

8 份木薯二倍体及其同源四倍体资源部分表型性状鉴定与分析

陆柳英, 曾文丹, 尚小红, 曹升, 肖亮, 程冬, 施平丽, 龙紫媛, 李祥, 严华兵

(广西壮族自治区农业科学院经济作物研究所, 南宁 530007)

摘要: 多倍体育种是木薯种质创新的重要途径。为探讨木薯多倍化对植株表型、生长势、主要光合生理指标等的影响, 本研究对 8 个木薯二倍体及其诱导获得的同源四倍体资源的 27 个质量性状和 19 个数量性状进行了鉴定评价, 对植株生长势、光合作用相关生理指标等进行了比较分析。结果表明, 8 个木薯品种在 40 个表型性状上表现差异, 二倍体与同源四倍体间“裂叶形状”性状差异明显, 同源四倍体较对应二倍体品种大多表现出裂叶比例降低、株高变矮、块根数量减少等表型性状。8 个品种中 X048、SC12 同源四倍体地下部重量大于二倍体, NZ199、SC14 同源四倍体干物质含量大于二倍体。植株生长势指标调查发现, 同源四倍体株高大多表现低于对应二倍体; 同源四倍体同期叶片数少于对应二倍体, 并于 8 月底至 10 月初达到叶保留最高点; 染色体加倍对各品种茎粗的影响规律不明显; 8 个同源四倍体资源的净光合速率均表现为显著高于对应二倍体。本研究明确了 8 个木薯二倍体品种及其同源四倍体的表型差异及生长发育特征, 解析了染色体加倍对植株的影响和发生规律, 为木薯多倍化研究提供了材料和理论基础。

关键词: 木薯同源四倍体; 表型性状; 生长势; 光合速率

Identification and Analysis of Partial Phenotypic Traits on Diploidy and Homologous Tetraploid of 8 Cassava Resources

LU Liuying, ZENG Wendan, SHANG Xiaohong, CAO Sheng, XIAO Liang, CHENG Dong, SHI Pingli, LONG Ziyuan, LI Xiang, YAN Huabing

(Cash Crops Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007)

Abstract: Polyploid breeding is an important way to innovate cassava germplasms. In order to explore the effects of cassava polyploidization on plant phenotype, plant growth potential, and photosynthesis-related physiological indicators, we analyzed 27 quality traits and 19 quantitative traits of 8 cassava varieties and their corresponding induced autotetraploid resources. The results showed that 8 cassava varieties showed differences in 40 phenotypic traits. The "leaf center leaflet shape" traits were significantly different between the diploid varieties and their autotetraploid resources. The majority of autotetraploid resources shows reduced proportion of split leaves, shortened, plant heights, and reduced number of root tubers compared with corresponding diploids. Only the root tuber yield of X048 and SC12 autotetraploids increased, and the dry matter content of NZ199 and SC14 autotetraploids increased. A survey of plant growth potential indicators found that most of the tetraploid varieties have lower plant heights than diploids; leaf retention of tetraploid lower than diploids, and reach the highest leaf holdings from late August to early October. The effect of chromosome doubling on the stem diameter of each variety is not obvious; the net photosynthetic rate of 8 varieties all shows significantly higher rate in tetraploid than diploids. This study clarified the phenotypic differences and growth and development characteristics of diploids and autotetraploids of 8 varieties, analyzed the impact and occurrence rules of chromosome doubling on plants, and provided materials and theoretical basis for cassava polyploidy research.

收稿日期: 2024-09-02

网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为薯类作物遗传育种, Email: luliuying2008@163.com

通信作者: 严华兵, 研究方向为木薯、葛根生物技术育种, Email: h.b.yan@hotmail.com

基金项目: 国家重点研发计划项目课题(2023YFD1600600); 广西自然科学基金项目(2024GXNSFAA010194)

Foundation projects: National Key Research and Development Program of China (2023YFD1600600); Guangxi Natural Science Foundation Project (2024GXNSFAA010194)

Key words: Autotetraploid cassava; Phenotypic traits; Growth vigor; Photosynthetic rate

木薯 (*Manihot esculenta* Crantz) 是大戟科木薯属植物, 是世界三大薯类作物之一, 全球第六大粮食作物。木薯用途广泛, 可食用、饲用和加工成淀粉、变性淀粉、乙醇等各类工业产品。在我国, 木薯是重要的经济作物和生物质能源作物, 围绕产业需求, 我国木薯品种选育的目标主要围绕高产抗逆、能源专用、食品开发、畜牧饲料、特种利用 5 个方向开展^[1]。

多倍化是自然界普遍存在的一种生物学现象, 是物种形成和进化的重要驱动力^[2]。作物在多倍体形成过程中经常出现一些性状变异, 产生新的表型, 更适合自身或农业生产的需要。多倍化通常导致植物细胞伸长、扩展进而引起巨大表型变异^[3-4], 以及生物量或生物有效成分增加^[5]、抗逆性增强^[6]等变化, 并被广泛应用于培育植物新品种^[7]。多倍体育种是木薯种质创新的重要途径^[8]。木薯多为二倍体, 染色体数目为 $2n=36$, 是无性繁殖收获营养体(块根)作物。其多倍体植株可通过直接选择固定而稳定遗传^[9]。木薯多倍体在株型、块根产量^[10]、淀粉含量^[11]和抗旱性^[12-13]、抗螨性^[14]上表现出明显优势。

国外对木薯多倍体的研究开展较早, 1941 年 Graner^[15]就有诱导获得木薯四倍体的报道, Awoleye^[16]和 Nassar 等^[17]也先后通过秋水仙素诱导获得了木薯多倍体植株。国内最早获得的木薯四倍体是 1980 年以食用品种华南 6068 诱导获得的; 2013 年安飞飞等^[18]对华南 8 号四倍体进行了叶片蛋白质组学差异研究, 聂杨眉等^[19]诱导了 5 个品种的同源四倍体; 2014 年陆柳英等^[20]诱导获得了新选 048 和华南 205 的四倍体并通过流式细胞仪进行了检测, 之后陆续开展了桂木薯 11 号、Y、南植 199、华南 12 号^[21]、M9、华南 14 号、COL22、华南 8 号等品种的多倍体诱导工作, 目前已获得了 12 个品种的同源四倍体材料。

本研究以 8 个优势特色木薯二倍体品种和诱导的同源四倍体为材料, 在相同时间、同等条件下开展表型性状鉴定和生长发育情况调查, 目前尚未见文献报道。研究工作对探讨染色体加倍后木薯表型变化和生长发育规律具有指导意义, 为进一步开展木薯多倍化研究提供了材料和理论基础。

1 材料与amp;方法

1.1 试验材料

供试材料为木薯 (*Manihot esculenta* Crantz) 二倍体品种桂木薯 11 号、新选 048、Y、华南 205、南植 199、华南 12 号、M9、华南 14 号(编号分别为: Gui11-2x、X048-2x、Y-2x、SC205-2x、NZ199-2x、SC12-2x、M9-2x、SC14-2x) 及其同源四倍体(编号分别为 Gui11-4x、X048-4x、Y-4x、SC205-4x、NZ199-4x、SC12-4x、M9-4x、SC14-4x), 其中, 同源四倍体材料均由对应二倍体木薯组培苗单芽茎段经秋水仙素加倍诱导获得。所有材料均种植于广西农业科学院里建科学研究基地。

1.2 试验方法

1.2.1 表型性状鉴定 供试材料种茎于 2023 年 3 月 20 日种植。根据“木薯种质资源描述规范”(NY/T1943-2010) 进行田间资源表型性状鉴定。内容主要包括顶端叶颜色、顶端叶绒毛、裂叶形状、叶柄颜色、成叶颜色、裂叶边缘光滑度、叶脉颜色、叶柄生长方向、有无开花及结实、成熟主茎内外皮及外皮反面颜色、茎生长习性、幼

茎颜色、株型、分叉级别、分叉习性、结薯集中度、块根分布、薯柄有无、块根缢痕有无、块根形状、块根内外皮及肉质颜色、块根表皮粗糙程度等共 27 个主要质量性状；以及叶片裂叶数、裂叶长度、裂叶宽度、裂叶比例、叶柄长度、叶痕凸起长度、托叶长度、叶保留、节间距、植株高度、分叉高度、分枝角度、主茎粗、块根数量、块根内皮层厚度、平均单株地上部重、平均单株薯重、收获指数、干物质含量等共 19 个主要数量性状。

1.2.2 不同时期生长势相关数据调查 于植后 100 d 开始，每间隔 45 d 左右（分别于 7 月 1 日、8 月 15 日、10 月 1 日、11 月 15 日、12 月 31 日 5 个时期），对供试材料株高、茎粗、叶片数进行测量与统计。

1.2.3 光合效率检测 在 8 月上旬晴朗天气 9:00-11:30，采用 LI-6800 光合测定仪对植株同方位第 3-5 片完成展开叶中心裂叶进行光合生理指标测定，包括净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂ 浓度(Ci)、蒸腾速率(E)。

1.3 数据处理

采用 Microsoft Office Excel 2010、SPSS 26.0 软件进行试验数据处理、分析和作图。

2 结果与分析

2.1 木薯二倍体与同源四倍体表型性状差异

对 Gui11、X048、Y、SC205、NZ199、SC12 号、M9、SC14 品种木薯二倍体及其同源四倍体共 16 份资源的 46 个表型性状差异分析发现：8 个品种间除“成叶颜色”、“裂叶边缘光滑度”、“茎生长习性”、“块根分布”、“薯柄有无”、“块根缢痕有无”等 6 个性状无差异外，其他性状均存在差异（表 1、2）。对应二倍体及其同源四倍体间，主要质量性状中以“裂叶形状”表现差异最明显（图 1），四倍体通常比其二倍体表现叶宽变宽，叶长缩短，叶色变深，叶片厚度增加等特征。主要数量性状中四倍体较对应二倍体大多表现裂叶比例降低、植株株高变矮、块根数量减少等。其中，X048、SC12 的四倍体地下部重量大于对应二倍体，NZ199、SC14 的四倍体干物质含量大于对应二倍体。

表 1 木薯二倍体及其同源四倍体资源主要质量性状比较

Table. 2 Comparison of Quality trait between diploids and its homologous tetraploids of cassava resources

品种名称 Varieties	顶端叶 颜色 CAL	顶端叶 绒毛 PAL	裂叶形状 SCL	裂叶 数 NL	叶柄颜色 PC	叶脉 颜色 CLV	叶柄生 长方向 OPG	茎内皮 颜色 CSC	茎表皮反 面颜色 CSERS	茎外皮 颜色 CSE	幼茎颜 色 CYS
Gui11-2x	绿色	无	披针形	7	黄绿色	绿色	向上	深绿	浅褐	灰褐	深绿
Gui11-4x	绿色	无	拱形	7	黄绿色	绿色	向上	深绿	浅褐	灰褐	深绿
X048-2x	浅绿	有	披针形	9	黄带红色	乳黄	向上	浅绿	浅褐	灰绿	浅绿
X048-4x	浅绿	有	拱形	9	黄带红色	乳黄	向上	浅绿	浅褐	灰绿	浅绿
Y-2x	紫绿	无	拱形	9	紫红	紫红	向上	浅绿	浅褐	灰绿	紫绿
Y-4x	紫绿	无	拱形	9	紫红	浅红	向上	浅绿	浅褐	灰绿	紫绿
SC205-2x	紫绿	有	线形	9	紫红	浅绿	向上	浅绿	灰白	浅褐	紫绿

SC205-4x	紫绿	有	戟形	9	紫红	浅绿	向上	浅绿	灰白	浅褐	紫绿
NZ199-2x	紫红	有	披针形	9	紫红	紫红	向下	浅绿	黄褐	褐色	浅红
NZ199-4x	紫绿	有	拱形	7	紫红	紫红	向下	浅绿	黄褐	褐色	浅红
SC12-2x	紫红	无	披针形	9	红带黄色	浅红	向上	浅绿	红褐	红褐	紫绿
SC12-4x	紫红	无	拱形	7	红带黄色	浅红	向上	浅绿	红褐	红褐	紫绿
M9-2x	紫绿	有	椭圆披针形	9	红带黄	紫色	平行	浅绿	灰白	灰白	浅绿
M9-4x	紫绿	有	拱形	9	红带黄	紫色	平行	浅绿	灰白	灰白	浅绿
SC14-2x	紫红	无	披针形	9	绿带浅红	绿色	向上	深绿	浅褐	灰绿	深绿
SC14-4x	紫红	无	提琴形	9	绿带浅红	绿色	向上	深绿	浅褐	灰褐	深绿

品种名称 Varieties	株型 SP	分叉级别 LB	分叉习性 BH	开花 FLO	结实 FRU	结薯 集中度 COT	块根形 状 RS	块根外 皮颜色 ECSR	块根内皮 颜色 CRC	块根肉 质颜色 CRP	块根表 皮粗糙 程度 RRE
Gui11-2x	紧凑	3	3	有	有	集中	圆柱-圆 锥形	褐色	白色	浅黄	粗糙
Gui11-4x	紧凑	2	3	有	无	分散	圆柱-圆 锥形	褐色	白色	浅黄	粗糙
X048-2x	直立	0	1	有	有	分散	圆柱形	浅褐色	浅黄	浅黄	适中
X048-4x	直立	0	1	有	无	分散	圆柱形	浅褐色	浅黄	浅黄	适中
Y-2x	开张	3	3	无	无	分散	圆柱-圆 锥形	褐色	浅红	白色	粗糙
Y-4x	开张	3	3	无	无	分散	圆柱-圆 锥形	褐色	浅红	白色	粗糙
SC205-2x	直立	0	1	无	无	分散	圆柱-圆 锥形	褐色	白色	白色	粗糙
SC205-4x	直立	0	1	无	无	分散	圆柱-圆 锥形	褐色	白色	白色	粗糙
NZ199-2x	直立	0	1	无	无	分散	圆柱-圆 锥形	黄褐色	白色	白色	粗糙
NZ199-4x	直立	0	1	无	无	分散	圆柱-圆 锥形	黄褐色	白色	白色	粗糙
SC12-2x	直立	1	3	无	无	集中	圆柱-圆 锥形	褐色	白色	白色	粗糙
SC12-4x	直立	1	3	无	无	集中	圆柱-圆 锥形	褐色	白色	白色	粗糙
M9-2x	直立	0	1	无	无	分散	圆柱形	浅黄色	紫红色	白色	光滑
M9-4x	直立	0	1	无	无	分散	圆柱形	浅黄色	紫红色	白色	光滑
SC14-2x	直立	1	3	无	无	分散	圆柱-圆 锥形	褐色	紫红色	白色	粗糙
SC14-4x	直立	1	3	无	无	分散	圆柱-圆 不规则 形	褐色	紫红色	白色	粗糙

CAL: Color of apical leaves; PAL: Pubescence apical leaves; SCL: Shape of central leaflet; NL: Number of leaf; PC:Petiole color; CLV: Color of leaf vein; OPG: Orientation of the Petiole growth; CSC: Color of stem cortex; CSERS: Color of stem epidermis reverse side; CSE: Color of stem epidermis; CYS: Color of young stem; SP: Shape of plant; LB: Levels of branching; BH: Branching habit; FLO: Flowering; FRU: Fruiting; COT: Concentration of tubers; RS: Root Shape; ECSR: External color of storage root; CRC:Color of root cortex; CRP: Color of root pulp; RRE: Roughness of root epidermis

表 2 木薯二倍体及其同源四倍体资源主要数量性状比较

Table 2 Comparison of quantitative trait between diploids and its homologous tetraploids of cassava resources

品种名称 Varieties	裂叶长度 (cm)LLL	裂叶宽度 (cm)WLL	裂叶比例 RLL	叶柄长度 (cm)PL	叶痕凸起 (cm)LSPL	托叶长度 SL	叶保留 LR	节间距 IL	植株高度(cm) PH
Gui11-2x	18.2±0.8	2.8±0.4	6.4±0.5*	31.0±0.9*	1.2±0.1	1.7±0.1	4	19.7±0.6	398.0±6.6*
Gui11-4x	12.1±2.1	5.0±0.2*	2.4±0.3	25.5±1.2	1.2±0.1	2.2±0.1*	2	19.7±0.6	327.2±12.9
X048-2x	23.0±2.4	5.9±0.2	3.9±0.5*	35.0±0.6	1.0±0.1	1.8±0.1	5	22.7±1.5	404.0±5.3*
X048-4x	19.1±0.6	7.4±0.3*	2.6±0.0	38.0±2.2	0.8±0.1	1.7±0.3	5	20.7±3.1	321.7±10.4
Y-2x	16.6±1.2	4.8±0.2	3.5±0.3	33.5±1.5	0.9±0.1	1.1±0.2	5	25.7±2.0	237.0±9.8
Y-4x	21.0±1.3	6.7±0.4	3.1±0.1	32.5±1.0	0.9±0.1	1.1±0.1	5	23.7±1.0	249.3±3.1*
SC205-2x	23.5±1.5*	2.6±0.2	9.1±0.4*	35.8±1.1	0.8±0.1	1.3±0.2	5	32.7±2.1	363.3±12.6
SC205-4x	19.2±1.0	3.9±0.5*	4.9±0.4	34.4±0.4	1.0±0.1	1.3±0.2	5	30.7±1.5	351.7±20.2
NZ199-2x	16.9±0.6	5.3±0.4	3.2±0.3*	37.0±1.4	1.3±0.1	1.0±0.1	5	32.7±1.5	318.3±12.6*
NZ199-4x	14.2±0.9	6.5±0.3*	2.2±0.1	38.6±0.8	1.2±0.1	0.9±0.2	5	32.0±2.0	273.0±13.1
SC12-2x	18.6±1.3*	5.7±0.5	3.3±0.1*	31.4±1.0	0.8±0.1	1.5±0.1*	4	20.7±1.5	329.7±17.6*
SC12-4x	15.3±1.4	6.6±0.8	2.3±0.1	33.3±0.5	0.9±0.1	1.4±0.1	3	23.0±1.0	289.7±7.5
M9-2x	15.5±1.1	5.1±0.3	3.0±0.1*	29.4±1.9	1.0±0.1	1.7±0.1*	2	20.7±3.1	290.0±15.6*
M9-4x	14.0±1.1	6.7±0.2*	2.1±0.1	28.9±0.8	0.8±0.1	1.1±0.1	3	24.3±1.5	227.7±2.5
SC14-2x	24.6±0.9*	3.9±0.4	6.3±0.4*	43.7±3.0*	1.1±0.1*	2.1±0.2*	5	25.0±1.0	330.3±6.8*
SC14-4x	18.4±1.4	6.6±0.2*	2.8±0.2	34.1±0.8	0.8±0.1	1.3±0.2	4	23.0±2.6	241.7±7.6

品种名称 Varieties	主茎粗 (mm) SD	分叉高度 (cm)HB	主茎分枝角 度(°) AB	块根数量 NSR	内皮层厚 度(mm)CT	地上部重 (kg)SW	地下部重 (kg)RW	收获指数 HI	干物质含量 (%) DMC
Gui11-2x	36.40±1.95	92.0±11.5	25-30	9.3±0.6*	1.42±0.04	4.94±0.17*	5.44±0.66	0.52±0.03	23.3±0.2*
Gui11-4x	33.97±0.34	119.7±12.3	25-30	6.7±0.6	1.57±0.06*	3.45±0.16	5.66±0.26	0.62±0.00*	21.5±0.2
X048-2x	38.10±1.06	/	0	10.7±1.2	1.34±0.04	5.84±0.28	5.28±0.21	0.47±0.00	29.0±0.3*
X048-4x	38.01±2.28	/	0	12.3±0.6	1.33±0.03	5.02±0.33	5.53±0.25*	0.52±0.02	27.6±0.1
Y-2x	33.51±2.18	115.0±7.2	45-50	8.0±1.0	1.75±0.06	5.47±0.21	3.50±0.33	0.39±0.02	28.2±0.2*
Y-4x	38.98±1.88*	106.2±15.1	45-50	7.3±0.6	1.76±0.05	5.70±0.20*	3.38±0.38	0.37±0.03	27.7±0.2
SC205-2x	44.84±1.04	/	0	10.3±0.6*	1.92±0.06	6.20±0.42	4.41±0.25	0.42±0.03	32.0±0.1*
SC205-4x	46.34±1.95	/	0	7.3±0.6	1.80±0.10	5.22±0.38	3.95±0.27	0.43±0.00	29.2±0.1
NZ199-2x	35.74±2.13*	/	0	11.0±1.0	1.35±0.03	5.09±0.32*	6.32±0.35	0.55±0.01	29.0±0.2
NZ199-4x	32.05±0.91	/	0	8.0±1.0	1.79±0.20*	4.06±0.45	4.74±0.34	0.54±0.03	32.8±0.1*
SC12-2x	33.37±1.54	296.7±23.6	3	8.3±1.5	1.65±0.04	5.28±0.41	5.43±0.32	0.51±0.03	34.1±0.3*
SC12-4x	43.91±1.16*	224.0±9.6	3	6.7±0.6	2.40±0.19*	5.21±0.46	5.88±0.32*	0.53±0.01	32.0±0.2
M9-2x	32.63±2.01*	/	0	10.3±0.6	1.72±0.15	3.57±0.30	5.69±0.18*	0.61±0.03	26.5±0.2
M9-4x	28.52±1.25	/	0	8.0±1.0	2.61±0.12*	2.47±0.42	4.54±0.25	0.65±0.03	26.1±0.2
SC14-2x	42.97±0.96*	245.0±8.2*	45-50	7.7±1.2*	1.72±0.04	5.08±0.13*	6.32±0.07*	0.55±0.01	27.6±0.1
SC14-4x	30.56±1.06	206.7±6.0	45-50	5.3±0.6	2.49±0.17*	2.67±0.30	4.41±0.16	0.62±0.03*	32.0±0.2*

二倍体及其同源四倍体资源数据后*表示在 5%水平下差异显著; 下同

* after diploidy and its homologous tetraploid represent significant different at 5% level; LLL: Length of leaf lobe; WLL: Width of leaf lobe; RLL: Ratio of lobe length to lobe width of central leaf lobe; PL: Petiole length; LSPL: Leaf scar protrusion length; SL: Stipule length; LR: Leaf retention; IL: Internode length; PH: Plant height; SD: Stem diameter; HB: Height of branching; AB: Angle of branching; NSR: Number of storage roots per plant; CT: Cortex thickness; SW: Shoot weight per plant; RW: Roots weight per plant; HI: Harvest index; DMC: Dry matter content; The same as below

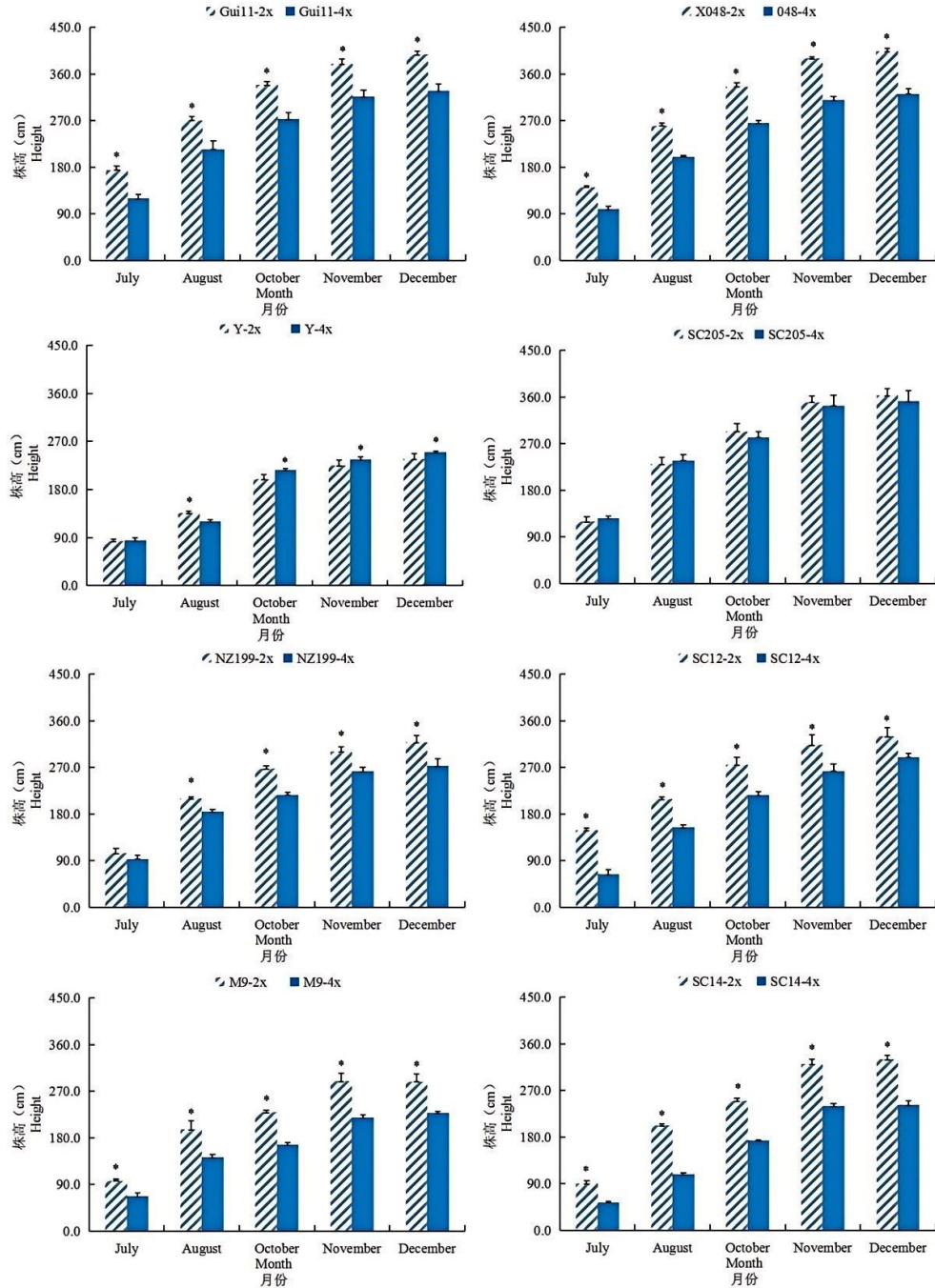


图 1 木薯二倍体及其同源四倍体资源叶片差异表现

Fig.1 Differences of leaf morphology between diploids and its homologous tetraploids of cassava resources

2.2 木薯不同时期生长势相关指标变化规律

不同品种间二倍体及同源四倍体在植株生长势的表现上有较明显差异。木薯主要生长期 7-12 月份株高表现如图 2 所示：Gui11、X048、NZ199、SC12、M9、SC14 品种均表现出二倍体植株生长势较强，总体上株高显著高于四倍体（NZ199 品种 7 月份除外）；SC205 品种二倍体与四倍体之间株高差异不显著；Y 品种株型为开张型，分枝角度较大，株高表现为二倍体低于四倍体（8 月份除外）。



*表示在 $P < 0.05$ 水平差异显著;下同

*Significantly different at the $P < 0.05$ level; The same as below

图2 木薯二倍体及其同源四倍体资源 7-12 月份株高变化

Fig. 2 Changes of plant height between diploids and its homologous tetraploids of cassava resources from July to December

7-12 月份 16 份资源茎粗均呈上升趋势。由图 3 可见, M9、SC14 品种二倍体茎粗大于其同源四倍体且差异显著; Gui11、X048 品种二倍体茎粗大于同源四倍体, 差异不显著; NZ199 品种二倍体茎粗大于同源四倍体 (7 月份除外), 12 月份表现差异显著; Y、SC12、SC205 品种总体表现同源四倍体大于二倍体 (SC12 品种 7 月

份除外)，其中 Y、SC12 品种二倍体与同源四倍体间 10-12 月份表现差异显著，SC205 品种二倍体与同源四倍体间 11 月份表现差异显著。

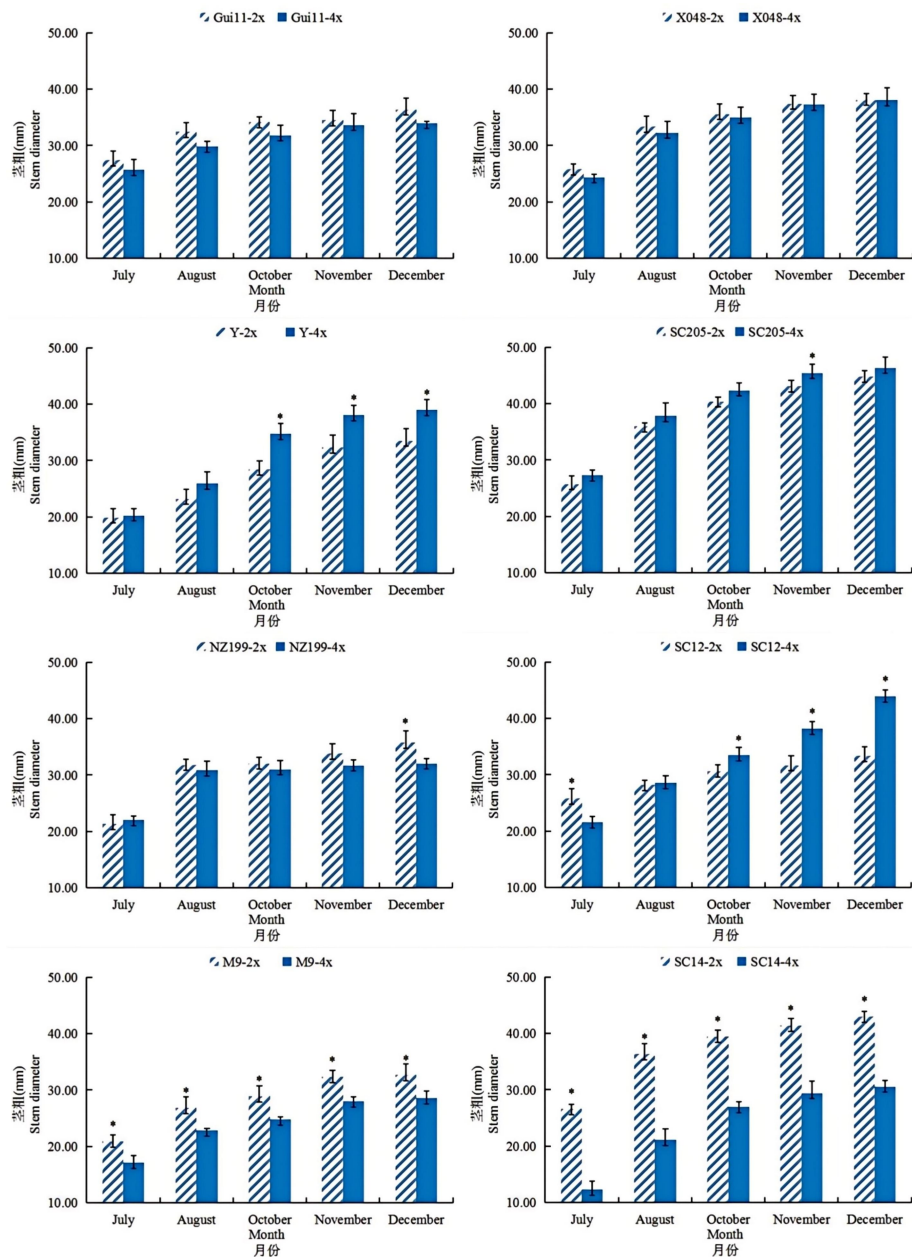


图 3 木薯二倍体及其同源四倍体资源 7-12 月份茎粗变化

Fig. 3 Changes of stem diameter between diploids and its homologous tetraploids of cassava resources from July to December

叶保留是反映木薯植株长势的重要指标之一，可以在一定程度上反映植株的光合效率、抗逆性和抗病害能力等特征。不同品种间叶保留和落叶性有较大差异。二倍体及其同源四倍体资源植株叶片持有数量情况见图 4。Gui11、X048、SC205、NZ199、SC14、SC12、M9 品种总体趋势表现为同期二倍体叶片数均多于同源四倍体，其中 SC12、M9 在 7-12 月份均表现二倍体叶片数显著多于同源四倍体；Y 品种 8-10 月份四倍体叶片数显著多于其二倍体，是唯一表现出四倍体叶片数量高于二倍体的品种；Gui11、SC12、SC14 品种二倍体在 11 月份仍

表现出较大的叶保留；Gui11、SC205、NZ199、SC12、M9、SC14 品种的同源四倍体在 8 月底植株叶片数量达到最高点，X048、Y 在 10 月初达到最高点，之后叶片数量逐渐减少。

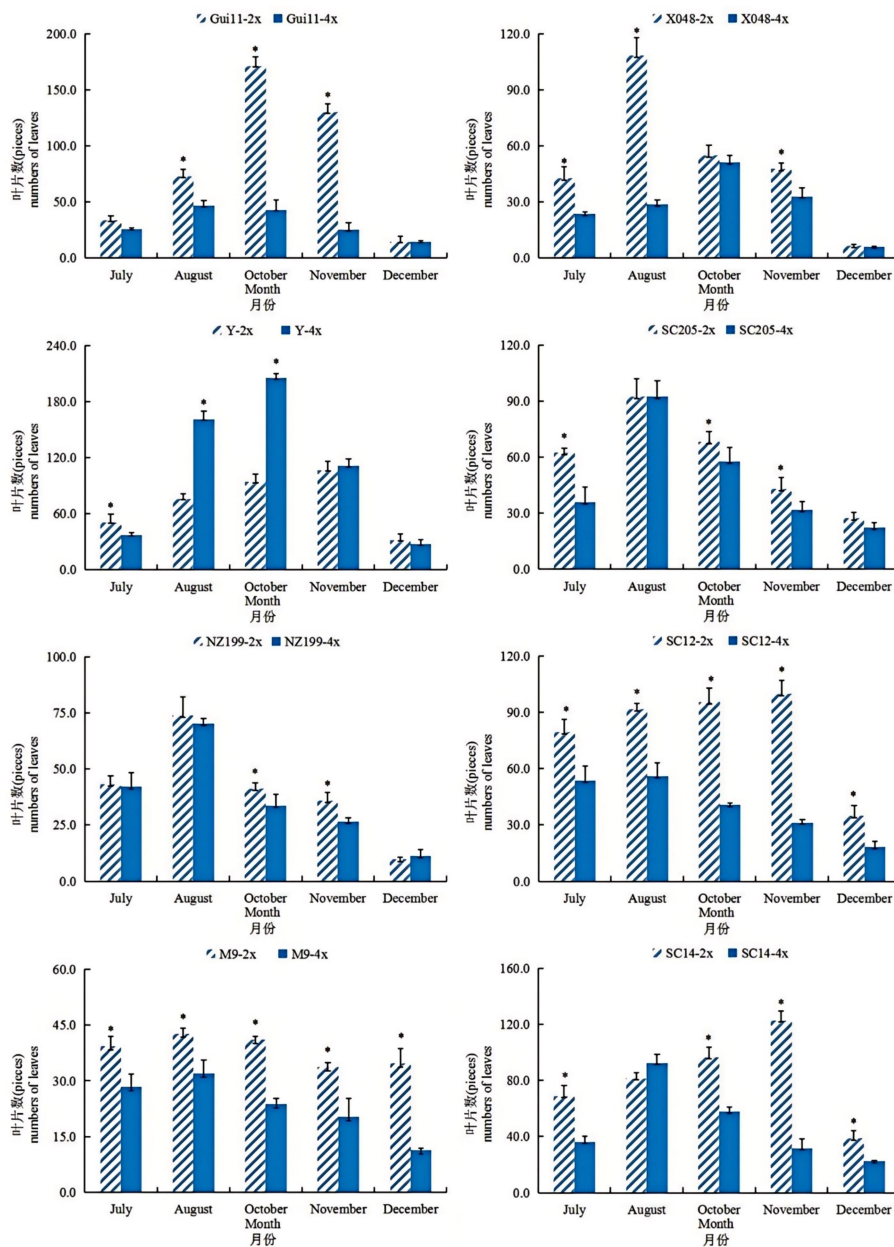


图 4 木薯二倍体及其同源四倍体资源 7-12 月份植株叶片数变化

Fig. 4 Changes of leaf retention between diploids and its homologous tetraploids of cassava resources from July to December

2.3 木薯多倍化对光合效率的影响

对木薯二倍体及其同源四倍体 16 份资源的叶片净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率进行方差分析，结果见表 3。8 个品种的净光合速率均表现为同源四倍体显著高于对应二倍体；Gui11、NZ199 同源四倍体气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率均显著低于二倍体；SC205、M9 同源四倍体气孔导度、胞间 CO₂ 浓

度、蒸腾速率均显著高于二倍体；X048 同源四倍体气孔导度、蒸腾速率显著高于二倍体，胞间 CO₂ 浓度两者间差异不显著；SC12 同源四倍体气孔导度、胞间 CO₂ 浓度显著高于二倍体，蒸腾速率两者间差异不显著；Y 及 SC14 同源四倍体与二倍体间在气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率上表现差异不显著。

表 3 木薯二倍体品种及其同源四倍体的光合特性指标方差分析

Table 3 The analysis of variance on photosynthetic characteristics of diploid and homologous tetraploid of cassava resources

品种 (系) Varieties (lines)	净光合速率(μmol/m ² s) net photosynthetic rate (Pn)	气孔导度(mol/m ² s) stomatal conductance (Gs)	胞间 CO ₂ 浓度 (μmol/mol) Intercellular CO ₂ concentration (Ci)	蒸腾速率 (mmol/m ² s) transpiration rate (E)
Gui11-2x	22.91±0.50	0.40±0.02 *	285.41±2.86 *	11.75±1.15 *
Gui11-4x	27.93±0.71 *	0.32±0.01	238.42±3.40	9.48±0.39
X048-2x	26.48±0.29	0.23±0.01	200.65±12.85	4.70±0.25
X048-4x	29.66±0.16 *	0.27±0.01 *	207.04±5.51	5.09±0.10 *
Y-2x	36.41±0.42	0.67±0.01	292.83±0.13	12.33±0.74
Y-4x	41.09±0.51 *	0.80±0.06	295.56±8.46	14.16±1.20
SC205-2x	22.62±0.56	0.26±0.03	244.16±4.06	7.19±0.11
SC205-4x	28.23±0.97 *	0.39±0.04 *	263.32±2.77 *	9.87±0.52 *
NZ199-2x	34.08±0.41	0.83±0.02 *	314.30±0.05 *	14.37±0.47 *
NZ199-4x	37.58±0.13 *	0.77±0.02	302.05±2.28	13.40±0.11
SC12-2x	19.99±0.69	0.22±0.01	233.19±4.18	5.27±0.33
SC12-4x	23.19±0.09 *	0.28±0.01 *	251.57±2.69 *	6.12±0.10
M9-2x	31.46±0.76	0.46±0.03	279.65±4.14	8.35±0.41
M9-4x	34.86±0.80 *	0.53±0.02 *	291.94±2.42 *	9.76±0.32 *
SC14-2x	35.55±0.33	0.86±0.06	313.24±3.41	14.88±1.31
SC14-4x	38.36±0.98 *	0.91±0.10	311.60±2.03	14.06±1.00

3 讨论

同源多倍体在植物界中比较常见，增加的染色体组来自同一物种，如马铃薯就是天然的同源四倍体。多倍体通常具有特殊的表型特征，如形态器官“巨大性”、开花期变异等。本研究中 8 个木薯品种在 40 个表型性状上均表现出差异，说明该评价方法在品种的区别上起到了重要作用。然而相同品种二倍体与同源四倍体间，仅在质量性状指标“裂叶形状”、“顶端叶颜色”“叶脉颜色”、“结实性”上表现出差别。因此，由于数量性状的调查更能精确的呈现出两者之间的变化，成为了多倍体表型鉴定的重要组成部分。

对多倍体的应用，在育种中最为突出的就是对生物量变化的应用。例如，芸薹属的生物量优势和棉花的纤维优势。但是，多倍化却很少导致整个植株的巨型化，有时甚至相反。原因是植株的体积除了取决于细胞的体积，还取决于生长期间所产生的细胞数目。通常情况下，同源多倍体的细胞分裂速率比其二倍体亲本低，从而大大限制了生长过程中细胞数目的增加。本研究中四倍体较对应二倍体品种裂叶比例降低、株高变矮、块根数量减少，大部分表现鲜薯产量降低、干物质含量降低。8 个品种中的 6 个直立株型品种四倍体表现叶长变短；6

个直立株型品种和 1 个紧凑株型品种的四倍体均表现株高变矮，植株叶保留变少；M9、SC14、NZ199 品种四倍体茎粗小于二倍体，Gui11、X048 茎粗四倍体与二倍体间差异不显著。8 个品种中，仅有 X048、SC12 的四倍体地下部重量大于二倍体，NZ199、SC14 的四倍体干物质含量大于二倍体。

关于木薯多倍体光合效率的研究，安飞飞等^[18]在对木薯 SC8 的二倍体与同源四倍体叶片蛋白质组学差异研究中发现，四倍体株系参与光合途径的相关蛋白表达水平上调，叶片光合速率提高；宋红艳等^[22]在对木薯 SC205 及其四倍体 PS II 叶绿素荧光参数差异分析中也发现 SC205 四倍体叶片 PSII 反应中心捕光能力强、光化学转化效率高，从而使叶片的光合速率提高。本研究中 8 个品种的四倍体净光合速率均显著高于二倍体，SC205、M9、SC12、X048 四倍体的气孔导度显著高于二倍体，Y、SC14 品种的四倍体与二倍体间气孔导度差异不显著。研究结果与以上学者的研究结果相吻合。

通过对 8 个木薯二倍体品种及其同源四倍体材料在相同时间、同等条件下开展的表型分析和生长发育特性研究，探讨了染色体加倍引起的部分表型变化规律，为进一步开展木薯多倍化过程中性状变异的分子机制研究提供材料和理论基础。

4 结论

8 个木薯品种的二倍体及其同源四倍体在 40 个表型性状上表现差异，其中“裂叶形状”性状差别明显，四倍体较对应二倍体大多表现出叶片裂叶比例降低、株高变矮、块根数量减少等特征。8 个品种中 X048、SC12 同源四倍体地下部重量大于二倍体，NZ199、SC14 同源四倍体干物质含量大于二倍体。植株生长势指标调查发现，同源四倍体大多表现株高低于二倍体；染色体加倍对各品种茎粗的影响规律不明显，Y、SC12、SC205 同源四倍体茎粗大于二倍体，M9、SC14、NZ199 同源四倍体茎粗小于二倍体；同源四倍体大多表现同期叶保留少于对应二倍体，并于 8 月底至 10 月初达到叶保留最高点；8 个同源四倍体的净光合速率均显著高于对应二倍体。本研究明确了 8 个二倍体品种及其同源四倍体资源的表型差异及生长发育特征，解析了染色体加倍对植株的影响和发生规律，为木薯多倍化研究提供了材料和理论基础。

参考文献

- [1] 严华兵,叶剑秋,李开绵. 中国木薯育种研究进展. 中国农学通报, 2015,31(15):63-70
Yan H B, Ye J Q, Li K M. Progress of cassava breeding in china. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2015,31(15):63-70
- [2] 裴芸,虞夏清,赵晓坤,张万萍, 陈劲枫. 多倍化与植物新表型关联性的研究进展. 园艺学报, 2023,50(09):1854-1866
Pei Y, Yu X Q, Zhao X K, Zhang W P, Chen J F. Progress in the study of the association of polyploidy with new plant phenotypes. Acta Horticulturae Sinica, 2023,50(09):1854-1866
- [3] Kondorosi E, Roudier F, Gendreau E. Plant cell-size control: growing by ploidy? Current Opinion in Plant Biology, 2000,3(6): 488-492
- [4] Tsukaya H. Does ploidy level directly control cell size? Counterevidence from Arabidopsis genetics. Plos One, 2013,8(12): 83729
- [5] Abdoli M, Moieni A, Badi HN. Morphological, physiological, cytological and phytochemical studies in diploid and colchicine-induced tetraploid plants of *Echinacea purpurea* (L.). Acta Physiol Plant, 2013,35: 2075-2083
- [6] 朱红菊,刘文革. 植物同源多倍体耐盐性研究进展. 遗传, 2018,40(04): 315-326
Zhu HJ, Liu WG. Progress on salt resistance in autopolyploid plants. Hered, 2018,40(04): 315-326
- [7] 宋莹,张咪,张昌伟,李英,侯喜林,王建军,刘照坤. 高产、抗病同源四倍体不结球白菜黄心乌新材料的创制. 核农学报, 2022,36(07): 1285-1292
Song Y, Zhang M, Zhang CW, Li Y, Hou X L, Wang J J, Liu Z K. Creation of a new material of high yield and disease resistant autotetraploid non-heading chinese cabbage huangxinwu. Journal of Nuclear Agriculture, 2022,36(07): 1285-1292

- [8] Yan HB, Lu LY, Hershey C, Ceballos H, Chen S B, Li K M. Cassava mutation breeding: current status and trends. *Plant Mutation Reports*,2013, 3 (1): 37-44
- [9] 陆柳英,谢向誉,严华兵.秋水仙素诱导木薯多倍体研究进展. *农学学报*,2014,4(01):44-47
Lu L Y,Xie X Y,Yan H B. The progress of induction of polyploidy in cassava by colchicine. *Journal of Agriculture*,2014,4(01):44-47
- [10] 陆柳英,阮孟斌,吴正丹,施平丽,严华兵,曾文丹,肖亮,尚小红,曹升. 蛋白质组学分析染色体加倍对木薯表型及块根形成期代谢产物的影响. *植物生理学报*,2023,59(10):1870-1880
Lu L Y,Ruan M B,Wu Z D,Shi P L,Yan H B,Zeng W D,Xiao L,Shang X H,Cao S. Proteomics analysis of the effects of chromosome doubling on cassava phenotype and metabolites during root formation. *Plant Physiology Journal*,2023,,59(10):1870-1880
- [11] Sreekumari M T, Jos J S, Nair S G. "Sree Harsha": A superior triploid hybrid in cassava. *Euphytica*, 1999,106(1): 1-6
- [12] Xiao L, Shang XH, Cao S, Xie X Y, Zeng W D, Lu L Y, Chen S B,Yan H B. Comparative physiology and transcriptome analysis allows for identification of lncRNAs imparting tolerance to drought stress in autotetraploid cassava. *BMC Genomics*,2019, 20: 514
- [13] 尚小红,单忠英,严华兵,肖亮,曹升,周慧文. 木薯‘新选 048’二倍体及其同源四倍体对干旱胁迫的生理响应. *植物生理学报*,2018,54(06):1064-1072
Shang X H, Shan Z Y, Yan H B, Xiao L, Cao S, Zhou H W. Physiological responses of cassava variety ‘Xinxuan 048’ diploid and autotetraploid to drought stress. *Plant Physiology Journal*, 2018,54(06):1064-1072
- [14] 韦婉玲,黄珍珠,陈会鲜,杨海霞,兰秀,梁振华,李恒锐. 木薯二倍体及其同源四倍体叶片形态、生理及抗螨特征比较. *核农学报*, 2022,36(11):2115-2123
Wei W L, Huang Z L, Chen H X, Yang H X, Lan X, Liang Z H, Li H R. Comparison of morphological,physiological and mite resistance characteristics of cassava diploid and its autotetraploid leaves. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2022,36(11):2115-2123
- [15] Graner E A. Polyploid cassava: Induced by colchicine treatment. *Journal Of Heredity*, 1941,32: 281-288
- [16] Nassar N M A , Hashimotofreitas D Y , Mendoza F J M , Rodrigues, E, Melo R G R D. Some interesting cassava cultivars: 11-UnB 530p. *Gene Conserve*, 2012(43):12-15.
- [17] Awoloye F, Duren M V, Dolezel J, Novak F J. Nuclear DNA content and in vitro induced somatic polyploidization cassava (*Manihot esculenta* Crantz) breeding. *Euphytica*, 1994, 76: 195-202
- [18] 安飞飞, 凡杰, 李庚虎, 简纯平, 李开绵. 华南 8 号木薯及其四倍体诱导株系叶片蛋白质组及叶绿素荧光差异分析. *中国农业科学*, 2013, 46(19): 3978-3987
An F F, Fan J, Li G H, Jian C P, Li K M. Comparison of leaves proteome and chlorophyll fluorescence of cassava cv. SC8 and its tetraploid mutants. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013,46(19): 3978-3987
- [19] 聂扬眉,文峰,郭文武. 秋水仙素诱导获得 5 个木薯品种的同源四倍体植株. *华中农业大学学报*, 2013,32(06):8-12
Nie Y M, Wen F, Guo W W. Colchicine-induced autotetraploids of five cassava cultivars. *Journal of Huazhong Agricultural University*, 2013,32(06):8-12
- [20] 陆柳英,曹升,谢向誉,周慧文,曾文丹,严华兵等. 木薯成熟种茎多倍体诱导及鉴定. *热带作物学报*, 2014,35(9):1764-1770
Lu LY, Cao Sh, Xie XY,Zhou H W, Zeng W D, Yan H B. Induction of cassava polyploid by using mature stemsand the identification of polyploid. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2014,35(9):1764-1770
- [21] 曾文丹,陆柳英,施平丽,肖亮,尚小红,曹升,吴正丹,严华兵. 木薯品种华南 12 号 (SC12) 同源四倍体诱导及鉴定. *热带作物学报*, 2023,44(06):1114-1122
Zeng W D, Lu L Y, Shi P L, Xiao L, Shang X H, Cao S, Wu Z D, Yan H B. Induction and identification of Autotetraploid in Cassava Variety SC12 in vitro. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2023,44(06):1114-1122
- [22] 宋艳红,张振文,安飞飞,陈霆,李开绵. 华南205木薯及其同源四倍体PSII叶绿素荧光参数差异分析. *热带作物学报*, 2014,35(12): 2410-2413
Song H Y, Zhang Z W, An F F, Chen T, Li K M. Analysis on chlorophyll fluorescence parameters of photosystemIIin cassava diploid and its autotetraploid. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2014,35(12): 2410-2413