

Глава 3.

СЕЛЕКЦИЯ И СЕМЕНОВОДСТВО

УДК 577.29

doi: 10.31360/2225-3068-2021-79-55-59

**ПРИРОДНО-ТРАНСГЕННЫЕ РАСТЕНИЯ:
НОВЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБОБЩЕНИЯ**

Матвеева Т.В.

*Санкт-Петербургский государственный университет,
г. Санкт-Петербург, Россия, e-mail: radishlet@gmail.com*

Агробактериальная трансформация является основным методом получения коммерческих линий трансгенных растений. Однако в природе тоже возникают ГМО за счёт тех же механизмов, что используют генные инженеры в лабораториях. За последние 3 года список видов природных ГМО был существенно расширен. Благодаря этому стало возможным сделать определённые обобщения и более предметно обсуждать возможную эволюционную роль данного явления. Представленный мини-обзор посвящён обобщению данных по структурной организации, внутривидовому полиморфизму Т-ДНК природных ГМО, географии распространения природных трансформантов и значению для человека.

Ключевые слова: природно-трансгенные растения, клТ-ДНК, гены синтеза опинов, plast-гены, горизонтальный перенос генов.

Агробактериальная трансформация согласно данным ISAAA [7] является основным методом получения коммерческих линий трансгенных растений. Она основана на использовании природной векторной системы (Т-ДНК Ti(Ri)-плазмид) агробактерий для перенесения в растения генов, представляющих интерес для человека [6]. Несмотря на это, трансгенные растения постоянно подвергаются нападкам, как ненатуральный продукт, чуждый природе. Важным аргументом в поддержку ГМО стало открытие растений, содержащих в геномах гомологи агробактериальных генов и передающих их в ряду половых поколений. Впервые такие растения были описаны в пределах рода *Nicotiana* L. [18], далее они были найдены молекулярно-генетическими методами ещё в пределах родов *Linaria* Mill. и *Ipotoea* L. [8–10], а с использованием биоинформатических методов список увеличился на порядок [13, 14]. Т-ДНК в геномах природных ГМО получила название клеточной (клТ-ДНК). Имея в распоряжении информацию о клТ-ДНК десятков видов, стало возможным сделать определённые обобщения относительно эволюционной роли горизонтального переноса агробактериальных генов в растения.

География и таксономическая принадлежность природно-трансгенных растений. Природно-трансгенные виды обнаружены, главным образом, среди двудольных растений. При этом приуроченности к конкретной таксономической группе не отмечено. Природные ГМО описаны в пределах порядков Malpighiales, Fabales, Rosales, Cucurbitales, Fagales, Brassicales, Myrtales, Sapindales, Caryophyllales, Cornales, Ericales, Solanales. География распространения природных трансформантов широка: от тропиков и субтропиков (представители рода *Camellia* L.) до лесотундры и тундры (представители рода *Vaccinium*). В список природных ГМО попали многие культурные растения, используемые людьми разных наций в пищу. К таким растениям относятся чай, гуава, арахис, хмель, батат, клюква и др. По предварительным оценкам около 7 процентов двудольных растений могут содержать в геномах следы агробактериальной трансформации [13]. Этот факт является важным аргументом в поддержку ГМО.

Разнообразие клеточных Т-ДНК. Прежде чем рассматривать разнообразие клТ-ДНК, кратко вспомним основные группы генов, присутствующие в них. Итак, в составе Т-ДНК описаны гены синтеза опинов, продукты которых нужны для питания бактерий [15]. Помимо опинсинтаз в клТ-ДНК закодированы онкогены, представленные генами синтеза фитогормонов и *plast*-генами, также влияющими на морфогенез растений, но недостаточно изученными до сего момента [4]. В литературе долго дискутировали, какие из этих групп генов являются наиболее важными, подхваченными эволюцией приобретениями растений, а также обсуждали вопрос о том, какова функция клТ-ДНК в геномах растений [12]. К началу 2021 г. стало известно 36 родов покрытосеменных растений, в пределах которых описаны природно-трансгенные виды. Среди них доминирующее положение занимают те, в составе клТ-ДНК которых содержатся только гены синтеза опинов (рис. 1). На втором месте расположились виды, содержащие протяженные фрагменты Т-ДНК с онкогенами и генами синтеза опинов. На последнем месте находятся клТ-ДНК, содержащие только онкогены. [13–15]. Этот феномен можно объяснить тем, что гены синтеза опинов находятся ближе к правой границе Т-ДНК, а значит, попадают в растительную клетку первыми в ходе трансформации. В случае обрыва Т-ДНК в ходе переноса именно опинсинтазы попадают в клетку-реципиент [15].

Протяжённые клТ-ДНК (содержащие онкогены и опинсинтазы) в большинстве своем представлены инвертированными несовершенными повторами и часто содержат наряду с хорошо известными генами Т-ДНК новые малоизученные последовательности, как правило относимые к *plast*-генам [2, 5, 13, 15], что свидетельствует о более широком

разнообразии агробактериальных штаммов, чем мы представляли ранее. Анализ ORF в составе клТ-ДНК показывает, что часть генов там остаются интактными, в то время как другие мутируют [13–16]. Больше интактных последовательностей сохранилось среди опинсинтаз [13].

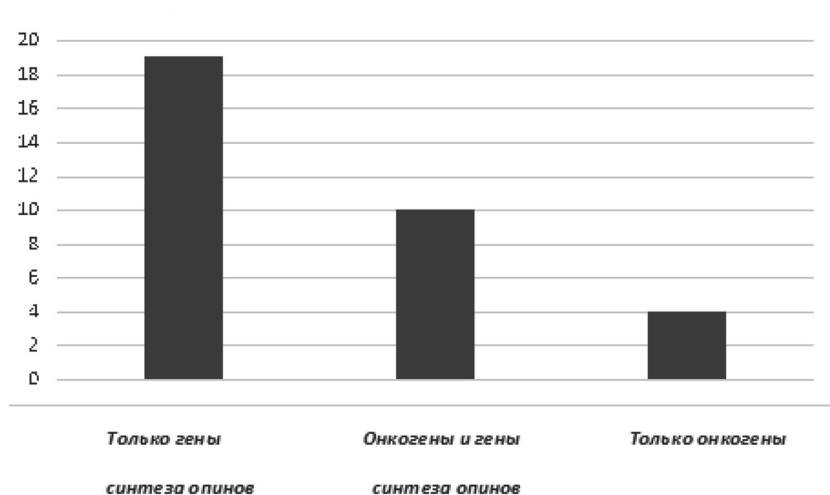


Рис. 1. Количество родов природных ГМО с различными по структуре клТ-ДНК

Все эти данные в совокупности позволяют сделать вывод о том, что у клТ-ДНК нет универсальной функции. В разных группах растений эволюцией были подхвачены формы с различными сочетаниями трансгенов.

Возможные функции генов клТ-ДНК. К настоящему моменту гены клТ-ДНК у разных видов изучены в разной степени. Наиболее исследованными являются представители рода *Nicotiana*, в пределах которого детально охарактеризовано 6 типов клТ-ДНК, а также продемонстрировано, что многие гены экспрессируются [2, 4, 5, 16]. Функции генов Т-ДНК также пытались изучать у растений родов *Linaria* [9, 11], *Ipomoea* [8, 17], *Cuscuta* [19]. Наибольшего успеха достигли при исследовании опинсинтаз, для которых продемонстрирована не только экспрессия на уровне РНК, но и способность растений накапливать соответствующие опины [3, 19], обсуждается роль опинов в регуляции состава сообществ микроорганизмов ризосферы растений [13]. Среди опинсинтаз наибольшее количество интактных последовательностей описано для микимопинсинтаз и кукумопинсинтаз. Интересно отметить, что микимопин и кукумопин являются изомерами [15]. Эти гены являются наиболее привлекательными кандидатами для дальнейших исследований и разработки подходов к модификации сообществ микроорганизмов ризосферы растений.

Внутривидовой полиморфизм клТ-ДНК. Интересные наблюдения были сделаны при исследовании структуры клТ-ДНК у различных представителей одного и того же вида. Такие работы проведены для культурного табака *Nicotiana tabacum* L., обыкновенной льнянки *Linaria vulgaris* Mill., культурного батата *Ipomoea batatas* (L.) Lam. [1, 8, 9, 17]. Для всех этих видов характерны внутривидовые различия клТ-ДНК в форме SNP с крайне низкой частотой. В то же время, для всех исследованных видов характерно наличие делеций определённых участков ДНК у части генотипов (сортов или популяций) и отсутствие таковых у других. Такого рода делеции могут быть использованы для разработки молекулярных маркеров для филогенетических исследований, что продемонстрировано нами для культурного табака [1].

Заключение. Накопленная информация о новых природных ГМО является ценным материалом для будущих исследований роли генов, полученных растениями от агробактерий в ходе эволюции, для исследований разнообразия штаммов агробактерий, а также для исследований функции и эволюции генов клТ-ДНК в природных трансформантах.

Кроме того, нельзя отрицать важного социального значения природных ГМО, как ценного аргумента в поддержку ГМО в целом и факт в пользу естественного происхождения современных генно-инженерных технологий.

Библиографический список

1. Хафизова Г.В., Матвеева Т.В. Полиморфизм последовательностей ДНК агробактериального происхождения в сортах *Nicotiana tabacum* // Генетика. – 2020. – Т. 56. – № 10. – С. 1215-1217. – ISSN 0016-6758.
2. Chen K., Dorlhac de Borne F., Szegedi E., Otten L., Deep sequencing of the ancestral tobacco species *Nicotiana tomentosiformis* reveals multiple T-DNA inserts and a complex evolutionary history of natural transformation in the genus *Nicotiana* // Plant J. – 2014. – Vol. 80. – P. 669-682. – <https://doi.org/10.1111/tpj.12661>.
3. Chen K., Dorlhac de Borne F., Julio E., Obszynski J., Pale P., Otten L., Root-specific expression of opine genes and opine accumulation in some cultivars of the naturally occurring GMO *Nicotiana tabacum*. // Plant J. – 2016. – Vol. 87. – P. 258-269. – <https://doi.org/10.1111/tpj.13196>.
4. Chen K., Otten L. Natural *Agrobacterium* transformants: recent results and some theoretical considerations. // Front. Plant Sci. – 2017. – Vol. 8. – P. 1600. – <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01600>.
5. Chen K., Dorlhac de Borne F., Sierro N., Ivaniv N.V., Alouia M., Koechler S., Otten L. Organization of the TC and TE cellular T-DNA regions in *Nicotiana otophora* and functional analysis of three diverged TE-6b genes // Plant J. – 2018. – Vol. 94. – P. 274-287. – <https://doi.org/10.1111/tpj.13853>.
6. Chilton M.D. *Agrobacterium* Ti plasmids as a tool for genetic engineering in plants / In: Rains, D.W., Valentine, R.C., Hollaender, A. (Eds.), Genetic Engineering of Osmoregulation // Basic Life Sciences 1980. – Vol. 14. – Springer, Boston, MA. – https://doi.org/10.1007/978-1-46843725-6_3.
7. ISAAA in 2020: Accomplishment Report – [Electronic Resources]. – Access mode: <https://www.isaaa.org/> [accessed: 15.09.2021]
8. Kyndt T., Quispe D., Zhai H., et al. The genome of cultivated sweet potato contains *Agrobacterium* T-DNAs with expressed genes: an example of a naturally transgenic food crop. // Proc. Nat. Acad. Sc. USA. – 2015. – Vol. 112. – P. 5844-5849. – <https://doi.org/10.1073/pnas.1419685112>.

9. Matveeva T.V., Bogomaz D.I., Pavlova O.A., Nester E.W., Lutova L.A. Horizontal gene transfer from genus *Agrobacterium* to the plant *Linaria* in nature // *Mol. Plant Microbe Interact.* – 2012. – Vol. 25. – P. 1542-1551. – <https://doi.org/10.1094/MPMI-07-12-0169-R>.
10. Matveeva T.V., Kosachev P.A. Sequences homologous to *Agrobacterium rhizogenes* rolC in the genome of *Linaria acutiloba* // In International Conference on Frontiers of Environment, Energy and Bioscience (ICFEEB2013). DEStech Publications, Inc.), Lancaster, P.A. – 2013. – P. 541-546.
11. Matveeva T.V., Lutova L.A. Horizontal gene transfer from *Agrobacterium* to plants // *Front. Plant Sci.* – 2014. – Vol. 5. – P. 326. – <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00326>.
12. Matveeva T.V. *Agrobacterium*-mediated transformation in the evolution of plants. // *Curr. Top. Microbiol. Immunol.* – 2018. – Vol. 418. – P. 421-441. – https://doi.org/10.1007/82_2018_80.
13. Matveeva T.V., Otten L. Widespread occurrence of natural genetic transformation of plants by *Agrobacterium*. // *Plant Mol. Biol.* – 2019. – Vol. 101. – P. 415-437. – <https://doi.org/10.1007/s11103-019-00913-y>.
14. Matveeva T.V. New naturally transgenic plants: 2020 update. // *Biol. Commun.* – 2021. – Vol. 66. – No 1. – P. 36-46. – <https://doi.org/10.21638/spbu03.2021.105>.
15. Matveeva T.V., Otten L. Opine biosynthesis in naturally transgenic plants: Genes and products. // *Phytochemistry.* – 2021. – Vol. 189. – P. 112813.
16. Otten L. Natural *agrobacterium*-mediated transformation in the genus *Nicotiana* / In: Ivanov, N., Sierro, N., Peitsch, M.C. (Eds.) // *The Tobacco Plant Genome.* – Springer, 2020. – https://doi.org/10.1007/978-3-030-29493-9_12.
17. Quispe-Huamanquispe D.G., Gheysen G., Yang J., Jarret R., Rossel G., Kreuze J.F., The horizontal gene transfer of *Agrobacterium* T-DNAs into the series *Batatas* (Genus *Ipomoea*) genome is not confined to hexaploid sweetpotato // *Sci. Rep.* – 2019. – Vol. 9. – P. 1. – <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48691-3>.
18. White F.F., Garfinkel D.J., Huffman G.A., Gordon M.P., Nester E.W. Sequences homologous to *Agrobacterium rhizogenes* T-DNA in the genomes of uninfected plants // *Nature.* – 1983. – Vol. 3012. – P. 348-350. – <https://doi.org/10.1038/301348a0>.
19. Zhang Y., Wang D., Wang Y., Dong H., Yuan Y., Yang W., Lai D., Zhang M., Jiang L., Li Z. Parasitic plant dodder (*Cuscuta* spp.): a new natural *Agrobacterium*-to-plant horizontal gene transfer species // *Sci. China Life Sci.* – 2020. – Vol. 63. – P. 312-316. – <https://doi.org/10.1007/s11427-019-1588-x>.

NATURALLY TRANSGENIC PLANTS: NEW RESULTS AND GENERALIZATIONS

Matveeva T.V.

*Saint Petersburg State University,
Saint Petersburg, Russia, e-mail: radishlet@gmail.com*

Agrobacterium transformation is the main method of obtaining commercial lines of transgenic plants. However, GMOs also arise in nature due to the same mechanisms that gene engineers use in laboratories. Over the past 3 years, the list of types of natural GMOs has been significantly expanded. Thanks to this, it has become possible to make certain generalizations and discuss in more detail the possible evolutionary role of this phenomenon. The presented mini-review is devoted to the generalization of data on the structural organization, intraspecific polymorphism of T-DNA of natural GMOs, the geography of the distribution of natural transformants and their significance for humans.

Key words: naturally transgenic plants, cT-DNA, opine synthesis genes, plastogenes, horizontal gene transfer.