

Eduard Kejnovský + Roman Hobza

EVOLUČNÍ GENOMIKA:

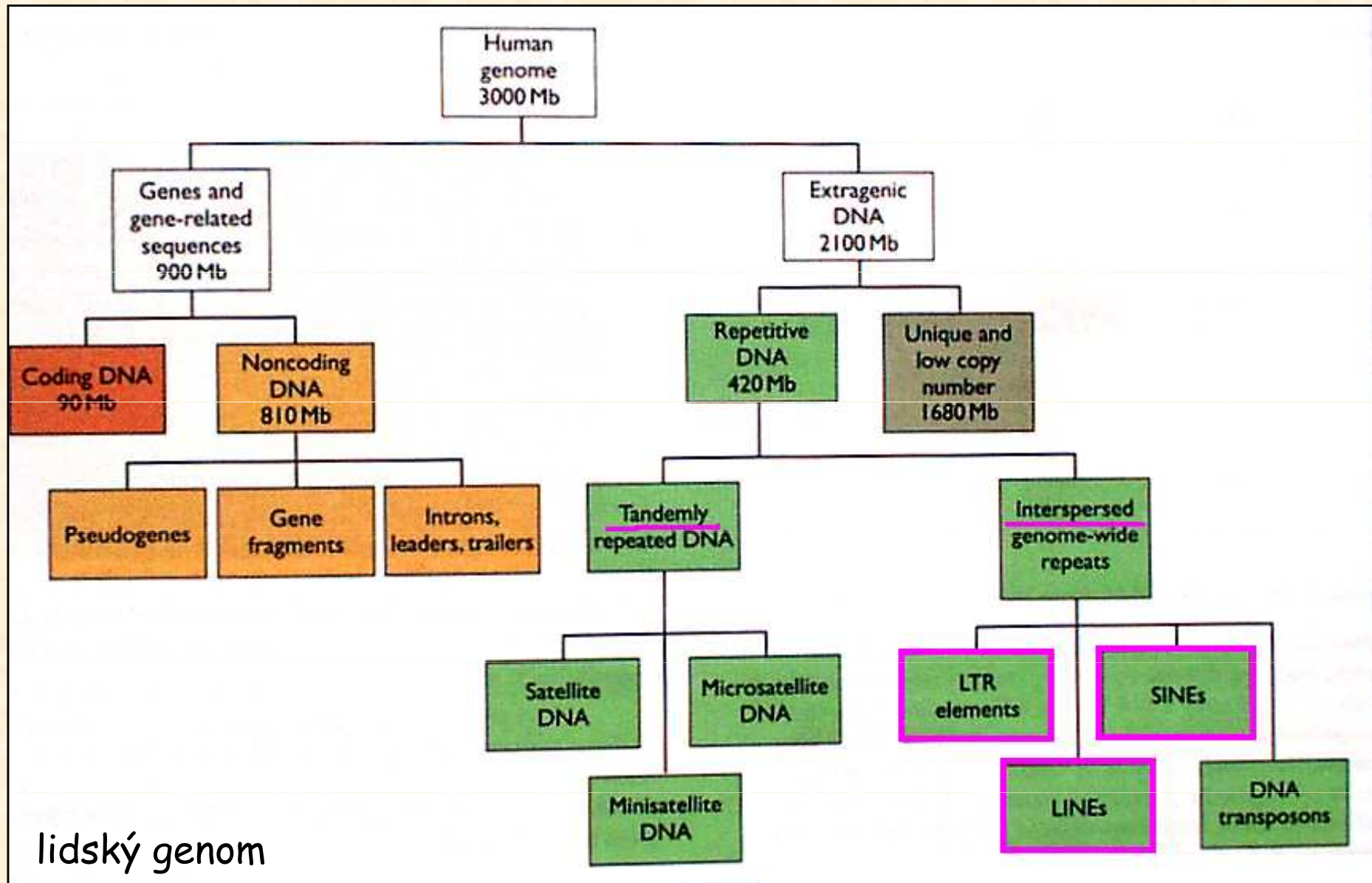
VI. DYNAMIKA GENOMŮ



OSNOVA

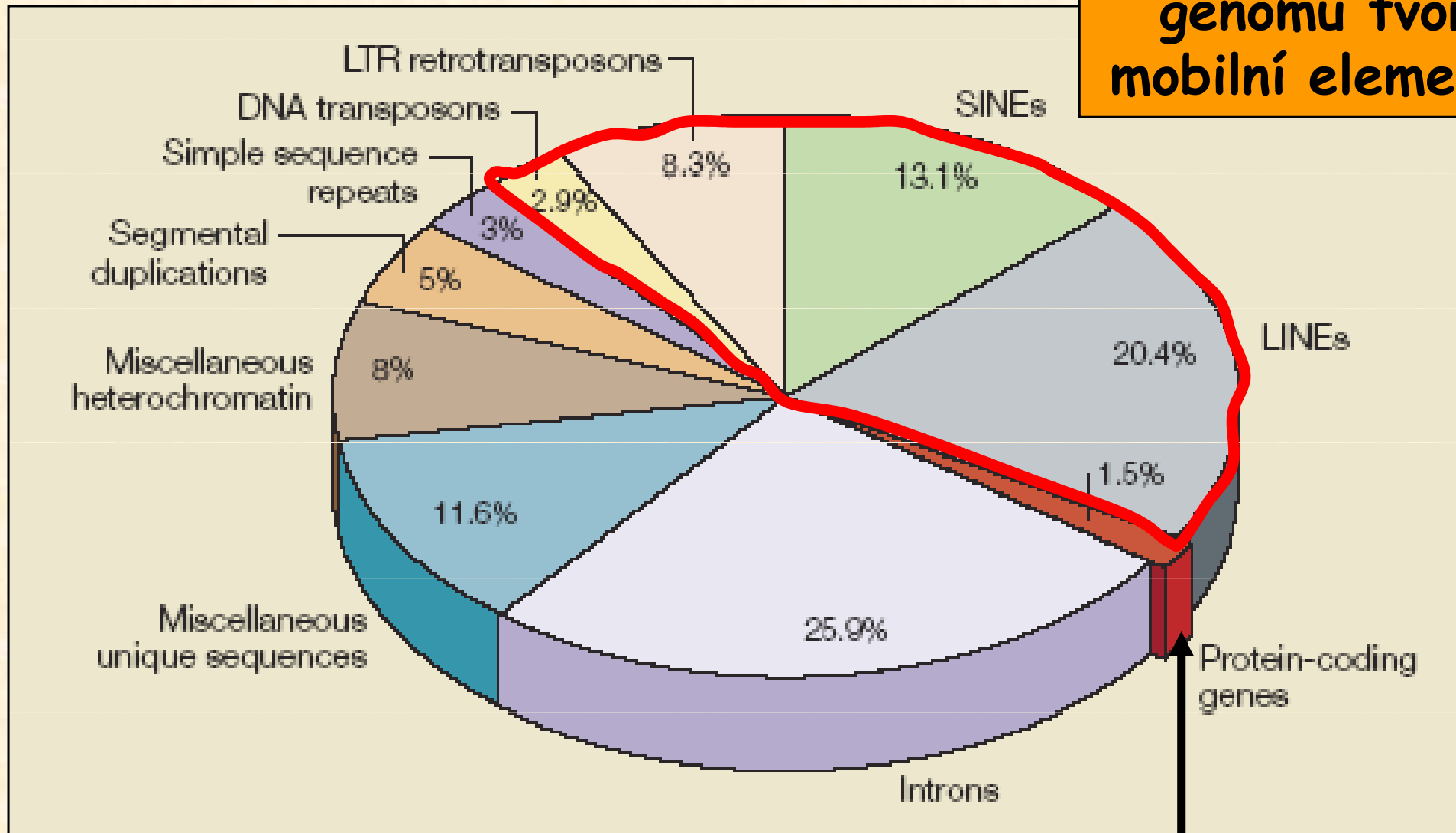
1. Retroelementy a retrotranspozice
2. Základní typy retroelementů
3. DNA transposony
4. Chromosomální distribuce transposonů
5. Funkce transposonů
6. Transposony užitečné pro hostitele: Domestikace TE
7. Explosivní amplifikace transposonů v evoluci savců
8. Tandemové repetice
9. Promiskuitní DNA

Podstatnou část genomů tvoří opakující se úseky DNA (**repetice**)



Většinu našeho genomu tvoří mobilní elementy

45-70% lidského genomu tvoří mobilní elementy



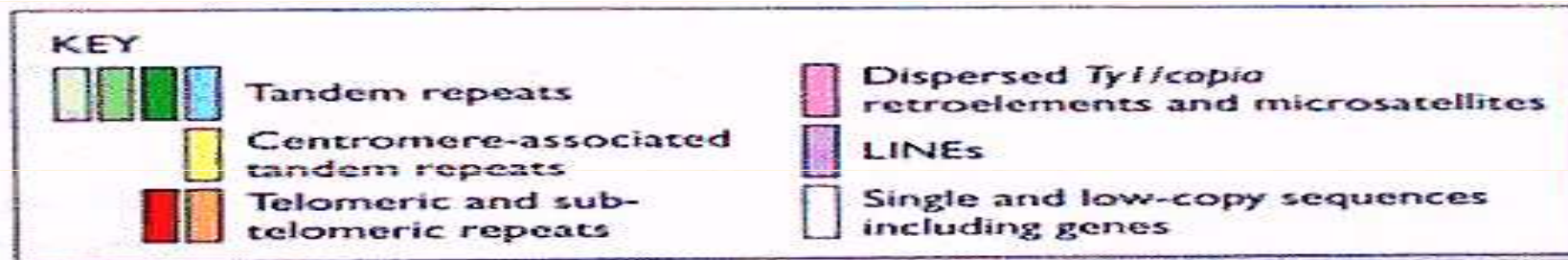
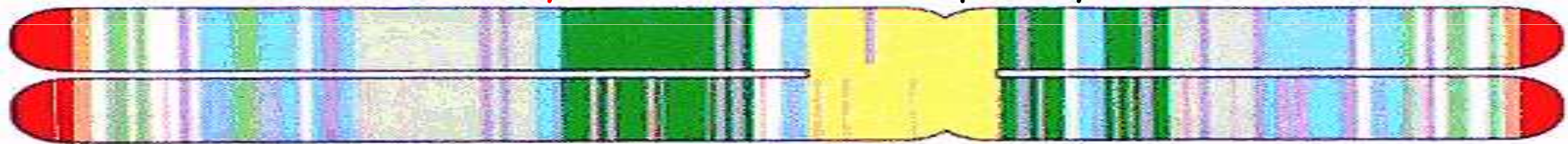
Geny (exony) - 1.5%

Genom jako **ekosystém** elementů Koevoluce transposonů a hostitele

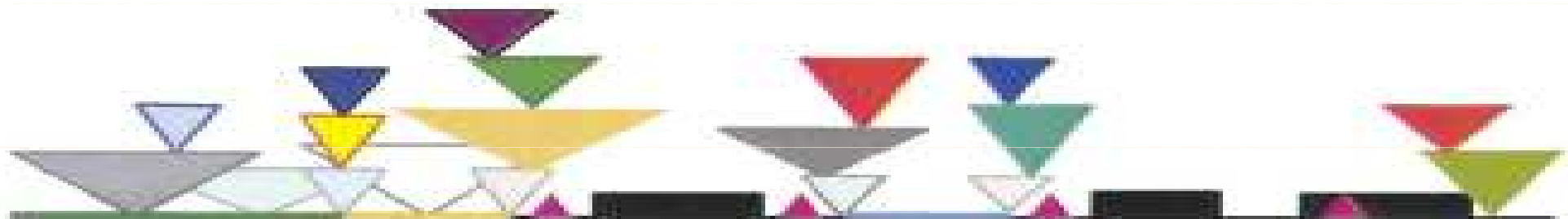
pravidlo „3C“ : conflict → compromise → cooperation

Interakce TE: parasitismus, kompetice, kooperace

Chromosomální **niky** kolonizované transposony:



Selekce nebo **cílené** včleňování?



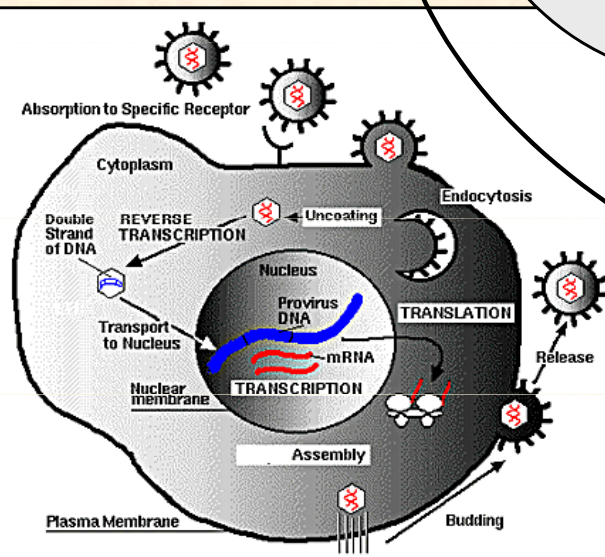
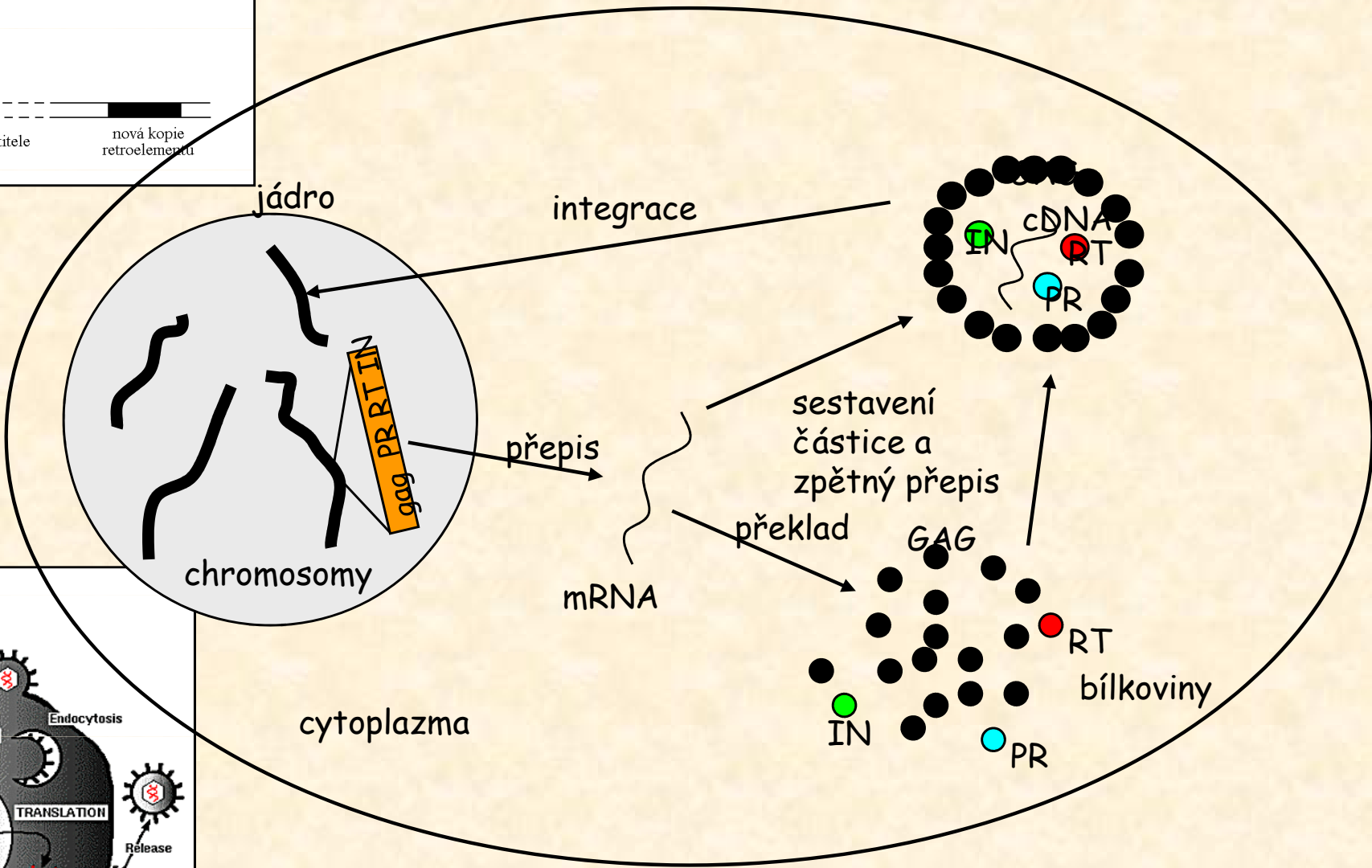
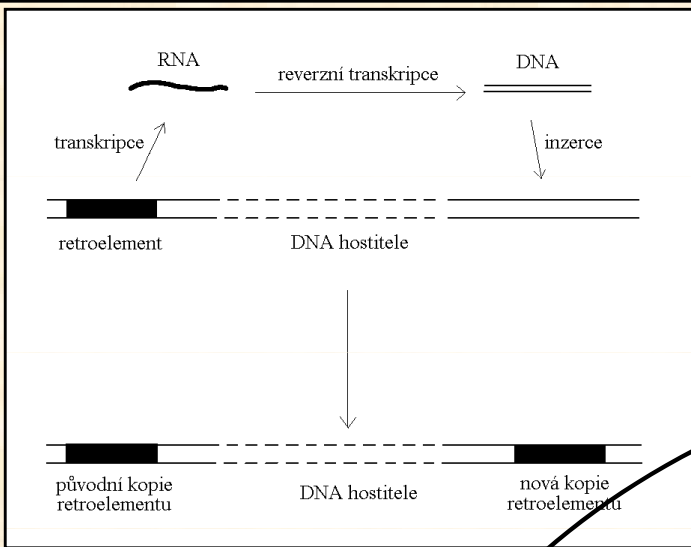
**RETROELEMENTY
A RETROTRANSPOZICE**

Co jsou retroelementy?

- **Retroelementy** = sekvence DNA nebo RNA obsahující gen pro enzym reverzní transkriptázu (katalyzuje přepis RNA do DNA).
Širší definice zahrnuje veškeré sekvence vzniklé reverzní transkripcí RNA do DNA.
Po genomech se šíří procesem retropozice.
- **Retropozice** = přesun genetického materiálu z jednoho místa v genomu do místa jiného prostřednictvím RNA intermediátu. Má vždy duplikativní charakter.

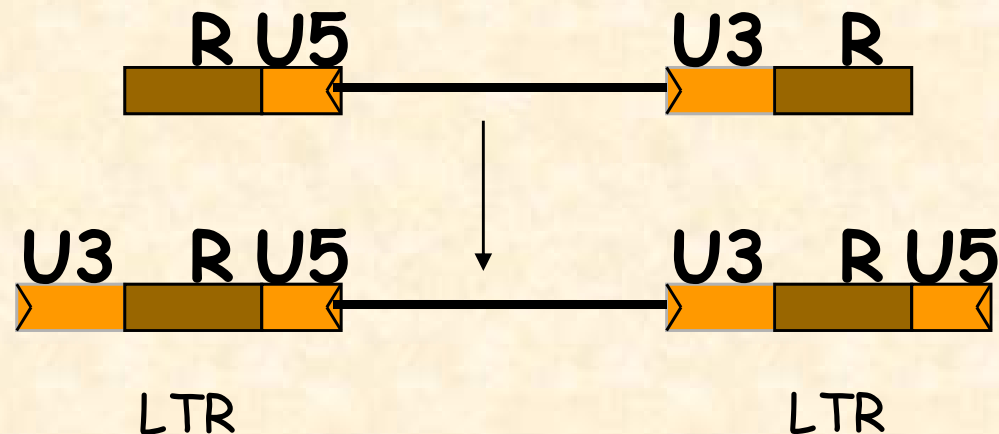
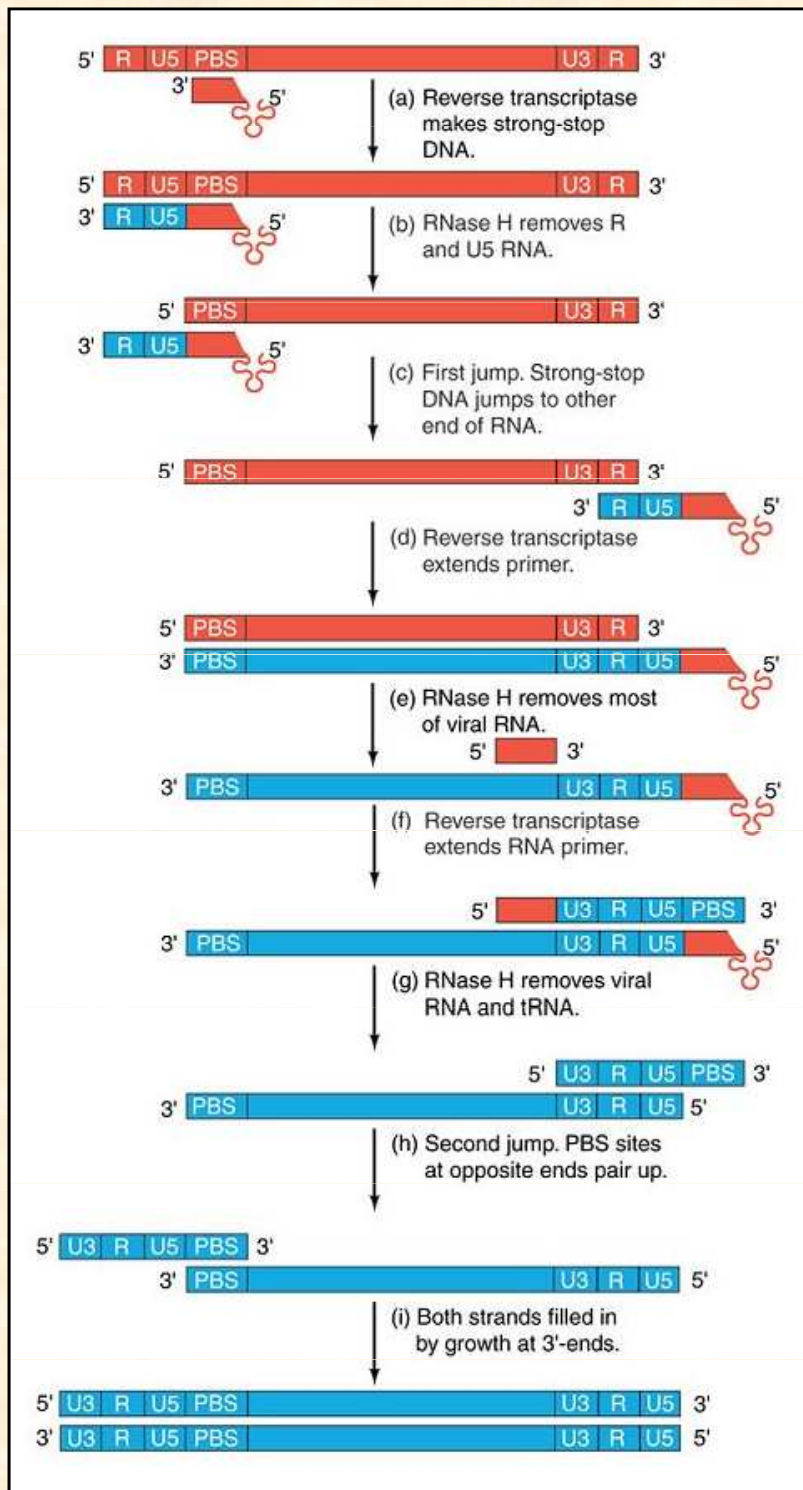
Jsou retroelementy relikty světa RNA? Podporuje to jejich struktura, konzervativní mechanismus replikace a všudypřítomnost.

Životní cyklus retrotransposonů a retrovirů



Reverzní transkripce

- nasednutí primeru tRNA a extenze
- odstranění RNA oblasti R a U5
- první přeskok a extenze
- odstranění většiny RNA RNázouH
- zbyde primer a extenze
- odstranění zbytku virové RNA a tRNA
- druhý přeskok a dosyntetizování



ZÁKLADNÍ TYPY RETROELEMENTŮ

Retroviry - obecné schéma



gag, pol, env geny
 LTR ... dlouhé koncové repetice
 PBS místo vazby primeru
 PR proteáza
 INT integráza
 RT reverzní transkriptáza
 PPT polypurinový úsek
 > přímé repetice

LTR:



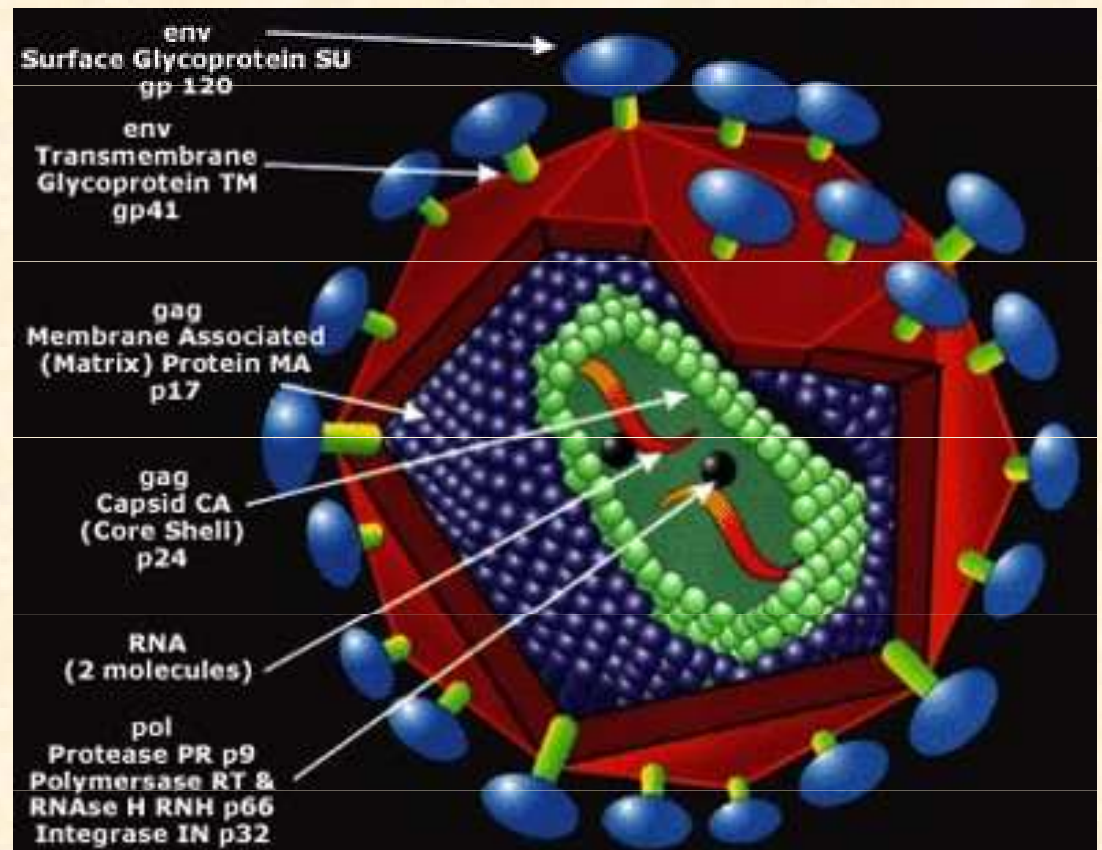
krátká
 obrácená
 repetice

zesilovače
 transkripce

promotor

polyadenylační signál

krátká obrácená
 repetice



U3 ... jedinečná sekvence na 3' konci
 R repetitivní sekvence
 U5 ... jedinečná sekvence na 5' konci

Retrotranspozony - obecné schéma

(a) Typ Ty3-gypsy:



- gag, pol, env geny
- LTR ... dlouhé koncové repetice
- PBS ... místo vazby primeru
- PR doména kódující proteázu
- INT ... doména kódující integrázu
- RT doména kódující reverzní transkriptázu
- PPT polypurinový úsek
- > přímé repetice

(b) Typ Ty1-copia:



Retropozony

(polyA, nonLTR retroelementy)

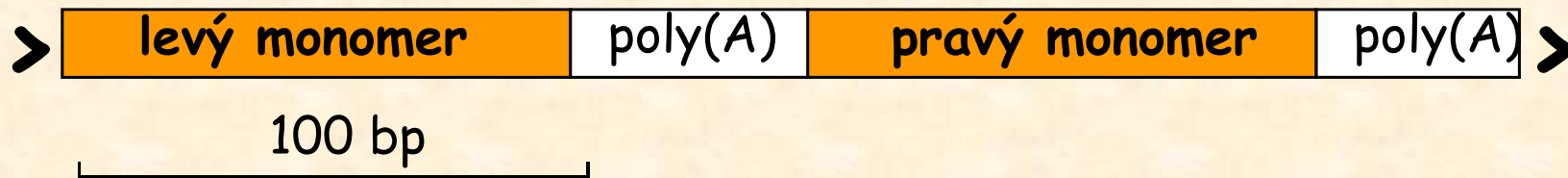
(a) LINE (L1):



1 kb

ORF1 protein vážící RNA
EN doména kódující endonukleázu
RT doména kódující reverzní transkriptázu
5'UTR netranslatovaná oblast na 5' konci
3'UTR netranslatovaná oblast na 3' konci
PPT polypurinový úsek
poly(A) polyadeninový úsek
> přímé repetice

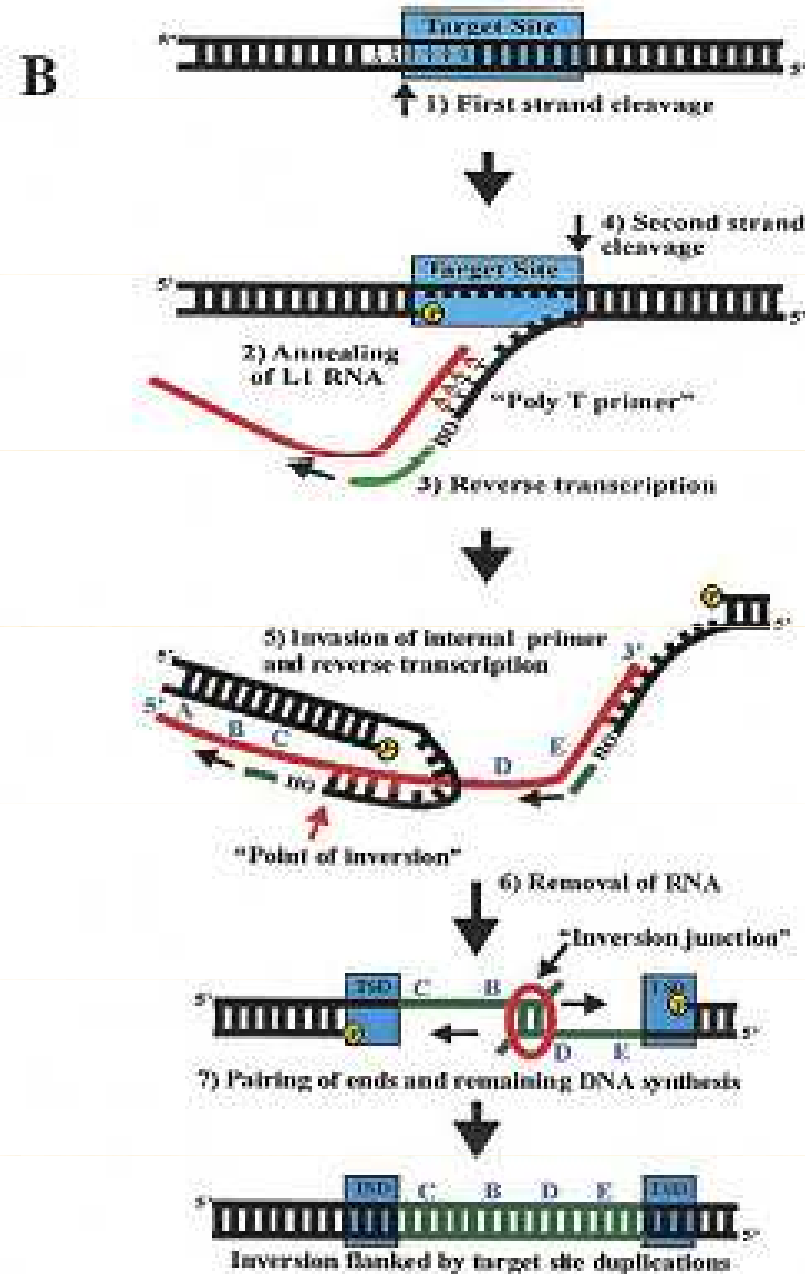
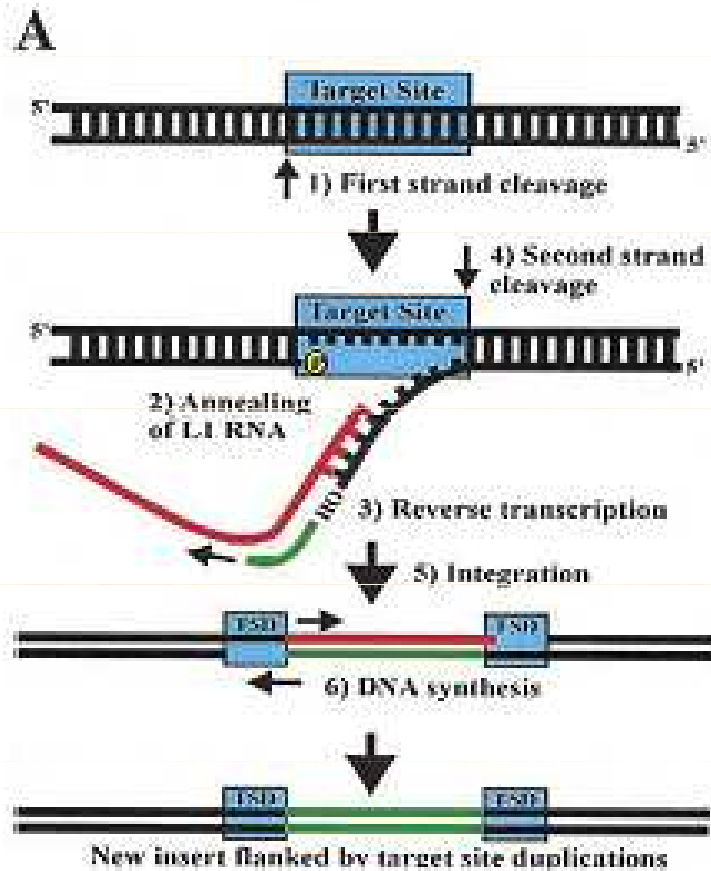
(b) SINE (sekvence Alu):



100 bp

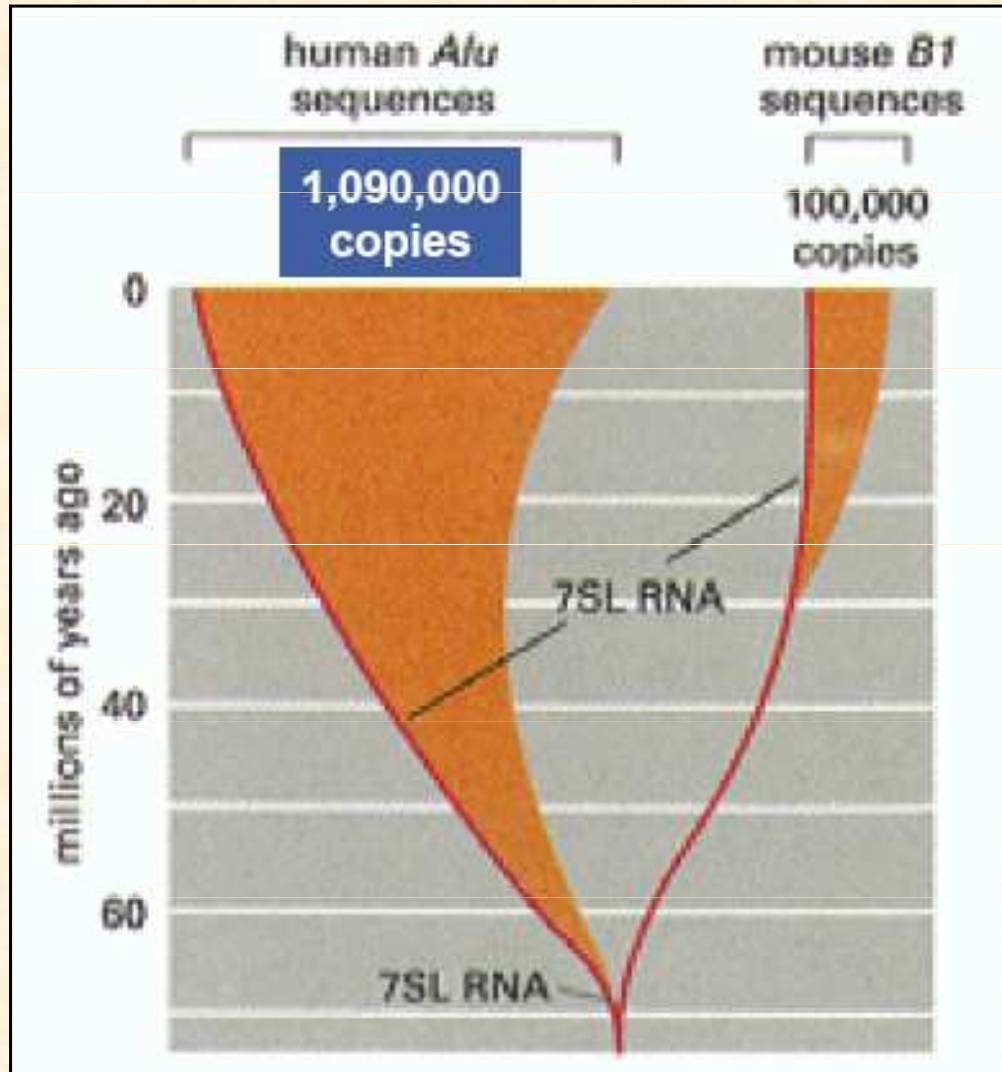
Včleňování LINE elementů

Twin priming:
mechanismus tvorby inverzí



TPRT (target-primed RT)

Alu elementy - nejhojnější retroelementy lidského genomu



- odvozeny z 7SL RNA genu kódujícího podjednotku signální rozpoznávací částice (přenos proteinů přes membrány a začleňování do membrán)

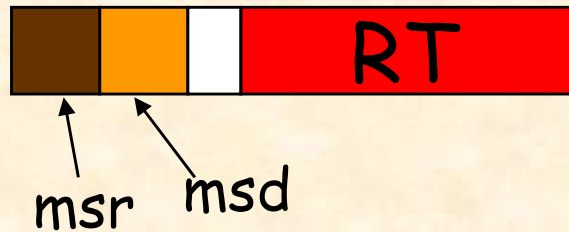
- Alu inserce - u každého 200 narozeného jedince

- transkripce z promotorů RNAPolIII (uvnitř oblasti)

- reverzní transkripce zajišťována RT poskytovanou LINE elementy

Retrony - primitivní retroelementy bakterií

(a) retron:

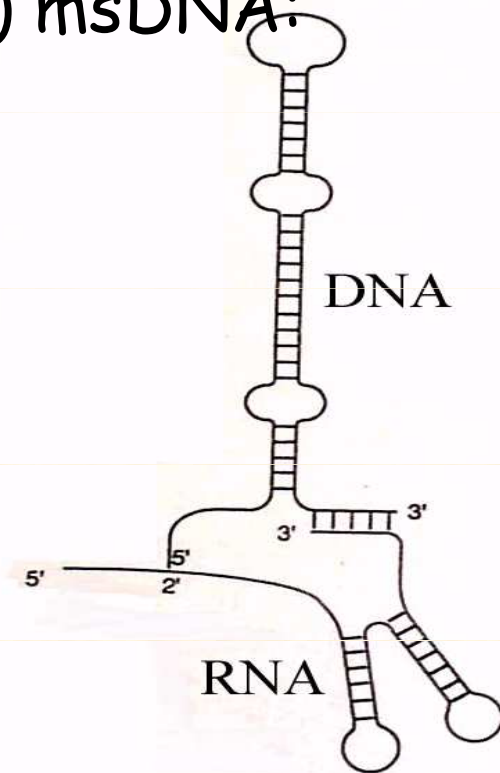


msr ... gen kódující RNA složku
msd ... gen kódující DNA složku
RT gen pro reverzní transkriptázu

msDNA (=multicopy single-stranded)

- intermediáty extrachromosomálního replikačního cyklu nebo abortivní produkty intermediátů

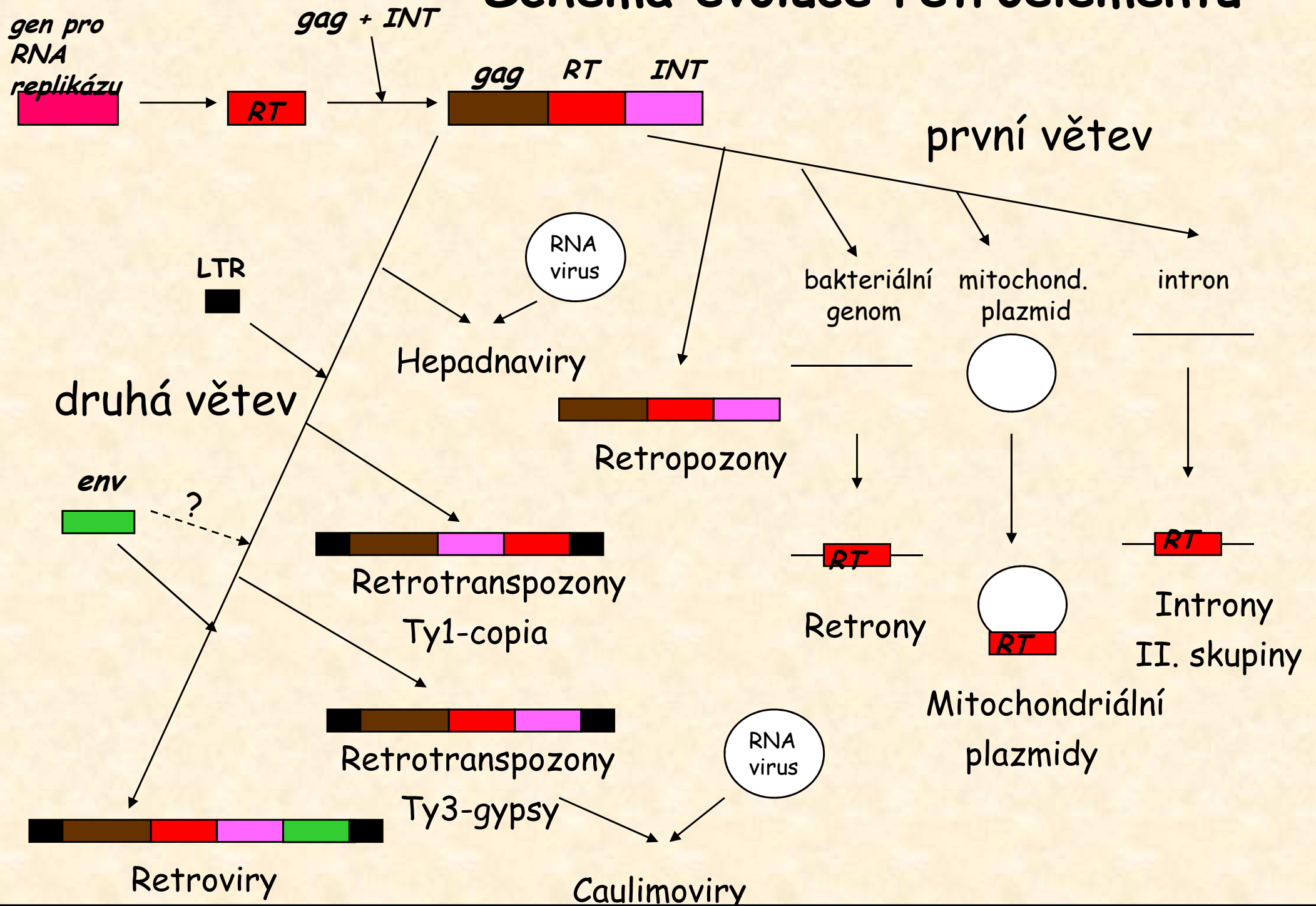
(b) msDNA:



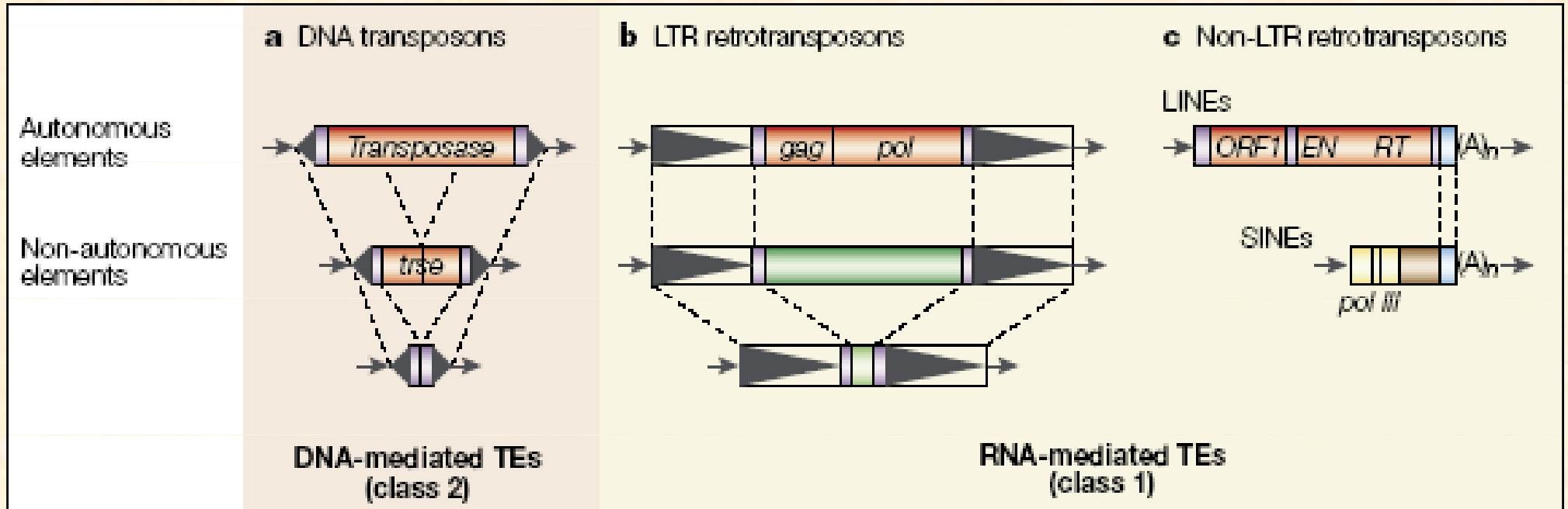
Prokaryotické retroelementy:

1. Kódují **jediný RT protein** s jedinou enzymatickou aktivitou (doménu).
Ostatní aktivity (proteáza, integráza, endonukleáza) retroelementy v průběhu evoluce získaly **od hostitele** (jako onkogeny retrovirů)
2. RT prokaryot provádí syntézu **nezávislou na primeru** podobně jako RNA polymeráza (předchůdce RT)
3. Prokaryotické RT jsou **podobné RdRP** (RNA-directed RNA polymerase), RT eukaryotických retroelementů jsou méně příbuzné

Schéma evoluce retroelementů



Paraziti parazitů: **Neautonomní** elementy tvoří většinu. Balancovaná rovnováha



Vybalancovaná rovnováha mezi autonomními (A) a neautonomními (N) elementy:

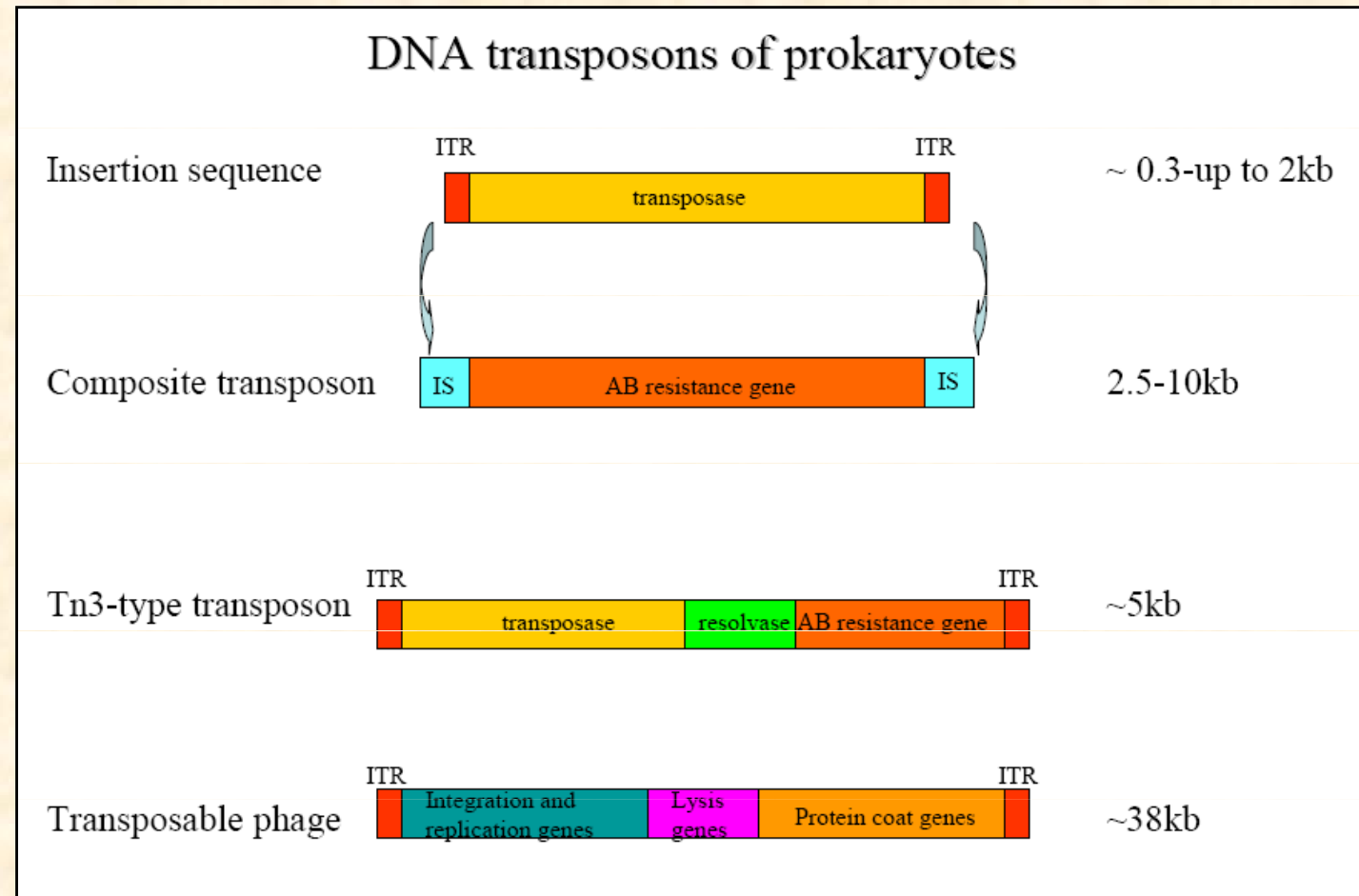
- přílišná úspěšnost neautonomních vede k záhubě
- titrace transpozázy neautonomními vede k omezením aktivity
- inhibice nadprodukcí
- **koevoluce A a N** řízena kompeticí o RT
- koevoluce endogenních a exogenních retrovirů - rezistence k infekci
- další mechanismy restrikce: metylace a heterochromatinizace

DNA TRANSPOSONY

DNA transposony

1. Prokaryotické:

- IS elementy
- Tn elementy_

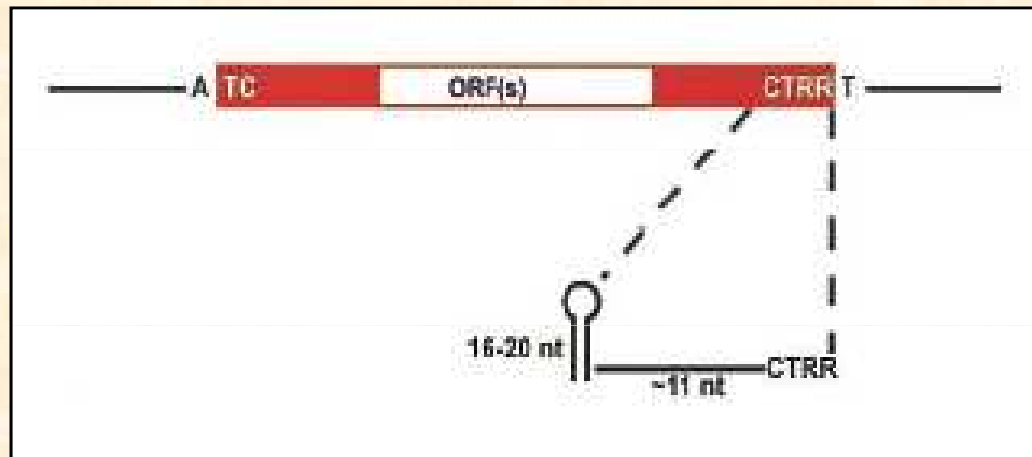


2. Eukaryotické:

- Ac a Ds elementy - autonomní a neautonomní u drozofily
- P elementy - hybridní dysgeneze u drozofily (samci P+ a samice P-)
- Tc1/mariner - u *C. elegans* (Tc1) a drozofily (Mariner)

Helitrony - nedávno objevené transposony využívající mechanismus otáčející se kružnice

- replikace mechanismem otáčivé kružnice (jako plazmidy, ss fágy, geminiviry)
- výskyt u eukaryot - 2% genomu *A.thaliana*, *C. elegans*, také v *Oryza sativa*
- nedělají duplikaci cílové sekvence (TSD)
- cílená inserce do AT dinukleotidu
- začínají 3'-AT a končí CTRR-5', nemají TIR
- konzervace palindromu před 3'CTRR (sekvence není konzervativní)
- většina elementů je neautonomní (0.5-3kb), vzácné dlouhé Helitrony (5.5-15kb)
- kódující proteiny pro RC replikaci: helikázu (HEL), nukleázu/ligázu a proteiny vážící jednořetězcovou DNA (RPA)
- mechanismus tvorby neautonomních elementů nejasný
- Helitrony jako evoluční spojovník mezi prokaryotickými RC elementy a geminiviry (potomci geminivirů integrovaných do genomů časných eukaryot)

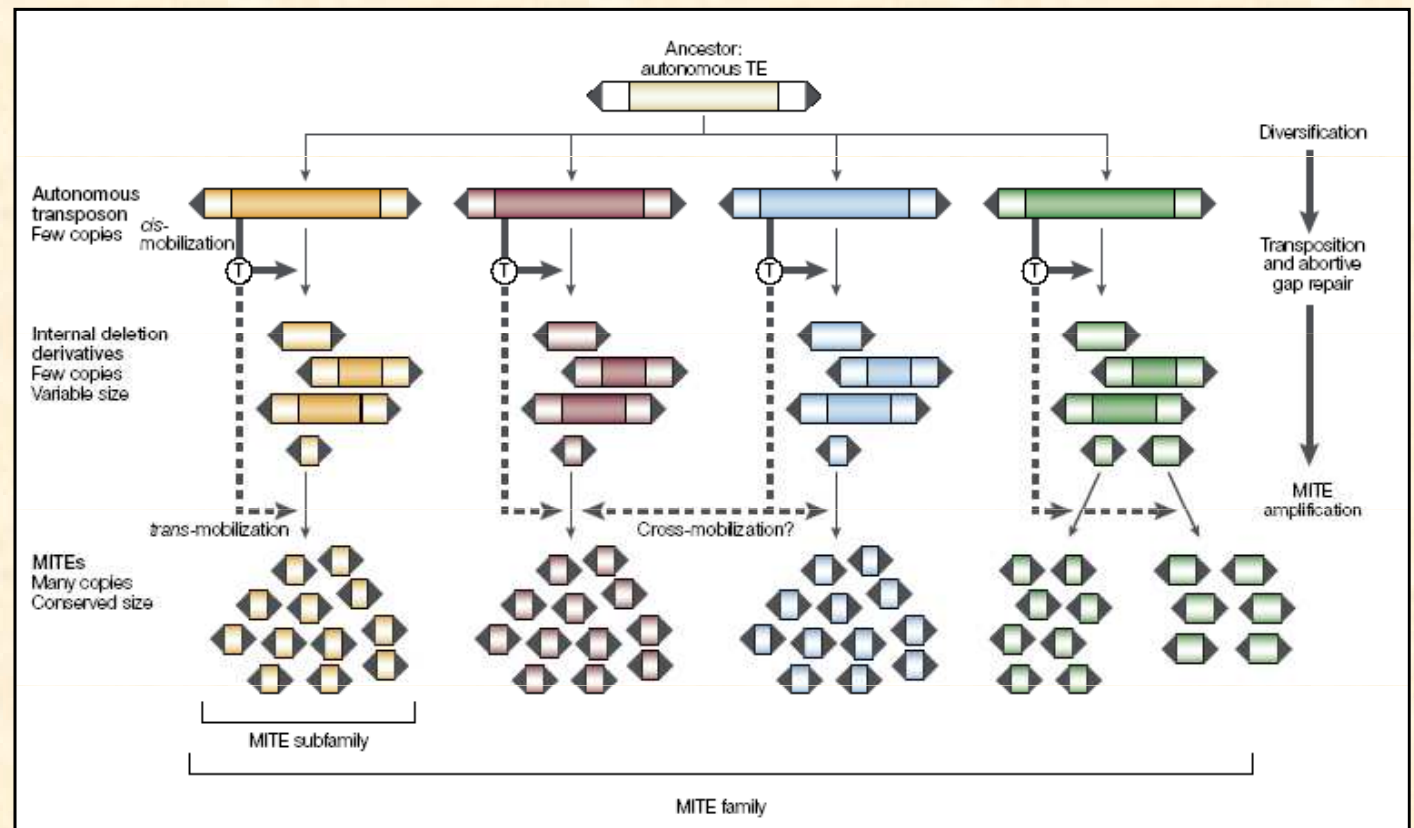


MITE elementy

- rostlinné ekvivalenty lidských Alu, délka: 125 - 500bp
- neautonomní elementy (master = DNA TE Mariner)
- obrácené koncové repetice (TIR) - konzervativní 10-15 bp
- AT-bohaté (~72% *Stowaway*)
- tvoří sekundární struktury DNA (hairpins)
- preference cílového místa - TA(A)
- asociace s geny - v intronech, poblíž 5' nebo 3' konců genů

rodiny:

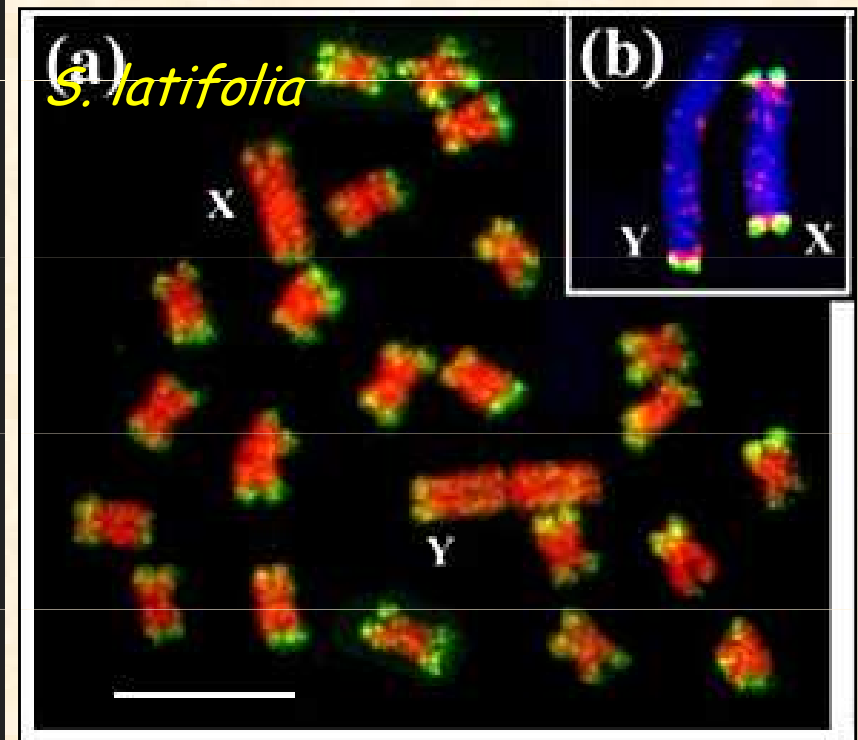
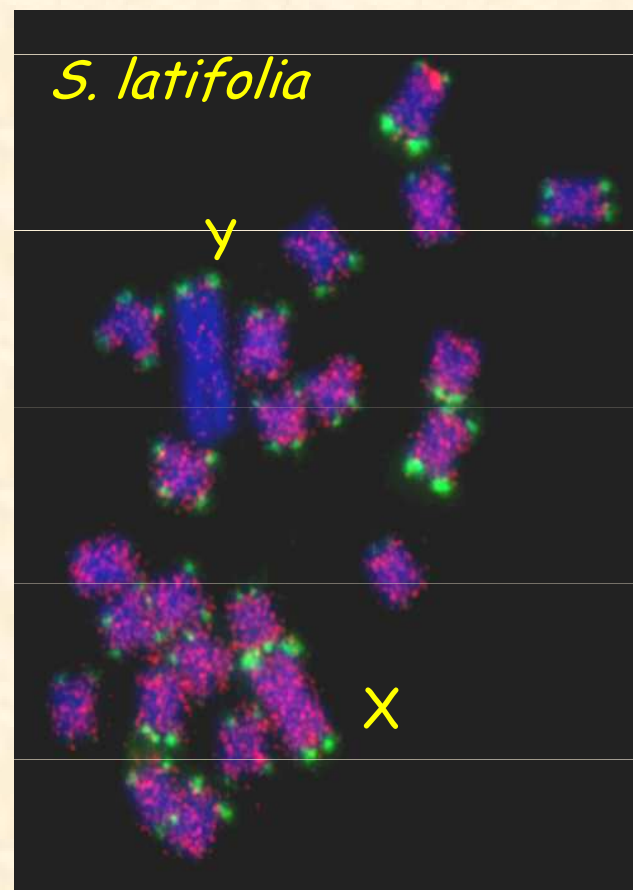
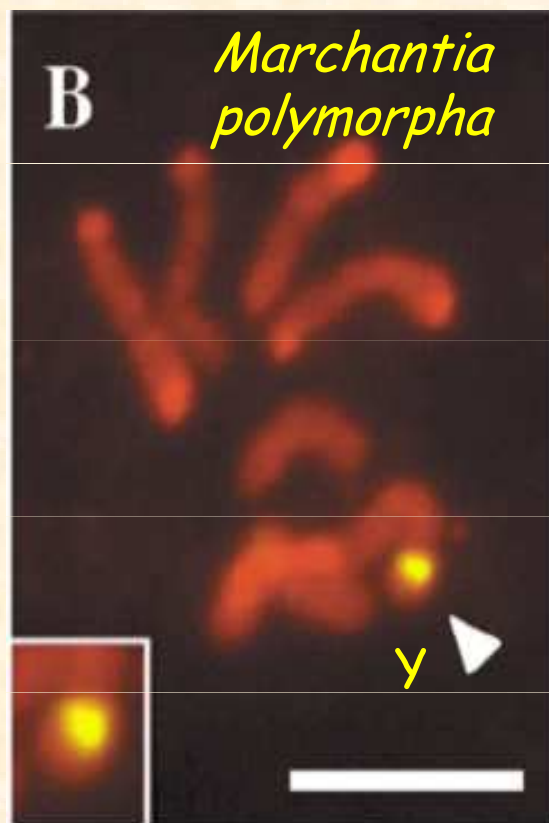
- *Stowaway* (jednoděložné, dvouděložné, živočichové)
- *Tourist* (trávy)
- *Emigrant, Alien, Heartbreaker, Bigfoot, ...* (rostliny)



CHROMOSOMÁLNÍ DISTRIBUCE TRANSPOSONŮ

Chromozomální distribuce retroelementů

- výskyt na všech chromozomech (hybridizace *in situ*)
- místa s vyšší koncentrací retroelementů i bez retroelementů
- retroelementy v heterochromatinu i euchromatinu, hřbitovy RE (targeting nebo selekce?)
- sex chromozomy - akumulace na chromozomu Y:
u *D. miranda*, *Cannabis sativa*, *Marchantia polymorpha*, *Silene latifolia*



Inzerční specifita a inzerce retroelementů do heterochromatinu

- inzerce není náhodná (retroviry)
- role INT - targeting domain (TD)
- interakce s proteiny chromatinu
- inženýrství (nové specifity), genová terapie
- „local hopping“ DNA TE

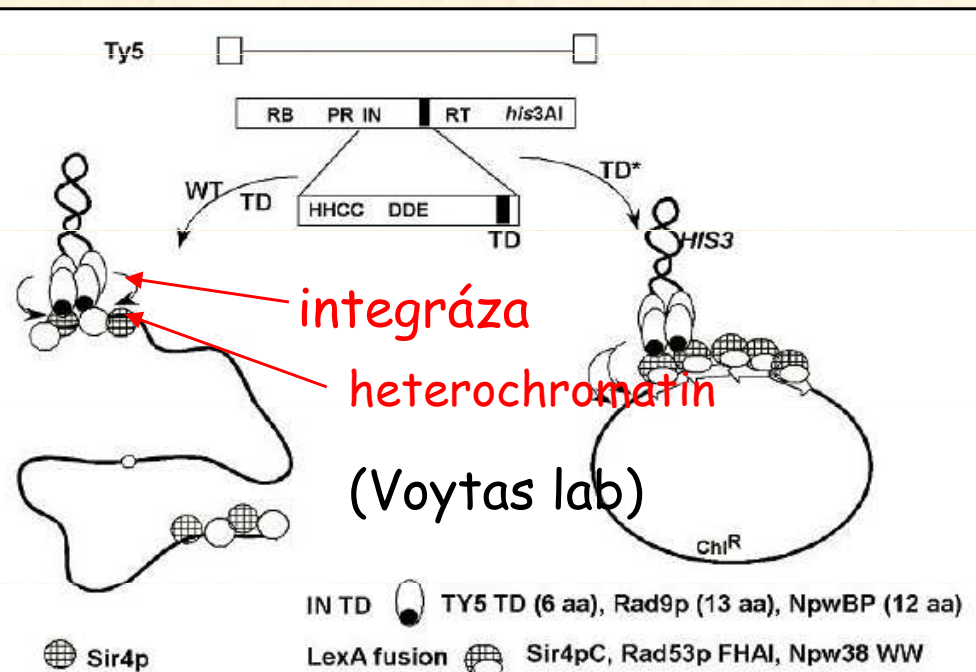
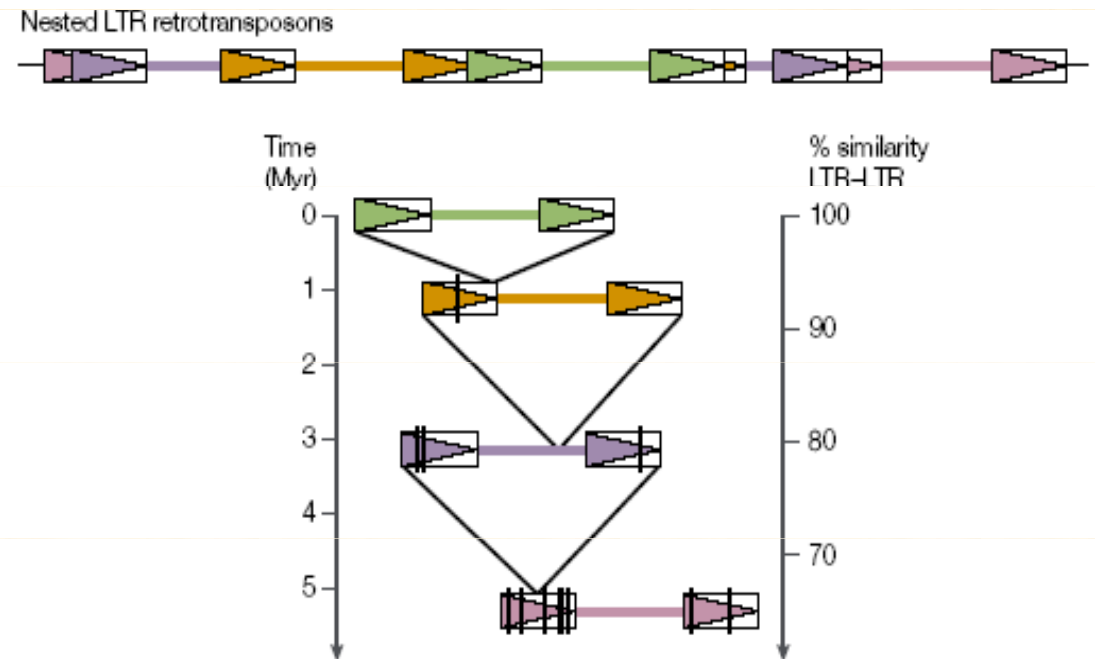
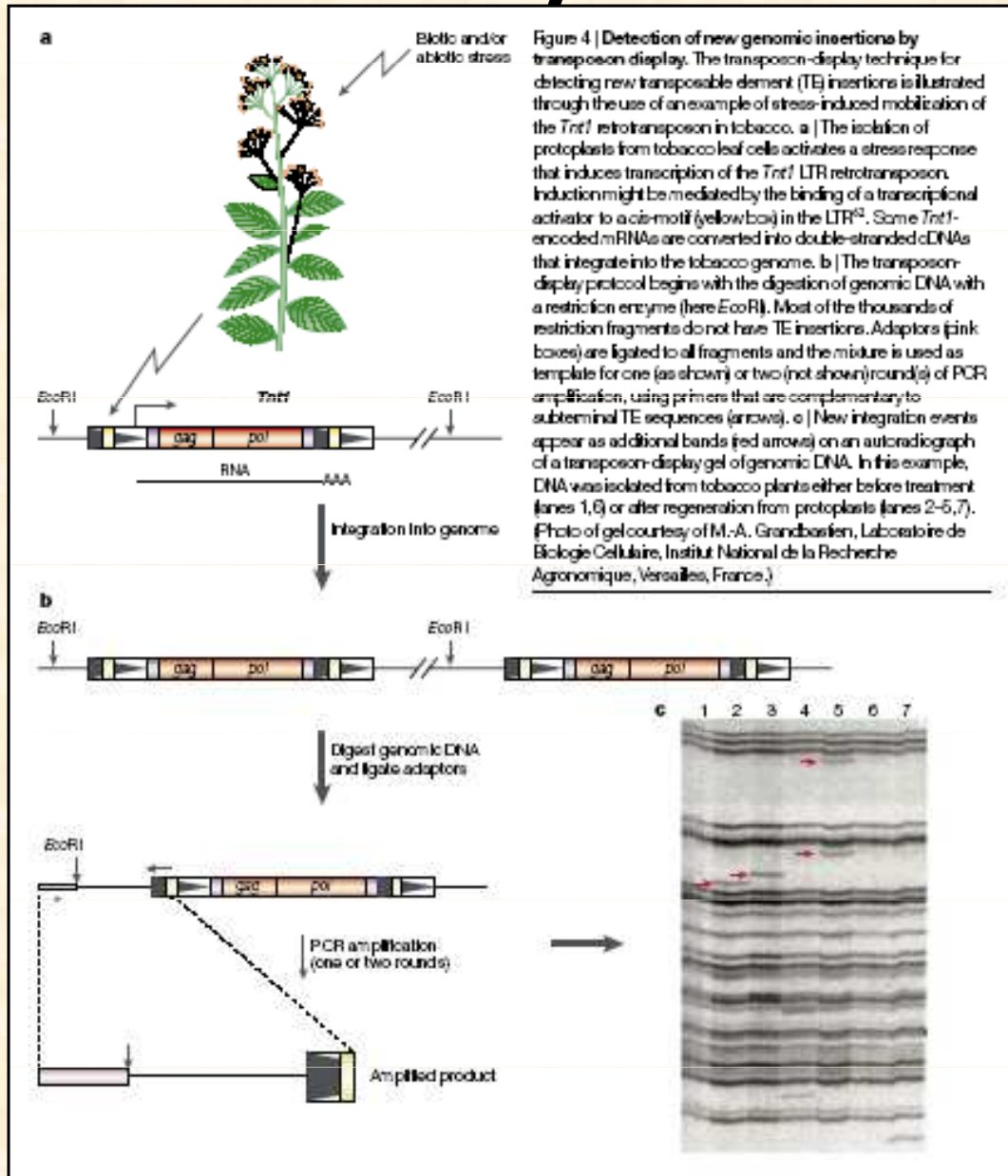


Fig. 1. Strategy for retargeting Ty5 integration. Top, schematic of Ty5 single ORF encoding RNA binding (RB), protease (PR), integrase (IN), reverse transcriptase (RT), and marker gene (*his3AI*) (open box). View of IN is expanded to show conserved residues and targeting domain (TD) (solid). Lower left, preintegration complex showing wild-type IN bound to ends of Ty5 DNA (thick line) and integrating into telomeric heterochromatin, mediated by Sir4p (hatched). Lower right, same as left except that the natural TD is replaced with heterologous domains (TD*) from Rad9p and NpwBP (solid). LexA DNA-binding domain (open) is expressed fused to Sir4pC, Rad53p FHA1, and Npw38 WW domains (hatched). Integration occurs proximal to LexA-binding sites (open arrows) in plasmid target (closed circle).

Inzerce retroelementů do již existujících retroelementů



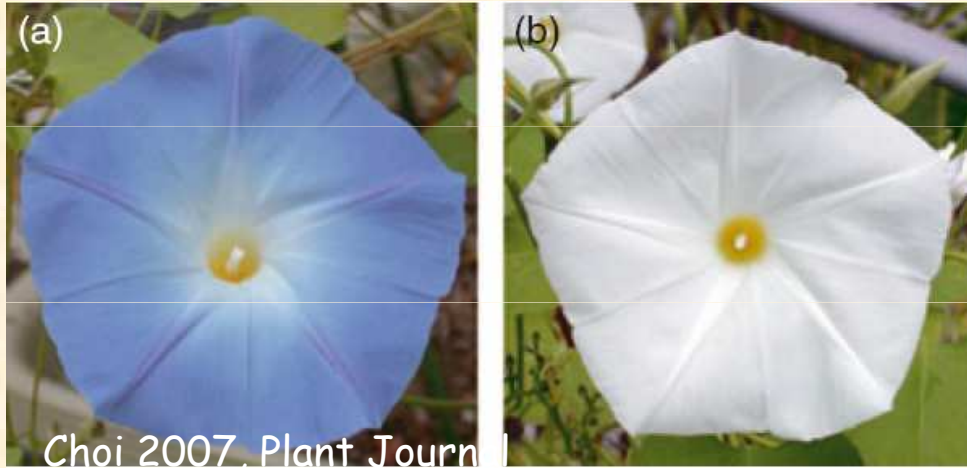
Metoda „transposon display“ - detekce nových inzercí transposonů



- indukce transpozice stresem
- štěpení genomické DNA
- ligace adaptorů
- PCR okolní oblasti
- nové bandy

FUNKCE TRANSPOSONŮ

Vliv TE na fenotyp



Vol 443/5 October 2006 nature

Biemont 2006, Nature NEWS & VIEWS FEATURE

Transposable elements affect maize colour.

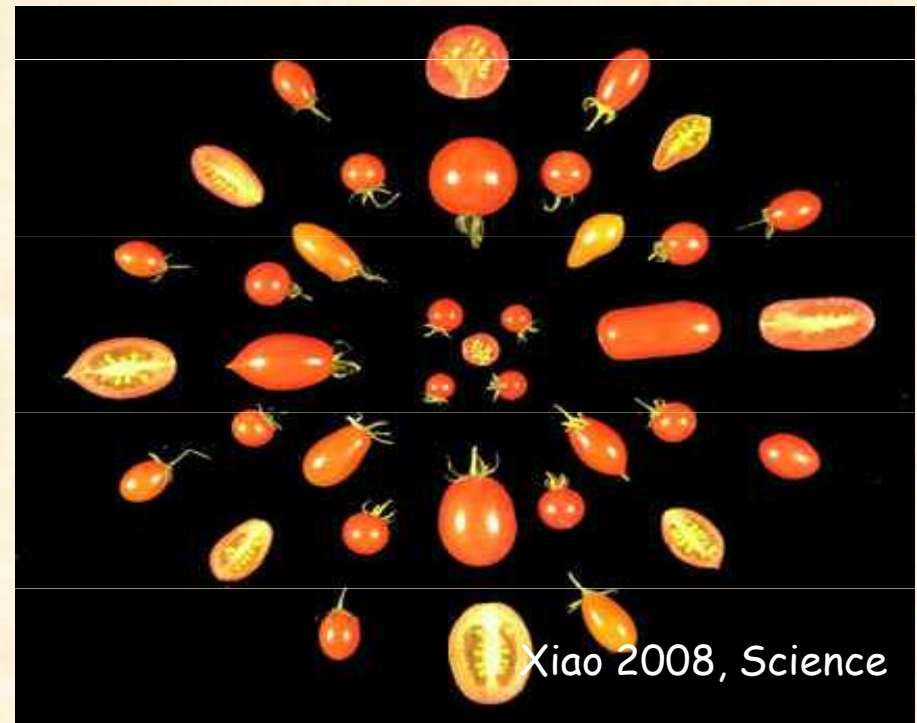
GENETICS

Junk DNA as an evolutionary force

Christian Biémont and Cristina Vieira

Transposable elements were long dismissed as useless, but they are emerging as major players in evolution. Their interactions with the genome and the environment affect how genes are translated into physical traits.

REPRODUCED FROM



Transposony: Parazité nebo pomocníci?

hypotézy: parazité x významný činitel v evoluci

Negativní vliv transposonů na hostitele:

- vyplývá z povahy RE (sobecká a parazitická DNA)
- choroby
- mutabilita - stochastické ale regulované „mutageny“

V průběhu evoluce dochází ke **koadaptaci** transposonů a hostitele

Obranné mechanismy

hostitele:

- **Metylace**
- **RNA interference**

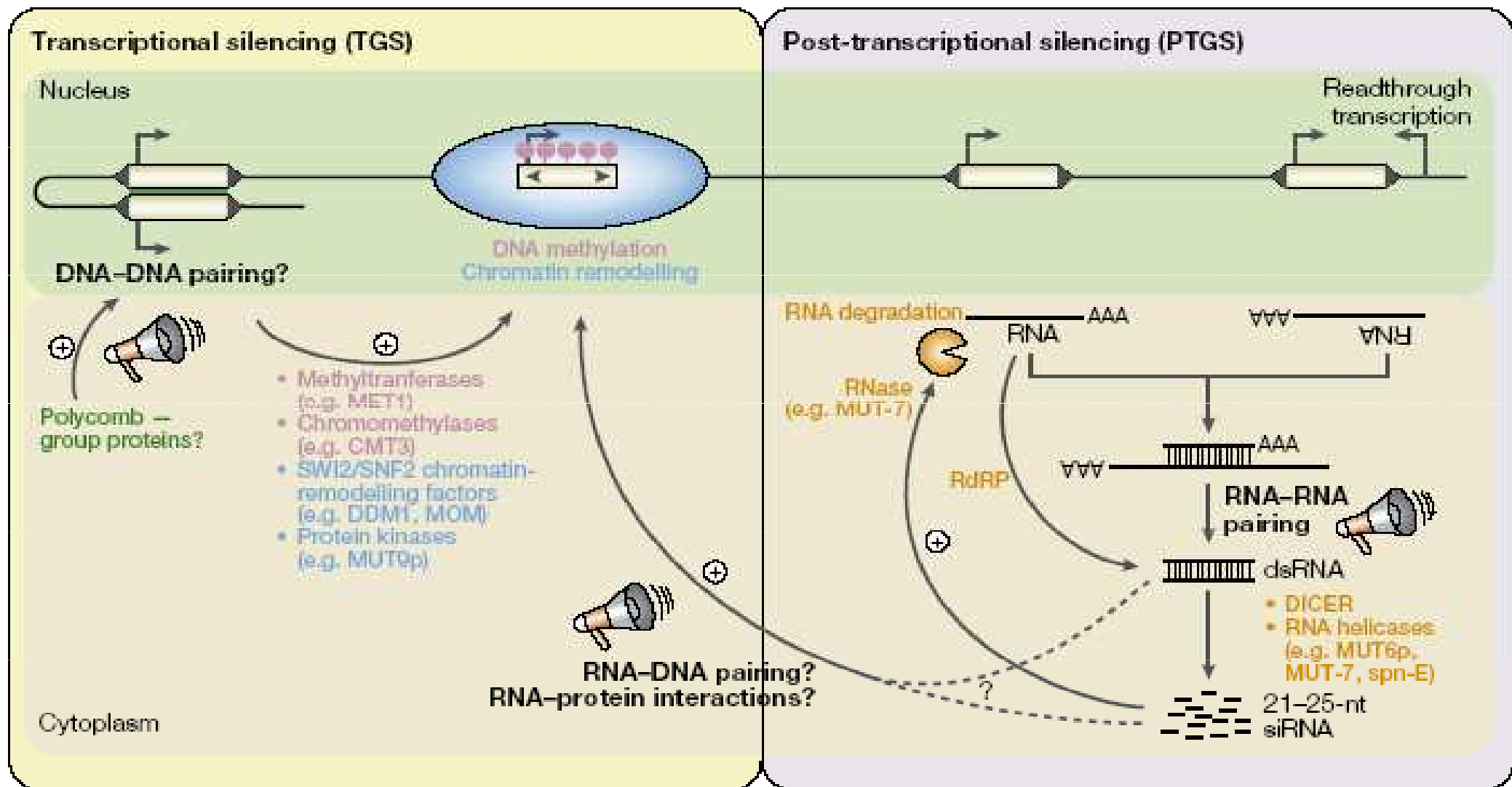
EXPERIMENT: Umlčování transposonů **metylací** a reaktivace jejich aktivity u mutanta se sníženou metylací DNA:

- Aktivní retrotransposon *Tto1* vnesen z tabáku do *Arabidopsis*
 - Zvýšení počtu kopií a následná metylace a umlčení
 - Vnesení *Tto1* do *dpm1* mutanta
- Snížení metylace *Tto1* a transkripční a transpoziční aktivity

Mechanismy **transposonu** minimalizující jejich vliv na hostitele:

- včleňování do **heterochromatinu**
- **odstraňování** elementů rekombinací

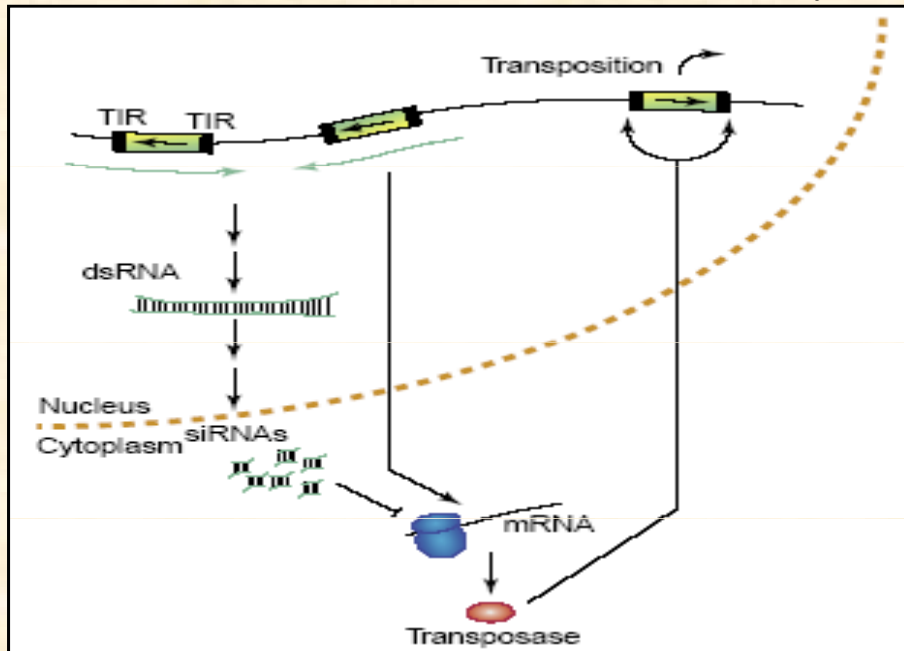
Umlčování transposonů: transkripční i posttranskripční (metylace a RNAi)



Transkripční umlčování - metylace promotorů TE

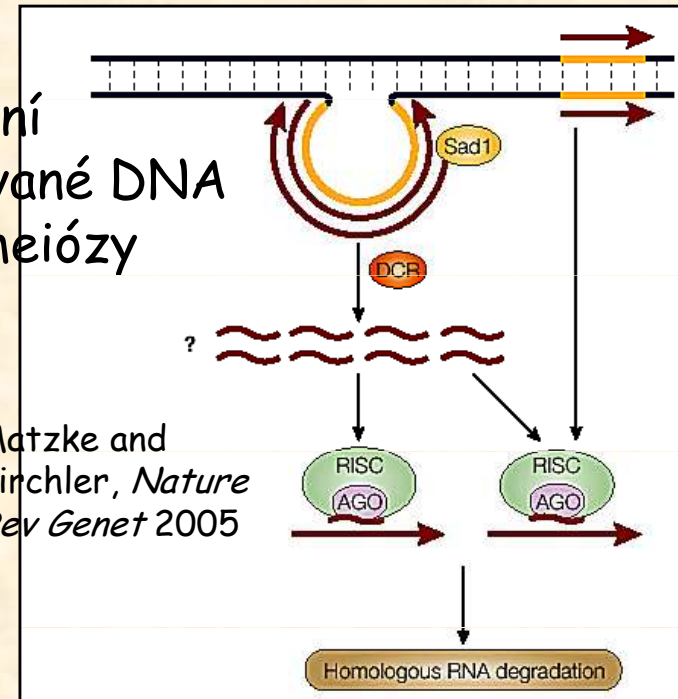
Posttranskripční umlčování - sekvenčně specifická degradace RNA v cytoplazmě

Umlčování transposonů mechanismem RNAi

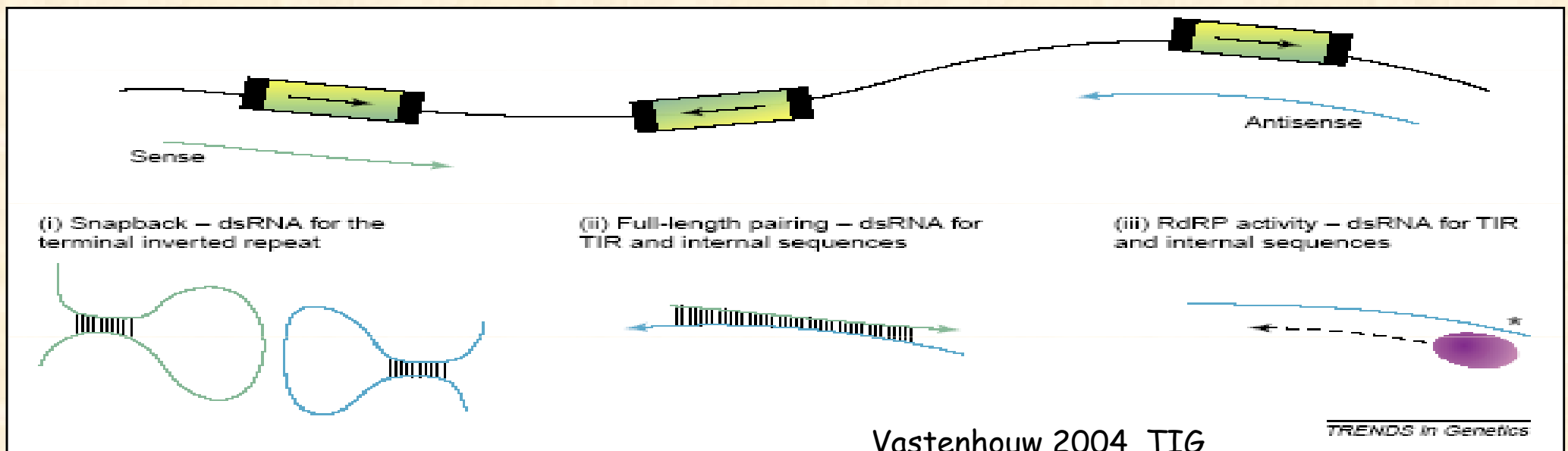


Umlčování nespárované DNA během meiózy

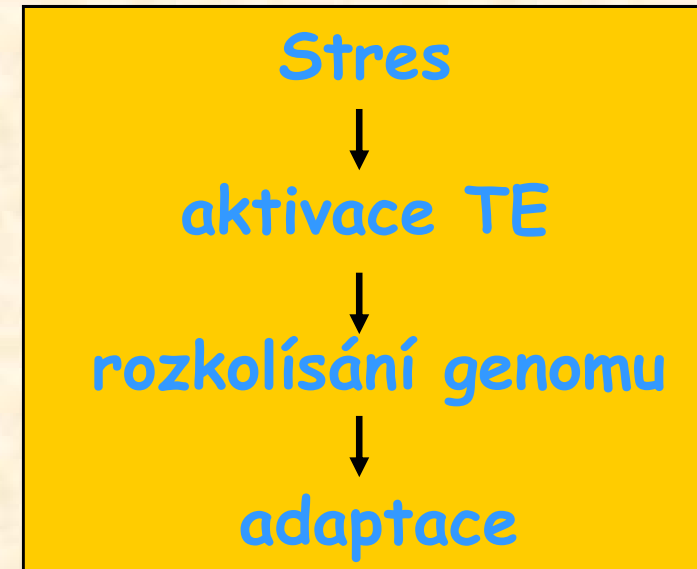
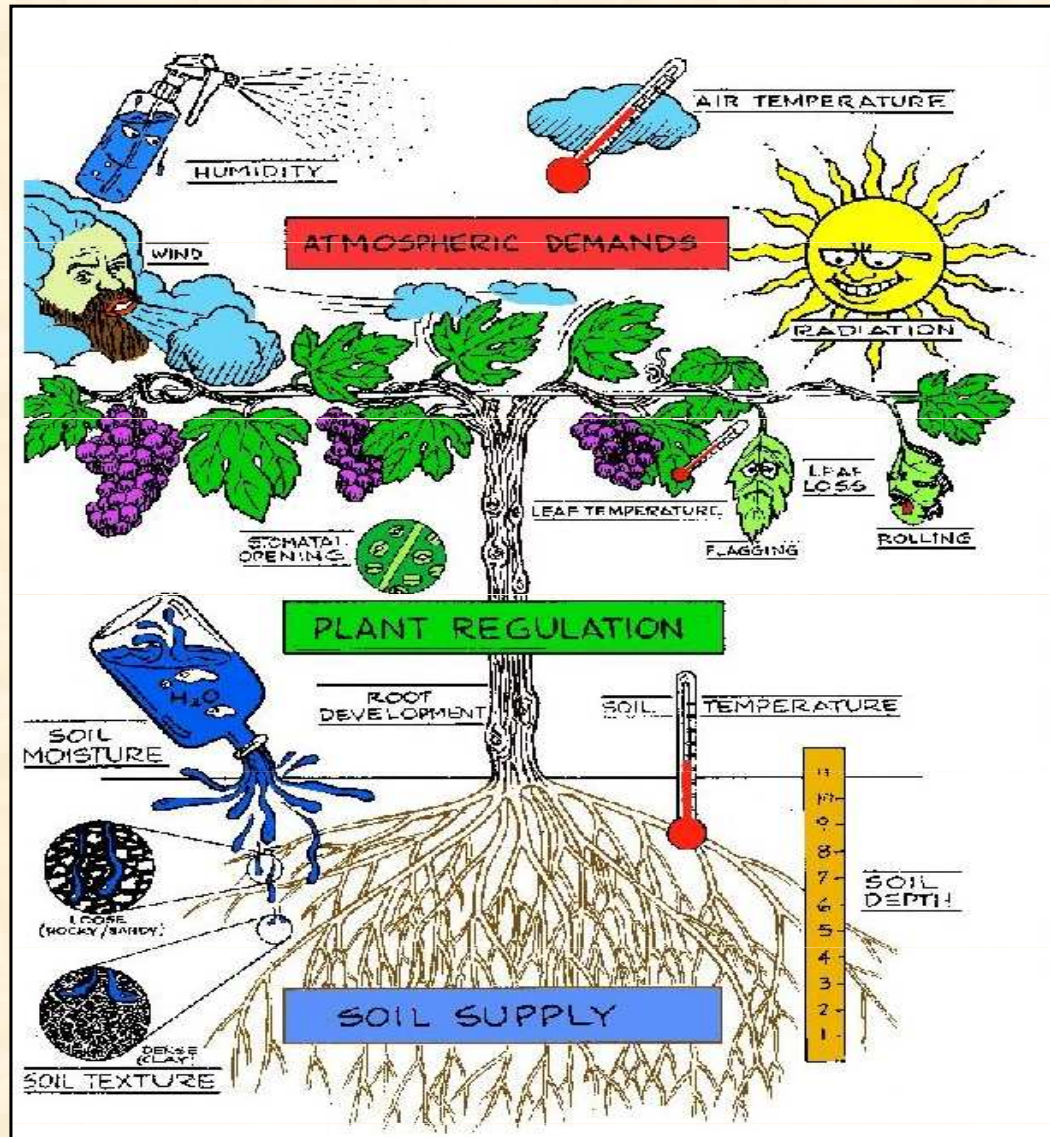
Matzke and Birchler, *Nature Rev Genet* 2005



- *C. elegans* a *Drosophila* nemají metylaci DNA
- Umlčování transposonů je zajišťováno pomocí RNAi



Aktivace transposonů stresem je běžná u rostlin



TE + epigenetický kód

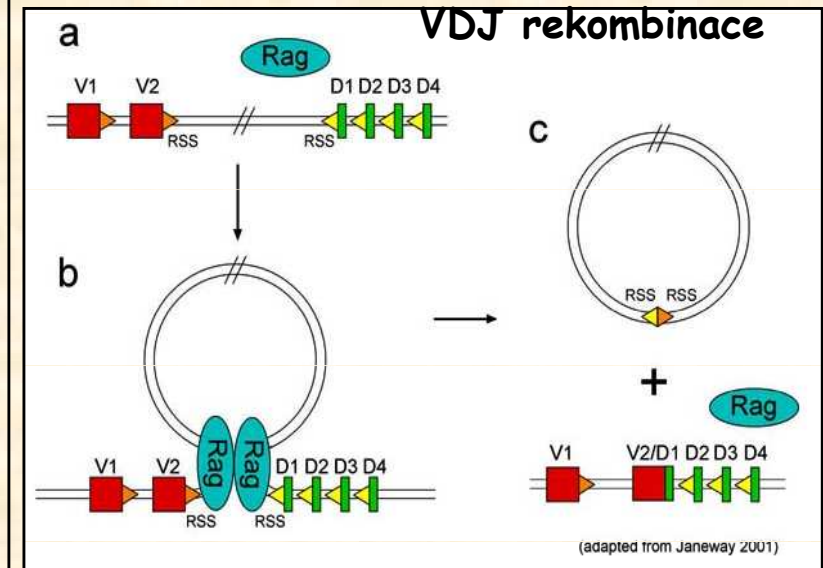
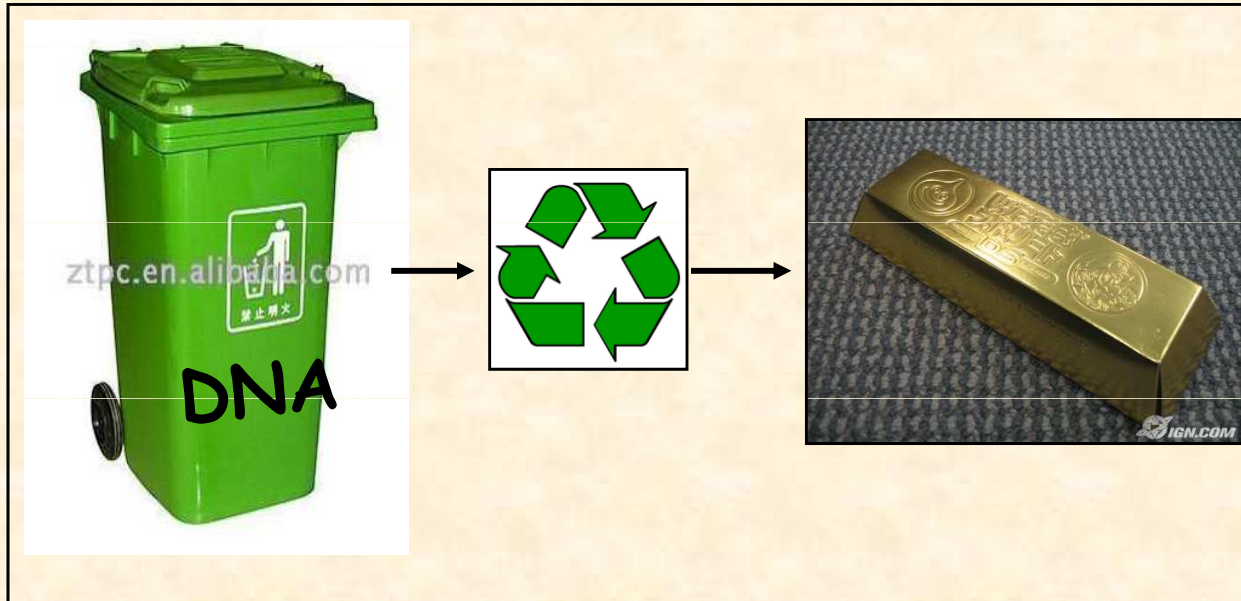
Sucho, UV záření, poškození, kultivace in vitro, ...

**TRANSPOSONY
UŽITEČNÉ PRO
HOSTITELE**

**DOMESTIKACE
TRANSPOSONŮ**

Recyklace transposonů „Turning junk into gold“

Existuje mnoho příkladů domestikace transposonů



Domestikace TE a jejich pozitivní vliv na hostitele:

- telomery drozofily - Het-A, TART
- centromery - CENP-B z DNA transposonů
- imunitní systém - V(D)J rekombinace
- přestavby genomu, rekombinace
- duplikace, rodiny, vznik nových genů (Setmar)
- role v segregaci chromosomů, izolace, speciace
- reparace zlomů v DNA
- inaktivace chromosomu X
- úloha v regulačních sítích

Helitrony putují po genomu a sbírají geny

NEWS AND COMMENTARY

www.nature.com/hdy

Plant genomes

Massive changes of the maize genome are caused by *Helitrons*

SK Lal and LC Hannah

Heredity (2005) 95, 421–422. doi:10.1038/sj.hdy.6800764; published online 12 October 2005

Rolling-circle transposons in eukaryotes

Vladimir V. Kapitonov* and Jerzy Jurka

Genetic Information Research Institute, 2081 Landings Drive, Mountain View, CA 94043

Communicated by Margaret G. Kidwell, University of Arizona, Tucson, AZ, May 29, 2001 (received for review April 10, 2001)

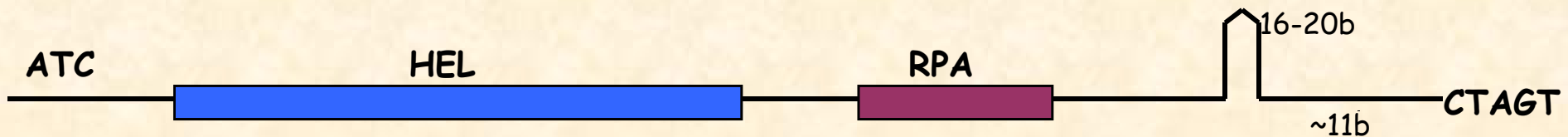
All eukaryotic DNA transposons reported so far belong to a single category of elements transposed by the so-called "cut-and-paste" mechanism. Here, we report a previously unknown category of eukaryotic DNA transposons, *Helitron*, which transpose by rolling-circle replication. Autonomous *Helitrons* encode a DNA helicase and nuclease/ligase similar to the rolling-circle replicons. *Helitron*-like transposons have 5'-TC and CTRR-3' termini and do not have inverted repeats. They contain 16- to 20-bp hairpin nucleotides from the 3'-end and transpose the 5'-A and T-3', with no modifications. Together with their multiple diverged variants, *Helitrons* constitute ~2% of both the human and *Caenorhabditis elegans* genomes and continue to be transposed.

and best illustrated by a recent study of *Sleeping Beauty*, a Tc1-like transposon from fish (13), reconstructed from its inactive copies and demonstrated to be transpositionally active in a test tube. Another much more ancient example is a PiggyBac-like DNA transposon *Loose* discovered in the human genome

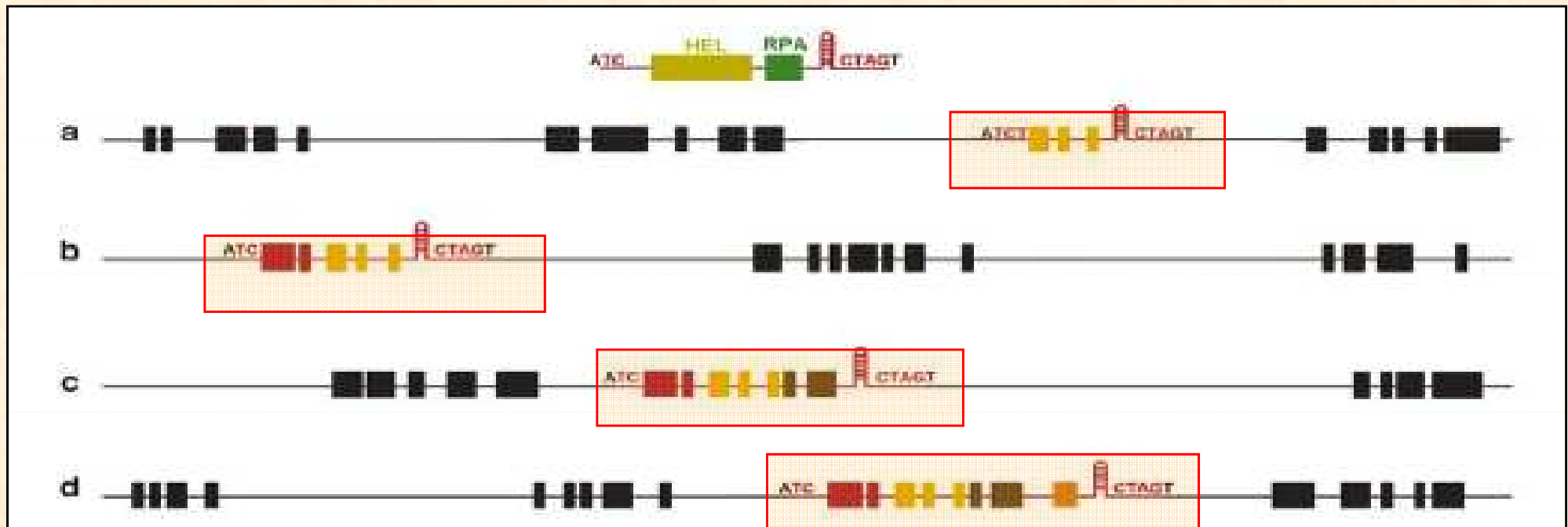
Treasures in the attic: Rolling circle transposons discovered in eukaryotic genomes

Cédric Feschotte and Susan R. Wessler*

Departments of Botany and Genetics, University of Georgia, Athens, GA 30602

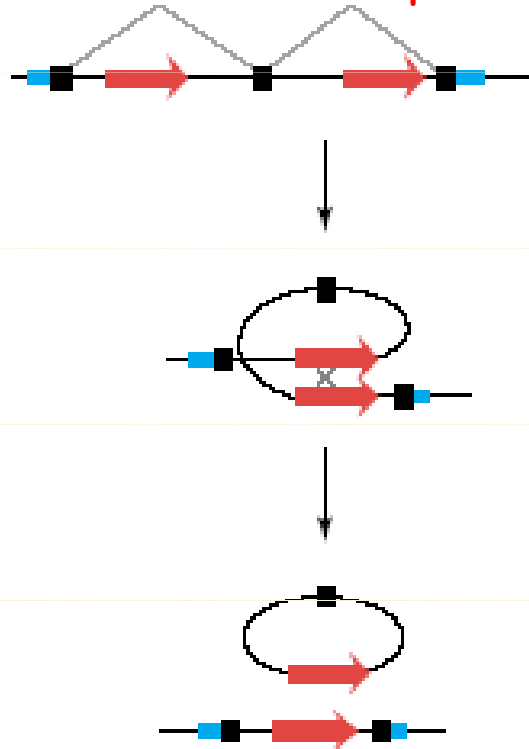


Journey of Helitrons (non-autonomous) through maize genome and capturing genes:

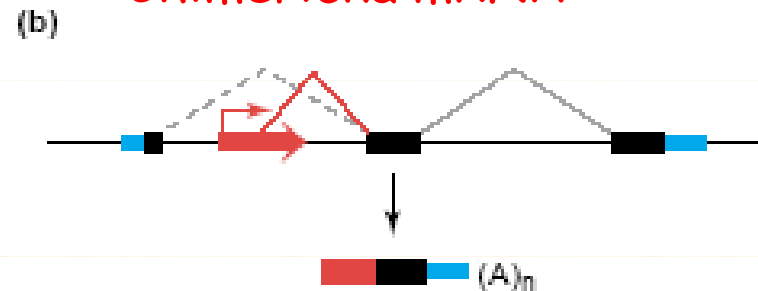


Přestavby genomu transposony

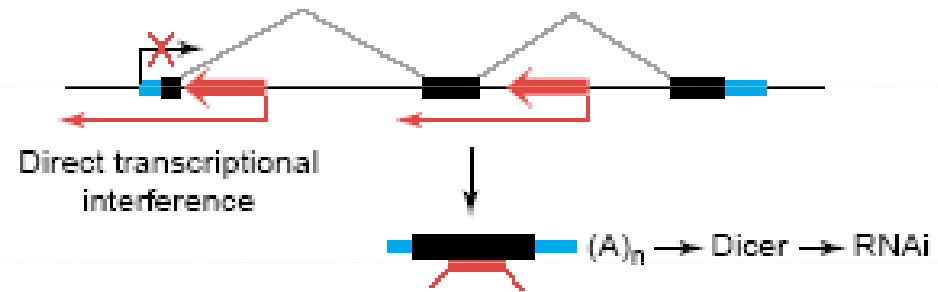
(a) Rekombinační přestavby



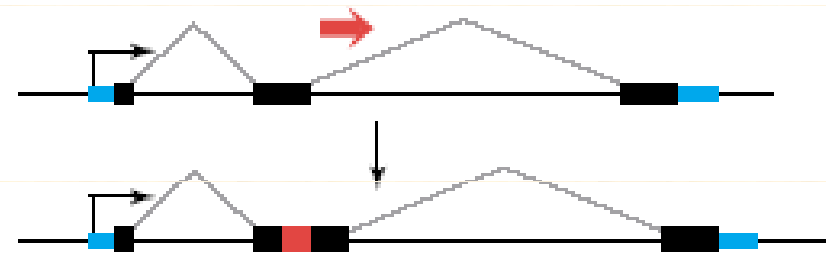
Chimerická mRNA



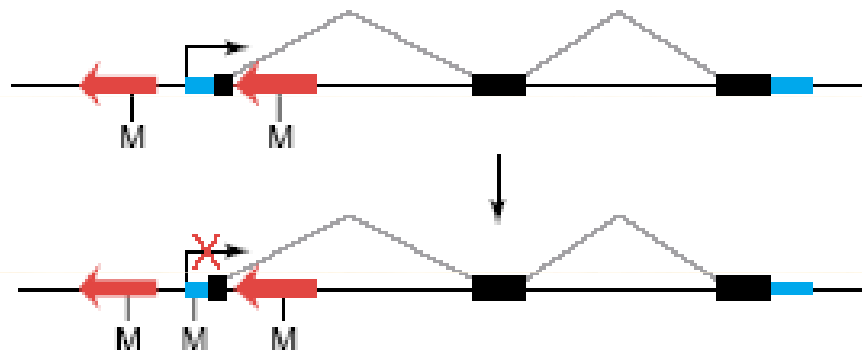
(c) Antisense RNA



(d) Inzerční mutagenéze



(e) Umlčeni způsobené metylací



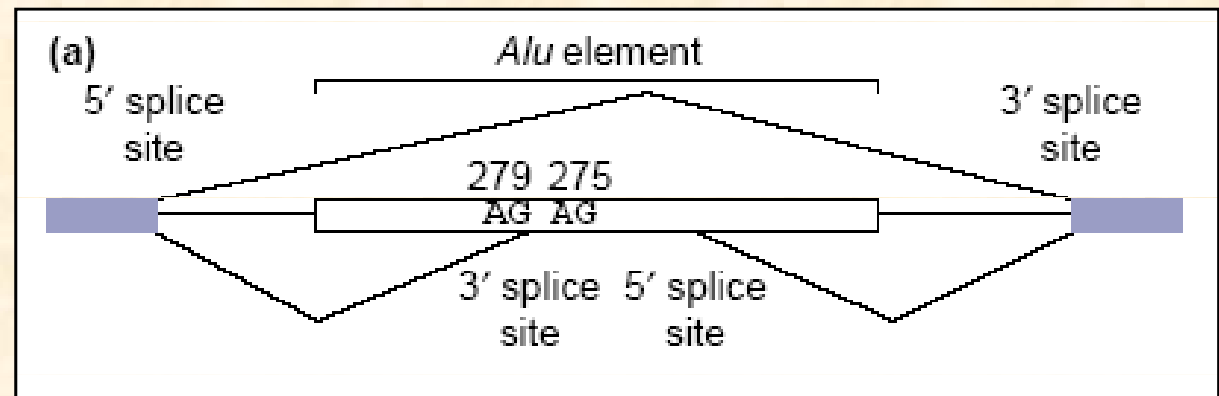
LINE elementy - významný hráč v genomu člověka

- vliv na velikost genomu u primátů (**struktura**), nedávná aktivita, rozdíly i uvnitř druhů
- místa homologií pro genovou konverzi a rekombinaci (**evoluce**)
- včleňuje se do genu a narušují kódující sekvence, nemoci (**funkce**)
- exon shuffling, zkráceny na 5' konci - nedosyntetizovány
- zacelují místa chromosomových zlomů (**reparace**)

LINE hrají roli v šíření signálu při inaktivaci chromosomu X (Barr body)

Alu elementy a alternativní sestřih

Alu elementy tvoří 10% lidského genomu (>1 milion)
5% lidských alternativních exonů je odvozeno z Alu elementů



Alternativní sestřih:

- 40-60% lidských genů má alternativní sestřih
- rozdíl mezi člověkem a myší: druhově-specifický alternativní sestřih
- exony: konstitutivní (konzervativní) a alternativní (majoritní a minoritní)

Vznik alternativních exonů:

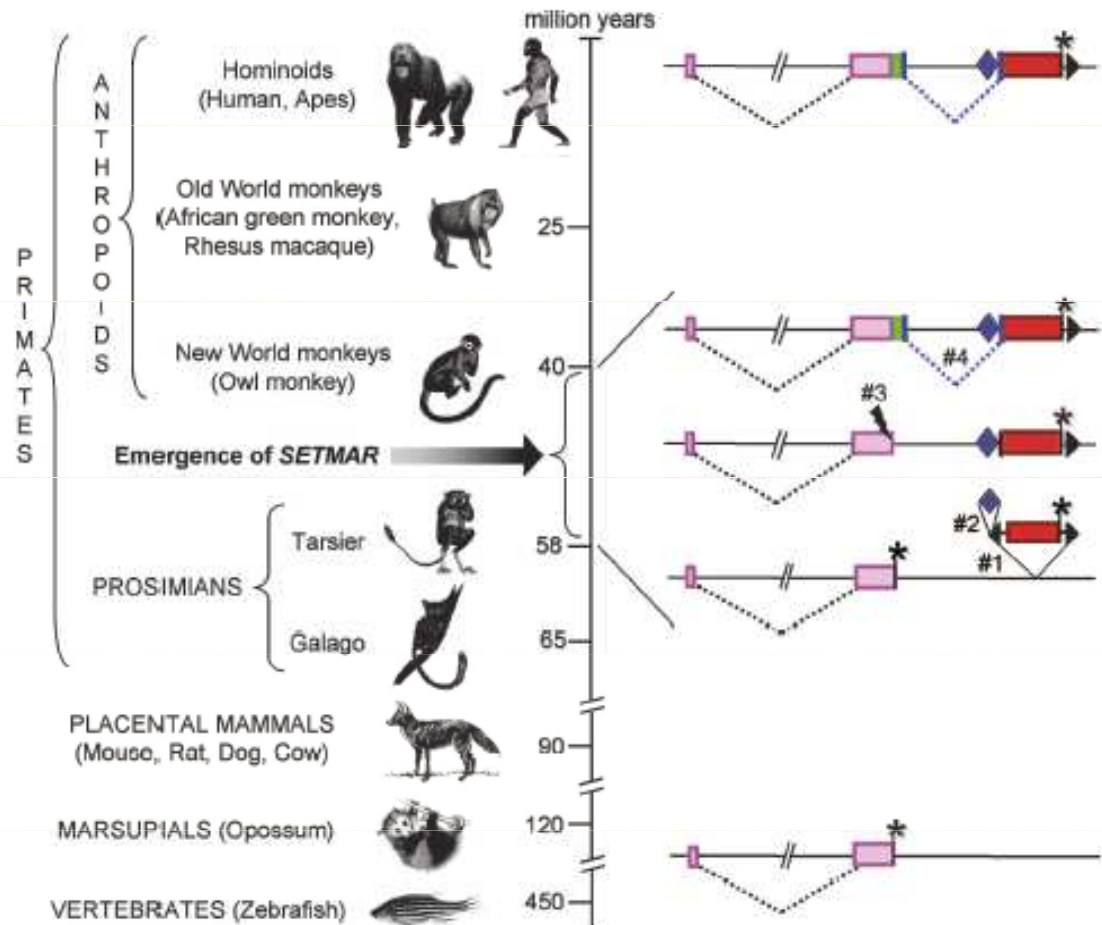
- duplikace exonů, mutace existující intronové sekvence,
- **z Alu elementů** (5% lidských alternativních exonů)

Původ genu SETMAR - „recyklace“ transposonu

Birth of a chimeric primate gene by capture of the transposase gene from a mobile element

Richard Cordaux*, Swalpa Udit†, Mark A. Batzer*, and Cédric Feschotte††

Histon
metyltransferáza +
transpozáza



- zrušení stop
- vznik nového stop
- exonizace
- degenerace TIRu
- vznik intronu
- DNA vazebná doména Tn zachována
- TIR místa v genomu

Fig. 1. Milestones leading to the birth of *SETMAR*. The structure of the *SETMAR* locus (Right) and a simplified chronology of the divergence time of the species examined relative to hominoid primates (Left) are shown. Pink boxes represent the two *SET* exons, which are separated by a single intron (interrupted black line) and form a “*SET*-only” gene whose structure is conserved in all nonanthropoid species examined and terminated with a stop codon (*) located at a homologous position (except in cow; see Fig. 2a). The *Hsmar1* transposon (event 1) was inserted in the primate lineage, after the split between tarsier and anthropoids, but before the divergence of extant anthropoid lineages. The transposon is shown here with its TIRs (black triangles) and transposase coding sequence (red box). The secondary *Alu5x* insertion within the TIR of *Hsmar1* (event 2) is represented as a blue diamond. The position of the deletion removing the stop codon of the “*SET*-only” gene (event 3) is indicated as a lightning bolt. The *de novo* conversion from noncoding to exonic sequence is shown in green, the creation of the second intron is represented as a dashed blue line (event 4), and the splice sites are shown as thick blue lines.

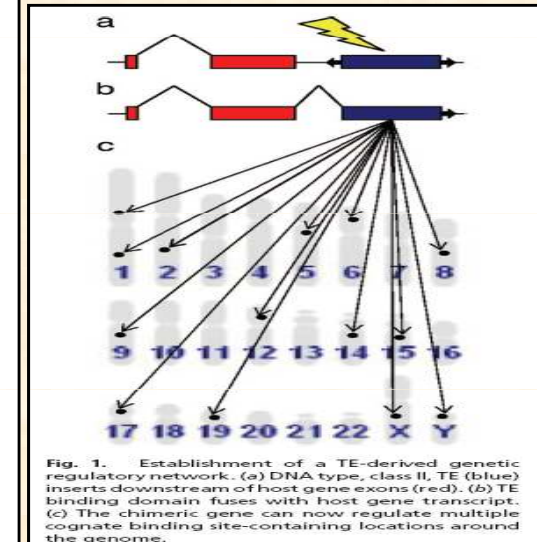
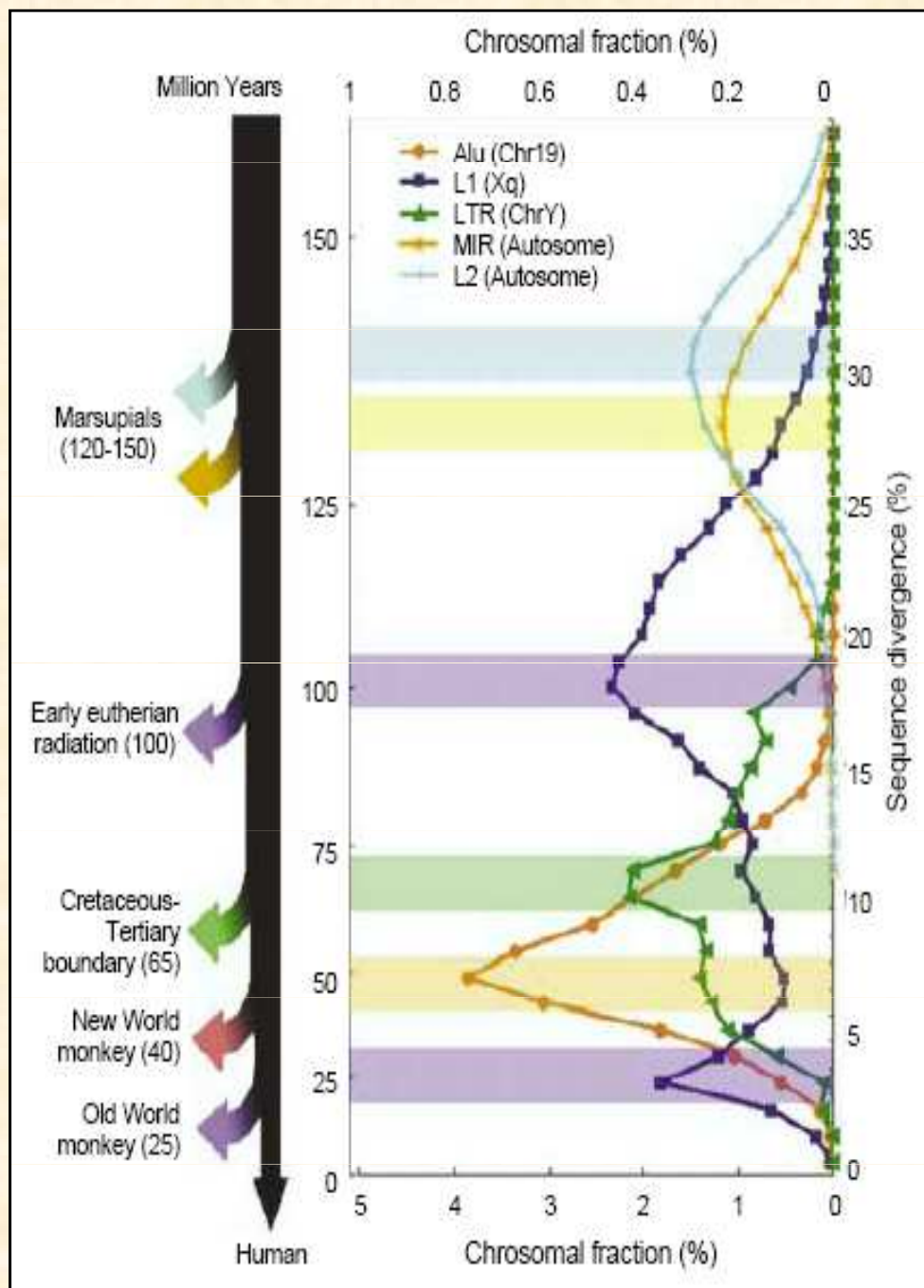


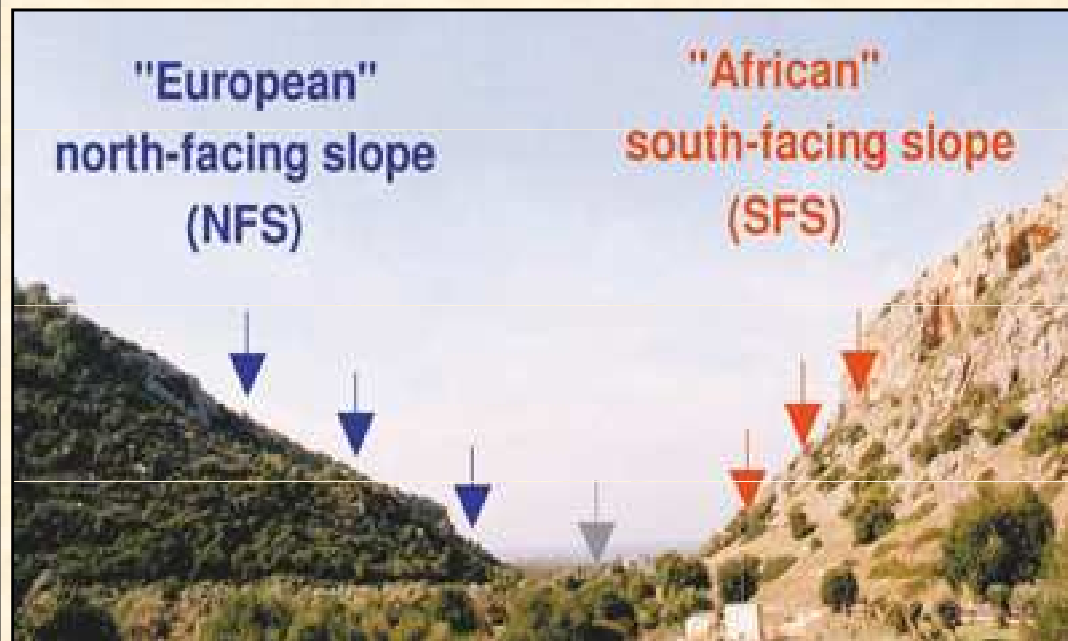
Fig. 1. Establishment of a TE-derived genetic regulatory network. (a) DNA type, class II, TE (blue) inserts downstream of host gene exons (red). (b) TE binding domain fuses with host gene transcript. (c) The chimeric gene can now regulate multiple cognate binding site-containing locations around the genome.

**EXPLOSIVNÍ
AMPLIFIKACE
TRANSPOSONŮ V
EVOLUCI SAVCŮ**

Explosivní amplifikace transposonů a **speciace**

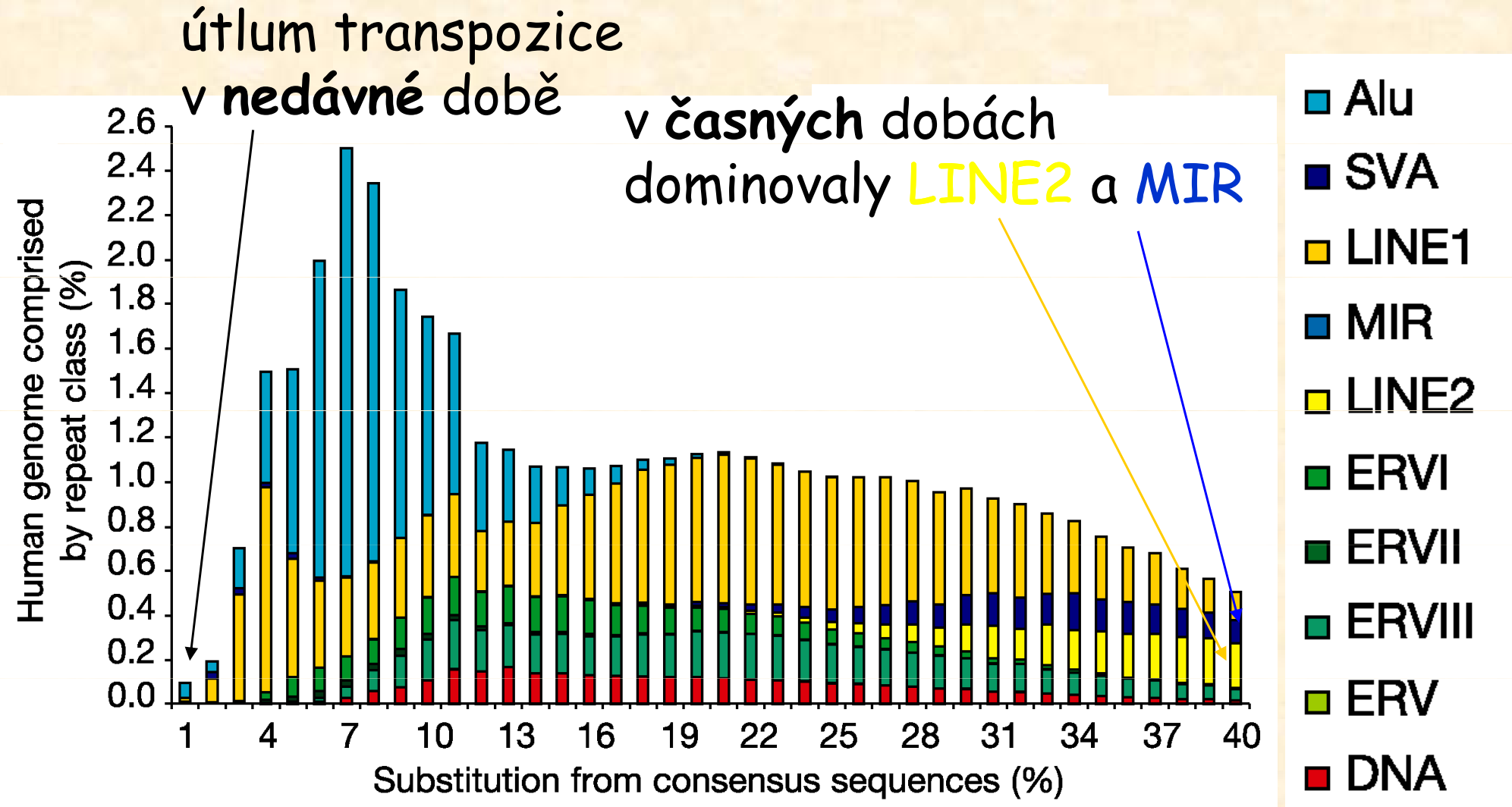


Evoluční kaňon (Israel):

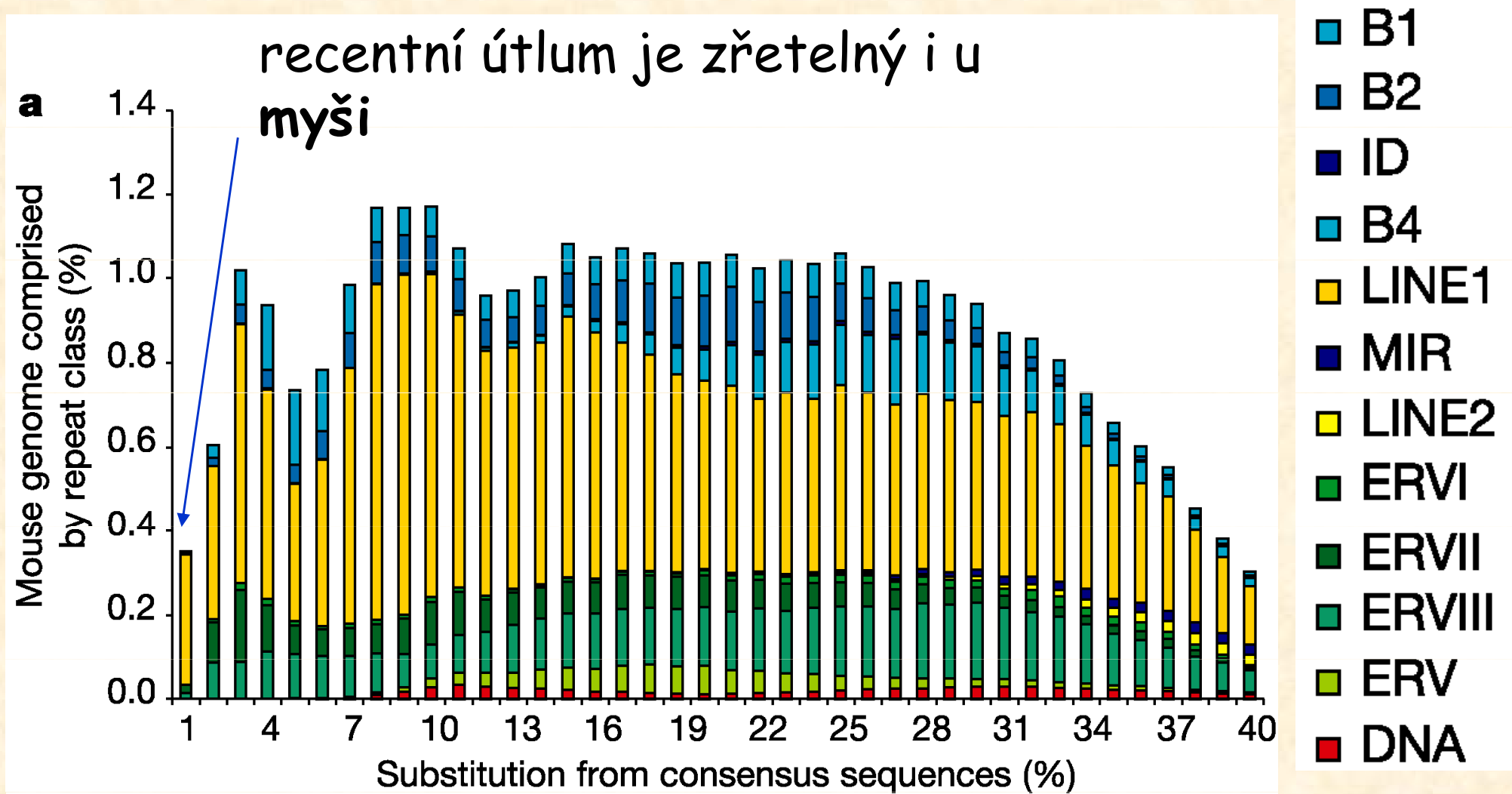


3x více BARE TE na jižním svahu (ječmen)

Korelace mezi expanzemi transposonů a oddělováním větví savců



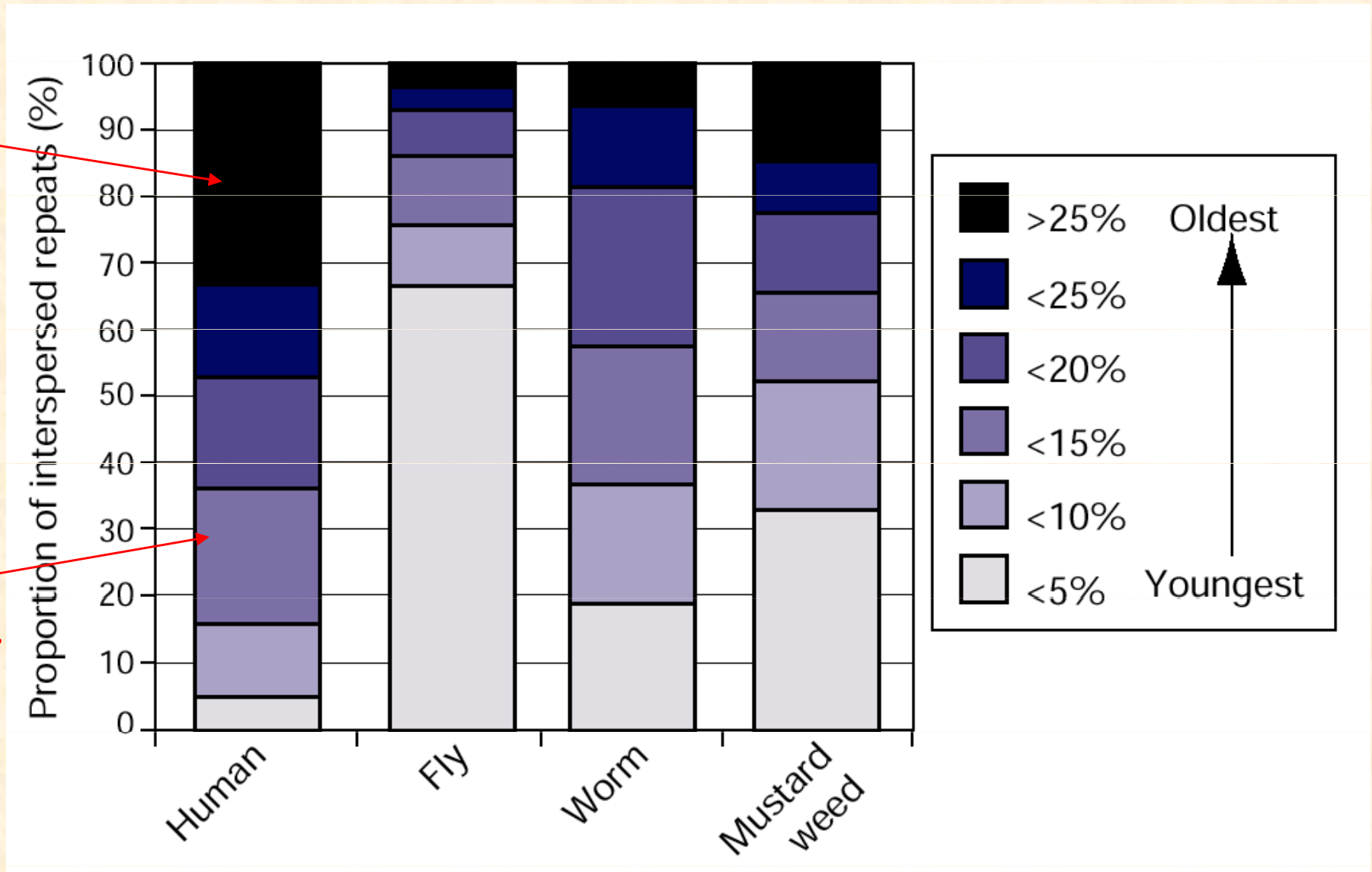
Dynamika transposonů v evoluci *myši*



Lidský genom je plný **starých** transposonů zatímco transposony v jiných genomech jsou mladší

staré

mladé



Srovnání stáří transpozonů v eukaryotických genomech



„Without transposable elements we would not be here and the living world would probably look very different from the one we know.“

- Susan Wessler

„Retrotransposons cannot be entirely selfish because host genome and scientists can use them for their own benefit.“ :-)

Jeffrey Bennetzen



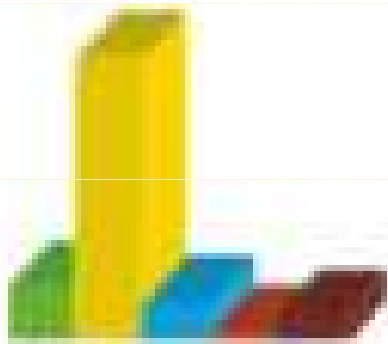
TANDEMŮVÉ REPETICE

Tandemové repetice, „knihovna“ satelitní DNA

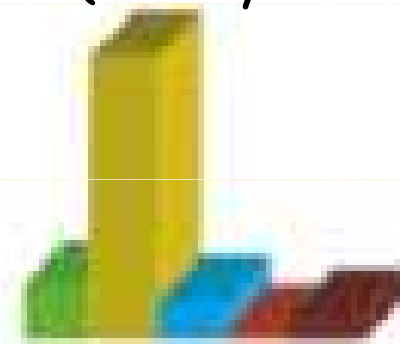
Đ. Ugarković and M. Plohl

Hlavní parametry:

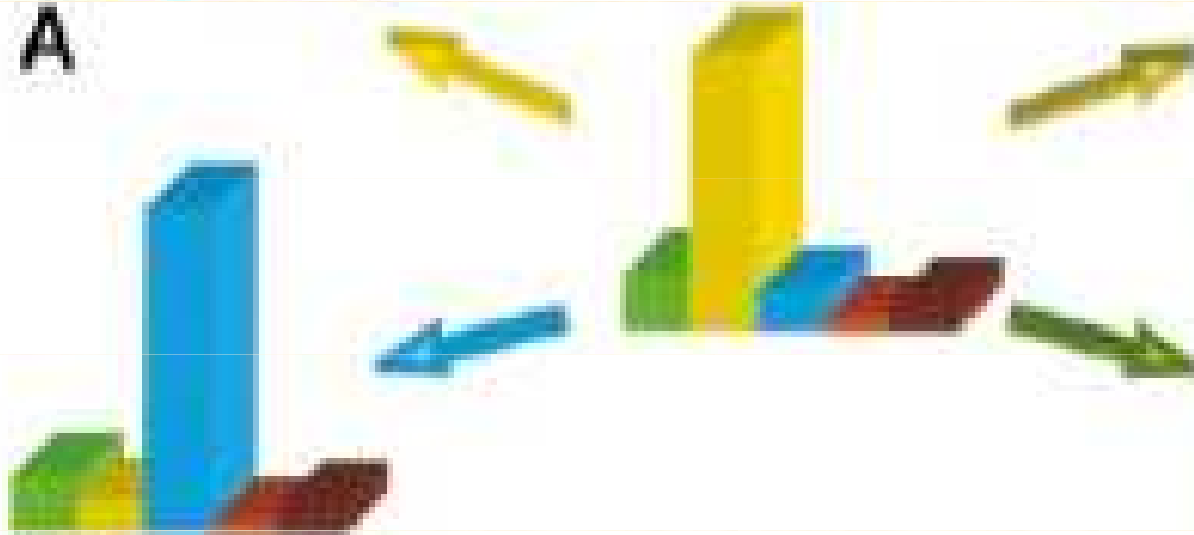
- počet kopií (změna v B a D)
- sekvence DNA (změny C a D)



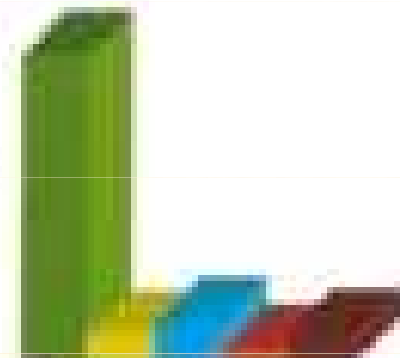
A



C



B



D

Evolve tandemových repeticií

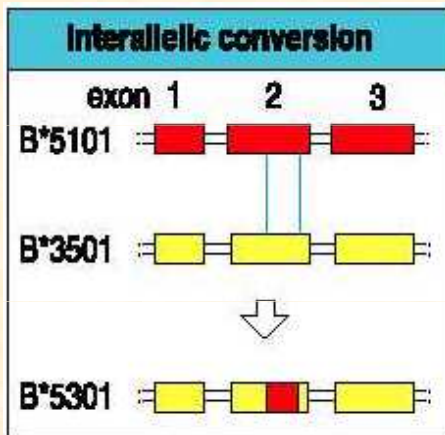
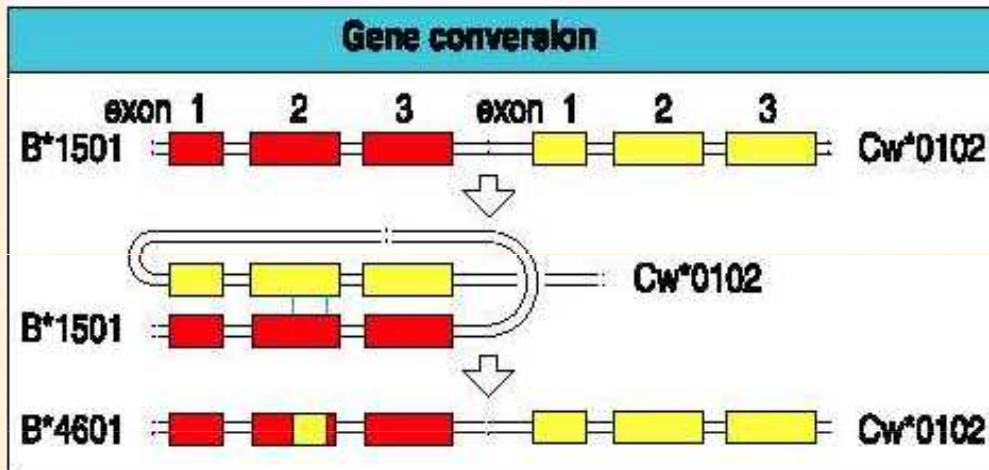
Evolve v koncertu (concerted evolution)

Genová konverze

Molekulární tah (molecular drive)

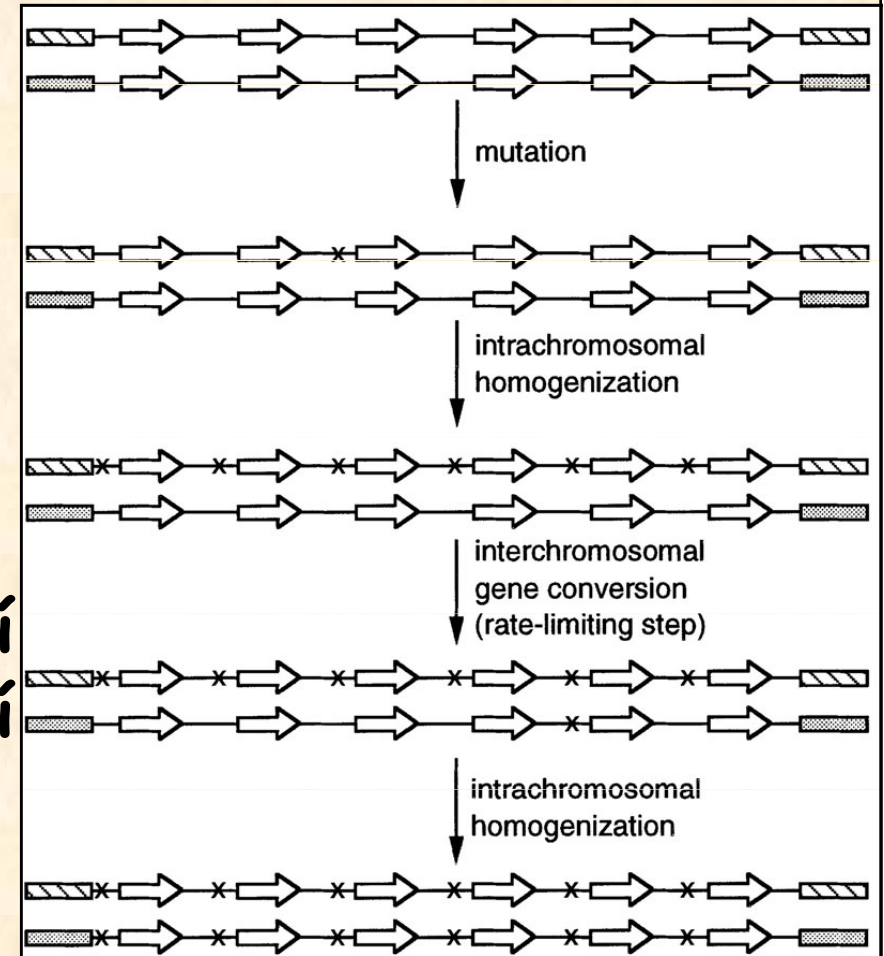
Nerovnoměrný crossing-over

Evolve satelitních sekvencí - skládání ze segmentů

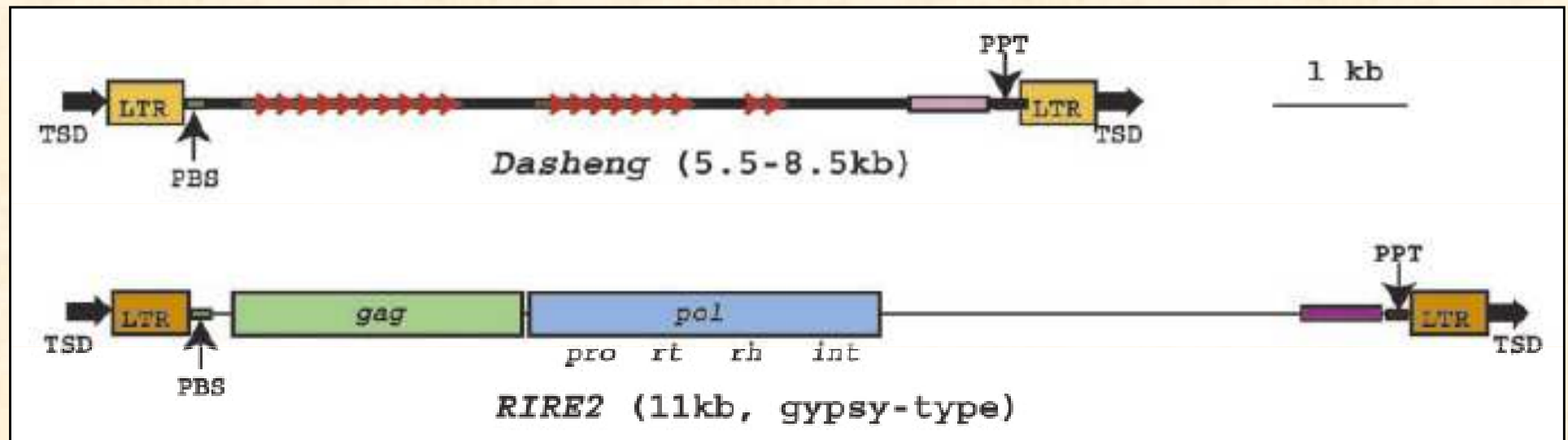
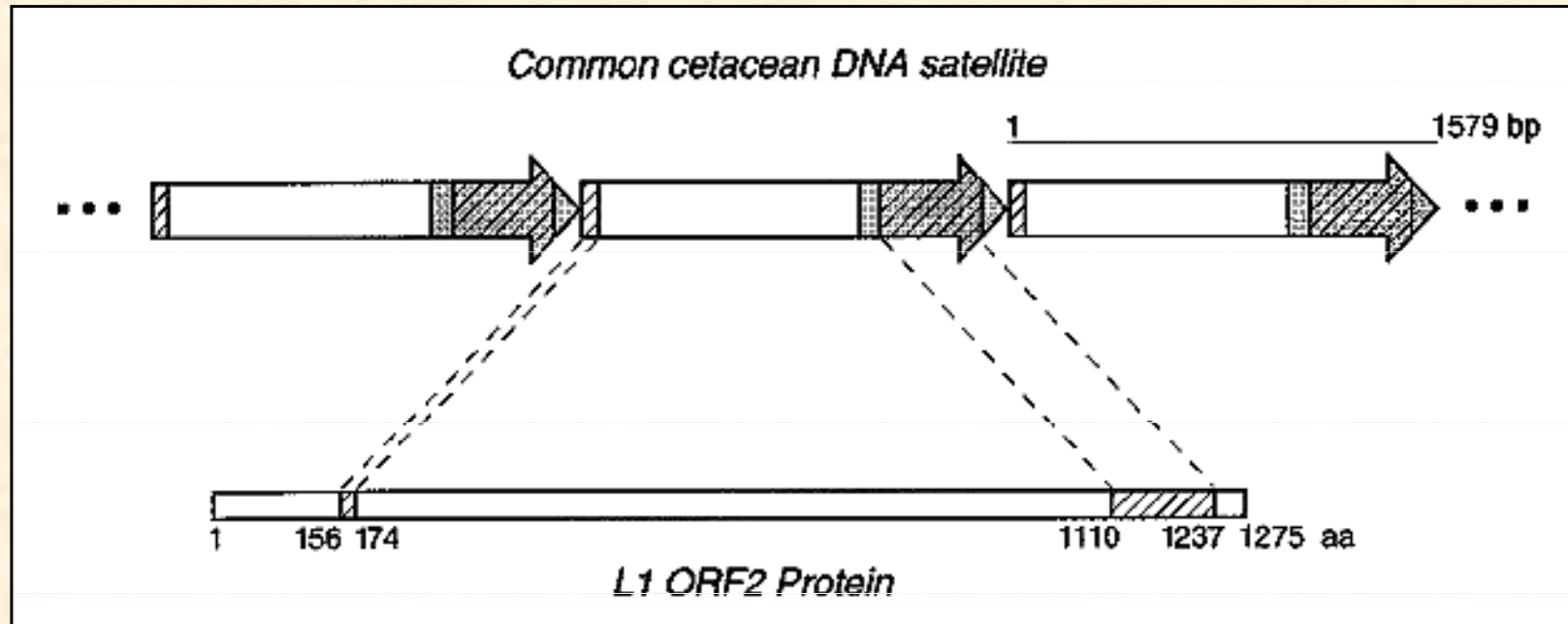


Genová konverze

- interchromosomální
- intrachromosomální



Satelity mohou vznikat i z retroelementů



PROMISKUITNÍ DNA

ENDOSYMBIOTIC GENE TRANSFER: ORGANELLE GENOMES FORGE EUKARYOTIC CHROMOSOMES

Jeremy N. Timmis^{}, Michael A. Ayliffe[‡], Chun Y. Huang^{*} and William Martin[§]*

Genome sequences reveal that a deluge of DNA from organelles has constantly been bombarding the nucleus since the origin of organelles. Recent experiments have shown that DNA is transferred from organelles to the nucleus at frequencies that were previously unimaginable. Endosymbiotic gene transfer is a ubiquitous, continuing and natural process that pervades nuclear DNA dynamics. This relentless influx of organelle DNA has abolished organelle autonomy and increased nuclear complexity.

“Promiscuous DNA” (Ellis, 1982)

**“Endosymbiotic gene transfer is ubiquitous...
... at frequencies that were previously unimaginable”.**

Nature Reviews Genetics, 2004

Organelové genomy - pozůstatky prokaryot

(a) chloroplast

20-200 kb

20-200 proteinů

progenitor - **cyanobacteria** (*Synechocystis*)

3.6 Mb

3000 proteinů

(b) mitochondrie

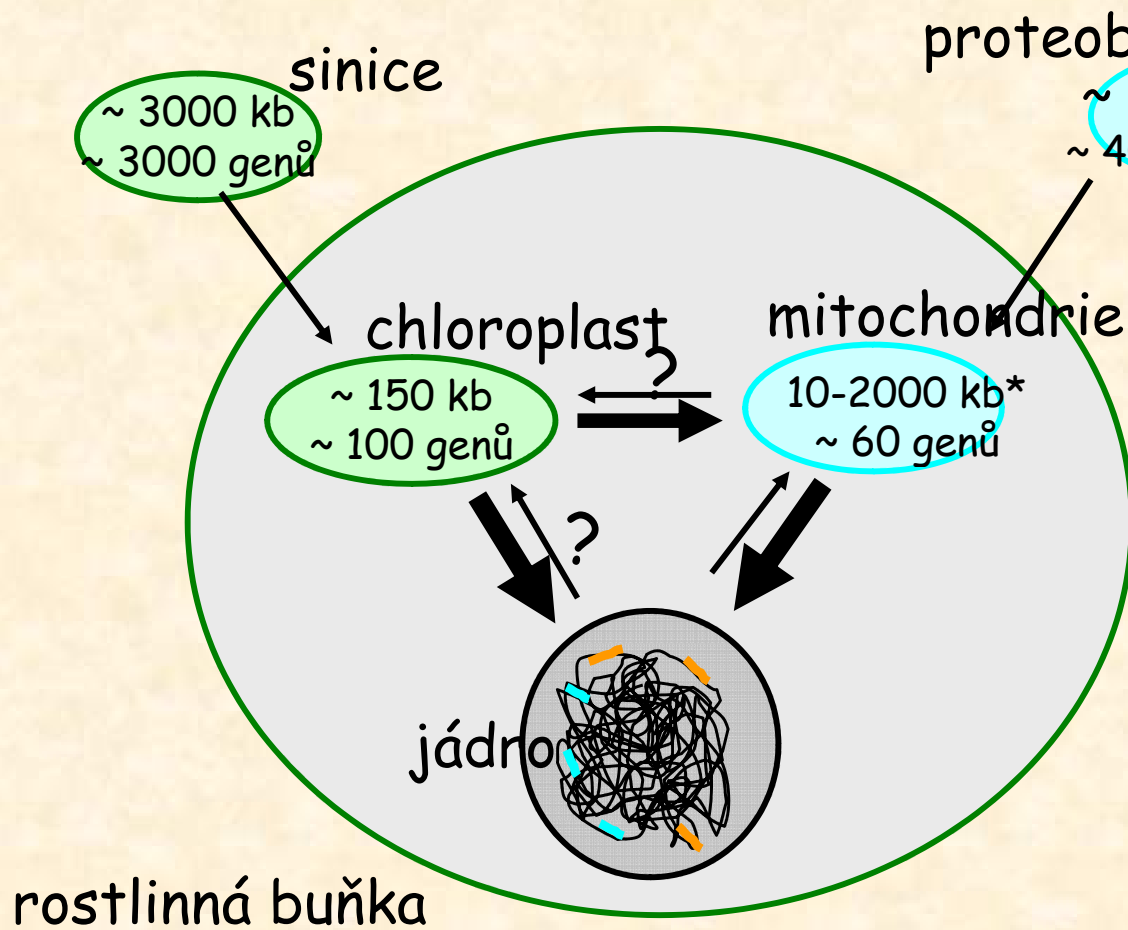
6-400 kb

3-67 proteinů

progenitor - **alpha-proteobacteria** (*Mesorhizobium loti*)

7 Mb

6 700 proteinů



```

BAC7H5 CCTTCGGGAACGCGGACACAGGTGGTGCATGGCTGTCGTCACTCGTCCGTAAGGTGTT 43358
CTY16 -----G-C-T-----C-----T-----T-G-A----- 457

BAC7H5 GGGTTAAGTCCCGCAACGAGCGCAACCCCTCGTGTTTAGTTGCCAACGTTGAGTTGGAAC 43418
CTY16 -----ACC-----T-A-T-----G-C----- 397

BAC7H5 CCTGAACAGACTGCCGGTGATAAGCCGGAGGAGGTGAGGATGACGTCAAGTCATCATGC 43478
CTY16 TT-A-GGTA-C-----G-----T-----C-----G 337

BAC7H5 CCCTTATGCCCTGGGCGACACACGTGCTACAATGGCCGGGACAAAGGTCGCGATCCGCG 43538
CTY16 -----C-G-----T-----G-T-----GT--CA--A-G-A--- 277

BAC7H5 GAGGGTGAGCTAACCCCAAAAACCCGTCTCAGTTCGGATTGCAGGCTGCAACTCGCCTG 43598
CTY16 --T-----T-T-C-----G-----TTCCT-----AGA- 218

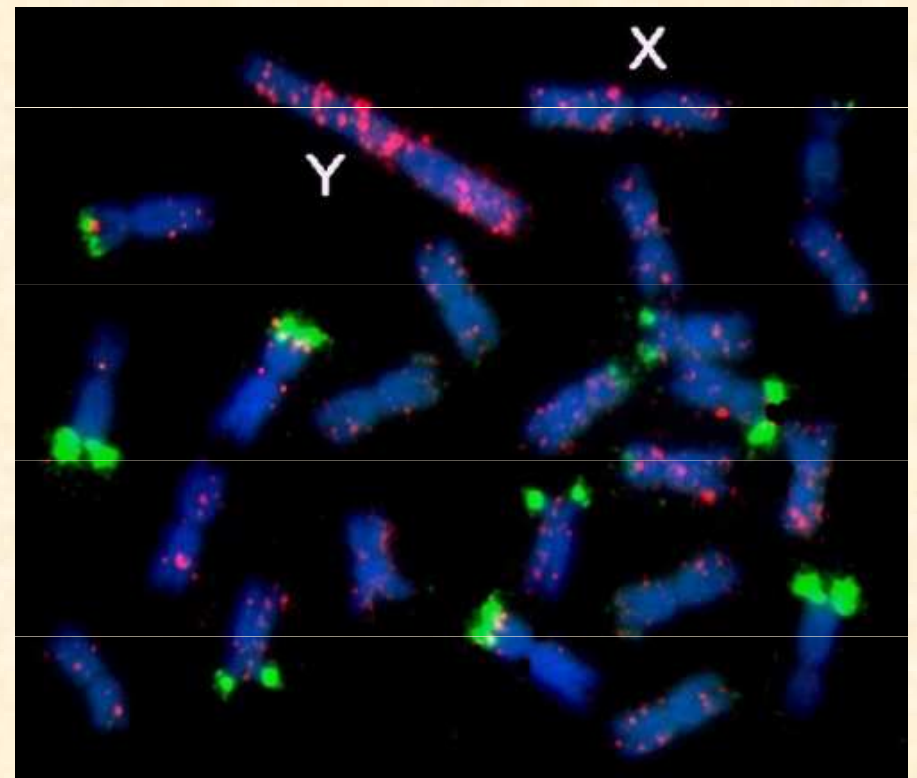
BAC7H5 CATGAAGCCGGAATCGCTAGTAATCGCCGGTCAGCCATACGGCGGTGAATTCGTTCCCGG 43658
CTY16 -----G-----G-A-----G-C-----A-----A- 159

BAC7H5 GCCTTGTACACCCCGCTCACACTATGGGAGCTGGCCATGCCCGAAGTCGTTACCTTA 43718
CTY16 -----C-----ATTCA-----G-----G-GC-- 99

BAC7H5 AC-CGCAAG-GAGGGGGATGCCGAAGGCAGGCTAGTGACTGGAGTGAAGTCGTAAACAAG 43776
CTY16 --T-----A---CA-GC-A-C-C--TG--TT--C-----G----- 39

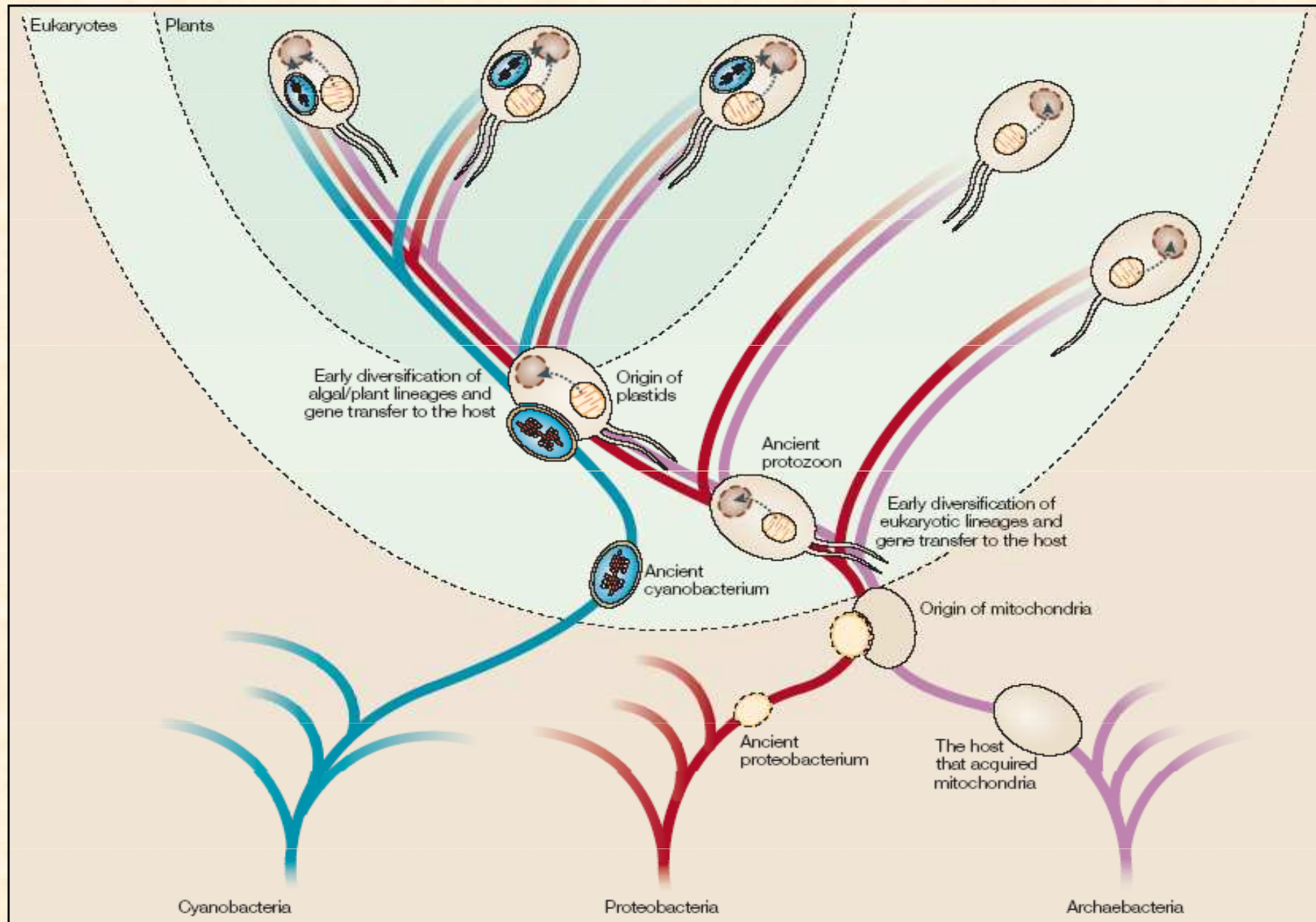
BAC7H5 GTAGCCGCTGGAAGGTGCGGCTGGATCACCTCCTTT 43814
CTY16 -----GG---CC----- 1

```



Hromadění cpDNA
na chromosomu Y u
Silene latifolia

Endosymbiotická evoluce a strom života

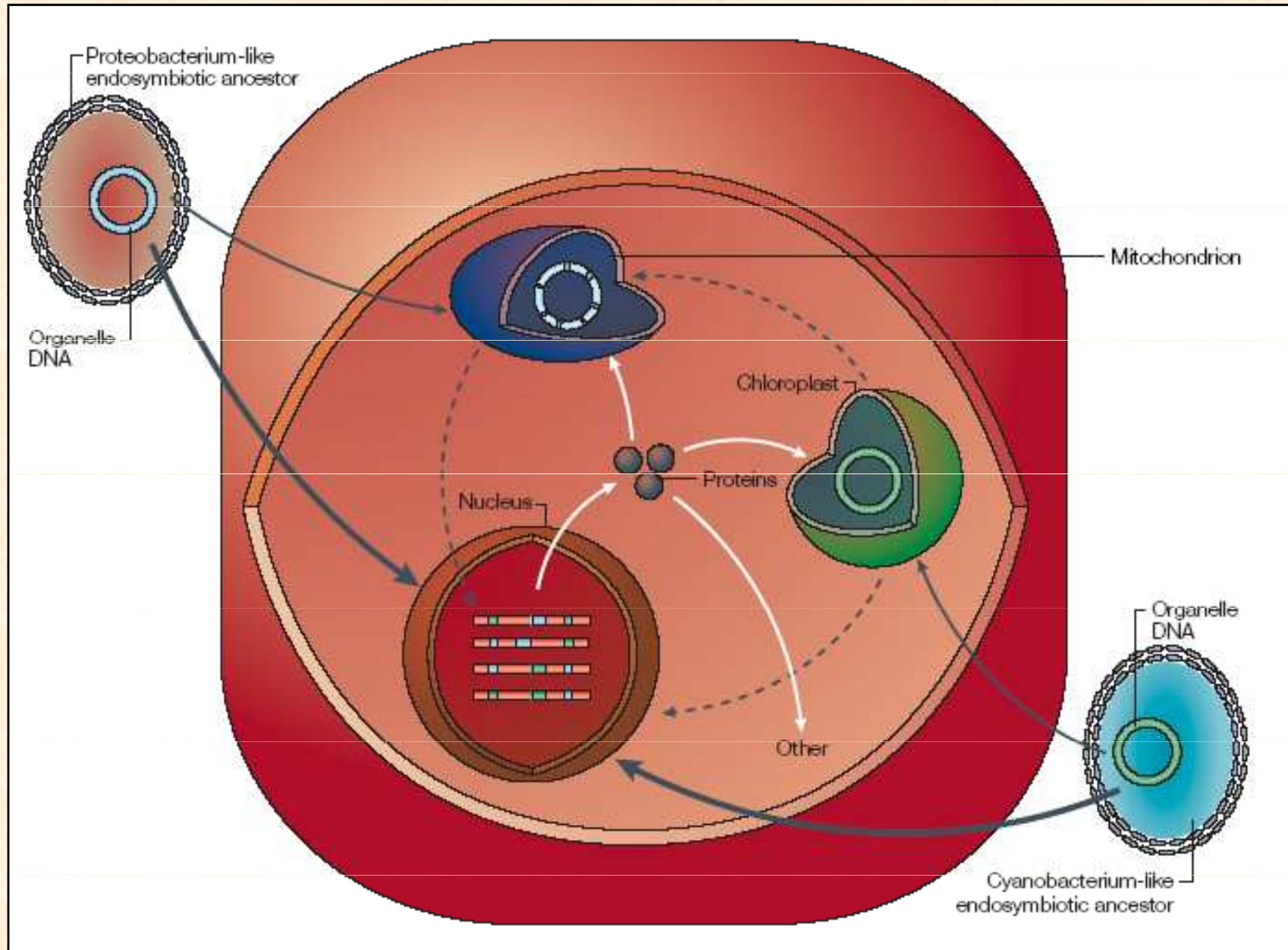


Velikosti organelových a prokaryotických genomů

Genome	Length [kbp]	Number of protein-coding genes
Algae		
cp <i>Porphyra purpurea</i>	191	200
cp <i>Cyanidium caldarium</i>	165	197
cp <i>Guillardia theta</i>	122	148
cp <i>Cyanophora paradoxa</i>	136	136
cp <i>Odontella sinensis</i>	120	124
cp <i>Euglena gracilis</i>	143	58
Land plants		
cp <i>Marchantia polymorpha</i>	121	84
cp <i>Chlorella vulgaris</i>	151	78
cp <i>Nicotiana tabacum</i>	156	76
cp <i>Oryza sativa</i>	134	76
cp <i>Zea mays</i>	140	76
cp <i>Pinus thunbergii</i>	120	69
Non-phosynthetic plastids		
cp <i>Toxoplasma gondii</i>	35	26
cp <i>Eimeria tenella</i>	35	28
cp <i>Epifagus virginiana</i>	70	21
Cyanobacteria		
<i>Synechocystis</i> sp.	3573	3168
<i>Prochlorococcus marinus</i>	1660	1884
<i>Nostoc</i> PCC 7120	6413	5368
<i>Nostoc punctiforme</i>	~9000	~7400
Plants and algae		
mt <i>Pylaiella littoralis</i>	59	52
mt <i>Marchantia polymorpha</i>	187	41
mt <i>Laminaria digitata</i>	38	39
mt <i>Cyanidioschyzon merolae</i>	32	34
mt <i>Arabidopsis thaliana</i>	367	31
mt <i>Chondrus crispus</i>	26	25
mt <i>Scenedesmus obliquus</i>	43	20

Genome	Length [kbp]	Number of protein-coding genes
Various protists and fungi		
mt <i>Reclinomonas americana</i>	69	67
mt <i>Melanimonas jakobiformis</i>	47	49
mt <i>Naegleria gruberi</i>	50	46
mt <i>Rhodomonas salina</i>	48	44
mt <i>Dictyostelium discoideum</i>	56	40
mt <i>Phytophthora infestans</i>	38	40
mt <i>Acanthamoeba castellanii</i>	42	36
mt <i>Cafeteria roenbergensis</i>	43	34
mt <i>Monosiga brevicollis</i>	77	32
mt <i>Physarum polycephalum</i>	63	20
mt <i>Harpochytrium</i> sp	24	14
mt <i>Candida albicans</i>	40	13
mt <i>Cryptococcus neoformans</i>	25	12
mt <i>Plasmodium falciparum</i>	6	3
Anaerobic mitochondria		
mt Hydrogenosomes*	0	0
α-proteobacteria		
<i>Caulobacter crescentus</i>	4017	3767
<i>Mesorhizobium loti</i>	7596	7281
<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	~9100	~8300
Yeast		
(nuclear)	13,469	6,327

Endosymbiotický genový přenos: - transport genů, reimport proteinů



Mechanismy genového přenosu

1. Přenos velkých kusů DNA ("bulk DNA" hypothesis)
intergenové spacery, introns
experimenty u kvasinek
>100kb
2. Přenos prostřednictvím cDNA ("cDNA intermediates")
přenesená DNA je sestřižena a editována
rekombinace sestřižené mtDNA s neseestřiženou mtDNA
heterogenita velikostí mtDNA

Proč některé geny zůstávají v organelách?

1. Hydrophobicita

- hydrofóbní proteiny jsou těžko importovány do organel

2. Řízení redoxního stavu

- organely řídí expresi genů, které kódují komponenty jejich elektronového transportu, jejich lokalizace je výhodnější v organelách

Zmenšení genomů u organel a parazitů:

Parazité: - specializace na intracelulární prostředí
- ztráta genů

Organely: - export genů do jádra hostitele
- import produktů

Některé geny se přenášejí do jádra dříve jiné později

Nejdříve - regulační funkce

(sigma factor of RNAPolymerase, gamma subunit
of ATPase)

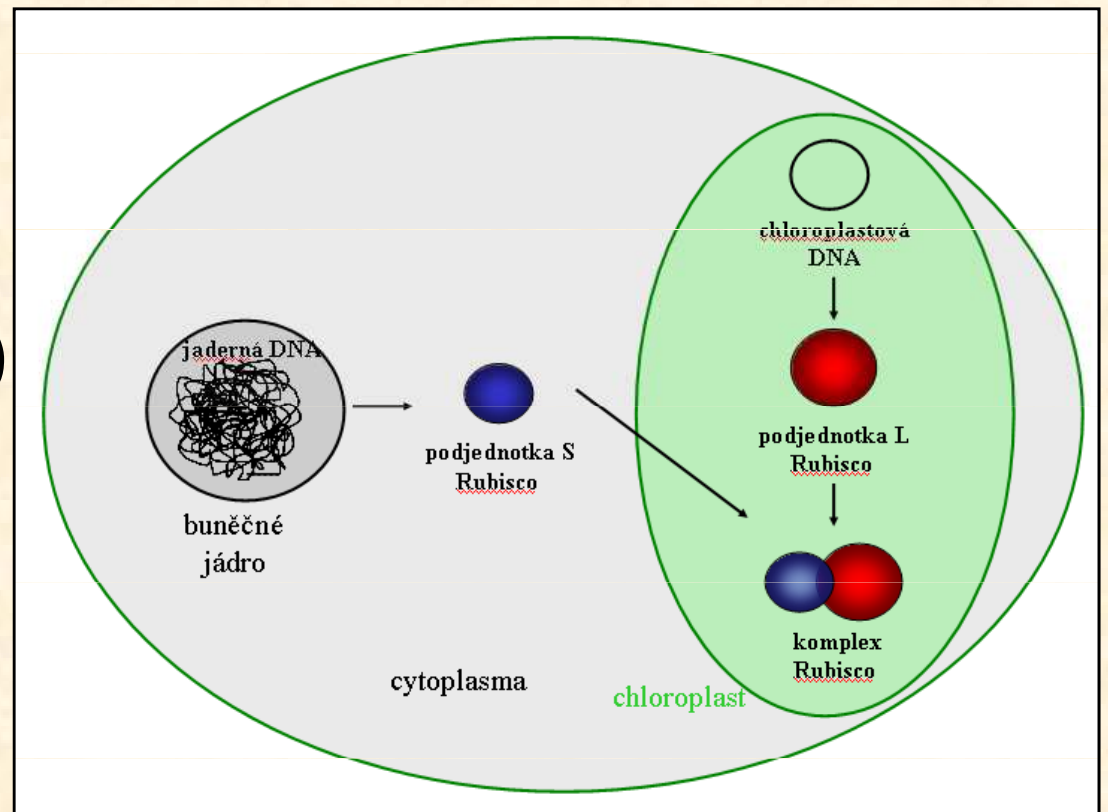
Poslední - translace

- respirace

Rubisco:

katalýza - v plastidu (rbcl)

regulace - v jádře (rbcS)



Kam se přenesená DNA integruje?

- žádné důkazy preferovaných sekvencí či částí chromosomů

Sekvenční **proměnlivost** promiskuitní DNA

>95% identity svědčí o velké obměně organelových sekvencí

Faktory vedoucí k **degeneraci** sekvencí:

- asexualita
- poškozující zplodiny metabolismu
- selekce na malé genomy

Kompenzující faktory (u rostlin)

- polyploidie
- reparace DNA

Genový přenos z organel do jádra v reálném čase

Frekvence přenosu:

- v gametách - 1 : 16 000
- v somatických buňkách - 1 : 5 million

Příčina rozdílu (300x):

- programovaná degenerace plastidů při vývoji pylových zrn zvyšuje frekvenci přenosu

