

内蒙古主要针茅属植物 生态适应性研究

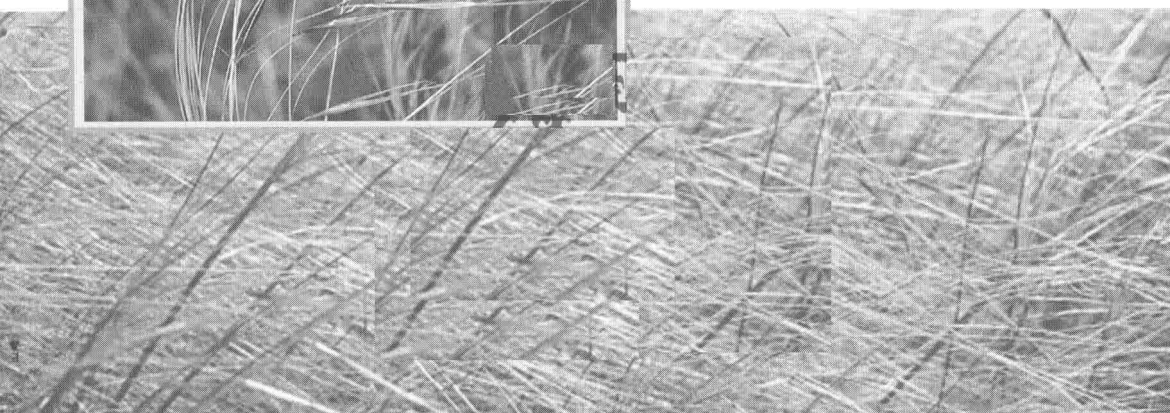
◎ 韩 冰 田青松 著



中国农业科学技术出版社

内蒙古主要针茅属植物 生态适应性研究

◎ 韩 冰 田青松 著



中国农业科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

内蒙古主要针茅属植物生态适应性研究 / 韩冰, 田青松著. —北京:
中国农业科学技术出版社, 2016. 5

ISBN 978 - 7 - 5116 - 2474 - 1

I. ①内… II. ①韩…②田… III. ①禾本科牧草 - 植物生态学 -
研究 - 内蒙古 IV. ①S543

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2015) 第 302124 号

责任编辑 闫庆健 张敏洁
责任校对 李向荣

出 版 者 中国农业科学技术出版社
北京市中关村南大街 12 号 邮编: 100081
电 话 (010)82106632(编辑室) (010)82109704(发行部)
(010)82109709(读者服务部)
传 真 (010)82106625
网 址 <http://www.castp.cn>
经 销 者 各地新华书店
印 刷 者 北京富泰印刷有限责任公司
开 本 710mm × 1 000mm 1/16
印 张 18.5 彩插 4 面
字 数 313 千字
版 次 2016 年 5 月第 1 版 2016 年 5 月第 1 次印刷
定 价 50.00 元

———— 版权所有 · 翻印必究 ————

序

针茅属植物是亚欧大陆草原的主要建群植物和特征植物，是高度适应草原自然环境的植物。据植物学家多年研究，内蒙古自治区（以下简称内蒙古）各类草原有针茅属植物 15 种，分别成为草甸草原、典型草原、荒漠草原及山地草原的建群种。这些针茅属植物，对于气候条件、环境改变，特别对人类干扰的反应十分敏感。在过去的几十年里，内蒙古草原大面积退化，草原生态系统功能严重受损，针茅属植物也发生退化、改变，严重影响着针茅草原的可持续利用。我国学者在针茅属植物分类、分布；生态生物学特性；生态系统功能评价；草原管理及放牧利用；种群或群落的变化等方面做了大量的研究工作，获得了许多有价值的成果。也为本项研究提供了重要的基础。

植物的生态适应性是植物学家历来关注并潜心研究的一个重要课题和持续不衰的热点问题之一。适应是植物经受自然选择的结果，通过选择，具有新性状（新基因型）的适应种在特定生境中获得更多的生存机会，并把此性能延续到后代。该书对内蒙古境内广泛分布的针茅属植物进行适应性分子机制探讨，从水分适应性、放牧适应性分子基础进行了总结介绍。作者在野外群落调查与个体形态差异分析的基础上，利用 DNA 分子标记、基因克隆、基因定量表达、转录组测序分析、内共生菌群的特性等分子生态学的基本原理和方法，对内蒙古草原最有代表性的大针茅、克氏针茅放牧退化种群的遗传结构、羊啃食处理下基因表达差异及不同种类针茅水通道蛋白基因的变异与不同种的干旱适应进行了探索性研究。

针茅属植物的生态适应性具有复杂的生物学机制。韩冰博士从 2000 年攻读博士学位开始就一直专注于野生牧草的抗逆性及针茅属植物分子生态学研究。先后对克氏针茅的不同地理种群、放牧退化种群的遗传分化进行了开创性的分子机制研究，在后续的研究中获得了宝贵的基础数据。寻求到既不引起针茅植物和针茅草原退化，又能合理利用草原的节点是目前对放牧利用

草原迫切需要解决的一个问题，韩冰博士在微观水平寻找这个变化发生的“分子节点”。虽然基因组测序研究已经取得了突破性进展，但成功破译基因组序列的物种或种群仍寥寥无几，生物与环境相互作用的分子机制研究期待着对每一个物种及种群基因组序列的了解，显然，这还要经历一个较长的发展历程，尽管如此，作者在无参考基因组的情况下，在微观的、更直接的分子水平上揭示针茅属植物与环境的互作规律，将这些内容梳理成书，展示给我们一个微观的生态基础数据以期为各方业内学者提供参考和依据无疑是有着十分重要的学术意义和实践价值的。

本项创新研究成果和本书的出版必将为推动针茅草原植物分子生态学及针茅植物在未来生态环境变化的适应进化机制的研究和针茅草原的可持续利用发挥重要作用。

刘钟彦

2016年1月20日

前 言

针茅类草原是亚洲中部草原区特有的中温型草原代表类型之一。据统计,中国有 20 种针茅属植物是天然草地的优势种,并组成各种类型的针茅草原,在内蒙古自治区(以下简称内蒙古)的草原区有大面积分布。因受东南季风的影响,内蒙古高原由东至西形成了热量和水分状况的差异,使针茅属植物呈水平地带性分布,如内蒙古东部地区分布有贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)和大针茅(*Stipa grandis*);中部地区分布有克氏针茅(*Stipa krylovii*)、本氏针茅(*Stipa bungeana*);西部地区分布有石生针茅(*Stipa klemenzii*)、短花针茅(*Stipa breviflora*)、戈壁针茅(*Stipa gobica*)和沙生针茅(*Stipa glareosa*)。在特定的生境条件下,针茅属植物成了不同草地植物群落的建群种或优势种,所形成的针茅草原成为一类不容忽视的、重要的草地类型。针茅类植物不仅是草原畜牧业可持续发展的物质基础,同时在保持草地生态平衡、维持良好生态环境等方面都具有重要作用。

针茅属植物的生态适应性机制较为复杂。笔者利用 DNA 分子标记、基因克隆、基因定量表达、转录组测序分析、内共生菌群特性等分子生态学的基本原理和方法,对分布于内蒙古的大针茅、克氏针茅草原放牧退化种群的遗传结构、羊啃食处理下的基因表达差异,以及不同种类针茅的水通道蛋白基因变异和对干旱适应性,进行了探索性研究。获得主要结果如下:

(1) 开展 7 种针茅属植物 PIP1 基因 DNA 序列克隆分析,共 1 100bp,检测到多态位点 163 个。得知核苷酸序列的组成、外显子的大小、内含子的位置,都有很高的保守性。推测针茅属植物 PIP1 基因所编码的蛋白质中,20 种氨基酸的含量变化大,极不均衡,甘氨酸(G)含量最高,达 12.67%;半胱氨酸(C)最低,为 1.39%。且极性氨基酸含量高于非极性氨基酸,带正电荷的氨基酸含量高于带负电荷的氨基酸。经种内 PCR-SSCP 分析,7 种针茅植物 PIP1 基因的外显子 1,具有 3 种基因型(AA、BB、CC),内含子 1 则有 4 种基因型(DD、EE、FF、GG)。在该基因种内个体

间内含子和外显子区段均未发现基因多态性。根据研究推测, PIP1 基因在针茅植物种内是高度保守的, 即同一植物种内该基因不随生境变化而变异, 而该基因序列的变化只与种间差异有关。分子进化树构建表明, 针茅属植物 PIP1 基因的变化与其分布生境具有一致性。

(2) 根据 *SgPIP1-1*, *SgPIP1-2*, *SgPIP1-3*, *SgPIP1-5*, *SgPIP2-1* 的 cDNA 序列推导其氨基酸序列表明: 它们为疏水性蛋白, 不但具有 MIP 家族的信号序列 SGXHXNPAVT, 而且具有质膜水通道蛋白的特征信号序列 GG-GANXXXXGY 和 TGL/TNPARSL/FGAAL/VI/VF/YN。对蛋白的三级结构预测, 表明该蛋白具有水通道蛋白典型的 6 个跨膜 α -螺旋和 5 个亲水 Loop 环连接, 在其结构中有两个嵌入但不贯穿膜的短 α -螺旋, 几乎顶对顶放置。而这两个短 α -螺旋相对的顶端, 各有 1 个在所有水通道蛋白家族中都呈保守性的 Asn-Pro-Ala (NPA) 氨基酸组单元, 在第一跨膜区和第四跨膜区均具有与水通道形成有关的高度保守的 EXXXTXXF/L 序列。与禾本科植物的序列构建系统进化树相比较, 表明, 克隆的 5 个基因均为 PIP 基因亚家族成员。

在干旱胁迫下, *PIP2-1* 基因和 *PIP2-2* 基因家族在大针茅植物根部的表达要高于在叶片中的表达, 并随干旱胁迫加深 *PIP2-1* 基因和 *PIP2-2* 基因在其根部的表达会升高。*PIP2-1* 和 *PIP2-2* 基因是大针茅植物响应干旱胁迫的相关基因。

(3) 对 4 个放牧梯度的克氏针茅植物种群研究显示, 放牧压力可使种群在等位酶的基因表达与全基因组序列方面变异模式不同, 即放牧使种群在形态、等位酶和基因组水平上发生了变化。在长期的适应过程中, 放牧和未放牧样地大针茅植物种群均形成并保持较高的遗传变异水平, 其遗传多样性大部分存在于种群内 (比率为 81.7%), 种群间的比率仅占 18.3%。4 个放牧梯度大针茅植物种群内的遗传多样性, 其大小排列顺序为: 轻度放牧样地 > 未放牧样地 > 中度放牧样地 > 重度放牧样地。轻度放牧可使大针茅植物种群有较高的遗传多样性; 随着放牧压力增大, 大针茅植物种群内的遗传多样性有逐渐减弱的趋势。在分子层面上, 适度放牧对克氏针茅和大针茅植物的遗传多样性是有益的。

(4) 以羊啃食后的大针茅植物为材料, 提取总 RNA, 进行 Illumina 平台的转录组测序, 共得到 147 561 个 reads (读数), 组装成 64 738 条 Unigenes (Uni 基因), 并构建转录组数据库。DS (啃食处理) 与 DD (对照组) 共有 64 199 个基因表达, 其中 DS 与 DD 有 49 844 个基因共同表达, 占

所有基因的 77.62%；只在 DS 中表达的基因有 3 273 个，占有所有基因的 5.1%；只在 DD 中表达的基因有 11 093 个，占有所有基因的 17.28%。转录组数据库中能满足 $p \leq 0.01$ && ($\text{ratio} \geq 2$ or $\text{ratio} \leq 0.5$) 的差异表达的基因共有 17 513 个，其中上调的基因有 3 019 个，下调的有 14 494 个。

羊啃食后大针茅植物中类黄酮的含量与对照组相比，有所下降。表明大针茅植物响应羊啃食其次生代谢物质含量下降，与昆虫啃食植物后的应激反应不同。类黄酮代谢通路中的 5 个基因 *C4H*、*CHI*、*F3'*、*5'H*、*C4L* 和 *TC4H*，在 24 小时内均表现为羊啃食处理后的植物其基因表达量下调。对类黄酮含量相关性的分析表明，*F3'5'H* 和 *4CL* 为黄酮类化合物代谢通路中的关键调节酶。

(5) 利用嵌套 PCR 技术研究了大针茅根系总 DNA 中扩增真菌的 SSU 序列，并利用 AM 真菌的特异引物 VANSI、VAGLO、VAACAU 和 VAGTGA，鉴定出侵染大针茅植物根系中的 AM 真菌属于球囊霉属。放牧对大针茅植物根系中 AM 真菌的侵染有一定的影响，除了丛枝结构外，总侵染率和形成的其他菌根结构，都是在轻度放牧条件下最高；且不同的菌根结构其在不同的放牧强度下，都存在显著差异。轻度放牧有利于该植物根系的内生真菌的生长和定殖。

(6) 用 PDA 培养基从大针茅植物根系中分离纯化内生真菌的研究表明，从菌落形态特征可以分出 17 株内生真菌，经分子鉴定分别属于子囊菌纲真菌、镰刀菌属、爪哇正青霉属、微结节菌属真菌，以及 2 种与引起植物炭疽病的 *Microdochium bolleyi* 病原真菌 (GU566298.1) 有 99% 同源性的序列、2 种与内生真菌 *Embellisia* sp. (AY345356.1) 同源性高达 99% 的序列的未分类真菌；还有 1 种未定真菌种属。

(7) 用分离到的内生真菌 H-1、H-2、H-3、H-6、H-9、H-10 及“根际土与根系的混合物”作为真菌的接种剂，分别对无菌大针茅植物种苗进行侵染。结果显示：除了 H-2 菌株处理的叶数低于对照组，其余处理则对大针茅植物的株高、叶数、干重、鲜重都有所增加，其中 H-6 菌株对大针茅植物叶数、干重、鲜重的提高有极显著作用 ($P < 0.01$)，而 AM 真菌（根际土与根系的混合物）只对大针茅植物的株高有极显著提高 ($P < 0.01$)。

此项研究受到国家自然科学基金 (31060057)、内蒙古自然科学基金 (20080404MS0508、2015MS0305) 项目的资助，同时对野外群落调查采样工作受到锡林郭勒盟草原站、陈巴尔虎旗、苏尼特右旗、苏尼特左旗、多伦县、正蓝旗等各旗县草原站等协作单位的大力支持。

衷心感谢中国农业科学院草原研究所和内蒙古农业大学对本书出版给予的鼓励和帮助。

本书是集体劳动和智慧的结晶。感谢导师许志信先生的引领和帮助，感谢导师杨劫教授、赵萌莉教授、韩国栋教授对本研究的具体指导。参加本书编写和野外工作及实验室工作人员还有珊丹、王艳芳、曹路、李春瑞、田文坦、于涛、郝晓红、张佳佳、海丽丽、李晓全、李婷婷等同志，在此说明并衷心感谢！

虽然笔者在本书撰写过程中做到了认真而严谨，但水平有限，在很多方面尚有不足与欠缺，难免有错漏之处，敬请专家和读者指正。

韩冰 田青松

2016年3月

内容简介

本书对分布于内蒙古草原的针茅属植物生态生物学特性、地理分布进行了概述。并将内蒙古自治区草原针茅属主要植物的水分适应性、放牧适应性、增温适应性的分子基础进行了总结介绍。在野外群落调查与个体形态差异分析的基础上,利用 DNA 分子标记、基因克隆、基因定量表达、转录组测序分析、内共生菌对放牧响应变化的特性等分子生态学的基本原理和方法,对分布于内蒙古自治区的大针茅、克氏针茅的放牧退化种群的遗传结构、种群遗传分化、羊啃食处理下基因表达差异、不同种类水通道蛋白基因的变异与不同种的干旱适应进行较系统的研究,并对质膜水孔蛋白基因进行克隆与生物信息学分析。

本书可供从事草业科学、植物生态学、草地资源管理、保护生物学、植物分子行为生态学、植物保护遗传学、分子进化和系统地理学等专业领域的研究、教学及相关科技人员和相关专业的研究生参考。

目 录

第一章 针茅属植物简介	(1)
第一节 针茅属植物的生态生物学特性	(1)
第二节 针茅属植物分布	(9)
第三节 内蒙古针茅草原及其分布	(15)
第四节 针茅属植物的重要性	(33)
第五节 针茅属植物的生态适应性	(40)
小结	(41)
参考文献	(42)
第二章 内蒙古主要针茅植物水分适应性分子学基础	(43)
第一节 植物的水分利用与水孔蛋白	(43)
第二节 针茅属植物水孔蛋白基因型	(49)
第三节 针茅属植物水孔蛋白 PIP1 基因 DNA 序列	(54)
小结	(78)
参考文献	(78)
第三章 大针茅植物 PIPs 亚家族基因的 cDNA 克隆及表达	(81)
第一节 大针茅植物 PIPs 亚家族基因的 cDNA 克隆	(82)
第二节 大针茅植物干旱胁迫下最适内参基因	(133)
第三节 干旱胁迫下大针茅植物水通道蛋白基因的表达	(145)
小结	(149)
参考文献	(149)
第四章 大针茅植物与放牧适应性	(151)
第一节 放牧条件下的草地生态系统	(151)
第二节 大针茅植物对放牧的形态适应性	(158)
第三节 大针茅植物在放牧条件下的遗传分化	(161)
第四节 大针茅植物在羊啃食后的转录组学分析	(166)

小结	(195)
参考文献	(197)
第五章 克氏针茅植物与放牧适应性	(203)
第一节 克氏针茅植物的放牧表型适应性	(203)
第二节 放牧条件下克氏针茅植物的遗传分化	(208)
小结	(225)
参考文献	(226)
第六章 典型草原区大针茅植物根系内生真菌	(227)
第一节 内生真菌的含义及其生物学特征	(227)
第二节 放牧对大针茅植物不同 AM 菌根结构及侵染率的影响	(241)
第三节 大针茅植物根系内生真菌	(252)
第四节 根系内生真菌对大针茅植物的促生作用	(263)
小结	(266)
参考文献	(267)
附图 1 针茅属植物和其他禾本科物种 AQP 基因核苷酸序列变异位点	(274)
附图 2	(283)

第一章 针茅属植物简介

第一节 针茅属植物的生态生物学特性

植物的生物学特性一般是指植物从种子萌发到死亡的整个个体的发育过程或形态发生过程及有关性状，主要内容有：种子特征和特性，包括种子形态特征、发芽能力及发芽过程、种子休眠、贮藏物质成分和种子处理技术等，茎、叶等形成过程，根系特征及发育过程，物候节律，植物生活期限及寿命，同化面积和吸收面积的增长过程，生物学产量和经济产量的形成过程，传粉生物学及种子生产力，种子散播能力及过程，营养繁殖能力和再生性能力等。生态学特性是植物物种在长期进化过程中，逐渐形成的对外界环境某些物理条件或化学成分，如光照、水分、热量、气候状况、无机盐类等的特殊需要，各个植物种所需要的物质、能量及其所适应的理化条件各不相同。

一、种子萌发

在天然放牧场和割草地，多年生草本植物的繁殖主要以营养繁殖为主，种子繁殖所占比重较小，这是因为牧草由于家畜采食和践踏或者刈割没有机会形成种子，导致无法进行种子繁殖，尤其是随着放牧利用强度的增强，种子繁殖的可能性更小。虽然种子更新在天然植被中所占比例较小，但是，种子特性和种子繁殖是植物物种繁殖更新的基础，天然植被中种子繁殖是维持植物物种的生活力和初级生产力的主要方式，具有十分重要的生物学意义。

针茅属 (*stipa* L.) 植物种子成熟后从生殖枝上脱落进入土壤，只要种子的生命力没有完全丧失，一旦有了发芽的机会种子便会萌发生长。针茅属植物的种子主要靠本身具有的尖锐基盘和芒的扭转力以及借助风力的作用入

土。据统计,9月下旬内蒙古主要针茅植物种子成熟并脱落后,1m²样方内针茅种子的贮藏量为508粒,其中,40%的种子在0.5cm土层内,0.5~2.0cm的土层有60%的种子。入土种子受损程度以及种子活力与土壤紧实度呈正相关关系,一般来说,0~0.5cm土层土壤较疏松,受损伤种子较少,受损伤种子占该层种子总数的17.2%;0.5cm以下的土层坚实度较大,受损种子能占到种子数的59.6%,因此,0.5cm以下的土层中的针茅种子能保存下来,但具有生命力的种子不多(陈世璜等,1997)。

不同利用方式对土壤中针茅种子的保存会产生不同程度的影响,其中,最主要的因素是放牧利用,不同放牧强度对成熟种子埋藏量的影响比较明显,种子出苗率基本上随放牧强度的增加而降低。短花针茅(*S. breviflora*)种群在围封禁牧区的成熟种子现存数量为1562.4粒/m²,轻度放牧区为1075.6粒/m²,中度放牧区1552.6粒/m²,重度放牧区1066.8粒/m²,相应的种子出苗率分别为:10.3%、11.2%、9.9%、1.7%;大针茅种群中,秋季不放牧样地的落地种子数量为325.6粒/m²,而在过度放牧引起的退化样地内,大针茅种子数量仅为8.3粒/m²(陈世璜等,1997)。

针茅种子的发芽率由种子本身特性决定,同时地理分布引起的地域性差异导致的气候条件、土壤状况等环境因素也影响各种针茅种子的发芽率和最适温度,同时人为因素,如不同载畜率也会引起种子萌发最适温度改变,但是,各种针茅种子萌发的最适温度一般都高于15℃(徐丽君等,2006)。一般来说,随着温度升高,针茅种子发芽加快。如克氏针茅(*S. krylovii*)种子萌发的最佳温度是20℃,温度偏低时,发芽速度减慢,发芽数量也受到影响。光照或黑暗处理并不会影响克氏针茅种子萌发,在发芽检验时,可以不必考虑光照条件。大针茅(*S. grandis*)种子的最适发芽温度为15℃,发芽率达到95.8%,这一温度低于一般农作物和其他牧草。变温贮藏有利于增强大针茅种子的发芽能力。在内蒙古西乌珠穆沁旗大针茅+羊草+糙隐子草典型草原植被上,从对照、围封三年和轻度退化3个样地内第二年秋季取出的大针茅种群,室外土壤中保存的大针茅种子,种子萌发率高达98.4%,甚至高于当年收获的种子(95.8%),而室温下同时贮藏的种子发芽率为80.6%,因此贮藏大针茅种子时,要注意保持低温、变温和干燥的条件。而随着贮存年限的延长,针茅种子发芽率会降低(陈世璜等,1997,李银鹏等,1996,李青丰等,1995)。

二、幼苗生长

针茅属植物种子休眠期一般为7天左右,成熟的种子种皮透性强,一天内便可吸水膨胀,在适宜温度下,2~3天便开始萌发。种子萌发首先是胚芽鞘突破种皮,随后胚根生长,胚芽鞘长至1.2~2.0cm时停止生长,这时胚芽突破胚芽鞘继续生长露出地面形成第一片真叶,同时胚根突破胚根鞘迅速插入土壤中,发育形成主根。一般主根为1条,少数有2条。不定根出现于分蘖节上,发育时间一般比主根晚两周左右。不定根的数量多,速度快,最终会代替主根的作用。针茅属植物的中胚轴不伸长,其幼苗为种子留土型。如果真叶达到4~5片,不定根不出现,幼苗最终会死亡。这种现象在盆栽实验中较为常见(陈世璜等,1997)。

天然草地针茅植物返青时,返青枝条基部的少数休眠芽开始萌动,分蘖芽为长圆锥状,白色透明,突破芽鞘开始第1片真叶的发育,随后进入初生生长期,形成2~3(6~8)片叶的分蘖枝,并在基部有2~4个处于初生分化状态的分蘖芽。第1叶腋内的分蘖芽一般不能形成有效分蘖。分蘖枝比较弱小,数量占株丛枝条的15%。随后,针茅属植物进入一段分蘖间歇期,时间长短由生境的干旱程度所决定。针茅进入夏秋分蘖的时间比较长,一直能持续到低温来临。分蘖芽产生主要部位是成年枝条基部,此时外界水热条件适宜,土壤温度高,微生物分解条件好,提供的营养物质丰富。

室内盆栽、田间和野外观测相结合的试验研究表明,适宜的温度下,克氏针茅种子吸水膨胀开始萌发。种子根和不定根在前期生长较快,随后有一段生长缓慢期,不定根生长缓慢期为4周,种子根为8周,然后再继续生长,向深根方向发展。不定根在生长前期不及种子根,对幼苗的生长还起不到关键作用,当幼苗生长到2月龄时,不定根开始接替种子根,起到主要作用(孟君等,1997)。

克氏针茅在播种后的两周内分化出第一片真叶,以后每隔1周就有新叶片分化。当主茎上有3~4片叶时,也就是播后1个月,第一个分蘖枝在其上面叶完全伸长期长出。第二、第三……个分蘖枝以两周的间隔期长出,枝条数共达10~40个。

陈世璜等(1991)研究发现,短花针茅种子成熟后在适宜条件下均可发芽,并且以当年夏秋季节播种的实生苗发芽率最高。短花针茅的实生苗的中胚轴延伸极短,一般不超过0.5mm。当年实生苗产生1~2条分蘖枝,翌年再分蘖出1~6条,成为具有3~9个枝条的幼小株丛。实生苗的第一苗叶

为完全叶，叶鞘三脉，苗叶细长，成明显针状。

短花针茅成龄植株的分蘖芽一般在8月中旬开始形成，也可延长至土壤封冻前。最初是在母枝的第一返青叶片的叶腋内，形成白色透明的小突起，逐渐呈锥形鞘状结构，但不突破叶鞘，沿着叶鞘内壁向上生长，失水后变成粗老的膜质纤维鞘，分蘖芽的第一片真叶在纤维鞘内生长，纤维鞘起到引导、保护作用。通常在一个生长季内，一个母枝的基部分蘖节上产生一个分蘖枝，也有少数母枝可产生2~3个分蘖枝。如果是2个分蘖芽，生出先后相差7~10天。第一叶片生长接近最大长度时，第二叶生出，位置恰好与第一叶片相对称，第三叶片露出地面时由于外界环境不利于生长，因此其生长较为缓慢。3个叶片中，以第二叶片最长。分蘖枝也可进行分蘖，产生第二级分蘖，形成级数递增型分蘖模式，分蘖属于夏秋分蘖，主要时期在秋冬季节，春季分蘖所占比例极少。

三、分蘖特性

大针茅的母枝、分蘖特性与根的生长之间表现出明显的相关性。在幼苗阶段表现为同期性和同伸性。茎上1个节的叶，在其生长后期把养分输送到节上，使这一节上的分蘖和它以上第三节的叶同时伸长，在母枝的基部形成分蘖（李扬汉 1979）。第四叶和第一节上的不定根同时伸长。1个分蘖枝产生1条不定根，少数为2条。由于生境条件的限制，第一叶腋内的分蘖芽一般不形成有效分蘖，第二叶腋内的分蘖芽一般可形成有效分蘖。1个生长季节的枝条可伸出6~8个叶片，在其基部形成3~5个分蘖。在栽培条件下，可观察到在此基础上，产生二级分蘖，形成10多个枝条的株丛。

大针茅的分蘖芽呈白色，长圆锥状。从横切面看，为3片卷为圆筒状的未完全发育的叶片。分蘖芽被紧密包于叶鞘之间，先出叶明显，位于母枝和分蘖芽之间，长3~5cm，对芽具有保护作用。

草原群落中，大针茅一般4月中旬返青，6月初进入拔节期。春季不形成分蘖芽，在枝条的分蘖节上有呈白色突起状的分蘖芽的原始体，与克氏针茅和短花针茅有明显的春季分蘖不同（陈世璜，1993，王明玖等，1993）。秋季果实成熟之前，大针茅开始形成分蘖芽，短营养枝分蘖节部位可形成2~4个分蘖芽。由于个体发育时间不同，以第一或第二返青叶腋内产生的最大，而第三、第四叶腋内的分蘖芽依次变小。分蘖芽在叶鞘的保护下，一般可以越冬，于第二年春季成为分蘖枝条。有时秋季的分蘖芽在果后形成具有1~2个叶片的分蘖枝条。也可以说大针茅春季枝条的增加，来源于前一

年的短营养枝返青和前一年的分蘖芽形成分蘖枝条，但分蘖节部位分蘖芽的原始体存在表明，大针茅可能具有春季分蘖的潜能，只是由于环境不利而不能分蘖。

分蘖是大针茅的营养繁殖方式。草地退化后，分蘖也会受到影响（表 1-1）。枝条分蘖率及每个枝条的分蘖芽在对照样地、围封三年和轻度退化样地之间没有显著差异（ $P > 0.05$ ），表明大针茅的营养繁殖比种子繁殖有更强的抵御不良环境的能力。但由于草地不断受到干扰，已使大针茅种群密度大大降低，如轻度退化样地大针茅分蘖芽的密度下降为 190.9 个/ m^2 ，是对照样地的 40%（480.7 个/ m^2 ）；围封三年样地为 372.6 个/ m^2 ，是对照样地的 78%。在退化样地分蘖芽埋藏较浅，生境温度较高，果后营养期出现大量分蘖芽（71.2%），并展出 1~2 个叶片的分蘖，而在对照样地，分蘖芽埋藏较深，由于株丛盖度大，土壤温度相对低，不存在这种现象。10 月中旬分蘖芽和短营养枝进入休眠状态，生殖枝和长营养枝均枯死。

根据观察，大针茅有“分株”的现象，较大株丛的分蘖节部位每 8 个左右的枝条形成相对紧密联结的小株丛，小株丛之间联结则很容易被破坏。而分蘖和生根主要在株丛外侧，这样随着株丛增大，株丛中心部分为枯死枝叶所占据。当联结小株丛部分腐烂或受外力作用，如放牧践踏等，1 个大的株丛就可能形成多个小的株丛，而多个小株丛改善了分蘖节周围的小环境，从而扩大了对资源利用的空间。大针茅利用分蘖繁殖的方式相对稳定地占据一定的草地面积。

表 1-1 大针茅分蘖特性（李银鹏，陈世瓊 1996）

	枝条分蘖比例 (%)	分蘖芽密度 (个/ m^2)	每枝分蘖芽 (个/枝)	芽埋藏深度 (cm)	果后展叶 (%)
对照样地	89.2 ^a	480.7 ^a	3.2 ^a	4.3 ^a	0 ^a
围封 3 年样地	90.8 ^a	372.6 ^b	3.9 ^a	3.5 ^b	30.8 ^b
轻度退化样地	85.2 ^a	190.9 ^c	3.0 ^a	2.7 ^c	71.2 ^c

注：* 同一相同字母表示在 $\alpha = 0.05$ 水平上差异不显著，不同字母表示差异显著。

分蘖也是克氏针茅繁殖与更新的主要方式。克氏针茅的分蘖芽为乳白色，长圆锥形，长约 2.5cm。分蘖芽突破芽鞘从叶腋内伸出第一片叶，然后继续生长形成 2~3 片叶的分蘖枝，这一过程大约需要 1 个月时间。

克氏针茅返青后，少数休眠芽在返青枝条基部萌动，开始春季分蘖。6 月份出现分蘖间歇期，即仅有枝条营养生长，没有分蘖芽的分化和发育。7