



小麦族

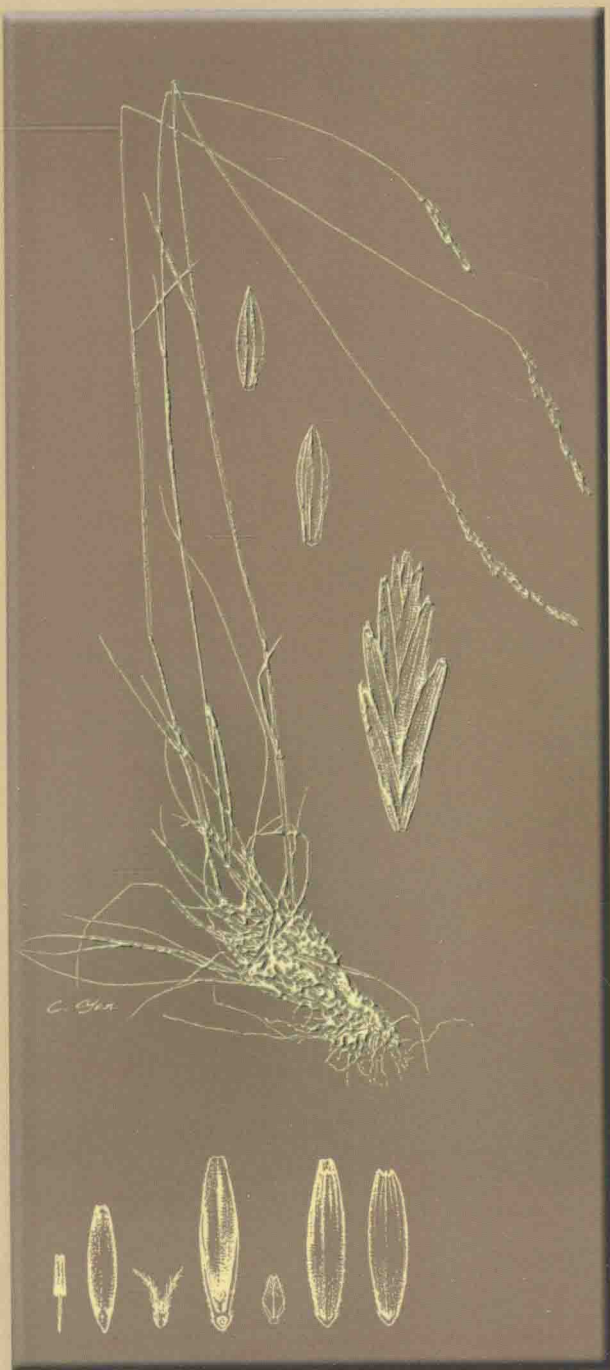
生物系统学

第五卷

曲穗草属 披碱草属 牧场麦属 冠毛麦属 毛麦属
大麦披碱草属 拟狐茅属 网鞘草属 沙滩麦属

颜济 杨俊良 编著

中国农业出版社

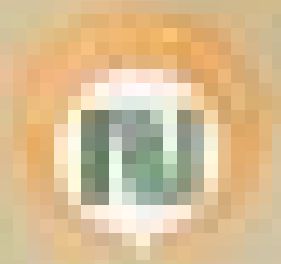


小麦族

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



国家科学技术学术著作出版基金资助出版

小麦族生物系统学

第五卷

曲穗草属 披碱草属 牧场麦属 冠毛麦属 毛麦属
大麦披碱草属 拟狐茅属 网鞘草属 沙滩麦属

颜 济 杨俊良 编著

中国农业出版社



颜济、杨俊良在新疆布尔津沙漠红柳灌丛分布区考察小麦族植物

序 言

本书已出版了四卷，这第五卷也是最后一卷，其内容包括前四卷已介绍的各属以外的小麦族剩下的一些属，也就是曲穗草属 (*Compeiestachys* Drobov)、披碱草属 (*Elymus* L.)、牧场麦属 (*Pascopyrum* Á. Löve)、冠毛麦属 (*Lophopyrum* Á. Löve)、毛麦属 (*Trichopyrum* Á. Löve)，以及大麦披碱草属 [*Hordelymus* (Jessen) Haez.]、拟狐茅属 [*Festucopsis* (C. E. Hubbard) Melderis]、网鞘草属 (*Peridictyon* O. Seberg, S. Fredrikson, et C. Baden)、沙滩麦属 (*Psammopyrum* Á. Löve) 等几个小属。

曲穗草属 (*Compeiestachys* Drobov)：是苏联植物分类学家 Василий Петрович Дробов 建立的，发表在 1941 年出版的《乌兹别克斯坦植物志 (Флора Узбекский ССР)》第一卷中。它的模式种 *Compeiestachys schrenkiana* (F. et M.) Drob. 是含 **H**、**St**、**Y** 染色体组的分类群。这一分类处理正符合以染色体组为基础的自然生物系统学的建属原则。我们采用它是与我们的长期合作者 Bernad R. Baum 博士经过反复研究共同做出的决定，我们认为这是符合客观实际的最好的系统学处理。虽然我们曾经提出过以它的染色体组的组合将两个供体属名的组合词 *Hordeo-roegneria* 作为属名，但 В. П. Дробов 的命名在先，按国际植物命名法规应当承认属名 *Compeiestachys* Drobov 对这样一类分类群的合法性。

披碱草属 (*Elymus* L.)：是 Carl Linné 在 1753 年建立的老属。它的指定模式种 *Elymus sibiricus* L. 是含 **St** 与 **H** 两组染色体组的物种。它也是一个庞大的属，含有 83 个种、20 个变种以及一些称为变型的分类群（但我们认为变种与变型在自然遗传系统中是没有差别的，都是不同等位基因的不同组合，是同一级的；变型是人为臆定的等级，我们只承认变种）。它的分布区包括南、北美洲与欧亚大陆以及非洲，是小麦族分布最广的属。由于生态环境的差异，形态变异也很大。与赖草属一样，是一个多形性的属。因而过去形态分类学家就把它分为若干个属，如：披碱草属 (*Elymus*)、裂颖草属 (*Setanion*)、偃麦草属 (*Elytrigia*) 等。还把一些穗轴节上具单小穗的种归入广义的冰草属 (*Agropyron*) 或鹅观草属 (*Roegneria*)。但它们只含 **St** 与 **H** 两种染色体组，因而它们在生物系统学上是同属于一个属，即披碱草属 (*Elymus* L.)。在这里我们又看到单纯形态分类学带来的错误。

另外，从形态学来看曲穗草属与披碱草属是分不开的，是两个同形属 (cryptic genera)，但它们在系统起源上完全不同。就目前已知它所有的 11 个种来看，它们的随体染色体都是第 40 对与第 42 对，第 40 对具大随体，第 42 对具小随体。这正是 **Y** 染色体组的特征。现今已知 **Y** 染色体组，除大洋洲的六倍体花鳞草属含 **StStYYWW** 外，主要是鹅观草属含 **StStYY**，还没有发现有单独含 **Y** 染色体组的物种。也就是说曲穗草属是以鹅观草属的一个种为母本与一个含 **H** 染色体组的大麦属植物杂交演化形成的，它的起源与它在形态上相似的披碱草属是没有关系的。在自然系统上却完全不同，披碱草属是含 **St** 染色体

组的拟鹅观草属的物种与含 **H** 染色体组的大麦属大麦草组的物种杂交派生的。它们虽然来源系统不同,但它们都含有 **St** 与 **H** 这两组染色体组,且这两组染色体上的基因大都是强显性。因而曲穗草属的 **Y** 染色体组的隐性基因多被掩盖,它们虽然存在,但不表达。因此,曲穗草属与披碱草属的物种在形态上表达的同样是 **H** 与 **St** 两个染色体组,这两个属虽然系统起源完全不同,但它们在形态上却是分不开的。只有用细胞遗传学与分子遗传学的实验方法才能把它们区别开来。在这里我们又清楚地看到形态分类学的局限性。形态学观察是重要的,因为我们认识这些客观存在的物种首先是从它们的表型去认识它们的,就是从它们的形态特征去认识它们。在第三卷的序言中我们已指出,表型 (**P**) 是遗传本质 (**H**) 与环境条件 (**E**) 互作的产物,是遗传与环境互作的可变函数关系。再加上遗传显隐定律所确定的成对基因间的显隐性关系,从而决定从表型直接反推遗传本质可能带来错误。这就是逻辑学上的“逆定理常不成立”。由于遗传显隐性关系,形态分类学家看不到隐性 **Y** 染色体组的存在,这也就是一些形态分类学家常常把这些属混为一谈的根本原因。由于不同环境适应造成的表型差异,常导致形态分类学家把含相同染色体组的 *Elymus* 错误地分为一些不同的属。还有,如同把曲穗草属与鹅观草属混同在披碱草属一样,有人错误地把花鳞草属 (*Anthosachne*)、窄穗草属 (*Stenostachys*),以及赖草属 (*Leymus*) 的一些种也都混同在披碱草属中。在本卷中我们都将一一按实验检测的结果加以订正。

牧场麦属 (*Pascopyrum* Á. Löve): 是北美西北部重要的牧场野生禾草之一。它是异源四倍体披碱草属与异源四倍体赖草属间杂交形成的异源八倍体植物,含有 **St**、**H**、**Ns**、**Xm** 4 个染色体组。它是构成北美西北部草原植被的主要建群种之一,也是很独特的单种属。

Lophopyrum Á. Löve 与 *Thinopyrum* Á. Löve 是 Á. Löve 在 1982 年发表的两个属,他认为 *Lophopyrum* 是含 **E** 染色体组的属, *Thinopyrum* 是含 **J** 染色体组的属。这两个属发表在同一篇文章中,因此没有谁优先的问题。从实验分析的结果来看,这两个属的染色体组十分相近,只能是亚型间的关系,因此应当合并为一个属。目前学术界都承认其染色体组名称为 **E** 染色体组。但一些学者却把属名称为 *Thinopyrum*。我们认为,既然认为染色体组为 **E** 染色体组,就应按 Á. Löve 的设定用 *Lophopyrum* 为属名。按拉丁属名原意,我们把中文属名译为冠毛麦属。

Trichopyrum Á. Löve (毛麦属) 是 Á. Löve 在 1986 年发表的,是他将 *Elytrigia* 属的 Section *Trichophorae* (Nevski) Dubovik 独立出来成立的异源多倍体属,它含有 **E** 染色体组与 **St** 染色体组。显然,它是起源于含 **E** 染色体组冠毛麦属的物种与含 **St** 染色体组的拟鹅观草属的物种经天然杂交与染色体天然加倍而演化形成的分类群。

许多形态分类学家都认可的偃麦草属 (*Elytrigia*),也是由形态分类学家主观臆造的一个“大杂烩”或“垃圾箱”(Davis and Heywood, 1963),它包括了许多不同染色体组的分类群,其模式种 *Elytrigia repens* L. 是含 **HHSt¹ St¹ St² St²** 染色体组的分类群,应当属于披碱草属。模式种都是披碱草属的植物,根据这个模式种建立的属当然也就不能成立了。又如 *Elytrigia elongata*、*E. intermedia* 等, *Elytrigia elongata* 是含 **E** 染色体组的分类群,应当属于 *Lophopyrum* (冠毛麦属); *E. intermedia* 是含 **E^aE^bSt** 的分类群,属于

Trichopyrum (毛麦属)。*Elytrigia* 是以人为形态学标准来划分的属,是与自然生物系统不相吻合的,当然也就是错误的划分。虽然自然遗传系统学的先驱 Å. Löve 于 20 世纪 80 年代在缺乏试验数据的情况下在他的“*Conspectus of the Triticeae*”中估计 *Elytrigia* 是含 **E**、**J** 与 **S (St)** 染色体组的异元多倍体物群,但经 30 多年的实验检验,在自然系统中这样一类群也就是毛麦属。因此,在本书中也就不再加以承认。经实验检测确定的其中的一些种的染色体组的组成,则应按它的染色体组组成分别归入其他应归入的属中,例如其模式种 *Elytrigia reoens* (L.) Nevski,它是含 **St¹ St¹ St² St² HH** 染色体组的异源六倍体植物,应归入披碱草属 (*Elymus* L.)。其他如 *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski,含 **E^b E^b E^a E^a StSt** 染色体组,应归入毛麦属 (*Trichopyrum* Å. Löve)。迄今为止,实验分析的结果是,含有 **E**、**J** 与 **S (St)** 染色体组的异元多倍体植物,因为 **E** 与 **J** 是同一个染色体组的两个变型,即 **E^a** 与 **E^b**,加上 **St** 染色体组,应为毛麦属。

大麦披碱草属 [*Hordelymus* (Jessen) Haez.]:是中北欧林下特有的单种属。从它生长的生态环境与形态特征来看,很像赖草属林下赖草组的分类群,但它与赖草属在生物系统上毫无关系,过去 Å. Löve 估计它是带芒草属与大麦属大麦草组的分类群杂交起源,含有 **H** 与 **T** 染色体组。1994 年,经 R. von Bothmer、B. R. Lu 与 I. Linde-Laursen 通过杂交与 C-带核型分析,它与这两个属都没有亲缘关系,含有 **Xo** 与 **Xr** 两个来源不明的染色体组。

拟狐茅属 [*Festucopsis* (C. E. Hubbard) Melderis]:是小麦族中的一个二倍体属,含有它独特的染色体组。Å. Löve (1984) 把它定名 **L** 染色体组。

网鞘草属 (*Peridictyon* O. Seberg, S. Frederiksen et C. Baden):是 Seberg 等于 1991 年自拟狐茅属中分离出来的一个单种属,它含有 **Xp** 染色体组。拟狐茅属与网鞘草属都是分布于东南欧巴尔干半岛的小属,拟狐茅属也向西分布于北非摩洛哥北部。

Psammopyrum Å. Löve:按拉丁文原意,我们称它为沙滩麦属。它是一个异源多倍体属,分布于西欧到南欧,生长在海滨沙滩以及盐碱沼泽的多年生禾草。是由含 **E** 染色体组的 *Lophopyrum* Å. Löve 的个体与一个含 **L** 染色体组的 *Festucopsis* (C. E. Hubbard) Melderis 的个体间天然杂交演化形成的异源多倍体分类群。

小麦族包含有本书 (5 卷) 共介绍了 30 个属,两个亚属,464 个种,9 个亚种,186 个变种。这个根据现代实验生物学研究成果来全面整理订正小麦族客观存在的自然系统的专著,对 Åskell Löve 的尝试作了修正和补充,弥补了他的历史局限。这也是 O. Rosenberg、木原均、E. R. Sears、D. R. Dewey 这些先驱们开创的科学探索成果的汇总。门捷列耶夫在物质世界的原子-分子层次上汇集了实验成果,做出了《原子周期表》。我们所做的是生物层次,更确切地说,也就是物种层次、生物基因库层次,在小麦族这一局部的阐释。就目前而言,我们所分析研究的小麦族,亦还有许多物种未完成实验测试,但就基因库类别,属——这一等级来说,基本上是检测清楚的了。与 Å. Löve 的时代已经是大不相同,这是历史赋予我们所从事的这项工作。对未完成实验检测的物种继续进行分析研究,使这一领域的客观世界更加清晰,是这一领域科学研究的目所在,从而使这个系统更加完善,使人们对客观存在的认识更加符合实际,

对人类的经济目标进行的技术设计更有根据,也就是说,育种设计更合理、更切实可行,能更好地育成所需求的品种。这也就是本书编写的目的——为人类创造新知识,为技术设计提供可靠支撑。

编著者

2005 年开始编写初稿于美国加利福尼亚戴维斯

2006 年夏讨论曲穗草属与披碱草属于加拿大渥太华

2012 年定稿于美国加利福尼亚戴维斯

目 录

序言

一、曲穗草属 (Genus <i>Campeistachys</i>) 的生物系统学	1
(一) 曲穗草属的古典形态分类学简史	1
(二) 曲穗草属的实验生物学研究	6
(三) 曲穗草属的分类	31
后记	55
二、披碱草属 (Genus <i>Elymus</i>) 的生物系统学	58
(一) 披碱草属的古典形态分类学简史	58
(二) 披碱草属的实验生物学研究	94
(三) 披碱草属的分类	216
后记	359
三、牧场麦属 (Genus <i>Pascopyrum</i>) 的生物系统学	363
(一) 牧场麦属的古典形态分类学简史	363
(二) 牧场麦属的实验生物学研究	365
(三) 牧场麦属的分类	376
四、冠毛麦属 (Genus <i>Lophopyrum</i>) 的生物系统学	380
(一) 冠毛麦属的古典形态分类学简史	380
(二) 冠毛麦属的实验生物学研究	387
(三) 冠毛麦属的分类	443
五、毛麦属 (Genus <i>Trichopyrum</i>) 的生物系统学	473
(一) 毛麦属的古典形态分类学简史	473
(二) 毛麦属的实验生物学研究	478
(三) 毛麦属的分类	503
六、大麦披碱草属 (Genus <i>Hordelymus</i>) 的生物系统学	517
(一) 大麦披碱草属的古典形态分类学简史	517
(二) 大麦披碱草属的实验生物学研究	518
(三) 大麦披碱草属的分类	527
七、拟狐茅属 (Genus <i>Festucopsis</i>) 的生物系统学	531
(一) 拟狐茅属的古典形态分类学简史	531
(二) 拟狐茅属的实验生物学研究	532
(三) 拟狐茅属的分类	535
八、网鞘草属 (Genus <i>Peridictyon</i>) 的生物系统学	539

(一) 网鞘草属的古典形态分类学简史	539
(二) 网鞘草属的实验生物学研究	540
(三) 网鞘草属的分类	541
九、沙滩麦属 (Genus <i>Psammopyrum</i>) 的生物系统学	545
(一) 沙滩麦属的古典形态分类学简史	545
(二) 沙滩麦属的实验生物学研究	547
(三) 沙滩麦属的分类	553
附录一	559
附录二	610
后记	628
名词解说	629
致谢	630

一、曲穗草属 (Genus *Campeiostrachys*) 的生物系统学

曲穗草属 (*Campeiostrachys* Drobov) 是苏联植物学家 Василий Петрович Дробов 在 1941 年《乌兹别克斯坦植物志 (Флора Узбекистана СССР)》第 1 卷中发表的新属。它是以 *Campeiostrachys schrenkiana* Drobov 为模式种建立的属。这个模式种是一个含 **H**、**St**、**Y** 染色体组的异源六倍体的分类群 (Lu and Bothmer, 1992)。在小麦族中含 **H**、**St**、**Y** 染色体组的异源六倍体的分类群目前已知共有 11 个种, 14 个变种, 其中包括 *Campeiostrachys schrenkiana* Drobov。既然 *Campeiostrachys* Drobov (曲穗草属) 的模式种是以含 **H**、**St**、**Y** 染色体组为特征, 则这一大类含 **H**、**St**、**Y** 染色体组的禾草归入曲穗草属应当是恰当的。

(一) 曲穗草属的古典形态分类学简史

1845 年, 俄罗斯德裔植物学家 Friedrich Ernst Ludwig von Fischer 与 Carl Anton Meyer 根据 A. Schrenk 1841 年在中国新疆塔城采的一份标本, 在《彼得堡科学院公报 (Bull. Acad. Sci. Pétersb.)》第 3 卷上, 共同发表一个小麦属的新种, 命名为 *Triticum schrenkianum* Fisch. et C. A. Mey. (305 页)。这也是现称为曲穗属最早发现的一个分类群。

1852 年, 俄罗斯植物学家 Николай Степанович Турчанинов 采集并分别定名为 *Elymus dahuricus* Turcz. 与 *Elymus excelsus* Turcz. 的两个新种, 德国植物学家 August Heinrich Rudolph Grisebach 代他发表在 Carl Friedrich von Ledebour 主编的《俄罗斯植物志 (Flora Rossica)》第 4 卷, 331 页上, 即: *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb. 与 *Elymus excelsus* Turcz. ex Griseb.。

1868 年, Grisebach 将一种采自印度北部高山上的穗状花序下垂的禾草定名为 *Elymus nutans* Griseb., 发表在《哥廷根科学协会通讯 (Nachr. Ges. Wiss. Göttingen)》第 3 卷, 72 页。

1881 年, 在俄罗斯圣彼得堡植物园作总监的德国植物学家 Eduard August von Regel 在《彼得堡植物园学报 (Труды Петербургского Ботанического Сада)》第 7 卷, 2 期, 591 页上, 发表一个名为 *Triticum strigosum planifolium* Regel 的新变种。这个新变种与 *Triticum schrenkianum* Fisch. et C. A. Mey. 是同一个分类群。

1862—1874 年常住北京的法国传教士 Armand David (他也是在中国作植物调查与采集成绩卓著的植物学家), 在北京采得的一种禾草标本, 1884 年, 经法国植物学家 Adrien René Franchet 鉴定命名为 *Elymus dahuricus* var. *cylindricus* Franch. 发表在巴黎自然历

史博物馆出版的《自然历史博物馆新志 (Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat)》II. 7: 152 页上。在他同年 12 月出版的《来自中华帝国的大卫植物 (Plantae Davidianae ex sinarum imperio)》第 1 卷, 342 页上也有记载。

1891 年, 美国植物学家、农学家 Samuel Mills Tracy 把来自日本的一种禾草命名为 *Agropyron japonicum* Tracy, 发表在《美国农业部年报 (U. S. Dept. Agr. Div. Bot. Ann. Rep.)》第 6 期。同一个分类群, 它比大井次三郎 1942 年定名为 *Roegneria kamoji* Ohwi 的要早 51 年, 但它是个裸名, 因此是无效的。

1901 年, 希腊植物学家 C. A. Candargy 在他的《大麦族研究专著 (Monogr. tēs phyls tōn Krithōdōn)》一书第 40 页上, 把 Eduard August von Regel 1881 年定名的 *Triticum strigosum planifolium* Regel 组合到冰草属中, 改名为 *Agropyron pseudostrigosum* Candargy; 第 41 页上, 把 Friedrich Ernst Ludwig von Fischer 与 Carl Anton Meyer 1845 年定名的 *Triticum schrenkianum* Fisch. et C. A. Mey. 组合为 *Agropyron schrenkianum* (Fisch. et C. A. Mey.) Candargy, 他的这两个组合实际上是同一个分类群。

1903 年, 奥地利禾草学家 Eduard Hackel 在《波伊士勒标本室公报 (Bull. Herb. Boiss.)》II. 3: 507 页上, 发表一个名为 *Agropyron semicostatum* var. *transiense* Hack. 的变种。 *Agropyron semicostatum* (Nees) Candargy, 也就是 *Triticum semicostatum* Nees ex Steud., 它的体细胞染色体数 $2n=28$, 是个四倍体植物。而现在大家知道的“var. *transiense*”却是个六倍体植物, $2n=42$, 显然不是一个种。

1923 年, 苏联植物学家 Романи Юлиевич Рожевиц 在列宁格勒出版的《植物学研究 (Ботанические Материалы)》第 4 卷, 138 页上, 把 *Elymus excelsus* Turcz. ex Griseb. 降级组合为 *Elymus dahuricus* var. *excelsus* (Turcz. ex Griseb.) Roshev.。

1923 年, 苏联植物学家 Василий Петрович Дробов 在《塔什干地区植物鉴定手册 (Определитель Растений Окресности Ташкента)》第 1 卷中, 发表一个名为 *Agropyron turkestanicum* Drobov 的新种 (41 页)。

1927 年, 日本植物学家本田正次在日本东京出版的《植物学杂志》第 41 卷上, 根据 1902 年中井在熊本县本渡采集的第 1032 号标本, 以及前原勘次郎 1924 年在熊本县肥后大村市采集的第 5 号标本和 1925 年在熊本县肥后采集的第 95 号标本, 以前原勘次郎的姓为种名发表一个名为 *Agropyron mayabaranum* Honda 的新种 (384 页)。

1930 年, 本田正次把法国植物学家 Adrien René Franchet 鉴定命名为 *Elymus dahuricus* var. *cylindricus* Franch. 的圆柱变种升级为种, 即 *Elymus cylindricus* (Franch.) Honda, 发表在日本《东京帝国大学理学院学报 (Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo)》第 III 部, 植物学, 第 3 卷, 17 页上。

1931 年, 日本植物学家大井次三郎在日本东京出版的《植物学杂志》第 45 卷, 发表一个名为 *Elymus villosulus* Ohwi 的新种 (183~184 页)。

1932 年, 苏联植物学家 Сергей Арсениевич Невский 在《苏联科学院植物园通讯 (Известия Ботанического Сада Академий Наук СССР)》第 30 卷上, 发表 2 个新种与 3 个新组合, 它们是: *Agropyrum drobovii* Nevski (626 页), *Clinelymus dahuricus* (Turcz. ex Griseb.) Nevski (645 页), *Clinelymus excelsus* (Turcz. ex Griseb.) Nevski

(640 页), *Clinelymus nutans* (Gresib.) Nevski (644 页), *Clinelymus tangutorum* Nevski (647 页)。

1934 年, 苏联植物学家 Сергей Арсениевич Невский 在《中亚大学学报 (Туды Среднеазиатский Университет)》系列 8B, 17 期上, 把 Friedrich Ernst Ludwig von Fischer 与 Carl Anton Meyer 定名的 *Triticum schrenkianum* Fisch. et Mey. 组合在鹅观草属中, 成为 *Roegneria schrenkiana* (Fisch. et C. A. Mey.) Nevski (68 页); 把他在 1932 年发表的 *Agropyrum drobovii* Nevski 重新组合在鹅观草属中, 成为 *Roegneria drobovii* (Nevski) Nevski (71 页)。

在检索表中发表一个名为 *Roegneria himalayana* Nevski 的新种, 这个新种在 1936 年才正式发表在《苏联科学院植物研究所学报 (Туды Ботанического Института Академий Наук СССР)》系列 1, 第 2 期, 46 页。

从现在的实验观测数据来看, 这 3 个六倍体禾草不应当属于鹅观草属, 应当属于曲穗草属。

1936 年, 奥地利植物学家 Heinrich, Freiherr von Handel-Mazzetti 在他的《中国札记 中国西南科学考察后在维也纳的植物学研究成果 (Symbolae sinicae Botanische Ergebniss Expedition der Akademie der Wissenschaften in wien nach Südwest-China)》第 7 卷, 第 5 分册中, 把 C. A. Невский 定名的 *Clinelymus tangutorum* Nevski 组合在披碱草属中, 更名为 *Elymus tangutorum* (Nevski) Hand.-Mazz. (1292 页)。

同年, 日本植物学家本田正次把他组合的 *Elymus cylindricus* (Franch.) Honda 按 C. A. Невский 的分类重新组合为 *Clinelymus cylindricus* (Franch.) Honda, 发表在《第一次满洲科学调查记录 (Rep. First Sci. Exped. Manch.)》Sect. IV. (Index Fl. Jehol) 101 页上。

同年, 他又在《植物学杂志》第 50 卷, “日本植物 26 报” 中发表一个名为 *Elymus tsukushiensis* Honda 的新种 (391 页)。这个新种是根据中岛 K. 1933 年在福冈县北部的筑前采得的第 9 号标本、福冈县玄界岛采得的第 6 号标本以及 1935 年在长崎县马严原采得的第 96 号标本定名的。

同年, 又在《植物学杂志》第 50 卷上发表的“日本植物 28 报” 中把 *Elymus tsukushiensis* Honda 重新组合为 *Clinelymus tsukushiensis* (Honda) Honda (572 页)。在同一页上还把大井次三郎的 *Elymus villosulus* Ohwi 也组合为 *Clinelymus villosulus* (Ohwi) Honda。

1937 年, 大井次三郎在《植物研究杂志》第 13 卷, 第 5 号上发表一个名为 *Elymus osensis* Ohwi 的新种 (334 页)。

同年, 他又在日本《植物分类与地理植物学学报 (Acta Phytotax. & Geobot.)》第 6 卷上把本田正次定名的 *Elymus tsukushiensis* Honda 又组合在冰草属中成为 *Agropyron tsukushiense* (Honda) Ohwi (54)。

1941 年, 苏联植物学家 В. П. Дробов 在《乌兹别克植物志 (Флора Узбекистана)》第 1 卷中把 C. A. Невский 定名的 *Agropyrum drobovii* Nevski 组合为 *Semiostachys drobovii* (Nevski) Drobov (284 页)。

在这个植物志中,他发表一个名为 *Campeioestachys* Drob. 的新属,把 F. E. L. von Fischer 与 C. A. Meyer 定名的 *Triticum schrenkianum* Fisch. et C. A. Mey. 组合为 *Campeioestachys schrenkiana* (Fisch. et C. A. Mey.) Drob. , 作为这个新属的模式种 (300、540 页)。

1941 年,日本京都大学理学院的植物学家大井次三郎把本田正次 1927 年发表的 *Agropyron mayabaranum* Honda 组合为 *Roegneria mayabarana* (Honda) Ohwi, 记录在 *Agropyron mayabaranum* Honda 的异名中 (98 页), 把本田正次 1936 年发表的 *Elymus tsukushiensis* Honda 组合为 *Roegneria tsukushiensis* (Honda) Ohwi, 记录在 *Agropyron tsukushiensis* Honda 的异名中 (99 页) (见《植物分类及植物地理》第 10 卷,“日本的禾本科植物 第一”一文)。

1942 年,大井次三郎在《植物分类及植物地理》Vol. XII, No. 3, “日本の禾本科植物 第四”一文中,发表一个名为 *Agropyron kamoji* Ohwi 的新种 (179 页), 在模式标本上原定名为 *Roegneria kamoji* Ohwi。它是以日本民间习称这种禾草为 Kamoji - gusa (髭草=假发草) 的原名来命名的。

同年,大井次三郎在同一杂志, No. 4, “东亚植物资料 18”一文中把初岛住彦在标本上定名的 *Agropyron mayabaranum* var. *intermedium* Hatusima 升级为种, 以初岛的姓来命名为 *Agropyron hatusimae* Ohwi (258 页)。

1953 年,大井次三郎在他编著的《日本植物志》中发表一个名为 *Agropyron tsukushiense* (Honda) Ohwi var. *transiense* (Hack.) Ohwi 的新变种 (106 页)。

1960 年,英国植物学家 A. Melderis 在 N. L. Bor 主编的《缅甸、锡兰、印度与巴基斯坦的禾草 (The grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan)》一书中发表一个名为 *Elymus dahuricus* Turcz. ex Gresib. var. *micranthus* Meld. 的新变种 (669、697)。在这本书中,他还把 Невский 的 *Roegneria himalayana* Nevski 重新组合为 *Agropyron himalayana* (Nevski) Meld. (662 页)。

同年,苏联植物学家 Никоай Николаевич Цвелев 在《植物学研究 (列宁格勒) [Ботанические Материалы (Ленинград)]》20 卷上发表了名为 *Elymus pamiricus* Tzvel. 的新种 (425 页)。另外,又把 *Triticum schrenkianum* Fisch. et C. A. Meyer 组合在披碱草属中,成为 *Elymus schrenkianus* (Fisch. et C. A. Mey.) Tzvel. (428 页)。

1963 年,中国植物学家耿以礼与陈守良在《南京大学学报 (生物学)》,总 3 期,1963 年第 1 期,“国产鹅观草属 *Roegneria* C. Koch 之订正”一文中,发表一个名为 *Roegneria aristiglumis* Keng et S. L. Chen 的新种 (55~56 页) 与一个名为 *Roegneria kamoji* Ohwi var. *macerrima* Keng 新变种 (17 页)。这两个分类群都是六倍体,应当属于 *Campeioestachys* 属的植物。

1964 年,日本植物学家大井次三郎与日本京都大学细胞遗传学家、禾草学家阪本宁男把日本稻田中生长的一种小麦族禾草命名为 *Agropyron humidorum* Ohwi et Sakamoto, 发表在《植物研究杂志》第 39 卷, 124 页。

1965 年,大井次三郎在他编写、美国首都华盛顿 Smithsonian 研究所出版的英文版的《日本植物志 (Flora of Japan)》的 155 页,把他 1931 年发表的 *Elymus villosulus* Ohwi

降级为变种, 成为 *Elymus dahuricus* var. *villosulus* (Ohwi) Ohwi。

1968 年, 日本植物学家北川政夫在《植物研究杂志》第 43 卷, 第 6 号, 189 页发表一个名为 *Elymus franchetii* Kitag. 的新种。

1971 年, 苏联植物学家 Н. Н. Цвелев 在《维管束植物系统学新闻 (Новости Систематики Высших Растений)》第 8 卷 63 页上, 把 *Elymus excelsus* Turcz. ex Griseb. 降级为答呼里曲穗草的亚种, 即: *Elymus dahuricus* subsp. *excelsus* (Turcz. ex Griseb.) Tzvelev. 他这个亚种一级是以形态分类臆定的, 没有实验数据为根据。

1972 年, Н. Н. Цвелев 在《维管束植物系统学新闻 (Новости Систематики Высших Растений)》第 9 卷 61 页上, 把 С. А. Невский 的 *Roegneria himalayana* Nevski 组合到披碱草属中, 成为 *Elymus himalayanus* (Nevski) Tzvel.; 把 С. А. Невский 的 *Roegneria drobovii* (Nevski) Nevski 也组合到披碱草属中, 成为 *Elymus drobovii* (Nevski) Tzvel.。在 62 页上把他自己定名的 *Elymus pamiricus* Tzvel. 降级组合为 *Elymus schrenkianus* ssp. *pamiricus* (Tzvel.) Tzvel.。

1978 年, Н. С. Пробатова 在《维管束植物系统学新闻 (Новости Систематики Высших Растений)》第 15 卷 68 页上发表一个名为 *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb. ssp. *pacificus* Probatova 的新亚种。这个亚种级的定立也是没有实验数据为根据的。

1980 年, 内蒙古师范学院的杨锡麟在《植物分类学报》第 18 卷, 2 期, 253 页上发表一个名为 *Roegneria aristiglumis* Keng et S. L. Chen var. *liantha* H. L. Yang 与一个名为 *Roegneria aristiglumis* Keng et S. L. Chen var. *hirsuta* H. L. Yang 的两个新变种。前一个与原变种的区别在于颖与外稃光滑无毛; 后一个与原变种的区别在叶片密被硬刚毛。

1984 年, Åskell Löve 在《费德斯汇编 (Feddes Repertorium)》第 95 卷发表的“Conspectus of Triticeae”一文中把大井次三郎的 *Elymus dahuricus* var. *villosulus* (Ohwi) Ohwi 升级为亚种, 成为 *Elymus dahuricus* ssp. *villosulus* (Ohwi) Å. Löve (451 页); 把大井与阪本发表的 *Agropyron humidorum* Ohwi et Sakamoto 组合在披碱草属中成为 *Elymus humidorus* (Ohwi et Sakamoto) Å. Löve (457 页)。Åskell Löve 升级 *Elymus dahuricus* var. *villosulus* (Ohwi) Ohwi 为亚种, 也是主观臆定没有测定数据依据的。

同年, 内蒙古农牧学院的王朝品与内蒙古师范学院的杨锡麟在东北林业科学院出版的《植物研究》第 4 卷, 第 4 期, 86 页上发表一个名为 *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb. var. *violeus* C. P. Wang et H. L. Yang 的新变种。

1985 年, Н. С. Пробатова 在《远东维管束植物 (Сосуд. Раст. Сов. Дальн. Вост.)》第 1 卷, 113 页上发表一个名为 *Elymus woroschilowii* Probatova 的新种。

1988 年, 陈守良在《南京中山植物园公报》中, 把过去耿以礼, 以及耿与她发表的鹅观草属植物全都组合为披碱草属, 把六倍体的 *Roegneria aristiglumis* Keng et S. L. Chen 组合为 *Elymus aristiglumis* (Keng et S. L. Chen) S. L. Chen (8 页)。这是仿照 Н. Н. Цвелев 的主观的形态分类, 把 *Elymus* 搞成一个远离自然系统的“大杂烩”(参阅 Р. Н. Davis 与 V. H. Heywood, 1963. Principles of Angiosperm taxonomy. D. van

Norstrand Co., Princeton, NJ, New York)。

1994 年, 编著者在青海考察发现一种形态特殊的小麦族禾草, 根据当时分类的概念把它定名为 *Roegneria tridentata* Yen et J. L. Yang, 发表在美国密苏里植物园出版的《新 (Novon)》第 4 卷, 310~313 页。它是个六倍体植物, 现在来看, 应当是属于曲穗草属。

1997 年, 陈守良把杨锡麟定名的两个鹅观草属的变种, 按照她认同的 H. H. Цвелев 的主观主义形态分类观点, 也组合到披碱草属中成为 *Elymus aristiglumis* (Keng et S. L. Chen) S. L. Chen var. *hirsutus* (H. L. Yang) S. L. Chen 与 *Elymus aristiglumis* (Keng et S. L. Chen) S. L. Chen var. *lianthus* (H. L. Yang) S. L. Chen, 发表在《新 (Novon)》第 7 卷, 3 期, 227 页。把编著者定名的 *Roegneria tridentata* Yen et J. L. Yang 也组合到披碱草属中成为 *Elymus tridentatus* (Yen et J. L. Yang) S. L. Chen (229 页)。

2002 年, 在密苏里植物园工作的朱光华在《新 (Novon)》第 12 卷, 3 期, 426~427 页上发表一个名为 *Elymus kamoji* (Ohwi) S. L. Chen var. *macerrimus* G. Zhu 的变种。

上述这些分类群都是六倍体含 **HHSStYY** 染色体组曲穗草属的植物。

(二) 曲穗草属的实验生物学研究

1964 年, 日本三岛国立遗传研究所的细胞遗传学家阪本宁男在《日本遗传学杂志 (Japanese Journal of Genetics)》上发表一篇文章, 对日本、朝鲜、中国常见杂草 *Agropyron tsukushiense* (Honda) Ohwi var. *transiens* (Hack.) Ohwi 进行了细胞遗传学的观察研究, 确定它是一个含 42 条染色体的六倍体植物。在邻近三岛的丘谷中发现一株含 21 条染色体的多单倍体植株, 它要矮小一些, 分蘖还较旺盛。从它的花粉母细胞的减数分裂中期 I 来看, 没有三价体与四价体出现, 二价体只有 0.2%, 单价体占 20.6%, 说明它是个异源多倍体, 含 3 个不同的染色体组。不是同源多倍体, 也不是部分同源异源多倍体。

1966 年, 日本三岛国立遗传研究所的细胞遗传学家阪本宁男与横滨木原生物研究所的村松幹夫联合在《日本遗传学杂志 (Japanese Journal of Genetics)》41 卷第 2 期与第 3 期上, 连续发表两篇系列文章: “Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. II. Tetraploid and hexaploid hybrids of *Agropyron*” 与 “Cytogenetic studies in the tribe Triticeae. III. Pentaploid *Agropyron* hybrids and genomic relationships among Japanese and Nepalese species”, 分析论证了日本与中国产的四倍体与六倍体种的染色体组相互关系。在前一篇报告中, 他们所做的杂交测试有以下的种及杂交组合 (表 1-1)。

他们观测这些杂交组合的 F_1 杂种减数分裂中期 I 染色体配对的数据如表 1-2 所示。

村松幹夫 (1948) 曾经观察研究过这几种禾草, 并命名 *Ag. ciliare* 的两个染色体组为 **II** 与 **KK**。 *Ag. humidurum* 为 **II ?? ??**, 而 *Ag. tsukushiense* 为 **II KK LL**。从这篇报告提供的数据来看, *Ag. ciliare* 与 *Ag. yezoense* 两个日本四倍体应当都是含 **II KK** 染色体组的禾草, 而 *Ag. humidurum* 与 *Ag. tsukushiense* 都是含 **II KK LL** 染色体组的禾草。

一、曲穗草属 (Genus *Campeiostrachys*) 的生物系统学

表 1-1 种间杂交结果
(引自阪本宁男与村松幹夫, 1966a, 表 2)

杂交组合 (♀ × ♂)	杂交 年份	杂交 小花数	获得 种子数	播种 种子数	发芽数	F ₁ 植 株编号
日本四倍体 × 日本四倍体						
<i>Ag. yezoense</i> × <i>Ag. ciliare</i> No. 1	1952	12	4	4	2	R170
<i>Ag. ciliare</i> No. 1 × <i>Ag. yezoense</i>	1955	—	10	10	9	S11
<i>Ag. gemekini</i> × <i>Ag. ciliare</i> No. 3	1957	8	0			
日本四倍体 × 尼泊尔四倍体						
<i>Ag. ciliare</i> No. 1 × <i>Ag. semicostatum</i>	1956	24	16	16	16	5 731
<i>Ag. semicostaum</i> × <i>Ag. ciliare</i> No. 4	1956	10	1	1	1	5 753
<i>Ag. semicostatum</i> × <i>Ag. yezoense</i>	1956	12	10	9	4	5 743
<i>Ag. ciliare</i> No. 4 × <i>Ag. gemilini</i> (尼泊尔)	1967	20	1	1	1	5 878
<i>Ag. gemilini</i> (尼泊尔) × <i>Ag. ciliare</i> No. 4	1957	14	0			
尼泊尔四倍体 × 尼泊尔四倍体						
<i>Ag. gemilini</i> (尼泊尔) × <i>Ag. semicostatum</i>	1957	6	2	2	1	5 887
日本四倍体 × 美洲四倍体						
<i>Ag. ciliare</i> No. 1 × <i>Ag. trachycaulum</i>	1956	15	11	5	5	5 733
日本六倍体 × 日本六倍体						
<i>Ag. humidurum</i> No. 1 × <i>Ag. tsukushiense</i> No. 1	1956	14	5	5	5	5 741
<i>Ag. humidurum</i> No. 1 × <i>Ag. tsukushiense</i> No. 2	1956	76	28	28	17	5 751

表 1-2 F₁ 杂种减数分裂中期 I 染色体配对
(引自阪本宁男与村松幹夫, 1966a, 表 7)

杂交组合 (♀ × ♂)	观察 细胞数	二价 体变幅	二价 体数	染色体配对平均数				
				V	IV	III	II	I
日本四倍体 × 日本四倍体								
<i>Ag. yezoense</i> × <i>Ag. ciliare</i> (R170)	45	10~14	14		0.356	0.200	11.289	2.289
日本四倍体 × 尼泊尔四倍体								
<i>Ag. ciliare</i> × <i>Ag. semicostatum</i> (5731)	408	5~14	12	0.002	0.135	0.150	11.336	4.196
<i>Ag. semicostatum</i> × <i>Ag. yezoense</i> (5743)	69	10~14	12		0.043	0.043	12.261	3.174
日本四倍体 × 美洲四倍体								
<i>Ag. ciliare</i> × <i>Ag. trachycaulum</i>	325	2~9	5		0.015	0.065	5.329	17.095
日本六倍体 × 日本六倍体								
<i>Ag. humidurum</i> × <i>Ag. tsukushiense</i> (5751)	46	20~21	21			0.022	20.739	0.457