

Transposones y su relevancia en el estrés abiótico en plantas



Transposons and their significance in plant abiotic stress

Trabajo de Fin de Grado

Christian García Socas

alu0101027470@ull.edu.es

Tutorizado por Juan Cristo Luis Jorge y David Jiménez Arias

Curso 2019-2020

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer al Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, por transmitir su pasión y ansias de conocimiento en el mundo vegetal, en especial a mi tutor y cotutor.

Igualmente, no habría sido capaz de terminar este grado sin el apoyo de las maravillosas personas que he conocido. Me llevo un poco de todos ustedes y del tiempo que me han concedido.

Quiero agradecer también a mi madre, que ha estado a mi lado durante todos los altibajos de estos últimos cuatro años (y en los demás).

Finalmente, quiero dedicarle mi trabajo a mis abuelos, que fueron un gran apoyo durante muchos años y me habría encantado que estuvieran aquí para ver mi graduación.

Índice

Resumen.....	3
Palabras clave	3
Abstract	4
Keywords	4
1. Introducción	5
2. Metodología	11
3. Estructura de la revisión bibliográfica	11
3.1. Transposones en los genomas vegetales. Generalidades, estructura y diversidad	12
3.2. Importancia de los transposones en la tolerancia al estrés abiótico y la plasticidad fenotípica.....	17
3.3. Regulación génica y epigenética de los transposones bajo estrés abiótico	20
3.4. Potencial de los elementos transponibles en programas de mejora de cultivos	23
4. Conclusiones	25
5. Conclusions.....	26
6. Bibliografía	27

Resumen

El descubrimiento y caracterización de los transposones ha implicado una revolución en el conocimiento sobre la composición y el potencial del material genético de todos los organismos. Fueron descubiertos en maíz (*Zea mays*) por Barbara McClintock y desde entonces se han descrito múltiples de familias de transposones (autónomos y no autónomos), capaces de mover dentro y entre cromosomas, alterando la expresión génica o funcionando como sitios de ruptura o reordenamiento cromosómicos. Estos elementos pueden permanecer en estado de latencia y ser activados en condiciones de estrés biótico o abiótico. Además, la expresión de estos genes bajo dichas condiciones puede crear nuevos promotores, nuevos genes o modificar genes de la planta y su estructura por duplicación, movilización o recombinación de fragmentos. Así mismo, los transposones pueden generar transcritos alternativos, todo esto implicando que actúan como agentes mutágenos y alteran las funciones del genoma de la planta. En este trabajo se revisa la contribución de los transposones al genoma vegetal, así como las principales respuestas a nivel genómico y fisiológico asociadas con los transposones y el estrés abiótico.

Palabras clave

Elementos móviles, estrés abiótico, expresión génica, retrotransposones, transposones.

Abstract

The discovery and characterization of transposons has led to a revolution of the understanding of the composition and potential of the genome in all organisms. They were discovered in maize (*Zea mays*) by Barbara McClintock and since then, several families and superfamilies of autonomous and non-autonomous transposons have been described, being able to move within and between chromosomes, altering gene expression or serving as sites of chromosome breakage or rearrangement. These elements can remain in a latent state and be activated by biotic and abiotic stress conditions. Furthermore, the expression of these genes in these conditions can create new promoters, new genes or modify plant genes and their structure by duplication, mobilization and recombination of gene fragments. Also, transposons can create alternate transcripts that act as mutagen and alter the functionality of the plant genome. In this work, the contribution of transposable elements to the plant genome is revised, as well as the main responses at genomic and physiological level associated with transposons and abiotic stress.

Keywords

Abiotic stress, gene expression, mobile elements, retrotransposons, transposons.

1. Introducción

Los transposones (o elementos transponibles) son secuencias de ADN capaces de cambiar su posición en el genoma, siendo fuente de mutaciones y de reordenamientos cromosómicos capaces de alterar la identidad celular, regular otros genes y modificar el tamaño del genoma, entre otros (Bourque et al., 2018; Makiłowski et al., 2019). Forman parte del moviloma (elementos genéticos móviles que pueden moverse dentro de un genoma o entre genomas distintos) junto con los plásmidos, los bacteriófagos (o fagos) y los parásitos moleculares de autoensamblaje (como ciertos intrones o endonucleasas *homing*) (Siefert, 2009). Su distribución es prácticamente ubicua en los genomas eucariotas (Pritham, 2009).

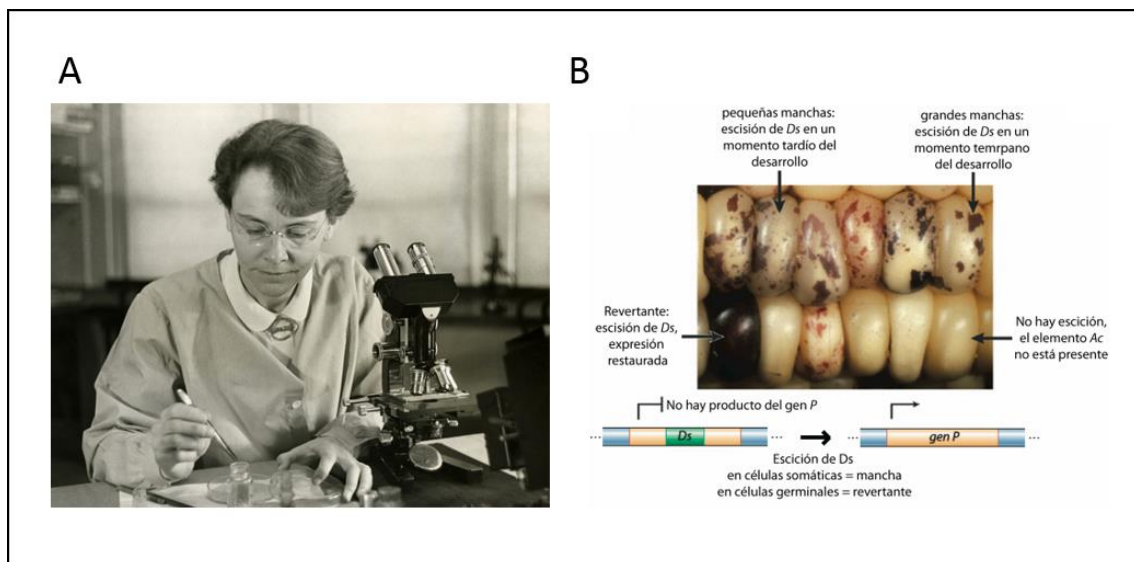


Figura 1: (A) Barbara McClintock en el laboratorio Cold Spring Harbor en 1947 (Nueva York, EE. UU.). (B) Granos de maíz mostrando fenotipos resultantes de la interacción del gen *P*. La inserción del elemento *Ds* en la región codificante del gen *P* causa la interrupción de su expresión. Además, cuanto más temprano se escinda el transposón del gen que interrumpe, más grandes serán los parches en el tejido capaz de sintetizar el pigmento. Adaptado de (Feschotte et al., 2002).

Su descubrimiento se remonta a mediados del siglo pasado, gracias a los trabajos sobre ruptura cromosómica en maíz de Barbara McClintock (Figura 1A) (McClintock, 1942). Tras perfeccionar las técnicas de tinción para los cromosomas de maíz e identificar los grupos de enlace de su genoma logró las primeras evidencias experimentales de la idea propuesta por Thomas H. Morgan dos décadas antes: los genes estaban físicamente posicionados en los cromosomas (Morgan, 1911). Consecuentemente, fue posible la

descripción de los fenómenos de *crossing-over* o recombinación genética (Ravindran, 2012).

Durante la década de los 40, observó que en una serie de variedades de maíz aparecían frecuentes rupturas cromosómicas en el cromosoma 9, y todas en una posición particular. Estas rupturas son anomalías cromosómicas que implican fracturas en el ADN y que pueden generar translocaciones, inversiones o deleciones de secuencias en el cromosoma, causando fenotipos inestables (granos de maíz moteados, pigmentados o despigmentados en la mazorca de maíz) debido a la interacción entre un transposón y un gen que actúa como regulador transcripcional de la biosíntesis de flobafeno (pigmento púrpura o rojo) en la aleurona (Figura 2) (Grotewold et al., 1994). McClintock describió una serie de factores genéticos (o *elementos* controladores) asociados a esta ruptura característica: *Ds* (Disociación) ubicado en el lugar de la ruptura cromosómica; y *Ac* (Activador) fundamental para activar la ruptura del cromosoma 9 en el locus *Ds* (Feschotte et al., 2002). Finalmente, concluyó que los patrones de pigmentación moteados eran el resultado de la inestabilidad debida a la transposición del locus *Ds* fuera del gen en el que está inserto, y que *Ac* y *Ds* eran elementos genéticos móviles en el genoma de la planta (Figura 2) (McClintock, 1950).

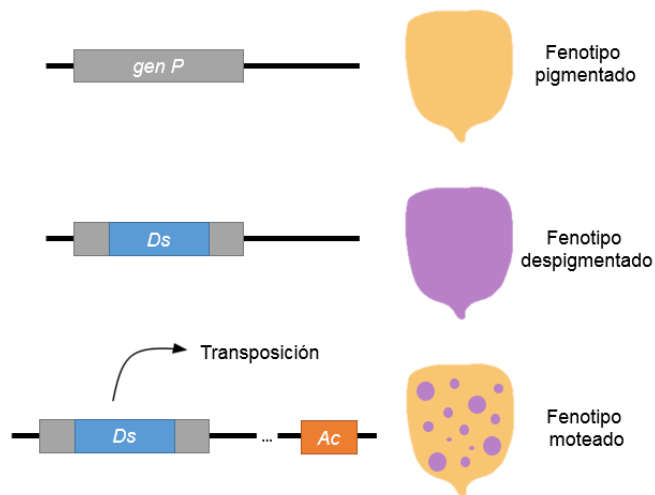


Figura 2. Gráfico que explica el modo de acción de los elementos transponibles *Ac* y *Ds* y su efecto en la pigmentación del grano de maíz. El gen *P* (cajas grises) es responsable de la síntesis del pigmento púrpura. Cuando está intacto, los granos tienen color púrpura. Cuando es interrumpido por *Ds*, los granos pierden la pigmentación. Cuando está *Ac* presente, se produce la transposición o movilización del elemento *Ds* en algunas células de la aleurona, pero no en otras; si ese es el caso, cesa la interrupción de la expresión de *P* y esas células producirán el pigmento, obteniendo un aspecto moteado. Adaptado de (Griffiths, 2008).

Los resultados e hipótesis de McClintock no fueron bien recibidos por la comunidad científica en el momento. En concreto, la idea de la transposición de la información genética no encajó con el marco conceptual de la genética de los 40: en primer lugar, contradujo la noción del “genoma constante”, demostrando que las células disponen de sistemas capaces de reestructurar su genoma; en segundo lugar, este hallazgo desafía el concepto unitario de gen, de manera que un locus genético deja de ser una serie de alelos alternativos indivisibles para ser entendido como un mosaico complejo que puede ser modificado por la adición y la eliminación de elementos genéticos específicos. Por último, su trabajo desafió el concepto de locus como unidad autónoma, en vista de que la inserción de elementos controladores de la misma familia en dos loci separados físicamente causaban que se expresaran bajo el mismo control (Shapiro, 1995).

La importancia del descubrimiento de McClintock no sería apreciada hasta la llegada de los primeros estudios sobre transposones en bacterias. El descubrimiento del fago Mu y su capacidad de insertar su profago en el cromosoma de *Escherichia coli* causando mutaciones. A esto se suma el hallazgo de las secuencias de inserción (IS) tras distintos estudios sobre la regulación de la expresión génica de los operones *gal* y *lac* por parte de Szybalski y su grupo (Fiandt et al., 1972), que fueron acontecimientos clave para entender la importancia de estos elementos en la reorganización genómica bacteriana y la transferencia de ADN (Shapiro, 1995; Biémont, 2010). Otros autores pusieron de manifiesto que las IS tendrían una función análoga a los elementos controladores ya descritos en maíz por McClintock (Fiandt et al., 1972; Makałowski et al., 2019).

En este sentido, los estudios sobre conjugación y transducción bacteriana establecieron las bases conceptuales necesarias para entender el genoma como una entidad fluida y compleja (Shapiro, 1995). Con el avance de las técnicas de análisis de ADN y ARN y el hallazgo de la implicación de los elementos genéticos móviles en la evolución, el trabajo de McClintock fue finalmente reconocido, recibiendo el Premio Nobel en 1983 “por su descubrimiento de los elementos genéticos móviles” entre otros reconocimientos (Nobel Media AB, 2020).

En lo que se refiere a la clasificación y sistemática de los transposones, su estudio comienza con los trabajos realizados por Finnegan (Finnegan, 1989), basados principalmente en la clasificación propuesta en modelos de *Saccharomyces cerevisiae*, *Drosophila melanogaster* y humanos. La primera base de datos pública dedicada a elementos transponibles llega de la mano de Jerzy Jurka y su grupo en 2005 (*RepBase*),

proponiendo también una serie de modificaciones a la planteada inicialmente por Finnegan (Jurka et al., 2005). La clasificación más aceptada en la actualidad surgió en 2007, tras la Conferencia PAG (*Plant and Animal Genome*) en San Diego, California, cuyo objetivo principal fue definir un consenso para la clasificación de todos los elementos transponibles eucariotas y, con ello, la definición de criterios consistentes en la caracterización de las principales superfamilias y familias así como la proposición de un sistema nominal (Wicker et al., 2007). Esta, se basa en que los transposones pueden ser clasificados en dos clases en base a su mecanismo de transposición (Figura 3), que a su vez se dividen en subclases (u órdenes) según su mecanismo de integración cromosómica. Estas subclases son divididas en subgrupos (o superfamilias) que generalmente se encuentran en un amplio espectro de organismos pero que comparten un origen monofilético. Por último, el nivel más detallado de clasificación son las familias o subfamilias, que pueden ser definidas como grupos de elementos altamente afines entre sí y que son descendientes de una única unidad ancestral, es decir, se dividen en base a su filogenia (Bourque et al., 2018).

Los elementos de clase I (también denominados retrotransposones) consisten en una molécula de ARN que codifica proteínas estructuralmente homólogas a las proteínas retrovirales *gag* y *pol*, haciendo posible su transcripción inversa que resulta en una copia de ADNc que se integra en otro lugar del genoma. Este proceso es denominado generalmente como un mecanismo de “copia y pega”, pudiendo aumentar el número de copias del elemento (Kejnovsky et al., 2012). El siguiente nivel de clasificación se basa en la ausencia o presencia de LTRs (elementos flanqueados por repeticiones terminales largas): retrotransposones LTR, cuya integración cromosómica ocurre en una reacción de ruptura y transferencia de hebra, catalizada por una integrasa y retrotransposones no-LTR (que incluyen a los SINEs y LINEs, o elementos nucleares dispersos cortos y largos, respectivamente) que poseen un mecanismo de integración cromosómica acoplados a la transcripción inversa, denominado transcripción inversa mediada por diana (Bourque et al., 2018; Piégu et al., 2015).

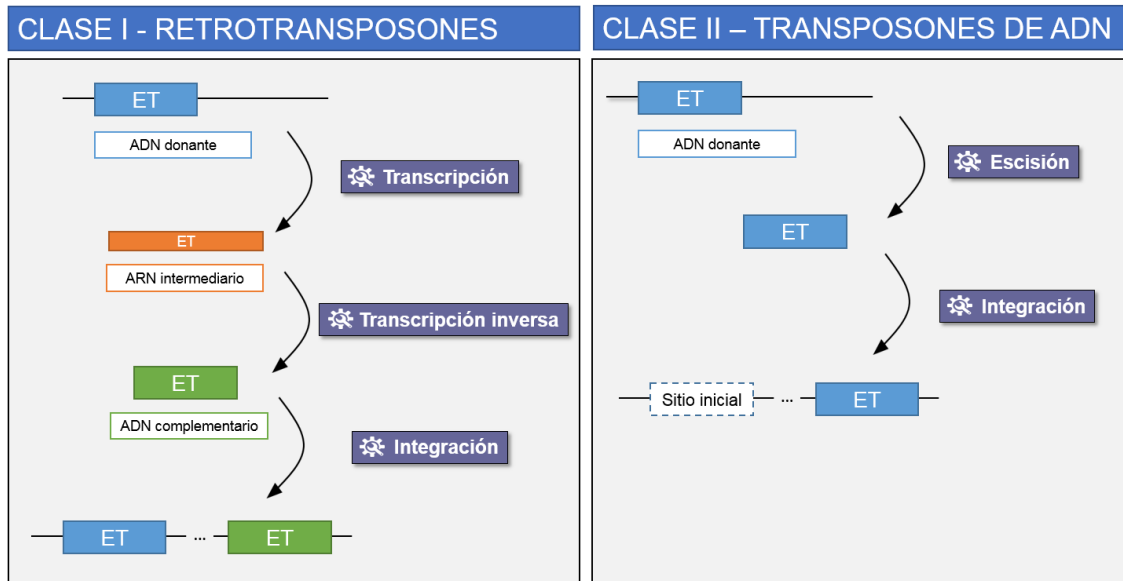


Figura 3. Clasificación gráfica de los elementos transponibles y su mecanismo de transposición. El panel izquierdo muestra los transposones de clase I y el derecho los de clase II. *ET*: Elemento Transponible.

Por otro lado, los elementos de clase II (también denominados transposones de ADN) se transponen sin un ARN intermediario y según un mecanismo análogo a un proceso de “corta y pega”, en el que la reparación del sitio de ADN inicial se lleva a cabo usando la cromátida hermana u homóloga como patrón, de forma que no se detecta escisión neta. Dentro de esta clase, se dividen según la ausencia o presencia de TIRs (repeticiones terminales invertidas) que sirven como sitio de escisión y reintegración cuando son reconocidas por una transposasa codificada por el propio elemento (Finnegan, 1989). La subclase que carece de TIRs se caracteriza por un proceso de transposición y replicación que no implica una ruptura de doble hebra, sino el desplazamiento de una única hebra. Cabe mencionar que el orden *Helitron* se incluye en esta subclase por la ausencia de un ARN intermediario, no por filogenia, y que involucra un modelo de replicación en círculo rodante (Wicker, 2012; Bennetzen & Wang, 2014).

Cada clase de transposones contiene elementos autónomos y no autónomos: los elementos autónomos poseen marcos abiertos de lectura (u ORF por sus siglas en inglés *Open Reading Frame*) que codifican productos requeridos para la transposición, mientras que los elementos no autónomos no tienen capacidad codificante significativa pero retienen secuencias diana que son reconocidas por productos de elementos autónomos, llevando a cabo su transposición. La integración de prácticamente todos los elementos transponibles resulta en la duplicación de una secuencia en el sitio de inserción, siendo

variables en tamaño y/o secuencia entre las distintas superfamilias y familias (Feschotte et al., 2002).

En lo que respecta a las plantas superiores, son organismos con una gran flexibilidad en su crecimiento y desarrollo, capaces de adaptarse rápida y continuamente a cambios ambientales, especialmente durante su desarrollo post-embrionario (Jürgens, 2003). Para soportar las condiciones de estrés biótico y abiótico, las plantas requieren variación genética: desde polimorfismos de un único nucleótido (Morgil et al., 2020) hasta la duplicación de su genoma entero junto a la contribución de la variación epigenética (Vicient & Casacuberta, 2017).

Dicho esto, los transposones (que pueden llegar a constituir más del 70% del genoma, como en *Zea mays* (Schnable et al., 2009)) son una evidente fuente de mutaciones y cuya activación puede afectar a la estructura y función del genoma, así como modificar la regulación y expresión de genes a distintos niveles (Sahebi et al., 2018), o alterar su estado epigenético (Lisch, 2009). Igualmente, pueden generar información genética nueva, movilizar genes del genoma huésped y regular la respuesta a distintos niveles al estrés abiótico y biótico (Negi et al., 2016). Por consiguiente, contribuyen a la generación de nuevos e interesantes fenotipos (tolerancia al estrés, color y forma del fruto, entre otros) siendo evidente su importante papel en la evolución (Makałowski et al., 2019).

La activación de estos elementos bajo condiciones de estrés fue reconocida por primera vez en 1985 en *Zea mays*, en respuesta a la infección por el virus del mosaico estriado de la cebada (o BSMV por sus siglas en inglés) (Johns et al., 1985), y desde entonces numerosos estudios han demostrado no solo su capacidad de activarse en estas condiciones sino la posibilidad de otorgar memoria tras la adaptación a condiciones estresantes (Avramova, 2015; Kinoshita & Seki, 2014). De esta manera, los transposones facilitan la adaptación al estrés y consecuentemente la evolución, así como modifican la expresión de genes en respuesta a estímulos como el estrés abiótico en distintos órganos (Sabot et al., 2006; Pecinka et al., 2010; Woodrow et al., 2010; Ito et al., 2011; Lu et al., 2011; Ishiguro et al., 2014) y los principales experimentos y conclusiones relacionados con este fenómeno son revisados en este trabajo.

2. Metodología

El objetivo principal de este trabajo es realizar una revisión bibliográfica sobre los elementos transponibles vegetales, con especial atención a aquellos implicados en procesos de tolerancia a estrés abiótico, a fin de concebir nuevos conocimientos que permitan formular una hipótesis de trabajo firme en torno a la que diseñar nuevos experimentos.

Durante la elaboración de este texto se han utilizado distintas bases de datos, buscadores y programas informáticos para recopilar información fácilmente a partir artículos de investigación, libros, revisiones, etcétera. En concreto, se ha recurrido a:

- **Google Scholar**, buscador especializado en literatura académica y científica en distintas disciplinas.
- **Research Gate**, herramienta de búsqueda de revistas científicas que, además, ofrece foros y grupos de discusión para investigadores científicos para colaborar en proyectos o realizar preguntas.
- **Web of Science (WoS)**, servicio en línea que permite el acceso a diferentes bases de datos bibliográficas que contienen citas de revistas científicas y libros, entre otros.
- **Zotero**, gestor de referencias bibliográficas en forma de aplicación web y de escritorio que permite organizar, reunir y citar información de diversa índole.

Como términos de búsqueda se utilizaron las palabras clave elegidas, permitiendo conseguir un extenso conjunto de artículos, al que se aplicó un criterio de inclusión o exclusión en base a la lectura del título y *abstract*, descartando los artículos que mostraban escasa o nula relación con el tema. Dado el gran avance de las técnicas de análisis genómico y secuenciación, se ha dirigido mayor atención a artículos publicados en las dos últimas décadas. La búsqueda de información se detuvo en septiembre de 2020.

3. Estructura de la revisión bibliográfica

La información obtenida se ha agrupado en 4 puntos: generalidades y diversidad de los transposones vegetales, estudio de la relación entre los transposones y la tolerancia al estrés y la adquisición de plasticidad fenotípica, regulación de la actividad de los elementos transponibles bajo estrés abiótico y el potencial de estos transposones en programas de mejora de cultivos.

3.1. Transposones en los genomas vegetales. Generalidades, estructura y diversidad

Una vez fue aceptado el concepto de movilidad genética introducido por McClintock en la comunidad científica, los transposones fueron inicialmente catalogados como ADN “parásito” o “egoísta”, debido a que contienen la información genética suficiente como para replicarse y/o transponerse en el genoma, pudiendo comprometer la estabilidad genómica del huésped y causar efectos negativos (Orgel & Crick, 1980). Sin embargo, análisis sistemáticos en genomas eucariotas han revelado su papel en la regulación de la expresión génica y en la evolución (Lisch, 2013). Actualmente existen tres principales hipótesis sobre la función de estos elementos en el genoma:

1. El surgimiento de los procesos epigenéticos en la evolución como mecanismos de defensa ante elementos transponibles y virus, sugiriendo un proceso de coadaptación mutua entre el genoma huésped y los transposones (Slotkin & Martienssen, 2007).
2. Los transposones como principales agentes de innovación evolutiva y plasticidad fenotípica (Fedoroff, 2012).
3. La existencia de elementos transponibles como “módulos de control genómico” (Bui & Grandbastien, 2012), una visión similar a la hipótesis del “Elemento Controlador” ya postulada por McClintock (McClintock, 1984).

Estos transposones forman la mayor fracción de “ADN basura” del genoma, que son segmentos de ADN sin una función reguladora relevante para el organismo o sin una región que codifique proteínas a primera instancia (Dubin et al., 2018). Asimismo, los transposones son elementos ubicuos, habiéndose encontrando en todos los organismos analizados salvo escasas excepciones como en *Plasmodium falciparum* (Gardner et al., 2002). Más aún, existe una correlación positiva entre el contenido de elementos transponibles y el tamaño del genoma (Tabla 1), aunque la abundancia de los diferentes tipos de transposones en distintos organismos es muy variable (El Baidouri et al., 2014). En algunas plantas superiores, como en *Arabidopsis thaliana*, la sección del genoma formada por elementos transponibles es excepcionalmente pequeña (solo el 14%) (The Arabidopsis Genome Initiative, 2000) mientras que en otras angiospermas con genomas de gran tamaño (como el género *Lilium* con entre 30 y 40 millones de kilobases) sobrepasa el 90% (Leeton & Smyth, 1993; Gonzalvo, 2005).

<u>Modelo de estudio</u>	<u>Tamaño del genoma</u>	<u>% ETs de clase I</u>	<u>% ETs de clase II</u>	<u>% Otros ETs</u>	<u>% ADN no repetitivo</u>
<i>Arabidopsis thaliana</i>	125 MB	6,9	6,7	1,4	85
Arroz	389 MB	19	13	2	66
Sorgo	730 MB	54,52	7,46	0,02	38
Tomate	0,9 GB	61,8	1	0	37
Maíz	2,3 GB	75	9	1	15
Caña de azúcar	10 GB	40,86	7,93	0,6	51,2

Tabla 1. Comparación de la estructura genómica de distintas plantas modelo y de estudio. Mayores genomas están positivamente correlacionados con mayores fracciones de ETs (Elementos Transponibles), sobre todo en especies como el sorgo o el maíz. Adaptado de (Negi et al., 2016)

En lo que se refiere a elementos de clase I autónomos, los transposones LTR son los más abundantes en el genoma vegetal (Todorovska, 2007). Se dividen en cinco superfamilias, estando presentes en plantas dos de ellas: los elementos Ty1-*Copia* y Ty3-*Gypsy*, que a su vez se dividen en múltiples familias (Wicker et al., 2007). Como las siglas de su nombre indican, los transposones LTR se caracterizan por la presencia de repeticiones terminales largas, variando en tamaño desde 100 pares de bases (como los elementos *Tos17*) hasta más de 5 kilobases (elementos *Sukkula*) (Gribbon et al., 1999; Shirasu et al., 2000) que, además, están flanqueados por dianas de inserción denominadas TSD (*Target Site Duplication*). Los genes *gag* (que codifica una cápside proteica) y *pol* (que codifica la maquinaria enzimática para la transcripción inversa e integración en el genoma huésped), comparten homología estructural con genes de retrovirus, y la principal diferencia entre los elementos Ty1-*Copia* y Ty3-*Gypsy* es la posición física de los dominios codificantes del gen *pol* (Figura 4a y 4b) (Makałowski et al., 2019). Se han encontrado secuencias pertenecientes al grupo *Copia* en algas unicelulares, briófitos, gimnospermas y angiospermas. Por otro lado, elementos de tipo *Gypsy* han sido reportados en varias plantas de interés agronómico como en maíz, tomate, arroz y piña, así como en otras angiospermas y gimnospermas (Friesen et al., 2001).

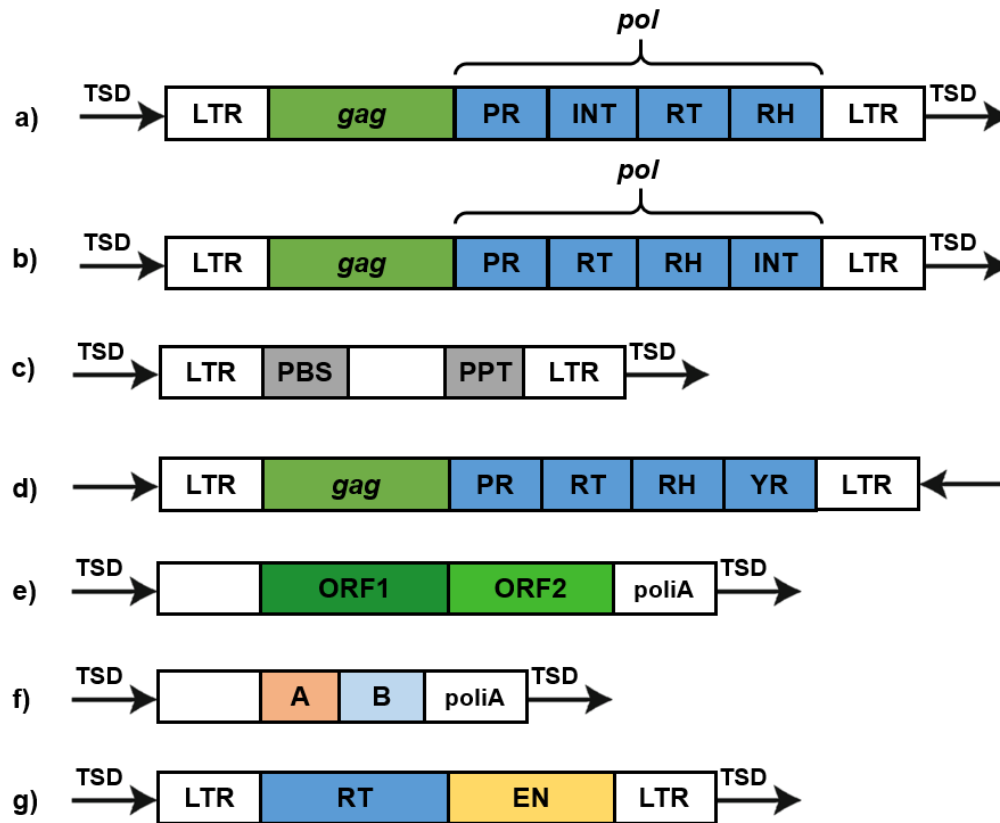


Figura 4. Representación gráfica de la estructura de los elementos transponibles de clase I en plantas. Dentro de esta clase, se encuentran en los genomas vegetales elementos *Copia* (a), *Gypsy* (b), TRIMs y LARDs (c), DIRS (d), LINEs (e), SINEs (f) y PLEs (g). TSD: duplicaciones del sitio diana; LTR: repeticiones terminales largas; PR: proteasa; INT: integrasa; RT: transcriptasa inversa; RH: ribonucleasa H; PBS: sitio de unión del primer; PPT: tracto central de polipurinas; YR: tirosina-recombinasa; ORF: marco abierto de lectura; poliA: cola de poliA; A/B: cajas A y B; EN: endonucleasa.

Otros transposones LTR son elementos no autónomos, como los TRIMs (retrotransposones en miniatura con repeticiones terminales) y los LARDs (derivados largos de retrotransposones). Los primeros fueron descubiertos por primera vez en un intrón del gen de la ureasa de *Solanum tuberosum* (Witte et al., 2001) y los segundos, en cebada (Kalendar et al., 2004). Los elementos no autónomos son incapaces de codificar las proteínas necesarias para su transposición (Figura 4c), dependiendo de otros elementos autónomos que reconocen sus secuencias LTR para su posterior movilización (Havecker et al., 2004). Estos dos grupos se diferencian por su tamaño: la secuencia de los elementos TRIMs ocupa desde cientos de bases hasta 4 kilobases y la de los LARDs supera siempre las 4 kilobases (Orozco-Arias et al., 2019). En plantas, han sido descritos en varios grupos, desde hongos y algas (Labbé et al., 2012) hasta varias familias de

plantas superiores, con especial diversificación en Brassicaceae (Gao et al., 2016), aunque su pequeño tamaño hace difícil su anotación.

Los elementos DIRS (*Dictyostelium Intermediate Repeat Sequence*) representan un orden de retrotransposones presentes en la gran mayoría de organismos, incluyendo plantas y hongos (Wicker et al., 2007; Makołowski et al., 2019) y su estructura denota un mecanismo de integración distinto al resto de retrotransposones (Figura 4d), pero que aún no se ha descrito (Orozco-Arias et al., 2019).

En relación con los transposones no-LTR, son elementos generalmente escasos en el genoma vegetal en comparación con los transposones LTR (Schulman, 2012). Aun así, se caracterizan por estar flanqueados por TSDs y terminar en una cola poli-A. Estos elementos se subdividen en LINEs y SINEs. Los LINEs poseen dos marcos abiertos de lectura (Figura 4e) y son considerados elementos autónomos dado que codifican su propia maquinaria necesaria para la retrotransposición. En contraste, los SINEs están compuestos por ARNt y ARNr principalmente, poseyendo unas cajas A y B en su secuencia que sirven como promotores para la ARN polimerasa III (Figura 4f) (Orozco-Arias et al., 2019). Sin embargo, carecen de marco abierto de lectura, dependiendo de la maquinaria de los LINEs para su movilización en el genoma, por lo que son elementos no autónomos (Schmidt, 1999). Los SINEs se han encontrado en hongos (Wicker et al., 2007) y en plantas superiores como el tabaco, arroz y especies de *Brassica* (Schmidt, 1999).

Los elementos PLE (*Penelope-Like Elements*) son otro grupo de transposones con una amplia distribución (hongos, metazoos, coníferas, entre otros) y que son considerados un grupo separado de las dos clases tradicionales de transposones (Evgen'ev & Arkhipova, 2005), debido a diferencias estructurales en sus regiones codificantes (Figura 4g). En 2016, análisis bioinformáticos concluyeron que estos elementos son el resultado de una transferencia de genes horizontal de artrópodos a coníferas (Lin et al., 2016). Algunos ejemplos excepcionales por su abundancia en plantas son el LINE *Del2* con hasta 250.000 copias en *Lilium* (Leeton & Smyth, 1993) o el SINE *TS* con más de 50.000 copias en tabaco (Yoshioka et al., 1993).

Por lo que se refiere a los elementos de clase II (o transposones de ADN) forman una pequeña porción de moviloma del genoma vegetal en comparación con los retrotransposones, a causa de la naturaleza de su mecanismo conservativo (o de “corta y pega”) de transposición. Se dividen según la ausencia o presencia de secuencias TIR: los

transposones TIR (que codifican una transposasa que actúa como proteína de unión al ADN y como endonucleasa, aparte de estar flanqueados por secuencias TIR) y los transposones no-TIR (Makałowski et al., 2019), ambos pudiendo ser autónomos (Figura 5a) o no autónomos (Figura 5b). Un ejemplo notable es el sistema *Ac/Ds* descrito por McClintock (McClintock, 1950) en el que *Ac* es el elemento autónomo capaz de activar a *Ds*, o los MITEs (elementos transponibles miniatura con repetición invertida, no autónomos) que constituyen una excepción en cuanto a la proporción de elementos de clase II, como *mPing* en arroz (Naito et al., 2009) y *mPIF* en maíz cuyo número de copias llega a los 6.000 (Zhang et al., 2001).

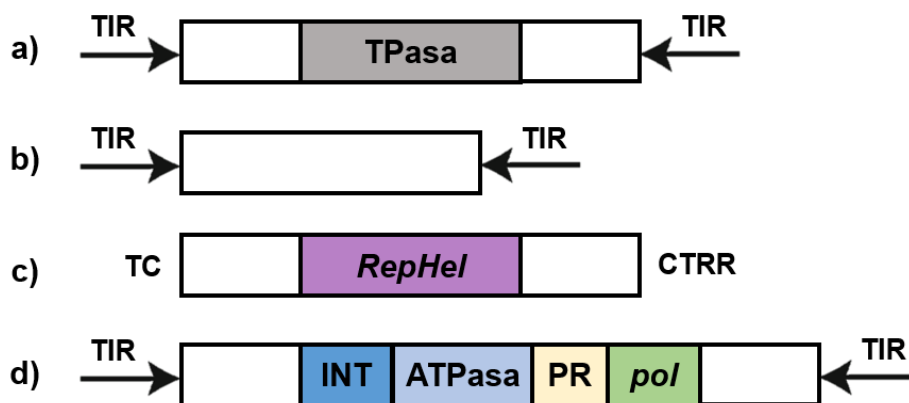


Figura 5. Representación gráfica de los elementos transponibles de clase II descritos en plantas. La clase II agrupa a elementos autónomos (h) y no autónomos (i) flanqueados por TIRs, así como a los *Helitrones* (j) y a los elementos *Maverick* (k). TPasa: transposasa; RepHel: replicasa-helicasa; TIR: repeticiones terminales invertidas; PR: proteasa; pol: gen que codifica ADN polimerasa.

Dentro de los transposones de clase II también se incluyen elementos con mecanismos de replicación inusuales, sin ruptura de doble hebra como los *Helitrones* (que involucran replicación en círculo rodante) o los *Maverick* (cuya escisión es mediada por rupturas de una sola hebra aunque contengan secuencias TIR) (Makałowski et al., 2019). Los *Helitrones* pueden ser considerados autónomos o no autónomos según contengan el dominio *Rep/Hel* (Figura 5c), que codifica una proteína con función de helicasa (*Hel*) y de iniciadora de la replicación en círculo rodante (*Rep*). Estos elementos no producen TSDs durante la transposición (Sahebi et al., 2018) y están ampliamente distribuidos en plantas, hongos y animales (Makałowski et al., 2019). Los elementos *Maverick* se distinguen del resto en el conjunto de proteínas que requieren para su transposición (Figura 5d), entre las que se encuentran ADN polimerasa, integrasa retroviral, cisteín-

proteasa y ATPasa, a lo que se suma su capacidad de secuestrar fragmentos génicos del genoma huésped (Kim, 2017). A pesar de que no se han aislado en plantas superiores, se encuentran en hongos, como en el género *Glomus* (Pritham et al., 2007).

3.2. Importancia de los transposones en la tolerancia al estrés abiótico y la plasticidad fenotípica

Se puede definir el estrés como cualquier factor, de origen biótico (patógenos, cultivo in vitro de tejidos, infecciones fúngicas, etc.) o abiótico (exceso o defecto de luz, agua, sales, temperatura, nutrientes, etc.) que disminuye la tasa de uno o varios procesos fisiológicos por debajo de la tasa máxima que la planta mantendría en condiciones más favorables (Gull et al., 2019). Como resultado, cualquiera de estos factores externos o una combinación de estos puede afectar negativamente al crecimiento, desarrollo y productividad de las plantas (Verma et al., 2013). De la misma forma que el estrés daña a la planta a distintos niveles, esta puede generar una respuesta que se manifiesta en múltiples niveles de organización (molecular, histológico, anatómico y morfológico), como ajustes en el sistema de membranas celular, cambios en la arquitectura de la pared celular, modificaciones transcripcionales o respuestas metabólicas (Negi et al., 2016). Las respuestas de las plantas al estrés abiótico son decisivas para su supervivencia dada su naturaleza sésil, que hace que se enfrenten a altos niveles de radiación, salinidad, sequía, hipoxia o metales pesados, entre otros (Hirayama & Shinozaki, 2010).

La activación de transposones bajo estrés biótico y abiótico en plantas es un fenómeno reportado y estudiado, inicialmente descubierto en maíz, bajo estrés biótico (infección del virus de mosaico estriado). En concreto, se reportó la transposición del elemento *Bs1* en la región codificante del gen *Adh1*, que codifica la enzima alcohol deshidrogenasa 1, causando plantas infectadas capaces de generar granos de polen resistentes a alcohol alílico (Johns et al., 1985). La hipótesis de que la activación de elementos transponibles en respuesta al estrés fue propuesta inicialmente por Barbara McClintock (McClintock, 1984) y fue confirmada gracias al avance de las técnicas de secuenciación, que permitieron descubrir cómo algunas familias de transposones contienen elementos de respuesta al estrés o SREs en sus promotores. Consecuentemente, los transposones no solo son capaces de activarse ante factores externos como el estrés abiótico y biótico, sino conferir capacidad de respuesta a estos factores en genes codificantes cercanos al sitio de inserción o integración (Cavrak et al., 2014).

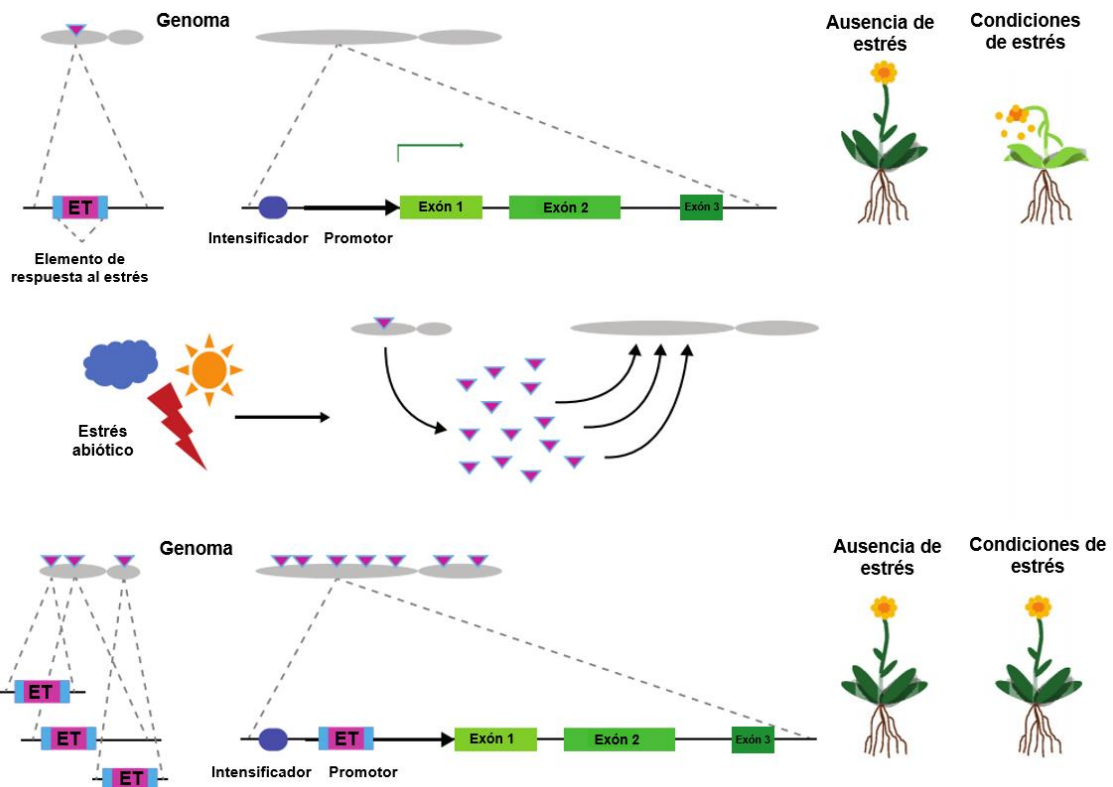


Figura 6. Distintas condiciones de estrés abiótico inducen la transposición y/o regulación de genes cercanos físicamente a las secuencias de los transposones. El estrés abiótico induce la activación transcripcional de los elementos transponibles (ET, cajas rosas) que contienen SREs o elementos de respuesta al estrés (bordes azules) presentes en el genoma. Este pico de expresión y amplificación de ADN ectópico al cromosoma resulta en nuevas inserciones en diferentes localizaciones. Si se inserta en el promotor de la región codificante de una proteína, transfiere su capacidad de inducción al estrés. Consecuentemente, si el producto es beneficioso en la tolerancia al estrés abiótico, la planta adquiere capacidad de respuesta y resistencia al factor o combinación de factores estresantes a los que es capaz de responder el transposón. Adaptado de (Dubin et al., 2018)

El papel más claro de los transposones en la regulación génica es su movilización e inserción en regiones reguladoras (como promotores), que facilitan la expresión de genes inducibles por estrés (Figura 6). Un ejemplo clásico es la activación bajo estrés por bajas temperaturas del gen *Ruby Myb* (activador de la síntesis de antocianinas y responsable del color rojo del fruto en condiciones de bajas temperaturas) en la naranja roja o sanguina (*Citrus x sinensis*) que está mediada por la inserción del retrotransposón *Tcs1*, que adquiere una segunda copia (*Tcs2*) del mismo elemento en orientación inversa en variedades chinas de esta planta (Butelli et al., 2012). Por otro lado, el genoma referencia del arroz posee decenas de elementos *mPing*, aunque el cultivar EG4 (cultivar *Gimbozu*) contiene más de mil de estos elementos que, a día de hoy, siguen activos, confiriendo inducción de respuesta al estrés salino o por bajas temperaturas a distintos

genes. Se demuestra así cómo los elementos transponibles pueden producir variación fenotípica en pocas generaciones, respondiendo a estreses que causan una fuerte presión selectiva (Naito et al., 2009).

La naturaleza mutagénica de los transposones hace que sean capaces de crear variaciones genéticas en los loci de inserción, que pueden ser neutrales, fatales o beneficiosas para el genoma de la planta (Kim, 2017). Este hecho se puede traducir en el surgimiento de fenotipos tolerantes o sensibles a diferentes tipos de estrés abiótico (Negi et al., 2016). Por ejemplo, la tolerancia a metales como el aluminio (un rasgo característico de las raíces) en plantas de sorgo (*Sorghum* spp.) está asociada con la inserción de estos elementos. Concretamente, la principal diferencia entre cultivares sensibles y tolerantes al aluminio en sorgo es la presencia de un elemento *Tourist* en la secuencia del gen *AltSB*, que codifica un transportador de citrato inducible por aluminio. Las plantas tolerantes al aluminio muestran una expresión específica de tejido en la raíz gracias a la activación de este elemento de tipo MITE (Magalhaes et al., 2007). Asimismo, también se ha reportado su efecto deletéreo en ciertos genes de respuesta al estrés vegetal: la comparación de los cultivares de soja *Tiefeng 8* (tolerante a altos niveles de salinidad) y *85-140* (planta paterna *Tiefeng 8*, sensible a altos niveles de salinidad) demostró que en el cultivar sensible se producía un transcrito truncado del producto del gen *GmSALT3*, debido a la disrupción causada por un retrotransposón de tipo Ty1-*Copia* en el tercer exón del gen. El gen *GmSALT3* codifica una proteína localizada en el retículo endoplásmico que contribuye a la exclusión de sodio en los brotes de soja, cuyo producto está truncado en el cultivar *85-140* (Guan et al., 2014).

Los elementos LTR son los más abundantes en plantas y están envueltos en distintas respuestas al estrés abiótico (Bui & Grandbastien, 2012). Experimentos bajo condiciones de estrés salino y lumínico reportaron la activación del elemento *Tid1a* en *Triticum durum*, que posee un promotor con similitudes estructurales a los dominios de activación transcripcional de genes de respuesta de defensa vegetales (Woodrow et al., 2010). En plántulas de *Arabidopsis thaliana* se demostró la activación del elemento *At2G06045* bajo distintas condiciones de estrés (estrés salino, osmótico, tratamientos de frío, calor y de ABA (ácido abscísico)), causando la inducción transcripcional de genes de respuesta a estos estreses que codifican TF o proteínas LEA, entre otros (Zeller et al., 2009). Asimismo, las heridas, estrés salino y el cultivo de células de hojas de limón (*Citrus limon*) activaron al elemento *CLCoy1*, que, dada su presencia en distintas especies

del género *Citrus*, se postula que puede haber sido uno de los principales motores de variabilidad genómica durante su domesticación (De Felice et al., 2009). En lo que refiere a elementos de clase II, cabe mencionar a los elementos MITE y su relación con la respuesta al estrés en arroz. Altas dosis de radiación gamma, bajas temperaturas y alta salinidad generan la transposición y amplificación de elementos *mPing* con una alta selectividad, evitando regiones exónicas (Naito et al., 2014).

Otra forma en la que los transposones pueden generar nuevos fenotipos es a través de la exaptación. Desde un punto de vista evolutivo, la exaptación es la subversión de una serie de características adaptativas seleccionadas naturalmente para lograr una función nueva (Hoen & Bureau, 2012). Las secuencias de los elementos transponibles pueden ser directamente exaptadas por funciones fenotípicas específicas en la planta, y existen algunos ejemplos en plantas que, si bien son escasos, juegan un papel crítico en el crecimiento y desarrollo vegetal (Negi et al., 2016). Los TFs (factores de transcripción) *FARI* y *FHY3* son esenciales en la señalización del fitocromo *PHYA* y fueron domesticados a partir de elementos de tipo MULE (*Mutator-like elements*) (R. Lin et al., 2007). Asimismo, el gen *DAY SLEEPER* de *Arabidopsis thaliana*, que codifica un TF esencial en el desarrollo, procede de los elementos de clase II *hAt*, con notoria similitud estructural (Bundock & Hooykaas, 2005). Otro ejemplo es el gen *MUG1-8* derivado también de la superfamilia MULE, que juega un papel importante en el desarrollo floral y aptitud reproductiva (Joly-Lopez et al., 2012).

Todos los ejemplos mencionados anteriormente demuestran el papel decisivo que juegan los elementos transponibles produciendo nuevos genotipos y fenotipos en respuesta a perturbaciones ambientales. Estos elementos son capaces de, por medio de sofisticados y diversos mecanismos, generar una gran fuente de variación genómica intra- e inter-específica heredable, siendo considerados a día de hoy importantes contribuidores en la adaptación medioambiental (Pimpinelli & Piacentini, 2020).

3.3. Regulación génica y epigenética de los transposones bajo estrés abiótico

A pesar de que todavía existen lagunas en el conocimiento exacto del mecanismo molecular por el que se regula la respuesta de los transposones bajo estrés abiótico en planta, los estudios realizados al respecto han permitido describir una serie de procesos comunes en diferentes sistemas (Negi et al., 2016):

1. El control de los genes de respuesta al estrés vegetal en regiones reguladoras y codificantes (Figura 7).
2. Generación de variabilidad genética en clústers de genes de defensa vegetales (Figura 8A).
3. Control de la expresión génica mediante la generación de snARNs y mecanismos epigenéticos (como la vía RdDM o metilación del ADN guiada por ARN) (Figura 8B).
4. Exaptación de las secuencias de los transposones, que sirven como reservorio de información genética para los genes vegetales, consiguiendo nuevas funciones.

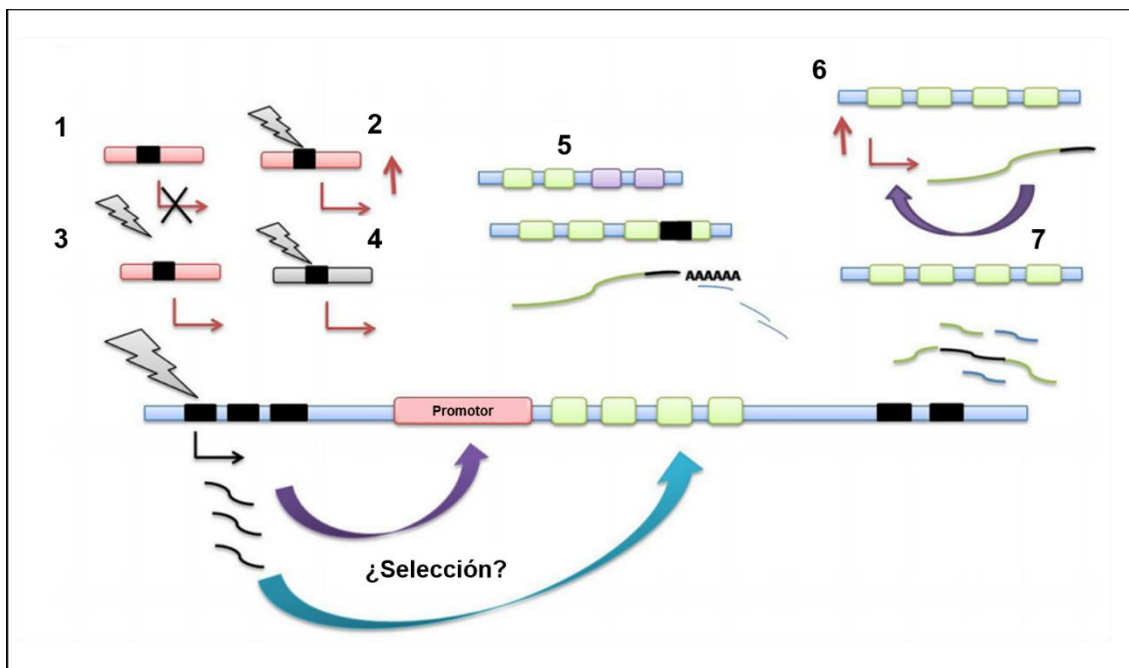


Figura 7. Control de los genes de respuesta al estrés vegetal en regiones reguladoras y codificantes. La inserción de elementos transponibles (cajas negras) en promotores puede implicar la pérdida de función del promotor (1), amplificar o alterar la expresión y los patrones de la misma en los tejidos y órganos (2), conferir inducción al estrés en genes de la planta sin esta capacidad (3) o refuncionalizar promotores inactivos (cajas grises) (4). La inserción de estos elementos en regiones exónicas puede generar mutaciones indel (5), alterando los patrones de poliadenilación y su abundancia. La inserción en la zona 3'UTR puede aumentar la expresión y estabilidad del transcrito (6). También pueden generarse nuevos patrones de *splicing* cuando se insertan en regiones intrónicas, y por ende, nuevas combinaciones génicas. Tomado de (Negi et al., 2016)

Sin embargo, la faceta más importante y estudiada del control de los transposones está relacionada con los mecanismos epigenéticos (Figura 6.D), con especial atención a la metilación del ADN (Galindo-González et al., 2018). Los mecanismos epigenéticos ayudan a la planta a responder rápidamente a distintos estreses, mediante cambios

epigenéticos transitorios o heredables. En este contexto, los transposones también responden al estrés, y además ser influenciados por cambios en el estado epigenético del genoma (bien sean transitorios o heredables). Este proceso es importante, dado que cuando un elemento transponible se inserta en una región codificante o cerca de una, no solo puede causar efectos negativos, sino también modificar el estado epigenético de las regiones génicas adyacentes (de Souza et al., 2013).

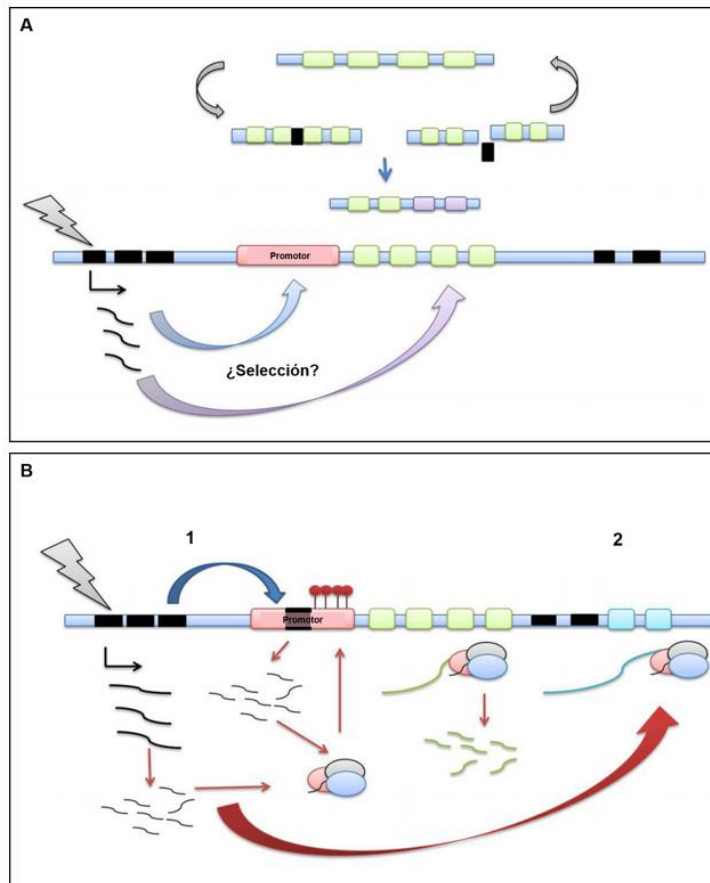


Figura 8. (A) Los grandes clústers de genes de defensa en plantas albergan también clústers de elementos transponibles, de forma que múltiples ciclos de inserción y escisión en regiones codificantes pueden facilitar su recombinación alélica y adaptación a condiciones abióticas y bióticas estresantes. (B) Control mediante sncARNs. La inserción de transposones en promotores puede causar el silenciamiento de la expresión génica de la planta, generando pequeños ARNs reguladores y por la vía RdDM (metilación de ADN dirigida por RNA) (1). Distintos siARNs y el complejo Ago utilizan como diana la zona 3'UTR del transcrito, pudiendo implicar silenciamiento post-transcripcional (2). (D) Reclutamiento de genes por parte del genoma huésped. Las secuencias de los transposones pueden ser exaptadas por la planta consiguiendo una nueva funcionalidad, por lo que funcionan como reservorios de información genética para la evolución de los genes vegetales (incluidos aquellos involucrados en la respuesta al estrés).

Entre los ejemplos clásicos de regulación epigenética de transposones bajo estrés abiótico se encuentra el elemento *ONSEN* y el gen *NAC*.

El estrés por altas temperaturas activa al retrotransposón *ONSEN* en *Arabidopsis thaliana*, mediante TFs de choque térmico que se unen a la secuencia del elemento. Experimentos con mutantes deficientes en generación ARNs pequeños de interferencia o siARNs, demostraron que estas moléculas están implicadas en su regulación, en lugar de la vía RdDM. El gen *NAC* en maíz codifica TFs que regulan numerosos procesos en plantas, entre ellos la respuesta al estrés. Estudios de asociación de genoma completo (GWAS), mostraron relación entre plantas con polimorfismos sensibles a la sequía y la inserción de un elemento MITE en el promotor de un factor de transcripción *NAC*, así como altos niveles de metilación del ADN a partir de la vía RdDM que implicó menor expresión del gen y una peor tolerancia a la sequía (Mao et al., 2015).

3.4. Potencial de los elementos transponibles en programas de mejora de cultivos

La productividad de los cultivos es vulnerable a la variabilidad climática, así como al cambio climático asociado con aumentos en la temperatura, CO₂ y patrones cambiantes de precipitaciones (Mall et al., 2017). En este contexto, la adquisición de diversidad fenotípica y genotípica es crucial, dado que una escasa plasticidad adaptativa puede perjudicar gravemente a las especies de cultivo (Negi et al., 2016). Es por esto que los transposones han cobrado gran importancia, sugiriéndose el desarrollo de técnicas aplicadas basadas en la transposición inducida y controlada para la mejora de cultivos (Paszkowski, 2015). Estas técnicas podrían potencialmente crear y ajustar precisamente distintas redes de regulación inducidas por estrés abiótico, así como generar nuevas marcas epigenéticas. Sin embargo, se enfrentan a una dificultad: la gran fracción que ocupan los elementos transponibles en algunas plantas de cultivo (como el maíz) que implica una amplia movilización bajo condiciones de estrés, y por ende, determina que los mecanismos para su control requerirán un conocimiento profundo sobre los desencadenantes ambientales, epigenéticos y evolutivos involucrados en el control transposicional de las diferentes familias de elementos (Vitte et al., 2014).

Otra área donde el estudio de los elementos transponibles puede asistir en programas de mejora de cultivo es a partir de marcadores moleculares, cobrando especial importancia en reordenamientos cromosómicos inducidos por estrés, un fenómeno común en cultivos poliploides (Vicient & Casacuberta, 2017). La mayoría de estos estudios se han llevado a cabo en condiciones de estrés biótico:

1. IRAP (*Inter Retrotransposon Amplification Polymorphism*). Esta técnica usa las secuencias LTR como sitios de unión a los cebadores de PCR, produciendo la amplificación de la región entre las dos secuencias LTR (Rashid et al., 2014).
2. REMAP (*Retrotransposon-Microsatellite Amplified Polymorphism*). La técnica REMAP permite amplificar regiones situadas entre una región LTR y un microsatélite, y se suele utilizar conjuntamente con IRAP (Abdollahi Mandoulakani et al., 2015).
3. SSAP (*Sequence Specific Amplification Polymorphism*). Se trata de una técnica que utiliza un cebador clásico de PCR y otro adaptador, que se une a los fragmentos de restricción generados en la muestra de ADN gracias a una digestión previa con enzimas de restricción (Kalendar et al., 2010).
4. iPBS (*inter-Priming Binding Site*). Técnica que se basa en el reconocimiento de la secuencia PBS (secuencia de 18 nucleótidos universal en los retrotransposones LTR autónomos y no autónomos) por medio de un solo cebador (Kalendar et al., 2010).

También se ha utilizado WRGS (*Whole-Genome Resequencing*) junto con KASPar (*Kompetitive Allele-Specific Polymerase chain reaction*) para analizar el gen *GmSALT3* en más de un centenar de cultivares de soja, demostrando que los fenotipos resistentes a la salinidad contenían un elevado contenido de polimorfismos asociados a transposones (Patil et al., 2016). La técnica KASPar permite genotipar polimorfismos de un único nucleótido basándose en una PCR alelo-competitiva que puede detectar variaciones alélicas a partir de señales fluorescentes (Saxena et al., 2012).

Estas técnicas (junto con otras clásicas en genómica, como la PCR) apoyan directamente a estudios de diversidad o mapeo genotípico-fenotípico, y hacen a los transposones marcadores moleculares de elevada importancia, sobre todo en estudios de estrés abiótico, dado que suelen encontrarse cerca o dentro de la secuencia de genes de respuesta al estrés (Negi et al., 2016).

La mutagénesis por exposición a radiación es una técnica utilizada en programas de mejora de cultivo, capaz de generar mutaciones a una escala global del genoma (Oladosu et al., 2016). Durante este estado de “shock genómico” se ha demostrado cómo la transposición de elementos transponibles es uno de los eventos más notables durante estos experimentos. Algunos grupos han reportado este fenómeno en la obtención de mutantes de caña de azúcar tolerantes a altas concentraciones de azúcar (Mirajkar et al.,

2016) o altas concentraciones de sal (Nikam et al., 2015), sugiriendo un nuevo enfoque en estos programas.

Aparte de lo comentado, todas estas técnicas pueden aportar nuevos promotores, intensificadores y silenciadores, sobre todo en los genes cercanos a los sitios de inserción de los transposones, permitiendo desenmascarar nuevos mecanismos reguladores aún no conocidos en plantas (Negi et al., 2016).

4. Conclusiones

1. Los elementos transponibles son secuencias de ADN ubicuas en eucariotas capaces de cambiar su posición en el genoma, dando lugar a mutaciones, modificaciones transcripcionales, reordenamientos cromosómicos, incrementos en el tamaño del genoma o patrones de expresión inusuales, entre otros.
2. Tras ser considerados “ADN basura” y “ADN egoísta”, estudios en las dos últimas décadas han aportado un conjunto de evidencias sólidas que demuestran cómo generan diversidad genotípica y fenotípica heredable, que se traduce en un importante papel en la adaptación ambiental y en la evolución.
3. Estos elementos se encuentran ampliamente distribuidos en plantas y, por medio de distintos mecanismos como la regulación génica, patrones de *splicing* alternativo o la generación de polimorfismos y mutaciones, son capaces de reconfigurar los circuitos transcripcionales de la planta bajo estrés abiótico, así como moldear la arquitectura del genoma vegetal, finalmente conduciendo a la especiación y evolución de las plantas.
4. El genoma de la planta posee mecanismos epigenéticos que reprimen la actividad de los transposones, aunque bajo condiciones de estrés abiótico, estos mecanismos se relajan mediante la propagación de marcas epigenéticas a los loci cercanos y mediante la producción de ARNs que contribuyen a regular el estado epigenético del huésped. Tras la recuperación, los patrones de silenciamiento y metilación de transposones se restablecen, lo que demuestra una dinámica importante en la epigenética vegetal durante condiciones predominantes en las plantas por su naturaleza sénil
5. La rápida plasticidad fenotípica aportada por los transposones desde la perspectiva epigenética puede ser clave en la búsqueda de fenotipos resilientes en el actual

contexto de cambio climático al que se enfrenta la agricultura contemporánea. Estudios de cruzamientos y mapas genéticos con transposones demuestran su potencial en programas de mejora en plantas de cultivo, aunque mayor atención debe prestarse a los mecanismos moleculares que median su respuesta al estrés abiótico, con el objetivo de desarrollar nuevas hipótesis y nuevos experimentos.

5. Conclusions

1. Transposable elements are DNA sequences ubiquitous in eukaryotes able to change their position within the genome, leading to mutations, transcriptional modifications, chromosomal rearrangements, increases in genome size or unusual expression patterns, among others.
2. Once considered “junk DNA” and “selfish DNA”, studies in the last two decades have brought a set of solid evidences that show how they generate inheritable genotypic and phenotypic diversity, which translates in an important role in environmental adaptation and evolution.
3. These elements are broadly distributed in plants and, through several mechanisms like genetic regulation, alternative *splicing* patterns or generation of new polymorphisms and mutations, they are able to rewire transcriptional circuits of the host plant during abiotic stress, as well as shape its genome architecture, ultimately leading to speciation and evolution of plant genomes.
4. The fast phenotypic plasticity acquired by transposons from an epigenetic perspective might be the key in the search of resilient phenotypes in the actual context of climate change which contemporary agriculture is facing. Breeding and genetic mapping studies with transposons show their potential in crop improvement programs, with the goal of developing new hypotheses and new experiments

6. Bibliografia

- Abdollahi Mandoulakani, B., Yaniv, E., Kalendar, R., Raats, D., Bariana, H. S., Bihamta, M. R., & Schulman, A. H. (2015). Development of IRAP- and REMAP-derived SCAR markers for marker-assisted selection of the stripe rust resistance gene Yr15 derived from wild emmer wheat. *TAG. Theoretical and Applied Genetics. Theoretische Und Angewandte Genetik*, 128(2), 211-219. <https://doi.org/10.1007/s00122-014-2422-8>
- Avramova, Z. (2015). Transcriptional «memory» of a stress: Transient chromatin and memory (epigenetic) marks at stress-response genes. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, 83(1), 149-159. <https://doi.org/10.1111/tpj.12832>
- Bennetzen, J. L., & Wang, H. (2014). The Contributions of Transposable Elements to the Structure, Function, and Evolution of Plant Genomes. *Annual Review of Plant Biology*, 65(1), 505-530. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-035811>
- Biémont, C. (2010). A Brief History of the Status of Transposable Elements: From Junk DNA to Major Players in Evolution. *Genetics*, 186, 1085-1093. <https://doi.org/10.1534/genetics.110.124180>
- 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. (2018). Ten things you should know about transposable elements. *Genome Biology*, 19(1), 199. <https://doi.org/10.1186/s13059-018-1577-z>
- Bui, Q. T., & Grandbastien, M.-A. (2012). LTR Retrotransposons as Controlling Elements of Genome Response to Stress? En M.-A. Grandbastien & J. M. Casacuberta (Eds.), *Plant Transposable Elements: Impact on Genome Structure and Function* (pp. 273-296). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-31842-9_14
- Bundock, P., & Hooykaas, P. (2005). An Arabidopsis hAT-like transposase is essential for plant development. *Nature*, 436(7048), 282-284. <https://doi.org/10.1038/nature03667>
- Butelli, E., Licciardello, C., Zhang, Y., Liu, J., Mackay, S., Bailey, P., Reforgiato-Recupero, G., & Martin, C. (2012). Retrotransposons Control Fruit-Specific, Cold-Dependent Accumulation of Anthocyanins in Blood Oranges. *The Plant Cell*, 24(3), 1242-1255. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.095232>
- Cavrak, V. V., Lettner, N., Jamge, S., Kosarewicz, A., Bayer, L. M., & Mittelsten Scheid, O. (2014). How a Retrotransposon Exploits the Plant's Heat Stress Response for Its Activation. *PLoS Genetics*, 10(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1004115>
- De Felice, B., Wilson, R. R., Argenziano, C., Kafantaris, I., & Conicella, C. (2009). A transcriptionally active copia-like retroelement in Citrus limon. *Cellular & Molecular Biology Letters*, 14(2), 289-304. <https://doi.org/10.2478/s11658-008-0050-5>
- De Souza, F. S. J., Franchini, L. F., & Rubinstein, M. (2013). Exaptation of transposable elements into novel cis-regulatory elements: Is the evidence always strong? *Molecular Biology and Evolution*, 30(6), 1239-1251. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst045>
- Dubin, M. J., Mittelsten Scheid, O., & Becker, C. (2018). Transposons: A blessing curse. *Current Opinion in Plant Biology*, 42, 23-29. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.01.003>
- El Baidouri, M., Carpentier, M.-C., Cooke, R., Gao, D., Lasserre, E., Llauro, C., Mirouze, M., Picault, N., Jackson, S. A., & Panaud, O. (2014). Widespread and frequent horizontal transfers of transposable elements in plants. *Genome Research*, 24(5), 831-838. <https://doi.org/10.1101/gr.164400.113>
- Evgen'ev, M. B., & Arkhipova, I. R. (2005). Penelope-like elements--a new class of retroelements: Distribution, function and possible evolutionary significance. *Cytogenetic and Genome Research*, 110(1-4), 510-521. <https://doi.org/10.1159/000084984>
- Fedoroff, N. V. (2012). Transposable Elements, Epigenetics, and Genome Evolution. *Science*, 338(6108), 758-767. <https://doi.org/10.1126/science.338.6108.758>
- Feschotte, C., Jiang, N., & Wessler, S. R. (2002). Plant transposable elements: Where genetics meets genomics. *Nature Reviews Genetics*, 3(5), 329-341. <https://doi.org/10.1038/nrg793>
- Fianndt, M., Szybalski, W., & Malamy, M. H. (1972). Polar mutations in lac, gal and phage lambda consist of a few IS-DNA sequences inserted with either orientation. *Molecular & General Genetics: MGG*, 119(3), 223-231. <https://doi.org/10.1007/BF00333860>
- Finnegan, D. J. (1989). Eukaryotic transposable elements and genome evolution. *Trends in Genetics*, 5, 103-107. [https://doi.org/10.1016/0168-9525\(89\)90039-5](https://doi.org/10.1016/0168-9525(89)90039-5)
- Friesen, N., Brandes, A., & Heslop-Harrison, J. S. (2001). Diversity, origin, and distribution of retrotransposons (gypsy and copia) in conifers. *Molecular Biology and Evolution*, 18(7), 1176-1188. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a003905>

- Galindo-González, L., Sarmiento, F., & Quimbaya, M. A. (2018). Shaping Plant Adaptability, Genome Structure and Gene Expression through Transposable Element Epigenetic Control: Focus on Methylation. *Agronomy*, *8*(9), 180. <https://doi.org/10.3390/agronomy8090180>
- Gao, D., Li, Y., Kim, K. D., Abernathy, B., & Jackson, S. A. (2016). Landscape and evolutionary dynamics of terminal repeat retrotransposons in miniature in plant genomes. *Genome Biology*, *17*(1), 7. <https://doi.org/10.1186/s13059-015-0867-y>
- Gardner, M. J., Hall, N., Fung, E., White, O., Berriman, M., Hyman, R. W., Carlton, J. M., Pain, A., Nelson, K. E., Bowman, S., Paulsen, I. T., James, K., Eisen, J. A., Rutherford, K., Salzberg, S. L., Craig, A., Kyes, S., Chan, M.-S., Nene, V., ... Barrell, B. (2002). Genome sequence of the human malaria parasite *Plasmodium falciparum*. *Nature*, *419*(6906), 498-511. <https://doi.org/10.1038/nature01097>
- Gonzalvo, N. S. (2005). *Control de la transposición e impacto de los elementos transponibles en genomas vegetales: Análisis del retrotransposón Tnt1 de tabaco y del MITE Emigrant de Arabidopsis*. Universitat Autònoma de Barcelona.
- Gribbon, B. M., Pearce, S. R., Kalendar, R., Schulman, A. H., Paulin, L., Jack, P., Kumar, A., & Flavell, A. J. (1999). Phylogeny and transpositional activity of Ty1-copia group retrotransposons in cereal genomes. *Molecular and General Genetics MGG*, *261*(6), 883-891. <https://doi.org/10.1007/PL00008635>
- Griffiths, A. J. F. (2008). *Genética*. McGraw-Hill Interamericana de España S.L.
- Grotewold, E., Drummond, B. J., Bowen, B., & Peterson, T. (1994). The myb-homologous P gene controls phlobaphene pigmentation in maize floral organs by directly activating a flavonoid biosynthetic gene subset. *Cell*, *76*(3), 543-553. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(94\)90117-1](https://doi.org/10.1016/0092-8674(94)90117-1)
- Guan, R., Qu, Y., Guo, Y., Yu, L., Liu, Y., Jiang, J., Chen, J., Ren, Y., Liu, G., Tian, L., Jin, L., Liu, Z., Hong, H., Chang, R., Gilliam, M., & Qiu, L. (2014). Salinity tolerance in soybean is modulated by natural variation in GmSALT3. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, *80*(6), 937-950. <https://doi.org/10.1111/tpj.12695>
- Gull, A., Lone, A. A., & Wani, N. ul I. (2019). *Biotic and Abiotic Stresses in Plants*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.85832>
- Havecker, E. R., Gao, X., & Voytas, D. F. (2004). The diversity of LTR retrotransposons. *Genome Biology*, *5*(6), 225. <https://doi.org/10.1186/gb-2004-5-6-225>
- Hirayama, T., & Shinozaki, K. (2010). Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: Past, present and future. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, *61*(6), 1041-1052. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04124.x>
- Hoen, D. R., & Bureau, T. E. (2012). Transposable Element Exaptation in Plants. En M.-A. Grandbastien & J. M. Casacuberta (Eds.), *Plant Transposable Elements: Impact on Genome Structure and Function* (pp. 219-251). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-31842-9_12
- Ishiguro, S., Ogasawara, K., Fujino, K., Sato, Y., & Kishima, Y. (2014). Low temperature-responsive changes in the anther transcriptome's repeat sequences are indicative of stress sensitivity and pollen sterility in rice strains. *Plant Physiology*, *164*(2), 671-682. <https://doi.org/10.1104/pp.113.230656>
- Ito, H., Gaubert, H., Bucher, E., Mirouze, M., Vaillant, I., & Paszkowski, J. (2011). An siRNA pathway prevents transgenerational retrotransposition in plants subjected to stress. *Nature*, *472*(7341), 115-119. <https://doi.org/10.1038/nature09861>
- Johns, M. A., Mottinger, J., & Freeling, M. (1985). A low copy number, copia-like transposon in maize. *The EMBO Journal*, *4*(5), 1093-1101.
- Joly-Lopez, Z., Forczek, E., Hoen, D. R., Juretic, N., & Bureau, T. E. (2012). A Gene Family Derived from Transposable Elements during Early Angiosperm Evolution Has Reproductive Fitness Benefits in *Arabidopsis thaliana*. *PLOS Genetics*, *8*(9), e1002931. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1002931>
- Jürgens, G. (2003). Growing up green: Cellular basis of plant development. *Mechanisms of Development*, *120*(11), 1395-1406. <https://doi.org/10.1016/j.mod.2003.03.001>
- Jurka, J., Kapitonov, V. V., Pavlicek, A., Klonowski, P., Kohany, O., & Walichiewicz, J. (2005). Repbase Update, a database of eukaryotic repetitive elements. *Cytogenetic and Genome Research*, *110*(1-4), 462-467. <https://doi.org/10.1159/000084979>
- Kalendar, R., Antonius, K., Smýkal, P., & Schulman, A. H. (2010). iPBS: A universal method for DNA fingerprinting and retrotransposon isolation. *TAG. Theoretical and Applied Genetics. Theoretische Und Angewandte Genetik*, *121*(8), 1419-1430. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1398-2>
- Kalendar, R., Vicient, C. M., Peleg, O., Ananthawat-Jonsson, K., Bolshoy, A., & Schulman, A. H. (2004). Large retrotransposon derivatives: Abundant, conserved but nonautonomous retroelements of barley and related genomes. *Genetics*, *166*(3), 1437-1450.

- Kejnovsky, E., Hawkins, J. S., & Feschotte, C. (2012). Plant Transposable Elements: Biology and Evolution. En J. F. Wendel, J. Greilhuber, J. Dolezel, & I. J. Leitch (Eds.), *Plant Genome Diversity Volume 1: Plant Genomes, their Residents, and their Evolutionary Dynamics* (pp. 17-34). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1130-7_2
- Kim, N.-S. (2017). The genomes and transposable elements in plants: Are they friends or foes? *Genes & Genomics*, 39(4), 359-370. <https://doi.org/10.1007/s13258-017-0522-y>
- Kinoshita, T., & Seki, M. (2014). Epigenetic Memory for Stress Response and Adaptation in Plants. *Plant and Cell Physiology*, 55(11), 1859-1863. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcu125>
- Labbé, J., Murat, C., Morin, E., Tuskan, G. A., Le Tacon, F., & Martin, F. (2012). Characterization of Transposable Elements in the Ectomycorrhizal Fungus *Laccaria bicolor*. *PLoS ONE*, 7(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0040197>
- Leeton, P. R. J., & Smyth, D. R. (1993). An abundant LINE-like element amplified in the genome of *Lilium speciosum*. *Molecular and General Genetics MGG*, 237(1), 97-104. <https://doi.org/10.1007/BF00282789>
- Lin, R., Ding, L., Casola, C., Ripoll, D. R., Feschotte, C., & Wang, H. (2007). Transposase-Derived Transcription Factors Regulate Light Signaling in Arabidopsis. *Science (New York, N.Y.)*, 318(5854), 1302-1305. <https://doi.org/10.1126/science.1146281>
- Lin, X., Faridi, N., & Casola, C. (2016). An Ancient Transkingdom Horizontal Transfer of Penelope-Like Retroelements from Arthropods to Conifers. *Genome Biology and Evolution*, 8(4), 1252-1266. <https://doi.org/10.1093/gbe/evw076>
- Lisch, D. (2009). Epigenetic regulation of transposable elements in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 60, 43-66. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092744>
- Lisch, D. (2013). How important are transposons for plant evolution? *Nature Reviews Genetics*, 14(1), 49-61. <https://doi.org/10.1038/nrg3374>
- Lu, H.-F., Dong, H.-T., Sun, C.-B., Qing, D.-J., Li, N., Wu, Z.-K., Wang, Z.-Q., & Li, Y.-Z. (2011). The panorama of physiological responses and gene expression of whole plant of maize inbred line YQ7-96 at the three-leaf stage under water deficit and re-watering. *Theoretical and Applied Genetics*, 123(6), 943. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1638-0>
- Magalhaes, J. V., Liu, J., Guimarães, C. T., Lana, U. G. P., Alves, V. M. C., Wang, Y.-H., Schaffert, R. E., Hoekenga, O. A., Piñeros, M. A., Shaff, J. E., Klein, P. E., Carneiro, N. P., Coelho, C. M., Trick, H. N., & Kochian, L. V. (2007). A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in sorghum. *Nature Genetics*, 39(9), 1156-1161. <https://doi.org/10.1038/ng2074>
- Makałowski, W., Gotea, V., Pande, A., & Makałowska, I. (2019). Transposable Elements: Classification, Identification, and Their Use As a Tool For Comparative Genomics. En M. Anisimova (Ed.), *Evolutionary Genomics: Statistical and Computational Methods* (pp. 177-207). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-9074-0_6
- Mall, R. K., Gupta, A., & Sonkar, G. (2017). 2—Effect of Climate Change on Agricultural Crops. En S. K. Dubey, A. Pandey, & R. S. Sangwan (Eds.), *Current Developments in Biotechnology and Bioengineering* (pp. 23-46). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63661-4.00002-5>
- Mao, H., Wang, H., Liu, S., Li, Z., Yang, X., Yan, J., Li, J., Tran, L.-S. P., & Qin, F. (2015). A transposable element in a NAC gene is associated with drought tolerance in maize seedlings. *Nature Communications*, 6, 8326. <https://doi.org/10.1038/ncomms9326>
- McClintock, B. (1942). The Fusion of Broken Ends of Chromosomes Following Nuclear Fusion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 28(11), 458-463.
- McClintock, B. (1950). The origin and behavior of mutable loci in maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 36(6), 344-355. <https://doi.org/10.1073/pnas.36.6.344>
- McClintock, B. (1984). The significance of responses of the genome to challenge. *Science*, 226(4676), 792-801. <https://doi.org/10.1126/science.15739260>
- Mirajkar, S. J., Suprasanna, P., & Vaidya, E. R. (2016). Spatial distribution and dynamics of sucrose metabolising enzymes in radiation induced mutants of sugarcane. *Plant Physiology and Biochemistry*, 100, 85-93. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.12.018>
- Morgan, T. H. (1911). Random Segregation Versus Coupling in Mendelian Inheritance. *Science*, 34, 384. <https://doi.org/10.1126/science.34.873.384>
- Morgil, H., Gercek, Y. C., & Tulum, I. (2020). Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) in Plant Genetics and Breeding. *The Recent Topics in Genetic Polymorphisms*. <https://doi.org/10.5772/intechopen.91886>
- Naito, K., Monden, Y., Yasuda, K., Saito, H., & Okumoto, Y. (2014). mPing: The bursting transposon. *Breeding Science*, 64(2), 109-114. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.64.109>

- Naito, K., Zhang, F., Tsukiyama, T., Saito, H., Hancock, C. N., Richardson, A. O., Okumoto, Y., Tanisaka, T., & Wessler, S. R. (2009). Unexpected consequences of a sudden and massive transposon amplification on rice gene expression. *Nature*, *461*(7267), 1130-1134. <https://doi.org/10.1038/nature08479>
- Negi, P., Rai, A. N., & Suprasanna, P. (2016). Moving through the Stressed Genome: Emerging Regulatory Roles for Transposons in Plant Stress Response. *Frontiers in Plant Science*, *7*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01448>
- Nikam, A. A., Devarumath, R. M., Ahuja, A., Babu, H., Shitole, M. G., & Suprasanna, P. (2015). Radiation-induced in vitro mutagenesis system for salt tolerance and other agronomic characters in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.). *The Crop Journal*, *3*(1), 46-56. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2014.09.002>
- Nobel Media AB. (2020). *The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1983*. NobelPrize.org. <https://www.nobelprize.org/prizes/medicine/1983/summary/>
- Oladosu, Y., Rafii, M. Y., Abdullah, N., Hussin, G., Ramli, A., Rahim, H. A., Miah, G., & Usman, M. (2016). Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: A review. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, *30*(1), 1-16. <https://doi.org/10.1080/13102818.2015.1087333>
- Orgel, L. E., & Crick, F. H. C. (1980). Selfish DNA: The ultimate parasite. *Nature*, *284*(5757), 604-607. <https://doi.org/10.1038/284604a0>
- Orozco-Arias, S., Isaza, G., & Guyot, R. (2019). Retrotransposons in Plant Genomes: Structure, Identification, and Classification through Bioinformatics and Machine Learning. *International Journal of Molecular Sciences*, *20*(15). <https://doi.org/10.3390/ijms20153837>
- Paszowski, J. (2015). Controlled activation of retrotransposition for plant breeding. *Current Opinion in Biotechnology*, *32*, 200-206. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2015.01.003>
- Patil, G., Do, T., Vuong, T. D., Valliyodan, B., Lee, J.-D., Chaudhary, J., Shannon, J. G., & Nguyen, H. T. (2016). Genomic-assisted haplotype analysis and the development of high-throughput SNP markers for salinity tolerance in soybean. *Scientific Reports*, *6*(1), 19199. <https://doi.org/10.1038/srep19199>
- Pecinka, A., Dinh, H. Q., Baubec, T., Rosa, M., Lettner, N., & Scheid, O. M. (2010). Epigenetic Regulation of Repetitive Elements Is Attenuated by Prolonged Heat Stress in Arabidopsis[W][OA]. *The Plant Cell*, *22*(9), 3118-3129. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.078493>
- Piégu, B., Bire, S., Arensburger, P., & Bigot, Y. (2015). A survey of transposable element classification systems – A call for a fundamental update to meet the challenge of their diversity and complexity. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *86*, 90-109. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.03.009>
- Pimpinelli, S., & Piacentini, L. (2020). Environmental change and the evolution of genomes: Transposable elements as translators of phenotypic plasticity into genotypic variability. *Functional Ecology*, *34*(2), 428-441. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13497>
- Pritham, E. J. (2009). Transposable elements and factors influencing their success in eukaryotes. *The Journal of Heredity*, *100*(5), 648-655. <https://doi.org/10.1093/jhered/esp065>
- Pritham, E. J., Putliwala, T., & Feschotte, C. (2007). Mavericks, a novel class of giant transposable elements widespread in eukaryotes and related to DNA viruses. *Gene*, *390*(1-2), 3-17. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2006.08.008>
- Rashid, K., Othman, R. Y., Ali, B. S. K. S., Mohd-Yusuf, Y., & Nezhadahmadi, A. (2014). The Application of Irap Markers in the Breeding of Papaya (*Carica Papaya* L.). *Indian Journal of Science and Technology*, *7*(11), 1720-1728.
- Ravindran, S. (2012). Barbara McClintock and the discovery of jumping genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *109*(50), 20198-20199. <https://doi.org/10.1073/pnas.1219372109>
- Sabot, F., Sourdille, P., Chantret, N., & Bernard, M. (2006). Morgane, a new LTR retrotransposon group, and its subfamilies in wheats. *Genetica*, *128*(1), 439-447. <https://doi.org/10.1007/s10709-006-7725-5>
- Sahebi, M., Hanafi, M. M., van Wijnen, A. J., Rice, D., Rafii, M. Y., Azizi, P., Osman, M., Taheri, S., Bakar, M. F. A., Isa, M. N. M., & Noor, Y. M. (2018). Contribution of transposable elements in the plant's genome. *Gene*, *665*, 155-166. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2018.04.050>
- Saxena, R. K., Varma Penmetsa, R., Upadhyaya, H. D., Kumar, A., Carrasquilla-Garcia, N., Schlueter, J. A., Farmer, A., Whaley, A. M., Sarma, B. K., May, G. D., Cook, D. R., & Varshney, R. K. (2012). Large-Scale Development of Cost-Effective Single-Nucleotide Polymorphism Marker Assays for Genetic Mapping in Pigeonpea and Comparative Mapping in Legumes. *DNA Research: An International Journal for Rapid Publication of Reports on Genes and Genomes*, *19*(6), 449-461. <https://doi.org/10.1093/dnares/dss025>

- Schmidt, T. (1999). LINEs, SINEs and repetitive DNA: Non-LTR retrotransposons in plant genomes. *Plant Molecular Biology*, 40(6), 903-910. <https://doi.org/10.1023/A:1006212929794>
- Schnable, P. S., Ware, D., Fulton, R. S., Stein, J. C., Wei, F., Pasternak, S., Liang, C., Zhang, J., Fulton, L., Graves, T. A., Minx, P., Reily, A. D., Courtney, L., Kruchowski, S. S., Tomlinson, C., Strong, C., Delehaunty, K., Fronick, C., Courtney, B., ... Wilson, R. K. (2009). The B73 maize genome: Complexity, diversity, and dynamics. *Science (New York, N.Y.)*, 326(5956), 1112-1115. <https://doi.org/10.1126/science.1178534>
- Schulman, A. H. (2012). Hitching a Ride: Nonautonomous Retrotransposons and Parasitism as a Lifestyle. En M.-A. Grandbastien & J. M. Casacuberta (Eds.), *Plant Transposable Elements: Impact on Genome Structure and Function* (pp. 71-88). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-31842-9_5
- Shapiro, J. (1995). The discovery and significance of mobile genetic elements. *Mobile Genetic Elements - Frontiers in Molecular Biology*.
- Shirasu, K., Schulman, A. H., Lahaye, T., & Schulze-Lefert, P. (2000). A Contiguous 66-kb Barley DNA Sequence Provides Evidence for Reversible Genome Expansion. *Genome Research*, 10(7), 908-915.
- Siefert, J. (2009). Defining the Mobilome. *Methods in molecular biology (Clifton, N.J.)*, 532, 13-27. https://doi.org/10.1007/978-1-60327-853-9_2
- Slotkin, R. K., & Martienssen, R. (2007). Transposable elements and the epigenetic regulation of the genome. *Nature Reviews. Genetics*, 8(4), 272-285. <https://doi.org/10.1038/nrg2072>
- The Arabidopsis Genome Initiative. (2000). Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature*, 408(6814), 796-815. <https://doi.org/10.1038/35048692>
- Todorovska, E. (2007). Retrotransposons and their Role in Plant—Genome Evolution. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 21(3), 294-305. <https://doi.org/10.1080/13102818.2007.10817464>
- Verma, S., Nizam, S., & Verma, P. (2013). Biotic and Abiotic Stress Signaling in Plants. En *Stress Signaling in Plants* (Vol. 1, pp. 25-49). https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6372-6_2
- Vicient, C. M., & Casacuberta, J. M. (2017). Impact of transposable elements on polyploid plant genomes. *Annals of Botany*, 120(2), 195-207. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx078>
- Vitte, C., Fustier, M.-A., Alix, K., & Tenaillon, M. I. (2014). The bright side of transposons in crop evolution. *Briefings in Functional Genomics*, 13(4), 276-295. <https://doi.org/10.1093/bfpg/elu002>
- Wicker, T. (2012). So Many Repeats and So Little Time: How to Classify Transposable Elements. En M.-A. Grandbastien & J. M. Casacuberta (Eds.), *Plant Transposable Elements: Impact on Genome Structure and Function* (pp. 1-15). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-31842-9_1
- Wicker, T., Sabot, F., Hua-Van, A., Bennetzen, J. L., Capy, P., Chalhoub, B., Flavell, A., Leroy, P., Morgante, M., Panaud, O., Paux, E., SanMiguel, P., & Schulman, A. H. (2007). A unified classification system for eukaryotic transposable elements. *Nature Reviews Genetics*, 8(12), 973-982. <https://doi.org/10.1038/nrg2165>
- Witte, C.-P., Le, Q. H., Bureau, T., & Kumar, A. (2001). Terminal-repeat retrotransposons in miniature (TRIM) are involved in restructuring plant genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(24), 13778-13783. <https://doi.org/10.1073/pnas.241341898>
- Woodrow, P., Pontecorvo, G., Fantaccione, S., Fuggi, A., Kafantaris, I., Parisi, D., & Carillo, P. (2010). Polymorphism of a new Ty1-copia retrotransposon in durum wheat under salt and light stresses. *TAG. Theoretical and Applied Genetics. Theoretische Und Angewandte Genetik*, 121(2), 311-322. <https://doi.org/10.1007/s00122-010-1311-z>
- Yoshioka, Y., Matsumoto, S., Kojima, S., Ohshima, K., Okada, N., & Machida, Y. (1993). Molecular characterization of a short interspersed repetitive element from tobacco that exhibits sequence homology to specific tRNAs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 90(14), 6562-6566.
- Zeller, G., Henz, S. R., Widmer, C. K., Sachsenberg, T., Ratsch, G., Weigel, D., & Laubinger, S. (2009). Stress-induced changes in the *Arabidopsis thaliana* transcriptome analyzed using whole-genome tiling arrays. *The Plant Journal*, 58(6), 1068-1082. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2009.03835.x>
- Zhang, X., Feschotte, C., Zhang, Q., Jiang, N., Eggleston, W., & Wessler, S. (2001). P instability factor: An active maize transposon system associated with the amplification of Tourist-like MITEs and a new superfamily of transposases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/PNAS.211442198>