



国家出版基金项目
NATIONAL PUBLICATION FOUNDATION

现代农业科技专著大系



小麦族

生物系统学

第四卷

窄穗草属

新麦草属

赖草属

拟鹅观草属

鹅观草属

中国农业出版社

颜 济 杨俊良 编著



国家出版基金项目
NATIONAL PUBLICATION FOUNDATION

现代农业科技专著大系

教育部长江学者和创新团队发展计划 (IRT0453) 资助 (PCSIRT)

小麦族生物系统学

第四卷

窄穗草属 新麦草属 赖草属

拟鹅观草属 鹅观草属

杨俊 编著

中国农业出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

小麦族生物系统学. 第4卷/颜济, 杨俊良编著. —
北京: 中国农业出版社, 2011. 5

ISBN 978-7-109-15628-9

I. ①小… II. ①颜…②杨… III. ①小麦—生物学
—研究 IV. ①S512.101

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2011) 第 075223 号

中国农业出版社出版
(北京市朝阳区农展馆北路2号)
(邮政编码 100125)
责任编辑 孟令洋 干锦春

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行
2011年6月第1版 2011年6月北京第1次印刷

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 39.25 插页: 1

字数: 1050千字

定价: 240.00元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

序 言

小麦族生物系统学第四卷包括五个多年生属，它们是窄穗草属、新麦草属、赖草属、拟鹅观草属和鹅观草属。新麦草属与拟鹅观草属是小麦族中非常重要的供体属，赖草属与鹅观草属则为异源多倍体重要的大属。它们是北半球草原与草甸，以及荒漠植被的主要构成组分，也是麦类作物改良的重要基因资源。例如耐赤霉病与抗赤霉病的基因就在鹅观草属中发现。目前，也只有在鹅观草属与第五卷将要介绍的弯穗草属中找到这种非常重要的基因资源。

在物种演化上，这些属都是以染色体组亚型构成独立基因库，也就是独立的物种。窄穗草属是新西兰的特有小属，所含物种不多，是 **HW** 染色体组组合的异源多倍体植物。拟鹅观草属都是含 **St** 染色体组的物种；新麦草则都是含 **Ns** 染色体组的物种；赖草属是异源多倍体属，它的种是由 **Ns** 与 **Xm** 染色体组组成；鹅观草属则由 **St** 与 **Y** 染色体组组成。

上述的 **Y** 及 **Xm** 染色体组从何而来，至今还没有找到供体。由于 **Y** 与 **St** 染色体组非常接近，因此有人认为它是由 **St** 染色体组转变而来 (Lu & Liu, 2005)，正如小麦的 **B** 染色体组来自拟斯卑尔塔山羊草的 **B^{sp}** 染色体组一样。但正如第三卷序言中谈到的，现在还没有找到直接的证据。**Xm** 染色体组的来源也还是一个没有解答的问题。由于它与 **Ns** 染色体组有许多相近似的证据，因此也有人认为它是 **Ns** 染色体组的变型 [Hong-Bin Zhang (张洪斌) 与 Jan Dvořák, 1991]。编著者看到四川农业大学丁春邦、周永红、郑有良、杨瑞武、魏秀华在 2004 年《植物分类学报》42 卷，第 2 期，发表的一篇题为“拟鹅观草属 6 种 2 亚种和鹅观草属 3 种植物的核型研究”的观察报告。其中他们所用的 *Psuedoroegneria strigosa* 与 *P. stipifolia* 两个种的材料的核型，它们的随体在最短的第 7 对染色体上，特别是 *P. stipifolia* 两对随体染色体分别在第 5 与第 7 两对短染色体上，这正是 **Y** 染色体组的特征。我们已作了一个进一步研究分析的设计方案给他们，看能否找到 **Y** 染色体组的供体植物。

新麦草属、鹅观草属、弯穗草属都是亚洲特有的属，拟鹅观草属与赖草属则在新旧大陆都有分布。过去许多形态分类学家都承认的猬草属 (*Hystrix* Moench 或 *Asperalla* Humb.)、偃麦草属 (*Elytrigia* Desv.)，经实验生物学的检测，它们都不应再成为独立的属，猬草属除 *Hystrix patula* Moench 含 **H**、**St** 染色体组应归入披碱草属 (*Elymus*) 恢复成为 *Elymus hystrix* L. 外，其他如 *Hystrix californicus* Bolander、*Hystrix coreana* (Honda) Ohwi、*Hystrix duthier* (Stapt) Bor、*Hystrix komarovii* (Roshev.) Ohwi、*Hystrix sibirica* (Trautv.) Kuntze、*Hystrix longearistata* (Hack.) Honda、*Hystrix sachalinensis* Ohwi 都是含 **NsXm** 染色体组的物种，应归入赖草属。许多形态分类学者都认可的偃麦草属 (*Elytrigia* Desv.) 的问题，我们在第五卷中再来讨论。

实验生物学检测的结果表明，只根据形态学特征来鉴定的形态分类不可避免会陷入表

型逆定理推论可能带来的错误。第三卷阐述的这个基本道理，这里将得到清楚的证明。由于林下荫蔽的生态环境条件下，应该属于赖草属 (*Leymus*) 的 *Hystrix californicus* Boler, *Hystrix duthiei* (Stapf) Bor, *Hystrix komarovii* (Roshev.) Ohwi, *Hystrix longearistata* (Hack.) Honda 与披碱草属的 *Elymus hystrix* L. 都是具有疏丛的植株，宽大披针形的叶片，退化的颖。这种生态适应的趋同，而使它们形态趋于近似，形态分类就把它们看成一个属，称为 *Hystrix* 或者名为 *Asperella*！这正如把鲸当成鱼一样。草原草甸生态型的禾草 *Hystrix coreana* (Honda) Ohwi 与 *Hystrix sibirica* (Trautv.) Kuntze, 由于它们具退化的颖，并位于外稃的两侧，也就按这些主观臆定的标准划归于所谓的狷草属。而它们却是含 **NsXm** 染色体组的赖草属的物种。由此看来单纯的形态分类，不进一步进行实验生物学的检测订正是不可行的。本卷的赖草属将包括这样一些原来称为 *Hystrix* 的物种，现在必须将它们组合到赖草属中。

鹅观草属 (*Roegneria* C. Koch) 是个大属，有 90 多个种，为亚洲特有植物，只有一个种分布于南欧，一个种分布到北美洲最西端的阿拉斯加。它含有 **St** 与 **Y** 染色体组，它们大都是异源四倍体。目前已知有由这两个染色体组合成的六倍体的物种，但尚未发现有八倍体物种在自然植被中存在。鹅观草属是 1848 年德国植物学家 Karl (Carl) Heinrich Emil Koch 以模式种 *Roegneria caucasica* K. Koch 建立的合法的属。它有独自的分布区——亚洲，特别是一些种可以适应南亚热带的环境条件，是小麦族其他属少有的。它含有独特的 **St**、**Y** 染色体组合。无论从数量形态学计算，还是从植物地理分区、细胞遗传学研究、分子遗传学分析，按国际植物命名法规，它都是界限分明独立合法的属。由于 **St** 染色体组具有一系列的强显性基因，因此，使含 **St** 染色体组的不同的异源多倍体组合的属，如披碱草属 (**HSt**)、鹅观草属 (**StY**)、弯穗草属 (**HStY**) 的形态性状趋同，从而使一些有影响的形态分类学家，例如：H. H. Цвелев 把鹅观草属 (*Roegneria*) 合并到披碱草属 (*Elymus*) 中。特别是在 1984 年，基于遗传学的植物分类学家 Åskell Löve 发表他著名的《小麦族大纲 (Conspectus of the Triticeae)》时，**Y** 染色体组尚未发现。他臆测鹅观草属 (*Roegneria*) 的植物也都是含 **H**、**St** 染色体组的物种，因而把它们归入披碱草属 (*Elymus*) 而不承认鹅观草属，把 *Roegneria* K. Koch 看成是 *Elymus* L. 的异名，而直接承袭 H. H. Цвелев 的形态分类。这显然是因为历史的局限。但现在实验生物学已经把含 **St**、**Y** 染色体组的鹅观草属研究清楚了，却还有一些人仍然教条地对待 Åskell Löve 的失误，坚持不承认鹅观草属，而仍然把属于鹅观草属的种置于披碱草属之中，这显然是错误的，也违背 Åskell Löve 建属的原则。

以上五个属，就是本卷要向读者介绍的。

最后，在研究方法上，我们想借鹅观草属多说几句。从形态性状上来看，由于 **St** 染色体组的强显性遗传效应，鹅观草属与披碱草属的确大多数性状相似，测量数据相互重叠，难于区分，这样就使许多单纯依据形态来分类的人把它们混为一谈。但从内稃来看，鹅观草属的内稃短于外稃，顶端钝圆、平截或微凹，两脊上纤毛粗长，排列较为稀疏，表现出 **Y** 染色体组的显性特征；而披碱草属的内稃稍短于、等于或长于外稃，上端锐尖，两脊上纤毛细小，排列紧密，表现出 **H** 染色体组的显性特征。在形态上这两个属还是可以区分的 (Baum, Yen & Yang, 1991; Salomon & Lu, 1992; Lu, 1994)。这些少数

不同性状，当然是在用遗传学方法检测出这两个属的差异以后，回过头再来细致地作比较观察才会发现。系统学必须依据遗传学的方法来检测，分类学也需要这样辩证地深入比较分析。我们认识一个物种，首先是从形态观察来发现它，因此形态比较是很重要的第一步，也就是认识它的表型。表型是遗传与环境条件互作的产物，由于成对的遗传性状受显隐律的支配，可以在特定环境条件下显现、隐伏，或呈中间性状出现。因此单纯从外表形态不可能认识其隐伏的差异，只有进一步进行遗传学的检测才能看到它们在亲缘系统上的真正区别。找出区别以后，再在众多的性状中筛选出区别于核基因组的特有关键性状（表型），也就是反映染色体组特有的形态显性性状。用这些关键性状我们就可以比较准确地根据形态性状来区别一个分类群的归属。我们还要进一步指出，由于显性性状的掩盖，有那么一些在系统演化上完全不同的种，用形态学来鉴定是无法区分的。例如鹅观草属的四倍体种 *Roegneria panormitana* (Parl.) Nevski 与六倍体种 *Roegneria heterophylla* (Bornm. ex Melderis) C. Yen, J. L. Yang et B. R. Baum, 二倍体种 *Eremopyrum sinaicum* (Steudel) C. Yen et J. L. Yang 与四倍体种 *Eremopyrum bonaeparis* (Spreng.) Nevski, 就只有用细胞学的方法才能准确地加以区别。

精确准确的图对读者用以识别物种是非常重要的，它一目了然，一个形象，显然优于文字描述。但由于版面，大小尺度必须有所缩放，除标尺外，加上文字描述，数据记录，使读者才有个客观准确的认识。我们在编著本书时，希望每一个种像文字描述一样有一张准确的图。如已有出版图在先的，为尊重原作者的原创功绩与优先权，我们尽量采用原作者的原图。但是一些原图绘画者存在一些主观倾向，对标本的形态绘制不完全准确。我们为尊重原图，在引用原图的同时又必须作必要的修正。对太离谱的就只得改绘，或不引用而另外绘制。这一编著原则特此补充说明。同时由于资料浩繁，篇幅有限，一些存疑分类群就不一定附图。

这一卷中的两个大属，赖草属与鹅观草属，我们与 Bernar R. Baum 博士共同分析研究多次，其中有他许多的宝贵意见，我们也共同写成两篇完整的英文稿，并已分别发表。本卷中这两个属是在英文大纲与初稿的基础上写成中文稿。Baum 博士不能阅读中文，因此文责由颜济与杨俊良来负，在这卷编著者中也就没有列上 B. R. Baum 的名字。同时，我们在研究过程中也抽取一些单个成果在学术专刊上共同发表了几篇论文，它也是围绕这一专著的。这一卷没有写 B. R. Baum 的名字，是因为文责问题。但他是作了重大贡献的。

2005 年初夏到 2006 年秋成初稿于美国加利福尼亚州戴维斯市

2006 年 8 月讨论研究赖草属与鹅观草属于加拿大渥太华

2008 年春定稿于美国加利福尼亚州戴维斯市

编著者

2010 年 6 月

目 录

序言

一、窄穗草属 (<i>Stenostachys</i>) 的生物系统学	1
(一) 窄穗草属古典形态分类学简史	1
(二) 窄穗草属实验生物学研究	2
(三) 窄穗草属的分类	11
二、新麦草属 (<i>Psathyrostachys</i>) 的生物系统学	21
(一) 新麦草属古典形态分类学简史	21
(二) 新麦草属实验生物学研究	24
(三) 新麦草属的分类	60
三、赖草属 (<i>Leymus</i>) 的生物系统学	78
(一) 赖草属古典形态分类学简史	80
(二) 赖草属实验生物学研究	90
(三) 赖草属的分类	174
四、拟鹅观草属 (<i>Pseudoroegneria</i>) 的生物系统学	274
(一) 拟鹅观草属古典形态分类学简史	274
(二) 拟鹅观草属实验生物学研究	280
(三) 拟鹅观草属的分类	303
五、鹅观草属 (<i>Roegneria</i>) 的生物系统学	337
(一) 鹅观草属古典形态分类学简史	337
(二) 鹅观草属实验生物学研究	356
(三) 鹅观草属的分类	444
附录	587
I. 赖草属种名录	587
II. 鹅观草属种名录	596
致谢	618

一、窄穗草属 (*Stenostachys*) 的生物系统学

窄穗草属 (*Stenostachys*) 是新西兰特有的小属, 目前知道它有 3 个种。自 1862 年俄罗斯植物学家 Николай Степанович Туржанинов 以 *Stenostachys narduroides* Turcz. 为模式种建立窄穗草属以来, 它是长期不为基于形态学的生物系统学与分类学学者认可的老属。由于细胞遗传学与分子遗传学证明它是一个与众不同含有特殊的 **H** 与 **W** 染色体组组合的异源四倍体植物, 因此 140 多年后的今天又才为学者所承认。

(一) 窄穗草属古典形态分类学简史

1853 年, 英国的植物学家 William Jackson Hooker f. 在《新西兰植物志 (Fl. N. Z.)》第 1 卷, 312 页 (图 70), 发表一个定名为纤细裸棱草 (*Gymnostichum gracile* Hook. f.) 的新西兰禾草新种。但是裸棱草 (*Gymnostichum*) 这个属是不合法的, 因为它是 J. C. D. von Schreber 在 1810 年把 Carl Linné 定名的 *Elymus hystrix* L. 重新组合为 *Gymnostichum hystrix* (L.) Schreber 的。然而以它作为模式种建立这个属之前, 同一个分类群已在 1790 年被德国植物学家 Baron Friedrich Wilhelm Heinrich Allexander von Humboldt 组合为 *Asperella hystrix* (L.) Humb, 并以它为模式种建立了 *Asperella* (猬草属); 1794 年又被德国植物学家 Conrad Moench 以 *Hystrix patula* Moench 为模式种建立了 *Hystrix* 属。按优先权, 裸棱草属 (*Gymnostichum*) 这个属名就成为不合法的。当然 *Gymnostichum gracile* Hook. f. 也因此成为不合法的种名。

1862 年, 俄罗斯植物学家 Николай Степанович Туржанинов 以 *Stenostachys narduroides* Turcz. 为模式种, 以穗窄狭为特征, 在《莫斯科自然科学学会公报 (Bull. Soc. Nat. Mosc.)》第 35 卷, 184 页, 发表一个名为 *Stenostachys*——窄穗草的新属。这个分类群虽然就是 9 年前 Hooker f. 定名为 *Gymnostichum gracile* 的同一种植物。但他把这个穗轴节上单生一个小穗, 小穗仅含一小花, 小花以其腹面面向穗轴, 颖极度退化等特殊形态特征作为另立新属之依据。这无论是从国际植物命名法规, 还是从当今实验生物学的检测来看都是非常正确的。

1891 年, 德国植物学家 Carl Ernst Otto Kuntze 在《植物属的订正 (Revisio Generum Plantarum)》第 2 卷, 778 页, 把 *Gymnostichum gracile* Hook. f. 组合为 *Hystrix gracilis* (Hook. f.) Kuntze。

1894 年, 在新西兰奥克兰做首席学监的苏格兰植物学家 Donald Petrie 在《新西兰研究所报告 (Transaction of New Zealand Institute)》第 26 卷, 272 页, 发表一个猬草属的新种, 名为 *Asperella aristata* Petrie。

1895 年, 英国出生在新西兰做首席森林资源保护官的 Thomas Kirk 在《新西兰研究

所报告 (Transaction of New Zealand Institute)》第 27 卷, 353 页, 把 *Gymnostichum gracile* Hook. f. 组合为 *Asprella gracilis* (Hook. f.) Kirk。把另一个分类群定名为 *Asperella ensyii* Kirk, 发表在 359 页上。而这个 *Asperella ensyii* 正是一年前 Donald Petrie 在同一个刊物上发表的名为 *Asprella aristata* Petrie 的同一个分类群。

同年, Donald Petrie 又在《新西兰研究所报告 (Transaction of New Zealand Institute)》第 27 卷, 406 页, 发表一个猬草属名为 *Asperella laevis* Petrie 的新种。

1914 年, 新西兰奥克兰博物馆馆长 T. F. Cheesman 在《新西兰植物图志 (Illustr. Fl. N. Z.)》第 2 卷 (图 234), 把 *Asprella aristata* Petrie 组合为 *Agropyron aristatum* (Petrie) Cheesman。

1943 年, 新西兰植物学家 V. D. Zotov 把分类群 *gracilis* 定为新属, 名为库克草属——*Cockaynea* Zotov, 把 *Gymnostichum gracile* Hook. f. 组合为 *Cockaynea gracilis* (Hook. f.) Zotov 成为模式种, 发表在《新西兰皇家学会会报 (Transactions of Royal Society of New Zealand)》第 73 卷, 234 页上。这个新属比用同一个分类群为模式建立的窄穗草属 (*Stenostachys* Turcz.) 整整晚了 81 年。

1994 年, 新西兰大学地理系的植物学家 H. E. Connor 在《新西兰植物学杂志 (New Zealand Journal of Botany)》第 32 卷, 143~146 页, 发表一个名为 *Stenostachys deceptorix* Connor 的新种。把 William Jackson Hooker f. 定名的 *Gymnostichum gracile* Hook. f. 组合为 *Stenostachys gracilis* (Hook. f.) Connor, 把 Petrie 定名的 *Asprella laevis* Petrie 组合为 *Stenostachys laevis* (Petrie) Connor。在这里 H. E. Connor 重新肯定 *Stenostachys* Turcz. 这个属名无疑是正确的, 但他片面强调 *Gymnostichum gracile* Hook. f. 命名在先而把它组合为 *Stenostachys gracilis* (Hook. f.) Connor, 以取代 *Stenostachys* Turcz. 原来的模式种 *Stenostachys narduroides* Turcz. 显然是不正确的。因为 *Gymnostichum gracile* Hook. f. 早已因裸穗草属的不合法成为无效的种名。并且既然承认 *Stenostachys* Turcz. 的合法性, 但又不承认构成这个属的模式种 *Stenostachys narduroides* Turcz., 而去组合一个不合法的种名 “*gracilis*”, 不是自相矛盾吗?

(二) 窄穗草属实验生物学研究

1982 年, Á. Löve 与 H. E. Connor 在《新西兰植物学杂志 (New Zealand Journal of Botany)》20 卷, 169~186 页, 发表一篇题为《新西兰的小麦草的相互关系与分类学》的文章。在这篇文章中他们报道了以下一些有关窄穗草属分类群的杂交试验的结果:

1. *Cockaynea gracilis* ($2n=28$) × *C. laevis* ($2n=28$)

在新西兰南岛这两个分类群重叠分布的地区没有发现有天然杂种存在。这两个分类群人工杂交很容易, 尽管在自然生境中主要是自花传粉。杂种呈现双亲的中间性状。虽然亲本花粉全都是充分能育的, 即使在套袋的情况下结实也很好。但杂种能染色的正常花粉只有 10%~30%, 同时, 无论在开放授粉或自交情况下都没有种子形成。这一结果可能是由于有两条染色体因一个片段发生交换而使双亲构成差异。来自 15 个杂种个体的 390 个减数分裂中期 I 的花粉母细胞中, 有 72 个细胞含 14 个二价体 (II), 有 247 个细胞含 12

II + 1IV, 有 41 个细胞含 12II + 1III + 1I。染色体交叉与二价体频率降低, 以及出现多价体外, 没有观察到其他染色体分裂的不正常现象。两者之间的差别与 *C. laevis* 缺少一个微随体相联系。

2. *Agropyron enysii* (2n=28) × *Cockaynea gracilis* (2n=28)

这两个分类群在自然环境中, 即使是生长在一起的地区, 也没有观察到有天然杂种出现。3 个植株, 5 个穗子, 经人工杂交得到 20 个饱满与 30 个较饱满的种子。饱满的种子萌芽率为 50%, 5 株成长抽穗, 只有 8% 的花粉能染色, 花药不开裂, 高度不育, 杂种自交没有种子形成。两个分类群的核型非常相似, 只是 *Cockaynea gracilis* 的随体小一些。在减数分裂后期 I 有 7.5% 的花粉母细胞中有桥与染色体片段, 1 个桥与 1 个大片段的细胞占 4.7%, 2 个桥与 1 个小片段及 1 个大片段的细胞占 2.1%。说明有两个染色体发生倒位构成双亲差异与不亲和。还有其他一些使染色体同源性改变的原因使杂种减数分裂时显示出交叉显著减少, 棒型二价体增加, 以及有 10%~15% 的单价体。

3. *A. enysii* (2n=28) × *Cockaynea laevis* (2n=28)

这两个分类群的分布区也是重叠的, 没有天然杂种的记录。在相邻的试验小区中也没有观察到有自然杂交的情况。5 株 *A. enysii* 与 3 株 *C. laevis* 所作的正反交共得到 9 粒充实的杂种种子, 得到 5 个杂种成株。无论隔离自交以及开放授粉都不结实, 不开裂的花药中能染色的充实花粉不到 1%。核型差别在于 *A. enysii* 具两对随体染色体, 而 *C. laevis* 只有 1 对。525 个减数分裂中期 I 花粉母细胞中, 有 68 个含 14II, 241 个含 12II + 1IV, 30 个含 12II + 1III + 1I, 42 个含 11II + 1III + 3I, 15 个含 11II + 1VI, 有 6 个含 10II + 1VIII, 有 4 个含 10II + 1VII + 1I, 以及 19 个含 10II + 1III + 5I。显示染色体节段交换造成的异质性反映在配对行为上。在后期 I 几乎每个细胞都观察到落后染色体, 以及 1 或 2 个桥。从染色体片段大小来判断显示出至少有 2 个倒位。

从以上数据看来, 这 3 个分类群相互间染色体配对率非常高, 应当是含有两个相同的染色体组。但是发生了染色体倒位(桥)与染色体间易位(出现三价体、四价体、六价体、七价体以及八价体等多价体)而造成生殖隔离, 形成各自独立的基因库。这一情况与第二卷介绍的黑麦属的情况非常相似。因此, 应当把它们看成同一属的 3 个独立物种。

他们也报道了 *Agropyron enysii* 与六倍体的 *Agropyron kirkii* (= *Anthosachne multiflora*)、*Agropyron scabrum* (= *Anthosachne australasica*) 以及八倍体的 *Agropyron tenue* 的杂交试验的结果。这些试验结果介绍如下:

1. *Agropyron enysii* (2n=28) × *A. kirkii* (2n=42)

A. kirkii 体细胞有丝分裂有两对随体染色体, 花粉母细胞减数分裂呈现 21 对二价体。以 *A. kirkii* 为母本授以 *A. enysii* 的花粉没有得到种子, 反交得 36 粒半充实的杂种种子。其中, 11 粒萌芽, 8 株成长抽穗。杂种全都含有 35 条染色体。营养生长旺盛, 但花药不开裂, 其中花粉粒全是空瘪壳。200 个花粉母细胞中, 有 48 个含 3III + 11II + 4I, 有几个细胞含 4~5 个三价体(III), 平均每细胞 3.4 个三价体。后期 I, 90% 以上的细胞含 1~6 个落后染色体, 平均每细胞 2.5 个, 虽然也有少数例外。没有观察到桥与染色体片段。

2. *A. enysii* (2n=28) × *A. scabrum* Tawera 群 (2n=42)

与 *A. enysii* × *A. kirkii* 一样, 没有得到杂种种子; 反交才得到 29 粒半充实的杂种种

子。其中, 9 粒萌发, 生长健壮正常, 都是五倍体, 含 35 条染色体。观察的 200 个花粉母细胞中, 有 62 个染色体配对构型为 $3\text{III}+11\text{II}+4\text{I}$ 。除两个细胞外, 其他观察的细胞都有三价体。有 6 个细胞含有 5 个三价体, 有 1 个细胞有 6 个三价体。后期 I, 所有观察的细胞中都呈现 1~6 条落后染色体, 但是没有桥与染色体片段出现。

从以上两组数据看, 基本上是一致的, 也就是说 *A. kirkii* 与 *Agropyron scabrum* Tawera 群的染色体组成是相似的。而 *Agropyron enysii* 与它们至低限度有一组染色体组相同, 但这一组相同的染色体组之间在结构上有染色体间易位的差异, 因而呈现多价体。

在新西兰还有一个八倍体种, 即 *Agropyron tenue*。他们作了 *A. enysii* 与它的杂交试验。其结果如下:

3. *A. enysii* ($2n=28$) $\times$ *A. tenue* ($2n=56$)

A. tenue 的核型与 *A. enysii* 形态上相似而数量加倍, 包括随体。它们之间的杂种在 200 个减数分裂中期 I 花粉母细胞中, 有 172 个细胞含有 28 个二价体, 有 15 个细胞含有 26 个二价体+1 个四价体, 有 3 个细胞含有 26 个二价体+1 个三价体+1 个单价体, 有 2 个细胞含有 24 个二价体+2 个三价体+2 个单价体。后期 I, 落后染色体频率很低。

从这一数据来看, 他们认为 *Agropyron tenue* 是来自 *Agropyron enysii* 经染色体天然加倍的同源-异源八倍体。

1998 年, S. Svitashv, T. Bryngelsson、X. Li 与美国犹他州立大学美国农业部牧草与草原实验室的汪瑞其在《核基因组 (Genome)》41 卷上发表一篇题为“Genome-specific repetitive DNA and RAPD markers for genome identification in *Elymus* and *Hordelymus*”的文章。对这篇文章编著者首先要向读者说明的是文章的作者是对 *Elymus* 属仍然承袭 Áskell Löve 与 Douglas R. Dewey 的陈旧的大属观点, 不按自然系统而把鹅观草属、花鳞草属、窄穗草属、仲彬草属都包含在杂凑而成的广义披碱草属中。因此看他们这一研究成果时, 要对他们使用的属种名称加以区别对待。

为正名, 编著者先对他们使用的一些学名订正供阅读时参考, 对他们文章中的叙述保持原样不作更改。括弧外为他们使用的学名, 括弧内为订正的学名。这些订正的学名是:

Agropyron cristatum Gaertn. (*Agropyron pectiniforme* Roem. et Schultes);

Agropyron mongolicum Keng [*Agropyron pectiniforme* subsp. *mongolicum* (Keng) C. Yen et J. L. Yang];

Agropyron cristatum subsp. *desertorum* (Fischer ex Link) Á. Löve;

Elymus scaber (R. Br.) Á. Löve, 种名形容词“*scaber*”按 Á. Löve 的原文应为“*scabrus*” [*Anthosachne australasica* var. *scabra* (R. Br.) C. Yen et J. L. Yang];

Elymus dahuricus Turcz. ex Griseb. [*Campeioistachys dahurica* (Turcz. ex Griseb.) J. L. Yang, B. R. Baum et C. Yen];

Elymus batalinii (Krassn.) Á. Löve [*Kengyilia batalinii* (Krassn.) J. L. Yang, C. Yen et B. R. Baum];

Elymus rigidulus (Keng) Á. Löve [*Kengyilia rigidula* (Keng) J. L. Yang, C. Yen et B. R. Baum];

Agropyron krylovianum Schischk. [*Kengyilia kryloviana* C. Yen, J. L. Yang et

B. R. Baum];

Elymus caucasicus (C. Koch) Tzvelev [*Roegneria caucasica* C. Koch];

Elymus abolinii (Drob.) Tzvelev [*Roegneria abolinii* (Drob.) Nevski];

Elymus ciliaris (Trin.) Tzvelev [*Roegneria ciliaris* (Trin.) Nevski];

Elymus gmelinii (Ledeb.) Tzvelev [*Roegneria gmelinii* (Ledeb.) Kitag.];

Elymus grandis (Keng) Á. Löve [*Roegneria grandis* Keng];

Elymus praeuptus Tzvelev [*Roegneria interrupta* (Nevski) Nevski];

Elymus semicostus (Nees ex Steud.) Meldris [*Roegneria semicostata* (Nees ex Steudel) Kitag.].

以上注释是题外的介绍,下面才介绍这篇论文。

他们把 *Agropyron cristatum*、*Australopyrum velutinum*、*Elymus semicostatus* 及 *Elymus cuacasicus* 提取得全 DNA 与 *Bam*HI 进行消化,并在琼脂糖凝胶上电泳。用 Prep-A-Gene 纯化系统 (Bio-Rad, U. S. A.) 把“遗留”DNA 从凝胶上分离出来,与 *Sau*3A 进行消化,克隆到 pBlue ScriptKS+ (Stratagene, U. S. A.) 的 *Bam*HI 位点。根据制造商的推荐,重组 DNA 用于转化 Epicurian Coli Xl-1 Blue 感受态细胞。随机选取自克隆,300 来自 *Ag. cristatum* 与 *Au. velutinum* 以及 800 来自 *E. semicostatus* 与 *E. caucasicus*, 把它们附着在新凝胶板上,并转移到四张相同的尼龙膜上。这些尼龙膜与来自 *Hordeum stenostachys* (**H** 染色体组), *Pseudoroegneria spicata* (**St** 染色体组)、*Ag. cristatum* (**P** 染色体组)、*Au. velutinum* (**W** 染色体组), 以及 *E. semicostatus* (**St** 染色体组)³²P 标记过的 DNA 杂交。只选择同源 DNA 杂交上的克隆。根据 Sambrook et al. (1989) 的方法小量制备了质粒 DNA。质粒插入体用 *Xba* I 与 *Pst* I 从凝胶板上分离切割下来,再与 *H. stenostachys*、*P. spicata*、*Ag. cristatum*、*Au. velutinum*, 及 *E. semicostus* 全核基因 DNA 杂交以验证染色体组特异性。用 Svishev et al. (1994) 介绍的方法进行邵氏印迹杂交 (Southern blot hybridization)。

进行扩增 DNA 的聚合酶链式反应与分析,筛选 284 十碱基随机引物 (Operon Technologies Inc. U. S. A.), 找寻 *Elymus* 中 5 个染色体组的特异性标记。染色体组特异带用 General Contractor DNA Cloning Stsyem (5 prime-3 prime Inc., U. S. A.) 从琼脂凝胶上克隆提取出来。筛选出来的具染色体组特异性的插入物与全染色体组 DNA 杂交已如前述。Wei 与汪 (1995) 叙述的,产生 **St**、**Y** 以及 **Ns** 染色体组特异带的引物也用于分析。

质粒 DNA 用 ABI 373 自动测序仪 (Applied Biosystemas, Perkin Elmer, U. S. A.) 与 4 种荧光染料进行测序。

从二倍体种 *Ag. cristatum* (**P** 染色体组)、*Au. velutinum* (**W** 染色体组) 以及四倍体种 *E. semicostatus* 与 *E. caucasicus* (**StY** 染色体组) 的“遗留 (Relic)”DNA 分离并加以克隆。**W** 染色体组有 3 个克隆段具有特异序列,**P** 染色体组有两个特异序列。他们没有找到 **Y** 染色体组的特异序列。染色体组邵氏印迹杂交证明 *Elymus* 与其他一些物种 (图 1-1) 的 DNA 也存在 **W** 与 **P** 的特异序列。克隆 pAgc 1 与 pAgc 30 只与含 **P** 染色体组的物种的 DNA 杂交,如: *Agropyron cristatum* (**P**)、*Ag. mongolicum* (**P**)、*Ag. desertorum* (**PP**)、*Elymus batalinii* (**StYP**)、*E. rigidulus* (**StYP**)、*Ag. krylovianum*, 证明含有 **P**

染色体组 (图 1-1-A)。克隆 pAuv3、pAuv7 与 pAuv13 只能与含 **W** 染色体组的物种的 DNA 杂交, 如: *Australopyrum velutinum* (**W**)、*Au. retrofractum* (**W**)、*Au. pectinatum* (**W**), 以及 *Elymus scaber* (**StYW**) (图 1-1-B、C)。

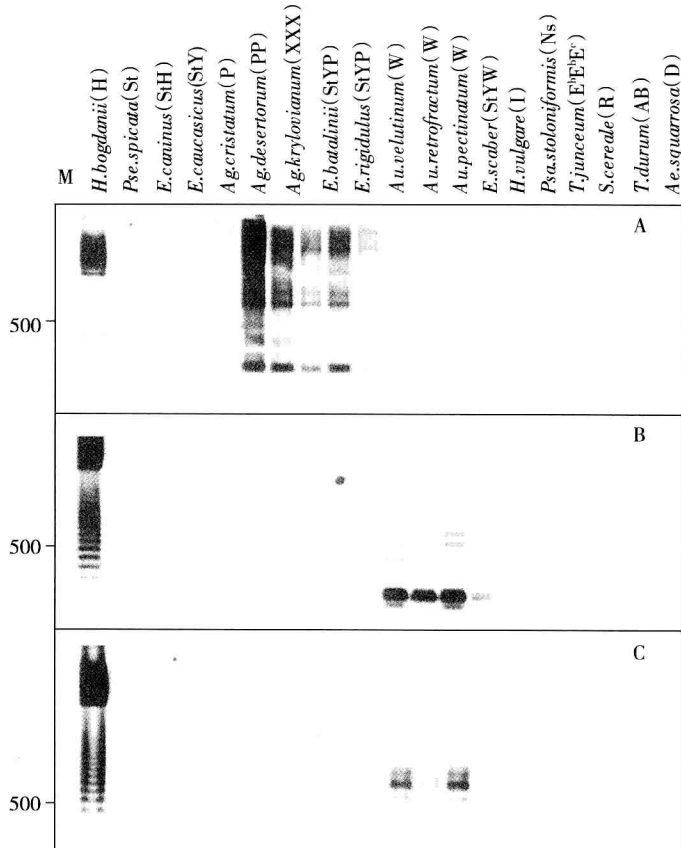


图 1-1 来自不同小麦族物种的染色体组 DNA 特异性序列 pAgc30 (**P** 染色体组) (A)、pAuv13 (**W** 染色体组) (B) 以及 pAuv7 (**W** 染色体组) (C) 与 *Bam*HI-消化 (A) 及 *Rsa*-I-消化 (B 与 C) 杂交。pAgc1 与 pAuv3 的图形没有显示, 它们与 pAgc30 及 pAuv13 得到的图形基本上一致

(引自 Svitashv et al., 1998, 图 1)

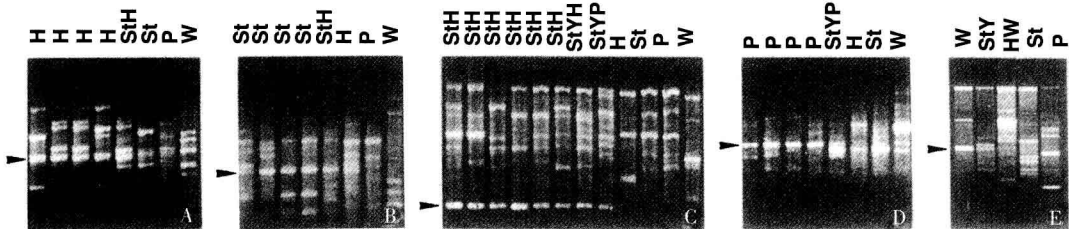


图 1-2 染色体组特异性带 (箭头指示) **H** (A)、**St** (B)、**Y** (C)、**P** (D) 与 **W** (E) 染色体组, 分别得自 OPB11、OPA20、OPF05、OPC12 与 OPH14 引物

(引自 Svitashv et al., 1998, 图 2)

在这篇文章中对本属来说最重要的是证明 *Elymus enysii* 的染色体组组合是 **H** 与 **W** 两个染色体组。从图 1-2 我们可以看到它的特异带是 pHch2 (**H** 染色体组) 与 pAuv13 (**W** 染色体组) (表 1-1), 而不含 **St**、**Y** 与 **Ns** 染色体组 (表 1-2)。

他们也证明 *Agropyron krylovianum*、*Elymus batalinii*、*E. rigidulus* 都含有 **P** 染色体组 (图 1-1-A, pAgc30)。当然这是后话, 因为与本属无关, 但可供第三卷仲彬草属的参考。

表 1-1 用十碱基引物 (Operon Technologies Inc., U. S. A.) 得来的染色体组特异标记
(引自 Svitashv et al., 1998. 表 2)

染色体组	引 物	大小 (bp)
St	OPA20	400
	OPE05	230
	OPG16	210
	OP112	140
H	OPB11	340
	OPE17	270
	OPK02	220
Y	OPC03	190
	OPF05	200
	OPG15	420
	OPM05	200
P	OPA08	320
	OPC01	340
	OPE10	300
	OPY18	170
W	OPB15	370
	OPF3	180
	OPY-02	270

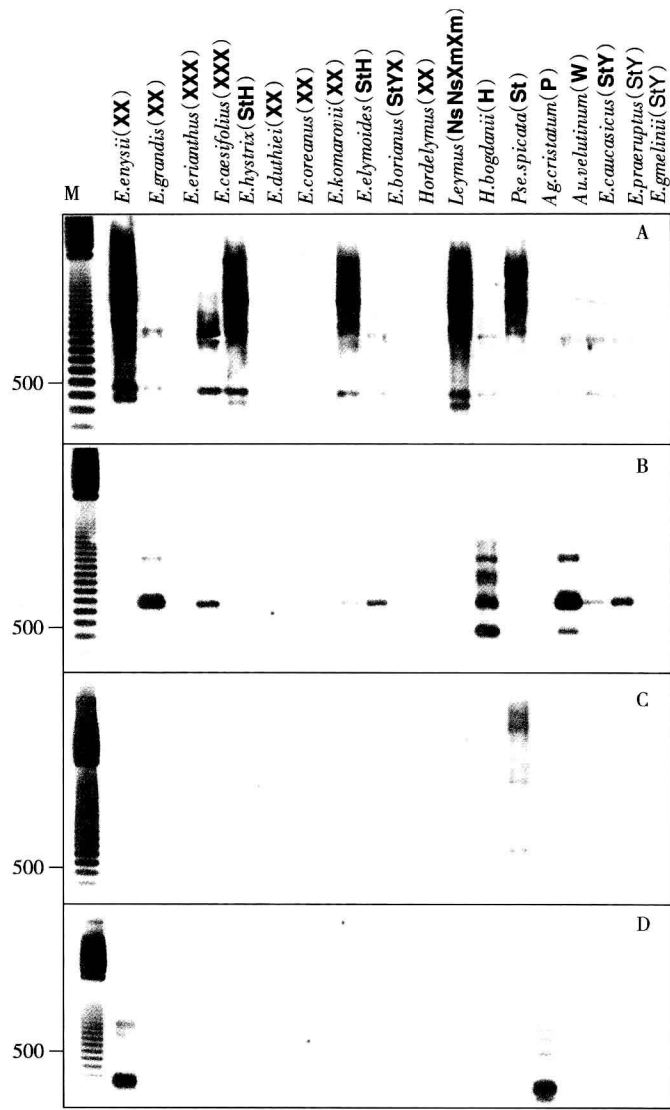


图 1-3 不同物种的 DNA 与染色体组特异性克隆杂交结果
[(A) pHch2 (H 染色体组); (B) pPlTaq2.5 (St 染色体组); (C) pAgc30 (P 染色体组); (D) pAuv13 (W 染色体组)。DNA 同 *Rsa* I 消化 (A), 同 *Taq* I 消化 (B), 同 *Bam*H I 消化 (C), 同 *Rsa* I 消化 (D)]

表 1-2 用十碱基引物 (Operon Technologies Inc., U. S. A.) 对小麦族物种进行的 RAPD 检测
(引自 Svitashv et al., 1998, 表 3)

属 种	倍性	St 染色体组			Y 染色体组			Ns 染色体组	
		OPA2	OPB08	OPN0	OPB14	OPG15	OPL18	OPK07	OPW05
<i>Agropyron cristatum</i>	2x	—	+	—	++	+	—	—	+
<i>Australopyrum velutinum</i>	2x	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Elymus coreanus</i>	4x	+	+	—	—	+	—	++	++

(续)

属 种	倍性	St 染色体组			Y 染色体组			Ns 染色体组	
		OPA2	OPB08	OPN0	OPB14	OPG15	OPL18	OPK07	OPW05
<i>E. duthiei</i>	4x	—	—	—	—	++	—	++	++
<i>E. elimoides</i>	4x	++	++	++	—	—	—	—	—
<i>E. enysii</i>	4x	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>E. grandis</i>	4x	++	++	++	++	++	++	—	+
<i>E. hystrix</i>	4x	—	++	—	—	—	—	—	+
<i>E. komarovii</i>	4x	—	—	—	—	+	—	++	++
<i>E. borianus</i>	6x	+	++	—	+	++	++	—	+
<i>E. caesiifolius</i>	6x	++	++	++	+	++	++	—	+
<i>E. erianthus</i>	6x	—	—	—	—	+	—	++	++
<i>Hprdelymus eupropaeus</i>	4x	—	—	—	—	—	—	+	++
<i>Hordeum bogdanii</i>	2x	—	+	—	—	+	++	—	—
<i>Leymus arenarius</i>	8x	+	+	—	—	+	—	++	++
<i>Pseudoroegneria spicata</i>	2x	++	+	++	—	—	—	—	—

注：“—”、“+”及“++”分别表示染色体组特异 RAPD 带不存在，或存在，及其强度。

2005 年，新西兰的 Alan V. Stewart、Nick Ellison 与 H. E. Connor 以及瑞典农业科学大学的 Björn Salomon 在第 5 届国际小麦族学术讨论会上发表一篇题为“Genomic constitution of the New Zealand Triticeae”的论文。报道了他们对叶绿体 DNA (cpDNA) 的 *trnL* (UAA) 基因内含子序列以及核内核糖体 DNA 内部转录间隔区 (ITS) 的分析研究结果。用引物 c 与 d 对叶绿体 DNA 区段聚合酶链反应扩增 (Taberlet et al., 1991)，而 ITS 区段用引物 EC-1 与 EC-2 进行聚合酶链反应扩增 (Williams et al., 2001)。聚合酶链反应产物提纯并直接测序。用 Meg Align (DNASTAR) 对 DNA 序列排序，并用人工调整到最佳序列对比。用引导 PAUP (4.0b10 形式; Swofford, 2002) 进行最简练分析，引导程序样本 100 用作波节支持评估。

ITS 序列分析在图 1-4 中把六倍体的种 (*Elymus solandri*、*E. sacandros*、*E. falcis*、*E. apricus*、*E. multiflorus*) 与八倍体的 (*E. tenuis*) 聚在一起，四倍体的种 (*Stenostachys laevis*、*S. racilis*) 与 *Elymus enysii* 聚在一个分支。*Elymus* 不与 *Pseudoroegneria* 聚在一起，他们认为 IYS 主要序列在六倍体与八倍体种分支是反映 Y 染色体组。而主要 ITS 序列在 *Australopyrum*、*Stenostachys* 与 *E. lymus enysii* 是反映 W 染色体组。

叶绿体 DNA 序列把新西兰的分类群分别聚在三支，二倍体的 *Australopyrum* 聚在一起而与 *Agropyron* 相邻，反映了 W 染色体组与 P 染色体组的区别及其相近似性。以分子分析验证了细胞学观察的结论。四倍体的 *Elymus enysii* 与 *Stenostachys gracilis*、*S. laevis* 与 *Hordeum* 聚在一起，反映它们共同含有 H 染色体组 (图 1-5)。

对于这一试验分析，编著者询问了这一报告的第一作者 Alan Stewart。他来信称 “We did not have any plants of *Elymus tenuis*. It is difficult for us to find. These plants are not common.” “We did however have access to the Genbank ITS sequence carried out by Auckland University.” 由此看来一个重要信息是 *Elymus tenuis* 不是一个常见的种群，是

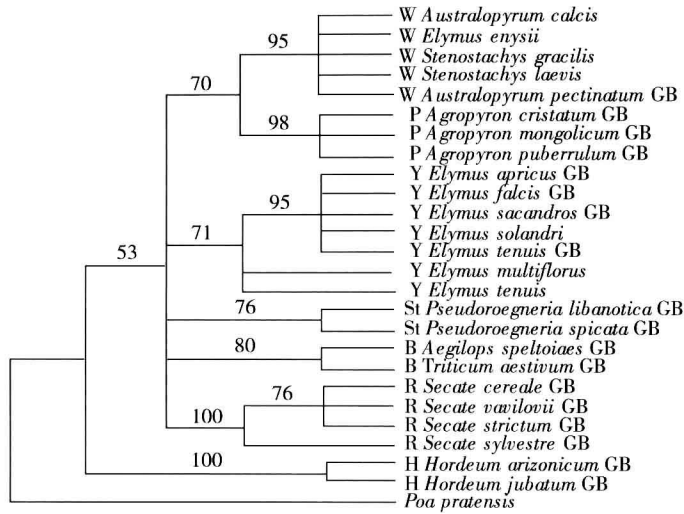


图 1-4 基于最简练分析的内部转录间隔区 (ITS) 严格共有序列系统树
 [GB=序列来自 GenBank; *Poa pratensis* 序列作为外群; 引导程序法值 (bootstrap value) 标明在干枝上; 大写字母表示可能的染色体组]
 (引自 Stewart, Ellison 与 Salomon, 2005, 图 1)

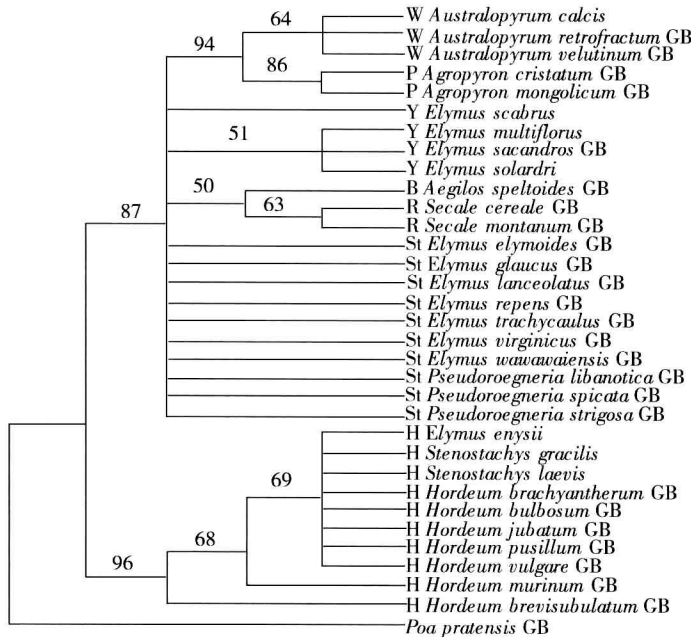


图 1-5 基于最简练分析的叶绿体 DNA (cpDNA) 严格共有序列系统树
 [GB=序列来自 GenBank; *Poa pratensis* 序列作为外群; 引导程序法值 (bootstrap value) 标明在干枝上]
 (引自 Stewart, Ellison 与 Salomon, 2005, 图 2)