

燕麦基因组学研究进展

潘莹, 程时锋

(岭南现代农业科学与技术广东省实验室深圳分中心 / 农业部农业基因数据分析重点实验室 /

中国农业科学院农业基因组研究所, 深圳 518120)

摘要: 燕麦具有较高的营养价值和保健功能, 是一种可用于均衡营养、科学饮食的健康食品, 正逐渐受到人们的青睐和认可。基因组学研究有助于燕麦重要农艺性状的定位和克隆, 对开发利用燕麦优质种质资源具有重要意义。本文从以下几个方面对燕麦基因组学研究进展进行综述: (1) 燕麦属基因组类型、大小及染色体倍性研究; (2) 基于多种分子标记手段构建燕麦基因组遗传图谱进展; (3) 二倍体、六倍体燕麦基因组测序进展; (4) 基于数量性状基因座定位和全基因组关联性分析手段对燕麦基因组功能基因的注释研究; (5) 燕麦群体基因组 / 泛基因组学研究。同时对燕麦基因组研究方向进行了探讨, 以期在今后燕麦遗传育种提供参考信息。

关键词: 燕麦; 基因组学; 功能基因; 群体基因组学

Research Progress on Oat Genomics Study

PAN Ying, CHENG Shi-feng

(Shenzhen Branch, Guangdong Laboratory for Lingnan Modern Agriculture/Genome Analysis Laboratory of the Ministry of Agriculture/Agricultural Genomics Institute at Shenzhen, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Shenzhen 518120)

Abstract: Oat (*Avena sativa* L.) is receiving increasing appreciation as nutritious diet food due to its nutritional benefits and health-care function. Genomics study of oat will help identify and clone the genes underlying important agronomic traits, thus benefiting for the exploitation of oat germplasm resources. This article reviews the important progresses on oat genomics study from the following aspects: (1) the genome designation, genome size and ploidy level variations in the genus *Avena*, (2) the oat genetic linkage maps constructed by different types of molecular markers, (3) the sequencing of diploid and hexaploid oat species, (4) functional annotation of genes based on quantitative trait locus (QTL) and genome-wide association study (GWAS) approaches, (5) population genomics or pan-genome study of oat. The prospects of genomics study in oat are proposed, in order to provide reference information for molecular breeding of oat in future.

Key words: oat; genomics; functional gene; population genomics

燕麦 (*Avena sativa*) 隶属燕麦属 (*Avena* L.), 是禾本科谷物中一种重要的经济作物, 在世界谷物产量中排名第六, 为人类食用和动物饲料提供了宝贵的资源^[1]。燕麦含有高质量的蛋白质和脂肪, 其中脂肪以优质脂肪酸为主, 尤其是亚油酸, 占整个脂肪酸含量的 38%~52%^[2]。燕麦还含有丰富的矿物质,

包括钙、磷、镁、锌、锰、硒等。燕麦中的可溶性膳食纤维含量显著高于其他谷物, 大量研究证明燕麦 β -葡聚糖 (一种可溶性膳食纤维) 具有降血脂、维持血糖平衡和抑制胆固醇吸收的功效^[2]。美国食品药品监督管理局 (FDA) 在 1997 年发表的健康声明中也认定燕麦 β -葡聚糖具有降低胆固醇和患心血管疾

收稿日期: 2020-09-10 修回日期: 2020-10-04 网络出版日期: 2020-11-03

URL: <http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20200910001>

第一作者研究方向为作物遗传学与分子育种研究, E-mail: panying@caas.cn

通信作者: 程时锋, 研究方向为植物基因组进化及遗传学研究, E-mail: chengshifeng@caas.cn

基金项目: 中国农业科学院科技创新工程 (ASTIP)

Foundation project: The Agricultural Science and Technology Innovation Program (ASTIP)

病风险的功效,并准许含有燕麦 β - 葡聚糖的食品无需批报,便可在标签上进行功效宣传^[3]。此外,燕麦中的多酚类物质阿南酰胺(avenanthramides)还具有抗氧化、抗炎和止痒的特性,被用在多种护肤产品中^[4]。

1 燕麦基因组概况

燕麦属(*Avena* L.) 目前发现有 30 个种,包括 25 个野生种,5 个栽培种,中国现有 27 个燕麦种^[5]。燕麦属的染色体基数为 7,包含有 A、B、C、D 4 种亚基因组类型,并构成了 3 种染色体倍性水平,分别为二倍体、四倍体和六倍体^[6]。二倍体种具有 2 种

基因组: AA 或 CC 基因组,尚未发现 BB 和 DD 基因组;四倍体种具有 AC 或 AB 或 DC 基因组,所有的六倍体种都具有 ACD 基因组^[7]。目前,最普遍种植和普通燕麦(*Avena sativa*) 是异源六倍体种($2n=6x=42$, AADDCC),并被认为是从野草 *A. sterilis* 驯化而来,而 *A. sterilis* 则认为是由一种异源四倍体燕麦种(CCDD)与同源二倍体燕麦种(AA)杂交而来^[7]。燕麦属基因组大小变化较大,为 4.1~12.8 Gbp,这主要是由染色体倍性水平所决定,同时也受基因组中 DNA 重复序列的类型和数量所影响^[8]。燕麦属各种的染色体倍性、染色体组成及基因组大小参见表 1。

表 1 燕麦属 25 个种的染色体倍性、染色体组成及基因组大小(平均 2C 值)^[8]
Table 1 List of 25 *Avena* species and their ploidy levels, genome designation and genome size (mean 2C values with standard deviations)^[8]

物种 Species	染色体倍性 Ploidy level	基因组类型 Genome designation	基因组大小 (2C 值) Genome size (2C value)	物种 Species	染色体倍性 Ploidy level	基因组类型 Genome designation	基因组大小 (2C 值) Genome size (2C value)
<i>A. ventricosa</i>	2x	CC	10.29 ± 0.25	<i>A. longiglumis</i>	2x	AA	9.23 ± 0.20
<i>A. clauda</i>	2x	CC	10.31 ± 0.12	<i>A. agadiriana</i>	4x	AABB	17.49 ± 0.24
<i>A. eriantha</i>	2x	CC	10.18 ± 0.22	<i>A. barbata</i>	4x	AABB	16.42 ± 0.15
<i>A. hispanica</i>	2x	AA	8.80 ± 0.14	<i>A. insularis</i>	4x	AACC	18.59 ± 0.17
<i>A. brevis</i>	2x	AA	8.98 ± 0.25	<i>A. maroccana</i>	4x	AACC	18.51 ± 0.20
<i>A. hirtula</i>	2x	AA	9.08 ± 0.11	<i>A. murphyi</i>	4x	AACC	18.70 ± 0.32
<i>A. nuda</i>	2x	AA	9.08 ± 0.17	<i>A. vaviloviana</i>	4x	AABB	16.38 ± 0.18
<i>A. strigosa</i>	2x	AA	9.07 ± 0.22	<i>A. abyssinica</i>	4x	AABB	16.73 ± 0.29
<i>A. canariensis</i>	2x	AA	8.80 ± 0.13	<i>A. macrostachya</i>	4x	CCCC	21.78 ± 0.20
<i>A. damascena</i>	2x	AA	8.43 ± 0.11	<i>A. fatua</i>	6x	AACCDD	25.81 ± 0.18
<i>A. atlantica</i>	2x	AA	9.22 ± 0.24	<i>A. occidentalis</i>	6x	AACCDD	25.69 ± 0.27
<i>A. wiestii</i>	2x	AA	9.08 ± 0.20	<i>A. sterilis</i>	6x	AACCDD	25.75 ± 0.23
<i>A. lusitanica</i>	2x	AA	8.72 ± 0.28	<i>A. sativa</i>	6x	AACCDD	25.70 ± 0.40

2 燕麦基因组遗传图谱的构建

与禾本科谷物模式植物水稻(基因组大小 400 Mb)相比,燕麦的基因组普遍较大,且结构复杂,重复序列多,使得燕麦遗传图谱的构建远落后于水稻和玉米等二倍体作物。早期关于燕麦基因组的研究主要是使用限制性内切酶片段长度多态性(RFLP)、扩增片段长度多态性(AFLP)技术、序列相关扩增多态性(SRAP)、单核苷酸多态性(SNPs)、简单序列重复标记(SSR)、多样性序列芯片技术(DArT)等分子标记手段来构建遗传图谱。

O’ Donoughue 等^[9]在 1995 年构建了首张六倍体栽培种燕麦连锁图谱,该图谱包含了 537 个 RFLP 遗传标记,38 个连锁群,图谱总长度为 1482 cM。之后 Kremer 等^[10]也基于 RFLP 分子标记,利用 *A. strigosa* 和 *A. wiestii* 的杂交后代构建了二倍体燕麦遗传连锁图谱,该图谱包含 203 个遗传标记,9 个连锁群,图谱总长度为 880 cM。2009 年, Tinker 等^[11]首次使用 DArT 标记对来自全球范围的 60 个燕麦品种进行遗传多样性分析,发现了约 2700 个多态性标记,形成第一份分析描述燕麦中 DArT 标记的研究报告。之后, Oliver 等^[12]对普通燕麦(六倍体)

和大燕麦(四倍体)进行杂交,并使用多种类型的分子标记对包含 112 个家系的重组自交系开展遗传图谱的构建工作,该图谱覆盖基因组 1411.1 cM,包含了 1017 个分子标记,分别为 974 个 DArT 标记、26 个 SSR 标记和 13 个 SNP 标记。Oliver 等^[13]又通过 Illumina 的 BeadStation 系统构建了第一个物理锚定的六倍体燕麦图谱,包括 985 个 SNP 标记,21 个连锁群,并确定了 21 个连锁群所对应的每条染色体。Chaffin 等^[14]基于 SNPs 和基因分型测序(GBS)技术构建了一个可以代表大部分六倍体燕麦基因组的高密度遗传连锁图谱,图谱总长度为 880 cM,包含了 7202 个分子标记。之后,Bekele 等^[15]继续增加图谱的标记密度,截至 2018 年,该图谱已经包含了 99878 个分子标记,成为迄今报道的分子标记密度最高的燕麦遗传图谱。此外,吴斌等^[16]首次利用 SSR 分子标记构建了国内大粒裸燕麦连锁群图谱,该图谱长度为 1869.7 cM,包含了 182 个 SSR 标记和 26 个连锁群。Song 等^[17]继续利用 SSR 标记,将国内裸燕麦的遗传连锁图谱扩展至 2070.5 cM,包含了 208 个 SSR 标记,分布在 22 个遗传连锁群上。

3 燕麦基因组测序研究进展

随着基因组测序技术的发展及测序成本的下降,对重要农作物的基因组进行测序或重测序的工作逐步展开。燕麦基因组较大且结构复杂,对其基因组测序工作一直进展缓慢。鉴于此,北卡罗来纳大学夏洛特分校、亚伯大学与杨百翰大学联合启动了“燕麦基因组计划”,开展对二倍体燕麦的测序工作,于 2019 年完成了二倍体燕麦基因组的测序工作,并将燕麦基因组组装到染色体水平^[18]。该研究中,Maughan 等^[18]以二倍体燕麦种 *A. atlantica* (AA) 和 *A. eriantha* (CC) 为材料,采用三代测序 Pacific Biosciences (PacBio) 公司的 RSII 或 Sequel 测序仪器进行测序,同时使用 K-mer 估计基因组大小,发现 *A. atlantica* 的基因组大小为 3.72 Gb, *A. eriantha* 的基因组大小为 4.17 Gb,证实了 Bennett 等^[19]最早提出的 A 基因组要比 C 基因组小约 15% 的观点。同时,还发现燕麦基因组包含大量的重复序列(约占 83%),包括了物种特异性重复序列及着丝粒和端粒重复序列,主要是长末端重复序列反转录转座子(LTR-RT, long terminal repeat retrotransposon)。之后使用 Canu 组装软件和 Chicago 技术对 Pac-bio 长序列进行序列拼装,

scaffold N50 分别为 513 Mb (*A. atlantica*) 和 535 Mb (*A. eriantha*),说明 2 个燕麦种基因组的拼接水平都较高。二倍体燕麦基因组的测序,对解析燕麦基因组的起源和进化提供了更为有力的资料,同时为基因发掘和作物育种提供重要的参考。

二倍体燕麦基因组测序工作的完成,极大促进了六倍体普通燕麦基因组的测序和分析。燕麦基因组计划随后开启了六倍体普通燕麦 (*A. sativa*) 测序工作,这项工作历时 4 个月完成,并于 2020 年 6 月 23 日公开发布了六倍体燕麦基因组。该基因组数据托管在 USDA 农业研究服务的 GrainGenes 网站上,网址为 <https://wheat.pw.usda.gov/jb/?data=ggds/oat-ot3098-pepsico>。该工作依然采用三代测序 PacBio 公司的 RSII 测序仪器对 *A. sativa* 基因组进行测序,同时使用二代测序 Illumina HiSeq2000 平台的序列对三代测序序列进行纠错,并利用 FALCON, Canu 和 SMARTdenovo 组装软件进行序列拼装,以及使用转录组测序和全长转录组测序数据进行功能注释。

4 燕麦基因组功能基因分析

随着对燕麦基因组图谱和全基因组序列的不断获得,对一些重要农艺性状相关基因的挖掘和鉴定也在不断进行。燕麦中的农艺性状大多为数量性状,因此,早期关于燕麦功能基因的研究主要进行数量性状基因座(QTL)定位研究。目前,根据国内外有关燕麦的 QTL 定位的研究报道,已经发现了燕麦中油含量、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的 QTL 位点^[20]。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,全基因组关联分析(GWAS)用于绘制燕麦性状图谱也开始流行。Klos 等^[21-22]分别在 2016 年和 2017 年对收集的 600 多个燕麦品系上的抽穗期和冠锈病反应表型进行统计,结合燕麦 SNP 芯片技术进行全基因组关联分析,分别获得了与抽穗期和冠锈病抗性相关的 SNP 标记,并定位到不同的连锁群上。全基因组关联分析的方法还被应用于燕麦的株高、外稃颜色、子粒皮裸性、抽穗期、抗倒伏和抗寒性等诸多农艺性状相关基因的定位研究中。随着测序技术的发展和推广,对农作物基因组进行测序,大大促进了对控制重要农艺性状关联基因的大规模克隆和鉴定。燕麦二倍体参考基因组完成后,研究人员结合使用转录组数据对燕麦基因组进行功能注释,在 *A. atlantica* 和

A. eriantha 基因组分别鉴定出 51, 100 和 49, 105 个基因,主要是与燕麦适应性、抗病性和谷物品质等性状相关的基因,同时鉴定到 2965 个抗性基因^[14]。

5 燕麦群体基因组研究

作物野生种质资源蕴藏巨大的遗传多样性,是支撑粮食作物遗传改良的重要物质基础^[23]。然而,长期的驯化过程导致栽培作物的遗传多样性大幅度减少,例如栽培水稻的遗传多样性已经大大降低^[24],栽培大豆也损失了一半以上的遗传变异^[25]。因此,单个栽培种的基因组信息无法全面揭示野生种质资源的遗传变异多样性,对单一物种进行基因组测序与功能分析用于揭示丰富变异的野生种质资源只能算冰山一角^[26]。同时,由于人口膨胀和气候变化造成的各种不利影响,许多优良性状尤其是尚未发掘的稀有性状变异正在快速丢失^[27]。因此,开展群体基因组学研究(对某个物种内所有个体所包含的全部基因组信息进行研究),对于深入挖掘和有效利用宝贵的野生种质资源变得愈加重要^[28]。Newell 等^[29]首次利用 402 个 DArT 标记技术对全球搜集的 1205 份燕麦资源进行了全基因组扫描,探讨了种群结构和连锁不平衡程度对燕麦全基因组关联分析的影响。之后,基于燕麦群体的全基因组关联分析手段被广泛应用于燕麦多种农艺性状的定位研究中。但由于过去研究使用的标记有限,关联分析的结果不能解释所有的性状变化,说明还有其他标记或因素对燕麦农艺性状有着很大影响。为了全面揭示燕麦种质资源的遗传变异,更好地发掘与燕麦农艺性状关联的基因位点,对燕麦的高营养品质进行深层次的关联分析,中国农科院深圳基因组研究所全球“谷-豆”基因组联盟近日启动了千份燕麦群体基因组研究计划,旨在利用燕麦群体基因组大数据来解析其群体演化史和驯化史,并从大量燕麦野生种质资源中挖掘重要农艺性状及关键营养品质的功能基因,对关键营养品质决定基因进行克隆和转化,并构建模式物种基因编辑和合成生物学转化体系,利用基因组辅助农业分子育种技术,聚合营养品质优质基因和性状,培育高产、优质、营养的燕麦新品种(<http://g3rp.com>)。

6 总结与展望

随着生活水平的提高和消费标准的不断变化,人们对食物营养品质的需求日益旺盛,培育高营养品质的粮食作物成为农业食品领域迫切需要完

成的重大任务。燕麦富含蛋白质、脂肪、矿物质元素及不饱和脂肪酸,且独具 β -葡聚糖和阿南酰胺(avenanthramides)抗氧化剂等物质成分,是一种兼备食疗功能的高营养品质作物,将成为农业基因组学研究中备受青睐的研究对象。燕麦基因组研究将有助于快速、准确地鉴定燕麦种质资源所携带的优质基因,挖掘燕麦营养品质的决定基因,为继续维持这些基因及鉴定具有优良基因的燕麦进行育种奠定了坚实的基础。同时,联合利用基因组学、大数据、遗传育种和工程学手段,用于开发富含维生素、纤维素、矿物质、抗氧化剂等成分的“高营养品质”燕麦粮食作物,并快速转化为农民和消费者需要的优良燕麦品种,将成为燕麦基因组学研究新的热点。

参考文献

- [1] Ahmad M, Zaffar G, Mir S D, Razvi S M, Dar Z A, Iqbal S. Genetic analysis for fodder yield and other important traits in oats (*Avena sativa* L.). *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*, 2014, 74(1): 112-114
- [2] Rasane P, Jha A, Sabikhi L, Kumar A, Unnikrishnan V S. Nutritional advantages of oats and opportunities for its processing as value added foods: a review. *Journal of Food Science and Technology*, 2015, 52(2): 662-675
- [3] US Food and Drug Administration. FDA final rule for federal labeling: health claims: oats and coronary heart disease, final rule (21 CFR 101). *Federal Register*, 1997, 62: 3584-3601
- [4] Daou C, Zhang H. Oat beta-glucan: its role in health promotion and prevention of diseases. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*, 2012, 11(4): 355-365
- [5] Baum B R. Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (Poaceae). Ottawa: Minister of Supply and Services, 1977: 1-463
- [6] Ladizinsky G. A new species of *Avena* from Sicily, possibly the tetraploid progenitor of hexaploid oats. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1998, 45: 263-269
- [7] Yan H, Bekele W A, Wight C P, Peng Y, Langdon T, Latta R G, Fu Y B, Diederichsen A, Howarth C J, Jellen E N, Boyle B, Wei Y, Tinker N A. High-density marker profiling confirms ancestral genomes of *Avena* species and identifies D-genome chromosomes of hexaploid oat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2016, 129(11): 2133-2149
- [8] 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): 209-220
- [9] 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
- [10] Kremer C A, Lee M, Holland J B. A restriction fragment length polymorphism based linkage map of a diploid *Avena* recombinant inbred line population. *Genome*, 2001, 44(2): 192-204

- [11] Tinker N A, Kilian A, Wight C P, Heller-Uszynska K, Wenzl P, Rines H W, Bjørnstad Å, Howarth C J, Jannink J, Anderson J M, Rosnagel B G, Stuthman D D, Sorrells M E, Jackson E W, Tuveson S, Kolb F L, Olsson O, Federizzi L C, Carson M L, Ohm H W, Molnar S J, Scoles G J, Eckstein P E, Bonman J M, Ceplitis A, Langdon T. New DArT markers for oat provide enhanced map coverage and global germplasm characterization. *BMC Genomics*, 2009, 10: 39
- [12] 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
- [13] 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, Rosnagel 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
- [14] 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
- [15] Bekele W A, Wight C P, Chao S M, Howarth C J, Tinker N A. Haplotype-based genotyping-by-sequencing in oat genome research. *Plant Biotechnology Journal*, 2018, 16 (8): 1452-1463
- [16] 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
- [17] 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
- [18] Maughan P J, Lee R, Walstead R, Walstead R, Vickerstaff R J, Fogarty M C, Brouwer C R, Reid R R, Jay J J, Bekele W A, Jackson E W, Tinker N A, Langdon T, Jessica A, Schlueter J A, Jellen E N. Genomic insights from the first chromosome-scale assemblies of oat (*Avena* spp.) diploid species. *BMC Biology*, 2019, 17: 92
- [19] Bennett M D, Smith J B. Nuclear DNA amounts in angiosperms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 1976, 274 (933): 227-274
- [20] 吴斌, 郑殿升, 严威凯, 申状状, 晏林, 张宗文. 燕麦分子育种研究进展. *植物遗传资源学报*, 2019, 20 (3): 485-495
Wu B, Zheng D S, Yan W K, Shen Z Z, Yan L, Zhang Z W. Advances in molecular breeding of oats. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20 (3): 485-495
- [21] 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, Rosnagel 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
- [22] 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
- [23] 刘旭, 李立会, 黎裕, 方涛. 作物种质资源研究回顾与发展趋势. *农学学报*, 2018, 8 (1): 10-15
Liu X, Li L H, Li Y, Fang W. Crop germplasm resources: advances and trends. *Journal of Agriculture*, 2018, 8 (1): 10-15
- [24] Xu X, Liu X, Ge S, Jensen J D, Hu F, Li X, Dong Y, Gutenkunst R N, Fang L, Huang L, Li J, He W, Zhang G, Zheng X, Zhang F, Li Y, Yu C, Kristiansen K, Zhang X, Wang J, Wright M, McCouch S, Nielsen R, Wang J, Wang W. Resequencing 50 accessions of cultivated and wild rice yields markers for identifying agronomically important genes. *Nature Biotechnology*, 2012, 30: 105-111
- [25] Zhou Z, Jiang Y, Wang Z, Gou Z, Lyu J, Li W, Yu Y, Shu L, Zhao Y, Ma Y, Fang C, Shen Y, Liu T, Li C, Li Q, Wu M, Wang M, Wu Y, Dong Y, Wan W, Wang X, Ding Z, Gao Y, Xiang H, Zhu B, Lee S H, Wang W, Tian Z. Resequencing 302 wild and cultivated accessions identifies genes related to domestication and improvement in soybean. *Nature Biotechnology*, 2015, 33: 408-414
- [26] 祝光涛, 黄三文. 360 度群体遗传变异扫描——大豆泛基因组研究. *植物学报*, 2020, 55 (4): 1-4
Zhu G T, Huang S W. A 360-degree scanning of population genetic variations—a pan-genome study of soybean. *Chinese Bulletin of Botany*, 2020, 55 (4): 1-4
- [27] Ford-Lloyd B V, Schmidt M, Armstrong S J, Barazani O, Engels J, Hadas R. Crop wild relatives—undervalued, underutilized and under threat?. *BioScience*, 2011, 61 (7): 559-565
- [28] Henry R J. Sequencing crop wild relatives to support the conservation and utilization of plant genetic resources. *Plant Genetic Resources*, 2014, 12 (S1): S9-S11
- [29] 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