

评述与展望

Review and Progress

燕麦分类、起源与进化

张洁^{1,2} 李慧霞^{1,2} 黎建辉^{1,2*} 蔡仁祥^{1,2*}

1 浙江农林大学暨阳学院生命科学研究所以, 诸暨, 311800; 2 诸暨市翠溪生物技术研究院, 诸暨, 311800

* 通信作者, Garen@cuixi.org, cairenxiang@cuixi.org

摘要 燕麦是禾本科(Gramineae)燕麦属(*Avena*)的一种禾谷类作物, 拉丁学名为 *Avena sativa* L., 是禾谷类作物中不可多得的医疗保健品。燕麦分布广泛, 但是, 关于燕麦物种起源至今仍无一致定论, 目前比较公认的燕麦起源中心有四个, 即地中海沿岸、伊朗高原、非洲以及中国西部。目前发现并鉴定的燕麦属物种约为 30 个, 其分类学经过 300 多年的发展, 已经发展出一套公认的、基于染色体数目为依据的分类方法, 即 Baum 提出的燕麦分类系统, 是当今燕麦分类的基础, 他将燕麦属分为 7 个组, 共包含 27 个物种。燕麦同与另一种禾谷类作物小麦一样, 分为二倍体燕麦、四倍体燕麦和六倍体燕麦, 但是关于燕麦染色体进化至今仍存在争议。作者试图比较全面的综述自 1700 年建属以来燕麦的分类、起源与进化。

关键词 燕麦, 燕麦属, 起源, 分类, 进化

Classification, Origin and Evolution of Oat

Jie Zhang^{1,2} Huixia Li^{1,2} Jianhui Li^{1,2*} Renxiang Cai^{1,2*}

1 Institute of Life Science, Jiyang College of Zhejiang A&F University, Zhuji, 311800, China; 2 Cuixi Academy of Biotechnology, Zhuji, 311800

* Corresponding author, Garen@cuixi.org, cairenxiang@cuixi.org

DOI: 10.5376/faa.cn.2020.10.0005

Abstract Oats is a cereal crop belonging to Genus *Avena* of the family of Gramineae with the Latin name as *Avena sativa* L., which is a rare health care product in cereal crops. Oats are widely distributed, but there is still no consensus on the origin of oat species. Currently, there are four centers of oat origin, namely the Mediterranean coast, the Iranian plateau, Africa and western China. About 30 species of oats have been discovered and identified. After more than 300 years of development, its taxonomy has developed a set of recognized classification methods based on the number of chromosomes, namely, Baum's oat classification system, which is the basis of today's oat classification. Oats, like the other cereal crops, are divided into diploid oats, tetraploid oats, and hexaploid oats, but the evolution of oat chromosomes remains controversial. The authors attempt to provide a comprehensive overview of the classification, origin, and evolution of oats since its establishment in 1700.

Keywords Oats, *Avena*, Origin, Classification, Evolution

燕麦(*Avena sativa* L.)是禾本科(Gramineae)燕麦属(*Avena*)的一种禾谷类作物, 有时被称为普通燕麦。虽然燕麦适合人类食用, 如燕麦粥和燕麦片, 但最常见的用途之一是作为牲畜饲料。同时, 燕麦是有着极高的营养价值, 是不可多得的医疗保健品(Nwachukwu, 2015; Ho et al., 2016)。

目前发现的燕麦属物种约为 30 个, 因具有丰富的多样性和广泛的适应性, 广泛分布于世界各地, 其最主要的产地在北半球的温带地区。燕麦的多样性中心则位于北纬 20°~40°的狭长地带(Baum, 1977;

本文首次发表在 Field Crop 上, 现依据版权所有人授权的许可协议, 采用 Creative Commons Attribution License, 协议对其进行授权, 再次发表与传播

收稿日期: 2020 年 4 月 18 日; 接受日期: 2020 年 4 月 23 日; 发表日期: 2020 年 4 月 23 日

引用格式: 张洁, 李慧霞, 黎建辉, 蔡仁祥, 2020, 燕麦分类、起源与进化, 美洲农业研究前沿, 10(5): 1-7 (doi: 10.5376/faa.cn.2020.10.0005) (Zhang J., Li H.X., Li J.H., and Cai R.X., 2020, Classification, origin and evolution of oat, Meizhou Nongye Yanjiu Qianyan (Front in American Agriculture), 10(5): 1-7 (doi: 10.5376/faa.cn.2020.10.0005))

Loskutov and Rines, 2011)。但是,关于燕麦的起源,学术界至今没有定论。

截至 2014 年 5 月,仅加拿大植物基因资源库(Plant Gene Resources of Canada)就收集到 27 790 份燕麦属种质资源。这些燕麦种质资源中含有大量的优质基因。以抗病基因为例,二倍体燕麦 *A. strigosa* 及四倍体燕麦 *A. barbata* 中含有抗冠锈病基因(Dinoor and Wahl, 1963; Irigoyen et al., 2004; Cabral et al., 2011; Cabral et al., 2014; Cabral and Park, 2016); 二倍体燕麦 *A. eriantha* 和六倍体燕麦 *A. sterilis* 中均含有抗白粉病基因(Šebesta et al., 2000, Hsam et al., 2014)。除抗病基因外,燕麦野生资源在开花期、生育期等其它农艺性状上都存在丰富的多态性(Loskutov, 2007), 这为选育适应不同生态环境的优质燕麦品种提供了可能。野生资源中的一些优质基因已经成功转移到栽培燕麦,进而培育出具有这些优质基因的新品种(Sadanaga and Simons, 1960; Rines et al., 2007; Aung et al., 2010)。

那么越来越多新发现的,或者新培育的燕麦物种又是如何分类的呢?

1 燕麦的分类

植物分类是一门十分古老的学科,它的目的在于把复杂的各种植物进行鉴定、分类归群、命名,并按系统排列起来,以便认识、研究和利用。物种分类大都经历了从形态学到细胞学的过渡。燕麦属物种分类最早可以追溯到十七世纪,最早在 1700 年,法国植物学家 Toumeffort 根据形态学特征描述了燕麦属物种,并首次确立燕麦属。到了 1753 年,瑞典植物学家 Linnaeus 在其《植物志种》一书中将燕麦分为两类,四个物种,即野生种 *A. fatua*、*A. sterilis* 和栽培种 *A. sativa*、*A. nuda*,并将裸粒型的栽培燕麦(*A. nuda*)独立建种(Linnaeus, 1957)。尽管这个分类至今为止仍然存在争议,但这也拉开了燕麦分类学研究的序幕。

自 Linnaeus 以后,先后有数十位学者对燕麦属物种进行了收集和分类。1841 年,德国植物学家 Petermarm 将燕麦属分为 9 个种,包括新物种 *A. hybrida*。1848 年, Koch (1848)指出,一些被认为是 *A. sterilis* 的衍生物种,其形态特征不同于 *A. sterilis* 及其它栽培燕麦,并根据其地理分布将其命名为新物种 *A. byzantina*。然而,这一观点并没有得到其它科学家的认同。Cosson 和 Durieu de Maisonneuve (1854)认为 *A. byzantina* 和 *A. hybrida* 与 *A. fatua* var. *glabrescens* 同名,并描述了燕麦新物种 *A. occidentalis*,然而,大

多数学者并未将后者视为独立物种,而是归为 *A. meridionalis*。直到 1971 年, Baum (1971)对其形态特征进行了更为详细的描述,并独立建种。

除上述主要栽培燕麦物种及其近缘物种外,其它野生燕麦物种也被相继发现。1771 年,德国自然学家 Schreber (1771)首次描述了燕麦二倍体物种 *A. strigosa*; 1799 年, Pott (1799)描述了第一个燕麦四倍体物种 *A. barbata*。

1.1 形态学分类的发展

尽管不同的燕麦新物种被相继发现,然而并没有发展出一个被广泛认同的系统分类框架。许多后来被认定为同一物种的燕麦材料被划分为不同的物种。如二倍体物种 *A. pilosa* 被 Cosson 和 Durieu de Maisonneuve (1854)描述为另一个物种 *A. eriantha*。同样,根据 Loskutov 和 Rines (2011)在《燕麦(Avena)》一章中叙述,燕麦二倍体物种 *A. strigosa* 被 Malzew (1930)描述为 *A. hispanica*。Cosson 和 Durieu de Maisonneuve (1854)根据花序形态、外稃软毛等形态特征对燕麦进行了较为详细的分类,将燕麦物种归为两个组共计 12 个物种。Kornicke 和 Werner (1885)根据燕麦外稃、内稃颜色,及其与籽粒的附着程度,以及芒数等对栽培燕麦进行了详细的分类。Atterberg (1891)和 Nilsson (1901),根据籽粒大小、数量、颜色等对燕麦进行了详尽的分类。然而这些研究所采用的分类标准,如籽粒大小等,容易受到环境等因素的影响,因此并不能令人满意。

1916 年, Etheridge (1916)发表了第一个美洲地区的燕麦分类系统,根据稃皮颜色等形态特征将燕麦分为八个组。这个系统为那个时代最为详尽的分类系统,此后欧洲各国都以此为模本。1930 年, Malzew (1930)将燕麦分为 *Avenastrum* 和 *Euavena* 两个组,其中 *Avenastrum* 组只包含唯一多年生燕麦种 *A. Macrostachya*, *Euavena* 包含所有一年生燕麦属物种。*Euavena* 进一步分为 *Aristulatae* 和 *Denticulate* 两个亚组,亚组间的物种具有杂交不亲和性,亚组又被进一步细分为不同的系。尽管这些分类系统不能够很好地反映种间的系统发生关系,但他们建立的关于燕麦属不同物种之间形态学特征的详尽描述并由此形成的分类体系为日后更为详尽合理的燕麦系统的建立提供了依据。

1.2 遗传学分类的发展

随着细胞生物学的发展,燕麦分类进入了崭新的时代。1919~1924 年,木原均率先对燕麦物种进行

了细胞学研究。在对 10 个燕麦物种进行细胞学研究后,发现燕麦属物种中包含 3 类具有不同染色体数目的物种,由此将燕麦物种分为三类,即二倍体($n=7$)、四倍体($n=14$)和六倍体($n=21$)。其中二倍体物种有四个,分别是 *A. strigosa*, *A. wiestii*, *A. nudabrevis* 以及 *A. brevis*; 四倍体两个,包括 *A. barbata* 和 *A. abyssinica*; 六倍体四个,包括 *A. sativa*、*A. sterilis*、*A. nuda*、*A. byzantina*。这种以染色体数目为依据的分类方法,是燕麦分类的重大进步,得到了其他分类学者的一致赞同,此后,所有建立起来的分类体系均以此为基础。

随着燕麦新物种的收集与发现,以及当代植物分类依据的改变,原有的燕麦分类系统也得到了相应的补充和发展。如今应用最为广泛的当属 Baum (1971)的燕麦分类系统,在他的专著中,燕麦属物种分为 7 个组,包含 27 个种。与 Malzew (1930)不同的是,他将 *A. ventricosa* 与 *A. clauda* 和 *A. eriantha* 归为同一个组,将 *A. longiglumis* 放置在 *Barbatae* 系列中。

然而, Ladizinsky (2012)对 Baum 的分类系统提出了质疑,因为发现燕麦多个物种之间能够自由杂交,且其后代完全可育,却分属不同的物种。因此, Ladizinsky (2012)根据物种之间的可杂交性,对 Malzew (1930)的分类进行了修订和补充。首先,将燕麦属划分为 13 个物种,将先前认定的多年生物种 *A. macrostachya* 归为异燕麦属 (*Helicotriclaon*),只保留 *Euavena* 组,同时将 *Aristulatae* 亚组分为 *Eubarbatae* 和 *Inaequaliglumes* 两个系, *stipitatae* 合并到 *Inaequaliglumes* 中。尽管如此, Baum 的分类系统依旧被广泛使用,特别是北美地区,采用的分类系统仍然建立在 Baum 的分类体系上,包括加拿大植物基因库 (PRGC) 及美国种质资源库 (USDA-ARS) 查询系统。

2 燕麦起源

燕麦属中物种众多,分布十分广泛,但其多态性最丰富的地区主要分布于北纬 20° 至 40° , 及西经 20° 至东经 90° 之间,即从加那利群岛延伸至地中海盆地,再从中东地区延伸到喜马拉雅山脉 (Murphy and Hoffman, 1992)。但是,关于燕麦物种起源至今仍无一致定论。

目前,随着燕麦研究的不断深入,学术界关于燕麦的起源主要有 4 种观点。最早的观点是在 19 世纪末, De Candolle (1885) 根据燕麦习性,推测燕麦起源于东欧气候温暖的地区或者亚洲西南部,但是这一推断并未得到广泛认同。1926 年, Vavilov (1926) 根据多态性丰富的地区即物种的起源中心这一学说,推

测六倍体燕麦起源于亚洲西南地区,因为这一地区正是六倍体栽培燕麦多态性最为丰富的地区。遗传证据表明, *A. sterilis* 的祖先形式生长在亚洲西南部的新月沃地 (Zhou et al., 1999)。燕麦通常被认为是一种次生作物,由一种最初驯化的谷物杂草进化而来,然后向西传播到更凉爽、更湿润的地区,有利于燕麦生长,最终导致它们在中东和欧洲地区被驯化 (Zhou et al., 1999)。

1930 年, Malzew (1930) 则认为燕麦具有多个起源中心,不同的物种有不同的起源中心, *Denticulatae* 亚组的物种来源于中东地区, *Aristulatae* 亚组则起源于伊比利亚半岛和非洲西南部。到 1974 年, Rajhathy 和 Thomas (1974) 提出一些燕麦物种起源于地中海西岸,且这一结果得到发现于摩洛哥的新物种的支持 (Baum and Fedak, 1985a; 1985b)。

因此,目前比较公认的燕麦起源中心有四个,即地中海沿岸、伊朗高原、非洲以及中国西部。

3 燕麦进化

学者运用传统的染色体组分析方法,如 C 带、G 带,加上现在广泛采用的荧光原位杂交 (FISH, GISH) 方法,鉴定了大多数燕麦属物种的基因组构成 (Rajhathy and Morrison, 1959; Rajhathy and Thomas, 1974; Thomas, 1992; Leggett, 1995)。根据各染色体组的形态,物种间的杂交情况及其杂交后代染色体配对情况,将燕麦染色体分为 A、B、C、D 四种主要的基因组。基因组组成类型有 5 种,二倍体 AA、CC,四倍体 AABB、AACC,和六倍体 AACCCD。同时在 A、C 基因组内部,其核型还存在细微的结构差异,因此将 A 基因组划分 *Ac*、*Ad*、*Al*、*Ap* 和 *As* 五种亚型,将 C 基因组分为 *Cm*、*Cp* 和 *Cv* 三种亚型。

3.1 二倍体燕麦进化

燕麦属二倍体中包含 AA 和 CC 两种类型, A 和 C 基因组也体现了燕麦物种中最主要的基因组差异。根据 Lewis (1966) 提出的差异基因组形成理论, Rajhathy 和 Thomas (1974) 认为,二倍体 CC 的形成是二倍体 AA 染色体结构变异长期累积,某次突变过后,染色体结构重排的结果。这与 Stebbins (1971) 的原始物种的染色体更为对称的理论吻合,在燕麦中, A 基因组拥有更多对称染色体,因此为原始类型 (Leggett and Thomas, 1995)。

然而,上述观点与 Malzew (1930) 的理论相悖。Malzew 则认为二倍体基因组 C 在形态学上更加原

始,其形成在二倍体 A 基因组形成之前。燕麦中唯一的多年生物种 *A. macrostachya* 被认为是燕麦属中最原始的物种(Peng, 2009)。荧光原位杂交结果表明其基因组组成与二倍体 CC 的基因组更为相似(Badaeva et al., 2010),这也从侧面表明 C 基因组为更原始的基因组类型。

3.2 多倍体燕麦进化

燕麦多倍体物种进化,主要包含两个独立的进化路径,分别是含 AB 和 AC 基因组四倍体的形成,以及进一步形成包含 ACD 基因组的六倍体。

目前发现含有 AB 基因组的四倍体物种有 4 个,分别是 *A. barbata*、*A. abyssinica*、*A. vaviloviana* 和 *A. agadiriana*。其中 *A. barbata*、*A. abyssinica* 和 *A. vaviloviana* 被认为来源于同一个共同祖先,而 *A. agadiriana* 则明显不同于其它 AB 基因组四倍体(Badaeva et al., 2010; Loskutov and Rines, 2011)。Thomas (1992) 认为,*A. barbata* 伴随其它物种进入埃塞俄比亚,是另外一个埃塞俄比亚栽培燕麦 *A. abyssinica* 的来源。关于四倍体 AABB 基因组供体物种尚不明确,但多数研究支持 As 基因组二倍体作为其 A 基因组供体 (Rajhathy and Thomas, 1974; Badaeva et al., 2010; Peng et al., 2010a; 2010b; 2010c; Loskutov and Rines, 2011),但由于缺乏含有 B 基因组的二倍体物种,因此其 B 基因组来源缺乏强有力的证据。

目前发现含有 AC 基因组的四倍体物种共有三个,分别是 *A. maroccana*、*A. murphyi* 以及近年来发现的新物种 *A. insularis* (Ladizinsky, 1998)。四倍体 AACC 为异源四倍体,由二倍体 AA 和二倍体 CC 杂交后染色体加倍而成。这个推论主要根据目前仅发现 AA 和 CC 两种二倍体物种,以及原位杂交结果 (Leggett et al., 1994)。大量研究表明,二倍 CC 体作为父本参与到 AC 基因组四倍体的形成 (Murai and Tsunewaki, 1987; Rines et al., 1988; Yan et al., 2014),而不同的 A 基因组二倍体被分别认为是 AC 基因组四倍体的 A 基因组供体 (Ladizinsky and Zohary, 1971; Rajhathy and Thomas, 1974)。

所有六倍体物种均为异源六倍体,其基因组组成被确定为 ACD (Rajhathy and Morrison, 1959)。根据现存的二倍体和四倍体物种,六倍体物种的形成被认为至少经历了两次杂交事件,首先是含有 A 和 C 基因组二倍体物种杂交,经染色体加倍形成四倍体 AACC,然后,新形成的四倍体 AACC 与另一个含 D 基因组的二倍体杂交,染色体再次加倍最终形成

六倍体(Thomas, 1992)。这个假设得到细胞学证据的支持,通过观察六倍体和四倍体 AACC 物种杂交后代花粉母细胞中期染色体配对情况,认定六倍体物种中的 A 和 C 基因组的供体来自四倍体 AACC (Ladizinsky and Zohary, 1971; Ladizinsky and Fainstein, 1977; Ladizinsky, 1998),特别是新发现的四倍体 AACC 新物种 *A. insularis*,其与六倍体形成的杂交后代减数分裂时平均形成 23.2 个交叉,大于其它 AC 基因组四倍体物种与六倍体物种杂交后代形成的交叉(Ladizinsky, 1998)。然而,一些分子学证据表明,这些 AC 基因组四倍体中可能含有 D 基因组 (Peng et al., 2008; Yan et al., 2014),加之目前尚未发现 D 基因组二倍体,因此六倍体物种的形成路径还需要进一步探究。

4 燕麦多倍体进化供体不清

燕麦多倍体供体物种研究已经持续近一个世纪,然而并无一致结论。对于燕麦多倍体中 A 基因组的来源,尽管目前尚未发现任何 A 基因组二倍体的染色体结构能够和多倍体中的 A 基因组完美契合,但多数研究,包括杂交后代染色体配对行为 (Kihara and Nishiyama, 1932; Rajhathy and Morrison, 1960; Marshall and Myers, 1961)、荧光原位杂交 (Jellen et al., 1994; Linares et al., 1998)、及核酸序列比对 (Peng et al., 2010a; 2010b; 2010c; Yan et al., 2014),结果均表明 As 基因组二倍体与多倍体中的 A 基因组匹配程度最高。

C 基因组二倍体包括三种不同的物种,然而都分别被认为是多倍体中 C 基因组的供体物种 (Rajhathy and Thomas, 1974; Chen and Armstrong, 1994; Jellen et al., 1994; Nikoloudakis and Katsiotis, 2008; Peng et al., 2010a)。由于尚未发现含有 B 和 D 基因组的二倍体物种,因此四倍体 AABB 中的 B 基因组以及六倍体 AACCCD 中的 D 基因组来源是目前燕麦进化研究中的焦点问题。

多数研究表明 A、B、D 基因组之间存在很高的同源性,因此有学者认为 B、D 基因组均来自 A 基因组,是 A 基因组的修饰类型 (Leggett, 1995; Linares et al., 1998; Irigoyen et al., 2006)。Linares 等 (1998) 和 Irigoyen 等 (2001) 利用来自 As 基因组二倍体 *A. strigosa* 的重复序列做探针进行原位杂交实验,结果表明,这个重复序列广泛分布于多倍体中的 A 基因组染色体,而 D、B 基因组上却未能检测到,因此成功将 D、B 基因组从 A 基因组中分离,并且此重复序

列同样没能在 Ac 基因组二倍体 *A. canariensis* 和 Ad 基因组二倍体 *A. damascena* 中检测到, 因此这两个 A 基因组二倍体被推测为 D、B 基因组的供体。然而, 由于 FISH 的灵敏度受到拷贝数的限制, 低拷贝的片段并不能被随意检测, 因此这两个物种是否为 D、B 基因组供体还需 D、B 基因组特异探针去进一步证实。

作者贡献

张洁负责文献收集、初稿写作, 黎建辉论文构思、稿件修改和最终定稿; 黎建辉负责稿件的英文翻译及修改和校对; 蔡仁祥进行论文修改。全体作者都阅读并同意最终的文本。

致谢

本研究由诸暨市翠溪生物技术创新研究院《翠溪创新研发项目基金》资助。海南省热带农业资源研究所方宣钧博士对论文收稿进行了深入细致的审读和有益的建议, 作者在此深表感谢。

参考文献

- Atterberg A., 1891, Neues System der Hafervarietäten nebst Beschreibung der nordischen Haferformen, Landw. Ver.-stat., 39: 171-204
- Aung T., Zwer P., Park R., Davies P., Sidhu P., and Dundas I., 2010, Hybrids of *Avena sativa* with two diploid wild oats (Clav6956) and (Clav7233) resistant to crown rust, *Euphytica*, 174(2): 189-198
- Badaeva E.D., Shelukhina O.Y., Diederichsen A., Loskutov I.G., and Pukhalskiy V.A., 2010, Comparative cytogenetic analysis of *Avena macrostachya* and diploid C-genome *Avena* species, *Genome*, 53(2): 125-137
- Badaeva E.D., Shelukhina O.Y., Goryunova S.V., Loskutov I.G., and Pukhalskiy V.A., 2010, Phylogenetic relationships of tetraploid AB-genome *Avena* species evaluated by means of cytogenetic (C-banding and FISH) and RAPD analyses, *Journal of Botany*
- Baum B.R., 1971, Taxonomic studies in *Avena abyssinica* and *A. vaviloviana*, and some related species, *Canadian Journal of Botany*, 49(12): 2227-2232
- Baum B.R., 1977, Oats: wild and cultivated. a monograph of the genus *Avena* L. (poaceae)
- Baum B.R., and Fedak G., 1985a, *Avena atlantica*, a new diploid species of the oat genus from Morocco, *Canadian Journal of Botany*, 63(6): 1057-1060
- Baum B.R., and Fedak G., 1985b, A new tetraploid species of *Avena* discovered in Morocco, *Canadian journal of botany*, 63(8), 1379-1385
- Cabral A.L., and Park R.F., 2016, Genetic analysis of seedling resistance to crown rust in five diploid oat (*Avena strigosa*) accessions, *Journal of applied genetics*, 57(1): 27-36
- Cabral A.L., Gnanesh B.N., Fetch J.M., McCartney C., Fetch T., Park R.F., and Goyal A., 2014, Oat fungal diseases and the application of molecular marker technology for their control, In *Future Challenges in Crop Protection Against Fungal Pathogens* (pp. 343-358), Springer, New York, NY
- Cabral A.L., Singh D., and Park R.F., 2011, Identification and genetic characterisation of adult plant resistance to crown rust in diploid and tetraploid accessions of *Avena*, *Annals of applied biology*, 159(2): 220-228
- Chen Q., and Armstrong K., 1994, Genomic in situ hybridization in *Avena sativa*, *Genome*, 37(4): 607-612
- Cosson M.E., and De Maisonneuve D., 1854, Notes sur quelques Graminees d'Algerie, *Bulletin de la Société Botanique de France*, 1(6): 313-319
- De Candolle A., 1885, *Origin of cultivated plants* (Vol. 48), D. Appleton
- Dinoor A., and Wahl I., 1963, Reaction of non-cultivated oats from Israel to Canadian races of crown rust and stem rust, *Canadian Journal of Plant Science*, 43(3): 263-270
- Etheridge W.C., 1916, A classification of the varieties of cultivated oats (No. 6-10), Cornell University
- Ho H.V.T., Sievenpiper J.L., Zurbau A.L., Mejia S.B., Jovanovski E., Yeung F.A., and Vuksan V., 2016, The Effect of Oat Beta-Glucan on Clinical Lipid Markers for Cardiovascular Disease Risk Reduction: A Systematic Review & Meta-Analysis of Randomized Controlled Trials, *The FASEB Journal*, 30(1 supplement), 289-295
- Hsam S.L., Mohler V., and Zeller F.J., 2014, The genetics of resistance to powdery mildew in cultivated oats (*Avena sativa* L.): current status of major genes. *Journal of applied genetics*, 55(2): 155-162
- Irigoyen M.L., Ferrer E., and Loarce Y., 2006, Cloning and characterization of resistance gene analogs from *Avena* species, *Genome*, 49(1): 54-63
- Irigoyen M.L., Loarce Y., Fominaya A., and Ferrer E., 2004, Isolation and mapping of resistance gene analogs from the *Avena strigosa* genome, *Theoretical and applied genetics*, 109(4): 713-724
- Irigoyen M.L., Loarce Y., Linares C., Ferrer E., Leggett M., and Fominaya A., 2001, Discrimination of the closely related A and B genomes in AABB tetraploid species of *Avena*, *Theoretical and Applied Genetics*, 103(8): 1160-1166
- Jellen E.N., Gill B.S., and Cox T.S., 1994, Genomic in situ hybridization differentiates between A/D- and C-genome chro-

- matin and detects intergenomic translocations in polyploid oat species (genus *Avena*), *Genome*, 37(4): 613-618
- Kihara H., and Nishiyama I., 1932, Different compatibility in reciprocal crosses of *Avena*, with special reference to tetraploid hybrids between hexaploid and diploid species, *Jpn. J. Bot.*, 6: 245-305
- Koch K., 1848, Beitr?ge zu einer Flora des Orients:(Besonderer Abdruck aus der *Linnaea* Bd. XXI. Hft. 3 u. 4 ff., Bd. XXIV. Hft. 3) (Vol. 3). Gebauer
- Kornicke F., and Werner H., 1885, *Handbuch des Getreidebaues*, Berlin, Paul Parey
- Ladizinsky G., 1998, A new species of *Avena* from Sicily, possibly the tetraploid progenitor of hexaploid oats, *Genetic Resources and Crop Evolution*, 45(3): 263-269
- Ladizinsky G., 2012, *Studies in Oat Evolution*, Springer Berlin Heidelberg
- Ladizinsky G., and Fainstein R., 1977, Introgression between the cultivated hexaploid oat *A. sativa* and the tetraploid wild *A. magna* and *A. murphyi*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 19(1): 59-66
- Ladizinsky G., and Zohary D., 1971, Notes on species delimitation, species relationships and polyploidy in *Avena* L., *Euphytica*, 20(3): 380-395
- Leggett J.M., 1995, The genomic structure of *Avena* revealed by GISH, In *Kew Chromosome Conf IV*. HMSO, Kew, England, pp. 133-139
- Leggett J.M., and Thomas H., 1995, Oat evolution and cytogenetics, In *The Oat Crop* (pp. 120-149), Springer, Dordrecht
- Leggett J.M., Thomas H.M., Meredith M.R., Humphreys M.W., Morgan W.G., and King I.P., 1994, Intergenomic translocations and the genomic composition of *Avena maroccana* Gdgr. revealed by FISH, *Chromosome Research*, 2(2): 163-164
- Lewis H., 1966, Speciation in flowering plants. *Science*, 152 (3719): 167-172
- Linares C., Ferrer E., and Fominaya A., 1998, Discrimination of the closely related A and D genomes of the hexaploid oat *Avena sativa* L., *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(21): 12450-12455
- Linnaeus C., 1957, *Species Plantarum: A Facsimile of the First Edition 1753*. Adlard & Son for the Ray Society
- Loskutov I.G., 2007, Oat (*Avena* L.) Distribution, taxonomy, evolution and breeding value, VIR, S-Petersburg
- Loskutov I.G., and Rines H.W., 2011, *Avena. Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*, springer, pp. 108-183
- Malzew A.I., 1930, *Wild and Cultivated Oats: Sectio Euvana Griseb*, Verlag nicht ermittelbar
- Marshall H.G., and Myers W.M., 1961, A Cytogenetic Study of Certain Interspecific *Avena* Hybrids and the Inheritance of Resistance in Diploid and Tetraploid Varieties to Races of Crown Rust 1, *Crop Science*, 1(1): 29-34
- Murai K., and Tsunewaki K., 1987, Chloroplast genome evolution in the genus *Avena*. *Genetics*, 116(4): 613-621
- Murphy J. P., and Hoffman L.A., 1992, The origin, history, and production of oat, *Oat science and technology*, (oatscience-andte), 1-28
- Nikoloudakis N., and Katsiotis A., 2008, The origin of the C-genome and cytoplasm of *Avena* polyploids, *Theoretical and Applied Genetics*, 117(2): 273-281
- Nilsson N.H., 1901, Förteckning öfver de vigtigaste sorterna pa Sveriges utsädes-förenings försöksfält, *Sveriges Utsäde. Tidsskr.*, 2: 66-104
- Nwachukwu I.D., Devassy J.G., Aluko R.E., and Jones P.J.H., 2015, Cholesterol-lowering properties of oat β -glucan and the promotion of cardiovascular health: did health Canada make the right call?, *Applied Physiology, Nutrition, and Metabolism*, 40(6): 535-542
- Peng Y.Y., 2009, Phylogenetic and molecular evolution of oat species, Dissertation for Ph.D., Sichuan Agricultural University, Supervisor: Zheng Y.L., and Wei Y.M., pp. 1-186 (彭远英, 2009, 燕麦属物种系统发育与分子进化研究, 博士学位论文, 四川农业大学, 导师: 郑有良, 魏育明, pp. 1-186)
- Peng Y.Y., Baum B.R., Ren C.Z., Jiang Q.T., Chen G.Y., Zheng Y.L., and Wei Y.M., 2010c, The evolution pattern of rDNA ITS in *Avena* and phylogenetic relationship of the *Avena* species (Poaceae: Aveneae). *Hereditas*, 147(5): 183-204
- Peng Y.Y., Wei Y.M., Baum B.R., and Zheng Y.L., 2008, Molecular diversity of the 5S rRNA gene and genomic relationships in the genus *Avena* (Poaceae: Aveneae), *Genome*, 51(2): 137-154
- Peng Y.Y., Wei Y.M., Baum B.R., Jiang Q.T., Lan X.J., Dai S.F., and Zheng Y.L., 2010b, Phylogenetic investigation of *Avena* diploid species and the maternal genome donor of *Avena* polyploids. *Taxon*, 59(5): 1472-1482
- Peng Y.Y., Wei Y.M., Baum B.R., Yan Z.H., Lan X.J., Dai S.F., and Zheng Y.L., 2010a, Phylogenetic inferences in *Avena* based on analysis of FL intron2 sequences, *Theoretical and applied genetics*, 121(5): 985-1000
- Pott J.F., 1799, *Schrad Journ II*: 315
- Rajhathy T., and Morrison J.W., 1959, Chromosome morphology in the genus *avena*, *Canadian Journal of Botany*, 37 (3): 331-337
- Rajhathy T., and Morrison J.W., 1960, Genome homology in the genus *Avena*, *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 2 (3): 278-285
- Rajhathy T., and Thomas H., 1974, Cytogenetics of oats (*Avena* L.)
- Rines H.W., Gengenbach B.G., Boylan K.L., and Storey K.K.,

- 1988, Mitochondrial DNA diversity in oat cultivars and species, *Crop science*, 28(1): 171-176
- Rines H.W., Porter H.L., Carson M.L., and Ochocki G.E., 2007, Introgression of crown rust resistance from diploid oat *Avena strigosa* into hexaploid cultivated oat *A. sativa* by two methods: direct crosses and through an initial $2x \cdot 4x$ synthetic hexaploid, *Euphytica*, 158(1-2): 67-79
- Sadanaga K., and Simons M.D., 1960, Transfer of Crown Rust Resistance of Diploid and Tetraploid Species to Hexaploid Oats 1, *Agronomy Journal*, 52(5): 285-288
- Schreber J.V., 1771, *Inter Avena sativam frequens occurit, neglecta agricolisque ignota*, *Spicilegium Florae Lipsicae*, Leipzig
- Šebesta J., Roderick H.W., Stojanovic S., Zwatz B., Harder D.E., and Corazza L., 2000, Genetic basis of oat resistance to fungal diseases, *Plant Protection Science*, 36(1): 23-38
- Stebbins G.L., 1971, *Chromosomal evolution in higher plants*, Chromosomal evolution in higher plants
- Thomas H., 1992, Cytogenetics of *Avena*, *Oat science and technology*, 473-507
- Vavilov N.I., 1926, The origin of the cultivation of 'primary' crops, in particular cultivated hemp, *Studies on the origin of cultivated plants*, 221-233
- Yan H.H., Baum B.R., Zhou P.P., Zhao J., Wei Y.M., Ren C.Z., and Peng Y.Y., 2014, Phylogenetic analysis of the genus *Avena* based on chloroplast intergenic spacer psb A-trn H and single-copy nuclear gene *Acc1*, *Genome*, 57(5): 267-277
- Zhou X., Jellen E.N., and Murphy J.P., 1999, Progenitor germplasm of domesticated hexaploid oat, *Crop Science*, 39(4): 1208-1214