

Elementos transponíveis em Eucariotos e Procariontos

Profa. Dra. Chirlei Glienke

BIOGEMM-UFPR

GS Treinamentos e Consultoria

Elementos Transponíveis (TEs)

- Descobertos na década de 40: McClintock, B. The origin and behavior of mutable loci in maize. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 1950, 36, 344–355
- TEs estão presentes praticamente em qualquer genoma procariótico e eucariótico
- Apesar de abundante nos genomas, poucos TEs mantém a mobilidade
- TEs podem ser autônomos (codificam enzimas de transposição) ou não autônomos

Elementos transponíveis (TEs)

- Porção significativa de muitos genomas eucarióticos e associados com aumento no tamanho de um genoma sem aumento do conteúdo gênico

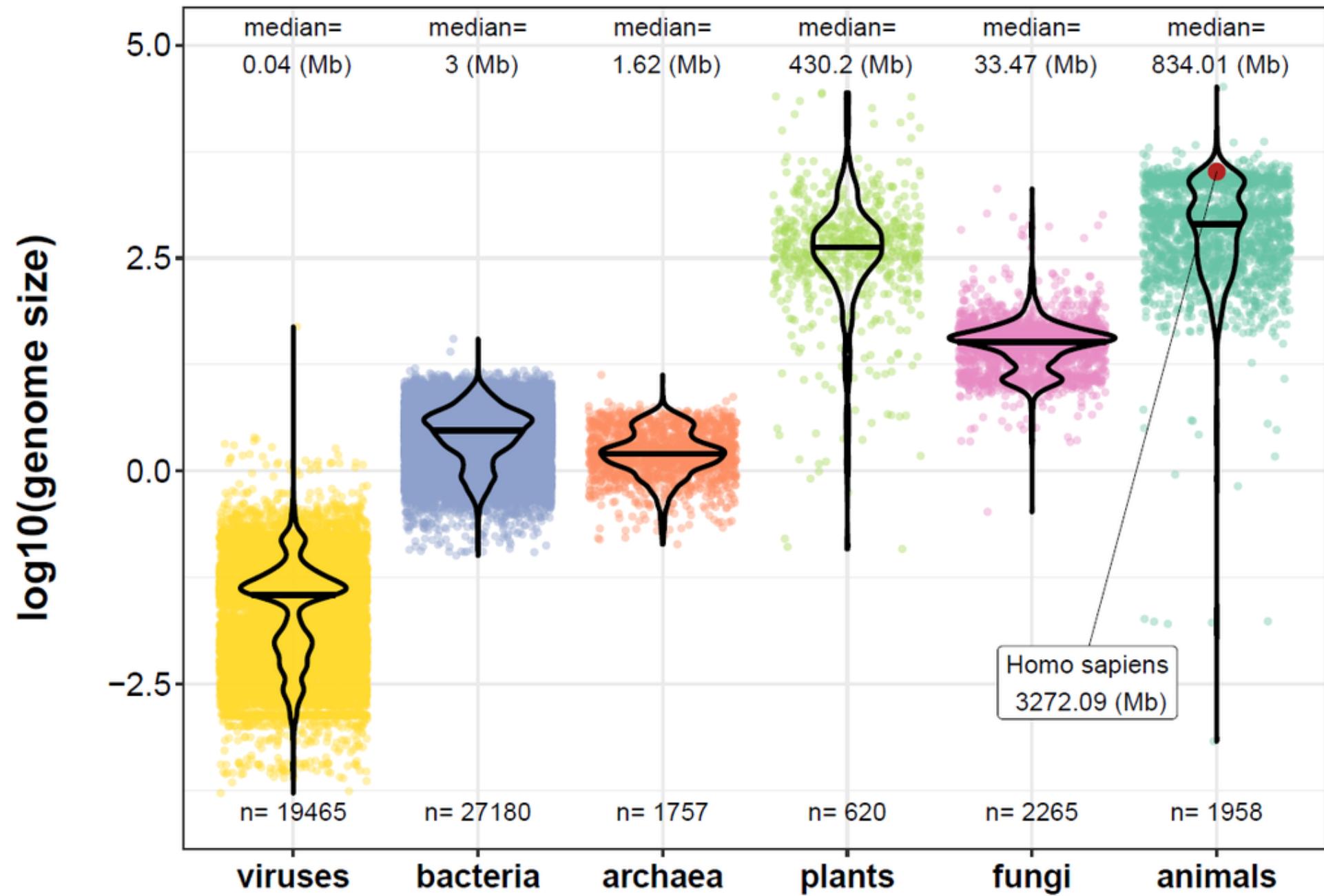


Table 1 | Genome and lifestyle characteristics of different fungal plant pathogens

Species (isolate)	Isolate-specific host	Species-specific host	Lifestyle	Reproduction	Genome size (Mb)*	% Repetitive sequence*	Genome features linked to pathogenicity‡	Refs
<i>Sporisorium scitamineum</i> (Sscl8)	Sugar cane	Sugar cane	Biotroph	Sexual	20	6.7	Repeat-rich gene clusters that encode effector candidates	48
<i>Ustilago maydis</i> (521)	Maize	Maize	Biotroph	Sexual	20	6.7	Repeat-rich gene clusters that encode effector candidates	48, 66
<i>Microbotryum lychnidis-dioicae</i> (p1A1 Lamole)	Red campion	Red campion	Biotroph	Sexual	33	14	Repeat-rich gene clusters that encode effector candidates	103, 104
<i>Melampsora larici-populina</i> (98AG31)	Poplar and larch	Poplar and larch	Biotroph	Sexual and asexual	101	45	ND#	73
<i>Puccinia graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> (CDL75-36-700-3, race SCCL)	Wheat	Wheat and barley	Biotroph	Sexual and asexual	89	45	Highly polymorphic effector candidates	73
<i>Zymoseptoria tritici</i> (IPO323)	Wheat	Wheat	Hemi-biotroph	Sexual and asexual	40	<ul style="list-style-type: none"> • 18.6 (genome mean) • 16.6 (core) • 33.6 (accessory) 	<ul style="list-style-type: none"> • Orphan regions are enriched in <i>in planta</i>-expressed genes • Possible function of accessory chromosomes in virulence 	45, 57, 58
<i>Leptosphaeria biglobosa</i> 'canadensis' (J154)	Mustard	Crucifers	Necrotroph	Sexual and asexual	32	3.9	ND#	71
<i>Leptosphaeria maculans</i> 'brassicae' (v23.1.3)	Oilseed rape	Crucifers	Hemi-biotroph	Sexual and asexual	45	35.5 (99.8% of all repeats located in AT-isochores)	<ul style="list-style-type: none"> • Enrichment of effector candidates and chromatin-mediated effector candidate regulation in AT isochores • Conditionally dispensable chromosome contains avirulence-encoding gene 	29, 60

Table 1 | Genome and lifestyle characteristics of different fungal plant pathogens

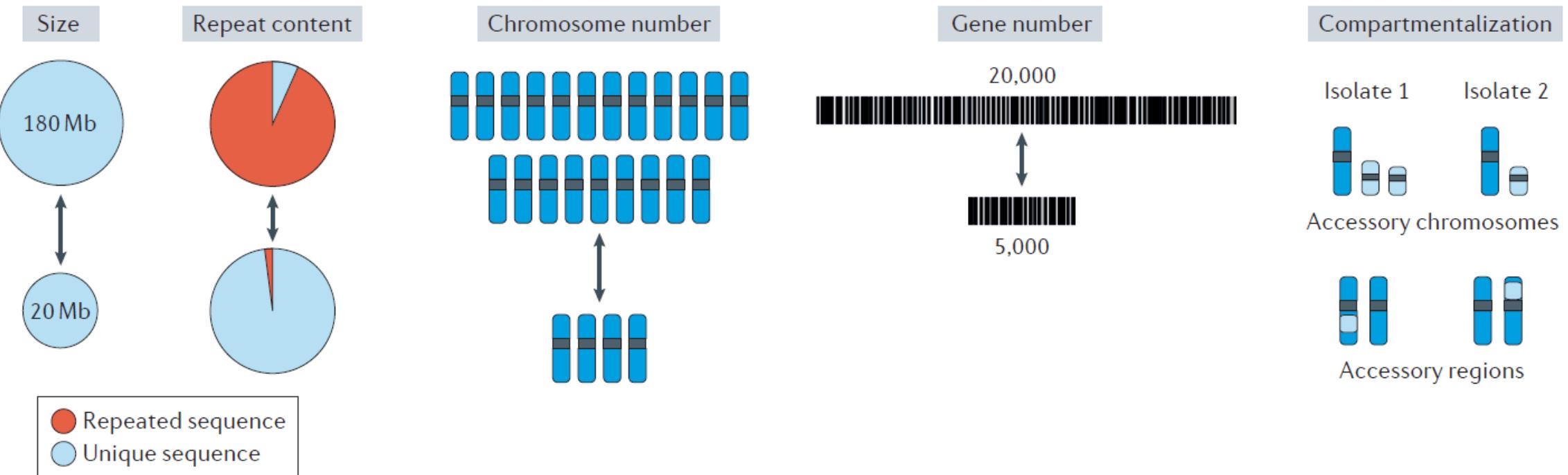
Species (isolate)	Isolate-specific host	Species-specific host	Lifestyle	Reproduction	Genome size (Mb)*	% Repetitive sequence*	Genome features linked to pathogenicity [‡]	Refs
<i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> (96224)	Wheat	Various	Biotroph	Sexual and asexual	180	90	Presence and/or absence of polymorphisms of candidate effectors	140, 141
<i>Blumeria graminis</i> f. sp. <i>hordei</i> (DH14)	Barley	Various	Biotroph	Sexual and asexual	120	64	Repeat-rich accessory regions that encode infection-specific transcribed genes	142
<i>Magnaporthe oryzae</i> (70-15)	Rice	Various crops and wild grasses	Hemi-biotroph	Sexual and asexual	41	10	Highly polymorphic effector candidates and translocations of effector genes	22, 143
<i>Ophiostoma novo-ulmi</i> (H327)	Elm	Elm	Necrotroph	Sexual and asexual	32	3.4	ND [#]	144
<i>Verticillium dahliae</i> (VdLs17)	Lettuce	Various	Necrotroph	Asexual	37	12	Enrichment of <i>in planta</i> -expressed effector candidates in LS [#] regions	16, 44
<i>Fusarium solani</i> /Nectria haematococca MPVI (77-13-4)	Pea	Various	Hemi-biotroph	Sexual and asexual	54	• <5 (core) • >10–25 (supernumerary)	LS chromosomes confer host specificity and virulence	46
<i>Fusarium graminearum</i> (PH-1)	Wheat	Wheat and barley	Hemi-biotroph	Sexual and asexual	36	<3	Enrichment of <i>in planta</i> -expressed and species-specific genes in regions of high SNP [#] density	145
<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i> (4287)	Tomato	Various	Hemi-biotroph	Asexual	60	28 (~74% of TE [#] located on LS [#] chromosomes)	LS chromosomes confer host specificity and virulence	43

LS, lineage-specific; ND, no data; TEs, transposable elements. *Genome size and repeat content refer to the respective reference isolate. Isolate-specific hosts refer to the host plant from which the reference isolate was collected. In some cases, other isolates of the same species infect other hosts. [‡]Genome characteristics have been inferred from comparative genomics analyses.

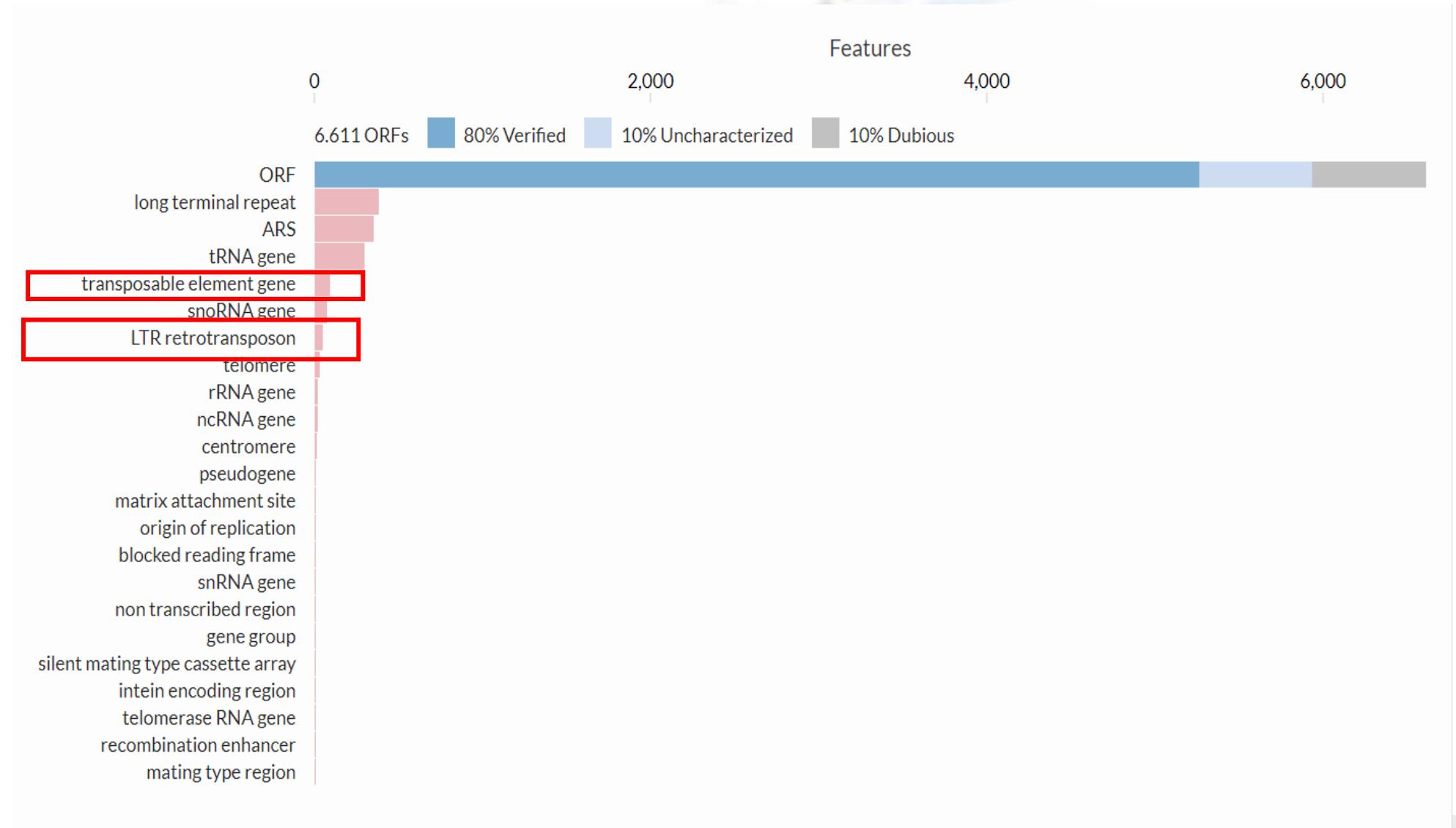
Genomas de fungos fitopatogênicos

Variação em tamanho de genoma, sequências repetitivas, número de cromossomos, número de genes e compatimentalização

a Fungal plant pathogen genomes are highly diverse



Saccharomyces cerevisiae Genome Snapshot



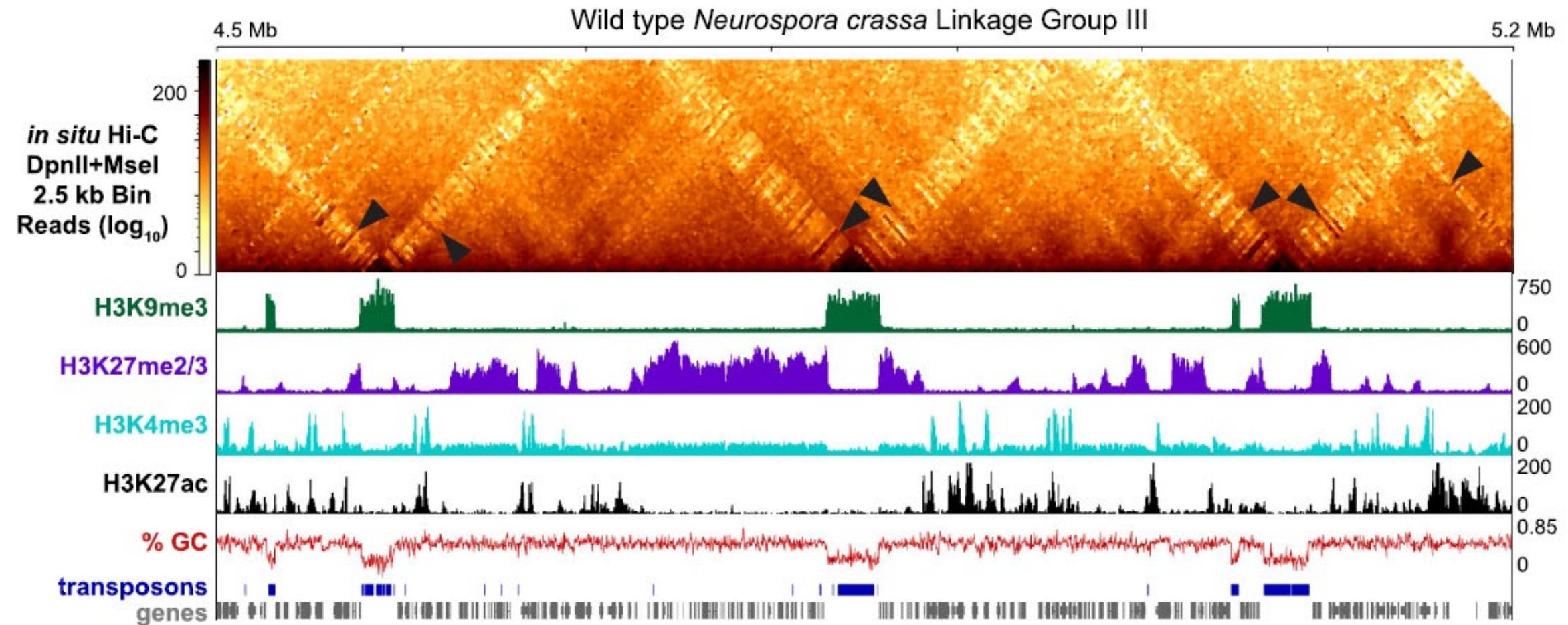


Figure 1. Chromatin profile and evidence for cross-compartment (heterochromatic–euchromatic) contacts in *N. crassa*. Histone post-translational modifications [both activating (H3K4me3 and H3K27ac) and repressive (H3K9me3 and H3K27me2/3)] demarcate the chromatin of *N. crassa*. Regions of the *N. crassa* genome that contain numerous transposon relicts are often rich in adenine/thymine base pairs (AT-rich) and devoid of genes.

Elementos transponíveis (TEs)

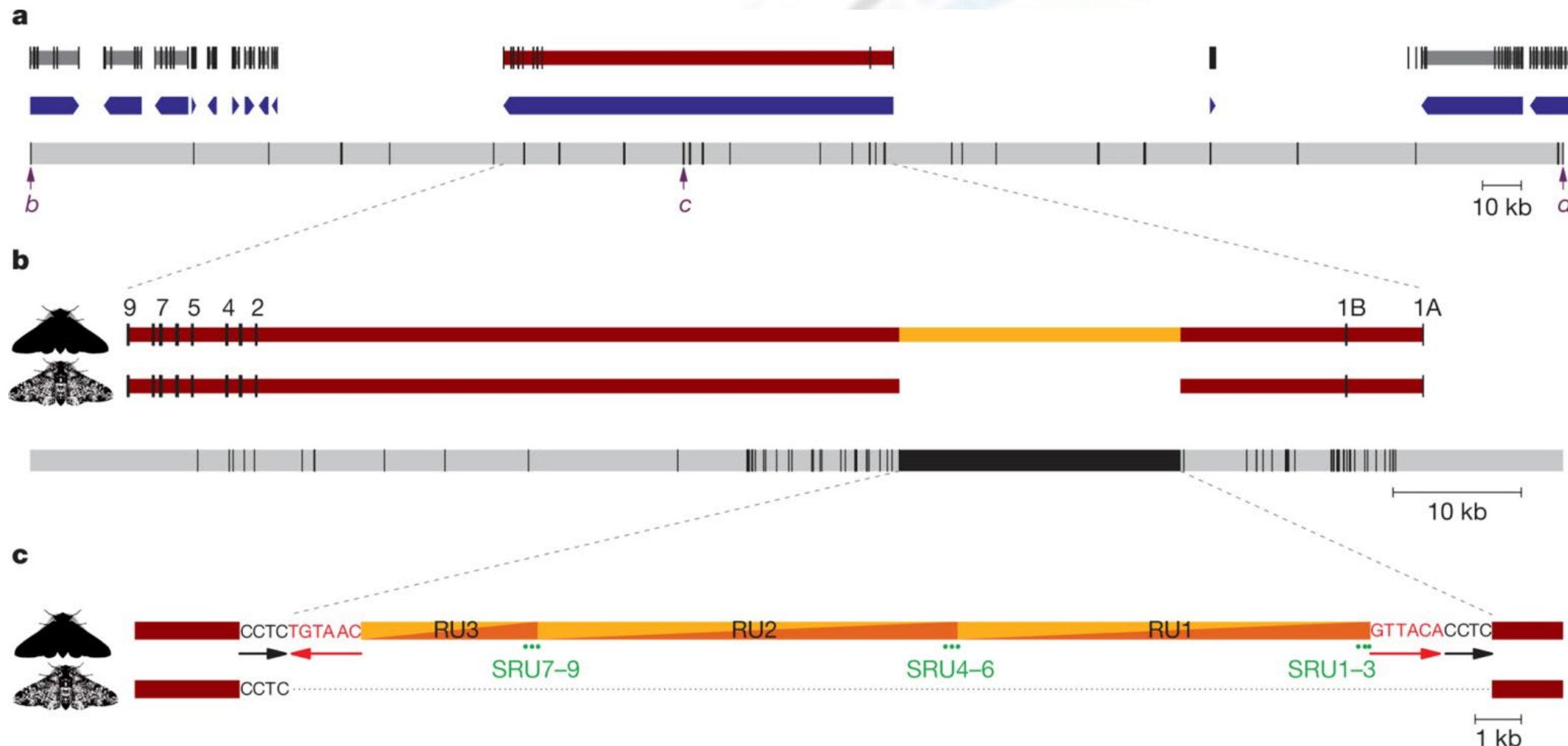
- Fontes de variabilidade - mutações insercionais:
- TEs – fonte da maioria das mutações espontâneas em *Drosophila* em condições laboratoriais
- Mutações pode ter valor adaptativo em mudanças nas condições ambientais
- inserção de TE em uma região gênica:
 - Provavelmente irá levar à interrupção e perda de função
 - Geralmente inserções gênicas são confinadas a íntrons e UTRs
 - Importante: Inserções em regiões regulatórias podem ter um forte potencial adaptativo e muitas vezes remodelar redes reguladoras de genes
 - TEs em genomas eucarióticos: a maioria das inserções TE é seletivamente neutra ou levemente deletéria
 - algumas inserções prejudicam a função gênica de hospedeiros ou induzem rearranjos cromossômicos deletérios - sujeitos à seleção negativa
 - uma fração muito menor: significado adaptativo e sujeito a seleção positiva

<https://www.jove.com/science-education/11571/dna-only-transposons>

O famoso
exemplo das
mariposas

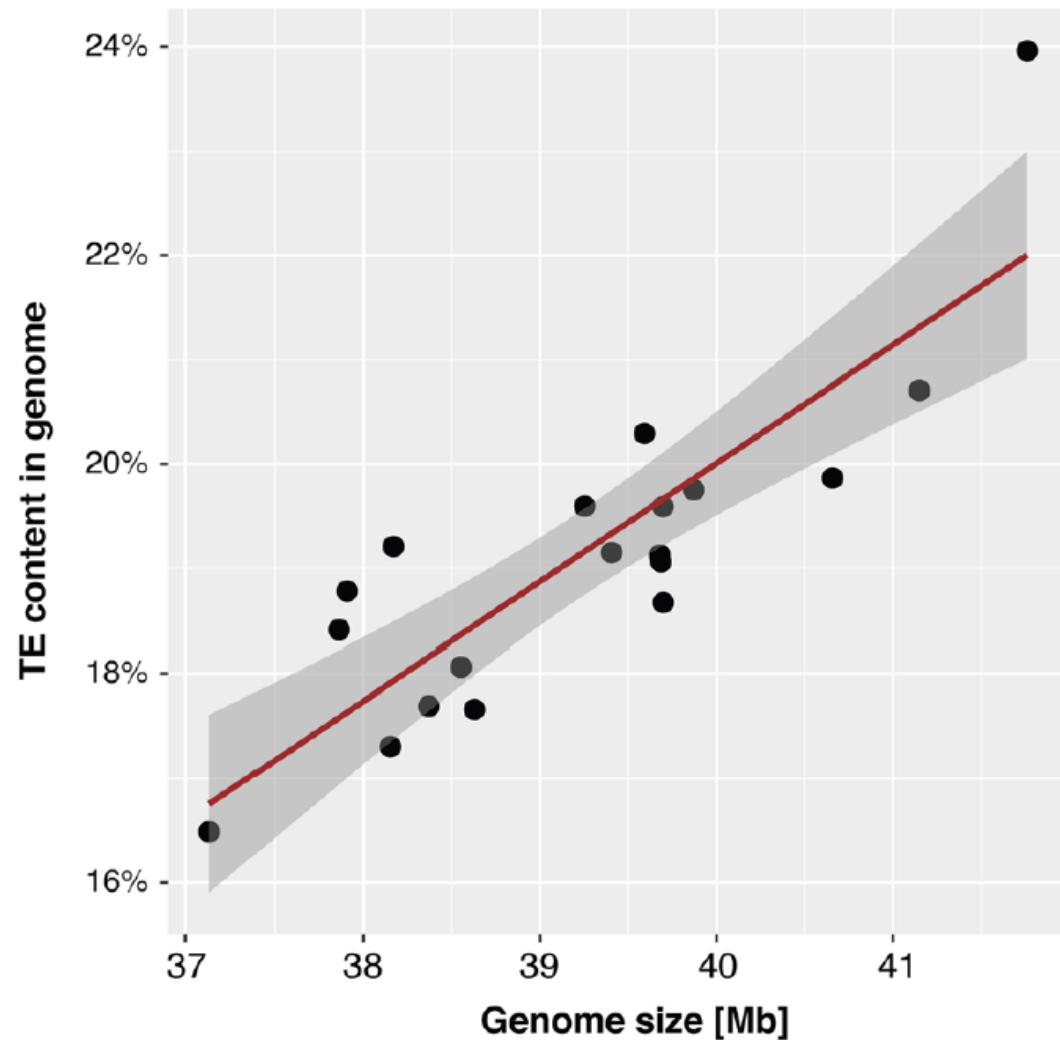


A região candidata à ‘carbonaria’ e a posição e estrutura da mutação ‘carbonaria’



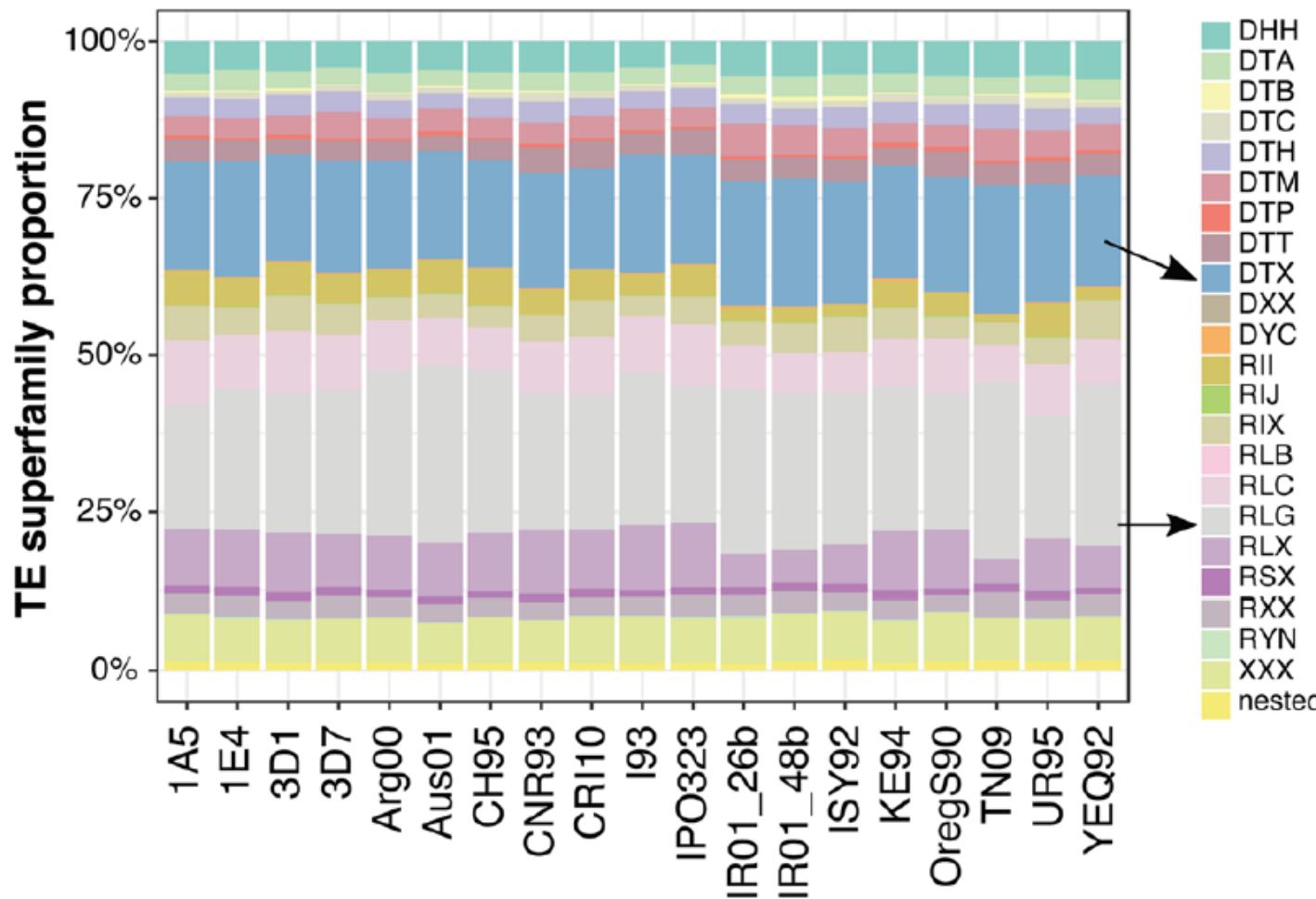
Elementos transponíveis (TEs) e variação de tamanho do genoma em *Zymoseptoria tritici*

A



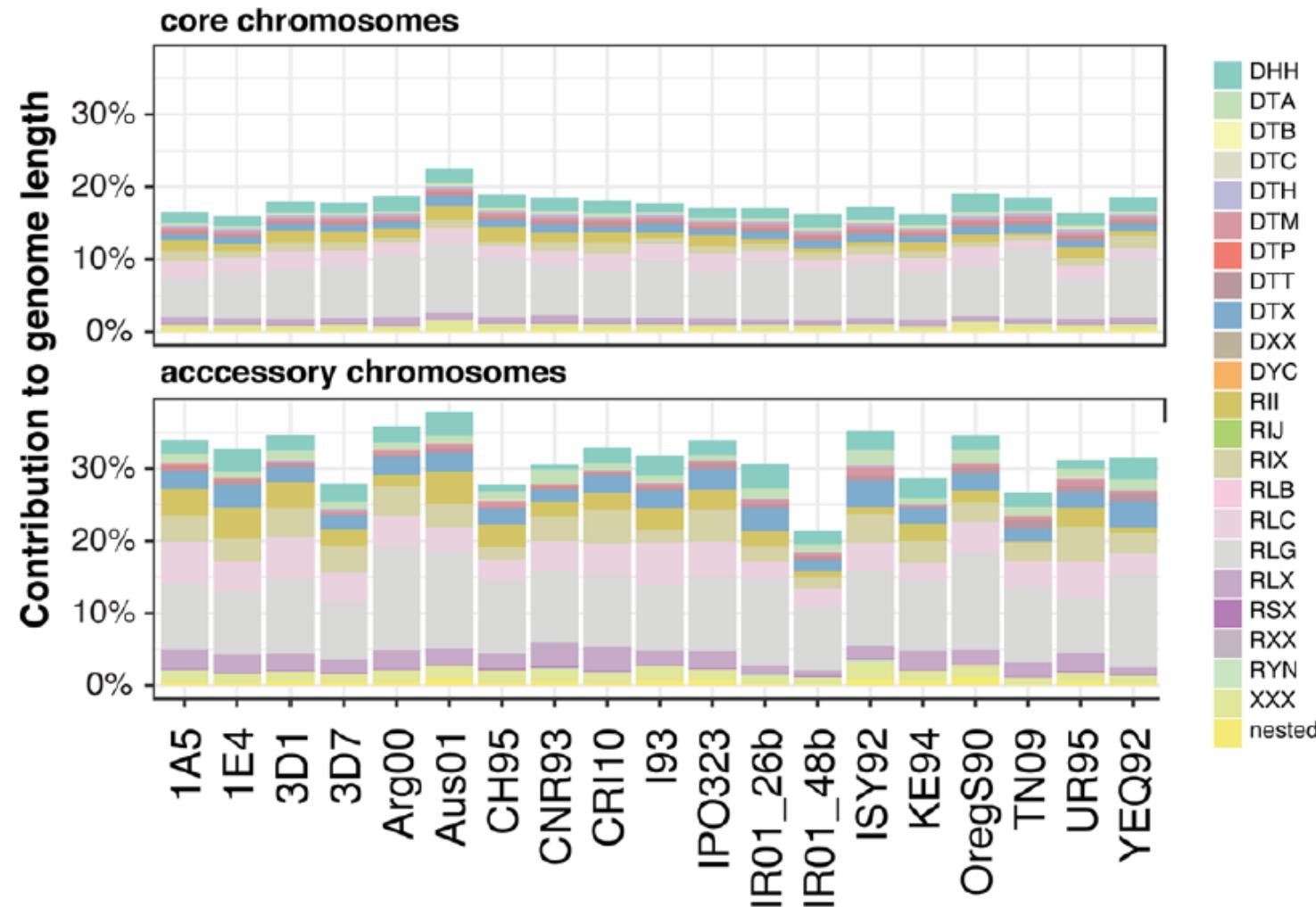
Contribuição de TEs (%) para o tamanho total do genoma nos 19 isolados

Elementos transponíveis (TEs) e variação de tamanho do genoma em *Zymoseptoria tritici*



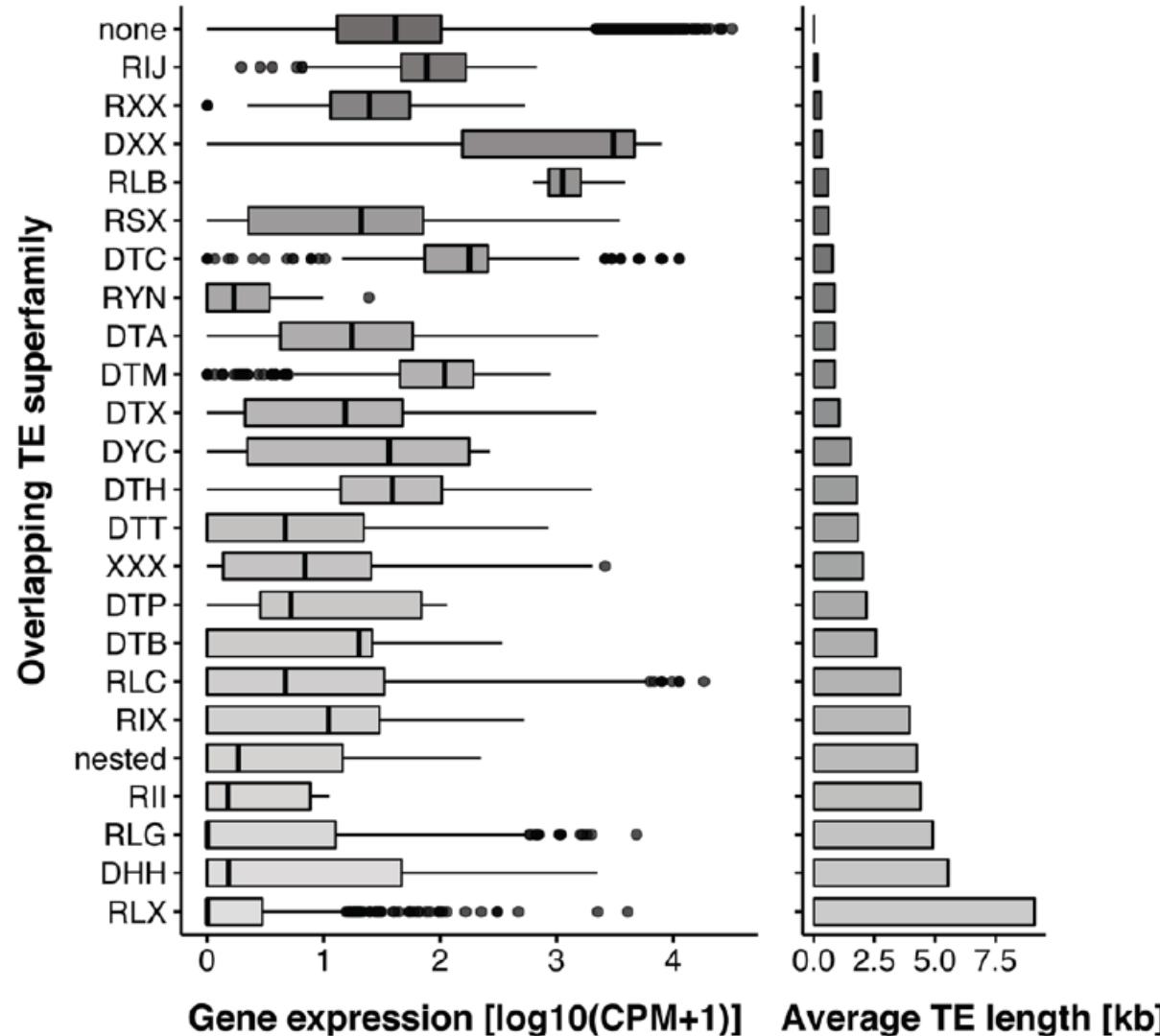
Frequência relativa
das 23
superfamílias de
TEs em todos os
genomas

Elementos transponíveis (TEs) e variação de tamanho do genoma em *Zymoseptoria tritici*



Contribuição de
Superfamílias de TEs ao
tamanho do genoma
central e acessório nos
19 isolados

Elementos transponíveis (TEs) e variação de tamanho do genoma em *Zymoseptoria tritici*

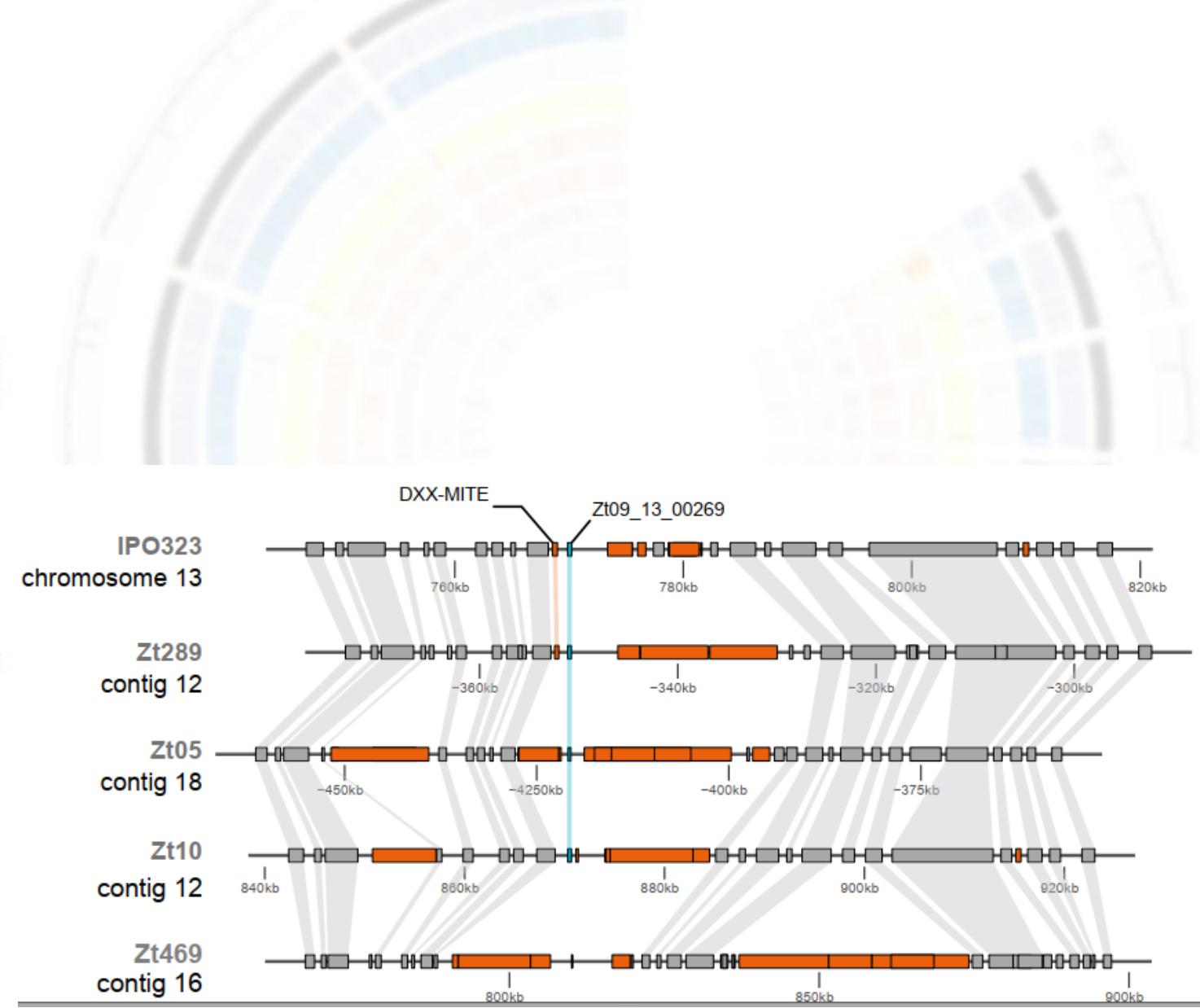
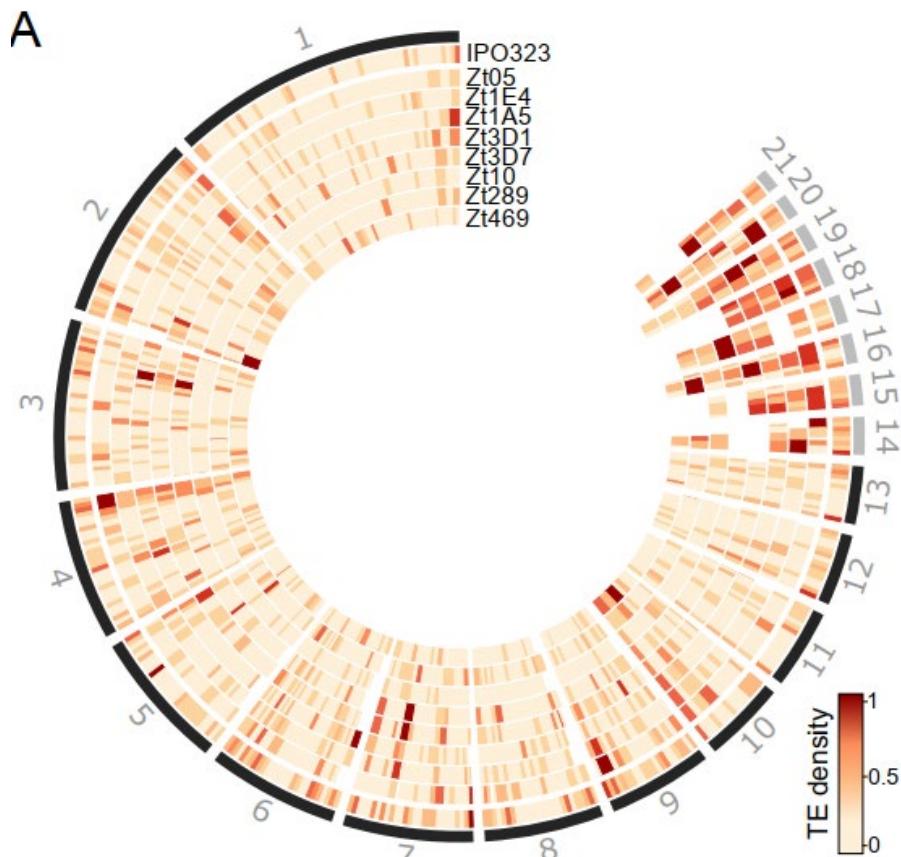


Expressão de genes afetados por inserções de TE (agrupados por superfamílias) e o comprimento TE médio no genoma

Diferentes superfamílias TE têm efeitos contrastantes na expressão gênica, com TEs mais longos tendo mais efeitos drásticos

Genes com um TE inserido têm níveis de expressão mais baixos (\log_{10} CPM ~ 1,7 vezes) e um coeficiente de variação mais alto (\log_{10} CPM ~ 2 vezes) em comparação com genes sem um TE inserido

Em *Zymoseptoria* existe grande quantidade de TEs nos genomas, e estão associados com a compartimentalização e localizados próximo à gene codificantes de efetores

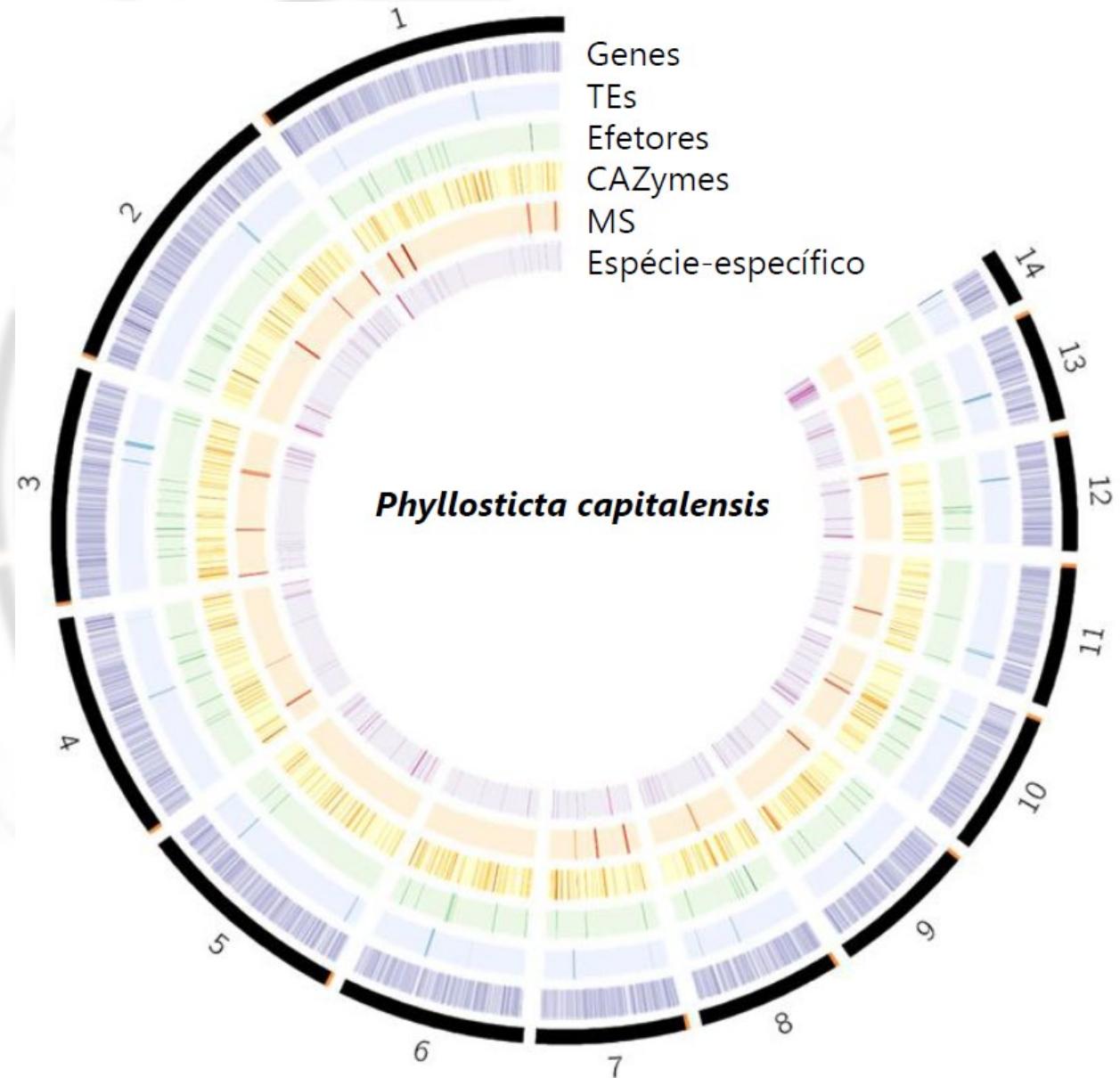


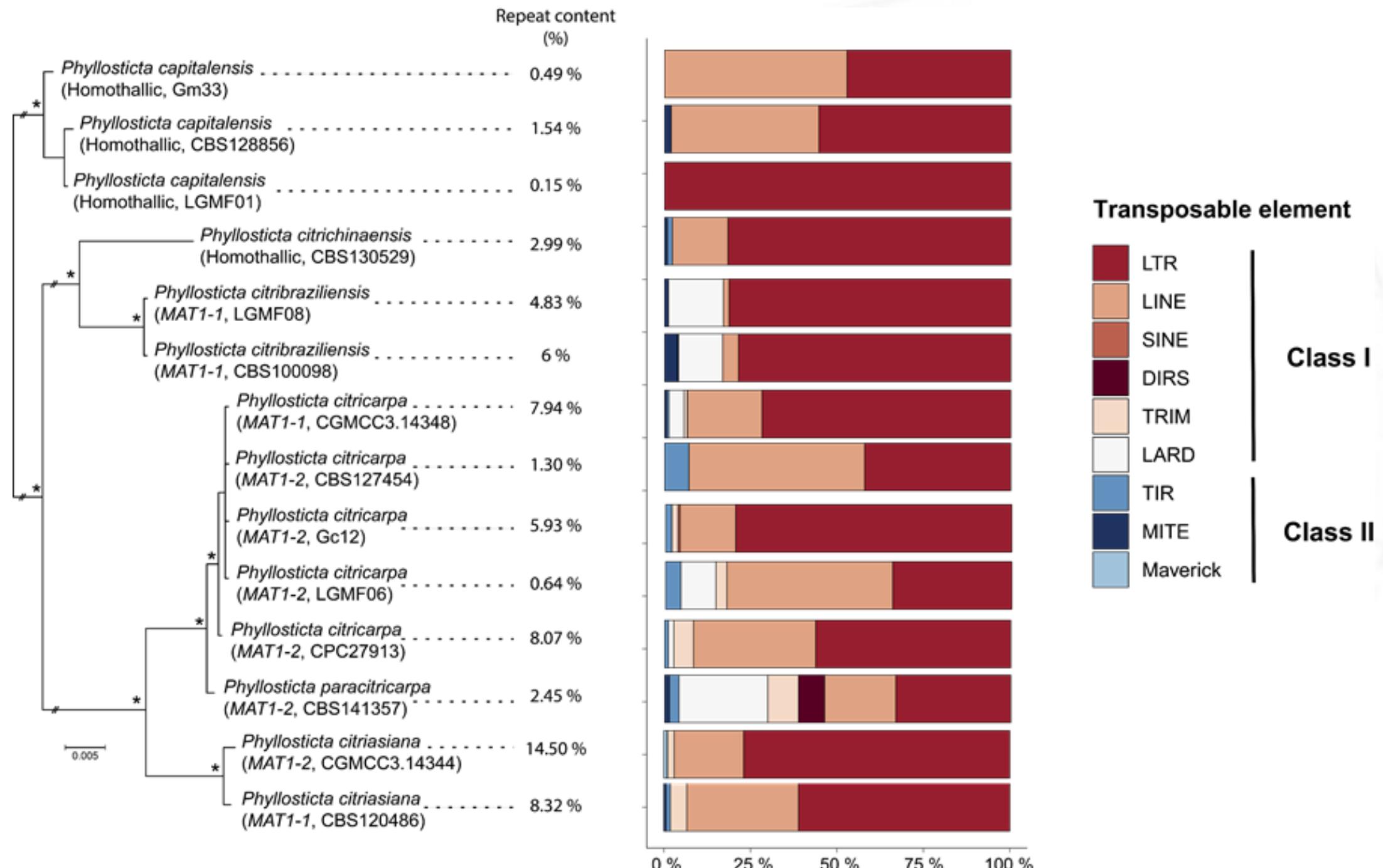
Elementos transponíveis (TEs)

- Frequentemente associados à genes de patogenicidade e interação com hospedeiros
 - Evolução de famílias de TEs dentro de genomas
 - Distribuição intragenômica de inserções TE
 - Número total de TEs ocupando uma fração de um determinado genoma

Em espécies de *Phyllosticta*

- Baixa quantidade de TEs
- Mecanismos de defesa - RIP





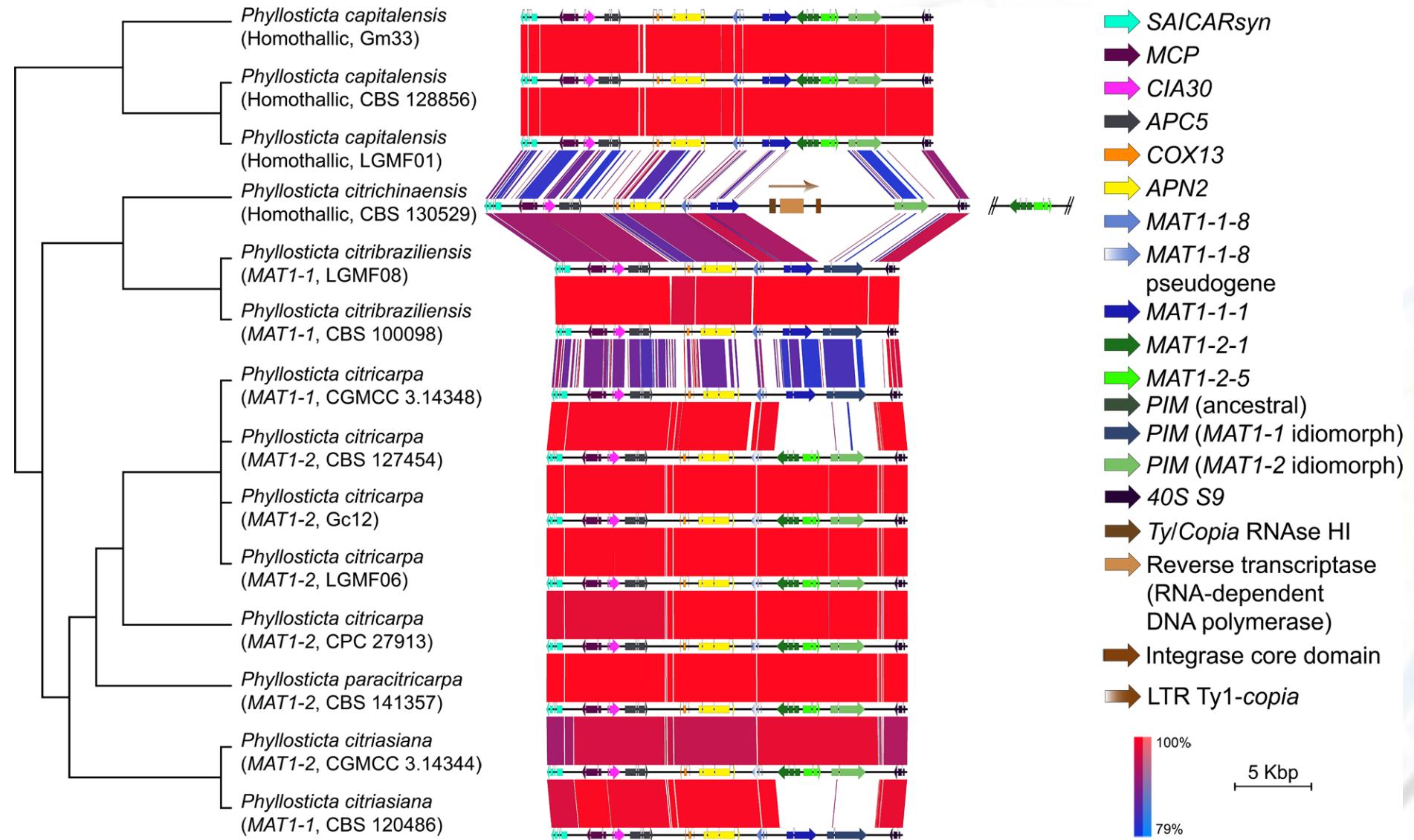
Genome and strain information of *Phyllosticta* spp. evaluated in this study.

Species	Strain ^a	Host	Origin	Thallism	Mating-type	Mating-locus location	Genome size (bp)	Contigs	N50	L50	GC content	Repeat content	Predicted genes	BUSCO ^b	Assembly
<i>P. capitalensis</i>	CBS 128856	<i>Stanhopea</i> sp.	Brazil	Homothallic	Both	Scaffold 10	32,461,131	14	2,860,346	5	54.58%	1.54%	9977	97.9%	(Guarnaccia et al., 2019)
	Gm33	<i>Citrus sinensis</i>	USA	Homothallic	Both	Contigs 513 and 1011	32,454,403	1341	51,729	184	54.56%	0.49%	10,183	94.4%	(Wang et al., 2016)
	LGMF 01	<i>Citrus latifolia</i> (leaf)	Brazil	Homothallic	Both	Contig 24	32,606,250	231	1,366,738	9	54.48%	0.15%	9953	98%	This study
<i>P. citriasiiana</i>	CBS 120486	<i>Citrus maxima</i> (fruit)	Thailand	Heterothallic	MAT1-1	Scaffold 34	32,696,106	133	807,147	14	51.56%	8.32%	9282	98.1%	(Guarnaccia et al., 2019)
	CGMCC 3.14344	<i>Citrus</i> sp.	China	Heterothallic	MAT1-2	Unitig 22	34,225,214	92	968,885	10	51.42%	14.50%	9291	97.9%	(Wang et al., 2020)
<i>P. citribraziliensis</i>	CBS 100098	<i>Citrus</i> sp. (leaf)	Brazil	Heterothallic	MAT1-1	Scaffold 7	31,670,975	32	1,720,616	7	54.17%	6%	9574	98%	(Guarnaccia et al., 2019)
<i>P. citricarpa</i>	LGMF 08	<i>Citrus</i> sp. (leaf)	Brazil	Heterothallic	MAT1-1	Contig 61	31,002,620	563	263,424	40	54.34%	4.83%	9941	97.9%	This study
	CBS 127454	<i>Citrus limon</i>	Australia	Heterothallic	MAT1-2	Scaffold 46	28,952,665	152	440,231	23	54.60%	1.30%	9108	96.1%	(Guarnaccia et al., 2019)
	CPC 27913	<i>Citrus sinensis</i> (leaf litter)	Malta	Heterothallic	MAT1-2	Scaffold 20	32,267,666	82	900,945	13	52.56%	8.07%	9352	97.6%	(Guarnaccia et al., 2019)
	Gc 12	<i>Citrus sinensis</i>	USA	Heterothallic	MAT1-2	Contigs 1345, 2477, 3787	31,127,197	5748	21,637	411	53.05%	5.93%	9472	94.5%	(Wang et al., 2016)
	CGMCC 3.14348	N/A	China	Heterothallic	MAT1-1	Contigs 4070 and 4071	32,007,210	6716	11,522	811	52.57%	7.94%	9768	87.5%	GenBank Assembly: GCA_000382785.1
<i>P. citrichinaensis</i>	LGMF 06	<i>Citrus sinensis</i>	Brazil	Heterothallic	MAT1-2	Contig 51	32,021,677	354	421,474	28	52.68%	0.64%	11,217	97.8%	This study
	CBS 130529	<i>Citrus maxima</i> (leaf)	China	Homothallic	Both	Scaffolds 6 and 9	29,162,704	25	2,710,567	4	55.07%	2.99%	9131	97.5%	(Guarnaccia et al., 2019)
<i>P. paracitricarpa</i>	CBS 141357	<i>Citrus limon</i> (leaf litter)	Greece	Heterothallic	MAT1-2	Scaffold 48	29,529,839	134	510,184	23	54.35%	2.45%	9083	96.2%	(Guarnaccia et al., 2019)

N/A: not available or not applicable to the present study.

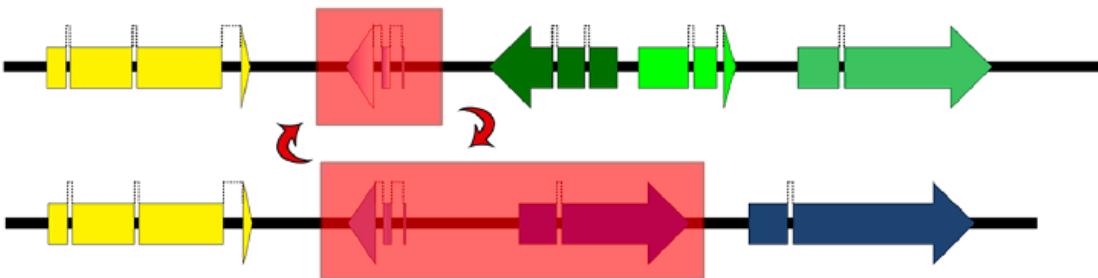
^a Type strains included in the analysis are indicated in **bold**. Culture collection abbreviations: CBS = Westerdijk Fungal Biodiversity Institute, Utrecht, Netherlands; CPC = Collection of Pedro W. Crous, held at the Westerdijk Fungal Biodiversity Institute; CGMCC = China General Microbiological Culture Collection Center, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China; LGMF = Laboratório de Bioprospecção e Genética Molecular de Microrganismos, Universidade Federal do Paraná, Paraná, Brazil.

^b BUSCO completeness assessed with the Pezizomycotina dataset.

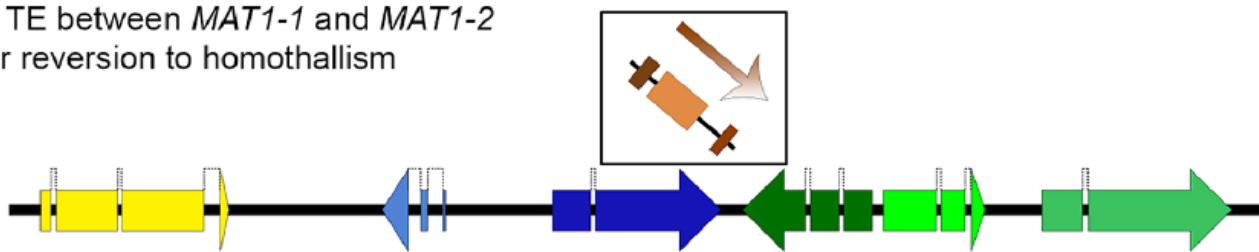


Mating-type locus rearrangements and shifts in thallism states in *Citrus*-associated *Phyllosticta* species
Fungal Genetics and Biology 144 (2020) 103444

Step 01: Unequal recombination between the MAT1-1-8 gene and MAT1-1-8 pseudogene in *MAT1-1* and *MAT1-2* strains and reversion to homothallism



Step 02: Insertion of a TE between *MAT1-1* and *MAT1-2* idiomorphs after reversion to homothallism



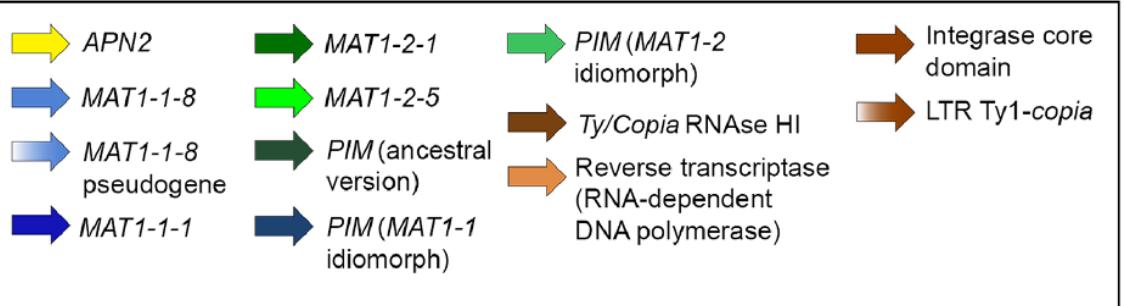
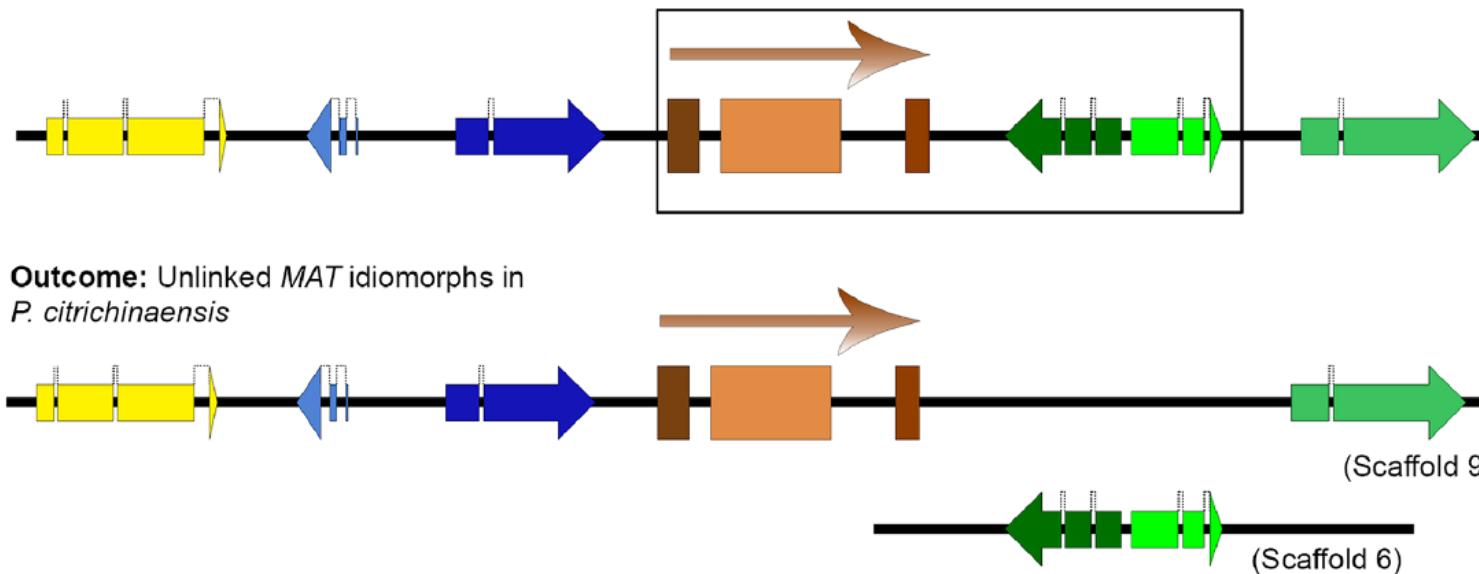
Representação esquemática da remodelação mediada por TE em *Phyllosticta citrichinaensis*

- (1) Recombinação Desigual entre o gene MAT1-1-8 nas linhagens MAT1-1 e o pseudogene MAT1-1-8 nas linhagens MAT1-2, resultando em uma reversão ao homotalismo
- (2) Inserção de um TE entre Idiomorfos MAT1-1 e MAT1-2, na cepa homotálica reversa
- (3) A mobilização do idiomorfo MAT1-2

APN2	MAT1-2-1	PIM(MAT1-2 idiomorph)	Integrase core domain
MAT1-1-8	MAT1-2-5	Ty/Copia RNase HI	LTR Ty1-copia
MAT1-1-8 pseudogene	PIM(ancestral version)	Reverse transcriptase (RNA-dependent DNA polymerase)	
MAT1-1-1	PIM(MAT1-1 idiomorph)		

Step 03: Mobilization of MAT1-2 idiomorph either by:

- Recombination of the TE in mating-type locus with a TE in different genomic location
- Tranposition of the TE in the mating-type locus to a different genomic location



Representação esquemática da remodelação mediada por TE em *Phyllosticta citrichinaensis*

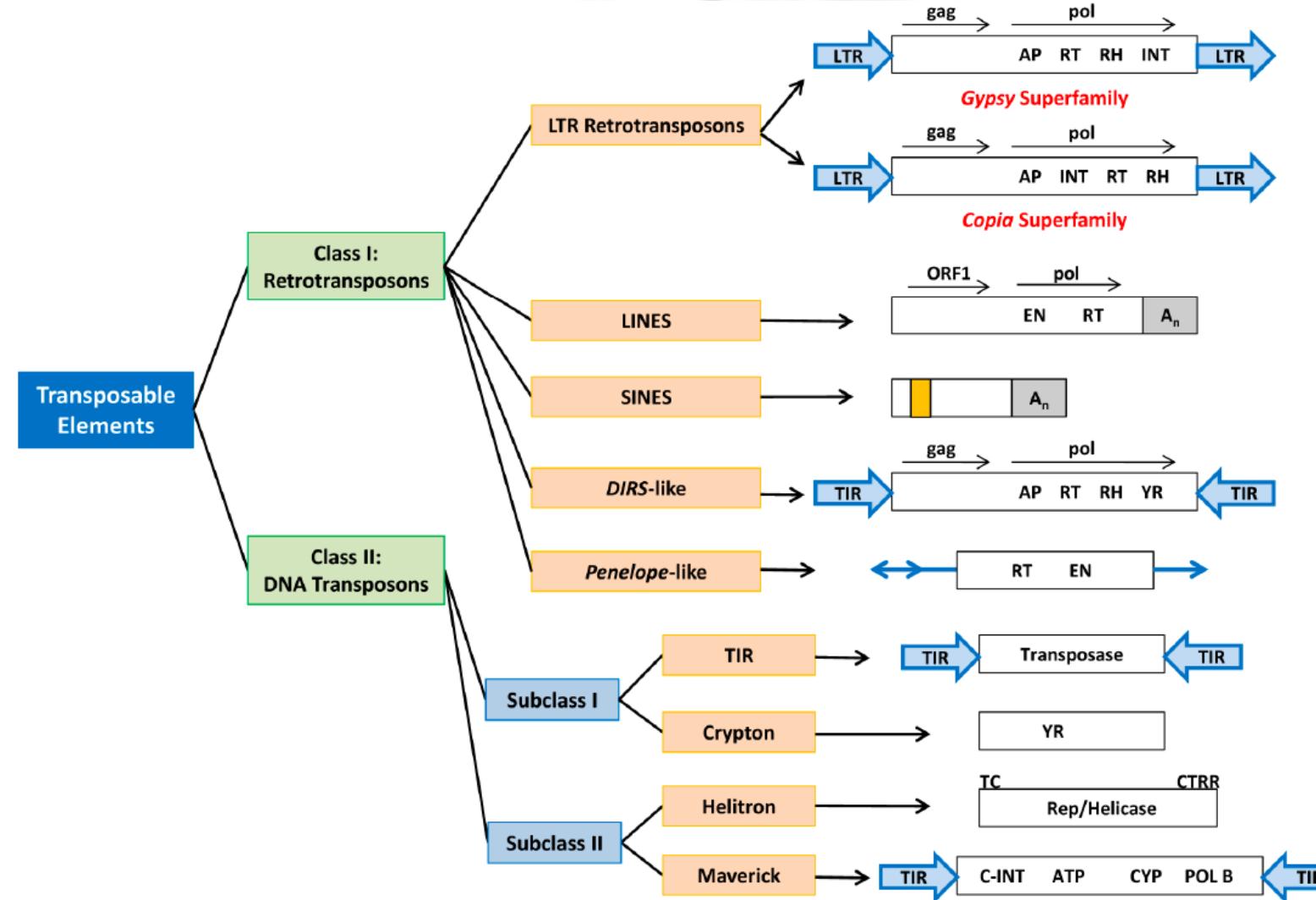
(3) A mobilização do idiomorfo MAT1-2 pode ter acontecido por: (3a) a recombinação do TE no locus mating-type com um TE em uma localização genômica diferente, (3b) a transposição do TE no locus mating-type para uma localização genômica diferente, movendo a sequência flanqueadora contendo o idiomorfo MAT1-2

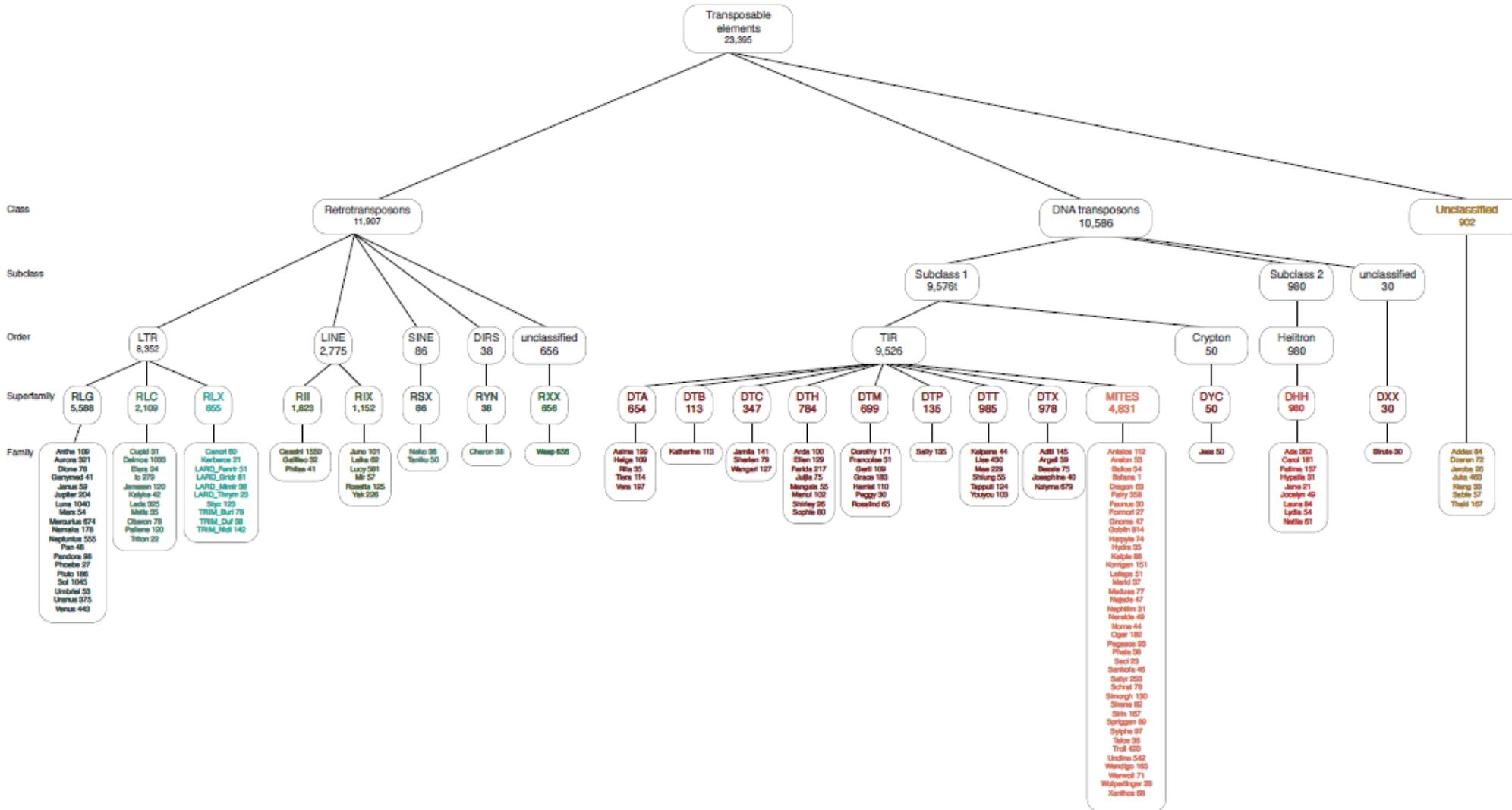
(4) Este rearranjo resulta em idiomorfos MAT não ligados em *P. citrichinaensis*

Classificação hierárquica dos elementos transponíveis

Level	Description
Class	It divides transposable elements (TEs) into two classes based on their transposition intermediate: RNA (class I or retrotransposons) or DNA (class II or DNA transposons).
Subclass	It separates TEs that transpose via “copy-and-paste” mechanism from those via “cut-and-paste” mechanism.
Order	It distinguishes TEs with different insertion mechanisms due to dissimilar encoded enzymes.
Superfamily	Superfamilies within an order share the same insertion mechanism but are different in terms of enzyme organization, non-coding domains and/or TSD.
Family	It is defined by DNA sequence conservation.
Subfamily	It is defined on the basis of phylogenetic data and might serve to differentiate autonomous and non-autonomous derivatives.

Ordens e superfamílias de elementos transponíveis presentes em fungos





Order	Superfamily						
Class I (retrotransposons)							
LTR	Copia		4-6	RLC	P,M,F,O		
	Gypsy		4-6	RLG	P,M,F,O		
	Bel-Pao		4-6	RLB	M		
	Retrovirus		4-6	RLR	M		
	ERV		4-6	RLE	M		
DIRS	DIRS		0	RYD	P,M,F,O		
	Ngaro		0	RYN	M,F		
	VIPER		0	RYV	O		
PLE	Penelope		Variable	RPP	P,M,F,O		
LINE	R2		Variable	RIR	M		
	RTE		Variable	RIT	M		
	Jockey		Variable	RIJ	M		
	L1		Variable	RIL	P,M,F,O		
	I		Variable	RII	P,M,F		
SINE	tRNA		Variable	RST	P,M,F		
	7SL		Variable	RSL	P,M,F		
	5S		Variable	RSS	M,O		
Class II (DNA transposons) - Subclass 1							
TIR	Tc1-Mariner		TA	DTT	P,M,F,O		
	hAT		8	DTA	P,M,F,O		
	Mutator		9-11	DTM	P,M,F,O		
	Merlin		8-9	DTE	M,O		
	Transib		5	DTR	M,F		
	P		8	DTP	P,M		
	PiggyBac		TTAA	DTB	M,O		
	PIF-Harbinger		3	DTH	P,M,F,O		
	CACTA		2-3	DTC	P,M,F		
Crypton	Crypton		0	DYC	F		
Class II (DNA transposons) - Subclass 2							
Helitron	Helitron		0	DHH	P,M,F		
Maverick	Maverick		6	DMM	M,F,O		

Structural features

→ Long terminal repeats ← → Terminal inverted repeats

— Diagnostic feature in non-coding region

— Coding region — Non-coding region

—/— Region that can contain one or more additional ORFs

Species groups

P, Plants M, Metazoans F, Fungi O, Others

Wicker, T., Sabot, F., Hua-Van, A. et al. A unified classification system for eukaryotic transposable elements. *Nat Rev Genet* 8, 973–982 (2007).
<https://doi.org/10.1038/nrg2165>

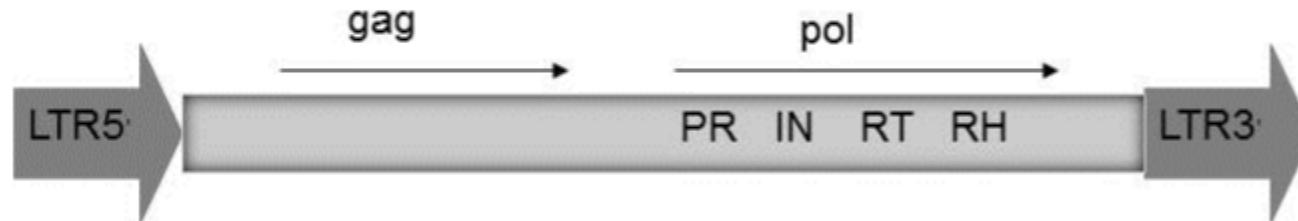
Estrutura de 3 principais elementos transponíveis encontrados no genoma de fungos

1) Class I

A) Superfamily Gypsy

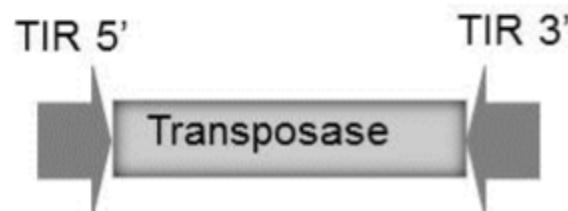


B) Superfamily Copia



2) Class II

C) Superfamily Tc1-Mariner

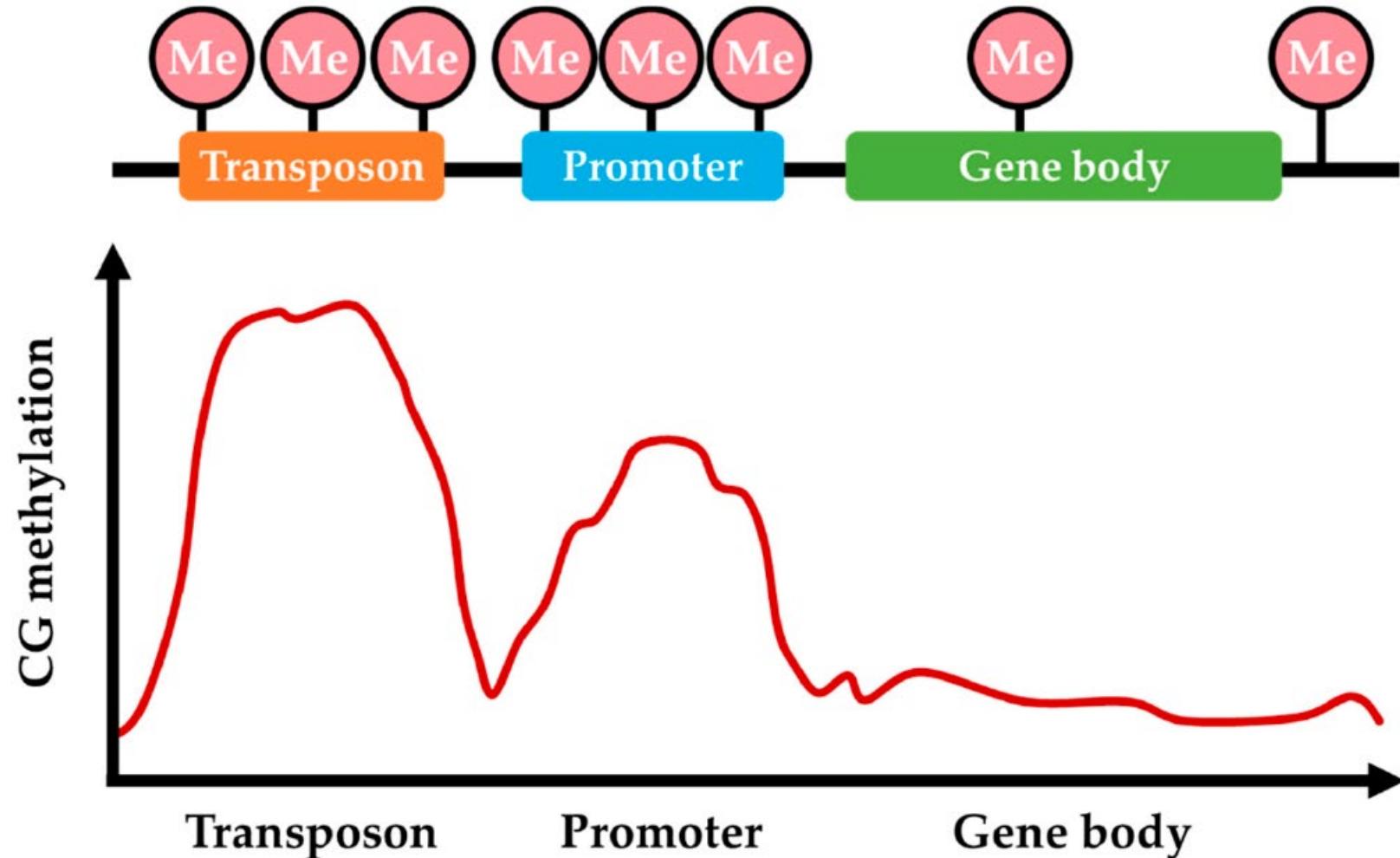


Silenciamento de elementos transponíveis em fungos

- mutação pontual induzida por repetição (RIP)
- silenciamento de RNA

Padrão de metilação do DNA em diferentes regiões do genoma fúngico

metilação da citosina se distribui preferencialmente em transposons e regiões de promotor e raramente se distribui em CDS e regiões intergênicas



Silenciamento de elementos transponíveis em fungos - RIP

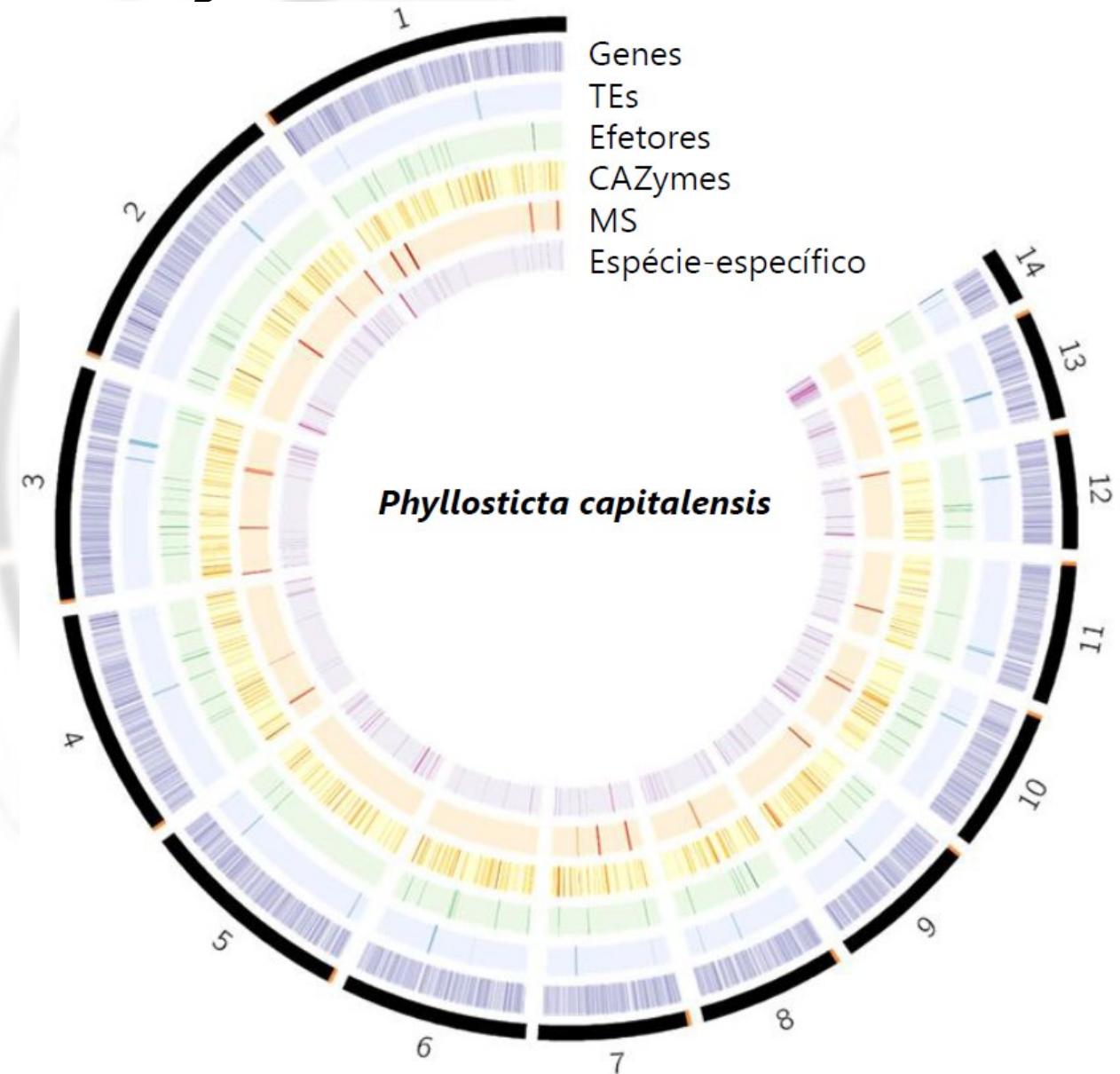
- mecanismo de silenciamento de genes que muta sequências repetitivas de DNA durante o ciclo sexual (entre a fertilização e a fusão nuclear)
- previne o acúmulo de TEs em fungos
- induz mutações de GC para AT em sequências de DNA duplicadas com mais de 400 pb com mais de 80% de identidade (Metilação de citosina – associada a RIP)

Silenciamento de elementos transponíveis em fungos - RIP

- RIP em *Neurospora crassa*
 - nenhum TE intacto foi encontrado no genoma
 - uma única passagem pelo ciclo sexual causa mutações em até 30% dos pares de CG em sequências duplicadas
 - Este mecanismo também pode estar relacionado com a divergência gradual de genes duplicados em *N. crassa*, que é essencial para o desenvolvimento de novos genes com novas funções

TEs e RIP em espécies de *Phyllosticta*

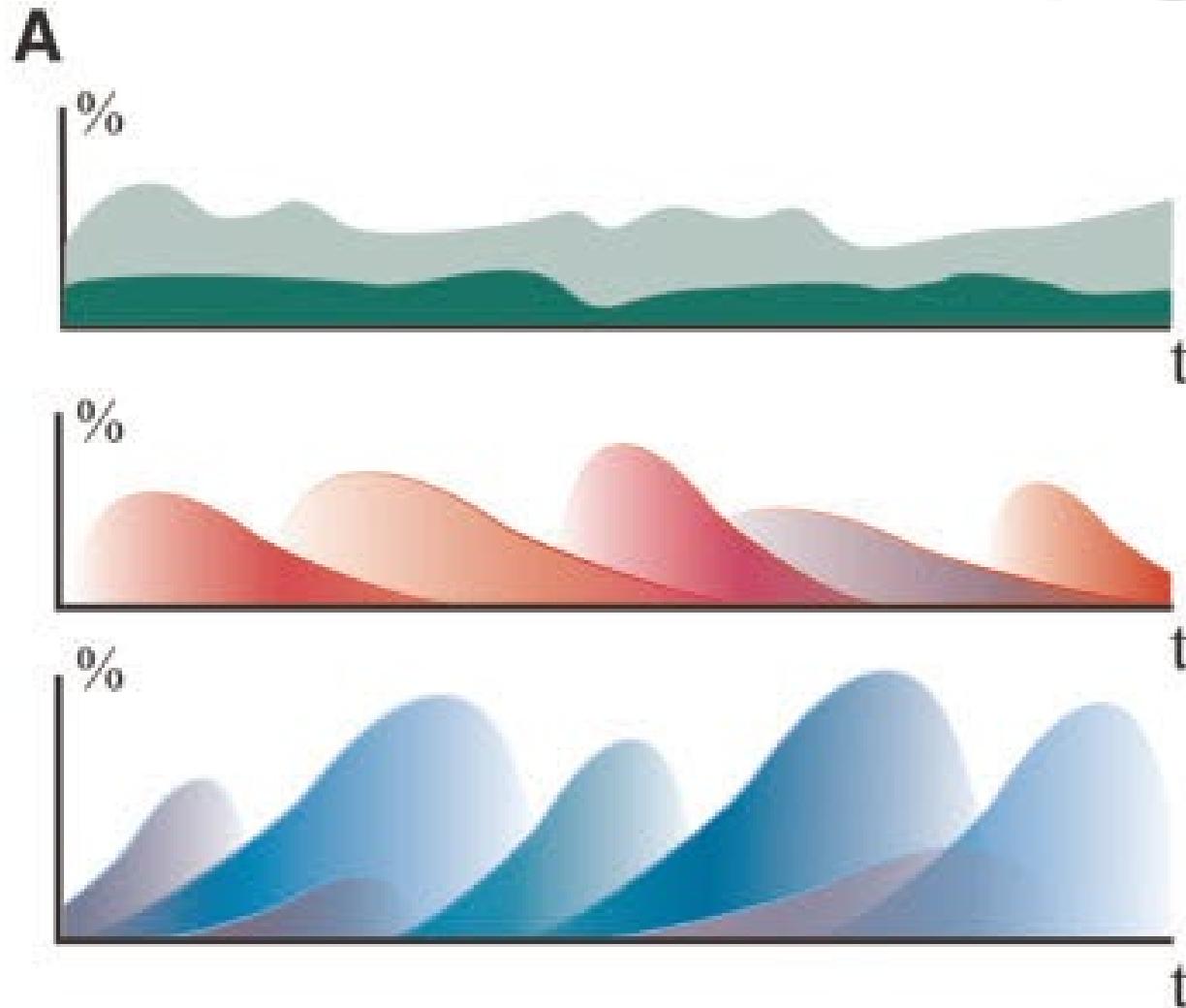
- Baixa quantidade de TEs
- Mecanismos de defesa - RIP



Silenciamento de elementos transponíveis em fungos

- silenciamento de RNA – *Neurospora crassa* (quelling)
- sequências duplicadas são silenciadas durante a fase de crescimento vegetativo
- requer regiões homólogas de aproximadamente 132 pb de comprimento
- envolve a repressão da tradução de sequências semelhantes a pequenas moléculas de RNA

Diferentes modos de proliferação intragenômica de TEs e manutenção ao longo do tempo (t), influenciada pela força da resposta do hospedeiro



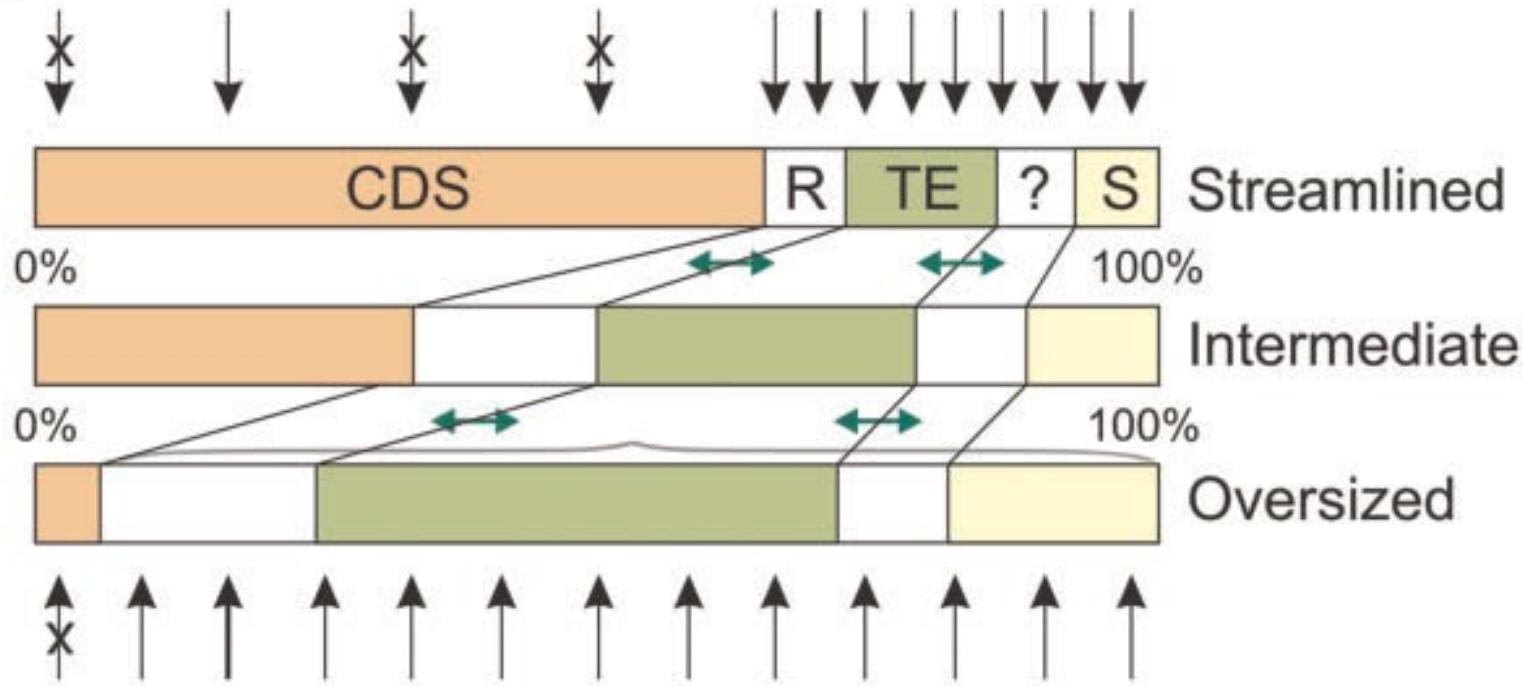
verdes, “benignos” adaptados - “portos seguros” intragenomicos com números de cópias em equilíbrio.

vermelhos, “agressivos” que periodicamente invadem, amplificam, são suprimidos e sofrem decaimento lento (p.por mutação pontual).

azuis, “dormentes”, sujeitos a ondas de amplificação, supressão e decaimento mais rápido (por exemplo, por hipermutação ou deleção

Principais tipos de organização do genoma eucariótico em uma escala de 100%, independentemente do tamanho real

B



CDS, % de genoma coberto por sequências de codificação (incluindo ítrons);
R, regiões regulatórias;
TE, sequências de elementos transponíveis;
S, repetições de alta cópia e satélites;
? , sequências de origem desconhecida.

Novas inserções de TE são mostradas por setas; setas cruzadas, sujeitas a seleção negativa; setas mais grossas, inserções com potencial adaptativo

Genomas compactos (como em levedura) têm poucos TEs, que são principalmente confinados a alvos preferenciais

Em grandes genomas, TEs ocupam a maior parte do genoma

Sequencias de inserção (IS), Elementos transponíveis (TE) e Elementos genéticos móveis (MGE) em procariotos

IS

- Sequencias curtas
- codifica apenas as enzimas necessárias para sua transposição
- capazes de inserção repetida em muitos locais diferentes dentro de um genoma usando mecanismos independentes de grandes regiões de homologia de DNA entre o IS e o alvo

IS

- entre 0,7 e 2,5 kb de comprimento
- geneticamente compacto com um ou dois quadros abertos de leitura (orfs) que ocupam todo o comprimento do IS e terminam em sequências de repetição terminais imperfeitas (IR)
- Orfs incluem a Tpase que catalisa a clivagem de DNA e transferências de fita
- costuma gerar duplicação repetida direta (DR) curta do alvo no local de inserção

OS GRUPOS PRINCIPAIS DE IS SÃO DEFINIDOS PELO TIPO DE TRANSPOSASE

1. IS: agrupadas em famílias
2. a principal divisão na classificação baseia-se na natureza de suas Tpases
3. dois tipos principais com base na transposase
 - a) DDE (uma tríade de aminoácidos Asp, Asp, Glu conservada)
 - b) HUH (um par conservado de resíduos His separados por um grande aminoácido hidrofóbico (U))

Table 1 Characteristics of insertion sequence families

Families	Sub-groups	Typical size-range	DR (bp)	Ends	IRs	No. of ORF	Frameshift	Catalytic residues	Comments	Mechanism
IS1	-	740–1,180	8–9	GGnnnTG	Y	2	ORFAB	DDE		copy-and-paste and cointegrate
	single ORF	800–1,200	0–9			1				
	ISMhu11	900–4,600	0–10		Y	2	ORFAB			
IS1595	ISPna2	1,000–1,150	8	GGCnnTG	Y	1		DDNK		copy-and-paste ?
	ISPna2+pass	1,500–2,600	8							
	ISH4	1,000	8	CGCTCTT		1		DDNK		
	IS1016	700–745	7–9	GGGgctg		1		DDEK		
	IS1595	900–1,100	8	CcTGATT		1		DDNK + ER4R7		
	ISSod11	1,000–1,100	8	nnnGcnTATC		1		DDHK + ER4R7		
	ISNwi1	1,080–1,200	8	gnnnatTAT		1		DDEK + ER4		
	ISNwi1+pass	1,750–4,750	8			1				
IS3	ISNha5	3,450–7,900	8	CGGnnTT		1		DDER/K		
	IS150	1,200–1,600	3–4	TG	Y	2	ORFAB	DDE		copy-paste
	IS407	1,100–1,400	4	TG						
	IS51	1,000–1,400	3–4	TG						
	IS3	1,150–1,750	3–4	TGa/g						
IS481	IS2	1,300–1,400	5	TG						
	-	950–1,300	4–15	TGT	Y	1		DDE		copy-paste ?
ISNCY	IS1202	1,400–1,700	5	TGT	Y	1		DDEQ		
IS4	IS10	1,200–1,350	9	CT	Y	1		DDE	Hairpin intermediate	cut-and-paste
	IS50	1,350–1,550	8–9	C					Hairpin intermediate	
	ISPepr1	1,500–1,600	7–8	-T-AA					?	
	IS4	1,400–1,600	10–13	-AAT					?	
	IS4Sa	1,150–1,750	8–10	CA					?	
	ISH8	1,400–1,800	10	CAT					?	
	IS231	1,450–5,400	10–12	CAT		1 or + *			* Passenger genes	
IS701	-	1,400–1,550	4		Y	1		DDE		
	ISAbal1				Y	1		DDE		
ISH3	-	1,225–1,500	4–5	C-GT	Y	1		DDE		
IS1634	-	1,500–2,000	5–6	C	Y	1		DDE		
IS5	IS903	950–1,150	9	GG	Y	1		DDE		
	ISL2	850–1,200	2–3			1				
	ISH1	900–1,150	8	-GC		1				
	IS5	1,000–1,500	4	Ga/g		1				
	IS1031	850–1,050	3	GAa/g		1				
	IS427	800–1,000	2–4	Ga/g		2	ORFAB			
	-	1,330–1,950	0–60		Y	1		DDE		
ISNCY	ISDol1	1,600–1,900	6–7		Y	1		DDE		
IS6	-	700–900	8	GG	Y	1		DDE		co-integrate

IS21	-	1,750–2,600	4–8	TG	Y	2 *	DDE	* istB: transposition helper
IS30	-	1,000–1,700	2–3		Y	1	DDE	
IS66	-	2,000–3,000	8–9	GTAA	Y	3 *	DDE *	* TnpC has the DDE domain
	ISBst12	1,350–1,900	8–9	GTAA	Y	1	DDE	
IS256	-	1,200–1,500	8–9	Ga/g	Y	1	DDE	
	IS1249	1,300	0–10	GG	Y	1	DDE	
	ISC1250	1,250	0–9	GG	Y	1	DDE	
ISH6	-	1,450	8	GGT	Y	1	DDE	
ISLre2	-	1,500–2,000	9		Y	1	DDE	
ISKra4	ISAzb1	1,400–2,900	0		Y	1 or + *	DDE	* Passenger genes
	ISMich2	1,250–1,400	8	GGG	Y	1 or 2	ORFAB	DDE
	ISKra4	1,400–3,700	9	GGG	Y	1 or + *	DDE	* Passenger genes
IS630	-	1,000–1,400	2 *		Y	1 or 2	ORFAB	DDE
								* Target site : often NTAN with cut-and-paste duplication of the TA
IS982	-	1,000	3–9	AC	Y	1	DDE	
IS1380	-	1,550–2,000	4–5	CC	Y	1	DDE	
ISAs1	-	1,200–1,500	8–10	CAGGG	Y	1		
ISL3	-	1,300–2,300	8	GG	Y	1		
Tn3	-	>3,000	0	GGGG	Y	>1	DDE	
ISAzo13	-	1,250–2,200	0–4	Ga/g	Y	1		
IS110	-	1,200–1,550	0		N	1	DEDD	
	IS1111				Y *			* IRs not at the termini of the IS
IS91	-	1,500–2,000	0		N	1	HUH/Y2	Target site GAAC () CAAG
IS200/IS605	IS200	600–750	0		N	1 *	HUH/Y1	* TnpA
	IS605	1,300–2,000				2 *	HUH/Y1 **	* TnpA + TnpB ; ** Y1 on TnpA
	IS1341	1,200–1,500				1 *		* TnpB
IS607	-	1,700–2,500	0		N	2 *	Serine **	* TnpA + TnpB ; ** TnpA
ISNCY	IS892	1,600	0–8	CTAG	Y	2	ORFAB	
	ISLbi1	1,400–1,500	5		Y	1		
	ISMae2	1,400–2,400	9	CAG	Y	1		
	ISPlu15	800–1,000	0		N	1		
	ISA1214	1,000–1,200	8–12		Y	2		
	ISC1217	1,200	6–8	TAG	Y	1		
	ISM1	1,300–1,600	8–9		Y	1		

Abbreviations: DR, duplication repeat; IS, insertion sequence; ORF, open reading frame.

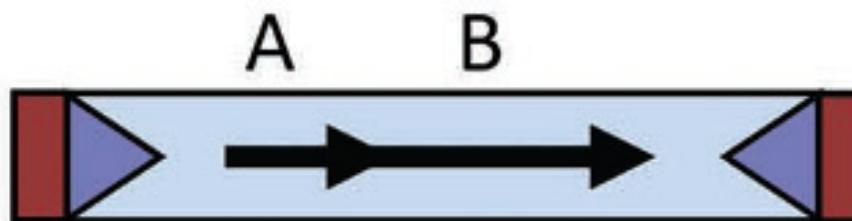
A

Insertion Sequences

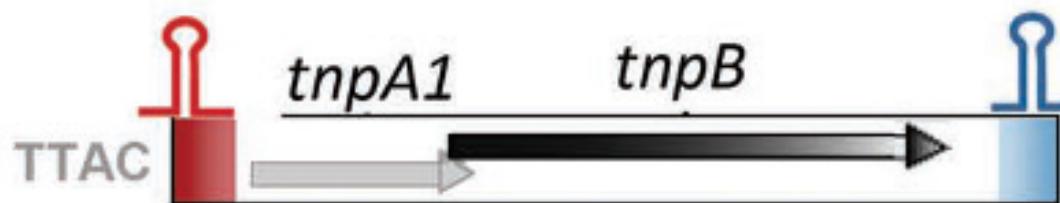
IS4/IS5/IS256



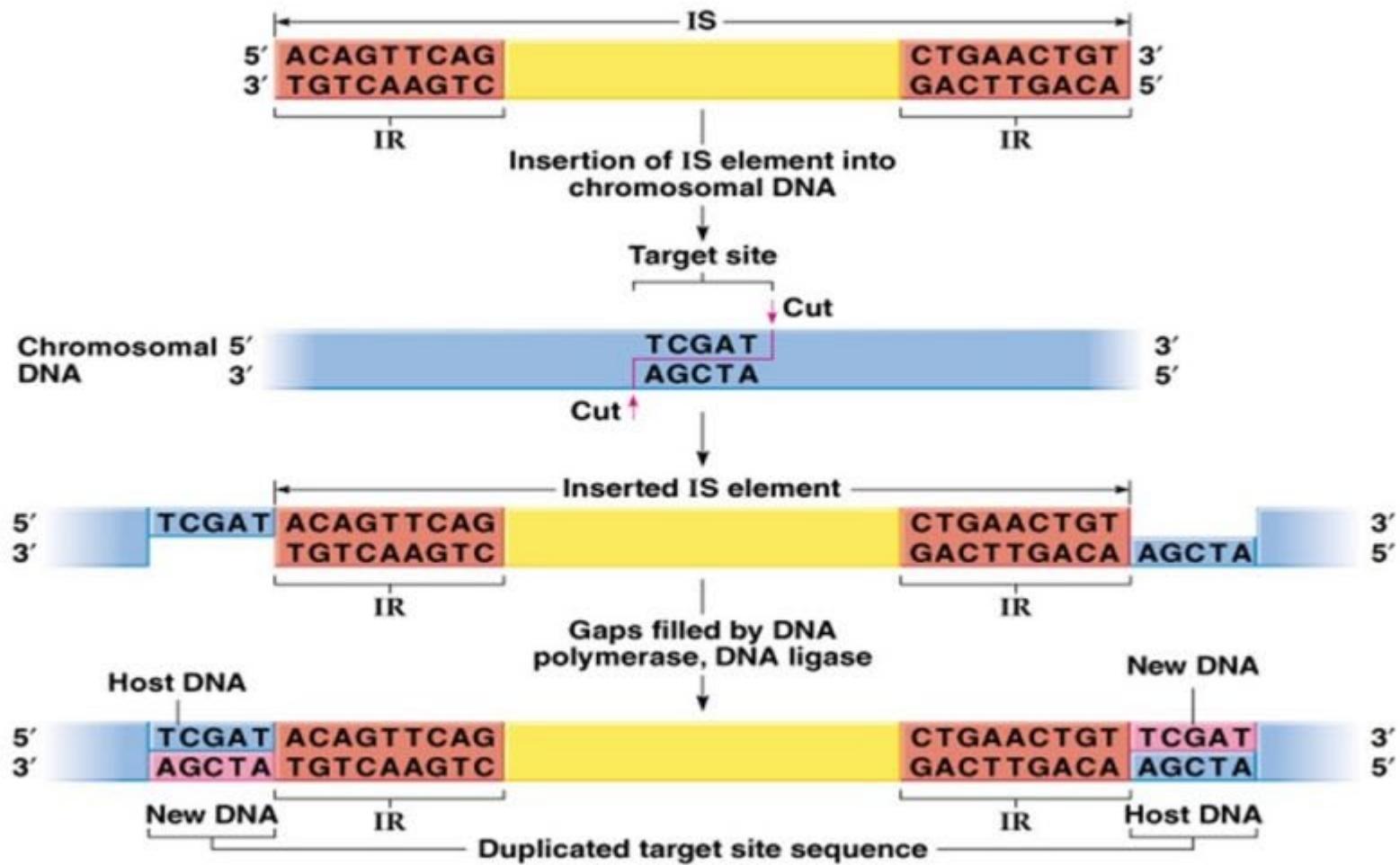
IS3
1.2 kpb



IS608
1.8 kpb

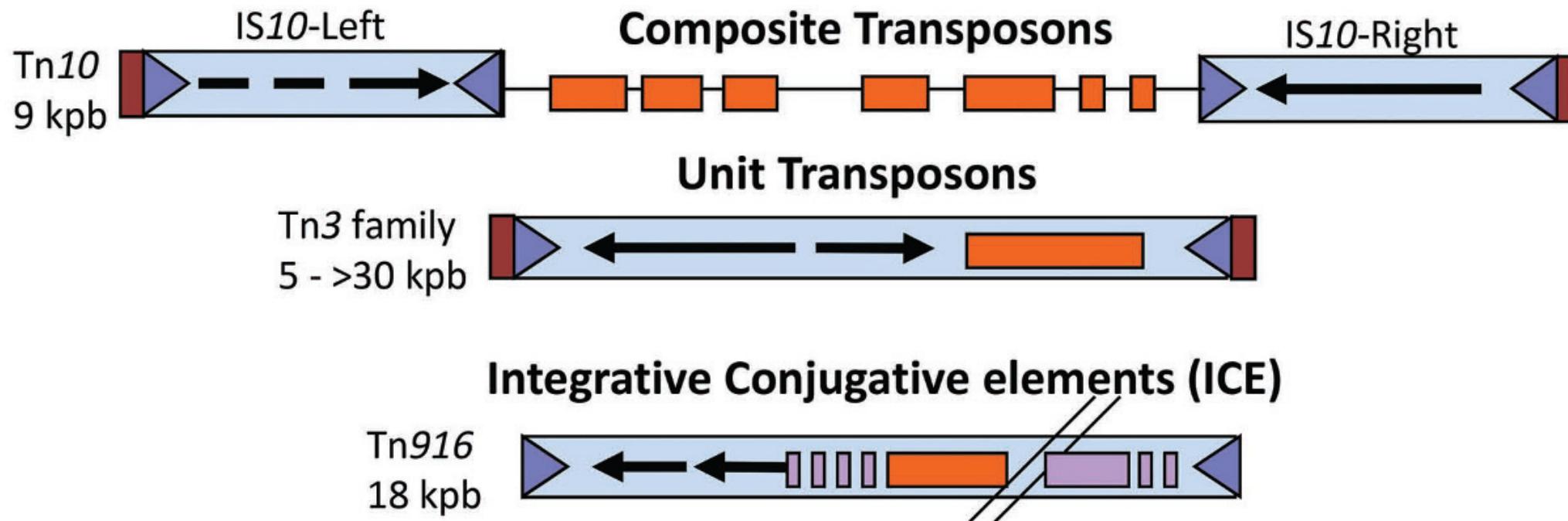


IS

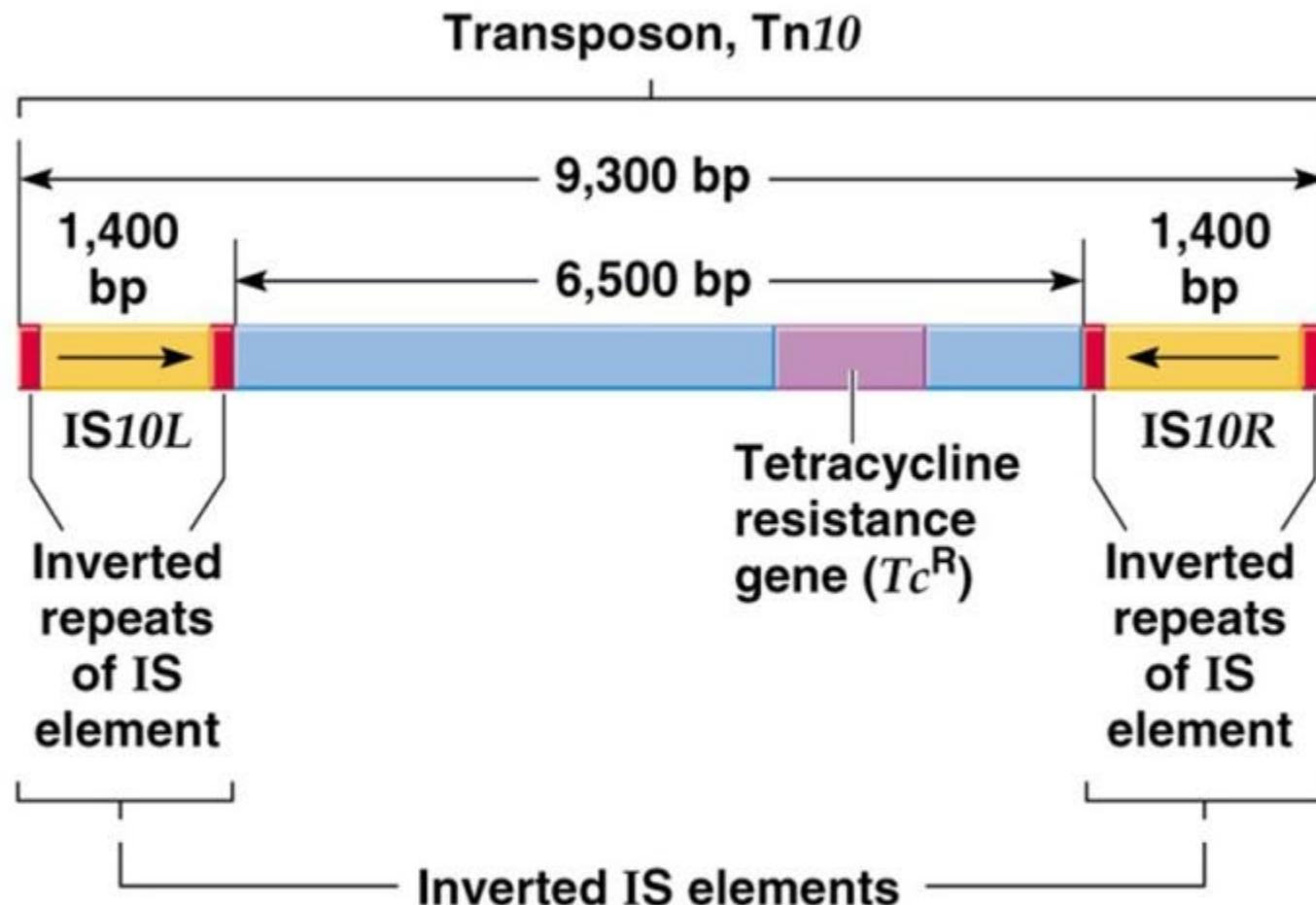


B

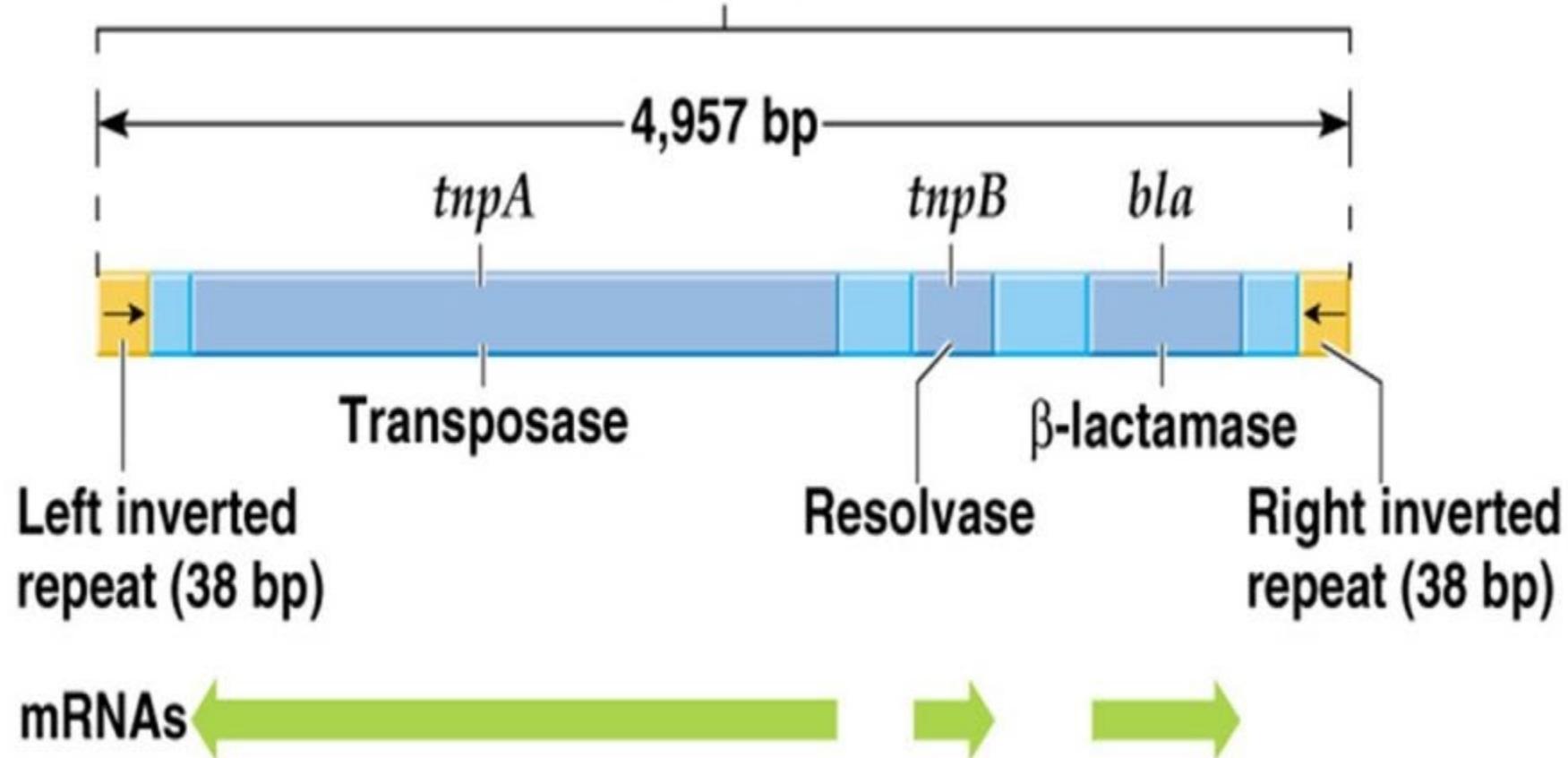
Transposons



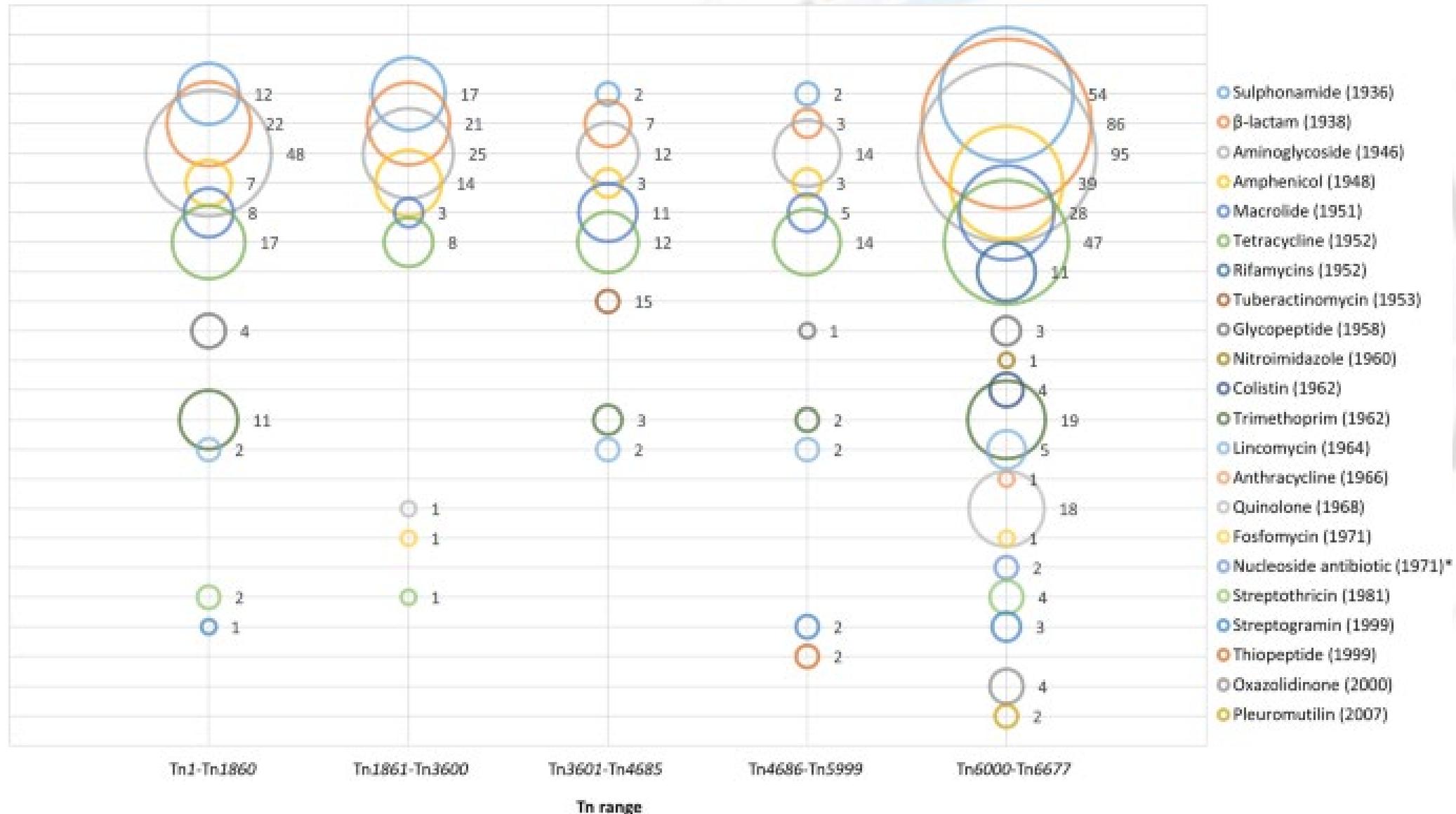
TE



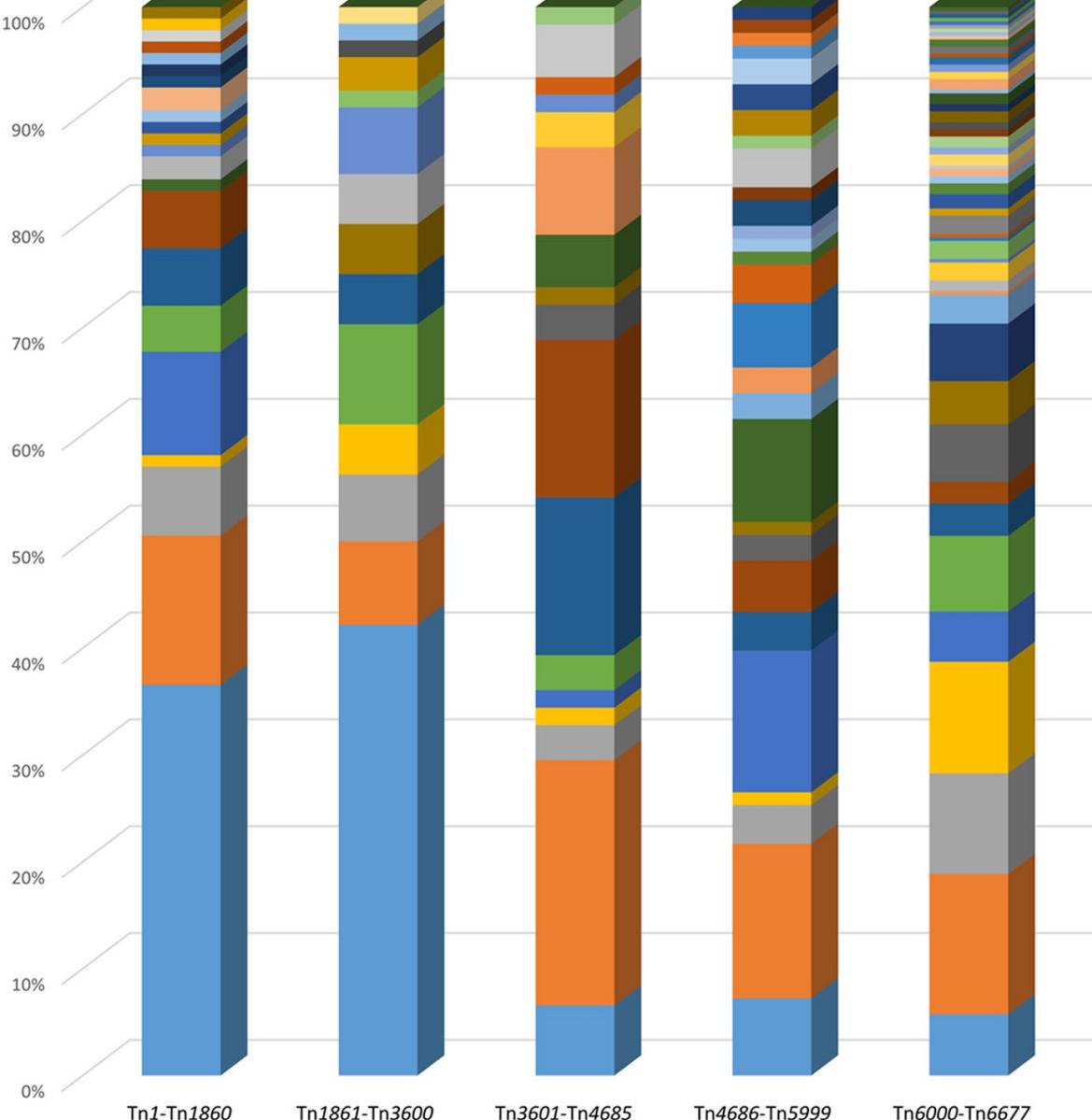
Transposon, Tn3



Número de registros de Tn contendo genes de resistência contra diferentes tipos de classes de antibióticos



Number of Tn records (Genera level)



Escherichia	Pseudomonas	Klebsiella	Acinetobacter	Enterococcus
Salmonella	Streptococcus	Staphylococcus	Clostridium	Enterobacter
Sphingobium	Streptomyces	Uncultured bacterium	Bacteroides	Shigella
Delftia	Yersinia	Citrobacter	Lactococcus	Bacillus
Leclercia	Proteus	Vibrio	Cupriavidus	Morganella
Mycobacterium	Ralstonia	Aeromonas	Burkholderia	Comamonas
Corynebacterium	Listeria	Paracoccus	Prevotella	Providencia
Raoultella	Serratia	Shewanella	Thiobacillus	Achromobacter
Acidovorax	Alcaligenes	Arthrobacter	Bordetella	Cronobacter
Erwinia	Fremyella	Lactobacillus	Xanthomonas	Actinotignum
Agrobacterium	Brucella	Clostridioides	Congregibacter	Cutibacterium
Exiguobacterium	Hafnia	Halomonas	Hydrogenobacter	Macrococcus
Paenibacillus	Pasteurella	Porphyromonas	Rhizobium	Rhodococcus
Sphingobacterium				

Tansirichaiya, S., Rahman, M.A. & Roberts, A.P. The Transposon Registry. Mobile DNA 10, 40 (2019).
<https://doi.org/10.1186/s13100-019-0182-3>

Quatro elementos IS do tipo DDE em *Deinococcus geothermalis*

scheme I : **one Tpase**

ISDge1 (ISDge6, 7, 8, 16, and 17)



scheme I-1 : **TIR overlapped on Tpase**

ISDge5 (ISDge9, 11, 12, and 14)



scheme II : **two Tpases**

ISDge2-1 (ISDge2-2 and ISDge3)



scheme III : **different TIR sequences**

ISDge4



scheme IV : **No DR sequence**

ISDge13, 15

