

DOI:10.11686/cyxb2025032

<http://cyxb.magtech.com.cn>

郭常英, 杜文华. 小黑麦及其近缘种花序及穗部特征差异. 草业学报, 2025, 34(11): 205—216.

GUO Chang-ying, DU Wen-hua. Differences in inflorescence and spike characteristics between triticale and its allied species. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(11): 205—216.

小黑麦及其近缘种花序及穗部特征差异

郭常英, 杜文华*

(甘肃农业大学草业学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 甘肃省草业工程实验室, 中-美草地畜牧业可持续发展研究中心, 甘肃 兰州 730070)

摘要:植物的花序和穗部形态特征是植物分类、种群区分及种质资源鉴定的重要依据,且这些特征的差异直接影响植物的繁殖效率和遗传传播模式。小黑麦是由小麦与黑麦远缘杂交而成的新物种,为了揭示小黑麦与其近缘种小麦和黑麦在花序和穗部特征上的差异,并为小黑麦独立成属提供分类学依据,以10个小黑麦、10个小麦和10个黑麦品种(系)为研究材料,通过观察其花序与穗部特征,分析其差异并进行主成分分析与聚类分析,最后通过正交偏最小二乘判别分析对研究结果进行验证。结果显示:小黑麦的花序长度大于黑麦,宽度大于小麦和黑麦,且基部小穗小花数显著高于小麦和黑麦。小黑麦的上位护颖长、下位护颖长,以及第1和第2小花的芒长、外稃长、内稃长均显著大于小麦和黑麦。小黑麦的小穗数少于黑麦,但每小穗的花朵数更多,籽粒质量较重,使其具有在相同环境条件下较高的千粒重。综合分析表明:小黑麦的花序和穗部特征与小麦和黑麦存在显著差异,可有效区分三者,其中花序长、花序宽、籽粒厚和籽粒宽可作为区分小黑麦与小麦及黑麦的主要形态特征,正交偏最小二乘判别分析再次验证了上述结果。总体而言,花序和穗部特征可有效区分小黑麦与小麦及黑麦,研究结果可为小黑麦属的建立提供基础依据。

关键词:小黑麦;花序;穗部;结构特征;主成分分析;正交偏最小二乘判别分析

Differences in inflorescence and spike characteristics between triticale and its allied species

GUO Chang-ying, DU Wen-hua*

College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University, Key Laboratory of Pratacultural Ecosystem, Ministry of Education, Pratacultural Engineering Laboratory of Gansu Province, Sino-US Center for Grazingland Ecosystem Sustainability, Lanzhou 730070, China

Abstract: The morphological characteristics of the inflorescence and spike are important criteria for plant classification, population differentiation, and germplasm resource identification. These characteristics also directly affect the reproductive efficiency and genetic dissemination patterns of plants. Triticale, a new species derived from the distant hybridization between wheat and rye, exhibits distinct differences in inflorescence and spike features compared with its progenitor species, wheat and rye. These differences provide taxonomic evidence for the establishment of triticale as an independent genus. This study aimed to examine in detail the differences in inflorescence and spike characteristics among triticale, wheat, and rye, to provide a taxonomic basis for the establishment of triticale as a separate genus. We compared 10 varieties (lines) of triticale, 10 of wheat, and 10 of

收稿日期:2025-02-01;改回日期:2025-03-11

基金项目:国家自然科学基金项目(32260339),甘肃省高等教育产业支撑计划项目(2022CYZC-49),甘肃省重点研发计划项目(20YF8NA129)和农业生物育种重大专项(2023ZD0402605-02)资助。

作者简介:郭常英(1997—),女,甘肃张掖人,在读博士。E-mail: gchangying2021@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: duwh@gsau.edu.cn

rye. Their inflorescence and spike traits were observed and quantified, the differences among them were evaluated by principal component analysis and cluster analysis, and the results were validated by orthogonal partial least squares discriminant analysis (OPLS-DA). The results show that the inflorescence length of triticale was greater than that of rye, and its width was greater than that of both wheat and rye. Additionally, the number of florets at the base spikelet was significantly higher in triticale than in wheat and rye ($P < 0.05$). The lemma length of the upper and lower glumes, as well as the awn length, lemma length, and palea length of the first and second florets, were all significantly greater in triticale than in wheat and rye. Although triticale had fewer spikelets than rye, it had more florets per spikelet and heavier grains, resulting in a higher thousand-grain weight under the same environmental conditions. These comprehensive analyses indicate that the inflorescence and spike characteristics of triticale are significantly different from those of wheat and rye, allowing for effective differentiation among the three. The inflorescence length, inflorescence width, grain thickness, and grain width can be used as the main morphological characteristics to distinguish triticale from wheat and rye. The results of the OPLS-DA validated these findings. In summary, the inflorescence and spike characteristics can effectively differentiate triticale from wheat and rye. These findings provide a fundamental basis for the establishment of *Triticale* as a taxonomic genus.

Key words: triticale; inflorescence; spike; structural traits; principal component analysis; orthogonal partial least squares discriminant analysis

在植物学研究中,花序和穗部的形态特征一直是植物分类、种群区分及种质资源鉴定的重要依据^[1]。花序作为植物的主要繁殖器官,不仅承担着花粉产生和传播的核心功能,其结构差异还直接影响植物的繁殖效率和遗传传播模式^[2]。穗部作为花序的一种特化形态,在植物的繁殖过程中也发挥着重要作用。不同植物物种在花序和穗部形态上的差异,反映了其在繁殖策略、生态适应性及生态位占据方面的多样性^[3]。这些形态差异不仅是区分物种和种群的关键特征,也为植物系统分类提供了重要的依据。正是基于花序和穗部形态特征在植物分类中的重要性,易雪倩等^[4]根据淫羊藿属(*Epimedium*)21种植物的花部形态特征编写了分种检索表,并指出在同质园栽培条件下,该属物种的花部特征具有分类学意义,可以为该属的分类提供一定的依据。王蓉^[5]对虎尾草亚科(Chloridoideae)的最新分类系统进行了研究,比较了45属108种植物的花序及小穗形态,对重要形态性状进行了分类和演化分析,归纳出5种花序类型和3种小穗类型。对于禾本科不同物种而言,深入探讨花序与穗部的形态差异,不仅有助于厘清物种界定,还为作物育种、遗传改良及生态适应性研究提供了重要的形态学数据支持^[6]。

小黑麦($\times$ *Triticosecale* Wittmack)作为小麦(*Triticum aestivum*)与黑麦(*Secale cereale*)的杂交种,融合了两者的优良性状,表现出较强的抗逆性和较高的产量潜力^[7]。然而,作为杂交种的小黑麦,其分类地位尚未得到充分明确,且有关其遗传背景、生态适应性及形态特征的研究仍存在诸多不足。因此,建立小黑麦属并明确其分类地位,不仅可以为后续的遗传学研究、育种实践及种质资源保护提供坚实的理论依据^[8],也是促进小黑麦在农业生产中广泛应用的基础性工作。花序和籽粒的形态差异不仅直接影响小黑麦的生长发育过程,还在一定程度上决定了其产量、品质以及环境适应性等关键农艺性状^[9]。因此,深入研究小黑麦及其近缘种在花序和籽粒结构方面的差异,不仅有助于了解物种间的形态变异及其生物学特性,还可以为揭示小黑麦的遗传多样性、品种改良及农业生产优化提供重要理论依据,也为建立小黑麦属的系统分类体系提供基础数据支持。

目前,国内外关于小黑麦的研究主要集中于小黑麦育种^[10]、生产性能^[11-13]以及遗传研究^[14-16]等方面。然而,针对小黑麦与小麦及黑麦花序结构和穗部特征的差异研究仍较少,目前仅有刘汉成等^[8]分析了小黑麦与黑麦花序间的差异,发现小黑麦与黑麦花序特征差异显著,但尚未对小黑麦与小麦的花序结构进行研究。因此,本研究拟系统分析小黑麦与小麦及黑麦在花序和穗部结构上的差异,重点从花序特征、穗部特征及小花特征等多个维度进行详细对比,揭示三者之间的形态异同。通过这一研究,期望为小黑麦属的系统分类提供坚实的理论支持,推动其在农业育种、遗传改良及种质资源保护方面的深入研究,从而为粮食安全保障和农业可持续发展做出积极

贡献。

1 材料与方法

1.1 试验材料

甘肃省种植的10个小黑麦、小麦及黑麦品种(系),小黑麦为‘甘农7号’‘甘农3号’、C25、C23、C8、TP17-57、TP17-41、TP17-40、TP17-39、TP17-15;小麦为HJ46、15MJ48、15M8887、‘粮春1758号’‘酒春14号’‘陇春44号’‘武春11号’‘宁春4号’‘巴麦18号’‘陇春42号’;黑麦为‘甘农3号’‘甘农2号’‘甘引1号’‘冬牧70’、RP21-4、RP21-3、RP21-2、RP21-1、C13、C12。以上材料均由甘肃农业大学草业学院提供。

1.2 试验方法

1.2.1 花序及小花结构 所有试验材料分别点播10行,行长1 m,行距20 cm,株距10 cm,播种深度4~5 cm。正常田间管理,小黑麦与小麦及黑麦进入开花期后,每个材料分别选取同一行内的5个单株,剪取花序,测定以下指标^[8]:

花序长:用游标卡尺测量每个花序从基部到顶端(除去芒)的长度。

花序宽:用游标卡尺测量每个花序中部的宽度。

小花数:分别数取小黑麦与小麦及黑麦花序基部、中部(小穗数为奇数者取其中数,小穗数为偶数者取靠中大数)和顶部小穗的小花数。

护颖和每朵小花内、外稃特征:用游标卡尺测量中部小穗下位和上位护颖的长度和宽度,以及每朵小花内稃、外稃的长度和宽度。

1.2.2 穗部结构 小黑麦与小麦及黑麦进入完熟期后,每个材料分别选取同一行内的5个单株,剪取穗部。用游标卡尺测定每个小穗长和宽;数取每个穗部的小穗数;调查每穗结实粒数,取平均值作为穗粒数;用电子天平称取穗粒重;收获籽粒,风干后称重,测定千粒重。用游标卡尺测量籽粒的长、宽、厚,籽粒长指籽粒长轴长度,籽粒宽指垂直于籽粒腹沟的横轴最大值,籽粒厚指籽粒背腹高度。

1.3 数据统计与分析

数据处理和作表用Excel 2021和SPSS 22.0,相关性分析及主成分分析采用Origin 2024作图,聚类分析采用在线网站 <https://hiplot.com.cn/home/index.html> 作图。利用SICMA-P14.1软件进行正交偏最小二乘判别分析(orthogonal partial least squares discriminant analysis, OPLS-DA),根据预测变量投影重要性(variable importance in projection, VIP)值>1筛选出最佳特征变量。变异系数(coefficient of variation, CV)计算公式为: $CV = \text{STD} / \text{MEAN}$, 式中:STD(standard deviation)为某一性状标准差,MEAN为某一性状平均值。

2 结果与分析

2.1 小黑麦与小麦及黑麦花序及籽粒特征比较

观察图1可知,小黑麦与双亲(小麦、黑麦)均具穗状花序,但小花数量呈现基因叠加特征:介于黑麦(2~3朵)与小麦(4~5朵)之间,通常3~5朵。其抗逆性继承黑麦特性,能维持较高比例的有效小花;同时兼具小麦的杂种优势,单穗结实潜力提升。相比而言,小麦中部小花发育优势明显,黑麦有效结实小花集中在中下部。籽粒形态方面,小黑麦(椭圆/长卵形、浅黄皱缩)明显区别于小麦(椭圆/宽卵形、淡黄光滑)和黑麦(窄纺锤形、青灰光滑),表现出中间型特



图1 小黑麦与小麦及黑麦花序、小花及籽粒

Fig. 1 Inflorescences, florets, and grains of triticale, wheat, and rye

A、B、C 分别代表小黑麦、小麦及黑麦的花序, D、E、F 分别为小黑麦、小麦及黑麦的小花, G、H、I 分别为小黑麦、小麦及黑麦的籽粒。A, B and C represent the inflorescence of triticale, wheat and rye, respectively; D, E and F represent the floret of triticale, wheat and rye, respectively; G, H and I represent the grain of triticale, wheat and rye, respectively.

征,但饱满度欠佳。

小黑麦花序长与小麦花序长差异不显著,但显著大于黑麦花序长($P<0.05$,图2A);小黑麦花序宽显著大于小麦和黑麦($P<0.05$,图2B)。从不同部位小穗的小花数来看,小黑麦顶部小穗小花数与小麦及黑麦差异不显著(图2C);中部小穗的小花数位于小麦及黑麦之间,显著小于小麦但显著大于黑麦($P<0.05$,图2D);基部小穗的小花数位于小麦及黑麦之间,显著小于小麦但显著大于黑麦($P<0.05$,图2E)。总体来看,小黑麦单个小穗的小花数与小麦相近,但显著大于黑麦。小黑麦上位护颖长及下位护颖长均显著大于小麦及黑麦($P<0.05$,图2F,H),但上位护颖宽及下位护颖宽均显著小于小麦($P<0.05$,图2G,I)。同时,通过对各性状数据进行统计分析,发现各品质性状数据都基本符合正态分布特性(图2)。

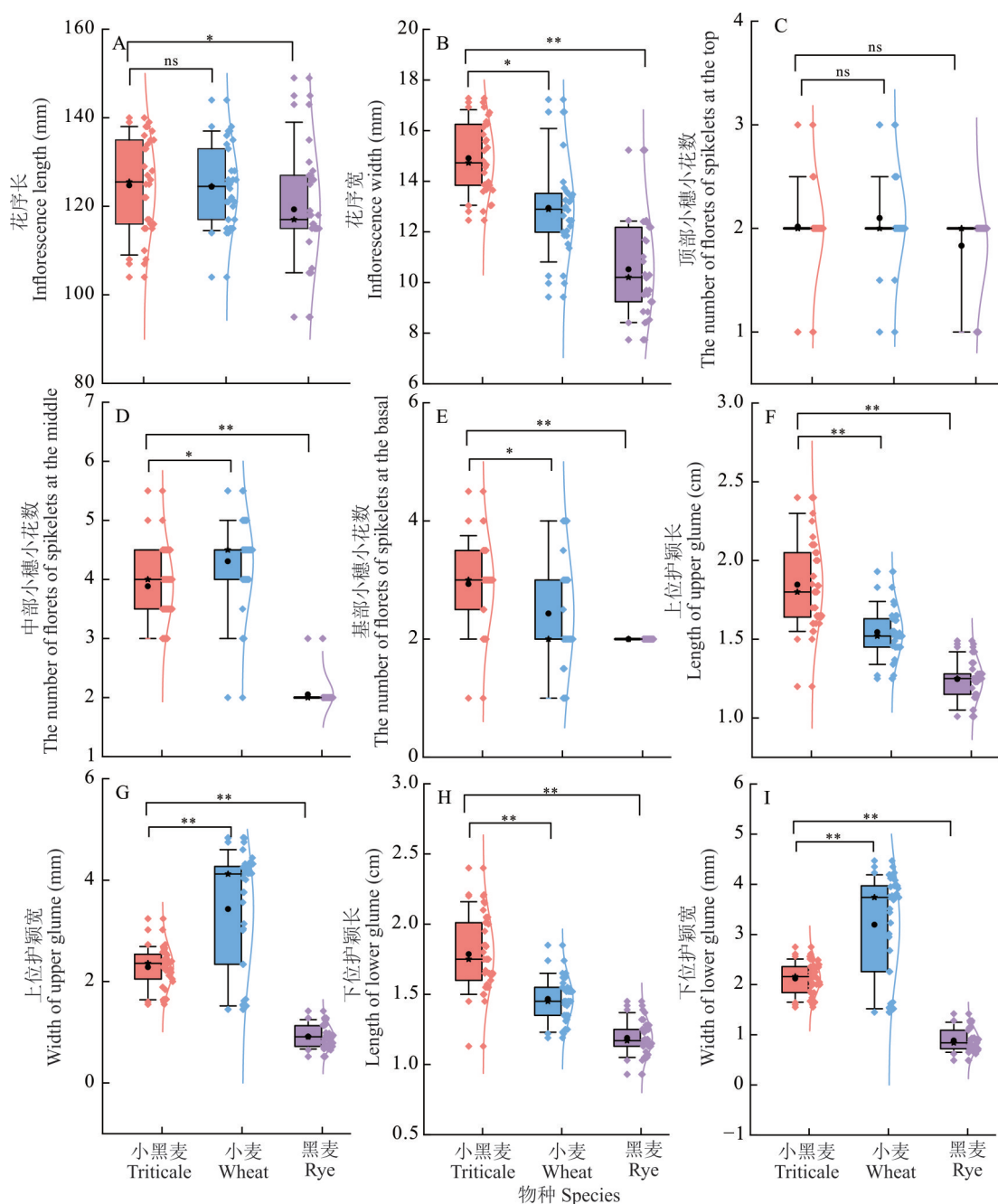


图2 小黑麦与小麦及黑麦花序特征比较

Fig. 2 Comparison of inflorescence characteristics among triticale, wheat, and rye

*,**分别表示在0.05和0.01水平差异显著。下同。*,** respectively indicate significant difference at the 0.05 level and extremely significant difference at the 0.01 level. The same below.

2.2 小黑麦与小麦及黑麦穗部特征比较

花序结构是决定籽粒特性和农业生产性能的关键因素,其中小穗数、小花数及小花的结构均是影响穗粒数、穗粒重等穗部特征的关键因素。对小黑麦与小麦及黑麦穗部及籽粒结构进行差异比较,其中小黑麦小穗数介于小麦及黑麦之间,显著大于小麦但显著小于黑麦($P<0.05$,图3A)。小黑麦穗粒数小于黑麦($P<0.05$),与小麦差异不显著(图3B)。小黑麦千粒重及穗粒重均介于小麦及黑麦之间,显著小于小麦但显著大于黑麦($P<0.05$,图3C,F)。小黑麦小穗长与小麦及黑麦差异不显著(图3D);小穗宽介于小麦及黑麦之间,与二者差异均显著($P<0.05$,图3E)。小黑麦籽粒长与籽粒厚均显著大于小麦及黑麦($P<0.05$);籽粒宽介于小麦与黑麦之间,与二者差异显著($P<0.05$,图3G~I)。同时对各性状数据进行统计分析,发现各品质性状数据都基本符合正态分布特性(图3)。

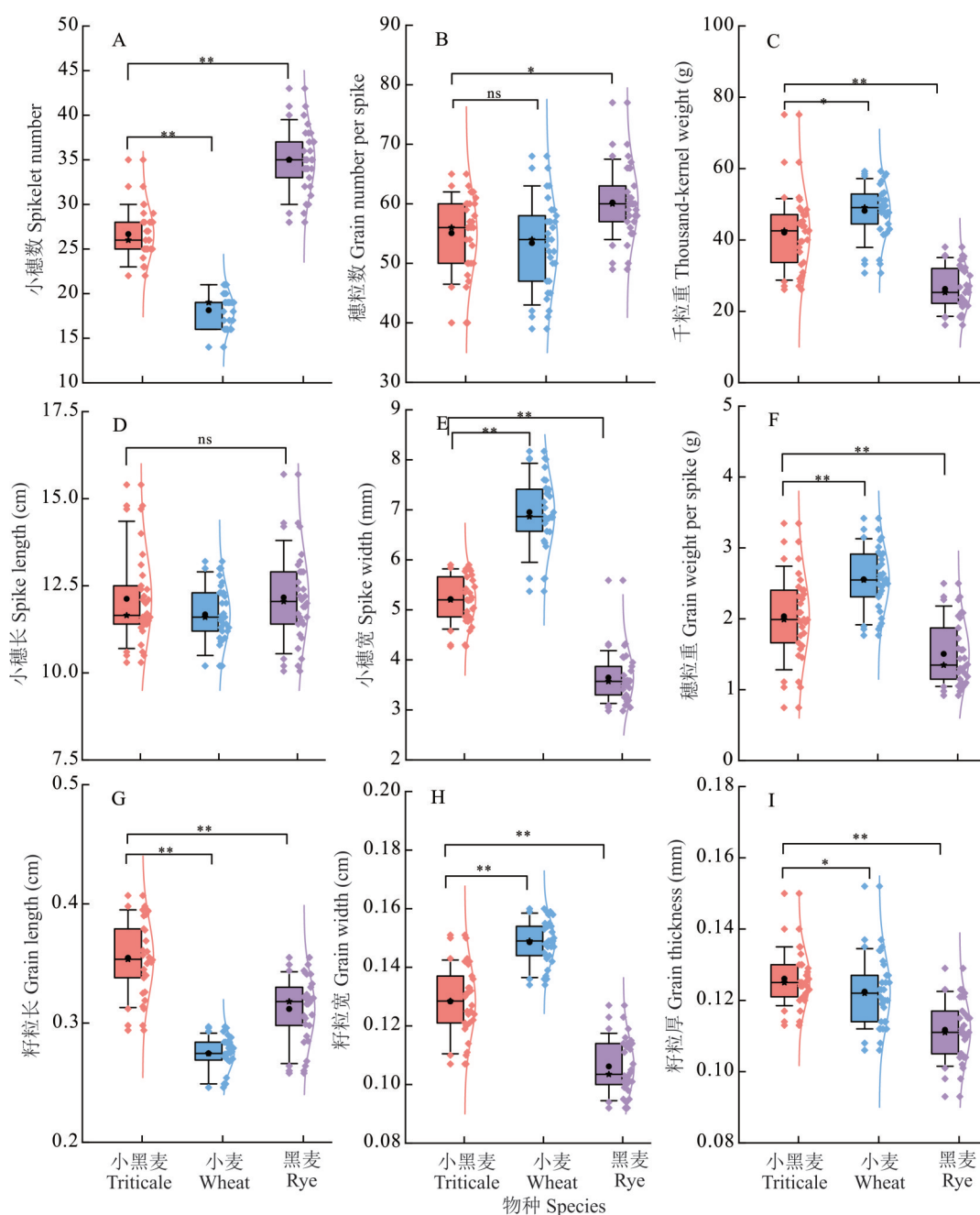


图3 小黑麦与小麦及黑麦穗部特征比较

Fig. 3 Comparison of spike characteristics among triticale, wheat and rye

2.3 小黑麦与小麦及黑麦中部花序小花结构比较

为深入探究小黑麦与小麦及黑麦在花序结构上的差异,对三者花序中部小花的详细结构特征进行分析。通过观察,小黑麦花序中部小花数与小麦相近,约4~5朵,黑麦仅有2朵。因此,本研究只对第1、2小花进行比较(表1)。结果表明:小黑麦第1、2小花芒长、外稃长、内稃长均显著大于小麦及黑麦($P<0.05$)。小黑麦第1小花外稃宽及外稃高显著大于黑麦,与小麦差异不显著;第2小花外稃宽及外稃高介于小麦及黑麦之间,显著小于小麦大于黑麦($P<0.05$)。

表1 小黑麦与小麦及黑麦中部小穗的小花结构比较
Table 1 Comparison of floret structures in the middle spikelets among triticale, wheat and rye (cm)

部位 Position	项目 Items	小黑麦 Triticale	小麦 Wheat	黑麦 Rye
第1小花结构 First floret structure	芒长 Length of awn	8.48±0.49a	7.21±0.71b	5.56±0.29c
	外稃长 Length of lemma	1.81±0.18a	1.34±0.17b	1.44±0.12b
	外稃宽 Width of lemma	0.31±0.19a	0.39±0.11a	0.18±0.11b
	外稃高 Height of lemma	0.36±0.16a	0.39±0.16a	0.26±0.09b
	内稃长 Length of palea	1.53±0.07a	1.23±0.12c	1.45±0.11b
第2小花结构 Second floret structure	芒长 Length of awn	7.81±0.97a	6.23±0.45b	5.31±0.47c
	外稃长 Length of lemma	1.73±0.12a	1.41±0.12b	1.51±0.17b
	外稃宽 Width of lemma	0.31±0.10b	0.39±0.11a	0.18±0.05c
	外稃高 Height of lemma	0.35±0.25b	0.38±0.10a	0.22±0.12c
	内稃长 Length of palea	1.51±0.09a	1.23±0.27b	1.34±0.12b

不同小写字母表示不同物种间在0.05水平存在显著差异($P<0.05$)。Different lowercase letters indicate significant differences among different species at the 0.05 level ($P<0.05$).

2.4 小黑麦、小麦及黑麦花序特征与穗部特征变异系数分析

如表2所示,小黑麦材料中变异系数最大的是千粒重,为24.93%,说明不同品种小黑麦在千粒重这一性状上存在显著的遗传差异,这种差异为小黑麦的品种选育提供了很好的基础。小黑麦与小麦及黑麦变异系数均小于15%的指标有花序长、花序宽、顶部小穗小花数、中部小穗小花数、小穗数、穗粒数、穗长、穗粒重、籽粒长、籽粒宽及籽粒厚,说明这些性状具有较高的稳定性,不易受环境异质性的影响。因此,接下来将采用花序长、花序宽、顶部小穗小花数、中部小穗小花数、小穗数、穗粒数、穗长、穗粒重、籽粒长、籽粒宽及籽粒厚进行相关性分析和主成分分析。

2.5 小黑麦与小麦及黑麦花序及穗部特征主成分分析

对30个品种的11个花序及穗部特征进行主成分分析(图4),第1主成分(PC1)和第2主成分(PC2)分别包含了41.4%和16.0%的方差信息,累计解释57.4%的变异,说明这2个主成分包含了所测得小黑麦及其近缘种的绝大部分花序及穗部特征信息。其中籽粒宽、穗粒重及小穗数载荷因子较高,说明第1主成分可代表穗部结构特征;第2主成分中顶部小穗小花数、花序长及花序宽直径载荷因子较高,可代表花序结构特征。3种植物的各自类内聚类效果较为集中,小黑麦与小麦具有部分重叠,与黑麦完全无重叠。根据聚类结果认为,可通过花序与穗部特征将小黑麦与小麦及黑麦分为3个不同的类群,其中小黑麦与小麦重叠较多。

2.6 小黑麦与小麦及黑麦花序及穗部特征聚类分析

对30个品种的11个花序及穗部特征进行聚类分析(图5)可知,30个品种被分成三大类,分别包含10个小黑麦、10个小麦及10个黑麦,表明通过花序及穗部特征可以很好地将小黑麦与小麦及黑麦区分开。

2.7 小黑麦与小麦及黑麦花序及穗部特征正交偏最小二乘判别分析

为进一步通过花序与穗部特征分析小黑麦与小麦及黑麦的差异,在聚类分析和主成分分析的基础上,对小黑

表 2 小黑麦、小麦及黑麦花序特征与穗部特征变异系数分析

Table 2 Analysis of coefficient of variation for inflorescence characteristics and spike characteristics of triticale, wheat and rye (%)

花序特征 Inflorescences characteristics	小黑麦 Triticale	小麦 Wheat	黑麦 Rye	穗部特征 Spike characteristics	小黑麦 Triticale	小麦 Wheat	黑麦 Rye
花序长 Inflorescence length	9.07	6.98	12.69	小穗数 Number of spikelets	10.65	10.72	10.06
花序宽 Inflorescence width	9.26	12.81	11.61	穗粒数 Number of grains per spike	11.84	13.89	9.83
顶部小穗小花数 Number of florets in top spikelet	13.73	13.64	11.28	千粒重 Weight per thousand grains	24.93	14.57	23.15
中部小穗小花数 Number of florets in middle spikelet	12.78	9.89	12.98	穗长 Spike length	9.86	10.27	7.11
基部小穗小花数 Number of florets in base spikelet	22.71	10.88	2.50	穗宽 Spike width	9.62	10.00	16.67
上部护颖长 Length of upper glume	16.85	10.26	11.38	穗粒重 Grain weight per spike	14.57	14.79	10.00
上部护颖宽 Width of upper glume	12.13	15.00	18.29	籽粒长 Grain length	8.57	12.89	9.68
下部护颖长 Length of lower glume	15.82	12.24	11.97	籽粒宽 Grain width	7.69	6.67	10.00
下部护颖宽 Width of lower glume	12.90	14.25	16.46	籽粒厚 Grain thickness	7.69	8.33	9.09

麦与小麦及黑麦 11 组花序与穗部特征进行正交偏最小二乘判别分析(OPLS-DA),建立 OPLS-DA 模型,得出模型解释率参数: $R^2_y=0.776$,模型预测能力参数: $Q^2=0.758$,均大于 0.05,表明该模型具有较好的解释及预测能力。为进一步验证该判别模型的可预测性,进行了 200 次模型置换交叉检验(图 6A), Q^2 回归线与纵轴的相交点小于 0,表明模型不存在过拟合,所建立的模型有效,该结果可用于小黑麦与小麦及黑麦对比分析。利用 OPLS-DA 模型的第 1、2 主成分得分绘制散点图,如图 6B 结果显示,小黑麦与小麦及黑麦可以聚为 3 类,其中小黑麦分别与小麦及黑麦存在小部分重叠,结果验证了主成分分析及聚类分析的结果,花序及穗部特征可以对小黑麦与小麦及黑麦准确地鉴别分类。

变量投影重要性(VIP 值)可以衡量各花序及穗部特征积累差异对样本分类判别的影响强度和解释能力,VIP 值越大表明该变量在小黑麦与小麦及黑麦中差异越显著。采用 $VIP>1$ 的标准,共筛选出小黑麦与小麦及黑麦的 6 个差异变量(图 7),分别为花序宽、籽粒厚、籽粒宽、花序长、穗粒数及小穗数,这 6 个花序及穗部特征可以作为区分小黑麦与小麦及黑麦的生长特征参数。

3 讨论

3.1 小黑麦与小麦及黑麦花序特征差异

花序是禾本科植物的重要鉴定性状,在植物繁殖与分类学中具有重要价值,其大小和形态主要受小穗内小花数量及小花内部结构(如内外稃)发育程度的影响^[17]。林占熹等^[18]以巨菌草(*Pennisetum giganteum*)为研究对象,发现其花序具有独特特征:每 cm 簇生伞房花序含 6~15 个小花,且花序上覆盖有大量刚毛与长毛,这使其与蒺藜

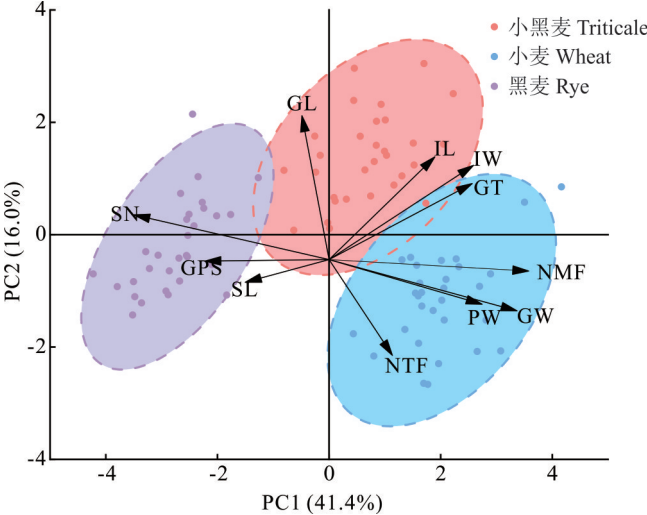


图 4 小黑麦与小麦及黑麦花序及穗部特征主成分分析

Fig. 4 Principal component analysis of inflorescence and spike characteristics of triticale, wheat and rye

SN: 小穗数 Spikelet number; GPS: 穗粒数 Grains per spike; SL: 穗长 Spike length; PW: 穗粒重 Grain weight per spike; GL: 籽粒长 Grain length; GW: 籽粒宽 Grain width; GT: 籽粒厚 Grain thickness; IL: 花序长 Inflorescence length; IW: 花序宽 Inflorescence width; NTF: 顶部小穗小花数 Number of florets in top spikelet; NMF: 中部小穗小花数 Number of florets in middle spikelet.

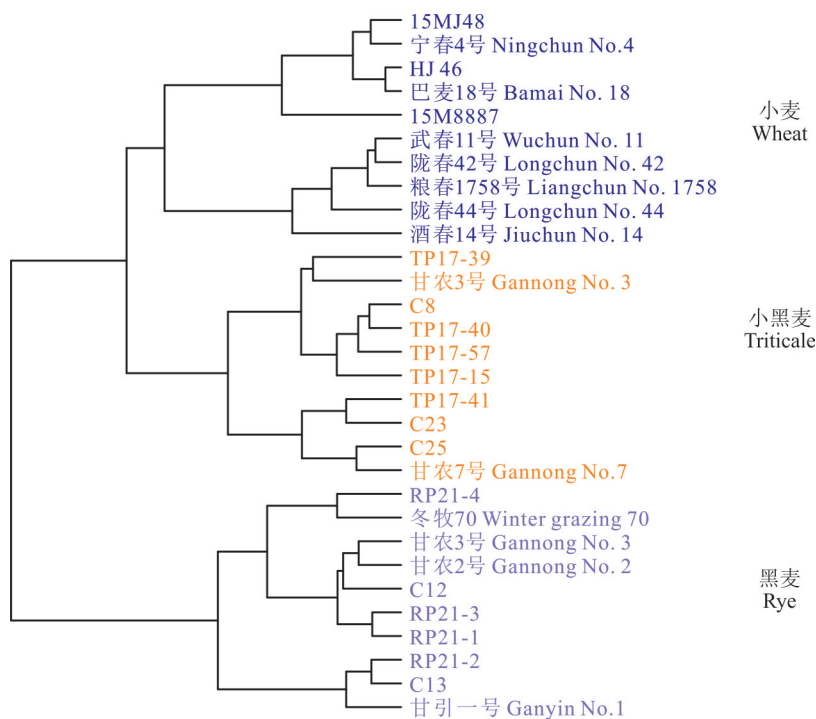


图5 小黑麦与小麦及黑麦花序及穗部特征聚类分析

Fig. 5 Cluster analysis of inflorescence and spike characteristics of triticale, wheat and rye

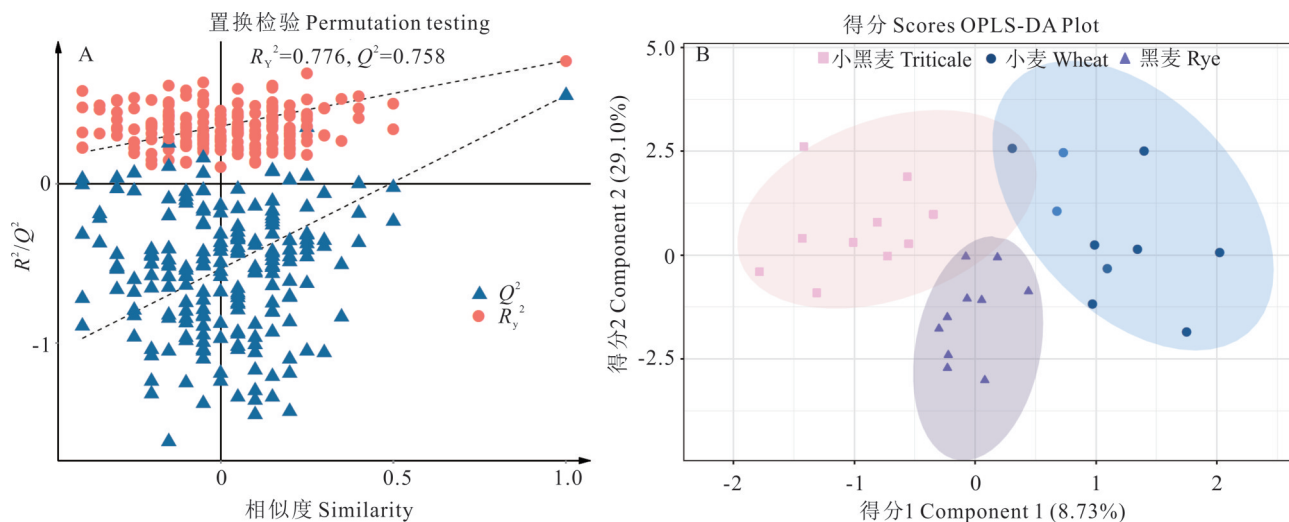


图6 小黑麦与小麦及黑麦花序及穗部特征 OPLS-DA 模型置换验证及得分

Fig. 6 OPLS-DA model permutation validation and score of inflorescence and spike traits of triticale, wheat, and rye

草属(*Tribulus*)其他已知物种区别显著。王燕红^[19]通过对中国早熟禾亚科梯牧草属(*Bothriochloa*)等5属的第1、2颖及内外稃微形态特征的综合分析,将所研究植物类群划分为6个类型和3个亚类型。在本研究中,小黑麦与小麦及黑麦均呈穗状花序,花轴细长,密集排列着无梗或短梗的小花,符合风媒植物的特征。这种花序结构有助于提高花粉的输出与传播效率,适应风媒授粉的需求^[20]。相比黑麦,小黑麦的花序在长宽方面均显著增大,较大的花序有助于增强花粉的散播,特别是在风媒授粉环境中,更易捕捉风中的花粉,进而提高生殖成功率。这种形态特征可能是小黑麦在进化过程中为适应风媒授粉而形成的适应性策略。小黑麦的花序宽于小麦,反映出它们在不同栽培环境下对授粉方式、繁殖成功率和资源配置的不同适应性。小黑麦通过较宽的花序增加授粉面积,以适应寒冷干旱等恶劣环境;而小麦在现代农业中经过长期育种,花序较小且紧凑,以提高资源利用效率和作物产

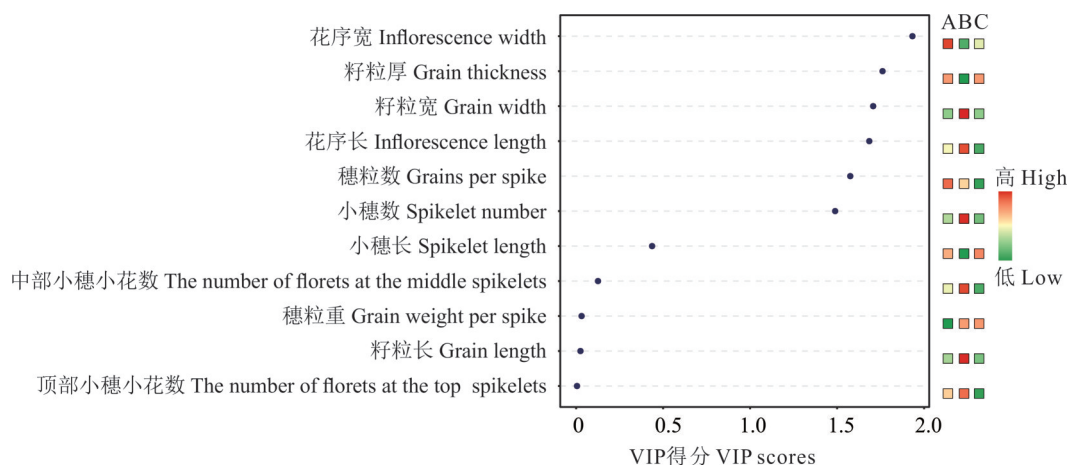


图 7 小黑麦与小麦及黑麦花序及穗部特征 VIP 值

Fig. 7 VIP values of inflorescence and spike traits of triticale, wheat, and rye

A: 小黑麦 Triticale; B: 小麦 Wheat; C: 黑麦 Rye.

量^[21]。小黑麦基部小花数显著大于小麦和黑麦,可能是由于增加基部小花数有助于在风力较弱的环境中,通过密集的花朵提高花粉的积累和传播,从而弥补风力不足带来的授粉效率下降。这种结构特征保障了授粉的稳定性,增强了小黑麦在恶劣环境中的繁殖成功,反映了其对环境压力和繁殖需求的进化适应。

小黑麦作为小麦与黑麦远缘杂交后经染色体加倍人工合成的新物种,其花序由颖片和若干小花组成^[8]。小花由雌蕊、雄蕊及内外稃构成,雌蕊负责接收花粉并孕育种子,雄蕊产生花粉以确保受精过程,内外稃质地坚韧,能够保护花蕊、抵御物理伤害并减少水分散失,这体现了禾本科植物小花的典型结构特征^[22]。小黑麦的上位护颖长及下位护颖长均显著大于小麦及黑麦,这可能是因为小黑麦籽粒较长且厚,为更好地保护籽粒,促使护颖变长。较长的护颖能更有效地保护幼穗和籽粒免受低温、干旱、病虫害等外界不利因素的影响,进而提高小黑麦的抗逆性,保障产量和品质^[23]。

3.2 小黑麦与小麦及黑麦穗部特征差异

穗部作为植物繁殖的关键部位,其形态和功能特性可以作为植物系统学分类的依据之一^[24]。对于一些在形态上较为相似的近缘种植物而言,穗部特征的细微差异能够成为区分它们的关键所在。刘敏洁^[25]通过对青藏高原不同生态区 53 份老芒麦种质的穗部表型多样性进行研究,建立了以穗部关键性状差异为标准的老芒麦穗型分类新标准。本研究发现,尽管小黑麦的小穗数和穗粒数低于黑麦,但其千粒重大于黑麦,表明小黑麦的单粒籽粒较重,这一特征可能与其较大的籽粒体积密切相关,从而提高了籽粒的质量,增强了其生产性能。因此,较大的籽粒重量为小黑麦带来了更高的经济价值和生产潜力。虽然小黑麦的小穗数少于黑麦,但每个小穗的花朵数较多,通常为 3~4 朵,而黑麦的小穗花朵数一般为 2 朵。这一差异有助于解释为何小黑麦在穗粒数较少的情况下,仍能实现较高的穗重和籽粒产量。较多的花朵数不仅提升了籽粒的质量,还可能改善了籽粒的灌浆过程,使每粒籽粒积累更多养分,从而提高千粒重。

此外,小黑麦在籽粒长度和厚度上显著大于小麦和黑麦,这为其产量优势提供了进一步的解释。较大的籽粒尺寸通常意味着更多的能量储备,使小黑麦在气候严酷或生长条件不利的环境中,能够更好地维持生长和发育。在水分有限或土壤贫瘠的环境中,较大的籽粒有助于提高抗逆性,增加植物的生存和繁殖机会。因此,较大的籽粒尺寸可能是小黑麦在不利环境中保持较高产量的关键因素。综合来看,尽管小黑麦在小穗数和穗粒数上不如黑麦,但其较大的单粒籽粒重量、较强的籽粒生长潜力以及较大的籽粒尺寸,使其在产量和经济价值上展现出显著优势。这些形态学特征表明,小黑麦不仅在生物学上具有独特优势,还展现了较高的环境适应性。

3.3 小黑麦与小麦及黑麦小花特征差异

在禾本科植物中,对于一些形态相似的近缘物种而言,小花解剖结构的细微差异是区分它们的关键^[8]。通过

对中部小花的详细结构进行比较,能够揭示小黑麦、小麦和黑麦在形态特征上的差异,这对于物种的分类与识别具有重要意义。本研究对小黑麦与小麦及黑麦小花解剖结构进行差异分析。结果表明,小黑麦第1、2小花的芒长、外稃长及内稃长均显著大于小麦和黑麦。芒长优势明显,在温度较高时,芒通过反射阳光,减少小花和种子吸收的热量,降低温度,避免高温对生殖器官造成伤害^[26];温度较低时,芒能起到保温作用,减少热量散失,维持小花内部稳定的温度环境,利于生殖过程^[27]。外稃能保护小花免受外界机械损伤与病虫害侵袭,其长度影响小花光合作用效率,为小花生长提供更多能量^[28]。内稃长与小黑麦生殖发育紧密相关,在保护雌蕊和雄蕊方面发挥重要作用,其长度增加有助于提高小花授粉成功率,进而影响小黑麦的繁殖能力^[29]。

3.4 小黑麦与小麦及黑麦花序及穗部特征综合分析

本研究通过变异系数、主成分分析、聚类分析及正交偏最小二乘判别分析综合探讨了小黑麦与小麦及黑麦在花序和穗部特征上的差异,为物种鉴定和育种提供了有力支持。通过变异系数分析发现,小黑麦在千粒重上的遗传变异较大,说明不同品种之间在这一性状上存在显著差异,这为小黑麦的品种选育提供了良好的基础。花序长、穗粒数、籽粒长等性状变异系数较小,表明这些性状较为稳定,不易受环境因素影响,这反映了小黑麦在一定环境下的适应性和一致性。主成分分析进一步确认了小黑麦与小麦及黑麦在形态特征上的差异,其中第1主成分主要解释了穗部特征的变化,第2主成分则反映了花序的差异。这表明,籽粒宽、穗粒重和小穗数等特征在区分这些物种时起着关键作用,为后续的分类和鉴定提供了清晰的标准。聚类分析结果也支持了这一发现,将30个品种成功分为三大类,其中小黑麦与小麦之间有一定重叠,表明两者在形态上有相似之处;而与黑麦的差异则更加明显。这一结果为小黑麦与小麦的相似性以及其分类地位提供了有力支持,并为品种鉴定提供了重要参考。

进一步通过正交偏最小二乘判别分析验证了花序和穗部特征在区分这3种植物中的作用。该分析模型具有较高的解释能力和预测能力,表明所选特征能够有效地对小黑麦、小麦和黑麦进行分类,并且模型经过交叉验证后并无过拟合,具有较高的可靠性。变量投影重要性分析揭示了花序宽、籽粒厚、籽粒宽等特征对区分小黑麦、小麦和黑麦的贡献较大。这些特征在遗传上表现出显著差异,并在植物生长和环境适应性中起到了关键作用。例如,较大的籽粒厚度可能有助于小黑麦在不良环境下保持水分和养分储备,从而提高其在干旱或贫瘠土壤中的适应能力。

4 结论

本研究发现小黑麦在穗粒重、籽粒尺寸及环境适应性方面综合了小麦(穗粒数优势)与黑麦(抗逆性优势),呈现显著杂种优势;花序宽度、籽粒厚度、籽粒宽度、花序长度、穗粒数和小穗数6个性状可有效区分小黑麦与双亲。未来的研究可结合分子标记技术,进一步探讨这些形态特征与遗传特征的关系,为小黑麦属的确立提供坚实的科学依据。随着小黑麦品种的不断引入和种质资源的丰富,基于这些形态特征的分类方法有望得到进一步完善,推动小黑麦属的建立。

参考文献 References:

- [1] Lin Y P, Wu T H, Chan Y K, *et al.* De novo SNP calling reveals the genetic differentiation and morphological divergence in genus *Amaranthus*. *The Plant Genome*, 2022, 15(2): e20206.
- [2] Zhang Y, Zhou J, Tng D Y P, *et al.* Phylogeny and systematics of sassafras (Lauraceae), an interesting genus with disjunct distributions in eastern North America and East Asia. *Plants*, 2023, 12(6): 1419.
- [3] Anil S R, Devi A A, Asha K I, *et al.* Intraspecific inflorescence and palynological variations in the morphotypes of *Amorphophallus paeoniifolius*. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2023, 70(7): 1915–1927.
- [4] Yi X Q, He H, Zeng L, *et al.* Taxonomic significance of floral traits of 21 *Epimedium* species based on common garden cultivation. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(8): 1415–1426.
易雪倩, 何花, 曾罗, 等. 基于同质园栽培的21种淫羊藿属植物花部特征的分类学意义. *西北植物学报*, 2023, 43(8): 1415–1426.
- [5] Wang R. *Taxonomy and phylogeny of Chloridoideae (Poaceae)*. Ji'nan: Shandong Normal University, 2021.

- 王蓉. 虎尾草亚科(禾本科)的分类和系统发育研究. 济南: 山东师范大学, 2021.
- [6] Huang W. Analysis of phenotypic genetic diversity and comprehensive evaluation of *Elymus* L. germplasm resources. Yinchuan: Ningxia University, 2022.
- 黄薇. 披碱草属种质资源表型遗传多样性分析与综合评价. 银川: 宁夏大学, 2022.
- [7] Liu J. Studies on the photosynthetic performance, nitrogen use efficiency, forage productivity, and adaptability of forage triticale type black rye. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2019.
- 刘晶. 饲草型小黑麦的光合性能、氮素利用率及生产性能和适应性研究. 兰州: 甘肃农业大学, 2019.
- [8] Liu H C, Tian X H, Du W H. Structural characteristics of the inflorescence and grain traits of triticale and rye corn. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, 27(7): 120–132.
- 刘汉成, 田新会, 杜文华. 小黑麦与黑麦花序结构和籽粒特性比较. *草业学报*, 2018, 27(7): 120–132.
- [9] Zhang H S, Wu X J, Guo S H, *et al.* Phenotypic diversity and comprehensive evaluation of *Roegneria ciliaris* (Trin.) Nevski germplasm resources in He'nan. *Journal of Southern Agriculture*, 2024, 55(10): 3003–3012.
- 张鹤山, 吴新江, 郭胜华, 等. 河南省纤毛鹅观草种质资源表型多样性分析及综合评价. *南方农业学报*, 2024, 55(10): 3003–3012.
- [10] Hills M J, Hall L M, Messenger D F, *et al.* Evaluation of crossability between triticale ($\times$ *Triticosecale* Wittmack) and common wheat, durum wheat and rye. *Environmental Biosafety Research*, 2007, 6(4): 249.
- [11] Zhu J H, Chu H L, Shi Z Q, *et al.* Performance and nutritional quality of 15 triticale materials in Gannan alpine pastoral area. *Grassland and Turf*, 2024, 44(4): 133–140.
- 祝嘉慧, 褚红丽, 史志强, 等. 15份小黑麦材料在甘南高寒牧区的生产性能及营养品质. *草原与草坪*, 2024, 44(4): 133–140.
- [12] He P L, Jie H D, Adnan R, *et al.* Comparative study on production performance of forage triticale and Italian Ryegrass in Hu'nan Province. *Chinese Journal of Grassland*, 2024, 46(4): 144–150.
- 何鹏亮, 揭红东, Adnan R, 等. 湖南地区饲用小黑麦和多花黑麦草的生产性能比较研究. *中国草地学报*, 2024, 46(4): 144–150.
- [13] Qi W J, Du W H, Liu H B, *et al.* Study on the production performance and nutritive value of annual mixed grass-legume in the rainfed plateau area of Longdong. *Chinese Journal of Grassland*, 2023, 45(12): 42–50.
- 齐文嘉, 杜文华, 刘海波, 等. 陇东旱塬区一年生禾豆混播草地生产性能与营养价值研究. *中国草地学报*, 2023, 45(12): 42–50.
- [14] Chang D D, Jin X N, Tian X H, *et al.* Genetic analysis on the mixed model of major gene plus polygenes for the panicle related traits in triticale. *Grassland and Turf*, 2021, 41(4): 56–63, 73.
- 常丹丹, 金星娜, 田新会, 等. 小黑麦穗部性状的主基因+多基因混合遗传模型分析. *草原与草坪*, 2021, 41(4): 56–63, 73.
- [15] Liu J, Zhao F Y, Li D M, *et al.* Constructions on the linkage genetic map and initial locations on QTLs related to the hay yield of forage triticale. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(1): 219–226.
- 刘晶, 赵方媛, 李冬梅, 等. 饲用型小黑麦遗传图谱构建及草产量相关性状 QTLs 初步定位. *草地学报*, 2019, 27(1): 219–226.
- [16] Guo R, Jin X N, Chang D D, *et al.* QTL analyses of forage yield-related traits using the recombinant inbred line populations of triticale. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(3): 710–718.
- 郭蕊, 金星娜, 常丹丹, 等. 基于小黑麦 RIL 群体的草产量相关性状 QTL 分析. *草地学报*, 2023, 31(3): 710–718.
- [17] Tunggawihardja M, Bachelier J B. Floral structure and development in *Nandina domestica* and implications for systematic affinities in Berberidaceae and perianth evolution in Ranunculales. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2023, 52(10): 2003–2012.
- [18] Lin Z X, Lin D M, Liu Z J, *et al.* *Cenchrus fungigraminus* Z. X. Lin & D. M. Lin & S. R. Lan sp. nov., a new species of Panicoideae (Poaceae): evidence from morphological, nuclear and plastid genome data. *Journal of Forest and Environment*, 2022, 42(5): 514–520.
- 林占熿, 林冬梅, 刘仲健, 等. 基于形态和基因组证据的禾本科新种——巨菌草(英文). *森林与环境学报*, 2022, 42(5): 514–520.
- [19] Wang Y H. Taxonomic study on five genera, including *Festuca*, of the subfamily Poeae in China. Ji'nan: Shandong Normal University, 2016.

- 王燕红. 中国早熟禾亚科梯牧草属等五属的系统学研究. 济南: 山东师范大学, 2016.
- [20] Liu D, Zhu H B, Shi J Y, *et al.* Comparison of the floral trait and scent from two sympatric desert spring flowering Brassicaceae herbs. *Pratacultural Science*, 2023, 40(5): 1315—1325.
- 刘丹, 祝洪波, 石靖宇, 等. 同域分布的两种荒漠春季十字花科草本植物的花部特征与花气味差异性比较. *草业科学*, 2023, 40(5): 1315—1325.
- [21] Xiong S P, Cao W B, Zhang Z Y, *et al.* Effects of row spacing and sowing rate on vertical distribution of photosynthetically active radiation, biomass, and grain yield in winter wheat canopy. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(4): 1298—1306.
- 熊淑萍, 曹文博, 张志勇, 等. 行距和播种量对冬小麦冠层光合有效辐射垂直分布、生物量和籽粒产量的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(4): 1298—1306.
- [22] Yan T F. Genetic analysis of inflorescence structure and grain characteristics of *Avena nuda* L. and *Avena sativa* L.. Yangzhou: Yangzhou University, 2020.
- 闫天芳. 皮、裸燕麦杂交花序结构特性和籽粒特性遗传分析. 扬州: 扬州大学, 2020.
- [23] Wang Y L, Bi X J, Zhong J S. Revisiting the origin and identity specification of the spikelet: a structural innovation in grasses (Poaceae). *Plant Physiology*, 2022, 190(1): 60—71.
- [24] Kellogg E A, Camara P E A S, Rudall P J, *et al.* Early inflorescence development in the grasses (Poaceae). *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 250.
- [25] Liu M J. Analysis of spike type classification and key spike developmental characteristics of *Elymus sibiricus* L. in the Qinghai—Tibet Plateau. Xi'ning: Qinghai University, 2022.
- 刘敏洁. 青藏高原老芒麦穗型分类及穗部关键发育特征分析. 西宁: 青海大学, 2022.
- [26] Liu M, Qin Y, Liu W H, *et al.* Seed yield comparison of *Bromus inermis* germplasm in the alpine Qinghai—Tibet Plateau. *Chinese Journal of Grassland*, 2024, 46(3): 70—80.
- 刘慢, 秦燕, 刘文辉, 等. 青藏高原高寒区不同无芒雀麦种质资源种子产量评价. *中国草地学报*, 2024, 46(3): 70—80.
- [27] He Y T, Hu Y, Duan H R, *et al.* Comprehensive evaluation of cold resistance of four *Elymus* forage varieties at the seedling stage. *Pratacultural Science*, 2024, 41(10): 2377—2388.
- 何永涛, 胡宇, 段慧荣, 等. 披碱草属4个牧草品种苗期抗寒性综合评价. *草业科学*, 2024, 41(10): 2377—2388.
- [28] Pilatti V, Muchut S E, Uberti-Manassero N G, *et al.* Comparative study of the inflorescence, spikelet and flower development in species of Cynodonteae (Chloridoideae, Poaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2019, 189(4): 353—377.
- [29] Kellogg E A, Hiser K M, Doust A N. Taxonomy, phylogeny, and inflorescence development of the genus *Ixophorus* (Panicoideae; Poaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 2004, 165(6): 1089—1105.