

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201401027

杨财容, 张海琴, 沙莉娜, 等. 大鹅观草与蛇河披碱草属间杂种的细胞遗传学研究[J]. 广西植物, 2015, 35(3): 378–383

Yang CR, Zhang HQ, Sha LN, et al. Cytogenetic study on intergeneric hybrids between *Roegneria grandis* and *Elymus wawawaiensis* [J]. Guihaia, 2015, 35(3): 378–383

大鹅观草与蛇河披碱草属间杂种的细胞遗传学研究

杨财容, 张海琴, 沙莉娜, 周永红*

(四川农业大学 小麦研究所, 成都 611130)

摘要: 为探讨大鹅观草(*Roegneria grandis*, $2n=4x=28$)的染色体组组成, 为其正确的分类处理提供细胞学依据。该研究通过人工远缘杂交, 成功获得 3 株大鹅观草与蛇河披碱草(*Elymus wawawaiensis*, $2n=4x=28$)属间杂种 F_1 植株。杂种植株形态介于两亲本之间, 不育。亲本及杂种经 I_2 -IK 溶液染色后进行花粉育性检测, 结果显示 *Roegneria grandis* 和 *Elymus wawawaiensis* 的花粉可育, 育性高达 94.6% 和 90.5%; 杂种 F_1 不育。花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对结果显示, 亲本花粉母细胞配对正常, 均形成 14 个二价体, 以环状二价体为主, *Roegneria grandis* 有频率很低(0.04/细胞)的单价体出现; 杂种 F_1 平均每个花粉母细胞形成 6.46 个二价体, 变化范围为 5~8; 在观察的 83 个花粉母细胞中, 有 35.2% 的花粉母细胞形成了 7 个二价体, 形成 6 个二价体的细胞占 42.59%, 较少细胞形成 8 个二价体; 平均每个细胞形成 14.66 个单价体, 变化范围为 10~18; 平均每细胞观察到 0.14 个三价体; 杂种花粉母细胞染色体构型为 $14.66\text{ I}+6.46\text{ II}+0.14\text{ III}$; 平均每细胞交叉数为 9.83, C 值为 0.35。结果表明: (1) *R. grandis* 与 *Elymus wawawaiensis* 有一组染色体组同源的 St 染色体组, 另外一组染色体组不是 St 或者 H 染色体组, *Roegneria grandis* 的染色体组组成不是 StSt^* ; (2) 较低频率的三价体(平均 0.14 个/细胞), 可能是由于 *R. grandis* 的 St 和 Y 染色体组间具有一定的同源性, 也可能是染色体易位等原因导致, 对于 Y 染色体组的起源还需深入地研究; (3) 在不同地理来源的披碱草属和鹅观草属物种中 St 染色体组同源性不同, *R. grandis* 与来自于北美的 *Elymus lanceolatus* 与 *E. wawawaiensis* 的 St 染色体组较与分布于亚洲的 *E. sibiricus* 和 *E. caninus* 的 St 染色体组同源性反而更高, 其原因还需要进一步地研究。

关键词: 大鹅观草; 蛇河披碱草; 属间杂种; 染色体配对; 亲缘关系**中图分类号:** Q942; Q943 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2015)03-0378-06

Cytogenetic study on intergeneric hybrids between *Roegneria grandis* and *Elymus wawawaiensis*

YANG Cai-Rong, ZHANG Hai-Qin, SHA Li-Na, ZHOU Yong-Hong*

(Triticeae Research Institute, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: To investigate the genomic constitution of *Roegneria grandis* ($2n=4x=28$) and to provide cytological evidence for the taxonomic treatment of *R. grandis*, artificial distant hybridization between *R. grandis* and *Elymus wawawaiensis* ($2n=4x=28$) was carried out. Three F_1 hybrid plants were obtained successfully. The general morphological appearance of the intergeneric F_1 hybrid was intermediate between the *Roegneria grandis* and *Elymus wawawaiensis*. For estimation of pollen fertility study, pollen grains of hybrids were examined after staining in I_2 -IK solution. Pollen grains of parental species were highly fertile. The percentage of stained pollen grains of *Roegneria*

收稿日期: 2014-06-29 **修回日期:** 2014-09-19**基金项目:** 国家自然科学基金(30901052, 31270243)**作者简介:** 杨财容(1988-), 女, 重庆人, 博士研究生, 主要从事小麦族种质资源研究, (E-mail) cairongyang828@163.com。**通讯作者:** 周永红, 教授, 主要从事小麦族植物类群的系统发育研究, (E-mail) zhoyuh@sicau.edu.cn。

grandis reached 94.6%, and 90.5% pollen grains of *Elymus wawawaiensis* were fertile. Pollen grains of the hybrid between *Roegneria grandis* and *Elymus wawawaiensis* were sterile. Chromosome pairing at meiosis metaphase I(MI) of *Roegneria grandis* and *Elymus wawawaiensis* and their F_1 hybrid were analyzed. Meiosis of the parental tetraploid species was quite regular with 14 bivalents. Most of them were ring bivalents. A low frequency of univalent(0.04/cell) was observed in *Roegneria grandis*. Chromosome pairing at meiosis metaphase I(MI) was observed in 83 MI cells in the F_1 hybrid. Meiotic pairing in the F_1 hybrid averaged 6.46 bivalents per cell, varying from 5 to 8. 7 bivalents occurred in 35.2% of the MI cells, 42.59% of the MI cells had 6 bivalents, and 8 bivalents were observed in several MI cells. All the metaphase I cells contained unpaired chromosomes, ranging from 10 to 18, with a mean of 14.66 univalents per cell. 0.14 trivalents per cell were observed. The meiotic configurations of the F_1 hybrid were 14. 66 I+6.46 II+0.14 III. The chiasmata per cell were 9.83 with C value of 0.35. The results were as follows:(1) *Roegneria grandis* and *Elymus wawawaiensis* shared a homologous St genome. The other genome of *Roegneria grandis* was not St or H genome. The genome constitution of *R. grandis* was not StSt* genome; (2) A low frequency of trivalents(averaged 0.14 per cell) were observed in the F_1 hybrid. They can probably be attributed to structural rearrangements between chromosomes of *R. grandis* and *Elymus wawawaiensis*, or a certain degree of homoeology between the St and Y genomes in these species. Further study needs to be done to investigate the origin of Y genome; (3) The homology of St genome of *Elymus* species from different geographical origins with the St genome of *Roegneria grandis* was different. *Elymus lanceolatus* and *E. wawawaiensis* were from north America, and *E. sibiricus* and *E. caninus* were from Asia. The homology of St genome of *Roegneria grandis* with the St genome of *Elymus* species from north America was higher than that with the St genome of *Elymus* species from Asia. The reason remained to be discussed in the future.

Key words: *Roegneria grandis*; *Elymus wawawaiensis*; intergeneric hybrid; chromosome pairing; homology

披碱草属(*Elymus* L.)和鹅观草属(*Roegneria* K. Koch)是禾本科(Poaceae)小麦族(Triticeae)中的重要的多年生属,是草场、草地重要的组成成分,许多物种是麦类作物和牧草育种的重要基因资源(Feldman,1983;Dewey,1984;Jiang *et al.*,1994)。自林奈 1753 年建立披碱草属以来,其分类地位和界限存在很大差异。Löve 根据染色体组分类原理,把由 H、St、Y、P、W 五个基本染色体组构成的不同染色体组组成的多倍体物种处理为广义披碱草属,使得该属成为一个包含 200 余种的大属,包括了披碱草属(StH)、鹅观草属(StY)、猬草属(*Hystrix* Moench,StH)、仲彬草属(*Kengyilia* C. Yen *et al.* J. L. Yang, StYP)、曲穗草属(*Campeiostrachys* Drob.,StYH)和花鳞草属(*Anthosachne* Steud.,StYW)等(Löve,1984;Yen *et al.*,1990;Baum *et al.*,1995;蔡联炳,1997;Yen *et al.*,2003;颜济等,2006,2011,2013;Baum *et al.*,2011)。而狭义的披碱草属仅含有 StH 染色体组的物种,全世界约有 80 种,中国有 10 余种(颜济等,2013;郭本兆,1987)。鹅观草属全世界有 100 余种,分布于北半球的温带和寒带,中国有 80 余种(蔡联炳,1997;颜济等,2011)。细胞学研究表明该属绝大多数为含 StY 染色体组组成的四倍体物种,少数为含 StHY 或者

StStY 的六倍体物种(Dewey,1984)。目前争议比较大的是将鹅观草属纳入披碱草属还是独立成属。Löve(1984)、Dewey(1984)、Lu(1993)、Chen *et al.*(2006)、Sun *et al.*(2008,2010)将鹅观草属的物种并入披碱草属。但许多学者根据鹅观草属植物的花序、小穗、穗轴节上小穗着生数目、颖的形态、地理分布、物种染色体组组成和分子系统发育分析的資料,认为将鹅观草属独立成属是合理的(Baum *et al.*,1995;蔡联炳,1997;颜济等,2011;郭本兆,1985,1987;Baum *et al.*,1991;周永红等,2001;杨俊良等,2008;Fan *et al.*,2013)。

大鹅观草(*Roegneria grandis*)是鹅观草属无芒类群的一个四倍体物种,染色体组成为 StStYY,特产于我国陕西省(郭本兆,1987;耿以礼等,1963)。Zhang *et al.*(1998)通过染色体组分析法研究发现 *R. grandis* 含有 StY 染色体组组成。但 Yu *et al.*(2010)通过基因组原位杂交认为 *R. grandis* 含有一组 St 染色体组,另一组染色体组由 St 变异而来,命名为 StSt*。因此,关于 *R. grandis* 的染色体组组成尚存在争议,有待进一步研究。蛇河披碱草(*Elymus wawawaiensis*), $2n=4x=28$,分布于美国华盛顿州,具有 StH 染色体组组成(Carlson *et al.*,1997)。

染色体组分析法通过分析种间或属间杂种花粉

母细胞减数分裂中期 I 染色体配对行为,在探讨小麦族物种的染色体组组成及染色体组亲缘关系中得到广泛应用 (Dewey, 1984; Lu, 1993; Kihara, 1930; Jensen, 1990; Zhou *et al.*, 1999; Zhang *et al.*, 2006)。为了研究大鹅观草的染色体组组成,进行了它与蛇河披碱草的属间杂交,本文报道了它们属间杂种 F₁ 的减数分裂染色体配对情况,为探讨大鹅观草的染色体组组成和正确的分类处理提供细胞学依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

供试材料来源及染色体组见表 1。大鹅观草 (*Roegneria grandis*) 来自于陕西临潼,蛇河披碱草 (*Elymus wawawaiensis*) 来自于美国华盛顿。所有材料与凭证标本栽培和保存在四川农业大学小麦研究所。

表 1 供试材料
Table 1 Materials used in this study

种名 Species	编号 Code	2n	染色体 组组成 Genome	来源 Origin
大鹅观草 <i>Roegneria grandis</i>	ZY 3158	28	StY/StSt [*]	陕西临潼 Lintong, Shaangxi
蛇河披碱草 <i>Elymus wawawaiensis</i>	PI 506284	28	StH	美国华盛顿 Washington, USA

1.2 方 法

1.2.1 属间杂交 以大鹅观草为母本,蛇河披碱草为父本进行属间杂交。对母本小花人工去雄,套以纸袋,当柱头张开后,授以父本花粉,套袋隔离。成熟后收获杂交种并统计杂交结实率。次年将杂种种子在培养皿中 25℃ 恒温发芽,后移栽于钵钵中。

1.2.2 染色体配对分析 按照张海琴等 (2010) 的方法进行。C-值平均染色体臂配对频率按 Kimber *et al.* (1981) 的方法计算。

1.2.3 育性检测 亲本和杂种 F₁ 的花粉经 I₂-IK 溶液染色后进行育性检测,具体参照 Zhou *et al.* (1999) 方法进行。

2 结果与分 析

2.1 属间杂种的获得和育性观察

大鹅观草去雄 20 朵小花,授以蛇河披碱草的新鲜花粉,共收获 5 粒发育良好的杂种种子,未经过胚

拯救,最后得到 3 棵长势良好并正常抽穗的植株。从形态上看,杂种 F₁ 植株每穗轴节具一枚小穗,外稃有芒,穗型介于二亲本之间。对大鹅观草和蛇河披碱草进行花粉粒可染色性检测,其花粉育性分别达 94.6% 和 90.5%,育性正常。但杂种花粉粒育性低 (1.2%),天然自交结实率为零。

2.2 花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对行为

亲本和杂种 F₁ 花粉母细胞染色体配对结果见表 2。从表 2 可以看出,亲本的减数分裂中 I 染色体配对正常,形成 14 个二价体,以环状二价体为主 (图 1; A, B)。大鹅观草有频率很低 (0.04/细胞) 的单价体出现。

属间杂种 F₁ 体细胞染色体数目为 2n=4x=28 条。平均每个花粉母细胞减数分裂中期 I 形成 6.46 个二价体,其中包括 3.09 个环状二价体,3.37 个棒状二价体,变化范围为 5~8。在观察的 83 个花粉母细胞中,有 35.2% 的花粉母细胞形成了 7 个二价体 (图 1; C),形成 6 个二价体的细胞 42.59% (图 1; D),较少细胞形成了 8 个二价体。每细胞形成 14.66 个单价本,变化范围为 10~18。除了二价体外,平均每细胞还观察到 0.14 个三价体。每细胞交叉数为 9.83, C-值为 0.35。在杂种 F₁ 花粉母细胞减数分裂 I 后期观察到染色体桥和落后染色体 (图 1; E),四分体时期有微核 (图 1-F)。

3 讨 论

3.1 大鹅观草的染色体组组成

Zhang *et al.* (1998) 根据染色体组分析方法报道大鹅观草染色体组组成为 StY,且 St 与 Y 染色体组之间具有一定的亲缘关系。Yu *et al.* (2010) 根据基因组原位杂交结果认为大鹅观草含有 StSt^{*} 染色体组组成,其中 St^{*} 由 St 变异而来。本实验将大鹅观草与含 StH 染色体组的蛇河披碱草进行属间杂交,杂种 F₁ 平均每细胞形成 6.46 个二价体,极个别细胞出现三价体 (平均 0.14 个/细胞) (表 2)。可见,大鹅观草具有一组 St 染色体组,与蛇河披碱草的 St 染色体组同源。关于大鹅观草的另一组染色体组组成,从本实验结果看,这一组染色体组与 H 染色体组没有同源性,也不应该是 St 染色体组。

如果大鹅观草含有两组 St 染色体组,则杂种中应形成较高频率的三价体 (大鹅观草的两组 St 染色体组和蛇河披碱草所含的 St 染色体组)。Lu *et al.*

表 2 亲本和杂种花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对

Table 2 Meiotic associations at MI in PMCs of the parental species and their F₁ hybrids

亲本和杂种 Species or hybrids	2n	观察细胞数 No. of observed cells	染色体配对 Chromosome pairing					平均每细胞 交叉数 Chiasmata cell	C-值 C-Value
			I	II			III		
				总和 Total	环状 Ring	棒状 Rod			
蛇河披碱草 <i>Elymus wawawaiensis</i>	28	50	—	14.00 (14)	12.54 (11~13)	1.46 (1~3)	—	26.54 (25~27)	0.95
大鹅观草 <i>Roegneria grandis</i>	28	50	0.04 (0~2)	13.98 (13~14)	13.72 (13~14)	0.26 (1~2)	—	27.70 (25~28)	0.99
大鹅观草×蛇河披碱草 <i>R. grandis</i> × <i>Elymus wawawaiensis</i>	28	83	14.66 (10~18)	6.46 (5~8)	3.09 (1~5)	3.37 (3~7)	0.14 (0~1)	9.83 (6~15)	0.35

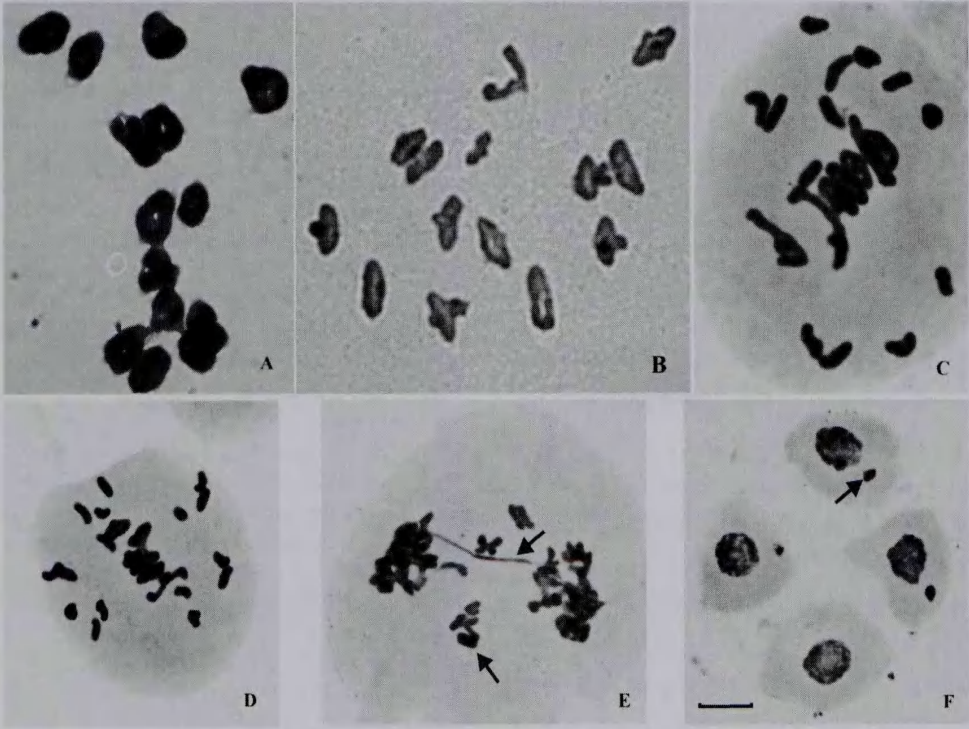


图 1 *Roegneria grandis* × *Elymus wawawaiensis* 花粉母细胞减数分裂中期 I 染色体配对 A. 大鹅观草, 14 个环状二价体; B. 蛇河披碱草, 14 个二价体(12 环+2 棒); C-F: *Roegneria grandis* × *Elymus wawawaiensis*; C. 7 个二价体(4 环+3 棒)+14 个单价体; D. 6 个二价体(5 环+1 棒)+16 个单价体; E. 箭头示落后染色体和染色体桥; F. 四分体, 箭头示微核。标尺=10 μm。

Fig. 1 Meiotic pairing at MI in hybrids of *Roegneria grandis* × *Elymus wawawaiensis* A. *Roegneria grandis* with 14 bivalents (14 rings); B. *Elymus wawawaiensis* with 14 bivalents(12 rings+2 rods); C-F. *Roegneria grandis*×*Elymus wawawaiensis*; C. 7 bivalents(4 rings +3 rods)+14 univalents; D. 6 bivalents(5 rings+1 rod)+16 univalents; E. Chromosome bridge and lagging chromosomes (arrowed); F. Micronuclei (arrowed) in a tetrad. Bar=10 μm.

(1994)在同源三倍体杂种 *Roegneria elytrigioides* × *Pseudoroegneria spicata* (St₁ St₂ St) 中观察到 2.86 个三价体细胞,最高达 6 个三价体/细胞。而本实验结果显示,在观察的 83 个花粉母细胞中,只有 12 个细胞出现 1 个三价体,平均每细胞只形成 0.14 个三价体。因此,根据本文结果,大鹅观草含有一组 St 染色体组,另一组染色体组不应该为 St 染色体

组,不支持 Yu *et al.* (2010)的结果。

3.2 St 染色体组与 Y 染色体组的关系

鹅观草属的 Y 染色体组起源未知, Dewey (1984)认为 Y 染色体组的供体已经灭绝,要是存在,则应该在东亚或喜马拉雅地区。然而,最近的分子系统学研究则得出不同的结果。Liu *et al.* (2006)基于 ITS 和 trnL-F 序列分析认为 Y 染色体

组与 St 染色体组可能有相同的起源。Sun *et al.* (2008, 2010) 分别通过分析 RPB2 和 G(EF-G) 这两个基因序列, 认为 Y 染色体组与 W、P 染色体组这两个关系较近, 与 St 有不同的起源。然而 Fan *et al.* (2013) 分析广义披碱草属物种 Acc-1 和 Pgl-1 序列进行系统发育认为 Y 与 Xp 染色体组关系较近。可见, 关于 Y 染色体组的起源, 至今依然存在争议。

本实验所用的大鹅观草, Zhang *et al.* (1998) 报道大鹅观草的 St 和 Y 染色体组间具有一定的同源性, Lu *et al.* (1989, 1990) 发现在 *Elymus shandon-gensis* 等具有 StY 染色体组组成的四倍体物种中 St 和 Y 染色体组间也具有一定的同源性。本文中, 将大鹅观草与含 StH 染色体组的蛇河披碱草进行属间杂交, 结果发现杂种有部分花粉母细胞形成三价体, 三价体频率较低 (平均 0.14 个/细胞), 可能是由于大鹅观草的 St 和 Y 染色体组间具有一定的同源性, 也可能是染色体易位等原因导致。对于 Y 染色体组的起源还需要做深入的研究。

3.3 披碱草属和鹅观草属物种中 St 染色体组同源性

关于大鹅观草和披碱草属物种之间的杂交, 前人已有了一些报道。Zhang *et al.* (1998) 报道 *Roegneria grandis* $\times$ *Elymus caninus* ($2n = 28$, StH) 杂种花粉母细胞中期 I 平均每细胞二价体数为 5.84 个; 张新全等 (1999) 报道 *E. lanceolatus* ($2n = 28$, StH) $\times$ 大鹅观草中花粉母细胞中期 I 配对二价体数目为 6.52; 张海琴等 (2010) 报道杂交组合 *E. sibiricus* ($2n = 28$, StH) $\times$ 大鹅观草中, 花粉母细胞中期 I 平均每细胞二价体数分别为 4.9 个。本实验中, 杂种 *Roegneria grandis* $\times$ 蛇河披碱草平均每细胞形成 6.46 个二价体。可见, 大鹅观草与不同披碱草属物种形成的染色体配对数目存在差异。从染色体配对程度看, 大鹅观草的 St 染色体组与 *Elymus lanceolatus* 和蛇河披碱草的 St 同源性较高, 而与 *E. sibiricus* 和 *E. caninus* 的 St 染色体组同源性较低。分析导致以上结果的原因, 可能与披碱草属物种的不同地理分布有关。从地理分布看, *E. lanceolatus* 与蛇河披碱草来自于北美, *E. sibiricus* 与 *E. caninus* 分布在亚洲。因此, 北美与欧亚大陆分布的披碱草属物种的 St 染色体组存在分化。这与 Sun *et al.* (2008), Wang *et al.* (2012) 通过基因序列分析得到的结果一致。而为什么分布于亚洲的大鹅观草与来自于北美的 *E. lanceolatus* 与蛇河披

碱草的 St 染色体组较与分布于亚洲的 *E. sibiricus* 与 *E. caninus* 的 St 染色体组同源性更高, 还需要做进一步的研究。

参考文献:

- Baum BR, Yang JL, Yen C, *et al.* 2011. A taxonomic synopsis of the genus *Campeiostrachys* Drobov[J]. *J Syst Evol*, **49**(2):146—159
- Baum BR, Yen C, Yang JL. 1991. *Roegneria*: its generic limits and justification for its recognition[J]. *Can J Plant Sci*, **69**:282—294
- Baum BR, Yen C, Yang JL. 1995. Taxonomic separation of *Kengyilia* (Poaceae: Triticeae) in relation to nearest related *Roegneria*, *Elymus*, and *Agropyron*, based on some morphological characters[J]. *Plant Syst Evol*, **194**:123—132
- Cai LB(蔡联炳). 1997. A taxonomical study on the genus *Roegneria* C. Koch from China(中国鹅观草属的分类研究)[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **35**(2):148—177
- Carlson JR, Barkworth ME. 1997. *Elymus wawawaiensis*: a species hitherto confused with *Pseudoroegneria spicata* (Triticeae, Poaceae)[J]. *Phytologia*, **83**(4):312—330
- Chen SL, Zhu GH. 2006. Tribe Triticeae[M]//Wu ZY, Raven P, Hong DY (eds). *Flora of China*, Vol. 22 (Poaceae). Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press
- Dewey DR. 1984. The genome system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae [M]// Gustafson JP. *Gene Manipulation in Plant Improvement*. New York: Plenum Press:209—279
- Fan X, Sha LN, Dong ZZ, *et al.* 2013. Phylogenetic relationships and Y genome origin in *Elymus sensu lato* (Triticeae, Poaceae) based on single-copy nuclear Acc1 and Pgl1 gene sequences [J]. *Mol Phylogenet Evol*, **69**(3):919—928
- Feldman M. 1983. Gene transfer from wild species into cultivated plants[J]. *Genetika*, **15**:145—161
- Jensen KB. 1990. Cytology, fertility, and morphology of *Elymus kengii* (Keng) Tzvelev and *E. grandiglumis* (Keng) Å. Löve (Triticeae, Poaceae)[J]. *Genome*, **33**:563—570
- Jiang JM, Friebe B, Gill BS. 1994. Recent advances in alien gene transfer in wheat[J]. *Euphytica*, **73**:199—212
- Keng YL(耿以礼), Chen SL(陈守良). 1963. A revision of the genus *Roegneria* C. Koch of China(国产鹅观草属 *Roegneria* C. Koch 之订正)[J]. *J Nanjing Univ*(南京大学学报), **1**:1—92
- Kihara H. 1930. Genome analysis of *Triticum* and *Aegilops* [J]. *Cytologia*, **1**:263—270
- Kimber G, Alonso LG. 1981. The analysis of meiosis in hybrids. III. tetraploid hybrids[J]. *Can J Genet Cytol*, **23**:235—254
- Kuo PC(郭本兆). 1987. *Flora of China* (中国植物志第 9 卷) [M]. Beijing(北京): Science Press(科学出版社), **9**:59—104
- Kuo PC(郭本兆), Wang SJ(王世金), Li JH(李健华). 1985. Studies on morphological evolution, classification and distribution of the Triticeae in China(我国小麦族的形态演化与分类、分布的研究) [J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **23**(3):161—169
- Liu QL, Ge S, Tang HB, *et al.* 2006. Phylogenetic relationships in *Elymus* (Triticeae, Poaceae) based on the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast trnL-F sequences [J]. *New Phytol*, **170**:411—420
- Löve Å. 1984. Conspectus of the Triticeae [J]. *Feddes Reppert*, **95**:

425—521

- Lu BR(卢宝荣), Bothmer R. 1989. Cytological studies of a diploid and hybrid from intergeneric cross *Elymus shandongensis* × *Triticum aestivum* (一个二倍体和属间杂种 *Elymus shandongensis* × *Triticum aestivum* 的细胞学研究)[J]. *Hereditas* (遗传), **111**:231—238
- Lu BR(卢宝荣), Bothmer R. 1990. Genomic constitution of *Elymus parviglumis* and *E. pseudonutans*: *Triticeae* (Poaceae) (禾本科小麦族物种 *Elymus parviglumis* 和 *E. pseudonutans* 的染色体组组成)[J]. *Hereditas* (遗传), **113**:109—119
- Lu BR(卢宝荣), Yan J(颜济), Yang JL(杨俊良). 1990. Biosystematic studies among *Roegneria pendulina*, *R. ciliaris* and *R. kamoji* of the tribe Triticeae, Gramineae(小麦族鹅观草属三种植物的生物系统学分析)[J]. *Plant Divers Res* (云南植物研究), **12**:161—171
- Lu BR. 1993. Biosystematic investigation of Asiatic wheatgrasses-*Elymus* L. (Triticeae, Poaceae) [D]. Svalov: Dissertation of the Swedish University of Agricultural Sciences
- Lu BR. 1994. Meiotic analysis of the intergeneric hybrids between *Pseudoroegneria* and tetraploid *Elymus* [J]. *Cathaya*, **6**:1—14
- Sun GL, Komatsuda T. 2010. Origin of the Y genome in *Elymus* and its relationship to other genomes in Triticeae based on evidence from elongation factor G (EF-G) gene sequences[J]. *Mol Phylogenet Evol*, **56**(2):727—733
- Sun GL, Yan N, Daley T. 2008. Molecular phylogeny of RPB2 gene reveals multiple origin, geographic differentiation of H genome, and the relationship of the Y genome to other genomes in *Elymus* species[J]. *Mol Phylogenet Evol*, **46**:897—907
- Wang XL, Fan X, Zeng J, et al. 2012. Phylogeny and molecular evolution of the DMC1 gene within the StH genome species in (Triticeae, Poaceae)[J]. *Genes & Genomics*, **34**:237—244
- Yang JL(杨俊良), Baum BR, Yen C(颜济). 2008. A Revision of the Genus *Roegneria* K. Koch (Triticeae, Poaceae)(鹅观草属 禾本科:小麦族)的订正[J]. *J Sichuan Agric Univ* (四川农业大学学报), **26**(4):311—381
- Yen C(颜济), Yang JL(杨俊良), Baum BR. 2006. Triticeae Biosystematics Vol. 3(小麦族生物系统学, 第3卷)[M]. Beijing(北京): China Agriculture Press(中国农业出版社)
- Yen C(颜济), Yang JL(杨俊良). 2011. Triticeae Biosystematics, Vol. 4(小麦族生物系统学, 第4卷)[M]. Beijing(北京): China Agriculture Press(中国农业出版社)
- Yen C(颜济), Yang JL(杨俊良). 2013. Triticeae Biosystematics, Vol. 5(小麦族生物系统学, 第5卷)[M]. Beijing(北京): China Agriculture Press(中国农业出版社)
- Yen C(颜济), Yang JL(杨俊良), Yan Y(颜畅). 2003. Histoshi Kihara, Askell Love and the modern genetic concept of the genera in the tribe Triticeae (Poaceae) (Histoshi Kihara, Askell Love 和现代遗传学对于小麦族中属的概念)[J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), **43**(1):82—93
- Yen C, Yang JL. 1990. *Kengyilia gobicola*, a new taxon from west China[J]. *Can J Bot*, **68**:1 894—1 897
- Yu HQ, Zhang C, Ding CB, et al. 2010. Genome constitutions of *Roegneria alashanica*, *R. elytrigoides*, *R. magnicaespes* and *R. grandis* (Poaceae: Triticeae) via genomic in-situ hybridization [J]. *Nordic J Bot*, **28**:1—6
- Zhang HQ, Yang RW, Dou QW, et al. 2006. Genome constitutions of *Hystrix patula*, *H. duthiei* ssp. *duthiei* and *H. duthiei* ssp. *longearistata* (Poaceae: Triticeae) revealed by meiotic pairing behavior and genomic in-situ hybridization[J]. *Chrom Res*, **14**:595—604
- Zhang XQ, Yang JL, Yen C. 1998. The genome constitution of *Roegneria grandis* (Triticeae, Poaceae) [J]. *Plant Syst Evol*, **209**:67—73
- Zhang HQ(张海琴), Fan X(凡星), Fu M(付敏), et al. 2010. Meiotic analysis of two intergeneric hybrids between *Roegneria* and *Elymus* (Triticeae, Poaceae) (两个鹅观草与披碱草属间杂种的染色体配对分析)[J]. *J Sichuan Agric Univ* (四川农业大学学报), **28**(1):5—9
- Zhang XQ(张新全), Wu BH(伍碧华), Yen J(颜济), et al. 1999. Cytogenetic studies of F₁ hybrids of *R. magnicaespes*, *R. grandis* and *R. alashanica* (Triticeae, Poaceae) 阿拉善鹅观草、大鹅观草及大丛鹅观草杂种的细胞学研究[J]. *Acta Pratac Sin* (草业学报), **8**(4):23—28
- Zhou YH(周永红), Zheng YL(郑有良), Yang JL(杨俊良), et al. 2001. Phylogenetic relationships among species of *Roegneria*, *Elymus*, *Hystrix* and *Kengyilia* based on random amplified polymorphic DNA(鹅观草属、披碱草属、猬草属和仲彬草属植物的 RAPD 分析及其系统学意义)[J]. *J Sichuan Agric Univ* (四川农业大学学报), **19**(1):14—20
- Zhou YH, Yen C, Yang JL, et al. 1999. Biosystematic study of *Roegneria tenuispica*, *R. ciliaris* and *R. pendulina* (Triticeae, Poaceae)[J]. *Plant Syst Evol*, **217**:215—220

(上接第316页 Continue from page 316)

- Tang ZY(唐志尧), Qiao XJ(乔秀娟), Fang JY(方精云). 2009. Species-area relationship in biological communities(生物群落的种—面积关系)[J]. *Biodivers Sci* (生物多样性), **17**(6):549—559
- Tjørve E. 2009. Shapes and functions of species-area curves (II): A review of new models and parameterizations[J]. *J Biogeogr*, **36**(8):1 435—1 445
- Tjørve E. 2003. Shapes and functions of species-area curves: A review of possible models[J]. *J Biogeogr*, **30**(6):827—835
- Wen YG(温远光), He TP(和太平), Tan XF(谭伟福). 2004. Biodiversity and Communities of Fopical and Subtropical Mountain in Guangxi(广西热带和亚热带山地的植物多样性及群落特征)[M]. Beijing(北京): Meteorological Press(气象出版社)
- Xu H, Liu S, Li Y, et al. 2012. Assessing non-parametric and area-based methods for estimating regional species richness[J]. *J Veget Sci*, **23**(6):1 006—1 012