

Математичка гимназија

У Београду

МАТУРСКИ РАД ИЗ БИОЛОГИЈЕ

ТРАНСПОЗОНИ

Професор ментор:

Јасмина Стошић

Ученик:

Исидора Комленић IVц

Београд, јун 2025. год.

Садржај

1. Увод	3
2. Откриће транспозона.....	4
3. Поновљени низови ДНК	7
4. Прокариотски транспозони	10
4.1. IS елементи	11
4.2. Композитни транспозони	12
4.3. Комплексни транспозони	12
5. Еукариотски транспозони.....	15
6. ДНК транспозони	17
7. Ретротранспозони	18
7.1. LTR-транспозони	18
7.2. Не-LTR транспозони	19
8. Значај	20
9. Закључак.....	21
Литература	22

1. Увод

Транспозони, звани још и скачући гени, скочигени и мобилни генетички елементи, јесу гени који су директна контрадикција чињеници која је од изузетне важности за све остале гене – чињеници да гени имају фиксни генски локус, односно место на хромозому. Они на различите начине могу да га мењају, што се чинило тако невероватно да је било потребно да три научника на три различита примера покажу њихово постојање да би они били признати.

У овом раду биће описано њихово откриће, а затим и њихова еволуција од прокариота до еукариота и како се они у њима понашају као почетак за њихово разумевање, као и кратак осврт на њихов значај у технологији.

2. Откриће транспозона



Слика 2.1, Барбара Меклинток у својој лабораторији 1947.

Транспозони су први пут признати 1983. када је Барбара Меклинток добила Нобелову награду за њихово откриће. Открила их је заправо 40 година раније, када је у зиму 1944-1945. експериментисала са кукурузом са хромозомским аберацијама. С обзиром на то да је њено откриће било у директној

контрадикцији са дотадашњим веровањем да гени имају фиксни генски локус тј. место на хромозому, оно је било толико револуционарно да се сматрало изолованим случајем. Барбара је добила признање за њено истраживање тек након што се доказало постојање транспозона и у бактерији *E. Coli*.

Барбарино истраживање је изучавало питање: зашто нека зрна кукуруза нису једнобојна (сл. 2.2)? Пре њеног открића, истим питањем се опширно бавио Ролинс Емерсон, који је изнео претпоставку да је узрок жутих односно безбојних зрна са мозаичним тачкама љубичасте или браон боје нестабилна мутација; у неким ћелијама би се десила мутација која би довела до обојеног зрна, а у неким не. Ипак, он није имао даље објашњење за функционисање те „нестабилне мутације“.



Слика 2.2, кукуруз са неравномерном бојом зрна

Још у својим истраживањима цитогенетике из 30-их година 20. века, Б. Меклинток је увидела да је кукуруз идеалан за истраживање генетике, с обзиром на то да је свако зрно на клипу кукуруза настало одвојеном оплодњом, из генетички различитог ембриона. Ту треба напоменути да је клица у зрну кукуруза диплоидна, међутим, алеуронски површински слој од ког зависи боја кукуруза настаје од ендосперма, који је триплоидан захваљујући двоструком оплођењу.

При томе, проучавала је три различита гена на деветом хромозому. Први ген има доминантни С' алел, који инхибира испољавање боје, и рецесивни С алел који дозвољава испољавање боје. Други ген има доминантни Vz алел, који резултира у

љубичастој боји, и рецесивни bz алел који резултира у браон боји. Трећи ген јесте доминантни Ds (дисоцијатор) за који се сматрало да проузрокује лом на деветом хромозому, чије се одсуство третира као рецесивни алел.

Упарила је мушку јединку генотипа C'C'BzBzDsDs и женску јединку генотипа CCbzbz--. Како су ћелије алеуронског слоја триплоидне, оне наслеђују оба хромозома с мајчине стране, чиме је добије генотип C'CCBzbzbz--Ds (сл. 2.3). Присутан је доминантни C' алел, због чега се очекује да ће се добити скроз безбојна зрна. Међутим, резултат је показао да су настала и безбојна зрна и зрна са тачкама или штрафтама у боји. Меклинток је дошла до теорије да је онда био на неки начин инактивиран доминантни C' алел који спречава појаву боје. Разлог за то, она је закључила, јесте да је Ds ген узрок због ког долази до лома на хромозому који инактивира C' (сл. 2.4).



Слика 2.3, илустрација генотипа добијеног потомка



Слика 2.4, илустрација генотипа са инактивираним делом 9. хромозома

Међутим, када је поновила експеримент са различитом женском јединком истог генотипа, добила је комплетно безбојни кукуруз, иако је требало да добије исте резултате. То ју је довело до онога што је назвала Ac/Ds систем. Био је потребан неки ген – активатор, Ac – који омогућава Ds гену да проузрокује лом на хромозому. У првом експерименту, Ac је био присутан у генотипу женке, али у другом није, због чега Ds није успео да инхибира C'.

Са друге стране, открила је да при неким упаривањима, због тог лома хромозома не би настајала љубичаста зрна, односно доминантни алел Bz би био инактивиран. Једино објашњење за то да Ds (онда када је присутан Ac) утиче на два различита

генска локуса у исто време је било да он заправо не проузрокује никакав лом, већ мења своје место на хромозому и врши инсерцију у те генске локусе које инхибира, односно, Ds је скачући ген.

Захваљујући каснијој технологији се показало да је Ac такође транспозон. Ac садржи ген за ензим неопходан за промену положаја тј. транспозазу, а Ds не. Због тога би Ds могао да се помери само уколико је транспозаза већ синтетисана захваљујући гену који Ac поседује. Ds и Ac су чак еволуирали заједно, при чему је Ds у неком тренутку изгубио моћ да се преко њега синтетише транспозаза.

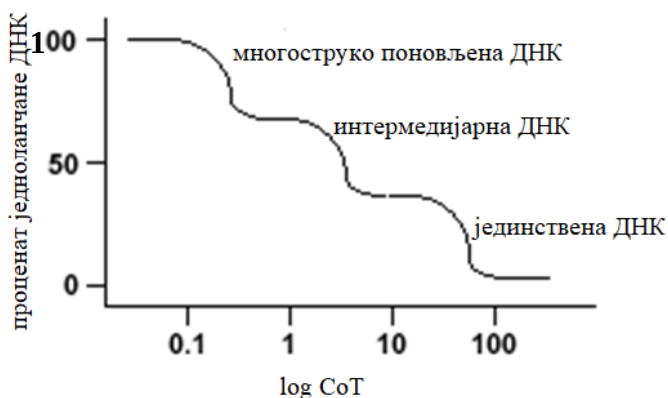
3. Поновљени низови ДНК

Пре детаљније обраде транспозона, била би корисна дигресија како би се разумео контекст у коме они постоје; какав је то тип ДНК, и како сама ДНК функционише? Главна улога ДНК јесте да кодира протеине, чиме омогућава функционисање живог света. Међутим, постоји велика количина ДНК која не кодира такве информације, као што је то 60-их година прошлог века показао Рој Бритен кинетиком ДНК ренатурације.

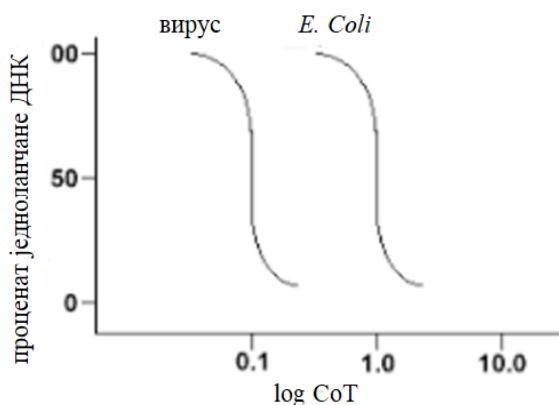
ДНК пацова је била денатурирана, а затим се се посматрао ток ренатурације односно ток обнављања ДНК. Концентрација једног одсечка ДНК била је у директној вези са брзином његове ренатурације. Резултати су били приказани на графику СоТ криве; она представља зависност процента једноланчане ДНК од логаритма СоТ-а, односно умношка

концентрације ДНК са временом потребним да она ренатурише. Издвојила су се три подручја, која су се испоставила да су заједничка за скоро све еукариоте. Она нам заправо говоре да постоје три категорије по броју понављања неког дела ДНК (слика 3.1), односно да ДНК можемо поделити на јединствену ДНК,

многоструко поновљену ДНК и средње поновљену односно интермедијарну ДНК.



Слика 1.1, СоТ крива еукариота



Слика 3.2, СоТ крива прокариота и вируса

Насупрот тим налазима, при проучавању генома бактерија, издвојило се једно главно подручје, које указује на то да мала, компактна ДНК бактерија не садржи скоро уопште понављајућу ДНК, што је случај и са вирусима (слика 3.2).

Једноструко поновљена, уникатна ДНК јесте кодирајућа ДНК на основу које се синтетишу протеини. У људском геному их има само око 1-2% што значи да чак 98-99% људске ДНК спада у понављајућу, која се раније сматрала отпадном (*junk DNA*). Сада се зна да је она кључна за исправно функционисање кодирајуће ДНК.

Битна подела понављајуће ДНК јесте на распршена и тандемска понављања. Распршена понављања подразумевају један део ДНК који се понавља на различитим местима у хромозому, док се тандемска понављања појављују у групама.

Многоструко поновљена ДНК сачињава 10-15% људског генома, а зове се још и сателитска. Део ДНК који се понавља може да буде дужине 5-300 нуклеотида, а број копија је већи од 100 000. Налазе се око центромера, чиме омогућавају спаривање хомологих хромозома у митози и одржавају структуру хромозома. Заједно са минисателитском и микросателитском ДНК чини тандемска понављања.

Минисателитска и микросателитска ДНК спадају у интермедијарну ДНК, а такође заједно чине тандемску ДНК варијабилног броја, скраћено VNTR (*variable number of tandem repeats*). Минисателитска ДНК је дужине 10-60 базних парова, а понавља се 2-100 пута. Може се наћи на више од 1000 локација у људском геному и има велики проценат мутације; има је у теломерама, при чему штити хромозом од скраћивања, и центромерама. Микросателитска ДНК је краћа и мање се понавља: обухвата 1-6 базних парова, а понавља се до 50 пута. Као и минисателитска ДНК, има велики проценат мутације, а може се наћи на више хиљада локација у људском геному. Често се називају и кратка тандемска понављања (STR – *short tandem repeats*), као и једноставна секвентна понављања (SSR – *simple sequences repeats*).

VNTR сегменти су јако битни за генетску анализу. Њихов положај у геному је јединствен за свакога, па баш захављујући њима постоји генетичка идентификација која се користи у форензичким криминалним истрагама. Користе се и у дијагнози рака, генетичком тесту за родитељство, лоцирању гена заслужних за мутације и болести и популационој генетици.

У интермедијарну ДНК спадају и још неке врсте ДНК. Прво, фамилије гена, што су слични гени са малим разликама. Они су настали дупликацијом и на основу њих се

транскрибују фамилије протеина. Затим, гени за синтезу рРНК, иРНК и хистона, и, на крају, скачући гени - транспозони.

Као што се и за остале врсте поновљене ДНК раније сматрало да немају функцију, тако су се током времена откриле и комплексне улоге транспозона у геному. У следећим поглављима биће прво обрађени структура, настанак и функција код прокариота, а затим и код еукариота.

4. Прокариотски транспозони

Бактерије се размножавају асексуално, фисионом деобом. При њој се изврши репликација ДНК и потомак који се добије буде клон. Зато да би имале различити генетски материјал и да би развијале антибиотску резистенцију, бактерије уводе нове гене путем хоризонталне размене. Она се може одиграти на један од три начина:

- Конјугација – преко моста се размењује ДНК између два прокариотска организма;
- Трансдукција – генетски материјал се уноси помоћу вируса;
- Трансформација – генетски материјал се уноси из медијума из спољашње средине.

При томе учествују такозвани покретни генетички елементи (*mobile genetic elements* – MGE). У њих спадају бактериофаги (или једноставније само фаги), тј. вируси који се размножавају унутар бактерија и археа, и плазмиди, односно мале кружне ДНК које се репликују независно од генетског материјала и учествују у конјугацији и трансдукцији.

Међутим, постоји начин за бактерије да достигну генетски диверзитет и без додира са спољашњом средином, а то је преко трећег типа покретних генетичких елемената – транспозона, који променом своје локације у ДНК мењају и сам ДНК запис. За разлику од еукариота чија ДНК садржи велики број понављајућих секвенци и некодирајућих гена, прокариотска ДНК је компактнија и са мањим бројем некодирајућих гена. Због тога и прокариотских транспозона има мање него еукариотских, о којима ће бити речи касније; постоји већа шанса да се убаце у део ДНК који кодира протеине и зато они имају само до десетак транспозона. Прокариотски транспозони могу да се крећу у оквиру геномске ДНК или да се крећу између плаزمиди и генома.

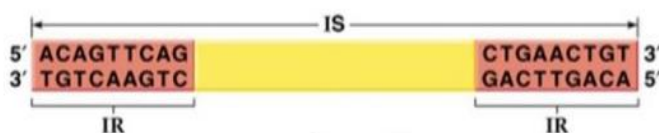
Постоје три главна типа прокариотских транспозона: IS елементи, композитни транспозони, или Tn елементи, и Tn комплекси.

4.1. IS елементи

IS елементи, скраћено од инсерцијске секвенце (*insertion sequences*), су најједноставнији облик прокариотских транспозона. Први пут су откривени при проучавању гена који контролишу процесе у којима се користи галактоза у *E. Coli*. Један систем номенклатуре јесте да се означавају једноставно бројем (IS1, IS2, IS3...), али пошто се од тад открило преко 700 различитих IS елемената уведен је и други систем којим се елемент означава иницијалима бактерије у којој је изолован, нпр. ISRm1 у бактерији *Rhizobium meliloti*.

IS елементи су мале величине и садрже од 750 до 1450 базних парова. Често су неактивни из истог разлога зашто у прокариотима нема много транспозона; већа је шанса да се убаце у кодирајућу ДНК.

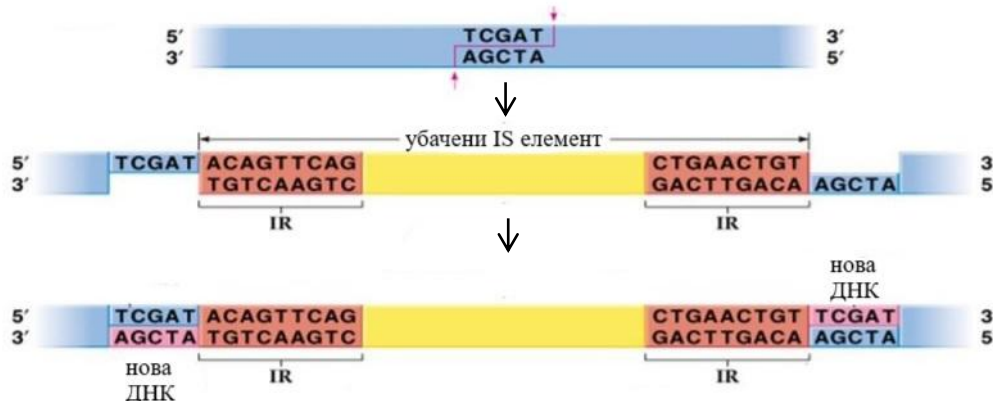
Састоје се из гена за синтезу транспозазе и два обрнута понављања (*inverted repeats*, скраћено IR), величине од 9 до 40 базних парова. То су два низа



Слика 4.1.1, инсерцијска секвенца

нуклеотида који су оријентисани као слика у огледалу, као што је на слици 4.1.1 с леве стране 5'-3' крај ACAGTTCAG, а с десне стране је 3'-5' крај GACTTGACA.

Врши се једноставна још звана и конзервативна транспозиција по принципу „исеци и пренеси“ (*cut and paste*). При њој ензим транспозаза препозна обрнута понављања и исече транспозон на оба краја. Транспозаза затим пренесе транспозон до дела ДНК у који ће се он убацити и поцепа га, а онда убаци транспозон на то место. Како због тога остају неједнаки, степенасти крајеви на убаченој ДНК, она се допуни, чиме се добијају директна понављања, односно понављања која су исто оријентисана (слика 4.1.2).



Слика 4.1.2, процес убацивања IS елемента у ДНК у ДНК

4.2. Композитни транспозони

Након транспозиције, може се десити да два IS елемента окружују кратак део гена, дугачак више хиљада базних парова, што су најчешће гени за антибиотску резистенцију. Те две инсерционе секвенце и ген између се могу кретати као целина и тада чине композитни тј. сложени транспозон, још зван и Tn елемент (слика 4.2.1).

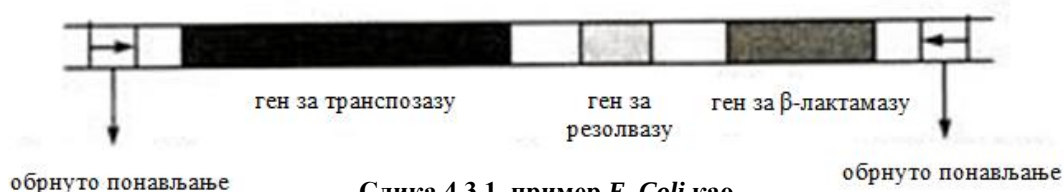


Слика 4.2.1, композитни транспозон

У том случају, обрнута понављања која су у унутрашњости сложеног транспозона и у додиру са геном који се преноси су неактивна. Такође, IS елементи у оквиру једног сложеног транспозона не морају бити идентични; нпр. Tn5 садржи елементе IS50L и IS50R који се разликују за један нуклеотид.

4.3. Комплексни транспозони

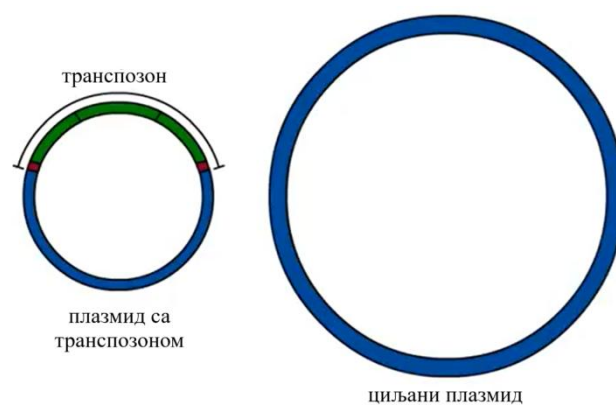
Комплексни транспозони, слично композитним, садрже поред гена неопходних за покретљивост и гене који кодирају додатне информације, међутим иако су на оба краја и даље IR сегменти, они нису део инсерционих секвенци. Нпр. Tn3, који се може наћи у *E. Coli*, као на слици 4.3.1.



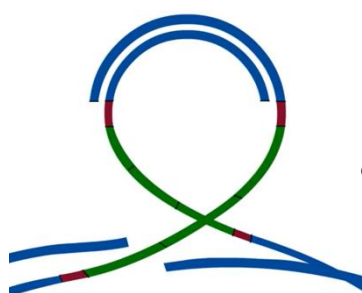
Слика 4.3.1, пример *E. Coli* као комплексни транспозон

Као што се може приметити на слици, Tn3 поред генетског кода за транспозазу садржи и код за β-лактамазу, која је заслужна за резистенцију према пеницилину, као и код за резолвазу. Резолваза је ензим који, заједно са транспозазом, омогућава други тип транспозиције – репликативну транспозицију.

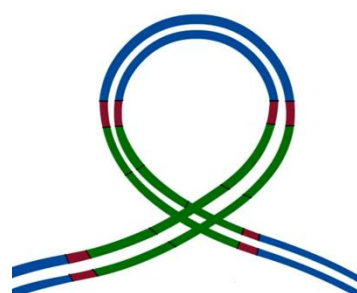
Репликативна транспозиција, нпр. на два плаزمида (слика 4.3.2), се врши у две фазе. Прво, транспозаза поцепља доворски плазмид на оба краја транспозона у два различита нуклеотидна низа, а такође и циљани плазмид. То омогућава транспозази да их споји (слика 4.3.3), након чега се недостајући ДНК допуни, чиме се транспозон реплицира (слика 4.3.4).



Слика 4.3.2, два транспозона који ће извршити репликативну транспозицију

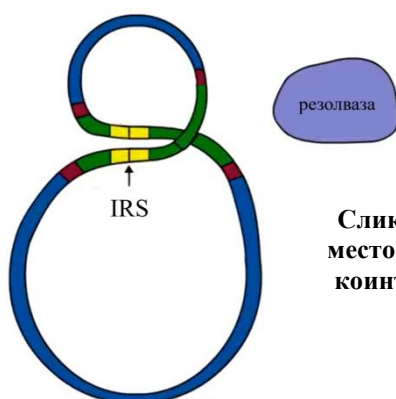


Слика 4.3.3, спајање крајева ДНК

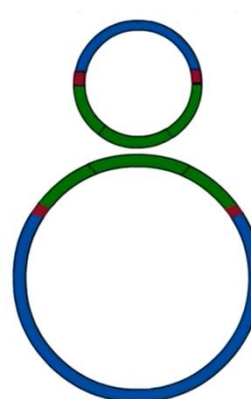


Слика 4.3.4, ДНК након извршене репликације

Резултат спајања се назива коинтеграат. Другу фазу обави резолваза која раскида коинтеграат на специфичним местима (*internal resolution sites* – IRS), као што је означено на слици 4.3.5. Затим се ДНК поново спаја и добијају се првобитни плазмиди, сем што сада оба садрже посматрани транспозон (слика 4.3.6).



Слика 4.3.5, место цепања коинтеграта



Слика 4.3.6, резултат репликативне транспозиције

Међутим, фасцинантно је да комплексни прокариотски транспозони не потичу искључиво од бактерија. Бактериофаг *М_и*, скраћено од речи мутација, може да се понаша и као бактериофаг и као транспозон.

Да би смо разумели како бактериофаг *М_и* функционише, морамо разумети животни циклус бактериофага. Он може да буде литички и лизогени. При литичком животном циклусу, вирус улази у ћелију, разграђује ДНК домаћина, умножава се и затим ослобађа из ћелије или поступно, један по један, или пуцањем ћелије чиме

новонастали вируси излазе у спољашњу средину. При лизогеном животном циклусу, уместо да разграде ДНК домаћина, у њега уграде сопствени генетички материјал. У њему могу да мирују и остани непримећени дуго времена; тиме обезбеђују дугорочније размножавање јер се у неактивном стању размножавају размножавањем ћелије. Када се активира, вирусни генетски материјал се исече из бактеријског генетског материјала и вирус прелази литички животни циклус.

Уколико бактериофаг *Ми* уђе у лизогени животни циклус, он може као и остали вируси да се исече из бактеријске ДНК и пређе у литички циклус. Међутим, он може и да се, након што се изоловао од бактеријске ДНК, врати у њу, али на другу локацију, чиме се испољава његова транспозонска функција.

5. Еукариотски транспозони

Као што прокариотски организми имају транспозоне, тако их имају и еукариотски, само у већем броју и већег диверзитета.

Једна њихова подела је на аутономне и неаутономне. Аутономни могу да се покрећу самостално, док неаутономни могу да се преместе само у присуству другог транспозона. Најчешћа је, додуше, подела по томе на који начин они мењају свој генски локус.

Први тип, односно прва класа, називају се још и ретротранспозони или РНК транспозони и они функционишу по принципу „копирај и пренеси“ (*copy and paste*). Изврши се транскрипција, односно синтетише се РНК, па се онда по тој РНК се синтетише ДНК – изврши се реверзна транскрипција. При томе се генетски материјал умножава.

Други тип, односно друга класа која се зове и ДНК транспозони, функционише по принципу „исеци и пренеси“ (*cut and paste*) као прокариотски IS елементи, или врши транспозицију преко репликације у ком случају се догоди умножавање ДНК, слично као прокариотски комплексни транспозони. У оба случаја се не користи РНК посредник. Дисоцијатор и активатор из експеримента Барбаре Меклинток припадају овој групи.

Однос броја ДНК транспозона према броју ретротранспозона варира од врсте до врсте (график 5.1), као и однос транспозона према остатку генома (график 5.2). Број транспозона није у директној вези са сложеностићу организма, како су транспозони имали своју независну еволуцију. Чак, они утичу на регулацију гена,

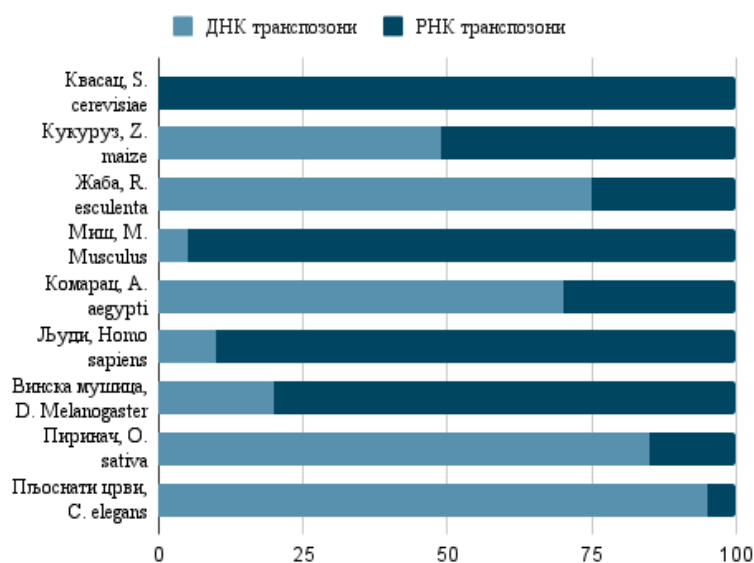


График 5.1, однос броја ДНК транспозона и броја РНК транспозона

еволюцију и генске мутације многих врста. Према налазима једног истраживања из 2015, транспозони су заправо заслужни за диверзитет и еволуцију центромера међу блиским врстама.

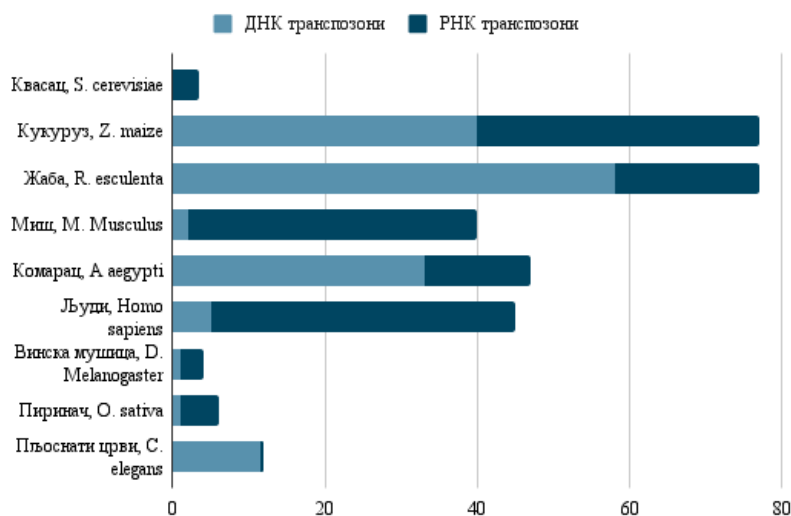


График 5.2, проценат ДНК и РНК транспозона у геному

Транспозони учествују у еволуцији тако што учествују у мешању егзона, односно у стварању нових егзон-интрон секвенци. Индиректни начин јесте тај при ком проузрокују неједнаке

рекомбинације, чиме се егзони премештају у друге гене, а директни тај где се пар транспозона директно пребаци унутар неког интрона, носећи између себе ДНК секвенцу. Још један разлог зашто знамо да су транспозони кључни за биодиверзитет и не спадају у „отпадне гене“ би био то што постоји велика сличност између њихових гена и ензима са генима и ензимима имуног система.

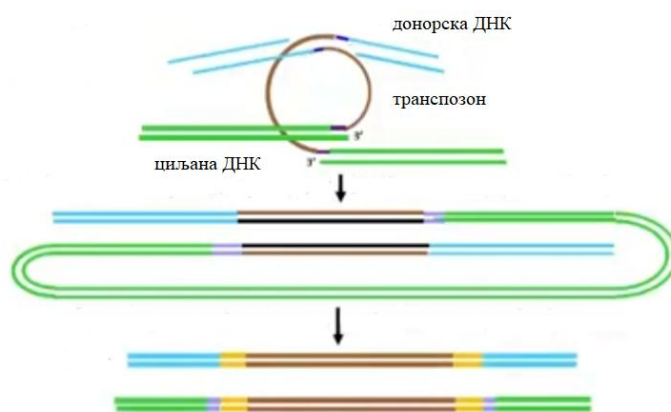
Битно је и напоменути да су се ДНК и РНК транспозони упоредо развијали, при чему имају сличне ензиме. Транспозони се такође појављују у сродним ДНК секвенцама. Неки одређени транспозони, чак, се могу наћи у скоро свим еукариотским организмима.

Такође, протеински омотач ретротранспозона квасца је веома сличан протеинском омотачу ретровируса, што указује на то да су ретровируси можда настали баш од транспозона, о чему ће бити реч у наставку.

6. ДНК транспозони

Као што је већ напоменуто у претходним поглављима, еукариотски транспозони су веома слични прокариотским транспозонима. Они садрже гене потребне за покретљивост окружене обрнутим понављањима, а онда директним понављањима. Исто као и код прокариота, након што транспозаза хидролизом разложи директна понављања, може се десити или конзервативна или репликативна транспозиција.

При конзервативној се транспозон исече из једног дела ДНК и убади у други. При репликативној, транспозон и циљани део ДНК се преклопе и споје уз помоћ транспозазе, формирајући коинтеграт, након чега се деси рекомбинација којом се два дела ДНК одвоје (слика 7.1). У том случају само један део ДНК задржи директна понављања.



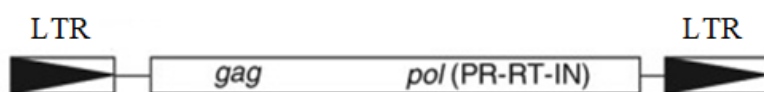
Слика 7.1, приказ репликативне транспозиције; љубичастом је означено место инсерције транспозона у циљаној ДНК

7. Ретротранспозони

Ретротранспозони, захваљујући механизму реверзне транскрипције, могу се наћи у великим количинама у еукариотском геному, нпр. код људи и кукуруза код којих чине око 40% укупног генома. За разлику од еукариотских ДНК транспозона, може се извршити класификација: према структури, могу се поделити на такозване LTR транспозоне и не-LTR транспозоне, а међу не-LTR транспозонима се могу затим разликовати LINE и SINE транспозони.

7.1. LTR-транспозони

LTR-транспозони на оба своја краја имају дугачка директна понављања, по којима су добили име (*long terminal repeats*), а она су дугачка више стотина базних парова. Између се налазе гени који кодирају протеине, у дужини од 5000-7000 базних парова, међу којима се обавезно налазе *gag* и *pol* ген. Док је *gag* ген за синтезу структуре попут вируса која ће инкапсулирати транспозон, *pol* садржи гене за кодирање ензима који омогућавају реверзну транскрипцију: протеазу, реверзну транскриптазу и интегразу. (слика 7.1.1).



Слика 7.1.1, изглед LTR-транспозона, при чему PR означава протеазу, RT реверзну транскриптазу, а IN интегразу.

На основу транспозона се синтетише информациона РНК, међутим након што се изврши транслација потребних протеина, новонастала реверзна транскриптаза синтетише ДНК комплементарну тој иРНК. Протеаза разбија виралну структуру која је настала *gag* геном и циркуларна структура настала спајањем два краја нове ДНК, под деловањем интегразе, се качи на циљну ДНК. ДНК бива степенасто поцепана, тако да се допуњавањем празнина добијају директна понављања са обе стране ретротранспозона.

Како постоји велика сличност између ретровируса и ретротранспозона, постоје многе теорије о њиховом сродству. Главна разлика је у постојању *env* гена (скраћено од *envelope*, срп. омотач) који кодира вирусни омотач захваљујући ком сме да се креће између различитих ћелија. Највеће сличности ретровируса су уочене са Ту3, ретротранспозоном нашеним у квасцу.

7.2. Не-LTR транспозони

Не-LTR ретротранспозони врше транспозицију на исти начин, помоћу реверзне транскриптазе. Главна разлика им је то да LINE и SINE транспозони нису оивичени дугачким терминалним понављањима, тако да уместо њих имају низове нуклеотида на којима не може да се изврши транслација (тзв. UTR крајеви, *untranslated regions*).

LINE и SINE транспозони су своја имена добили по томе што обе класе чине распршени нуклеотидни елементи (*interspersed nucleotide elements*), али могу бити дуги (*long*) и кратки (*short*). LINE транспозони су дугачки више хиљада нуклеотида, тако да садрже све гене потребне да буду покретни, међутим SINE елементи су дугачки само пар стотина нуклеотида. Они зато нису аутономни транспозони и биће активирани само ако неки други аутономни ретротранспозон синтетише неопходне ензиме.

LINE ретротранспозони чине чак 21% људског генома, међутим услед бројних мутација, већина је издељена или, чак иако је у целини, неактивна. Онај проценат који јесте активан спада у LINE-1 класу. Активност те класе се може повезати са многим болестима, као последица или чак узрок; од рака плућа, неуропсихијатријских поремећаја (шизофренија, аутизам, биполарни поремећај, Туретов синдром,...), болести мрежњаче, чак до ковида-19.

8. Значај

Транспозони су још увек у фази истраживања, па ипак већ налазе примене у многим пољима.

Користе се у области генске терапије, која подразумева лечење и превентиву болести путем мењања генетског материјала пацијента. Вектори, односно гени путем којих се доставља терапеутска ДНК међу гене пацијента, су најчешће вирусног порекла, због чега су ефикасни, али доводе до имунолошких компликација. Коришћењем транспозона као вектора се постижу стабилнији и дуготрајнији резултати; иако коришћење невирусних вектора обично ограничава који се гени могу трансферовати, налазе се транспозони који превазилазе ту препреку, нпр. SB (*Sleeping Beauty*), реконструисани транспозон који је некада постојао у рибама.

Специфично, једна веома обећавајућа терапија јесте преусмеравање Т-лимфоцита у виду имунотерапије при лечењу рака. Неки од третмана који показују успех су третмани лимфоцитне леукемије, мијеломоноцитне леукемије, рака дојке и рака жучних водова.

Насупрот томе, транспозони отварају нове могућности у пољопривредној индустрији. Раније су се сматрали својеврсним паразитима због своје особине да насумично врше инсерцију у геном, међутим, научници су успели да развију технологију којом се те инсерције могу контролисати. Транспозони постају алатка управо због особине инсерције која сада више није насумична - прецизним и стабилним инсерцијама геном усева се лако модификује по жељи.

9. Закључак

Револуционарно откриће у пољу генетике које чине транспозони, међутим, је још увек великим делом мистерија. Тек смо на почетку тога да користимо транспозоне у њиховом пуном потенцијалу, као што слично сматрам да је раније могло да се каже за велики део нашег генома – ми смо још увек у процесу откривања нових улога, типова и примена ДНК, а овај рад је само један мали корак ка разумевању потпуне слике.

Литература

1. *Barbara McClintock and the Discovery of Jumping Genes (Transposons)*, Leslie Pray, Kira Zhaurova, 2008.
2. *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)*, Michael F. Antolin, William C. Black IV, 2001.
3. *Horizontal gene transfer*, Alita R. Burmeister, 2015.
4. *Insertion Sequences*, Jacques Mahillon, Michael Chandler, 1998.
5. *Mobile genetic elements: the agents of open source evolution*, Laura S. Frost, Raphael Leplae, Anne O. Summers, Ariane Toussaint, 2005.
6. *Molecular Biology (Second Edition)*, David P. Clark, Nanette J. Pazdernik, 2013.
7. *Non homologous Recombination: Retrotransposons*, Siew Loon Ooi, Jef D. Boeke, 2004.
8. *Retrotransposons and retroviruses: analysis of the envelope gene*, E. Lerat, 1999.
9. *Transposons for gene therapy!*, Zoltan Ivics, Zsuzsanna Izsvak, 2006.
10. *Transposons: Moving Forward from Preclinical Studies to Clinical Trials*, Jaitip Tipanee, Thierry VandenDriessche, Marinee K. Chuah
11. *Transposons: The Jumping Genes*, Leslie Pray, 2008.
12. *Transposons play an important role in the evolution and diversification of centromeres among closely related species*, Dongying Gao, Ning Jiang, Rod A. Wing, Jiming Jiang, Scott A. Jackson, 2015.