

## 研究报告

## Research Report

# 小麦起源、进化与传播, 基于考古学与基因组学的证据

黎建辉<sup>1,2\*</sup> 张洁<sup>1,2</sup> 蔡仁祥<sup>1,2\*</sup>

1 浙江农林大学暨阳学院生命科学研究所, 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** 小麦是禾本科小麦属的一种禾谷类作物, 拉丁学名为 *Triticum aestivum* L., 有二倍体小麦、四倍体小麦和六倍体小麦之分。早在公元前 10 000 年, 小麦在新月沃地就已被驯化, 其向西传播至欧洲的路线已被充分讨论及论证, 而向东传播至中国的路线存在分歧。考古证据表明小麦从西亚传入中国可能存在两条路线, 一条是著名的“丝绸之路”, 另一条是“欧亚草原通道”。小麦演化至今小麦属(*Triticum*)约有 20 余种。其中面包小麦(*T. aestivum*, AABBDD)又称普通小麦, 是栽培最广泛的小麦品种, 又是一种典型的异源六倍体, 学者对其基因组 A、B 和 D 起源的研究非常热衷。其中基因组 A 来源于 *T. urartu* (AA)和基因组 D 来源于 *Aegilops tauschii* 已经被成功鉴定, 而关于基因组 B 起源的研究一直存在争议。最近 North Dakota State University 的研究表明 *Ae. speltoides* 参与了小麦 B 基因组的起源, 但不应被认为是该基因组的唯一供体, 小麦 B 基因组起源可能是多源的, 涉及多个祖先, 包括 *Ae. Speltoides*。本综述基于考古学与基因组学的最新证据, 对小麦起源、进化与传播提出了一些深度的见解。

**关键词** 小麦, 普通小麦, 基因组, 考古证据, 起源与传播

## The Origin, Evolution and Spread of Wheat based on the Evidence of Archaeology and Genomics

Jianhui Li<sup>1,2\*</sup> Jie Zhang<sup>1,2</sup> Renxiang Cai<sup>1,2\*</sup>

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

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

DOI: 10.5376/mpb.cn.2020.18.0008

**Abstract** Wheat is a cereal crop belonging to *Triticum* genus of the family of Gramineae with the Latin scientific name as *Triticum aestivum* L., which is divided into diploid wheat, tetraploid wheat and hexaploid wheat. As early as 10 000 BC, wheat was domesticated in the Fertile Crescent, and its westward spread to Europe was well discussed and argued, while its eastward spread to China was controversial. Archaeological evidence indicates that there may be two routes for wheat to be introduced into China from west Asia, one is the famous "silk road", the other is the "Eurasian steppe passage". Up to now, there are about 20 species of *Triticum*. Among them, bread wheat (*T. aestivum*, AABBDD), also known as common wheat, is the most widely cultivated wheat variety, and also is a typical allohexaploid. Researchers are very enthusiastic about the origin of its genome A, B and D. Among them, genome A derived from *T. urartu* (AA) and genome D derived from *Aegilops tauschii* have been successfully identified, while the study on the origin of genome B has always been controversial. Recent studies by North Dakota State University

本文首次发表在《分子植物育种》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 3 月 18 日; 接受日期: 2020 年 4 月 9 日; 发表日期: 2020 年 4 月 16 日

引用格式: 黎建辉, 张洁, 蔡仁祥, 2020, 小麦起源、进化与传播, 基于考古学与基因组学的证据, 分子植物育种(网络版), 18(1): 1-9 (doi: 10.5376/mpb.cn.2020.18.0001) (Li J.H., Zhang J., and Cai R.X., 2020, The origin, evolution and spread of wheat based on the evidence of archaeology and genomics, Fenzi Zhiwu Yuzhong (Molecular Plant Breeding(online)), 18(1): 1-9 (doi: 10.5376/mpb.cn.2020.18.0001))

showed that *Ae. speltoides* was involved in the origin of wheat B genome, but should not be considered as the only donor of this genome. The origin of wheat B genome might have a polyphyletic origin, involving multiple ancestors, including *Ae. speltoides*. This review provides some insights on the origin, evolution and spread of wheat based on the latest evidences of Archaeology and genomics.

**Keywords** Wheat, Common wheat, Genome, Archaeological evidence, Origin and Spread

小麦(*Triticum aestivum* L.)是禾本科(Gramineae)小麦属(*Triticum*)成员,是全球3大作物之一,和水稻一样,小麦是世界上最受欢迎的主食。作为世界上最早栽培的作物之一,小麦具有从北极地区到赤道、从海平面到海拔约4 000 m (13 000 英尺)青藏高原生长的适应性。

小麦自驯化以来,在人类文明和文化发展上起着重要的作用。小麦的种植面积比任何其他粮食作物都要大(2017年为2.185亿公顷),2017年,世界小麦产量为7.717亿吨,使之成为仅次于玉米的第二高产的谷物,养活全球近40%的人口。全球小麦产量前四的国家依次为中国、印度、俄罗斯和美国(<http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>, 2019年3月28日检索)。世界小麦贸易超过所有其他作物的总和(<http://www.fao.org/faostat/en/#data/TP>, 2019年3月28日检索)。

小麦属(*Triticum*)约有20余种,包括二倍体种类、四倍体种类和六倍体种类,因此有着比其他驯化物种复杂得多的遗传和演化。二倍体小麦为Einkorn,其拉丁名为*T. monococcum*;四倍体小麦则有Durum (*T. durum*)、Emmer (*T. dicoccon*)和Khorasan (*T. turgidum* ssp. *Turanicum* 或者 *T. turanicum*);六倍体小麦品种有普通小麦或面包小麦 (*T. aestivum*, AABB-DD)和Spelt (*T. spelta*)。

*T. aestivum* 是世界上栽培最广泛的小麦品种,也是模式种。一个世纪以来,学术界对于其染色体组B起源始终存在争议,主要有两种观点,部分学者认为起源于粗山羊草 (*Ae. Speltoides*), 还有学者认为起源于 *Aegilops* 物种的多个祖先,但是一直缺乏有力的证据。

小麦是如何演化的? 小麦起源于哪里? 是何路线传播? 面包小麦各染色体组来自哪里? 作者试图以大量的考古资料和研究发现全视角解读小麦的起源与演化。

## 1 小麦起源与传播

### 1.1 小麦起源

西亚新月沃地(图1)为最早栽培小麦的区域,是公认的许多作物物种如豆类、豌豆、大麦、小麦和亚

麻的起源中心(Zohary and Hopf, 2000)。新月沃土是中东的一个新月形区域,横跨今天的伊拉克、以色列、巴勒斯坦领土、叙利亚、黎巴嫩、埃及和约旦,以及土耳其的东南部边缘和伊朗的西部边缘(Haviland et al., 2013)。

早在公元前10 000年,小麦在新月沃地就已被驯化,然而关于最早小麦的驯化更像是一次“偶然”事件。由于农民优先选择野生小麦的突变型,通过种植、反复收获和播种导致了驯化品系的产生。在驯化的小麦中,谷粒更大,种子(在小穗内)在收获期间通过一根坚韧的穗轴附着在穗上,而在野生品种中,一根易断的穗轴可导致穗易碎和分散小穗 (Tanno and Willcox, 2006)。农民对这些性状的选择可能并非有意为之,只是因为这些性状使收集种子变得更容易。然而,这种“偶然”选择是作物驯化的重要组成部分。由于改善小麦作为食物来源的性状还涉及到其自然种子散布机制的丧失,因此,高度驯化的小麦品种无法在野外生存。

大约在公元前8 000年以后,小麦的种植开始扩展到新月沃地(Fertile Crescent)之外。Jared Diamond 追溯了公元前8 800年前始于新月沃地的栽培Emmer的传播。对野生Emmer的考古学分析表明,它最早是在Levant南部种植的,可追溯到公元前9 600年



图1 新月沃地  
Figure 1 Fertile Crescent

(Colledge and Conolly, 2007; Feldman and Kislev, 2007)。野生 Einkorn 的遗传分析表明, 其最初生长在土耳其东南部的 Karacadag 山区。在这一地区附近的聚落遗址, 包括叙利亚的 Abu Hureyra, 发现了年代久远的 Einkorn 考古遗址, 表明在 Karacadag 山区附近, Einkorn 已经被驯化(<https://editors.eol.org/eoearth/wiki/DNA>)。最早的 Einkorn 考古遗址是在 Abu Hureyra 发现的, 碳-14 年代测定可追溯至公元前 7 800 年至 7 500 年(Heun et al., 1997)。

Karacadag Range 附近几个遗址采集的 Emmer 可追溯到公元前 8 600 年(Cayonu)至公元前 8 400 年(Abu Hureyra) 之间, 即新石器时代。除了伊拉克的 ed-Dubb, 在叙利亚 Mount Hermon 附近的 Damascus-basin 发现了 Tell Aswad 早期阶段最早驯化 Emmer 碳-14 年代遗址。Willem van Zeis 和他的助手 Johanna Bakker-Heeres 将这些遗址的年代定为公元前 8 800 年。他们还得出结论说, Tell Aswad 的定居者自己并没有发展出这种形式的 Emmer, 而是从其他不明地方带来的(Ozkan et al., 2002)。

## 1.2 小麦传播

起初, 生活在旧大陆不同区域的人群有着相互独立的饮食习惯和农业系统, 直到大约公元前 5 000 年到公元前 1 500 年间, 被人们称为“主粮全球化”(Food Globalisation in Prehistory) 进程改变了这一现状(Jones et al., 2011; Liu and Jones, 2014)。之后, 起源于不同地区的人口、农牧产品、物质与思想形式交织成一个巨大的欧亚网络, 这也就成为了青铜时代古代世界的基础。

原产于新月沃地的农民与农业向外传播的过程是“主粮全球化”的一个重要组成部分。大约在公元前 5 000 年, 以小麦为代表的“新石器时代基础作物”(the Neolithic founder crops, 除小麦外, 还包括小扁豆、燕麦、大麦、豌豆、胡麻、蚕豆等)传播至地中海南北两岸、欧洲各地(Colledge and Conolly, 2007; Zohary et al., 2012)。从高加索到兴都库什山脉的“新月沃地”以东地区, 这些作物的遗迹出现在巴基斯坦和土库曼斯坦的考古遗址中(Harris, 2010; Petrie, 2015)。

新月沃地的小麦向西传播至欧洲的路线已被充分讨论(Bogaard, 2004; Zohary et al., 2012)。在公元前 6 500 年到达 Greece 和 Cyprus, 公元前 6 000 年后不久到达 Egypt, 公元前 5 000 年到达 Germany 和 Spain。“早期埃及人是面包和烤箱使用的发明者, 并将烘焙发展成为最早的大规模食品生产行业之一”。

公元前 3 000 年, 小麦已经到达 British 群岛和 Scandinavia。

最近的研究试图阐明小麦向东传播至印度和中国的路线, 公元前 6 500~3 000 年小麦到达土库曼斯坦(Miller, 2003; Harris, 2010), 公元前 6 000~3 000 年进入巴基斯坦(Petrie, 2010; Petrie, 2015)。此后公元前 3 000 年, 小麦向东传入印度 (Weber, 1999; Fuller, 2006; Fuller and Murphy, 2014)。公元前 3 000~2 000 年向北沿着“Inner Asian Mountain Corridor”传入阿富汗、塔吉克斯坦、哈萨克斯坦和吉尔吉斯斯坦(Spengler and Willcox, 2013; Motuzaite Matuzeviciute et al., 2015; Spengler, 2015)。

最古老的六倍体小麦已经通过对种子的 DNA 分析得到证实, 可追溯到公元前 6 400~6 200 年前, 是在 *atalh?yü k* 中发现的(Hatice et al., 2016)。第一个可识别的含有足够面筋蛋白用于酵母面包的面包小麦(*Triticum aestivum*)已通过 DNA 分析鉴定, 这是一个来自 Assiros Macedonia 可追溯到公元前 1 350 年左右的谷仓样本(<http://www.sheffield.ac.uk/archaeology/research/wheat/wheat2>)。

## 2 小麦是怎么传入中国的?

小麦是通过哪条路线传入中国、什么时间传入中国、传入中国后是怎么发展的? 这个问题始终困扰着众多小麦研究者。目前, 小麦在商代就已经传入中国是唯一可以确定的, 因为早在公元前 1 400~1 100 年, 甲骨文(中国最古老的文字)中就已经有关于小麦的文字记载(Liu and Chen, 2012)。“来”和“麦”这两个词在甲骨文中都被用来指代一种谷类食品, 这两个字均是象形文字, 形状像一株即将成熟的麦子, 麦穗下垂, 叶片直立(图 2)。众所周知, “来”表示小麦, 但在现代汉语中, 目前尚不清楚“麦”是单独用来表示小麦, 还是指小麦和/或大麦的统称。第三个角色, “牟”, 特指大麦, 但它没有出现在甲骨文中(Qiu, 1989; Zeng, 2005)。

古代文献中关于小麦的记述在先秦时代就非常常见了。但甲骨文和先秦文献都没有记载小麦是什么时候、怎么传到中国来的。因此, 仅靠历史文献是不能解决问题的, 关于解决小麦传入中国的诸多疑问可能在考古学上有着不一样的发现。

### 2.1 小麦进入中国的时间

本世纪以来, 浮选法被引入和应用到中国考古发掘中, 并得到迅速普及, 到目前为止, 已有多达百

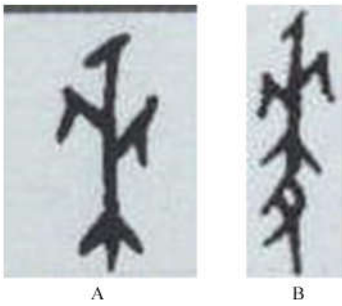


图2 甲骨文“来”和“麦”

注: A: “来”; B: “麦”

Figure 2 Oracle bone script “来” and “麦”

Note: A: “来”; B: “麦”

余处的考古遗址开展过浮选工作,大量的炭化植物遗存被获得,这为考古学的研究提供了包括古代小麦在内一大批珍贵的古代植物遗存资料。拥有小麦遗存的遗址数量很多,年代跨度也很大。

如果将上世纪的偶然发现的和本世纪通过浮选法新发现的小麦考古遗址综合在一起,在中国已经发现三十余处早期小麦遗存的考古遗址,对发现的小麦遗存进行年代测定发现,新疆、青海和河西走廊的小麦可追溯到公元前2000年早期,中部地区则是在公元前2000年晚期(Liu et al., 2016)。值得注意的是,中国东部地区是最早的小麦出现的区域,而不是西部。山东省赵家庄遗址出土的一粒炭化小麦碳-14年代是2562~2209 BC,是中国目前已发现最早的有直接碳-14年代证据的西亚作物遗存(Jin et al., 2008)。

因此,从统计学的角度讲,小麦至少在4000年前就已传入中国。

## 2.2 小麦传入中国的路线

小麦传入中国的时间基本已经确定,但是传入中国的路线存在则存在一定的疑问。小麦传播路线是由西向东,这不成问题,但是根据上述中国考古出土小麦遗存的年代,却发现中国东部山东省赵家庄遗址的小麦遗存最早,其次才是西部新疆、青海和河西走廊,最后才是中部地区。难道小麦不是沿着丝绸之路由西向东传入中国的吗?

众所周知,丝绸之路是中国与欧洲、西亚等地文化交流的主要通道,位于西北地区的河西走廊又是丝绸之路的必经之道,让人很容易就联想到小麦可能沿着丝绸之路传入中国。

实际上,丝绸之路并不是古代东西方文化交流唯一的通道,还存在其他路线,例如,有“海上丝绸之路”,沿着南亚、东南亚和中国东南沿海地区;“南丝

绸之路”,穿过云贵高原和东南亚抵达印度河流域;“欧亚草原通道”,连接蒙古高原、南西伯利亚、中亚和西亚。因此,考虑到中国各地遗址出土小麦遗存的年代,以及小麦从巴基斯坦向北传播的路线和年代,作者指出小麦传入中国的路线可能存在两条路线,一条是丝绸之路(Frachetti, 2012; Liu et al., 2016),另一条则是“欧亚草原通道”。

欧亚草原是世界最大的草原,它西起多瑙河下游,向东跨越中亚北部和南西伯利亚南部,到达蒙古高原,东至呼伦贝尔草原。欧亚草原通道则指的是以欧亚草原为主路径的横贯东西的一条古代文化交流通道。

大约在距今5600~3400年间,欧亚草原上存在着一些早期青铜文化群体,例如分布在南西伯利亚和蒙古高原西部的阿凡纳谢沃文化(Afanasiev Culture),分布在中亚北部和西西伯利亚的安德罗诺沃文化(Andronov Culture)等。实际上,这些考古学文化群体是散布在辽阔的欧亚草原上的许多青铜文化小部落的统称,这些小部落之间不一定有血缘联系或相互承续关系,但却具有共同的文化特征,如畜牧和农耕相辅相成的混合类型经济模式、特征鲜明的草原青铜器,以及半定居半游动的生活方式等。这些共同的文化特征表明这些早期青铜文化群体内部存在着相互联系,而他们之间构成的紧密联系就好像在欧亚草原上形成了一条文化高速路,联结并保障着古代东西方文化相互交流的通畅(赵志军, 2009, 中国社会科学院考古研究所夏商周考古研究室编《三代考古》(三),科学出版社,中国,北京, pp.456~459)。这似乎又暗示小麦传入中国第二条路线“欧亚草原通道”存在极大可能性。

## 3 小麦演化

小麦是如何演化的?祖先是什么物种?

由于缺乏相关史料,学者将目光转向与小麦属亲缘关系最为接近的山羊草属(*Aegilops*)。山羊草属中有一些种形态上与小麦很接近,而且还能与小麦的某些种自然杂交,从而产生新种。有研究认为小麦属与山羊草属可能由一共同原始祖先发展而来,而且可能是同时发生,平行进化的(董玉琛和郑殿升, 2000, 北京:中国农业出版社; Golovnina et al., 2007)。此外,现在已经不存在的原始偃麦草属(*Protoelytrigia*)极有可能是原始小麦的祖先(董玉琛和郑殿升, 2000, 北京:中国农业出版社)。

小麦属与近缘的山羊草属在大约 250 万年前进化分离时, 只有一个种。大约到 100 万年前, 这个种才分化成彼此存在生殖隔离的两个种: Einkorn 和乌拉尔图小麦(*T. urartu*)。直到大约 50 万年前, 野生的 Emmer 由乌拉尔图小麦和拟山羊草 (*Aegilops speltoides*) 克服了生殖隔离发生天然杂交产生。几乎同一时期, 乌拉尔图小麦还与另外一种尚未确定的山羊草属植物 (有学者认为是 *Aegilops speltoides*) 发生天然杂交, 形成了野生的提莫非维小麦(*T. timopheevii*) (Wang et al., 2013)。

大约在 1 万年前, 小麦在新月沃地被驯化(Lev-Yadun et al., 2000)。异源四倍体野生 Emmer (*T. turgidum* ssp. *dicoccoides* (K?rn.) Thell.; genome BBAA] 的初步驯化和随后有稃 Emmer (*T. turgidum* ssp. *dicoccum* Schrank) 的进化, 最终出现可自由脱粒的硬质小麦(*T. turgidum* ssp. *durum* (Desf.) MacKey) (Dubcovsky and Dvorak, 2007)。随后, 驯化 Emmer 与二倍体山羊草(*Aegilops tauschii* Coss, genome DD) 的杂交产生了六倍体面包小麦 (*T. aestivum* L., genome BBAADD) (McFadden and Sears, 1946)。这表野生 Emmer 是所有经济上重要的驯化小麦的直接祖先。

#### 4 面包小麦演化

面包小麦又称普通小麦, 是人类的主要粮食来源, 被认为是一种典型的异源六倍体, 它的起源较为复杂。研究表明, 面包小麦的起源涉及三个二倍体祖先的种间杂交 (Sakamura 1918; Kihara 1919, 1954; Sax 1922; Kihara et al. 1959), 可分为两个连续的异源多倍体化过程(Sakamura, 1918; Kihara, 1924)。

第一次小麦异源多倍体化涉及二倍体 AA 种和二倍体 BB 种, 大约在 36~50 万年前形成四倍体 AABB (Dvorak and Akhunov, 2005; Zhang et al., 2014); 在大约 8 000 年前, 二倍体山羊草(*Aegilops tauschii* Coss, genome DD) 与四倍体小麦(与 *Triticum turgidum* subsp. *durum* 密切相关, genome BBAA) 之间的第二次多倍体化导致了面包小麦(BBAADD) 的形成 (Dvorak and Akhunov, 2005; Brenchley et al., 2012)。这种异源多倍体的进化理论已成功鉴定了面包小麦基因组 A 和 D 的祖先, 其中基因组 A 来源于 *T. urartu* (AA), 基因组 D 来源于 *Ae. tauschii* (Kihara 1944; McFadden and Sears 1946; Dvorak et al. 1993)。

然而, 亚基因组 B 的祖先仍然存在争议, 尽管近一个世纪以来, 人们为解开小麦进化之谜付出了巨大的研究努力。

#### 5 基因组 B 起源

早期对小麦相关野生物种及其与小麦的杂交种进行减数分裂配对、核型分析、植物形态学和地理分布研究发现, *Ae. speltoides* (genome SS) 是小麦 B 基因组最接近的祖先(Jenkins 1929; Pathak 1940; Sarkar and Stebbins 1956; Riley et al. 1958)。与此同时, 在这些早期的研究中, 对基于减数分裂配对的基因组同源评估也提出了问题, 因为 *Ae. speltoides* 被怀疑含有对小麦二倍体化系统(现在称为 Ph(配对同源)基因)具有上位效应的遗传因素(Jenkins 1929; Sarkar and Stebbins 1956; Riley et al. 1958)。Ph 基因限制小麦及其与近源物种形成杂交种的减数分裂同源染色体配对。此外, 人们还假设, 自 B 基因组并入小麦以来, 其祖先形式可能经历了一系列变化(Jenkins 1929; Sarkar and Stebbins 1956)。

在后来的一项研究中, Riley 等(1961)证实了在 *Ae. Speltoides* 中存在某种基因, 该基因抑制了位于小麦染色体 5B 上 Ph1 基因的活性。Dvorak (1972) 在 *Ae. Speltoides* 中鉴定出三种(高, 中, 低)抑制 Ph1 活性的基因型。在这些研究结果的基础上, Kimber 和 Athwal(1972)重新评估了杂种和二倍体的减数分裂配对, 这些杂交种和二倍体涉及对 Ph1 活性具有不同程度抑制作用的小麦和 *Ae. speltoides* 种质, 确定杂交种减数分裂配对的变化是由于 *Ae. speltoides* 种质存在不同的 Ph1 抑制因子。此外, 他们还发现, 染色体在二倍体中 (涉及多倍体小麦和一个低配对的 *Ae. speltoides* 种质) 主要以二价配对, 这与正常的异源多倍体非常相似。因此, 他们得出的结论是 *Ae. speltoides* 不能被认为是小麦 B 基因组的祖先。这一结论也得到了染色体带型 (Gill and Kimber 1974) 和蛋白质电泳图谱(Johnson, 1972) 证据的支持。最近, 三个 Ph1 抑制基因位点分别被鉴定并定位到 *Ae. speltoides* 的 3 号染色体、5 号染色体和 7 号染色体上(Dvorak et al. 2006)。

相比之下, 细胞核和细胞核外基因组 DNA 的分子分析表明, *Ae. speltoides* 或者 *Ae. speltoides* 进化谱系中的一个物种可能是小麦 B 基因组最可能的祖先 (Ogihara and Tsunewaki 1988; Dvorak and Zhang 1990; Sasanuma et al. 1996; Wang et al. 1997; Kilian et al. 2007)。通过对 *Triticum* 和 *Aegilops* 物种的几个基因位点和邻近基因组区域的比较分析, 并没有发现支持这一结论的明确证据(Huang et al. 2002; Salse et al. 2008; Liu et al., 2016)。 *Ae. speltoides* 的 S 基因组

被认为在进化上更接近小麦 B 基因组,而不是 A 和 D 基因组,但在这两项研究中,它作为 B 基因组祖先的候选资格都没有确定。

小麦 B 基因组的遗传变异性显著高于 A 和 D 基因组(Chao et al. 1989; Felsenburg et al. 1991; Siedler et al. 1994; Petersen et al. 2006)。这些发现支持了这样的假设,即小麦 B 基因组通过各种基因组修饰从其祖先分化出来(Jenkins 1929; Sarkar and Stebbins 1956; Blake et al. 1999)。此外,*Ae. speltoides* 的种内遗传变异显著高于 *Sitopsis section* 中其他四种 *Aegilops* 物种,甚至可以与 *section* 中其他四种 *Aegilops* 物种的种间变异相媲美。这似乎支持了 *Ae. speltoides* 可能参与了小麦 B 基因组起源的假设,但是当前的 *Ae. speltoides* 已经偏离了 B 基因组的原始祖先 (Salse et al. 2008)。Zohary 和 Feldman (1962)提出的另一种假说认为,小麦 B 基因组是由 *Aegilops* 物种的多个祖先基因组经过减数分裂同源重组而成的重组基因组。换句话说,小麦 B 基因组可能有一个多源的起源。然而,没有明确的证据来证明这些假设。

尽管对 B 基因组的祖先进行了近一个世纪的深入研究,但尚未发现一个基因组比 *Ae. speltoides* 的 S 基因组与小麦 B 基因组关系更密切的物种。不可避免的,会推测 *Ae. speltoides* 的 S 基因组可能或多或少对小麦 B 基因组的起源和进化有贡献。最新的一项研究采用细胞遗传学和基因组学相结合的方法对 B 和 S 基因组的同源性进行了评估,揭示 *Ae. speltoides* 对小麦 B 基因组起源的贡献,发现了小麦 1B 染色体和 *Ae. speltoides* 的 1S 染色体之间有明显的同源性,但在 B 和 S 基因组的其他染色体之间没有发现明显的同源性;还在小麦 1B 染色体的长臂上发现了一个约 10.46 Mb 的 *Ae. speltoides* 起源片段,且这个染色体片段与 B 基因组的其他部分共同进化。显然,*Ae. speltoides* 参与了小麦 B 基因组的起源,但不应被认为是该基因组的唯一供体。

小麦 B 基因组起源可能是多源的,涉及多个祖先,包括 *Ae. speltoides*,需要来自世界各地的小麦研究者进一步探究。通过了解面包小麦的起源,不仅能提高面包小麦遗传改良水平,对于人工合成小麦的研究也具有推动作用,因为面包小麦基因组的祖先是提高现代小麦经济性状的重要遗传资源 (Salamini et al., 2002; Gulbitt-Onarici et al., 2009; Li et al., 2010; Dudnikov et al., 2014)。

## 作者贡献

黎建辉负责文献收集、初稿写作、论文构思、稿件修改和最终定稿;张洁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初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

- Blake N.K., Leffler B.R., Lavin M., and Talbert L.E., 1999, Phylogenetic reconstruction based on low copy DNA sequence data in an allopolyploid: the B genome of wheat, *Genome*, 42: 351-360
- Bogaard A., 2004, Neolithic Farming in Central Europe: An archaeobotanical study of crop husbandry practices, London and New York: Routledge
- Brenchley R., Spannag M., Pfeifer M., Barker G.L.A., Amore R. D., Allen A.M., McKenzie N., Kramer M., Kerhornou A., Bolser D., Kay S., Waite D., Trick M., Bancroft I., Gu Y., Huo N., Luo M.C., Sehgal S., Kianian S., Gill B., Anderson O., Kersey P., Dvorak J., McCombie R., Hall A., Mayer K. F.X., Edwards K.J., Bevan M.W., and Hall N., 2012, Analysis of the breadwheat genome using whole-genome shotgun sequencing, *Nature*, 491: 705-710
- Chao S., Sharp P.J., Worland A.J., Koebner R.M.D, and Gale M. D., 1989, RFLP-based genetic maps of homoeologous group 7 chromosomes, *Theor Appl Genet.*, 78: 495-504
- Colledge S., and Conolly J., 2007, The Origins and Spread of Domestic Plants in Southwest Asia and Europe, Walnut Creek, CA: Left Coast Press
- Colledge S., and Conolly J., 2007, The origins and spread of domestic plants in southwest Asia and Europe, The origins and spread of domestic plants in southwest Asia and Europe / Left Coast Press ;. pp. 40
- Dubcovsky J., and Dvorak J., 2007, Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication, *Science*, 316(5833): 1862-1866
- Dudnikov A.J., 2014, *Aegilops tauschii* Coss: allelic variation of enzyme-encoding genes and ecological differentiation of the species, *Genetic Resources and Crop Evolution*, 61: 1329-1344
- Dvorak J., 1972, Genetic variability in *Aegilops speltoides* affect-

- ing homoeologous pairing in wheat, *Can J Genet Cytol.*, 14: 371-380
- Dvorak J., and Akhunov E.D., 2005, Tempos of gene locus deletions and duplications and their relationship to recombination rate during diploid and polyploid evolution in the aegilops-triticum alliance, *Genetics*, 171: 323-332
- Dvorak J., and Zhang H.B., 1990, Variation in repeated nucleotide sequences sheds light on the phylogeny of the wheat B and G genomes, *Proc Natl Acad Sci USA.*, 87: 9640-9644
- Dvorak J., Deal K.R., and Luo M.C., 2006, Discovery and mapping of wheat Ph1 suppressors, *Genetics*, 174: 17-27
- Dvorak J., Diterlizzi P., Zhang H.B., and Resta P., 1993, The Evolution of polyploid wheats—identification of the A-genome donor species, *Genome*, 36: 21-31
- Feldman M., and Kislev M.E., 2007, Domestication of emmer wheat and evolution of free-threshing tetraploid wheat, *Israel Journal of Plant Sciences*, 55(3): 207-221
- Felsenburg T., Levy A.A., Galili G., and Feldman M., 1991, Polymorphism of high molecular weight glutenins in wild tetraploid wheat: spatial and temporal variation in a native site, *Isr J Bot.*, 40: 451-479
- Frachetti M.D., 2012, Multiregional emergence of mobile pastoralism and nonuniform institutional complexity across Eurasia, *Current Anthropology*, 53(1): 2-38
- Fuller D.Q., 2006, Agricultural origins and frontiers in South Asia: A working synthesis, *Journal of World Prehistory*, 20(1): 1-86
- Fuller D.Q., and Murphy C., 2014, Overlooked but not forgotten: India as a center for agricultural domestication, *General Anthropology*, 21(2): 1-8
- Gill B.S., and Kimber G., 1974, Giemsa C-banding and the evolution of wheat, *Proc Natl Acad Sci USA.*, 71: 4086-4090
- Golovnina K.A., Glushkov S.A., Blinov A.G., Mayorov V.I., Adkison L.R., and Goncharov N.P., 2007, Molecular phylogeny of the genus *triticum* I, *Plant Systematics and Evolution*, 264(3/4): 195-216
- Gulbittini-Onarici S.E.L.M.A., Sancak C., Sumer S., and Ozcan S., 2009, Phylogenetic relationships of some wild wheat species based on the internal transcribed spacer sequences of nrDNA, *Current Science*, 96: 794-800
- Harris D., 2010, *Origins of Agriculture in Western Central Asia*. Philadelphia: University of Pennsylvania Museum
- Hatice B., Hakki E.E., Anamika P., Kamran K.M., Akkaya M.S., and Biehl P.F., 2016, Ancient dna from 8 400 year-old atalyük wheat: implications for the origin of neolithic agriculture, *PLOS ONE*, 11(3): 1-18
- Haviland W.A., Prins H.E.L., Walrath D., and McBride.B., 2013, *The Essence of Anthropology* (3rd ed.), Belmont, California: Cengage Learning, p.104
- Heun M., Ralf Schofer-Pregl, Klawan D., Castagna R., Accerbi M., Borghi B., and Salamini F., 1997, Site of einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting, *Science*, 278(5341): 1312-1314
- Huang S., Sirikhachornkit A., Su X., Faris J., Gill B., Haselkorn R., and Gornicki P., 2002, Genes encoding plastid acetyl-CoA carboxylase and 3-phosphoglycerate kinase of the *Triticum/Aegilops* complex and the evolutionary history of polyploid wheat, *Proc Natl Acad Sci USA*, 99: 8133-8138
- Jenkins J.A., 1929, Chromosome homologies in wheat and *Aegilops*, *Am J Bot.*, 16: 238-245
- Jin G., Yan D., and Liu C., 2008, Wheat grains are recovered from a Longshan cultural site, Zhaojiazhuang, in Jiaozhou, Shandong Province. *Cultural Relics in China*
- Johnson B.L., 1972, Protein electrophoretic profiles and the origin of the B genome of wheat, *Proc Natl Acad Sci USA.*, 69: 1398-1402
- Jones M., Hunt H., Lightfoot E., Lister D., and Motuzaite-Matuzeviciute G., 2011, Food globalization in prehistory, *World Archaeology*, 43(4): 665-675
- Kihara H., 1919, Ueber cytologische Studien bei einigen Getreidearten. *Spezies-Bastarde des Weizen und Weizenroggen-Bastard*, *Bot Mag.*, 33: 17-38
- Kihara H., 1924, Cytologische und genetische Studien bei wichtigen Getreidearten mit besonderer Rücksicht auf das Verhalten der Chromosomen und die Sterilität in den Bastarden, *Mem Coll Sci Kyoto Imp Univ Ser.*, 1: 1-200
- Kihara H., 1944, Discovery of the DD-analyser, one of the ancestors of vulgare wheat, *Agric Hortic.*, 19: 889-890
- Kihara H., 1954, Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the analyzer-method, *Cytologia*, 19: 336-357
- Kihara H., Yamashita K., and Tanaka M., 1959, Genomes of 6x species of *Aegilops*, *Wheat Inf Serv.*, 8: 3-5
- Kilian B., Zikan H., Deusch O., Effgen S., Brandolini A., Kohl J., Martin W., and Salamini F., 2007, Independent wheat B and G genome origins in outcrossing *Aegilops* progenitor haplotypes, *Mol Biol Evol.*, 24: 217-227
- Kimber G., and Athwal R.S., 1972, A reassessment of the course of evolution in wheat, *Proc Natl Acad Sci USA.*, 69: 912-915
- Lev-Yadun S., Gopher A., and Abbo S., 2000, The cradle of agriculture, *Science*, 288(5471): 1602-1603
- Li X.F., Liu H.Y., Gao J.R., and Wang H.G., 2010, Development of two powdery mildew and stripe rust resistant wheat lines from (*Triticum turgidum* x *Haynaldia villosa* amphiploid) x Synthetic Wheat Hybrids, *Cereal Research Communications*, 38: 307-316

- Liu F., Si H., Wang C., Sun G., Zhou E., and Chen C., and Ma C., 2016, Molecular evolution of Wcor15 gene enhanced our understanding of the origin of A, B and D genomes in *triticum aestivum*, *Scientific Reports*, 6(1): 31706-31715
- Liu L., and Chen X., 2012, *The Archaeology of China: from the late Paleolithic to the early Bronze Age*, Cambridge: Cambridge University Press
- Liu X., and Jones M.K., 2014, Food globalisation in prehistory: top down or bottom up, *Antiquity*, 88: 956-963
- Liu X., Lister D.L., Zhao Z.J., Staff R.A., Jones P.J., Zhou L.P., Pokharia A.K., Petrie C.A., Pathak A., Lu H.L., Matuzeviciute G.M., Bates J., Pilgram T.K., and Jones M.K., 2016, The virtues of small grain size: Potential pathways to a distinguishing feature of Asian wheats, *Quaternary International*, 426: 107-119
- Mcfadden E.S., and Sears E.R., 1946, The origin of *Triticum spelta* and its free-threshing hexaploid relatives, *Journal of Heredity*, 37(4): 81-107
- Miller N.F., 2003, The use of plants at Anau North. In: Hiebert FT, Kurdansakhatov K, editors. *A Central Asian village at the dawn of civilization: Excavations at Anau, Turkmenistan*, Philadelphia: University of Pennsylvania Museum, p.127-138
- Motuzaitė Matuzeviciute G., Preece R.C., Wang S., Colominas L., Ohnuma K., Kume S., Abdykanova A., and Jones M.K., 2015, Ecology and subsistence at the Mesolithic and Bronze Age site of Aigyrzal-2, Naryn valley, Kyrgyzstan. *Quaternary International*, 437: 35-49
- Ogihara T., and Tsunewaki K., 1988, Diversity and evolution of chloroplast DNA in *Triticum* and *Aegilops* as revealed by restriction fragment analysis, *Theor Appl Genet.*, 76: 321-332
- Ozkan H., Brandolini A., Schofer-Pregl R., and Salamini, F (October 2002), "AFLP analysis of a collection of tetraploid wheats indicates the origin of emmer and hard wheat domestication in southeast Turkey", *Molecular Biology and Evolution*. 19 (10): 1797-1801
- Pathak G.N., 1940, Studies in the cytology of cereals, *J Genet.*, 39: 437-467
- Petersen G., Seberg O., Yde M., and Berthelsen K., 2006, Phylogenetic relationships of *Triticum* and *Aegilops* and evidence for the origin of the A, B, and D genomes of common wheat (*Triticum aestivum*), *Mol Phylogenet Evol.*, 39: 70-82
- Petrie C.A., 2010, editor. *Sheri Khan Tarakai and Early Village Life in the Borderlands of Northwest Pakistan* Oxford and Oakville: Oxbow
- Petrie C.A., 2015, Mehgarh, Pakistan. In *The Cambridge world history volume ii - a world with agriculture, 12000 BCE-500 CE*, edited by Barker G., and Goucher C., Cambridge: Cambridge University Press
- Petrie C.A., 2015, Mehgarh, Pakistan. In: Barker G, Goucher C, editors. *The Cambridge world history volume IIDA world with agriculture, 12000 BCE-500 CE*, Cambridge: Cambridge University Press, p. 289-309
- Qiu X.G., 1989, *Gu Wenzhi Lunji [Essays on Ancient Text]*, Beijing: Zhonghua Shuju [Chung Hwa Book Co.]
- Riley R., Kimber G., and Chapman V., 1961, Origin of genetic control of diploid-like behavior of polyploid wheat, *J Hered.*, 52: 22-25
- Riley R., Unrau J., and Chapman V., 1958, Evidence on the origin of the B genome of wheat, *J Hered.*, 49: 90-98
- Sakamura T., 1918, Kurze Mitteilung über die Chromosomenzahlen und die Verwandtschaftsverhältnisse der *Triticum*-Arten, *Bot Mag.*, 32: 150-153
- Salamini F., Ozkan H., Brandolini A., Schafer-Pregl R., and Martin W., 2002, Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East, *Nature Reviews Genetics*, 3: 429-441
- Salse J., Chague V., Bolot S., Magdelenat G., Huneau C., Pont C., Belcram H., Couloux A., Gardais S., Evrard A., Segurens B., Charles M., Ravel C., Samain S., Charmet G., Boudet N., and Chalhou B., 2008, New insights into the origin of the B genome of hexaploid wheat: evolutionary relationships at the SPA genomic region with the S genome of the diploid relative *Aegilops speltoides*, *BMC Genom.*, 9: 555-566
- Sarkar P., Stebbins G.L., 1956, Morphological evidence concerning the origin of the B genome in wheat, *Am J Bot.*, 43: 297-304
- Sasanuma T., Miyashita N.T., and Tsunewaki K., 1996, Wheat phylogeny determined by RFLP analysis of nuclear DNA. 3. Intra- and interspecific variations of five *Aegilops* Sitopsis species, *Theor Appl Genet.*, 92: 928-934
- Sax K., 1922, Sterility in wheat hybrids. II. Chromosome behavior in partially sterile hybrids, *Genetics.*, 7: 513-552
- Spengler R.N., 2015, Agriculture in the Central Asian Bronze Age, *Journal of World Prehistory*, 28(3): 215-253
- Spengler R.N., and Willcox G., 2013, Archaeobotanical results from Sarazm, Tajikistan, an Early Bronze Age Settlement on the edge: Agriculture and exchange, *Journal of Environmental Archaeology*, 18(3):211-221
- Tanno K.I., and Willcox G., 2006, How fast was wild wheat domesticated?, *Science*, 311(5769): 1886-1886
- Wang G.Z., Miyashita N.T., and Tsunewaki K., 1997, Plasmon analyses of *Triticum* (wheat) and *Aegilops*: PCR-single-strand conformational polymorphism (PCR-SSCP) analyses of organellar DNAs, *Proc Natl Acad Sci USA.*, 94: 14570-14577
- Wang J., Luo M.C., Chen Z., You F.M., Wei Y., Zheng Y., and



- Dvorak J., 2013, *Aegilops tauschii* single nucleotide polymorphisms shed light on the origins of wheat D-genome genetic diversity and pinpoint the geographic origin of hexaploid wheat, *New Phytologist*, 198(3): 925-937
- Weber S.A., 1999, Seeds of urbanism: palaeoethnobotany and the Indus Civilization, *Antiquity*, 73: 813-826
- Zeng X.S., 2005, On the spread of wheat in ancient China, *Zhongguo Yinshi Wenhua (Journal of Chinese Dietary Culture)*, 1(1): 99-133 (曾雄生, 2005, 论小麦在古代中国之扩张, *中国饮食文化*, 1(1): 99-133)
- Zhang H.K., Zhu B., Qi B., Gou X.W., Dong, Y.Z., Xu C.M., Zhang B.J., Huang W., Liu C., Wang X.T., Yang C.W., Zhou H., Kashkush K., Feldman M., Wendel J.F., and Liu B., 2014, Evolution of the bbaa component of bread wheat during its history at the allohexaploid level, *The Plant Cell*, 26(7): 2761-2776
- Zohary D., and Hopf M., 2000, *Domestication of Plants in the Old World*, third ed Univ Press Oxford, 531(12): 206
- Zohary D., Feldman M., 1962, Hybridization between amphidiploids and the evolution of polyploids in the wheat (*Aegilops-Triticum*) group, *Evolution*, 16: 44-61
- Zohary D., Hopf M., and Weiss E., 2012, *Domestication of plants in the old world (Fourth Edition)*, Oxford: Clarendon Press
- Zohary D., Hopf M., and Weiss E., 2012, *Domestication of plants in the old world ( Fourth Edition)*, Oxford: Clarendon Press