

Научная статья

УДК 574/577

DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-02



## Экспрессирующиеся последовательности генов опин-синтаз природных ГМО, установленные на основе анализа их транскриптомов

Ф. Д. Богомаз<sup>1</sup>, Т. В. Матвеева<sup>2</sup><sup>1</sup>Лицей 281 Адмиралтейского района, Санкт-Петербург, Россия<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия**Автор, ответственный за переписку:** Татьяна Валерьевна Матвеева, radishlet@gmail.com

Агробактерии – это природная система доставки генетического материала, которую люди используют для получения генно-инженерно модифицированных растений – ГМО. В природе тоже возникают ГМО с участием агробактерий. В 2019 году список известных природных ГМО был расширен на порядок, а также были найдены факты в пользу экспрессии агробактериальных генов в природных ГМО. Частота этого явления для двудольных растений была оценена величиной в 7 %. Преобладающими генами агробактериального происхождения в природных ГМО оказались гены опин-синтаз. Вероятно, они выполняют важные функции в природных ГМО. В 2021 году вышла статья с обновленным списком природных ГМО, однако обновления списка экспрессирующихся генов в природных ГМО с 2019 года не проводили. Целью данной работы является актуализация списка экспрессирующихся генов опин-синтаз природных ГМО. Методы исследования включали биоинформатический поиск с использованием запросов на основе последовательностей белков опин-синтаз из *Agrobacterium rhizogenes*, *A. tumefaciens* и *A. vitis*, их гомологов из растений *Ipomoea* и *Nicotiana* в базе данных TSA Национального центра биотехнологической информации (NCBI) по алгоритму TBLASTN с настройками по умолчанию. Результатом исследования стало пополнение списка природных ГМО с экспрессирующимися генами опин-синтаз еще на 18 видов, причем 12 из них относятся к родам, где ранее природные ГМО описаны не были (*Albizia*, *Cenostigma*, *Averrhoa*, *Gynostemma*, *Eurycoma*, *Gypsophila*, *Myosoton*, *Camptotheca*, *Gustavia*, *Eschweilera*, *Cestrum*, *Jasminum*, *Paulownia*). Анализ разнообразия обнаруженных последовательностей показал, что преобладают среди них гомологи кукумопин- и микимопин-синтаз. Конечные продукты этих генов являются оптическими изомерами. В перспективе имеет смысл начать изучение функций опин-синтаз в растениях именно с этих генов.

**Ключевые слова:** природные ГМО, опин-синтазы, транскриптомы.

**Благодарности:** Статья подготовлена на основе исследовательской работы, представленной на «Олимпиаде школьников Санкт-Петербурга по биологии» в рамках работ по гранту РНФ 21-14-00050.

**Для цитирования:** Богомаз Ф.Д., Матвеева Т.В. Экспрессирующиеся последовательности опин-синтаз природных ГМО на основе анализа их транскриптомов. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(3):15-24. DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-02

Прозрачность финансовой деятельности. Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

© Богомаз Ф.Д., Матвеева Т.В., 2022

---

Original article

DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-02

## Expression sequences of opine synthase genes in natural GMOs based on analysis of their transcriptomes

Fedor D. Bogomaz<sup>1</sup>, Tatyana V. Matveeva<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Lyceum 281 of the Admiralteysky District, St. Petersburg, Russia

<sup>2</sup>St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

**Corresponding author:** Tatyana V. Matveeva, radishlet@gmail.com

*Agrobacterium* is a natural genetic material delivery system that humans use to produce genetically modified plants (GMO). In nature, GMOs also occur with the participation of agrobacteria. In 2019, the list of known natural GMOs was expanded by an order of magnitude, and facts were found in favor of the expression of agrobacterial genes in natural GMOs. The frequency of this phenomenon for dicotyledon plants has been estimated at 7 percent. Opine synthase genes turned out to be the predominant ones of agrobacterial origin in natural GMOs. They probably perform important functions in natural GMOs. In 2021, an article was published with an updated list of natural GMOs, but the list of genes expressed in natural GMOs has not been updated since 2019. The aim of this work is to update the list of opine synthase genes expressed in natural GMOs. The research methods included bioinformatic search using queries based on the sequences of opine synthase proteins from *Agrobacterium rhizogenes*, *A. tumefaciens* and *A. vitis*, their homologues from *Ipomoea* and *Nicotiana* plants, in the TSA database of the National Center for Biotechnology Information (NCBI) using the TBLASTN algorithm with default settings. The study resulted in the addition of another 18 species to the list of natural GMOs with expressed opine synthase genes, 12 of which belong to genera where natural GMOs were not previously described (*Albizia*, *Cenostigma*, *Averrhoa*, *Gynostemma*, *Eurycoma*, *Gypsophila*, *Myosoton*, *Camptotheca*, *Gustavia*, *Eschweilera*, *Cestrum*, *Jasminum*, and *Paulownia*).

An analysis of the diversity of the detected sequences showed that homologues of cucumopine and mikimopine synthase predominate among them. The end products of these genes are optical isomers. In the future, it makes sense to start studying the functions of opine synthases in plants from these genes.

**Key words:** natural GMOs, opine synthases, transcriptomes.

---

**Acknowledgements:** The article is based on research work presented at the Biological Olympiad for Schoolchildren of St. Petersburg within the framework of the Grant RSF 21-14-00050

**For citation:** Bogomaz F.D., Matveeva T.V. Expression sequences of opine synthases of natural GMOs based on analysis of their transcriptomes. *Biotechnology and Plant Breeding*. 2022;5(3):15-24. DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-02

Financial transparency. The authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employers.

---

© Bogomaz F.D., Matveeva T.V., 2022

## Введение

Агробактерии – это природная система доставки генетического материала, которую люди используют для получения генетически модифицированных организмов (ГМО), а точнее растений, измененных с помощью методов генетической инженерии (Chilton, 1980; Gleba, 1998). В группе почвенных бактерий, известных под общим названием агробактерии, есть несколько видов, которые могут заражать растения и вызывать образование косматых корней или опухолей. Такие опухоли называют корончатыми галлами. Они состоят из недифференцированной опухолевой ткани, растущей в месте заражения. Клетки корончатых галлов и косматых корней во многих отношениях напоминают раковые клетки животных. Они имеют способность к неограниченному росту даже при культивировании *in vitro* в отсутствие фитогормонов. Собственно опухолеродным агентом у этих бактерий является Ti (или Ri)-плазида, которая частично интегрируется в хромосомы растений. Переносимая в хромосому ДНК называется Т-ДНК (transferred DNA), ее длина составляет 12–22 тысяч пар оснований. Она кодирует онкогены и ферменты синтеза опинов – производных аминокислот, которые используются бактерией как источник углерода, азота и энергии (Nester, 2014; Lutova, 2000).

Опины – это довольно специфические соединения, продукт конденсации аминокислот с кетокислотами или производными сахаров. Классические опины являются N-карбоксиалкиламинокислотами. К опинам также относят ряд других соединений, выполняющих сходные с классическими опидами функции. N-карбоксиалкиламинокислоты образуются при восстановительной конденсации аминокислоты и кетокислоты. Реакция происходит между аминогруппой аминокислоты и кетогруппой кетокислоты. На сегодня известно, что агробактерии могут усваивать опины, причем только те, синтез которых происходит в опухоли, индуцированной определенным штаммом. Иными словами, набор вырабатываемых опухолью опинов зависит от штамма агробактерии, а не от вида растения-хозяина (Vladimirov et al., 2015). Таким образом, в результате трансформации на растении разрастаются опухоли, которые могут вырабатывать опины для питания бактерии, штамм которой использован для трансформации данного растения. Эти опухоли можно рассматривать как трансгенные ткани на нетрансгенном растении, а само явление в целом получило название генетической колонизации (Matveeva, Sokornova, 2017).

Реконструированные штаммы агробактерий, содержащие неонкогенные варианты Ti-плазмид и обладающие повышенной вирулентностью, стали основой одного из наиболее популярных методов генетической трансформации (Chilton, 1980). Позже стало известно, что трансгенные растения возникают в природе и без участия человека (White et al., 1983). Такие растения ста-

ли называть природно-трансгенными (пГМО). Первые пГМО, явившиеся результатом древней агробактериальной трансформации, были описаны в пределах рода *Nicotiana* L., далее они были найдены молекулярно-генетическими методами в пределах еще двух родов: *Linaria* Mill. и *Ipomoea* L. (Kyndt et al., 2015; Matveeva, Sokornova, 2017).

Развитие методов секвенирования нового поколения открывает возможности для исследования геномов растений, при этом количество данных об их структуре растет лавинообразно. Постоянно пополняемые базы данных являются ценным источником для поиска новых пГМО, проводимого на кафедре генетики и биотехнологии Санкт-Петербургского государственного университета (Matveeva, 2021). Список видов пГМО, известных на сегодня, представлен в таблице 1. Приуроченности природно-трансгенных видов двудольных растений к конкретной таксономической группе не отмечено. Природные ГМО описаны в пределах порядков Malpighiales Juss. ex Bercht. & J. Presl., Fabales Bromhead, Rosales Bercht. & J. Presl., Cucurbitales Juss. ex Bercht. & J. Presl., Fagales Engl., Brassicales Bromhead, Myrtales Juss. ex Bercht. & J. Presl., Sapindales Dumortier, Caryophyllales Juss. ex Bercht. & J. Presl., Cornales Link, Ericales Bercht. & J. Presl., Lamiales Bromhead, Solanales Juss. ex Bercht. & J. Presl. По предварительным оценкам, около семи процентов двудольных растений могут содержать в геномах следы агробактериальной трансформации. Эта оценка основана на доле пГМО среди видов двудольных с секвенированными геномами (Matveeva, Otten, 2019).

Таким образом, к началу 2021 года уже было известно 36 родов покрытосеменных растений, в пределах которых описаны природно-трансгенные виды. Среди них доминирующее положение занимают те, в составе клеточной Т-ДНК (клТ-ДНК) которых содержатся только гены синтеза опинов (табл. 1). Этот феномен можно объяснить как минимум тремя способами. Во-первых, в известных на данный момент Т-ДНК гены синтеза опинов первыми попадают в растительную клетку в ходе трансформации. В случае обрыва Т-ДНК в процессе ее переноса именно гены опин-синтаз попадают в клетку-реципиент. Во-вторых, можно ожидать наличие штаммов агробактерий, в Т-ДНК которых присутствуют только гены опин-синтаз и нет онкогенов, ответственных за рост опухолей. В-третьих, нельзя исключать возможность трансформации растений протяженной Т-ДНК и потерю большей ее части в ходе эволюции потомков природного трансформанта с сохранением только генов синтеза опинов (Matveeva, 2021).

На втором месте по численности расположились виды, содержащие протяженные фрагменты Т-ДНК с онкогенами и генами синтеза опинов. На последнем месте находятся клТ-ДНК, содержащие только онкогены (Matveeva, 2021).

**Таблица 1. Список известных видов природных ГМО (пГМО) среди двудольных растений**  
**Table 1. List of known natural GMO (nGMO) species among dicotyledon plants**

Порядок/ Order	Семейство/ Family	Виды/ Species	Группы генов Т-ДНК/ T-DNA gene groups	Источник/ Reference
Malpighiales Juss. ex Bercht. & J. Presl.	Euphorbiaceae Juss.	<i>Euphorbia esula</i> L.	Гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
	Salicaceae Mirb.	<i>Populus alba</i> L. × <i>Populus glandulosa</i> Moench	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021)
Fabales Bromhead	Fabaceae Lindl.	<i>Arachis duranensis</i> Krapov. & W.C. Greg.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Arachis ipaensis</i> Krapov. & W.C. Greg.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Arachis monticola</i> Krapov. & Rigoni.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Arachis hypogaea</i> L.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Nissolia schottii</i> A. Gray	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Eperua falcata</i> Aubl.	гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021)
	Quillajaceae D. Don	<i>Quillaja saponaria</i> Molina	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
Rosales Bercht. & J. Presl.	Cannabaceae Martinov	<i>Parasponia andersonii</i> Planch	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Trema orientalis</i> (L.) Blume	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Humulus lupulus</i> L.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
Fagales Engl.	Juglandaceae DC. ex Perleb	<i>Juglans cathayensis</i> Dode	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Juglans mandshurica</i> Maxim.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Juglans sigillata</i> Dode	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
Brassicales Bromhead	Brassicaceae Burnett	<i>Eutrema yunnanense</i> Franch.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
Myrtales Juss. ex Bercht. & J. Presl.	Myrtaceae Juss.	<i>Psidium guajava</i> L.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Eugenia unifora</i> L.	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Eucalyptus cloeziana</i> F. Muell	гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021)
Sapindales Dumortier	Meliaceae Juss.	<i>Azadirachta indica</i> A. Juss.	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
	Burseraceae Kunth.	<i>Boswellia sacra</i> Flueck.	онкогены	(Matveeva, 2021)
Caryophyllales Juss. ex Bercht. & J. Presl.	Caryophyllaceae Juss.	<i>Silene latifolia</i> Poir.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Silene noctiflora</i> L.	гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021)
		<i>Dianthus caryophyllus</i> L.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
	Molluginaceae Bartl.	<i>Pharnaceum exiguum</i> Adamson	гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021)
	Kewaceae Christenh.	<i>Kewa caespitosa</i> Christenh.	гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021)
Cornales Link	Nyssaceae Juss. ex Dumort.	<i>Nyssa sinensis</i> Oliv.	гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021)

Порядок/ Order	Семейство/ Family	Виды/ Species	Группы генов Т-ДНК/ T-DNA gene groups	Источник/ Reference
Ericales Bercht. & J. Presl.	Ericaceae Juss.	<i>Vaccinium macrocarpon</i> Aiton	онкогены	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Vaccinium corymbosum</i> L.	онкогены	(Matveeva, 2021)
	Ebenaceae Gürke	<i>Diospyros lotus</i> L. cv. Kunsenshi	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021)
	Theaceae Mirb. ex Ker Gawl.	<i>Camellia sinensis</i> (L.) Kuntze	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
Solanales Juss. ex Bercht. & J. Presl.	Convolvulaceae Juss.	<i>Cuscuta australis</i> R. Br.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Cuscuta campestris</i> Yunck.	гены опин-синтаз	(Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam.	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021; Matveeva, Otten, 2019)
		<i>Ipomoea trifida</i> L.	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021; Matveeva, Otten, 2019)
	Solanaceae Juss.	виды рода <i>Nicotiana</i> L.	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021)
Lamiales Bromhead	Plantaginaceae Juss.	виды рода <i>Linaria</i> Mill.	онкогены и гены опин-синтаз	(Matveeva, 2021)

Анализ последовательностей клТ-ДНК всех трех типов показывает, что часть генов в них остаются неповрежденными, в то время как другие мутируют (Matveeva, 2021). Больше интактных последовательностей сохранилось среди генов опин-синтаз (Matveeva, 2021). Если говорить об изучении функций генов клТ-ДНК пГМО, то наибольший успех был достигнут при исследовании именно генов опин-синтаз. В некоторых растениях удалось показать синтез опинов (Matveeva, Otten, 2021).

В 2019 году методами биоинформатики было найдено много экспрессирующихся генов опин-синтаз в пГМО (Matveeva, Otten, 2019). Их список представлен в таблице 2. Эта база не обновлялась с 2019 года. Данная работа посвящена актуализации списка генов опин-синтаз, экспрессирующихся в пГМО.

## Материалы и методы

Аминокислотные последовательности опин-синтаз из агробактерий *Agrobacterium rhizogenes*<sup>1</sup> Conn (Sawada et al., 1993), *A. tumefaciens* Conn и *A. vitis* Ophel & Kerr и их гомологи из растений *Ipomoea* и *Nicotiana* (табл. 3) были использованы в качестве запросов для поиска новых последовательностей экспрессируемых генов опин-синтаз из клТ-ДНК в архиве компьютерных сборок экспериментально полученных последовательностей транскриптов (TSA, 2022) Национального центра биотехнологической информации (NCBI, 2022). Чтобы обнаружить новые последовательности клТ-ДНК, мы выполнили поиск по алгоритму TBLASTN с настройками по умолчанию (Matveeva, 2021).

<sup>1</sup> От редактора: в тексте сохранен авторский вариант синонимичных названий бактерий родов *Rhizobium* (Young et al., 2001) и *Allorhizobium* (Mousavi et al., 2016) *Agrobacterium rhizogenes*, *A. tumefaciens*, *A. vitis* / Editor's note: the author's version of the synonymous names of *Rhizobium* (Young et al., 2001) and *Allorhizobium* (Mousavi et al., 2014) genera of bacteria *Agrobacterium rhizogenes*, *A. tumefaciens*, *A. vitis* were retained in the text.

Таблица 2. Экспрессирующиеся гены опин-синтаз у пГМО

Table 2. Opine synthase genes expressed in nGMOs

Порядок/ Order	Семейство/ Family	Вид/ Species	Гены опин-синтаз/ Opine synthase genes
Fabales	Fabaceae	<i>Arachis hypogaea</i>	cus-like
		<i>Aeschynomene evenia</i>	mis-like
Rosales	Cannabaceae	<i>Humulus lupulus</i>	vis-like
Malpighiales	Salicaceae	<i>Salix purpurea</i> L.	mas1-like, nos-like, mas2-like
Cucurbitales Juss. ex Bercht. & J. Presl.	Cucurbitaceae Juss.	<i>Lufa aegyptiaca</i> Mill.	mas1-like, mas2-like
Fagales	Juglandaceae	<i>Cyclocarya paliurus</i> (Batalin) Iljinsk.	sus-like
Sapindales	Rutaceae Juss.	<i>Citrus maxima</i> (Burm.) Merr.	mas1-like, mas2-like
Caryophyllales	Caryophyllaceae	<i>Silene conica</i> L., <i>S. dioica</i> (L.) Clairv., <i>S. vulgaris</i> (Moench) Garcke, <i>S. undulate</i> Aiton, <i>S. sartorii</i> Boiss. & Heldr.	cus-like
Ericales	Theaceae	<i>Camellia sinensis</i>	sus-like, acs-like1, acs-like2
	Ebenaceae	<i>Diospyros lotus</i>	acs-like
			cus-like
			sus-like
Solanales	Convolvulaceae	<i>Cuscuta gronovii</i> Willd., <i>C. pentagona</i> Engelm., <i>C. suaveolens</i> Ser.	mis-like

Таблица 3. Последовательности запросов для поиска в NCBI генов опин-синтаз, экспрессирующихся в растениях

Table 3. Sequences for NCBI screening for opine synthase genes expressed in plants

Цель/ Goal	Белок/ Protein	Учётный номер/ Accession #	Организм/ Organism
Поиск экспрессирующихся генов опин-синтаз/ Search for opine synthase genes expressed in plants	Nos	CAB44644.1	<i>A. tumefaciens</i> C58
	Mis	NP_066601 WP_010900210.1	<i>A. rhizogenes</i> 1724 <i>Nicotiana glauca</i> Graham
	Ags	ASK40986.1	<i>A. rhizogenes</i> CBFP2692
	Mas2'	AIM40180.1	<i>Nicotiana tomentosiformis</i> L. (TB)
	Acs	AAK20401.1	<i>A. tumefaciens</i> Chry5
	Sus	ARU12438.1	<i>A. tumefaciens</i> Chry5
	Ocs	NP_059680.1	<i>A. tumefaciens</i> Ach5
	Vis	WP_080855286.1	<i>A. deltaense</i> sp. nov. (Yan et al., 2017)
	Cus	BAB13344.1	<i>A. rhizogenes</i> 2659
Изучение возможного заражения видов растений-кандидатов агробактериями/ Study of possible infection of candidate plant species with agrobacteria	VirB1	WP_080855255.1 ACM39672.1 NP_066734.1 YP_001967531.1	<i>A. deltaense</i> sp. nov. (Yan et al., 2017); <i>A. vitis</i> S4 <i>A. rhizogenes</i> 1724 <i>A. tumefaciens</i> Bo542
	VirB2	NP_066735.1 ACM39671.1 BAA28696.1	<i>A. rhizogenes</i> 1724 <i>A. vitis</i> S4 <i>A. tumefaciens</i>
	VirD2	YP_001967546.1 WP_032488282.1 ACM39658.1	<i>A. tumefaciens</i> Bo542 <i>A. rhizogenes</i> 15834 <i>A. vitis</i> S4
	VirE2	AAA98372.1 GAJ95556 ACM39679.1	<i>A. tumefaciens</i> C58 <i>A. rhizogenes</i> 13257 <i>A. vitis</i> S4

## Результаты и обсуждение

В результате поиска в базе TSA NCBI (TSA, 2022; NCBI, 2022) среди транскриптомов двудольных растений нами были обнаружены экспрессирующиеся последовательности генов опин-синтаз, (табл. 4). Наличие экспрессии генов свидетельствует о том, что они выполняют в растении какие-то функции, которые предстоит изучить.

Транскриптомные данные видов были проверены на предмет наличия *vir*-генов. Эти гены характерны для агробактерий и консервативны, но они не передаются растениям в ходе трансформации. Если бы в данных TSA (TSA, 2022) наряду с генами опин-синтаз мы нашли последовательности *vir*-генов, это могло бы указывать на присутствие агробактериального загрязнения материала. В нашем исследовании ни у одного из видов в транскриптомах не было найдено последовательностей *vir*-генов, следовательно, это природно-трансгенные растения, в которые интегрированы гены агробактериальной Т-ДНК.

Таким образом, нами описано 13 новых видов природных ГМО, содержащих и экспрессирующих гены опин-синтаз: *Albizia julibrissin* Durazz., *Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnon & G.P. Lewis, *Averrhoa carambola* L., *Gynostemma pentaphyllum* (Thunb.) Makino, *Eurycoma longifolia* Jack, *Gypsophila paniculata* L., *Myosoton aquaticum* (L.) Moench, *Camptotheca acuminata* Decne., *Gustavia superba* (Kunth) O. Berg, *Eschweilera coriacea* (DC.) S.A. Mori, *Cestrum elegans* (Brongn. ex Neumann) Schltdl., *Jasminum sambac* (L.) Aiton, *Paulownia tomentosa* Steud.

Нами показано, что изучаемые гены экспрессируются у растений родов: *Arachis* L., *Juglans* L., *Psidium* L., *Cuscuta* L., ранее известных как пГМО.

Выявленные пГМО с экспрессирующимися генами опин-синтаз относятся к II порядкум покрытосеменных двудольных растений, что согласуется с ранее полученными данными о том, что пГМО встречаются в разных таксонах двудольных без четкой приуроченности к каким-либо конкретным группам.

**Таблица 4. Новые гены опин-синтаз, экспрессирующиеся в пГМО**

**Table 4. New opine synthase genes expressed in nGMOs**

Порядок/ Order	Семейство/ Family	Вид/ Species	Экспрессия генов/ Expression of genes	Номер в базе NCBI/ NCBI Accession number
Fabales	Fabaceae	<i>Arachis glabrata</i> Benth.*	<i>cus</i> -like	GJAB01066626.1
			<i>cus</i> -like	GJAB01061014.1
		<i>Albizia julibrissin</i> Durazz. isolate EK601	<i>vis</i> -like	GHWM01098463.1
			<i>mas2</i> -like	GHWM01151614.1
		<i>Cenostigma pyramidale</i> cultivar wild TR311231	<i>vis/ocs</i> -like	GIYP01561462.1
Oxalidales Bercht. & J. Presl	Oxalidaceae R.Br.	<i>Averrhoa carambola</i> L.	<i>sus</i>	GJAU01029991.1
Cucurbitales	Cucurbitaceae	<i>Gynostemma pentaphyllum</i>	<i>mas2</i>	GHVI01017872.1
Fagales	Juglandaceae	<i>Juglans mandshurica</i> *	<i>sus</i> -like	GJIQ01013167.1
Myrtales	Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i> *	<i>mas1</i> -like	GGPP01224677.1
Sapindales	Simaroubaceae DC.	<i>Eurycoma longifolia</i> isolate TA	<i>acs</i> -like	GIIY01012481.1
Caryophyllales	Caryophyllaceae	<i>Gypsophila paniculata</i> L.	<i>cus</i> -like	GILV01442654.1
		<i>Myosoton aquaticum</i>	<i>cus</i> -like	GGTY01082339.1
Cornales	Nyssaceae	<i>Camptotheca acuminata</i> Decne.	<i>acs</i> -like	GACF01116648.1
Ericales	Lecythidaceae A.Rich.	<i>Gustavia superba</i> isolate 83198	<i>mas1</i> -like	GHLF01017064.1
		<i>Eschweilera coriacea</i> isolate tree P6-4-421	<i>mas1</i> -like	GHLP01090495.1
Solanales	Convolvulaceae	<i>Cuscuta denticulata</i> Engelm.*	<i>mis</i> -like	GHUS01082292.1
		<i>Cuscuta nevadensis</i> I.M. Johnst.*	<i>mis</i> -like	GHUT01063207.1
	Solanaceae	<i>Cestrum elegans</i>	<i>cus</i> -like	GHMO01115776.1

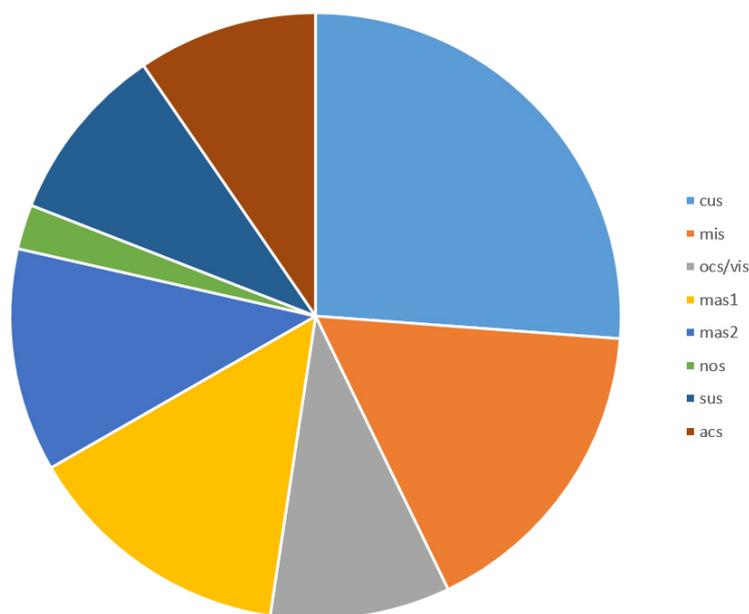
Порядок/ Order	Семейство/ Family	Вид/ Species	Экспрессия генов/ Expression of genes	Номер в базе NCBI/ NCBI Accession number
Lamiales	Oleaceae	<i>Jasminum sambac</i>	<i>sus</i> -like	GHOY01160129.1
	Paulowniaceae	<i>Paulownia tomentosa</i>	<i>ocs/vis</i> -like	GEFV01009460.1

**Примечание:**

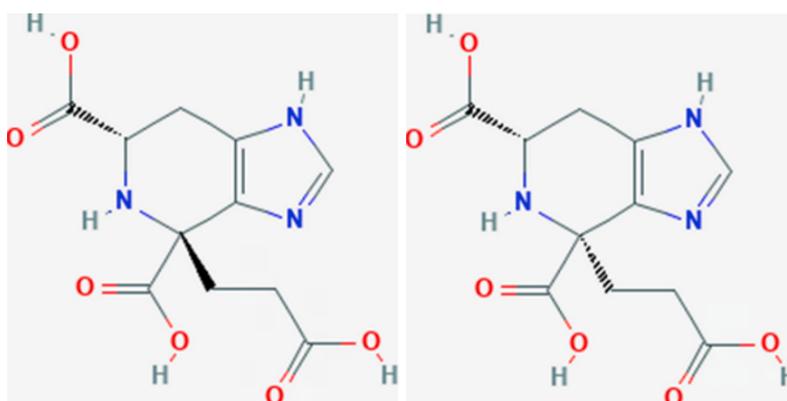
\* – представители родов и видов растений, ранее охарактеризованные как пГМО;  
 без специальных пометок – представители родов, в пределах которых пГМО ранее обнаружено не было.

**Footnote:**

\* – representatives of genera and plant species previously described as nGMO;  
 without special marking – representatives of genera within which no nGMO have been previously detected



**A**



**B**

**Рисунок.** Соотношение видов природных ГМО с различными экспрессирующимися генами опин-синтаз (A) и структуры наиболее распространенных у природных ГМО опинов (B): микимопина (слева) и кукумопина (справа)

**Figure.** Ratio of natural GMO species with different expressed genes of opine synthases (A) and structures of the most common opiines in natural GMOs (B): mykimopine (left) and cucumopine (right)

Среди известных из литературы и описанных нами видов пГМО преобладают те, что обладают *cis*-подобными последовательностями ДНК (см. табл. 4). На втором месте находятся *mis*-подобные гены. Кодируемые этими генами опины являются изомерами. Эта группа опинов требует внимания для последующего исследования функций горизонтально перенесенных генов от агробактерий к растениям.

### Заключение

Таким образом, наиболее распространенными генами Т-ДНК пГМО являются гены опин-синтаз. В дополнение к списку 2019 года выявлено 18 видов природных ГМО с экспрессирующимися генами опин-синтаз. Найдено 13 новых видов пГМО: *Albizia julibrissin*, *Cenostigma pyramidale*, *Averrhoa carambola*, *Gynostemma pentaphyllum*, *Eurycoma longifolia*, *Gypsophila paniculata*, *Myosoton aquaticum*, *Camptotheca acuminata*, *Gustavia superba*, *Eschweilera coriacea*, *Cestrum elegans*, *Jasminum sambac*, *Paulownia tomentosa*. Наиболее распространенные экспрессирующиеся опин-синтазы – это гомологи микмопин- и кукумопин-синтаз.

### References/ Литература

- Chilton MD. 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. V.14. New York: Plenum Press; 1980, p.23-31. DOI: 10.1007/978-1-4684-3725-6\_3
- Gleba Yu.Yu. Biotechnology of plants. *Soros Educational Journal*. 1998;6:3-8. [In Russian] (Глеба Ю.Ю. Биотехнология растений. *Соровский образовательный журнал*. 1998;6:3-8).
- Kyndt T, Quispe D, Zhai H, Jarret R., Ghislain M., Liu Q., Gheysen G., Kreuze J.F. The genome of cultivated sweet potato contains *Agrobacterium* T-DNAs with expressed genes: an example of a naturally transgenic food crop. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2015;112(18):5844-5849. DOI: 10.1073/pnas.1419685112
- Lutova L.A. Plant biotechnology: accomplishments and hopes. *Soros Educational Journal*, 2000;6(10):10-17. [In Russian] (Лутова Л.А. Биотехнология растений: свершения и надежды. *Соровский образовательный журнал*. 2000;6(10):10-17).
- Matveeva TV, Otten L. Opine biosynthesis in naturally transgenic plants: Genes and products. *Phytochemistry*. 2021;189:112813. DOI: 10.1016/j.phytochem.2021.112813
- Matveeva T.V. Why do plants need agrobacterial genes? *Ecological Genetics*. 2021;19(4):365-375. DOI: 10.17816/ecogen89905, Available from: [https://journals.eco-vector.com/ecolgenet/article/view/89905/pdf\\_1](https://journals.eco-vector.com/ecolgenet/article/view/89905/pdf_1) [accessed May 01, 2022]
- Matveeva T.V. New naturally transgenic plants: 2020 update. *Biological Communications*. 2021;66 (1):36-46. DOI: 10.21638/spbu03.2021.105
- Matveeva T.V., Otten L. Widespread occurrence of natural genetic transformation of plants by *Agrobacterium*. *Plant Molecular Biology*. 2019;101:415-437. DOI: 10.1007/s11103-019-00913-y
- Matveeva T.V., Sokornova S.V. Biological traits of naturally transgenic plants and their evolutionary roles. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2017;64:635-648. DOI: 10.1134/S1021443717050089
- Mousavi S.A., Österman J., Wahlberg N., Nesme X., Lavire C., Vial L., Paulin L., de Lajudie P., Lindström K. Phylogeny of the *Rhizobium-Allorhizobium-Agrobacterium* clade supports the delineation of *Neorhizobium* gen. nov. *Systematic and Applied Microbiology*. 2014;37(3):208-215. DOI: 10.1016/j.syapm.2013.12.007
- NCBI, *National Center for Biotechnology Information*. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov> [accessed May 01, 2022]
- Nester E.W. *Agrobacterium*: nature's genetic engineer. *Frontiers in Plant Science*. 2014;5:730. DOI: 10.3389/fpls.2014.00730
- Sawada H., Ieki H., Oyaizu H., Matsumoto S. Proposal for rejection of *Agrobacterium tumefaciens* and revised descriptions for the genus *Agrobacterium* and for *Agrobacterium radiobacter* and *Agrobacterium rhizogenes*. *International Journal of Systematic Bacteriology*. 1993;43(4):694-702.
- TSA, *Transcriptome Shotgun Assembly Sequence Database*. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/tsa> [accessed May 01, 2022]
- Vladimirov I.A., Matveeva T.V., Lutova L.A. Opine biosynthesis and catabolism genes of *Agrobacterium tumefaciens* and *Agrobacterium rhizogenes*. *Russian Journal of Genetics*. 2015;51(2):121-129. DOI: 10.1134/S1022795415020167
- White F.F., Garfinkel D.J., Huffman G.A., Gordon M.T., Nester E.W. Sequences homologous to *Agrobacterium rhizogenes* T-DNA in the genomes of uninfected plants. *Nature*. 1983;3012:348-350. DOI: 10.1038/301348a0
- Yan J., Li Y., Han X.Z., Chen W.F., Zou W.X., Xie Z., Li M. *Agrobacterium deltaense* sp. nov., an endophytic bacteria isolated from nodule of *Sesbania cannabina*. *Archives of Microbiology*. 2017;199(7):1003-1009. DOI: 10.1007/s00203-017-1367-0
- Young J.M., Kuykendall L.D., Martinez-Romero E., Kerr A., Sawada H. A revision of *Rhizobium* Frank 1889, with an emended description of the genus, and the inclusion of all species of *Agrobacterium* Conn 1942 and *Allorhizobium undicola* de Lajudie et al. 1998 as new combinations: *Rhizobium radiobacter*, *R. rhizogenes*, *R. rubi*, *R. undicola*, and *R. vitis*. *International Journal of Systematics and Evolutionary Microbiology*. 2001;51(1):89-103. doi: 10.1099/00207713-51-1-89.

### Информация об авторах

**Федор Денисович Богомаз**, ученик 10 А класса, лицей 281 Адмиралтейского района, Советский переулок, дом 4 Лит. А, Санкт-Петербург, 190005, Россия, [pickayut2006@gmail.com](mailto:pickayut2006@gmail.com)

**Татьяна Валерьевна Матвеева**, доктор биологических наук, профессор, кафедра генетики и биотехнологии, биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, 199034 Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9, [radishlet@gmail.com](mailto:radishlet@gmail.com), <https://orcid.org/0000-0001-8569-6665>

### Information about the authors

**Fedor Denisovich Bogomaz**, 10 "A" grade student, Lyceum 281 of the Admiralteisky District, Sovetsky Lane, Bldg. 4, Lit. A, St. Petersburg, 190005, Russia, [pickayut2006@gmail.com](mailto:pickayut2006@gmail.com)

**Tatiana Valeryevna Matveeva**, Dr. Sci. (Biology), Professor, Department of Genetics and Biotechnology, Faculty of Biology, St. Petersburg State University, 7/9, Universitetskaya Embankment, St. Petersburg, 199034 Russia, [radishlet@gmail.com](mailto:radishlet@gmail.com), <https://orcid.org/0000-0001-8569-6665>

---

**Вклад авторов:** все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

**Contribution of the authors:** the authors contributed equally to this article.

**Конфликт интересов:** авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Conflict of interests:** the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 10.07.2022; одобрена после рецензирования 09.09.2022;  
принята к публикации 27.09.2022.

The article was submitted on 10.07.2022; approved after reviewing on 27.08.2022; accepted for publication on 27.09.2022.