

SYSTEMATYKA, EWOLUCJA I CYTOGENETYKA GATUNKÓW Z RODZAJU *AVENA* L.

Systematics, evolution and cytogenetics of genus *Avena* L. species

Edyta PACZOS-GRZĘDA

Summary. The aim of this paper was collection of accessible information concerning taxonomy, evolution and cytogenetics of species of genus *Avena* L. There are a lot of controversies connected with classification of species belonging to genus *Avena*, evolution of these species and cytogenetics: genomic constitution, identification, nomenclature and homeology of chromosomes. In recent years many attempts were taken to resolve these problems. Modern molecular techniques of DNA analysis were often used in these purposes.

Key words: *Avena* L., systematics, evolution, cytogenetics, molecular markers

Dr Edyta Paczos-Grzęda, Instytut Genetyki i Hodowli Roślin, Akademia Rolnicza, ul. Akademicka 15, 20–934 Lublin, e-mail: edkap@agros.ar.lublin.pl

WSTĘP

Większość publikacji dotyczących systematyki, ewolucji i cytogenetyki gatunków z rodzaju *Avena* pochodzi z przełomu lat 60. i 70. W ostatnich 10 latach owies stał się ponownie obiektem intensywnych badań, a zastosowanie nowoczesnych metod analizy cytologicznej i molekularnej pozwoliło na zweryfikowanie wielu poglądów. Niemniej jednak niektóre problemy, takie jak: odrębność gatunków w obrębie rodzaju *Avena*, ich ewolucja czy struktura genetyczna, nie zostały ostatecznie wyjaśnione i wciąż budzą wiele kontrowersji.

SYSTEMATYKA

Rodzaj *Avena* L. należy do plemienia *Aveneae*, rodziny *Gramineae*. Dzieli się na trzy grupy kariologiczne o 14, 28 oraz 42 chromosomach [3, 57].

Próby klasyfikacji gatunków w obrębie rodzaju *Avena* były podejmowane wielokrotnie [3,

32, 37, 57, 69]. Obecnie większość autorów stosuje systematykę opartą na taksonomii numerycznej Bauma [3]. Według tego autora rodzaj *Avena* obejmuje 27 gatunków należących do siedmiu sekcji; nie wyodrębnia on gatunku *A. prostrata* łącząc go z *A. hirtula*. Leggett [32] uznaje *A. hirtula* i *A. prostrata* za dwa różne gatunki na podstawie niskiej koniugacji chromosomów w mieszańcach *A. hirtula* x *A. prostrata* oraz ich sterylności. Ponadto od czasu publikacji Bauma odkryto trzy nowe gatunki: *A. atlantica*, *A. agadiriana* i *A. insularis*.

Obecnie, według systematyki uaktualnionej przez Zellera [69], rodzaj *Avena* obejmuje 31 gatunków, w tym 16 diploidalnych ($2n=2x=14$), 8 tetraploidalnych ($2n=4x=28$) i 7 heksaploidalnych ($2n=6x=42$) (Tab. 1). Poszczególne gatunki zaliczono do siedmiu sekcji: *Ventricosa*, *Agraria*, *Ethiopica*, *Pachycarpa*, *Avenotrichon*, *Tenuicarpa* oraz *Avena*. Do sekcji *Ventricosa* należą wyłącznie gatunki diploidalne: *A. clauda* Dur., *A. eriantha* Dur., *A. ventricosa* Bal. ex Coss.; do sekcji *Agraria* zaliczane są również je-

Tabela 1. Klasyfikacja gatunków z rodzaju *Avena* L. według Zeller [69], zmodyfikowana.
 Table 1. Classification of the genus *Avena* L. after Zeller [69], with modifications.

	Liczba chromosomów <i>Chromosome number</i>	Skład genomowy <i>Genomic constitution</i>
Seksja: <i>Avenotrichon</i>		
<i>A. macrostachya</i> Bal. ex Coss. et Dur.	$2n = 4x = 28$	CCCC?
Seksja: <i>Ventricosa</i>		
<i>A. clauda</i> Dur.	$2n = 2x = 14$	CpCp
<i>A. eriantha</i> Dur.	$2n = 2x = 14$	CpCp
<i>A. ventricosa</i> Bal. ex Coss.	$2n = 2x = 14$	CvCv
Seksja: <i>Agraria</i>		
<i>A. brevis</i> Roth.	$2n = 2x = 14$	AsAs
<i>A. hispanica</i> Lag.	$2n = 2x = 14$	AA?
<i>A. nuda</i> L.	$2n = 2x = 14$	AsAs
<i>A. strigosa</i> Schreb.	$2n = 2x = 14$	AsAs
Seksja: <i>Tenuicarpa</i>		
<i>A. atlantica</i> Baum et Fedak	$2n = 2x = 14$	AsAs
<i>A. canariensis</i> Baum Rajhathy et Sampson	$2n = 2x = 14$	AcAc
<i>A. damascena</i> Rajhathy et Baum	$2n = 2x = 14$	AdAd
<i>A. hirtula</i> Lag.	$2n = 2x = 14$	AsAs
<i>A. longiglumis</i> Dur.	$2n = 2x = 14$	AlAl
<i>A. lusitanica</i> (Tab. Mar.) Baum Comb et Stat.	$2n = 2x = 14$	AA?
<i>A. matritensis</i> Baum Sp. Nov	$2n = 2x = 14$	AA?
<i>A. prostrata</i> Ladiz.	$2n = 2x = 14$	ApAp
<i>A. wiestii</i> Steud	$2n = 2x = 14$	AsAs
<i>A. agadiriana</i> Baum et Fedak	$2n = 4x = 28$	AABB (AAA'A')
<i>A. barbata</i> Pott. ex Link.	$2n = 4x = 28$	AABB (AAA'A')
Seksja: <i>Ethiopica</i>		
<i>A. abyssinica</i> Hochst	$2n = 4x = 28$	AABB (AAA'A')
<i>A. vaviloviana</i> (Malz.) Mordv.	$2n = 4x = 28$	AABB (AAA'A')
Seksja: <i>Pachycarpa</i>		
<i>A. maroccana</i> Gdgr	$2n = 4x = 28$	AACC
<i>A. murphyi</i> Ladiz. (<i>A. magna</i> Murphy et Terrell)	$2n = 4x = 28$	AACC
<i>A. insularis</i> Ladiz.	$2n = 4x = 28$	AACC
Seksja: <i>Avena</i>		
<i>A. atheranta</i> Presl	$2n = 6x = 42$	AACCDD (AAA'A'CC)
<i>A. fatua</i> L.	$2n = 6x = 42$	AACCDD (AAA'A'CC)
<i>A. hybrida</i> Peterm	$2n = 6x = 42$	AACCDD (AAA'A'CC)
<i>A. occidentalis</i> Dur.	$2n = 6x = 42$	AACCDD (AAA'A'CC)
<i>A. sativa</i> L.	$2n = 6x = 42$	AACCDD (AAA'A'CC)
<i>A. sterilis</i> L.	$2n = 6x = 42$	AACCDD (AAA'A'CC)
<i>A. trichophylla</i> C. Koch	$2n = 6x = 42$	AACCDD (AAA'A'CC)

dynie diploidy: *A. brevis* Roth., *A. hispanica* Lag., *A. nuda* L. i *A. strigosa* Schreb. Do sekcji *Ethiopica* należą gatunki tetraploidalne – *A. abyssinica* Hochst i *A. vaviloviana* (Malz.) Mordv. Tetraploidy *A. maroccana* Gdgr, *A. murphyi* Ladiz. (dawniej *A. magna* Murphy et Terrell [40]) i *A. insularis* Ladiz. tworzą sekcję *Pachycarpa*. Tetraploid *A. macrostachya* Bal. ex Coss. et Dur. jest jedynym gatunkiem w sekcji *Avenotrichon*. W sekcji *Tenuicarpa* jest dziewięć gatunków diploidalnych: *A. atlantica* Baum et Fedak, *A. canariensis* Baum Rajhathy et Sampson, *A. damascena* Rajhathy et Baum, *A. hirtula* Lag., *A. longiglumis* Dur., *A. lusitana* (Tab. Mar.) Baum Comb et Stat., *A. matritensis* Baum Sp. Nov, *A. prostrata* Ladiz. i *A. wiestii* Steud oraz dwa gatunki tetraploidalne *A. agadiriana* Baum et Fedak i *A. barbata* Pott. ex Link. Gatunki *A. atheranta* Presl, *A. fatua* L., *A. hybrida* Peterm, *A. occidentalis* Dur., *A. sativa* L., *A. sterilis* L. i *A. trichophylla* C. Koch tworzą sekcję *Avena* i posiadają heksaploidalną liczbę chromosomów [37, 69]. Wszystkie gatunki z rodzaju *Avena* są jednoroczne i samopylne z wyjątkiem *A. macrostachya*, który jest wieloletni i obcopolny [33].

EWOLUCJA

Ladizinsky i Zohary [31], Rajhathy i Thomas [57] oraz Thomas [65] uważają, że za powstawanie gatunków w obrębie rodzaju *Avena* są odpowiedzialne dwa mechanizmy: 1) różnicowanie strukturalne chromosomów oraz 2) krzyżowanie i podwajanie liczby chromosomów u mieszańców. Pierwszy mechanizm wpłynął na wytworzenie genomów i ich subgenomów, zaś drugi przyczynił się do powstania gatunków tetraploidalnych i heksaploidalnych.

Próby wyjaśnienia ewolucji gatunków z rodzaju *Avena* prowadzone są w oparciu o morfologię, rozmieszczenie geograficzne, analizy cytogenetyczne, biochemiczne, a w ostatnim czasie również molekularne. Ustalenie ewolucji zarówno tetraploidów, jak i heksaploidów utrudnia fakt, że żaden z dotychczas zidentyfikowanych gatunków diploidalnych nie może być jednoznacznie określony jako dawca geno-

mów poliploidów. W oparciu o wyniki analiz cytologicznych mieszańców międzygatunkowych *A. sativa* z *A. maroccana*, *A. murphyi* i *A. insularis* Ladizinsky [29] uważa, że tetraploidy z tej grupy brały udział w ewolucji heksaploidów. Autor na podstawie największej liczby biwalentów i chiazm w mieszańcach *A. sativa* x *A. insularis* stwierdza, że *A. insularis* jest najbardziej prawdopodobnym tetraploidalnym przodkiem wszystkich heksaploidów. Niestety, nie stwierdzono większego pokrewieństwa pomiędzy którymkolwiek ze znanych diploidów a tetraploidami *A. murphyi*, *A. maroccana*, czy *A. insularis* [29, 34].

UDOMOWIENIE GATUNKÓW

Większość gatunków z rodzaju *Avena* to formy dzikie. Wśród uprawnych największe znaczenie ekonomiczne mają heksaploidy: *Avena sativa* L. (owies zwyczajny) oraz *Avena byzantina* C. Koch. (owies bizantyjski), w mniejszym zaś stopniu gatunek diploidalny *A. strigosa* Schreb. (owies szorstki). Formami uprawnymi o marginalnym znaczeniu są gatunki diploidalne: *A. nuda* L., *A. brevis* Roth. i *A. hispanica* Ard. [3] oraz tetraploidalne – *A. barbata* Pott. ex Link. i *A. abyssinica* Hochst [69].

Zaganienie udomowienia różnych gatunków owsa interesowało badaczy od dawna. Harlan [13] uważa, że diploid *A. strigosa* został udomowiony jako zboże paszowe w rejonie Morza Śródziemnego, natomiast tetraploid *A. abyssinica* w Etiopii. Według Wawilowa [47] proces udomowienia heksaploidalnego owsa był nierozzerwalnie związany z historią uprawy gatunków z rodzajów *Hordeum* i *Triticum*, które były pierwotnymi zbożami udomowionymi przez człowieka na Bliskim Wschodzie w erze neolitycznej. Chociaż wysiłki ówczesnego człowieka były skierowane na udomowienie pierwotnych roślin uprawnych, to wywarły również niezamierzoną presję selekcyjną na będące chwastami trawy, takie jak żyto i owies. Te chwasty ostatecznie zyskały status wtórnych roślin uprawnych. Coffman [5] oraz Murphy i Hoffman [47] przypuszczają, że dokładny czas i miejsce udomowienia owsa są obecnie nie do

odtworzenia. Lewicki i Mazurek [39] podają, że najstarsze europejskie znaleziska owsa pochodzą z okresu brązu. Dostępne dowody archeologiczne [3, 26] świadczą, że owies uprawiany był w Europie w epoce brązu i żelaza. Uznawany za przodka heksaploidalnego uprawnego owsa *A. sterilis* występował w Syrii i Jordanii już w latach 8600–7000 p.n.e. [15], zaś uprawny heksaploidalny owies pojawił się dopiero kilka tysięcy lat później (2400 p.n.e.) w centralnej i północnej Europie, poza zasięgiem gatunku uważanego za przodka [47].

CYTOGENETYKA

Na podstawie analizy kariotypów oraz koniugacji chromosomów w mieszańcach międzygatunkowych, w rodzaju *Avena* wyodrębniono 4 podstawowe genomy: A, B, C i D [57]. U gatunków diploidalnych występują genomy A lub C, u tetraploidalnych A, B lub C, natomiast u heksaploidalnych A, C i D. Genomy A i C są więc obecne we wszystkich grupach kariologicznych, genom B występuje u niektórych tetraploidów, zaś D wyłącznie u heksaploidów. W żadnym z poznanych dotychczas gatunków diploidalnych nie zidentyfikowano genomów B lub D [24]. Uwzględniając strukturalne różnice w budowie chromosomów, w genomie A diploidów wyróżniono 5 subgenomów: Ac, Ad, Al, Ap i As, natomiast w genomie C – Cp i Cv [45, 57, 65]. Genom *A. canariensis* oznaczono jako Ac, *A. damascena* – Ad, *A. longiglumis* – Al, *A. prostrata* – Ap. Genom As jest charakterystyczny dla grupy gatunków *strigosa*, do której zaliczane są *A. strigosa*, *A. hirtula*, *A. wiestii*, *A. nuda*, *A. brevis* i *A. atlantica* [32, 43]. Jako Cv określono genom *A. ventricosa*, zaś jako Cp *A. eriantha* i *A. clauda*. W pozostałych gatunkach diploidalnych – *A. lusitanica*, *A. hispanica* i *A. matritensis* subgenomy nie zostały precyzyjnie oznaczone. Wyniki genomowej hybrydyzacji *in situ* (GISH) uzyskane przez Markhanda i Leggetta [43] wskazują jedynie, że są to gatunki posiadające genom A.

Baum [3] dzieli gatunki tetraploidalne na trzy grupy. Do pierwszej z nich zalicza *A. macrostachya* o nie ustalonym dotychczas składzie

genomowym. Różnicowe barwienie chromosomów techniką Giemsy [16] oraz GISH [19] wskazują na podobieństwo genomów tego autotetraploida do gatunków diploidalnych o genomie C. Do grupy drugiej, określanej jako grupa *barbata*, należą gatunki o składzie genomowym AABB: *A. barbata*, *A. vaviloviana* i *A. abyssinica*. Grupę trzecią tworzą gatunki o składzie genomowym AACC: *A. maroccana*, *A. murphyi* oraz niedawno odkryty przez Ladizinsky'ego [28] tetraploid *A. insularis*. Nie określono ostatecznie genomów występujących u tetraploidalnego gatunku *A. agadiriana*. Badania przeprowadzone przez Markhanda i Leggetta [43] za pomocą GISH sugerują podobieństwo genomowe tego tetraploida do gatunków z grupy *barbata*.

Istnieją dwa poglądy dotyczące składu genomowego tetraploidów z grupy *barbata*. Na podstawie obserwacji kariotypu Rajhathy i Morison [55] stwierdzili obecność jednego zespołu chromosomów, morfologicznie odpowiadających chromosomom subgenomu As diploidów oraz drugiego o odmiennej strukturze, który autorzy opisali jako B, a więc skład genomowy tych gatunków oznaczyli jako AABB. Oinuma [51], Holden [14] oraz Ladizinsky i Zohary [30] badając morfologię chromosomów gatunków z grupy *barbata* stwierdzili, że chromosomy obu genomów są podobne do chromosomów subgenomu As. Podobieństwo genomów A i B do subgenomu As gatunków diploidalnych potwierdziły późniejsze badania Fominaya i in. [8] przy zastosowaniu techniki różnicowego barwienia. Analizy przeprowadzone za pomocą GISH przez Leggetta i Markhanda [36] oraz hybrydyzacji Southern przez Katsiotisa [24] również wykazały duże podobieństwo genomów A i B do subgenomu As diploidów. Brak różnic na poziomie molekularnym pomiędzy diploidem *A. strigosa* i grupą tetraploidów *barbata* wskazywał na powstanie tych tetraploidów poprzez autopoliploidyzację formy diploidalnej o składzie genomowym AsAs. Autorzy zaproponowali oznaczenie składu genomowego gatunków *barbata* jako AAA'A' zamiast AABB, ponieważ według nich taki zapis lepiej oddaje konstytucję genomową tych tetraploidów. Zwolennicy alternatywnej teorii – Linares i in. [40, 41] oraz

Iriogoyen i in. [17] powołując się na wyniki hybrydyzacji (FISH) twierdzą, podobnie jak Rajhathy i Morison [55], że tetraploidy z grupy *barbata* są allopolloidami i proponują pozostanie przy symbolice AABB. Zestaw chromosomów genomu A pochodzi według nich od *A. strigosa*. Gatunek będący dawcą chromosomów genomu B nie został jednoznacznie określony. Iriogoyen i in. [17] przypuszczają, że najbardziej prawdopodobnym dawcą genomu B jest *A. damascena* lub *A. canariensis*, ale nie *A. strigosa*.

Istnieje wiele kontrowersji co do odrębności gatunków wśród heksaploidów. Ladizinsky i Zohary [31] w oparciu o jednakowy skład genomowy oraz płodność mieszańców sugerują, że wszystkie heksaploidy należą do jednego gatunku *A. sativa*. Rajhathy [54] wyodrębnia cztery gatunki heksaploidalne: *A. byzantina*, *A. fatua*, *A. sativa* i *A. sterilis*. Baum [3] i Zeller [69] wyróżniają siedem heksaploidów: *A. atheranta*, *A. fatua*, *A. hybrida*, *A. occidentalis*, *A. sativa*, *A. sterilis* i *A. trichophylla*. Ci sami autorzy nie wyodrębniają gatunku *A. byzantina* łącząc go z *A. sativa*, z uwagi na znikome różnice morfologiczne. Pogląd Bauma potwierdzają badania Phillipsa i Murphy'ego [52], Zhou i in. [70] oraz Jellena i Bearda [18], którzy analizowali markery morfologiczne, cytologiczne, izoenzymatyczne, a także molekularne. Autorzy ci stwierdzili, że *A. sativa* i *A. byzantina* stanowią dwa różne ekotypy lub odmiany botaniczne, ale nie odrębne gatunki.

Podobnie jak odrębność gatunków, również pochodzenie i skład genomowy heksaploidów są wciąż sprawą kontrowersyjną. Rajhathy i Morison [55], Ladizinsky i Zohary [31] oraz Rajhathy i Thomas [57] twierdzą w oparciu o analizy kariotypów oraz koniugację chromosomów w mieszańcach, że gatunki o 42 chromosomach są alloheksaploidami o składzie genomowym AACDD. Linares i in. [40], przeprowadzili hybrydyzację *in situ* wykorzystując jako sondy sekwencję powtarzalną pAs120a oraz sekwencję specyficzną dla chromosomów genomu C i także wykazali obecność trzech zestawów chromosomów w heksaploidach odpowiadających genomom A, C i D. Według wymienionych autorów opisywanie heksaploidów

symbolami AACDD odzwierciedla konstytucję genomową tych gatunków. Zwolennikami innej teorii są m.in. Chen i Armstrong [4] oraz Leggett i Markhand [36], którzy przeprowadzili hybrydyzację *in situ* wykorzystując jako sondy genomowe DNA dwóch gatunków diploidalnych: *A. strigosa* i *A. eriantha*. DNA *A. strigosa* hybrydyzowało z 28 spośród 42 chromosomów heksaploida *A. sativa*, podczas gdy *A. eriantha* z 14 chromosomami. Wyniki doświadczeń wskazywały na istnienie dużego podobieństwa na poziomie DNA pomiędzy chromosomami genomów A i D heksaploidów. Stosowane metody pozwalały jedynie na odróżnienie chromosomów genomu C od chromosomów genomów A i D. Nie było jednak możliwe przyporządkowanie poszczególnych chromosomów do genomu A lub D. Dlatego też Leggett i Markhand [35], Leggett [33] oraz Zeller [69] zaproponowali oznaczenie składu genomowego heksaploidów jako AAA'A'CC, co wskazywałoby, że gatunki te są zmodyfikowanymi autoalloheksaploidami.

Kariotyp i idiogram owsa uprawnego *A. sativa* po raz pierwszy opisał Rajhathy [53] i nazwał go standardowym. Na podstawie połączenia centromeru podzielił chromosomy na cztery grupy: satelitowe (SAT), medialne (M), submedialne (SM) i subterminalne (ST). Chromosomy oznaczył cyframi arabskimi od 1 do 21. Cyfry od 1 do 7 zostały przypisane do chromosomów przyporządkowanych do genomu A w oparciu o ich podobieństwo do chromosomów subgenomu As diploidów. Pozostałe chromosomy należały, według autora, do genomów C lub D. Według Rajhathy'ego u heksaploidalnego owsa jedynie 9 chromosomów (1, 2, 3, 4, 8, 9, 10, 15 i 21) można rozpoznawać na podstawie kariotypu. Pozostałe chromosomy mogą być identyfikowane poprzez krzyżowanie między sobą określonych linii aneuploidalnych lub przy zastosowaniu metod różnicowego barwienia.

Jako pierwsi metodę różnicowego barwienia chromosomów owsa zastosowali Yen i Filion [67]. Barwili oni metodą Giemsy chromosomy diploidalnego gatunku *A. strigosa* i stwierdzili, że intensywnie wybarwione prążki C znajdowały się głównie w okolicach centromerów. W rok później ci sami autorzy [68] zastosowali dwie

zmodyfikowane metody barwienia techniką Giemsy u innych diploidów. Metodę różnicowego barwienia u gatunków diploidalnych, tetraploidalnych i heksaploidalnych wykorzystali Hutchinson i Postoyko [16]. Autorki stwierdziły, że z uwagi na obserwowaną u owsa zmienność pomiędzy gatunkami w zawartości i rozmieszczeniu heterochromatyny metoda Giemsy może mieć znaczenie w analizie genomowego podobieństwa w obrębie rodzaju *Avena*.

Fominaya i in. [7] analizowali za pomocą techniki Giemsy sposób barwienia chromosomów u gatunków diploidalnych zawierających subgenomy As, Al, Ad i Ac oraz Cp i Cv. Autorzy stwierdzili istnienie różnic w ilości i sposobie rozmieszczenia heterochromatyny w chromosomach poszczególnych subgenomów. Zauważyli również, że prążki heterochromatynowe chromosomów subgenomów A występowały jedynie w okolicach centromerów i telomerów. Chromosomy subgenomów C barwiły się intensywniej niż chromosomy subgenomów A, zaś prążki C zlokalizowane były interkalarnie.

Fominaya i in. [8] oraz Jellen i Phillips [20] zastosowali metodę Giemsy do barwienia chromosomów gatunków tetraploidalnych. Wszystkie chromosomy gatunków o składzie genomowym AABB wykazywały sposób barwienia podobny do gatunków diploidalnych o genomie A. Chromosomy posiadały wyraźne prążki telomeryczne i centromerowe oraz nieliczne interkalarne. U gatunków o składzie genomowym AACC obserwowano zarówno chromosomy o sposobie barwienia charakterystycznym dla genomu A, jak i C. Pomimo istnienia wielu podobieństw w sposobie rozmieszczenia heterochromatyny, ani jeden subgenom diploidów nie odpowiadał ściśle żadnemu z genomów tetraploidów.

Linares i in. [42] oraz Jellen i in. [22] uważają, że metoda barwienia prążków C jest skutecznym sposobem odróżniania podobnych morfologicznie chromosomów heksaploidów. Zastosowana technika umożliwiła identyfikację wszystkich 21 par chromosomów w komórkach somatycznych. Polimorfizm prążków C wśród heksaploidów dotyczył różnic w ilości, intensywności i rozmieszczeniu prążków hetero-

chromatynowych. W oparciu o wzory prążków C wspomniani autorzy zidentyfikowali chromosomy przynależące do genomu C. Linares i in. [42] podjęli ponadto próbę przyporządkowania chromosomów heksaploidów do genomów A i D. Jednakże Jellen i in. [22], stosując bardziej precyzyjną metodę barwienia chromosomów, nie potwierdzili rezultatów otrzymanych przez Linaresa i in. [42]. Według Jellena i in. [22] chromosomy genomów A i D nie mogły być rozróżnione z zastosowaniem metody różnicowego barwienia. W związku z tym nie było możliwe ostateczne przyporządkowanie pozostałych chromosomów do genomu A lub D.

Różnicowe barwienie wykazało odmienną przynależność poszczególnych chromosomów do genomów, niż w kariotypie *Avena sativa* przedstawionym przez Rajhathy'ego [53]. Okazało się również, że standardowy kariotyp opisany przez tego autora, ustalony dla wszystkich heksaploidów, nie uwzględniał licznych różnic chromosomowych występujących zarówno w obrębie jednego gatunku, jak i pomiędzy nimi. Jellen i Phillips [20] przedstawili kariotypy i idiogramy wybranych heksaploidów: *A. byzantina* cv. Kanota, *A. sativa* cv. Ogle, *A. fatua* i kilku genotypów *A. sterilis*. Autorzy wprowadzili nowy, obecnie obowiązujący, system numeracji, który oprócz pozycji centromeru i długości chromosomów uwzględnia również określoną na podstawie różnicowego barwienia przynależność genomową. Stałe numery grup homeologicznych są używane do chromosomów genomu C (1C, 2C,...7C). Pozostałe chromosomy nie są przyporządkowane do genomów A lub D, ale tymczasowo opisane jako 8–21.

Obserwacje różnicowego barwienia chromosomów *A. sterilis* są bardzo interesujące z ewolucyjnego punktu widzenia. Wyraźnie zaznaczony terminalny prążek na długim ramieniu chromosomu 5C u tego gatunku znaleziono również u tetraploidów *A. maroccana* i *A. murphyi*. Ponieważ ten prążek jest mniej intensywny lub nieobecny w innych badanych przez autorów heksaploidalnych gatunkach, więc może to być dodatkowym dowodem na to, że *A. sterilis* jest przodkiem pozostałych heksaploidów [20].

Heksaploidalne gatunki owsa cytologicznie

zachowują się jak diploidy tworząc w mejozie 21 biwaleńców [56]. Biwaleńcowa koniugacja oraz dziedziczenie disomiczne wskazują, że chromosomy homeologiczne w normalnych warunkach nie koniugują [57]. Na homeologię niektórych chromosomów *A. sativa* wskazują badania kilku autorów [1, 2]. Sugerują oni, że podobnie jak u pszenicy, chromosomy heksaploidalnego owsa tworzą 7 grup homeologicznych. Hacker i Riley [12] przez analogię z heksaploidalną pszenicą analizowali koniugację chromosomów w dostępnych nullisomikach *A. sativa*. Autorzy stwierdzili, że biwaleńcowa koniugacja chromosomów w heksaploidalnym owsie kontrolowana jest przez wiele genów. Gauthier i McGinnis [10] zwrócili uwagę na genetyczną kontrolę koniugacji u owsa. U nullihaploidalnej rośliny koniugowało 36% chromosomów, natomiast u euhaploida obserwowano wyraźny wzrost poziomu koniugacji. Niższa koniugacja chromosomów u haploidów heksaploidalnego owsa, w porównaniu z pszenicą, wskazuje na silniejszą kontrolę biwaleńcowej koniugacji u *A. sativa*.

Innych dowodów genetycznej kontroli koniugacji dostarczyły badania Rajhathy'ego i Thomasa [56] oraz Thomasa i Al-Ansari [66], które wykazały, że genotyp Cw57 diploidalnego gatunku *A. longiglumis* sprzyja koniugacji homeologicznej w mieszańcach z *A. sativa*. Ten szczególnie genotyp jest supresorem genów kontrolujących biwaleńcową koniugację w heksaploidach.

U pszenicy gen kontrolujący biwaleńcową koniugację (*Ph*) znajduje się na długim ramieniu chromosomu 5B [59]. Brak chromosomu 5B powoduje powstawanie multiwaleńców poprzez łączenie homeologów. Rogalska [62] podaje, że u *A. sativa* mechanizm kontroli koniugacji homeologicznej jest podobny jak u pszenicy, z tym, że oprócz genu głównego działają w nim również inne geny wspomagające. Dotychczas nie zidentyfikowano chromosomów uprawnego owsa, na których ewentualnie znajdowałby się określony gen lub geny regulujące biwaleńcową koniugację i odpowiadające genowi *Ph* pszenicy [37].

Z uwagi na strukturę genetyczną heksaploidalny owies toleruje dodanie lub utratę pojedyn-

nych chromosomów [57]. Po raz pierwszy aneuploidy u *A. sativa* zidentyfikował Huskins w 1927 roku. Costa-Rodrigues [6] uzyskał 20 roślin monosomicznych, traktując mutagenami fizycznymi i chemicznymi ziarniaki uprawnego owsa. Riley i Kimber [60] wykazali, że aneuploidy pojawiają się u owsa spontanicznie, aczkolwiek rzadko. Zidentyfikowali oni w odmianie Sun II 7 naturalnych monosomików. McGinnis [44], badając cv. Garrsy oznaczył cytologicznie 2 nullisomiki, 17 monosomików dla 8 różnych chromosomów oraz 5 trisomików.

Nishiyama i in. [48] oraz Morikawa [46] podjęli próbę uzyskania pełnej serii linii monosomicznych u odmiany Kanota (*A. byzantina*). Stosując barwienie różnicowe, Linares i in. [42] zidentyfikowali chromosomy brakujące w poszczególnych 21 liniach. Jellen i in. [22], wykorzystując barwienie zmodyfikowaną metodą Giemsy i markery molekularne RFLP, stwierdzili, że seria monosomików Kanota nie jest kompletna i obejmuje jedynie 12 z możliwych 21 linii. Okazało się również, że seria zawiera duplikaty, a w przypadku niektórych linii monosomicznych brakujące chromosomy były w rzeczywistości inne niż opisane przez Morikawę [46] oraz Linaresa i in. [42]. Jellen i in. [22] zidentyfikowali 3 monosomiki dla chromosomów genomu C (1C, 2C i 5C) oraz 9 dla genomów A i D (8, 11, 13, 14, 15, 16, 17, 18 i 19). Obecnie w odmianie Kanota brakuje więc monosomików dla 9 chromosomów [21].

Druga seria aneuploidów, również niekompletna, została otrzymana w odmianie Sun II *A. sativa*. Prace nad uzyskaniem tej serii rozpoczęli Hacker i Riley [12]. Autorzy zidentyfikowali naturalne aneuploidy: 40 monosomików, 4 trisomiki i 3 rośliny z chromosomami telocentrycznymi. Na podstawie analizy fenotypów, a w niektórych przypadkach kariotypów, autorzy pogrupowali monosomiki i nullisomiki w 13 klas i oznaczyli cyframi rzymskimi od I do XIII. W porównaniu z euploidami większość nullisomików różniła się wyraźnie pod względem fenotypu i charakteryzowała się niższą płodnością.

Badania 18 linii aneuploidalnych odmiany Sun II prowadzone przez Leggetta i Markhanda

[35] oraz Kianiana i in. [25] wykazały obecność duplikatów. Jellen i in. [21] zastosowali barwienie różnicowe i stwierdzili, że linie te są monosomikami dla 10 chromosomów. Wykorzystując tę samą metodę autorzy przeanalizowali 28 linii aneuploidalnych Sun II^{*} uzyskanych w potomstwie haploidów, otrzymanych przez Rinesa i Dahleena [61] w wyniku krzyżowań owsa z kukurydzą. Wykazano obecność ośmiu linii monosomicznych dla kolejnych 8 chromosomów. Obecnie dla odmiany Sun II jest dostępnych 18 z możliwych 21 monosomików.

Szczegółowych informacji na temat organizacji i ewolucji genomów dostarczają mapy sprzężeń konstruowane przy zastosowaniu markerów molekularnych, a szczególnie RFLP i AFLP [11]. Pierwszą mapę genetyczną RFLP diploidalnego owsa, stworzoną z wykorzystaniem populacji mapującej *A. atlantica* x *A. hirtula* przedstawili O'Donoghue i in. [50]. Mapa ta miała wielkość 614 cM, obejmowała 192 loci połączonych w 7 grup głównych. Jedną z interesujących cech jakie ujawniła ta mapa była obecność duplikacji segmentów chromosomowych. Autorzy nie potrafili wyjaśnić ewolucyjnego pochodzenia tych duplikacji. O'Donoghue i in. [50] zaproponowali wykorzystanie mapy diploidów do selekcji markerów w konstruowaniu mapy heksaploidów. Kolejna mapa sprzężeń diploidalnego owsa *A. strigosa* x *A. wiesti* licząca 2416 cM, obejmująca 208 loci przyporządkowanych do 10 grup, została zaprezentowana przez Rayapatii'ego i in. [58]. Mapę RFLP diploidalnego owsa *A. strigosa* x *A. wiesti* przedstawili również Kremer i in. [27]. Na mapie długości 880 cM zidentyfikowali 181 loci tworzących 9 grup sprzężeń. Porównanie tej mapy z innymi dostępnymi mapami owsa, również heksaploidów, wskazało na niewielką ilość konserwatywnych bloków loci oraz małe podobieństwo grup sprzężeń. Wyniki tych badań potwierdziły obecność strukturalnego zróżnicowania chromosomów owsa.

O'Donoghue i in. [49] skonstruowali pierwszą mapę RFLP heksaploidalnego owsa *A. byzantina* cv. Kanota x *A. sativa* cv. Ogle. Zestaw sond, które posłużyły do stworzenia zarysu mapy heksaploidów ustalono na podstawie mapy

diploidów *A. atlantica* x *A. hirtula*. Podobnie jak mapa diploidów, również mapa heksaploidów wskazywała na obecność duplikacji. Mapa miała 1482 cM, a 532 loci tworzyło 38 grup sprzężeń, o 17 więcej niż oczekiwano na podstawie haploidalnej liczby chromosomów. Przyporządkowanie grup sprzężeń do poszczególnych chromosomów poprzez analizę aneuploidów powinno zredukować ich liczbę do 21. Kianian i in. [25], wykorzystując dostępne nullisomiki, przypisali 8 grup sprzężeń do 5 chromosomów, a analiza ditelosomików pozwoliła na lokalizację 3 z tych grup na określonych ramionach chromosomowych. Po dołączeniu do mapy RFLP Kanota' x Ogle' markerów AFLP, rozmiar mapy zwiększono do 2351 cM, a liczbę grup sprzężeń z 38 zredukowano do 32 [11]. Fox i in. [9] przypisali 22 grupy sprzężeń do 16 chromosomów. Okazało się, że siedem grup uznanych za niezależne położonych było na tych samych chromosomach, zaś pięć grup sprzężeń było objętych translokacjami.

Analiza porównawcza mapy diploidalnego owsa z mapą heksaploida wykazała wyższe niż przypuszczano zróżnicowanie strukturalne genomu A diploidów i genomów heksaploidów [49]. Porównanie heksaploidów wykorzystanych do konstruowania map, przeprowadzone przez Jina i in. [23] oraz Groha i in. [11] potwierdziło wcześniejsze obserwacje zróżnicowania odmian uprawnego owsa pod względem translokacji.

Po raz pierwszy na obecność translokacji różnicujących odmiany owsa zwrócili uwagę Ladizinsky i Zohary [31] oraz Rajhathy i Thomas [57]. Singh i Kolb [64] na podstawie analizy koniugacji chromosomów u mieszańców wewnątrzgatunkowych *A. sativa* stwierdzili, że krzyżowane odmiany różniły się od siebie pod względem translokacji. Jellen i in. [22] wykorzystując barwienie różnicowe zidentyfikowali translokacje u monosomików cv. Kanota. Jellen i in. [19] w oparciu o wyniki genomowej hybrydyzacji *in situ* stwierdzili, że co najmniej 7 chromosomów cv. Ogle jest włączonych w translokacje międzygenomowe. Chen i Armstrong [4] zastosowali tę samą metodę i wykazali, że 9 chromosomów cv. Sun II było objętych translo-

kacjami. Za pomocą metody RFLP obecność translokacji potwierdzili Rooney i in. [63]. Leggett i Markhand [36] zidentyfikowali 3 chromosomy genomu C oraz 6 chromosomów genomów A/D posiadających translokowane fragmenty. Duże podobieństwo genomów A i D nie umożliwia, nawet przy wykorzystaniu obecnych technik molekularnych, dokładnej identyfikacji translokowanych chromosomów. Stosowane metody pozwalają na zlokalizowanie chromatyny genomu C na chromosomach genomów A i D, natomiast nie jest możliwe precyzyjne określenie pochodzenia translokacji obejmujących chromosomy genomu C. Leggett i Markhand [36] sugerują, że istnieją również translokacje pomiędzy chromosomami genomów A i D. O'Donoghue [49] na podstawie analizy rezultatów badań uzyskanych m.in. przez Chena i Armstronga [4], Jellena i in. [19] oraz Leggetta i in. [38] stwierdza, że zmiany strukturalne chromosomów były głównym czynnikiem ewolucji w rodzaju *Avena*.

Z uwagi na duży udział rearanzacji chromosomowych, takich jak translokacje, inwersje czy duplikacje, w ewolucji heksaploidalnego owsa, Kianian i in. [25] zaproponowali opisywanie organizacji genomowej heksaploidów jako segmentalnej homeologii, a nie homeologii całych chromosomów.

LITERATURA

- [1] AL-ANSARI N., THOMAS H. 1983. A study of homeologous relationships in the cultivated oat *Avena sativa* ($2n=6x=42$). *Theor. Appl. Genet.* **66**: 303–305.
- [2] AZEL A. 1974. Die Homeologie der Chromosomen 2, 15 und 21 von Hafer, *Avena sativa* L. *Z. Pflanzenzücht* **71**: 12–24.
- [3] BAUM B. R. 1977. Oats: wild and cultivated. A monograph of the genus *Avena* L. (Poaceae). Monogr. No. 14. Canada Dep. of. Agric. Supply and Services Canada, Ottawa, ON.
- [4] CHEN Q., ARMSTRONG K. 1994. Genomic *in situ* hybridization in *Avena sativa*. *Genome* **37**: 607–612.
- [5] COFFMAN F. A. 1961. Origin and history. W: F. A. COFFMAN (red.), *Oats and oat improvement*. Agron. Monogr. 8. ASA. Madison, WI, s. 15–40.
- [6] COSTA-RODRIGUES L. 1954. Chromosomal aberrations in oats *Avena sativa*. *Agron. Lusitana* **19**: 49–65.
- [7] FOMINAYA A., VEGA C., FERRER E. 1988. Giemsa C-banded karyotypes of *Avena* species. *Genome* **30**: 627–632.
- [8] FOMINAYA A., VEGA C., FERRER E. 1988. C-banding and nucleolar activity of tetraploid *Avena* species. *Genome* **30**: 633–638.
- [9] FOX S. L., JELLEN E. N., KIANIAN S. F., RINES H. W., PHILLIPS R. L. 2001. Assignment of RFLP linkage groups to chromosomes using monosomic F_1 analysis in hexaploid oat. *Theor. Appl. Genet.* **102**: 320–326.
- [10] GAUTHIER F. M., MCGINNIS R. C. 1968. The meiotic behavior of a nulliploid plant in *Avena sativa* L. *Canad. J. Genet. Cytol.* **10**: 186–189.
- [11] GROH S., ZACHARIAS A., KIANIAN S. F., PENNER G. A., CHONG J., RINES H. W., PHILLIPS R. L. 2001. Comparative AFLP mapping in two hexaploid oat populations. *Theor. Appl. Genet.* **102**: 876–884.
- [12] HACKER J. B., RILEY R. 1963. Aneuploids oat varietal populations. *Nature* **197**: 924–925.
- [13] HARLAN J. R. 1977. The origins of cereal agriculture in the Old World. W: C. A. REED (red.), *Origins of agriculture*. Moulton Publ., Netherlands s. 357–383.
- [14] HOLDEN J. H. W. 1966. Species relationships in the *Avena*. *Chromosoma* **20**: 75–124.
- [15] HOPF M. 1969. Plant remains and early farming in Jerico. W: P. J. UCKO, G. W. DIMBLEBY (red.), *The domestication and exploitation of plant and animals*. Aldine Publ. Co., Chicago.
- [16] HUTCHINSON J., POSTOYKO J. 1986. C-banding of *Avena* species. W: H. JONSEN (red.), *Genetic Manipulation in Plant Breeding*. Odenbach, Schieder West Berlin s. 157–159.
- [17] IRIGOYEN M. L., LOARCE Y., LINARES C., FERRER E., LEGGETT M., FOMINAYA A. 2001. Discrimination of the closely related A and B genomes in AABB tetraploid species of *Avena*. *Theor. Appl. Genet.* **103**: 1160–1166.
- [18] JELLEN E. N., BEARD J. 2000. Geographical distribution of a chromosome 7C and 17 intergenomic translocation in cultivated oat. *Crop Sci.* **40**: 256–263.
- [19] JELLEN E. N., GILL B. S., COX T. S. 1994. Genomic *in situ* hybridization differentiates between A/D and C-genome chromatin and detects intergenomic translocations in polyploid species (genus *Avena*). *Genome* **37**: 613–618.
- [20] JELLEN E. N., PHILLIPS R. L. 1993. C-banded karyotypes and polymorphisms in hexaploid oat accessions (*Avena* ssp.) using Wright's stain. *Genome* **36**: 1129–1137.
- [21] JELLEN E. N., RINES H. W., FOX S. L., DAVIS D. W., PHILLIPS R. L., GILL B. S. 1997. Characterization of Sun II oat monosomics through C-banding and identification of eight new Sun II monosomics. *Theor. Appl. Genet.* **95**: 1190–1195.
- [22] JELLEN E. N., ROONEY W. L., PHILLIPS R. L. 1993. Characterization of the hexaploid oat *Avena byzantina* cv. Kanota monosomic series using C-banding and RFLP. *Genome* **36**: 962–970.
- [23] JIN H., DOMIER L. L., SHEN X., KOLB F. L. 2000. Combined AFLP and RFLP mapping in two hexaploid oat recombinant inbred populations. *Genome* **43**: 94–101.
- [24] KATSIOIS A., HAGIDIMITRIOU M., HESLOP-HARRISON J. S. 1997. The close relationship between the A and B genomes in *Avena* L. (Poaceae) determined by molecular cytogenetic analysis of total genomic, tandemly and

- dispersed repetitive DNA sequences. *Annals of Botany* **79**: 103–109.
- [25] KIANIAN S. F., WU B.-CH., FOX S. L., RINES H. W., PHILLIPS R. L. 1997. Aneuploid marker assignment in hexaploid oat with the C genome as a reference for determining remnant homeology. *Genome* **40**: 386–396.
- [26] KLICHOWSKA M. 1972. Vascular plants in archeological excavations of north-western Poland from the Neolithic to the early middle ages. TPN, *Prace Kom. Biol.* **35**: 3–74.
- [27] KREMER C. A., LEE M., HOLLAND J. B. 2001. A restriction fragment length polymorphism based linkage map of diploid *Avena* recombinant inbred line population. *Genome* **44**: 192–204.
- [28] LADIZINSKY G. 1998. A new species of *Avena* from Sicily, possibly progenitor of hexaploid oats. *Genet. Res. and Crop Evol.* **45**: 263–269.
- [29] LADIZINSKY G. 1999. Cytogenetic relationships between *A. insularis* (2n=28) and both *A. strigosa* (2n=14) and *A. murphyi* (2n=28). *Genet. Res. and Crop Evol.* **46**: 501–504.
- [30] LADIZINSKY G., ZOHARY D. 1968. Genetic relationships between diploids and tetraploids in series Eubarbateae of *Avena*. *Canad. J. Genet. Cytol.* **10**: 68–81.
- [31] LADIZINSKY G., ZOHARY D. 1971. Notes of species delimitation, species relationships and polyploidy in *Avena*. *Euphytica* **20**: 380–395.
- [32] LEGGETT J. M. 1992. Classification and speciation in *Avena*. W: S. SEGOE (red.), *Oat science and technology*. American Society of Agronomy. Agronomy Monograph No. 33, Madison, WI, USA, s. 29–52.
- [33] LEGGETT J. M. 1996. Using and conserving *Avena* genetic resources. Proc. of 5th International Oat Conference, s. 128–132.
- [34] LEGGETT J. M. 1998. Chromosome and genomic relationships between the diploid species *Avena strigosa*, *A. eriantha* and the tetraploid *A. maroccana*. *Heredity* **80**: 361–363.
- [35] LEGGETT J. M., MARKHAND G. S. 1995. The genomic identification of some monosomics of *A. sativa* L. cv. Sun II using genomic *in situ* hybridization. *Genome* **38**: 747–751.
- [36] LEGGETT J. M., MARKHAND G. S. 1995. The genomic structure of *Avena* revealed by GISH. W: P. E. BRANDHAM, M. D. BENNETT (red.), *Kew Chromosome Conference IV. Royal Botanic Gardens, Kew*, s. 133–139.
- [37] LEGGETT J. M., THOMAS H. M. 1995. Oat evolution and cytogenetics. W: R. WELCH (red.), *Oat crop production and utilization*. Chapman and Hall, London, s. 112–149.
- [38] LEGGETT J. M., THOMAS H. M., MEREDITH M. R., HUMPHREYS M. W., MORGAN W. G., THOMAS H., KING I. P. 1994. Intergenomic translocations and the genomic composition of *Avena maroccana* Gdgr. revealed by FISH. *Chromosome Res.* **2**: 163–164.
- [39] LEWICKI S., MAZUREK J. 1971. Owies. PWRiL, Warszawa.
- [40] LINARES C., FERRER E., FOMINAYA A. 1998. Discrimination of the closely related A and D genomes of the hexaploid oat *Avena sativa* L. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **95**: 12450–12455.
- [41] LINARES C., IRIGOYEN M. L., FOMINAYA A. 2000. Identification of C-genome chromosomes involved in inter-genomic translocations in *Avena sativa* L., using cloned repetitive DNA sequences. *Theor. Appl. Genet.* **100**: 353–360.
- [42] LINARES C., VEGA C., FERRER E., FOMINAYA A. 1992. Identification of C-banded chromosomes in meiosis and the analysis of nucleolar activity in *Avena byzantina* C. Koch cv. Kanota'. *Theor. Appl. Genet.* **83**: 650–654.
- [43] MARKHAND G. S., LEGGETT J. M. 1996. The genomes of *A. lusitanica*, *A. hispanica* and *A. matritensis* confirmed using GISH. Proc. of 5th International Oat Conference, s. 347–349.
- [44] MCGINNIS R. C. 1962. Aneuploids in common oat *Avena sativa*. *Canad. J. Genet. Cytol.* **4**: 296–301.
- [45] MIAZGA D. 1993. Cytogenetyka owsa. W: J. MAZUREK (red.), *Biologia i agrotechnika owsa*. Instytut Uprawy Nawożenia i Gleboznawstwa, Puławy, s. 95–124.
- [46] MORIKAWA T. 1985. Identification of the 21 monosomic lines in *Avena byzantina* C. Koch cv. Kanota'. *Theor. Appl. Genet.* **70**: 271–278.
- [47] MURPHY J. P., HOFFMAN L. A. 1992. The origin, history and production of oat. W: S. SEGOE (red.), *Oat science and technology*. American Society of Agronomy. Agronomy Monograph No. 33, Madison, WI, USA, s. 1–27.
- [48] NISHIYAMA I., FOREBERG R. A., SHANDS H. L., TABATA M. 1968. Monosomics of Kanota oats. *Canad. J. Genet. Cytol.* **10**: 601–602.
- [49] O'DONOUGHUE L. S., KIANIAN S. F., RAYAPATI P. J., PENNER G. A., SORRELLS M. E., TANKSLEY S. D., PHILLIPS R. L., RINES H. W., LEE M., FEDAK G., MOLNAR S. J., HOFFMAN D., SALAS C. A., WU B., AUTRIQUE E., VAN DEYNZE A. 1995. A molecular linkage map of cultivated oat. *Genome* **38**: 368–380.
- [50] O'DONOUGHUE L. S., WANG Z., RÖDER M., KNEEN B. 1992. An RFLP-based linkage map of oats based on a cross between two diploid taxa (*Avena atlantica* x *A. hirtula*). *Genome* **35**: 765–771.
- [51] OINUMA T. 1952. Karyomorphology of cereals. *Biol. J. Okayama Univ.* **1**: 12–71.
- [52] PHILLIPS T. D., MURPHY J. P. 1993. Distribution and analysis of isozyme polymorphism in North American cultivated oat germplasm. *Crop Sci.* **33**: 460–469.
- [53] RAJHATHY T. 1963. A standard karyotype for *Avena sativa*. *Canad. J. Genet. Cytol.* **5**: 127–132.
- [54] RAJHATHY T. 1991. The chromosomes of *Avena*. W: P. K. GUPTA, T. TSUCHIYA (red.), *Chromosome engineering in plants: genetics, breeding and evolution*. Elsevier Science Publishers, Netherlands, s. 449–467.
- [55] RAJHATHY T., MORRISON J. W. 1959. Chromosome morphology in the genus *Avena*. *Canad. J. Bot.* **37**: 331–337.
- [56] RAJHATHY T., THOMAS H. 1972. Genetic control of chromosome pairing in hexaploid oats. *Nature New Biology*, **239**: 217–219.

- [57] RAJHATHY T., THOMAS H. 1974. Cytogenetics of oats (*Avena* L.). Misc. Publ. Genet. Soc., Ottawa, ON.
- [58] RAYAPATI P. J., GREGORY J. W., LEE M., WISE R. P. 1994. A linkage map of diploid *Avena* based on RFLP loci and a locus conferring resistance to nine isolates of *Puccinia coronata* var. 'avenae'. *Theor. Appl. Genet.* **89**: 831–837.
- [59] RILEY R., CHAPMAN V. 1985. Genetical control of the cytologically diploid behaviour of hexaploid wheat. *Nature* **182**: 713–715.
- [60] RILEY R., KIMBER G. 1961. Aneuploids and the cytogenetic structure of wheat varietal populations. *Heredity* **16**: 275–290.
- [61] RINES H. W., DAHLEEN L. S. 1990. Haploid oat plants produced by application of maize pollen to emasculated oat florets. *Crop Sci.* **30**: 1073–1078.
- [62] ROGALSKA S. 1999. Zmienność liczby chromosomów i układów chromosomowych. W: S. ROGALSKA, J. MAŁUSZYŃSKA, M. J. OLSZEWSKA (red.), *Podstawy cytogenetyki roślin*. Wyd. Naukowe PWN, Warszawa, s. 153–176.
- [63] ROONEY W. L., JELLEN E. N., PHILLIPS R. L., RINES H. W., KIANIAN S. F. 1994. Identification of homoeologous chromosomes in hexaploid oat (*A. byzantina* cv. Kannota) using monosomics and RFLP analysis. *Theor. Appl. Genet.* **89**: 329–335.
- [64] SINGH R. J., KOLB F. L. 1991. Chromosomal interchanges in six hexaploid oat genotypes. *Crop Sci.* **31**: 726–729.
- [65] THOMAS H. 1992. Cytogenetics of *Avena*. W: S. SEGEE (red.), *Oat science and technology*. American Society of Agronomy. Agronomy Monograph No. 33, Madison, WI, USA, s. 473–507.
- [66] THOMAS H., AL-ANSARI N. 1980. Genotypic control of chromosome pairing in amphiploids involving the cultivated oat *Avena sativa* L. *Euphytica* **37**: 37–45.
- [67] YEN S. T., FILION W. G. 1976. Differential Giemsa staining in plants. IV. C-banding in *Avena strigosa*. *J. Hered.* **67**: 117–118.
- [68] YEN S. T., FILION W. G. 1977. Differential Giemsa staining in plants. V. Two types of constitutive heterochromatin in species of *Avena*. *Canad. J. Genet. Cytol.* **19**: 739–743.
- [69] ZELLER F. J. 1998. Nutzung des genetischen Potentials der *Avena*-Wildarten zur Verbesserung des Saathafers (*Avena sativa* L.). *J. Appl. Bot.* **72**: 180–185.
- [70] ZHOU X., JELLEN E. N., MURPHY J. P. 1999. Progenitor germplasm of domesticated hexaploid oat. *Crop Sci.* **39**: 1208–1214.