

# 禾本科燕麦属植物的地理分布

林磊<sup>1,2</sup>, 刘青<sup>1\*</sup>

(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:** 为探讨燕麦属(*Avena* L.)植物的地理分布,通过野外调查及查阅标本和文献资料,对燕麦属植物的地理分布进行整理和研究。结果表明,燕麦属植物约有 29 种,主要分布在欧洲、地中海地区、北非、西亚、东亚和美洲。中国有 4 种,分布于华北、西北、西南各省(区)的高海拔地区。燕麦属下分 7 个组,分别是多年生燕麦组[sect. *Avenotrichon* (Holub) Baum]、偏凸燕麦组(sect. *Ventricosa* Baum)、耕地燕麦组(sect. *Agraria* Baum)、软果燕麦组(sect. *Tenuicarpa* Baum)、埃塞俄比亚燕麦组(sect. *Ethiopica* Baum)、厚果燕麦组(sect. *Pachycarpa* Baum)和真燕麦组(sect. *Avena*)。其中,埃塞俄比亚燕麦组分布在埃塞俄比亚、沙特阿拉伯、也门,其他 6 个组分布在欧洲、地中海、西北非洲、西亚、东亚和美洲地区。地中海、西北非洲、西亚地区分布有除埃塞俄比亚燕麦组之外的所有 6 个组,因此推断该地区可能是燕麦属的现代分布中心和多样性中心,而燕麦属的起源地上尚需确证。

**关键词:** 燕麦属; 地理分布; 燕麦族; 禾本科

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.02.001

## Geographical Distribution of *Avena* L. (Poaceae)

LIN Lei<sup>1,2</sup>, LIU Qing<sup>1\*</sup>

(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:** The geographical distribution of *Avena* L. (Aveneae, Poaceae) was studied by field investigation and reviewing specimens and literature. The results showed that 29 species in *Avena* were distributed in Europe, Mediterranean, Northern Africa, Western Asia, Eastern Asia, and the Americas. In China, four species of *Avena* distribute in high altitude areas in the northern, northwestern, and southwestern provinces. Seven sections are delimited in *Avena*, including sect. *Avenotrichon* (Holub) Baum, sect. *Ventricosa* Baum, sect. *Agraria* Baum, sect. *Tenuicarpa* Baum, sect. *Ethiopica* Baum, sect. *Pachycarpa* Baum, and sect. *Avena*. The sect. *Ethiopica* occurs in Ethiopia, Saudi Arabia, and Yemen, and the remaining six sections occur in Mediterranean, Southwestern Europe, Northwestern Africa, Western Asia, Eastern Asia, and the Americas. The results suggest that the Mediterranean, Northwestern Africa, and Western Asia are the distribution centers and diversification centers of *Avena*, while the origin center of *Avena* needs to be further studied.

**Key words:** *Avena*; Geographical distribution; Aveneae; Poaceae

燕麦属(*Avena* L.)隶属于禾本科燕麦族(Aveneae, Poaceae),为一年生草本植物<sup>[1]</sup>,约有 29 种<sup>[2]</sup>,主要分布在欧洲、地中海地区、北非、西亚和美洲<sup>[3]</sup>。中

国有 4 种,分布于华北、西北、西南高海拔地区<sup>[1]</sup>,山西和内蒙古一带被认为是粮食作物大粒裸燕麦(*A. nuda* L.)的起源地<sup>[4]</sup>。燕麦属位于燕麦属复合群演

收稿日期: 2014-06-19

接受日期: 2014-09-22

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270275);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)资助

作者简介: 林磊(1990~),男,硕士研究生,禾本科重要类群系统与演化研究方向。E-mail: linlei@scbg.ac.cn

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: liuqing@scib.ac.cn

化分支的顶端,具有小穗两侧压扁、颖片长于外稃、脂质胚乳等特征<sup>[5-6]</sup>,燕麦属植物小穗形态相近导致种级分类困难;染色体基数  $x=7$ ,包括二倍体、四倍体、六倍体物种,染色体倍性差异更增加了核心种质资源鉴定的复杂性。燕麦属是燕麦族系统学研究的关键类群之一<sup>[7]</sup>,然而目前还缺乏针对燕麦属植物地理分布的系统研究。本文整理燕麦属地理分布情况,并对该属现代分布中心及多样性中心作了探讨,为进一步阐明燕麦属系统发育关系奠定基础。

## 1 燕麦属系统位置

在传统分类学中,Clayton & Renvoize 根据形态学性状将燕麦族划分为 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)、薹草亚族(Phalaridinae Fr.)、Torreyochloinae Sorong & J. I. Davis 亚族<sup>[6]</sup>,认为燕麦属位于燕麦属复合群演化分支的顶端<sup>[8]</sup>。分子系统学研究发现燕麦族呈网状演化模式:基于叶绿体基因 *trnL-F* 片段构建的系统树中,燕麦属、燕麦草属(*Arrhenatherum* P. Beauv.)、异燕麦属(*Helictotrichon* Bess.)和三毛草属(*Trisetum* Persoon)形成并系类群<sup>[6]</sup>,而核糖体 DNA 的 ITS 系统树中燕麦属与燕麦族蓝禾属复合群的蓝禾属(*Sesleria* Scop.)和 *Mibora* Adans. 共祖,与燕麦亚族其他成员并非近亲<sup>[6,9]</sup>。由于燕麦族的分子系统学研究不足,燕麦属系统位置缺乏定论。

## 2 燕麦属分类系统

燕麦属传统分类学研究经历了两个阶段:一是早期形态学分类阶段,二是细胞学分类阶段。最早对燕麦属进行分类学研究的是林奈,他发表了燕麦属 16 种<sup>[10]</sup>,其中普通栽培燕麦(*Avena sativa* L.)、大粒裸燕麦(*A. nuda* L.)、野燕麦(*A. fatua* L.)和野红燕麦(*A. sterilis* L.)等 4 种至今仍被承认。19 世纪对燕麦属分类学研究最详尽的是 Cossn 和 Durie de Maisonneuve 分类系统<sup>[11]</sup>,他们依据花序类型、小穗轴质地、外稃被毛、小花脱落方式等性状将燕麦属分为 2 个组:sect. *Avenastrum* C. Koch 包括 40 种多年生物种,后均被转移到异燕麦属(*Helictotrichon* Besser),真燕麦组 sect. *Euavena* 包括了栽培燕麦与

野生近缘种共 12 种,后者被分为 subsect. *Sativae* Cossn.和 subsect. *Agrestes* Cossn.两亚组,该系统并未反映燕麦属的种间亲缘关系。Kihara<sup>[12]</sup>根据染色体数目,将燕麦属分为 3 个种群(相当于组的概念):二倍体物种(4 种,  $n=7$ )、四倍体物种(2 种,  $n=14$ )、六倍体物种(4 种,  $n=21$ )。这种以染色体数目为依据的分类方法是对燕麦属分类的重大进步,体现了当时对燕麦属种间亲缘关系的认识,并得到形态学分类学者的认同。

基因组(Genome)的概念首先由 Winkler<sup>[13]</sup>提出,是指生物含有的一套染色体及其基因的总和,又称染色体组。Baum<sup>[14]</sup>分类系统采用基因组的概念,综合了花序类型、染色体数目、地理分布等资料,将燕麦属分为 7 组 29 种。该系统是目前国际上通用的分类系统,例如,美国农业部国家植物种质资源系统(National Plant Germplasm System, 简称 NPGS)就是采用 Baum 分类系统。本文也采用该系统,非国产物种的中文名参考杨海鹏和孙泽民<sup>[15]</sup>(表 1)。

## 3 燕麦属的地理分布

我们通过查阅燕麦属的文献资料<sup>[1,3,14,17-20]</sup>及国内外主要标本馆(A、G、GH、E、IBSC、K、KUN、PE、US、WUK)馆藏的 1674 份标本,并在近 3 年野外考察的基础上,系统整理了燕麦属植物的地理分布资料,应用 ACRGIS 9.3 软件绘制燕麦属 29 种植物的地理分布图(每种物种的原始地理分布数据可向作者索要)。

燕麦属主要分布在地中海、非洲、欧洲、亚洲、澳大利亚、美洲地区,其中地中海 25 种、北非 23 种、欧洲 16 种、西亚 16 种、美洲 9 种、中亚 7 种、澳大利亚 6 种、东非 5 种、南非 4 种(表 2)。燕麦属的 7 个组中,多年生燕麦组[sect. *Avenotrichon* (Holub) Baum]、埃塞俄比亚燕麦组(sect. *Ethiopica* Baum)和厚果燕麦组(sect. *Pachycarpa* Baum)仅分布在旧世界,其他组在新世界、旧世界均有分布。多年生燕麦组[sect. *Avenotrichon* (Holub) Baum]仅有 1 种,分布在北非的阿尔及利亚东北部山地;埃塞俄比亚燕麦组(sect. *Ethiopica* Baum)有 2 种,分布在东非的埃塞俄比亚高原及西亚的沙特阿拉伯半岛;厚果燕麦组(sect. *Pachycarpa* Baum)有 3 种,主要分布在地中海和北非地区;偏凸燕麦组(sect. *Ventricosa* Baum)

表 1 燕麦属分类系统和基因组<sup>[14-16]</sup>

Table 1 Classification system and genome of *Avena*<sup>[14-16]</sup>

组 Sections	物种 Species	染色体数目 Chromosome number	基因组 Genome
多年生燕麦组 sect. <i>Avenotrichon</i> (Holub) Baum	大穗燕麦 <i>Avena macrostachya</i> Bal. ex Coss. & Dur.	2n=4x=28	CmCmCmCm
偏凸燕麦组 sect. <i>Ventricosa</i> Baum	不完全燕麦 <i>A. clauda</i> Dur.	2n=2x=14	CpCp
	异颖燕麦 <i>A. eriantha</i> Dur.	2n=2x=14	CpCp
	偏凸燕麦 <i>A. ventricosa</i> Balansa ex Coss.	2n=2x=14	CvCv
耕地燕麦组 sect. <i>Agraria</i> Baum	短燕麦 <i>A. brevis</i> Roth	2n=2x=14	AsAs
	<i>A. hispanica</i> Ard.	2n=2x=14	AsAs
	砂燕麦 <i>A. strigosa</i> Schreb.	2n=2x=14	AsAs
软果燕麦组 sect. <i>Tenuicarpa</i> Baum	<i>A. agadiriana</i> Baum & Fedak	2n=4x=28	AABB
	裂稃燕麦 <i>A. barbata</i> Pott ex Link	2n=4x=28	AABB
	<i>A. atlantica</i> Baum & Fedak	2n=2x=14	AsAs
	加拿大燕麦 <i>A. canariensis</i> Baum & Raj & Samp	2n=2x=14	AcAc
	大马士革燕麦 <i>A. damascena</i> Rajah & Baum	2n=2x=14	AdAd
	<i>A. hirtula</i> Lag.	2n=2x=14	AsAs
	长颖燕麦 <i>A. longiglumis</i> Dur.	2n=2x=14	AlAl
	<i>A. lusitanica</i> (Tab. Morais) Baum	2n=2x=14	AsAs
	<i>A. matritensis</i> Baum	2n=2x=14	AsAs
	匍匐燕麦 <i>A. prostrata</i> Ladiz.	2n=2x=14	ApAp
	威士燕麦 <i>A. wiestii</i> Steud.	2n=2x=14	AsAs
埃塞俄比亚燕麦组 sect. <i>Ethiopica</i> Baum	阿比西尼亚燕麦 <i>A. abyssinica</i> Hochst.	2n=4x=28	AABB
	瓦维洛夫燕麦 <i>A. vaviloviana</i> (Malz.) Mordv.	2n=4x=28	AABB
厚果燕麦组 sect. <i>Pachycarpa</i> Baum	大燕麦 <i>A. maroccana</i> Gdgr.	2n=4x=28	AACC
	墨菲燕麦 <i>A. murphyi</i> Ladiz.	2n=4x=28	AACC
	岛屿燕麦 <i>A. insularis</i> Ladiz.	2n=4x=28	AACC
真燕麦组 sect. <i>Avena</i>	野燕麦 <i>A. fatua</i> L.	2n=6x=42	AACCDD
	<i>A. hybrida</i> Peterm.	2n=6x=42	AACCDD
	大粒裸燕麦 <i>A. nuda</i> L.	2n=6x=42	AACCDD
	<i>A. occidentalis</i> Dur.	2n=6x=42	AACCDD
	栽培燕麦 <i>A. sativa</i> L.	2n=6x=42	AACCDD
	野红燕麦 <i>A. sterilis</i> L.	2n=6x=42	AACCDD

表 2 燕麦属的地理分布

Table 2 Geographical distribution of *Avena*

组 Sections	物种 Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
多年生燕麦组 sect. <i>Avenotrichon</i>	大穗燕麦 <i>Avena macrostachya</i>	+		+							
偏凸燕麦组 sect. <i>Ventricosa</i>	不完全燕麦 <i>A. clauda</i>	+		+		+	+		+		
	异颖燕麦 <i>A. eriantha</i>	+		+		+	+		+		
	偏凸燕麦 <i>A. ventricosa</i>	+		+		+					
耕地燕麦组 sect. <i>Agraria</i>	短燕麦 <i>A. brevis</i>	+		+		+			+	+	+
	<i>A. hispanica</i>	+							+		+
	砂燕麦 <i>A. strigosa</i>	+						+	+	+	+

续表(Continued)

组 Sections	物种 Species	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
软果燕麦组	<i>A. agadiriana</i>	+		+							
sect. <i>Tenuicarpa</i>	裂稃燕麦 <i>A. barbata</i>	+		+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>A. atlantica</i>	+		+							
	加拿大燕麦 <i>A. canariensis</i>	+		+							
	大马士革燕麦 <i>A. damascena</i>	+		+		+					
	<i>A. hirtula</i>	+		+		+			+		
	长颖燕麦 <i>A. longiglumis</i>	+		+		+					
	<i>A. lusitanica</i>	+		+		+			+		
	<i>A. matritensis</i>	+		+					+		
	匍匐燕麦 <i>A. prostrata</i>	+		+							
	威士燕麦 <i>A. wiestii</i>	+		+		+			+		
埃塞俄比亚燕麦组	阿比西尼亚燕麦 <i>A. abyssinica</i>		+			+					
sect. <i>Ethiopica</i>	瓦维洛夫燕麦 <i>A. vaviloviana</i>		+								
厚果燕麦组	大燕麦 <i>A. maroccana</i>	+		+							
sect. <i>Pachycarpa</i>	墨菲燕麦 <i>A. murphyi</i>	+		+					+		
	岛屿燕麦 <i>A. insularis</i>	+		+							
真燕麦组	野燕麦 <i>A. fatua</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
sect. <i>Avena</i>	<i>A. hybrida</i>					+	+	+	+		+
	大粒裸燕麦 <i>A. nuda</i>							+	+		
	<i>A. occidentalis</i>	+		+		+					+
	栽培燕麦 <i>A. sativa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	野红燕麦 <i>A. sterilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
总计 Total	29	25	5	23	4	16	7	7	16	6	9

+: 有分布; 1: 地中海; 2: 东非; 3: 北非; 4: 南非; 5: 西亚; 6: 中亚; 7: 亚洲其他地区; 8: 欧洲; 9: 澳大利亚; 10: 美洲。

+: Present; 1: Mediterranean; 2: Eastern Africa; 3: Northern Africa; 4: Southern Africa; 5: Western Asia; 6: Central Asia; 7: The remaining areas in Asia except for western and central Asia; 8: Europe; 9: Australia; 10: America.

有 3 种, 分布在地中海、北非、西亚、中亚和欧洲地区; 耕地燕麦组(sect. *Agraria* Baum)有 3 种, 分布范围较广, 地中海、北非、亚洲、欧洲、澳大利亚、美洲均有分布; 软果燕麦组(sect. *Tenuicarpa* Baum)有 11 种, 主要分布在地中海、北非、西亚、欧洲地区; 真燕麦组(sect. *Avena*)有 6 种, 除南极洲之外, 其他大洲均有分布(图 1~8)。

#### 4 燕麦属植物区系分析

按照塔赫他间和王荷生对世界植物区系的划分<sup>[21-22]</sup>, 燕麦属主要分布在旧世界: 泛北极域有 29 种, 分布在环北方区等 9 个区, 占燕麦属种数的 100%; 古热带域有 5 种, 分布在苏丹-赞比亚区、印度区、夏威夷区共 3 个区, 占 17.2%; 开普域有 4 种, 占 13.8%; 澳大利亚域有 6 种, 占 20.7%; 新热带域有 8 种, 分布到加勒比区等 4 个区, 占 28.6%; 泛南

极域有 5 种, 分布在智利-巴塔哥尼亚区、新西兰区 2 个区, 占 17.2%。其中泛北极域的地中海区种类最多有 25 种, 占 86.2%, 撒哈拉-阿拉伯区有 15 种、环北方区有 14 种、伊朗-图兰区有 11 种, 种类相对较多, 分别占 51.7%、48.3% 和 37.9%; 其它地区的种类占 6.9%~31.0% (表 3)。

#### 5 中国燕麦属分布

中国燕麦属植物有 4 种<sup>[1]</sup>: 野燕麦(*Avena fatua*)、大粒裸燕麦(*A. nuda*)、普通栽培燕麦(*A. sativa*)和野红燕麦(*A. sterilis*)。其中关于大粒裸燕麦(又称莠麦)在燕麦属的分类地位有一定争议, 归纳起来有以下几种处理意见: ① *A. nuda* L.<sup>[10]</sup>; ② *A. chinensis* (Fische. ex Roem. et Schult.) Metzg.<sup>[23]</sup>; ③ *A. nuda* var. *chinensis* Fisch. ex Roem. et Schult.<sup>[24]</sup>; ④ 二倍体小粒裸燕麦(*A. nudibrevis* Vav.)<sup>[25]</sup>。大粒



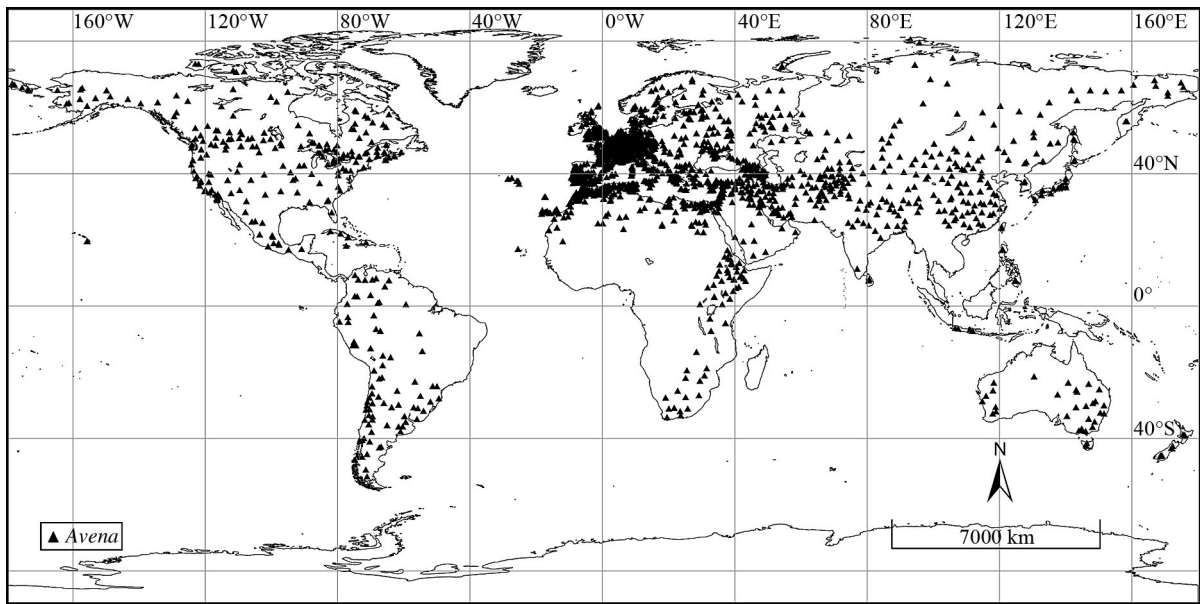


图1 燕麦属植物的地理分布

Fig. 1 Geographical distribution of *Avena*

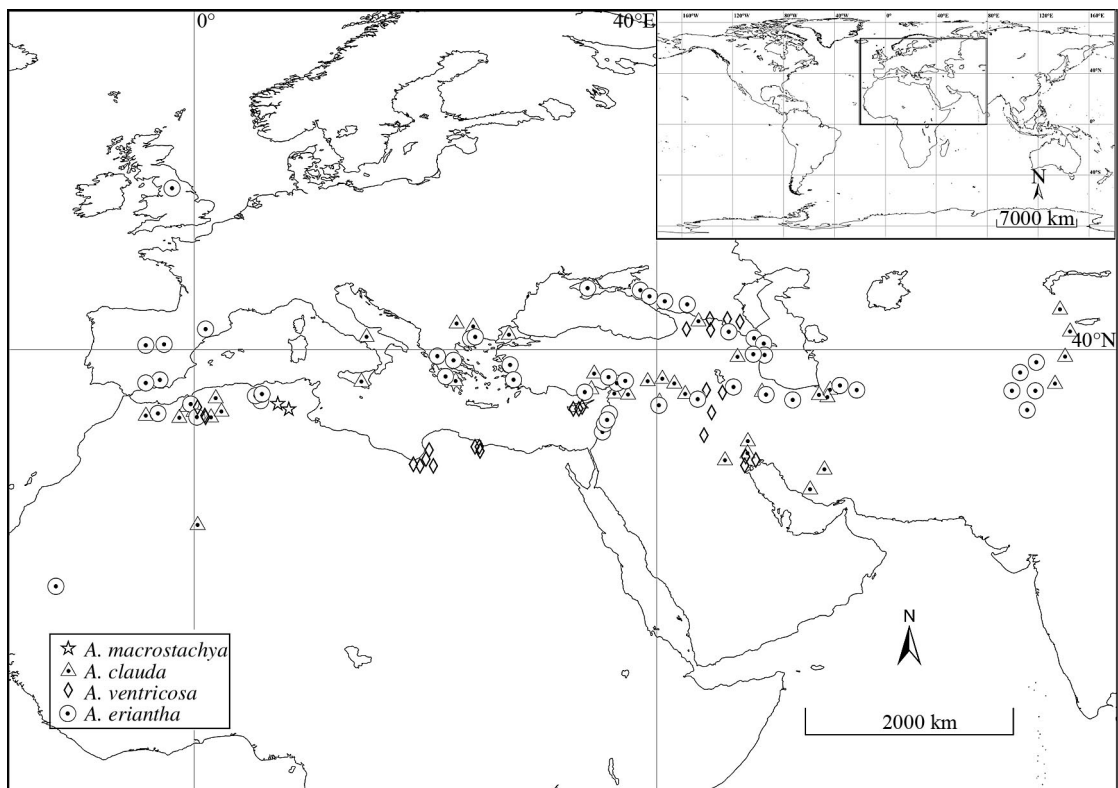


图2 燕麦属多年生燕麦组大穗燕麦、偏凸燕麦组不完全燕麦、偏凸燕麦和异颖燕麦的地理分布

Fig. 2 Geographical distribution of *Avena macrostachya* in sect. *Avenotrichon* and *A. clauda*, *A. ventricosa*, and *A. eriantha* in sect. *Ventricosa*

裸燕麦在中国有 2000 多年的栽培历史,是燕麦属的栽培燕麦在中国形成的地理特有类型,其裸粒特性、穗形、每小穗的小花数目、小穗柄长度、外稃形

状和质地等形态性状均与普通栽培燕麦(*A. sativa*)均有明显差别<sup>[4]</sup>,且由林奈最早命名的 *A. nuda* 已被广为接受。因此,我们认为将大粒裸燕麦作为一

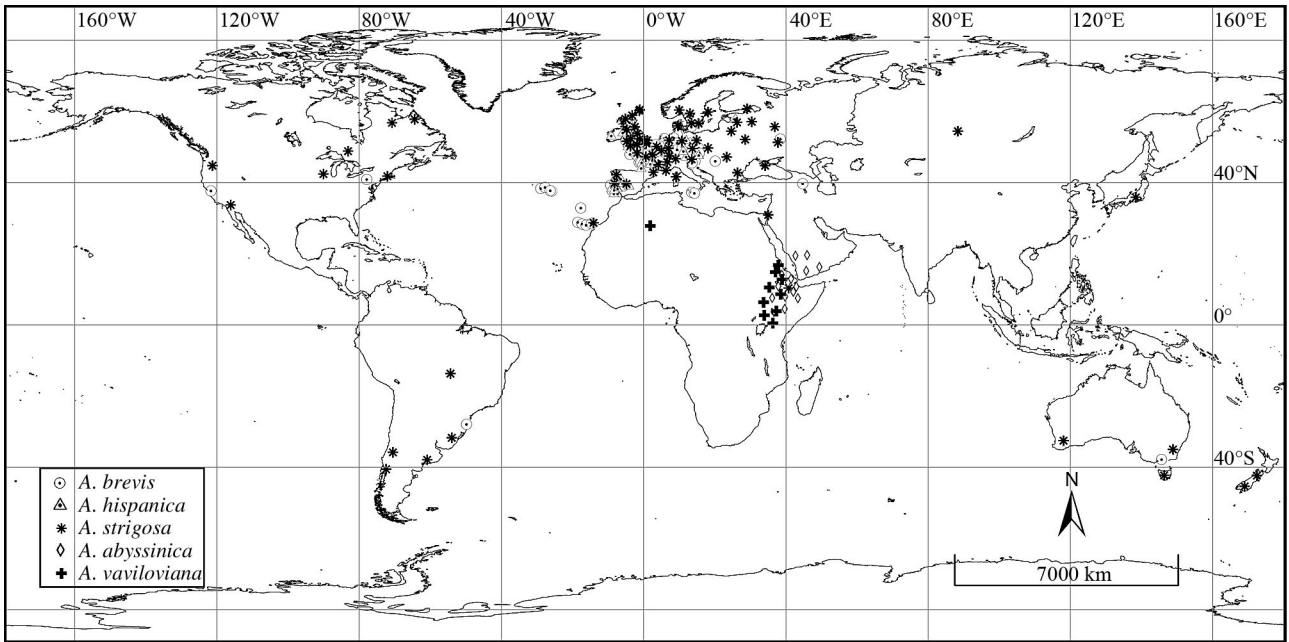


图3 燕麦属耕地燕麦组短燕麦、*Avena hispanica*、砂燕麦和埃塞俄比亚燕麦组阿比西尼亚燕麦和瓦维洛夫燕麦的地理分布

Fig. 3 Geographical distribution of *Avena brevis*, *A. hispanica*, and *A. strigosa* in sect. *Agraria* and *A. abyssinica* and *A. vaviloviana* in sect. *Ethiopicia*

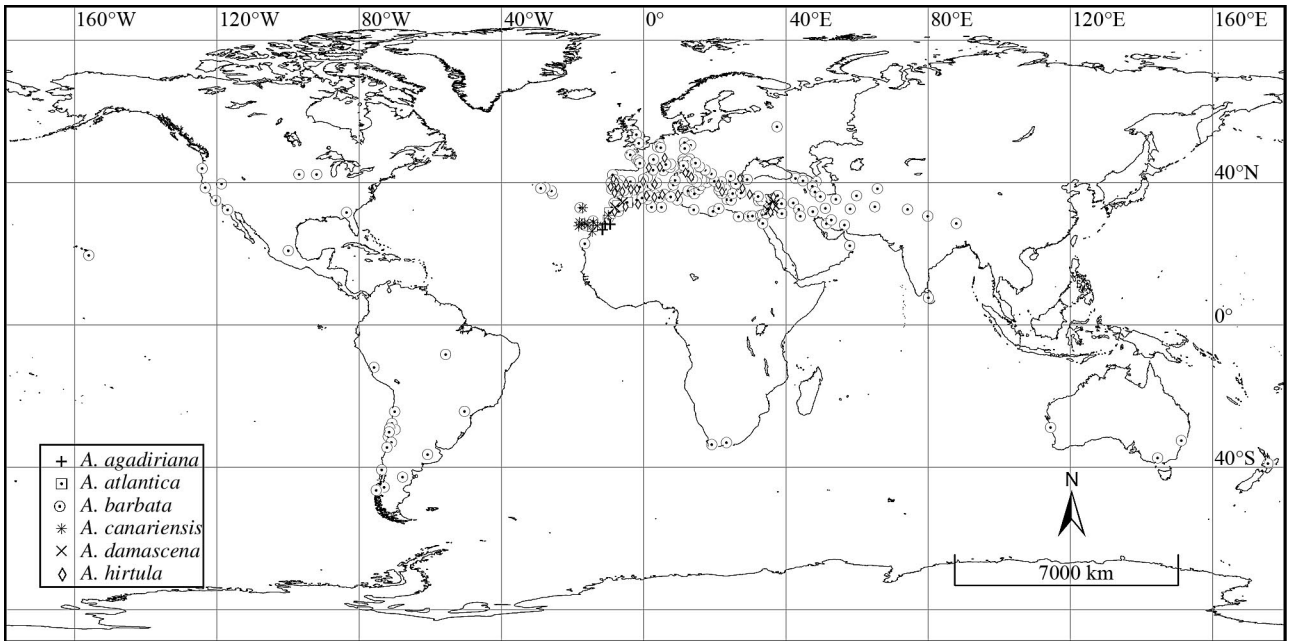


图4 燕麦属软果燕麦组 *Avena agadiriana*、裂稃燕麦、*A. atlantica*、加拿大燕麦、大马士革燕麦和 *A. hirtula* 的地理分布

Fig. 4 Geographical distribution of *Avena agadiriana*, *A. barbata*, *A. atlantica*, *A. canariensis*, *A. damascena*, and *A. hirtula* in sect. *Tenuicarpa*

个独立种较为恰当。中国燕麦属4种均是真燕麦组物种,广泛分布在华北、西北、西南各省区,包括安徽、北京、重庆、河北、福建、甘肃、广东、广西、贵州、黑龙江、河北、河南、湖北、湖南、江苏、江西、吉林、辽宁、内蒙古、宁夏、青海、陕西、山东、上海、山西、四川、新疆、西藏、云南、香港、澳门、台湾等地

(表4)。

### 6 讨论

燕麦属约29种,其中地中海25种,北非23种,西亚16种,欧洲16种,美洲9种,澳大利亚6种,

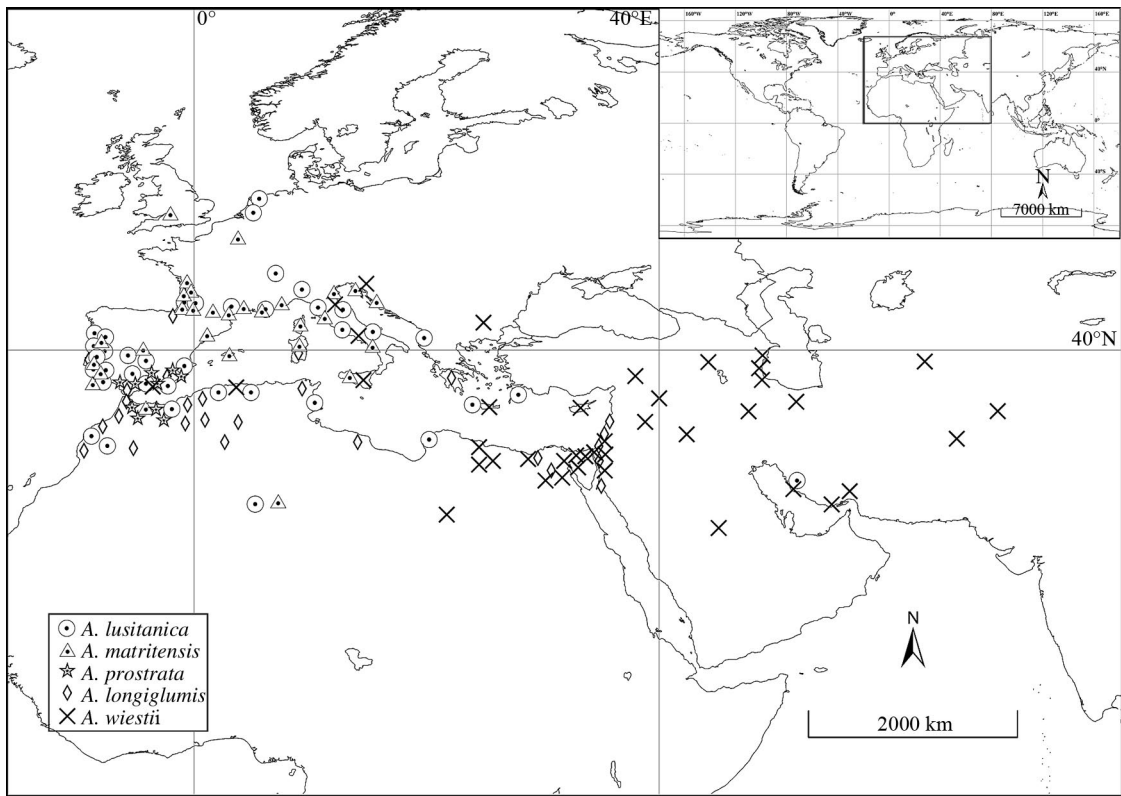


图 5 燕麦属软果燕麦组 *Avena lusitanica*、*A. matritensis*、*A. prostrata*、长颖燕麦和威士燕麦的地理分布

Fig. 5 Geographical distribution of *Avena lusitanica*, *A. matritensis*, *A. prostrata*, *A. longiglumis*, and *A. wiestii* in sect. *Tenuicarpa*

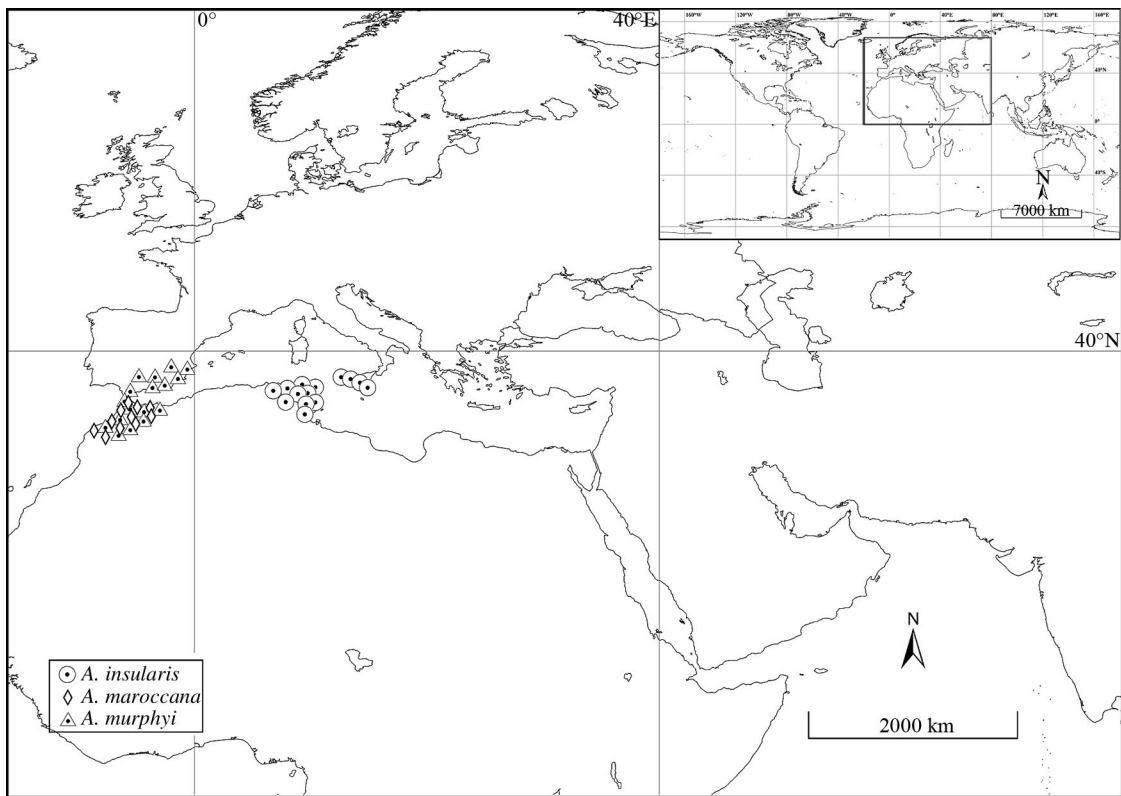


图 6 燕麦属厚果燕麦组岛屿燕麦、大燕麦和墨菲燕麦的地理分布

Fig. 6 Geographical distribution map of *Avena insularis*, *A. maroccana*, and *A. murphyi* in sect. *Pachycarpa*

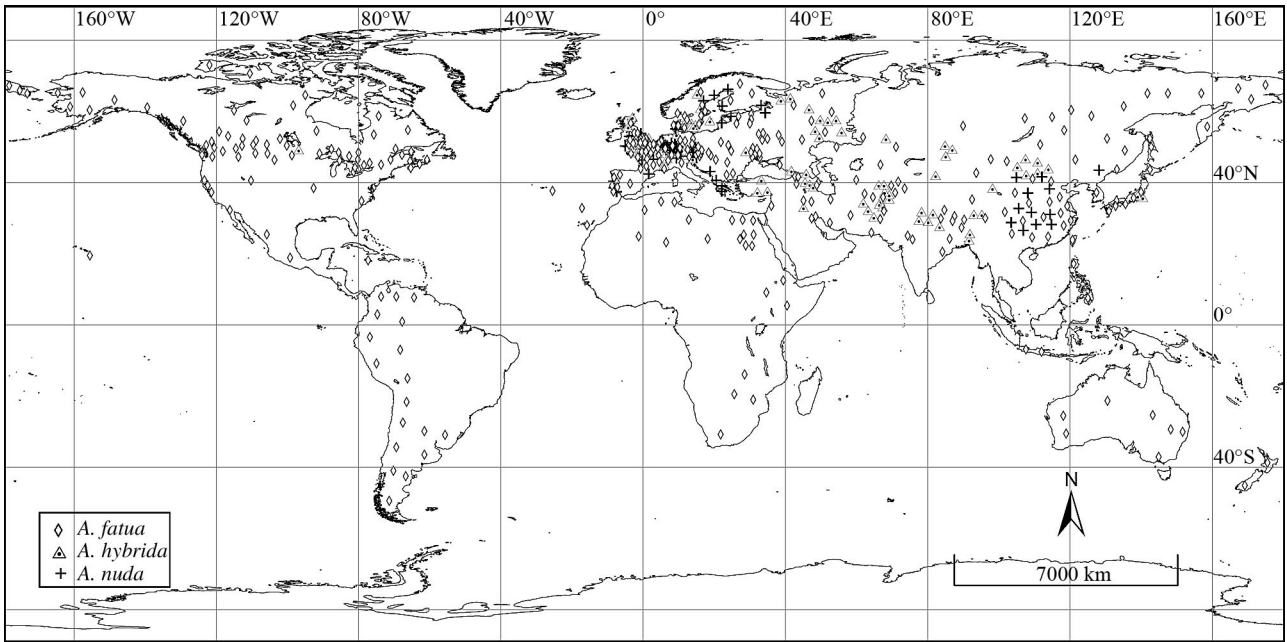


图7 燕麦属真燕麦组野燕麦、*Avena hybrida* 和大粒裸燕麦的地理分布  
 Fig. 7 Geographical distribution of *Avena fatua*, *A. hybrida*, and *A. nuda* in sect. *Avena*

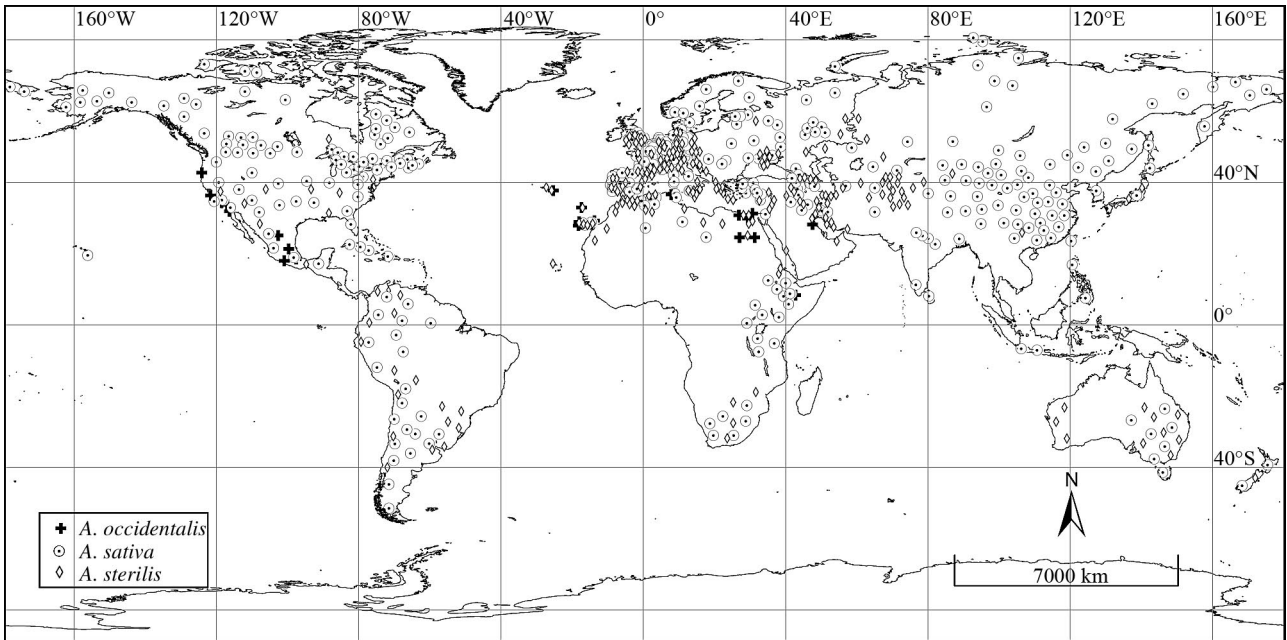


图8 燕麦属真燕麦组 *Avena occidentalis*、普通栽培燕麦和野红燕麦的地理分布  
 Fig. 8 Geographical distribution of *Avena occidentalis*, *A. sativa*, and *A. sterilis* in sect. *Avena*

东亚4种, 中国有4种。燕麦属在全世界温带和热带亚热带的高海拔地区均有分布。根据吴征镒关于中国种子植物属的分布区类型的划分<sup>[26]</sup>, 燕麦属是北温带分布属。燕麦属内除少数全世界引种栽培外, 绝大多数物种分布在地中海、西亚至中亚地区, 按照自然分布区划分, 该属是地中海区、西亚至

中亚及北温带分布属<sup>[26]</sup>。分布中心(即多度中心)是指在分布区内植物种类比较集中的地区; 多样化中心(即演化中心)是分布区内的植物种类能够反映该类群系统演化各主要阶段的地区<sup>[21-22]</sup>。吴鲁夫确定分布中心有两个标准<sup>[27]</sup>: 一个是植物种数最多的分布地区, 另一个是分布区植物种类能够较好地



表3 燕麦属在世界植物区系的分布

Table 3 Distribution of *Avena* in floristic regions of the World

分布区域 Floristic region	多年生燕麦组 sect. <i>Aveno-</i> <i>trichon</i>	偏凸燕麦组 sect. <i>Ventri-</i> <i>cosa</i>	耕地燕 麦组 sect. <i>Agraria</i>	软果燕麦组 sect. <i>Tenui-</i> <i>carpa</i>	埃塞俄比亚 燕麦组 sect. <i>Ethiopica</i>	厚果燕麦组 sect. <i>Pachy-</i> <i>carpa</i>	真燕麦组 sect. <i>Avena</i>	总数 Total	%	
泛北极域 Holarctis	总数 Total	1	3	3	11	2	3	6	29	10048.3
	环北方区 Circumboreal	0	1	3	4	0	0	6	14	
	东亚区 Eastern Asiatic	0	0	0	0	0	0	4	4	13.8
	大西洋-北美区 Atlantic-North American	0	0	1	1	0	0	2	4	13.8
	落基山区 Rocky Mountain	0	0	0	0	0	0	2	2	6.9
	密克罗尼西亚区 Micronesia	0	0	2	3	0	0	4	9	31.0
	地中海区 Mediterranean	1	3	3	1	0	3	4	25	86.2
	撒哈拉-阿拉伯区 Sahala-Arabia	0	2	0	7	2	0	4	15	51.7
	伊朗-图兰区 Iran-Turan	0	3	0	4	0	0	4	11	37.9
	马德雷区 Madrean	0	0	1	1	0	0	4	6	20.7
古热带域 Paleotropis	总数 Total	0	0	0	1	0	0	4	5	17.2
	苏丹-赞比亚区 Sudano-Zambeian	0	0	0	0	0	0	4	4	13.8
	印度区 Indian	0	0	0	1	0	0	3	4	13.8
	夏威夷区 Hawaii	0	0	0	1	0	0	2	3	10.3
开普域 Capensis	总数 Total	0	0	0	1	0	0	3	4	13.8
	开普区 Cape	0	0	0	1	0	0	3	4	13.8
澳大利亚域 Australis	总数 Total	0	0	2	1	0	0	3	6	20.7
	东北澳大利亚区 Northeast Australian	0	0	2	1	0	0	3	6	20.7
	西南澳大利亚区 Southwest Australian	0	0	0	1	0	0	3	4	13.8
	中部澳大利亚区 Central Australian	0	0	0	1	0	0	3	4	13.8
新热带域 Neotropis	总数 Total	0	0	2	2	0	0	4	8	28.6
	加勒比区 Caribbean	0	0	0	0	0	0	4	4	13.8
	圭亚那高原区 Guiana highlands	0	0	0	0	0	0	3	3	10.3
	巴西区 Brazilian	0	0	2	2	0	0	3	7	24.1
	安第斯区 Andean	0	0	0	1	0	0	3	4	13.8
泛南极域	总数 Total	0	0	1	1	0	0	3	5	17.2
Holantarctis	智利-巴塔哥尼亚 区 Chile-Pingeste- darliernia	0	0	1	1	0	0	2	4	13.8
	新西兰区 Zelandian	0	0	1	1	0	0	3	5	17.2

表 4 燕麦属植物在中国的分布

Table 4 Distribution of *Avena* in China

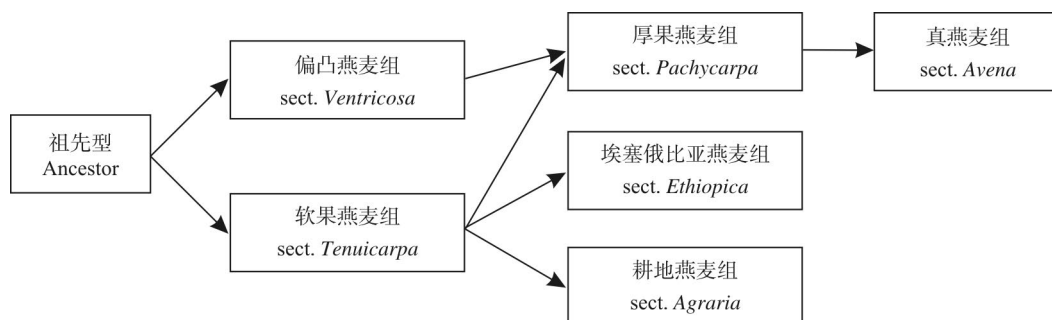
物种 Species	分布 Distribution
野燕麦 <i>Avena fatua</i>	安徽、北京、重庆、福建、甘肃、广东、广西、贵州、河北、黑龙江、河南、湖北、湖南、江苏、江西、辽宁、内蒙古、宁夏、青海、陕西、山东、上海、山西、四川、台湾、新疆、西藏、云南、浙江 Anhui, Beijing, Chongqing, Fujian, Gansu, Guangdong, Guangxi, Guizhou, Hebei, Heilongjiang, Henan, Hubei, Hunan, Jiangsu, Jiangxi, Liaoning, Nei Mongol, Ningxia, Qinghai, Shaanxi, Shandong, Shanghai, Shanxi, Sichuan, Taiwan, Xinjiang, Xizang, Yunnan, Zhejiang
大粒裸燕麦 <i>A. nuda</i>	北京、重庆、甘肃、贵州、河北、河南、湖北、辽宁、内蒙古、青海、陕西、山西、四川、新疆、云南 Beijing, Chongqing, Gansu, Guizhou, Hebei, Henan, Hubei, Liaoning, Nei Mongol, Qinghai, Shaanxi, Shanxi, Sichuan, Xinjiang, Yunnan
普通栽培燕麦 <i>A. sativa</i>	北京、广东、贵州、河北、黑龙江、福建、广西、湖北、江西、吉林、辽宁、内蒙古、陕西、山东、山西、四川、新疆、云南、香港、澳门 Beijing, Guangdong, Guizhou, Hebei, Heilongjiang, Fujian, Guangxi, Hubei, Jiangxi, Jilin, Liaoning, Nei Mongol, Shaanxi, Shandong, Shanxi, Sichuan, Xinjiang, Yunnan, Hong Kong, Macao
野红燕麦 <i>A. sterilis</i>	云南 Yunnan

反映该类群系统发育主要阶段的地区,即多样化中心。按照区系地理学理论<sup>[21-22]</sup>,对于某个植物类群,不仅种数多,而且反映该类群系统演化主要阶段的区域,方能判断为多样化中心。分布到泛北极域地中海区的燕麦属植物有 25 种,占总种数的 86.2%,是种数最多的地区,且燕麦属内多年生燕麦组、厚果燕麦组、偏凸燕麦组、耕地燕麦组、软果燕麦组、真燕麦组 6 组在地中海区均有分布,包含了燕麦属系统发育的主要阶段。因此,地中海区可能是燕麦属的分布中心,也是多样化中心。

单纯根据地理分布特征,难以推测类群的起源地,而任何植物类群的现代分布,是这一植物类群系统发育过程中对地质运动和气候变迁的综合反映<sup>[26,28]</sup>。属内原始类型集中的分布区域,如果自古以来没有发生过巨大的、灾害性的环境变化(例如中新世时期冰期-间冰期周期变化),分布区的古气候变迁不大,使该属原始种类及其后裔得以保存下

来,这个地方就可能是该属起源地或发生中心。因此,植物现代地理分布格局可能对属的起源地提供重要线索<sup>[21-22,29]</sup>。

根据燕麦属组间系统发育关系(图 9),形态学和细胞学的证据认为偏凸燕麦组和软果燕麦组(*Avena agadiriana* 和裂稃燕麦 *A. barbata* 除外)相对原始,而厚果燕麦组、埃塞俄比亚燕麦组、耕地燕麦组 3 个亚组相对进化,真燕麦组处于最进化的系统位置<sup>[12,30-32]</sup>。我们的统计表明,相对原始的偏凸燕麦组 3 种和软果燕麦组 11 种在地中海及其沿岸的非洲西北部均有分布,在欧洲西南部则分布有偏凸燕麦组的 2 种和软果燕麦组的 5 种,在西亚地区分布有偏凸燕麦组的 3 种和软果燕麦组的 6 种。相对进化的厚果燕麦组分布在地中海及其沿岸西北非和西南欧,埃塞俄比亚燕麦组扩展到了东非,耕地燕麦组则分布到了美洲、澳大利亚,最进化的真燕麦组广布到除南极洲之外的其他各大洲。

图 9 燕麦属组间系统发育关系图解(修改自 Loskutov<sup>[29]</sup>)Fig. 9 The inter-sectional phylogenetic relationships in *Avena* (Redrawn from Loskutov<sup>[29]</sup>)

禾本科世界性分布的 PACCMAD (Panicoideae + Aristidoideae + Centothecoideae + Chloridoideae + Micrairoideae + Arundinoideae + Danthonioideae)、BEP (Bambusoideae + Ehrhartoideae + Pooideae) 进化支的分化始于 5500 万年前白垩纪末期和第三纪早期<sup>[33]</sup>, 推测亚科水平分化形成于冈瓦纳古陆解体之前<sup>[34]</sup>, 至少在印度板块从冈瓦纳古陆分离之前<sup>[35]</sup>, 而禾本科大约 70% 的属只局限分布在某一块或某两块大陆(见 Clayton<sup>[36]</sup>中图 2), 宽阔的海洋限制了植物的扩散和迁移。由此我们可得出相当明确的结论, 即大多数属是在板块运动形成与今天地球上海洋与陆地分布格局大致相当的时期后才产生的<sup>[37]</sup>。美洲和澳大利亚分布的燕麦属物种远少于旧世界, 暗示新世界的燕麦属植物处于系统发育的初期阶段, 极有可能是旧世界的原始物种扩散后逐渐演化形成的。有学者支持燕麦属驯化中心在中东的新月沃地, 即西亚(伊朗、约旦、土耳其)、北非地区两河流域及附近一连串肥沃的土地, 作为小作物燕麦在起源中心附近被驯化是不难理解的<sup>[38]</sup>。因此, 燕麦属的起源地有可能是地中海、西北非洲、西亚等地区。

以上燕麦属起源地的假设仅仅依据属内种的地理分布, 目前还缺乏燕麦属起源时间的佐证。Christin 等<sup>[39]</sup>基于叶绿体 *ndhF*、*rbcL*、*matK* 基因序列, 采用植硅体微化石记录<sup>[33]</sup>校正分子钟, 估算禾本科起源时间为晚白垩纪 7400–8200 万年前, 他们之前采用小穗大化石记录<sup>[40]</sup>校正分子钟, 估算禾本科起源时间为晚古新世 5100–5500 万年前<sup>[41]</sup>。禾本科最早花粉化石(*Monoporites*) 年龄为 6000–7000 万年前<sup>[42]</sup>, 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。目前一般认为栽培燕麦起源于不同地区<sup>[25]</sup>, 但真正可靠的燕麦属化石记录还未发现。因此, 采用微化石记录校正早熟禾亚科分子钟的方法, 可能为估测燕麦属起源时间提供新途径。研究燕麦属的起源地, 尚需综合系统发育学、生物地理学、古植物学等多学科证据, 结合该属起源时的地史变迁以及燕麦属近缘类群的地理起源情况进行深入分析。

**致谢** 感谢国内外标本馆 A、G、GH、E、IBSC、K、KUN、PE、US、WUK 提供查阅、借阅标本的帮助, 感谢加拿大植物基因资源中心(Plant Gene Resources of Canada, PGRC)和美国国家植物种质体系(National Plant Germplasm System, NPGS)提供种子材料。感谢史密斯桑尼亚研究所 Robin

Everly 女士提供文献帮助。

## 参考文献

- [1] 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.
- [2] The Plant List, Version 1.1 [EB/OL]. [2013–01–01]. <http://www.theplantlist.org/>.
- [3] Watson L, Dallwitz M J. The Grass Genera of the World [EB/OL]. [2012–12–18]. <http://delta-intkey.com/grass/www/avena.htm>.
- [4] Zheng D S, Zhang Z W. Discussion on the origin and taxonomy of naked oat (*Avena nuda* L.) [J]. Plant Genet Resour, 2011, 12(5): 667–670.  
郑殿升, 张宗文. 大粒裸燕麦(莜麦) (*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.
- [5] 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.
- [6] 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.
- [7] 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.
- [8] Clayton W D, Renvoize S A. Genera *Graminum*: Grasses of the world [J]. Kew Bull Add Ser, 1986, 13(1): 320–375.
- [9] 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.
- [10] Linnean C. *Avena* L. [M]// Species Plantarum. Holmiae: Laurentius Salvius, 1753: 79–81.
- [11] Cossin E S C, Durieu de Maisonneuve M C. Exploration Scientifique de L’Algérie. Botanique II [M]. Phanérogamie: Groupe de Glumacées, 1855: 104–114.
- [12] Kihara H. Cytologische und genetische studien bei wichtigen etreidearten mit besonderer rücksicht auf das verhalten der chromosomen und die sterilität in den bastarden [J]. Mem Coll Sci Kyoto Imp Univ, 1924: 1–200.
- [13] Winkler H. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen und Tierreiche [M]. Jena: Verlag Fischer, 1920: 23–45.
- [14] Baum B R. Oats: Wild and Cultivated. A Monograph of the Genus *Avena* L. (Poaceae) [M]. Ottawa: Canada Department of Agriculture, 1977: 1–480.
- [15] 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.
- [16] Liu Q, Liu H, Lin L. Research advances on systematics of *Avena* (Pooideae, Poaceae) [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2014, 22(5): 516–524.
- 刘青, 刘欢, 林磊. 燕麦属系统学研究进展 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2014, 22(5): 516–524.
- [17] Clayton W D, Vorontsova M S, Harman K T, et al. GrassBase: The Online World Grass Flora [EB/OL]. [2006–11–08]. <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>.
- [18] Clayton W D, Govaerts R, Harman K T, et al. World Checklist of Poaceae. [EB/OL]. [2013–04–25]. <http://apps.kew.org/wcsp/>.
- [19] Simon B K, Clayton W D, Harman K T, et al. GrassWorld [EB/OL]. [2013–01–11] <http://grassworld.myspecies.info/>.
- [20] Loskutov I, Rines H. *Avena* L. [M]// Kole C. Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. Berlin: Springer-Verlag, 2011: 109–183.
- [21] Takhtajan A. Translated by Huang G C. Floristic Regions of the World [M]. Beijing: Science Press, 1988: 1–522.
- 塔赫他间. 黄观程, 译. 世界植物区系区划 [M]. 北京: 科学出版社, 1988: 1–522.
- [22] Wang H S. Floristic Plant Geography [M]. Beijing: Science Press, 1991: 1–149.
- 王荷生. 植物区系地理 [M]. 北京: 科学出版社, 1991: 1–149.
- [23] Wu Z L, Kuo P C. *Avena* L. [M]// Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 9(3). Beijing: Science Press, 1987: 167–173.
- 吴珍兰, 郭本兆. 燕麦属 [M]// 中国植物志, 第9卷第3分册. 北京: 科学出版社, 1987: 167–173.
- [24] Jin S B, Zhuang Q S. Chinese Agricultural Encyclopedia, Vol. Crop [M]. Beijing: China Agriculture Press, 1991: 1–691.
- 金善宝, 庄巧生. 中国农业百科全书: 农作物卷 [M]. 北京: 农业出版社, 1991: 1–691.
- [25] Zheng D S. Oats [M]// Dong Y C, Zheng D S. Crops and Their Wild Relatives in China, Vol. Food Crops. Beijing: China Agriculture Press, 2006: 250–277.
- 郑殿升. 燕麦 [M]// 董玉琛, 郑殿升. 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.
- [26] Wu Z Y. The areal-types of Chinese genera of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan*, 1991(S4): 1–139.
- 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型 [J]. *云南植物研究*, 1991(S4): 1–139.
- [27] Wulff E V. Translated by Zhong C X. Historical Geography of Plants: History of Floras of the Earth [M]. Beijing: Science Press, 1964: 1–632.
- 吴鲁夫. 仲崇信, 译. 历史植物地理学——世界植物区系历史 [M]. 北京: 科学出版社, 1964: 1–632.
- [28] Wu Z Y, Zhou Z K, Li D Z, et al. The areal-types of the world families of seed plants [J]. *Acta Bot Yunnan*, 2003, 25(3): 245–257.
- 吴征镒, 周浙昆, 李德铤, 等. 世界种子植物科的分布区类型系统 [J]. *云南植物研究*, 2003, 25(3): 245–257.
- [29] Tang Z R, Wang Z H, Fang J Y. Historical hypothesis in explaining spatial patterns of species richness [J]. *Biodiv Sci*, 2009, 17(6): 635–643.
- 唐志尧, 王志恒, 方精云. 生物多样性分布格局的地史成因假说 [J]. *生物多样性*, 2009, 17(6): 635–643.
- [30] Loskutov I G. On evolutionary pathways of *Avena* species [J]. *Genet Resour Crop Evol*, 2008, 55(2): 211–220.
- [31] Loskutov I G, Abramova L I. Morphological and karyological inventory of *Avena* L. species [J]. *Tsitologiya (Cytology)*, 1999, 41(12): 1069–1070.
- [32] 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.
- [33] 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: 480, doi: 10.1038/ncomms1482.
- [34] Xiao Q. Inference on break-up and drift of the ancient continent, plate formation, crustal movement, the extinction of dinosaurs and the strikes of the earth against the stars with ice at the end of the Cretaceous [J]. *J N China Inst Water Conserv Hydroelectr Power*, 2011, 32(3): 57–66.
- 肖强. 关于白垩纪末古大陆解体漂移、板块形成、地壳运动、恐龙灭绝与带冰块星体撞击地球的推论 [J]. *华北水利水电学院学报*, 2011, 32(3): 57–66.
- [35] Strömberg C A E. Evolution of grasses and grassland ecosystems [J]. *Annu Rev Earth Planet Sci*, 2011, 39(5): 517–544.
- [36] Clayton W D. Chronology of the genera of the Gramineae [J]. *Kew Bull*, 1975, 30(1): 111–132.
- [37] Han J G, Fan F C, Li F. Origin, evolution and distribution of the Gramineae [J]. *Chin Bull Bot*, 1996, 13(1): 9–13.
- 韩建国, 樊奋成, 李枫. 禾本科植物的起源、进化及分布 [J]. *植物学通报*, 1996, 13(1): 9–13.
- [38] Glémin S, Bataillon T. A comparative view of the evolution of grasses under domestication [J]. *New Phytol*, 2009, 183(2): 273–290.
- [39] 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.
- [40] Nambudiri E M V, Tidwell W D, Smith B N, et al. *C<sub>4</sub>* plant from the Pliocene [J]. *Nature*, 1978, 276(5690): 816–817.
- [41] Christin P A, Besnard G, Samaritani E, et al. Oligocene CO<sub>2</sub> decline promoted *C<sub>4</sub>* photosynthesis in grasses [J]. *Curr Biol*, 2008, 18(1): 37–43.
- [42] 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.