

## LTR-РЕТРОТРАНСПОЗОНЫ РАСТЕНИЙ

И.Д. Сормачева, А.Г. Блинов

Учреждение Российской академии наук Институт цитологии и генетики  
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: sormacheva@bionet.nsc.ru

*Ty1/copia* и *Ty3/gypsy* LTR-ретротранспозоны занимают значительную часть геномов растений и играют важную роль в их организации, функционировании и эволюции. Большая часть информации о LTR-ретротранспозонах растений ограничивается видами, имеющими сельскохозяйственную значимость, и модельными объектами, такими, как *Arabidopsis thaliana*. Наиболее изученными являются LTR-ретротранспозоны покрытосеменных растений. В настоящее время в геномах покрытосеменных растений обнаружены и описаны следующие LTR-ретротранспозоны: *Sire*, *Oryco*, *Retrofit*, *Tork* (суперсемейство *Ty1/copia*); *CRM*, *Galadriel*, *Reina*, *Del*, *REM*, *Athila* и *Tat* (суперсемейство *Ty3/gypsy*). В геномах голосеменных растений описаны LTR-ретротранспозоны, близкие к ретротранспозонам других групп растений (*CRM*, *Galadriel*, *Reina*, *Del*), а также специфичные для голосеменных элементы (*Ty3/gypsy*: *PpRT1*, *IFG7*, *PtGypsyX1*, *PGGYPSYX1*; *Ty1/copia*: *TPE1*, *Tpa*, *PtCopiaX1*, *PGCOPIAX1*, *Tgb*). Информация о распространении и разнообразии LTR-ретротранспозонов нессеменных растений (мхов, папоротников и др.) гораздо более ограничена. В геномах папоротников описаны *Ty3/gypsy* элементы, близкие к семейству *CRM*, а также элементы семейств *Galahad* и *Modred*, специфичные для нессеменных растений. В геномах плаунов обнаружены *Ty3/gypsy*-элементы *Tcn1* (обнаруженные ранее только в геномах грибов), *Galahad* и *Modred*, а в геномах мхов-элементы семейств *Galahad* и *Tcn1*. *Ty1/copia*-элементы обнаружены в геномах некоторых нессеменных растений, но не описаны детально, и на данный момент не установлено их отношение к той или иной филогенетической группе LTR-ретротранспозонов. Данные о разнообразии LTR-ретротранспозонов в геномах зеленых и харовых водорослей практически отсутствуют. Исключение составляет *REM* (*Ty3/gypsy*) элемент, описанный в геноме зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii*, и *Osser* (*Ty1/copia*), описанный в геноме колониальной зеленой водоросли *Volvox carteri*.

**Ключевые слова:** растения, LTR-ретротранспозоны, горизонтальный перенос, эволюция.

### Введение

Ретротранспозоны – мобильные элементы (МЭ), составляющие значительную фракцию повторенных последовательностей ДНК эукариотических организмов. Эти МЭ перемещаются по механизму «сору-and-paste» («копирование» и «встройка») транспозиции, используя РНК-посредник, который переводится в экстрахромосомную ДНК с помощью обратной транскриптазы, кодируемой самими элементами, и затем встраиваются в геном (Boeke, Corces, 1989). Ретротранспозоны относятся к классу I МЭ, они обнаружены практически у всех эукариотических организмов, принадлежащих к различным таксономическим группам, таким, как простейшие, грибы, животные и растения

(Kumar, Bennetzen, 1999). Ретротранспозоны широко распространены у растений (Flavell *et al.*, 1992a; Voytas *et al.*, 1992; Hirochika H., Hirochika R., 1993; Matsuoka, Tsunewaki, 1996, 1999) и могут составлять до 50 % всей геномной ДНК (Pearce *et al.*, 1996; SanMiguel *et al.*, 1996). Репликативный способ перемещения позволяет быстро накапливать большое количество копий элемента, таким образом, увеличивая размер генома растения (Pearce *et al.*, 1996; SanMiguel *et al.*, 1996; Kumar, Bennetzen, 1999). Увеличение генома кукурузы на 75 % за последние 5 млн лет является результатом перемещения и распространения элементов II семейства ретротранспозонов (SanMiguel *et al.*, 1998). Мутации, создаваемые инсерцией ретротранспозона, оказываются стабильными в отличие от мутаций,

вызываемых ДНК-транспозонами, поскольку последние при перемещении вырезают свою исходную копию из генома и уже затем встраиваются в другой сайт, в то время как копия ретротранспозона, встроившись, уже никуда не исчезнет (Georgiev, 1984; Geyer *et al.*, 1986; Peifer, Bender, 1988).

Ретротранспозоны разделяются на 5 групп, отличающихся механизмом перемещения и структурной организацией: 1) LTR-ретротранспозоны, имеющие на концах длинные прямые повторы (long terminal repeat – LTR) (рис. 1); 2) non-LTR-ретротранспозоны, не несущие длинных концевых повторов. Вторую группу также называют *LINE*-элементами (Long Interspersed Nuclear Elements – длинные диспергированные ядерные элементы); 3) *DIRS*-like элементы, содержащие ген тирозин рекомбиназы вместо гена интегразы (INT) и прямые разделенные повторы (split direct repeats – SDR) или инвертированные повторы (inverted repeats). Согласно классификации ICTV, *DIRS*-подобные элементы являются группой LTR-ретротранспозонов (рис. 2) (Havecker *et al.*, 2004); 4) *Penelope*-like элементы (PLEs), кодирующие обратную транскриптазу (RT), более близкую к теломеразе, чем к обратной транскриптазе LTR-ретротранспозонов, и эндонуклеазу, более близкую к эндонуклеазе интронов группы II и бактериальному белку UvrC; 5) *SINE*-элементы (Short Interspersed Nuclear Elements) – короткие диспергированные ядерные элементы (Wicker *et al.*, 2007).

### Структурная организация LTR-ретротранспозонов

Полноразмерный автономный LTR-ретротранспозон имеет размер от 4 до 10 тыс. пар нуклеотидов и содержит в своей структуре длинные концевые повторы в прямой ориентации, длина которых варьирует от 100 п.о. до 5 тыс. п.о. (рис. 1). Длинные концевые повторы не кодируют белки, но содержат промоторы и терминаторы, регулирующие транскрипцию генов LTR-ретротранспозонов. Тело элемента включает в себя последовательности двух генов – *gag* и *pol* (Wicker *et al.*, 2007). Ген *gag* кодирует белок, сходный с белком нуклеокапсида ретровирусов; ген *pol* кодирует белок, который имеет протеазную (protease – PR), обратнотранскриптазную

(reverse transcriptase – RT) и рибонуклеазную (Ribonuclease H – RH) активности, которые необходимы для репликации/перемещения ретротранспозона, и интегразную активность (integrase – INT), позволяющую ретротранспозону встраиваться в новый сайт-мишень (Kumar, Bennetzen, 1999; Wicker *et al.*, 2007). Другая особенность LTR-ретротранспозонов – это наличие коротких последовательностей, известных как праймер-связывающий сайт (Primer Binding Site – PBS) и полипуриновый тракт (Polypurine Tract – PPT). PBS располагается сразу за 5'LTR и необходим для синтеза первой цепи кДНК. Помимо последовательностей, кодирующих два основных полипротеина, LTR-ретротранспозоны также могут содержать дополнительные кодирующие последовательности. Например, некоторые ретротранспозоны растений содержат открытые рамки считывания, кодирующие белки, подобные белку оболочки Env (Env-like ORF) ретровирусов. Роль таких белков остается пока невыясненной (Laten, 1999; Wright, Voytas, 2002; Laten *et al.*, 2003; Havecker *et al.*, 2005). Поскольку LTR-ретротранспозоны отличаются от ретровирусов только отсутствием кодирующих последовательностей белка оболочки вирусной частицы – гена *env* (envelope – оболочка) ретровирусов, долгое время считалось, что LTR-ретротранспозоны возникли в результате «доместикации» ретровирусов и являются не чем иным, как ретровирусами, потерявшими ген белка оболочки (Xiong, Eickbush, 1990). Однако филогенетический анализ LTR-ретротранспозонов и ретровирусов выявил обратное. Вероятнее всего, ретровирусы возникли из LTR-ретротранспозонов в результате приобретения дополнительного гена *env*, продукт трансляции которого позволил протретровирусу сформировать вирусную частицу, которая стала обладать инфекционной способностью (Xiong, Eickbush, 1990).

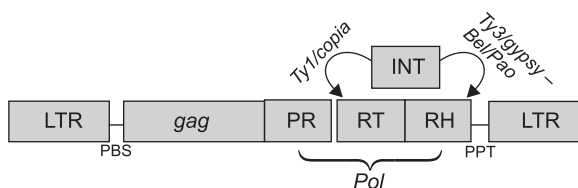


Рис. 1. Структурная организация LTR-ретротранспозонов (Llorens *et al.*, 2011).

### Классификация LTR-ретротранспозонов

Среди LTR-ретротранспозонов, как правило, выделяют два суперсемейства: *Ty1/copia* (или Pseudoviridae) и *Ty3/gypsy* (или Metaviridae) (Havecker *et al.*, 2004). Некоторые авторы выделяют третье суперсемейство LTR-ретротранспозонов – *BEL-Pao* (Xiong *et al.*, 1993; Wicker *et al.*, 2007). Элементы данного суперсемейства обладают структурой, сходной со структурой *Ty3/gypsy* или *Ty1/copia*-элементов, однако они формируют отдельный кластер при филогенетическом анализе на основе доменов обратной транскриптазы (Cook *et al.*, 2000). Основное различие в структуре элементов групп *Ty3/gypsy* и *Ty1/copia* заключается в порядке расположения доменов обратной транскриптазы и интегразы в составе гена *pol* (рис. 1). В классификации, предложенной Т. Wicker с соавт., в состав класса LTR-ретротранспозонов включены также группы Retrovirus и ERV, представляющие собой ретровирусы и эндогенные ретровирусы соответственно (Wicker *et al.*, 2007).

#### Суперсемейство *Ty1/copia*

*Ty1/copia* представляет собой суперсемейство ретровирусов и LTR-ретротранспозонов, широко представленных в геномах растений, грибов, животных, водорослей и некоторых простейших. Распространение элементов суперсемейства *Ty1/copia* позволяет предположить, что их предковые элементы были представлены в геномах эукариотических организмов еще до разделения растений и уникотов (Llorens *et al.*, 2009). Среди представителей суперсемейства *Ty1/copia* описаны *Sire*-элементы из геномов растений, содержащие дополнительную ORF, кодирующую ген *env*, благодаря чему им был присвоен статус потенциальных ретровирусов (Havecker *et al.*, 2005). *Ty1/copia* LTR-ретротранспозоны имеют LTRs длиной 100–1300 п.о., ограничивающие центральный район с одной открытой рамкой считывания, в которой закодированы гены *gag* и *pol* (в случае ретровирусов еще и ген *env*). Домен INT расположен между протеазным доменом и доменом обратной транскриптазы (Eickbush, Jamburuthugoda, 2008) (рис. 1).

Классификация суперсемейства *Ty1/copia* на данный момент не завершена. Согласно

классификации Международного комитета по таксономии вирусов (International Committee on the Taxonomy of Viruses (ICTV)), суперсемейство *Ty1/copia* получило название Pseudoviridae и подразделяется на три группы: Pseudovirus, Hemivirus и Sirevirus (Havecker *et al.*, 2004) (рис. 2). Однако данная классификация не является широко используемой и не удовлетворяет современным данным о разнообразии элементов суперсемейства *Ty1/copia*.

Лоренс с соавт. (Llorens *et al.*, 2009) предложили свою классификацию ретроэлементов *Ty1/copia* (рис. 3). По результатам филогенетических исследований последовательностей гена *pol*, суперсемейство *Ty1/copia* подразделяется на две основные группы: 1) в группу 1 входят ретровирусы рода Pseudovirus (обнаруженные в геномах грибов), ретротранспозоны груп-

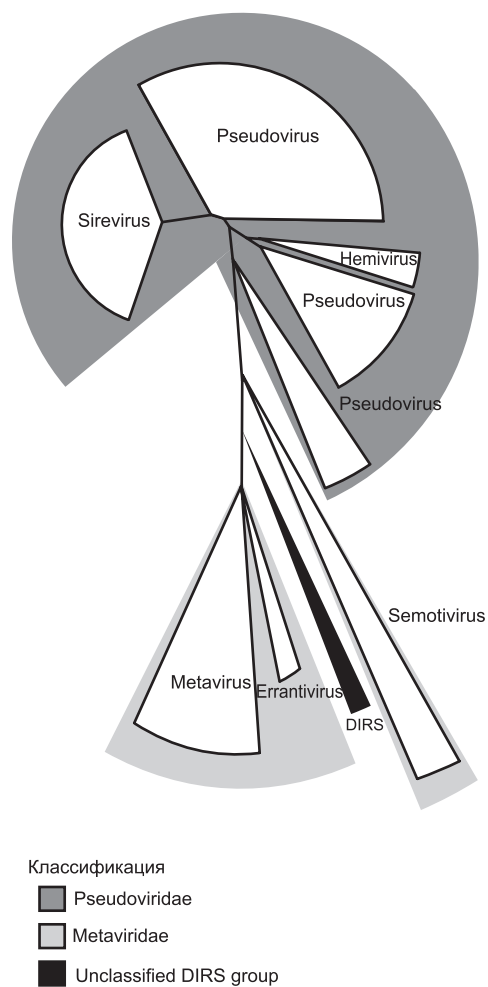


Рис. 2. Классификация LTR-ретротранспозонов согласно ICTV (Havecker *et al.*, 2004).

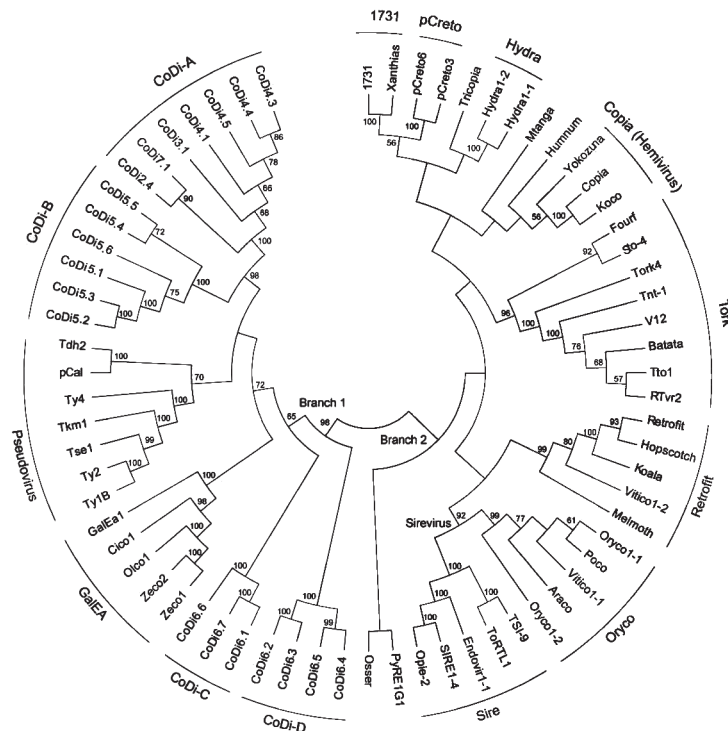


Рис. 3. Филогенетическое дерево *Ty1/copia* LTR-ретротранспозонов, построенное на основе последовательностей гена *pol* (Llorens *et al.*, 2009).

пы *GalEA*, обнаруженные в геномах морских билатеральных животных, и четырех групп *CoDi*-like элементов, обнаруженных в геномах диатомовых водорослей; 2) в группу 2 входят оставшиеся линии LTR-ретротранспозонов и потенциальные ретровирусы включая *Copia*-like hemiviruses и *Copia*-like siveviruses, из геномов растений, грибов и животных.

Представители группы 1 не обнаружены в геномах растений вообще, а из группы 2 в геномах растений присутствуют элементы только 4 семейств *Ty1/copia*-элементов.

**1. Sireviruses.** *Sireviruses* представляют собой группу LTR-ретротранспозонов и ретровирусов из геномов растений, содержащую две филогенетически родственные линии «*Sire*» и «*Oryco*» (Llorens *et al.*, 2009). Основное отличие данных линий в том, что элементы линии *Sire* содержат дополнительную открытую рамку считывания гена *env* и считаются потенциальными ретровирусами, а элементы линии *Oryco* являются классическими LTR-ретротранспозонами (Llorens *et al.*, 2011).

**1.1. Sire.** *Sire*-элементы представляют собой достаточно большие ретротранспозоны длин-

ной 9,3–9,8 тыс. п.о. с концевыми инвертированными повторами размером 500–1200 п.о. Тело элемента содержит три открытые рамки считывания генов: *gag*, *pol* и *env*-like (*env*-like ORF расположена с С-конца домена RNase H) (Llorens *et al.*, 2011) (рис. 4). Наиболее характерным представителем этой линии является элемент *SIRE-1*, первоначально описанный в геноме сои *Glycine max* (Laten *et al.*, 1998; Laten, 1999). *SIRE1*-like элементы широко представлены в геномах растений как однодольных (рис, кукуруза, сорго), так и двудольных (арабидопсис, лотос, бобовые, цитрусовые) (Havecker *et al.*, 2005).

**1.2. Oryco.** LTR-ретротранспозоны линии *Oryco* были обнаружены в геномах некоторых видов растений: *Vitis vinifera*, *Arabidopsis thaliana*, *Populus trichocarpa* и *Oryza sativa*

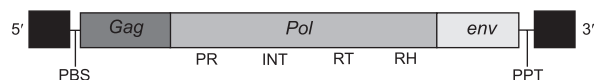


Рис. 4. Структурная организация *Ty1/copia* LTR-ретротранспозонов *Sire* (Llorens *et al.*, 2011).

(Llorens *et al.*, 2011). Это относительно короткие элементы длиной 4,2–4,9 тыс. п.о. с концевыми повторами размером 160–440 п.о. Кодированная область содержит гены *gag* и *pol* в классическом для *Ty1/copia*-ретротранспозонов порядке (ген *env* отсутствует) (рис. 5).

**2. Retrofit.** Элементы *Retrofit* имеют размер 4,7–4,9 тыс. п.о., концевые повторы длиной 0,12–0,3 тыс. п.о. и доменную организацию генов *gag* и *pol*, типичную для *Ty1/copia*-ретротранспозонов (Piegu *et al.*, 2006; Llorens *et al.*, 2011) (рис. 5).

**3. Tork.** К семейству *Tork* принадлежат LTR-ретротранспозоны из геномов различных видов растений: *Zea mays*, *Solanum lycopersicum*, *Vitis vinifera*, *Nicotiana tabacum* и *Vigna radiata* (Grandbastien *et al.*, 1989; SanMiguel *et al.*, 1996; Marillonnet, Wessler, 1998; Llorens *et al.*, 2009). Размеры и длинных концевых повторов, и кодирующего района весьма вариабельны среди представителей различных элементов этого семейства: 0,12–1,2 тыс. п.о. и 4,1–6,7 тыс. п.о. соответственно (рис. 5).

**4. Osseer.** *Osseer* – первый полный *Ty1/copia*-like ретротранспозон, описанный в геноме колониальной зеленой водоросли *Volvox carter* (Lindauer *et al.*, 1993). Размер элемента составляет 4,875 п.о., длина LTRs – 197 п.о., элемент имеет доменную организацию генов *gag* и *pol*, типичную для *Ty1/copia*-ретротранспозонов. Данное семейство группы 2 *Ty1/copia*-ретротранспозонов содержит единственный элемент, для которого не описаны филогенетически близкие элементы (рис. 5).

#### Суперсемейство *Ty3/gypsy*

Элементы группы *Ty3/gypsy* имеют сходство с вирусами семейства *Retroviridae* (Kumar, Bennetzen, 1999; Bennetzen, 2000). Главным отличием ретровирусов от LTR-ретротранспозонов группы *Ty3/gypsy* является то, что ретровирусы имеют дополнительную открытую рамку считывания (ORF) для кодирования белков оболочки (ENV), необходимых для передачи ретровируса от клетки к клетке. *Ty3/gypsy* LTR-ретротранспозоны имеют длину от 4 до ~15 тыс. п.о., длинные концевые повторы LTR, открытую рамку считывания, в которой закоди-

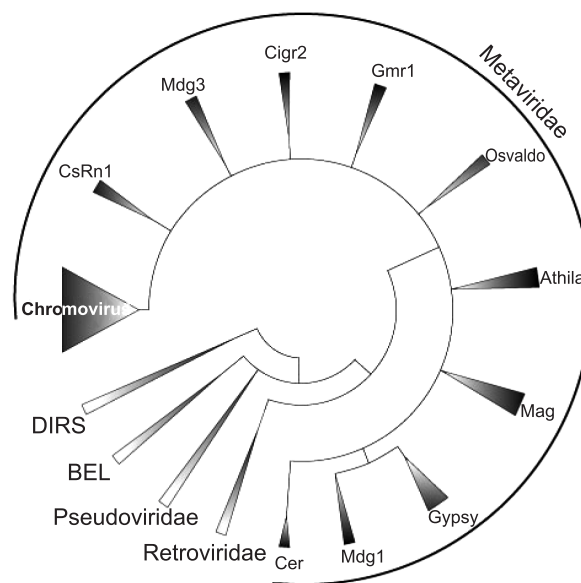


**Рис. 5.** Структурная организация *Ty1/copia* LTR ретротранспозонов семейств *Oryco*, *Retrofit*, *Tork* и *Osseer* (Llorens *et al.*, 2011).

рованы гены *gag* и *pol* (в случае ретровирусов еще и ген *env*), и некоторые дополнительные гены (в случае *Tat* элементов и различных хромовирусов). Домен INT расположен с С-конца гена *pol* (после домена RNase H) (рис. 1).

Согласно классификации Международного комитета по таксономии вирусов (International Committee on the Taxonomy of Viruses (ICTV)), суперсемейство *Ty3/gypsy* названо *Metaviridae* и подразделяется на три группы: *Metaviruses*, *Errantiviruses* и *Semotiviruses* (рис. 2) (Havecker *et al.*, 2004). Филогенетический анализ метавирусов позволил выделить в составе *Metaviridae* 11 семейств: *Chromovirus*, *CsRn1*, *Mdg3*, *Cigr2*, *Cmr1*, *Oswaldo*, *Athila*, *Mag*, *Gypsy*, *Mdg1* и *Cer* (Gorinsek *et al.*, 2004) (рис. 6).

Однако, согласно результатам последнего филогенетического анализа, проведенного на основе последовательностей доменов PR, RT, RH и INT, *Ty3/gypsy* LTR-ретроэлементы разделяются на две группы (Llorens *et al.*, 2009) (рис. 7): 1) в первую группу попадают все хро-



**Рис. 6.** Классификация элементов группы *Metaviridae* (Gorinsek *et al.*, 2004).

модомен-INT-содержащие LTR-ретротранспозоны (альтернативное название хромовирусы). Эта группа включает в себя два достоверных кластера, названные «Plants» (семейства: *CRM*, *Galadriel*, *Reina*, *Del*, *REM* и *G-Rhodo*) и «Fungi/Vertebrates» (семейства: *TF1-2*, *Pyggy*, *MGLR3*, *Maggy*, *MarY1*, *Pyret*, *V-clade*) и 3 семейства (*Ty3*, *Skipper*, *Tse3*), не входящие в состав кластеров «Plants» и «Fungi/Vertebrates». Позднее в геномах высших несеманных растений были обнаружены хромодомен-INT-содержащие LTR-ретротранспозоны семейств *Modred* и *Galahad* (Novikova *et al.*, 2010). Семейство хромодомен-INT-содержащие LTR-ретротранспозоны *Tcn1* было позднее описано в геномах мхов, плаунов и грибов (Novikova *et al.*, 2010); 2) во вторую группу входят не содержащие хромодоменов LTR-ретротранспозоны растений и животных: *Athila/Tat* (*Athila-like*, *Tat-like*), *CsRN1*, *412/mdg1*, *Errantiviruses* (*17.6*, *Gypsy*), *Oswaldo*, *Gmr1*, *Cer2-3*, *Cer1*, *Mag*, *Tor1*, *Tor2*, *Tor4*, *Cigr-1*, *Micropia/Mdg3*.

Большинство семейств *Ty3/gypsy* LTR-ретротранспозонов специфичны для определенных таксономических групп живых организмов. На-

пример, представители семейства *Athila* описаны исключительно для растений (Wright, Voytas, 2002). Единственная филогенетическая группа, распределение которой охватывает практически все эукариотические организмы, – это хромодомен-INT-содержащие LTR-ретротранспозоны (Chromovirus) (Gorinsek *et al.*, 2004).

**1. Хромодомен-INT-содержащие LTR-ретротранспозоны.** Альтернативные названия: Класс В (Wright, Voytas, 1998) или *Ty3*-группа (Malik, Eickbush, 1999). Представители данной группы содержат хромодомен (CHR) на С-конце домена интегразы. *Ty3* группа является одной из древнейших и наиболее распространенных групп элементов суперсемейства *Ty3/gypsy*. Элементы этой группы, распространенные в геномах растений и зеленых водорослей, объединены в кластере «Plants» и подразделяются на 6 семейств (Llorens *et al.*, 2009).

**1.1. CRM.** Элементы семейства *CRM* являются центромер-специфичными ретротранспозонами растений, последовательность хромодомена которых существенно отличается от общего консенсуса хромодоменов (Gorinsek *et al.*, 2004). *CRM*-элементы имеют следу-



Рис. 7. Филогенетическое дерево *Ty3/gypsy* LTR-ретротранспозонов, построенное на основе последовательностей гена *pol* (Llorens *et al.*, 2009).

ющую структуру: центральная часть длиной 6–7 тыс. п.о., фланкированная длинными концевыми повторами длиной 850–1100 п.о., содержит сайт связывания праймера (Primer Binding Site (PBS)), две открытые рамки считывания канонических генов *gag* и *pol* и полипуриновый тракт (Polyurine Tract (PPT)) вблизи 3'LTR (рис. 8).

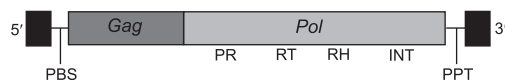


Рис. 8. Структурная организация *Ty3/gypsy* LTR-ретротранспозонов семейства *CRM* (Llorens *et al.*, 2011).

**1.2. Galadriel.** Элементы семейства *Galadriel* имеют следующую структуру: центральная часть длиной 5,2–6 тыс. п.о., фланкированная концевыми повторами длиной 600–800 п.о., содержащая сайт PBS, две открытые рамки считывания генов *gag* и *pol* и полипуриновый тракт (PPT) вблизи 3'LTR (Gorinsek *et al.*, 2004) (рис. 9).

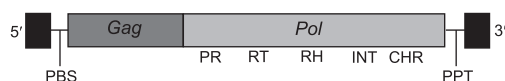


Рис. 9. Структурная организация *Ty3/gypsy* LTR-ретротранспозонов семейств *Galadriel*, *Del (Tekay)* и *Reina* (Llorens *et al.*, 2011).

**1.3. Reina.** Элементы семейства *Reina* имеют длину 4,7–5 тыс. п.о., содержат LTR длиной 300–400 п.о., центральный район содержит две открытые рамки считывания генов *gag* и *pol*, сайт PBS и PPT вблизи 3'LTR (Llorens *et al.*, 2011) (рис. 9).

**1.4. Del (Tekay).** Семейство *Del (Tekay)* представляет собой группу элементов размером 6,2–10,2 тыс. п.о. с концевыми повторами

длиной 1,1–4,4 тыс. п.о., содержащих две открытые рамки считывания генов *gag* и *pol*, сайт PBS и PPT вблизи 3'LTR (Llorens *et al.*, 2011) (рис. 9).

**1.5. REM.** Это семейство представлено одним элементом *REM1* из генома зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* (Perez-Alegre *et al.*, 2005). Элемент *REM1* длиной 5,8 тыс. п.о. имеет следующую структуру: LTRs длиной 276–286 п.о., PBS, и PPT вблизи 3'LTR, центральная часть содержит три открытые рамки считывания – две, кодирующие типичные гены *gag* и *pol* в прямом направлении, и третья, кодирующая часть интегразы и хромодомена в обратном направлении (Llorens *et al.*, 2009) (рис. 10).

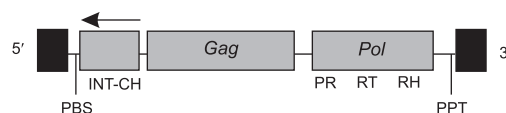


Рис. 10. Структурная организация *REM1 Ty3/gypsy* LTR-ретротранспозона (Llorens *et al.*, 2011).

**2. LTR-ретротранспозоны, не содержащие хромодомены.** Только ретротранспозоны *Athila/Tat* из группы 2 обнаружены в геномах растений.

*Athila/Tat.* Данный кластер разделяется на два семейства *Athila* и *Tat* (Wright, Voytas, 1998, 2002). Элементы семейства *Athila* содержат в своей структуре ген оболочки *env* и рассматриваются в качестве потенциальных ретровирусов, в то время как элементы семейства *Tat* являются собственно LTR-ретротранспозонами.

*Tat-like* LTR-ретротранспозоны имеют гигантские размеры – 10–21 тыс. п.о. Центральная часть элемента фланкирована LTR длиной 0,5–1 тыс. п.о. и содержит сайт PBS, гены *gag* и *pol*, некодирующий участок переменного размера и тракт PPT вблизи 3'LTR (рис. 11). Некоторые элементы содержат антисмысловые

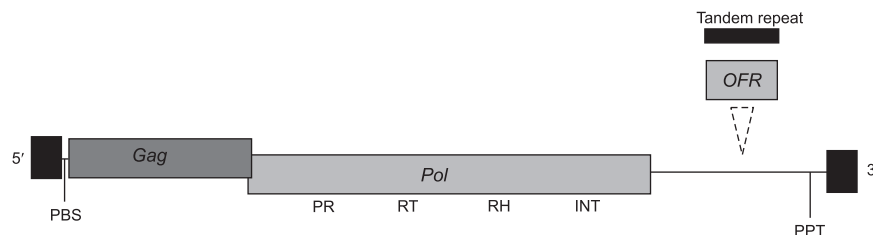


Рис. 11. Структурная организация *Ty3/gypsy* LTR-ретротранспозонов семейств *Athila* и *Tat-like*.

рамки считывания в нетранслируемом районе, которые на данный момент мало изучены (Havecker *et al.*, 2004).

### Суперсемейство *Bel/Pao*

Первыми описанными элементами суперсемейства *Bel/Pao* были такие элементы, как *Pao* (*Bombyx mori*), *Bel* (*Drosophila*), *Tas* (*Ascaris lumbricoides*) и различные *Cer*-like-элементы из генома *Caenorhabditis elegans* (Aeby *et al.*, 1986; Xiong *et al.*, 1993; Bowen, McDonald, 1999). Элементы суперсемейства *Bel/Pao* аналогично элементам *Ty3/gypsy* содержат кодирующую область с генами *gag-pol* (GAG-PR-RT-RH-INT) и геном *env* (в случае ретровирусов). Размеры элементов этого суперсемейства варьируют от 4 тыс. до 10 тыс. п.о.

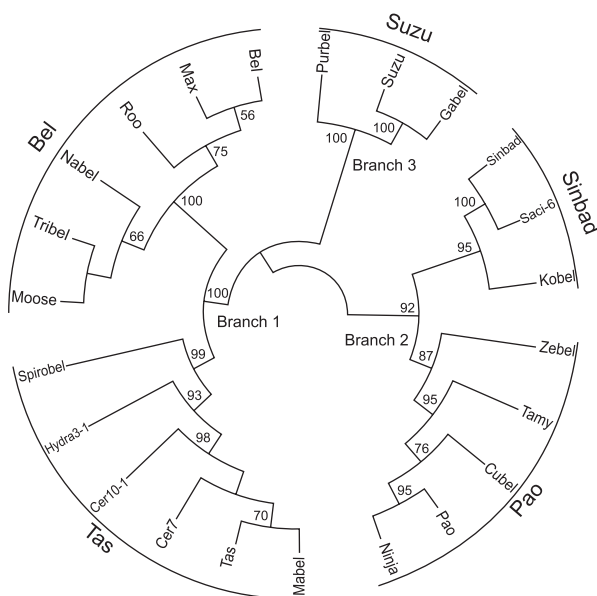
Суперсемейство *Bel/Pao* подразделяется на семейства: *Bel*, *Tas*, *Pao*, *Sinbad* и *Suzu* (рис. 12) (Copeland *et al.*, 2005). В геномах растений представители суперсемейства *Bel/Pao* не обнаружены.

Таким образом, в настоящее время в геномах растений обнаружены и описаны следующие LTR-ретротранспозоны: *Sire*, *Oryco*, *Retrofit*, *Tork* и *Osser* (суперсемейства *Ty1/copia*); *CRM*,

*Galadriel*, *Reina*, *Del*, *REM*, *Galahard*, *Modred*, *Tcn1*, *Athila* и *Tat* (суперсемейства *Ty3/gypsy*).

### Автономные и неавтономные ретротранспозоны

Для элементов класса 2 (ДНК транспозонов) автономность зависит от способности отдельных элементов экспрессировать фермент транспозазу и тем самым осуществлять собственное перемещение (Kumar, Bennetzen, 1999). Неавтономные элементы являются потомками автономных, накопивших ряд мутаций. Например, автономный элемент *Ac* кукурузы, потеряв ORF транспозазы, превращается в неавтономный элемент *Ds*. Однако, поскольку элементы класса 1 (ретротранспозоны) перемещаются по репликативному механизму, вопрос об автономности элемента носит более сложный характер. Если индивидуальные неавтономные элементы класса 1 способны реплицироваться несмотря на потерю автономности, то они формируют группы близких неавтономных элементов (Sabot, Schulman, 2006). Таким образом, понятие «автономный/неавтономный» в случае ретротранспозонов применяется на уровне групп и семейств. Семейства ретротранспозонов, содержащие индивидуальные ретроэлементы, способные к кодированию необходимых для транспозиции белков, считаются автономными (Sabot, Schulman, 2006). Индивидуальные копии могут быть в разной степени транскрипционно или трансляционно компетентными (трансляция приводит к формированию функциональных белков) или активными (Sabot, Schulman, 2006). Активные элементы могут участвовать в некоторых стадиях жизненного цикла неактивных или некомпетентных элементов того же семейства (*cis*) и других семейств или групп (*trans*), дополняя таким образом их жизненный цикл. В данном случае неактивные элементы выступают в роли паразитов активных элементов, снижая их способность к распространению. Аналогичное явление наблюдается в случае негативной интерференции вирусов и их паразитизма по отношению к другим вирулентным вирусам (Hu *et al.*, 1997). Успешно распространяющийся трансляционно некомпетентный элемент может сформировать новое подсемейство и в конечном итоге семейство неавтономных элементов.



**Рис. 12.** Филогенетическое дерево *Bel/Pao* LTR-ретротранспозонов, построенное на основе последовательностей гена *pol* (Llorens *et al.*, 2009).



Недавние исследования позволили обнаружить большие структурно однородные группы ретротранспозонов, не содержащих доменов Gag, Pol или Env. Эти группы не являются автономными, но отдельные элементы могут быть транскрипционно активными (Sabot, Schulman, 2006). Примеры неавтономных групп ретротранспозонов: *LARD*, *TRIM* и *Morgane*. Элементы группы *LARD* содержат длинные концевые повторы и центральную консервативную область, кодирующую белки (Kalendar *et al.*, 2004). *TRIMs* являются относительно короткими элементами, содержат короткие LTRs и центральную часть, содержащую только сигналы обратной транскрипции (Witte *et al.*, 2001). *Morgane*-элементы занимают промежуточное положение между автономными и полностью неавтономными и содержат нефункциональные участки ORF гена *pol* (Mhiri *et al.*, 1997; Melayah *et al.*, 2001; Sabot *et al.*, 2006). Для групп *LARD*, *TRIM* и *Morgane* на данный момент не обнаружены *trans*-активируемые элементы.

### Жизненный цикл LTR-ретротранспозонов растений

В жизненный цикл LTR-ретротранспозонов входят: транскрипция, трансляция, обратная

транскрипция и интеграция новой копии в геном. Для осуществления перечисленных этапов требуются белки, закодированные в последовательностях ретротранспозонов (рис. 13).

**Транскрипция.** На первом этапе с помощью клеточной РНК полимеразы II происходит транскрипция, которая начинается с 5'LTR (5'R района (ниже TATA box)) и заканчивается в 3'R районе внутри 3'LTR (Kumar, Bennetzen, 1999). В результате транскрипции образуется бицистронная мРНК, кодирующая, по крайней мере, две ORF: Gag и Pol. мРНК ретротранспозонов, как правило, не содержит интронов, исключение составляет *Ogre* элемент (Neumann *et al.*, 2003). Экспрессия ретротранспозонов так же, как и любых других генов с промоторами *polII*, зависит от факторов, влияющих на синтез мРНК клетки-хозяина. После транскрипции мРНК переносится в цитоплазму так же, как и другие мРНК хозяйской клетки.

В целом уровень экспрессии LTR-ретротранспозонов даже в случае индукции стрессом значительно ниже, чем транскрипция «классических» генов (Wessler *et al.*, 1995; Jaaskelainen *et al.*, 1999). Это, вероятнее всего, связано с тем, что LTR-ретротранспозоны обладают слабыми промоторами, и с действием клеточных механизмов инактивации. При встройке по типу

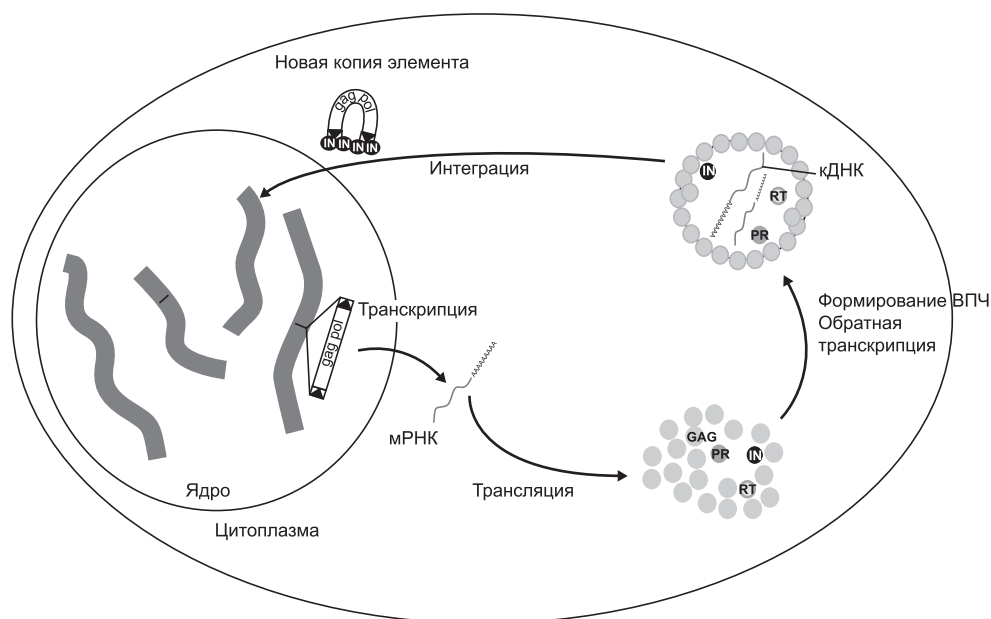


Рис. 13. Жизненный цикл LTR-ретротранспозонов (Grandbastien, 2008).

ВПЧ – вирусоподобная частица; GAG – белок, формирующий ВПЧ; RT – обратная транскриптаза; PR – протеаза; IN – интеграз.

промоторной ловушки («promoter-trap-like») ретротранспозоны могут экспрессироваться под «классическими» промоторами клетки. Некоторые конкретные элементы могут иметь альтернативные варианты экспрессии, например, опосредованной промотором *polIII* в случае элемента *Cassandra TRIM* (Sabot, Schulman, 2006).

**Трансляция.** В случае автономных элементов происходит трансляция РНК в цитоплазме с образованием белков Gag и Pol. Трансляционный сдвиг между двумя рамками считывания может происходить разными способами. Сайт рибосом в случае гена *gag* может быть универсальным, а сайт для гена *pol* – внутренним, менее эффективным (Meignin *et al.*, 2003). Это приводит к преобладанию продуктов трансляции GAG над POL. В случае ретровирусов данный дисбаланс, являющийся следствием сдвига рамки считывания, соответствует стехиометрии, необходимой для сборки вирусных частиц (Briggs *et al.*, 2004). Кроме того, наличие внутреннего сайта трансляции позволяет индивидуальным элементам со стоп-кодонами в районе гена *gag* осуществлять нормальную трансляцию гена *pol*. В другом варианте последовательность мРНК между *gag* и *pol* может содержать небольшой повторяющийся мотив (например, ААААА), который вызывает «проскальзывание» рибосомы, и производит трансляцию по второй рамке считывания (Jin, Bennetzen, 1989; Gao *et al.*, 2003; Kovalchuk *et al.*, 2005). Этот механизм очень часто встречается у вирусов растений (Giedroc *et al.*, 2000). Для сдвига рибосомы по мРНК могут также использоваться редкие специфические транспортные РНК (Hull, Covey, 1995). В случае некоторых ретротранспозонов растений может транслироваться полипротеин, включающий Gag и Pol, без сдвига рамки считывания. Например, в случае элемента *BARE-1* трансляция происходит по одной рамке считывания и полипротеин в дальнейшем расщепляется на функциональные единицы. Посттрансляционный процессинг белка Pol (а также расщепление полипротеина на GAG и POL) в случае элемента *BARE-1* происходит эндопротеолитически за счет AP домена белка Pol (Jaaskelainen *et al.*, 1999).

**Формирование нуклеокапсида, упаковка и димеризация.** Ретровирусный белок Gag

имеет три функциональные области (во многих исследованных случаях полипротеин Gag расщепляется на отдельные полипептиды): капсидный домен (полимеризация), нуклеокапсидный домен (взаимодействие с нуклеиновыми кислотами) и матрикс домен (связывание с белками оболочки) (Adamson, Jones, 2004). Белок Gag LTR-ретротранспозонов содержит капсидный и нуклеокапсидный домены и область, сходную с матрикс-доменом ретровирусов (Jaaskelainen *et al.*, 1999). Формирование вирусоподобных частиц (ВПЧ) необходимо для осуществления обратной транскрипции, специфической РНК. ВПЧ формируются в результате полимеризации белка Gag с помощью капсидного домена. Упаковка РНК (включение РНК в ВПЧ) происходит селективно для РНК, соответствующей Gag, который формирует ВПЧ (Sabot, Schulman, 2006). В случае ретровирусов селективность определяется специфической последовательностью PSI (packaging signal – сигнал упаковки), вторичная структура РНК узнается структурами нуклеокапсидного домена Gag (Evans *et al.*, 2004). Последовательность PSI, как правило, расположена сразу же после PBS перед старт-кодоном (AUG) гена *gag*. В случае *HIV*- и *SIV*-like ретровирусов в PSI содержится последовательность, отвечающая за формирование петли, которая и обеспечивает высокий уровень специфичности. Для LTR-ретротранспозонов расположение последовательности PSI на данный момент не установлено. Однако высокая консервативность последовательности LTR-ретротранспозонов вблизи PBS позволяет предположить сходный механизм упаковки для LTR-ретротранспозонов и ретровирусов. РНК неавтономных LTR-ретротранспозонов, содержащие PSI последовательности, одинаковые с PSI последовательностями активных элементов, может быть упакована в различные ВПЧ. Эффективное распространение неавтономных элементов в таких группах, как *TRIM* и *LARD*, показывает, что, возможно, таким образом неавтономные элементы могут избежать последствий отсутствия собственных функциональных белков (Sabot, Schulman, 2006).

РНК ретровирусов находится в димеризованном состоянии в составе ВПЧ (Brunel *et al.*, 2002). Формирование димеров происходит за счет специфических последовательностей DIS

(DIS – dimerization initiation signal – сигнал инициации димеризации), которые участвуют в распознавании и взаимодействии двух молекул РНК даже в отсутствие белков (Darlix *et al.*, 1990; Roy *et al.*, 1990; Marquet *et al.*, 1991). Формирование симметричной сигнальной петли вблизи PSI и приводит к нековалентному симметричному межмолекулярному взаимодействию, получившему у ретровирусов название «kissing-loop complex», которое в дальнейшем стабилизируется (Paillart *et al.*, 2004). На данный момент в случае LTR-ретротранспозонов димеры были показаны только для *Ty1*-элемента дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* (Feng *et al.*, 2000). Однако существуют косвенные подтверждения формирования димеров и в случае других LTR-ретротранспозонов (Sabot *et al.*, 2005a; Vicient *et al.*, 2005). Процесс димеризации, как и процесс упаковки, также является специфическим. Таким образом, неавтономные элементы должны нести одинаковые с автономными элементами DIS (для формирования специфических гетеродимеров) или иметь конкурентоспособную эффективность упаковки, позволяющую им преимущественно упаковываться в виде гомодимеров. Кроме того, они могут димеризоваться с РНК, содержащими другие DIS сигналы (неспецифические гетеродимеры) (Sabot, Schulman, 2006).

**Обратная транскрипция.** Большая часть данных о синтезе кДНК была получена из работ с *Ty1* и *Ty3* LTR-ретроэлементами дрожжей и ретровирусов, но предполагается, что этот механизм – общий для всех LTR-ретротранспозонов (Levin, 1995; Friant *et al.*, 1998; Wilhelm *et al.*, 1999; Cristofari *et al.*, 2002). Кроме того, некоторые данные могут быть так или иначе экстраполированы исходя из сходства организации LTR-ретротранспозонов и ретровирусов (Levin, 1995).

Обычно в одну ВПЧ упаковываются две РНК молекулы, а также тРНК, которая служит первичной затравкой для синтеза (–) цепи кДНК в процессе обратной транскрипции. Сайт связывания тРНК (чаще всего это метиониновая тРНК) находится на 5'-конце РНК-матрицы, поэтому в результате обратной транскрипции образуется относительно короткая кДНК, которая имеет участок гомологии как с 5'-, так и с 3'LTR, а также несет тРНК на 5'-конце (Sabot,

Schulman, 2006). Сразу же после синтеза (–) цепи кДНК происходит удаление участка РНК-матрицы в комплексе РНК–кДНК с помощью рибонуклеазы H. Вновь синтезированная короткая кДНК переносится и отжигается на 3'LTR и продолжается построение первой цепи кДНК (или (–) цепь ДНК). На следующем этапе происходит удаление РНК-матрицы, за исключением участка так называемой полипуриновой последовательности (PPT), которая выполняет роль праймера в процессе синтеза второй цепи кДНК (или (+) цепи ДНК), т. е. является вторичной затравкой. После синтеза второй цепи кДНК вторичная затравка удаляется, а также происходит удаление первичной затравки (тРНК), которая до этого этапа находилась на 5'-конце первой цепи кДНК (Sabot, Schulman, 2006).

В процессе синтеза (+) цепи ДНК так же, как и в случае синтеза (–) цепи ДНК, необходим перенос вновь синтезированной цепи для продолжения синтеза. Вновь синтезированный короткий участок (+) цепи ДНК состоит из LTR и прилегающей последовательности PBS, т. е. на 3'-конце имеется участок, гомологичный 3'-концу (–) цепи ДНК. Присутствие гомологичных участков позволяет осуществить перенос (+) цепи кДНК и завершить синтез обеих цепей. Все описанные процессы происходят в вирусоподобных частицах в цитоплазме. Следующим этапом необходимо перенести вновь синтезированный LTR-ретротранспозон в ядро и внедрить в геном клетки хозяина (Sabot, Schulman, 2006).

Процесс обратной транскрипции не является специфическим к определенной РНК-матрице (Sabot, Schulman, 2006). Таким образом, элементам неавтономных групп не требуется наличие каких-либо специфических характеристик для того, чтобы участвовать в обратной транскрипции, кроме PPT и PBS сайтов. Данный этап не является лимитирующим этапом жизненного цикла LTR-ретротранспозонов. Хотя существуют некоторые вариации в PBS мотиве и его анализ может показать, какие семейства LTR-ретротранспозонов способны участвовать в обратной транскрипции (Sabot, Schulman, 2006).

Реакция обратной транскрипции происходит с ошибкой ( $2,5 \times 10^{-5}$  ошибок/нуклеотид/цикл) в 100 и 1000 раз выше, чем при работе клеточ-

ной ДНК полимеразы (Sabot, Schulman, 2006). Фермент обратная транскриптаза имеет более высокий уровень ошибок по нескольким причинам: 1) RT может продолжать наращивание последовательности даже без включения нуклеотида; 2) RT менее чувствительна к встройке неправильных нуклеотидов; 3) RT не обладает 3' и 5' экзонуклеазной активностями; 4) процесс обратной транскрипции сопровождается сдвигом затравок по отношению к матрице (Preston, 1996; Boutabout *et al.*, 2001).

Один из самых сложных моментов в обратной транскрипции – это переключение между матрицами. Обычно переключение происходит между двумя РНК-транскриптами, упакованными вместе, но оно также может произойти между двумя несвязанными РНК, упакованными в один и тот же нуклеокапсид (Mikkelsen, Pedersen, 2000). Это приводит к образованию химерных продуктов, таких, как элементы *Veju\_L* (Sabot *et al.*, 2005b) и *BARE-2* (Vicent *et al.*, 2005). Данная ошибка также может привести к образованию «комплексных» элементов, например: LTR – внутренняя последовательность – LTR – внутренняя последовательность – LTR, фланкированных TSD. Подобные «сложные» элементы часто встречаются в геномах представителей Triticeae (Sabot *et al.*, 2005a; Vicent *et al.*, 2005). Как правило, они включают два блока элементов, но могут состоять из трех или более блоков. Последовательности LTR «сложных» элементов очень похожи между собой, равно как и внутренние структуры, что свидетельствует об их общем происхождении.

**Встраивание новой копии LTR-ретротранспозона в геном.** Процесс включения новой копии LTR-ретротранспозона в геном осуществляется при помощи фермента интегразы, которая узнает и связывает концы элемента (LTRs). Интегразы делает асимметричный двухцепочечный разрыв в сайте-мишени геномной ДНК, который, как правило, имеет длину 2–16 пар оснований. Природа сайта-мишени (расположение сайта в гетерохроматиновой области, наличие встроившихся в него ранее других ретротранспозонов) влияет на вероятность интеграции ретроэлементов в данный сайт (Sabot *et al.*, 2004). Образовавшиеся двухцепочечные разрывы восстанавливаются системой репарации клетки хозяина с формированием дублика-

ций в месте встройки нового элемента (TSD). Процесс встройки не требует дополнительной экзогенной АТФ или других энергетических интермедиатов.

Неавтономные ретротранспозоны имеют несколько возможностей для интегрирования в геном за счет автономных элементов. Они могут содержать специфические сайты в LTRs, совпадающие с сайтами автономных элементов и распознаваемые интегразой, или они могут содержать неспецифические мотивы, распознаваемые различными интегразами (Sabot, Schulman, 2006). Третий вариант предполагает особое давление со стороны клетки хозяина на автономные элементы в пользу неавтономных, благодаря которому неавтономным элементам требуется только опередить автономные на этапах упаковки и обратной транскрипции (Sabot, Schulman, 2006). Интеграция может быть неспецифической, и требуется только достаточная ее эффективность, чтобы противостоять разрушению существующих геномных копий элементов. Некоторые растительные ДНК, содержащие вирусы, особенно групп *geminivirus*, *badnavirus* и *caulimovirus*, могут интегрироваться в геном, не кодируя при этом интегразу (Hull *et al.*, 2000). Интеграция неавтономных элементов группы *LARD*, вероятнее всего, объясняется третьей моделью. Их встройки как правило нетипичны, отсутствуют определенные TSDs или полная последовательность *LARD*-элемента, и они, по-видимому, являются результатом неспецифической интеграции. При интеграции *TRIM*- и *Morgane*-элементов, напротив, создаются TSDs, которые являются каноническими для LTR-ретротранспозонов (Witte *et al.*, 2001; Sabot *et al.*, 2005b, 2006).

#### Регуляция транскрипционной и транспозиционной активности LTR-ретротранспозонов

Наличие в геномах растений большого количества последовательностей, представляющих собой нарушенные LTR-ретротранспозоны, является результатом действия механизмов инактивации мобильных элементов на разных уровнях: 1) метилирование ДНК (Emberton *et al.*, 2005); 2) преобразование районов встройки в гетерохроматин (Lippman *et al.*, 2004);

3) образование так называемых *solo*-элементов за счет неравномерной рекомбинации внутри элементов (Devos *et al.*, 2002; Ma *et al.*, 2004); 4) накопление небольших делеций за счет неточной рекомбинации (Devos *et al.*, 2002; Ma *et al.*, 2004).

Известно, что за счет последних двух механизмов из генома риса (*Oryza sativa*) было удалено > 190 тыс. п.о. ДНК ретротранспозонов за последние 4 млн лет. Существует предположение о том, что содержание LTR-ретротранспозонов в геномах растений определяется действием механизма регуляции амплификации ретротранспозона и созданием небольших делеций в последовательности элемента (Bennetzen *et al.*, 2005).

С другой стороны, наличие большого количества нарушенных копий и небольшого количества активных LTR-ретротранспозонов в геноме является индикатором того, что некоторым элементам удается избежать подавляющего воздействия со стороны клетки-хозяина. К таким «механизмам» можно отнести эффект специфической хромосомной локализации элементов, позволяющей им избежать сайленсинга. Другая возможность избежать инактивации – высокая вариабельность последовательностей мобильных элементов. В случае последовательностей *Tnt1*-ретротранспозона табака было показано, что промоторный район, являющийся основной мишенью для инактивации путем метилирования, наиболее вариабелен (Vernhettes *et al.*, 1998). Однако перечисленных механизмов не достаточно для того, чтобы объяснить наличие огромного количества копий ретротранспозонов в геномах растений.

Несмотря на инактивацию LTR-ретротранспозонов в геномах растений, этот процесс намного медленнее, чем пролиферация ретротранспозонов (Vitte, Panaud, 2005). Транскрипционная и транспозиционная активности значительно варьируют среди различных групп LTR-ретротранспозонов.

#### **Транскрипционно активные LTR-ретротранспозоны растений и их активация под влиянием стресса**

Стресс, связанный с действием внешних условий, может активировать транспозицию

мобильных генетических элементов (Васильева и др., 2007; Чересиз и др., 2008).

Транскрипционно активные ретротранспозоны наиболее часто встречаются в семействах с небольшим числом копий в геноме. Элемент *Tos17* представлен в геноме риса в числе от 1 до 5 копий и активируется в культуре клеток (Hirochika *et al.*, 1996). Считается, что большинство LTR-ретротранспозонов растений транскрипционно инактивированы (Kumar, Bennetzen, 1999) или транскрипционно неактивны в соматических тканях, но активируются на определенных этапах развития растений (Pouteau *et al.*, 1991) или в условиях стресса (Grandbastien, 1998; Takeda *et al.*, 1998). Элементы *Tto1* и *Tnt1* представлены в геноме табака в числе 30 и 100 копий соответственно (Grandbastien *et al.*, 1989; Hirochika H., Hirochika R., 1993). Экспрессия элементов *Tnt1* (*Tnt1C*) и *Tto1* (*Tyl/copia*) табака значительно усиливается под воздействием абиотического стресса, например салициловой кислоты, хлорной меди, пореза и т. д. (Mhiri *et al.*, 1997; Beguiristain *et al.*, 2001). Аналогичное увеличение экспрессии *Tnt1*- и *Tto1*-элементов наблюдается при воздействии биотических стрессорных факторов, например при введении вирусных, бактериальных или грибковых патогенов (Pouteau *et al.*, 1994). Активировать ретротранспозицию также могут и условия окружающей среды (холод, тепло и т. д.). Так, резкое изменение микроклимата приводит к изменению числа копий элемента *BARE-1* в геноме дикого ячменя (Kalendar *et al.*, 2000). Данные об активации транскрипции и транспозиции LTR-ретротранспозонов растений свидетельствуют о наличии в структуре ретротранспозонов определенных регуляторных элементов, контролирующих экспрессию элементов в клетке хозяина. Транскрипция LTR-ретротранспозонов контролируется регуляторными *cis*-элементами, расположенными в 5'LTR и в нетранслируемых районах. Регуляция транскрипции *Tnt1*- и *Tto1*-элементов хорошо изучена и, как показывают результаты исследований, строго контролируется. Промотор *Tnt1A* содержит две различные регуляторные последовательности (короткую палиндромную последовательность VI и последовательность, представляющую собой тандемный повтор 31 п.о., – VII) в 5'LTR, оказывающие активное

влияние на транскрипцию элемента и обладающие сходством с последовательностями промоторов растительных генов, участвующих в развитии ответа на стресс (Vernhettes *et al.*, 1997). Одна из этих последовательностей (BI) специфически взаимодействует с белками, активируемыми при ответе организма хозяина на стресс (Vernhettes *et al.*, 1997). В промоторе элемента *Tto1* определена регуляторная *cis*-последовательность длиной 13 п.о., влияющая на экспрессию *Tto1* во время ответа на стресс (Takeda *et al.*, 1999). Интересно, что данный мотив связывается с различными транскрипционными факторами MYB, в том числе с фактором LBM1, сходным с фактором MYB-1, индуцируемым вирусными инфекциями (Sugimoto *et al.*, 2000). Экспрессия другого транскрипционного MYB фактора NtMYB2 активирует транскрипцию элементов *Tto1* и *PAL* у табака (Sugimoto *et al.*, 2000). Кроме того, существует гомология между последовательностью промоторов *Tto1* и гена стрессорного ответа спаржи *AoPRI* (Takeda *et al.*, 1999). Все приведенные данные позволяют предположить, что оба элемента, *Tnt1* и *Tto1*, активируются в состоянии стресса, поскольку их промоторы имеют сходство с промоторами растительных генов, участвующих в развитии ответа на стресс, и связываются с теми же самыми транскрипционными факторами, активируемыми стрессом. Существует ли какое-либо селективное преимущество для ретротранспозонов или клеток растений, способных к стресс-индукции, не выяснено. Для ретротранспозонов способность к стресс-активации может быть преимуществом, тогда как растительной клетке придется подавить активность ретротранспозона и ответить на стресс.

Кроме того, некоторые транскрипты ретротранспозонов могут быть обнаружены также и в нормальных, нестрессовых условиях, особенно в активных тканях, таких, как эмбриональные, ткани кончиков корня и почеч. Данное явление описано для широко распространенных элементов из генома ячменя *BARE-1* и *Sukkula* (Manninen, Schulman, 1993; Kalendar *et al.*, 2004).

Экспрессия транскрипционно активных ретротранспозонов растений может усиливаться под влиянием различных стресс-факторов. Элементы семейства *CIRE1* (*Ty1/copia*) транскрипционно активны в клетках корня растения

(*Citrus sinensis*) и неактивны в клетках листьев (Rico-Cabanas, Martinez-Izquierdo, 2007). Обработка растения бромистым жасмонатом (MeJA-Methyl jasmonate – гормон роста и развития растений) или нафталин ацетиловой кислотой (NAA – Naphthalene acetic acid) увеличивает уровень транскрипции *CIRE1* в листьях. Высокий уровень транскрипции элементов *CIRE1* в клетках тканей корня, вероятно, связан с высоким содержанием фитогормонов (ауксина) или постоянным повреждением клеток, связанным с ростом корня, что не характерно для тканей листа (Rico-Cabanas, Martinez-Izquierdo, 2007). Изменение экспрессии в ответ на обработку NAA, вероятнее всего, связано с тем, что NAA принимает участие в передаче сигналов в клетке во время ответа на стресс. Одинаковое изменение транскрипционной активности *CIRE1*-элементов на различные внешние воздействия свидетельствует о том, что *trans*-факторы в промоторном районе данных элементов одинаково реагируют на различные стимулы (Rico-Cabanas, Martinez-Izquierdo, 2007). Экспрессия *FaRE1 Ty1/copia*-ретротранспозона из генома *Fragaria spp.* в тканях листа также активируется под действием экзогенных фитогормонов (He *et al.*, 2010). При изучении активации транспозиции другого активного *Ty1/copia*-ретротранспозона *OARE-1* в геноме овса под действием абиотических факторов паттерн изменения экспрессии был сходен с паттерном гена *PAL* (phenylalanin ammonia lyase). Кроме того, *OARE-1* активируется в результате инфицирования грибом *Puccinia coronata* (Kimura *et al.*, 2001). Показано, что на экспрессию ретротранспозона *Remel* (*Ty1/copia* из генома дыни *Cucumis melo*) оказывает влияние только ультрафиолетовое излучение. Изменения экспрессии генов домашнего хозяйства *Cucumis melo* под влиянием УФ излучения не наблюдались (Ramallo *et al.*, 2008).

Наравне с активными ретротранспозонами из суперсемейства *Ty1/copia* в геномах растений описаны и некоторые транскрипционно активные *Ty3/gypsy*-ретроэлементы. В геноме *Lotus japonicus* обнаружено семейство транскрипционно активных ретротранспозонов *LORE1* (*Ty3/gypsy*). Анализ экспрессии показал активность *LORE1* во всех изученных тканях растения (Madsen *et al.*, 2005). Элемент *RIRE9* из

генома риса (*Oryza sativa* L.) транскрипционно активен в тканях листа и стебля (Li *et al.*, 2000). Транскрипционно активные элементы *Beetle1* и *Beetle2* из генома дикой свеклы *Beta vulgaris* содержат интактную кодирующую область, но обладают высокой степенью метилирования. Детектируемая экспрессия *Beetle*-элементов, по-видимому, является следствием активности нескольких элементов с отличным паттерном метилирования, избежавших инактивации (Weber, Schmidt, 2009). В геноме некоторых линий зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* показан высокий уровень экспрессии уникального *Ty3/gypsy*-ретротранспозона *REM1* (Perez-Alegre *et al.*, 2005). Транскрипционно активные LTR-ретротранспозоны играют важную роль в эволюции генов и геномов.

### Классификация и систематика растений и водорослей

Предполагают, что в целом на Земле существует более 350 тыс. видов растений. По состоянию на начало 2010 г. по данным Международного союза охраны природы (IUCN) было описано около 320 тыс. видов растений, из них около 280 тыс. видов цветковых, 1000 видов голосеменных, около 16 тыс. мохообразных и около 12 тыс. видов высших споровых растений (плауновидные, папоротникообразные, хвощевидные) (Mougeot *et al.*, 2009). Филогенетическое древо растений и водорослей представлено на рис. 14.

К царству растений относятся два отдела: Chlorophyta (Зеленые водоросли) и Streptophyta (Высшие растения). Харовые водоросли (Charophyta), ранее выделявшиеся в самостоятельный отдел, в настоящее время на основе результатов молекулярно-генетических, биохимических и ультраструктурных исследований введены в отдел Streptophyta. Зеленые водоросли (Chlorophyta) являются самой обширной группой водорослей. По приблизительным подсчетам сюда входит около 500 родов и от 13 тыс. до 20 тыс. видов.

Растения образуют группу наземных или высших растений (Streptophyta). Эта группа включает в себя сосудистые растения: 1) высшие споровые растения – Псилотовидные (Psilotophyta), Папоротниковидные (Pteridophyta), Плауновидные (Lycopodiophyta), Ужовниковидные (Ophioglossophyta), Хвощевидные (Equisetophyta); 2) семенные растения. Кроме этого, к этой группе относятся и близкие родственники сосудистых растений – Моховидные растения (Bryophyta), Антоцеротовые мхи (Anthocerotophyta) и Печеночники (Marchantiophyta) (Raven *et al.*, 2005). Группа семенных растений является самой молодой и распространенной среди всех растений и включает в себя Семенные папоротники (Pteridospermatophyta), Гинкговидные (Ginkgophyta), Гнетовидные (Gnetophyta), Хвойные (Pinophyta), Саговниковидные (Cycadophyta) и Покрытосеменные (Magnoliophyta).

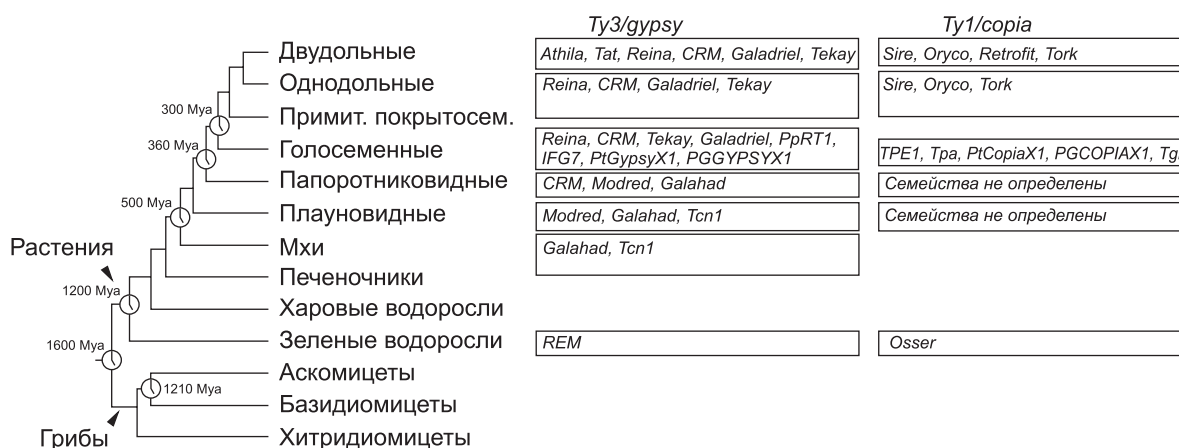


Рис. 14. Филогенетическое древо растений и водорослей, и распределение основных групп LTR-ретротранспозонов по растительным таксонам.

В геномах растений присутствует огромное количество семейств LTR-ретротранспозонов. Так, в геноме маниоки (*Manihot esculenta*) обнаружено 59 семейств *Ty1/copia* и 26 семейств *Ty3/gypsy*-элементов (Gbadegesin *et al.*, 2008), а в геноме сои – 353 семейства *Ty1/copia* и 157 семейств *Ty3/gypsy*-ретротранспозонов (Du *et al.*, 2010), но лишь некоторые из них имеют значительное количество копий в геномах. Известно, что более 85 % LTR-ретротранспозонов из генома кукурузы составляют представители 5 основных семейств (SanMiguel *et al.*, 1996). В геноме дикого риса *Oryza australiensis* за последние 3 млн лет накопилось более 90 тыс. копий LTR-ретротранспозонов, относящихся всего к трем семействам, что привело к удвоению размера генома (Piegu *et al.*, 2006). *Ty1/copia*-элементы *BARE-1* из генома ячменя и *Opie-1* и *Huck2* из генома кукурузы представлены 20–200 тыс. копий (SanMiguel *et al.*, 1996; Vicent *et al.*, 1999). *Ty3/gypsy*-элемент *Cinful-1* представлен 20 тыс. копий в геноме кукурузы (Sanz-Alferez *et al.*, 2003).

#### LTR-ретротранспозоны покрытосеменных растений

Ретротранспозоны группы *Ty1/copia* распространены в геномах представителей практически всех групп царства растений: одноклеточных водорослей, мохообразных, голосеменных и покрытосеменных (Voytas *et al.*, 1990). Представители суперсемейства *Ty3/gypsy* широко представлены в геномах голосеменных и покрытосеменных растений и некоторых зеленых водорослей (Sentry, Smyth, 1989; Suoniemi *et al.*, 1998; Thomson *et al.*, 1998; Kossack, Kinlaw, 1999; Kumekawa *et al.*, 1999). В случае видов с большими геномами, таких, как кукуруза (*Z. mays*), ячмень (*Hordeum vulgare*) и пшеница (*Triticum aestivum*), LTR-ретротранспозоны составляют более 70–80 % от их геномов (SanMiguel *et al.*, 1996; Vicent *et al.*, 1999; Wicker *et al.*, 2001; Bruggmann *et al.*, 2006). В геномах видов с относительно маленьким размером генома, например *Arabidopsis thaliana*, на ретротранспозоны приходится всего 4–8 % генома (Kumar, Bennetzen, 1999).

Первые LTR-ретротранспозоны растений были обнаружены при изучении полиморфизмов

(Voytas, Ausubel, 1988). Последующие попытки изучения интересующих генов через создание малых геномных библиотек также привели к случайному описанию LTR-ретротранспозонов (Lee *et al.*, 1990; Manninen, Schulman, 1993; Hu *et al.*, 1995; Li *et al.*, 2000; van Leeuwen *et al.*, 2003). Некоторые семейства были открыты при изучении повторяющихся последовательностей в гетерохроматиновых или центромерных районах (Pelissier *et al.*, 1995; Nakajima *et al.*, 1996; Ananiev *et al.*, 1998; Presting *et al.*, 1998; Linares *et al.*, 1999, 2001; Francki, 2001; Kentner *et al.*, 2003). В дальнейшем активное развитие проектов по секвенированию геномов открыло доступ к большим геномным последовательностям растений и способствовало описанию новых LTR-ретротранспозонов. Так было в случае видов растений, представляющих сельскохозяйственный интерес, таких, как ячмень (Panstruga *et al.*, 1998; Wei *et al.*, 1999; Shirasu *et al.*, 2000; Rostoks *et al.*, 2002), кукуруза (SanMiguel *et al.*, 1996; Fu, Dooner, 2002), рис (Llaca *et al.*, 1998; Tarchini *et al.*, 2000), пшеница (Wicker *et al.*, 2001; SanMiguel *et al.*, 2002) и томат (Mao *et al.*, 2001). Большая часть информации о разнообразии, распространении и эволюции LTR-ретротранспозонов ограничивается видами, имеющими сельскохозяйственную значимость, и модельными объектами, такими, как *Arabidopsis thaliana*. На данный момент в геномах более 20 видов покрытосеменных растений описаны тысячи семейств LTR-ретротранспозонов, например, только в геноме сои (*G. max*) обнаружено 510 семейств (Du *et al.*, 2010) (рис. 14).

#### LTR-ретротранспозоны голосеменных растений

Голосеменные представляют собой важный компонент растительного мира и являются доминирующим типом растительности во многих экосистемах. Существенный прогресс достигнут в понимании структуры и организации геномов голосеменных, однако наши знания о голосеменных гораздо менее полные, чем для покрытосеменных растений, грибов и многих групп животных. Большинство голосеменных имеют относительно большие размеры геномов, более 20 000 млн п.о. в случае семейства Pinaceae (Murtagh, 1998) по сравнению с геномом



*Arabidopsis thaliana* (130–140 млн. п.о.) или 5500 млн п.о. – с геномом ячменя (*H. vulgare*). Полиплоидия играет незначительную роль в эволюции голосеменных, и число хромосом, как правило, составляет  $2n = 18–24$ , но у некоторых видов – 14 хромосом (Khoshoo, 1959, 1961). Географическое распространение группы хвойных растений неравномерно: некоторые семейства, такие, как Кипарисовые (Cupressaceae), представлены в экосистемах обоих полушарий, другие, такие, как Pinaceae и Taxaceae, присутствуют только в Северном, а Araucariaceae и Podocarpaceae – только в Южном полушарии. В группе голосеменных выделяют следующие отделы: Саговниковидные (Cycadophyta), Гнетовидные (Gnetophyta), Гинкговидные (Ginkgophyta) и Хвойные, или Сосновые (Pinophyta) (Friesen *et al.*, 2001).

*Ty1/copia*- и *Ty3/gyppy*-ретротранспозоны являются важными компонентами геномов голосеменных и представлены большим количеством семейств, многие из которых близки к ретроинверсиям других групп растений (Kamm *et al.*, 1996). Представители отдела Хвойные доминируют во многих наземных экосистемах и представляют коммерческий интерес, поэтому большинство знаний накоплено о LTR-ретротранспозонах именно этого отдела голосеменных. В геномах представителей рода *Pinus* (*Pinus elliotii*, *Pinus palustris*, *Pinus echinata*, *Pinus caribaea*, *Pinus oocarpa*, *Pinus banksiana*, *Pinus massoniana*, *Pinus resinosa*) широко распространено семейство *TPE1* (*Ty1/copia*). *TPE1*-элементы также широко представлены в геномах елей (*Picea strobus*, *Picea abies*, *Picea glauca*), но в геномах кипариса *Taxodium distichum* и гинкго *Ginkgo biloba* представлены небольшим количеством копий. Представители данного семейства содержат различные мутации: стоп-кодоны, сдвиги рамок считывания и являются неактивными (Kamm *et al.*, 1996). До недавнего времени не много было известно о *Ty3/gyppy*-ретротранспозонах из геномов голосеменных. В геноме *Pinus radiata* обнаружен единственный полный *Ty3/gyppy*-элемент *IFG7*, а в геноме *Pinus pinaster* первый полный *Ty3/gyppy*-элемент *PpRT1* (Kossack, Kinlaw, 1999; Rocheta *et al.*, 2007). Элемент *PpRT1* имеет длину 5,966 п.о. и структуру, типичную для *Ty3/gyppy*-ретротранспозонов.

Сравнение нуклеотидных последовательностей элементов *IFG7* и *PpRT1* показало высокое сходство (88 %), а последовательности интегразы и обратной транскриптазы полностью идентичны (Rocheta *et al.*, 2007). Однако последовательности 5'LTR и 3'LTR элемента *PpRT1* отличаются, что является результатом накопленных мутаций. Число копий элементов *IFG7* и *PpRT1* различается. *IFG7* представлен большим числом копий в геноме *P. radiata*, а *PpRT1* присутствует в геноме *P. pinaster* в единственной копии (Kossack, Kinlaw, 1999; Rocheta *et al.*, 2007). В геноме *Pinus taeda* распространены специфические для хвойных LTR-ретротранспозоны: *PtIFG7* (близкий к *IFG7*), *PtGypsyX1* (*Ty3/gyppy*-элемент, близкий к *PGGYPSYX1* (*Spcl*)-ретроэлементу из генома ели *P. glauca*) и *PtCopiaX1*, элемент, близкий к *PGCOPIAX1* (*Spdl*)-ретроэлементу из генома ели *P. glauca* (L'Homme *et al.*, 2000; Rocheta *et al.*, 2007). Семейство *IFG7*-элементов распространено только в геномах рода *Pinus*, тогда как *PtCopiaX1* представлено и в геномах рода *Picea*. Высокое сходство последовательностей *PGCOPIAX1* из геномов разных родов позволяет предположить наличие *PGCOPIAX1* у общего предка двух родов. Так как группы *Pinus* и *Picea* дивергировали около 140 млн лет назад, то данные *Ty1/copia*-like элементы достаточно древние (Millar, 1998). Предковая последовательность элементов *PtGypsyX1* и *PGGYPSYX1*, по-видимому, встраивалась множество раз в геномы хвойных в процессе их эволюции. Только два LTR-ретротранспозона, специфичных для хвойных (*PtGypsyX1* и *PtCopiaX1*), возможно, остались активными спустя 140 млн лет. Представители семейства *IFG7 Ty3/gyppy*-like элементов, по-видимому, остаются активными в геномах обоих подродов *Pinus*, дивергировавших примерно 110 млн лет назад (Kossack, Kinlaw, 1999; Eckert, Hall, 2006).

Распределение различных LTR-ретротранспозонов среди представителей голосеменных широко варьирует. Так, распространение *Tpa43* (*Ty1/copia*) ограничено только хвойными растениями рода *Picea*, где он представлен большим количеством копий. *Tpa17* и *Tpa35* присутствуют в геномах представителей рода *Picea*, но практически не обнаружены в геномах *Pinus* (Stuart-Rogers, Flavell, 2001). Другие ретроинверсии

распространены в геномах многих эволюционно удаленных групп. Так, гомологи *Ty1/copia*-элемента *Tpa29* из *Picea* обнаружены в геномах родов *Abies* и *Ginkgo*, а элемент *Tpa27* в геномах *Picea*, *Abies*, *Ginkgo*, *Pinus*, *Cedrus* и *Larix* (Stuart-Rogers, Flavell, 2001). Уровень сходства последовательностей *Ty1/copia*-элементов из различных видов голосеменных – самый высокий из ранее детектированных для различных групп растений (Flavell *et al.*, 1992a, b; Voytas *et al.*, 1992; Vanderwiel *et al.*, 1993; Matsuoka, Tsunewaki, 1997; Kumar, Bennetzen, 1999). В случае растений кросс-гибридизация различных ретроэлементов из близких родов при Саузерн-блот-анализе – не редкость, например, между ретроэлементами покрытосеменных растений *Triticeae* и *Roaseae*, которые разделились около 60 млн лет назад (Matsuoka, Tsunewaki, 1997). Но в случае ретроэлементов голосеменных речь идет о перекрестной гибридизации элементов из разных порядков, разделенных сотнями миллионов лет. Так, элементы *Tpa28* и *Tpa13* из геномов хвойных имеют высокую гомологию с последовательностями ретроэлементов из геномов *Ginkgo* (Stuart-Rogers, Flavell, 2001). Современных представителей данных групп разделяет как минимум 260 млн лет эволюции (Stewart, Rothwell, 1993).

Высокое сходство последовательностей *Ty1/copia*-элементов голосеменных, возможно, является результатом горизонтального переноса. По данной теории *Tpa28* и другие элементы с высокой гомологией были перенесены горизонтально в один или оба рода *Ginkgo* или *Picea* гораздо позднее, чем произошла их дивергенция, но, тем не менее, миллионы лет назад (Stuart-Rogers, Flavell, 2001). В дальнейшем количество их копий увеличилось, в последовательностях накопились мутации и к настоящему времени они представлены в геномах большим числом дефектных копий. Однако сигнал гибридизации *Ty1/copia*-элементов коррелирует с эволюционным расстоянием между исследуемыми группами (Stuart-Rogers, Flavell, 2001). Вследствие чего возможность влияния горизонтального переноса на эволюцию *Ty1/copia*-элементов голосеменных не исключается полностью, но высокое сходство последовательностей может быть объяснено и вертикальным наследованием (Stuart-Rogers, Flavell, 2001).

Важным является вопрос о том, почему именно элементы голосеменных, а не покрытосеменных растений имеют столь высокое сходство, хотя никакой значительной разницы между изменениями в ядерных генах этих групп не наблюдается (Qiu *et al.*, 1999). Привлекательной моделью, объясняющей это различие, является модель, в которой более высокая частота встречаемости близких гомологов ретроэлементов объясняется не как результат разницы в накоплении мутаций, а как результат исчезновения элементов из геномов (Stuart-Rogers, Flavell, 2001). Исчезновение/утрата мобильных элементов происходит гораздо более активно у покрытосеменных, чем голосеменных. Большое различие в размерах геномов характерно для покрытосеменных, кроме того, такие изменения могут произойти за несколько миллионов лет, в то время как геномы голосеменных являются более стабильными (SanMiguel *et al.*, 1998). Например, внутри рода *Pinus*, возраст которого составляет около 200 млн лет, все виды диплоидны, имеют одинаковое количество хромосом и близкий размер генома (Wakaniya *et al.*, 1993). В больших геномах с постоянным размером может сохраняться большое количество копий различных ретроэлементов, но небольшой размер генома накладывает ограничение на количество копий ретроэлементов, создает конкуренцию между различными их группами и может привести к элиминации ретроэлементов с низким числом копий (Charlesworth *et al.*, 1994). Таким образом, если предки покрытосеменных имели небольшой размер генома, то из них могли быть элиминированы многие виды предковых ретроэлементов, которые при этом сохранились в более стабильных геномах голосеменных (Stuart-Rogers, Flavell, 2001).

В целом геномы голосеменных растений отличаются от геномов покрытосеменных более древним происхождением, а также распространением, разнообразием и степенью дивергенции LTR-ретроэлементов по сравнению с более молодыми элементами покрытосеменных.

### LTR-ретроэлементы высших нессеменных растений

В рамках данного раздела рассматриваются LTR-ретроэлементы следующих

групп споровых растений: Плауновидные (Lycopodiophyta), Моховидные (Bryophyta), Хвощевидные (Equisetophyta) и Папоротнико-видные (Polypodiophyta).

На данный момент существует весьма ограниченная информация о разнообразии и распространении хромодомен-содержащих *Ty3/gypsy* LTR-ретротранспозонов несеманных растений, таких, как мохообразные, плауны и папоротники (Kumekawa *et al.*, 1999; Suoniemi *et al.*, 1998).

Среди представителей Моховидных хромодомен-содержащие *Gypsy* LTR-ретротранспозоны исследованы в геноме модельного вида *Physcomitrella patens* и некоторых других видов мхов. В геномах *Bryophyta* выявлены 4 специфичные для мхов группы хромодомен-содержащих *Gypsy* LTR-ретротранспозонов: А, В, С, D (рис. 15) (Novikova *et al.*, 2008). Большинство ретротранспозонов мхов, в том числе и *PpatensLTRs1*, *PpatensLTRs2*, *PpatensLTRs3*, *PpatensLTRs4* из генома *P. patens*, принадлежат к группе А. Группа В обнаружена только у мха *Plagiothecium laetum*, а группа С представлена ретротранспозонами из *Funaria hygrometrica*. Наконец, ретротранспозоны из *Tetraphis pellucida* и *Vesicularia dubyana* сформировали отдельную группу D (*Galahad*) (Novikova *et al.*, 2010).

Ретроэлементы, выявленные в геномах мхов, эволюционно далеки от хромодомен-содержащих *Gypsy* LTR-ретротранспозонов других групп растений. *PpatensLTRs* и другие элементы группы А более близки к грибным *Tcn1*-ретротранспозонам, чем к группам *Galadriel*, *Reina*, *CRM* и *Tekay* (хромодомен содержащих *Gypsy* LTR-ретротранспозонов), описанных для растений (Novikova *et al.*, 2010). Возможно, данный факт является следствием горизонтального переноса. Согласно другой гипотезе, вертикальная эволюция привела к такому распределению ретро-транспозонов во мхах, поскольку эволюционная динамика мобильных элементов может значительно различаться даже у близкородственных таксонов. Как результат очень часто филогенетические связи, построенные на основе дивергенции мобильных элементов, не совпадают с филогенией видов, в которых эти мобильные элементы находятся (Novikova *et al.*, 2010). Более того, в геноме *P. patens* были проведены исследования, которые показали возможность того, что многие так называемые «сохраненные гены» достались мхам

от их общих с семенными растениями предков, в то время как в последних они успели потеряться (Reski, Frank, 2005; Rensing *et al.*, 2005; Stenoien, 2007). Высока вероятность того, что мхи просто сохранили эти ретротранспозоны.

*Pteridium aquilinum* (орляк) является самым распространенным папоротником, в его геноме обнаружено 183 *Ty1/copia*- и 195 *Ty3/gypsy*-элементов, что составляет 0,07 и 0,09 % генома соответственно, а это больше, чем количество мобильных элементов всех остальных групп (Der *et al.*, 2011). Однако данные элементы мало описаны, часть из *Ty3/gypsy*-элементов, как известно, формируют группу, являющуюся сестринской к группе С мхов (Novikova *et al.*, 2010). В геноме папоротника *Pteris cretica* были исследованы *Ty1/copia*-элементы и было показано, что их количество значительно ниже, чем в случае покрытосеменных растений, что, вероятнее всего, связано с полиплоидизацией последних (Brandes *et al.*, 1997).

Распространение хромодомен-содержащих *Gypsy* LTR-ретротранспозонов группы Папоротниковидные было более подробно исследовано в геномах представителей трех классов: Psilotopsida, Polypodiopsida и Equisetopsida, а Плауновидные – в геномах представителей двух классов: Isoetopsida и Lycopodiopsida (Novikova *et al.*, 2010). Ретротранспозоны данных групп обладают внутривидовой гомогенностью и межвидовой гетерогенностью. Для большинства семенных растений с большими геномами известна высокая внутривидовая гетерогенность LTR-ретротранспозонов. Папоротниковидные и Плауновидные имеют достаточно большие геномы и большое количество хромосом, например, у *Ophioglossum petiolatum* их число достигает 1 тыс. Редким исключением в этом смысле являются представители рода *Selaginella*, которые имеют самый маленький геном среди всех сосудистых растений. С другой стороны, есть мнение, что уникальные характеристики геномов папоротников, а именно размер и количество хромосом, появились в связи с диплоидизацией их предков. Поэтому разница в разнообразии мобильных элементов и их распределении в геномах папоротников и других групп растений ожидаема.

Несмотря на небольшое внутривидовое разнообразие, филогенетический анализ подтвер-

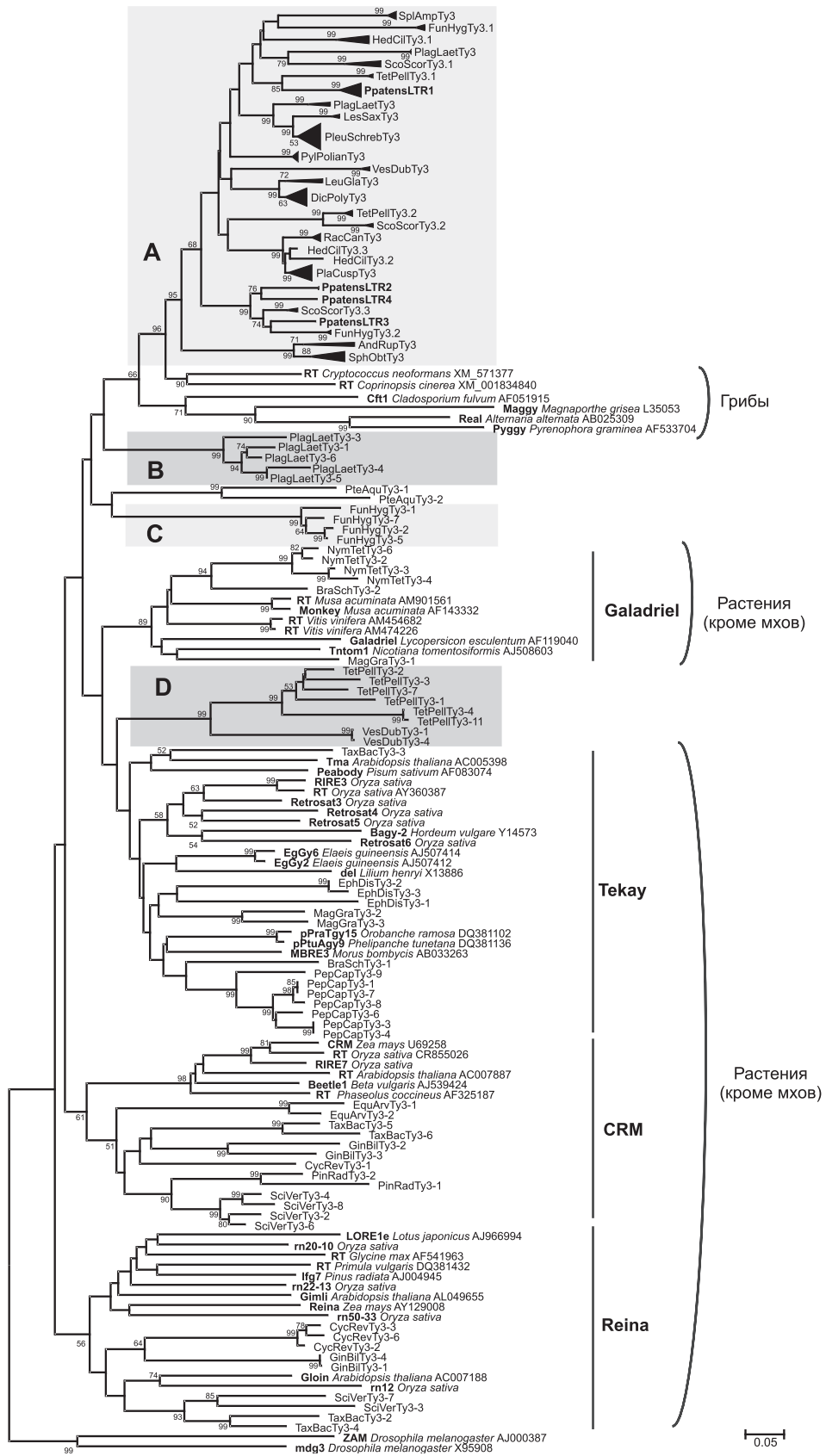


Рис. 15. Филогенетическое дерево Ty3/gypsy-ретротранспозонов из геномов растений (Novikova et al., 2008).

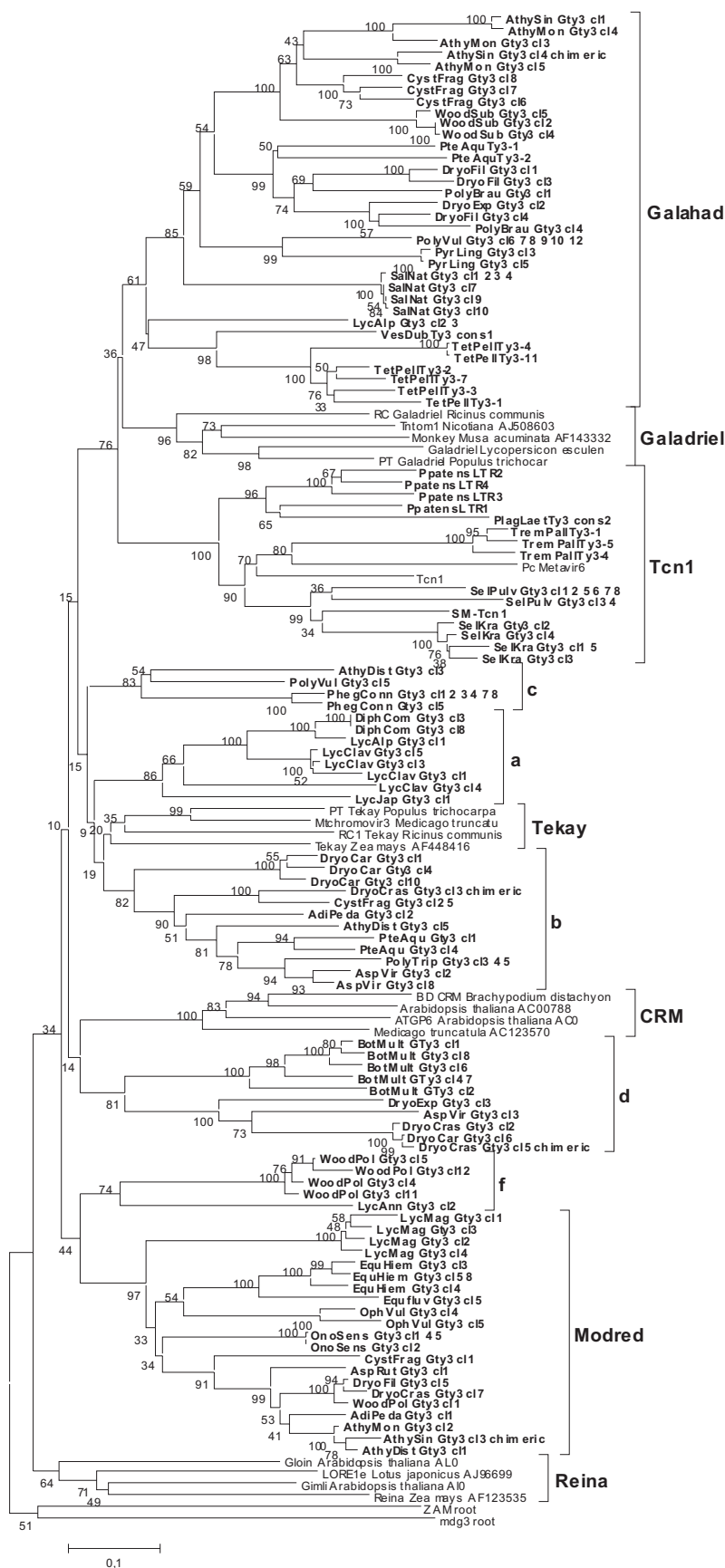


Рис. 16. Филогенетическое дерево Ty3/gypsy-ретротранспозонов из геномов растений (Novikova et al., 2010).

дил высокую межвидовую гетерогенность ретротранспозонов (рис. 16). В геномах Папоротниковидных и Плауновидных выделено 4 большие группы. В первую группу входят элементы из генома *Selaginella moellendorffii*, относящиеся к грибным элементам (группа *Tcn1*-подобных элементов), объединенные с хромовирусами из *P. patens* и некоторых других мхов. В эту группу также входят элементы, выделенные из геномов других представителей *Selaginella* (*Selaginella kraussiana* и *Selaginella pulvinata*) (Novikova *et al.*, 2010).

Вторая группа, *Galahad*, включает в себя различные хромовирусы Папоротниковидных, а также хромовирус из плауна *Lycopodium alpinum* и элементы мхов из группы D. Возможно, что эта группа является сестринской с группой *Galadriel* хромовирусов высших растений и является одной из старейших групп широко распространенных хромовирусов растений (Novikova *et al.*, 2010). Поскольку элементы из *Galahad* были найдены во всех несеманных высших растениях включая мхи, то примерный возраст этой группы составляет 400–700 млн лет (время дивергенции мхов от сосудистых растений) (Hedges, 2002).

Третья группа сформирована элементами из Папоротниковидных и Плауновидных. Отношения между элементами внутри группы остаются, в основном, неясными, за исключением нескольких линий. Одна из этих линий – «а» присутствует в плаунах из семейства Lycopodiaceae: *Lycopodium clavatum*, *Lycopodium japonicum* и *Diphasiastrum complanatum*. Другие линии, видимо, присутствуют в геномах папоротников долгое время, поскольку включают в себя представителей различных семейств (линия «b»): Dennstaedtiaceae (*P. aquilinum*), Pteridaceae (*Adiantum pedatum*), Aspleniaceae (*Asplenium viride*), Woodsiaceae (*Athyrium distentifolium* и *Cystopteris fragilis*), Dryopteridaceae (*Dryopteris crassirhizoma* и *Polystichum tripterum*) и плаунов *Isoetes histrix* (Isoetaceae) и *D. complanatum* (Lycopodiaceae). Элементы из трех видов: *Phegopteris connectilis*, *Polypodium vulgare* и *A. distentifolium*, вероятно, отдаленно родственны с другими специфичными для папоротников ретроэлементами (линия «с»). И, наконец, *HupSquGty3-1*-элемент из *Huperzia squarrosa* с высокой достоверностью не входит ни в одну из известных групп (Novikova *et al.*, 2010).

Последняя наблюдаемая группа (*Modred*) разделена на три отдельные подгруппы. Первая из них сформирована ретротранспозонами из Ophioglossaceae (*Botrychium multifidum*), Aspleniaceae (*A. viride*) и Dryopteridaceae (*Dryopteris expansa*, *Dryopteris carthusiana* и *Dryopteris crassirhizoma*). Вторая была представлена ретроэлементами из *Lycopodium annotinum* (Lycopodiaceae) и *Woodsia polystichoides* (Woodsiaceae). Последняя монофилетичная подгруппа, *Mordred*, оказалась самой большой и содержала ретротранспозоны представителей папоротников из семейств Ophioglossaceae (*Ophioglossum vulgatum* и *B. multifidum*), Pteridaceae (*A. pedatum*), Woodsiaceae (*Athyrium sinense*, *A. distentifolium*, *A. monomachii*, *C. fragilis* и *W. polystichoides*), Onocleaceae (*Onoclea sensibilis*) и Dryopteridaceae (*Dryopteris filixmas* и *D. crassirhizoma*); хвощей *Equisetum hiemale* и *Equisetum fluviatile* (Equisetaceae); плауна *Lycopodium magellanicum* (Lycopodiaceae) (рис. 16).

В литературе присутствует информация о других *Ty3/gypsy*-ретротранспозонах, однако не выяснены их филогенетические отношения с другими группами (Nozue *et al.*, 1997).

Информация о распространении *Ty1/copia* гораздо более ограничена. Эти элементы обнаружены в геномах плауна *Selaginella apoda*, папоротников *Vittaria appalachiana*, *P. cretica*, но не были детально описаны, и на данный момент не установлено их отношение к той или иной филогенетической группе LTR-ретротранспозонов (Docking *et al.*, 2006; Brandes *et al.*, 1997).

### Горизонтальный перенос

Горизонтальный перенос – это процесс, благодаря которому может осуществляться перемещение генов у репродуктивно изолированных видов. Большинство примеров горизонтального переноса генов эукариот так или иначе связано с мобильными генетическими элементами (Kidwell, 1992; Robertson, MacLeod, 1993; Hartl *et al.*, 1997; Silva, Kidwell, 2004). Чаще всего горизонтальный перенос привлекают в качестве объяснения существования очень близких последовательностей у эволюционно далеких видов (Shields, Sharp, 1989; Kidwell, 1992; Powell, Gleason, 1996; Clark, Kidwell, 1997). Способность мобильных элементов

перемещаться и менять свою локализацию в геноме делает мобильные элементы одними из основных объектов для изучения явления горизонтального переноса. Примерами горизонтального переноса между различными видами животных являются мобильные элементы *P* (Silva, Kidwell, 2000), *mariner* (Robertson, Lamp, 1995), *copla* (Jordan *et al.*, 1999) и другие (Silva *et al.*, 2004).

Среди ретротранспозонов описано несколько примеров горизонтального переноса между близкородственными видами. Известны случаи горизонтального переноса LTR-ретротранспозонов *Ty1/copia* и *Ty3/gypsy* между видами рода *Drosophila* (Anxolabehere *et al.*, 1988; Kidwell, 1992; Hartl *et al.*, 1997; Jordan *et al.*, 1999; Silva, Kidwell, 2004). Некоторые LTR-ретротранспозоны способны формировать вирусоподобные частицы с инфекционной активностью (Lecher *et al.*, 1997; Chalvet *et al.*, 1999). Нет ничего удивительного в том, что в таком виде LTR-ретротранспозоны могут переноситься между близкородственными видами (Malik, Eickbush, 2001). Несмотря на то что случаи горизонтального переноса LTR-ретротранспозонов между видами растений были обнаружены, только несколько из них подробно описаны.

Один из наиболее подробно описанных случаев горизонтального переноса LTR-ретротранспозонов – перенос элементов семейства *RIRE1* между видами рода *Oryza* в течение короткого периода времени (Roulin *et al.*, 2008). В исследованиях было выявлено как минимум 7 случаев горизонтального переноса элементов данного семейства на основании высокого сходства последовательностей из репродуктивно изолированных диких видов риса. Механизм горизонтального переноса *RIRE1* (*Ty3/gypsy*)-элементов не известен, но наиболее привлекательной является гипотеза переноса ретротранспозонов через общих патогенов (Roulin *et al.*, 2008). *Rider* (*Ty1/copia*) – транскрипционно активный элемент, по-видимому, был перенесен горизонтально в геном томата из геномов представителей рода *Arabidopsis* (Cheng *et al.*, 2009). Элемент *Rider* не был обнаружен в геномах других представителей *Lycopersicon*, таких, как картофель, табак и кофе, что может быть интерпретировано как результат утраты *Rider* в этих видах в рамках

вертикального наследования. Данный элемент из генома томата показал высокое сходство с элементами *Rider-like 1* и *Rider-like 2* арабидопсиса (Cheng *et al.*, 2009).

**Возможные механизмы горизонтального переноса мобильных элементов.** Существует несколько гипотез, объясняющих горизонтальный перенос мобильных элементов. Наиболее просто можно объяснять горизонтальный перенос элементов группы LTR-ретротранспозонов, так как некоторые из них (*Ty1/copia*- и *Ty3/gypsy*-элементы) способны формировать вирусоподобные частицы (Syomin *et al.*, 1993; Lecher *et al.*, 1997). Некоторые *Ty3/gypsy*-элементы могут переноситься как межклеточные вирусоподобные частицы без помощи дополнительного вектора и обладают определенной инфекционностью за счет экспрессии гена *env* (показано на примерах горизонтального переноса между видами животных) (Alberola, de Frutos, 1996; Terzian *et al.*, 2000; Vazquez-Manrique *et al.*, 2000; Heredia *et al.*, 2004).

Другая гипотеза заключается в прямой передаче ДНК между двумя растениями, находящимися в близком контакте. Некоторые случаи участия паразитических растений в горизонтальном переносе ДНК подтверждают, что горизонтальный перенос от растения к растению напрямую возможен: горизонтальный перенос митохондриального гена *atp1* между паразитическими растениями групп *Orobanchaceae* и *Convolvulaceae* и растениями рода *Plantago* (Mower *et al.*, 2004); горизонтальный перенос ядерных генов между паразитическим видом растений *Striga hermonthica* и видами семейства *Poaceae* (Yoshida *et al.*, 2010). Данная гипотеза объясняет большое количество фактов горизонтального переноса митохондриальных генов между наземными растениями и *Amborella trichopoda* (Bergthorsson *et al.*, 2004). Таким образом, можно объяснить горизонтальный перенос любых последовательностей ДНК, в том числе и мобильных элементов.

Согласно третьей гипотезе, межвидовые гибриды могут служить посредником в передаче генетической информации между видами (Silva, Kidwell, 2000; de Almeida, Carareto, 2005).

Однако эти гипотезы не могут объяснить описанные ранее случаи горизонтального переноса LTR-ретротранспозонов семейства *RIRE1*

между видами рода *Oryza* (Roulin *et al.*, 2008). Высокая частота горизонтальных переносов (в горизонтальный перенос вовлечено 7 видов) противоречит гипотезе о передаче напрямую от растения к растению, так как данные виды имеют разный ареал обитания. Также невозможно объяснить данное явление как результат семи независимых межвидовых гибридизаций. Еще одна гипотеза предполагает участие вектора в горизонтальном переносе между видами. У животных предполагаемыми векторами, вовлеченными в горизонтальный перенос, могут являться бактерии, грибы или любые внутриклеточные паразиты (Kondo *et al.*, 2002; Shen *et al.*, 2003). Вирусы могут выступать в качестве векторов горизонтального переноса у животных. Так, было показано, что *SINE*-элемент может переноситься из генома рептилии в геном вируса (рохвируса) и, возможно, далее – в геном млекопитающих (Piskurek, Okada, 2007). В случае горизонтального переноса мобильных элементов растений на данный момент не выявлено векторов, но предполагается, что горизонтальный перенос может происходить аналогично. Более того, некоторые паразитические насекомые могут быть потенциальными векторами, но данная гипотеза требует экспериментальных подтверждений (Fortune *et al.*, 2008).

Работа была поддержана Государственным контрактом Министерства образования и науки Российской Федерации (№ П1044 от 31.05.2010).

### Литература

- Васильева Л.А., Выхристюк О.В., Антоненко О.В., Захаров И.К. Индукция транспозиций мобильных генетических элементов в геноме *Drosophila melanogaster* различными стрессовыми факторами // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 3/4. С. 662–671.
- Чересиз С.В., Юрченко Н.Н., Иванников А.В., Захаров И.К. Мобильные элементы и стресс // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 217–242.
- Adamson C.S., Jones I.M. The molecular basis of HIV capsid assembly – five years of progress // Rev. Med. Virol. 2004. V. 14. P. 107–121.
- Aeby P., Spicher A., de Chastonay Y. *et al.* Structure and genomic organization of proretrovirus-like elements partially eliminated from the somatic genome of *Ascaris lumbricoides* // EMBO J. 1986. V. 5. P. 3353–3360.
- Alberola T.M., de Frutos R. Molecular structure of a gypsy element of *Drosophila subobscura* (gypsyDs) constituting a degenerate form of insect retroviruses // Nucl. Acids Res. 1996. V. 24. P. 914–923.
- Ananiev E.V., Phillips R.L., Rines H.W. Chromosome specific molecular organization of maize (*Zea mays* L.) centromeric regions // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 13073–13078.
- Anxolabehere D., Kidwell M.G., Periquet G. Molecular characteristics of diverse populations are consistent with the hypothesis of a recent invasion of *Drosophila melanogaster* by mobile P elements // Mol. Biol. Evol. 1988. V. 5. P. 252–269.
- Beguiristain T., Grandbastien M.A., Puigdomènech P., Casacuberta J.M. Three *Tnt1* subfamilies show different stress-associated patterns of expression in tobacco. Consequences for retrotransposon control and evolution in plants // Plant Physiol. 2001. V. 127. P. 212–221.
- Bennetzen J.L. Transposable element contributions to plant gene and genome evolution // Plant Mol. Biol. 2000. V. 42. P. 251–269.
- Bennetzen J.L., Ma J., Devos K.M. Mechanisms of recent genome size variation in flowering plants // Ann. Bot. 2005. V. 95. P. 127–132.
- Berghthorsson U., Richardson A.O., Young G.J. *et al.* Massive horizontal transfer of mitochondrial genes from diverse land plant donors to the basal angiosperm *Amborella* // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2004. V. 101. P. 17747–17752.
- Boeke J.D., Corces V.G. Transcription and reverse-transcription of retrotransposons // Annu. Rev. Microbiol. 1989. V. 43. P. 403–434.
- Boutabout M., Wilhelm M., Wilhelm F.X. DNA synthesis fidelity by the reverse transcriptase of the yeast retrotransposon Ty1 // Nucl. Acids Res. 2001. V. 29. P. 2217–2222.
- Bowen N.J., McDonald J.F. Genomic analysis of *Caenorhabditis elegans* reveals ancient families of retroviral-like elements // Genome Res. 1999. V. 9. P. 924–935.
- Brandes A., Heslop-Harrison J.S., Kamm A. *et al.* Comparative analysis of the chromosomal and genomic organization of *Ty1-copia*-like retrotransposons in pteridophytes, gymnosperms and angiosperms // Plant Mol. Biol. 1997. V. 33. P. 11–21.
- Briggs J.A., Simon M.N., Gross I. *et al.* The stoichiometry of GAG protein in HIV-1 // Nat. Struct. Mol. Biol. 2004. V. 11. P. 672–675.
- Bruggmann R., Bharti A.K., Gundlach H. *et al.* Uneven chromosome contraction and expansion in the maize genome // Genome Res. 2006. V. 16. P. 1241–1251.
- Brunel C., Marquet R., Romby P., Ehresmann C. RNA looploop interactions as dynamic functional motifs // Biochimie. 2002. V. 84. P. 925–944.



- Chalvet F., Teyssset L., Terzian C. *et al.* Proviral amplification of the gypsy endogenous retrovirus of *Drosophila melanogaster* involves env-independent invasion of the female germline // EMBO J. 1999. V. 18. P. 2659–2669.
- Charlesworth B., Sniegowski P., Stephan W. The evolutionary dynamics of repetitive DNA in eukaryotes // Nature. 1994. V. 371. P. 215–220.
- Cheng X., Zhang D., Cheng Z. *et al.* A new family of *Ty1-copia*-like retrotransposons originated in the tomato genome by a recent horizontal transfer event // Genetics. 2009. V. 181. P. 1183–1193.
- Clark J.B., Kidwell M.G. A phylogenetic perspective on *P* transposable element evolution in *Drosophila* // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 11428–11433.
- Cook J.M., Martin J., Lewin A. *et al.* Systematic screening of *Anopheles mosquito* genomes yields evidence for a major clade of *Pao*-like retrotransposons // Insect Mol. Biol. 2000. V. 9. P. 109–117.
- Copeland C.S., Mann V.H., Morales M.E. *et al.* The *Sinbad* retrotransposon from the genome of the human blood fluke, *Schistosoma mansoni*, and the distribution of related *Pao*-like elements // BMC Evol. Biol. 2005. V. 5. P. 20.
- Cristofari G., Bampi C., Wilhelm M. *et al.* A 5'-3' long-range interaction in *Ty1* RNA controls its reverse transcription and retrotransposition // EMBO J. 2002. V. 21. P. 4368–4379.
- Darlix J.L., Gabus C., Nugeyre M.T. *et al.* *Cis* elements and *trans*-acting factors involved in the RNA dimerization of the human immunodeficiency virus HIV-1 // J. Mol. Biol. 1990. V. 216. P. 689–699.
- de Almeida L.M., Carareto C.M. Multiple events of horizontal transfer of the *Minos* transposable element between *Drosophila* species // Mol. Phylogenet. Evol. 2005. V. 35. P. 583–594.
- Der J.P., Barker M.S., Wickett N.J. *et al.* *De novo* characterization of the gametophyte transcriptome in bracken fern, *Pteridium aquilinum* // BMC Genomics. 2011. V. 12. P. 99.
- Devos K.M., Brown J.K., Bennetzen J.L. Genome size reduction through illegitimate recombination counteracts genome expansion in Arabidopsis // Genome Res. 2002. V. 12. P. 1075–1079.
- Docking T.R., Saad F.E., Elliott M.C., Schoen D.J. Retrotransposon sequence variation in four asexual plant species // J. Mol. Evol. 2006. V. 62. P. 375–387.
- Du J., Tian Z., Bowen N.J. *et al.* Bifurcation and enhancement of autonomous-nonautonomous retrotransposon partnership through LTR Swapping in soybean // Plant Cell. 2010. V. 22. P. 48–61.
- Eckert A.J., Hall B.D. Phylogeny, historical biogeography, and patterns of diversification for *Pinus* (Pinaceae): phylogenetic tests of fossil-based hypotheses // Mol. Phylogenet. Evol. 2006. V. 40. P. 166–182.
- Eickbush T.H., Jamburuthugoda V.K. The diversity of retrotransposons and the properties of their reverse transcriptases // Virus Res. 2008. V. 134. P. 221–234.
- Emberton J., Ma J., Yuan Y. *et al.* Gene enrichment in maize with hypomethylated partial restriction (HMPR) libraries // Genome Res. 2005. V. 15. P. 1441–1446.
- Evans M.J., Bacharach E., Goff S.P. RNA sequences in the Moloney murine leukemia virus genome bound by the GAG precursor protein in the yeast three-hybrid system // J. Virol. 2004. V. 78. P. 7677–7684.
- Feng Y.X., Moore S.P., Garfinkel D.J., Rein A. The genomic RNA in *Ty1* virus-like particles is dimeric // J. Virol. 2000. V. 74. P. 10819–10821.
- Flavell A.J., Dunbar E., Anderson R. *et al.* *Ty1-copia* group retrotransposons are ubiquitous and heterogeneous in higher plants // Nucl. Acids Res. 1992a. V. 20. P. 3639–3644.
- Flavell A.J., Smith D.B., Kumar A. Extreme heterogeneity of *Ty1-copia* group retrotransposons in plants // Mol. Gen. Genet. 1992b. V. 231. N 2. P. 233–242.
- Fortune P.M., Roulin A., Panaud O. Horizontal transfer of transposable elements in plants // Commun. Integr. Biol. 2008. V. 1. P. 74–77.
- Francki M.G. Identification of *Bilby*, a diverged centromeric *Ty1-copia* retrotransposon family from cereal rye (*Secale cereale* L.) // Genome. 2001. V. 44. P. 266–274.
- Friant S., Heyman T., Bystroem A.S. *et al.* Interactions between *Ty1* retrotransposon RNA and the T and D regions of the tRNA<sup>iMet</sup> primer are required for initiation of reverse transcription *in vivo* // Mol. Cell. Biol. 1998. V. 18. P. 799–806.
- Friesen N., Brandes A., Heslop-Harrison J.S. Diversity, origin, and distribution of retrotransposons (*gypsy* and *copia*) in conifers // Mol. Biol. Evol. 2001. V. 18. P. 1176–1188.
- Fu H., Dooner H.K. Intraspecific violation of genetic colinearity and its implications in maize // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2002. V. 99. P. 9573–9578.
- Gao X., Havecker E.R., Baranov P.V. *et al.* Translational recoding signals between gag and pol in diverse LTR retrotransposons // RNA. 2003. V. 9. P. 1422–1430.
- Gbadegesin M.A., Wills M.A., Beeching J.R. Diversity of LTR-retrotransposons and Enhancer/Suppressor Mutator-like transposons in cassava (*Manihot esculenta* Crantz) // Mol. Genet. Genomics. 2008. V. 280. P. 305–317.
- Georgiev G.P. Mobile genetic elements in animal cells and their biological significance // Eur. J. Biochem. 1984. V. 145. P. 203–220.
- Geyer P.K., Spana C., Corces V.G. On the molecular mechanism of *gypsy*-induced mutations at the yellow locus of *Drosophila melanogaster* // EMBO J. 1986. V. 5. P. 2657–2662.

- Giedroc D.P., Theimer C.A., Nixon P.L. Structure, stability and function of RNA pseudoknots involved in stimulating ribosomal frameshifting // *J. Mol. Biol.* 2000. V. 298. P. 167–185.
- Gorinsek B., Gubensek F., Kordis D. Evolutionary genomics of chromoviruses in eukaryotes // *Mol. Biol. Evol.* 2004. V. 21. P. 781–798.
- Grandbastien M.A. Activation of plant retrotransposons under stress conditions // *Trends in Plant Sci.* 1998. V. 3. P. 181–187.
- Grandbastien M.A. Retrotransposons of plants // *Encyclopedia of Virology*, 3rd ed. Elsevier, Oxford (UK). 2008. V. 5. P. 428–436.
- Grandbastien M.A., Spielmann A., Caboche M. *Tnt1*, a mobile retroviral-like transposable element of tobacco isolated by plant cell genetics // *Nature*. 1989. V. 337. P. 376–380.
- Hartl D.L., Lohe A.R., Lozovskaya E.R. Modern thoughts on an ancient mariner: function, evolution, regulation // *Annu. Rev. Genet.* 1997. V. 31. P. 337–358.
- Havecker E.R., Gao X., Voytas D.F. The diversity of LTR retrotransposons // *Genome Biol.* 2004. V. 5. P. 225.
- Havecker E.R., Gao X., Voytas D.F. The Sireviruses, a plant-specific lineage of the *Ty1/copia* retrotransposons, interact with a family of proteins related to dynein light chain 8 // *Plant Physiol.* 2005. V. 139. P. 857–868.
- He P., Ma Y., Zhao G. *et al.* *FaRE1*: a transcriptionally active *Ty1-copia* retrotransposon in strawberry // *J. Plant Res.* 2010. V. 123. P. 707–714.
- Hedges S.B. The origin and evolution of model organisms // *Nat. Rev. Genet.* 2002. V. 3. P. 838–849.
- Heredia F., Loreto E.L., Valente V.L. Complex evolution of *gypsy* in *Drosophilid* species // *Mol. Biol. Evol.* 2004. V. 21. P. 1831–1842.
- Hirochika H., Hirochika R. *Ty1-copia* group retrotransposons as ubiquitous components of plant genomes // *Jpn. J. Genet.* 1993. V. 68. P. 35–46.
- Hirochika H., Sugimoto K., Otsuki Y. *et al.* Retrotransposons of rice involved in mutations induced by tissue culture // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1996. V. 93. P. 7783–7788.
- Hu W.S., Bowman E.H., Delviks K.A., Pathak V.K. Homologous recombination occurs in a distinct retroviral subpopulation and exhibits high negative interference // *J. Virol.* 1997. V. 71. P. 6028–6036.
- Hu W., Das O.P., Messing J. *Zeon-1*, a member of a new maize retrotransposon family // *Mol. Gen. Genet.* 1995. V. 248. P. 471–480.
- Hull R., Covey S.N. Retroelements: propagation and adaptation // *Virus Genes.* 1995. V. 11. P. 105–118.
- Hull R., Harper G., Lockhart B. Viral sequences integrated into plant genomes // *Trends Plant Sci.* 2000. V. 5. P. 362–365.
- Jaaskelainen M.J., Mykkanen A.H., Arna T. *et al.* Retrotransposon *BARE-1*: expression of encoded proteins and formation of virus-like particles in barley cells // *Plant J.* 1999. V. 20. P. 413–422.
- Jin Y.K., Bennetzen J.L. Structure and coding properties of *Bs1*, a maize retrovirus-like transposon // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1989. V. 86. P. 6235–6239.
- Jordan I.K., Matyunina L.V., McDonald J.F. Evidence for the recent horizontal transfer of long terminal repeat retrotransposon // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1999. V. 96. P. 12621–12625.
- Kalendar R., Tanskanen J., Immonen S. *et al.* Genome evolution of wild barley (*Hordeum spontaneum*) by *BARE-1* retrotransposon dynamics in response to sharp microclimatic divergence // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2000. V. 97. P. 6603–6607.
- Kalendar R., Vicent C.M., Peleg O. *et al.* Large retrotransposon derivatives: abundant, conserved but non-autonomous retroelements of barley and related genomes // *Genetics.* 2004. V. 166. P. 1437–1450.
- Kamm A., Doudrick R.L., Heslop-Harrison J.S., Schmidt T. The genomic and physical organization of *Ty1-copia*-like sequences as a component of large genomes in *Pinus elliottii* var. *elliottii* and other gymnosperms // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1996. V. 93. P. 2708–2713.
- Kentner E.K., Arnold M.L., Wessler S.R. Characterization of high-copy-number retrotransposons from the large genomes of the Louisiana iris species and their use as molecular markers // *Genetics.* 2003. V. 164. P. 685–697.
- Kidwell M.G. Horizontal transfer // *Curr. Opin. Genet. Dev.* 1992. V. 2. P. 868–873.
- Kimura Y., Tosa Y., Shimada S. *et al.* *OARE-1*, a *Ty1-copia* retrotransposon in oat activated by abiotic and biotic stresses // *Plant Cell Physiol.* 2001. V. 42. P. 1345–1354.
- Khoshoo T.N. Polyploidy in gymnosperms // *Evolution.* 1959. V. 13. P. 24–39.
- Khoshoo T.N. Chromosome numbers in gymnosperms // *Silvae Genet.* 1961. V. 1. P. 1–9.
- Kondo N., Nikoh N., Ljichi N. *et al.* Genome fragment of *Wolbachia* endosymbiont transferred to X chromosome of host insect // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2002. V. 99. P. 4280–4285.
- Kossack D.S., Kinlaw C.S. *IFG*, a *gypsy*-like retrotransposon in *Pinus* (Pinaceae), has an extensive history in pines // *Plant Mol. Biol.* 1999. V. 39. P. 417–426.
- Kovalchuk A., Senam S., Mauersberger S., Barth G. *Ty16*, a novel *Ty3/gypsy*-like retrotransposon in the genome of the dimorphic fungus *Yarrowia lipolytica* // *Yeast.* 2005. V. 22. P. 979–991.
- Kumar A., Bennetzen J.L. Plant retrotransposons // *Annu. Rev. Genet.* 1999. V. 33. P. 479–532.
- Kumekawa N., Ohtsubo E., Ohtsubo H. Identification and phylogenetic analysis of *gypsy*-type retrotransposons in the plant kingdom // *Genes. Genet. Syst.* 1999. V. 74. P. 299–307.

- Laten H.M. Phylogenetic evidence for *Ty1-copia*-like endogenous retroviruses in plant genomes // *Genetica*. 1999. V. 107. P. 87–93.
- Laten H.M., Havecker E.R., Farmer L.M., Voytas D.F. *SIRE1*, an endogenous retrovirus family from *Glycine max*, is highly homogeneous and evolutionarily young // *Mol. Biol. Evol.* 2003. V. 20. P. 1222–1230.
- Laten H.M., Majumdar A., Gaucher E.A. *SIRE-1*, a *copia/Ty1*-like retroelement from soybean, encodes a retroviral envelope-like protein // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1998. V. 95. P. 6897–6902.
- Lecher P., Bucheton A., Pélisson A. Expression of the *Drosophila* retrovirus *gypsy* as ultrastructurally detectable particles in the ovaries of flies carrying a permissive flamenco allele // *J. Gen. Virol.* 1997. V. 78. P. 2379–2388.
- Lee D., Ellis T.H.N., Turner L. *et al.* A *copia*-like element in *Pisum* demonstrates the uses of disperse sequences in genetic analysis // *Plant Mol. Biol.* 1990. V. 15. P. 707–722.
- Levin H.L. A novel mechanism of self-primed reverse transcription defines a new family of retroelements // *Mol. Cell. Biol.* 1995. V. 15. P. 3310–3317.
- Li Z.Y., Chen S.Y., Zheng X.W., Zhu L.H. Identification and chromosomal localization of a transcriptionally active retrotransposon of *Ty3-gypsy* type in rice // *Genome*. 2000. V. 43. P. 404–408.
- Linares C., Loarce Y., Serna A., Fominaya A. Isolation and characterization of two novel retrotransposons of the *Ty1-copia* group in oat genomes // *Chromosoma*. 2001. V. 110. P. 115–123.
- 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. P. 706–713.
- Lindauer A., Fraser D., Brüderlein M., Schmitt R. Reverse transcriptase families and a *copia*-like retrotransposon, *Osser*, in the green alga *Volvox carteri* // *FEBS Lett.* 1993. V. 319. P. 261–266.
- Lippman Z., Gendrel A.V., Black M. *et al.* Role of transposable elements in heterochromatin and epigenetic control // *Nature*. 2004. V. 430. P. 471–476.
- Llaca V., Messing J. Amplicons of maize *zein* genes are conserved within genic but expanded and constricted in intergenic regions // *Plant J.* 1998. V. 15. P. 211–220.
- Llorens C., Futami R., Covelli L. *et al.* The Gypsy Database (GyDB) of Mobile Genetic Elements: Release 2.0 *Nucl. Acids Res. (NARESE)* (2011) 39 (suppl 1): D70–D74 doi: 10.1093/nar/gkq1061 (<http://gydb.org/index.php/Ty3/Gypsy#CRM>).
- Llorens C., Mucoz-Pomer A., Bernad L. *et al.* Network dynamics of eukaryotic LTR retroelements beyond phylogenetic trees // *Biol. Direct.* 2009. V. 4. P. 41.
- L’Homme Y., Séguin A., Tremblay F.M. Different classes of retrotransposons in coniferous spruce species // *Genome*. 2000. V. 43. P. 1084–1089.
- Ma J., Devos K.M., Bennetzen J.L. Analyses of LTR-retrotransposon structures reveal recent and rapid genomic DNA loss in rice // *Genome Res.* 2004. V. 14. P. 860–869.
- Madsen L.H., Fukai E., Radutoiu S. *et al.* *LORE1*, an active low-copy-number *Ty3-gypsy* retrotransposon family in the model legume *Lotus japonicus* // *Plant J.* 2005. V. 44. P. 372–381.
- Malik H.S., Eickbush T.H. Modular evolution of the integrase domain in the *Ty3/gypsy* class of LTR retrotransposons // *J. Virol.* 1999. V. 73. P. 5186–5190.
- Malik H.S., Eickbush T.H. Phylogenetic analysis of ribonuclease H domains suggests a late, chimeric origin of LTR retrotransposable elements and retroviruses // *Genome Res.* 2001. V. 11. P. 1187–1197.
- Manninen I., Schulman A.H. *BARE-1*, a *copia*-like retroelement in barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Plant Mol. Biol.* 1993. V. 22. P. 829–846.
- Mao L., Begum D., Goff S.A., Wing R.A. Sequence and analysis of the tomato *JOINTLESS* locus // *Plant Physiol.* 2001. V. 126. P. 1331–1340.
- Marillonnet S., Wessler S.R. Extreme structural heterogeneity among the members of a maize retrotransposon family // *Genetics*. 1998. V. 150. P. 1245–1256.
- Marquet R., Baudin F., Gabus C. *et al.* Dimerization of human immunodeficiency virus (type 1) RNA: stimulation by cations and possible mechanism // *Nucl. Acids Res.* 1991. V. 19. P. 2349–2357.
- Matsuoka Y., Tsunewaki K. Wheat retrotransposon families identified by reverse transcriptase domain analysis // *Mol. Biol. Evol.* 1996. V. 13. P. 1384–1392.
- Matsuoka Y., Tsunewaki K. Presence of wheat retrotransposons in *Gramineae* species and the origin of wheat retrotransposon families // *Genes Genet. Syst.* 1997. V. 72. P. 335–343.
- Matsuoka Y., Tsunewaki K. Evolutionary dynamics of *Ty1-copia* group retrotransposons in grass shown by reverse transcriptase domain analysis // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 208–217.
- Meignin C., Bailly J.L., Arnaud F. *et al.* The 50 untranslated region and Gag product of *Idefix*, a long terminal repeat-retrotransposon from *Drosophila melanogaster*, act together to initiate a switch between translated and untranslated states of the genomic mRNA // *Mol. Cell Biol.* 2003. V. 23. P. 8246–8254.
- Melayah D., Bonnivard E., Chalhoub B. *et al.* The mobility of the tobacco *Tnt1* retrotransposon correlates with its transcriptional activation by fungal factors // *Plant J.* 2001. V. 28. P. 159–168.
- Mhiri C., Morel J.B., Casacuberta J.M. *et al.* The promoter of the tobacco *Tnt1* retrotransposon is induced by wounding and by abiotic stress // *Plant Mol. Biol.* 1997. V. 33. P. 257–266.

- Mikkelsen J.G., Pedersen F.S. Genetic reassortment and patch repair by recombination in retroviruses // *J. Biomed. Sci.* 2000. V. 7. P. 77–99.
- Millar C.I. Early evolution of pines // *Ecology and Biogeography of Pinus* / Ed. D.M. Richardson. Cambridge Univ. Press, 1998. P. 69–91.
- Mougeot J.L., Richardson-Milazi S., Brooks B.R. Whole-genome association studies of sporadic amyotrophic lateral sclerosis: are retroelements involved? // *Trends Mol. Med.* 2009. V. 15. P. 148–158.
- Mower J.P., Stefanović S., Young G.J., Palmer J.D. Plant genetics: gene transfer from parasitic to host plants // *Nature*. 2004. V. 432. P. 165–166.
- Murray B.G. Nuclear DNA amount in gymnosperms // *Ann. Bot.* 1998. V. 82. P. 3–15.
- Nakajima R., Noma K., Ohtsubo H., Ohtsubo E. Identification and characterization of two tandem repeat sequences (*TrsB* and *TrsC*) and a retrotransposon (*RIRE1*) as genome-general sequences in rice // *Genes. Genet. Syst.* 1996. V. 71. P. 373–382.
- Neumann P., Pozarkova D., Macas J. Highly abundant pea LTR retrotransposon *Ogre* is constitutively transcribed and partially spliced // *Plant Mol. Biol.* 2003. V. 53. P. 399–410.
- Novikova O., Mayorov V., Smyshlyaev G. *et al.* Novel clades of chromodomain-containing *Gypsy* LTR retrotransposons from mosses (Bryophyta) // *Plant J.* 2008. V. 56. P. 562–574.
- Novikova O., Smyshlyaev G., Blinov A. Evolutionary genomics revealed interkingdom distribution of *Tcn1*-like chromodomain-containing *Gypsy* LTR retrotransposons among fungi and plants // *BMC Genomics*. 2010. V. 11. P. 231.
- Nozue K., Kanegae T., Wada M. A full length *Ty3/gypsy*-type retrotransposon in the fern *Adiantum* // *J. Plant Res.* 1997. V. 110. P. 495–499.
- Paillart J.C., Shehu-Xhilaga M., Marquet R., Mak J. Dimerization of retroviral RNA genomes: an inseparable pair // *Nat. Rev. Microbiol.* 2004. V. 2. P. 461–472.
- Panstruga R., Buschges R., Piffanelli P., Schulze-Lefert P. A contiguous 60 kb genomic stretch from barley reveals molecular evidence for gene islands in a monocot genome // *Nucl. Acids Res.* 1998. V. 26. P. 1056–1062.
- Pearce S.R., Pich U., Harrison G. *et al.* The *Ty1-copia* group retrotransposons of *Allium cepa* are distributed throughout the chromosomes but are enriched in the terminal heterochromatin // *Chromosome Res.* 1996. V. 4. P. 357–364.
- Peifer M., Bender W. Sequences of the *gypsy* transposon of *Drosophila* necessary for its effects on adjacent genes // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1988. V. 85. P. 9650–9654.
- Pelissier T., Tutois S., Deragon J.M. *et al.* *Athila*, a new retroelement from *Arabidopsis thaliana* // *Plant Mol. Biol.* 1995. V. 29. P. 441–452.
- Perez-Alegre M., Dubus A., Fernández E. *REMI*, a new type of long terminal repeat retrotransposon in *Chlamydomonas reinhardtii* // *Mol. Cell. Biol.* 2005. V. 25. P. 10628–10638.
- Piegu B., Guyot R., Picault N. *et al.* Doubling genome size without polyploidization: dynamics of retrotransposition-driven genomic expansions in *Oryza australiensis*, a wild relative of rice // *Genome Res.* 2006. V. 16. P. 1262–1269.
- Piskurek O., Okada N. Poxviruses as possible vectors for horizontal transfer of retrotransposons from reptile to mammals // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2007. V. 104. P. 12046–12051.
- Presting G.G., Malysheva L., Fuchs J., Schubert I. A *Ty3/gypsy* retrotransposon-like sequence localizes to the centromeric regions of cereal chromosomes // *Plant J.* 1998. V. 16. P. 721–728.
- Preston B.D. Error-prone retrotransposition: rime of the ancient mutators // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1996. V. 93. P. 7427–7431.
- Pouteau S., Grandbastien M.A., Boccara M. Microbial elicitors of plant defence responses activate transcription of a retrotransposon // *Plant J.* 1994. V. 5. P. 535–542.
- Pouteau S., Huttner E., Grandbastien M.A., Caboche M. Specific expression of the tobacco *Tnt1* retrotransposon in protoplasts // *EMBO J.* 1991. V. 10. P. 1911–1918.
- Powell J.R., Gleason J.M. Codon usage and the origin of *P* elements // *Mol. Biol. Evol.* 1996. V. 13. P. 278–279.
- Qiu Y.L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F. *et al.* The earliest angiosperms: evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genomes // *Nature*. 1999. V. 402. P. 404–407.
- Ramallo E., Kalendar R., Schulman A.H., Martínez-Izquierdo J.A. *Reme1*, a *Copia* retrotransposon in melon, is transcriptionally induced by UV light // *Plant Mol. Biol.* 2008. V. 66. P. 137–150.
- Raven P.H., Evert R.F., Eichhorn S.E. *Biology of Plants*. 7th ed. N.Y.: W.H. Freeman and Co, 2005.
- Rensing S.A., Fritzosky D., Lang D., Reski R. Protein encoding genes in an ancient plant: analysis of codon usage, retained genes and splice sites in a moss, *Physcomitrella patens* // *BMC Genomics*. 2005. V. 6. P. 43.
- Reski R., Frank W. Moss (*Physcomitrella patens*) functional genomics – Gene discovery and tool development, with implications for crop plants and human health. *Brief Funct.* // *Genomic Proteomic.* 2005. V. 4. P. 48–57.
- Rico-Cabanas L., Martínez-Izquierdo J.A. *CIRE1*, a novel transcriptionally active *Ty1-copia* retrotransposon from *Citrus sinensis* // *Mol. Genet. Genomics*. 2007. V. 277. P. 365–377.

- Robertson H.M., Lamp D.J. Recent horizontal transfer of a *mariner* transposable element among and between Diptera and Neuroptera // *Mol. Biol. Evol.* 1995. V. 12. P. 850–862.
- Robertson H.M., MacLeod E.G. Five major subfamilies of *mariner* transposable elements in insects, including the Mediterranean fruit fly, and related arthropods // *Insect Mol. Biol.* 1993. V. 2. P. 125–139.
- Rocheta M., Cordeiro J., Oliveira M., Miguel C. *PpRT1*: the first complete *gypsy*-like retrotransposon isolated in *Pinus pinaster* // *Planta*. 2007. V. 225. P. 551–562.
- Rostoks N., Park Y.J., Ramakrishna W. *et al.* Genomic sequencing reveals gene content, genomic organization, and recombination relationships in barley // *Funct. Integr. Genomics*. 2002. V. 2. P. 51–59.
- Roulin A., Piegu B., Wing R.A., Panaud O. Evidence of multiple horizontal transfers of the long terminal repeat retrotransposon *RIRE1* within the genus *Oryza* // *Plant J.* 2008. V. 53. P. 950–959.
- Roy C., Tounekti N., Mougél M. *et al.* An analytical study of the dimerization of *in vitro* generated RNA of Moloney murine leukemia virus MoMuLV // *Nucl. Acids Res.* 1990. V. 18. P. 7287–7292.
- Sabot F., Guyot R., Wicker T. *et al.* Updating transposable element annotations from large wheat genomic sequences reveals diverse activities and gene association of elements // *Mol. Genet. Genomics*. 2005a. V. 274. P. 119–130.
- Sabot F., Schulman A.H. Parasitism and the retrotransposon life cycle in plants: a hitchhiker's guide to the genome // *Heredity*. 2006. V. 97. P. 381–388.
- Sabot F., Simon D., Bernard M. Plant transposable elements, with an emphasis on grass species // *Euphytica*. 2004. V. 139. P. 227–247.
- Sabot F., Sourdille P., Bernard M. Advent of a new retrotransposon structure: the long form of the *Veju* elements // *Genetica*. 2005b. V. 125. P. 325–332.
- Sabot F., Sourdille P., Chantret N., Bernard M. *Morgane*, a new LTR retrotransposon group, and its subfamilies in wheats // *Genetica*. 2006. DOI: 10.1007/S10709-006-0016-3.
- SanMiguel P., Gaut B.S., Tikhonov A. *et al.* The paleontology of intergene retrotransposons of maize // *Nat. Genet.* 1998. V. 20. P. 43–45.
- SanMiguel P., Ramakrishna W., Bennetzen J.L. *et al.* Transposable elements, genes and recombination in a 215-kb contig from wheat chromosome 5A(m) // *Funct. Integr. Genomics*. 2002. V. 2. P. 70–80.
- SanMiguel P., Tikhonov A., Jin Y.K. *et al.* Nested retrotransposons in the intergenic regions of the maize genome // *Science*. 1996. V. 274. P. 765–768.
- Sanz-Alferez S., SanMiguel P., Jin Y.K. *et al.* Structure and evolution of the *Cinful* retrotransposon family of maize // *Genome*. 2003. V. 46. P. 745–752.
- Sentry J.W., Smyth D.R. An element with long terminal repeats and its variant arrangements in the genome of *Lilium henryi* // *Mol. Gen. Genet.* 1989. V. 215. P. 349–354.
- Shen Z., Denton M., Mutti N. *et al.* Polygalacturonase from Sitophilusoryzae: possible horizontal transfer of a pectinase gene from fungi to weevils // *J. Insect Sci.* 2003. V. 3. P. 24.
- Shields D.C., Sharp P.M. Evidence that mutation patterns vary among *Drosophila* transposable elements // *J. Mol. Biol.* 1989. V. 207. P. 843–846.
- Shirasu K., Schulman A.H., Lahaye T., Schulze-Lefert P. A contiguous 66-kb barley DNA sequence provides evidence for reversible genome expansion // *Genome Res.* 2000. V. 10. P. 908–915.
- Silva J.C., Kidwell M.G. Horizontal transfer and selection in the evolution of *P* elements // *Mol. Biol. Evol.* 2000. V. 17. P. 1542–1557.
- Silva J.C., Kidwell M.G. Evolution of *P* elements in natural populations of *Drosophila willistoni* and *D. sturtevantii* // *Genetics*. 2004. V. 168. P. 1323–1335.
- Silva J.C., Loreto E.L., Clark J.B. Factors that affect the horizontal transfer of transposable elements // *Curr. Issues Mol. Biol.* 2004. V. 6. P. 57–71.
- Stenoien H.K. Compact genes are highly expressed in the moss *Physcomitrella patens* // *J. Evol. Biol.* 2007. V. 20. P. 1223–1229.
- Stewart W.N., Rothwell G.W. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. 2nd ed. Cambridge, England: Cambridge Univ. Press, 1993.
- Stuart-Rogers C., Flavell A.J. The evolution of *Ty1-copia* group retrotransposons in gymnosperms // *Mol. Biol. Evol.* 2001. V. 18. P. 155–163.
- Sugimoto K., Takeda S., Hirochika H. MYB-related transcription factor NtMYB2 induced by wounding and elicitors is a regulator of the tobacco retrotransposon *Tto1* and defense-related genes // *Plant Cell*. 2000. V. 12. P. 2511–2528.
- Suoniemi A., Tanskanen J., Schulman A.H. *Gypsy*-like retrotransposons are widespread in the plant kingdom // *Plant J.* 1998. V. 13. P. 699–705.
- Syomin B.V., Kandror K.V., Semakin A.B. *et al.* Presence of the *gypsy* (*MDG4*) retrotransposon in extracellular virus-like particles // *FEBS Lett.* 1993. V. 323. P. 285–288.
- Takeda S., Sugimoto K., Otsuki H., Hirochika H. Transcriptional activation of the tobacco retrotransposon *Tto1* by wounding and methyl jasmonate // *Plant Mol. Biol.* 1998. V. 36. P. 365–376.
- Takeda S., Sugimoto K., Otsuki H., Hirochika H. A 13-bp *cis*-regulatory element in the LTR promoter of the tobacco retrotransposon *Tto1* is involved in responsiveness to tissue culture, wounding, methyl jasmonate and fungal elicitors // *Plant J.* 1999. V. 18. P. 383–393.
- Tarchini R., Biddle P., Wineland R. *et al.* The complete sequence of 340 kb of DNA around the rice *ADH1*-

- ADH2* regions reveals interrupted colinearity with maize chromosome 4 // *Plant Cell*. 2000. V. 12. P. 381–391.
- Terzian C., Ferraz C., Demaille J., Bucheton A. Evolution of the *Gypsy* endogenous retrovirus in the *Drosophila melanogaster* subgroup // *Mol. Biol. Evol.* 2000. V. 17. P. 908–914.
- Thomson K.G., Thomas J.E., Dietzgen R.G. Retrotransposon-like sequences integrated into the genome of pineapple, *Ananas comosus* // *Plant Mol. Biol.* 1998. V. 38. P. 461–465.
- Vanderwiel P.L., Voyatas D., Wendel J.F. *Copia*-like retrotransposable element evolution in diploid and polyploid cotton (*Gossypium* L.) // *J. Mol. Evol.* 1993. V. 36. P. 429–447.
- van Leeuwen H., Monfort A., Zhang H.B., Puigdomenech P. Identification and characterisation of a melon genomic region containing a resistance gene cluster from a constructed BAC library. Microcolinearity between *Cucumis melo* and *Arabidopsis thaliana* // *Plant Mol. Biol.* 2003. V. 51. P. 703–718.
- Vazquez-Manrique R.P., Hernández M., Martínez-Sebastián M.J., de Frutos R. Evolution of *gypsy* endogenous retrovirus in the *Drosophila obscura* species group // *Mol. Biol. Evol.* 2000. V. 17. P. 1185–1193.
- Vernhettes S., Grandbastien M.A., Casacuberta J.M. *In vivo* characterization of transcriptional regulatory sequences involved in the defence-associated expression of the tobacco retrotransposon *Tnt1* // *Plant Mol. Biol.* 1997. V. 35. P. 673–679.
- Vernhettes S., Grandbastien M.A., Casacuberta J.M. The evolutionary analysis of the *Tnt1* retrotransposon in *Nicotiana* species reveals the high variability of its regulatory sequences // *Mol. Biol. Evol.* 1998. V. 15. P. 827–836.
- Vicient C.M., Kalendar R., Anamthawat-Jynsson K., Schulman A.H. Structure, functionality, and evolution of the *BARE-1* retrotransposon of barley // *Genetica*. 1999. V. 107. P. 53–63.
- Vicient C.M., Kalendar R., Schulman A.H. Variability, recombination and mosaic evolution of the barley *BARE-1* retrotransposon // *J. Mol. Evol.* 2005. V. 61. P. 275–291.
- Vitte C., Panaud O. LTR retrotransposons and flowering plant genome size: emergence of the increase/decrease model // *Cytogenet. Genome Res.* 2005. V. 110. P. 91–107.
- Voytas D.F., Ausubel F.M. A *copia*-like transposable element family in *Arabidopsis thaliana* // *Nature*. 1988. V. 336. P. 242–244.
- Voytas D.F., Cummings M.P., Koniczny A. *et al.* *copia*-like retrotransposons are ubiquitous among plants // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1992. V. 89. P. 7124–7128.
- Voytas D.F., Koniczny A., Cummings M.P., Ausubel F.M. The structure, distribution and evolution of the *Ta1* retrotransposable element family of *Arabidopsis thaliana* // *Genetics*. 1990. V. 126. P. 713–721.
- Wakaniya I., Newton R.J., Johnston J.S., Price H.J. Genome size and environmental factors in the genus *Pinus* // *Am. J. Bot.* 1993. V. 80. P. 1235–1241.
- Weber B., Schmidt T. Nested *Ty3-gypsy* retrotransposons of a single *Beta procumbens* centromere contain a putative chromodomain // *Chromosome Res.* 2009. V. 17. P. 379–396.
- Wei F., Gobelman-Werner K., Morroll S.M. *et al.* The *Mla* (powdery mildew) resistance cluster is associated with three NBS-LRR gene families and suppressed recombination within a 240-kb DNA interval on chromosome 5S (1HS) of barley // *Genetics*. 1999. V. 153. P. 1929–1948.
- Wessler S.R., Bureau T.E., White S.E. LTR-retrotransposons and MITEs: important players in the evolution of plant genomes // *Curr. Opin. Genet. Dev.* 1995. V. 5. P. 814–821.
- Wicker T., Sabot F., Hua-Van A. *et al.* A unified classification system for eukaryotic transposable elements // *Nat. Rev. Genet.* 2007. V. 8. P. 973–982.
- Wicker T., Stein N., Albar L. *et al.* Analysis of a contiguous 211 kb sequence in diploid wheat (*Triticum monococcum* L.) reveals multiple mechanisms of genome evolution // *Plant J.* 2001. V. 26. P. 307–316.
- Wilhelm M., Boutabout M., Heyman T., Wilhelm F.X. Reverse transcription of the yeast *Ty1* retrotransposon: the mode of first strand transfer is either intermolecular or intramolecular // *J. Mol. Biol.* 1999. V. 288. P. 505–510.
- Witte C.P., Le Q.H., Bureau T.E., Kumar A. Terminal-repeat retrotransposons in miniature (TRIM) are involved in restructuring plant genomes // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2001. V. 98. P. 13778–13783.
- Wright D.A., Voytas D.F. Potential retroviruses in plants: *Tat1* is related to a group of *Arabidopsis thaliana* *Ty3/gypsy* retrotransposons that encode envelope-like proteins // *Genetics*. 1998. V. 149. P. 703–715.
- Wright D.A., Voytas D.F. *Athila4* of *Arabidopsis* and *Calypso* of soybean define a lineage of endogenous plant retroviruses // *Genome Res.* 2002. V. 12. P. 122–131.
- Xiong Y., Burke W.D., Eickbush T.H. Pao, a highly divergent retrotransposable element from *Bombyx mori* containing long terminal repeats with tandem copies of the putative R region // *Nucl. Acids Res.* 1993. V. 21. P. 2117–2123.
- Xiong Y., Eickbush T.H. Origin and evolution of retroelements based upon their reverse transcriptase sequences // *EMBO J.* 1990. V. 9. P. 3353–3362.
- Yoshida S., Maruyama S., Nozaki H., Shirasu K. Horizontal gene transfer by the parasitic plant *Striga hermonthica* // *Science*. 2010. V. 328. P. 1128.

## LTR RETROTRANSPOSONS IN PLANTS

I.D. Sormacheva, A.G. Blinov

Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia,

e-mail: sormacheva@bionet.nsc.ru

### Summary

*Ty1/copia* and *Ty3/gypsy* LTR retrotransposons are ubiquitous in plant genomes and may comprise over 50 % of their nuclear DNA content. LTR retrotransposons play a significant role in the structure, evolution, and function of plant genomes. Current knowledge of the distribution and evolution of this group of transposable elements has been obtained mostly from various model organisms, such as *Arabidopsis thaliana*, and species of agronomic interest. The most thoroughly investigated groups of LTR retrotransposons are those present in angiosperms. They include seven distinct families of *Ty3/gypsy* retroelements: *CRM*, *Galadriel*, *Reina*, *Del*, *REM*, *Athila* and *Tat*. The superfamily *Ty1/copia* in plants is represented by four distinct families: *Sire*, *Oryco*, *Retrofit*, and *Tork*. Four widely distributed *Ty3/gypsy* (*CRM*, *Galadriel*, *Reina*, *Del*) and some specific *Ty3/gypsy* (*PpRT1*, *IFG7*, *PtGypsyX1*, *PGGYPSYX1*) and *Ty1/copia* (*TPE1*, *Tpa*, *PtCopiaX1*, *PGCOPIAX1*, *Tgb*) LTR retrotransposon families have been described in gymnosperms. There is little information about the diversity and distribution of LTR retrotransposons in non-seed plants: mosses, lycophytes, and ferns.

Non-seed plants contain retrotransposons evolutionarily distinct from *Ty3/gypsy* retroelements of other plants. A specific group of chromodomain-containing *Ty3/gypsy* retroelements, *Galahad*, was described from ferns, mosses, and lycophytes. Another group of non-seed plant-specific *Ty3/gypsy* retroelements, *Mordred*, was found in ferns and lycophytes. Some chromodomain-containing *gypsy* retroelements from ferns are more closely related to the *CRM* family of the seed plants. *Ty3/gypsy* elements from *Tcn1* family, originally described for fungal genomes, are present in mosses and lycophytes. The diversity and evolution of *Ty1/copia* elements from *non-seed plants* is still poorly understood. Much less is known about the abundance, diversity, and biological significance of LTR retrotransposons in the genomes of green algae (Chlorophyta) and stonewort algae (Charophyta). Only two families of algal LTR retrotransposons are known. *REM* is a single-element family, including *REM1*, a *Ty3/gypsy* LTR retrotransposon from the genome of the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Osser* is the first complete *Ty1/copia*-like retrotransposon described from the colonial green alga *Volvox carteri*.

**Key words:** plants, LTR retrotransposons, horizontal transfer, evolution.