

早熟禾种质资源及其遗传改良研究进展

陈雅君^{1,2}, 祖元刚^{2*}, 刘慧民¹, 张雪岩¹, 高阳¹

(¹东北农业大学园艺学院, 哈尔滨 150030; ²东北林业大学森林植物生态学实验室, 哈尔滨 150040)

摘要: 对国内外早熟禾种质资源概况、资源利用与评价、生物学特性、资源遗传改良及生物技术应用进展等进行了系统综述, 并对目前存在的主要问题及如何解决提出相应的策略。早熟禾资源在中国蕴藏量极为丰富, 其中有许多种类已成为世界公认的优良冷季型草坪草。草地早熟禾 (*Poa pratensis* L.) 是应用最多的草坪草, 美国等注册的大量改良品种占据着世界种业市场; 加拿大早熟禾 (*P. compressa* L.)、糙茎早熟禾 (*P. trivialis* L.) 和一年生早熟禾 (*P. annua* L.) 可作为固土护坡等生态环保特殊用途的草种。国内对引进资源的研究主要集中在抗性生态适应和观赏性评价上, 并编制了新品种培育的国内规范标准。目前对早熟禾资源研究的热点是围绕早熟禾特殊的兼性无融合生殖方式进行基础研究和生物技术改良, 认为多倍体无融合品种受多源显性等位基因控制, 通过组织培养和转基因手段对获得的再生体系进行改良取得了显著成就, 但应加强转基因植株的应用及国有资源的基础研究和开发。

关键词: 早熟禾; 种质资源; 资源评价; 遗传改良; 生物技术

中图分类号: S 688.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2008) 11-1701-08

Advances in Studies on Germplasm Evaluation and Genetic Improvement of Genus *Poa*

CHEN Ya-jun^{1, 2}, ZU Yuan-gang^{2*}, LIU Hui-min¹, ZHANG Xue-yan¹, and GAO Yang¹

(¹Horticulture College, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; ²Forest Plant Ecology Laboratory, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract: A diverse germplasm of the genus *Poa* exists in China, and some species of the genus are known worldwide as good, cool-season turf grass, which thus attracts wide attention, both domestically and abroad, for their potential utilization. This paper reviews in depth the general aspects of *Poa* germplasm introduction, germplasm resource evaluation and utilization, biological characteristics, genetic improvements of germplasm, and applications of biotechnology in plant breeding. It also proposes some strategies to be used in dealing with some problems encountered. *Poa pratensis* L. is the most widely used turf grass, with American varieties dominating the world seed market; *P. compressa* L., *P. trivialis* L. and *P. annua* L. each can be potentially used as grass species for soil conservation and slope protection. Past researches in China focused on resistances to biotic stresses, ecological adaptations, and ornamental evaluation of those introductions; And on the basis, criteria of selective breeding for new varieties for China domestic uses had been compiled as references. At present, major research interests of *Poa* are its peculiar facultative apomixes its mechanisms and biotechnological improvements. Polyploidy apomixes were reported to be controlled by multi-pairs of dominant genes. Some achievements had been made on genetic improvements of regenerated plants derived from tissue cultures and transgenic approaches. It is viewed, however, that applied researches on transgenic plants and basic researches on domestic germplasm resources be emphasized.

收稿日期: 2008 - 06 - 11; 修回日期: 2008 - 09 - 16

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30871735); 国家科技支撑计划专项项目 (2006BAD01A19-4-2); 黑龙江省自然科学基金项目 (C0207; C200619)

*通讯作者 Author for correspondence (E-mail: zygorl@vip.hl.cn)

Key words: *Poa*; gemplasm resource; resource evaluation; genetic improvement; biotechnology

早熟禾属 (*Poa* L.) 中许多资源被世界公认为优良的冷季型草坪草, 中国的早熟禾资源蕴藏量极为丰富, 本文中就对早熟禾种质资源类型、特点和分布、资源利用的适应性及遗传改良等方面的研究进展予以论述。

1 早熟禾种质资源概况

早熟禾属 (*Poa* L.) 植物广泛分布于寒带和北温带冷凉湿润地区, 其中许多种是世界范围内被广泛利用的冷季型草坪草, 在欧洲、北美洲和亚洲都有大面积栽培, 美国学者 Hartley 在 1951 年记载了 69 种早熟禾 (刘自学和陈光耀, 2001)。我国著名植物分类学家耿以礼 (1959) 从形态分类角度描述早熟禾分类学从属地位为: 禾本科 (Gramineae) 禾亚科 (Agrostidoideae) 早熟禾系 (Poateae) 狐茅族 (Festuceae) 羊茅亚族 (Festucinae) 早熟禾属 (*Poa* L.), 我国野生早熟禾属资源有 78 种 8 变种。但近年来发现, 全世界有约 500 种 (Soreng, 1990), 我国包括变种在内共有 105 种 (阎贵兴等, 1995), 按其生态类型分为草地系、林地系、泽地系、山地系、旱地系、砾地系、极地系和一年生系等 (谭继清, 2000)。这些资源主要分布在我国黑龙江、吉林、辽宁、河北、山东、山西、内蒙古、甘肃、新疆、青海、四川、西藏、江西等冷凉湿润野生生境 (彭燕等, 2005)。目前各国常用于建植草坪的早熟禾主要有草地早熟禾 (*Poa pratensis* L.)、加拿大早熟禾 (*P. compressa* L.)、一年生早熟禾 (*P. annua* L.) 和糙茎早熟禾 (*P. trivialis* L.)。

1.1 草地早熟禾

草地早熟禾 *Poa pratensis* L. (Kentucky bluegrass) 原产于欧亚大陆, 广泛分布于北温带冷凉湿润地区, 在我国主要分布于东北、华北、西北、西南、中原等地区, 为多年生根茎疏丛型草坪草, 在世界上被广泛应用于高尔夫球场、运动场、庭院草坪和永久性草地。在北美和欧洲地区, 有近 3.5×10^7 hm² 的天然草地早熟禾草场和近 4.0×10^7 hm² 的草地早熟禾草坪 (Burt & Christians, 1990; Murphy et al., 1997; Huff, 2001), 研究者们培育了大量的草地早熟禾新品种, 并从大田和野生种群中选择出许多优秀基因型, 形成了丰富的草地早熟禾多样性品种资源 (Bonos et al., 2000a)。

从 20 世纪初, 美国国家植物资源系统中心 (NPGS) 就有组织地从世界各地 (包括中国在内) 收集草地早熟禾资源, 进行品种改良和育种工作, 到 20 世纪末已收集品种资源 348 个 (Johnson et al., 2002)。有人利用 RAPD 分子标记测定草地早熟禾品种间遗传距离发现, 产自中国东北的草地早熟禾没有单独聚成一组, 说明有些国外栽培品种有中国草地早熟禾的血统 (高丽娜等, 2007)。草地早熟禾许多参数已被列入美国农业部植物品种保护申请书中, 包括株高、花序长度、叶面积、根茎扩展和长度等一些主要形态特征。研究者应用这些特征把草地早熟禾资源分为 7 类型群或 12 类型群 (Bonos et al., 2000a, 2000b)。中国现引进的栽培品种主要有: ‘奖品’ (Award)、‘纳苏’ (Nassau)、‘抢手股’ (Blue Chip)、‘巴林’ (Balin)、‘康尼’ (Conni)、‘索宝’ (Sobra)、‘优异’ (Merit)、‘午夜’ (Midnight)、‘公园’ (Park)、‘兰肯’ (Kenblue)、‘蓝月’ (Bluemoon)、‘解放者’ (Liberator)、‘黑石’ (Blackstone)、‘纽布鲁’ (Nublu)、‘浪潮’ (Impact) 等 40 多个品种 (孙吉雄, 2002)。目前国内注册的草地早熟禾育成品种只有 ‘大青山’ (*Poa pratensis* L. ‘Daqingshan’) 草地早熟禾 (余建明等, 2005)。

1.2 加拿大早熟禾

加拿大早熟禾 *Poa compressa* L. (Canada bluegrass) 原产于欧亚大陆西部地区, 很早随移民迁移到北美洲, 现广泛分布于加拿大、美国、欧洲西南等地区, 为多年生疏丛型禾草, 但返青较草地早熟禾早且呈蓝绿色, 基部叶片少, 形成的草坪质量不如草地早熟禾, 夏末叶量减少茎基伸长后可造成草

坪质量退化，因此常用于路边、坡地等对草坪质量要求不高、管理粗放的固土护坡草坪建植。自然生长的加拿大早熟禾，常分布在一些以早熟禾为建群种的高寒湿润草地，其抗寒性、抗旱性和耐土壤瘠薄能力强于草地早熟禾，但抗热性不如草地早熟禾（刘自学和陈光耀，2001）。有资料记载中国北方有加拿大早熟禾分布，但认为是引入种（耿以礼，1959）。

加拿大早熟禾育成的商品化品种较少，主要有：‘印第安酋长’（Reubens）、‘旱地’（Dryland）、‘Canon’和‘Seedland’。加拿大早熟禾适于粗放管理，种子产量高，成熟度也较集中，对国内加拿大早熟禾野生资源开展针对性的育种改良前景看好。

1.3 糙茎早熟禾

糙茎早熟禾 *Poa trivialis* L. (Roughstalk bluegrass) 原产于欧洲，为北半球广布种，我国大多数省区及亚洲其他国家、非洲北部和美洲一些地区也有分布，喜冷凉湿润环境，多年生，具发达的匍匐茎，叶片具光泽，淡黄绿色，穗下的叶鞘和茎秆粗糙，根系较浅（边秀举和张训忠，2005）。糙茎早熟禾不耐践踏，耐旱性也差，常被用于寒冷、潮湿、荫蔽的环境和要求不高的绿地和公园草坪等，不适于作高档草坪。与其他草种混合播种可增强草坪的耐阴性，但为避免草坪外观不整齐，在混播中所占的比例应该较小。可用于我国南方冬季休眠的暖季型草坪上补播。

糙茎早熟禾栽培品种很少，国外育成的有：‘Pt-901’、‘旭日’（Sun-up）、‘达萨斯’（Dasas）、‘萨伯2号’（Sabre II）、‘Saratoga’、‘Snowbird’、‘PT-4’、‘Winteplay’。

1.4 一年生早熟禾

一年生早熟禾 *Poa annua* L. (Annual bluegrass) 为分布极为广泛的一年生或越年生丛生世界性草种，常有很多分蘖，在欧美一些国家常被作为草坪中的杂草进行控制。虽然人们很少有意栽培，但在潮湿肥沃的地块可形成致密的草层，能忍受低矮修剪，在一些精细管理的草坪中成为主要组成部分。

一年生早熟禾包括两个亚种：“野生型”冬季一年生（*P. annua* var *annua* L.），具有直立生长习性；“果岭型”多年生（*P. annua* var *reptans* Hausskn.），具有横向生长习性，能在低修剪经常浇水的环境中生长良好。‘DW-184’是1997年育成的第一个品种，商品名为 Trueputt，主要用于运动场和高尔夫球场（边秀举和张训忠，2005）。

1.5 我国早熟禾优质资源种类

我国早熟禾资源主要呈野生状态，分布在东北、西北、华北、西南和西北地区。据彭燕等（2005）报道，西南地区的细叶早熟禾（*P. angustifolia* L.）、四川早熟禾（*P. szechuensis* L.）、日本早熟禾（*P. nipponica* L.）、喀斯早熟禾（*P. khasiana* L.）、西藏早熟禾（*P. tibetica* Munro）、高原早熟禾（*P. alpigena* L.）、白顶早熟禾（*P. acricleuca* L.）、西北地区的林地早熟禾（*P. nemoralis* L.）、东北、西北和华北地区的大青山、蛮汉山、海拉尔、雾灵山、鸡公山等地草地早熟禾（*P. pratensis* L.）和硬质早熟禾（*P. sphondylodes* L.）等极具开发利用价值。

2 早熟禾种质资源遗传改良

2.1 早熟禾资源引种驯化及适应性评价

国外对早熟禾资源改良和品种培育进行了大量实验室和田间相关基础研究，尤其对早熟禾抗旱性、抗热性、耐践踏性、坪用质量方面研究报道很多（Keeley & Koshi, 1995; Bonos & Murphy, 1999; Mintenko et al, 2002; Ebdon & Kopp, 2004; Brosnan et al, 2005），而我国目前的早熟禾品种资源几乎都源于进口，因此许多研究者投入的精力主要是对引进品种的生态适应性和观赏性的评价，对国内早熟禾资源的引种驯化和培育工作做的很少。

祝秀芝和张志国（2001）在山东对引进的22个草地早熟禾品种进行了幼苗活力、遗传色、叶片质地、抗病性等生产性能综合评价，认为‘Impact’、‘Midnight’、‘Nuglade’3个品种可作为山东省

及周边地区重点推广的草地早熟禾品种。田伯红等 (2005) 对引进的 14 个草地早熟禾品种的出苗期、成坪期、黄绿期、枯黄期、返青期进行了观测, 按国际通用的草坪品质等级标准分别对草坪密度、叶色、叶片质地、均匀度、观赏性、抗旱性、抗热性、抗病性等进行定期打分评定, 采用灰色关联度方法综合评价分析, 结果 ‘亨特’、‘奖品’ 和 ‘兰神’ 的关联度与理想品种最接近, 是渤海低平原早碱区种植草地早熟禾草坪的最适宜品种。付焕成等 (1990) 的试验表明, 加拿大早熟禾在齐齐哈尔和大庆市地区表现耐寒、耐阴、耐修剪、耐移栽、绿期长, 适于当地栽培。孙建华等 (2003) 对草地早熟禾 28 个品种的坪用质量性状采用聚类分析方法进行了全面客观定量评价。王彦荣等 (2003) 在 2 年温室幼苗性状评估和 3 年田间性状评价基础上, 编制了我国草地早熟禾新品种特异性、一致性和稳定性 (DUS) 测试指南, 为我国早熟禾新品种培育规范化和国际化制定了基本标准。

近年来随着我国航天事业的飞速发展, 早熟禾太空搭载诱变育种技术走在了世界前列。利用 “神舟” 三号 (SZ-3) 飞船搭载草地早熟禾 Nassau 干种子进行太空诱变, 获得了 3 个突变株系 (韩蕾, 2005)。研究认为太空环境处理对草地早熟禾种子发芽率影响不大, 但改变了株型和器官的形态, 导致光合特性的改变, 从而影响其对光能的利用效率和固定 CO_2 的能力。

2.2 早熟禾生殖特性与遗传改良

早熟禾属植物大多数具有特殊的生殖方式——兼性无融合生殖, 其子代在遗传上一部分是纯合的母本型, 另一部分是有性杂合体, 这种生殖方式对草地早熟禾品种培育及对近缘农作物如水稻的遗传改良具有重要价值 (李和平等, 1991)。

国内关于早熟禾无融合生殖特性多限于胚胎学和细胞学方面的理论研究。母锡金等 (1994) 发现草地早熟禾颖果具有单胚、双胚和三胚, 分别占供试材料的 65.17%、29.85% 和 4.98%。李和平等 (1991) 发现草地早熟禾胚胎发育分为两种类型, 一是孤雌生殖形成胚, 约占观察总数的 66%, 其中 3% 为双胚, 仅一个是三胚。二是形成胚和胚乳, 约占 34%。34% 中形成种子有两种可能的途径, 一是通过有性生殖形成种子, 二是由孤雌生殖形成的胚和极核受精形成的胚乳共同组成的无融合生殖种子。李和平等 (1996) 进一步观察了草地早熟禾多胚囊的起源、发育过程、胚囊发育类型、多胚囊的结构及胚胎发生的情况, 结果发现在 1 个胚珠中, 大孢子母细胞周围可以有一到多个起源于珠心细胞的胚囊原始细胞, 并可以发育成为多胚囊, 其中具有两个胚囊的可以发育成为成熟胚囊。起源于珠心的体细胞无孢子生殖胚囊的发育属于山柳菊型, 属于无融合生殖形成的胚。雷和田等 (1998) 研究了草地早熟禾的假受精现象, 当两极核清晰可见时, 卵细胞已自发分裂成原胚, 此现象占观察总数 88%, 但其极核必须经过受精过程才能发育为胚乳, 进一步证实了李和平等 (1991) 得出的由孤雌生殖形成胚和极核受精形成胚乳共同组成无融合生殖种子这一结果。赵桂琴和曹致中 (1997) 对草地早熟禾无融合生殖的解剖学鉴定认为, 草地早熟禾的无融合生殖绝大多数是二倍体无孢子生殖, 胚囊由珠心体细胞发育而来。

国外早在 1933 年, Muntzing 首次报道了草地早熟禾中有无融合生殖种子的形成, 目前理论已涉及到控制无融合生殖基因的研究 (母锡金等, 1994)。Matz 等 (2005) 认为草地早熟禾孤雌生殖受显性基因控制, 选择的两性植株缺乏控制孤雌生殖的等位基因, 而多倍体无融合品种却有多源显性等位基因。同时也发现, 与 5 个主要控制无性种子形成的基因位点 [无孢子生殖起始基因 (*Ait*)、无孢子生殖阻遏基因 (*Apv*)、大孢子发育基因 (*Mdv*)、孤雌生殖起始基因 (*Pit*) 和孤雌生殖阻遏基因 (*Ppv*)] 相关的一系列后代分离数据支持一个 5 基因位点的新模式, 这一模式是在大量观测无融合生殖和有性生殖物种基础上获得的, 可以使分离群体中的个体每一性状的数量表达得以鉴定, 植株间无孢子生殖和孤雌生殖差异的程度由等位基因相互作用决定, 该模式将对用分子生物学方法分离无融合生殖基因具有重要指导意义。在生产中, 国外已育成许多无融合生殖早熟禾品种并得到应用 (袁隆平, 1986)。

2.3 早熟禾资源遗传改良与生物技术

2.3.1 组织培养与再生体系的建立

由于早熟禾的兼性无融合生殖特性，采用传统育种进行基因改良很困难，在组织培养中建立再生体系，选择体细胞克隆突变体及对理想性状进行遗传转化或许是改良这一类群的有效方法（Ke & Lee, 1996）。国外用成熟胚（Jeffery & Margaret, 1995）、花序（van der Valk et al, 1989）和茎尖（Wu & Jampates, 1986）为外植体进行愈伤和悬浮培养（Nielsen & Knudsen, 1993），均已获得草地早熟禾再生植株。

国内最早进行早熟禾组培的朱根发和余毓君（1994）从草地早熟禾幼穗分化的愈伤组织中，观察到根芽同时分化的胚胎发生途径。以种子作外植体组培研究表明，激动素和生长素及其不同配比组合可改变愈伤组织诱导频率和保持绿苗分化率（余建明等，2003），成熟种子出愈率与胚性愈伤诱导率均高于胚轴（信金娜等，2004）。2, 4-D对愈伤组织诱导有显著促进作用，最佳诱导浓度为 $3 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ （丁路明等，2005），高丽美（2007）利用这一浓度确立了最佳早熟禾胚性愈伤诱导和植株再生体系，其诱导频率为67.82%。段碧华等（2006）建立的高频再生体系中，以MS培养基中的有机成分与B5培养基中的无机成分组合，添加2, 4-D $2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、6-BA $0.4 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ，种胚外植体在接种后20 d出愈率最高。在最佳分化培养基为MS（有机）+B5（无机）+KT $1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ + 6-BA $1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 中，愈伤组织分化最佳，生根培养基为 $1/2\text{MS} + \text{B5} + \text{NAA} 0.8 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ，分化和生根最佳时间均为14 d。陈志勇等（2007）以成熟胚为外植体建立的高频再生体系中，愈伤诱导培养基为NB + 2, 4-D $2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ，最佳分化时间为40 d；分化培养基为NB + 6-BA $2 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ，最佳分化时间为30 d； $1/2\text{NB} + \text{IAA} 0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} + \text{NAA} 0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 为最佳生根培养基，生根培养时间为30 d；抗生素G418、Hpt的筛选临界浓度分别为 $40 \sim 50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。

2.3.2 遗传转化

关于早熟禾遗传转化方面的研究，到目前国内外尚停留在实验室阶段，获得的转基因植株还没有在实践中得以推广。基因枪转化法（也称微弹轰击法）（Chi & Peggy, 2001）和农杆菌介导法（刘慧玲等，2007）是早熟禾遗传转化中最常用的方法。

利用基因枪将含*gus*基因的pGA470和pAct1-D的质粒导入草地早熟禾愈伤组织，组织染色检测到*gus*基因的瞬时表达（马忠华等，1999）。将甜菜碱醛脱氢酶（BADH）基因转化到草地早熟禾胚性愈伤组织中，同时采用共转化方法将潮霉素抗药基因（*hyg*）和*BADH*基因同时转化到愈伤组织中，证实BADH活力比对照高1.5~7.6倍，试验表明有3个转化品系的抗旱抗盐碱性显著高于对照（Meyer et al, 2000）。对草地早熟禾‘Kenblue’的优良再生体系同时转化潮霉素磷酸转移酶基因（*hpt*）、-葡糖醛酸酶基因（*udA; gus*）和合成绿色荧光蛋白基因【*sgfp (s65T)*】，获得2.2%的转化率，其中70%获得再生植株。PCR和DNA印记杂交分析显示基因已整合到植株体内，3个基因的共表达为20%（Chi & Peggy, 2001）。Gao等（2006）、韩烈保等（2006）把BADH-CMO双基因、CMO单基因、DREB1单基因表达载体转化到草地早熟禾愈伤组织中，获得了转基因植株。

研究草地早熟禾农杆菌介导法基因转化条件时发现，抑制农杆菌生长的抗生素种类可选用羧苄青霉素与头孢霉素（1:1）组合。草地早熟禾不同品种对筛选剂G-418敏感性有显著差异。对品种‘超级伊克利’愈伤组织农杆菌介导*Bt*基因获得了具有卡那霉素抗性的再生植株。对大青山、超级伊克利和午夜3个品种的成熟种子诱导产生的胚性愈伤组织农杆菌介导葡萄糖氧化酶基因（*go*），获得转化植株抗病性鉴定结果显示对水稻纹枯病、锈病具有不同程度的抗性（余建明等，2005, 2006）。Chai等（2003）用携有*bar*基因和*gus*基因的pDM805农杆菌质粒AGL1对草地早熟禾胚性愈伤组织进行转化，共得到4株转基因植株。

3 存在问题与展望

3.1 加强早熟禾种质资源的收集与评价

我国是世界上早熟禾资源最丰富的国家之一,但近些年我国草坪业所用的早熟禾类草种几乎全部依赖进口,国有资源没有得到合理开发和利用。故应尽快对国有早熟禾资源进行收集、整理、评价和鉴定研究,筛选出优良种质并予以推广;种质资源的培育除结合尖端生物技术进行基因改良外,不能忽视的一个重要方面就是采用更直接有效的方法去挖掘我国自然野生资源中具有极高利用价值的物种;尽快建立国有草坪种质资源基因库,科学管理,使资源得到永续利用。

3.2 加强早熟禾传统育种和性状改良

国内早熟禾育种起步较晚,目前多限于对引进品种生态适应性和观赏性的评价,引进资源不能完全满足我国不同地域气候类型的需要,对国内野生优质资源的引种、选育工作还十分滞后。因此建议加大基础理论研究,在资源收集与评价的基础上,进一步明确国有资源的遗传背景,采用传统育种技术对国有早熟禾性状进行改良,在保留抗逆基因的前提下进行优良观赏性状的选育。

3.3 加强早熟禾资源基因工程改良

生物技术是创新早熟禾资源、改良性状、提高抗逆性和克服兼性无融合生殖特性造成育种困难的有力工具。虽然对早熟禾资源已建立了许多再生体系,一些有益抗性基因已导入细胞和组织中并获得了转化植株,但转化率很低,转化苗的遗传稳定性和环境适应性评价方面的研究还相对薄弱,因此要继续选择最优良的再生体系,拓宽转化途径,加强遗传调控的基因工程育种研究,加快育种进程。

References

- Bian Xiu-ju, Zhang Xun-zhong 2005. The basic of turf science. Beijing: China Architecture & Building Press (in Chinese)
- 边秀举, 张训忠. 2005. 草坪学基础. 北京: 中国建筑工业出版社.
- Bonos S A, Murphy J A. 1999. Growth responses and performance of Kentucky bluegrass under summer stress. *Crop Sci*, 39: 770 - 774.
- Bonos S A, Meyer W A, Murphy J A. 2000a. Kentucky bluegrass make comeback on fairways, roughs. *Golf Course Mgmt*, 68: 59 - 64.
- Bonos S A, Meyer W A, Murphy J A. 2000b. Classification of Kentucky bluegrass genotypes grown as spaced-plants. *HortScience*, 35: 910 - 913.
- Brosnan J T, Ebdon J S, Dest W M. 2005. Characteristics in diverse wear tolerant genotypes of Kentucky bluegrass. *Crop Sci*, 45 (5): 1917 - 1926.
- Burt M G, Christians N E. 1990. Morphological and growth characteristics of low- and high-maintenance Kentucky bluegrass cultivars. *Crop Sci*, 30: 1239 - 1243.
- Chai B F, Liang A H, Wang W, Hu W. 2003. *Agrobacterium*-mediated transformation of Kentucky bluegrass. *Acta Botanica Sinica*, 45 (8): 966 - 973.
- Chen Zhi-yong, Yi Zi-li, Jiang Jian-xiong. 2007. Establishment of the transformation receptor system for *Poa pratensis*. *Chinese Journal of Grassland*, 29 (2): 54 - 59. (in Chinese)
- 陈智勇, 易自力, 蒋建雄. 2007. 草地早熟禾愈伤组织遗传转化受体系统的建立. *中国草地学报*, 29 (2): 54 - 59.
- Chi D H, Peggy G. 2001. Stable transformation of a recalcitrant Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) cultivar using mature seed-derived highly regenerative tissues. *In Vitro Cell Dev Biol*, 1 (37): 6 - 11.
- Ding Lu-ming, Long Rui-jun, Wang Chang-ting. 2005. Callus induction and establishment of the plant regeneration system of Kentucky bluegrass. *Grassland of China*, 27 (3): 31 - 36. (in Chinese)
- 丁路明, 龙瑞军, 王长庭. 2005. 肯塔基草地早熟禾愈伤组织的诱导及再生体系的建立. *中国草地*, 27 (3): 31 - 36.
- Duan Bi-hua, Han Bao-ping, Gao Xia-hong, Duan Jian-ping. 2006. Preliminary studies on plant regeneration system of *Poa pratensis* L. *J of Beijing Agri College*, 21 (4): 20 - 25. (in Chinese)
- 段碧华, 韩宝平, 高遐虹, 段建平. 2006. 草地早熟禾植株再生体系建立的初步研究. *北京农学院学报*, 21 (4): 20 - 25.
- Ebdon J S, Kopp K L. 2004. Relationship between water use efficiency, carbon isotope discrimination and turf performance in genotypes of Kentucky bluegrass during drought. *Crop Sci*, 44 (5): 1754 - 1762.
- Fu Huan-cheng, Ma Guo-ju, Wang Bao-quan. 1990. Observation on effect of Canadian bluegrass. *Heilongjiang Animal Sci and Vete Medicine*, 10 (7): 15. (in Chinese)

- 付焕成, 马国举, 王宝权. 1990. 加拿大早熟禾铺种草坪效果观察. 黑龙江畜牧兽医, 10 (7): 15.
- Gao C X, Jiang L, Folling M, Han L B, Nielsan K K. 2006. Generation of large numbers of transgenic Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) plants following biolistic gene transfer. *Plant Cell Rep*, 25: 19 - 25.
- Gao Limei. 2007. Establishment of embryonic callus induction and plantlet regeneration for B bluegrass system. *J of Shanxi Normal Uni: Natural Science Edition*, 21 (1): 99 - 102. (in Chinese)
- 高丽美. 2007. 草地早熟禾胚性愈伤组织的诱导和植株再生体系的建立. 山西师范大学学报: 自然科学版, 21 (1): 99 - 102.
- Gao Li-na, Chen Ya-jun, Gao Li-juan. 2007. Study on classification and genetic diversity of Kentucky bluegrasses by using RAPD markers. *J of Northeast Agri Uni*, 38 (3): 325 - 329. (in Chinese)
- 高丽娜, 陈雅君, 高丽娟. 2007. 草地早熟禾种质资源遗传多样性的 RAPD 鉴定和分类研究. 东北农业大学学报, 38 (3): 325 - 329.
- Geng Yi-li. 1959. The pictures and explanation of Chinese main plants—Gramineae. Beijing: Science Press (in Chinese)
- 耿以礼. 1959. 中国主要植物图说——禾本科. 北京: 科学出版社.
- Han Lei. 2005. Mutagenic effects of aerospace and biological changes of potential mutants in *Poa pratensis* L. [Ph. D. Dissertation]. Beijing: Chinese Academy of Forestry. (in Chinese)
- 韩蕾. 2005. 太空环境对草地早熟禾的诱变效应及其诱成突变体的生物学变化 [博士论文]. 北京: 中国林业科学研究院.
- Han Lie-bao, Xin Jin-na, Liu Jun, Zeng Huiming. 2006. Study on the bombardment factors for Kentucky bluegrasses (*Poa pratensis* L.). *J of China Biotechnology*, 8 (26): 1 - 4. (in Chinese)
- 韩烈保, 信金娜, 刘君, 曾会明. 2006. 影响草地早熟禾 (*Poa pratensis* L.) 基因枪转化的关键因素研究. 中国生物工程杂志, 8 (26): 1 - 4.
- Huff D R. 2001. Characterization of Kentucky bluegrass cultivars using RAPD markers. *Intl Turf Soc Res J*, 9: 169 - 175.
- Jeffrey D, Margaret S. 1995. High-frequency plant regeneration from seed-derived callus cultures of Kentucky bluegrass. *Plant Cell Reports*, 14: 721 - 724.
- Johnson R C, Johnston W J, Gobb C T. 2002. Characterization of the USDA *Poa pratensis* collection using RAPD markers and agronomic descriptors. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 49: 349 - 361.
- Ke S, Lee C W. 1996. Plant regeneration in Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) via coleoptiles tissue cultures. *Plant Cell Rep*, 15: 882 - 887.
- Keeley S J, Koshi A J. 1995. Drought avoidance in the Kentucky bluegrass. *J Agron Abs Madison W I* 154.
- Lei He-tian, Wang Jing-lin, Zhao Yun-yun. 1998. Research on pseudogamy in Kentucky bluegrass. *Chinese Bulletin of Botany*, 15 (5): 60 - 62. (in Chinese)
- 雷和田, 王景林, 赵云云. 1998. 草地早熟禾假受精现象的研究. 植物学通报, 15 (5): 60 - 62.
- Li He-ping, Sun Meng-xiang, Cai De-tian. 1991. Research on apomixis in Kentucky bluegrass. *J Wuhan Botanical Research*, 9 (1): 11 - 16. (in Chinese)
- 李和平, 孙蒙祥, 蔡得田. 1991. 草地早熟禾无融合生殖现象的研究. 武汉植物学研究, 9 (1): 11 - 16.
- Li He-ping, Sun Meng-xiang, Cai De-tian. 1996. Embryology study on Kentucky bluegrass. Multiple embryo sacs and polyembryony. *J Wuhan Botanical Research*, 14 (1): 25 - 29. (in Chinese)
- 李和平, 孙蒙祥, 蔡得田. 1996. 草地早熟禾胚胎学研究. 多胚囊及多胚现象. 武汉植物学研究, 14 (1): 25 - 29.
- Liu Hui-ling, She Jian-ming, Ni Wan-chao, Yuan Sheng. 2007. Expression of glucose oxidase gene in transgenic plants of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.). *Jiangsu J Agri Sci*, 23 (5): 410 - 414. (in Chinese)
- 刘慧玲, 佘建明, 倪万潮, 袁生. 2007. 葡萄糖氧化酶基因在草地早熟禾转基因植株中的表达. 江苏农业学报, 23 (5): 410 - 414.
- Liu Zi-xue, Chen Guang-yao. 2001. The guide of turfgrass varieties. Beijing: China Agriculturae Press (in Chinese)
- 刘自学, 陈光耀. 2001. 草坪草品种指南. 北京: 中国农业出版社.
- Ma Zhong-hua, Zhang Yun-fang, Xu Chuan-xiang. 1999. Tissue culture and genetic transformation of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis*) via microprojectile bombardment. *J Fudan Uni: Natural Science Edition*, 5 (38): 540 - 544. (in Chinese)
- 马忠华, 张云芳, 徐传祥. 1999. 早熟禾的组织培养和基因枪介导的基因转化体系的初步建立. 复旦大学学报: 自然科学版, 5 (38): 540 - 544.
- Matz F, Prodanovic S, Helmut B. 2005. The inheritance of apomixis in *Poa pratensis* confirms a five locus model with differences in gene expression and penetrance. *The Plant Cell*, 17: 13 - 24.
- Meyer W, Zhang G Y, Lu S, Chen S Y, Chen T A, Funk R. 2000. Transformation of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.) with betaine aldehyde dehydrogenase gene for salt and drought tolerance. *Annual Meetings Abstracts American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America*. Minneapolis Minnesota: 167.
- Mintenko A S, Smith S R, Cattani D J. 2002. Turfgrass evaluation of native grasses for the northern great plains region. *Crop Sci*, 42 (6): 2018 - 2024.

- Mu Xi-jin, Wang Fu-xiong, Liang Tie-bing 1994. Research on polyembryony in *Poa pratensis* L. Chinese Bulletin of Botany, 36 (S): 68 (in Chinese)
- 母锡金, 王伏雄, 梁铁兵. 1994. 草地早熟禾的多胚现象. 植物学通报, 36 (增): 68
- Murphy J A, Bonos S, Perdomo P. 1997. Classification of *Poa pratensis* genotypes. Intl Turf Soc Res J, 8: 1176 - 1183.
- Nielsen K A, Knudsen E. 1993. Regeneration of green plants from embryogenic suspension cultures of Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.). J Plant Physiol, 141: 589 - 595.
- Peng Yan, Zhang Xin-quan, Zhou Shou-rong 2005. Research advances in turfgrass germplasm resources in China. Acta Horticulturae Sinica, 32 (2): 359 - 364. (in Chinese)
- 彭燕, 张新泉, 周寿荣. 2005. 我国主要草坪草种质资源研究进展. 园艺学报, 32 (2): 359 - 364.
- She Jian-ming, Zhang Bao-long, Chen Zhi-yi, Ni Wan-chao 2003. A study on the technique of plant regeneration from mature seed embryo of Kentucky bluegrass *in vitro*. Acta Agraria Sinica, 11 (1): 58 - 62. (in Chinese)
- 余建明, 张保龙, 陈志一, 倪万潮. 2003. 草地早熟禾成熟胚离体培养植株再生技术的研究. 草地学报, 11 (1): 58 - 62.
- She Jian-ming, Zhang Bao-long, Chen Zhi-yi 2005. Acquisition of transgenic anti-disease and anti-insect plants of *Poa pratensis* L. by *Agrobacterium tumefaciens*. Jiangsu J Agri Sci, 21 (1): 44. (in Chinese)
- 余建明, 张保龙, 陈志一. 2005. 农杆菌介导法获得草地早熟禾抗病虫转基因植株. 江苏农业学报, 21 (1): 44.
- She Jian-ming, Zhang Bao-long, Liang Liu-fang 2006. Acquisition of transgenic plants with glucose oxidase gene in Kentucky bluegrass (*Poa pratensis* L.). J Jiangsu Agri Sci, 3 (22): 217 - 221. (in Chinese)
- 余建明, 张保龙, 梁流芳. 2006. 草地早熟禾转葡萄糖氧化酶基因植株的获得. 江苏农业学报, 3 (22): 217 - 221.
- Soreng R J. 1990. Chloroplast-DNA phylogenetics and biogeography in a reticulating group: Study in *Poa* (Poaceae). Am J Bot, 77: 1383 - 1400.
- Sun Ji-xiong 2002. Turf science. Beijing: China Agricultural Press (in Chinese)
- 孙吉雄. 2002. 草坪学. 北京: 中国农业出版社.
- Sun Jian-hua, Wang Yan-rong, Chai Qi 2003. Turf using qualities assessment for 28 varieties of *Poa pratensis*. Pratacultural Science, 20 (12): 18 - 21. (in Chinese)
- 孙建华, 王彦荣, 柴琦. 2003. 28个草地早熟禾品种坪用性状评价. 草业科学, 20 (12): 18 - 21.
- Tan Ji-qing 2000. New editing turf and ground cover of China. Chongqing: Chongqing Press (in Chinese)
- 谭继清. 2000. 新编中国草坪与地被. 重庆: 重庆出版社.
- Tian Bo-hong, Xu Yu-peng, Li Ya-jing 2005. The application of the grey correlative degree analysis on the evaluation of Kentucky bluegrass species. Pratacultural Science, 22 (7): 86 - 89. (in Chinese)
- 田伯红, 徐玉鹏, 李雅静. 2005. 灰色关联度分析在草地早熟禾品种评价上的应用. 草业科学, 22 (7): 86 - 89.
- van der Valk P, Zaai M A C M, Creemers Molenaar J. 1989. Somatic embryogenesis and plant regeneration in inflorescence and seed-derived callus cultures of *Poa pratensis* L. (Kentucky bluegrass). Plant Cell Rep, 7: 644 - 647.
- Wang Yan-rong, Nan Zhi-biao, Sun Jian-hua 2003. Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity, and stability of new varieties of *Poa pratensis*. Pratacultural Science, 20 (12): 58 - 68. (in Chinese)
- 王彦荣, 南志标, 孙建华. 2003. 草地早熟禾新品种特异性、一致性和稳定性测试指南初报. 草业科学, 20 (12): 58 - 68.
- Wu L, Jampates R. 1986. Chromosome number and isoenzyme variation in Kentucky bluegrass cultivars and plants regenerated from tissue culture. Cytologia, 51: 125 - 132.
- Xin Jin-na, Han Lie-bao, Liu Jun, Luo Li, Li Xue 2004. Study on callus induction and plant regeneration system of *Poa pratensis*. Grassland of China, 26 (4): 46 - 51. (in Chinese)
- 信金娜, 韩烈保, 刘君, 罗莉, 李雪. 2004. 草地早熟禾愈伤组织诱导及植株再生. 中国草地, 26 (4): 46 - 51.
- Yan Gui-xing, Zhang Su-zhen, Xue Feng-hua 1995. The chromosome numbers of 35 forage species and their geographical distribution. Grassland of China, (1): 16 - 20. (in Chinese)
- 阎贵兴, 张素贞, 薛凤华. 1995. 35种国产饲用植物染色体数目的观测. 中国草地, (1): 16 - 20.
- Yuan Long-ping 1986. The potential use of apomixis in crop improvement. J Crop, (3): 1 - 3. (in Chinese)
- 袁隆平. 1986. 利用无融合生殖改良作物的潜力. 作物杂志, (3): 1 - 3.
- Zhao Gui-qin, Cao Zhi-zhong 1997. Cytological identification of apomixis in *Poa pratensis*. Acta Pratacultural Sci, 6 (4): 64 - 70. (in Chinese)
- 赵桂琴, 曹致中. 1997. 草地早熟禾无融合生殖的细胞学鉴定. 草业学报, 6 (4): 64 - 70.
- Zhu Xiu-zhi, Zhang Zhi-gua 2001. Study on cultivars ecological evaluation of Kentucky bluegrass. J Shandong Agri Adm in College, (4): 151 - 153. (in Chinese)
- 祝秀芝, 张志国. 2001. 草地早熟禾品种生态评价. 山东省农业管理干部学院学报, (4): 151 - 153.
- Zhu Gen-fa, Yu Yu-jun 1994. Research on the conditions of tissue culture and regeneration ability in Kentucky bluegrass. J Huazhong Agri Uni, 13 (2): 199 - 203. (in Chinese)
- 朱根发, 余毓君. 1994. 草地早熟禾的组织培养条件和分化能力研究. 华中农业大学学报, 13 (2): 199 - 203.