

华南 205 木薯二倍体及其同源四倍体对朱砂叶螨取食胁迫的生理响应



韦婉羚 何文 阮丽霞 梁振华 杨海霞 陈会鲜 李恒锐* 黄珍玲*

(广西南亚热带农业科学研究所, 崇左 532415)

摘要: 为明确木薯同源四倍体抗螨的生理机制, 以华南 205(South China 205, SC205)木薯的二倍体及其同源四倍体为试验材料, 分别于朱砂叶螨 *Tetranychus cinnabarinus* 取食胁迫前(取食 0 d)及取食胁迫后 1、4 和 8 d 观察两个倍性植株叶片的受害情况并测量叶片中叶绿素、游离脯氨酸、丙二醛(malondialdehyde, MDA)、次生代谢物质含量和主要保护酶活性的变化。结果显示, 朱砂叶螨取食胁迫后 SC205 四倍体叶片受害情况较 SC205 二倍体的轻; 取食胁迫后 1、4 和 8 d 木薯 SC205 四倍体叶片中叶绿素含量下降幅度比 SC205 二倍体的小; 取食胁迫后 1、4 和 8 d 两个倍性木薯叶片中 MDA 和游离脯氨酸含量均呈上升的趋势, 其中 SC205 四倍体叶片中 MDA 含量的上升幅度比 SC205 二倍体的小, 而游离脯氨酸含量的上升幅度比 SC205 二倍体的大; 取食胁迫后 1、4 和 8 d 两个倍性木薯叶片中过氧化氢酶(catalase, CAT)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)活性和单宁、总酚、总黄酮含量较取食胁迫前均显著上升, 且 SC205 四倍体的上升幅度比 SC205 二倍体的大。表明木薯同源四倍体植株的抗螨性与叶绿素、游离脯氨酸、MDA、保护酶活性及次生代谢物质含量变化有关, 它们均参与了木薯对朱砂叶螨取食胁迫的诱导型防御反应。

关键词: 木薯; 二倍体; 同源四倍体; 朱砂叶螨; 保护酶; 次生代谢物质

Physiological responses of cassava SC205 diploids and their autotetraploids to feeding stress by carmine spider mite *Tetranychus cinnabarinus*

Wei Wanling He Wen Ruan Lixia Liang Zhenhua Yang Haixia Chen Huixian
Li Hengrui* Huang Zhenling*

(Guangxi South Subtropical Agricultural Science Research Institute, Chongzuo 532415,
Guangxi Zhuang Autonomous Region, China)

Abstract: To clarify the physiological mechanisms underlying mite resistance in cassava autotetraploids, diploids, and their autotetraploids of South China 205 (SC205) cassava were used as test materials. Subsequently, the damage to leaves, chlorophyll content, free proline content, malondialdehyde (MDA) levels, secondary metabolite content, and activity of main protective enzymes were compared following feeding stress by carmine spider mite *Tetranychus cinnabarinus* for 0, one, four, and eight days. The results showed that leaves of SC205 autotetraploids exhibited lighter damage compared to SC205 diploids following feeding stress by *T. cinnabarinus*. Furthermore, the decrease in chlorophyll content in SC205 autotetraploid leaves was less pronounced than in SC205 diploids after one, four, and

基金项目: 广西自然科学基金(2022GXNSFBA035453, 2023GXNSFAA026329), 广西农业科学院基本科研业务专项(桂农科 2022YM36, 桂农科 2023YM28, 桂农科 2021YT157)

* 通信作者 (Authors for correspondence), E-mail: 442670063@qq.com, 675095618@qq.com

收稿日期: 2023-07-07

eight days of feeding stress. In addition, MDA and free proline contents in cassava leaves of both ploidies increased after one, four, and eight days of feeding stress. Specifically, the increase in MDA content was smaller in SC205 autotetraploids compared to SC205 diploids, while the increase in free proline content was larger. Moreover, activities of catalase, superoxide dismutase, peroxidase, and the contents of tannins, total phenols, and total flavonoids in cassava leaves significantly increased after one, four, and eight days of feeding stress compared to pre-feeding levels. Interestingly, the increase in SC205 autotetraploids was greater than in SC205 diploids. These results indicate that the resistance of autotetraploid cassava plants to mites is associated with changes in chlorophyll content, free proline content, MDA levels, protective enzyme activity, and secondary metabolite content, all of which are involved in the induced defensive response of cassava to *T. cinnabarinus* feeding stress.

Key words: cassava; diploid; autotetraploid; *Tetranychus cinnabarinus*; protective enzyme; secondary metabolite

木薯 *Manihot esculenta* 是重要的粮食作物和工业原料,也是我国重要的救荒作物和能源作物,在粮食安全、生物质能源和食品加工等领域发挥着非常重要的作用(Parmar et al., 2017)。朱砂叶螨 *Tetranychus cinnabarinus* 是一种世界性农业害螨,寄主广泛,常聚集在叶片背面,在叶脉附近吮吸细胞汁液,导致叶片褪绿黄化,光合能力逐渐丧失,从而导致作物产量下降(Santamaria et al., 2018)。朱砂叶螨为害可致使木薯减产 20%~30%,严重时减产 50%~80%,甚至绝收(Chen et al., 2019; Ezenwaka et al., 2020; Sholihin et al., 2022)。近年来受全球性气候异常变化的影响,区域性、季节性高温干旱气候频繁发生,这有利于朱砂叶螨大量增殖和暴发成灾(黄贵修和李开绵,2012),木薯生长正面临着前所未有的现实为害和潜在威胁,成为制约广西壮族自治区(简称广西)木薯产业可持续发展的重要因素(Zou et al., 2018)。理论和实践证明选育和种植抗性品种是防治作物病虫害最经济有效和环境友好的策略,而解析木薯抗螨的生理及分子机理是木薯抗螨育种的重要前提和基础。

多倍体植物通常具有较强的可塑性,多倍体植株的基因组不仅有较强的缓冲能力,而且也有较强的抗逆性与环境适应性(田恩堂等,2017),如拟南芥 *Arabidopsis* (del Pozo & Ramirez-Parra, 2014)、柠檬 *Citrus limonia* (Allario et al., 2013) 和泡桐 *Paulownia fortunei* (Xu et al., 2014) 等植物同源多倍体的耐旱性较二倍体的增强;四倍体菊花脑 *Dendranthema nankingense* (Liu et al., 2011)、拟南芥 (Chao et al., 2013)、球茎大麦 *Hordeum bulbosum* (Liu & Sun, 2017) 的抗盐性强于二倍体;四倍体西瓜 *Citrullus lanatus* 对西瓜枯萎病的抗性强于其二倍体(姬万

丽,2018);红阳猕猴桃对猕猴桃细菌性溃疡病的抗性也强于其二倍体(张弛,2011)。可见,多倍体植物在抗逆性育种方面有巨大的潜力。木薯是典型的无性繁殖作物,基因组高度杂合,利用多倍体育种改良木薯种质是一种可行的方法(Yan et al., 2013)。早在 1941 年,Graner(1941)就进行秋水仙素诱导多倍体研究,随后木薯同源四倍体、三倍体诱导研究陆续开展,获得的多倍体在长势、块根产量、干物质含量及抗性表现方面多优于原二倍体植株(Sreekumari et al., 1999; Nassar et al., 2012; Zhou et al., 2017)。关于木薯多倍体抗螨机理的研究也有报道。如李迁等(2015)发现 SC6068、SC124 和华南 205 (South China 205, SC205) 等木薯多倍体对朱砂叶螨的抗性均高于其二倍体,表明木薯多倍体有良好的抗螨潜力。韦婉羚等(2022)研究表明,木薯同源四倍体的抗螨性均强于其二倍体,且同源四倍体叶片的栅栏组织、海绵组织、下表皮和下角质层厚度,苯丙氨酸解氨酶和多酚氧化酶活性以及单宁含量均高于其二倍体,推测多倍化后,木薯固有的物理防御和内在的化学防御能力即组成防御增强,从而增强植株抗螨性,但关于木薯同源四倍体响应朱砂叶螨取食胁迫的防御反应机制尚不清楚。

为明确朱砂叶螨取食胁迫后不同倍性木薯植株的受害情况及抗逆生理指标的变化,以 SC205 木薯二倍体及其同源四倍体植株为试验材料,采用室内人工接种法接种朱砂叶螨,分别于朱砂叶螨取食胁迫前(0 d, CK)和取食胁迫后 1、4 和 8 d 观察叶片的受害情况,测定叶片内叶绿素、丙二醛(malondialdehyde, MDA)、脯氨酸、次生代谢物质含量及主要保护酶活性的变化,分析其动态变化和不同倍性植株抗性的关系,探究木薯二倍体及其同源四倍体应答

朱砂叶螨取食胁迫的生理机制,揭示木薯同源四倍体抗朱砂叶螨的诱导型防御优势机理,进一步深入研究木薯抗螨的防御响应机制,以期为木薯抗螨品种选育提供数据参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试叶螨、植物:朱砂叶螨采集自广西南亚热带农业科学研究所木薯品种南植199叶片,在温度(28 ± 2)℃、相对湿度(75 ± 5)%、光周期14 L:10 D的人工气候箱内用豇豆长期继代饲养,具体饲养方法参考伍牧锋等(2022)方法,选择发育历期相同、大小一致的雌成螨供试。木薯品种SC205亲本为二倍体,是广西主栽品种之一,来自广西南亚热带农业科学研究所木薯种质资源圃;SC205同源四倍体,由广西农业科学院经济作物研究所严华兵课题组鉴定后提供。豇豆种子,河南科隆种业有限公司。

试剂和仪器:泥炭土、珍珠岩,广东肇庆高要区好易种农业科技有限公司。过氧化氢酶(catalase, CAT)、超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、MDA的酶联免疫分析(enzyme linked immunosorbent assay, ELISA)试剂盒及游离脯氨酸、叶绿素、单宁、总酚和总黄酮含量测定试剂盒,武汉艾迪抗生物科技有限公司;其他试剂均为国产分析纯。LRH-250-GSI-L人工气候箱,广东泰宏君科学仪器股份有限公司;多道移液器,美国RAININ(瑞宁)公司。

1.2 方法

1.2.1 木薯幼苗室内接种试验及受害情况调查

于2023年3月15日至5月25日在广西南亚热带农业科学研究所($22^{\circ}20'16''$ N, $106^{\circ}47'19''$ E)自然光照玻璃温室内进行试验。自广西南亚热带农业科学研究所木薯地采集0~20 cm表层土壤,将土壤、泥炭土和珍珠岩按照体积比1:1:1混合均匀,装入上口径30 cm、下口径23.5 cm、高20 cm的花盆中。将两个倍性木薯种茎砍成15 cm左右的种植段,每段保留3~5个芽,采用斜插法种入盆中,种茎2/3入土,1/3露在地面,种植后浇足定根水,每3 d浇1次水,保持盆中土壤湿润。待木薯生长60 d后,选择长势一致的健康植株接种朱砂叶螨。

每株木薯选择植株中部第4~6完全展开叶接种朱砂叶螨,用毛笔将朱砂叶螨雌成螨接种到木薯叶片的背面,每片叶片接虫20头,再用浸润甘油的棉絮包裹木薯叶柄基部以防止害螨逃逸。为保证试验

的准确性,每天10:00和17:00两个时间段对接种叶片进行观察,若雌成螨已产卵则立即移除卵,避免卵孵化为幼螨而影响试验结果。接种后,分别于取食胁迫前(取食0 d,CK)、取食胁迫后1、4和8 d观察并记录叶片的受害情况,参照《木薯种植资源抗虫性鉴定技术规程》(NY/T 2445—2013)对叶片受害情况进行分级。分级标准:0级,叶片未受螨害,植株生长正常;1级,叶片表面出现黄白色小斑点,受害轻微,螨害面积比(螨害面积/叶片总面积) $\leqslant 25\%$;2级,叶面出现黄褐(红)斑, $25\% <$ 螨害面积比 $\leqslant 50\%$;3级,叶面黄褐(红)斑较多且成片,叶片局部卷缩, $50\% <$ 螨害面积比 $\leqslant 75\%$;4级,叶片受害严重,严重时叶片焦枯、脱落,螨害面积比 $>75\%$ 。每次观察后剪取接种叶片,用毛笔将叶片上朱砂叶螨扫除,再用锡箔纸包好于液氮中速冻,取出置于-80℃冰箱中,用于各生理指标测定。每个倍性木薯每个取食胁迫时间均重复5次,即5盆。

1.2.2 取食后叶片中叶绿素含量的测定

木薯每个倍性每个处理时间各取0.1 g新鲜叶片,去掉叶片中脉,剪碎,用蒸馏水洗干净,按照叶绿素含量测定试剂盒说明书测定叶绿素含量。每个处理设3个生物学重复和3个技术重复。

1.2.3 取食后叶片中MDA含量的测定

木薯每个倍性每个处理时间各取1 g新鲜叶片,去掉叶片中脉,加入9 mL pH为7.2~7.4的0.01 mol/L磷酸盐(phosphate buffered saline, PBS)缓冲液,冰浴匀浆,于4℃、5 000 r/min条件下离心15 min,取上清液10 μL,稀释5倍,按照MDA ELISA试剂盒说明书测定MDA含量。每个处理设3个生物学重复和3个技术重复。

1.2.4 取食后叶片中游离脯氨酸含量的测定

木薯每个倍性每个处理时间各取0.1 g新鲜叶片,去掉叶片中脉,按照游离脯氨酸含量测定试剂盒说明书测量游离脯氨酸含量。每个处理设3个生物学重复和3个技术重复。

1.2.5 取食后叶片中主要保护酶活性的测定

待测样本制备同1.2.3,每个倍性每个处理时间各取上清液10 μL,稀释5倍,分别按照CAT、SOD和POD的ELISA试剂盒说明书测定CAT、SOD和POD含量。每个处理设3个生物学重复和3个技术重复。

1.2.6 取食后叶片内次生代谢物质含量的测定

木薯每个倍性每个处理时间各取0.1 g新鲜叶片,去掉叶片中脉,分别按照植物单宁、总黄酮和总酚含量测定试剂盒说明书测定单宁、总黄酮和总酚

含量。每个处理设3个生物学重复和3个技术重复。

1.3 数据分析

使用SPSS 22.0软件对数据进行统计分析,应用Duncan氏新复极差法进行差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 取食胁迫后木薯叶片的受害情况

朱砂叶螨取食胁迫后1 d,两个倍性木薯的受害情况差异不明显,叶片表面均出现黄白色小斑点,受害轻微,且两个倍性木薯叶片的螨害面积比均小于25%,受害级别均为1级;取食胁迫后4 d,两个倍性

木薯叶片表面黄白色小斑点逐渐增多,其中SC205四倍体螨害面积比小于25%,受害级别仍为1级,而SC205二倍体受害更严重,螨害面积比介于26%~50%之间,受害级别达到2级;取食胁迫后8 d,两个倍性木薯叶片表面黄色斑点较多且连片,叶片受害严重,其中SC205二倍体叶片的螨害面积比大于75%,部分裂片卷缩、干枯,受害级别达4级,而SC205四倍体叶片的螨害面积比介于50%~75%之间,未出现裂片卷缩、干枯的现象,受害级别为3级(图1)。

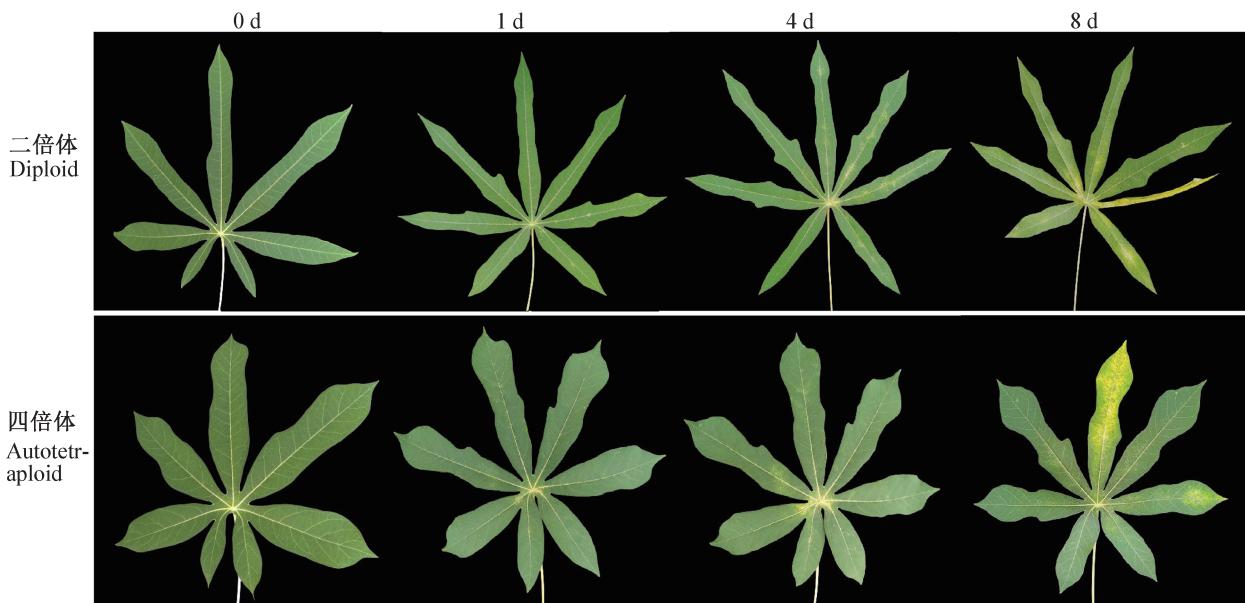


图1 朱砂叶螨取食胁迫不同时间后SC205两个倍性木薯叶片的受害情况

Fig. 1 Damage to leaves of two ploidies of cassava following feeding stress by *Tetranychus cinnabarinus* at different timepoints

2.2 取食胁迫后木薯叶片中叶绿素的含量

朱砂叶螨取食胁迫前及胁迫后各时间,SC205二倍体叶片中叶绿素含量均显著低于其四倍体($P<0.05$)。随着胁迫时间的延长,两个倍性木薯叶片中叶绿素含量均呈下降趋势,其中取食胁迫后1 d,SC205二倍体叶片中叶绿素含量为1.79 mg/g,比胁迫前显著降低了7.25%($P<0.05$),SC205四倍体叶片中叶绿素含量为2.11 mg/g,比胁迫前显著降低了6.22%($P<0.05$);取食胁迫后4 d和8 d,SC205二倍体叶片中叶绿素含量分别比胁迫前显著降低了15.03%和26.94%($P<0.05$),SC205四倍体叶片中叶绿素含量分别比胁迫前显著降低了13.78%和20.44%($P<0.05$,表1)。取食胁迫后1~8 d,SC205二倍体和四倍体叶片中叶绿素含量平均下降率分别为16.41%和13.48%,前者比后者的下降幅度大。

2.3 取食胁迫后木薯叶片中MDA的含量

朱砂叶螨取食胁迫前及胁迫后各时间,SC205二倍体叶片中MDA含量均显著高于四倍体($P<0.05$)。随着胁迫时间的延长,两个倍性木薯叶片中MDA含量均呈上升趋势,其中取食胁迫后1、4和8 d,SC205二倍体叶片中MDA含量分别比胁迫前显著提高了12.13%、22.77%和30.69%($P<0.05$),SC205四倍体叶片中MDA含量分别比胁迫前提高了7.17%、23.36%和26.48%(表1)。取食胁迫后1~8 d,SC205二倍体和四倍体叶片中MDA含量平均增长率分别为21.86%和19.00%,SC205二倍体的增加幅度比SC205四倍体的大。

2.4 取食胁迫后木薯叶片中游离脯氨酸的含量

朱砂叶螨取食胁迫前及胁迫后大部分时间,SC205二倍体叶片中游离脯氨酸含量均显著高于

SC205四倍体($P<0.05$)，随着胁迫时间的延长，两个倍性木薯叶片中游离脯氨酸含量均呈上升的趋势。取食胁迫后1 d, SC205二倍体叶片中游离脯氨酸含量为337.42 μg/g, 上升幅度较大，比胁迫前显著提高了10.30%($P<0.05$)；胁迫后4 d和8 d游离脯氨酸含量分别为344.94 μg/g和345.39 μg/g, 上升幅度较平缓，二者之间差异不显著，但分别比胁迫前显著提高了12.76%和12.91%($P<0.05$, 表1)。取食胁迫后1 d, SC205四倍体叶片中游离脯氨酸含量提高

至291.07 μg/g, 比胁迫前提高了8.61%；取食胁迫后4 d, SC205四倍体叶片中游离脯氨酸含量比胁迫前显著提高了12.87%($P<0.05$)；取食胁迫后8 d游离脯氨酸含量急剧上升，比胁迫前显著提高了28.66%($P<0.05$)；此时，两个倍性的游离脯氨酸含量均维持在较高水平且含量基本持平(表1)。取食胁迫后1~8 d, SC205二倍体和四倍体叶片中游离脯氨酸含量平均增长率分别为11.99%和16.71%，SC205二倍体的增加幅度比SC205四倍体的小。

表1 朱砂叶螨取食胁迫前后两个倍性木薯叶片中叶绿素、丙二醛和游离脯氨酸含量

Table 1 Contents of chlorophyll, malondialdehyde, and free proline in leaves of two ploidies of cassava before and after feeding stress by *Tetranychus cinnabarinus*

木薯倍性 Ploidy of cassava	取食胁迫时间 Feeding stress time/d	叶绿素含量 Chlorophyll content/(mg/g)	丙二醛含量 Malondialdehyde content/(nmol/L)	游离脯氨酸含量 Free proline content/(μg/g)
二倍体 Diploid	0(CK)	1.93±0.02 c	4.04±0.01 d	305.91±8.22 b
	1	1.79±0.01 d	4.53±0.20 c	337.42±16.24 a
	4	1.64±0.03 e	4.96±0.09 b	344.94±12.45 a
	8	1.41±0.01 f	5.28±0.13 a	345.39±17.09 a
四倍体 Autotetraploid	0(CK)	2.25±0.04 a	3.21±0.10 e	268.00±2.96 c
	1	2.11±0.03 b	3.44±0.02 e	291.07±2.26 bc
	4	1.94±0.02 c	3.96±0.05 d	302.48±5.11 b
	8	1.79±0.02 d	4.06±0.04 d	344.82±5.54 a

表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经Duncan氏新复极差法检验差异显著($P<0.05$)。Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P<0.05$)。

2.5 取食胁迫后木薯叶片中主要保护酶的活性

2.5.1 SOD活性

朱砂叶螨取食胁迫前和胁迫后8 d, SC205二倍体叶片中SOD活性略低于同源四倍体，但两个倍性之间差异不显著；取食胁迫后1 d和4 d, SC205二倍体叶片中SOD活性分别显著低于SC205四倍体($P<0.05$)。随着胁迫时间的延长, SC205二倍体叶片中SOD活性呈先上升后下降的趋势，取食胁迫后1、4和8 d, 叶片中SOD活性分别比胁迫前显著提高了10.58%、14.98%和9.18%($P<0.05$)。SC205四倍体叶片中SOD活性变化趋势与SC205二倍体相似，取食胁迫后1 d叶片中SOD活性急剧上升, 为4 853.39 U/L, 比胁迫前显著提高了21.14%($P<0.05$)，取食胁迫后4 d叶片中SOD活性达到峰值, 为5 284.34 U/L, 比胁迫前显著提高了31.89%($P<0.05$)，随后下降，但仍比胁迫前显著提高了9.71%($P<0.05$, 表2)。取食胁迫后1~8 d, SC205二倍体和四倍体叶片中SOD活性平均增长率分别为11.58%和20.91%，SC205二倍体增加幅度比SC205四倍体的小。

2.5.2 CAT活性

朱砂叶螨取食胁迫前及胁迫后各时间, SC205二倍体叶片中CAT活性均显著低于SC205四倍体($P<0.05$, 表2)。随着胁迫时间的延长, SC205二倍体叶片中CAT活性呈不断上升的趋势, 其中取食胁迫后1 d, 叶片中CAT活性比胁迫前显著提高了14.29%($P<0.05$), 取食胁迫后4 d, 叶片中CAT活性急剧上升, 比胁迫前显著提高了32.38%($P<0.05$), 随后维持在较稳定的水平, 取食胁迫后8 d, 叶片中CAT活性比胁迫前显著提高了34.60%($P<0.05$, 表2); 取食胁迫后1 d, SC205四倍体叶片中CAT活性急剧上升, 为5.50 U/mL, 比胁迫前显著提高了41.03%($P<0.05$)；随后CAT活性保持在较平稳水平, 为5.51 U/mL, 比胁迫前显著提高了41.31%($P<0.05$), 取食胁迫后8 d, 叶片中CAT活性略微下降, 为5.35 U/mL, 但仍比胁迫前显著提高了37.26%($P<0.05$, 表3)。取食胁迫后1~8 d, SC205二倍体和四倍体叶片中CAT活性平均增长率分别为27.09%和39.86%，SC205二倍体的增加幅度比SC205四倍体

的小。

2.5.3 POD活性

朱砂叶螨取食胁迫前,两个倍性叶片中POD活性无显著差异;取食胁迫后1 d和4 d,SC205二倍体叶片中POD活性均显著低于SC205四倍体($P<0.05$)。取食胁迫后8 d,SC205二倍体叶片中POD活性显著高于SC205四倍体的($P<0.05$,表2)。随着取食胁迫时间的延长,SC205二倍体叶片中POD活性呈上升的趋势,取食胁迫8 d后达到峰值,为

19.21 mU/L,比胁迫前显著提高了22.67%($P<0.05$);取食胁迫后1 d,SC205四倍体叶片中POD活性急剧上升达到峰值,为21.96 mU/L,比胁迫前显著提高了40.41%($P<0.05$),随后逐步下降,于取食胁迫后8 d下降至16.82 mU/L,略高于胁迫前,但与胁迫前差异不显著(表2)。取食胁迫后1~8 d,SC205二倍体和四倍体叶片中POD活性平均增长率分别为14.35%和26.49%,SC205二倍体的增加幅度比SC205四倍体的小。

表2 朱砂叶螨取食胁迫前后两个倍性木薯叶片中主要保护酶的活性

Table 2 Activities of major protective enzymes in leaves of two ploidies of cassava before and after feeding stress by *Tetranychus cinnabarinus*

木薯倍性 Ploidy of cassava	取食胁迫时间 Feeding stress time/d	SOD活性 SOD activity/(U/L)	CAT活性 CAT activity/(U/mL)	POD活性 POD activity/(mU/L)
二倍体 Diploid	0(CK)	3 853.30±42.56 e	3.15±0.04 d	15.66±0.60 de
	1	4 261.04±69.66 cd	3.60±0.04 c	16.65±0.18 de
	4	4 430.47±153.62 c	4.17±0.07 b	17.86±0.55 d
	8	4 207.16±17.21 cd	4.24±0.09 b	19.21±0.24 c
四倍体 Autotetraploid	0(CK)	4 006.58±55.69 de	3.90±0.22 bc	15.64±0.44 de
	1	4 853.39±151.63 b	5.50±0.30 a	21.96±0.40 a
	4	5 284.34±127.88 a	5.51±0.06 a	20.57±0.64 b
	8	4 395.61±78.71 c	5.35±0.14 a	16.82±0.14 de

表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经Duncan氏新复极差法检验差异显著($P<0.05$)。Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference by Duncan' new multiple range test ($P<0.05$).

2.6 取食胁迫后木薯叶片中次生代谢物质的含量

2.6.1 单宁含量

朱砂叶螨取食胁迫前,SC205二倍体叶片中单宁含量低于SC205四倍体,但两者之间差异不显著;朱砂叶螨取食胁迫后1~8 d,SC205二倍体叶片中单宁含量分别显著低于SC205四倍体($P<0.05$,表3)。随着胁迫时间的延长,两个倍性木薯叶片中单宁含量均呈上升的趋势。取食胁迫后1、4和8 d,SC205二倍体叶片中单宁含量分别比胁迫前显著提高了17.41%、19.40%和24.69%($P<0.05$),SC205四倍体叶片中单宁含量分别比胁迫前显著提高了19.07%、35.06%和41.72%($P<0.05$,表3)。取食胁迫后1~8 d,SC205二倍体和四倍体叶片中单宁含量平均增长率分别为20.50%和31.95%,SC205二倍体的增加幅度比SC205四倍体的小。

2.6.2 总酚含量

朱砂叶螨取食胁迫前,SC205二倍体叶片中总酚含量均显著低于SC205四倍体($P<0.05$)。随着胁迫时间的延长,两个倍性木薯叶片中总酚含量均呈上升的趋势。取食胁迫后1、4和8 d,SC205二倍体

叶片中总酚含量分别比胁迫前显著提高了15.09%、24.53%和35.85%($P<0.05$),SC205四倍体叶片中总酚含量分别比胁迫前显著提高了16.92%、29.23%和35.38%($P<0.05$,表3)。取食胁迫后1~8 d,SC205二倍体和四倍体叶片中总酚含量平均增长率分别为25.15%和27.18%,SC205二倍体的增加幅度比SC205四倍体的小。

2.6.3 总黄酮含量

朱砂叶螨取食胁迫前及胁迫后各时间,SC205二倍体叶片中总黄酮含量均显著低于SC205四倍体的($P<0.05$)。随着胁迫时间的延长,两个倍性木薯叶片中总黄酮含量均呈上升趋势。取食胁迫后1、4和8 d,SC205二倍体叶片中总黄酮含量分别比胁迫前显著提高了4.09%、14.88%和23.44%($P<0.05$),SC205四倍体叶片中总黄酮含量分别比胁迫前显著提高了8.62%、19.44%和25.85%($P<0.05$,表3)。取食胁迫后1~8 d,SC205二倍体和四倍体叶片中总黄酮含量平均增长率分别为14.14%和17.97%,SC205二倍体的增加幅度比SC205四倍体的小。

表3 朱砂叶螨取食胁迫前后两个倍性木薯叶片中主要次生代谢物质的含量
Table 3 Contents of major secondary metabolites in leaves of two ploidies of cassava before and after feeding stress by *Tetranychus cinnabarinus*

木薯倍性 Ploidy of cassava	取食胁迫时间 Feeding stress time/d	单宁含量 Tannin content/ (mg/g)	总酚含量 Total phenolic content/ (mg/g)	总黄酮含量 Flavonoid content/ (mg/g)
二倍体 Diploid	0(CK)	22.52±0.22 f	0.53±0.02 d	53.97±0.73 g
	1	26.44±0.16 e	0.61±0.02 c	56.18±0.50 f
	4	26.89±0.26 de	0.66±0.03 c	62.00±0.22 e
	8	28.08±0.10 c	0.72±0.02 b	66.62±0.55 d
四倍体 Autotetraploid	0(CK)	23.13±0.17 f	0.65±0.01 c	62.87±0.25 e
	1	27.54±0.21 cd	0.76±0.02 b	68.29±0.65 c
	4	31.24±0.42 b	0.84±0.03 a	75.09±0.61 b
	8	32.78±0.22 a	0.88±0.01 a	79.12±0.66 a

表中数据为平均数±标准误。同列不同小写字母表示经 Duncan 氏新复极差法检验差异显著($P<0.05$)。Data are mean±SE. Different lowercase letters in the same column indicate significant difference by Duncan's new multiple range test ($P<0.05$).

3 讨论

被害虫取食后植物会诱导自身产生一系列的生理生化反应,如激活植物防御基因表达,重新配置植物的代谢过程,产生防御性蛋白质和有毒的次生代谢物质、抗氧化酶类等来抵御害虫的为害,从而维持植物自身的生长发育(He et al., 2020; Zhang et al., 2020; Gao et al., 2021)。不同类型植物的防御机制存在差异。

叶绿素是植物进行光合作用、生理代谢的营养制造者,其含量变化可反映植物在逆境胁迫下的生长状况,也是评价植物生理代谢程度的重要指标(李程锦等,2021)。朱砂叶螨群聚于寄主叶背吸取汁液,可导致叶片褪绿黄化(黄贵修和李开绵,2012)。杨娟等(2017)和钱宇汀等(2020)研究结果也表明,叶螨取食能破坏植物叶绿体结构,进而使叶绿素含量降低。本研究发现被朱砂叶螨取食后,两个倍性木薯叶片表面均出现黄色斑点,叶片逐步褪绿黄化,叶绿素含量均显著低于取食前的,与杨娟等(2017)的研究结果一致,表明朱砂叶螨取食破坏了木薯叶片中叶绿体的结构,叶绿素含量下降,进而引发叶片逐渐褪绿黄化,干枯脱落,直接导致叶片光合能力下降,无法合成更多的养分,从而影响植株的正常生长发育。本研究结果还显示,SC205二倍体叶片中叶绿素含量的降幅大于SC205四倍体的,说明朱砂叶螨取食对二倍体植株叶片造成的损伤比其同源四倍体更严重,从而导致二倍体植株光合能力和生理代谢能力不如同源四倍体。因此,同等逆境胁迫下,二倍体植株受到的为害更严重。

MDA 是氧自由基作用于脂质发生过氧化反应的一种产物,能与细胞内各种物质发生反应,进而引起酶变化,损害膜结构,从而影响细胞的正常功能,甚至导致细胞凋亡,同时 MDA 能抑制细胞保护酶活性,降低抗氧化物含量,从而加剧膜脂过氧化,其含量高低反映了细胞膜脂过氧化程度、质膜受损程度和植物抗逆境反应的强弱(刘裕强等,2005; 杨森等,2020; 韦婉羚等,2022)。黄伟等(2007)研究发现被苜蓿蚜 *Aphis medicaginis* 为害后,感蚜和抗蚜苜蓿品种内 MDA 含量均增加,但感蚜品种内 MDA 含量的增加幅度明显高于抗蚜品种的; 杨森等(2020)研究发现,马铃薯块茎蛾 *Phthorimaea operculella* 取食为害后,两个马铃薯品种叶片中 MDA 和 H₂O₂ 含量均高于未受虫害的; 张哲(2020)研究发现,木瓜秀粉蚧 *Paracoccus marginatus* 为害后,抗虫木薯品种的 MDA 含量显著低于感虫品种的,且木薯叶组织中 MDA 含量与木薯对木瓜秀粉蚧的抗性呈显著负相关。本研究也得到类似结果,朱砂叶螨取食后,两个倍性木薯叶片中 MDA 含量均显著高于取食胁迫前的,表明朱砂叶螨取食后,木薯叶片细胞内的脂质过氧化反应加剧,MDA 参与木薯对朱砂叶螨取食胁迫的响应。同时,朱砂叶螨取食胁迫后 SC205 二倍体叶片中 MDA 含量均显著高于 SC205 四倍体的,胁迫后 SC205 二倍体叶片中 MDA 含量的上升幅度比 SC205 四倍体的大,说明木薯同源四倍体植株在遭受朱砂叶螨取食胁迫后,其细胞膜受损伤程度较轻,抗螨性较二倍体植株更强,究其原因可能是同源四倍体植株具有更强的抗氧化能力,能够有效减轻

朱砂叶螨取食胁迫引起的氧化应激反应。

脯氨酸积累是植物在生物和非生物胁迫下的一种重要的代谢适应性机制,主要功能是作为渗透调节物质维持细胞内外渗透平衡,增强植物抗逆性(张林等,2023)。在遭受逆境胁迫时植物体内会大量积累脯氨酸,从而提高植物对逆境胁迫的适应能力(高宁馨等,2012;李亚等,2020)。张坤鹏等(2016)研究发现随山楂叶螨 *T. viennensis* 取食为害时间的延长和螨口密度的增加,苹果叶片组织中游离脯氨酸含量整体先升高后降低,抗逆性物质游离脯氨酸含量增加。本研究结果也显示朱砂叶螨取食胁迫 1 d 后,两个倍性木薯叶片中游离脯氨酸含量均显著上升,并始终维持较高水平,说明游离脯氨酸在木薯抗螨中发挥着重要作用。植物抗虫性的高低与植物本身所含的营养物质有关(Visser, 1983)。陈青等(2016)研究结果显示,抗蚜西瓜品种内游离氨基酸、脯氨酸和可溶性氮的含量显著低于感蚜品种的,其含量与西瓜的抗蚜性呈显著负相关;张哲(2020)研究发现,木薯对朱砂叶螨的抗性与叶组织中的游离氨基酸、可溶性糖、可溶性氮、游离脯氨酸含量呈显著负相关关系;吴岩(2021)研究显示,木薯对木瓜秀粉蚧的抗性与游离氨基酸、可溶性氮、可溶性糖、游离脯氨酸含量呈显著负相关。本研究发现,胁迫前后 SC205 二倍体叶片中游离脯氨酸含量始终高于 SC205 四倍体,与已有研究结果一致。由此推测,木薯对朱砂叶螨抗性差异可能是由叶片中营养物质含量不同引起的。游离脯氨酸在木薯抗螨中所起的作用是复杂的,其具体作用还有待进一步研究。

生物胁迫会导致植物体内活性氧(reactive oxygen species, ROS) 逆发,引发氧化损伤,同时也会诱导激活植物体内各种保护酶或防御酶,如 SOD、CAT、POD 等,这些酶作为植物体内主要的 ROS 清除剂,在维持胞内活性氧平衡和提高植物抗逆性等方面发挥着重要作用(杨娟等,2017;尚小红等,2018;张哲,2020)。杨娟等(2017)结果显示,朱砂叶螨为害 7 d 后,3 个木薯品种内 SOD 和 POD 活性升高,且在抗螨性较强的 SC8 中这 2 种酶活性升高的幅度显著高于其他两个品种;孙伟娜等(2022)研究发现接种豇豆单胞锈菌 *Uromyces vignae* 后小豆抗病品种叶片内 SOD、POD 和 CAT 活性均比感病品种的显著提高;张玲玲等(2023)研究显示,接种假茄科雷尔氏菌 *Ralstonia pseudosolanacearum* 后,抗病生姜品种通过增强 SOD、POD 和 CAT 的活性来提高生姜对 ROS 的清除效率,缓解过氧化损伤,表明抗氧

化酶活性与生姜抗病性正相关。本研究结果显示,朱砂叶螨取食胁迫后,两个倍性植株叶片中 SOD、POD 和 CAT 活性均显著高于取食前的,表明朱砂叶螨取食胁迫可诱导木薯体内保护酶含量升高,但不同倍性木薯中不同保护酶的活性变化不同,二倍体植株反应较慢,通过持续增强 SOD、POD 和 CAT 的活性来提高抗螨性,而同源四倍体植株应急反应更灵敏,可通过快速升高体内保护酶活性来提高自身的适应性,减轻逆境环境的伤害,待逐渐适应逆境环境后体内酶活性逐渐降低,表明同源四倍体植株比二倍体植株具有更强的抗氧化能力,这可能是同源四倍体抗螨的原因之一。

被昆虫取食后,植物体内可产生一些次生代谢产物如生物碱、萜类和酚类化合物等以降低害虫对植物的为害,这些化合物对害虫有毒杀或者直接趋避、抑制害虫取食等作用(吴岩, 2022; 向中文等, 2023)。单宁是公认的可直接对害虫产生作用的次生代谢物质(Mithöfer & Boland, 2012; 吴岩, 2022),它可与昆虫唾液蛋白和消化酶结合,降低植物适口性,阻碍昆虫对寄主植物营养物质的消化和吸收(Renwick & Lopezr, 1999);总酚是阻碍害虫取食的一种基础次生代谢物质,与作物中蛋白质相结合,抑制害虫的取食,对害虫具有毒杀作用,可有效防御害虫取食(张哲, 2020);黄酮类化合物可影响昆虫正常的代谢过程,对其繁殖和生长有明显的抑制作用(王小珊, 2014; 梅闯等, 2018)。王小珊(2014)研究表明,牛角花齿蓟马 *Odontothrips loti* 为害后,抗感苜蓿品种中总酚、单宁、黄酮和木质素含量均升高;高佳敏等(2019)研究表明,绿盲蝽 *Apolygus lucorum* 为害后葡萄叶片内黄酮类和多酚类化合物含量显著高于健康叶片;张哲(2020)研究表明,朱砂叶螨为害后叶组织中单宁酸、总酚含量显著升高;吴岩(2022)研究表明,木瓜秀粉蚧为害后,抗虫木薯叶片内单宁和总酚含量显著提高。本研究结果也显示,朱砂叶螨取食胁迫后,两个倍性木薯叶片中单宁、总酚和总黄酮含量均不断上升,且在胁迫 1 d 后显著上升,之后维持在较高水平,说明受到取食胁迫后两个倍性木薯植株能快速做出反应,诱导叶片积极合成并积累大量次生代谢物质,这是木薯抵御逆境胁迫的表现之一。此外,本研究还发现,朱砂叶螨取食胁迫前及胁迫后,SC205 四倍体叶片中单宁、总酚和总黄酮含量均高于 SC205 二倍体的,且胁迫后 SC205 四倍体叶片中这 3 种含量的上升幅度比 SC205 二倍体的大,表明木薯同源四倍体具有更强的组成型和诱导

型防御能力,在受到朱砂叶螨取食胁迫后诱导合成和积累次生代谢物质的能力比二倍体植株的更强,能营造更不利于朱砂叶螨生长发育与繁殖的环境。

本研究结果表明同等逆境条件下,同源四倍体植株叶片受害情况轻于二倍体,四倍体植株通过快速调节体内酶活性变化及次生代谢物质含量等来抵御朱砂叶螨为害,这些特征与同源四倍体植株的抗螨性有较大关系。木薯与朱砂叶螨之间存在着复杂的分子互作。本研究仅以生长60 d的木薯幼苗为研究对象探讨SC205二倍体及其同源四倍体植株的抗螨性,但在实际栽培中,木薯各生育期均可能受到朱砂叶螨的取食胁迫,且不同时期木薯叶片上朱砂叶螨密度不一样,木薯植株受害程度不同。因此,下一步开展不同密度以及木薯在不同生育期受害的试验,探究朱砂叶螨对木薯叶-根系统防御反应机制及对块根产量和品质的影响,以期全面解析朱砂叶螨与木薯的互作机制,为木薯抗螨新种质的创制与新品种的选育提供数据基础。

参 考 文 献 (References)

- Allario T, Brumos J, Colmenero-Flores JM, Iglesias DJ, Pina JA, Navarro L, Talon M, Ollitrault P, Morillon R. 2013. Tetraploid Rangpur lime rootstock increases drought tolerance via enhanced constitutive root abscisic acid production. *Plant, Cell & Environment*, 36(4): 856–868
- Chao DY, Dilkes B, Luo H, Douglas A, Yakubova E, Lahner B, Salt DE. 2013. Polyploids exhibit higher potassium uptake and salinity tolerance in *Arabidopsis*. *Science*, 341(6146): 658–659
- Chen Q, Liang X, Wu CL, Gao JT, Chen Q, Zhang Z. 2019. Density threshold-based acaricide application for the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* on cassava: from laboratory to the field. *Pest Management Science*, 75(10): 2634–2641
- Chen Q, Lu FP, Lu H, Li Q, Xu XL. 2016. The correlation between several chemical substances and watermelon resistance to *Aphis gossypii*. *Journal of Plant Protection*, 43(5): 858–863 (in Chinese) [陈青, 卢美萍, 卢辉, 李迁, 徐雪莲. 2016. 几种生化物质与西瓜抗蚜性的相关性. 植物保护学报, 43(5): 858–863]
- del Pozo JC, Ramirez-Parra E. 2014. Deciphering the molecular bases for drought tolerance in *Arabidopsis* autotetraploids. *Plant, Cell & Environment*, 37(12): 2722–2737
- Ezenwaka L, Rabbi I, Onyeka J, Kulakow P, Egesi C. 2020. Identification of additional/novel QTL associated with resistance to cassava green mite in a biparental mapping population. *PLoS ONE*, 15(4): e0231008
- Gao JM, Gao SH, Gao BJ. 2019. Effects of insect feeding and mechanical damages on metabolites in leaves of grape. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 28(9): 1543–1551 (in Chinese) [高佳敏, 高素红, 高宝嘉. 2019. 昆虫取食和机械损伤对葡萄叶片代谢物的影响. 西北农业学报, 28(9): 1543–1551]
- Gao NX, Mu YC, Jiang BX, Li MM, Gao ZM. 2012. Physiological and biochemical analyses of resistance of different rape varieties to *Sclerotinia sclerotiorum*. *Journal of Anhui Agricultural University*, 39(5): 672–676 (in Chinese) [高宁馨, 母玉翠, 蒋冰心, 李毛毛, 高智谋. 2012. 不同油菜品种对菌核病抗病性差异的生理生化分析. 安徽农业大学学报, 39(5): 672–676]
- Gao PH, Zhang H, Yan HJ, Zhou NN, Yan B, Fan YL, Tang KX, Qiu XQ. 2021. Transcriptomic and metabolomic changes triggered by *Macrosiphum rosivorum* in rose (*Rosa longicuspis*). *BMC Genomics*, 22(1): 885
- Graner EA. 1941. Polyploid cassava: induced by colchicine treatment. *Journal of Heredity*, 32(8): 281–288
- He J, Bouwmeester HJ, Dicke M, Kappers IF. 2020. Transcriptional and metabolite analysis reveal a shift in direct and indirect defenses in response to spider-mite infestation in cucumber (*Cucumis sativus*). *Plant Molecular Biology*, 103(4/5): 489–505
- Huang GX, Li KM. 2012. Identification and control of major cassava pests, diseases and weeds in China. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, pp. 33–36 (in Chinese) [黄贵修, 李开绵. 2012. 中国木薯主要病虫草害识别与防治. 北京: 中国农业科学技术出版社, pp. 33–36]
- Huang W, Jia ZK, Han QF. 2007. Effects of herbivore stress by *Aphis medicaginis* Koch on the contents of MDA and activities of protective enzymes in different alfalfa varieties. *Acta Ecologica Sinica*, 27(6): 2177–2183 (in Chinese) [黄伟, 贾志宽, 韩清芳. 2007. 蚜虫(*Aphis medicaginis* Koch)危害胁迫对不同苜蓿品种体内丙二醛含量及防御性酶活性的影响. 生态学报, 27(6): 2177–2183]
- Ji WL. 2018. Research on the mechanism of resistance to *Fusarium oxysporum* f. sp. *niveum* race 1 in tetraploid watermelon. Master thesis. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences (in Chinese) [姬万丽. 2018. 四倍体西瓜抗枯萎病生理小种1的机理研究. 硕士学位论文. 北京: 中国农业科学院]
- Li CJ, Liu MY, Zhao N, Xu YY, Chen ZZ. 2021. Effects of *Aleurocanthus spiniferus* damage on photosynthetic pigment contents of three tea varieties. *Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition)*, 52(2): 205–209 (in Chinese) [李程锦, 刘梦圆, 赵楠, 许永玉, 陈珍珍. 2021. 黑刺粉虱为害对3种茶树体内光合色素含量的影响. 山东农业大学学报(自然科学版), 52(2): 205–209]
- Li Q, Lu FP, Chen Q, Lu H, Xu XL, Jing FL, Li KM, Ye JQ. 2015. Evaluation of cassava germplasms for resistance to spider mite *Tetranychus cinnabarinus* (Acari: Tetranychidae). *Chinese Journal of Tropical Crops*, 36(1): 143–151 (in Chinese) [李迁, 卢美萍, 陈青, 卢辉, 徐雪莲, 经福林, 李开绵, 叶剑秋. 2015. 木薯种质对朱砂叶螨的抗性评价. 热带作物学报, 36(1): 143–151]
- Li Y, Han Y, Yang B, Zhao N. 2020. Assessing resistance against *Xanthomonas* *boricola* in 4 walnuts cultivars using physiological indexes. *Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition)*, 49(4): 453–458 (in Chinese) [李亚, 韩颖, 杨斌, 赵宁. 2020. 黄单胞杆菌侵染后不同品种核桃抗病性

- 相关生理指标的测定. 福建农林大学学报(自然科学版), 49(4): 453–458]
- Liu BB, Sun GL. 2017. MicroRNAs contribute to enhanced salt adaptation of the autopolyploid *Hordeum bulbosum* compared with its diploid ancestor. *The Plant Journal*, 91(1): 57–69
- Liu SY, Chen SM, Chen Y, Guan ZY, Yin DM, Chen FD. 2011. *In vitro* induced tetraploid of *Dendranthema nankingense* (Nakai) Tzvel. shows an improved level of abiotic stress tolerance. *Scientia Horticulturae*, 127(3): 411–419
- Liu YQ, Jiang L, Sun LH, Wang CM, Zhai HQ, Wan JM. 2005. Changes in some defensive enzyme activity induced by the piercing-sucking of brown planthopper in rice. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 31(6): 643–650 (in Chinese) [刘裕强, 江玲, 孙立宏, 王春明, 翟虎渠, 万建民. 2005. 褐飞虱刺吸诱导的水稻一些防御性酶活性的变化. 植物生理与分子生物学学报, 31(6): 643–650]
- Mei C, Yan P, Maimaiti A, Han LQ, Zhang YL, Ma K, Wang JX. 2018. Links between nutrients, secondary metabolites of Xinjiang wild apple and *Agrylus mali* Mats resistance. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 20(7): 26–33 (in Chinese) [梅闯, 闫鹏, 艾沙江·买买提, 韩立群, 张彦龙, 马凯, 王继勋. 2018. 新疆野苹果营养及次生代谢物与苹果小吉丁虫抗性的关系. 中国农业科技大学报, 20(7): 26–33]
- Mithöfer A, Boland W. 2012. Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annual Review of Plant Biology*, 63: 431–450
- Nassar N, Bomfim NN, Mendoza JM, Sano NR. 2012. Some interesting cassava cultivars 3-UnB 310. *Geneconserve*, 11(43): 3–6
- Parmar A, Sturm B, Hensel O. 2017. Crops that feed the world: production and improvement of cassava for food, feed, and industrial uses. *Food Security*, 9(5): 907–927
- Qian YT, Xue XF, Zeng YR, Chen WC, Ye XM, Yu WW, Dai WS. 2020. Leaf structure and chlorophyll content in *Torreya grandis* ‘Merrillii’ with *Nalepella abiesis* infestation. *Journal of Zhejiang A&F University*, 37(2): 296–302 (in Chinese) [钱宇汀, 薛晓峰, 曾燕如, 陈文充, 叶晓明, 喻卫武, 戴文圣. 2020. 香榧瘿螨为害对香榧叶片结构及叶绿素质量分数的影响. 浙江农林大学学报, 37(2): 296–302]
- Renwick JAA, Lopez K. 1999. Experience-based food consumption by larvae of *Pieris rapae*: addiction to glucosinolates? *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91(1): 51–58
- Santamaría ME, Diaz I, Martínez M. 2018. Dehydration stress contributes to the enhancement of plant defense response and mite performance on barley. *Frontiers in Plant Science*, 9: 458
- Shang XH, Shan ZY, Yan HB, Xiao L, Cao S, Zhou HW. 2018. Physiological responses of cassava variety Xinxuan 048 diploid and autotetraploid to drought stress. *Plant Physiology Journal*, 54(6): 1064–1072 (in Chinese) [尚小红, 单忠英, 严华兵, 肖亮, 曹升, 周慧文. 2018. 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, 54(6): 1064–1072]
- Sholihin, Indati SW, Noerwijati K, Wahyuni TS, Kuswantoro H, Suhartina, Soehendi R, Bayu MSYI, Sutanto GWA, Mejaya MJ, et al. 2022. Improving the genetics of tuber yield and resistance to mite to avoid mite incident and to increase the productivity of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Scientifica*, 2022: 6309679
- Sreekumari MT, Jos JS, Nair SG. 1999. ‘Sree Harsha’: a superior triploid hybrid in cassava. *Euphytica*, 106(1): 1–6
- Sun WN, Ke XW, Zuo YH, Xu XD, Guo YX, Yin LH. 2022. Biochemical and gene expression responses of different adzuki bean cultivars to cowpea rust fungus *Uromyces vignae* infection. *Journal of Plant Protection*, 49(3): 864–870 (in Chinese) [孙伟娜, 柯希望, 左豫虎, 徐晓丹, 郭永霞, 殷丽华. 2022. 不同小豆抗性品种对锈菌侵染的生化响应和防卫反应基因的表达特征. 植物保护学报, 49(3): 864–870]
- Tian ET, He ZL, Zhou P, Yang M, Wang TY, Meng JL. 2017. Formation of polyploidy in plants and their mechanism in diploidization. *Hubei Agricultural Sciences*, 56(11): 2001–2007 (in Chinese) [田恩堂, 贺朱林, 周平, 杨梅, 王天娅, 孟金陵. 2017. 植物多倍体的形成及其二倍化机制. 湖北农业科学, 56(11): 2001–2007]
- Visser JH. 1983. Differential sensory perceptions of plant compounds by insects. // Hedin PA. *Plant resistance to insects*. Washington, D.C.: American Chemical Society, pp. 215–230
- Wang XS. 2014. Effect of *Odontothrips loti* feeding on the secondary metabolites content in alfalfa leaf. Master thesis. Lanzhou: Gansu Agricultural University (in Chinese) [王小珊. 2014. 牛角花齿蚜马(*Odontothrips loti*)为害对苜蓿叶片次生代谢物质含量的影响. 硕士学位论文. 兰州: 甘肃农业大学]
- Wei WL, Huang ZL, Chen HX, Yang HX, Lan X, Liang ZH, Li HR. 2022. Comparison of morphological, physiological and mite resistance characteristics of cassava diploid and its autotetraploid leaves. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 36(11): 2115–2123 (in Chinese) [韦婉羚, 黄珍玲, 陈会鲜, 杨海霞, 兰秀, 梁振华, 李恒锐. 2022. 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, 36(11): 2115–2123]
- Wu MF, Liang X, Chen Q, Wu CL, Liu Y, Liu XQ, Han ZL. 2022. Resistance mechanism of cassava cultivars to *Tetranychus urticae* based on gene expression characteristics of cyanogenic glycoside degradation pathway. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 43(4): 853–861 (in Chinese) [伍牧锋, 梁晓, 陈青, 伍春玲, 刘迎, 刘小强, 韩志玲. 2022. 基于生氰糖苷降解途径基因表达特性的木薯品种对二斑叶螨的抗性机制初探. 热带作物学报, 43(4): 853–861]
- Wu Y. 2021. Study on the defense response mechanism of cassava resistance to *Paracoccus marginatus*. Master thesis. Haikou: Hainan University (in Chinese) [吴岩. 2021. 木薯抗木瓜秀粉蚧的防御反应机制研究. 硕士学位论文. 海口: 海南大学]
- Xiang ZW, Zhu JY, Liu TX, Zhang SZ. 2023. Chemical composition of true leaves and cotyledons of eight cruciferous host plants and their effects on growth, development and physiological metabolism of diamondback moth *Plutella xylostella*. *Journal of Plant Protection*, 50(4): 1042–1054 (in Chinese) [向中文, 朱经云, 刘同先, 张世泽. 2023. 八种十字花科寄主植物真叶和子叶的化学成分及其对小菜蛾生长发育及生理代谢的影响. 植物保护学报, 50(4): 1042–1054]

- Xu EK, Fan GQ, Niu SY, Zhao ZL, Deng MJ, Dong YP. 2014. Transcriptome-wide profiling and expression analysis of diploid and autotetraploid *Paulownia tomentosa* × *Paulownia fortunei* under drought stress. *PLoS ONE*, 9(11): e113313
- Yan H, Lu L, Hershey C, Ceballos H, Chen S, Li K. 2013. Cassava mutation breeding: current status and trends. *Plant Mutation Reports*, 3(1): 37–44
- Yang J, Zhou Q, Huang JH, Zou HX, Chen YX, Qiu JS, Wang GQ. 2017. Effects of *Tetranychus cinnabarinus* infection time on physiological parameters of cassava. *Journal of Southern Agriculture*, 48(11): 1969–1975 (in Chinese) [杨娟, 周琼, 黄京华, 邹海霞, 陈宇鑫, 邱静思, 王国全. 2017. 朱砂叶螨不同侵染时间对木薯生理指标的影响. 南方农业学报, 48(11): 1969–1975]
- Yang M, Xiao GL, Zheng YQ, Chen B, Ren JH, Huang Y, Wang Y. 2020. Physiological responses of potato to potato tuber moth feeding infestation. *Journal of Southern Agriculture*, 51(4): 844–852 (in Chinese) [杨森, 肖关丽, 郑亚强, 陈斌, 任家慧, 黄钰, 王玥. 2020. 马铃薯对马铃薯块茎蛾取食危害的生理响应. 南方农业学报, 51(4): 844–852]
- Zhang C. 2011. Tetraploid induction of ‘Hongyang’ kiwifruit and primary study on resistance to bacteria. Master thesis. Chongqing: Southwest University (in Chinese) [张弛. 2011. 红阳猕猴桃四倍体诱导及其抗溃疡病特性初探. 硕士学位论文. 重庆: 西南大学]
- Zhang KP, Sun RH, Yang HQ. 2016. Influences of pest mite stress on cell ultrastructure and free proline content of fuji apple leaves. *Shandong Agricultural Sciences*, 48(6): 36–41 (in Chinese) [张坤鹏, 孙瑞红, 杨洪强. 2016. 害螨胁迫对富士苹果叶片细胞超微结构及游离脯氨酸含量的影响. 山东农业科学, 48(6): 36–41]
- Zhang L, Chen X, Wu Y, Yu M, Cai HM, Liu BB, Ni QQ, Liu LZ, Xu H, Fang H, et al. 2023. Research progress of proline in plant stress resistance. *Journal of Jianghan University (Natural Science Edition)*, 51(1): 42–51 (in Chinese) [张林, 陈翔, 吴宇, 于敏, 蔡洪梅, 柳彬彬, 倪芊芊, 刘绿洲, 许辉, 房浩, 等. 2023. 脯氨酸在植物抗逆中的研究进展. 江汉大学学报(自然科学版), 51(1): 42–51]
- Zhang LL, Zhou J, Liu R, Luo HH, Zhu YX, Liu YQ. 2023. Identification of resistance of ginger varieties to bacterial wilt and its biochemical basis. *Journal of Plant Protection*, 50(3): 767–779 (in Chinese) [张玲玲, 周洁, 刘燃, 罗怀海, 朱永兴, 刘奕清. 2023. 生姜抗姜瘟病品种资源鉴定及其抗病生化机制. 植物保护学报, 50(3): 767–779]
- Zhang YY, Bouwmeester HJ, Kappers IF. 2020. Combined transcriptome and metabolome analysis identifies defence responses in spider mite-infested pepper (*Capsicum annuum*). *Journal of Experimental Botany*, 71(1): 330–343
- Zhang Z. 2020. Study on the defense response mechanism of cassava resistance to *Tetranychus cinnabarinus*. Master thesis. Haikou: Hainan University (in Chinese) [张哲. 木薯对朱砂叶螨抗性的防御反应机制研究. 硕士学位论文. 海口: 海南大学]
- Zhou HW, Zeng WD, Yan HB. 2017. In vitro induction of tetraploids in cassava variety ‘Xinxuan 048’ using colchicine. *Plant Cell Tissue Organ Cult*, 128(3): 723–729
- Zou ZW, Xi JF, Liu G, Song SX, Xin TR, Xia B. 2018. Effect of temperature on development and reproduction of the carmine spider mite, *Tetranychus cinnabarinus* (Acari: Tetranychidae), fed on cassava leaves. *Experimental and Applied Acarology*, 74(4): 383–394

(责任编辑:张俊芳)