

## МОБИЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ *Oryza sativa* L. (обзор)

М.В. ИЛЮШКО 

Ожидается, что глобальные изменения окружающей среды уже в ближайшие 50-70 лет приведут к созданию качественно новой среды обитания для многих организмов, затрагивая агроценозы, в силу чего адаптация сельскохозяйственных культур к климатическим условиям становится сложной селекционной задачей. Рис (*Oryza sativa* L.) входит в число лидирующих культур в мировом земледелии и служит модельным биологическим объектом (N. Kugata с соавт., 2002). Действие мобильных элементов, или транспозонов (transposable elements, TEs), повышая изменчивость domesticiрованных видов, способствует фенотипическому разнообразию и эффективности искусственного отбора (В.И. Глазко с соавт., 2022). Представленный обзор систематизирует знания о мобильных элементах риса и их применимости в селекции растений. Приводится характеристика TEs, свойственных роду *Oryza* L. и культурному виду *O. sativa* (A.F. Tufan с соавт., 2020; S.Y. Jiang с соавт., 2013). Рассматривается вклад мобильных элементов в эволюцию рода. Выявлено, что LTR (long terminal repeat) ретротранспозоны, будучи главными компонентами геномов *Oryza*, при полиплоидизации распространяются в первую очередь, влияя на их размер вне зависимости от типа субгенома. Ретротранспозоны суперсемейства Gypsy существенным образом коррелируют с размером геномов (A. Fornasiero с соавт., 2025). Полиморфизм инсерций мобильных элементов позволил сделать заключение о полифилетичном происхождении подвидов риса *japonica* и *indica* и группы *Aus/boro* в отличие от прежних представлений об их монофилетичной эволюции, основанных на данных о ключевом локусе доместикиции *Sh4* (локус осыпаемости) (M. Carpentier с соавт., 2019). С помощью TEs получены практические результаты по повышению продуктивности растений *O. sativa*. При облучении семян риса пучками тяжелых ионов высокой энергии созданы три мутантные формы с транспозициями Dasheng, mPing, Osr13 и RIRE2 рядом с некоторыми генами, в частности *OsSPCH2* и *OsCPS2*. В результате возросли размеры и масса семян, сократился период до цветения растений (X. Wen с соавт., 2023). В ряде исследований выявлены гены, активация которых TE не приводит к фенотипическим изменениям или сопровождается нежелательными последствиями для хозяйственно ценных признаков (R. Akakpo с соавт., 2020; X. Wen с соавт., 2023). Мутации, вызванные транспозиционной активностью, наследуются в ряду поколений до M5 (M. Komatsu с соавт., 2003). Число копий мобильных элементов играет решающую роль в проявлении агрономически важных признаков. При сравнении двух почти изогенных линий риса с одной и тремя копиями HVO доказано снижение продуктивности метелки (число и масса семян) и устойчивости к бактериальному ожогу (*Xanthomonas oryzae*) у трехкопийной линии (Y. Peng с соавт., 2019). Предлагается детектировать стрессовую толерантность *O. sativa*, используя IRAP маркеры мобильности Tos17. С помощью технологии CRISPR/Cas9 в культуре *in vitro* получен регенерант риса с целевой мутацией, вызвавшей делецию ретротранспозона Tos17 на 7-й хромосоме, что открывает перспективы геномного редактирования хозяйственно ценных генов, поврежденных TEs (H. Saika с соавт., 2019, Y. Лю с соавт., 2020). Таким образом, на рисе *O. sativa* показаны пути практического применения знаний о мобильных генетических элементах в селекции сельскохозяйственных культур. Расширение методов создания исходного материала и объединение с уже имеющимися возможностями позволит селекции более гибко реагировать на динамично меняющийся климат.

**Ключевые слова:** *Oryza sativa*, мобильные генетические элементы, эволюция, культура клеток *in vitro*, селекция.

На геном растений в значительной степени влияет наличие и активность мобильных генетических элементов, известных как транспозоны (transposable elements, TEs). Они способны перемещаться и реплицироваться внутри генома хозяина, внося вклад в генетическую изменчивость и эволюционные процессы (1-3).

Мобильные генетические элементы эукариот разделяют на два основных класса: ретротранспозоны и ДНК-транспозоны. Ретротранспозоны (класс I) распространяются посредством копирования и вставки в процессе транскрипции с последующим использованием обратной транскриптазы, а ДНК-транспозоны (класс II) — посредством «вырезания и вставки» при помощи транспозаз. Класс I представлен автономными эндогенными ретровирусами (EVR), содержащими длинные концевые повторы (long terminal

repeat, LTR), длинными диспергированными ядерными элементами (long interspersed nuclear elements, LINE), а также неавтономными элементами — короткими диспергированными ядерными элементами (short interspersed nuclear elements, SINE) и комплексными ретротранспозонами (composite retrotransposon SVA). Класс II включает автономные элементы, кодирующие DDE-аминокислотный мотив, типичный для транспозазы/интегразы большинства семейств автономных ДНК-транспозонов, а также неавтономный элемент — миниатюрный инвертированный повтор транспозируемого элемента (miniature inverted repeat transposable element, MITE) (1, 2, 4). У растений больше распространены эндогенные ретровирусы, а у животных выше частота встречаемости SINE (1, 5). В геномах растений наблюдается наибольшая представленность LTR ретротранспозонов (2, 6, 7), относящихся к суперсемействам *Coria* и *Gypsy* (7).

При воздействии внешних стрессовых факторов активность TEs часто заметно увеличивается, особенно в генеративных клетках растений (2, 4, 7). Для предотвращения разрушительного действия ретротранспозонов геном растений предусматривает стратегию сдерживания экспансии мобильных элементами. Процесс инактивации мобильных элементов происходит посредством механизмов транскрипционного и посттранскрипционного сайленсинга. В случае активации возможна различная судьба TEs в геноме с эволюционно генетическими последствиями (7).

Рис (*Oryza sativa* L.) — уникальный вид двойного назначения. Во-первых, это одна из самых востребованных сельскохозяйственных культур, рисом питается половина населения планеты. Во-вторых, это признанный модельный биологический объект с небольшим геномом (~ 389-430 Mbp), который был полностью секвенирован сначала для сортов *Nipponbare* (subsp. *japonica*) и 93-11 (subsp. *indica*) (референсные геномы) (8, 9). Впоследствии исследования расширились до 3000 сортов с применением технологии быстрого прочтения (в частности, коротких Illumina-сиквенсов) (10).

Настоящий обзор систематизирует знания о мобильных элементах риса и их применимости в селекции культурного вида *Oryza sativa*.

Мобильные элементы — широко распространенная и наиболее динамичная часть генома (11). У растений с маленьким размером генома, к которым относится *O. sativa*, содержание TEs относительно невысокое и, по разным оценкам, составляет от 19,6 до 40,0 % (11-13). Локализованы мобильные элементы во всех частях хромосом. У риса выявлено обилие центромерных ретротранспозонов во всех хромосомах, что не характерно для других культур (14, 12). Половина мобильных элементов располагается примерно в 8 % открытых (доступных) хроматиновых регионах (15).

У *O. sativa* в рамках проекта «3000 геномов риса» идентифицированы 60743 локуса мобильных элементов, которые принадлежат 496 семействам TEs (16). В исследованиях представителей рода *Oryza* в большей степени фигурируют LTR ретротранспозоны суперсемейств *Gypsy* и *Coria* (10, 17, 18). Их доля составляет 5,24-44,54 % на геном вида (18).

*O. sativa* содержит как минимум 109 Мб LTR ретротранспозонов, что составляет 29 % генома (12), то есть большую часть всех мобильных элементов. В целом их насчитывают более 13000 (12, 19). У *O. sativa* LTR представлены 340 семействами и 3663 локусами, полностью покрывающими LTR ретротранспозоны в геноме. Лидируют по числу копий семейства *Dasheng* (450 копий) и *Nori* (430 копий), остальные семейства представлены относительно небольшим, до 180, числом копий (6) (рис. 1). Из LINE мобильных элементов у риса встречаются TEs семейств *Karma* и *Lullaby* (5, 10, 20), активными ДНК-транспозонами считаются *dTok*, *nDart* и *mPing/Pong*

(20).

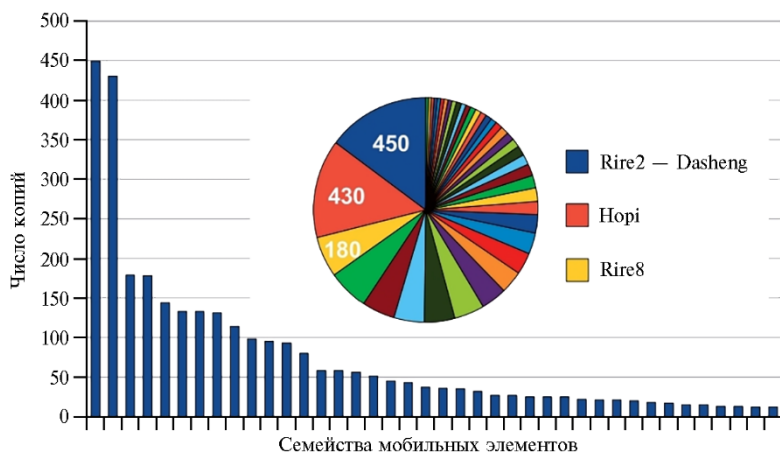


Рис. 1. Распределение числа копий по семействам LTR-транспозонов в геноме *Oryza sativa* L. Круговая диаграмма демонстрирует долю всех семейств LTR-транспозонов в геноме, указано число копий трех наиболее распространенных семейств. Всего представлены первые 40 семейств (6).

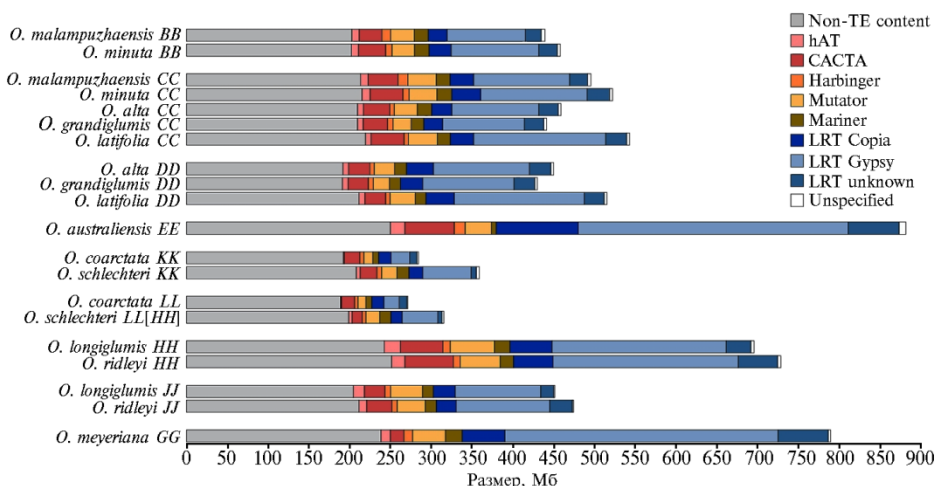


Рис. 2. Количество основных классов мобильных элементов (в мегабайтах) рода *Oryza* L. Содержимое, не относящееся к транспозонам, обозначено серым цветом. Субгеномы вида упорядочены по типу генома (BB, CC, DD, EE, KK, LL, HH, JJ, GG) (26).

Число копий различных ретротранспозонов в геноме риса сортоспецифично: от одной до нескольких сот (21). Так, сорт Nipponbare несет две копии TEs Tos17 (4114 п.н.) на гаплоидный геном (22).

При изучении активности мобильных элементов *O. sativa* применяют несколько подходов: позиционное клонирование генов, измененных инсерциями TEs (например, hAT или Houba); изучение полиморфизмов TEs-инсерций с использованием транспозонов-кандидатов TEs (mPing и Pong); транскрипционные исследования кандидатов TEs с использованием праймеров, таргетирующих консервативные домены (Tos17); полногеномный транскриптомный анализ (Lullaby); полногеномное секвенирование с дальнейшим анализом различными биоинформатическими методами (23).

LRT ретротранспозоны риса представлены в базе данных RetrOryza (<http://retroryza.fr>) (7). RTRIP (Rice Transposon Insertion Polymorphism) — база данных, содержащая информацию обо всех мобильных элементах в 3000 сортов риса из 89 стран, которые классифицированы в пять сортовых

групп: indica, aus/boro, basmati/sans, tropical japonica, temperate japonica <http://ibi.zju.edu.cn/Rtrip/index.html> (16).

Вклад мобильных элементов в эволюцию *Oryza* L. Мобильные элементы имеют свойства перемещаться, самовоспроизводиться и утрачиваться внутри генома, что ведет к его диверсификации и адаптации. Показано, что избытие мобильных элементов приводит к расширению генома, они также участвуют в регуляции экспрессии генов (1, 4). TEs способны преодолевать межвидовые барьеры посредством горизонтального переноса, приводя к соответствующим эволюционным последствиям (11). Эти свойства мобильных элементов легли в основу изучения родства между различными группами растений. *O. sativa* вовлекался в эволюционные исследования в качестве представителя рода и вида.

Транспозиционные события четырех специфичных для *O. sativa* LTR-ретротранспозонов (Hori, Houba, Osr30 и RIREI) изучены с использованием IRAP-маркеров у представителей четырех родов *Poaceae*: *O. sativa*, *Brachypodium distachyon* (L.) P. Beauv., *Hordeum vulgare* L., *Triticum aestivum* L. Полиморфизм отсутствовал у *H. vulgare* и *T. aestivum*. Небольшой полиморфизм встречался среди растений *B. distachyon* по трем TEs. Исследованные ретротранспозоны еще активны и обуславливают геномный полиморфизм между растениями *O. sativa*, в то время как у других видов существуют различные механизмы их сайленсинга. Несмотря на то, что у четырех видов был общий предок, рис отделился от него более 40 млн лет назад. Представленный результат может означать, что механизмы, репрессирующие транспозиционные события у ретротранспозонов, возникли после дивергенции риса (11).

Род *Oryza* состоит, по разным оценкам, из 23–27 видов, два из которых культурные (17, 24, 25). Среди видов *Oryza* есть диплоидные и полиплоидные, размер геномов которых различается более чем в 3 раза (18, 24). LTR-ретротранспозоны одного семейства распределяются неодинаковым образом у 12 различных по плоидности представителей рода (*O. alta*, *O. Australiensis*, *O. brachyanta*, *O. coarctata*, *O. glaberrima*, *O. granulate*, *O. minuta*, *O. nivara*, *O. officinalis*, *O. punctate*, *O. ridleyi*, *O. rufipogon*). Пул LTR мобильных элементов в значительной степени сохранен и распространен в *Oryza*, являясь древним предшественником событий видообразования, которые привели к происхождению рода. В целом, именно LTR-ретротранспозоны, будучи главными компонентами геномов *Oryza*, при полиплоидизации распространяются в первую очередь, влияя на их размер (рис. 2). Ретротранспозоны суперсемейства Gypsy существенным образом коррелируют с размером геномов (18). Наибольшую долю из элементов Gypsy представляют два семейства — RIRE2 и Atlantys (24).

За время дивергенции предков аллополиплоидов в их геномах происходила взрывная амплификация транспозонов одних семейств и исчезновение всех или большей части последовательностей из семейств транспозонов общего предка. Так, из 33 семейств ретротранспозонов в геноме *O. punctata* шесть семейств, занимающих 25 млн п.н. (6,3 % генома), не найдены в геномах других видов риса. Сравнительная характеристика LTR-ретротранспозонов восьми наиболее близкородственных видов из группы родства *O. sativa* показала, что последовательности теряются из генома со средней скоростью 3620 п.н./млн лет на транспозон. Экстраполируя эти данные, можно предсказать уменьшение генома *O. sativa* subsp. *japonica* на четверть без следующего взрыва транспозиций в течение 3–4 млн лет, что в полной мере касается всех видов с субгеномом AA в пределах *Oryza* (25, 27). Тем не менее время инсерций и накопление LTR ретротранспозиций не зависит от

типа субгена, весь комплекс мобильных элементов участвует в изменении размеров гомеологичных геномов рода *Oryza* (26). Кроме того, не все TEs ведут себя одинаково: миниатюрные терминальные ретротранспозоны (TRIMs), локализованные в основном около генов, высококонсервативны в геномах 13 видов риса (25).

Происхождение *O. sativa* остается дискуссионным вопросом, несмотря на значительную изученность вида современными методами. Ключевой локус доместикации *Sh4*, ответственный за прочность крепления зерновки риса, то есть отсутствие осыпаемости (28, 29), обнаружен у подвидов *japonica* и *indica*, что свидетельствует в пользу монофилетичного происхождения культурного риса (10). Полиморфизм инсерций мобильных элементов лег в основу изучения внутривидовой изменчивости *O. sativa*. Сиквенсы 3000 геномов риса проанализированы по 32 семействам ретротранспозонов. В результате выдвинуто предположение, что происхождение культурного вида *O. sativa* связано с тремя событиями доместикации. В позднем неолите примерно 300–800 тыс. лет назад от дикого вида *O. rufipogon* еще до одомашнивания риса отделились два подвида — *japonica* и *indica*. Несколько позже, примерно 230–540 тыс. лет назад, от подвида *indica* отделилась еще одна группа — *Aus/boro* (10). То есть в этой логике вид *O. sativa* какое-то время существовал в природе, распространялся и лишь потом был окультурен человеком. Частота инсерций мобильных элементов различается. Некоторые семейства, например *Nonba*, демонстрируют низкую частоту инсерций, что предполагает недавнюю транспозиционную активность; частота инсерций TEs семейства *Nori* выше из-за продолжающихся транспозиций после доместикации; в семействах TEs с большинством инсерций, например *Dasheng*, допускают более продолжительную активность. При этом агрономическая история *O. sativa* привела к активации и увеличению числа копий некоторых мобильных элементов семейства *Tos17* (20).

В основу заключений об эволюционных событиях и выявления филогенетического родства видов берется активность мобильных элементов. Сформировано представление, что их взрывное действие ведет к увеличению размеров геномов, играя важную структурную и функциональную роль. Транспозиционные события приводят к мутациям, обуславливая формирование новых аллелей генов с последующим видообразованием. Каждое транспозиционное событие может увеличить геномный полиморфизм индивидуумов вида в ответ на изменения окружающих условий, после чего наступает период относительного покоя, приводящий к исчезновению большей части мобильных элементов генома. Так, у риса более 190 Мб LTR-ретротранспозонов утрачены около 8 млн лет назад (30). По другим оценкам, это произошло в более поздний период (19). В обоих случаях использованы данные полногеномного секвенирования *O. sativa* сорта *Nipponbare*.

Мобильные элементы вовлечены в доместикацию риса и процессы его адаптации. По одной из версий, шел негативный отбор против TEs HUU, который обнаруживается среди видов рода *Oryza* с AA геномом и в половине археологических семян риса, редуцирован в ландрасах, отсутствует в 115 современных сортах, идентифицирован только в одном китайском сорте. Увеличение числа копий HUU способно запускать геномную нестабильность посредством обширного метилирования ДНК и биогенеза малых РНК, глобально изменяя экспрессию генов. В результате снижается устойчивость к болезням и урожайность. Следствием этого, вероятно, стала элиминация TEs HUU в природе и в процессе селекции (31).

Таким образом, для природной эволюции необходима активация мобильных элементов, а для селекции — стабильность генома и транспози-

ционное спокойствие в культивируемых сортах.

Исследования культивируемого риса *O. sativa*. Мобильные элементы *O. sativa* изучали в комплексных исследованиях динамики генома риса.

Используя данные полногеномного секвенирования, S.Y. Jiang с соавт. (12) провели биоинформатический поиск генов, вовлекаемых в транспозиции мобильными элементами. У риса было идентифицировано 7043 LTR-ретротранспозона. Ими перенесено 672 гена, из которых только 36 % экспрессируются. У риса высокий процент псевдогенов (отсутствие интронов, полиА-последовательность на 3'-конце), транспортируемых ERV.

Расположение мобильных элементов относительно генов имеет решающее значение для гипометилирования. Метилирование ДНК тесно связано с ростом, развитием, яровизацией и цветением растений. Мутантную линию *osmet1* сорта *Kitaake* (subsp. *japonica*), характеризующуюся пониженным уровнем метилирования сравнили с растениями, выращенными на питательной среде с ингибитором метилирования *Aza-D*. Мобильные элементы SINE у риса демонстрировали наивысший уровень метилирования среди ретротранспозонов, а также его зависимость от удаленного или близкого расположения к белок-кодирующим генам (32). Возможно, в селекционной практике целесообразно учитывать транспозиции, влияющие на проявление хозяйственно ценных признаков.

Рис возделывается при создании слоя воды, что ведет к повышению концентрации ионов двухвалентного железа ( $Fe^{2+}$ ), токсичного для растений культурного вида. В проростках риса сорта *Nipponbare* в ответ на избыток железа активируются гены, вовлекаемые в гомеостаз по железу, и множество мобильных элементов участвуют в транскрипционном ответе на стресс и могут давать адаптивное преимущество растениям (9).

Хлорофилл-дефектная мутантная линия риса *GR-7895* (subsp. *japonica*) содержит транспозон *nDart1-0* (*pyl-v*). Традиционным методом (бек-кроссированием) транспозон был перенесен в сорт риса *Basmati-370* для описания гена, ответственного за GTP-связывающий белок, и его воздействия на активацию фитогормонов, влияющих на толерантность риса к биотическим и абиотическим стрессорам. Количество салициловой и гиббереллиновой кислот, антиоксидантов и малонового диальдегида увеличилось, в то время как содержание цитокининов, аскорбатпероксидазы, каталазы и флавоноидов сократилось. Таким образом, GTP-связывающий белок влияет на процессы, лежащие в основе формирования хлоропластов. Тем не менее исследователи пришли к заключению, что в условиях стресса мутанты с транспозоном *nDart1-0* могут иметь преимущество, поэтому его необходимо переносить в другие сельскохозяйственные растения, например кукурузу, для изучения регуляции фотосинтеза у разных культур (33).

Полиморфизм LTR-ретротранспозона *Tos17* изучен с помощью IRAP маркеров (три праймера) в двух сортах риса *Osmancik-97* и *Mevlutbey*. Второй сорт характеризуется повышенной устойчивостью к экстремальным условиям среды. Загрязнение никелем и бором вызвало различную реакцию сортов: геномные изменения оказались более существенными у растений сорта *Osmancik-97*. Мобильность *Tos17* может служить молекулярным маркером стрессовой толерантности *O. sativa* (34).

Предпринята попытка направленного мутагенеза по 17 генам риса, ответственных за стрессоустойчивость. В промоторах пяти генов (29 % таргетированных) удалось получить инсерции мобильного элемента *mPing*, вызвавшие изменения в генной экспрессии в условиях холодового и солевого стрессов (35). Ключевая роль в условиях дефицита влаги у риса принадлежит

гену *DRO1*. Индуцированные условия засухи привели к транспозиции IN-DITTO2 (MITE), которая действует как автономный ауксин-отзывчивый промотор, усиливающий физиологическую адаптацию при дефиците влаги (36). Следовательно, мобильные элементы вовлекаются в гормональную регуляцию процессов адаптации.

МикроРНК — часть некодирующей РНК, тесно связанная по своему происхождению с транспозонами (1), — участвует в РНК-сайленсинге и посттранскрипционной регуляции. Длинные некодирующие РНК (lncRNAs) регулируют генную экспрессию и другие процессы, кольцевая circRNAs ковалентно связывает концы и вовлекается в транскрипционную и посттранскрипционную регуляцию, влияя, в конечном счете, на продукцию белка. У риса subsp. *indica* ~ 53 % lncRNAs и ~ 15 % circRNAs ассоциировано с мобильными элементами, в особенности с MITE. Высокая степень метилирования ДНК мобильных элементов затрагивает экспрессию lncRNAs и circRNAs. (37). Число копий мобильных элементов играет решающую роль в проявлении агрономически важных признаков. При сравнении двух почти изогенных линий риса с одной и тремя копиями HMO доказано снижение продуктивности метелки (число и масса семян) и устойчивости к бактериальному ожогу (*Xanthomonas oryzae*) у трехкопийной линии. Однако устойчивость к хлоридному засолению у этой линии была выше (31).

Практические результаты получены при облучении семян риса сорта Lijing 809 (subsp. *japonica*) пучками тяжелых ионов высокой энергии. Созданы три мутантные формы с транспозициями Dasheng, mPing, Osr13 и RIRE2, расположенными рядом с некоторыми генами, например *OsSPCH2* и *OsCPS2*. В результате возросли размеры и масса семян, сократился период до цветения растений (38). Воздействие на некоторые гены не приводило к фенотипическим изменениям или отрицательно сказывалось на агрономически важных признаках (13, 38). Повреждения ДНК физическим мутагеном вызывают активацию мобильных элементов, приводящую к существенным однонуклеотидным заменам (SNPs) и инсерциям/делениям (InDels) (38).

Сельскохозяйственное производство в значительной степени подвержено воздействию меняющихся погодных условий, в силу чего адаптация культурных растений к климатическим изменениям становится сложной селекционной задачей (39). Стрессоустойчивость сельскохозяйственных растений — ключевая проблема при получении урожаев. Только пластичные сорта, способные реализовать свой потенциал вне зависимости от колебаний условий окружающей среды, представляют интерес для товаропроизводителя. Поскольку активация транспозиционных событий происходит под действием стресса, это способ расширения нормы реакции генотипов и изменения биохимических процессов у растений.

Рис используют в космических исследовательских программах (40). Искусственное воздействие тяжелых ионов высокой энергии на транспозиционную активность *O. sativa* доказано на Земле (38). В условиях космического полета происходит естественная обработка семян таким физическим фактором, снижающим степень метилирования мобильных элементов группы LINE. Степень метилирования SINE, LTR, RC (rolling-circle) зависит от особенностей механизма метилирования (CpG, CHH или CHG). В любом случае результат наследуется в ряду поколений мутантов до M<sub>5</sub> (40). Результаты исследований доказывают неизбежность эволюционных преобразований живых организмов в космосе, и этот фактор следует учитывать при разработке программ освоения дальнего космоса.

Исследования в культуре тканей *in vitro*. Культуры *in vitro* рассматриваются как фактор стрессового воздействия наряду с другими биотическими и абиотическими стрессами для растений, такими как жара, холод, засуха, солевой стресс, воздействие патогенов, повреждение, радиация, полиплоидизационные и гибридизационные события (7). В культурах *in vitro* возникает геномная нестабильность, которая может быть связана с активацией мобильных элементов с последующими мутационными изменениями, что наблюдается у ряда культур, в том числе у *O. sativa* (41).

Из многообразия мобильных элементов у риса по крайней мере 13 TEs демонстрируют транскрипционную активность *in planta* в каллусной культуре мутантной линии AB156365, полученной из сорта Nipponbare. Из них LTR-ретротранспозоны — Tos17, osr37, osr10, BAJIE, RIRE2, RIRE3, RN363, RN216; MITE мобильные элементы — mPing, Mite#1, Mite#2, Mite#3, Tami2 (42). N. Picault с соавт (20), исследуя каллусную культуру немутантных растений этого же сорта, дополнили список LTR-ретротранспозоном Lullaby. Показано отсутствие корреляции между экспрессией и транспозиционной активностью, в частности у Tos17, что предполагает ретротранспозиции в каллусе риса независимо от транскрипционного и посттранскрипционного контроля (42). Наличие транскриптов считается плохим предиктором транспозиционного потенциала вследствие посттранскрипционного контроля (43).

Активация LTR-ретротранспозонов в каллусе риса сортоспецифична: Tos17 активен в референсном геноме сорта Nipponbare, интактен в сортах Moritawase и Dongjin (subsp. *japonica*), мобильный элемент семейства Oryzo, наоборот, показывает высокий транспозиционный потенциал в корейском сорте Dongjin, но интактен в сорте Nipponbare (44). Также выявлена подвижная специфичность LTR-ретротранспозонов суперсемейства Copia. У трансформированных растений риса сорта IR64 (subsp. *indica*) мобильный элемент Go-on активируется высокими температурами в период роста каллуса, чего не наблюдается у растений сорта Nipponbare (subsp. *japonica*) (43). Существуют универсальные мобильные элементы, проявляющие в стрессовых условиях активность у современных видов рода *Oryza*, в ландрасах, сортах и культуре тканей *in vitro* *O. sativa*. К таким относится близкородственный Tos17 и Lullaby мобильный элемент HHO, отсутствующий в референсных геномах сортов Nipponbare и 93-10 (31).

Транспозиция Tos17 активируется в культуре ткани растений сорта Nipponbare и не проявляется в регенерированных растениях. Для растений-регенерантов характерно присутствие 5-30 копий Tos17, тогда как в культуре ткани число копий коррелирует с продолжительностью периода культивирования. В референсном геноме риса выявлено две почти идентичные копии Tos17 на 7-й и 10-й хромосомах. Только одна из них, расположенная на 7-й хромосоме, транспозиционно активна, по крайней мере в культуре *in vitro* (22). Неактивная копия на 10-й хромосоме сильно метилирована, содержит несколько стоп-кодонов и InDels в кодирующей области (21).

Регуляция мобильного элемента Karma (LINE) прослежена на 54 клеточных линиях, которые культивировали от 5 мес до 4 лет, а также на регенерантах из 18 независимых трансгенных каллусных линий риса. Обнаружено отсутствие ретротранспозиций Karma в культурах клеток и растениях Ro. Увеличение числа копий мобильных элементов начинается с первого поколения и продолжается до шестого поколения регенерантов. Все же Karma-транскрипты активируются в культуре тканей и ретротранспозиции имеют продолжение в растениях-регенерантах. В отличие от других ретротранспозонов, у Karma транскрипция после активации не прекращается и гипометилирование (эпигенетическая регуляция у транспозонов) идет в

нескольких поколениях регенерантов (5).

Используя *in vitro* культуру тканей, у сортов *Imbiyeo* и *Baegjinjulho* (subsp. *japonica*) удалось получить соответственно 1672 и 843 мутантные формы. Проанализировано 1533 гена на наличие инсерций *Tos17*, мутации выявлены в 830 из них (45). Однонуклеотидные замены (SNPs), инделы и *Tos17* транспозиции — главные причины соматической изменчивости *in vitro* (46). Индуцированный мутагенез вызвал минимум в десяти растениях положительные агрономически важные изменения: существенно увеличился размер и масса зерна (прибавка достигала 56 %) (45).

У растений риса были изучены TEs, ассоциированные с «открытым» хроматином (TEs-derived accessible chromatin regions, ACRs). Использовались культуры тканей от шести типов эксплантов: молодой лист, флаговый лист, корень, тычинки и пестики, верхняя и нижняя чешуя цветка, молодая метелка (15). Оказалось, что мобильные элементы и TEs-ACRs, в том числе тканеспецифичные, больше распространены в дистальных межгенных областях или за генами. На TEs-ACRs приходилось 8,6 % ACRs, из них тканеспецифичных было 3,5 %. В составе TEs-ACRs хроматиновые области демонстрировали различные уровни доступности и консервативности по сравнению с ACRs без TEs. Некоторые тканеспецифичные TEs-ACRs расположены выше группы функциональных тканеспецифичных генов. Например, хроматиновый регион, несущий *MULE*, локализовался в промоторе гена *LOC\_Os03g44180* гидрохинон-глюкозилтрансферазы, в основном экспрессирующегося в корнях. Таким образом, TEs-ACRs могут играть важную роль в регуляции экспрессии тканеспецифичных генов, тем самым вовлекаясь в развитие тканей у риса (15).

У *O. sativa* известно большое число генов, ответственных за хозяйственно полезные признаки. Создавая стрессовые условия *in vitro* для растений, удается получить мутантные формы с перемещением мобильных элементов. Индуцированные транспозиции у риса наследуются (31). При этом во многих случаях затронуты агрономически важные характеристики (15, 31, 38). Направленный мутагенез растений с вставками мобильных элементов в целевых генах при молекулярно-генетическом контроле с последующим отбором — это новое окно возможностей для пребридинга в селекции *O. sativa*.

Предлагаются протоколы геномного редактирования генов, захваченных мобильными элементами. Так, с помощью технологии CRISPR/Cas9 в культуре *in vitro* сорта *Nipponbare* получен регенерант риса с целевой мутацией, вызвавшей делецию ретротранспозона *Tos17* на 7-й хромосоме. Предполагается, что в обозримой перспективе станет возможным редактировать хозяйственно ценные гены, поврежденные TEs (47). Рекультивирование *in vitro* семян отредактированной линии показало сохранность изменений на 7-й хромосоме, что свидетельствует о стабильности и наследуемости инактивированной делеции (48).

Исследования в андрогенезе *in vitro*. Гаплоидные технологии представляют часть методов культуры клеток (андрогенез *in vitro*) и направлены на создание гаплоидных растений или гомозиготных удвоенных гаплоидов (49, 50). У большинства видов для этой цели используется культура микроспор, из которых напрямую регенерируют растения (50). Регенеранты риса получают из пыльников через каллусообразование (51, 52), в процессе которого возможны мутации разного типа (51).

Известно, что в андрогенных каллусах риса сорта *Nipponbare* происходит активация мобильных элементов семейства *mPing* (MITE), которые могут быть одним из источников появления мутантов (53). Возникновение

мутаций, связанных с Tos17, описано в каллусах риса, полученных из соматических клеток (22). В регенерантах риса андрогенного происхождения из сорта Jiahua No.1 (subsp. *japonica*) продемонстрированы активные транспозиции еще одного MITE мобильного элемента — mGing (54). Н. Yang с соавт. (55) предполагают, что в подобных исследованиях транспозиционные события могли случиться в соматических клетках *in vitro*, из которых регенерировали гетерозиготные мутантные растения. Поскольку в андрогенезе *in vitro* возникновение гетерозиготных растений возможно разными путями (50, 56), для актуализации выводов о TEs активности необходима доказательная база происхождения регенерантов из клетки микроспоры (55).

На сорте риса Nipponbare проведено сравнительное изучение активности видоспецифичного транспозона nDaiZ (семейство hAT) на интактных растениях и регенерантах R<sub>0</sub>-R<sub>1</sub>, полученных в культуре тканей и андрогенезе *in vitro* (57). Активация мобильного элемента происходила исключительно в условиях *in vitro*. Частота транспозиций была выше в культуре тканей и составляла 29,31 %, в андрогенезе *in vitro* — 8,60 %. В обычных условиях происходил эпигенетический сайленсинг метилированием ДНК, в процессе культивирования тканей *in vitro* наблюдалось деметилирование (57).

Несмотря на то, что гаплоидные технологии используются для быстрого перевода гибридов в гомозиготное состояние и ускорения селекционного процесса (50, 52), предлагается индуцируемый транспозиционный мутагенез. В андрогенезе *in vitro* на 100 регенерантов удалось получить шесть гомозиготных мутантов с синтетическим транспозоном СОКС, правда, без фенотипических проявлений (55). Такие мутанты могут использоваться в селекционной работе в качестве исходного материала при должной полевой оценке.

Широкомасштабные исследования мобильных элементов в андрогенезе *in vitro* *O. sativa* в научной литературе нам не встречались. Между тем предсказать их поведение отчасти возможно. Известно, что гибридизационные события увеличивают гетерозиготность и ведут к активации TEs (58). Следовательно, гомозиготные удвоенные гаплоиды, вероятно, будут характеризоваться меньшей активностью TEs. Транспозоны андрогенных регенерантов менее активны даже в сравнении с культурой соматических тканей *in vitro* (57). Гаплоидные растения, будучи носителями одинарного набора хромосом, также не могут позволить себе активных перемещений мобильных элементов в геноме. В противном случае последствия для гаплоидных индивидуумов будут губительными. В андрогенезе *in vitro* отмечается большая доля (около 15-20 %) нежизнеспособных зеленых регенерантов, погибающих на стадии укоренения в условиях *ex vitro* или несколько позже (59). Считается, что они несут летальные и полуметалетальные мутации (60), вполне возможно вызванные активацией TEs. Большая доля альбинизма в андрогенезе *in vitro* (от 5 до 100 % регенерантов) ограничивает общий выход продуктивных растений (51, 52). Природа мутаций нежизнеспособных и хлорофилл-дефектных растений глубоко не изучалась. Именно такие растения в первую очередь могут стать источником информации о поведении мобильных элементов у гаплоидных генотипов. Поиск активных мобильных элементов затруднен и трудно прогнозируем. Обнаруженные у риса транспозиции выявлены на диплоидных растениях (20). Малочисленность исследований TEs *O. sativa* в андрогенезе *in vitro* в эру биотехнологий и наличие полностью секвенированного генома вида скорее свидетельствуют о транспозиционном спокойствии гаплоидов и удвоенных гаплоидов риса.

Итак, на заре генетики были сформированы представления о спонтанном и индуцированном мутагенезе. Индуцированные мутации можно

получить, воздействуя ограниченным набором физических или химических мутагенов, что успешно использовалось в селекционной практике. Позднее список мутагенов значительно расширился. В настоящее время очевидно, что любой биотический или абиотический стрессовый фактор может вызвать активацию мобильных элементов, что ведет к изменению генотипа. Для пребридинга культуры необходимо большое разнообразие растений, из которых в конечном счете будет отобран сорт. Это разнообразие можно получить за счет транспозиций. Исследования *Oryza sativa* продемонстрировали, что мутации, вызванные мобильными элементами, часто положительные. Селекция неизбежно воспользуется возможностями мобильных элементов, которые участвуют в перестройке генома растений с агрономическими позитивными отклонениями, наследуемыми в поколениях. Проблема состоит лишь в том, чтобы научиться получать направленные изменения в фенотипе риса, используя транспозиции, для повышения продуктивности растений и качества зерна. Сейчас появились возможности для обратной коррекции генов, поврежденных мобильными элементами, с помощью геномного редактирования. Стал возможным молекулярно-генетический контроль стрессовой толерантности *O. sativa* на основе мобильного элемента Tos17. В целом, знания о мобильных генетических элементах и вызываемых ими изменениях уже начали приносить первые результаты, связанные с повышением продуктивности модельного объекта *O. sativa*, и могут стать основой для изучения мобилома множества сельскохозяйственных культур.

*Автор выражает глубокую признательность академику РАН Ю.Н. Журавлеву за идею обобщения информации о мобильных элементах риса.*

ФГБНУ ФНЦ агробιοтехнологий Дальнего Востока  
им. А.К. Чайки,  
692524 Россия, Приморский край, г. Уссурийск, пос. Тимирязевский,  
ул. Воложенина, 30,  
e-mail: ilyushkoiris@mail.ru ✉

Поступила в редакцию  
14 июля 2025 года  
Принята к публикации  
2 сентября 2025 года

*Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2026, V. 61, № 1, pp. 57-71

## *Oryza sativa* L. TRANSPOSABLE ELEMENTS (review)

M.V. Ilyushko ✉

Chaika Federal Scientific Center of Agricultural Biotechnology of the Far East, 30, ul. Volozhenina, pos. Timiryazevskii, Ussuriysk, Primorskiy Krai, 692524 Russia, e-mail ilyushkoiris@mail.ru (✉ corresponding author)

ORCID:

Ilyushko M.V. [orcid.org/0000-0001-7042-8641](https://orcid.org/0000-0001-7042-8641)

The author declares no conflict of interests

Acknowledgements:

The author expresses deep gratitude to RAS Academician Yu.N. Zhuravlev for the idea of generalizing information on rice mobile elements.

Final revision received July 14, 2025

doi: 10.15389/agrobiol.2026.1.57eng

Accepted September 02, 2025

### Abstract

It is expected that global environmental changes in the next 50-70 years will lead to the creation of a qualitatively new habitat for many organisms, affecting agrocenoses, due to which the adaptation of agricultural crops to climate change becomes a complex breeding task. Rice *Oryza sativa* L. is one of the leading crops in world agriculture and a model biological object (N. Kurata et al., 2022). The action of mobile elements or transposons (TEs), increasing the variability of domesticated species, contributes to phenotypic diversity and the effectiveness of artificial selection (V.I. Glazko et al., 2022). The presented review systematizes knowledge about mobile elements of rice and their applicability in plant breeding. The paper provides a characteristic of TEs inherent in the genus *Oryza* L. and the cultivated species *O. sativa* (A.F. Tufan et al., 2020; S.Y. Jiang et al., 2013). The mobile elements contribution to the evolution of the genus is considered. It was revealed that LTR retrotrans-

posons, being the main components of the *Oryza* genomes, are distributed primarily during polyploidization, affecting their size regardless of the subgenome type. In particular, Gypsy superfamily retrotransposons significantly correlate with the genome size (A. Fornasiero et al., 2025). Polymorphism of mobile element insertions allowed to conclude that the rice subspecies *japonica* and *indica* and the *Aus/boro* group are polyphyletic in origin, in contrast to previous ideas about their monophyletic evolution based on data on the key domestication locus *Sh4* (shedding locus) (M. Carpentier et al., 2019). Using TEs, practical results were obtained to increase the productivity of *O. sativa* plants. Namely, three mutant forms with transpositions of Dasheng, mPing, Osr13, and RIRE2 near some genes, in particular, *OsSPCH2* and *OsCPS2*, were created by irradiating rice seeds with high-energy heavy ion beams. As a result, the size and weight of seeds increased, and the period before plant flowering decreased (X. Wen et al., 2023). A number of studies have identified genes whose activation by TEs does not lead to phenotypic changes or leads to undesirable consequences for economically valuable traits (R. Akakpo et al., 2020; X. Wen et al., 2023). Mutations caused by transposition activity are inherited in a generations number up to M<sub>5</sub> (M. Komatsu et al., 2003). The copy number of mobile elements plays a decisive role in the manifestation of agronomically important traits. When comparing two near-isogenic rice lines with one and three copies of HUO, a decrease in panicle productivity (seeds number and weight) and resistance to bacterial blight (*Xanthomonas oryzae*) was proven in the three-copy line (Y. Peng et al., 2019). It is proposed to detect *O. sativa* stress tolerance using IRAP markers of Tos17 mobility. Using the CRISPR/Cas9 technology *in vitro* culture, a rice regenerant with a target mutation causing deletion of the Tos17 retrotransposon on the seventh chromosome was obtained, which opens up prospects for genomic editing of economically valuable genes damaged by TEs (H. Saika et al., 2019; Y. Luo et al., 2020). Thus, in the recent period, ways of practical application of knowledge about mobile genetic elements in crop breeding have been shown on *O. sativa* rice. Expanding the methods for prebreeding and combining it with existing capabilities will allow breeding to respond more flexibly to a dynamically changing climate.

Keywords: *Oryza sativa*, transposable elements, rice evolution, *in vitro* cell culture, breeding.

## REFERENCES

1. Glazko V.I., Kosovskiy G.Y., Glazko T.T. The sources of genome variability as domestication drivers (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2022, 57(5): 832-851 (doi: 10.15389/agrobiology.2022.5.832rus).
2. Ramakrishnan M., Papolu P.K., Mullasserri S., Zhou M., Sharma A., Ahmad Z., Satheesh V., Kalendar R., Qiang Wei Q. The role of LTR retrotransposons in plant genetic engineering: how to cnytol their transposition in the genome. *Plant Cell Reports*, 2023, 42: 3-15 (doi: 10.1007/s00299-022-02945-z).
3. Vaschetto L.M. The role of transposable elements in plant development. In: *Epigenetics in crop improvement*. Springer, Cham, 2024: 75-87 (doi: 10.1007/978-3-031-73176-1\_6).
4. Pirogov S.A., Maksimenko O.G., Georgiev P.G. Transposable elements in the evolution of gene regulatory networks. *Russ. J. Genet.*, 2019, 55(1): 24-34 (doi: 10.1134/S1022795419010113).
5. Komatsu M., Shimamoto K., Kyoizuka J. Two-step regulation and continuous retrotransposition of the rice LINE-type retrotransposon Karma. *Plant Cell*, 2003, 15: 1934-1944 (doi: 10.1105/tpc.011809).
6. Baidouri M., Panaod O. Comparative genomic paleontology across plant kingdom reveals the dynamics of TE-driven genome evolution. *Genome Biology and Evolution*, 2013, 5(5): 954-965 (doi: 10.1093/gbe/evt025).
7. Orozco-Arias S., Isaza G., Guyot R. Retrotransposons in plant genomes: structure, identification, and classification through bioinformatics and machine learning. *International Journal of Molecular Sciences*, 2019, 20(15): 1-31 (doi: 10.3390/ijms20153837).
8. Kurata N., Nonomura K., Harushima Y. Rice genome organization: the centromere and genome interactions. *Annals of Botany*, 2002, 90: 427-435 (doi: 10.1093/aob/mcf218).
9. Finatto T., de Oliveira A.C., Chaparro C., Maia L.C., Farias D.R., Woyann L.G., Mistura C.C., Soares-Bresolin A.P., Llauro C., Panaud O., Picault N. Abiotic stress and genome dynamics: specific genes and transposable elements response to iron excess in rice. *Rice*, 2015, 8: 13 (doi: 10.1186/s12284-015-0045-6).
10. Carpentier M., Manfroi E., Wei F., Wu H., Lasserre E., Llauro C., Debladis E., Akakpo R., Hsing Y., Panaud O. Retrotranspositional landscape of Asian rice revealed by 3000 genomes. *Nature Communications*, 2019, 10: 24 (doi: 10.1038/s41467-018-07974-5).
11. Tufan A.F., Ibisoglu M.S., Yilmaz S., Gozukirmizi N. Investigation of rice (*Oryza sativa* L.) retrotransposons in different taxa. *Genet. Resour. Crop Evol.*, 2020, 67: 1473-1479 (doi: 10.1007/s10722-020-00919-2).
12. Jiang S.Y., Ramachandran S. Genome-wide survey and comparative analysis of LTR retrotransposons and their captured genes in rice and sorghum. *PLoS ONE*, 2013, 8(7): e71118 (doi: 10.1371/journal.pone.0071118).

- 10.1371/journal.pone.0071118).
13. Akakpo R., Carpentier M., Hsing Y.I., Panaud O. The impact of transposable elements on the structure, evolution and function of the rice genome. *New Phytologist*, 2020, 226: 44-49 (doi: 10.1111/nph.16356).
  14. Birchler J.A., Gao Z., Han F. Plant centromeres. In: *Plant cytogenetics, plantgenetics and genomics: crop and models*, vol. 4. H.W. Bass, J.A. Birchler (eds.). Springer, New York, NY, 2012: 133-142 (doi: 10.1007/978-0-387-70869-0\_6).
  15. Zhang A., Zhang W. Characterization of transposon-derived accessible chromatin regions in rice (*Oryza sativa*). *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23: 8947 (doi: 10.3390/ijms23168947).
  16. Liu Z., Wang T., Wang L., Zhao H., Yue E., Yan Y., Irshad F., Zhou L., Duan M.H., Xu J.H.. RTRIP: a comprehensive profile of transposon insertion polymorphisms in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 2020, 18(12): 2379-2381 (doi: 10.1111/pbi.13425).
  17. Phillips A.L., Ferguson S., Watson-Haigh N.S., Jones A.W., Borevitz J.O., Burton R.A., Atwell B.J.. The first long-read nuclear genome assembly of *Oryza australiensis*, a wild rice from northern Australia. *Scientific Reports*, 2022, 12: 10823 (doi: 10.1038/s41598-022-14893-5).
  18. Dai S.f., Zhu X.g., Hutang G.r., Li J.y., Tian J.q., Jiang X.h., Zhang D., Gao L.z. Genome size variation and evolution driven by transposable elements in the genus *Oryza*. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 921937 (doi: 10.3389/fpls.2022.921937).
  19. Vitte C., Panaud O., Quesneville H. LTR retrotransposons in rice (*Oryza sativa* L.): recent burst amplifications followed by rapid DNA loss. *BMC Genomics*, 2007, 8: 218 (doi: 10.1186/1471-2164-8-218).
  20. Picault N., Chaparro C., Piegu B., Stenger W., Formey D., Llauro C., Descombin J., Sabot F., Lasserre E., Meynard D., Guiderdoni E., Panaud O. Identification of an active LTR retrotransposon in rice. *The Plant Journal*, 2009, 58(5): 754-765 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2009.03813.x).
  21. Sabot F. *Tos17* rice element: incomplete but effective. *Mobile DNA*, 2014, 5: 10 (doi: 10.1186/1759-8753-5-10).
  22. Hirochika H. Contribution of the *Tos17* retrotransposon to rice functional genomics. *Current Opinion in Plant Biology*, 2001, 4(2): 118-122 (doi: 10.1016/S1369-5266(00)00146-1).
  23. Lanciano S., Carpentier M.S., Liauro C., Jobet E., Robakowska-Hyzorek D., Lasserre E., Ghesquière A., Panaud O., Mirouze M. Sequencing the extrachromosomal circular mobilome reveals retrotransposon activity in plants. *PLOS Genetics*, 2017, 13(2): e1006630 (doi: 10.1371/journal.pgen.1006630).
  24. Zuccolo A., Sebastian A., Talag J., Yu Y., Kim H., Collura K., Kudrna D., Wing R.A. Transposable element distribution, abundance and role in genome size variation in the genus *Oryza*. *BMC Evolutionary Biology*, 2007, 7: 152 (doi: 10.1186/1471-2148-7-152).
  25. Stein J.C., Yu Y., Copetti D., Zwicky D., Zhang L., Zhang C., Chougule K., Gao D., Iwata A., Goicoechea J.L., Wei S., Wang J., Liao Y., Wang M., Jacquemin L., Becker C., Kudrna D., Zhang J., Londono C.E.M., Song X., Lee S., Sanchez P., Zuccolo A., Ammiraju J.S.S., Talag J., Danowitz A., Rivera L., Gschwend A.R., Noutsos C., Wu C.c., Kao S.m., Zeng J.w., Wei F.j., Zhao Q., Feng Q., Baidouri M.E., Carpentier M.C., Lasserre E., Cooke R., Farias D.R., Maia L.C., Santos R.S., Nyberg K.G., McNally K.L., Mauleon R., Alexandrov N., Schutz J., Flowers D., Fan C., Weigel D., Jena K.K., Wicker T., Chen M., Han B., Henry R., Hsing Y.i.C., Kurata N., Oliveira A.C., Panaud O., Jackson S.A., Machado C.A., Sanderson M.J., Long M., Ware D., Wing R.A. Genome of 13 domesticated and wild rice relatives highlight genetic conservation, turnover and innovation across the genus *Oryza*. *Nature Genetics*, 2018, 50: 285-296 (doi: 10.1038/s41588-018-0040-0).
  26. Fornasiero A., Feng T., Al-Bader N., Alsantely A., Mussurova S., Hoang N.V., Misra G., Zhou Y., Fabbian L., Mohammed N., Serna L.R., Timma M., Llaca V., Parakkal P., Kudrna D., Copetti D., Rajasekar S., Lee S., Talag J., Sobel-Sorenson C., Carpentier M.C., Panaud O., McNally K.L., Zhang J., Zuccolo A., Schranz M.E., Wing R.A. *Oryza* genome evolution through a tetraploid lens. *Nature Genetics*, 2025, 57: 1287-1297 (doi: 10.1038/s41588-025-02183-5).
  27. Rodionov A.V. Euployploidy as a mode in plant speciation. *Russ. J. Genet.*, 2023, 59(5): 419-431 (doi: 10.1134/S1022795423050113).
  28. Tsujimura Y., Sugiyama S., Otsuka K., Htun T.M., Numaguchi K., Castillo C., Akagi T., Ishii T., Ishikawa R. Detection of a novel locus involved in non-seed-shattering behavior of Japonica rice cultivar, *Oryza sativa* "Nipponbare". *Theoretical and Applied Genetics*, 2019, 132: 2615-2623 (doi: 10.1007/s00122-019-03376-3).
  29. Wu H., He Q., Wang Q. Advances in rice seed shattering. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(10): 8889 (doi: 10.3390/ijms24108889).
  30. Ma J., Devos K.M., Bennetzen J. Analyses of LTR-retrotransposon structure reveal recent and rapid genomic DNA loss in rice. *Genome Research*, 2004, 14: 860-869 (doi: 10.1101/gr.1466204).
  31. Peng Y., Zhang Y., Gui Y., An D., Liu J., Xu X., Li Q., Wang J., Wang W., Shi C., Fan L., Lu B., Deng Y., Teng S., He Z. Elimination of a retrotransposon for quenching genome instability in modern rice. *Molecular Plant*, 2019, 12(10): 1395-1407 (doi: 10.1016/j.molp.2019.06.004).
  32. Liu S., Bao Y., Deng H., Liu G., Han Y., Wu Y., Zhang T., Chen C. The methylation inhibitor

- 5-Aza-2'-deoxycytidine induces genome-wide hypomethylation in rice. *Rice*, 2022, 15: 35 (doi: 10.1186/s12284-022-00580-6).
33. Jalil S., Ali Q., Khan A.U., Nazir M.M., Ali S., Zulfikar F., Javed M.A., Jin X. Molecular and biochemical characterization of rice developed through conventional integration of *nDart1-0* transposon gene. *Scientific Reports*, 2023, 13: 8139 (doi: 10.1038/s41598-023-35095-7).
  34. Meric S., Ayan A., Gunduz B., Ozpirincci C., Celik O., Atak C. Investigation of *Tos17* LTR retrotransposon movements in rice (*Oryza sativa* L.) under nickel and boron stress. *Cereal Research Communications*, 2024, 52: 1299-1312 (doi: 10.1007/s42976-023-00486-z).
  35. Yasuda K., Ito M., Sugita T., Tsukiyama T., Saito H., Naito K., Teraishi M., Tanisaka T., Okumoto Y. Utilization of transposable element *mPing* as a novel genetic tool for modification of the stress response in rice. *Mol. Breeding*, 2013, 32: 505-516 (doi: 10.1007/s11032-013-9885-1).
  36. Zhao Y., Wu L., Fu Q., Wang D., Li J., Yao B., Yu S., Jiang L., Qian J., Zhou X., Han L., Zhao S., Ma C., Zhang Y., Luo C., Dong Q., Li S., Zhang L., Jiang X., Li Y., Luo H., Li K., Yang J., Luo Q., Li L., Peng S., Huang H., Zuo Z., Liu C., Wang L., Li C., He X., Friml J., Du Y. *INDITTO2* transposon conveys auxin-mediated *DRO1* transcription for rice drought avoidance. *Plant Cell Environ.*, 2021, 44(6): 1846-1857 (doi: 10.1111/pce.14029).
  37. Zhou R., Sanz-Jimenez P., Zhu X.T., Feng J.W., Shao L., Song J.M., Chen L.L. Analysis of rice transcriptome reveals the LncRNA/CircRNA regulation in tissue development. *Rice*, 2021, 14: 14 (doi: 10.1186/s12284-021-00455-2).
  38. Wen X., Li J., Yang F., Zhang X., Li Y. Exploring the effect of high-energy heavy ion beam on rice genome: transposon activation. *Genes*, 2023, 14(12): 2178 (doi: 10.3390/genes14122178).
  39. Ceccarelli S., Grando S. Evolutionary plant breeding as a response to the complexity of climate change. *Science*, 2020, 23(12) (doi: 10.1016/j.isci.2020.101815).
  40. Zeng D., Cui J., Yin Y., Dai C., Yu W., Zhao H., Guan S., Chen D., Sun Y., Lu W. Study on generation genetic mechanism of space mutagenesis in rice based on multi-omics. *Rice Science*, 2025, 32(3): 400-425 (doi: 10.1016/j.rsci.2025.03.001).
  41. Azman A.S., Mhiri C., Grandbastien M.A., Tam S.M. Transposable elements and the detection of somaclonal variation in plant tissue culture: a review. *Malaysian Applied Biology*, 2014, 43(1): 1-12.
  42. Sabot F., Picault N., Baidouri M., Llauro C., Chaparro C., Piegu B., Roulin A., Guiderdoni E., Delabastide M., McCombie R., Panaud O. Transpositional landscape of the rice genome revealed by paired-end mapping of high-throughput re-sequencing data. *The Plant Journal*, 2011, 66(2): 241-246 (doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04492.x).
  43. Cho J., Benoit M., Catoni M., Drost H., Brestovitsky A., Oosterbeek M., Paszkowski J. Sensitive detection of pre-integration intermediates of LTR retrotransposons in crop plants. *Nature Plants*, 2019, 5(1): 26-33 (doi: 10.1038/s41477-018-0320-9).
  44. Koo H., Kim S., Park H.S., Lee S.J., Paek N.C., Cho J., Yang T.J. Amplification of LTRs of extrachromosomal linear DNAs (ALE-seq) identifies two active *Oryza* LTR retrotransposons in the rice cultivar Dongjin. *Mobile DNA*, 2022, 13: 18 (doi: 10.1186/s13100-022-00274-2).
  45. Jun K.M., Kim J.S., Chae S., Paek Y., Lee G., Chung J., Kim Y., Nahm B. Development of *Tos17* insertion mutants from Korean cultivars "Ilmibyeo" and "Baegjinju1ho" (*Oryza sativa* L.). *Appl. Biol. Chem.*, 2019, 62: 31 (doi: 10.1186/s13765-019-0439-z).
  46. Miyao A., Nakagome M., Ohnuma T., Yamagata H., Kanamori H., Katayose Y., Takahashi A., Matsumoto T., Hirochika H. Molecular spectrum of somaclonal variation in regenerated rice revealed by whole-genome sequencing. *Plant and Cell Physiology*, 2012, 53(1): 256-264 (doi: 10.1093/pcp/pcr172).
  47. Saika H., Mori A., Endo M., Toki S. Targeted deletion of rice retrotransposon *Tos17* via CGISPR/Cas9. *Plant Cell Reports*, 2019, 38: 455-458 (doi: 10.1007/s00299-018-2357-7).
  48. Luo Y., Tian D., Teo J.C.Y., Ong K.H., Yin Z. Inactivation of retrotransposon *Tos17<sup>Chr.7</sup>* in rice cultivar Nipponbare through CRISPR/Cas9-mediated gene editing. *Plant Biotechnology*, 2020, 37(1): 69-75 (doi: 10.5511/plantbiotechnology.20.0123a).
  49. Ahmadi B., Ebrahimzadeh H. In vitro androgenesis: spontaneous vs. artificial genome doubling and characterization of regenerants. *Plant Cell Reports*, 2020, 39: 299-316 (doi: 10.1007/s00299-020-02509-z).
  50. Segui-Simarro J.M., Jacquier N.M.A., Widiez T. Overview of in vitro and in vivo doubled haploid technologies. In: *Doubled haploid technology. Methods in Molecular Biology*, vol. 2287. J.M. Segui-Simarro (ed.). Humana, New York, NY, 2021; 1: 3-22 (doi: 10.1007/978-1-0716-1315-3\_1).
  51. Mishra R., Rao G.J.N. In-vitro androgenesis in rice: advantages, constraint and future prospects. *Rice Science*, 2016, 23(2): 57-68 (doi: 10.1016/j.rsci.2016.02.001).
  52. Sarao N.K., Gosal S.S. In vitro androgenesis accelerated breeding in rice In: *Biotechnologies of crop improvement*, vol. 1 /S.S. Gosal, S.H. Wani (eds.). Springer, Cham, 2018: 407-435 (doi: 10.1007/978-3-319-78283-6\_12).
  53. Kikuchi K., Terauchi K., Wada M., Hirano H.-Y. The plant MITE *mPing* is mobilized in anther culture. *Nature*, 2003: 421: 167-170 (doi: 10.1038/nature01218).
  54. Dong H.T., Zhang L., Zheng K.L., Yao H.G., Chen J., Yu F.C., Yu X.X., Mao B.Z., Zhao D., Yao J., Li D.B. A Gaijin-like miniature inverted repeat transposable element is mobilized in

- rice during cell differentiation. *BMC Genomics*, 2012, 13: 135 (doi: 10.1186/1471-2164-13-135).
55. Yang H.C., Charng Y.C. Application of an inducible transposon with anther culture in generation of di-haploid homologous mutants. *Botanical Studies*, 2014, 55: 27 (doi: 10.1186/1999-3110-55-27).
  56. Palanisamy D., Marappan S., Ponnuswamy R.D. Mahalingam P.S., Bohar R., Vaidyanathan S. Accelerating hybrid rice breeding through the adoption of doubled haploid technology for R-line development. *Biologia*, 2019, 74(35): 1259-1269 (doi: 10.2478/s11756-019-00300-4).
  57. Huang J., Zhang K., Shen Y., Huang Z., Li M., Tang D., Gu M., Cheng Z. Identification of a high frequency transposon induced by tissue culture, *nDaiZ*, a member of the *hAT* family in rice. *Genomics*, 2009, 93(3): 274-281 (doi: 10.1016/j.ygeno.2008.11.007).
  58. Chelomina G.N. *Biota i sreda prirodnykh territoriy*, 2024, 12(1): 56-77 (doi: 10.25221/2782-1978\_2024\_1\_4) (in Russ.).
  59. Ilyushko M.V., Guchenko S.S. Creation of doubled haploids of *Oryza sativa* L. with the *Pi-b* gene of rice blast resistance in the Russian Far East. *Russian Agricultural Sciences*, 2025, 51(3): 499-504 (doi: 10.3103/S1068367425701009).
  60. Goncharova J.K. Selective elimination of alleles in rice anther culture. *Russ. J. Genet.*, 2013, 49(2): 170-177 (doi: 10.1134/S102279541210002X).