

도열병균의 Transposable elements

Transposable Elements in *Magnaporthe* Species

지명환¹ · 박숙영^{2*}

¹노블연구소, ²순천대학교 식물학과

***Corresponding author**

Tel: +82-61-750-3868

Fax: +82-61-750-3868

E-mail: spark@scnu.ac.kr

ORCID

<https://orcid.org/0000-0003-1267-1111>

Myoung-Hwan Chi¹ and Sook-Young Park^{2*}

¹Noble Research Institute, Ardmore, Oklahoma 73401, USA

²Department of Plant Medicine, College of Life Science and Natural Resources, Suncheon National University, Suncheon 57922, Korea

The fungal species contain diverse transposable elements and repetitive sequences up to ~10% of their genome. It has been reported that distribution of transposable elements tends to correlate with the host range of the pathogen. Moreover, transposable elements cause the loss of an avirulence gene in the pathogen, which resulted in disease on a resistance cultivar. Thus, the transposable elements in the fungal pathogens may be one of the key factors driving the plant-fungus interactive evolution. In this article, we reviewed classification and biological functions of transposable elements in *Magnaporthe* species.

Keywords: *Magnaporthe grisea*, *Magnaporthe oryzae*, Retrotransposon, Rice blast, Transposon

Received February 12, 2018

Revised February 21, 2018

Accepted March 6, 2018

서론

전이인자(Transposable Elements, TEs)는 식물, 동물, 세균, 고세균 및 곰팡이를 포함한 모든 생물체의 유전체에 존재하며, 유전체내에서 실제로 증식하고 움직일 수 있는 유전적인 단위체(genomic units)를 일컫는다(Munoz-Lopez와 Garcia-Perez, 2010). 전이인자의 존재는 1940년대 후반 Barbara McClintock에 의해 옥수수에서 처음 발견되었으며, 당시 McClintock은 “controlling elements”로 기술하였다. 이후 McClintock은 전이인자가 유전체의 환경 적응 반응으로서 “genomic shock”에 의해 활성화될 수 있을 것이라고 제안하였다(McClintock, 1984). 옥수수의 유전체 중 전이인자의 비율은 약 90%로 실제 단백질 합성에 관여하는 유전자의 coding region들은 마치

전이인자의 바다에 부유하는 “작은 섬”으로 비유될 정도이다(Bushman, 2002).

최근 유전체 해독이 다양하게 이루어지면서 전이인자에 관한 관심은 매우 높아지고 있는데, 그 이유는 세균, 식물 및 동물에 이르기까지 거의 모든 생물들이 전이인자를 가지고 있으며(Finnegan, 1989), 극단적인 경우로는 유전체의 80%가 다양한 전이인자들로 구성된 경우도 보고되었다(Bennetzen, 2005; Feschotte 등, 2002; Morgante, 2005; Sanmiguel과 Eventzen, 2002). 곰팡이 유전체에서 전이인자의 비율은 식물보다 상대적으로 낮은 3–20% 정도인 것으로 밝혀졌다(Daboussi와 Capy, 2003).

곰팡이에서의 전이인자는 효모인 *Saccharomyces cerevisiae*에서 최초로 밝혀졌다(Boeke, 1989). 또한 사상성곰팡이에서는 *Ascobolus immerses*에서 밝혀졌는데 자낭 포자의 색깔이 검은색이 아닌 흰색인 돌연변이를 이용한 유전연구에서 spore-staining의 불안정성이 전이인자에 의해 일어난다고 제안되었

Research in Plant Disease

pISSN 1598-2262, eISSN 2233-9191

www.online-rpd.org

으며(Decaris 등, 1978), 이후 여러 연구자들에 의해 명확한 증거들이 제시되었다(Colot 등, 1995). 모델 곰팡이인 *Neurospora crassa*와 *Aspergillus nidulans*에서도 전이인자에 대한 광범위한 연구가 이루어졌지만 이들 곰팡이가 갖는 전이인자들은 대부분 비활성 전이인자(silenced transposons)인 것으로 나타났다. 이는 표현형적으로 안정적인 균주를 선택하여 연구에 사용하였기 때문일 것으로 추측되고 있다(Cogoni, 2001; Faugeron, 2000; Selker, 1999).

현재까지 곰팡이의 전이인자에 관한 지식은 주로 식물에 병을 일으키는 곰팡이 또는 산업적으로 활용되는 곰팡이 연구로부터 유래되었다. 이들 대부분은 활동성의 전이인자를 갖고 있다. 흥미로운 점은, 이들 곰팡이 중의 대부분이 유성생식이 아닌 무성생식을 통해 주로 증식함에도 불구하고, 높은 유전적 다양성을 갖고 있는 것으로 보고되었다(Daboussi, 1997; Kempken과 Kuck, 1998).

최근 폭발적으로 늘어나고 있는 곰팡이의 유전체 해독 연구를 통해 대부분의 곰팡이 유전체들이 전이인자를 갖고 있는 것으로 보고되고 있지만, 이들 전이인자들이 개체군 내의 유전적인 변화에 어떠한 영향을 미치며 어떻게 곰팡이의 진화과정에 관여 하는지에 관한 보고는 없다. 이 총설에서는 (1) 곰팡이 전이인자의 구조 및 전이기작에 대한 정보를 제공하고, (2) 특히

식물병원성 곰팡이 중 하나인 도열병균의 전이인자에 관한 현재까지의 연구 결과를 정리하고자 한다.

곰팡이의 전이인자의 구조

곰팡이의 전이인자는 일반적으로 식물 및 동물과 같은 진핵생물의 전이인자와 유사하며, 전이(transposition) 기작과 구조에 따라 크게 Class I과 Class II로 분류된다(Fig. 1A). Class I은 retroelements로서 RNA 중간체의 역전사(reverse transcription)에 의해 DNA로 전이된다. Class II는 DNA 전이인자로 두 개의 말단 반복(terminal inverted repeat, TIR)이 전이인자의 양쪽 끝에 반대로 마주 보고 있으며, 전이효소(transposase)를 이용하여 DNA에서 DNA로 직접 전이된다(Finnegan, 1989) (Fig. 1B). 이들의 형태와, 전이된 뒤 형성된 표적 위치, 복제의 크기 및 염기/단백질 서열의 유사성에 기초하여 여러 수퍼 패밀리로 세분된다(Finnegan, 1989).

Class I 전이인자는 긴 말단 반복(long terminal repeat, LTR)을 갖는지 여부를 통해 크게 분류된다. LTR을 갖는 경우 retrotransposon의 구조단백질인 gag와 pol 단백질의 배열순서에 의해 Pseudoviridae (*Copia* subfamily)와 Metaviridae (*Gypsy* subfamily)로 세분화된다. Pseudoviridae (*Copia* subfamily)의

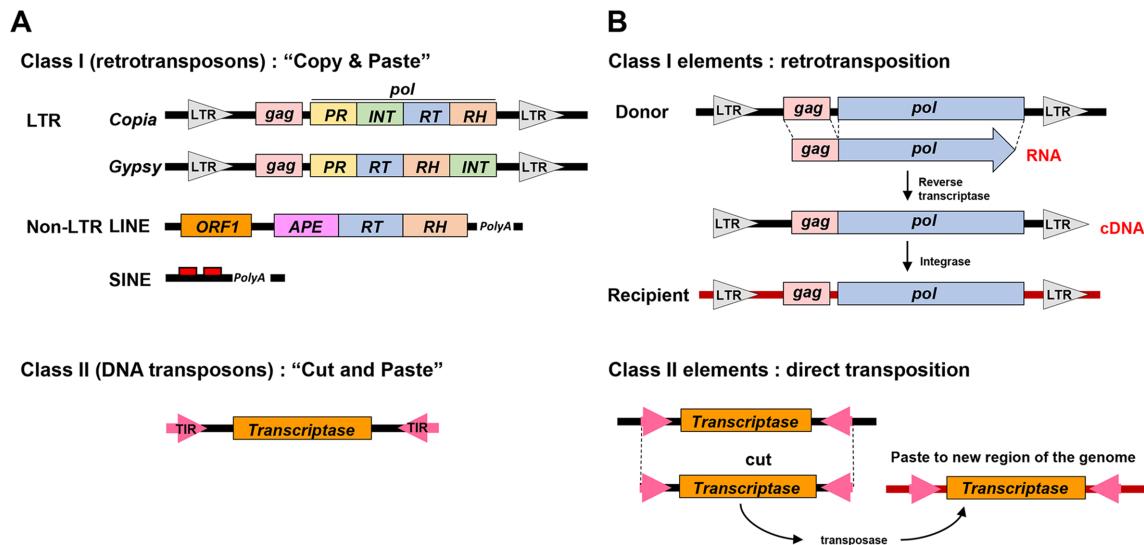


Fig. 1. Schematic of fungal transposable elements (TEs) (based on Daboussi, 1997; Havecker et al., 2004; Favaro et al., 2005; Wicker et al., 2007). (A) Structural features of transposable elements in fungi. Class I transposons (retrotransposons) are subclassified into two categories: Long terminal repeat (LTR) and non-LTR retrotransposons. LTR retrotransposons contain *gag* and *pol* in the flanking of LTRs which resemble retroviruses. The non-LTR retrotransposons lack terminal repeats and carry a poly (A) tail at 3' ends. The LINE elements possess two ORFs, with similarities to *gag* as well as the *pol*-like gene. The SINEs contain an internal RNA polymerase III promoter with bipartite structures (boxes A and B). (B) Examples of possible mechanisms for reverse transcription and integration of a new copy in transposable elements. Abbreviations: LTR, long terminal repeats; LINEs, long dispersed nuclear elements; SINE, short dispersed nuclear elements; *gag*, a polyprotein and an acronym for Group Antigens (ag); *pol*, reverse transcriptase-RNase H (RH) and integrase functions; PR, protease; INT, integrase; RT, reverse transcriptase; APE, Apurinic endonuclease; TIR, terminal inverted repeats.

경우 *pol* 유전자의 순서가 aspartic protease (AP)-integrase (INT)-reverse-transcriptase (RT)-RNaseH (RH) 순서이며, *Metaviridae*의 경우는 aspartic protease (AP)-reverse transcriptase (RT)-RNaseH (RH)-integrase (INT)의 순서를 갖는다(Fig. 1A). LTR을 갖지 않는 경우는 다시 LINE (Long Interspersed Nuclear Elements)과 SINE (Short Interspersed Nuclear Elements)으로 나뉘는데, LINE은 *gag* 유전자와 유사한 ORF1을 갖고, *pol*내에 reverse-transcriptase (RT)와 nuclease, RNaseH (RH)를 갖는다. SINE은 non-coding region에 diagnostic feature 두 개를 갖는다(red boxed in Fig. 1A) (Wicker 등, 2007).

Class II 전이인자들은 전이효소를 coding하는 유전자의 양쪽 말단에 다양한 길이의 TIR을 갖는다. 이들은 전이되는 중에 만들어지는 DNA 절편의 수에 따라 두 개의 subclass로 분류된다(Fig. 1B). 또한, Class II 전이인자는 총 9개의 superfamily들로 나뉘는데, TIR의 염기서열과 표적 위치 duplication (target site duplication, TSD)의 크기에 따라서 세분화 된다(Wicker 등, 2007).

곰팡이 전이인자의 기작

다수의 곰팡이 유전체 분석을 통해 광범위하게 전이인자가 분포하는 것으로 밝혀졌음에도 불구하고, 전이인자가 어떻게 곰팡이 유전체 내에서 전이되는지에 관한 기작은 명확히 밝혀지지 않았다. 그 이유는 유전체에서 발견된 대부분의 전이인자가 Fig. 1A에 보이는 것처럼 온전한 형태가 아니고, 조각조각 잘려져 나간 불완전체들이기 때문이었다. 현재까지 알려진 곰팡이 전이인자의 활성화 및 전이기작은 몇몇 소수의 곰팡이 연구를 통해 보고되었다. 전이인자의 복제(replication) 및 확장(expansion)은 “복사 및 붙여넣기(copy and paste)”를 사용하는 retroelements (Class I)과 “잘라내기 및 붙여넣기(cut and paste)”를 사용하는 DNA transposons (Class II)로 나뉜다(Fig. 1B).

Retroelements의 전이기작. Class I에 속하는 트랜스포존은 레트로바이러스에서 유래된 것으로 기본적으로 *gag* 단백질과 *pol* 역전사효소, 이들을 둘러싼 두 개의 LTR로 이루어져 있다(Fig. 2A). RNA 중간체를 통해 전이되는 retroelements중 LINE과 LTR의 경우, RNA 중합효소 II에 의해 전사되며, SINE은 RNA 중합효소 III에 의해 전사된다. Retroelement RNA는 전사된 이후 다시 역전사 반응을 거친다. 역전사된 retroelement의 cDNA는 새로운 유전체의 위치로 전이되는데 이를 retrotransposition이라고 부른다. 이러한 retrotransposition의 증거는 모

델 곰팡이 *N. crass*의 *Tad* LINE-like element (Kinsey, 1993)와 벼 도열병균 *Maganaporthe oryzae*의 LTR retrotransposon인 *fosbury* (Shull과 Hamer, 1996) 등에서 밝혀졌다. Retroelements가 특정 유전자 내 혹은 인접 부위에 삽입되어 돌연변이를 유발하기 때문에 retroelements의 활성화는 곰팡이 유전체 변화의 주요 원인 중 하나이다.

역전사에 의한 전이의 직접적인 증거는 Kinsey (1993)에 의해 제시되었다. 활성을 갖는 *Tad* 전이인자의 coding region 내에 인위적인 intron을 삽입하고, 삽입된 intron이 전사 중에 제거 된다는 것을 확인함으로써, *Tad* 전이인자가 역전사 전이를 한다는 것을 증명하였다(Kinsey, 1993). 또한 이 연구에서는 두 개의 서로 다른 핵 사이의 세포질 중간체(cytoplasmic intermediate)를 통해 *Tad*가 전이되며, 빠르게 유전체를 침범한다는 사실을 증명하였다. 이 외에도 retroelements가 유전체 내에서 전이된다는 간접적인 증거들로는 retroelements의 구조적 안정성, 바이러스와 같은 입자의 존재, 역전사 효소의 활성화, 유전체 내에서의 복제수의 증가 등이 관찰된 바 있다(Anaya와 Roncero, 1995; Dobinson 등, 1993; Farman 등, 1996b; McHale 등, 1992).

Solo LTR의 구조 및 역할. 다수의 유전체 염기서열이 해독되면서 retroelements의 LTR이 solo LTR이라고 불리는 단일 LTR의 흔적만 남기는 경우가 다수 발견되었다. Solo LTR의 존재는 식물부터 곰팡이에 이르기까지 거의 모든 생물에서 나타나는 공통적인 retroelements의 흔적이며, 적게는 100 bp에서 많게는 1,000 bp 혹은 그 이상에 이르기까지 짧은 역반복(short inverted repeats)이 계속되며, 일반적으로 5'-TG-3' 그리고 5'-CA-3'으로 끝난다(Kumar와 Bennetzen, 1999). 이러한 solo LTR이 유전체에 남게 되는 일반적인 기작을 Fig. 2B 및 Fig. 2E에 도식하였다. Retrovirus가 기주의 유전체로부터 이동하는 기작과 비슷하게, retroelement의 5'과 3' LTR이 재조합 될 때 LTR사이에 재조합이 일어나고, 결과적으로 LTR과 내부 coding region들(*gag*와 *pol* 유전자)이 유전체로부터 삭제되면서 solo LTR만 남게 된다(Fig. 2B, 2E). 이러한 과정이 반복적으로 일어남으로써 많은 solo LTR들이 흔적으로 남아 유전체 내에 흩어져서 존재하게 된다고 추정하고 있다(Jordan과 McDonald, 1999; Winston 등, 1984).

Solo LTR은 유전체로부터 retroelements의 삭제뿐만 아니라 확대와도 관련되어 있다. Fig. 2C와 2D에 도식된 것과 같은 경로를 통해 유전체의 크기를 확장(Fig. 2C) 및 축소(Fig. 2D)했다는 가설이 일반적으로 받아들여지고 있다(예: 식물의 배수체 형성) (Devos 등, 2002). 식물과 마찬가지로 아마도 Fig. 2C와 2D

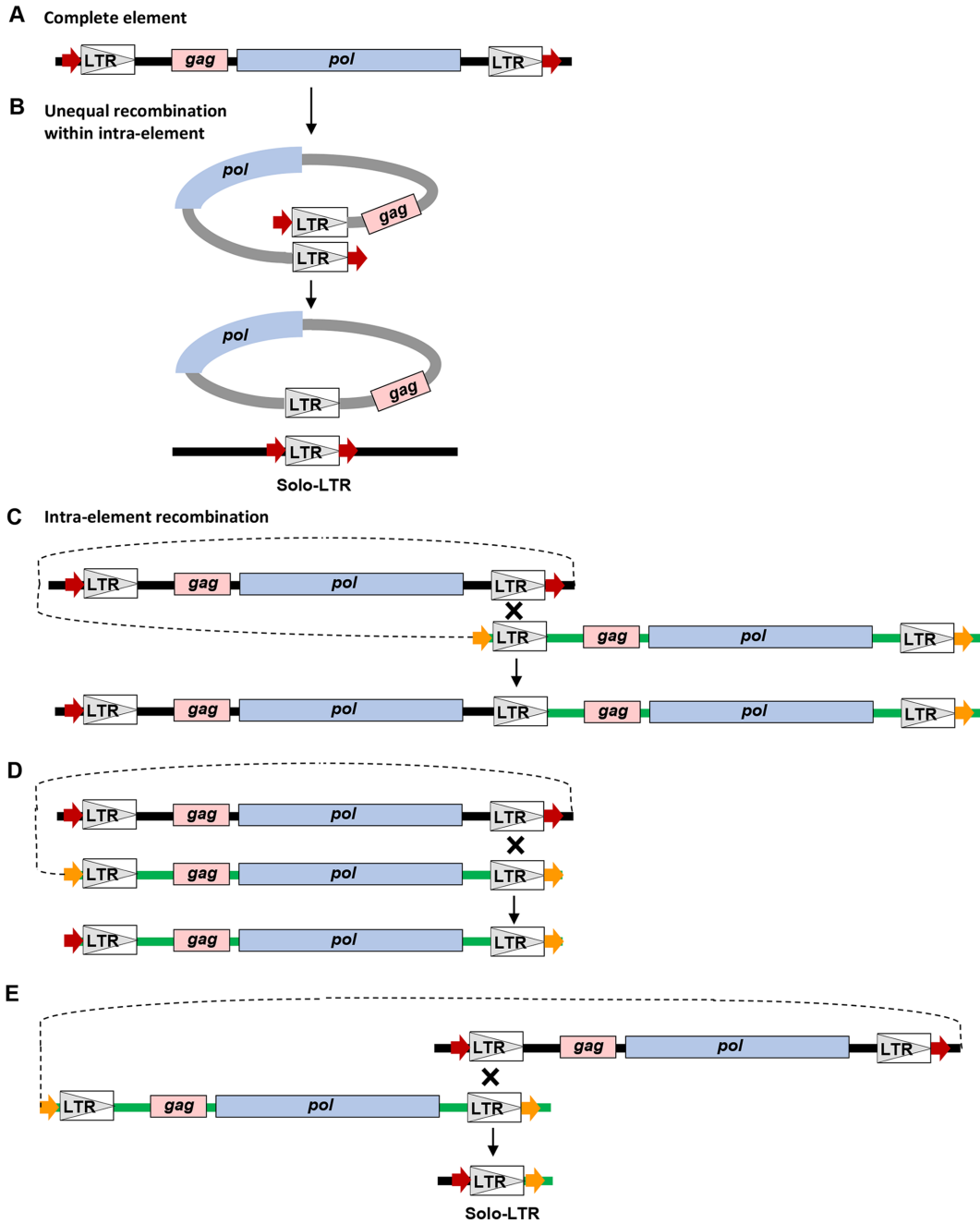


Fig. 2. Examples of recombination between LTR retrotransposons (based on Jordan and McDonald, 1999; Devos et al., 2002). (A) A complete LTR transposable element. (B) Intra-element recombination between LTR and LTR is one of mechanism that produced solo LTR and excised the rest of full-length elements. (C) Recombination between 5' and 3' LTRs of two adjacent elements produced a new recombinant element. (D) Complete element produced by unequal recombination between two 5' LTRs, two 3' LTRs, or the internal regions of two elements. (E) Solo LTR also produced by recombination between 3' and 5' LTRs of two elements.

와 같은 경로로 재조합되어 확장 및 축소되어 왔을 것이다.

DNA transposon의 전이기작. “잘라내기 및 붙여넣기” 기작을 바탕으로 직접 전이되는 DNA 전이인자의 경우 이동성 (mobility), 전사적 발현(transcriptional expression)과 alterna-

tive RNA splicing 등의 기작을 통해 전이될 것으로 추론되고 있다(Kempken과 Kuck, 1998). 흥미롭게도, 이 전이인자들은 유전체 내에서 복제 개수가 줄어들기도 하고 늘어나기도 할 수 있는 가변성을 갖는다. 식물병원성 곰팡이 *Fusarium oxysporum* 의 경우, 전이인자 *impala*가 적은 수로 유전체 내에 존재할 때,

유전체 내에서 *impala* 전이요소의 위치 및 수량 변화가 더 가변적임을 확인하였다(Langin 등, 1995). 이 연구에서 *niaD* 유전자 내로 삽입된 *impala* 인자로 인해 *niaD* 유전자가 불활성화되는 것을 보임으로써, DNA transposon이 유전체 내에서 다른 곳으로 옮겨갈 수 있으며 이를 통해 유전체의 재구성을 유도할 수 있을 것으로 생각하였다. 옥수수에서 발견된 전이인자 *Ac/Ds*의 경우, 세포 분화를 위해 염색체 DNA가 합성되는 동안 전이가 활성화되며, 복제된 DNA로부터 복제되지 않은 DNA쪽으로 이동한다는 사실이 보고된 바 있다(Dash와 Peterson, 1994; Fedoroff, 1989) (Fig. 1B).

도열병균의 전이인자

벼 도열병균은 벼의 모든 생육기에 병을 일으킬 수 있는 중요한 병원균일뿐만 아니라, 환경조건이 병원균에 유리할 경우, 경제적으로 큰 손실을 일으킬 수 있는 중요한 식물 병원균 중 하나이다. 이러한 도열병균을 방제하기 위해서는 저항성 품종의 육성을 통해 병을 제어하는 것이 가장 효율적이며 이상적인 방법이다. 하지만, 오랜 기간 동안 육종을 통해 개발된 새로운 벼 품종은 실제 논에 도입되더라도 병 발생이 가능한 새로운 race의 출현으로 기주 식물의 병 저항성이 빠르게 붕괴되어, 병 저항성 기주 식물 육종의 제한적인 성공을 거뒀다(Bonman 등, 1992; Correa-Victoria와 Zeigler, 1991; Kiyosawa, 1982). 벼와 도열병균 간의 병 발생 상호작용은 주로 Gene-for-Gene 모델을 따르는 것으로 알려졌다(Bryan 등, 2000; Jia 등, 2000; Orbach 등, 2000; Zeigler 등, 1994). 따라서, 전이인자에 의한 병원균의 비병원성 유전자(avirulence gene, AVR gene)의 기능 상실은 새로운 race 혹은 pathotype 발생의 주요한 원인으로 제안되어왔다.

벼 도열병균의 비병원성 유전자와 불안정성. 다양한 연구 결과를 통해 도열병균은 Gene-for-Gene 상호작용이 적용되며, 기주의 저항성 유전자와 이에 상응하는 비병원성 유전자에 의해 병이 발생된다고 밝혀졌다. 최초로 밝혀진 비병원성 유전자인 AVR-Pita (=Avr2-YAMO)와 Avr1-TSUY의 경우, 유전적으로 불안정하여 병원성 변이가 빈번하게 나타나는 것으로 보고되었다(Kang, 2001). 이들 두 유전자는 모두 텔로미어(telomere) 영역에 존재하는 것으로 밝혀졌다(Orbach 등, 2000; Valent와 Chumley, 1994), 벼 도열병균 비병원성 유전자들의 유전적 불안정성은 전이인자에 의한 것이라는 직접적인 연구 결과들이 보고되었다(Farman 등, 2002; Kang 등, 2001; Zhou 등, 2007). DNA transposon Pot3가 비병원성 유전자인 AVR-Pita (Kang,

2001)와 AVR-Piz-t (Zhou 등, 2007)의 coding region과 promoter 영역에 각각 삽입되어 비병원성 유전자들의 기능이 소실되었다. 또한, retrotransposon MINE 인자가 기주 식물이 갖는 R gene Pi33에 상응하는 비병원성 유전자 ACE1에 삽입되면서 유전자의 기능이 상실되었다는 보고가 있다(Fudal 등, 2005).

전이인자를 이용한 병원균 집단 분석은(Dobinson 등, 1993; Farman 등, 1996a; Kachroo 등, 1994, 1995; Kang, 2001; Nakayashiki 등, 2001; Nishimura 등, 2000; Park 등, 2003) 병원균의 기주 특이성부터 집단의 역동성에 이르기까지 다양한 분자 유전학적 정보를 제공하였다. 또한, 2005년 Dean 등에 의해 보고된 도열병균 전체 유전체 자료는 전이인자에 관해 더 자세히 연구할 수 있는 기반을 제공하였다(Dean 등, 2005).

유전체 연구를 통해 밝혀진 벼 도열병균의 전이인자 및 repetitive DNA. 최초로 유전체가 해독된 벼 도열병균은 실험실 내에서의 유성적인 교잡을 통해 얻어진 70-15 균주로, 이들 균주의 유전체는 대략 10%가 repetitive DNA로 구성되어 있다(Dean 등, 2005). 70-15 균주가 가지고 있는 repetitive DNA들은 200 bp 보다 긴 반복적인 DNA로 구성되어 있으며, retrotransposon으로 분류되는 5가지 LTR retrotransposons (MAGGY (전체 유전체 대비 0.86%), MGLR-3 (0.10%), Pyret (1.47%), RETRO5 (0.48%), RETRO6 (0.37%)), 3개의 non-LTR retrotransposons (LINE에 속하는 MGL (1.43%), Mg-SINE(0.16%), REPBUF (0.01%)), 3개의 inverted repeat을 갖는 DNA transposons (Pot2 (1.3%), Pot3 (0.31%), Occan (0.33%))을 가지고 있다(Dean 등, 2005). 그러나 70-15 균주는 벼에 침해하는 도열병균주와 *Eleusine* 종을 침해하는 도열병균주 간의 인위적 교잡을 통해 확보된 균주이기 때문에 실제 포장에서 채집된 야생형균주와는 다소 다를 수 있다. 왜냐하면, 현재까지 도열병균 및 벼 도열병균의 유성생식적 교잡이 포장내에서는 발견되지 않았기 때문이다.

곰팡이 *Magnaporthe* 속에서 밝혀진 전이인자. 벼를 포함한 50여가지 이상의 화본과 작물을 침해하는 *Magnaporthe* 속 균주들로부터 Class I에 속하는 LTR retrotransposon이 7개(fosbury, grh MAGGY, Pyret, MGLR-3, Inago1과 Inago2), non-LTR 이면서 LINE에 속하는 MGL (동일명: MGR583)과 SINE에 속하는 2개의 전이요소(Mg-SINE과 MGSr-1)가 밝혀졌다(Daboussi와 Capy, 2003; Dean 등, 2005; Dobinson 등, 1993; Farman 등, 1996a, 1996b; Kachroo 등, 1994, 1995, 1997; Kang, 2001; Kito 등, 2003; Meyn 등, 1998; Nakayashiki 등, 2001; Nishimura 등, 2000; Sanchez 등, 2011). Class II 전이인자로는 현재까지 Pot2,

Table 1. Characterization of transposon elements in the *Magnaporthe oryzae* and *M. grisea*

Class	Group (subgroup)	Element	GenBank accession No.	References
Class I	LTR (Gypsy)	fosbury	AH005360	Shull and Hamer, 1996
		grh	M77661	Dobinson et al., 1993
		MAGGY	L35053	Farman et al., 1996a
		Pyret	AB062507	Nakayashiki et al., 2001
		MGLR-3	AF314096	Kang, 2001
		Inago 1	AB334124	Sanchez et al., 2011
		Inago 2	AB334125	Sanchez et al., 2011
	non LTR (LINE)	MGL (MGR583)	AF018033	Nishimura et al., 2000
	non LTR (SINE)	Mg-SINE	U35313	Kachroo et al., 1995
Class II	Inverted repeat	MGRS-1	S65049	Sone et al., 1993
		Pot2	Z33638	Kachroo et al., 1994
		Pot3 (MGR586)	U60989	Farman et al., 1996b
		Occan	AB074754	Kito et al., 2003
Unclassified		MGR608	U36923	Kang et al., 1995
		MGR619	U36923	Kang et al., 1995

Pot3 (동일명: MGR586) 그리고 Occan이 알려진 바 있다(Table 1, Fig. 3).

도열병균의 Class I 전이인자

fosbury (LTR/gypsy). fosbury는 LTR을 포함하는 retrotransposon으로 벼 도열병균의 집단을 구분하는데 널리 사용되었던 Pot3 inverted repeat transposon의 근처에서 발견된 전이인자다. 그러나, 최초 발견된 것과는 다르게 Pot3와 반드시 함께하지는 않는 것으로 관찰되었으며, 구조적으로는 LTR-gag-pol (protease-reverse transcriptase-RNaseH-integrase)-LTR 에 이어 gag 유전자가 다시 관찰되는 특이한 형태를 가졌다(Fig. 3A) (Shull과 Hamer, 1996). 하지만, Pot3과 마찬가지로 벼를 침해하는 *Magnaporthe* 종에만 특이적으로 존재하는 것으로 보고되었다(Shull과 Hamer, 1996).

grh (LTR/gypsy). grh retrotransposon은 화분과 작물 중 하나인 *Eleusine* 속으로부터 분리된 도열병균 G-22 균주에서 발견된 repetitive DNA로서, G-22는 도열병균 중에서 고도로 유성생식이 잘 되는 특징을 가지고 있다. G-22 균주와 weeping lovegrass에서 분리된 도열병균 G-17의 인위적 교잡을 통해 생성된 균주가 4091-5-8인데, grh의 특성 규명은 G-22와 4091-5-8 균주를 통해 규명되었다(Dobinson 등, 1993). 완전한 grh retrotransposon은 총 길이가 대략 8.0 kb로서 5'과 3'에 동일

한 긴 말단 반복(terminal repeat)을 가지고 있으며, 5'과 3' 말단이 각각 다음과 같이, 5' TG...CA 3'으로 특정 염기서열이 위치해 있으며, 양 말단의 끝부위에 5 bp의 direct repeat (ATAAA)을 갖는다. grh는 구조적으로 LTR-gag-pol (protease-reverse transcriptase-RNaseH-integrase)-LTR을 갖는다(Fig. 3B). 홍미롭게도, grh는 *Eleusine indica* 및 *E. coracana* (finger millet)에 병을 일으키는 도열병균에서만 확인되었으며, 벼에 병을 일으키는 도열병균에서는 확인되지 않았다. 또한, grh는 특정지역에서 분리된 *E. indica* 및 *E. coracana*으로부터 분리된 도열병균주는 특정지역의 균주에서만 확인되어 *Eleusine* 침입 도열병균으로부터 수평적으로 이동 및 진화했을 것이라고 추측하고 있다(Dobinson 등, 1993).

MAGGY (LTR/gypsy). MAGGY(MAGnaporthe Gypsy-like element)는 인위적 교잡을 통해 탄생한 벼 도열병균 2539 균주에서 최초로 분리되었으며, gypsy 계열의 LTR을 갖는 retrotransposon이다(길이 5.6 kb). 구조적으로는 *Magnaporthe* 속 균주에 존재하는 다른 LTR과 동일한 구조인 LTR-gag-pol (protease-reverse transcriptase-RNaseH-integrase)-LTR 구조를 갖는다(Fig. 3B). grh와 마찬가지로 MAGGY 역시 구조적으로 5 bp의 target site duplication을 만들지만 LTR의 길이가 253 bp로 grh보다 길며 6 bp의 inverted repeat이 flanking 영역에 존재한다. Class II에 속하는 전이인자인 Pot3 (MGR586)와 마찬가지로 벼를 침해하는 균주에서만 특이적으로 높은 copy 수를

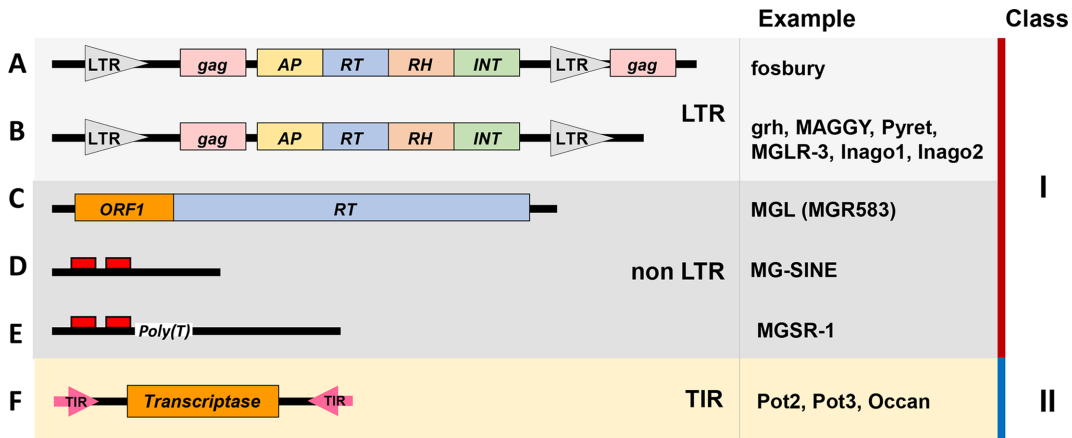


Fig. 3. Schematic representation of the structural feature of transposable elements in *Magnaporthe oryzae* and *M. grisea* isolates.

갖으며, 대략 50개 이상이 존재하는 것으로 보고되었다. 또한, 화분과 작물 *Eragrostis curvula*, *Cynodon dactylon*, *Paspalum distichum* 및 *Setaria glauca*로부터 분리된 균주들에서도 7-50개 이상의 높은 copy 수를 갖는 것으로 보고되었다.

MAGGY 전이인자의 활성화가 보고되었으며(Shull과 Hamer, 1996), 다른 전이인자보다도 많은 연구가 이루어졌다. MAGGY 전이인자는 *Magnaporthe* 속 곰팡이들의 유전학적 다양성 연구(Park 등, 2003, 2008) 및 형질전환을 위한 도구로서 개발되었으며, 특별한 조건하에서 전이를 활성화 시켜 전이인자의 이동을 유도시킨 도열병균에서는 유일한 retrotransposon이다.

Nakayashiki 등(1999)은 MAGGY 전이인자를 이용하여 자낭균 곰팡이의 유전자 기능분석을 위한 gene-tagging tool을 개발하였다. 이 보고에 의하면 MAGGY 전이인자를 갖지 않는 다른 자낭균 곰팡이로부터 원형질체(protoplast)를 유도하여 MAGGY 전이인자를 형질전환 하였을 때, 최초 도입된 전이인자로부터 유도된 것으로 추측되는 새로운 전이인자가 확인되었다고 보고하였다. 또한, 형질 전환된 곰팡이내에서 임계 값까지 복제된 뒤 증식이 억제된다고 보고하였다(Nakayashiki 등, 1999). 이러한 복제 억제 기작에는 메틸화(methylation)와 siRNA-의존적 유전자 silencing이 관여할 것이라고 추정하였다(Murata 등, 2007). MAGGY 전이인자의 활성화 조건으로는 heat shock, 황산구리(Copper sulfate)처리 및 산화 스트레스 등이 보고되었다(Ikeda 등, 2001).

Pyret (LTR/gypsy). Pyret 전이인자는 길이가 총 7,200 bp로 차조(foxtail millet)에서 분리된 도열병균 GFSII-7-2 균주의 cosmid library에서 최초 관찰되었으며(Nakayashiki 등, 2001), 전형적인 LTR retrotransposon의 구조인 LTR-gag-pol (prote-

ase-reverse transcriptase-RNaseH-integrase)-LTR 구조를 갖는다(Fig. 3B). pol 유전자의 reverse transcriptase, RNaseH와 integrase domain을 이용한 계통분류 분석 결과 WCCH domain을 갖는 요소들인 Cft-1, skippy, Cgret (Zhu와 Oudemans, 2000)과 단일계통에 포함되었다. Pyret은 벼를 침해하는 균주와 더불어 *E. indica*, *E. coracana*, *Eragrostis lehmanniana*, *Avena sativa*, *Tritichum aestivum*, *Leersia oryzoides* 및 *Pennisetum clandestinum*를 침해하는 병원균에서는 다수 존재하지만, *Zingiber mioga*, *Digitaria sanguinalis* 및 *D. horizontalis*를 침해하는 도열병균에서는 존재하지 않는 기주 특이성을 보인다(Nakayashiki 등, 2001).

MGRS-3 (LTR/gypsy). MGRS-3 전이인자의 길이는 총 6,341 bp로 250 bp의 LTR을 양쪽 말단에 갖고 있으며 grh와 유사하게 6 bp (5'-TGTTAC-3')을 LTR의 끝에 갖지만, grh와 MAGGY와 다르게 5 bp (ATAAA)의 direct repeat이 존재하지 않는다. Direct repeat은 보통 전이 동안 생성되는 것으로 알려져 있다(Dobinson 등, 1993; Farman 등, 1996a). MGRS-3는 전형적인 LTR retrotransposon의 구조인 LTR-gag-pol (protease-reverse transcriptase-RNaseH-integrase)-LTR 구조를 갖는다(Fig. 3B). MGLR-3는 벼 및 화분과 작물에서 분리된 균주에 공통적으로 분포하였다.

MGLR-3는 자연돌연변이가 자주 발생하는 벼 도열병균인 O-137 균주에서 최초로 분리된 retrotransposon으로, 이는 O-137 균주에서 유래된 돌연변이체 집단으로부터 telomere가 절단되어 나간 clone의 발굴 및 특성화 과정을 거치면서 규명되었다(Kang, 2001). MGRS-3의 3' 말단이 114 bp의 거리를 두고 telomeric repeat (TTAGGG)이 19회 반복하여 존재하였기 때문

에 이 전이인자가 telomere에 근접하여 존재한다는 사실을 밝혀냈다(Kang, 2001). 이 clone 분석을 통해 밝혀낸 흥미로운 점은 MGLR-3의 5' LTR에 바로 인접하여 Pot2의 3'의 3분의 1에 해당하는(615 bp) 부서진 Pot2가 위치해 있었다. 473 bp에 이르는 Mg-SINE이 Pot2의 3'-TIR로부터 25 bp 떨어진 곳에 위치하고 있어, telomere repeat/MGSR-3/truncated Pot2/Mg-SINE 순으로 cluster화 되어있음이 규명되었다(Kang, 2001). 이러한 전이인자끼리의 cluster화 되는 현상은 여러 연구를 통해서 관찰되었는데, 예를 들어, 도열병균 2539균주에서는 MAGGY 전이요소가 Pot3, Pot2 또는 Mg-SINE과 함께 존재하고 있음이 규명되었다(Nitta 등, 1997).

Kang 등(2001)은 O-137 균주의 Pot2 요소 내로 MGLR-3가 전이되면서 Pot2의 5'의 3분의 2가 손실되었을 것으로 추정하였으며, MGLR-3의 3' LTR에 telomere repeat을 계속해서 추가하면서 chromosome의 깨진 부분을 복구했을 가능성을 제시하였다. MGLR-3내에 target site duplication (ATAAA)의 direct repeat이 존재하지 않는 것은 전이 후 염색체 파손이 일어났기 때문일 것으로 추정하였다. 또한, 전형적인 retrotransposon의 gag와 pol ORF가 어떠한 돌연변이없이 온전하고, 두 개의 LTR의 염기서열이 동일한 점으로 미루어 MGLR-3의 전이가 비교적 최근에 일어났을 것으로 추정하였다(Kang, 2001).

Inago1 (LTR/gypsy)과 Inago2 (LTR/gypsy). Inago1과 Inago2은 일본 야생균주 9439009를 shot-gun 유전체 염기서열을 분석하다가 발견되었다. 두 전이인자 모두 retrotransposon으로 gypsy type으로 분류되었다(Table 1, Fig. 3B). 계통분류학적인 연구를 통해 이 두개의 전이인자들은 MGLR-3와 매우 높은 염기서열 유사도를 보였다(Sanchez 등, 2011). Inago1 (6,104 bp)과 Inago2 (5,866 bp), 전이인자는 전형적인 Ty3/gypsy sub-family의 구조인 LTR-gag-pol (protease-reverse transcriptase-RNaseH-integrase)-LTR 구조를 갖는 것으로 나타났다(Fig. 3B). 이 두 전이인자들은 벼 및 화분과 작물을 침해하는 도열병 균주들에 다수의 copy가 존재하는 것이 밝혀졌으며, Inago1의 경우 *E. coracana*로부터 분리된 도열병균에서 상대적으로 적게 분포(10여 개)하며, Inago2는 20여개의 copy가 확인되었다. 또한 Inago2는 왕바랭이(*Digitaria sanguinalis*)를 침해하는 도열병균에서 2-4개 정도의 copy로 존재하는 것으로 나타났다.

Sanchez 등(2011)은 Inago1과 Inago2의 특성화 연구와 더불어 전이인자의 활성화 여부에 관한 연구결과를 함께 발표하였다. MAGGY 전이인자 및 DNA recombinational repair 유전자들의 활성화 조건인 산화스트레스를 유도하는 methyl viologen

(10 mM)을 처리한 뒤, 포자를 유도하여 9개의 단일 포자를 확보하였다. 이 9개의 단일포자로부터 균주를 확보하여, Southern blot 분석을 수행하였다. 그 결과, Inago1과 Inago2의 전이인자들이 야생형균주와 동일한 band 패턴을 보였으며, band 이동이 관찰되지 않아 산화스트레스에 의해 활성화되지 않는다고 보고하였다. Sanchez 등(2011)은 이 연구를 통해 Inago1과 Inago2가 다른 전이인자에 비해 상대적으로 안정적인 전이인자라고 추정하였다(Sanchez 등, 2011).

MGL (non-LTR). MGL (MGR583)은 총 길이가 5,977 bp로 벼 도열병균에는 50 copy 이상이 존재하지만 다른 화분과를 침해하는 도열병균에서는 다양한 copy 수를 보인다. MGL 전이인자는 LTR이 존재하지 않으며, non-LTR과 유사한 ORF1이 존재한다. 또한 LINE element와 유사한 ORF2를 갖는데, ORF2는 reverse transcriptase를 갖는다(Fig. 3C) (Hamer 등, 1989; Kachroo 등, 1997; Meyn 등, 1998).

이 LINE 전이인자인 MGL의 전이 증거는 Nishimura 등에 의해 보고되었다(Nishimura 등, 2000). 벼 도열병균 간의 유성적인 교잡을 통해 확보된 자손들 중 도열병균의 전형적인 포자 형성 구조인 sympodial 구조가 아닌 acropetal 구조로 포자를 형성하는 돌연변이가 관찰되었는데, 이는 포자 형성에 관여하는 *ACR1* 유전자 내에 MGL 전이인자가 삽입되어 일어난 현상으로 규명되었다(Nishimura 등, 2000).

Mg-SINE (non-LTR). Mg-SINE 전이인자는 Pot2내에 AT 염기가 많은 부위에 걸쳐 삽입된 전이인자로 관찰되었다(Kachroo 등, 1995). Mg-SINE은 472 bp 길이로 포유류에서 발견되는 SINE 요소와 유사하게 tRNA 중합효소 III promoter의 consensus 염기서열과 정확히 일치하는 A-box 및 B-box 공통 염기서열을 갖고 있다(Kachroo 등, 1995) (Fig. 3D). 벼 및 다른 화분과 작물을 침해하는 균주 모두에서 대략 100 copy 정도 존재하는 것으로 보고되었다(Kachroo 등, 1995).

MGSR-1 (non-LTR). MGSR-1 (*Magnaporthe grisea* short repeat-1)은 야생형 Ina72 균주에서 최초 분리된 760 bp 길이의 전형적인 SINE 전이인자의 특징을 가지고 있다(Fig. 3E). MGSR-1 전이인자는 벼 도열병균이 다른 화분과의 도열병균 보다도 높은 copy를 갖는 것으로 보고되었다(Sone 등, 1993). 두 개의 RNA polymerase III promoter (A-box와 B-box)를 가지고 있으며, 3'에 poly(T), 8 bp의 direct repeat을 가지고 있다(Fig. 3E, Table 1) (Sone 등, 1993).

Magnaporthe 종의 Class II 전이인자

Pot2. Pot2 전이인자의 총 염기서열의 길이는 1,857 bp로 43 bp의 TIR과 이 TIR 내에 16 bp의 direct repeat를 가지고 있으며, transposase 유전자를 가지고 있는 전형적인 Class II 전이인자다(Fig. 3F). 이 Pot2 전이인자내의 transposase의 염기서열은 지금까지 밝혀진 다른 transposase 유전자와 유사도가 매우 낮았다(Kachroo 등, 1994). Pot2 전이인자는 *M. oryzae*의 Pot3와 *F. oxysporum*의 Fot1과 구조적으로 매우 유사하며, 벼를 비롯한 다른 화본과를 침해하는 도열병균 중에 100 copy 이상이 존재한다고 보고되었다(Kachroo 등, 1994).

기존의 MGR586이라고 불렀던 Pot3를 이용한 Southern blot 분석 방법을 단순화시킬 수 있는 대안으로 Pot2를 이용한 rep-PCR (repetitive element-based polymerase chain reaction) 마커가 개발되었다(George 등, 1998). 이 방법은 *Escherichia coli* 등의 세균 repetitive extragenic palindromic sequence (Gilson 등, 1984)를 기반하는 conserved motif 혹은 그람양성 세균 *Streptococcus pneumoniae*로부터의 BOX element (Martin 등, 1992)를 기반하여 제작한 primer를 이용하는 PCR 방법이다. Pot2 및 Pot3 전이인자가 *Magnaporthe* 속 병원균에 높은 copy 수로 존재하며, 보편적인 유전자의 특징을 갖기 때문에 집단을 구분하는데 매우 유용하게 사용될 수 있을 것으로 제안되었으며, 이를 이용하여 집단을 구분할 수 있음을 다수의 연구에서 입증하였다(George 등, 1998; Javan-nikkhah 등, 2004; Motallebi 등, 2009; Suzuki 등, 2006; Zhou 등, 2007).

Pot3. Pot3 (MGR586)는 벼 및 화본과 작물을 침해하는 *Magnaporthe* 종의 집단을 분석하는데 가장 많이 활용된 Class II에 속하는 전이인자다. MGR586 (Hamer 등, 1989)으로 알려진 이 전이인자의 길이는 1,860 bp로 양쪽 말단에 42 bp의 동일한 inverted repeats를 가지고 있다(Fig. 3F). Fot1과 Pot2와 마찬가지로 Pot3는 16 bp의 direct repeat를 갖으며, Tc-1과 유사한 요소로서 TA dinucleotides를 양쪽 말단에 가지고 있다. Tc-1 요소에서 TA dinucleotide에서의 삽입이 특화되어 Tc-1과 같은 요소가 유전체 내로 integration될 때 중복되게 된다(Moerman과 Waterston, 1989). Pot3 전이인자는 벼를 침해하는 *M. oryzae* 균주들에 45–50 정도의 copy를 갖지만, 화본과 작물에 침해하는 균주에는 1–3개 정도의 copy를 갖는 기주 특이적 분포를 보인다(Hamer 등, 1989).

위에 언급한 것처럼, 벼의 저항성 유전자 *Pi-ta*에 대하여 비병원성 유전자를 갖는 균주의 spontaneous mutant의 분석 결과 Pot3 전이인자가 *AVR-Pita1* 유전자의 promoter 영역에 전이

된다는 사실이 밝혀졌고(Kang 등, 2001), 저항성이 역전된 균주에서 *AVR-Pita1* 유전자의 ORF내에 Pot3가 삽입된 사례가 보고되었다(Zhou 등, 2007). 또한, Guy11 균주에서 *Avr-Piz-t*의 promoter 영역에 Pot3가 삽입되어 비병원성 유전자의 기능이 상실된 경우가 보고되었다(Li 등, 2009). 이러한 사례를 기반으로 볼 때 Pot3는 다른 전이인자에 비해 비교적 활발하게 움직이는 것으로 추정된다.

Occan. Occan은 완전체의 길이가 총 2,688 bp로 야생형 균주 Ina168의 자연돌연변이인 Ina168 m95-1에서 최초 분리되었다(Kito 등, 2003). Occan은 77 bp의 동일한 inverted repeat을 양쪽 말단에 갖고 있으며, Pot2와 Pot3와 동일하게 TA dinucleotide를 갖고있다. ORF start codon인 41-51 bp의 upstream에 TATA box를 갖는다(Fig. 3F). 또한, transposase ORF (2,259 bp)내에 63 bp의 intron을 갖는 것으로 보고되었다(Kito 등, 2003). 이는 intron이 관찰된 최초의 경우이다, 벼에 병을 일으키는 균주에 30–40개 copy가 존재하며, *Seteria viridis* 병원성 균주에는 5–8개 copy, *E. coracana* 병원성 균주에는 3–5개, *S. sphecelata*에는 3개, *Digitaria* 침해 균주들에는 희미한 copy가 존재하는 것으로 볼 때 기주 특이적으로 진화해왔을 것으로 추정된다(Kito 등, 2003).

결 언

지금까지 전이인자의 구조(Fig. 1A) 및 기작(Fig. 1B-3)과 화본과 작물에 병을 일으키는 *Magnaporthe* 속에서 발견된 다양한 전이인자들을 소개하였다(Table 1, Fig. 3). 또한, *Magnaporthe* 속에서 보고된 활성화 조건 및 전이 사례에 관하여서도 살펴보았다. 벼 도열병 발생은 벼의 저항성 유전자와 도열병균의 비병원성 유전자는 Gene-for-Gene 방식을 따르기 때문에, 저항성 유전자를 이용한 벼 도열병균의 방제는 가장 이상적인 방제방법이다. 그러나 육종을 통해 개발된 새로운 저항성 품종은 빠르게는 2–3년 내에 저항성이 붕괴되어 도열병 방제에 어려움을 겪어 왔다. 이러한 저항성 붕괴 기작을 이해하기 위해서는 *M. oryzae*의 집단 구조와 변이 원인에 대한 이해가 요구된다. 변이의 주요 원인 중 하나로 전이인자를 들 수 있으며, 본 총설에서는 전이인자가 벼의 비병원성 유전자들의 기능을 상실하는데 원인이 되는 여러 가지 예들을 소개하였다. 주목할 점은 벼 이외 화본과 작물에서 분리된 도열병 균주들의 핵형(karyotypes)이 매우 안정적이데 비하여, 벼에서 분리된 도열병균들의 핵형은 매우 다양하게 변화된다는 사실이다. 이러한 핵형의 불안정성은 전이인자에 기인할 가능성이 매우 높다. 따라서, 전이인자

들의 활성화의 원인에 관한 심도 있는 연구는 새롭게 나타나는 병원균의 race 또는 pathotype 변이의 기작을 이해하는데 필수적이며, 효율적인 병 방제 전략 수립에 위해 유용한 정보를 제공할 것으로 기대된다.

요 약

곰팡이 종들은 유전체내에 대략 10% 정도의 다양한 전이인자와 함께 반복적인 염기서열을 갖는다. 이러한 전이인자들의 대부분은 유전체내에서 활발히 전이되며 곰팡이 병원균의 기주 범위와도 연관성을 갖으며 분포하는 것으로 알려져있다. 화본과 작물에 병을 일으키는 도열병에 분포하는 전이인자들은 활발히 전이하는 것으로 보이며, 특정 기주에 감염하는 개체군에 특이적으로 분포하는 경우가 많았다. 다수의 연구 보고에서 도열병균의 전이인자가 비병원성 유전자의 기능을 상실하는데 작용하여, 이로인해 저항성 품종에 병을 일으켰다. 따라서, 도열병균의 전이인자들은 식물-곰팡이 사이의 상호 진화를 유도하는 원동력 중 하나일 수 있다. 본 총설에서는 도열병균에 존재하는 전이인자들의 종류와 생물학적인 기능에 관해 정리하였다.

Conflicts of Interest

No potential conflict of interest relevant to this article was reported.

Acknowledgement

This paper was supported by Suncheon National University Research Fund in 2017.

References

- Anaya, N. and Roncero, M. I. 1995. Skippy, a retrotransposon from the fungal plant pathogen *Fusarium oxysporum*. *Mol. Gen. Genet.* 249: 637-647.
- Bennetzen, J. 2005. Transposable elements, gene creation and genome rearrangement in flowering plants. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 15: 621-627.
- Boeke, J. D. 1989. *Transposable Elements in Saccharomyces cerevisiae*. American Society for Microbiology, Washington, DC, USA.
- Bonman, J. M., Khush, G. S. and Nelson, R. J. 1992. Breeding rice for resistance to pests. *Annu. Rev. Phytopathol.* 30: 507-528.
- Bryan, G. T., Wu, K. S., Farrall, L., Jia, Y., Hershey, H. P., Mcadams, S. A. et al. 2000. tA single amino acid difference distinguishes resistant and susceptible alleles of the rice blast resistance gene *Pi-ta*. *Plant Cell* 12: 2033-2046.
- Bushman, F. 2002. *Lateral DNA Transfer: Mechanisms and Consequences*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, NY, USA.
- Cogoni, C. 2001. Homology-dependent gene silencing mechanisms in fungi. *Annu. Rev. Microbiol.* 55: 381-406.
- Colot, V., Goyon, C., Faugeron, G. and Rossignol, J. L. 1995. Methylation of repeated DNA sequences and genome stability in *Asco-bolus immersus*. *Can. J. Bot.* 73: S221-S225.
- Correa-Victoria, F. J. and Zeigler, R. S. 1991. Stable Resistance and Pathogenic Variability in the Rice-*Pyricularia oryzae* Complex. Centro Internacional de Agricultura Tropical, CA, USA.
- Daboussi, M. J. 1997. Fungal transposable elements and genome evolution. *Genetica* 100: 253-260.
- Daboussi, M. J. and Capy, P. 2003. Transposable elements in filamentous fungi. *Annu. Rev. Microbiol.* 57: 275-299.
- Dash, S. and Peterson, P. A. 1994. Frequent loss of the *En* transposable element after excision and its relation to chromosome replication in maize (*Zea mays* L.). *Genetics* 136: 653-671.
- Dean, R. A., Talbot, N. J., Ebbole, D. J., Farman, M. L., Mitchell, T. K., Orbach, M. J. et al. 2005. The genome sequence of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Nature* 434: 980-986.
- Decaris, B., Francou, F., Lefort, C. and Rizet, G. 1978. Unstable ascospore color mutants of *Asco-bolus immersus*. *Mol. Gen. Genet.* 162: 69-81.
- Devos, K. M., Brown, J. K. and Bennetzen, J. L. 2002. Genome size reduction through illegitimate recombination counteracts genome expansion in *Arabidopsis*. *Genome Res.* 12: 1075-1079.
- Dobinson, K. F., Harris, R. E. and Hamer, J. E. 1993. Grasshopper, a long terminal repeat (LTR) retroelement in the phytopathogenic fungus *Magnaporthe grisea*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 6: 114-126.
- Farman, M. L., Eto, Y., Nakao, T., Tosa, Y., Nakayashiki, H., Mayama, S. et al. 2002. Analysis of the structure of the *AVR1-CO39* avirulence locus in virulent rice-infecting isolates of *Magnaporthe grisea*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 15: 6-16.
- Farman, M. L., Jackson, V., Iqbal, M. P. and Leong, S. A. 1996a. *MAG-GY*, a retrotransposon in the genome of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Mol. Gen. Genet.* 251: 665-674.
- Farman, M. L., Taura, S. and Leong, S. A. 1996b. The *Magnaporthe grisea* DNA fingerprinting probe MGR586 contains the 3' end of an inverted repeat transposon. *Mol. Plant Pathol.* 251: 675-681.
- Faugeron, G. 2000. Diversity of homology-dependent gene silencing strategies in fungi. *Curr. Opin. Microbiol.* 3: 144-148.
- Favaro, L. C. L., Araujo, W. L., Azevedo, J. L. and Paccola-Meirelles, L. D. 2005. The biology and potential for genetic research of transposable elements in filamentous fungi. *Genet. Mol. Biol.* 28: 804-813.
- Fedoroff, N. V. 1989. *Maize Transposable Elements*. American Society for Microbiology, Washington, DC, USA.
- Feschotte, C., Jiang, N. and Wessler, S. R. 2002. Plant transposable

- elements: where genetics meets genomics. *Nat. Rev. Genet.* 3: 329-341.
- Finnegan, D. J. 1989. Eukaryotic transposable elements and genome evolution. *Trends Genet.* 5: 103-107.
- Fudal, I., Bohnert, H. U., Tharreau, D. and Lebrun, M. H. 2005. Transposition of MINE, a composite retrotransposon, in the avirulence gene *ACE1* of the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Fungal Genet. Biol.* 42: 761-772.
- George, M. L., Nelson, R. J., Zeigler, R. S. and Leung, H. 1998. Rapid population analysis of *Magnaporthe grisea* by using rep-PCR and endogenous repetitive DNA sequences. *Phytopathology* 88: 223-229.
- Gilson, E., Clement, J. M., Brutlag, D. and Hofnung, M. 1984. A family of dispersed repetitive extragenic palindromic DNA sequences in *E. coli*. *EMBO J.* 3: 1417-1421.
- Hamer, J. E., Farrall, L., Orbach, M. J., Valent, B. and Chumley, F. G. 1989. Host species-specific conservation of a family of repeated DNA sequences in the genome of a fungal plant pathogen. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 86: 9981-9985.
- Havecker, E. R., Gao, X. and Voytas, D. F. 2004. The diversity of LTR retrotransposons. *Genome Biol.* 5: 225.
- Ikeda, K., Nakayashiki, H., Takagi, M., Tosa, Y. and Mayama, S. 2001. Heat shock, copper sulfate and oxidative stress activate the retrotransposon *MAGGY* resident in the plant pathogenic fungus *Magnaporthe grisea*. *Mol. Gen. Genet.* 266: 318-325.
- Javan-Nikkhah, M., McDonald, B., Banke, S. and Hedjaroude, G. 2004. Genetic structure of Iranian *Pyricularia grisea* populations based on rep-PCR fingerprinting. *Eur. J. Plant Pathol.* 110: 909-919.
- Jia, Y., McAdams, S. A., Bryan, G. T., Hershey, H. P. and Valent, B. 2000. Direct interaction of resistance gene and avirulence gene products confers rice blast resistance. *EMBO J.* 19: 4004-4014.
- Jordan, I. K. and McDonald, J. F. 1999. Tempo and mode of Ty element evolution in *Saccharomyces cerevisiae*. *Genetics* 151: 1341-1351.
- Kachroo, P., Ahuja, M., Leong, S. A. and Chattoo, B. B. 1997. Organisation and molecular analysis of repeated DNA sequences in the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Curr. Genet.* 31: 361-369.
- Kachroo, P., Leong, S. A. and Chattoo, B. B. 1994. Pot2, an inverted repeat transposon from the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Mol. Gen. Genet.* 245: 339-348.
- Kachroo, P., Leong, S. A. and Chattoo, B. B. 1995. Mg-SINE: a short interspersed nuclear element from the rice blast fungus, *Magnaporthe grisea*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 92: 11125-11129.
- Kang, S. 2001. Organization and distribution pattern of *MGLR-3*, a novel retrotransposon in the rice blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Fungal Genet. Biol.* 32: 11-19.
- Kang, S., Lebrun, M. H., Farrall, L. and Valent, B. 2001. Gain of virulence caused by insertion of a Pot3 transposon in a *Magnaporthe grisea* virulence gene. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 14: 671-674.
- Kang, S., Sweigard, J. A. and Valent, B. 1995. The PWL host specificity gene family in the blast fungus *Magnaporthe grisea*. *Mol. Plant Microbe Interact.* 8: 939-948.
- Kempken, F. and Kuck, U. 1998. Transposons in filamentous fungi-facts and perspectives. *Bioessays* 20: 652-659.
- Kinsey, J. A. 1993. Transnuclear retrotransposition of the *Tad* element of *Neurospora*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 90: 9384-9387.
- Kito, H., Takahashi, Y., Sato, J., Fukiya, S., Sone, T. and Tomita, F. 2003. Occan, a novel transposon in the *Fot1* family, is ubiquitously found in several *Magnaporthe grisea* isolates. *Curr. Genet.* 42: 322-331.
- Kiyosawa, S. 1982. Genetic and epidemiological modeling of breakdown of plant disease resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 20: 93-117.
- Kumar, A. and Bennetzen, J. L. 1999. Plant retrotransposons. *Annu. Rev. Genet.* 33: 479-532.
- Langin, T., Capy, P. and Daboussi, M. J. 1995. The transposable element *impala*, a fungal member of the *Tc1-mariner* superfamily. *Mol. Gen. Genet.* 246: 19-28.
- Li, W., Wang, B., Wu, J., Lu, G., Hu, Y., Zhang, X. et al. 2009. The *Magnaporthe oryzae* avirulence gene *AvrPiz-t* encodes a predicted secreted protein that triggers the immunity in rice mediated by the blast resistance gene *Piz-t*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 22: 411-420.
- Martin, B., Humbert, O., Camara, M., Guenzi, E., Walker, J., Mitchell, T. et al. 1992. A highly conserved repeated DNA element located in the chromosome of *Streptococcus pneumoniae*. *Nucleic Acids Res.* 20: 3479-3483.
- McClintock, B. 1984. The significance of responses of the genome to challenge. *Science* 226: 792-801.
- Mchale, M. T., Roberts, I. N., Noble, S. M., Beaumont, C., Whitehead, M. P., Seth, D. et al. 1992. CFT-I: an LTR-retrotransposon in *Cladosporium fulvum*, a fungal pathogen of tomato. *Mol. Gen. Genet.* 233: 337-347.
- Meyn, M. A., Farrall, L., Chumley, F. G., Valent, B. and Orbach, M. J. 1998. LINEs and SINEs in *Magnaporthe grisea*. In: Proceedings of the Int. Rice Blast Disease Conference 2nd. Abstract S4, O-22.
- Moerman, D. G. and Waterston, R. H. 1989. Mobile Elements in *Caenorhabditis Elegans* and Other Nematodes. American Society for Microbiology, Washington, DC, USA.
- Morgante, M. 2005. Plant genome organisation and diversity: the year of the junk! *Curr. Opin. Biotechnol.* 17: 168-173.
- Motallebi, P., Javan-Nikkhah, M., Okhovvat, M., Berdi Fotouhifar, K. and Hossien Mosahebi, G. 2009. Differentiation of *Magnaporthe species* complex by rep-PCR genomic fingerprinting. *Commun. Agric. Appl. Biol. Sci.* 74: 821-829.
- Munoz-Lopez, M. and Garcia-Perez, J. L. 2010. DNA transposons: nature and applications in genomics. *Curr. Genomics* 11: 115-128.
- Murata, T., Kadotani, N., Yamaguchi, M., Tosa, Y., Mayama, S. and Nakayashiki, H. 2007. siRNA-dependent and -independent post-transcriptional cosuppression of the LTR-retrotransposon *MAGGY* in the phytopathogenic fungus *Magnaporthe oryzae*.

- Nucleic Acids Res.* 35: 5987-5994.
- Nakayashiki, H., Kiyotomi, K., Tosa, Y. and Mayama, S. 1999. Transposition of the retrotransposon MAGGY in heterologous species of filamentous fungi. *Genetics* 153: 693-703.
- Nakayashiki, H., Matsuo, H., Chuma, I., Ikeda, K., Betsuyaku, S., Kusaba, M. et al. 2001. Pyret, a Ty3/Gypsy retrotransposon in *Magnaporthe grisea* contains an extra domain between the nucleocapsid and protease domains. *Nucleic Acids Res.* 29: 4106-4113.
- Nishimura, M., Hayashi, N., Jwa, N. S., Lau, G. W., Hamer, J. E. and Hasebe, A. 2000. Insertion of the LINE retrotransposon MGL causes a conidiophore pattern mutation in *Magnaporthe grisea*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 13: 892-894.
- Nitta, N., Farman, M. L. and Leong, S. A. 1997. Genome organization of *Magnaporthe grisea*: Integration of genetic maps, clustering of transposable elements and identification of genome duplication and rearrangements. *Theor. Appl. Genet.* 95: 20-32.
- Orbach, M. J., Farrall, L., Sweigard, J. A., Chumley, F. G. and Valent, B. 2000. A telomeric avirulence gene determines efficacy for the rice blast resistance gene *Pi-ta*. *Plant Cell* 12: 2019-2032.
- Park, S. Y., Milgroom, M. G., Han, S. S., Kang, S. and Lee, Y. H. 2008. Genetic differentiation of *Magnaporthe oryzae* populations from scouting plots and commercial rice fields in Korea. *Phytopathology* 98: 436-442.
- Park, S. Y., Milgroom, M. G., Han, S. S., Kang, S. and Lee, Y. H. 2003. Diversity of pathotypes and DNA fingerprint haplotypes in populations of *Magnaporthe grisea* in Korea over two decades. *Phytopathology* 93: 1378-1385.
- Sanchez, E., Jr., Asano, K. and Sone, T. 2011. Characterization of Inago1 and Inago2 retrotransposons in *Magnaporthe oryzae*. *J. Gen. Plant Pathol.* 77: 239-242.
- Sanmiguel, P. and Eveentzen, J. L. 2002. Evidence that a recent increase in maize genome size was caused by the massive amplification of intergene retrotransposon. *Ann. Bot.* 82: 37-44.
- Selker, E. U. 1999. Epigenetic phenomena in filamentous fungi: Useful paradigms or repeated-induced confusion? *Trends Genet.* 13: 296-301.
- Shull, V. and Hamer, J. E. 1996. Rearrangements at a DNA-fingerprint locus in the rice blast fungus. *Curr. Genet.* 30: 263-271.
- Sone, T., Suto, M. and Tomita, F. 1993. Host species specific repetitive DNA sequence in the genome of *Magnaporthe grisea*, the rice blast fungus. *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 57: 1228-1230.
- Suzuki, F., Arai, M. and Yamaguchi, J. 2006. DNA fingerprinting of *Pyricularia grisea* by rep-PCR using a single primer based on the terminal inverted repeat from either of the transposable elements *Pot2* and *MGR586*. *J. Gen. Plant Pathol.* 72: 314-317.
- Valent, B. and Chumley, F. G. 1994. Rice Blast Disease. CAB International, Wallingford, UK.
- Wicker, T., Sabot, F., Hua-Van, A., Bennetzen, J. L., Capy, P., Chalhoub, B. et al. 2007. A unified classification system for eukaryotic transposable elements. *Nat. Rev. Genet.* 8: 973-982.
- Winston, F., Chaleff, D. T., Valent, B. and Fink, G. R. 1984. Mutations affecting Ty-mediated expression of the *HIS4* gene of *Saccharomyces cerevisiae*. *Genetics* 107: 179-197.
- Zeigler, R. S., Leong, S. A. and Teng, P. S. 1994. Rice Blast Disease. CAB International, Wallingford, UK.
- Zhou, E., Jia, Y., Singh, P., Correll, J. C. and Lee, F. N. 2007. Instability of the *Magnaporthe oryzae* avirulence gene *AVR-Pita* alters virulence. *Fungal Genet. Biol.* 44: 1024-1034.
- Zhu, P. and Oudemans, P. V. 2000. A long terminal repeat retrotransposon *Cgret* from the phytopathogenic fungus *Colletotrichum gloeosporioides* on cranberry. *Curr. Genet.* 38: 241-247.