

雀稗属无融合生殖研究进展

马国华¹, 赵南先¹, 黄学林²

(1.中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中山大学生命科学院, 广州 510275)

摘要:雀稗属(*Paspalum*)为禾本科黍亚科多年生或一年生植物,是黍亚科内最有经济价值的类群之一。雀稗属植物种群极其复杂,大多数为多倍体。由于多倍体的存在及有性生殖的自交不亲和等原因,雀稗属植物表现出复杂多样的生殖特性,是禾本科中具备无融合生殖特性种类最多的属。对雀稗属无融合生殖的分布、无融合生殖相关的细胞学和胚胎学基础、无融合生殖的特点及其遗传学和分子生物学研究进展进行了综述。

关键词:雀稗属;无融合生殖;细胞学;遗传学;综述

中图分类号:Q944.4

文献标识码:A

文章编号:1005-3395(2005)02-0179-06

Advances in Apomixis of Genus *Paspalum*

MA Guo-hua¹, ZHAO Nan-xian¹, HUANG Xue-lin²

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: Genus *Paspalum*, a perennial or annual grass of Gramineae, is one of the with great economic value groups. The genus *Paspalum* includes many complex species and most of them are polyploid. Due to the causes such as polyploidy and self-incompatibility, the plants of *Paspalum*, with the greatest number of apomictic species, show much complex and various reproduction characteristics. In this paper, a list of apomictic species of *Paspalum* is given. The cytological and embryological bases, and the characters of apomixis are described. Advances in genetics and molecular biology of apomixis are in *Paspalum* also reviewed.

Key words: *Paspalum*; Apomixis; Cytology; Genetics; Review

雀稗属(*Paspalum*)为禾本科黍亚科多年生或一年生植物。全世界有近400种,主要分布于热带和亚热带地区。在我国,野生和引种栽培的共有16种^[1],主要分布于华南热带和亚热带地区。在黍亚科内,雀稗属是最有经济价值的类群之一,有许多种类为优良的牧草和水土保持植物,但也包括一些危害农作物的田间杂草。

雀稗属植物类群极其复杂,其80%以上的类群为多倍体。染色体倍性从二倍体到十六倍体都有,以四倍体居多^[2]。在同一种内也经常存在生殖方式不一样的类群。在雀稗属植物中,绝大多数种类的染色体基数为10,但也有少量的雀稗属种类的染色体基数为6、8和9^[3]。由于多倍体的存在以及有性生殖的自交不亲和等原因,雀稗属植物表现出种类复

杂多样的无融合生殖特性。本文对雀稗属无融合生殖的分布、无融合生殖相关的细胞学和胚胎学基础、无融合生殖的特点及其遗传学和分子生物学研究进展进行了综述。

1 雀稗属无融合生殖的种类

自从Burton^[4]首次报道雀稗属百喜草(*P. notatum*)的无融合生殖以来,不断有雀稗属无融合生殖种质被发现。到目前为止,已报道近50种具无融合生殖特性^[5],它是目前禾本科中具无融合生殖特性种类最多的属(表1)。

从表1可以看出,雀稗属中有2个二倍体类群表现出无融合生殖的潜能性,它们可产生无孢子生

殖胚囊,但不能形成无融合生殖的种子。而真正的无融合生殖则完全发生在多倍体的类群中,已知有 3 个三倍体的种表现出无融合生殖特性,其它均发生在四倍体及四倍体以上的类群中。绝大多数雀稗属种类的无融合生殖属于无孢子生殖(Apospory)类型,只有少数种类属于二倍体孢子生殖(Diplospory),如圆果雀稗(*P. orbiculare*)、南雀稗(*P. commersonii*)、两耳草(*P. conjugatum*)和长叶雀稗(*P. longifolium*)等^[6-9]。在所有已报道的雀稗属无融合生殖的材料中,目前只有 1 个种 *P. minus* 同时具备无孢子生殖和二倍体孢子生殖的特性^[9]。

在已报道具无融合生殖特性的种类中,中国自

然分布的种类有^[10-12]: 双穗雀稗(*P. distichum*)、南雀稗、两耳草、海雀稗(*P. vaginatum*)、毛花雀稗(*P. dilatatum*)、长叶雀稗、棱稗雀稗(*P. malacophyllum*)、圆果雀稗、皱稗雀稗(*P. alcalinum*)、雀稗(*P. thunbergii*)。此外,从南美引种的百喜草(三倍体以上)据报道也具无融合生殖特性。

在已报道的雀稗属无融合生殖材料中,绝大多数为兼性无融合生殖类型,但也发现了几个专性无融合生殖的材料。它们是五倍体的 *P. alcalinum*^[13]和毛花雀稗^[14]以及四倍体的百喜草^[4]、雀稗^[12]、*P. nicorae*^[15]、*P. plicatum*^[16]和 *P. simplex*^[17],是目前禾本科中已确定为专性无融合生殖种类最多的属。

表 1 雀稗属无融合生殖的种类及其特性

Table 1 Apomictic species in genus *Paspalum* and their characteristics

植物 Species	染色体 倍性 Ploidy level	无融合 体类型 Apomictic type	主要参 考文献 Main references	植物 Species	染色体 倍性 Ploidy level	无融合 体类型 Apomictic type	主要参 考文献 Main references
<i>P. alcalinum</i>	4	AS	13	<i>P. jesuiticum</i>	6	AS	3
	5	AS obligate	13	<i>P. lividum</i>	4	AS	3
<i>P. almun</i>	4	AS	20	<i>P. longifolium</i>	4	DS	7
<i>P. arundinellum</i>	4	AS	3	<i>P. maculosum</i>	4	AS	39
<i>P. brunneum</i>	4	AS	20, 40	<i>P. malacophyllum</i>	Unknown	AS	46
<i>P. commersonii</i>	6	DS	7	<i>P. mandiocanum</i>	6	AS	28
<i>P. compressifolium</i>	4	AS	26	<i>P. minus</i>	5	DS and AS	9
	6	AS	26	<i>P. nicorae</i>	4	AS obligate	28
<i>P. conjugatum</i>	4	DS	6	<i>P. notatum</i>	3	AS	3
<i>P. coryphaeum</i>	4	AS	19		4	AS obligate	3, 4, 27
<i>P. cromyorrhizon</i>	2	AS potential	25		5	AS	27
	3	AS	25, 27		6	AS	27
	4	AS	41		8	AS	27
<i>P. dedeccae</i>	4	AS	42	<i>P. orbiculare</i>	6	DS	8
<i>P. dilatatum</i>	5	AS obligate	14	<i>P. pauciciliatum</i>	4	AS	3
	6	AS	44	<i>P. paucifolium</i>	4	AS	13
<i>P. denticulatum</i>	4	AS	42	<i>P. plicatum</i>	4	AS obligate	49
<i>P. distichum</i>	4	AS	10	<i>P. polyphyllum</i>	4	AS	13
	6	AS	28, 42	<i>P. proliferum</i>	6	AS	20
<i>P. durifolium</i>	6	AS	43	<i>P. quadrifarium</i>	3	AS	39
<i>P. exaltatum</i>	4	AS	24		4	AS	39, 50
<i>P. falcatum</i>	4	AS	13	<i>P. ramboi</i>	6	AS	42
<i>P. glaucescens</i>	4	AS	45	<i>P. rojasii</i>	4	AS	50
<i>P. guaraniticum</i>	8	AS	46	<i>P. rufum</i>	2	AS potential	39
<i>P. guenoarum</i>	4	AS	28		4	AS	39
<i>P. hartwegianum</i>	Unknown	AS	47	<i>P. secans</i>	4	AS	23
<i>P. haumanii</i>	4	AS	26, 39	<i>P. simplex</i>	4	AS obligate	17
<i>P. hexastachyum</i>	4	AS	48	<i>P. thunbergii</i>	4	AS obligate	12
<i>P. hydrophyllum</i>	4	AS	3	<i>P. unispicatum</i>	4	AS	13
<i>P. intermedium</i>	3	AS	3	<i>P. vaginatum</i>	4	AS	51
	4	AS	39				
<i>P. ionanthum</i>	4	AS	49				
	8	AS	3				

DS:二倍体孢子生殖 Diplospory;

AS:无孢子生殖Apospory

雀稗属无融合生殖有几个特点:一是所有的无融合生殖均发生在多倍体植物上;二是所有种类均是通过配子体无融合生殖即无孢子生殖或二倍体孢子生殖来进行的,其中大多数种类的无融合生殖属于无孢子生殖。三是无融合生殖的胚囊发育和胚胎发育在种间、种内均表现出极其复杂的差异性和多变性。

2 有关的细胞学和胚胎学基础

2.1 花粉发育

在发生无融合生殖的雀稗属种类中,绝大多数种类(仅1个例外)的花粉母细胞减数分裂出现异常现象,通常是染色体不能正常配对,而出现数条染色体相互绞缠的混乱情况^[3]。在花粉发育过程中,一些无融合生殖种类的花粉粒出现多萌发孔现象^[8,19],表明其发育出现病态特征。花粉发育不正常直接导致植物有性生殖受到抑制,因而有可能使植物产生代替有性生殖而发生无融合生殖的机制。通过观察花粉母细胞染色体配对情况,可以初步确定该种是否为无融合生殖。如果花粉母细胞染色体配对正常,则意味着是进行正常的有性生殖^[9,20-22]。

2.2 胚囊发育

在有性生殖的胚珠内,大孢子母细胞经过2次减数分裂,形成4分体,其中1个功能大孢子经3次分裂产生8核胚囊,包括2个助细胞、1个卵细胞、2个极核和3个反足细胞。雀稗属胚囊内的反足细胞通常自发分裂形成多核的反足细胞团,在胚囊内非常明显。如果胚囊内缺乏反足细胞,则为无孢子生殖胚囊。这是区别雀稗属有性生殖和无孢子生殖最直观的证据。但是有少数种类的无孢子生殖胚囊内会出现反足细胞的情形^[17,21,23]。

雀稗属无孢子生殖的胚囊来源于特化珠心细胞的发育。通常是在大孢子母细胞减数分裂形成四分体阶段,若干个特化珠心细胞开始发育。特化珠心细胞的细胞核大、细胞质浓,同周围其它珠心细胞很容易区别。特化的珠心细胞发育为无孢子生殖胚囊的程度一般较低。在*P. minus*胚囊内,特化珠心细胞经过连续2次有丝分裂形成四核胚囊,包括1个卵细胞、2个助细胞和1个中央细胞(而后中央细胞发育为2个极核)^[9]。在*P. guenoarum*和*P. lividum*的子房内,多个特化珠心细胞发育为多个无孢子生殖胚囊,其胚囊成熟时有3-4个核^[24];专性无融合生殖种*P. nicorae*的多个特化珠心发育形成

多个无孢子生殖胚囊,胚囊成熟时一般有4-8个核^[5],其中大多数情况为4个核,包括1个卵核、2个极核以及1个类似反足细胞(它往往位于合点区,要么降解要么继续分裂形成2-6核的反足细胞团),但有时也形成有助细胞的8核胚囊,但这种助细胞降解非常快。当子房内只有1个胚囊时,反足细胞的存在往往令人误解是有性生殖胚囊,专性无融合生殖材料*P. simplex*的无孢子生殖胚囊(单个胚囊)的发育程度高,最终可发育为8核胚囊,它在形态上同有性胚囊没有区别^[17]。此外,*P. secans*无孢子生殖胚囊内也出现反足细胞^[23]。

二倍体孢子生殖在雀稗属内并不普遍。二倍体孢子生殖胚囊的发育来源于大孢子母细胞,*P. minus*大孢子母细胞在减数分裂前期就受到抑制,其同源染色体不发生联合,通过2次有丝分裂,形成4个未减数的大孢子,其中1个大孢子经过连续3次有丝分裂形成8核胚囊^[9],但所形成的卵能够自发分裂形成原胚,即在受精前就能够观察到原胚的发育。

2.3 胚的发育和多胚苗的形成

雀稗属无孢子生殖或二倍体孢子生殖胚囊内卵细胞不经过受精就直接分裂形成原胚。多胚囊的类群往往产生多个原胚,而此时极核仍然存在。此后极核同传粉后的精核结合(假受精)形成胚乳。

在雀稗属无孢子生殖多胚囊发育的类群中,子房内可形成多个原胚。但假受精后,实际上能够形成双胚或多胚苗的情形并不多。目前只雀稗、双穗雀稗,*P. nicorae*,*P. brunneum*,*P. coryphaeum*和*P. proliferum*等植物类群能够产生低频率的双胚苗或多胚苗现象^[9,10,12,15]。

在多个无融合生殖胚囊同时存在的条件下,其假受精的特点如何还有待于研究。是一个胚囊参与假受精还是多个胚囊参与假受精?我们在对双穗雀稗和雀稗的研究中,只观察到一个胚囊参与假受精,而其它胚囊则不参与假受精,因此在同一子房中,只能观察到一个胚乳团的形成^[10,12]。

3 无融合生殖的特点

3.1 多发生在多倍体类群

从目前研究结果来看,所有无融合生殖的雀稗属物种都是多倍体的,但并非所有多倍体的雀稗属都存在无融合生殖现象,至少还有十多个四倍体或六倍体雀稗属植物尚未发现无融合生殖现象^[3]。无融合生殖仅在多倍体类群中表现出来,因此似乎存

在着有利于多倍体产生无融合生殖的物质。Quarin^[25]报道了 *P. cromyorrhizon* 种群不同染色体水平的生殖方式, 结果显示品系 T434 四倍体的无融合生殖胚囊比三倍体和二倍体的高, 表明无融合生殖的表达依赖于基因剂量, 随着染色体倍性水平的提高, 有性生殖频率降低, 而无融合生殖频率提高。Quarin 等^[26]通过对巴西南部 *P. compressifolium* 种群进行调查, 发现有 1 个种群为二倍体, 12 个种群为四倍体, 还有 1 个种群为六倍体; 观察其大孢子母细胞的减数分裂以及胚囊发育过程, 发现二倍体种群的大孢子母细胞减数分裂正常, 能产生正常有性胚囊, 而四倍体和六倍体种群的大孢子母细胞减数分裂期间出现异常染色体配对, 大孢子母细胞所分裂形成的四分体均降解, 不能形成有性胚囊, 取而代之的是 1-7 个珠心细胞变大, 其中 1-2 个发育为无孢子生殖胚囊。Burson^[13]观察 *P. alcalinum* 的 4 个种群, 其中 1 个二倍体种群全部为有性生殖, 2 个四倍体种群的大部分胚囊为无孢子生殖胚囊; 还有 1 个五倍体种群为专性无融合生殖。此外, 百喜草的不同类群也表现出不同的生殖方式^[27]。可见染色体倍性在种间和种内对无融合生殖的产生与否以及无融合体的类型均产生重要影响。同样的例子, 如 *P. simplex* 和 *P. plicatulum*^[17,22,28] 中一些二倍体的类群只进行有性繁殖, 而四倍体类群则可进行无融合生殖, 甚至进行专性无融合生殖。

3.2 受生态因子的影响

在一定条件下, 兼性无融合生殖体的有性胚囊和无孢子胚囊的比例也会受外界因素如光周期、温度、无机盐以及营养水平的影响。Quarin^[23]报道了光照对 *P. cromyorrhizon* 的有性生殖产生影响, 即在长日照(14 h)下, 有性生殖频率提高, 在短日照(12 h)下, 有性生殖频率降低, 但无融合生殖频率提高; 通过不同季节的观察, 在春季(阿根廷 9 月)无融合生殖频率最高, 这表明环境因子对其无融合生殖有影响。此结论与毛梗双花草(*Dichanthium aristatum*)的情况很相似^[29]。

4 遗传学和分子生物学研究进展

从现有的研究结果来看, 雀稗属所有的二倍体种类均进行有性繁殖并表现出正常的减数分裂, 其中大部分种类因为自交不亲和而只能进行杂交或远交。在自然状态下, 这些种类往往还存在三倍体或四倍体等类群并进行无融合生殖。而大部分无融

合生殖的类群则表现出自交亲和性^[3]。这种情形同禾本科其它无融合生殖种类的特性有些不同^[35]。

在二倍体水平上, 雀稗属所有种类不具备无融合生殖的特性, 但是通过使用秋水仙素使染色体加倍, 在四倍体水平表现出无融合生殖特性, 如 *P. cromyorrhizon*、*P. almum* 以及 *P. notatum*^[24,29,30], 而另外一些种类(*P. simplex*)在染色体加倍后仍然不表现出无融合生殖特性^[32]。雀稗属中一些四倍体的种群没有无融合生殖特性, 但是与其它具无融合生殖特性的父本杂交, 后代表现出兼性的无融合生殖特性, 并符合四倍体遗传规律。因此, 存在无融合生殖基因的观点被普遍接受。这种基因可能已经存在于二倍体水平上, 但只是隐藏着并不表达, 只能在多倍体水平上表达^[31]。

如果能够发现一个二倍体雀稗属无融合生殖材料, 那么对于研究无融合生殖基因的标记和定位会更简便。四倍体的百喜草是专性无孢子生殖体, 是否可以通过此四倍体材料的花药培养来获得具无融合生殖特性的二倍体? 目前尚未获得通过花药培养而得到的二倍体的植株, 甚至在禾本科黍亚科内也未发现无孢子生殖的二倍体种类^[32]。

P. simplex 是 1 个四倍体的专性无融合生殖体, 此种在自然界尚还存在有性生殖的二倍体类群^[33]。通过使用秋水仙素处理有性生殖的二倍体类群, 获得染色体加倍的四倍体, 并与同种的四倍体专性无孢子生殖体进行杂交, 杂交 F₁ 代出现无融合性状的分离。通过分析大孢子发生期的 DNA 含量, 结果显示: 尽管珠心和发育中的胚囊核均在 G₁ 和 G₂ 期, 但胚囊中极核和卵核仍然处在 G₁ 期。通过用 Feulgen 吸收法测定其 DNA 含量, 四倍体无融合生殖体 DNA 含量是同种的二倍体或染色体加倍形成的四倍体的 2 倍。这样可以有效地区分无融合生殖和有性生殖的类群^[34]。

现在普遍接受有性杂交后产生异源多倍体是产生无融合生殖的主要原因^[35]。但是通过对雀稗属的几个种如 *P. rufum* 的杂交试验^[36], 无融合生殖显然与同源四倍体以及二倍体的有性杂交有关系—同源四倍体的产生对于无融合生殖同样重要。通过分析 *P. simplex* 种群内的 RFLP 的遗传多样性, 二倍体以及染色体加倍后的多样性水平要比四倍体专性无融合生殖体还要高, 证明无融合生殖体 *P. simplex* 属于同源四倍体^[21]。

雀稗属植物无融合生殖的分子标记研究工作刚刚开始, 但雀稗属植物已成为无融合生殖研究的

热门材料。通过对 *P. simplex* 无融合生殖遗传分析, 已确定其无融合生殖由单一基因控制, 因此很有可能建立此种四倍体水平的遗传图。目前水稻一系列已定位的探针已确定, 且已从 *P. simplex* 中分离出与水稻相似的探针序列。通过研究其体细胞 DNA 含量和遗传多样性, 表明 *P. simplex* 和水稻在一定程度上含有诸多相似的基因组^[37]。至今大约有 40% 的水稻探针表现出有用的多样性, 如果使用相似的雀稗属探针, 这个百分率会达到 60%^[38]。因此可将 *P. simplex* 作为一个模式植物进行无融合生殖基因的定位^[39]。目前有关其无融合生殖基因的分子标记已经开始, 这将为今后的基因克隆以及遗传操作奠定基础。

参考文献

- [1] Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae (中国科学院中国植物志编辑委员会). Flora Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 10 (1) [M]. Beijing: Science Press, 1990. 280–295. (in Chinese)
- [2] Burton G W. A cytological study of some species in the genus *Paspalum* [J]. J Agri Res, 1940, 60:193–197.
- [3] Quarin C L. The nature of apomixis and its origin in panicoid grasses [J]. Apomixis Newslett, 1992, (5):8–15.
- [4] Burton G W. The method of reproduction in common Bahiagrass, *Paspalum notatum* [J]. J Amer Soc Agron, 1948, 40:443–452.
- [5] Ma G H (马国华), Zhao N X (赵南先), Huang X L (黄学林). Apomixis in the Gramineae [J]. J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报), 2001, 9(1):83–92. (in Chinese).
- [6] Chao C Y. Autonomous development of embryo in *Paspalum conjugatum* [J]. Bot Notizer, 1980, 133:215–222.
- [7] Chao C Y. Megasporogenesis and megagametogenesis in *Paspalum commersonii* and *P. longifolium* at two polyploid levels [J]. Bot Notizer, 1974, 127:267–275.
- [8] Chao C Y. Megasporogenesis, megagametogenesis, and embryogeny in *Paspalum orbiculare* [J]. Acad Ann New Asia Coll, 1964, 6:15–25.
- [9] Bonilla J R, Quarin C L. Diplosorous and aposporous apomixis in a pentaploid race of *Paspalum minus* [J]. Plant Sci, 1997, 127:97–104.
- [10] Ma G H (马国华), Zhao N X (赵南先), Huang X L (黄学林). Facultative apospory in tetraploid *Paspalum distichum* [J]. J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报), 2003, 11(3):255–259. (in Chinese)
- [11] Ma G H (马国华), Zhao N X (赵南先). Studies on cytology and reproductive biology in the genus *Paspalum* [J]. Subtrop Plant Sci (亚热带植物科学), 2003, 32(3):5–9. (in Chinese)
- [12] Ma G H, Huang X L, Zhao N X, et al. Apospory in *Paspalum thunbergii* [J]. Aust J Bot, 2004, 52(1):81–86.
- [13] Burson B L. Apomixis and sexuality in some *Paspalum* species [J]. Crop Sci, 1997, 37:1347–1351.
- [14] Bashaw E C, Holt E C. Megasporogenesis, embryo sac development and embryogenesis in Dallisgrass *Paspalum dilatatum* Poir [J]. Agron J, 1958, 50:753–756.
- [15] Burson B L, Bennett H W. Cytology, method of reproduction, and fertility of brunswickgrass, *Paspalum nicorae* Parodi [J]. J Hered, 1970, 10:184–187.
- [16] Burson B L, Bennett H W. Meiotic and reproductive behavior of some introduced *Paspalum* species [J]. J Miss Acad Sci, 1971, 17:5–8.
- [17] Caponio I, Quarin C L. El sistema genetico de *P. simplex* y de un hibrido interespecifico con *P. dilatatum* [J]. Kurtziana, 1987, 19:35–45.
- [18] Ma G H (马国华), Zhao N X (赵南先), Hu X Y (胡晓颖), et al. Pollen morphology and poly-aperture in *Paspalum* [J]. J Trop Subtrop Bot (热带亚热带植物学报), 2001, 9(3):201–204. (in Chinese)
- [19] Zucol A F. Anomalous pollen grains in *Paspalum unispicatum*, *P. decumbens* and *P. urvillei* (Poaceae, Paniceae) [J]. Darwiniana, 1998, 36:95–100.
- [20] Burson B L. Cytology of some apomictic *Paspalum* species [J]. Crop Sci, 1975, 15:229–232.
- [21] Burson B L, Bennett H W. Cytology and reproduction of three *Paspalum* species [J]. J Hered, 1970, 61:129–132.
- [22] Francisco E, Quarin C L. Cytoembryology of *Paspalum chaseanum* and sexual diploid biotypes of two apomictic *Paspalum* species [J]. Aust J Bot, 1997, 45:871–877.
- [23] Synder F. Apomixis in *Paspalum secans* [J]. Amer J Bot, 1957, 44:318–324.
- [24] Burson B L, Bennett H W. Chromosome numbers, microsporogenesis, and mode of reproduction of seven *Paspalum* species [J]. Crop Sci, 1971, 11:292–294.
- [25] Quarin C L. Seasonal changes in the incidence of apomixis of diploid, triploid and tetraploid plants of *Paspalum cromoerhizon* [J]. Euphytica, 1986, 35:515–522.
- [26] Quarin C L, Pozzobon M T, Valls J F M. Cytology and reproductive behavior of diploid, tetraploid and hexaploid germplasm accessions of a wild forage grass *Paspalum compressifolium* [J]. Euphytica, 1996, 90:345–349.
- [27] Quarin C L. Effect of pollen source and pollen ploidy on endosperm formation and seed set in pseudogamous apomictic *Paspalum notatum* [J]. Sex Plant Reprod, 1999, 11:331–335.
- [28] Bashaw E C, Hovin A W, Holt E C. Apomixis, its evolutionary significance and utilization in plant breeding [A]. In: Norman M T J. Proceedings of the 11th International Grassland Congress [C]. Brisbane: University of Queensland Press, 1970. 245–248.
- [29] Knox R B. Apomixis, seasonal and population differences in a grass [J]. Science, 1967, 157:325–326.
- [30] Quarin C L, Hanna W W. Effect of three ploidy levels on meiosis and mode of reproduction in *Paspalum hexastachyum* [J]. Crop Sci, 1980, 20:69–75.
- [31] Quarin C L, Francisco E, Eric J, et al. A rise of ploidy level induces the expression of apomixis in *Paspalum notatum* [J]. Sex Plant Reprod, 2001, 13(5):243–249.

- [32] Burton G W. Efforts to create apomictic diploids of *Paspalum notatum* var. *parodi* [J]. Apomixis Newsletter, 1999, 11:35.
- [33] Cáceres M E, Fritz M, Alessandra B, et al. Apomixis and sexuality in *Paspalum simplex*: characterization of the mode of reproduction in segregating progenies by different methods [J]. Sex Plant Reprod, 2001, 14(4):201–206.
- [34] Cáceres M E, Pupilli F, Quarin C L, et al. Feulgen-DNA densitometry of embryo sacs permits discrimination between sexual and apomictic plants in *Paspalum simplex* [J]. Euphytica, 1999, 110: 161–167.
- [35] Asker S E, Jerling L. Apomixis in Plants [M]. London: CRC Press, 1992. 100–190.
- [36] Norrmann G A, Francisco E. Evidence for autopolyploidy in apomictic *Paspalum rufum* [J]. Hereditas, 1998, 129:119–124.
- [37] Pupilli F, Cáceres M E, Quarin C L, et al. Segregation analysis of RFLP markers reveals a tetrasomic inheritance in apomictic *Paspalum simplex* [J]. Genome, 1997, 40(6):822–828.
- [38] Dresselhaus T, Colombo L. 2nd international apomixis conference (APO2001) at Como, Italy [J]. Sex Plant Reprod, 2001, 14:245–251.
- [39] Pupilli F, Cáceres M E, Arcioni S, et al. Apomixis in *Paspalum simplex*: Achievements and perspectives [J]. Apomixis Newsletter, 1998, 10:21–23.
- [40] Norrmann G A, Quarin C L, Burson B L. Cytogenetics and reproductive behavior of different chromosome races in six *Paspalum* species [J]. J Hered, 1989, 80:24–28.
- [41] Martinez E J, Quarin C L, Hayward M D. Genetic control of apospory in apomictic *Paspalum* species [J]. Cytologia, 1999, 64: 425–433.
- [42] Quarin C L, Burson B L. Cytology of sexual and apomictic *Paspalum* species [J]. Cytologia, 1991, 56:223–228.
- [43] Burson B L. Genome relationships between tetraploid and hexaploid biotypes of dallisgrass, *Paspalum dilatatum* [J]. Bot Gaz, 1991, 152(2):219–223.
- [44] Burson B L. Cytology of *Paspalum chacoense* and *P. durifolium* and their relationship to *P. dilatatum* [J]. Bot Gaz, 1985, 146(1): 124–129.
- [45] Pozzobon M T, Valls J F M. Cyto geography and variation of stomatal size of *Paspalum glaucescens* (Gramineae; Paniceae) in Southern Brazil [J]. Euphytica, 2000, 116(3):251–256.
- [46] Burton B L, Bennett H W. Cytology, method of reproduction, and fertility of brunswickgrass, *Paspalum nicorae* Parodi [J]. Crop Sci, 1970, 10:184–187.
- [47] Brown W V, Emery W H P. Apomixis in the Gramineae: Panicoideae [J]. Amer J Bot, 1958, 45:253–263.
- [48] Quarin C L, Hanna W W. Effect of three ploidy levels on meiosis and mode of reproduction in *Paspalum hexastachyum* [J]. Crop Sci, 1980, 20:69–75.
- [49] Burson B L, Bennett H W. Meiotic and reproductive behavior of some introduced *Paspalum* species [J]. J Miss Acad Sci, 1971, 17: 5–8.
- [50] Quarin C L, Lombardo E P. Niveles de ploidia y distribución geográfica de *Paspalum quadrifarium* (Gramineae) [J]. Mendeliana, 1986, 7:101–107.
- [51] Morton J F. Salt-tolerant siltgrass (*Paspalum vaginatum* Sur.) [J]. Pro Florida State Horticult Soc, 1973, 86:482–490.