

doi 10.18699/vjgb-25-08

## Разнообразие нута, обусловленное полиморфизмом вставок транспозонов

В.А. Станин<sup>1</sup>, М.А. Дук <sup>1, 2</sup>, А.А. Канапин <sup>1</sup>, А.А. Самсонова <sup>1</sup>, С.Ю. Суркова<sup>1</sup>, М.Г. Самсонова <sup>1</sup> 

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Физико-технический институт им. А.Ф. Иоффе Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

 m.g.samsonova@gmail.com

**Аннотация.** Нут – важная зернобобовая культура, которая используется народонаселением разных частей света в пищу в силу высокой ценности. Применение омиксных технологий позволило охарактеризовать генетическое разнообразие нута, обусловленное однонуклеотидными полиморфизмами, тогда как структурные варианты и инсерции транспозонов выпали из поля зрения исследователей. Поэтому характеристика состава мобилома индивидуальных сортов нута и оценка его влияния на фенотипическую изменчивость и адаптацию актуальны. В фокусе нашего внимания были староместные сорта, собранные до «зеленой революции», поскольку они служат ценным источником видового разнообразия и могут быть использованы для расширения генетической базы современных сортов. Проанализировав 190 геномов нута, мы обнаружили 42 324 сайта инсерции транспозонов 83 семейств. Большинство инсерций (67 %) вызвано мобилизацией ретротранспозонов. Из ДНК-транспозонов наибольшее число инсерций найдено для суперсемейств *MuDR*, *PIF*, *hAT*, *CMC* и *TcMar*. Продемонстрирована неравномерность распределения сайтов инсерции вдоль хромосом. Анализ локализации сайтов инсерции транспозонов относительно генов показал, что наибольшее количество вставок у всех суперсемейств транспозонов приходится на интроны, наименьшее – на экзоны. Мы также показали, что сайты встройки транспозонов, которые до недавнего времени находились вне поля зрения популяционной геномики, являются важным фактором, диверсифицирующим фенотипы, что позволяет использовать их в полногеномном поиске ассоциаций в качестве маркеров наряду с однонуклеотидными полиморфизмами. Сравнительный анализ мобиломов сортов из разных географических регионов выявил существенное отличие эфиопских образцов от образцов других групп, собранных в Индии, Узбекистане, Турции, Средиземноморье, на юге России и в Ливане. Совокупность полученных нами данных и результатов – ценный ресурс, который может быть использован в качестве отправной точки для селекции улучшенных сортов нута, адаптированных к различным климатическим условиям.






**Ключевые слова:** нут; транспозоны; полиморфизм; староместные сорта; GWAS; адаптация.

**Для цитирования:** Станин В.А., Дук М.А., Канапин А.А., Самсонова А.А., Суркова С.Ю., Самсонова М.Г. Разнообразие нута, обусловленное полиморфизмом вставок транспозонов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(1):61-71. doi 10.18699/vjgb-25-08

**Финансирование.** Работа поддержана грантом РНФ 22-46-02004.

**Благодарности.** Авторы выражают благодарность Суперкомпьютерному центру Санкт-Петербургского политехнического университета Петра Великого (scc.spbstu.ru) за предоставление отличных вычислительных ресурсов и поддержку данного проекта.

## Chickpea diversity driven by transposon insertion polymorphism

V.A. Stanin<sup>1</sup>, M.A. Duk <sup>1, 2</sup>, A.A. Kanapin <sup>1</sup>, A.A. Samsonova <sup>1</sup>, S.Yu. Surkova<sup>1</sup>, M.G. Samsonova <sup>1</sup> 

<sup>1</sup> Peter the Great St. Petersburg Polytechnic University, St. Petersburg, Russia

<sup>2</sup> Ioffe Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

 m.g.samsonova@gmail.com

**Abstract.** Chickpea is the second most important legume crop, which is used as a food by people in different parts of the world due to its high nutritive value. Omics technologies have revolutionized the characterization of chickpea genetic diversity by considering single-nucleotide polymorphisms, while structural variants and transposons have been overlooked. The specific contribution of transposons to the phenotypic diversification of crop species is still poorly documented, therefore its characterization is important. We focused on landraces collected before the “green revolution”, as they are a valuable source of species diversity and can be used to broaden the genetic base of modern cultivars. Analyzing 190 chickpea genomes, we found 42,324 new transposon insertion sites from 83 families and showed that such sites are highly polymorphic. Most insertions were caused by mobilization of retrotransposons (67 % of insertions); among DNA transposons, the highest number of insertions was found for the superfamilies *MuDR*, *PIF*, *hAT*, *CMC*, and *TcMar*. We also demonstrated an uneven distribution of insertion sites along chromosomes. Analysis of the localization of transposon insertion sites relative to genes and their structural elements has shown that the largest number of insertions in all transposon superfamilies falls on introns and the smallest, on exons. We also showed that transposon

insertion sites, which until recently have been overlooked by population genomics, are an important factor that diversifies phenotypes and can be used in GWAS as markers replacing SNPs. Comparative analysis of landraces collected in different geographic regions showed that the Ethiopian accessions have many unique transposon insertion sites. Our results highlight the unique role of transposon mobilization in chickpea diversification and have important implications for breeding improved chickpea varieties adapted to global climate change.

**Key words:** chickpea; transposons; polymorphism; landraces; GWAS; adaptation.

**For citation:** Stanin V.A., Duk M.A., Kanapin A.A., Samsonova A.A., Surkova S.Yu., Samsonova M.G. Chickpea diversity driven by transposon insertion polymorphism. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov J Genet Breed.* 2025;29(1): 61-71. doi 10.18699/vjgb-25-08

## Введение

Нут – одна из важнейших продовольственных бобовых культур, выращиваемых во многих частях света, включая Азию, Африку, Северную и Южную Америку и Европу. На его долю приходится 15 % мирового урожая бобовых (Abbo et al., 2003; Jain et al., 2013). Нут является важным компонентом рациона миллионов людей в мире, обеспечивая их белком, пищевыми волокнами, ненасыщенными жирными кислотами, витаминами, макро- и микроэлементами.

Выращивают нут в основном в засушливых и полузасушливых районах на бедных почвах (de la Peña, Pueyo, 2012). В этих регионах на продуктивность нута влияют различные абиотические стрессы, такие как нехватка воды, экстремальные температуры, короткий вегетационный период. Например, засуха снижает урожайность нута в мире на 50 %, а потери, вызванные экстремальными температурами, составляют до 20 % (Kaloki et al., 2019). При таком сценарии идентификация и/или создание высокопродуктивных генотипов является критически необходимой. Новые сорта нута должны быть устойчивы к изменению климата и адаптированы к меняющимся запросам потребителей, сельскохозяйственной практике и более широкому климатическому диапазону. Однако современные элитные сорта нута имеют небольшое генетическое разнообразие и не содержат полезных аллелей, связанных с устойчивостью к биотическим и абиотическим стрессам. Следовательно, для непрерывного производства новых сортов требуется более широкая генетическая база.

Ценным источником видового разнообразия сельскохозяйственных культур служат более примитивные староместные сорта, собранные до «зеленой революции». Их использование в селекции растений может привести к созданию устойчивых сортов со стабильными характеристиками в неблагоприятных условиях. В начале XX в. Н.И. Вавилов систематически собирал староместные сорта нута, которые в настоящее время хранятся во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) в Санкт-Петербурге, Россия. Эта коллекция была исследована для выявления ассоциаций между SNP и признаками с помощью однолокусного полногеномного поиска ассоциаций (Sokolkova et al., 2020).

Хотя применение омиксных технологий позволило провести масштабную характеристику зародышевой плазмы, наше понимание механизмов, лежащих в основе разнообразия нута, по-прежнему ограничено. Такая ситуация отчасти объясняется тем, что до недавнего времени по техническим причинам подобные исследования фокусировались на функциональной роли однонуклеотидных полиморфизмов и коротких вставок/делеций (Varshney et al.,

2019), тогда как более крупные структурные варианты могут составлять значительную часть межсортовых различий в последовательностях ДНК. Большинство структурных вариантов возникает в результате мобилизации транспозонов. Транспозоны составляют значительную часть генома растений (Quesneville, 2020; Mhiri et al., 2022), и их перемещение приводит к перестройке генома, эпигенетическому сайленсингу и перекоммутации генных сетей (Bourque et al., 2018). Более того, транспозоны распределены в геноме неслучайно и могут служить материалом для возникновения новых белок-кодирующих генов и некодирующих РНК (Pulido, Casacuberta, 2023).

Транспозоны представляют собой весьма гетерогенную группу, которую можно разделить на два основных класса в зависимости от способа транспозиции (Bourque et al., 2018; Quesneville, 2020). Транспозоны класса I (ретротранспозоны) распространяются через РНК-посредник, а их механизм транспозиции “copy-and-paste” приводит к удвоению копий элементов с каждым циклом транспозиции (Mhiri et al., 2022). В результате ретротранспозоны с длинными терминальными повторами (LTR) могут составлять до 80–90 % от общего содержания транспозонов и являются наиболее распространенными в геномах растений. Транспозоны класса II (ДНК-транспозоны) преимущественно мобилизуются по механизму “cut-and-paste”, что не приводит к увеличению числа копий транспозонов. Однако транспозоны типа *Helitron* и *MITE* могут достигать высокого числа копий в некоторых геномах.

Распространение и накопление транспозонов формируются под влиянием генетического дрейфа и отбора (Mhiri et al., 2022). Новые вставки обычно оказывают пагубное воздействие и удаляются из популяции. Также транспозоны могут подвергаться положительному отбору и способствовать адаптации (Niu et al., 2019). Пик транспозиций приходится на периоды стресса, что позволяет перестраивать и быстро диверсифицировать геномы (Schradler, Schmitz, 2019).

Хотя ассоциации транспозонов с многочисленными агрономическими признаками хорошо документированы (Catlin, Josephs, 2022), их вклад в фенотипическую вариабельность сельскохозяйственных культур остается малоизученным (Akakpo et al., 2020; Alioto et al., 2020). Здесь мы исследовали состав мобилома нута, изучив инсерции транспозонов в 190 геномах сортов нута из коллекции ВИР.

## Материал и методы

**Растительный материал.** В работе использовано 190 образцов нута из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР,

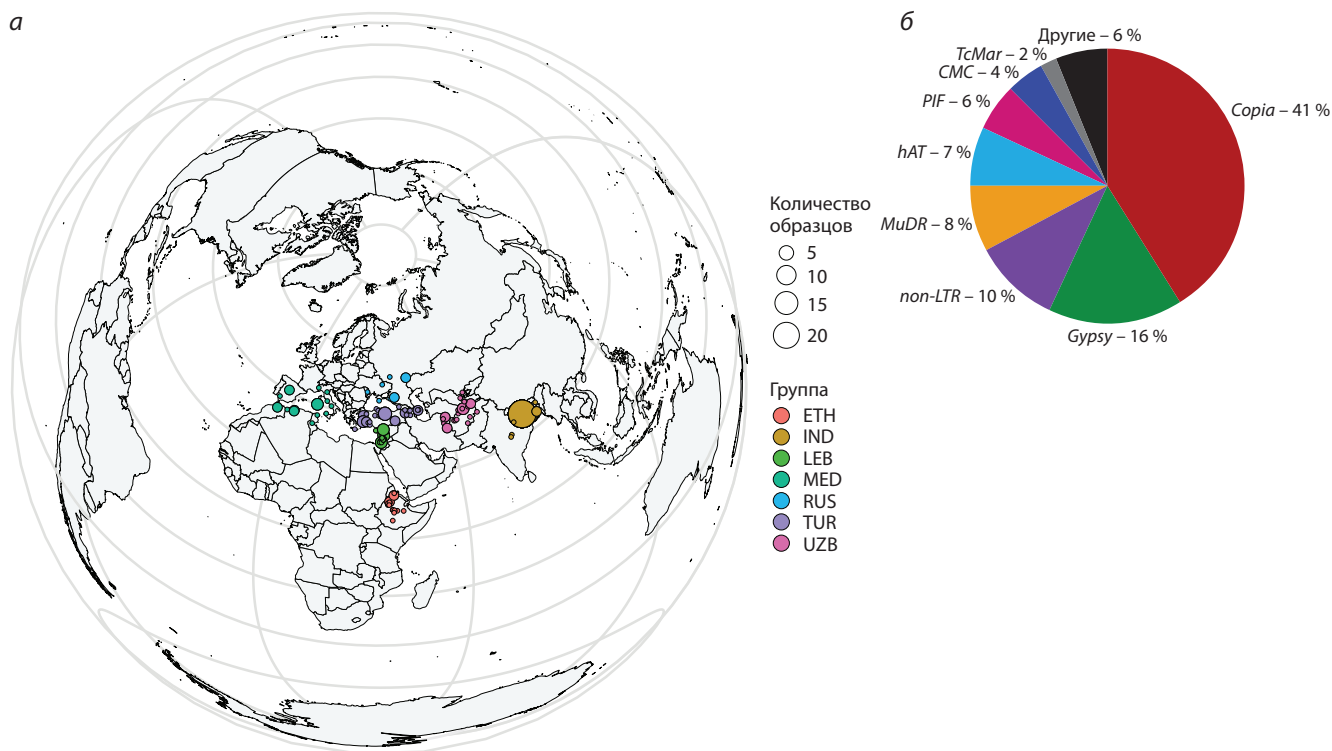


Рис. 1. Места сбора староместных образцов (а) и доля сайтов инсерции для наиболее представленных суперсемейств транспозонов (б).

Санкт-Петербург, Россия). Из них 22 образца были элитными сортами, а остальные образцы – староместными сортами, собранными Н.И. Вавиловым во время его экспедиций в 1920–1930-х гг. Исходя из географической близости мест сбора, староместные сорта были разнесены по семи группам: образцы, собранные в Средиземноморье (MED), Ливане (LEB), на юге России (RUS), в Турции (TUR), Узбекистане (UZB), Индии (IND) и Эфиопии (ETH) (рис. 1, а).

**Биоклиматические переменные.** Мы использовали координаты широты и долготы для регионов сбора сортов нута, чтобы получить значения девятнадцати биоклиматических переменных (Приложение, табл. S1)<sup>1</sup>. Биоклиматические переменные представляют собой годовые, сезонные и месячные средние и экстремальные значения температуры и осадков и широко используются в биогеографическом анализе, исследованиях изменения климата и экологическом моделировании. Данные были загружены из базы данных WorldClim версии 1.4 (Hijmans et al., 2005), которая содержит информацию о климатических условиях, зарегистрированных в период с 1960 по 1990 г. Значения переменных извлечены с помощью пакета ‘raster’ в R (<https://r-spatial.org/raster/>) с пространственным разрешением 30 угловых секунд, что соответствует примерно 1 км<sup>2</sup> на экваторе.

**Секвенирование ДНК и поиск вставок транспозонов.** Для выделения ДНК из собранных листьев использовали набор DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen, Джермантаун, Мэриленд, США). ДНК образцов секвенировали в Пе-

кинском институте геномики (BGI, Китай) по протоколу Illumina, генерируя парные чтения размером 150 п. н. Всего было получено 7700 Гбайт необработанных данных, включающих около 26 млрд чтений со средним 25-кратным покрытием, или около 37 Гбайт на образец. Чтения были обработаны и выровнены по референсной сборке генома нута ASM33114v1 (Varshney et al., 2013) с помощью программы bwa-mem с параметрами по умолчанию (Li H., Durbin, 2009). Поиск сайтов инсерции транспозонов и оценка их представленности выполнены программой PoPoolationTE2 (Kofler et al., 2011, 2016). Для работы PoPoolationTE2 необходимы чтения, откартированные на референсный геном с маскированными последовательностями транспозонов, и набор таких последовательностей. Последовательности транспозонов могут быть либо консенсусными последовательностями семейств (например, из RepBase), либо последовательностями, которые были маскированы в референсном геноме, либо тем и другим. При сопоставлении чтений с таким модифицированным геномом инсерции транспозонов приведут к появлению групп дискордантных концов парных фрагментов, где одно чтение сопоставляется с референсным геномом, а другое – с последовательностью транспозона, в то время как правильно сопоставленные парные фрагменты указывают на отсутствие инсерции. На основании положения сопоставленных концов парных фрагментов генерируется трек физических стопок (pile-up). Физические покрытия перекрывающихся парных концов суммируются, в результате чего получается трек физического покрытия, высота которого отражает количество парных концов, перекрывающихся с данной позицией. Сигнатуры вставок транс-

<sup>1</sup> Таблицы S1–S13 см. по адресу:

<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2025-29/appx3.xlsx>

позонов определяются методом скользящего окна, путем сканирования пиков в физическом покрытии, подтверждающих наличие вставки.

В PoPoolationTE2 реализованы два принципиально разных режима анализа. В режиме раздельного анализа (separate mode) каждый образец/популяция обрабатывается отдельно. Это аналогично запуску конвейера PoPoolationTE2 несколько раз, для каждого bam-файла отдельно. При совместном анализе (joint mode) физические треки pileup разных образцов объединяются и создается общий трек pileup. На этом совместном pileup-треке выявляются сигнатуры инсерций транспозонов. При идентификации сигнатуры инсерций с помощью утилиты identifySignatures использовался параметр минимального среднего физического покрытия, равный трем. Далее в separate-анализе сигнатуры фильтровались по максимальной частоте других транспозонов в этом сайте и максимальной частоте структурных вариантов (перестроек) в сайте. Оба параметра были установлены равными нулю. В joint-анализе фильтрация производилась только по максимальной частоте других транспозонов в данном сайте, равной 0.05. Валидация ключевых инсерций выполнена с помощью программы Integrative Genomics Viewer, которая делает возможной визуализацию выравнивания ридов в месте инсерции.

Поиск «горячих точек» инсерций транспозонов выполнен в программе PrimatR (<https://github.com/daewoo000/primatR>). Была использована функция hotspotter, которая сравнивает (внутри окна в 50 т. п. н.) распределения плотности случайно разбросанных по геному точек в количестве, равном числу транспозонов и плотностей расположения транспозонов, полученных из эксперимента. Чем выше значение плотности расположения транспозонов в данной области, тем более оно экстремально для распределения «случайных» плотностей, а значит, тем меньше значение  $p$ -уровня значимости. Горячие точки определялись по значению  $p$ -уровня значимости меньше  $1e-8$ .

**Анализ генетических данных.** Популяционную структуру данных оценивали с помощью программы ADMIXTURE v.1.3.0 (Alexander et al., 2009). Для сравнения групп применяли тест Манна–Уитни–Вилкоксона (Mann, Whitney, 1947).

**Полногеномный поиск ассоциаций.** Фенотипирование образцов нута проводилось на двух опытных станциях ВИР, на Кубани и в Астрахани, как описано ранее (Дук и др., 2024). Измеряли 12 фенологических и морфологических признаков: высоту растений (PH), высоту прикрепления первого боба (HFP), число ветвей первого порядка (NPB), число ветвей второго порядка (NSB), сухой вес растений с бобами (PWwP), вес бобов с одного растения (PoW), число бобов с одного растения (PoNP), массу 100 семян (100SW), размер листа (LS), дни от появления всходов до начала цветения (DFst), продолжительность цветения (DF), дни от появления всходов до полного созревания (Dmat) (табл. S2).

Фенотипические данные с двух опытных станций были квантильно нормированы. Анализ геномных ассоциаций проводили в программах FarmCPU, Blink, SUPER и MLMM пакета GAPIT3 для R с параметрами MAF =

= 0.05 и FDR = 0.9. Помимо этого, для поиска ассоциаций использовали также программу PiVmrMLM в режиме Single\_env с параметрами svpal = 0.01 (Li M. et al., 2022a, b). Модель PiVmrMLM была разработана для устранения методологических недостатков в выявлении всех типов взаимодействий между аллелями, генами и средой, а также для несмещенной оценки их генетических эффектов. Как мультилокусная MLM-модель, PiVmrMLM оценивает эффекты всех генов и эффекты всех взаимодействий одновременно. Однако PiVmrMLM менее сложна в вычислительном плане, так как расчет большого числа компонент дисперсии был заменен расчетом всего трех сжатых оценок. Кроме того, все эффекты в PiVmrMLM оцениваются в рамках одной мультилокусной модели с помощью алгоритма Байеса с максимизацией ожидания, а все ненулевые эффекты далее оцениваются с помощью теста отношения правдоподобия на наличие значимых ассоциаций. Все это теоретически гарантирует точное обнаружение районов вставок, несмещенную оценку их эффектов и делает PiVmrMLM хорошим выбором для выявления ассоциаций между маркерами, признаками и средой.

Информация о координатах генов-кандидатов, содержащих маркеры в генах или в 1-килобайтных фланкирующих областях, была получена из GFF-файла версии 1 Cicer\_arietinum\_GA\_v1.0.gene.gff, функциональное описание генов взято из базы данных Pulse Crop Database (<https://www.pulsedb.org/Analysis/1869759>).

## Результаты

### Состав мобилома нута

В референсном геноме нута аннотировано 105 семейств транспозонов (Varshney et al., 2013). Чтобы охарактеризовать новые инсерции транспозонов у индивидуальных сортов нута, мы проанализировали данные полногеномного секвенирования 190 сортов, представленных 22 культурными и 168 староместными сортами, которые в зависимости от места сбора образцов были разделены на семь групп (см. рис. 1). Всего нами идентифицировано 42324 новых сайта инсерции транспозонов, не представленных в референсном геноме, причем большинство сайтов были полиморфными и присутствовали во многих образцах.

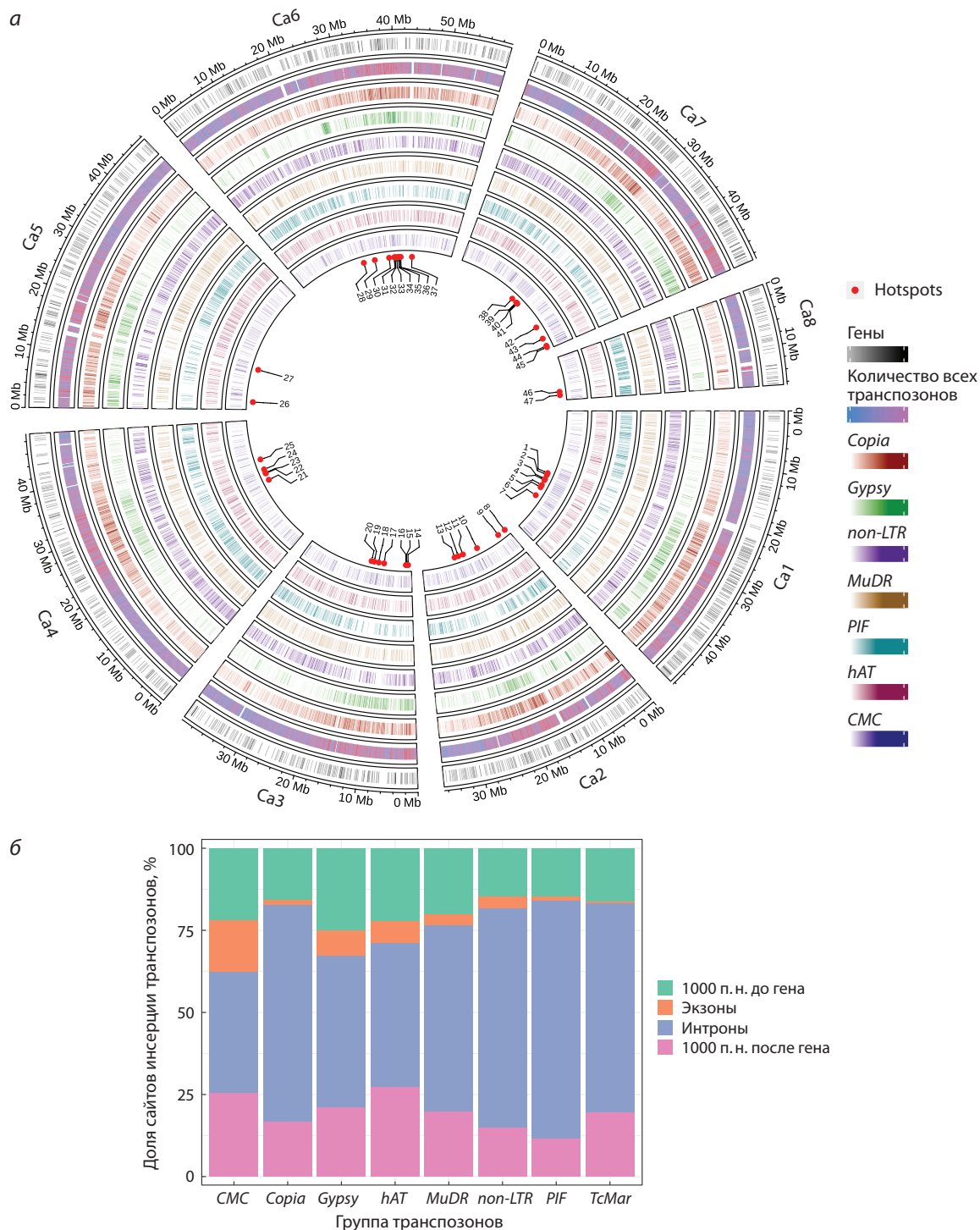
Транспозоны полиморфных сайтов инсерций принадлежат к 83 семействам и, по всей видимости, составляют большую часть мобилома нута. Большинство инсерций вызвано мобилизацией ретротранспозонов *Copia* (41 %) и *Gypsy* (16 %) (см. рис. 1, б; Приложение, рис. S1a)<sup>2</sup>, и 10 % приходится на вставки, обусловленные мобилизацией *non-LTR* ретротранспозонов. Пять групп семейств – *MuDR* (8 %), *PIF* (6 %), *hAT* (7 %), *CMC* (4 %) и *TcMar* (2 %) – вносят основной вклад в число вставок, обусловленных ДНК-транспозонами (рис. S1б–е, табл. S3).

Полиморфные сайты инсерции распределены неравномерно вдоль хромосом (рис. 2, а, табл. S4) и образуют 47 горячих точек, причем наименьшее число горячих точек обнаружено в хромосомах 5 и 8. Шестнадцать горячих точек содержат исключительно вставки ретротранспозо-

<sup>2</sup> Рис. S1–S4 см. по адресу:

<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2025-29/appx4.pdf>





**Рис. 2.** Визуализация распределения сайтов инсерции транспозонов наиболее широко представленных суперсемейств и генов с помощью программы Circos (а); распределение сайтов инсерции транспозонов относительно генов и их структурных элементов (б).

нов. Вставки ретротранспозона *Copia* наблюдали во всех точках, а вставки ДНК-транспозонов *hAT*, *MuDR*, *PIF* и *CMC* – у 60, 53, 23 и 47 % точек.

### Ландшафт мобилома нута

От 15 до 22 % сайтов инсерции элементов *Copia*, а также элементов суперсемейств *MuDR*, *CMC*, *hAT* находятся в генах или в пределах 1 т. п. н. – фланкирующих районов ге-

нов (см. рис. 2, б, табл. S5). У *non-LTR* ретротранспозонов такие вставки составляют примерно треть от общего числа (35.33 %), а у ДНК-транспозонов суперсемейств *TcMar* и *PIF* – половину от общего числа таких вставок (44.11 и 57.93 % соответственно) (см. табл. S5). Наибольшее количество вставок у всех суперсемейств транспозонов приходится на интроны (см. рис. 2, б), наименьшее – на экзоны. Самое большое превышение числа вставок в интронах

по сравнению с экзонными вставками наблюдалось для суперсемейств *Copia* и *PIF* (в 42 раза), наименьшее – для *Gypsy* (в 6 раз) и *СМС* (2.36 раза). У *TeMar* практически все геноспецифичные сайты инсерции попадают в интроны, а фланкирующие районы содержат в 30 раз меньше вставок по сравнению с интронами. Наибольшее превышение числа инсерций транспозонов во фланкирующих районах генов по сравнению с экзонами было замечено для элементов суперсемейств *Copia*, *MuDR* и *PIF* (в 10, 6 и 4 раза соответственно) (см. табл. S5).

### Полиморфизм сайтов инсерции транспозонов как новый источник фенотипической изменчивости

Чтобы более систематически оценить, являются ли полиморфные сайты инсерции потенциально важным источником фенотипической вариабельности, мы использовали их в качестве маркеров при поиске ассоциаций с агрономически важными признаками, оцененными на двух опытных станциях (ОС) ВИР – в Астрахани и на Кубани в 2022 г. (Дук и др., 2024). GWAS был проведен в пакете GAPIT3 для R и программой PIVmrMLM в режиме Single\_env отдельно для каждого признака, измеренного на каждой опытной станции.

При использовании пакета GAPIT3 было найдено 12 ассоциаций с тремя фенотипическими признаками: продолжительностью цветения, количеством дней между всходами и полным созреванием, высотой прикрепления первого боба, причем одна ассоциация между продолжительностью цветения и вставкой транспозона *RTE-BovB* в позиции Ca3\_23488685 была найдена двумя моделями (табл. S6). Сайты инсерции Ca3\_1499163 и Ca6\_24162635 транспозонов *Copia* и *RC Helitron*, ассоциированные с высотой прикрепления первого боба, локализируются в 5'-фланкирующих районах генов *Ca\_19414* и *Ca\_11043*. Эти гены кодируют рибосомный белок S29 и богатый белок позднего эмбриогенеза (late embryogenesis abundant protein) соответственно.

С помощью программы PIVmrMLM были найдены 84 ассоциации с данными Астраханской ОС и 114 ассоциаций с данными Кубанской ОС (табл. S7). Три сайта инсерции транспозонов оказались плейотропными, в частности сайт Ca3\_27767370 – встройка транспозона *PIF-Harbinger* в ген *Ca\_08130* (табл. S8). Эта инсерция была ассоциирована с весом бобов с одного растения на Кубанской ОС и днями от появления всходов до полного созревания на Астраханской ОС. 47 сайтов инсерции транспозонов попали в тело генов или находились в их окрестности размером 1 т. п. н. Однако в большинстве случаев данные гены кодировали белки с неизвестными функциями, и только 28 генов были функционально аннотированы (табл. S9). Интересным примером является ассоциация транспозона *hAT\_Charlie* в позиции Ca6\_31416746 со временем созревания (рис. 3, а). Этот транспозон локализуется перед геном *Ca\_15174*, кодирующим транскрипционный фактор семейства CCHC(Zn) (см. рис. 3, б). У люцерны *Medicago truncatula* делеция гена, кодирующего такой транскрипционный фактор, сильно уменьшает размер семян, длину стеблей и междоузлий (Radkova et al., 2019). У растений *Arabidopsis* транскрипционные факторы семейства CCHC(Zn) вовле-

чены в метаболизм РНК, элонгацию транскрипции, полиаденилирование, трансляцию, сплайсинг пре-мРНК, экспорт и деградацию РНК, биогенез микроРНК и рибосомальных РНК, посттранскрипционный сайленсинг генов. Встройка транспозона удлиняет время созревания бобов (Aceituno-Valenzuela et al., 2020) (см. рис. 3, в).

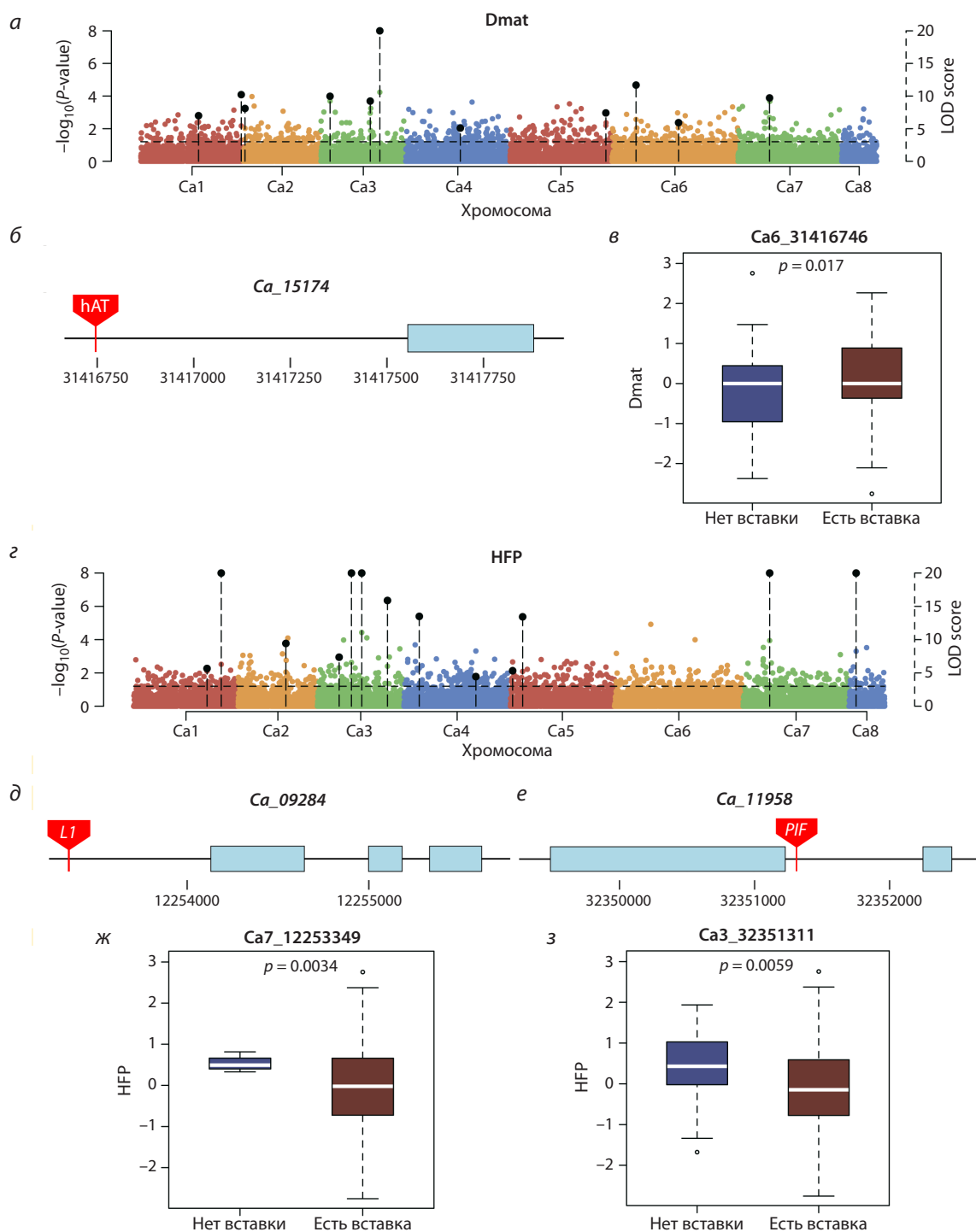
Высота прикрепления первого боба – важный признак для уменьшения потерь при уборке урожая. С этим признаком ассоциирован транспозон *PIF-Harbinger* в позиции Ca3\_32351311 (см. рис. 3, г). Он локализуется в гене *Ca\_11958*, который кодирует рецептор этилена 2 – фитогормона, регулирующего рост и развитие растения (см. рис. 3, е) (Binder, 2020). Было показано, что у риса мутации в гене, кодирующем рецептор этилена 2, влияют на время появления цветков (Wuriyangan et al., 2009). Другой *non-LTR* транспозон *L1* в позиции Ca7\_12253349, тоже ассоциированный с этим признаком, расположен перед геном *Ca\_09284*, кодирующим хлоропластную глюкозо-6-фосфат-1-дегидрогеназу, которая участвует в окислительных процессах, влияющих на прорастание, обмене азота, ветвлении растений, а также в ответе на абиотический стресс (Jiang et al., 2022) (см. рис. 3, д). В обоих случаях у растений со встройкой транспозона высота прикрепления первого боба ниже, т. е. встройка транспозона оказывает неблагоприятное воздействие на признак (см. рис. 3, ж, з).

Сравнение результатов поиска ассоциаций пакетом GAPIT3 R и программой PIVmrMLM показало, что четыре инсерции транспозонов детектируются обеими программами (табл. S10).

### Полиморфизм сайтов инсерции транспозонов в группах староместных сортов нута из разных географических мест

Анализ ADMIXTURE на файлах plink, сделанных по данным о сайтах инсерции транспозонов у староместных сортов нута, показал, что наиболее предпочтительное количество популяций – пять, хотя CV-errog для четырех популяций практически не отличалась (рис. 4, а). Популяционная структура образцов из групп разной территориальной принадлежности (см. рис. 1) различалась. Образцы из Эфиопии (ETH) были контрастными по сравнению с остальными образцами. Картины примесей у индийских (IND) и среднеазиатских (UZB) образцов были похожи и отличались от картины примесей у турецких (TUR) и средиземноморских (MED) образцов. Можно также отметить, что по картине примесей ливанские (LEB) и эфиопские (ETH) образцы оказались наиболее однородными и сильно отличались друг от друга.

Количество полиморфных сайтов инсерции транспозонов, присутствующих в одной группе (уникальные сайты) или в нескольких, но не всех группах староместных сортов, различалось между группами (см. рис. 4, б, табл. S11). Наибольшее количество сайтов, присутствующих в нескольких группах, было у индийских и турецких образцов – 650 и 705 сайтов соответственно. В индийской группе было также больше всего чисто уникальных сайтов – 44. В группе RUS уникальных сайтов инсерции было меньше всего, что, по всей видимости, объясняется малым количеством образцов в группе. Группа эфиопских

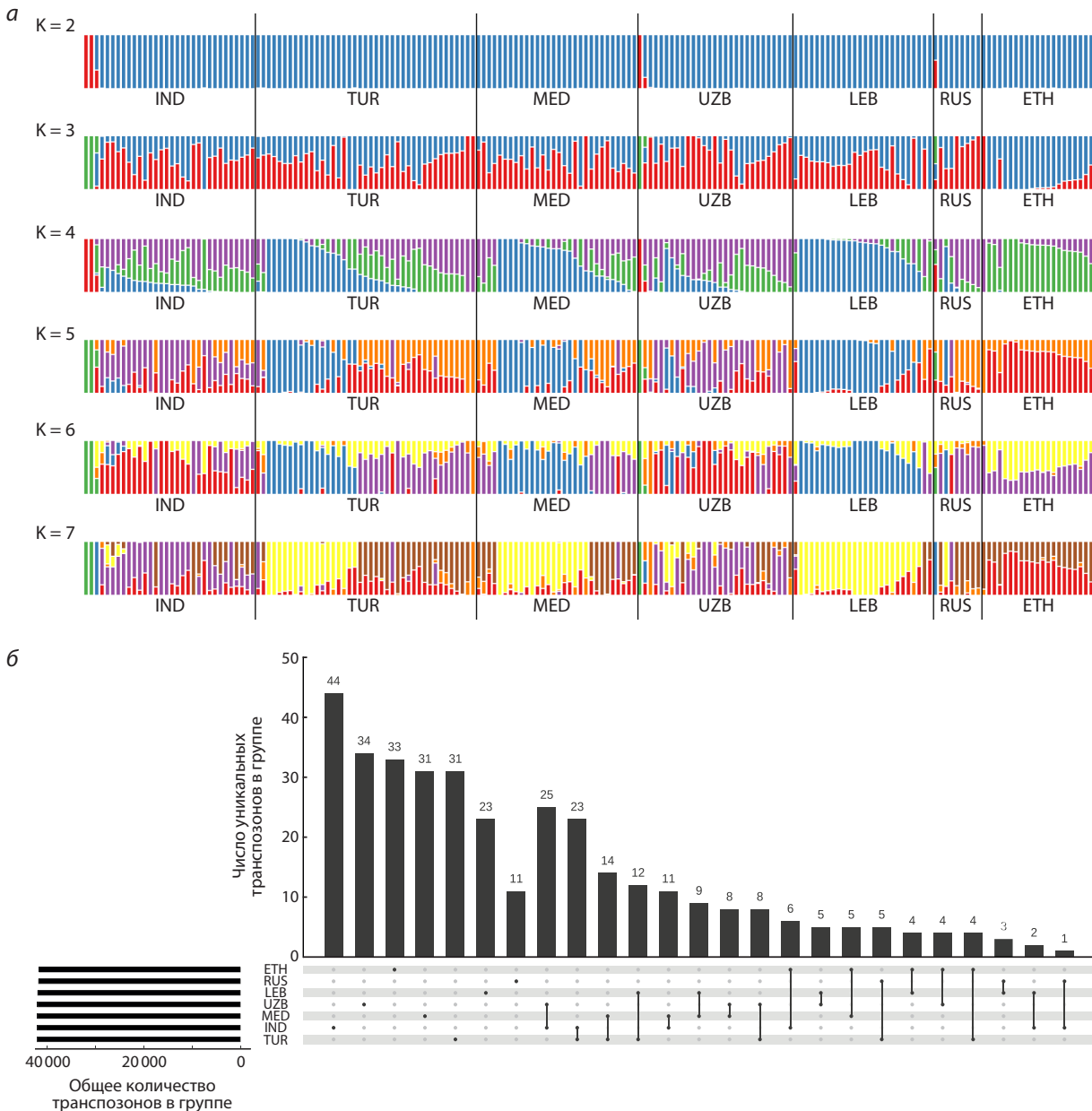


**Рис. 3.** Сайты инсерции TE как источник фенотипической изменчивости.

*а* – манхэттенский график ассоциации сайтов инсерции TE со временем созревания; *б* – организация генов *Ca\_15174*; *в* – время созревания у растений выборки с инсерцией и без инсерции TE; *г* – манхэттенский график ассоциации сайтов инсерции TE с высотой прикрепления первого боба; *д*, *е* – организация генов *Ca\_09284* (*д*) и *Ca\_11958* (*е*); *ж*, *з* – высота прикрепления первого боба у растений выборки с инсерцией и без инсерции TE. Результат валидации инсерций транспозонов см. на рис. S2–S4 Приложения.

образцов выделялась из всех групп: она имела наибольшую пропорцию (0.125) уникальных сайтов среди сайтов, присутствующих в нескольких группах. Более детальный анализ с использованием критерия  $\chi^2$  выявил 514 сайтов инсерции, частота встречаемости которых в группах отличалась от теоретически ожидаемой, рассчитанной исходя

из предположения об отсутствии различий. Затем, чтобы исследовать группы на обогащенность сайтами инсерции, для каждого сайта с неслучайной частотой встречаемости мы вычислили две разности: между максимальным значением частоты и второй по величине частотой в группе, а также между минимальным значением частоты и второй



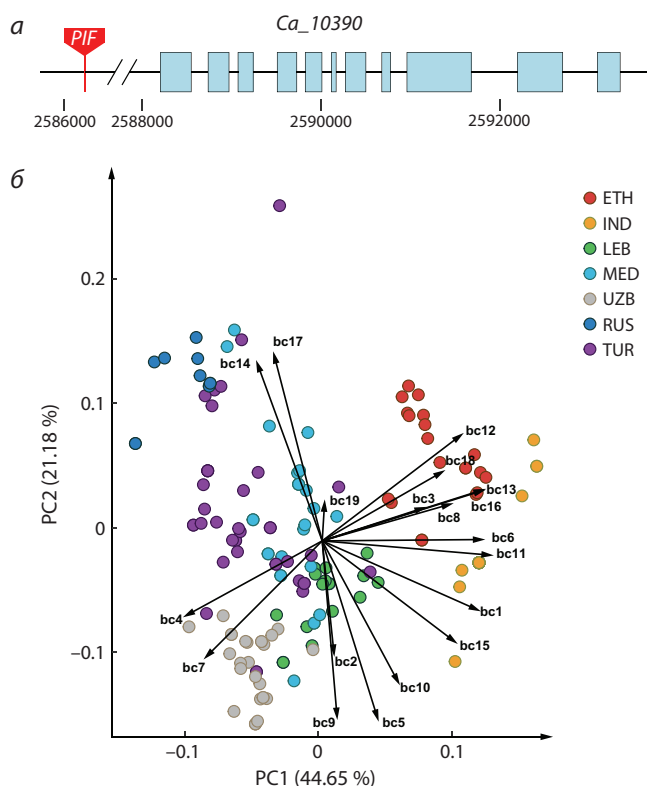
**Рис. 4.** Сайты инсерции трансозонов как источник диверсификации образцов из разных географических областей. *а* – популяционная структура староместных сортов; *б* – развертка (Upset plot) сайтов инсерции трансозонов. IND, MED, TUR, RUS, UZB, LEB, ETH – группы сортов разного происхождения.

с конца частотой (табл. S12). Такой анализ подтвердил, что эфиопская популяция обогащена сайтами инсерции трансозонов, встречающимися преимущественно в этой популяции, но содержит и редкие сайты, которые часто встречаются в других популяциях.

Отметим, что частота уникальных сайтов в группах за редким исключением не превышала 5 %, что указывает на их сравнительно недавнее возникновение. Очень высокую популяционную частоту (0.95) имел только один трансозон *PIF-Harbinger* в позиции *Ca6\_2586225* у эфиопской группы образцов. Этот трансозон отстоит на 1979 п. н. от гена *Ca\_10390*, кодирующего ROP-связывающую протеинкиназу RBK2 (рис. 5, *а*). Протеинкиназы RBK1/2 фосфорилируют малые G-белки растений ROP, а также взаи-

модействуют с митоген-активируемой протеинкиназой 1 (MPK1) из каскада МРК, реагирующего на ауксин (Weiß et al., 2022). Помимо этого, RBK1 участвует в формировании Каспариевой полосы, а также играет роль в ветвлении трихомов, стабилизации цитоскелета и контроле базальной устойчивости ячменя к мучнистой росе. Интересно, что позиция *Ca6\_2586225* находится внутри района хромосомы 6 длиной около 100 т. п. н. (2494265–2598131), который практически не содержит SNP у всех образцов *C. arietinum*. Помимо гена *Ca\_10390*, этот участок содержит еще 9 генов, кодирующих белки, участвующие в гормонально-опосредованном контроле элонгации клеток, росте растений, транспирации и формировании генеративных органов (табл. S13).





**Рис. 5.** Инсерция транспозона *PIF-Harbinger* у эфиопской группы образцов.

*a* – структура гена *Ca\_10390* со вставкой транспозона; *b* – график главных компонент биоклиматических переменных из мест сбора образцов. Расшифровка обозначений биоклиматических переменных приведена в табл. S1.

## Обсуждение

Как всякие повторяющиеся элементы, транспозоны характеризуются чрезвычайным разнообразием. Каждое семейство транспозонов представляет собой континуум более или менее дивергированных копий, состоящих как из автономных, так и из дефектных элементов. Эта особенность делает идентификацию и классификацию транспозонов сложной задачей, которая в последнее время находит постепенное решение благодаря высокопроизводительным методам секвенирования и разработке новых программ. Так, например, в использованной в данной работе программе PoPoolationTE2 (Kofler et al., 2016) реализована опция агрегирования в одну позицию сайтов инсерции TE, которые в силу неточности картирования из-за вырожденности последовательностей различаются на несколько нуклеотидов, что делает возможным сравнительный анализ встоек транспозонов между сортами.

Проанализировав 190 геномов нута, мы обнаружили 42324 сайта инсерции транспозонов из 83 семейств и показали, что большинство сайтов (70–80 %) присутствует почти во всех сортах. Наиболее распространенными суперсемействами оказались ретротранспозоны *Copia* (17408 сайтов), *Gypsy* (6813 сайтов) и ретротранспозоны *non-LTR*, представленные в основном *L1* и *RTE-BovB* (4245 сайтов) (см. рис. 1, б, рис. S1). Процентное содержание сайтов инсерции ДНК-транспозонов в сортах нута

значительно ниже; наиболее распространены суперсемейство *Mu*-подобных элементов *MuDR* (8 %), а также суперсемейства *PIF* (6 %), *hAT* (7 %), *СМС* (4 %, представлено в основном *СМС-EnSpm/CACTA*) и *TcMar* (2 %). Сайты инсерции суперсемейства *Copia* являются преобладающими и в геномах других растений (Domínguez et al., 2020; Cai et al., 2022). Наши данные в целом согласуются с результатами поиска интактных транспозонов в референсном геноме нута, которые тоже показали превышение частоты суперсемейства *Copia* над частотами *Gypsy* и *non-LTR* и наибольшую представленность суперсемейства *MuDR* (*Mu-like*) среди ДНК-транспозонов (Mokhtar et al., 2021).

Мы обнаружили 47 горячих точек вставок транспозонов, из которых 16 содержат исключительно вставки ретротранспозонов (см. рис. 2, а, табл. S4). Неслучайность расположения вставок транспозонов разных семейств продемонстрирована и в других геномах растений (Sultana et al., 2017). Так, у томата сайты инсерции *Gypsy* преимущественно располагаются в перичентромерных областях (Domínguez et al., 2020).

Вставки транспозонов могут влиять на экспрессию расположенных по соседству генов (Bourque et al., 2018), в силу чего представляет интерес анализ их расположения относительно генов и их фланкирующих районов. Оказалось, что у нута такие районы обогащены сайтами инсерции семейств транспозонов, что особенно заметно для вставок ретротранспозонов *non-LTR*, а также ДНК-транспозонов *TcMar* и *PIF* (см. табл. S5). Обогащенность геноспецифичных районов и их фланкирующих областей вставками транспозонов продемонстрирована у многих растений (Qiu et al., 2021; Zhao et al., 2022). В наших данных реже всего вставки транспозонов фиксировались в экзонах в силу их вредоносного эффекта и действия отрицательного отбора. Наибольшее количество вставок у всех суперсемейств транспозонов приходилось на интроны, что особенно было заметно на примере суперсемейств *Copia*, *PIF* и *TcMar*. У *Copia* и *PIF* количество вставок в интроны в 42 раза превышало количество экзонных вставок, а у *TcMar* практически все геноспецифичные сайты инсерции попадали в интроны. Наибольшее превышение числа инсерций транспозонов во фланкирующих районах генов по сравнению с экзонами замечено для элементов суперсемейств *Copia*, *MuDR* и *PIF* (см. табл. S5).

При совместном анализе (joint mode) сигнатуры транспозонных вставок надежно идентифицируются в индивидуальных сортах, что обуславливает возможность анализа вклада полиморфизма сайтов инсерции транспозонов в фенотипическую изменчивость. Мы показали, что сайты встройки транспозонов являются важным фактором, диверсифицирующим фенотипы, и могут быть успешно использованы при полногеномном поиске ассоциаций в качестве маркеров, замещающих одонуклеотидные полиморфизмы (см. табл. S6 и S7). При этом программа PiVmrMLM находит значительно больше ассоциаций между сайтами инсерции и признаком, чем GAPIT3 R. Отчасти это объясняется тем, что жесткий порог на значимость ассоциаций, реализованный в GAPIT3 R, исключает возможность идентификации маркеров с малыми эффектами. Возможность использования сайтов инсерции

транспозонов при полногеномном поиске ассоциаций была продемонстрирована также у риса и томата (Akakpo et al., 2020; Domínguez et al., 2020; Vourlaki et al., 2022; Yan et al., 2022).

Сайты инсерции транспозонов могли играть существенную роль в адаптации растений в процессе эволюции, поскольку такие изменения могут происходить быстро, что критично для приспособления организма к изменившимся условиям (Niu et al., 2019; Schrader, Schmitz, 2019; Zhao et al., 2022; Kang et al., 2023). Первичное окультуривание нута произошло в Плодородном полумесяце (современная Турция), после чего, в результате его распространения, возникли вторичные центры диверсификации в Индии, Эфиопии, Средней Азии и Средиземноморье (Igolkina et al., 2023). Благодаря усилиям Н.И. Вавилова в коллекции ВИР хранятся семена сортов из таких центров, что позволяет исследовать полиморфизм сайтов инсерции транспозонов в группах образцов из разных центров вторичной диверсификации. Оказалось, что каждая из групп образцов содержит большое число уникальных сайтов, однако частота их не превышала 5 %, что указывает на их сравнительно недавнее возникновение. Очень высокую популяционную частоту (0.95) имел только один транспозон *PIF-Harbinger* в позиции *Ca6\_2586225* у эфиопской группы образцов. Отметим, что по картине примесей популяционная структура эфиопских сортов наиболее сильно отличалась от других групп (см. табл. S12). Транспозон *Ca6\_2586225* встроен в 5'-фланкирующий район гена *Ca\_10390*, кодирующего ROP-связывающую протеинкиназу RBK2 (см. рис. 5, а), которая участвует в формировании Каспариевой полосы, т.е. в регуляции водного баланса растения (Weiß et al., 2022). Как видно из анализа главных компонент биоклиматических переменных из мест сбора сортов (см. рис. 5, б), эфиопские сорта в наибольшей степени зависят от переменных, связанных с количеством осадков и влажностью. Этот факт может быть косвенным объяснением распространения транспозона *Ca6\_2586225* в группе, поскольку такая вставка, при определяющей роли климатических переменных, связанных с осадками, может быть адаптивной и обеспечивать растениям селективное преимущество.

Транспозоны являются основным источником геномных мутаций (Bourque et al., 2018). В случае *Ca6\_2586225*, вероятно, вставка транспозона привела к полезному изменению. Однако чаще всего вставки транспозонов оказывают вредоносное воздействие на признак, как видно на примере вставок транспозонов в позициях *Ca7\_12253349*, *Ca3\_32351311* и *Ca6\_31416746* (см. рис. 3, б, д, е).

## Выводы

В настоящей работе выполнен первичный анализ сайтов инсерции транспозонов у большой выборки образцов нута, представленных в основном староместными сортами. Мы обнаружили высокий полиморфизм таких сайтов, охарактеризовали представленность различных суперсемейств транспозонов, показали неравномерность распределения сайтов инсерции вдоль хромосом. Мы также показали, что сайты встройки транспозонов, которые до недавнего времени находились вне поля зрения популяционной геномики, являются важным фактором, диверси-

фицирующим фенотипы и обеспечивающим адаптацию растений к условиям выращивания. Совокупность полученных нами данных и результатов – ценный ресурс, который может быть использован в качестве отправной точки для более глубокого анализа эволюционной динамики транспозонов в геноме нута, их вклада в адаптацию при глобальном изменении климата, а также в селекции новых сортов.

## Список литературы / References

- Дук М.А., Канапин А.А., Банкин М.П., Самсонова М.Г. Использование метода *PIVmrMLM* для подтверждения и поиска новых геномных ассоциаций у культурного нута. *Биофизика*. 2024; 69(6):1263-1278. doi 10.31857/S0006302924060126 [Duk M.A., Kanapin A.A., Bankin M.P., Samsonova M.G. Using the *PIVmrMLM* method to confirm and search new genome-wide associations in chickpea. *Biofizika = Biophysics*. 2024;69(6):1263-1278. doi 10.31857/S0006302924060126 (in Russian)]
- Abbo S., Berger J., Turner N.C. Viewpoint: Evolution of cultivated chickpea: four bottlenecks limit diversity and constrain adaptation. *Funct Plant Biol*. 2003;30(10):1081-1087. doi 10.1071/fp03084
- Aceituno-Valenzuela U., Micol-Ponce R., Ponce M.R. Genome-wide analysis of CCHC-type zinc finger (ZCCHC) proteins in yeast, Arabidopsis, and humans. *Cell Mol Life Sci*. 2020;77(20):3991-4014. doi 10.1007/s00018-020-03518-7
- 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 Phytol*. 2020;226(1):44-49. doi 10.1111/nph.16356
- Alexander D.H., Novembre J., Lange K. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Res*. 2009;19(9):1655-1664. doi 10.1101/gr.094052.109
- Alioto T., Alexiou K.G., Bardil A., Barteri F., Castanera R., Cruz F., Dhingra A., Duval H., Fernández i Martí Á., Frias L., Galán B., García J.L., Howad W., Gómez-Garrido J., Gut M., Julca I., Morata J., Puigdomènech P., Ribeca P., Rubio Cabetas M.J., Vlasova A., Wirthensohn M., Garcia-Mas J., Gabaldón T., Casacuberta J.M., Arús P. Transposons played a major role in the diversification between the closely related almond and peach genomes: results from the almond genome sequence. *Plant J*. 2020;101(2):455-472. doi 10.1111/tpj.14538
- Binder B.M. Ethylene signaling in plants. *J Biol Chem*. 2020;295(22):7710-7725. doi 10.1074/jbc.rev120.010854
- Bourque G., Burns K.H., Gehring M., Gorbunova V., Seluanov A., Hammell M., Imbeault M., Izsvák Z., Levin H.L., Macfarlan T.S., Mager D.L., Feschotte C. Ten things you should know about transposable elements. *Genome Biol*. 2018;19(1):199. doi 10.1186/s13059-018-1577-z
- Cai X., Lin R., Liang J., King G.J., Wu J., Wang X. Transposable element insertion: a hidden major source of domesticated phenotypic variation in *Brassica rapa*. *Plant Biotechnol J*. 2022;20(7):1298-1310. doi 10.1111/pbi.13807
- Catlin N.S., Josephs E.B. The important contribution of transposable elements to phenotypic variation and evolution. *Curr Opin Plant Biol*. 2022;65:102140. doi 10.1016/j.pbi.2021.102140
- de la Peña T.C., Pueyo J.J. Legumes in the reclamation of marginal soils, from cultivar and inoculant selection to transgenic approaches. *Agron Sustain Dev*. 2012;32:65-91. doi 10.1007/s13593-011-0024-2
- Domínguez M., Dugas E., Benchouaia M., Leduque B., Jiménez-Gómez J.M., Colot V., Quadrana L. The impact of transposable elements on tomato diversity. *Nat Commun*. 2020;11(1):4058. doi 10.1038/s41467-020-17874-2
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Clim*. 2005;25(15):1965-1978. doi 10.1002/joc.1276
- Igolkina A.A., Noujdina N.V., Vishnyakova M., Longcore T., von Wettberg E., Nuzhdin S.V., Samsonova M.G. Historical routes for

- diversification of domesticated chickpea inferred from landrace genomics. *Mol Biol Evol.* 2023;40:msad110. doi 10.1093/molbev/msad110
- Jain M., Misra G., Patel R.K., Priya P., Jhanwar S., Khan A.W., Shah N., Singh V.K., Garg R., Jeena G., Yadav M., Kant C., Sharma P., Yadav G., Bhatia S., Tyagi A.K., Chattopadhyay D. A draft genome sequence of the pulse crop chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Plant J.* 2013;74(5):715-729. doi 10.1111/tpj.12173
- Jiang Z., Wang M., Nicolas M., Ogé L., Pérez-García M.-D., Crespel L., Li G., Ding Y., Le Gourrierec J., Grappin P., Sakr S. Glucose-6-phosphate dehydrogenases: the hidden players of plant physiology. *Int J Mol Sci.* 2022;23(24):16128. doi 10.3390/ijms232416128
- Kaloki P., Devasirvatham V., Tan D.K.Y. Chickpea abiotic stresses: combating drought, heat and cold. In: *Abiotic and Biotic Stress in Plants*. IntechOpen, 2019. doi 10.5772/intechopen.83404
- Kang M., Wu H., Liu H., Liu W., Zhu M., Han Y., Liu W., Song C.C.Y., Tan L., Yin K., Zhao Y., Yan Z., Lou S., Zan Y., Liu J. The pan-genome and local adaptation of *Arabidopsis thaliana*. *Nat Commun.* 2023;14(1):6259. doi 10.1038/s41467-023-42029-4
- Kofler R., Pandey R.V., Schlotterer C. PoPoolation2: identifying differentiation between populations using sequencing of pooled DNA samples (Pool-Seq). *Bioinformatics.* 2011;27(24):3435-3436. doi 10.1093/bioinformatics/btr324
- Kofler R., Gómez-Sánchez D., Schlotterer C. PoPoolationTE2: comparative population genomics of transposable elements using Pool-Seq. *Mol Biol Evol.* 2016;33(10):2759-2764. doi 10.1093/molbev/msw137
- Li H., Durbin R. Fast and accurate short read alignment with Burrows–Wheeler transform. *Bioinformatics.* 2009;25(14):1754-1760. doi 10.1093/bioinformatics/btp324
- Li M., Zhang Y.-W., Xiang Y., Liu M.-H., Zhang Y.-M. IIIVmrMLM: the R and C++ tools associated with 3VmrMLM, a comprehensive GWAS method for dissecting quantitative traits. *Mol Plant.* 2022a;15(8):1251-1253. doi 10.1016/j.molp.2022.06.002
- Li M., Zhang Y.-W., Zhang Z.-C., Xiang Y., Liu M.-H., Zhou Y.-H., Zuo J.-F., Zhang H.-Q., Chen Y., Zhang Y.-M. A compressed variance component mixed model for detecting QTNs and QTN-by-environment and QTN-by-QTN interactions in genome-wide association studies. *Mol Plant.* 2022b;15(4):630-650. doi 10.1016/j.molp.2022.02.012
- Mann H.B., Whitney D.R. On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann Math Statistics.* 1947;18(1):50-60. doi 10.1214/aoms/1177730491
- Mhiri C., Borges F., Grandbastien M.-A. Specificities and dynamics of transposable elements in land plants. *Biology.* 2022;11(4):488. doi 10.3390/biology11040488
- Mokhtar M.M., Alsamman A.M., Abd-Elhalim H.M., Allali A.E. CicerSpTEdb: a web-based database for high-resolution genome-wide identification of transposable elements in *Cicer* species. *PLoS One.* 2021;16(11):e0259540. doi 10.1371/journal.pone.0259540
- Niu X.-M., Xu Y.-C., Li Z.-W., Bian Y.-T., Hou X.-H., Chen J.-F., Zou Y.-P., Jiang J., Wu Q., Ge S., Balasubramanian S., Guo Y.-L. Transposable elements drive rapid phenotypic variation in *Capsella rubella*. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2019;116(14):6908-6913. doi 10.1073/pnas.1811498116
- Pulido M., Casacuberta J.M. Transposable element evolution in plant genome ecosystems. *Curr Opin Plant Biol.* 2023;75:102418. doi 10.1016/j.pbi.2023.102418
- Qiu Y., O'Connor C.H., Della Coletta R., Renk J.S., Monahan P.J., Noshay J.M., Liang Z., Gilbert A., Anderson S.N., McGaugh S.E., Springer N.M., Hirsch C.N. Whole-genome variation of transposable element insertions in a maize diversity panel. *G3 (Bethesda).* 2021;11(10):jkab238. doi 10.1093/g3journal/jkab238
- Quesneville H. Twenty years of transposable element analysis in the *Arabidopsis thaliana* genome. *Mob DNA.* 2020;11:28. doi 10.1186/s13100-020-00223-x
- Radkova M., Revalska M., Kertikova D., Iantcheva A. Zinc finger CCHC-type protein related with seed size in model legume species *Medicago truncatula*. *Biotechnol Biotechnol Equip.* 2019;33(1):278-285. doi 10.1080/13102818.2019.1568914
- Schrader L., Schmitz J. The impact of transposable elements in adaptive evolution. *Mol Ecol.* 2019;28(6):1537-1549. doi 10.1111/mec.14794
- Sokolova A., Bulyntsev S.V., Chang P.L., Carrasquilla-García N., Igolkina A.A., Noujdina N.V., von Wettberg E., Vishnyakova M.A., Cook D.R., Nuzhdin S.V., Samsonova M.G. Genomic analysis of Vavilov's historic chickpea landraces reveals footprints of environmental and human selection. *Int J Mol Sci.* 2020;21(11):3952. doi 10.3390/ijms21113952
- Sultana T., Zamborlini A., Cristofari G., Lesage P. Integration site selection by retroviruses and transposable elements in eukaryotes. *Nat Rev Genet.* 2017;18(5):292-308. doi 10.1038/nrg.2017.7
- Varshney R., Song C., Saxena R., Azam S., Yu S., Sharpe A.G., Cannon S., ... Singh K.B., Datta S.K., Jackson S.A., Wang J., Cook D.R. Draft genome sequence of chickpea (*Cicer arietinum*) provides a resource for trait improvement. *Nat Biotechnol.* 2013;31(3):240-246. doi 10.1038/nbt.2491
- Varshney R., Thudi M., Roorkiwal M., He W., Upadhyaya H.D., Yang W., Bajaj P., ... Sutton T., von Wettberg E., Vigouroux Y., Xu X., Liu X. Resequencing of 429 chickpea accessions from 45 countries provides insights into genome diversity, domestication and agronomic traits. *Nat Genet.* 2019;51(5):857-864. doi 10.1038/s41588-019-0401-3
- Vourlaki I.-T., Castanera R., Ramos-Onsins S.E., Casacuberta J.M., Pérez-Enciso M. Transposable element polymorphisms improve prediction of complex agronomic traits in rice. *Theor Appl Genet.* 2022;135(9):3211-3222. doi 10.1007/s00122-022-04180-2
- Weiß L., Gaelings L., Reiner T., Mergner J., Kuster B., Fehér A., Hensel G., Gahrtz M., Kumlehn J., Engelhardt S., Hüchelhoven R. Posttranslational modification of the RHO of plants protein RACB by phosphorylation and cross-kingdom conserved ubiquitination. *PLoS One.* 2022;17(3):e0258924. doi 10.1371/journal.pone.0258924
- Wuriyanghan H., Zhang B., Cao W.-H., Ma B., Lei G., Liu Y.-F., Wei W., Wu H.-J., Chen L.-J., Chen H.-W., Cao Y.-R., He S.-J., Zhang W.-K., Wang X.-J., Chen S.-Y., Zhang J.-S. The ethylene receptor ETR2 delays floral transition and affects starch accumulation in rice. *Plant Cell.* 2009;21(5):1473-1494. doi 10.1105/tpc.108.065391
- Yan H., Haak D.C., Li S., Huang L., Bombarely A. Exploring transposable element-based markers to identify allelic variations underlying agronomic traits in rice. *Plant Commun.* 2022;3(3):100270. doi 10.1016/j.xplc.2021.100270
- Zhao Y., Li X., Xie J., Xu W., Chen S., Zhang X., Liu S., Wu J., El-Kassaby Y.A., Zhang D. Transposable elements: distribution, polymorphism, and climate adaptation in populus. *Front Plant Sci.* 2022;13:814718. doi 10.3389/fpls.2022.814718

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 28.07.2024. После доработки 19.11.2024. Принята к публикации 26.11.2024.