

УДК 575.22+577.21+577.29

МОБІЛЬНІ ГЕНЕТИЧНІ ЕЛЕМЕНТИ РОСЛИН

В.В. ШПИЛЬЧИН, Т.К. ТЕРНОВСЬКА

Національний університет “Києво-Могилянська академія”
Україна, 04070, м. Київ, вул. Г. Сковороди, 2
e-mail: tern@ukma.kiev.ua

Статтю присвячено огляду даних про мобільні генетичні елементи, які на сьогодні виявлено у геномах більшості рослинних видів, які вивчали з метою пошуку транспозонів. Охарактеризовано структуру та особливості поведінки транспозонів 1 та 2 класів мобільних генетичних елементів. Зазначаються властивості транспозонів, загальні для ДНК-транспозонів та ретроелементів. Розглянуто механізми ампліфікації мобільних елементів двох класів у геномі. Пояснено розбіжності між автономними та неавтономними транспозонами. Згадано деякі аспекти регуляції активності транспозонів.

Ключові слова: транспозони 1 класу, транспозони 2 класу, автономні, неавтономні транспозони, активність транспозонів.

Вступ. Мобільні генетичні елементи (МГЕ), які було вперше відкрито на рослинних об'єктах, змінили класичні уявлення генетики другої половини ХХ століття – саме через транспозони геном організмів почали розглядати як динамічну структуру, що має властивий їй рівень динамічної нестабільності [1–3]. Вплив, який чинять транспозони на структуру і функціонування геномів різних організмів, є настільки значним, що часом, їхня присутність критична для того, щоб мати можливість свідомо виконувати генетичний аналіз на тому чи іншому матеріалі [4]. Усі нині досліджені типи транспозонів присутні у більшості вивчених рослинних видів і переважно на їхню частку припадає більша частина геному господаря. Внаслідок процесів інсерції, вирізання, ектопічної рекомбінації (ектопічним називають обмін ДНК між негомологічними ділянками, що відбувається в межах гомологічних хромосом) та ламкості хромосом, транспозони призводять до перебудови геномів, зміни структури та регуляції окремих генів [5]. Попри їхню поширеність у геномі виявляється, що лише незначна частка цих МГЕ може бути активно протягом деякого проміжку часу, призводячи до певних генетичних змін, які виявлятимуться у тій чи іншій рослині на рівні фенотипу [6]. Саме через наявність чітких фенотипічних змін, які рееструвались у окремих клітинних клонів насінин кукурудзи, Барбара МакКлінток назвала відкриті нею МГЕ “контролюючими елементами”, які створюють безмежний матеріал для дії природного добору [4, 7]. Згідно наших сучасних знань транспозони є важливою складовою частиною рослинних геномів, яка може відігравати певну роль у його функціонуванні. Саме тому розуміння еволюційного формування геномів рослин з огляду на їхню структуру та функції є неможливим без вивчення ролі транспозонів у пластичності геному [1].

Класифікація транспозонів. Для всіх транспозонів характерні дві ключові властивості. Перша – це здатність до зміни власного місця розташування у ге-

номі, за що транспозони і одержали свою назву. Другою є здатність до збільшення кількості власних копій внаслідок процесу транспозиції, що дає можливість говорити про певну “егоїстичність” і навіть паразитичність транспозонів [8].

Механізми даних процесів є досить різноманітними і відрізняються для двох основних класів, на які поділяють транспозони [9].

Залежно від молекули-посередника, що бере участь у процесі транспозиції, транспозони поділяють на два класи: ретро-транспозони (клас 1) та ДНК-транспозони (клас 2) [10, 11]. Для представників класу 1 молекулою-посередником транспозиції є транскрипт послідовності транспозону (мРНК), а для представників класу 2 – власна послідовність транспозону. В кожному класі присутні як автономні, так і неавтономні представники. Для перших характерна наявність відкритих рамок зчитування, які кодують необхідні для транспозиції елементи, що також використовуються неавтономними представниками [5].

ДНК-транспозони. ДНК-транспозони були відкриті у рослин завдяки тому, що вони призводять до генетичних змін, які мають чітко виражений фенотипічний прояв [12, 13]. Найвивченішими у цьому класі є родини *Ac/Ds*, *Spm/dspm* (*En/1*), *Mutator*, *Tam* та *MITEs* транспозонів [1, 5, 14]. Виявлено їх на таких видах рослин, як кукурудза, рис, арабідопсис, пшениця та багато інших [1, 5]. Їхній розмір коливається від сотень до десяти тпн, кодують вони, як правило, один протеїн [6, 15]. Обидва кінці ДНК-транспозонів закінчуються інвертованими повторами довжиною від десяти (*Ac/Ds*) до кількох сотень (*Mutator*) пар основ [1]. Продуктом експресії послідовності ДНК-транспозонів є транспозаза – фермент, який розпізнає специфічні послідовності ДНК на кінцях або біля кінців послідовності транспозона, вирізає

його та вставляє в іншому місці в результаті процесу транспозиції (рис. 1). Місце вставки зазвичай не є випадковим. Як показано для *Ac* транспозонів, близько 60 % транспозицій відбувається в межах однієї хромосоми та 40 % – на відстані 4 сМ від початкового розташування МГЕ [16]. Оскільки процес транспозиції відбувається за принципом вирізання та вставки, збільшення копійності даних елементів у геномі відбувається переважно під час поділу клітини [5]. Показано, що ДНК-транспозони переміщуються у напрямку проходження реплікативної вилки, а тому досить часто їхні послідовності реплікуються двічі за один клітинний цикл [17]. Отже, після мітозу обидві дочірні клітини мають нову копію транспозона, а одна з них має ще й оригінал [5].

Як зазначено вище, серед ДНК-транспозонів трапляються автономні (які кодують транспозазу) та неавтономні (які її не кодують) представники. У межах родини (*Ac/Ds*, *Spm/dspm*) щонайменше один член родини здатний кодувати транспозазу [13]. Наприклад, *Spm* кодує фермент, який впізнає як власні кінцеві послідовності, так і послідовності *dspm*, що призводить до транспозиції обох елементів. Подібна ситуація спостерігається і з *Ac/Ds* транспозонами [14]. Саме тому *Spm* та *Ac* називають автономними представниками своїх родини. Неавтономні (*dspm* та *Ds*) транспозони мають певні дефекти у своїх послідовностях, що не дозволяє їм кодувати функціонально активну транспозазу [18].

Родина (MITE) — мініатюрні транспозони з інвертованими повторами, усі її представники є неавтономними [3, 19]. Вони поширені переважно у багатих на ТА і ТАА ділянках геномів рису, арабідопсису та інших рослин. Характеризуються невеликим розміром (приблизно 600 пн) та наявністю інвертованих повторів з обох

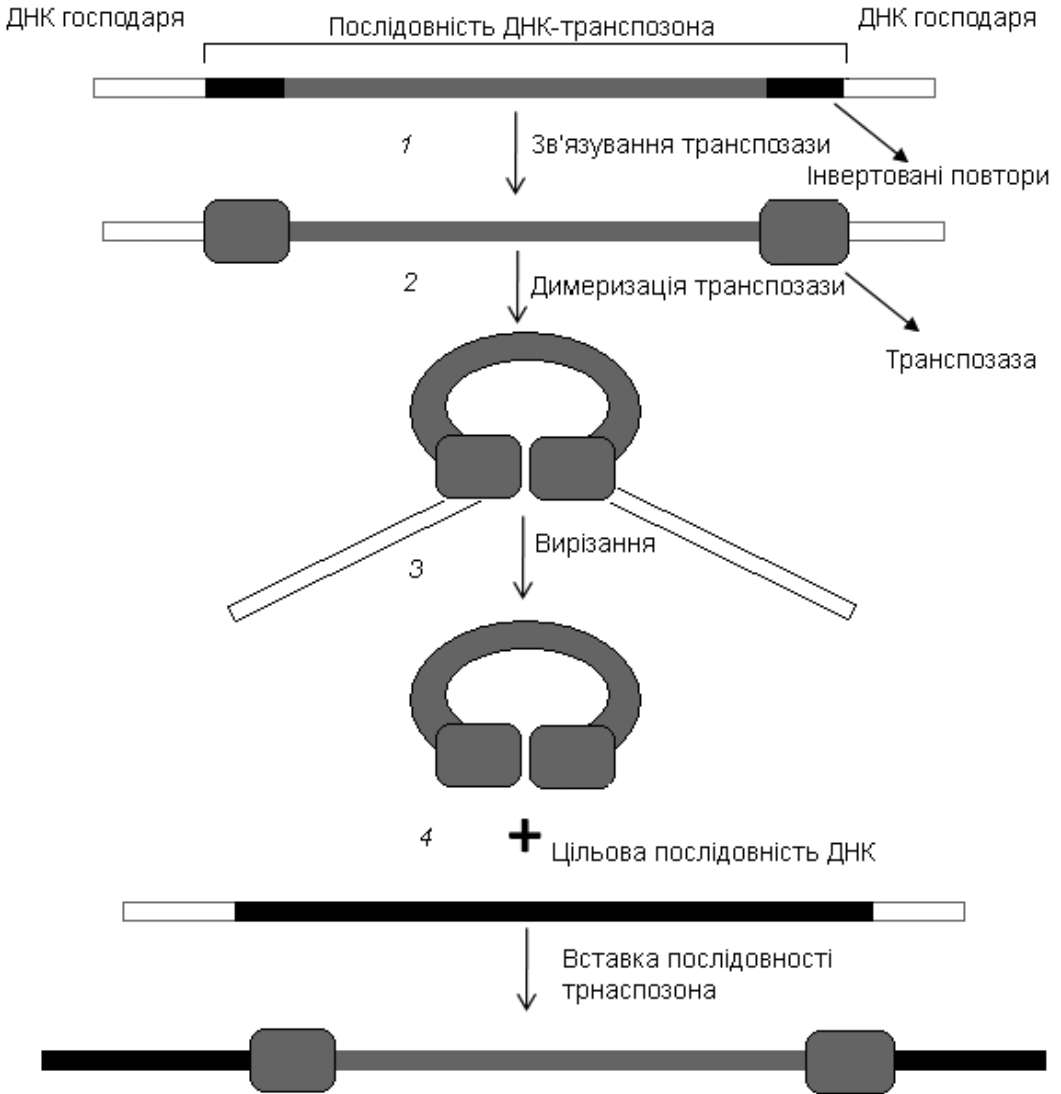


Рис. 1. Схема транспозиції ДНК-транспозонів: 1 — зв'язування транспозази зі впізнавальними послідовностями в ділянках інвертованих повторів на кінцях транспозона; 2 — димеризація ферменту; 3 — вирізання послідовності транспозону з геному хазяїна; 4 — вставка послідовності транспозона в новий сайт (видозмінено за [5])

кінців послідовності. Походять від автономних ДНК-транспозонів [20]. У рослинних геномах зустрічаються до десяти тисяч представників даної родини. На основі подібності інвертованих повторів та сайту інсерції їх поділяють на дві групи: *Tourist* – MITEs і *Stowaway*-MITEs. Оскільки жоден

із відомих представників даної родини не кодує активну транспозазу, тривалий час залишалося невідомим, яким чином відбувається їхнє поширення у геномі. Але потім з'ясували, що для власної транспозиції вони використовують транспозази представників інших родин ДНК-транспозонів

[21, 22]. Дані елементи є важливим фактором утворення алельного різноманіття, оскільки вони локалізовані поблизу активних генів. Вони також можуть бути складовими частинами промоторів, інтронів та фланкуючих послідовностей ортологічних і паралогічних генів [15].

Родину гелітронів (Helitrons) відкрито нещодавно при аналізі геномів рису, арабідопсису та кукурудзи [23, 24]. Дані транспозони кодують два або три протеїни і відрізняються від інших представників транспозонів класу 2 тим, що не мають інвертованих повторів на своїх кінцях. Замість інвертованих повторів гелітрони мають паліндромні послідовності, які здатні формувати шпильки на відстані 10–12 пн попереду 3'-кінця. Зважаючи на подібність гелітронів до бактеріальних транспозонів, дослідники вважають, що їхня транспозиція відбувається за принципом кільця, що котиться, а реплікація є невід'ємною частиною транспозиції [25]. Автономні представники даної родини кодують ДНК-геліказу, одну або дві копії нуклеази або лігази, подібно до прокариотних репліконів. Проте більшість гелітронів є неавтономними, вони не кодують повного набору функціональних білків, а мають лише подібні до автономних представників кінцеві послідовності. Вбудовуються гелітрони між А і Т нуклеотидами [5].

Рослинні транспозони вперше досліджені та виділені з послідовностей ДНК, що розташовані поблизу активних генів. В основному вони виявляли незвичайну поведінку та були нестабільними. Наприклад, перші дослідження показали, що такі ДНК-транспозони, як *Mu1* та *Spm*, переважно вбудовуються у неметильовані ділянки геному кукурудзи. Інші представники даного класу транспозонів – *Ac/Ds*, *MITEs*, гелітрони – також надають перевагу неметильованим, еухроматиновим ділянкам поблизу активних генів [6].

LINE- та SINE-елементи. Представниками іншого класу (клас 1 або ретро-транспозони) транспозонів є LINE (довгі розсіяні повторювальні елементи) та SINE (короткі розсіяні повторювальні елементи). Вони є найдавнішими представниками (МГЕ) в рослинному геномі [26]. Особливістю даних транспозонів є те, що молекулою-посередником при транспозиції є РНК. LINE кодують один багатофункціональний білок з доменами для зв'язування з ДНК, розщеплення ДНК, зворотної транскрипції РНК в ДНК. Багато представників цієї родини ретроелементів кодують також другий білок, що може зв'язуватися з РНК, проте його функція досі залишається невідомою [27]. Транспозиція LINE-елементів починається з транскрипції послідовності елемента в РНК. На відміну від більшості діючих білок-кодуючих генів, які мають свої промотори попереду сайту початку транскрипції, даний тип транспозонів має внутрішній промотор [28]. Така особливість дозволяє збільшити ймовірність транскрипції, оскільки реплікація такого транспозона буде відбуватися незалежно від місця розташування та наявності чужого промотора. Надалі РНК потрапляє в цитоплазму, транслюється в один або два протеїни, які зв'язуються з тією самою мРНК, з якої вони були трансльовані. Комплекс РНК-білок повертається в ядро, білок надрізає один ланцюг геномної ДНК у точці інсерції. Після цього вільний 3'-кінець ДНК господаря використовується для початку зворотної транскрипції. В результаті утворюється гібрид РНК-ДНК, при цьому ланцюг новосинтезованої ДНК прикріплений кінцем до одного з ланцюгів господарської ДНК. Інший ланцюг також розрізається, синтезується другий ланцюг ДНК LINE-елемента і замінює собою РНК. Усі вільні кінці зшиваються, й інтеграція транспозона завершується (рис. 2) [5].

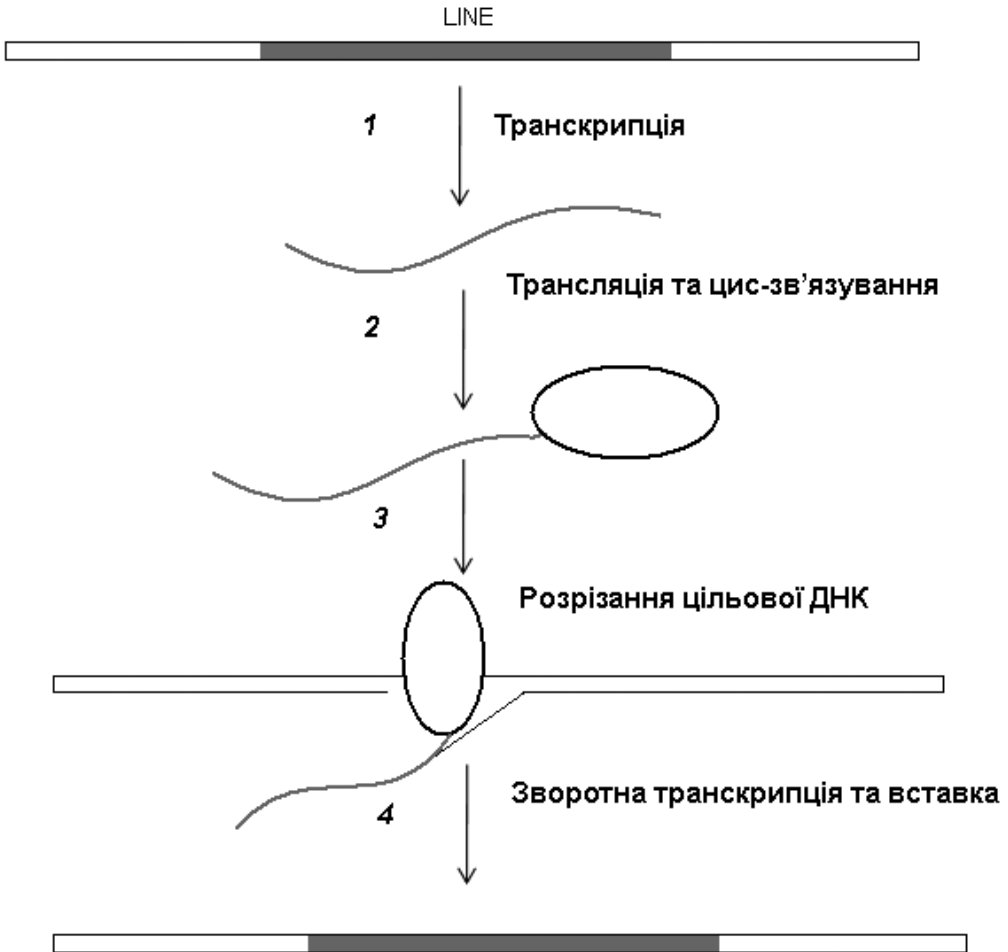


Рис. 2. Схема транспозиції LINE-елементів: 1 — транскрипція послідовності транспозону в РНК; 2 — трансляція та цис-зв'язування з новосинтезованим багатофункціональним білком; 3 — впізнавання та розрізання цільової послідовності господарської ДНК; 4 — зворотна транскрипція та вставка (видозмінено за [5])

Більшість LINE-елементів можуть інтегруватися в різноманітні ділянки геному, а особливо в багаті на А та Т. Розмір даних транспозонів сягає кількох тпн. У рослинних геномах найвивченішими є *Cin4* ретротранспозон у кукурудзи та *del2* у *Lilium speciosum* [29, 30]. LINE-елементи виявлено також у мітохондріальному геномі *Arabidopsis thaliana* [27].

Кілька важливих рис відрізняють транспозицію LINE-елементів від ДНК-транспо-

зонів. По-перше, мутації, які відбуваються під час процесу копіювання, можуть стосуватися лише транспозона у новому сайті; вихідна послідовність залишається незмінною. По-друге, у процесі транспозиції відсутнє вирізання, що також зберігає послідовність транспозона у вихідному сайті [5].

Зв'язування багатофункціонального білка з власним РНК-транскриптом не є абсолютним правилом для даної родини,

оскільки SINE-елементи не кодують білків взагалі і паразитують на апараті транспозиції LINE-елементів. Більшість SINE-елементів є химерними молекулами, в яких 5'-ділянка походить від гена тРНК хазяїна, середня частина невідомого походження, а 3'-регіон – від 3'-кінця LINE-елементів [31]. Саме ця частина розпізнається функціональним білком LINE-елементів. Також частина, що походить від тРНК, має дві консервативні послідовності, які слугують промоторами транскрипції за допомогою РНК-полімерази III. Термінуються дані ретротранспозони багатими на А або Т послідовностями [2].

SINE-елементи знайдено в геномах таких рослин як рис (*p-SINE1*), тютюн (*TS*), у представників роду *Brassica* (*S1*). Розмір цих елементів сягає кількох сотень пн [27].

LTR-елементи. До класу ретротранспозонів належать також LTR (long terminal repeats) елементи. Ці елементи мають довгі кінцеві повторювані послідовності та за своєю організацією є складнішими за будь-які інші транспозони [19, 32]. Як правило, вони здатні кодувати два структурні білки, капсид та нуклеокапсид, та три функціональні: протеазу, зворотну транскриптазу й інтегразу. Зворотна транскриптаза гомологічна до тієї, яка кодується LINE-елементами, а інтеграза дуже подібна до деяких транспозаз ДНК-транспозонів. Така подібність вказує на те, що LTR-елементи, скоріш за все, походять від ДНК-транспозонів і LINE-елементів [5]. Структурні та функціональні білки є продуктами розщеплення двох поліпротеїнів, які трансклюються з відповідних відкритих рамок зчитування (ORF) – *gag* і *pol* [32]. Реплікативний цикл елементів з довгими кінцевими повторами починається з транскрипції ДНК до мРНК (рис. 3) [5]. У подальшому для транскрипту можливі два шляхи. Або він буде трансльований у білок, або інкапсулюється та у складі капсули зазнає зво-

ротної транскрипції та інтегрується назад у геном. Одна і та сама молекула мРНК не може одночасно бути трансльована в білок і зазнати зворотної транскрипції. Після трансляції структурні білки утворюють капсулу, яка містить дві молекули мРНК транскрипту транспозона, функціональні протеїни та тРНК, яка використовується як праймер перед початком зворотної транскрипції. мРНК транспозона містить сигнальні послідовності, які впізнаються структурними білками, тому її пакування у капсулу носить специфічний характер. Після закінчення збирання капсули навколо мРНК, відбувається зворотна транскрипція і утворюється двоспіральна кДНК. Процеси інкапсуляції та зворотної транскрипції можуть відбуватися як у цитоплазмі, так і в ядрі [33]. Потім капсула руйнується, інтеграза впізнає обидва кінці кДНК і інтегрує її до геному хазяїна [5].

LTR-елементи є найчисленнішими представниками МГЕ в рослинному геномі [34]. Вони дуже різноманітні, і їхні розміри можуть коливатись від кількох сотень до кількох тпн. Тільки для рослинних геномів характерною є наявність неавтономних LTR-елементів – мініатюрних ретротранспозонів із кінцевими повторами (TRIM). Послідовності цих елементів виявлено у геномах картоплі та арабідопсису. TRIM-транспозони є невеликими за розмірами (не більше 540 пн), локалізуються всередині промоторних ділянок та інтронів, що свідчить про їхню роль в реорганізації рослинного геному [35].

При інтеграції до геному LTR-ретротранспозони надають перевагу метильованим гетерохроматиновим ділянкам, хоча деякі з них можуть інтегрувати до активних ділянок геному і спричиняти інерційні мутації [5]. Цікавою особливістю LTR-ретротранспозонів є тенденція до інтеграції у довгі кінцеві послідовності інших транспозонів. Саме таким чином ут-

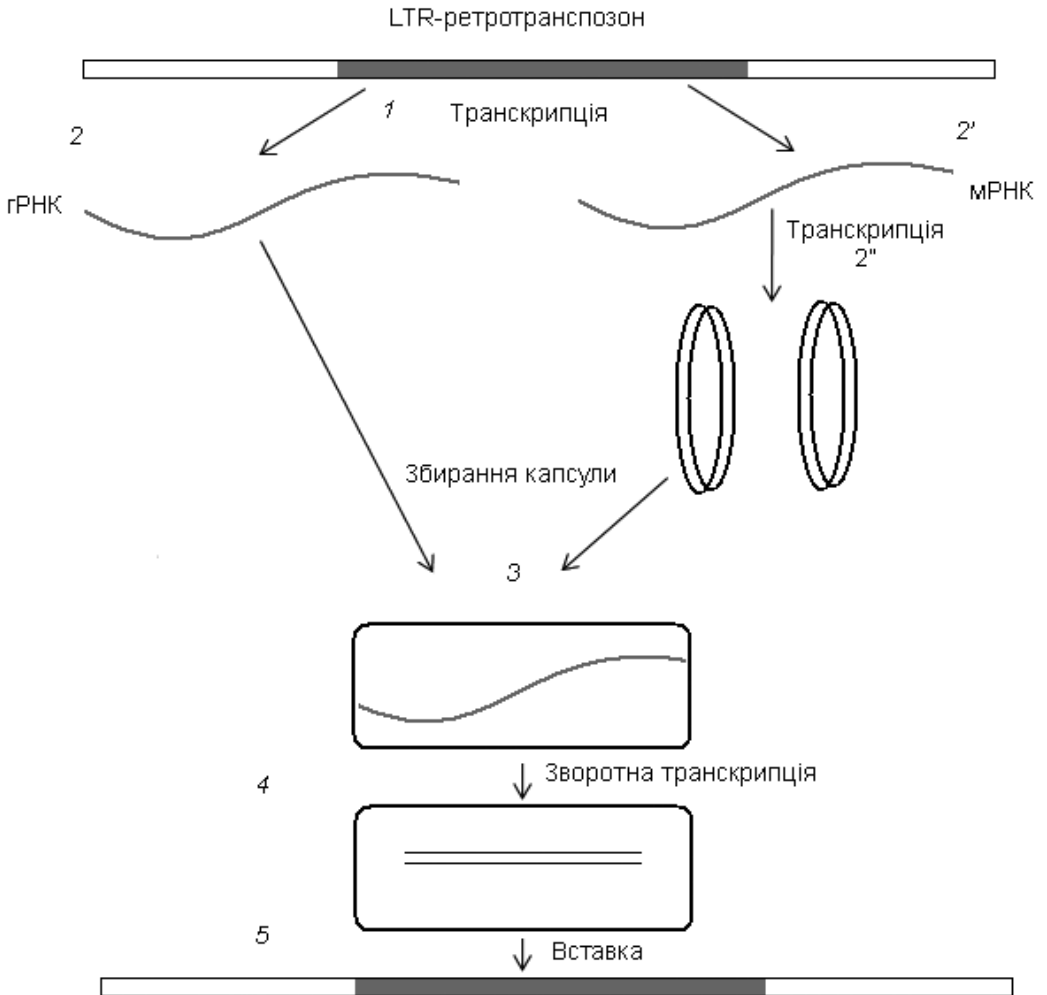


Рис. 3. Схема транспозиції LTR-елементів: 1 — на першому етапі відбувається транскрипція послідовності транспозона в мРНК; 2 — в подальшому може діяти як геномна РНК; 2' — альтернативно транскрипт може діяти як мРНК; 2'' — транслюватися в декілька функціональних білків, що відповідають за утворення капсули, зворотну транскрипцію та інтеграцію; 3 — навколо геномної РНК утворюється капсула; 4 — відбувається зворотна транскрипція; 5 — інтеграція до геному хазяїна (видозмінено за [5])

ворюються величезні кластери неактивних транспозонів, які можуть становити до 70 % геномної ДНК [36].

Регуляція активності транспозонів у рослинному геномі. Подібно до будь-яких послідовностей, що експресуються, транспозони мають різну активність, яка

залежить від стадії індивідуального розвитку, тканини, а також від багатьох зовнішніх та внутрішніх чинників [37, 38]. Наприклад, деякі LTR-елементи є найактивнішими під час розвитку чоловічого гаметофіту та при поділі клітин кореня [1]. Активність транс-

позонів індукуюється також під час абіотичного і біотичного стресу [39–42].

Якщо наслідком інтеграції транспозона до геному є перебудова якогось рослинного гена чи геному загалом, то ступінь такої перебудови залежить не тільки від активності транспозонів, а і від тканини, в якій така активність відбувається [1, 43]. Тому не можна сказати, що власне рослина та її геном не беруть жодної участі у взаємовідносинах з транспозоном. Існує, принаймні, два шляхи регуляції активності мобільних елементів, один із яких залежить від транспозона, а інший забезпечується рослинним організмом. Перший полягає у схильності транспозонів до власної інактивності. Другий – у процесі епігенетичного пригнічення активності транспозона [1, 8]. Є кілька механізмів такого пригнічення, детальний розгляд яких виходить за межі нашого огляду. Як приклад наведемо тільки той факт, що в геномі кукурудзи, в якому близько 70 % ДНК походить від МГЕ, як правило, разом із сотнями неактивних Ds-елементів, активним виявляється лише один Ac-елемент [44]. Абсолютна більшість LTR-ретротранспозонів також дефектні, а саме: містять внутрішні делеції та мають перебудови, які перешкоджають активності даних елементів [1]. Проте відсутність активності транспозонів може спостерігатися і у тих випадках, коли вони входять до складу рослинного геному в структурно інтактному стані. Це пов'язано з 5-метилуванням цитозину, який міститься в транспозонних послідовностях у ділянці 5'-CG-3' та 5'-CNG-3' [45]. Метилування цитозину, будучи загально визаним механізмом епігенетичних змін, який пригнічує активність генів, призводить до інактивності і МГЕ також [46, 47]. Цей процес добре вивчено на прикладі Mu елементів кукурудзи. Те, що причиною інактивності цього транспозона слугує епігенетична модифікація, підтверджується тим, що при

втраті метильної групи, елемент знову стає активним [48].

Поновлення активності транспозонів може виникнути внаслідок віддаленого схрещування, коли значне збільшення розміру геному призводить до тимчасової активації транспозонів [1]. Ламкість хромосом також має подібний ефект: збільшення кількості репараційних подій у таких клітинах, можливо, призводить до пригнічення активності метилаз та інших факторів формування гетерохроматину [4, 49]. Активація рослинних ретротранспозонів нерідко відбувається внаслідок проникнення інфекції та пошкодження клітинної стінки [50].

Ми навели лише найбільш загальні відомості про класифікацію транспозонів у зв'язку з їхньою структурою та способом переміщення у геномі та тільки окреслили деякі питання їхньої активності. Між тим на сьогоднішній день вже не залишається сумнівів у тому, що величезні скупчення транспозонів, які в деяких рослинних видів займають більше 80 % обсягу геному, не є пасивним баластом, мертвими залишками колишніх активних транспозонів, які чомусь утримуються у геномі. Численними сучасними роботами показано, що транспозони є активними учасниками регуляторних процесів, які відбуваються у геномі на всіх трьох рівнях його організації, нуклеосомному, хромосомному та ядерному. Проте розгляд цього аспекту біологічних властивостей транспозонів лежить за межами нашої статті та має стати змістом іншого огляду літератури.

Перелік літератури

1. Bennetzen J. L. Transposable element contributions to plant gene and genome evolution // *Plant Molecular Biology*. — 2004. — Vol. 42. — P. 251–269.
2. Wessler S. R. Plant Transposable Elements. A Hard Act to Follow // *Plant Physiology*. — 2001. — Vol. 125, № 1. — P. 149–151.

3. Zhang X., Feschotte C., Zhang Q. et al. // P instability factor: an active maize transposon system associated with the amplification of *Tourist*-like MITEs and a new superfamily of transposases // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2001. — Vol. 98, № 22. — P. 12572–12577.
4. McClintock B. The significance of responses of the genome to challenge // Science. — 1984. — Vol. 226, № 4676. — P. 792–801.
5. Burt A., Trivers R. Genes in Conflict. The Biology of Selfish Genetic Elements // The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England. — 2006. — 602 p.
6. Fedoroff N. Transposons and genome evolution in plants // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2000. — Vol. 97, № 13. — P. 7002–7007.
7. McClintock B. Mutable loci in maize // Carnegie Institute Washington Year Book. — 1948. — Vol. 47. — P. 155–169.
8. Feschotte C., Pritham E. J. DNA Transposons and the evolution of eukaryotic genomes // Annual Review Genetics. — 2007. — Vol. 41. — P. 331–368.
9. Kapitonov V. V., Jurka J. A universal classification of eukaryotic transposable elements implemented in Repbase // Nature Reviews Genetics. — 2008. — Vol. 9, № 5. — P. 411–412.
10. Kumar A., Bennetzen J. L. Plant retrotransposons // Annual Review of Genetics — 1999. — Vol. 33. — P. 479–532.
11. Wicker T., Sabot F., Hua-Van A. et al. A unified classification system for eukaryotic transposable elements // Genetics. — 2007. — Vol. 8, № 12. — P. 973–982.
12. McClintock B. The *Suppressor–Mutator* system of control of gene action in maize // Carnegie Institute Washington Year Book. — 1958. — Vol. 57. — P. 415–429.
13. Wessler S. R. Phenotypic diversity mediated by the maize transposable elements *Ac* and *Spm* // Science. — 1988. — Vol. 242, № 4877. — P. 399–405.
14. Gierl A. The *En/Spm* transposable element of maize // Current Topics in Microbiology and Immunology. — 1996. — Vol. 204. — P. 145–159.
15. Feschotte C., Jiang N., Wessler S. R. Plant Transposable Elements: Where Genetics Meets Genomics. // Genetics. — 2002. — Vol. 3, № 5. — P. 329–341.
16. Greenblatt I. M. A chromosomal replication pattern deduced from pericarp phenotypes resulting from movements of the transposable element, *Modulator*, in maize // Genetics. — 1984. — Vol. 108, № 2. — P. 471–485.
17. Fedoroff N., Wessler S., Shure M. Isolation of the transposable maize controlling elements *Ac* and *Ds* // Cell. — 1983. — Vol. 35, № 1. — P. 243–251.
18. Kunze R., Saedler H., Lonngig W. E. Plant transposable elements // Advances in Botanic Research. — 1997. — Vol. 27. — P. 331–470.
19. Wessler S. R., Bureau T. E., White S.E. LTR-retrotransposons and MITEs: important players in the evolution of plant genomes // Current Opinion in Genetics and Development. — 1995. — Vol. 5, № 6. — P. 814–821.
20. Feschotte C., Mouches C. Evidence that a family of miniature inverted-repeat transposable elements (MITEs) from the *Arabidopsis thaliana* genome has arisen from a *pogo*-like DNA transposons // Molecular Biology. Evolution. — 2000. — Vol. 17. — P. 730–737.
21. Bureau T. E., Wessler S. R. *Tourist*: a large family of inverted-repeat elements frequently associated with maize genes // Plant Cell. — 1992. — Vol. 4. — P. 1283–1294.
22. Bureau T. E., Wessler S. R. *Stowaway 21*: a new family of inverted-repeat elements associated with genes of both monocotyledonous and dicotyledonous plants // Plant Cell — 1994. — Vol. 6. — P. 907–916.
23. Kapitonov V. V., Jurka J. Molecular paleontology of transposable elements from *Arabidopsis thaliana* // Genetica. — 1999. — Vol. 107, № 1–3. — P. 27–37.
24. Eckardt N. A. A new twist on transposons: the maize genome harbors helitron insertion // The Plant Cell. — 2003. — Vol. 15. — P. 293–295.
25. Kapitonov V. V., Jurka J. Rolling-circle transposons in eukaryotes // PNAS. — 2001. — Vol. 98, № 15. — P. 8714–8719.
26. Xiong Y., Eickbush T. Origin and evolution of retroelements based upon their reverse transcriptase sequences // EMBO. — 1990. — Vol. 9, № 10 — P. 3353–3362.
27. Schmidt T. LINEs, SINEs and repetitive DNA: non-LTR retrotransposons in plant genomes // Plant Molecular Biology. — 1999. — Vol. 40, № 6. — P. 903–910.
28. Sabot F., Schulman A. H. Parasitism and the retrotransposon life cycle in plants: a hitchhiker's guide to the genome // Heredity. — 2006. — Vol. 97, № 6. — P. 381–388.
29. Schwarz-Sommer Z., Leclercq L., Göbel E. et al. *Cin4*, an insert altering the structure of the *A1* gene in *Zea mays*, exhibits properties of nonviral retrotransposons // EMBO. — 1987. — Vol. 6, № 13. — P. 3873–3880.
30. Leeton P., Smyth D. An abundant LINE-like element amplifying in the genome of *Lilium speciosum* // Molecular and General Genetics. — 1993. — Vol. 237, № 1–2. — P. 97–104.

31. Ogiwara I., Miya M., Ohshima K., Okada N. Retropositional parasitism of SINES on LINES: identification of SINES and LINES in elasmobranchs // *Molecular Biology and Evolution*. — 1999. — Vol. 16, № 9. — P. 1238–1250.
32. Jianxin M., Devos K., Bennetzen J. L. Analyses of LTR-retrotransposon structures reveal recent and rapid genomic DNA loss in rice // *Genome Research*. — 2004. — Vol. 14. — P. 860–869.
33. Syomin B. V., Ilyin Y. V. Diversity of LTR Retrotransposons and their role in genome reorganization // *Russian Journal of Genetics*. — 2005. — Vol. 41, № 4. — P. 430–435.
34. SanMiguel P., Bennetzen J. L. Evidence that a recent increase in maize genome size was caused by the massive amplification of intergene retrotransposons // *Annals of Botany*. — 1998. — Vol. 82. — P. 37–44.
35. Witte C., Le Q., Bureau T. et al. Terminal-repeat retrotransposons in miniature (TRIM) are involved in restructuring plant genomes // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. — 2001. — Vol. 98, № 24. — P. 13778–13783.
36. SanMiguel P., Tikhonov A., Jin Y., et al. Nested retrotransposons in the intergenic regions of the maize genome // *Science*. — 1996. — V. 274. — P. 765–780.
37. Houwelingen A., Souer E., Mol J. et al. Epigenetic interactions among three *dTph1* transposons in two homologous chromosomes activate a new excision–repair mechanism in petunia // *The Plant Cell*. — 1999. — Vol. 11. — P. 1319–1336.
38. Slotkin R. K., Martienssen R. Transposable elements and the epigenetic regulation of the genome // *Nature Reviews Genetics*. — 2007. — Vol. 8. — P. 272–285.
39. Melayah D., Bonnivard E., Chalhoub B. et al. The mobility of the tobacco *Tnt1* retrotransposon correlates with its transcriptional activation by fungal factors // *The Plant Journal*. — 2001. — Vol. 28, № 2. — P. 159–168.
40. Zilberman D., Henikoff S. Silencing of transposons in plant genomes: kick them when they're down // *Genome Biology*. — 2004. — Vol. 5, № 12. — P. 249–254.
41. Pouteau S., Grandbastien M.-A., Voccara M. Microbial elicitors of plant defence responses activate transcription of a retrotransposon // *The Plant Journal*. — 2003. — Vol. 5, № 4. — P. 535–542.
42. Grandbastien M.-A. Activation of plant retrotransposons under stress conditions // *Trends Plant Sciences*. — 1998. — Vol. 3, № 5. — P. 181–189.
43. Hirochika H. Activation of tobacco retrotransposons during tissue culture // *EMBO*. — 1993. — Vol. 12, № 6 — P. 2521–2528.
44. Doring H., Starlinger P. Molecular genetics of transposable elements in plants // *Annual Review of Genetics*. — 1986. — Vol. 20. — P. 175–200.
45. Bennetzen J. L. Covalent DNA modification and the regulation of *Mutator* element transposition in maize // *Molecular and General Genetics*. — 1987. — Vol. 208, № 1–2. — P. 45–51.
46. Chandler V. L., Walbot V. DNA modification of a maize transposable element correlates with loss of activity // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. — 1986. — Vol. 83. — P. 1767–1771.
47. Kashkush K., Khasdan V. Large-scale survey of cytosine methylation of retrotransposons and the impact of readout transcription from long terminal repeats on expression of adjacent rice genes // *Genetics*. — 2007. — Vol. 177. — P. 1975–1985.
48. Chen C.-H., Oishi K. K., Kloeckener-Gruissem B. et al. Organ-specific expression of maize *Adh1* is altered after a *Mu* transposon insertion // *Genetics*. — 1987. — Vol. 116, № 3. — P. 469–477.
49. McClintock B. Maize genetics // *Carnegie Institution Washington Year Book*. — 1946. — Vol. 45. — P. 176–186.
50. Bennetzen J. L. The contributions of retroelements to plant genome organization, function and evolution // *Trends in Microbiology*. — 1993. — V. 4, № 9. — P. 347–353.

Представлено В.А. Кунахом
Надійшла 17.03.2010

МОБИЛЬНЫЕ ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ РАСТЕНИЙ

В.В. Шпильчин, Т.К. Терновская

Национальный университет “Киево-Могилянская академия”
Украина, 04070, м. Киев, ул. Г. Сковороды, 2
e-mail: tern@ukma.kiev.ua

Статья посвящена обзору имеющихся в современной литературе сведений про мобильные генетические элементы, транспозоны, наличие которых зарегистрировано на сегодняшний день в геноме большинства растительных видов, которые изучались с целью поиска транспозонов. Указываются свойства транспозонов, общие для ДНК-транспозонов и ретроэлементов. Охарактеризована структура и особенности поведения транспозонов первого и второго классов. Рассмотрены механизмы амплификации мобильных элементов двух

классов в геноме. Объясняются отличия между автономными и неавтономными транспозонами. Упомянуты некоторые аспекты регуляции активности транспозонов.

Ключевые слова: транспозоны 1 класса, транспозоны 2 класса, автономные, неавтономные транспозоны, активность транспозонов.

MOBILE GENETIC ELEMENTS IN PLANTS

V.V. Shpylchyn, T.K. Ternovskaya

National University of "Kyiv-Mohyla Academy"
Ukraine, 04070, Kiev, G. Skovoroda st., 2
e-mail: tern@ukma.kiev.ua

The article gives an overview of the currently available data on transposons, mobile genetic

elements presently recorded in the genomes of most plant species that have been studied in order to detect transposons. The transposon properties shared by DNA transposons and retroelements are indicated. The structure and behavioral peculiarities of class 1 and class 2 transposons are characterized. The mechanisms for amplification of mobile elements pertaining to both classes in the genome are studied. The article explains the differences between autonomous and non-autonomous transposons and mentions some aspects of transposon activity regulation.

Key words: class 1 transposons, class 2 transposons, автономні, autonomous, non-autonomous, transposon activity.