

高寒区披碱草属花序分支种质资源穗型特征分析

张永超, 于辉, 魏小星, 刘勇

(青海大学畜牧兽医学院/青海省畜牧兽医学院/青海省青藏高原优良牧草种质资源利用重点实验室/
青藏高原种质资源研究与利用实验室, 西宁 810016)

摘要: 披碱草属牧草生态适应性强, 是青藏高原地区草地改良的主要种质资源。为了研究高寒地区披碱草属种质资源花序分支穗型的多样性, 本研究以来自青藏高原不同地区的 76 份披碱草属花序分支种质资源为对象, 测量和分析了花序分支的 24 个表型性状。结果发现: (1) 76 份种质资源群体间变异大, 24 个性状多样性指数高, 各表型性状多样性指数 H' 平均为 5.19。(2) 披碱草属花序分支仅有一级分支, 发生的分支数均值为 7.03 个, 分支率均值为 33.90%, 分支一般发生在主花序轴中下部, 分支始点变异系数最大 (98.14%)。(3) 相关性分析发现, 分支数与分支率、分支宽度、分支穗总长、花序总长均呈极显著正相关; 分支率与分支宽度、分支终点均呈极显著正相关; 分支穗总长与花序总长、分支穗种子数均呈极显著正相关。(4) 主成分分析表明, 前 4 个主成分贡献率达 84%, 第 1 主成分 (36%) 与花序分支的数量和长度密切相关, 反映了分支特征相关的变异; 第 2 主成分 (30%) 反映了种子重量和分布特征; 第 3 主成分 (12%) 反映了分支发生的位点和总花序长度等变异特征; 第 4 主成分 (6%) 反映了分支轴占花序长的比例和种子数质量密度等特征。(5) 聚类分析表明, 76 份披碱草属花序分支种质资源可分为 3 类, 包括少分支型、多分支型和均衡分支型; 在此基础上通过亲缘关系分析, 进一步分为 9 类种质, 包括高位多支型、密支型、长支稀疏型、均衡分支型、重籽多产型、中等分支型、稀疏分支型、短支少产型、均匀穗产型。9 种类型主要体现了分支特征和种子产量特征, 为进一步筛选理想的花序分支穗型提供了基础。本研究的 76 份披碱草属花序分支种质资源多样性高, 表型差异大, 分支的发生改变了种子产量的格局, 研究结果为改良高寒地区披碱草属牧草的种子产量提供了理论基础。

关键词: 披碱草属; 花序分支; 多样性; 青藏高原

Analysis of Inflorescence Types of *Elymus* Species from Alpine Regions with Branched Spike Germplasm Resources

ZHANG Yongchao, YU Hui, WEI Xiaoxing, LIU Yong

(Academy of Animal Science and Veterinary of Qinghai University/Qinghai Academy of Animal Science and Veterinary/
Key Laboratory of Superior Forage Germplasm in Qinghai-Tibetan Plateau/Laboratory for Research and Utilization of
Qinghai Tibet Plateau Germplasm Resources, Xining 810016)

Abstract: The *Elymus* grasses, known for their strong ecological adaptability, are a primary genetic resource for improving the quality of grasslands in the Qinghai-Tibet Plateau. This study focuses on the diversity of inflorescence branching types among *Elymus* species in alpine regions. It examines 76 *Elymus* inflorescence branching germplasm resources from different areas of the Qinghai-Tibet Plateau, measuring and analyzing the related phenotypic characteristics. The findings are as follows: (1) There is significant variation among the 76 materials, with a high diversity index across 24 traits, averaging an H' index of 5.19. (2) In this survey, *Elymus* inflorescences showed only primary branching, averaging 7.03 branches per inflorescence, with a mean branching rate of 33.90%. Branches typically occur in the middle to lower part of the main inflorescence axis, with the highest variation (98.14%) in the starting point of branching on the axis. (3) Correlation analysis

收稿日期: 2024-01-08 网络出版日期: 2024-08-16

URL: <https://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20240108006>

第一作者研究方向为高寒区牧草种质资源创新和利用, E-mail: zhangych06@126.com

基金项目: 青海省帅才科学家负责制项目 (2023-NK-147); 联合基金重点支持项目 (U20A2050)

Foundation projects: The Leading Scientist Project of Qinghai Province (2023-NK-147); Joint Fund Key Support Projects (U20A2050)

revealed highly significant positive correlations between the number of branches and branch rate, branch width, total length of branched spike, and total length of inflorescence. Branch rate was highly significantly positive correlated with branch width and the endpoint of the branch. The total length of the branched spike was significantly positive correlated with the total length of the inflorescence and the number of seeds on the branched spike. (4) Principal component analysis identified 4 main components, accounting for 84% of the cumulative contribution rate. The first principal component (36%) reflects the variability related to the quantity and length of branches. The second principal component (30%) reflects seed weight and distribution characteristics. The third principal component (12%) reflects variations in branch occurrence sites and overall inflorescence length. The fourth principal component (6%) reflects the ratio of branch axes to inflorescence length and seed number weight density. (5) Cluster analysis categorized the 76 *Elymus* inflorescence branching germplasm resources into three types: less branching, more branching and balanced branching. With further phylogenetic relationships analysis based on inflorescence phenotypic characteristics categorized the 76 *Elymus* inflorescence branching germplasm resources into nine types: high branching, dense branching, long sparse branching, balanced branching, heavy-seeded high-yielding, medium branching, sparse branching, short low-yielding, and uniformly stable-yielding. These nine categories primarily reflect the characteristics of branching and seed yield, providing a basis for further selection of ideal inflorescence types. In summary, the 76 *Elymus* inflorescence branching germplasm resources show high diversity and phenotypic variation. The occurrence of branching alters the pattern of seed yield, providing a theoretical foundation for improving seed yield of *Elymus* grasses in alpine regions.

Key words: *Elymus*; inflorescence branching; diversity; Qinghai-Tibet Plateau

披碱草属(*Elymus*),作为禾本科(Poaceae)小麦族(Triticeae)的关键成员,是一类多年生牧草,因其广泛的适应性和显著的抗逆性特征得到广泛关注^[1]。该属物种在全球范围内分布广泛,种类繁多,且表现出显著的种间形态差异。披碱草属物种不仅是草原、草甸和荒漠生态系统的重要组成部分,也因其小麦类作物育种中所表现的优质、高产、抗病、抗虫、抗旱和耐盐碱等特征而备受重视^[2]。在青藏高原等地的退化草地生态修复和草牧业发展中,披碱草属植物扮演着关键角色。

禾本科植物的穗状花序,通常由穗轴和无柄小穗组成,是其显著的形态特征^[3]。穗轴由多个节片构成,每个节片顶部着生一个小穗。花序分支的出现增加了小穗的着生数量,新增小穗着生于延伸的小穗轴上^[4]。在小麦族农作物中,关于花序分支类型的研究已相当深入,包括了复小穗、并列小穗、支穗和双穗,同时也开展了小麦穗分支的形态发育和QTL定位研究^[5-6]。在玉米(*Zea mays* L.)^[7-8]、水稻(*Oryza sativa* L.)^[9]和裸麦(*Hordeum vulgare* Linn. var. *nudum*)^[10]中,类似的穗分支现象也已被广泛研究。在披碱草属中,特别是肥披碱草(*Elymus excelsus* Turcz.)和老芒麦(*Elymus sibiricus* L.),穗部分支的现象同样被观察到,表明披碱草属在穗状花

序形态方面具有潜在多样性^[11-12]。

穗状花序是指长而直立的花序轴上生长着无柄的两性花,而总状花序的花具有明显的花梗^[1-2]。穗状花序分支是指在花序轴上着生有分支,每一分支相当于一个独立的穗状花序^[1]。草本植物花序被认为是从古老的圆锥花序形态演化而来,圆锥花序拥有一级和二级分支系统,每个分支独立着生于节点^[3]。在稻族和蜀黍族中,仍然保留有原始的复穗状花序,具有正侧向、长的一级分支和二级分支^[4-5]。从返祖现象的角度看,披碱草属的穗状花序分支与郭本兆等^[13]所描述的小麦族的穗状花序演化理论相符,即雀麦族(Bromeae)的圆锥花序和短柄草族(Brachypodieae)的总状花序分别形成了圆锥穗状花序和简单穗状花序。

青藏高原是披碱草属物种的重要分布区域,几乎包含了所有染色体组类型的披碱草属物种,表现出复杂的网状进化特征和种间基因流动^[8]。国内外学者对披碱草属植物间的关系和特性进行了广泛研究,涵盖了种质资源、分类、遗传多样性以及遗传变异与环境的关系等方面^[9-12, 14-16]。孙建萍等^[2]和严学兵等^[17]探讨了披碱草属种质资源、分类及遗传多样性的研究进展,严学兵等^[18]还对披碱草属植物形态多样性进行了研究。披碱草属物种的穗部形态

学特征丰富多样,其中小穗、稃片、穗型和颖片的多样性特征可用于不同居群的划分和聚类^[19]。在披碱草属种质资源调查中,花序分支种质资源属于少见类型,在青藏高原不同区域均有发现,呈现出分布广、数量稀少的特征,这也导致目前有关披碱草属花序分支的研究少,不深入。本研究通过多年广泛收集青藏高原不同区域的披碱草属花序分支种质资源,分析了分支表型性状特征和多样性,揭示青藏高原高寒地区披碱草属花序分支种质资源的多样性,以期为其种质资源的评价、筛选、创新利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料共 76 份,均为野生披碱草属资源,其中来源于青藏高原青海祁连山地区 46 份、三江源地区 9 份、青海湖环湖地区 11 份、柴达木盆地地区 1 份和川西北地区 9 份。共包括 5 个种,其中垂穗披碱草 (*Elymus nutans* Griseb.) 16 份、短芒披碱草 (*Elymus breviaristatus* (Keng) Keng f.) 1 份、老芒麦 (*Elymus sibiricus* L.) 57 份、披碱草 (*Elymus dahuricus* Turcz.) 1 份和无芒披碱草 1 份 (*Elymus sinosubmuticus* S. L. Chen)(表 1)。

表 1 76 份披碱草属野生种质资源的生境信息

Table 1 Habitat information for 76 wild germplasm resources of *Elymus* spp.

| 编号 No. | 材料名称 Material name | 来源地 Sources | 海拔(m) Elevation | 草地类型 Grassland type | 采集时间 Collection time |
|-----------|-----------------------|----------------|--------------------|------------------------|-------------------------|
| DS1 | 无芒披碱草 | 青海省西宁市大通县 | 2907 | 高寒草原 | 2019-09 |
| DS2 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州海晏县 | 3150 | 高寒草原 | 2021-09 |
| DS3 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州海晏县 | 3150 | 高寒草原 | 2021-09 |
| DS4 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州海晏县 | 3150 | 高寒草原 | 2021-09 |
| DS5 | 垂穗披碱草 | 青海省玉树州结古镇 | 3680 | 高寒草甸 | 2020-08 |
| DS6 | 老芒麦 | 青海省黄南州同仁市 | 2510 | 高寒草原 | 2019-09 |
| DS7 | 垂穗披碱草 | 青海省玉树州结古镇 | 3680 | 高寒草甸 | 2020-08 |
| DS8 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州海晏县 | 3150 | 高寒草原 | 2020-09 |
| DS9 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2970 | 高寒草原 | 2019-10 |
| DS10 | 老芒麦 | 四川省阿坝州松潘县 | 2867 | 高寒草甸 | 2019-10 |
| DS11 | 老芒麦 | 四川省阿坝州松潘县 | 2788 | 高寒草甸 | 2018-09 |
| DS12 | 老芒麦 | 四川省阿坝州松潘县 | 3173 | 高寒草甸 | 2022-10 |
| DS13 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州海晏县 | 3150 | 高寒草原 | 2022-10 |
| DS14 | 老芒麦 | 青海省黄南州同仁市 | 2750 | 高寒草原 | 2022-09 |
| DS15 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2600 | 高寒草原 | 2020-09 |
| DS16 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2600 | 高寒草原 | 2020-09 |
| DS17 | 老芒麦 | 青海省海北州门源县 | 3130 | 高寒草原 | 2020-09 |
| DS18 | 老芒麦 | 青海省海北州门源县 | 3130 | 高寒草原 | 2020-09 |
| DS19 | 老芒麦 | 青海省海南州同德县 | 3320 | 高寒草原 | 2022-08 |
| DS20 | 老芒麦 | 青海省果洛州玛沁县 | 3093 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS21 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 3120 | 高寒草甸 | 2021-09 |
| DS22 | 老芒麦 | 青海省玉树州称多县 | 4260 | 高寒草甸 | 2023-08 |
| DS23 | 老芒麦 | 四川省阿坝州红原县 | 2788 | 高寒草甸 | 2019-08 |
| DS24 | 老芒麦 | 四川省阿坝州红原县 | 3943 | 高寒草甸 | 2019-08 |
| DS25 | 老芒麦 | 青海省海东市平安区 | 2865 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS26 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2870 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS27 | 老芒麦 | 青海省海东市平安区 | 2865 | 高寒草原 | 2020-08 |

表 1 (续)

| 编号 No. | 材料名称 Material name | 来源地 Sources | 海拔(m) Elevation | 草地类型 Grassland type | 采集时间 Collection time |
|-----------|-----------------------|----------------|--------------------|------------------------|-------------------------|
| DS28 | 老芒麦 | 青海省海东市互助县 | 3020 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS29 | 老芒麦 | 青海省西宁市湟源县 | 3070 | 高寒草原 | 2021-09 |
| DS30 | 垂穗披碱草 | 青海省海南州同德县 | 3662 | 高寒草原 | 2022-09 |
| DS31 | 老芒麦 | 四川省阿坝州红原县 | 3825 | 高寒灌丛草原 | 2019-08 |
| DS32 | 老芒麦 | 四川省阿坝州若尔盖县 | 3139 | 高寒灌丛草原 | 2019-08 |
| DS33 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2907 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS34 | 老芒麦 | 四川省阿坝州松潘县 | 3133 | 高寒草甸 | 2019-08 |
| DS35 | 披碱草 | 青海省西宁市大通县 | 2810 | 高寒草甸 | 2020-08 |
| DS36 | 老芒麦 | 青海省海北州门源县 | 3350 | 高寒草原 | 2021-08 |
| DS37 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2760 | 高寒草甸 | 2020-08 |
| DS38 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2740 | 高寒草甸 | 2020-08 |
| DS39 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2810 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS40 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2907 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS41 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州海晏县 | 3150 | 高寒草原 | 2022-09 |
| DS42 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州海晏县 | 3150 | 高寒草原 | 2022-09 |
| DS43 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2601 | 高寒草原 | 2021-09 |
| DS44 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2745 | 高寒草甸 | 2021-09 |
| DS45 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2760 | 高寒草甸 | 2021-09 |
| DS46 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2760 | 高寒草甸 | 2021-09 |
| DS47 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州海晏县 | 3150 | 高寒草原 | 2023-09 |
| DS48 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州门源县 | 3140 | 高寒草原 | 2021-09 |
| DS49 | 老芒麦 | 青海省海北州门源县 | 3040 | 高寒草甸 | 2021-09 |
| DS50 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州海晏县 | 3150 | 高寒草原 | 2023-09 |
| DS51 | 垂穗披碱草 | 青海省海北州海晏县 | 3150 | 高寒草原 | 2023-09 |
| DS52 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2600 | 高寒草甸 | 2022-09 |
| DS53 | 老芒麦 | 青海省海东市乐都区 | 2848 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS54 | 老芒麦 | 青海省海东市互助县 | 2993 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS55 | 老芒麦 | 青海省海北州门源县 | 3410 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS56 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2980 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS57 | 老芒麦 | 四川省阿坝州红原县 | 3543 | 高寒草甸 | 2019-08 |
| DS58 | 老芒麦 | 青海省海东市乐都区 | 3300 | 高寒草甸 | 2020-08 |
| DS59 | 老芒麦 | 青海省海东市乐都区 | 3134 | 高寒草甸 | 2020-08 |
| DS60 | 老芒麦 | 青海省海东市乐都区 | 3370 | 高寒草甸 | 2022-09 |
| DS61 | 老芒麦 | 青海省海东市乐都区 | 2647 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS62 | 老芒麦 | 青海省海东市乐都区 | 2647 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS63 | 老芒麦 | 青海省海东市乐都区 | 2650 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS64 | 老芒麦 | 青海省海东市乐都区 | 2668 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS65 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 3100 | 高寒草原 | 2021-09 |
| DS66 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2600 | 高寒草甸 | 2021-09 |

表 1 (续)

| 编号 No. | 材料名称 Material name | 来源地 Sources | 海拔(m) Elevation | 草地类型 Grassland type | 采集时间 Collection time |
|-----------|-----------------------|----------------|--------------------|------------------------|-------------------------|
| DS67 | 老芒麦 | 青海省西宁市大通县 | 2740 | 高寒草甸 | 2021-09 |
| DS68 | 老芒麦 | 青海省海东市互助县 | 3020 | 高寒草原 | 2020-08 |
| DS69 | 老芒麦 | 青海省海北州门源县 | 2510 | 高寒草原 | 2021-08 |
| DS70 | 老芒麦 | 青海省海北州门源县 | 2510 | 高寒草原 | 2021-08 |
| DS71 | 垂穗披碱草 | 青海省西宁市大通县 | 2920 | 高寒草甸 | 2022-08 |
| DS72 | 老芒麦 | 青海省海北州门源县 | 2440 | 高寒草原 | 2022-08 |
| DS73 | 短芒披碱草 | 青海省海东市互助县 | 2440 | 高寒草原 | 2022-08 |
| DS74 | 老芒麦 | 青海省海东市互助县 | 3050 | 高寒草原 | 2021-09 |
| DS75 | 垂穗披碱草 | 青海省海南州同德县 | 3500 | 高寒灌丛草原 | 2022-08 |
| DS76 | 老芒麦 | 青海省海西州德令市 | 3043 | 高寒灌丛草原 | 2020-08 |

1.2 试验方法

以披碱草属植物的居群为单元,在种子成熟后,采集居群内出现花序分支的植物资源。按照图 1 所示的穗状花序分支典型代表类型进行资源采集,现场观测除重量性状外的其他性状,同时记录采集地位置、海拔和草地类型等信息后,每个花序各部分分别单独分装后装入信封,带回实验室测定重量性状。

以每个花序为基本测量单位,由于花序分支植物资源数量稀少,不同采集来源的花序数量不一致,少于 3 个花序的资源不参与分析,数量稀少(小于 10 个,大于等于 3 个)的资源全部测量,数量较多的资源随机选取 10 个花序测量。测量性状包括分支数、分支率、分支始点、分支终点、分支宽度、分支穗总长、分支穗平均长度、花序总长、主花序轴长、分支穗总长/花序总长、分支穗总长/主花序轴长、总小穗数、主轴小穗数、分支小穗数、种子总数、主轴种子数、分支穗种子数、种子总重、主花序轴种子重、分支穗种子重、总花序重、种子总重/花序总重、种子数线密度、种子数质量密度,其中分支率(%)=分支数/主穗轴的节点数 $\times 100\%$;分支始点(%)=花序主穗轴从底部到顶端第一个分支的花序节点序列数/主穗轴的节点数 $\times 100\%$;分支终点(%)=花序主穗轴从底部到顶端最后一个分支的花序节点序列数/主穗轴的节点数 $\times 100\%$;分支宽度(%)=分支终点-分支起点;分支穗平均长度=分支穗总长/分支数;花序总长=单个花序主花序轴的长度+分支的总长;分支穗总长/花序总长(%)=分支穗总长/花序总长 $\times 100\%$;分支穗总长/主花序轴长(%)=分支穗总长/主花序轴长 $\times 100\%$;主轴种子数=种子总数-分支穗种子数;主花序轴种子重=种子总重-分支穗种子

重;种子总重/花序总重(%)=种子总重/总花序重 $\times 100\%$;种子数线密度(个/cm)=总种子数/花序总长;种子数质量密度(个/g)=种子总数/总花序重。

1.3 数据分析

采用 Excel 2016 统计并计算各性状的平均值、标准差、最大值、最小值、变异系数和多样性指数, Shannon's 多样性指数(H')的计算公式为: $H' = -\sum P_i \ln P_i^{[20]}$ 。

相关性分析采用 Python 3.8 编程语言,使用 Pandas 1.1.3 处理和分析数据,计算相关系数。利用 seaborn 和 matplotlib 库绘制相关性热图。

主成分分析采用 Python 3.8 编程语言, Pandas 1.1.3 用于数据加载、清洗、转换和准备, Scikit-learn 0.24.2 提供的 StandardScaler 对数据进行标准化处理,以确保每个特征的均值为 0,标准差为 1,使用 Scikit-learn 的 PCA 类进行主成分分析。使用 Matplotlib 3.4.2 进行数据点的散点图绘制,同时计算每个样本在两个主成分上的欧式距离,作为综合得分。

聚类分析采用 Python 3.8 编程语言,使用 Pandas 1.1.3 和 NumPy 1.21.2 对数据进行清洗和格式化后,利用 Scikit-learn 库提供的 K-Means 进行聚类 和 t-SNE (t-Distributed stochastic neighbor embedding) 进行降维,根据聚类分析的结果,使用 Matplotlib 3.4.2 的绘图函数来绘制聚类图。

亲缘关系应用层次聚类分析,采用 Python 3.8 编程语言,使用 Pandas 1.1.3 加载和处理数据集,采用 SciPy 库中的 scipy、cluster、hierarchy 模块,用于执行层次聚类分析和生成树状图, linkage 方法用于层次聚类,使用 dendrogram 函数生成树状图。



1: 植株; 2: 花序(有分支); 3: 小穗; 4: 一级分支; 5-6: 外稃; 7: 种子; 8: 根
1: Plant; 2: Compound spike; 3: Spikelet; 4: Primary branch; 5-6: Lemma; 7: Seed; 8: Root

图1 披碱草属花序分支典型代表材料图示

Fig. 1 Illustration of typical representative material for inflorescence branching in *Elymus* spp.

2 结果与分析

2.1 高寒区披碱草属花序分支种质资源表型特征

本研究调查发现,青藏高原高寒地区的披碱草属花序的分支只有一级分支。单穗发生的分支数均值为7.03支,最大为22支,最小为1支,具有最大分支数种质的分支发生在整个花序,无主花序轴,而具有最小分支数种质的分支,一般在主花序轴上发生1个小分支,偶尔会在茎顶端发生二叉分支。分支率均值为33.90%,最大值为100%,最小值为2.70%。分支始点一般发生在主花序轴从底部往顶

端13%的位置,最早会发生在2%的位置,分支终点一般发生在从底部往顶端42%的位置,最末的结束点发生在花序最顶端的分支,二叉分支作为一个极端,分支发生的起点也是终点。

披碱草属花序分支种质资源的分支穗平均长度为3.74 cm,主花序轴长均值为18.84 cm,分支穗总长均值为25.16 cm,花序总长均值为44.01 cm,分支穗总长/主花序轴长均值为140.35%,分支穗总长/花序总长均值为54%。在调查中发现分支穗平均长度最大为11.25 cm,分支穗总长最大为90.3 cm,主花序轴长最长达42.00 cm,花序总长最大为

116.3 cm, 分支穗总长/主花序轴长最高为 470%, 分支穗总长/花序总长最高为 82 %。

分支小穗数均值为 39.85 个, 最大值为 136 个, 最小值为 3 个。分支穗种子数均值为 52.21 个, 最大值为 156.14 个, 最小值为 4.68 个。分支穗种子重均值为 0.13 g, 最大值为 0.61 g, 最小值为 0.02 g。

花序特征的多样性指数均值为 5.19, 其中花序总长多样性指数最高, 为 6.73, 分支穗总长/花序总长多样性指数最低, 为 3.46。分支始点的变异系数最高, 为 98.14 %, 种子总重/花序总重的变异系数最小, 为 12.58%, 变异系数平均为 49.23%(表 2)。

表 2 披碱草属分支花序特征的变异及多样性

Table 2 Variation and diversity of inflorescence characters of germplasm with branching in *Elymus* spp.

| 花序特征 Inflorescence characters | 平均值 Mean | 标准差 SD | 最大值 Max. | 最小值 Min. | 变异系数(%) CV | 多样性指数 H' |
|----------------------------------|-------------|-----------|-------------|-------------|---------------|-------------|
| 分支数 NOB | 7.03 | 3.54 | 22.00 | 1.00 | 50.44 | 5.28 |
| 分支率(%)BR | 33.90 | 18.46 | 100 | 2.70 | 54.45 | 5.27 |
| 分支始点(%)BSP | 13.00 | 0.12 | 100 | 2.00 | 98.14 | 5.07 |
| 分支终点(%)BEP | 42.00 | 0.20 | 100 | 3.00 | 46.51 | 5.27 |
| 分支宽度(%)BW | 30.00 | 0.18 | 94.00 | 0 | 60.03 | 5.22 |
| 分支穗总长(cm)TLOBS | 25.16 | 13.10 | 90.30 | 2.50 | 52.06 | 5.28 |
| 分支穗平均长度(cm)ALOBS | 3.74 | 1.30 | 11.25 | 1.97 | 34.74 | 5.36 |
| 花序总长(cm)TLOI | 44.01 | 15.48 | 116.30 | 15.50 | 35.18 | 6.73 |
| 主花序轴长(cm)MIL | 18.84 | 5.44 | 42.00 | 7.20 | 28.89 | 5.37 |
| 分支穗总长/花序总长(%)TLOBS/TLOI | 54.00 | 13.00 | 82.00 | 11.00 | 24.62 | 3.46 |
| 分支穗总长/主花序轴长(%)TLOBS/MIL | 140.35 | 78.39 | 470.00 | 12.00 | 55.86 | 5.26 |
| 总小穗数 NOS | 54.92 | 21.58 | 143.00 | 14.00 | 39.28 | 5.33 |
| 主轴小穗数 NOMIS | 15.43 | 7.23 | 50.00 | 0 | 46.82 | 5.29 |
| 分支小穗数 TNOBS | 39.85 | 21.88 | 136.00 | 3.00 | 54.90 | 5.26 |
| 种子总数 TS | 93.52 | 46.84 | 267.00 | 18.00 | 50.08 | 5.29 |
| 主轴种子数 SNOMI | 41.31 | 22.33 | 133.50 | 6.65 | 54.06 | 5.28 |
| 分支穗种子数 NOBS | 52.21 | 31.22 | 156.14 | 4.68 | 59.79 | 5.24 |
| 种子总重(g)TSW | 0.24 | 0.14 | 0.95 | 0.05 | 58.04 | 5.18 |
| 主轴种子重(g)MISW | 0.11 | 0.08 | 0.51 | 0.02 | 67.96 | 5.22 |
| 分支穗种子重(g)BSSW | 0.13 | 0.08 | 0.61 | 0.02 | 63.55 | 5.23 |
| 总花序重(g)TIW | 0.30 | 0.16 | 1.07 | 0.02 | 52.02 | 5.28 |
| 种子总重/花序总重(%)TSW/ TIW | 78.24 | 9.84 | 97.06 | 33.33 | 12.58 | 5.40 |
| 种子数线密度(个/cm)SNLD | 2.22 | 1.08 | 7.21 | 0.51 | 48.44 | 3.70 |
| 种子数质量密度(个/g)SNWD | 322.49 | 107.07 | 840.00 | 168.42 | 33.20 | 5.30 |

NOB: Number of branch; BR: Branch ratio; BSP: Branch start point; BEP: Branch end point; BW: Branch width; TLOBS: Total length of branch spike; ALOBS: Average length of branch spike; TLOI: Total length of inflorescence; MIL: Main inflorescence length; TLOBS/TLOI: Total length of branch spike to total length of inflorescence; TLOBS/MIL: Total length of branch spike to main inflorescence length; NOS: Number of spike; NOMIS: Number of main inflorescence spikelet; TNOBS: Total number of branch spikelet; TS: Total number of seed; SNOMI: Seed number of main inflorescence; NOBS: Number of branch seed; TSW: Total seed weight; MISW: Main inflorescence seed weight; BSSW: Branch spike seed weight; TIW: Total inflorescence weight; TSW/ TIW: Total seed weight to total inflorescence weight; SNLD: Seed number length density; SNWD: Seed number weight density; The same as below

2.2 高寒区披碱草属花序分支种质资源表型特征相关性分析

在相关性分析中, 分支数与分支率、分支终点、

分支宽度、分支穗总长、花序总长以及分支穗种子数均呈极显著正相关, 表明随着分支数的增加, 花序长度和种子数增加。分支率与分支终点、分支宽

度均呈极显著正相关。此外,分支宽度与分支终点、分支穗总长、分支穗种子数呈极显著正相关。分支穗总长与花序总长、分支穗种子数之间均呈极显著正相关。分支始点与分支数、分支穗总长、分

支穗种子数均呈极显著负相关,与分支终点极显著正相关;分支终点与主花序轴长呈极显著负相关;分支穗种子数与主轴种子数呈极显著正相关(图2)。

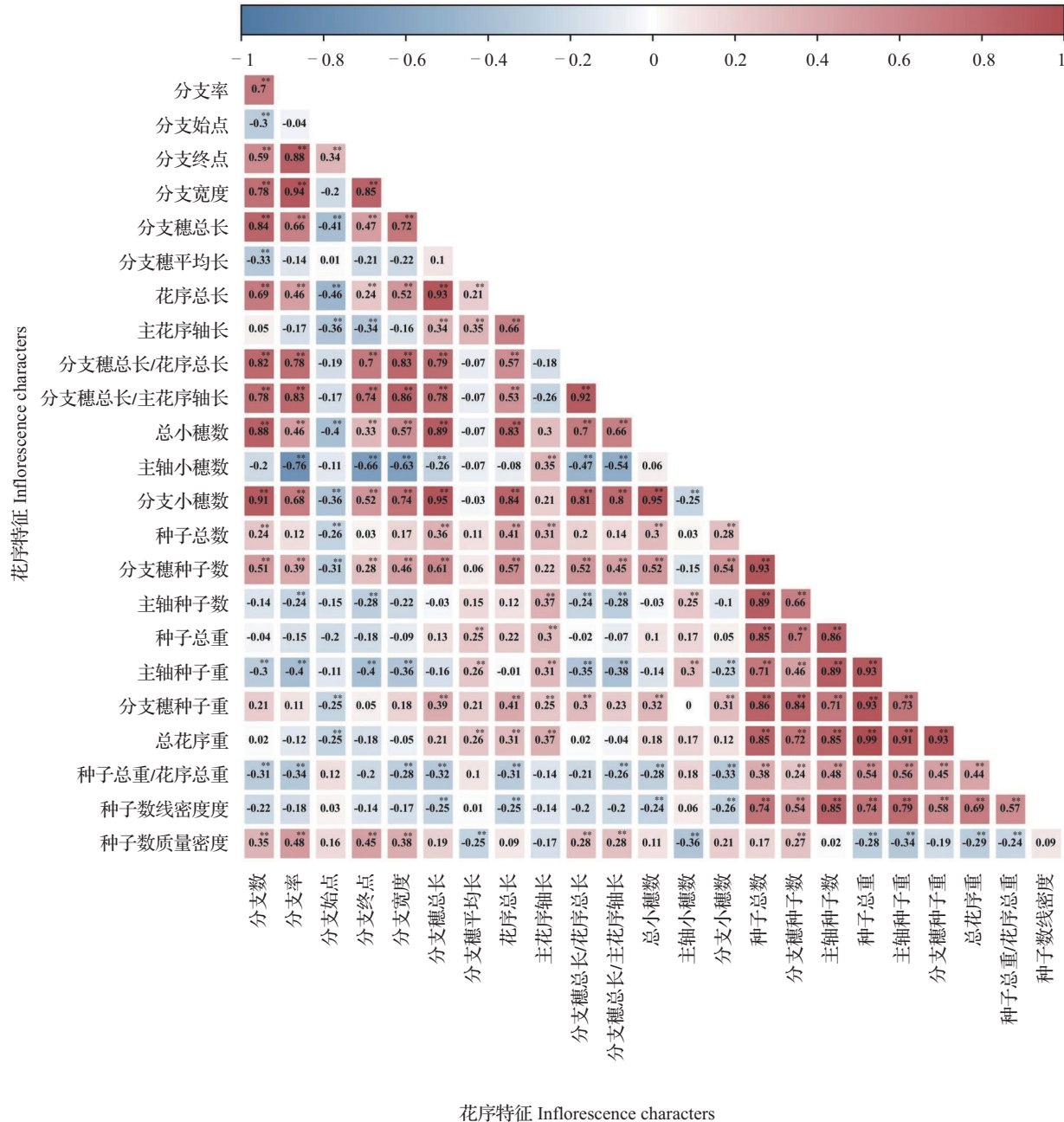


图2 高寒区披碱草属分支花序特征相关性分析
 **表示在 $P < 0.01$ 水平上显著相关
 ** indicated significantly correlated at $P < 0.01$ level

Fig. 2 Correlation analysis of inflorescence characteristics in branching inflorescences of the genus *Elymus* in alpine regions

2.3 高寒区披碱草属花序分支种质资源主成分分析

根据特性值大于1提取到4个主成分,前4个主成分累积贡献率为84%。第1主成分的特征值为

8.80,贡献率为36%,其中分支小穗数、分支穗总长、分支数、分支宽度和分支穗总长/主花序轴长等特征的特征向量值较大,因此第1主成分主要反映与植物分支特征相关的变异。第2主成分的特征值为

7.37, 贡献率为 30%, 该成分主要由种子总重、总花序重、主轴种子数、主轴种子重、种子总数和分支穗种子重等特征主导, 代表了种子重量和分布的变异性, 可能与植物的生殖特征或资源分配策略有关。第 3 主成分的特征值为 2.97, 贡献率为 12%, 主要特征包括分种子数线密度、分支终点、分支始点和种

子数质量密度等, 反映了分支的空间分布和生长特性, 以及与种子生产相关的线性密度特征。第 4 主成分的特征值为 1.36, 贡献率为 6%, 该成分由分支穗平均长、分支始点、分支终点和分支率等特征主导, 这个成分可能与植物的整体生长特征和种子的质量密度有关, 影响植物的适应性和生长效率(表 3)。

表 3 高寒区披碱草属分支花序多样性主成分分析

Table 3 Principal component analysis of inflorescence diversity in branching inflorescences of the genus *Elymus* in alpine regions

| 花序特征 Inflorescence characters | 第 1 主成分 PC1 | 第 2 主成分 PC2 | 第 3 主成分 PC3 | 第 4 主成分 PC4 |
|--|----------------|----------------|----------------|----------------|
| 分支数 NOB | 0.3082 | -0.0197 | -0.0508 | -0.2702 |
| 分支率 BR | 0.2909 | -0.0856 | 0.1888 | 0.1267 |
| 分支始点 BSP | -0.0978 | -0.0990 | 0.2769 | 0.2112 |
| 分支终点 BEP | 0.2411 | -0.1084 | 0.2920 | 0.1303 |
| 分支宽度 BW | 0.3056 | -0.0592 | 0.1461 | 0.0244 |
| 分支穗总长 TLOBS | 0.3138 | 0.0513 | -0.1801 | 0.0651 |
| 分支穗平均长 ALOBS | -0.0308 | 0.1013 | -0.1574 | 0.6909 |
| 花序总长 TLOI | 0.2584 | 0.1010 | -0.3105 | 0.0909 |
| 主花序轴长 MIL | 0.0215 | 0.1547 | -0.4292 | 0.1007 |
| 分支穗总长/花序总长 TLOBS/TLOI | 0.3035 | -0.0591 | 0.1098 | 0.0778 |
| 分支穗总长/主花序轴长 TLOBS/MIL | 0.3046 | -0.0364 | 0.0851 | 0.0406 |
| 总小穗数 NOS | 0.2673 | 0.0539 | -0.2528 | -0.1525 |
| 主轴小穗数 NOMIS | -0.1575 | 0.0998 | -0.3074 | -0.3944 |
| 分支小穗数 TNOBS | 0.3176 | 0.0156 | -0.1443 | -0.0419 |
| 种子总数 TS | 0.1083 | 0.3312 | 0.1028 | -0.1055 |
| 分支穗种子数 NOBS | 0.2079 | 0.2682 | 0.1096 | -0.0819 |
| 主轴种子数 SNOMI | -0.0369 | 0.3443 | 0.0740 | -0.1141 |
| 种子总重 TSW | 0.0111 | 0.3601 | 0.0571 | 0.0816 |
| 分支穗种子重 BSSW | 0.1108 | 0.3259 | 0.0706 | 0.1060 |
| 主轴种子重 MISW | -0.0949 | 0.3429 | 0.0390 | 0.0512 |
| 总花序重 TIW | 0.0310 | 0.3584 | 0.0083 | 0.0835 |
| 种子总重/花序总重 TSW/ TIW | -0.1096 | 0.1927 | 0.2250 | 0.0085 |
| 种子数线密度 SNLD | -0.0655 | 0.2774 | 0.3168 | -0.1473 |
| 种子数质量密度 SNWD | 0.1250 | -0.0785 | 0.2309 | -0.2836 |
| 特征值 Eigenvalue | 8.80 | 7.37 | 2.97 | 1.36 |
| 贡献率(%) Explained variance ratio | 36 | 30 | 12 | 6 |
| 累积贡献率(%) Cumulative explained variance ratio | 36 | 66 | 79 | 84 |

根据主成分分析并结合前 2 个主成分的欧氏距离对种质资源进行综合得分评价, 76 份种质资源的综合得分范围在 0.68~11.11 之间, 对综合得分前 10 的种质资源及主要的花序特征及特征贡献值进行

分析(图 3)。结果表明, DS7(垂穗披碱草, 青海省玉树州结古镇)、DS6(老芒麦, 青海省黄南州同仁市)、DS1(无芒披碱草, 青海省西宁市大通县)的综合得分较高, 分别为 11.11、9.32 和 7.77, 作出主要贡献的

表型特征有分支穗总长、分支小穗数、分支穗总长/花序总长、分支数、分支宽度、主轴种子重、种子总重、总花序重、主轴种子数、分支穗种子重和种子总

数,说明这些在高寒地区综合表现优良的种质资源,主要特征集中在分支和种子产量相关性状,可以作为潜在的选育材料(表4)。

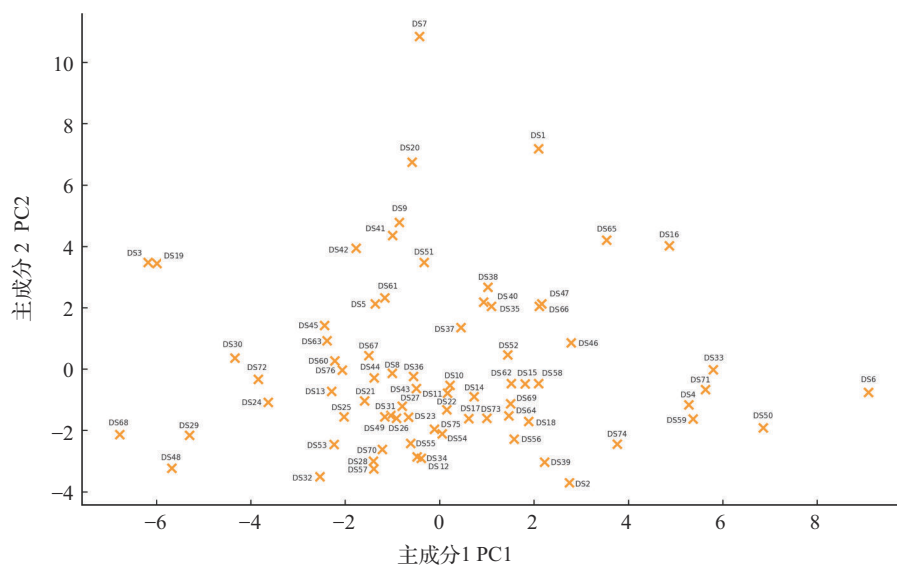


图3 高寒区披碱草属分支花序不同种质资源主成分综合分析

Fig. 3 Comprehensive principal component analysis of different germplasm resources of branching inflorescences in the genus *Elymus* in alpine regions

表4 综合得分前10的种质资源及主要花序特征的贡献值

Table 4 The top ten germplasm resources and the contribution value of main inflorescence characteristics

| 编号 No. | 分支穗 总长 TLOBS | 分支小 穗数 TNOBS | 分支穗总长/ 花序总长 TLOBS/TLOI | 分支数 NOB | 分支 宽度 BW | 主轴 种子重 MISW | 种子 总重 TSW | 总花序 重 TIW | 主轴 种子数 NOMS | 分支穗 种子重 BSSW | 种子 总数 TS | 综合 得分 Score |
|-----------|--------------------|--------------------|------------------------------|------------|----------------|-------------------|-----------------|-----------------|-------------------|--------------------|----------------|-------------------|
| DS7 | 0.51 | 0.33 | 0.10 | 0.02 | -0.11 | 0.80 | 0.98 | 1.04 | 0.52 | 0.86 | 0.54 | 11.11 |
| DS6 | -0.50 | -0.49 | -0.47 | -0.63 | -0.57 | 0.80 | 0.45 | 0.35 | 0.37 | 0.07 | 0.05 | 9.32 |
| DS1 | 1.07 | 1.13 | 0.63 | 0.71 | 0.58 | -0.29 | 0.00 | 0.13 | -0.33 | 0.22 | 0.02 | 7.77 |
| DS68 | -0.08 | -0.11 | -0.10 | -0.20 | -0.13 | 1.39 | 1.34 | 1.28 | 1.51 | 0.97 | 1.16 | 7.56 |
| DS50 | 0.56 | 0.87 | 0.08 | 0.64 | 0.17 | 0.25 | 0.33 | 0.40 | 0.54 | 0.30 | 0.56 | 7.27 |
| DS3 | -0.57 | -0.53 | -0.66 | -0.48 | -0.39 | 0.94 | 0.40 | 0.38 | 0.68 | -0.11 | 0.13 | 7.07 |
| DS48 | -0.14 | -0.15 | -0.07 | -0.09 | 0.03 | 0.99 | 1.03 | 0.95 | 0.68 | 0.82 | 0.55 | 7.03 |
| DS19 | -0.55 | -0.55 | -0.53 | -0.52 | -0.45 | -0.24 | -0.40 | -0.42 | -0.34 | -0.41 | -0.42 | 6.95 |
| DS20 | 0.73 | 0.62 | 0.35 | 0.71 | 0.50 | -0.39 | -0.35 | -0.31 | -0.08 | -0.22 | 0.21 | 6.92 |
| DS16 | -0.62 | -0.58 | -0.81 | -0.56 | -0.51 | -0.04 | -0.30 | -0.33 | -0.21 | -0.41 | -0.39 | 6.68 |

2.4 高寒区披碱草属花序分支种质资源多样性聚类分析

利用K-Means算法对数据进行聚类分析并结合t-SNE进行降维(图4),将76份材料分为3个类群,计算了3个类群的花序特征值(表5)。

第1类共40份种质,相较于其他两类,展现出较为保守的生长特征。这一类别的分支数相对较少,平均为5.39个;分支率也较低,为26.48%。同时,分支穗总长(18.65 cm)和花序总长(36.96 cm)均短于其他类别。

第2类共19份种质,在分支的数量和生长发育方面更为旺盛。这一类别的分支数和分支率均为最高,分别为9.33个和49.32%。分支穗总长最长,达到33.08 cm,花序总长也较长,为49.93 cm。表明第2类种质的生长旺盛和多产性。

第3类共17份种质,表现出介于第1类和第2类之间的特征。这一类别的分支数(7.40个)、分支率(29.38%)和分支穗总长(29.22 cm)均位于中等水平,在第1类和第2类之间。而花序总长在所有类别中最长,为52.47 cm。

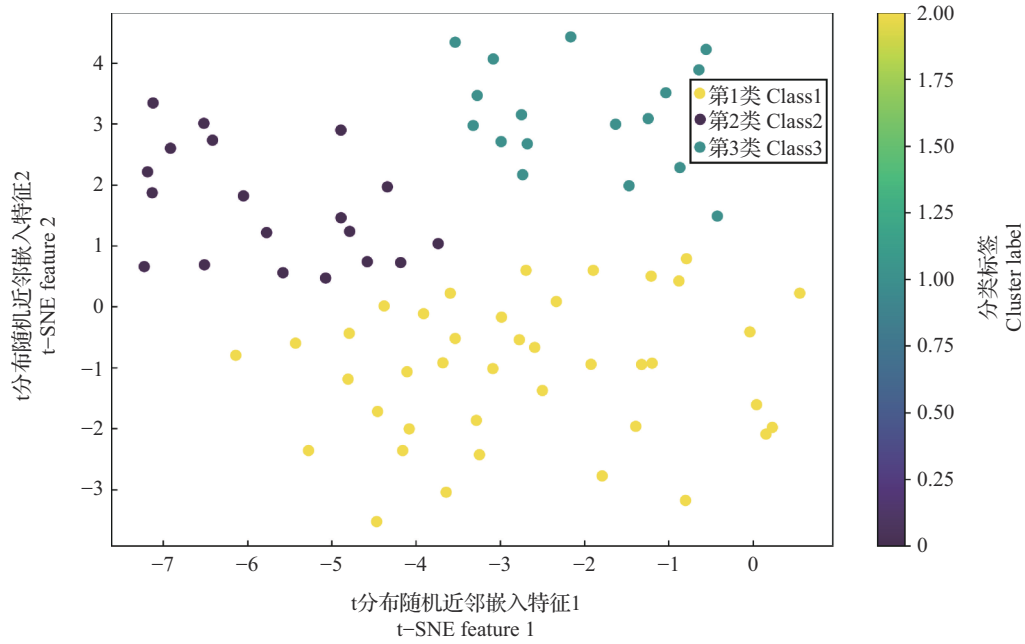


图 4 基于 K-Means 算法和 t-SNE 降维的聚类分析

Fig. 4 Cluster analysis based on K-Means algorithm and t-SNE dimensionality reduction

表 5 聚类分析的 3 个类群种质的花序特征值

Table 5 Inflorescence feature values of the 3 class in cluster analysis

| 花序特征 Inflorescence characters | 第 1 类 Class 1 | 第 2 类 Class 2 | 第 3 类 Class 3 |
|----------------------------------|------------------|------------------|------------------|
| 分支数 NOB | 5.39±1.99 | 9.33±2.05 | 7.40±2.05 |
| 分支率(%)BR | 26.48±9.37 | 49.32±13.02 | 29.38±6.03 |
| 分支始点(%)BSP | 15.00±9.00 | 11.00±4.00 | 9.00±6.00 |
| 分支终点(%)BEP | 36.00±12.00 | 56.00±12.00 | 35.00±7.00 |
| 分支宽度(%)BW | 21.00±8.00 | 45.00±11.00 | 27.00±8.00 |
| 分支穗总长(cm)TLOBS | 18.65±6.01 | 33.08±9.08 | 29.22±7.69 |
| 分支穗平均长(cm)ALOBS | 3.79±1.18 | 3.60±0.68 | 4.02±0.96 |
| 花序总长(cm)TLOI | 36.96±8.94 | 49.93±11.09 | 52.47±10.82 |
| 主花序轴长(cm)MIL | 18.31±4.51 | 16.85±3.57 | 23.25±3.86 |
| 分支穗总长/花序总长(%)TLOBS/TLOI | 106.95±35.97 | 204.44±54.38 | 126.22±23.83 |
| 分支穗总长/主花序轴长(%)TLOBS/MIL | 48.47±9.53 | 64.55±5.41 | 54.32±4.09 |
| 总小穗数 NOS | 45.24±12.73 | 64.88±15.09 | 62.55±15.66 |
| 主轴小穗数 NOMIS | 16.58±4.37 | 10.98±4.53 | 18.27±3.79 |
| 分支小穗数 TNOBS | 29.89±10.92 | 53.90±15.12 | 44.28±14.61 |
| 种子总数 TS | 72.75±21.23 | 95.28±20.57 | 157.85±35.88 |
| 主轴种子数 SNOMI | 36.93±13.66 | 32.85±7.59 | 71.69±19.14 |
| 分支穗种子数 NOBS | 35.81±12.33 | 62.43±15.59 | 86.16±19.24 |
| 种子总重(g)TSW | 0.21±0.08 | 0.21±0.06 | 0.44±0.15 |
| 主轴种子重(g)MISW | 0.11±0.05 | 0.07±0.03 | 0.20±0.08 |
| 分支穗种子重(g)BSSW | 0.10±0.04 | 0.14±0.04 | 0.24±0.08 |
| 总花序重(g)TIW | 0.26±0.09 | 0.28±0.07 | 0.53±0.17 |
| 种子总重/花序总重(%)TSW/TIW | 79.99±6.67 | 74.44±8.10 | 83.32±3.31 |
| 种子数线密度(个/cm)SNLD | 2.11±0.91 | 2.01±0.49 | 3.17±1.09 |
| 种子数质量密度(个/g)SNWD | 293.92±76.41 | 372.84±126.35 | 317.27±67.04 |

综合来看,第1类可能代表了生长较为保守、分支较少的种质;第2类则可能代表了生长旺盛、分支多且种子产量高的种质;第3类可能是前两类种质特征的平衡体现,既有适度的分支数量,又有较长的花序和适中的种子产量。

2.5 高寒区披碱草属花序分支种质资源多样性亲缘关系分析

基于种质资源花序特征多样性亲缘关系分析表明,在欧式距离 208 处可将 76 份种质资源分为 9 类。其中类别 I 包含 DS2、DS50 和 DS57 三份种质,为高位多支型,以分支数和分支率中等偏高以及分支起点和分支终点较高为特征。类别 II 包含 DS6、

DS33 和 DS71 三份种质,为密支型,其分支数和分支率高,分支宽度也相对较大,主花序轴整体出现更多分支。类别 III 包含 DS16、DS65、DS41、DS51、DS38、DS66、DS40 和 DS47 八份种质,为长支稀疏型,特点是分支率和分支起点较低,而分支平均长度和花序总长较长。类别 IV 包含 DS4、DS59、DS75、DS39、DS64、DS56、DS52 和 DS62 八份种质,为均衡分支型,特点是分支率和花序总长适中,种子总数和种子总重/花序总重较低,表明分支数量适中,种子产量较低。类别 V 包含 DS7、DS9、DS42、DS1 和 DS20 五份种质,为重籽多产型,特点是分支数和分支率较低,但种子重量和种子总重/花序总重

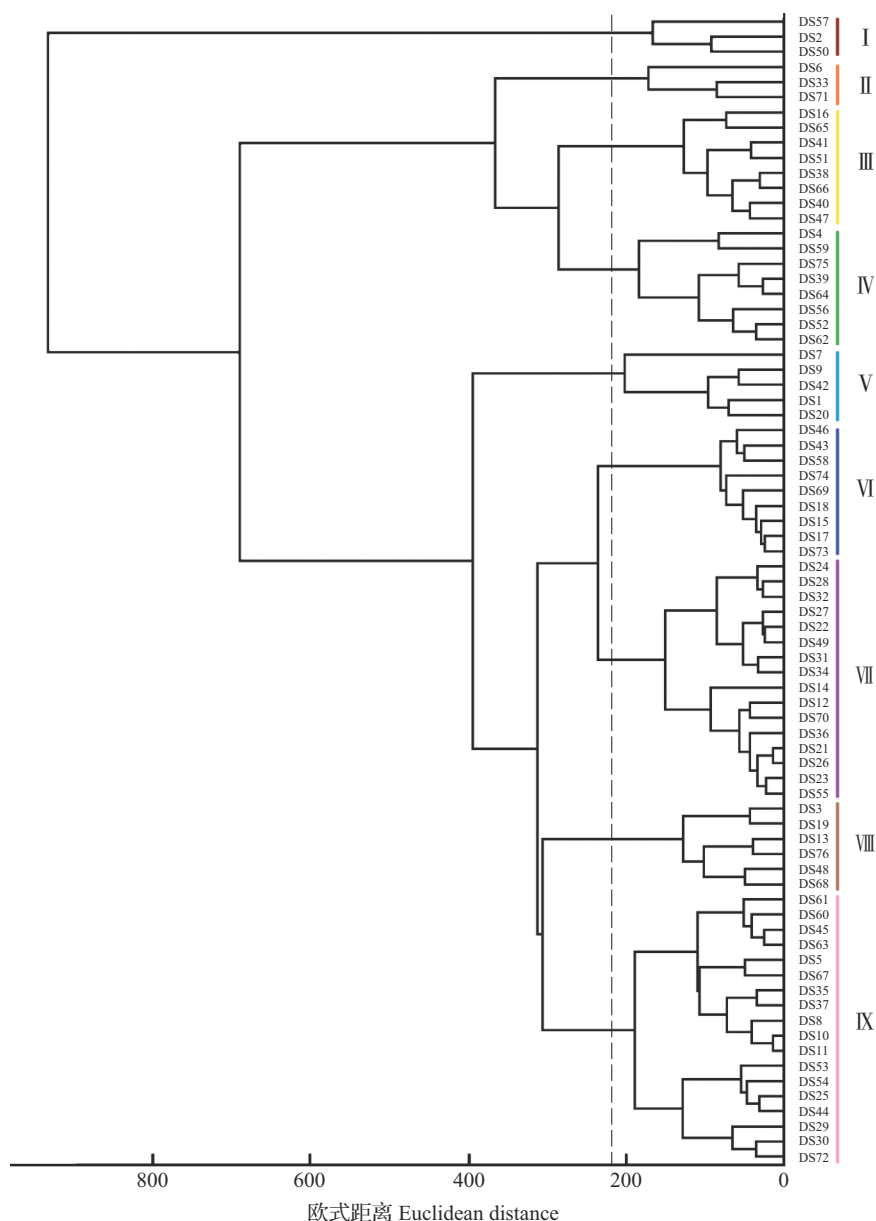


图5 基于花序特征的亲缘关系分析

Fig. 5 Phylogenetic analysis based on inflorescence morphological characteristics

较高,表明这些种质可能产生较少的分支,但每个分支上的种子较重。类别VI包含DS46、DS43、DS58、DS74、DS69、DS18、DS15、DS17和DS73九份种质,为中等分支型,特点是分支数和花序总长适中,分支穗总长/花序总长较高,分支轴总长相对较长。类别VII包含DS24、DS28、DS32、DS27、DS22、DS49、DS31、DS34、DS14、DS12、DS70、DS36、DS21、DS26、DS23、DS55十六份种质,为稀疏分支型,表现出较低的分支数和分支率,种子数线密度也较低,种子分布也较为稀疏。类别VIII包含DS3、DS19、DS13、DS48、DS68和DS76六份种质,为短支少产型,特点是分支数和分支率较低,分支穗平均长也较短。类别IX包含DS61、DS60、DS45、DS63、DS5、DS67、DS35、DS37、DS8、DS10、DS11、DS53、DS54、DS25、DS44、DS29、DS30和DS72十八份种质,为均匀稳产型,特点是分支数和分支率适中,种子数质量密度也处于中等水平,表明分支数量和种子分布相对均衡。

3 讨论

披碱草属植物在青藏高原地区分布广泛,在高寒地区草地畜牧业和生态治理中发挥着重要作用。青藏高原特殊的地理位置、气候条件和多样性的生境为披碱草属物种发育、形成和分布多样性提供了得天独厚的环境条件。表型多样性作为植物种质资源研究的基础,是遗传因子和环境因素共同作用的结果,表型多样性反映了该种群对环境具有较强的适应性和进化能力^[20]。

3.1 披碱草属分支花序种质资源表型特征

相比于早熟禾属(*Poa*)、羊茅属(*Festuca*)和雀麦属,本次调查的披碱草属分支花序仅有一级分支,分支一般发生在主花序轴从底部到顶端的13%~42%,在分支发生的位置方面,分支始点变异最大,其次是分支宽度,分支终点变异最小。分支的发生增加了花序的总长度,增加了小穗的着生位点,为花序种子产量的提高储备了基础,分支发生数量主要由分支发生的起点决定,分支发生的越早,越靠近花序的底端,分支发生的潜力就越高,同时有效避免和降低花序因分支发生重量增加而折断的风险。

3.2 披碱草属分支花序种质资源多样性分析

花序表型各特征的多样性指数较高,均值为5.19,其中花序总长的多样性指数最高,为6.73,分支穗总长/花序总长多样性指数最低,为3.46。唐凤

等^[21]对来自青海和西藏的22份野生披碱草属种质的农艺性状遗传多样性进行分析及综合评价,结果表明株高的多样性指数最高,各表型特征的平均多样性指数为1.5629。陈仕勇等^[22]对采自西藏、四川、青海、甘肃及新疆地区的54份垂穗披碱草种质的30个数量性状进行了多样性研究,内颖长的多样性指数最高(2.5487),各表型特征的平均多样性指数为2.2118。张建波等^[23]研究了来自川西北高原垂穗披碱草种质的穗部形态变异特征,选用了15个穗部形态指标对12个野生居群进行了多样性分析,在15个穗部形态指标中内颖长的多样性指数最高(2.107),各表型特征的平均多样性指数为1.868。本研究中花序表型各特征的多样性指数普遍高于前人的研究^[12,17-18,22],这可能主要是因为相比其他未分支的种质资源,披碱草属花序分支种质资源在不同区域存在较高的表型变异导致的。

花序表型各特征在不同资源之间存在较大的变异,各特征平均变异系数达到49.23%以上,其中分支始点的变异系数最高,为98.14%,其次是主轴种子重、分支穗种子重、分支宽度,分别为67.96%、63.55%和60.03%。分支始点在76份资源中变异最大,是影响披碱草属分支花序的主要因素,而分支的发生使得种子从主花序轴向分支轴上分布,分支始点和分支宽度在不同种质资源间的差异较大,也导致种子在主花序轴和分支轴上分布的差异。从另一个方面也说明分支的发生改变了种子在花序上的分布格局。相关性分析发现分支数、分支率与分支穗总长、种子产量关系密切,反映了这些分支特征在披碱草属植物种子繁殖和提高种子产量方面扮演着重要角色。

赵永强等^[24]对来源甘肃、西藏等地的13份野生垂穗披碱草种质的15个农艺性状进行分析,变异系数范围在5.77%~33.95%之间,其中千粒重的变异系数最大,而小花数的变异系数为33.05%。陈仕勇等^[22]对采自青藏高原的54份垂穗披碱草种质的30个形态学性状进行分析,变异系数范围在7.25%~33.89%之间,变异系数最大的是内颖芒长,其小花数的变异系数为14.99%。唐凤等^[21]对来自青海和西藏的22份野生披碱草属种质农艺形状进行研究,性状变异系数范围在5.06%~29.94%之间,变异系数最大的是小花数。本研究中花序各特征的平均变异系数高于已有的研究,花序分支的发生对花序特征总体影响较大,同时由于采集范围广泛,生境的不同也导致表型特征变异系数的升高。

3.3 披碱草属分支花序种质资源多样性综合分析

主成分分析是一种常用于高维数据降维的方法,它通过线性变换将原始数据变换为一组各维度线性无关的表示,可用于提取数据的主要特征分量。目前已广泛应用于狼尾草(*Pennisetum alopecuroides* (L.) Spreng.)^[25]、披碱草(*Elymus dahuricus* Turcz.)^[21]、兜兰(*Paphiopedilum* spp.)^[26]、滇龙胆草(*Gentiana rigescens* Franch.)^[27]和海岛棉(*Gossypium barbadense* L.)^[28]等植物资源评价研究中。本研究主成分分析中,第1主成分反映了分支特性的影响,第2主成分反映种子的重量和分布,而第3主成分涉及了分支的空间分布和与种子生产相关的特征,第4主成分反映分支轴占花序长的比例和种子数质量密度等特征,这些涵盖了披碱草属花序分支种质资源中花序发育和种子繁殖的重要信息。聚类分析将76份不同披碱草属花序分支种质资源划分了3类,第1类分支较少,可能代表了生长发育较为保守的种质资源;第2类则分支多且种子产量高,可能代表了生长旺盛的种质资源;第3类既有适度的分支数量,又有较长的花序和适中的种子产量,是前两类特征的平衡体现。

3.4 披碱草属分支花序种质资源初步分类

表型特征的测量分析是种质资源鉴别和认识的基础,对表型的观察也是植物早期直观的分类方法。基于花序特征的亲缘关系分析,依据分支特征将76份披碱草属花序分支种质资源分为9类,包括高位多支型(分支数和分支率中等偏高,分支起点和终点较高)、密支型(分支数和分支率高,分支宽度较大,主花序轴上分枝较多)、长支稀疏型(分支率和分支起点较低,分支平均长度和花序总长较长)、均衡分支型(分支率和花序总长适中,种子总数和种子总重/花序总重较低)、重籽多产型(分支数和分支率较低,种子重量和种子总重/花序总重较高)、中等分支型(分支数和花序总长适中,分支轴占花序长的比例较高)、稀疏分支型(分支数和分支率较低,种子数线密度低,种子分布稀疏)、短支少产型(分支数和分支率较低,分支穗平均长较短)、均匀稳产型(分支数和分支率适中,种子数质量密度处于中等水平)。其中密支型、重籽多产型可以作为潜在的筛选对象,初步的分类可以为后期育种选择理想的花序穗型提供材料,更进一步缩小选择对象范围。相较于核型以及组学分析,表型性状受环境因子影响较大,但表型研究简单直观和方便,更适合披碱草属的初步分析。

4 结论

通过对青藏高原高寒地区披碱草属花序分支种质资源的长期广泛收集,披碱草属中不同的物种多数发现花序分支特征,本次调查发现只有一级分支,花序分支特征包括分支始点、分支数和分支穗总长等在不同种质资源间存在较大的差异和丰富的多样性;分支的发生改变披碱草属植物花序上的种子分布格局,为提高披碱草属植物种子产量和品种改良提供了途径和丰富的资源基础;本研究对丰富多样的种质资源进行分类,初步筛选出密支型和重籽多产型两种类型;下一步将通过模型分析,从分支位置、分支数量、分支穗总长和种子产量等方面考虑,构建披碱草属花序分支种质资源的理想穗型,进一步指导选育工作。

参考文献

- [1] 王平,王沛,孙万斌,陈玖红,张伟,周青平. 8份披碱草属牧草苗期抗旱性综合评价. 草地学报, 2020, 28(2): 397-404
Wang P, Wang P, Sun W B, Chen J H, Zhang W, Zhou Q P. Comprehensive evaluation of drought resistance of eight *Elymus* germplasms at seedling stage. Acta Agrestia Sinica, 2020, 28(2): 397-404
- [2] 孙建萍,袁庆华. 披碱草属种质资源研究进展. 草业科学, 2005, 22(12): 2-5
Sun J P, Yuan Q H. Research progress of the germplasm resource of *Elymus* L.. Pratacultural Science, 2005, 22(12): 2-5
- [3] Zhang R Q, Hou F, Chen J, Chen S L, Xing L P, Feng Y G, Cao A Z. Agronomic characterization and genetic analysis of the supernumerary spikelet in tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.). Journal of Integrative Agriculture, 2017, 16(6): 1304-1311
- [4] 晏权. GZ95-6分枝麦穗分枝性状的遗传分析及改良. 贵阳: 贵州大学, 2020
Yan Q. Genetic analysis and improvement of ear branching characters of GZ95-6 branch wheat. Guiyang: Guizhou University, 2020
- [5] 张金谈,赵璞,钱南芬,王伏雄. 分枝小麦穗的发育形态. 植物学报, 1956, 5(1): 49-54
Zhang J T, Zhao P, Qian N F, Wang F X. Developmental morphology of branched wheat ears. Journal of Integrative Plant Biology, 1956, 5(1): 49-54
- [6] 张志鹏,赵晓芳,易晓余,丁丽,赵梦梦,沈婧玥,蒲至恩,陈国跃,李伟. 多小穗种质10-A穗部性状的QTL定位与分析. 西南农业学报, 2020, 33(10): 2137-2144
Zhang Z P, Zhao X F, Yi X Y, Ding L, Zhao M M, Shen J Y, Pu Z E, Chen G Y, Li W. QTL mapping and analysis for spike traits of wheat germplasm 10-A with multispikelets.

- Southwest China Journal of Agricultural Sciences , 2020, 33 (10): 2137-2144
- [7] 王赛,王宇宇,王石磊,徐梦真,邹欢,侯清桂,毛棣,田磊,陈彦惠,吴连成. 基于 SNP 遗传图谱定位玉米雄穗分枝数和主轴长 QTLs. 河南农业大学学报, 2019, 53(5): 671-676
Wang S, Wang Y Y, Wang S L, Xu M Z, Zou H, Hou Q G, Mao D, Tian L, Chen Y H, Wu L C. QTLs mapping of tassel branch number and tassel total length in maize based on SNP genetic map. Journal of Henan Agricultural University , 2019, 53(5): 671-676
- [8] 代资举,王新涛,杨青,王艳,张莹莹,席章营,李保全. 玉米雄穗分枝数主效 QTL 定位及 qTBN5 近等基因系构建. 作物学报, 2018, 44(8): 1127-1135
Dai Z J, Wang X T, Yang Q, Wang Y, Zhang Y Y, Xi Z Y, Li B Q. Major quantitative trait loci mapping for tassel branch number and construction of qTB5 near-isogenic lines in maize (*Zea mays* L.). Acta Agronomica Sinica , 2018, 44(8): 1127-1135
- [9] 黄永裕. 水稻穗枝梗发育相关基因的克隆与功能分析. 北京: 中国农业大学, 2018
Huang Y Y. Cloning and functional analysis of FZP in controlling rice inflorescence branching. Beijing: China Agricultural University, 2018
- [10] 王新天,王卫斌,陈升位,贺军与,朱思德,莫凡,余其,张婷婷,李玉平. 裸大麦突变体 Ynbs-1 的分枝穗特性及其遗传分析. 麦类作物学报, 2019, 39(5): 574-580
Wang X T, Wang W B, Chen S W, He J Y, Zhu S D, Mo F, Yu Q, Zhang T T, Li Y P. Characteristics of branched spike of hullless barley mutant-ynbs-1 and its genetic analysis. Journal of Triticeae Crops , 2019, 39(5): 574-580
- [11] 张正茂,王睿辉,李立会,杨欣明,吴振海,贺学礼. 陕西、宁夏部分地区小麦族植物资源调查、收集与分类鉴定. 植物遗传资源学报, 2003, 4(4): 302-305
Zhang Z M, Wang R H, Li L H, Yang X M, Wu Z H, He X L. Investigation and collecting of Triticeae distributed in some areas of Shaanxi and Ningxia. Journal of Plant Genetic Resources , 2003, 4(4): 302-305
- [12] 卢红双,徐柱,马玉宝,李临杭. 披碱草属穗型下垂类种质的形态学鉴定及其聚类分析. 云南农业大学学报, 2008, 23(2): 150-157, 161
Lu H S, Xu Z, Ma Y B, Li L H. Morphological identification and cluster analysis of spike-drooping germplasm of *Elymus*. Journal of Yunnan Agricultural University , 2008, 23(2): 150-157, 161
- [13] 郭本兆,王世金. 我国小麦族的花序形态演化及其属间亲缘关系的探讨. 西北植物研究, 1981, 1(1): 14-21
Guo B Z, Wang S J. Researches on the evolution of the inflorescence and the generic relationships of the triticeae in China. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica , 1981, 1(1): 14-21
- [14] 袁文业,孙玉,张美荣,裴自友,孙善澄,李丕皋,封如敏. 穗分枝性状导入普通小麦的遗传研究. 华北农学报, 1995, 10(3): 45-50
Yuan W Y, Sun Y, Zhang M R, Pei Z Y, Sun S C, Li P G, Feng R M. Genetics study on common wheat with branched spike transferred from *Triticum turgidum* compositum. Acta Agriculturae Boreali-Sinica , 1995, 10(3): 45-50
- [15] 乔安海. 披碱草属牧草种子产量及质量的研究. 种子, 2009, 28(2): 68-71
Qiao A H. Study on the yield and quality of *Elymus* L. seed. Seed, 2009, 28(2): 68-71
- [16] 王旭成,王琴,宋文学,王星,王晶,伏兵哲,高雪芹. 21 份披碱草农艺性状与产量形成的相关性分析. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2023, 51(5): 8-18
Wang X C, Wang Q, Song W X, Wang X, Wang J, Fu B Z, Gao X Q. Correlation between agronomic traits and yield formation of 21 *Elymus dahuricus*. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2023, 51(5): 8-18
- [17] 严学兵,周禾,王堃,郭玉霞. 披碱草属植物形态多样性及其主成分分析. 草地学报, 2005, 13(2): 111-116
Yan X B, Zhou H, Wang K, Guo Y X. Morphological diversities of the different species of *Elymus* spp. and their principal component analysis. Acta Agrestia Sinica , 2005, 13(2): 111-116
- [18] 严学兵,郭玉霞,周禾,王堃. 披碱草属植物分类和遗传多样性的研究现状. 草业科学, 2005, 22(7): 1-7
Yan X B, Guo Y X, Zhou H, Wang K. Current status of research on classification and genetic diversity fo *Elymus* species. Pratacultural Science, 2005, 22(7): 1-7
- [19] 雷雄,闫利军,吴婧,白史且,游明鸿,季晓菲. 多效唑(PP333)对阿坝垂穗披碱草种子产量与质量的影响. 草地学报, 2017, 25(3): 633-638
Lei X, Yan L J, Wu Q, Bai S Q, You M H, Ji X F. Effect of paclobutrazol (PP333) on seed yield and quality of *Elymus nutans* Grisb 'Aba'. Acta Agrestia Sinica , 2017, 25(3): 633-638
- [20] 尹婷婷,李莉萍,孟岩,王玉祥,谷丽丽,张博. 22 份披碱草属种质资源的表型多样性分析. 分子植物育种, 2022, 20(7): 2409-2419
Yin T T, Li L P, Meng Y, Wang Y X, Gu L L, Zhang B. Phenotypic diversity analysis of 22 *Elymus* spp. germplasm resources. Molecular Plant Breeding , 2022, 20(7): 2409-2419
- [21] 唐凤,李瑶,王永琪,张树振,张永超,张博. 22 份野生披碱草属种质农艺性状遗传多样性分析及综合评价. 种子, 2021, 40(6): 44-51
Tang F, Li Y, Wang Y Q, Zhang S Z, Zhang Y C, Zhang B. Genetic diversity analysis and comprehensive evaluation of agronomic traits of 22 wild *Elymus* germplasms. Seed , 2021, 40(6): 44-51
- [22] 陈仕勇,陈智华,周青平,李世丹,马啸,张新全. 青藏高原垂穗披碱草种质资源形态多样性分析. 中国草地学报, 2016, 38(1): 27-33
Chen S Y, Chen Z H, Zhou Q P, Li S D, Ma X, Zhang X Q.

- Study on morphological diversity of *Elymus nutans* germplasm resources from Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Grassland*, 2016, 38(1): 27-33
- [23] 张建波, 白史且, 张新全, 马啸, 鄢家俊, 张昌兵, 游明鸿. 川西北高原不同野生垂穗披碱草种群穗部形态研究. *四川大学学报; 自然科学版*, 2009, 46(5): 1505-1509
Zhang J B, Bai S Q, Zhang X Q, Ma X, Yan J J, Zhang C B, You M H. Study on ear characters of *Elymus nutans* Griseb. in the northwestern plateau of sichuan province. *Journal of Sichua University: Natural Science Edition*, 2009, 46(5): 1505-1509
- [24] 赵永强, 张俊超, 赵旭红, 张宗瑜, 张建全, 王彦荣, 谢文刚. 垂穗披碱草落粒性评价及农艺性状的相关性分析. *草业科学*, 2017, 34(8): 1711-1720
Zhao Y Q, Zhang J C, Zhao X H, Zhang Z Y, Zhang J Q, Wang Y R, Xie W G. Assessmet of seed shattering and analysis of agronomic traits in *Elymus nutans*. *Pratacultural Science*, 2017, 34(8): 1711-1720
- [25] 王丽宏, 李会彬, 孙鑫博, 张继宗, 边秀举. 狼尾草主要表型性状的主成分和聚类分析. *河北农业大学学报*, 2019, 42(2): 91-4, 109
Wang L H, Li H B, Sun X B, Zhang J Z, Bian X J. Principal component and cluster analysis on the phenotypic traits of *Pennisetum alopecuroides*. *Journal of Heibei Agricultural University*, 2019, 42(2): 91-94, 109
- [26] 范继征, 李秀玲, 何荆洲, 曾艳华, 王丰顺, 卜朝阳. 29个兜兰属物种的表型多样性及亲缘关系研究. *植物遗传资源学报*, 2023, 24(3): 680-691
Fan J Z, Li X L, He J Z, Zeng Y H, Wang F S, Bu Z Y. Studies on the phenotypic diversity and the genetic relationships of 29 species of *Paphiopedilum*. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(3): 680-691
- [27] 沈涛, 王元忠. 滇龙胆野生种质资源的表型多样性与综合评价. *植物遗传资源学报*, 2023, 24(1): 181-193
Shen T, Wang Y Z. Phenotypic diversity analysis and comprehensive evaluation of wild germplasm resources of *Gentiana rigescens*. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(1): 181-193
- [28] 张磊磊, 范阿棋, 洪梅, 马志华, 陈晋瑞, 赵双印, 郑凯, 吐尔逊·吐尔洪. 647份海岛棉种质资源遗传多样性分析. *植物遗传资源学报*, 2023, 24(1): 307-324
Zhang L L, Fan A Q, Hong M, Ma Z H, Chen J R, Zhao S Y, Zheng K, Tu'er-xun T. Genetic diversity analysis of 647 sea island cotton germplasm resources. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24(1): 307-324