

大薯种质资源多样性研究进展

夏薇, 吴文婧, 许云, 谢俊, 黄小龙, 黄东益*

海南大学热带农林学院, 海口570228

摘要: 全世界薯蓣科植物有10属约650种, 其中薯蓣属的大薯(*Dioscorea alata* L.)在热带和亚热带地区广泛种植, 是一些非洲国家的主粮。大薯是一类非常有营养的食物, 与其他薯类作物相比, 大薯的蛋白含量更高, 纤维含量低。此外, 大薯产量潜力极高, 繁殖方式简单, 地上部分生长迅速且块茎可以长期储存。尽管薯蓣属物种被人们广泛食用, 但是相关研究不多, 许多工作都处于起步阶段, 本文主要从大薯染色体倍性、形态标记、生理生化指标以及分子标记等几方面评估种质资源多样性的研究进行综述。

关键词: 大薯; 染色体倍性; 形态标记; 生理生化指标; 分子标记

1 引言

全世界薯蓣科植物有10属约650种, 其中薯蓣属约有600种之多。薯蓣类植物一般具有较强的耐旱性(Ravi等1996), 大薯(*Dioscorea alata* L.)是薯蓣属的一个重要物种, 在热带和亚热带地区广泛种植, 是一些非洲国家的主粮作物。在中国, 大薯可用作食品、饲料、医药, 目前已开展养殖方面的探索(陈涛等2015)。与其他薯类作物相比, 大薯的蛋白含量更高, 纤维含量低, 钾含量高($8.16 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$), 是一类具有丰富营养的食物。大薯产量潜力极高: 种植密度为 $25 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$, 产量约为 $40.5 \sim 42 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$; 种植密度为 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$, 产量约为 $11.3 \sim 23.5 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ (Oselebe和Okporie 2008)。大薯的繁殖简单且生长速度对杂草有很大的竞争力, 并且地下块茎和地上的零余子都有休眠期, 休眠期间水份含量下降, 糖分含量上升, 在室温条件可储存达几个月至半年, 直到播种季节(Craufurd等2001; Wireko-Manu等2013)。大薯的选育有三个重要因素: 抗炭疽病、薯块品质和产量。大薯是一个多倍体($2n=40, 60, 80=2x, 3x, 4x$), 繁殖长期依赖于无性繁殖, 大大限制了培育更多拥有丰富变异的品种(Obidiegwu等2010)。尽管薯蓣属物种被人们广泛食用, 但是开展的相关研究不多, 许多研究都处于起步阶段, 本文主要从薯蓣属物种分类、种质资源多样性以及抗炭疽病等方面的研究进行综述。

2 大薯种植区域分布

大薯起源于东南亚, 印度、越南、马来西亚等地都有大薯的本土品种, 由于块茎可以当作主食, 被人为传播到非洲、中国、澳大利亚以及太平洋热带岛屿以至美洲, 基本覆盖所有的热带地

区(Marcos等2011)。大薯是热带地区第三大薯类作物, 为数百万人的主食, 提供必需的碳水化合物。大薯在被殖民者引入巴西后, 适应本地环境, 在全国范围内都有广泛种植(Siqueira等2014)。尼日利亚是全世界大薯最大的生产国, 约占全球产量的70%~76%。大薯生命力顽强、地上部分生长迅速, 并在树上攀爬生长, 在佛罗里达等地被认为是入侵物种。

大薯在引入中国后, 在中国浙江、江西、福建、台湾、湖北、湖南、广东、广西、贵州、四川、云南、西藏等省区常有栽培。其中块茎紫色的大薯常被称为紫山药, 由于富含花青素, 在四川、浙江等多省都有种植栽培的研究。

3 大薯基于细胞学水平的倍性研究

大薯主要的繁殖方式是无性繁殖, 这种方式虽然扩繁简便, 但是也影响大薯产生更多的遗传变异。目前, 薯蓣属中通过有性繁殖育种的主要是非洲第一大薯蓣作物白薯蓣, 而针对大薯的有性繁殖的研究相对落后, 因此找到可育的雌雄大薯株系非常重要(Abraham和Nair 1991)。现阶段针对大薯的有性繁殖研究主要集中在大薯的倍性研究上。Essad (1984)通过分析亚洲的72个薯蓣属物种细胞学, 认为薯蓣属的染色体基数为9~10条。Arnau等(2009)通过染色体观察和流式细胞仪分析了CIRAD保存的110份大薯种质资源的染色体数目, 发现76%的材料染色体为40条, 而7%的材料为

收稿 2017-04-05 修定 2017-05-09

资助 中国热带农业科学院橡胶研究所省部重点实验室/科学观测实验站开放课题重点项目(RRI-KLOF201601)。

* 通讯作者(E-mail: dioscorea@163.com)。

60条, 17%的材料为80条, 结合微卫星标记在后代中分离结果, 大薯染色体基数被认为是20条。Obidiegwu等(2010)使用流式细胞仪分析了74份来自于尼日利亚、加纳、多哥等9个西非国家的大薯种质的倍性, 发现四倍体、六倍体和八倍体的大薯种质分别为63份、1份和10份, 没有发现二倍体的材料。李俏(2011)对19份大薯材料采用常规压片法进行染色体计数, 发现大薯的染色体的数目主要分为40条和60条。经由上述大薯倍性研究, 大薯的染色体基数由开始认为的10条被修正为20条, 且大薯在自然条件下会产生一定比例的六倍体和八倍体材料。

农作物染色体倍数的增加对农艺性状有重要影响, 揭示大薯在自然条件下不同倍性材料的产生机制, 可以为有选择性的产生合适倍性的大薯奠定基础。通过观察大薯四倍体自交排除了多胚和多配子产生多倍体的情况, 且四倍体与六倍体杂交不能产生后代, 四倍体与八倍体杂交有胚乳不相容现象, 基于这些结果研究者认为大薯的多倍体可能来源于未减数配子(Nemorin等2013)。

4 大薯形态变异丰富

薯蓣属的物种多达600多种, 大薯是其中的一种重要的农作物, 其表型变异丰富。日本的志和地弘信对引入本国的36份大薯种质进行了生态学、形态学评价, 考察了块茎形成时间、块茎水分含量、休眠期等农艺性状(志和地弘信等1995)。Lebot等(1998)通过块茎成熟时间、分枝数、幼茎颜色、节长等25个形态指标对来自于新喀里多尼亚的131份大薯种质材料进行聚类分析, 得到了4个聚类群。有研究者对西非加纳的35份本地材料和14份从尼日利亚引入的大薯材料进行形态记录, 主要包括块茎内部/皮的颜色、块茎内部纹理、叶形、叶缘色等, 将所有材料分为3个群, 但群的分类与来源位置无关(Anokye等2014)。Sheela等(2016)对印度本地的431份大薯种质资源进行块茎形状、块茎颜色、株型等形态特征和其他生理及农艺性状进行调查, 发现印度本地的大薯拥有非常广泛的表型变异。

中国的大薯种质资源也十分的丰富, 程文杰(2010)对采集于海南、云南、广西、广东、福建5省的133份大薯种质进行叶片形态、匍匐茎缠绕

方向等形态特征进行调查, 统计分析后发现在欧式距离为1.2时, 可以将材料分为6个大类。此外, 李俏(2011)对来自于福建、广西、海南、云南、广东5省的115份大薯种质材料的13个形态学特性(嫩叶、叶柄、茎、叶脉、棱的颜色、叶长、叶宽、叶形、零余子皮的颜色、零余子肉的颜色、开花的有无及雌雄、块茎内表皮的颜色、块茎肉的颜色)进行记录、评价与分析, 根据其中8个形态指标对其进行聚类, 发现大薯可以分为7个类群和1个单独的分支。李俏(2011)另外对103份大薯种质材料根据蛋白质、淀粉、pH、柠檬酸、直链淀粉、干物质、Mn、Cu、Mg、K含量, 以及内表皮的颜色、心的颜色等生理生化指标进行聚类分析, 将大薯主要分为7个类群和3个单独的分支。李俏(2011)先后通过形态和生理生化指标两种不同的分类方法对大薯进行分群, 都分出了7个类群, 部分材料在两种分类中都在一个类群中。可见, 与其他非大薯起源地的国家相比, 中国的大薯种质资源遗传变异更丰富。

5 大薯分子标记开发与多样性评价

由于植物各种形态特征容易受环境影响, 通过分子标记的多态性分析可以更准确评价大薯的遗传多样性。随着序列信息的获得, 在大薯中开发分子标记并用于种质资源评价的研究也日益增多。Narina等(2011)基于大薯材料抗病性差异, 利用高通量测序的方法挖掘抗病响应相关基因, 并开发EST-SSR标记。基于分子标记来评估大薯种质资源的研究也在很多有大薯栽培的国家开展, 主要使用的标记类型有RAPD、AFLP和SSR等(Girma等2017; Mignouna等2002b; Petro等2011; Siqueira等2012)。

中国大薯种质资源的分子评估也在近几年内有所开展, 种质资源的采集主要来源于海南、云南、广西、广东、福建等省。程文杰(2010)利用RAPD和ISSR分子标记评估了133份薯蓣种质资源的遗传多样性, 其中100对RAPD引物中筛选出8对多态性良好的引物, 得到44个位点, 多态位点42, 通过UPGMA聚类结果发现133份大薯材料间的遗传相似系数范围为0.484~0.892, 平均遗传相似系数为0.687, 在相似系数为0.665时将所有材料分为6个大类; 在100对ISSR引物中筛选出10对多态性

良好的引物, 得到91个位点, 多态位点85个, 通过NTsys软件分析材料间的相似系数和聚类图, 遗传相似系数在0.6223~0.9315之间, 在相似系数0.665时, 133份大薯材料可以分为7个大类(程文杰2010)。

许云等(2014)用AFLP标记对中国的111份大薯种质进行评价, 发现这些大薯材料的遗传相似系数在0.30~0.82之间, 平均为0.58, 表明大薯种质资源的变异比较丰富。采用UPGMA对大薯种质进行聚类分析, 遗传相似系数在0.54时, 111份材料被划分为4个类群和3个单独的分支, 且与大薯材料采集地区没有明显的相关性。

在大薯炭疽病研究中, Mignouna等根据分子标记和炭疽病表型的鉴定, 开发了大薯炭疽病关联分子标记(Mignouna等2002b), 此外通过QTL定位找到控制大薯抗炭疽病的区间, 用于抗炭疽病资源的分子选育(Mignouna等2002a)。在对大薯种质资源的抗炭疽病种质筛选中发现, 有些大薯种质对炭疽病有着较强的抗性(Aduramigba-Modupe等2008)。由于田间鉴定大薯抗病性差异会受很多因素影响, Onyeka等(2006)通过接种组织培养的大薯来筛选具有较强抗性的大薯材料。

6 前景展望

大薯是一种产量约为 $40.5\sim 42\text{ t}\cdot\text{hm}^{-2}$, 块茎富含钾、磷等元素, 蛋白质和维生素C的含量也比其他薯类作物高, 但是大薯品质、产量、抗病和抗逆等相关的研究还只限于一些种植国家, 中国对大薯的研究目前还集中种质资源的搜集和评价上。由于大薯营养丰富, 含有皂苷等药用成分, 药膳兼用, 具有很好的市场前景。虽然目前育种研究滞后, 但是随着生物技术的发展, 针对大薯抗病、品质和产量等重要性状的研究也会越加深入, 为遗传育种奠定更好的基础。在将来的研究中, 更优质、更高产抗病的大薯为育种目标, 让大薯发挥更大的食用和经济价值。

参考文献

- Abraham K, Nair PG (1991). Polyploidy and sterility in relation to sex in *Dioscorea alata* L. (Dioscoreaceae). *Genetica*, 83: 93–97
- Aduramigba-Modupe AO, Asiedu R, Odebode AC (2008). Reaction of *Dioscorea alata* (water yam) to anthracnose disease in Nigeria. *J Food Agric Environ*, 6: 248–252
- Anokye M, Tettch J, Otoo E (2014). Morphological characterization of some water yam (*Dioscorea alata* L.) germplasm in Ghana. *J Agric Sci*, 4: 518–532
- Arnau G, Nemorin A, Maledon E, Abraham K (2009). Revision of ploidy status of *Dioscorea alata* L. (Dioscoreaceae) by cytogenetic and microsatellite segregation analysis. *Theor Appl Genet*, 118: 1239–1249
- Chen T, Liang MD, Huang DY, Yang YH, Wang XM (2015). Effect of slaughter performance and meat quality of Ding'an black pigs by feeding *Dioscorea alata* L. diet. *Feed Ind*, 36: 29–33 (in Chinese with English abstract) [陈涛, 梁梦迪, 黄东益, 杨雨辉, 王学梅 (2015). 大薯饲料对定安黑猪屠宰性能和肉用品质的影响. *饲料工业*, 36: 29–33]
- Cheng WJ (2010). Studies on genetic diversity of *Dioscorea alata* L. (Master's thesis). Haikou: Hainan University (in Chinese with English abstract) [程文杰(2010). 大薯种质资源遗传多样性分析(硕士论文). 海口: 海南大学]
- Craufurd PQ, Summerfield RJ, Asiedu R, Vara Prasad PV (2001). Dormancy in yams. *Exp Agr*, 37: 147–181
- Essad S (1984). Geographic variation of basic chromosome number and polyploidy in the *Dioscorea* genus with regard to counting for *transevrse* Brown, *pilosiuscula* Bert. and *trifida* (L.). *Agronomie*, 4: 611–617
- Girma G, Gedil M, Spillane C (2017). Morphological, SSR and ploidy analysis of water yam (*Dioscorea alata* L.) accessions for utilization of aerial tubers as planting materials. *Genet Resour Crop Evol*, 64: 291
- Lebot V, Trilles B, Noyer JL, Modesto J (1998). Genetic relationships between *Dioscorea alata* L. cultivars. *Genet Resour Crop Evol*, 45: 499–509
- Li Q (2011). Primary assessment on germplasm resource of *Dioscorea* plant (Master's thesis). Haikou: Hainan University (in Chinese with English abstract) [李俏(2011). 薯蓣植物种质资源初步评价(硕士论文). 海口: 海南大学]
- Marcos J, Cornet D, Bussière F, Sierra J (2011). Water yam (*Dioscorea alata* L.) growth and yield as affected by the planting date: Experiment and modelling. *Eur J Agron*, 34: 247–256
- Mignouna HD, Mank A, Ellis N, Van DBN, Asiedu R, Abang M, Peleman J (2002a). A genetic linkage map of water yam (*Dioscorea alata* L.) based on AFLP markers and QTL analysis for anthracnose resistance. *Theor Appl Genet*, 105: 726–735
- Mignouna HD, Abang MM, Onasanya A, Asiedu R (2002b). Identification and application of RAPD markers for anthracnose resistance in water yam (*Dioscorea alata*). *Ann Appl Biol*, 141: 61–66
- Narina SS, Buyyarapu R, Kottapalli KR, Sartie AM, Ali MI, Robert A, Hodeba MJ, Sayre BL, Scheffler BE (2011). Generation and analysis of expressed sequence tags (ESTs) for marker development in yam (*Dioscorea alata* L.). *BMC Genomics*, 12: 100
- Nemorin A, David J, Maledon E, Nudol E, Dalon J, Arnau G (2013). Microsatellite and flow cytometry analysis to help understand the origin of *Dioscorea alata* polyploids. *Ann Bot*, 112: 811–819
- Obidiegwu J, Rodriguez E, Eneobong EE, Loureiro J, Muoneke CO, Santos C, Kolesnikovaallen M, Asiedu R (2010). Ploidy levels of *Dioscorea alata* L. germplasm determined by flow cytometry. *Genet Resour Crop Evol*, 57: 351–356

- Onyeka TJ, Petro D, Ano G, Etienne S, Rubens S (2006). Resistance in water yam (*Dioscorea alata*) cultivars in the French West Indies to anthracnose disease based on tissue culture-derived whole-plant assay. *Plant Pathol*, 55: 671–678
- Oselebe HO, Okporie EO (2008). Evaluation of water yam (*Dioscorea alata* L.) genotypes for yield and yield components in Abakaliki agro-ecological zone of Nigeria. *Agro-Science*, 7: 179–185
- Petro D, Onyeka TJ, Etienne S, Rubens S (2011). An intraspecific genetic map of water yam (*Dioscorea alata* L.) based on AFLP markers and QTL analysis for anthracnose resistance. *Euphytica*, 179: 405–416
- Ravi V, Aked J, Balagopalan C (1996). Review on tropical root and tuber crops. I. Storage methods and quality changes. *Crit Rev Food Sci Nutr*, 36: 661–709
- Sheela MN, Abhilash PV, Asha KI, Arnau G (2016). Genetic diversity analysis in greater yam (*Dioscorea alata* L.) native to India using morphological and molecular markers. *Acta Hort*, 1118: 51–58
- Shiwachi H, Chang KJ, Hayashi M (1995). Ecological and morphological characterization and general evaluation of the introduced yams (*Dioscorea alata* L.). *Bull Facul Agric Kagoshima Uni*, 45 (5): 1–17 (in Japanese with English abstract) [志和地弘信, 張光鎮, 林満(1995). ヤムイモ(*Dioscorea* spp.)における導入系統の生態および形態的特徴と評価. 鹿児島大学農学部學術報告, 45 (5): 1–17]
- Siqueira M, Dequigiovanni G, Corazon-Guivin MA, Feltran JC, Veasey EA (2012). DNA fingerprinting of water yam (*Dioscorea alata*) cultivars in Brazil based on microsatellite markers. *Hortic Bras*, 30: 653–659
- Siqueira M, Nascimento WFD, Silva LFF, Ferreira AB, Silva EFD, Ming LC, Veasey EA (2014). Distribution, management and diversity of yam local varieties in Brazil: a study on *Dioscorea alata* L. *Braz J Biol*, 74: 52–61
- Wireko-Manu FD, Oduro I, Ellis WO, Asiedu R, Dixon BM (2013). Food quality changes in water yam (*Dioscorea alata*) during growth and storage. *Asian J AgrFood Sci*, 1 (3): 66–72
- Xu Y, Wu WQ, Xie J, Huang DY (2014). Genetic diversity of 111 *Dioscorea alata* Linn. germplasms using AFLP markers. *J Plant Genet Res*, 15: 299–304 (in Chinese with English abstract) [许云, 吴文婧, 谢俊, 黄东益(2014). 111份大薯种质资源遗传多样性 AFLP分析. 植物遗传资源学报, 15: 299–304]

Research progress for the genetics diversity analysis of water yam (*Dioscorea alata* L.)

XIA Wei, WU Wen-Qiang, XU Yun, XIE Jun, HUANG Xiao-Long, HUANG Dong-Yi*

Institution of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China

Abstract: There are approximately ten genera and 650 species in the family Dioscoreaceae and one species in the *Dioscorea* genus - water yam (*Dioscorea alata* L.) is widely planted in tropical and subtropical regions and consumed as staple food in some countries in African. Water yam is a kind of nourishing food, which has higher protein content and lower fiber content comparing with other tuber crops. Moreover, water yam has high yield potential, ease of propagation, early growth vigour for the aerial part, and long storability of tubers. Although water yam is widely consumed, the research for this species is lagged. This review covers research progresses for the diversity analysis of water yam germplasm through chromosome ploidy, morphological markers, physiological and biochemical index and molecular markers.

Key words: *Dioscorea alata*; chromosome ploidy; morphological markers; physiological and biochemical index; molecular markers

Received 2017-04-05 Accepted 2017-05-09

This work was supported by Opening Project Fund of Key Laboratory of Rubber Biology and Genetic Resource Utilization, Ministry of Agriculture / State Key Laboratory Breeding Base of Cultivation & Physiology for Tropical Crops / Danzhou Investigation & Experiment Station of Tropical Crops, Ministry of Agriculture (Grant No. RRI-KLOF201601).

*Corresponding author (E-mail: dioscorea@163.com).