

# 小麦族

# 生物系统学

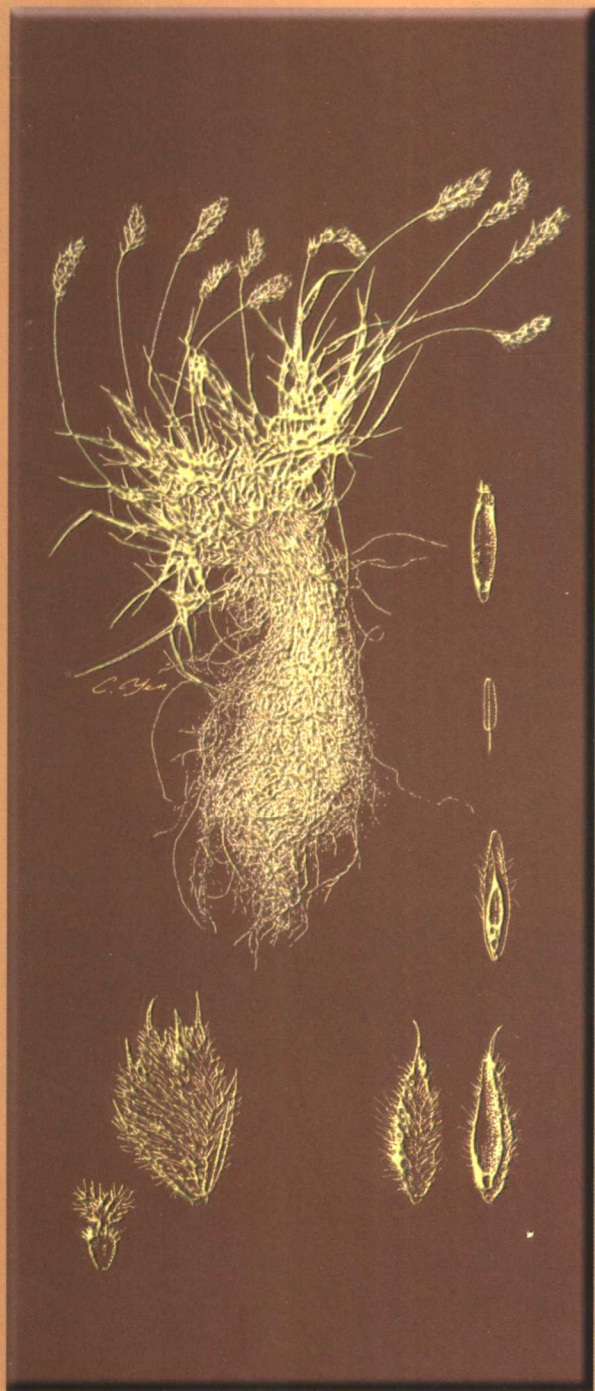
第三卷

仲彬草属 杜威草属 冰草属 南麦属 花鳞草属

颜济 杨俊良

伯纳德 R. 包姆 编著

中国农业出版社



# 小麦族

## 生物系统学

中国科学院植物研究所 编

中国科学院植物研究所  
中国科学院图书馆  
中国科学院图书馆



# 小麦族生物系统学

第三卷

仲彬草属 杜威草属 冰草属  
南麦属 花鳞草属

颜 济 杨俊良 伯纳德 R. 包姆 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3卷/颜济, 杨俊良, (加) 包姆编著. —北京: 中国农业出版社, 2006. 9

ISBN 7-109-11146-6

I. 小... II. ①颜...②杨...③包... III. 小麦属—植物生态学 IV. Q949. 71

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2006) 第 110348 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 100026)

出版人: 傅玉祥

责任编辑 孟令洋

---

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2006 年 10 月第 1 版 2006 年 10 月北京第 1 次印刷

---

开本: 787mm×1092mm 1/16 印张: 20.25 插页: 2

字数: 465 千字

定价: 150.00 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

从第三卷起，包括的属种都是多年生属种。

从 Carl von Linné 建立科学分类学起就是为了确定并记录分类群的客观存在，以及它们的相互关系及其系统地位。长期以来由于科学与技术发展的局限性，主要依靠形态对比来分析研究，也就是说研究分析分类群的表型。从现代遗传学研究我们知道，表型是显性基因与中间性基因与环境相互作用的产物（杂合状态下，隐性基因不表达），表型（P）与遗传（H）及环境（E）是可变的函数关系，即： $f(H \cdot E) = P$ 。用表型（P）——形态特征，去反推其本质——遗传（H）系统，是逆定理，它是常不成立的。我们在这后面三卷中将遇到单纯用形态学分析带来的差错。形态学分析当然是重要，它是我们认识分类群的第一步。但是不用实验科学技术来进一步研究，就不能排除用逆定理推断带来的差错。只有排除了这些差错才可能在理论上建立符合客观实际的系统与确定真实的物种，在利用种质资源时才可以少走弯路。下面我们先介绍一个后面几卷将要遇到的一大群分类群的现代实验遗传学研究成果所概括得来的系统图，它将纠正当前系统学上的一些错误。本卷介绍的两个新属，也是在这个系统图分析的基础上鉴定出来而建立的。图 1 是基于染色体组分析成果显示出来的系统关系图。

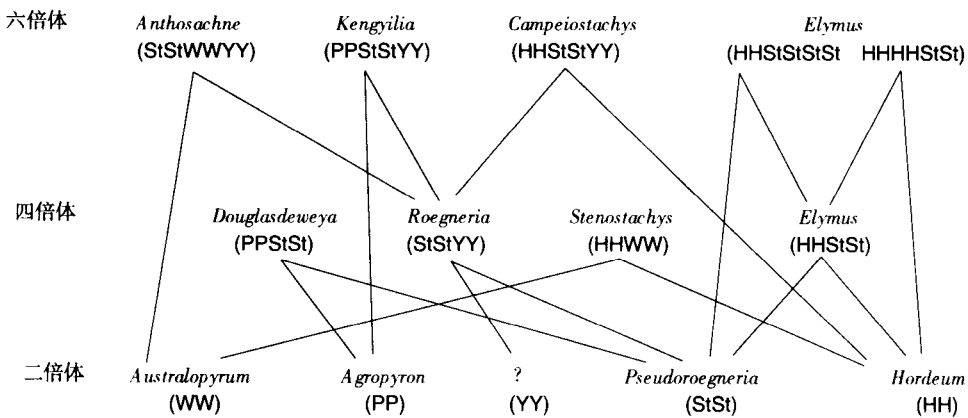


图 1 基于染色体组分析建立的 *Agropyron*、*Anthosachne*、*Australopyrum*、*Campeioestachys*、*Elymus*、*Hordeum*、*Kengyilia*、*Douglasdeweya*、*Pseudoroegneria*、*Roegneria* 与 *Stenostachys* 属的系统关系

这第三卷第一篇介绍的仲彬草属（*Kengyilia*）与杜威草属（*Douglasdeweya*）都是近年来按细胞遗传学的研究成果建立的属。仲彬草属从鹅观草属（*Roegneria*）中分出，杜威草属从拟鹅观草属（*Pseudoroegneria*）中分出。仲彬草属中有 8 个新种与两个新变种是近年来新描述的，加上 17 个新组合。从细胞学来看，仲彬草属以含 P、St 及 Y 染色体组

为特征。从目前的观察研究应订正为24个种,因为其中有一个是不育的属间杂种。但是它在形态上完全像仲彬草属,因而还是把它包括在仲彬草属中。杜威草属含两个种。从细胞学来看,杜威草属以含P及St染色体组为特征。仲彬草属的分化中心应当是中国西部,因为绝大多数的种在那里发现。这些种都分布在严酷的高海拔地带,而其中一些还生长在极端干旱的地区。杜威草属是高加索地区的特有属。我们这一工作不仅仅是为分类学家,同时也为遗传学家利用有潜能的有用基因用于谷类作物的改良以及原位保护。这一专著基于野外采集调查、活体以及凭证蜡叶标本的研究。本卷多数凭证标本存于SAUT!。

这第一篇是我们三人合作研究小麦族遗传种质资源的成果。小麦族野生近缘植物含有许多重要谷物如像小麦与大麦,生长在不同环境同时含有有用的遗传物质可用于谷物改良,特别是仲彬草属,可能对抗寒与抗旱做出贡献。

仲彬草属的一些种是自然牧场的重要组分。例如,*K. mutica*就是青海省贵德县草原的主要建群种;而在中国青海玉树高海拔地区牦牛、绵羊啃食的主要牧草之一就是*K. thoroldiana*。

仲彬草属一些种生长在高海拔,彼此分布分散,不是那么易于找寻与采集。编写这一专著的一个目的就是为便于找寻与鉴定这些物种。虽然这一专著为遗传物质利用便于找寻这些物种,它的目的也为这些潜在有用遗传资源的保护提供信息。

第二篇介绍的3个属在遗传系统学上是很特殊的属,冰草属(*Agropyron*)、南麦属(*Australopyrum*)与花鳞草属(*Anthosachne*)。除冰草属与南麦属外,花鳞草属与第一篇的仲彬草属(*Kengyilia*)、杜威草属(*Douglasdeweya*),以及第四卷的拟鹅观草属(*Pseudoroegneria*)、鹅观草属(*Roegneria*)、第五卷的披碱草属(*Elymus*)、冠麦属被毛组(*Lophopyrum* sect. *Trichophorae*)都是含有St染色体组的分类群。冰草属是含P染色体组的属,也是P染色体组供体。南麦属是含W染色体组的属,它也是W染色体组供体。在第四卷中将要介绍的拟鹅观草属是St染色体组的供体。本卷涉及的Y染色体组至今尚未找到供体。它是不是像小麦属的B染色体组由*Triticum speltoides*的B<sup>sp</sup>染色体组转变而来一样,由相近的染色体组转变而来?譬如St染色体组。虽然有人提出这样的推论(Lu, B.R. and Q. Liu, 2005),但至今还没有像B染色体组那样有力的确切证据足以证明这种转变。不过,也没有证据来否定Y染色体组是由St染色体组转变而来的推论。由于St染色体组与Y染色体组在澳洲与亚洲的存在,澳洲与亚洲又是地球史上分隔最久的两大古老板块,对适应温凉生态环境条件,分布于温带、亚热带的小麦族植物来说,澳洲与亚洲的St与Y染色体组又为现代热带所分隔。这些客观存在的地球历史都说明St与Y染色体组的分化与存在,均早于澳、亚两大板块分隔以及热带的位置确定在现在的位置之前。

冰草属在古典形态分类系统学上,曾经是一个十分混乱所谓广义的大属,即*Agropyron sensu lato*。把多年生小麦族的禾草中凡是小穗在穗轴节上单生的都纳入这个广义的冰草属中,一共超过100多个种(Sakamoto, 1964)。它把*Elymus*、*Eremopyrum*、*Festucopsis*、*Kengyilia*、*Leymus*、*Lophopyrum* (= *Elytrigia* 的大部分种)、*Pascopyrum*、*Pseudoroegneria*等属都混同在一起。英国的George Bentham与J.D. Hooker,以及后来的N.L. Bor, A. Melderis; 奥地利的Eduard Hackel; 瑞士的Edmond Boissier; 美国的

A.S.Hitchcock, Frank Lamson-Scribner; 日本的本田正次、桧山库三、大井次三郎; 俄罗斯的 A.A.Гроссгейм, В.П.Дробов, Б.А.Федченко, С.А.Невский, Н.Н.Цвелев, 都曾经是持这种广义冰草属主张的形态分类学家; 也正是他们主观的形态标准脱离了客观自然亲缘系统实际, 从而制造了这一起混乱。但是, 当时出现这样的问题主要是受历史条件所局限。细胞学与遗传学刚起步, 细胞遗传学与分子遗传学还未建立。不过 1976 年 Н.Н.Цвелев 在《苏联禾草》(Злаки СССР) 中, 1980 年 A.Melderis 等在 T.G.Tutin 等主编的 *Flora Europaea* 中, 以及早在 1959 年耿以礼就在《中国主要植物图说·禾本科》中都同意 С.А.Невский (1934) 后来提出的小属概念。当今的情况当然已大不相同, 根据现代实验生物学的观测, 已清楚地分辨出那种广义的冰草属是一群彼此亲缘关系相距甚远的群体。按现代实验生物学的观测数据来看, 以冰草属的模式种 *Agropyron cristatum* Gaert. 为标准, 冰草属应当是一个含 **P** 染色体组的多年生属。只有 *Kengyilia*、*Douglas-deweya* 与它有一定的亲缘外, 小麦族其他的属与它没有直接的亲缘关系。所谓的广义的冰草属也不为现代大多数学者认可, 这种守旧的观点会对遗传资源的利用带来不必要的麻烦与错误。当然在本卷中的冰草属不是“广义”的, 而是以 **P** 染色体组来界定的。

冰草属的 **P** 染色体组的遗传演化具有它的特殊性, 虽然 **P** 染色体组也演化出染色体间遗传基因互换, 以及倒位, 而形成的 **P** 染色体组亚型。但它具有的特殊高亲和基因的特殊效应, 使亚型间杂交亲和性很高, 减数分裂染色体配对很好, 结实率也高。因此, 除因倍性差异造成不育外, 亚型间并不能阻碍基因流的交换, 未能因亚型的差异形成独立的基因库。独立的基因库是一个独立的种必须具备的特征。这也是冰草属与小麦族其他属, 如 *Elymus*、*Kengyilia*、*Roegneria* 等, 显然不同的演化特征。说明一个问题, 即染色体组亚型的演化可以构成一个独立基因库, 形成一个种, 例如 *Kengyilia*; 但也可能染色体组亚型已演化形成, 却因具有特殊基因的调节作用而不能构成一个独立基因库, 不能形成一个种, 例如 *Agropyron*。早在 1984 年, Å.Löve 就对冰草属作出了以不亲和的染色体组倍性来划分种的尝试, 虽然为时过早, 由于还有许多分类群的染色体组倍性都还不知道, 因而出现一些差错。但现在看来, 他的主导思想是正确的。

*Australopyrum* (Tzvelev) Å.Löve 是澳洲独有的二倍体属, 含有独特的 **W** 染色体组。按属名原意可以称它为南麦属。

本卷中还有一个比较特殊的花鳞草属 (*Anthosachne* Steudel), 它是一个 150 多年前建立的老属, 长期不为人们所承认, 但按现代实验生物学的数据来看, 有必要来恢复这个古老属的应有的独立地位。虽然属的划分是带有人为性的, 但应尽力使它与客观存在相吻合, 才便于资源的保存与利用。从这个基点出发, 我们认为应当恢复这个含 **W**、**St**、**Y** 染色体组组合十分特殊的属。过去我们曾经提出过由两个染色体组供体属的属名的组合名 *Australoroegneria* 来称呼这一些分类群, 但是 Ernst Gottlieb Steudel 发表的 *Anthosachne* 属名占先 (1854 年), 按国际植物学命名法的规定, 应该恢复 *Anthosachne* Steud. 的应有的名位。

这个属是亲缘关系联系澳亚两大洲的很独特的属, 它的 **W** 染色体组是大洋洲特有的, 而它的 **St**、**Y** 染色体组的组合却又是亚洲所特有的。现在的澳洲还没有找到 **St**、**Y** 染色体组组合的供体。它的存在, 本身就是在理论上研究小麦族演化历史以及澳、亚两洲植被演

化历史的重要标本。而这个属又是小麦族中唯一一个具有稳定的无融合生殖，孤雌生殖的属。更有趣的是它的居群间杂交也常不亲和。也有一些居群有严格的自花传粉特性，与第二卷中介绍过的带芒草属（*Taeniantherum*）多少有些相似，但形成的机制还不尽相同。因此，也带来分类等级划分上一些特殊问题。在 *Agropyron* 属中是促成杂交亲和的基因系统而使染色体组亚型间也不构成生殖隔离；在 *Anthosachne* 属中恰好相反，特殊基因使居群间也产生不亲和。

本卷要向读者介绍的就是上述这些属的生物系统学。

2003 年初冬编著者完成第一篇英文书稿于加拿大渥太华

2004 年秋第一篇译成中文稿于雅安八家村

2005 年夏完成第二篇于美国加州戴维斯

# 目 录

## 序言

## 第 一 篇

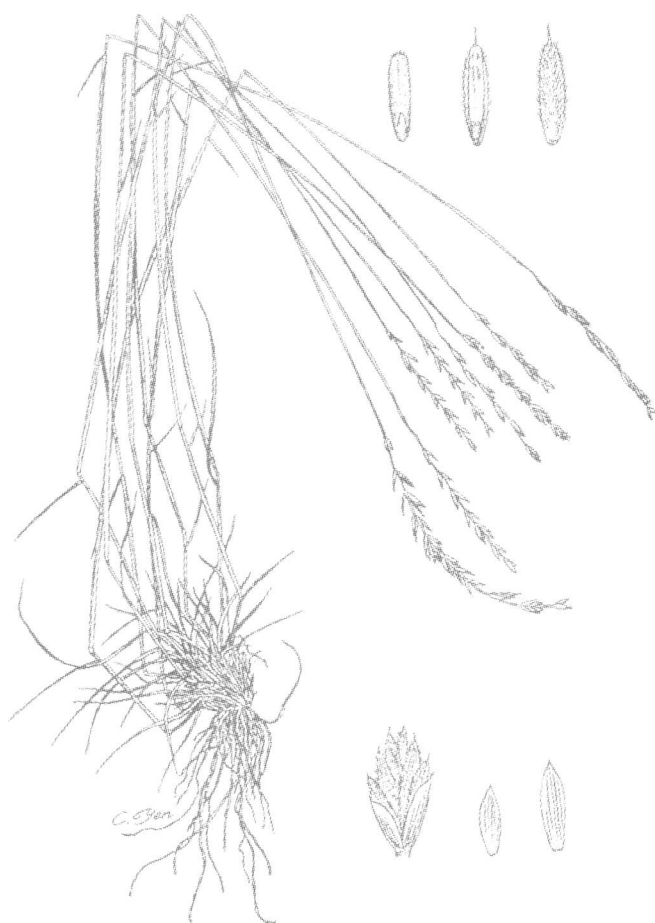
|                                                   |     |
|---------------------------------------------------|-----|
| 一、仲彬草属 (Genus <i>Kengyilia</i> ) 的生物系统学 .....     | 3   |
| (一) 前言 .....                                      | 3   |
| (二) 仲彬草属的系统学地位 .....                              | 6   |
| (三) 仲彬草属的界限 .....                                 | 15  |
| (四) 仲彬草属的分类 .....                                 | 18  |
| 二、杜威草属 (Genus <i>Douglasdeweya</i> ) 的生物系统学 ..... | 99  |
| (一) 杜威草属的研究历程 .....                               | 99  |
| (二) 杜威草属的分类 .....                                 | 108 |
| 后记 .....                                          | 117 |

## 第 二 篇

|                                                  |     |
|--------------------------------------------------|-----|
| 三、冰草属 (Genus <i>Agropyron</i> ) 的生物系统学 .....     | 121 |
| (一) 冰草属的古典形态分类学简史 .....                          | 121 |
| (二) 冰草属的实验生物系统学研究 .....                          | 136 |
| (三) 冰草属的分类 .....                                 | 155 |
| 后记 .....                                         | 168 |
| 四、南麦属 (Genus <i>Australopyrum</i> ) 的生物系统学 ..... | 179 |
| (一) 南麦属的古典形态分类学简史 .....                          | 179 |
| (二) 南麦属的实验生物系统学研究 .....                          | 180 |
| (三) 南麦属的分类 .....                                 | 186 |
| 五、花鳞草属 (Genus <i>Anthosachne</i> ) 的生物系统学 .....  | 195 |
| (一) 花鳞草属的古典形态分类学简史 .....                         | 195 |
| (二) 花鳞草属的实验生物系统学研究 .....                         | 197 |
| (三) 花鳞草属的分类 .....                                | 224 |
| 后记 .....                                         | 236 |
| 附录: 冰草属种名录 .....                                 | 240 |
| 致谢 .....                                         | 311 |

# 第一篇

颜济 杨俊良 伯纳德 R.包姆 编著





# 一、仲彬草属(*Genus Kengyilia*)的生物系统学

## (一) 前 言

仲彬草属 (*Genus Kengyilia*) 是颜济、杨俊良根据形态学与细胞学研究结果建立的, 首先在中国帕米尔高原的非常干旱的石质荒漠“戈壁”中发现一个可能属于鹅观草属拟冰草组 (*Roegneria* Section *Paragropyron*) 的新种, 经研究应为新属新种, 定名为 *Kengyilia gobicola* C. Yen et J. L. Yang。在 1990—1996 年间相继又发现了 8 个属于仲彬草属的新种, 15 个新组合一半多是从鹅观草属拟冰草组转入仲彬草属的, 同时, 加上自己认定的 9 个变种。在这本专著中认定了 24 个种, 其中一个不育的可能是一个属间杂种 (表 1-1)。这个属最初发现分布于中国西部, 而它大部分分布在中亚与喜马拉雅高海拔地区。属名是为纪念知名的中国植物学家耿以礼, 他认为在小麦族中有一些种介于冰草属与鹅观草属之间的类群, 这就是我们认定的仲彬草属。

仲彬草属 (*Genus Kengyilia*) 的这一类群的物种最先发现的是 *Kengyilia thoroldianan* (Oliver) C. Yen, J. L. Yang et Baum, 当时它名为 *Agropyron thoroldianan* Oliver。第二个被发现的是 *Kengyilia melanthera* (Keng) J. L. Yang, C. Yen et Baum, 最先它被命名为 *Agropyron melathera* Keng。其后, 耿描述了 8 个新种, 把它们放在鹅观草属中 (Keng and S. L. Chen, 1963), 现在组合在仲彬草属 (*Genus Kengyilia*) 中。所有这 8 个种 Цвелев (1968) 都把它们放在冰草属中, 后来其中一些, Löve (1984) 与 Цвелев (1976) 又把它们放在披碱草属 (*Elymus*) 中。

发现 *K. gobicola* 以后, 又有一些新种发现, 同时又从其他一些属组合一些种到仲彬草属中 (Baum et al., 1991; Yang and Yen, 1993; Yang et al., 1992; Yen et al., 1998), 大约有 22 个 *Kengyilia* 属的种被另一些分类学者组合到小麦族其他属中 (表 1-1)。粗略看来把这些种分类为 *Kengyilia* 属只是不同的观点。认定 *Kengyilia* 属是具有坚实的实验科学的研究基础, 基于把含有 **St**、**Y** 与 **P** 染色体组的种组成一个属, 这将有利于改良小麦族的谷物、牧草及草原时利用遗传资源。实际上许多 *Kengyilia* 属的种生长在非常严酷的生境之中, 例如 *K. thoroldianan* 分布于极端高寒地区, *K. gobicola* 生长在极端干旱的荒漠之中。许多种的群体小而分散, 因此不太容易寻找。

对仲彬草属 (*Genus Kengyilia*) 有兴趣的一个理由就是实用。这个属与其他多年生小麦族一道形成一个巨大的遗传资源基因库, 可用于一年生谷物的改良 (Dewey, 1984)。对谷物与牧草育种家有效利用与保护这些资源, 知道自然生境中在哪里以及如何找到这些资源也是非常重要的。

表1-1 仲彬草属 (*Kengyilia*) 种的命名史  
(+仍然为种; +后加ss表示亚种)

| Kengyilia species                                              |                    |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |
|----------------------------------------------------------------|--------------------|-----------|--------------------|-------------------|-------------|------------------------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------------|-------------------------------------------|-----------------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|
|                                                                | Agropyron Gaertner | Elymus L. | Elytrigia Desvcaux | Roegneria C. Koch | Triticum L. | Agropyron Subgenus Elytrigia sect. Hyalolepis Nevski | Elytrigia sect. Hyalolepis Nevski | Elymus sect. Hyalolepis (Nevski) A.Löve | Agropyron sect. Gouldia (Husnot) Holmberg | Elytrigia sect. Gouldia (Husnot) Drobow | Elymus sect. Gouldia (Husnot) Tzvelev | Roegneria sect. Cynopoa Nevski | Roegneria sect. Paragropyron Keng |
| 1.alaica (Drobow) J.L. Yang, Yen et Baum, 1993                 | +                  |           |                    |                   |             | +                                                    | +                                 | +                                       |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |
| 2.alataica (Dobow) J.L. Yang, Yen et Baum, 1993                | +                  | +         | +                  |                   |             | +                                                    | +                                 | +                                       |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |
| 3.batalinii (Krasn.) J.L. Yang, Yen et Baum, 1993              | +                  | +         | +                  |                   | +           | +                                                    | +                                 | +                                       |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |
| 4.carinata (Ovcz. & Sidorenko) J.L. Yang, Yen et Baum, 1997    |                    |           |                    | +                 |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |
| 5.eremopyroides Nevski ex J.L. Yang, Yen et Baum, 1997         |                    |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |
| 6.gobicola Yen et J.L. Yang, 1990                              |                    |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |
| 7.grandiglumis (Keng & S.L. Chen) J.L. Yang, Yen et Baum, 1992 | +                  | +         |                    | +                 |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         | +                                     |                                | +                                 |
| 8.guidenensis C. Yen, Yang et Baum, 1995                       |                    |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |
| 9.habathenensis B.R. Baum, Yen et Yang, 1991                   |                    |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |
| 10.hirsuta (Keng & S.L. Chen) J.L. Yang, Yen et Baum, 1992     | +                  | +         |                    | +                 |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         | +                                     |                                | +                                 |
| 11.kaschgarica (D.F. Cui) L.B. Cai, 1996                       |                    | +         |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |
| 12.kokonorica (Keng & S.L. Chen) J.L. Yang, Yen et Baum, 1992  | +                  | +         |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         | +                                     |                                | +                                 |
| 13.kryloviana (Schischk.) C. Yen, Yang et Baum, 1997           | +                  |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                           |                                         |                                       |                                |                                   |

(续)

| Kengyilia species                                                  |                    |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           |                                         |                                |                                   |
|--------------------------------------------------------------------|--------------------|-----------|--------------------|-------------------|-------------|------------------------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------------|---------------------------------------------|-------------------------------------------|-----------------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|
|                                                                    | Agropyron Gaertner | Elymus L. | Elytrigia Desvieux | Roegneria C. Koch | Triticum L. | Agropyron Subgenus Elytrigia sect. Hyalolepis Nevski | Elytrigia sect. Hyalolepis Nevski | Elymus sect. Hyalolepis (Nevski) A.Löve | Agropyron sect. Goulardia (Husnot) Holmberg | Elytrigia sect. Goulardia (Husnot) Drobow | Elymus sect. Goulardia (Husnot) Tzvelev | Roegneria sect. Cynopoa Nevski | Roegneria sect. Paragropyron Keng |
| 14.laxiflora( Keng & S.L.Chen) J.L.Yang, Yen et Baum, 1992         |                    | +         |                    | +                 |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           |                                         |                                | +                                 |
| 15.laxistachya L.B.Cai et D.F. Cui, 1996                           |                    |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           |                                         |                                | +                                 |
| 16.melanthera( Keng & S.L. Chen ) J.L. Yang, Yen et Baum, 1992     | +                  | +         |                    | +                 |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           | +                                       | +                              | +                                 |
| 17.mutica( Keng ex Keng & S.L. Chen ) J.L. Yang, Yen et Baum, 1992 | +                  | +         |                    | +                 |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           | +                                       | +                              | +                                 |
| 18.pamirica J.L. Yang et Yen, 1993                                 |                    |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           |                                         |                                |                                   |
| 19.pulcherrima Grossh. ) C. Yen, Yang et Baum                      | +                  |           | +                  |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           |                                         |                                |                                   |
| 20.rigidula( Keng & S.L. Chen ) J.L. Yang, Yen et Baum, 1992       |                    | +         |                    | +                 |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           | +                                       |                                | +                                 |
| 21.tahelacana J.L. Yang, Yen et Baum, 1993                         |                    |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           |                                         |                                |                                   |
| 22.thoroldiana( Oliver ) J.L. Yang, Yen et Baum, 1992              | +                  |           |                    | +                 |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           | +                                       |                                | +                                 |
| 23.zhaoensis J.L. Yang, Yen et Baum, 1993                          |                    |           |                    |                   |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           |                                         |                                |                                   |
| 24.stenachya( Keng & S.L. Chen ) Yang, J.L., Yen et Baum           | +                  | +         |                    | +                 |             |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           | +                                       |                                | +                                 |
| Sum ( Total transfers from each category )                         | 12                 | 11        | 6                  | 10                | 1           |                                                      |                                   |                                         |                                             |                                           |                                         |                                |                                   |

## (二) 仲彬草属的系统学地位

### 1. 形态学

仲彬草属 (*Kengyilia*) 隸属禾本科小麦族。它具有特殊的染色体组组合, 由 **P**、**St** 与 **Y** 三个染色体组组成, 模式种 *Kengyilia gobicola* C. Yen et J. L. Yang。从 1990 到 1996 的分析研究来看, 这个属共发表了 8 个新种, 16 个新组合与 9 个变种。

耿以礼与其合作者 (Keng et al. 1957, 1959) 指出, 有一群物种其外稃具毛, 颖有明显的脊, 小穗排列紧密, 具有发育不良的顶端小穗。这些性状在形态学上显示出它们介于冰草属 (*Agropyron*) 与鹅观草属 (*Roegneria*) 之间呈中间性状, 基于这些特点在鹅观草属 (*Roegneria* C. Koch) 中建立一个新组拟冰草组 (section *Paragropyron* Keng), 以 *Roegneria thoroldiana* (Oliv.) Keng 作为模式种。这一模式种是基于分布于中国西藏的 *Agropyron thoroldianum* Oliv. [Oliver 发表在 Hooker, Icon. Pl. 23t. 2262 (1893), 根据模式标本 Thorold 采集的 No. 108]。

仲彬草属的种过去不同作者有不同的分类处理。Oliver (1893) 把 Thorold 所采的 108 号标本定为冰草属的一个新种。Невский (1934) 与 Цвелев (1976) 把许多种放在偃麦草属 (*Elytrigia*) 的 section *Hyalolepis* 组中。耿以礼、陈守良 (1963) 及耿以礼 (1959) 把它们放在鹅观草属拟冰草组中。杨锡麟 (1987) 遵循耿以礼的处理, 但是他把疏花鹅观草系 (series *Laxiflorae*) 从拟冰草组中拿出来组合到鹅观草属的犬草组 (section *Cynopoa*) 中。Löve (1984) 把它们组合到披碱草属 (*Elymus*) 的哥达尔迪亚组 (section *Goudardia*) 之中。Yen and J. L. Yang (1990) 以及 J. L. Yang et al. (1992) 基于这一类禾草具有独特的染色体组组合与独特的形态特征而把它们建立一个独立的属 *Kengyilia*。

作者研究了仲彬草属以及与它相近的冰草属、披碱草属、鹅观草属的一些形态性状。这 4 个属作者用了 100 个有代表性的种进行数量研究; 排除检索性状, 例如那些属检索表区分性状 (Baum et al., 1991), 测量了 290 份标本的形态性状并进行标准的判别分析 (discriminant analyses) (Baum et al., 1995)。这些性状的分析支持 *Agropyron*、*Elymus*、*Kengyilia* 与 *Roegneria* 4 个属的划分。这 4 个属为线性判别函数所支持符合率超过 83% (见 Baum et al., 1995, 表 3 与图 1)。

不包括在 Baum et al. (1995) 分析的 4 个属的其他近缘属种中, *Elytrigia* 属在现代生物系统学中已不再存在, 但它所包括的物种与这 4 个属完全不同, 其小穗脱节于颖之下, 颖脉平行。近年来细胞学的研究指出, *Elytrigia* 属应当分为两部分: 一部分是 *Elytrigia repens*, 也是这个属的指定模式种 (lectotype), 它含有 **H** 与 **St** 染色体组 (Assadi Runemark, 1995; Vershinin et al., 1994), 应当组合到披碱草属 (*Elymus*) 中。另一部分含有 **E<sup>a</sup>** 或 **E<sup>b</sup>** 或 **E<sup>a</sup>E<sup>b</sup>** 与 **St** 染色体组 (Wang, 1985; Liu and Wang, 1989, 1992, 1993a, 1993b; Xu and Conner, 1994), 它们属于 *Lophopyrum*。正如已指出的, 在形态学上这两部分的物种都与仲彬草属完全不同。

## 2. 细胞学

仲彬草属 18 个种与变种曾做过细胞学观察试验。观察结果表明它们全是六倍体，由 **P**、**St** 与 **Y** 染色体组组成， $2n=42$ 。特别是 **P** 染色体组长大的染色体有两对随体位于 **4P** 与 **6P** 上，非常容易与其他两组染色体相区别。这是对 **P** 染色体组非常好的细胞学标记。**P**、**St** 与 **Y** 染色体组组合首先由颜济与杨俊良发现 (1990)。其后在其他仲彬草属的物种中相继证实 (Jensen, 1990a, 1990b, 1996; Baum et al., 1991; Yang et al., 1993; Sun et al., 1993, 1994; Zhou, 1994; Zhang et al., 1998)。

随体染色体的二次缢痕是核仁形成体，它所载 DNA 序列译制核糖体 RNA。因此，遗传上随体染色体决定核糖核蛋白体的性质也就是决定细胞质的性质。一个杂种起源的物种，细胞质来自母本，应当与来自随体染色体的细胞质相一致 (图 1-1) (Morrison, 1953; Kihara, 1959)。因此，生活时间较长的杂种，例如异源多倍体种，在核型分析时随体染色体可用于鉴别可能的母本种。核型分析的结果证明仲彬草属的随体染色体属于 **P** 染色体组。如果仲彬草属随体染色体属于 **P** 染色体组，则父本应当含 **St** 与 **Y** 染色体组。四倍体的鹅观草属的物种正好符合这个要求。

在中国西部与中亚亚得里亚海自然植被中，二倍体的冰草属与鹅观草属生长在一起随

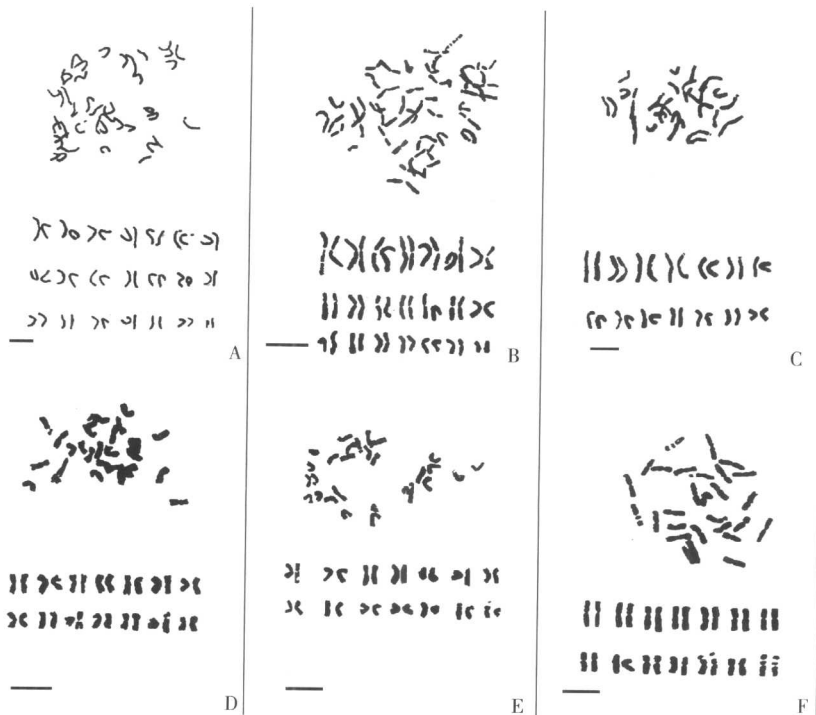


图 1-1 *Douglasdevexa*、*Elymus*、*Kengyilia* 与 *Roegneria* 的核型 (横线 = 10 $\mu$ m)

A. *K. batalinii* var. *nana* (J. L. Yang, C. Yen et Baum) J. L. Yang, C. Yen et Baum B. *K. zhaosuensis* J. L. Yang, C. Yen et Baum C. *D. wangii* C. Yen, J. L. Yang et B. R. Baum D. *Elymus sibiricus* (L.) L. E. *E. caninus* (L.) L. F. *Roegneria caucasica* C. Koch

处可见（图 1-2）。仲彬草的物种必然是二倍体的冰草与父本四倍体的鹅观草进行天然杂交，再经染色体自然加倍恢复育性而形成新的六倍体（图 1-3）。



图 1-2 *Agropyron pectiniforme* P 染色体组的潜在的供体，与 St 和 Y 染色体组潜在供体 *Roegneria glaberrima* 及 *R. gmelinii* 在新疆布尔津生长在一起（在这一地点的附近，*R. abolinii*，*R. sylvatica*，*R. ugamica* 也有分布）

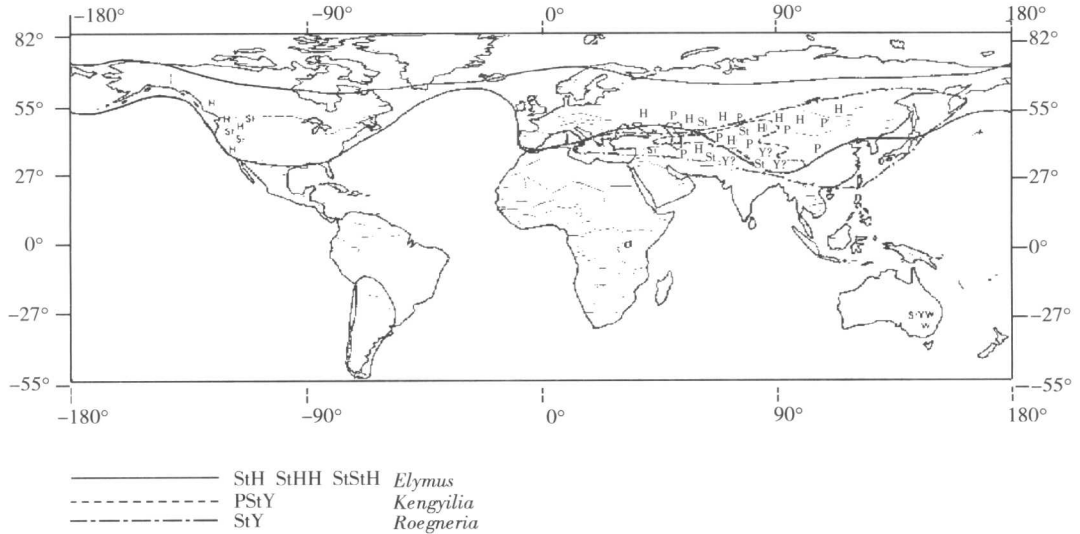


图 1-3 *Elymus*、*Kengyilia* 与 *Roegneria* 包括其染色体组供体分布示意图

Wang et al. (1986) 发现 *Douglasderweya wangii* C. Yen, J.L. Yang et Baum 是一个四倍体而具有 P 与 St 染色体组。核型分析表明它的随体染色体也是 4P 与 6P，说明它的母本也是一种二倍体冰草。虽然仲彬草与它含有两组相同的染色体组，但它的父本不是鹅观草属 (*Roegneria*) 的植物而是拟鹅观草属 (*Pseudoroegneria*) 的植物，它们之间没有