

УДК 575.116.4:575.222.7:575.853'3:576.316.7

## СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ДИПЛОИДНЫХ ВИДОВ РОДА *Avena* L. С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ: *A. pilosa* М. В. И *A. clauda* Dur.

© 2008 г. О. Ю. Шелухина<sup>1</sup>, Е. Д. Бадаева<sup>1,2</sup>, Т. А. Брежнева<sup>1</sup>,  
И. Г. Лоскутов<sup>3</sup>, В. А. Пухальский<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Москва 119991;  
e-mail: sheluhina\_olga@mail.ru

<sup>2</sup>Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта Российской академии наук, Москва 119991

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

Поступила в редакцию 12.09.2007 г.

Два диплоидных вида овса, содержащих Ср-геном – *A. pilosa* и *A. clauda*, были исследованы с помощью методов С-окрашивания хромосом, гибридизации *in situ* с пробамми рТа71 и рТа794 и электрофореза запасных белков зерна (авенинов). Виды, содержащие С-геном, значительно отличались от видов А-геномной группы по структуре кариотипа, характеру и распределению гетерохроматина (ГХ), относительному расположению локусов 45S и 5S рРНК генов и спектрам авенинов. Приведенные факты свидетельствуют о том, что обособление С-генома от предкового произошло на значительно более ранней стадии эволюции рода *Avena*, чем дивергенция разных вариантов А-генома. Последующая эволюция видов А-геномной и С-геномной группы, по-видимому, происходила независимо друг от друга.

Среди 12 описанных в настоящее время диплоидных видов овса лишь четыре содержат С-геномы: *A. clauda* Dur., *A. pilosa* М. В., *A. ventricosa* Balan. и *A. bruhnsiana* Grun. [1]. Многочисленные исследования показали, что генетически С-геном значительно обособлен от А-геномов. Об этом свидетельствуют нарушения мейотической конъюгации хромосом в гибридах между видами, несущими А- и С-геномы [2–5], их существенные отличия по структуре кариотипа [6, 7], рисункам С-окрашивания хромосом [8], распределению локусов рРНК генов [9], последовательностям ITS1 и ITS2 районов и генов 5.8S рРНК [10], структуре хлоропластной и митохондриальной ДНК [11, 12], а также результаты RAPD и AFLP анализов ядерной ДНК [13].

В настоящее время описано два варианта С-генома. Один из них, обозначенный символом Ср, выявлен у *A. clauda* и *A. pilosa*, тогда как другой – Сv – у *A. ventricosa* и *A. bruhnsiana* [8, 14, 15]. Гибриды между видами, несущими Ср- и Сv-варианты генома, стерильны [16], что говорит о их взаимной обособленности. Это подтверждается результатами исследования кариотипов [6, 8, 15, 17, 18] и анализом ДНК с помощью AFLP и RAPD маркеров [13, 19]. *A. ventricosa* и *A. bruhnsiana* сходны по морфологии растений, их гибриды фертильны, поэтому многие авторы рассматривают их как отдельные географически изолированные подвиды *A. ventricosa* [20, 21]. Предпола-

гают, что их дивергенция может быть связана с перичентрической инверсией одной из хромосом [17]. Кариотипы *A. pilosa* и *A. clauda* имеют много общих особенностей, однако различия по ряду хромосом свидетельствуют о том, что они являются хотя и близкородственными, но четко обособленными видами [22].

Для уточнения родственных взаимоотношений между диплоидными видами рода *Avena* необходимо дальнейшее детальное исследование внутривидового и межвидового полиморфизма с использованием разных типов маркеров. В настоящей работе были использованы биохимические (запасные белки зерна) и цитогенетические (С-окрашивание, гибридизация *in situ*) методы.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Методом С-окрашивания хромосом и электрофореза запасных белков были изучены два представителя диплоидных видов овса, несущих Ср-геномы: *A. pilosa* (син. *A. eriantha* Durieu) (к-210) и *A. clauda* (к-200), полученные из коллекции ВИР (Санкт-Петербург). Оба образца были собраны в Азербайджане. С помощью гибридизации *in situ* был изучен один образец к-200 *A. clauda*.

При гибридизации *in situ* использовали два ДНК-зонда: рТа794 (5S рДНК) и рТа71 (18S-5.8S-26S рДНК). Пробы метили биотином или дигок-

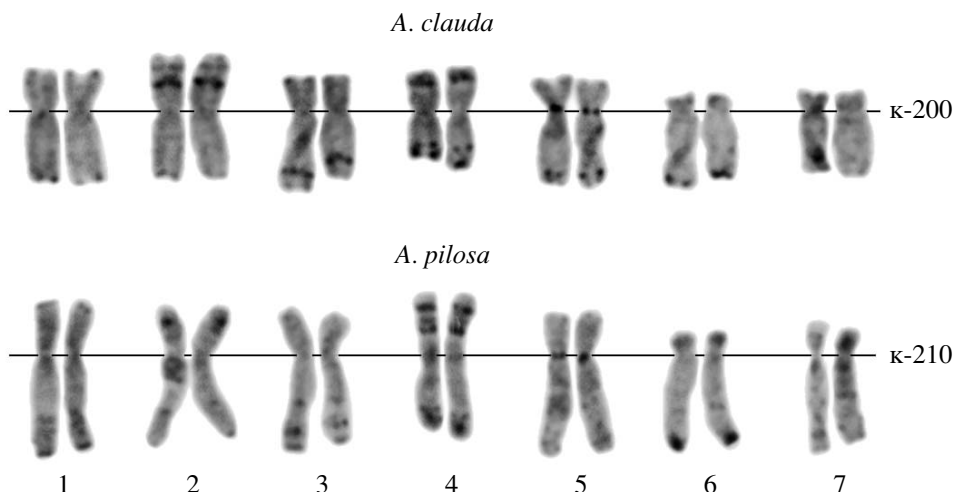


Рис. 1. Рисунки дифференциального окрашивания хромосом образцов диплоидных видов овса с С-геномом (*A. clauda* к-200, *A. pilosa* к-210).

сигенином с помощью ник-трансляции в соответствии с рекомендациями фирмы-производителя ("Roche", Germany). Для гибридизации *in situ* использовали протокол, приведенный в работе [23], с небольшими модификациями.

С-окрашивание хромосом проводили в соответствии с опубликованным ранее методом [24]. Метафазные пластинки фотографировали при увеличении 100× с помощью цифровой видеокамеры Leica DFC 280, и полученные изображения обрабатывали с помощью пакета программ Adobe Photoshop 7.0. Для обозначения хромосом Ср-геномов *A. pilosa* и *A. clauda* использовали цитологическую номенклатуру [8]. Анализ запасных белков зерна проводили в соответствии с протоколом, изложенным в работе [25].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

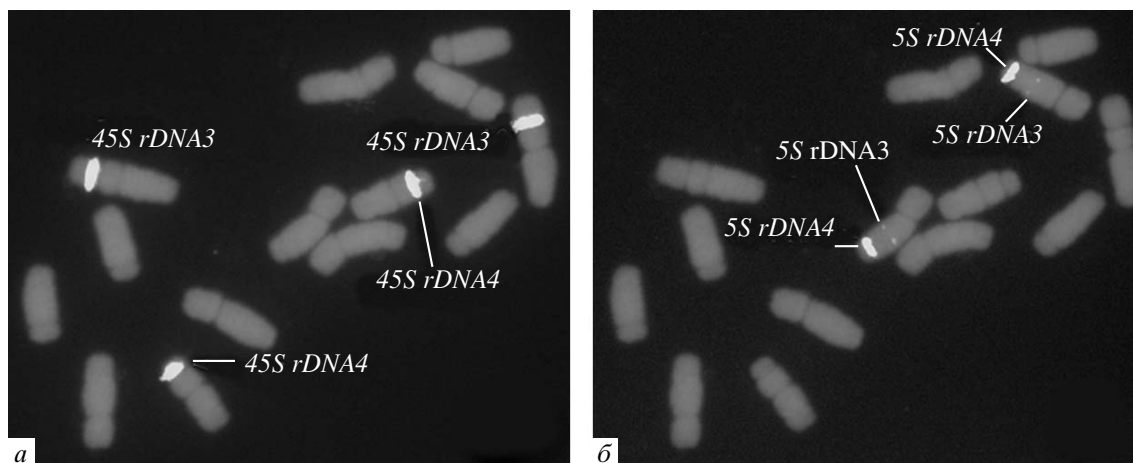
*Avena pilosa* и *A. clauda* произрастают на горных степных перевалах Восточного Закавказья, реже в полупустынной и пустынной зоне, а также горных районах Средней Азии (Узбекистана). В Греции (Фракия, Македония) *A. pilosa* обычно находят в смеси с *A. clauda*. Оба вида встречаются в Малой Азии, Иране, Турецком и Иракском Курдистане, Ливане и Сирии. В Турции найдены популяции в районах Чардак и Чейлапинар и на побережье Эгейского моря. Небольшая популяция найдена в высокогорьях Иордании и в Алжире вблизи городов Оран и Батна. *A. clauda* в Европе зарегистрирован в Болгарии, в Греции вблизи Афин, в Аттике, Македонии, Фракии и на о. Крит. *A. pilosa* также встречается в разных частях Испании. В Марокко в предгорьях Малых Атласских гор у г. Азру (Azrou) были найдены популяции *A. clauda* и *A. pilosa*. *A. clauda* засоряет поля пшеницы, ячменя, оршаемые поля с люцерной.

Вместе с *A. barbata* и *A. pilosa* он произрастает вдоль дорог и у различных построек. *A. clauda* является большей частью сеgetальным и рудеральным растением. *A. pilosa* обильно встречается в зарослях маквиса среди дуба и фисташки, в ценозах заброшенных пастбищ, на известняковых склонах и в "карманах" узких расщелин на склонах гор [1].

Анализ *A. clauda* и *A. pilosa* методом С-окрашивания показал их значительное отличие от А-геномных видов. Характерными особенностями обоих Ср-геномных диплоидов были ярко выраженная асимметричность кариотипа и наличие диффузного ГХ, придающего хромосомам более темную, в сравнении с А-геномами, окраску, а также преимущественно интерстициальная локализация ГХ-блоков (рис. 1). Ранее было установлено, что наличие диффузного ГХ и интерстициальная локализация С-бэндов присущи С-геномам как диплоидных, так и полиплоидных видов овса [8, 26–29].

В кариотипе *A. clauda* выявлена лишь одна пара небольших метацентрических хромосом – 4Ср. Две наиболее крупные хромосомы – 1Ср и 2Ср, по центромерному индексу соответствуют субметацентрикам, хромосомы 3Ср и 5Ср – акро-, а 6Ср и 7Ср – субтелоцентрикам.

Хромосома 1Ср содержала небольшие теломерные блоки, более крупные в длинном плече, и небольшие интерстициальные бэнды в дистальных районах короткого и длинного плеча. В коротком плече хромосомы 2Ср расположен крупный спутник с характерными яркими ГХ-блоками, локализованными в его середине, отделенный от плеча хромосомы ярким блоком приядрышкового ГХ. Помимо этого, на хромосоме 2Ср наблюдаются слабоокрашенные С-блоки, располо-



**Рис. 2.** Гибридизация *in situ* с пробами рТа71 (а) и рТа794 (б) на хромосомах *A. clauda* к-200. Локусы генов рПНК отмечены стрелками и обозначены 5S rDNA3, 5S rDNA4 и 45S rDNA3, 45S rDNA4.

женные в теломере и проксимальной половине длинного плеча. Хромосома 3Ср сходна с хромосомой 5Ср по размеру и морфологии, отличаясь от нее отсутствием крупного прицентромерного С-блока и локализацией маркерного блока в дистальной части длинного плеча. Хромосома 4Ср несет очень маленький спутник в коротком плече с ярким блоком приядрышкового ГХ. В длинном плече можно отметить очень крупный, ярко окрашенный теломерный блок и четкий субтеломерный С-сегмент. Хромосома 6Ср – субтелоцентрик с крупным, интенсивно окрашенным теломерным блоком в длинном плече и более слабыми С-бэндами примерно в его середине. Другая субтелоцентрическая хромосома – 7Ср, не несет четких ГХ-блоков; в ее длинном плече можно видеть лишь 2–3 пары очень слабых С-бэндов (рис. 1).

Исследованный образец *A. pilosa* в общем сходен с *A. clauda* по структуре кариотипа и распределению ГХ. Две хромосомы – 2Ср и 4Ср – несут спутники с крупными С-блоками в районах вторичных перетяжек. При этом рисунок С-окрашивания короткого плеча 2Ср хромосомы *A. pilosa* напоминает таковой у 4Ср хромосомы *A. clauda* и, напротив, короткое плечо хромосомы 4Ср *A. pilosa* аналогично по расположению ГХ-блоков тому же плечу хромосомы 2Ср *A. clauda*. Этот факт свидетельствует о возможной реципрокной транслокации 2Ср/4Ср, которая, по-видимому, произошла в образце *A. clauda*. Судить об этом позволяет сравнение наших данных с результатами, опубликованными в работе Фоминайя с соавт. [8], а именно: морфология спутничных хромосом в исследованном ими образце *A. clauda* была идентична таковой образца к-210 *A. pilosa*. Помимо реципрокной транслокации виды отличались по размерам маркерных С-блоков в длинных плечах хромосом 3Ср и 5Ср, а также наличию мелких ин-

терстициальных блоков на хромосомах 1Ср, 3Ср и 5Ср.

Методом гибридизации *in situ* на хромосомах *A. clauda* было выявлено четыре крупных сигнала рТа71 пробы, соответствующих двум мажорным локусам 45S рДНК (45S rDNA3 и 45S rDNA4) (локусы 45S rDNA1 и 45S rDNA2 картированы на хромосомах А-геномных диплоидных видов [25]), находящимся в двух парах спутничных хромосом (рис. 2). При гибридизации с рТа794 зондом было получено два парных сигнала, локализованных в длинных плечах одной из пар субacroцентрических хромосом. Более мелкие из них располагались приблизительно в середине (5S rDNA3) и крупные – в субтеломерном сегменте плеча (5S rDNA4). Важно отметить, что в отличие от А-геномных диплоидов [25] локусы 45S рПНК и 5S рПНК генов у *A. clauda* находились на разных хромосомах.

Методом ПААГ электрофореза у изученных образцов *A. pilosa* и *A. clauda* были обнаружены три варианта спектра – С100-С102, отличающиеся друг от друга по числу и подвижности быстромигрирующих минорных компонентов (рис. 3). Несмотря на то, что у каждого из видов были представлены все три варианта, их относительная частота отличалась. Так, у *A. clauda* преобладал вариант спектра С100, а у *A. pilosa* – С101, тогда как другие варианты электрофореграмм встречались лишь в единичных зерновках. По общему характеру распределения компонентов спектры, выявленные у видов с Ср-геномом и контролируемые локусом *AvnС*, существенно отличались от спектров диплоидов с А-геномом [25].

## ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ подтвердил значительную дивергенцию видов овса с С-геномом от ви-

дов А-геномной группы [25]. Это проявлялось как на уровне кариотипа – симметричный/асимметричный [30], так и отдельных хромосом. Очевидные различия наблюдались по содержанию и распределению ГХ [8], морфологии SAT-хромосом, относительному расположению локусов 5S и 45S рРНК генов. Обособленность С-геномной группы прослеживалась также на уровне запасных белков зерновки. Спектры авенинов, контролируемые локусами *AnvA* и *AnvC*, значительно отличались по характеру и распределению компонентов, что, по-видимому, отражает выраженные генетические различия самих локусов. Анализ последовательностей ITS1, ITS2 и 5.8S рРНК генов [10] также свидетельствует о значительной дивергенции А- и С-геномов овса.

На основании того, что диплоиды с С-геномом характеризовались выраженной асимметричностью кариотипов, можно предположить, что их эволюция сопровождалась множественными перестройками хромосом. В пользу этого свидетельствуют значительные нарушения конъюгации хромосом, выявленные в гибридах *A. strigosa* × *A. eriantha* (*A. clauda*) [2, 3, 5]. На это косвенно указывает также то, что мажорные NOR и локусы 5S рРНК генов у представителей двух групп диплоидов находятся на разных хромосомах, несмотря на то, что рисунки гибридизации с пробами рТа71 и рТа794 в образце *A. clauda*, изученном нами и описанном другими авторами [9], несколько различались. В частности, в работе [9, 31] был обнаружен лишь один субтеломерный сайт 5S рДНК, тогда как второй, минорный локус отсутствовал. Вместе с тем в этом же плече хромосомы был выявлен минорный сигнал пробы рТа71, не найденный у образца к-200 (*A. clauda*). Подобные различия, однако, можно объяснить внутривидовым полиморфизмом, как отмечалось ранее у видов рода *Aegilops* [32].

Интересен тот факт, что распределение рДНК локусов на хромосомах С-генома АС-геномных тетраплоидов [9, 29] и гексаплоидных видов овса [9] отличалось от обоих исследованных Ср-геномных видов. Учитывая этот факт, а также существенные различия по структуре хромосом, представляется маловероятным, что они были непосредственными предками С-генома полиплоидных овсов. Для того, чтобы решить этот вопрос, необходимо изучить как минимум еще один диплоидный вид – *A. ventricosa*, обладающий другим вариантом С-генома (Cv).

Формирование диплоидных видов С-геномной группы сопровождалось появлением диффузного ГХ на хромосомах, что было отмечено многими авторами. Эта особенность сохранялась и у полиплоидных овсов [8, 9, 26, 29, 33, 34]. Следует отметить, что до настоящего времени диффузный ГХ не удалось обнаружить у других видов злаков, кроме овса. С другой стороны, у видов *Avena* бы-

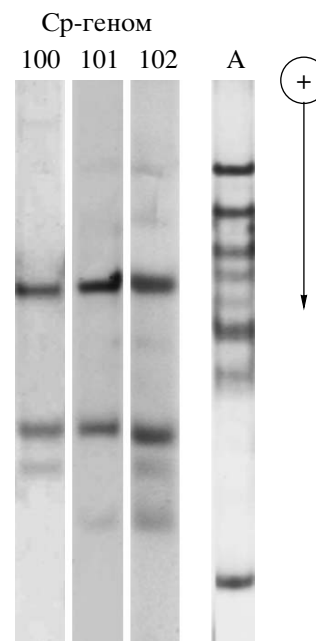


Рис. 3. Электрофореграммы образцов диплоидных видов овса с Ср-геномом (100-102 – обозначения вариантов спектра видов *A. clauda* и *A. pilosa*, А – спектр гексаплоидного овса *A. sativa*, сорт Астор).

ли изолированы, клонированы и охарактеризованы повторяющиеся последовательности ДНК, характерные как для С-, так и для А- и D-геномов [9, 35–40]. Интересно, что первые из них – RS1 [36], pAm1 [9, 37, 41, 42], AvsC88–137 [35], а также широко встречающаяся у видов *Triticeae* тандемная последовательность рSc119.2 [43] у *Avena* показали дисперсный характер распределения. Вполне возможно, что именно появление и амплификация определенной последовательности (или нескольких разных типов последовательностей) на начальных этапах эволюции овса и обусловила появление диффузного ГХ в С-геномных видах.

Работа выполнена при поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-48406), программ Президиума РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами” и “Динамика генофондов растений, животных и человека”.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лоскутов И.Г. Видовое разнообразие и селекционный потенциал рода *Avena* L.: Автореф. дисс. д-ра биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР, 2003, 38 с.
2. Leggett J.M. Chromosome and genomic relationships between the diploid species *Avena strigosa*, *A. eriantha* and the tetraploid *A. maroccana* // *Heredity*. 1998. V. 80. № 3. P. 361–363.
3. Leggett J.M. Interspecific hybrids in *Avena* // *Genome*. 1998. V. 32. P. 346–348.

4. Nishiyama I., Yabuno T. Meiotic chromosome pairing in two interspecific hybrids and a criticism of the evolutionary relationship of diploid *Avena* // Jpn J. Genet. 1975. V. 50. P. 443–451.
5. Nishiyama I., Yabuno T., Taira T. Genomic affinity relationships in the genus *Avena* // Plant Breeding. 1989. V. 102. № 1. P. 22–30.
6. Rajhathy T. Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena* // Can. J. Genet. Cytol. 1961. V. 3. P. 372–377.
7. Rajhathy T. Evidence and hypothesis for the origin of the C genome of hexaploid *Avena* // Can. J. Genet. Cytol. 1966. V. 8. P. 774–779.
8. Fominaya A., Vega P., Ferrer E. Giemsa C-banded karyotypes of *Avena* species // Genome. 1988. V. 30. P. 627–632.
9. Linares C., Gonzalez 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.
10. Родионов А.В., Тюпа 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., Tyupa N.B., Kim E.S. et al. Genomic structure of the autotetraploid oat species *Avena macrostachya* inferred from comparative analysis of the ITS1 and ITS2 sequences: on the oat karyotype evolution during the early stages of the *Avena* species divergence // Rus. J. Genetics. 2005. V. 41. № 5. P. 518–528.)
11. Murai K., Tsunewaki K. Phylogenetic relationships between *Avena* species revealed by the restriction endonuclease analysis of chloroplast and mitochondrial DNAs // Proc. II Internat. Oats Conf. / Eds D.A. Lawes, H. Thomas. Dordrecht, 1986. V. P. 34–38.
12. Murai K., Tsunewaki K. Chloroplast genome evolution in the genus *Avena* // Genetics. 1987. V. 116. № 4. P. 613–621.
13. Drossou A., Katsiotis A., Leggett J. M. et al. Genome and species relationships in genus *Avena* based on RAPD and AFLP molecular markers // Theor. Appl. Genet. 2004. V. 109. № 1. P. 48–54.
14. Murray B.E., Craig I.L., Rajhathy T. A protein electrophoretic study of three amphiploids and eight species in *Avena* // Can. J. Genet. Cytol. 1970. V. 12. P. 651–665.
15. Rajhathy T., Thomas H. Cytogenetics of oats (*Avena* L.) // Misc. Publ. Genet. Soc. Can. 1974. V. № 2. P. 1–90.
16. Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е. и др. Культурная флора. Овес. 1994. Т. II. Ч. 3. 367 с.
17. Rajhathy T. Chromosome polymorphism in *Avena ventricosa* // Chromosoma. 1971. V. 35. № 2. P. 206–216.
18. Ladizinsky G. Genome relationships in the diploid oats // Chromosoma. 1974. V. 47. № 1. P. 109–117.
19. Deynze A.E., Nelson J.C., O'Donoghue L.S. et al. Comparative mapping in grasses. Oat relationships // Mol. and Gen. Genet. 1995. V. 249. № 3. P. 349–356.
20. Мальцев А.И. Овсяги и овсы. Л.: Изд. Всесоюз. ин-та прикл. ботаники и новых культур, 1930. 506 с.
21. Мусаев С.Г. Новый вид овса для флоры СССР // Докл. АН АзССР. 1971. Т. 27. Вып. 6. С. 71–72.
22. Fominaya A., Vega C., Ferrer E. C-banding and nucleolar activity of tetraploid species // Genome. 1988. V. 30. P. 633–638.
23. Salina E.A., Lim Y.K., Badaeva E.D. et al. Phylogenetic reconstruction of *Aegilops* section Sitopsis and the evolution of tandem repeats in the diploids and derived wheat polyploids // Genome. 2006. V. 49. № 8. P. 1023–1035.
24. Badaeva E.D., Badaev N.S., Gill B.S., Filatenko A.A. Intraspecific karyotype divergence in *Triticum araraticum* (Poaceae) // Pl. Syst. Evol. 1994. V. 192. № 1–2. P. 117–145.
25. Шелухина О.Ю., Бадаева Е.Д., Брежнева Т.А. и др. Сравнительное исследование диплоидных видов рода *Avena* L. с использованием цитогенетических и биохимических маркеров: *Avena canariensis* Baum et Fedak и *A. longiglumis* Dur. // Генетика. 2008. Т. 44. № 6. С. 798–806.
26. Dilkova M., Jellen E.N., Forsberg R.A. C-banded karyotypes and meiotic abnormalities in germplasm derived from interploidy crosses in *Avena* // Euphytica. 2000. V. 111. № 3. P. 175–184.
27. Jellen E.N., 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. Jellen E.N., Phillips R.L., Rines H.W., Rooney W.L. Molecular-genetic identification of *Avena* chromosomes related to the group-1 chromosomes of the Triticeae // Genome. 1995. V. 38. № 1. P. 185–189.
29. Шелухина О.Ю., Бадаева Е.Д., Лоскутов И.Г., Пухальский В.А. Сравнительное цитогенетическое исследование тетраплоидных видов овса с AC-геномным составом: *Avena insularis*, *A. magna* и *A. murphyi* // Генетика. 2007. Т. 43. № 6. С. 747–761. (Shelukhina O.Yu., Badaeva E.D., Loskutov I.G., Pukhal'sky V.A. A comparative cytogenetic study of the tetraploid oat species with the A and C genomes: *Avena insularis*, *A. magna*, and *A. murphyi* // Rus. J. Genetics. 2007. V. 43. № 6. P. 613–626.)
30. Rajhathy T., Morrison J.W. Chromosome morphology in the genus *Avena* // Can. J. Bot. 1959. V. 37. P. 331–337.
31. Linares C., Vega C., Ferrer E., Fominaya A. Identification of C-banded chromosomes in meiosis and the analysis of nucleolar activity in *Avena byzantina* C. Koch cv "Kanota" // Theor. Appl. Genet. 1992. V. 83. № 5. P. 650–654.
32. Badaeva E.D., Friebe B., Gill B.S. Genome differentiation in *Aegilops*. 2. Physical mapping of 5S and 18S–26S ribosomal RNA gene families in diploid species // Genome. 1996. V. 39. № 6. P. 1150–1158.
33. Jellen E.N., Ladizinsky G. Giemsa C-banding in *Avena insularis* Ladizinsky // Genet. Res. Crop Evol. 2000. V. 47. № 3. P. 227–230.
34. Jellen E.N., Rines H.W., Fox S.L. et al. Characterization of 'Sun II' oat monosomics through C-banding and iden-

- tification of eight new 'Sun II' monosomics // *Theor. Appl. Genet.* 1997. V. 95. № 8. P. 1190–1195.
35. *Ananiev E.V., Vales M.I., Phillips R.L., Rines H.W.* Isolation of A/D and C genome specific dispersed and clustered repetitive DNA sequences from *Avena sativa* // *Genome*. 2002. V. 45. № 2. P. 431–441.
  36. *Fabijanski S., Fedak G., Armstrong K., Altosaar I.* A repeated sequence probe for the C genome in *Avena* (Oats) // *Theor. Appl. Genet.* 1990. V. 79. № 1. P. 1–7.
  37. *Irigoyen M.L., Linares C., Ferrer E., Fominaya A.* Fluorescence *in situ* hybridization mapping of *Avena sativa* L. cv. SunII and its monosomic lines using cloned repetitive DNA sequences // *Genome*. 2002. V. 45. № 6. P. 1230–1237
  38. *Katsiotis A., Loukas M., Heslop-Harrison J.S.* Repetitive DNA, genome and species relationships in *Avena* and *Arrhenatherum* (Poaceae) // *Ann. Bot.* 2000. V. 86. № 6. P. 1135–1142.
  39. *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. № 3. P. 353–360.
  40. *Linares C., Serna A., Fominaya A.* Chromosomal organization of a sequence related to LTR-like elements of Ty1-copia retrotransposons in *Avena* species // *Genome*. 1999. V. 42. № 4. P. 706–713.
  41. *Fominaya A., Hueros G., Loarce Y., Ferrer E.* Chromosomal distribution of a repeated DNA sequence from C-genome heterochromatin and the identification of a new ribosomal DNA locus in the *Avena* genus // *Genome*. 1995. V. 38. № 3. P. 548–557.
  42. *Solano R., Hueros G., Fominaya A., Ferrer E.* Organization of repeated sequences in species of the genus *Avena* // *Theor. Appl. Genet.* 1992. V. 83. № 5. P. 602–607.
  43. *Katsiotis A., Hagidimitriou M., Heslop-Harrison J.S.* 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 // *Ann. Bot.* 1997. V. 79. № 2. P. 103–109.

### Comparative Analysis of Diploid Species of *Avena* L. Using Cytogenetic and Biochemical Markers: *Avena pilosa* M. B. and *A. clauda* Dur.

O. Yu. Shelukhina<sup>a</sup>, E. D. Badaeva<sup>a, b</sup>, T. A. Brezhneva<sup>a</sup>, I. G. Loskutov<sup>c</sup>, and V. A. Pukhalsky<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia;  
e-mail: sheluhina\_olga@mail.ru

<sup>b</sup> Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119991 Russia

<sup>c</sup> Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St. Petersburg, 190000 Russia

The diploid oat species containing the Cp genome – *Avena pilosa* and *A. clauda* – were studied using C-banding, fluorescence *in situ* hybridization with probes pTa71 and pTa794, and electrophoresis of grain storage proteins (avenins). Species with the C genome differed considerably from the species of the A genome group in the karyotype structure, heterochromatin type and distribution, relative positions of the 45S and 5S rRNA gene loci, and avenin patterns. These facts confirmed that the C genome had diverged from the ancestral genome before the radiation of the various A genome. Presumably, further evolution of the A- and C genome species occurred separately.