

Genetika prokaryot

RNDr. Irena Lichá, CSc.

Katedra genetiky a mikrobiologie, č.m. 110A

Viničná 5, Praha 2, 128 44

tel.: 2 2195 1714

e-mail: licha@natur.cuni.cz

<http://www.natur.cuni.cz/molbio/licha>

literatura:

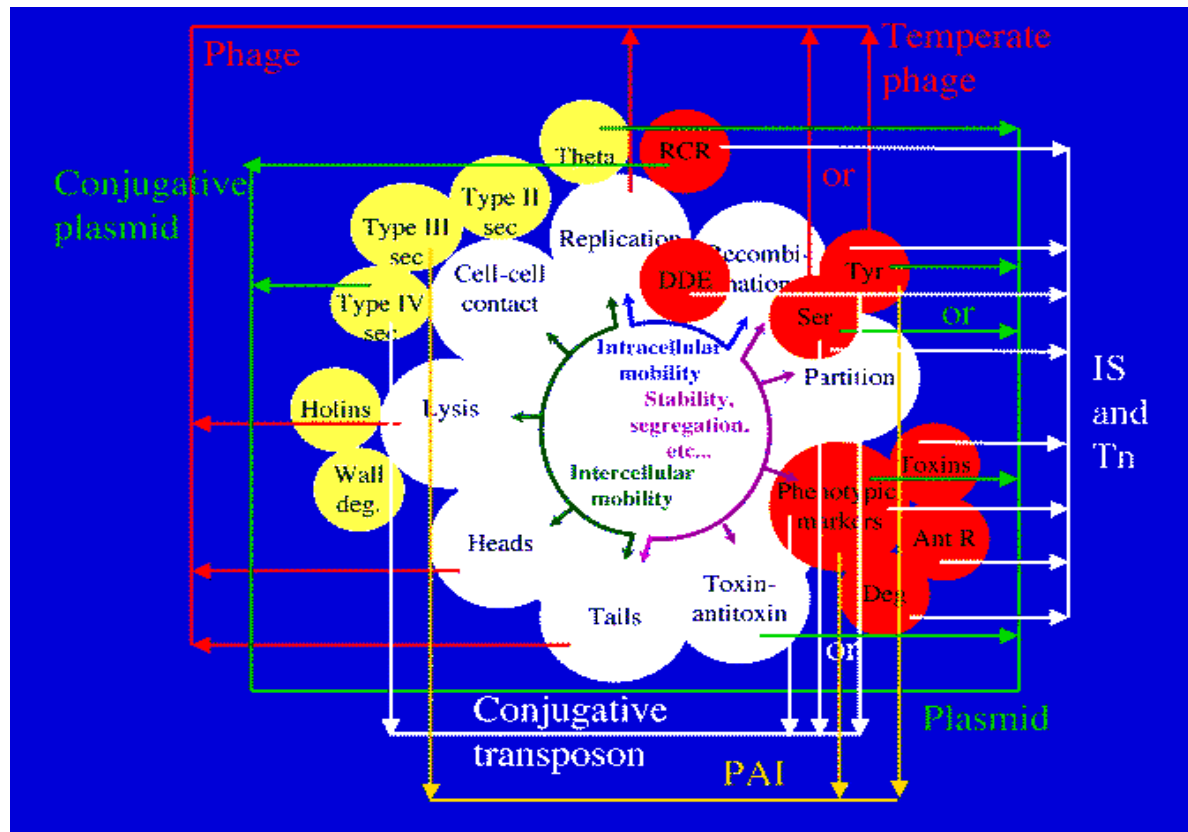
- ❑ Molecular Genetics of Bacteria, Snyder and Champness, 2nd ed. 2003, (ASM Press), úvod a část II kapitoly 3-9. část III kapitoly 10 a 11.
- ❑ Microbiology, Prescott, Harley, Klein 4. Vydání 1999 (McGraw Hill)
- ❑ Archaea molecular and cellular biology, Cavicchioli, 2007, ASM Press, kapitoly 2, 20,21

web:

- ❑ <http://www.els.net> (jen z fakultních PC)
- ❑ <http://www.sci.sdsu.edu/~smaloy/MicrobialGenetics/>

Mobilní genetické elementy

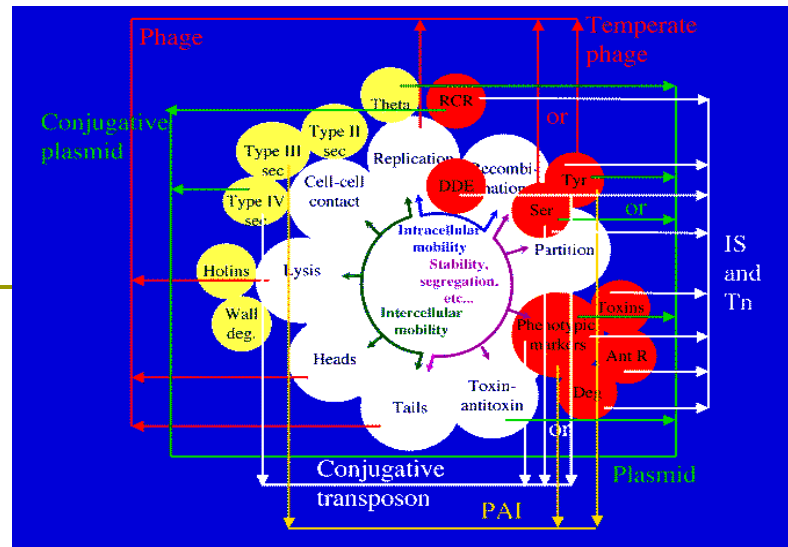
- <http://aclame.ulb.ac.be> A CLAssification of genetic Mobile Elements



Klasifikační diagram, kde každý kruh reprezentuje funkční modul. Vztahy mezi MGE a moduly jsou vyznačeny barevnými čarami.

MGEs

- Významný “motor” genetické variability
- Extrachromosomální
 - Fágy - integrasy
 - Plazmidy – Tn
- Integrované – transpoziciční elementy
 - IS - inserční elementy
 - Tn – transposony
 - DDE -
 - kompozitní (ex-class I)
 - non kompozitní, komplexní (ex class II)
 - Y,S,Y2
 - komplexní
 - konjugativní
 - GI – genomové ostrovy
 - phage related
 - plazmid related
 - Conjugative, Non conjugative,
 - Int – integrony
 - phage related



Transpoziční elementy - <http://www-is.biotoul.fr/>

- **Definice:**

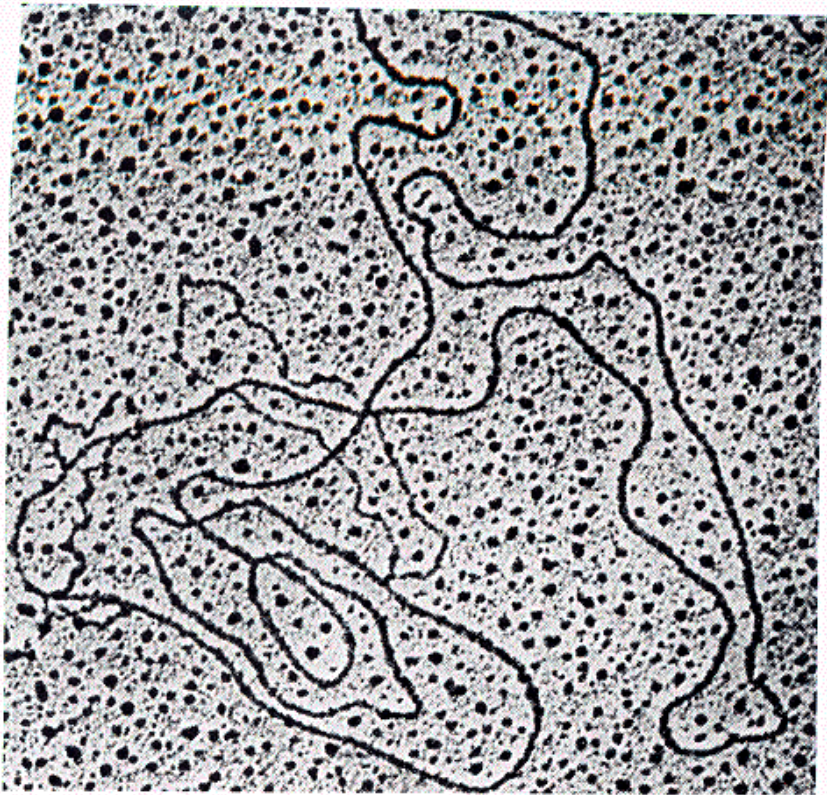
Segmenty DNA, které jsou schopny se přemísťovat z jedné části genomu na druhou (v rámci chromosomu, temperovaných fágů a konjugativních plazmidů) „jumping genes“
- **Funkce:**
 - podpora evoluční adaptability zvyšováním genetické variability populace (novým uspořádáním či zvyšováním obsahu DNA)
 - reprezentují samostatnou sekvenci DNA, která si zajišťuje svou reprodukci v přetrvávání v genomu buňky, bez vztahu k fenotypu.
- **Vlastnosti:**
 - Neschopnost vlastní replikace
 - Transpozice zprostředkovaná místně specifickou (site-specific) rekombinací
 - Transponasa
 - Integrasa
 - Vlastní regulace exprese
 - Jsou odpovědné za plasticitu genomu a vlastní vznik
 - Transpozice může být doprovázena duplikací elementu
 - Interagují i prostřednictvím homologní rekombinace
 - Byly objeveny u všech druhů prokaryot i eukaryot

Transpoziční elementy

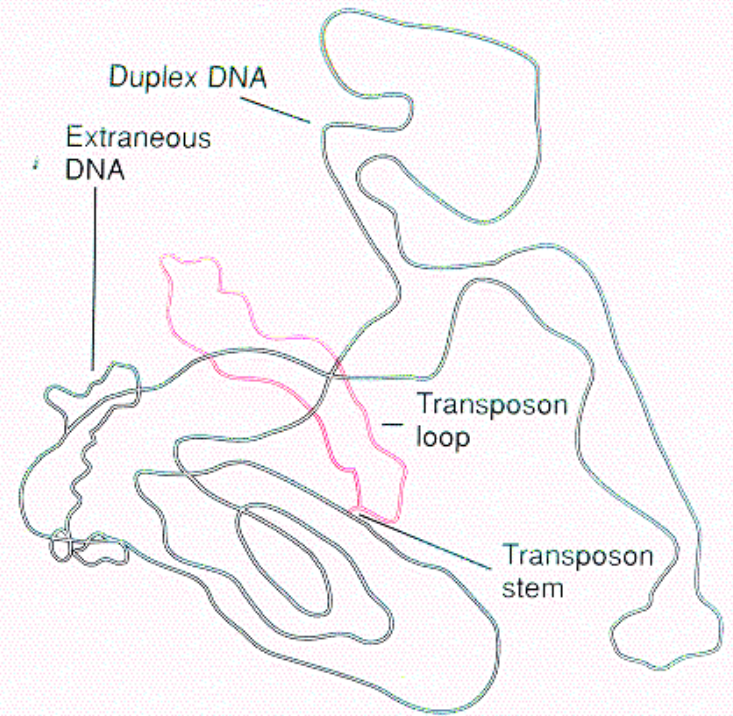
Historie:

- první objeveny Barbarou McClintock u mutant kukuřice v roce (1940)
- u bakterií: v roce 1968 nezávisle Shapiro a Starlinger
 - isolovali a charakterizovali polární mutace v *lac* a *gal* operonu,
 - nebyly suprimovatelné běžnými supresory (nonsense mutace)
 - přenášely se z chromosomu na plazmidy a fágy a zvětšovaly jejich hmotnost o 700 až 1200 párů basí.
 - (prokázáno heteroduplexní analýzou)
- později byly přeneseny i determinanty rezistence k antibiotikům z plazmidů do chromosomu
- současné mapování genomů potvrdilo existenci a strukturu transpozičních elementů – za posledních 20 let značný nárůst
- strukturní biologie – mechanismy transpozice

Mapování - heteroduplexní analýza



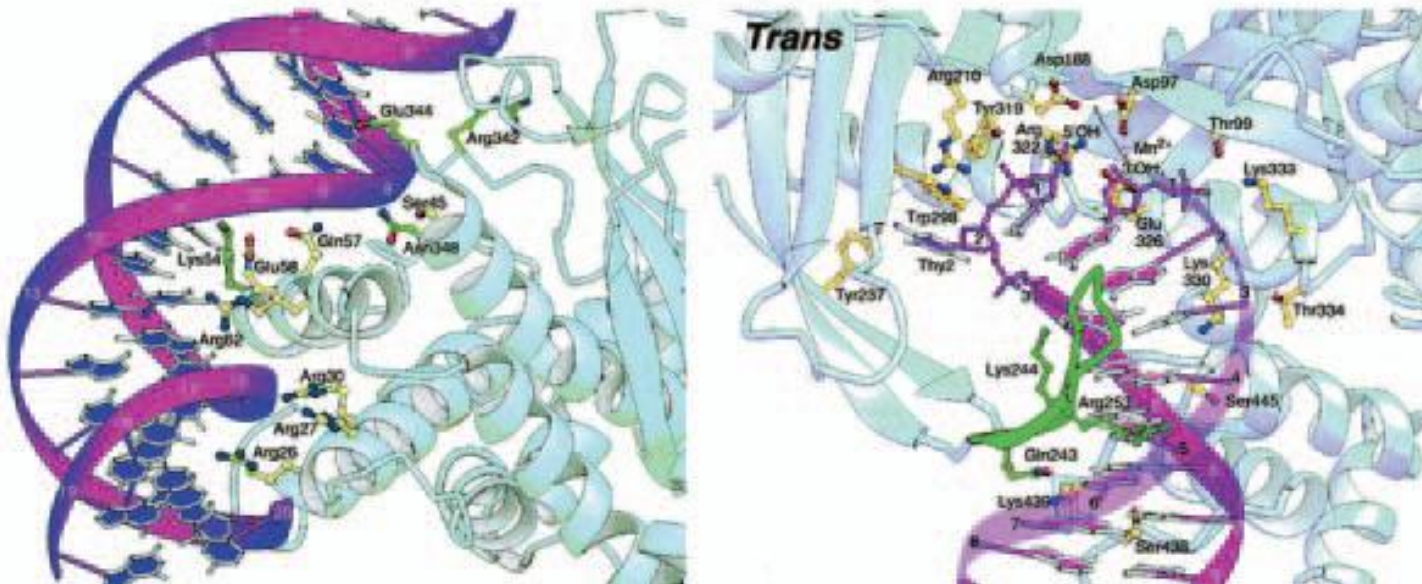
(a)



(b)

Strukturní studie

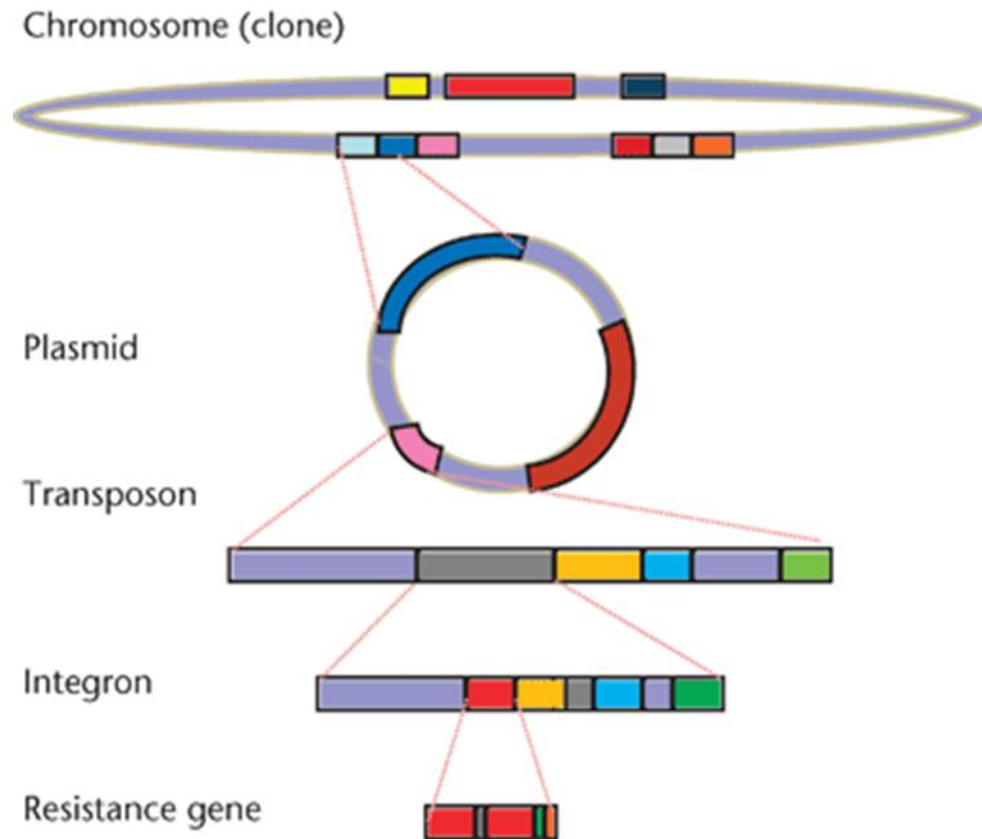
- Tn5 as a model for understanding DNA transposition - **William S. Reznikoff-**
- Molecular Microbiology (2003)**47**, (5), 1199–1206



Transpoziční elementy

□ Různé zastoupení v jednotlivých kmenech

- *Bacilu subtilis* 168 – nebyl popsán žádný funkční
- *Clostridium difficile* – 11% genomu
- *Enterococcus faecalis* – 25% genomu
- *Sulfobulus solfataricus* – 10% genomu (IS)



Transpoziční elementy

Současnost:

□ inserční elementy (IS):

■ transponasy - DDE, Y2, Y,S

- klasifikace podle chemismu reakce transpozic
- pouze funkce pro transpozici

□ transposony (Tn):

- další genetické determinanty (resistence k antibiotikům, těžkým kovům, adaptace k hostiteli, degradativní metabolické dráhy)
- Kompozitní transposony – z IS elementů – dříve I. třída
- Komplexní (unit) transposony – DD(35)E, tyrosine Y, Y2 -dříve II. třída

□ konjugativní transposony – (CTns):

- Též jako integrativní konjugativní elementy (ICEs)
- Geny pro excisi, konjugativní přenos, integrace do hostitele, antibiotikové rezistence

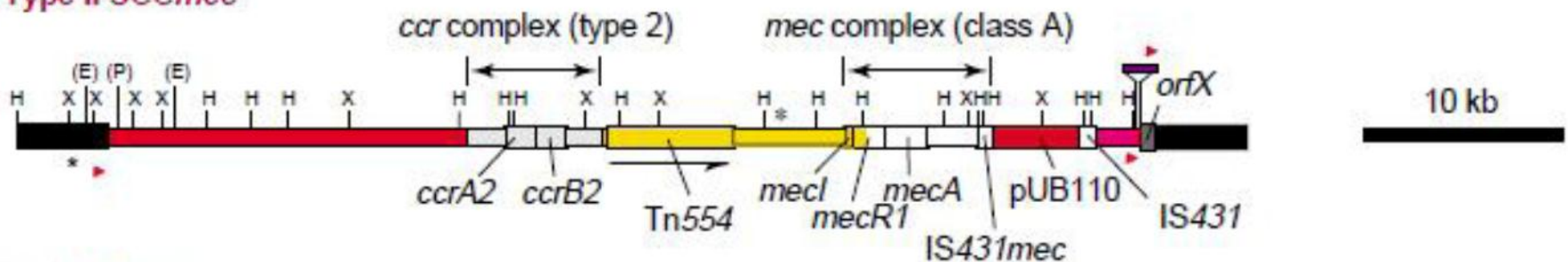
□ mobilizovatelné transposony (MTns):

- Též integrativní mobilizovatelné elementy (IMEs)
- Mohou být mobilizovatelné mezi bakteriálními buňkami, nutný „helper“ (konjugativní plazmid)

Transpoziční elementy

- **transponující bakteriofágy**
 - Bakteriofág začleněný do chromosomu transpozičním mechanismem vlastním
- **integrované satelitní profágy**
 - bakteriální genom insertovaný do chromosomu a potřebuje “helper” k replikaci
- **mobilní genomové ostrovy** klastry genů integrovaných do chromosomu
 - kódují tyrosinové nebo serinové místně specifické integrasy
 - Neobsahují geny pro transfer - bez vlastní možnosti pohybu
 - Obsahují mnoho přídatných genů – virulence, atb rezistence, degradativní dráhy

Type II SCC_{mec}



Transpoziční elementy

- **integrony: integrasy** – inserce resistantních genů místně specifickou rekombinací – podobnost s integrasami fágů
 - Integrony I třídy – malé s postranskripčním sestřihem (na pre-mRNA), endonukleasové elementy
 - Integrony II třídy – malé s postranskripčním sestřihem (na pre-mRNA), restriční endonukleasové elementy
- **IStrom** : chimerické ribozymy sestávající z intronů I třídy a IS605 like transponáz
- **Intein**: malý element s postranlačním sestřihem (na polypeptidu), endonukleázové elementy
- **MITES**: neautonomní elementy

- Nomenklatura – Roberts et al. Plasmid 60 (2008) 167-173.
- <http://www-IS.biotoul.fr/> - database IS
- <http://aclame.ulb.ac.be> – database MGE
- <http://www.ucl.ac.uk/eastman/tn/> - database Tn

Mechanismy transpozice

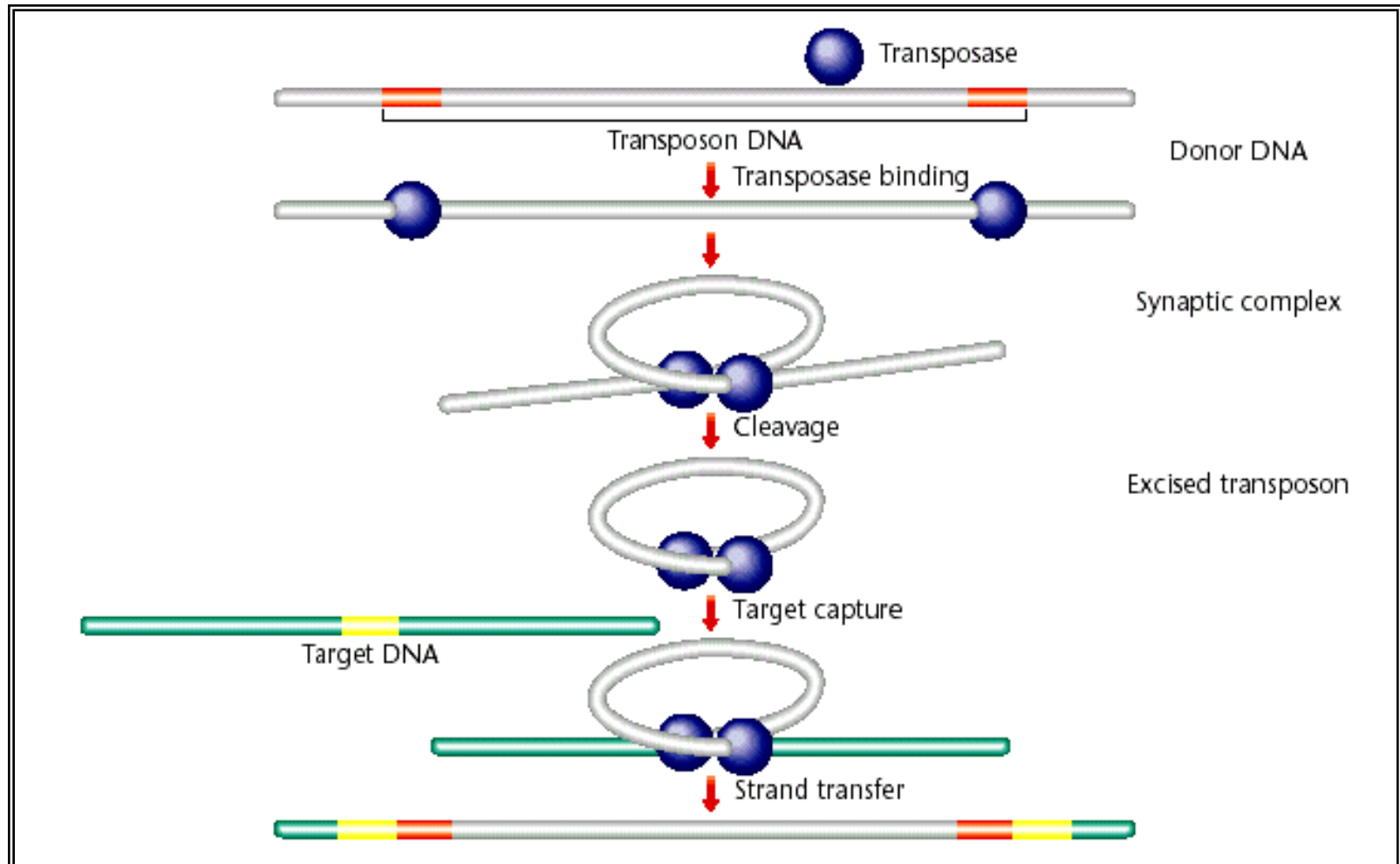
DDE Transponasa

- silně konservovaná v celém spektru organismů
- reguluje několik procesů; protein obsahuje množství charakteristických strukturálních domén
 - místně specifické DNA vázající místo (site specific DNA binding site) na N-terminálním konci
 - katalytická doména se skládá z β -struktury, která je obklopená dvěma α -helixovými doménami
 - aktivní místo tvořeno třemi negativně nabitými aa zbytky (DDE doména (,DD(35)E')) uprostřed
 - protein–protein interakční domény potřebné k vytváření synapsí
- aktivita transponasy
 - regulovaná mnoha způsoby,
 - zajištění nízké frekvence transpozice
 - zajištění koexistence IS s hostitelem.
 - působí *in-cis*, je nestabilní, reprimovaná je *in-trans*

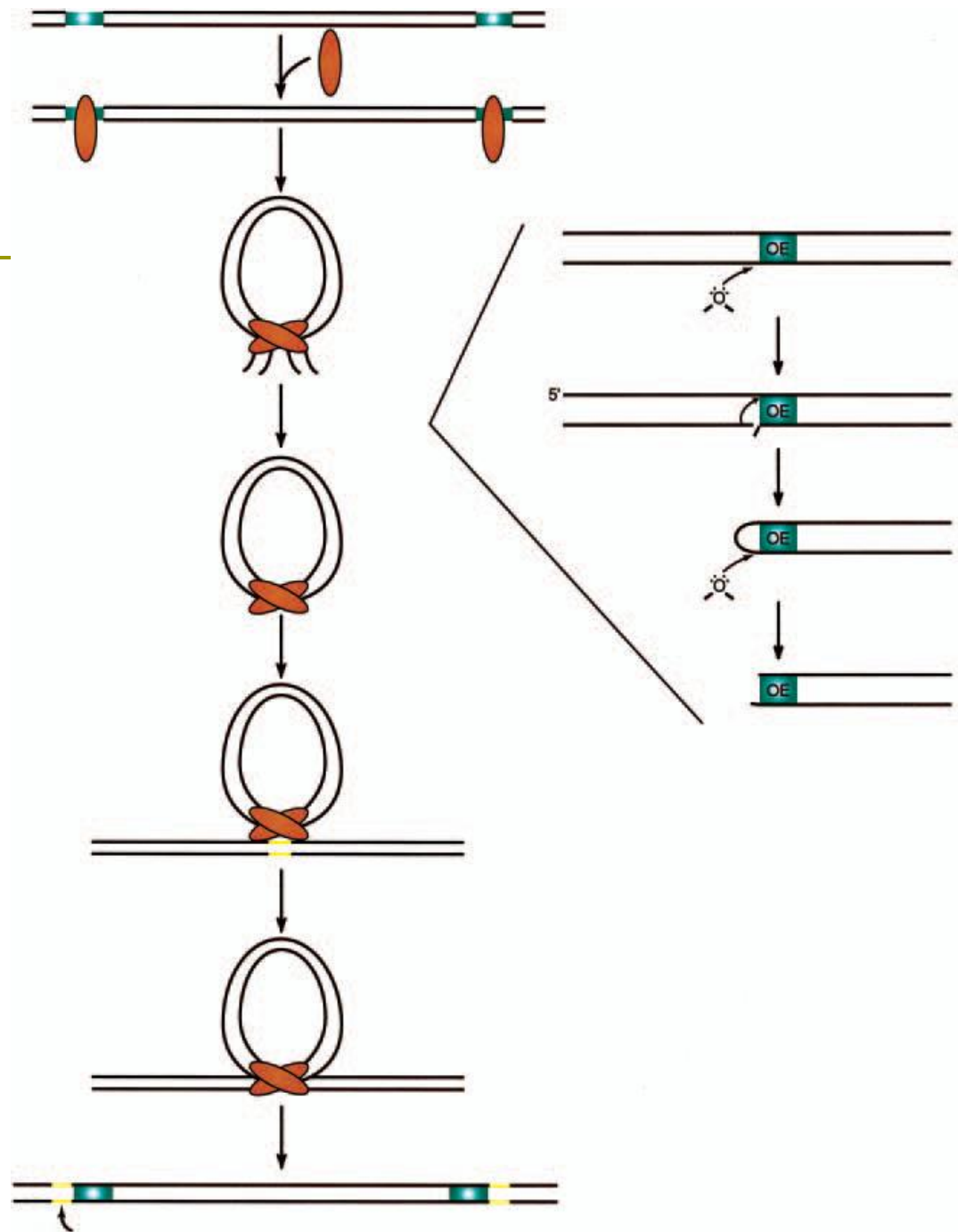
Mechanismy transpozice

- Procesy transpozice u prokaryot zahrnují sérii událostí, zahrnující replikační a rekombinační procesy
- **Replikativní transpozice:**
 - původní transposon zůstává na svém místě a kopie se insertuje replikací na jiné cílové místo chromozomu
 - přechodně se vytváří kointegrát, (spojení obou replikonů)
 - RecA závislý proces
 - cílová místa jsou v délce 5 - 9 bp
 - při insertování transposonu se replikují a vytvářejí přímé repetice na okrajích inverzních repeticí IS.
- **Konservativní transpozice:** (cut and paste)
 - transposon je vyštěpen za vytvoření synaptického komplexu a přenesen a insertován na jiné místo chromosomu.
 - též se vytvářejí přímé repetice hostitelského chromosomu.
 - RecA nezávislé

Konservativní transpozice (cut and paste)

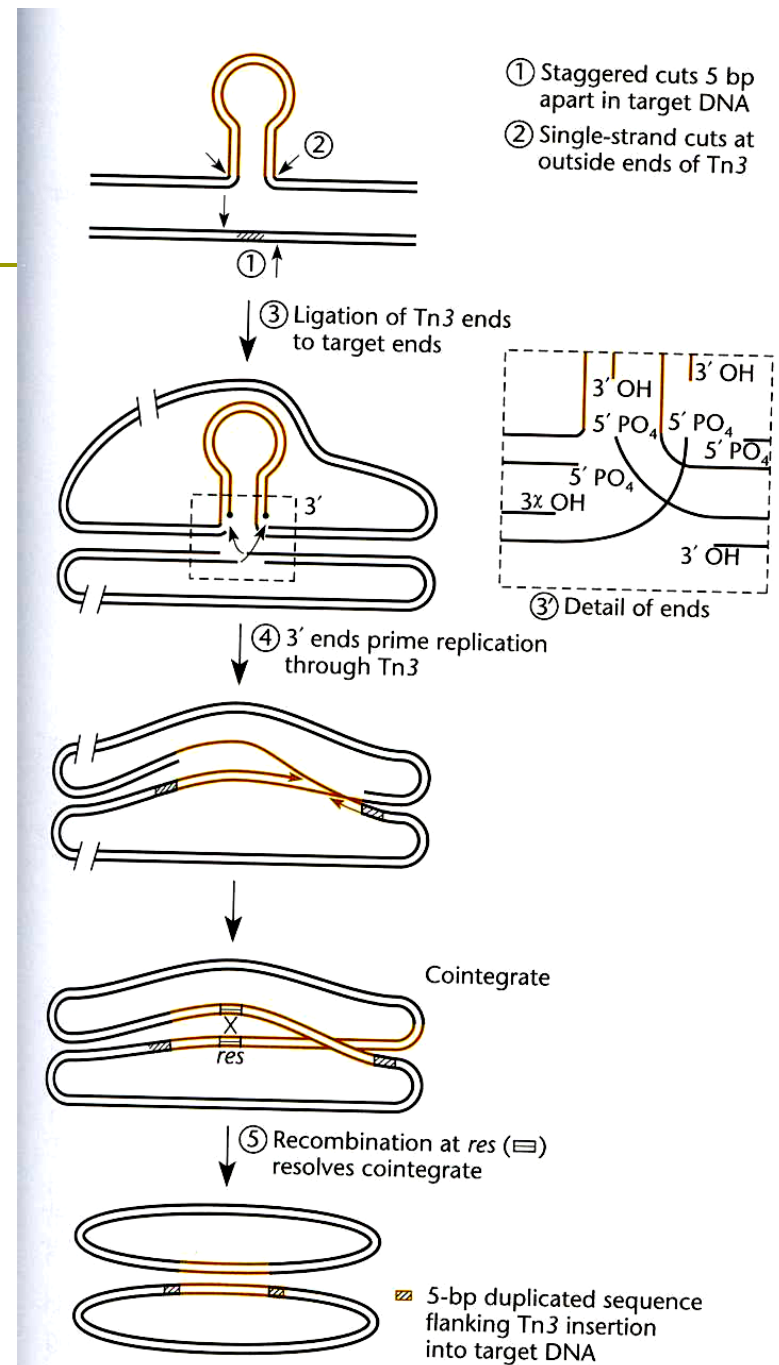


Tn5

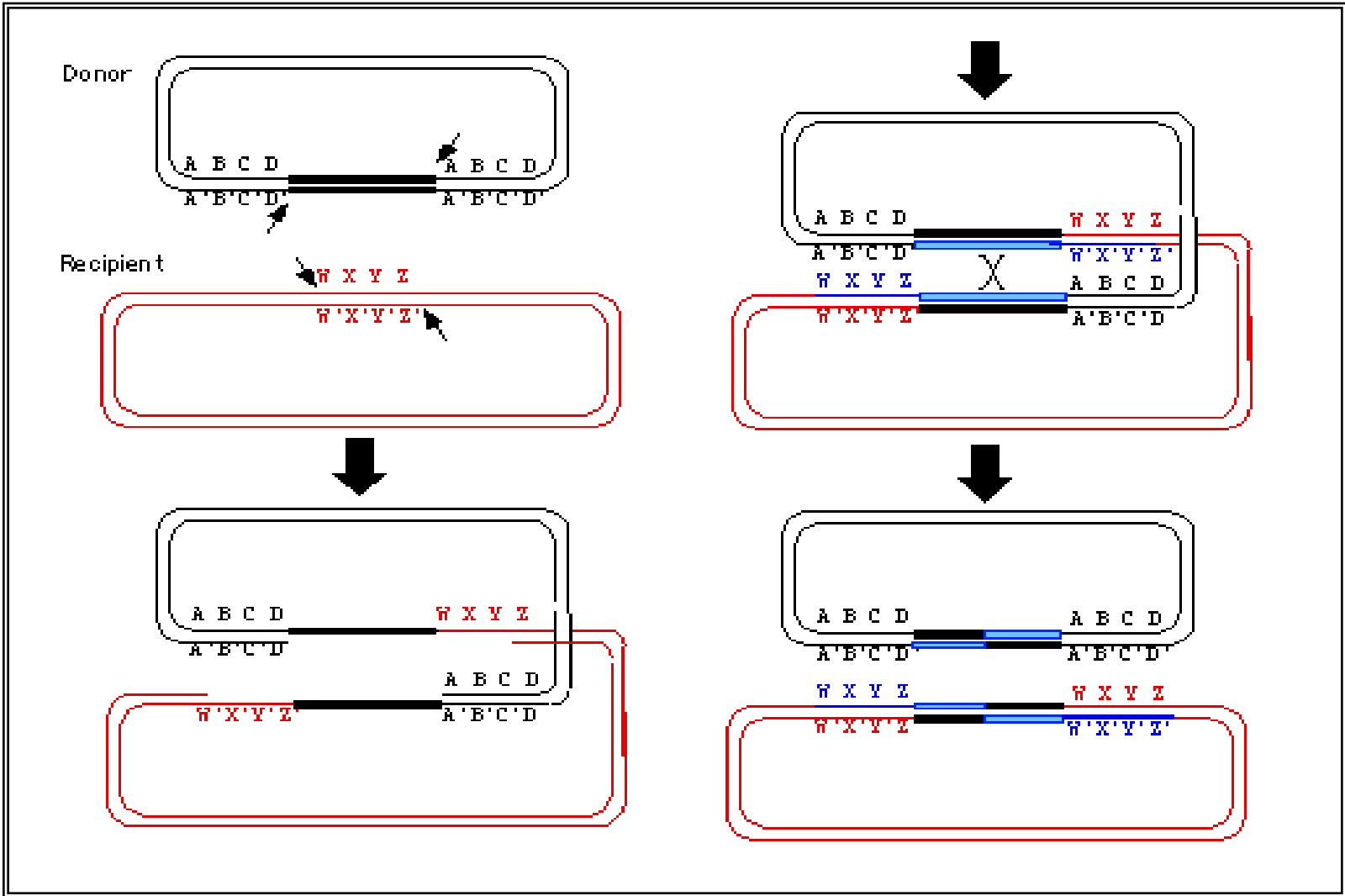


Replikativní transpozice

- ❑ Vytvoření jednořetězcových štěpů, jak na krajích transposonu, tak v cílovém inserčním místě
- ❑ Spojení volných 3'OH konců IS s 5'konci cílového místa
 - ❑ ostatní zůstávají volné
- ❑ Replikace z volných 3'OH konců cílového místa – vznik DS
- ❑ Dokončení kointegrátu ligací volných konců
- ❑ Rekombinace mezi *res* místy jednoduchým crossing overem
- ❑ Uvolnění dvou replikonů s dvěma kopiemi IS



Replikativní transpozice



Genetický důkaz mechanismů transpozice

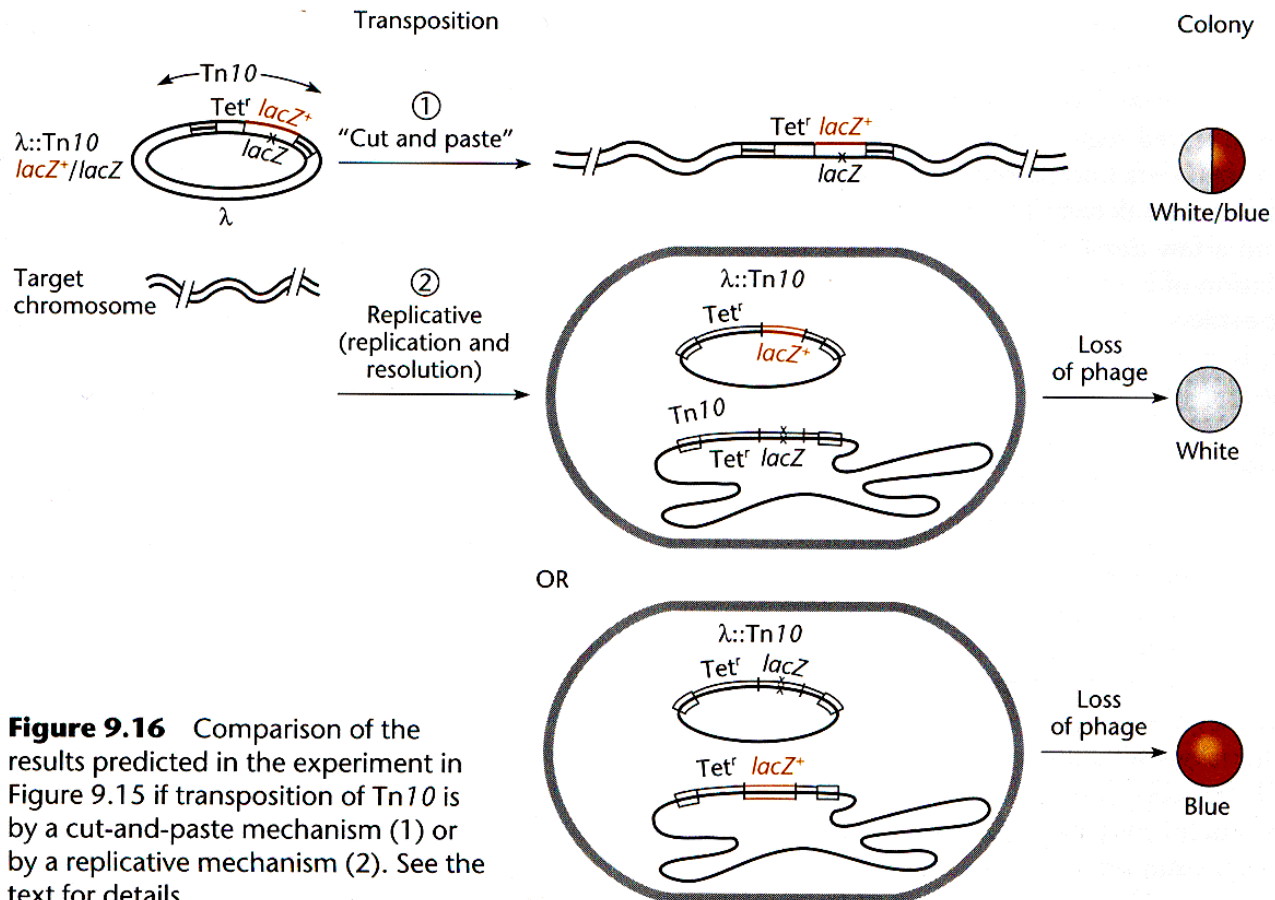


Figure 9.16 Comparison of the results predicted in the experiment in Figure 9.15 if transposition of Tn10 is by a cut-and-paste mechanism (1) or by a replicative mechanism (2). See the text for details.

Inserční elementy (IS)

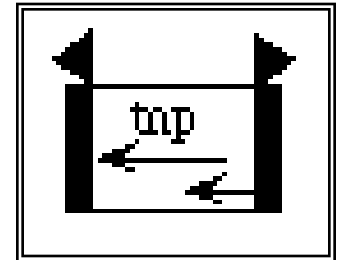
ABCDEFG

Transposase

GFEDCBA

Bakterie:

- kodují pouze funkce spojené s vlastním přenosem
- střed tvoří centrální oblast o velikosti 800 - 2500 bp obsahuje geny potřebné pro transpozici (transponasa popř. resolvasa)
- na koncích obsahují krátké inverzní repetice (10-30 bp) mohou se lišit jedna od druhé, jsou nezbytné pro transpozici
- přemísťují se s malou frekvencí 10^{-4} až 10^{-7}
- mohou mít na koncích krátké úseky hostitelské DNA (stejně velikosti jiného složení), které zvyšují pravděpodobnost transpozice
- cílová místa jsou více či méně nespecifická (struktury DNA, sekvenční konsensus)
- integrují se mechanismy replikativní nebo konservativní („cut and paste“) transpozice
- regulace frekvence transpozice (u každého druhu jen určitý počet IS na buňku)
- mají silný polární efekt
- doposud bylo izolováno na stovky druhů.
roztříděny podle vlastností, nejpočetnější tři hlavní rodiny (IS 3, IS 4, IS 5).



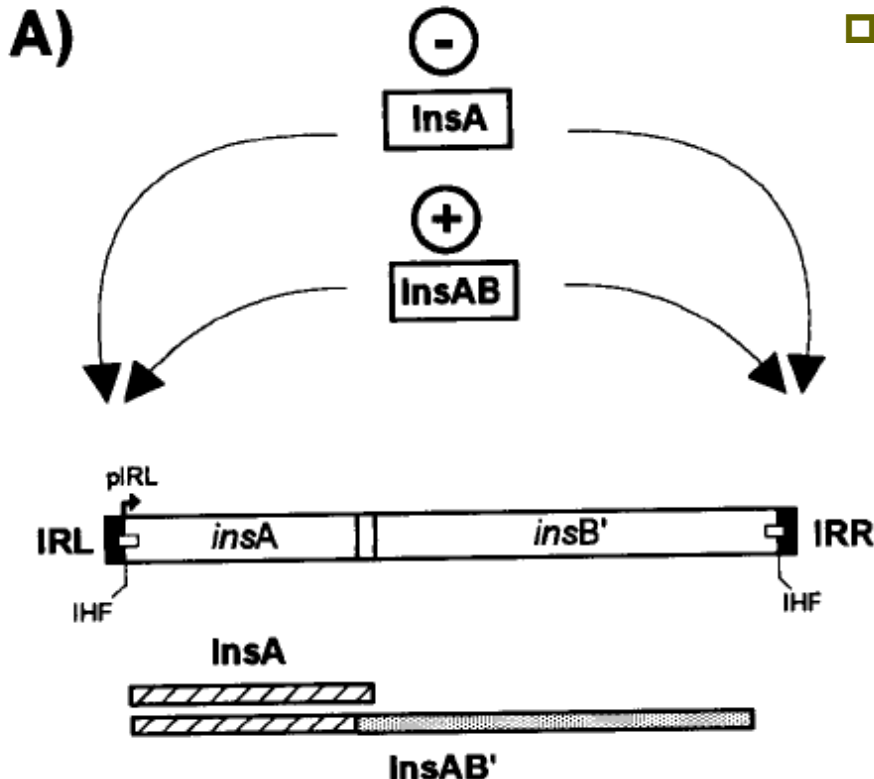
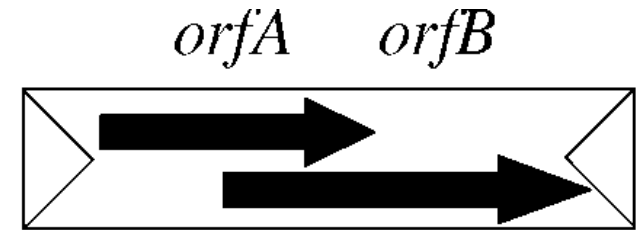
Některé IS z E.coli.

Inserční sekvence	Délka	Počet v E.coli	F	Cílová sekvence(pb)	Invertované opakování	Indukované aberrace
IS1	768	4-10		9	20/23*	kointegráty delece, inverse
IS2	1327	4-13	1	5	32/41	delece
IS3	cca 1400	5-6	2	3-4	32/38	delece
IS4	1426	1-2		11-13	16/18	delece
IS5	1195	10-11		4	15/16	.
IS30	1250	2-8		?	23/26	kointegráty, delece
γδ (IS1000)	cca 5700	0-3		5	35/35	kointegráty delece
IS10R	1057	0		9	18/18	kointegráty delece
IS50R	1534	0		9	8/9	kointegráty delece

* znamená, že 20 z 23 bází je identických.

Struktura IS1

IS1
(768-bp)



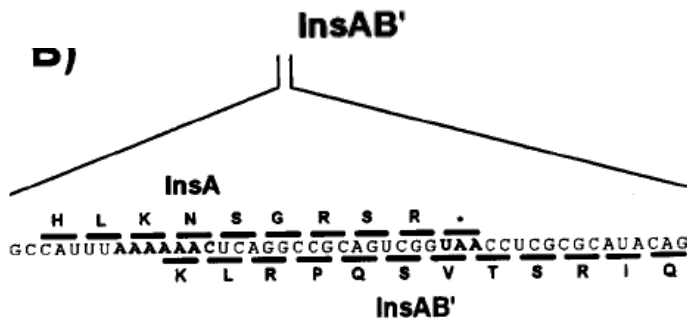
□ Dva proteiny

■ InsA –

- v nadbytku
- od promotoru
- Vazba na IRL – represe transkripce

■ InsA'B –

- produkt programového frameshiftingu – 1%
- Funkční Tn



Třídý IS elementů – Mahillon 1998

TABLE 2. Major features of prokaryote IS families

Family	Group(s)	Size range (bp) ^a	DR (bp) ^b	ENDS ^c	IR ^d	No. of ORFs ^e	Comments ^f
IS1		770	9 (8–11)	GGT	Y	2	Phage λ integrase?
IS3	IS2	1,300–1,350	5	TGA	Y	2	DD(35)E
	IS3	1,200–1,300	3 (4)			2	
	IS51	1,300–1,400	3 (4)			2	
	IS150	1,400–1,550	3–5			2	
	IS407	1,200–1,250	4			2	
IS4		1,300–1,950	9–12	C(A)	Y	1	DDE
IS5	IS5	1,100–1,350	4	GG	Y	1	DDE
	IS427	800–1,000	2–3	Ga/g		2	
	IS903	1,000–1,100	9	GGC		1	
	IS1031	850–950	3	GAG		1	
	ISH1	900–1,150	8			1	
	ISL2	800–1,100	2–3			1	
IS6		750–900	8	GG	Y	1	DD(34)E
IS21		1,950–2,500	4 (5, 8)	TG	Y	2	DDE
IS30		1,000–1,250	2–3		Y	1	DD(33)E
IS66		2,500–2,700	8	GTA	Y	>3	
IS91		1,500–1,850	0		N	1	ssDNA Rep
IS110		1,200–1,550	0		N	1	Site-specific recombinase
IS200/IS605		700–2,000	0		N	1 (2)	Complex organization
IS256		1,300–1,500	8–9	Gg/a	Y	1	DDE, eukaryotic relatives
IS630		1,100–1,200	2		Y	1	DDE, eukaryotic relatives
IS982		1,000	ND ^g	AC	Y	1	DDE
IS1380		1,650	4	Cc/g	Y	1	
ISAs1		1,200–1,350	8	C	Y	1	
ISL3		1,300–1,550	8	GG	Y	1	

Regulace transpozice

□ **transpozice je regulována mnoha způsoby**

Snaha o regulaci transpozičních událostí, ochrana hostitelského organismu

- Generuje inserční mutace
- Aktivuje přilehlé geny
- Generuje rozsáhlé přeskupování genomu – výhoda i nevýhoda

□ **Transkripční kontrola** – regulace transkripce transponasy

- Endogenní promotory – slabé promotory , slabé RBS, lokalizace v IR na N terminálním konci
- Nestabilní promotory –
 - hybridní promotory – po inserci do regulační oblasti kombinace -35 z IRL transposonu a -10 z genu
 - DAM methylace – plně metylované promotory jsou nefunkční
- Alternativní promotory – dva různé promotory - vznik různě dlouhých proteinů
- Terminace transkripce - struktury pro terminaci transkripce v ORF transponáz – IS1 – produkce nefunkčních proteinů - katalytická doména je na C-konci –
- Stabilita m RNA - nestabilní – málo prozkoumáno – několik mechanismů

Regulace transpozice

□ **Translační kontrola –**

- Antisence RNA
- mRNA bez vedoucí sekvence (leaderless) – není RBS – nízká frekvence iniciace translace
- Translační frameshifting – sekvence způsobující „zklouznutí“ ribosomu – dvě ORF - dva proteiny
- Translační zpřažení , alternativní translační iniciace, translační terminace

□ **Post – translační modifikace –**

- signál pro proteasy – stabilita enzymu

□ **Kontrola teplotou –**

- některé transponázy nejsou aktivní při vyšších teplotách

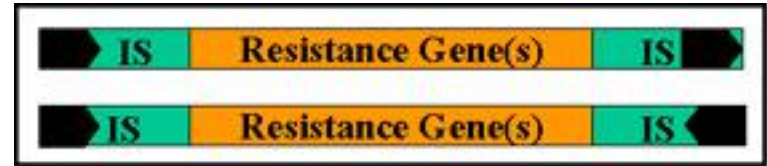
□ **Regulace vytvoření a aktivity synapse**

- Rozlišení IL a IR – Mu Tn7

Regulace transpozice

- **Regulace podmíněná hostitelem** – subtilní a specifická pro každý TE
 - **DNA chaperons** – IHF, HU, Fis, HNS –
 - vazba na DNA ovlivňuje vazbu Tn i transkripci vazbou na promotory nebo operátory.
 - **Gyrasy a topoisomerasy** –
 - míra DNA supercoiling ovlivňuje vazbu Tn
 - **DAM methylace** – plně metylované IR jsou méně napadané Tn
 - spřažení transpozice s replikací – replikace elementu před transpozicí
 - **Oprava DNA** – SOS systém –
 - indukce transposony – ds zlom při transpozici - málo prozkoumáno – aktivace RecA a RecBD proteinů
 - **Proteázy a chaperony** –
 - podporují cis aktivitu Tns'
 - ClpX proteasa moduluje aktivitu Tn u Mu fága.

Transpoziční elementy



- **Obsahují další genetické determinanty,**
 - nejsou esenciální, ale selekčně zvýhodňující (resistence na antibiotika, těžké kovy, bakteriofágové geny, geny rozšiřující metabolickou kapacitu, symbiosa, sekreční systémy III a IV)
- **Velmi se liší velikostí (2 - 20 kb).**
 - Největší je bakteriofág Mu z *E. coli* a T oblast plasmidu Ti z *Agrobacteria tumefaciens*.

Transpoziční elementy

□ Kompozitní transposony –

- ohraničeny IS nebo IS-like moduly, odpovědné za transpozici
- alespoň jedna IS je odpovědná za syntesu transponasy
- IS mohou být totožné i rozdílné, ve stejné či opačné orientaci
- vznikají, pokud se dostanou dva IS do blízkosti (každý gen vhodně ohraničený IS může vytvořit transposon)
- transponovat se může jak složený transposon, tak jeho koncové IS.

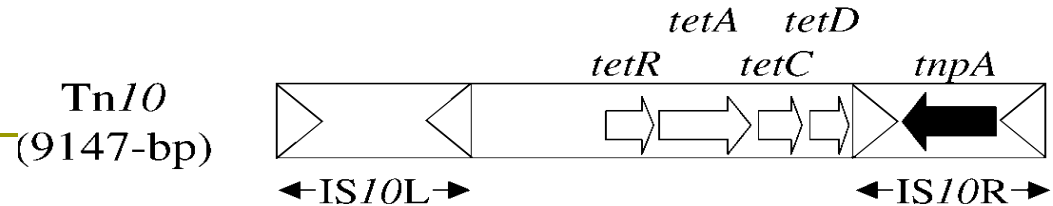
□ Orientace transposonu je podle konvence stanovena směrem transkripce genetických determinant zleva doprava.

- okrajové IS jsou pak označeny jako levý ISL a pravý ISR.
- inverzní repetice jsou pak označovány jako vnitřní (IR_i) a vnější (IR_o).

Transpoziční elementy

- **Komplexní transposony** -
jsou ohraničeny inverzními repeticemi 35-40 bp.
Obsahují geny pro syntézu transponasy, resolvasy a *res*-gen, gen pro resistenci k antibiotiku.

Klasifikace transpozičních elementů



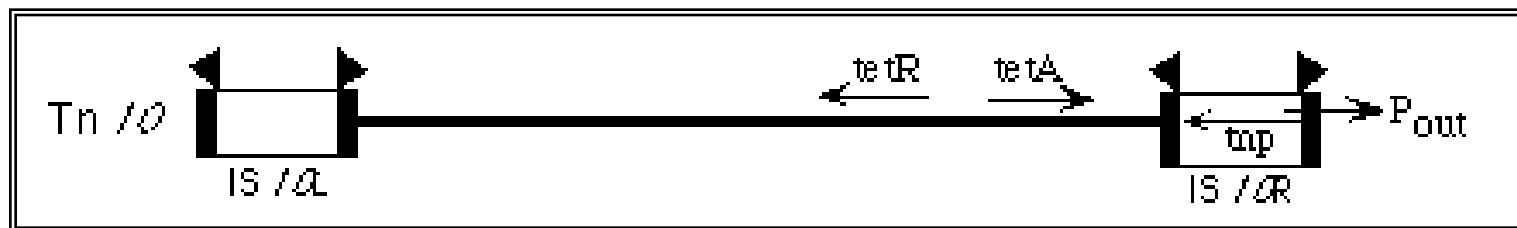
Kompozitní transposony – (Třída I.):

Tn9 (IS1 ve stejné orientaci, Cm)

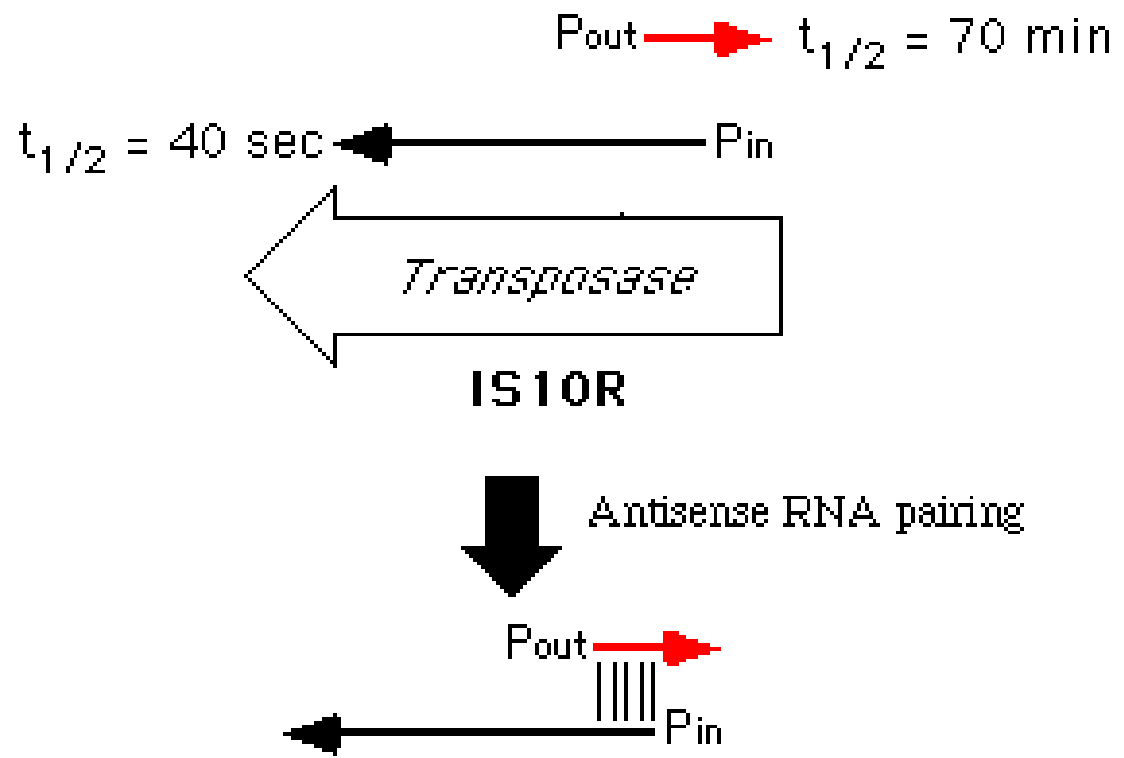
Tn681 (IS1 v inverzní orientaci)

Tn10 (9,3-kb, IS10 v inverzní orientaci, Tc),

- transpozice 10^{-7} na element a generaci, v *E. coli* ve frekvenci 1x na 1000 basí,
- IS10R je plně funkční, IS10L má defektní transponázu
- celý TE se transponuje z vnějších IS s frekvencí 10^{-7}
- IS se mohou transponovat nezávisle s frekvencí 10^{-4}
- transpozice z vnitřních IS způsobuje inverzní transpozici
- inzertuje se do mnoha různých míst, preferuje GC bohaté sekvence (**GCTNAGC**) strukturní uspořádání 3 bp palindromu, které jsou duplikovány 9 páry basí
- má silný polární efekt - IS10R obsahuje silný promotor směřující ven (pOUT)
- transponuje se konservativním (cut and paste) mechanismem



Regulace transkripce Tn10



Prevents ribosomes from binding to translation start sites on transposase mRNA
 \therefore decrease synthesis of transposase

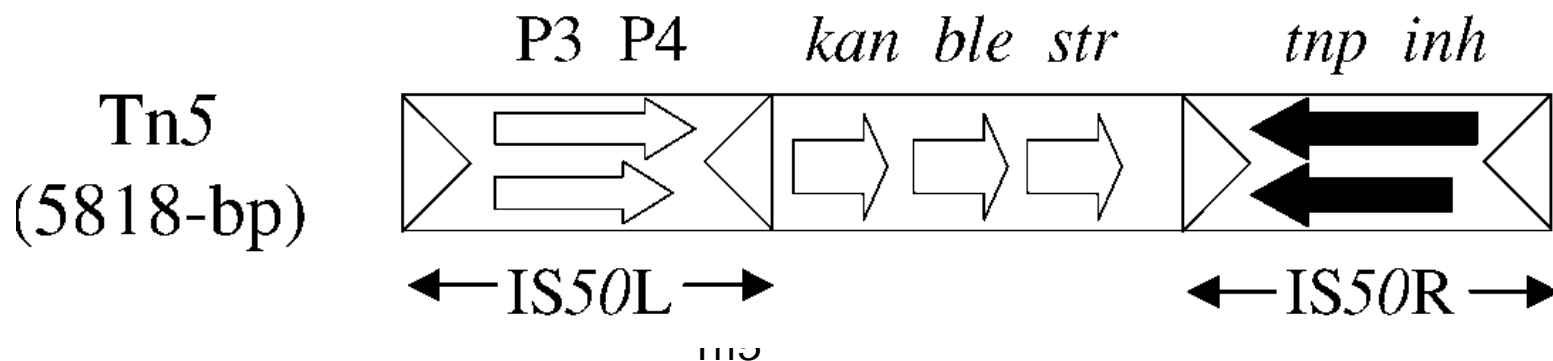
Klasifikace transpozičních elementů - pokračování

Třída I.:

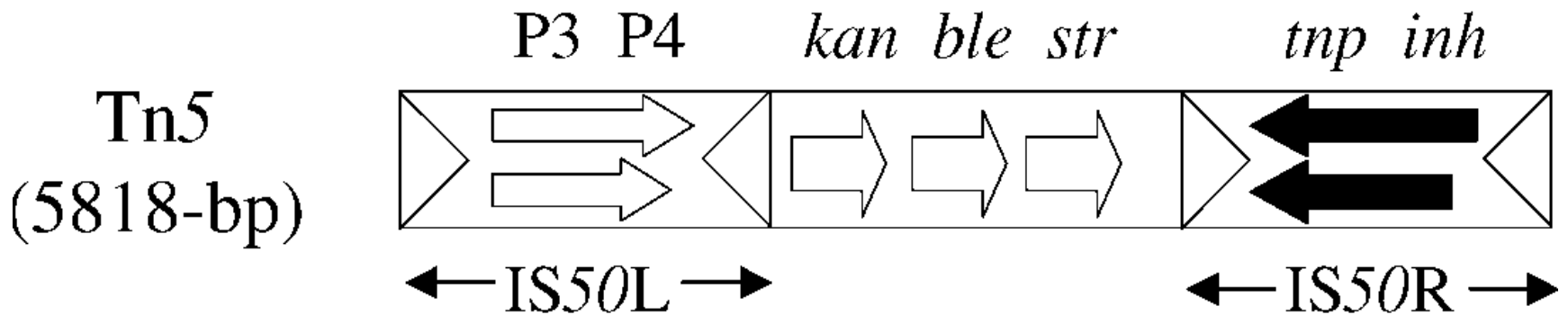
Kompozitní transposony

Tn5 (5,8-kb, IS50 (1533-bp), ISL neaktivní, Km,Sm,BI)

- IS50 je velmi podobný IS10
- podobnost i v mechanismu a regulaci transpozice
- nízká specifita inserce, preference GC rich (GNTYWRANC)
- blokuje vždy transkripci, bez ohledu na orientaci transposonu
- IS50-R funkční, regulace transkripce transpozičního inhibitoru methylací DNA (*dam* system)



Regulace transkripce Tn5



IS50R koduje dva proteiny ze stejného čtecího rámce

- funkční transponasu, regulace promotoru Dam systémem hostující buňky
- transposiční inhibitor - nemá 55 aa z N-terminálního konce, jinak identický a vytváří nefunkční komplex s transponasou
- transponasa působí *in-cis*, inhibiční protein *in-trans*

Regulace transpozice – (1.tř.)

□ **trans-acting inhibitory**

Tn10 - Antisense RNA

(dva promotory, dvě RNA, jedna kódující (P_{in}), druhá ne (P_{out}),
 P_{out} silnější promotor, limituje množství transponasy v buňce.

P_{in} síla promotoru je regulována methylačním místem v -10 místě promotoru

Tn5 - inhibiční protein kodovaný IS50

(interaguje s transponasou)

□ **stabilita RNA pro transponasu**

kodující je nestabilní proti antisense

□ **transponasa je cis- acting**

enzym funguje efektivně pouze s templátem DNA pro který byl transkribován a translatován

□ **preferuje hemi methylovanou DNA**

preferuje hemi methylované konce transposonu (*dam* systém, *dam* mutanty stimulace transpozice), 10^4 zvýšení transpozice po replikaci částice.
Omezení na krátkou periodu buněčného cyklu.

□ **transponasa funguje pouze jako dimer**

□ **polární k downstream genům** pokud jsou rho⁻, aktivace z P_{out} promotoru

Klasifikace transpozičních elementů -

Tn3
(4957-bp)



Komplexní transposony

Třída II.:

přídavné geny přímo přiléhají k genům transpozičním (*tnpA*, *tnpR*) neleží v IS a nemají strukturu kompositních transposonů

- podobnosti ve struktuře a funkci v této skupině ukazují na evolučně společný původ.
- nejlépe charakterizovány:
 - **Tn3** (*E. coli*, *bla*, 5-20 bp, specifita na AT bohatá místa), na plasmidech v mnoha organismech, replikativní transpozice
 - **IS101** (*Salmonella*, *res*, 209 bp),
 - **Tn501** na plasmidech v *Pseudomonad* (pUS1)
 - **Tn21** na plasmidu R100 v *Shigella flexneri*
 - **IS 1000 ($\gamma\delta$)** (5 kb element bez přídavného fenotypu, na F plasmidu)

Typy kompozitních transposonů (II.třída)

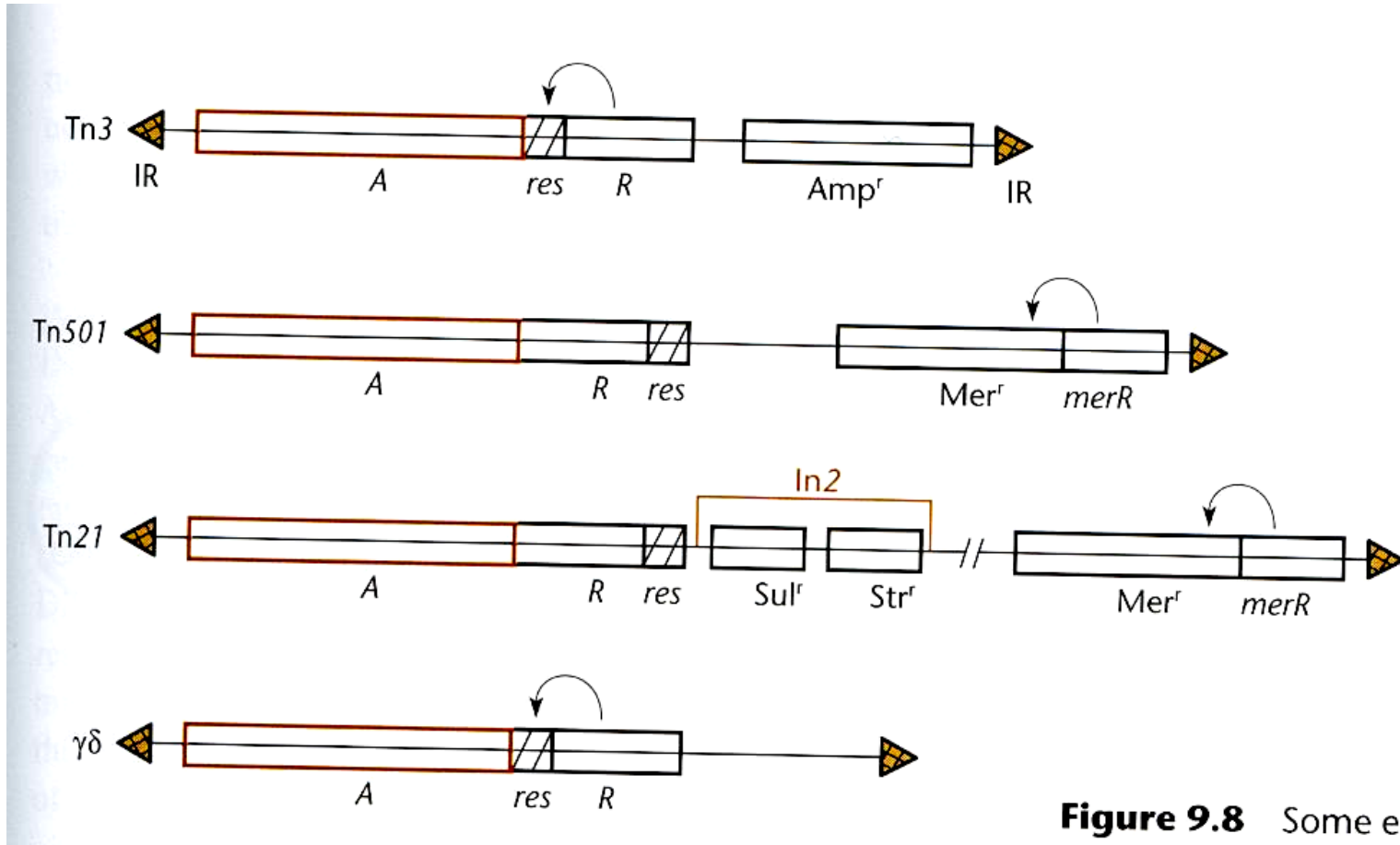


Figure 9.8 Some examples

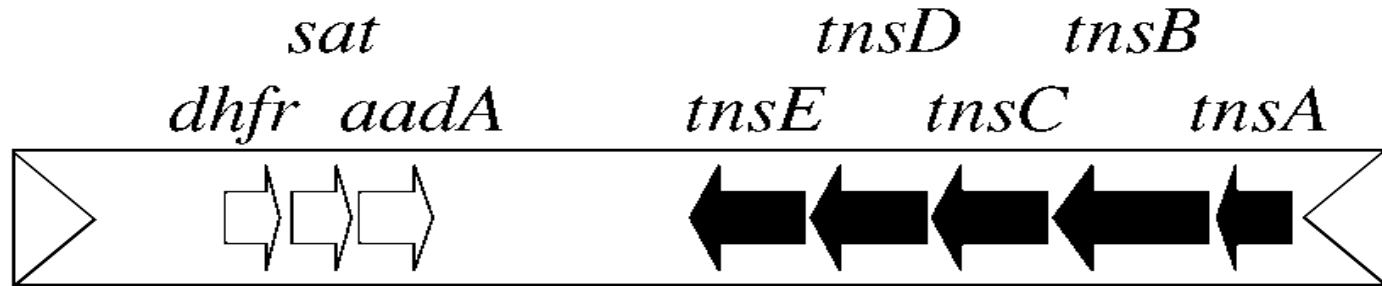
Klasifikace transpozičních elementů - pokračování

Transposon Tn7 (Třída IV):

- 14 kb, resistance na trimethoprim (Tp), streptomycin (Sm) spectinomycin (Sp)
- komplexní transposon - inverzní repetice 28 bp
- každém konci 22 bp velkou oblast, několikrát se opakující s 75% homologií
- insertuje se do unikátního chromosomálního místa (*attTn7*),
 - v *E.coli*,
 - *Pseudomonas aeruginosa*,
 - *Caulobacter crescentus*,
 - *Vibrio sp.*
 - do mnoha míst ve většině plasmidů
- transpozice cut and paste mechanismem
- vykazuje transpoziční imunitu (TnsB a TnsC proteiny, podobnost s Mu)
- pokud není specifické místo, transpozice s nižší frekvencí (100x)
- preference inserce do konjugativních plasmidů

Tn7

Tn7
(~14-kb)



- 5 genů zúčastněných v transpozici umístěných v lokusu Tn7-R. (***tnsABCDE***) zprostředkují dvě odlišné dráhy
- *tnsABC* geny jsou esenciální pro obě dráhy
 - TnsB: transponasa (retroviral integrase superfamily), štípe na 3' konci
 - TnsA: transponasa (podobná restričnímu enzymu), štípe na 5' konci
 - obě DDE motiv
 - TnsC: ATPase aktivita – účastní se vazby na cílové místo, imunita
- *tnsABC-D* transpozice do attTn7 místa, účast L29 ribosomálního proteinu, preferenčně na konjugativních plasmidech
- *tnsABC-E* transpozice do ostatních míst
 - molekulární mechanismus procesu zatím neznámý

Klasifikace transpozičních elementů - pokračování

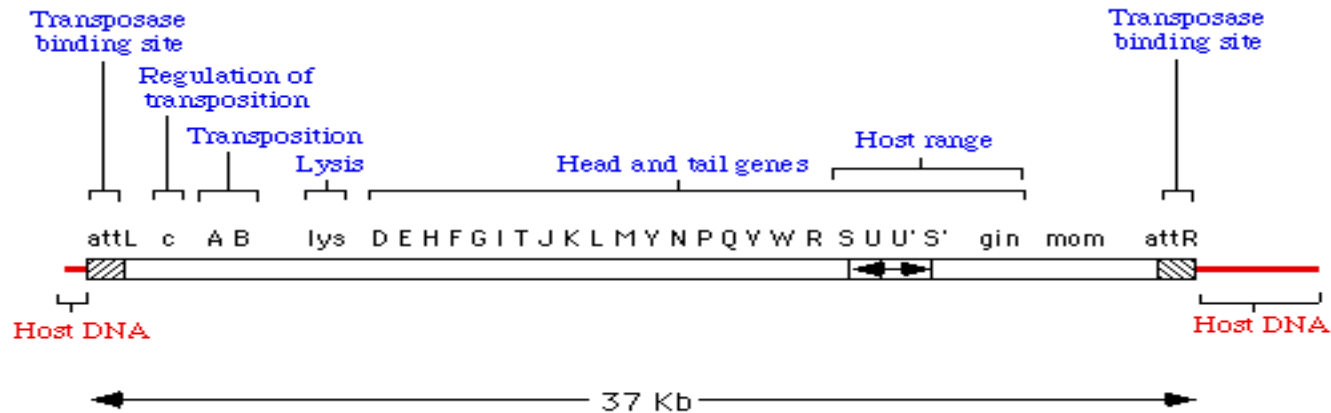
Transponující bakteriofágy (Třída III)

Mu a D108

(E. coli, nejdelší transposiční elementy, 39 kb)

- ❑ ke svému přenosu nepotřebují jiný vektor
- ❑ používají transpozici k navození vegetativní replikace svého genomu, jak během lytické fáze, tak i lysogenisace).
- ❑ mají 95% sekvenční podobnost, ale jsou heteroimmunogenní
- ❑ nemají žádné homologní terminální repetice.
(attL, attR místa)
- ❑ replikativní transpozice
 - největší frekvence transpozice u všech známých TE (10^{-2})
- ❑ transpozice je doprovázena přílehlými delecemi a inversemi a přesným či nepřesným vyštěpováním.

Mu fág

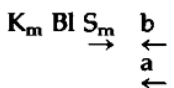
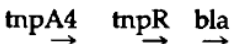

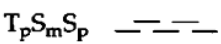
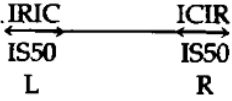
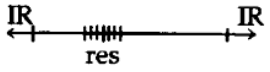




Mu:

- lineární genom, 37 kb, variabilní množství hostitelské DNA na obou koncích
- po infekci vzniká supercoiled cirkulární DNA, spojení zprostředkovává fágový protein
- insertuje se do libovolného místa *E. coli*, (NYG/CRN), generuje 5 bp duplikace
- během lytické fáze probíhá další transpozice v rámci hostitelského replikonu
- transponasa (MuA) 75- kDa, funkční jako tetramer
- katalytické místo obsahuje DD35E motif, N a C konce typické pro Mu
- MuB – Atp dependentní, allostericky modifikuje specifitu MuA

Klasifikace transpozičních elementů - DDE

Table 5.2 The four classes of transposons of Gram-negative bacteria.

	A Class I	B Class II	C Class III	D Class IV
Structure of a representative example	Tn5	Tn3	Phage Mu	Tn7
mRNAs				
DNA				
Size of Tn	5.7 kbp	5 kbp	39 kbp	14 kbp
Size of target duplication	9 bp	5 bp	None	5 bp
Markers ^a	Km, Sm, Bl	Ap	Phage functions	Tp, Sm, Sp
Transposition functions	ISR: a = active transposase; b = transposase inhibitor ISL: inactive	<i>tnpA</i> transposase <i>tnpR</i> resolvase	Two proteins: A and B	Five proteins necessary
Comments	Composite Tn, with two distal, nearly identical, ISs, of which the left one is inactive	IR 39 bp	Largest known transposon	IR 28 bp
Other well-studied elements	Tn9 (IS1) Cm Tn10 (IS10) Tc	Tn1 Ap Tn501 Hg Tn21 Hg, Sm, Ap, Su Tn1000 (γ^2) IS101 (209 bp)	Phage D108	

IR, IC, inverted repeats; res, site of co-integrate resolution; SE, c, striped ends. a, See Table 3.5 (p. 76) for explanation of the symbols.