

# 燕麦属细胞遗传学研究进展

周湘英<sup>1,2</sup>, 贺文琪<sup>3</sup>, John Seymour HESLOP-HARRISON<sup>4</sup>, 刘青<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 吉首大学生物资源与环境科学学院, 湖南 吉首 416000; 4. 莱斯特大学遗传系, 莱斯特 LE1 7RH, 英国)

**摘要:** 整理燕麦属(*Avena* L.)细胞遗传学研究文献, 总结相关研究进展。燕麦属有 7 组 29 种植物, 分属 5 个基因组类型(A、C、AB、AC、ACD)。基于荧光原位杂交技术和种间杂交实验表明, A、C 基因组染色体结构差异较大, A 基因组二倍体物种具有等臂染色体, C 基因组二倍体物种具有不等臂染色体。燕麦属植物 D 基因组和 A 基因组间分化程度较小, B 基因组有可能是 A 基因组的变型——A'基因组。普遍观点认为 A 基因组二倍体物种可能是燕麦属六倍体物种母系亲本, 砂燕麦(*A. strigosa*)为该属多倍体物种 A 基因组祖先的假说备受争议, 有学者认为加那利燕麦(*A. canariensis*)可能是多倍体物种 A 或 D 基因组的供体。燕麦属多倍体物种基因组互换及染色体重排事件, 增加燕麦属种间亲缘关系、多倍体物种基因组起源研究的困难。结合基因组学、分子细胞遗传学技术, 有望为上述问题提供新证据。

**关键词:** 基因组起源; 燕麦属; 细胞遗传学; 禾本科; 多倍体

doi: 10.11926/jtsb.3669

## Research Advances on Cytogenetics of *Avena* (Pooideae, Poaceae)

ZHOU Xiang-ying<sup>1,2</sup>, HE Wen-qi<sup>3</sup>, John Seymour HESLOP-HARRISON<sup>4</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. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. College of Biology and Environmental Sciences, Jishou University, Jishou 416000, Hunan, China; 4. Department of Genetics, University of Leicester, Leicester, LE1 7RH, UK)

**Abstract:** The research advances and future research directions for cytogenetics of *Avena* L. (Aveneae, Pooideae, Poaceae) were summarized by reviewing related literature. The 29 species of *Avena* were belonging to seven sections and five types of genomes (A, C, AB, AC, and ACD). Based on fluorescence *in situ* hybridization (FISH) and chromosome pairing experiments between the interspecific F<sub>1</sub> generation hybrids, the major differences of chromosome structure were presented between A and C genomes — the isobrachial chromosomes in the A-genome diploids and the heterobrachial chromosomes in the C-genome diploids. Molecular phylogenetic data supported a close relationship between D and A genomes, while the B genome was similar to the A' genome according to the cytogenetic data in *Avena*. The hypothesis of A-genome diploids being the maternal parents for hexaploid species of *Avena* occupied mainstream status, while *Avena strigosa* being the maternal A-genome donor for *Avena* polyploids were questionable, further some researchers thought that *A. canariensis* might be the A- or D-genome donor for *Avena* polyploids. Intergenomic interchange or chromosome rearrangement occurred during the divergence of *Avena* polyploids, resulting in more difficulties in researches of the interspecific relationship

收稿日期: 2016-08-29

接受日期: 2016-11-25

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270275); 中国科学院国际人才计划(2016VBA010); 国家留学基金管理委员会项目(201604910096); 中国科学院大学生创新实践训练计划(No. 27)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31270275), the Chinese Academy of Sciences President's International Fellowship Initiative (Grant No. 2016VBA010), China Scholarship Council Awards to Q. L. (Grant No. 201604910096), and Undergraduates' Innovation Training Program of the Chinese Academy of Sciences (No. 27).

作者简介: 周湘英(1992~), 女, 硕士研究生, 研究方向为谷类作物多倍体起源与演化研究。E-mail: zhouxianying@scbg.ac.cn

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

reconstruction, the genomic origin, and speciation process of polyploids in *Avena*. Therefore, the combination of genomics and molecular cytogenetic technologies might provide new evidence for above cytogenetic problems.

**Key words:** Genome origin; *Avena*; Cytogenetics; Poaceae; Polyploid

燕麦属(*Avena* L.)隶属于禾本科(Poaceae Barn.)早熟禾亚科(Pooideae Benth.)燕麦族(Aveneae Dumort.)<sup>[1]</sup>。燕麦属主要分布在地中海地区、非洲、欧洲、亚洲、澳大利亚、美洲等地区<sup>[2]</sup>,其起源地有可能是地中海地区<sup>[3-4]</sup>、西北非洲、西亚等地区,地中海地区可能是燕麦属的分布中心和多样化中心<sup>[5]</sup>。燕麦属是一个比较古老的作物属( $x=7$ ),包括二倍体、四倍体和六倍体物种,有 A、B、C、D 等 4 个基因组组分,其中二倍体物种具有 A、C 基因组,四倍体物种具有 AB、AC 基因组,六倍体物种具有 ACD 基因组<sup>[6-7]</sup>。燕麦属的传统分类学研究主

要经历了两个阶段:第一阶段是以外部的形态特征为依据的形态学分类,第二阶段是以染色体数目为依据的细胞学分类。Baum<sup>[8]</sup>分类系统采用基因组概念,将燕麦属分为 7 组 29 种(表 1)。该系统被美国农业部国家植物种质资源系统(National Plant Germplasm System, NPGS)所采用。由于对燕麦属 A、C、D 基因组分化程度及燕麦属种间亲缘关系缺乏精确认识,使得普通栽培燕麦(*A. sativa*)基因组起源问题争议未决。本文拟通过整理燕麦属细胞遗传学研究进展,为燕麦属种间亲缘关系和普通栽培燕麦基因组起源研究奠定基础。

表 1 燕麦属分类系统、基因组和染色体数目<sup>[9]</sup>

Table 1 Classification system, genome and chromosome number of *Avena*

组 Section	物种 Species	基因组 Genome	染色体数目 Chromosome number
<i>Avenotrichon</i> (Holub) Baum	大穗燕麦 <i>Avena macrostachya</i> Bal. ex Coss. & Dur.	CmCmCmCm	$2n = 4x = 28$
<i>Ventricosa</i> Baum	不完全燕麦 <i>A. clauda</i> Dur.	CpCp	$2n = 2x = 14$
	异颖燕麦 <i>A. eriantha</i> Dur.	CpCp	$2n = 2x = 14$
	偏肥燕麦 <i>A. ventricosa</i> Balansa ex Coss.	CvCv	$2n = 2x = 14$
<i>Agraria</i> Baum	短燕麦 <i>A. brevis</i> Roth	AsAs	$2n = 2x = 14$
	<i>A. hispanica</i> Ard.	AsAs	$2n = 2x = 14$
	砂燕麦 <i>A. strigosa</i> Schreb	AsAs	$2n = 2x = 14$
<i>Tenuicarpa</i> Baum	大西洋燕麦 <i>A. atlantica</i> Baum & Fedak	AsAs	$2n = 2x = 14$
	沙漠燕麦 <i>A. wiestii</i> Steud.	AsAs	$2n = 2x = 14$
	<i>A. lusitanica</i> (Tab. Morais) Baum	AsAs	$2n = 2x = 14$
	<i>A. hirtula</i> Lag.	AsAs	$2n = 2x = 14$
	<i>A. matritensis</i> Baum	AsAs	$2n = 2x = 14$
	大马士革燕麦 <i>A. damascene</i> Rajah & Baum	AdAd	$2n = 2x = 14$
	长颖燕麦 <i>A. longiglumis</i> Dur.	AlAl	$2n = 2x = 14$
<i>Ethiopica</i> Baum	匍匐燕麦 <i>A. prostrata</i> Ladiz.	ApAp	$2n = 2x = 14$
	加那利燕麦 <i>A. canariensis</i> Baum & Raj & Samp	AcAc	$2n = 2x = 14$
	<i>A. agadiriana</i> Baum & Fedak	AABB	$2n = 4x = 28$
	裂稃燕麦 <i>A. barbata</i> Pott ex Link	AABB	$2n = 4x = 28$
	阿比西尼亚燕麦 <i>A. abyssinica</i> Hochst.	AABB	$2n = 4x = 28$
<i>Pachycarpa</i> Baum	瓦维洛夫燕麦 <i>A. vaviloviana</i> (Malz.) Mordv	AABB	$2n = 4x = 28$
	大燕麦 <i>A. maroccana</i> Grand.	AACC	$2n = 4x = 28$
	墨菲燕麦 <i>A. murphyi</i> Ladiz.	AACC	$2n = 4x = 28$
<i>Avena</i>	岛屿燕麦 <i>A. insularis</i> Ladiz.	AACC	$2n = 4x = 28$
	野燕麦 <i>A. fatua</i> L.	AACCDD	$2n = 6x = 42$
	<i>A. hybrida</i> Peterm.	AACCDD	$2n = 6x = 42$
	大粒裸燕麦 <i>A. nuda</i> L.	AACCDD	$2n = 6x = 42$
	<i>A. occidentalis</i> Dur.	AACCDD	$2n = 6x = 42$
普通栽培燕麦 <i>A. sativa</i> L.	AACCDD	$2n = 6x = 42$	
野红燕麦 <i>A. sterilis</i> L.	AACCDD	$2n = 6x = 42$	

## 1 基因组组分的细胞遗传学证据

燕麦属包括 A、C 基因组二倍体物种( $2x=14$ ), AB、AC 基因组四倍体物种( $4x=28$ )、ACD 基因组六倍体物种( $6x=42$ )。其中 A 基因组具有 Ac、Ad、Al、Ap 和 As 等 5 个亚型<sup>[10]</sup>, C 基因组具有 Cm、Cp 和 Cv 共 3 个亚型<sup>[6]</sup>, 自然界尚未发现 B 或 D 基因组二倍体物种。A 基因组二倍体物种具有等臂染色体、长臂末端富含常染色质, C 基因组二倍体物种具有不等臂染色体、染色体长臂末端富含异染色质的特征。

燕麦属 A 基因组二倍体物种有 12 种。根据 A 基因组二倍体物种种间差异, A 基因组包括 Ac、Ad、Al、Ap 和 As 等 5 个亚型。Rajhathy 等<sup>[11]</sup>指出二倍体长颖燕麦 (*A. longiglumis*) 与砂燕麦 (*A. strigosa*)、*A. hirtula*、沙漠燕麦 (*A. wiestii*)、短燕麦 (*A. brevis*) 的核型有区别, 长颖燕麦中无近端着丝粒染色体, 有 2 对中着丝粒染色体, 具较大随体的染色体, 其随体与短臂的长度比例与其他物种差别较大, 因此长颖燕麦的核型被定义为 A', 随后 Rajhathy 等<sup>[12]</sup>又将其命名为 Al。其后学者分别将匍匐燕麦基因组 (*A. prostrata*) 命名为 Ap<sup>[13]</sup>, 大马士革燕麦 (*A. damascena*) 基因组命名为 Ad<sup>[14]</sup>, 加纳利燕麦 (*A. canariensis*) 基因组命名为 Ac<sup>[15]</sup>, A 基因组其余二倍体物种为 As。学者们比较 A 基因组物种各亚型之间的亲缘关系, 推导 A 基因组的进化顺序。Rajhathy 等<sup>[16]</sup>提出物种分化时间越早, 随着种间染色体结构差异不断积累, 种间染色体结构差异则越大, 据此提出 A 基因组各亚型进化路线为 Ap→Al→Ad→Ac→As。Nocelli 等<sup>[17]</sup>基于 RAPD 和 RFLP 数据研究燕麦属二倍体物种种间亲缘关系, 不支持前述观点。Li 等<sup>[18]</sup>基于卫星 DNA 序列的研究结果也不支持这一观点, 认为有些 As 基因组亚型物种与 Ac 基因组亚型物种亲缘关系较近, 而有些 As 基因组亚型物种与 Al 基因组亚型物种亲缘关系较近, 推测 As 基因组亚型物种发生型内分化, A 基因组二倍体物种存在多条进化路线。

Chen 等<sup>[19]</sup>在研究普通栽培燕麦时, 发现 A、C 基因组间至少有 9 对染色体发生基因组间互换 (Intergenomic interchanges) 事件。Rajhathy 等<sup>[12]</sup>报道异颖燕麦核型和已知 A 基因组物种染色体不同, 异颖燕麦具有 5 对不等臂染色体, 属于 C 基因组染色体。随后学者们发现 C 基因组共有 Cv、Cp 和 Cm

等 3 个亚型基因组。Rajhathy<sup>[20]</sup>认为普通栽培燕麦具有 C 基因组, 并将偏肥燕麦 (*A. ventricosa*) 基因组命名为 Cv, 将不完全燕麦 (*A. clauda*) 和异颖燕麦 (*A. eriantha*) 基因组命名为 Cp。Rajhathy 等<sup>[16]</sup>认为偏肥燕麦来自祖先种不完全燕麦或者异颖燕麦, 我们基于低拷贝核基因系统发育证据, 发现 Cv 和 Cp 基因组亚型的物种可能具有同一个共同祖先 (未发表数据)。基于 ITS1 和 ITS2 序列分析结果, 大穗燕麦 (*A. macrostachya*) 基因组被命名为 Cm<sup>[6,8]</sup>。

Rajhathy 等<sup>[11]</sup>基于细胞学研究结果, 认为四倍体裂稃燕麦 (*A. barbata*) 包含 As 和 B 基因组, 其中 B 基因组包括 4 对中着丝粒染色体, 2 对长近中着丝粒染色体和 1 对短近中着丝粒染色体, 并在 Nishiyama<sup>[21]</sup>研究基础上将裂稃燕麦 (*A. barbata*)、阿比西尼亚燕麦 (*A. abyssinica*) 和瓦维洛夫燕麦 (*A. vaviloviana*) 3 个四倍体物种基因组定义为 AB, 根据核型研究结果推测它们是异源四倍体, 而自然界尚未发现 B 基因组二倍体物种。Nishiyama<sup>[22]</sup>将裂稃燕麦 (AB) 与砂燕麦的同源四倍体杂交, 观察染色体联会结果, 发现种间杂交 F<sub>1</sub> 代有 12 或 13 个二价体, 只有少量单价体, 据此认为 A 与 B 基因组序列存在同源区段。Sadasivaiah 等<sup>[23]</sup>的研究支持该假说, 在阿比西尼亚燕麦和砂燕麦杂交产生的三倍体物种 (AsAB) 的 B 基因组中发现了一条具有随体的染色体, 推测 B 基因组有可能来源于 A 基因组。Fominaya 等<sup>[24]</sup>基于染色体 C 带型研究, 发现 AB 基因组四倍体物种和 A 基因组二倍体物种有着相似的带型结果。Katsiotis 等<sup>[25]</sup>报道 A 基因组物种和 AB 基因组物种没有明显的染色体带型差异, Southern 杂交和基因组原位杂交 (Genomic *in situ* hybridization, GISH) 结果表明, 四倍体物种 A 和 B 基因组没有较大差异, 表明这 2 个基因组间亲缘关系较近, 支持 Oinuma<sup>[26]</sup>和 Leggett 等<sup>[27]</sup>的观点, 将 AB 基因组类型修改为 AA'。

Rajhathy<sup>[20]</sup>研究普通栽培燕麦, 将 2 组染色体分别命名为 A、C 基因组, 第 3 组命名为 D 基因组, 自然界尚未发现现存的 D 基因组二倍体物种, 六倍体物种其 D 基因组通常是 A、C 基因组之外的 7 对染色体被命名为 D 基因组, 如 Chen 等<sup>[19]</sup>针对普通栽培燕麦开展荧光原位杂交 (Fluorescence *in situ* hybridization, FISH) 试验, 发现砂燕麦标记 28 条染色体, 而异颖燕麦标记 14 条染色体, 说明 A、D 基因组之间亲缘紧密, 推测 D 基因组是由 A 基因

组进化而来<sup>[23,28-29]</sup>。Chen 等<sup>[19]</sup>认为 D 基因组二倍体物种尚未发现, 归因于在基因组水平上 D 基因组与 A 基因组的分化程度小到难以与 A 基因组区分。Linares 等<sup>[30]</sup>提出燕麦属六倍体物种 A、D 基因组供体可能来自 A 基因组二倍体物种的假说。Linares 等<sup>[30]</sup>通过 Southern 杂交和 FISH 研究, 发现 As120 重复家族可以用来区分 A、D 基因组。采用 A 基因组特异探针 pAs120a 和 C 基因组特异探针 pAm1 的 FISH 试验, 将普通栽培燕麦染色体分为 3 组, 与 pAs120a (来源于砂燕麦) 有杂交信号的一组为 A 基因组, 与 pAm1 (来源于墨菲燕麦) 有杂交信号的一组为 C 基因组, 与 2 组探针均没有杂交信号的染色体则为 D 基因组。

Irigoyen 等<sup>[31]</sup>采用砂燕麦 RFLP 探针, 结果表明该探针与 C 基因组二倍体物种没有杂交信号, 和 A 基因组二倍体物种及 AC 基因组四倍体物种杂交, 产生 1 条清晰带状杂交信号, 当与 AB 基因组四倍体物种和 ACD 基因组六倍体物种杂交时, 均出现 2 条较为清晰的带状杂交信号。Irigoyen 等<sup>[31]</sup>据此认为 A 与 B 基因组、A 与 D 基因组间同源区段的丰度远远高于 A 与 C 基因组间的同源区段。综合形态学和细胞学证据, Loskutov<sup>[32]</sup>认为燕麦属物种起源于 A、C 基因组二倍体物种, B 和 D 基因组是由 A 基因组演化而来, 即 B 和 D 基因组分别为 A' 和 A<sub>1</sub>' 基因组。因此, 燕麦属植物 D 基因组是否起源于 A 基因组及其可能的起源路径, 需要结合细胞遗传学和系统发育证据深入研究。

## 2 燕麦属种间亲缘关系的细胞遗传学证据

Stebbins<sup>[33]</sup>认为染色体核型进化趋势是由对称向不对称方向发展, 对称核型比不对称核型相对原始。刘伟<sup>[34]</sup>通过染色体核型比较, 发现燕麦属二倍体和四倍体物种的核型是较为原始的 2A 型, 燕麦属六倍体野生种野燕麦为 2A 型, 燕麦属六倍体栽培物种普通栽培燕麦、野红燕麦和大粒裸燕麦核型为 2B 型, 由此推测物种染色体倍性越高, 种间分化程度越高。

Leggett 等<sup>[35]</sup>指出 As 基因组内物种杂交后代染色体配对正常并且可育, 认为 As 基因组内物种为一个生物学种。长颖燕麦和加纳利燕麦杂交 F<sub>1</sub> 代染色体配对形成多价体, 这两个物种染色体之间存在

至少 4 个易位<sup>[36]</sup>; 匍匐燕麦(*A. prostrata*)和加纳利燕麦杂交 F<sub>1</sub> 代染色体配对结果显示, 这 2 物种至少发生 2 次易位事件<sup>[37]</sup>; 匍匐燕麦和大马士革燕麦杂交后代的染色体配对结果显示, 这 2 个物种间发生染色体重排事件<sup>[38]</sup>; 长颖燕麦和匍匐燕麦杂交, F<sub>1</sub> 代配对形成单价体、多价体, 仅仅产生少量可育种子<sup>[39]</sup>; 长颖燕麦和大马士革燕麦, 与长颖燕麦和加纳利燕麦杂交后代染色体配对结果类似, 证明加纳利燕麦和大马士革燕麦染色体结构比较相似<sup>[36]</sup>。加纳利燕麦和大马士革燕麦具有明显的形态学差异, 加那利燕麦圆锥花序轴比大马士革燕麦短, 而加那利燕麦小穗内稃、外稃呈棕色并且密被大毛, 成熟时仅最下面小花脱落, 颖呈椭圆形或心形, 外稃尖端具 2 齿<sup>[40]</sup>。加纳利燕麦和大马士革燕麦杂交 F<sub>1</sub> 代不育<sup>[40]</sup>, 因此他们是独立的生物学物种。鉴于地理隔离, 加纳利燕麦为加那利群岛特有, 大马士革燕麦特有分布在叙利亚和摩洛哥, 它们是否来源于一个共同祖先的 2 个地理宗, 有待验证。

Rajhathy 等<sup>[14]</sup>针对种间杂交后代染色体配对时单价体所占比例的研究结果, 推测大马士革燕麦和匍匐燕麦由长颖燕麦进化而来。Ladizinsky 认为匍匐燕麦比长颖燕麦更古老<sup>[36]</sup>。Rajhathy 等<sup>[16]</sup>提出 A 基因组亚型间的亲缘关系是 Ap→Al→Ad→Ac→As, 即 A 基因组二倍体物种进化顺序为匍匐燕麦、长颖燕麦、大马士革燕麦、加纳利燕麦、As 基因组的砂燕麦。砂燕麦曾被认为是多倍体物种 A 基因组供体, Li 等<sup>[18]</sup>基于卫星 DNA 序列的系统发育研究, 表明砂燕麦与长颖燕麦的亲缘关系较近, 可能是四倍体阿比西尼亚燕麦 A 基因组供体, 而加纳利燕麦和沙漠燕麦是多倍体栽培燕麦 A 基因组供体。因此, 砂燕麦在 A 基因组物种内的进化位置, 砂燕麦是否为多倍体栽培燕麦 A 基因组祖先目前存疑。

C 基因组二倍体物种不完全燕麦和异颖燕麦杂交后代可育<sup>[41]</sup>, 不完全燕麦或者异颖燕麦与偏肥燕麦杂交后代染色体配对不正常, 说明 2 个物种间染色体结构存在较大差异<sup>[41-42]</sup>。Rajhathy 等<sup>[41]</sup>认为这 3 物种可能起源于同一祖先, 也有可能偏肥燕麦是从不完全燕麦或异颖燕麦分化而来的。A 基因组砂燕麦和异颖燕麦种间杂交后代的染色体配对数目极少, 说明 A、C 基因组染色体结构差异比较大<sup>[42]</sup>。

AB 基因组四倍体物种种间杂交后代可育, AB 基因组四倍体物种与 As 基因组二倍体物种种间杂交试验以及同工酶研究结果, 表明裂稃燕麦接近同

源四倍体起源,可能起源于 *A. hirtula*<sup>[23,28-29]</sup>。大燕麦和墨菲燕麦曾被认为是一个种级水平的复合种<sup>[35]</sup>。异颖燕麦和大燕麦杂交后,染色体配对水平比较低,暗示异颖燕麦不可能是大燕麦 C 基因组供体。加纳利燕麦或大西洋燕麦与阿加迪尔燕麦(*A. agadiriana*) 种间杂交后代的染色体配对非常不规则<sup>[36]</sup>。大穗燕麦和匍匐燕麦、大西洋燕麦<sup>[43-44]</sup>以及大马士革燕麦<sup>[45]</sup>种间杂交后代,染色体配对形成 7 个环状二价体和 7 个单价体;大穗燕麦和异颖燕麦或不完全燕麦种间杂交<sup>[46-47]</sup>,偏肥燕麦和大穗燕麦种间杂交<sup>[45]</sup>,阿比西尼亚燕麦和大燕麦(*A. maroccana*)种间杂交<sup>[48]</sup>,大燕麦和裂稃燕麦种间杂交<sup>[49]</sup>,后代形成二价体平均数目都小于四对染色体。阿加迪尔燕麦和大燕麦种间杂交后代,只有很少数目的染色体配对,暗示这些四倍体物种亲本基因组来源存在差异。Fominaya 等<sup>[24]</sup>对 C 带带型研究表明,AB 四倍体物种和 A 基因组二倍体物种有相似的带型,推测 A 基因组二倍体祖先物种的地理分布重叠,支持 AB 四倍体物种可能来源于 *A. hirtula* 和沙漠燕麦种间杂交之后染色体加倍的结果<sup>[23]</sup>。而 Hoz 等<sup>[50]</sup>的同工酶研究并不支持这一四倍体物种的近缘种假说。

Ladizinsky<sup>[51]</sup>认为燕麦属六倍体物种是一个生物学物种。六倍体物种和 A 基因组二倍体物种杂交,普通栽培燕麦与偏肥燕麦或异颖燕麦种间杂交后代,后代染色体配对水平很低。普通栽培燕麦和阿加迪尔燕麦种间杂交<sup>[36]</sup>、普通栽培燕麦和大穗燕麦种间杂交<sup>[36,52]</sup>、普通栽培燕麦和阿比西尼亚燕麦种间杂交后代,染色体配对水平也比较低<sup>[53-55]</sup>。普通栽培燕麦和裂稃燕麦种间杂交试验,暗示这 2 个物种的 A 基因组存在部分同源区段<sup>[56]</sup>。燕麦属六倍体物种与大燕麦、墨菲燕麦(*A. murphyi*)种间杂交后代<sup>[48-51,57]</sup>,比其他四倍体物种种间杂交后代的染色体配对数目多<sup>[56]</sup>。因此,六倍体物种与四倍体物种大燕麦、墨菲燕麦的亲缘关系比其他物种更近缘。

砂燕麦一直被认为是 AB 基因组四倍体物种、ACD 基因组六倍体物种 A 基因组供体<sup>[12,16,58]</sup>,普通栽培燕麦和 As 基因组二倍体砂燕麦的细胞遗传学研究结果,表明砂燕麦 As 基因组与普通栽培燕麦 A 基因组核型相似,推测砂燕麦可能是普通栽培燕麦 A 基因组供体<sup>[16,59]</sup>。GISH 研究结果表明,砂燕麦全基因组探针与燕麦属四倍体物种 A、B 基因组均有杂交信号,暗示燕麦属四倍体物种 A、B 基因组与砂燕麦 As 基因组存在同源区段<sup>[7,24,35,60-61]</sup>。

GISH 及 FISH 试验结果,验证了砂燕麦基因组与普通栽培燕麦 A 基因组存在同源区段<sup>[19,27,62-64]</sup>。细胞质效应研究结果,支持六倍体物种细胞质是由 A 基因组二倍体物种提供<sup>[65-67]</sup>。系统发育研究结果表明, A 基因组二倍体物种是燕麦属六倍体物种母系亲本(母本),支持燕麦属多倍体物种具有多个母系亲本,并非单个母本起源<sup>[68]</sup>,目前已得到其他证据支持<sup>[43,68-71]</sup>。

有研究提出加纳利燕麦(Ac 基因组)是燕麦属多倍体物种 A 基因组供体的假说。针对加那利燕麦的形态学研究和同工酶研究结果,支持加那利燕麦与 AC 基因组四倍体物种和六倍体物种亲缘较近<sup>[15,72-73]</sup>。卫星重复序列研究结果,支持加那利燕麦是六倍体物种 A 基因组供体,砂燕麦远离六倍体物种所在进化支,位于阿比西尼亚燕麦所在进化支<sup>[18]</sup>。核型研究结果,支持加那利燕麦是普通栽培燕麦 A 基因组供体,加纳利燕麦核型与大燕麦 A 基因组染色体核型相似,具有 2 对随体染色体,4 对中着丝粒染色体和一对近中着丝粒染色体,推测进化路线可能是加纳利燕麦→大燕麦→野红燕麦(*A. sterilis*)<sup>[15]</sup>。然而,加纳利燕麦和大燕麦种间杂交 F<sub>1</sub> 代的染色体配对研究结果<sup>[74]</sup>及叶绿体、线粒体 DNA 区段序列研究结果,不支持加纳利燕麦与大燕麦比其与其他二倍体物种种间系统发育关系更近缘的假说<sup>[75]</sup>。

同工酶研究结果支持砂燕麦可能是 AC 基因组四倍体物种 A 基因组供体<sup>[50]</sup>,细胞遗传学研究结果支持加纳利燕麦可能是普通栽培燕麦 D 基因组供体,大燕麦和墨菲燕麦可能是普通栽培燕麦 AC 基因组供体的假说<sup>[16,73,76]</sup>。种间杂交试验结果表明,普通栽培燕麦 A、C 基因组与四倍体大燕麦 A、C 基因组之间存在结构变异<sup>[76]</sup>,普通栽培燕麦 C 基因组染色体末端为染色深的异染色质,而大燕麦染色深的 C 基因组染色体臂至少在一端有染色浅的常染色质末端,可能是 A 和 C(或者 D)基因组染色体间发生易位事件,导致同源染色体末端重排,之后末端染色质区域的丢失导致部分染色体不能联会,而表现出普通栽培燕麦 A、C 染色体组与四倍体大燕麦 A、C 染色体组并不完全同源的现象。罗小梅<sup>[77]</sup>通过对普通栽培燕麦最小染色体 18D 质粒文库(150~1700 bp)进行测序,筛选 A250、A305、A436 探针,FISH 研究结果表明加纳利燕麦 Ac 染色体组与 D 染色体组存在同源区段;核糖体内转录间隔区序列 pITS 和串联重复序列 A3-19 探针的杂交结果表明,

加纳利燕麦 Ac 基因组信号分布模式与 D 基因组信号分布模式一致。因此,普通栽培燕麦 D 基因组可能来自 Ac 基因组二倍体物种加纳利燕麦<sup>[77]</sup>。

Fominaya<sup>[24]</sup>认为异颖燕麦比偏肥燕麦更有可能可能是大燕麦 C 基因组供体。Rajhathy 等<sup>[16]</sup>基于核型观察结果,认为加纳利燕麦是大燕麦 A 基因组供体,异颖燕麦和不完全燕麦可能是大燕麦 C 基因组供体。他们认为大燕麦多数中着丝粒和近中着丝粒染色体可能来自加纳利燕麦,所有近端着丝粒染色体来自 *A. eriantha-A. clauda* 复合体。然而染色体 C 带带型研究不支持这个假说,有学者认为大燕麦 3 个中着丝粒染色体的 C 带带型属于 C 基因组,2 个近端着丝粒染色体属于 A 基因组<sup>[24]</sup>。大燕麦和墨菲燕麦 A 基因组染色体的着丝粒带型和加纳利燕麦的相似<sup>[24]</sup>,单纯依靠 C 带带型研究结果很难确定哪个物种是 A 基因组供体,原因是 A、C 基因组之间可能发生染色体易位事件。还有未获得验证的假说,认为 C 基因组二倍体物种不是 AC 基因组四倍体的 C 基因组供体,同源四倍体大穗燕麦一定程度上类似于大燕麦和墨菲燕麦的 C 基因组,推测大穗燕麦可能参与 AC 基因组四倍体物种起源<sup>[24]</sup>。

Ladizinsky<sup>[78]</sup>开展种间杂交试验,结果砂燕麦和岛屿燕麦(*A. insularis*)种间杂交 F<sub>1</sub> 代染色体配对数目很少,平均形成 3 个二价体,认为砂燕麦不可能是岛屿燕麦的二倍体祖先,指出染色体配对结果与 GISH 结果相矛盾,认为岛屿燕麦与大燕麦的亲缘关系比其与墨菲燕麦的亲缘关系更近缘,岛屿燕麦与祖先物种亲缘关系比与其他 2 个 C 基因组二倍体物种的亲缘关系更近缘。Ladizinsky<sup>[79]</sup>将岛屿燕麦和六倍体物种杂交,产生部分可育 F<sub>1</sub> 代, F<sub>1</sub> 代具有某些介于岛屿燕麦和野红燕麦的中间形态性状。将普通栽培燕麦与四倍体物种(岛屿燕麦、墨菲燕麦、大燕麦、裂稃燕麦)杂交,观察 F<sub>1</sub> 代染色体配对情况,结果与岛屿燕麦杂交 F<sub>1</sub> 代的染色体交叉数目最多。结合形态学与细胞学研究, Ladizinsky 认为岛屿燕麦与六倍体物种的亲缘关系比其他四倍体物种与六倍体物种更近缘,可能是六倍体物种的四倍体祖先。Leggett 等<sup>[35]</sup>推测六倍体野红燕麦可能是普通栽培燕麦的单亲祖先, Zhou 等<sup>[80]</sup>也推测野红燕麦染色体发生易位后形成普通栽培燕麦。鉴于野燕麦基因组序列相对保守,迄今六倍体栽培燕麦单亲起源假说缺乏令人信服的证据。

综上所述,细胞遗传学资料表明,燕麦属 A、

C 基因组物种染色体结构区别较大,二倍体物种 A 基因组存在多条进化路线, A 基因组二倍体物种作为母本参与六倍体物种形成,而 A、B、C、D 基因组来源争议未决。燕麦属植物 D 基因组和 A 基因组间分化程度较小, B 基因组有可能是 A 基因组变型——A'基因组,因此 B、D 基因组很有可能来源于 A 基因组的变型基因组。

### 3 燕麦属重复序列研究进展

Fabijanski 等<sup>[81]</sup>分离 C 基因组特异重复序列 RS-1,普遍存在于燕麦属物种中。在含有 C 基因组的燕麦属物种中的拷贝数目,远远高于不含有 C 基因组的其他物种(C 基因组二倍体物种杂交信号比 A 基因组二倍体物种强 10 倍,含 C 基因组的四倍体物种和六倍体物种比 A 基因组二倍体物种强 4 到 10 倍),达到鉴别含有 C 基因组物种的目的。研究还发现 C 基因组二倍体物种染色体具有的条带,在含有 C 基因组的四倍体和六倍体物种中均未出现,多倍体物种形成过程中,其 C 基因组组分丢失部分特异的限制性片段和核糖体(rDNA)基因暗示燕麦属内新物种的形成并不是祖先物种基因组的简单叠加或删减。

Li 等<sup>[18]</sup>基于普通栽培燕麦微卫星文库 ASS49、Southern 杂交试验,结果表明 ASS49 是物种专一性而不是基因组专一性的卫星 DNA 文库, ASS49 能够区分普通栽培燕麦候选的二倍体和四倍体祖先,推测加纳利燕麦可能是普通栽培燕麦 A 基因组供体,而不是曾被普遍认同的砂燕麦(As 基因组)。彭远英<sup>[67]</sup>基于燕麦属叶绿体 ccSSR 的研究表明, As 基因组物种间遗传相似性分化较大。根据叶绿体基因组分子标记母系遗传的特点,推测大马士革燕麦可能是野燕麦母本,而砂燕麦和 *A. lusitanica* 分别与不同六倍体物种以及 AC 基因组四倍体物种近缘,表明燕麦属多倍体物种 A 基因组是从不同 A 基因组二倍体物种起源的,且不完全燕麦位于不同的进化支,可能存在一定种下变异,在燕麦属 C 基因组二倍体物种中系统地位特殊。

Gupta 等<sup>[82]</sup>从普通栽培燕麦克隆得到 2 个重复序列,基于限制性内切酶和 FISH 的研究表明,这 2 个克隆序列是两个不同的 DNA 重复序列家族 pAvs2 和 pAvs6 成员,用这两个探针可鉴定 C 基因组 3 个二倍体物种。刘伟<sup>[34]</sup>从产生清晰多态性条带的引物中筛选出 3 个特异性引物 AM63、AM447 和 AM1403,

均能区别燕麦属不同倍性的物种, 由此建立3个引物扩增谱带的SSR指纹图谱, 可用于区分燕麦属不同倍性材料。燕麦属多倍体物种普遍经历基因组间互换或染色体重排事件, 增加了燕麦属种间亲缘关系、多倍体物种基因组起源及物种形成过程研究的困难。

## 4 讨论

Fominaya<sup>[24]</sup>等认为As基因组二倍体物种是AB基因组四倍体物种的A基因组供体。已知A基因组二倍体物种只有2对具有随体的染色体, 推测另外一对来源于B基因组供体。有学者曾在AC基因组四倍体物种某些细胞中观察到6到8条具有随体染色体, 绝大多数细胞具有4条随体染色体, 推测祖先状态6到8随体染色体可能经历核仁失活而逐渐丢失随体。形态学研究和C带型研究暗示C基因组染色体中核仁组织者经历丢失事件。燕麦属多倍体物种的二倍体祖先在杂交过程中, C基因组核仁处于竞争劣势, 多倍体物种A、B、C、D基因组的染色体形态与祖先物种的染色体并非完全一致, AB基因组四倍体物种核型表现出多态性, 而B、D基因组染色体缺乏随体, 是否与这些四倍体物种尚未发现的二倍体祖先物种存在因果关系尚需深入研究。什么原因导致燕麦属系统发育研究结果不支持种间杂试验的研究结果? 种间杂交F<sub>1</sub>代染色体能够准确配对却无法结实是什么原因导致的? 燕麦属物种控制染色体配对的功能基因是否受剂量效应影响? 上述问题是燕麦属细胞遗传学亟需解决的主要科学问题。

细胞遗传学证据支持燕麦属A、C基因组之间存在较大差别, 存在基因组间互换或染色体重排增加了A、C基因组间亲缘关系研究的难度。迄今自然界尚未发现B、D基因组二倍体物种, 因此B、D基因组起源是燕麦属多倍体起源中最有挑战性的问题, B、D基因组有可能由A基因组分化而来, B、D基因组的准确鉴定对于追溯其起源祖先至关重要。因此, 燕麦属多倍体物种各基因组组来源的问题, 是研究燕麦属种间亲缘关系和物种形成过程的核心问题。

**致谢** 感谢南京集思慧远生物有限公司李明智工程师提供细胞遗传学文献。

## 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] WATSON L, MACFARLANE T D, DALLWITZ M J. The grass genera of the World [EB/OL]. [2012–12–18]. <http://delta-intkey.com/grass/www/avena.htm>.
- [3] MITTERMEIER R A, GIL R P, HOFFMANN M, et al. Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Ecoregions [M]. Mexico: CEMEX, 2004: 1–139.
- [4] GIORGI F, LIONELLO P. Climate change projections for the Mediterranean region [J]. *Glob Planet Change*, 2008, 63(2/3): 90–104. doi: 10.1016/j.gloplacha.2007.09.005.
- [5] LIN L, LIU Q. Geographical distribution of *Avena* L. (Poaceae) [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2015, 23(2): 111–122. doi: 10.11926/j.issn.1005–3395.2015.02.001.  
林磊, 刘青. 禾本科燕麦属植物的地理分布 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2015, 23(2): 111–122. doi: 10.11926/j.issn.1005–3395.2015.02.001.
- [6] RODIONOV A V, TIUPA N B, KIM E S, et al. Genomic structure of the autotetraploid oat species *Avena macrostachya* inferred from comparative analysis of the ITS1 and ITS2 sequences: On the oat karyotype evolution during the early stages of the *Avena* species divergence [J]. *Genetika*, 2005, 41(5): 646–656.
- [7] DROSSOU A, KATSIOTIS 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. doi: 10.1007/s00122-004-1615-y.
- [8] BAUM B R, RAJHATHY T. A study of *Avena macrostachya* [J]. *Can J Bot*, 1976, 54(21): 2434–2439. doi: 10.1139/b76-258.
- [9] CLAYTON W D, RENVOIZE S A. *Genera Graminum: Grasses of the World* [M]. London: Kew Publishing, 1986: 1–389.
- [10] RAJHATHY T. The chromosomes of *Avena* [M]// GUPTA P K, TSUCHIYA T. *Chromosome Engineering in Plants: Genetics, Breeding, Evolution*. Amsterdam: Elsevier, 1991: 449–467.
- [11] RAJHATHY T, MORRISON J W. Chromosome morphology in the genus *Avena* [J]. *Can J Bot*, 1959, 37(3): 331–337. doi: 10.1139/b59-024.
- [12] RAJHATHY T, DYCK P L. Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena*: II. The karyotype of *A. pilosa* [J]. *Can J Genet Cytol*, 1963, 5(2): 175–179. doi: 10.1139/g63-026.
- [13] LADIZINSKY G. *Avena prostrata*: A new diploid species of oat [J]. *Israel J Bot*, 1971, 20(1): 297–301.

- [14] RAJHATHY T, BAUM B R. *Avena damascena*: A new diploid oat species [J]. *Can J Genet Cytol*, 1972, 14(3): 645–654. doi: 10.1139/g72-079.
- [15] BAUM B R, RAJHATHY T, SAMPSON D R. An important new diploid *Avena* species discovered on the Canary Islands [J]. *Can J Bot*, 1973, 51(4): 759–762. doi: 10.1139/b73-095.
- [16] RAJHATHY T, THOMAS H. *Cytogenetics of Oats (Avena L.)* [M]. Ottawa: The Genetics Society of Canada, 1974: 1–90.
- [17] NOCELLI E, GIOVANNINI T, BIONI M, et al. RFLP- and RAPD-based genetic relationships of seven diploid species of *Avena* with the A genome [J]. *Genome*, 1999, 42(5): 950–959. doi: 10.1139/g99-029.
- [18] 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. doi: 10.2135/cropsci2000.4061755x.
- [19] CHEN Q F, ARMSTRONG K. Genomic *in situ* hybridization in *Avena sativa* [J]. *Genome*, 1994, 37(4): 607–612. doi: 10.1139/g94-086.
- [20] RAJHATHY T. Evidence and an hypothesis for the origin of the C genome of hexaploid *Avena* [J]. *Can J Genet Cytol*, 1966, 8(4): 774–779. doi: 10.1139/g66-092.
- [21] NISHIYAMA I. The genetics and cytology of certain cereals: VI. Chromosome behavior and its bearing on inheritance in triploid *Avena* hybrids [C]// *Memoirs of the College of Agriculture*. Kyoto: Kyoto University, 1934: 1–157.
- [22] NISHIYAMA I. Cytogenetical studies in *Avena*: I. Chromosome association in hybrids between *Avena barbata* Pott. and autotetraploids of *A. strigosa* Schreb [J]. *Cytologia*, 1936, 7(1/2): 276–281. doi: 10.1508/cytologia.7.276.
- [23] SADASIVAIAH R S, RAJHATHY T. Genome relationships in tetraploid *Avena* [J]. *Can J Genet Cytol*, 1968, 10(3): 655–669. doi: 10.1139/g68-083.
- [24] FOMINAYA A, VEGA C, FERRER E. C-banding and nucleolar activity of tetraploid *Avena* species [J]. *Genome*, 1988, 30(5): 633–638. doi: 10.1139/g88-107.
- [25] 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. doi: 10.1006/anbo.1996.0312.
- [26] OINUMA T. Karyomorphology of cereal [J]. *Biol J Okayama Univ*, 1952, 1(1): 12–71.
- [27] LEGGETT J M, MARKHAND G S. The genomic structure of *Avena* revealed by GISH [C]// BRANDHAM P E, BENNETT M D. *Proceedings of the Kew Chromosome Conference IV*. Kew, UK: Royal Botanic Gardens, 1995: 133–139.
- [28] HOLDEN J H W. Species relationships in the Avenae [J]. *Chromosoma*, 1966, 20(1): 75–124. doi: 10.1007/BF00331899.
- [29] LADIZINSKY G, ZOHARY D. Genetic relationships between diploids and tetraploids in series *Eubarbatae* of *Avena* [J]. *Can J Genet Cytol*, 1968, 10(1): 68–81. doi: 10.1139/g68-010.
- [30] 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 USA*, 1998, 95(21): 12450–12455. doi: 10.1073/pnas.95.21.12450.
- [31] IRIGOYEN M L, FERRER E, LOARCE Y. Cloning and characterization of resistance gene analogs from *Avena* species [J]. *Genome*, 2006, 49(1): 54–63. doi: 10.1139/g05-087.
- [32] LOSKUTOV I G. On evolutionary pathways of *Avena* species [J]. *Genet Resour Crop Evol*, 2008, 55(2): 211–220. doi: 10.1007/s10722-007-9229-2.
- [33] STEBBINS G L. *Chromosomal Evolution in Higher Plants* [M]. London: Edward Arnold Ltd, 1971: 85–104.
- [34] LIU W. Karyotype characterization and SSR fingerprint of different ploidy oat germplasm [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2012: 1–57.  
刘伟. 不同倍性燕麦种质核型鉴定和 SSR 指纹图谱构建 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2012: 1–57.
- [35] LEGGETT J M, THOMAS H. *Oat evolution and cytogenetics* [M]// WELCH R W. *The Oat Crop*. Netherlands: Springer, 1995: 120–149. doi: 10.1007/978-94-011-0015-1\_5.
- [36] LEGGETT J M. Interspecific diploid hybrids in *Avena* [J]. *Genome*, 1989, 32(2): 346–348. doi: 10.1139/g89-453.
- [37] THOMAS H, LEGGETT J M. Chromosome relationships between *Avena sativa* and the two diploid species *A. canariensis* and *A. prostrata* [J]. *Can J Genet Cytol*, 1974, 16(4): 889–894. doi: 10.1139/g74-096.
- [38] RAJHATHY T, THOMAS H. Genetic control of chromosome pairing in hexaploid oats [J]. *Nat New Biol*, 1972, 239(94): 217–219. doi: 10.1038/newbio239217a0.
- [39] LADIZINSKY G. The cytogenetic position of *Avena prostrata* among the diploid oats [J]. *Can J Genet Cytol*, 1973, 15(3): 443–450. doi: 10.1139/g73-055.
- [40] LEGGETT J M. Morphology and metaphase chromosome pairing in three *Avena* hybrids [J]. *Can J Genet Cytol*, 1984, 26(6): 641–645. doi: 10.1139/g84-101.
- [41] RAJHATHY T, THOMAS H. Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena*: III. Mediterranean wild populations [J]. *Can J Genet Cytol*, 1967, 9(1): 52–68. doi: 10.1139/g67-007.

- [42] NISHIYAMA I, YABUNO T. Meiotic chromosome pairing in two interspecific hybrids and a criticism of the evolutionary relationship of diploid *Avena* [J]. Jap J Genet, 1975, 50(6): 443–451. doi: 10.1266/jjg.50.443.
- [43] HOPPE H D, POHLER W. Successful hybridization between *Avena prostrata* and *Avena macrostachya* [J]. Cereal Res Commun, 1988, 16(3/4): 231–235.
- [44] HOPPE H D, POHLER W. Hybrids between *Avena barbata* and *A. macrostachya* [J]. Cereal Res Commun, 1989, 17(2): 129–134.
- [45] LEGGETT J M. Further hybrids involving the perennial autotetraploid oat *Avena macrostachya* [J]. Genome, 1992, 35(2): 273–275. doi: 10.1139/g92-042.
- [46] LEGGETT J M. A new triploid hybrid between *Avena eriantha* and *A. macrostachya* [J]. Cereal Res Commun, 1990, 18(1/2): 97–101.
- [47] POHLER W, HOPPE H D. Homeology between the chromosomes of *Avena macrostachya* and the *Avena* C genome [J]. Plant Breed, 1991, 106(3): 250–253. doi: 10.1111/j.1439-0523.1991.tb00508.x.
- [48] SADANAGA K, ZILLINSKY F J, MURPHY H C, et al. Chromosome associations in triploid, tetraploid and pentaploid hybrids of *Avena magna* ( $2n=28$ ) [J]. Crop Sci, 1968, 8(5): 594–597. doi: 10.2135/cropsci1968.0011183X000800050026x.
- [49] LADIZINSKY G. New evidence on the origin of the hexaploid oats [J]. Evolution, 1969, 23(4): 676–684. doi: 10.2307/2406861.
- [50] de la HOZ P S, FOMINAYA A. Studies of isozymes in oat species [J]. Theor Appl Genet, 1989, 77(5): 735–741. doi: 10.1007/BF00261252.
- [51] LADIZINSKY G. *Avena murphyi*: A new tetraploid species from Southern Spain [J]. Israel J Bot, 1971, 20(1): 24–27.
- [52] LEGGETT J M. Interspecific hybrids involving the perennial oat species *Avena macrostachya* [J]. Can J Genet Cytol, 1985, 27(1): 29–32. doi: 10.1139/g85-006.
- [53] RAJHATHY T, MORRISON J W. Genome homology in the genus *Avena* [J]. Can J Genet Cytol, 1960, 2(3): 278–285. doi: 10.1139/g60-028.
- [54] MARSHALL H G, MYERS W M. A cytogenetic study of certain interspecific *Avena* hybrids and the inheritance of resistance in diploid and tetraploid varieties to races of crown rust [J]. Crop Sci, 1961, 1(1): 29–34. doi: 10.2135/cropsci1961.0011183X000100010010x.
- [55] THOMAS H, JONES M L. Cytological studies of pentaploid hybrids and a synthetic decaploid in *Avena* [J]. Chromosoma, 1964, 15(2): 132–139. doi: 10.1007/BF00285725.
- [56] LEGGETT J M, THOMAS H M, MEREDITH M R, et al. Intergenic translocations and the genomic composition of *Avena maroccana* Gdgr. revealed by FISH [J]. Chromosome Res, 1994, 2(2): 163–164. doi: 10.1007/BF01553495.
- [57] RAJHATHY T, SADASIVAIAH R S. The cytogenetic status of *Avena magna* [J]. Can J Genet Cytol, 1969, 11(1): 77–85. doi: 10.1139/g69-010.
- [58] NISHIYAMA I. The genetics and cytology of certain cereals: I. Morphological and cytological studies on triploid, pentaploid and hexaploid *Avena* hybrids [J]. Jap J Genet, 1929, 5(1/2): 1–48. doi: 10.1266/jjg.5.1.
- [59] LINARES C, VEGA C, FERRER E, et al. Identification of C-banded chromosomes in meiosis and the analysis of nucleolar activity in *Avena byzantina* C. Koch cv ‘Kanota’ [J]. Theor Appl Genet, 1992, 83(5): 650–654. doi: 10.1007/BF00226911.
- [60] FOMINAYA A, VEGA C, FERRER E. Giemsa C-banded karyotypes of *Avena* species [J]. Genome, 1988, 30(5): 627–632. doi: 10.1139/g88-106.
- [61] IRIGOYEN M L, LOARCE Y, LINARES C, et al. Discrimination of the closely related A and B genomes in AABB tetraploid species of *Avena* [J]. Theor Appl Genet, 2001, 103(8): 1160–1166. doi: 10.1007/s001220100723.
- [62] JELLEN E N, GILL B S, COX T S. Genomic *in situ* hybridization differentiates between A/D- and C-genome chromatin and detects intergenomic translocations in polyploid oat species (genus *Avena*) [J]. Genome, 1994, 37(4): 613–618. doi: 10.1139/g94-087.
- [63] IRIGOYEN M L, LINARES C, FERRER E, et al. Fluorescence *in situ* hybridization mapping of *Avena sativa* L. cv. SunII and its monosomic lines using cloned repetitive DNA sequences [J]. Genome, 2002, 45(6): 1230–1237. doi: 10.1139/g02-076.
- [64] LINARES C, GONZÁLEZ J, FERRER E, et al. The use of double fluorescence *in situ* hybridization to physically map the positions of 5S rDNA genes in relation to the chromosomal location of 18S-5.8S-26S rDNA and a C genome specific DNA sequence in the genus *Avena* [J]. Genome, 1996, 39(3): 535–542. doi: 10.1139/g96-068.
- [65] LEGGETT J M. Cytoplasmic substitutions involving six *Avena* species [J]. Can J Genet Cytol, 1984, 26(6): 698–700. doi: 10.1139/g84-110.
- [66] STER M W. Evolution in the genus *Avena*: Inheritance of different forms of ribulose diphosphate carboxylase [J]. Can J Genet Cytol, 1975, 17(3): 337–344. doi: 10.1139/g75-045.
- [67] STER M W, THOMAS H. Evolution of *Avena sativa*: Origin of the cytoplasmic genome [J]. Can J Genet Cytol, 1976, 18(4): 769–771. doi: 10.1139/g76-091.
- [68] PENG Y Y. Molecular Phylogeny and evolution of *Avena* L. [D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2009.
- 彭远英. 燕麦属物种系统发育与分子进化研究 [D]. 成都: 四川农

- 业大学, 2009.
- [69] NISHIYAMA I. Interspecific cross-incompatibility system in the genus *Avena* [J]. Bot Mag, 1984, 97(2): 219–231. doi: 10.1007/BF02488695.
- [70] MURAI K, TSUNEWAKI K. Chloroplast genome evolution in the genus *Avena* [J]. Genetics, 1987, 116(4): 613–621.
- [71] 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. doi: 10.2135/cropsci1988.0011183X002800010037x.
- [72] LADIZINSKY G, Zohary D. Notes on species delimitation species relationships and polyploidy in *Avena* L. [J]. Euphytica, 1971, 20(3): 380–395. doi: 10.1007/BF00035663.
- [73] CRAIG I L, MURRAY B E, RAJHATHY T. *Avena canariensis*: Morphological and electrophoretic polymorphism and relationship to the *A. magna-A. murphyi* complex and *A. sterilis* [J]. Can J Genet Cytol, 1974, 16(3): 677–689. doi: 10.1139/g74-074.
- [74] LEGGETT J M. Chromosome relationships and morphological comparisons between the diploid oats *Avena prostrata*, *A. canariensis*, and the tetraploid *A. maroccana* [J]. Can J Genet Cytol, 1980, 22(2): 287–294. doi: 10.1139/g80-034.
- [75] MURAI K, TSUNEWAKI K. Phylogenetic relationship between *Avena* species revealed by the restriction endonuclease analysis of chloroplast and mitochondrial DNAs [C]// LAMES D A, THOMAS H. Proceedings of the Second International Oats Conference. Aberystwyth: University College of Wales, 1986: 34–38.
- [76] DENG G B, PAN Z F, ZHAI X G, et al. Morphologic and cytogenetic characterization of F1 from interspecies cross in oat [J]. Acta Agron Sin, 2005, 31(9): 1186–1191. doi: 10.3321/j.issn:0496-3490.2005.09.015.
- 邓光兵, 潘志芬, 翟旭光, 等. 燕麦种间杂种 F<sub>1</sub> 的形态学与细胞遗传学研究 [J]. 作物学报, 2005, 31(9): 1186–1191. doi: 10.3321/j.issn:0496-3490.2005.09.015.
- [77] LUO X M. Origin of the D-genome and influence of vernalization and photoperiod on heading date in hexaploid oat [D]. Chengdu: Sichuan Agricultural University, 2013.
- 罗小梅. 燕麦 D 染色体组起源及春化和光周期对燕麦抽穗期的影响 [D]. 成都: 四川农业大学, 2013.
- [78] LADIZINSKY G. Cytogenetic relationships between *Avena insularis* ( $2n=28$ ) and both *A. strigosa* ( $2n=14$ ) and *A. murphyi* ( $2n=28$ ) [J]. Genet Resour Crop Evol, 1999, 46(5): 501–504. doi: 10.1023/A:1008728316354.
- [79] LADIZINSKY G. A new species of *Avena* from Sicily, possibly the tetraploid progenitor of hexaploid oats [J]. Genet Resour Crop Evol, 1998, 45(3): 263–269. doi: 10.1023/A:1008657530466.
- [80] ZHOU X, JELLEN E N, MURPHY J P. Progenitor germplasm of domesticated hexaploid oat [J]. Crop Sci, 1999, 39(4): 1208–1214. doi: 10.2135/cropsci1999.0011183X003900040042x.
- [81] FABIJANSKI S, FEDAK G, ARMSTRONG K, et al. A repeated sequence probe for the C genome in *Avena* (oats) [J]. Theor Appl Genet, 1990, 79(1): 1–7. doi: 10.1007/BF00223778.
- [82] GUPTA P K, GIBAND M, ALTOSAAR I. Two molecular probes characterizing the A and C genomes in the genus *Avena* (oats) [J]. Genome, 1992, 35(6): 916–920. doi: 10.1139/g92-141.