

赖草属植物的分类现状及主要存在的问题

苏旭^{1a,1b,2}, 刘玉萍^{1c}, 陈文俐^{3*}

(1. 青海师范大学, a. 生命与地理科学学院; b. 青藏高原环境与资源教育部重点实验室; c. 思想政治理论课教学科研部, 西宁 810008; 2. 青海大学青海省高原作物种质资源创新与利用国家重点实验室, 西宁 810016; 3. 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093)

摘要: 赖草属(*Leymus* Hochst.)为禾本科(Poaceae)小麦族(Triticeae)中的一个有重要经济价值的属,属内多数种类是优良牧草,有些种类具有耐寒、耐旱、耐碱等特性,是农业良种繁育、畜牧业牧草改良利用的重要基因资源。该属在分类学上是一个疑难属,在属的界限、属下组系的划分,以及类群间演化关系上问题较多。对赖草属分类学问题进行了综述,为赖草属植物资源的开发利用和保护提供资料。

关键词: 禾本科; 小麦族; 赖草属; 分类学; 综述

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2013.05.015

Taxonomic Review of *Leymus* (Poaceae)

SU Xu^{1a,1b,2}, LIU Yu-ping^{1c}, CHEN Wen-li^{3*}

(1a. School of Geography and Life Science; 1b. Key Laboratory of Education Ministry on Environments and Resources in Tibetan Plateau; 1c. Department of Ideological and Political Theory Teaching and Research, Qinghai Normal University, Xining 810008, China; 2. Key Laboratory for Plateau Crop Germplasm Innovation and Utilization of Qinghai Province, Qinghai University, Xining 810016, China; 3. State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: *Leymus* Hochst. is a genus with important economic value in Triticeae (Poaceae). Most of *Leymus* species are forage grasses for animal husbandry. Some species used as important germplasm resources for grass breeding and improving breeds of crops due to the characteristics of enduring cold, drought, and alkali. Many unresolved taxonomic questions are present in *Leymus*, such as the generic limit/circumstance, the species delimitation, and the interspecific phylogenetic relationships. A taxonomic review of the genus was provided in order to accumulate background knowledge for further utilization of *Leymus*.

Key words: Poaceae; Triticeae; *Leymus*; Taxonomy; Review

赖草属(*Leymus* Hochst.)隶属于禾本科(Poaceae)小麦族(Triticeae),为多年生草本。该属植株具有横走或下伸的根茎,须根常被沙套,基部叶鞘常呈纤维状,小穗2至多枚,无规则生于穗轴同节形成圆锥穗状花序,每小穗含2至多数小花,颖锥刺状或披针形,外稃披针形、顶端无芒或具短

芒等为主要特征,以此和小麦族中的其他属(其共性特征主要体现在植株无根茎或仅具短根头,基部叶鞘不呈纤维状,小穗2枚定数生于穗轴同节或形成聚伞、简单穗状花序等)形成明显区别。蔡联炳和张同林^[1]曾指出,披碱草属(*Elymus* L.)与赖草属具有大量相同性状,与赖草属的亲缘关系最

收稿日期: 2012-12-21

接受日期: 2013-02-25

基金项目: 中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室项目(LSEB2012-01);青海省高原作物种质资源创新与利用国家重点实验室培育基地开放课题项目(2013-01);国家自然科学基金项目(31260052);青海省自然科学基金项目(2011-Z-745);教育部“春晖计划”合作科研项目(Z2010078);青海师范大学博士科研启动经费项目(202500205)资助

作者简介: 苏旭(1980~),男,博士,副教授,硕士研究生导师,主要从事系统与进化植物学研究。E-mail: xusu8527972@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenwl@ibcas.ac.cn

近;新麦草属(*Psathyrostachys* Nevski)和偃麦草属(*Elytrigia* Desv.)与赖草属的相同性状较少,该2属仅稍接近于赖草属;而大麦属(*Hordeum* L.)、芒麦草属(*Critesion* Raf.)和鹅观草属(*Roegneria* K. Koch)与赖草属的相同性状更少,因此这3属与赖草属的亲缘关系也相对疏远。嗣后,苏旭^[2]根据赖草属植物穗轴每节通常着生2至多枚无规则排列小穗的这一独有特征,将它置于小麦族下的披碱草亚族(*Elyminae*),从而与披碱草属、猬草属(*Hystrix* Moench)和壮芒麦属(*Taeniatherum* Nevski)等类群近缘。但另一方面,它通常具根茎或根头,穗轴同节由2枚以上的混合并生小穗构成,时有小穗柄存在,因而与大麦亚族(*Hordeinae*)中的新麦草属、芒麦草属、大麦属和三柄麦属[*Hordelymus* (Jess.) Harz]等类群存在联系;同时小穗通常无柄,每小穗含多枚小花,叶片大多较细长等特征,因而又与小麦亚族(*Triticinae*)中的鹅观草属、冰草属(*Agropyron* Gaertn.)等类群关系密切;又因具穗状花序的特征,而与雀麦族(*Bromeae*)类群存在联系^[3-4],是小麦族系统演化的一个特殊类群。

赖草属植物全世界约有53种,隶属3个组,即多穗组(sect. *Racemosus* L. Zhi)、少穗组(sect. *Leymus* Tzvel.)和单穗组(sect. *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvel.)^[5]。赖草属植物主要分布于欧亚大陆和北美地区,个别类群分布至南美地区,属于北温带植物区系成分。我国是该属的主要分布区,约有33种,主要分布于西北、华北、东北以及西南地区,一般生长于海拔500~5000 m的山坡、草地、林缘、路旁、河滩、墙角,具有较强的耐旱、耐寒、耐碱以及抗病、抗风沙等抗逆能力^[6-13]。同时,赖草属的多数种类,如羊草[*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.],是畜牧业上的优良牧草,饲用价值较高,在草原、草场和牧场被大面积引种栽培;赖草属植物的根系均较发达,可作为保土固沙的备选植物^[13];一些种类如大赖草[*L. racemosus* (Lam.) Tzvel]和粗穗赖草(*L. crassiusculus* L. B. Cai)等具有花序粗长、穗多粒大的特征,加之具有抗逆性强的优点,又是农业上进行良种繁育、牧草利用的重要基因资源。此外,赖草属中某些种类常被用作编织加工的辅助原料;而某些种类常为园林绿化用作地被植物;特别是赖草属植物具有形体较大的近中部着丝粒染色体^[14],是细胞遗传学研究的候选材料。

本文综述了赖草属植物分类学的研究现状,总结存在的主要分类学问题,旨在为赖草属植物资源的开发利用和保护提供资料。

1 研究简史

赖草属系由Hochstetter^[15]基于欧滨麦[*Leymus arenarius* (L.) Hochst.]建立的属。最初仅含模式欧滨麦1种,该种具横走匍匐根茎、叶硬质、颖具短柔毛等特征。自该属建立后将近一个世纪的时间,诸多学者对赖草属是否成立仍持怀疑态度。Nevski^[16]最先接受Hochstetter的分类观点,将与赖草属模式具有相近特征的一些物种转隶到赖草属,重新命名为*Aneurolepidium* Nevski;Nevski首次将赖草属分为2组、7系、20种,并介绍了各种的形态特征、生境和地理分布等^[17]。后来,Pilger将披碱草属9种转隶到赖草属^[18],并将属名恢复为*Leymus* Hochst.,同时确认了赖草属的范畴和描述了赖草属的特征,如多年生、具根茎,叶硬质,小穗轴扭转,颖狭窄、质硬,外稃无芒或具短芒,浆片具毛等。Tzvelev^[19]将小麦族中其他属的部分种类转隶到赖草属,为该属增添了很多新成员,即将披碱草属、小麦属(*Triticum* L.)中的异质类群与Nevski的*Aneurolepidium* Nevski的全部物种组合在一起,Tzvelev的赖草属包含了近30种;他还把原苏联赖草属植物分化为4组、22种,并描述了每种的生境与地理分布,是赖草属分类学上的一个里程碑。1984年,Löve^[20]和Dewey^[21]同时利用细胞学资料对赖草属进行了研究,认为赖草属植物具有J、N染色体组型,特别是Löve^[20]依据J、N染色体组特征对该属进行的4组、32种的划分,将宏观形态学特征与细胞学证据有机结合,推进了人们对赖草属系统分类学的认识。

中国赖草属的分类学研究首推耿以礼先生,1959年他于《中国主要植物图说(禾本科)》收录了5种国产赖草属植物,并编制检索表,指明每个物种的地理分布和模式产地^[6]。在此基础上,郭本兆和崔乃然^[8]为中国赖草属植物增收了4种,达到9种,并对每种作了文献引证、性状描述、形态特征描述以及部分种类的生理特性和经济用途进行了报道。还有一些学者^[9-12]通过各地方志的编写,也对赖草属进行了研究,如蔡联炳^[12]在《青海植物志》

中记载青海有赖草属植物 8 种和 2 变种,且为该属新增了 4 新种。此后,一些学者不断发表了赖草属新种,如颜济和杨俊良^[22]增添了柴达木赖草(*L. pseudoracemosus* C. Yen & J. L. Yang);吴玉虎^[23]增添了若羌赖草(*L. ruoqiagensis* S. L. Lu & Y. H. Wu)和皮山赖草(*L. pishanica* S. L. Lu & Y. H. Wu);蔡联炳^[24-27]增添了弯曲赖草(*L. flexus* L. B. Cai)、粗穗赖草(*L. crasiusculus* L. B. Cai)、阔颖赖草(*L. latiglumis* L. B. Cai)、芒颖赖草(*L. aristiglumis* L. B. Cai)、伊吾赖草(*L. yiwuensis* L. B. Cai);崔大方^[28]增添了高株赖草(*L. altus* D. F. Cui)和阿尔金山赖草(*L. arjinshanicus* D. F. Cui)。然而他们的研究仅限于对中国赖草属植物新分类群的报道,而未对世界赖草属植物进行更为广泛深入的探讨。最近,智丽和滕中华^[5]报道中国有赖草属植物 20 种 2 变种,分隶于 3 个组,首次推测中国赖草属的分布中心是阿尔泰山地区。蔡联炳和苏旭^[13]在原有分类系统的基础上,重新描述了国产赖草属植物的形态特征,并进一步统计了各个组所包含的类群,确认中国共有 3 组 33 种 7 变种,其中多穗组含 4 种,少穗组有 24 种 7 变种,单穗组有 5 种,同时简要介绍赖草属的研究简史和某些类群的地理分布,是中国学者对赖草属分类学研究的一次系统总结。

有关赖草属的研究报道涉及形态学、解剖学、细胞学和植物地理学等方面,包括新分类群的发现、新系统的建立、类群的转隶归属、地理分布的调查、系统发育的探讨等。但至今尚无一个公认的赖草属分类系统。

2 主要存在的问题

2.1 赖草属范畴模糊不清

赖草属的范畴,尤其是赖草属与披碱草属的界限至今没有定论。1753 年 Linnean 发表了披碱草属,就包括了赖草属的 *Elymus arenarius* (L.) Hochst.^[29];Pilger 将披碱草属的 9 种植物转隶到赖草属^[16];Tzvelev 将披碱草属、小麦属和 *Aneurolepidium* Nevski 的部分种类转隶到赖草属^[17];之后他再次将小麦属的某些物种转隶到赖草属,因而 Tzvelev 赖草属的范畴包含 30 种^[19]。然而赖草属并不被早期禾草分类学家所承认^[30-33],如北美分类学家普遍认为赖草属的物种应转隶到披碱草属中^[34-39],支持广

义披碱草属的观点^[40-41]。我国仍有部分学者认为羊草属(*Aneurolepidium* Nevski)和赖草属是两个独立的属^[42]。因此,赖草属是否为一单系群,至今仍然是赖草属分类学研究首要解决的问题。

2.2 赖草属属下等级分类混乱

赖草属合格发表的时候,属内并无组系的划分^[13]。1934 年 Nevski 认为赖草属应划分为少穗组(sect. *Leymus*)和单穗组(sect. *Anisopyrum*) 2 组^[16]。Tzvelev 将赖草属划分为 4 组^[19],即 sect. *Leymus* Hochst.、sect. *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvelev、sect. *Aphanoneuron* (Nevski) Tzvelev 和 sect. *Malacurus* (Nevski) Tzvelev,这与 Löve 划分出的 4 组名称完全相同^[20],但 Tzvelev 和 Löve 的划分依据不同,前者主要是根据颖形状、颖脉数、外稃先端、外稃背部、每穗轴节小穗数、叶背特征、生活习性等特征^[19],而后者则主要是依据 J、N 染色体组型特征的不同而划分的。中国分类学者曾经认同赖草属无组系的划分^[6,8,11],最近,智丽和滕中华^[5]将赖草属划分为 3 组,即多穗组(sect. *Racemosus* L. Zhi)、少穗组(sect. *Leymus* Tzvel.)和单穗组[sect. *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvel.];蔡联炳和苏旭^[12]认为中国赖草属包括 3 组;Chen 等^[43]在《Flora of China》中,对中国乃至世界赖草属植物重新进行了确认,指出赖草属全世界约有 50 种,其中中国产 24 种 4 变种,同时根据穗轴同节小穗的数目、每小穗小花的数目、颖的脉数、叶片长度等性状将国产 24 种进行了一一区分,编制了分种检索表,对每属的形态特征、种类、分布、生境和优良特性进行了较为全面的叙述。但陈守良等不仅未对赖草属植物进行组系的划分,而且也没有对赖草属的全部种进行分类修订。特别是学者们对赖草属中某些种的认识并不一致,如普通常见的赖草[*Leymus secalinus* (Georgi) Tzvel.],有人认为是小麦属中的 *Triticum littorale* Pall.^[44],也有人把它作为披碱草属中的灰绿披碱草(*Elymus glaucus* Buckley)^[45],还有人把它作为冰草属中的 *Agropyron chinorossicum* Ohwi^[46],甚至还有人把它作为羊草属中的赖草[*Aneurolepidium dasystachys* (Trin.) Nevski]^[47];海边沙地盛产的滨麦[*Leymus mollis* (Trin.) Hara],曾有人将它作为披碱草属(*Elymus* L.)的种或变种^[48];也有人将它作为赖草属(*Leymus* Hochst.)的种和亚种^[49]。显然,对赖

草属属内物种数量的认识还存在较大差距。

因此,解决赖草属属下等级的划分,是建立更加自然的赖草属分类系统的关键。

2.3 赖草属系统发育关系模糊

对赖草属系统发育关系的深刻认识,有助于进行赖草属起源、散布等方面的研究,为牧草选育、牧草利用的实践工作积累资料,对利用赖草属植物的优良基因拓宽小麦类粮食作物的遗传基础是十分必要的。智丽和蔡联炳^[50]采用细胞学方法,报道了赖草属 5 种植物的核型,揭示了赖草属 3 组的系统发育水平,即多穗组(sect. *Leymus* Tzvel.)较原始、单穗组[sect. *Anisopyrum* (Griseb.) Tzvel.]较进化,而少穗组[sect. *Aphanoneuron* (Nevski) Tzvel.]则居于两者之间。蔡联炳和张梅组^[51]根据叶表皮性状的递变趋势,分析并探讨了国产赖草属 3 组植物的亲缘关系,结果表明多穗组最原始、单穗组最高级、少穗组演化居中,单穗组与少穗组亲缘关系较近、与多穗组关系较远;蔡联炳和张同林^[1]通过观察叶片的解剖结构,以表型系统学的原理和方法,对赖草属及其相关类群的亲缘关系进行了分析,绘制了 7 属的亲缘关系示意图,认为披碱草属与赖草属亲缘关系最近,新麦草属(*Psathyrostachys* Nevski)和偃麦草属(*Elytrigia* Desv.)仅稍接近于赖草属,大麦属(*Hordeum* Linn.)和鹅观草属(*Roegneria* C. Koch)与赖草属亲缘关系相对疏远,鹅观草属与披碱草属亲缘关系较疏远等。然而,目前的研究仅限于属内少数物种,研究手段单一,这对于物种较多、关系复杂的赖草属来说是远远不够的。

近年来,随着分子生物学研究方法的应用,发表了一系列有关赖草属系统发育研究的成果。Zhang 和 Dvorak^[52]从小麦族的 4 种植物中分离出 26 个高度重复序列基因家族,通过检测它们的多态性来研究赖草属植物的起源,结果表明,在赖草属植物中的确存在来源于新麦草属的 Ns 基因组;Anamthawat-Jonsson 等^[53]用 18S-5S 和 8S-26S 核糖体 DNA 序列为探针进行 AFLP 和 RFLP 标记,对沙滨草[*Leymus arenarius* (L.) Hochst.]的冰岛居群及其近缘种滨麦进行检测,结果表明 AFLP 和 rDNA-RFLPs 标记均能明显区分这两种形态学上十分相似的物种,并且两物种的种内不同居群间也存在明显差异。刘杰等^[54]通过人工设计

(CT)₈、(GCTA)₄、(GCAT)₄、(GACA)₄ 寡聚核苷酸,以它们作为探针和引物,对中国野生的和栽培的羊草[*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.]进行 SSR 分子标记,获得了羊草的微卫星序列指纹图谱。通过对赖草属植物系统与进化的研究,揭示了赖草属植物具有较高的遗传变异。譬如, Anamthawat-Jonsson & Bödvarsdóttir^[55]利用荧光原位杂交技术和 RFLP 标记研究了赖草属 3 种物种间的亲缘关系,结果表明,来源于北欧的沙滨草($2n = 8x = 56$)与来源于欧亚的大赖草($2n = 4x = 28$)具有较近的亲缘关系,而来源于北美 / 太平洋地区的滨麦则与沙滨草的亲缘关系较远。中国学者在赖草属不同基因组物种间的系统发育关系研究方面也取得了不少成就。杨瑞武等^[56]利用 RAMP 对赖草属 19 种物种和 1 亚种进行研究,结果表明赖草属植物间具有较高的遗传变异,同种不同居群间的遗传相似系数较大,亲缘关系很近,物种间的遗传差异明显,且种间变异大于居群间变异,同时形态相似、地理分布一致的物种具有一定的亲缘关系,聚类在一起。近年来,分子系统学研究结果为理解赖草属植物的系统发育关系提供了较多的证据,我国学者在这方面也做出了一定贡献。例如,凡星等^[57]利用单拷贝的核基因 *Accl* 对赖草属 8 种植物进行了系统发育分析,结果表明,高丽猬草[*Hystrix coreana* (Honda) Ohwi]、猬草[*H. duthiei* (Stapf) Bor]、长芒猬草[*H. duthiei* ssp. *longearistata* (Hackel) Baden, Fred. et Seberg]和赖草属物种均存在 Ns 基因组,其 Xm 基因组与中间偃麦草[*Elytrigia bessarabicum* (Host) Bank Worth]的 E^b 和中国春[*Lophopyrum elongatum* (Host) A. Löve]的 E^c 染色体组不同,与拟鹅观草属[*Pseudoroegneria* (Nevski) A. Löve]的 St 基因组也不相同;刘全兰等^[58]基于 nrDNA ITS 序列和叶绿体 *trnL-F* 序列研究了 12 种赖草属植物的系统发育关系,结果表明赖草属植物的 Ns 基因组不只来自于 1 种新麦草属植物,而 Xm 基因组依然未知;Liu 等^[59]基于 nrDNA ITS 序列和叶绿体 *trnL-F* 序列分析了小麦族 18 属 57 种(包含 13 种赖草属物种)的系统发育关系,结果均表明赖草属与新麦草属植物具有亲密的系统发育关系;莎莉娜^[60]利用分子系统学方法对赖草属植物的系统与演化进行了研究,指出北美赖草与欧亚赖草不仅存在地理分布的差异,ITS 序列也不同,高丽猬草、猬草、长芒猬草和东北猬草[*H. komarovii*

(Roshev.) Ohwi]与赖草属植物亲缘关系较近,将它们组合到赖草属是合理的,赖草属不同类群的Ns基因组可能来自于不同的新麦草属植物,赖草属植物的ITS序列存在明显的遗传分化,赖草属植物与包含St、E^b和E^c基因组的拟鹅观草属、中间偃麦草和中国春亲缘关系较近等。

2.4 赖草属地理起源和散布尚需研究

有关赖草属地理分布的研究,仅有智丽和滕中华^[4]报道了其在中国的分布,目前还缺乏属的分布中心、地理起源及散布路线等方面的研究探讨。从赖草属的研究文献来看,仅仅简要列出了属的分布轮廓,或者部分物种的标本采集地,先前几乎未见对赖草属植物进行过系统的植物地理学方面的研究,从而造成人们对赖草属分布格局、地理起源、散布路线的认识知之甚少。探讨植物类群的分布中心、地理起源、散布路线,要具备3个基本条件:一是对类群分类系统的翔实认识,二是准确把握类群的系统演化关系,三是要有详细全面的地理分布资料。我们认为造成地理分布研究欠缺的主要原因有3个方面:一是赖草属范畴的模糊不清,导致属下一些类群分类处理失真,等级、归隶错乱;二是赖草属植物的系统发育关系模糊,对组级分类阶元缺乏系统、全面的分析;其三是缺乏对赖草属地理分布的全面调查,已有文献仅仅记录了某些植物类群的分布与生境,或者局部地方性的资料,至今尚未见世界性的赖草属植物地理分布的研究报道。

3 研究展望

3.1 加强对赖草属种质资源的收集和保护

种质是指亲代通过生殖细胞或体细胞传递给子代的遗传物质;种质资源即遗传资源或基因资源,是指所有物种及其可遗传物质的总和^[61]。我国野生赖草属牧草种质资源丰富,广布各省(区),尤其西北部地区是赖草属牧草的重要分布区和多度中心^[5]。优良的种质资源是生物改良的原始材料,也是农牧业可持续发展的物质基础。种质基因的消失,也是资源种类的灭亡,因而必须首先加强对于资源本身种质基因的保护,为后续各方面工作的开展提供基础保证。我国对赖草属植物种质资源的搜集整理工作仍处于初放阶段,随意性很大,许

多优良性状还没有被发现和利用^[62-63],尤其是在我国西部的青藏高原地区,由于交通闭塞,少数民族的社会、经济和文化发展缓慢,目前还保留了许多抗病、抗逆性强的野生种质资源,还未得到充分的利用,但是这部分资源仍然处于自生自灭的生长模式,缺乏严格的管理和利用规范,因此应尽快在居群水平上广泛收集赖草属植物的种质资源,进一步健全中期库和长期库的管理体制,完善种质资源搜集的收尾工作,同时进一步加强赖草属牧草遗传资源保存技术研究,研究探索野生种子保存的适宜条件、保存过程中种子活力和遗传完整性的变化等,对种子活力下降的材料及时进行扩繁,并对赖草属植物的遗传资源圃加强科学管理,作永久保存,为今后研究和利用赖草属植物提供基本保证。

3.2 开展对赖草属种质遗传学和分子生物学的研究

赖草属植物具有潜在的巨大经济价值和生态功能,但长期以来由于缺乏科研投入,整体研究比较滞后,因此迫切需要借鉴先进技术和手段,开展分子生物学的基础研究^[62]。在基因工程方面,科研工作者应对小麦族植物的某些关键基因进行分子标记、分子克隆研究,建立高效的转基因技术平台,为该族植物的种质创新研究打下坚实基础,并最终建立小麦族植物的核心种质库^[63]。毋庸置疑,赖草属植物不仅是优良的牧草,而且因抗逆性强而成为农牧业上良种繁育的重要基因资源,也是小麦和大麦的近缘种,能进行异花授粉,在遗传上具有JX染色体组^[13]。通过现代遗传手段和生物技术方法,将赖草属野生种类中的某些抗逆、抗病基因转移到栽培小麦、大麦中,可丰富小麦、大麦遗传多样性的基因资源库,因而赖草属植物具有重要的经济价值。赖草属植物是今后麦类作物远缘杂交的首选对象,也是赖草属植物在分子生物学和遗传学研究的热点和难点问题。

3.3 赖草属植物系统与进化关系的探讨

众所周知,对赖草属植物进行全面的系统进化研究,准确确定该属的界限,建立自然的分类系统,判明类群的亲缘与演化关系,探讨属的分布中心、地理起源及散布路线,不仅是开展该属其他研究工作的重要理论基础,而且对充分发挥赖草属植物在麦类作物遗传改良和作为生态治理草种应用

中也具有十分重要的意义。

参考文献

- [1] Cai L B, Zhang T L. Genetic relationship between *Leymus* and its related taxa in terms of the anatomical characteristics of their leaves [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*, 2006, 26(3): 537–543.
蔡联炳, 张同林. 根据叶解剖特征试论赖草属及其相关类群间的亲缘关系 [J]. *西北植物学报*, 2006, 26(3): 537–543.
- [2] Su X. Studies on the systematics and evolution of Triticeae (Poaceae) [D]. Xining: University of Chinese Academy of Sciences, 2009: 25–27.
苏旭. 小麦族系统与进化的研究 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2009: 25–27.
- [3] Kuo P C, Wang S J. Researches on the evolution of the inflorescence and the generic relationships of the Triticeae in China [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*, 1981, 1(1): 12–19.
郭本兆, 王世金. 我国小麦族的花序形态演化及其属间亲缘关系的探讨 [J]. *西北植物学报*, 1981, 1(1): 12–19.
- [4] Wang S J, Kuo P C. Researches on the origin of the inflorescence and the tribe relationships of Triticeae [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*, 1982, 2(1): 8–17.
王世金, 郭本兆. 小麦族花序的起源和族间亲缘的探讨 [J]. *西北植物学报*, 1982, 2(1): 8–17.
- [5] Zhi L, Teng Z H. Classification and geographical distribution of *Leymus* in China [J]. *Bull Bot Res*, 2005, 25(1): 22–25.
智丽, 滕中华. 中国赖草属植物的分类、分布的初步研究 [J]. *植物研究*, 2005, 25(1): 22–25.
- [6] Keng Y L. *Flora Illustralis Plantarum Primarum Sinicarum: Gramineae* [M]. Beijing: Science Press, 1959: 429–434.
耿以礼. 中国主要植物图说——禾本科 [M]. 北京: 科学出版社, 1959: 429–434.
- [7] Liu S E. *Key of Northeast Plant* [M]. Beijing: Science Press, 1959: 478–479.
刘慎谔. 东北植物检索表 [M]. 北京: 科学出版社, 1959: 478–479.
- [8] Kuo P C, Cui N R. *Leymus* Hochst. [M]// Kuo P C. *Flora Reipublatis popularis Sinicae*, Tomus 9(3). Beijing: Science Press, 1987: 15–22.
郭本兆, 崔乃然. 赖草属 [M]// 郭本兆. 中国植物志, 第9卷第3分册 [M]. 北京: 科学出版社, 1987: 15–22.
- [9] Liou L. *Leymus* Hochst. [M]// Wu Z Y. *Flora Xizangica*, Vol. 5 [M]. Beijing: Science Press, 1987: 15–22.
刘亮. 赖草属 [M]// 吴征镒. 西藏植物志, 第5卷. 北京: 科学出版社, 1987: 15–22.
- [10] Yang X L. *Leymus* Hochst. [M]// Ma Y Q. *Flora of Innermongolica*, Vol. 2(5). Huhehaote: Inner Mongolia People's Publishing House, 1994: 150–155.
杨锡麟. 赖草属 [M]// 马毓泉. 内蒙古植物志, 第2卷第5分册. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1994: 150–155.
- [11] Cui D F. *Leymus* Hochst. [M]// Cui N R. *Flora of Xinjiangensis*, Vol. 6. Wulumuqi: Xinjiang Science and Technology Publishing Press, 1996: 213–229.
崔大方. 赖草属 [M]// 崔乃然. 新疆植物志, 第6卷. 乌鲁木齐: 新疆科技卫生出版社, 1996: 213–229.
- [12] Cai L B. *Leymus* Hochst. [M]// Liu S W. *Flora of Qinghaiica*, Vol. 4. Xining: Qinghai People's Publishing House, 1994: 103–108.
蔡联炳, 赖草属 [M]// 刘尚武. 青海植物志, 第4卷. 西宁: 青海人民出版社, 1999: 103–108.
- [13] Cai L B, Su X. Taxonomic notes on the genus *Leymus* Hochst. (Poaceae) from China [J]. *Bull Bot Res*, 2007, 27(6): 651–660.
蔡联炳, 苏旭. 国产赖草属的分类修订 [J]. *植物研究*, 2007, 27(6): 651–660.
- [14] Yang R W, Zhou Y H, Zheng Y L, et al. Karyotypes of 11 tetraploid species in *Leymus* [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 2004, 42(2): 154–161.
杨瑞武, 周永红, 郑有良, 等. 11个四倍体赖草属物种的核型研究 [J]. *植物分类学报*, 2004, 42(2): 154–161.
- [15] Hochstetter C F. Nachtraglicher commentar zu meiner abhandlung: "Aufbau der Graspflanze etc." [J]. *Flora*, 1848, 7(1): 105–118.
- [16] Nevski C A. Agrostologische studien: IV. Über das system tribe Hordeae Benth [J]. *Trudy Bot Inst Akad Nauk SSSR*, Ser 1., Fl Sist Vyss Rast, 1934, 1(1): 9–32.
- [17] Nevski C A. Genus *Aneurolepidium* Nevski [M]// Komarov V L. *Flora of the USSR*, Vol. 2. Leningrad: Nauka, 1934: 697–711.
- [18] Pilger R. *Addimenta agrostologica*: 1. Triticeae (Hordeae) [J]. *Bot Jahrbüc*, 1949, 74(6): 1–27.
- [19] Tzvelev N N. *Zlaki SSSR (Poaceae URSS)* [M]. Leningrad: Nauka, 1976: 176–189.
- [20] Löve A. *Conspectus of the Triticeae* [J]. *Fedd Repert*, 1984, 95(7/8): 425–521.
- [21] Dewey D R. The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial Triticeae [M]// Gustafson J P. *Gene Manipulation in Plant Improvement*. New York: Plenum Press, 1984: 209–279.
- [22] Yen C, Yang J L. New species of *Leymus* from China [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1983, 5(3): 275–276.
颜济, 杨俊良. 中国赖草属新植物 [J]. *云南植物研究*, 1983, 5(3): 275–276.
- [23] Wu Y H. Two new species of *Leymus* Hochst. from Xinjiang [J]. *Bull Bot Res*, 1992, 12(4): 343–347.
吴玉虎. 新疆赖草属二新种 [J]. *植物研究*, 1992, 12(4): 343–347.

- [24] Cai L B. New taxa of *Leymus* from China [J]. Acta Phytotaxon Sin, 1995, 33(5): 491–496.
蔡联炳. 国产赖草属新分类群 [J]. 植物分类学报, 1995, 33(5): 491–496.
- [25] Cai L B. Material for the genus *Leymus* (Poaceae) [J]. Bull Bot Res, 1997, 17(1): 28–32.
蔡联炳. 赖草属资料 [J]. 木本植物研究, 1997, 17(1): 28–32.
- [26] Cai L B. A new species and a new variety of *Leymus* Hochst. (Poaceae) from Qinghai, China [J]. Acta Phytotaxon Sin, 2001, 39(1): 75–77.
蔡联炳. 青海赖草属一新种和一新变种 [J]. 植物分类学报, 2001, 39(1): 75–77.
- [27] Cai L B. *Leymus paucispiculus*: A new species of Poaceae from China [J]. Acta Bot Boreal-Occid Sin, 2006, 26(7): 1464–1467.
蔡联炳. 中国赖草属(禾本科)一新种——贫穗赖草 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(7): 1464–1467.
- [28] Cui D F. New taxa of *Leymus* Hochst. from Xinjiang [J]. Bull Bot Res, 1998, 18(2): 144–148.
崔大方. 新疆赖草属的新分类群 [J]. 植物研究, 1998, 18(2): 144–148.
- [29] Linnaeus C. Species Plantarum [M]. London: Kessinger Publishing, 1753: 83–86.
- [30] Bentham G. Notes on Gramineae [J]. Bot J Linn Soc, 1881, 18(1): 14–134.
- [31] Bentham G, Hooker J D. Genera Plantarum [M]. London: Reeve, 1883, 3(2): 1076–1207.
- [32] Bor N L. The Grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan [M]. New York: Pergamon Press, 1960: 652–680.
- [33] Hackel E. Gramineae [M]// Engler A, Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien Vol. 2(2). Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1897: 1–197.
- [34] Gould F W. Grass Systematics [M]. New York: McGraw-Hill Co., 1968: 382–384.
- [35] Hitchcock C L. Gramineae [M]// Hitchcock C L, Cronquist A, Ownbey M, et al. Vascular Plants of the Pacific Northwest, Vol. 1. Seattle: University of Washington Press, 1969: 384–725.
- [36] Holmgren A H, Holmgren N H. Triticeae [M]// Cronquist A, Holmgren A H, Holmgren N H, et al. Intermountain Flora, Vol. 6. New York: Columbia University Press, 1977: 293–336.
- [37] Estes J R, Roald J T. The generic concept and generic circumscription in the Triticeae: An end paper [M]// Estes J R, Roald J T, Brunken J N. Grasses and Grasslands. Normal: University of Oklahoma Press, 1982: 145–164.
- [38] Bowden W M. Cytotaxonomy of the species and interspecific hybrids of the genus *Agropyron* in Canada and neighboring areas [J]. Can J Bot, 1965, 43(11): 1421–1448.
- [39] Pohl R W. How to Know the Grasses [M]. Dubuque, Iowa: W C Brown Co., 1968: 244–245.
- [40] Hitchcock A S. Manual of the Grasses of the United States [M]. New York: USDA Misc Pub, 1935: 200–201.
- [41] Hitchcock A S. Revised by Agnes C. Manual of the grasses of the United States [M]. Washington D C: USDA Misc Pub 200 U S Gov't Printing Office, 1950: 258–260.
- [42] Wu Y H, Gou X J, Mei L J. A checklist of Plants in Qinghai [M]. Xining: Qinghai People's Publishing House, 1998: 1–396.
吴玉虎, 苟新景, 梅丽娟. 青海植物名录 [M]. 西宁: 青海人民出版社, 1998: 1–396.
- [43] Chen S L, Li D Z, Zhu G H, et al. *Themeda* Forsskål [M]// Wu Z Y, Hong D Y, Raven P H. Flora of China, Vol. 22. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2006: 387–394.
- [44] The Plant List. *Triticum littorale* Pall. is a synonym of *Leymus secalinus* (Georgi) Tzvelev [EB/OL]. <http://www.theplantlist.org/tpl/record/kew-448777>.
- [45] The Plant List. *Elymus glaucus* Buckley is an accepted name [EB/OL]. <http://www.theplantlist.org/tpl/record/kew-411188>.
- [46] The Plant List. *Agropyron chinorossicum* Ohwi is a synonym of *Leymus secalinus* (Georgi) Tzvelev [EB/OL]. <http://www.theplantlist.org/tpl/record/kew-388276>.
- [47] The Plant List. *Aneurolepidium dasystachys* (Trin.) Nevski is a synonym of *Leymus secalinus* (Georgi) Tzvelev [EB/OL]. <http://www.theplantlist.org/tpl/record/kew-393684>.
- [48] The Plant List. *Leymus mollis* (Trin.) Pilg. is an accepted name [EB/OL]. <http://www.theplantlist.org/tpl/record/kew-422612>.
- [49] Yen C, Yang J L, Baum B R. Synopsis of *Leymus* Hochst. (Triticeae: Poaceae) [J]. J Syst Evol, 2009, 47(1): 67–86.
- [50] Zhi L, Cai L B. Karyotypes and evolution of five species of *Leymus* Hochst. [J]. Acta Bot Boreal-Occid Sin, 2000, 20(5): 876–881.
智丽, 蔡联炳. 赖草属5个种的核型与进化 [J]. 西北植物学报, 2000, 20(5): 876–881.
- [51] Cai L B, Zhang M N. Leaf epidermal characteristics and classification of sections of *Leymus* from China [J]. Bull Bot Res, 2005, 25(4): 400–405.
蔡联炳, 张梅纽. 国产赖草属的叶表皮特征与组群划分 [J]. 植物研究, 2005, 25(4): 400–405.
- [52] Zhang H B, Dvorak J. The genome origin of tetraploid species of *Leymus* (Poaceae: Triticeae) inferred from variation in repeated nucleotide sequences [J]. Amer J Bot, 1991, 78(7): 871–884.
- [53] Anamthawat-Jonsson K, Bragason B T, Bödvarsdóttir S K, et al. Molecular variation in *Leymus* species and populations [J]. Mol Ecol, 1999, 8(2): 309–315.
- [54] Liu J, Liu G S, Qi D M, et al. Construction of genetic fingerprints of *Aneurolepidium chinensis* using microsatellite sequences [J].

- Acta Bot Sin, 2000, 42(9): 985–987.
- 刘杰, 刘公社, 齐冬梅, 等. 用微卫星序列构建羊草的遗传指纹图谱 [J]. 植物学报, 2000, 42(9): 985–987.
- [55] Ananthawat-Jonsson K, Bödvarsdóttir S K. Genomic and genetic relationships among species of *Leymus* (Poaceae: Triticeae) inferred from 18S-26S ribosomal genes [J]. Amer J Bot, 2001, 88(4): 553–559.
- [56] Yang R W, Zhou Y H, Zhang Y, et al. The genetic diversity among *Leymus* species based on random amplified microsatellite polymorphism (RAMP) [J]. Genet Res Crops Evol, 2006, 53(1): 139–144.
- [57] Fan X, Zhang H Q, Sha L N, Zhang L, et al. Phylogenetic analysis among *Hystrix*, *Leymus* and its affinitive genera (Poaceae: Triticeae) based on the sequences of a gene encoding plastid acetyl-CoA carboxylase [J]. Plant Sci, 2007, 172(4): 701–707.
- [58] Liu Q L, Ge S, Tang H B, et al. Phylogenetic relationships in *Elymus* (Poaceae: Triticeae) based on the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL-F* sequences [J]. New Phytol, 2007, 170(2): 411–420.
- [59] Liu Z P, Chen Z Y, Pan J, et al. Phylogenetic relationships in *Leymus* (Poaceae: Triticeae) revealed by the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL-F* sequences [J]. Mol Phyl Evol, 2008, 46(1): 278–289.
- [60] Sha L N. Studies on morphology, cytology and molecular phylogenetics in the genus of *Leymus* [D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2008: 35–74.
- 莎莉娜. 赖草属植物的形态学、细胞学与分子系统学研究 [D]. 雅安: 四川农业大学, 2008: 35–74.
- [61] Zhou G D, Li Z Y, Li H Y, et al. Research advances in germplasm resources of *Elymus sibiricus* [J]. Pratacul Sci, 2011, 28(11): 2026–2031.
- 周国栋, 李志勇, 李鸿雁, 等. 老芒麦种质资源的研究进展 [J]. 草业科学, 2011, 28(11): 2026–2031.
- [62] Miao J M, Zhong J C, Chen Z H. Research progress of germplasm resource of *Elymus* [J]. Grass Animal Hus, 2009(8): 1–6.
- 苗佳敏, 钟金城, 陈智华. 披碱草属种质资源研究现状 [J]. 草业与畜牧, 2009(8): 1–6.
- [63] Sun J P, Yuan Q H. Research progress of the germplasm resource of *Elymus L.* [J]. Pratacul Sci, 2005, 22(12): 2–5.
- 孙建萍, 袁庆华. 披碱草属种质资源研究进展 [J]. 草业科学, 2005, 22(12): 2–5.