Электронный научно-производственный журнал
«АгроЭкоИнфо»
==========

УДК 631.46:579.26

Трансгенные растения и возможные риски их воздействия на почвенную микробиоту

Антонов А.А.[1], Баранова Е.Н.[2], Гулевич А.А.[2], Ванькова А.А.[2]

[1]ФНЦ «ВИК им. В.Р. Вильямса»

[2]ФГБНУ ВНИИСБ

Аннотация

Сельское хозяйство должно обеспечивать человечество качественными продуктами питания. Последние сорок лет предлагается ввести в сельскохозяйственное производство трансгенные растения (то есть растения со встроенными чужеродными генами, кодирующими определенные признаки). Аграрии получат культуры с нужными свойствами, такими как определенное соотношение белков, жиров, углеводов, устойчивость к абиотическим и биотическим стрессам, гербицидам. Однако, во многих странах остро стоит вопрос об экологической безопасности таких растений, в том числе для почвенной микробиоты. С 2000-х годов проводятся множество исследований, но зачастую их результаты противоречат друг другу. В данной работе проведен краткий обзор информации о трансгенных растениях, их истории, методах получения и возможного использования в народном хозяйстве и рисков для почвенной микробиоты. Накопленные данные несопоставимы между собой: в одних исследованиях заявляется о полном отсутствии эффектов, в других результаты разнятся от незначительных до существенных изменений. Воздействие зависит не только от культуры и генетической конструкции, но даже от конкретной трансформированной линии. Изменения структуры и численности повлияют на функциональные особенности микробного сообщества. Поэтому, при выращивании ГМ-растений может измениться ферментативная активность микроорганизмов почвы. У гербицидоустойчивых растений встает вопрос о том, что же сильнее воздействует на микробные сообщества: экспрессия новых генов или все-таки гербицид? Завершить спор, скорее всего, не удастся в ближайшие годы. Лучше понять проблему поможет международная координированная сеть длительных полевых опытов, которые были бы расположены в разных почвенно-климатических условиях.

Электронный научно-производственный журнал
«АгроЭкоИнфо»
==========

Ключевые слова: ТРАНСГЕННЫЕ РАСТЕНИЯ, РИЗОСФЕРА, КОРНЕВЫЕ ЭКССУДАТЫ, ПОЧВЕННЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ, РАСТИТЕЛЬНО-МИКРОБНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Введение

Выращивание сельскохозяйственных культур неизбежно сопряжено с воздействием абиотических и биотических стрессов, которые могут сильно снижать урожайность. В конце XX века было предложено вводить разные гены (в первую очередь устойчивости к гербицидам, вредителям и болезням, а также синтеза ферментов, повышающих стрессоустойчивость) в растения с целью снизить химическую нагрузку на сельскохозяйственные угодья. В 80-х годах прошлого века были получены первые генетически модифицированные растения, а с 1992 года началось их коммерческое выращивание. Генетически модифицированное (трансгенное) растение – растительный организм, в который был искусственно введен определенный ген методами генной инженерии. На выходе аграрии получают растение с необходимыми свойствами: устойчивость к болезням, вредителям и гербицидам; повышенная белковость, содержание определенных веществ в тканях. С момента их появления не утихают споры об экологических рисках, связанных с возделыванием трансгенных культур.

В обществе последние десятилетия активно ведется дискуссия о безопасности генетически модифицированных организмов для окружающей среды, человека и животных. Неизвестно, как повлияют на окружающую среду растения с новыми генами. Серьезные опасения вызывают изменения в почвенной микрофлоре. Ризосферные микроорганизмы способны усваивать корневые экссудаты. Новые гены могут изменить химический состав данных экссудатов. Это, в свою очередь, вызовет изменения в микробном сообществе ризосферы и ризопланы.

В настоящее время наблюдается недостаток информации по влиянию трансгенных растений на почвенную микрофлору и ризосферные микроорганизмы, в частности. Результаты исследования зачастую противоречат друг-другу. Влияние многих целевых генов не охвачено. Разные линии трансформантов могут совершенно по-разному влиять на ризосферное сообщество микроорганизмов. Многие исследования направлены только на определенные группы микроорганизмов (например, только на актиномицеты или микоризные грибы).

Электронный научно-производственный журнал
«АгроЭкоИнфо»
==========

Трансгенные растения и методы их получения

Трансгенный, или как еще принято говорить, генномодифицированный организм – это организм, в геноме которого присутствует искусственно введенный ген, который не мог быть приобретен при естественном скрещивании. Данный ген еще называют трансгеном. Трансген – чужеродная рекомбинантная ДНК, искусственно введенная в геном клеток растений или зародышевых клеток животных, становящаяся его резидентной частью после восстановления полноценного организма и рекомбинирующая среди потомков, согласно законам Менделя. Таким образом, трансгенные растения – это генетически модифицированные растения, у которых трансген введен в ядерный геном [1].

Генетически модифицированные растения приобретают новые, нужные человеку в хозяйстве свойства и признаки, повышенные урожайность и белковость, увеличение содержания витаминов в плодах, стрессоустойчивость, токсичность для насекомых – вредителей. Благодаря достижениям генной инженерии получено много трансгенных организмов. Так, например, уже давно в промышленности применяются генномодифицированные микроорганизмы для получения лекарственных, ветеринарных и кормовых препаратов. Также ведутся работы по растениям и животным, однако они не получили широкого применения в хозяйственных целях. Наоборот, многие страны ввели или полный запрет, запрет на коммерческое выращивание многоклеточных генетически модифицированных организмов. Это связано с тем, что в настоящее время невозможно полностью оценить риски, возникающие при возделывании генномодифицированных растений для человека и окружающей среды.

В 1972 год в США под руководством П. Берга была впервые получена рекомбинантная ДНК, состоящая из бактериальных, фаговых и вирусных фрагментов. В 1983 году появились первые в мире трансгенные растения табака [2]. Спустя 9 лет, в 1992 году генномодифицированный табак, устойчивый к вирусным заболеваниям, был допущен к коммерческому возделыванию в КНР [3]. Двумя годами позже второе трансгенное растение – томат был разрешен для выращивания в штате Калифорния, США [4]. Данный сорт, названный Flavr Savr, по исследованию которого был издан обширный научный труд о безопасности плодов данного сорта «Оценка безопасности генетически модифицированных фруктов и овощей: изучение томата сорта «Flavr Savr». В данном исследовании было продемонстрировано, что внедрение в геном помидора антисенс-конструкции гена полигалактуроназы воздействует только на содержание пектина в плодах.

Далее, в конце 1990-х – начале 2000-х годов началось выращивание табака, устойчивого к гербицидам сплошного действия в ЕС и картофеля, устойчивого к колорадскому жуку в США [5]. В 2013 г. под генетически модифицированными культурами в мире было занято более 175 миллионов га. Ведущее государство – США, на втором месте – Бразилия. Одними из крупнейших производителей трансгенных сельскохозяйственных культур являются Индия, КНР, Аргентина. Самые распространенные ГМ-культуры – это кукуруза, соя, рапс (канола), сахарная свёкла и хлопчатник. Абсолютное большинство из них несут в себе гены устойчивости к гербицидам, а также устойчивости к насекомым-вредителям [1].

Генетически модифицированные растения получают с помощью трансформации. Трансформацией называют процесс встраивания чужеродного гена в ядерную ДНК растения. В геном генетические конструкции могут быть доставлены с помощью векторов – бактерий или вирусов (агробактериальная трансформация, вирусные векторы) или путем прямого переноса («генная пушка», микроинъекции, химически опосредованная трансфекция, электропорация, трансформация *in planta*). Векторы на основе плазмид чаще применяются при трансформации двудольных растений (Ti-плазмида *Agrobacterium tumefaciens* или Ri-плазмида *A. rhizogenes*), а на основе вирусов – у однодольных, так как последние не восприимчивы к поражению агробактериями. Вне зависимости от выбранного метода место встройки трансгена случайно, предугадать его невозможно. Прямые методы на практике применяются гораздо реже агробактериальной трансформации из-за низкой эффективности и дороговизны [6].

Последние несколько лет ознаменовались применением систем геномного редактирования. К системам геномного редактирования относятся ZFNs (zinc-finger nucleases — нуклеазы «цинковых пальцев»), TALEN (transcription activator-like effector nucleases — эффекторные нуклеазы, подобные активаторам транскрипции) и CRISPR/Cas (clustered regularly interspaced short palindromic repeats — короткие палиндромные повторяющиеся элементы, расположенные группами и равномерно удаленные друг от друга) [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**7].

Применение трансгенных растений

Генетическая инженерия открывает перед человечеством новые перспективы. В настоящее время трансгенные растения используются в сельском хозяйстве, биофарминге, научных исследованиях.

Электронный научно-производственный журнал
«АгроЭкоИнфо»
==========

С помощью методов генной инженерии можно улучшить хозяйственно-ценные признаки растений или придать им новые полезные свойства. Наибольшее распространение получили ГМ-культуры, устойчивые к гербицидам и инсектицидам, вредителям и заболеваниям, а также абиотическим стрессам, вызываемым неблагоприятными температурами, недостатком влаги, высоким содержанием солей. Одним из важных достижений генной инженерии считается так называемый «золотой рис». Зерно этого сорта риса содержит повышенное количество провитамина А, фолиевой кислоты и железа [8]. Получены растения, устойчивые к абиотическим стрессам. Так, в США коммерциализирован ГМ-рис с геном синтеза трегалозы, благодаря которому растения могут переносить засуху и заморозки. Отечественными учеными получены различные культуры, устойчивые к осмотическим стрессам за счет генов синтеза холиноксидазы и супероксиддисмутазы [9]. Среди трансгенных растений устойчивых к насекомым – вредителям самыми распространенными являются Bt-культуры, которые получили свое название по почвенной бактерии *Bacillus thuringiensis*, продуцирующей белковые токсины (cry-белки), обладающие энтомоцидным эффектом. За счет внедрения новых генов можно получить растения необычных форм окраски цветков, например, синие розы [10].

Второе важное направление в применении ГМ-культур – биофарминг, то есть использование ГМ-растений для продуцирования сложных биологически активных веществ, которые служат сырьем для химической промышленности, а также для производства фармакологических и ветеринарных препаратов. Созданы растения-продуценты белков для производства лекарственных препаратов и вирусоподобных частиц для вакцинирования крупного рогатого скота [11]. В перспективе планируется также применение, так называемых, «съедобных вакцин», для получения которых в растение встраивают ген определенного антигена, чтобы человек получал компоненты вакцин с пищей.

Третье направление в использовании трансгенных культур – научные исследования. ГМ-растения открыли перед учеными перспективы по изучению проблем функционирования генов. В растительный геном встраивают различные репортерные гены, например, люциферазы светлячков. При стрессовых условиях ген начинает функционировать, что облегчает визуализацию. Кроме того, Т-ДНК из плазмид может служить источником мутаций: описаны случаи, когда трансгенные линии приобретали совершенно новые свойства: карликовость, высокорослость, необычная форма плодов и

цветков [1].

Стоит отметить положительный экономический эффект от введения трансгенных растений в массовое сельскохозяйственное производство. Прибыль производителей сои за счет сокращения обработок посевов и экономии на средствах защиты растений с 2006 по 2012 гг. выросла более, чем в 2 раза. Устойчивого к вредителям хлопчатника – более чем в 2,5 раза, гербицидоустойчивого – в 7 раз. Кукурузы – в 4 и 6 раз соответственно, гербицидоустойчивого рапса (канолы) – более чем в 2 раза. Итого, в среднем прирост прибыли увеличился более, чем в 3 раза. Данные тенденции позволяют снизить цену конечного продукта для потребителя и упростить технологию выращивания. Из них вытекает еще одно преимущество – для агроэкосистем. Снижается химическая нагрузка на растения за счет уменьшения обработок пестицидами. За счет сокращения числа обработок снижается нагрузка на почву, сокращается эрозия, снижаются выбросы выхлопных газов [12].

Теоретически существует много возможных рисков, связанных с использованием генномодифицированных растений. Этот вопрос волнует не только ученых, но и политиков, журналистов, правозащитников, духовенство и рядовых граждан. В обзорной работе Чемериса с соавторами (2014) [13] приведены основные риски и опасения противников выращивания генетически модифицированных растений (появление суперсорняков, урон энтомофагам, встраивание чужеродной ДНК (в том числе генов устойчивости к антибиотикам) в геномы организмов из окружающей среды, появление новых аллергий и нарушение репродуктивной функции у людей, а также плейотропное действие генов). Авторы отмечают, что вышеописанные опасения и риски при детальном изучении проблемы не выдерживают критики.

Однако, никто из противников ГМО практически никогда не поднимает вопрос о влиянии данных растений на почвенную микрофлору. Эта проблема действительно заслуживает внимания, так как результаты исследований зачастую противоречат друг-другу. Данное опасение возникает из-за растительно-микробных взаимодействий, которые возникают благодаря корневым экссудатам.

Риски, связанные с влиянием трансгенных растений на почвенную микробиоту

Горизонтальный перенос генов в почвенные микроорганизмы

Существует несколько опасений, как генетически модифицированные растения

могут повлиять на почвенную микробиоту. Первое и самое неоднозначное – горизонтальный перенос генов [14]. Генетические конструкции из трансгенных растений попадают в почву с корневыми экссудатами и отмершими частями растений. Есть вероятность, что данные конструкции встроятся в геном бактерий и вирусов, а через них пойдет дальше по экосистеме. Вероятность встраивания чужеродных генетических конструкций ничтожна. Но многие растения содержат в своем геноме последовательности, характерные для бактерий, которые приобрели в процессе эволюции [15], при этом данный механизм обмена генетической информации пока слабо изучен. Хотя его вероятность ничтожно мала по сравнению с внутривидовым переносом генов (вертикальный), все же не стоит его недооценивать с точки зрения эволюционного развития – покрытосеменные растения приобрели митохондриальные гены от грибов в течение последних 100 млн. лет.

Бактерии способны к трансформации, ей подвержены как кольцевые, так и линейные формы ДНК. В большинстве случаев в качестве маркерных генов используются гены устойчивости к антибиотикам (например, канамицин). Почва – резервуар для патогенной микрофлоры (в том числе человека и животных). При успешной трансформации микробы могут приобрести устойчивость к ним. В результате антибиотик перестанет действовать. Утешает лишь то, что канамицин не применяется в медицине и промышленном животноводстве. Были описаны подтвержденные прецеденты передачи генов устойчивости к антибиотикам от патогена. К тому же до сих пор не проведено исследований о возможности трансформации ДНК-содержащих вирусов. В результате данной дискуссии Агенство ООН по стандартизации генетически модифицированных сортов растений издала рекомендацию не использовать гены устойчивости к антибиотикам в качестве маркерных. Однако, многие биотехнологические корпорации и научно-исследовательские организации его игнорируют [12].

Воздействие инсектицидных веществ на почвенные микроорганизмы

Первые ГМ-растения были устойчивые к насекомым-вредителям. Так как они несли в себе ген грамположительной аэробной почвенной палочки *Bacillus thuringiensis var. Kurstaki*, ответственный за синтез бактериального токсина (Bt-токсин), их назвали Bt-культурами. В природе данные токсины способны убивать в почве личинки многих насекомых – вредителей. В настоящее время уже успешно выращивается порядка 30 Bt-культур. Среди них присутствуют картофель, кукуруза, рапс и его различные гибриды, хлопок, рис, табак и многие овощные культуры, в том числе пасленовые (баклажаны,

томаты и перцы) [13].

После уборки урожая около десятой части токсинов остается в растительных остатках. По прошествии 200 дней в почве были обнаружены их остаточные количества. Белки остаются активными в почве еще около года. Это связано с тем, что их часть становится связана с гумусом, глинистыми минералами почв и почвенно-поглощающим комплексом (ППК) [15]. При этом, в лабораторных условиях было установлено, что половина токсина разлагается уже на второй день, полностью разложение происходило примерно на 40-50-й день. Такая разница вероятно связана с тем, что в лаборатории поддерживалась постоянная комнатная температура [16]. В эксперименте фитомасса кукурузы измельчалась в лабораторной мельнице, тогда как при уборке с происходят лишь незначительные повреждения стеблей и листьев. Таким образом, результаты лабораторных тестов не всегда можно полностью перенести на полевые условия [17].

В научной литературе имеются доказательства того, что структура микробных сообществ ризосферы может изменяться в зависимости от состава корневых метаболитов [18, 19]. Исследователи Xue et al, 2005 докладывали о снижении соотношения грамположительных бактерий к грамотрицательным в ризосфере Bt-кукурузы, тогда как у картофеля это соотношение увеличивалось. Соотношение плесневых грибов к бактериям не изменялось. [20] обнаружили изменения в функциональном комплексе ризосферы ГМ-хлопчатника: снизилось количество микроорганизмов, участвующих в круговороте калия и фосфора, а также ассоциативных азотфиксаторов. Однако, в следующем сезоне, различия оказались несущественными. Во многих исследованиях [21] различия в структуре сообщества ризосферы между контрольными и трансгенными растениями были не достоверны. Кроме того, часто выяснялось, что главным образом на ризосферные микроорганизмы влияет пестрота почвенного плодородия, а не растения на данном участке (содержание элементов питания, pH и др.). Использование новых современных качественных и количественных методов детекции, таких как пиросеквенирование и T-RFLP не выявило выраженного эффекта белка Cry1Ab на арбускулярные микоризные грибы [23]. Были предприняты попытки изучения влияния трансгенных Bt-культур на эндофитные микроорганизмы. Сравнивались сообщества коммерческих линий кукурузы MON89034 (cry3Bb1), MON88017 (cry1A105, cry2Ab2) и гибрида MON88017×MON89034(cry1A105, cry2Ab2, cry3Bb1) с исходными селекционными линиями, однако различия были больше связаны с изначальными линиями, чем с

экспрессией новых генов [23]. То есть, различия в структуре эндофитного сообщества зависит в первую очередь не от новых генов, а исходного нетрансгенного сорта или линии.

Сообщалось [24] о снижении дегидрогеназной активности в почве под Bt-кукурузой в сравнении с нетрансгенным контролем. Похожий результат наблюдался и у генномодифицированного Bt-хлопчатника [25]. Данные исследования проводилось в полевых условиях, так что можно заявить о том, что длительное возделывание таких растений может затронуть биохимические процессы в почве. С помощью ПЦР в реальном времени на протяжении 100-дневного периода не было зафиксировано существенных изменений в численности и разнообразии бактериального, грибного и архейного сообществ. В целом данный белок быстро разлагается в почве. В эксперименте с трансгенным хлопком [26] было обнаружено лишь существенное изменение фосфатазной активности у некоторых штаммов. Однако достоверных различий в численности, биохимической активности и культуральных признаках не наблюдалось.

Таким образом, четкого вывода по влиянию Bt-растений на ризосферные микроорганизмы сделать не получится. Накопленные данные очень противоречивы: выявленное воздействие разнится от нулевого до очень сильного. Возможно, что у данной группы генетически модифицированных растений эффект на микробное сообщество ризосферы больше связан с исходными сортами, чем с чужеродными генетическими конструкциями. Требуется больше долгосрочных полевых опытов с использованием разноплановых методов исследования, таких как молекулярно-генетические и биохимические.

Растения, устойчивые к гербицидам сплошного действия

Для повышения экономической эффективности сельского хозяйства были получены растения, устойчивые к гербицидам сплошного действия. Поле один раз за вегетацию обрабатывается гербицидом, при этом культурные растения продолжают расти и развиваться. Используется ген 4 epsps – енолпирувилшикиматфосфат-синтетазы из *Agrobacterium sp*. CP4. ГМ-соя и кукуруза были разрешены к коммерческому выращиванию в некоторых странах, основываясь на стандартных почвенных анализах, влияние на нецелевые организмы часто игнорировалось.

Так, в некоторых исследованиях у Глифосат-устойчивой сои наблюдалось снижение симбиотической азотфиксации по сравнению с нетрансгенными сортами. Встройка генов устойчивости, как и сам глифосат способны снижать активность нитрогеназы и

образование клубеньков [27]. Также сообщалось, что хоть и происходит снижение симбиотической азотфиксации, продуктивность зерна у сои остается на прежнем уровне [28]. То есть, растения более зависят от минерального азота в почве, что в долгосрочной перспективе снизит запасы этого важнейшего элемента питания в почве.

Наблюдалось снижение численности псевдомонад в ризосфере RR-сои (Roundup Ready) и кукурузы, что может быть связано с токсическим эффектом самого гербицида на данные микроорганизмы [29]. Также исследователи предполагали, что снижение численности псевдомонад сделает растения кукурузы и сои более восприимчивыми к грибным инфекциям, так как среди данного рода встречаются антагонисты родf *Fusarium*. Ранее сообщалось и об изменениях в соотношении микроорганизмов окислителей и восстановителей марганца у трансгенной сои. Учитывая функциональные изменения в ризосфере длительное возделывание таких культур может затронуть стабильность микробных почвенных экосистем [29]. Можно сказать, что растения, устойчивые к гербициду глифосат (Roundup Ready, Glifosate Resistant), оказывали воздействие на структурные и функциональные особенности своей ризосферы, однако, данные изменения могут быть связаны не только с экспрессией новых генов, но и действием самого гербицида.

Растения, устойчивые к абиотическим стрессам

Абиотические стрессы, такие как засуха, почвенное засоление, повышенная кислотность или щелочность почвенного раствора, затопление и заморозки могут снижать потенциальные урожаи различных продовольственных культур в два раза [30]. Одной из основных причин поражения растительных клеток при абиотических стрессах является образование активных форм кислорода (АФК): перекись водорода, анион-радикал, гидроксильный радикал, гипероксидный радикал, озон и синглетный кислород. При стрессе растения активно производят и накапливают данные соединения [31]. Активные формы кислорода при большой концентрации очень опасны для аэробных организмов, так как инактивируют ферменты, клеточный цикл, окисляют липиды клеточной мембраны и вызывают поломки ДНК, нарушают фотосинтез [32].

Путем традиционной селекции данную проблему решать затруднительно, так как ответные реакции на абиотические стрессы запускаются каскадами генов. Как вариант, путем генной инженерии в растения встраивается генов синтеза осмолитов – соединений с низким молекулярным весом, не токсичных при высоких концентрациях. Они защищают растения от осмотических стрессов путем детоксикации активных форм кислорода и

защиты ферментов от разрушения [33]. Такими осмопротекторами являются LEA белки и пептиды (late embryogenesis abundant protein), сигнальные и регуляторные молекулы (белки, пептиды, РНК), некоторые гормоны, симпортеры, антипортеры, молекулярные шапероны, антиоксиданты. Наибольшей эффективностью характеризуются антиоксиданты - супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидаза, глутатионредуктаза и каталаза, которые защищают растения от воздействия активных форм кислорода [34]. Однако, как повлияют данные растения на почвенную микробиоту? Во всем мире довольно мало работ, в которых исследовалось воздействие данных растений на почвенные микроорганизмы.

В нашей стране в научных целях чаще всего получают растения с генами синтеза холиноксидазы и супероксиддисмутазы. Так, во ВНИИСБ (г. Москва) были получены трансгенные растения томата (*Solanum lycopersicum* L.) сорта Белый налив с геном синтеза цитоплазматической Fe-содержащей супероксиддисмутазы (Fe-СОД1) из *Arabidopsis thaliana* (L.) [35]. Данное вещество придает устойчивость растительным клеткам при осмотическом стрессе. На вышеуказанных растениях проводились исследования по изучению воздействия на сообщество актиномицетов в ризосфере [36]. В ходе работы были выявлены различия в структуре ризосферного комплекса актиномицетов между трансформированными линиями и исходным нетрансгенным сортом. Численность актиномицетов у линии bn6 была ниже, чем у контроля, хотя индекс Шеннона у данной линии был в 2 раза выше. В ризосфере исходного сорта были выявлены роды *Streptomyces* (94%), *Micromonospora* (1,2%), а также олигоспоровые формы (4,8%). У линии bn6 наблюдались изменения в структуре: доли представителей олигоспоровых (7,1%) и микромоноспоровых (5,8%) видов увеличились, а доля стрептомицетов сократилась (84%). В ризосфере трансгенов также был выявлен род *Streptosporangium*, не обнаруженный у контроля. У другой линии bn4 различия с контролем практически не наблюдались, хотя были замечены тенденции по изменению в структуре: сокращалась численность ризосферного комплекса и возрастало биологическое разнообразие.

Авторы также выявили и функциональные различия в ризосферном сообществе актиномицетов. На контроле преобладали стрептомицеты с умеренной и высокой целлюлозолитической активностью, в ризосфере линии bn6 большинство было слабыми целюллозолитиками. У другой линии (bn4) наоборот, преобладали виды с высокой активностью. К тому же, у линии bn6 были выявлены виды – антагонисты многих патогенных грибов и бактерий (*Alternaria sp., Fusarium culmorum* и F. *Avenaceum,*

Arthrobacter simplex и *Erwinia herbicola*). У bn4 – наоборот, антагонистов было выявлено гораздо меньше. То же самое авторы сообщили и про продуцентов ауксинов – у линии bn6 их было гораздо больше, чем у Белого налива и bn4. Таким образом, исследователи сделали вывод, что структура актиномицетного сообщества трансгенных линий отличалась от исходного сорта, что отразилось и на функциональных особенностях. Причем различия наблюдались не только между контролем и трансгенными растениями, но и между обеими линиями, задействованными в опыте. Более высокая целлюлозолитическая активность, а также выработка антибиотиков и фитогормонов повлияют на все ризосферное сообщество [36].

В другом исследовании [37] анализировались растения табака сорта Самсун (*Nicotiana tabacum* L.) с геном холиноксидазы (*codA*) из *Arthrobacter globiformis,* [38]. Данный целевой ген отвечает за выработку холиноксидазы – глицинбетаин-совместимого осмолита, который стабилизирует клетки при солевом стрессе. Трансформированная линия CodA38 сравнивалась с исходным сортом на фоне засоления и без него. Таксономическое разнообразие актинобиоты у трансформантов сильно снизилось, особенно на фоне солевого стресса. У исходных растений и у трансгенных были выделены роды *Streptomyces, Micromonospora, Streptosporangium, Streptoverticillium*, а также олигоспоровые формы актиномицетов. В структуре существенных различий выявлено не было. Значения критерия Манна-Уитни показали, что изменения статистически не значимы и носят случайный характер. Различия в структуре сообщества были сопоставимы с изменениями, наблюдаемыми при сравнении сортов определенных культур, полученных методами традиционной селекции [**Ошибка! Источник ссылки не найден.**39].

Исследователи сравнивали и функциональные различия между контролем и трансгенной линией. В ризосферном сообществе трансформантов не было выявлено родов-антагонистов патогенных грибов, антагонисты некоторых бактерий (см. выше) присутствовали в небольших количествах и встречались с частотой от 5% до 20%, а антагонисты бактерий – с частотой от 5% до 50%. Засоление при этом сильно снизило антагонистическую активность вышеописанных штаммов. Изменения в количестве родов-целлюлозолитиков и продуцентов фитогормонов статистически недостоверны. Таким образом, в отличие от Fe-SOD томатов, у CodA табака не было выявлено достоверных различий [37].

Стоит отметить, что в данных исследованиях для учета использовали метод посева

на питательные среды. Учитывая то, что большинство микроорганизмов являются некультивируемыми, много информации остается неохваченной. Данные исследования стоит продолжать с дополнительным привлечением анализа метагеномики. Сами авторы подчеркивают, что при отсутствии изменений в таксономических различиях функциональные различия могут в будущем повлиять на биодеструкцию растительных полимеров в почве, биоконтроль фитопатогенов, а также фитогормональную регуляцию роста и продуктивности растений [37]. Можно сказать, что влияние растений, устойчивых к абиотическим стрессам на почвенную микробиоту есть, однако, оно очень противоречиво и зависит не только от конкретного гена, но даже от линии в пределах целевой генетической конструкции. Кроме того, стоит сопоставлять его с изменениями в ризосфере различных сортов, выведенных с помощью традиционной селекции.

Заключение

Проблема легализации коммерческого возделывания генетически модифицированных растений все еще стоит. На настоящий момент накоплено довольно много информации по влиянию таких растений на почвенную микробиоту. Однако, результаты исследований очень сильно разнятся. Нельзя четко сказать о воздействии трансгенных культур как явления в целом. Эффекты дифференцируются не только в зависимости от целевого гена и ботанического вида, но и трансгенной линии, а также исходного нетрансгенного селекционного материала. На результат также могут повлиять почвенно-климатические условия и погода в конкретный вегетационный сезон. Также на дискуссию выносится вопрос, так ли опасны ГМ-растения для почвенной микрофлоры, если их влияние сопоставимо с изменениями в ризосфере у сортов и гибридов, полученных традиционными методами селекции. У культур, устойчивых к гербицидам сплошного действия возникает дилемма, что же действует на ризосферу сильнее: целевой ген или все-таки гербицид, который вносится в больших количествах? Некоторые перспективные группы генетически модифицированных культур, такие как продуценты веществ для химической и фармацевтической промышленностей, практически не охвачены. Вероятно, их целевые вещества, поступая в почву с корневыми экссудатами, опадом и пожнивно-корневыми остатками, создадут конкурентное преимущество микроорганизмам, способным их утилизировать.

Тем не менее, было много сообщений об изменении как структуры, так и

функциональных особенностей ризосферы у трансгенных растений. Так как микроорганизмы участвуют в круговороте веществ в природе, в почве могут нарушиться такие процессы, как разложение растительного опада, деструкция биополимеров, азотфиксация, денитрификация и т.д. В результате чего изменится доступность питательных веществ для растений (как в худшую, так и в лучшую стороны). Микроорганизмы вступают в антагонистические отношения между собой, среди ризосферной микробиоты много антагонистов фитопатогенов. Многие типичные представители сообществ ризосферы являются активными продуцентами антибиотиков. За счет изменений ризосферной структуры, ГМ-культуры могут стать более уязвимыми, или, наоборот, более устойчивыми к грибным и бактериальным заболеваниям.

Во всяком случае, в ближайшие годы вопрос о безопасности генетически модифицированных растений закрыть не получится, полученные данные слишком противоречивы. Также возможность горизонтального переноса чужеродных генов в почвенные микроорганизмы есть, но она ничтожно мала. Можно рекомендовать создать координированную сеть многолетних полевых опытов с трансгенными растениями в различных почвенно-климатических зонах многих стран. При этом сопоставлять результаты с различиями в структуре ризосферных сообществ у различных сортов и гибридов, полученных методами традиционной селекции.

Список использованных источников: проверено

1. Дейнеко Е.В. Генетическая инженерия растений // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2015. — Т. 18, № 1. — С. 125—137.

2. Caplan A., Herrera-Estrella L., Inzé D. Introduction of genetic material into plant cells // Science. – 1983. – Vol. 222. – P. 815–821.

3. James C. Global status of transgenic crops in 1997. // ISAAA Briefs. – 1997. – No. 5. – P. 1–31.

4. Kramer M.G., Redenbaugh K. Commercialization of a tomato with an antisense polygalacturonase gene: The FLAVR SAVR™ tomato story //Euphytica. – 1994. – Vol. 79. – N. 3. – P. 293-297.

5. Freyssinet G. Herbicide-resistant transgenic crops — a benefit for agriculture //Phytoparasitica. – 2003. – Vol. 31. – N. 2. – P. 105-108.

6. Михель И.М., Халилуев М.Р. Трансгенные растения томата (*Solanum lycopersicum* L.): прямые методы введения генов и факторы, влияющие на эффективность

трансформации (обзор) //Сельскохозяйственная биология. – 2022. – Т. 57. – №. 3. – С. 518-541.

7. Кузьмина Ю.В. Методы редактирования генома для увеличения лёжкости плодов томата // Биотехнология и селекция растений. — 2020. — Т. 3, № 1. — С. 31—39.

8. Al-Babili S., Beyer P. Golden Rice–five years on the road–five years to go? //Trends in plant science. – 2005. – Vol. 10. – N. 12. – P. 565-573.

9. Raldugina G.N., Evsukov S.V., Bogoutdinova L.R. Morpho-physiological testing of NaCl sensitivity of tobacco plants overexpressing choline oxidase gene // Plants. — 2021. — Vol. 10, N. 6. — P. 1102.

10. Nakamura, N., Fukuchi-Mizutani, M., Katsumoto, Y., Togami, J., Senior, M., Matsuda, Y., Tanaka, Y. Environmental risk assessment and field performance of rose (*Rosa× hybrida*) genetically modified for delphinidin production //Plant biotechnology. – 2011. – Vol. 28. – N. 2. – P. 251-261.

11. Шкрыль Ю.Н., Югай Ю.А., Сорокина М. Р. РАЗРАБОТКА ПЛАТФОРМЫ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ВАКЦИН НА ОСНОВЕ ВИРУСОПОДОБНЫХ ЧАСТИЦ //АКТУАЛЬНЫЕ И ПЕРСПЕКТИВНЫЕ НАУЧНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ. – 2024. – №3 – С. 9.

12. Ермишин А.П. Генетически модифицированные организмы: мифы и реальность. – Минск – 2004. – 118 с.

13. Чемерис А. В., Бикбулатова С.М., Чемерис Д. А., Баймиев А.Х., Князев А.В., Кулуев, Б. Р.,Максимов, И. В. Надо ли опасаться ГМО? Взгляд несторонних наблюдателей на истерию вокруг //Биомика. – 2014. – Т. 6. – №. 2. – С. 77-138.

14. Маматкулова Ш., Маматкулова Г., Камбурова В. ПРЯМОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИ МОДИФИЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ НА ОКРУЖАЮЩУЮ СРЕДУ Матер. научно-практ. Конф //TA’LIM, FAN VA INNOVATSIYA. Ташкент - 2020 – С. 21.

15. Викторов А.Г. Трансэкосистемный перенос вторичных продуктов Bt-кукурузы и пресноводные экосистемы //Физиология растений. – 2011. – Т. 58. – №. 4. – С. 483-489.

16. Icoz I. Microbial populations and enzyme activities in soil in situ under transgenic corn expressing Cry proteins from *Bacillus thuringiensis* // Journal of Environmental Quality. — 2008. — Vol. 37, N. 2. — P. 647—662.

17. Кузнецов В.В., Цыдендамбаев В.Д. Биологическая безопасность генетически модифицированных организмов (экспертиза продуктов питания на биобезопасность). — М., 2008. — 252 с

18. Folman L.B., Postma J., Van Veen J.A. Ecophysiological characterization of rhizosphere bacterial communities at different root locations and plant developmental stages of cucumber grown on rockwool // Microbial Ecology. 2001. Vol. 42, N. 4. P. 586 – 597.

19. Broeckling C.D., Broz A.K., Bergelson J., Manter D.K., Vivanco J.M. Root exudates regu late soil fungal community composition and diversity // Applied and Environmental Microbiology. 2008. Vol. 74, N 33. P. 738 − 744.

20. Xue K, Luo HF, Qi HY, Zhang HX. Changes in soil microbial community structure

associated with two types of genetically engineered plants analyzing by PLFA //Journal of Environmental Sciences (China). – 2005. – Vol. 17. – N. 1. – P. 130-134.

21. Blackwood C.B., Buyer J.S. Soil microbial communities associated with Bt and non-Bt corn in three soils //Journal of Environmental Quality. – 2004. – Vol. 33. – N. 3. – P. 832-836.

22. Fang M., Motavalli P.P., Kremer R.J., Nelson K.A. Impact of genetically modified crops and their management on soil microbially mediated plant nutrient transformations // Journal of Environmental Quality. — 2004. — Vol. 33. — P. 816—824.

23. Verbruggen E, Kuramae E.E., Hillekens R., de Hollander M., Kiers E.T., Röling WFM, Kowalchuk G.A. Testing potential effects of maize expressing the *Bacillus thuringiensis* Cry1Ab endotoxin (Bt maize) on mycorrhizal fungal communities via DNA-and RNA-based pyrosequencing and molecular fingerprinting //Applied and Environmental Microbiology. – 2012. – Vol. 78. – N. 20. – P. 7384-7392.

24. Flieβbach A., Messmer M., Nietlispach B., Infante V., Mader P. Effects of conventionally bred and *Bacillus thuringiensis* (Bt) maize varieties on soil microbial biomass and activity //Biology and fertility of soils. – 2012. – Vol. 48. – N. 3. – P. 315-324.

25. Beura K., Rakshit A. Bt cotton influencing enzymatic activities under varied soils //Open Journal of Ecology. – 2013. – Vol. 2013.

26. Yaqoob, A., Shahid, A.A., Salisu, I. B., Azam, S., Ahmed, M., & Rao, A. Q. Effects of cry toxins on non-target soil bacteria during a 2-year follow up study //Spanish journal of agricultural research. – 2019. – Vol. 17. – N. 2. – P. 303.

27. Zablotowicz R.M., Reddy K.N. Impact of glyphosate on the *Bradyrhizobium japonicum* symbiosis with glyphosate-resistant transgenic soybean: a minireview //Journal of Environmental Quality. – 2004. – Vol. 33. – N. 3. – P. 825-831.

28. Bohm G.M. Alves J., Urquiaga S.// Glyphosate- and imazethapyr-induced effects on yield, nodule mass and biological nitrogen fixation in field-grown glyphosate-resistant soybean . // Soil Biology and Biochemistry. — 2009. — Vol. 41. — P. 420—422.

29. Kremer R.J., Means N.E. Glyphosate and glyphosate-resistant crop interactions with rhizosphere microorganisms // Eur. J. Agron. - 2009. - Vol. 31. - N 3. - P. 153–161.

30. Boyer J.S. Plant productivity and environment. Science. – 1982. – Vol. 218. – P. 443-448.

31. Nyman P. O. A modified method for the purification of erythrocuprein // Biochemica et Biophysica Acta. — 1960. — Vol. 45. — P. 387—389.

32. Botella M. A. Martinez V., Pardines J. Salinity induced potassium deficiency in maize plants / M. A. Botella, V. Martinez, J. Pardines et al. // Journal of Plant Physiology. — 1997. — Vol. 150. — P. 200—205.

33. Chinnusamy V., Zhu J. K. Plant salt tolerance / V. Chinnusamy, J. K. Zhu // Plant Responses to Abiotic Stress / ed. by H. Hirt, K. Shinozaki. — Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 2004. — Vol. 4. — P. 241—270.

34. Попов В.Н., Кипайкина Н.В., Астахова Н.В. и др. Особенности окислительного

стресса растений табака, трансофрмированных геном desC 9-ацил-липидной десатуразы из *Synechocjccus vulcanus* при гипотермии // Физиология растений. – 2006. – Т. 53. – №4. – С. 525-529.

35. Нодельман Е.К. Применение гена Fe-зависимой супероксиддисмутазы для защиты хлоропластов растений томата и табака от окислительного стресса : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — 03.01.06. Москва – 2014 – 29 с.

36. Широких И.Г., Назарова Я.И., Огородникова С.Ю., Баранова Е.Н. Изменение структуры комплексов актиномицетов в ризосфере трансгенных по гену Fe-SOD1 линий томата (*Solanum lycopersicum* L., *Solanaceae, Solanales*) // Поволжский экологический журнал. — 2016. — № 3. — С. 341–351.

37. Широких И.Г., Назарова Я.И. Актинобиота ризосферы трансгенных растений табака с повышенной солеустойчивостью / И. Г. Широких, Я. И. Назарова // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. — 2021. — № 4. — С. 258—265.

38. Гулевич, А.А. Применение бактериального гена синтеза осмотика для адресной защиты хлоропласта трансгенных растений при абиотическом стрессе / А. А. Гулевич, Л. В. Куренина, Г. Н. Ралдугина, Е. Н. Баранова // Механизмы регуляции функций органелл эукариотической клетки. — 2018. — С. 30.

39. Shirokikh I.G., Zenova G.M., Merzaeva O.V., Lapygina E. V., Batalova G.A., Lysak L.V. Actinomycetes in the prokaryotic complex of the rhizosphere of oats in a soddy-podzolic soil // Eurasian Soil Sci. 2007. Vol. 40. N 2. P. 158–162.

==========

Цитирование: Антонов А.А., Баранова Е.Н., Гулевич А.А., Ванькова А.А. Трансгенные растения и возможные риски их воздействия на почвенную микробиоту [Электрон. ресурс] // АгроЭкоИнфо: Электронный научно-производственный журнал. – 2025. – № 6. – Режим доступа: http://agroecoinfo.ru/STATYI/2025/6/st_601.pdf
DOI: https://doi.org/10.51419/202156601.