

DOI: 10.16861/j.cnki.zggc.2025.0803

西瓜染色体加倍技术研究进展

苏一帆¹, 刘文革¹, 路绪强^{1,2}

(1. 中国农业科学院郑州果树研究所 郑州 450009; 2. 中国农业科学院中原研究中心 河南新乡 453500)

摘要: 多倍体西瓜可以解决传统二倍体西瓜生产中存在的产量低、抗病性差等问题, 四倍体种质资源匮乏是多倍体西瓜育种的主要瓶颈, 人工诱导染色体加倍已成为目前创制多倍体西瓜种质的关键途径。笔者通过梳理西瓜染色体加倍技术发展的三个阶段, 系统总结了以化学诱导为主、物理诱导和组培结合技术为辅的多倍体诱导体系, 详细阐述了4种染色体倍性的鉴定方法, 并展望了西瓜染色体倍性操作未来的研究方向, 低毒诱导剂及基因编辑等技术的应用可以实现从“随机诱变”到“精准设计”的跨越, 以为多倍体西瓜育种工作提供参考。

关键词: 西瓜; 染色体加倍; 多倍体育种; 倍性鉴定

中图分类号: S651

文献标志码: A

文章编号: 1673-2871(2026)04-013-06

Research progress on chromosome doubling technology in watermelon

SU Yifan¹, LIU Wenge¹, LU Xuqiang^{1,2}

(1. Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009, Henan, China; 2. Zhongyuan Research Center, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xinxiang 453500, Henan, China)

Abstract: Polyploid watermelon can address issues such as low yield and poor disease resistance existing in the production of traditional diploid watermelon. The scarcity of tetraploid germplasm resources is the main bottleneck restricting polyploid watermelon breeding, and artificial induction of chromosome doubling has become a key approach for creating polyploid watermelon germplasm currently. By reviewing the three developmental stages of watermelon chromosome doubling technology, the authors systematically summarized the polyploid induction system dominated by chemical induction and supplemented by physical induction and tissue culture-integrated technology, elaborated on four methods for chromosome ploidy identification in detail, and prospected the future research directions of watermelon chromosome ploidy manipulation. The application of technologies such as low-toxicity inducers and gene editing can realize the leap from “random mutagenesis” to “precision design”, aiming to provide references for polyploid watermelon breeding.

Key words: Watermelon; Chromosome doubling; Polyploidy breeding; Ploidy identification

西瓜(*Citrullus lanatus*)作为全球重要的葫芦科经济作物,其产量与品质直接关系到产业的经济效益。传统二倍体西瓜在生产中逐渐暴露出产量提升受限、抗病性不强、果实耐贮性差等问题,难以满足日益增长的市场需求。多倍化能够赋予西瓜显著的优良性状。四倍体西瓜表现出器官巨大性,产量较二倍体提升20%~50%,且果实含糖量与维生素含量显著提高^[1];三倍体西瓜则因减数分裂紊乱形成无籽果实,兼具产量高、次生代谢物质丰富、耐贮运性强和抗逆性提升等优势^[2],因而备受生产者和消费者青睐。

三倍体西瓜的生产依赖于其四倍体母本与二倍体父本杂交,四倍体母本需要人工诱导染色体加倍,种质创制难度大、孕性低、采种量低,优异四倍体种质资源匮乏。因此,高效创制遗传稳定的四倍体材料是三倍体无籽西瓜产业发展的基石^[3]。然而,自然界中西瓜多倍体发生频率极低且进程缓慢,人工诱导染色体加倍成为创制多倍体西瓜种质的关键途径。

近几十年来,研究人员围绕染色体加倍技术开展了大量工作,从传统化学诱变到前沿分子生物学探索,不断深化对多倍化生物学效应的理解。笔者

收稿日期: 2025-11-26; 修回日期: 2026-01-19

基金项目: 国家现代农业产业技术体系(CARS-25-2025-G5); 河南省重点研发专项(241111521500); 中国农业科学院科技创新工程专项经费项目(CAAS-ASTIP-2025-ZFRI)

作者简介: 苏一帆,女,在读硕士研究生,研究方向为多倍体西瓜遗传机制。E-mail: syifanfan@163.com

通信作者: 路绪强,男,研究员,研究方向为多倍体西瓜遗传育种。E-mail: luxuqiang@caas.cn

系统梳理了西瓜染色体加倍技术的发展历程、诱导体系及鉴定方法,并展望了未来的研究方向,以期多倍体育种工作提供理论依据与技术参考。

1 西瓜染色体加倍技术的发展历程

1.1 早期探索阶段(20世纪初至20世纪80年代)

1937年,美国学者 Blakeslee 和 Avery 首次发现秋水仙素对曼陀罗的染色体加倍作用,为植物多倍体育种奠定了基础^[4]。1942年,日本学者木原均等首次通过秋水仙素处理获得四倍体西瓜,并于1947年成功培育出世界上第一个三倍体无籽西瓜品种^[5]。这一时期的研究主要采用种子浸渍法和生长点处理法,但诱导效率普遍较低,且嵌合体发生率较高。这一阶段初步建立了西瓜染色体加倍的技术框架,但尚未形成标准化诱导体系。

1.2 技术优化阶段(20世纪90年代至21世纪初)

此阶段开展了诱导剂筛选与方法优化的研究,除秋水仙素外,氟乐灵(trifluralin)、氨磺乐灵(oryzalin)等除草剂类物质开始用于西瓜染色体加倍^[6]。随着组织培养技术的发展,离体诱导体系的建立成为该阶段的核心突破。中国农业科学院郑州果树研究所采用二硝基苯胺类低毒诱导剂,建立了离体组织加倍体系,诱导方法从单一的滴苗、涂抹扩展到培养基添加、浸芽、浸种等多种形式,形成了针对不同材料类型的多元化诱导技术体系^[7]。

倍性鉴定技术也从单纯的形态观察发展为形态学、细胞学、分子生物学等多维度融合的综合鉴定体系。细胞学层面建立了包括气孔观察、染色体计数等早期的鉴定方法及流式细胞仪鉴定这类更高效准确的方法。分子生物学层面则引入 SSR^[8]、AFLP^[9]等分子标记技术,借助基因组剂量效应揭示倍性差异,这类新型鉴定技术大幅提升了倍性鉴定的效率与准确性,扩大了适用场景。

1.3 分子精准调控阶段(21世纪20年代至今)

基因编辑技术的应用推动西瓜染色体加倍研究进入精准调控时代。Pang 等^[10]通过 CRISPR/Cas9 技术敲除西瓜 *CIOSD1* 基因,获得的纯合与杂合突变体均实现体细胞染色体加倍,且纯合突变体能产生 100% 未减数配子,杂合突变体产生部分未减数配子。该研究为西瓜体细胞与配子倍性的定向调控提供了精准的技术路径,推动西瓜染色体加倍研究进入精准可控阶段。

此外,Chen 等^[11]采用 CRISPR/Cas9 技术编辑西瓜 *CIHAP2* 基因,获得 hap2 突变体,能高效诱导不

同二倍体西瓜品种产生无籽果实,无需传统染色体加倍或 CPPU 处理,突破原有技术局限,推动西瓜无籽化相关的染色体加倍研究进入精准、安全、普适的调控新阶段。2025年,Pang 等^[12]进一步研究发现,*CIPSI* 基因突变体可通过干扰纺锤体功能,产生约 40% 的 $2n$ 花粉,与野生型杂交后可直接获得三倍体植株,将传统育种需 5~8 代的选育周期缩短至单代完成。这些研究建立了基于基因编辑的定向加倍技术,实现了西瓜多倍体创制从“随机诱导”向“精准设计”的跨越。

2 西瓜染色体加倍技术体系

染色体加倍技术是创制多倍体西瓜,尤其是四倍体材料的核心手段。化学诱导法因高效性成为目前的主要方法,而物理诱导法虽有应用但效率较低。将组织培养技术与染色体加倍技术相结合,能够提高诱导效率并减少嵌合体发生,是当前研究的热点。

2.1 化学诱导法

2.1.1 诱导剂种类及诱导机制 化学诱导法的核心在于诱导剂的选择,其中常用的有秋水仙素及氟乐灵、氨磺乐灵等二硝基苯胺类除草剂^[13],他们具有不同的作用机制和应用效果。

秋水仙素诱导染色体加倍的原理是在有丝分裂的前期,通过秋水仙素与微管蛋白结合,阻止微管蛋白聚合成纺锤丝,进而抑制纺锤体的形成,使染色体不能正常分离,从而导致细胞内染色体数目加倍^[14-15]。在不同处理方法中,秋水仙素的适宜浓度(ρ ,后同)存在较大差异,从组培法的 $1000 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ^[16]到滴苗法的 $3000 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ^[17]不等,表明不同处理方式影响秋水仙素进入植物组织的效率。

氨磺乐灵等二硝基苯胺类除草剂属于微管组装抑制剂,作用机制类似于秋水仙素,是通过干扰纺锤体形成而抑制细胞分裂中期的有丝分裂,具有更高的微管蛋白结合特异性^[18]。研究表明,氨磺乐灵等二硝基苯胺类除草剂在诱导西瓜多倍体方面表现出与秋水仙素相当甚至更高的效率,且毒性低、成本低,对西瓜生长没有任何影响,可以替代秋水仙素,已作为四倍体西瓜诱变的诱导剂广泛应用^[19]。

2.1.2 主要处理方法及比较 在西瓜四倍体诱导中,诱导剂的使用方法多样,包括浸泡法、滴苗法、涂抹法、培养基添加法等,不同的使用方法在浓度、处理时间和处理部位上有所不同^[20](表 1),这些因素都会对诱导效果产生显著影响,可以根据不同的试验条件和育种目标来选取合适的诱导方法^[7,21](表 2)。

表1 不同处理方法比较

Table 1 Comparison of different treatment methods

处理方法 Treatment method	优点 Advantage	缺点 Disadvantage	适用场景 Applicable scenarios
浸泡法 ^[20] Soaking method	操作相对简单,诱导效率突出 The operation is relatively simple and the induction efficiency is outstanding	需精确控制浓度和时间,否则易导致芽点死亡或形成嵌合体 Precise control of concentration and time is required, otherwise it is easy to lead to bud death or chimerism	种子、幼芽的批量染色体加倍处理 Batch chromosomes of seeds and young shoots are doubled
滴苗法 ^[20] Dripping seedling method	精准作用于生长点,药剂用量少 Precise action on the growth point, low amount of chemical	操作繁琐,需控制滴液量、处理频率及温度,存在嵌合风险 The operation is cumbersome, and the amount of droplets, processing frequency and temperature need to be controlled, and there is a risk of chimerism	幼苗顶芽、腋芽的定向诱导 Directional induction of apical buds and axillary buds of seedlings
涂抹法 ^[20] Smearing method	药剂作用持久,利于提升诱导效果 The effect of the agent is long-lasting, which is conducive to improving the induction effect	需保证涂抹均匀性,用量过多易损伤植株,可能形成嵌合体 It is necessary to ensure the uniformity of application, and too much dosage is easy to damage the plant, which may form chimerism	幼苗生长点及特定靶部位的局部诱导 Local induction of seedling growth points and specific target sites
组培法 ^[20] Tissue culture method	环境与处理时间易控,材料均一性好,嵌合体比例低 The environment and processing time are easy to control, the material is homogeneous, and the proportion of chimeras is low	依赖组织培养技术,操作流程相对复杂 Relying on tissue culture technology, the operation process is relatively complex	愈伤组织、不定芽丛、茎尖等外植体的诱导 Induction of explants such as callus, adventitious bud bush, stem tip

表2 不同化学诱导剂处理方法比较

Table 2 Comparison of different chemical inducer treatment methods

化学诱导剂 Chemistry inducer	处理方法 Treatment method	适宜浓度 Appropriate concentration/(mg·L ⁻¹)	处理时间 Treatment time	诱导效率 Induction efficiency/%
秋水仙素 ^[7,21] Colchicine	浸芽法 Soaking method	500~600	3~4 h	75.0
	组培法 Tissue culture method	50~60	7~10 d	50.0~52.0
	滴苗法 Dripping seedling method	2000~2500	每日 2~3 次,连续 3~5 d 2-3 times a day for 3-5 days	50.0~52.6
氟乐灵 ^[7,21] Trifluralin	浸芽法 Soaking method	200~300	1~2 h	26.7~30.0
	组培法 Tissue culture method	30~50	5~7 d	41.67~45.00
氨磺乐灵 ^[7] Oryzalin	浸芽法 Soaking method	300~400	2~3 h	33.3
	组培法 Tissue culture method	40~60	6~8 d	40.0
二甲戊乐灵 ^[7] Pendimethalin	浸芽法 Soaking method	300~500	2~3 h	40.0~42.0

2.2 物理诱导法

物理诱导是指使用温度激变、逆境胁迫、机械创伤、射线及超声波处理等方法诱导植物形成多倍体。研究表明,温度胁迫可能通过破坏微管骨架,导致染色体在分裂时出现异常,从而诱导染色体加倍^[22]。早在 1932 年,Randolph^[23]利用“热刺激仪”使玉米染色体数目加倍,成功诱导出多倍体植株。徐道娜^[24]对不同种质资源西瓜幼苗进行不同低温条件下(12、15、18 °C)秋水仙素诱导处理,获得四倍体西瓜,试验结果表明,温度越高,幼苗成活率越高,诱

变率越高,且不同种质的诱变率存在差异,这可能是不同品种之间的遗传特性造成的。

2.3 组培与染色体加倍技术的关联研究

近年来,组织培养在倍性育种方面的作用较为突出,即利用秋水仙碱、除草剂等诱导剂对植物染色体进行加倍处理后,通过组织培养形成完整植株^[25]。此外,研究发现,离体培养西瓜子叶可诱发染色体自主加倍^[26]。前人研究发现,甜瓜离体培养变异率最高可达 42.9%^[27]。

组织培养过程无菌、生长一致的特点有利于控

制处理条件,减少污染,可以提高诱导的均一性。将组织培养技术与多倍体诱导技术紧密结合,还能提高诱导效率,并减少嵌合体发生。愈伤组织、不定芽丛或体细胞胚在含低浓度诱变剂的培养基中培养一段时间后,经过恢复培养后诱导其植株再生,再通过流式细胞术快速筛选出染色体加倍的细胞系或植株。此方法的优势在于处理材料均一、环境可控、可处理大量材料、结合再生筛选能有效减少嵌合体。

3 西瓜染色体加倍后的鉴定与筛选

3.1 形态学鉴定

不同倍性的西瓜植株在形态上有比较明显的差异,主要表现在子叶、真叶、花的形状和颜色、果实形状及种子形态等方面。随着植株生长,四倍体西瓜植株可能表现出叶片增厚、变宽、颜色加深,节间缩短;三倍体西瓜植株的子叶多数畸形或色浅,叶片薄而不对称。四倍体花瓣颜色深黄,花朵变大,花瓣增宽、肥厚、皱褶,花蕊和子房增大。四倍体种子通常更宽厚、种脐更宽;三倍体种子则小而秕^[28]。此法简单快速,无需昂贵设备,但对嵌合体难以准确判断,且在幼苗极早期不能明显鉴定,鉴定周期较长。因此,形态学鉴定通常作为初筛手段,需要结合更精准的方法确认。

3.2 细胞学鉴定

多倍体细胞通常体积增大。在叶片下表皮,可观察到四倍体西瓜的保卫细胞显著增大,单位面积内的气孔密度明显降低^[29]。更为可靠的指标是保卫细胞内的叶绿体数目,Saria 等^[30]与王羨雪^[31]研究均发现,西瓜叶片保卫细胞叶绿体数目与植株的倍性呈正相关,可以作为快速有效鉴定西瓜植株倍性的方法。

染色体压片计数是最直接、最可靠的倍性鉴定方法。通过固定、解离、染色和压片,在光学显微镜下直接观察处于有丝分裂中期的细胞,统计染色体数目。郭启高等^[32]在离体培养过程中利用不定芽叶尖染色体计数,可以在组织培养早期 100%检出倍性,即可转入分化培养基进行扩繁。此法结果准确无误,是验证其他方法的标准,但染色体制片对细胞学水平有较高要求。

花粉母细胞减数分裂观察法主要应用于评估育性和分析染色体配对行为。在减数分裂中期 I 观察花粉母细胞中染色体配对形成的二价体或多价体、单价体情况,可以间接反映倍性水平和染色体

组的同源性^[33]。该方法对判断异源多倍体以及不育原因具有较高价值。姜二花^[34]通过观察萝卜花粉母细胞减数分裂过程来判断倍性水平。此法结果准确,但操作相对繁琐,技术要求较高,耗时长,且需要细胞处于活跃分裂期,难以高通量应用。

3.3 流式细胞术鉴定

流式细胞术(flow cytometry)是一项现代化的 DNA 倍性分析的高新技术,通过对细胞的光散射和不同荧光的多参数同步测定,可对植物 DNA 倍性进行快速、精确的定性和定量分析。目前国内使用的流式细胞仪主要是美国 Bectoa~Dickinson 和 Beckman~Coulter 两家公司生产的。其原理是利用荧光染料(如 PI, DAPI)特异性地与细胞核 DNA 结合。单个细胞核悬液通过流式细胞仪的检测通道时,被激光激发产生荧光信号,其强度与细胞核内的 DNA 含量成正比。通过分析样本的荧光强度分布,并与已知倍性的标准品的峰值位置进行比较,即可快速、准确地判断样本细胞的倍性^[35]。目前,流式细胞仪是大规模育种群体早期筛选的首选方法,在植物倍性鉴定方面广泛应用,如菊花^[36]、辣椒^[37]、柑橘^[38]、西瓜^[39]等。

流式细胞术倍性鉴定几分钟内可分析数千至上万个细胞核,适合大批量样本的快速筛查,仅需少量叶片(或其他组织)碎片即可,对植株生长影响较小,便于早期筛选和珍贵材料的保存,且结果客观精确。此外,如果在直方图上出现双峰(或多峰),则提示样本可能是不同倍性细胞的嵌合体。其缺点是目前国际上还没有一个统一的测量植物核 DNA 含量的标准作为参照,使用不同的内标进行 DNA 绝对含量测定,结果存在误差,使用不同的核荧光染料检测,结果也有明显差异,同时该方法检测费用较高^[40]。

3.4 分子标记辅助鉴定

多倍化导致基因组剂量增加,对于同源多倍体,特定分子标记位点的等位基因数量会增加^[41]。利用 DNA 水平的遗传标记,通过分析特定 SSR 位点的等位基因数量或特定 SNP 位点的峰高比,可以推断倍性水平。宋利娜等^[42]利用 SSR 分子标记检测 DNA 水平差异,鉴定地黄与天目地黄杂种后代的真实性,并对其倍性进行估计,结果与流式细胞仪的检测结果一致。Zhang 等^[43]开发了一种西瓜倍性检测的 qPCR 方法,能够定量高度保守的 5S rDNA 序列的拷贝数,该技术采集样本量更少,精度与 FCM 相当,加快了分析过程,为西瓜多倍体的鉴定

提供了一种新方法。

分子标记技术本身非常灵敏和特异,不受发育阶段的影响,是鉴定嵌合体的有力工具。但分子标记开发和应用成本相对较高,需要先期的基因组信息或标记开发工作,且其判断倍性的能力依赖于标记位点的杂合度。因此分子标记鉴定通常作为FCM或细胞学鉴定的补充手段,或在研究特定基因型、嵌合体时使用。

4 展 望

西瓜染色体加倍技术历经传统化学诱导、离体技术优化至分子精准调控的三次跨越式发展,已构建起多元化技术体系,二硝基苯胺类低毒诱导剂逐步替代秋水仙素成为化学诱导主流,*CIOSDI*^[10]、*CIPSI*^[12]等基因的编辑突破更实现了从“随机诱变”到“精准设计”的核心转变,为多倍体西瓜育种提供了高效技术支撑。目前,尽管在诱导效率基因型依赖、分子机制认知及性状调控等方面仍存在问题,但未来可聚焦三大核心突破方向:一是推进低毒高效诱导体系标准化,开发植物源复合诱导剂,建立“离体培养→诱导→鉴定”一体化平台,降低基因型依赖性与致死率;二是深化多倍体分子调控机制解析,通过多组学技术构建调控网络,阐明基因组变异与性状形成的内在关联,为定向改良提供理论依据;三是强化技术融合创新,构建“化学诱导+基因编辑”双调控体系,结合单倍体诱导与无融合生殖技术,实现不同倍性种质的快速创制。同时优化MiMe系统^[43-44],突破多倍体减数分裂紊乱瓶颈,实现三倍体无籽、四倍体丰产等杂种优势的稳定遗传。随着这些方向的突破,西瓜染色体加倍技术将迈向高效化、精准化、绿色化发展新阶段,并持续为优质、丰产、抗逆多倍体西瓜新品种培育赋能。

参考文献

- [1] ZHANG N, BAO Y N, XIE Z L, et al. Efficient characterization of tetraploid watermelon[J]. *Plants*, 2019, 8(10): 419.
- [2] 乔永刚, 宋芸. 蔬菜多倍体育种研究综述[J]. *长江蔬菜*, 2002(增刊1): 8-10.
- [3] SAMINATHAN T, NIMMAKAYALA P, MANOHAR S, et al. Differential gene expression and alternative splicing between diploid and tetraploid watermelon[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 66(5): 1369-1385.
- [4] 乔永刚, 宋芸, 田永生. 园艺植物多倍体育种中组织培养技术应用现状及展望[J]. *农业网络信息*, 2006(3): 98-100.
- [5] NISHIYAMA I, TANAKA M. Recent advances of plant breeding through autopolyploidy in Japan[J]. *Japanese Journal of Breeding*, 1961, 11(2): 106-110.
- [6] 刘文革, 阎志红. 植物离体组织染色体加倍诱导同源四倍体[J]. *植物学通报*, 2005(增刊1): 29-36.
- [7] 阎志红, 刘文革, 赵胜杰, 等. 利用二硝基苯胺类除草剂离体诱导西瓜四倍体[J]. *园艺学报*, 2008, 35(11): 1621-1626.
- [8] CHEN Y W, BIHUAN Y, QIYAN S, et al. Estimation of ploidy levels by flow cytometry and identification of *Torreyia grandis* cultivars and breeding strains by SSR markers[J]. *Trees*, 2022, 36(6): 1735-1745.
- [9] 傅翠娜, 肖远辉, 甘海峰, 等. 倍性分析和 AFLP 标记相结合鉴定金柑新种质[J]. *广西植物*, 2014, 34(4): 548-551.
- [10] PANG W Y, HE W B, LIANG J, et al. Disruption of *CIOSD1* leads to both somatic and gametic ploidy doubling in watermelon[J]. *Horticulture Research*, 2024, 12(1): uhae288.
- [11] CHEN X N, LI Y X, LIU M, et al. A sexually and vegetatively reproducible diploid seedless watermelon inducer via *CIHAP2* mutation[J]. *Nature Plants*, 2024, 10(10): 1446-1452.
- [12] PANG W Y, WANG Q R, LI C X, et al. *CIPSI* gene-mediated manipulation of 2n pollen formation enables the creation of triploid seedless watermelon[J]. *Molecular Horticulture*, 2025, 5(1): 48.
- [13] 张潸然. 不同诱变剂对萱草属植物多倍体的诱导研究[D]. 上海: 上海应用技术大学, 2022.
- [14] CANMAN J C, HOFFMAN D B, SALMON E D. The role of pre- and post-anaphase microtubules in the cytokinesis phase of the cell cycle[J]. *Current Biology*, 2000, 10(10): 611-614.
- [15] 王秀芳, 李悦. 植物多倍体育种研究进展[J]. *林业科技*, 2003(5): 1-5.
- [16] 周谍兵, 林友毫, 彭金光, 等. 利用秋水仙素组培技术诱导四倍体西瓜的研究[J]. *长江蔬菜*, 2007(9): 43-44.
- [17] 施先锋, 彭金光, 王宏太, 等. 秋水仙素诱导西瓜多倍体的研究[J]. *长江蔬菜*, 2010(8): 17-19.
- [18] MOREJOHN L C, BUREAU T E, MOLÈ-BAJER J, et al. Oryzalin, a dinitroaniline herbicide, binds to plant tubulin and inhibits microtubule polymerization *in vitro*[J]. *Planta*, 1987, 172(2): 252-264.
- [19] 钟文婷, 巴文静, 朱敏, 等. 多倍体西瓜诱导育种技术[J]. *现代园艺*, 2022, 45(22): 25-27.
- [20] 李娟, 李焕秀. 多倍体西瓜的特性及其应用研究进展[J]. *长江蔬菜*, 2009(22): 1-5.
- [21] 李海伦, 高宁宁, 李晓慧, 等. 不同诱导剂和诱导方法对西瓜单倍体染色体加倍效果的比较研究[J]. *中国瓜菜*, 2024, 37(1): 25-31.
- [22] HOOGHVORST I, NOGUÉS S. Chromosome doubling methods in doubled haploid and haploid inducer-mediated genome-editing systems in major crops[J]. *Plant Cell Reports*, 2021, 40(2): 1-16.
- [23] RANDOLPH L F. Some effects of high temperature on polyploidy and other variations in maize[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1932, 18(3): 222-229.
- [24] 徐道娜. 西瓜多倍体诱导技术及倍性鉴定研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2007.

- [25] 黎幸连,姜伟珍,戴倩,等.近三倍非整倍体紫锥菊的染色体加倍[J].安徽农业科学,2024,52(5):189-194.
- [26] COMPTON M E,GRAY D J,ELMSTROM G W. Identification of tetraploid regenerants from cotyledons of diploid watermelon cultured *in vitro*[J]. Euphytica, 1996, 87(3): 165-172.
- [27] 马国斌,王鸣,郑学勤.甜瓜组织培养再生植株中的四倍体变异[J].园艺学报,1999,26(2):128-130.
- [28] 刘文革,王鸣.西瓜甜瓜育种中的染色体倍性操作及倍性鉴定[J].果树学报,2002,19(2):132-135.
- [29] 郑锋.小型西瓜四倍体诱变及不同倍性果实性状与胚胎发育研究[D].海口:海南大学,2012.
- [30] SARIA N, ABAKA K, PITRATB M. Comparison of ploidy level screening methods in watermelon: *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. and Nakai[J]. Scientia Horticulturae, 1999, 82(3/4): 265-277.
- [31] 王美雪.西瓜染色体倍数性的简易测定法[J].贵州农业科学, 1980(3):36-37.
- [32] 郭启高,宋明,杨天秀,等.西瓜试管苗中四倍体鉴定方法研究[J].西南农业大学学报,2000,22(3):261-262.
- [33] 万双粉.同源四倍体和二倍体青花菜花粉母细胞减数分裂及雄配子体发育比较研究[D].南京:南京农业大学,2006.
- [34] 姜二花.利用氨磺灵(oryzalin)进行萝卜四倍体种质创新研究[D].南京:南京农业大学,2012.
- [35] 吴雅琴,常瑞丰,程和禾.流式细胞术进行倍性分析的原理和方法[J].云南农业大学学报,2006(4):407-409.
- [36] 郭艳超,侯宇航,陈菊,等.菊花倍性流式细胞术快速检测方法的优化[J].中国农业大学学报,2025,30(7):119-130.
- [37] SJAHRIL R, KASMIAT I, RIADI M, et al. Flow cytometry analysis on colchicine induced polyploid of Katokkon peppers (Jacq.) [J]. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 2021, 807(3): 032024.
- [38] MAHMOUDI K, HANDAJI N, IBRIZ M, et al. Research of citrus triploid hybrids by embryo rescue and flow cytometry from two oranges varieties Pineapple and Parson Brown[J]. Plant Cell Biotechnology and Molecular Biology, 2020: 19-27.
- [39] GALBRAITH D. Analysis of higher plants by flow cytometry and cell sorting[J]. International Review of Cytology, 1989, 116: 165-228.
- [40] 成妍,马蓉丽,焦彦生,等.流式细胞术在蔬菜倍性鉴定中的应用[J].山西农业科学,2011,39(8):911-913.
- [41] 王涛,陈孟龙,刘玲,等.植物多倍体化中基因组和基因表达的变化[J].植物学报,2015,50(4):504-515.
- [42] 宋利娜,杨一鹏,赵世伟,等.地黄与天目地黄种间杂种倍性及SSR分子标记鉴定研究[J].种子,2024,43(12):46-51.
- [43] COPENHAVER G P, D'ERFURTH I, JOLIVET S, et al. Turning meiosis into mitosis[J]. PLoS Biology, 2009, 7(6): e1000124.
- [44] 侯艳红,龚桂芝,彭祝春,等.MIME:有丝分裂替代减数分裂及其在作物无融合生殖中的应用[J].生物工程学报,2020,36(4):612-621.