

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

尚小红^{1, #}, 单忠英^{1, #}, 严华兵^{2, *}, 肖亮¹, 曹升¹, 周慧文¹

¹广西作物遗传改良生物技术重点开放实验室, 南宁530007

²广西壮族自治区农业科学院经济作物研究所, 南宁530007

摘要: 为研究不同倍性木薯对干旱胁迫耐受能力的差异, 本研究以木薯品种‘新选048’二倍体及其同源四倍体盆栽苗为材料, 设置不同程度的干旱胁迫, 研究干旱对2个倍性木薯苗形态、渗透调节物质、抗氧化能力及内源激素的影响。结果表明: 随着干旱胁迫程度的加强, 2个倍性的木薯叶片均出现下垂、萎蔫、变黄, 进而干枯的症状, 二倍体表现更为严重。可溶性蛋白和脯氨酸(Pro)含量基本随着胁迫程度的加剧而逐渐增加, 二倍体更为敏感, 积累量大于四倍体。2个倍性材料的抗氧化相关指标基本随着干旱程度的加强而升高, 四倍体总抗氧化能力(T-AOC)和超氧化物歧化酶(SOD)活性比二倍体高, 而过氧化氢(H₂O₂)含量、丙二醛(MDA)含量、过氧化物酶(POD)活性和过氧化氢酶(CAT)活性比二倍体低。随着干旱程度的增加, 2个倍性材料的赤霉素(GA)含量先上升后下降, 在四倍体中的含量始终大于二倍体; 吲哚乙酸(IAA)含量变化不规则; 玉米素核苷(ZR)含量在二倍体中逐渐下降, 而在四倍体中先轻微上升后下降, 在四倍体中下降幅度较大, 但ZR含量在四倍体中始终大于二倍体中的含量; 脱落酸(ABA)含量先上升后下降, 轻度胁迫下四倍体大于二倍体, 其他程度胁迫下二倍体大于四倍体。综合分析, 在干旱胁迫下, 四倍体木薯产生较强的抗氧化能力, 同时通过GA、ZR和ABA的协同作用, 延长叶片的功能期, 从而达到比二倍体抗旱的效果。

关键词: 木薯; 二倍体; 同源四倍体; 干旱胁迫; 生理响应

木薯是世界热带地区第四大粮食作物, 为亚热带和热带地区近8亿人口提供了基本食粮。木薯的块根鲜重中淀粉含量20%~40%, 干物质含有超过80%的淀粉, 有“地下粮仓”和“淀粉王”美称(张鹏等2013), 是重要的非粮生物质能源和淀粉工业原料, 也是我国潜在的粮食作物(Gu等2013)。木薯产业成为我国与东盟和非洲国家科技外交的策略之一, 将在“南南合作”、“一带一路”中起到重要作用。广西是我国木薯种植和加工的重要基地, 年种植面积约400万亩, 种植面积和产量占全国的60%以上, 我国目前最大的木薯淀粉、酒精生产基地也在广西。木薯较一般作物抗旱, 但是, 世界上多数木薯生长在干旱地区, 其中28%的木薯遭受3~5个月的旱季, 17%的木薯遭受半年以上的旱季(周芳等2013)。同样, 目前广西和国内其他地区的木薯大多被种植在贫瘠易旱之地, 且管理粗放, 因而限制了木薯的产量和质量, 中国华南地区常遭遇严重春旱而导致木薯减产30%~60%, 干旱已成为影响木薯生长发育的主要环境胁迫因子, 也是制约木薯产业发展的主要因素(李一萍等2013), 因此增强木薯的抗旱性具有重要的生物学及经济学意义。

多倍体育种为提高木薯抗旱性提供了一个重要途径。多倍体植株一般具有巨大性、代谢产物

增加、抗逆性强等性状, 广泛应用于作物育种(孙长君等2016)。Maherali等(2009)研究发现在水分胁迫下, 多年生草本植物柳兰四倍体具有更高的木质部水力传导系数, 表现出更强的抗旱能力。Manzaneda等(2012)发现, 干旱胁迫下二穗短柄草四倍体能维持更高的光合作用效率和气孔导度, 更强的杂合性及遗传变异性使其更具可塑性, 能适应多样化的环境。Xu等(2014)通过测定一系列生理指标以及进行转录组测序分析, 研究干旱胁迫对不同倍性泡桐的影响, 发现四倍体泡桐的抗氧化酶活性、叶绿素含量等指标均高于二倍体, 且与抗旱性有关的一些基因也呈现出积极的调控作用。由以上研究可以看出, 多倍体化是提高植物抗旱性的有效手段。

多倍体育种在木薯上也有一些应用。前人用秋水仙素诱导出多个木薯品种的同源四倍体材料

收稿 2017-12-02 修订 2018-05-02

资助 广西农业科学院科技基本业务费团队项目(桂农科2015YT61)、广西八桂学者专项项目(桂人才通字[2011]4号)和广西科技计划基地和人才专项重点实验室建设项目(16-380-64)。

并列第一作者。

* 通讯作者(h.b.yan@hotmail.com)。

(聂扬眉等2013; 赖杭佳2014; 周慧文2016), 并研究了二倍体及其同源四倍体块根淀粉及蛋白表达谱的差异(安飞飞等2015)、叶绿素荧光差异(宋红艳等2014), 表明木薯四倍体与二倍体相比, 淀粉含量下降, 但参与能量代谢及光合作用等途径相关蛋白质表达水平上调, 叶绿素含量及叶绿素荧光参数升高, 从而提高了叶片的光合速率。同时, 将木薯二倍体及其同源四倍体的组培苗材料进行盐胁迫, 结果显示二倍体材料的长度和鲜重明显低于其同源四倍体, 表明木薯同源四倍体具有更好的耐盐能力(An等2014)。然而, 有关四倍体在木薯抗旱性方面的研究尚是空白, 因此, 本研究通过研究木薯‘新选048’二倍体及其同源四倍体在干旱胁迫条件下形态、渗透调节物质、抗氧化能力及内源激素的变化, 探究木薯二倍体及其同源四倍体对干旱胁迫的生理响应, 以期为木薯抗旱育种提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为木薯(*Manihot esculenta* Crantz) ‘新选048’品种的二倍体及其同源四倍体成熟种茎, 采集自广西农业科学院里建科学研究基地木薯资源圃。

1.2 方法

1.2.1 试验设计

试验于2017年在广西壮族自治区农业科学院玻璃温室(22°85' N, 108°26' E)进行。将普通商用育苗基质与珍珠岩、细土按照1:1:1比例混匀作为试验用土。试验采用盆栽的方法, 盆高40 cm, 直径30 cm, 将混匀的试验用土装入盆中备用。

将木薯‘新选048’二倍体及其同源四倍体的种茎砍成20 cm左右, 每段有2~3个芽眼, 采用直插法将种茎的2/3高度埋于盆中, 1/3露出地面, 种植后给予定根水。之后, 植株大约每4 d浇透水一次, 以保证植株正常生长。3个月后, 待幼苗长至1 m左右时, 挑选长势一致的植株进行干旱处理, 在处理第20天时取样, 并测定土壤含水量。共设置4个处理, 对照(CK): 正常浇水, 土壤含水量为(15±1)%; 轻度干旱(LD): 第12天开始断水处理, 土壤含水量为(8±1)%; 中度干旱(MD): 第6天开始断水处理, 土壤含水量为(6±1)%; 重度干旱(SD): 第1天开始断

水处理, 土壤含水量为(3±1)%, 每个处理3次重复。取样时, 从顶端完全展开叶向下计数, 取第5片功能叶, 等量分成2份后, 用锡箔纸包好液氮速冻后保存于-80℃冰箱, 分别用于各生理指标及内源激素的测定。

1.2.2 各项指标测定方法

土壤含水量用水分含量测定仪TRIME-PICO32测定。可溶性蛋白含量、脯氨酸(proline, Pro)含量、总抗氧化能力(total antioxidant capacity, T-AOC)、过氧化氢(hydrogen peroxide, H₂O₂)含量、过氧化物酶(peroxidase, POD)活性、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性、过氧化氢酶(catalase, CAT)活性、丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量均按照购自南京建成生物工程研究所的各试剂盒说明书进行测定。植物内源激素赤霉素(gibberellin, GA)、吲哚乙酸(indole acetic acid, IAA)、玉米素核苷(zeatin riboside, ZR)和脱落酸(abscisic acid, ABA)均按照武汉基因美ELISA试剂盒说明书进行测定。

1.3 数据分析

用Excel 2007进行数据整理及制图, 用SPSS 18.0软件选择Duncan's新复极差法测验进行方差分析。

2 实验结果

2.1 干旱胁迫对2个倍性木薯苗形态的影响

由图1可以看出, 对照处理下, 2个倍性的木薯长势都很好, 二倍体的株高大于四倍体(图1-A)。轻度干旱胁迫时, 2个倍性的木薯叶片出现轻微下垂, 相同部位的二倍体木薯叶片下垂角度大于四倍体(图1-B), 同时, 田间观察还发现, 当傍晚2种倍性材料刚表现为轻度下垂时, 次日清晨四倍体木薯可恢复挺直, 而二倍体材料不能恢复。中度干旱胁迫下, 2个倍性的木薯叶片出现萎蔫(图1-C), 二倍体木薯下部叶片出现变黄、干枯的症状, 四倍体未见变黄。重度干旱胁迫下, 四倍体木薯下部叶片也出现变黄、干枯的症状, 二倍体表现更严重, 下部叶片甚至脱落(图1-D)。由此可见, 二倍体受到干旱胁迫的影响明显大于其同源四倍体。

2.2 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片渗透调节物质的影响

2.2.1 Pro含量

由图2可知, 随着干旱胁迫程度的加强, 二倍体及四倍体的木薯叶片中Pro含量呈现出逐渐增加



图1 2个倍性木薯在不同干旱胁迫下的表现

Fig.1 Performance of two ploidy cassava seedlings under different drought stress

A: 对照处理(CK); B: 轻度干旱(LD); C: 中度干旱(MD); D: 重度干旱(SD)。

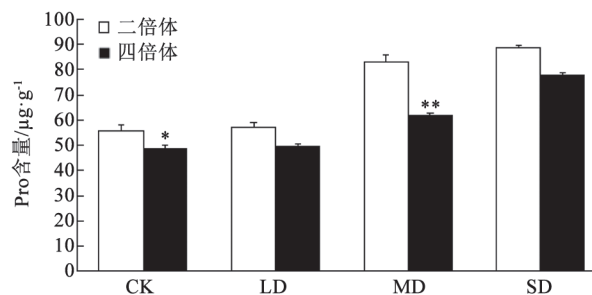


图2 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片Pro含量的影响

Fig.2 Effects of drought stress on proline contents of two ploidy cassava leaves

*和**分别代表在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平上有显著差异, 下图同此。

的趋势, 二倍体中的Pro含量上升幅度较大, 特别是在中度干旱的上升幅度为45.2%, 与四倍体差异极显著。由此可见, 干旱胁迫下, 二倍体和四倍体均能积极地积累游离Pro来提高木薯幼苗细胞的渗透势, 促进吸水, 二倍体表现更为敏感。

2.2.2 可溶性蛋白含量

由图3可知, 对照处理下二倍体叶片的可溶性蛋白含量略低于四倍体叶片; 干旱胁迫后, 2个倍性木薯叶片的可溶性蛋白含量逐渐上升, 且二倍体较为敏感, 上升幅度大于同源四倍体。在轻度干旱胁迫下, 二倍体的可溶性蛋白含量已略高于

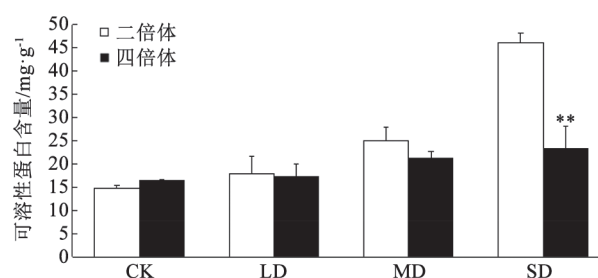


图3 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片可溶性蛋白含量的影响

Fig.3 Effects of drought stress on soluble protein contents of two ploidy cassava leaves

四倍体叶片,随着干旱程度的加剧,两者差异越大,到重度干旱胁迫时,二倍体的可溶性蛋白含量急剧上升,与同源四倍体的差异极显著。

2.3 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片抗氧化能力的影响

2.3.1 T-AOC

由图4可以看出,随着干旱胁迫程度的增强,2个倍性木薯叶片的T-AOC逐渐上升,上升幅度较为平稳。相同干旱胁迫下,四倍体木薯的T-AOC稍微大于二倍体,但差异并不显著。

2.3.2 H₂O₂含量

由图5可以看出,在对照处理下,二倍体H₂O₂含量显著高于四倍体;干旱胁迫下,同源四倍体木薯的H₂O₂含量随着干旱程度的增加逐渐上升,二倍体叶片在轻度干旱下H₂O₂含量先下降,随后逐渐上升,且上升幅度较四倍体大。在同一干旱胁迫下,二倍体叶片的H₂O₂含量一直大于同源四倍体内的含量,但两者差异并不显著。

2.3.3 SOD活性

由图6可知,对照处理下,二倍体SOD活性极

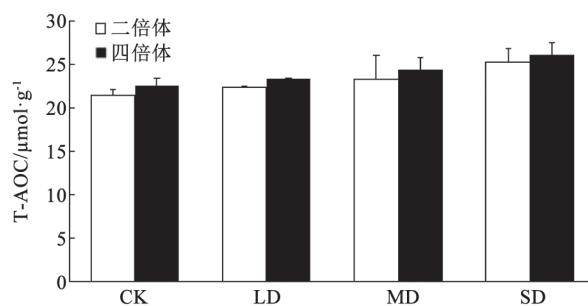


图4 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片T-AOC的影响

Fig.4 Effects of drought stress on T-AOC of two ploidy cassava leaves

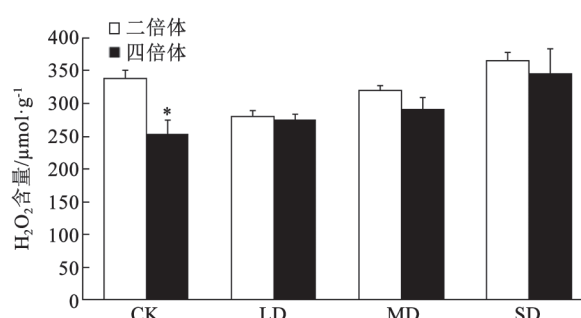
图5 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片H₂O₂含量的影响

Fig.5 Effects of drought stress on H₂O₂ contents of two ploidy cassava leaves

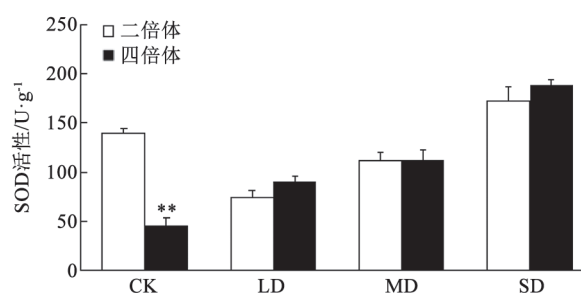


图6 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片SOD活性的影响

Fig.6 Effects of drought stresses on SOD activities of two ploidy cassava leaves

显著高于四倍体;干旱胁迫下,四倍体叶片的SOD活性随着干旱程度的增加一直逐渐上升,二倍体叶片的SOD活性在轻度干旱下先下降,随后逐渐上升。相同干旱程度下,二倍体SOD活性一直小于同源四倍体,2个倍性材料木薯叶片的SOD活性差异不显著。但与对照相比,重度干旱处理下二倍体内SOD活性增加23.4%,而同源四倍体内SOD活性增加了315.7%。

2.3.4 POD活性

如图7所示,2个倍性木薯的POD活性基本随着干旱程度的增加而上升,二倍体的上升幅度相对同源四倍体较大,但2个倍性木薯材料的POD活性差异不显著。

2.3.5 CAT活性

由图8可知,对照处理下,二倍体的CAT活性显著大于四倍体,随着干旱胁迫程度的增加,2个倍性木薯叶片的CAT活性逐渐上升,二倍体的上升幅度大于四倍体,并且2个倍性之间差异极显著。

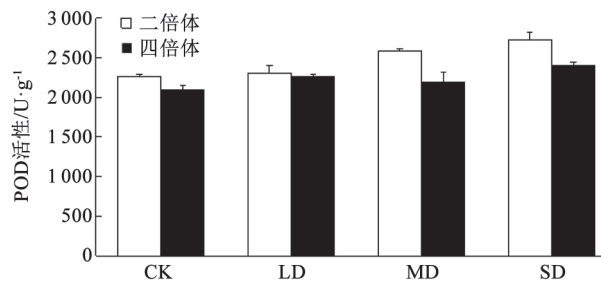


图7 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片POD活性的影响
Fig.7 Effects of drought stress on POD activities of two ploidy cassava leaves

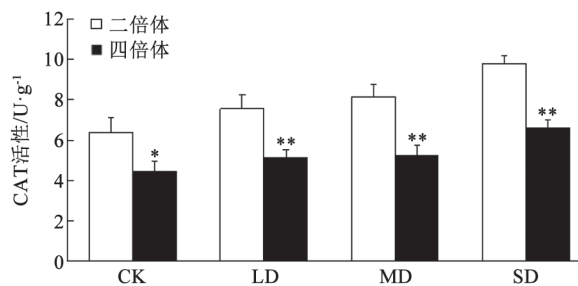


图8 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片CAT活性的影响
Fig.8 Effects of drought stress on CAT activities of two ploidy cassava leaves

2.3.6 MDA含量

如图9所示, 对照处理下, 四倍体MDA含量极显著高于二倍体; 干旱处理情况下, 二倍体木薯叶片的MDA含量随着干旱程度的增加而持续上升, 四倍体木薯叶片的MDA含量先迅速下降再缓慢上升, 四倍体上升幅度及数值小于二倍体, 重度干旱处理下与二倍体差异极显著。与对照相比, 重度干旱胁迫时, 四倍体内MDA含量变化不大, 但二倍体内MDA含量增加了243.8%。

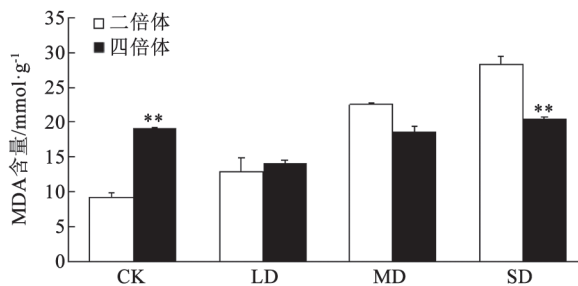


图9 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片MDA含量的影响
Fig.9 Effects of drought stress on MAD contents of two ploidy cassava leaves

2.4 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片内源激素含量的影响

2.4.1 GA含量

如图10所示, 随着干旱程度的增加, 2个倍性材料叶片的GA含量表现出先上升后下降的趋势, 二倍体在中度干旱处理下达到最高点, 而四倍体在轻度干旱处理下达到最高点。在不同处理下, 四倍体木薯叶片中的GA含量均高于高于二倍体, 且在对照处理、轻度胁迫和中度胁迫下达到极显著差异。

2.4.2 IAA含量

由图11可以看出, 随着干旱程度的增加, 二倍体叶片中的IAA含量在中度干旱处理下达到最大, 随后下降; 而四倍体叶片中的IAA含量先下降后上升, 由此可见, 干旱胁迫下IAA含量的变化比较复杂。

2.4.3 ZR含量

如图12所示, 轻度干旱胁迫下, 二倍体的ZR含量开始下降, 表明二倍体受干旱胁迫的影响较为敏感。随着干旱胁迫的加剧, 二倍体的ZR含量无

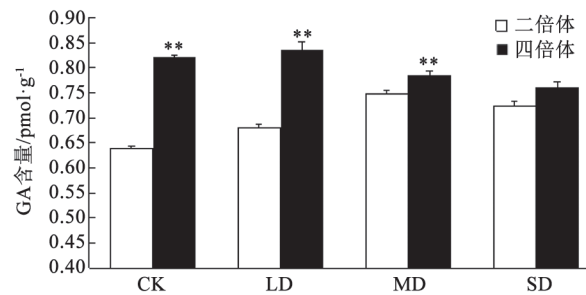


图10 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片GA含量的影响
Fig.10 Effects of drought stress on GA contents of two ploidy cassava leaves

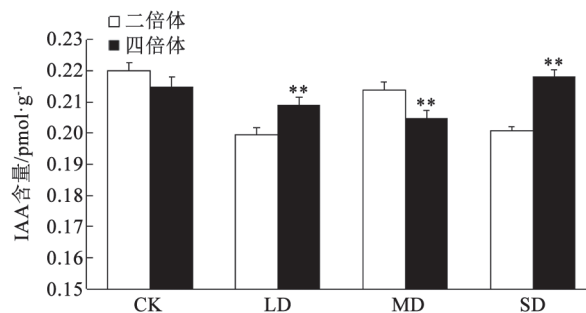


图11 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片IAA含量的影响
Fig.11 Effects of drought stress on IAA contents of two ploidy cassava leaves

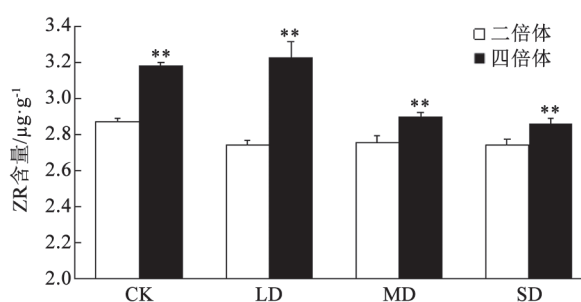


图12 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片ZR含量的影响
Fig.12 Effects of drought stress on ZR contents of two ploidy cassava leaves

明显变化。四倍体的ZR含量先上升后下降,在轻度胁迫下达到最高值,中度胁迫下剧烈下降,下降幅度比二倍体大;重度胁迫下,四倍体的ZR含量比对照下降10.3%,二倍体的ZR含量仅比对照下降4.7%。在不同处理下,四倍体中的ZR含量都大于二倍体,差异极显著。

2.4.5 ABA含量

如图13所示,2个倍性木薯ABA的含量基本是随着干旱程度的加剧先升高后下降,均在轻度干旱下达到最高点,此时四倍体的ABA含量极显著大于二倍体。在轻度干旱及中度干旱下,2个倍性的木薯ABA含量均大于对照,重度胁迫下比对照略低;在对照、中度干旱和重度干旱下,四倍体木薯的ABA含量极显著低于二倍体。

3 讨论

植物受到干旱胁迫时,会表现出一系列症状。本研究中,随着干旱胁迫的加强,2个不同倍性的木薯叶片表现出下垂、萎蔫、变黄,进而干枯

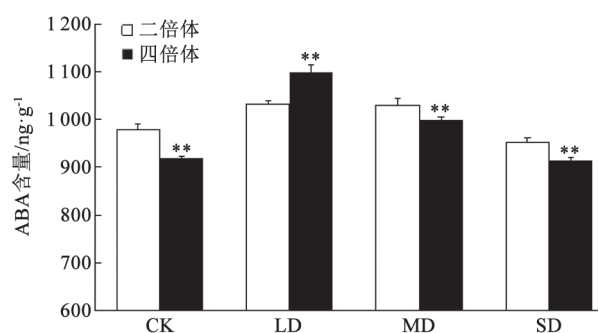


图13 干旱胁迫对2个倍性木薯叶片ABA含量的影响
Fig.13 Effects of drought stress on ABA contents of two ploidy cassava leaves

的症状,二倍体受到干旱胁迫的影响大于四倍体,说明四倍体较二倍体更耐旱。

研究表明,干旱胁迫下植物渗透物质的增加有利于降低植物体内渗透势,从而维持植物体在逆境中所需的正常水分,来达到提高植物抗逆性的目的(单忠英等2015)。本研究中,干旱胁迫下,渗透调节物质可溶性蛋白质和Pro含量大幅上升,这与Lu等(2009)研究一致。且随着胁迫程度的加强而逐渐增加,二倍体积累量上升幅度更大,比四倍体反应更敏感,说明二倍体受到干旱胁迫的影响比四倍体大,需要累积大量的蛋白质及Pro来减少干旱对其造成的严重伤害,而四倍体的抗旱性较强,蛋白质及Pro的积累比二倍体少,这与张蜀宁等(2011)研究结果中抗旱性强的材料增加幅度高于抗性弱的材料的结论不一致,而与谢小玉等(2014)研究中抗旱性强的材料增加幅度低于抗旱性弱的材料一致。因此,关于渗透调节物质可溶性蛋白及Pro的含量及其变化幅度与作物抗旱性的关系是复杂的,有待继续研究。

干旱胁迫时,植物体内的活性氧(active oxygen, ROS)含量急剧上升,过量的ROS打破了植株体内原有的氧化还原平衡,引起氧化爆裂的过氧化物的积累(Lei 2008)。本研究结果显示,随着干旱胁迫程度的增加,2个倍性木薯中的H₂O₂含量也逐渐增加,二倍体上升幅度比较大,表明干旱对二倍体木薯的破坏性更强。干旱胁迫下,过量的ROS使膜脂过氧化加剧,SOD、POD和CAT活性也随之逐渐增加,三者相互协调配合,清除过剩的ROS,以抵御干旱逆境对其所造成的伤害,从而使植株表现出较强的抗旱能力(Ge等2014)。本研究中,干旱胁迫下,SOD、POD和CAT的活性增加,这与Gao等(2009)研究一致。其中,四倍体在重度干旱胁迫下,SOD活性比对照增加了315.7%,表明四倍体在干旱胁迫中产生了强大的ROS清除能力。尽管二倍体的POD活性及CAT活性大于四倍体,但二者POD活性差别不大,而CAT活性整体偏小,最大值不到10 U·g⁻¹。张明生等(2001)研究表明,SOD活性与甘薯品种的抗旱性呈极显著正相关,这可能是本研究中尽管二倍体的POD和CAT活性值较四倍体高,但SOD活性低于四倍体,因此抗旱性比四倍体差的原因。此外,通过对T-AOC的研究可知,四倍体的T-AOC大于二倍体,表明四倍体在干旱胁迫

下具有更好的抗氧化能力与适应能力。MDA含量反映了膜脂过氧化程度, 本研究中, 干旱胁迫使木薯的MDA含量增大, 这与高桐梅等(2017)对芝麻研究结果一致。Zhang等(2011)对2个不同的菊芋材料进行干旱胁迫处理, 发现抗旱材料‘Xiuyan’比不抗旱材料‘Yulin’中的MDA含量少, 本研究发现二倍体木薯叶片的MDA上升幅度大于四倍体, 说明二倍体木薯受到干旱胁迫所受到的损伤比较严重, 抗旱性较四倍体差。

植物内源激素是植物体内重要的调节物质, 对其生长发育有重要作用。干旱胁迫下, 内源激素的合成、配比和运输均发生复杂的变化。GA是促进植物生长发育的激素, 本研究中, 随着干旱程度的增加, GA的含量先上升后下降, 这与赵文魁(2008)研究的枳壳叶片中的GA含量变化相似。水分胁迫下不同植物体内的IAA变化趋势不同(贾瑞丰等2013), 在本研究中, IAA呈现不规则变化, 表明实际植物体内的IAA含量在干旱胁迫下的变化较为复杂。马文涛(2007)对柑橘研究发现, 干旱胁迫下抗旱力强的品种体内ZR含量比抗旱性弱的品种下降幅度大, 本研究中, ZR含量在四倍体中下降幅度较二倍体大, 由此可见, 四倍体的抗旱力比二倍体强。同时, 张海燕等(2018)对甘薯进行不同程度的干旱胁迫后, 发现抗旱品种的GA和ZR含量均大于不抗旱品种, 从而达到延长叶片的功能期, 提高抗旱性的目的。在本研究的各个程度的干旱胁迫下, 四倍体木薯叶片中的GA含量和ZR含量均高于高于二倍体, 表明四倍体比二倍体具有更强的生长势及抗旱性。ABA的积累可以提高植物的抗旱性, 因此ABA可以作为评价植物抗旱性的重要指标(周晏起和卜庆雁2011), 本研究中, 干旱条件下, ABA的含量先上升后下降, 四倍体在轻度干旱胁迫时ABA的上升速度较二倍体快, 且含量极显著大于二倍体, 由此可见, 四倍体在干旱胁迫时ABA响应较二倍体灵敏, 从而减缓细胞代谢及水分消耗, 达到抗旱目的。赵春江等(2000)研究表明, ABA具有促进衰老的作用, 二倍体在中度及重度干旱胁迫时, 下部叶片表现衰老且程度比四倍体严重, 这可能是二倍体在中度及重度干旱胁迫时, ABA含量高于四倍体的原因。

干旱胁迫下, 植物会发生形态结构等特征的

变化, 随之产生一系列生理、生化、激素及相关抗旱基因的表达等方面的复杂变化, 从而显现出抗旱性的综合性状。本试验从形态、渗透调节物质、抗氧化能力及内源激素方面比较了2个倍性木薯对干旱胁迫的生理响应, 结果显示, 在干旱胁迫下, 四倍体木薯T-AOC强于二倍体, 产生较多的SOD来清除ROS, 减少植株体内的H₂O₂对细胞的破坏, 产生较少的MDA。同时, 四倍体通过GA、ZR和ABA的协同作用, 延长叶片的功能期, 从而达到比二倍体抗旱的效果。本研究为木薯抗旱品种选育提供理论依据, 对木薯干旱胁迫适应机制的研究具有重要意义。

参考文献(References)

- An FF, Chen SB, Li GH, et al (2015). Comparison analysis of starch and protein expression profiles on cassava tuberous roots cv. SC8 and its tetraploid. *Sci Agric Sin*, 48 (13): 2656–2665 (in Chinese with English abstract) [安飞飞, 陈松笔, 李庚虎等(2015). 华南8号木薯及其四倍体块根淀粉及蛋白表达谱的差异分析. *中国农业科学*, 48 (13): 2656–2665]
- An FF, Fan J, Li J, et al (2014). Comparison of leaf proteomes of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) cultivar NZ199 diploid and autotetraploid genotypes. *PLoS ONE*, 9 (4): e85991
- Gao DH, Gao Q, Xu HY, et al (2009). Physiological responses to gradual drought stress in the diploid hybrid *Pinus densata* and its two parental species. *Trees-struct Funct*, 23 (4): 717–728
- Gao TM, Wu Y, Li F, et al (2017). Effects of water stress on physiological characteristics and growth under water stress in seedling of sesame. *J Nucl Agric Sci*, 31 (11): 2229–2235 (in Chinese with English abstract) [高桐梅, 吴寅, 李丰等(2017). 苗期水分胁迫对芝麻生长和生理特性的影响. *核农学报*, 31 (11): 2229–2235]
- Ge YJ, He XY, Wang JF, et al (2014). Physiological and biochemical responses of *Phoebe bournei* seedlings to water stress and recovery. *Acta Physiol Plant*, 36 (5): 1241–1250
- Gu B, Yao QQ, Li KM, et al (2013). Change in physicochemical traits of cassava roots and starches associated with genotypes and environmental factors. *Starch-Stärke*, 65 (3-4): 253–263
- Jia RF, Yang ZJ, Xu DP, et al (2013). Growth and endogenous hormone content of *Dalbergia odorifera* seedlings under drought stress. *Ecol Environ*, 22 (7): 1136–1140 (in Chinese with English abstract) [贾瑞丰, 杨曾奖, 徐大平等(2013). 干旱胁迫对降香黄檀幼苗生长及内源激素含量的影响. *生态环境学报*, 22 (7): 1136–1140]
- Lai HJ (2014). Research on induction of cassava polyploid

- through 2n gametes (dissertation). Haikou: Hainan University (in Chinese with English abstract) [赖杭佳(2014). 木薯2n配子途径诱导多倍体的研究(学位论文). 海口: 海南大学]
- Lei Y (2008). Physiological responses of *Populus przewalskii* to oxidative burst caused by drought stress. *Russ J Plant Physiol*, 55 (6): 857
- Li YP, Huang J, Xu RL, et al (2013). Effects of salicylic acid and brassinolide on physiological characteristics in cassava seedling under drought stress. *Chin J Trop Agric*, 33 (10): 6–11 (in Chinese with English abstract) [李一萍, 黄洁, 许瑞丽等(2013). 干旱胁迫下水杨酸和油菜素内酯对木薯苗生理特性的影响. *热带农业科学*, 33 (10): 6–11]
- Lu SY, Chen CH, Wang ZH, et al (2009). Physiological responses of somaclonal variants of triploid bermudagrass (*Cynodon transvaalensis* × *Cynodon dactylon*) to drought stress. *Plant Cell Rep*, 28: 517–526
- Ma WT (2007). The drought resistance of different citrus rootstock seedlings (dissertation). Guiyang: Guizhou University (in Chinese with English abstract) [马文涛(2007). 不同柑橘实生砧木的抗旱性(学位论文). 贵阳: 贵州大学]
- Maherali H, Walden AE, Husband BC (2009). Genome duplication and the evolution of physiological responses to water stress. *New Phytol*, 184: 721–731
- Manzaneda AJ, Rey PJ, Bastida JM, et al (2012). Environmental aridity is associated with cytotype segregation and polyploidy occurrence in *Brachypodium distachyon* (Poaceae). *New Phytol*, 193 (3): 797
- Nie YM, Wen F, Guo WW (2013). Colchicine-induced autotetraploids of five cassava cultivars. *J Huazhong Agric Univ*, 32 (6): 8–12 (in Chinese with English abstract) [聂扬眉, 文峰, 郭文武(2013). 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*, 32 (6): 8–12]
- Shan ZY, Luo XL, Fan WJ, et al (2015). Effects of drought stress on the physiological characteristics of cassava seeding. *Chin J Trop Crop*, 36 (2): 339–343 (in Chinese with English abstract) [单忠英, 罗兴录, 樊吴静等(2015). 干旱胁迫对木薯苗生理特性影响研究. *热带作物学报*, 36 (2): 339–343]
- Song HY, Zhang ZW, An FF, et al (2014). Analysis on chlorophyll fluorescence parameters of photosystem II in cassava diploid and its autotetraploid. *Chin J Trop Crop*, 35 (12): 2410–2413 (in Chinese with English abstract) [宋红艳, 张振文, 安飞飞等(2014). 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*, 35 (12): 2410–2413]
- Sun CJ, Cheng ZH, Sun PG, et al (2016). Research advances on polyploid breeding of tropical crops. *China Trop Agric*, (2): 76–80 (in Chinese with English abstract) [孙长君, 程志号, 孙佩光等(2016). 热带作物多倍体育种研究进展. *中国热带农业*, (2): 76–80]
- Xie XY, Ma ZL, Bai P, et al (2014). The morphological and physiological responses of hot pepper (*Capsicum annuum* L.) to drought stress during blossom and fruit period. *Acta Ecologica Sin*, 34 (13): 3797–3805 (in Chinese with English abstract) [谢小玉, 马仲炼, 白鹏等(2014). 辣椒开花结果期对干旱胁迫的形态与生理响应. *生态学报*, 34 (13): 3797–3805]
- Xu EK, Fan GQ, Niu SY, et al (2014). Transcriptome wide profiling and expression analysis of diploid and autotetraploid *Paulownia tomentosa* × *Paulownia fortunei* under drought stress. *PLoS ONE*, 9 (11): e113313
- Zhang HY, Duan WX, Jie BT, et al (2018). Effects of drought stress at different growth stages on endogenous hormones and its relationship with storage root yield in sweetpotato. *Acta Agron Sin*, 44 (1): 126–136 (in Chinese with English abstract) [张海燕, 段文学, 解备涛等(2018). 不同时期干旱胁迫对甘薯内源激素的影响及其与块根产量的关系. *作物学报*, 44 (1): 126–136]
- Zhang MD, Chen Q, Shen SH (2011). Physiological responses of two Jerusalem artichoke cultivars to drought stress induced by polyethylene glycol. *Acta Physiol Plant*, 33: 313–318
- Zhang MS, Tan F, Zhang QT (2001). Physiological indices for rapid identification of sweet potato drought resistance and selection of methods. *Sci Agric Sin*, 34 (3): 260–265 (in Chinese with English abstract) [张明生, 谈锋, 张启堂(2001). 快速鉴定甘薯品种抗旱性的生理指标及方法的筛选. *中国农业科学*, 34 (3): 260–265]
- Zhang P, An D, Ma QX, et al (2013). Key scientific questions and recent advances in cassava molecular breeding. *SCIE SIN Vitae*, 43 (12): 1082–1089 (in Chinese with English abstract) [张鹏, 安冬, 马秋香等(2013). 木薯分子育种中若干基本科学问题的思考与研究进展. *中国科学生命科学*, 43 (12): 1082–1089]
- Zhang SN, Zhang HL, Zhang Y, et al (2011). Studies on activities of antioxidant enzymes in diploid and tetraploid radish under drought stress. *Acta Agric Jiangxi*, 23 (4): 39–41 (in Chinese with English abstract) [张蜀宁, 张红亮, 张宇等(2011). 干旱胁迫下二倍体、四倍体萝卜抗氧化酶活性比较. *江西农业学报*, 23 (4): 39–41]
- Zhao CJ, Kang SJ, Wang JH, et al (2000). Hormone regulation mechanism on wheat leaf aging. *Acta Agric Boreali Sin*, 15 (2): 53–56 (in Chinese with English abstract) [赵春江, 康书江, 王纪华等(2000). 植物内源激素对小麦叶片衰老的调控机理研究. *华北农学报*, 15 (2): 53–56]
- Zhao WK, Tong JH, Xie SX, et al (2008). The effects of drought stress on endogenous phytohormones in citrange. *Prog Modern Biomed*, 8 (9): 1662–1664 (in Chinese with English abstract) [赵文魁, 童建华, 谢深喜等(2008). 干旱胁迫对枳橙内源激素含量的影响. *现代生物医学进展*, 8 (9): 1662–1664]

- Zhou F, Liu ES, Zhao PJ, et al (2013). Impacts of drought stress on content of endogenous phytohormones at seedling stage of cassava. *Agric Res Arid Areas*, 31 (5): 238–244 (in Chinese with English abstract) [周芳, 刘恩世, 赵平娟等(2013). 干旱胁迫对苗期木薯内源激素含量的影响. *干旱地区农业研究*, 31 (5): 238–244]
- Zhou HW (2016). Studies on tetraploid induction of cassava in vitro and evaluation of the mutagenic material (dissertation). Nanning: Guangxi University (in Chinese with English abstract) [周慧文(2016). 木薯四倍体离体诱导与诱变材料评价研究(学位论文). 南宁: 广西大学]
- Zhou YQ, Bo QY (2011). Research on changing of endogenous hormones of fruit trees under drought stress. *North Fruits*, (3): 1–4 (in Chinese with English abstract) [周晏起, 卜庆雁(2011). 干旱胁迫下果树内源激素变化规律研究进展. *北方果树*, (3): 1–4]

Physiological responses of cassava variety ‘Xinxuan 048’ diploid and autotetraploid to drought stress

SHANG Xiao-Hong^{1,#}, SHAN Zhong-Ying^{1,#}, YAN Hua-Bing^{2,*}, XIAO Liang¹, CAO Sheng¹, ZHOU Hui-Wen¹

¹Key Lab of Guangxi Crop Genetic Improvement and Biotechnology, Nanning 530007, China

²Cash Crops Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning 530007, China

Abstract: In order to analyse the different response to drought tolerance of cassava (*Manihot esculenta*) variety ‘Xinxuan 048’ diploid and autotetraploid, we set up different treatments of drought stress to measure the morphology, osmotic adjustment indexes, antioxidant capacity and endogenous hormones of cassava diploid and its autotetraploid seedlings. The results showed that, with the increase of drought stress, leaves of the two genotype cassava appeared drooping, wilting, yellowing and withering, and the performance of diploid plant was more serious. Both of the contents of soluble protein and proline (Pro) of the two genotypes increased gradually with the increase of drought stress. The diploid was more sensitive, and accumulated more soluble protein and proline than the autotetraploid. The antioxidant indexes of the two genotype cassava increased with the strengthening of drought stress. The autotetraploid plant had stronger total antioxidant capacity (T-AOC) and higher superoxide dismutase (SOD) activity, but lower hydrogen peroxide (H₂O₂) content, malondialdehyde (MDA) content, peroxidase (POD) activity and catalase (CAT) activity compared with the diploid. With the increase of drought stress, the gibberellin (GA) contents in the two genotype cassava increased firstly and then drop. the GA content in autotetraploid plant was higher than that in the diploid. The indole acetic acid (IAA) contents of the two genotypes changed irregularity. The content of atin riboside (ZR) gradually declined in the diploid plant, but slightly increased firstly and then decreased quickly in autotetraploid, the ZR content in autotetraploid was always higher than that in diploid. It was observed that the content of abscisic acid (ABA) increased firstly and then decreased in both of the two genotype cassava, the autotetraploid ABA content under mild stress was great than that in diploid, but the other degree under stress was opposite. Comprehensive analysis showed that the autotetraploid cassava had strong antioxidant capacity under drought stress. Meanwhile, the synergistic effect of GA, ZR and ABA prolonged the functional period of leaves, so as to get higher drought resistance than diploid.

Key words: cassava (*Manihot esculenta*); diploid; autotetraploid; drought stress; physiological response

Received 2017-12-02 Accepted 2018-05-02

This work was supported by the Team Project of Guangxi Academy of Agriculture Science (Gui Nongke 2015YT61), Guangxi Funds for Bagui Scholars on Subtropical Crop Molecular Breeding (Gui talent file[2011]4), and Construction Project of Key Laboratory from Base and Talent of Guangxi Science and Technology Planning (16-380-64).

#Co-first authors.

*Corresponding authors (h.b.yan@hotmail.com).