

КРАТКИЕ
СООБЩЕНИЯ

УДК 575.853'316.7:582.542.1

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ДИПЛОИДНЫХ ВИДОВ
РОДА *Avena* L., СОДЕРЖАЩИХ As-ГЕНОМ

© 2005 г. Е. Д. Бадаева^{1,2}, И. Г. Лоскутов³,
О. Ю. Шелухина¹, В. А. Пухальский¹

¹ Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991;
e-mail: k_badaeva@mail.ru

² Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, Москва 119991

³ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова,
Санкт-Петербург 190000

Поступила в редакцию 28.07.2005 г.

Цитогенетическое исследование трех диплоидных видов овса, содержащих As-геномы, показало их значительное сходство по структуре кариотипа и рисункам дифференциального окрашивания хромосом. *Avena strigosa* был более сходен с *A. wiestii*, тогда как *A. hirtula* занимал обособленное положение в этой группе, отличаясь от других исследованных видов по распределению C-блоков на хромосоме 6. В кариотипах всех образцов выявлена небольшая акроцентрическая хромосома, отсутствующая у диплоидных видов овса, обладающих другими вариантами A-генома. Полученные результаты дают основание предположить, что перестройка, в результате которой образовалась данная хромосома, является геномно-специфичной.

Род *Avena* L. – один из древнейших представителей семейства злаков, включает ди-, тетра- и гексаплоидные виды с основным числом хромосом $x = 7$. Большинство видов овса являются дикорастущими, и лишь несколько – *Avena strigosa* Schreb. ($2n = 2x = 14$), *A. abyssinica* Hochst. ($2n = 4x = 28$), *A. sativa* L. и *A. byzantina* C.K. ($2n = 6x = 42$) – возделываются или возделывались ранее человеком. В соответствии с данными систематики в состав рода *Avena* входят 26 видов, из них 12 диплоидных, 8 тетраплоидных и 6 гексаплоидных [1]. На основании анализа структуры кариотипа у диплоидных видов овса было выделено два основных типа геномов: A и C [2, 3]. Виды, содержащие A-геном, обладают симметричным кариотипом и сравнительно низким содержанием гетерохроматина (ГХ), тогда как характерной особенностью видов с C-геномами являются преимущественно асимметричные, гетерохроматичные хромосомы [4]. С помощью флуоресцентной гибридизации *in situ* было показано, что геномы A и C различаются также по относительному расположению локусов 18S–5.8S–26S и 5S рибосомной ДНК [5], а секвенирование последовательностей высокополиморфных участков внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 и генов 5.8S рРНК подтвердило филогенетическую обособленность геномов A и C [6].

Происхождение и геномный состав полиплоидных овсов определяли на основании сравнения структуры кариотипа и рисунков дифференциального окрашивания хромосом, анализа мейотической конъюгации хромосом у гибридов, лока-

лизации генов рибосомной РНК и данных геномной гибридизации *in situ*. Накопленная в настоящее время информация позволила предположить, что только один тетраплоидный вид – *A. macrostachya* является автополиплоидом [6, 7], тогда как остальные виды возникли в результате гибридизации различных диплоидных предков. В соответствии с геномным составом аллотетраплоидные виды делят на две основные группы – АВ (*A. abyssinica*, *A. vaviloviana*, *A. barbata*) и АС (*A. maroccana*, *A. murphyi* и *A. insularis*) [1, 6, 8–14]. Гексаплоидные виды *Avena* имеют геномную формулу АСD [8, 14]. Важно отметить, что до сих пор неизвестно ни одного диплоидного вида, имеющего В- или D-геномы, представленные у полиплоидных форм. Это может быть связано со значительными структурными перестройками исходных геномов при полиплоидизации, которые усложнили или сделали невозможным выявление их доноров.

На основании исследования структуры кариотипа, анализа запасных белков зерна (авенинов) и RAPD-анализа диплоидные овсы группы A-геномов были разделены на более мелкие подкластеры, объединяющие филогенетически родственные формы. В первый подкластер (геном As) вошли культурный вид *A. strigosa* и близкие к нему *A. hirtula*, *A. wiestii* и *A. atlantica*. В состав второго подкластера были включены несколько видов, имеющих различные варианты A-генома: Al (*A. longiglumis*), Ad (*A. damascena*), Ap (*A. prostrata*), Ac (*A. canariensis*) [2, 14–19]. При скрещивании видов, содержащих As-геном (*A. strigosa*, *A. wiestii*, *A. hirtu-*

Исследованные образцы овса и их происхождение

№ п/п	№ по каталогу	Вид	Подвид	Разновидность	Страна происхождения
1	к-5229	<i>A. strigosa</i>	<i>brevis</i>	<i>secunda, tephera</i>	Португалия
2	к-5244	<i>A. strigosa</i>	<i>strigosa</i>	<i>albida</i>	Португалия
3	к-3063	<i>A. strigosa</i>	<i>strigosa</i>	<i>typica</i>	Россия, Брянская область
4	к-4481	<i>A. strigosa</i>	<i>brevis</i>	<i>candida</i>	Великобритания
5	к-94	<i>A. wiestii</i>			Египет
6	к-2032	<i>A. hirtula</i>			Италия, о-в Сардиния

la, *A. atlantica*), получают фертильное потомство, а в мейозе гибридов образуется до семи бивалентов [3, 14]. Результаты гибридизации видов, обладающих различными вариантами А-генома, зависят от комбинаций скрещивания. *A. prostrata* (Ap) хорошо совместим с *A. longiglumis* (Al), *A. damascena* (Ad) и *A. canariensis* (Ac); *A. longiglumis* хорошо скрещивается с *A. strigosa* и *A. damascena*, тогда как гибриды *A. canariensis* × *A. damascena* стерильны, несмотря на регулярную конъюгацию хромосом в мейозе [2, 8, 14–16, 20–22].

Анализ конъюгации хромосом у гибридов *A. strigosa* × *A. sativa*, сходство хромосом этих видов по распределению С-блоков и локусов рибосомной РНК, а также данные геномной гибридизации *in situ* дают основание предполагать, что *A. strigosa* является одним из непосредственных предков культурного гексаплоидного овса [23–27]. Цитогенетически *A. strigosa* изучен мало. В связи с этим целью нашей работы стало сравнительное исследование культурного диплоидного овса *A. strigosa* и его ближайших дикорастущих сородичей *A. wiestii* и *A. hirtula* с помощью С-метода дифференциального окрашивания хромосом.

В работе были изучены шесть образцов (таблица), поддерживающихся в коллекции Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова (ВИР; Санкт-Петербург, Россия).

Для получения хромосомных препаратов и дифференциального окрашивания хромосом использовали модификацию метода С-бэндинга, разработанную для изучения хромосом пшеницы [28]. Хромосомы *A. strigosa* классифицировали в соответствии с номенклатурой, предложенной в работе [4], однако в отличие от работы Fominaya с соавт. классификацию хромосом *A. wiestii* и *A. hirtula* проводили на основании сходства с хромосомами *A. strigosa*.

В соответствии с данными систематики диплоидный культурный вид *A. strigosa* Schreb. делится на три подвида – *strigosa*, *brevis* и *nudibrevis*. В типовой подвид входят 10 разновидностей и четыре формы, во второй – восемь разновидностей и три формы и в третий входит только одна голозерная форма, которая была описана К. Линнеем

под названием *A. nuda* L. *Avena wiestii* Steud. и *A. hirtula* Lagas. встречаются только в диком состоянии [29].

Avena strigosa Schreb. Стебли прямостоячие, иногда вначале распластанные, с голыми узлами. Листовые влагалища голые, реже опушенные. Метелка раскидистая или полусжатая, одноостронная, редко сжатая (одногривая). Колоски двух-трехцветковые, редко одноцветковые. Колосковые чешуи с 7–9 жилками, немного неравные, длина 15–25 мм. Внутренняя цветковая чешуя узколанцетная, опушенная или голая, на верхушке с двумя остевидными заострениями (стригами), на спинке с одной коленчатой, внизу закругленной остью. Подковка отсутствует, все цветки без сочленения, самый нижний цветок большей частью на ножке. Зерновка 6–7 мм в длину, узкая или широкая, пленчатая, реже голая. Цветковые чешуи преимущественно темной окраски (серой, коричневой), реже белой или желтой.

A. strigosa широко распространен в странах Западной Европы и на северо-западе России, в Белоруссии и Эстонии. Как следует из его русского названия (песчаный овес), он предпочитает песчаные легкие почвы. *A. strigosa* встречается как в виде сорного (рудерального и сеgetального) растения, так отчасти и в культуре. На всем огромном ареале этот вид представлен лишь небольшим числом форм, которые укладываются в две три разновидности. Основной район многообразия концентрируется в Северной Португалии и Северо-Западной Испании (Галисии), где оказался сосредоточенным весь комплекс разновидностей признаков этого вида, большое число эндемичных форм, не известных в других странах Европы. В настоящее время вторичный центр разнообразия *A. strigosa* находится в Бразилии (Rio Grande do Sul). В сорном состоянии различные экологические группы этого вида встречаются в Японии и Южной Корее. Немногочисленные диплоидные голозерные формы (subsp. *nudibrevis*) распространены исключительно в Уэльсе (Великобритания) [1].

Avena wiestii Steud. Стебель коленчато-восходящий или прямостоячий, тонкий, эластичный с голыми узлами. Листовые влагалища и листья

опушенные или голые. Метелка раскидистая или однобокая, с пониклыми колосками. Колоски мелкие, двухцветковые, остистые. Колосковые чешуи немного неравные, с 7–9 жилками. Подковка короткая, около 2 мм длиной, тупая. След сочленения почти яйцевидный. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя остями 3–6 мм в длину и двумя боковыми зубчиками. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко отваливаются. Зерновка удлинённая, опушенная, мелкая. Цветковые чешуи преимущественно темной окраски (серой, коричневой) или реже желтой. *A. wiestii* найден в Восточном Закавказье, в Азербайджане на Апшеронском полуострове, в Ленкорани (Апшеронская и Ленкоранская низменности, Муганская и Сальянская равнины Кура-Араксинской низменности) и на южных склонах Большого Кавказского хребта, где произрастает на низменностях, сухих травянистых местах, приморских песках, известковых склонах, по холмам в ассоциации с представителями эфемерной растительности степей и пустынь. Наиболее часто *A. wiestii* встречается в Испании, где находят его изолированные островки в степи на песчаных лессовых почвах, на склонах гор, на дне понижений и реже на отвесных скалах, в открытых растительных ассоциациях, в засушливой зоне с осадками 50–250 мм в год. Вид произрастает по краю юга средиземноморской территории, в Алжире (Djelfa), Египте, Сирии, Иордании, Израиле (Oorim, Misaf Haneger), Турции, Ираке, Иране (Chalus, Ghazvin), на севере Сахары, на Аравийском полуострове. В средиземноморской зоне он довольно широко встречается на прибрежных дюнах, на сухих каменистых или песчаных холмах, на глинисто-песчаных почвах пустынь и на вулканических почвах в ненарушенных ассоциациях с *A. barbata* и видами ковыля [1].

Avena hirtula Lagas. Стебель вначале лежащий, потом прямостоячий, с голыми узлами. Листовые влагалища и листья опушенные или голые. Метелка многоколосковая, пониклая, раскидистая, однобокая или полусжатая. Колоски двух-трехцветковые, остистые. Колосковые чешуи немного неравные, с 7–9 жилками, на верхушке с двумя остями и одним боковым зубчиком. Подковка продолговатая, около 2 мм длиной, туповатая. След сочленения продолговатый. Нижняя цветковая чешуя на верхушке с двумя удлинёнными остями, заметно превышающими колосковые чешуи, и одним зубчиком. Все цветки в колоске с сочленениями и при созревании легко отваливаются. Зерновка удлинённая, опушенная, мелкая. Цветковые чешуи преимущественно темной окраски (серой, коричневой) или реже белой. Наибольший полиморфизм и концентрацию *A. hirtula* имеет в Испании и Португалии. В отрогах Пиренеев было найдено поразительное разнообразие вида. Типичными местообитаниями *A. hirtula* яв-

ляются мелкокаменистые и известняковые почвы, песчаные дюны, пастбища, заброшенные канавы и поля. Он довольно редко встречается на плодородных и хорошо окультуренных почвах. В последнее время на юге Испании были найдены 12 высоко полиморфных популяций этого вида. Рассеянно он встречается по всему Средиземноморью, особенно в Арабо-Нубийской его части, часто с морфологически почти неразличимым видом *A. barbata*, от которого его можно надежно отличить только по числу хромосом. Растения данного вида находят на островах Крит, Сардиния, Сицилия и Корсика; в Алжире, Марокко (Атласские горы), Тунисе, Турции. В Восточном Средиземноморье *A. hirtula* встречается в Сирии, Иордании и Израиле, где произрастает чаще на сухих каменистых почвах, склонах, покрытых кустарниками маквиса, или как сорные (рудеральные) растения по обочинам полей и дорог, а также в прибрежной зоне на песчаных почвах в ненарушенных ассоциациях с *A. barbata* и *A. longiglumis* [1].

Исследование шести образцов *A. strigosa*, *A. wiestii* и *A. hirtula* подтвердило их диплоидную природу ($2n = 2x = 14$). Кариотипы всех линий сходны по структуре и имеют две пары метацентрических, две пары субметацентрических, одну пару субацентрических и две пары отличающихся по морфологии спутничных хромосом (рис. 1). Виды характеризуются низким содержанием гетерохроматина: мелкие и средние по размеру С-бэнды выявлены преимущественно в прицентромерных и теломерных, реже – в интерстициальных участках хромосом. Четкие ГХ-блоки найдены также в районах вторичных перетяжек двух пар хромосом. В целом по структуре кариотипа и характеру распределения С-блоков на хромосомах исследованные нами образцы сходны с описанными в литературе линиями *A. strigosa* и *A. hirtula* [4]. Однако, в отличие от предыдущих исследований, практически во всех хромосомах исследованных видов выявлены мелкие С-блоки, значительно упростившие их идентификацию (для сравнения: в работе [4] в хромосомах *A. strigosa* обнаружены только теломерные и приспутничные С-блоки). Поскольку в литературе отсутствует информация о гомеологии индивидуальных хромосом овса и пшеницы, классификацию хромосом *A. strigosa* проводили в соответствии с правилами цитологической номенклатуры [4], т.е. по мере уменьшения длины. Наиболее крупную хромосому обозначали 1, тогда как самую мелкую – 7. Хромосомы родственных видов *A. wiestii* и *A. hirtula* классифицировали по их сходству с хромосомами культурного вида (рис. 2). В соответствии с этой системой спутничные хромосомы обозначаются 2 и 3.

Для выявления особенностей рисунков дифференциального окрашивания индивидуальных хромосом *A. strigosa* и оценки уровня внутривидового

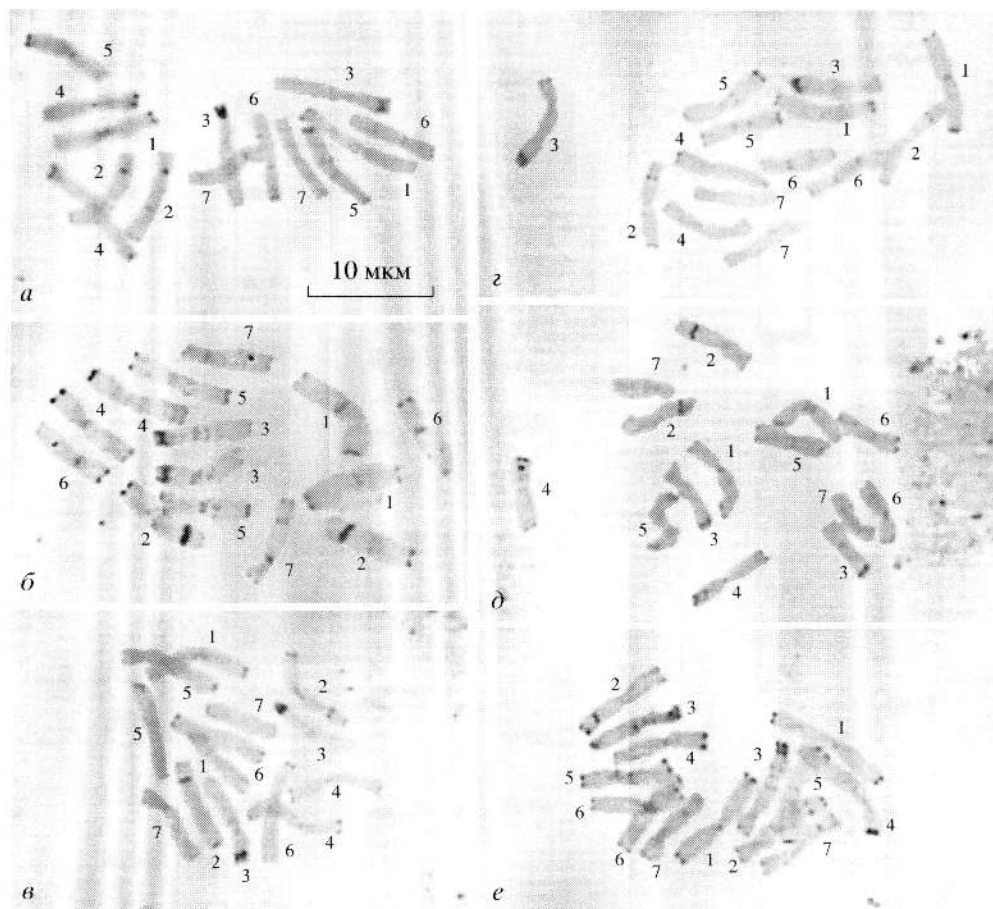


Рис. 1. Распределение гетерохроматических блоков на метафазных пластинках диплоидных видов овса. *a-c* – *Avena strigosa*: *a* – к-4481, *б* – к-5229, *в* – к-3063, *г* – к-5244; *д* – *A. wiestii* (к-94); *е* – *A. hirtula* (к-2032). 1–7 – номера хромосом.

полиморфизма были исследованы четыре образца, относящихся к двум подвидам и произрастающих в различных географических районах (таблица). Несмотря на небольшие отличия между образцами по наличию и размерам некоторых теломерных и интерстициальных С-бэндов (рис. 1, *a-г*), все хромосомы легко идентифицируются и характеризуются следующими особенностями:

Хромосома 1 – наиболее длинная хромосома набора, приблизительно метацентричная. Короткое и длинное плечи заканчиваются теломерными С-блоками, как правило более крупными в длинном плече, но иногда приблизительно равного размера. В проксимальной части длинного плеча хромосомы 1 присутствует небольшой маркерный С-бэнд, у некоторых образцов очень слабый С-бэнд, примыкающий к центромерному, также выявляется в коротком плече.

Хромосома 2. Большая, приблизительно метацентричная хромосома, несущая крупный спутник. Теломерный блок в длинном плече и на конце спутника варьирует по размеру. В проксимальной части длинного плеча присутствует четкий маркерный С-сегмент. Наиболее крупный ГХ-

блок выявлен в приспутничном районе, его размер варьирует между образцами.

Хромосома 3. Субметацентрик с небольшим спутником в коротком плече. Район вторичной перетяжки содержит крупный ГХ-блок. В длинном плече выявляются теломерный С-бэнд, варьирующий по интенсивности окрашивания, и серия из 2–3 сравнительно небольших интерстициальных блоков.

Хромосома 4. Относительно длинная субметацентричная хромосома. Теломерный С-бэнд в коротком плече заметно больше, чем в длинном. В коротком плече присутствуют два полиморфных интерстициальных С-бэнда, делящих плечо на три примерно равные части. Слабые полиморфные блоки выявляются также в субтерминальном и дистальном участках длинного плеча.

Хромосома 5. Небольшая примерно метацентричная хромосома. Содержит яркие теломерные блоки в обоих плечах и четкий маркерный интерстициальный С-блок в проксимальной четверти длинного плеча. Иногда между интеркалярным и

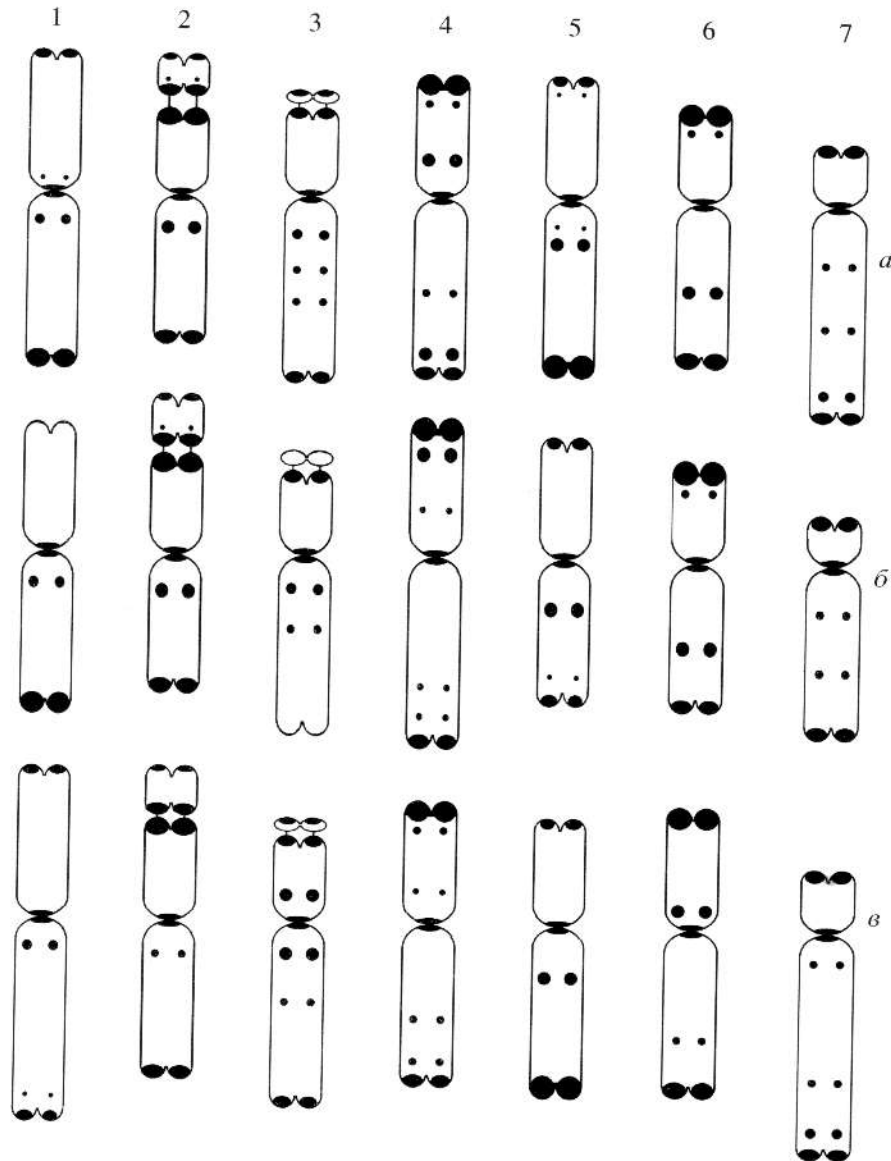


Рис. 2. Идиограммы дифференциально окрашенных хромосом (1–7) *Avena strigosa* (а), *A. wiestii* (б) и *A. hirtula* (в).

прицентромерным блоками можно видеть еще один очень слабый С-бэнд.

Хромосома 6. Небольшая субметацентричная хромосома с яркими блоками в теломерах короткого и длинного плеча и крупным маркерным С-бэндом примерно в середине длинного плеча. Рисунок дифференциального окрашивания хромосомы 6 достаточно консервативен, и различия отмечаются только по наличию слабого субтерминального С-бэнда в коротком плече.

Хромосома 7. Наиболее акроцентричная хромосома *A. strigosa*, содержит небольшие теломерные С-бэнды в обоих плечах, а также маркерный интеркалярный С-блок, локализованный с дистальной трети длинного плеча. Небольшие полиморфные С-бэнды наблюдаются в субтерминальном участке и дистальной части длинного плеча.

В целом различия между образцами *A. strigosa* по рисунку дифференциального окрашивания хромосом оказались сравнительно небольшими.

Исследованный нами образец *Avena wiestii* сходен с *A. strigosa* и с описанным в литературе видом *A. hispanica* [30]. Среди особенностей его кариотипа можно отметить отсутствие теломерного блока в коротком плече хромосомы 1, наличие очень яркого интеркалярного блока в дистальной части короткого плеча хромосомы 4 и несколько меньшую длину хромосомы 7. Для определения того, являются ли эти особенности видоспецифичными, необходимо исследовать несколько других образцов *A. wiestii*.

Третий исследованный вид группы As-геномов — *Avena hirtula* сходен с двумя другими по морфологии и рисунку окрашивания хромосом 1, 2, 4, 5 и 7,

хотя в хромосоме 2 отсутствует маркерный интерстициальный С-сегмент в длинном плече. Хромосома 3, в отличие от соответствующих хромосом *A. strigosa* и *A. wiestii*, содержит четкий интеркалярный блок в проксимальной части короткого плеча. Помимо этого, ее спутник несколько крупнее, чем у других видов. Наиболее заметные отличия наблюдаются по рисунку окрашивания хромосомы 6, у которой отсутствует маркерный блок в середине длинного плеча, но выявляется небольшой С-блок в коротком плече, прилегающий к прицентромерному. Поскольку нами был исследован только один образец *A. hirtula*, определить, является ли данная модификация хромосомы 6 видоспецифичной или же она характерна только для данного конкретного образца, не представлялось возможным.

Интересно, что хромосома 7 исследованного нами образца *A. hirtula* практически идентична соответствующим хромосомам *A. strigosa* и *A. wiestii*, хотя предполагают [31], что она участвует в видоспецифической транслокации у *A. strigosa*. В связи с этим хотелось бы отметить, что у *A. longiglumis* и *A. canariensis* (геномы Al и As, соответственно) отсутствует пара субacroцентрических хромосом, подобных хромосоме 7 *A. strigosa* и трех других изученных нами и [30] видов этой группы. Следовательно, полученные нами результаты свидетельствуют, что перестройку по хромосоме 7, по видимому, следует считать As-геном-специфичной, а не видоспецифичной для *A. strigosa*.

Таким образом, цитогенетическое исследование трех диплоидных видов овса, содержащих As-геномы, показало большее сходство *A. strigosa* с *A. wiestii* и несколько обособленное положение *A. hirtula* в этой группе. Результаты исследования противоречат данным других авторов, утверждающих, что перестройка хромосомы 7 является видовой особенностью *A. strigosa* [31], поскольку все три изученных нами вида (а также описанная в литературе *A. hispanica*) сходны по морфологии и рисунку С-окрашивания этой хромосомы. Последнее наблюдение свидетельствует о том, что данная перестройка скорее относится к геномно-специфичным, однако для проверки этого предположения необходимо исследовать другие образцы *A. hirtula*, а также диплоидные виды овса – носителей геномов As, Ap и Ad.

Работа финансировалась Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 05-04-48406), программами Президиума РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами” и “Динамика генофондов растений, животных и человека”, а также Программой Президента Российской Федерации по поддержке ведущих научных школ (НШ-1794-2003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лоскутов И.Г. Видовое разнообразие и селекционный потенциал рода *Avena* L.: Автореф. дис. ...докт. биол. наук. СПб., 2003. 38 с.
2. Rajharthy T. Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena* // Can. J. Genet. Cytol. 1961. V. 3. P. 372–377.
3. Rajharthy T. Evidence and hypothesis for the origin of the C genome of hexaploid *Avena* // Can. J. Genet. Cytol. 1966. V. 8. P. 774–779.
4. Fominaya A., Vega P., Ferrer E. Giemsa C-banded karyotypes of *Avena* species // Genome. 1988. V. 30. P. 627–632.
5. Linares C., González J., Ferrer E., Fominaya A. The use of double fluorescence *in situ* hybridization to physically map the position of 5S rDNA genes in relation to the chromosomal location of 18S–5.8S–26S rDNA and a C genome specific DNA sequence in the genus *Avena* // Genome. 1996. V. 39. P. 535–542.
6. Родионов А.В., Тюна Н.Б., Ким Е.С. и др. Геномная конституция автотетраплоидного овса *Avena macrostachya*, выявленная путем сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS2: к вопросу об эволюции кариотипов овсов и овсюгов на ранних этапах дивергенции видов рода *Avena* // Генетика. 2005. Т. 41. № 5. С. 646–656. (Rodionov A.V., Tyuna N.B., Kim E.C. et al. Genomic structure of the autotetraploid oat species *Avena macrostachya* inferred from comparative analysis of ITS1 and ITS2 sequences: On the oat karyotype evolution during the early events of the *Avena* species divergence // Rus. J. Genetics. 2005. V. 41. № 5. P. 518–528.)
7. Baum B.R., Rajharthy T. A study of *Avena macrostachya* // Can. J. Bot. 1976. V. 54. P. 2434–2439.
8. Rajharthy T., Morrison J.W. Chromosome morphology in the genus *Avena* // Can. J. Bot. 1959. V. 37. P. 331–337.
9. Murphy H.C., Sadanaga K., Zillinsky F.J. et al. *Avena magna* an important new tetraploid species of oat // Science (Washington D.C.). 1968. V. 159. P. 103–104.
10. Sadasivaiah R.S., Rajharthy T. Genome relationships in tetraploid *Avena* // Can. J. Genet. Cytol. 1968. V. 10. P. 655–669.
11. Murray B.E., Craig I.L., Rajharthy T. A protein electrophoretic study of three amphiploids and eight species in *Avena* // Can. J. Genet. Cytol. 1970. V. 12. P. 651–665.
12. Fominaya A., Vega C., Ferrer E. C-banding and nucleolar activity of tetraploid *Avena* species // Genome. 1988. V. 30. P. 633–638.
13. Jellen E.R., Ladizinsky G. Giemsa C-banding in *Avena insularis* Ladizinsky // Genet. Resources and Crop Evol. 2000. V. 47. P. 227–230.
14. Лоскутов И.Г. Межвидовые скрещивания в роде *Avena* L. // Генетика. 2001. Т. 37. № 5. С. 581–590. (Loskutov I.G. Interspecific crosses in the genus *Avena* L. // Rus. J. Genetics. 2001. V. 37. № 5. P. 467–476.)
15. Rajharthy T., Baum B.R. *Avena damascena*: A new diploid oat species // Can. J. Genet. Cytol. 1972. V. 14. P. 645–654.

16. Baum B.R., Rajharthy T., Sampson D.R. An important new diploid *Avena* species discovery on the Canary Islands // *Can. J. Bot.* 1973. V. 51. P. 759–762.
17. Лоскутов И.Г., Абрамова Л.И. Морфологическая и кариологическая инвентаризация видов рода *Avena* L. // *Цитология*. 1999. Т. 41. № 12. С. 1069–1070.
18. Перчук И.Н., Лоскутов И.Г., Окино К. Изучение видового разнообразия овса с использованием RAPD-анализа // *Аграрная Россия*. 2002. № 3. С. 41–43.
19. Лоскутов И.Г., Губарева Н.К., Алпатьева Н.В. Полиморфизм авенина в изучении дикорастущих видов овса // *Аграрная Россия*. 2005. № 2. С. 43–48.
20. Leggett J.M. Intraspecific hybrids involving the recently described diploid taxon *Avena atlantica* // *Genome*. 1987. V. 29. P. 361–364.
21. Ladizinsky G. The cytogenetic position of *Avena prostrata* among the diploid oats // *Can. J. Genet. Cytol.* 1973. V. 15. P. 443–450.
22. Leggett J.M. Morphology and metaphase chromosome pairing in three *Avena* hybrids // *Can. J. Genet. Cytol.* 1984. V. 26. P. 641–645.
23. Nishiyama I. The genetic and cytology of certain cereals. I. Morphological and cytological studies in triploid, pentaploid and hexaploid *Avena* species // *Jpn. J. Genet.* 1929. № 5. P. 1–48.
24. Rajharthy T., Thomas H. Cytogenetics of oats (*Avena* L.) // *Misc. Publ. Genet. Soc. Can.* 1974. № 2. P. 1–90.
25. Linares C., Irigoyen M.L., Fominaya A. Identification of C-genome chromosomes involved in intergenomic translocations in *Avena sativa* L. using cloned repetitive DNA sequences // *Theor. Appl. Genet.* 2000. V. 100. P. 353–360.
26. Chen Q., Armstrong K. Genomic *in situ* hybridization in *Avena sativa* // *Genome*. 1994. V. 37. P. 607–612.
27. Jellen E.R., Gill B.S., Cox T.S. Genomic *in situ* hybridization differentiates between A/D- and C-genome chromatin and detects intergenomic translocations in polyploid oat species (genus *Avena*) // *Genome*. 1994. V. 37. P. 613–618.
28. Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill B.S., Filatenko A.A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* // *Plant Syst. Evol.* 1994. V. 192. № 1. P. 117–145.
29. Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е. и др. Овес. Культурная флора. Т. 2. Ч. 3. М.: Колос, 1994. 367 с.
30. Jellen E.N., Gill B.S. C-banding variation in the Moroccan oat species *Avena agadiriana* ($2n = 28$) // *Theor. Appl. Genet.* 1996. V. 92. P. 726–732.
31. Loarce Y., Ferrer E., Kunzel G., Fominaya A. Assignment of oat linkage groups to microdissected *Avena strigosa* chromosomes // *Theor. Appl. Genet.* 2002. V. 104. P. 1011–1016.

Cytogenetic Analysis of Diploid *Avena* L. Species Containing the As Genome

E. D. Badaeva^{1,2}, I. G. Loskutov³, O. Yu. Shelukhina¹, and V. A. Pukhalsky¹

¹ Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia; e-mail: k_badaeva@mail.ru

² Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

³ Vavilov All-Russia Institute of Plant Industry, Russian Academy of Agricultural Sciences, St. Petersburg, 190000 Russia

Cytogenetic examination showed that three diploid oat species containing the As genome are highly similar in karyotype structure and chromosome C-banding patterns. *Avena strigosa* is more similar to *A. wiestii*, while *A. hirtula* is to an extent separated from the two species, differing in the C-banding pattern of chromosome 6. The karyotypes of all three species harbor a small acrocentric chromosome, which is absent from diploid oat species containing other variants of the A genome. The results made it possible to assume genome specificity of the rearrangement resulting in this chromosome.