

燕麦分子育种研究进展

吴斌¹, 郑殿升¹, 严威凯², 申壮壮¹, 晏林¹, 张宗文¹

(¹ 中国农业科学院作物科学研究所, 北京 100081; ² 加拿大农业和农业食品部, 渥太华 K1A 0C6)

摘要: 燕麦是一种主要生长在温带冷凉地区的粮饲兼用作物, 近年来燕麦的营养价值和降低胆固醇特性的发现使人们认识到燕麦及其制品是一种健康食品, 促进了燕麦产业发展, 对燕麦品种培育提出了更高要求。在此背景下, 现代生物技术与常规育种技术结合是满足这一需求的重要途径。本文综述了国内外燕麦分子育种方面的研究进展: (1) 我国燕麦种质资源的收集与遗传多样性研究。我国的燕麦种质资源收集工作起始于 20 世纪 50 年代, 迄今收集并保存了 5282 份燕麦种质资源。对这些资源的遗传多样性分析研究表明, 国内的燕麦种质资源中内蒙古和山西的资源多样性最高; (2) 利用各种分子标记构建燕麦遗传连锁图谱研究; (3) 一些重要农艺性状的 QTL 定位研究以及全基因组关联分析研究。包括产量、含油量、 β -葡聚糖含量、蛋白质含量、抽穗期、抗病基因、抗冻性等重要农艺性状; (4) 标记辅助基因组选择技术在燕麦中的应用; (5) 燕麦遗传工程育种研究进展。同时, 本文将国内的主要研究进展与国外相关的最新研究成果进行了比较, 并对当前分子育种中存在的问题及今后的研究方向进行了探讨, 希望能为今后通过生物技术手段培育燕麦新品种提供一定的参考。

关键词: 燕麦; 分子育种; 分子标记辅助育种; 基因组选择; 基因工程育种

Advances in Molecular Breeding of Oats

WU Bin¹, ZHENG Dian-sheng¹, YAN Wei-kai², SHEN Zhuang-zhuang¹, YAN Lin¹, ZHANG Zong-wen¹

(¹ Institute of Crop Sciences, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081;

² Agriculture and Agri-Food Canada, Ottawa K1A 0C6)

Abstract: Oat (*Avena sativa* L.) is a grass species grown as a grain or forage crop predominantly in temperate short-season regions. In recent decades, the discovery of the nutrient-rich and cholesterol-lowering properties has led to wider appreciation of Oat as health food. Oats are now cultivated worldwide and form an important crop for the people in number of countries. In order to meet the increasing demands by the development of Oat industry, modern Oat breeding requires the combination of modern molecular biology technology and traditional breeding methods. This article reviews world-wide main achievements and challenges in Oat genetics and breeding programs. (1) Collection and genetic diversity analysis of Oat germplasm resource in China. Since the 1950s, China has been collecting oat germplasm throughout the country. As a result, today 5,282 accessions of oats have been collected and stored in the national genebank in Beijing. Genetic diversity analysis found that accessions from Inner Mongolia and Shanxi were the most diverse. (2) Oat genetic linkage map constructed by different kinds of molecular marks, including restriction fragment length polymorphism, amplified fragment length polymorphism, sequence-related amplified polymorphism, simple sequence repeats, and single nucleotide polymorphism. (3) Using bi-parental populations, some important quantitative trait locus, including grain yield, oil content, β -glucan content, protein content, heading date, disease resistance gene, crown freezing tolerance, and other agronomic traits were identified. An alternative approach, genome-wide association studies, which depends on historical linkage disequilibrium generated prior to any experimental work and broken down by many generations, were also applied for some important quantitative trait locus detection in Oat.

收稿日期: 2018-12-11 修回日期: 2019-01-09 网络出版日期: 2019-01-23

URL: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.4996.S.20190121.1701.003.html>

第一作者主要从事燕麦种质资源研究, E-mail: wubin03@caas.cn

基金项目: 农作物种质资源保护与利用专项 (2018NWB036-01); 现代农业产业技术体系 (CARS-07-A1)

Foundation project: Project of Crop Germplasm Resources Protection (2018NWB036-01), Chinese Agricultural Research System (CARS-07-A1)

- (4) Application of marker assisted genomic selection method for some important quantitative traits in elite Oat.
- (5) Research advances on genetic engineering breeding of Oat. Meanwhile, the current problems and prospects of the application of molecular breeding in Oat are also discussed. Thus, we hope that this review will help to find potential strategies of oat improvement and future perspectives for Oat breeding.

Key words: Oat; molecular breeding; molecular markers-assisted breeding; genomic selection; genetic engineering breeding

燕麦是一年生禾本科作物,世界各国栽培种燕麦以六倍体($2n=6x=42$)为主,多为普通燕麦(*Avena sativa* L.)。我国习惯根据收获后子粒稃壳的有无,将普通栽培燕麦分为皮燕麦和裸燕麦(莠麦)。国外主要种植皮燕麦,大部分饲用,少量加工食用。我国栽培的燕麦多为裸燕麦,主要分布在华北、西北和西南高寒地区,子实主要用于食用,秸秆则是优良的饲草,是产区重要的传统粮食作物和饲料、饲草作物。

随着人民生活水平的改善和燕麦营养保健功效知识的宣传,如今燕麦不仅是产地居民的消费口粮,更是人们均衡营养、实行科学饮食的功能食品,近几年燕麦作为平衡膳食、营养保健的消费需求增长迅猛,种植面积不断扩大,对新品种有着迫切的需求^[1]。在国家支持下,我国科研人员在燕麦常规育种方面取得了很大的成就^[2],但以分子标记和基因工程为主要手段的分子育种涉及不多,与其他作物及国外相比明显滞后。分子育种具有高效性和针对性,可弥补常规育种技术的不足,缩短育种周期。本文概述了燕麦分子育种的研究进展,并对现代分子生物学和生物技术在燕麦育种应用中存在的主要问题和应用前景进行了讨论,以供相关研究者借鉴。

1 分子标记辅助选择育种

1.1 遗传多样性与指纹图谱构建研究

无论是常规育种还是分子育种,种质资源都是相关研究的物质基础。我国燕麦种质资源的收集、整理工作始于20世纪50年代末,经过几代人的不懈努力,目前我国拥有燕麦种质资源共5282份,涵盖29个种。在燕麦种质资源评价方面,中国农业科学院原作物品种资源所研究人员在资源收集工作的基础上,对我国2977份燕麦种质进行了综合鉴定,并从中筛选出一批优异的种质供育种研究使用^[3,4]。

核心种质能以最少数量的遗传资源最大限度地代表整个资源群体的遗传多样性,建立核心种质可以提高种质资源的利用率,有利于种质资源的深层次研究。中国农业科学院作物科学研究所小宗作物

课题组根据燕麦农艺性状数据,利用不同的取样方法对国家作物种质库保存的3255份燕麦种质资源进行了比较,确立了先按省份分组,再按比例法确定组内取样量,最后通过聚类结果选择个体的燕麦核心种质最佳取样策略^[5]。利用分子标记对核心种质的遗传多样性研究表明,内蒙古和山西裸燕麦资源多样性最为丰富,东北地区资源独特,西部地区资源遗传结构单一,东欧组群与中国内蒙古组群遗传关系最近,揭示了裸燕麦由山西、内蒙古地区到东欧这一传播途径。裸燕麦国内组群间的遗传多样性水平高于国外组群,这也与我国是栽培大粒裸燕麦起源中心的论断相吻合^[6]。对皮燕麦的主成分分析表明,皮燕麦资源可分为两类,内蒙古、青海以及国外引进资源聚为一类,国内其他地区的资源聚为另一类,两类资源分布相对集中,相互之间渗透少,表明国内与国外材料亲缘关系较远。这也反映了目前我国皮燕麦的生产现状,内蒙古、青海和甘肃等农牧交错地区的皮燕麦生产主要饲用,以满足当地畜牧业的需要,选育的品种多来自同样用于饲用的国外皮燕麦品种资源;而皮燕麦在我国农耕地区生产面积小,所用品种多为地方品种,杂交育种研究较少,相互之间基因交流少^[7]。与国外相比,我国现有的燕麦种质资源多样性不是很丰富,今后应加强国外资源的引进工作。

在国外,Fu等^[8]利用AFLP标记对来自全球79个国家的670份栽培燕麦的核心种质开展了遗传多样性分析,结果表明燕麦的绝大部分(89.9%)的遗传变异存在于不同国家组群中,只有6.2%的变异存在于不同地理区域的组群间。不同来源的材料中,俄罗斯和美国的材料多样性最丰富,而来自地中海的材料与其他材料遗传距离最远。此外,他们的研究也表明分层取样法对燕麦遗传变异研究十分有效。He等^[9]利用61个SSR、201个AFLP和1056个DArT标记对北欧种质库中保存的94份来源于北欧国家和德国的燕麦种质资源进行了遗传多样性分析,这些材料涵盖不同育种时期,包括24份育成100年以上的古老品种以及70份来源于北欧

国家和德国的近现代品种,分析结果表明,从国家来看,挪威的燕麦品种多样性最高,其次是瑞典和芬兰,德国的品种遗传多样性最低,而且北欧国家之间燕麦资源遗传相似度高而与德国燕麦的遗传相似度低,反映出与德国相比,北欧国家之间种质交换和杂交更为频繁。通过这些标记检测到的古老品种特异性等位基因数目(23)远大于新育成品种(6),并且香农信息指数(0.45)也大于新育成品种(0.30),说明北欧的燕麦育种研究在促使地方品种和老品种向现代品种转变的同时降低了燕麦品种的遗传多样性。

1.2 遗传图谱构建

栽培燕麦是异源六倍体,其单倍体由A、C、D 3个染色体组组成。由于燕麦基因组大(12.5 GB)、重复序列、插入序列多、结构复杂^[10],并且与主要作物相比研究投入有限,燕麦的基因组研究以及分子遗传图谱的构建处于比较落后的状态。1995年,O'Donoghue等^[11]利用Kanota×Ogle的杂交后代构建了首张六倍体栽培种燕麦连锁图谱,该图谱包含561个遗传标记,其中大部分(537个)为RFLP分子标记,这些标记组成了38个连锁群,图谱总长度为1482 cM,这一图谱为燕麦遗传育种研究提供了有力工具。此后人们不断利用各种标记对该图谱进行加密完善,需要指出的是,迄今Kanota×Ogle群体依然是燕麦基因组研究的重要材料,许多图谱和标记都来自该群体。

双单倍体(DH, double haploid)品系内完全纯和,是进行遗传作图的理想材料。2008年Tanhuanpää等^[12]首次报道了利用DH群体构建的六倍体燕麦遗传连锁图谱,该图谱由625个DNA分子标记组成,主要是AFLP标记(375个)和SRAP标记(105个)。2012年Tanhuanpää等^[13]又对该图谱进行了完善,在原有标记基础上,新增了433个标记,覆盖长度增加到1688 cM,图谱密度得到进一步的提高。遗传图谱的染色体定位有助于遗传图谱和物理图谱的整合,对燕麦的基因组研究有十分重要的意义。Oliver等^[14]利用Illumina的BeadStation系统将3072个候选SNP标记对6个不同的作图群体作图后整合构建了一张公共图谱,该图谱包括985个SNP标记,21个连锁群,图谱长度为1838.8cM。利用燕麦单体系统杂种群体的SNP缺失分析,Oliver等^[14]确定了21个连锁群所对应每条染色体,为燕麦基因组的高分辨率遗传分析提供了框架。在此基础上,Chaffin等^[15]和Bekele等^[16]利用重测序技

术大规模开发分子标记,不断加密图谱,目前该图谱已经包含99878个分子标记,是目前分子标记密度最高的燕麦遗传图谱。

国内关于燕麦遗传图谱的研究较少,徐微等^[17]以裸燕麦品种元苡麦×555的杂交后代为材料,利用AFLP标记构建了首张裸燕麦遗传连锁图谱,图谱全长1544.8 cM。Song等^[18]构建了首张基于SSR标记的裸燕麦遗传连锁图谱,图谱由22个连锁群组成,全长2070.5 cM,包含208个SSR标记,这也是目前SSR标记最多的燕麦遗传图谱。

遗传图谱研究对于基因组结构、基因定位以及分子标记辅助选择育种研究等诸多方面有着重要用途,与国外相比,我国燕麦遗传图谱仅是一个框架图,标记数目少密度低,研究差距较大。虽然以凝胶为基础的基因型分析平台提供了最佳品质的标记系统,但其低通量的特性限制了实际应用。高通量的技术如GBS、基因芯片等在国外燕麦遗传图谱研究中已经被大规模应用,然而在我国应用较少,严重限制了我国燕麦遗传图谱研究。今后对燕麦图谱研究应积极利用高通量技术,针对我国燕麦特点,大规模开发具有自主知识产权的燕麦分子标记,以建立标记高度饱和、分布均匀、实用价值高的燕麦分子标记连锁图谱。

1.3 重要性状基因的标记和定位

作物中许多重要农艺性状为数量性状,对调控这些重要性状的基因进行定位和克隆有助于育种策略的选择和标记辅助选择育种研究,加速品种改良过程。自从1995年O'Donoghue等^[11]构建了第一张燕麦连锁图之后,有关燕麦的QTL定位研究报道不断涌现,发现了油含量、蛋白质含量、 β -葡聚糖含量、抗病性、粒重、分蘖数、穗粒数、抽穗期、株高等诸多重要性状QTL位点并进行了标记定位。

1.3.1 产量相关 产量是一种复杂的数量性状,是千粒重、穗粒重、分蘖数等诸多性状综合作用的结果,对产量的QTL定位通常也涉及到对这些性状的逐一分解。De Koeyer等^[19]利用TM(Terra×Marion)群体发现了产量相关的3个QTL,其中2个位于TM2(KM11)连锁群,调控子粒大小及长度,另有1个位于TM22(KO5)连锁群,调控子粒宽度。研究还发现TM2(KO11, KM11)连锁群是个基因非常丰富的连锁群,诸如油含量、葡聚糖含量等很多重要性状的QTL都位于这个连锁群上。Herrmann等^[20]利用两个高代回交导入群体对产量、千粒重、小穗数等农艺性状进行了定位研究,检测到6个

与千粒重相关的 QTL, 有 2 个为加性效应, 其中 QKw2.jki-B13 位于与 KO11 同源的 B13 连锁群上, 1 个与小穗数相关的 QTL 位于 A1 连锁群上, 该连锁群与 KO6 同源。3 个与产量相关的 QTL, 其中 2 个位于 A1、B1 连锁群上 (KO6), 表现为加性效应, 另 1 个位于 A12 连锁群, 但此连锁群无法与 KO 群体中的连锁群相对应。

国内宋高原等^[21]以六倍体裸燕麦 578 × 三分三杂交后代群体为材料, 利用 SSR 标记和复合区间作图法对子粒性状进行 QTL 定位, 共检测到 17 个控制子粒长度、宽度、千粒重的 QTL 位点。其中有 4 个的贡献率达到了 10% 以上, 分别是与子粒长有关的 qGL-2 (12.83%)、与子粒宽有关的 qGW-5 (12.92%) 以及与千粒重有关的 qTGW-3 (10.64%) 和 qTGW-4 (10.05%), 被认为是主效基因所在位点。

1.3.2 油含量相关 油含量是燕麦品质的一项重要指标, 饲用燕麦品种需要油含量高, 而食用品种则希望油含量低一些。Kianian 等^[22]首次报道了关于燕麦油含量的 QTL 定位研究, 在 KO 群体中检测到 4 个与油含量相关的 QTL, 有 3 个被定位到连锁群 KO11、KO37 及 KO6, 其中位于 KO11 上的效应值最大; 对另一个重组自交系群体 Kanota × Marion (KM) 的研究也检测到 3 个 QTL 位点, 位于连锁群 KM11、KM22 及 KM5X, 其中位于 KM11 比较作图结果表明 KO11 与 KM11 为同一连锁群, 检测到的 QTL 与标记 Xdo665b 紧密连锁, 说明此连锁群上确实存在一个能够调控油含量的 QTL 主效位点。De Koeyer 等^[19]利用群体 Terra × Marion (TM) 对含油量进行 QTL 定位研究, 在连锁群 TM 5、TM4_16、TM15、TM30 以及未连锁上的标记 bcd1829y 上都检测到与油含量相关的 QTL, TM15 与 KM22 同源, 而 bcd1829y 上的 QTL 与 KO37 同源。Zhu 等^[23]利用 Ogle × MAM17-5 (OM) 群体定位的结果, 检测到 2 个主效 QTL, 分别位于连锁群 OM3 和 OM6, OM3 同源于 KO11 和 KM11, 其上的 QTL 可以解释油含量变异的 30%, 而 OM6 同源于 KO2, 但未见其他人在 KO2 连锁群上检测到含油量 QTL 报道, 由于受到标记有限的影响, 这个 QTL 是否是新的 QTL 还有待进一步确认。Hizbai 等^[24]利用 DArT 标记对 Dal × Exeter (DE) 群体开展了含油量定位研究, 检测到 2 个与所有脂肪酸含量相关的 QTL 位点, 分别位于连锁群 DE7 和 DE13。比较作图显示 DE13 同源于 KO11_41_20_45。乙酰辅酶 A

羧化酶 (ACCCase) 是脂肪酸合成的关键酶。Kianian 等^[22]对燕麦 ACCCase 基因的分析表明, 六倍体燕麦中 ACCCase 基因存在 3 个拷贝, 其中 ACCCaseA 基因座位于 KO11 和 KM11 连锁群上且与两个群体连锁群上的主要油含量 QTL 紧密连锁, 与标记 Xdo665b 距离约 1.3cM, 推测 ACCCaseA 基因在影响燕麦油含量上发挥重要作用。

1.3.3 蛋白质含量相关 Zhu 等^[23]利用 OM 作图群体对燕麦蛋白质含量进行了 QTL 定位研究。通过两年的蛋白质含量数据, 检测到 14 个与蛋白质含量相关的 QTL 位点, 两年中分别有 5 个和 8 个 QTL 和蛋白质含量显著相关, 其中有 2 个位点, 分别位于 OM6 和 OM19 连锁群上, 在两年的数据中都显示出对蛋白质含量有显著影响。不过这些检测到的位点一共只能解释 30%~42% 的表型变异贡献率, 说明还有许多调控蛋白含量的微效位点尚待检测。De Koeyer 等^[19]在 TM 群体 TM5 连锁群上检测到蛋白质含量 QTL, 同时这个 QTL 与皮裸性位点 N1 紧密连锁。另外还在 TM15 连锁群以及独立标记 bcd1829y 上检测到了 QTL 位点。Hizbai 等^[24]在 DE 群体上仅检测到 1 个与蛋白质含量相关的 QTL 位点, 位于与 TM15 同源的 DE17 连锁群上的 oPt-6441 和 oPt-15763 标记之间, 贡献率约为 12%。另外, Oliver 等^[25]对利用普通燕麦和四倍体大燕麦 (*A. magna*) 杂交构建的包含 112 个家系的重组自交系群体, 综合采用 974 个 DArT 标记、26 个微卫星、13 个 SNP 标记共 1017 个分子标记构建了一个包含有 14 个连锁群的燕麦遗传连锁图谱, 图谱总长 1411.1cM, 这是首张利用不同倍性燕麦构建的连锁图谱。由于与普通燕麦相比, 大燕麦蛋白质含量高, 具有很高的营养价值, 这张连锁图谱的构建将为高蛋白质含量的燕麦育种提供重要的参考价值。

由于观测到有些种子贮藏蛋白基因座与抗病基因簇之间的连锁, 病理学家利用这种种子贮藏蛋白中的多态性作为抗性基因存在的筛选标记, 另一方面, 由于燕麦中缺乏可靠标记, 促使研究人员利用已知的基因序列尽可能多地开发分子标记, 因而在燕麦中已定位了几种已知种子贮藏蛋白基因。例如 11S 储存蛋白球蛋白 Glav3、球蛋白 MOG12、燕麦蛋白 (avenin 1-3)、醇溶蛋白 POP6 等^[26-27]。

1.3.4 β-葡聚糖含量相关 β-葡聚糖是燕麦发挥保健作用的主要功能因子, 提高 β-葡聚糖含量是优质食用燕麦育种的一项重要指标。与油含量类似,

不同的育种目标对燕麦 β -葡聚糖含量有着不同的需求,饲用燕麦则希望降低其含量。考虑到 β -葡聚糖检测成本高且程序复杂,因而利用分子辅助选择的方法培育适宜 β -葡聚糖含量的燕麦品种一直是燕麦分子育种研究重点。

Kianian 等^[28]利用 KO、KM 群体对燕麦 β -葡聚糖含量进行了 QTL 定位研究。在 KO 群体中检测到至少 4 个与 β -葡聚糖含量相关的 QTL,其中效应值最大的位于 KO3 连锁群上,其次为 KO6 和 KO13,另有 QTL 位于 KO11、KO14 和 KO17 上。在 KM 群体中检测到 4 个与 KO 群体中相同的 QTL,其中效应值最大的位于 KM14 连锁群上,与 KO11 上的 QTL 同源。需要指出的是,在两个群体中,检测到的 QTL 只能解释 20% 的 β -葡聚糖含量变异,说明仍有大量的 QTL 位点有待发掘。Groh 等^[29]增加标记,对这两个群体重新进行了分析,在 KO27 连锁群上又找到一个新的 QTL 位点。Herrmann 等^[20]利用两个回交群体对 β -葡聚糖含量及一些农艺性状进行了定位研究,在连锁群 A1 和 A10 上检测到 2 个 QTL,其中位于 A1 连锁群上的主效 QTL 与 E37M59 连锁,而在 KO 群体中,E37M59 位于 KO6 连锁群上 Xcdo82 标记附近,而 Kianian 等^[28]也曾报道在 KO6 连锁群上 Xcdo82 标记附近检测到 1 个 β -葡聚糖含量相关 QTL。

中国农业科学院研究人员利用 SSR 标记对燕麦 β -葡聚糖含量进行了 QTL 定位研究,检测到 4 个与 β -葡聚糖含量相关的 QTL,分别位于连锁群 LG20、23、25,所检测到的 QTL 的表型贡献率约为 44%,尽管比 Kianian 等人检测到的结果要高,但 QTL 对表型的总贡献率仍然偏低,说明仍有 QTL 位点有待发掘。但是由于国内外研究所用的材料和标记都不相同,二者的燕麦 β -葡聚糖 QTL 位点是否相同仍有待研究^[30]。同时课题组还通过同源克隆的方法克隆了调控 β -葡聚糖合成的 *Csl* 基因家族成员,并且利用基因芯片和 KASP 技术结合燕麦公共图谱对这些基因在染色体上的位置进行了分析研究,结果表明,这些基因分布于燕麦不同的染色体,*AsCslF9* 位于燕麦 1C 染色体上(KO3_13_27),*AsCslF3* 和 *AsCslF6* 位于 14D 染色体上,*AsCslF4*、*AsCslF8* 和 *AsCslH* 位于染色体 20D(KO14),这和前人关于燕麦 β -葡聚糖 QTL 定位研究的结果有所吻合。

1.3.5 抗病性相关 冠锈病是影响燕麦产量的重要病害之一,冠锈病抗性基因的定位及发掘对抗冠锈病燕麦育种有着十分重要的意义。Penner 等^[31]

首次利用 RAPD 技术,鉴定出了一个与 *Pg3* 位点紧密连锁的标记。Wight 等^[32]用 3 个 $F_{2,3}$ 群体对燕麦的抗冠锈病基因 *Pc38*、*Pc39*、*Pc48* 进行 QTL 定位,分别发现 10 个与 *Pc38*, 3 个与 *Pc39* 以及 6 个与 *Pc48* 相关的标记。McCartney 等^[33]将抗冠锈病基因 *Pc91* 定位到一个包含有 44 个 DArT 标记的连锁群上,并将相关的 DArT 标记转化成 SCAR 标记,得到了 5 个稳定的 SCAR 标记。Gnanesh 等^[34]利用 OT3019 \times Morton 的杂交后代群体,对新发现的燕麦抗冠锈病资源 Morton 中包含的抗冠锈病基因进行了 QTL 定位研究,大田和温室中的鉴定试验表明 Morton 的抗冠锈病性状受单基因控制,这个新发现的基因被命名为 *PcKM*,前期研究表明这个基因与一个 RAPD 标记紧密连锁,随后这个 RAPD 标记被回收测序后转化成为 SCAR 标记,利用遗传作图群体 Kanota \times Ogle 以及公共图谱对 SCAR 标记进行了定位,表明该标记位于燕麦 12D 染色体上。借助于其他作图群体以及公共图谱,Gnanesh 进一步开发了与抗冠锈病性状紧密连锁的 *PcKMSNP1* 标记,并对标记的可靠性进行了验证。MN841801 是很早就已经发现的一个抗冠锈病的株系,但其冠锈病抗性基因在基因组上的位置却并不清楚。Lin 等^[35]利用小麦和燕麦的 SNP 芯片和 KASP 技术对 AC Assiniboia \times MN841801 杂交重组自交系中的抗冠锈病基因进行了 QTL 定位研究,结果表明,尽管小麦 SNP 芯片在燕麦中的多态性不高,但其中多态性的标记能很好的整合到遗传图谱中,冠锈病抗性基因的主效 QTL 被定位到 14D 染色体上,命名为 *QPc.crc-14D*,能解释 76% 的表型效应,有两个 SNP 标记 GMI_GBS_90753 和 GMI_ES14_c1439_83 与其紧密连锁,在其他两个 RIL 群体(AC Medallion \times MN841801 和 Makuru \times MN841801)中对该基因 QTL 定位也证实了这一结果。

在抗白粉病燕麦种质资源研究领域,Okon 等^[36]用 20 种白粉病病原对 *Avena sterilis* L.、*A. fatua* L.、*A. sativa* L.、*A. maroccana* Gand. 和 *A. murphyi* Ladiz. 5 个不同种共计 67 份资源进行了白粉病抗性研究,结果表明在所鉴定的材料中,*A. maroccana* Gand. 对白粉病的抗性最强,而 *A. murphyi* Ladiz. 和 *A. sterilis* L. 对白粉病也有很好的抗性,这也表明在野生燕麦资源中蕴藏着我们目前尚不知晓的白粉病抗性基因。Mohler 等^[37]利用比较基因组学与 AFLP 技术,将燕麦抗白粉病基因 *Eg-3* 定位到燕麦 Kanota \times Rollo 群体 KR17 连锁群的长臂上,位

于标记 cmwg706 和 cmwg733 之间。Hsam 等^[38]利用 AFLP 技术对不同燕麦品种白粉病抗性基因进行了定位研究,表明 Bruno 所携带的抗性基因 *Pm6* 呈隐性,位于 10D 染色体上;Jumbo 所携带的抗性基因 *Pm1* 呈隐性,位于 1C 染色体上;Rollo 所携带的抗性基因除了位于 17A 染色体上的 *Pm3*,还有位于 4C 染色体上的呈显性的 *Pm8*;APR 122 所携带的抗性基因 *Pm7* 呈显性,位于 13A 染色体上。

大麦黄矮病毒 (BYDVs) 是大麦黄矮病 (BYD) 的致病菌,影响包括燕麦在内许多作物的生长。Zhu 等^[39]利用 AFLP 标记和 Ogle × MAM17-5 重组自交系群体,对燕麦抗 BYD 基因进行了定位研究,检测到 4 个 QTL (BYDq1-4) 分别位于 OM1、5、7 和 24 连锁群上,其中有 3 个 QTL (BYDq1、BYDq3 和 BYDq4) 即便是在不同年份也表现稳定。Foresman 等^[40]利用新近开发的燕麦 SNP 芯片,对 428 个春燕麦品系进行了全基因组关联分析研究 (GWAS)。标记-性状关联使用 Q-K 混合模型方法来控制种群结构和关联性。在染色体 3C (MRG17) 和 18D (MRG04) 上发现 2 个与黄矮病抗性相关的 QTL 位点,并且发掘出 6 个与之相关的 SNP 关联标记,其中位于 3C 上的 GMI_ES22_c20081_313 标记效应值最大 (0.82),能解释表型变异的 17.8%。

陈钢等^[41]利用 RFLP 标记对 MN841801-1 × Noble-2 重组自交系群体进行了抗冠锈病 QTL 定位研究,利用病斑面积占总叶面积的百分率 (PPA) 和病害发展曲线下的面积 (AUDPC) 作为抗病指标,在田间试验中检测到 3 个燕麦冠锈病水平抗性的 QTL,总共可解释 27% 的表型变异贡献率;但在温室试验中仅检测到其中 2 个 QTL,当分别用 AUDPC 和 PPA 作为抗病指标时,这 2 个 QTL 可分别解释 32% 和 26% 的表型变异贡献率。相怀军等^[7]对燕麦坚黑穗病抗病基因进行了 QTL 定位,检测到 2 个与燕麦坚黑穗病抗性相关的主效 QTL 位点,对表型的贡献率分别为 29.2% 和 38.45%,分别位于所构建的第 1 号和第 4 号连锁群上。

国内燕麦抗病性 QTL 定位研究不多,这可能是由于与国内燕麦产区相比,国外燕麦产区栽培条件好,虽然产量高但也存在着病虫害较多的弊端,像锈病、白粉病在国内燕麦产区并不常见,因此受到的关注不多。而国内常见的黑穗病国外却关注较少,这主要是由于国内主要种植裸燕麦,国外主要是皮燕麦,从我们对燕麦资源黑穗病抗性鉴定的结果来看,皮燕麦的黑穗病发病率要比裸燕麦低得多。随着燕

麦产业的发展,燕麦栽培逐渐扩展到一些水肥热条件较好的新兴产区,针对这些地区的抗病型新品种选育应有足够重视。

1.3.6 全基因组关联分析 随着高通量分子鉴定技术及精准的表型鉴定技术在燕麦研究中的应用^[42],除了传统的以连锁为基础的 QTL 作图,基于连锁不平衡的 QTL 作图也在燕麦也逐渐应用开来。Newell 等^[43]首次利用 DArT 标记技术对来自全球 53 个国家的 1205 份燕麦资源进行了全基因组扫描,认为全基因组关联分析可以用于绘制燕麦性状图谱。Klos 等^[44]利用燕麦 SNP 芯片对 635 个燕麦品系进行了抽穗期关联分析研究,发现在大多数连锁群中,来自美国南方的品种连锁不平衡值衰减速率比春燕麦慢,并在连锁群 MRG02、MRG12、MRG13 和 MRG24 上检测到与抽穗期相关的 QTL。Klos 等^[45]利用燕麦 SNP 芯片和 GBS 技术对 631 份燕麦种质资源进行了分子鉴定,结合冠锈病抗性数据开展了全基因组关联分析,共获得与冠锈病抗性相关的 SNP 标记 29 个,这些标记分布于燕麦 12 个连锁群上,除了检测到前人报道的 Pc48、Pc58a、Pc68、Pc71、Pc91 和 PcKM 等 QTL 标记外,还在 Mrg03、Mrg08 和 Mrg23 连锁群上发现了先前没有报道的新 QTL,说明 GWAS 不但可靠而且还具有传统 QTL 定位研究所不可比拟的优势。这项研究是目前为止关于冠锈病抗性最全面的 GWAS 分析,所筛选出的这些标记不仅可以用于冠锈病抗性的分子标记辅助选择育种,还可以用于确定比较序列分析的基因组区域,以发现更多的标记。Tumino 等^[46]利用基因芯片对欧洲燕麦资源中的株高和抗倒伏性状进行了全基因组关联分析,从中发掘出 6 个与倒伏性状相关的位点,2 个与株高相关的位点。过去的研究多认为燕麦植株高度与倒伏严重程度存在很强相关性,从关联分析的结果来看株高解释了大约 30% 的倒伏变化,说明还有其他因素对燕麦抗倒伏有着很大影响。在抗非生物胁迫方面,Tumino 等^[47]利用 SNP 标记对来自 27 个国家 138 份欧洲燕麦进行了抗寒性基因组关联分析,找到 3 个与抗寒性相关的 QTL 位点,其中有 2 个与原先通过分离群体作图方法得到的 QTL 位点吻合。此外,利用关联分析的方法,人们还对外稃颜色、子粒皮裸性^[47]和抽穗期^[16]等诸多农艺性状进行了定位研究。

1.4 基因组选择育种

基因组选择方法 (GS, Genomic Selection) 利

用覆盖全基因组的分子标记,对个体进行遗传评估与选择。相对于 MAS 方法,GS 方法充分反映了目标性状的遗传变异,有效地提高了选择的准确性,尤其是对低遗传力的数量性状,可以同时对多个性状进行选择,提高了育种效率,降低了成本。Asoro 等^[48]比较了 GS、MAS 以及基于混合线性模型表型选择方法在提高燕麦 β - 葡聚糖含量育种方面的差异。经过两轮选择,GS 和 MAS 方法将燕麦群体的 β - 葡聚糖含量平均值从 4.57% 提高到 6.87% 和 6.88%,而基于表型的选择方法均值仅为 6.68%。在 β - 葡聚糖含量最高的 20 个家系中,11 个来自 GS 选择、8 个来自 MAS 选择、仅有 1 个来自表型选择,说明与表型选择方法相比,GS 选择具有更高的效率及准确性。

2 燕麦基因工程育种

与一些模式植物及主要作物相比,燕麦的基因工程育种研究开展的比较晚,而且相关研究也很有限,一些重要的基因编辑技术如 TALENS 和 CRISPR/Cas 目前尚没有在燕麦中应用的报道。最早关于燕麦遗传转化的报道来自美国,明尼苏达大学的 Somers 等^[49]利用基因枪法轰击燕麦胚性愈伤组织获得转基因燕麦植株,但只有 1 个愈伤组织生成的转化株正常可育。此后陆续有利用幼胚、叶基、茎尖等作为转化受体相关研究报道^[50-53]。但是由于基因枪法技术自身的缺陷,转入的目标基因拷贝数不可控制且难以稳定遗传。Svitashev 等^[54]在基因枪法转化的 16 个株系中发现有 4 个株系的后代分离不符合孟德尔遗传比例,荧光原位杂交证实其中 3 个株系分别发生了染色体的臂间倒位、缺失和易位,转基因的分离异常可能是由这些染色体结构异常造成的。这可能是由于在基因枪法转化过程中,金属颗粒高速轰击进入植物细胞核导致植物染色体 DNA 发生大范围的断裂和损伤,在随后的整合过程中,目的基因与宿主 DNA 片段随机连接造成染色体重排所致,相比水稻等二倍体作物,燕麦基因组庞大且为六倍体,这种重排可能更容易发生。其他作物的遗传转化研究表明,与基因枪法相比,农杆菌介导的转化方法更为可靠,但由于农杆菌对燕麦等禾本科作物的侵染效果不好,直到 2008 年才有相关研究成功的报道。Gasparis 等^[55]利用农杆菌转化燕麦未成熟胚和叶基,PCR 和 Southern 试验结果表明外源基因成功转入到燕麦中。至于外源基因的功能在燕麦体内是否能够正常发挥,不同研究人员报道结果不同,

Pawlowski 等^[56]对转基因燕麦检测表明大部分转化株外源基因不能正常表达,在 23 个转基因系中,有 19 个转基因株系发生了基因沉默现象且 10 个后代分离异常。而 Oraby 等^[57]对农杆菌介导的转基因燕麦 RT-PCR 试验结果显示外源基因抗逆转录因子 CBF3 可以在燕麦中正常表达。对盐胁迫条件下转基因燕麦生理生化特性变化进一步研究表明,与非转基因对照相比,转基因 T2 植株在盐胁迫条件下叶面积指数、相对含水量、叶绿素含量光合速率和蒸腾速率的维持以及脯氨酸和可溶性糖含量更高。在 100 mmol/L 盐胁迫条件下,非转基因对照的产量损失大于 56%,而超表达 CBF3 基因的转基因燕麦产量损失仅为 4%~11%。这说明盐胁迫条件下,拟南芥 CBF3 基因同样也可在燕麦体内发挥转录活性,通过调控下游一系列基因的表达来提高燕麦的抗逆性。类似结果在抗病研究中也报道,对转入 BYDV 病毒复制酶基因的燕麦研究表明,尽管转基因植株在接种初期均表现出发病症状,但随后即恢复正常生长,并可开花、结实,而对照植株则在株高达到 25 cm 之前死亡,不能正常结实,表明转基因植株获得了大麦黄矮病毒抗性^[58]。这些研究结果说明,外源基因可以转入燕麦体内表达并发挥原有的功能,与基因枪法相比,农杆菌介导的遗传转化方法表达效果更好。

国内万士梅等^[59]1998 年通过微弹轰击胚性愈伤组织获得了转除草剂 (*bar*) 基因的燕麦,对后代的检测表明 *bar* 基因能够稳定遗传且分离符合孟德尔遗传规律。陈伟^[60]首次利用农杆菌介导外源基因转化胚性愈伤组织获得转基因燕麦但转化株出现白化苗。另外还有其他一些研究单位也有相关研究报道^[61-62]。总体而言,国内在燕麦遗传转化的研究方面已经建立起农杆菌介导的转化方法,但在转化受体系统方面,仍以胚性材料为主,虽然胚性材料易接受外源基因且再生效率高,但培养时间长,遗传稳定性差,再生植株育性不高而且容易出现嵌合体。从国外的经验来看,幼叶基部是目前燕麦的最好转化受体,但国内尚无相关研究报道。良好的受体系统是转化成功的前提,我国许多科研单位有着丰富的燕麦组培经验,为受体系统构建研究奠定了良好的基础,在此基础上选择适宜的转化方法,将能极大促进燕麦的遗传转化研究。

尽管燕麦的遗传转化研究取得了一些进展而且遗传修饰确实能够改变燕麦性状,但目前国内外的研究都处于对其他作物的跟踪模仿阶段,转化的基

因多为其他物种的功能基因或报告基因,很大程度上只是证实了导入外源基因可以改变燕麦表型性状。转入的基因多为单基因,未见多基因共转化相关报道,对于针对燕麦特异的高效表达载体构建与选择标记研究,目前尚无相关报道。因而在今后的燕麦遗传转化研究中应注重相关研究,一方面要针对燕麦特性分离出具有重大应用前景的优异基因,另一方面要优化转化载体系统,在载体构建过程中增加有助于目标基因稳定、高效表达的元件,构建良好的受体系统,提高筛选效率,建立起基因转化高效、表达可控的载体系统,形成从基因分离、转化、可控表达达到快速鉴定的完整技术体系。

3 国外燕麦育种计划与项目

国外燕麦种业商业化程度高,除了政府资助外,一些商业机构及农民协会也在燕麦研究中扮演重要角色。2009年,在美国通用磨坊公司(General Mills)资助下, Eric Jackson 制定了一个开放式的燕麦 SNP 标记发掘计划,为燕麦分子育种提供标记手段。随着计划的推进,很多从事燕麦研究者参与进来,成立了全球性的燕麦研究协作组 CORE (Collaborative Oat Research Enterprise),一方面大家协作开发燕麦 SNP 标记,另一方面在美国、加拿大、英国、挪威、巴西等全球各地开展了大规模的燕麦种质资源品质和农艺性状评价鉴定研究,进行表型鉴定。随着研究的深入,除了美国农业部、加拿大农业及农业食品部(AAFC)等政府机构投入外,更多的组织机构如北美磨坊主协会(NAMA)、加拿大草原燕麦种植者协会(POGA)等也加入到研究项目赞助中来。在 CORE 项目的支持下,燕麦研究取得了显著进展:首先确立了一套燕麦基础研究材料并对材料在全球开展了鉴定评价,开发了大量的燕麦 SNP 标记并构建了燕麦分子鉴定平台,建立了首张燕麦公共图谱并对燕麦遗传图谱和物理图谱进行了初步整合,利用关联分析技术对燕麦的诸多农艺性状进行了定位分析。事实上,本文所提到的很多研究都是在这个项目的支持下完成的。虽然 CORE 项目已经结束,但其很多的研究结果放到了公共平台上,如 GrainGenes, 麦类作物工具箱 T3 (The Triticeae Toolbox) 等,用户可以下载使用。T3 工具箱是一个涵盖小麦、大麦及燕麦的研究平台,旨在促进育种者和研究人员结合以推动麦类作物研究,它来源于麦类作物协调农业项目 TCAP (Triticeae Coordinated Agricultural Project)。T3 工具箱整合了

不同燕麦材料的分子数据与表型数据,除了能提供在线的数据分析外, T3 还可以提供不同格式的数据以使用户利用外部工具软件进一步分析研究,方便了用户使用^[63]。在英国,燕麦的分子育种研究也很受重视。在英国农业与园艺发展委员会、英国国产谷物管理局、应用生物学和生物科学研究理事会以及 Senova 公司等机构的资助下,设立了利用新技术实现燕麦可持续生产与利用项目,项目由亚伯大学牵头,资助金额近 500 万英镑,主要用于燕麦主要特性性状相关基因定位及分子标记开发,将常规和分子选择方法与谷物成分的高通量分析相结合,培育满足食用、饲用以及不同工业用途,环境友好的新型燕麦品种。合作、开放、共享是科学研究的主流,这一点在燕麦的分子育种研究中表现得尤为突出, CORE、ENCORE、T3 等项目为燕麦分子育种提供了很好的分子育种研究平台,国内燕麦研究人员应积极参加相关合作研究计划,加强国际合作交流,充分利用国外的研究成果,推动我国燕麦分子育种研究的发展。

4 研究展望

随着现代分子生物学和生物技术的迅猛发展,分子育种研究已成为燕麦育种研究领域的热点。目前,国外研究人员应用分子标记技术,在燕麦图谱构建、QTL 定位以及相关标记的开发等方面已取得实质性进展,为燕麦分子育种奠定了坚实的基础,而国内相关研究明显滞后,以图谱构建为例,国内构建的燕麦遗传图谱密度普遍较低,有的仅仅只是一个框架图,离真正用于燕麦育种实践还有较长的距离,因而作为燕麦产业发展基础的育种工作应从以下几个方面加强研究:(1)加强燕麦种质资源收集引进,特别是国外资源的引进。我国燕麦育种研究的历史表明,燕麦育种研究的发展与国外燕麦资源引进密切相关,在 20 世纪 60 年代以前,我国燕麦主要种植地方品种,产量比较低。从 60 年代开始推广高产的引进品种及其杂交品种,从而提高了产量。进入 21 世纪,在国家支持下,我国燕麦引种工作快速发展,在鉴定筛选出一批优良品种的同时,利用国外燕麦种质资源改良和培育出了许多优良品种,育种研究取得了显著进展,极大地提高了中国燕麦生产水平^[64]。(2)加强燕麦分子标记的开发研究。分子标记数量的多少是影响图谱密度高低、数量性状基因准确定位以及辅助选择育种效果的关键因素。目前高通量的分子鉴定平台多用 GBS 重测序和 SNP 芯

片两种模式,其中 GBS 模式集开发与鉴定于一体,国外已有应用报道;商业化的燕麦 SNP 芯片通量仅为 6 K,而同为六倍体的小麦芯片通量已达 820 K,目前的燕麦芯片分析平台远不能满足燕麦分子育种实际需求,因而开发燕麦分子标记,构建高通量燕麦基因型分析平台是燕麦分子育种实用化必经之路。(3) 推动燕麦基因组选择育种研究。传统的标记辅助选择需要首先构建群体定位相关性状,再根据标记筛选材料,而 GS 方法将所有标记与基因组选择一起使用,直接对目标性状进行分子选择,将传统标记辅助选择所需的两步过程减少为一步,大大提高了选择效率而且更为准确。(4) 加强重要农艺性状分子机理研究。作为一种保健型功能食品,燕麦含有其他作物中不常见的 β - 葡聚糖、燕麦碱等功能成分,这些成分形成的分子机制目前并不清楚。迄今从燕麦中克隆到的基因大多来源于同源克隆,或者是高通量测序,目前尚无通过图位克隆分离燕麦特异基因的报道,而且已克隆到的基因经过功能验证的不多,然而要想开展针对这些功能成分的育种研究,离不开对这些成分形成机理的分子解析以及调控基因的分离。(5) 构建高通量共享的燕麦表型数据平台。随着作物高通量表型鉴定设备的研发和数据分析算法的飞速发展,高通量表型鉴定技术已开始应用于作物遗传育种,毫无疑问,在复杂的自然环境条件下,精准动态表型信息获取及分析是建立表型依赖的育种策略的另一基础,只有建立这样的表型鉴定平台,结合高通量的基因分型技术,才能切实使燕麦育种进入大数据时代。分子育种代表着未来育种的发展方向,但我们还应清楚的看到,分子育种的发展离不开常规育种,在今后相当长的一段时间里,常规育种仍将占据着它不变的主导地位。因此,积极利用现代生物技术,分子育种与常规育种技术有机结合,必将为燕麦的遗传育种带来新的机遇和重大突破。

参考文献

- [1] 蒋建平. 中国燕麦产业发展研究报告: 中英文版. 北京: 中国科学技术出版社, 2012
Jiang J P. Research report on the development of Chinese oat industry. Beijing: China Science and Technology Press, 2012
- [2] 任长忠, 崔林, 杨才, 田长叶, 付晓峰, 刘彦明, 赵桂琴, 郭来春. 我国燕麦高效育种技术体系创建与应用. 中国农业科技导报, 2016, 18(1): 1-6
Ren C Z, Cui L, Yang C, Tian C Y, Fu X F, Liu Y M, Zhao G Q, Guo C L. Establishment and application of high efficient breeding technology system of oat in China. Journal of Agricultural Science and Technology, 2016, 18(1): 1-6
- [3] 肖大海, 杨海鹏. 我国燕麦遗传资源的收集与鉴定概况. 作物品种资源, 1992(3): 7-8
Xiao D H, Yang H P. General situation of collection and identification of oat genetic resources in China. China Seed Industry, 1992(3): 7-8
- [4] 马得泉, 田长叶. 中国燕麦优异种质资源. 作物品种资源, 1998(2): 4-6
Ma D Q, Tian C Y. Excellent germplasm resources of oats in China. China Seed Industry, 1998(2): 4-6
- [5] 张恩来, 张宗文, 王天宇, 黎裕, 吴斌. 构建我国燕麦核心种质的取样策略研究. 植物遗传资源学报, 2008, 9(2): 151-156
Zhang E L, Zhang Z W, Wang T Y, Li Y, Wu B. Studies on sampling strategies to develop core collection of Chinese oat germplasm. Journal of Plant Genetic Resources, 2008, 9(2): 151-156
- [6] 徐微, 张宗文, 吴斌, 崔林. 裸燕麦种质资源 AFLP 标记遗传多样性分析. 作物学报, 2009, 35(12): 2205-2212
Xu W, Zhang Z W, Wu B, Cui L. Genetic diversity in naked oat (*Avena nuda*) germplasm revealed by AFLP markers. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(12): 2205-2212
- [7] 相怀军, 张宗文, 吴斌. 利用 AFLP 标记分析皮燕麦种质资源遗传多样性. 植物遗传资源学报, 2010, 11(3): 271-277
Xiang H J, Zhang Z W, Wu B. Assessment of genetic diversity for hulled oat germplasm using AFLP markers. Journal of Plant Genetic Resources, 2010, 11(3): 271-277
- [8] Fu Y B, Peterson G W, Williams D, Richards K W, Fetch J M. Patterns of AFLP variation in a core subset of cultivated hexaploid oat germplasm. Theoretical and Applied Genetics, 2005, 111(3): 530-539
- [9] He X, Bjørnstad Å. Diversity of North European oat analyzed by SSR, AFLP and DArT markers. Theoretical and Applied Genetics, 2012, 125(1): 57-70
- [10] Yan H, Martin S L, Bekele W A, Latta R G, Diederichsen A, Peng Y, Tinker N A. Genome size variation in the genus *Avena*. Genome, 2016, 59(3): 209-20
- [11] O'Donoghue L S, Sorrells M E, Tanksley S D, Autrique E, Deynze A V, Kianian S F, Phillips R L, Wu B, Rines H W, Rayapati P J, Lee M, Penner G A, Fedak G, Molnar S J, Hoffman D, Salas C A. A molecular linkage map of cultivated oat. Genome, 1995, 38(2): 368-380
- [12] Tanhuanpää P, Kalendar R, Schulman A H, Kiviharju E. The first doubled haploid linkage map for cultivated oat. Genome, 2008, 51(8): 560-9
- [13] Tanhuanpää P, Manninen O, Beattie A, Eckstein P, Scoles G, Rossnagel B, Kiviharju E. An updated doubled haploid oat linkage map and QTL mapping of agronomic and grain quality traits from Canadian field trials. Genome, 2012, 55(4): 289-301
- [14] Oliver R E, Tinker N A, Lazo G R, Chao S, Jellen E N, Carson M L, Rines H W, Obert D E, Lutz J D, Shackelford I, Korol A B, Wight C P, Gardner K M, Hattori J, Beattie A D, Bjørnstad Å, Bonman J M, Jannink J L, Sorrells M E, Brown-Guedira G L, Mitchell Fetch J W, Harrison S A, Howarth C J, Ibrahim A, Kolb F L, McMullen M S, Murphy J P, Ohm H W, Rossnagel B G, Yan W, Miclaus K J, Hiller J, Maughan P J, Redman Hulse R R, Anderson J M, Islamovic E, Jackson E W. SNP discovery and chromosome anchoring provide the first physically-anchored hexaploid oat map and reveal synteny with model species. PLoS One, 2013, 8(3): e58068

- [15] Chaffin A S, Huang Y F, Smith S, Bekele W A, Babiker E, Gnanesh B N, Foresman B J, Blanchard S G, Jay J J, Reid R W, Wight C P, Chao S, Oliver R, Islamovic E, Kolb F L, McCartney C, Mitchell Fetch J W, Beattie A D, Bjørnstad Å, Bonman J M, Langdon T, Howarth C J, Brouwer C R, Jellen E N, Klos K E, Poland J A, Hsieh T F, Brown R, Jackson E, Schlueter J A, Tinker N A. A consensus map in cultivated hexaploid oat reveals conserved grass synteny with substantial subgenome rearrangement. *Plant Genome*, 2016, 9(2): 1-10
- [16] Bekele W A, Wight C P, Chao S, Howarth C J, Tinker N A. Haplotype-based genotyping-by-sequencing in oat genome research. *Plant Biotechnol Journal*, 2018, 16(8): 1452-1463
- [17] 徐薇, 张宗文, 张恩来, 吴斌. 大粒裸燕麦 (*Avena nuda* L.) 遗传连锁图谱的构建. *植物遗传资源学报*, 2013, 14(4): 673-678
Xu W, Zhang Z W, Zhang E L, Wu B. A genetic linkage map for naked oat (*Avena nuda* L.). *Journal of Plant Genetic Resources*, 2013, 14(4): 673-678
- [18] Song G Y, Huo P G, Wu B, Zhang Z W. A genetic linkage map of hexaploid naked oat with SSR markers. *Crop Journal*, 2015, 3(4): 353-357
- [19] De Koeber D L, Tinker N A, Wight C P, Deyl J, Burrows V D, O'Donoghue L S, Lybaert A, Molnar S J, Armstrong K C, Fedak G, Wesenberg D M, Rossnagel B G, McElroy A R. A molecular linkage map with associated QTLs from a hullless x covered spring oat population. *Theoretical and Applied Genetics*, 2004, 108(7): 1285-1298
- [20] Herrmann M H, Yu J Z, Beuch S, Weber W E. Quantitative trait loci for quality and agronomic traits in two advanced backcross populations in oat (*Avena sativa* L.). *Plant Breeding*, 2014, 133: 588-601
- [21] 宋高原, 霍朋杰, 吴斌, 张宗文. 裸燕麦子粒性状的 QTL 分析. *植物遗传资源学报*, 2014, 15(5): 1034-1039
Song G Y, Huo P J, Wu B, Zhang Z W. Study on QTLs for grain traits in hexaploid naked oat. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2014, 15(5): 1034-1039
- [22] Kianian S F, Egli M A, Phillips R L, Rines H W, Somers D A, Gengenbach B G, Webster F H, Livingston S M, Groh S, O'Donoghue L S. Association of a major groat oil content QTL and an acetyl-CoA carboxylase gene in oat. *Theoretical and Applied Genetics*, 1999, 98(6/7): 884-894
- [23] Zhu S, Rossnagel B G, Kaeppler H F. Genetic Analysis of quantitative trait loci for groat protein and oil content in oat. *Crop Science*, 2004, 44: 254-260
- [24] Hizbai B T. Comparative mapping of QTLs affecting oil content, oil composition, and other agronomically important traits in oat (*Avena sativa* L.). Ottawa: University of Ottawa, 2012
- [25] Oliver R E, Jellen E N, Ladizinsky G, Korol A B, Kilian A, Beard J L, Dumlupinar Z, Wisniewski-Morehead N H, Svedin E, Coon M, Redman R R, Maughan P J, Obert D E, Jackson E W. New Diversity Arrays Technology (DArT) markers for tetraploid oat (*Avena magna* Murphy et Terrell) provide the first complete oat linkage map and markers linked to domestication genes from hexaploid *A. sativa* L. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 123(7): 1159-1171
- [26] Portyanko V A, Hoffman D L, Lee M, Holland J B. A linkage map of hexaploid oat based on grass anchor DNA clones and its relationship to other oat maps. *Genome*, 2001, 44(2): 249-265
- [27] Wight C P, Tinker N A, Kianian S F, Sorrells M E, O'Donoghue L S, Hoffman D L, Groh S, Scoles G J, Li C D, Webster F H, Phillips R L, Rines H W, Livingston S M, Armstrong K C, Fedak G, Molnar S J. A molecular marker map in 'Kanota' x 'Ogle' hexaploid oat (*Avena* spp.) enhanced by additional markers and a robust framework. *Genome*, 2003, 46(1): 28-47
- [28] Kianian S F, Phillips R L, Rines H W, Fulcher R G, Webster F H, Stuthman D D. Quantitative trait loci influencing β -glucan content in oat (*Avena sativa*, $2n = 6x = 42$). *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101(7): 1039-1048
- [29] Groh S, Kianian S F, Phillips R L, Rines H W, Stuthman D D, Wesenberg D M, Fulcher R G. Analysis of factors influencing milling yield and their association to other traits by QTL analysis in two hexaploid oat populations. *Theoretical and Applied Genetics*, 2001, 103(1): 9-18
- [30] 吴斌, 张茜, 宋高原, 陈新, 张宗文. 裸燕麦 SSR 标记连锁群图谱的构建及 β -葡聚糖含量 QTL 的定位. *中国农业科学*, 2014, 47(6): 1208-1215
Wu B, Zhang Q, Song G Y, Chen X, Zhang Z W. Construction of SSR genetic linkage map and analysis of QTLs related to β -glucan content of naked oat (*Avena nuda* L.). *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(6): 1208-1215
- [31] Penner G A, Chong J, Lévesque-Lemay M, Molnar S J, Fedak G. Identification of a RAPD marker linked to the oat stem rust gene *Pg3*. *Theoretical and Applied Genetics*, 1993, 85(6-7): 702-705
- [32] Wight C P, O'Donoghue L S, Chong J, Tinker N A, Molnar S J. Discovery, localization, and sequence characterization of molecular markers for the crown rust resistance genes *Pc38*, *Pc39*, and *Pc48* in cultivated oat (*Avena sativa* L.). *Molecular Breeding*, 2004, 14: 349-361
- [33] McCartney C A, Stonehouse R G, Rossnagel B G, Eckstein P E, Scoles G J, Zatorski T, Beattie A D, Chong J. Mapping of the oat crown rust resistance gene *Pc91*. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122(2): 317-325
- [34] Gnanesh B N, McCartney C A, Eckstein P E, Mitchell Fetch J W, Menzies J G, Beattie A D. Genetic analysis and molecular mapping of a seedling crown rust resistance gene in oat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2015, 128(2): 247-258
- [35] Lin Y, Gnanesh B N, Chong J, Chen G, Beattie A D, Fetch J M, Kutcher H R, Eckstein P E, Menzies J G, Jackson E W, McCartney C A. A major quantitative trait locus conferring adult plant partial resistance to crown rust in oat. *Bmc Plant Biology*, 2014, 14(1): 250
- [36] Okoń S M, Chrzastek M, Kowalczyk K, Koroluk A. Identification of new sources of resistance to powdery mildew in oat. *European Journal of Plant Pathology*, 2014, 139(1): 9-12
- [37] Mohler V, Zeller F J, Hsam S L. Molecular mapping of powdery mildew resistance gene *Eg-3* in cultivated oat (*Avena sativa* L. cv. Rollo). *Journal of Applied Genetics*, 2012, 53(2): 145-148
- [38] Hsam S L, Mohler V, Zeller F J. The genetics of resistance to powdery mildew in cultivated oats (*Avena sativa* L.): current status of major genes. *Journal of Applied Genetics*, 2014, 55(2): 155-162
- [39] Zhu S, Kolb F L, Kaeppler H F. Molecular mapping of genomic regions underlying barley yellow dwarf tolerance in cultivated oat (*Avena sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2003, 106(7): 1300-1306

- [40] Foresman B J, Oliver R E, Jackson E W, Chao S, Arruda M P, Kolb F L. Genome-wide association mapping of barley yellow dwarf virus tolerance in spring oat (*Avena sativa* L.). *PLoS One*, 2016, 11 (5): e0155376
- [41] 陈钢, Rines H W, Stuthman D D, Leonard K J, 丁守仁. 燕麦对冠锈病水平抗性的 QTL 定位. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2001, 27 (2): 151-155
Chen G, Rines H W, Stuthman D D, Leonard K J, Ding S R. Identification of QTLs for horizontal resistance to crown rust in oat. *Journal of Zhejiang University: Agriculture and Life Sciences*, 2001, 27 (2): 151-155
- [42] Yan W K, Fregeau-Reid J. Genotype by Yield*Trait (GYT) Biplot: a novel approach for genotype selection based on multiple traits. *Scientific Reports*. 2018, 8: 8242
- [43] Newell M A, Cook D, Tinker N A, Jannink J L. Population structure and linkage disequilibrium in oat (*Avena sativa* L.): implications for genome-wide association studies. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, 122 (3): 623-632
- [44] Klos K E, Huang Y F, Bekele W A, Obert D E, Babiker E, Beattie A D, Bjørnstad Å, Bonman J M, Carson M L, Chao S, Gnanesh B N, Griffiths I, Harrison S A, Howarth C J, Hu G, Ibrahim A, Islamovic E, Jackson E W, Jannink J L, Kolb F L, McMullen M S, Mitchell Fetch J, Murphy J P, Ohm H W, Rines H W, Rossnagel B G, Schlueter J A, Sorrells M E, Wight C P, Yan W, Tinker N A. Population genomics related to adaptation in elite oat germplasm. *Plant Genome*, 2016, 9 (2): 1-10
- [45] Klos K E, Yimer B A, Babiker E M, Beattie A D, Bonman J M, Carson M L, Chong J, Harrison S A, Ibrahim A M H, Kolb F L, McCartney C A, McMullen M, Fetch J M, Mohammadi M, Murphy J P, Tinker N A. Genome-wide association mapping of crown rust resistance in oat elite germplasm. *Plant Genome*, 2017, 10 (2): 1-10
- [46] Tumino G, Voorrips R E, Morcia C, Ghizzoni R, Germeier C U, Paulo M J, Terzi V, Smulders M J. Genome-wide association analysis for lodging tolerance and plant height in a diverse European hexaploid oat collection. *Euphytica*, 2017, 213 (8): 163
- [47] Tumino G, Voorrips R E, Rizza F, Badeck F W, Morcia C, Ghizzoni R, Germeier C U, Paulo M J, Terzi V, Smulders M J. Population structure and genome-wide association analysis for frost tolerance in oat using continuous SNP array signal intensity ratios. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129 (9): 1711-1724
- [48] Asoro F G, Newell M A, Beavis W D, Scott M P, Tinker N A, Jannink J L. Genomic, marker-assisted, and pedigree-blup selection methods for beta-glucan concentration in elite oat. *Crop Science*, 2013, 53 (5): 1894-1906
- [49] Somers D A, Rines H W, Gu W, Kaeppler H F, Bushnell W R. Fertile, transgenic oat plants. *Nature Biotechnology*, 1993, 10 (12): 1589-1594
- [50] Cho M J, Jiang W, Lemaux P G. High frequency transformation of oat via microprojectile bombardment of seed-derived highly regenerative cultures. *Plant Science*, 1999, 148 (1): 9-17
- [51] Gless C, Lorz H, Jahne-Gartner A. Transgenic oat plants obtained at high efficiency by microprojectile bombardment of leaf base segments. *Journal of Plant Physiology*, 1998, 152 (2-3): 151-157
- [52] Maqbool S B, Zhong H, El-Maghraby Y, Ahmad A, Chai B, Wang W, Sabzikar R, Sticklen M B. Competence of oat (*Avena sativa* L.) shoot apical meristem on integrative transformation, inherited expression, and osmotic tolerance of transgenic lines containing the hva1. *Theoretical and Applied Genetics*, 2002, 105: 201-208
- [53] Pawlowski W P, Somers D A. Transgenic DNA integrated into the oat genome is frequently interspersed by host DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95 (21): 12106-12110
- [54] Svitashv S, Ananiev E, Pawlowski W P, Somers D A. Association of transgene integration sites with chromosome rearrangements in hexaploid oat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 100: 872-880
- [55] Gasparis S, Bregier C, Orczyk W, Nadolska-Orczyk A. Agrobacterium-mediated transformation of oat (*Avena sativa* L.) cultivars via immature embryo and leaf explants. *Plant Cell Reports*, 2008, 27 (11): 1721-1729
- [56] Pawlowski W P, Torbert K A, Rines H W, Somers D A. Irregular patterns of transgene silencing in allohexaploid oat. *Plant Molecular Biology*, 1998, 38 (4): 597-607
- [57] Oraby H, Ahmad R. Physiological and biochemical changes of CBF3 transgenic oat in response to salinity stress. *Plant Science*, 2012, 185-186 (4): 331-339
- [58] Koev G, Mohan B R, Dinesh-Kumar S P, Torbert K A, Somers D A, Miller W A. Extreme reduction of disease in oats transformed with the 5' Half of the Barley Yellow Dwarf Virus-PAV genome. *Phytopathology*, 1998, 88 (10): 1013-1019
- [59] 万士梅, 蒯本科. 外源基因 (*bar*) 在转基因燕麦 (*Avena sativa* L.) 后代中的遗传与表达. *复旦学报: 自然科学版*, 1998, 37 (4): 450-454
Wan S M, Kuai B K. Inheritance and expression of a foreign gene (*bar*) in the progenies of transgenic oat plants. *Journal of Fudan University: Natural Science*, 1998, 37 (4): 450-454
- [60] 陈伟. 农杆菌介导外源基因转化小麦和燕麦. 济南: 山东大学, 1999
Chen W. Transgenic plant regeneration from wheat (*Triticum aestivum* L.) and oat (*Avena sativa*) mediated by *Agrobacterium tumefaciens*. Jinan: Shandong University, 1999
- [61] 王迅婧. 燕麦组织培养和农杆菌介导的燕麦遗传转化体系的建立. 长春: 东北师范大学, 2012
Wang X J. The tissue culture and construction of agrobacterium-mediated transformation system for oat. Changchun: Northeast Normal University, 2012
- [62] 张丽君, 刘龙龙, 孙毅, 张建珍, 崔林. 农杆菌介导的燕麦创伤胚转化体系研究. *河北农业科学*, 2015, 19 (3): 49-54
Zhang L J, Liu L L, Sun Y, Zhang J Z, Cui L. Study on transformation system of oat trauma embryo with agrobacterium mediated method. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2015, 19 (3): 49-54
- [63] Blake V C, Birkett C, Matthews D E, Hane D L, Bradbury P, Jannink J L. The triticeae toolbox: combining phenotype and genotype data to advance small-grains breeding. *Plant Genome*, 2016, 9 (2): 1-10
- [64] 郑殿升, 张宗文. 中国燕麦种质资源国外引种与利用. *植物遗传资源学报*, 2017, 18 (6): 1001-1005
Zheng D S, Zhang Z W. Introduction and utilization of foreign oat germplasm resources in China. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2017, 18 (6): 1001-1005