

燕麦属系统学研究进展

刘青^{1*}, 刘欢^{1,2}, 林磊^{1,2}

(1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 对燕麦属(*Avena* L.)分类学、系统学、多倍体起源3个方面的研究进展进行了综述。燕麦属系统学研究存在的关键问题有: 燕麦属的系统位置存在争议; 燕麦属的范畴即大穗燕麦转隶归属问题缺少确证; 燕麦属的系统发育关系尚未解决; 六倍体栽培燕麦基因组起源备受争议; 燕麦属分化时间尚未估测。六倍体栽培燕麦基因组起源争议的根源在于对A、C、D基因组间分化程度缺乏精准认识。总的来说, 分子系统学、细胞遗传学、古地质学、古气候学的整合研究将为燕麦属多倍体起源和分化提供令人信服的新证据, 对于深度利用谷类作物野生近缘种核心种质资源具有重要科学意义。

关键词: 燕麦属; 系统学; 多倍体起源; 研究进展

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.05.015

Research Advances on Systematics of *Avena* (Pooideae, Poaceae)

LIU Qing^{1*}, LIU Huan^{1,2}, LIN Lei^{1,2}

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Advances in taxonomy, systematics, and polyploid origins of *Avena* L. (Pooideae, Poaceae) were reviewed. The key issues in systematics studies of *Avena* included: the debate on phylogenetic position of *Avena* in the *Avena* group; the absence of conclusive evidence for the circumscription of *Avena*, especially for *A. macrostachya* Bal. ex Cass. & Dur.; the unresolved phylogenetic relationships of major lineages in *Avena*; the considerable controversy about the genomic origins of hexaploid cultivated oats (i.e., *A. nuda* L. and *A. sativa* L.); and the paucity of accurate estimation of divergence time of *Avena*. The controversies on the genomic origins of hexaploid cultivated oats are rooted in the absence of accurate understanding for the divergence of A, C, and D genomes. The comprehensive investigation of molecular phylogeny, cytogenetics, palaeogeology, and palaeoclimatology may provide compelling evidence for the polyploid origins and the divergence histories of *Avena*, and it is significance for deeply utilizing the core germplasm resources of wild relatives of cereal crops.

Key words: *Avena*; Systematics; Polyploid origins; Advances

燕麦属(*Avena* L.)是由瑞典植物分类学家林奈建立的^[1], 隶属于禾本科(Poaceae Barn.)早熟禾亚科(Pooideae Benth.)燕麦族(Aveneae Dumort.), 约有29种, 分布在亚洲、欧洲、大洋洲、美洲的温

带和寒带地区^[2-4], 中国有4种, 分布在华北、西北、西南高海拔地区^[5]。燕麦属植物具有重要经济价值, 主要作为粮食作物、保健食品、高级饲料、工业原料。在世界八大谷类作物中, 燕麦属栽培种(简

收稿日期: 2014-01-15 接受日期: 2014-04-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270275, 31310103023); 科技部基础性工作专项(2013FY112100); 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室资助项目(201212ZS); 教育部留学回国人员科研启动基金资助项目(教外司留 2011-1139)资助

作者简介: 刘青(1974-), 女, 副研究员, 禾本科关键类群系统演化研究。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuqing@scib.ac.cn

称栽培燕麦)总产量居第六位,排在小麦(*Triticum aestivum*)、水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、大麦(*Hordeum vulgare*)、高粱(*Sorghum bicolor*)之后^[3]。栽培燕麦具有降低血脂、控制血糖、减肥和美容的药理作用,美国食品和药品管理局(Food and Drug Administration,简称FDA)于1997年正式批准栽培燕麦为首例保健食品^[3,6]。带稃型栽培燕麦籽粒的蛋白质、粗纤维、粗脂肪、钙、磷含量高,是马属动物标准饲料。燕麦茎秆是高级纸张的优质原料,稃壳可提炼重要的有机化工原料糠醛^[7]。

燕麦属具有小穗两侧压扁、颖片长于外稃、脂质胚乳等特化性状^[8-9]。燕麦属植物小穗形态相近导致种级分类困难,染色体倍性差异更增加了核心种质资源鉴定的复杂性。由于缺乏明确的亲本来源,多倍体栽培燕麦基因组起源争议未决^[4,10]。本文对燕麦属分类学、系统学、多倍体起源3个方面的研究进展进行述评,并提出燕麦属系统学研究存在的问题。

1 燕麦属的系统位置

燕麦族包括5个亚族:剪股颖亚族(Agrostidinae Fr.)、燕麦亚族(Aveninae J. Presl)、凌风草亚族(Brizinae Tzvelev)、藨草亚族(Phalaridinae Fr.)、Torreyochloinae Soreng & J. I. Davis 亚族^[9]。燕麦亚族具有燕麦族的典型特征,即大型染色体基数 $x=7$,分布于温寒地带和热带高海拔山地^[11]。燕麦亚族有2个属群:燕麦属群,每小穗含1至多朵可育小花,包括燕麦属、燕麦草属(*Arrhenatherum* P. Beauv.)、异燕麦属(*Helictotrichon* Besser ex Schult. & Schult. f.)(表1);三毛草属群,每小穗含2至多朵可育小花,包括三毛草属(*Trisetum* Pers.)、紫喙草属(*Graphephorum* Desv.)、落草属(*Koeleria* Pers.)、喙稃草属(*Rostraria* Trin.)^[9]。传统分类学中燕麦属位于燕麦属群演化分支的顶端^[11]。分子系统学研究表明燕麦族呈网状演化模式:基于叶绿体基因 *trnL-F* 的系统树中燕麦属、燕麦草属、异燕麦属、三毛草属群形成并系类群^[9],而基于核糖体基因的 ITS 系统树中燕麦属与燕麦族蓝禾属群的蓝禾属(*Sesleria* Scop.)和 *Mibora* Adans. 具有共同祖先,与燕麦亚族2个属群的其他成员并非最近缘的姐妹进化支^[8,12]。由于缺乏针对燕麦属群的系统学研究,燕麦属的系统位置缺乏定论。

2 燕麦属的传统分类学研究

燕麦属传统分类学研究经历了两个阶段:以外部形态特征为依据的形态学分类和以染色体数目为依据的细胞学分类。最早对燕麦属进行研究是林奈,他发表了燕麦属4种,包括1753年 *Species Plantarum* 中记载的野燕麦(*Avena fatua* L.)、普通栽培燕麦(*A. sativa* L.)和野红燕麦(*A. sterilis* L.)^[1],及 *Demonstrationes Plantarum in Horto Upsaliensi* 中记载的大粒裸燕麦(*A. nuda* L.)^[13],这些至今仍然被承认。林奈之后,众多学者致力于燕麦属分类学研究,意见分歧较大。代表学者有 Cosson^[14],他基于小花是否脱落这个单一特征,将燕麦属12种分为2组:小花不脱落的 sect. *Sativae* Coss. & Dur. 和小花脱落和至少最下部小花脱落的 sect. *Agrestes* Coss. & Dur., Cosson 系统沿用近80年。Malzew^[15]根据植物生活史特征,将燕麦属分为2组:sect. *Avenastrum* Dumort. 和真燕麦组(sect. *Euavena* Griseb.),其中 sect. *Avenastrum* 仅包含多年生的大穗燕麦(*A. macrostachya* Balansa ex Coss. & Dur.),真燕麦组包含一年生物种,又根据颖片相对长度和浆片形状,将真燕麦组分为2亚组:*Aristulatae* Malz. 和 *Denticulatae* Malz.。不同分类学处理之间的争议体现了分类学家对形态性状分类学价值的认识过程。

二十世纪20年代,随着细胞生物学的发展,燕麦属分类学研究进入细胞学分类阶段。Kihara^[16]根据染色体数目,将燕麦属分为3类群,其中二倍体4种、四倍体2种、六倍体4种,这种以染色体数目为依据的分类方法很快得到认同。现代植物分类学家认为区分物种有4个标准:(1)种内无生殖隔离;(2)同种染色体数目和结构相同或相近;(3)同种植物个体发育过程具有相近的形态特征;(4)同种具有共同的近缘祖先^[6]。如大粒裸燕麦和普通栽培燕麦不论正交或反交,杂种二代均是混合型,不遵循孟德尔定律分离。因此, Kihara^[16]先分类群再分种的做法是正确的。

Baum 分类系统^[2]是对 Malzew 分类系统^[15]的继承和发展。他综合花序形态性状、染色体数目、地理分布证据,将燕麦属分为7组29种,其中一年生燕麦属物种(即 Malzew 分类系统^[15]的真燕麦组)被分为6组(表2)。Baum^[2]分类系统采用基因组的概念^[17],目前大多数燕麦属物种基因组组成被确定下来(图1),该系统被美国农业部国家植物种质

表 1 燕麦属群小穗形态比较

Table 1 Spikelet morphology of the *Avena* group in the tribe Aveneae

属 Genera	小花数 Floret number	可育小花数 Fertile floret number	败育小花数 / 位置 Sterile floret number / location	颖片长度 Glume length	第二颖背部 Back of glume
燕麦属 <i>Avena</i>	≥ 2	≥ 1	1/ 最上部 1 / Uppermost	G1 ≈ G2	平滑圆 Smooth round
燕麦草属 <i>Arrhenatherum</i>	2	1	1/ 最下部 1 / Lowermost	G1 ≈ 1/2G2	具粗糙脊 Keel scaberulous
异燕麦属 <i>Helictotrichon</i>	≥ 2	≥ 1	1~2/ 最上部 1~2/Uppermost	G1 < G2	具粗糙脊 Keel scaberulous

表 2 燕麦属分类系统^[2]Table 2 Classification system of *Avena*^[2]

组 Section	物种 Species
多年生燕麦组 <i>Avenotrichon</i> (Holub) Baum	大穗燕麦 <i>Avena macrostachya</i> Bal. ex Coss. & Dur.
偏凸燕麦组 <i>Ventricosa</i> Baum	不完全燕麦 <i>A. clauda</i> Dur., <i>A. eriantha</i> Dur., 偏凸燕麦 <i>A. ventricosa</i> Balansa ex Coss.
耕地燕麦组 <i>Agraria</i> Baum	<i>A. brevis</i> Roth, <i>A. hispanica</i> Ard., 砂燕麦 <i>A. strigosa</i> Schreb
软果燕麦组 <i>Tenuicarpa</i> Baum	<i>A. agadiriana</i> Baum & Fedak, 裂稃燕麦 <i>A. barbata</i> Pott ex Link, <i>A. atlantica</i> Baum & Fedak, 加拿大燕麦 <i>A. canariensis</i> Baum & Raj & Samp, <i>A. damascena</i> Rajah & Baum, <i>A. hirtula</i> Lag., 长颖燕麦 <i>A. longiglumis</i> Dur., <i>A. lusitanica</i> (Tab. Morais) Baum, <i>A. matritensis</i> Baum, <i>A. prostrata</i> Ladiz., <i>A. wiestii</i> Steud.
埃塞俄比亚燕麦组 <i>Ethiopica</i> Baum	阿比西尼亚燕麦 <i>A. abyssinica</i> Hochst., 瓦维洛夫燕麦 <i>A. vaviloviana</i> (Malz.) Mordv
厚果燕麦组 <i>Pachycarpa</i> Baum	大燕麦 <i>A. maroccana</i> Grand., 墨菲燕麦 <i>A. murphyi</i> Ladiz., 岛屿燕麦 <i>A. insularis</i> Ladiz.
真燕麦组 <i>Avena</i>	野燕麦 <i>A. fatua</i> L., <i>A. hybrida</i> Peterm., 大粒裸燕麦 <i>A. nuda</i> L., <i>A. occidentalis</i> Dur., 普通栽培燕麦 <i>A. sativa</i> L., 野红燕麦 <i>A. sterilis</i> L.

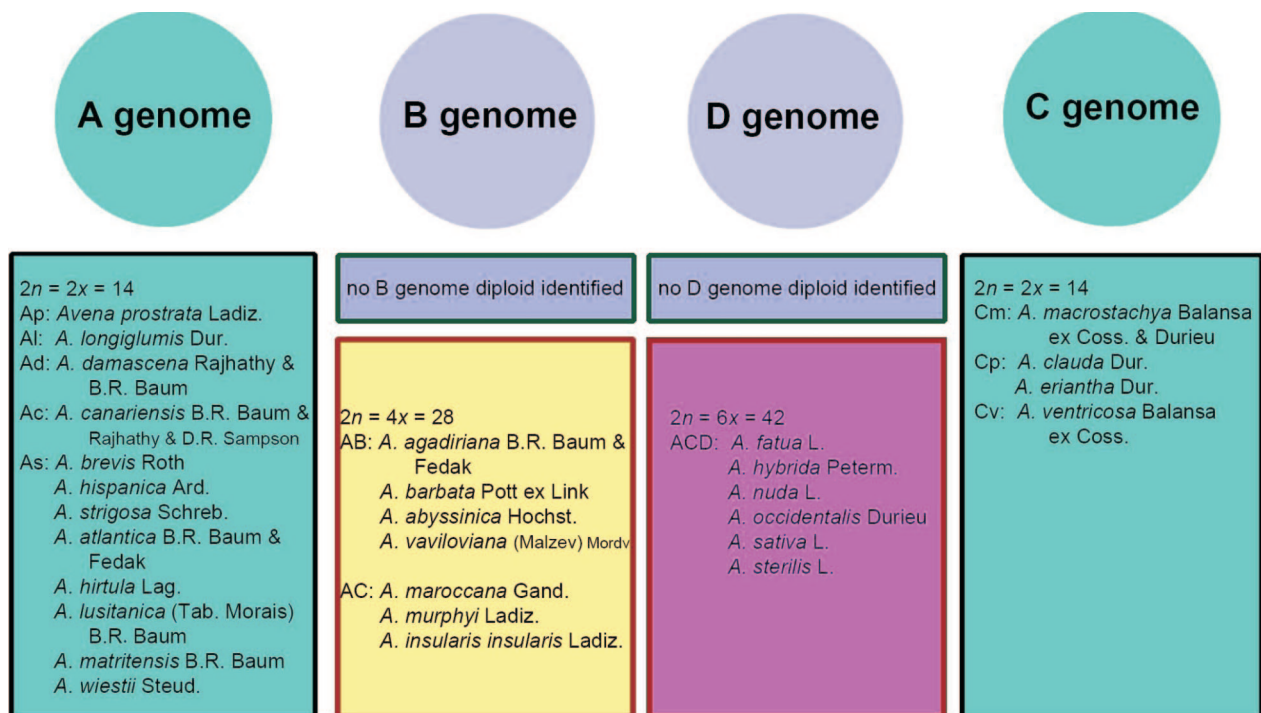


图 1 燕麦属植物染色体数目和基因组组成

Fig. 1 Chromosome number and genome composition of *Avena*

资源系统(National Plant Germplasm System, 简称 NPGS)采用。有学者指出 Baum 分类系统的缺点是忽视了 *A. clauda* Dur. 和 *A. eriantha* Dur. 杂交可育的事实,而将其分成 2 种^[18]。最近, Ladizinsky 分类系统^[19]采用生物种的概念^[20],对 Baum 分类系统^[2]进行修订,将多年生的大穗燕麦转隶到异燕麦属(*Helictotrichon* Bess.),燕麦属一年生物种被划分为 2 组 13 种,而将 Baum 分类系统^[2]的其余 13 形态种处理为亚种,强调同一物种共享一个基因库^[21]和不同物种间具有生殖隔离, Ladizinsky 分类系统^[19]遵循“国际通用”和“约定俗成”,根据学科发展修正权威分类系统的做法,是建立燕麦属自然分类系统的必然趋势。

3 燕麦属系统学研究

大穗燕麦是北非阿尔及利亚北部山地特有的多年生物种^[22],在燕麦属内系统位置孤立,兼具燕麦属群其他属的形态特征(表 1):如根据颖片长度 $G1 \approx 1/2G2$ 的特征,大穗燕麦被转隶到燕麦草属,命名为 *Arrhenatherum macrostachyum* (Balansa ex Coss. & Durieu) Potzta^[23],再如根据多年生和每小穗上部败育小花 1~2 朵的特征,大穗燕麦被转隶到异燕麦属,命名为 *Helictotrichon macrostachyum* (Balansa ex Coss. & Durieu) Henrard.^[24]后者得到某些学者认可^[11,19]。分子系统学研究对燕麦属范畴无明确结论,如燕麦属的 ITS 系统树包括 A 基因组谱系和 C 基因组谱系,大穗燕麦是 C 基因组谱系成员^[9,25];Peng 等^[4]基于叶绿体基因 *trnL-F* 的系统树中,大穗燕麦、A 基因组谱系、C 基因组谱系形成并系类群。而低拷贝核基因 *FL int2* 的系统树中,未包括大穗燕麦^[26]。上述研究均未对燕麦属是否是单系类群给出明确结论。目前研究仅包括燕麦属部分种类和燕麦属群的个别属,燕麦属范畴即大穗燕麦转隶归属问题缺少确证。

燕麦属 2 个遗传谱系与传统分类的 7 组^[2,27]相对应:① A 基因组谱系 \approx 耕地燕麦组 + 软果燕麦组 + 埃塞俄比亚燕麦组 + 厚果燕麦组 + 真燕麦组(*Agraria* + *Tenuicarpa* + *Ethiopica* + *Pachycarpa* + *Avena*),为一年生,两颖片近等长,外稃顶端具两齿,含 A 基因组的二倍体、四倍体、六倍体物种;② C 基因组谱系 \approx 多年生燕麦组 + 偏凸燕麦组(*Avenotrichon* + *Ventricosa*),为多年生或一年生,

颖片长度 $G1 \approx 1/2G2$ 或近等长,外稃顶端具双芒,含 C 基因组的二倍体、四倍体物种^[2,25-26]。ITS 系统树表明,与外类群亲缘关系的远近影响燕麦属谱系关系的结果^[26]。Peng 等^[25]以大穗燕麦为外类群,发现 A 基因组谱系、C 基因组谱系、大穗燕麦形成并系短支。Rodionov 等^[12]以小麦、细弱剪股颖(*Agrostis capillaris* L.)、*Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. 为外类群,发现 A、C 基因组谱系形成姐妹进化支(BS=98%)。因此,准确选择近缘祖先类群对解决燕麦属谱系关系至关重要。

4 燕麦属多倍体基因组起源的研究概况

燕麦属是相对古老的作物属($x=7$),包括二倍体(A、C 基因组)、四倍体(AB、AC 基因组)和六倍体(ACD 基因组)物种(表 2)^[12,28]。染色体核型、RAPD、醇溶蛋白图谱研究证实二倍体物种的 A、C 基因组是燕麦属中差异最显著的两个基因组类型^[28-30]:A 基因组包括 Ap、Al、Ad、Ac、As 等 5 个亚型,各亚型间的进化关系最复杂^[19];C 基因组包括 Cm、Cp、Cv 等 3 个亚型,是燕麦属进化速度最慢的基因组^[31]。大量研究表明 B、D 基因组和 A 基因组有较高的同源性,由于自然界尚未发现 B、D 基因组二倍体物种^[2,32-33],而且 B 基因组只存在于四倍体物种, D 基因组只存在于六倍体物种,导致燕麦属多倍体起源中的 B、D 基因组来源问题难以获得清晰的认识。

燕麦属四倍体物种有两个基因组类型。含 AB 基因组的 4 个四倍体物种(图 1)分别是 *A. agadiriana*、裂稃燕麦(*A. barbata*)、阿比西尼亚燕麦(*A. abyssinica*)、瓦维洛夫燕麦(*A. vaviloviana*)。细胞遗传学证据支持 *A. agadiriana* 与裂稃燕麦亲缘关系相对较近^[34], Thomas^[35]认为阿比西尼亚燕麦是裂稃燕麦扩散到埃塞俄比亚后进化而来的栽培种。Loskutov^[31]认为阿比西尼亚燕麦和瓦维洛夫燕麦是古代燕麦属在非洲的残遗物种。低拷贝核基因 *Acc1* 和 *Pgk1* 序列证据支持 AB 基因组四倍体物种形成两个进化支:*A. agadiriana* 位于单独一支,推测其由 As 基因组二倍体与加拿大燕麦(*A. canariensis*)杂交而来;其它 3 个种(裂稃燕麦、阿比西尼亚燕麦、瓦维洛夫燕麦)位于另一支,推测其由 As 基因组二倍体与尚未发现二倍体物种杂交而来^[36]。但 AB 基因组的 4 个四倍体物种并未表现

与哪个 As 基因组二倍体有近缘关系。

含 AC 基因组的 3 个四倍体物种(图 1), 分别是大燕麦(*A. maroccana*)、墨菲燕麦(*A. murphyi*)、岛屿燕麦(*A. insularis*)。早期研究推测 A 基因组亲本来源可能是加拿大燕麦^[37-38], 但线粒体基因组、微卫星数据不支持这个假说^[39-40]。3 个 C 基因组的二倍体物种均被证明有可能是 AC 基因组四倍体的 C 基因组亲本来源^[36,38,40-41], 谷蛋白聚类图证据显示, 3 个 C 基因组的二倍体物种与 AC 基因组四倍体和 ACD 基因组六倍体的亲缘关系难以区分, 暗示 C 基因组在二倍体和多倍体物种中并未发生较大变异。

燕麦属的 4 个栽培种中, 西班牙的砂燕麦(*A. strigosa*)和埃塞俄比亚的阿比西尼亚燕麦(*A. abyssinica*)仅在原产地有零星种植; 而六倍体栽培燕麦: 大粒裸燕麦(*A. nuda*)和普通栽培燕麦(*A. sativa*), 在亚洲东部、欧洲、大洋洲、北美洲、中美洲等重要产区种植^[3], 总产量位列谷类作物第六^[6]。因此六倍体栽培燕麦基因组起源备受关注。

大粒裸燕麦(莠麦, $2n=42$, ACD)起源于中国^[42], 分子系统学结果挑战传统观点(表 3)。传统观点认为它是普通栽培燕麦在中国形成的地理特有类型^[3], 但其裸粒特性、穗型、外稃质地等变异性状与普通栽培燕麦差异明显^[43]。因此, 国内学者将其处理为一个独立种 *Avena nuda* [syn: *A. chinensis*

(Fischer ex Roemer & Schultes) Metzger]^[3,5-6,43]。Peng 等^[27]根据核糖体 5S rDNA 基因树结果, 提出大粒裸燕麦多亲起源说, 即 AC 基因组来源于大燕麦或岛屿燕麦, AD 基因组来源于墨菲燕麦。大粒裸燕麦起源于普通栽培燕麦还是多个野生种, 目前没有定论, 随着分子生物学、细胞遗传学、基因组学研究理论和方法的飞速发展, 有望为大粒裸燕麦基因组起源和分类学地位提供更有说服力的新证据。

普通栽培燕麦($2n=42$, ACD)起源于地中海沿岸及东南亚地区, 其基因组起源存在单亲起源假说和多亲起源假说的争论(表 3)。单亲起源说认为普通栽培燕麦起源于 1 个六倍体祖先亲本, 推测其由野红燕麦(*A. sterilis*)^[44]或野燕麦(*A. fatua*)^[45]突变而来。多亲起源说认为普通栽培燕麦至少有两个祖先亲本, 归纳起来有 3 类: ① AC 基因组四倍体物种 × D 基因组二倍体物种杂交起源假说。如人工杂交实验证据, 支持大燕麦和 / 或墨菲燕麦是 AC 基因组供体^[46], 鉴于相似小穗形态, 有学者支持岛屿燕麦是普通栽培燕麦 AC 基因组供体^[47], 该观点一度成为主流假说; ② A×C×D 基因组二倍体物种杂交起源假说。如微卫星、ITS 和 IGS 系统树证据, 支持 A 基因组亲本来自加拿大燕麦(*A. canariensis*)^[48]或长颖燕麦^[41], C 基因组亲本来自偏凸燕麦(*A. ventricosa*)^[10], 并预测自然界存在至少一种尚未发现的 D 基因组二倍体祖先亲本; ③ A 基因组二

表 3 六倍体栽培燕麦基因组起源假说

Table 3 Genomic origin hypotheses of hexaploid cultivated oats

物种 Species	假说 Hypothesis	亲本来源 Parent origin		
大粒裸燕麦 <i>A. nuda</i>	单亲起源 Single origin	普通栽培燕麦 <i>A. sativa</i> ^[3]		
	多亲起源 Multiple origin	大燕麦和岛屿燕麦 (AC) 和墨菲燕麦 (AD) <i>A. maroccana</i> and <i>A. insularis</i> (AC) and <i>A. murphyi</i> (AD) ^[44]		
普通栽培燕麦 <i>A. sativa</i>	单亲起源 Single origin	野红燕麦 <i>A. sterilis</i> ^[44] , 野燕麦 <i>A. fatua</i> ^[45]		
	多亲起源 Multiple origin	A 基因组 A genome	C 基因组 C genome	D 基因组 D genome
		1. 大燕麦和墨菲燕麦 <i>A. maroccana</i> and <i>A. murphyi</i> (AC)		未知 Unknown (D) ^[46]
		2. 岛屿燕麦 <i>A. insularis</i> (AC)		未知 Unknown (D) ^[47]
		3. 加拿大燕麦 <i>A. canariensis</i> (A)	未知 Unknown (C)	未知 Unknown (D) ^[48]
		4. 长颖燕麦 <i>A. longiglumis</i> (A)	未知 Unknown (C)	未知 Unknown (D) ^[41]
		5. 未知 Unknown (A)	偏凸燕麦 <i>A. ventricosa</i> (C)	未知 Unknown (D) ^[10]
		6. 未知 Unknown (A)	不完全燕麦 <i>A. clauda</i> (CD) ^[26]	
		7. 未知 Unknown (A)	岛屿燕麦 <i>A. insularis</i> (CD) ^[49]	

1~2: 多亲起源假说 ①; 3~5: 多亲起源假说②; 6~7: 多亲起源假说③。

1-2, 3-5, and 6-7 were explained by Multiple origin hypotheses ①, ② and ③, respectively.

倍体物种 × CD 基因组四倍体物种杂交起源假说。Peng 等^[26]低拷贝核基因 *FL int2* 研究提出新假说, 暗示不完全燕麦(*A. clauda*)具有 CD 基因组等位基因, Badaeva 等^[49]荧光原位杂交(Fluorescence *in situ* hybridization, FISH)证据支持岛屿燕麦具有 CD 基因组组分, 与普通栽培燕麦 CD 基因组组分十分近缘, 新假说颠覆以往传统观点。普通栽培燕麦基因组起源争议核心在于对 A、C、D 基因组分化程度缺乏精确认识, 与燕麦属亟待解决的种间关系密切相关。因此, 澄清燕麦属复杂的种间关系是解决普通栽培燕麦基因组起源最关键的科学问题。

5 燕麦属起源时间

Christin 等^[50]基于叶绿体基因 *ndhF*、*rbcL*、*matK* 序列, 采用植硅体微化石记录^[51]校正分子钟, 估算禾本科的起源时间为晚白垩纪 74~82 百万年前, 他们之前采用小穗大化石记录^[52]校正分子钟, 估算禾本科的起源时间为晚古新世 51~55 百万年前^[53]。禾本科最早的花粉化石年龄为 60~70 百万年前(*Monoporites*)^[54]。植物起源时间一般比自身化石记录早, 表明采用微化石记录校正的分子钟更接近真实。目前栽培燕麦起源于不同地区已得到公认^[3], 但缺乏燕麦属可靠的化石记录。因此, 采用微化石记录, 校正内嵌燕麦属的禾本科分子钟方法, 将为估测燕麦属起源时间提供新途径。

6 燕麦属系统学研究存在的问题

自然界 70%~75% 禾本科植物都属于多倍体^[55], 仅少数谷类作物的多倍体起源研究在分子水平取得进展^[56-57], 个别研究体系的结论不能推广到其他类群。因此, 有必要对不同植物多倍体起源进行研究。近 10 多年来, 分子系统学和细胞遗传学研究方法为探索多倍体起源提供新途径^[58]。

至今未发现燕麦属 B、D 基因组二倍体物种, 染色体易位、结构重排、染色体配对限制等可能掩盖多倍体物种亲本来源^[59], 多个直系同源、独立进化、长度适中的低拷贝核基因内含子序列是解决燕麦属复杂的种间关系的首选^[60]。分子系统学方法探讨燕麦属多倍体起源的优势包括: ① 禾本科重要粮食作物全基因组序列已发表, 这些里程碑式的成果为目的基因扩增提供重要信息^[61-66]; ② 看家基

因遗传密码子第三位简并性, 使其核苷酸序列变异很大程度上是中性的^[67], 消除核基因组加速率变异产生的系统误差, 精准记录燕麦族网状演化历史; ③ 双亲遗传核基因和母系遗传叶绿体基因具有互补的遗传特点。

基因组重复序列是植物基因组差别的主要来源之一。基因组原位杂交是以全基因组重复序列作探针, 鉴别多倍体基因组起源的有效方法。单色 GISH 物理定位特异重复序列, 目的是区分不同基因组^[68], 双色 GISH 同时标记两个亲本基因组 DNA, 目的是鉴别目标物种基因组组成, 及近缘物种基因组重复序列空间分布。Irigoyen 等^[69]采用 RFLP 探针的原位杂交结果显示燕麦属 A 与 B 基因组、A 与 D 基因组的同源性均高于 A 与 C 基因组的同源性, 但没有解决 A 基因组与 B、D 基因组亲疏远近关系^[70-71]。目前有三个假说用于解释燕麦属 B、D 基因组二倍体亲本来源的难题: ① 灭绝假说: B、D 基因组二倍体物种已经灭绝; ② 变异假说: B、D 基因组二倍体物种遗传变异显著, 与现存二倍体物种完全不同; ③ 变型假说: B、D 基因组物种是 A 基因组二倍体物种变型或不同生态型演化而来^[69,71-72]。燕麦属植物中期染色体物理长度约 3.3~22 μm ^[49], 传统核型分析难以鉴别杂种基因组来源, 然而根据燕麦属系统发育关系设计探针, 结合单色 GISH 和双色 GISH, 对深化理解六倍体栽培燕麦独特的亲本来源具有突出优势。

归纳起来, 燕麦属系统学研究存在的关键问题有: 燕麦属在燕麦属群内系统位置缺乏定论; 燕麦属的范畴即大穗燕麦转隶归属缺少确证; 燕麦属谱系关系尚未解决; 六倍体栽培燕麦基因组起源争议未决; 燕麦属起源时间尚未估测。上述问题的解决亟需分子系统学和细胞遗传学的新证据, 对于深度利用谷类作物野生近缘种核心种质资源具有重要的科学意义^[73]。

参考文献

- [1] Linnean C. *Avena* L. [M]// Species Plantarum. Holmiae: Laurentius Salvius, 1753: 79-81.
- [2] Baum B R. Oats: Wild and Cultivated: A Monograph of the Genus *Avena* L. (Poaceae) [M]. Ottawa: Canada Department of Agriculture, 1977: 1-480.
- [3] Zheng D S. Oats [M]// Dong Y C, Zheng D S. Crops and Their Wild Relatives in China: Food Crops. Beijing: China Agriculture Press, 2006: 250-277.

- 郑殿生. 燕麦 [M]// 董玉琛, 郑殿生. 中国作物及其野生近缘植物: 粮食作物卷. 北京: 中国农业出版社, 2006: 250–277.
- [4] Peng Y Y, Wei Y M, Baum B R, et al. Phylogenetic investigation of *Avena* diploid species and the maternal genome donor of *Avena* polyploids [J]. *Taxon*, 2010, 59(5): 1472–1482.
- [5] Wu Z L, Phillips S M. *Avena* L. [M]// Wu Z Y, Raven P H. *Flora of China*, Vol. 22. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2006: 324–326.
- [6] Yang H P, Sun Z M. *China Oats* [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1989: 1–268.
杨海鹏, 孙泽民. 中国燕麦 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1989: 1–268.
- [7] Hu P Z, Liu Q C. Furfural as raw material to the series of products [J]. *Liaoning Chem Ind*, 1993, 124(2): 7–9.
胡培忠, 刘庆晨. 以糠醛为原料的系列产品初探 [J]. *辽宁化工*, 1993, 124(2): 7–9.
- [8] Quintanar A, Castroviejo S, Catalán P. Phylogeny of the tribe Aveneae (Pooideae, Poaceae) inferred from plastid *trnT-F* and nuclear ITS sequences [J]. *Amer J Bot*, 2007, 94(9): 1554–1569.
- [9] Saarela J M, Liu Q, Peterson P M, et al. Phylogenetics of grass “Aveneae-type plastid DNA clade” (Poaceae: Pooideae, Poaceae) based on plastid and nuclear ribosomal DNA sequence data [C]// Seberg O, Peterson P M, Davis J. *Diversity, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons*. Denmark: Aarhus University Press, 2010: 557–586.
- [10] Nikoloudakis N, Katsiotis A. The origin of the C-genome cytoplasm of *Avena* polyploids [J]. *Theor Appl Genet*, 2008, 117(2): 273–281.
- [11] Clayton W D, Renvoize S A. *Genera graminum: grasses of the World* [J]. *Kew Bull Addit Ser*, 1986, 13(1): 1–389.
- [12] Rodionov A V, Tyupa N B, Kim E S, et al. Genomic configuration of the autotetraploid oat species *Avena macrostachya* inferred from comparative analysis of ITS1 and ITS2 sequences: On the oat karyotype evolution during the early events of the *Avena* species divergence [J]. *Russ J Genet*, 2005, 41(5): 518–528.
- [13] Linnean C. *Avena nuda* L. [M]// *Demonstrationes Plantarum in Horto Upsaliensi*. Upsalæ: Johan Christian H?jer, 1753: 3.
- [14] Cosson M E. Classification des espèces du genre *Avena* du groupe de l'*Avena sativa* (*Avena*, sect. *Avena typus*), et considerations sur la composition et la structure de l'épillet dans la famille der Graminées [J]. *Bull Soc Bot Fr*, 1854, 1(1): 11–17. (in French)
- [15] Malzew A I. Wild and cultivated oats (section *Euavena* Griseb.) [J]. *Bul Appl Bot Genet Plant Breed*, 1930, 38(S1): 473–506.
- [16] Kihara H. Cytologische und genetische tudien bei wichtigen etreidearten mit besonderer rücksicht auf das verhalten der chromosomen und die sterilit?t in den bastarden [J]. *Mem Coll Sci Kyoto Imp Univ*, 1924, ser B1: 1–200. (in German)
- [17] Winkler H. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen-und Tierreiche [M]. Jena: Verlag Fischer, 1920: 23–45. (in German)
- [18] Shelukhina O Y, Badaeva E D, Brezhneva T A, et al. Comparative analysis of diploid species of *Avena* L. using cytogenetic and biochemical markers: *Avena canariensis* Baum et Fedak and *A. longiglumis* Dur [J]. *Russ J Genet*, 2008, 44(6): 694–701.
- [19] Ladizinsky G. *Studies in Oat Evolution: A Man's Llife with Avena* [M]. Heidelberg: Springer, 2012: 1–96.
- [20] Gong Z S, Sulayman M. The median means of species concepts and species delimitation [J]. *Guihaia*, 2012, 32(2): 274–279.
龚佐山, 苏来曼. 买买提明. 物种概念及其界定 [J]. *广西植物*, 2012, 32(2): 274–279.
- [21] Harlan J R, de Wet J M J. Toward rational classification of cultivated plants [J]. *Taxon*, 1971, 20(4): 509–517.
- [22] Baum B R, Rajhathy T. A study of *Avena macrostachya* [J]. *Can J Bot*, 1976, 54(21): 2434–2439.
- [23] Romero-Zarco C. Sinopsis del género *Avena* L. (Poaceae, Aveneae) en España peninsular y Baleares [J]. *Lagascalla*, 1996, 18(2): 171–198. (in Spanish)
- [24] Guarino L, Chadja H, Mokedem A. Collection of *Avena macrostachya* Bal. ex Coss. et Dur. (Poaceae) germplasm in Algeria [J]. *Econ Bot*, 1991, 45(4): 460–466.
- [25] Peng Y Y, Baum B R, Ren C Z, et al. The evolution pattern of rDNA ITS in *Avena* and phylogenetic relationship of the *Avena* species (Poaceae: Aveneae) [J]. *Hereditas*, 2010, 147(5): 183–204.
- [26] Peng Y Y, Wei Y M, Baum B R, et al. Phylogenetic inferences in *Avena* based on analysis of *FL intron2* sequences [J]. *Theor Appl Genet*, 2010, 121(5): 985–1000.
- [27] Peng Y Y, Wei Y M, Baum B R, Zheng Y L. Molecular diversity of the 5S rRNA gene and genomic relationships in the genus *Avena* (Poaceae: Aveneae) [J]. *Genome*, 2008, 51(2): 137–154.
- [28] Drossou A, Katsiokis A, Leggett J M, et al. Genome and species relationships in genus *Avena* based on RAPD and AFLP molecular markers [J]. *Theor Appl Genet*, 2004, 109(1): 48–54.
- [29] Loskutov I G, Abramova L I. Morphological and karyological inventarization of species *Avena* L. genus [J]. *Tsitologiya (Cytology)*, 1999, 41(11): 1069–1070.
- [30] Badaeva E D, Loskutov I G, Shelukhina O Y, et al. Cytogenetic analysis of diploid *Avena* L. species containing the As genome [J]. *Russ J Genet*, 2005, 41(12): 1428–1433.
- [31] Loskutov I G. On evolutionary pathways of *Avena* species [J]. *Genet Resour Crop Evol*, 2008, 55(2): 211–220.
- [32] Leggett J M, Thomas H. *Oat evolution and cytogenetics* [C]// Welch R W. *The Oat Crop: Production and Utilization*. London: Chapman and Hall, 1995: 120–149.
- [33] Katsiotis A, Loukas M, Heslop-Harrison J S. Repetitive DNA, genome and species relationships in *Avena* and *Arrhenatherum*

- (Poaceae) [J]. *Ann Bot*, 2000, 86(6): 1135–1142.
- [34] Leggett J M. Studies on species relationships in the genus *Avena* L. [D]. Aberystwyth: University of Wales, 1987: 1–112.
- [35] Thomas H. Oats. *Avena* spp. (Gramineae-Aveneae). Oats [C]// Smartt J, Simmonds N W. Evolution of Crop Plants. 2nd ed. London: Longman, 1995: 133–137.
- [36] Yan H H. The phylogenetic relationships among *Avena* species based on the sequences of *psbA-trnH*, *Acc1* and *Pgk1*, and oat glutenin patterns [D]. Chengdu: Sichuan Agriculture University, 2013: 1–52.
颜红海. 基于 *Pgk1*、*Acc1* 和 *psbA-trnH* 序列以及谷蛋白变异的燕麦属物种系统发育研究 [D]. 成都: 四川农业大学, 2013: 1–52.
- [37] Craig I L, Murray B E, Rajhathy T. *Avena canariensis*: morphological and electrophoretic polymorphism and relationship to the *A. maroccana*-*A. murphyi* complex and *A. sterilis* [J]. *Can J Genet Cytol*, 1974, 16(3): 677–689.
- [38] Rajhathy T, Thomas H. Cytogenetics of oats (*Avena* L.) [J]. *Misc Publ Genet Soc Can*, 1974, 2(1): 1–90.
- [39] Rines H W, Gengenbach B G, Boylan K L, et al. Mitochondrial DNA diversity in oat cultivars and species [J]. *Crop Sci*, 1988, 28(1): 171–176.
- [40] Li C D, Rossnagel B G, Scoles G J. The development of oat microsatellite markers and their use in identifying relationships among *Avena* species and oat cultivars [J]. *Theor Appl Genet*, 2000, 101(8): 1259–1268.
- [41] Nikoloudakis N, Skaracis G, Katsiotis A. Evolutionary insights inferred by molecular analysis of the ITS1–5. 8S-ITS2 and IGS *Avena* sp. sequences [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2008, 46(1): 102–115.
- [42] Keng Y L. *Avena* L. [M]// *Flora Illustrata Plantarum Primarum Sinicarum*. Beijing: Science Press, 1965: 486–489.
耿以礼. 燕麦属 [M]// 中国主要植物图说: 禾本科. 北京: 科学出版社, 1965: 486–489.
- [43] Zheng D S, Zhang Z W. Discussion on the origin and taxonomy of naked oat (*Avena nuda* L.) [J]. *J Plant Genet Resour*, 2011, 12(5): 667–670.
郑殿升, 张宗文. 大粒裸燕麦(莩麦)(*Avena nuda* L.)起源及分类学问题的探讨 [J]. *植物遗传资源*, 2011, 12(5): 667–670.
- [44] Zhou X, Jellen E N, Murphy J P. Progenitor germplasm of domesticated hexaploid oat [J]. *Crop Sci*, 1999, 39(4): 1208–1214.
- [45] Ladizinsky G, Zohary D. Notes on species delimitation, species relationships and polyploidy in *Avena* L. [J]. *Euphytica*, 1971, 20(3): 380–395.
- [46] Ladizinsky G. Domestication via hybridization of the wild tetraploid oats *Avena magna* and *A. murphyi* [J]. *Theor Appl Genet*, 1995, 91(4): 639–646.
- [47] Ladizinsky G. A new species of *Avena* from Sicily, possibly the tetraploid progenitor of hexaploid oats [J]. *Genet Res Crop Evol*, 1998, 45(3): 263–269.
- [48] Li C D, Rossnagel B G, Scoles G J. Tracing the phylogeny of the hexaploid oat *Avena sativa* with satellite DNAs [J]. *Crop Sci*, 2000, 40(6): 1755–1763.
- [49] Badaeva E D, Shelukhina O Y, Dedkova O S, et al. Comparative cytogenetic analysis of hexaploid *Avena* L. species [J]. *Russ J Genet*, 2011, 47(6): 691–702.
- [50] Christin P A, Spriggs E, Osborne C P, et al. Molecular dating, evolutionary rates, and the ages of the grasses [J]. *Syst Biol*, 2014, 63(2): 153–165.
- [51] Prasad V, Strömberg C A E, Leaché A D, et al. Late Cretaceous origin of the rice tribe provides evidence for early diversification in Poaceae [J/OL]. *Nat Commun*, 2011, 2(9): 480.
- [52] Nambudiri E M V, Tidwell W D, Smith B N, et al. C_4 plant from the Pliocene [J]. *Nature*, 1978, 276(5690): 816–817.
- [53] Christin P A, Besnard G, Samaritani E, et al. Oligocene CO_2 decline promoted C_4 photosynthesis in grasses [J]. *Curr Biol*, 2008, 18(1): 37–43.
- [54] Prasad V, Strömberg C A E, Alimohammadian H, et al. Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers [J]. *Science*, 2005, 301(5751): 1177–1180.
- [55] Stebbins G L. Cytogenetics and evolution of the grass family [J]. *Amer J Bot*, 1956, 43(10): 890–905.
- [56] Petersen G, Seberg O, Yde M, et al. Phylogenetic relationships of *Triticum* and *Aegilops* and evidence for the origin of the A, B, and D genomes of common wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2006, 39(1): 70–82.
- [57] Mason-Gamer R J, Naum M, Burns M M. Phylogenetic relationships and reticulation among Asian *Elymus* (Poaceae) allotetraploids: analyses of three nuclear gene trees [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2010, 54(1): 10–22.
- [58] Mahelka V, Kopecký D, Baum B R. Contrasting patterns of evolution of 45S and 5S rDNA families uncover new aspects in the genome constitution of the agronomically important grass *Thinopyrum intermedium* (Triticeae) [J]. *Mol Biol Evol*, 2013, 30(9): 2065–2086.
- [59] Jellen E N, Beard J L. Geographical distribution of a chromosome 7C and 17 intergenomic translocation in cultivated oat [J]. *Crop Sci*, 2000, 40(1): 256–263.
- [60] Liu Q, Jiang B, Wen J, et al. Low-copy nuclear gene and McGISH resolves polyploid history of *Eleusine coracana* and morphological character evolution in Eleusine [J]. *Turk J Bot*, 2014, 38(1): 1–12.
- [61] Sasaki T, Matsumoto T, Yamamoto K, et al. The genome sequence and structure of rice chromosome 1 [J]. *Nature*, 2002, 420(6913): 312–316.

- [62] Yu J, Hu S, Wang J, et al. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*) [J]. *Science*, 2002, 296(5565): 79–92.
- [63] Paterson A H, Bowers J E, Bruggmann R, et al. The *Sorghum bicolor* genome and the diversification of grasses [J]. *Nature*, 2009, 457(7229): 551–556.
- [64] Schnable P S, Ware D, Fulton R S, et al. The B73 maize genome: Complexity, diversity, and dynamics [J]. *Science*, 2009, 326(5956): 1112–1115.
- [65] Brenchley R, Spannagl M, Pfeifer M, et al. Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing [J]. *Nature*, 2012, 491(7426): 705–710.
- [66] The International Barley Genome Sequencing Consortium. A physical, genetic and functional sequence assembly of the barley genome [J]. *Nature*, 2012, 491(7426): 711–716.
- [67] Doubnerová V, Ryšlavá H. What can enzymes of C₄ photosynthesis do for C₃ plants under stress? [J] *Plant Sci*, 2011, 180(4): 575–583.
- [68] Jiang B, Liu L Q, Hu X Y, et al. Distribution of *Eleusine indica* AA genome on *E. coracana* (Poaceae) chromosomes identified by genomic *in situ* hybridization and optimization method of probe length [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2012, 20(1): 29–35.
- 姜斌, 刘利勤, 胡晓颖, 等. 基因组原位杂交鉴定牛筋草AA基因组在穆子染色体上的分布 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2012, 20(1): 29–35.
- [69] Irigoyen M L, Ferrer E, Loarce Y. Cloning and characterization of resistance gene analogs from *Avena* species [J]. *Genome*, 2006, 49(1): 54–63.
- [70] Katsiotis A, Hagidimitriou M, Heslop-Harrison J S. The close relationship between the A and B genomes in *Avena* L. (Poaceae) determined by molecular cytogenetic analysis of total genomic, tandemly and dispersed repetitive DNA sequences [J]. *Ann Bot*, 1997, 79(2): 103–109.
- [71] Leggett J M. The conservation and exploration of wild oat species [C]// *Proceedings of the 4th International Oat Conference*, Vol. 2. Australia: Adelaide, 1992: 57–60.
- [72] Linares C, Ferrer E, Fominaya A. Discrimination of the closely related A and D genomes of the hexaploid oat *Avena sativa* L. [J]. *Proc Natl Acad Sci UAS*, 1998, 95(21): 12450–12455.
- [73] Brown A H D. Core collections: a practical approach to genetic resources management [J]. *Genome*, 1989, 31(2): 818–824.