发现番茄四倍体植株。这一发现不仅为嫁接可诱导染色体加倍提供了直接证据，也被认为是人工诱导多倍体研究的起点[16]。

1.1.3 辐 射

辐射诱导是利用X射线、α射线、β射线、γ射线、微波、激光等照射待处理诱变材料（如种子、花粉等生殖器官和完整植株、营养体、愈伤组织等营养器官），诱导其产生遗传性的变异[17]，如图1c所示。在实际操作中，通常采用较低剂量的辐射处理种子、花粉或枝条等材料。目前研究中常用钴-60作为γ射线源进行辐照处理[18]。利用钴-60辐照法国万寿菊*Tagetes patula*花粉对非洲万寿菊*Tagetes erecta*授粉，结合胚挽救技术获得再生植株，成功获得了单倍体、二倍体和三倍体3种不同倍性的非洲万寿菊[19]。采用γ射线辐照西洋梨*Pyrus communis*试管苗，成功获得10个多倍体无性系变异，其中包括2个来源于顶芽变异的三倍体，以及8个来源于顶芽、侧芽和叶片再生不定梢的四倍体[20]。类似地，在桑树*Morus alba*育种中，采用约50 Gy的γ射线剂量辐照刚膨大或处于休眠状态的冬芽，也获得了四倍体无性系植株[21]。尽管辐射处理具有可同时处理大量材料的规模化优势，但其变异方向具有不可控性与随机性，多倍体诱导率普遍较低，且更常诱发染色体结构变异而非数目加倍。因此，该方法一般不宜作为诱导染色体加倍的首选或独立手段，而多用于辅助诱变或与其他诱导方式结合使用。

1.2 化学方法诱导

化学诱导方法主要是利用特定化学药剂对材料进行多倍体诱导。目前较为常用的诱导剂主要包括秋水仙素（Colchicine）、安磺灵（Oryzalin）、氟乐灵（Trifluralin）、戊炔草胺（Propyzamide）等[22]。化学诱导的效果受药剂种类、浓度、处理时间、植物组织类型及生理状态等多重因素影响[23]。相较于物理方法诱导，化学方法诱导通常具有作用靶点相对明确、操作条件易于控制、可重复性强等优点。

1.2.1 秋水仙素

秋水仙素是从百合科Liliaceae秋水仙*Colchicum autumnale*的鳞茎和种子中提取的一种生物碱。该化合物的毒性较强，易溶于冷水、酒精、氯仿或甲醛等多种溶剂[24]。其加倍的作用机制是与微管蛋白结合，抑制微管蛋白聚合成微管，使有丝分裂中期纺锤体难以正常形成，染色体无法被拉向两极，最终生成染色体加倍的细胞核[25]，如图2所示。

秋水仙素诱导多倍体主要依据处理材料与操作环境的不同，分为活体诱导与离体诱导2种。活体诱导指在完整植株或分裂旺盛的组织上直接

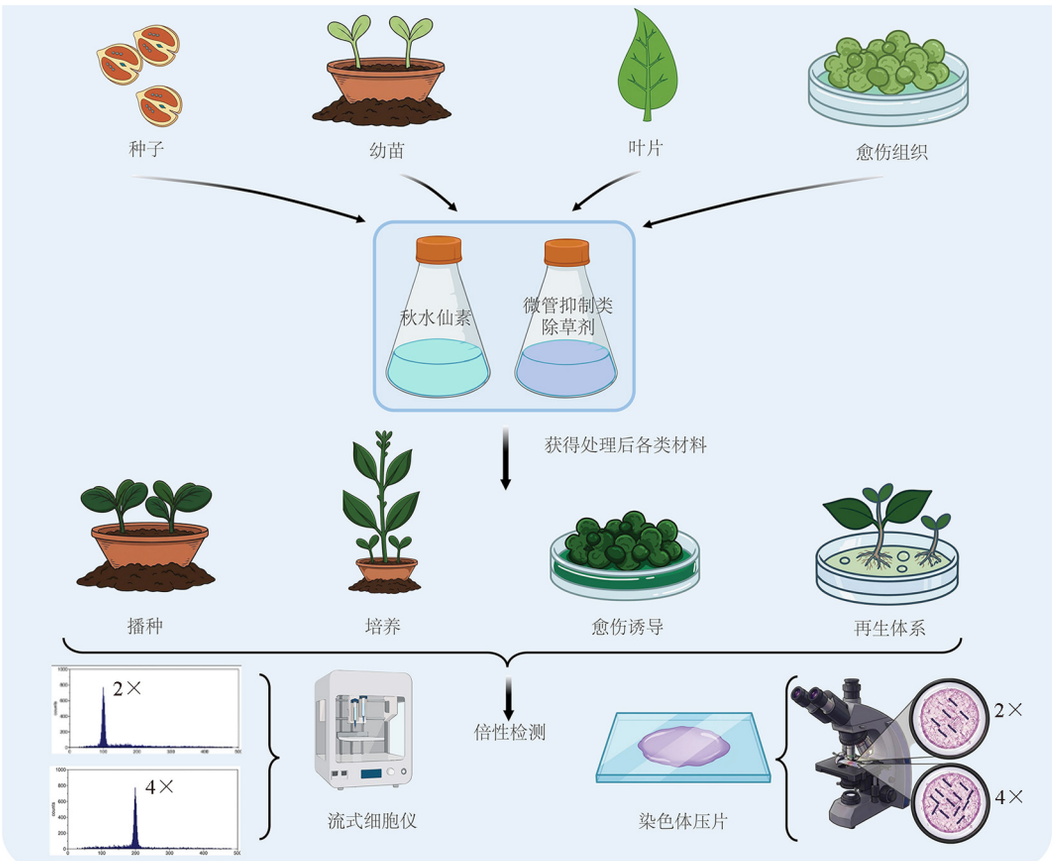


图 2　化学方法诱导多倍体的流程
Fig. 2　The process of polyploid induction by chemical method

施加秋水仙素，使生长点（如种子、幼苗、顶芽等）的染色体加倍。处理方法有浸泡法、滴液法与注射法等。该途径操作简便、成本较低、重复性较好[26]，且无需依赖复杂的组织培养体系与无菌环境；但其诱导效率有限，易产生较高比例的嵌合体，需经多代自交筛选才能获得纯合多倍体植株。秋水仙素浸泡处理胚根萌发的木槿 *Hibiscus syriacus* 种子，成功获得了三倍体木槿和四倍体木槿[27]；黄连木 *Pistacia chinensis* 萌动种子经秋水仙素浸泡，成功获得四倍体植株[28]；青钱柳 *Cyclocarya paliurus* 子叶期幼苗顶芽经秋水仙素滴液处理 4 d，八倍体植株诱导率达 20%[29]；大青杨 *Populus ussuriensis* 雌花芽在 24 h 内接受 3 次质量分数为 0.5% 的秋水仙素注射，亦成功诱导出三倍体植株[30]。离体诱导是在无菌条件下，通过组织培养技术对离体组织、器官或细胞（如丛生芽、茎段、叶片、愈伤组织、原生质体等）进行秋水仙素处理，再经再生培养获得完整植株[31]。常用方法包括混培法（即培养基添加法）、悬浮培养法与原生质体诱导法。该途径诱导效率较高、可控性强、嵌合体比例低，且加倍后植株多为同源多倍体，现已成为秋水仙素诱导多倍体的主流方法。‘京枣 39’ *Zizyphus jujuba* ‘Jingzao 39’ 组培苗刻伤叶片经秋水仙素处理后成功获得纯合四倍体[32]；多苞桉 *Eucalyptus polybractea* 组培苗通过秋水仙素处理，成功诱导出同源四倍体植株[33]；河北杨 *Populus*×*hopeiensis* 叶片在含 50 μmol/L 秋水仙素的培养基培养 3 d，四倍体诱导效率可达 14.6%[34]。

1.2.2　微管抑制类除草剂

在部分植物的诱导中，微管抑制类除草剂相较于秋水仙素显示出更高的诱导效率或更低的植物毒性，因而作为替代或补充方案受到关注[35]，如图 2 所示。安磺灵是一种二硝基苯胺类除草剂，虽在微管蛋白上的结合位点与秋水仙素不同，但同样可抑制微管聚合、干扰纺锤体功能，从而阻碍染色体分离，形成加倍细胞核[36]。滇杨 *Populus yunnanensis* 诱导加倍中，在预培养 4 d 后转入含 50 mg/L 安磺灵的 MS 培养基培养 2 d，变异率可达 28.57%[37]；椪柑 *Citrus reticulata* 茎段经 40 mg/L 安磺灵溶液浸泡 2 d，四倍体诱导率最高为 13.3%[38]。氟乐灵也是一种二硝基苯胺类除草剂，作用机理类似安磺灵。在诱导桑树实生苗生长点时，使用 0.001 g/mL 氟乐灵溶液与 0.002 g/mL 秋水仙素溶液的诱导率分别为 17.31% 和 21.76%；

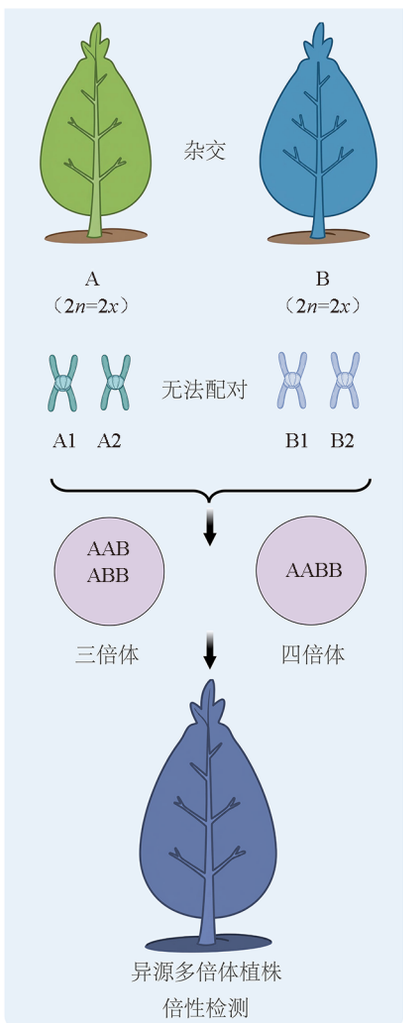
虽然秋水仙素的诱导效果稍好，但二者的诱导率并无明显差异，氟乐灵的价格更低、毒性较小、在操作时更加安全[39]。戊炔草胺作为苯甲酰胺类除草剂，与二硝基苯胺类除草剂的作用机制相同，目前在植物多倍体诱导中已有不少成功案例。刺葡萄 *Vitis davidii* 使用质量分数为 0.004% 的戊炔草胺溶液对已萌发种子浸渍处理 24 h，诱变率可达 41.7%；使用质量分数为 0.006% 的戊炔草胺琼脂膏处理处于生长状态的芽，诱变率达 42.8%，并成功获得四倍体刺葡萄植株[40]。黄权军等[41]在毛新杨 *Populus tomentosa*×*Populus bolleana* 二倍性花粉诱导试验中，分别使用了秋水仙素、安磺灵、氟乐灵、戊炔草胺 4 种抗微管物质开展处理，并发现虽然 4 种试剂均能诱导产生二倍性花粉，但戊炔草胺是 4 种试剂中诱导花粉染色体加倍效果更好、成本更低的药剂。

1.3　生物方法诱导

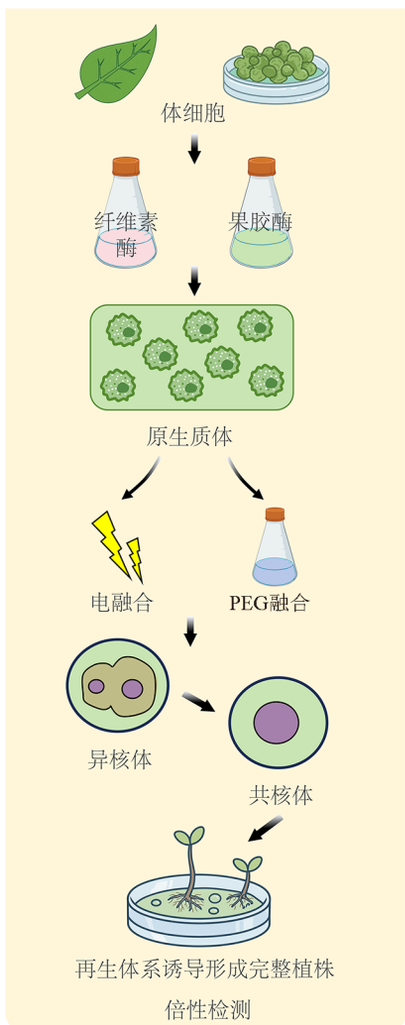
与物理和化学方法诱导不同，生物方法诱导通常不依赖于外源诱变剂，而是利用植物自身固有的有性生殖或体细胞变异过程来产生多倍体。这类方法往往更接近自然多倍化的过程，对植物伤害更小，所获后代遗传稳定性与可育性更高，在多倍体育种中具有独特优势。常见的生物诱导途径主要包括有性杂交法、原生质体融合（即体细胞杂交）以及胚乳培养等[42]，如图 3 所示。

1.3.1　有性杂交

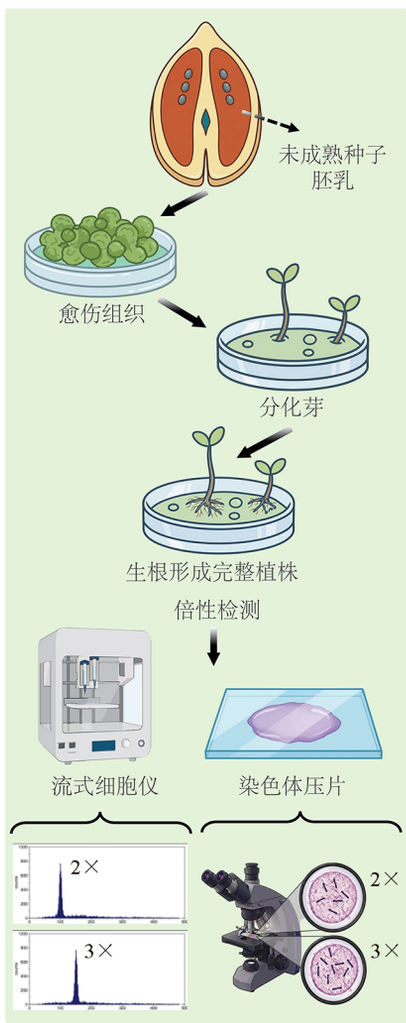
有性杂交法是自然界中多倍体形成的主要途径，也是育种中非常有价值的方法（图 3a）。其本质是通过调控或利用植物减数分裂过程中的异常，促使植株形成染色体数目未减半的配子（二倍性配子）。该方法常借助种间杂交或远缘杂交



（a）有性杂交诱导多倍体流程
The flow of sexual hybridization induced polyploidy



（b）原生质体融合诱导多倍体流程
The flow of polyploid induction by protoplast fusion



（c）胚乳培养诱导多倍体流程
The flow of polyploid induction by endosperm culture

图 3　生物方法诱导多倍体的流程
Fig. 3　The process of polyploid induction by biological method

试验，即通过不同种、属的植物进行杂交。由于染色体组不同，杂交后代的染色体通常无法正常配对，导致减数分裂失败，进而提高产生未减数配子的概率。当未减数配子参与受精过程，就可能形成异源多倍体。在实践中，有性杂交已成功应用于多个树种的多倍体创制。Einspahr[43] 通过四倍体欧洲山杨 *Populus tremula* 和二倍体美洲山杨 *Populus tremuloides* 杂交，获得了生长迅速、纤维性状优异的三倍体山杨，并已推广成为重要的工业用材树种。Yang 等 [44] 使用秋水仙素处理尾叶桉花芽诱导大孢子产生二倍性雌配子，使其与正常花粉杂交，并首次在桉树中通过有性多倍化获得三倍体植株。同时，许多栽培柑橘 *Citrus* spp. 品种的起源也离不开复杂的种间杂交；生产中常利用二倍体柑橘和四倍体柑橘杂交，培育出三倍体无籽柑橘 [45]。

1.3.2 原生质体融合

原生质体融合是一种绕过有性生殖障碍，直接在体细胞水平进行染色体加倍的技术，是体细胞杂交的核心环节。该方法以植物组织培养体系为基础，首先通过纤维素酶和果胶酶处理植物细胞，获得无壁的原生质体，然后采用化学（例如 PEG 融合法等）或物理（例如电融合等）方法诱导 2 个不同来源的原生质体发生膜融合，形成异核体，而后经核融合进一步发育为共核体，最终通过离体培养获得完整植株 [46]，如图 3b 所示。该方法在克服有性杂交不亲和、拓宽遗传背景方面具有独特优势，且已在柑橘等果树的育种中取得显著进展。以甜橙‘早金’*Citrus*×*sinensis* ‘Zaojin’单倍体为愈伤亲本、橘橙‘默科特’*Citrus reticulata* Blanco×*Citrus sinensis* 二倍体叶肉为亲本进行原生质体融合试验，获得再生细胞团；当双亲均为愈伤组织亲本时，可成功再生出混倍体愈伤组织，为缩短育种周期、提高育种效率提供了新材料 [47]。利用电融合技术，将栽培胡萝卜 *Daucus carota* 与野生胡萝卜 *Daucus carota* 的原生质体进行融合，经过分子标记鉴定了 124 株再生植株，证实其中 123 株为真正的体细胞杂种 [48]。

1.3.3 胚乳培养

胚乳培养是获得三倍体植株的一种重要方法，其原理是被子植物的胚乳是由 1 个精细胞与 2 个极核融合形成的三倍体组织（图 3c）。在离体培养条件下，通过激素调控，以未成熟种子胚乳为外植体，在适宜培养基中诱导形成愈伤组织，进而分化出芽和根，最终再生为完整的三倍体植株 [49]。但木本植物胚乳细胞的分化能力较弱，植株再生难度大且易出现嵌合体或非整倍体，后续分离难度较大。以开花后 8 周的虎耳兰 *Haemanthus albiflos* 未成熟胚乳作为外植体，可成功诱导出三倍体植株 [50]。以苦楝 *Melia azedarach* 未成熟胚乳为材料可培养获得三倍体植株；再生植株 100% 为三倍体，且三倍体植株的生长速率和生物量均显著优于二倍体 [51]。

2 林木多倍体鉴定方法

多倍体的鉴定是整个多倍体育种中的关键环节。由于诱导处理通常仅使部分细胞发生加倍，可能形成嵌合体，因此必须通过系统、可靠的鉴定方法筛选出遗传稳定的纯合多倍体。鉴定方法一般分为直接鉴定和间接鉴定法 2 大类。直接鉴定法主要包括染色体计数法和流式细胞术，能够直接测定细胞染色体数目或 DNA 含量；间接鉴定法包括形态学鉴定、显微观察鉴定、生理生化指标分析等表型或细胞学评估。在实际鉴定中，常采用多种方法相互验证，以提高鉴定的准确性与可靠性。

2.1 直接鉴定法

2.1.1 染色体计数法

染色体计数法是鉴定植物倍性最准确可靠的方法，能够直接观察染色体的数目与形态，从而有效区分整倍体与非整倍体。其原理是细胞处于有丝分裂中期时，染色体高度螺旋化、形态清晰，借助制片技术可在显微镜下进行直接观察并计数。该方法主要包括常规压片法和去壁低渗法 2 种。

常规压片法通常选取根尖、茎尖等分裂旺盛的分生组织，通过 8- 羟基喹啉等预处理液和卡诺氏固定液固定细胞，再通过酸解或酶解使细胞分离、染色体分散，最后以醋酸洋红或品红等进行染色，在光学显微镜下观察并计数 [52]。去壁低渗法则属于现代细胞遗传学技术，主要步骤如下：利用纤维素酶和果胶酶消化根尖细胞的细胞壁以释放原生质体；经低渗处理使细胞膨胀、染色体分散；滴片干燥后，使染色体平整附着于载玻片；再通过 4′,6- 二脒基 -2- 苯基吲哚（4′,6-diamidino-2-phenylindole，DAPI）等荧光染料与 DNA 双链中的 AT 碱基对特异性结合，在紫外线激发下进行荧光显微观察 [53]。该方法染色体分散度高、形态清晰，尤其适用于染色体较小或数目较多的材料。

2.1.2 流式细胞术

流式细胞术是目前多倍体鉴定中最高效、快速的检测方法。该方法基于 DNA 含量与倍性呈正

相关的原理，通过测定细胞核内DNA的相对荧光强度，能够精确区分二倍体、四倍体及嵌合体等不同倍性类型。操作时，通常取少量幼嫩叶片，经裂解液处理后获得细胞核悬浮液，再经核酸特异性荧光染料（如DAPI、碘化丙啶等）染色，上机后以已知倍性的标准样品为对照进行分析。该方法是目前效率较高的倍性预测方法[29]。尽管流式细胞术具有检测通量高、结果客观、对材料损伤小等显著优势，但其局限性在于无法观察染色体的具体形态与结构变异，且仪器设备昂贵，对试验条件有一定要求。

2.2 间接鉴定法

2.2.1 形态学鉴定

多倍体植株通常表现出一系列可观测的形态特征变化，这些变化常被用作初步推断其倍性的表型依据。一般而言，多倍体植株生长速度较其二倍体亲本缓慢，并呈现茎秆粗壮、节间缩短、株型矮化等形态特征[54]。在生殖器官方面，多倍体花朵通常更大、色泽更为鲜艳[55]，果实与种子也常呈现“巨型化”特征，具有单果质量和种子大小显著增加等特点[56]。例如，与二倍体常山胡柚*Citrus*×*aurantium*‘Changshanhuyou’接穗相比，其四倍体接穗的花和果实均显著增大[57]。在营养器官上，多倍体叶片多表现出叶面积增宽、叶片增厚、叶形指数降低、叶色加深以及叶面质地更为粗糙等特征[58]。然而，形态变异并非在所有多倍体中均表现一致，例如滇杨不同倍性个体间的叶片厚度并不总是与倍性呈正相关[59]。因此，形态学鉴定虽具有快速、直观的优点，但其结果易受环境与发育阶段影响，需结合细胞学或分子方法进行综合验证。

2.2.2 显微观察鉴定

在微观形态层面，气孔、花粉粒及叶肉细胞等显微结构特征（如气孔大小与密度、花粉形态、叶肉细胞结构等）可作为快速、初步判定植物倍性的重要依据，有助于提高鉴定效率。研究表明，气孔长度、宽度及密度与植物倍性显著相关，尤其可用于区分二倍体与四倍体[60]。在橡胶树*Hevea brasiliensis*中，叶片气孔长度和宽度随倍性增加而显著增大，气孔密度则随倍性增加而降低[61]。花粉粒形态与大小亦为可靠的倍性标记之一。多倍体花粉体积通常更大，但畸形率可能升高，花粉活力有所下降[62]。在不同倍性苹果*Malus pumila*种质的研究中发现，多倍体的较大花粉粒比例显著高于二倍体[63]；四倍体毛泡桐*Paulownia tomentosa*、四倍体兰考泡桐*Paulownia elongata*、四倍体豫杂一号泡桐*Paulownia tomentosa*×*Paulownia fortunei*的花粉粒长、宽、大小及畸形率均高于其二倍体对照，极赤比则更小[64]。此外，通过石蜡切片观察叶片解剖结构发现，多倍体的栅栏组织细胞通常更长、更大[65]。如枸杞*Lycium chinense*四倍体的栅栏组织厚度为（55.80±1.03）μm，而二倍体栅栏组织厚度仅为（41.16±0.62）μm[66]。

2.2.3 生理生化指标鉴定

生理生化指标在多倍体鉴定中可作为重要的辅助判断依据，其中叶绿素含量变化尤为显著。研究表明，叶绿素含量的提升是多倍体植物的常见特征[67]。在云锦杜鹃*Rhododendron fortunei*中，四倍体与八倍体云锦杜鹃的叶片叶绿素a、b含量及总含量均显著高于二倍体[68]。除叶绿素外，其他生理代谢物质也常随倍性变化而发生相应改变。白榆*Ulmus pumila*同源四倍体植株除叶绿素含量升高外，其可溶性蛋白与丙二醛含量也高于二倍体，可溶性糖含量则有所降低[69]。青钱柳四倍体在5月份的多酚含量显著高于二倍体，叶多糖含量在整个生长季均较高，而黄酮与三萜类含量在主要采收期无显著倍性差异，说明次生代谢物的响应具有物种与物质特异性[70]。由此可见，生理生化指标虽可作为多倍体初步鉴定的参考，但其表达受发育阶段、环境条件及物种差异影响较大，需与形态学、细胞学以及直接鉴定法结合使用，以提高鉴定结果的系统性与可靠性。

3 林木多倍体育种存在的问题及解决措施

3.1 精准把握处理时机与优化材料选择攻克诱导效率低及嵌合体频发难题

木本植物细胞分裂相对缓慢且细胞发育存在不同步性，处理有效窗口期短，诱导效率低。经人工处理后，有些细胞加倍成多倍体，而有些细胞则没有变化；同一植株内共存多种倍性细胞，由此形成嵌合体植株。

提高诱导效率的关键在于精准把控处理时机。在黑木相思*Acacia melanoxylon*四倍体诱导过程中首次应用细胞周期同步化诱导技术，结合流式细胞术动态观测不定芽原基细胞；待更多细胞进入最易加倍的G2/M分裂期时，对茎段施加秋水仙素处理，最终四倍体诱导率可达（12.26±0.80）%[71]。该方法通过流式细胞术观察细胞动态生长周期，精准锁定细胞关键周期，显著提高了染色体加倍效率。

选用适宜的处理材料是减少乃至避免嵌合体的有效途径。与传统的材料（如种子、叶片、茎段等）相比，采用体细胞胚、不定芽原基、合子胚或胚性愈伤组织等单细胞起源材料，可从根源上降低嵌合体产生的风险[72]。厚朴 *Houpoea officinalis* 以直径 100 ～ 200 μm 的胚性细胞团为材料，在预培养第 5 天用 100 mg/L 秋水仙素处理 72 h，实现了 100% 的纯合四倍体诱导率[73]。椪柑 *Citrus reticulata* ‘Ponkan’利用悬浮培养的胚性愈伤组织，以 1 g/L 秋水仙素处理 4 ～ 8 d，最高可获得 18.3% 的四倍体再生植株[74]。这些研究表明，材料体系的优化与细胞同步化技术的结合，是提升林木多倍体诱导效率与纯合度的重要方向。

3.2 推进遗传分析工具开发与基因组测序破解基因组复杂性与性状预测难题

多倍化导致基因组复杂度显著增加，可能引起基因表达调控紊乱。许多重要性状由多基因控制，其在多倍体中的遗传规律更为复杂，使得优良性状难以预测和控制[75]。发展多倍体专用遗传分析工具是突破该难题的关键。Jiang 等[76] 开发了基于期望最大化算法（Expectation-maximization，EM）的计算模型，测试和估计同源四倍体中的双减数分裂及其基因组分布，实现了对自然群体基因分型数据的有效估算和可视化，为多倍体遗传研究提供重要工具。此外，随着测序成本下降，可利用现代基因组工具对重要林木进行高质量基因组组装与重测序，深入解析多倍体基因组结构。近年来，通过对天然四倍体油茶 *Camellia oleifera* 的全基因组测序与比较发现，染色体加倍后同源基因表达偏倚与油脂代谢基因扩张并存，且受甲基化调控，表明多倍体性状受基因组和表达遗传共同塑造[77]。竹类 Bambusoideae 植物为古老多倍化起源的木本单子叶植物。基因组研究表明，竹类多倍化后存在动态亚基因组优势现象：某一条亚基因组主导表达与性状贡献，另一部分亚基因组则表达沉默或功能退化；该分化模式是影响多倍体后代表型稳定性与适应性的重要分子基础[78]。基于多倍体全基因组及重测序数据集，结合基因组选择（Genomic selection，GS）等策略，可在分子层面实现多倍体性状的精准预测，从而优化育种决策、大幅缩短育种周期。

3.3 发展基因编辑技术解决多倍体优良性状不稳定问题

获得纯合多倍体仅是育种的第一步，最终目标是获得性状优良且能稳定遗传的新品种。多倍体植株除了能改善目标性状外，也常伴随生长迟缓[79]、可育性降低[80] 等问题。此外，多倍化还可能引发植物表型遗传变异[81]，导致性状在不改变 DNA 序列的前提下发生变化，进一步增加了植物性状遗传的不稳定性。可通过基因编辑技术对多倍体材料中的关键基因功能进行验证与定向修饰，从而锁定控制多倍体优良性状的关键位点。现有研究利用多重 CRISPR/Cas9 编辑二倍体杨树的木质素合成关键基因，成功改良纤维品质；该技术展示了其在木本植物中精准调控性状的优势，突破了传统杂交育种周期长、性状聚合难度大的瓶颈，也为其他树种提供了可复制的技术范式与基因靶点参考[82]。在四倍体甘蓝型油菜 *Brassica napus* 中，借助 CRISPR 介导的大规模诱变筛选，研究人员鉴定出多个可能主导脂肪酸代谢相关的新基因，为油菜含油量性状改良提供了可操作的遗传位点[83]。以八倍体栽培草莓 *Fragaria*×*ananassa* 为材料开展基因编辑试验，验证了 *FaMYB9* 基因在叶片形态建成中的功能；确认该基因突变可导致叶片卷曲、皱缩等表型，初步建立了基因型与表型间的因果关联[84]。上述研究表明，基因编辑技术能够帮助研究人员在多倍体等位基因效应中精准锁定靶点，从而在一定程度上遏制性状的不可控变异，为解决多倍体优良性状不稳定问题提供强有力的分子改良手段。

4 林木多倍体育种前景

木本植物多倍体育种历经几十年发展，已从早期依赖天然多倍体筛选到逐步建立起可重复诱导染色体加倍的技术体系。研究人员已通过多种途径在杨树、桉树等重要用材及经济树种中，成功创制出一系列多倍体新种质。这些材料在营养生长、次生代谢、抗逆性等方面普遍表现出显著优势，如三倍体毛白杨的材积生长量实现成倍提升[85]，四倍体白桦 *Betula platyphylla* 在纤维素含量等关键材性指标上显著优于二倍体植株[86]，充分展现了多倍体育种在速生用材林与高值经济林培育中的巨大潜力。在技术层面，当前育种研究已突破单一依赖秋水仙素处理分生组织的传统模式，发展出以合子、配子（如二倍性配子）染色体加倍为核心的高效诱导途径，并结合胚乳培养、体细胞杂交等生物技术方法，显著提高了多倍体的诱导效率，有效减少了嵌合体问题。

随着高通量测序技术的飞速发展，研究者已逐步实现对多倍体林木全基因组信息的解析，为

揭示多倍化进程中的基因剂量效应、亚基因组互作以及表观遗传调控网络提供了机遇。通过整合基因组学、转录组学、蛋白质组学等多组学数据，研究者能够系统阐明多倍体林木在生长、抗逆、材质等性状上表现出巨大优势的分子机制，从而实现从“经验育种”向“精准育种”的跨越。尤其是CRISPR/Cas9等基因组精准编辑技术的兴起，为林木多倍体育种注入了新的活力。未来，结合基因组编辑技术，可在多倍体遗传背景下对关键性状相关基因进行定向修饰，如增强木材密度相关基因的表达、调控开花时间以延长营养生长期、提升植株抗病虫害能力等，从而实现性状的精准优化。此外，研究者可利用基因组选择模型，基于全基因组标记信息对多倍体单株进行早期预测和选择，大幅提高育种效率、缩短育种周期。

未来，构建“多倍体诱导 - 多组学解析 - 基因编辑 - 智能设计”一体化的林木分子设计育种新体系将成为可能。这不仅将推动林木育种从传统表型选择迈向基因型设计的新时代，也将为应对全球气候变化、保障木材安全与生态安全提供强有力的科技支撑。

参考文献：

[1] Li X Y, Zhang L Y, Wei X C, et al. Polyploidization: a biological force that enhances stress resistance[J]. International Journal of Molecular Sciences,2024,25:1957.

[2] Parisod C, Holderegger R, Brochmann C. Evolutionary consequences of autopolyploidy[J]. New Phytologist,2010,186: 5-17.

[3] 王丽艳 , 梁国鲁 . 植物多倍体的形成途径及鉴定方法 [J]. 北方园艺 ,2004(1):61-62.
Wang L Y, Liang G L. Study on the formation ways and identification methods of plant polyploid research[J]. Northern Horticulture,2004(1):61-62.

[4] Masterson J. Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms[J]. Science,1994,264:421-424.

[5] 汤迪霏 , 袁晓伟 , 郭仰东 , 等 . 植物多倍体诱导方法研究进展 [J]. 植物学研究 ,2021,10(3):313-318.
Tang D F, Yuan X W, Guo Y D, et al. Advances in plant polyploid induction[J]. Botanical Research,2021,10(3):313-318.

[6] Tong S F, Wang Y B, Chen N N, et al. PtoNF-YC9-SRMT-PtoRD26 module regulates the high saline tolerance of a triploid poplar[J]. Genome Biology,2022,23:148.

[7] Wei T L, Wang Y, Liu J H. Comparative transcriptome analysis reveals synergistic and disparate defense pathways in the leaves and roots of trifoliate orange (*Poncirus trifoliata*) autotetraploids with enhanced salt tolerance[J]. Horticulture Research,2020,7:88.

[8] Zhang W W, Song J, Wang M, et al. Divergences in hydraulic architecture form an important basis for niche differentiation between diploid and polyploid *Betula* species in NE China[J]. Tree Physiology,2017,37:604-616.

[9] Peeters M K R, Van de Peer Y. Polyploidy: a macromutational force pushing bioeconomic developments[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America,2026, 123(22):e2522065123.

[10] Doyle J J, Coate J E. Polyploidy, the nucleotype, and novelty: the impact of genome doubling on the biology of the cell[J]. International Journal of Plant Sciences,2019,180(1):1-52.

[11] Liu Z, Wang J Z, Qiu B F, et al. Induction and characterization of tetraploid through zygotic chromosome doubling in *Eucalyptus urophylla*[J]. Frontiers in Plant Science,2022,13:870698.

[12] 田梦迪 , 李燕杰 , 张平冬 , 等 . 高温诱导银灰杨花粉染色体加倍创制杂种三倍体 [J]. 林业科学 ,2018,54(3):39-47.
Tian M D, Li Y J, Zhang P D, et al. Pollen chromosome doubling induced by high temperature exposure to produce hybrid triploids in *Populus canescens*[J]. Scientia Silvae Sinicae,2018,54(3): 39-47.

[13] 龙美玲 , 杜嘉华 , 孔博 , 等 . 低温诱导毛白杨花粉染色体加倍选育三倍体 [J]. 北京林业大学学报 ,2025,47(5):26-36.
Long M L, Du J H, Kong B, et al. Pollen chromosome doubling induced by low temperature to produce triploid in *Populus tomentosa*[J]. Journal of Beijing Forestry University,2025,47(5): 26-36.

[14] 温艳斌 , 程智慧 . 大蒜多倍体诱导及其研究进展 [J]. 中国蔬菜 ,2012(22):8-16.
Wen Y B, Cheng Z H. Research progress on polyploid induction in garlic[J]. China Vegetables,2012(22):8-16.

[15] 巩振辉 . 植物育种学 [M]. 北京 : 中国农业出版社 ,2008:217.
Gong Z H. Plant breeding[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2008:217.

[16] Winkler H. Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären[J]. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft,1907,25:139-140.

[17] 李玉岭 , 毛欣 , 张元帅 , 等 . 辐射诱变技术在木本植物育种中的应用及展望 [J]. 生物技术通报 ,2023,39(6):12-30.
Li Y L, Mao X, Zhang Y S, et al. Applications and perspectives of radiation mutagenesis in woody plant breeding[J]. Biotechnology Bulletin,2023,39(6):12-30.

[18] 王旭军 , 吴际友 , 程勇 , 等 . 辐射育种及其在林木育种中的应用前景 [J]. 湖南林业科技 ,2007,34(2):13-15,18.
Wang X J, Wu J Y, Cheng Y, et al. Radioactive breeding and its application prospect in forest breeding[J]. Hunan Forestry Science & Technology,2007,34(2):13-15,18.

[19] Arzoo E, Dubey K, Arora R, et al. Efficient induction of

parthenogenetic haploids in African marigold (*Tagetes erecta* L.) using Co^{60} gamma-irradiated pollen of French Marigold (*Tagetes patula* L.)[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture,2025,163:14.

[20] 孙清荣 , 孙洪雁 , 祝恩元 , 等 . γ - 射线照射梨试管苗诱导产生多倍体变异 [J]. 园艺学报 ,2009,36(2):257-260.
Sun Q R, Sun H Y, Zhu E Y, et al. Polyploid induction in pear *in vitro* treatment with gamma-rays[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2009,36(2):257-260.

[21] 杨今后 . 桑树四倍体的诱导及其应用 [J]. 蚕业科学 ,2004,30(1):6-10.
Yang J H. Induction of tetraploidy and its application in mulberry, *Moru* spp.[J]. Acta Sericologica Sinica,2004,30(1):6-10.

[22] 李云 , 冯大领 . 木本植物多倍体育种研究进展 [J]. 植物学通报 ,2005,22(3):375-382.
Li Y, Feng D L. Advances in research into polyploidy breeding of woody plants[J]. Chinese Bulletin of Botany,2005,22(3):375-382.

[23] Manzoor A, Ahmad T, Bashir M A, et al. Studies on colchicine induced chromosome doubling for enhancement of quality traits in ornamental plants[J]. Plants,2019,8:194.

[24] Lin J N, Zhang B N, Zou J T, et al. Induction of tetraploids in paper mulberry (*Broussonetia papyrifera* (L.) L'Hér. ex Vent.) by colchicine[J]. BMC Plant Biology,2023,23:574.

[25] Escrich A, Hidalgo D, Bonfill M, et al. Polyploidy as a strategy to increase taxane production in yew cell cultures: obtaining and characterizing a *Taxus baccata* tetraploid cell line[J]. Plant Science,2023,334:111776.

[26] 周慧文 , 冯斗 , 严华兵 . 秋水仙素离体诱导多倍体研究进展 [J]. 核农学报 ,2015,29(7):1307-1315.
Zhou H W, Feng D, Yan H B. The progress of polyploids induced *in vitro* via colchicine[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2015,29(7):1307-1315.

[27] 任雪羽 . 木槿种子的秋水仙素和 EMS 诱变与鉴定 [D]. 长沙 : 中南林业科技大学 ,2019:24-33.
Ren X Y. Study on mutation and identification of *Hibiscus syriacus* seeds by colchicine and EMS[D]. Changsha: Central South University of Forestry & Technology,2019:24-33.

[28] 李娟娟 , 邓伟 , 许泽楠 , 等 . 黄连木多倍体诱导及鉴定 [J]. 东北林业大学学报 ,2022,50(10):18-22.
Li J J, Deng W, Xu Z N, et al. Induction and identification of polyploid from *Pistacia chinensis*[J]. Journal of Northeast Forestry University,2022,50(10):18-22.

[29] 宋子琪 . 青钱柳倍性鉴定方法优化与秋水仙素诱变研究 [D]. 南京 : 南京林业大学 ,2022:5,42.
Song Z Q. Optimization of ploidy identification methods and colchicine mutagenesis of *Cyclocarya paliurus*[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University,2022:5,42.

[30] 刘宣晨 , 刘彩霞 , 张世凯 , 等 . 大青杨 × 小黑杨异源三倍体新种质创制 [J]. 东北林业大学学报 ,2023,51(10):19-27.
Liu X C, Liu C X, Zhang S K, et al. Creating the new allotriploid germplasm of *Populus ussuriensis*×(*P. simonii*×*P. nigra*)[J]. Journal of Northeast Forestry University,2023,51(10):19-27.

[31] Zeng S H, Chen C W, Hong L, et al. In vitro induction, regeneration and analysis of autotetraploids derived from protoplasts and callus treated with colchicine in *Citrus*[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture,2006,87:85-93.

[32] 赵汗青 .' 京枣 39' 离体植株再生体系的优化及多倍体诱导技术研究 [D]. 北京 : 北京林业大学 ,2023:40.
Zhao H Q. Optimization of in vitro plant regeneration system and polyploid induction technology for 'Jingzao 39'[D]. Beijing: Beijing Forestry University,2023:40.

[33] Fernando S C, Goodger J Q D, Chew B L, et al. Induction and characterisation of tetraploidy in *Eucalyptus polybractea* R.T. Baker[J]. Industrial Crops and Products,2019,140:111633.

[34] Wu J, Zhou Q, Sang Y R, et al. In vitro induction of tetraploidy and its effects on phenotypic variations in *Populus hopeiensis*[J]. BMC Plant Biology,2023,23:557.

[35] Touchell D H, Palmer I E, Ranney T G. *In vitro* ploidy manipulation for crop improvement[J]. Frontiers in Plant Science,2020,11:722.

[36] 万正林 , 周艳霞 , 武鹏 , 等 . 同源四倍体黑皮冬瓜的诱导与倍性鉴定 [J]. 华南农业大学学报 ,2018,39(3):31-38.
Wan Z L, Zhou Y X, Wu P, et al. Induction and ploidy identification of autotetraploid black wax gourd[J]. Journal of South China Agricultural University,2018,39(3):31-38.

[37] 李启少 , 沈伟祥 , 曹正英 , 等 . 氨磺灵诱导滇杨多倍体及倍性鉴定 [J]. 西部林业科学 ,2023,52(5):103-109.
Li Q S, Shen W X, Cao Z Y, et al. Polyploidy induction by oryzalin of *Populus yunnanensis* and polyploid identification[J]. Journal of West China Forestry Science,2023,52(5):103-109.

[38] 何建 , 冯焱 , 陈克玲 , 等 . 除草剂胺磺灵 (Oryzalin) 诱导椪柑四倍体的研究 [J]. 西南农业学报 ,2011,24(5):1753-1756.
He J, Feng Y, Chen K L, et al. Study on induction of tetraploid *Citrus reticulata* Blanco cv. Ponkan using herbicide oryzalin[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences,2011,24(5):1753-1756.

[39] 邱长玉 , 林强 , 朱方容 , 等 . 氟乐灵在桑树染色体加倍试验上应用的初步研究 [J]. 广西蚕业 ,2017,54(4):1-5.
Qiu C Y, Lin Q, Zhu F R, et al. Preliminary study on trifluralin-induced chromosome doubling in mulberry (*Morus* L.)[J]. Guangxi Sericulture,2017,54(4):1-5.

[40] 蔡冬元 , 林继华 , 邓建平 . 戊炔草胺 (propyzamide) 作用于刺葡萄的倍性诱变研究 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2016,36(7):103-108.
Cai D Y, Lin J H, Deng J P. Studies of propyzamide on polyploidy mutation of *Vitis davidii*[J]. Journal of Central South University of

Forestry & Technology,2016,36(7):103-108.

[41] 黄权军 , 张志毅 , 康向阳 . 四种抗微管物质诱导毛新杨 2n 花粉粒的研究 [J]. 北京林业大学学报 ,2002,24(1):12-15.
Huang Q J, Zhang Z Y, Kang X Y. 2n pollen of *P. tomentosa*×*P. bolleana* induced by four antimicrotubule agents[J]. Journal of Beijing Forestry University,2002,24(1):12-15.

[42] Ren J, Lu X, Duan Y Y, et al. In vivo tetraploid induction of mono-embryonic citrus genotypes by colchicine treatment[J]. Scientia Horticulturae,2024,338:113701.

[43] Einspahr D W. Production and utilization of triploid hybrid aspen[J]. Iowa State Journal of Research,1984,58(4):401-409.

[44] Yang J, Wang J Z, Liu Z, et al. Megaspore chromosome doubling in *Eucalyptus urophylla* S.T. blake induced by colchicine treatment to produce triploids[J]. Forests,2018,9:728.

[45] Aleza P, Juárez J, Cuenca J, et al. Extensive citrus triploid hybrid production by 2x×4x sexual hybridizations and parent-effect on the length of the juvenile phase[J]. Plant Cell Reports,2012,31:1723-1735.

[46] 李婧瑶 , 刘龙飚 , 丁兵 , 等 . 植物原生质体分离及培养研究进展 [J]. 分子植物育种 ,2023,21(2):620-632.
Li J Y, Liu L B, Ding B, et al. Research progress on isolation and culture of plant protoplasts[J]. Molecular Plant Breeding, 2023,21(2):620-632.

[47] 陈智炜 . 柑橘单倍体 - 二倍体原生质体融合及其再生愈伤的倍性分析 [D]. 武汉 : 华中农业大学 ,2016:19-20.
Chen Z W. Haploid-diploid protoplast fusion and ploidy analysis of regenerated callus lines in *Citrus*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University,2016:19-20.

[48] Mackowska K, Stelmach-Wityk K, Grzebelus E. Early selection of carrot somatic hybrids: a promising tool for species with high regenerative ability[J]. Plant Methods,2023,19:104.

[49] Thomas T D, Chaturvedi R. Endosperm culture: a novel method for triploid plant production[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture,2008,93:1-14.

[50] Nakano A, Mii M, Hoshino Y. Simultaneous production of triploid and hexaploid plants by endosperm culture with colchicine treatment in diploid *Haemanthus albiflos*[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture,2021,144:661-669.

[51] Van Thang B, Van Viet N, Nam V Q, et al. Triploid plant regeneration from immature endosperms of *Melia azedazach*[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture,2018,133:351-357.

[52] Yan M H, Du Y R, Zhao J Y, et al. Phylogeography of the endangered endemic *Perkinsiodendron macgregorii* based on chloroplast genome data[J]. Diversity,2025,17:439.

[53] Aliyeva-Schnorr L, Ma L, Houben A. A fast air-dry dropping chromosome preparation method suitable for FISH in plants[J]. Journal of Visualized Experiments,2015,106:e53470.

[54] 孙清荣 , 孙美娟 , 孙洪雁 , 等 . 梨 (*Pyrus communis* L.) 多倍体新种质表型变异多样性研究 [J]. 果树学报 ,2016,33(1):1-7.
Sun Q R, Sun M J, Sun H Y, et al. Diversity of phenotypic variation of polyploid plants new germplasm in pear (*Pyrus communis* L.) [J]. Journal of Fruit Science,2016,33(1):1-7.

[55] Fakhrzad F, Jowkar A, Shekafandeh A, et al. Tetraploidy induction enhances morphological, physiological and biochemical characteristics of wallflower (*Erysimum cheiri* (L.) Crantz)[J]. Scientia Horticulturae,2023,308:111596.

[56] 蒋靖东 , 韦壮敏 , 王楠 , 等 . 山金柑四倍体资源的发掘与鉴定 [J]. 园艺学报 ,2023,50(1):27-35.
Jiang J D, Wei Z M, Wang N, et al. Exploitation and identification of tetraploid resources of Hongkong kumquat (*Fortunella hindsii*)[J]. Acta Horticulturae Sinica,2023,50(1):27-35.

[57] Huang P R, Xu T Y, Wang G, et al. Morphological and metabolic changes in Changshan Huyou (*Citrus changshan-huyou*) following natural tetraploidization[J]. BMC Plant Biology,2025,25:301.

[58] Wu J, Sang Y R, Zhou Q, et al. Colchicine in vitro tetraploid induction of *Populus hopeiensis* from leaf blades[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture,2020,141:339-349.

[59] 邱芬 , 辛亚龙 , 唐军荣 , 等 . 不同倍性滇杨叶片解剖结构差异分析 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2017,37(6):56-59,69.
Qiu F, Xin Y L, Tang J R, et al. Analysis of leaf anatomical structure differences in *Populus yunnanensis* with different ploidy[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2017,37(6):56-59, 69.

[60] 刘夏岚 . 不同倍性青钱柳应对干旱的形态解剖和生理响应差异 [D]. 南京 : 南京林业大学 ,2023:18.
Liu X L. Differences in anatomical and physiological properties of different ploidy *Cyclocarya paliurus* in response to drought[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University,2023:18.

[61] 张源源 , 郭涵 , 袁红章 , 等 . 橡胶树不同倍性的气孔性状差异研究 [J]. 热带作物学报 ,2017,38(3):389-394.
Zhang Y Y, Guo H, Yuan H Z, et al. Stomatal differences among diploid, triploid and tetraploid in rubber tree[J]. Chinese Journal of Tropical Crops,2017,38(3):389-394.

[62] Zhao R, Xu L J, Xu X S, et al. Comparative study on pollen viability of *Camellia oleifera* at four ploidy levels[J]. Agronomy, 2022,12:2592.

[63] 倪志华 , 孙清荣 , 李林光 , 等 . 不同倍性苹果种质花器官表型性状多样性研究 [J]. 植物遗传资源学报 ,2025,26(12):2361-2372.
Ni Z H, Sun Q R, Li L G, et al. A study on the diversity of phenotypic traits of floral organs in apple germplasms with different ploidy levels[J]. Journal of Plant Genetic Resources,2025,26(12):2361-2372.

[64] 李晓煜 , 魏振 , 张晓申 , 等 . 不同种四倍体泡桐及其二倍体

花粉和种子的形态差异分析 [J]. 河南农业大学学报 ,2016,50(5):619-623.
Li X Y, Wei Z, Zhang X S, et al. Morphological comparison of pollen and seeds of three *Paulownia* species and their autotetraploids[J]. Journal of Henan Agricultural University,2016,50(5):619-623.

[65] 张丞慧 , 孟冰超 , 杨茂磊 , 等 . 刺槐多倍体诱导及叶片解剖结构分析 [J]. 天津农学院学报 ,2021,28(3):18-21.
Zhang C H, Meng B C, Yang M L, et al. Induction of polyploid *Robinia pseudoacacia* L. and analysis of anatomical structure of leaves[J]. Journal of Tianjin Agricultural University,2021,28(3):18-21.

[66] Zhang R N, Rao S P, Wang Y C, et al. Chromosome doubling enhances biomass and carotenoid content in *Lycium chinense*[J]. Plants,2024,13:439.

[67] Xie N H, Zhao Y, Huang M, et al. Polyploid induction and identification of *Begonia*×*benariensis*[J]. Horticulturae,2024,10:47.

[68] Mo L, Chen J H, Lou X Z, et al. Colchicine-induced polyploidy in *Rhododendron fortunei* Lindl[J]. Plants,2020,9:424.

[69] 崔华蕾 , 郭欢欢 , 杨丽晓 , 等 . 二倍体及多倍体白榆叶片形态与光合特性分析 [J]. 黑龙江农业科学 ,2023(3):68-72.
Cui H L, Guo H H, Yang L X, et al. Leaf morphology and photosynthetic characteristics analysis of diploid and polyploid *Ulmus pumila*[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences,2023(3):68-72.

[70] 王舒扬 , 田力 , 周顺陶 , 等 . 多倍化对青钱柳叶形态、光合性能和次生代谢产物积累的影响 [J]. 林业科学 ,2024,60(8):120-131.
Wang S Y, Tian L, Zhou S T, et al. Effects of polyploidization on leaf morphology, photosynthetic performance and accumulation of secondary metabolites in *Cyclocarya paliurus*[J]. Scientia Silvae Sinicae,2024,60(8):120-131.

[71] Jiang S X, Xia Y F, Ling A Y, et al. Efficient induction of tetraploids *via* adventitious bud regeneration and subsequent phenotypic variation in *Acacia melanoxylon*[J]. Plant Methods,2025,21:115.

[72] Yang Y, Duan Y, Tang J Y, et al. Enhancing somatic embryogenesis and genetic transformation through overexpression of *MdWOX4* in apple[J/OL]. Horticultural Plant Journal,1-43.https://doi.org/10.1016/j.hpj.2025.06.002.

[73] Gao Y F, Ma J C, Chen J Q, et al. Establishing tetraploid embryogenic cell lines of *Magnolia officinalis* to facilitate tetraploid plantlet production and phenotyping[J]. Frontiers in Plant Science,2022,13:900768.

[74] Dutt M, Vasconcellos M, Song K J, et al. In vitro production of autotetraploid Ponkan mandarin (*Citrus reticulata Blanco*) using cell suspension cultures[J]. Euphytica,2010,173:235-242.

[75] Chen Z J. Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids[J]. Annual Review of Plant Biology,2007,58:377-406.

[76] Jiang L B, Ren X Y, Wu R L. Computational characterization of double reduction in autotetraploid natural populations[J]. The Plant Journal,2021,105:1703-1709.

[77] Zhang L, Shi Y, Gong W F, et al. The tetraploid *Camellia oleifera* genome provides insights into evolution, agronomic traits, and genetic architecture of oil *Camellia* plants[J]. Cell Reports,2024,43(11):114902.

[78] Ma P F, Liu Y L, Guo C, et al. Genome assemblies of 11 bamboo species highlight diversification induced by dynamic subgenome dominance[J]. Nature Genetics,2024,56:710-720.

[79] Wouters M, Corneillie S, Dewitte A, et al. Whole genome duplication of wild-type and *CINNAMYL ALCOHOL DEHYDROGENASE1*-downregulated hybrid poplar reduces biomass yield and causes a brittle apex phenotype in field-grown wild types[J]. Frontiers in Plant Science,2022,13:995402.

[80] Ingliarová B, Hojsgaard D, Müller-Schärer H, et al. The novel expression of clonality following whole-genome multiplication compensates for reduced fertility in natural autopolyploids[J]. Proceedings of the Royal Society B,2023,290:20230389.

[81] Li Z J, Zhang Y Y, Ding C H, et al. LHP1-mediated epigenetic buffering of subgenome diversity and defense responses confers genome plasticity and adaptability in allopolyploid wheat[J]. Nature Communications,2023,14:7538.

[82] Sulis D B, Jiang X, Yang C M, et al. Multiplex CRISPR editing of wood for sustainable fiber production[J]. Science,2023,381:216-221.

[83] He J J, Zhang K, Yan S X, et al. Genome-scale targeted mutagenesis in *Brassica napus* using a pooled CRISPR library[J]. Genome Research,2023,33:798-809.

[84] Sun X Y, Li M F, Wang H, et al. Possible reversion of CRISPR-Cas9-edited sequences in octoploid strawberry[J]. The CRISPR Journal,2025,8(5):375-389.

[85] Kang X Y, Wei H R. Breeding polyploid *Populus*: progress and perspective[J]. Forestry Research,2022,2:4.

[86] 张杰 , 顾宸瑞 , 李慧玉 , 等 . 白桦四倍体半同胞家系生长和材性性状的变异及选择 [J]. 东北林业大学学报 ,2024,52(10):7-14,26.
Zhang J, Gu C R, Li H Y, et al. Variation and selection of growth and wood traits in a tetraploid half-sib family of *Betula platyphylla*[J]. Journal of Northeast Forestry University,2024,52(10):7-14,26.

[本文编校：张雨朦]