

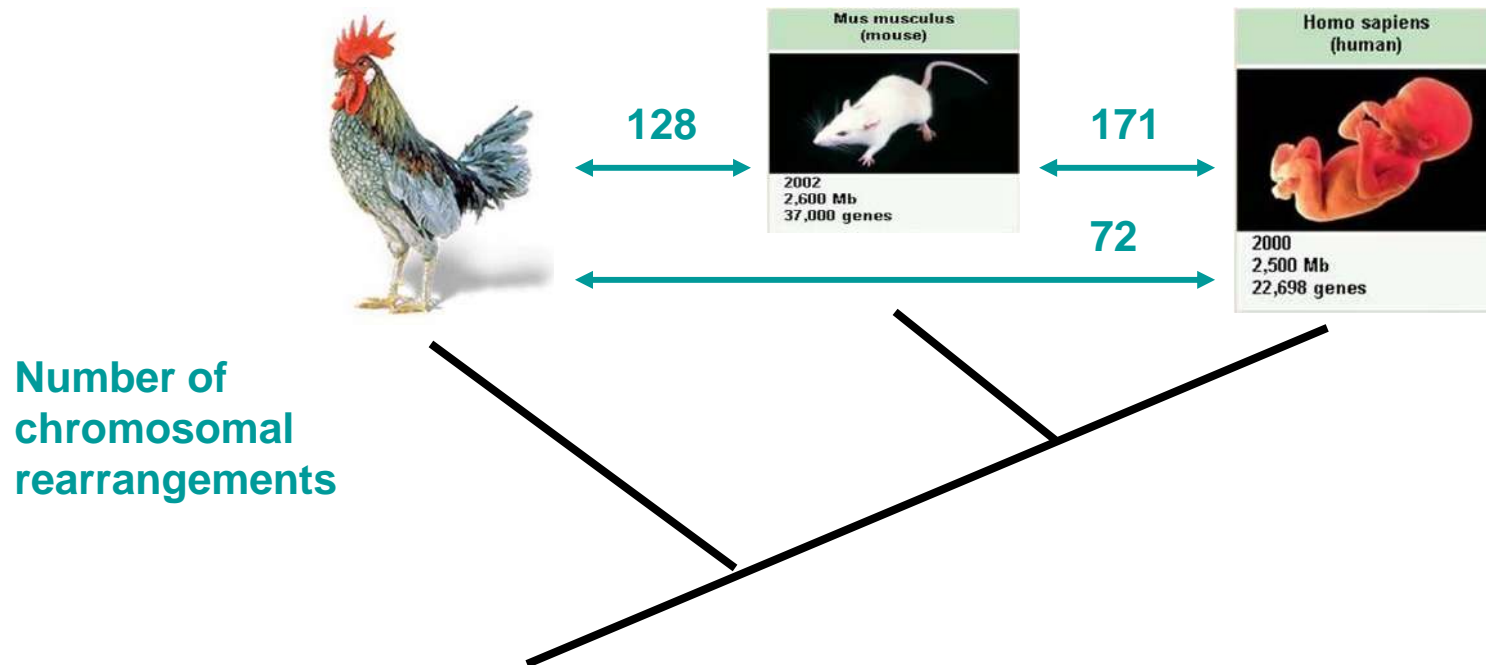
# Evolución genómica

## **Origen y evolución de la complejidad genómica**

### **I. Variación en la estructura cromosómica**

Los reordenamientos pueden proporcionar pistas evolutivas pero no siempre son una prueba definitiva de lo estrechamente relacionados 2 especies

- The shared genome
- comparative genomics
- Mechanisms in genome evolution
- polyploidy
  - aneuploidy
  - chromosomal mutations
  - duplication (paralogues)
  - rearrangements
  - transposons
  - horizontal gene transfer
  - gene expression
  - loss of gene function



La tasa de fijación de reordenaciones cromosómicas varía mucho entre linajes

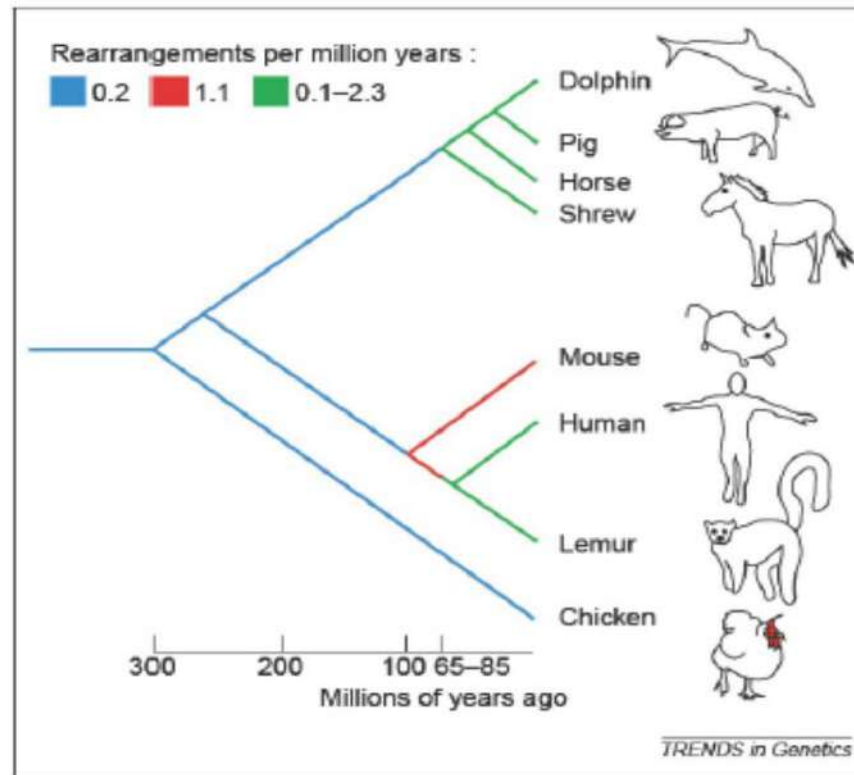
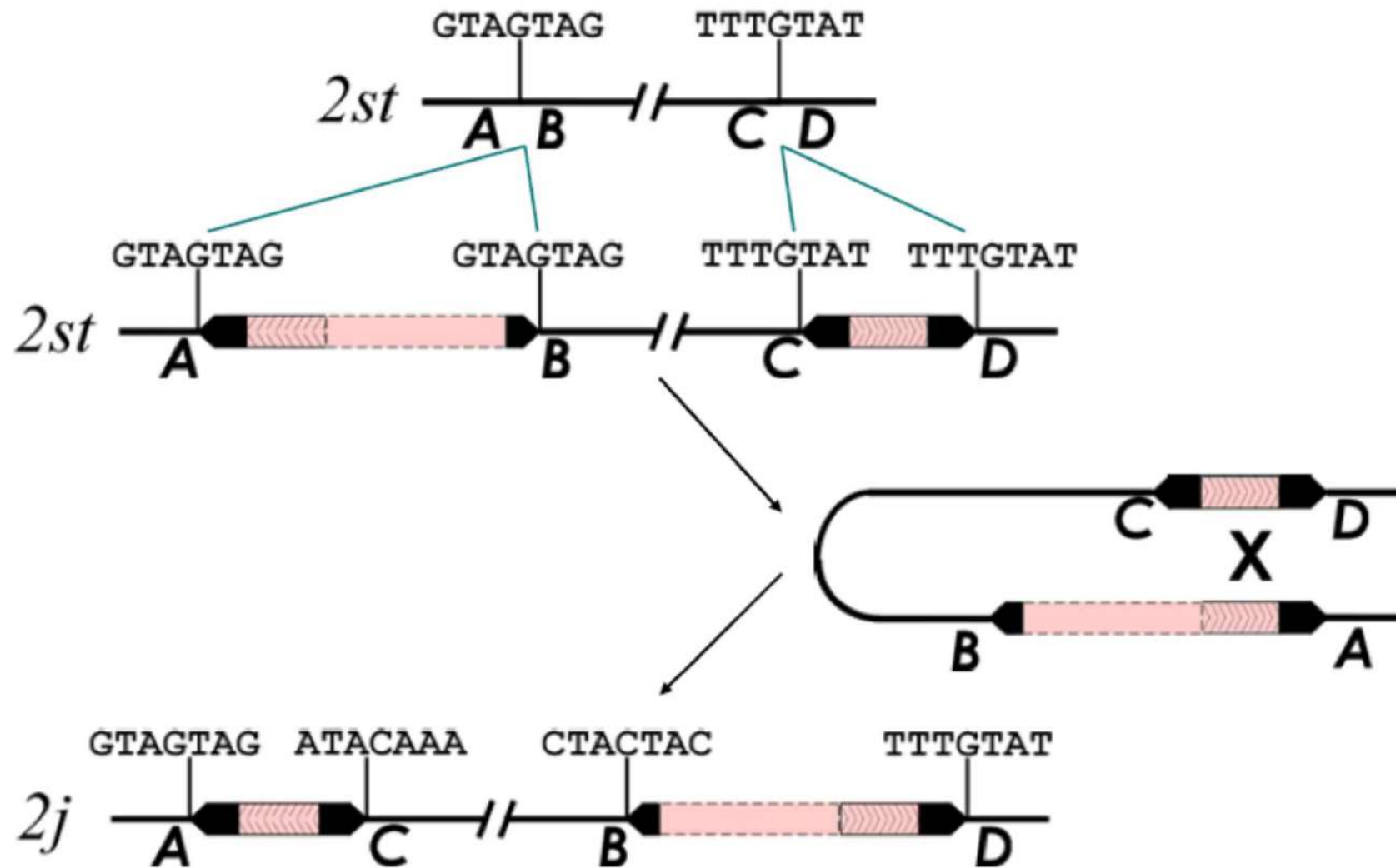


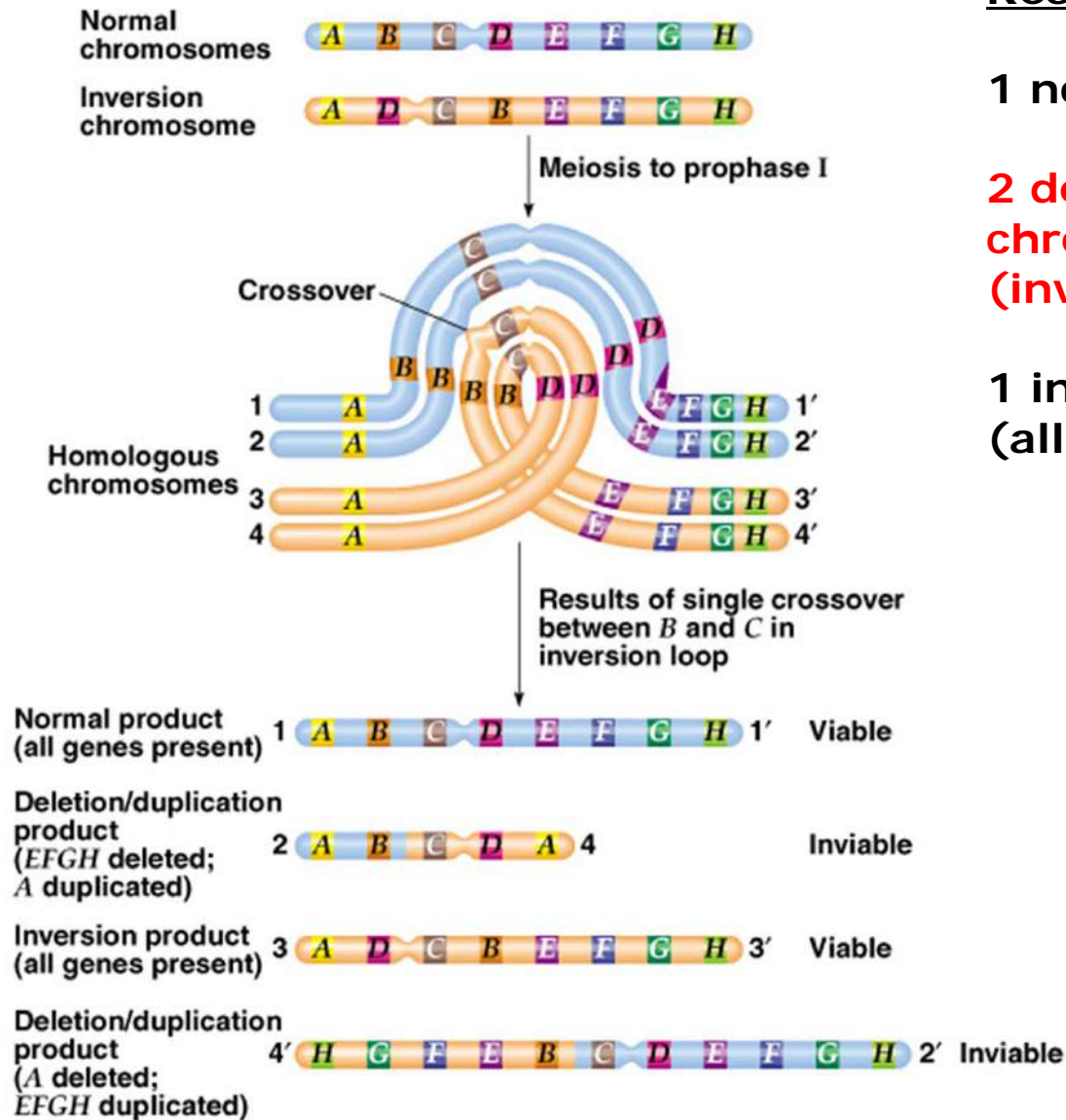
Figure 1. Using chicken as an outgroup, Burt *et al.* [63] distinguished three phases in vertebrate chromosomal evolution. During the initial phase (100–300 Mya) chromosome rearrangement was slow. This was followed by an episode of elevated rearrangement (65–100 Mya). Since the mammalian radiation, rates have varied radically in a lineage-specific fashion.

- La tasa de duplicación y de inversiones parece haberse acelerado en los últimos 100 millones de
- Esto coincide con la extinción de los dinosaurios y la aparición de los mamíferos
- La reordenaciones cromosómicas parece que influyen en la aparición de nuevas especies.
- Algunos de los "puntos calientes de recombinación" asociados con el reordenamiento cromosómico también son lugares que están asociados con enfermedades

## Generación de la inversión $2j$ por recombinación ectópica entre copias del transposón Galileo



**Fig. 16.9, Unequal crossing-over w/pericentric inversion:  
(inversion includes the centromere)**



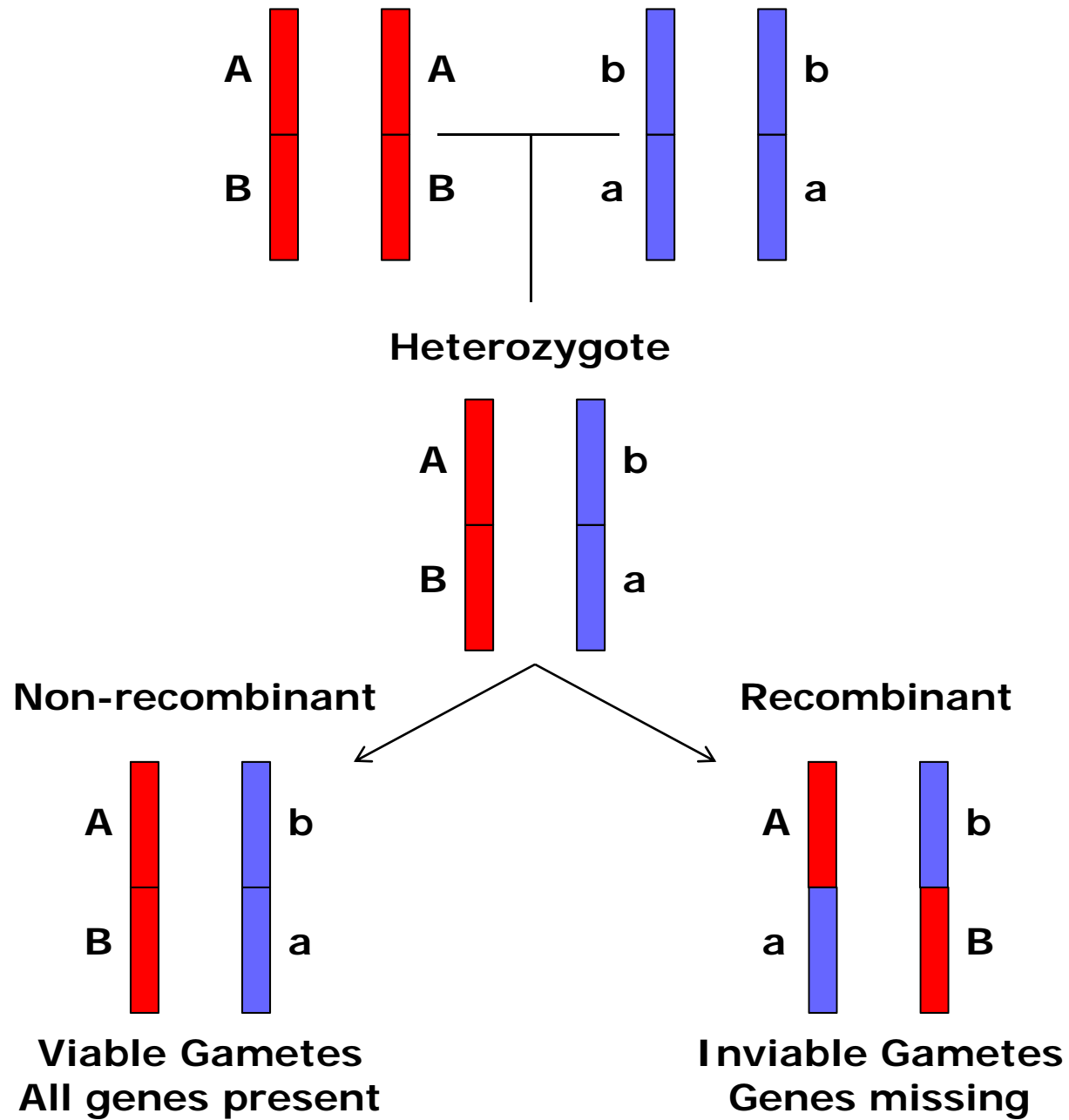
Results:

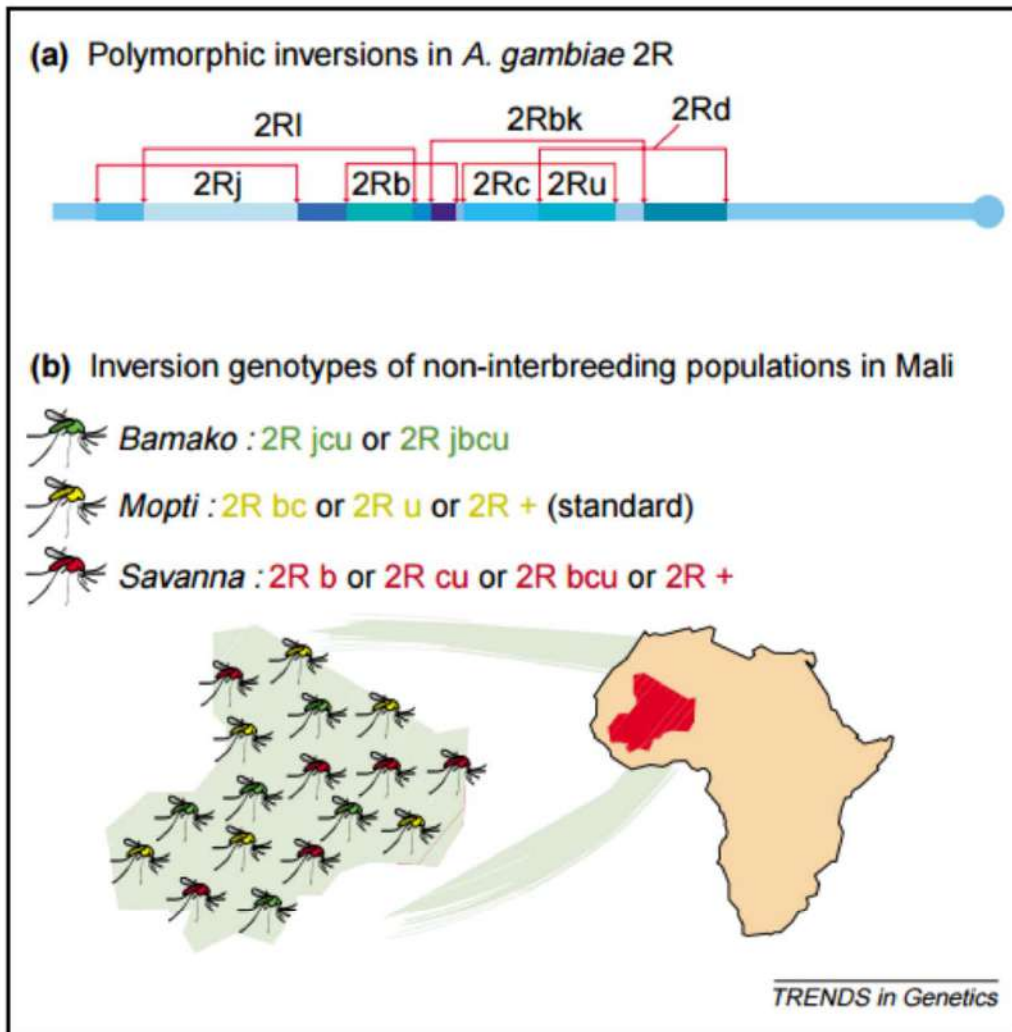
1 normal chromosome

2 deletion/duplication chromosomes (inviabile)

1 inversion chromosome (all genes present; viable)

# Chromosomal inversions suppress recombination in heterozygotes!

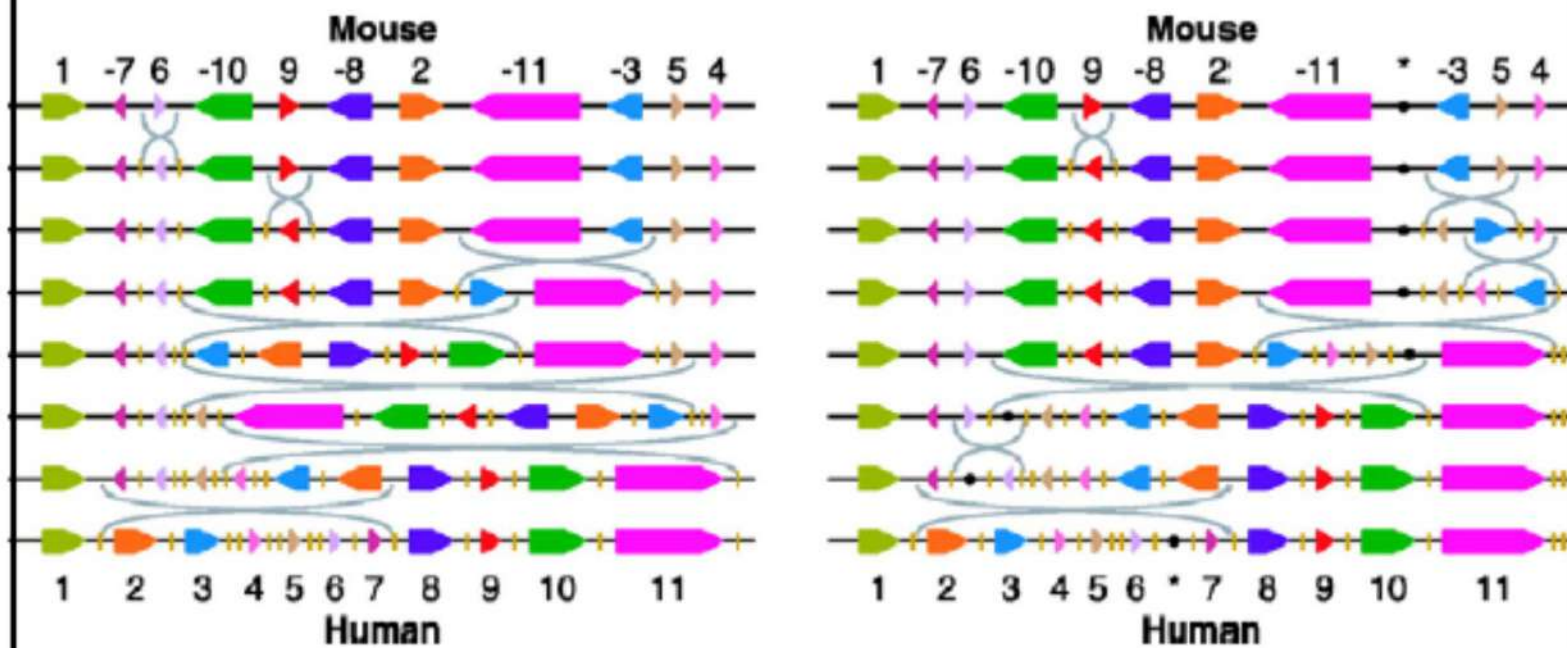




**Figure 2.** Do chromosomal rearrangements contribute to speciation in *Anopheles gambiae*? **(a)** The main polymorphic paracentric inversions in *A. gambiae* chromosome arm 2R [96]. All inversions are based on the standard 2R genotype, except for inversion 2Rk, which is based on a pre-existing 2Rb inversion. For example, a chromosome with arrangement 2Rjcu has inversions j, c and u. **(b)** Coluzzi *et al.* [96] observed three non-interbreeding populations of *A. gambiae* (named *Bamako*, *Savanna* and *Mopti*) that live in the same region of Mali (shown in red). The three populations differ by chromosomal inversions that might be contributing to speciation in *A. gambiae*.

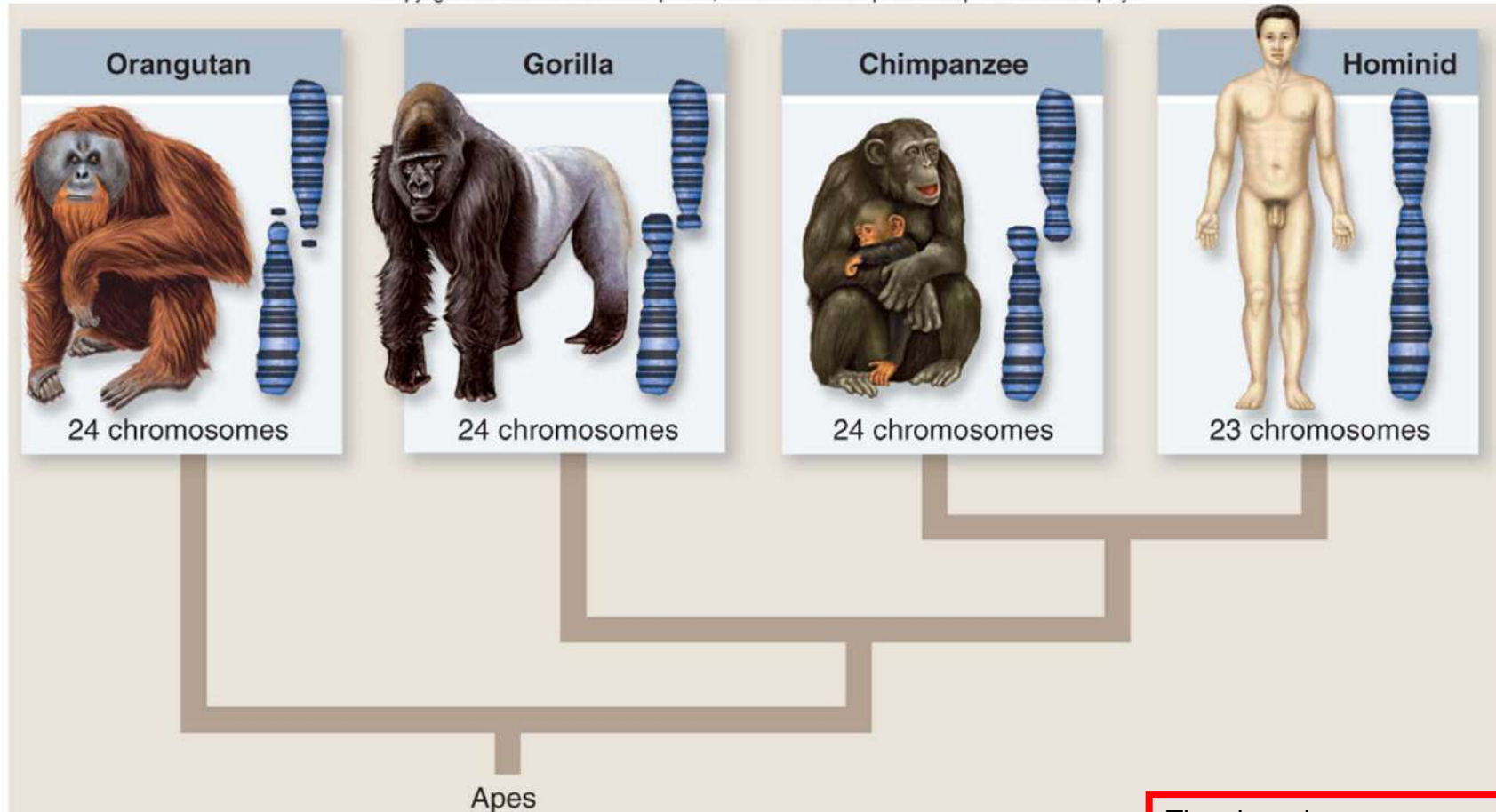


Reordenaciones fijadas en el cromosoma X durante la divergencia entre la especie humana y el ratón



# Alterations of Chromosome Structure

- Humans have 23 pairs of chromosomes, while chimpanzees have 24 pairs
- Following the divergence of humans and chimpanzees from a common ancestor, two ancestral chromosomes fused in the human line
- Duplications and inversions result from mistakes during meiotic recombination
- Comparative analysis between chromosomes of humans and seven mammalian species paints a hypothetical chromosomal evolutionary history



- **Genome reorganization**

- Humans have 1 fewer chromosome than chimpanzees, gorillas, and orangutans

- Fusion of two genes into one gene; chromosome 2 in humans

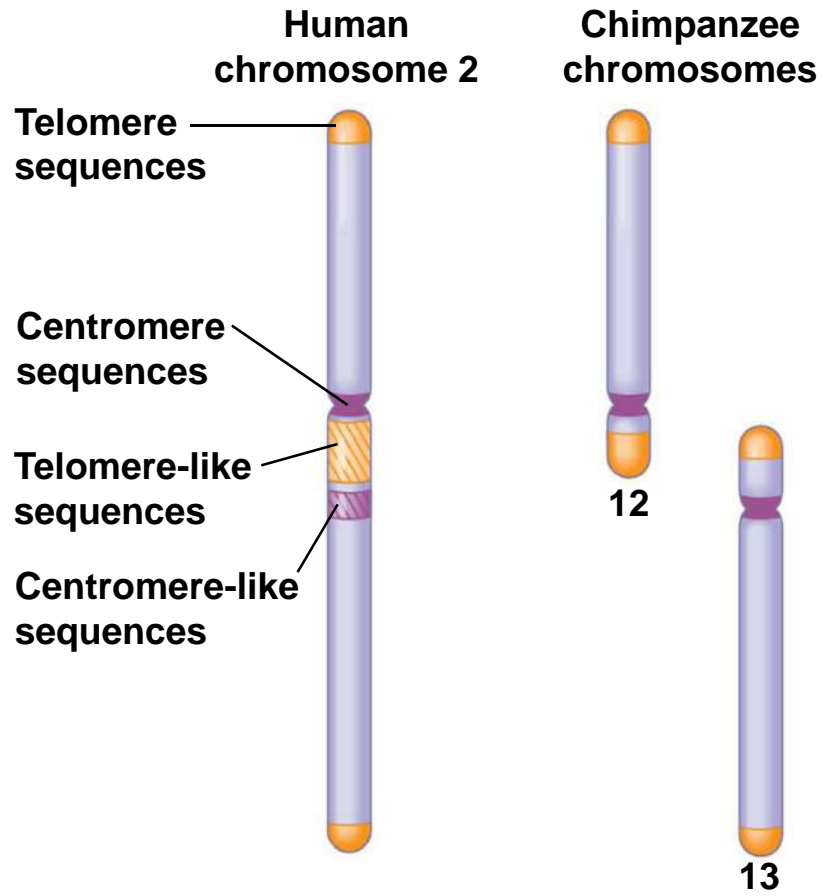
The shared genome

- comparative genomics

Mechanisms in genome evolution

- polyploidy
- aneuploidy
- chromosomal mutations**
- duplication (paralogues)
- rearrangements
- transposons
- horizontal gene transfer
- gene expression
- loss of gene function

Figure 21.12

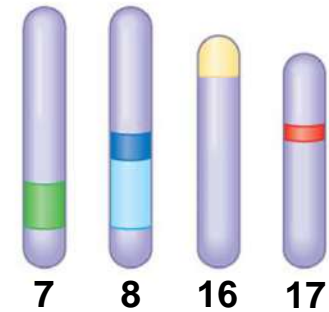


(a) Human and chimpanzee chromosomes

© 2011 Pearson Education, Inc.

Human chromosome 16

Mouse chromosomes



(b) Human and mouse chromosomes

Fig. 16.18

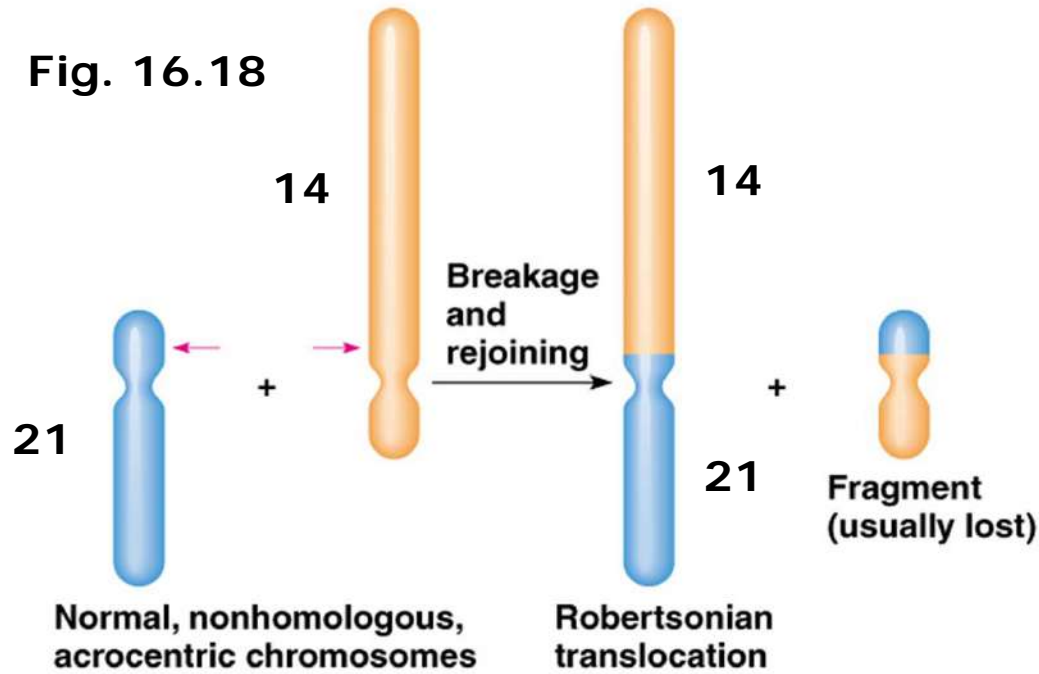
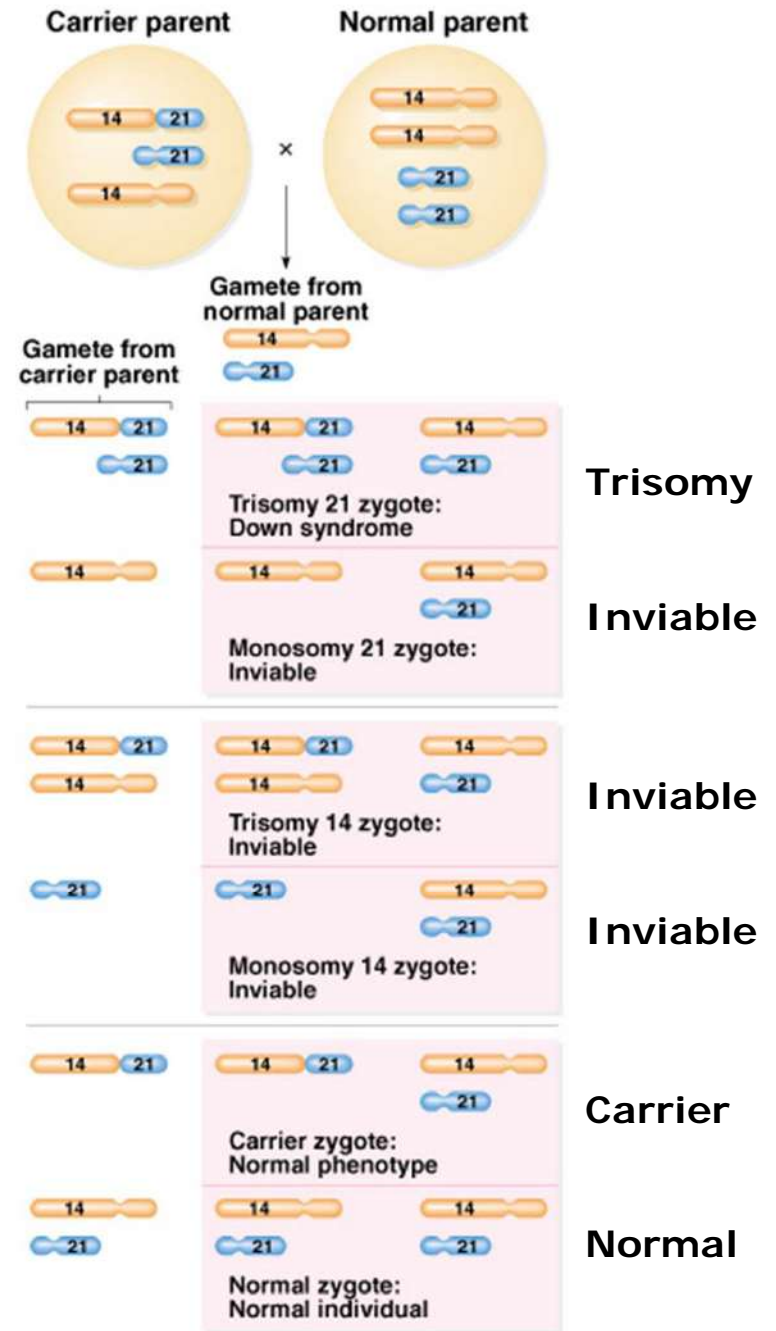
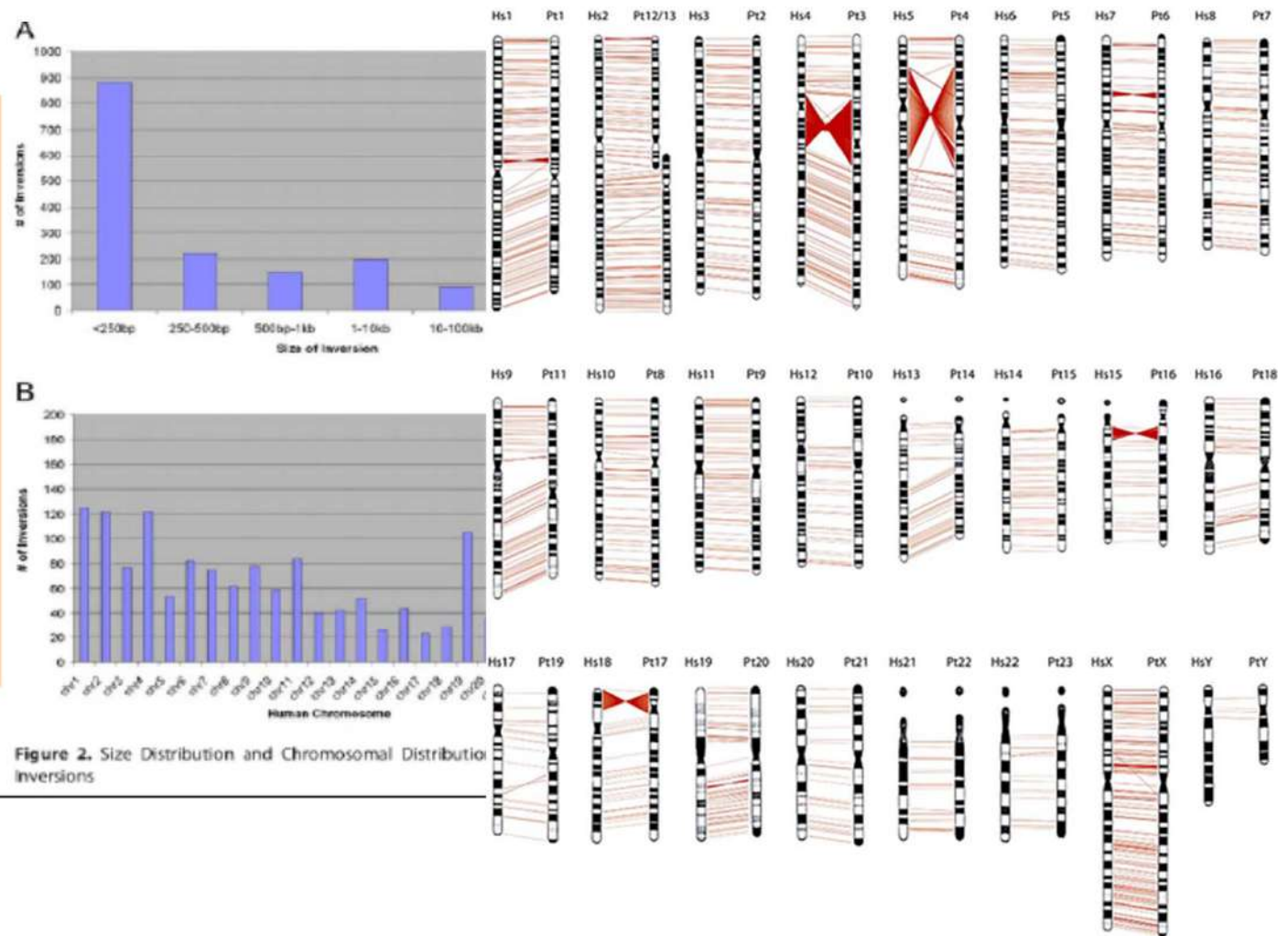


Fig. 16.19, Segregation patterns for familial trisomy-21

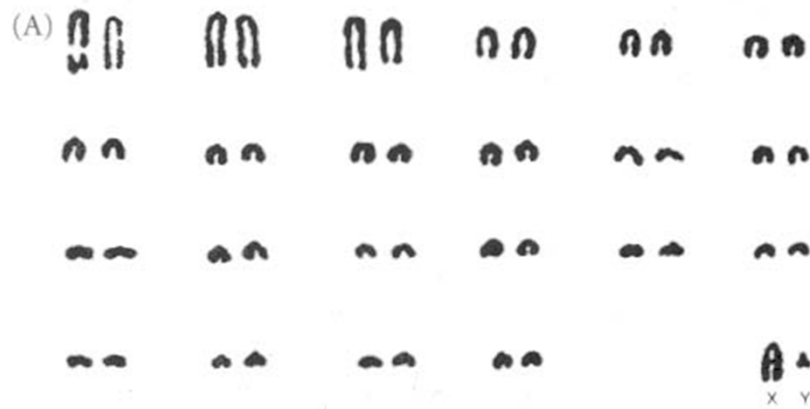


**Comparación del  
 genoma humano con el  
 del chimpancé:  
 1.576 inversiones  
 detectadas  
 (tamaño 23 bp-62 Mb:  
 total 154 Mb)  
 33 inversiones > 100 kb  
 23 de 27 inversiones  
 (85%) validadas  
 experimentalmente**



# Evolución por reordenaciones cromosómicas

*Muntiacus reevesi*;  $N = 23$



*Muntiacus muntjac*;  $N = 4$

# Evolución por reordenaciones cromosómicas

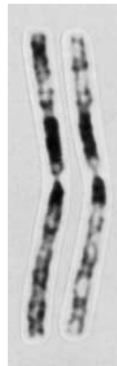
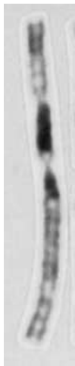
## Los números cromosómicos extremos en hormigas

*Myrmecia pilosula*

$n=1$



$n=1$



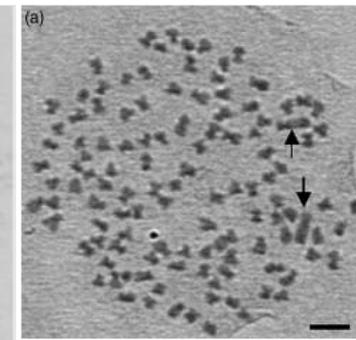
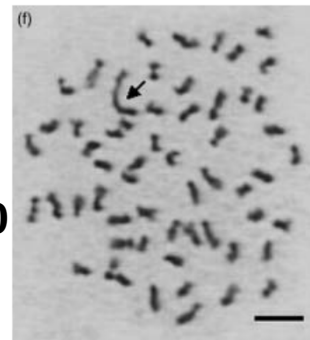
$2n=2$

*Dinoponera lucida*

$n=60$



$n=60$

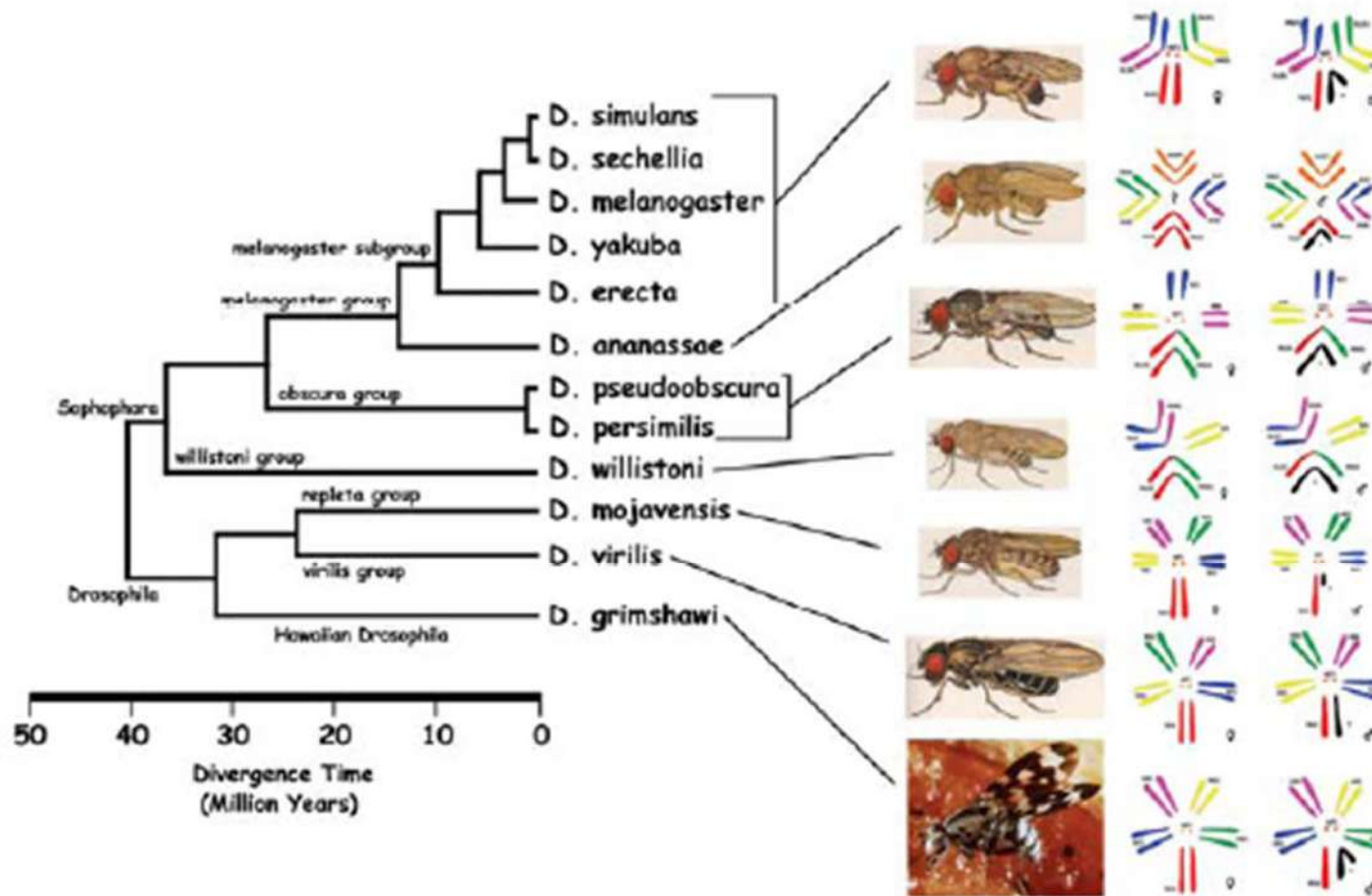


$2n=120$

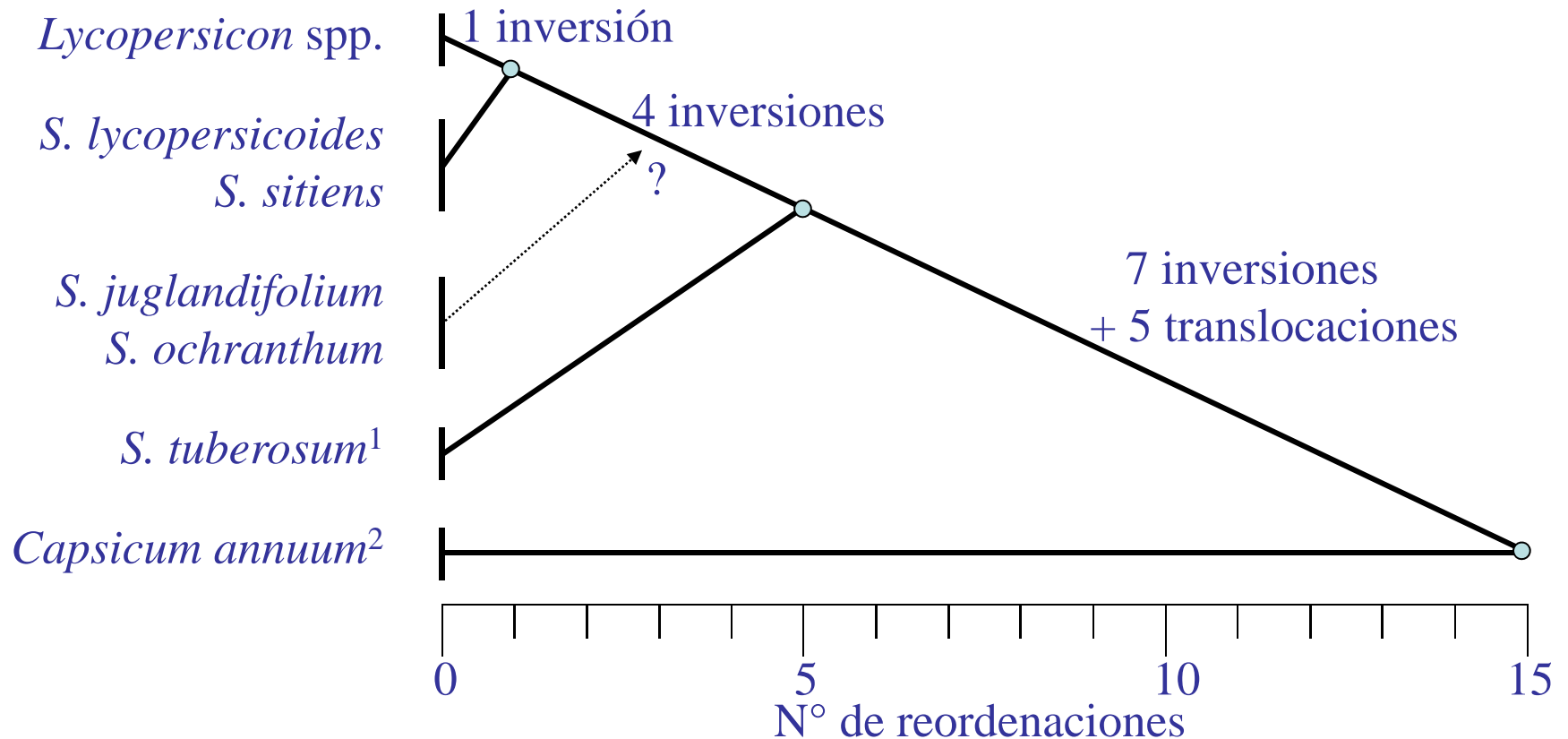


# Evolución por reordenaciones cromosómicas

## Evolution of genes and genomes on the *Drosophila* phylogeny



# Filogenia de reordenaciones cromosómicas en Tomate, Patata y Pimentón



<sup>1</sup>Tanksley et al. 1992 Genetics 132:1141

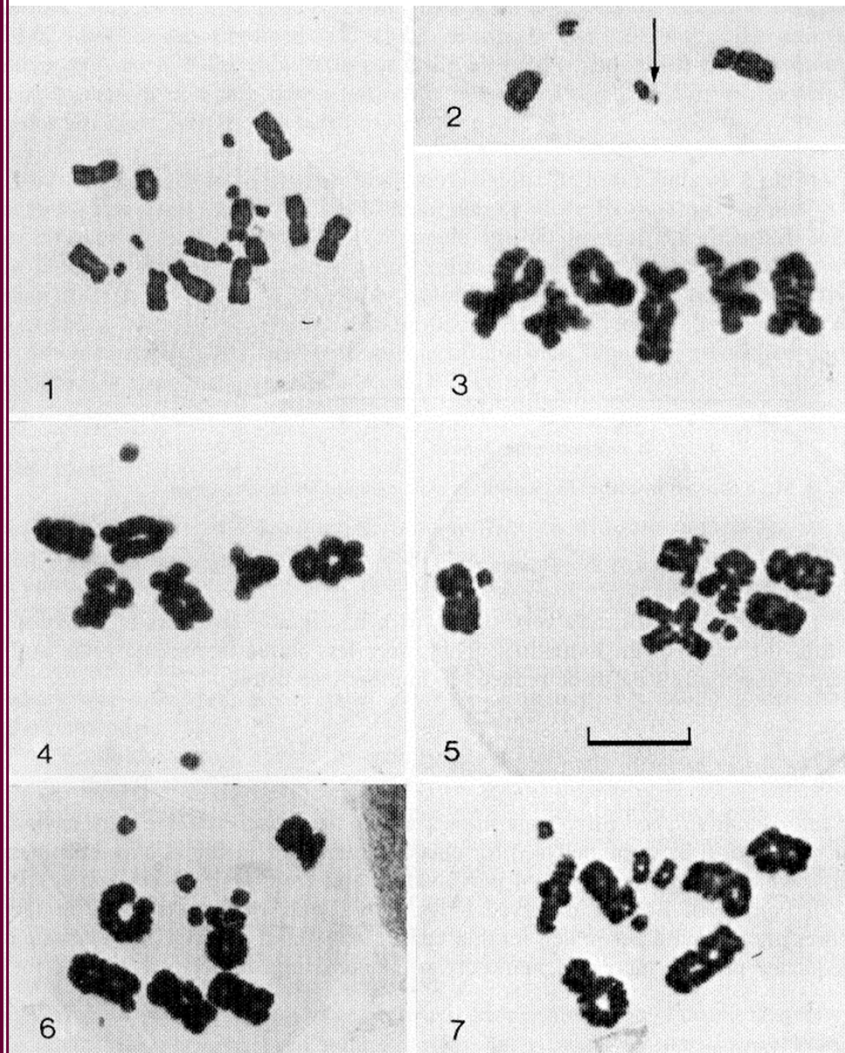
<sup>2</sup>Livingstone et al. 1999 Genetics 152: 1183

# CROMOSOMAS B

- .-Cromosomas adicionales que no son copia de ningún miembro del complemento básico.**
- .- Poseen diferente morfología de los cromosomas del complemento normal denominados As. En general son mas pequeños y con diferente morfología.**
- .- No aparean con ninguno de los miembros del complemento regular durante la meiosis.**
- .- Se encuentran tanto en especies diploides como poliploides**
- .- Se distribuyen como un polimorfismo numérico ( es decir que están presentes sólo en algunos individuos de alguna poblaciones.**
- .- No son casos de aneuploidia**
- .- No se requieren para los procesos normales de crecimiento**

**Se los denominó cromosomas B para distinguirlos del complemento normal ( As)**

## CROMOSOMAS B



Figs. 1-7. Fig. 1. Somatic chromosomes of *G. linearis*,  $2n=12+5B$ . Fig. 2. Part of a somatic chromosome complement showing a B chromosome carrying a nucleolar organising constriction and satellite. Figs. 3-7. Metaphase I cells with various numbers of B chromosomes. Fig. 3. 0B, 11 chiasmata. Fig. 4. 2B, 14 chiasmata. Fig. 5. 3B, including 1 bivalent, 14 chiasmata in A bivalents. Fig. 6. 4B, 15 chiasmata. Fig. 7. 6B, including two bivalents, 16 chiasmata in A bivalents. Scale =  $10\ \mu\text{m}$

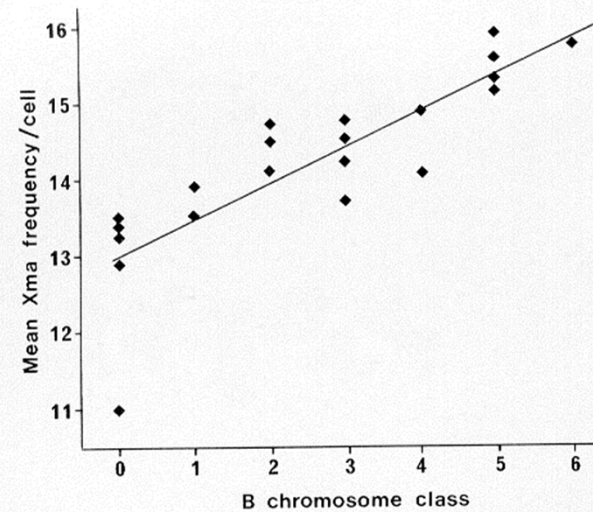
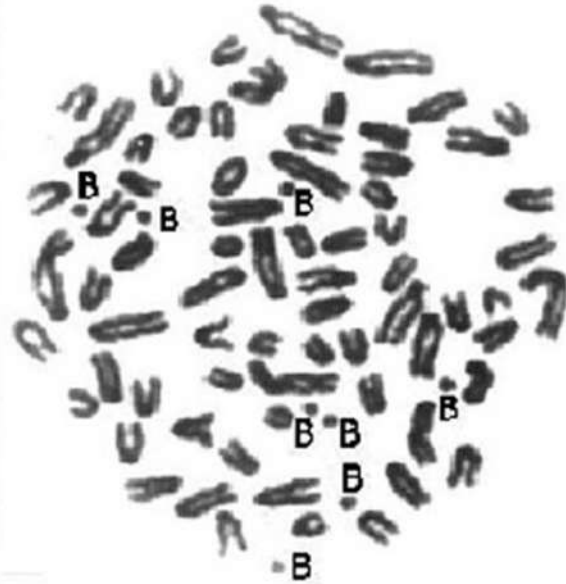
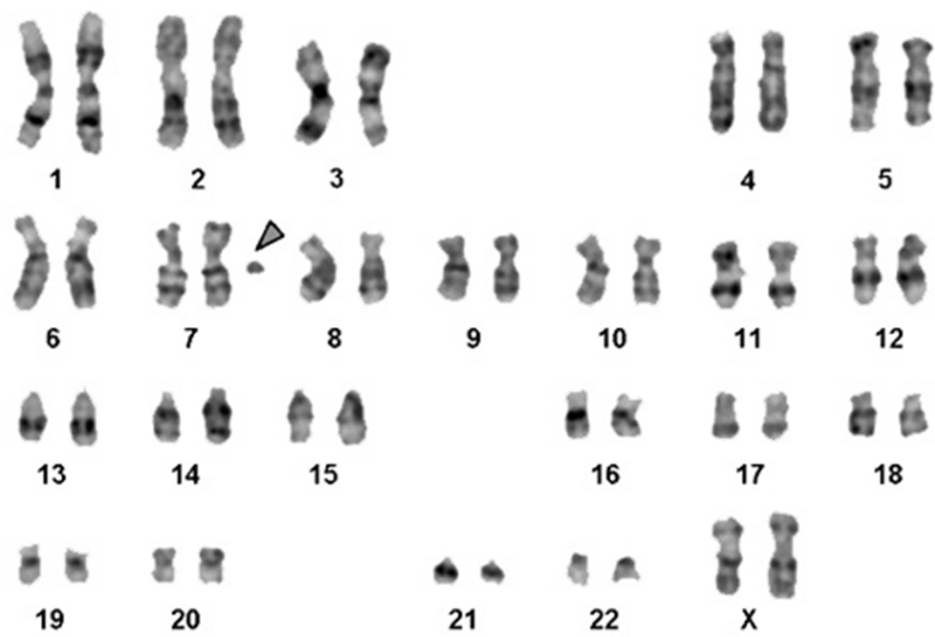


Fig. 8. Mean chiasma frequency in 21 plants containing up to 6B chromosomes



En el ciervo siberiano se ha citado la presencia de cromosomas B. A la derecha célula de un espécimen con 8 cromosomas B



**En distintos organismos y poblaciones puede variar el numero de individuos con y sin Bs .**

**La tolerancia de una especie a los Bs depende de condiciones ecológicas .En general se encuentran en las condiciones que son mas favorables para la supervivencia de la especie.**

**En muchas especies se encuentra solo una forma de cromosomas de cromosomas Bs mientras que en otras existen variantes estructurales de los mismos**

**En centeno existe una forma común y además cromosomas B derivado producidos por deleciones, isocromosomas producidos por misdivision, etc....**

## COMPORTAMIENTO DE LOS BS EN LA MEIOSIS

**-Los Bs no aparean con los As**

**Un univalente B** puede : 1) pasar entero a un polo en Anafase I ;2) dividir ecuacionalmente en AI y alcanzar ( o no ) la AII; 3) quedar rezagado en AI y perderse,

**Dos Bs pueden:** 1) formar II y distribuirse regularmente; 2) formar I. A veces los Bs nunca aparean aunque parezcan estructuralmente similares.

**Cuando hay mas de dos Bs** pueden formar multivalentes o varias combinaciones de univalentes, bivalentes y multivalentes.

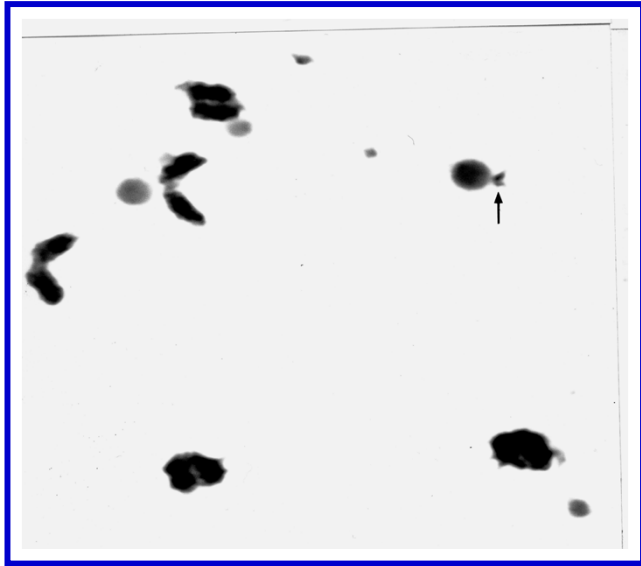


## ORIGEN DE LOS CROMOSOMAS B

Existen varias teorías

- 1) A partir de **trisomicos**. Estos sufren modificaciones en su estructura y pueden llegar a ser Bs
- 2) En algunos animales se postulan que evolucionaron a **partir de los X**
- 3) Por un pequeño **fragmento céntrico** originado por translocaciones desiguales o fusiones.

UNA VEZ ORIGINADO A PARTIR DEL COMPLEMENTO A PREEXISTENTE (POR ALGUNOS DE LOS MECANISMOS MENCIONADOS U OTROS), OCURREN OTROS ACONTECIMIENTOS COMO **SILENCIAMIENTO DE GENES Y ADQUISICION DE MECANISMOS DE IMPULSO.**



**B PUEDEN POSEER ZONAS RDNA**

**GENES EN EL CROMOSOMA ORIGINAL SE SILENCIAN POR**

**.- INSERCION DE TE**

**.-CAMBIOS ESTRUCTURALES DE LA CROMATINA**

**.-METILACION**

**.-EXPERIMENTOS CON AGENTES QUE DESMETILAN  
MOSTRARON CAMBIOS EN EL COMPORTAMIENTO DE LOS B  
( MEDIADOS POR GENES)**

**DIFERENCIAS EN FRECUENCIAS DE BS ENTRE POBLACIONES SE DEBE :**

**.- FACTORES SELECTIVOS**

**.-FACTORES HISTORICOS**

**.-DIFERENCIAS EN GENES RESPONSABLES DE LA TRANSMISION**

**.-DERIVA EN POBLACIONES PEQUEÑAS**

**EFFECTOS**

**.-EN GENERAL INERTES**

**.- ACTIVIDAD TRANSCRIPCIONAL: GENES RIBOSOMALES, RESISTENCIA  
A HONGOS**

**.-INFLUYEN EN VIABILIDAD, FERTILIDAD, VIGOR**

## Mecanismo de acumulación de los cromosomas B

**Meiotic drive** is the subversion of meiosis so that particular genes are preferentially transmitted to the progeny.

**Meiotic drive** generally causes the preferential segregation of small regions of the

## **MODELOS PARA LA EVOLUCION DE LOS B**

- .- MODELOS HETEROTICO ( EFECTO POSITIVO EN BAJO NUMERO Y NEGATIVO EN NUMERO ELEVADO)**
- .-MODELO PARASITICO O EGOISTA( MECANISMOS DE ACUMULACION)**

**.-TRANSMISION DE LOS B ES EN FORMA VERTICAL**

**.- SE POSTULA QUE HAYA EVOLUCION HACIA PARASITISMO ATENUADO**

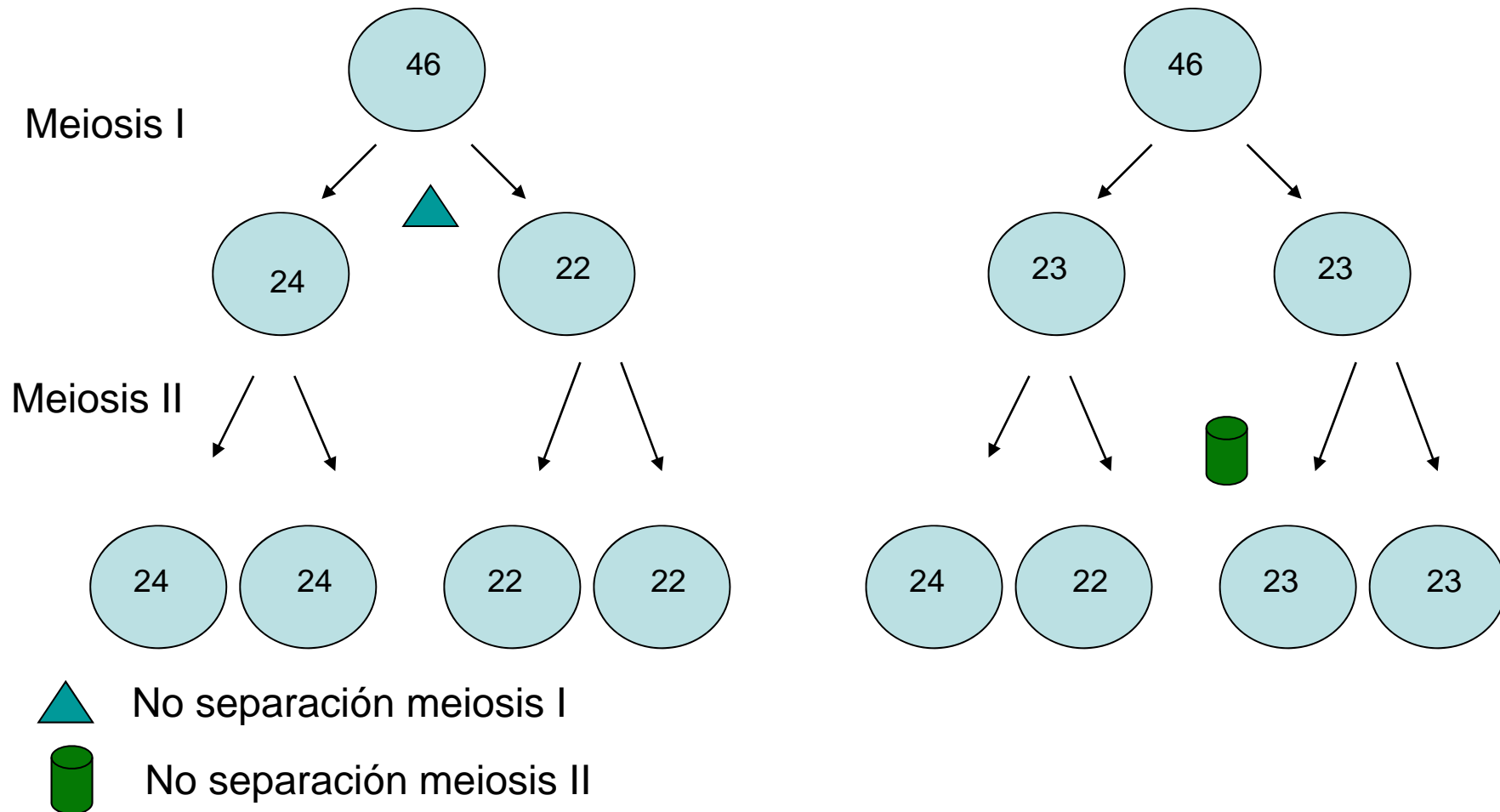
**.- B PARASITO>NEUTRALIZACION HACIA B CASI NEUTRO> DERIVA  
>EXTINCION DE LOS B>REGENERACION DANDO NUEVAS FORMAS  
PARASITAS> NEUTRALIZACION.....**

# Duplicación genómica

- Poliploidia
  - Aneuploidía: variación en las copias de un cromosoma
  - Eupoliploidía. Duplicación de genomas completos
    - Aloploidía cuando el origen de los cromosomas es de especies diferentes
    - Autopoliploidía cuando el origen de la misma especie

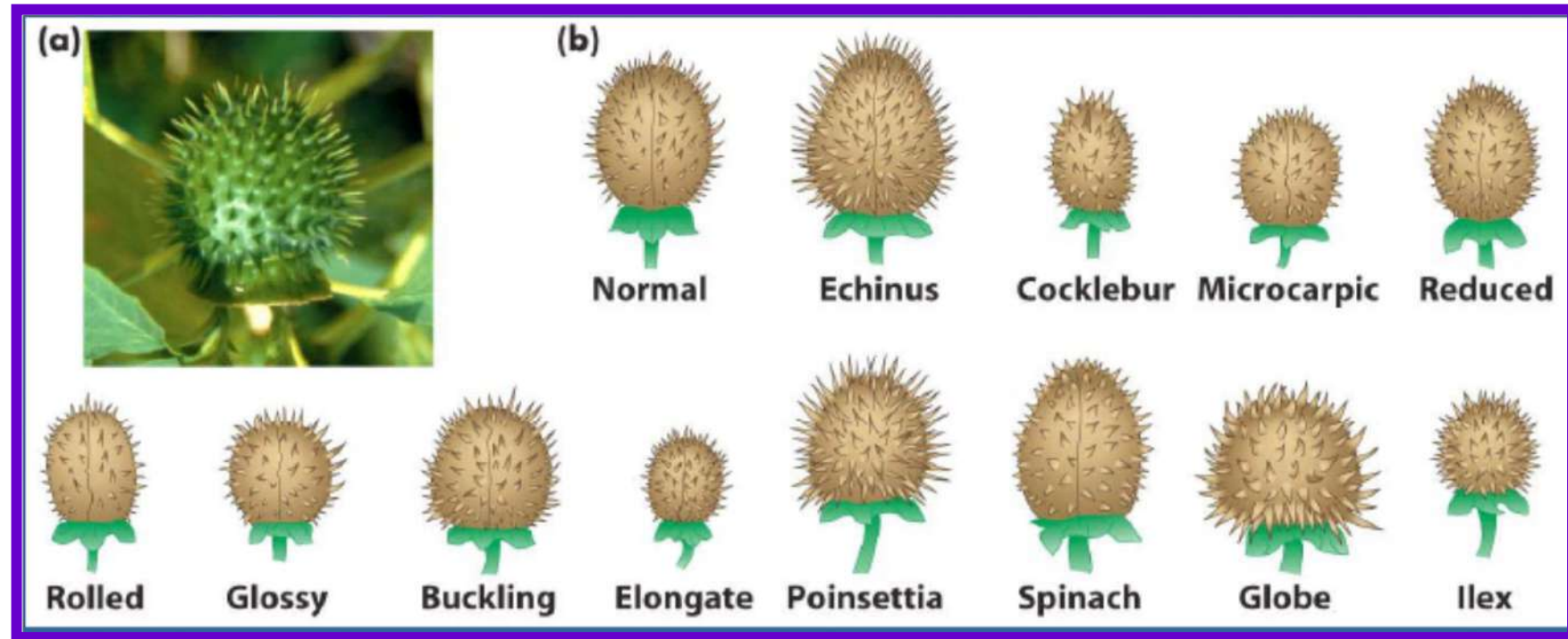
## Origen de las aneuploidías

- Habitualmente por no disyunción de cromátidas hermanas o retraso de un cromosoma al polo opuesto de la célula en anafase



## Aneuploidia

# Trisomía en *Datura stramonium*



Forma de la cápsula para cada una de las 12 trisomías en los 12 cromosomas de esta planta (estramonio)

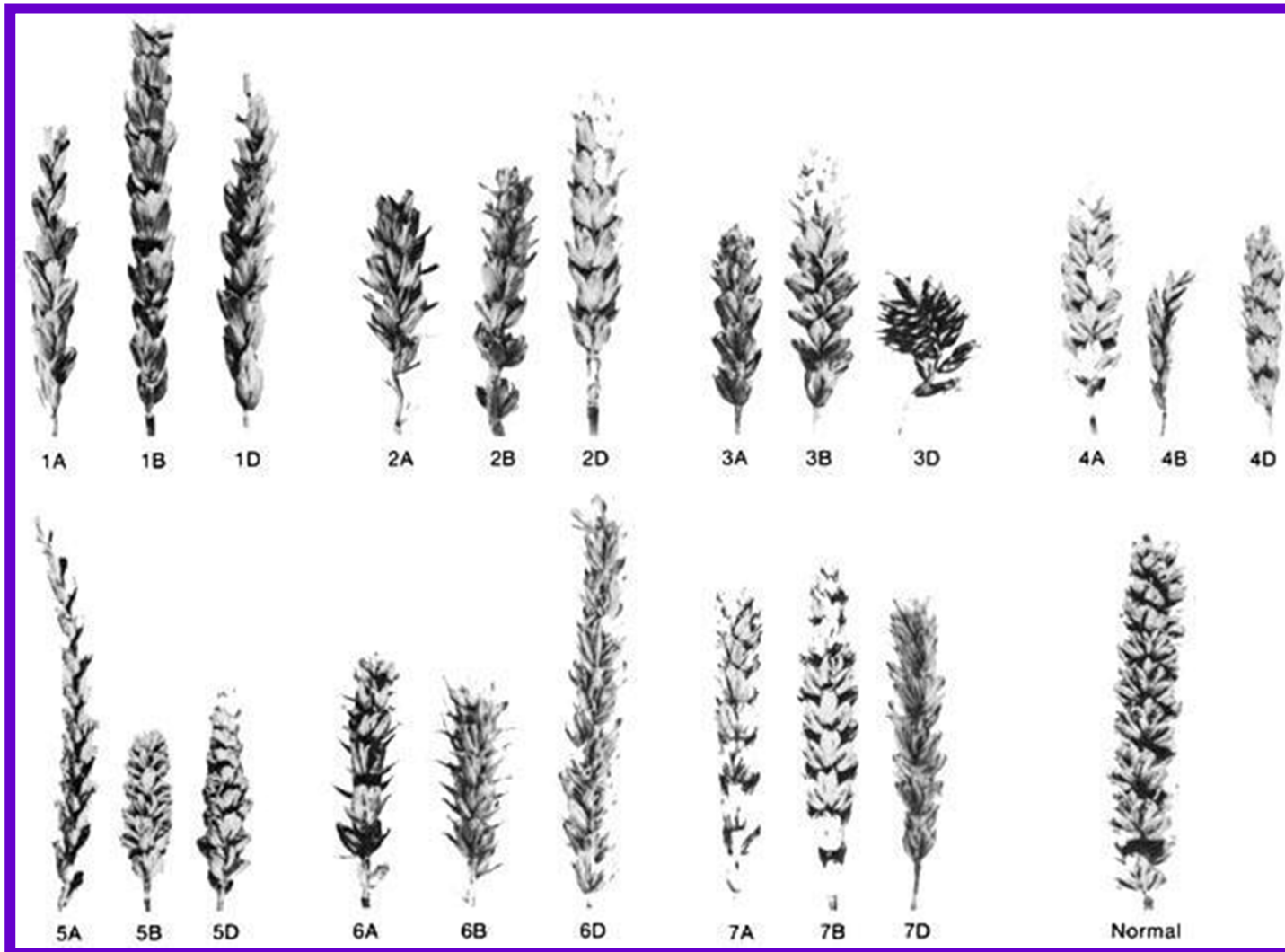
$2n=24$

trisomía ( $2n+1$ )

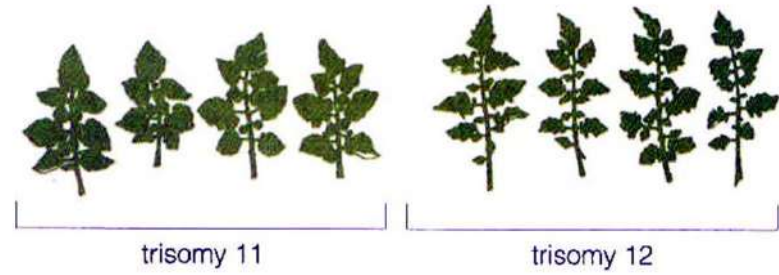
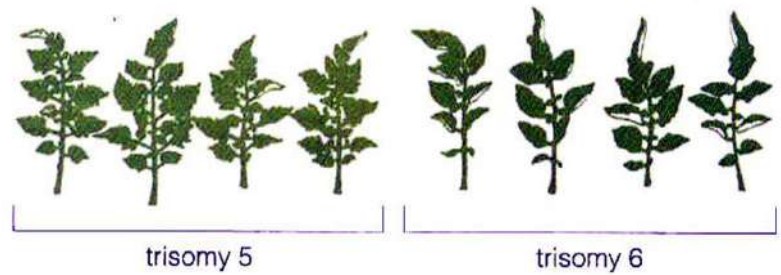
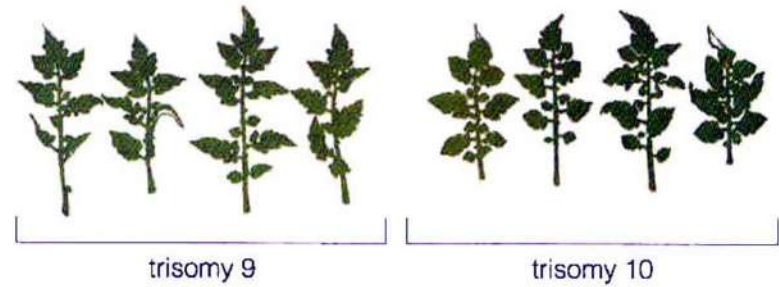
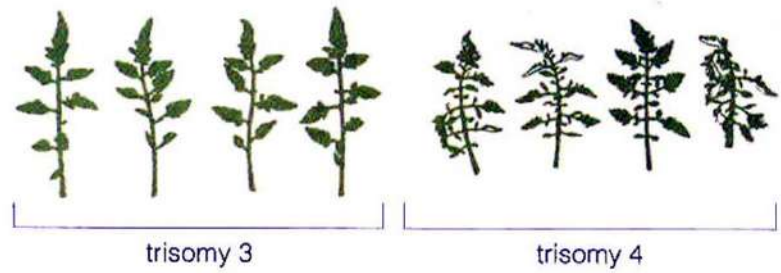
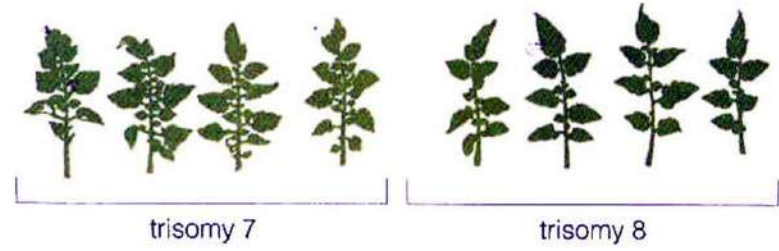
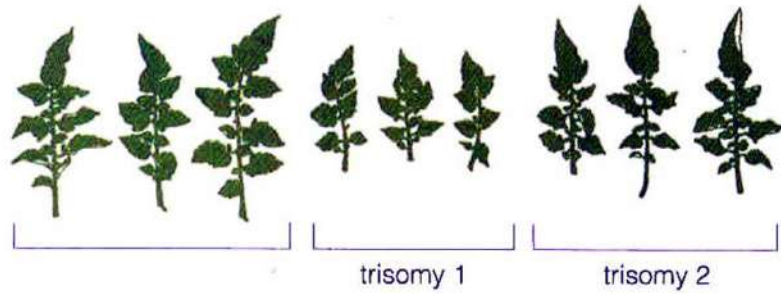


# Serie Nulisómica en trigo

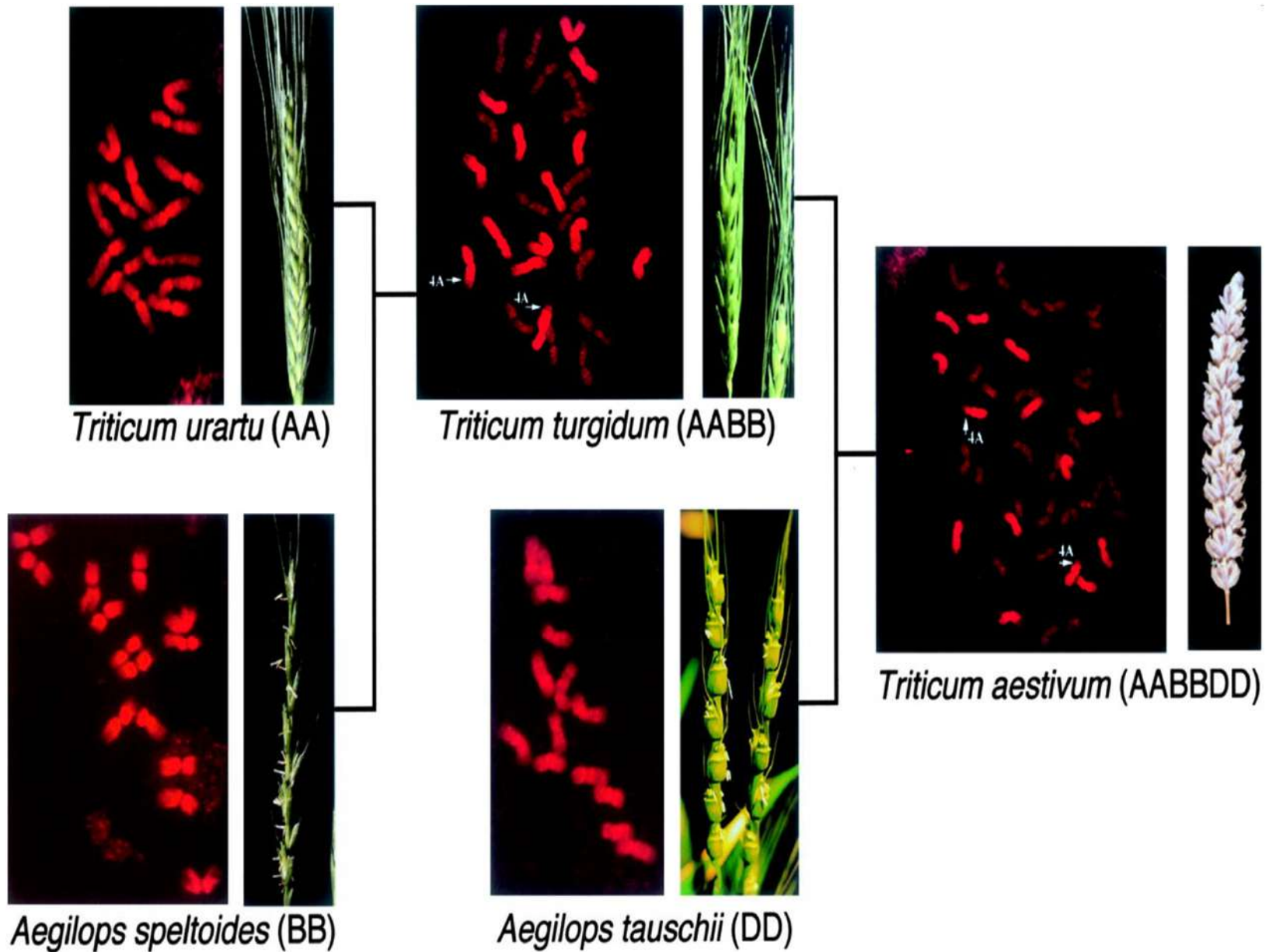
$2n = 6x - 2$



# Tomato



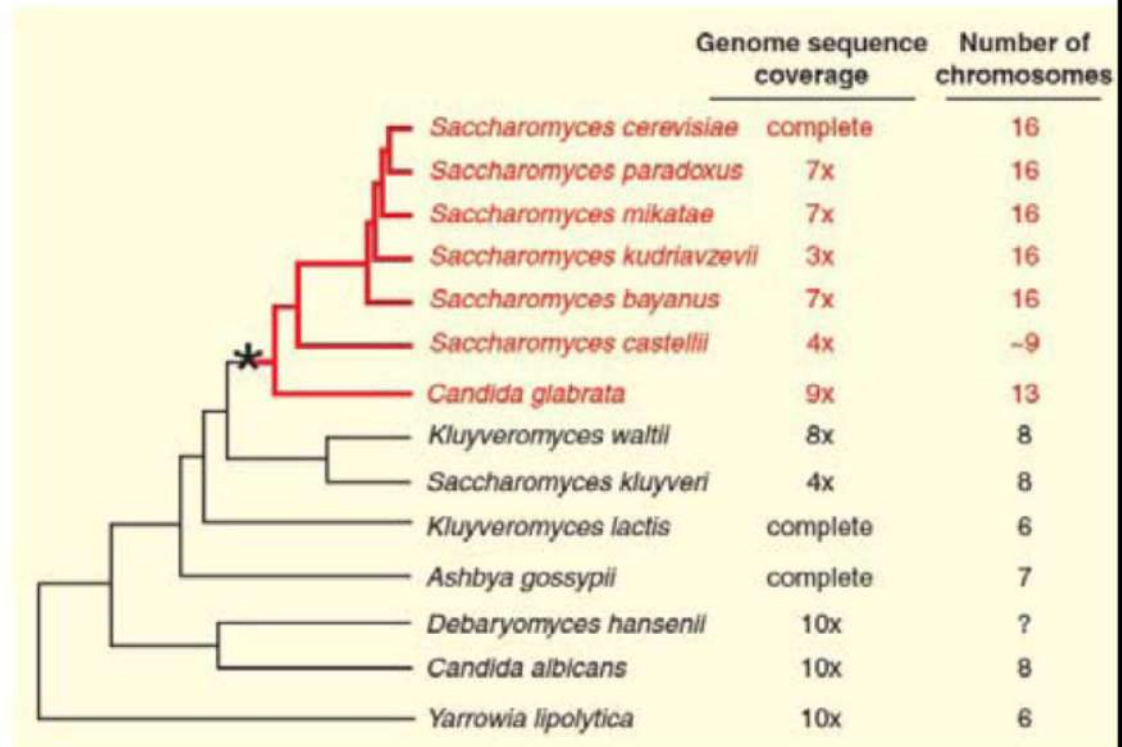
# Poliploidia



# Duplicación de todo el genoma en Saccharomyces

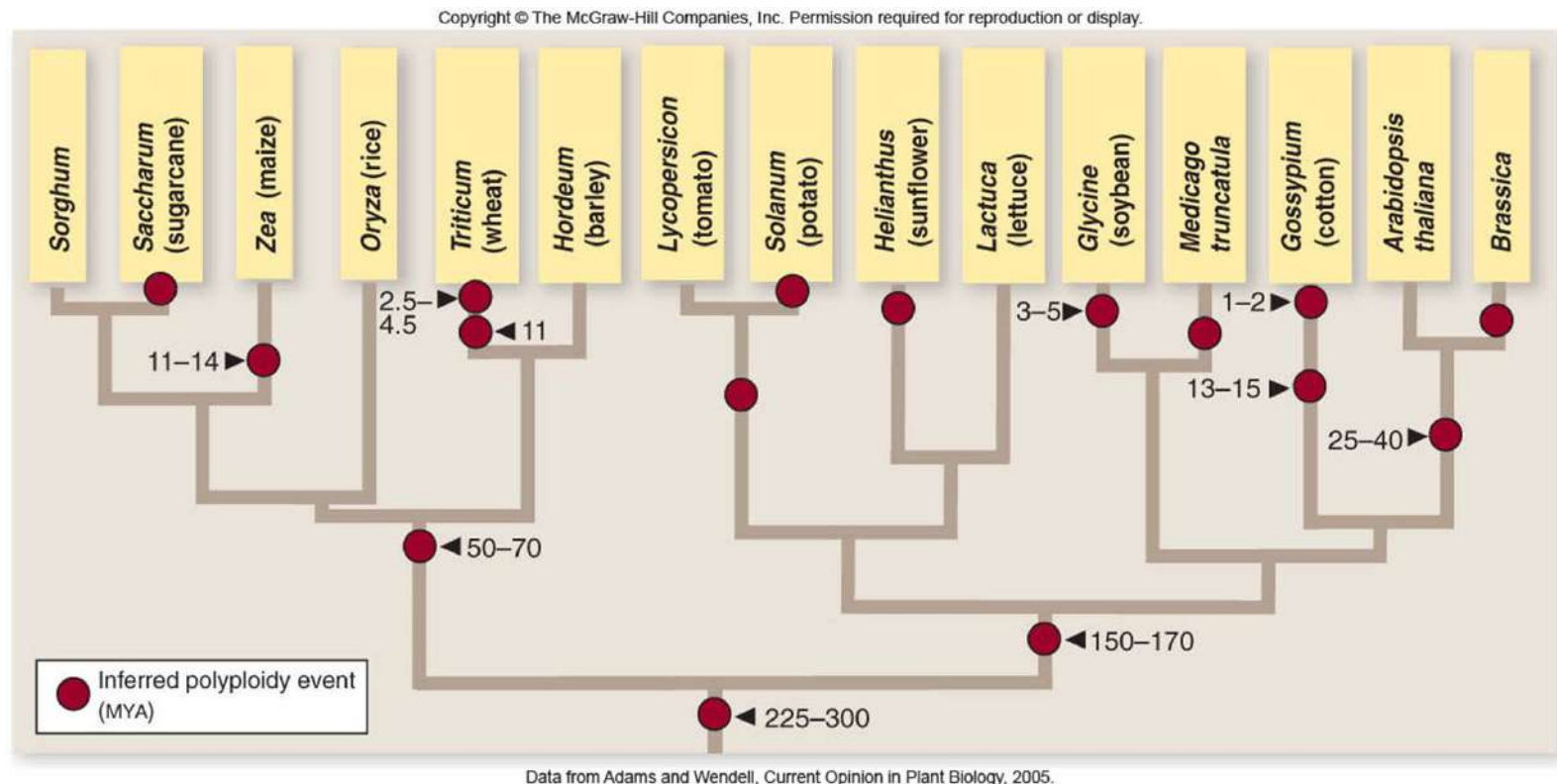
Figure 1. Approximate phylogenetic relationships among the sequenced yeast genomes.

The asterisk indicates the likely position of the whole genome duplication discussed in the text, and the species named in red are all descended from it. The 'pre-duplication' species, named in black, have roughly half the number of chromosomes of the post-duplication species.



# Polyploidy in plants

- Occurred numerous times in flowering plants
- At least one-half of all plants have evidence of polyploidy.



# Alopoliploidía en *Brassica*

$2n=18$

AA



*B. oleracea*  
(SC, DH)

$2n=38$

AACC



*B. napus*  
(resynthesized)

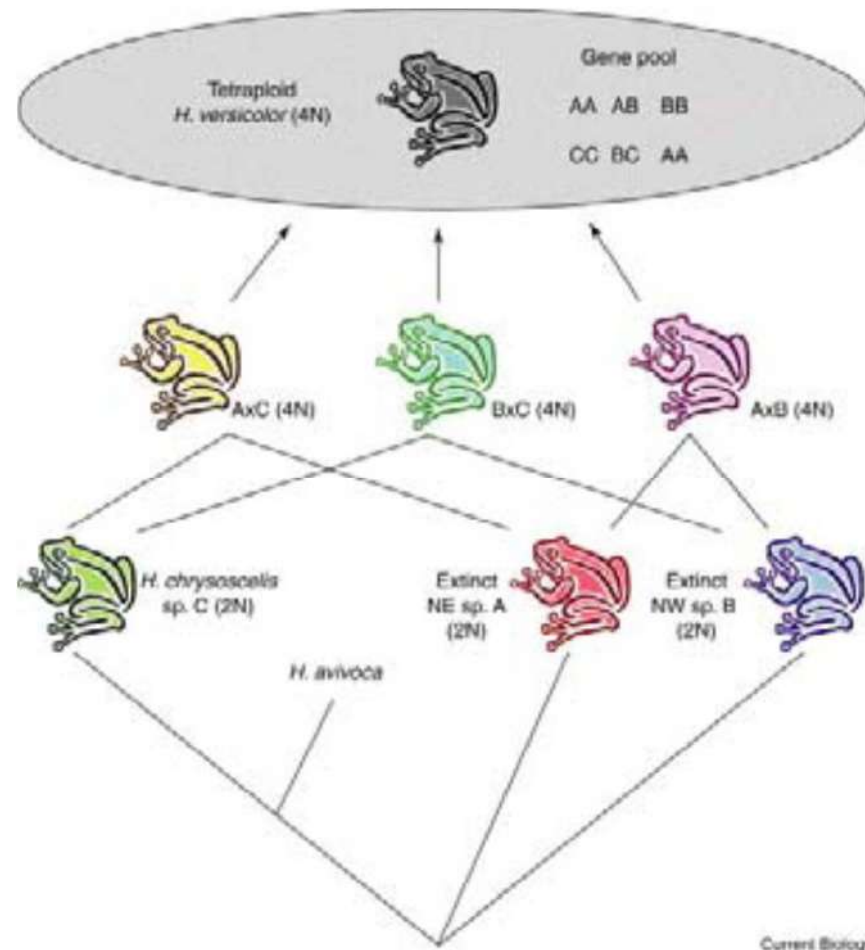
$2n=20$

CC

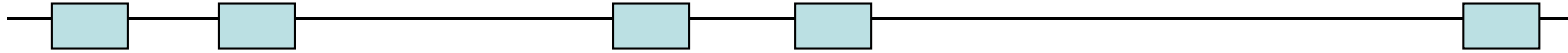


*B. rapa*  
(SC, DH)

# Poliploidia en animales






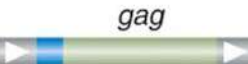


# Los transposones: Secuencias altamente repetitivas dispersas



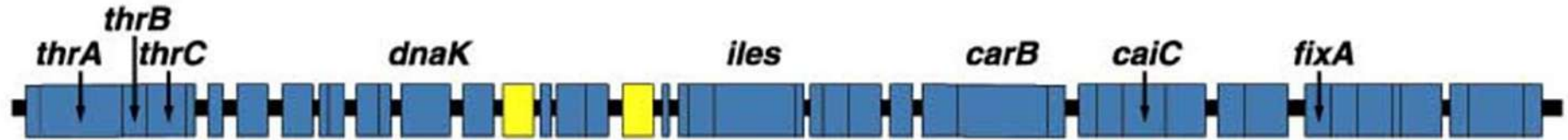
- “
- No están repetidos en tandem, unidades dispersas.
- SINE (short interspersed nuclear elements):
  - Secuencia recuerda transposón
  - Consenso ~ secuencia de 300 bp o menos
  - Más conocida familia Alu ~ 500,000 copias
  - Algunas mutaciones enfermedades: Factor VIII, NF1 (crossing-over desigual), BRCA2 (inserción en exón).
- LINE (long interspersed nuclear elements):
  - Secuencia recuerda retrovirus
  - consenso algunos cientos de bp de ~ 6-7 kb
  - Más conocida familia Kpn
  - Algunas mutaciones en enfermedades: DMD, CYBB, CHM



### Classes of interspersed repeat in the human genome

Element	Transposition	Structure	Length	Copy number	Fraction of genome
LINEs	Autonomous		1–5 kb	20,000–40,000	21%
SINEs	Nonautonomous		100–300 bp	1,500,000	13%
Retrovirus-like elements	Autonomous		6–11 kb	450,000	8%
	Nonautonomous		1.5–3 kb		
DNA transposons	Autonomous		2–3 kb	300,000	3%
	Nonautonomous		80–3000 bp		

(a) *Escherichia coli*



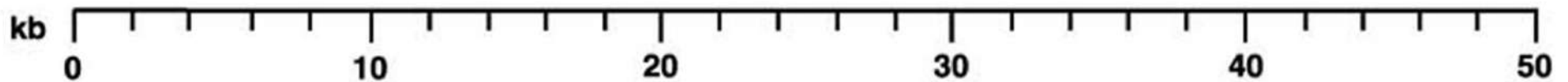
(b) *Saccharomyces cerevisiae*



(c) Human



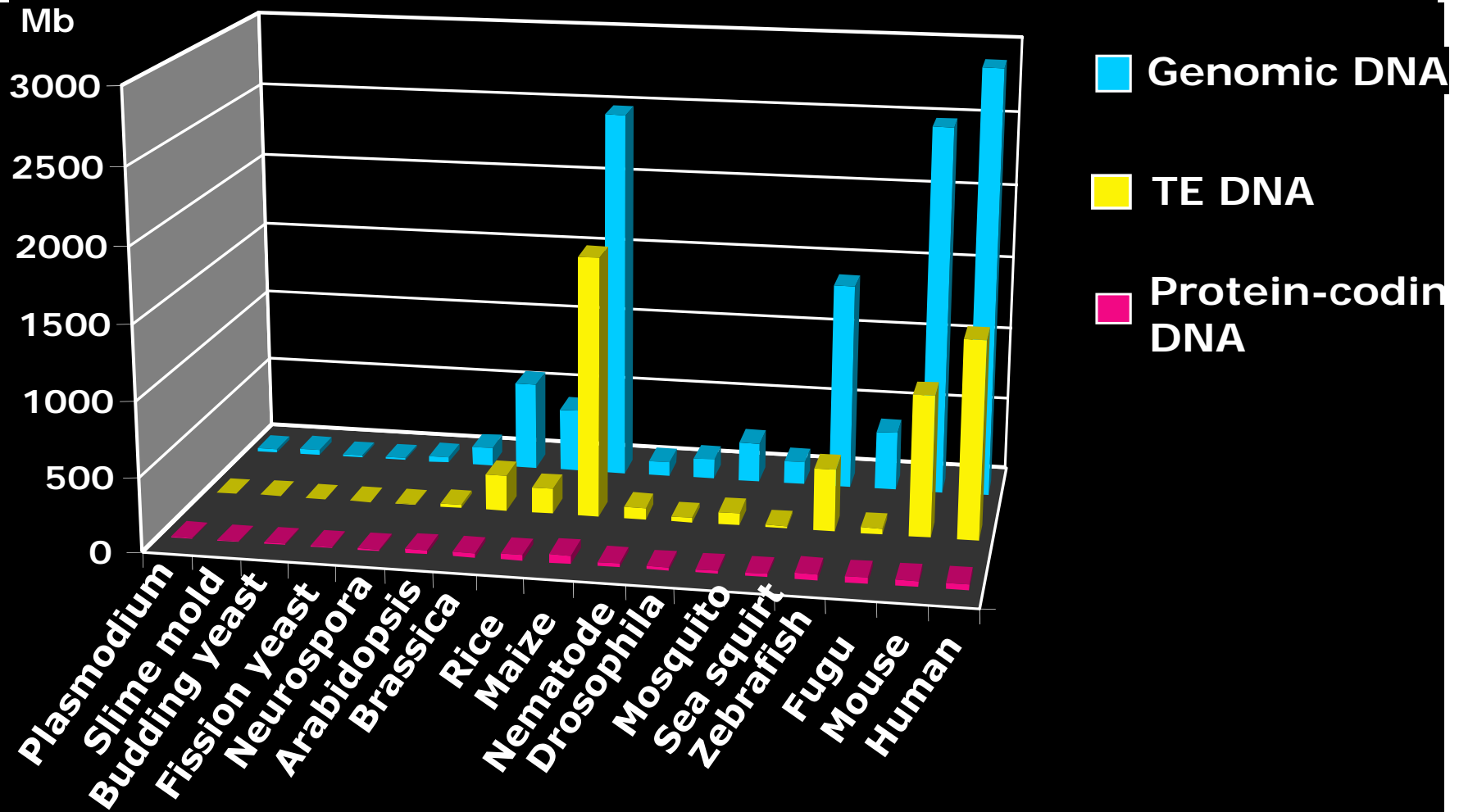
(d) Maize



■ Gene   ■ Pseudogene   ■ Repetitive DNA

**REPEATS!!!!**

# The amount of TE correlate positively with genome size



# Posibles significados evolutivos de los ETs

- Hipótesis del DNA “egoísta”
- Hipótesis de la función estructural
- Hipótesis de la función celular
- Hipótesis de la variación genética
- Transferencia horizontal

# GENETIC AND EVOLUTIONARY EFFECTS OF TRANSPOSITION

## 1. Duplicative transposition increases genome size.

Species	Proportion of TEs in the genome (%)	Reference
<i>Lilium</i>	95–99	Flavell RB et al. (1974); Flavell AG et al. (1994); Bennetzen (2000)
<i>Rana esculenta</i>	77	Morescaldi and Olmo (1982)
<i>Zea mays</i>	60–80	San Miguel et al. (1996)



# TEs are likely the major forces driving changes in genome size during primate evolution

## 1. Genome Expansion

### *Insertional effect:*

- Large-scale comparison of about 10 Mb of genomic sequence from lemur, baboon and chimpanzee with genomic sequence from human shows that there has been a 15–20% expansion of human genome over the past 50 myr of primate evolution, 90% of which is due to new TE insertions.

(Liu et al. Genome Research 2003)

### *Post-insertional effect:*

*Alus* appear to be involved in the generation of at least 10% of segmental duplications in the human genome (Eichler lab, Zhou & Mishra PNAS 2005)

# TEs are likely the major forces driving changes in genome size during primate evolution

## 2. Genome Reduction

### *Insertional effect:*

Gilbert et al. (Cell 2002) show that insertion of L1 elements in the genome of human cells in culture can cause deletions that are much larger (>70 kb) than L1 themselves (~6 kb). The authors suggest that retrotransposition of L1 could act to reduce genome size. A similar effect has been associated with Alu insertions (Batzer lab)

### *Post-insertional effect:*

Fine mapping of breakpoints for several large deletion associated with human disease suggest the involvement of TEs as the causal factor of the recombination event leading to the deletion (Lupski lab)

*Alu*-mediated recombination caused removal of >400 kb of human DNA since split from chimp (Sen et al. Am J Human Genet 2006)

# CONTENIDO DE ADN Y ADAPTACION : Función celular

***HORDEUM SPONTANEUM*...AUMENTO DE COPIAS DE RETROTRANSPONSON Y ALTITUD ARIDEZ) *MICROSERIS DACTYLIS***

## **RETROTRANSPOSONES SE ACTIVAN EN CONDICIONES DE ESTRÉS?**

***.-LINUM USITATISSIMUM* MODIFICACIONES DEL GENOMA ASOCIADOS CON CONDICIONES AMBIENTALES DE ESTRÉS**

**.-ESTOS CAMBIOS SON ESTABLES Y HEREDABLES, OCURREN EN UNA GENERACION Y AFECTAN A TODO EL GENOMA**

**.-**

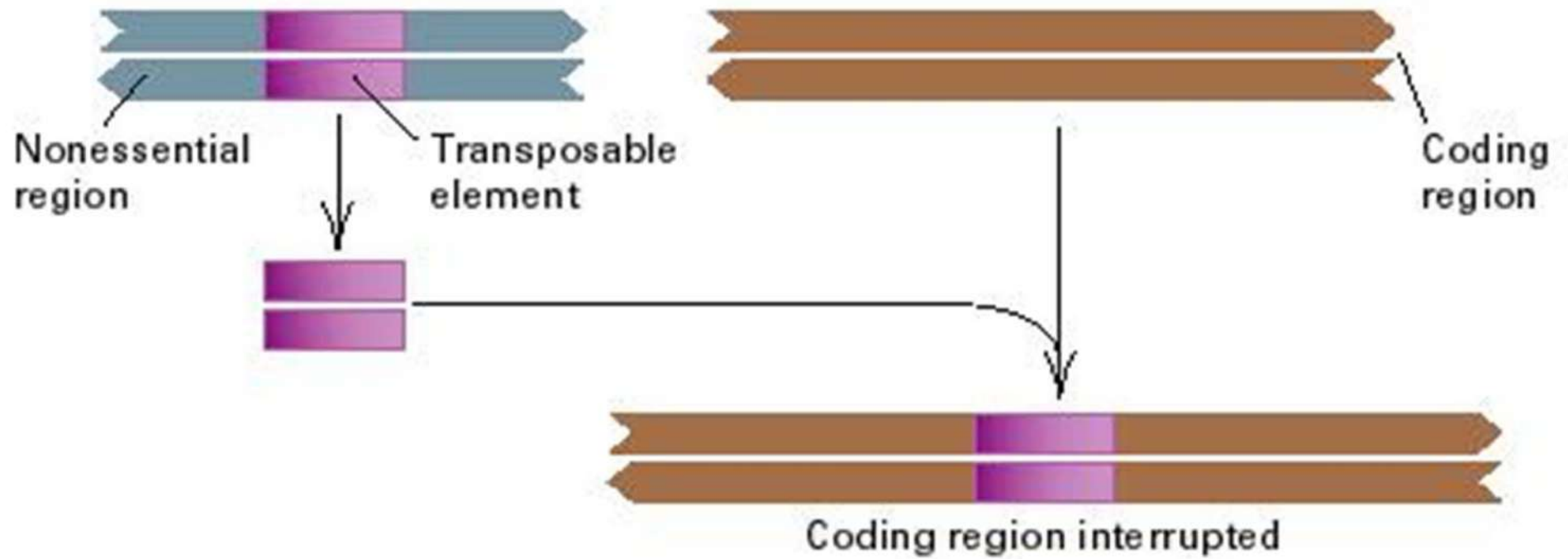
**SEGÚN EL AMBIENTE HAY RESPUESTA DIFERENCIAL DEL GENOMA. ESTA RESPUESTA ESTA BAJO CONTROL GENETICO.**

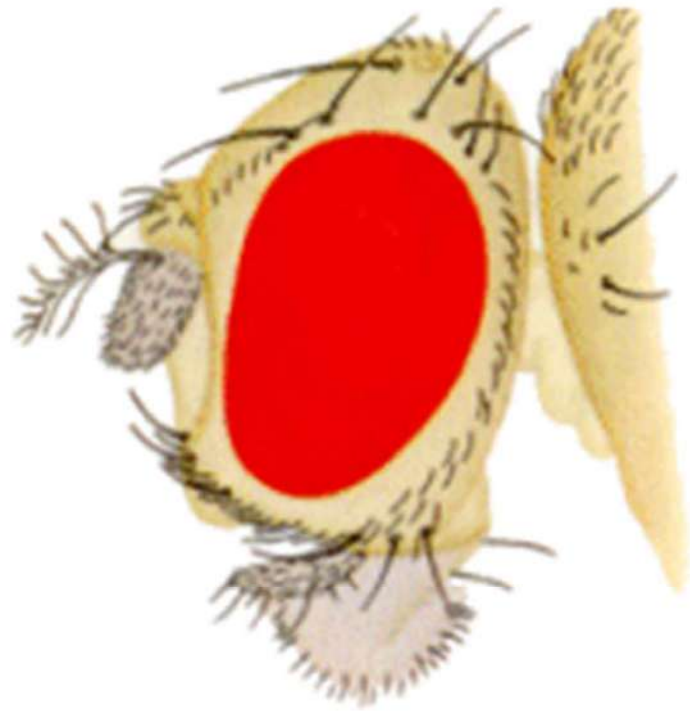


## Hipótesis de la variación genética

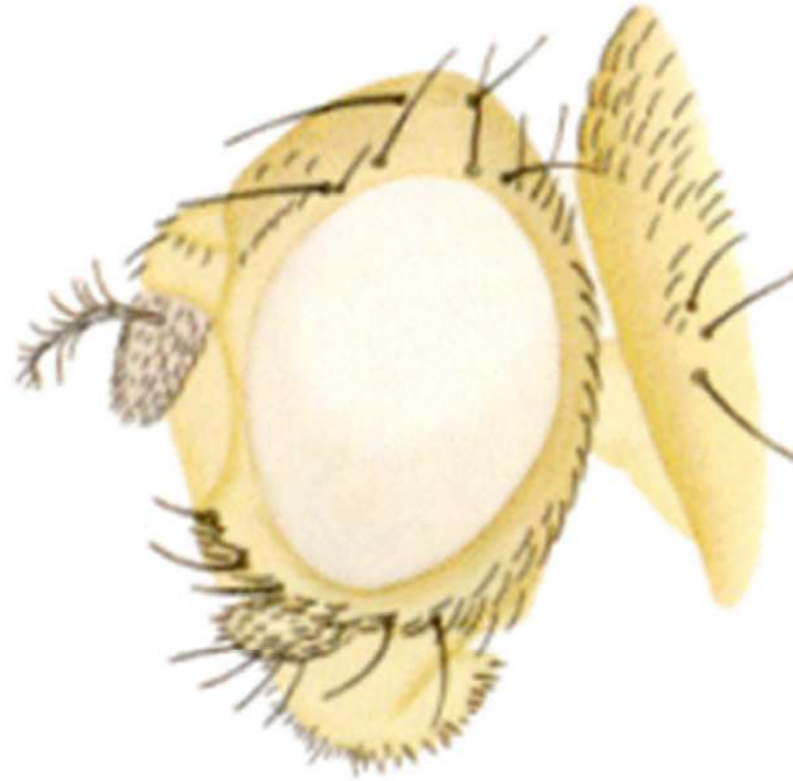
- **Los elementos móviles EM** tienen repercusión en la variabilidad genética
- Los procesos **escisión- inserción** son muy normales en la dinámica del genoma( **Plantas variegadas**).
- .-La **inestabilidad** que produce el movimiento de estos elementos dan una **súbita explosión de variabilidad**.
- .-Todos estos procesos tienen **mucha importancia en la expresión génica**.
- ¿ **Como se desencadena la transposición?**
- .- **Stress genómico, ambiental, cromosómico, citoplasmático**. En la naturaleza la **hibridación es un inductor** de inestabilidad insercional.
- .-**EM** importantes en origen de **reestructuraciones** cromosómicas. (**efectos de posición**). (cambian la expresión o la función bioquímica). En el hombre hay Translocaciones responsables de la aparición de linfomas.
- Este ADN repetido actúa como **mutágeno y como agente regulador**

### Interruption of coding region





Wild-Type



White

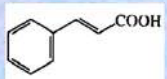
**Caused by the insertion of a transposable element.**



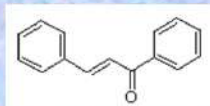
**Transposable elements in *Antirrhinum majus***



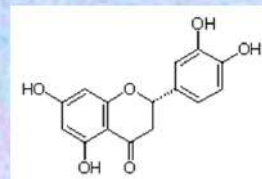
**nivea  
recurrens**



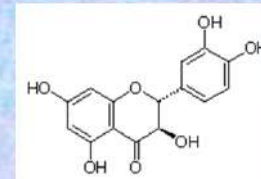
**cinnamic acid**



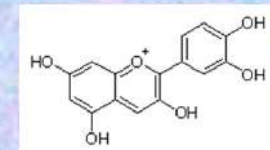
**chalcone**



**eriodictyol**



**dihydroquercetin**



**cyanidin**



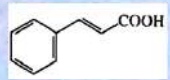
*nivea*



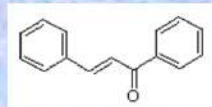
*incolorata*



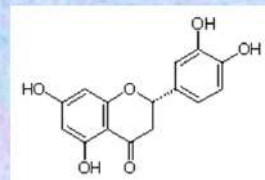
*pallida*



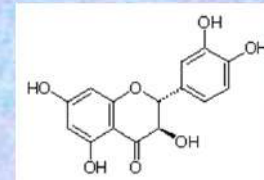
**cinnamic acid**



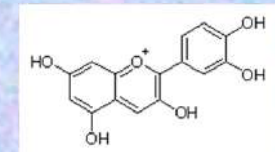
**chalcone**



**eriodictyol**



**dihydroquercetin**



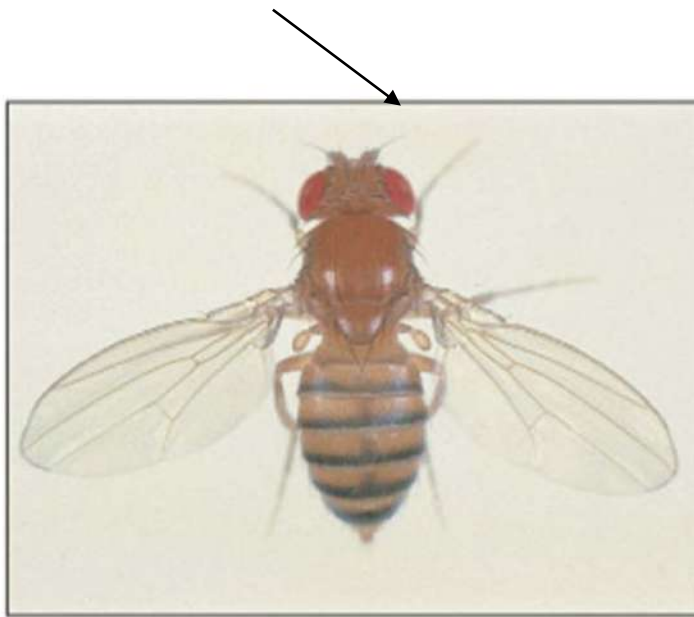
**cyanidin**

## ALU INSERTIONS AND DISEASE

LOCUS	DISTRIBUTION	SUBFAMILY	DISEASE	REFERENCE
<b>BRCA2</b>	<b>de novo</b>	<b>Y</b>	<b>Breast cancer</b>	<b>Miki et al, 1996</b>
<b>Mlvi-2</b>	<b>de novo (somatic?)</b>	<b>Ya5</b>	<b>Associated with leukemia</b>	<b>Economou-Pachnis and Tsihchlis, 1985</b>
<b>NF1</b>	<b>de novo</b>	<b>Ya5</b>	<b>Neurofibromatosis</b>	<b>Wallace et al, 1991</b>
<b>APC</b>	<b>Familial</b>	<b>Yb8</b>	<b>Hereditary desmoid disease</b>	<b>Halling et al, 1997</b>
<b>PROGINS</b>	<b>about 50%</b>	<b>Ya5</b>	<b>Linked with ovarian carcinoma</b>	<b>Rowe et al, 1995</b>
<b>Btk</b>	<b>Familial</b>	<b>Y</b>	<b>X-linked agammaglobulinaemia</b>	<b>Lester et al, 1997</b>
<b>IL2RG</b>	<b>Familial</b>	<b>Ya5</b>	<b>XSCID</b>	<b>Lester et al, 1997</b>
<b>Cholinesterase</b>	<b>one Japanese family</b>	<b>Yb8</b>	<b>Cholinesterase deficiency</b>	<b>Muratani et al, 1991</b>
<b>CaR</b>	<b>familial</b>	<b>Ya4</b>	<b>Hypocalciuric hypercalcemia and neonatal severe hyperparathyroidism</b>	<b>Janicic et al, 1995</b>
<b>C1 inhibitor</b>	<b>de novo</b>	<b>Y</b>	<b>Complement deficiency</b>	<b>Stoppa Lyonnet et al, 1990</b>
<b>ACE</b>	<b>about 50%</b>	<b>Ya5</b>	<b>Linked with protection from heart disease</b>	<b>Cambien et al, 1992</b>
<b>Factor IX</b>	<b>a grandparent</b>	<b>Ya5</b>	<b>Hemophilia</b>	<b>Vidaud et al, 1993</b>
<b>2 x FGFR2</b>	<b>De novo</b>	<b>Ya5</b>	<b>Apert's Syndrome</b>	<b>Oldridge et al, 1997</b>
<b>GK</b>	<b>?</b>	<b>Sx</b>	<b>Glycerol kinase deficiency</b>	<b>McCabe et al, (personal comm.)</b>

# Generating Genetic Variation

- Gene expression alteration via a P-element mobilization in *Drosophila*



(A)



(B)

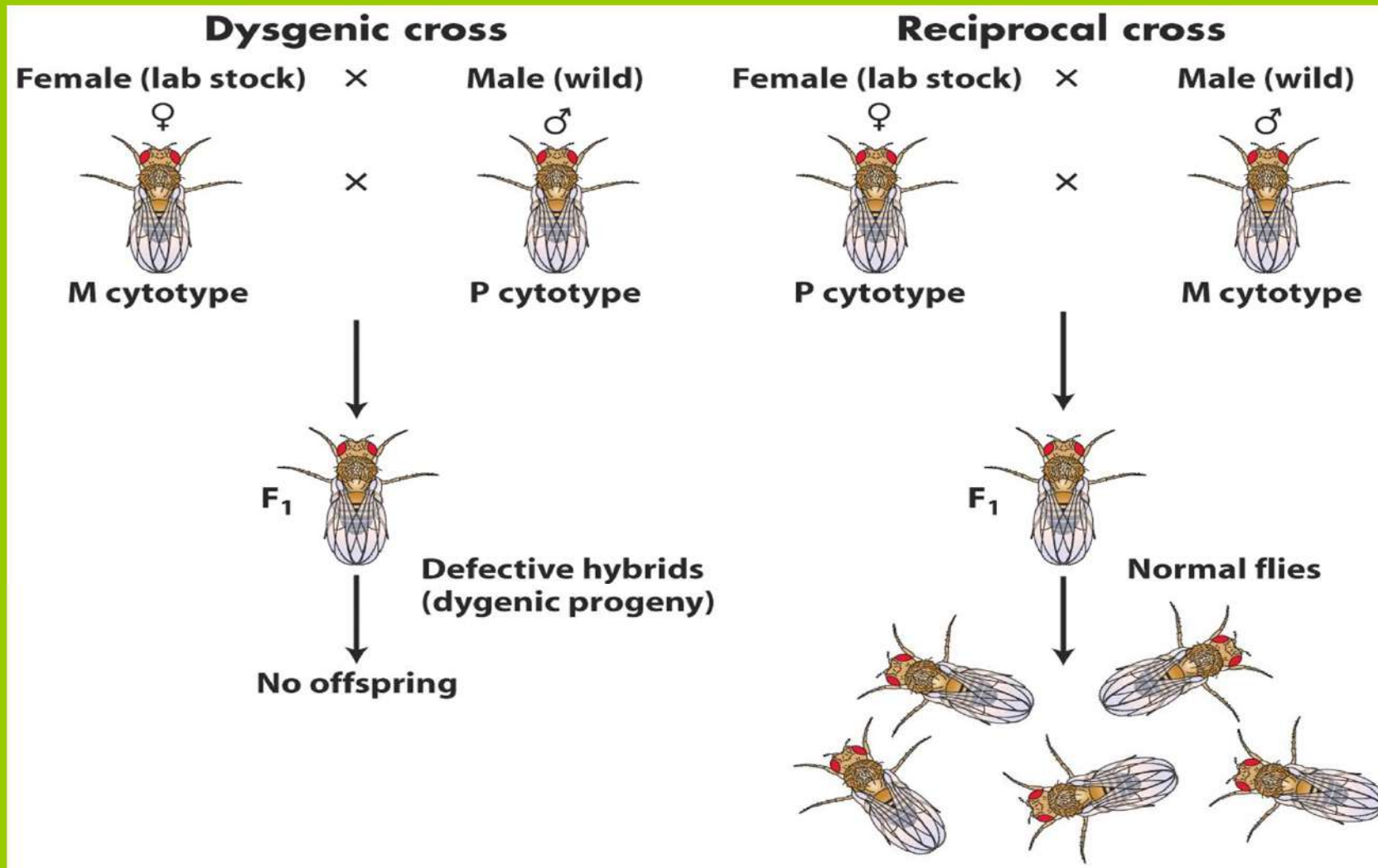


# SPECIATION DUE TO TRANSPOSITION?

1. Hybrid dysgenesis.
2. Genetic resetting.
3. Mechanical incompatibility.

# Disgénesis híbrida

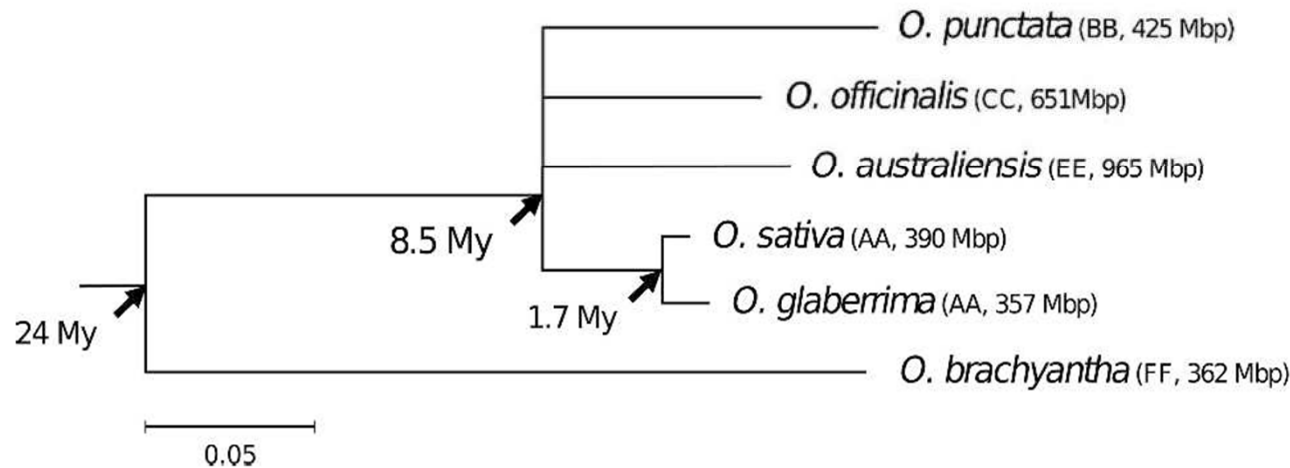
**Hybrid dysgenesis** in *Drosophila* is a syndrome of **correlated abnormal genetic traits** that is spontaneously induced in one type of hybrid between certain mutually interactive strains, but not in the reciprocal hybrid.



# Doubling genome size without polyploidization: Dynamics of retrotransposition-driven genomic expansions in *Oryza australiensis*, a wild relative of rice

Benoit Piegou, Romain Guyot, Nathalie Picault, Anne Roulin, Abhijit Saniyal, Hyeran Kim, Kristi Collura, Darshan S. Brar, Scott Jackson, Rod A. Wing and Olivier Panaud

*Genome Res.* published online Sep 8, 2006;  
Access the most recent version at doi:[10.1101/gr.5290206](https://doi.org/10.1101/gr.5290206)

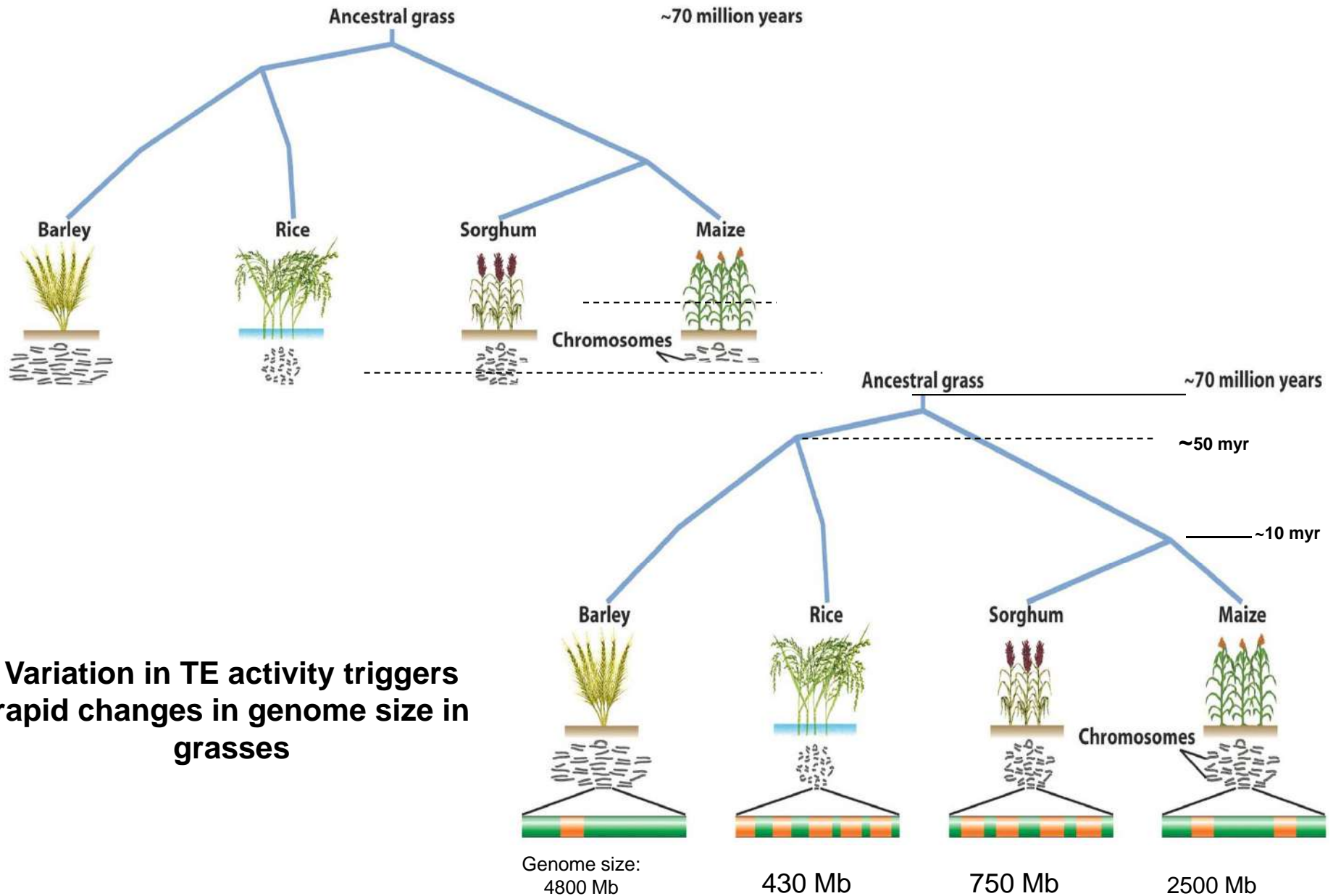


## Mechanical incompatibility

En una población, los elementos transponibles se multiplican hasta tal punto que causan un aumento significativo en el tamaño de los cromosomas.

Un organismo híbrido que hereda grandes cromosomas de uno de los padres y pequeños cromosomas del otro experimentaría dificultades en el apareamiento cromosómico durante la meiosis y probablemente sería estéril

# Evolución por transposición: Función estructural



# Reajuste genético

- La transposición replicativa en masa de elementos que contienen secuencias reguladoras en una población puede hacer que muchos genes estén sujetos a nuevos modos de regulación.
- Una población genéticamente reiniciada se convertirá en aislamiento reproductivo de la población que conserva la antigua forma de regulación génica.
- El descubrimiento de que algunas repeticiones de Alu contienen elementos de respuesta retinoico-ácido, que pueden funcionar como factores de transcripción, indica que es posible alterar la expresión de numerosos genes a través de la dispersión de elementos transponibles.

# Transferencia horizontal

- Gene transfer can move genes between entire genomes
  - Horizontal gene transfer
  - Main problem with the development of drug resistant strains of bacteria

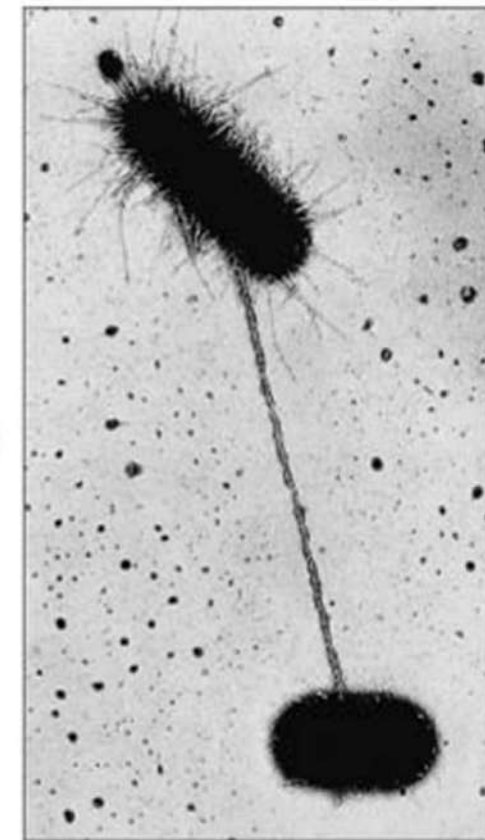
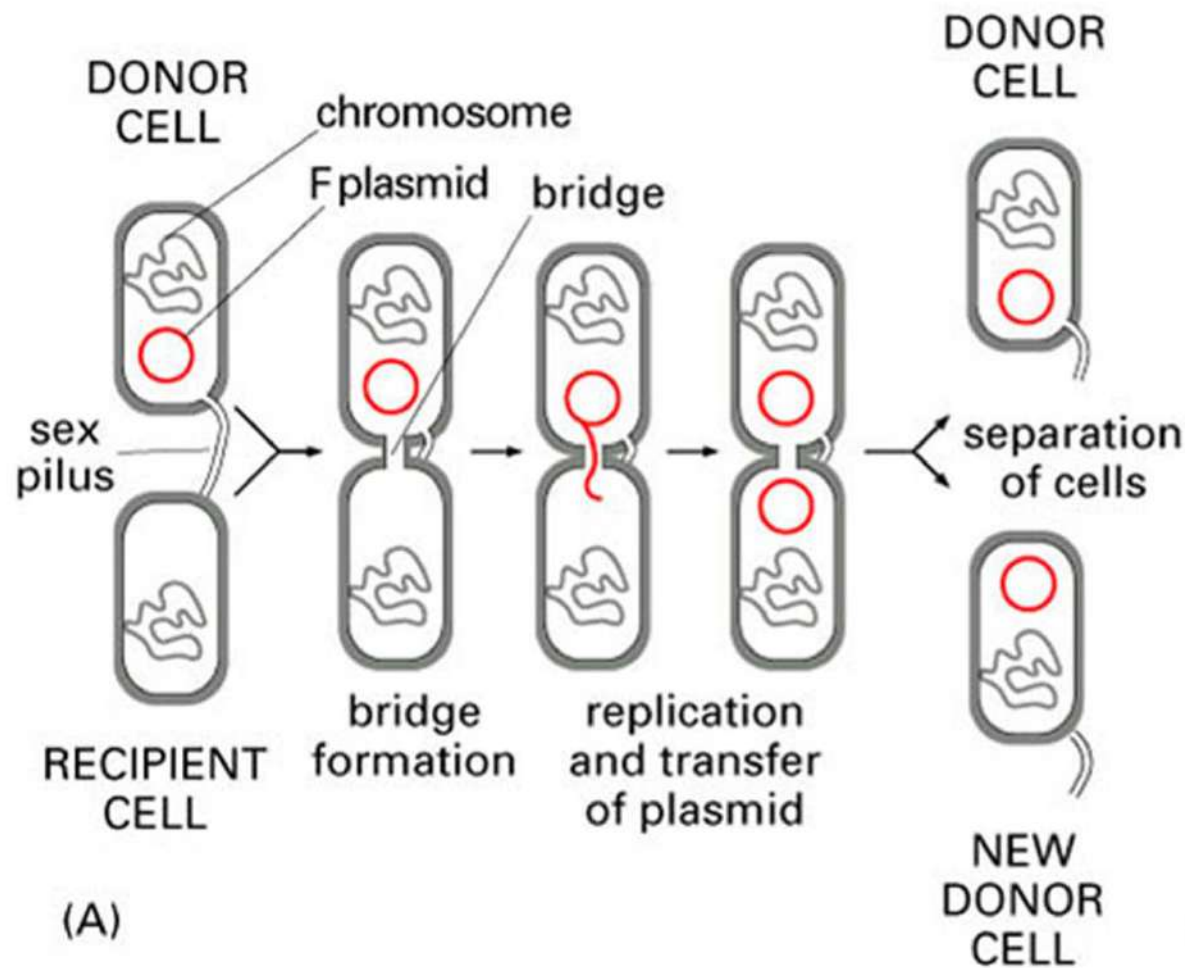
# **Transferencia Horizontal (TH) de Elementos Genéticos Móviles**

- **Los EGM's también son capaces de cruzar los límites entre especies y entrar a genomas nuevos.**
- **La frecuencia de TH varia de familia a familia de EGM's.**
- **TH parece predominar entre familias en los que el número de copias es controlado principalmente por mecanismos auto-regulatorios que limitan su transposición**

# Hipótesis transferencia

## horizontal

- Bacterial conjugation



(B)

1 mm





# TH es un fenómeno muy extendido

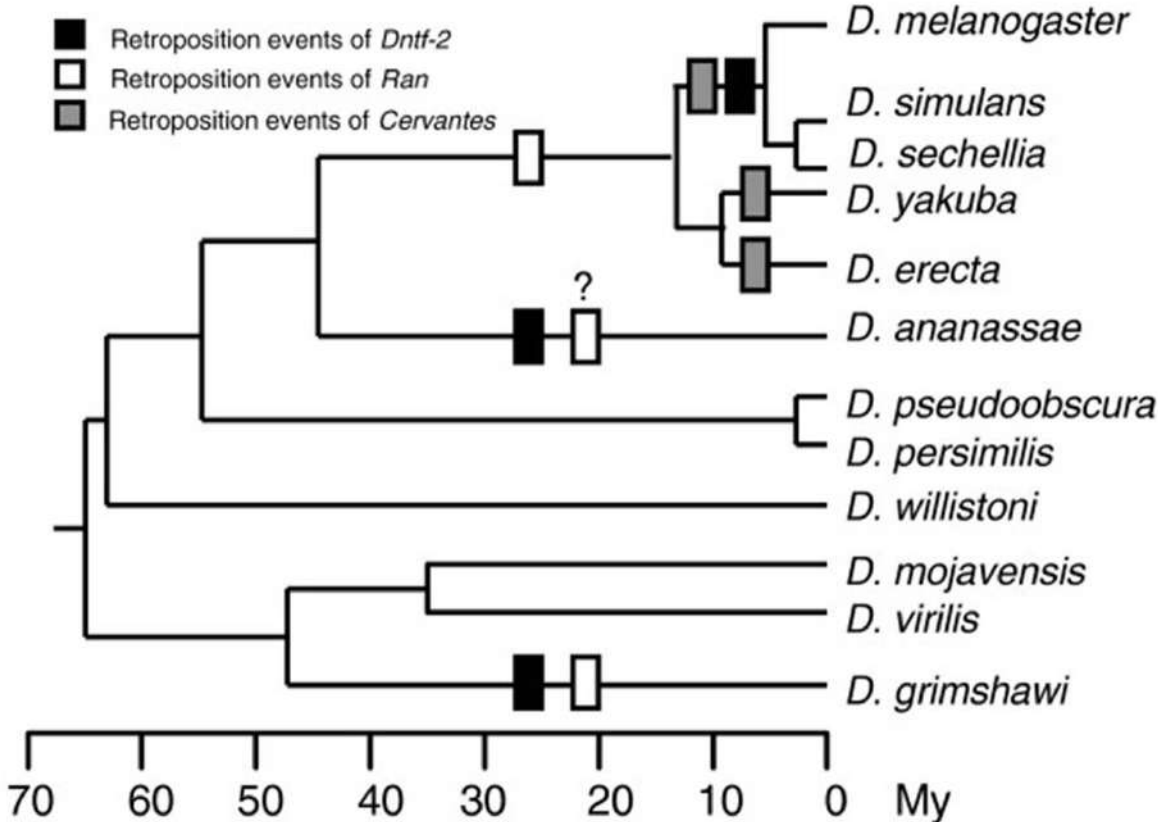
Table 1. Putative cases of horizontal transfer.

TE family	Reference
Class I: non-LTR retrotransposons	
LINE / <i>jockey</i>	Mizrokhi and Mazo, 1990
LINE / Bov-B	Kordis and Gubensek, 1995
SINE / <i>SmaI</i> -cor	Hamada <i>et al.</i> , 1997
LINE / <i>Rex1</i>	Volff <i>et al.</i> , 2000
LINE / Bov-B	Zupunski <i>et al.</i> , 2001
Class I: LTR retrotransposons	
<i>Ty1-copia</i> / <i>Ta1-Ta10</i>	Konieczny <i>et al.</i> , 1991
<i>Ty1-copia</i> / <i>copia</i>	Jordan <i>et al.</i> , 1999
<i>Ty3-gypsy</i> / SURL	Gonzalez and Lessios, 1999
<i>Ty3-gypsy</i> / <i>gypsy</i>	Terzian <i>et al.</i> , 2000
<i>Ty3-gypsy</i> / <i>gypsy</i>	Vazquez-Manrique <i>et al.</i> , 2000

Table 1. Putative cases of horizontal transfer.

TE family	Reference
Class II	
<i>hTA</i> / <i>hobo</i>	Daniels <i>et al.</i> , 1990a, Simmons, 1992
<i>hTA</i> / <i>hobo-Ac-Tam3</i>	Calvi <i>et al.</i> , 1991
<i>hTA</i> / <i>Tol2</i>	Koga <i>et al.</i> , 2000
<i>mariner-Tc1</i> / <i>mariner</i>	Maruyama and Hartl, 1991
<i>mariner-Tc1</i> / <i>mariner</i>	Lidholm <i>et al.</i> , 1991
<i>mariner-Tc1</i> / <i>mariner</i>	Lohe <i>et al.</i> , 1995
<i>mariner-Tc1</i> / <i>mariner</i>	Robertson and Lampe, 1995
<i>mariner-Tc1</i> / <i>mariner</i>	Smit and Riggs, 1996
<i>mariner-Tc1</i> / <i>Tc1</i>	Lam <i>et al.</i> , 1996
<i>mariner-Tc1</i> / <i>Tc1</i>	Ivics <i>et al.</i> , 1997
<i>mariner-Tc1</i> / <i>mariner</i>	Brunet <i>et al.</i> , 1999
<i>mariner-Tc1</i> / <i>Tc1</i>	Arca and Savakis, 2000
<i>mariner-Tc1</i> / <i>mariner</i>	Yoshiyama <i>et al.</i> , 2001
<i>mariner-Tc1</i> / <i>mariner</i>	Gomulski <i>et al.</i> , 2001
<i>mariner-Tc1</i> / <i>mariner</i>	Robertson <i>et al.</i> , 2002
<i>mariner-Tc1</i> / <i>ltnD37E</i>	H. Shao and Z. Tu (unpublished results)
<i>P</i> , canonical	Daniels <i>et al.</i> , 1990b
<i>P</i> , M-type	Hagemann <i>et al.</i> , 1992
<i>P</i> , canonical	Clark <i>et al.</i> , 1994
<i>P</i> , O-type	Hagemann <i>et al.</i> , 1996
<i>P</i> , canonical	Clark and Kidwell, 1997
<i>P</i> , M- and O-types	Haring <i>et al.</i> , 2000
<i>P</i> , canonical	Silva and Kidwell, 2000
<i>P</i> , canonical	Loreto <i>et al.</i> , 2001

# Flies



# Distribución y TH de Elementos P en la familia *Drosophilidae*

