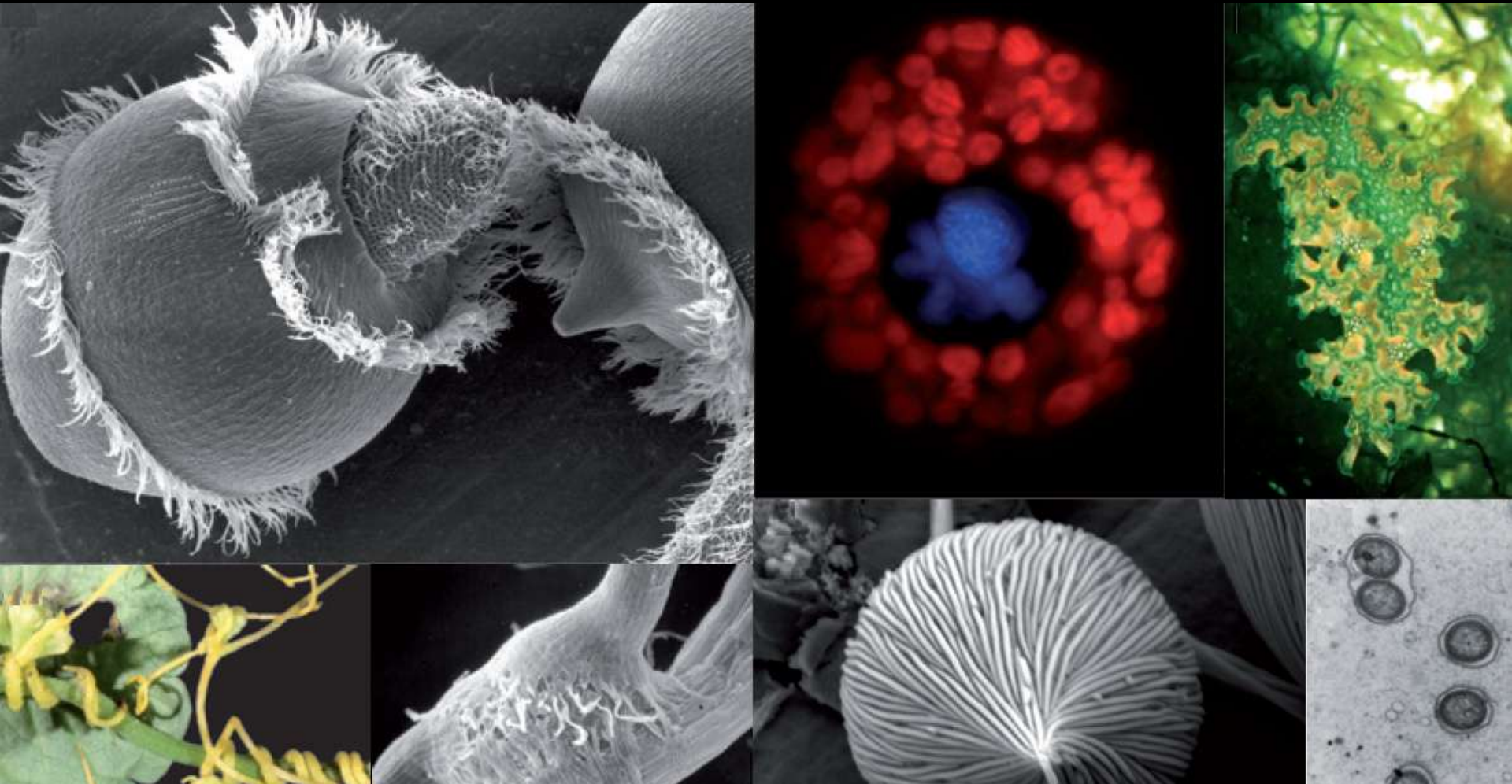


Горизонтальный перенос у эукариот: *we are not only what we eat...*



План лекции

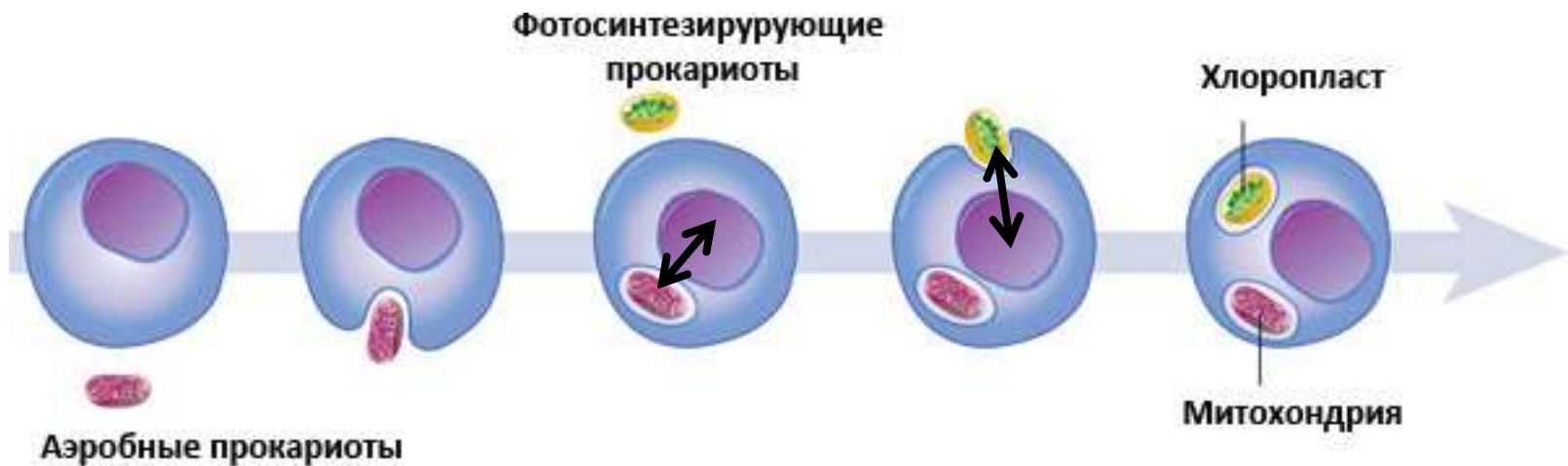
- Понятие горизонтальный перенос и способы его обнаружения
- Что переносится и между кем?
- Примеры горизонтального переноса
- Роль горизонтального переноса в эволюции эукариотических организмов



Горизонтальный перенос - определение

Горизонтальный перенос (ГП) - это процесс перемещения генетической информации между различными геномами.

Объекты ГП – любая генетическая информация - гены, регуляторные последовательности, мобильные генетические элементы.



Происхождение митохондрий и хлоропластов согласно симбиотической теории эволюции и теории горизонтального переноса

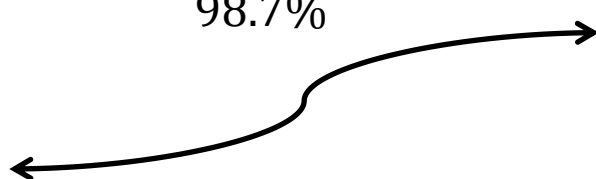
Горизонтальный перенос: признаки

1. Высокое сходство последовательностей из удаленных видов.



Adoxophyes honmai

MLE
98.7%



Ascogaster reticulates

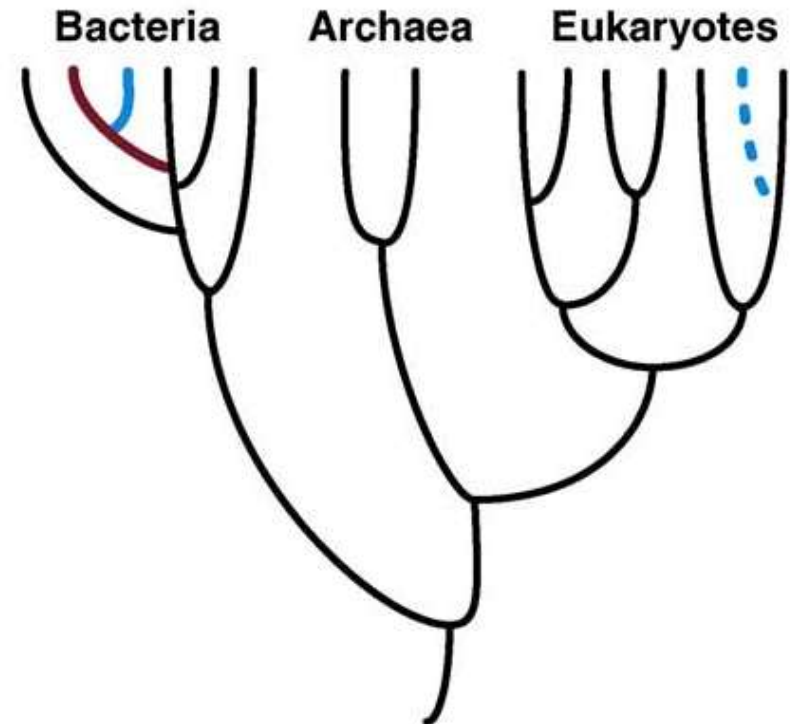
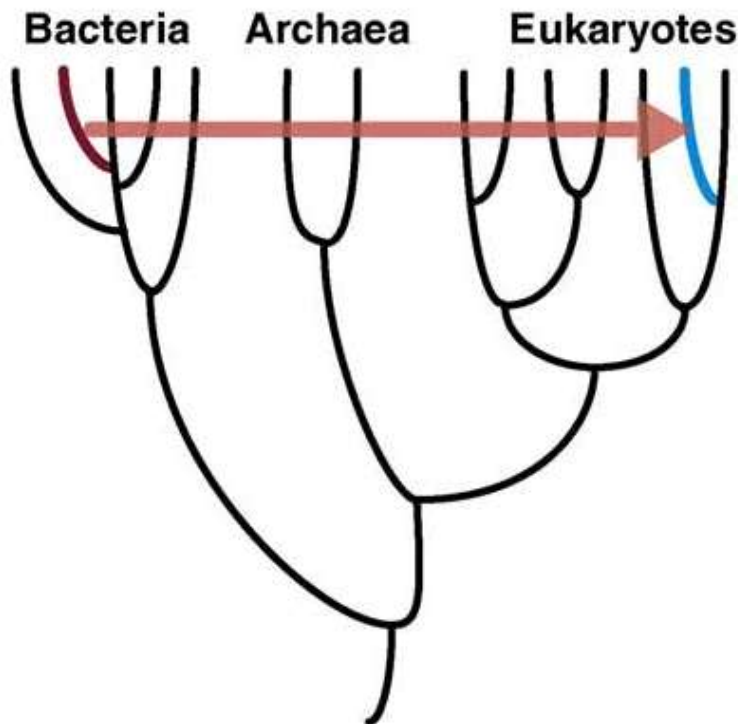
Горизонтальный перенос: признаки

1. Высокое сходство последовательностей из удаленных видов.



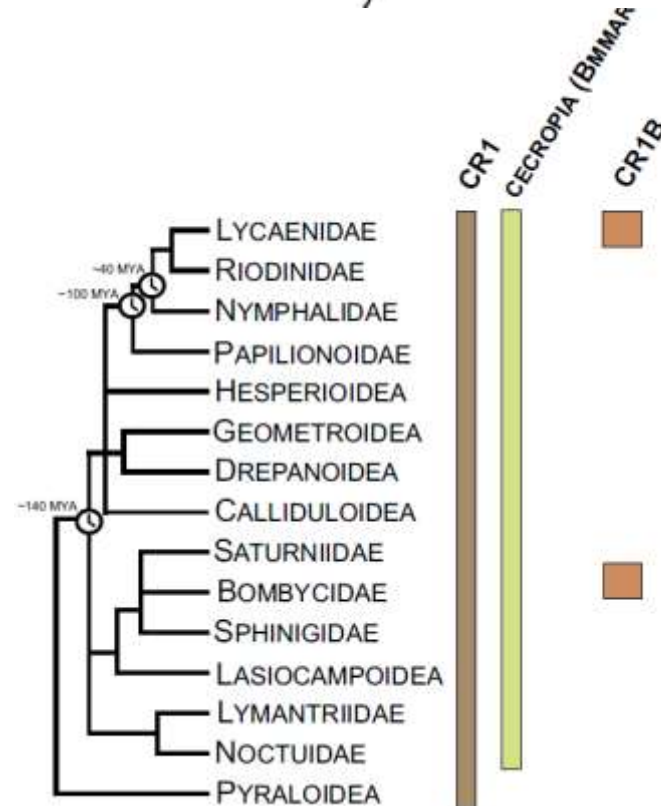
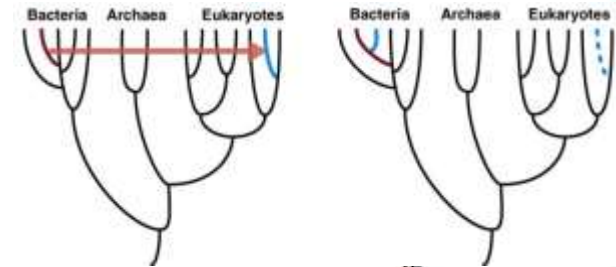
Ascogaster reticulates

2. Несоответствие филогении различных видов, построенной на основании объекта ГП и генов консервативных в эволюции.



Горизонтальный перенос: признаки

1. Высокое сходство последовательностей из удаленных видов.
2. Несоответствие филогении различных видов, построенной на основании объекта ГП и генов консервативных в эволюции.
3. Неравномерное распространение объекта горизонтального переноса между видами.



(Novikova et al., 2007)

Горизонтальный перенос: способы выявления

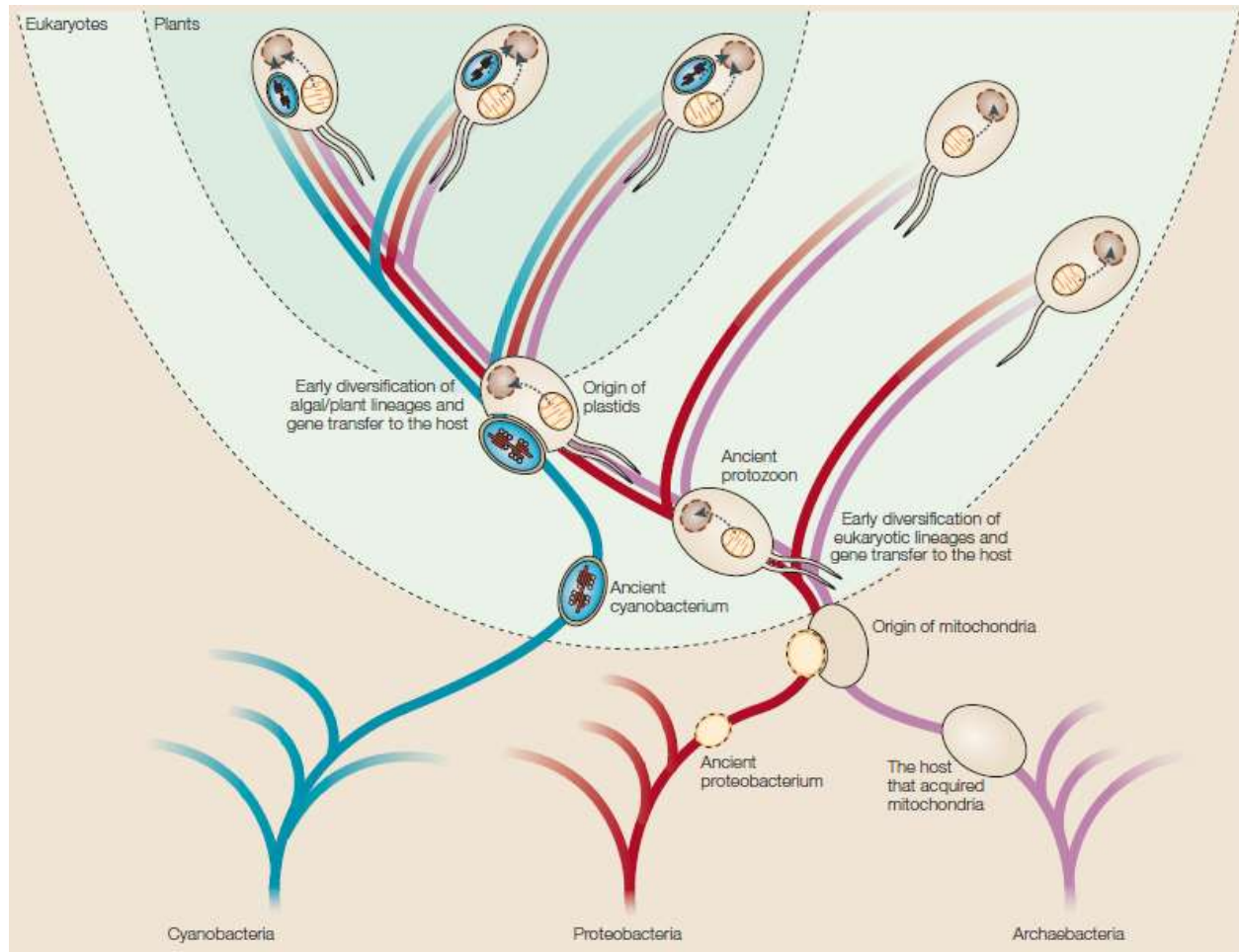


Горизонтальный перенос:

типы горизонтального переноса

1. Горизонтальный перенос генетического материала **из органелл** симбиотического происхождения (митохондрий и хлоропластов) **в ядро** эукариотической клетки.
2. Горизонтальный перенос **между репродуктивно изолированными видами.**

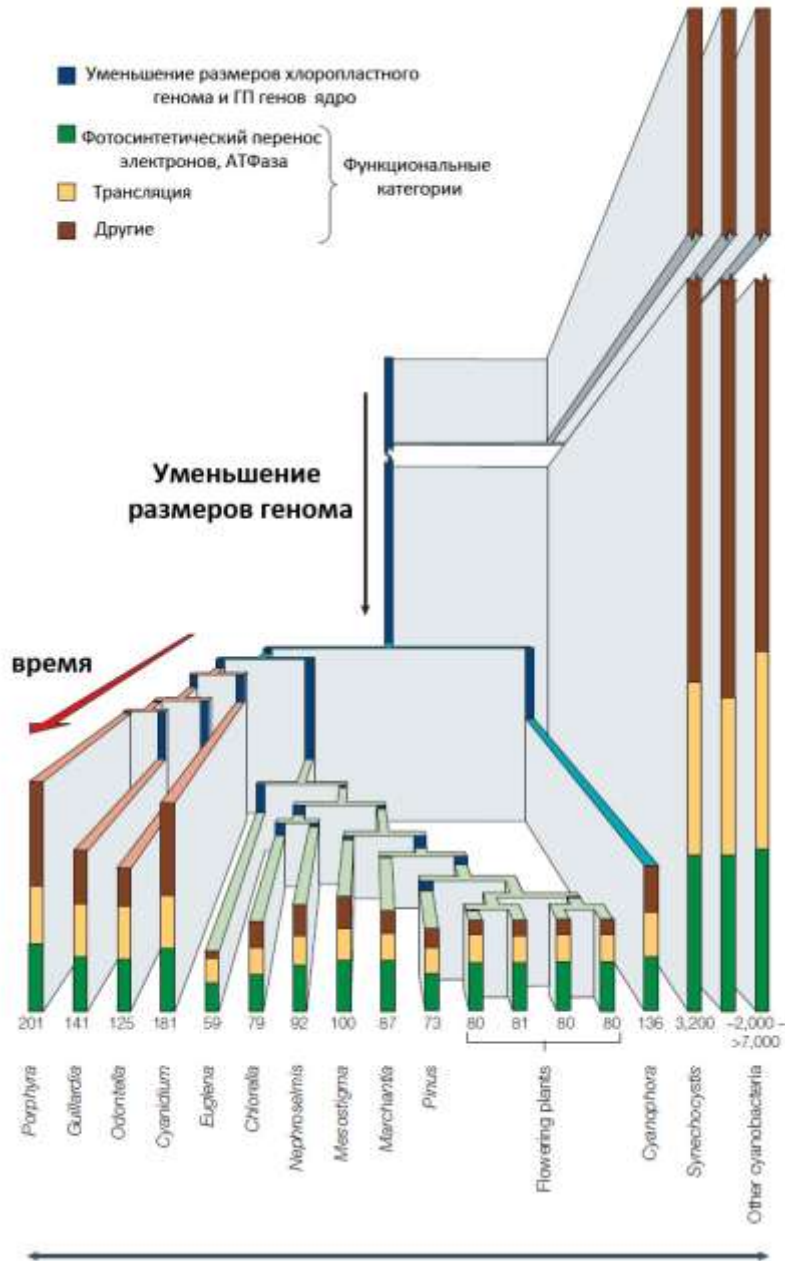
Горизонтальный перенос - гены митохондрий и хлоропластов



Происхождение митохондрий и хлоропластов согласно симбиотической теории эволюции и теории горизонтального переноса

(Keeling et al., 2008)

Уменьшение размеров геномов органелл



Уменьшение размеров хлоропластного генома в процессе эволюции (указано в количестве генов)

(Keeling et al., 2008)

Уменьшение размеров геномов органелл

ДЛИНА (kbp) БЕЛОК-КОДИРУЮЩИЕ ГЕНЫ

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-photosynthetic 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

Размеры хлоропластных геномов

ДЛИНА (kbp) БЕЛОК-КОДИРУЮЩИЕ ГЕНЫ

Plants and algae

mt <i>Pyraliella 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

Various protists and fungi

mt <i>Reclinomonas americana</i>	69	67
mt <i>Malawimonas 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

α-proteobacteria

<i>Caulobacter crescentus</i>	4017	3767
<i>Mesorhizobium loti</i>	7596	7281
<i>Bradyrhizobium japonicum</i>	~9100	~8300

Размеры митохондриальных геномов

(Keeling et al., 2008)

Горизонтальный перенос : гены митохондрий и хлоропластов

**Сколько и какие гены были
перенесены?**

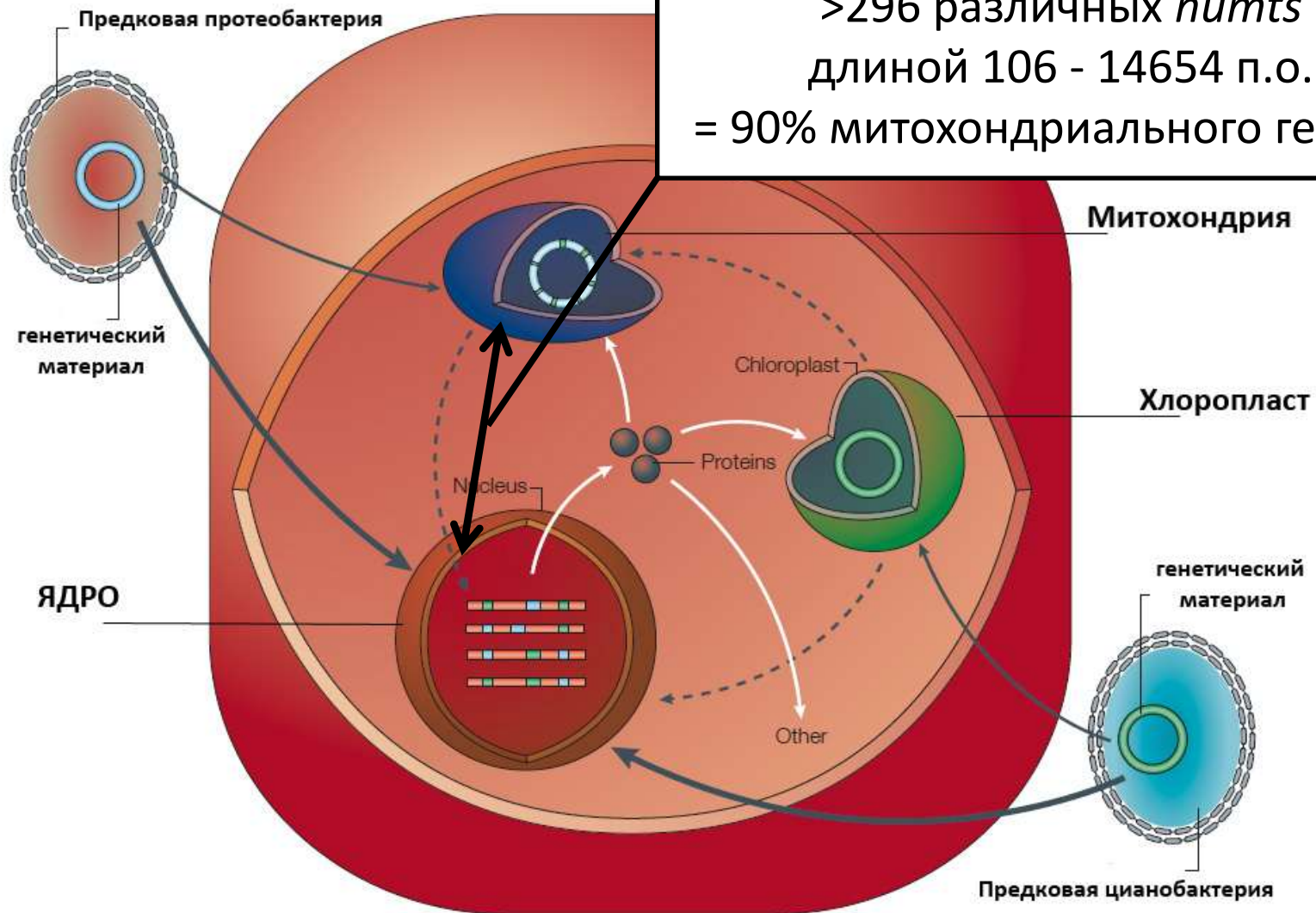
**Какова частота
горизонтальных
переносов?**

**Какой механизм лежит
в основе
горизонтального
переноса ?**



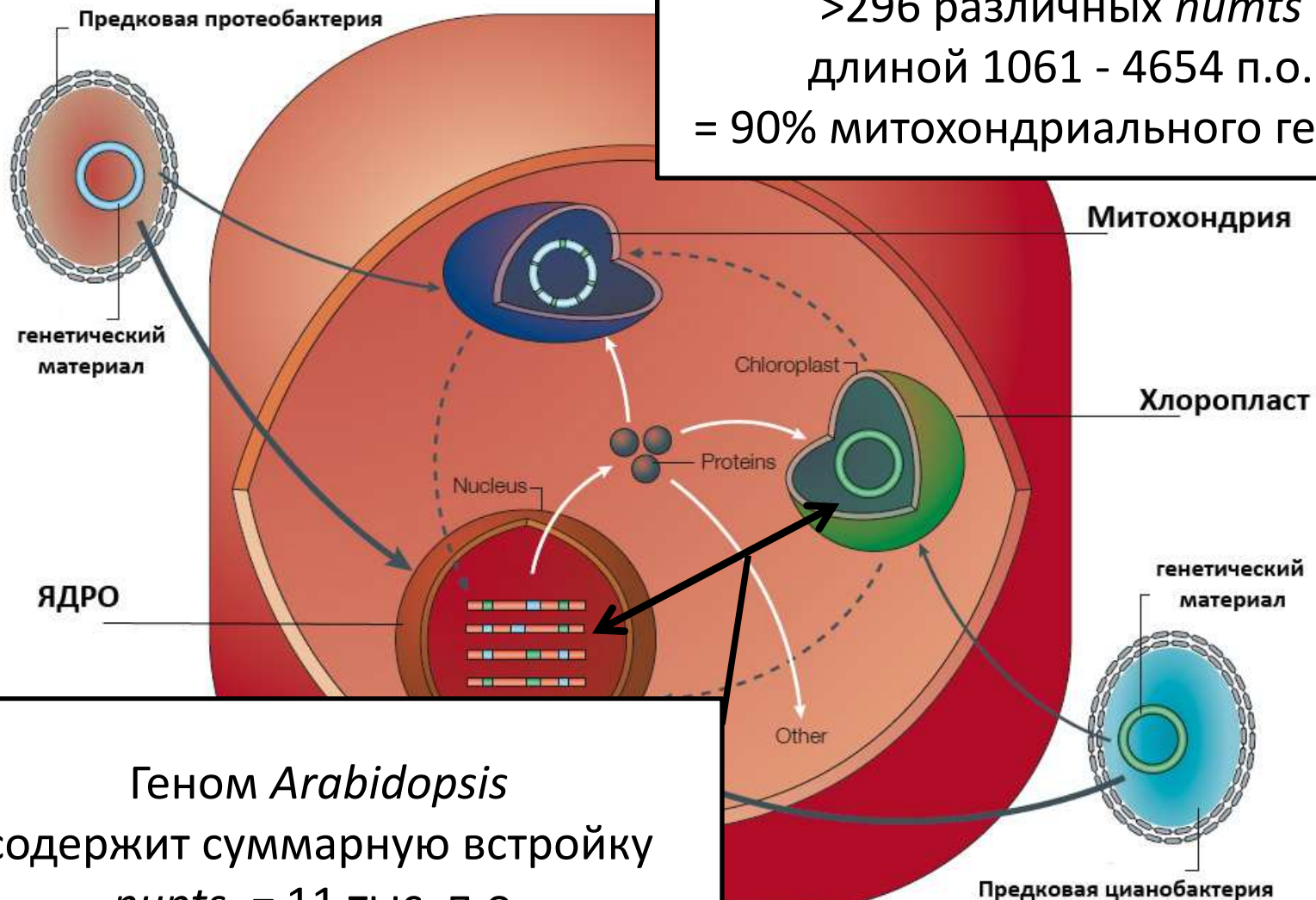
Эндосимбиотический перенос: сколько генов?

Геном человека:
>296 различных *numts*
длиной 106 - 14654 п.о.
= 90% митохондриального генома



Эндосимбиотический перенос: сколько генов?

Геном человека:
>296 различных *numts*
длиной 1061 - 4654 п.о.
= 90% митохондриального генома



Геном *Arabidopsis*
содержит суммарную встройку
nupts = 11 тыс. п.о.

(Timmis et al., 2004)

Эндосимбиотический перенос: типы переносов?

Существуют два типа ГП:

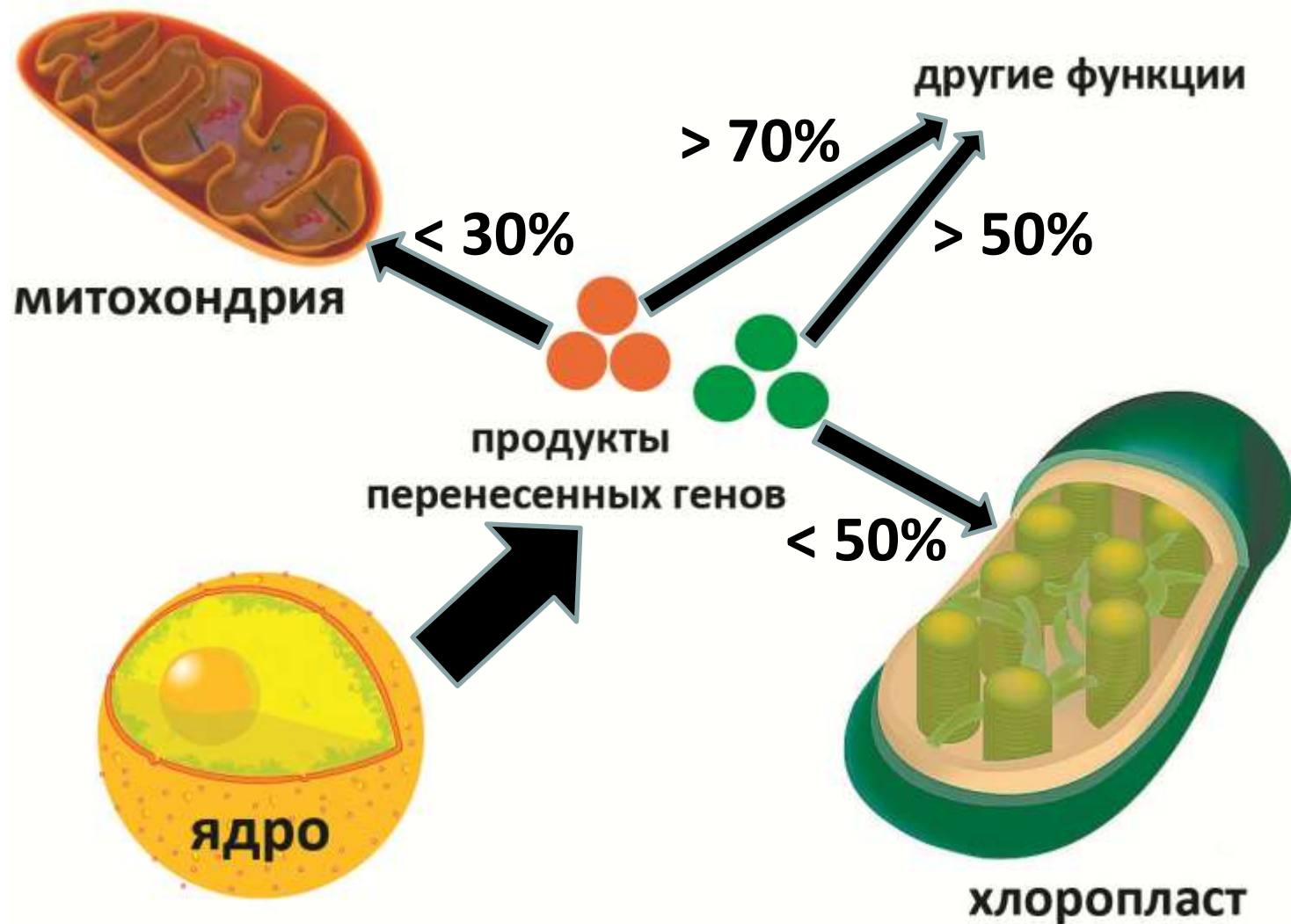
1. функциональный перенос, с сохранением старой функции или приобретением новой;
2. перенос с потерей функции- превращение в псевдогены.

Потенциальные механизмы переноса:

1. Перенос ДНК с последующей рекомбинацией с ядерной ДНК
2. Перенос в виде кДНК



Эндосимбиотический перенос: какие гены?



(Timmis et al., 2004)

Эндосимбиотический перенос: сколько и какие: выводы

1. Не существует единого паттерна переноса генов органелл;
2. Количество перенесенных генов варьирует от ~150 у *Encephalitozoon cuniculi* до ~ 4000 у человека;
3. Варьирует набор перенесенных генов: только ~ 50 белков, перенесенных из митохондрий в ядерный геном являются общими для эукариот;
4. Количество генов сохранивших свою функцию также варьирует, количество таких генов у риса и арабидопсиса отличается в 2 раза.

Эндосимбиотический перенос: частота горизонтальных переносов

ГП из хлоропласта в геном у **высших растений**:

Для соматических клеток: 1:5 000 000

Для мужских гамет: 1:16 000

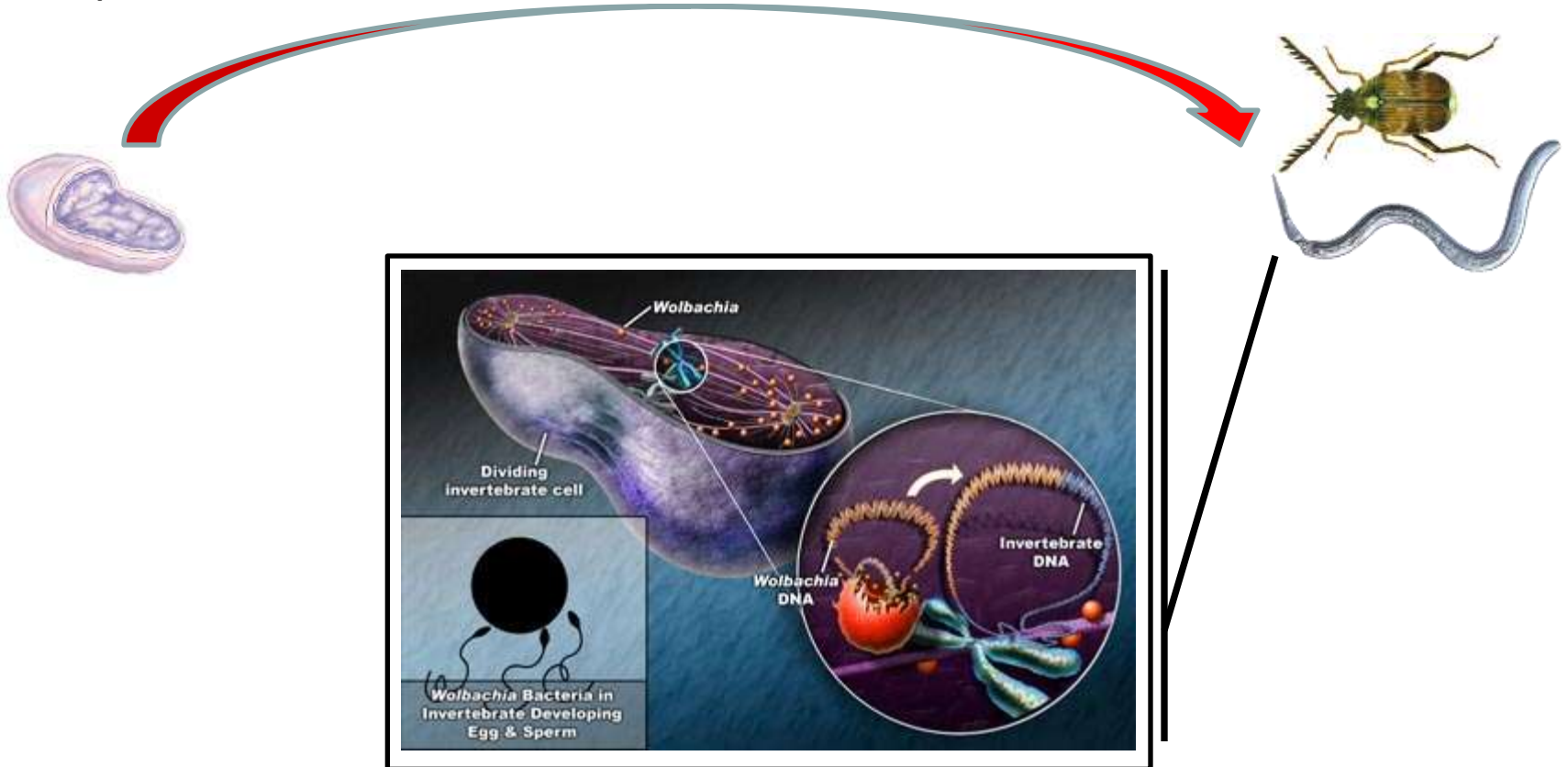
ГП из хлоропласта в ядро у **одноклеточных водорослей**: 0

ГП из митохондрий в ядро у **дрожжей**: $2 \cdot 10^{-5}$ /поколение

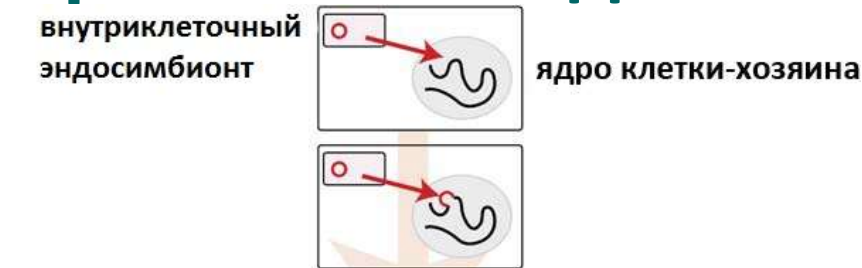


Горизонтальный перенос: бактериальные эндопаразиты-эукариоты

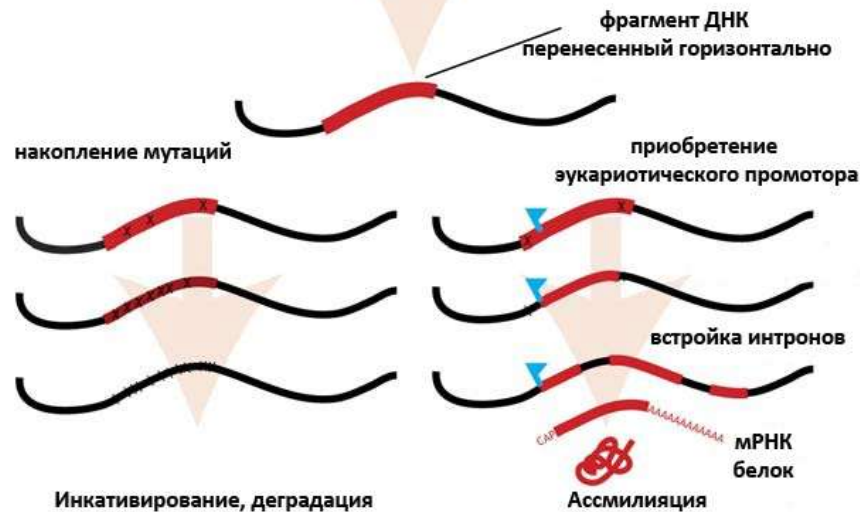
Wolbachia – альфа-протеобактерии, паразитирующие в клетках артропод и нематод. Для данных паразитических организмов выявлен горизонтальный перенос генов в направлении от *Wolbachia* в геномы хозяев



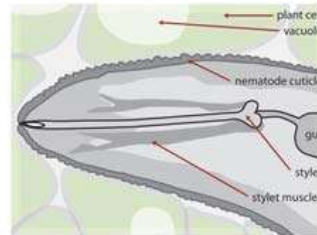
Горизонтальный перенос: бактериальные эндосимбионты-эукариоты



Meloidogyne incognita



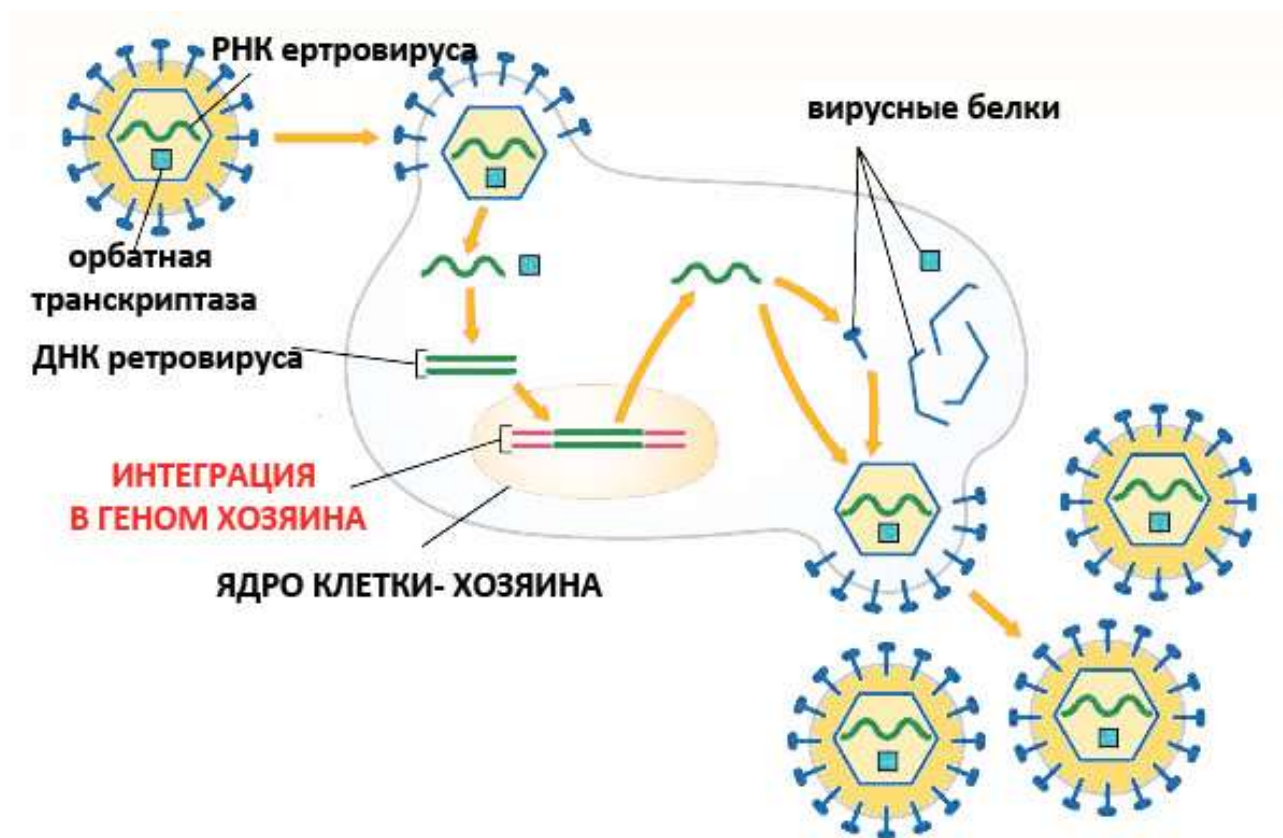
Инкапсулирование, деградация



Интеграция
в биологию
хозяина

Результаты ГП генов из эндосимбионтов в геномы организмов - хозяев
(Danchin et al., 2010; Haegeman et al., 2011)

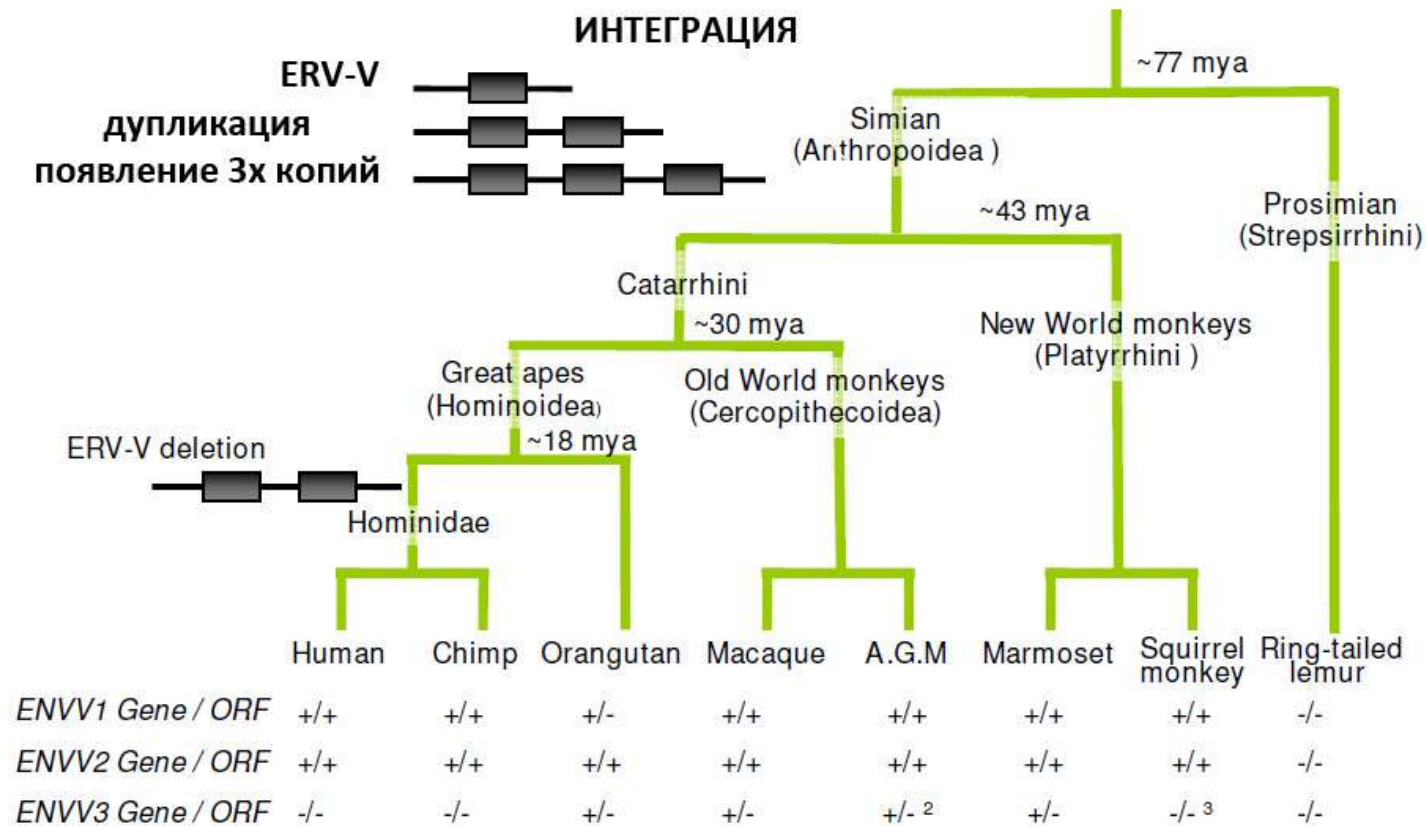
Горизонтальный перенос: вирусы-эукариоты



Жизненный цикл ретровирусов

8% генома человека приходится на эндогенные ретровирусы

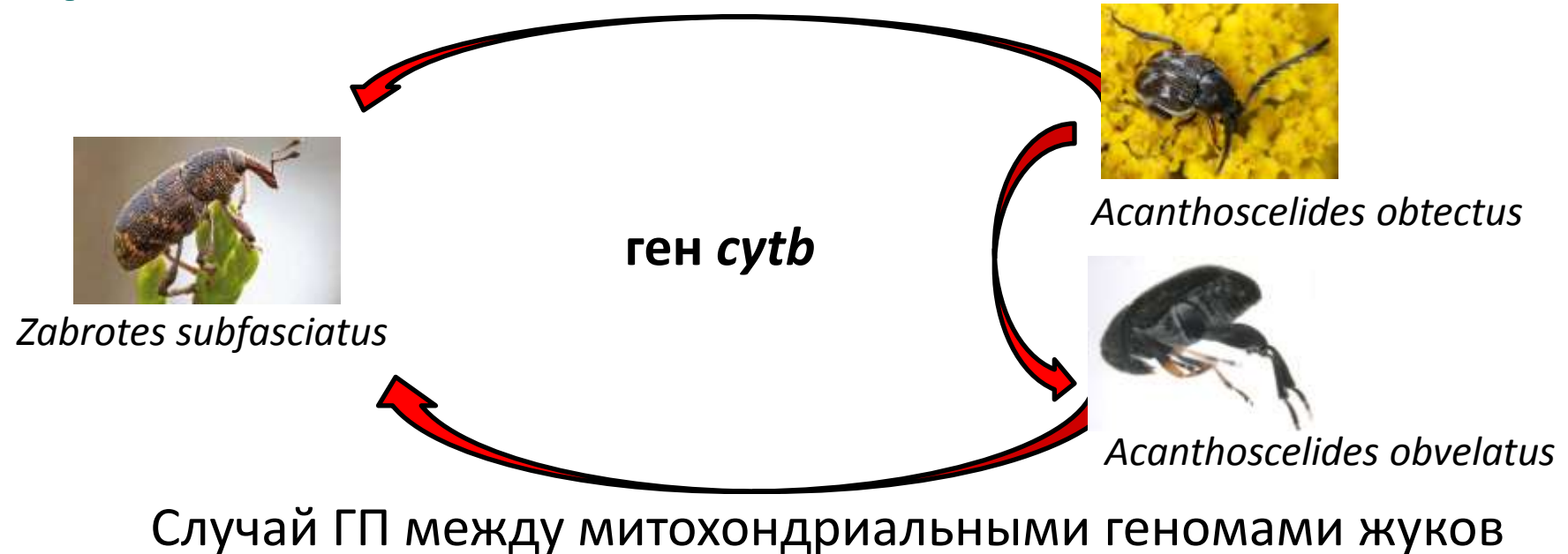
Горизонтальный перенос: вирусы-эукариоты



ENVV1 и ENVV2 сохранили интактную ORF и приобрели функции,
полезные для хозяина

(Kjeldbjerg et al., 2008)

Горизонтальный перенос: эукариоты-эукариоты – обмен между органеллами



Горизонтальный перенос между митохондриальными геномами животных и между хлоропластными геномами различных растений – чрезвычайно редкое явление.

(Alvarez et al., 2006)

Горизонтальный перенос: эукариоты-эукариоты – обмен между органеллами



Amborella trichopoda



МТ.гены

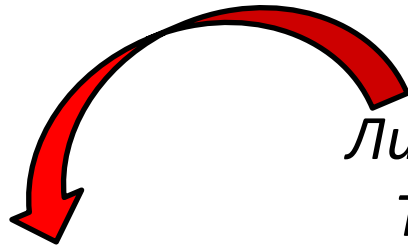
28 различных видов
растений, включая
покрытосеменные растения
и мхи



Горизонтальный перенос между митохондриальными
геномами – характерное явление для различных растений.

(Bergthorsson et al., 2008)

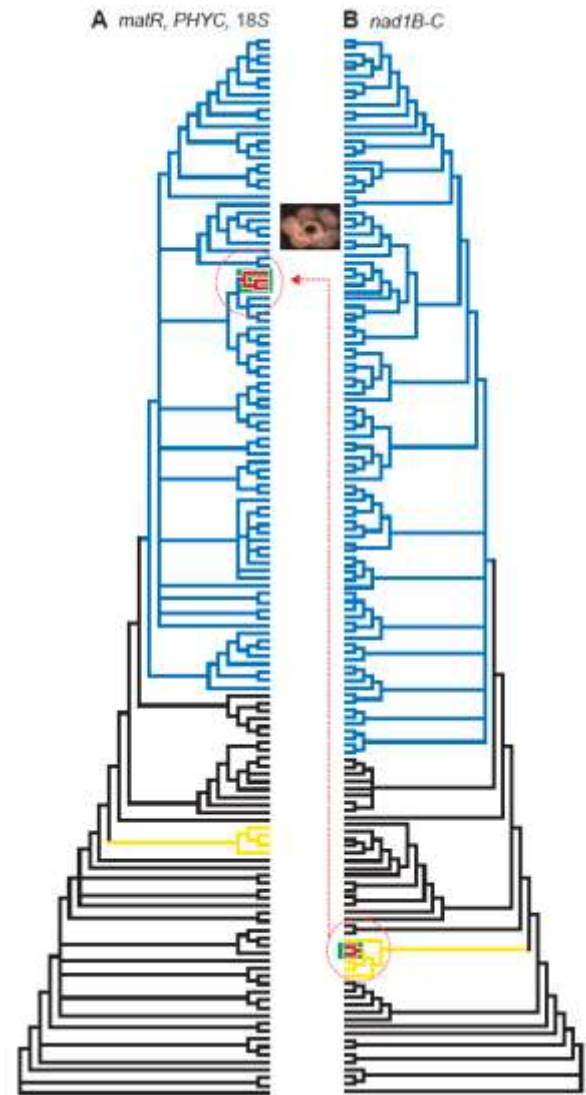
Горизонтальный перенос: между растениями



Лиана - хозяин
Tetrastigma



Rafflesia

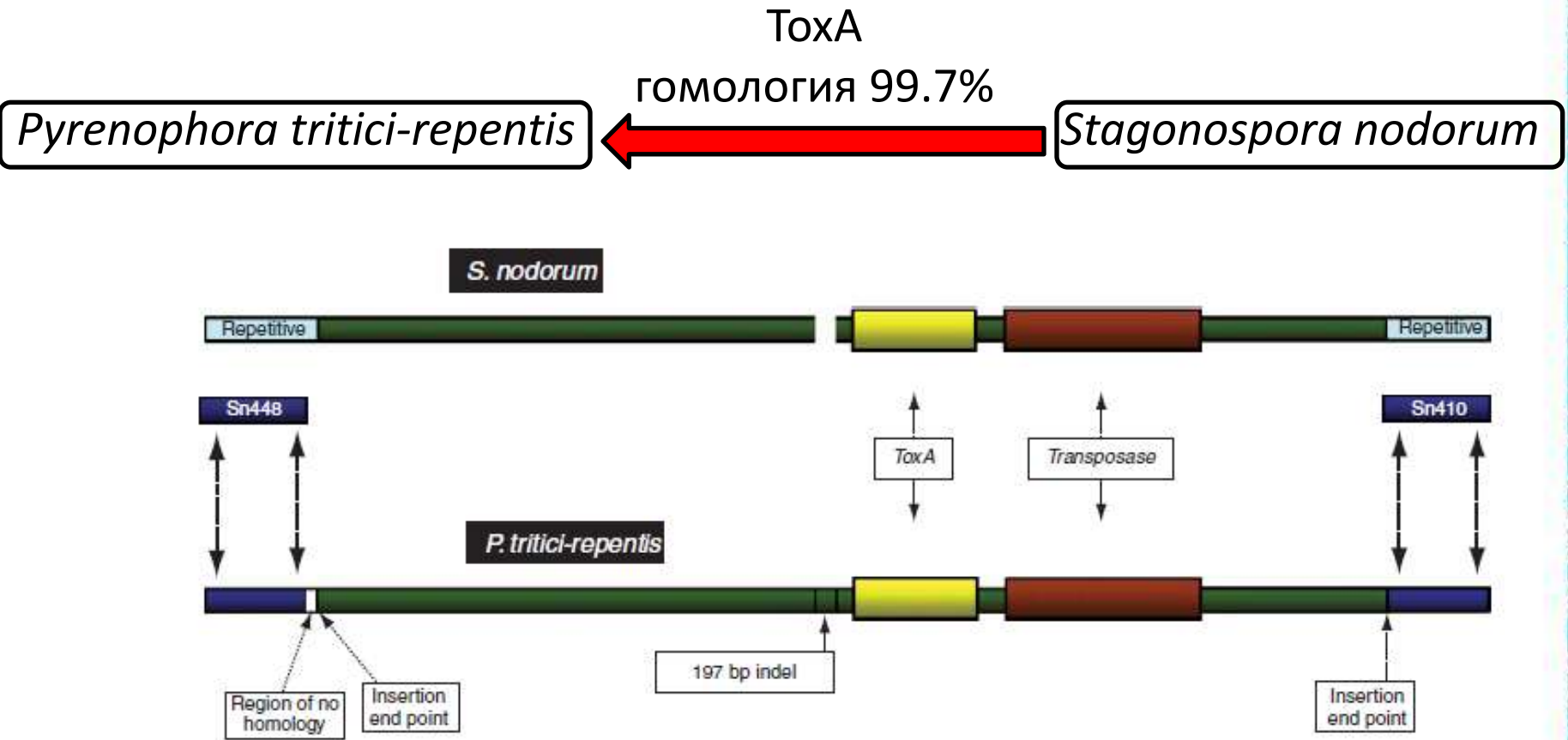


Согласно филогении на основе *nad1B* раффлезия близка к роду хозяев *Tetrastigma*, по всем другим генам она относится к Молочайным (Malpighiales).
(Davis et al., 2010)

ГП митохондриальных генов между различными группами растений

- *atp1* у *Ternstroemia* (Pentaphylaceae) из Ericaceae, и у *Bruinsmia* (Styracaceae) из Cyrillaceae;
- Второй интрон *nad1* и *tp1* в двух паразитических видах Raffl esiaceae из их растений хозяев;
- Второй интрон *nad1* и *matR* в *Botrychium virginianum* из паразитического организма группы Loranthaceae;
- *atp1* in *Pilostyles thurberi* (Apodanthaceae) из генома хозяина *Psorothamnus emoryi*;
- *atp1* , *atp6* и *matR* у видов *Plantago* (Plantaginaceae) из паразитических видов *Cuscuta* (Convol vulaceae) и *Bartsia* (Orobanchaceae).

Горизонтальный перенос: между грибами



Сходство райнов, фланкирующих последовательность *ToxA* у
Pyrenophora tritici-repentis и *Stagonospora nodorum*.

(Friesen et al., 2010)

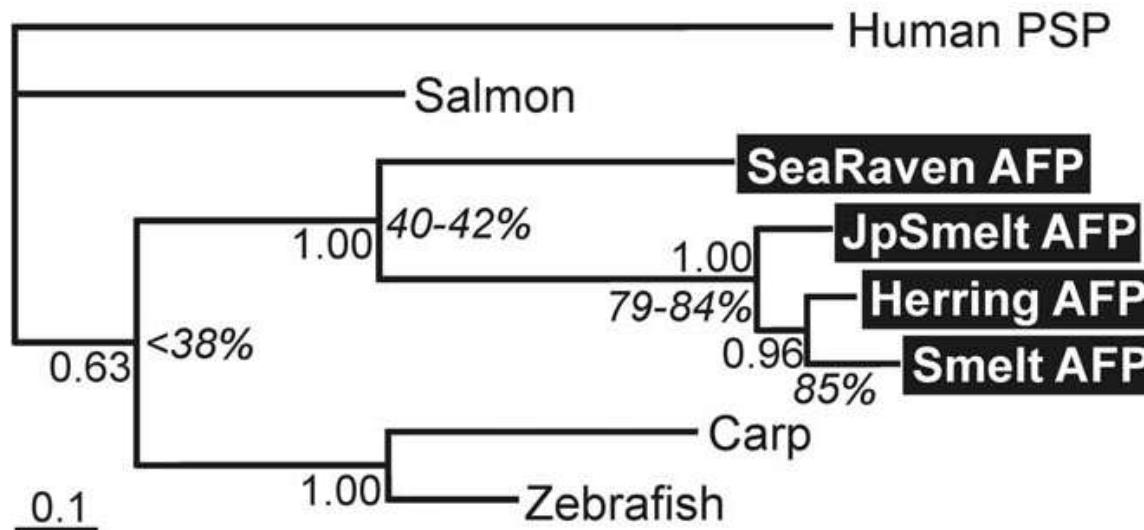
Горизонтальный перенос: между рыбами



Clupea pallasii



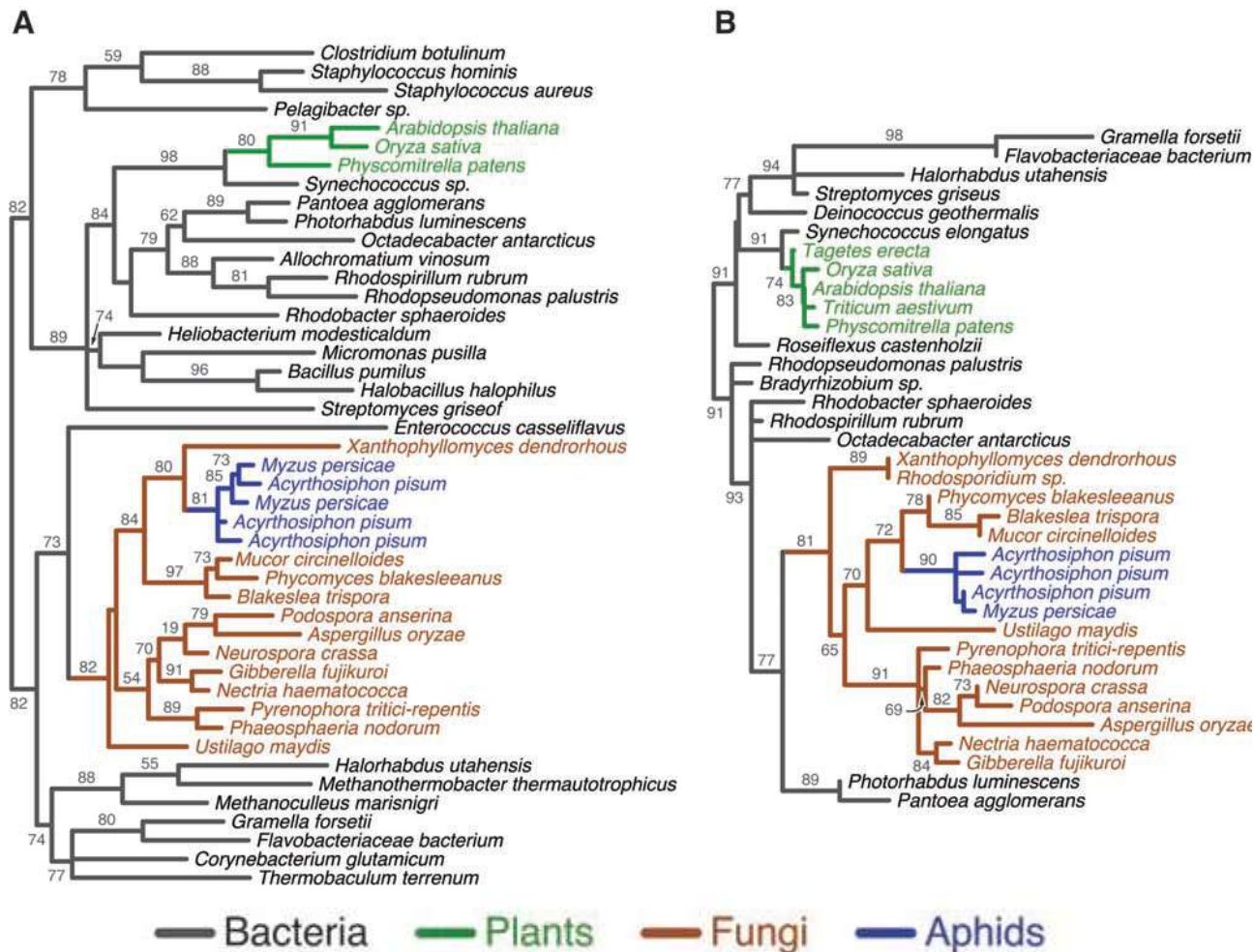
Osmerus mordax



Сходство:
кодирующая часть **85%**
интроны **97%**
виды дивергировали
100 MYA

(Graham et al., 2008)

Горизонтальный перенос: между грибами и тлей



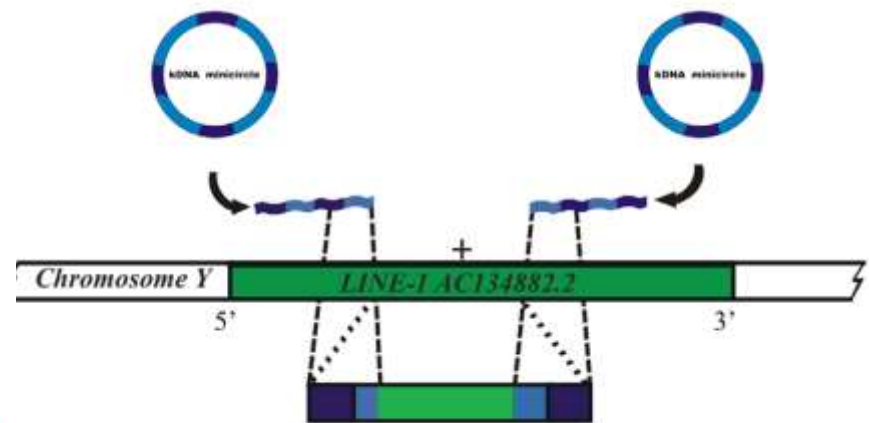
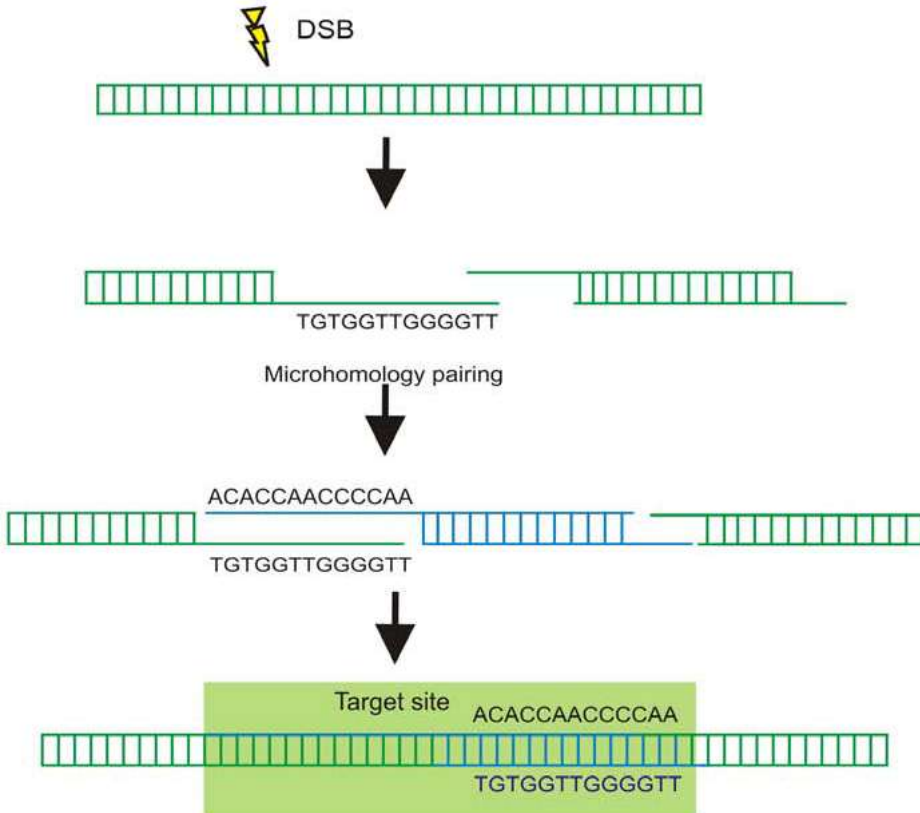
Филогения на основе генов каротиноид десатуразы (А) и каротиноид
циклаз-каротиноид синтазы(В)

(Moran et al., 2010)

Горизонтальный перенос: между организмами-хозяевами и паразитами

Trypanosoma cruzi

человек



Механизм встраивания кДНК в геном
человека

(Hecht et al., 2010)

Горизонтальный перенос: мобильные генетические элементы

Мобильные генетические элементы (МГЭ) – это последовательности ДНК, способные менять свою локализацию в геноме.

Класс I: Ретротранспозоны

Используют РНК интермедиат при перемещении

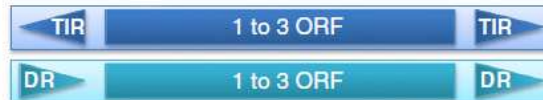
LTR ретротранспозоны

(*copia, gypsy* и т.д.)



Двухцепочечная ДНК встраивается с помощью фермента интегразы

DIRS элементы (*DIRS, Ngao, viper*)



ДНК встраивается с помощью тирозиновой рекомбиназы

Non-LTR elements (*LINE, Penelope, etc*)



Интеграция и инициация обратной транскрипции осуществляется эндонуклеазой

Non-LTR ретротранспозоны (*LINE, Penelope* и т.д.)

SINE



Класс II: ДНК транспозоны

Не используют РНК интермедиат при перемещении

TIR элементы

(*Tc1/mariner, PiggyBac, P* и т.д.)



ДНК вырезается из донорного сайта и встраивается в сайт мишень с помощью транспозазы.

Helitron элементы



Перемещение по механизму закрученного кольца

Maverick элементы



В интеграции двухцепочечной ДНК принимают участие как вирусоподобная ДНК полимеразы, так и интегразы, подобная ретровирусной

SVA



Основные группы МГЭ эукариот

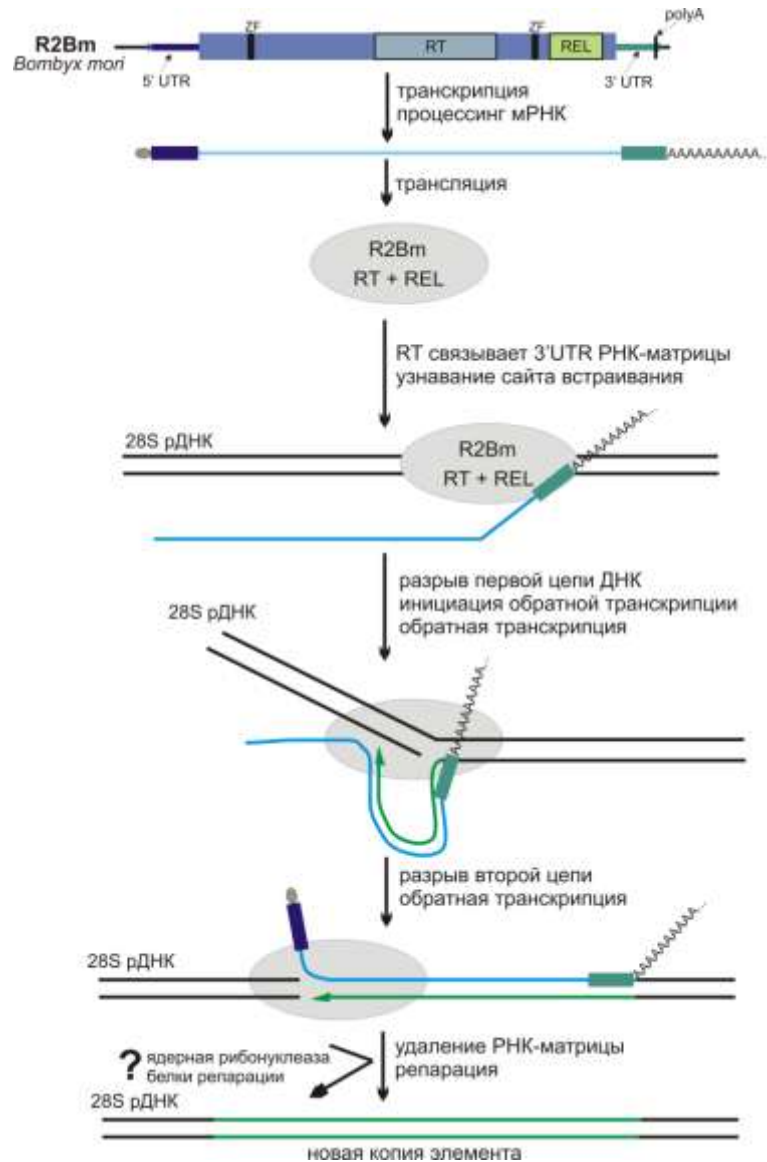
Горизонтальный перенос: мобильные генетические элементы

В настоящее время в литературе выявлено 214 случаев горизонтального переноса МГЭ, из них:

103 – ДНК транспозоны,
97 – LTR ретротранспозоны,
14 – non-LTR ретротранспозоны.

Различие в частоте участия в ГП различных групп МГЭ зависит от особенностей механизма перемещения.

Горизонтальный перенос: особенностей механизма перемещения



Non-LTR ретротранспозоны
особенности механизма
перемещения

Горизонтальный перенос: ДНК транспозоны

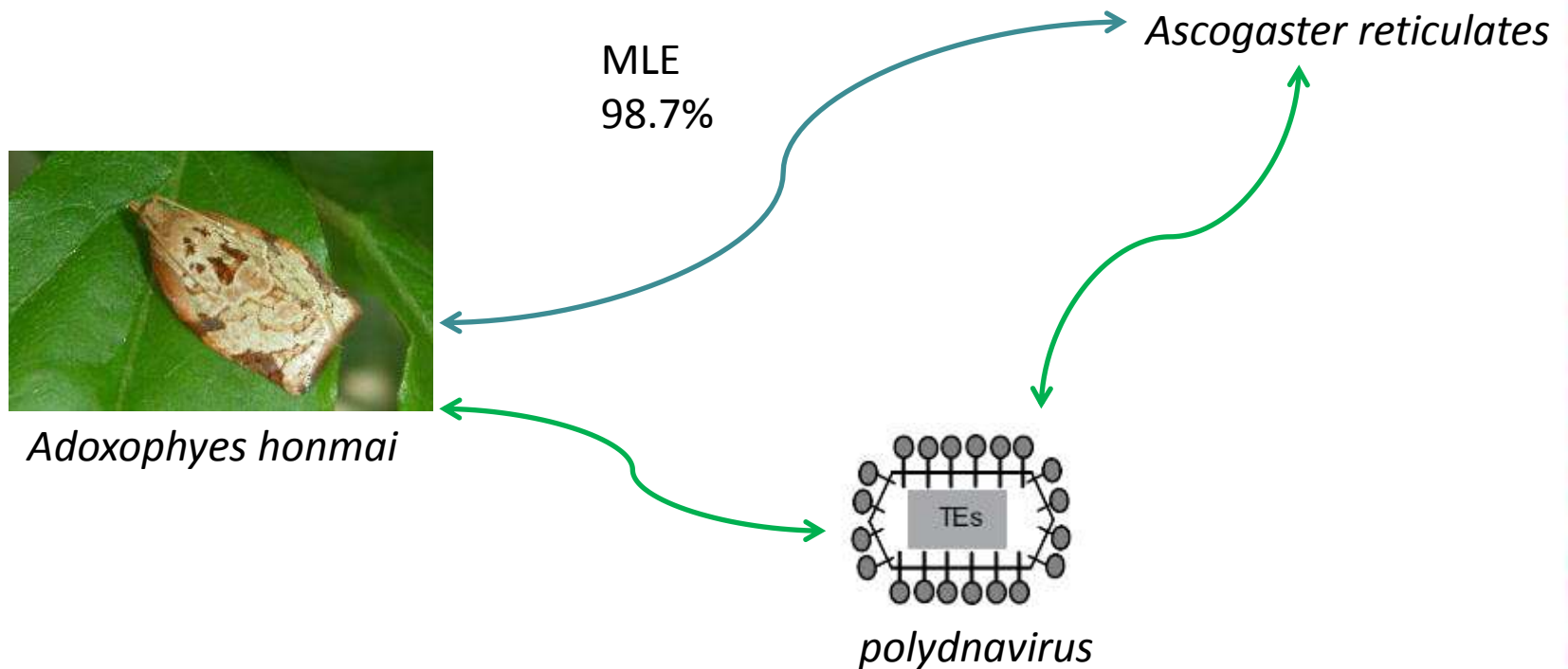


Схема горизонтального переноса MLE (mariner-like elements)
между осой *A.honmai* и ее паразитом *A.reticulatus*.

(Yoshiyama et al., 2001; Dupuy et al., 2011)

Горизонтальный перенос: LTR ретротранспозоны

1. Множественные переносы в роде *Oryza*:

RIRE1(*Ty3/Gypsy*) между видами *Oryza australiensis* и *O. punctata*)

Гомолог *RIRE1* между видами *Oryza minuta* и *Oryza granulata*)

2. *Rider* (*Ty1/copia*) транскрипционно активный элемент, по-видимому, был перенесен горизонтально в геном томата из геномов представителей рода *Arabidopsis*

3. Множественные переносы между видами

D. melanogaster и *D. simulans* - горизонтальный перенос *Roо* элемент

rooA элемент между *D. mojavensis* и *D. Melanogaster*

И другие...

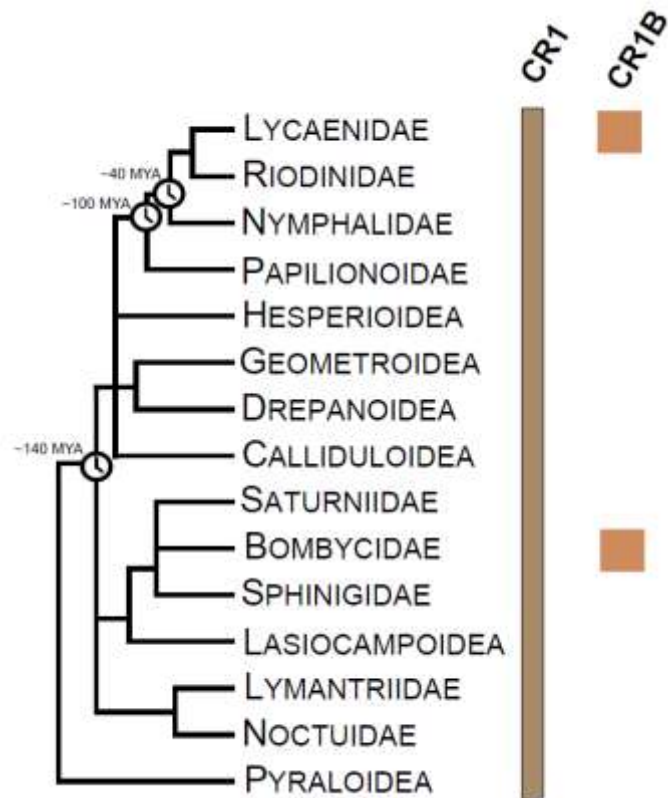
Горизонтальный перенос: non-LTR ретротранспозоны

Выявлено незначительное количество случаев ГП с участием non-LTR ретранспозонов:

- 1) Горизонтальный перенос *Bov-B* элементов между геномами коровы *Bos taurus* (Mammalia) и гадюки носатой *Vipera ammodytes* (Squamata)
- 2) Горизонтальный перенос L1 элемента между геномом человека и геномом *Neisseria gonorrhoeae*.
- 3) И некоторые другие...

(Zupunski et al., 2001; Anderson et al., 2011)

Горизонтальный перенос: non-LTR ретротранспозоны

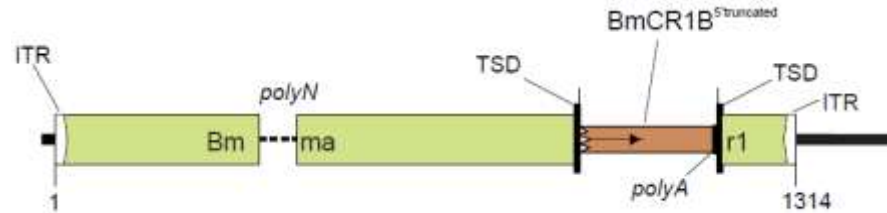


Горизонтальный перенос CR1B non-LTR
ретротранспозонов между
представителями групп
Lycaenidae и Bombycidae (Lepidoptera)

Распространение CR1non-LTR
ретротранспозонов в геномах
представителей отряда Lepidoptera.

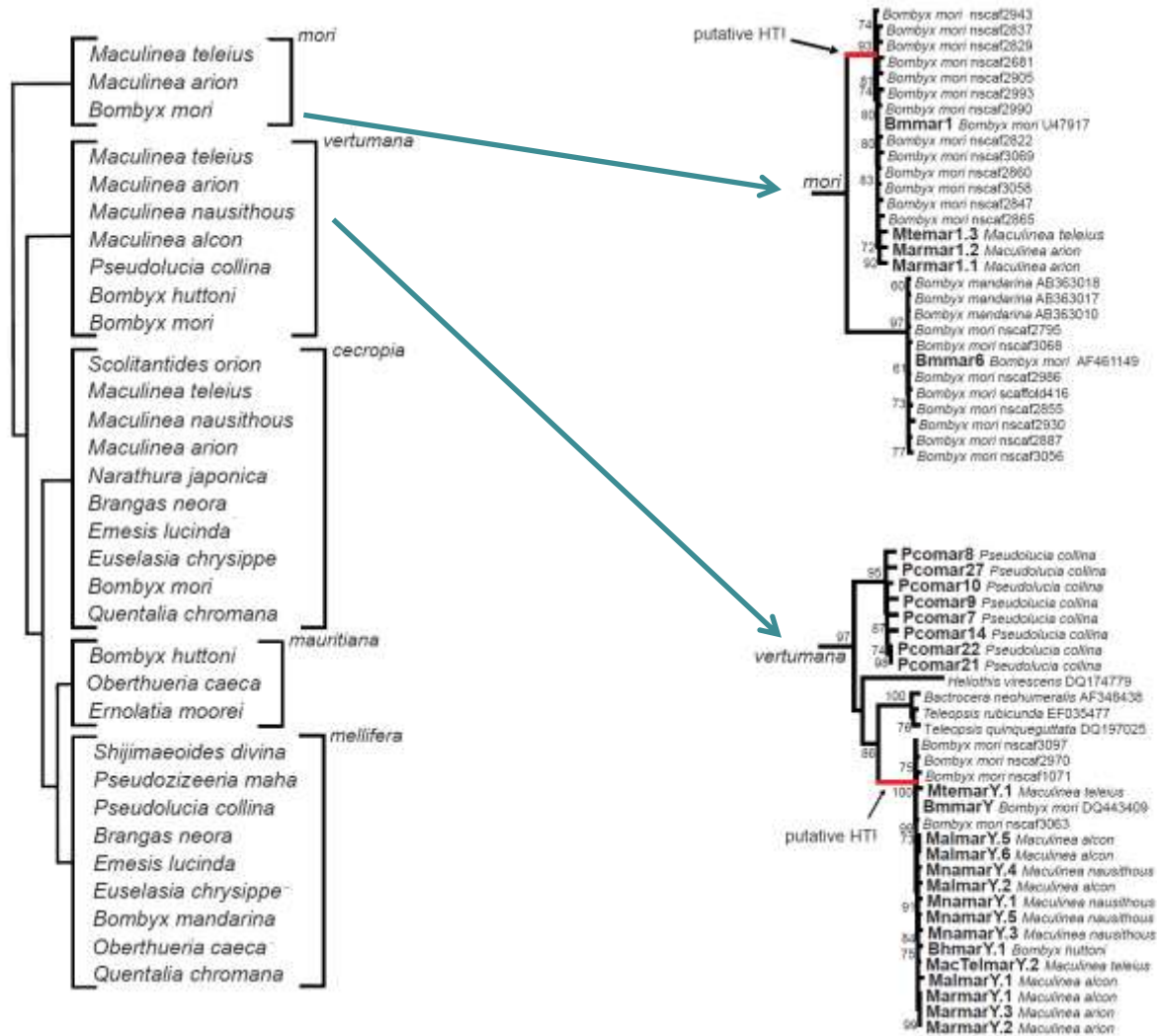
(Novikova et al., 2007)

CR1B/MLE – химерный элемент из генома *Bombyx mori*



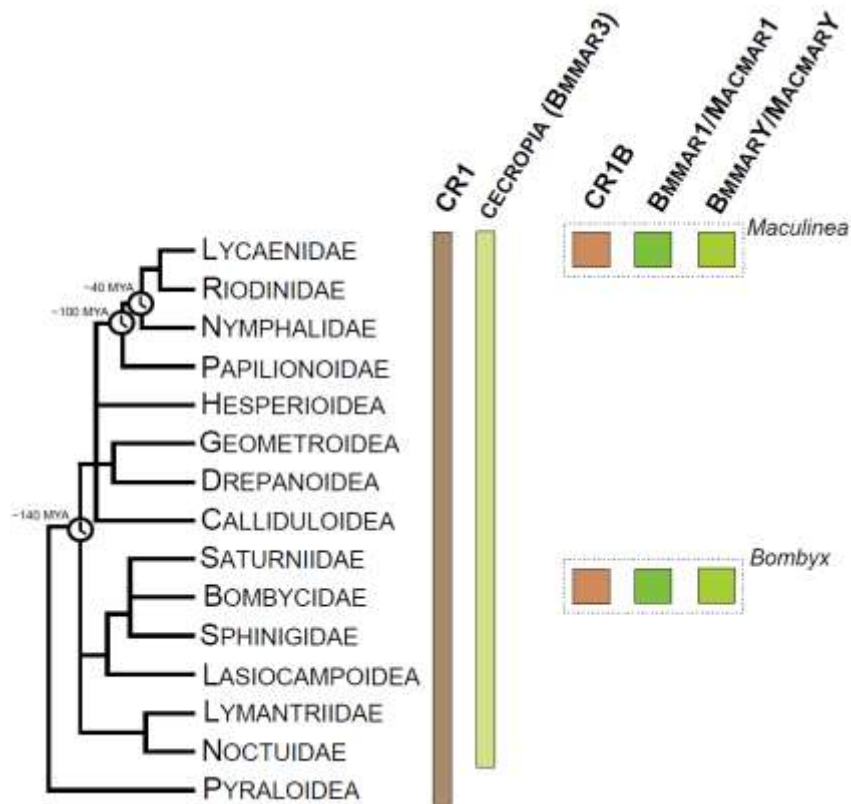
Структура химерного CR1B/ Bmmar1 элемента из генома *Bombyx mori* (nscaf2823).

ГП Tc1/mariner ДНК транспозонов между представителями отряда Lepidoptera



(Sormacheva et al., 2012)

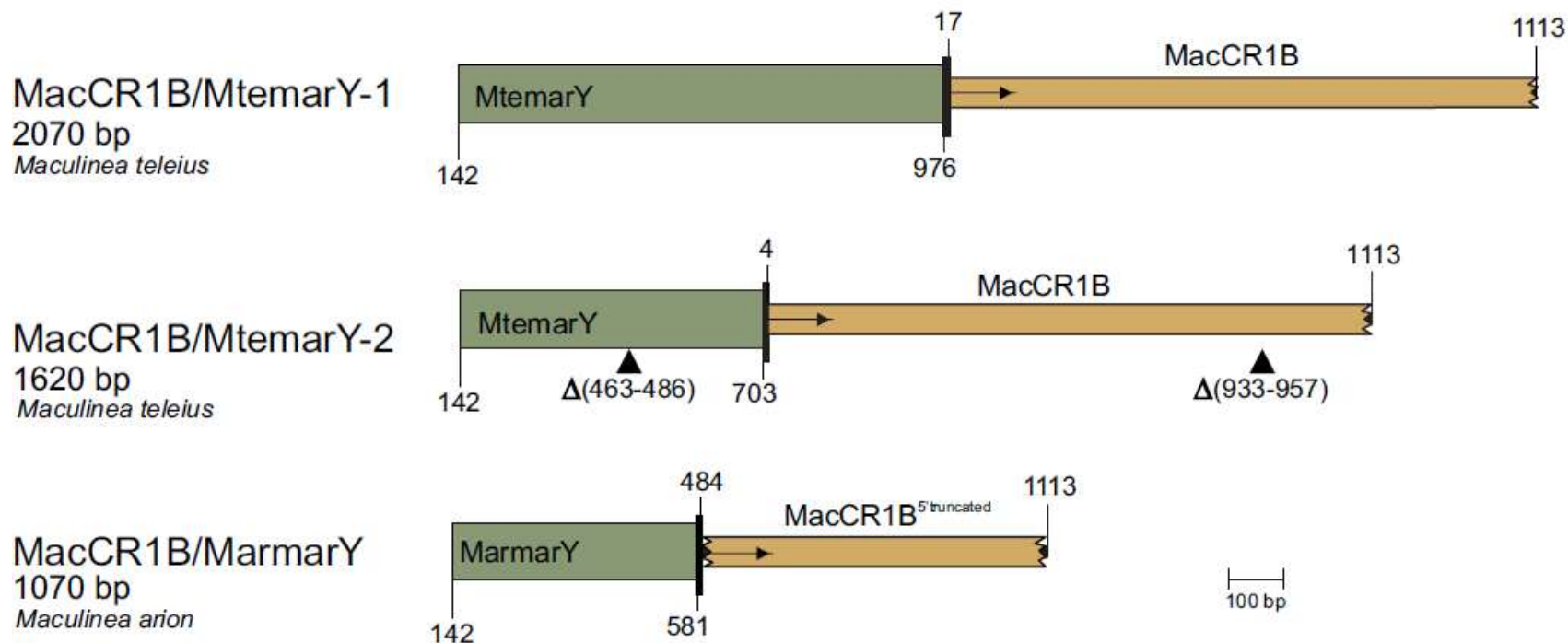
ГП мобильных элементов между Lycaenidae и Bombycidae



Распространение CR1 non-LTR ретротранспозонов и Tc1/mariner ДНК транспозонов в геномах представителей отряда Lepidoptera

(Sormacheva et al., 2012)

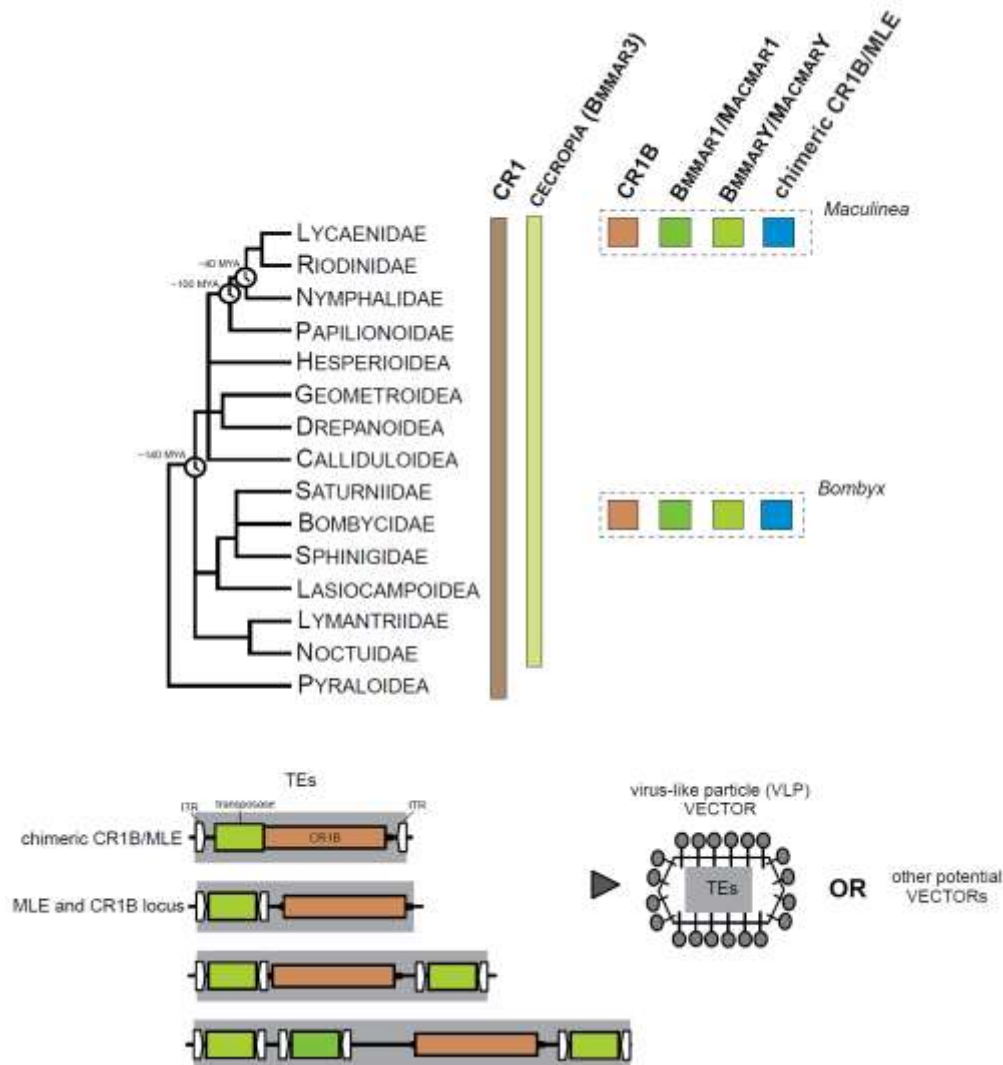
Химерные последовательности CR1B/ MLE в геномах представителей рода *Maculinea* (Lepidoptera)



Структура химерных CR1B/ MLE элементов MacCR1/MtemarY-1 (JQ580972), MacCR1/MtemarY-2 (JQ580973) и MacCR1/MarmarY (JQ580974) из геномов *Maculinea*.

(Sormacheva et al., 2012)

MLE элементы – векторы для горизонтального переноса CR1 элементов?



(Sormacheva et al., 2012)

Горизонтальный перенос генетической информации и его роль

- Изменение размеров генома реципиента и донора
- Нестабильность геномов за счет внесение различных перестроек в геном
- Внесение новых генов и возможность приобретения новых функций.

