

# Transpozoni i njihova uloga u evoluciji eukariota

---

**Kolundžić, Ena**

**Undergraduate thesis / Završni rad**

**2009**

*Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj:* **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

*Permanent link / Trajna poveznica:* <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:772370>

*Rights / Prava:* [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

*Download date / Datum preuzimanja:* **2024-07-15**



*Repository / Repozitorij:*

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu  
Prirodoslovno-matematički fakultet  
Biološki odsjek  
Rooseveltov trg 6  
10000 Zagreb

**Transpozoni i njihova uloga u evoluciji eukariota**  
**Transposons and their role in eukaryotic evolution**

---

Ena Kolundžić  
Preddiplomski studij molekularne biologije  
Undergraduate Studies of Molecular Biology

Mentor: doc. dr. sc. Ivana Ivančić Baće

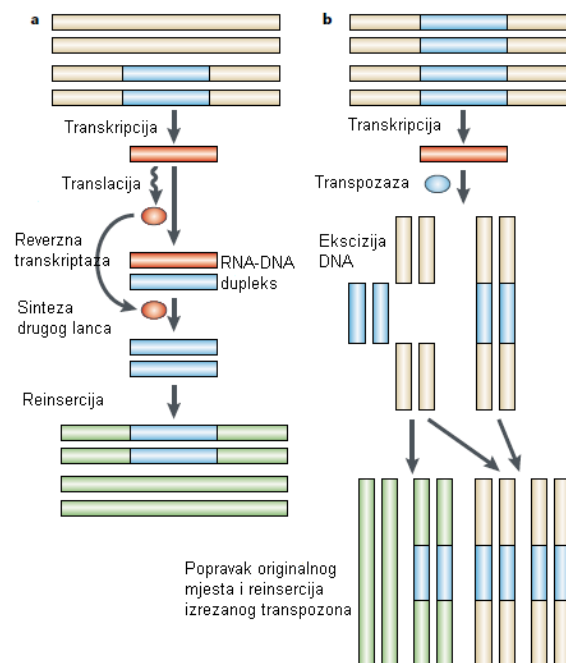
Zagreb, 2009.

## SADRŽAJ

1. UVOD .....	3
1.1 UDIO TRANSPOZONA U RAZLIČITIM GENOMIMA .....	5
1.2 AKTIVNOST TRANSPOZONA U RAZLIČITIM GENOMIMA.....	6
2. UTJECAJ TRANSPOZONA NA EUKARIOTSKI GENOM .....	7
2.1 IZMJENE GENSKE FUNKCIJE KROZ UGRADNJU I IZREZIVANJE IZ GENOMA.....	7
2.2 KROMOSOMSKE PRERASPODJELE .....	8
2.3 EPIGENETSKA REGULACIJA EKSPRESIJE GENA.....	9
2.4 TRANSPOZONI KAO MATERIJAL ZA STVARANJE NOVIH GENA .....	10
3. LITERATURA .....	12
4. SAŽETAK .....	14
5. SUMMARY .....	15

# 1 UVOD

Pokretni genetički elementi su dijelovi molekule DNA koji mogu mijenjati svoja mjesta u genomu (Pace i sur. 2007). Kada ih je Barbara McClintock otkrila 1940tih godina (Caporale 2006, Trun i sur. 2004, Wessler 2006) smatrali su se rijetkima, no danas su prepoznati kao jedna od važnijih komponenti eukariotskog genoma (Caporale 2006, Wessler 2006, Hurst i sur. 2001). Pronađeni su u genomima svih vrsta organizama, često u velikom broju kopija; čine više od 50% genoma čovjeka i više od 70% genoma kukuruza i nekih drugih trava (Kidwell 2002, Pace i sur. 2007, Wessler 2006). Kod eukariota se pokretni genetički elementi dijele u dvije skupine prema mehanizmu prenošenja u genomu, RNA-elementi ili retrotranspozoni i DNA-elementi ili transpozoni (Slika1.) (Caporale 2006, Pace i sur. 2007, Wessler 2006).



**Slika 1.** Vrste pokretnih genetičkih elemenata, a) retrotranspozoni se premještaju po genomu pomoću RNA intermedijera, nakon što se transkribira, RNA-element se ponovno pretvara u DNA pomoću enzima reverzne transkriptaze, b) DNA transpozoni uglavnom se premještaju koristeći transpozazu (prilagođeno na temelju Hurst i sur. 2001.)

Kompleksnost strukture DNA transpozona varira, no većina sadrži invertne repeticije (ili obrnuta ponavljanja) na krajevima i gen za enzim transpozazu (Slika 2.) (Wessler 2006, Trun i sur. 2004). Transpozoni se po genomu premještaju pomoću dva različita mehanizma. U nereplikativnoj transpoziciji (eng. 'cut & paste') transpозон se izrezuje iz donorske DNA i umeće u ciljanu DNA molekulu, dok drugi mehanizam, replikativna transpozicija (eng. 'copy & paste'), uključuje nastanak kopije transpozona koja se umeće na novo mjesto u genomu (Trun i sur. 2004). Svi transpozoni sadrže barem jedan gen, gen za enzim transpozazu (Trun i sur. 2004, Feschotte i sur. 2007). Transpozaza sudjeluje u prepoznavanju rubnih sekvenci transpozona te prijenosu transpozona u ciljanu DNA (Trun i sur. 2004).



**Slika 2.** Struktura eukariotskog transpozona (prilagođeno iz <http://en.wikipedia.org/wiki/Transposon>)

DNA transpozoni se klasificiraju u superfamilije tako što jednu superfamiliju čine transpozoni koji posjeduju transpozaze sa sličnim sekvencama. Danas je poznato 10 superfamilija nereplikativnih transpozona (P elementi, PiggyBac transpozoni itd.), Helitroni koji ne sadrže invertne repeticije na krajevima te Maverick-transpozoni (Tablica 1.). Istraživanja evolucije eukariotskih transpozona pokazala su da se većina superfamilija diferencirala još u zajedničkom pretku eukariota, a moguće je da je divergencija superfamilija transpozona nastupila prije razdvajanja eukariota i prokariota (Feschotte i sur. 2007). Fascinantna svojstva transpozona, njihovo staro podrijetlo i nevjerojatna postojanost u eukariotskim genomima tijekom vremena navela su me na razmišljanje kako transpozoni utječu na strukturu i dinamiku genoma u kojima se nalaze, zašto su toliko brojni te koja je njihova uloga u evoluciji eukariota.

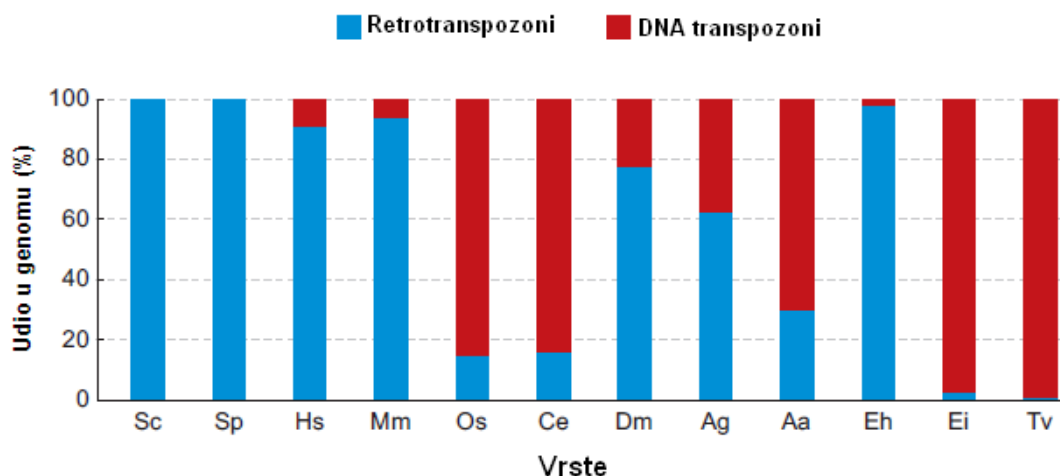
**Tablica 1.** Klasifikacija i karakteristike eukariotskih transpozona (preuzeto iz Feschotte i sur. 2007)

<b>Superfamilija</b>	<b>Duljina transpozona (kbp)</b>	<b>Duljina invertnih repeticija (bp)</b>	<b>Transpozaza (broj aminokiselina)</b>
<b>Tc1/mariner</b>	1,2 - 5,0	17 - 1100	300 - 550
<b>hAT</b>	2,5 - 5	10 - 25	600 - 850
<b>P elementi</b>	3 - 11	13 - 150	800 - 900
<b>Mutator/Foldback</b>	1,3 - 7,4	0 - nekoliko kbp	450 - 850
<b>CACTA</b>	4,5 - 15	10 - 54	500 - 1200
<b>PiggyBac</b>	2,3 - 6,3	12 - 19	550 - 700
<b>PIF/Harbinger</b>	2,3 - 5,5	15 - 270	350 - 550
<b>Merlin</b>	1,4 - 3,5	21 - 462	270 - 330
<b>Transib</b>	3 - 4	9 - 60	650 - 700
<b>Banshee</b>	3 - 5	41 - 950	300 - 400
<b>Helitron</b>	5,5 - 17	nema IR	1400 - 3000
<b>Maverick</b>	15 - 25	150 - 700	350 - 450

## 1.1 UDIO TRANSPOZONA U RAZLIČITIM GENOMIMA

Veličine genoma kod eukariotskih vrsta jako variraju i općenito je prihvaćeno da važnu ulogu u varijacijama u veličini genoma ima različita količina nekodirajuće, ponavljajuće DNA. Iako na veličinu eukariotskog genoma utječu i drugi faktori, kao što je količina satelitske DNA, ustanovljeno je da varijacije u udjelu pokretnih genetičkih elemenata u genomu najviše utječu na razlike koje su velike čak i između srodnih vrsta (Kidwell 2002).

Udio transpozona i retrotranspozona u eukariotskim genomima varira između 2% (riba *Fugu rubripes*) i više od 50% (žitarice kao što su kukuruz i ječam). Doprinos pokretnih genetičkih elemenata na veličinu eukariotskih genoma veći je u velikim genomima (više od 500 megaparova baza) (Kidwell, 2002). Čini se da su retrotranspozoni najviše zaslužni za brzo povećanje i smanjenje eukariotskih genoma (Feschotte i sur. 2007, Kidwell 2002), no nova istraživanja pokazuju da i DNA transpozoni mogu doprinositi ekspanziji genoma. Primjerice, 65% genoma jednostaničnog eukariota *Trichomonas vaginalis* čine DNA transpozoni. Razlike u količini transpozona u odnosu na retrotranspozone kod različitih vrsta su iznimno velike, pa tako kod različitih vrsta kvasaca, čovjeka i miša dominiraju retrotranspozoni, dok kod riže, vinske mušice, oblića *C. elegans* i komarca žute groznice *A. aegypti* dominiraju transpozoni (Slika 3.) (Feschotte i sur. 2007).



**Slika 3.** Udio retrotranspozona i transpozona u odnosu na ukupnu količinu transpozona u različitim eukariotskim genomima. Kratice: Sc: *Saccharomyces cerevisiae*; Sp: *Schizosaccharomyces pombe*; Hs: *Homo sapiens*; Mm: *Mus musculus*; Os: *Oryza sativa*; Ce: *Caenorhabditis elegans*; Dm: *Drosophila melanogaster*; Ag: *Anopheles gambiae*; Aa: *Aedes aegypti*; Eh: *Entamoeba histolytica*; Ei: *Entamoeba invadens*; Tv: *Trichomonas vaginalis* (preuzeto iz Feschotte i sur. 2007)

Dosadašnja istraživanja su pokazala da transpozoni u smislu brojnosti nisu jedanko uspješni u 'nastanjanju' genoma svih vrsta organizama (Feschotte i sur. 2007) pa vjerojatno nisu niti utjecali na evoluciju pojedinih genoma u jednakom opsegu. Ipak, udio transpozona u genomima pojedinih vrsta vjerojatno odražava različite faktore koji su utjecali na aktivnost transpozona u genomima tijekom njihova razvoja.

## 1.2 AKTIVNOST TRANSPOZONA U RAZLIČITIM GENOMIMA

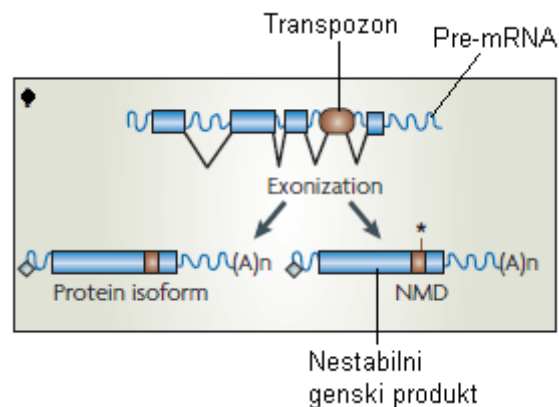
Aktivnost transpozona se u različitim eukariotskim genomima mijenjala tijekom vremena. U biljnim genomima transpozoni su još uvijek aktivni u premještanju (kukuruz, riža), no čini se da u mnogim životinjskim genomima to nije slučaj. Istraživanja su pokazala da transpozoni i retrotranspozoni u genomu čovjeka, miša, štakora i psa nisu aktivni već 40 do 50 milijuna godina. Ovakvi rezultati upućuju na zaključak da su transpozoni u genomima sisavaca izumrli u više neovisnih događaja u isto vrijeme u evoluciji prije 35 do 55 milijuna godina. No, istraživanje genoma šišmiša *Myotis lucifugus*, koji sadrži veliku količinu Helitrona, pokazala su da su transpozoni u ovom genomu i danas vrlo aktivni (Feschotte i sur. 2007). Dakle, aktivnost transpozona i njihov uspjeh u genomu varira od vrste do vrste, a može biti različit čak i kod visokosrodnih vrsta.

## 2 UTJECAJ TRANSPOZONA NA EUKARIOTSKI GENOM

Transpozoni potencijalno mogu utjecati na evoluciju genoma svog domaćina na četiri različita načina: (1) izmjenama genske funkcije kroz ugradnja i izrezivanje iz genoma, (2) indukcijom kromosomskih preraspodjela, (3) kao izvor kodirajućeg i nekodirajućeg materijala koji može dovesti do nastanka novih gena i (4) epigenetskom regulacijom ekspresije gena (Caporale 2006, Feschotte i sur. 2007, Wessler 2006).

### 2.1 IZMJENE GENSKE FUNKCIJE KROZ UGRADNJU I IZREZIVANJE IZ GENOMA

DNA transpozoni su snažni insercijski mutageni (Caporale 2006, Feschotte i sur. 2007). Ugradnja transpozona u genom domaćina može utjecati na ekspresiju gena na različite načine. Transpozoni ugradnjom mogu poremetiti kodirajuće sekvence gena i time spriječiti proizvodnju stabilnog genskog produkta ili uzrokovati nastanak izoforme proteina što je najizravniji rezultat ugradnje (Slika 4.), a ako se transpozon ubaci u promotore ili introne uzrokovat će različite promjene, od malih epigenetskih promjena do potpunog gubitka funkcije gena (Feschotte i sur. 2007).



**Slika 4.** Ugradnjom transpozona u genom mogu se stvoriti nestabilni genski produkti ili izoforme proteina (prilagođeno prema Feschotte 2008)



Mnogi nereplikativni transpozoni preferiraju ugradnju u gen ili njegovu neposrednu blizinu (Spradling i sur. 1995, Feschotte i sur. 2007), a pokazano je da takva svojstva imaju P elementi vinske mušice, *Mutator* elementi kukuruza i Tc3 elementi oblića (Spradling i sur. 1995, Feschotte i sur. 2007). Ugradnja transpozona u blizinu gena potencijalno može pripremiti uvjete za stvaranje novih alela u populacijama (Feschotte i sur. 2007).

Osim sposobnosti ugradnje u genom domaćina, transpozoni imaju i sposobnost izrezivanja iz genoma (Feschotte i sur. 2007). Izrezivanja su često nepotpuna pa se može dogoditi da dio transpozona ostane u genomu ostavivši otisak (eng. 'footprint') (Plasterk 1991), a ako se osim transpozona izreže i dio DNA domaćina nastaju delecije i inverzije. Primjer za to nedavno je pronađen kod ribe medaka, *Oryzias latipes*, čiji genom sadrži transpon *Tol2* iz hAT superfamilije. U visokosrodnoj liniji pojavljuje se mnogo različitih fenotipova ovisno o pigmentaciji, od albino do djelomično pigmentiranih jedinki i divljeg tipa. Otkriveno je da ugradnja *Tol2* transpozona u promotorsku regiju pigmentacijskog gena uzrokuje albino fenotip. Potpunim izrezivanjem *Tol2* dobiva se divlji tip, a nepotpunim nastaju aleli s različitim otiscima, ostacima transpozona, koji daju fenotipove s različitom, djelomičnom pigmentacijom (Koga i sur. 2006).

Nastanak novih alela u genomu jedan je od događaja koji potiču specijaciju (Carroll 2005). Ugradnja i izrezivanje transpozona mogu brzo stvoriti raznolike alele, no te je promjene često teško otkriti (Feschotte i sur. 2007, Brookfield 2004), pogotovo nakon nepotpunog izrezivanja koje ostavlja prikrivene otiske u genomima (Koga i sur. 2006). Promjene fenotipova uzrokovane izrezivanjem i ugradnjom transpozona u genom potaknute u laboratoriju samo su djelomičan dokaz da transpozoni mogu uzrokovati nastanak novih alela, no nije dokazano da se to stvarno dogodilo u prirodi (Brookfield 2004).

## **2.2 KROMOSOMSKE PRERASPODJELE**

Još je Barbara McClintock je primjetila da transpozoni mogu restrukturirati genome preko kromosomskih preraspodjela koje induciraju (Caporale 2006, Wessler 2006). Mehanizmi transpozicije DNA transpozona uključuju dvostruke lomove na više mjesta u genomu te kasnije zahtijevaju popravak DNA. Oba ova procesa, dvostruki lomovi i popravak DNA, uzrokuju nastanak promjena u strukturi kromosoma (Hartwell i sur. 2000). Jedan od

prvih potvrđenih primjera da transpozoni zaista uzrokuju preraspodjele kromosoma pronađen je kod vinske mušice. U genomu roda *Drosophila* pronađeni su *Foldback elementi* za koje je potvrđeno da u prirodi izazivaju kromosomske preraspodjele, i to inverzije (Feschotte i sur. 2007, Casals i sur. 2003).

Kromosomske preraspodjele koje izaziva enzim transpozaza imaju vrlo velik potencijal za restrukturiranje kromosoma (Gray 2000, Lim 1994). Transpozaza obično inducira transpoziciju kada dođe do spajanja dva transpozona na jednom njihovom kraju i katalizira nereplikativnu reakciju (Feschotte i sur. 2007). Ovisno o mjestu na kojem se transpozoni nalaze na kromosomima, ovakva reakcija može uzrokovati kromosomske inverzije, duplikacije i delecije od preko 100 kpb (Gray 2000, Lim 1994). Translokacije mogu nastati ako su mjesta insercije i ekscizije transpozona na različitim kromosomima (Gray 2000).

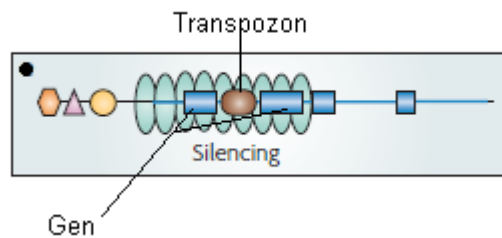
Mnoge kromosomske preraspodjele dobivene u laboratoriju, pogotovo delecije, u prirodi su letalne, ali neke mogu dovesti do selektivnih prednosti za jedinke koje ih imaju, kao što je slučaj kod inverzija kod vrste *Drosophila buzzatii* (Casals i sur. 2003). Budući da preraspodjele kromosoma dovode do specijacije, ponekad i do stvaranja novih funkcionalnih gena (Hartwell i sur. 2000a), moguće je da su transpozoni imali važnu ulogu u evoluciji eukariotskih organizama.

## **2.3 EPIGENETSKA REGULACIJA EKSPRESIJE GENA**

Istraživanja transpozona su pokazala da oni mogu epigenetski utjecati na regulaciju ekspresije gena koji se nalaze u njihovoj blizini u genomu (Caporale 2006). Transpozone se pogotovo povezuje s evolucijom mehanizama utišavanja gena koji uključuju RNAi i epigenetske modifikacije (Slotkin i sur. 2007, Sijen i sur. 2003).

Iako se mehanizmi utišavanja gena u stanicama koriste i kao obrana od retrotranspozona i virusa, čini se da struktura transpozona, pogotovo invertne repeticije, predodređuju baš transpozone za izazivanje mehanizama utišavanja gena koji koriste RNAi (Sijen i sur. 2003). Postoje i dokazi da su transpozoni imali veliku ulogu u evoluciji nastanka i održavanja heterokromatina. Kod vrste *Arabidopsis* regije heterokromatina na kromosomu 4 sadrže visok udio transpozona CACTA i MULE, dok eukromatinske regije gotovo uopće ne

sadrže transpozone. Ako se u mutantima deletira faktor zaslužan za modeliranje kromatina i utišavanje CACTA i MULE transpozona, transpozoni će postati aktivni (Feschotte i sur. 2007, Slotkin i sur. 2007). Ako se transpozonima promijeni mjesto u genomu, doći će do utišavanja onih gena u čijoj se neposrednoj blizini u genomu sada nalaze transpozoni (Slika 5.) (Feschotte i sur. 2007).



**Slika 5.** Transpozoni uzrokuju utišavanje gena koji se nalaze u njihovoj neposrednoj blizini u genomu (prilagođeno prema Feschotte 2008)

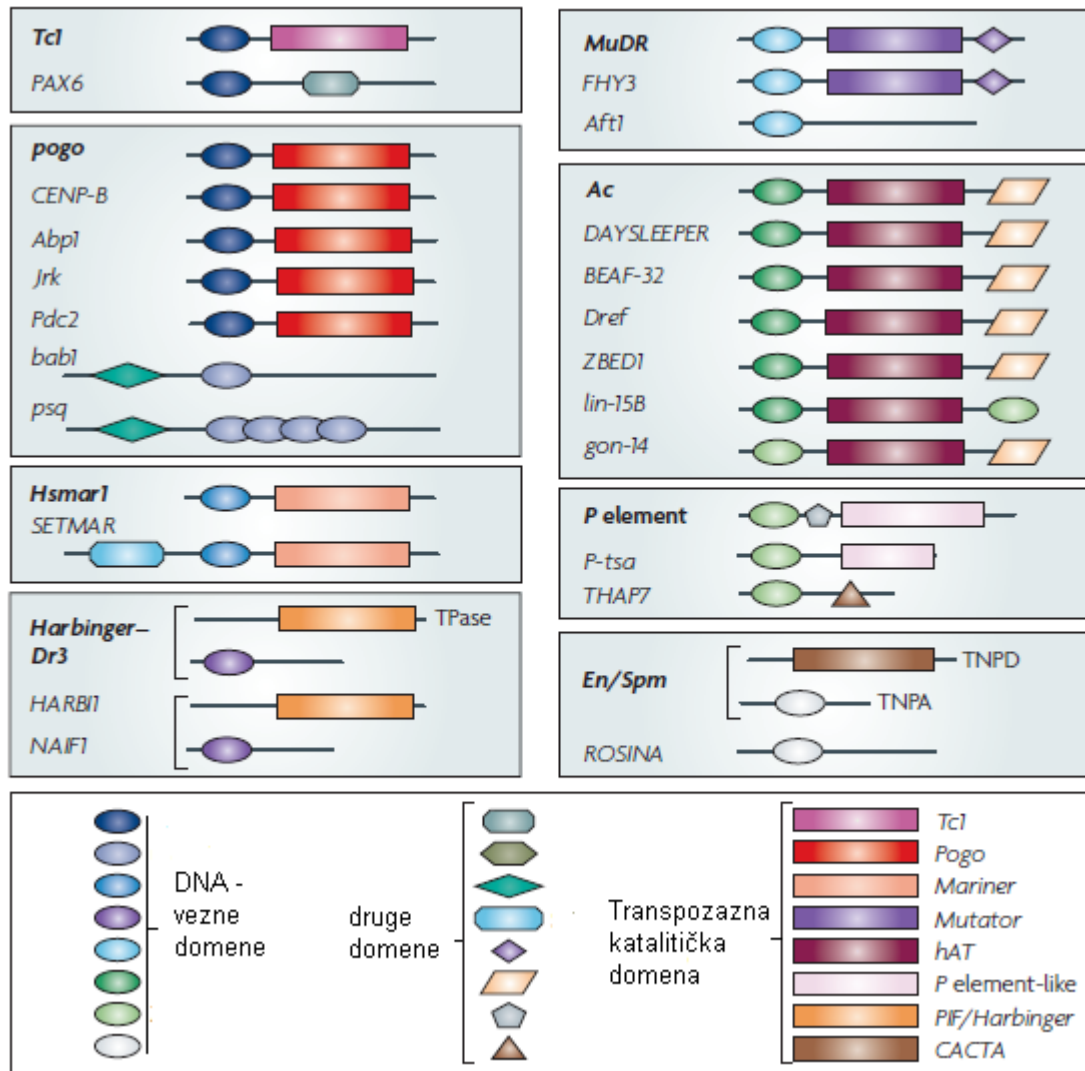
Transpozoni zajedno s ostalim pokretnim genetičkim elementima predstavljaju pokretne mete za formiranje heterokromatina i tako aktivno sudjeluju u podjeli genoma na regije s različitom transkripcijskom aktivnošću (Slotkin i sur. 2007). Iako su epigenetski markeri nasljedni, oni se mogu promijeniti ako se transpozoni u genomu ponovno aktiviraju, i time dovesti do evolucije regulatornih puteva (Feschotte i sur. 2007).

## 2.4 TRANSPOZONI KAO MATERIJAL ZA STVARANJE NOVIH GENA

Osim glavnih svojstava koja su mogla utjecati na evoluciju eukariota, transpozoni potencijalno imaju i druge učinke koji su mogli dovesti do raznolikosti vrsta. Transpozoni u genomu predstavljaju novu, neiskorištenu DNA koja se može koristiti kao materijal za slaganje novih gena i funkcija (Britten 2006, Feschotte 2008). Ovo je svojstvo često iskorišteno prilikom sastavljanja novih gena u genomu domaćina (Britten 2006).

Analiza sekvenci koje kodiraju za eukariotske proteine pokazala je da većina gena koje se dovodi u korelaciju s transpozonima imaju veze sa sekvencom za transpozazu, što je i logično budući da je to često jedini protein za kojeg transpozoni kodiraju. Moguće je da su pojedine domene transpozaze prilagođene tako da mogu služiti nekoj staničnoj funkciji (Feschotte i sur. 2007). Teoretski se bilo koja domena ili funkcija transpozonskih proteina

može prilagoditi tako da služi staničnim proteinima, no najčešće se prilagodila neka domena ili funkcija enzima transpozaze. Geni za transpozaze različitih vrsta transpozona najčešće su eukariotskom genomu poslužili kao izvor DNA-veznih i katalitičkih domena (Slika 6.).



**Slika 6.** DNA-vezni proteini i transkripcijski faktori eukariotskih gena proistekli iz transpozaze. Podebljana su imena najbližih transpozonskih srodnika ovih gena: *Tc1*, *pogo* i *Hsmar1* pripadaju *Tc1/mariner* superfamiliji; *Harbinger-Dr3* spada u *PIF/Harbinger* superfamiliju; *MuDR* u *Mutator/Foldback*; *Ac* pripada *hAT* superfamiliji; *P element* spada u superfamiliju *P elemenata*, a *En/Spm* u *CACTA* superfamiliju (preuzeto iz Feschotte 2008)

### 3 LITERATURA

- Britten R. 2006. Transposable elements have contributed to thousands of human proteins, *Proceedings of National Academy of Sciences USA* **103**, 1798-1803
- Brookfield J.F. 2004. Evolutionary genetics: mobile DNAs as sources of adaptive change? *Current Biology* **14**, 344-345
- Caporale L.H. 2006. *The Implicite Genome. U: Eukaryotic Transposable Elements: Teaching Old Genomes New Tricks*, Susan R. Wessler, Oxford University Press, USA, 138-162
- Carroll S.B. 2005. Evolution at two levels: on genes and form, *PLoS Biology* **3**, e245, 1159-1166
- Casals F, Caceres M, Ruiz A. 2003. The folback-like transposon *Galileo* is involved in the generation of two different natural chromosomal inversions of *Drosophila buzzatii*, *Molecular Biology and Evolution* **20**, 67485
- Feschotte C. & Pritham E.J. 2007. DNA transposons and the evolution of eukaryotic genomes, *Annual Review of Genetics* **41**, 331-368
- Feschotte C. 2008. Transposable elements and the evolution of regulatory networks, *Nature Reviews Genetics* **9**, 397-405
- Gray Y.H. 2000. It takes two transposons to tango: transposable-element-mediated chromosomal rearrangements, *Trends in Genetics* **16**, 461-468
- Hartwell L.H, Hood L, Goldberg M.L, Reynolds A.E, Silver L.M, Veres R.C. 2000. *Genetics: from genes to genomes. U: Chromosomal rearrangements and changes in chromosomal number reshape eukaryotic genomes*, The McGraw-Hill Companies, Inc. 419-460
- Hartwell L.H, Hood L, Goldberg M.L, Reynolds A.E, Silver L.M, Veres R.C. 2000a. *Genetics: from genes to genomes. U: Evolution at the molecular level*, The McGraw-Hill Companies, Inc. 783-813
- <http://en.wikipedia.org/wiki/Transposon>
- Hurst G.D.D. & Werren J.H. 2001. The role of selfish genetic elements in eukaryotic evolution, *Nature Reviews Genetics* **2**, 597-606
- Kidwell M.G. 2002. Transposable elements and the evolution of genome size in eukaryotes, *Genetica* **115**, 49-63
- Koga A, Atsuo I, Hori H, Shimada, A, Shima A. 2006. Vertebrate DNA transposon as a natural mutator: the medaka fish *Tol2* element contributes to genetic variation without recognizable traces, *Molecular Biology and Evolution* **23**, 1414-1419

- Lim J.K, Simmons M.J. 1994. Gross chromosome rearrangements mediated by transposable elements in *Drosophila melanogaster*, *BioEssays* **16**, 269-275
- Pace J.K.II, Feschotte C. 2007. The evolutionary history of human DNA transposons: Evidence for intense activity in the primate lineage, *Genome Res.* **17**, 422-432
- Plasterk R.H.A. 1991. The origin of footprints of the Tc1 transposon of *Caenorhabditis elegans*, *The EMBO Journal* **10**, 1919-1925
- Sijen T. Plasterk R. H. 2003. Transposon silencing in the *Caenorhabditis elegans* germ line by natural RNAi, *Nature* **426**, 310-314
- Slotkin R.K, Martienssen R. 2007. Transposable elements and the epigenetic regulation of the genome, *Nature Reviews Genetics* **8**, 272-285
- Spradling A.C, Stern D.M, Kiss I, Roote J, Lavery T, Rubin G.M. 1995. Gene disruptions using transposable elements: an integral component of the *Drosophila* genome project, *Proceedings of National Academy of Sciences USA* **92**, 10824-10830
- Trun N. & Trempy J. 2004. *Fundamental Bacterial Genetics*. U: Transposition, Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, 89-104
- Wessler S.R. 2006. Transposable elements and the evolution of eukaryotic genomes, *Proceedings of National Academy of Sciences USA* **103**, 17600-17601

## 4 SAŽETAK

Iako se to nije uvijek činilo tako, transpozoni tvore važan dio eukariotskog genoma. Prisutni su u genomu eukariota još od njihovog zajedničkog pretka i pronađeni u genomima svih vrsta organizama, no nisu svi bili jednako uspješni u svim organizmima. Očit utjecaj transpozonske aktivnosti na domaćina vidi se u veličini genoma koja varira i između blisko srodnih vrsta, no to nije jedini način na koji su transpozoni utjecali na eukariotske genome i pridonijeli njihovoj evoluciji.

Kao insercijski mutagen, transpozon može izazvati promjene koje dovode do djelomičnog ili potpunog gubitka funkcije gena. Izrezivanje transpozona iz genoma je često nepotpuno te može uzrokovati delecije i inverzije u genomu domaćina. U nekim uvjetima ugradnja ili izrezivanje transpozona može dovesti do stvaranja novih alela u genomima, a novi aleli preduvjet su za specijaciju i nastanak novih vrsta.

Preraspodjele kromosoma, koje uzrokuju transpozoni, za jedinke koje ih imaju mogu predstavljati selektivnu prednost i dovesti do stvaranja novih funkcionalnih gena ili do raznolikosti vrsta, a postoji teorija da su imali važnu ulogu u evoluciji nekih regulatornih mehanizama eukariota. Svojstva DNA transpozona predodređuju ih za izazivanje mehanizama utišavanja gena u genomu domaćina, a predstavljaju i pokretne mete u genomu za formiranje i održavanje heterokromatina.

Jedna od novijih teorija o ulozi transpozona u eukariotskoj evoluciji koristi činjenicu da transpozoni u genomu predstavljaju novu, neiskorištenu DNA koja može služiti za slaganje novih gena iskorištavajući one osobine transpozona koje trebaju genomu domaćina.

## 5 SUMMARY

Transposons make an important part of the eukaryotic genome. They have been present in the genome of the eukaryotic ancestor and have been found in all sorts of organisms, but their success in different eukaryotic genomes has varied. One influence of transposon activity in the host genome manifests in wide differences in genome size observed among eukaryotes, even between closely related species, but that is not the only way in which transposons influenced eukaryotic evolution.

Transposons are potent insertional mutagens and can cause changes that lead to partial or complete loss of gene function. Transposon excision is often incomplete and can cause deletions and inversions in the host genome. In some conditions transposon insertions and excisions can lead to generation of new alleles in eukaryotic genomes which are a major force underlying the diversification of species.

Chromosomal rearrangements, caused by transposition, can bring a selective advantage to individuals carrying them and lead to the generation of new functional genes or speciation events. DNA transposon properties predispose transposons to elicit gene silencing mechanisms and heterochromatin formation and maintenance.

One of the new theories about the role of transposons in eukaryotic evolution is that transposons can be used as a source of raw DNA material for the assembly of new genes and functions, taking advantage of those transposon properties that can be of use to the host genome.