

## 四川西部川赤芍野生居群的表型多样性分析

杨勇<sup>1a,1b,1c</sup>, 朱炜<sup>1a,1b,1c</sup>, 薛阁<sup>2</sup>, 于晓南<sup>1a,1b,1c,①</sup>

(1. 北京林业大学: a. 园林学院, b. 国家花卉工程技术研究中心, c. 花卉种质创新与分子育种北京市重点实验室, 北京 100083;  
2. 四川农业大学风景园林学院, 四川 成都 611130)

**摘要:** 为揭示四川西部川赤芍 [*Paeonia anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan] 表型性状的变异规律, 对川赤芍 6 个野生居群的株高、茎基粗、叶片和花部性状等 15 个表型性状进行了比较; 并在此基础上, 对各表型性状进行了方差分析、变异系数 (CV) 分析、离散系数 ( $R'$ ) 分析、Shannon-Weaver 遗传多样性指数 ( $H'$ ) 分析、主成分分析和聚类分析。结果表明: 川赤芍 15 个表型性状在居群间均存在极显著差异; 除顶小叶长宽比外, 其他 14 个表型性状在居群内均存在极显著或显著差异。15 个表型性状在居群内的  $F$  值均明显小于居群间。15 个表型性状中, 每枝着花量的 CV 平均值最大 (33.68%), 花瓣数的 CV 平均值最小 (11.26%); 6 个居群中, 阿坝州小金县两河乡 (P1) 和阿坝州小金县四姑娘山镇 (P2) 居群的 CV 平均值较大, 阿坝州金川县万林乡 (P4) 和阿坝州马尔康县卓克基乡 (P5) 居群的 CV 平均值居中, 阿坝州汶川县卧龙自然保护区 (P3) 和甘孜州炉霍县充古乡 (P6) 居群的 CV 平均值最小。15 个表型性状中, 株高的  $R'$  平均值最大 (64.48%), 萼片数和苞片数的  $R'$  平均值均最小 (37.50%); 6 个居群中, P2 居群的  $R'$  平均值最大 (56.66%), P3 居群的  $R'$  平均值最小 (43.65%)。川赤芍 6 个居群 15 个表型性状的 CV 值和  $R'$  值的平均值分别为 18.70% 和 49.80%。川赤芍 15 个表型性状和 6 个居群的  $H'$  平均值均较高, 分别为 1.647 5 和 1.451 0。主成分分析结果显示: 叶片形态和花部特征是川赤芍表型变异的主要因子。聚类分析结果显示: 在欧氏距离 7.12 处, 川赤芍 6 个居群被分成 2 支, 其中, P6 居群单独聚为一支, 其他 5 个居群聚为另一支, 表明生境相似的居群更早地聚在一起。研究结果显示: 四川西部川赤芍表型性状在居群间变异丰富, 这与其叶片形态、花部特征及生境关系密切。

**关键词:** 川赤芍; 表型性状; 表型多样性; 主成分分析; 聚类分析

中图分类号: Q944; S682.1<sup>+</sup>2 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2017)03-0011-08

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2017.03.02

**Analysis on phenotypic diversity of wild population of *Paeonia anomala* subsp. *veitchii* in Western Sichuan Province** YANG Yong<sup>1a,1b,1c</sup>, ZHU Wei<sup>1a,1b,1c</sup>, XUE Ge<sup>2</sup>, YU Xiaonan<sup>1a,1b,1c,①</sup> (1. Beijing Forestry University; a. College of Landscape Architecture, b. National Engineering Research Center for Floriculture, c. Beijing Key Laboratory of Ornamental Plants Germplasm Innovation and Molecular Breeding, Beijing 100083, China; 2. College of Landscape Architecture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2017, 26(3): 11-18

**Abstract:** In order to reveal variation rule of phenotypic traits of *Paeonia anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan in Western Sichuan Province, fifteen phenotypic traits including height, basal stem diameter, leaf and flower characters of six wild populations of *P. anomala* subsp. *veitchii* were compared. On this basis, variance analysis, coefficient of variation (CV) analysis, dispersion coefficient ( $R'$ ) analysis, Shannon-Weaver genetic diversity index ( $H'$ ) analysis, principal component analysis and cluster analysis on all phenotypic traits were carried out. The results show that there are obviously significant differences in fifteen phenotypic traits of *P. anomala* subsp. *veitchii* among populations. Except ratio of length to width of top leaflet, there are obviously significant or significant

收稿日期: 2017-04-17

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31400591)

作者简介: 杨勇 (1990—), 男, 河南驻马店人, 博士研究生, 主要从事芍药属野生资源开发与利用方面的研究。

①通信作者 E-mail: yuxiaonan626@126.com

differences in other fourteen phenotypic traits within population.  $F$  values of fifteen phenotypic traits within population are obviously smaller than those among populations. Among fifteen phenotypic traits, average value of  $CV$  of number of flowers per branch is the largest (33.68%), and that of number of petals is the smallest (11.26%). Among six populations, average values of  $CV$  of populations in Lianghe Town of Xiaojin County of Aba Prefecture (P1) and Siguniangshan Town of Xiaojin County of Aba Prefecture (P2) are larger, those of populations in Wanlin Town of Jinchuan County of Aba Prefecture (P4) and Zhuokeji Town of Barkam County of Aba Prefecture (P5) are in middle, and those of populations in Wolong Natural Reserve of Wenchuan County of Aba Prefecture (P3) and Chonggu Town of Luhuo County of Ganzi Prefecture (P6) are the smallest. Among fifteen phenotypic traits, average value of  $R'$  of height is the largest (64.48%), and those of number of sepals and bracts are the smallest (37.50%). Among six populations, average value of  $R'$  of P2 population is the largest (56.66%), and that of P3 population is the smallest (43.65%). Average values of  $CV$  and  $R'$  of fifteen phenotypic traits of six populations of *P. anomala* subsp. *veitchii* are 18.70% and 49.80%, respectively. Average values of  $H'$  of fifteen phenotypic traits and six populations of *P. anomala* subsp. *veitchii* are higher, with values of 1.6475 and 1.4510, respectively. The result of principal component analysis shows that leaf morphology and flower characteristics are the main factors of phenotypic variation of *P. anomala* subsp. *veitchii*. The result of cluster analysis shows that six populations of *P. anomala* subsp. *veitchii* can be divided into two branches at Euclidean distance of 7.12, in which, P6 population is clustered into one branch individually, and other five populations are clustered into the other branch, indicating that populations with similar habitat are clustered together earlier. It is suggested that there is abundant variation of phenotypic traits among populations of *P. anomala* subsp. *veitchii* in Western Sichuan Province, which is close relevant to its leaf morphology, flower characteristics and habitat.

**Key words:** *Paeonia anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan; phenotypic trait; phenotypic diversity; principal component analysis; cluster analysis

遗传多样性是种质资源保护和评价的重要指标, 包含表型性状、核型和 DNA 碱基序列等层次的遗传变异<sup>[1]</sup>。表型性状是基因型和环境因子共同作用的结果, 经过长期自然选择, 表型性状发生了不可逆的变化, 并且这些变化能稳定遗传给后代, 形成新的表型性状<sup>[2]</sup>, 因此, 表型多样性是遗传多样性研究的重要内容。利用表型性状研究物种居群多样性具有简便、易操作、快速和费用低等优点<sup>[3]</sup>, 采用遗传上较为稳定的表型性状研究遗传多样性, 可以揭示物种的遗传规律及变异状况, 因此被研究人员广泛采用<sup>[4]</sup>。

中国是芍药属 (*Paeonia* Linn.) 的世界分布中心之一, 其中芍药组 (Sect. *Paeonia* DC.) 野生种约有 7 种<sup>[5]32-75, [6]</sup>。中国栽培芍药起源单一, 野生亲本仅芍药 (*P. lactiflora* Pall.) 1 种, 芍药属其他野生植物均未参与现有栽培品种的培育<sup>[7-8]</sup>。因育种亲本单一, 导致中国芍药的花期相对集中, 群体花期仅 20 d 左右, 制约了芍药这一中国传统名花的发展<sup>[9]</sup>。野外调查结果显示: 草芍药 (*P. obovata* Maxim.)、美丽芍药 (*P. mairei* H. Lév.)、多花芍药 (*P. emodi* Wall. ex Royle) 和川赤芍 [*P. anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan] 开花较早<sup>[10]</sup>。Hong<sup>[11]32-33</sup>

对芍药组进行了重新分类, 主要根据每枝着花量及根部形态, 将芍药组分成 3 个亚组: Subsect. *Albiflorae*、Subsect. *Foliolatae* 和 Subsect. *Paeonia*。中国开花较早的芍药属野生资源中, 川赤芍和芍药同属于 Subsect. *Albiflorae*, 亲缘关系较近<sup>[11]59-60, [12]</sup>, 并且川赤芍分布范围较广, 抗性强, 耐阴, 观赏价值较高<sup>[13]</sup>, 与芍药进行远缘杂交的亲合概率较大, 推测川赤芍是培育早花芍药的优良亲本。

目前, 有关川赤芍的研究较少, 且多集中在药用成分提取与分析<sup>[14-15]</sup>、孢粉学<sup>[13, 16-17]</sup>、光合生理<sup>[18]</sup>和杂交育种<sup>[19-20]</sup>等方面, 关于川赤芍野生居群表型多样性的研究未见报道, 因此, 对其遗传多样性特点并不了解, 不利于对其进行保护和合理的开发利用。本研究对四川西部川赤芍 6 个野生居群的表型性状进行分析, 探讨了川赤芍居群间和居群内的表型变异特点, 以期对川赤芍种质资源的保护与开发利用提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

通过查阅文献<sup>[5]41-43, [11]125-137, [21]</sup>和标本, 于 2016

年4月至5月对四川西部分布的川赤芍进行实地考察,选取川赤芍植株分布相对集中、地理位置相对隔离的6个野生居群进行表型多样性分析。分别在每个居群内随机选取30个生长正常、无明显缺陷和病

虫害的开花单株,株间距10 m以上,以避免采集到亲缘关系较近的植株。供试川赤芍6个居群的基本信息见表1。

表1 四川西部川赤芍6个居群的基本信息

Table 1 Basic information of six populations of *Paeonia anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan in Western Sichuan Province

居群 Population	采集地 Collecting location	生境 <sup>1)</sup> Habitat <sup>1)</sup>	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Elevation
P1	阿坝州小金县两河乡 Lianghe Town of Xiaojin County of Aba Prefecture	FE	E102°19'48"	N31°28'51"	3 085
P2	阿坝州小金县四姑娘山镇 Siguniangshan Town of Xiaojin County of Aba Prefecture	FE	E102°51'00"	N31°00'00"	3 261
P3	阿坝州汶川县卧龙自然保护区 Wolong Natural Reserve of Wenchuan County of Aba Prefecture	FG,UG	E102°58'49"	N30°53'26"	3 143
P4	阿坝州金川县万林乡 Wanlin Town of Jinchuan County of Aba Prefecture	FE,UG	E102°09'36"	N31°22'48"	3 044
P5	阿坝州马尔康县卓克基乡 Zhuokeji Town of Barkam County of Aba Prefecture	UG	E102°19'50"	N31°52'12"	2 744
P6	甘孜州炉霍县充古乡 Chonggu Town of Luhuo County of Ganzi Prefecture	AM	E100°15'36"	N31°39'00"	3 474

<sup>1)</sup>FE: 林缘 Forest edge; FG: 林窗 Forest gap; UG: 林下 Undergrowth; AM: 高寒草甸 Alpine meadow.

## 1.2 方法

在川赤芍花期,参考文献[5]40-41和[22]中关于芍药属植物的形态学描述,选择具有代表性的、遗传相对稳定的、易于获得和测量的15个表型性状,包括株高、茎基粗、复叶长、复叶宽、单个复叶小叶数、顶小叶长、顶小叶宽、顶小叶长宽比、花朵直径、花朵高度、花瓣数、萼片数、苞片数、心皮数和每枝着花量。每株随机选取1枝开花枝条进行测量,共测量30个单株。其中,株高为地面到植株最高处的距离;茎基粗为靠近地面处的茎秆直径;选取植株从上向下数第4片复叶进行测量,复叶长为叶基部至顶小叶顶部的长度,复叶宽为复叶最宽处的宽度;顶小叶长为顶小叶基部至顶部的长度,顶小叶宽为顶小叶最宽处的宽度;选择已经盛开、雄蕊未完全散粉的顶部花蕾测量花朵的直径和高度,花朵高度为花萼片至花瓣外缘顶端的高度。株高、复叶长和复叶宽使用刻度尺(精度1 mm)进行测量,茎基粗、顶小叶长、顶小叶宽、花朵直径和花朵高度使用游标卡尺(精度0.1 mm)进行测量。

## 1.3 数据处理

参照苏应雄等<sup>[23]</sup>的方法,采用SPSS 19.0统计分析软件中的one-way ANOVA程序分别计算不同表型性状的平均值、均方、标准差、标准误差、*F*值和显著性水平。分别用变异系数(*CV*)和离散系数(*R'*)反映表型性状的变异特征和离散程度。*R'*的计算公式为 $R' = R_i/R_0$ 。式中, $R_i$ 表示居群内极差, $R_0$ 表示总极

差。参考文献[24],略作改动,对表型性状进行10级分类,1级 $\leq \bar{X} - 2\delta$ ,10级 $> \bar{X} + 2\delta$ ,中间每级差0.5 $\delta$ , $\bar{X}$ 为各表型性状的平均值, $\delta$ 为标准差。每一级的相对概率用于计算Shannon-Weaver遗传多样性指数(*H'*)。参照肖鑫辉等<sup>[25]</sup>的方法,采用*H'*值来衡量居群的遗传多样性。参照唐玲等<sup>[26]</sup>的方法,采用SPSS 19.0统计分析软件进行主成分分析和聚类分析。

## 2 结果和分析

### 2.1 川赤芍不同居群表型性状的比较

四川西部川赤芍6个居群表型性状的比较及方差分析结果见表2。由表2可见:川赤芍15个表型性状在6个居群中存在明显的变异。

从营养器官来看,阿坝州金川县万林乡(P4)居群的株高最高(61.05 cm),复叶长最长(28.48 cm);甘孜州炉霍县充古乡(P6)居群的茎基粗最大(0.81 cm),顶小叶长宽比最大(1.60);阿坝州马尔康县卓克基乡(P5)居群的复叶宽和单个复叶小叶数均最大,分别为27.23 cm和9.4,阿坝州汶川县卧龙自然保护区(P3)居群的顶小叶长和顶小叶宽最大,分别为15.21和13.90 mm。

从花部特征来看,P6居群存在明显优势,其花朵直径、花瓣数、苞片数、心皮数和每枝着花量均最大,分别为8.27 mm、9.9、4.1、3.5和3.8,且总体上显著( $P < 0.05$ )高于其他居群;阿坝州小金县四姑娘山镇

(P2)居群的花朵高度最高(3.55 mm);P3居群的萼片数最多(4.0)。

方差分析结果显示:川赤芍15个表型性状在居群间均存在极显著( $P<0.01$ )差异,其中,每枝着花量的 $F$ 值最大,为29.72,说明川赤芍不同居群间每枝

着花量的变异幅度较大。除顶小叶长宽比外,川赤芍其他14个表型性状在居群内均存在极显著或显著差异。川赤芍15个表型性状在居群内的 $F$ 值均明显小于居群间,说明川赤芍表型性状在居群间的变异大于居群内。

表2 四川西部川赤芍6个居群表型性状的比较及方差分析结果( $\bar{X}\pm SD$ )<sup>1)</sup>

Table 2 Comparison and variance analysis result of phenotypic traits of six populations of *Paeonia anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan in Western Sichuan Province ( $\bar{X}\pm SD$ )<sup>1)</sup>

居群 Population	H/cm	BSD/cm	LCL/cm	WCL/cm	NLSCL	LTL/mm	WTL/mm	RLWTL
P1	46.51±8.66b	0.56±0.08b	27.78±4.48a	17.83±3.12b	8.3±1.4ab	13.34±2.52a	7.83±2.60bc	1.52±0.25a
P2	57.28±9.47ab	0.71±0.18ab	27.73±5.21a	22.85±4.92ab	6.5±1.9b	14.06±2.98a	13.69±3.15a	1.14±0.07b
P3	53.71±9.22ab	0.58±0.08b	27.08±4.07a	21.80±2.92b	5.4±2.1b	15.21±2.55a	13.90±2.85a	1.12±0.17b
P4	61.05±10.03a	0.71±0.18ab	28.48±4.27a	24.76±4.81ab	9.1±0.5a	12.70±1.78a	9.84±2.21b	1.34±0.28a
P5	55.22±10.72ab	0.64±0.18b	28.44±3.26a	27.23±4.84a	9.4±1.1a	13.21±2.27a	9.73±2.76b	1.44±0.35a
P6	48.49±5.48b	0.81±0.14a	16.41±2.90b	11.31±2.48c	9.0±0.0a	7.85±1.55b	5.02±1.14c	1.60±0.32a
$\bar{X}$	55.22	0.67	25.82	20.98	8.1	12.57	9.80	1.37
$F_a$	7.51**	6.19**	20.85**	28.23**	18.25**	16.74**	26.11**	7.81**
$F_w$	2.84*	2.77*	6.73**	7.99**	6.22**	5.55**	8.01**	2.74

居群 Population	DF/mm	HF/mm	NP	NS	NB	NC	NFB
P1	5.66±0.69c	2.83±0.43b	7.3±1.2b	2.7±0.8c	3.3±0.8b	2.1±0.7b	1.2±0.4c
P2	7.12±0.88b	3.55±0.77a	7.5±0.9b	2.8±0.6c	2.9±0.5b	2.1±0.5b	1.1±0.3c
P3	7.40±0.90ab	2.86±0.33ab	8.3±0.6b	4.0±0.7a	3.2±0.4b	2.3±0.5b	1.1±0.3c
P4	8.20±1.23a	2.29±0.74b	7.9±0.4b	3.0±0.0b	3.0±0.0b	2.2±0.8b	2.3±1.1b
P5	6.83±1.08b	3.43±0.72ab	7.4±1.1b	3.0±0.0b	3.0±0.0b	1.7±0.5b	1.9±1.3bc
P6	8.27±1.03a	2.71±0.27b	9.9±1.2a	3.4±0.6ab	4.1±1.1a	3.5±0.9a	3.8±1.2a
$\bar{X}$	7.30	2.93	8.1	3.1	3.3	2.3	1.9
$F_a$	11.89**	8.81**	14.16**	10.46**	7.71**	12.43**	29.72**
$F_w$	3.69**	2.88*	4.49**	3.67**	2.90*	4.15**	10.12**

<sup>1)</sup> H: 株高 Height; BSD: 茎基粗 Basal stem diameter; LCL: 复叶长 Length of compound leaf; WCL: 复叶宽 Width of compound leaf; NLSCL: 单个复叶小叶数 Number of leaflets in single compound leaf; LTL: 顶小叶长 Length of top leaflet; WTL: 顶小叶宽 Width of top leaflet; RLWTL: 顶小叶长宽比 Ratio of length to width of top leaflet; DF: 花朵直径 Diameter of flower; HF: 花朵高度 Height of flower; NP: 花瓣数 Number of petals; NS: 萼片数 Number of sepals; NB: 苞片数 Number of bracts; NC: 心皮数 Number of carpels; NFB: 每枝着花量 Number of flowers per branch. P1: 阿坝州小金县两河乡 Lianghe Town of Xiaojin County of Aba Prefecture; P2: 阿坝州小金县四姑娘山镇 Siguniangshan Town of Xiaojin County of Aba Prefecture; P3: 阿坝州汶川县卧龙自然保护区 Wolong Natural Reserve of Wenchuan County of Aba Prefecture; P4: 阿坝州金川县万林乡 Wanlin Town of Jinchuan County of Aba Prefecture; P5: 阿坝州马尔康县卓克基乡 Zhuokeji Town of Barkam County of Aba Prefecture; P6: 甘孜州炉霍县充古乡 Chonggu Town of Luhuo County of Ganzi Prefecture. 同列中不同的小写字母表示差异显著( $P<0.05$ ) Different lowercases in the same column indicate the significant difference ( $P<0.05$ ).  $\bar{X}$ : 平均值 Average;  $F_a$ : 居群间 $F$ 值  $F$  value among populations;  $F_w$ : 居群内 $F$ 值  $F$  value within population. \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ .

## 2.2 川赤芍不同居群表型性状变异系数和离散系数的比较

2.2.1 变异系数(CV)的比较 四川西部川赤芍6个居群表型性状的CV值见表3。由表3可见:川赤芍同一表型性状在不同居群间的CV值存在较大差异。以株高为例,阿坝州马尔康县卓克基乡(P5)居群的CV值最大(19.41%),甘孜州炉霍县充古乡(P6)居群的CV值最小(11.30%)。川赤芍同一居群在不同表型性状间的CV值也存在较大差异,例如:阿坝州小金县两河乡(P1)居群的每枝着花量的CV

值最大(33.25%),而花朵直径的CV值最小(12.19%)。

从15个表型性状来看,每枝着花量的CV平均值最大(33.68%),花瓣数的CV平均值最小(11.26%),说明川赤芍不同居群间的花瓣数较稳定,每枝着花量变化较大。

从6个居群来看,P1和阿坝州小金县四姑娘山镇(P2)居群的CV平均值较大,分别为20.98%和20.04%;阿坝州金川县万林乡(P4)和P5居群的CV平均值居中,分别为18.33%和18.34%;阿坝州汶川

县卧龙自然保护区(P3)和 P6 居群的 CV 平均值最小, 均为 17.25%。表明 P1 和 P2 居群在不同表型性状间的差异较大, 而 P3 和 P6 居群在不同表型性状间的差异较小。

表 3 四川西部川赤芍 6 个居群表型性状的变异系数<sup>1)</sup>

Table 3 Coefficient of variation of phenotypic traits of six populations of *Paeonia anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan in Western Sichuan Province<sup>1)</sup>

居群 Population	变异系数/% Coefficient of variation															
	H	BSD	LCL	WCL	NLSCL	LTL	WTL	RLWTL	DF	HF	NP	NS	NB	NC	NFB	$\bar{X}$
P1	18.62	14.29	16.13	18.00	17.21	18.89	33.21	16.45	12.19	15.19	16.78	29.21	23.08	32.21	33.25	20.98
P2	16.53	25.35	18.79	21.53	29.69	21.19	23.01	6.14	12.36	21.69	12.13	22.55	17.81	25.00	26.76	20.04
P3	17.17	13.79	15.03	13.39	38.19	16.77	20.50	15.18	12.16	11.54	7.52	18.50	12.30	20.00	26.76	17.25
P4	16.43	25.35	14.99	19.43	5.70	14.02	22.46	20.90	15.00	32.31	4.50	0.00	0.00	35.45	48.46	18.33
P5	19.41	28.13	11.46	17.77	11.28	17.18	28.37	24.31	15.81	20.99	14.32	0.00	0.00	29.34	36.69	18.34
P6	11.30	17.28	17.67	21.93	0.00	19.75	22.71	20.00	3.26	9.96	12.29	18.53	27.36	26.51	30.16	17.25
$\bar{X}$	16.58	20.70	15.68	18.68	17.01	17.97	25.04	17.16	11.80	18.61	11.26	14.80	13.43	28.09	33.68	18.70

<sup>1)</sup> H: 株高 Height; BSD: 茎基粗 Basal stem diameter; LCL: 复叶长 Length of compound leaf; WCL: 复叶宽 Width of compound leaf; NLSCL: 单个复叶小叶数 Number of leaflets in single compound leaf; LTL: 顶小叶长 Length of top leaflet; WTL: 顶小叶宽 Width of top leaflet; RLWTL: 顶小叶长宽比 Ratio of length to width of top leaflet; DF: 花朵直径 Diameter of flower; HF: 花朵高度 Height of flower; NP: 花瓣数 Number of petals; NS: 萼片数 Number of sepals; NB: 苞片数 Number of bracts; NC: 心皮数 Number of carpels; NFB: 每枝着花量 Number of flowers per branch;  $\bar{X}$ : 平均值 Average. P1: 阿坝州小金县两河乡 Lianghe Town of Xiaojin County of Aba Prefecture; P2: 阿坝州小金县四姑娘山镇 Siguniangshan Town of Xiaojin County of Aba Prefecture; P3: 阿坝州汶川县卧龙自然保护区 Wolong Natural Reserve of Wenchuan County of Aba Prefecture; P4: 阿坝州金川县万林乡 Wanlin Town of Jinchuan County of Aba Prefecture; P5: 阿坝州马尔康县卓克基乡 Zhuokeji Town of Barkam County of Aba Prefecture; P6: 甘孜州炉霍县充古乡 Chonggu Town of Luhuo County of Ganzi Prefecture.

2.2.2 离散系数( $R'$ )的比较 四川西部川赤芍 6 个居群表型性状的  $R'$  值见表 4。由表 4 可见, 川赤芍 15 个表型性状的  $R'$  值均较大。同一表型性状不同居群间的  $R'$  值也表现出较大差异, 以株高为例, P3 居群的  $R'$  值最大 (75.70%), 而 P6 居群的  $R'$  值最小 (仅 44.52%), 相差 31.18%。

从 15 个表型性状来看, 株高的  $R'$  平均值最大, 为 64.48%; 萼片数和苞片数的  $R'$  平均值最小, 均为 37.50%。

从 6 个居群来看, 川赤芍 6 个居群的  $R'$  平均值由高到低依次为 P2 居群、P6 居群、P1 居群、P4 居群、P5 居群、P3 居群。

表 4 四川西部川赤芍 6 个居群表型性状的离散系数<sup>1)</sup>

Table 4 Dispersion coefficient of phenotypic traits of six populations of *Paeonia anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan in Western Sichuan Province<sup>1)</sup>

居群 Population	离散系数/% Dispersion coefficient															
	H	BSD	LCL	WCL	NLSCL	LTL	WTL	RLWTL	DF	HF	NP	NS	NB	NC	NFB	$\bar{X}$
P1	62.37	25.00	60.65	37.36	55.56	54.68	53.29	54.67	39.29	44.44	57.14	75.00	75.00	50.00	25.00	51.30
P2	64.73	62.50	80.56	69.60	66.67	79.14	75.00	18.00	46.43	69.44	42.86	50.00	50.00	50.00	25.00	56.66
P3	75.70	37.50	50.93	35.53	66.67	59.71	60.53	38.67	48.21	27.78	28.57	50.00	25.00	25.00	25.00	43.65
P4	73.55	62.00	60.65	63.00	22.22	43.88	44.74	70.00	75.00	63.89	14.29	0.00	0.00	75.00	75.00	49.55
P5	66.02	75.00	50.46	55.31	44.44	54.68	53.95	71.33	67.86	66.67	42.86	0.00	0.00	25.00	20.00	46.24
P6	44.52	75.00	41.20	29.30	0.00	35.25	26.97	76.67	57.14	27.78	57.14	50.00	75.00	75.00	100.00	51.40
$\bar{X}$	64.48	56.17	57.41	48.35	42.59	54.56	52.41	54.89	55.66	50.00	40.48	37.50	37.50	50.00	45.00	49.80

<sup>1)</sup> H: 株高 Height; BSD: 茎基粗 Basal stem diameter; LCL: 复叶长 Length of compound leaf; WCL: 复叶宽 Width of compound leaf; NLSCL: 单个复叶小叶数 Number of leaflets in single compound leaf; LTL: 顶小叶长 Length of top leaflet; WTL: 顶小叶宽 Width of top leaflet; RLWTL: 顶小叶长宽比 Ratio of length to width of top leaflet; DF: 花朵直径 Diameter of flower; HF: 花朵高度 Height of flower; NP: 花瓣数 Number of petals; NS: 萼片数 Number of sepals; NB: 苞片数 Number of bracts; NC: 心皮数 Number of carpels; NFB: 每枝着花量 Number of flowers per branch;  $\bar{X}$ : 平均值 Average. P1: 阿坝州小金县两河乡 Lianghe Town of Xiaojin County of Aba Prefecture; P2: 阿坝州小金县四姑娘山镇 Siguniangshan Town of Xiaojin County of Aba Prefecture; P3: 阿坝州汶川县卧龙自然保护区 Wolong Natural Reserve of Wenchuan County of Aba Prefecture; P4: 阿坝州金川县万林乡 Wanlin Town of Jinchuan County of Aba Prefecture; P5: 阿坝州马尔康县卓克基乡 Zhuokeji Town of Barkam County of Aba Prefecture; P6: 甘孜州炉霍县充古乡 Chonggu Town of Luhuo County of Ganzi Prefecture.

### 2.3 川赤芍不同居群表型性状多样性指数的比较

四川西部川赤芍表型性状 Shannon-Weaver 遗传多样性指数( $H'$ )见表 5。由表 5 可见:川赤芍 15 个表型性状的  $H'$  值差异较大。其中,顶小叶长的  $H'$  值最大(2.081 0),苞片数的  $H'$  值最小(0.757 7),说明各表型性状间的  $H'$  值存在较大差异。

川赤芍 6 个居群的  $H'$  值变化较小。阿坝州小金

表 5 四川西部川赤芍表型性状的 Shannon-Weaver 遗传多样性指数 ( $H'$ )<sup>1)</sup>  
**Table 5 Shannon-Weaver genetic diversity index ( $H'$ ) of phenotypic traits of *Paeonia anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan in Western Sichuan Province<sup>1)</sup>**

表型性状 Phenotypic trait	$H'$	表型性状 Phenotypic trait	$H'$
H	2.044 0	DF	1.982 3
BSD	1.777 5	HF	2.008 0
LCL	1.970 0	NP	1.452 0
WCL	2.054 6	NS	0.987 6
NLSCL	1.279 7	NB	0.757 7
LTL	2.081 0	NC	1.174 3
WTL	2.041 4	NFB	1.208 0
RLWTL	1.895 0	$\bar{X}$	1.647 5

<sup>1)</sup> H: 株高 Height; BSD: 茎基粗 Basal stem diameter; LCL: 复叶长 Length of compound leaf; WCL: 复叶宽 Width of compound leaf; NLSCL: 单个复叶小叶数 Number of leaflets in single compound leaf; LTL: 顶小叶长 Length of top leaflet; WTL: 顶小叶宽 Width of top leaflet; RLWTL: 顶小叶长宽比 Ratio of length to width of top leaflet; DF: 花朵直径 Diameter of flower; HF: 花朵高度 Height of flower; NP: 花瓣数 Number of petals; NS: 萼片数 Number of sepals; NB: 苞片数 Number of bracts; NC: 心皮数 Number of carpels; NFB: 每枝着花量 Number of flowers per branch;  $\bar{X}$ : 平均值 Average.

表 6 四川西部川赤芍表型性状的主成分分析结果<sup>1)</sup>

**Table 6 Result of principal component analysis on phenotypic traits of *Paeonia anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan in Western Sichuan Province<sup>1)</sup>**

主成分 Principal component	载荷 Load									
	H	BSD	LCL	WCL	NLSCL	LTL	WTL	RLWTL	DF	
1	-0.279	0.337	-0.809	-0.769	0.297	-0.807	-0.774	0.488	0.335	
2	0.690	0.723	0.198	0.387	0.162	0.128	0.381	-0.406	0.638	
3	0.356	0.256	0.260	0.237	0.734	-0.067	-0.377	0.476	-0.094	
4	-0.006	0.292	-0.123	-0.195	-0.219	0.069	0.157	-0.124	-0.404	

主成分 Principal component	载荷 Load						特征值 Eigenvalue	贡献率/% Contribution rate	累计贡献率/% Accumulative contribution rate
	HF	NP	NS	NB	NC	NFB			
1	-0.335	0.699	0.172	0.636	0.718	0.769	5.266	35.110	35.110
2	0.172	0.320	0.301	0.033	0.352	0.324	2.400	16.000	51.110
3	0.095	-0.287	-0.645	0.008	-0.180	0.141	1.796	11.972	63.082
4	0.657	-0.003	-0.326	0.460	0.126	-0.020	1.160	7.736	70.818

<sup>1)</sup> H: 株高 Height; BSD: 茎基粗 Basal stem diameter; LCL: 复叶长 Length of compound leaf; WCL: 复叶宽 Width of compound leaf; NLSCL: 单个复叶小叶数 Number of leaflets in single compound leaf; LTL: 顶小叶长 Length of top leaflet; WTL: 顶小叶宽 Width of top leaflet; RLWTL: 顶小叶长宽比 Ratio of length to width of top leaflet; DF: 花朵直径 Diameter of flower; HF: 花朵高度 Height of flower; NP: 花瓣数 Number of petals; NS: 萼片数 Number of sepals; NB: 苞片数 Number of bracts; NC: 心皮数 Number of carpels; NFB: 每枝着花量 Number of flowers per branch.

县两河乡(P1)、阿坝州小金县四姑娘山镇(P2)、阿坝州汶川县卧龙自然保护区(P3)、阿坝州金川县万林乡(P4)、阿坝州马尔康县卓克基乡(P5)和甘孜州炉霍县充古乡(P6)居群的  $H'$  值分别为 1.489 7、1.501 8、1.510 1、1.424 0、1.444 2 和 1.336 2,平均值为 1.451 0,表明其多样性较高。

### 2.4 川赤芍表型性状的主成分分析

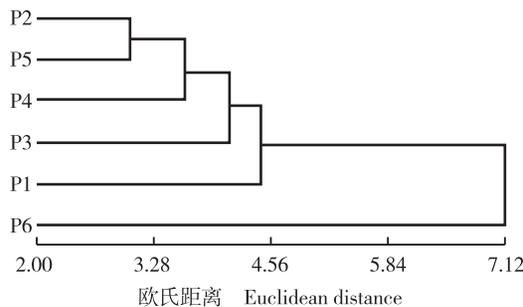
四川西部川赤芍表型性状的主成分分析结果见表 6。由表 6 可见:川赤芍 15 个表型性状中,前 4 个主成分的特征值均大于 1,其中,第 1 主成分的特征值为 5.266,贡献率为 35.110%,第 2、第 3 和第 4 主成分的特征值分别为 2.400、1.796 和 1.160,前 4 个主成分的累计贡献率为 70.818%。

第 1 主成分中,复叶长、复叶宽、顶小叶长、顶小叶宽、花瓣数、苞片数、心皮数和每枝着花量的载荷较大,分别为 -0.809、-0.769、-0.807、-0.774、0.669、0.636、0.718 和 0.769,说明第 1 主成分以叶片形态和花部特征为主。第 2 主成分中,株高、茎基粗和花朵直径的载荷较大,第 3 主成分中,单个复叶小叶数和萼片数的载荷较大,第 4 主成分中,花朵高度的载荷较大。

### 2.5 川赤芍不同居群的聚类分析

基于表型性状,采用 UPGMA 法对川赤芍 6 个居群进行聚类分析,结果见图 1。由图 1 可见:在欧氏距离 7.12 处,川赤芍 6 个居群划分为 2 支,甘孜州炉

霍县充古乡(P6)居群单独聚为一支,且与其他5个居群聚成的另一支距离较远。由其他5个居群构成的另一支中,阿坝州小金县四姑娘山镇(P2)和阿坝州马尔康县卓克基乡(P5)居群最先聚在一起,之后依次与阿坝州金川县万林乡(P4)、阿坝州汶川县卧龙自然保护区(P3)和阿坝州小金县两河乡(P1)居群聚在一起。



P1: 阿坝州小金县两河乡 Lianghe Town of Xiaojin County of Aba Prefecture; P2: 阿坝州小金县四姑娘山镇 Siguniangshan Town of Xiaojin County of Aba Prefecture; P3: 阿坝州汶川县卧龙自然保护区 Wolong Natural Reserve of Wenchuan County of Aba Prefecture; P4: 阿坝州金川县万林乡 Wanlin Town of Jinchuan County of Aba Prefecture; P5: 阿坝州马尔康县卓克基乡 Zhuokeji Town of Barkam County of Aba Prefecture; P6: 甘孜州炉霍县充古乡 Chonggu Town of Luhuo County of Ganzi Prefecture.

图1 基于表型性状的四川西部川赤芍6个居群的UPGMA聚类图  
Fig. 1 UPGMA dendrogram of six populations of *Paeonia anomala* subsp. *veitchii* (Lynch) D. Y. Hong et K. Y. Pan in Western Sichuan Province based on phenotypic traits

### 3 讨论和结论

表型性状既有变异性又有稳定性,受自身遗传特性及环境因子共同影响<sup>[27]</sup>,反映了居群遗传稳定性与环境复杂性的互作关系及其适应环境压力的广泛程度。本研究结果显示:四川西部川赤芍6个居群15个表型性状的变异系数(CV)、离散系数( $R'$ )和Shannon-Weaver遗传多样性指数( $H'$ )均表现出较大差异,说明川赤芍不同居群具有较丰富的表型多样性。

川赤芍6个居群表型性状的CV平均值为18.70%,略高于红棕杜鹃(*Rhododendron rubiginosum* Franch.) (16.15%)<sup>[23]</sup>、川西云杉[*Picea likiangensis* var. *rubescens* Rehder et E. H. Wilson.] (15.96%)<sup>[28]</sup>和茶条槭[*Acer tataricum* subsp. *ginnala* (Maxim.) Wesmael] (15.16%)<sup>[29]</sup>,推测可能与样本的采集范围

有关,本研究的取样范围远大于这3种植物,增加了样本变异的概率。川赤芍6个居群表型性状的 $R'$ 平均值为49.80%,略低于红棕杜鹃<sup>[23]</sup>和茶条槭<sup>[29]</sup>,其中,阿坝州小金县四姑娘山镇(P2)居群的 $R'$ 平均值最大(56.66%),阿坝州汶川县卧龙自然保护区(P3)居群的 $R'$ 平均值最小(43.65%)。野外调查结果表明:P2居群位于四姑娘山景区内,受到较好的保护,川赤芍植株数量较多;而P3居群位于道路边缘,受到一定的人为干扰。川赤芍不同表型性状和不同居群的 $H'$ 平均值分别为1.6475和1.4510,与茶条槭的不同表型性状和不同居群的 $H'$ 平均值接近(分别为1.5999和1.9253)<sup>[29]</sup>,表现出较高的多样性。

川赤芍为中国特有的芍药属野生植物,同时也是广布种,在四川、青海、甘肃、宁夏和陕西均可生长分布,生境条件差异较大,林缘、林下、灌丛和草原均可生长<sup>[11]132-137</sup>,分布广泛及生境多样化是川赤芍居群间表型变异大的主要原因之一。主成分分析结果显示:川赤芍叶片形态及花部特征对其表型变异的贡献最大。推测因为环境因子对于植物叶片的生长发育影响明显,郁闭度高,植株接受的光照较少,植株为获得更多光能,叶面积增大,但因接受的光能有限,植株通过光合作用合成的产物较少,对生殖生长也产生较为明显的影响,造成正常发育的果实数量减少,结实率下降。川赤芍6个居群的聚类结果显示:甘孜州炉霍县充古乡(P6)居群的生境及植株表型特征与其他5个居群差异较大。P6居群位于调查的6个居群的最西端,海拔最高(3474 m),生境为高寒草甸,居群周围无大型灌木及乔木,光照充足;其他5个居群的生境较类似,为林缘、林窗或林下。本研究结果显示:供试川赤芍6个居群的聚类结果与地理距离并未表现出明显的相关性,而是生境较相似的居群更早地聚在一起,说明川赤芍的表型性状变异受到遗传因子和环境因子的共同影响。

综上所述,四川西部川赤芍居群表现出较高的表型多样性,且表型变异主要体现在不同居群间。长期的地理隔离及对不同生境的适应性均导致不同居群间产生了一定的变异。川赤芍作为一种培育新优芍药品种的优良种质资源,在后期开展资源搜集过程中需要尽可能全面调查和搜集所有野生居群,因居群内部的遗传变异较少,可适当减少对同一个居群个体的搜集,这在一定程度上也利于保护野生居群。表型性状是基因和环境共同作用的结果,为获得更为可靠的

物种遗传多样性信息,需要排除环境因子的干扰,因此,建议采用分子生物学技术对川赤芍野生居群进行后续的系统研究,对该物种的遗传多样性进行进一步评价。

#### 参考文献:

- [1] 郭宁,杨树华,葛维亚,等.新疆天山山脉地区疏花蔷薇天然居群表型多样性分析[J].园艺学报,2011,38(3):495-502.
- [2] PIGLIUCCI M, MURREN C J, SCHLICHTING C D. Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation[J]. The Journal of Experimental Biology, 2006, 209: 2362-2367.
- [3] 明军,顾万春.紫丁香表型多样性研究[J].林业科学研究,2006,19(2):199-204.
- [4] 孟超,郑昕,姬志峰,等.山西葛萝槭天然种群表型多样性研究[J].西北植物学报,2013,33(11):2232-2240.
- [5] HONG D Y. Peonies of the World; Polymorphism and Diversity [M]. London: Royal Botanic Garden, Kew, 2011.
- [6] 沈春宇,田代科,曾宋君.芍药组植物的分布和栽培格局及其促成栽培研究现状[J].植物资源与环境学报,2012,21(4):100-107.
- [7] 郭先锋,臧德奎,袁涛,等.我国栽培芍药溯源:基于地理分布及形态特征的比较分析[J].山东农业大学学报(自然科学版),2008,39(3):388-392.
- [8] JI L, SILVA J A T D, ZHANG J, et al. Development and application of 15 novel polymorphic microsatellite markers for sect. *Paeonia* (*Paeonia* L.) [J]. Biochemical Systematics and Ecology, 2014, 54: 257-266.
- [9] 郭先锋,王莲英.观赏芍药应用研究的进展[J].山西农业大学学报,2004,24(1):85-88.
- [10] 杨勇,曾秀丽,张姗姗,等.5种野生芍药在我国西南地区的地理分布与资源特点研究[J].四川农业大学学报,2017,35(1):69-74,87.
- [11] HONG D Y. Peonies of the World; Taxonomy and Phytogeography [M]. London: Royal Botanic Garden, Kew, 2010.
- [12] 潘锦.芍药属芍药组的变异与进化:形态、染色体和分子证据[D].北京:中国科学院植物研究所,2006:65-88.
- [13] 许世磊,宋春花,侯祥云,等.川赤芍花粉粒发育过程的细胞学观察[J].山东农业科学,2012,44(1):29-31.
- [14] 王瑞,俞桂新,朱恩圆,等.川赤芍化学成分研究[J].中国药理学杂志,2007,42(9):661-663.
- [15] 黄兰芳,贺云彪,王玉林,等.GC-MS分析川赤芍挥发油成分[J].光谱实验室,2013,30(6):2912-2914.
- [16] 郭先锋,王莲英,袁涛.4种野生芍药的花粉形态研究[J].林业科学,2005,41(5):184-186.
- [17] 王士泉,苏灵灵,郑从军.川赤芍花粉育性研究[J].广东农业科学,2012(22):28-30.
- [18] 康晓飞,郭先锋,许世磊,等.夏季遮阴对川赤芍光合特性的影响[J].山东农业科学,2011(3):43-46.
- [19] 肖佳佳.芍药属杂交亲和性及杂种败育研究[D].北京:北京林业大学园林学院,2010:14-67.
- [20] 侯祥云.芍药早花杂交育种的初步研究[D].泰安:山东农业大学林学院,2013:10-29.
- [21] WU Z Y, RAVEN P H, HONG D Y. Flora of China; Vol. 6 [M]. Beijing: Science Press, 2001:127-132.
- [22] 中国科学院中国植物志编辑委员会.中国植物志:第二十七卷 [M].北京:科学出版社,1979:48-54.
- [23] 苏应雄,张雪,王文礼,等.红棕杜鹃不同海拔种群的表型多样性研究[J].西北植物学报,2017,37(2):356-362.
- [24] 贺晨帮,宗绪晓.豌豆种质资源形态标记遗传多样性分析[J].植物遗传资源学报,2011,12(1):42-48.
- [25] 肖鑫辉,李开绵,许瑞丽,等.国内外栽培木薯 (*Manihot esculenta* Crantz) 种质资源表型多样性分析[J].植物遗传资源学报,2017,18(1):94-105.
- [26] 唐玲,王艳芳,李荣英,等.滇重楼不同居群的表型多样性研究[J].中国农学通报,2013,29(18):89-95.
- [27] 葛颂,王明麻,陈岳武.用同工酶研究马尾松群体的遗传结构[J].林业科学,1988,24(4):399-409.
- [28] 辜云杰,罗建勋,吴远伟,等.川西云杉天然种群表型多样性[J].植物生态学报,2009,33(2):291-301.
- [29] 王丹,庞春华,高亚卉,等.茶条槭不同海拔种群的表型多样性[J].云南植物研究,2010,32(2):117-125.

(责任编辑:张明霞)