

## Рестриктне картування рибосомних повторів 18 видів родини пасльонових

С. І. Комарницький

Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України  
Вул. Академіка Заболотного, 148, Київ, 252143, Україна

*Рестриктний аналіз ядерних ДНК та блот-гібридизацію було використано для порівняння повторів рибосомної ДНК серед 18 видів родини пасльонових. Побудовано рестриктні карти рибосомних повторів та вивчено гомологію декількох ділянок міжгенного спейсера (МГС) *Nicotiana tabacum* до послідовностей МГС цих видів. Встановлено, що у пасльонових різні ділянки МГС рДНК еволюціонували з різною швидкістю, тоді як кодуєчі ділянки рДНК залишалися висококонсервативними. Найконсервативнішою частиною МГС є ділянка ініціації транскрипції та послідовності, розташовані в межах 1 тис. п. н. зліва від 18S рДНК.*

Вступ. Геноми всіх без винятку організмів містять послідовності ДНК, що кодують рибосомні РНК (рРНК), важливі компоненти білкового синтезу клітини. Гени рРНК існують у вигляді тандемно розташованих повторів, що групуються на одній чи декількох ділянках геному в області ядерцевого організатора хромосоми [1]. До складу такого рДНК повтору входять 5'-зовнішній спейсер, що транскрибується (5'-ЗТС), ділянка 18S рРНК гена, ділянка 5.8S рРНК гена, оточена внутрішнім спейсером, що транскрибується (ВТС), кодуєча ділянка 26S рРНК гена та ділянки 3'-зовнішнього спейсера, що транскрибується (3'-ЗТС). Спейсерна послідовність, що не транскрибується (міжгенний спейсер, МГС), характеризується високою гетерогенністю за нуклеотидним складом і довжиною та повідкими темпами еволюції [2]. Довжина рДНК повтору варіює у різних видів в межах від 8,0 у *Raphanus* [3] до 14—17 у *Trillium* і *Paris* [4] та 19,0 тис. пар нуклеотидів (п. н.) у *Nicotiana noctiflora* і *N. petunioides* [5]. Організацію повторів рДНК серед видів родини пасльонових вивчено недостатньо, а дані, наявні в літературі, є досить несистематичними і в високому ступені фрагментарними [6—9], якщо не враховувати види родів *Solanum* [9] і *Nicotiana* [5, 10]. Види родини

пасльонових поширені на всіх континентах, проте основна їхня частина є тропічними [11]. Деякі з них мають важливе сільськогосподарське значення (*Solanum*, *Lycopersicon*, *Capsicum*), є джерелом медичних препаратів (*Atropa*, *Scopolia*, *Datura*, *Duboisia*), є своєрідними «guinea-pigs» у дослідках з біотехнології рослин та генетичних маніпуляціях *in vitro* (*Nicotiana*). Тому метою даної роботи було вивчення структурної організації рДНК видів родини пасльонових для реконструкції еволюції генів рРНК у цих таксонах.

Матеріали і методи. Більшість рослинного матеріалу зібрано на території Королівських Ботаничних Садів, Кью (Англія) чи культивовано в тепличних умовах [12] (таблиця). Загальну ДНК виділяли з листків згідно з процедурою, яку описано раніше [13]. ДНК у кількості 1 мкг гідролізували рестриктазами *EcoRI*, *EcoRV*, *HindIII*, *BamHI*, *DraI* («Ферментас», Литва) та сумішшю рестриктаз *EcoRI* + *HindIII*, *EcoRI* + *BamHI* згідно з інструкцією фірми. Після гідролізу ДНК рестриктні фрагменти розділяли в 0,8 %-му агарозному гелі і переносили їх на нейлонові фільтри лужним способом [14]. Фільтри гібридували, як описано раніше [15]. Проби мітили методом нік-трансляції [16]. В дослідженнях використовували проби *pUL7* з цитрини [17], *pNt-4* і *pNts-12* з тютюну [18], *pTa71* з пшениці [19]. Схематичну локалізацію проб на рибосомному повторі показано на рис. 1.

## Види родини пасльонових, їхня класифікація згідно з [11] та характеристики рибосомних повторів

Гриба Вид	Довжина повтору рДНК, тис. п. н.	Гомологія до проби		
		pNts-12	VH	HV
<i>Cestreeae</i>				
<i>Cestrum parqui</i>	9,1; 8,7	—	+	—
<i>Nicotianeae</i>				
<i>Nicotiana plumbaginifolia</i>	10,0	—	+	+
<i>Fetunia axillaris</i>	10,0; 8,7	—	+	+
<i>Salpiglossideae</i>				
<i>Salpiglossis sinuata</i>	8,7	—	—	—
<i>Schizanthus hookeri</i>	10,0	—	+	—
<i>Datureae</i>				
<i>Datura stramonium</i>	10,1	—	—	—
<i>Hyoscyameae</i>				
<i>Hyoscyamus album</i>	10,7	—	+	—
<i>Scopolia lurida</i>	11,0; 10,5	—	—	—
<i>Jaboroseae</i>				
<i>Salpichroa rhomboidea</i>	9,8; 9,1	—	—	—
<i>Lycieae</i>				
<i>Lycium turcomanicum</i>	8,7	—	+	—
<i>Nicandreae</i>				
<i>Nicandra physaloides</i>	9,8	—	+	—
<i>Solaneeae</i>				
<i>Atropa belladonna</i>	8,7	—	+	—
<i>Lycopersicon esculentum</i>	9,4	—	—	—
<i>Mandragora species</i>	8,7	—	—	—
<i>Physalis phyladelphium</i>	8,7	—	—	—
<i>Physalis species</i>	8,6	—	—	—
<i>Solanum nodiflorum</i>	8,0	—	—	+
<i>Solanum luteus</i>	8,0	—	—	+
<i>Scoropularia aff. chrysantha</i>	10,3	—	—	—

Розміри гібридаційних фрагментів визначали, використовуючи власну програму GEL. Маркерами служили *HindIII*-рестриктні фрагменти ДНК фага лямбда чи 1-тис. п. н драбина (1-kb ladder).

Результати та обговорення. За умови обробки ДНК *Lycium* рестриктазою *EcoRI* та гібридації з пробєю *pUL7* отримано єдиний гібридаційний фрагмент 4,8 тис. п. н. Оскільки для переважного

числа покритонасінних показано присутність консервативних *EcoRI*-сайтів на кінцях 18 та 26S рДНК, можна припустити, що довжина цього фрагмента відповідає такій ділянці між ними. Гібридація з 18S рДНК пшениці дає єдиний гібридаційний фрагмент 4,8 тис. п. н., тобто такого ж розміру, як і попередній. Це свідчить про відсутність додаткових *EcoRI*-сайтів в межах МГС

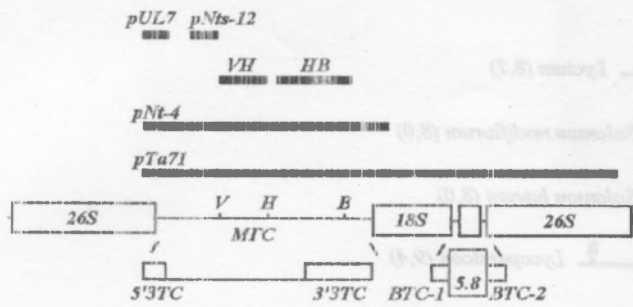


Рис. 1. Схематична організація повтору тандемно розташованих генів рРНК (пояснення в тексті). Місця локалізації використаних проб показані над схемою повтору. Сайти рестриктази для *EcoRV*, *HindIII*, *BamHI* в МГС *Nicotiana tabacum* показані літерами V, H і B відповідно

*Lycium*. У деяких випадках спостерігалася присутність двох фрагментів, що гібридизувалися з пробю *pUL7*. Це дозволило картувати частково метильований *EcoRI*-сайт у МГС таких видів (наприклад, *Salpigloisis*, *Schizanthus*, *Datura* чи *Lycopersicon*). Геномна ДНК *Lycium*, розщеплена рестриктазою *EcoRI* та гібридизована з 26S рДНК пшениці, дає п'ять гібридаційних смуг, що відповідають довжинам 3,9; 3,8; 2,7; 2,6; 1,2 тис. п. н. Сума *EcoRI*-фрагментів 4,8 та 3,9 тис. п. н. дорівнює розміру гібридаційного фрагмента 8,7 тис. п. н., отриманого після обробки *EcoRV* та гібридації з пробю *pNt-4*. Той факт, що фрагменти довжиною 3,8; 2,7; 2,6; 1,2 тис. п. н. не гібридизуються з пробю *pUL7* (що містить послідовність 26S рДНК правіше *EcoRI*-сайта на 3'-кінці та частину МГС), а також те, що фрагмент 3,9 тис. п. н. містить послідовність 26S рДНК вліво від цього сайту, свідчить на користь того, що решта чотири фрагменти є частинами фрагмента 3,9 тис. п. н. Отже, в межах цього фрагмента існують два частково метильованих (тобто недоступних для повного гідролізу) *EcoRI*-сайти, по одному на 5'- і 3'-кінцях гена 26S рРНК. Оскільки послідовність, що впізнається даною рестриктазою, містить С в останній позиції (–GAATTC–), то вона може метилуватися за умови, що один з двох наступних нуклеотидів буде G [20].

За аналогічною схемою проведено реконструкцію карт рибосомних повторів для інших рестриктаз. Послідовності рДНК, що транскрибуються, характеризувалися високим ступенем гомології у

досліджених видів. Серед 10 сайтів рестрикції, виявлених в межах цієї ділянки, вісім спостерігалися у всіх видів. Сайт для рестриктази *DraI*, локалізований на початку послідовності внутрішнього транскрибованого спейсера-1, виявився найваріабельнішим; він був характерним для шести видів. *Mandragora species* виявився єдиним видом серед пасльонових, у якого сайт *EcoRI* на 5'-кінці гена 26S рРНК був відсутнім. Проте, незважаючи на таку високу консервативність, підмножина рестриктних сайтів в межах цієї ділянки досить сильно відрізнялася за наявністю метилювання деяких з них.

Основні відмінності між рестриктними картами досліджуваних видів локалізувалися в МГС (рис. 2). Так, встановлено присутність додаткового частково метильованого *EcoRI*-сайта в МГС *Atropa*. В цьому випадку за умови рестрикції *EcoRI* та гібридації як з *pUL7*, так і з 18S пробами отримано два фрагменти розміром 4,8 і 2,4 тис. п. н., причому фрагмент 4,8 тис. п. н. є сумою двох фрагментів 2,4 тис. п. н., що гібридизуються з різними пробами. У *Schizanthus* спостерігалася наявність двох частково метильованих *EcoRI*-сайтів в МГС, що знайшло своє відображення у присутності трьох *EcoRI*-фрагментів (проба *pUL7*, 6,1; 2,4; 2,1 тис. п. н.). Аналогічним чином за допомогою відповідних рестриктаз в МГС пасльонових були локалізовані від 0 до 2 сайтів рестрикції *DraI*, 0–1 *HindIII*, 0–1 *BamHI*-сайтів в залежності від виду. Саме послідовність МГС виявилася найваріабельнішою частиною рибосомного повтору як за первинною послідовністю (сайти рестрикції), так і, ймовірно, за кількістю субповторів у певних його частинах (відповідна довжина рестриктних фрагментів). Загалом довжина рибосомних повторів серед вивчених видів родини пасльонових знаходилася в межах 8,0–11,0 тис. п. н.; у деяких з них виявлено співіснування двох класів рДНК, хоча переважна більшість характеризувалася єдиним класом рибосомного повтору (таблиця).

Для вивчення гомології окремих ділянок МГС *N. tabacum* до МГС інших видів родини пасльонових використано дві дискретні ділянки проби *pNt-4*, яким властива субповторна будова. Перша з них розміром 0,8 тис. п. н. знаходилася між *EcoRV*- та *HindIII*-рестриктними сайтами (VH), а друга — між *HindIII*- і *BamHI*-сайтами (HB), 2,1 тис. п. н. Окрім них, використовували й іншу пробу *pNts-12*, що сягала 1 тис. п. н. вліво від *EcoRV*-сайта в МГС *N. tabacum* (рис. 1). Не встановлено гомології до проби *pNts-12* жодного з МГС проаналізованих видів. Субповтори ж, локалізовані в пробі VH, показали гомологію до відповідних ділянок МГС

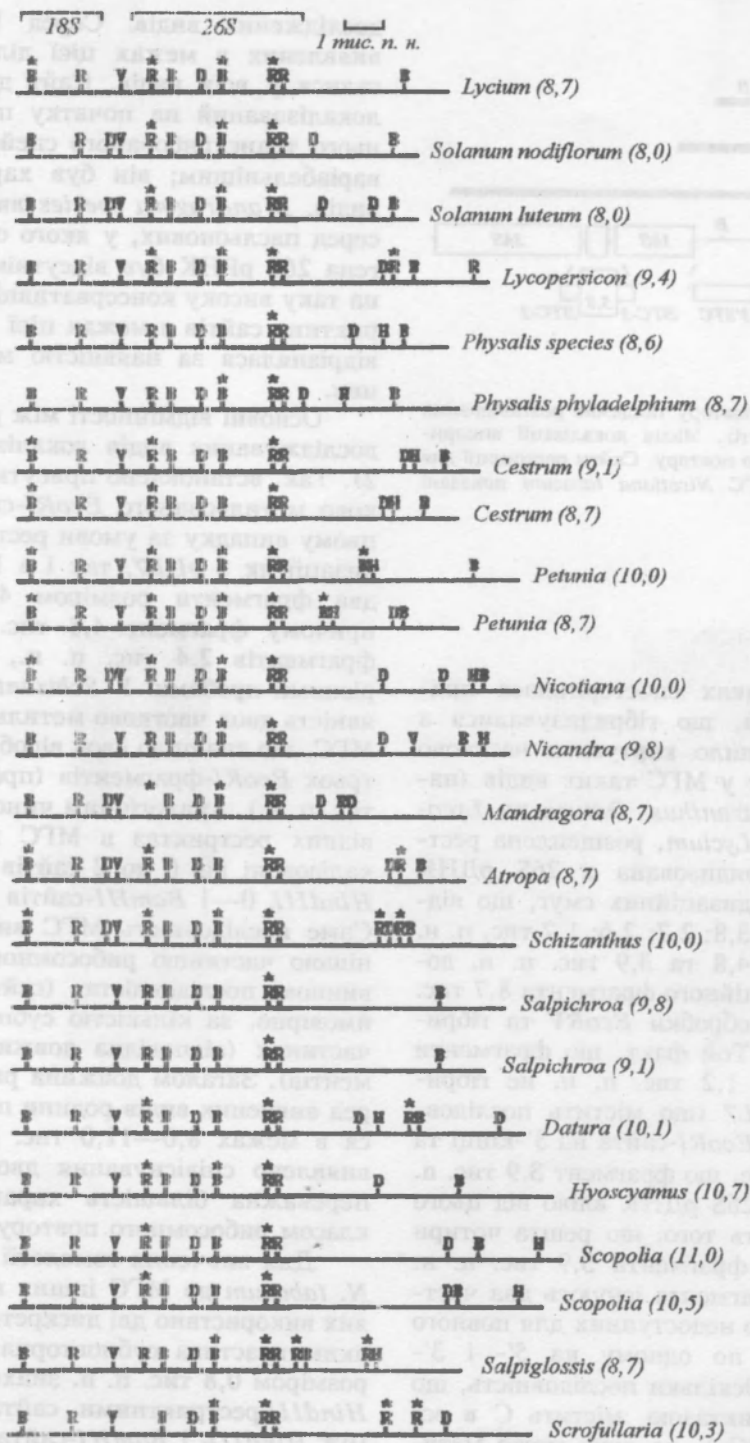


Рис. 2. Рестриктні карти рибосомних ДНК 18 видів родини пасльонових. Справа подані розміри повтору рДНК даного виду в тис. п. н.: R — *EcoRI*; V — *EcoRV*; H — *HindIII*; B — *BamHI*; D — *DraI*. Частково метильовані сайти позначено зірочкою

дев'яти проаналізованих видів (таблиця), а субповтори *НВ* — тільки до трьох видів, причому *Petunia* і *Nicotiana* виявилися єдиними видами, що характеризувалися гомологією одночасно до двох цих проб. Як відомо, загальною рисою організації МГС є комплексна структура його елементів, що повторюються. Такими функціональними елементами є промотор, сайт термінації транскрипції, послідовності, здатні взаємодіяти з регуляторними білками, і процесинг-сайти для процесингу рРНК попередника. Значна варіабельність МГС за довжиною зумовлюється декількома причинами. У деяких рослин послідовності гомологічні сайту ініціації транскрипції, є дуплікованими [21]. Окрім цього, у пшениці [22] було показано присутність субповторів двох типів довжиною 135 та 150 п. н., і саме зміна їхнього числа викликала зміну розміру МГС. У ячменю варіабельність МГС по довжині викликала різною кількістю 115 п. н. субповторів [23], у інших видів розміри аналогічних субповторів становили 250—260 п. н. у рису [24] і 180 п. н. у гороху [25]. Таким чином, різна локалізація сайтів рестрикції в межах цієї ділянки свідчить про фіксацію змін (а саме збільшення/зменшення кількості субповторів та точкові мутації в сайтах рестрикції) в МГС протягом еволюції досліджених видів, тоді як різний ступінь гомології МГС цих видів до вищеназваних проб свідчатиме про якісну фіксацію того чи іншого типу субповторів з часу їхнього розмежування. Потрібно зауважити, що навіть у видів з однаковою довжиною повтору рДНК варіабельність однієї з ділянок за довжиною може компенсуватися зміною кількості субповторів в іншій його ділянці [26, 27]. При відсутності такої гомології можна стверджувати, що нерівний кросинговер у випадку всього рибосомного повтору або ж генна конверсія на рівні його ділянок сприяли фіксації інших типів субповторів протягом еволюції цих видів. Тому не підлягає сумніву, що чим більша гомологія в межах МГС буде отримана для двох видів, тим філогенетично ближчими вони є і тим менше часу пройшло з моменту їхнього відокремлення.

На основі локалізації рестриктних сайтів в межах як кодуючих, так і некодуючих ділянок повторів рДНК та гомології послідовностей МГС до трьох ділянок МГС *N. tabacum* види родини пасльонових можуть бути розподілені на декілька груп. Для порівняння використано послідовність рДНК *Scrofullaria aff. chrysanta*, представника філогенетично близької до пасльонових родини *Scrofullariaceae*. *Mandragora* виявився найближчим до *Scrofullaria* оскільки серед видів родини пасльонових тільки він не мав сайту *EcoRI* на 5'-кінці гена

26S рРНК та сайту *BamHI* в МГС. Крім цього, спільною для цих двох видів є також відсутність гомології до всіх трьох ділянок МГС *N. tabacum*. Такі великі відмінності повторів рДНК *Mandragora* у порівнянні з рДНК *Atropa*, *Physalis* чи *Solanum* свідчать про необхідність перегляду таксономічного положення (а саме: належності до триби *Solanae*) цього виду. Аналогічні припущення вже були висловлені раніше [11, 28]. Наступну групу складають *Lycium turcomanum* і *Salpichroa rhomboidea*, які характеризуються наявністю в МГС тільки *BamHI*-сайта, разом з обома видами роду *Solanum* та *Hyoscyamus albus*, які додатково характеризуються наявністю *DraI*-сайта (ів) в МГС. До неї також можна віднести види роду *Physalis*, що додатково містять *HindIII*-сайт в МГС зліва від *BamHI*-сайта біля 5'-кінця 18S рДНК. Близькою до цих видів залишається група, що складається з решти видів, які мають сайт *HindIII* в МГС зліва від *BamHI*-сайта біля 5'-кінця 18S рДНК: *Cestrum parqui*, *Petunia axillaris*, *Nicotiana plumbaginifolia* та *Salpiglossis sinuata* (всі ці види віднесено до підроду *Cestroideae* разом з *Schizanthus hookeri* [11], який, проте, має іншу рестриктну карту рДНК). В окрему групу слід виділити види *Scopolia lurida* і *Nicandra physaloides*, які характеризуються додатковим *HindIII*-сайтом в МГС справа від *BamHI*-сайта біля 5'-кінця 18S рДНК. Цікаво, що серед досліджуваних видів *Nicandra* виявився єдиним, для якого була характерною присутність додаткового *EcoRV*-сайта в МГС (рис. 2). Його присутність було встановлено завдяки двом гібридизаційним фрагментам розміром 5,9 і 3,9 тис. п. н., що гібридизувалися з пробкою *pNt-4* після обробки рестриктазою *EcoRV*. Їхня сума дорівнює довжині рибосомного повтору цього виду (9,8 тис. п. н.). І, нарешті, решта видів (*Natura stramonium*, *Atropa belladonna*, *Lycopersicon esculentum* і *Schizanthus hookeri*) можуть бути віднесеними до однієї групи на основі картування додаткового *EcoRI*-сайта в їхньому МГС.

Подібний розподіл видів за групами стримано і завдяки вивченню гомології їхнього МГС до субповторів трьох ділянок МГС *N. tabacum*. Згідно з отриманими результатами (таблиця), види родів *Nicotiana*, *Petunia* і *Solanum* виявилися найближчими один до одного, адже тільки вони містили послідовності, гомологічні до *НВ* ділянки МГС *N. tabacum*. Ці дані не узгоджуються з висновками [29] і [30], в яких помідор і тютюн досить близькі один до одного, дещо осторонь стоїть картопля і найдалі від них відокремлена петунія. З іншого боку, спостерігалось зближення *Nicotiana* і *Petunia* з видами родів *Atropa*, *Nicandra*, *Lycium*, *Hyoscy-*

*mus*, *Schizanthus* і *Cestrum* на основі гомології до *VH*-ділянки МГС тютюну. Цікаво, що досить часто види, які належать до однієї триби (як, наприклад, у трибі *Solanae*), характеризуються значними відмінностями в гомології певних ділянок їхніх МГС. З іншого боку, види, віднесені до різних триб і навіть підродин, містять гомологічні послідовності в МГС.

**Висновки.** На основі цих даних можна стверджувати, що послідовності МГС видів родини пасльонових еволюціонували шляхом багаторазової ампліфікації/деампліфікації їхніх субповторів. У цьому випадку потрібно зауважити, що у видів з однаковою довжиною рДНК повтору варіабельність однієї з ділянок МГС за довжиною, ймовірно, може компенсуватися зміною кількості субповторів в іншій його ділянці, внаслідок чого гетерогенність по довжині не виявляється. Це твердження можна проілюструвати прикладом видів роду *Solanum*, у яких має місце гомологія до *NB*-ділянки МГС тютюну, але відсутня до *VH*-ділянки, тоді як у *Atrora* і *Lycium* збереглася гомологія тільки до *VH*-ділянки, причому довжина рДНК повтору всіх чотирьох видів майже однакова. З іншого боку, можна спостерігати повну відсутність гомології до послідовностей МГС тютюну як у представника іншої родини (*Scrofullaria*), так і у видів деяких триб родини пасльонових.

С. І. Комарницький

Рестриктное картирование рибосомных повторов 18 видов семейства пасленовых

Резюме

Рестриктный анализ ядерных ДНК и блот-гибридизация были использованы для сравнения повторов рибосомной ДНК среди 18 видов семейства пасленовых. Построены рестриктные карты рибосомных повторов и изучена гомология нескольких участков межгенного спейсера *Nicotiana tabacum* к последовательностям МГС этих видов

S. I. Komarnytsky

Restriction mapping of ribosomal repeats of 18 *Solanaceae* species

Summary

Restriction analysis combined with blot-hybridization was used to compare ribosomal DNA in repeats to 18 species of *Solanaceae*. Restriction maps of ribosomal DNAs were constructed and homology of several parts of *Nicotiana tabacum* intergenic spacer to IGSs of these species was studied.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Long E. O., David I. B. Repeated genes in eukaryotes // *Annu. Rev. Biochem.*—1980.—43.—P. 727—754.
2. Hemleben V., Canal M., Gerstner J., Schiebel K., Torres R. A. Organization and length heterogeneity of plant ribosomal RNA genes // *The architecture of eukaryotic genes* / Ed. G. Kahl.—Weinheim: VHC, 1988.—P. 371—384.
3. Delseny M., Cooker R., Penon P. Sequence heterogeneity in radish nuclear ribosomal RNA genes // *Plant. Sci. Lett.*—1983.—30.—P. 107—119.
4. Yakura K., Kato A., Tanfuji S. Structural organization of ribosomal DNA in four *Trillium* species and *Paris verticillata* // *Plant Cell Physiol.*—1983.—24.—P. 1231—1240.
5. Комарницький С. І., Комарницький І. К. Варіабельність міжгенного спейсера рибосомних ДНК американських видів тютюну // *Цитологія і генетика.*—1997.—31, № 2.—С. 29—36.
6. Мирошніченко Г. П., Борисюк Н. В., Волков Р. А. Организация повторяющихся единиц в генах рРНК половых и соматических гибридов пасленовых // *Биохимия.*—1989.—54, № 4.—С. 669—675.
7. Борисюк Н. В., Костышин С. С., Волков Р. А., Мирошніченко Г. П. Строение генов рибосомальных РНК у высших растений из рода *Nicotiana* // *Молекуляр. биология.*—1989.—23, № 4.—С. 1067—1074.
8. Волков Р. А., Борисюк Н. В., Костышин С. С., Панчук И. И. Изменчивость генов рРНК при перестройках хромосомного аппарата у табаков // *Молекуляр. биология.*—1991.—25.—С. 442—450.
9. Borisjuk N., Borisjuk L., Petjuch G., Hemleben V. Comparison of ribosomal RNA genes within *Solanum* and other *Solanaceae* // *Genome.*—1994.—37.—P. 271—280.
10. Комарницький С. І., Комарницький І. К. Поліморфізм довжин рестриктних фрагментів міжгенного спейсера рибосомальної ДНК деяких видів тютюну // *Цитологія і генетика.*—1996.—30, № 1.—С. 65—72.
11. D'Arcy W. G. The *Solanaceae* since 1976, with a review of its biogeography // *Solanaceae III: Taxonomy, Chemistry, Evolution.*—London: Roy. Bot. Gardens, 1991.—P. 75—137.
12. Chaplin J. F., Burk L. G. Plant propagation. *Nicotiana*: procedures for experimental use // *Techn. bull. 1586.*—New York: Depart. Agricult., 1979.—P. 28—32.
13. Murray M. G., Thompson W. F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA // *Nucl. Acids Res.*—1980.—8.—P. 4321—4325.
14. Reed K. S., Mann D. A. Rapid transfer of DNA from agarose gels to nylon membranes // *Nucl. Acids Res.*—1985.—13.—P. 7207—7221.
15. Church G. M., Gilbert W. Genomic sequencing // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*—1984.—81.—P. 1991—1995.
16. Rigby P. W. J., Dieckmann M., Rhodes C., Berg P. Labeling deoxyribonucleic acid to high specific activity *in vitro* by nick translation with DNA polymerase I // *J. Mol. Biol.*—1977.—113.—P. 237—251.
17. Колоша В. О., Фодор И. И. Структурная гетерогенность лимона // *Молекуляр. биология.*—1986.—20.—С. 556—562.
18. Borisjuk N., Davidjuk Y., Kostishin S., Miroshnichenco G., Velasco R., Hemleben V., Volkov R. Structural analysis of rDNA in the genus *Nicotiana* // *Plant Mol. Biol.*—1997.—35.—P. 655—660.
19. Gerlach W. R., Bedbrook J. R. Cloning and characterization ribosomal RNA genes // *Nucl. Acids Res.*—1979.—7.—P. 1868—1885.
20. Gruenbaum Y., Naveh-Manly T., Cedar H., Razin A. Sequence specificity of methylation in higher plant DNA // *Nature.*—1981.—292.—P. 860—862.
21. Gruendler P., Unfried I., Pascher K., Schweizer D. rDNA intergenic region from *Arabidopsis thaliana*. Structural analysis, intraspecific variation and functional implications // *J. Mol. Biol.*—1991.—221.—P. 1209—1222.

22. Appels R., Dvorak J. The wheat ribosomal DNA spacer region: its structure and variation in population and among species // Theor. and Appl. Genet.—1982.—63.—P. 337—348.
23. Cordesse F., Second J., Delseny M. Ribosomal gene spacer length variability in cultivated and wild rice species // Theor. and Appl. Genet.—1990.—79.—P. 81—88.
24. Saghai-Maroff M. A., Soliman K. M., Jorgensen R. A., Allard R. W. Ribosomal DNA spacer length polymorphism in barley: mendelian inheritance, chromosomal localization, and population dynamics // Proc. Nat. Acad. Sci. USA.—1984.—81.—P. 8014—8018.
25. Ellis T. H. N., Davies D. R., Castleton G. A., Bedford E. D. The organization and genetics of rDNA length variants in peas // Chromosoma (Berl).—1984.—91.—P. 74—81.
26. Borisjuc N., Hemleben V. Nucleotide sequence of the potato rDNA intergenic spacer // Plant. Mol. Biol.—1993.—21.—P. 381—384.
27. Schmidt-Puchta W., Gunther I., Sanger H. I. Nucleotide sequence of the intergenic spacer (IGS) of the tomato ribosomal DNA // Plant Mol. Biol.—1989.—13.—P. 251—253.
28. Комарницький С., Комарницький Л., Кокс А., Пароконний А. Варабельність 5.8S рДНК у деяких видів родини Solanaceae // Цитологія і генетика.—1997.—31, № 5.—С. 16—22.
29. Meagher R. B., Berry-Lowe S., Rice K. Molecular evolution of the small subunit of ribulose biphosphate carboxylase: nucleotide substitution and gene conversion // Genetics.—1989.—123.—P. 845—863.
30. McKnight T. D., Alexander D. C., Babcock U. S., Simpson R. B. Nucleotide sequence and molecular evolution of two tomato genes encoding the small subunit of ribulose-1,5 biphosphate carboxylase // Gene.—1986.—48.—P. 23—32

УДК 577.113

Надійшла до редакції 05.02.98