

优质牧草

鸭茅

种质资源发掘

及创新利用研究

Exploration, Innovation and
Utilization of Orchardgrass Germplasm

主 编 张新全

副主编 钟 声 彭 燕 黄琳凯
谢文刚 曾 兵 Alan Stewart



科学出版社

优质牧草鸭茅种质资源发掘 及创新利用研究

张新全 主编

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书以四川农业大学、云南省草地动物科学研究院等单位牧草育种课题组多年鸭茅研究成果为核心素材合编而成,采用概述与专题研究相结合的方式,全面系统地介绍了鸭茅种质资源发掘及创新利用研究的理论、方法及最新成果。内容包括鸭茅起源、分类与分布,鸭茅种质资源评价,鸭茅种质资源遗传多样性评价,鸭茅种质创新及品种选育,鸭茅分子育种,鸭茅栽培管理技术等。本书可读性强、信息量大,可为草类植物育种、种业开发、饲草生产提供理论指导。

本书可作为草学、畜牧、园林、生态等相关专业教学、科研、生产工作者的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

优质牧草鸭茅种质资源发掘及创新利用研究/张新全主编. —北京:科学出版社, 2015.2

ISBN 978-7-03-043360-2

I. ①优… II. ①张… III. ①鸭茅—种质资源—资源开发—研究 ②鸭茅—种质资源—资源利用—研究 IV. ①S543.024

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 029980 号

责任编辑:杨 岭 孟 锐/责任校对:朱光兰

责任印制:余少力/封面设计:墨创文化

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街 16 号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

四川煤田地质制图印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2015 年 2 月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2015 年 2 月第一次印刷 印张:30 1/2

字数:563 000

定价:158.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

作者简介

张新全，1965年10月出生，二级教授、博士生导师，国家牧草产业技术体系禾本科牧草育种岗位专家。现任四川农业大学动物科技学院副院长，曾任中国草学会副理事长、四川草学会理事长、全国草品种审定委员会委员，是四川省学术和技术带头人、《草业学报》和《草地学报》等刊物编委。2001年被教育部、人事部授予“全国模范教师”称号，同年被评为“四川省有突出贡献的优秀专家”；2002年获教育部“霍英东教育基金会第八届青年教师奖”；2004年获“四川省青年科技奖”，2004年入选教育部新世纪优秀人才支持计划；2009年评为四川省教学名师，享受国务院政府特殊津贴。获省部级科技进步奖一等奖3项、二等奖2项、三等奖1项。选育国审草品种12个，其中主持选育国审草品种5个，鸭茅品种2个。



发表论文260多篇，以第一作者及通讯作者发表论文200多篇，其中有50篇为SCI、EI及ISTP收录。申请专利20项，获发明专利4项，实用新型专利4项。主编了《草坪草育种学》、《鸭茅种质资源描述规范和数据标准》、《禾本科优质牧草——黑麦草、鸭茅》，作为副主编编写了《饲草生产学》、《牧草及饲料作物栽培学》、《中国作物及其野生近缘植物》（饲用及绿肥作物篇），参编了《牧草及饲料作物育种学》、《草产品学》、《饲料生产手册》等。已指导20名博士、48名硕士毕业。

《优质牧草鸭茅种质资源发掘及创新利用研究》

编写委员会

主 编 张新全 教 授 (四川农业大学)
副 主 编 钟 声 研究员 (云南省草地动物科学研究院)
 彭 燕 教 授 (四川农业大学)
 黄琳凯 副教授 (四川农业大学)
 谢文刚 副教授 (兰州大学)
 曾 兵 教 授 (西南大学)
 Alan Stewart 博 士 (PGG Wrightson Seeds, NZ)

编 委 (按姓氏笔画排序)

万 刚	马 啸	马迎梅	王新宇	白史且
刘 伟	闫艳红	许文志	严海东	严德飞
张 艳	张新全	范 彦	罗 登	季 杨
赵一帆	赵欣欣	钟 声	高 杨	黄琳凯
梁小玉	彭 燕	蒋林峰	蒋晓梅	程 良
曾 兵	谢文刚	路小凡	Alan Stewart	

前 言

随着世界性粮食安全问题的日益突出,世界上许多国家都在不断调整农业产业结构,大力发展节粮型草食畜牧业。近年来,随着人民生活水平的提高和农业产业结构的调整,我国畜牧业迅猛发展,但西南地区长期形成的高耗粮养殖模式,给粮食安全带来了巨大压力。据统计,西南地区天然草地面积为 $35.58 \times 10^6 \text{hm}^2$, 占该区土地总面积的 32.59%, 天然草地的干草产草量一般为 $1500 \sim 2500 \text{kg/hm}^2$, 产量低、品质差,加之过去盲目利用导致其退化严重。西南地区天然草地的产出完全不能满足草食畜牧业的发展需求。

草食畜牧业要健康发展,农牧民要增收,根本出路在于大力发展高效优质的人工草地。但凡畜牧业发达的国家,无一不重视优质高产人工草地的建植,据统计新西兰人工草地点占总草地面积的 60%, 加拿大为 24%, 美国为 9.5%, 澳大利亚为 5.8%。从国内外市场需求方面来看,饲草饲料开发利用的潜在市场很大,西南地区优质饲草种子供应近 80% 依赖进口。因此,大力开发利用优质牧草资源,建立人工草地,促进西南地区畜牧业健康发展势在必行。

国家中长期科技发展规划将“加强农村动植物高产高效新品种创制,加快发展牧区畜牧业和草地保护技术”作为核心关键技术。我国自然条件复杂,生态类型多样,牧草资源十分丰富,草地饲用植物达 6700 余种,分属 246 科 1545 属。它们由于突变、基因交流、隔离和生态遗传分化,经过自然选择和人工选择积累了丰富的遗传基因和遗传变异,是牧草及农作物改良所用的重要原始材料,是农业自然资源的重要组成部分,是农业可持续发展的重要物质基础或生产资料,也是植物育种的重要基因源。

此外,牧草种质资源在保持水土、防风固沙、涵养水源、美化环境、净化空气、维护生物多样性和生态平衡中发挥着重要作用,是发展草地畜牧业的重要物质基础,因此,充分利用我国丰富的牧草和草原野生植物(即乡土草)资源,发掘和创制抗逆、优质、高产的草类植物新种质,培育适应不同生态区域的草类植物新品种,发挥其改良退化农田、恢复草地功能,调整农业结构,建立草地农业系统中不可替代的作用,是保障国家食品安全和生态安全的重要措施之一。

鸭茅(*Dactylis glomerata*)又名鸡脚草、果园草,隶属于禾本科鸭茅属(*Dactylis*),是世界著名的多年生牧草,具有草质柔嫩、高产、优质、耐阴且适应性强等优点,在北美洲、欧洲、大洋洲及日本北部等地大量种植。目前鸭茅已在我国的四川、重庆、贵州、云南、湖北、湖南、甘肃、新疆及黑龙江等地被大量用于草地畜牧业及生态环境治理,并取得了良好的经济和生态效益。四川农业大学牧草育种团队多年从事鸭茅种质资源研究,在鸭茅种质资源收集、综合评价、遗传多样性研究、遗传连锁图谱构建、QTL 分析及新品种选育等方面取得了一系列突出成果,其中课题组培育的‘宝兴’鸭茅,产量和营养价值高,是西南地区发展草地畜牧业、石漠化治理的主推牧草品种,先后获得农业部育草基金专项、中央财政专项国家牧草种子基地建设项目等资助,并进行规模化繁种、

推广及应用;鸭茅的分子标记遗传多样性评价、遗传连锁图谱构建和 QTL 分析等基础研究成果国际领先。

本书是主要以四川农业大学牧草育种课题组多年鸭茅研究成果为素材撰写的一部学术专著,采用概述与专题研究相结合的方式,全面系统地介绍了鸭茅种质资源发掘及创新利用研究的最新成果,是张新全、钟声、彭燕、黄琳凯、谢文刚、曾兵、梁小玉、季杨及 Alan Stewart 等共同努力编写的结果。各章编写分工如下,张新全(前言、第二章、第三章、第五章),钟声(第一章、第四章),Alan Stewart(第一章),彭燕(第二章),季杨(第二章),黄琳凯(第四章、第五章),谢文刚(第一章、第三章、第五章),曾兵和梁小玉(第六章)。全书由张新全教授提出内容设计,由钟声、彭燕、曾兵、黄琳凯、谢文刚等对各章节分别负责编写,并进行认真审校、修改和补充。同时感谢参加编写工作的专家和师生,他们是白史且、马啸、刘伟、范彦、闫艳红、万刚、马迎梅、王新宇、许文志、严海东、严德飞、张艳、罗登、赵一帆、赵欣欣、高杨、蒋林峰、蒋晓梅、路小凡。本书可作为畜牧、草学、生态等相关专业教学、科研、生产工作者的参考。

本书的编写和出版得到 973 课题“多基因聚合创制多年生饲草种质的生物学基础研究”(2014CB138705)、国家现代牧草产业技术体系(CARS-35-05)、国家自然科学基金“鸭茅高密度遗传连锁图谱的构建及开花基因定位”(NSFC31372363)、“鸭茅种子高产性状的遗传分析与抗落粒性的分子标记”(NSFC31360579)及云南省重点新产品开发计划“鸭茅新品种选育”(2012BB010)等资助。

鉴于编者水平有限,书中难免有一些不足之处,敬请读者予以指正。

编 者

2014 年 10 月于成都

目 录

前言	
第一章 鸭茅起源、分类与分布	1
第一节 鸭茅的起源与分布	1
第二节 鸭茅的形态特征及生物学特性	4
第三节 鸭茅亚种及分类	5
第四节 中国西南横断山区的野生鸭茅资源	18
参考文献	22
第二章 鸭茅种质资源评价	26
引言	26
第一节 野生鸭茅植物学形态特征变异研究	29
第二节 鸭茅二倍体和四倍体生物学特性的研究	39
第三节 野生鸭茅发育特性多样性研究	43
第四节 鸭茅两个栽培品种农艺性状的对比研究	49
第五节 鸭茅混合四倍体农艺性状的初步研究	53
第六节 野生四倍体鸭茅农艺性状的初步研究	55
第七节 二倍体鸭茅农艺性状的初步研究	59
第八节 鸭茅的营养价值评定	65
第九节 鸭茅种子萌发对渗透胁迫响应与耐旱性评价	70
第十节 鸭茅优异种质材料苗期抗旱性鉴定及综合评价	77
第十一节 干旱胁迫对鸭茅根系生长及叶片光合特性的影响	87
第十二节 干旱胁迫对鸭茅根叶保护酶活性、渗透物质含量及膜脂过氧化作用的影响	94
第十三节 中国野生鸭茅种质资源锈病抗性研究	102
第十四节 鸭茅种质资源对锈病的抗性评价及越夏情况的田间调查	111
参考文献	121
第三章 鸭茅种质资源遗传多样性评价	130
引言	130
第一节 鸭茅种质遗传变异及亲缘关系的 SSR 分析	132
第二节 鸭茅栽培品种与野生材料遗传多样性比较的 SSR 分析	141
第三节 鸭茅品种的 SCoT 遗传变异分析	149
第四节 利用小麦 SSR 标记分析鸭茅种质资源的遗传多样性	159
第五节 野生鸭茅种质遗传多样性的 AFLP 分析	167

第六节 鸭茅种质资源遗传多样性的 SRAP 研究	174
第七节 鸭茅种质资源遗传多样性的 ISSR 研究	183
第八节 二倍体和四倍体野生鸭茅遗传特性比较研究	192
参考文献	198
第四章 鸭茅种质创新及品种选育	205
引言	205
第一节 宝兴鸭茅品种的选育及应用	207
第二节 滇北鸭茅品种选育研究	212
第三节 波特鸭茅在云南省的引种研究	222
第四节 金牛鸭茅引种研究	224
第五节 大拿鸭茅引种研究	229
第六节 鸭茅生理、生态及育种研究进展	233
第七节 我国鸭茅种质资源及育种利用	238
第八节 野生鸭茅与栽培品种杂交后代农艺性状初步研究	243
第九节 野生鸭茅杂交后代农艺性状的初步研究	249
第十节 鸭茅不同倍性杂交及后代发育特性的初步研究	255
第十一节 野生二倍体鸭茅染色体加倍及杂交利用研究	260
第十二节 二倍体鸭茅染色体加倍的研究	262
第十三节 云南野生二倍体鸭茅同源四倍体形态及发育特性的初步研究	267
第十四节 两种牧草种子空间诱变效应研究	271
第十五节 鸭茅品种(系) DUS 测试及农艺性状评价筛选	276
参考文献	288
第五章 鸭茅分子育种	294
引言	294
第一节 鸭茅杂交种 SRAP 分子标记鉴定及遗传分析	296
第二节 鸭茅杂交种的 SSR 分子标记鉴定及其遗传变异分析	304
第三节 鸭茅杂种 F ₁ 代 SSR 分析	309
第四节 鸭茅杂种 F ₂ 代 SSR 分析	318
第五节 中国鸭茅主栽品种 DNA 指纹图谱构建	331
第六节 二倍体鸭茅遗传连锁图谱构建	344
第七节 四倍体鸭茅遗传图谱构建及抽穗期 QTL 定位	354
第八节 鸭茅开花基因发掘与定位	375
参考文献	384
第六章 鸭茅栽培管理技术	394
引言	394
第一节 不同品系鸭茅种子生产性能的比较研究	395
第二节 不同播量对宝兴鸭茅种子生产性能的影响	402

第三节	不同行距对宝兴鸭茅种子生产性能的影响	406
第四节	不同海拔对宝兴鸭茅种子生产的影响初探	411
第五节	氮磷钾平衡施肥对鸭茅种子生产性能的影响	414
第六节	PEG 渗调处理改善鸭茅种子活力的研究	421
第七节	不同施氮量和时间对鸭茅生产利用的影响	427
第八节	南方地区优良牧草优势草种及种植模式	431
	参考文献	436
	鸭茅品种特异性、一致性和稳定性 (DUS) 测试指南	441
	鸭茅种植技术规范	456
	鸭茅种子生产技术规程	463
	图版	475

第一章 鸭茅起源、分类与分布

第一节 鸭茅的起源与分布

鸭茅又名鸡脚草或果园草，隶属于禾本科鸭茅属（*Dactylis*），全属仅一个种，即鸭茅（*Dactylis glomerata*）。鸭茅具有叶多高产、耐阴、适应性强、适口性好、营养价值高等优点，可用于青饲、调制干草或青贮，是世界四大分布广泛的禾本科牧草之一，全球每年约生产 14 000t 鸭茅种子，占世界温带牧草种子的 3.3%（Bondesen, 2007）。

鸭茅原产于欧洲、北非和亚洲温带地区，主要分布在欧洲中部和大西洋及地中海沿岸、俄罗斯欧洲部分（北极除外）、高加索（最南端除外）、俄罗斯西伯利亚西部（北极除外）和西伯利亚东部（叶尼塞河的南部和安加拉河流域）及远东地区（萨哈林岛、千岛群岛、堪察加半岛和乌苏里江等地区）、中亚（东北部）、斯堪的纳维亚、小亚细亚、伊朗西北部和蒙古（图 1-1），现在世界温带地区均有种植和分布。鸭茅是英国、芬兰、德国重要的栽培牧草，18 世纪 60 年代被美国引入并进行栽培，目前已成为美国大面积栽培的牧草之一，几乎在美国所有的州都有分布（图 1-2）。

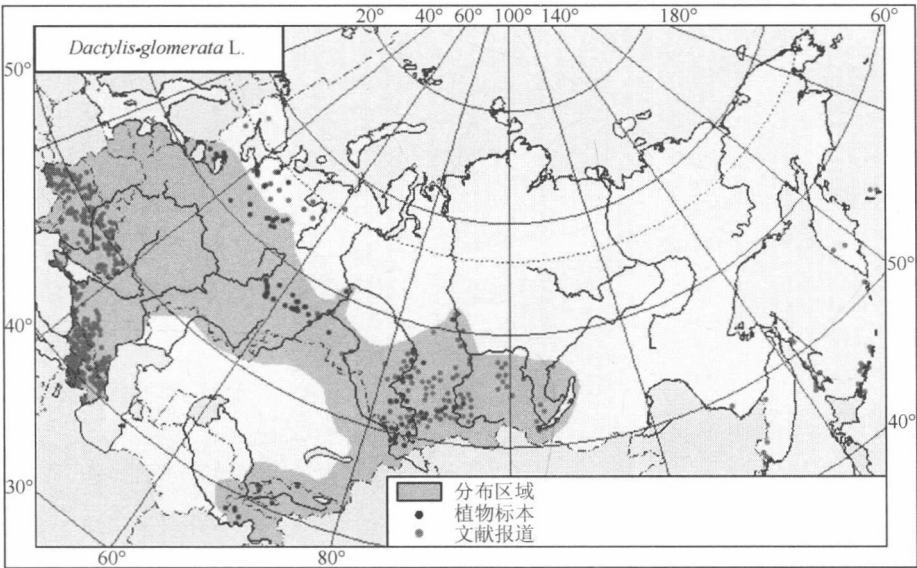
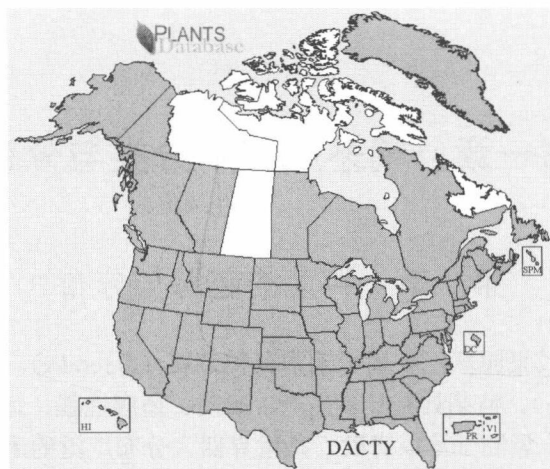
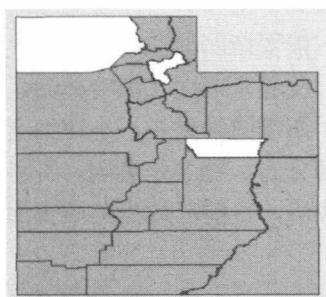


图 1-1 鸭茅在欧洲、中亚及远东地区的分布

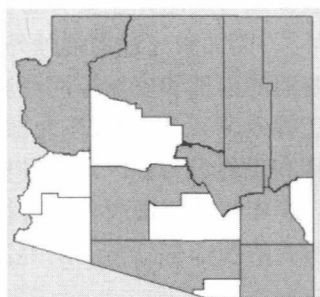
图片来源: http://www.agroatlas.ru/en/content/related/Dactylis_glomerata/map/



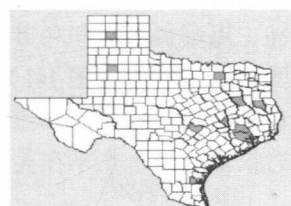
A 鸭茅在北美分布图



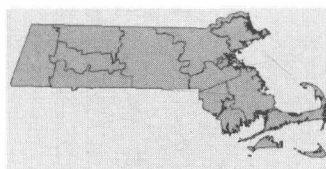
犹他州



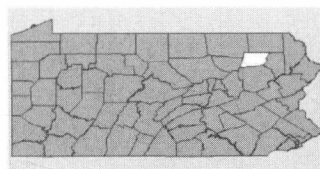
亚利桑那州



得克萨斯州



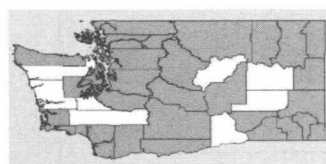
马萨诸塞州



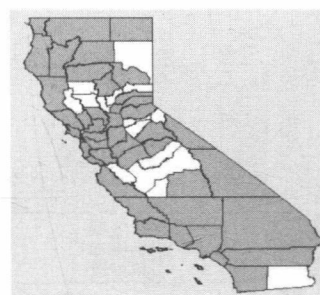
宾夕法尼亚州



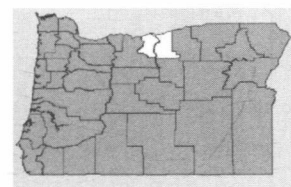
佛罗里达州



华盛顿州



加利福尼亚州



俄勒冈州

B 鸭茅在美国部分州的分布

图 1-2 鸭茅在北美的分布图

图片来源: <http://plants.usda.gov/java/profile?symbol=DACTY>

我国是鸭茅起源地之一,野生鸭茅资源丰富,全国 26 个区域已发现有野生鸭茅生长。它们主要分布于四川的峨眉山、二郎山、邛崃山脉、岷山,云贵的乌蒙山、高黎贡山,新疆天山山脉海拔 1600~3100m 的森林边缘、灌丛及山坡草地,并散见于大兴安岭东南坡地(图 1-3)(彭燕和张新全,2003)。栽培鸭茅除驯化当地野生种外,多引自丹麦、美国、澳大利亚等国。目前,鸭茅在青海、甘肃、陕西、山西、河南、吉林、江苏、湖北、四川及新疆等省(自治区、直辖市)均有栽培,已成为西南区草地畜牧业、混播草地及石漠化治理的骨干草种(图 1-4),刈牧兼用,各种畜禽喜食,并取得了良好的经济和生态效益,展示了广阔的利用前景。

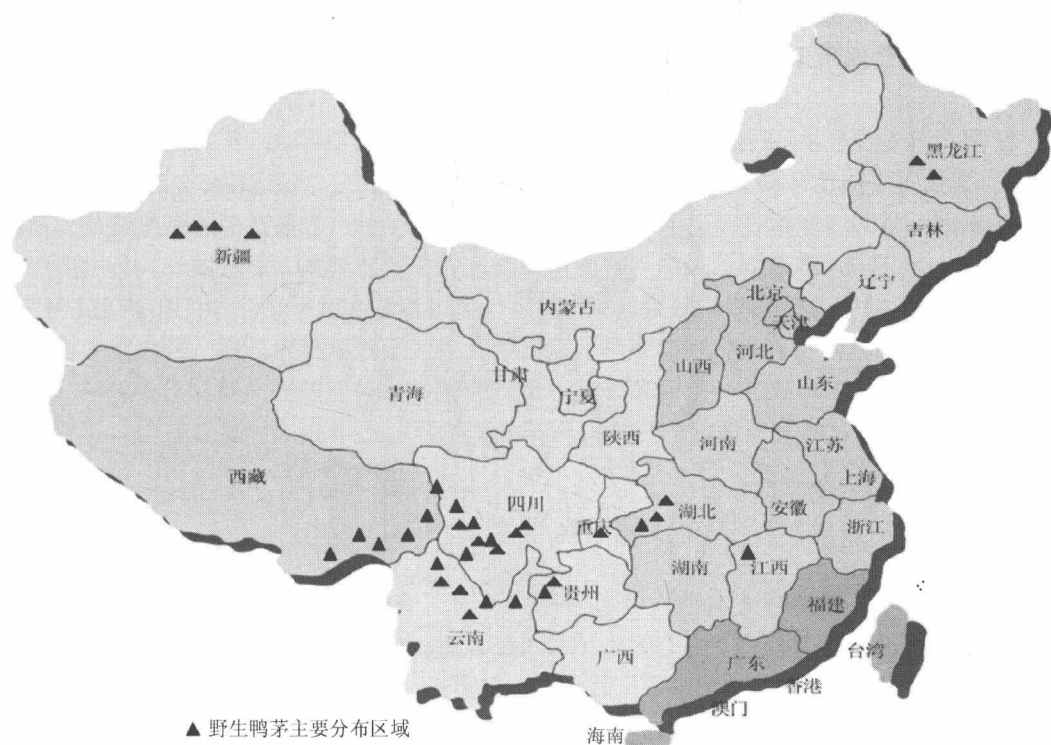


图 1-3 中国鸭茅分布示意图



图 1-4 鸭茅栽培利用

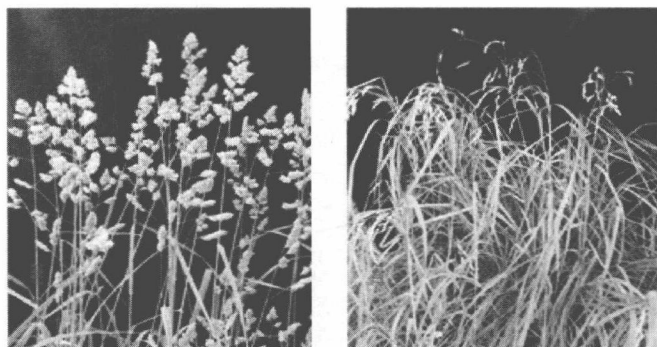
第二节 鸭茅的形态特征及生物学特性

1 鸭茅的形态特征

鸭茅系禾本科鸭茅属多年生草本植物，根系发达，疏丛型，茎基部扁平，光滑，高1~1.3m。幼叶在芽中成折叠状，横切面成“V”形。基叶众多，叶片长而软，叶面及边缘粗糙。无叶耳，叶舌明显，膜质。叶鞘封闭，压扁成龙骨状。叶色蓝绿或浓绿色。圆锥花序，长8~15cm。小穗着生在穗轴的一侧，密集成球状，簇生于穗轴顶端，形似鸡足，故又名鸡脚草。每小穗含3~5朵花，异花授粉。两颖不等长，外颖背部突起成龙骨状，顶端有短芒（图1-5）。种子较小，千粒重1.0g左右。



A 鸭茅形态特征



四倍体鸭茅

二倍体鸭茅

B 不同倍性的鸭茅形态比较

图 1-5 鸭茅形态特征

2 鸭茅的生物学特性

鸭茅喜温和湿润气候，最适生长温度为 10~28℃。昼夜温度变化大对其生长有影响，昼温 22℃，夜温 12℃最宜生长。鸭茅耐热性差，高于 28℃生长显著受阻。鸭茅耐阴，在果树下生长良好，因此又称“果园草”。生长在光线缺乏的地方，在入射光线 33%被阻断长达 3 年的情况下，对产量和存活无致命的影响，而白三叶在同样的情况下仅 2 年即死亡。增强光照强度和增加光照持续期，均可增加产量、分蘖和养分的积累。鸭茅的抗寒能力及越冬性较强，在山西中南部地区可以越冬。但生长发育对低温反应敏感，6℃时即停止生长。耐热性一般，在广西越夏困难。

鸭茅虽然在各种土壤上皆能生长，但湿润肥沃的黏土或黏壤土最为适宜，在较瘠薄和干燥土壤上也能生长，但在沙土上生长不良。鸭茅需水，但不耐水淹；耐旱，其耐旱性强于猫尾草；略能耐酸，不耐盐碱；对氮肥反应敏感。

在良好的条件下，鸭茅是长寿命的多年生牧草，一般可存活 6~8 年，多者可达 15 年，以第 2、第 3 年产草量最高。在几种主要多年生禾本科牧草中，鸭茅苗期生长最慢。南京、武昌、雅安 9 月下旬秋播者，越冬时植株小而分蘖少，叶尖部分常受冻凋枯。次年 4 月中旬迅速生长并开始抽穗，抽穗前叶多而长，草丛展开，形成厚软草层。5 月上、中旬盛花，6 月中旬结实成熟。3 月下旬春播者，生长很慢，7 月上旬个别抽穗，一般不能开花结实。鸭茅再生能力强，放牧或割草以后，恢复很迅速。早期收割，其再生新枝的 66%是从残茬长出，34%从分蘖节及茎基部节上的腋芽长出。其干草和第一茬青草产量较无芒雀麦或猫尾草稍低，但在盛夏时，高于上述两种草，其再生草产量占总产量的 33%~66%。

第三节 鸭茅亚种及分类

根据染色体倍数，鸭茅主要有二倍体、四倍体和六倍体 3 种类型，不同倍性常能同域共生，形态特征也相似 (Stebbins and Zohary, 1959)。生产商普遍使用的鸭茅品种多为四倍体。关于鸭茅亚种的分类，一直缺少一个统一的标准。随着鸭茅分类及系谱关系研究的不断深入，Stewat 和 Euison (2010) 基于最新的研究成果对鸭茅亚种进行了归类，其中二倍体鸭茅包含 17 个亚种，四倍体鸭茅包含 6 个亚种 (表 1-1)。

表 1-1 鸭茅亚种分类

倍性	亚种名		
二倍体 (2n=14)	<i>himalayensis</i>	<i>lusitanica</i>	<i>smithii</i>
	<i>sinensis</i>	<i>izcoi</i>	<i>metlesicsii</i>
	<i>altaica</i>	<i>woronowii</i>	<i>juncinella</i>
	<i>aschersoniana</i>	<i>hyrcana</i>	<i>ibizensis</i>
	<i>parthiana</i>	<i>mairei</i>	<i>judaica</i>
	<i>reichenbachii</i>	<i>santai</i>	
四倍体 (2n=28)	<i>glomerata</i>	<i>hispanica</i>	<i>oceanica</i>
	<i>slovenica</i>	<i>marina</i>	<i>hylodes</i>

Jogan (2002) 认为鸭茅是一个多种复合体的单型属。研究认为同源多倍体的基因剂量远比二倍体大, 这对同源多倍体的生长发育有一定的影响。对二倍体和四倍体鸭茅的生物学特性的研究发现, 二者在生长发育时间、速度上存在显著差异, 二倍体鸭茅前期生长缓慢, 后期生长迅速; 而在产草量、再生性、茎叶比方面, 四倍体均优于二倍体; 抗逆性方面, 二者表现相似 (张新全等, 1994)。有关六倍体鸭茅的报道很少, Jones 等 (1961) 研究发现, 六倍体鸭茅的植株形态与鸭茅亚种 *hispanica* 相似。

根据鸭茅的形态及起源地, 又可将鸭茅分为欧洲型和地中海型两种类型, 其中地中海型又可分为亚热带气候区和地中海气候区两种。欧洲型鸭茅叶片宽大, 植株长势旺, 属于夏季生长型, 冬季低温是限制其生长的一个重要因素。地中海型鸭茅株型相对较小, 叶片窄, 在潮湿多雨的冬季生长旺盛, 夏季的高温干旱是限制其生长的主要因素 (Lumaret, 1988)。

1 二倍体鸭茅类型

目前几乎所有的二倍体居群都分布在一个有限的地理区域内, 这些居群常被描述为亚种, 有时甚至被认为是一个独立的种, 但目前尚无统一的定论。有学者认为二倍体鸭茅可能起源于中国, 然后扩散到葡萄牙、北非和几乎所有北大西洋岛屿, 如加那利群岛和佛得角群岛等。

1.1 二倍体鸭茅的起源

现代分子生物学技术的发展为揭示鸭茅起源奠定了重要基础。大量研究表明鸭茅物种起源于二倍体, 多倍体是不同比例二倍体鸭茅的同源化。二倍体的核内转录间隔区序列 (ITS) 和叶绿体 *trnL* 内含子序列研究证实了这一论断, 即鸭茅的祖先为来源于中亚的二倍体鸭茅 (图 1-6), 该祖先可能与鸭茅亚种 *Dactylis glomerata* subsp. *altaica* 相似。

目前已发现在二倍体鸭茅世系中存在 2~7 个 ITS 突变和 0~1 个叶绿体 *trnL* 内含子突变, 这有助于推测鸭茅世系的起始分化时间。ITS 和叶绿体序列突变率取决于许多因素, 包括有效的居群大小、一年或多年生习性和育种体系。对一年生禾本科物种而言, 如大麦、玉米, 每 23 000 年可能会发生一个 ITS 突变 (Zurawski et al., 1984), 而多年生草本植物突变率更低, 与梯牧草相似, 大约每 30 000 年发生一个突变 (Stewart et al., 2008)。叶绿体基因组 *trnL* 内含子突变率通常低 3~8 倍, 在水稻和玉米中每 200 000 年发生一个突变 (Yamane et al., 2006), 而对于变化最快的梯牧草世系大约是每 90 000 年发生一个突变 (Stewart et al., 2008)。鸭茅突变率表明第一次系谱分化发生在 60 000~210 000 年前。*Lamarckia* 是与鸭茅属亲缘关系最近的属之一, 金穗草 (*L. aurea*) 与鸭茅有 28 个以上的 ITS 序列突变和 1~2 个叶绿体 *trnL* 内含子差异 (图 1-6)。因为金穗草是一年生植物, 所以这些变异表明, 它与鸭茅血统分化时间在 200 000~750 000 年前。

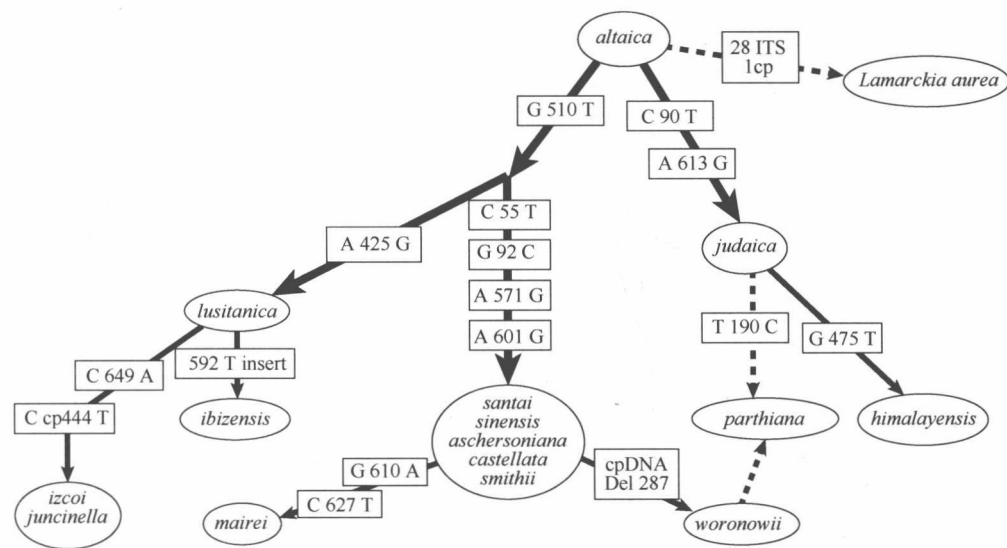


图 1-6 ITS 和叶绿体 *trnL* 内含子序列揭示的二倍体鸭茅分子系谱关系

数字表示在 ITS 或叶绿体 (cp) 序列中的突变

从分子信息看, 鸭茅属第一次分子系谱分化为 *judaica*、*himalayensis* 和 *parthiana*。这与中亚鸭茅起源情况一致, 早期的地理分割, 使得鸭茅祖先 *judaica*、*himalayensis* 和 *parthiana* 在西亚的南部区域广泛分布, 其余的二倍体祖先则分布在该区域的西北部。随后其余的二倍体发生第二次分化, 形成了西班牙的 *lusitanica*、*izcoi*、*juncinella* 几个亚种, *ibizensis* 从这个群体里分离出来形成另一个亚种。这与欧亚温带温暖的间冰期时期高加索山脉森林区向葡萄牙延伸的时期相一致, 发生在 75 000~150 000 年前, 当时气候条件使温带森林面积在欧洲继续扩展, 这也为鸭茅扩大分布区域, 发生系谱分化提供契机。

几个亚种 *aschersoniana*、*santai*、*castellata*、*smithii* 和 *sinensis* 的分子特征证实欧洲型鸭茅迁移至北非然后到中国。而 *woronowii* 和 *mairai* 也来源于这个群体。由于其分子基础没有明显的不同, 因此推测它们可能是相对较近的迁徙, 其可能发生的时间不会早于最后一个间冰期。欧洲的冰河期迫使欧洲的大量物种向南迁徙去寻找低纬度或低海拔的地区作为庇护所 (Hewitt, 1999), 这使得鸭茅扩大其分布范围进入了广阔的北非草原。

鸭茅亚种 *woronowii* 和 *aschersoniana* 有相似的类黄酮组分, 并且有一个分子序列也来源于 *aschersoniana*, 但其表型特征和其他旱生型的地中海型鸭茅更相似。它可能起源于有 *aschersoniana* 分布的森林边缘, 这使它成为间冰期第一个适应较为干旱草地条件的旱地型鸭茅。

亚种 *smithii* 的祖先从北非迁徙 100km 到达加那利群岛, 并随着鸟类的迁徙跨越 1500km 的距离到达佛得角群岛。Stebbins 认为 *smithii* 可能是与 *aschersoniana* 同样古老的类型, 又或许是通过北非迁移而来的新类型 (Stebbins and Zohary, 1959), 虽然现代