

28 份木薯种质苗期耐水淹性初步评价

刘慧转^{1,2}, 曹敏^{2*}, 唐丽³, 宋记明⁴, 李均一^{1,2}, 冯亚亭^{1,2}, 骆凯^{1,2**}, 陈银华^{1,2**}

1. 海南大学三亚南繁研究院, 海南三亚 572025; 2. 海南大学热带农林学院, 海南海口 570228; 3. 海南省农业科学院农业环境与土壤研究所, 海南海口 571100; 4. 云南省农业科学院热带亚热带经济作物研究所, 云南保山 678000

摘要: 木薯 (*Manihot esculenta* Crantz) 作为热带地区第三大粮食作物, 是世界近六亿人的口粮。木薯主要栽培于热带地区, 常受到雨季水淹的危害, 导致产量和品质严重下降, 筛选耐水淹木薯种质具有重要意义。为研究不同木薯种质苗期耐水淹性差异, 采用盆栽模拟苗期水淹胁迫的方法, 对水淹胁迫 6 d 下 28 份木薯种质的株高增长量、叶绿素相对含量、相对电导率和超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD)、过氧化氢酶 (catalase, CAT) 活性进行测定, 采用变异系数分析、方差分析、相关性分析、主成分分析和隶属函数分析对其苗期耐水淹性进行综合评价。结果表明: 28 份木薯种质耐水淹性存在较大的差异, 水淹胁迫显著抑制了 15 份种质生长 ($P < 0.05$), 不同木薯种质对水淹胁迫的响应机制并不一致。相关性分析结果表明: 株高增长量和叶绿素相对含量呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 相关系数为 0.253; 叶绿素相对含量和相对电导率呈极显著负相关关系 ($P < 0.01$), 相关系数为 0.266。主成分分析结果显示: 前 4 个主成分可代替 6 个指标的 82.85% 贡献率, 其中第 I 主成分的载荷主要是 CAT, 第 II 主成分的载荷主要是株高增长量, 第 III 主成分的载荷主要是 SOD, 第 IV 主成分的载荷主要是叶绿素相对含量。通过隶属函数综合分析, 28 份木薯种质耐水淹性从强到弱依次为琼中 1 号、SC6068、SC201、ME191、M-F532、GR891、C222、GR3、F2000、罗勇 80、46-12、GR5、KU58、H660、SC5、F03P、M-GR911、CH20、M-F671、COL713、老板 2 号、JG1301、GR911、E407、F274、SC8、M-SC5、泰国。本研究结果将为木薯耐水淹性新品种培育和耐水淹机理研究提供理论基础和材料支持。

关键词: 木薯; 种质; 耐水淹性; 生理响应; 隶属函数分析

中图分类号: S533 **文献标志码:** A

Preliminary Evaluation of Waterlogging Tolerance of Twenty-eight Cassava Accessions at Seedling Stage

LIU Huizhuan^{1,2}, CAO Min^{2*}, TANG Li³, SONG Jiming⁴, LI Junyi^{1,2}, FENG Yating^{1,2}, LUO Kai^{1,2**}, CHEN Yinhua^{1,2**}

1. Sanya Nanfan Research Institute, Hainan University, Sanya, Hainan 572025, China; 2. College of Tropical Agrillculture and Forestry, Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China; 3. Agricultural Environment and Soil Research Institute, Hainan Academy of Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571100 China; 4. Institute of Tropical and Subtropical Economic Crops, Yunnan Provincial Academy of Agricultural Sciences, Baoshan, Yunnan 678000, China

Abstract: Cassava (*Manihot esculenta* Crantz) is the third largest food crop in the tropics and is the food ration of nearly 600 million people in the world. Cassava is mainly cultivated in tropical regions, where often damaged by waterlogging in rainy season, which leads to serious decline in yield and quality. Therefore, it is important for selecting cassava

收稿日期 2022-12-26; **修回日期** 2023-01-19

基金项目 海南省自然科学基金项目 (No. 320QN193); 国家木薯产业体系生物防治与综合防控岗位科学家专项 (No. CARS-11-hncyh)。

作者简介 刘慧转 (1998—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 木薯种质资源评价与利用; *同等贡献作者: 曹敏 (1996—), 女, 硕士, 研究方向: 木薯种质资源评价与利用。 **通信作者 (Corresponding author): 骆凯 (LUO Kai), E-mail: luok@hainanu.edu.cn; 陈银华 (CHEN Yinhua), E-mail: yhchen@hainanu.edu.cn。

germplasm resources with high waterlogging-resistance. In this study, a pot experiment was carried out, and plant height increment, relative chlorophyll content (SPAD), relative conductivity, superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) of 28 cassava germplasm resources were measured under waterlogging stress treatment after 6 days. Variance, correlation analysis, principal component analysis and subordinate function analysis were used to evaluate waterlogging resistance and screen the waterlogging tolerant germplasms at the seedlings stage. The waterlogging tolerance of 28 cassava germplasms had great difference and the response mechanism of different cassava germplasms to waterlogging stress showed huge difference among the 28 germplasm resources. There were significant positive correlation between plant height increment and relative chlorophyll content ($P<0.01$), and the correlation coefficient was 0.253. There were negative correlation coefficient between the relative chlorophyll content with relative conductivity of 0.266 ($P<0.01$). Principal component analysis using 6 indexes indicated that the 4 principal components accounted for 82.85% of accumulative contribution rates among the germplasms. The main factors were CAT, plant height increment, SOD, and relative chlorophyll content, respectively. According to subordinate function analysis, waterlogging tolerance of the germplasms from high to low was Qiongzong 1, SC6068, SC201, ME191, M-F532, GR891, C222, GR3, F2000, Luoyong 80, 46-12, GR5, KU58, H660, SC5, F03P, M-GR911, CH20, M-F671, COL713, Boss 2, JG1301, GR911, E407, F274, SC8, M-SC5, Thailand. The results of this study would provide basic materials for the breeding of new varieties of cassava with high waterlogging-tolerance and for the future research of cassava waterlogging tolerance mechanism.

Keywords: cassava; germplasm; waterlogging tolerance; physiological response; subordinate function analysis

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.04.005

水淹被公认为仅次于干旱的第二大自然灾害^[1]。据统计,水淹是造成全球经济损失最严重的自然灾害,损失占各种自然灾害的 40%左右。作物受水淹面积占我国耕地面积的 6.6%,最严重时受灾面积占我国耕地面积的 16.4%^[2-3]。植物在水淹初期时,得益于水中富含的溶解氧,长势较好;但随着水淹胁迫的持续,水中溶解氧消耗殆尽,根系呼吸受到阻碍,导致营养物质运输受阻、活性氧伤害、毒性代谢物积累、光合能力减弱等生理变化,最终影响植物生长发育^[4]。植物的耐水淹性是一个受多因素影响的复杂数量性状,不同物种和同一物种不同基因型对水淹的耐受能力差异较大,这为解析植物响应水淹的机理研究和耐水淹新品种选育提供丰富的遗传变异基础。ARBONA 等^[5]对柑橘 (*Citrus reticulata*) 的研究发现,水淹耐受性强的品种在水淹 25 d 时出现受害症状,而耐受性弱的品种仅在处理 7 d 时就已表现出受害症状。僧珊珊等^[6]对耐水淹性不同的玉米品种进行比较,结果显示,耐受性强的品种其根干重、根总长度、根系活力下降幅度相对较低,而乙醇脱氢酶、丙酮酸脱羧酶和乳酸脱氢酶活性增幅较高。张志浩等^[7]的研究报道,耐水淹辣椒品种的可溶蛋白含量较高,丙二醛含量较低。

木薯 (*Manihot esculenta* Crantz) 为大戟科 (Euphorbiaceae) 木薯属多年生植物,广泛栽培于热带和亚热带地区,为全世界近 6 亿人提供粮食保障^[8-9]。此外,木薯还是食品、医药、纺织、

饲料、绿色生物能源等行业的重要原材料,具有良好的应用和发展前景。自 19 世纪 20 年代引入中国以来,木薯已在广西、海南、广东、云南、江西、福建等地广泛种植。木薯生长期通常也是热带和亚热带地区的雨季,降水量大、降水时间集中,加之部分木薯园排水系统不完善,易发生由长时间积水内涝引起的水淹现象。相比较干旱、低温、病虫、草害等环境胁迫,水淹对木薯产量和质量的影响往往更容易被生产者忽视。CAO 等^[10]比较了木薯受水淹胁迫前后的生理和转录水平变化,发现叶片光合荧光特性、抗氧化系统酶活性均发生显著变化,差异表达基因主要富集在光合作用、氨基酸代谢和 RNA 转运和降解等通路;除此之外未见木薯响应水淹胁迫的相关报道。近年来,中国热带农业科学院等我国科研单位在木薯种质收集、评价和创新等方面开展了大量工作,自主培育出多种高产抗逆品种,然而木薯种质资源的耐水淹背景仍未知,其评价体系也尚未建立。

本课题组通过前期观察,从 77 份木薯种质中挑选出 28 份耐水淹性差异较大的代表性种质。在此基础上,采用盆栽的方式,对这 28 份木薯种质统一进行 6 d 的水淹处理,对叶片黄化和萎蔫程度、株高增长量、叶绿素相对含量、相对电导率和超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD)、过氧化氢酶 (catalase, CAT) 的活性进行测定,利用主成分分析、隶属函数法等比较木薯种质间的耐水淹性,

以期初步了解水淹胁迫对木薯生理特性的影响规律，选出耐水淹能力较强的种质，为相关品种的遗传选育和推广提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试木薯种质种植于海南大学儋州校区木薯种质资源圃，种质名称如表 1 所示，待植株长到 90 d 左右获取种茎。

盆栽试验于 2020 年 5—7 月在海南大学热带

作物学院农科试验基地的网棚内进行（19°29′N，109°28′E）。首先将种茎砍成 10 cm 左右的茎段做好标记后，扦插于农田土：营养土=3：1 的盆钵（12 cm×15 cm）中，待木薯生长至 45 d 左右时，选取长势一致的幼苗分成 3 个重复，每个重复 5 个单株，用于水淹胁迫试验。试验组采用套盆的方式进行水淹处理，将幼苗连盆一起移至套盆内（62 cm×36 cm×42 cm），注水淹没植株根部，使水深距土壤表面 4~5 cm，对照组为正常浇水处理。水淹胁迫处理持续 6 d。

表 1 供试 28 份木薯种质资源
Tab. 1 Detail of 28 cassava germplasms used in this study

编号 No.	种质 Germplasm	编号 No.	种质 Germplasm	编号 No.	种质 Germplasm	编号 No.	种质 Germplasm
1	ME191	8	F2000	15	SC5	22	泰国
2	46-12	9	M-GR911	16	琼中 1 号	23	GR911
3	罗勇 80	10	SC6068	17	GR3	24	M-SC5
4	GR5	11	M-F532	18	CH20	25	JG1301
5	C222	12	H660	19	老板 2 号	26	F274
6	SC201	13	GR891	20	SC8	27	M-F671
7	F03P	14	KU58	21	E407	28	COL713

1.2 方法

1.2.1 观测叶片黄化和萎蔫程度 观测并记录水淹处理后，每个处理随机选择 6 株观察绿色、延展健康叶片占总叶百分比，并采用打分制对植株的萎蔫程度进行打分：0 分表示萎蔫最严重，10 分表示无萎蔫。通过有无叶片黄化、卷曲将萎蔫程度分为 4 个等级：0 级，无叶片黄化、卷曲；1 级，0%~30%叶片黄化、卷曲为轻度萎蔫；2 级，30%~70%为中度萎蔫；3 级，70%~100%为重度萎蔫^[11]。

1.2.2 株高增长量 分别测量水淹处理前和水淹处理 6 d 时各单株基部至茎顶端的长度，2 次株高差值为植株的株高增长量。

1.2.3 叶绿素相对含量（SPAD） 水淹处理前和水淹处理 6 d 时，使用手持叶绿素测定仪（SPAD-502 Plus）测定每株幼苗的叶绿素相对含量，每株幼苗选取部位相近的 3 个完全展开叶并标记，每个叶片在主叶脉附近分别读取 10 个数值，其平均值为该植株的叶绿素相对含量。

1.2.4 叶片相对电导率 水淹处理 6 d 时，分别取试验组和对照组有代表性的叶片，参照刘金英^[12]的方法，使用电导率仪（DDS-307A）测定叶片相

对电导率。

1.2.5 抗氧化酶活性测定 采用氮蓝四唑法测定 SOD 的活性（U/g）；采用愈创木酚法测定 POD 的活性[U/(g·min)⁻¹]^[13]；采用紫外吸收法测定 CAT 的活性[U/(g·min)⁻¹]。

1.3 数据处理

采用 Excel 2021 软件进行数据统计、数据整理和图表制作，采用 SPSS 26.0 软件对不同处理的平均值进行 LSD 多重比较、主成分分析和相关性分析。为比较各种质的耐水淹性和水淹胁迫对各指标的影响，将各评价指标换算成耐水淹系数、变异系数、变异指数进行统计分析和主成分分析。

变异系数(CV)=SD/Mean×100% （1）

式中，SD 为标准差偏差，Mean 为指标平均值。

变异指数(CV_D)=| CV_T-CV_C | /(CV_T+CV_C)/2 （2）

式中，CV_T 为所有供试材料某指标在水淹处理后的变异系数；CV_C 为所有供试材料同指标正常条件下的变异系数^[14]。

耐水淹系数(X)=E₀/E₁ （3）

式中，E₀ 为水淹胁迫处理的测定值，E₁ 为正常条件下的测定值，其中测定值为株高增长量，

叶绿素相对含量，相对电导率，SOD、POD、CAT 活性。

同时，采用隶属函数法评价 28 份木薯种质，以水淹系数的隶属函数值对不同木薯种质进行综合评价，比较各种质耐水淹能力。计算公式如下：

正向隶属函数 $U_{(X_i)}=(X_i-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$ (4)

反向隶属函数 $U_{(X_i)}=1-(X_i-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$ (5)

式中， $U_{(X_i)}$ 为各材料第 i 个性状的隶属函数值， X_i 为各材料某一指标性状的相对测量值，相对测量值为水淹胁迫下测量值与对照条件下测量值之比， $X_{\max}$ 和 $X_{\min}$ 分别为所有供试种质资源中第 i

个指标性状的最大值和最小值。

2 结果与分析

2.1 评价指标的统计学分析

对株高增长量、叶绿素相对含量、相对电导率、SOD、POD、CAT 等 6 个评价指标进行统计学分析。结果显示，在水淹条件下各指标均受影响，对照组和试验组各指标的变异系数范围分别为 11.52%~77.00%和 13.39%~101.77%，且叶绿素相对含量变异系数最小（表 2）。此外，SOD、POD 的水淹变异指数较大，说明水淹胁迫对其影响较大。

表 2 供试木薯种质水淹胁迫 6 d 时各生理指标统计分析

Tab. 2 Statistical analysis of all physiological indexes on tested cassava accessions at 6 days of waterlogging treatment

项目 Item	参数 Parameter	株高增长量 Plant height increment/cm	叶绿素相对含量 SPAD	相对电导率 Relative conductivity/%	SOD /(U·g ⁻¹)	POD /(U·g ⁻¹ ·min ⁻¹)	CAT /(U·g ⁻¹ ·min ⁻¹)
CK	平均值	1.08	32.20	16.37	153.45	42.21	72.18
	最大值	2.63	37.79	34.73	377.46	151.58	226.03
	最小值	0.23	23.82	10.22	42.99	13.24	4.63
	标准差偏差	0.58	3.71	6.52	118.16	26.42	53.88
	变异系数/%	53.59	11.52	39.82	77.00	62.59	74.65
水淹处理	平均值	0.59	30.52	17.18	159.79	44.28	79.58
	最大值	1.23	37.20	48.40	362.28	218.09	293.95
	最小值	0.10	23.50	10.72	50.50	9.60	34.48
	标准差偏差	0.30	4.09	7.22	99.50	45.06	54.55
	变异系数/%	50.79	13.39	42.06	62.27	101.77	68.55
	水淹变异指数/%	5.35	14.97	5.47	21.15	47.68	8.52

2.2 水淹胁迫对木薯形态特征的影响

叶片黄化和萎蔫是植物受水淹胁迫的典型症状。通过打分法评价不同种质叶片萎蔫程度，分

值越大，表示萎蔫程度越低，结果如图 1 所示。其中，有 18 份种质的分值大于 7，10 份种质的分值小于 7。

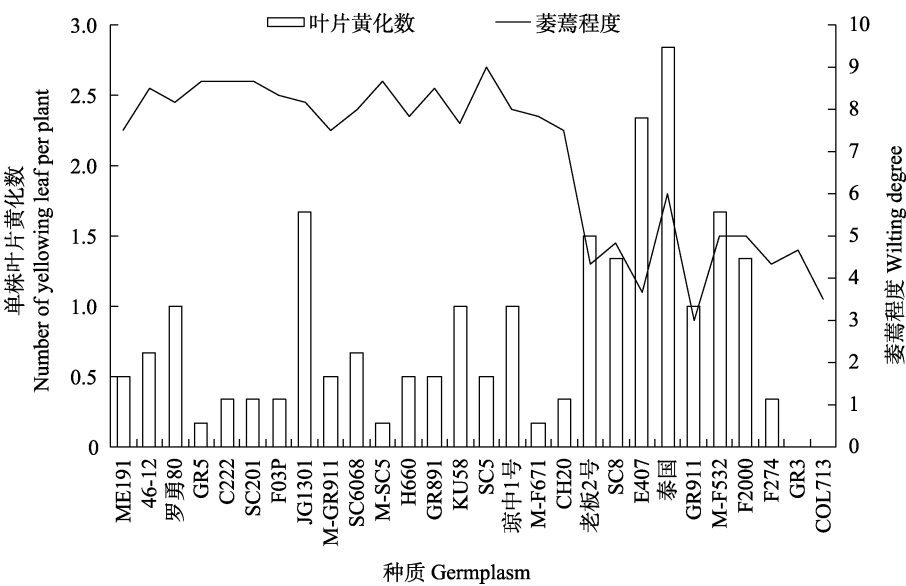


图 1 水淹胁迫下木薯种质叶片黄化数和萎蔫程度

Fig. 1 Yellowing leaf number and wilting degree of cassava germplasm under waterlogging stress

水淹胁迫处理后,各种质相比较正常浇水的对照组,其株高增长量表现出不同的变化(图 2)。泰国、F03P、JG1301、M-GR911、M-F532、老板 2 号、SC8、C222、E407、KU58、F274、GR3、COL713、M-SC5 和 GR911 的株高受到显著抑制,其中 E407 种质的抑制率最高,株高增长量相比

对照组降低 79.7%。ME191、46-12、罗勇 80、GR5、SC201、SC6068、H660、GR891、SC5、琼中 1 号、M-F671、CH20、F2000 在水淹胁迫后株高增长量与对照相比无显著差异,说明持续 6 d 的水淹胁迫暂未影响这 13 份种质的植株生长。

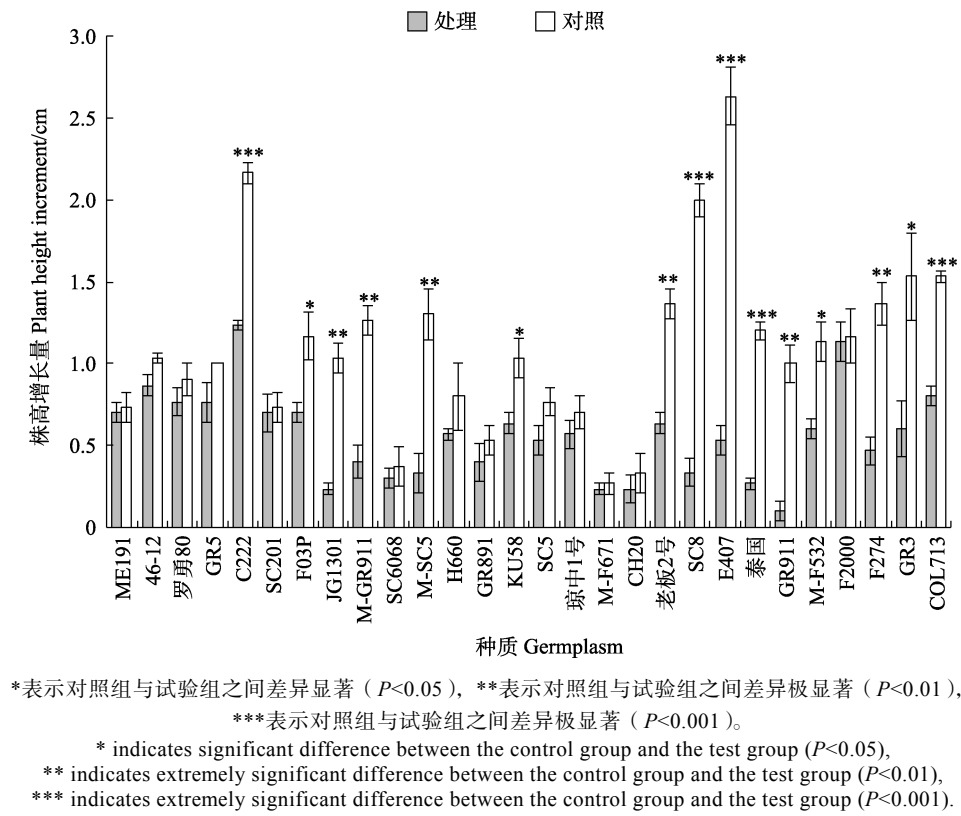


图 2 水淹胁迫下 28 份木薯种质的株高增长量

Fig. 2 Plant height increment of 28 cassava germplasms under waterlogging stress

2.3 水淹胁迫对木薯叶绿素相对含量 (SPAD) 和相对电导率的影响

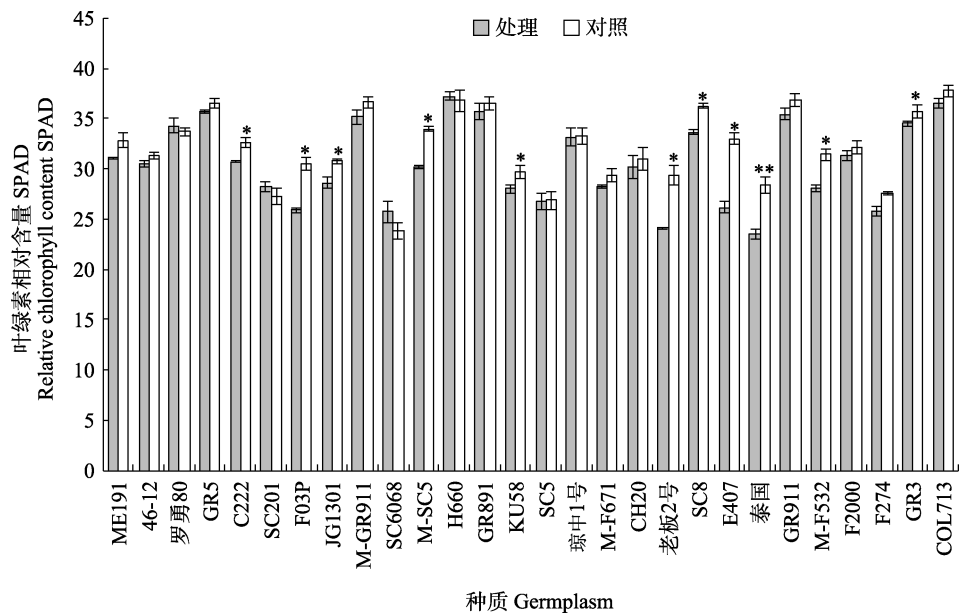
使用 SPAD-502 Plus 仪测定 28 份木薯种质的叶绿素相对含量,结果显示,C222、F03P、JG1301、M-SC5、KU58、老板 2 号、SC8、E407、泰国、M-F532、GR3 受到水淹胁迫后的叶绿素相对含量显著低于对照组 ($P<0.05$),其中泰国的叶绿素相对含量受到水淹胁迫的影响最大,相较对照组降低了 17.2% (图 3)。相对电导率测定结果显示,罗勇 80、JG1301、M-SC5、H660、SC5、CH20、老板 2 号、F274 受到水淹胁迫后的相对电导率显著高于对照组 ($P<0.05$),说明水淹胁迫导致叶片细胞内含物外渗;琼中 1 号、SC6068、SC201、ME191、M-F532、GR891、C222、GR3、F2000、46-12、GR5、KU58、F03P、M-GR911、

M-F671、COL713、GR911、E407、SC8、泰国的相对电导率值与对照无显著差异,说明这些种质的叶片结构较完整,细胞内含物外渗较少(图 4)。

2.4 水淹胁迫对木薯叶片抗氧化酶的影响

水淹胁迫下,木薯叶片 SOD、POD、CAT 活性的变化情况如图 5 所示。结果可见,SOD、POD 和 CAT 活性均发生显著变化的种质有 22 份,占总数的 78.6%。与对照组相比,水淹胁迫显著降低 GR5、M-SC5、H660、GR891、CH20、老板 2 号、泰国、GR911、F2000 的 SOD 活性 ($P<0.05$),ME191、46-12、罗勇 80、C222、SC201、F03P、M-GR911、KU58、SC5、琼中 1 号、SC8、E407、M-F532、GR3、COL713 则显著升高;水淹胁迫后,ME191、罗勇 80、KU58、SC5、M-F671、SC8、E407、泰国、COL713 的 POD 活性显著下

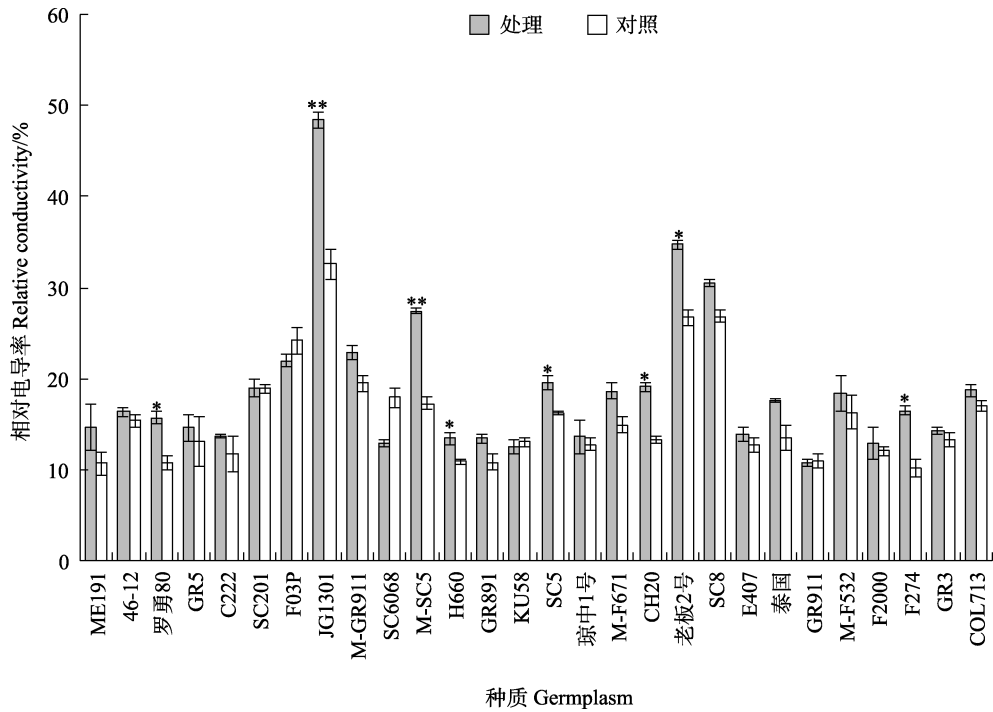
降, GR5、SC201、JG1301、M-GR911、SC6068、M-SC5、GR891、琼中 1 号、CH20、老板 2 号、M-F532、F2000、GR3 则显著升高; ME191、罗勇 80、F03P、H660、GR891、琼中 1 号、CH20、老板 2 号、GR911、M-F532 在水淹之后 CAT 的活性显著上升, 而 GR5、C222、SC201、JG1301、



*表示对照组与试验组之间差异显著 ($P<0.05$), **表示对照组与试验组之间差异极显著 ($P<0.01$).
* indicates significant difference between the control group and the test group ($P<0.05$),
** indicates extremely significant difference between the control group and the test group ($P<0.01$).

图 3 水淹胁迫下 28 份木薯种质的叶绿素相对含量

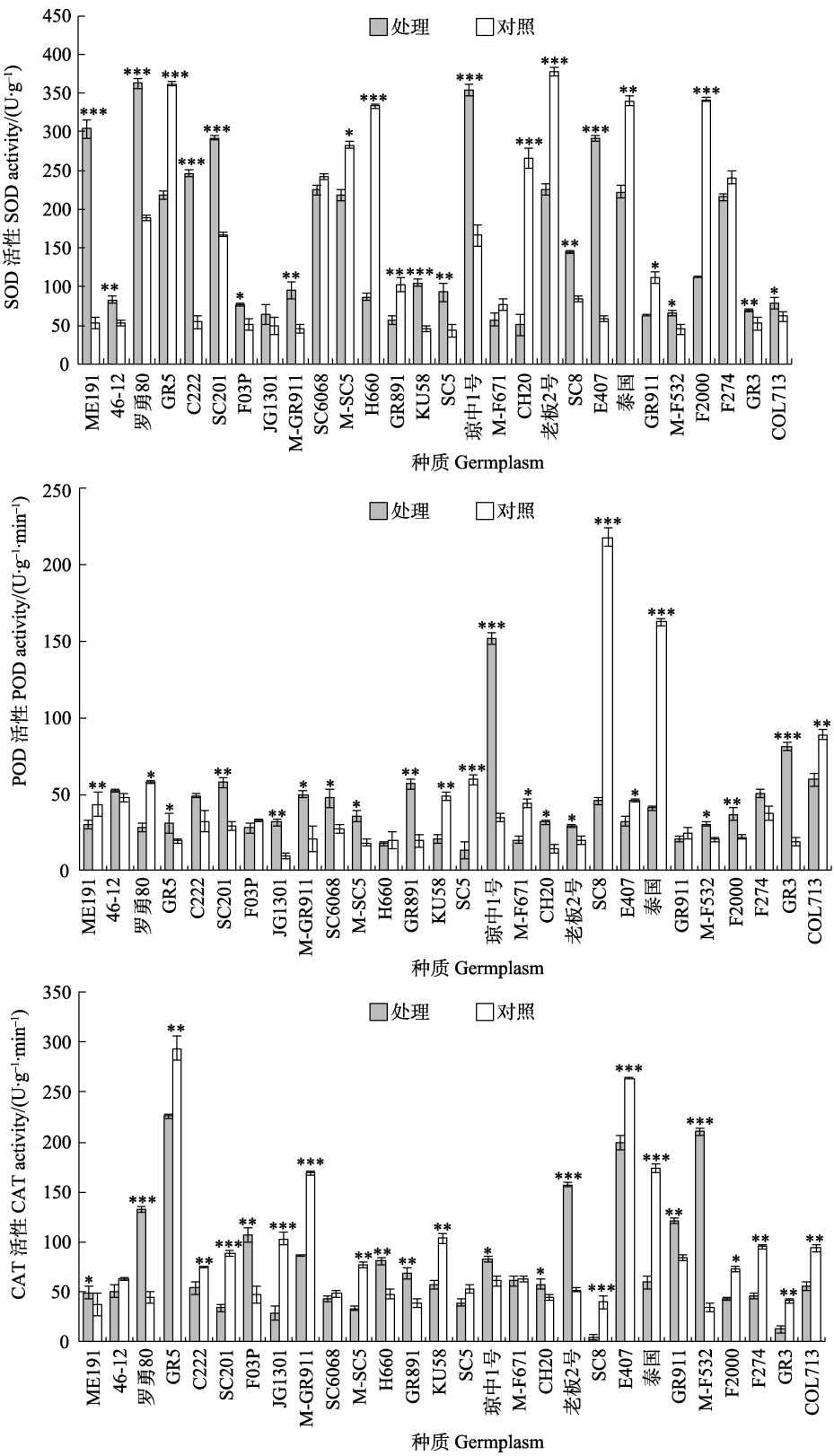
Fig. 3 Statistics of relative chlorophyll content of 28 cassava germplasms under waterlogging stress



*表示对照组与试验组之间差异显著 ($P<0.05$), **表示对照组与试验组之间差异极显著 ($P<0.01$).
* indicates significant difference between the control group and the test group ($P<0.05$),
** indicates extremely significant difference between the control group and the test group ($P<0.01$).

图 4 水淹胁迫下 28 份木薯种质的叶片相对电导率

Fig. 4 Relative electrical conductivity of leaves of 28 cassava germplasms under waterlogging stress



*表示对照组与试验组之间差异显著 ($P<0.05$),
表示对照组与试验组之间差异极显著 ($P<0.01$), *表示对照组与试验组之间差异极显著 ($P<0.001$)。
* indicates significant difference between the control group and the test group ($P<0.05$),
** indicates extremely significant difference between the control group and the test group ($P<0.01$),
*** indicates extremely significant difference between the control group and the test group ($P<0.001$).

图 5 水淹胁迫下 28 份木薯种质的 SOD、POD 及 CAT 酶活性分析

Fig. 5 SOD, POD and CAT enzyme activity analysis of 28 cassava germplasms under waterlogging stress

M-GR911、M-SC5、KU58、SC8、E407、泰国、F2000、E274、GR3、COL713 的 CAT 活性则显著降低。

2.5 28 份木薯种质各指标的相关性分析

由各指标的水淹系数相关系数矩阵可看出，

SOD 活性与叶绿素相对含量、CAT 活性呈显著正相关；POD 与相对电导率呈显著负相关；株高增长量与叶绿素相对含量存在极显著正相关；叶绿素相对含量和相对电导率呈极显著负相关 ($P<0.01$)，且相关系数最高为 0.266 (表 3)。

表 3 水淹处理 6 d 下各指标之间的相关性分析
Tab. 3 Correlation analysis of different indexes under 6 days of waterlogging treatment

指标 Index	株高增长量 Plant height increment	叶绿素相对含量 SPAD	相对电导率 Relative conductivity	SOD	POD	CAT
株高增长量	1.000					
叶绿素相对含量	0.253**	1.000				
相对电导率	0.045	-0.266**	1.000			
SOD	0.060	0.141*	-0.034	1.000		
POD	-0.067	-0.004	-0.136*	0.034	1.000	
CAT	0.081	0.109	0.115	0.193**	0.035	1.000

注：*表示显著相关 ($P<0.05$)，**表示极显著相关 ($P<0.01$)。
Note: * indicates significant correlation ($P<0.05$), ** indicates extremely significant correlation ($P<0.01$).

2.6 主成分分析

对 28 份木薯种质的 6 个性状指标进行主成分分析。结果显示，前 4 个主成分分析的累计贡献率达 82.85%，基本能代表 6 个性状的绝大部分信息。第 I 主成分特征值为 1.90，方差贡献率为 31.66%，其中 CAT (0.77)、POD (0.70) 和相对电导率 (0.61) 的载荷值较大，可认为 CAT、POD 是第 I 主成分的代表因子；第 II 主成分特征值为 1.27，方差贡献率为 21.23%，载荷值最大的是株

高增长量 (0.89)，可称该主成分是反映株高增长量的因子；第 III 主成分的方差贡献率为 16.34%，最大载荷值为 SOD (-0.71)，可认为 SOD 是第 III 主成分的代表因子；第 IV 主成分的方差贡献率为 13.62%，最大载荷值是叶绿素相对含量 (0.68)，该指标可称为第 IV 主成分的代表因子。在这 4 个主成分中指标的载荷值越大对水淹的影响越大，因此，对木薯苗期水淹影响较大的指标为 SOD、CAT、POD 和株高增长量 (表 4)。

表 4 木薯种质主成分分析
Tab. 4 Cassava germplasm principal component analysis

指标 Index	第 I 主成分 Principal component I	第 II 主成分 Principal component II	第 III 主成分 Principal component III	第 IV 主成分 Principal component IV
CAT	0.77	0.03	0.29	-0.11
POD	0.70	-0.33	0.42	0.17
SOD	0.45	0.05	-0.71	0.50
相对电导率	0.61	0.56	0.06	0.11
株高增长量	-0.04	0.89	0.02	-0.22
叶绿素相对含量	-0.49	0.25	0.47	0.68
特征值	1.90	1.27	0.98	0.82
方差贡献率/%	31.66	21.23	16.34	13.62
累计贡献率/%	31.66	52.90	69.24	82.85

2.7 基于隶属函数的耐水淹性综合评价

将 28 份木薯种质的株高增长量、叶绿素相对含量、相对电导率、SOD 活性、POD 活性和 CAT 活性 6 个评价指标进行隶属函数计算。结果如表 5 所示，根据 6 个评价指标的隶属函数平均值进

行排序，琼中 1 号、SC6068、SC201、ME191、M-F532、GR891、C222、GR3、F2000、罗勇 80、46-12 耐水淹综合表现较好，老板 2 号、JG1301、GR911、E407、F274、SC8、M-SC5、泰国等耐水淹综合评价较差。

表 5 木薯种质各指标的隶属函数值
Tab. 5 Subordinate function values of each index of cassava germplasm

品种 Specie	株高增长量 Plant height increment	叶绿素 相对含量 SPAD	相对电导率 Relative conductivity	SOD	POD	CAT	隶属值均值 Average of Subordi- nate function
琼中 1 号	0.83	0.71	0.61	0.35	1.00	0.21	0.62
SC6068	0.84	1.00	1.00	0.13	0.37	0.13	0.58
SC201	1.00	0.86	0.68	0.28	0.42	0.04	0.55
ME191	1.00	0.55	0.27	1.00	0.12	0.20	0.52
M-F532	0.50	0.36	0.55	0.23	0.30	1.00	0.49
GR891	0.76	0.65	0.42	0.07	0.65	0.27	0.47
C222	0.55	0.52	0.50	0.79	0.31	0.10	0.46
GR3	0.34	0.61	0.61	0.21	0.97	0.03	0.46
F2000	1.00	0.63	0.60	0.03	0.36	0.08	0.45
罗勇 80	0.88	0.79	0.18	0.31	0.07	0.48	0.45
46-12	0.86	0.64	0.61	0.25	0.21	0.11	0.45
GR5	0.78	0.64	0.56	0.07	0.33	0.11	0.42
KU58	0.60	0.53	0.73	0.38	0.05	0.07	0.39
H660	0.71	0.76	0.42	0.01	0.17	0.26	0.39
SC5	0.70	0.71	0.46	0.36	0.00	0.10	0.39
F03P	0.59	0.19	0.78	0.24	0.15	0.36	0.38
M-GR911	0.25	0.58	0.49	0.34	0.53	0.07	0.38
CH20	0.70	0.63	0.21	0.00	0.48	0.20	0.37
M-F671	0.91	0.58	0.41	0.10	0.06	0.14	0.37
COL713	0.49	0.60	0.57	0.20	0.11	0.08	0.34
老板 2 号	0.43	0.10	0.35	0.07	0.30	0.49	0.29
JG1301	0.15	0.48	0.15	0.20	0.75	0.03	0.29
GR911	0.00	0.59	0.71	0.07	0.15	0.22	0.29
E407	0.12	0.00	0.59	0.86	0.12	0.02	0.28
F274	0.28	0.50	0.00	0.13	0.28	0.06	0.21
SC8	0.08	0.47	0.32	0.27	0.00	0.00	0.19
M-SC5	0.18	0.33	0.03	0.10	0.41	0.05	0.19
泰国	0.14	0.12	0.35	0.08	0.01	0.04	0.12
平均值	0.56	0.54	0.47	0.25	0.31	0.18	0.39

3 讨论

根系缺氧是水淹胁迫对陆生植物造成伤害的直接原因，缺氧使植物的呼吸模式由有氧呼吸转变为无氧呼吸，导致有毒物质积累以及营养成分的吸收转运受到影响，进而抑制植物生长发育以及出现早衰萎蔫现象^[15]。叶片是对包括水淹胁迫在内的逆境胁迫最为敏感的地上组织之一，通常最先表现出受害症状^[16]。受到水淹胁迫时，植物叶片光合色素合成和光合作用相关酶活性均受到抑制，直接影响光合速率；随着水淹胁迫加剧，还会使叶片衰老、变黄、脱落，新叶生长受阻^[17-18]。本研究选取了黄化叶片数、萎蔫程度、株高增长

量等形态指标以及叶绿素相对含量来反映不同木薯种质在水分胁迫下的变化。不同植物、同一植物的不同品种在水淹胁迫处理中表现出来的形态、生理代谢等特征变化情况不同，反映出抗水淹能力在种间和品种间存在遗传差异^[19]。前人对耐水淹性强、中等和较差的 3 个柑橘品种进行水淹胁迫，结果发现，耐水淹性差的品种在处理 7 d 后出现受害症状，而耐水淹性强和中等的品种则分别在胁迫 25 d 和 14 d 时才表现出症状^[5]。本研究中，潜在耐水淹的 18 份木薯种质的萎蔫程度、株高增长量和叶绿素相对含量的表现整体优于其他 10 份种质，说明这些种质可能通过改变一

系列形态结构和生理代谢, 提高对缺氧环境的适应能力。

当植物处于淹水等逆境条件下时, 植物体内产生大量活性氧 (reactive oxygen species, ROS), 导致膜脂过氧化, 细胞结构破坏, 影响植物正常生长, 植物启动体内抗氧化酶系统来清除过量的 ROS 来维持其代谢平衡^[20-21]。SOD 作为植物抗氧化系统的第一道防线将超氧阴离子自由基 ($O_2^{\cdot-}$) 转化为过氧化氢 (H_2O_2), 再通过 POD 和 CAT 将 H_2O_2 分解成水以清除 $O_2^{\cdot-}$ 并防止膜脂过氧化损伤细胞其他成分。植物 POD 和 CAT 在清除活性氧过程中通常表现出互补效应^[22-23]。前人研究表明, SOD、POD、CAT 等抗氧化酶与植物耐水淹性关系密切^[24-25]。金艺等^[26]研究发现, POD、SOD、CAT 活性随着水淹胁迫程度的加剧而增加。SIMOVA-STOILOVA 等^[27]报道, 短期水淹胁迫下 SOD、CAT 及抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX) 等酶的活性会升高, 但随着水淹持续进行, 酶活性则随之下降。CAO 等^[10]对木薯的研究中发现, 水淹 6 d 后, 木薯 SC6068 品种的 POD、SOD 和 CAT 活性均显著高于水淹前的。本研究结果与上述研究相似, 木薯各种质在水淹胁迫后, 至少有 1 个抗氧化酶活性发生显著变化, 说明木薯能通过调节自身抗氧化酶系统表现出不同程度的抗性。例如, ME191 在水淹 6 d 后 SOD 和 CAT 活性显著高于对照, POD 活性则相反; JG1301 的 POD 和 CAT 活性也出现相反的变化趋势, 说明 POD 和 CAT 在催化过氧化物的过程中出现了补偿机制。徐倩等^[28]研究表明, 木芙蓉 (*Hibiscus mutabilis*) 在水淹 15 d 后, 其 SOD 与 CAT 活性呈正显著相关。吴蔚^[29]在进行水淹胁迫对香菇草 (*Hydrocotyle vulgaris*) 生长的影响时发现, 电导率与叶绿素含量呈负相关关系。本研究对木薯株高增长量、叶绿素含量、相对电导率、SOD、POD 与 CAT 活性进行相关性分析, 结果表明, SOD 与 CAT 活性呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 叶绿素相对含量和相对电导率呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 这与前人的研究结果一致。

植物的耐水淹性是一个受多因素影响的复杂数量性状, 不同性状与耐水淹性的相关度也不尽一致。因此, 通过单一性状或少量性状的评价, 不能准确反映种质耐水淹的强弱^[30]。将不同抗性评价指标换算成抗性系数 (如抗旱系数、耐寒系数、耐水淹系数等), 能够在一定程度上消除种质

(品种) 间的固有差异。本研究通过主成分分析、相关性分析和隶属函数分析等方法, 克服了仅用几个指标评价 1 个或 2 个种质的不足。比如, 通过主成分分析法将原来多个彼此相关的变量组合成相互无关的 4 个主成分, 可以解释 82.85% 的表型变异, 并获得各指标的以及指标间的相关性, 克服了指标间的相关性及信息的重叠。采用模糊隶属函数分析法可对种质的不同性状指标进行综合分析, 将各指标系数转变成 [0,1] 的度量值, 在进行同一量化后综合比较, 可直观、全面地对不同种质的综合性能做出合理的评价^[31]。隶属函数分析方法在菊花 (*Chrysanthemum morifolium*)、花生 (*Arachis hypogaea*)、绿豆 (*Vigna radiata*)、玉米 (*Zea mays*)、水稻 (*Oryza sativa*) 等作物的抗性材料评价和筛选中获得成功应用^[32-36]。本研究通过隶属函数法对各木薯种质进行耐水淹性综合评价, 其中琼中 1 号、SC6068、SC201、ME191、M-F532、GR891、C222、GR3、F2000、罗勇 80、46-12 木薯种质的综合评分较高, 可作为潜在的耐水淹种质 (品种) 进行开发利用。值得注意的是, 耐水淹性并不是唯一衡量优良品种的标准, 针对筛选出的耐水淹性强的种质大多不是现有主栽品种的问题, 下一步应重点关注耐水淹种质的产量与品质相关农艺性状, 通过杂交等育种手段创制高产、优异且耐水淹的新品种。

参考文献

- [1] ROSCOE P. A changing climate for anthropological and archaeological research? improving the climate-change models[J]. *American Anthropologist*, 2014, 116(3): 535-548.
- [2] 周月华, 彭涛, 史瑞琴. 我国暴雨洪涝灾害风险评估研究进展[J]. *暴雨灾害*, 2019, 38 (5): 494-501.
ZHOU Y H, PENG T, SHI R Q. Research progress on risk assessment of heavy rainfall and flood disasters in China[J]. *Heavy Rain and Disasters*, 2019, 38(5): 494-501. (in Chinese)
- [3] 徐源畅. 农作物洪灾后恢复措施[J]. *南方农业*, 2021, 15 (33): 16-20.
XU Y C. Crop recovery measures after flooding[J]. *South China Agriculture*, 2021, 15(33): 16-20. (in Chinese)
- [4] PARENT C, CAPELLI N, BERGER A, CREVECOEUR M, DAT J F. An overview of plant responses to soil waterlogging[J]. *Plant Stress*, 2008, 2(1): 20-27.
- [5] ARBONA V, HOSSAIN Z, LOPEZ-CLIMENT M F, PEREZ-CLEMENTE R M, GOMEZ-CADENAS A. Anti-oxidant enzymatic activity is linked to waterlogging stress

- tolerance in citrus[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 132(4): 452-466.
- [6] 僧珊珊, 王群, 李潮海, 刘天学, 赵龙飞. 淹水胁迫下不同玉米品种根结构及呼吸代谢差异[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(20): 4141-4148.
- SENG S S, WANG Q, LI C H, LIU T X, ZHAO L F. Difference in root structure and respiration metabolism between two maize cultivars under waterlogging stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2012, 45(20): 4141-4148. (in Chinese)
- [7] 张志浩, 刘秀梅, 王倩, 凌春辉, 颜攀, 孟诗原, 韦业, 王华田, 马玲. 水涝胁迫下 5 个花椒品种抗氧化能力的比较[J]. *经济林研究*, 2019, 37(4): 179-187.
- ZHANG Z H, LIU X M, WANG Q, LING C H, YAN P, MENG S Y, WEI Y, WANG H T, MA L. Comparison of antioxidant capacity of five *Zanthoxylum bungeanum* cultivars under waterlogging stress[J]. *Non-wood Forest Research*, 2019, 37(4): 179-187. (in Chinese)
- [8] 李开绵, 林雄, 黄洁. 国内外木薯科研发展概况[J]. *热带农业科学*, 2001(1): 56-60.
- LI K J, LIN X, HUANG J. General situation of cassava scientific research at home and abroad[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2001(1): 56-60. (in Chinese)
- [9] 严华兵, 叶剑秋, 李开绵. 中国木薯育种研究进展[J]. *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[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, 31(15): 63-70. (in Chinese)
- [10] CAO M, ZHENG L L, LI J Y, MAO Y M, ZHANG R, NIU X L, GENG M T, ZHANG X F, HUANG W, LOU K, CHEN Y H. Transcriptomic profiling suggests candidate molecular responses to waterlogging in cassava[J]. *PLoS One*, 2022, 17(1).
- [11] 洪双, 李浩, 许鲲, 程希, 李洪戈, 张付贵, 曾长立, 伍晓明. 甘蓝型油菜微核心种质耐旱鉴定与评价指标筛选[J]. *中国油料作物学报*, 2018, 40(2): 209-217.
- HONG S, LI H, XU K, CHENG X, LI H G, ZHANG F G, ZENG C L, WU X M. Identification of a mini-core collection of *Brassica napus* accessions for drought tolerance and selection of evaluation indices[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2018, 40(2): 209-217. (in Chinese)
- [12] 刘金英. 干旱胁迫对过表达 *PeMPK7* 杨树幼苗生长及生理特性的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2022.
- LIU J Y. Effects of drought stress on growth and physiology characteristics of *PeMPK7*-overexpressed poplar[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2022. (in Chinese)
- [13] 赵保成. 中国芒 (*Miscanthus sinensis*) 种子及幼苗对干旱胁迫的生理响应[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- ZHAO B C. Physiological Responses of *Miscanthus sinensis* seed and seedling to drought stress[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2013. (in Chinese)
- [14] 李怡, 侯向阳, 武自念, 任卫波, 赵青山, 梁潇. 羊草种质资源抗旱性综合评价[J]. *中国草地学报*, 2019, 41(1): 75-82.
- LI Y, HOU X Y, WU Z N, REN W B, ZHAO Q S, LIANG X. Comprehensive evaluation on drought-resistance of *Leymus chinensis* germplasm resources[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2019, 41(1): 75-82. (in Chinese)
- [15] SAIRAM R K, KUMUTHA D, EZHILMATHI K, DESHMUKH P S, SRIVASTAVA G C. Physiology and biochemistry of waterlogging tolerance in plants[J]. *Biologia Plantarum*, 2008, 52(3): 401-12.
- [16] 王晓荣, 胡兴宜, 唐万鹏, 庞宏东, 周少辉. 模拟长江滩地水淹胁迫对 3 种树种幼苗生理生态特征的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2015, 43(1): 45-49.
- WANG X R, HU X Y, TANG W P, PANG H D, ZHOU S H. Effects of waterlogging stress on ecophysiological characteristics of tree seedlings of three species in flooding land of Yangtze River[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2015, 43(1): 45-49. (in Chinese)
- [17] LIU J X, WANG M M. Influence of waterlogging stress on the growth and photosynthesis of *Vetiveria zizanioides*[J]. *Pratacultural Science*, 2005, 22(7): 71-73.
- [18] WU Y S, YANG C Y. Physiological responses and expression profile of NADPH oxidase in rice (*Oryza sativa*) seedlings under different levels of submergence[J]. *Rice*, 2016, 9(1): 1-10.
- [19] 王丽, 李瑞莲, 周仲华, 周文新, 孙红梅, 王峰. 植物抗涝性研究进展[J]. *作物研究*, 2013, 27(1): 75-80.
- WANG L, LI R L, ZHOU Z H, ZHOU W X, SUN H M, WANG F. Research progress on waterlogging resistance of plants[J]. *Crop Research*, 2013, 27(1): 75-80. (in Chinese)
- [20] SALAH A, ZHAN M, CAO C G, HAN Y L, LIU Z H, LI P, YE M, JIANG Y. γ -aminobutyric acid promotes chloroplast ultrastructure, antioxidant capacity, and growth of waterlogged maize seedlings[J]. *Science Report*, 2019, 9(1): 484-503.
- [21] 代捷. 秋茄幼苗对潮汐水淹的适应机制[D]. 上海: 华东师范大学, 2018.
- DEI J. Adaptational mechanism of mangrove seedlings of *Kandelia obovata* to tidal waterlogging[D]. Shanghai: East China Normal University, 2018. (in Chinese)
- [22] 高华晨. 不同高粱品种抗氧化指标及内源激素分析[D]. 沈阳: 沈阳师范大学, 2019.
- GAO H C. Antioxidant index and endogenous hormone analysis of different sorghum varieties[D]. Shenyang: Shenyang Normal University, 2019. (in Chinese)
- [23] 焦润安. 生草对油橄榄生长发育及抗旱性的影响及其生

- 理机制研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- JIAO R A. Study on the influence and its mechanism of sod-culture to olive's drought resistance and growth[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018. (in Chinese)
- [24] 张虎, 范俊俊, 张往祥. 淹水胁迫对湖北海棠叶片生理指标的影响及胁迫相关基因的表达[J]. 东北林业大学学报, 2019, 47(10): 30-35.
- ZHANG H, FAN J J, ZHANG W X. Physiological response and expression of stress-related genes of *Malus hupehensis* to flood stress[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2019, 47(10): 30-35. (in Chinese)
- [25] XIAO Y S, WU X L, SUN M X, PENG F T. Hydrogen sulfide alleviates waterlogging-induced damage in peach seedlings via enhancing antioxidative system and inhibiting ethylene synthesis[J]. Frontiers in Plant Science, 2020, 29(11): 696-710.
- [26] 金艺, 李旭, 傅松玲, 苏文会, 范少辉, 景雄, 储昊煜, 倪惠菁. 水淹胁迫下的水竹根系生理响应与适应特征[J]. 安徽农业大学学报, 2021, 48(1): 1-8.
- JIN Y, LI X, FU S L, SU W H, FAN S H, JING X, CHU H Y, NI H J. Physiological response and adaptive characteristics of *Phyllostachys heteroclada* Oliv. roots under waterlogging stress[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2021, 48(1): 1-8. (in Chinese)
- [27] SIMOVA-STOILLOVA L, DEMIREVSKA K, KINGSTON-SMITH A. Involvement of the leaf antioxidant system in the response to soil flooding in two *Trifolium* genotypes differing in their tolerance to waterlogging[J]. Plant Science, 2012, 183: 43-49.
- [28] 徐倩, 邬梦晔, 曾心美, 姜贝贝, 贾茵, 李梦霞, 张曼瑜, 张璐, 蔡露, 黄文沛, 潘远智. 木芙蓉对淹水胁迫的响应及其耐涝性综合评价[J]. 热带亚热带植物学报, 2022, 30(2): 202-212.
- XU Q, WU M X, ZENG X M, JIANG B B, JIA Y, LI M X, ZHANG M Y, ZHANG L, CAI L, HUANG W P, PAN Y Z. Response of *Hibiscus mutabilis* to waterlogging stress and comprehensive evaluation of waterlogging tolerance[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2022, 30(2): 202-212. (in Chinese)
- [29] 吴蔚. 水淹胁迫对香菇草 (*Hydrocotyle vulgaris*) 生长和生理生化特性的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2017.
- WU W. The effects of waterlogging on growth and physiological-biochemical characteristics of *Hydrocotyle vulgaris*[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2017. (in Chinese)
- [30] 周广生, 梅方竹, 周竹青, 朱旭彤. 小麦不同品种耐湿性生理指标综合评价及其预测[J]. 中国农业科学, 2003, 36(11): 1378-1382.
- ZHOU G S, MEI F Z, ZHOU Z Q, ZHU X T. Comprehensive evaluation and forecast on physiological indices of waterlogging resistance of different wheat varieties[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2003, 36(11): 1378-1382. (in Chinese)
- [31] 周福平, 史红梅, 张海燕, 杨彬, 闫凤霞. 应用模糊隶属函数法对高粱种质资源的农艺性状和品质性状进行综合评价[J]. 种子, 2022, 41(1): 94-98.
- ZHOU F P, SHI H M, ZHANG H Y, YANG B, YAN F X. Comprehensive evaluation of agronomic and qualitative traits of sorghum germplasm resources based on fuzzy membership function method[J]. Seeds, 2022, 41(1): 94-98. (in Chinese)
- [32] 汤肖玮. 茶用菊苗期耐旱性和耐涝性的综合评价[D]. 南京: 南京农业大学, 2020.
- TANG X W. Comprehensive evaluation of drought and waterlogging tolerance of tea chrysanthemums at seedling stage[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2020. (in Chinese)
- [33] 韩艳红, 于沐, 石彦召, 杨海棠, 胡延岭, 刘软枝, 李盼, 朱桢桢. 基于隶属函数法对 13 个花生品种品质的综合评价[J]. 中国农学通报, 2022, 38(2): 7-11.
- HAN Y H, YU M, SHI Y Z, YANG H T, HU Y L, LIU R Z, LI P, ZHU Z Z. Comprehensive evaluation of the quality of 13 peanut varieties by membership function method[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2022, 38(2): 7-11. (in Chinese)
- [34] 郑丽珍, 李彩菊, 柳术杰. 基于隶属函数法对 9 个绿豆品种的综合评价[J]. 农业科技通讯, 2021(7): 190-192.
- ZHENG L Z, LI C J, LIU S J. Comprehensive evaluation of nine mung bean cultivars based on membership function method[J]. Bulletin of Agricultural Science and Technology, 2021(7): 190-192. (in Chinese)
- [35] 李剑, 兰剑, 韩旭彪. 主成分分析和隶属函数对 11 份青贮玉米品种生产性能及营养成分的评价[J]. 南方论坛, 2020, 51(10): 1-2, 20.
- LI J, LAN J, HAN X B. Evaluation of production performance and nutrient composition of 11 silage maize cultivars by principal component analysis and membership function[J]. Forum of South China, 2020, 51(10): 1-2, 20. (in Chinese)
- [36] 刘三雄, 黎用朝, 吴俊, 闵军, 常硕其, 刘利成, 卢向阳, 邓启云. 应用隶属函数法综合评价水稻主栽品种抗旱性的研究[J]. 杂交水稻, 2015, 30(1): 74-78.
- LIU S X, LI Y C, WU J, MIN J, CHANG S Q, LIU L C, LU X Y, DENG Q Y. Evaluation of drought tolerance of widely-used rice varieties with subordinate function[J]. Hybrid Rice, 2015, 30(1): 74-78. (in Chinese)