

林芝市境内不同海拔梯度野生苦荞的调查与鉴定

彭晓杨^{1,2}, 田泽苗^{2,3}, 朱剑锋⁴, 杨智敏^{1,2}, 冯西博⁵, 廖文华⁶,
易著虎⁷, 李基光⁸, 李伟², 唐新科¹, 王俊珍⁴, 周美亮^{1,2}

(¹湖南科技大学生命科学与健康学院, 湘潭 411201; ²中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ³河北农业大学园林与旅游学院, 保定 071000;

⁴凉山彝族自治州农业科学研究院, 四川凉山 615000; ⁵西藏农牧学院植物科学学院, 林芝 860000; ⁶西藏自治区农牧科学院农业研究所, 拉萨 850032;

(⁷张家界市农业科学技术研究所, 湖南张家界 427000; ⁸湖南省农业科学院作物研究所, 长沙 410125)

摘要: 林芝市地处青藏高原东南部, 属于高原温暖半湿润气候的山地河谷地貌, 垂直海拔落差大, 拥有丰富独特的野生苦荞资源。海拔变化带来的温度、湿度、气压和紫外线强度等一系列变化会引起植物形态和代谢物含量变化, 为了探究野生苦荞功能性状随海拔的变化关系, 中国农业科学院野生荞麦考察队于2023年10月对林芝市境内的野生苦荞种质进行调查采集工作, 选取3100 m、3300 m、3500 m、3700 m和3900 m五个海拔梯度, 比较并分析野生苦荞籽粒形态差异和黄酮类代谢物含量变化。结果表明: 随海拔升高, 野生苦荞籽粒的千粒重、籽粒长、籽粒宽、籽粒直径、籽粒周长和籽粒面积先增后减, 在海拔3700 m处达到最大值并显著高于其他海拔梯度; 不同海拔梯度的野生苦荞中黄酮类代谢物含量也存在显著差异: 海拔3900 m处野生苦荞中的芦丁和槲皮素含量显著高于其他海拔($P < 0.05$), 3700 m处野生苦荞中槲皮素7-O-葡萄糖苷、原花青素B1和原花青素C1的含量最高, 3500 m处野生苦荞中原花青素的含量最高, 3300 m处的野生苦荞中山奈酚、矢车菊素、阿福豆苷和烟花苷含量最高。研究结果分析了不同海拔梯度下野生苦荞的分布丰度、籽粒性状以及黄酮类物质含量的差异, 揭示了野生苦荞在适应生态环境方面的生理机制, 为探究野生苦荞的适应性进化奠定了基础, 同时也为荞麦的抗逆育种提供了思路。

关键词: 野生苦荞; 海拔梯度; 农艺性状; 黄酮类代谢物

Investigation and Identification of Wild Tartary Buckwheat at Different Altitude Gradients in Nyingchi City¹

PENG Xiaoyang^{1,2}, TIAN Zemiao^{2,3}, ZHU Jianfeng⁴, YANG Zhimin^{1,2}, FENG Xibo⁵, LIAO Wenhua⁶, YI Zhuhu⁷,
LI Jiguang⁸, LI Wei², Tang Xinke¹, WANG Junzhen⁴, ZHOU Meiliang^{1,2}

(¹College of Life Science and Health, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan 411201; ²Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081; ³College of Landscape Architecture and Tourism, Agricultural University of Hebei, Baoding 071001; ⁴Academy of Agricultural Sciences · Liangshan, Liangshan 615000, Sichuan; ⁵Plant Sciences College, Tibet Agricultural and Animal Husbandry University, Nyingchi 860000; ⁶Agricultural Research Institute, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Lhasa 850032; ⁷Zhangjiajie Institute of Agricultural Science and Technology, Zhangjiajie 427000, Hunan; ⁸Hunan Province Institute of Agricultural Science, Changsha 410125)

Abstract: Nyingchi City is located in the southeast of Qinghai-Tibet Plateau, which belongs to the mountain valley landform in the warm and semi-humid climate of the plateau, with a large vertical elevation drop and rich and unique wild buckwheat resources. A series of changes in temperature, humidity, air pressure, and ultraviolet intensity brought about by altitude changes can cause changes in plant morphology and metabolite content. In order to explore the relationship between functional traits of wild buckwheat and altitude, the wild buckwheat germplasm collected by the wild buckwheat expedition team of the Chinese Academy of Agricultural Sciences in Nyingchi City in October 2023 were investigated and collected, and five altitude gradients of 3,100 m, 3,300 m, 3,500 m, 3,700 m, and 3,900 m were selected. To compare and analyze the morphological differences and flavonoid metabolite contents of wild Tartary buckwheat. The results showed that 1000-grain weight, grain length, grain width, grain diameter, grain perimeter, and grain

¹收稿日期: 2024-12-31 网络出版日期:

第一作者研究方向为荞麦分子生物学, E-mail:18373887212@163.com

通信作者: 王俊珍, 研究方向为荞麦、燕麦种质资源、育种和栽培技术, E-mail:wangjunzhen108@163.com

周美亮, 研究方向为作物种质资源及遗传育种学, E-mail:zhoumeiliang@caas.cn

基金项目: 国家自然科学基金(32161143005)

Foundation project: National Natural Science Foundation of China (32161143005)

area of wild Tartary buckwheat increased first and then decreased with the increase of altitude, reaching the maximum at 3700 m altitude and significantly higher than other altitude gradients. There were also significant differences in the content of flavonoid metabolites in wild Tartary buckwheat at different elevation gradients: The contents of rutin and quercetin in wild Tartary buckwheat at 3900 m altitude were significantly higher than those at other altitudes ($P < 0.05$). The contents of quercetin 7-O-glucoside, proanthocyanidins B1 and proanthocyanidins C1 in wild Tartary buckwheat at 3700 m altitude were the highest, and the contents of proanthocyanidins in wild Tartary buckwheat at 3500 m altitude were the highest. The highest content of kaempferol, cyanidin, afodaside, and pyroside was found in wild Tartary buckwheat at 3300 m. The results analyzed the differences in the distribution and abundance, seed traits and flavonoid content of wild buckwheat under different altitude gradients, revealed the physiological mechanism of wild buckwheat in adapting to the ecological environment, laid a foundation for exploring the adaptive evolution of wild buckwheat, and also provided ideas for breeding buckwheat to resist adversity.

Key words: wild tartary buckwheat; altitudinal gradient; agronomic trait; flavonoid metabolites

苦荞 (*Fagopyrum tataricum* (L.) Gaertn.) 是蓼科 (Polygonaceae) 荞麦属 (*Fagopyrum*) 的一种一年生双子叶植物, 穗粒富含蛋白质、维生素以及多种类黄酮和酚类物质, 具有重要的药用和食用价值^[1-3]。苦荞多生长于高海拔地区, 具有良好的抗逆特性, 对各类非生物胁迫的耐受性更优于其他荞麦属物种^[4-5]。野生苦荞 (*F. tataricum* ssp. *potanini* Batalin) 是苦荞的野生近缘种, 由于未经驯化, 保留了许多抗逆、高活性成分、养分高效利用等相关基因, 是栽培苦荞改良的重要基因资源。我国是苦荞的起源国, He 等^[6]和任奎等^[7]的研究认为苦荞起源于我国喜马拉雅地区, 该地区山体丘陵多且沟壑纵横, 垂直海拔落差大, 这导致同一地区的不同野生苦荞群体差异显著。

Grinnell^[8]最早提出可以利用海拔梯度对物种的生境范围进行研究。海拔变化会影响环境温度、湿度以及太阳光和紫外强度, 从而对作物的生长状态、结实率和代谢水平产生显著影响。Abbas 等^[9]研究表明, 海拔升高会引起显著的氧分压 (pO_2) 降低, 植物在这种环境下会通过调节自身的 O_2 感应机制从而调控 FLU (FLUORESCENT IN BLUE LIGHT) 的表达 (FLU 可抑制叶绿素生物合成的第一个关键步骤), 从而使植物适应其所处的高海拔环境。植物适应环境通常体现在功能性状多样性随海拔升高呈现先增大后减小再增大的趋势, 这一趋势揭示了植物可以通过调整自身形态结构特征来适应不同的环境梯度^[10]。苦荞是我国西南地区少数民族聚居地和冷凉山区的主栽作物, 高海拔适应性是评价品种优劣的重要因素, 喜马拉雅地区的野生苦荞相比于栽培苦荞, 分布海拔更高, 对高海拔具有更好的适应性^[11]。因此, 了解不同海拔条件对野生苦荞的籽粒形态和黄酮代谢物的影响对于了解苦荞高海拔适应性机制, 培育高产优质广适的苦荞新品种具有重要意义。

基于此, 中国农业科学院作物科学研究所联合西藏农牧学院等单位成立的荞麦资源考察队于 2023 年 10 月在西藏林芝市进行了野生苦荞的调查采集工作。考察队在调查时发现了大量野生苦荞群体, 这些群体在海拔梯度下表现出了显著的形态学差异。为了进一步深入了解不同海拔条件下野生苦荞的变异情况, 本研究通过对林芝市地区不同海拔条件下的野生苦荞进行调查采集, 比较五个不同海拔区域野生苦荞的分布丰度、籽粒性状以及籽粒中黄酮类物质含量的差异, 并对上述丰度、性状和含量差异与海拔高度之间的相关性进行分析, 揭示了野生苦荞在海拔对野生苦荞的分布丰度和表型变异的影响, 研究结果为探究野生苦荞的适应性进化机制奠定了基础, 同时也为栽培苦荞的抗逆育种提供了思路。

1 材料与方法

1.1 地理概况与调查采集

林芝市地处青藏高原东南部、喜马拉雅山脉北麓，平均海拔在 3800 m 左右，多为高原丘陵地貌，海拔梯度以垂直型分布，气候复杂多变。我们的前期研究发现西藏野生苦荞分布范围为 2500~4200 m，林芝市主要分布在 3000~4000 m 范围内^[12]。因此本次调查和采集工作以 G219 国道林芝市段为主线，在 3000~4000 m 海拔范围内设置每 200 m 为一个海拔梯度区间，选取 3100 m、3300 m、3500 m、3700 m 和 3900 m 共 5 个海拔梯度作为群落样地，地貌类型包括高山、峡谷、河谷、丘陵等，较好的反映了林芝市的地貌特征。每个海拔梯度设置三个样地，每个样地设置四个重复样方，样方大小为 1 m×1 m，记录每个样方中野生苦荞植株的数量，并从每个样方中随机选取 1 株野生苦荞样本收集籽粒；记录每个野生苦荞样本的生长环境，并利用 GPS 定位记录其对应的海拔高度（表 1）。

表 1 调查区间内野生苦荞群落样地特征

Table 1 Plot characteristics of wild Tartary buckwheat community in survey area

样地编号 Sample plot	海拔 Altitude/m	生境地类型 Habitat type
TD1	3096	农田、碎石堆、荒坡
TD2	3353	河滩、碎石堆、荒坡
TD3	3538	草地、碎石堆、荒坡
TD4	3649	山坡、碎石堆
TD5	3895	荒坡、沙石堆

1.2 形态学与黄酮类代谢物含量测定

将收集到的野生苦荞籽粒样本按海拔由低到高进行排序编号，每份样本随机选取 30~40 颗籽粒进行后续鉴定。使用万深考种仪（SC-G 型 杭州万深检测科技有限公司）对籽粒进行形态学测定（每份籽粒进行三次技术重复测定），主要包括千粒重、籽粒长、籽粒宽、籽粒长宽比、籽粒直径、籽粒周长、籽粒面积和籽粒圆度等。参照范昱^[13]和 Lai 等^[14]的研究方法测定野生苦荞籽粒中各黄酮类代谢物的含量，具体测定方法如下。

(1) 将籽粒置于研钵中研磨，过 100 目筛后称取 0.1 g 粉末放入 15 mL 离心管中，加入 80% 甲醇（甲醇：水=4: 1）10 mL 充分混匀，在超声清洗仪中 80 kHz、50°C 超声 30 min 后取出静置 5 min；

(2) 吸取上清液过 0.22 μm 有机滤膜，吸取 1 mL 滤液置于 2 mL 进样瓶中待测（每个样本取三个技术重复）；

(3) 标准溶液制备：取芦丁、槲皮素、山奈酚、阿福豆苷、矢车菊素、烟花苷、槲皮素 7-O-葡萄糖苷、原花青素、原花青素 B1 和原花青素 C1 的标准品（上海源叶生物科技有限公司）各 0.001 g 置于 15 mL 离心管中，加入 80% 甲醇 10 mL 充分溶解混匀后得到浓度为 100 ppm 的混合标准溶液，根据需求按梯度分别稀释成 10、5、2.5、1、0.5 ppm 的标准溶液后置于 2 mL 进样瓶中待测；

(4) 使用 LC-QqQ-MS/MS（安捷伦科技有限公司 Agilent 1290-6495）对待测样品进行测定，色谱分离

采用 Zorbax 反相色谱柱（RRHD SB-C183×150 mm, 1.8 um, Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA），溶剂由 A 相含 0.1% 甲酸的水溶液（甲酸：水=1: 999）和 B 相含 0.1% 甲酸的乙腈溶液（甲酸：乙腈=1: 999）组成，梯度洗脱程序为 B 相 2% 保持 2 min，随后 2 min 从 2% 线性增加至 10%，随后 7 min 从 10% 增加至 80%，随后 2 min 进一步增加到 98%，再 2 min 返回至 2%，最后 2% 保持 2 min，流速设定为 0.4 mL/min，样品注射体积为 2 μL，柱温为 40°C。

(5) 使用安捷伦 MassHunter B.04.00 (B4033.2) 和安捷伦 MassHunter B.07.00 软件进行数据收集和分析。

1.3 数据分析

使用 Excel 和 IBM SPSS Statistics 27 软件进行数据统计、多种比较和单因素分析，用 TBtools 绘制 Heatmap，用 GraphPad 绘制结果图。

2 结果与分析

2.1 野生苦荞分布特征

林芝市地处雅鲁藏布江中下游，海拔垂直跨度大，其南高北低的地理特征导致境内野生苦荞群体存在较为特殊的地理差异（图1）。我们发现北部海拔高度3000~3100 m的地区野生苦荞群体数量较少、群体密度小（约2株/m²），但植株相较于其他海拔更大，分支更多，呈匍匐型分布在农田和路边土石堆，该区域地势较为平坦，植被类型丰富；由北往南海拔上升至3300~3400 m时，野生苦荞群体数量逐渐增加（约5株/m²），多生长于路边碎石坡；当海拔高度达到3400~3600 m左右时种群数量最多、群体密度最大（约14株/m²），主要分布在路边山坡、石堆和草地，地势较为崎岖，多山体荒坡，植被类型开始减少；海拔在3600~3800 m 左右的野生苦荞分布较为密集（约11株/m²），多生长在路边山坡和石堆；在海拔上升至3800~3900 m区间时种群数量开始减少（约4株/m²），主要集中在沙石堆，其他植被类型也十分稀少。收集到野生苦荞的最低海拔高度3096 m，最高海拔高度3895 m。野生苦荞适应性较强，能很好适应路边山坡、石堆和草地等恶劣环境，在青稞地、落叶林、灌木丛中群体密度更是高达60株/m²。



A: 海拔 3100 m 的野生苦荞; B: 海拔 3300 m 的野生苦荞; C: 海拔 3500 m 的野生苦荞; D: 海拔 3700 m 的野生苦荞; E: 海拔 3900 m 的野生苦荞

A: Wild Tartary buckwheat at 3100 m altitude; B: Wild Tartary buckwheat at 3300 m altitude; C: Wild Tartary buckwheat at 3500 m altitude; D: Wild Tartary buckwheat at 3700 m altitude; E: Wild Tartary buckwheat at 3900 m altitude

图 1 不同海拔的野生苦荞

Fig. 1 Wild Tartary buckwheat at different altitudes

2.2 不同海拔野生苦荞籽粒形态学分析

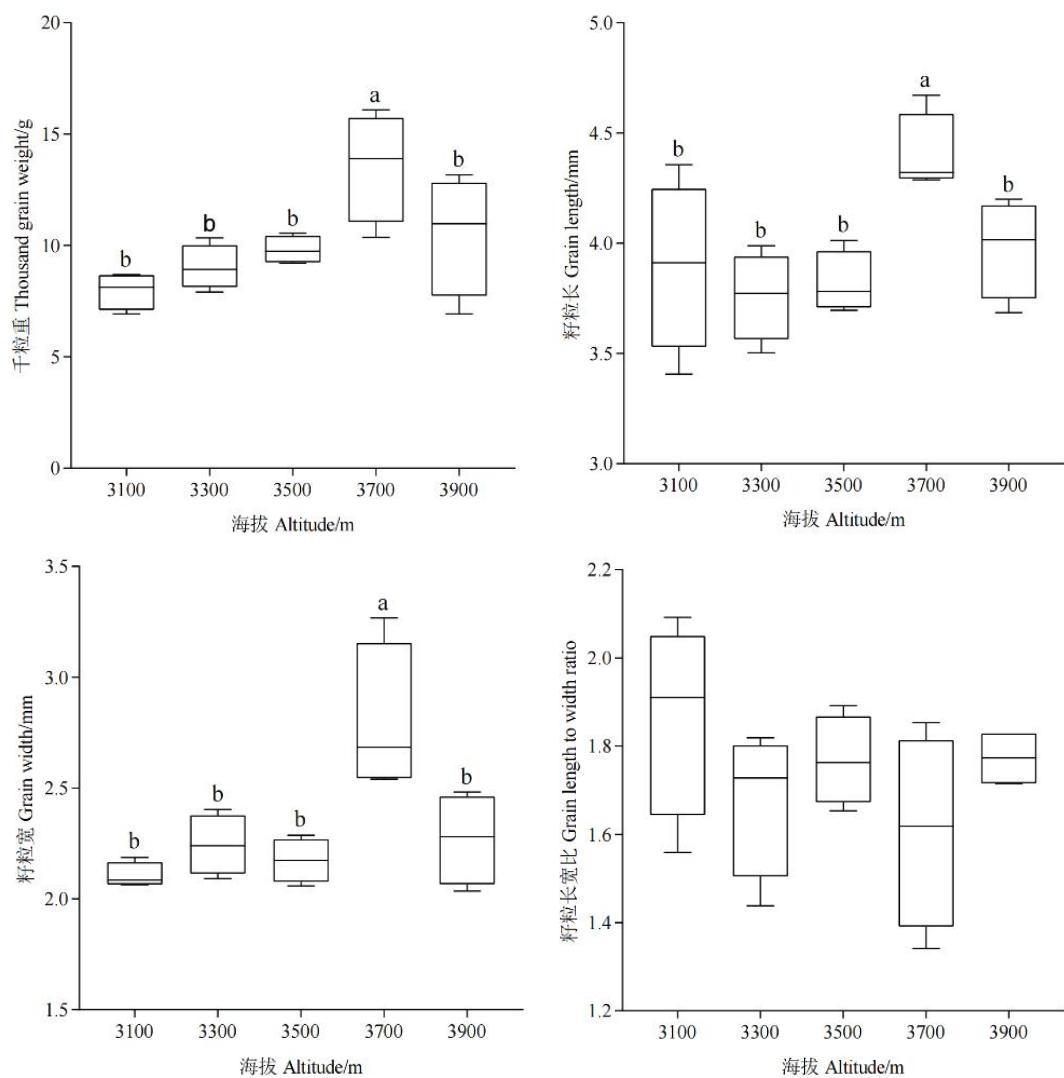
林芝市野生苦荞开花结实期在 8-10 月，10 月中旬果实基本成熟，籽粒易落粒，具有较高的结实率，多为三棱三纵沟型（图 2）。成熟籽粒普遍无翅或带小翅，长度 3.4~4.7 mm，种皮颜色为黑色或灰色。形态学分析表明，随着海拔的上升成熟籽粒的千粒重、籽粒长、籽粒宽、籽粒直径、籽粒周长和籽粒面积大致呈现先上升后下降的趋势，在 3700 m 海拔高度时均达到最大值，分别为 16.0857 g, 4.672 mm, 3.268 mm, 3.562 mm, 13.672 mm, 10.001 mm²；籽粒长宽比与籽粒圆度在不同海拔梯度下差异较小，其中籽粒长宽比在海拔 3100 m 处达到最大值（2.092），在海拔 3700 m 处存在最小值（1.341）；籽粒圆度在海拔 3700 m 处达到最大值（0.788），在海拔 3100m 处存在最小值（0.461）（图 3）。SPSS 分析结果表明，野生苦荞籽粒的千粒重、籽粒长、籽粒宽、籽粒直径、籽粒周长和籽粒面积在海拔 3700 m 高度下显著高于其他海拔梯度 ($P < 0.05$)。



A: 海拔 3100 m 的籽粒; B: 海拔 3300 m 的籽粒; C: 海拔 3500 m 的籽粒; D: 海拔 3700 m 的籽粒; E: 海拔 3900 m 的籽粒
A: Seeds at 3100 m altitude; B: Seeds at 3300 m altitude; C: Seeds at 3500 m altitude; D: Seeds at 3700 m altitude; E: Seeds at 3900 m altitude.

图 2 不同海拔的野生苦荞籽粒

Fig. 2 Wild Tartary buckwheat seeds at different altitudes



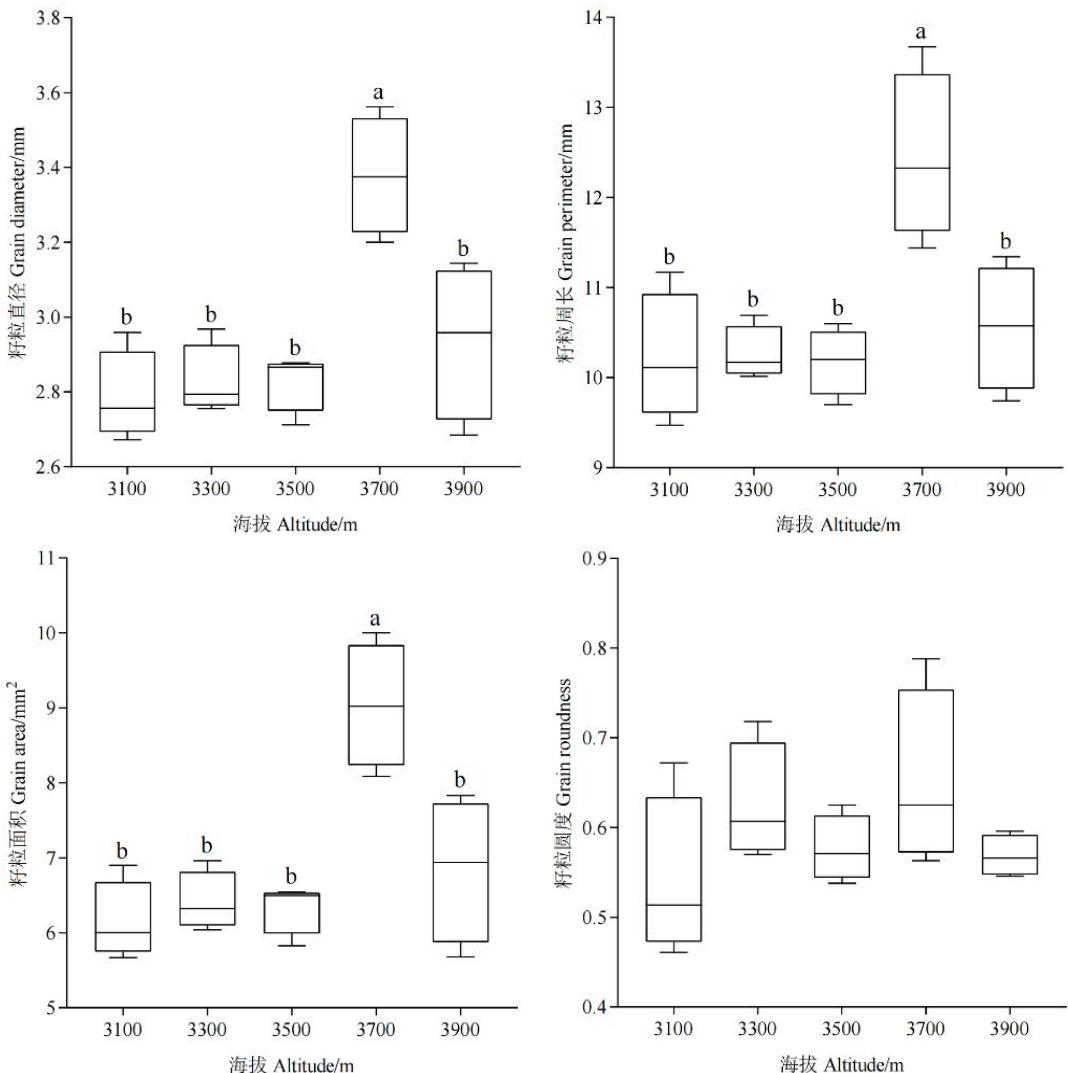
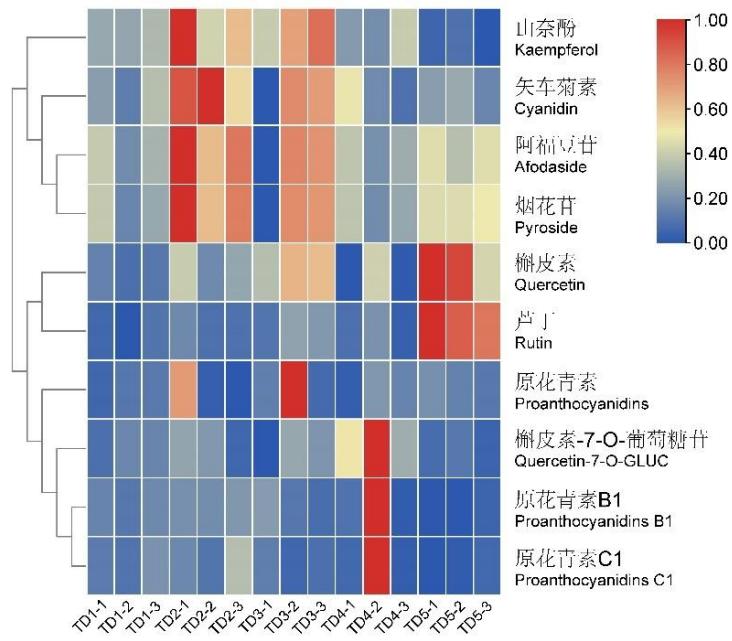


图3 野生苦荞籽粒形态性状随海拔变化趋势图

Fig. 3 Plot of altitudinal changes in morphological traits of wild Tartary buckwheat seeds

2.3 不同海拔野生苦荞的代谢物分析

高效液相色谱分析结果显示，不同海拔地区的野生苦荞中黄酮类物质富集程度存在差异（图4）。其中，海拔高度在3900 m处野生苦荞中的芦丁和槲皮素含量高于其他海拔地区，均值分别为62.8 mg/g和10.15mg/g；3700 m处野生苦荞中槲皮素-7-O-葡萄糖苷、原花青素B1和原花青素C1的含量最高，均值分别为0.44 mg/g、1.4 mg/g和2.52 mg/g；3500 m处野生苦荞中原花青素的含量最高，均值为1.2 mg/g；海拔高度在3300 m处的野生苦荞中山奈酚、矢车菊素、阿福豆苷和烟花苷含量最高，均值分别为0.33 mg/g、0.66 mg/g、6.39 mg/g和0.87 mg/g。



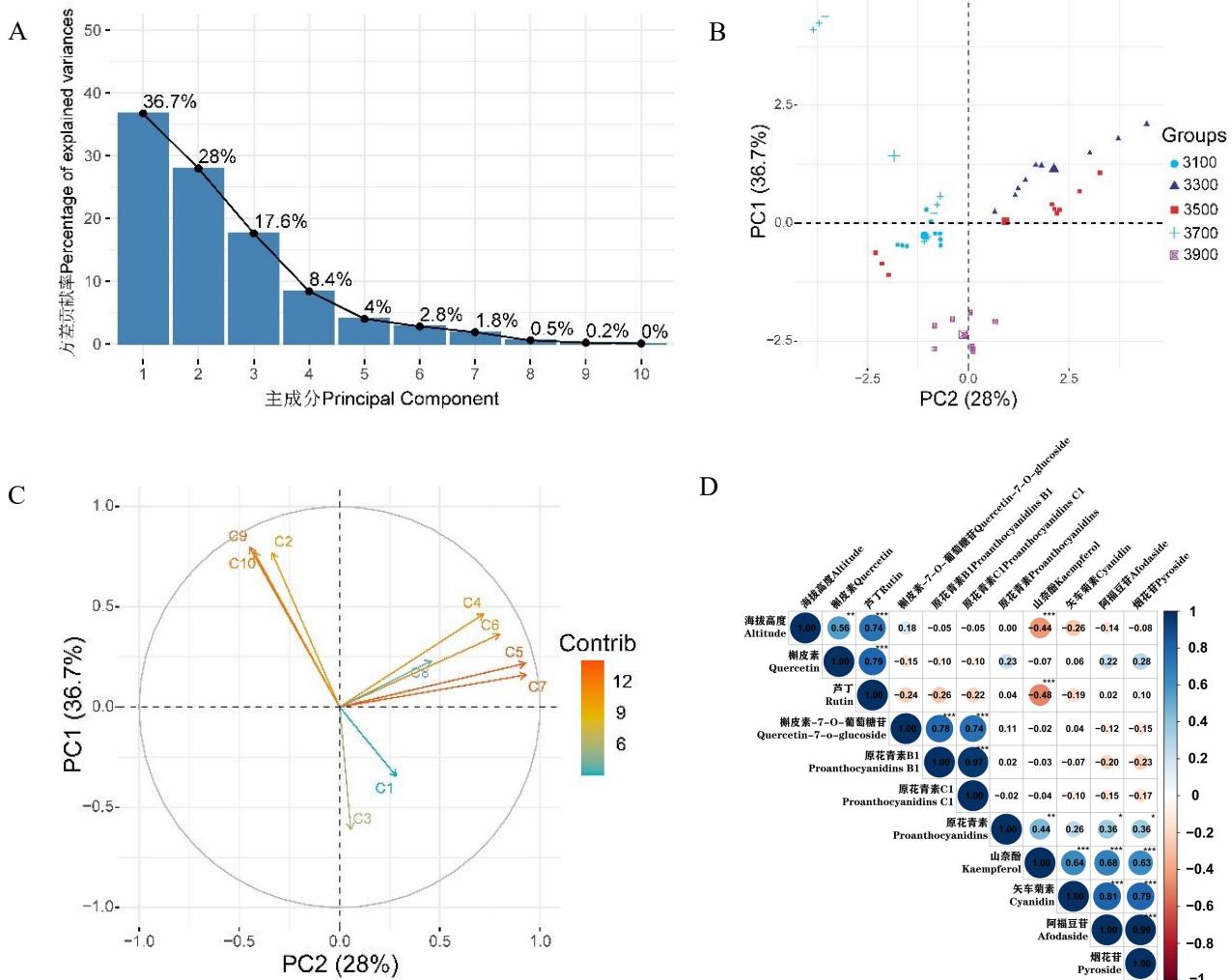
TD1、TD2、TD3、TD4、TD5 分别表示海拔 3100 m、3300 m、3500 m、3700 m、3900 m，后面数字表示在该海拔处的 3 个生物样本
 TD1, TD2, TD3, TD4, and TD5 represent the altitude of 3100 m, 3300 m, 3500 m, 3700 m, and 3900 m respectively, and the following numbers represent the three biological samples at this altitude

图 4 野生苦荞类黄酮物质含量和海拔梯度相关性热图

Fig. 4 Heat map of correlation between flavonoid content and altitude gradient in wild Tartary buckwheat

2.4 主成分分析和相关性分析

为了探索不同海拔梯度野生苦荞籽粒黄酮类代谢物的含量特点，对野生苦荞籽粒中 10 种黄酮类代谢物的含量指标进行了主成分分析（PCA, Principal Component Analysis）。分析得出了特征值大于 1 的五个主要成分（PC, Principal Component），这些组分解释了 94.7% 的总变异（图 5A）。前两个组分 PC1 和 PC2 占总变异的 50% 以上，其中 PC1 占 36.7%，PC2 占 28%。对不同海拔下野生苦荞的分布和代谢产物沿组分的关联进行分析，发现海拔 3300 m 和海拔 3700 m 对沿 PC1 观察到的变异性贡献最大；海拔 3700 m 和 3900 m 是导致沿 PC2 变化的关键变量之一（图 5B）。此外，结合图 5C 的结果表明芦丁含量高是海拔 3900 m 处野生苦荞籽粒的显著特点，这导致了 3900 m 组的籽粒在 PCA 图中的特异性分布。图 5D 显示了黄酮类代谢物，海拔梯度和黄酮类代谢物之间的相关性，其中与海拔梯度呈最大正相关的物质是芦丁，相关系数为 0.74；与海拔梯度呈最大负相关的物质是山奈酚，相关系数为 0.44；阿福豆苷与烟花苷、原花青素 B1 与原花青素 C1 呈显著正相关 ($P < 0.05$)，相关系数分别为 0.99 和 0.97；芦丁和山奈酚呈负相关，相关系数为 0.48。总而言之，槲皮素，芦丁和山奈酚含量与野生苦荞生长的海拔高度有显著的相关性。而海拔 3900 m 处野生苦荞籽粒最显著的特征是芦丁含量高。



A: 主成分 1-5 能解释 10 种黄酮代谢物总变量的百分比; B: 不同海拔野生苦荞籽粒黄酮代谢物主成分分析 (PC1 和 PC2); C: 10 种黄酮类代谢物沿 PCA 前两个主组分的相关系数; D: 不同黄酮类代谢物之间、海拔梯度与黄酮类代谢物之间的相关性分析, *、**、*** 分别表示在 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 、 $P < 0.001$ 水平显著相关

A: Principal components 1-5 explain the percentage of the total variable of the 10 flavonoid metabolites; B: Analysis of Flavonoids Metabolites in Wild Tartary Buckwheat grains at Different Altitudes (PC1 and PC2); C: Correlation coefficients of 10 flavonoid metabolites along the first two principal components of PCA;

D: Correlation analysis between different flavonoid metabolites and between altitude gradient and flavonoid metabolites, *, **, *** respectively indicate significant correlations at the $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$ levels

图 5 野生苦荞中黄酮类物质的主成分分析和相关性分析

Fig.5 Principal component analysis and correlation analysis of flavonoids in wild Tartary buckwheat

2.5 单因素方差分析

分析结果表明, 野生苦荞中各黄酮类物质含量存在显著性差异($P < 0.05$) (表 2)。具体而言, 原花青素、原花青素 B1、原花青素 C1 在不同海拔下均具有显著性差异 ($P < 0.05$), 其中原花青素在海拔 3500 m 处达到最高值 (1.2 mg/g), 在 3100 m 处达到最低值 (0.46 mg/g); 原花青素 B1 在海拔 3700 m 处达到最高值 (1.4 mg/g), 在 3900 m 处达到最低值 (0.17 mg/g); 原花青素 C1 在海拔 3700 m 处达到最高值 (2.52 mg/g), 在 3900 m 处达到最低值 (0.71 mg/g); 山奈酚、阿福豆苷、矢车菊素和烟花苷在海拔 3300 m 和 3500 m 处具有显著性差异, 最高值分别为 0.33 mg/g、6.39 mg/g、0.66 mg/g 和 0.87 mg/g; 槲皮素和芦丁在海拔 3900 m

处具有显著性差异,最高值分别为10.15 mg/g和62.8 mg/g,此外槲皮素在海拔3500 m处也存在显著性差异,其数值为8.21 mg/g;槲皮素-7-O-葡萄糖苷在海拔3700 m处具有显著性差异且达到最大值(0.44 mg/g)。

表2 不同海拔与黄酮类物质含量变化的单因素方差分析

Table 2 One-way analysis of variance between different altitudes and changes in flavonoid content

成分 Component	统计 Statistic	海拔 Altitude/m				
		3100	3300	3500	3700	3900
槲皮素	平均值±标准偏差	4.89±0.45 ^c	6.19±0.72 ^b	8.21±1.14 ^a	5.12±1.51 ^{bc}	10.15±2.12 ^a
Quercetin	变异系数	0.092	0.117	0.139	0.295	0.209
槲皮素-7-O-葡萄糖苷	平均值±标准偏差	0.23±0.02 ^b	0.25±0.04 ^b	0.24±0.05 ^b	0.44±0.13 ^a	0.21±0.01 ^b
Quercetin-7-O-glucoside	变异系数	0.069	0.159	0.209	0.297	0.064
芦丁	平均值±标准偏差	39.69±1.17 ^c	41.44±1.25 ^{bc}	43.52±1.93 ^b	41.15±2.04 ^{bc}	62.8±2.64 ^a
Rutin	变异系数	0.029	0.03	0.044	0.05	0.042
山奈酚	平均值±标准偏差	0.14±0.03 ^b	0.33±0.13 ^a	0.31±0.09 ^a	0.13±0.06 ^b	0.02±0.02 ^c
Kaempferol	变异系数	0.231	0.389	0.298	0.467	1.111
阿福豆苷	平均值±标准偏差	4.3±0.36 ^b	6.39±0.63 ^a	5.13±1.43 ^{ab}	4.27±0.3 ^b	4.82±0.36 ^b
Afodaside	变异系数	0.083	0.098	0.279	0.07	0.075
矢车菊素	平均值±标准偏差	0.43±0.04 ^b	0.66±0.1 ^a	0.53±0.14 ^{ab}	0.44±0.08 ^b	0.43±0.03 ^b
Cyanidin	变异系数	0.095	0.153	0.258	0.176	0.075
烟花苷	平均值±标准偏差	0.58±0.05 ^b	0.87±0.08 ^a	0.7±0.19 ^{ab}	0.58±0.04 ^b	0.69±0.04 ^b
Pyroside	变异系数	0.087	0.097	0.269	0.074	0.054
原花青素	平均值±标准偏差	0.46±0.19 ^a	0.83±0.93 ^a	1.2±1.41 ^a	0.55±0.21 ^a	0.6±0.2 ^a
Proanthocyanidins	变异系数	0.408	1.12	1.181	0.373	0.335
原花青素 B1	平均值±标准偏差	0.61±0.13 ^a	0.8±0.08 ^a	0.6±0.24 ^a	1.4±1.56 ^a	0.17±0.07 ^a
Proanthocyanidins B1	变异系数	0.209	0.1	0.398	1.111	0.433
原花青素 C1	平均值±标准偏差	1.33±0.34 ^a	1.68±0.62 ^a	1.05±0.34 ^a	2.52±2.44 ^a	0.71±0.16 ^a
Proanthocyanidins C1	变异系数	0.257	0.367	0.326	0.97	0.222

不同上标小写字母表示不同海拔梯度下的野生苦荞中黄酮类物质含量差异显著($P < 0.05$)

Different superscript lowercase letters indicated that the flavonoid content in wild Tartary buckwheat differed significantly across different altitude gradients ($P < 0.05$)

3 讨论

3.1 野生苦荞种质资源的重要性

野生资源是栽培作物改良的重要基因来源之一。苦荞作为一种耐瘠薄、抗逆性强的作物,对寒冷、干旱等恶劣气候的适应性较强,主要种植于海拔1200~3000 m的范围。然而,随着气候变化的加剧,寒冷、干旱等自然灾害频发,严重影响了苦荞的正常生长,因此培育高产稳产、抗逆性强的苦荞品种迫在眉睫。西藏野生苦荞的海拔分布在2500~4400 m之间,最高分布海拔可达4528 m,对寒冷、干旱、强紫外线等逆境具有极强的适应性,因此野生苦荞资源在栽培苦荞的抗逆改良方面具有重要作用。

苦荞是一种重要的药食同源作物,芦丁、槲皮素等黄酮类物质是其最主要的活性成分,栽培苦荞在长期的驯化过程中,丢失了许多重要的黄酮类合成相关优异基因。Zhao等^[15]的研究发现,相比于野生苦荞,

栽培苦荞的大黄素合成相关基因、水杨酸合成相关的基因都存在优异单倍型丢失的现象。因此，开展野生荞麦的收集调查，挖掘野生苦荞中的黄酮类物质合成相关基因，提高苦荞的营养品质，对于适应我国居民消费从吃得好到吃得饱的转变，保障人民生命健康具有重要意义。

3.2 海拔梯度对野生苦荞的影响

海拔高度是植物生长发育的重要因素，海拔变化带来的温度、湿度、气压、O₂含量和紫外线强度等一系列变化会引起植物形态的变化，对生态系统结构和过程有深刻影响^[16]。在对摩天岭北坡东南部不同海拔梯度的草本植物分布特征研究中发现，物种丰富度与海拔梯度显著正相关，而植物覆盖度与海拔梯度显著负相关^[17]，这表明随着海拔的升高，植物群落的物种丰富度增加，但覆盖度减少。目前中国境内已知的荞麦属植物共有 22 个种，西藏地区具有 8 个种，分布数目居全国第三位，且这 8 个种在西藏的分布面积差异显著，其分布除受气候类型、地形地貌的限制外，还与海拔高度及物种适应性密切相关^[12]。根据本研究的考察结果可以看出，林芝市境内不同海拔梯度野生荞麦资源分布具有随海拔升高先增后减的趋势，北部海拔较低的地区野生苦荞群体数量较少，当海拔高度达到 3400~3600 m 左右时种群数量最多，主要分布在路边山坡、石堆和草地；海拔在 3600~3800 m 左右的野生苦荞分布较为密集，这与野生金荞麦种质资源的分布特征结果大致相同，野生金荞麦资源分布广泛，一般分布于海拔 3500 m 以下的亚热带季风气候区^[18]，但本研究还发现超过海拔 3700 m 的野生荞麦的分布数量逐渐减少，收集到野生苦荞的最高海拔高度 3895 m，且在 3895 m 以上野生苦荞资源分布极少，这可能与林芝市地理位置和高海拔地势气候的影响有关系。

海拔对籽粒形态的影响是多方面的，包括千粒重、籽粒长、籽粒宽、籽粒直径、籽粒周长和籽粒面积等，这些影响可能与高海拔地区特有的环境压力和资源限制有关，进而影响植物的开花早晚，植物通过调整籽粒形态来适应这些环境变化^[19]。海拔升高所带来的低温、干旱、土壤养分缺失等环境因素可能对野生苦荞籽粒的发育有一定影响，而这种胁迫在较弱时可能会促进籽粒的灌浆，当这些胁迫作用超过一定界限时籽粒大小和重量将迅速降低。根据青藏高原东部 1355 种被子植物的分析，随着海拔的升高，小籽粒倾向于增加，这支持了胁迫耐受机制；而大籽粒倾向于减少，这支持了能量限制机制^[20]。这意味着在高海拔地区，植物可能更倾向于产生籽粒较小以适应环境压力，但在本研究中，籽粒大小随海拔升高呈现先增后减趋势，在海拔 3700 m 高度野生苦荞籽粒的千粒重、籽粒长、籽粒宽、籽粒直径、籽粒周长和籽粒面积显著高于其他海拔梯度，说明在一定的海拔范围内，野生苦荞可能更适应高海拔环境，海拔 3700 m 可能是最有利于野生苦荞籽粒发育的最适海拔条件，研究结果为未来探索苦荞籽粒大小与海拔等环境因子之间的互作奠定了基础。

从野生苦荞到栽培苦荞的驯化过程中，黄酮类代谢物的含量会发生变化^[15]，我们发现野生苦荞籽粒中芦丁、槲皮素等黄酮类物质的含量为栽培苦荞的 2-4 倍，这可能与苦荞的驯化选择有关。黄酮类代谢物可以增强植物对多种逆境的抗性，包括抗紫外线、抗低温、抗干旱、抗病虫等，这些功能有助于保护植物免受生物或非生物胁迫导致的损伤^[21]。同时，我们还发现野生苦荞籽粒中的芦丁含量与海拔梯度之间呈显著正相关，表明芦丁可能对抵御高海拔环境带来的寒冷、干旱、强紫外线等各种逆境具有重要作用，这与 Kreft 等^[22]的研究结果一致。综上所述，本研究对林芝市境内野生苦荞资源进行了调查与鉴定，丰富了野生苦荞

种质资源库，揭示了不同海拔梯度与野生苦荞籽粒形态和黄酮类代谢物含量之间的关系，为高黄酮种质资源的筛选和苦荞高海拔适应性新品种的选育提供了参考，也为理解喜马拉雅地区植物的海拔适应性提供了新视角。

参考文献

- [1] Zhang K X, Fan Y, Weng W, Tang Y, Zhou M L. *Fagopyrum longistylum* (Polygonaceae), a new species from Sichuan, China. *Phytotaxa*, 2021, 482(2):173-182
- [2] 唐宇,邵继荣,周美亮.中国荞麦属植物分类学的修订.植物遗传资源学报,2019,20(3):646-653
Tang Y, Shao J R, Zhou M L. A Taxonomic Revision of *Fagopyrum* Mill from China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(3):646-653
- [3] 范昱,丁梦琦,张凯旋,唐宇,方汎,杨克理,张宗文,程剑平,周美亮.中国野生荞麦种质资源概况与利用进展.植物遗传资源学报,2020,21(6):1395-1406
FAN Y, Ding M Q, Zhang K X, Tang Y, Fang W, YANG K L, Zhang Z W, Cheng J P, Zhou M L. Overview and Utilization of Wild Germplasm Resources of the Genus *Fagopyrum* Mill. in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21(6):1395-1406
- [4] Huang X, He Y Q, Zhang K X, Shi Y L, Zhao H, Lai D L, Lin H, Wang X R, Yang Z M, Xiao Y W, Li W, Ouyang Y N, Woo S H, Quinet M, Georgiev M I, Fernie A R, Liu X, Zhou M L. Evolution and Domestication of a Novel Biosynthetic Gene Cluster Contributing to the Flavonoid Metabolism and High-Altitude Adaptability of Plants in the *Fagopyrum* Genus. *Advanced Science*, 2024, 11(43):2403603
- [5] 李伟,唐宇,张松,冯西博,廖文华,李周,王韵雪,张凯旋,王俊珍,周美亮.三江并流区域野生荞麦资源的考察与收集.植物遗传资源学报,2023,24(4):937-943
Li W, Tang Y, Zhang S, Feng X B, Liao W H, Li Z, Wang Y X, Zhang K X, Wang J Z, Zhou M L. Investigation and Collection of Wild Buckwheat Resources in the Three Parallel Rivers of Yunnan Protected Areas. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(4):937-943
- [6] He Y Q, Zhang K X, Shi Y L, Lin H, Huang X, Lu X, Wang Z R, Li W, Feng X B, Shi T X, Chen Q F, Wang J Z, Tang Y, Chapman M A, Germ M, Luthar Z, Kreft I, Janovská D, Meglič V, Woo S H, Quinet M, Fernie A R, Liu X, Zhou M L. Genomic insight into the origin, domestication, dispersal, diversification and human selection of Tartary buckwheat. *Genome Biology*, 2024, 25(1):61
- [7] 任奎,唐宇,范昱,李伟,赖弟利,严明理,张凯旋,周美亮.中国西部六省(区)荞麦属稀有种质资源收集与分类鉴定.植物遗传资源学报,2021,22(4):963-970
Ren K, Tang Y, Fan Y, Li W, Lai D L, Yan M L, Zhang K X, Zhou M L. Collection and Identification of Rare Germplasm Resources of the Genus *Fagopyrum* Mill. in Six Provinces of China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22(4):963-970
- [8] Grinnell J. Geography and evolution. *Ecology*. 1924; 5:225-229
- [9] Abbas M, Sharma G, Dambire C, Marquez J, Alonso-Blanco C, Proaño K, Holdsworth M J. An oxygen-sensing mechanism for angiosperm adaptation to altitude. *Nature*, 2022, 606(7914):565-569
- [10] 宋子豪,苏常红,寻雅雯,孙玮祎.海拔梯度影响下晋北芦芽山亚高山草地生态系统植物功能性状经济谱分析.生态学报,2025,(4):1-13
Song Z H, Su C H, Xun Y W, Sun W Y. Economy Spectrum Analysis of Plant Functional Trait Across an Altitudinal Gradient in a Subalpine Grassland Ecosystem of Luya Mountain in Northern Shanxi Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, (4):1-13
- [11] 范昱,丁梦琦,张凯旋,杨克理,唐宇,张宗文,方汎,严俊,周美亮.荞麦种质资源概况.植物遗传资源学报,2019,20(4):813-828
FAN Y, Ding M Q, Zhang K X, YANG K L, Tang Y, Zhang Z W, Fang W, Yan J, Zhou M L. Germplasm Resource of the Genus *Fagopyrum* Mill. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20(4):813-828
- [12] 沈伦豪,任奎,唐宇,严明理,刘丽莉,张凯旋,周美亮.西藏野生荞麦种质资源的调查与收集.植物遗传资源学报,2022,23(3):768-774
Shen L H, Ren K, Tang Y, Yan M L, Liu L L, Zhang K X, Zhou M L. Investigation and Collection of Wild Buckwheat Germplasm Resource in Xizang Autonomous Region of China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23(3):768-774
- [13] 范昱.中国苦荞种质资源性状评价和荞麦属植物亲缘关系分析.成都大学,2019b
Fan Y. Evaluation of Tartary Buckwheat Germplasm Resources in China and Genetic relationship analysis of *Fagopyrum* Mill genus plants. Chengdu University, 2019b
- [14] Lai D L, Fan Y, Nurul Huda M D, Gao Y F, Jahan T, Li W, He Y Q, Zhang K X, Cheng J P, Ruan J J, Zhao B P, Zhou M L. Development of a Fast LC-QqQ-MS/MS Method for Detecting Flavonoids in the Phenylpropanoid Pathway of Plants. *Journal of Integrative Agriculture*, 2024, 2095-3119
- [15] Zhao H, He Y Q, Zhang K X, Li S J, Chen Y, He M, He F, Gao B, Yang D, Fan Y, Zhu X M, Yan M L, Giglioli-Guivarc'h N, Hano C, Fernie AR, Georgiev MI, Janovská D, Meglič V, Zhou M L. Rewiring of the seed metabolome during Tartary buckwheat domestication. *Plant Biotechnology Journal*, 2023,

21(1):150-164

- [16] Ivanov L A, Migalina S V, Ronzhina D A, Tumurjav S, Gundsambuu T, Bazha S N, Ivanova L A. Altitude-dependent variation in leaf structure and pigment content provides the performance of a relict shrub in mountains of Mongolia. *Annals of Applied Biology*, 2022, 181(3):321-331
- [17] 田青,李宗杰,王建红,宋玲玲,韩蓉,陈博.摩天岭北坡东南部不同海拔梯度草本植物群落特征.草业科学,2016,33(4):755-763
- Tian Q, Li Z J, Wang J H, Song L L, Han R, Chen B. The characteristics of herbaceous plant communities in the southeast of Motianling northern slope at different altitudes. *Pratacultural Science*, 2016, 33(4):755-763
- [18] 任奎,沈伦豪,唐宇,严明理,张凯旋,刘丽莉,周美亮.中国野生金荞麦种质资源的调查与收集.植物遗传资源学报,2022,23(4):964-971
- Ren K, Shen L H, Tang Y, Yan M L, Zhang K X, Liu L L, Zhou M L. Survey and Collection of Wild *Fagopyrum Cymosum* (Trevir.) Meisn. Germplasm Resources in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2022, 23(4):964-971
- [19] 潘红丽,李迈和,蔡小虎,吴杰,杜忠,刘兴良.海拔梯度上的植物生长与生理生态特性.生态环境学报,2009,18(2):722-730
- Pan H L, Li M H, Cai X H, Wu J, Du Z, Liu X L. Responses of Growth and Ecophysiology of Plants to Altitude. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18(2):722-730
- [20] Qi W, Guo S, Chen X, Cornelissen J H C, Bu H, Du G, Cui X, Li W, Liu K. Disentangling ecological, allometric and evolutionary determinants of the relationship between seed mass and elevation: Insights from multiple analyses of 1355 angiosperm species on the eastern Tibetan Plateau. *Oikos*, 2014, 123(1):23-32
- [21] Shomali A, Das S, Arif N, Sarraf M, Zahra N, Yadav V, Aliniaiefard S, Chauhan D K, Hasanuzzaman M. Diverse Physiological Roles of Flavonoids in Plant Environmental Stress Responses and Tolerance. *Plants*, 2022, 11(22):3158
- [22] Kreft I, Germ M, Golob A, Vombergar B, Vollmannová A, Kreft S, Luthar Z. Phytochemistry, Bioactivities of Metabolites, and Traditional Uses of *Fagopyrum tataricum*. *Molecules*, 2022, 27(20):7101