

큰느타리버섯 유전체내 LTR Retrotransposon 유전자 탐색 및 특성연구

김신일 · 레귀방 · 김선미 · 노현수*

경상대학교 자연과학대학 미생물학과

Screening and Characterization of LTR Retrotransposons in the genomic DNA of *Pleurotus eryngii*

Sinil Kim, Quy Vang Le, Sun-Mi Kim and Hyeon-Su Ro*

Department of Microbiology and Research Institute of Life Sciences, Gyeongsang National University, Chinju 660-701, Korea

ABSTRACT : Transposable elements (TEs) are mobile DNA elements that often cause mutations in genes and alterations in the chromosome structure. In order to identify and characterize transposable elements (TEs) in *Pleurotus eryngii*, a TE-enriched library was constructed using two sets of TE-specific degenerated primers, which target conserved sequences of RT and RVE domains in fungal LTR retrotransposons. A total of 256 clones were randomly chosen from the library and their insert sequences were determined. Comparative investigation of the insert sequences with those in repeat element database, Repbase, revealed that 71 of them were found to be TE-related fragments with significant similarity to LTR retrotransposons from other species. Among the TE sequences, the 70 TEs were Gypsy-type LTR retrotransposons, including 20 of MarY1 from *Tricholoma matsutake*, 26 of Gypsy-8_SLL from *Serpula lacrymans*, and 16 of RMER17D_MM from mouse, whereas a single sequence, Copia-48-PTR, was found as only Copia-type LTR retrotransposon. Southern blot analysis of the *Hind*III-digested *P. eryngii* genomic DNA showed that the retrotransposon sequences similar to MarY1 and Gypsy-8_SLL were contained as high as 14 and 18 copies per genome, respectively, whereas other retrotransposons were remained low. Moreover, both of the two Gypsy retrotransposons were expressed in full length mRNA as shown by Northern blot analysis, suggesting that they were functionally active retrotransposons.

KEYWORDS : Degeneration, *Pleurotus*, Retrotransposon, Transposable element

서론

전이요소(transposable element 또는 mobile element)는 생명체의 유전체내에서 위치를 바꾸며 옮겨 다니는 DNA 서열을 말한다. 옥수수에서 최초로 발견된 이래 [1], 동식물,

곰팡이, 세균을 막론하고 모든 생명체에서 발견되고 있다. 전이요소는 유전체내에서 위치를 옮겨 다니기 때문에, 유전자의 결실(deletion), 복제(duplication), 역위(inversion), 전좌(translocation) 등을 통하여 유전자 및 유전체 수준의 돌연변이를 유발할 수 있으며 [2], 유전자의 전사조절 관련 서열에 삽입되는 경우 유전자 발현에 영향을 미치게 된다. 때문에 전이요소는 유전체 재배열(genome rearrangement)의 중요한 요소이며 [3], 숙주 유전체에 광범위한 변화를 유발할 수 있는 강력한 돌연변이유도체로서 기능하여, 생명체의 진화에 막대한 영향을 미치는 것으로 알려졌다 [2,4,5]. 예로, 인간과 침팬지는 600만여년 전에 공통 조상으로부터 갈라져 나왔는데, 최근의 비교유전체 연구를 통하여 인간에는 전이요소 Alu가 침팬지에 비하여 3.4배 더 많이 삽입되어 있었으며, L1전이요소의 비율도 인간에서 더 높은 것이 확인되었다 [6]. 이는 전이요소가 생명체의 종의 분화(speciation)에도 밀접한 관계가 있음을 시사하는 것이다. 이들은 효모 유전체의 3%, 인간 유전체의 46.5%를 차지할 정도

Kor. J. Mycol. 2014 March, 42(1): 50-56
<http://dx.doi.org/10.4489/KJM.2014.42.1.50>
 pISSN 0253-651X
 © The Korean Society of Mycology

*Corresponding author
 E-mail: rohyeon@gnu.ac.kr

Received February 21, 2014
 Revised March 4, 2014
 Accepted March 10, 2014

©This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0/>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

로 다량 발견되고 있다[4].

전이요소는 특성에 따라 크게 두 가지 class로 나뉘어 진다. RNA를 중간체로 하는 “복사 후 삽입(copy-and-paste)” 기작을 가진 전이요소를 Class I 전이요소 혹은 retrotransposon이라 하며, 특정위치에서 다른 위치로 이동하기만 하는 “절단 후 삽입(cut-and-paste)” 기작의 전이요소를 Class II 전이요소 또는 DNA trasnposon이라 한다(Fig. 1A)[7]. Retrotransposon은 양말단에 long-terminal repeat(LTR)서열을 가진 LTR retrotransposon과 LTR이 없는 Non-LTR retrotranspon으로 나뉜다. Retrotransposon은 주로 진핵생물 유전체에 존재하며, LTR을 사이에 두고 Gag, aspartic protease, Pol 단백질을 coding하는 유전자로 구성되어 있다(Fig. 1B). Pol는 1,000개 이상의 아미노산 잔기로 이루어진 거대 polypeptide로 retrotransposon 복제에 필요한 reverse transcriptase domain (RT), RNase H domain, integrase domain (RVE) 및 target site selection에 관련된 Chromo domain으로 구성되어 있다(Fig. 1B).

Retrotransposon의 복제기작은 retrovirus와 같이 숙주의 RNA polymerase를 이용하여 mRNA 중간체를 만들면서 시작된다. 이후 만들어진 mRNA로부터 reverse transcriptase를 생산하여 retrotransposon 유전체의 cDNA를 합성하며, 합성된 cDNA는 integrase 활성화에 의하여 숙주 유전체에 삽입된다[4]. 따라서, retrotransposon은 껍질이 없는 일종의 endogenous retrovirus로 분류될 수 있다. Retrotransposon cDNA는 유전체상의 새로운 장소로 들어가, 유전자

내부나 전사조절영역에 돌연변이를 유발한다. 또한 시간이 지남에 따라 복제가 되풀이되면서 유전체의 양적 확장으로 이어진다.

곰팡이의 경우 자낭균류(Ascomycota)와 담자균류(Basidiomycota)는 5% 내외의 전이요소를 가지고 있으며, 접합균류(Zygomycota)는 유전체의 30% 이상이 전이요소인 것으로 알려졌다[8]. 곰팡이 유전체에는 특히 LTR retrotransposon이 전이요소의 대부분을 차지하고 있다[8]. 효모(*Saccharomyces cerevisiae*)에서는 Ty1-Ty5에 이르는 5가지 LTR retrotransposon이 보고되어 있다[9]. 이들 중 특히 Ty1은 초파리의 copia와 상동성을 보이고 있기 때문에, 이들과 유사한 LTR retrotransposon들을 통칭하여 Ty1/copia retrotransposon이라 한다[10]. 곰팡이의 경우 효모의 Ty1과 무성유색곰팡이버섯(*Phanerochaete chrysosporium*)의 pCretro [11]가 이 그룹에 속한다. Ty3는 초파리의 gypsy와 상동성을 보여서, 이들을 통칭하여 Ty3/gypsy retrotransposon이라 부른다[10]. Ty3/gypsy retrotransposon에는 *Schizosaccharomyces pombe*의 TF1 및 TF2[12], 자낭균류에서 발견되는 Maggy[13], 담자균류의 MarY1[14] 등이 있다.

주로 담자균류에 속하는 버섯은 세계적으로 중요한 농업 생산물의 하나로 인식되고 있으며, 우리나라의 경우에도 주요 식용버섯이 연간 1조원 이상의 시장을 형성하고 있을 정도로 거대한 산업을 형성하고 있다. 그러나, 최근 들어 버섯원균의 장기간 사용에 따른 균주의 퇴화현상이 버섯균의 종류를 막론하고 전반적으로 나타나고 있어서 버섯산업

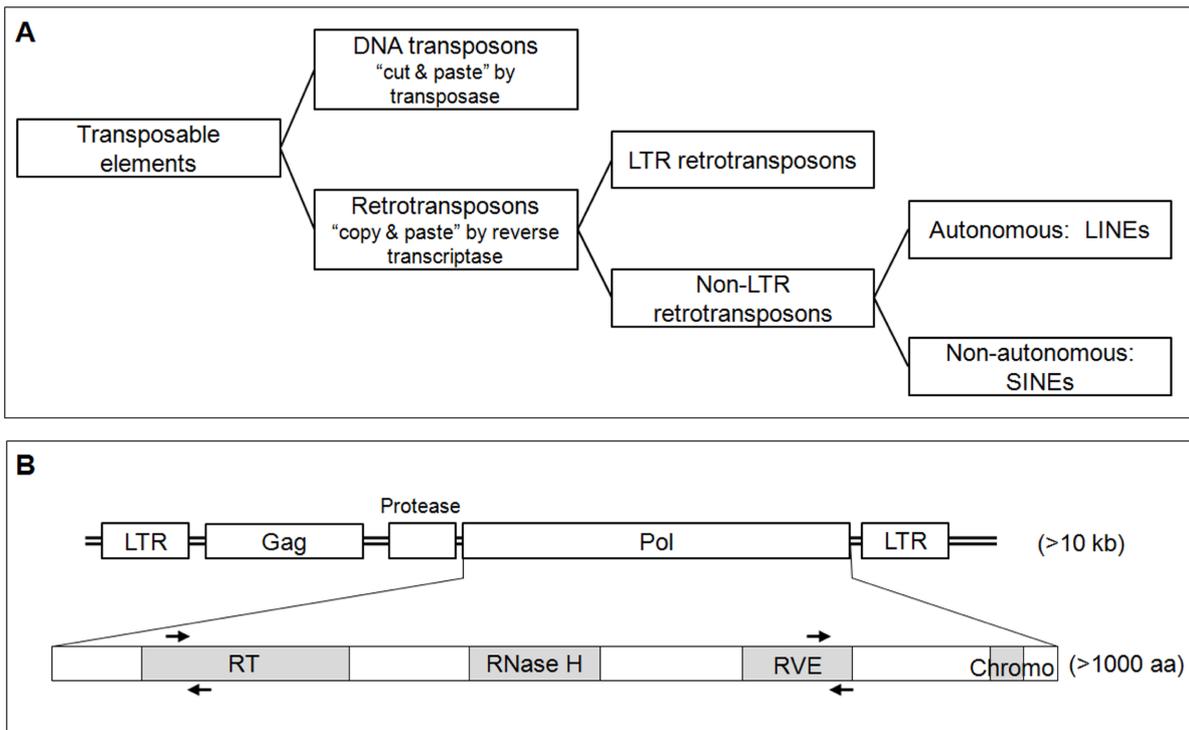


Fig. 1. Classification of transposable elements (A) and the structure of LTR retrotransposon (B). Arrows indicate the positions of degenerated primer sets for the construction of TE-enriched library. The classification was based on Kazasian (2004)[4].

에 막대한 타격을 주고 있다. 양송이(*Agaricus biporus*)의 경우 염색체의 불안정성에 따른 균주의 퇴화현상으로 갓(pileus)과 대(stipe)의 모양이 변형되어 상품성이 심각하게 떨어지는 현상이 보고되었다[15]. 이러한 염색체 불안정성은 염색체 결손(chromosomal loss), 길이 변이(length polymorphism), 전좌(translocation)등 비정상적인 세포분열과정 이외에도, 진핵세포 염색체의 상당부분을 차지하는 전이요소의 활동을 통하여서도 유발된다고 보고되었다[16]. 본 논문에서는 큰느타리버섯(*Pleurotus eryngii*) 유전체내에 존재하는 LTR retrotransposon의 종류와 copy를 분석하여, 버섯균의 유전체 불안정성과 전이요소의 활동과의 상관관계를 연구하였다.

재료 및 방법

사용균주 및 배지

버섯 전이요소 연구를 위한 균주는 *P. eryngii* KNR2312을 사용하였다. 고체배양에는 MCM 배지(yeast extract 2 g/L, peptone 2 g/L, MgSO₄·7H₂O 0.5 g/L, KH₂PO₄ 0.46 g/L, K₂HPO₄ 1 g/L, glucose 20 g/L, sucrose 20 g/L, agar 20 g/L)를 사용하였고, 액체배양에는 PDB 배지(Ventech Bio Co., Korea)를 사용하였다. 전이요소의 클로닝을 위한 숙주 세포로 *Escherichia coli* DH5 α 를 사용하였다.

버섯 genomic DNA 및 RNA 추출

PDB배지에서 1주일간 배양한 균사체를 멸균거즈로 걸러 모은 후, 증류수로 세척하였다. 모아진 균사체를 액체 질소로 동결 후, 막자사발로 갈아서 분말로 만들었다. 얻어진 균사분말 0.4 g에 0.5 ml isolation buffer (50 mM Tris-HCl, 170 mM EDTA, 1% N-lauroylsarcosine, pH 8.0)에 녹여 65°C에서 10분간 반응시켰다. 반응액에 0.3 ml ammonium acetate (0.58 g/ml)를 첨가하고 섞어준 후, 얼음에서 10분간 방치시켰다. 원심분리 후(12,000 rpm, 5분), 상등액 0.7 ml에 0.5 ml isopropanol을 첨가하여 DNA를 침전시키고, 침전물을 원심분리하여 회수하였다. 회수된 침전물을 건조한 다음 0.1 ml TE 버퍼(10 mM Tris-HCl, 1 mM EDTA, pH 8.0)에 녹여 사용하였다. 버섯균사체로부터 전체 RNA추출에는 RNeasy Plant Mini kit (Qiagen, Valencia, CA, USA)를 사용하였다.

PCR 및 RT-PCR 조건

전이요소의 증폭을 위한 PCR은 genomic DNA (50 ng/ μ l) 3 μ l에 forward primer와 reverse primer (10 pmole/ μ l) 각 1 μ l를 첨가한 뒤, 증류수로 전체 volume이 20 μ l가 되게 하였다. 이 혼합물을 PCR premix (Maxime PCR premix kit, Intron Biotech., Eumsung, Korea)와 섞은 후, 94°C에서 5분간 가열하였다. 이 후 94°C에서 45초, 57°C에서 45초, 72°C에서 50초의 조건으로 총 35 cycle 증폭하였다. 증폭

된 DNA는 TA클로닝 kit (pGEM-Teasy vector, Promega, Madison, WI, USA)를 사용하여 클로닝하였다. Reverse transcription-PCR (RT-PCR)은 Maxime RT-PCR premix kit(Intron Biotech., Sungnam, Korea)를 사용하였다. 이를 위하여 DNase를 처리한 RNA 3 μ l에 각 primer 1 μ l씩을 첨가한 뒤, 증류수로 전체 volume이 20 μ l가 되게 하였다. 이 혼합액에 RT-PCR premix를 첨가하고, 45°C에서 30분간 반응시켰다. Reverse transcription 반응이 종료된 후, 상기한 방법으로 PCR 반응을 수행하였다.

Northern 및 Southern blot 분석조건

Northern blot과 Southern blot을 위하여 PCR로 염기서열이 결정된 각 전이요소의 특정부분(DNA길이 300~500 bp)을 증폭하였다. 증폭된 DNA 단편을 분리 후, probe로 제작하였다. Probe제작에는 α -³²P labeled dCTP (ICN Biomedicals, Costa. Mesa, CA, USA)를 사용하였다. Northern blot 분석에는 위에서 추출한 total RNA를 사용하여, 0.8% agarose gel에서 전기영동으로 분리한 후, positive-charged nylon membrane (Pall Co., East Hills, NY, USA)에 옮겨서 probe 검출하였다. Transfer membrane은 positive-charged nylon membrane (Pall Co., East Hills, NY, USA)을 사용하였다. Southern blot을 위해서는 추출한 genomic DNA를 *Hind* III로 절단하였다. 절단된 DNA조각들을 northern blot과 같은 과정을 거친 후, 전이요소의 존재를 probe로 검출하였다.

결과 및 고찰

전이요소 library 제작

버섯 유전체내에 존재하는 전이요소의 종류를 분석하기 위하여, 버섯전이요소 library를 제작하였다. 이를 위하여, 기존에 보고된 곰팡이균 Gypsy LTR retrotransposon에 포함된 Pol 단백질의 아미노산 서열 및 DNA 염기서열을 multiple sequence alignment 프로그램(Clustal Omega, <http://www.ebi.ac.uk/>)을 이용하여 분석하였다. 그 결과, Pol 단백질의 RT domain 및 RVE domain(Fig. 2A)에서 높은 상동성을 보이는 부분을 발견하였다. 상동성이 높은 이 두 부분의 염기서열을 조사하여 RT domain 특이적 degenerated primer인 Degen1 set와 RVE domain에 특이적인 Degen2 set를 제작하였다(Table 1). 이 두 primer set를 이용하여 큰느타리버섯 유전체 DNA를 template로 하여 PCR을 수행하였다. 그 결과, Degen1 primer set에서 약 500 bp, 700 bp 크기를 가진 두 개의 DNA band가 만들어졌으며, Degen2로부터는 500~900 bp 크기의 4개의 DNA band가 검출되었다(Fig. 2B). 큰느타리버섯 전이요소의 분석을 위하여 각 PCR 반응액을 모두 혼합 후 정제하였고, 이를 pGEM-T Easy 벡터에 TA 클로닝하였다(Fig. 2B). 제작된 전이요소 library는 대장균에 transformation 하였다.

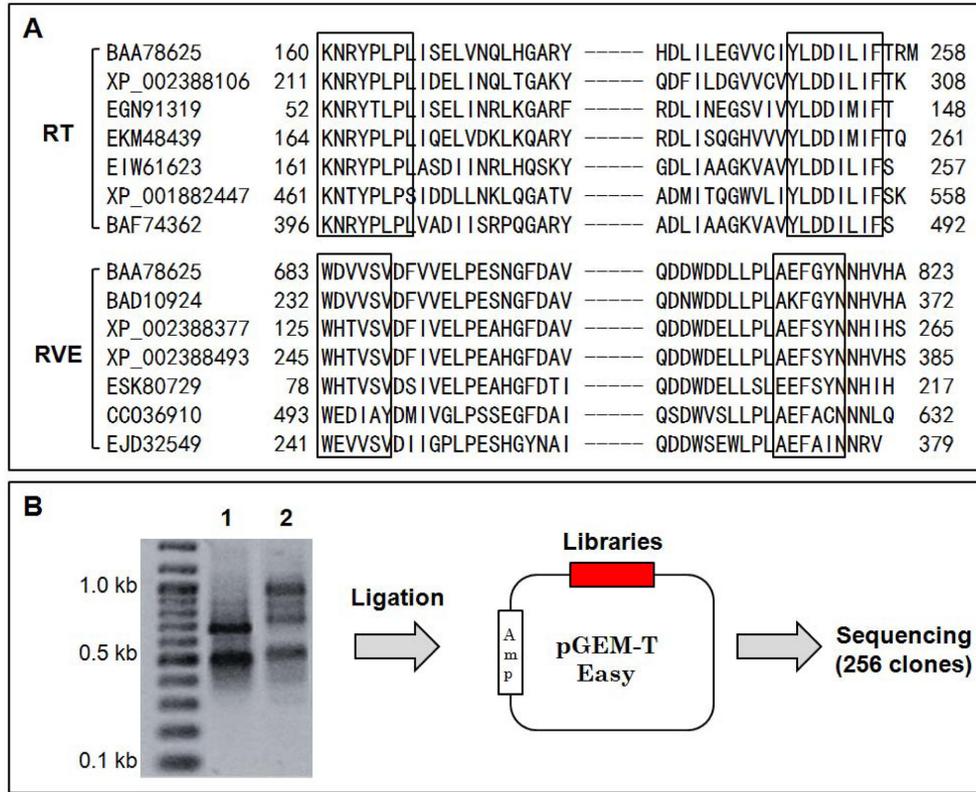


Fig. 2. Construction of TE library. A, Multiple sequence alignments of RT domain and RVE domain of LTR retrotransposons. The boxes indicate the consensus sequence regions to design degenerated primer sets, Degen1 and Degen2 in Table 1. B, Generation of TE libraries using the degenerated primer sets. Lanes 1 and 2 are PCR with Degen1 and Degen2, respectively.

Table 1. Primer sets for the screening and isolation of transposable elements

Name	Forward primer	Reverse primer
Degen1	TACCTYGACGACATCCTYATCTTC	RAGAGGRAGAGGGTAGCGGTTCT
Degen2	TGGGAYMGMYTBTCCGTY	GTTRTAGCCRAAYTCTGC
P1	GCGGCAGAGGAGTTGAAGAAG	GAACTCTGCGACGAATTGCG
P2	CATCGTCAAGCTACCTAAGTCGTC	AGAATTTCGAGATGGCTAGC
P3	TGTCATTAGAAGCCTTGTCAGCG	TCATACGCTGCCAACCTTCC
P4	CCACACTAGGCAGGTTGGATTC	GTGCTCATGTTCTGTGCTTGC
P5	TTACTCAAGGAAGAGGCCAAGTTG	TGCGTTGAGATCGACTGCAG
P6	ACATCTGGCGAACGCACAAC	GGTCCACAGCCTATAACGGTATGTC
P7	ACAGAGCCAAGAACCCTACC	CACAGCGCTAGAACATCCACC

LTR retrotransposon 분석

상기 library에 포함되어 있는 LTR retrotransposon 전이 요소유전자를 분석하기 위하여 전이요소library를 LB-Ampicillin 배지에서 배양한 후, 256개의 콜로니들을 무작위로 선정하여 plasmid를 추출하여 삽입된 유전자의 염기서열을 결정하였다. 결정된 DNA 염기서열을 repetitive DNA 인자 분석 소프트웨어인 CENSOR(<http://www.girinst.org/censor>)를 이용하여 분석한 결과, 256개 중 71개가 LTR retrotransposon이었으며, 이들 중 Copia-48-PTR을

제외한 70개가 Gypsy-type LTR retrotransposon이었다 (Table 2). 이는 library 제작에 사용된 degenerated primer가 Gypsy-type LTR retrotransposon의 서열을 기준으로 제작되었으므로, 당연한 결과라 할 수 있다. 70개의 Gypsy-type LTR retrotransposon 중에는 송이(*Tricholoma matsutake*)에서 발견된 MarY1(MarY1_TM)이 20개, 진황늑순버짐버섯(*Serpula lacrymans*)의 Gypsy-8_SLL이 26개, 생쥐의 LTR retrotransposon인 RMER17D_MM이 16개 발견되었고, SFV1-5B, Gypsy154-I, Gypsy-7_SLL이 각각 3개, 3개, 1

Table 2. Isolated transposable elements (TEs) from TE-enriched library

Primer set	Class of TE	Name of TE	Occurrence ^a	Copy number ^b
P1	Gypsy	MarY1_TM	20	14
P2	Gypsy	Gypsy-8_SLL	26	18
P3	Gypsy	RMER17D_MM	16	NA
P4	Gypsy	SFV1-5B_AMi	3	1
P5	Gypsy	Gypsy154-I_DR	3	1
P6	Copia	Copia48-PTR	2	1
P7	Gypsy	Gypsy-7_SLL	1	8

^aOccurrence: Number of isolated TE sequences from the 256 randomly picked colonies harboring TE libraries.

^bCopy number: The copy numbers of TEs reside in the chromosomal DNA of *Pleurotus eryngii* measured by Southern blot analysis.

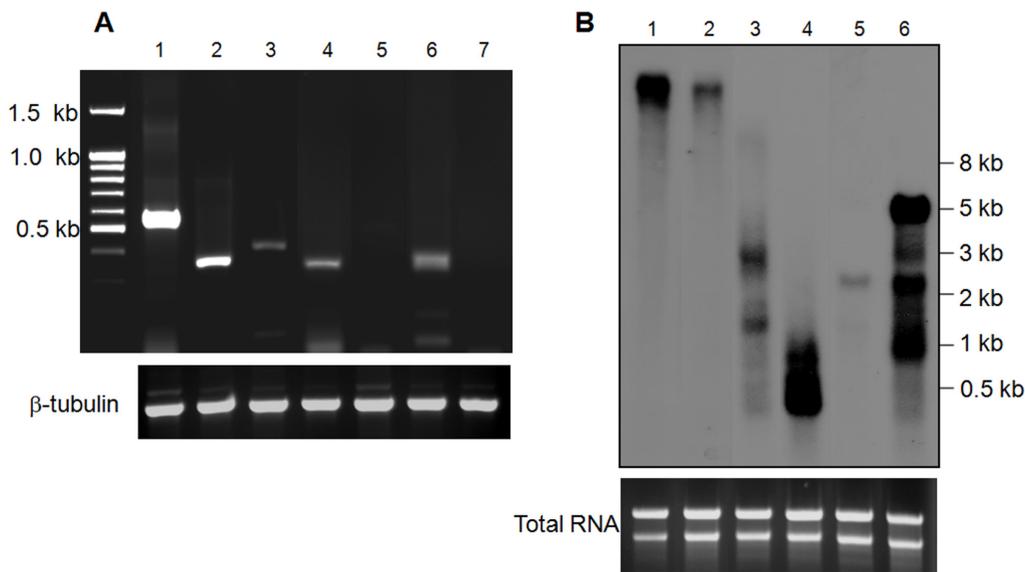


Fig. 3. Expression of TEs measured by RT-PCR (A) and Northern blot analysis (B). Lanes: 1, MarY1_TM; 2, Gypsy-8-SLL; 3, GYpsy154-I; 4, SFV1-5B; 5, Copia48-PTR; 6, Gypsy-7-SLL; 7, RMER17D_MM. RT-PCR was conducted using the primer sets P1-P7 in Table 2. The P³²-labelled probes for Northern blot analysis were generated using the RT-PCR products.

개씩 발견되었다. 이상의 결과를 요약하면, 큰느타리버섯 유전체에는 다양한 종류의 Gypsy-type LTR retrotansposon이 포함되어 있음을 알 수 있고, 유사한 방법으로 Copia-type LTR retrotansposon을 분석하면 훨씬 더 많은 LTR retrotansposon이 큰느타리버섯 유전체에 포함되어 있을 것으로 예측된다.

Retrotransposon 발현분석

생명체의 유전체에 포함되어 있는 다수의 전이요소들이 진화과정에서 유전자의 일부가 결실되어 비활성인 상태 (degenerated)로 남아 있는 경우가 많다. 본 연구를 통하여 발견된 retrotansposon들이 실제 활성이 있는 전이요소인지를 확인하기 위하여 각 전이요소에 특이적인 primer (Table 1)들을 제작하여 RT-PCR을 수행하였다. 그 결과, MarY1_TM이 가장 많은 mRNA를 만들어 내어, 가장 활

동적인 retrotansposon이었으며, Gypsy-8-SLL이 그 다음 순이었다. GYpsy154-I, SFV1-5B, Gypsy-7-SLL 등도 mRNA가 검출되어 활성이 있는 retrotansposon임을 알 수 있었다 (Fig. 3). 반면, Copia48-PTR은 매우 낮은 농도로 검출되어 활성이 상대적으로 낮음을 유추할 수 있었다. 특이하게, library에서 다수 검출되었던 RMER17D_MM의 경우에는 mRNA가 전혀 검출되지 않아서 유전체상에 비활성화된 형태로 여러 copy가 남아있는 것으로 추정된다. RMER17D_MM를 제외한 6개의 retrotansposon mRNA에 대하여 Northern blot 분석을 수행하였다. MarY1_TM과 Gypsy-8-SLL에서 full length에 해당하는 10 kb 이상의 transcript가 관찰되었고, 나머지는 절단된 형태의 mRNA가 관찰되었다 (Fig. 3B). Northern blot 결과에서 특이한 점은 Gypsy-7-SLL의 mRNA량이 절단된 형태이지만, RT-PCR 결과에 비하여 높게 나타난다는 것이다.

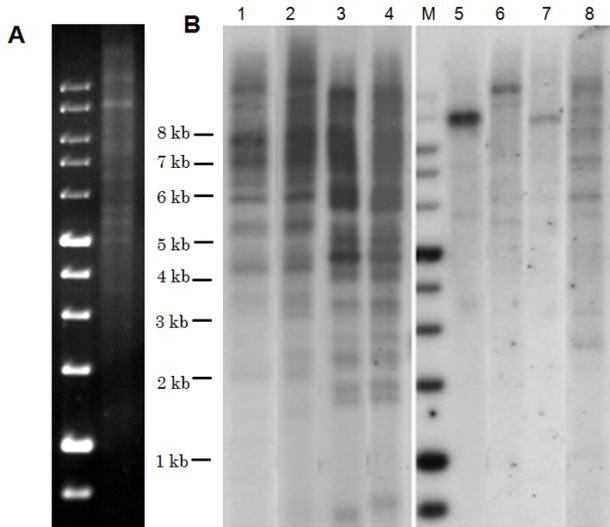


Fig. 4. Southern blot analysis with *HindIII*-digested chromosomal DNA of *Pleurotus eryngii*. The same probes used in the Northern blot analysis were applied for this analysis. A, *HindIII*-digested chromosomal DNA of *Pleurotus eryngii*. B, Southern blot analysis. Lanes 1 and 2, MarY1_TM; lanes 3 and 4, Gypsy-8-SLL; lanes 5, GYpsy154-I; 6, SFV1-5B; 7, Copia48-PTR; 8, Gypsy-7-SLL.

Retrotransposon의 유전체내 copy수 분석

큰느타리버섯 유전체내 상기한 retrotransposon들의 copy 수를 알기 위하여 큰느타리버섯 유전체를 *HindIII*로 절단하고 (Fig. 4A), 이를 nylon membrane에 옮겨 Southern blot 분석을 실시하였고 (Fig. 4B), 그 결과를 Table 2에 정리하였다. MarY1_TM과 Gypsy-8-SLL은 각각 14, 18 copy가 버섯 유전체 내에 존재하는 것으로 밝혀졌고, Gypsy-7-SLL을 제외한 나머지는 모두 1 copy로 존재하는 것으로 보였다. Gypsy-7-SLL의 경우에는 최소 8 copy 이상이 존재하여, Northern blot에서 나타난 농도의 mRNA transcript의 존재가 높은 copy수에 의한 것으로 설명될 수 있다.

본 연구팀은 retrotransposon-microsatellite amplified polymorphism을 이용한 큰느타리버섯 균주의 분류기술을 개발하던 중, 균주의 퇴화가 심해질수록 LTR과 microsatellite간 DNA fragment의 양이 증가하는 현상을 관찰한 바 있다[17]. 이는 버섯균내 retrotransposon의 활성이 균주의 퇴화와 관련이 있음을 시사하는 것으로, 향후 본 연구를 통하여 발굴된 retrotransposon의 활성과 균주퇴화 간의 상관관계 연구가 필요하다.

적 요

본 연구에서는 큰느타리버섯 유전체내에 있는 retrotransposon의 탐색을 위하여 degenerated primer를 이용하여, retrotransposon library를 대장균에 제작하였다. 제작된 library에서 총 256개의 콜로니를 선택하여 염기서열을 결정

한 결과, 71개가 LTR retrotransposon이며, 이들 중 70개가 Gypsy-type LTR retrotransposon임을 염기서열분석을 통하여 확인하였다. 특히 송이에서 발견된 MarY1_TM과 진황녹슨버섯의 Gypsy-8_SLL이 각각 14, 18 copy 이상 큰느타리버섯 유전체에 삽입되어 있음을 Southern blot 분석을 통하여 밝혔다. 이와 더불어, 이들이 full length retrotransposon mRNA를 생산하고 있음을 RT-PCR과 northern blot을 통하여 밝힘으로서 활성이 있는 LTR retrotransposon임을 증명하였다.

감사의 글

본 연구는 농림축산식품부해양수산부농촌진흥청산림청 Golden Seed 프로젝트 사업 (원예종자사업단, 과제번호: 213003-04-1-WTH13)에 의해 이루어진 것임을 밝힙니다.

REFERENCES

- McClintock B. The origin and behavior of mutable loci in maize. *Proc Natl Acad Sci USA* 1950;36:344-355.
- Kidwell MG. Transposable elements and the evolution of genome size in eukaryotes. *Genetica* 2002;115:49-63.
- Lönnig W, Saedler H. Chromosome rearrangements and transposable elements. *Ann Rev Genet* 2002;36:389-410.
- Kazazian Jr HH. Mobile elements: Drivers of genome evolution. *Science* 2004;303:1626-1632.
- Feschotte C. Transposable elements and the evolution of regulatory networks. *Nature Rev Genet* 2008;9:397-405.
- Mills RE, Bennett EA, Iskow RC, Luttig CT, Tsui C, Pittard WS, Devine SE. Recently mobilized transposons in the human and chimpanzee genomes. *Am J Human Genet* 2006;78:671-679.
- Wicker T, Sabot F, Hua-Van A, Bennetzen JL, Capy P, Chalhoub B, Flavell A, Leroy P, Morgante M, Panaud O, et al. A unified classification system for eukaryotic transposable elements. *Nature Rev Genet* 2007;8:973-982.
- Wöstemeyer J, Kreibich A. Repetitive DNA elements in fungi (Mycota): impact on genomic architecture and evolution. *Curr Genet* 2002;41:189-198.
- Boeke JD, Sandmeyer SB. Yeast transposable elements. In: Broach JR, Pringle JR, Jones EW, editors. *The molecular and cellular biology of the yeast Saccharomyces: Genome dynamics, protein synthesis, and energetic*. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press; 1991. p. 193-261.
- Hull R. Classifying reverse transcribing elements: a proposal and a challenge to the ICTV. *Arch Virol* 2001;146:2255-2261.
- Larrondo LF, Canessa P, Vicuña R, Stewart P, Wymelenberg AV, Cullen D. Structure and transcriptional impact of divergent repetitive elements inserted within *Phanerochaete chrysosporium* strain RP-78 genes. *Mol Genet Genom* 2007;277:43-55.
- Levin HL, Weaver DC, Boeke JD. Two related families of retrotransposons from *Schizosaccharomyces pombe*. *Mol Cell Biol* 1990;10:6791-6798.
- Gorinšek B, Gubenšek F, Kordiš D. Evolutionary genomics of

- chromoviruses in eukaryotes. *Mol Biol Evol* 2004;21:781-798.
14. Murata H, Yamada A. *marY1*, a member of the gypsy group of long terminal repeat retroelements from the ectomycorrhizal basidiomycete *Tricholoma matsutake*. *Appl Environ Microbiol* 2000;66:3642-3645.
 15. Horgen PA, Carvalho D, Sonnenberg A, Li A, Van Griensven L. Chromosomal abnormalities associated with strain degeneration in the cultivated mushroom, *Agaricus bisporus*. *Fungal Genet Biol* 1996;20:229-241.
 16. Kazazian Jr HH, Goodier JL. LINE drive: retrotransposition and genome instability. *Cell* 2002;110:277-280.
 17. Le QV, Won HK, Lee TS, Lee CY, Lee HS, Ro HS. Retrotransposon microsatellite amplified polymorphism strain fingerprinting markers applicable to various mushroom species. *Mycobiology* 2008;36:161-166.