

Разнообразие и распространение мобильных генетических элементов в геномах морских беспозвоночных

М.В. Пузаков^{1,2}✉, Л.В. Пузакова^{1,2}, И.К. Захаров³

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Институт природно-технических систем», Севастополь, Россия

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского Российской академии наук», Севастополь, Россия

³ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия

Мобильные генетические элементы (МГЭ) играют большую роль в изменении структуры генома и экспрессии генов. Все многообразие МГЭ подразделяется на два класса – ретротранспозоны и ДНК-транспозоны. У морских беспозвоночных МГЭ представлены последовательностями обоих классов. Они обнаружены в геномах видов всех основных таксонов этой группы животных. Среди представителей типа кишечнополостные (Cnidaria) в литературе описаны МГЭ у видов *Aurelia aurita*, *Acropora millepora*, *A. palmata*, *A. digitifera*, *Nematostella vectensis*. МГЭ среди плоских червей (Platyhelminthes) изучены у двух видов – *Stylochus zebra* и *Bdelloura candida*, а среди кольчатых червей (Annelida) – у вида *Capitella capitata*. Иглокожие (Echinodermata) в данной работе представлены видами *Strongylocentrotus purpuratus*, *S. franciscanus*, *S. drobachiensis*, *Tripneustes gratilla*, *Lytechinus pictus*, *L. variegatus*, *Arbacia punctulata* и *Eucidaris tribuloides*. Разнообразие МГЭ у моллюсков (Mollusca) рассмотрено на примерах видов *Mytilus galloprovincialis*, *Chione cancellata*, *Crassostrea gigas*, *C. virginica*, *Anadara trapezia*, *Aplysia californica*, *Gibbula cineraria*, *Littorina littorea* и *L. saxatilis*. Наиболее изучено распространение МГЭ у типа членистоногие (Arthropoda), этот таксон представлен работами по видам *Bythograea thermydron*, *Ventiella sulfuris*, *Maia brachydactyla*, *Cancer pagurus*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Penaeus monodon*, *P. vannamei*, *Litopenaeus stylirostris*, *Agononida laurentae*, *Galathea squamifera*, *Munida acantha*, *M. thoe*, *M. gregaria*, *M. zebra* и *Munidopsis recta*, *Eumunida annulosa*, *E. sternomaculata* и *Rimicaris exoculata*. У части хордовых (Chordata), не относящихся к подтипу Vertebrata, исследовано содержание МГЭ, изучены геномы видов *Ciona intestinalis*, *Oikopleura dioica* и *Branchiostoma floridae*. Рассмотрено разнообразие МГЭ, их свойства и роль в преобразовании структуры и изменении функции генов и геномов, в онтогенезе и в эволюции.

Ключевые слова: ДНК; геном; мобильные генетические элементы; транспозоны; ретротранспозоны; изменчивость; биологическое разнообразие; вид, гидробионты; морские беспозвоночные.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Пузаков М.В., Пузакова Л.В., Захаров И.К. Разнообразие и распространение мобильных генетических элементов в геномах морских беспозвоночных. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(2):269-283. DOI 10.18699/VJ16.16-o

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Puzakov M.V., Puzakova L.V., Zakharov I.K. Diversity and distribution of mobile genetic elements in marine invertebrates genomes. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektzii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(2):269-283. DOI 10.18699/VJ16.16-o

Received 17.03.2016
Accepted for publication 12.05.2016
Published online 21.11.2016
© AUTHORS, 2017

✉ e-mail: puzakov@ngs.ru

Diversity and distribution of mobile genetic elements in marine invertebrates genomes

M.V. Puzakov^{1,2}✉, L.V. Puzakova^{1,2}, I.K. Zakharov³

¹ Institute of Natural-Technical Systems, Sevastopol, Russia

² Institute of Marine Biology Research, Sevastopol, Russia

³ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

Mobile genetic elements (MGE) play an important role in genome structure and gene expression changes. All types of MGE are subdivided into two classes: retrotransposons and DNA transposons. MGEs were found in the genomes of all main taxa of marine invertebrates and are represented by both classes. MGEs were found in the genomes of Cnidaria species: *Aurelia aurita*, *Acropora millepora*, *A. palmata*, *A. digitifera* and *Nematostella vectensis*. MGEs were studied in two flatworms (Platyhelminthes) species, *Stylochus zebra* and *Bdelloura candida*. In Annelida taxa, MGEs were studied in the review study by the species *Strongylocentrotus purpuratus*, *S. franciscanus*, *S. drobachiensis*, *Tripneustes gratilla*, *Lytechinus pictus*, *L. variegatus*, *Arbacia punctulata*, and *Eucidaris tribuloides*. The quantity of MGEs in Mollusca was studied for the following species: *Mytilus galloprovincialis*, *Chione cancellata*, *Crassostrea gigas*, *C. virginica*, *Anadara trapezia*, *Aplysia californica*, *Gibbula cineraria*, *Littorina littorea*, and *L. saxatilis*. The type of Arthropoda is the most studied for MGE presence. MGE presence was studied for the following Arthropoda species: *Bythograea thermydron*, *Ventiella sulfuris*, *Maia brachydactyla*, *Cancer pagurus*, *Pachygrapsus marmoratus*, *Penaeus monodon*, *P. vannamei*, *Litopenaeus stylirostris*, *Agononida laurentae*, *Galathea squamifera*, *Munida acantha*, *M. thoe*, *M. gregaria*, *M. zebra*, *Munidopsis recta*, *Eumunida annulosa*, *E. sternomaculata*, and *Rimicaris exoculata*. A part of Chordata taxon, which is not included in Vertebrata subtype, was studied too. This part was represented in the review by the species *Ciona intestinalis*, *Oikopleura dioica*, and *Branchiostoma floridae*. The diversity of MGEs and their characters and its role in the ontogenesis, evolution and changes of functions of genes and genomes were discussed.

Key words: DNA; genome; mobile genetic elements; transposons; retrotransposons; variation; biological diversity; species; hydrobionts; marine invertebrates.

Мобильные генетические элементы (МГЭ) – последовательности ДНК, способные к интеграции и перемещениям внутри хозяйского генома. МГЭ могут изменять первичную структуру ДНК (генов в частности), вмешиваться в работу генов и даже изменять их функцию, влиять на процессы регуляции транскрипции, вызывать хромосомные перестройки. Мобильные элементы не только перемещают (перемешивают!) нуклеотидные последовательности, индуцируют мутации и генерируют хромосомные перестройки, но также меняют эпигенетическую топологию эукариотического генома (Fedoroff, 2012). Спонтанные мутации, опосредуемые МГЭ, принято в последние десятилетия выделять в отдельный класс инсерционных мутаций.

Впервые мобильные генетические элементы обнаружил Б. МакКлинток. Изучая явление мозаицизма у кукурузы, возникающего в результате рекомбинации, она открыла «прыгающие гены», за что в 1983 г. ей была присуждена Нобелевская премия (McClintock, 1956; Peterson, 2013). С тех пор было обнаружено большое разнообразие МГЭ и показано их широкое распространение. На данный момент известно, что МГЭ составляют существенную часть геномной ДНК многих изученных организмов (Mobile DNA, 1989, 2002; Иващенко, Гришаева, 2009). Так, у млекопитающих полноразмерные МГЭ и их фрагменты составляют почти половину генома – 35–69 % (Lander et al., 2001; Waterston et al., 2002; de Koning et al., 2011), а у некоторых растений их содержание в геноме достигает 90 % (Feschotte et al., 2002; Kidwell, 2002; Сергеева, Салина, 2011). В то же время есть организмы, в геноме которых содержание МГЭ сравнительно низкое, например у иглобрюхих рыб оно не превышает 7 % (Guo et al., 2010).

Мобильные генетические элементы подразделяют на два основных класса, различающихся механизмом транспозиции (Wicker et al., 2007; Kapitonov, Jurka, 2008). К первому относят ретротранспозоны, перемещающиеся по геному с помощью механизма обратной транскрипции на основе транскрибируемого с них РНК-посредника, ко второму – ДНК-транспозоны, кодирующие собственную транспозазу, которая действует на уровне ДНК и узнает последовательность концов собственного элемента. Здесь следует подчеркнуть, что для процесса вырезания/встраивания ДНК-транспозонов в геноме обязательно должна присутствовать их полноразмерная копия, продуцирующая полноразмерную активную транспозазу.

Репликативный (с помощью РНК-посредника) способ транспозиции позволяет, во-первых, быстро увеличивать число копий элемента и, таким образом, приводить к увеличению размера генома (Pearce et al., 1996; SanMiguel et al., 1996; Kumar, Bennetzen, 1999); во-вторых, мутации, возникающие в результате инсерций ретротранспозонов, остаются стабильными, в отличие от мутаций, вызываемых ДНК-транспозонами, у которых мобильный элемент в результате транспозиции покидает исходный сайт с последующим встраиванием в другой локус (Georgiev, 1984; Geyer et al., 1986; Peifer, Bender, 1988; Сормачева, Блинов, 2011).

Чаще всего, МГЭ располагаются в гетерохроматиновых участках (Dimitri, Junakovic, 1999), где их перемещения не значимы для хозяйского организма. Они могут при-

сутствовать и в эухроматиновых районах, где они рассеяны вокруг и внутри генов (Goodier, Kazazian, 2008) и в условиях клеточного гомеостаза сайты их локализации обычно остаются стабильными. Однако в условиях стрессовых воздействий на организм МГЭ могут перемещаться из гетерохроматиновых районов в эухроматиновые и интегрироваться в работающие гены (Чересиз и др., 2008).

Роль МГЭ в геноме активно изучается во многих аспектах. Известно, что МГЭ могут участвовать в различных значимых процессах, происходящих в клетке, что свидетельствует в пользу идеи коэволюции МГЭ и геномов организмов. Мобильные генетические элементы могут включаться в процессы регуляции эукариотических систем, становясь одним из их компонентов (Robertson, Zumpano, 1997; Cordaux et al., 2006; Gentles et al., 2007; Jurka, 2008; Specchia et al., 2010). Также к таким процессам относят достраивание теломер хромосом у дрозофилы мобильными элементами *HeT-A* и *TART* (Lim, Simmons, 1994) или активное поведение МГЭ в геноме в условиях стресса.

Известно большое количество стрессовых факторов, как внутриклеточных, так и внешних, при воздействии которых была зафиксирована индукция перемещений МГЭ. Это высокие и низкие температуры, уровень pH, ультрафиолетовое излучение, магнитные поля, гамма-радиация, различные химические соединения, аутбридинг, инбридинг, инфекции, голодание и др. (Junakovic et al., 1986; Ратнер, Васильева, 1996; Handler, Gomez, 1997; Бубенщикова и др., 2002; Васильева и др., 2003; Захаренко и др., 2006; Коваленко и др., 2006; Чересиз и др., 2008; Юрченко и др., 2011).

Закономерным следствием повышенного мутагенеза, вызванного стрессом, является увеличение спектра генетического разнообразия. Тем самым повышается адаптивный потенциал популяции, что может способствовать видообразованию. Есть работы, в которых показано, что некоторые виды произошли благодаря активности МГЭ (Fontdevila, 2005).

Мобильные генетические элементы широко изучены у наземных организмов, тогда как у морских организмов их представленность и динамика описаны значительно меньше. Исследование распространения и разнообразия МГЭ у морских беспозвоночных способствует большему пониманию как молекулярной эволюции геномов, так и эволюционной истории видов, с учетом древности происхождения и филогенетической отдаленности представителей этой группы. Здесь же возникает вопрос о явлении горизонтального переноса и механизмов, с помощью которых он осуществляется.

На данный момент первичные последовательности полного генома определены для 23 представителей морских беспозвоночных из различных таксонов (табл. 1). При этом в литературных источниках МГЭ частично охарактеризованы только у семи из них. Еще для семи видов мобильные генетические элементы представлены в базе повторенных последовательностей RepBase (Jurka, 1998). В данной работе мы систематизировали и проанализировали результаты исследований МГЭ в геномах разных групп морских беспозвоночных.

Table 1. Marine invertebrates whose genomes have been sequenced

Phylum	Species	Reference	Detected TEs	
			In papers	RepBase
Sponges	<i>Amphimedon queenslandica</i>	Srivastava et al., 2009	–	+
Ctenophora	<i>Mnemiopsis leidyi</i>	Ryan et al., 2013	–	–
	<i>Pleurobrachia bachei</i>	Moroz et al., 2014	–	–
Placozoa	<i>Trichoplax adhaerens</i>	Srivastava et al., 2008	–	+
Cnidarians	<i>Nematostella vectensis</i>	Putnam et al., 2007	Bao et al., 2009	+
	<i>Aiptasia pallida</i>	Baumgarten et al., 2015	–	–
	<i>Acropora digitifera</i>	Shinzato et al., 2011	–	+
Echinoderms	<i>Acanthaster planci</i>	Baughman et al., 2014	–	–
	<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	Sodergren et al., 2006	Liebermann et al., 1983; Hoffman-Liebermann et al., 1985; Cohen et al., 1985; Springer et al., 1991; Goodwin, Poulter, 2001; Kapitonov, Jurka, 2005; Bao et al., 2009	+
Hemichordates	<i>Saccoglossus kowalevskii</i>	Simakov et al., 2015	–	+
	<i>Ptychodera flava</i>		–	–
Ringworms	<i>Capitella teleta</i>	Simakov et al., 2013	–	+
Molluscs	<i>Crassostrea gigas</i>	Zhang et al., 2012	Zhang et al., 2012	+
	<i>Lottia gigantea</i>	Simakov et al., 2013	–	+
	<i>Octopus bimaculoides</i>	Albertin et al., 2015	–	–
Brachiopods	<i>Lingula anatina</i>	Luo et al., 2015	–	–
Arthropods	<i>Neocaridina denticulata</i>	Kenny et al., 2014	–	–
	<i>Limulus polyphemus</i>	Nossa et al., 2014	–	+
	<i>Strigamia maritima</i>	Chipman et al., 2014	–	–
Chordates	<i>Ciona intestinalis</i>	Dehal et al., 2002	Simmen, Bird, 2000; Terrat et al., 2008; Bao et al., 2009	+
	<i>Ciona savignyi</i>	Small et al., 2007	Bao et al., 2009	+
	<i>Oikopleura dioica</i>	Seo et al., 2001	Volff et al., 2004	+
	<i>Branchiostoma floridae</i>	Putnam et al., 2008	Kapitonov, Jurka, 2005; Osborne et al., 2006; Bao et al., 2009	+

Классификация мобильных генетических элементов

Классификация МГЭ основана преимущественно на структурно-функциональных различиях (Wicker et al., 2007; Kapitonov, Jurka, 2008). Все описанные к настоящему времени мобильные генетические элементы поделены на два класса: (I) ретротранспозоны и (II) ДНК-транспозоны (табл. 2). Представители класса I используют в качестве посредника для перемещения и копирования молекулы РНК, при этом последовательность РНК-посредника переводится в экстрахромосомную ДНК с помощью обратной транскриптазы, кодируемой самими элементами, с последующим встраиванием в геном. Такой механизм называют «копирование – вставка» (copy-and-paste) либо «ДНК-РНК-ДНК». Этот класс делят на четыре подкласса: LTR-ретротранспозоны, non-LTR-ретротранспозоны, DIRS- и PLE-элементы. Элементы первого подкласса фланкированы с обеих сторон длинными концевыми повторами

(LTR – long terminal repeat), в центральной части локализованы гены, кодирующие белки, необходимые для копирования, и антигены групповой специфичности. Некоторые представители этого подкласса имеют полноценные гены, кодирующие белки вирусного капсида; их относят к семейству ретровирусов. Следующий подкласс non-LTR-ретротранспозонов включает в себя два надсемейства — автономные (*LINE* – long interspersed nuclear element) и неавтономные (*SINE* – short interspersed nuclear element) ретропозоны. Элементы надсемейства *LINE* так же, как и LTR-ретротранспозоны, имеют гены (две рамки считывания), кодирующие ферменты, необходимые для их копирования. Элементы надсемейства *SINE* не способны перемещаться самостоятельно, они используют для этих целей ферментативный аппарат *LINE*-ретротранспозонов. Третий и четвертый подклассы ретротранспозонов включают в себя элементы с необычной структурой, объединяющей в себе признаки двух других подклассов – это

Table 2. Classification of mobile genetic elements (Wicker et al., 2007; Kapitonov, Jurka, 2008)

Class	Subclass	Representatives
I. Retrotransposons	LTR retrotransposons and retroviruses	<i>Gypsy, Copia, Ty3, Ty5, HIV, MLV, Mdg1, Mdg2, Micropia, Skippy, Boty</i>
	Non-LTR retrotransposons (retroposons)	<i>LINEs: F, G, Doc, L1, cin4, ingi, Het-A, Jockey, TART, Helena</i> <i>SINEs: Alu, S1, B1, MIR</i>
	Retrotransposons DIRS	<i>AIDIRS1, TcDIRS1, DrDIRS1, PAT</i>
	Retrotransposons PLE	<i>Penelope</i>
II. DNA transposons	TIR DNA transposons	<i>IS, P, hobo, Tc1, Mariner, PiggyBac, Hapfer, Tam1, Tgm1</i> <i>MITE</i>
	Helitron	<i>Helitron</i>
	Polintons	<i>Polinton (Maverick)</i>

DIRS-подобные ретротранспозоны и *Penelope*-подобные (*PLE*) элементы.

Мобильные генетические элементы II класса используют для перемещения механизм, названный «вырезание–вставка» (cut-and-paste) или еще «ДНК-ДНК», при этом ДНК мобильного элемента вырезается из одного района и встраивается в другой район генома хозяина. Здесь выделяют три основные группы: классические ДНК-транспозоны, хелитроны (*Helitrons*) и полиинтоны (*Polintons*). Первый подкласс включает в себя типичные ДНК-транспозоны, имеющие концевые инвертированные повторы (terminal inverted repeat) и ген, который кодирует транспозазу, и перемещающиеся с помощью механизма «вырезание–вставка». К этой же группе относятся короткие неавтономные и не имеющие транспозазы элементы *MITE* (miniature inverted repeat transposable elements), которые являются неклассифицируемыми, делетированными формами других семейств ДНК-транспозонов. Хелитроны – это особый тип транспозонов, которые перемещаются по типу катящегося кольца (rolling-circle DNA transposons). Полиинтоны – самосинтезирующиеся ДНК-транспозоны.

Мобильные элементы у морских беспозвоночных

Большинство работ по исследованию распространения, разнообразия и стрессового ответа МГЭ выполнено на модельных объектах, таких как дрозофила, кукуруза или дрожжи. Популяции морских животных, и в частности беспозвоночных, на предмет МГЭ изучены значительно меньше. В настоящее время МГЭ описаны у стрекающих (Arkhipova, Meselson, 2000; Bao et al., 2009; Wang et al., 2010), плоских и кольчатых червей (Robertson, 1997; Bao et al., 2009), морских ежей (Liebermann et al., 1983; Cohen et al., 1985; Hoffman-Liebermann et al., 1985; Springer et al., 1991; Goodwin, Poulter, 2001; Kapitonov, Jurka, 2005; Bao et al., 2009), двусторчатых и брюхоногих моллюсков (Arkhipova, Meselson, 2000; Gaffney et al., 2003; Kourtidis et al., 2006; Panchin, Moroz, 2008; Bao et al., 2009; McInerney et al., 2011), ракообразных (Halaimia-Toumi et al., 2004; Casse et al., 2006; Bui et al., 2007; de la Vega et al., 2007; Hizer et al., 2008; Terrat et al., 2008; Piednoël, Bonnard,

2009; Piednoël et al., 2013; Sakaew et al., 2013) и хордовых, не относящихся к подтипу позвоночных (Simmen, Bird, 2000; Volff et al., 2004; Kapitonov, Jurka, 2005; Osborne et al., 2006; Terrat et al., 2008; Bao et al., 2009). Среди мобильных генетических элементов, обнаруженных у морских беспозвоночных, присутствуют представители обоих классов – как ретротранспозоны, так и ДНК-транспозоны (Доп. материалы¹).

Стрекающие (Cnidaria)

Наиболее низкоорганизованный таксон морских беспозвоночных, у которого изучена представленность МГЭ, – тип Стрекающие. Мобильные генетические элементы обнаружены у кораллов *Acropora millepora*, *Acropora palmata* и *Acropora digitifera* (Wang et al., 2010), актинии *Nematostella vectensis* (Putnam et al., 2007; Bao et al., 2009) и медузы *Aurelia aurita* (Arkhipova, Meselson, 2000).

У медузы *A. aurita* при помощи полимеразной цепной реакции (ПЦР) с вырожденными праймерами были найдены ДНК-транспозоны суперсемейства *mariner* и *LINE*-подобные ретротранспозоны (Arkhipova, Meselson, 2000).

При исследовании геномов кораллов, *A. millepora* и *A. palmata*, были обнаружены неавтономные ДНК-транспозоны, имеющие высокое сходство с *MITE*. Однако вследствие присутствия некоторых отличительных особенностей авторы выделили их в отдельную группу, названную *SMITE*. У этих элементов большей консервативностью обладает внутренняя область, тогда как инвертированные концевые повторы менее консервативны. Также выяснилось, что элементы *SMITE* могут образовывать тандемные повторы – это нехарактерный способ увеличения числа копий для *MITE*. По степени гомологии элементы *SMITE* были поделены на шесть групп (*FAI–FAVI*). Для всех групп была характерна длина ~100 п. н. Кроме неавтономных ДНК-транспозонов у *A. millepora* описаны шесть элементов, имеющих гомологию с транспозонами *piggyBac* и названных *AmiPB*, три из них имели функциональные транспозазы. Между элементами *AmiPB1* и *SMITE* группы *FAI* также обнаружено сходство, на основании которого предполагается, что *SMITE FAI* для перемещения ис-

¹ Дополнительные материалы см. в Приложении по адресу: <http://www.bionet.nsc.ru/vogis/download/pict-2017-21/appx4.pdf>

пользуют транспозиционный аппарат *AmiPBI* (Wang et al., 2010). На наш взгляд, сходство между этими элементами (идентичные концевые инвертированные повторы) позволяет классифицировать *SMITE FAI* как неавтономную (делетированную) копию элемента *AmiPBI* и присваивать ей соответствующее название, например *AmiPBI-N*.

Помимо этого, было установлено, что в результате ошибки эксцизии *SMITE* образовался новый МГЭ – *SMITE-IN* – с прямыми повторами и дубликацией специфического сайта встраивания (ГТАА), фланкирующими основную структуру *SMITE* (Wang et al., 2010).

Определение последовательности генома другого вида коралла, *A. digitifera*, выявило, что 12.9 % от общего размера генома занимают МГЭ (Shinzato et al., 2011).

Секвенирование генома морской анемоны (актинии) *N. vectensis* позволило установить, что более 25 % генома состоит из повторяющихся элементов – мутировавших неактивных мобильных элементов – как ДНК-транспозонов, так и LTR- и non-LTR-ретротранспозонов (Putnam et al., 2007). Позднее у *N. vectensis* были обнаружены ДНК-транспозоны, принадлежащие к новому семейству *Sola*, впервые описанному у пресноводной гидры *Hydra magnapapilata* (Bao et al., 2009). Элементы этого семейства по своей структуре близки к МГЭ суперсемейства *mariner*, кодируют транспозазу DDD-типа, имеют 4-нуклеотидный дублируемый сайт встраивания и делятся на три группы: *Sola1*, *Sola2* и *Sola3*. В геноме актинии обнаружены представители всех трех групп элементов *Sola* (см. Доп. материалы), количество копий колеблется от 1 до 8. Все элементы имеют черты (протяженность, длина концевых инвертированных повторов и размер транспозазы), характерные для своих групп, и были описаны впервые (Bao et al., 2009), кроме *Sola3-3_NV*, который был обнаружен ранее (Putnam et al., 2007), но отнесен к неклассифицируемому семейству повторенных последовательностей *NVREP5*.

Плоские черви (Platyhelminthes)

У морских плоских червей *Stylochus zebra* (свободноживущий вид) и *Bdelloura candida* (комменсал камчатского краба) с помощью вырожденных праймеров к консервативным районам гена, кодирующего транспозазу у МГЭ *mariner*, обнаружены несколько ДНК-транспозонов. У *S. zebra* выделены четыре последовательности: *Stylochus.zebra.2*, *Stylochus.zebra.4*, *Stylochus.zebra.5*, *Stylochus.zebra.6*. У первой последовательности отсутствует гомология к известным группам *mariner*, и она, предположительно, представляет новое подсемейство *mariner*-подобных элементов. *Stylochus.zebra.4* имеет наибольшее сходство с подсемейством *cecropia*, тогда как две последних относятся к группе *lineata* и, возможно, представляют один транспозон (Robertson, 1997).

У *Bd. candida* были выделены пять последовательностей. Их нуклеотидная идентичность составила 98 %, на основании чего авторы отнесли их к одному подсемейству. С другими известными группами ДНК-транспозонов *mariner* данный элемент показал очень низкую степень сходства – всего 25–37 % (Robertson, 1997), что, по сути, мало отличается от гомологии двух случайно сгенерированных последовательностей.

Кольчатые черви (Annelida)

Для кольчатых червей, обитающих в море, в публикациях представлены данные только о полихете, класс Многощетинковые черви, *Capitella capitata*. В геноме этого организма обнаружена одна копия МГЭ семейства *Sola* – *Sola1-1_CC*. Этот элемент имеет протяженность 6259 п. н., что длиннее, чем средние размеры (2–5 т. п. н.), свойственные группе *Sola1*. Инвертированные концевые повторы несколько короче (29 п. н.) по сравнению со средними значениями (30–60 п. н.). Размер транспозазы у этого элемента составляет 552 аминокислотных остатка (Bao et al., 2009).

Таким образом, исследования представленности ДНК-транспозонов у морских плоских и кольчатых червей практически не проводились, а ретротранспозонов не коснулись вовсе. Однако эти данные помогли бы лучше изучить распространенность и эволюционную динамику МГЭ в популяциях морских гидробионтов.

Иглокожие (Echinodermata)

Среди иглокожих достаточно широко изучен на предмет представленности МГЭ геном морского ежа *Strongylocentrotus purpuratus*. В наиболее ранних работах у этого организма обнаружены мобильные элементы *TU*, принадлежащие к семейству *foldback* (Liebermann et al., 1983; Hoffman-Liebermann et al., 1985), а также семейство повторяющихся последовательностей *Tsp*, размером до 1.3 т. п. н. и насчитывающее около 1 тыс. копий в геноме (Cohen et al., 1985). Структурный анализ повторов *Tsp* показал, что отдельные последовательности сохранили потенциальную способность к транспозициям.

М.С. Springer с коллегами (1991) описали семейство ретротранспозонов морских ежей, которые принадлежат к суперсемейству *Ty3/Gypsy*. *pol*-регион этих элементов включает гены протеиназы, обратной транскриптазы (ревертазы), РНКазы Н и интегразы. Поскольку эта группа ретротранспозонов очень похожа на ретровирусы, они были названы *SURL* (sea urchin retroviral-like) элементы. Данные элементы были обнаружены у восьми видов морских ежей: *S. purpuratus*, *Strongylocentrotus franciscanus*, *Strongylocentrotus drobachiensis*, *Tripneustes gratilla*, *Lytechinus pictus*, *Lytechinus variegatus*, *Arbacia punctulata* и *Eucidaris tribuloides*.

Полная последовательность ДНК *SURL1-3(Tg)*-элемента, обнаруженного у *T. gratilla*, имеет протяженность 5266 п. н., включая LTR (254 п. н.). Последовательность дублируемого сайта встраивания – ССАСС. Открытая рамка считывания длиной 3927 п. н. включает *gag*- и *pol*-регионы. *pol*-регион содержит гены протеиназы, обратной транскриптазы (ревертазы), РНКазы Н и интегразы. Сравнение консервативных участков ретротранспозонов *SURL* у изучаемых видов морских ежей показало, что инсерция активных элементов в геномы данного таксона произошла по меньшей мере 200 млн лет назад (Springer et al., 1991).

Позднее филогенетические исследования ретротранспозонов *SURL* были проведены у 33 видов класса Echinoidea. Для сравнения был выбран фрагмент (263 п. н.) региона, кодирующего обратную транскриптазу. Полученные данные в целом коррелировали с филогенией таксона. Но, несмотря на это, были установлены четыре

случая возможного горизонтального переноса (Gonzalez, Lessios, 1999).

У морского ежа *S. purpuratus* были идентифицированы *DIRS1*-подобные элементы, названные *SpD1–SpD5*. Кодируемые ими обратные транскриптазы имели специфичные консервативные домены. Однако сиквенсы были недостаточными для того, чтобы воссоздать последовательность полноразмерных элементов и тем самым определить структуру данных МГЭ (Goodwin, Poulter, 2001).

Далее у морского ежа *S. purpuratus* обнаружили ДНК-транспозоны суперсемейства *Transib* (Kapitonov, Jurka, 2005). Автономные элементы *Transib* имеют протяженность 3–4 т. п. н. и кодируют транспозазу (~700 аминокислотных остатков), которая отличается от транспозаз, кодируемых ДНК-транспозонами других суперсемейств. Для этих МГЭ характерны 5-п. н.-дублируемые сайты встраивания (Kapitonov, Jurka, 2003). ДНК-транспозон морского ежа *Transib1_SP* был первым элементом этого суперсемейства, обнаруженным вне таксона насекомых. Длина *Transib1_SP* составляет 4132 п. н. Эта последовательность фланкирована дублируемыми сайтами встраивания CGGCG. Ген, кодирующий транспозазу (676 аминокислотных остатков), состоит из двух экзонов (Kapitonov, Jurka, 2005).

У морского ежа также были обнаружены представители двух групп ДНК-транспозонов семейства *Sola* (*Sola1*, *Sola2*), число копий которых варьирует от одного до трех (Bao et al., 2009). Хотя большинство представителей *Sola1* имеют среднюю протяженность 2–5 т. п. н., элементы *Sola1-1_SP* и *Sola1-2_SP*, обнаруженные у *S. purpuratus*, имеют более значительные размеры – 10.3 т. п. н. и 10 т. п. н. соответственно. При этом длины инвертированных концевых повторов (30 п. н.) и транспозаз (737 и 800 аминокислотных остатков соответственно) характерны для этой группы. Элементы из второй группы, *Sola2-1_SP* и *Sola2-2_SP*, имеют общую протяженность 4799 п. н. и 4615 п. н., инвертированные концевые повторы по 11 п. н. и длину транспозазы 681 и 739 аминокислотных остатков соответственно, что характерно для МГЭ *Sola2* (Bao et al., 2009).

В этой же работе у морского ежа были описаны транспозоны, принадлежащие к новому семейству *Zator* (Bao et al., 2009). Элементы данного семейства кодируют транспозазу (~600–800 аминокислотных остатков) и фланкированы короткими инвертированными концевыми повторами (25–34 п. н.) и 3-п. н.-дублируемым сайтом встраивания. Вследствие существенного сходства между транспозазами МГЭ *Zator* и *mariner/Tc1/Pogo* транспозоны *Zator* могут рассматриваться как члены суперсемейства *mariner*. Однако филогенетические исследования демонстрируют, что транспозоны *Zator* и элементы суперсемейства *mariner* развивались независимо друг от друга из различных бактериальных транспозонов (*TP36* и *IS630* соответственно).

Моллюски (Mollusca)

В изучение представленности МГЭ вовлечено только два класса моллюсков: двустворчатые (*Bivalvia*) и брюхоногие (*Gastropoda*). Первые свидетельства о наличии МГЭ у морских двустворчатых моллюсков появились более 15 лет назад, когда у представителей вида *Chione cancellata*

были найдены транспозаза, сходная с транспозазой элементов суперсемейства *mariner*, и ревертазы, подобные ревертазам элементов *LINE* и *Gypsy* (Arkhipova, Meselson, 2000).

Позднее у восточной устрицы *Crassostrea virginica* при изучении генома было обнаружено около 20 копий нуклеотидных последовательностей, названных *CvA* и имеющих субтерминальные инвертированные повторы; тетра-нуклеотидный микросателлитный регион, дублируемый сайт встраивания AA и тандемно повторенный основной элемент. У моллюска *Anadara trapezia* обнаружен элемент *Ana-1* с аналогичной структурой. Эти элементы обладают сходной структурой с повторенными последовательностями *Tsp* морского ежа. Предполагается, что повторяющиеся элементы *CvA* и *Ana-1* – члены нового семейства неавтономных *MITE*-подобных элементов, которое авторы (Gaffney et al., 2003) назвали *pearl*.

У средиземноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* были охарактеризованы три новые повторяющиеся последовательности, названные *Mg1*, *Mg2* и *Mg3*, с длиной мономера 169, 260 и 70 п. н. соответственно. В целом все три повтора составляют примерно 7.8 % генома *M. galloprovincialis*. Повторяющаяся область *Mg1* и ее фланкирующие последовательности демонстрируют значительное сходство с мобильным генетическим элементом *CvE* семейства *pearl*, обнаруженным в геноме восточной устрицы (*Crassostrea virginica*). Таким образом, вся гомологичная область, обозначенная *MgE*, – это первый предполагаемый мобильный элемент, описанный у мидии (Kourtidis et al., 2006).

В 2012 г. была полностью прочитана нуклеотидная последовательность генома тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (Zhang et al., 2012). Секвенирование показало, что геном устрицы очень полиморфен и богат повторяющимися последовательностями, среди которых есть мобильные элементы, обладающие транспозиционной активностью. Свыше 62 % обнаруженных повторов не могут быть отнесены к категории известных. Было обнаружено большое количество фрагментов генов транспозазы (359) и обратной транскриптазы (779), а также свыше 157 тыс. копий элементов неавтономных ДНК-транспозонов *MITEs*, что составляет 8.8 % генома *C. gigas*.

Необычные результаты получены при изучении генома брюхоногого моллюска *Aplysia californica*, у которых транскрипты имеют гомологию с N-концевой частью гена позвоночных *RAG1* (Panchin, Moroz, 2008). До этого предполагалось, что N-концевая часть *RAG1* получена от морских беспозвоночных, морского ежа и ланцетника, у которых были обнаружены белки с неизвестной функцией, имеющие высокую гомологию с данной частью *RAG1* (Kapitonov, Jurka, 2005). Однако анализ транскриптов у *A. californica* показал, что они – не известные ранее ДНК-транспозоны, имеющие все структурные характеристики МГЭ: инвертированные концевые повторы и дублируемый сайт встраивания. Эти элементы были названы *N-RAG*-транспозонами (*N-RAG-TP*). Инвертированные концевые повторы этих транспозонов отличаются высокой степенью гомологии с консервативными сигнальными последовательностями *RSS*, а транспозаза имеет сходство с N-концевой частью *RAG1*.

Семейство *N-RAG-TP* в геноме *A. californica* насчитывает более 50 копий, с более 90 % идентичности с полноразмерной консенсусной последовательностью длиной 3425 п. н. Было обнаружено несколько случаев, когда последовательности *N-RAG-TP* были включены в интроны активных генов (Panchin, Mogo, 2008).

Кроме того, у апплизии были описаны мобильные генетические элементы двух групп семейства *Sola*. Транспозон *Sola1-1_AC*, представленный в гаплоидном геноме 25 копиями, имеет характерную для группы *Sola1* протяженность 4097 п. н. при сравнительно коротких (26 п. н.) инвертированных концевых повторах. Размеры элемента *Sola2-1_AC* (12 120 п. н.) более чем в два раза превышают средние для группы *Sola2* (3–5 т. п. н.). У *A. californica* обнаружено две копии этого транспозона (Bao et al., 2009).

Также есть данные о наличии у *Aplysia californica* транспозона *Zator-1_AC*, принадлежащего к семейству *Zator*. Однако каких-либо характеристик этого МГЭ в работе не приведено (Bao et al., 2009).

При сравнительном геномном анализе микросателлит-содержащих последовательностей общей протяженностью 47.2 т. п. н. у трех видов морских брюхоногих моллюсков (*Gibbula cineraria*, *Littorina littorea* и *L. saxatilis*) обнаружены повторы, которые на основании сходства с известными МГЭ были сгруппированы в 12 семейств ДНК (McInerney et al., 2011).

У литорины *L. saxatilis* доля микросателлитных последовательностей, имеющих сходство с МГЭ, была наименьшей (3.2 %). Идентифицированы ДНК-транспозоны *MuDR* (*MULE*) и *Mu*-подобные элементы. У *L. littorea* доля микросателлитов, гомологичных МГЭ, была выше (19.7 %), при том что у этого вида идентифицировано наибольшее число различных мобильных генетических элементов: ДНК-транспозоны (*En/Spm* (*CACTA*), *mariner*, *hAT*, *Arnold*, *MuDR* (*MULE*)), LTR-ретротранспозоны (*Gypsy*) и non-LTR-ретротранспозоны (*LINE* и *SINEs*). Хотя у *G. cineraria* доля микросателлитных последовательностей, ассоциированных с МГЭ, была наибольшей (45.8 %), определено только шесть различных МГЭ (ДНК-транспозоны (*MITE*, хелитроны) и LTR-ретротранспозоны (*ERV1*, *ERV3*)), при этом все неавтономные. Наиболее часто встречающийся МГЭ у габбулы – элемент *CvA*, принадлежащий к суперсемейству *MITE* и впервые описанный у устрицы *C. virginica* (Gaffney et al., 2003). В общей сложности при анализе микросателлитных повторов протяженностью 14.7 т. п. н. обнаружено 19 последовательностей, гомологичных элементу *CvA*. Филогенетическая консервативность *CvA* у двустворчатых и брюхоногих дает основание авторам предполагать, что этот элемент – древний МГЭ моллюсков, который послужил источником гетерохроматиновой сателлитной ДНК.

Второй наиболее распространенный МГЭ (четыре копии), обнаруженный у *G. cineraria*, – элемент, гомологичный последовательности хелитрона *DNAREP1_DYak*. Этот элемент (*DNAREP1_DYak*) длиной 793 п. н. первоначально был идентифицирован у *Drosophila yakuba* и является делетированным вариантом автономного элемента *Helitron-1_DYak*.

По приблизительным оценкам, брюхоногие значительно отличаются между собой по составу и доле автономных

и неавтономных МГЭ. Одна из причин, по всей видимости, – различия в механизмах транспозиций разных типов МГЭ, а именно особенности фиксации в геноме (McInerney et al., 2011).

Членистоногие (Arthropoda)

Среди морских членистоногих исследования представленности мобильных генетических элементов коснулись преимущественно высших раков (Malacostraca). В геноме глубоководного гидротермального краба *Bythograea thermydron* обнаружены полноразмерные ДНК-транспозоны *Bytmar1*, относящиеся к МГЭ суперсемейства *mariner*. Доля гуанина-цитозина (%GC) у этих элементов (52.1–55.9 %) значительно превышала процентное содержание GC *mariner*-подобных элементов континентальных видов (31.8–49.1 %). Длина консенсусной последовательности *Bytmar1* составила 1298 п. н., а размер инвертированных концевых повторов – 37 п. н. Также авторы отмечают, что эти транспозоны кодируют три изоформы транспозазы длиной 349, 379 и 398 аминокислотных остатков (Halaimia-Toumi et al., 2004).

Позднее был описан еще ряд *Bytmar*-подобных элементов. Это *Vensmar1*, обнаруженный у гидротермального бокоплава *Ventiella sulfuris*; *Maibmar1* и *Canpmar1*, найденные у двух прибрежных видов: краба-паука *Maia brachydactyla* и большого краба *Cancer pagurus* (Casse et al., 2006). У *C. pagurus* найдено шесть МГЭ суперсемейства *mariner* (*Canpmar1.1–Canpmar1.6*). Их протяженность варьирует в диапазоне от 1296 до 1353 п. н., при этом сходство последовательностей около 94 %. У *M. brachydactyla* идентифицировано семь *mariner*-подобных элементов (*Maibmar1.1–Maibmar1.7*), имеющих длину 1282–1303 п. н. Гомология между последовательностями этих элементов составляет > 95 %. У *V. sulfuris* обнаружено шесть МГЭ (*Vensmar1.1–Vensmar1.6*). Длины их последовательностей колеблются в диапазоне от 1288 до 1302 п. н., при этом сходство составляет > 90 %. Длина инвертированных концевых повторов у транспозонов *Canpmar1*, *Maibmar1* и *Vensmar1* составляет 31, 28 и 31 п. н. соответственно. Среднее значение %GC составляет 50.95 % (*Canpmar1*), 50.92 % (*Maibmar1*) и 53.64 % (*Vensmar1*).

У берегового краба *Pachygrapsus marmoratus* обнаружены девять полноразмерных ДНК-транспозонов *Pacmmar*, также принадлежащих к суперсемейству *mariner*. Элементы имеют нуклеотидные последовательности протяженностью от 1329 до 1386 п. н. с гомологией от 87 до 99 %. Элементы *Pacmmar1.1* и *Pacmmar1.2* имеют 99 и 100 % гомологии с консенсусной последовательностью соответственно. Два из девяти транспозонов *Pacmmar* кодируют предположительно функциональную транспозазу (Vui et al., 2007).

Анализ %GC у МГЭ суперсемейства *mariner* показал, что %GC в мобильных элементах прибрежных организмов слегка ниже, чем в мобильных элементах гидротермальных организмов и выше, чем наземных (Vui et al., 2007). Это свидетельствует о том, что филогенетически рассматриваемые МГЭ далеки друг от друга. Однако это может быть связано и с адаптивным значением геномов в целом, поскольку пара GC образует более прочную связь,

чем пара АТ, и обогащенность GC у организмов, обитающих в гидротермальных источниках, возможно, связана с необходимостью защиты ДНК от высоких температур.

В результате изучения влияния стрессовых воздействий, характерных для морских обитателей, – гипоксии, гипертермии и гипосмоса – на черную тигровую креветку *Penaeus monodon* обнаружено несколько non-LTR-ретротранспозонов. Исследователями было проанализировано около 4 тыс. случайных транскриптов гемоцитов креветки. В условиях стресса 3.1 % генов, соответствующих этим кДНК, дифференциально экспрессировались в ответ на воздействие стрессового фактора. Среди них 72 % не имели сходства с ранее известными генами, а из определенных последовательностей одной из наиболее представленных групп были гены non-LTR-ретротранспозонов (de la Vega et al., 2007).

Отмечено изменение экспрессии трех участков ДНК *P. monodon*, сходных с *pol*-регионом non-LTR-ретротранспозонов в условиях гипертермического стресса. Экспрессия одного участка ДНК, сходного с non-LTR-ретротранспозоном дрозофилы (*Drosophila melanogaster*), уменьшалась, а экспрессия двух других, сходных с non-LTR-ретротранспозоном *D. melanogaster* и *I* фактором *D. teissieri*, возрастала (de la Vega et al., 2007). Есть вероятность, что активация и репрессия связаны с пространственно близким размещением данных МГЭ к регуляторным участкам ДНК, реагирующим на тепловой шок.

Идентифицированы также три последовательности, экспрессия которых менялась при гипосмотическом стрессе. Они имели сходство с *pol*-регионом двух non-LTR-ретротранспозонов *D. melanogaster* и одного (*MosquiAa2*) – комара *Aedes aegypti*. Экспрессия этих последовательностей подавлялась сразу после воздействия гипосмотических условий, затем восстанавливалась (de la Vega et al., 2007).

У креветок *Litopenaeus stylirostris* методом ПЦР определены три non-LTR-ретротранспозона. Исследование *in silico* генома *Litopenaeus vannamei* позволило определить еще шесть non-LTR-ретротранспозонов. Филогенетические исследования показали, что пять из девяти выявленных МГЭ относятся к новой монофилитической группе. Эта группа, в которую вошли элементы *L. stylirostris* и *L. vannamei*, наиболее близка к высокоактивной группе *RTE* non-LTR-ретротранспозонов. Другие три элемента относятся к группам ретротранспозонов *CR1* и *I*, еще один имеет существенное сходство с древними элементами *Penelope* (Hizer et al., 2008).

При изучении представленности ретротранспозонов *Ty1/Copia* у крабов семейства Galatheidae (*Agononida laurentae*, *Munida acantha*, *Munida thoe*, *Munida gregaria*, *Munidopsis recta*, *Galathea squamifera* и *Munida zebra*) и *Chirostylidae*, филогенетически близкой к ним группы (*Eumunida annulosa*, *Eumunida sternomaculata*), были выделены и описаны первые LTR-ретротранспозоны ракообразных, элементы *GalEa1*, *GalEa2* и *GalEa3* (Terrat et al., 2008). Полноразмерная последовательность определена у *E. annulosa*. Было показано, что *GalEa1* имеет длинные концевые повторы (124 п. н.) и внутренняя последовательность (4421 п. н.) включает в себя одну большую открытую рамку считывания, содержащую *gag*- и *pol*-регионы.

Дальнейший анализ позволил обнаружить присутствие этих ретротранспозонов еще у шести изучаемых видов ракообразных. У *M. acantha* и *M. thoe* установить наличие элементов *GalEa1* не удалось.

В результате сравнения последовательностей доменов, кодирующих интегразу и ревертазу (IN-RT) элементов *GalEa1* у изучаемых крабов, установлено, что в последовательности *M. recta* (1568 п. н.) отсутствуют стоп-кодоны и сдвиги рамки считывания, что дает основание предполагать функциональность данных ферментов. Домены IN-RT элементов *GalEa1* у *E. sternomaculata* и *G. squamifera*, длиной 1568 и 1582 п. н. соответственно, нарушены сдвигами рамки считывания и/или стоп-кодонами. Также было показано, что в последовательностях IN-RT у *A. laurentae*, *M. gregaria*, *G. squamifera* и *M. zebra* в пределах доменов IN-RT присутствует делеция протяженностью 18 п. н., в элементах у *A. laurentae* (1478 п. н.) и *M. gregaria* (1494 п. н.) также обнаружена дополнительная делеция (54 п. н.). Наиболее короткая из изученных в данной работе последовательностей домена IN-RT элементов *GalEa1* описана у краба *M. zebra*, которая из-за множественных делеций имеет размер только 1404 п. н. Несмотря на эти различия, последовательности доменов IN-RT *GalEa1* имеют достаточно высокое сходство, которое колеблется от 69.1 для наиболее расходящихся последовательностей (между *M. zebra* и *G. squamifera*) до 98.8 % (между *A. laurentae* и *M. gregaria*). Поскольку филогенетический анализ указывает на несоответствие между наблюдаемой топологией и видовой филогенией, авторы предполагают, что обнаруженные различия связаны либо с присутствием еще не выявленных вариантов последовательностей МГЭ у рассматриваемых видов, либо следствием горизонтального переноса. Элементы *GalEa* были выделены в новую группу ретротранспозонов суперсемейства *Ty1/Copia*, которая, видимо, ограничена семейством Galatheidae (Terrat et al., 2008).

Позднее у *E. annulosa*, *A. laurentae* и *M. recta* были описаны *DIRS*-подобные ретротранспозоны (Piednoël, Bonnivard, 2009), которые в отличие от LTR-ретротранспозонов обнаружены у значительно меньшего числа видов. *DIRS*-подобные ретротранспозоны – особенная группа ретротранспозонов, поскольку их способ перемещения основан на использовании тирозиновой рекомбиназы, а не интегразы и протеиназы. Авторы изучали представленность *DIRS*-подобных ретротранспозонов у 25 видов десятиногих раков (Decapoda), занимающих различные ниши обитания в море. У 15 из исследуемых видов обнаружены *DIRS1*-подобные элементы, которые на основании филогенетических различий были поделены на 15 семейств (см. Доп. материалы).

В исследовании М. Piednoël и Е. Bonnivard (2009) описано большое разнообразие *DIRS1*-подобных ретротранспозонов, при этом выделена новая, третья группа *AIDIRS1* в дополнение к ранее описанным *TcDIRS1* и *DrDIRS1*. Это первое исследование, которое показало, что ретротранспозоны суперсемейства *DIRS1* имеют широкое распространение в пределах одного большого отряда (десятиногие раки), а также большое разнообразие в семействе Alvinocarididae. На основании этих данных авторы делают заключение, что *DIRS1*-подобные элементы

имеют древнего предка внутри таксона Decapoda, далее они распространялись посредством горизонтального переноса.

Новый ретровирусоподобный элемент длиной 5 052 п. н., названный *ASDE* (abdominal segment deformity disease element), был обнаружен при секвенировании кДНК и ДНК, выделенной из брюшной нервной трубки креветок *Penaeus vannamei* с деформацией абдоминального сегмента. Элемент *ASDE* имеет семь предполагаемых открытых рамок считывания (ОРС). Одна ОРС (так называемый субдомен PENS) имеет аминокислотную последовательность, гомологичную домену GIY-YIG эндонуклеазы *Penelope*-подобных ретротранспозонов (*PLE*), и еще две, гомологичные гену обратной транскриптазы и гену РНКазы Н локуса *pol* non-LTR-ретротранспозонов (так называемый NLRS субдомен) (Sakaew et al., 2013).

Использование ПЦР с вырожденными праймерами и *in silico* подхода позволило определить 35 элементов суперсемейства *Copia* у 15 видов ракообразных и 46 элементов суперсемейства *Gypsy* у 18 видов ракообразных. В частности, охарактеризованы некоторые полномерные МГЭ у креветок *Rimicaris exoculata*: *CoRex1* (4949 п. н., LTR – 217 п. н.), *CoRex2* (4875 п. н., LTR – 133 п. н.) и *GyRex2* (5585, LTR – 358 п. н.). Для элементов *CoRex3* (> 4128 п. н.), *GyRex1* (4945 п. н.) и *GyRex3* (фрагмент 2698 п. н.) получены неполные последовательности. Установлено также, что элементы *Gypsy* представлены довольно часто и разнообразно, тогда как *Copia* гораздо более однородны (29 из 35 принадлежат к группе *GalEa*) и помимо этого либо видо-, либо линиеспецифичны (Piednoël et al., 2013).

Хордовые (Chordata)

Изучение геномной ДНК асцидии *Ciona intestinalis* протяженностью 1 млн п. н. позволило установить присутствие шести семейств МГЭ. Ретротранспозон *Cigr-1* имеет LTR длиной 245 п. н. и ОРС длиной 3630 п. н., кодирующую белки, соответствующие элементам суперсемейства *Ty3/Gypsy*. Обнаружены также два семейства non-LTR-ретротранспозонов – *Cili-1* и *Cili-2*. Первый имеет гомологию с МГЭ млекопитающих *L1*, а второй – с *Lian-Aa1*, найденным у *A. aegypti*. Наиболее представленным (40 тыс. копий) был элемент *Cics-1*, принадлежащий к МГЭ *SINE*. Этот элемент содержит два консервативных домена, разделенных богатой аденином последовательностью. Следующий по количеству копий элемент *Cimi-1* имеет А/Т-богатую последовательность (193 п. н.), фланкированную инвертированными концевыми повторами (30 п. н.) и А/Т-богатыми 2–4 п. н. предполагаемыми дуплицируемыми сайтами встраивания. У *C. intestinalis* также найден единственный элемент семейства *foldback* протяженностью 2444 п. н. Он имеет инвертированные концевые повторы с А/Т-богатым внутренним доменом, массивом субповторов и фланкирующие домены на концах. Этот элемент – первый из МГЭ *foldback*, обнаруженный у хордовых (Simmen, Bird, 2000).

Сочетание экспериментальных и *in silico* подходов позволило идентифицировать у *C. intestinalis* еще ряд non-LTR-ретротранспозонов. Обнаружены МГЭ, имеющие сходство с группами *I* (9 копий), *LINE1* (22 копии), *LINE2*

(24 копии), *LOA* (69 копий) и *R2* (13 копий). Элементы каждого из этих семейств продемонстрировали высокую консервативность как последовательностей, кодирующих обратную транскриптазу, так и общей структурной организации (Permanyer et al., 2003).

В нуклеотидных базах данных оболочника *Oikopleura dioica* найдены последовательности обратной транскриптазы, характерные для non-LTR-ретротранспозонов. Гипотетические МГЭ, имеющие эти последовательности, были объединены в уникальное семейство, которое было названо *Odin*, поскольку в результате филогенетического анализа не обнаружено существенного сходства ни с одной из известных групп non-LTR-ретротранспозонов. На основании известных последовательностей *O. dioica* не удалось воссоздать полномерную структуру ретротранспозонов *Odin*.

Всего обнаружено около 80 последовательностей обратной транскриптазы *Odin*, 30 % из них предположительно нефункциональны вследствие мутаций, приведших к сдвигу рамки считывания или появлению стоп-кодона. Степень гомологии между элементами *Odin* колебалась в диапазоне от < 60 % до > 90 %. На основании этого авторы предполагают, что *Odin* – достаточно древнее семейство non-LTR-ретротранспозонов (Volf et al., 2004).

Также в геноме оболочника *O. dioica* обнаружены несколько суперсемейств LTR-ретротранспозонов. Так, например, МГЭ *Ty3/Gypsy* продемонстрировали неожиданную вариабельность. В соответствии с филогенетическим анализом они были разделены на четыре основных семейства, названные от *Tor-1* до *Tor-4* (Volf et al., 2004). Эти элементы не только очень вариабельны, но и значительно отличаются от ретротранспозонов *Ty3/Gypsy* других организмов. Так, например, ни одна из четырех групп ретротранспозонов *Ty3/Gypsy*, обнаруженных у *C. intestinalis* (Simmen, Bird, 2000), не продемонстрировала значительного сходства с МГЭ *Tor*, что позволяет выделить эти элементы в отдельную группу.

Из 180 последовательностей обратной транскриптазы элементов *Tor* только две относятся к *Tor1*, тогда как элементы *Tor2*, *Tor3* и *Tor4* представлены примерно в равном количестве (~50). Степень сходства нуклеотидной последовательности между МГЭ групп *Tor2*, *Tor3* и *Tor4* варьировала от < 60 до 98–99 %. Два элемента *Tor1* продемонстрировали 70 % идентичности. Домены *gag* и *pol* были обнаружены у всех четырех групп. Также предполагается, что эти МГЭ утратили свою активность недавно или все еще активны и имеют древнее происхождение (Volf et al., 2004).

Помимо этого, у *O. dioica* обнаружены *Penelope*- и *DIRS1*-подобные ретротранспозоны (Volf et al., 2004).

В геномных базах данных асцидии *C. intestinalis* с помощью исследования *in silico* определены *GalEa*-подобные ретротранспозоны *Cico1* и *Cico2*. У элемента *Cico2* все открытые рамки считывания были нарушены смещением, тогда как у *Cico1* это нарушение было только между интегразой и протеиназой (Terrat et al., 2008).

В геномах оболочников так же, как и у многих других морских беспозвоночных, обнаружены МГЭ семейства *Sola*, *Sola1-1_CI* у *C. intestinalis* и *Sola1-1_CS* и *Sola2-1_CS* у *Ciona savignyi*. Для элемента *Sola1-1_CI* определена

только частичная последовательность. Длины же транспозонов *Sola1-1_CS* и *Sola2-1_CS* оказались характерными для этого семейства МГЭ, 3315 и 4530 п. н. соответственно. Размер инвертированных концевых повторов составлял 45 и 576 п. н. Эти элементы также были представлены в небольшом количестве: *Sola1-1_CS* в трех и *Sola2-1_CS* в двух копиях (Bao et al., 2009).

У представителя другого таксона хордовых (Бесчерепные) – ланцетника *Branchiostoma floridae* – определены несколько MITE ДНК-транспозонов. Пять элементов, выявленных на основе анализа последовательности ДНК, были названы *LanceleTn-1*, *LanceleTn-2*, *LanceleTn-3a*, *LanceleTn-3b* и *LanceleTn-4*. На основании гомологии предполагается, что *LanceleTn-1* (число копий 2500, дуплицируемый локус 8 п. н., инвертированный концевой повтор 21, размер 433 п. н.) произошел от элементов суперсемейства *hAT*. Элементы *LanceleTn-3a* (количество копий 3600, дуплицируемый локус 9 п. н., инвертированные концевые повторы 21 п. н., размер 173 п. н.) и *LanceleTn-3b* (количество копий 2900, дуплицируемый локус 9 п. н., инвертированные концевые повторы 19 п. н., размер 205 п. н.) предположительно произошли от МГЭ суперсемейства *mutator*. Для элементов *LanceleTn-2* (количество копий 2200, дуплицируемый локус TA, инвертированные концевые повторы ≤ 59 п. н., размер 207 п. н.) и *LanceleTn-4* (количество копий 4800, дуплицируемый локус TA, инвертированные концевые повторы ≤ 53 п. н., размер 253 п. н.) сходство с известными ДНК-транспозонами не установлено. Высокая встречаемость этих элементов свидетельствует о том, что MITE, вероятно, – наиболее распространенный тип мобильного элемента у ланцетника, и, скорее всего, они имели существенное значение в эволюции генома ланцетника (Osborne et al., 2006).

Помимо MITE, у ланцетника описаны МГЭ еще двух семейств ДНК-транспозонов – *Sola* и *Zator*, которые, как и у других видов, представлены немногочисленно (Bao et al., 2009). Элемент *Sola2-1_BF* (4520 п. н.) имеет концевые инвертированные повторы 29 п. н. и длину транспозазы 675 аминокислотных остатков. Элементы из другой группы того же семейства *Sola3-1_BF*, *Sola3-2_BF* и *Sola3-3_BF* имеют длину 8912, 8070 и 6989 п. н. соответственно, при протяженных инвертированных концевых повторах (1124, 915 и 869 п. н.). Длины кодируемых ими транспозаз находятся в диапазоне 1100–1200 аминокислотных остатков.

Элемент *Zator-1_BF* имеет длину нуклеотидной последовательности 5481 п. н., инвертированные концевые повторы 33 п. н. и транспозазу длиной 804 аминокислотных остатка. Для другого элемента этого семейства, *Zator-2_BF*, известна только длина транспозазы (930 аминокислотных остатков) (Bao et al., 2009).

Разнообразие мобильных генетических элементов и эволюция видов

Всего открыто и описано 240 тыс. видов многоклеточных. Существует предположение, что от трех до девяти раз большее количество видов все еще ожидает своего открытия и описания (Mora et al., 2011). Морские организмы очень разнообразны и многочисленны. Надо признать, что область актуальных исследований, включающая изучение

распространения МГЭ в геноме морских организмов, остается все еще малоизученной.

Исследование представленности МГЭ у морских беспозвоночных способствует большему пониманию как молекулярной эволюции геномов, так и эволюционной истории видов. Так, например, ретротранспозоны семейства *Copia* представлены в геномах многоклеточных гораздо реже, чем ретротранспозоны семейства *Gypsy*, при этом они еще и менее разнообразны (Llorens et al., 2009). Это может свидетельствовать о том, что элементы *Gypsy* оказались в процессе эволюции более успешными и их высокая фенотипическая пластичность позволила им распространиться гораздо шире, чем элементам *Copia*. Это подтверждается и данными, полученными при исследовании морских ракообразных. Элементы *Gypsy* представлены относительно часто и разнообразно, тогда как *Copia* гораздо более однородны (29 из 35 принадлежат к группе *GalEa*) и, помимо этого, оказались либо видо-, либо линиеспецифичны (Piednoël et al., 2013). Представленность *GalEa*-подобных элементов преобладает в пределах одного таксона (Malacostraca), хотя встречается и среди других эукариот, – от рыб до красных водорослей и, по всей видимости, является МГЭ водных организмов.

Большое значение имеют исследования вклада МГЭ в эволюцию организмов, в геномах которых они находятся или встраиваются благодаря горизонтальному переносу. Предполагается, что водная среда может способствовать более эффективному горизонтальному переносу МГЭ (Terrat et al., 2008), а это, в свою очередь, может приводить к повышению адаптивного потенциала популяций при изменениях окружающей среды.

Например, у *A. californica* был открыт мобильный генетический элемент *N-RAG-TP*, транспозаза которого имеет гомологию с N-концом белка RAG1, а инвертированные концевые повторы с – консервативными сигнальными последовательностями RSS (Panchin, Moroz, 2008). Еще до того, как гены RAG белков были выделены и секвенированы, было установлено сходство между механизмом системы соматической рекомбинации V(D)J и механизмом перемещений транспозонов. Соответственно, была предложена теория «RAG-транспозонов» (Sakano et al., 1979; Thompson, 1995; Fugmann et al., 2000), согласно которой компоненты системы V(D)J рекомбинации, как белки RAG1 (recombination-activating gene) и RAG2, так и консервативные сигнальные последовательности RSS (recombination signal sequence), были получены позвоночными благодаря горизонтальному переносу от древнего гипотетического «RAG-транспозона». Доказательств, подтверждающих это предположение, не было до того момента, пока не обнаружили транспозоны *Transib* (Kapitonov, Jurka, 2005), *Chapaev* (Kapitonov, Jurka, 2007) и, собственно, *N-RAG-TP*.

ДНК-транспозоны *Transib* были открыты у ряда беспозвоночных, в том числе и представителей морской фауны – морского ежа, *S. purpuratus*. Транспозазы элементов *Transib*, обнаруженных у африканского малярийного комара (*Anopheles gambiae*) и у дрозофилы (*Drosophila pseudoobscura*), имели высокую гомологию с C-концевой частью и каталитическими доменами RAG1. Также инвертированные концевые повторы этих транспозонов имели

сходство с сигнальными последовательностями RSS системы V(D)J рекомбинации (Kapitonov, Jurka, 2005). Таким образом, МГЭ, гипотетически сформировавшие систему V(D)J рекомбинации, способствовали устойчивости позвоночных к внешним биогенным факторам среды.

Свидетельства относительно горизонтального переноса присутствуют и в работах по изучению *mariner*-подобных элементов у гидротермальных ракообразных. Они основываются на высоком сходстве транспозонов (99.5 %), обнаруженных в геномах двух отдаленных таксонов – бокоплавов и десятиногих ракообразных (Casse et al., 2006). Также в филогенетических исследованиях ретротранспозонов *SURL* у класса Echinoidea (морские ежи) установлены четыре случая возможного горизонтального переноса (Gonzalez, Lessios, 1999).

Не менее значимы исследования влияния стресса на МГЭ. Показано, что транспозиции мобильных генетических элементов могут быть индуцированы стрессорными факторами внешней среды или колонизацией новых экологических ниш (Vieira et al., 2002; Чересиз и др., 2008). Также предполагается, что изменения в представленности МГЭ могут способствовать или быть связаны с появлением новых генотипов или линий, субпопуляций или популяций, рас или видов (Jurka et al., 2011).

Влияние стрессорных воздействий на активность МГЭ у морских беспозвоночных практически не изучалось. В работах по исследованию гипоксического, осмотического и термального стресса было показано изменение уровня экспрессии генов некоторых non-LTR-ретротранспозонов у черной тигровой креветки (de la Vega et al., 2007). Однако дифференциальная экспрессия генов МГЭ в условиях стресса лишь косвенно указывает на возможную индукцию транспозиций.

В целом исследования спектра представленности и динамики мобильных генетических элементов в геномах различных видов, в том числе в геномах организмов, которые еще не секвенированы, – сложная и актуальная задача в настоящее время и в перспективе (Nuzhdin, 1999; Kidwell, Lish, 2001; Huang et al., 2012; Rebollo et al., 2012; Syvanen, 2012). Решение этих задач сочетает в себе различные аспекты исследований, и здесь отметим лишь некоторые из них:

- изучение скорости инсерционного мутагенеза и факторов, регулирующих активность транспозиций различных типов транспозонов;
- вскрытие механизмов контроля транспозиций самими МГЭ и/или геномом хозяина;
- определение тканеспецифичности транспозиционной активности (генеративные и соматические клетки) и стадий онтогенеза, на которых происходят транспозиционные события;
- исследование такого события, как «доместикация» МГЭ, геномом хозяина в процессе создания коадаптированного генома, поскольку инсерционные мутации играют важную роль в эволюции и часто бывают мишенью отбора, хотя обычно транспозоны в большинстве случаев вызывают негативные мутации и только иногда позитивные;
- выявление случаев индукции активности МГЭ экологическими факторами, повлекших (эволюционно-)

значимые изменения в геноме хозяина, например изменение функции гена/генов;

- определение в каждом конкретном случае уровня функционального действия инсерции МГЭ и его роли в генерировании фенотипических различий;
- понимание значения роли транспозонов и горизонтального переноса генов в видообразовании.

Acknowledgments

This work was supported by State Budgeted Project 0012-2015-0001. The authors are grateful to O.V. Vaulin for valuable discussion.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Albertin C.B., Simakov O., Mitros T., Wang Z.Y., Pungor J.R., Edsinger-Gonzales E., Brenner S., Ragsdale C.W., Rokhsar D.S. The octopus genome and the evolution of cephalopod neural and morphological novelties. *Nature*. 2015;524(7564):220-224. DOI 10.1038/nature14668.
- Arkipova I., Meselson M. Transposable elements in sexual and ancient asexual taxa. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000;97(26):14473-14477. DOI 10.1073/pnas.97.26.14473.
- Bao W., Jurka M.G., Kapitonov V.V., Jurka J. New superfamilies of eukaryotic DNA-transposons and their internal divisions. *Mol. Biol. Evol.* 2009;26(5):983-993. DOI 10.1093/molbev/msp013.
- Baughman K.W., McDougall C., Cummins S.F., Hall M., Degan B.M., Satoh N., Shoguchi E. Genomic organization of Hox and ParaHox clusters in the echinoderm, *Acanthaster planci*. *Genesis*. 2014;52(12):952-958. DOI 10.1002/dvg.22840.
- Baumgarten S., Simakov O., Esherrick L.Y., Liew Y.J., Lehnert E.M., Mitchell C.T., Li Y., Hambleton E.A., Guse A., Oates M.E., Gough J., Weis V.M., Aranda M., Pringle J.R., Voolstra C.R. The genome of *Aiptasia*, a sea anemone model for coral symbiosis. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2015;112(38):11893-11898. DOI 10.1073/pnas.1513318112.
- Bubenshchikova E.V., Antonenko O.V., Vasileva L.V., Ratner V.A. Induction of MGE 412 transpositions in spermatogenesis of *Drosophila* males separately by heat and cold shock. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 2002;38(1):46-55. (in Russian)
- Bui Q.T., Delaurière L., Casse N., Nicolas V., Laulier M., Chénais B. Molecular characterization and phylogenetic position of a new *mariner*-like element in the coastal crab, *Pachygrapsus marmoratus*. *Gene*. 2007;396(2):248-256. DOI 10.1016/j.gene.2007.03.004.
- Casse N., Bui Q.T., Nicolas V., Renault S., Bigot Y., Laulier M. Species sympatry and horizontal transfers of *Mariner* transposons in marine crustacean genomes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2006;40(2):609-619. DOI 10.1016/j.ympev.2006.02.005.
- Cheresiz S.V., Yurchenko N.N., Ivannikov A.V., Zakharov I.K. Transposable elements and stress. *Inform. Vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 2008;12(1/2):217-242. (in Russian)
- Chipman A.D., Ferrier D.E., Brena C., Qu J., Hughes D.S., Schröder R., Torres-Oliva M., Znassi N., Jiang H., Almeida F.C., Alonso C.R., Apostolou Z., Aqrabi P., Arthur W., Barna J.C., Blankenburg K.P., Brites D., Capella-Gutiérrez S., Coyle M., Dearden P.K., Du Pasquier L., Duncan E.J., Ebert D., Eibner C., Erikson G., Evans P.D., Extavour C.G., Francisco L., Gabaldón T., Gillis W.J., Goodwin-Horn E.A., Green J.E., Griffiths-Jones S.P., Grimmelikhuijzen C.J., Gubbala S., Guigó R., Han Y., Hauser F., Havlak P., Hayden L., Helbing S., Holder M., Hui J.H.L., Hunn J.P., Hunnekuhl V.S., Jackson L., Javaid M., Jhangiani S.N., Jiggins F.M., Jones T.E., Kaiser T.S., Kalra D., Kenny N.J., Korchina V., Kovar C.L., Kraus F.B., Lapraz F., Lee S.L., Jie Lv, Mandapat C., Manning G., Mariotti M.,

- Mata R., Mathew T., Neumann T., Newsham I., Ngo D.N., Pu L.-L., Putman N.H., Rabouille C., Ramos O.M., Rhodes A.C., Robertson H.E., Robertson H.M., Ronshaugen M., Rozas J., Saada N., Sánchez-Gracia A., Scherer S.E., Schurko A.M., Siggins K.W., Simmons D., Stief A., Stolle E., Telford M.J., Tessmar-Raible Nina M., Okwuonu G., Onger F., Palmer W.J., Patil S., Patraquim P., Pham C.K., Thornton R., Maurijn van der Zee, Arndt von Haeseler, Williams J.M., Willis J.H., Wu Y., Zou X., Lawson D., Muzny D.M., Worley Kim C., Gibbs R.A., Akam M., Richards S. The first myriapod genome sequence reveals conservative arthropod gene content and genome organisation in the centipede *Strigamia maritima*. *PLoS Biol.* 2014;12(11):e1002005. DOI 10.1371/journal.pbio.1002005.
- Cohen J.B., Liebermann D., Kedes L. *Tsp* transposons: a heterogeneous family of mobile sequences in the genome of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Mol. Cell Biol.* 1985;5(10):2814-2825.
- Cordaux R., Udit S., Batzer M.A., Feschotte C. Birth of a chimeric primate gene by capture of the transposase gene from a mobile element. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2006;103(21):8101-8106. DOI 10.1073/pnas.0601161103.
- Dehal P., Satou Y., Campbell R.K., Chapman J., Degnan B., De Tomaso A., Davidson B., Di Gregorio A., Gelpke M., Goodstein D.M., Harafuji N., Hastings K.E., Ho I., Hotta K., Huang W., Kawashima T., Lemaire P., Martinez D., Meinertzhagen I.A., Necula S., Nonaka M., Putnam N., Rash S., Saiga H., Satake M., Terry A., Yamada L., Wang H.G., Awazu S., Azumi K., Boore J., Branno M., Chin-Bow S., DeSantis R., Doyle S., Francino P., Keys D.N., Haga S., Hayashi H., Hino K., Imai K.S., Inaba K., Kano S., Kobayashi K., Kobayashi M., Lee B.I., Makabe K.W., Manohar C., Matassi G., Medina M., Mochizuki Y., Mount S., Morishita T., Miura S., Nakayama A., Nishizaka S., Nomoto H., Ohta F., Oishi K., Rigoutsos I., Sano M., Sasaki A., Sasakura Y., Shoguchi E., Shin-i T., Spagnuolo A., Stainier D., Suzuki M.M., Tassy O., Takatori N., Tokuoka M., Yagi K., Yoshizaki F., Wada S., Zhang C., Hyatt P.D., Larimer F., Detter C., Doggett N., Glavina T., Hawkins T., Richardson P., Lucas S., Kohara Y., Levine M., Satoh N., Rokhsar D.S. The draft genome of *Ciona intestinalis*: insights into chordate and vertebrate origins. *Science.* 2002;298(5601):2157-2167.
- de Koning A.P., Gu W., Castoe T.A., Batzer M.A., Pollock D.D. Repetitive elements may comprise over two-thirds of the human genome. *PLoS Genet.* 2011;7(12):e1002384. DOI 10.1371/journal.pgen.1002384.
- de la Vega E., Hall M.R., Wilson K.J., Reverter A., Woods R.G., Degnan B.M. Stress-induced gene expression profiling in the black tiger shrimp *Penaeus monodon*. *Physiol. Genomics.* 2007;31(1):126-138. DOI 10.1152/physiolgenomics.00068.2007.
- Dimitri P., Junakovic N. Revising the selfish DNA hypothesis: new evidence on accumulation of transposable elements in heterochromatin. *Trends Genet.* 1999;15(4):123-124. DOI [http://dx.doi.org/10.1016/S0168-9525\(99\)01711-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0168-9525(99)01711-4).
- Fedoroff N.V. Transposable elements, epigenetics, and genome evolution. *Science.* 2012;338:758-767. DOI 10.1126/science.338.6108.758.
- Feschotte C., Zhang X., Wessler S.R. Miniature inverted-repeat transposable elements (MITEs) and their relationship with established DNA transposons, in *Mobile DNA II*. Washington (DC): Am. Soc. Microbiol. Press, 2002.
- Fontdevila A. Hybrid genome evolution by transposition. *Cytogenet. Genome Res.* 2005;110(1-4):49-55. DOI 10.1159/000084937.
- Fugmann S.D., Lee A.I., Shockett P.E., Villey I.J., Schatz D.G. The RAG proteins and V(D)J recombination: complexes, ends, and transposition. *Annu. Rev. Immunol.* 2000;18:495-527. DOI 10.1146/annurev.immunol.18.1.495.
- Gaffney P.M., Pierce J.C., Mackinley A.G., Titchen D.A., Glenn W.K. *Pearl*, a novel family of putative transposable elements in bivalve mollusks. *J. Mol. Evol.* 2003;56(3):308-316. DOI 10.1007/s00239-002-2402-5.
- Gentles A.J., Wakefield M.J., Kohany O., Gu W., Batzer M.A., Pollock D.D., Jurka J. Evolutionary dynamics of transposable elements in the short-tailed opossum *Monodelphis domestica*. *Genome Res.* 2007;17(7):992-1004. DOI 10.1101/gr.6070707.
- Georgiev G.P. Mobile genetic elements in animal cells and their biological significance. *Eur. J. Biochem.* 1984;145(2):203-220. DOI 10.1111/j.1432-1033.1984.tb08541.x.
- 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;5(10):2657-2662.
- Gonzalez P., Lessios H.A. Evolution of sea urchin retroviral-like (*SURL*) elements: evidence from 40 Echinoid species. *Mol. Biol. Evol.* 1999;16(7):938-952. DOI mbev_16_705.938_952.
- Goodier J.L., Kazazian H.H. Jr. Retrotransposons revisited: the restraint and rehabilitation of parasites. *Cell.* 2008;135(1):23-35. DOI 10.1016/j.cell.2008.09.022.
- Goodwin T.J., Poulter R.T. The *DIRS1* group of retrotransposons. *Mol. Biol. Evol.* 2001;18(11):2067-2082. DOI mbev_18_1108.2067_2082.tp.
- Guo B., Zou M., Gan X., He S. Genome size evolution in pufferfish: an insight from BAC clone-based *Diodon holocanthus* genome sequencing. *BMC Genomics.* 2010;11:396. DOI 10.1186/1471-2164-11-396.
- Halaimia-Toumi N., Casse N., Demattei M.V., Renault S., Pradier E., Bigot Y., Lauzier M. The GC-rich transposon *Bytmar1* from the deep-sea hydrothermal crab, *Bythograea thermydron*, may encode three transposase isoforms from a single ORF. *J. Mol. Evol.* 2004;59(6):747-760. DOI 10.1007/s00239-004-2665-0.
- Handler A.M., Gomez S.P. *P* element excision in *Drosophila* is stimulated by gamma-irradiation in transient embryonic assays. *Genet. Res.* 1997;70(1):75-78.
- Hizer S.E., Tamulis W.G., Robertson L.M., Garcia D.K. Evidence of multiple retrotransposons in two litopenaeid species. *Anim. Genet.* 2008;39(4):363-373. DOI 10.1111/j.1365-2052.2008.01739.x.
- Hoffman-Liebermann B., Liebermann D., Kedes L.H., Cohen S.N. *TU* elements: a heterogeneous family of modularly structured eucaryotic transposons. *Mol. Cell Biol.* 1985;5(5):991-1001.
- Huang C.R.L., Burns K.H., Boeke J.D. Active transposition in genomes. *Annu. Rev. Genet.* 2012;46:651-675. DOI 10.1146/annurev-genet-110711-155616.
- Ivashchenko N.I., Grishaeva T.M. Modern ideas about the role of the different families of transposable elements in eukaryotic genomes. *Uspekhi sovremennoy biologii = Progress of Modern Biology.* 2009;129(2):115-123. (in Russian)
- Junakovic N., di Franco C., Barsanti P., Palumbo G. Transpositions of *copia*-like elements can be induced by heat shock. *J. Mol. Evol.* 1986;24:89-93.
- Jurka J. Repeats in genomic DNA: mining and meaning. *Curr. Opin. Struct. Biol.* 1998;8:333-337.
- Jurka J. Conserved eukaryotic transposable elements and the evolution of gene regulation. *Cell Mol. Life Sci.* 2008;65:201-204. DOI 10.1007/s00018-007-7369-3.
- Jurka J., Bao W., Kojima K.K. Families of transposable elements, population structure and the origin of species. *Biol. Direct.* 2011;6:44. DOI 10.1186/1745-6150-6-44.
- Kapitonov V.V., Jurka J. Molecular paleontology of transposable elements in the *Drosophila melanogaster* genome. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2003;100(11):6569-6574. DOI 10.1073/pnas.0732024100.
- Kapitonov V.V., Jurka J. RAG1 core and V(D)J recombination signal sequences were derived from *Transib* transposons. *PLoS Biol.* 2005;3(6):e181. DOI 10.1371/journal.pbio.0030181.
- Kapitonov V.V., Jurka J. *Chapaev* – a novel superfamily of DNA transposons. *Repbase Reports.* 2007;7(9):774-781. <http://www.girinst.org/2007/vol7/issue9>.
- Kapitonov V.V., Jurka J. A universal classification of eukaryotic transposable elements implemented in Repbase. *Nat. Rev. Genet.* 2008;9(5):411-412. DOI 10.1038/nrg2165-c1.
- Kenny N.J., Sin Y.W., Shen X., Zhe Q., Wang W., Chan T.F., Tobe S.S., Shimeld S.M., Chu K.H., Hui J.H. Genomic sequence and experimental tractability of a new decapod shrimp model, *Neocaridina*

- denticulata*. Mar Drugs. 2014;12(3):1419-1437. DOI 10.3390/md12031419.
- Kidwell M.G. Transposable elements and the evolution of genome size in eukaryotes. Genetica. 2002;115(1):49-63.
- Kidwell M.G., Lisch D.R. Perspective: transposable elements, parasitic DNA, and genome evolution. Evolution. 2001;55(1):1-24.
- Kourtidis A., Drosopoulou E., Pantzartzi C.N., Chintiroglou C.C., Scouras Z.G. Three new satellite sequences and a mobile element found inside HSP70 introns of the mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*). Genome. 2006;49(11):1451-1458. DOI 10.1139/g06-111.
- Kovalenko L.V., Zakharenko L.P., Voloshina M.A., Karamysheva T.V., Rubtsov N.B., Zakharov I.K. Behavior of *hobo* and *P* transposons in *yellow2-717* unstable line of *Drosophila melanogaster* and its derivatives after crossing with a laboratory strain. Genetika = Genetics (Moscow). 2006;42(6):748-756. (in Russian)
- Kumar A., Bennetzen J.L. Plant retrotransposons. Annu. Rev. Genet. 1999;33:479-532. DOI 10.1146/annurev.genet.33.1.479.
- Lander E.S., Linton L.M., Birren B., Nusbaum C., Zody M.C., Baldwin J., Devon K., Dewar K., Doyle M., FitzHugh W., Funke R., Gage D., Harris K., Heaford A., Howland J., Kann L., Lehoczky J., LeVine R., McEwan P., McKernan K., Meldrim J., Mesirov J.P., Miranda C., Morris W., Naylor J., Raymond C., Rosetti M., Santos R., Sheridan A., Sougnez C., Stange-Thomann Y., Stojanovic N., Subramanian A., Wyman D., Rogers J., Sulston J., Ainscough R., Beck S., Bentley D., Burton J., Clee C., Carter N., Coulson A., Deadman R., Deloukas P., Dunham A., Dunham I., Durbin R., French L., Grafham D., Gregory S., Hubbard T., Humphray S., Hunt A., Jones M., Lloyd C., McMurray A., Matthews L., Mercer S., Milne S., Mullikin J.C., Mungall A., Plumb R., Ross M., Shownkeen R., Sims S., Waterston R.H., Wilson R.K., Hillier L.W., McPherson J.D., Marra M.A., Mardis E.R., Fulton L.A., Chinwalla A.T., Pepin K.H., Gish W.R., Chissoe S.L., Wendl M.C., Delehaunty K.D., Miner T.L., Delehaunty A., Kramer J.B., Cook L.L., Fulton R.S., Johnson D.L., Minx P.J., Clifton S.W., Hawkins T., Branscomb E., Predki P., Richardson P., Wenning S., Slezak T., Doggett N., Cheng J.F., Olsen A., Lucas S., Elkin C., Uberbacher E., Frazier M., Gibbs R.A., Muzny D.M., Scherer S.E., Bouck J.B., Sodergren E.J., Worley K.C., Rives C.M., Gorrell J.H., Metzker M.L., Naylor S.L., Kucherlapati R.S., Nelson D.L., Weinstock G.M., Sakaki Y., Fujiyama A., Hattori M., Yada T., Toyoda A., Itoh T., Kawagoe C., Watanabe H., Totoki Y., Taylor T., Weissenbach J., Heilig R., Saurin W., Artiguenave F., Brottier P., Bruls T., Pelletier E., Robert C., Wincker P., Smith D.R., Doucette-Stamm L., Rubenfield M., Weinstock K., Lee H.M., Dubois J., Rosenthal A., Platzer M., Nyakatura G., Taudien S., Rump A., Yang H., Yu J., Wang J., Huang G., Gu J., Hood L., Rowen L., Madan A., Qin S., Davis R.W., Federspiel N.A., Abola A.P., Proctor M.J., Myers R.M., Schmutz J., Dickson M., Grimwood J., Cox D.R., Olson M.V., Kaul R., Raymond C., Shimizu N., Kawasaki K., Minoshima S., Evans G.A., Athanasiou M., Schultz R., Roe B.A., Chen F., Pan H., Ramser J., Lehrach H., Reinhardt R., McCombie W.R., de la Bastide M., Dedhia N., Blöcker H., Hornischer K., Nordsiek G., Agarwala R., Aravind L., Bailey J.A., Bateman A., Batzoglou S., Birney E., Bork P., Brown D.G., Burge C.B., Cerutti L., Chen H.C., Church D., Clamp M., Copley R.R., Doerks T., Eddy S.R., Eichler E.E., Furey T.S., Galagan J., Gilbert J.G., Harmon C., Hayashizaki Y., Haussler D., Hermjakob H., Hokamp K., Jang W., Johnson L.S., Jones T.A., Kasif S., Kasprzyk A., Kennedy S., Kent W.J., Kitts P., Koonin E.V., Korfi I., Kulp D., Lancet D., Lowe T.M., McLysaght A., Mikkelsen T., Moran J.V., Mulder N., Pollara V.J., Ponting C.P., Schuler G., Schultz J., Slater G., Smit A.F., Stupka E., Szustakowski J., Thierry-Mieg D., Thierry-Mieg J., Wagner L., Wallis J., Wheeler R., Williams A., Wolf Y.I., Wolfe K.H., Yang S.P., Yeh R.F., Collins F., Guyer M.S., Peterson J., Felsenfeld A., Wetterstrand K.A., Patrino A., Morgan M.J., de Jong P., Catanese J.J., Osoegawa K., Shizuya H., Choi S., Chen Y.J., Szustakowski J. Initial International Human Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and analysis of the human genome. Nature. 2001;409(6822):860-921. DOI F409_15d 860.921.
- Liebermann D., Hoffman-Liebermann B., Weinthal J., Childs G., Maxson R., Mauron A., Cohen S.N., Kedes L. An unusual transposon with long terminal inverted repeats in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. Nature. 1983;306(5941):342-347.
- Lim J.K., Simmons M.J. Gross chromosome rearrangements mediated by transposable elements in *Drosophila melanogaster*. Bioessays. 1994;16(4):269-275. DOI 10.1002/bies.950160410.
- Llorens C., Muñoz-Pomer A., Bernad L., Botella H., Moya A. Network dynamics of eukaryotic LTR retroelements beyond phylogenetic trees. Biol. Direct. 2009;4:41. DOI 10.1186/1745-6150-4-41.
- Luo Y.J., Takeuchi T., Koyanagi R., Yamada L., Kanda M., Khalturina M., Fujie M., Yamasaki S., Endo K., Satoh N. The Lingula genome provides insights into brachiopod evolution and the origin of phosphate biomineralization. Nat. Commun. 2015;6:8301. DOI 10.1038/ncomms9301.
- McClintock B. Controlling elements and the gene. Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol. 1956;21:197.
- McInerney C.E., Allcock A.L., Johnson M.P., Bailie D.A., Prodöhl P.A. Comparative genomic analysis reveals speciesdependent complexities that explain difficulties with microsatellite marker development in molluscs. Heredity. 2011;106:78-87. DOI 10.1038/hdy.2010.36.
- Mobile DNA. Eds. D.E. Berg, M.M. Howe. Washington D.C.: Am. Soc. Microbiol. Press, 1989.
- Mobile DNA II. Eds. N. Craig, R. Craigie, M. Gellert, A. Lambowitz. Washington DC: Am. Soc. Microbiol. Press, 2002.
- Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B., Worm B. How many species are there on earth and in the ocean? PLoS Biol. 2011;9(8):e1001127. DOI 10.1371/journal.pbio.1001127.
- Moroz L.L., Kocot K.M., Citarella M.R., Dosung S., Norekian T.P., Povolotskaya I.S., Grigorenko A.P., Dailey C., Berezikov E., Buckley K.M., Ptitsyn A., Reshetov D., Mukherjee K., Moroz T.P., Bobkova Y., Yu F., Kapitonov V.V., Jurka J., Bobkov Y.V., Swore J.J., Girardo D.O., Fodor A., Gusev F., Sanford R., Bruders R., Kitzler E., Mills C.E., Rast J.P., Derelle R., Solovjev V.V., Kondrashov F.A., Swalla B.J., Sweedler J.V., Rogaev E.I., Halanych K.M., Kohn A.B. The ctenophore genome and the evolutionary origins of neural systems. Nature. 2014;510(7503):109-114. DOI 10.1038/nature13400.
- Nossa C.W., Havlak P., Yue J.X., Lv J., Vincent K.Y., Brockmann H.J., Putnam N.H. Joint assembly and genetic mapping of the Atlantic horseshoe crab genome reveals ancient whole genome duplication. Gigascience. 2014;3:9. DOI 10.1186/2047-217X-3-9.
- Nuzhdin S.V. Sure facts, speculations, and open questions about the evolution of transposable element copy number. Genetica. 1999; 107(1-3):129-137.
- Osborne P.W., Luke G.N., Holland P.W., Ferrier D.E. Identification and characterisation of five novel miniature inverted-repeat transposable elements (MITEs) in amphioxus (*Branchiostoma floridae*). Int. J. Biol. Sci. 2006;2(2):54-60. DOI 10.7150/ijbs.2.54.
- Panchin Y., Moroz L.L. Molluscan mobile elements similar to the vertebrate recombination-activating genes. Biochem. Biophys. Res. Commun. 2008;369(3):818-823. DOI 10.1016/j.bbrc.2008.02.097.
- Pearce S.R., Pich U., Harrison G., Flavell A.J., Heslop-Harrison J.S., Schubert I., Kumar A. The *Tyl-copia* group retrotransposons of *Allium cepa* are distributed throughout the chromosomes but are enriched in the terminal heterochromatin. Chromosome Res. 1996; 4(5):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;85(24):9650-9654.
- Permyanov J., Gonzalez-Duarte R., Albalat R. The non-LTR retrotransposons in *Ciona intestinalis*: new insights into the evolution of chordate genomes. Genome Biol. 2003;4(11):R73. DOI 10.1186/gb-2003-4-11-r73.

- Peterson P.A. Historical overview of transposable element research. *Plant Transposable Elements: Methods and Protocols. Methods in Molecular Biology*. Ed. Th. Peterson. 2013;1057:1-9. DOI 10.1007/978-1-62703-568-2_1.
- Piednoël M., Bonnivard E. DIRS1-like retrotransposons are widely distributed among Decapoda and are particularly present in hydrothermal vent organisms. *BMC Evol. Biol.* 2009;9:86. DOI 10.1186/1471-2148-9-86.
- Piednoël M., Donnart T., Esnault C., Graça P., Higuët D., Bonnivard E. LTR-retrotransposons in *R. exoculata* and other crustaceans: the outstanding success of *GalEa*-like *copia* elements. *PLoS ONE*. 2013; 8(3):e57675. DOI 10.1371/journal.pone.0057675.
- Putnam N.H., Butts T., Ferrier D.E., Furlong R.F., Hellsten U., Kawashima T., Robinson-Rechavi M., Shoguchi E., Terry A., Yu J.K., Benito-Gutiérrez E.L., Dubchak I., Garcia-Fernández J., Gibson-Brown J.J., Grigoriev I.V., Horton A.C., de Jong P.J., Jurka J., Kapitonov V.V., Kohara Y., Kuroki Y., Lindquist E., Lucas S., Osoegawa K., Pennacchio L.A., Salamov A.A., Satou Y., Sauka-Spengler T., Schmutz J., Shin-I T., Toyoda A., Bronner-Fraser M., Fujiyama A., Holland L.Z., Holland P.W., Satoh N., Rokhsar D.S. The amphioxus genome and the evolution of the chordate karyotype. *Nature*. 2008;453(7198):1064-1071. DOI 10.1038/nature06967.
- Putnam N.H., Srivastava M., Hellsten U., Dirks B., Chapman J., Salamov A., Terry A., Shapiro H., Lindquist E., Kapitonov V.V., Jurka J., Genikhovich G., Grigoriev I.V., Lucas S.M., Steele R.E., Finnerly J.R., Technau U., Martindale M.Q., Rokhsar D.S. Sea anemone genome reveals ancestral eumetazoan gene repertoire and genomic organization. *Science*. 2007;317(5834):86-94. DOI 10.1126/science.1139158.
- Ratner V.A., Vasil'eva L.A. Induction of transposition and excision of mobile genetic elements by isogenization in *Drosophila*. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 1996;32(7):933-944. (in Russian)
- Rebollo R., Romanish M.T., Mager D.L. Transposable elements: an abundant and natural source of regulatory sequences for host genes. *Annu Rev. Genet.* 2012;46:21-42. DOI 10.1146/annurev-genet-110711-155621.
- Robertson H.M. Multiple mariner transposons in flatworms and hydras are related to those of insects. *J. Hered.* 1997;88:195-201.
- Robertson H.M., Zumpano K.L. Molecular evolution of an ancient mariner transposon, Hsmar1, in the human genome. *Gene*. 1997;205: 203-217.
- Ryan J.F., Pang K., Schnitzler C.E., Nguyen A.D., Moreland R.T., Simons D.K., Koch B.J., Francis W.R., Havlak P. NISC Comparative Sequencing Program, Smith S.A., Putnam N.H., Haddock S.H., Dunn C.W., Wolfsberg T.G., Mullikin J.C., Martindale M.Q., Baxevanis A.D. The genome of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its implications for cell type evolution. *Science*. 2013;342(6164): 1242592. DOI 10.1126/science.1242592.
- Sakaew W., Pratoomthai B., Pongtippatee P., Flegel T.W., Withyachumnarnkul B. Discovery and partial characterization of a non-LTR retrotransposon that may be associated with abdominal segment deformity disease (ASDD) in the whiteleg shrimp *Penaeus (Litopenaeus) vannamei*. *BMC Vet. Res.* 2013;9:189. DOI 10.1186/1746-6148-9-189.
- Sakano H., Huppi K., Heinrich G., Tonegawa S. Sequences at the somatic recombination sites of immunoglobulin light-chain genes. *Nature*. 1979;280:288-294.
- SanMiguel P., Tikhonov A., Jin Y.K., Motchoulskaia N., Zakharov D., Melake-Berhan A., Springer P.S., Edwards K.J., Lee M., Avramova Z., Bennetzen J.L. Nested retrotransposons in the intergenic regions of the maize genome. *Science*. 1996;274(5288):765-768. DOI 10.1126/science.274.5288.765.
- Seo H.C., Kube M., Edvardsen R.B., Jensen M.F., Beck A., Spriet E., Gorsky G., Thompson E.M., Lehrach H., Reinhardt R., Chourrout D. Miniature genome in the marine chordate *Oikopleura dioica*. *Science*. 2001;294(5551):2506.
- Sergeeva E.M., Salina E.A. Transposable elements and plant genome evolution. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selektii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2011;15(2):382-398. (in Russian)
- Shinzato C., Shoguchi E., Kawashima T., Hamada M., Hisata K., Tanaka M., Fujie M., Fujiwara M., Koyanagi R., Ikuta T., Fujiyama A., Miller D.J., Satoh N. Using the *Acropora digitifera* genome to understand coral responses to environmental change. *Nature*. 2011; 476(7360):320-323. DOI 10.1038/nature10249.
- Simakov O., Kawashima T., Marletaz F., Jenkins J., Koyanagi R., Mitros T., Hisata K., Bredeson J., Shoguchi E., Gyoja F., Yue J.X., Chen Y.C., Freeman R.M. Jr., Sasaki A., Hikosaka-Katayama T., Sato A., Fujie M., Baughman K.W., Levine J., Gonzalez P., Cameron C., Fritzenwanker J.H., Pani A.M., Goto H., Kanda M., Arakaki N., Yamasaki S., Qu J., Cree A., Ding Y., Dinh H.H., Dugan S., Holder M., Jhangiani S.N., Kovar C.L., Lee S.L., Lewis L.R., Morton D., Nazareth L.V., Okwuonu G., Santibanez J., Chen R., Richards S., Muzny D.M., Gillis A., Peshkin L., Wu M., Humphreys T., Su Y.H., Putnam N.H., Schmutz J., Fujiyama A., Yu J.K., Tagawa K., Worley K.C., Gibbs R.A., Kirschner M.W., Lowe C.J., Satoh N., Rokhsar D.S., Gerhart J. Hemichordate genomes and deuterostome origins. *Nature*. 2015;527(7579):459-465. DOI 10.1038/nature16150.
- Simakov O., Marletaz F., Cho S.J., Edsinger-Gonzales E., Havlak P., Hellsten U., Kuo D.H., Larsson T., Lv J., Arendt D., Savage R., Osoegawa K., de Jong P., Grimwood J., Chapman J.A., Shapiro H., Aerts A., Otilar R.P., Terry A.Y., Boore J.L., Grigoriev I.V., Lindberg D.R., Seaver E.C., Weisblat D.A., Putnam N.H., Rokhsar D.S. Insights into bilaterian evolution from three spiralian genomes. *Nature*. 2013;493(7433):526-531. DOI 10.1038/nature11696.
- Simmen M.W., Bird A. Sequence analysis of transposable elements in the sea squirt, *Ciona intestinalis*. *Mol. Biol. Evol.* 2000;17(11):1685-1694. DOI mbev_17_1102.1685_1694.tp.
- Small K.S., Brudno M., Hill M.M., Sidow A. A haplome alignment and reference sequence of the highly polymorphic *Ciona savignyi* genome. *Genome Biol.* 2007;8(3):R41.
- Sodergren E., Weinstock G.M., Davidson E.H., Cameron R.A., Gibbs R.A., Angerer R.C., Angerer L.M., Arnone M.I., Burgess D.R., Burke R.D., Coffman J.A., Dean M., Elphick M.R., Etensohn C.A., Foltz K.R., Hamdoun A., Hynes R.O., Klein W.H., Marzluff W., McClay D.R., Morris R.L., Mushegian A., Rast J.P., Smith L.C., Thorndyke M.C., Vacquier V.D., Wessel G.M., Wray G., Zhang L., Elsik C.G., Ermolaeva O., Hlavina W., Hofmann G., Kitts P., Landrum M.J., Mackey A.J., Maglott D., Panopoulou G., Poustka A.J., Pruitt K., Sapojnikov V., Song X., Souvorov A., Solovyev V., Wei Z., Whittaker C.A., Worley K., Durbin K.J., Shen Y., Fedrigo O., Garfield D., Haygood R., Primus A., Satija R., Severson T., Gonzalez-Garay M.L., Jackson A.R., Milosavljevic A., Tong M., Killian C.E., Livingston B.T., Wilt F.H., Adams N., Bellé R., Carbonneau S., Cheung R., Cormier P., Cosson B., Croce J., Fernandez-Guerra A., Genevière A.M., Goel M., Kelkar H., Morales J., Mulner-Lorillon O., Robertson A.J., Goldstone J.V., Cole B., Epel D., Gold B., Hahn M.E., Howard-Ashby M., Scally M., Stegeman J.J., Allgood E.L., Cool J., Judkins K.M., McCafferty S.S., Musante A.M., Obar R.A., Rawson A.P., Rossetti B.J., Gibbons I.R., Hoffman M.P., Leone A., Istrail S., Materna S.C., Samanta M.P., Stolc V., Tongprasit W., Tu Q., Bergeron K.F., Brandhorst B.P., Whittle J., Berney K., Bottjer D.J., Caletani C., Peterson K., Chow E., Yuan Q.A., Elhaik E., Graur D., Reese J.T., Bosdet I., Heesun S., Marra M.A., Schein J., Anderson M.K., Brockton V., Buckley K.M., Cohen A.H., Fugmann S.D., Hibino T., Loza-Coll M., Majeske A.J., Messier C., Nair S.V., Pancer Z., Terwilliger D.P., Agca C., Arboleda E., Chen N., Churcher A.M., Hallböök F., Humphrey G.W., Idris M.M., Kiyama T., Liang S., Mellott D., Mu X., Murray G., Oliniski R.P., Raible F., Rowe M., Taylor J.S., Tessmar-Raible K., Wang D., Wilson K.H., Yaguchi S., Gaasterland T., Galindo B.E., Gunaratne H.J., Juliano C., Kinukawa M., Moy G.W., Neill A.T., Nomura M., Raisch M., Reade A., Roux M.M., Song J.L., Su Y.H., Townley I.K., Voronina E., Wong J.L., Amore G., Branno M., Brown E.R., Cavalieri V., Duboc V., Duloquin L., Flytzanis C., Gache C., Lapraz F., Lepage T., Locascio A., Martinez P., Matassi G., Matranga V., Range R., Rizzo F., Röttinger E., Beane W., Bradham C., Byrum C.,

- Glenn T., Hussain S., Manning G., Miranda E., Thomason R., Walton K., Wikramanayake A., Wu S.Y., Xu R., Brown C.T., Chen L., Gray R.F., Lee P.Y., Nam J., Oliveri P., Smith J., Muzny D., Bell S., Chacko J., Cree A., Curry S., Davis C., Dinh H., Dugan-Rocha S., Fowler J., Gill R., Hamilton C., Hernandez J., Hines S., Hume J., Jackson L., Jolivet A., Kovar C., Lee S., Lewis L., Miner G., Morgan M., Nazareth L.V., Okwuonu G., Parker D., Pu L.L., Thorn R., Wright R. The genome of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus*. *Science*. 2006;314(5801):941-952.
- Sormacheva I.D., Blinov A.G. LTR retrotransposons in plants. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2011;15(2):351-381. (in Russian)
- Specchia V., Piacentini L., Tritto P., Fanti L., D'Alessandro R., Palumbo G., Pimpinelli S., Bozzetti M.P. Hsp90 prevents phenotypic variation by suppressing the mutagenic activity of transposons. *Nature*. 2010;463(7281):662-665.
- Springer M.S., Davidson E.H., Britten R.J. Retroviral-like element in a marine invertebrate. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 1991;88:8401-8404.
- Srivastava M., Begovic E., Chapman J., Putnam N.H., Hellsten U., Kawashima T., Kuo A., Mitros T., Salamov A., Carpenter M.L., Signorovitch A.Y., Moreno M.A., Kamm K., Grimbaum J., Schmutz J., Shapiro H., Grigoriev I.V., Buss L.W., Schierwater B., Dellaporta S.L., Rokhsar D.S. The *Trichoplax* genome and the nature of placozoans. *Nature*. 2008;454(7207):955-960. DOI 10.1038/nature07191.
- Srivastava M., Simakov O., Chapman J., Fahey B., Gauthier M.E., Mitros T., Richards G.S., Conaco C., Dacre M., Hellsten U., Larroux C., Putnam N.H., Stanke M., Adamska M., Darling A., Degnan S.M., Oakley T.H., Plachetzki D.C., Zhai Y., Adamski M., Calcino A., Cummins S.F., Goodstein D.M., Harris C., Jackson D.J., Leys S.P., Shu S., Woodcroft B.J., Vervoort M., Kosik K.S., Manning G., Degnan B.M., Rokhsar D.S. The *Amphimedon queenslandica* genome and the evolution of animal complexity. *Nature*. 2010;466(7307):720-726. DOI 10.1038/nature09201.
- Syvanen M. Evolutionary implications of horizontal gene transfer. *Annu. Rev. Genet.* 2012;46:341-358. DOI 10.1146/annurev-genet-110711-155529.
- Terrat Y., Bonnard E., Higuete D. GalEa retrotransposons from galatheid squat lobsters (Decapoda, Anomura) define a new clade of *Ty1/copia*-like elements restricted to aquatic species. *Mol. Gen. Genom.* 2008;279:63-73. DOI 10.1007/s00438-007-0295-0.
- Thompson C.B. New insights into V(D)J recombination and its role in the evolution of the immune system. *Immunity*. 1995;3:531-539.
- Vasil'eva L.A., Ratner V.A., Antonenko O.V., Lopukhova E.D., Bubenshchikova E.V. Induction of MGE 412 transposition in an isogenic strain of *Drosophila melanogaster* by different doses of ethanol fumes. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 2003;39(5):717-720. (in Russian)
- Vieira C., Nardon C., Arpin C., Lepetit D., Biémont C. Evolution of genome size in *Drosophila*. Is the invader's genome being invaded by transposable elements? *Mol. Biol. Evol.* 2002;19(7):1154-1161. DOI mbev_19_705.1154_1161.tp.
- Vollf J.N., Lehrach H., Reinhardt R., Chourrout D. Retroelement dynamics and a novel type of chordate retrovirus-like element in the miniature genome of the tunicate *Oikopleura dioica*. *Mol. Biol. Evol.* 2004;21(11):2022-2033. DOI 10.1093/molbev/msh207.
- Wang S., Zhang L., Meyer E., Matz M.V. Characterization of a group of *MITEs* with unusual features from two coral genomes. *PLoS ONE*. 2010;5(5):e10700. DOI 10.1371/journal.pone.0010700.
- Waterston R.H., Lindblad-Toh K., Birney E., Rogers J., Abril J.F., Agarwal P., Agarwala R., Ainscough R., Alexandersson M., An P., Antonarakis S.E., Attwood J., Baertsch R., Bailey J., Barlow K., Beck S., Berry E., Birren B., Bloom T., Bork P., Botcherby M., Bray N., Brent M.R., Brown D.G., Brown S.D., Bult C., Burton J., Butler J., Campbell R.D., Carninci P., Cawley S., Chiaromonte F., Chinwalla A.T., Church D.M., Clamp M., Clee C., Collins F.S., Cook L.L., Copley R.R., Coulson A., Couronne O., Cuff J., Curwen V., Cutts T., Daly M., David R., Davies J., Delehaunty K.D., Deri J., Dermitzakis E.T., Dewey C., Dickens N.J., Diekhans M., Dodge S., Dubchak I., Dunn D.M., Eddy S.R., Elnitski L., Emes R.D., Esvara P., Eyraes E., Felsenfeld A., Fewell G.A., Flicek P., Foley K., Frankel W.N., Fulton L.A., Fulton R.S., Furey T.S., Gage D., Gibbs R.A., Glusman G., Gnerre S., Goldman N., Goodstadt L., Grafham D., Graves T.A., Green E.D., Gregory S., Guigó R., Guyer M., Hardison R.C., Haussler D., Hayashizaki Y., Hillier L.W., Hinrichs A., Hlavina W., Holzer T., Hsu F., Hua A., Hubbard T., Hunt A., Jackson I., Jaffe D.B., Johnson L.S., Jones M., Jones T.A., Joy A., Kamal M., Karlsson E.K., Karolchik D., Kasprzyk A., Kawai J., Keibler E., Kells C., Kent W.J., Kirby A., Kolbe D.L., Korfi I., Kucherlapati R.S., Kulbokas E.J., Kulp D., Landers T., Leger J.P., Leonard S., Letunic I., Levine R., Li J., Li M., Lloyd C., Lucas S., Ma B., Maglott D.R., Mardis E.R., Matthews L., Mauceli E., Mayer J.H., McCarthy M., McCombie W.R., McLaren S., McLay K., McPherson J.D., Meldrim J., Meredith B., Mesirov J.P., Miller W., Miner T.L., Mongin E., Montgomery K.T., Morgan M., Mott R., Mullikin J.C., Muzny D.M., Nash W.E., Nelson J.O., Nhan M.N., Nicol R., Ning Z., Nusbaum C., O'Connor M.J., Okazaki Y., Oliver K., Overton-Larty E., Pachter L., Parra G., Pepin K.H., Peterson J., Pevzner P., Plumb R., Pohl C.S., Poliakov A., Ponce T.C., Ponting C.P., Potter S., Quail M., Reymond A., Roe B.A., Roskin K.M., Rubin E.M., Rust A.G., Santos R., Sapojnikov V., Schultz B., Schultz J., Schwartz M.S., Schwartz S., Scott C., Seaman S., Searle S., Sharpe T., Sheridan A., Showkeen R., Sims S., Singer J.B., Slater G., Smit A., Smith D.R., Spencer B., Stabenau A., Stange-Thomann N., Sugnet C., Suyama M., Tesler G., Thompson J., Torrents D., Trevaskis E., Tromp J., Ucla C., Ureta-Vidal A., Vinson J.P., Von Niederhausern A.C., Wade C.M., Wall M., Weber R.J., Weiss R.B., Wendl M.C., West A.P., Wetterstrand K., Wheeler R., Whelan S., Wierzbowski J., Willey D., Williams S., Wilson R.K., Winter E., Worley K.C., Wyman D., Yang S., Yang S.P., Zdobnov E.M., Zody M.C., Lander E.S. Mouse Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and comparative analysis of the mouse genome. *Nature*. 2002;420:520-562. DOI 10.1038/nature01262.
- Wicker T., Sabot F., Hua-van A., Bennetzen J.L., Capi P., Chalhou B., Flavell A., Leroy P., Morgante M., Panaud O., Paux E., SanMiguel P., Schulman A.H. A unified classification system for eukaryotic transposable elements. *Nat. Rev. Genet.* 2007;8:973-982. DOI 10.1038/nrg2165.
- Yurchenko N.N., Kovalenko L.V., Zakharov I.K. Transposable elements: instability of genes and genomes. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2011;15(2):261-270. (in Russian)
- Zakharenko L.P., Kovalenko L.V., Perepelkina M.P., Zakharov I.K. The effect of gamma-radiation on induction of the *hobo* element transposition in *Drosophila melanogaster*. *Genetika = Genetics (Moscow)*. 2006;42(6):763-767. (in Russian)
- Zhang G., Fang X., Guo X., Li L., Luo R., Xu F., Yang P., Zhang L., Wang X., Qi H., Xiong Z., Que H., Xie Y., Holland P.W., Paps J., Zhu Y., Wu F., Chen Y., Wang J., Peng C., Meng J., Yang L., Liu J., Wen B., Zhang N., Huang Z., Zhu Q., Feng Y., Mount A., Hedgecock D., Xu Z., Liu Y., Domazet-Lošo T., Du Y., Sun X., Zhang S., Liu B., Cheng P., Jiang X., Li J., Fan D., Wang W., Fu W., Wang T., Wang B., Zhang J., Peng Z., Li Y., Li N., Wang J., Chen M., He Y., Tan F., Song X., Zheng Q., Huang R., Yang H., Du X., Chen L., Yang M., Gaffney P.M., Wang S., Luo L., She Z., Ming Y., Huang W., Zhang S., Huang B., Zhang Y., Qu T., Ni P., Miao G., Wang J., Wang Q., Steinberg C.E., Wang H., Li N., Qian L., Zhang G., Li Y., Yang H., Liu X., Wang J., Yin Y., Wang J. The oyster genome reveals stress adaptation and complexity of shell formation. *Nature*. 2012;490(7418):49-54. DOI 10.1038/nature11413.