

燕麦属颖果微形态特征及其分类学意义

林磊^{1,2}, 曾飞燕¹, 刘青^{1*}

(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: 为探讨燕麦属颖果微形态特征的分类学意义, 采用体视显微镜和扫描电子显微镜观察燕麦属 27 种颖果的微形态特征, 结合分子系统发育证据分析其分类学意义。燕麦属颖果有纺锤形、倒披针形、椭圆形 3 种形状, 条纹、棱纹、网纹 3 种纹饰。燕麦属颖果形状、纹饰和花柱基宿存模式具有有限的属下分类学意义, 颖果大小和表面大毛密度具有种间鉴定价值, 而颖果腹面形态、压扁方式、胚比不具有种间鉴定价值。大穗燕麦(*Avena macrostachya* Balansa ex Coss. & Durieu)颖果纺锤形, 条纹纹饰, 隶属于燕麦属颖果微形态特征的变异范围。大粒裸燕麦(*A. nuda* L.)与普通栽培燕麦(*A. sativa* L.)颖果大小、形状及纹饰特征的差异支持将大粒裸燕麦作为独立种处理。燕麦属颖果大小、表面大毛密度、胚比变异幅度大, 推测与分布区广幅的气候变异相适应, 凹腹面颖果体积相对缩减, 有利于颖果快速发育、成熟, 推测与燕麦属植物在温带、寒带分布区适生期较短相适应。

关键词: 燕麦属; 颖果; 微形态特征; 分类学

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2016.01.001

Caryopsis Micromorphological Characteristics of *Avena* (Poaceae) and Its Taxonomic Significances

LIN Lei^{1,2}, ZENG Fei-yan¹, LIU Qing^{1*}

(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: In order to understand the taxonomic significance of caryopsis characters in *Avena* L. (Poaceae), the micromorphology of 27 species caryopsis were observed under stereoscopic microscopy and scanning electron microscopy, and its taxonomic significances were analyzed combining with molecular phylogenetic reconstruction. The results showed that there were three shapes of caryopses in *Avena*, including fusiform, oblanceolate and elliptic, and three spermoderm sculpturing patterns, including striate, ribbed and reticulate. Caryopsis shapes, spermoderm sculpturing patterns and stylopodium persistence patterns showed limited taxonomic significance at the infrageneric level, and caryopsis size and macrohair density were of important diagnostic characters at the interspecific level, while caryopsis ventral face, compression, and embryo proportion had limited diagnostic significance at the interspecific level in *Avena*. *Avena macrostachya* Balansa ex Coss. & Durieu should be treated as a member of *Avena* due to its caryopsis characters of fusiform and striate sculpturing pattern falling within the variation scope of caryopsis micromorphological characters of *Avena*. The differences of caryopsis size, shapes,

收稿日期: 2015-04-15

接受日期: 2015-06-30

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

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31270275), the Special Projects for Basic Work of Ministry of Science and Technology (Grant No. 2013FY112100), and the Funding Projects of Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, Chinese Academy of Sciences (Grant No. 201212ZS).

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

spermoderm sculpturing patterns between *A. nuda* L. and *A. sativa* L. supported that *A. nuda* should be treated as a separate species. The wide variation ranges of caryopsis size, macrohair density and embryo proportion indicated that they were the adaptive consequences of wide variation range of climate condition across the geographical distribution region of *Avena*. The caryopses of concave ventral face have a relatively small bulk, which may have aided rapid development and maturation, a rhythm that is of particular value in short growth period in temperate and cold distribution region for *Avena*.

Key words: *Avena* L.; Caryopsis; Micromorphological character; Taxonomy

燕麦属(*Avena* L.)隶属于禾本科(Poaceae)早熟禾亚科(Pooideae)燕麦族(Aveneae), 约有29种^[1-4], 主要分布在地中海地区(包括欧洲、北非、西亚)、东亚和美洲, 中国有4种, 分布在华北、西北、西南各省(区)^[3,5]。燕麦属的传统分类学研究经历两个阶段: 早期形态学分类阶段和细胞学分类阶段。常用的Bernard R. Baum分类系统^[1], 综合花序形态学、细胞学、地理分布等资料将燕麦属分为7个组: 多年生燕麦组[sect. *Avenotrichon* (Holub) Baum]、偏肥燕麦组(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)、真燕麦组(sect. *Avena*), 是燕麦属传统分类学研究的代表著作。随着分子系统学研究理论和方法的飞速发展, 逐渐认识到燕麦属包括A、C基因组2个遗传谱系^[6-9], 与传统分类学研究的7个组相对应, (1) A基因组谱系≈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——一年生, 两颖片近等长, 外稃顶端深两裂或浅两裂, 包含A基因组的二倍体、四倍体、六倍体物种; (2) C基因组谱系≈多年生燕麦组+偏肥燕麦组——多年生或一年生, 第一颖片长度约是第二颖片长度的二分之一($G1 \approx 1/2G2$), 外稃顶端深两裂, 包含C基因组二倍体、四倍体物种。

燕麦属属下分类系统缺乏清晰的支持证据。其一, 大穗燕麦(*Avena macrostachya* Balansa ex Coss. & Durieu)的转隶归属问题缺少确证, 大穗燕麦是燕麦属内唯一多年生物种, 北非阿尔及利亚北部山地特有种^[10], 在燕麦属内系统位置孤立, 兼具燕麦草属(*Arrhenatherum* P. Beauv.)和异燕麦属(*Helictotrichon* Besser ex Schult. & Schult. f.)的形态特征^[11], 叶绿体DNA区段*trnL-F*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^[7], 而迄今基于核基因序列的系统发育研究未包括大穗燕麦^[8], 故分子系统学研究对大穗燕麦转隶归属问题缺少一致证据。其二, 大粒裸燕麦(*A. nuda* L., 又

称菽麦)分类地位尚存争议, 主要有4种处理意见: 林奈将其处理为独立物种*A. nuda* L.^[12]; Mordvinkina^[13]将其处理为*A. sativa* var. *nuda* (L.) Körn., 吴珍兰等^[14]将其处理为*A. chinensis* (Fische. ex Roem. et Schult.) Metzg., 金善宝等^[15]将其处理为变种*A. nuda* var. *chinensis* Fisch. ex Roem. et Schult., 大粒裸燕麦到底是普通栽培燕麦在中国形成的变种还是独立物种, 尚需更有说服力的新证据。

禾本科颖果微形态性状在属下水平具有分类学意义^[16-23]。颖果处于颖片、外稃、内稃包裹之中, 受外界环境影响间接、缓和, 其微形态性状受表型基因调控而相对保守^[24], 因此籽实学是禾本科系统学研究的重要内容^[19]。常用的颖果微形态特征包括颖果形状、压扁方式、腹面形态、胚比、纹饰等^[23,25]。本文比较分析燕麦属27种植物颖果微形态性状, 探讨其分类学意义, 为燕麦属系统学和演化研究提供证据。

1 材料和方法

我们于2012–2015年收集燕麦属27种植物材料(表1), 其中16种植物选取40~71粒颖果, 11种植物选取8~39粒颖果。采用体视显微镜(Zeiss SV11, Jena, Germany)观察燕麦属颖果形状, 记录颖果长度、宽度、厚度。采用扫描电子显微镜(JEOL JSM-6360LV, Tokyo, Japan)观察燕麦属植物颖果微形态性状, 颖果放置方位是: 花柱基向上, 种脐向下, 对着外稃一面为背面, 对着内稃一面为腹面, 背面、腹面之间两侧为侧面。上、下端之间距离为长度, 两侧面之间距离为宽度, 腹面中心至背面中心距离为厚度, 宽度大于厚度为背腹压扁, 宽度小于厚度为两侧压扁^[19-20,26-27], 术语遵从文献^[28-31]。燕麦属颖果微形态性状手工标示在燕麦属叶绿体DNA区段(*trnL-F*和*matK*)严格一致树^[7]上, 显示微形态性状演化式样。

表 1 燕麦属研究材料^[1,4]Table 1 Materials of *Avena* examined in the present study^[1,4]

组 Section	物种 Species	颖果来源 Sample source	产地 Origin	取样数 Number of caryopses	图 Figures	
多年生燕麦组 (Holub) B. R. Baum 偏肥燕麦组 sect. <i>Ventricosa</i> B. R. Baum	大穗燕麦 <i>Avena macrostachya</i> Balansa ex Coss. & Durieu	CN 24393 (PGRC)	阿尔及利亚 Algeria	50	1K, 2G, 3K	
	不完全燕麦 <i>A. clauda</i> Durieu	CN 19201 (PGRC)	加拿大 Canada	27	1E, 2B, 3E	
		CN 19209 (PGRC)	加拿大 Canada			
	异颖燕麦 <i>A. eriantha</i> Durieu	CN 19250 (PGRC)	伊朗 Iran	71	1G, 2C, 3G	
		Clav 9050 (NPGS)	英国 Britain			
		PI 657576 (NPGS)	摩洛哥 Morocco			
		CN 21405 (PGRC)	阿尔及利亚 Algeria	40	1Q, 2M, 3M	
	偏肥燕麦 <i>A. ventricosa</i> Balansa ex Coss.	CN 39706 (PGRC)	阿塞拜疆 Azerbaijan			
		PI 657337 (NPGS)	摩洛哥 Morocco			
	耕地燕麦组 sect. <i>Agraria</i> B. R. Baum	短燕麦 <i>A. brevis</i> Roth	CN 1979 (PGRC)	加拿大 Canada	50	1Y, 2A, 3P
CN 3075 (PGRC)			俄罗斯 Russian			
<i>A. hispanica</i> Ard.		Clav 1783 (NPGS)	德国 Germany			
		CN 25675 (PGRC)	葡萄牙 Portugal	50	1I, 2Y, 3R	
砂燕麦 <i>A. strigosa</i> Schreb.		CN 25676 (PGRC)	葡萄牙 Portugal			
		CN 21993 (PGRC)	葡萄牙 Portugal	50	1P, 2b, 3Z	
		CN 36500 (PGRC)	加拿大 Canada			
		PI 401794 (NPGS)	英国 Britain			
软果燕麦组 sect. <i>Tenuicarpa</i> B. R. Baum		<i>A. agadiriana</i> B. R. Baum & Fedak	CN 25823 (PGRC)	摩洛哥 Morocco	51	1B, 2P, 3O
			CN 25868 (PGRC)	摩洛哥 Morocco		
	大西洋燕麦 <i>A. atlantica</i> B. R. Baum & Fedak	PI 657585 (NPGS)	摩洛哥 Morocco			
		CN 25848 (PGRC)	摩洛哥 Morocco	50	1C, 2Q, 3B	
		CN 25849 (PGRC)	摩洛哥 Morocco			
		PI 657393 (NPGS)	摩洛哥 Morocco			
	裂稃燕麦 <i>A. barbata</i> Pott ex Link	CN 19357 (PGRC)	伊朗 Iran	9	1R, 2V, 3C	
	加拿大燕麦 <i>A. canariensis</i> B. R. Baum & Rajhathy & D. R. Sampson	CN 26172 (PGRC)	西班牙 Spain	16	1D, 2W, 3D	
		CN 23021 (PGRC)	西班牙 Spain			
	大马士革燕麦 <i>A. damascena</i> Rajhathy & B. R. Baum	CN 19458 (PGRC)	叙利亚 Syria	49	1F, 2X, 3F	
PI 657472 (NPGS)		摩洛哥 Morocco				
<i>A. hirtula</i> Lag.	CN 19738 (PGRC)	阿尔及利亚 Algeria	48	1S, 2D, 3H		
	PI 657464 (NPGS)	摩洛哥 Morocco				
长颖燕麦 <i>A. longiglumis</i> Durieu	CN 21413 (PGRC)	利比亚 Libya	13	1U, 2F, 3T		
	CN 21406 (PGRC)	阿尔及利亚 Algeria				
<i>A. lusitanica</i> (Tab. Morais) B. R. Baum	CN 26251 (PGRC)	摩洛哥 Morocco	12	1V, 2T, 3J		
	CN 26265 (PGRC)	葡萄牙 Portugal				
沙漠燕麦 <i>A. wiestii</i> Steud.	CN 19343 (PGRC)	伊朗 Iran	25	1X, 2N, 3N		
	PI 53626 (NPGS)	埃及 Egypt				
埃塞俄比亚燕麦组 sect. <i>Ethiopica</i> B. R. Baum	阿比西尼亚燕麦 <i>A. abyssinica</i> Hochst.	CN 3071 (PGRC)	加拿大 Canada	50	1A, 2O, 3A	
		CN 22015 (PGRC)	埃塞俄比 Ethiopia			
	瓦维洛夫燕麦 <i>A. vaviloviana</i> (Malzev) Mordv.	PI 58728 (NPGS)	埃塞尔比亚 Ethiopia			
		CN 22004 (PGRC)	埃塞尔比亚 Ethiopia	51	1W, 2a, 3a	
	大燕麦 <i>A. maroccana</i> Gand.	PI 412766 (NPGS)	埃塞尔比亚 Ethiopia			
		CN 21861 (PGRC)	摩洛哥 Morocco	8	1L, 2U, 3U	
厚果燕麦组 sect. <i>Pachycarpa</i> B. R. Baum	墨菲燕麦 <i>A. murphyi</i> Ladiz.	Clav 8330 (NPGS)	摩洛哥 Morocco			
		CN 21989 (PGRC)	西班牙 Spain	22	1Z, 2H, 3V	
	岛屿燕麦 <i>A. insularis</i> Ladiz.	PI 657606 (NPGS)	摩洛哥 Morocco			
		CN 19178 (PGRC)	意大利 Italy	39	1J, 2E, 3S	
真燕麦组 sect. <i>Avena</i>	野燕麦 <i>A. fatua</i> L.	CN 108634 (PGRC)	突尼斯 Tunisia			
		CN 3214 (PGRC)	澳大利亚 Australia	50	1H, 2R, 3Q	
		CN 3228 (PGRC)	澳大利亚 Australia			
		PI 544659 (NPGS)	美国 America			

续表 (Continued)

组 Section	物种 Species	颖果来源 Sample source	产地 Origin	取样数 Number of caryopses	图 Figures
真燕麦组 sect. <i>Avena</i>	<i>A. hybrida</i> Peterm.	CN 24885 (PGRC)	伊朗 Iran	50	1T, 2S, 3I
		CN 24926 (PGRC)	伊朗 Iran		
		PI 458778 (NPGS)	英国 Britain		
		PI 458784 (NPGS)	英国 Britain		
	大粒裸燕麦 <i>A. nuda</i> L.	CN 79351 (PGRC)	荷兰 Netherlands	50	1M, 2Z, 3W
		CN 79386 (PGRC)	德国 Germany		
		CIav 9008 (NPGS)	捷克斯洛伐克 Czechoslovakia		
	<i>A. occidentalis</i> Durieu	CN 4538 (PGRC)	西班牙 Spain	38	1N, 2I, 3X
		CN 21473 (PGRC)	希腊 Greece		
	普通栽培燕麦 <i>A. sativa</i> L.	CN 1876 (PGRC)	加拿大 Canada	50	1a, 2J~K, 3Y
CN 18136 (PGRC)		加拿大 Canada			
PI 51385 (NPGS)		西班牙 Spain			
PI 401777 (NPGS)		波兰 Poland			
野红燕麦 <i>A. sterilis</i> L.	CN 3253 (PGRC)	澳大利亚 Australia	35	1O, 2L, 3L	

PGRC: 加拿大植物基因资源中心, 加拿大; NPGS: 国家植物种质资源系统, 美国。

PGRC: Plant Gene Resources of Canada at Ottawa, Canada; NPGS: National Plant Germplasm System at Beltsville, USA.

表 2 燕麦属颖果微形态特征

Table 2 Caryopsis micromorphological characters of *Avena*

种 Species	LE (mm)	WI (mm)	TH (mm)	SH	SP	ST
大穗燕麦 <i>Avena macrostachya</i>	5.03~7.22~8.72	1.14~1.54~2.12	0.92~1.21~1.52	FU	I	Y
不完全燕麦 <i>A. clauda</i>	3.35~4.19~4.99	0.74~1.08~1.38	0.73~0.94~1.17	FU	I	Y
异颖燕麦 <i>A. eriantha</i>	2.93~4.39~7.57	0.70~1.10~1.68	0.65~0.96~1.34	FU	I	Y
偏肥燕麦 <i>A. ventricosa</i>	2.92~4.60~5.80	0.64~1.26~1.66	0.77~1.08~1.47	FU	I	Y
短燕麦 <i>A. brevis</i>	5.22~6.94~8.27	2.01~2.53~2.95	1.65~1.99~2.29	EL	I	N
<i>A. hispanica</i>	4.18~6.23~7.80	1.07~1.56~1.90	0.80~1.38~1.60	FU	III	N
砂燕麦 <i>A. strigosa</i>	4.10~5.98~7.27	1.28~1.69~1.96	1.12~1.50~1.84	FU	III	N
<i>A. agadiriana</i>	4.34~6.02~7.77	1.09~1.49~1.89	0.75~1.11~1.53	FU	II	N
大西洋燕麦 <i>A. atlantica</i>	3.77~6.20~7.57	0.83~1.21~1.49	0.56~0.98~1.28	FU	II	Y
裂稃燕麦 <i>A. barbata</i>	4.17~4.73~5.65	0.90~1.07~1.22	0.56~0.81~0.97	OB	III	Y
加拿大燕麦 <i>A. canariensis</i>	3.86~5.51~6.61	1.02~1.52~2.00	0.87~1.21~1.49	FU	III	Y
大马士革燕麦 <i>A. damascena</i>	3.93~5.30~6.34	0.72~1.05~1.34	0.49~0.85~1.07	FU	III	Y
<i>A. hirtula</i>	3.09~5.38~6.97	0.64~1.09~1.55	0.47~0.90~1.21	OB	I	Y
长颖燕麦 <i>A. longiglumis</i>	5.34~6.13~6.98	1.13~1.35~2.01	0.85~0.99~1.20	OB	I	N
<i>A. lusitanica</i>	4.00~4.65~5.37	0.72~0.93~1.06	0.61~0.78~0.95	OB	II	Y
沙漠燕麦 <i>A. wiestii</i>	4.03~5.48~6.86	0.66~1.30~1.72	0.69~1.15~1.89	OB	I	Y
阿比西尼亚燕麦 <i>A. abyssinica</i>	5.67~7.45~8.95	1.47~1.79~2.18	1.17~1.55~1.95	FU	II	Y
瓦维洛夫燕麦 <i>A. vaviloviana</i>	4.45~6.31~7.59	1.01~1.50~1.78	0.87~1.25~1.64	OB	III	N
大燕麦 <i>A. maroccana</i>	5.54~7.84~9.62	1.22~1.99~3.02	1.03~1.60~2.44	FU	II	N
墨菲燕麦 <i>A. murphyi</i>	3.71~7.12~10.81	1.48~2.55~3.18	1.28~1.96~2.59	EL	I	N
岛屿燕麦 <i>A. insularis</i>	3.77~5.73~7.59	1.18~1.64~2.03	0.82~1.22~1.79	FU	I	N
野燕麦 <i>A. fatua</i>	3.99~6.15~9.31	0.86~1.79~2.25	0.82~1.26~1.67	FU	II	N
<i>A. hybrida</i>	4.95~7.76~10.69	1.29~1.91~2.93	1.06~1.69~2.40	OB	II	Y
大粒裸燕麦 <i>A. nuda</i>	3.72~4.87~6.03	1.04~1.41~1.63	1.04~1.31~1.58	FU	III	N
<i>A. occidentalis</i>	3.12~6.07~8.10	0.83~1.54~2.16	0.68~1.19~1.64	FU	I	N
普通栽培燕麦 <i>A. sativa</i>	5.77~7.51~9.49	2.19~2.77~3.25	0.92~2.13~2.56	EL	I	N
野红燕麦 <i>A. sterilis</i>	4.53~6.38~8.30	1.33~1.82~2.19	0.98~1.41~1.65	FU	I	Y

续表 (Continued)

种 Species	MD (50 μm) ⁻²	EM (mm)	EP	LE/WI	WI/TH
大穗燕麦 <i>Avena macrostachya</i>	2~(8.88)~18	1.42~2.49~3.07	0.22~0.35~0.46	3.03~4.70~5.56	1.03~1.28~2.00
不完全燕麦 <i>A. clauda</i>	2~(7.5)~15	1.04~1.66~2.21	0.27~0.40~0.48	2.91~3.90~5.18	0.90~1.16~1.58
异颖燕麦 <i>A. eriantha</i>	7~(10.34)~13	0.96~1.64~2.53	0.31~0.37~0.49	2.84~4.01~5.45	0.87~1.15~1.66
偏肥燕麦 <i>A. ventricosa</i>	7~(12.06)~17	0.80~1.70~2.33	0.22~0.37~0.51	2.60~3.71~5.53	0.74~1.17~1.48
短燕麦 <i>A. brevis</i>	3~(6.24)~11	2.22~3.12~4.06	0.36~0.45~0.51	2.31~2.75~3.09	1.12~1.28~1.43
<i>A. hispanica</i>	2~(5.22)~8	1.44~2.47~3.16	0.26~0.40~0.51	2.94~4.02~5.80	0.97~1.13~1.34
砂燕麦 <i>A. strigosa</i>	1~(5.94)~13	1.69~2.49~3.13	0.35~0.42~0.52	2.75~3.54~4.66	0.86~1.14~1.40
<i>A. agadiriana</i>	1~(7.66)~15	1.60~2.46~3.29	0.31~0.41~0.51	3.21~4.03~4.97	0.99~1.36~1.80
大西洋燕麦 <i>A. atlantica</i>	4~(8.04)~12	1.28~2.18~2.62	0.28~0.36~0.52	3.43~5.15~6.26	1.04~1.24~1.56
裂稃燕麦 <i>A. barbata</i>	12~(16.54)~20	1.58~1.74~2.02	0.33~0.37~0.40	3.72~4.43~5.27	1.11~1.34~1.79
加拿大燕麦 <i>A. canariensis</i>	1~(8.4)~15	1.45~2.15~2.78	0.31~0.39~0.50	3.20~3.65~4.21	1.04~1.26~1.60
大马士革燕麦 <i>A. damascena</i>	6~(13.18)~19	1.05~1.82~2.34	0.27~0.34~0.41	4.26~5.10~6.67	0.95~1.25~1.86
<i>A. hirtula</i>	14~(19.8)~25	0.92~1.99~2.68	0.27~0.37~0.44	4.20~4.96~6.00	0.95~1.22~1.61
长颖燕麦 <i>A. longiglumis</i>	4~(13.64)~20	1.37~2.44~2.99	0.23~0.40~0.50	2.94~4.62~5.47	1.14~1.36~1.88
<i>A. lusitanica</i>	10~(18.56)~26	1.22~1.68~1.85	0.31~0.36~0.42	4.00~5.06~6.47	0.87~1.20~1.72
沙漠燕麦 <i>A. wiestii</i>	2~(7.56)~13	1.58~2.33~2.84	0.33~0.43~0.52	3.20~4.44~6.21	0.76~1.14~1.48
阿比西尼亚燕麦 <i>A. abyssinica</i>	0~(4.28)~8	2.83~3.53~4.59	0.40~0.48~0.66	2.97~4.20~5.39	0.86~1.16~1.41
瓦维洛夫燕麦 <i>A. vaviloviana</i>	2~(5.58)~9	1.57~2.59~3.29	0.32~0.41~0.48	3.68~4.23~5.21	0.98~1.20~1.36
大燕麦 <i>A. maroccana</i>	1~(7.36)~13	2.17~3.01~3.82	0.31~0.39~0.47	2.86~4.15~5.47	1.07~1.23~1.40
墨菲燕麦 <i>A. murphyi</i>	2~(5.9)~11	1.86~3.27~4.51	0.39~0.46~0.54	2.21~2.79~3.60	1.11~1.30~1.56
岛屿燕麦 <i>A. insularis</i>	5~(9.26)~15	1.46~2.40~3.42	0.31~0.42~0.52	3.02~3.09~4.33	0.87~1.36~1.63
野燕麦 <i>A. fatua</i>	3~(7.14)~14	1.50~2.53~3.78	0.29~0.41~0.53	2.81~3.44~4.76	0.98~1.43~1.77
<i>A. hybrida</i>	5~(9.22)~15	1.90~3.08~5.12	0.29~0.40~0.52	2.98~4.16~5.79	0.83~1.14~1.61
大粒裸燕麦 <i>A. nuda</i>	0~(0)~0	1.67~2.08~2.69	0.36~0.43~0.49	2.84~3.48~4.81	0.91~1.08~1.25
<i>A. occidentalis</i>	7~(13.32)~19	1.18~2.44~4.10	0.30~0.40~0.54	3.14~3.95~4.95	1.03~1.31~1.81
普通栽培燕麦 <i>A. sativa</i>	2~(3.66)~6	1.87~3.57~4.27	0.31~0.47~0.56	2.25~2.72~3.64	1.08~1.32~2.52
野红燕麦 <i>A. sterilis</i>	3~(9.34)~15	2.04~2.64~3.23	0.33~0.42~0.49	2.91~3.50~4.49	1.11~1.30~1.57

LE: 长度; WI: 宽度; TH: 厚度; SH: 形状; FU: 纺锤形; OB: 倒披针形; EL: 椭圆形; SP: 纹饰; I: 条纹; II: 棱纹; III: 网纹; ST: 花柱基宿存; Y: 有; N: 无; MD: 大毛密度; EM: 胚长; EP: 胚比。数据按最小值~平均值~最大值表示。

LE: Length; WI: Width; TH: Thickness; SH: Shape; FU: Fusiform; OB: Oblanceolate; EL: Elliptic; SP: Spermoderm sculpture; I: Striate; II: Ribbed; III: Reticulate; ST: Stylopodium persistence; Y: Yes; N: No; MD: Macrohair density; EM: Length of embryo; EP: Embryo proportion. Data = Minimum ~ Mean ~ Maximum.

2 结果

燕麦属颖果微形态特征包括颖果大小、形状、纹饰、花柱基宿存模式、颖果表面大毛密度、胚比、压扁方式和腹面形态。

2.1 颖果大小

燕麦属颖果大小变异幅度大, 长度、宽度、厚度平均值范围分别为 4.19 (不完全燕麦)~7.84 mm (大燕麦)、0.93 (*Avena lusitanica*)~2.77 mm (普通栽培燕

麦)、0.78 (*A. lusitanica*)~2.13 mm (普通栽培燕麦), 长度、宽度、厚度分别为 2.92 (偏肥燕麦)~10.81 mm (墨菲燕麦)、0.64 (偏肥燕麦和 *A. hirtula*)~3.25 mm (普通栽培燕麦)、0.47 (*A. hirtula*)~2.59 mm (墨菲燕麦), 颖果长度/宽度为 2.72 (普通栽培燕麦)~5.15 (大西洋燕麦), 宽度/厚度为 1.08 (大粒裸燕麦)~1.43 (野燕麦) (表 2)。

2.2 颖果形状

燕麦属颖果包括纺锤形、倒披针形、椭圆形3

种形状。

纺锤形：颖果纺锤状，腹部中央最宽，两端渐尖，长度/宽度>3。包括阿比西尼亚燕麦(图1: A)、*A. agadiriana* (图1: B)、大西洋燕麦(图1: C)、加拿大燕麦(图1: D)、不完全燕麦(图1: E)、大马士革燕麦(图1: F)、异颖燕麦(图1: G)、野燕麦(图1: H)、*A. hispanica* (图1: I)、岛屿燕麦(图1: J)、大穗燕麦(图1: K)、大燕麦(图1: L)、大粒裸燕麦(图1: M)、*A. occidentalis* (图1: N)、野红燕麦(图1: O)、砂燕麦(图1: P)、偏肥燕麦(图1: Q)。

倒披针形：颖果上端近圆形较宽，下端针状突出较窄，长度/宽度>3。包括裂稃燕麦(图 1: R)、*A. hirtula* (图 1: S)、*A. hybrid* (图 1: T)、长颖燕麦(图 1: U)、*A. lusitanica* (图 1: V)、瓦维洛夫燕麦(图 1: W)、沙漠燕麦(图 1: X)。

椭圆形：颖果腹部中央最宽，两端渐细呈圆形，长度/宽度<3，如短燕麦(图 1: Y)、墨菲燕麦(图 1: Z)、普通栽培燕麦(图 1: a)。

2.3 颖果纹饰

燕麦属颖果有条纹、棱纹、网纹 3 种纹饰类型。

条纹：纹饰边缘有脊，中央平坦或凹陷，偶见竖横隔。包括短燕麦(图 2: A)、不完全燕麦(图 2: B)、异颖燕麦(图 2: C)、*A. hirtula* (图 2: D)、岛屿燕麦(图 2: E)、长颖燕麦(图 2: F)、大穗燕麦(图 2: G)、墨菲燕麦(图 2: H)、*A. occidentalis*(图 2: I)、普通栽培燕麦(图 2: J, K)、野红燕麦(图 2: L)、偏肥燕麦(图 2: M)、沙漠燕麦(图 2: N)。

棱纹：纹饰边缘无脊，中央平坦或凸起，偶见竖横隔。包括阿比西尼亚燕麦(图 2: O)、*A. agadiriana* (图 2: P)、大西洋燕麦(图 2: Q)、野燕麦(图 2: R)、*A. hybrid* (图 2: S)、*A. lusitanica* (图 2: T)、大燕麦(图 2: U)。

网纹：纹饰边缘成网状，中央平坦或凹陷，有竖横隔。包括裂稃燕麦(图2: V)、加拿大燕麦(图2: W)、大马士革燕麦(图2: X)、*A. hispanica* (图2: Y)、大粒裸燕麦(图 2: Z)、瓦维洛夫燕麦(图2: a)、砂燕麦(图2: b)。

2.4 颖果花柱基宿存模式

燕麦属颖果顶端花柱基宿存，包括阿比西尼亚燕麦(图 3: A)、大西洋燕麦(图 3: B)、裂稃燕麦(图 3: C)、加拿大燕麦(图 3: D)、不完全燕麦(图 3: E)、大马士革燕麦(图 3: F)、异颖燕麦(图 3: G)、

A. hirtula (图 3: H)、*A. hybrid* (图 3: I)、*A. lusitanica* (图 3: J)、大穗燕麦(图 3: K)、野红燕麦(图 3: L)、偏肥燕麦(图 3: M)、沙漠燕麦(图 3: N)、长颖燕麦(图 1: U, 图 3: T)。

燕麦属颖果顶端无花柱基宿存，包括 *A. agadiriana* (图3: O)、短燕麦(图3: P)、野燕麦(图3: Q)、*A. hispanica* (图3: R)、岛屿燕麦(图3: S)、大燕麦(图3: U)、墨菲燕麦(图3: V)、大粒裸燕麦(图3: W)、*A. occidentalis* (图3: X)、普通栽培燕麦(图3: Y)、砂燕麦(图3: Z)、瓦维洛夫燕麦(图3: a)。

2.5 颖果表面大毛密度

燕麦属颖果在2500 μm^2 表面上有大毛0~26条(表 2)，可分为3类：(1) 低密度为0~9条，包括阿比西尼亚燕麦、*A. hispanica*、大粒裸燕麦、普通栽培燕麦、瓦维洛夫燕麦；(2) 高密度为10~26条，包括裂稃燕麦、*A. hirtula*、*A. lusitanica*；(3) 其余种颖果表面的大毛数量变异幅度大，为1~20条，包括 *A. agadiriana*、大西洋燕麦、短燕麦、加拿大燕麦、不完全燕麦、大马士革燕麦、异颖燕麦、野燕麦、*A. hybrida*、岛屿燕麦、长颖燕麦、大穗燕麦、大燕麦、墨菲燕麦、*A. occidentalis*、野红燕麦、砂燕麦、偏肥燕麦、沙漠燕麦。

2.6 颖果胚比

燕麦属颖果胚比平均值为 0.34 (大马士革燕麦)~0.48 (阿比西尼亚燕麦)，变异范围为 0.22 (大穗燕麦和偏肥燕麦)~0.66 (阿比西尼亚燕麦)。统计分析表明燕麦属颖果长度和胚比间存在显著正相关关系($y=0.446x-0.2503, R^2=0.7526$)，即颖果越长胚比越大(图 4)。

2.7 颖果压扁方式

燕麦属颖果压扁方式主要为背腹压扁，而在阿比西尼亚燕麦、*Avena agadiriana*、不完全燕麦、大马士革燕麦、异颖燕麦、野燕麦、*A. hirtula*、*A. hispanica*、*A. hybrida*、岛屿燕麦、*A. lusitanica*、大粒裸燕麦、砂燕麦、瓦维洛夫燕麦、偏肥燕麦、沙漠燕麦中还出现不压扁、两侧压扁颖果($W/H \leq 1$) (表 2)。燕麦属颖果均为凹腹面，即由腹面两侧向中央凹陷形成一纵行腹沟(图 1)。

2.8 颖果微形态性状演化

在燕麦属叶绿体DNA区段(*trnL-F*和*matK*)严

格一致树中，纺锤形颖果分布在燕麦属7个组中；倒披针形颖果分布在软果燕麦组5种(裂稃燕麦、*A. hirtula*、*A. lusitanica*、长颖燕麦、沙漠燕麦)和埃塞俄比亚燕麦组瓦维洛夫燕麦；椭圆形颖果分布在3个组，分别是厚果燕麦组(墨菲燕麦)、耕地燕麦组(短燕麦)、真燕麦组(普通栽培燕麦)。条纹纹饰颖果分布在除埃塞俄比亚燕麦组之外其余6个组；棱纹纹饰

颖果分布在4个组，分别是软果燕麦组3种(*A. agadiriana*、大西洋燕麦、*A. lusitanica*)、厚果燕麦组大燕麦、埃塞俄比亚组阿比西尼亚燕麦、真燕麦组野燕麦中；网纹纹饰颖果分布在3个组，分别是软果燕麦组3种(裂稃燕麦、加拿大燕麦、大马士革燕麦)、埃塞俄比亚燕麦组瓦维洛夫燕麦、耕地燕麦组2种(*A. hispanica*、砂燕麦)。花柱基宿存分布在5组，分别

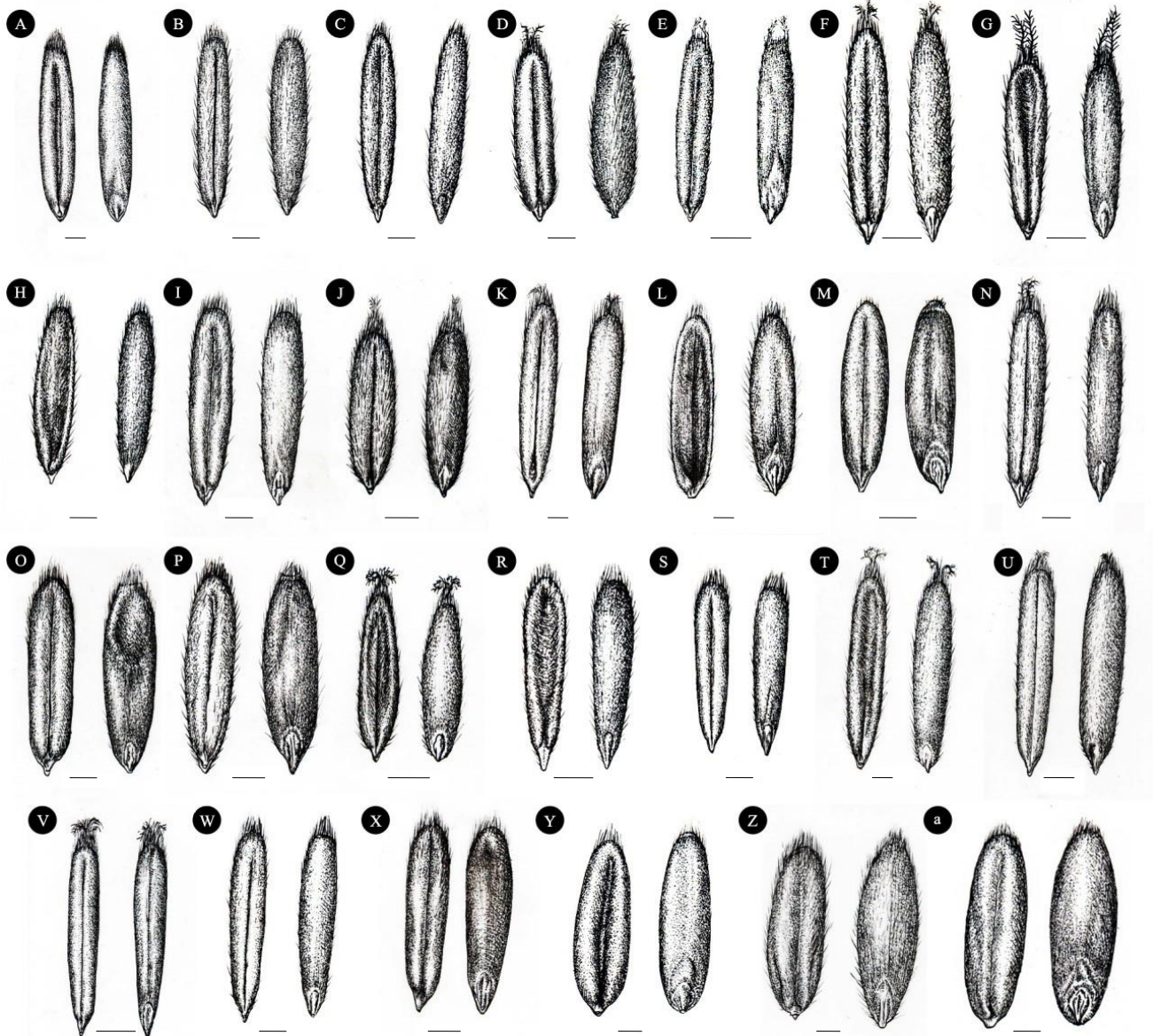


图 1 燕麦属颖果形状。A~Q: 纺锤形; R~X: 倒披针形; Y~a: 椭圆形; A: 阿比西尼亚燕麦; B: *A. agadiriana*; C: 大西洋燕麦; D: 加拿大燕麦; E: 不完全燕麦; F: 大马士革燕麦; G: 异颖燕麦; H: 野燕麦; I: *A. hispanica*; J: 岛屿燕麦; K: 大穗燕麦; L: 大燕麦; M: 大粒裸燕麦; N: *A. occidentalis*; O: 野红燕麦; P: 砂燕麦; Q: 偏肥燕麦; R: 裂稃燕麦; S: *A. hirtula*; T: *A. hybrida*; U: 长颖燕麦; V: *A. lusitanica*; W: 瓦维洛夫燕麦; X: 沙漠燕麦; Y: 短燕麦; Z: 墨菲燕麦; a: 普通栽培燕麦。每组左、右分别为同粒颖果的腹面和背面。标尺=1 mm

Fig. 1 Shape of *Avena* caryopses. A~Q: Fusiform; R~X: Oblanceolate; Y~a: Elliptic; A: *A. abyssinica*; B: *A. agadiriana*; C: *A. atlantica*; D: *A. canariensis*; E: *A. clauda*; F: *A. damascena*; G: *A. eriantha*; H: *A. fatua*; I: *A. hispanica*; J: *A. insularis*; K: *A. macrostachya*; L: *A. maroccana*; M: *A. nuda*; N: *A. occidentalis*; O: *A. sterilis*; P: *A. strigosa*; Q: *A. ventricosa*; R: *A. barbata*; S: *A. hirtula*; T: *A. hybrida*; U: *A. longiglumis*; V: *A. lusitanica*; W: *A. vaviloviana*; X: *A. wiestii*; Y: *A. brevis*; Z: *A. murphyi*; a: *A. sativa*. The left and right of each pair present ventral and dorsal face of the same caryopsis, respectively. Bars = 1 mm

是：多年生燕麦组(大穗燕麦)、偏肥燕麦组(不完全燕麦、异颖燕麦、偏肥燕麦)、软果燕麦组(大西洋燕麦、裂稃燕麦、加拿大燕麦、大马士革燕麦、*A. hirtula*、长颖燕麦、*A. lusitanica*、沙漠燕麦)、埃塞俄比亚组阿比西尼亚燕麦、真燕麦组野红燕麦。燕麦属7个组

中，A基因组谱系的5个组均具有2种或多种形状、纹饰类型、花柱基宿存模式的颖果，而C基因组谱系多年生燕麦组大穗燕麦和偏肥燕麦组不完全燕麦、异颖燕麦和偏肥燕麦颖果具有一致微形态性状——纺锤形、条纹纹饰、花柱基宿存颖果。

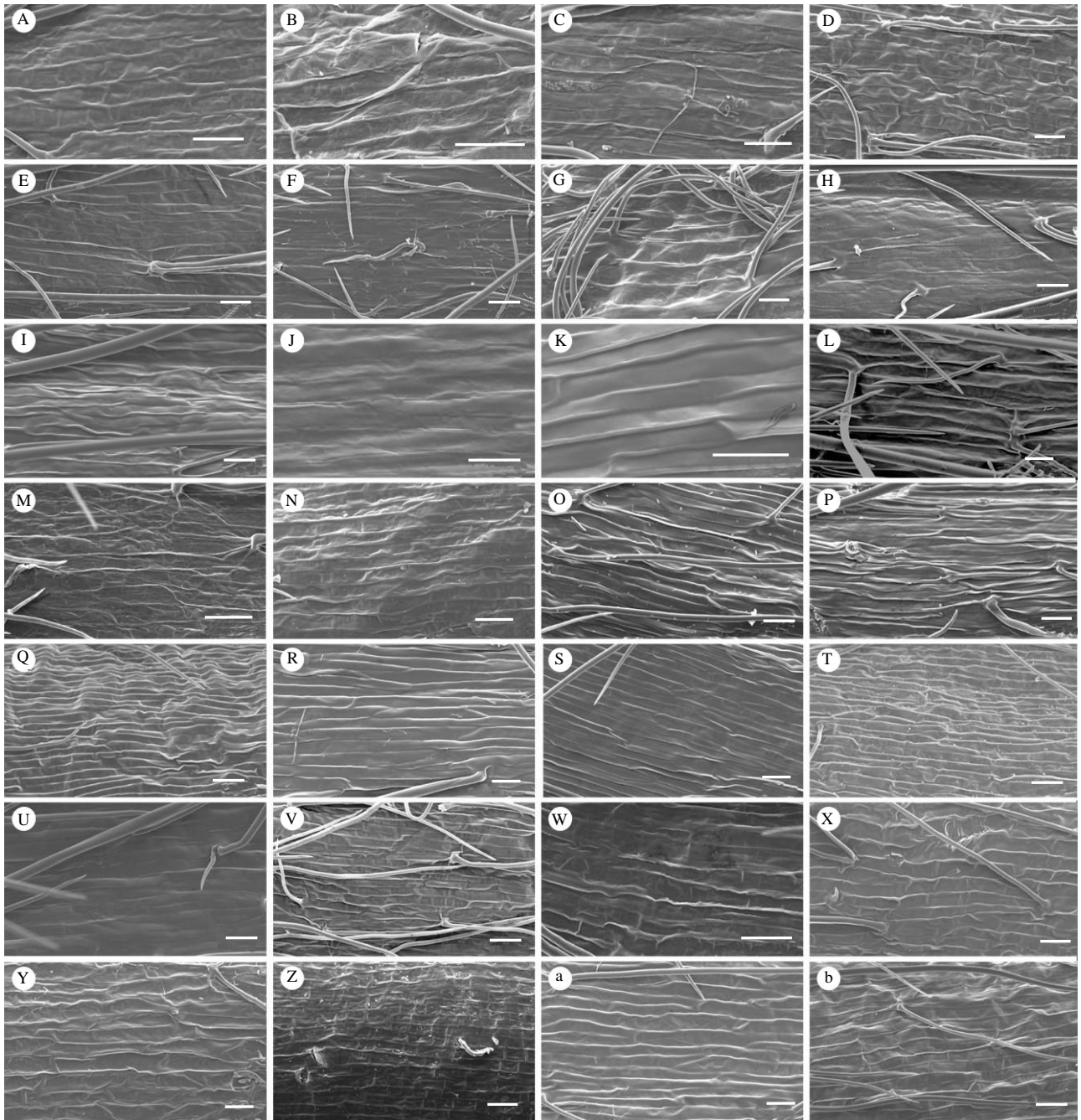


图2 燕麦属颖果纹饰。A~N: 条纹; O~U: 棱纹; V~b: 网纹; A: 短燕麦; B: 不完全燕麦; C: 异颖燕麦; D: *A. hirtula*; E: 岛屿燕麦; F: 长颖燕麦; G: 大穗燕麦; H: 墨菲燕麦; I: *A. occidentalis*; J~K: 普通栽培燕麦; L: 野红燕麦; M: 偏肥燕麦; N: 沙漠燕麦; O: 阿比西尼亚燕麦; P: *A. agadiriana*; Q: 大西洋燕麦; R: 野燕麦; S: *A. hybrida*; T: *A. lusitanica*; U: 大燕麦; V: 裂稃燕麦; W: 加拿大燕麦; X: 大马士革燕麦; Y: *A. hispanica*; Z: 大粒裸燕麦; a: 瓦维洛夫燕麦; b: 砂燕麦。标尺=50 μm

Fig. 2 Sculpture patterns of *Avena* caryopses. A-N: Striate; O-U: Ribbed; V-b: Reticulate; A: *A. brevis*; B: *A. clauda*; C: *A. eriantha*; D: *A. hirtula*; E: *A. insularis*; F: *A. longiglumis*; G: *A. macrostachya*; H: *A. murphyi*; I: *A. occidentalis*; J-K: *A. sativa*; L: *A. sterilis*; M: *A. ventricosa*; N: *A. wiestii*; O: *A. abyssinica*; P: *A. agadiriana*; Q: *A. atlantica*; R: *A. fatua*; S: *A. hybrida*; T: *A. lusitanica*; U: *A. maroccana*; V: *A. barbata*; W: *A. canariensis*; X: *A. damascena*; Y: *A. hispanica*; Z: *A. muda*; a: *A. vaviloviana*; b: *A. strigosa*. Bars = 50 μm

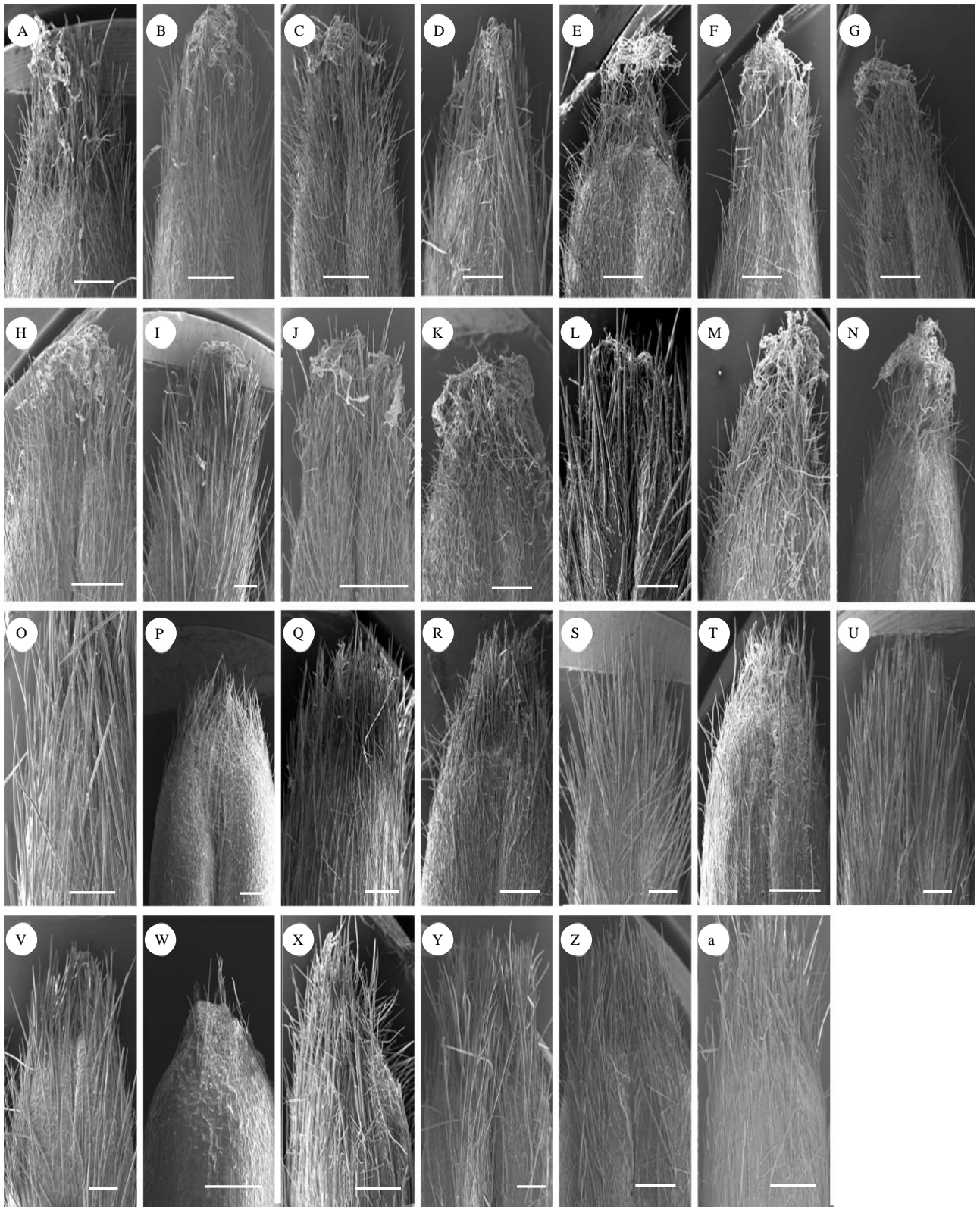


图 3 燕麦属花柱基宿存模式。A: 阿比西尼亚燕麦; B: 大西洋燕麦; C: 裂稈燕麦; D: 加拿大燕麦; E: 不完全燕麦; F: 大马士革燕麦; G: 异颖燕麦; H: *A. hirtula*; I: *A. hybrida*; J: *A. lusitanica*; K: 大穗燕麦; L: 野红燕麦; M: 偏肥燕麦; N: 沙漠燕麦; O: *A. agadiriana*; P: 短燕麦; Q: 野燕麦; R: *A. hispanica*; S: 岛屿燕麦; T: 长颖燕麦; U: 大燕麦; V: 墨菲燕麦; W: 大粒裸燕麦; X: *A. occidentalis*; Y: 普通栽培燕麦; Z: 砂燕麦; a: 瓦维洛夫燕麦。标尺=500 μm

Fig. 3 Stylopodium persistence pattern of *Avena*. A: *A. abyssinica*; B: *A. atlantica*; C: *A. barbata*; D: *A. canariensis*; E: *A. clauda*; F: *A. damascena*; G: *A. eriantha*; H: *A. hirtula*; I: *A. hybrida*; J: *A. lusitanica*; K: *A. macrostachya*; L: *A. sterilis*; M: *A. ventricosa*; N: *A. wiestii*; O: *A. agadiriana*; P: *A. brevis*; Q: *A. fatua*; R: *A. hispanica*; S: *A. insularis*; T: *A. longiglumis*; U: *A. maroccana*; V: *A. murphyi*; W: *A. nuda*; X: *A. occidentalis*; Y: *A. sativa*; Z: *A. strigosa*; a: *A. vaviloviana*. Bars = 500 μm

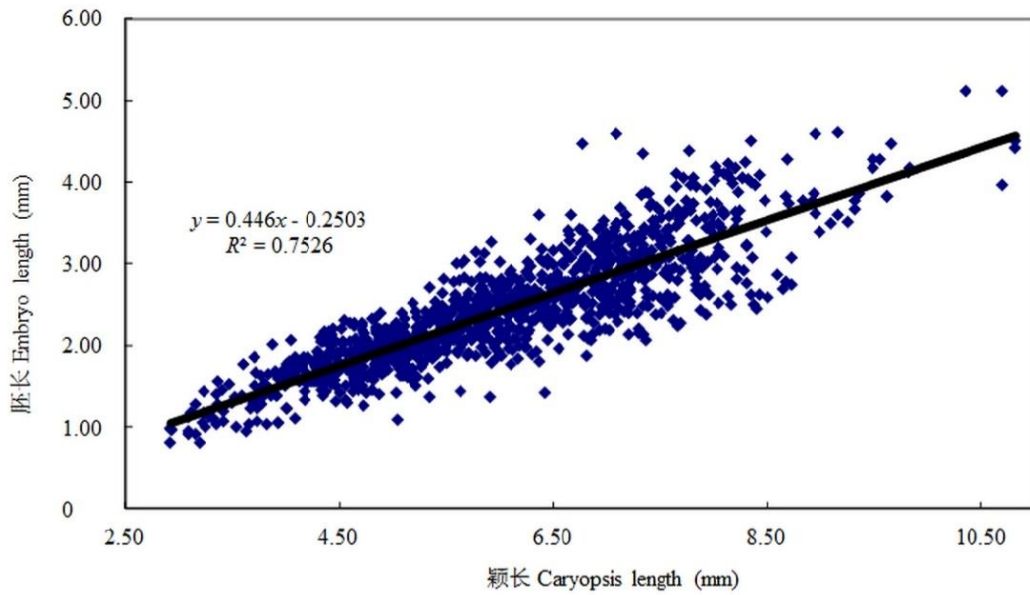


图 4 颖长和胚长相关分析
Fig. 4 Correlation analysis between caryopsis length and embryo length

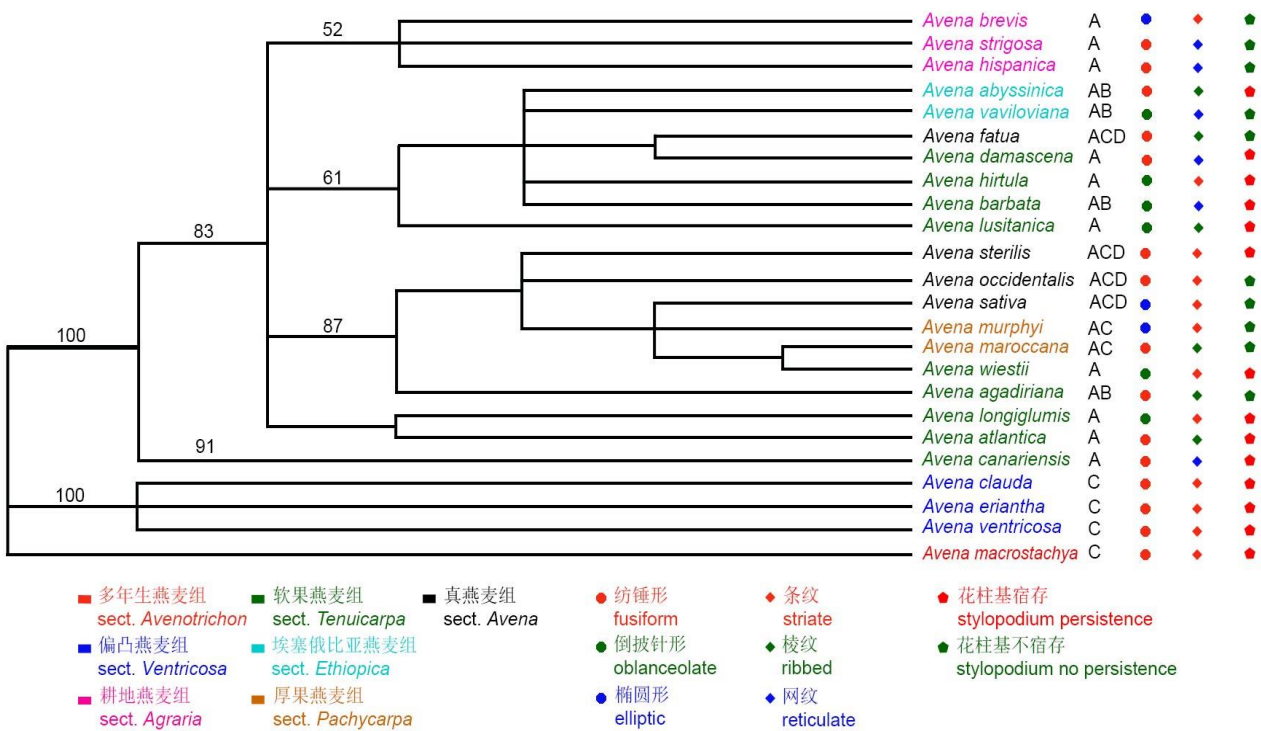


图 5 在基于燕麦属叶绿体DNA区段(*trnL-F*和*matK*)最大简约法获得的严格一致树^[7]上标示颖果微形态性状演化式样。分枝上数字为靴带支持率(>50%); A、AB、ACD和C为基因组类型^[4]。

Fig. 5 Caryopsis micromorphological characters evolution patterns based on strict consensus tree of two chloroplast DNA regions (*trnL-F* and *matK*) of *Avena*^[7]. Bootstrap support (>50%) was marked on branches. A, AB, ACD and C represent genome types^[4].

3 结论和讨论

燕麦属的颖果大小变异大, 长度、宽度、厚度分别为2.92~10.81 mm、0.64~3.25 mm和0.47~2.59 mm;

形状有纺锤形、倒披针形、椭圆形3种; 纹饰有条纹、棱纹、网纹3种; 花柱基有宿存或不宿存2种模式; 2500 μm²表面有大毛0~26条; 为凹腹面颖果且背腹压扁; 胚比为0.22~0.66。

燕麦属颖果形状、纹饰和花柱基宿存模式具有有限的属下分类学意义。C基因组谱系物种——多年生燕麦组大穗燕麦、偏肥燕麦组不完全燕麦、异颖燕麦、偏肥燕麦具有纺锤形、条纹纹饰、花柱基宿存颖果，A基因组谱系5个组均具有2种或多种颖果形状、纹饰类型、花柱基宿存模式。软果燕麦组颖果具有纺锤形和倒披针形2种形状，条纹、棱纹、网纹3种纹饰，花柱基宿存或不宿存2种模式。燕麦属颖果微形态学结果表明，C基因组谱系4物种大穗燕麦、不完全燕麦、异颖燕麦、偏肥燕麦具有形状、纹饰、花柱基宿存模式一致的颖果，推测C基因组谱系内颖果微形态性状变异相对保守，与谱系遗传分化具有一定同步性^[32]，而A基因组23个物种颖果具有2种或多种颖果形状、纹饰类型、花柱基宿存模式，还具有C基因组谱系的颖果微形态性状，推测A基因组谱系内颖果微形态性状变异复杂，与谱系遗传分化不同步^[11]。因此，C基因组谱系得到颖果形态学证据支持，而A基因组谱系未得到颖果形态学证据支持。

纺锤形、条纹纹饰、花柱基宿存颖果在燕麦属系统演化中所处阶段尚需确证。基于植物核型进化趋势由对称向不对称方向发展^[33]，有学者提出燕麦属A基因组二倍体物种经历染色体结构重排产生C基因组祖先，进而分化成现今C基因组二倍体物种^[34]；Peng等^[6]基于5S核糖体DNA序列信息推测两千五百万年前起源的C基因组比三百万年前起源的A基因组古老得多，故A、C基因组进化顺序尚未解决。因此，采用化石记录校正分子钟方法，估测燕麦属特定基因组谱系分化时间，对于揭示燕麦属纺锤形、条纹纹饰、花柱基宿存的颖果微形态性状所处演化阶段值得期待。

燕麦属颖果大小和表面大毛密度具有种间鉴定价值。如C基因组4物种大穗燕麦、不完全燕麦、异颖燕麦、偏肥燕麦颖果具有纺锤形、条纹纹饰、花柱基宿存共同特征，而根据较大的颖果长度变异范围(5.03~7.22~8.72 mm)可将大穗燕麦与另外3种区分开来。大粒裸燕麦的长度为3.72~4.87~6.03 mm，颖果表面光滑几乎无毛，而普通栽培燕麦的长度为5.77~7.51~9.49 mm，颖果2500 μm²表面有大毛2~(3.66)~6条，易辨别这2物种。

燕麦属颖果腹面形态、压扁方式、胚比不具有种间鉴定价值。燕麦属均是凹腹面颖果，与同等大小(长度、宽度)平腹面或者凸腹面颖果相比体积相对缩减，有利于颖果快速发育、成熟^[20,29]，推测与

燕麦属植物在温带、寒带分布区适生期较短相适应。燕麦属大多数物种具有背腹压扁颖果，有些种还有不压扁、两侧压扁颖果，有研究推测禾本科颖果压扁方式的演化无方向性^[35]，足见燕麦属是相对古老类群，同一物种有足够时间演化出压扁方式各异的颖果。胚比体现了胚尤其是中胚轴的发育程度^[19,25]，分布在气候温暖、雨水充足地区的禾本科植物颖果胚比相对较大，如黍亚科菅属(*Themeda* Forssk.)胚比为0.40~0.76^[36]、高粱属(*Sorghum* Moench)为0.45~0.84^[23]，而分布在温带、寒带地区适生期较短物种的胚比相对较小，如早熟禾亚科成员的胚比为0.25~0.33^[19]。燕麦属颖果胚比的变异范围较大(0.22~0.66)，甚至与黍亚科的变异范围有重叠，远超过文献记载早熟禾亚科的变异范围，推测与燕麦属植物分布区广幅的气候变异相适应，暗示燕麦属是具有发达胚(或中胚轴)的早熟禾亚科成员，具备向气候温暖、雨水充足地区扩散的种质潜力。

大穗燕麦是北非阿尔及利亚北部山地特有的多年生物种^[37]，在燕麦属内系统位置孤立，兼具燕麦属群燕麦草属和异燕麦属小穗的形态特征^[38-39]。细胞学研究发现大穗燕麦具有近似祖征的等臂染色体，而C基因组谱系其他3物种(不完全燕麦、异颖燕麦、偏肥燕麦)具有近似衍征的非等臂染色体^[40-41]，暗示C基因组谱系物种存在核型由对称向不对称进化的趋势^[33]。大穗燕麦具有C基因组谱系的颖果特征——纺锤状、条纹纹饰、花柱基宿存颖果，虽然大穗燕麦颖果长度远比C基因组谱系其他3物种大，但与阿比西尼亚燕麦、大燕麦相似，细胞学和颖果微形态证据均支持大穗燕麦是燕麦属相对古老的成员。

大粒裸燕麦(莜麦, $2n=42$, ACD)起源于中国^[42]。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^[2]，而其裸粒特性、穗型、外稃质地等变异性状与普通栽培燕麦差异明显^[43]。大粒裸燕麦和普通栽培燕麦颖果大小、形状、纹饰等特征差异明显，大粒裸燕麦具有相对窄(1.04~1.41~1.63 mm)、纺锤形、网纹纹饰颖果，普通栽培燕麦具有相对宽(2.19~2.77~3.25 mm)、椭圆形、条纹纹饰颖果。颖果微形态证据支持将大粒裸燕麦作为独立种处理较合适。

总的来说，燕麦属颖果形状、纹饰、花柱基宿存模式具有有限的属下分类学意义，颖果大小和表面大毛密度具有种间鉴定价值，而颖果腹面形态、压扁方式、胚比不具有种间鉴定价值。颖果微形态

证据均支持大穗燕麦是燕麦属相对古老的成员, 大粒裸燕麦作为独立种处理比较合适。燕麦属颖果大小、表面大毛密度和胚比变异幅度大, 推测与分布区广幅的气候变异相适应, 凹腹面颖果体积相对缩减, 有利于颖果快速发育、成熟, 推测与燕麦属植物在温带、寒带分布区适生期较短相适应。燕麦属作为比较古老的作物属, 采用分子钟方法估测燕麦属特定基因组谱系分化时间, 对于揭示燕麦属纺锤形、条纹纹饰、花柱基宿存模式的颖果微形态性状所处演化阶段值得期待。

致谢 感谢中国科学院华南植物园胡晓颖高级工程师提供体式显微镜和扫描电子显微镜操作帮助, 感谢刘运笑工程师提供绘图帮助。

参考文献

- [1] BAUM B R. Oats: Wild and Cultivated: A Monograph of the Genus *Avena* L. (Poaceae) [M]. Ottawa: Canada Department of Agriculture, 1977: 1–480.
- [2] 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.
- [3] 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.
- [4] LIU Q, LIU H, LIN L. Research advances on systematics of *Avena* (Pooideae, Poaceae) [J]. J Trop Subtrop Bot, 2014, 22(5): 516–524. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.05.015.
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. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.05.015.
- [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] PENG Y Y, WEI Y M, BAUM B R, et al. Molecular diversity of the 5S rRNA gene and genomic relationships in the genus *Avena* (Poaceae: Aveneae) [J]. Genome, 2008, 51(2): 137–154. doi: 10.1139/G07-111.
- [7] 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.
- [8] 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. doi: 10.1007/s00122-010-1367-9.
- [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] RÖSER M, DÖRING E, WINTERFELD G, et al. Generic realignments in the grass tribe Aveneae (Poaceae) [J]. Schlechtendalia, 2009, 19(1): 27–38.
- [11] LADIZINSKY G. Studies in Oat Evolution: A Man’s Life with *Avena* [M]. Heidelberg: Springer, 2012: 1–96.
- [12] LINNEAN C. *Avena* L. [M]// Linnaeus C. Species Plantarum. Holmiae: Laurentius Salvius, 1753: 79–81.
- [13] MORDVINKINA A I. Cultivars resources of oats [J]. Works App Bot Genet Plant Breeding, 1969, 41(1): 87–93. (in Russian)
- [14] WU Z L, GUO 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.
- [15] JIN S B, ZHUANG Q S. Agricultural Encyclopedia of China: Crops [M]. Beijing: 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.
- [16] BOGDAN A V. Seed morphology of some cultivated African grasses [J]. Proc Int Seed Test Asso, 1966, 31(1): 789–799.
- [17] COLE G T, BEHNKE H D. Electron microscopy and plant systematics [J]. Taxon, 1975, 24(1): 3–15. doi: 10.2307/1218989.
- [18] BARTHLOTT W. Epidermal and seed surface characters of plants: Systematic applicability and some evolutionary aspects [J]. Nord J Bot, 1981, 1(3): 345–355. doi: 10.1111/j.1756-1051.1981.tb00704.x.
- [19] WANG S J, GUO P Z, Li J H. The major types of caryopses of the Chinese Gramineae in relation to systematics [J]. Acta Phytotaxon Sin, 1986, 24(5): 327–345.
王世金, 郭本兆, 李健华. 中国主要禾本科植物颖果形态的基本类型与系统分类 [J]. 植物分类学报, 1986, 24(5): 327–345.
- [20] LIU Q, ZHAO N X, HAO G, et al. Caryopsis morphology of the Chloridoideae (Gramineae) and its systematic implications [J]. Bot J Linn Soc, 2005, 148(1): 57–72. doi: 10.1111/j.1095-8339.2005.

- 00385.x.
- [21] JIANG B, PETERSON P M, LIU Q. Caryopsis micromorphology of *Eleusine* Gaertn. (Poaceae) and its systematic implication [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2011, 19(3): 195–204. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.03.001.
姜斌, PETERSON P M, 刘青. 稃属颖果微形态及其系统学意义 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2011, 19(3): 195–204. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2011.03.001.
- [22] GANDHI D, ALBERT S, PANDYA N. Morphometric analysis of caryopsis in some species of *Eragrostis* (Poaceae) [J]. *Telopea*, 2013, 15(1): 87–97. doi: 10.7751/telopea2013012.
- [23] LIU H, HU X Y, LIU Y X, et al. Caryopsis micromorphological survey of *Sorghum* (Poaceae): Taxonomic implications [J]. *S Afr J Bot*, 2015, 99(1): 1–11.
- [24] SONG X J, HUANG W, SHI M, et al. A QTL for rice grain width and weight encodes a previously unknown RING-type E3 ubiquitin ligase [J]. *Nat Genet*, 2007, 39(5): 623–630.
- [25] SENDULSKY T, FILGUEIRAS T S, BURMAN A G. Fruits, embryos, and seedlings [C]// SODERSTROM T R, HILU K W, CAMPBELL C S, et al. *Grass Systematics and Evolution*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1986: 31–36.
- [26] CLAYTON W D, RENVOIZE S A. Genera *Graminum*: Grasses of the World [J]. *Kew Bull Add Series*, 1986, 13(1): 187–255.
- [27] LIU C J, LIN Q, HE J X. Methods and terminology of study on seed morphology from China [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin*, 2004, 24(1): 178–188.
刘长江, 林祁, 贺建秀. 中国植物种子形态学研究方法和术语 [J]. *西北植物学报*, 2004, 24(1): 178–188.
- [28] STEARN W T. *Botanical Latin* [M]. 4th ed. Newton Abbot: David & Charles, 1992: 1–271.
- [29] TERRELL E E, PETERSON P M. Caryopsis morphology and classification in the Triticeae (Pooideae: Poaceae) [J]. *Smith Contrib Bot*, 1993, 83(1): 1–25. doi: 10.5479/si.0081024X.83.
- [30] KOUL K K, NAGPAL R, RAINA S N. Seed coat microsculpturing in *Brassica* and allied genera (Subtribe Brassicinae, Raphaninae, Moricandiinae) [J]. *Ann Bot*, 2000, 86(2): 385–397. doi: 10.1006/anbo.2000.1197.
- [31] HARRIS J G, HARRIS M W. *Plant Identification Terminology: An Illustrated Glossary* [M]. Spring Lake, Utah, US: Spring Lake Publishing, 2001: 1–302.
- [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, 1971: 1–216.
- [34] RAJHATHY T, THOMAS H. *Cytogenetics of oats (Avena L.)*, Vol. 2(1) [M]. Ottawa, Ontario: Publications of the Genetics Society of Canada, 1974: 1–90.
- [35] STEBBINS G L. *Grass systematics and evolution: Past, present and future* [C]// SODERSTROM R, HILU C S, CAMPBELL C S, et al. *Grass Systematics and Evolution*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1986: 359–367.
- [36] ZHANG Y, HU X Y, LIU Y X, et al. Caryopsis micromorphological survey of the genus *Themeda* (Poaceae) and allied spathaceous genera in the Andropogoneae [J]. *Turk J Bot*, 2014, 38(3): 665–676. doi: 10.3906/bot-1308-27.
- [37] BAUM B R, RAJHATHY T. A study of *Avena macrostachya* [J]. *Can J Bot*, 1976, 54(21): 2434–2439. doi: 10.1139/b76-258.
- [38] ROMERO-ZARCO C. Sinopsis del género *Avena* L. (Poaceae, Aveneae) en España peninsular y Baleares [J]. *Lagascalla*, 1996, 18(2): 171–198. (in Spanish)
- [39] GUARINO L, CHADJA H, MOKKADEM A. Collection of *Avena macrostachya* Bal. ex Coss. et Dur. (Poaceae) germplasm in Algeria [J]. *Econ Bot*, 1991, 45(4): 460–466. doi: 10.1007/BF02930708.
- [40] 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. doi: 10.1007/s11177-005-0120-y.
- [41] WINTERFELD G, DÖRING E, RÖSER M. Chromosome evolution in wild oat grasses (Aveneae) revealed by molecular phylogeny [J]. *Genome*, 2009, 52(4): 361–380. doi: 10.1139/G09-012.
- [42] GENG Y L. *Avena L.* [M]// *Flora Illustrata Plantarum Primarum Sinicarum: Gramineae*. 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(莜麦)(*Avena nuda* L.)起源及分类学问题的探讨 [J]. *植物遗传资源学报*, 2011, 12(5): 667–670.