

САЛЬТАЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ КЛАСТЕРА РИБОСОМНЫХ ГЕНОВ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ ТАРАКАНОВ РОДА *BLATTELLA*

© 1999 г. Д. В. Муха, Б. М. Вигманн, К. Шал

Представлено академиком Ю.П. Алтуховым 20.02.98 г.

Поступило 13.05.98 г.

Рибосомные гены эукариот организованы в виде тандемно повторяющихся последовательностей, локализованных в одной или нескольких хромосомах. Каждый повтор содержит гены 18S, 5.8S и 28S рибосомных РНК (рРНК). Гены рРНК разделены промежуточными последовательностями (спейсерами): нетранскрибируемым (IGS), внешним транскрибируемым (ETS) и двумя внутренними транскрибируемыми (ITS1 и ITS2) спейсерами. IGS разделяет повторяющиеся транскрибируемые последовательности, ETS локализуется между промотором и 18S геном, ITS1 между 18S и 5.8S генами, а ITS2 между 5.8S и 28S генами. Посредством РНК-полимеразы I транскрибируется 45S предшественник 18S, 5.8S и 28S рРНК. Созревание первичного транскрипта заключается в вырезании и удалении спейсерных последовательностей [1].

До недавнего времени считалось, что спейсерные последовательности не несут функциональной нагрузки и нуклеотидные замены в них носят нейтральный характер [2]. Однако экспериментальные данные последних лет убедительно свидетельствуют в пользу функциональной значимости спейсерных последовательностей. В экспериментах на *Drosophila melanogaster* была выявлена корреляция между структурой IGS и скоростью развития плодовой мушки [3]. Функциональный анализ ITS дрожжей выявил значимость структуры данных последовательностей для созревания первичного транскрипта рРНК [4].

В данной работе проведен сравнительный анализ последовательностей ДНК ITS1 и фрагмента 28S трех близкородственных видов тараканов рода *Blattella*: *B. germanica*, *B. litericollis* и *B. vaga*. Проведен сравнительный анализ нуклеотидных

последовательностей фрагмента ITS1 11 особей из трех различных популяций *B. germanica*. Показано, что последовательности ITS1 в пределах вида практически не варьируют, т.е. являются высококонсервативными. Выявлены лишь единичные нуклеотидные замены при сравнении последовательностей ITS1 индивидуальных особей *B. germanica* из различных популяций. В то же время сравнение ITS1 трех близкородственных видов тараканов выявляет значительные межвидовые различия анализируемых последовательностей ДНК.

С нашей точки зрения, изменчивость внутренних транскрибируемых спейсеров рибосомной ДНК исследованных видов тараканов не может быть объяснена с позиций теории нейтральной эволюции, предполагающей постепенное накопление мутаций. Более адекватной представляется интерпретация полученных результатов с позиций теории генетического мономорфизма [5, 6], согласно которой, как известно, видообразование трактуется не как постепенный вероятностный процесс, протекающий на популяционном уровне, а как следствие качественных реорганизаций генома.

Для амплификации методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) фрагментов рДНК, содержащих последовательности ITS1, ITS2, 5.8S и около 1200 пар оснований 28S гена, использовали ранее описанные "универсальные" праймеры [7] следующего состава: 5'-СТАТАГАТГГТТС-ГАТТАГТС-3', 5'-ГССССТГСССГТТТГТАСА-3'. Режим ПЦР: 95° – 5 мин; 30 циклов: 94° – 1 мин, 55° – 2 мин, 72° – 3 мин; 72° – 6 мин. Определение последовательности нуклеотидов амплифицированных фрагментов проводили с использованием набора реактивов "ABI PRISM Dye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit" согласно прилагаемому протоколу фирмы "Perkin-Elmer".

Для выявления внутри- и межпопуляционных различий структуры ITS1 *B. germanica* сравнивали

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова
Российской Академии наук, Москва
Университет штата Северная Каролина,
Рали, США

1_1	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG AGAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	90
1_2	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG AGAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	90
1_3	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG AGAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	90
1_4	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG AGAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	90
1_5	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG AGAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	90
2_1	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG -GAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	88
2_2	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG -GAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	88
2_3	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG AGAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	90
2_4	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG AGAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	90
2_5	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG -GAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	88
r	ATTAACGTGGAATTT ATCGTTGCCACTATG GAAGTTTTGTGGAGG AGAGAGAGATTCCCC GTGTGTGTCGTTTCGT TGGTGGACGCGCGCG	90
1_1	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	180
1_2	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	180
1_3	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	180
1_4	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	180
1_5	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	180
2_1	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	178
2_2	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	178
2_3	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	180
2_4	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	180
2_5	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	178
r	CGCGGGCGGAATTCTG TTTTACTGGAAGTG CTTTGTAGCACATTG TTTTACTTAGGCA ACTCTTTCGTCGTTTCGT TCGGCGGAGAAGGTT	180
1_1	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	270
1_2	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	270
1_3	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	270
1_4	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	270
1_5	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	270
2_1	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	268
2_2	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	268
2_3	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	270
2_4	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	270
2_5	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	268
r	GCCCTTTTATGCGT ACAGCGCTTTTGTGT GCGCCGTTGAAAGAA GACTGACTCTAACAG TCTTCGCCCAAAGGG TTTGTAGTAAGGGTC	270
1_1	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	358
1_2	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	358
1_3	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	358
1_4	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	358
1_5	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	358
2_1	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	358
2_2	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	357
2_3	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	358
2_4	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	359
2_5	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	357
r	TGCATGCTTACAGTG CTGCGTCTGGTAACC GCCTTGTGGCGCGGG GGTGTCTGTCATG- CTTCGCGTG-CTGCG TCTGACSTAACSTCGC	358

Рис. 1. Сравнение последовательностей нуклеотидов фрагментов ITS1 индивидуальных особей *B. germanica*, выловленных из трех различных популяций: 1-1 – 1-5 – Prestage (США), 2-1 – 2-5 – Jacksonville (США), r – Москва (Россия). Темным шрифтом выделены переменные нуклеотиды.

соответствующие последовательности нуклеотидов протяженностью около 630 п.о. амплифицированных фрагментов рДНК. В работе использовали тараканов, выловленных из трех различных популяций: Jacksonville (США) – 5 особей, Prestage (США) – 5 особей и Москва (Россия) – 1 особь. Сравнение последовательности нуклеотидов проводили посредством компьютерной программы ClustalW 1.7 [8]. Результат данного сравнения приведен на рис. 1. Видно, что в пределах анализируемых фрагментов рДНК наблюдаются лишь единичные замены нуклеотидов. Известно, что тараканы являются одним из наиболее древних таксонов насекомых. Согласно теории нейтральной эволюции в функционально инертных последовательностях ДНК должно происходить быстрое накопление нейтральных мутаций, которые, в свою очередь, в пределах мультигенного семейства рибосомных генов фиксируются в соответ-

ствии с известным механизмом молекулярного дрейва [9]. Обнаружение высокой степени внутривидового консерватизма ITS1 у тараканов свидетельствует, с нашей точки зрения, о функциональной значимости этого района в регуляции активности кластера соответствующих рибосомных генов.

Согласно систематике, основанной на анализе морфологических признаков, тараканы видов *B. germanica*, *B. litericollis* и *B. vaga* являются близкородственными. Этот вывод был проверен нами с привлечением методов молекулярной систематики. Одним из распространенных подходов для выявления степени родства между таксонами является сравнение нуклеотидных последовательностей фрагментов генов 28S рРНК [10]. В данной работе проведено сравнение фрагментов генов 28S рРНК размером около 1270 п. о. трех

1_1	CCTTTTTTTTTTACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	448
1_2	CCTTTTTTTTTTACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	448
1_3	CCTTTTTTTTTTACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	448
1_4	CCTTTTTTTTTTACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	448
1_5	CCTTTTTTTTTTACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	447
2_1	CCTTTTTTTTT-ACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	446
2_2	CCTTTTTTTTT-ACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	448
2_3	CCTTTTTTTTTTACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	449
2_4	CCTTTTTTTTTTACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	446
2_5	CCTTTTTTTTT-ACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	447
r	CCTTTTTTTTTTACT GTCGAATGCTTTGGG CACTGCAAAAATGCCG GGTTTAAAGGAGCCA GCTTTAGGCTTCGCC CTCGGCAAAGACCCC	
1_1	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	538
1_2	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	538
1_3	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	538
1_4	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	538
1_5	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	537
2_1	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	536
2_2	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	538
2_3	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	539
2_4	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	536
2_5	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	537
r	TTTCGTCGCGTGTCT CGCTTGTCTCTTCT CTCTCTGTACATCGC ATCGCTCTCGATCGC TCGAGATGTCGTTGT GTGGTGTGAGGGGTT	
1_1	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	636
1_2	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	636
1_3	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	636
1_4	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	636
1_5	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	635
2_1	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	634
2_2	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	636
2_3	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	637
2_4	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	634
2_5	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	635
r	AGGGCTCTTGGTGGC GGATGCGAAGGAGCC CCTCCTCGCGGAGGG GCGAAACTTATACCT TGCTGGCAAATTTT TTCTATATTTCCSTTC TCGGCGCG	

Рис. 1. Окончание.

исследованных видов тараканов. На рис. 2 приведен результат сравнения последовательности нуклеотидов (компьютерная программа ClustalW 1.7). Показано, что степени сходства между *B. germanica* – *B. litericollis* и *B. germanica* – *B. vaga* соответственно равны 94.5 и 88.0%. Таким образом, изучаемые виды тараканов действительно являются близкородственными.

Для попарных сравнений нуклеотидных последовательностей ITS1 трех изучаемых видов тараканов использовали компьютерную программу FASTA [11]. На рис. 3 приведен результат нуклеотидных выравниваний ITS1. Видно, что сравниваемые последовательности нуклеотидов сильно различаются: выявлены протяженные инсерции и делеции (выделено темным шрифтом) и большое количество точечных замен. Степени сходства между ITS1 *B. germanica* – *B. litericollis* и *B. germanica* – *B. vaga* соответственно равны 67.2 и 30.0%. Таким образом, показано, что эволюция исследованных видов тараканов сопровождалась сильными качественными изменениями структуры ITS1. Подчеркнем, что в данном исследовании определение последовательности нуклеотидов амплифицированных фрагментов проводили без предварительного субклонирования.

Таим образом, представленные на рисунках последовательности нуклеотидов соответствуют “основному варианту” семейства повторов и не отражают структуры минорных вариантов.

Известно, что интенсивность синтеза рРНК коррелирует с общим уровнем метаболизма, который, в свою очередь, является важной адаптивной составляющей, определяющей приспособительные возможности особи в конкретных условиях окружающей среды. Можно предположить, что эволюция тараканов рода *Blattella* сопровождалась освоением новых экологических ниш, для которых более адаптивными являлись разные уровни интенсивности метаболизма. Сравнительный анализ интенсивности синтеза рРНК и уровня метаболизма у разных видов тараканов рода *Blattella* является предметом наших дальнейших исследований.

Следует отметить, что описываемый тип эволюции рибосомных генов, вероятно, характерен не для всех видов организмов. Так, сравнительный анализ ITS разных видов *Drosophila* выявил качественно другой тип изменений [12]. Показано, что эволюция исследованных видов не сопровождалась сальтационными изменениями в пределах ITS; скорость и характер изменчивости этого района ДНК согласуются с ожидаемыми, исходя из теории нейтральной эволюции.

1	TCGATTAGTCTTTTCG CCCCTATACCCAGCT CTGACGATCGATTTG CACGTCAGACTCGCT GCGGACCTCCATCAG GGTTCGCCCTGACTT	90
2	TCGATTAGTCTTTTCG CCCCTATACCCAGCT CTGACGATCGATTTG CACGTCAGAATCGCT GCGGACCTCCATCAG GGTTCGCCCTGACTT	90
3	TCGATTAGTCTTTTCG CCCCTATACCCAGCT CTGACGATCGATTTG CACGTCAGAATCGCT GCGGACCTCCATCAG GGTTCGCCCTGACTT	90
1	CGTCTGACCAGGCA TAGTTCACCATCTTT CCGGTCCCAACGTGT ACGCTCTGGGTGCGC CTGCGGCCGAGGCCG AGGCGCCCCGGGAGT	180
2	CGTCTGACCAGGCA TAGTTCACCATCTTT CCGGTCCCAACGTGT ACGCTCTGGGTGCGC CTGCGGCCGAGGCCG ATGCGCCCCGGGAGT	180
3	CGTCTGACCAGGCA TAGTTCACCATCTTT CCGGTCCCAACGTGT ACGCTCTGGGTGCGC CTGCGGCCGAGGCCG ATGCGCCCCGGGAGT	180
1	GCGGGCCCCGACACT CGCCCGGGAGGGCGA GGCCAGACGGCCATC CTCCTC-AACAAACAT CGGCAACGCCA-CGA GTGACGGCCCTTTGC	268
2	GCGGGCCCCGACACT CGCCCGGGAGGGCGA GGCCAGACGGCCATC CTCCTC-AACAAACAT CGGCAACGCCA-CGA GTGACGGCCCTTTGC	269
3	GCGGGCCCCGACACT CGCCAGGAGGGCGA GGCCAGACGGCCATC CTCCTC-AACAAACAT CGGCA-CGTCCGATA -TGACGGCCCTTTGC	268
1	CATGCTTTCACCTGCG CCTTTGGGTTTAGAG AGCCCAATGACTCGC GCACATGTTAGACTC CTTGGTCCGTGTTTC AAGACGGGTCCGGAA	358
2	CATGCTTTCACCTGCG CCTTTGGGTTTAGAG AGCCCAATGACTCGC GCACATGTTAGACTC CTTGGTCCGTGTTTC AAGACGGGTCCGGAA	359
3	CATGCTTTCACCTGCG CCTTTAGGTTTAGAG AGCCCAATGACTCGC GCACATGTTAGACTC CTTGGTCCGTGTTTC AAGACGGGTCCGGAA	358
1	AGAGACCGAAGCTTT AAGCGCCGCGACGG GAGACTGCTACCGTC CGAGGAATCCGAGGA CCAACAGCCGACGGG GCGCGGGGGCGTGGC	448
2	AGAGACCGAAGCTTT AAGCGCCGCGACGG GAGACTGCTACCGTC CGAGGAATCCGAGGA CCAACAGCCGACGGG GCGCGGGGGCGTGGC	449
3	AGA-ACCGAAGCTTT AAGCGCCGCGACGG GAGACTGCTACCGTC CGAGGAATCCGAGGA CCAACAGCCGACGGG GCGCGGGGACGTGGC	447
1	GTTCCGCCACGGACCA CCCAGACACAACCCG AAGAGCTTGCCCTCG GTCCGGACGCTCACT CGCAGTTAAGGAGCG GGCCTTCTCCGCCAT	538
2	GTTCCGCCACGGACCA CCGAAACACCACCCG AAGAGCTTGCCCTCG GTCCGGACGCTCACT CGCAGTTAAGGAGCG GGCCTTCTCCGCCAT	539
3	GTTCCGCCACGGACCA CCGA---ACCACCCG AAGAGCTTGCCCTCG GTCCGGACGCTCACT CGCTGTTAAGGAGCG GGCCTTCTCCGCCAT	534
1	GCTATACCGTCCGGC TCCGGCCAGGCATGG AACGGTTCCCGGCG ACCTTTGGGCCGAGC CAAACCGGCTTCGGA GGTTCGACTAAGGACA	628
2	GCTATACCGTCCGGC TCCGGCCAGGCACAG AACAGTTCCCGGCG ACCTTTGGGCCGAGC CAAACCGGCTTCGGA GGTTCGACTAAGGACA	629
3	GATCTACCGTCCGGC TCCGGCCGGACAAC TACTGGTTCCCGGCA ACCTTGGACCCGAGC CAAACCGGCTACGGA GATTGGTAAGGACA	624
1	ATTCCAGAGCCCTT ACAGACCGGTGCCCA ACGAGTCGCGACGTC CTACTCGGGGAAGAA GTGCACCTCGCCAGC ACCAGAGACTTTGTG	718
2	ATTCCAGAGCCCTT GCAGACCGGTGCCCA ACGAGTCGCGACGTC CTACTCGGGGAAGAA GTGCACCTCGCCAGC ACCAGGGACTTTGTG	719
3	AAGTCCAGAGCCCTT AATGACCGGTGCCCA ACGAGTCGCGACGTC CTACTCAGGGGAGAA GTGCACCTTGCATA CAAAAGGACAT-GCG	713
1	CTTCCGGGCCAAGGG -TGACTCCGACCGA CACGGAG-CGCGCCT TCGCGCCGACCGCT GCGCGGGCCATCCC CAAGGCAACTTCGGG	806
2	CTTCCGGGCCAAGGG -TGACTCCGACCGA CACGGAG-CGCGCCT TCGCAGCCGACCGCT GCGCGGGCCATCCC CAAGGCAACTTCGGG	807
3	TCACCGGGCCAAGGG GTGACTCCGACCGG GACGGAAACGCGCCT TCGCAGCCGACCGG GCGCGGAACCATCCC CAAGGCTACTTCGTG	803
1	CGCCC--TGCGTGG CAAGAATGAGTCTCC CCCTTTCGCTATTG GATCTCTCCCGTTT ACCCTTGAACGGTTT CACGTAAGTTTGAAC	894
2	CGCCC--TGCGTGG CAAGAATGAGTCTCC CCCTTTCGCTATTG GATCTCTCCCGTTT ACCCTTGAACGGTTT CACGTAAGTTTGAAC	895
3	CGCCCGATGCC-GGC CAAGAATGAGTCTCC CCCTTTCGCTATTG GATCTCTCCCGTTT ACCCTTGAACGGTTT CACGTAAGTTTGAAC	892
1	TCTCTTCAAAGTT CTTTTCAACTTTCC TCACGGTACTTGTT GCTATCGGTCTCGTG GTCATATTTAGCCTT AGATGGAGTTTACCA	984
2	TCTCTTCAAAGTT CTTTTCAACTTTCC TCACGGTACTTGTT GCTATCGGTCTCGTG GTCATATTTAGCCTT AGATGGAGTTTACCA	985
3	TCTCTTCAAAGTT CTTTTCAACTTTCC TCACGGTACTTGTT GCTATCGGTCTCGTG ATCATATTTAGCCTT AGATGGAGTTTACCA	982
1	CCTACTTAGTGCTCC ACTCTCAAGGAACAC GACTCTGAGGAGAGC TCCTCTCGGGACCG TGCCGGTCACTACGG GCCTGGCACCCCTTA	1074
2	CCTACTTAGTGCTCC ACTCTCAAGGAACAC GACTCTGAGGAGAGC TCCTCTCGGGACCG TGCCGGTCACTACGG GCCTGGCACCCCTTA	1075
3	CCTACTTAGTGCTCC ACTCTCAAGGAACAC GACTCTGAGGAGAGC TCCTCTCGAATGCGC TGCCGGTCTGCTACGG GCCTGGCACCCCTTA	1072
1	CGGGATGTAGCCCCG TTCAAGGGAGACTTG AACTCGGCACCGAAC CCGGAGAATGCGGAA CCTCCACACACGAC ATCTCCCTGCGCGTT	1164
2	CGGGCTGTAGCCCCG TTCAAGGGAGACTTG AACTCGGCACCGAAA CCGGAGAATGCGGAA CCTCCACACACGAC ATCTCCCTGCGCGTT	1165
3	CGGGCTGTAGCCCCG TTCAAGGGAGACTTG AACTCGGCAGTGACA CTCGAGAAGCGGAA CCTCCACACACGAC ATCTCCCTGCGCGTT	1162
1	GCCACGCGGGATTCC GTGCTGGGCTCTTCC CTGTTCCGCTCGCCG CACTTGGGGAATCCT TGTTAGTTTCTTTTC CTCGCGCTATTAATA	1254
2	GCCACGCGGGATTCC GTGCTGGGCTCTTCC CTGTTCCGCTCGCCG CACTTGGGGAATCCT TGTTAGTTTCTTTTC CTCGCGCTATTAATA	1255
3	GCCACGCGGGATTCC GTGCTGGGCTCTTCC CTGTTCCGCTCGCCG CACTTGGGGAATCCT TGTTAGTTTCTTTTC CTCGCGCTATTAATA	1252
1	TGCTTAAATTCAGCG GGTAGTC 1276	
2	CCTACTTAGTGCTCC GGTAGTC 1277	
3	TGCTTAAATTCAGCG GGTAGTC 1274	

Рис. 2. Сравнение последовательностей нуклеотидов фрагментов генов 28S рРНК трех видов тараканов: 1 - *B. germanica*; 2 - *B. litericollis*; 3 - *B. vaga*. Темным шрифтом выделены вариабельные нуклеотиды.

В настоящее время остается открытым вопрос о конкретных механизмах, лежащих в основе качественной смены структуры рибосомной ДНК в процессе эволюции видов. В то же время показано, что меж- и/или внутрихромосомная генные конверсии лежат в основе изогенизации членов мультигенного семейства и их согласованной эволюции [9, 13, 14]. Можно предположить, что процесс изогенизации происходит неравномерно по всей длине мультигенного семейства и фланги кластера вовлечены в этот процесс в меньшей степени. В этом случае имен-

но фланкирующие члены кластера рибосомных генов представляют собой материал для дальнейшей эволюции. В этих районах без существенного влияния на фенотип особи может происходить формирование новых структурных вариантов, имеющих селективное преимущество в новых условиях окружающей среды. Избирательная магнификация генов рРНК, описанная в экспериментах на *D. melanogaster* [15], и направленная (или "полярная") генная конверсия [9] - два механизма, благодаря которым новый струк-

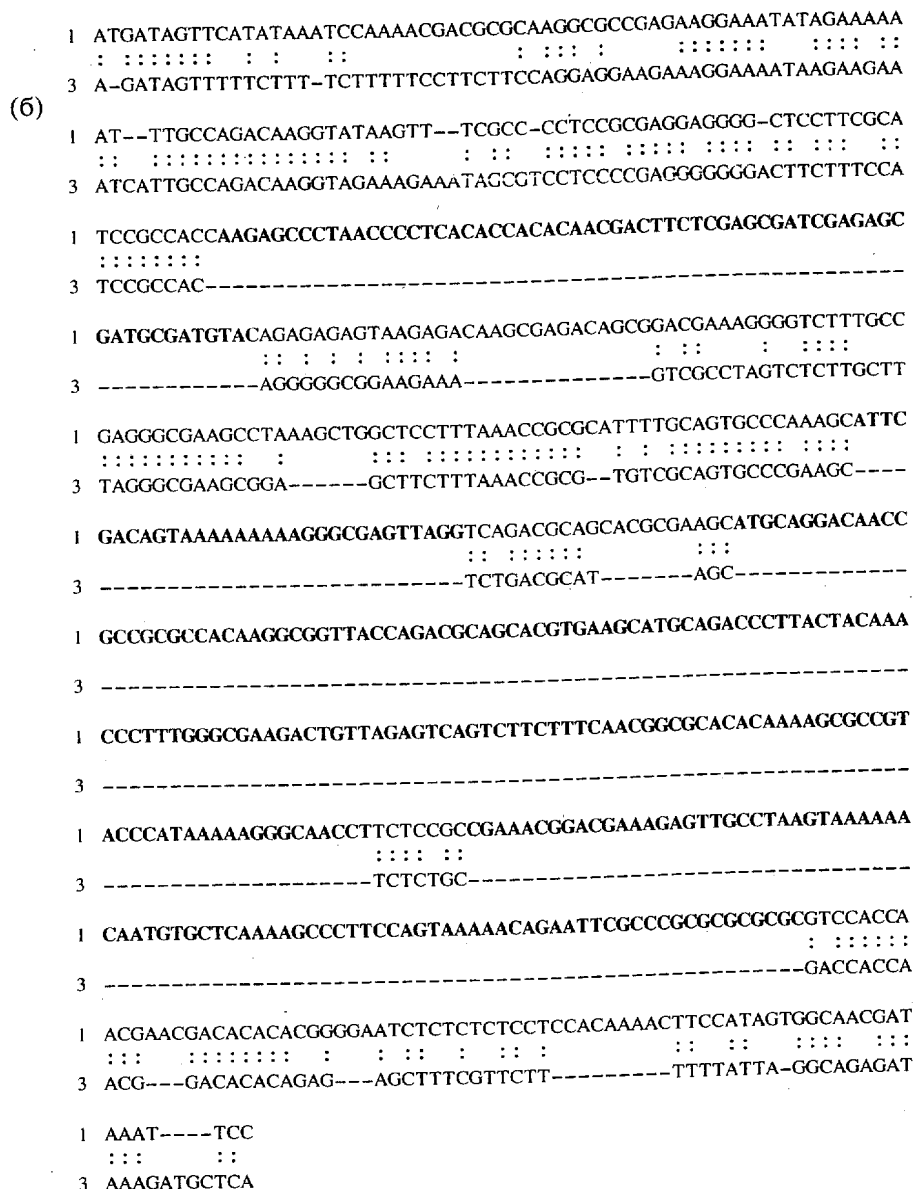


Рис. 3. Окончание.

генома предстает перед нами как отдельная особь" [5].

Работа частично финансировалась грантом ГНТП "Приоритетные направления генетики".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gerbi S.A. In: *Molecular Evolutionary Genetics*. N.Y.: Plenum, 1985. P. 419-517.
2. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. С. 398.
3. Cluster P.D., Marinkovic D., Allard R.W., Ayala F.J. // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1987. V. 84. P. 610-614.
4. Van der Sande C.A.F.M., Kwa M., Van Nues R.W. et al. // *J. Mol. Biol.* 1992. V. 223. P. 899-910.
5. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. С. 378.
6. Алтухов Ю.П., Корочкин Л.И., Рычков Ю.Г. // *Генетика*. 1996. Т. 32. С. 1450-1473.
7. Муха Д.В., Сидоренко А.П. // *Молекуляр. биология*. 1995. Т. 29. С. 529-537.
8. Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. // *Nucleic Acids Res.* 1994. V. 22. P. 4673-4680.
9. Dover G. // *Nature*. 1982. V. 299. P. 11-117.
10. Brower A.V.Z., DeSalle R. // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1994. V. 87. P. 702-716.
11. Pearson W.R. // *Meth. in Enzymology*. 1990. V. 183. P. 63-98.
12. Schlotterer C., Hauser M.-T., Von Haeseler A., Tautz D. // *Mol. Biol. Evolut.* 1994. V. 11. P. 513-522.
13. Kimura M., Ohta T. // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1979. V. 76. P. 4001-4005.
14. Slatkin M. // *Genetics*. 1986. V. 112. P. 699-716.
15. Hawley R.S., Tartof K.D. // *Ibid.* 1985. V. 109. P. 691-700.