

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение  
высшего образования  
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Институт фундаментальной биологии и биотехнологий  
кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ  
Заведующий кафедрой

\_\_\_\_\_

подпись      инициалы, фамилия

« \_\_\_\_ » \_\_\_\_\_ 20 \_\_ г.

**БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА**

06.03.01 Биология

Мобильные элементы в митохондриальных геномах  
растений семейства Злаковые

Руководитель \_\_\_\_\_ д.ф.- м.н., проф. М. Г. Садовский

Выпускник \_\_\_\_\_ Ю. В. Кулишина

Красноярск 2020

## РЕФЕРАТ

Выпускная квалификационная работа состоит из 40 страниц текстового документа, 37 использованных источников, 28 рисунков, 3 таблиц и 2 формул.

ТРАНСПОЗОНЫ, ПЕРЕНОС ГЕНЕТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА, ГОМОЛОГИЧНЫЕ УЧАСТКИ, МИТОХОНДРИАЛЬНЫЙ ГЕНОМ, МИТОХОНДРИИ, ХЛОРОПЛАСТНЫЙ ГЕНОМ.

Цель работы — выявить, проанализировать и классифицировать транспозоны в митохондриальных геномах семейства Злаковые и изучить их функциональную роль.

Предмет исследования — нуклеотидные последовательности митохондриальных геномов растений семейства Злаковые, взятые из открытой базы данных NCBI.

Объект исследования — внутренняя структурированность митохондриальных геномов и их взаимосвязь с соответствующими систематическими группами живых организмов.

Актуальность исследования обусловлена тем, что выявление общих закономерностей разнообразия и распространения транспозонов позволит получить дополнительную информацию о них в целом.

Отобрано и исследовано 11 митохондриальных геномов растений семейства Злаковые. Найдены некоторые взаимосвязи между содержанием определенных подклассов транспозонов во всем митохондриальном геноме и в кодирующих последовательностях.

## СОДЕРЖАНИЕ

РЕФЕРАТ	2
СОДЕРЖАНИЕ	3
ВВЕДЕНИЕ	4
1 Обзор литературы	5
1.1 Митохондрии растений	5
1.2 Хлоропласты	6
1.3 Классификация транспозонов	7
1.3.1 Функции транспозонов в геноме	10
1.3.2 Функции транспозонов в генах	12
2 Материалы и методы	16
2.1 Программа Sensor	16
2.2 Полногеномное выравнивание	18
3 Результаты	20
3.1 Транспозоны в митохондриальных геномах	20
3.2 Транспозоны в гомологичных участках	25
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	36
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	37

## ВВЕДЕНИЕ

Транспозоны (transposable elements, TE) — участки ДНК организмов, способных к перемещению и размножению внутри генома. Они также известны под названием «прыгающие гены». За последние несколько десятилетий многочисленные исследования описали общий вклад мобильных элементов в размер генома и их разнообразие внутри различных геномов растений. Эти исследования пришли к выводу, что часто наибольшая часть геномов растений состоит из транспозонов [1]. Общее количество копий TE в геномах растений варьируется в широких пределах: от нескольких сотен в геномах с меньшим размером, таких как *Arabidopsis*, до сотен тысяч в более крупных (кукуруза, пшеница). TE приобретают последовательности хозяина, образуют химерные гены посредством перестановки экзонов, заменяют регуляторные последовательности, мобилизуют гены вокруг генома и вносят гены в хозяина. Тесное взаимодействие транспозонов с генами также привело к развитию сложных клеточных механизмов для подавления их активности.

Митохондриальные геномы растений: *Aegilops speltoides*, элевсина индийская, сахарный тростник, сорго двуцветный, трипсакум ежевидный, кукуруза сахарная, пшеница мягкая и пшеница Тимофеева, *Oryza minuta*, *O. rufipogon* и рис посевной.

Цель настоящей работы — выявить, проанализировать и классифицировать транспозоны в митохондриальных геномах семейства Злаковые и изучить их функциональную роль.

Для достижения указанной цели были поставлены следующие задачи:

- Написать литературный обзор по классификации и функциям транспозонов;
- Найти транспозоны в митохондриальных геномах;
- Описать их классификацию;
- Проанализировать транспозоны в гомологичных участках.

# 1 Обзор литературы

## 1.1 Митохондрии растений

Согласно теории симбиогенеза, митохондрии, как и хлоропласты, когда-то считались независимыми свободно живущими организмами, которые внедрились в древние эукариотические клетки. Наиболее вероятным предком современных митохондрий является альфа-протеобактерии с окислительной системой в дыхательной цепи [2]. Со временем они потеряли все больше и больше ДНК, поскольку их гены были перемещены и включены в ядерный геном хозяев, в которых они обитали. Они по-прежнему обладают и поддерживают собственную ДНК. Эта ДНК кодирует только некоторые из белков, необходимые для дыхания, фотосинтеза и других функций органелл [3]. Другие белки, необходимые для функционирования органеллы, кодируются в ядре и должны транспортироваться в митохондрии. К ним относятся механизм, необходимый для репликации ДНК, транскрипции генов, некоторых белков и тРНК, необходимых для трансляции.

Митохондриальные геномы растений варьируют от 200 до 2000 п. н. в длину, тогда как почти все митохондриальные геномы животных составляют около 16,5 п. н [4]. Несмотря на большие различия в размерах, растения не кодируют значительно большее число генов в своих митохондриальных геномах, чем животные. Большая часть дополнительной ДНК, обнаруженной в растительных митохондриальных геномах, состоит из крупных интронов, повторов и некодирующих областей. Растительные митохондриальные геномы также содержат довольно значительные количества относительно коротких ядерных и геномных последовательностей хлоропластов.

Фрагментированная природа митохондриальных геномов растений приводит к частым рекомбинациям ДНК. Кроме того, некоторые гены расщепляются в геноме, требуя, чтобы транс-сплайсинг объединял два отдельных транскрипта вместе для создания зрелой мРНК, способной к трансляции. В некоторых случаях перегруппировка мтДНК приводит к

цитоплазматической мужской стерильности, в результате чего растения теряют способность производить пыльцу.

Одна митохондрия обладает множеством копий собственного генома. Количество копий на органеллу может варьироваться от 50 до 500 и зависит от типа ткани и возраста растения. Например, исследования, проведенные на кукурузе, показали, что с возрастом растений число копий мтДНК уменьшается. Митохондрии также сливаются вместе, образуя крупные трубчатые сети, что позволяет легко переносить генетический материал из одной митохондрии в другую. Это приводит к тому, что отдельные митохондрии находятся в одной и той же клетке с разным количеством копий генома.

## **1.2 Хлоропласты**

Хлоропласты возникли из их общего предка с современными цианобактериями приблизительно 1 миллиард лет назад путем эндосимбиоза. Этот симбиоз позволил эукариотическим организмам захватывать солнечную энергию посредством фотосинтеза. Геном цианобактерий был сохранен как внеядерный, но со временем эволюции он претерпел значительные изменения, при этом многочисленные гены были перенесены в ядерный геном [5]. Тем не менее, более 80 кодирующих белок генов обычно все еще сохраняются в пластидах растений, включая те, которые кодируют элементы генетического аппарата и белки, участвующие в фотосинтезе [6].

Маркеры, извлеченные из пластидных геномов (пластомов), широко используются в исследованиях филогенетических связей растений, биогеографии и идентификации видов [7, 8]. Большое количество копий позволяет легко их выделить и упорядочить. Одна растительная клетка обычно содержит десятки пластид, и каждая содержит несколько копий пластома, что приводит к относительно большому количеству копий на клетку по сравнению с ядерным геномом.

Цитологические механизмы, приводящие к наследственному материнскому наследованию, удивительно разнообразны и могут включать в себя исключение органелл путем неравного деления клеток, разрушение пластид или избирательную деградацию пластидной ДНК от родителя.

Пластидные геномы покрытосеменных растений высоко консервативны в эволюции [9]. Они обычно имеют кольцевую организацию генома с парой перевернутых повторов (IR), разделяющих весь геном на две области с одной копией: области с большой одиночной копией (LSC) и области с маленькой одиночной копией (SSC). Размеры пластидного генотипа покрытосеменных обычно варьируют от 120 до 160 тыс. п. н., кодирующих около 80 уникальных кодирующих белок генов, которые в основном отвечают за фотосинтез. И порядок генов обычно сохраняется у разных видов. Кроме того, скорости замещения последовательности ДНК в пластидных геномах медленны и примерно в три раза ниже, чем в ядерной ДНК [10].

### **1.3 Классификация транспозонов**

Транспозоны эукариотов включают два основных класса, и каждый класс можно разделить на подклассы, основываясь на их механизме перемещения (рисунок 1). Элементы класса I, также известные как ретротранспозоны с длинным терминальным повторением (LTR), транспонируют через промежуточную РНК, которая должна быть подвергнута обратной транскрипции перед вставкой в геном, в то время как элементы класса II транспонируются через промежуточную ДНК. Транспозиция обоих классов элементов может привести к наследственному увеличению числа геномных копий; следовательно, отдельные типы TE встречаются в нескольких копиях и составляют большую часть повторяющихся областей эукариотических геномов.

Два основных подкласса ретротранспозонов обнаружены в растениях, *gypsy-like* и *soya-like*. Оба типа содержат одни и те же белковые кодирующие домены, но они расположены в другом порядке. Об их древнем происхождении

свидетельствует тот факт, что они образуют глубоко расходящиеся монофилетические клады в филогенетических анализах обратных транскриптаз.

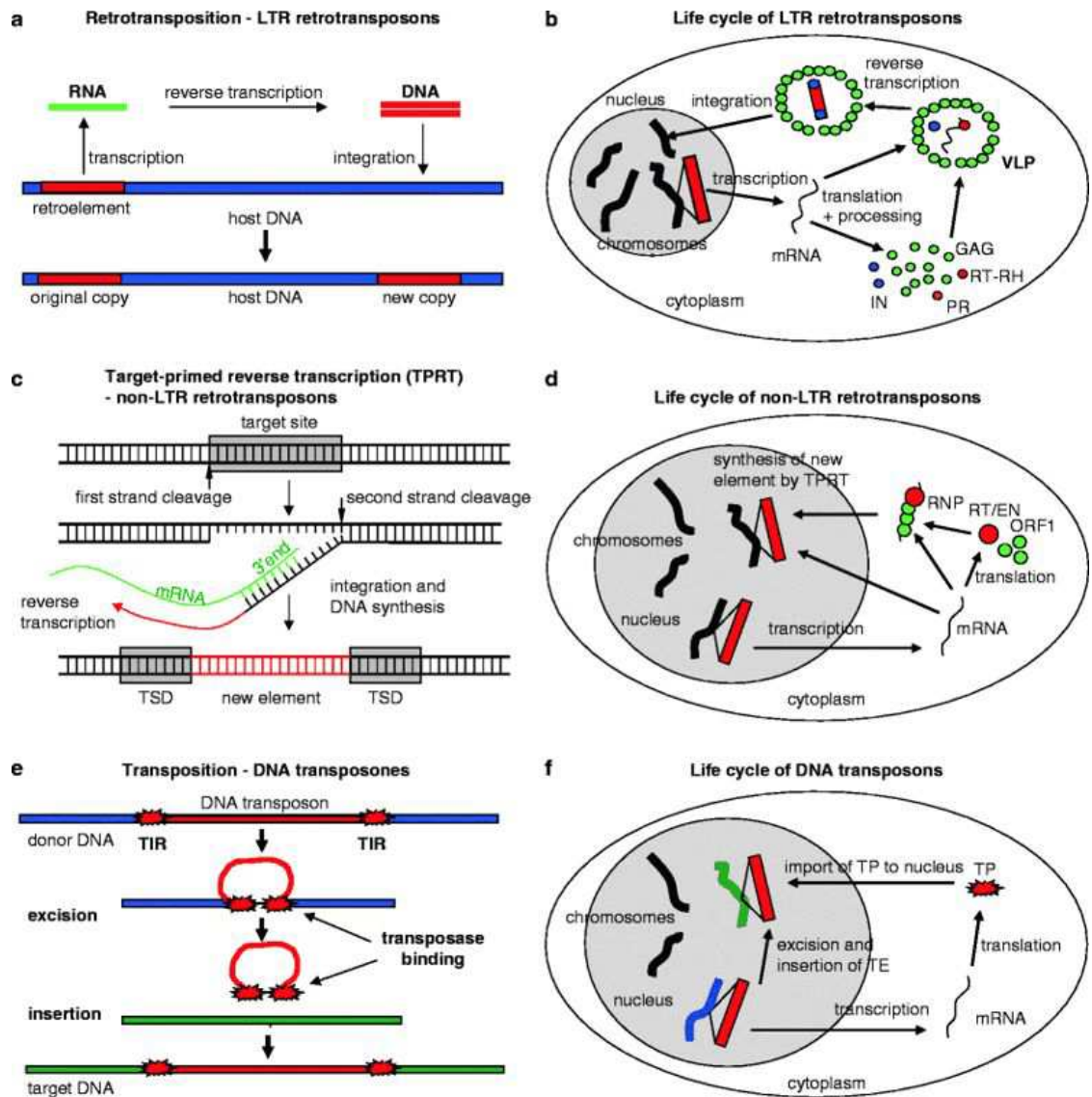


Рисунок 1 – Механизм транспозиции мобильных элементов

Элементы класса II были обнаружены в каждом геноме растений и их можно разделить на два основных подкласса: классические ДНК-транспозоны, характеризующиеся терминальными инвертированными повторами (TIR), которые вырезаются и перемещаются как двухцепочечная ДНК под действием транспозазы, и гелитроны, которые перемещаются через репликативный механизм, включающий одноцепочечную промежуточную ДНК, и кодирующие



рекомбиназу вместе с мотивом инициации репликации и доменами ДНК-геликазы (рисунок 2).

Non-LTR ретротранспозоны (иногда называемые ретропозонами) включают длинные и короткие элементы (LINEs и SINEs) и используют обратную транскрипцию для перемещения. Как следует из названия они не содержат длинных повторов на концах последовательности.

Обратимся к рисунку 1. Перемещение ретротранспозонов LTR (а) и (б) их жизненный цикл в клетке. Инициация обратной транскрипции non-LTR-ретротранспозонов, где кДНК синтезируется *in situ* (с), и жизненный цикл не-LTR-ретротранспозонов в клетке (d). Транспозиция ДНК-транспозонов с использованием режима «вырезать и вставить» (е) и их жизненный цикл в клетке (f). Отмечены ген GAG, обратная транскриптаза (RT), эндонуклеаза (EN), домены интегразы (INT), протеазы (PR), транспозаза (TP), терминально-инвертированный повтор (TIR), дупликация сайтов-мишеней (TSD), рибонуклеопротеин (RNP) и вирусоподобные частицы (VLP).

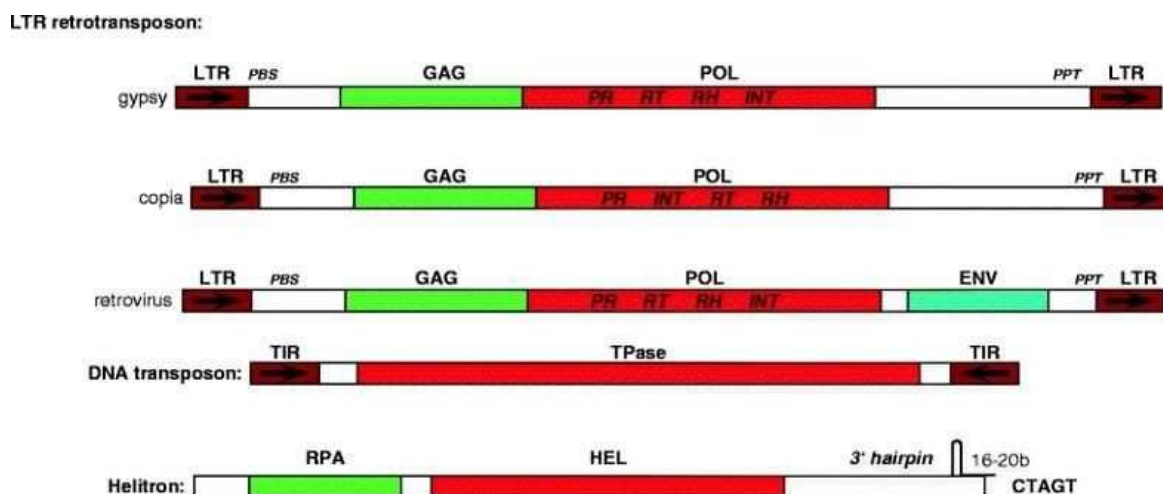


Рисунок 2 – Структура основных типов транспозонов

Отмечены гены GAG и POL ретротранспозонов, транспозаза (TPase) и репликативный белок А (RPA) и геликаза (HEL). Длинные концевые повторы (LTR), сайт связывания праймеров (PBS) и полипуриновый тракт (PPT) ретротранспозонов, терминально-инвертированные повторы (TIR)

ДНК-транспозонов и 3' шпилька гелитронов. Обозначены домены протеазы (PR), обратной транскриптазы (RT), RNaseH (RH) и интегразы (INT).

Хотя ретротранспозоны (класс I) и составляют основную часть транспозонома у большинства растений, они имеют тенденцию концентрироваться в центромерах и межгенных областях и, таким образом, вносят основной вклад в размер генома и разнообразия межгенных последовательностей между видами и внутри вида. С другой стороны, менее распространенные ДНК-транспозоны (класс II) имеют тенденцию связываться с эухроматином.

Транспозоны изменяют экспрессию генов, прилегающих к сайтам вставки, интегрируются в функциональные гены по мере того, как вновь приобретенные экзоны, приобретают последовательности генов-хозяев и вставляют их в новые геномные места, способствуют хромосомным перестройкам посредством рекомбинации, эпигенетически изменяют паттерны метилирования и обеспечивают шаблонные последовательности для интерференции РНК [11]. Способность ДНК-транспозонов захватывать длинные участки последовательностей хозяев также делает их потенциальными транспортными средствами для перемещения генов из одного местоположения генома в другое в процессе эволюции растения.

### **1.3.1 Функции транспозонов в геноме**

#### **Размер генома**

Ядерные геномы покрытосеменных сильно различаются по общему содержанию ДНК: от 63 Мб у двух плотоядных видов рода *Genlisea* до 148 852 Мб в *Paris japonica*. Различия в содержании транспозонов, особенно ретротранспозонов LTR, играют основную роль в изменении размера генома.

Например, сравнение содержания семейства ретротранспозонов LTR между геномом риса 400 Мб (мегабаза, млн. п. н.) и геномом кукурузы 2,4 Мб показывает, что примерно одинаковое количество семейств TE присутствует в каждом, но размер генома кукурузы больше и он включает некоторые

семейства ретротранспозонов LTR с тысячами копий, тогда как количество копий не превышает сотни для любого семейства ретротранспозонов LTR в рисе.

Размер генома также может зависеть от выбора и различий в скорости удаления ДНК. У растений могут наблюдаться очень большие изменения размера генома в эволюционно короткие промежутки времени (например, до 30% при внутривидовых сравнениях у разных сортов *Zea mays*), но очень большие геномы иногда могут быть невыгодны. Поскольку длина S-фазы во многом определяется содержанием гетерохроматина, для вида с повторяющейся ДНК требуется больше времени для каждой S-фазы, что приводит к более длительному периоду развития растений. Например, образцы кукурузы с наибольшими геномами обнаружены в низменностях тропических регионов, где допустимо длительное время размножения, а образцы кукурузы с наименьшими геномами — из Канады или на больших высотах в тропиках, где длительное время вегетации у растений означает отсутствие потомства.

Влияние транспозонов на размер генома может быть очень динамичным и крайне непредсказуемым [12]. Некоторые линии растений, такие как голосеменные, сохраняли почти постоянные размеры генома на протяжении многих миллионов лет и многих далеких клад, по-видимому, благодаря сочетанию низкой амплификации TE, низкой скорости удаления ДНК и отсутствию полиплоидии. У других линий растений существовали более быстрые механизмы удаления ДНК, чем амплификация TE, как это видно у некоторых видов *Gossypium* [13] и у *Oryza brachyantha* [14].

### **Геномная перестройка**

Неравная гомологичная рекомбинация является обычным явлением в любом геноме, особенно если последовательности находятся рядом друг с другом на хромосоме. Эти события не требуют, чтобы транспозоны были активными, только чтобы какое-то конкретное семейство присутствовало в нескольких копиях в нескольких хромосомных местоположениях.

Наблюдались многочисленные хромосомные перестройки у кукурузы, которые были вызваны присутствием необычного («breaker *Ds*») [15] транспозона со специфической активностью разрушения хромосом. Действия такого элемента, особенно двух в одном ядре, могут привести к реализации всех категорий хромосомных перестроек, включая делеции, дупликации, инверсии и транслокации.

### **Влияние транспозонов на центромеры**

Одной из основных характеристик центромер является их повторяющаяся природа [16, 17]. У растений многие из этих повторов обеспечиваются ретротранспозонами LTR, некоторые из которых накапливаются главным образом в центральных точках. Транспозоны являются источником по меньшей мере некоторых коротких тандемных повторов, наиболее тесно связанных с функцией центромеры, и их перегруппировка может генерировать исходный материал для выбора мейотического драйва (явление, при котором генам удается попасть в большее число потомков, чем это предусмотрено законами Менделя). В этом отношении LTR-ретротранспозоны могут обеспечивать промоторы для транскрипции во фланкирующие повторы и другие последовательности, которые дают двухцепочечный РНК-продукт, достаточный для эпигенетического контроля за структурой, который является одной из основ функции центромеры.

### **1.3.2 Функции транспозонов в генах**

#### **Генная мутация**

Инактивация генов путем инсерции является наиболее характерной для транспозонов [18]. У некоторых видов большинство мутаций, выявленных при скрининге «естественных» инактиваций, оказываются связанными с ними, хотя у некоторых видов наблюдается больше инактиваций с помощью точечных мутаций или других источников инсерций или делеций (инделов).

## **Структурная модификация гена после вставки**

Многие TE, особенно элементы класса II, имеют тенденцию к мутированию, в результате неправильного восстановления двойной цепи после попытки удаления. Транспозон, вставленный в ген или рядом с ним, обеспечивает достаточную последующую вариацию для развития новых свойств гена. Особенно интересными аспектами этой модификации являются короткие участки транспозона, которые остаются после вырезания и вставки элемента [19]. Эти следы TE могут быть значительными факторами в эволюции белковой последовательности в любом гене.

## **Движение генов**

При сравнении геномов близкородственных организмов транспозоны обычно обнаруживаются в разных местах, особенно в покрытосеменных. Гены, напротив, довольно хорошо сохраняются по количеству, порядку и местоположению. Одним из доказанных источников мобильности являются элементы, которые приобретают фрагменты геномной ДНК, включая гены [20].

## **“Создание” генов**

Многие исследования продемонстрировали «одомашнивание» генов транспозонов, часто путем слияния с регуляторными и / или кодирующими областями гена-хозяина. В растениях известны многочисленные случаи, в том числе ген транскрипционного фактора *Daysleeper*, который регулирует морфогенетическое развитие; гены фактора транскрипции *FAR1* и *FHY3*, которые регулируют аспекты светового ответа [21]; и ген *Mustang*, который связан с регуляцией гормонального гомеостаза [22]. Все эти «новые» гены растений получены из транспозаз элементов класса II, поэтому они должны участвовать в связывании ДНК хозяина и в регуляции генов.

Однако многие из «новых» генов-кандидатов в растениях происходят из более сложного процесса. Транспозоны класса II, такие как *Helitrons* и *Pack-MULE* [23], обычно получают несколько фрагментов гена в одном. Химерные гены внутри элементов часто транскрибируются и могут

альтернативно перерабатываться в многочисленные конечные продукты. Приобретенные фрагменты в гелитронах в основном имеют ту же ориентацию, что и промотор транспозонов, что снижает их антисмысловые вклады и увеличивает их шанс кодировать функционирующий белок.

### **Создание псевдогенов**

Одной из наиболее распространенных категорий псевдогенов являются описанные выше химерные гены-кандидаты, вызванные приобретением фрагмента гена транспозона. Секвенирование генома любого растения выявляет большое количество псевдогенов. Многие из них, такие как гены транспозонов с низким числом копий, часто аннотируются как новые или видоспецифичные гены, потому что их маленький размер и / или обширная дивергенция последовательностей приводят к высоким значениям EХРЕСТ в BLAST.

### **Регуляция гена**

Транспозоны обычно несут свои собственные регуляторные модули, которые определяют различные паттерны экспрессии генов, поэтому расположение рядом с геном часто изменяет его регуляцию. Исследования риса представили пример изменения регуляции генов для многих генов одновременно [24]. В этом конкретном случае множественные вставки в рис элемента *mPing* класса II, который демонстрирует смещение, специфичное для промотора, привели к нескольким генам, которые теперь координированно регулируются регулятором транскрипции, реагирующим на стресс.

### **Эпигенетическая регуляция генов**

В настоящее время общепризнанно, что эпигенетическая регуляция генов у эукариот произошла из бактериальных процессов, предназначенных для подавления патогенности вирусов и других источников чужеродной ДНК [25]. На транспозоны растений влияют все формы эпигенетической регуляции и можно утверждать, что каждый известный случай регуляции генов растений эпигенетическими силами связан с вовлечением транспозонов.

Одним из распространенных типов вовлечения транспозона в эпигенетическую регуляцию генов хозяина является введение элемента в ген или рядом с ним с последующей приобретенной регуляцией экспрессии этого гена путем эпигенетического молчания. Транспозоны эпигенетически замалчиваются маленькими миРНК, полученными из их собственных кодирующих последовательностей. Они могут кодировать небольшие РНК, которые регулируют нормальные гены хозяина. Гены миРНК настолько многочисленны, и многие из них являются видоспецифичными, предполагается, что большинство или все кандидатные миРНК созданы транспозонами.

## **2 Материалы и методы**

### **2.1 Программа Sensor**

Sensor — это инструмент для быстрой идентификации повторяющихся элементов, поиск которых осуществляется по образцу. Он использует алгоритмы WU-BLAST или NCBI BLAST для поиска последовательности в библиотеке Repbase. SENSOR может работать с тремя различными настройками скорости/чувствительности. SENSOR также выполняет постобработку данных для предоставления интерактивной карты положения последовательности (аналогично веб-интерфейсу NCBI BLAST) [26].

#### **Предварительная обработка данных**

Перед выполнением каждого поиска входные данные проверяются и форматируются. Sensor автоматически разбивает длинные последовательности на более мелкие фрагменты, чтобы уменьшить требования к памяти BLAST [27]. Программа подсчитывает общий процент оснований ATCGN и Sensor решает, является ли последовательность нуклеотидной или белковой. Эта информация используется для автоматического выбора программы поиска BLAST — BLASTN, BLASTP, BLASTX или TBLASTN.

Доступны два подхода для работы с простыми повторами. Встроенные фильтры BLAST, SEG и DUST, могут применяться при начальной обработке последовательности. Однако это предотвращает идентификацию простых повторов в выходных данных программы. Другой подход состоит в том, чтобы замаскировать их, сначала выравнивая целевую последовательность против библиотеки простых повторов, которая включена в дистрибутив Sensor. В этом случае простые повторы будут сообщены в выходных данных программы.

#### **Поиск сходства**

На этапе основного поиска Sensor использует BLAST для сравнения входной последовательности с аннотированными повторяющимися элементами в Repbase или пользовательской библиотекой, предоставленной пользователем. Доступны две отдельно разработанные и поддерживаемые версии BLAST:



WU-BLAST, защищенная авторским правом и поддерживаемая Вашингтонским университетом, и бесплатная версия, разработанная NCBI. Также доступен веб-сервер Sensor, который использует исключительно WU-BLAST [28]. Веб-версия предоставляет графическое представление карты в формате SVG (Scalable Vector Graphics) с цветовым кодированием различных типов повторов. После обработки каждой библиотеки обнаруженные повторы маскируются из целевой последовательности перед сравнением со следующей библиотекой.

### **Постобработка и вывод**

Программа выполняет постобработку вывода BLAST, удаляя наложения и дефрагментируя обнаруженные повторы. Существует много методов оценки сходства между двумя или более гомологичными последовательностями [29, 30, 31]. В случае перемещаемых элементов даже большой индел (вставка или потеря участка), который соответствует любому непрерывному разрыву выравнивания, может отражать одно событие в эволюции и должен влиять на значение сходства так же, как и его длина. Поэтому значения сходства ( $S$ ), выводимые в результатах, определяют по формуле (1).

$$S = \frac{N}{L - l_q - l_s + G}, \quad (1)$$

где  $N$  — количество совпадающих базовых позиций в выравнивании;

$L$  — длина выравнивания;

$l_q$  — общая длина пробелов выравнивания в последовательности;

$l_s$  — общая длина пробелов выравнивания в последовательности библиотеки;

$G$  — количество непрерывных пробелов выравнивания любой длины.

В дополнение к этим результатам Sensor включает альтернативную меру подобия Pos, которая рассчитывается на основе положительных оценок между выровненными парами оснований. Он обычно выше, чем предыдущий

показатель сходства, и может быть более подходящим для выравнивания белков. Кроме того, Sensor может производить парное выравнивание обнаруженных повторов, используя алгоритм SWAT [32].

## **2.2 Полногеномное выравнивание**

Сравнительный анализ геномов был проведен в программе CLC Genomics Workbench [33] с использованием плагина Whole Genome Alignment. В его функции входит:

- выравнивание нескольких геномов;
- визуализация крупномасштабных событий, таких как инверсии и транслокации;
- быстрое создание и гибкое отображение точечных графиков генома;
- расчет средней нуклеотидной идентичности;
- создание эволюционных деревьев и тепловых карт;
- извлечение нескольких выравниваний последовательностей (например, только кодирующих областей).

Алгоритм создания множественного выравнивания полных геномов описан на примере программы Mauve [34]. Mauve [35] идентифицирует и выравнивает области, называемые локально коллинеарными блоками (LCB). Каждый локально коллинеарный блок представляет собой гомологичный участок последовательности, разделяемый двумя или более исследуемыми геномами, и не содержит каких-либо перегруппировок. Оставшиеся не выровненные области могут быть выровнены с использованием других методов. Чтобы выровнять промежуточные области последовательности между якорями, метод использует прогрессивный подход динамического программирования CLUSTAL W.

Алгоритм выравнивания в программе Mauve:

1. Найти локальные выравнивания (мульти-MUMs).

Для этого используется метод хеширования сесть-расширять [36]. В дополнение к поиску совпадающих областей, которые существуют во всех геномах, алгоритм идентифицирует совпадения, которые существуют только в подмножестве выравниваемых геномов. Каждый мульти-MUMs определяется как запись в формуле (2).

$$\langle L, S_j, \dots, SG \rangle, \quad (2)$$

где  $L$  — длина мульти-MUMs;

$S_j$  — левая концевая позиция мульти-MUMs в  $j$ -последовательности генома.

2. Использовать мульти-MUMs для вычисления филогенетического дерева. Программа использует информацию, предоставляемую подмножеством мульти-MUMs, в качестве меры расстояния для построения филогенетического дерева-ориентира с использованием метода ближайших соседей;
3. Выбрать подмножество мульти-MUMs для использования в качестве якорей (они разделены на коллинеарные блоки). Этот шаг позволяет отфильтровать ложные совпадения при определении границ локально коллинеарных блоков;
4. Выполнить рекурсивное заякоривание, чтобы определить дополнительные якоря выравнивания внутри и снаружи каждого LCB;
5. Выполнить постепенное выравнивание каждого LCB, используя направляющее дерево.

### 3 Результаты

#### 3.1 Транспозоны в митохондриальных геномах

Митохондриальные геномы (таблица 1) семейства Злаковые были использованы в программе SENSOR для идентификации транспозонов, демонстрирующих сходство с последовательностями в базах данных *Poaceae* (злаковые), *Oryza* (рис), *Panicoideae* (просовые) и *Triticum* (пшеница). К подсемейству *Panicoideae* относятся следующие виды: сахарный тростник, трипсакум ежевидный, сорго двуцветный и кукуруза сахарная.

Таблица 1 – Митохондриальные геномы семейства *Poaceae*

Организм	Идентификатор	Размер (Мб)	CDS	GC%
Рис посевной <i>Oryza sativa</i>	NC_007886.1	0,491	54	43.84
<i>Oryza rufipogon</i>	NC_013816.1	0,559	41	44.04
<i>Oryza minuta</i>	NC_029816.1	0,515	59	44.04
Пшеница мягкая <i>Triticum aestivum</i>	NC_036024.1	0,452	36	44.35
Пшеница Тимофеева <i>Triticum timopheevii</i>	NC_022714.1	0,443	35	44.35
<i>Aegilops speltoides</i>	NC_022666.1	0,476	34	44.43
Элевсина индийская <i>Eleusine indica</i>	NC_040989.1	0,521	34	43.3
Сахарный тростник <i>Saccharum officinarum</i>	NC_031164.1	0,301	20	43.95
Трипсакум ежевидный <i>Tripsacum dactyloides</i>	NC_008362.1	0,704	33	43.93
Кукуруза сахарная <i>Zea mays</i>	NC_007982.1	0,569	163	43.93
Сорго двуцветный <i>Sorghum bicolor</i>	NC_008360.1	0,468	32	43.73

Наибольшее количество транспозонов по базам *Poaceae*, *Oryza* и *Triticum* было обнаружено у *Oryza rufipogon* — 282, 274, 30, соответственно, а наименьшее у сахарного тростника – 108, 100 и 12, соответственно (таблица 2). База *Panicoideae*: наибольшее количество транспозонов у трипсакума ежевидного (71), а наименьшее у сахарного тростника (35).

Таблица 2 – Количество транспозонов в митогеномах растений семейства Злаковые по 4 базам данных

Вид	Злаковые	Рис	Просовые	Пшеница
Сахарный тростник	108	100	35	12
Пшеница Тимофеева	127	124	47	19
Пшеница мягкая	136	131	52	19
<i>Aegilops speltoides</i>	139	134	56	19
Кукуруза сахарная	143	134	53	14
Сорго двуцветный	168	165	51	18
Трипсакум ежевидный	191	193	71	27
Элевсина индийская	195	189	66	25
Рис посевной	249	238	58	24
<i>O. minuta</i>	268	263	57	27
<i>O. rufipogon</i>	282	274	62	30

Данные результаты могут быть объяснены размерами митогеномов и их общей филогенией. Трипсакум ежевидный содержит наибольшее количество транспозонов и его митогеном является самым большим из представленных в подсемействе *Panicoideae*. Виды родов рис и пшеница имеют приблизительно одинаковое количество транспозонов и размер геномов.

Программа Sensor автоматически выдает классификацию найденных транспозонов. На Рисунок 3 показано, что во всех митохондриальных геномах преобладают ДНК-транспозоны, наибольшее количество у видов рода рис (180, 192, 280). Количество ретротранспозонов варьирует от 32 у сахарного тростника до 80 у трипсакума ежевидного, также обнаружены non-LTR-ретротранспозоны.

В кодирующих последовательностях (рисунок 4) наибольшее количество транспозонов класса 1 обнаружено у *Oryza minuta* (24) и кукурузы сахарной (20). Ретротранспозоны есть только у видов рода *Oryza* и кукурузы сахарной.

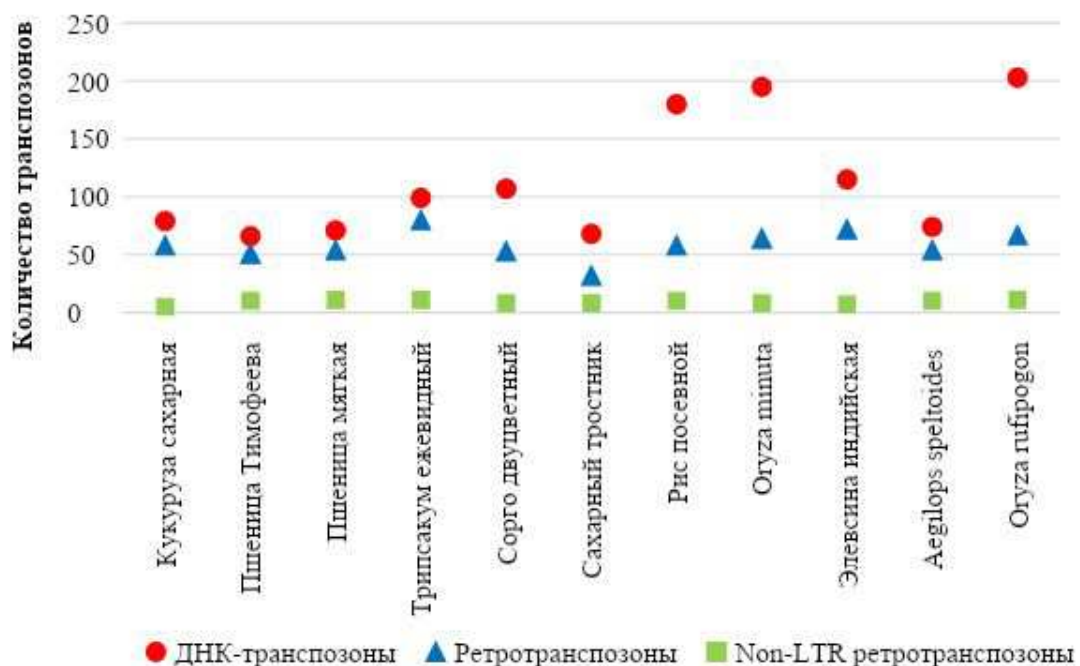


Рисунок 3 – Распределение классов транспозонов во всем геноме по организмам

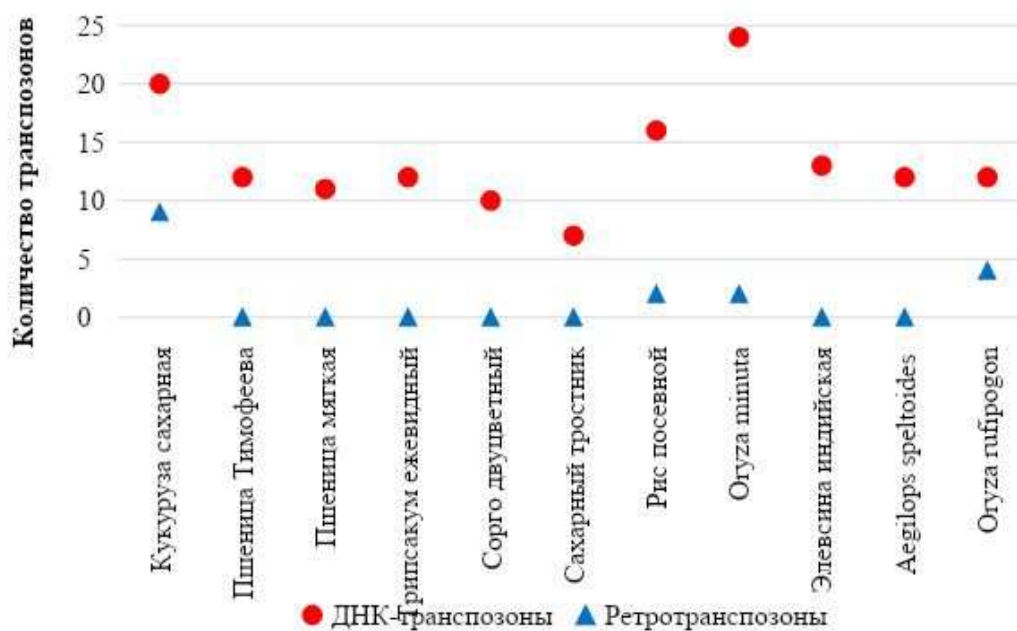


Рисунок 4 – Распределение классов транспозонов кодирующих последовательностях по организмам

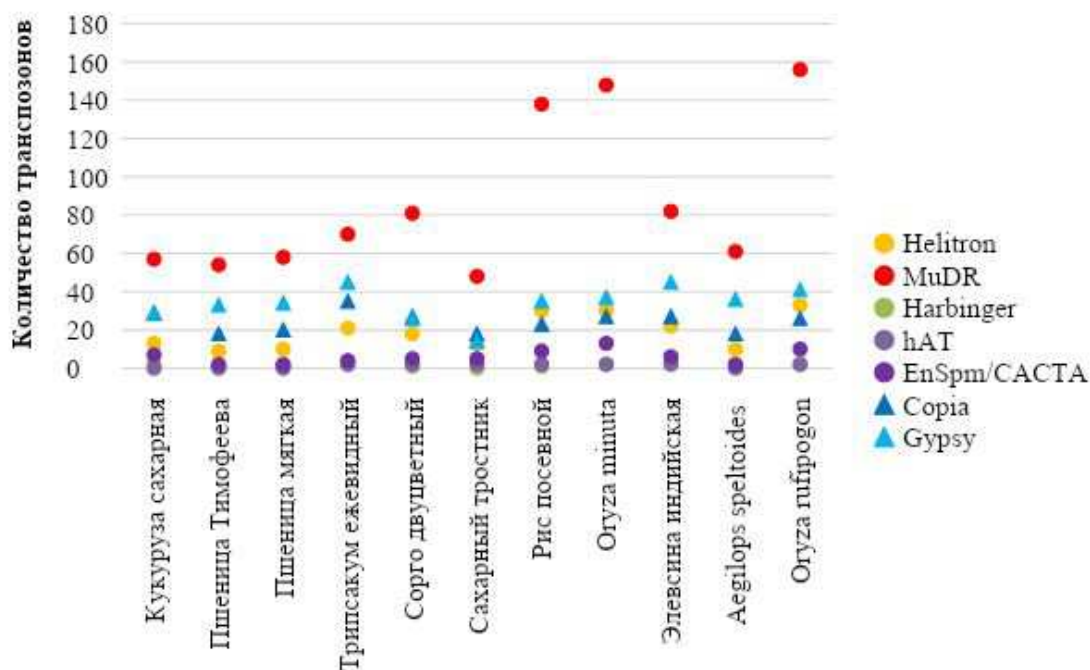


Рисунок 5 – Распределение подклассов транспозонов во всем геноме по организмам

Самыми распространенными группами во всех митохондриальных геномах (рисунок 5) являются ДНК-транспозоны MuDR, 2 класса ретротранспозонов copia и gypsy. В кодирующих последовательностях (рисунок 6) MuDR также остаются самыми многочисленными, вторыми по количеству становятся гелитроны.

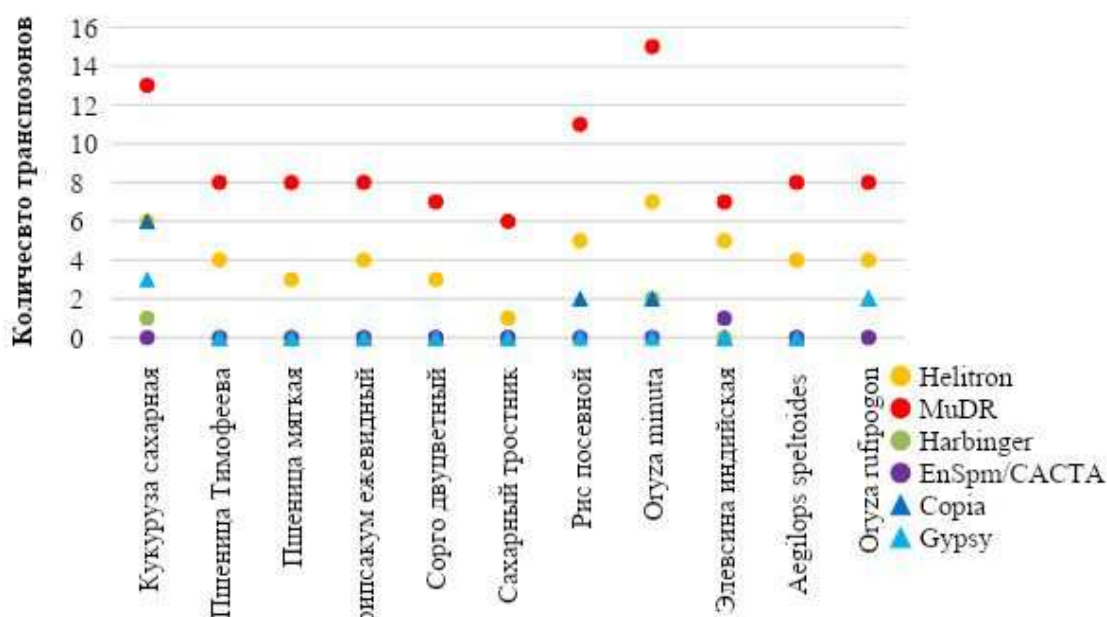


Рисунок 6 – Распределение подклассов транспозонов в кодирующих последовательностях по организмам

В таблице 3 представлены длины классов и подклассов транспозонов в кодирующих последовательностях митохондриальных геномов. Длина выражается в п. н.

Таблица 3 – Длина классов и подклассов транспозонов в кодирующих последовательностях митохондриальных геномов (база *Poaceae*), где 1 – *Aegilops speltoides*, 2 – элевсина индийская, 3 – сахарный тростник, 4 – сорго двуцветный, 5 – трипсакум ежевидный, 6 – кукуруза сахарная, 7 – пшеница мягкая, 8 – пшеница Тимофеева, 9 – *Oryza minuta*, 10 – *Oryza rufipogon*, 11 – рис посевной. I – ДНК-транспозоны, II – Helitron, III – MuDR, IV – EnSpm/CASTA, V – Harbinger, VI – ретротранспозоны, VII – copia, VIII – gypsy.

Вид/ Класс	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
I	918	913	532	740	819	1890	772	826	2983	916	1317
II	94	94	27	161	195	442	161	202	54	57	299
III	17	69	505	579	624	1387	611	624	2007	59	1018
IV	-	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-



V	-	-	-	-	-	61	-	-	122	-	-
VI	-	-	-	-	-	883	-	-	2837	1587	1587
VII	-	-	-	-	-	497	-	-	2837	587	1587
VIII	-	-	-	-	-	386	-	-	-	-	-

В работах показано, что ретротранспозоны находятся в центромерах и межгенных областях, а ДНК-транспозоны предпочитают кодирующие области [37]. Полученные результаты подтверждают эти данные. В кодирующих последовательностях всех видов преобладают ДНК-транспозоны. Лишь у трех организмов (кукурузы сахарной, риса посевного и *Oryza minuta*) было найдено незначительное количество ретротранспозонов.

### 3.2 Транспозоны в гомологичных участках

В данной части работы нами были использованы гомологичные участки — участки митохондриальных геномов, которые имеют хорошее выравнивание с хлоропластными геномами. Эти участки были получены в результате предыдущих исследований в программе CLC Genomics Workbench.

Количество участков для каждого организма было разным: *Oryza rufipogon* – 5; кукуруза сахарная – 5; трипсакум ежевидный – 5; рис посевной – 8; сахарный тростник – 9; пшеница Тимофеева – 9; сорго двуцветный – 11; *Aegilops speltoides* – 12; пшеница мягкая – 13; элевсина индийская – 13; *Oryza minuta* – 15. Гомологичные участки были проанализированы в программе CENSOR, для проверки участия транспозонов в переносе генетического материала из хлоропластов в митохондрии.

Полученные результаты по базе Злаковые (*Poaceae*) представлены на рисунках 7- 28.

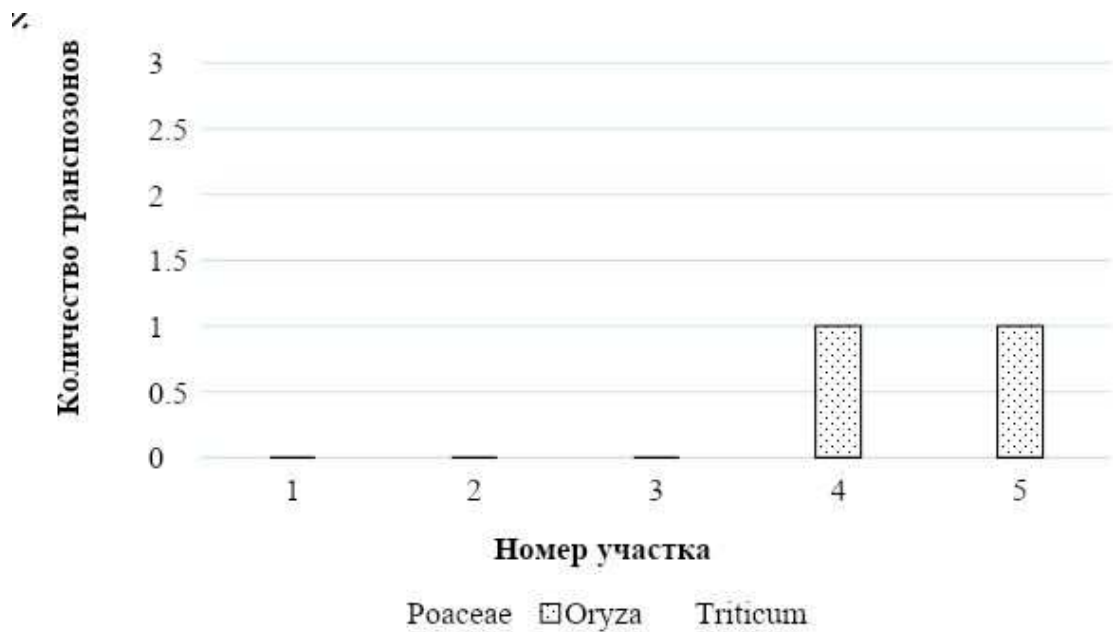


Рисунок 7 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам *Oryza rufipogon*

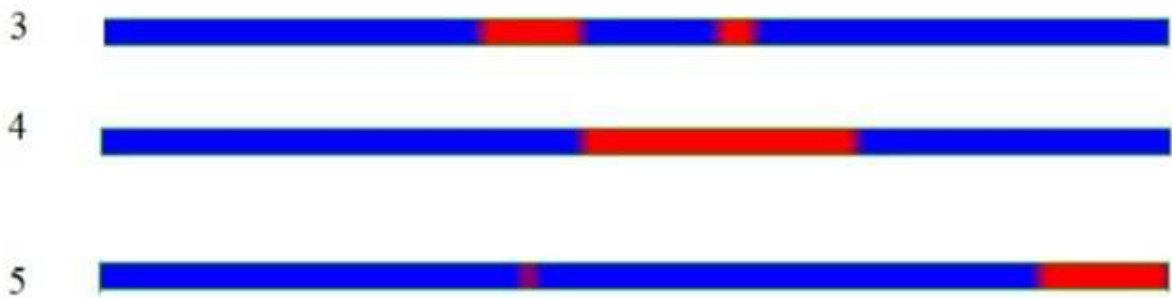


Рисунок 8 – Расположение транспозонов в гомологичных участках *Oryza rufipogon*

Из пяти гомологичных участков *Oryza rufipogon* мобильные элементы были обнаружены лишь в трех. В третьем участке – 2 части одного транспозона MuDR-N206C, в четвертом – гелитрон N124B, в пятом - MuDR-N68E и EnSpm-3.

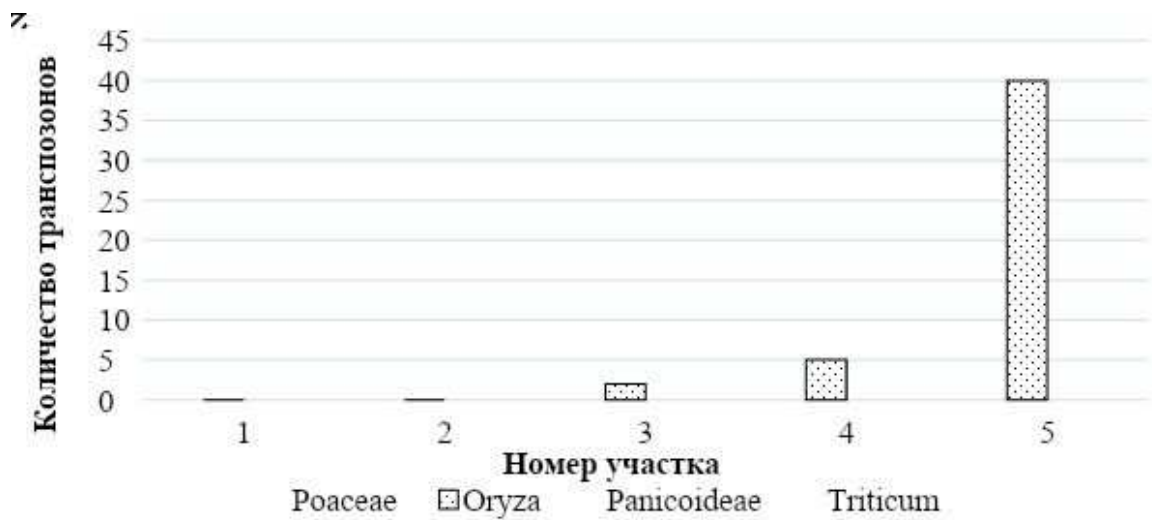


Рисунок 9 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам кукурузы сахарной



Рисунок 10 – Расположение транспозонов в гомологичных участках кукурузы сахарной

Из пяти гомологичных участков кукурузы сахарной мобильные элементы были обнаружены в трех. В третьем участке – ретротранспозон *coria 33\_BD-I*; в четвертом – 4 ретротранспозона, ДНК-транспозон *MuDR* и гелитрон *N136*; в пятом – 24 ДНК-транспозона, тРНК глутамина, 9 ретротранспозона и 2 без длинных концевых повторов.

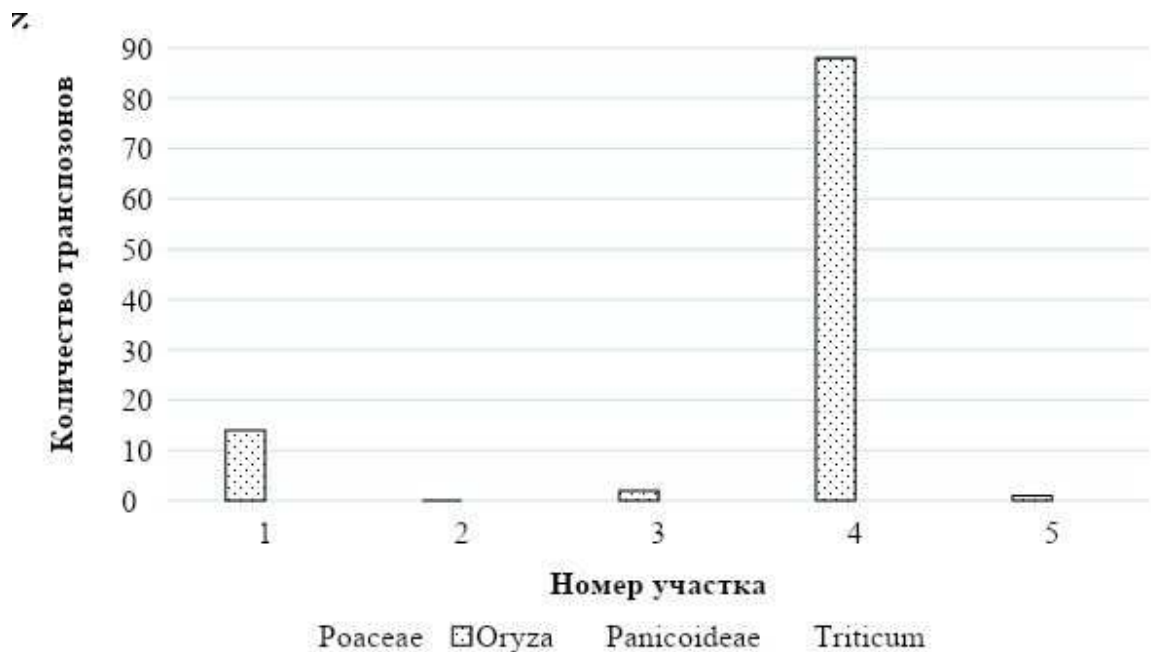


Рисунок 11 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам трипсакума ежевидного



Рисунок 12 – Расположение транспозонов в гомологичных участках трипсакума ежевидного

Из пяти гомологичных участков трипсакума ежевидного мобильные элементы были обнаружены в четырех. В первом участке — 8 ретротранспозонов и 8 MuDR; в третьем — 88 транспозонов; в пятом — один MuDR-N206C.

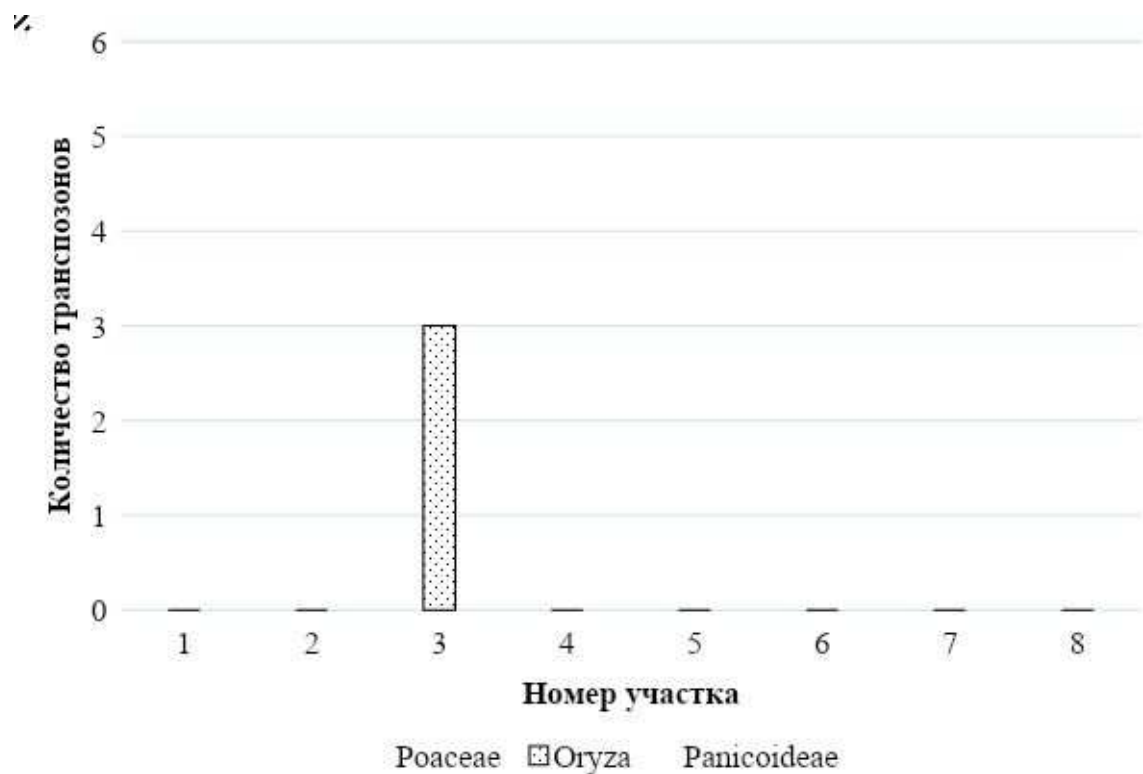


Рисунок 13 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам риса посевного

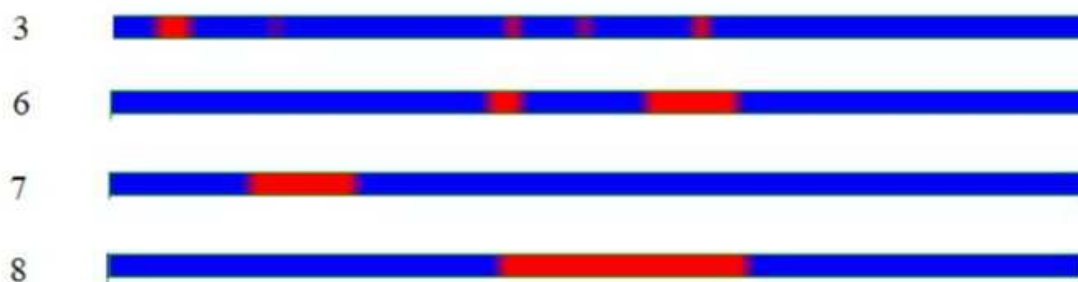


Рисунок 14 – Расположение транспозонов в гомологичных участках риса посевного

Из восьми гомологичных участков риса посевного мобильные элементы были обнаружены в четырех. В третьем участке — по 2 транспозона MuDR и гелитрона, один EnSpm; в шестом — два участка MuDR-N206C; в седьмом — ретротранспозон сориа 30\_BD-I; в восьмом — гелитрон N124B.

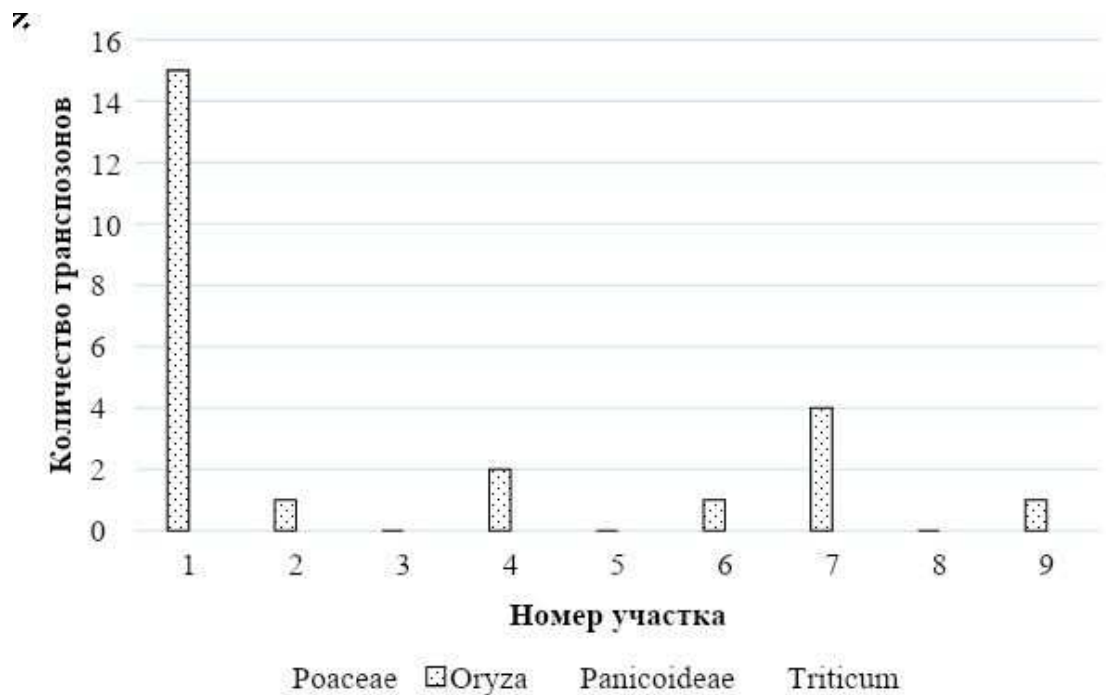


Рисунок 15 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам сахарного тростника

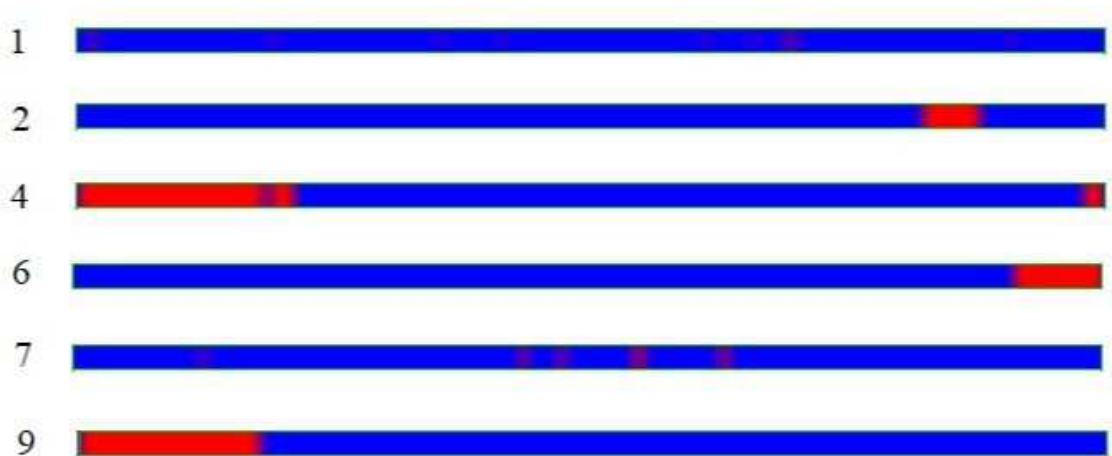


Рисунок 16 – Расположение транспозонов в гомологичных участках сахарного тростника

Из девяти гомологичных участков сахарного тростника мобильные элементы были обнаружены в шести. В первом участке – 8 ДНК-транспозонов, 4 ретротранспозона и 2 без длинных концевых повторов (non-LTR); во втором, шестом и девятом – один MuDR-N206C\_OS; в четвертом – гелитрон N136B и соря 33\_BD-I; в седьмом – ретротранспозон gypsy и 4 MuDR.

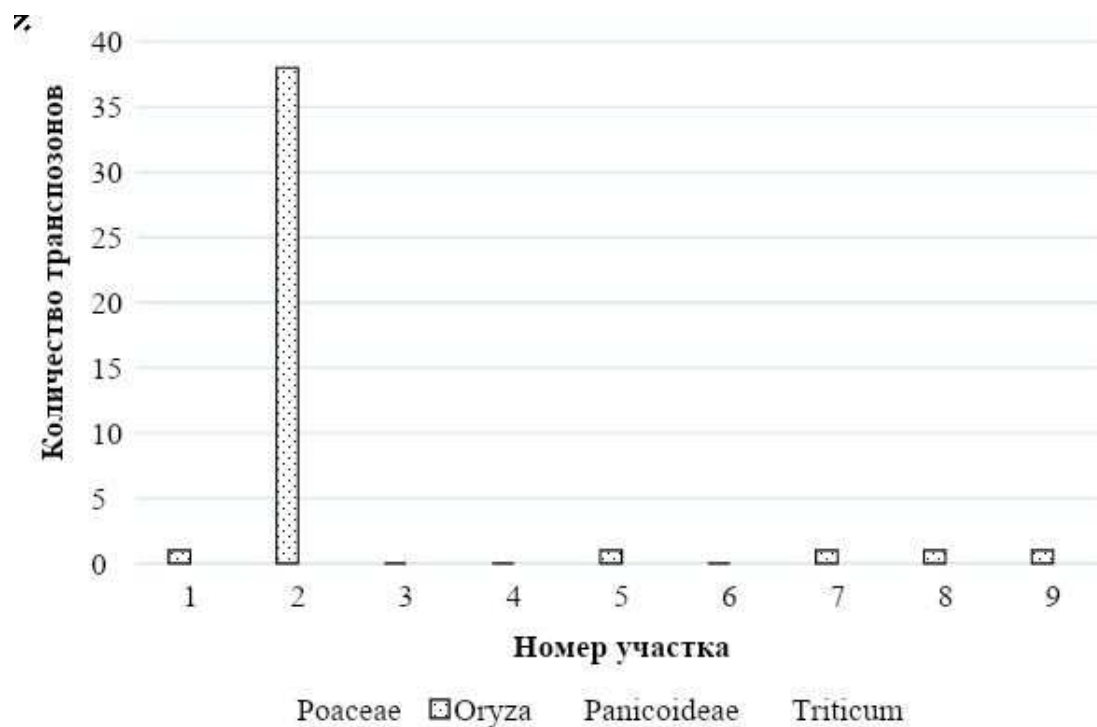


Рисунок 17 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам пшеницы Тимофеева

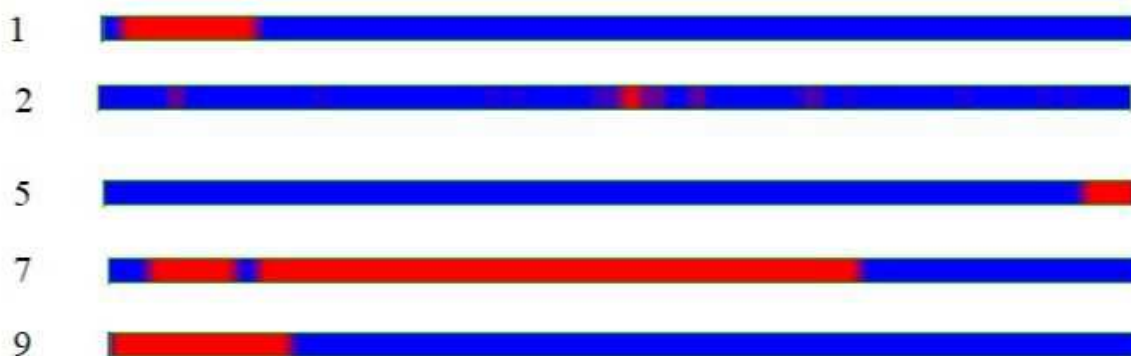


Рисунок 18 – Расположение транспозонов в гомологичных участках пшеницы Тимофеева

Из девяти гомологичных участков пшеницы Тимофеева мобильные элементы были обнаружены в шести. Во втором участке – 17 ДНК-транспозонов, 13 ретротранспозонов и 4 non-LTR; в пятом и девятом – один MuDR-N206C\_OS; в седьмом – одна copia 33\_BD-I.

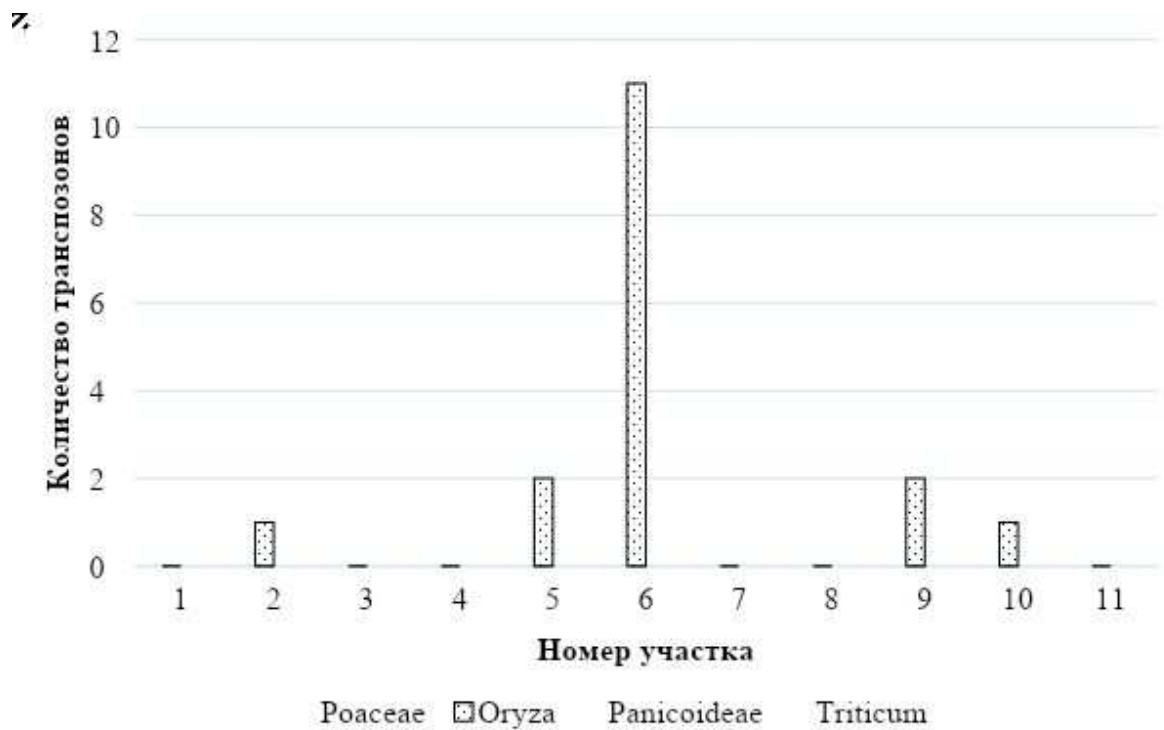


Рисунок 19 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам сорго двуцветного

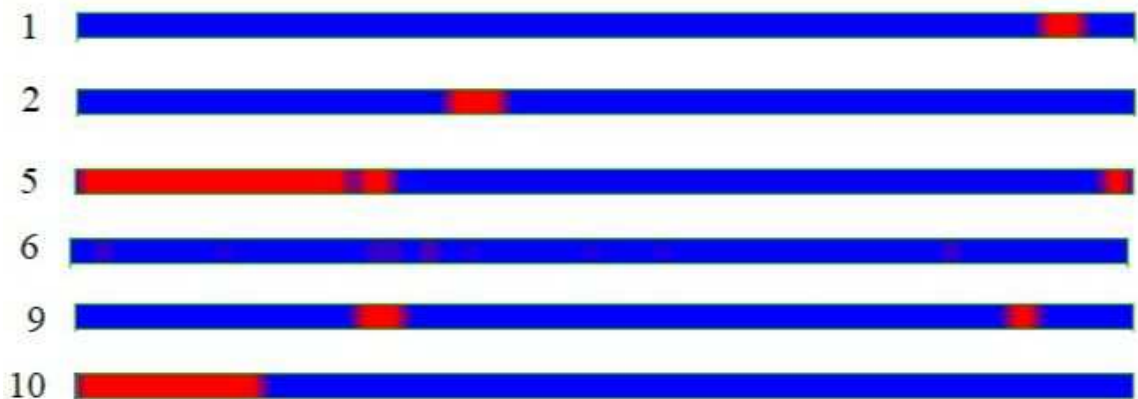


Рисунок 20 – Расположение транспозонов в гомологичных участках сорго двуцветного

Из одиннадцати гомологичных участков сорго двуцветного мобильные элементы были обнаружены в шести. В первом участке – MuDR-12\_SBi; во втором – гелитрон N67; в пятом – сорія 33\_BD-I и гелитрон N136; в шестом – 7 MuDR, гелитрон N100 и 2 ретротранспозона gypsy; в девятом – сорія 30\_BD-I и гелитрон N124B; в десятом – один MuDR-N206C.



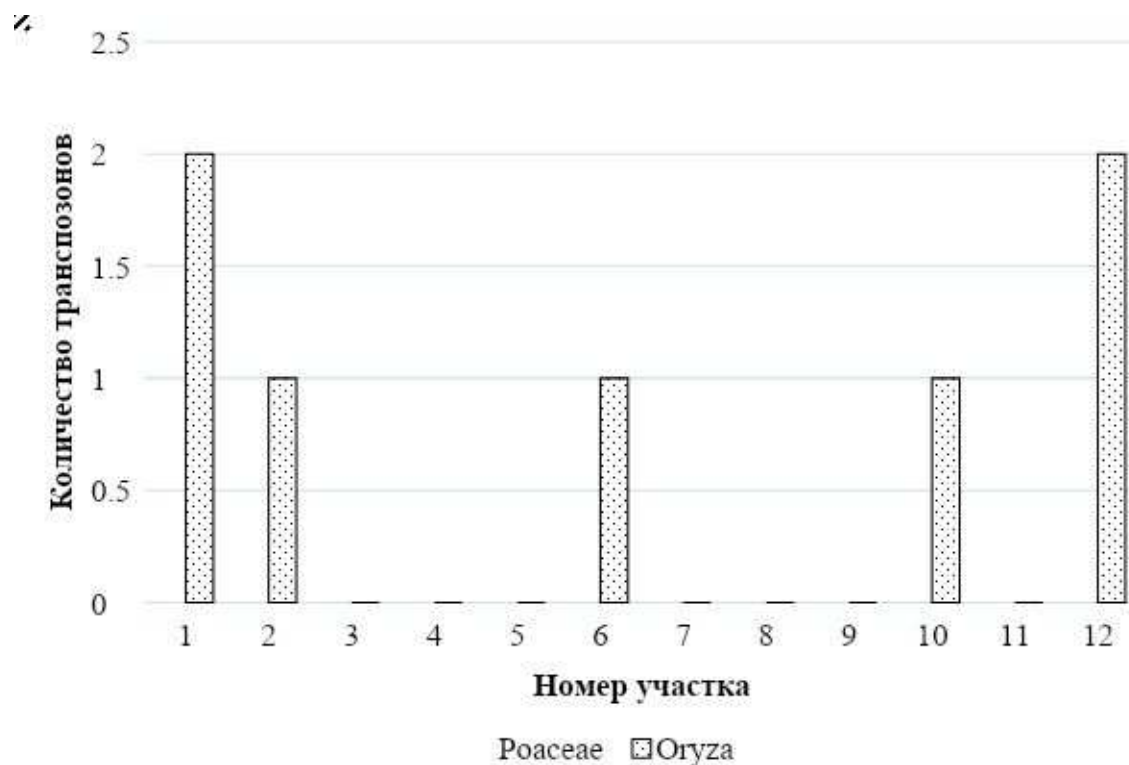


Рисунок 21 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам *Aegilops speltoides*

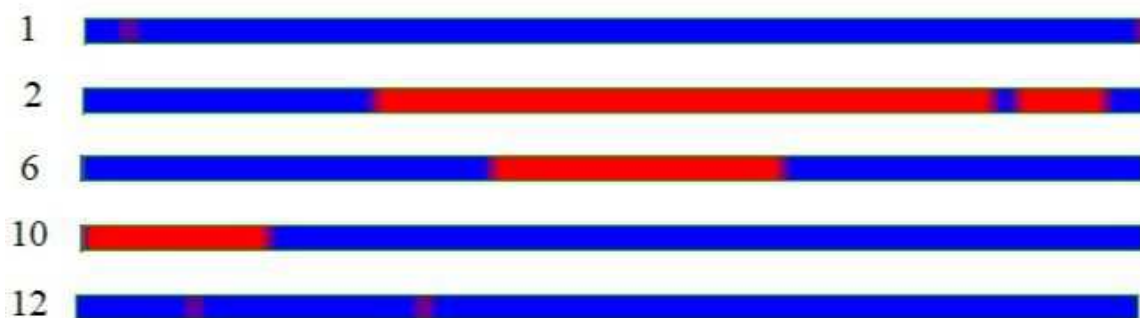


Рисунок 22 – Расположение транспозонов в гомологичных участках *Aegilops speltoides*

Из двенадцати гомологичных участков *Aegilops speltoides* мобильные элементы были обнаружены в пяти. В первом и десятом участке — MuDR N206C; во втором — соріа 33\_BD-I; в шестом — гелитрон N124B; в двенадцатом — 2 части транспозона MuDR N206C.

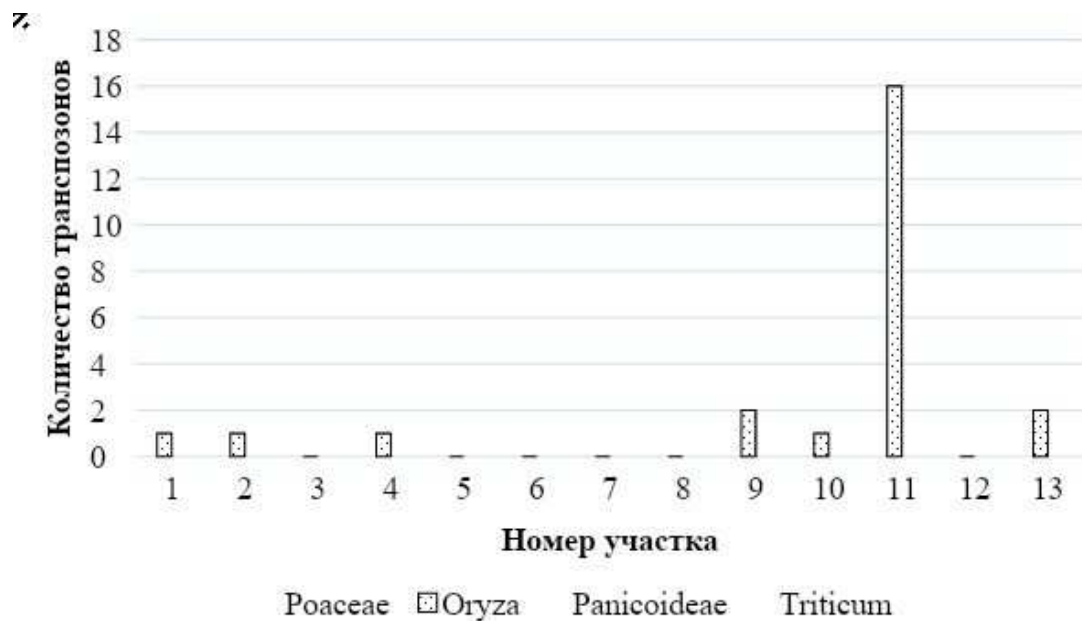


Рисунок 23 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам пшеницы мягкой

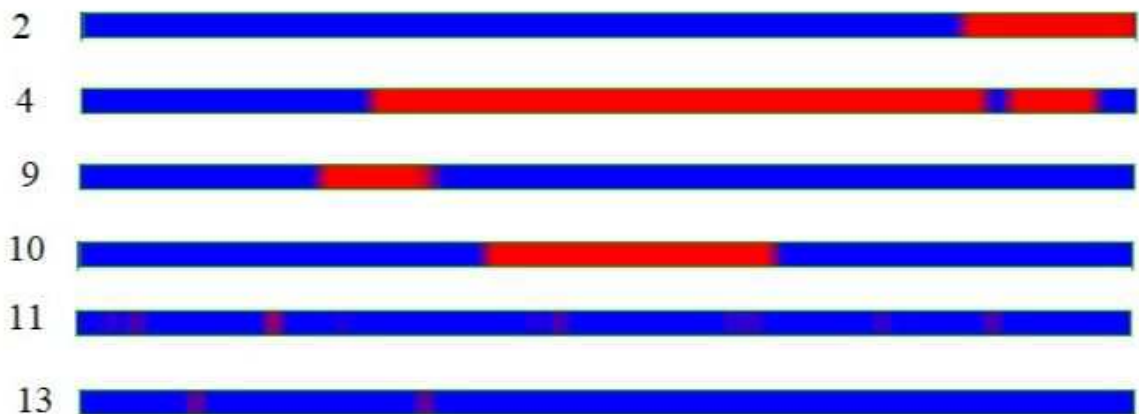


Рисунок 24 – Расположение транспозонов в гомологичных участках пшеницы мягкой

Из тринадцати гомологичных участков пшеницы мягкой мобильные элементы были обнаружены в шести. Во втором участке — MuDR N206C; в четвертом — copia 33\_BD-I; в девятом — gypsy 118 и non-LTR LINE1-61; в десятом — гелитрон N124B; в одиннадцатом — 10 MuDR, гелитрон N132 и 2 ретротранспозона (copia 118, gypsy 173); в тринадцатом — 2 части транспозона MuDR N206C.



Рисунок 25 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам элевсины индийской

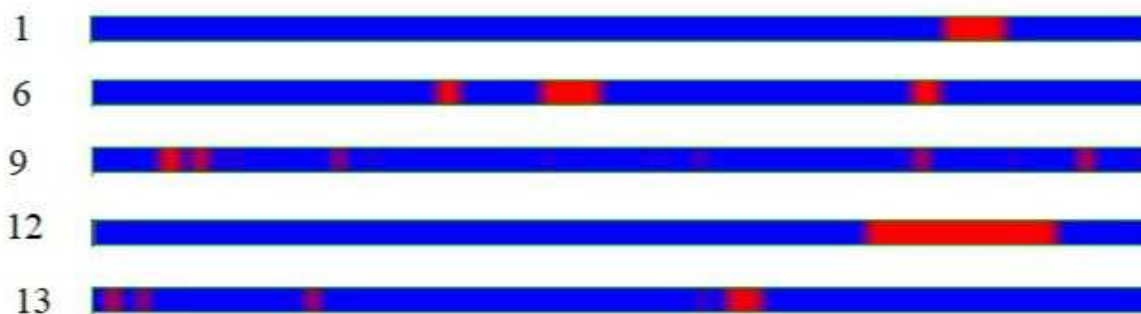


Рисунок 26 – Расположение транспозонов в гомологичных участках элевсины индийской

Из тринадцати гомологичных участков элевсины индийской мобильные элементы были обнаружены в пяти. В первом участке — MuDR 64; в шестом — 2 участка MuDR N206C и MuDR N1; в четвертом — copia 33\_BD-I; в девятом — 6 ретротранспозонов gypsy и 2 copia, 4 гелитрона, 3 участка MuDR N206C и 1 ДНК-транспозон Harbinger; в двенадцатом — гелитрон N8B; в тринадцатом — 6 участков транспозона MuDR N206C и гелитрон N124B.

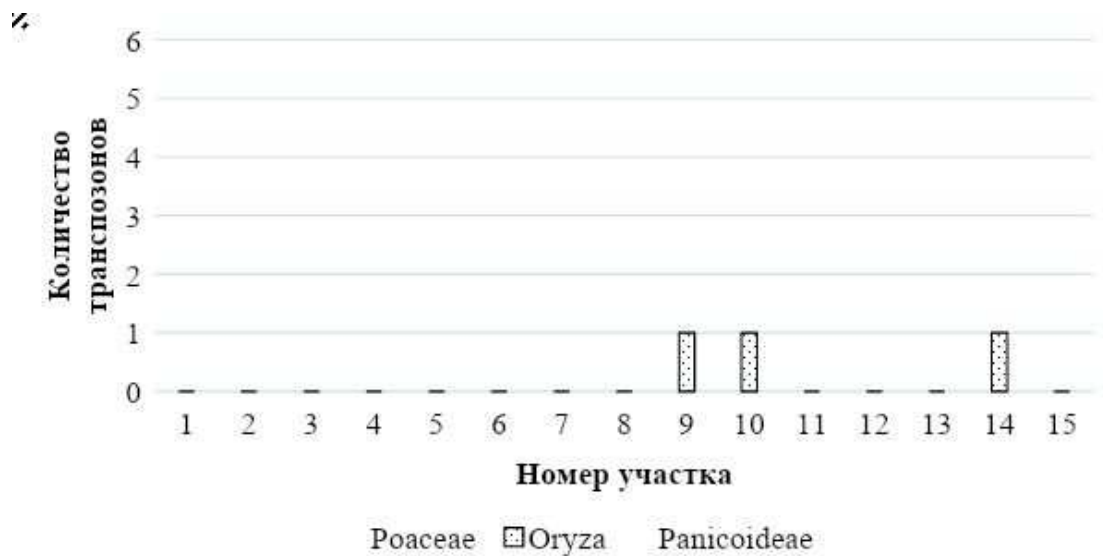


Рисунок 27 – Гистограмма распределения транспозонов по гомологичным участкам *Oryza minuta*

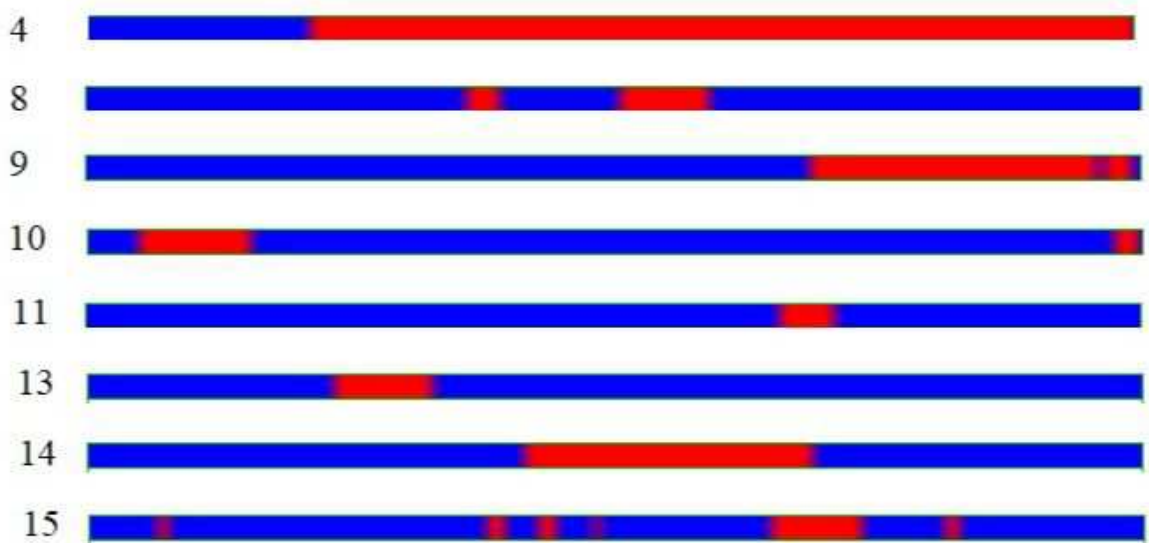


Рисунок 28 – Расположение транспозонов в гомологичных участках *Oryza minuta*

Из пятнадцати гомологичных участков *Oryza minuta* мобильные элементы были обнаружены в девяти. В первом участке — тРНК глутамина; в четвертом — гелитрон N17B; в восьмом — 2 участка MuDR N206C; в девятом — тРНК тирозина и copia 33\_BD-I; в десятом — гелитрон N136 и ДНК-транспозон типа EnSpm1\_HV; в одиннадцатом — MuDR N206C; в тринадцатом — copia-30\_BD-I; в четырнадцатом — гелитрон N124B; в пятнадцатом — гелитрон N199B, 3 MuDR и 2 ретротранспозона gypsy.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе данной работы были выполнены все задачи, а поставленная цель была достигнута.

1. Были обнаружены транспозоны во всех митохондриальных геномах семейства Злаковые;
2. Найденные транспозоны были разделены по классам и подклассам;
3. Были выявлены закономерности распределения полученных классов и подклассов транспозонов в изучаемых геномах;
4. Установлено, что обнаруженные мобильные элементы находятся не во всех гомологичных участках, а их расположение и размеры сильно различаются.

Анализ полученных данных показал, что во всех изученных митохондриальных геномах преобладают ДНК-транспозоны. Самыми распространенными группами являются подклассы MuDR (ДНК-транспозоны), *coria* и *gypsy* (ретротранспозоны). В кодирующих же последовательностях ретротранспозоны отсутствуют у большинства видов (кроме кукурузы сахарной и видов рода рис).

Исследование транспозонов в гомологичных участках не позволяет однозначно сформулировать гипотезу о той роли, которую они играют в переносе генетического материала из хлоропластов в митохондрии; этот вопрос требует дополнительных исследований.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Raskina O. Transposable elements in the organization and diversification of the genome of *Aegilops speltoides* Tausch (*Poaceae*, *Triticeae*) //International journal of genomics. – 2018. – Т. 2018.
2. Morley S. A., Nielsen B. L. Plant mitochondrial DNA //Frontiers in bioscience (Landmark edition). – 2017. – Т. 22. – С. 1023-1032.
3. Dyall S. D., Brown M. T., Johnson P. J. Ancient invasions: from endosymbionts to organelles //Science. – 2004. – Т. 304. – №. 5668. – С. 253-257.
4. Shutt T. E., Gray M. W. Bacteriophage origins of mitochondrial replication and transcription proteins //Trends in Genetics. – 2006. – Т. 22. – №. 2. – С. 90-95.
5. Olejniczak S. A. et al. Chloroplasts: state of research and practical applications of plastome sequencing //Planta. – 2016. – Т. 244. – №. 3. – С. 517-527.
6. Piot A. et al. One-third of the plastid genes evolved under positive selection in PACMAD grasses //Planta. – 2018. – Т. 247. – №. 1. – С. 255-266.
7. Hollingsworth M. L. et al. Selecting barcoding loci for plants: evaluation of seven candidate loci with species - level sampling in three divergent groups of land plants //Molecular ecology resources. – 2009. – Т. 9. – №. 2. – С. 439-457.
8. Nguyen P. A. T., Kim J. S., Kim J. H. The complete chloroplast genome of colchicine plants (*Colchicum autumnale* L. and *Gloriosa superba* L.) and its application for identifying the genus //Planta. – 2015. – Т. 242. – №. 1. – С. 223-237.
9. Wicke S. et al. The evolution of the plastid chromosome in land plants: gene content, gene order, gene function //Plant molecular biology. – 2011. – Т. 76. – №. 3-5. – С. 273-297.
10. Ma P. F. et al. Evidence for horizontal transfer of mitochondrial DNA to the plastid genome in a bamboo genus //Scientific reports. – 2015. – Т. 5. – С. 11608.

- 11.Kejnovsky E., Hawkins J. S., Feschotte C. Plant transposable elements: biology and evolution //Plant Genome Diversity Volume 1. – Springer, Vienna, 2012. – C. 17-34.
12. Nystedt B. et al. The Norway spruce genome sequence and conifer genome evolution //Nature. – 2013. – T. 497. – №. 7451. – C. 579-584.
- 13.Hawkins J. S. et al. Rapid DNA loss as a counterbalance to genome expansion through retrotransposon proliferation in plants //Proceedings of the national academy of sciences. – 2009. – T. 106. – №. 42. – C. 17811-17816.
- 14.Chen J. et al. Whole-genome sequencing of *Oryza brachyantha* reveals mechanisms underlying *Oryza* genome evolution //Nature Communications. – 2013. – T. 4. – №. 1. – C. 1-9.
- 15.McClintock B. Controlling elements and the gene //Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology. – Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1956. – T. 21. – C. 197-216.
- 16.Gao D. et al. A lineage - specific centromere retrotransposon in *Oryza brachyantha* //The Plant Journal. – 2009. – T. 60. – №. 5. – C. 820-831.
- 17.Tsukahara S. et al. Centromere-targeted de novo integrations of an LTR retrotransposon of *Arabidopsis lyrata* //Genes & development. – 2012. – T. 26. – №. 7. – C. 705-713.
- 18.Bennetzen J. L., Wang H. The contributions of transposable elements to the structure, function, and evolution of plant genomes //Annual review of plant biology. – 2014. – T. 65. – C. 505-530.
- 19.Goettel W., Messing J. Divergence of gene regulation through chromosomal rearrangements //BMC genomics. – 2010. – T. 11. – №. 1. – C. 1-19.
- 20.Du C. et al. The complete Ac/Ds transposon family of maize //BMC genomics. – 2011. – T. 12. – №. 1. – C. 1-12.
- 21.Lin R. et al. Transposase-derived transcription factors regulate light signaling in *Arabidopsis* //Science. – 2007. – T. 318. – №. 5854. – C. 1302-1305.

22. Kajihara D. et al. Functional characterization of sugarcane mustang domesticated transposases and comparative diversity in sugarcane, rice, maize and sorghum //Genetics and molecular biology. – 2012. – Т. 35. – №. 3. – С. 632-639.
23. Yang L., Bennetzen J. L. Distribution, diversity, evolution, and survival of Helitrons in the maize genome //Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2009. – Т. 106. – №. 47. – С. 19922-19927.
24. Naito K. et al. Unexpected consequences of a sudden and massive transposon amplification on rice gene expression //Nature. – 2009. – Т. 461. – №. 7267. – С. 1130-1134.
25. Bhaya D., Davison M., Barrangou R. CRISPR-Cas systems in bacteria and archaea: versatile small RNAs for adaptive defense and regulation //Annual review of genetics. – 2011. – Т. 45. – С. 273-297.
26. Huda A., Jordan I. K. Analysis of transposable element sequences using CENSOR and RepeatMasker //Bioinformatics for DNA Sequence Analysis. – Humana Press, 2009. – С. 323-336.
27. Kohany O. et al. Annotation, submission and screening of repetitive elements in Repbase: RepbaseSubmitter and Censor //BMC bioinformatics. – 2006. – Т. 7. – №. 1. – С. 474
28. Genetic Information Research Institute [Электронный ресурс]: Repeat Masking. Режим доступа: <https://www.girinst.org/censor/>.
29. Rivas E. Evolutionary models for insertions and deletions in a probabilistic modeling framework //BMC bioinformatics. – 2005. – Т. 6. – №. 1. – С. 63.
30. Vingron M., Waterman M. S. Sequence alignment and penalty choice: Review of concepts, case studies and implications //Journal of molecular biology. – 1994. – Т. 235. – №. 1. – С. 1-12.
31. Altschul S. F. et al. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs //Nucleic acids research. – 1997. – Т. 25. – №. 17. – С. 3389-3402.

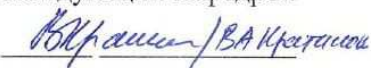


32. Smith T. F. et al. Identification of common molecular subsequences //Journal of molecular biology. – 1981. – Т. 147. – №. 1. – С. 195-197
33. Bioinformatics Software and Services [Электронный ресурс]: A QIAGEN CLC Genomics Workbench. Режим доступа: <https://www.qiagenbioinformatics.com/products/clc-genomics-workbench/>.
34. The Darling lab computational (meta)genomics [Электронный ресурс]: Mauve. Режим доступа: <http://darlinglab.org/mauve/mauve.html>.
35. Darling A. C. E. et al. Mauve: multiple alignment of conserved genomic sequence with rearrangements //Genome research. – 2004. – Т. 14. – №. 7. – С. 1394-1403.
36. Darling A. E., Mau B., Perna N. T. progressiveMauve: multiple genome alignment with gene gain, loss and rearrangement //PloS one. – 2010. – Т. 5. – №. 6. – С. 11147.
37. Lippman Z. et al. Role of transposable elements in heterochromatin and epigenetic control //Nature. – 2004. – Т. 430. – №. 6998. – С. 471-476.

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение  
высшего образования  
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Институт фундаментальной биологии и биотехнологий  
кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой



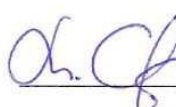
подпись      инициалы, фамилия

« 22 » 06 2020 г.

**БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА**

06.03.01 Биология

Мобильные элементы в митохондриальных геномах растений  
семейства Злаковые

Руководитель  22.06.2020 д.ф.- м.н., проф. М. Г. Садовский

Выпускник  22.06.20 Ю. В. Кулишина

Красноярск 2020

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение  
высшего образования  
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»  
Институт фундаментальной биологии и биотехнологий  
кафедра биофизики

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

В. Крашinsky / В.А. Крашinsky

подпись      инициалы, фамилия

« 22 » 06 20 20 г.

**БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА**

06.03.01 Биология

Мобильные элементы в митохондриальных геномах растений  
семейства Злаковые

Руководитель

М. Г. Садовский 22.06.2020 д.ф.- м.н., проф.

М. Г. Садовский

Выпускник

Ю. В. Кулишина 22.06.20

Ю. В. Кулишина

Красноярск 2020