مجله ایمنی زیستی
دوره ۱۲، شماره ۱، بهار ۱۳۹۸
ISSN 2716-9804 الکترونیکی ,ISSN 2717-0632 چاپی

ترانسپوزون‌ها و کاربرد آن‌ها در بیماری‌شناسی گیاهی

کبری حسنپور ریحانی[۱] و مهدی داوری [۲*]

۱-کارشناسی ارشد مهندسی کشاورزی گرایش بیوتکنولوژی، گروه زراعت و اصلاح نباتات، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل
۲-دانشیار بیماری‌شناسی گیاهی گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه محقق اردبیلی، اردبیل

mdavari@uma.ac.ir

تاریخ دریافت: ۹۸/۰۱/۱۶ - تاریخ پذیرش: ۹۹/۰۱/۲۱
صفحه ۳۰-۱۷

چکیده

کروموزوم‌های پروکاریوتی، ویروس‌ها و یوکاریوت‌ها حاوی قطعاتی از دی.ان.اِ هستند که می‌توانند حرکت کرده و به مکان‌های دیگری از کروموزوم مهاجرت کنند که این حرکت ترنسپوزیشن (Transposition) خوانده می‌شود و نقش مهمی در تولید ترکیبات جدید ژنی بازی می کند. قطعات دی.ان.اِ که ژن‌های مورد نیاز برای جابجایی را حمل می‌کنند، عناصر متحرک یا ترانسپوزون هستند و برخی اوقات، ژن‌های جهش‌دهنده نامیده می‌شوند. ترانسپوزون‌ها می‌توانند حرکت کرده و روی مکان دیگری از همان کروموزوم یا کروموزوم متفاوت بنشینند. عناصر جابجا شونده ژنومی در قارچ‌شناسی و بیماری‌شناسی گیاهی در جنبه‌های مختلف مورد استفاده قرار می‌گیرد که از آن جمله می‌توان به همسانه‌سازی ژن‌های مؤثر در بیماری‌زایی (Transposon tagging)، شناسایی نژادهای اختصاصی باکتری‌ها، ویروس‌ها و قارچ‌های بیماریزای گیاهی در بافت آلوده گیاهی، مطالعه روابط تکاملی قارچ‌ها، بررسی ساختار و پویایی جمعیت و اپیدمیولوژی جدایه‌های بیماریزای قارچی، تشخیص جمعیت‌های واگرا (divergent) و معرفی نشانگرهای مبتنی بر ترانسپوزن ها اشاره کرد.

واژه‌های کلیدی: ترانسپوزون، بیماری گیاهی، ژنوم، عناصر متحرک، نشانگرهای مبتنی بر ترانسپوزون‌ها.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

مقدمه

عناصر متحرک ژنومی (transposons)، توالی‌های تکراری از دی.ان.ا هستند که می‌توانند از محلی به محل دیگر در یک کروموزوم و یا کروموزوم‌های دیگر حرکت کنند و حجم بالایی از ژنوم اکثر موجودات یوکاریوتی و پروکاریوتی را اشغال کرده‌اند و اندازه آنها از ۵۰۰ تا ۱۰۰۰۰ جفت نوکلئوتید متغیر است (۱). اولین بار خانم مک‌کلینتوک در سال ۱۹۴۹ پی به وجود این عناصر در ذرت برد و آنها را عناصر کنترلی نامید و به واسطه این کشف، جایزه نوبل در سال ۱۹۸۳ به ایشان تعلق گرفت. در سال ۱۹۷۴، فینچان و ساستری (۲). با توصیف بیشتر، آنها را عناصر جابجا شونده (Transposable Elements=TEs) نامیدند. این عناصر به اسامی دیگری مثل ترانسپوزن، ژن‌های جهنده، کاست، توالی‌های الحاق شونده، عناصر متحرک، عناصر ژنتیکی قابل انتقال، دی.ان.ای زاید (junk DNA)، دی.ان.ای خودخواه (selfish DNA) و انگل ژنومی (genomic parasites) نیز در منابع مختلف آمده است. ترانسپوزون‌ها بخش قابل توجهی از ژنوم میزبان را اشغال می کنند، ۶۰ درصد از ژنوم ذرت (۳)، ۳۸ درصد از ژنوم موش و ۴۵ درصد از ژنوم انسان را ترانسپوزون‌ها تشکیل می‌دهند. در مقابل، ژنوم بسیاری از یوکاریوت‌ها از ترانسپوزون‌های نسبتا کمی تشکیل شده است (۴). در بین قارچ‌ها، این عناصر ژنومی اولین بار در مخمر آبجو و در سال های اخیر در انواع مختلف قارچ‌ها مخصوصا در گونه‌های قارچی مهم در بیماری‌های گیاهی، بیوتکنولوژی و پزشکی شناسایی و توصیف شده‌اند و تاکنون تمام انواع TE ها در قارچ‌ها یافت شده‌اند (۵).

۱-گروه‌بندی عناصر متحرک:

یکی از سیستم‌های طبقه‌بندی TE که در حال حاضر موجود است در سال ۲۰۰۷ پیشنهاد شده است (۴) و یکی دیگر توسط Repbase (پایگاه داده عمومی توالی دی.ان.ای تکراری) در سال ۲۰۰۸ اجرا شده است (http://www.girinst.org). در بالاترین سطح، TEهای یوکاریوتی شامل

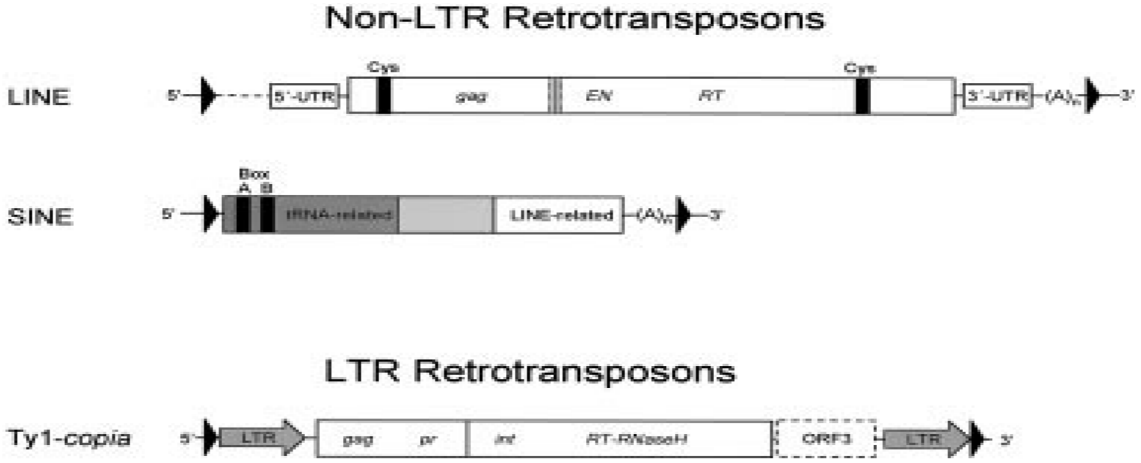
[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

سه گروه عمده است و هر گروه را می‌توان به زیر گروه‌هایی بر اساس مکانیسم ادغام کروموزومی، قابلیت‌های کدگذاری پروتئین و ساختار سازمانی هر گروه و عناصر زیر گروه تقسیم‌بندی کرد.

۱-۱-رتروترانسپوزون‌ها

این عناصر به‌واسطه آر.ان.ا با استفاده از آنزیم رونوشت‌بردار معکوس تکثیر می‌شوند و از این لحاظ مشابه رتروویروس‌اند (مثل HIV). این گروه شامل دو دسته است (شکل ۱).



شکل ۱: رتروترانسپوزون‌های NON-LTR و LTR (۶)

دسته اول، توالی‌های تکرارشونده طولانی رتروترانسپوزون (LTR= Long Terminal Repeat) است که نتیجه یک رونویسی معکوس و سپس ادغام آن به عنوان یک دی.ان.ای دو رشته‌ای است و توسط یک ترانس‌کریپتاز معکوس، کد گذاری و تکثیر می‌شود. دسته دوم، رتروترانسپوزون غیر LTR (گاهی اوقات رتروپوزون نامیده می‌شود) که شامل عناصر پراکنده داخلی طویل (LINEs=Long Interspersed Nuclear Elements) و عناصر پراکنده داخلی کوتاه (SINEs=Short Interspersed Nuclear Elements) است و دسته سوم رتروترانسپوزون، توالی تکراری حد واسط شبه دیکتیوستلیوم

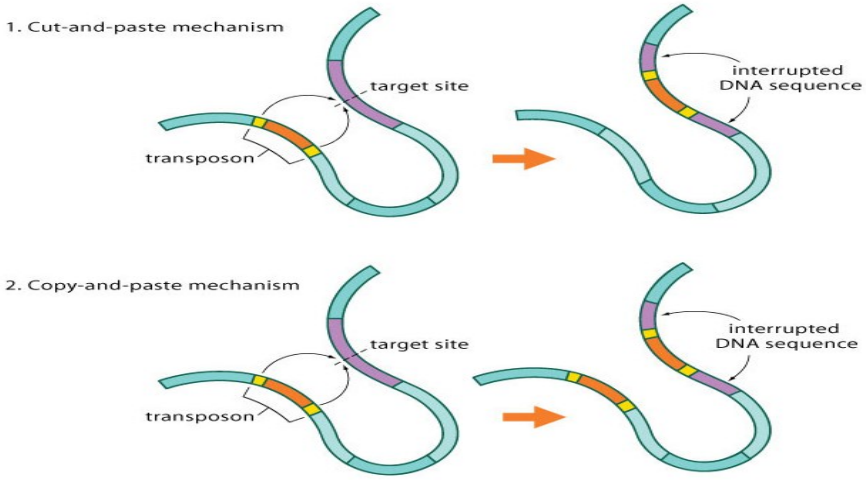
[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

DIRS-like=Dictyostelium) (Intermediate Repeat Sequence است که از طریق عناصر کدگذاری ترکیب مجدد تیروزین ادغام شده است، این دسته از رتروترانسپوزون‌ها در حیوانات و قارچ‌ها نسبتا شایع هستند اما در گیاهان گلدار نیز یافت می‌شوند (۷ و ۸).

۱-۲- ترانسپوزن‌ها

توالی‌هایی از دی.ان.ا که به طور مستقیم از طریق cut-and-paste یا copy-and-paste جابجا می‌شوند (شکل ۲).



شکل ۲: مکانیسم Cut-And-Paste و Copy-And-Paste (۹)

۱-۳- عناصر جابجا شونده تکراری معکوس ریز

مکانیسم جابجایی در این گروه ناشناخته است (۱۰ و ۱۱). بسیاری از خانواده‌های MITE= Miniature Inverted-repeat) Transposable Elements) با تعداد نسخه زیاد مستقیما با عناصر مستقل در همان ژنوم ارتباط ندارند. با این حال، شواهدی وجود دارد که برخی از MITEs مانند Stowaway می‌توانند توسط ترانسپوزون‌های مستقل به تحرک درآیند (۱۲).

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

۲- مکانیسم‌های تنظیم و کنترل TE ها

ظهور گاه به گاه TE و تنوع در تعداد نسخه‌های آنها حاکی از مکانیسم‌های مختلف خودتنظیمی و کنترل به‌وسیله میزبان آنهاست. مهمترین این مکانیسم‌ها، خاموشی ژن (RNA silencing) و جهش نقطه‌ای ناشی از تکرار (RIP= Repeat-Induced Point Mutation) است که به عنوان راهبردهای دفاعی، فعالیت و حرکت عناصر جابجا شونده را علیرغم فراوانی آنها در یوکاریوت‌ها کنترل می‌کنند(۱۳). آزمایشات مختلف نشان داده که جابجایی این توالی‌ها پاسخی به تنش‌های محیطی از طرف ژنوم است، اما مکانیسم دخالت TEها در تنوع ژنتیکی قارچ‌ها و سایر موجودات زنده به‌منظور سازگاری موفق با تغییرات محیطی هنوز نامعلوم است (۱۵ و۱۴).

۳- کاربرد TE ها در بیماری‌شناسی گیاهی:

عناصر جابجاشونده ژنومی در قارچ‌شناسی و بیماری‌شناسی گیاهی در موارد مختلف مورد استفاده قرار می‌گیرد که از آن جمله می‌توان به موارد زیر اشاره کرد:

۳-۱- همسانه‌سازی ژن‌ها

فعالیت‌های عناصر متحرک یکی از مکانیسم‌های ممکن برای تولید انواع بیماری‌ها است. TE ها به‌عنوان ابزار ژنتیکی برای علامت‌گذاری ژن‌ها (Gene Tagging) و یک استراتژی همسانه‌سازی (Cloning) به‌ویژه در قارچ‌های ناقص توسعه یافته‌اند (۱۶). TEها با درج خود در داخل یا نزدیکی ژن‌های کدکننده می‌توانند باعث ایجاد جهش‌هایی شوند که منجر به از دست‌دادن عملکرد (۱۷)، برهمکنش‌های تنظیمی جدید از طریق محل‌های اتصال فاکتور رونویسی که توسط TE کدگذاری شده‌اند (۱۸) و یا می‌توانند باعث بروز خاموشی مرتبط با تکرار در کروموزوم‌های مجاور شوند (۱۹). علاوه‌براین، تعداد زیاد نسخه‌ی تکرارهای پراکنده‌شده می‌تواند بازآرایی‌های ژنومی از جمله وارونگی، تکرار، حذف و جابجایی کروموزومی را در مقیاس بزرگ از طریق نوترکیبی در

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

درج‌های غیر آللی همولوگ TE تسریع کند (۲۰). ژنوم قارچ *Fusarium oxysporum* شامل حداقل شش خانواده مختلف از عناصر جابجا شونده است. نمایندگان هر دو ترانسپوزون دی.ان.ا و رتروترانسپوزون، از طریق همسانه‌سازی توالی تکراری پراکنده و یا با تله‌گذاری در ژن نیترات ردوکتاز شناسایی شده‌اند.

۳-۲- روابط تکاملی قارچ‌ها:

قبلا تصور می‌شد که ترانسپوزن‌ها نقش چندانی در عملکرد ژنوم ندارند و بنابراین به آن‌ها دی.ان.ای زاید (Junk DNA) گفته می‌شد، اما امروزه مشخص شده که این عناصر در تکامل موجودات، نقش اساسی را ایفا می‌کنند و مسئول ایجاد تنوع در ژنوم موجودات زنده و در نتیجه تکامل (evolution) و برازش (fitness) آنها هستند. در قارچ‌ها نیز تغییرات ایجاد شده توسط TE ها (جابجایی و نوترکیبی) تنوع گسترده ژنتیکی را مخصوصا برای گونه‌های قارچی فاقد مرحله تکثیر جنسی به وجود می‌آورد (۵). ژن‌های تیپ آمیزشی قارچ *Saccharomyces cerevisiae* هم جزو عناصر جابجا شونده هستند و موجب تغییر در تیپ آمیزشی (mating type switching) می‌گردند. بسیاری از ژنوم‌های بازیدیومیست‌ها کسرهای قابل توجهی در دی‌نوکلئوتید GC دارند. کمبود GC متغیر است و با اندازه ژنوم و محتوی عناصر متحرک (TE) همبستگی دارد. بسیاری از گونه‌ها دارای کمبود GC هستند، بنابراین احتمال دارد که مکانیزم دیگری وجود داشته باشد که می‌تواند تکثیر TE را کنترل کند. بررسی TEها نشان می‌دهد که جهش‌های انتقال C به T در دی‌نوکلئوتید CG ممکن است نسبت قابل‌توجهی از تفاوت‌ها را بین جفت‌عناصر تشکیل دهند که این امر موجب توسعه خانواده ژنی Basidiomycetes شده است (۲۱).

۳-۳- تشخیص جمعیت‌های واگرا (divergent) و مطالعات مربوط به گونه‌زایی:

با توجه به پتانسیل جهش‌زایی ذاتی در جابجایی فعال، جای تعجب نیست که

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

بسیاری از این TEهای معیوب، باقیمانده‌ی نسخه یا نسخه‌های ذاتا فعال هستند که توسط سیستم‌های خاموشی میزبان مهار می‌شوند. با این‌حال، جابجایی فعال به وسیله الگوهایی از درج جهش‌زا نشان داده شده است. به عنوان مثال، نقش TEها برای خاموشی و یا تغییر بیان ژن‌های مجاور مکان‌های درج، یکپارچه شدن ژن‌های کاربردی در اگزون تازه به دست آمده، به‌دست آوردن توالی ژن میزبان و قرار دادن آن‌ها در مکان‌های جدید ژنومی، کمک به بازآرایی کروموزوم از طریق نوترکیبی و تغییر اپی‌ژنتیکی الگوهای متیلاسیون منطقه‌ای ثابت شده است (۲۲ و ۲۳). این اثرات متنوع عملکردی TEها و سهم طبیعی آن‌ها در انعطاف‌پذیری ژنوم نشان می‌دهد که این عناصر، نقش عمده‌ای در تنوع مولکولی و در نهایت، واگرایی (divergence) گونه بازی می‌کنند. تعداد TEها کدگذاری شده در ژنوم گونه‌ها متفاوت است، اما پایه‌های کدگذاری برای TEها اغلب از تعداد بخش کدکننده پروتئین ژنوم بیشتر است و می‌تواند حدود ۸۵ درصد از دی.ان.ای ژنومی، به عنوان مثال در سویه B73 ذرت را تشکیل دهد (۲۴). در طی دهه گذشته، تصورات در خصوص نقش‌های TEها به ویژه به‌خاطر افزایش تعداد توالی ژنومی در دسترس تغییر کرده و توانایی TEها برای ایجاد تغییرات ژنتیکی مؤثر اثبات شده است (۲۵، ۲۶ و ۲۷). در حال حاضر، TEها بیشتر به‌عنوان اجزای ساختاری کامنسال (commensal) از یک ژنوم پذیرفته شده که می‌تواند در یک حالت بین انگلی و همزیستی رفتار کند (۱).

۳-۴- معرفی نشانگرهای مولکولی جدید:

TE ها در ژنوم گیاهی از توزیع گسترده‌ای برخوردار هستند، فراوانی و الگوی آرایش متغیر آنها در میان گونه‌های نزدیک، استفاده از آنها را به‌عنوان نشانگر مهم برای ارزیابی تنوع ژنتیکی در اصلاح نباتات تسهیل می‌کند. از مزیت‌های به کارگیری سیستم نشانگر بر پایه TE ها این است که از طریق فعالیت‌های جابجایی، ترانسپوزون‌ها باعث ایجاد درج و تغییرات می‌شوند و همچنین حضور حوزه‌های حفاظت شده، طراحی آغازگر

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

PCR را تسهیل می‌کند. تاکنون پنج گروه از نشانگرهای مبتنی بر محل اتصال TE (junction based) توسعه یافته‌اند که شامل نشانگرهای تقاطع تکراری (RJMs= Repeat Junction Markers)، نشانگرهای تقاطع- تقاطع تکراری (RJJMs= Repeat Junction-Junction Markers)، پلی‌مورفیسمی (چند شکلی) براساس مکان‌های درج (ISBP= Insertion Site-Based Polymorphism)، پلی‌مورفیسم توسعه‌یافته از رتروترانسپوزون‌های داخلی (IRAP= Inter-Retrotransposon Amplified Polymorphism) و پلی‌مورفیسم درج مبتنی بر رتروترانسپوزون‌ها (RBIP= Retrotransposon-Based Insertion Polymorphism) هستند (۲۸). در این میان، RJMs به این دلیل که هم TE و هم منطقه ژن را پوشش می‌دهد، منحصر به‌فرد است و در نتیجه می‌تواند در مطالعات ژنومی کاربردی مفید واقع شود. در مطالعه‌ای که جهت توسعه ژنوم نشانگرهای مبتنی بر ترانسپوزون‌ها در ارزن دم روباهی انجام گرفت، تعداد ۲۰۲۷۸ مارکر مبتنی بر ترانسپوزون شناسایی شد که شامل مارکرهای RJMs، RJJMs، ISBP، IRAP و RBIP بود (۲۹). نشانگرهای مولکولی عناصر متحرک Trem A-H اخیرا در قارچ جنس *Paracoccidioides* به‌عنوان وسیله‌ای برای تمایز گونه‌ها شناخته شده است (۳۰).

۳-۵- شناسایی قارچ‌های بیماریزای گیاهی در بافت آلوده گیاهی

ارتباط بین بیماریزایی جدایه‌های مهاجم بسیاری از قارچ‌های بیمارگر از جمله *F. oxysporum*، *Pyrenophora tritici-repentis*، *Alternaria alternata* و *Magaoporthe grisea* و ترانسپوزن‌ها به اثبات رسیده است (۳۱، ۳۲ و ۱۶). پژوهش انجام شده حاکی از ارتباط بین بیماریزایی و فراوانی TE در بیمارگرهای گیاهی است. در ژنوم قارچ‌های بیماری‌زا به نظر می‌رسد فراوانی TE ها افزایش یافته و TE ها غالبا با ژن‌های درگیر در بیماریزایی همراه است (۳۳). در ابتدا TE ها در قارچ‌ها نسبتا نادر تصور می‌شد که

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

احتمالا به دلیل تعداد کم یافت شده در مدل‌های ژنتیکی مانند *Saccharomyces cerevisiae* و *Neurospora crassa* بود. با تعیین توالی ژنوم قارچ‌ها، TE ها تنوع زیادی را در ژنوم قارچ‌ها نشان دادند (۳۴). دخالت مکانیسم TE در تغییرات ژنومی، باعث تغییر در بیماریزایی و یا میزبان خاص آن می‌شود (۳۵). این مشاهدات نشان می‌دهد که اثرات مخرب TE ها ممکن است در مقایسه با مزایای ارائه شده TE ها ناچیز باشد (۳۶). در مورد قارچ *Fusarium oxysporum* fsp. *elaeidis* عامل پژمردگی نخل روغنی، از ترانسپوزون‌ها برای تشخیص سریع جمعیت بیماریزا از غیربیماریزا استفاده می‌شود، چراکه فقط جدایه‌های بیماریزا، ترانسپوزون *Palm* را دارند (۳۷). همچنین از ترانسپوزون‌های مختلف در شناسایی فرم‌های اختصاصی *Pyricularia grisea* و پیش‌بینی ظهور استرین‌های جدید بیماریزا استفاده می‌شود (۵). انعطاف‌پذیری ژنومی با محیط‌های متفاوت به ویژه برای بیمارگرهایی که با میزبان خود برهمکنش دارند، سازگاری ایجاد می‌کند. Faino و همکاران (۲۰۱۶) نشان دادند که ترانسپوزون‌ها نیروی محرکه‌ای برای تکامل انطباق ژنوم در قارچ بیمارگر گیاهی *Verticillium dahliae* هستند. جالب توجه است که در ترانسپوزون‌های فعال مناطق تکثیر بیشتر به انعطاف‌پذیر بودن ژنوم در آن مناطق کمک می‌کنند. بنابراین، شواهدی برای شکل دادن به ژنوم توسط ترانسپوزون‌ها ارائه دادند که بر تکامل حمله بیمارگر تأثیر می‌گذارد (۳۸). به‌طور کلی، عناصر جابجا شونده برای ایجاد تنوع قارچی و افزایش سازگاری با محیط مهم هستند. واکنش به تنش‌های محیطی به عنوان یک پاسخ ژنومی سازگاریافته ارائه شده است. این تنش‌ها ممکن است غیر زنده مانند تنش دما، نور و اکسیداتیو و زنده مانند آلودگی به بیمارگر باشد. فعالیت TE تحت شرایط تنش‌زا در قارچ‌های *Ophiostoma novo-ulmi* (۵)، *Aspergillus oryzae* (۳۹)، *Moniliophthora perniciosa* (۴۰) و *Magnaporthe* (۴۱) ثابت شده است.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

نتیجه‌گیری و پیشنهاد

عناصر جابجاشونده شامل طیف گسترده‌ای از توالی دی.ان.ا هستند که می‌توانند موقعیت خود را در ژنوم تغییر دهند. دسترسی به توالی ژنوم قارچ و تجزیه و تحلیل TE ها، نقش مهم آنها در تکامل ژنوم گونه‌های قارچ را نشان می‌دهد. فعالیت TE یک مکانیسم اولیه برای سازگاری بالا، انعطاف‌پذیری و انطباق‌پذیری در گونه‌های خاصی از قارچ‌های بیماریزا است. برخی از اثرات مخرب ترانسپوزون‌ها ممکن است به‌دلیل نوترکیبی نابجا در میان آنها باشد. علاوه‌بر این TE ها نشانگرهای مولکولی کارآمد با توجه به ساختار و استراتژی جابجایی هستند. با توجه به مطالعات گسترده در این زمینه می‌توان امیدوار بود که از ترانسپوزون‌ها در شناسایی و کنترل تلفیقی بیماری‌های گیاهی استفاده شود.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

References فهرست منابع

1. Kidwell M.G. and Lisch D.R. (2001). Perspective: transposable elements, parasitic DNA, and genome evolution. Evolution. 55:1–24.

2. Fincham J.R.S. and Sastry G.R.K. (1974). Controlling element in maize. Annual review of genetics. 8:15-50.

3. Messing J. and Dooner H. (2006). Organization and variability of the maize genome. Current Opinion in Plant Biology 9:157–163.

4. Wicker T., Robertson J., Schulze S., Feltus F., Magrini V., Morrison J., Mardis E., Wilson R., Peterson D., Paterson A. and Ivarie R. (2005). The repetitive landscape of the chicken genome. Genome Research. 15:126– 136.

5. Favaro L.C.L., Welington L.A., João Lúcio A. and Luzia D.P. (2005). The biology and potential for genetic research of transposable elements in filamentous fungi. Genetics and Molecular Biology. 28(4):804-813.

6. Schmidt T. (1999). LINEs, SINEs and repetitive DNA: non-LTR retrotransposons in plant genomes. Plant Molecular Biology. 40: 903–910.

7. SanMiguel P., Gaut B.S., Tikhonov A., Nakajima Y. and Bennetzen J.L. (1998). The paleontology of intergene retrotransposons of maize. Nature Genetics. 20:43–45.

8. Muszewska A., Steczkiewicz K. and Ginalski K. (2013). DIRS and Ngaro retrotransposons in fungi. PLoS ONE. 8(9): e76319.

9. Zaghloul Salem M.S. (2016). Pathogenetics. An introductory review. The Egyptian Journal of Medical Human Genetics. 17: 1-23.

10. Feschotte C. and Pritham E.J. (2007). DNA transposons and the evolution of eukaryotic genomes. Annual Review of Genetics. 41:331–368.

11. Page R.D.M. and Holmes E.C. (2007). Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach. Blackwell publishing. p.346.

12. Yang G., Nagel D.H., Feschotte C., Hancock C.N. and Wessler S.R. (2009). Tuned for transposition: molecular determinants underlying the hyperactivity of a stowaway MITE. Science. 325:1391–1394.

13. Bouvet G.F., Jacobi V., Plourde K.V. and Bernier L. (2008). Stress-induced mobility of *OPHIO1* and *OPHIO2*, DNA transposons of the Dutch elm disease fungi. Fungal Genetics and Biology. 45:565-578.

14. Braumann I., Berg M. and Kempken F. (2007). Transposable elements in biotechnologically relevant strains of *Aspergillus niger* and *Penicillium chrysogenum*. Fungal Genetics and Biology. 44:1399–1414.

15. Crouch J.A., Glasheen B.M., Giunta M.A., Clarke B.B. and Hillman B.I. (2008). The evolution of transposon repeat-induced point mutation in the genome of

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

Colletotrichum cereale: Reconciling sex, recombination and homoplasy in an ‘‘asexual’’ pathogen. Fungal Genetics and Biology. 45:190–206.

16. Daboussi M.J. and Langin T. (1994). Transposable elements in the fungal plant pathogen *Fusarium oxysporum*. Genetica. 93:49-59.

17. Hollister J.D. and Gaut B.S. (2009). Epigenetic silencing of transposable elements: a trade-off between reduced transposition and deleterious effects on neighboring gene expression. Genome Research. 19:1419–1428.

18. Nekrutenko A. and Li W.H. (2001). Transposable elements are found in a large protein-coding genes. TRENDS in Genetics. 17:619–621.

19. Jordan I.K., Rogozin I.B., Glazko G. and Koonin E.V. (2003). Originof a substantial fraction of human regulatory sequences from transposable elements. Trends in Genetics. 19: 68–72.

20. Robberecht C., Voet T., Esteki M.Z., Nowakowska B.A. and Vermeesch J.R. (2013). Nonallelic homologous recombination between retrotransposable elements is a driver of de novo unbalanced translocations. Genome Research. 23:411–418.

21. Clutterbuck A.J. (2017). Genomic CG dinucleotide deficiencies associated with transposable element hypermutation in Basidiomycetes, some lower fungi, a moss and a clubmoss. Fungal Genetics and Biology. 1087-1845(17):30068-3.

22. Dhillon B., Kema, G.H.J., Hamelin R.C., Bluhm B.H. and Goodwin S.B. (2019). Variable genome evolution in fungi after transposon-mediated amplification of a housekeeping gene. Mobile DNA. 10: 37. https://doi.org/10.1186/s13100-019-0177-0.

23. Slotkin R., Nuthikattu S. and Jiang N. (2012). The impact of transposable elements on gene and genome evolution. In: Wendel JF (ed) Plant genome diversity, vol 1, Plant genomes, their residents, and their evolutionary dynamics. Springer, Wienna, New York. 35-58.

24. Candela H. and Hake S. (2009). The art and design of genetic screens: maize. Nature Reviews Genetics 9:192-203.

25. Bie´mont C. (2010). A brief history of the status of transposable elements: from junk DNA to major players in evolution. Genetics. 186:1085–1093.

26. Hua-Van A., Le Rouzic A., Boutin T.S., File ´eJ. and Capy P. (2011). The struggle for life of the genome’s selfish architects. Biology Direct. 6:19.

27. Werren J.H. (2011). Colloquium Paper: selfish genetic elements, genetic conflict, and evolutionary innovation. Proceedings of the National Academy of Science. 108: 10863–10870.

28. You F.M., Wanjugi H. and Huo N. (2010). RJ Primers: unique transposable element insertion junction discovery and PCR primer design for marker development. Nucleic Acids Research. 38:313–320.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

29. Yadav C.B., Bonthala V.S., Muthamilarasan M., Pandey G., Khan Y. and Prasad M. (2015). Genome-wide development of transposable elements-based markers in foxtail millet and construction of an integrated database. DNA Research. 22(1):79–90.

30. Alves F.L., Ribeiro M.A., Hahn R.C., Teixeira M.M., Camargo Z.P., Cisalpino P.S. and Marini M.M. (2015). Transposable elements and two other molecular markers as typing tools for the genus Paracoccidioides. Sabouraudia. 53:165–170.

31. Thon M.R., Pan H., Diener S., Papalas J., Taro A., Mitchell T.K. and Dean R.A. (2006). The role of transposable element clusters in genome evolution and loss of synteny in the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. Genome Biology. 7: R16 1-9.

32. Wang X., Elling A.A., Li X., Li N., Peng Z., He G., Sun H., Qi Y., Liu X.S. and Deng X.W. (2009). Genome-wide and organ-specific landscapes of epigenetic modifications and their relationships to mRNA and small RNA transcriptomes in maize. Plant Cell. 21:1053-1069.

33. Hess J., Skrede I., Wolfe B.E., LaButti K., Ohm R.A., Grigoriev I.V. and Pringle A. (2014). Transposable Element Dynamics among Asymbiotic and Ectomycorrhizal Amanita Fungi. Genome biology and evolution. 6(7):1564–1578.

34. Matuszewska A., Hoffman-Sommer M. and Grynberg M. (2011). LTR retrotransposons in fungi. PLoS One. 6:e29425.

35. Sacristan. S. (2009). Coevolution between a family of parasite virulence effectors and a class of LINE-1 retrotransposons. PLoS One. *4*:e7463.

36. Raffaele S.S. and Kamoun S.S. (2012). Genome evolution in filamentous plant pathogens: why bigger can be better. Nature Reviews Microbiology. 10:417–430.

37. Mouyna I., Renard J.L. and Brygoo Y. (1996). DNA polymorphism among *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaeidis* populations from oil palm, using a repeated and dispersed sequence “Palm”. Current Geneics. 30:174-180.

38. Faino L., Seidl M.F., Shi-Kunne X., Pauper M., Berg G.C.M., Wittenberg A.H.J., Thomma B.P.H.J. (2017). Transposons passively and actively contribute to evolution of the two-speed genome of a fungal pathogen. Genome Research. 26:1091–1100.

39. Ogasawara H., Obata H., Hata Y., Takahashi S. and Gomi K. (2009). Crawler, a novel Tc1/mariner-type transposable element in *Aspergillus oryzae* transposes under stress conditions. Fungal Geneicst Biology. 46:441-449.

40. Pereira J.F., Almeida A.P.M.M., Cota J., Pamphile J.A. and Silva G.F. (2013). Boto, a class II transposons in *Moniliophthora perniciosa*, is the first representative of the *PIF/Harbinger* superfamily in a phytopathogenic fungus. Microbiology. 159*:*112-125.

41. Chadha S. and Sharma M. (2014). Transposable elements as stress adaptive induce genomic instability in fungal pathogen *Magnaporthe oryzae*. Plos One. 9:e94415.

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

Transposons and Their Application in Plant Pathology

Kobra Hassanpour Reyhani[1], Mahdi Davari[2*]

1- Bitechnology Msc Graduated, Department of Agronomy and plant breeding, Faculty of Agriculture and Natural Resources, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil,Iran
2- Associate Professor of Plant Pathology, Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture and Natural Resources, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, Iran.

mdavari@uma.ac.ir

[Downloaded from journalofbiosafety.ir on 2026-11-27]

[DOR: 20.1001.1.27170632.1398.12.1.3.6]

Abstract

Prokaryote, viruses, and eukaryotes chromosomes contain fragments of DNA that can move and migrate to other parts of the chromosome. This movement is called Transposition and plays an important role in new combination of gene structure. DNA fragments that carry the genes or transposons are the transposable elements and may also called gene mutant agents. Transposons can move to another position of the same chromosome or other chromosomes. Genomic transposable elements are used in Mycology and Plant Pathology in various aspects, including the Cloning of genes effective in pathogenesis (Transposon tagging), or to identify specific races of virulent bacteria, viruses, and fungi in infected plant tissue, study of the evolutionary relationships of fungi, study of population structure and dynamics and epidemiology of fungal pathogenic isolates, in diagnosis of divergent populations and the introduction of transposon-based markers.

Keywords: Transposons, Plant Diseases, Genome, Transposable Elements, Transposons-Based Markers.