

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen89905>

Обзорная статья

Зачем растениям агробактериальные гены?

Т.В. Матвеева



Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Агробактериальная трансформация в природе является причиной развития заболеваний: корончатых галлов и косматых корней. Эти новообразования представляют собой трансгенные ткани на нетрансгенном растении. Однако в природе возникают полноценные генетически модифицированные организмы, содержащие агробактериальные трансгены во всех клетках и передающие их в ряду половых поколений. Эти растения называют природно-трансгенными или природными генетически модифицированными организмами. За последние 3 года список видов природных генетически модифицированных организмов был существенно расширен. Благодаря этому стало возможным сделать определенные обобщения и более предметно обсуждать возможную эволюционную роль данного явления. Представленный мини-обзор посвящен обобщению данных относительно возможных функций генов агробактериального происхождения в геномах растений.

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

Как цитировать:

Матвеева Т.В. Зачем растениям агробактериальные гены? // Экологическая генетика. 2021. Т. 19. № 4. С. 365–375. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen89905>

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen89905>

Review

Why do plants need agrobacterial genes?

Tat'yana V. Matveeva

Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

Agrobacterium mediated transformation in nature is the cause of the development of diseases: crown galls and hairy roots. These neoplasms are transgenic tissues on a non-transgenic plant. However, in nature, full-fledged GMOs arise, containing agrobacterial transgenes in every cell and transmitting them in a series of sexual generations. These plants are called naturally transgenic plants or natural GMOs. Over the past 3 years, the list of natural GMO species has been significantly expanded. Due to this, it became possible to make certain generalizations and more substantively discuss the possible evolutionary role of this phenomenon. The presented mini-review is devoted to the generalization of data on the possible functions of genes of agrobacterial origin in plant genomes.

Keywords: naturally transgenic plants; cT-DNA; opine synthesis genes; plast-genes; horizontal gene transfer.

To cite this article:

Matveeva TV. Why do plants need agrobacterial genes? *Ecological genetics*. 2021;19(4):365–375. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen89905>

Received: 07.12.2021

Accepted: 10.12.2021

Published: 29.12.2021

ВВЕДЕНИЕ

Агробактерии — это сборная группа почвенных бактерий, состоящая из представителей нескольких родов [1], способных переносить и интегрировать в геном растения фрагмент собственной ДНК, получившей название Т-ДНК (transferred DNA) [2]. В большинстве случаев при такой трансформации трансгенной оказывается только часть тканей растения, как правило, в области корневой шейки. Остальные ткани, включая ткани генеративных органов, остаются нетрансгенными [3].

В то же время, известны примеры, когда Т-ДНК присутствует в геноме целого растения и передается из поколения в поколение. Такая Т-ДНК получила название клеточной (клТ-ДНК), а растения, ее содержащие, называются природно-трансгенными, или природными генетически модифицированными организмами (ГМО, пГМО) [4]. В этом случае мы имеем дело с горизонтальным переносом генов от агробактерий к растениям, роль которого в эволюции растений исследована далеко не в полной мере [5].

Отталкиваясь от наших знаний о роли горизонтального переноса генов в эволюции прокариот, можно предполагать сходные эффекты и в случае эукариот, а именно приобретение и наследование новых признаков, дающих селективные преимущества, которые можно условно подразделить на две группы:

- 1) улучшение существующих функций;
- 2) появление у реципиента новых функций (например, изменения в питании, новые защитные функции и т. д.) [6–8].

Первые пГМО, ставшие результатом древней агробактериальной трансформации, были описаны в пределах рода *Nicotiana* L. [9], далее они были найдены молекулярно-генетическими методами в пределах еще двух родов — *Linaria* Mill. и *Ipomoea* L. [10–12]. В 2017 г. мы опубликовали обзор, посвященный биологическим особенностям известных на тот момент природно-трансгенных растений, а также возможным функциям генов, полученных растениями от агробактерий [13]. На тот момент обсуждались такие функции клТ-ДНК, как:

- увеличение корневой массы для адаптации к про-израстанию растений в засушливых условиях;
- невосприимчивость к повторной агробактериальной инфекции;
- усиление регенерационной способности;
- переход к более раннему зацветанию и, как следствие, переход к однолетнему жизненному циклу;
- влияние на сообщества микроорганизмов ризосферы и филлосферы растения [13].

За последние годы с использованием биоинформатических методов список природных ГМО увеличился на порядки [14, 15]. Таким образом, настало время для новых обобщений относительно функций клТ-ДНК и эволюционной роли горизонтального переноса агробактериальных генов в растения. Этой теме и посвящен представленный обзор.

Новые таксоны природных ГМО

Развитие методов секвенирования нового поколения открывает новые возможности для исследования геномов растений, количество данных о структуре которых растет лавинообразно. Постоянно пополняемые базы данных являются ценным источником для поиска новых пГМО, проводимых нашей группой [14].

Анализ секвенированных геномов наземных растений позволил нам найти гомологи агробактериальных генов только в пределах отдела покрытосеменных. В настоящее время общепринятым считается представление о том, что агробактерии гораздо эффективнее трансформируют двудольные растения, чем однодольные [16]. Эта идея подтверждается данными о распространении природных ГМО. Среди нескольких десятков видов новых природных ГМО только два относятся к однодольным. При этом систематическое положение одного из них (*Dioscorea alata* L.) является дискуссионным, а второй вид (*Musa acuminata* Colla) отнесен к природным ГМО только на основе данных, полученных при анализе транскриптома корней [14]. Таким образом, эти данные требуют дополнительных исследований и осторожной интерпретации.

Среди двудольных растений приуроченности природно-трансгенных видов к конкретной таксономической группе не отмечено. Природные ГМО описаны в пределах порядков Malpighiales, Fabales Rosales, Cucurbitales, Fagales, Brassicales, Myrtales, Sapindales, Caryophyllales, Cornales, Ericales, Lamiales, Solanales [14, 15]. География распространения природных трансформантов широка: от тропиков и субтропиков (ним, представители рода *Camellia* L.) до лесотундры и тундры (представители рода *Vaccinium* L.), и затрагивает все континенты, за исключением Антарктиды [14, 17–20]. В список природных ГМО попали многие культурные растения, используемые людьми разных стран и народов в пищу, а также лекарственные растения. К таким растениям относятся чай, гуава, арахис, хмель, батат, клюква и др. По предварительным оценкам около 7 % двудольных растений могут содержать в геномах следы агробактериальной трансформации. Эта оценка основана на данных о доле природных ГМО среди видов двудольных с отсеквенированными геномами [14].

Стоит ли искать единую функцию клТ-ДНК для всех природных ГМО?

Для ответа на этот вопрос необходимо оценить структуры клТ-ДНК природных ГМО и разнообразие интактных генов в них.

Прежде чем рассматривать разнообразие клТ-ДНК, кратко обозначим основные группы генов в их составе. Итак, в составе Т-ДНК обычно присутствуют гены синтеза опинов, продукты которых нужны для питания бактерий [21]. Помимо опин-синтаз, в клТ-ДНК закодированы онкогены, вызывающие неопластический рост

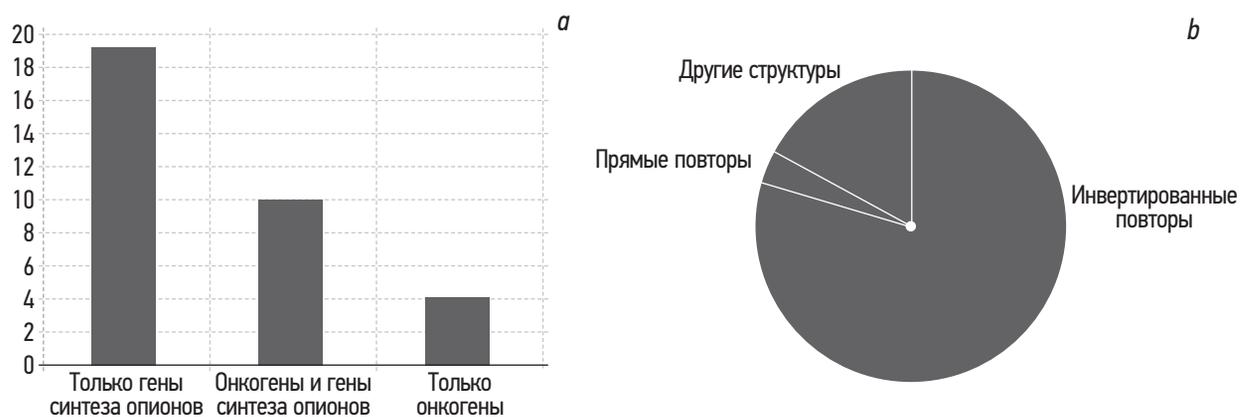


Рис. 1. Количество родов природных ГМО с различными по структуре кЛТ-ДНК (а) и типы структур протяженных кЛТ-ДНК (б)

тканей и представленные генами синтеза фитогормонов и *plast*-генами. Механизм влияния на морфогенез растений гормональных генов известен давно, в то же время *plast*-гены и механизмы их действия изучены гораздо слабее [22, 23].

Функции кЛТ-ДНК в природных ГМО начали обсуждать с момента их описания, дискутируя, какие из генов (онкогены или опин-синтазы) являются наиболее важными, подхваченными эволюцией приобретениями растений [4], однако до последнего момента не хватало фактического материала для исследований и обобщений. Сейчас ситуация изменилась. К началу 2021 г. уже было известно 36 родов покрытосеменных растений, в пределах которых описаны природно-трансгенные виды [14, 15]. Среди них доминирующее положение занимают те, в составе кЛТ-ДНК которых содержатся только гены синтеза опинов (см. рисунок, а). Этот феномен можно объяснить, как минимум, тремя способами. Во-первых, в известных на данный момент Т-ДНК гены синтеза опинов находятся ближе к правой границе, следовательно, они попадают в растительную клетку первыми в ходе трансформации. В случае обрыва Т-ДНК в процессе ее переноса именно опин-синтазы гарантированно попадают в клетку-реципиент [21]. Во-вторых, можно ожидать наличие штаммов агробактерий, в Т-ДНК которых присутствуют только гены опин-синтаз. 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 [24].

На втором месте по численности расположились виды, содержащие протяженные фрагменты Т-ДНК с онкогенами и генами синтеза опинов. Протяженные кЛТ-ДНК в большинстве своем представлены инвертированными несовершенными повторами (см. рисунок, б) и часто содержат наряду с хорошо известными генами Т-ДНК новые малоизученные последовательности, как правило, относимые к *plast*-генам [14, 15, 25, 26], что свидетельствует о более широком разнообразии агробактериальных штаммов, трансформирующих растения, чем мы представляли ранее.

На последнем месте находятся кЛТ-ДНК, содержащие только онкогены [14, 15, 24]. Среди них особого внимания заслуживают *plast*-гены, найденные у представителей родов *Vaccinium* L. и *Nyssa* Gronov. ex L. Они интересны тем, что являются более филогенетически близкими к последовательностям *plast*-генов, обнаруженных в некоторых грибах базидиомицетах [14, 15].

Анализ ORF в составе кЛТ-ДНК всех трех типов на присутствие преждевременных стоп-кодонов или мутаций, являющихся причиной сдвига рамки считывания, показывает, что часть генов там остается интактной, в то время как другие мутируют [14–16]. Больше интактных последовательностей сохранилось среди опин-синтаз [15], тем не менее и среди *plast*-генов достаточно много интактных.

Подводя итог вышесказанному, можно заключить, что разные природные ГМО имеют разные наборы интактных генов в составе своих клеточных Т-ДНК. Значит, у кЛТ-ДНК нет универсальной функции. В разных группах растений эволюцией были подхвачены формы с различными сочетаниями трансгенов, а далее были сохранены интактными далеко не все из них.

Возможные функции *plast*-генов кЛТ-ДНК

Перед тем как обсуждать *plast*-гены кЛТ-ДНК, давайте очень кратко остановимся на том, что известно вообще об этом семействе генов. Название «*plast*-гены» происходит от слов «пластичность развития», оно было придумано, чтобы подчеркнуть способность этих генов при трансформации растений дикого типа изменять их морфогенез различным образом [26]. H. Levesque и соавт. [27] предположили, что *plast*-гены могут иметь сходные функции, связанные с их общим происхождением, и что их дивергенция может быть адаптацией к разным видам растений. Наиболее известные представители этого семейства — гены *rolA*, *rolB*, *rolC*, *ORF13*, *ORF14* из *Rhizobium rhizogenes* (Riker et al. 1930) Young et al. (2001), ген *6b* из *Agrobacterium tumefaciens* (Smith and Townsend 1907) Conn 1942 (Approved Lists 1980) emend. Hördt et al. 2020 [26]. Сложность анализа их функций заключается в том, что некоторые морфогенетические эффекты могут совпадать у разных генов, а другие — отличаться.

Например, продукт гена *rolB* достаточен для индукции корнеобразования. *RolC* не способен самостоятельно индуцировать образование корней, но усиливает этот эффект, то есть проявляет синергическое действие с *RolB* [26]. При этом трансгенные растения, содержащие только *rolB* или только *rolC* отличаются окраской листьев (первые — темно-зеленые, вторые — светло-зеленые), что говорит об антагонизме действия генов [26]. Считается, что *rolB* обладает меристем-индуцирующей активностью [28, 29], но в то же время, вызывает некроз листьев табака [30], а *rolC* подавляет некротические эффекты, индуцированные *rolB*. Известно, что введение *rolC* в геном культурного табака и гвоздики (*Dianthus caryophyllus* L.) приводит к стимуляции побегообразования [26, 31], а в культуре клеток женьшеня (*Panax ginseng* С.А. Мей.) стимулирует соматический эмбриогенез [32]. Продукт гена *ORF13* усиливает эффект *rolB* при индукции корнеобразования. Однако экспрессия *orf13* в табаке [33, 34], томате [35] и арабидопсисе [36] приводила к различным изменениям роста трансгенных растений вплоть до карликовости. *ORF14* не имеет четкого фенотипического проявления. Однако, тот факт, что гены *rolA*, *rolB*, *rolC*, *ORF13*, *ORF14* всегда располагаются рядом в Т-ДНК, наводит на мысль об их возможной вовлеченности в контроль общего процесса [26]. А возможно, в разных растениях преимущественно функционируют разные комбинации генов из этого набора. То есть «включение» конкретных генов зависит от молекулярно-генетических особенностей реципиента. При этом молекулярные механизмы действия генов остаются до конца непонятными. Тот факт, что *plast*-гены описаны не только у природно-трансгенных растений, но и у некоторых грибов [22], наводит на мысль, что в случае существования некой общей функции всех *plast*-генов она должна затрагивать какие-то базовые биохимические процессы, характерные не только для растений [26].

До настоящего момента не было прямых доказательств функционирования *plast*-генов клТ-ДНК в природных ГМО. Однако некоторые косвенные аргументы ясно указывают на то, что они могут влиять на рост естественных трансформантов. Гены *rolC*, *orf13*, *orf14* часто остаются интактными у природно-трансгенных растений и экспрессируются [12, 22, 37], полный список экспрессирующихся генов можно воссоздать из обзора [4] и статьи [14], опубликованных нами ранее.

К ранее обсуждаемым в литературе функциям клТ-ДНК, связанным с *plast*-генами, относили увеличение корневой массы, усиление регенерационной способности и переход к более раннему зацветанию и однолетним жизненным циклам [13]. Что касается последней функции, то уже в 2017 г. нами было отмечено отсутствие четких фактов в ее поддержку, напротив, было сделано наблюдение о преобладании многолетних форм среди пГМО на фоне однолетних нетрансгенных видов, по крайней мере, у льнянок [13]. Расширенный список пГМО 2021 г. интересен тем, что в нем среди обладателей *plast*-генов

оказалось много древесных форм растений. Соответственно, это многолетние растения [14, 15]. Таким образом, новые данные подтверждают наши прежние наблюдения. Тем не менее нельзя исключать выявления новых пГМО, в которых именно эта функция Т-ДНК окажется ключевой.

Что касается повышения регенерационной способности и индукции корнеобразования, то роль *plast*-генов в реализации этих функций требуют отдельного обсуждения. На данный момент экспрессия *plast*-генов продемонстрирована молекулярными методами у представителей родов *Nicotiana* (*NgrolC*, *trolC*, *Ngorf13* и *torf13*) [22, 25, 38], *Linaria* (*rolC*) [39], *Ipomoea* (*rolB/C-like*, *orf13*, *gene c*) [10, 40]. В случае сверхэкспрессии в табаке *Ngorf13* вызывает образование темно-зеленых округлых листьев [41], сверхэкспрессия *NgrolC* [42] и *trolC* [43] приводит к карликовому фенотипу и формированию ланцетовидных, бледно-зеленых листьев, тогда как *torf13* индуцирует зеленые каллусы на дисках моркови [44]. У природно-трансгенных льнянок продемонстрирована тканеспецифичная экспрессия трансгена *LvrolC* в ходе регенерации растений из корневых эксплантов на безгормональной среде, что может свидетельствовать о вовлеченности продукта гена в регуляцию данного процесса [39]. Влияние *rol*-генов на регенерационную способность видов *Nicotiana* обсуждалась нами в предыдущих публикациях [4, 13]. Тогда нами был сделан вывод, что особенности морфогенетических реакций растений могут быть обусловлены, в том числе, комбинацией интактных *rol*-генов и их уровнем экспрессии у конкретного генотипа.

Анализ транскриптомов, депонированных в NCBI, может быть использован для первичного поиска экспрессирующихся генов новых природных ГМО. Имеющиеся на сегодня данные могут быть интерпретированы в пользу экспрессии *plast*-генов у растений рода *Vaccinium* и *Diospyros* [14, 15].

Наряду с морфогенетическими эффектами *plast*-генов в литературе обсуждают их роль в регуляции вторичного метаболизма, а также углеводного обмена. К наиболее распространенным биологически активным вторичным метаболитам растений относят алкалоиды, полифенольные соединения (флавоноиды, терпеноиды, кумарины, сапонины) и эфирные масла. Все эти соединения эффективно синтезируются в культурах косматых корней [45, 46]. В природных условиях они участвуют в защите растений от неблагоприятных абиотических факторов, а также в регуляции взаимодействия растений с другими организмами.

Хотя прямых доказательств участия генов клТ-ДНК в контроле содержания вторичных метаболитов пока нет, эту их роль пока исключать нельзя. J. Palazon с соавторами показали, что ген *rolC* повышает синтез никотина у полученного в лабораторных условиях трансгенного табака, а введение в геном растения кассеты из *rolA*, *rolB*, *rolC* увеличивает содержание никотина сильнее, чем единственный ген *rolC*. Конкретных механизмов регуляции этого процесса выявить пока не удалось [47–49].

У табака, льнянок и модельных трансгенных растений арабидопсиса показано влияние *rolC* и гена *6b* на метаболизм сахаров [43, 50]. Эта функция обсуждается как некое общее свойство различных *plast*-генов, сохраненное ими от общей предковой последовательности. Эту гипотезу подтверждают наши предварительные данные анализа образцов клюквы *Vaccinium macrocarpon* Ait. и *V. oxycoccos* L., контрастных по наличию полноразмерного *plast*-гена ранее не известного среди штаммов агробактерий. Содержание моносахаридов выше в побегах форм клюквы с полноразмерным *plast*-геном по сравнению с образцами, содержащими мутантные аллели гена с обширной делецией [51].

Таким образом, сегодня нельзя исключать участия *plast*-генов в контроле морфогенеза растений. Но как это происходит пока не известно. Возможно, регуляция осуществляется через контроль углеводного обмена, а возможно, тут задействованы и другие механизмы. Контроль вторичного метаболизма растений — это важная составляющая регуляции растительно-микробных взаимодействий, поскольку вторичные метаболиты могут как привлекать, так и отпугивать микробов и насекомых [45, 46], демонстрируя важную экологическую роль. Но есть и другой класс соединений, способный привлекать конкретных микробов. Это опины.

Опин-синтазы

Опин-синтазы — это самые распространенные трансгены у природных трансформантов. Функции опин-синтаз вполне понятны и подробно изучены применительно к агробактериальным штаммам разного происхождения.

В случае природных ГМО наибольшего успеха достигли также при исследовании опин-синтаз, для которых продемонстрирована не только экспрессия на уровне РНК у десятков видов [24], но и способность растений накапливать соответствующие опины. Так, в природно-трансгенных растениях культурного табака был обнаружен дезоксифруктозил-глутамин, а в тканях другого пГМО — повилики — найден микимопин [52, 53]. Известно, что опины могут быть использованы как источники углерода и азота не только бактериями, но и грибами, имеющими ферменты их катаболизма [54]. Таким образом, можно предполагать роль опин-синтаз в регуляции состава микробных сообществ ризосферы растений. Этот факт подкрепляется также и тем, что гены опин-синтаз описаны помимо природных ГМО у многих бактерий за пределами группы агробактерий и широко распространены и в геномах грибов-аскомицетов [55]. У грибов отмечена определенная мозаичность в плане расположения на филогенетическом древе видов и изолятов, содержащих конкретные опин-синтазы, по отношению к обладателям других опин-синтаз в пределах одного более крупного таксона. Это наблюдение может быть интерпретировано в пользу роли горизонтального переноса генов в ходе распространения опин-синтаз среди грибов [55].

Следует отметить, что большая часть обсуждаемых сейчас опин-синтаз аннотирована в отсекуированных геномах, а их реальные функции только предстоит изучить с применением молекулярных и биохимических методов. Результатом этих исследований могут оказаться уже известные опины у организмов, где они раньше не исследовались, или новые варианты опинов, имеющие определенное структурное сходство с известными ранее. Кроме того, в ближайшие годы можно ожидать появление новых данных о роли опин-синтаз в регуляции формирования сообществ растений с бактериями и грибами. Для подтверждения этой мысли можно указать на возрастающий интерес к использованию ризопинов для привлечения полезных бактерий в ризосферу. Ризопины, хотя и отличаются от опинов агробактерий, выполняют сходную с ними функцию, привлекая ризобий, способных их метаболизировать, в ризосферу растения. С целью управления структурой микробного сообщества в лабораторных условиях были предприняты вполне успешные попытки метаболической инженерии растений. Результатом исследований стали трансгенные растения, синтезирующие ризопины, которые в свою очередь привлекали ризобий [56]. В случае природных ГМО всю работу за нас проделала природа.

Если оценивать разнообразие опин-синтаз в природных ГМО, то наибольшее количество интактных последовательностей описано для гомологов микимопин-синтаз и кукумопин-синтаз. Хотя это разные гены, их продукты — микимопин и кукумопин — являются изомерами [24]. Кукумопин- и микимопин-синтазы — наиболее привлекательные кандидаты для дальнейших исследований и разработки подходов к модификации сообществ микроорганизмов ризосферы растений.

Становятся ли пГМО невосприимчивыми к повторной трансформации?

К настоящему моменту среди природных ГМО описаны виды, имеющие множественные вставки клТ-ДНК. Эти виды относятся к родам *Nicotiana* L., *Ipomoea* L., *Diospyros* L., *Parasponia* Miq., *Trema* Lour., *Silene* L. и др. [14, 15, 25]. Особого внимания среди них заслуживают виды родов *Nicotiana*, *Diospyros*, *Parasponia*. В их геномах описаны множественные клТ-ДНК, организованные в виде инвертированных повторов. У *Nicotiana tomentosiformis* L. в геноме все четыре клТ-ДНК организованы в виде инвертированных повторов [25], у *Diospyros lotus* L. повторами являются три из семи [15], а у *Parasponia andersonii* Planch. восемь из девяти [14]. Сравнивая последовательности правого и левого плеча Т-ДНК можно понять, какие из них дивергировали сильнее. Таким образом, можно провести относительную датировку трансформационных событий (понять, какое из них произошло раньше, а какое — позже). Этот несложный анализ позволяет сделать важный вывод о том, что трансформационные события

в эволюции указанных родов происходили последовательно, а не одновременно. В случае, когда филогения рода хорошо изучена традиционными методами, можно привязать относительную датировку к временной шкале. Таким образом, было выяснено, что у табака между трансформационными событиями прошли сотни тысяч лет [25]. Поскольку неоднократные последовательные акты трансформации имели место в эволюции представителей трех неродственных родов растений, можно говорить о несостоятельности идеи о защитной функции клТ-ДНК от повторных актов трансформации. Напротив, можно предполагать, что есть виды, склонные к трансформации. Выявляя их общие особенности и привнося выявленные признаки в геномы других растений, можно в дальнейшем оптимизировать протоколы трансформации растений в лабораторных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суммируя все вышесказанное, можно подвести некоторые итоги того, что мы знаем о природных ГМО, а также выдвинуть гипотезы об эволюционной роли описанных в обзоре явлений.

Итак, горизонтальный перенос генов от агробактерий к растениям происходил и происходит с более высокой частотой, чем полагали ранее [14].

Как результат такого переноса в природе сохраняются формы с различными комбинациями интактных генов Т-ДНК, при этом другая часть генов мутирует или теряется вовсе. Если в ходе горизонтального переноса генов в геном попадает протяженная Т-ДНК, то с более высокой вероятностью отбором подхватываются формы с клТ-ДНК, организованной в виде инвертированного повтора. Вероятно, такая структура подавляет экспрессию генов Т-ДНК, что смягчает воздействие агробактериальных онкогенов

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ormeno-Orrillo E., Servín-Garciduenas L.E., Rogel M.A., et al. Taxonomy of rhizobia and agrobacteria from the *Rhizobiaceae* family in light of genomics // *Syst Appl Microbiol.* 2015. Vol. 38. No. 4. P. 287–291. DOI: 10.1016/j.syapm.2014.12.002
2. Chilton M.D. *Agrobacterium* Ti plasmids as a tool for genetic engineering in plants. In: Rains D.W., Valentine R.C., Hollaender A., editors. *Genetic Engineering of Osmoregulation, Basic Life Sciences.* Boston: Springer, MA, 1980. Vol. 14. P. 23–31. DOI: 10.1007/978-1-4684-3725-6_3
3. Nester E.W. *Agrobacterium*: nature's genetic engineer // *Front Plant Sci.* 2014. Vol. 5. ID730. DOI: 10.3389/fpls.2014.00730
4. Matveeva T.V. *Agrobacterium*-mediated transformation in the evolution of plants // *Curr Top Microbiol Immunol.* 2018. Vol. 418. P. 421–441. DOI: 10.1007/82_2018_80
5. Aubin E., El Baidouri M., Panaud O. Horizontal Gene Transfers in Plants // *Life (Basel).* 2021. Vol. 11. No. 8. ID857. DOI: 10.3390/life11080857
6. Koonin E.V., Wolf Y.I. Evolution of microbes and viruses: a paradigm shift in evolutionary biology? // *Front Cell Infect Microbiol.* 2012. Vol. 13. No. 2. ID119. DOI: 10.3389/fcimb.2012.00119
7. Richardson A.O., Palmer J.D. Horizontal gene transfer in plants // *J Exp Bot.* 2007. Vol. 58. No. 1. P. 1–9. DOI: 10.1093/jxb/erl148
8. Husnik F., McCutcheon J.P. Functional horizontal gene transfer from bacteria to eukaryotes // *Nat Rev Microbiol.* 2018. Vol. 16. No. 2. P. 67–79. DOI: 10.1038/nrmicro.2017.137
9. White F.F., Garfinkel D.J., Huffman G.A., et al. Sequences homologous to *Agrobacterium rhizogenes* T-DNA in the genomes of uninfected plants // *Nature.* 1983. Vol. 3012. P. 348–350. DOI: 10.1038/301348a0
10. 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 // *PNAS.* 2015. Vol. 112. No. 18. P. 5844–5849. DOI: 10.1073/pnas.1419685112
11. Matveeva T.V., Bogomaz D.I., Pavlova O.A., et al. Horizontal gene transfer from genus *Agrobacterium* to the plant *Linaria* in nature // *Mol Plant Microbe Interact.* 2012. Vol. 25. No. 12. P. 1542–1551. DOI: 10.1094/MPMI-07-12-0169-R

на морфогенез растения. Далее в условиях частичного подавления экспрессии генов начинается отбор в пользу конкретных генных комбинаций. В каждом конкретном случае комбинация может быть своя, что согласуется с идеей Levesque о дивергенции *plast*-генов к разным растениям-хозяевам. Отсюда вытекает большое разнообразие природных ГМО.

У некоторых растений процесс такой трансформации может повториться неоднократно. Его результатом может оказаться приобретение новых генов, например, дополнительных опин-синтаз. Далее клТ-ДНК в составе одного генома могут эволюционировать независимо друг от друга.

В последнее время появляются все новые факты в пользу функционирования генов Т-ДНК. В перспективе можно ожидать роста количества научных статей, описывающих новые опин-синтазы, их продукты и функциональную роль в экосистемах.

Кроме того, можно спрогнозировать описание новых представителей *plast*-генов. Это может стать ценным материалом для выяснения базовых функций генов этого семейства.

Накопленная информация о новых природных ГМО служит 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.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Вклад авторов. Автор подтверждает соответствие своего авторства международным критериям ICMJE.

Источник финансирования. Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 21-14-00050).

12. Matveeva T.V., Kosachev P.A. Sequences homologous to *Agrobacterium rhizogenes rolC* in the genome of *Linaria acutiloba* // Proceedings of 2013 International Conference on Frontiers of Environment, Energy and Bioscience (ICFEEB2013). China, Beijing: 2013. P. 541–546.
13. Матвеева Т.В., Сокоорнова С.В. Биологические особенности природно-трансгенных растений и их роль в эволюции // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 5. С. 323–336. DOI: 10.1134/S1021443717050089
14. Matveeva T.V., Otten L. Widespread occurrence of natural genetic transformation of plants by *Agrobacterium* // Plant Mol Biol. 2019. Vol. 101. P. 415–437. DOI: 10.1007/s11103-019-00913-y
15. Matveeva T.V. New naturally transgenic plants: 2020 update // Biol Commun. 2021. Vol. 66. No. 1. P. 36–46. DOI: 10.21638/spbu03.2021.105
16. Лутова Л.А., Матвеева Т.В. Генная и клеточная инженерия в биотехнологии высших растений: учебник / под ред. И.А. Тигоновича. Санкт-Петербург: Эко-Вектор, 2016. 167 с.
17. <https://www.plantarium.ru/> [интернет]. Плантариум. Растения и лишайники России и сопредельных стран: открытый онлайн-атлас и определитель растений [дата обращения 1.11.2021]. Доступ по ссылке: <https://www.plantarium.ru/>.
18. Morton J. Surinam cherry. In: Fruits of warm climates. Miami, 1987. P. 386–388.
19. Муравьева Д.А. Тропические и субтропические лекарственные растения: 2-е изд. перераб. и доп. Москва: Медицина, 1983. 336 с.
20. Еленевский А.Г. Ботаника. Систематика высших, или наземных, растений. Москва: Академия, 2004.
21. Владимиров И.А., Матвеева Т.В., Лутова Л.А. Гены биосинтеза и катаболизма опинов // Генетика. 2015. Т. 51, № 2. С. 137–146. DOI: 10.1134/S1022795415020167
22. Chen K., Dorlhac de Borne F., Sierro N., et al. 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. No. 2. P. 274–287. DOI: 10.1111/tbj.13853
23. Chen K., Otten L. Natural *Agrobacterium* transformants: recent results and some theoretical considerations // Front Plant Sci. 2017. Vol. 8. ID1600. DOI: 10.3389/fpls.2017.01600
24. Matveeva T.V., Otten L. Opine biosynthesis in naturally transgenic plants: Genes and products // Phytochemistry. 2021. Vol. 189. ID112813. DOI: 10.1016/j.phytochem.2021.112813
25. 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. No. 4. P. 669–682. DOI: 10.1111/tbj.12661
26. Otten L. Natural *agrobacterium*-mediated transformation in the genus *Nicotiana*. In: Ivanov N., Sierro N., Peitsch M.C., editors. The Tobacco Plant Genome. Springer: 2020. P. 195–209. DOI: 10.1007/978-3-030-29493-9_12
27. Levesque H., Delepelaire P., Rouze P., et al. Common evolutionary origin of the central portions of the Ri TL-DNA of *Agrobacterium rhizogenes* and the Ti T-DNAs of *Agrobacterium tumefaciens* // Plant Mol Biol. 1988. Vol. 11. P. 731–744. DOI: 10.1007/BF00019514
28. Altamura M.M., Capitani F., Gazza L., et al. The plant oncogene *rolB* stimulates the formation of flower and root meristemoids in tobacco thin cell layers // New Phytol. 1994. Vol. 126. No. 2. P. 283–293. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb03947.x
29. Koltunow A.M., Johnson S.D., Lynch M., et al. Expression of *rolB* in apomictic *Hieracium piloselloides* Vill. causes ectopic meristems in planta and changes in ovule formation, where apomixis initiates at higher frequency // Planta. 2001. Vol. 214. P. 196–205. DOI: 10.1007/s004250100612
30. Schmülling T., Schell J., Spena A. Single genes from *Agrobacterium rhizogenes* influence plant development // EMBO J. 1988. Vol. 7. No. 9. P. 2621–2629. DOI: 10.1002/j.1460-2075.1988.tb03114.x
31. Casanova E., Trillas M.I., Moysset L., Vainstein A. Influence of *rol* genes in floriculture // Biotechnol Adv. 2005. Vol. 23. No. 1. P. 3–39. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2004.06.002
32. Gorpenchenko T.Y., Kiselev K.V., Bulgakov V.P., et al. The *Agrobacterium rhizogenes rolC*-gene induced somatic embryogenesis and shoot organogenesis in *Panax ginseng* transformed calluses // Planta. 2006. Vol. 223. P. 457–467. DOI: 10.1007/s00425-005-0102-2
33. Hansen G., Vaubert D., Heron J.H., et al. Phenotypic effects of overexpression of *Agrobacterium rhizogenes* T-DNA ORF13 in transgenic tobacco plants are mediated by diffusible factor(s) // Plant J. 1993. Vol. 4. No. 3. P. 581–585. DOI: 10.1046/j.1365-313X.1993.04030581.x
34. Lemcke K., Schmülling T. Gain of function assays identify non-*rol* genes from *Agrobacterium rhizogenes* TL-DNA that alter plant morphogenesis or hormone sensitivity // Plant J. 1998. Vol. 15. No. 3. P. 423–433. DOI: 10.1046/j.1365-313X.1998.00223.x
35. Stieger P.A., Meyer A.D., Kathmann P., et al. The *orf13* T-DNA gene of *Agrobacterium rhizogenes* confers meristematic competence to differentiated cells // Plant Physiol. 2004. Vol. 135. No. 3. P. 1798–1808. DOI: 10.1104/pp.104.040899
36. Kodahl N., Müller R., Lütken H. The *Agrobacterium rhizogenes* oncogenes *rolB* and ORF13 increase formation of generative shoots and induce dwarfism in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh // Plant Sci. 2016. Vol. 252. P. 22–29. DOI: 10.1016/j.plantsci.2016.06.020
37. Matveeva T.V., Lutova L.A. Horizontal gene transfer from *Agrobacterium* to plants // Front Plant Sci. 2014. Vol. 5. ID326. DOI: 10.3389/fpls.2014.00326
38. Aoki S., Kawaoka A., Sekine M., et al. Sequence of the cellular T-DNA in the untransformed genome of *Nicotiana glauca* that is homologous to ORFs 13 and 14 of the Ri plasmid and analysis of its expression in genetic tumours of *N. glauca* × *N. langsdorffii*. Mol Gen Genet. 1994;243(6):706–710. DOI: 10.1007/BF00279581.
39. Матвеева Т.В., Богомаз О.Д., Голованова Л.А., и др. Гомологи гена *rolC* природно-трансгенных льнянок *Linaria vulgaris* и *Linaria cretica* экспрессируются *in vitro* // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. Т. 22, № 2. С. 273–278. DOI: 10.18699/VJ18.359
40. Quispe-Huamanquispe D.G., Gheysen G., Yang J., et al. 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. ID12584. DOI: 10.1038/s41598-019-48691-3
41. Aoki S., Syono K. Function of *ngrol* genes in the evolution of *Nicotiana glauca*: conservation of the function of NgORF13 and NgORF14 after ancient infection by an *Agrobacterium rhizogenes*-like ancestor // Plant and Cell Physiol. 1999. Vol. 40. No. 2. P. 222–230. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029531
42. Aoki S., Syono K. Horizontal gene transfer and mutation: *ngrol* genes in the genome of *Nicotiana glauca* // PNAS. 1999. Vol. 96. No. 23. P. 13229–13234. DOI: 10.1073/pnas.96.23.13229
43. Mohajjel-Shoja H., Clément B., Perot J., et al. Biological activity of the *Agrobacterium rhizogenes*-derived *trnC* gene of *Nicotiana tabacum* and its functional relationship to other plast genes //

Mol Plant Microbe Interact. 2011. Vol. 24. No. 1. P. 44–53. DOI: 10.1094/MPMI-06-10-0139

44. Fründt C., Meyer A.D., Ichikawa T., Meins F. A tobacco homologue of the Ri-plasmid *orf13* gene causes cell proliferation in carrot root discs // Mol Gen Genet. 1998. Vol. 259. P. 559–568. DOI: 10.1007/s004380050849

45. Matveeva T.V., Sokornova S.V., Lutova L.A. Influence of Agrobacterium oncogenes on secondary metabolism of plants // Phytochem Rev. 2015. Vol. 14. P. 541–554. DOI: 10.1007/s11101-015-9409-1

46. Matveeva T., Sokornova S. Agrobacterium rhizogenes Mediated Transformation of Plants for Improvement of Yields of Secondary Metabolites. In: Pavlov A., Bley T., editors. Reference Series in Phytochemistry. Bioprocessing of Plant *in vitro* Systems. Springer: 2016. P. 1–42. DOI: 10.1007/978-3-319-32004-5_18-1

47. Palazon J., Cusido R.M., Gonzalo J., et al. Relation between the amount the *rolC* gene product and indole alkaloid accumulation in *Catharanthus roseus* transformed root cultures // J Plant Physiol. 1998a. Vol. 153. No. 5–6. P. 712–718. DOI: 10.1016/S0176-1617(98)80225-3

48. Palazon J., Cusido R.M., Roig C., Pino M.T. Expression of the *rolC* gene and nicotine production in transgenic roots and their regenerated plants // Plant Cell Rep. 1998b. Vol. 17. P. 384–390. DOI: 10.1007/s002990050411

49. Amini G., Sokornova S.V., Mohajjel-Shoja H., et al. Induced expression of *rolC* for study of its effect on the expression of genes associated with nicotine synthesis in tobacco // Ecological genetics. 2020. Vol. 18. No. 4. P. 413–422. DOI: 10.17816/ecogen33768

REFERENCES

1. Ormeno-Orrillo E, Servín-Garciduenas LE, Rogel MA, et al. Taxonomy of rhizobia and agrobacteria from the *Rhizobiaceae* family in light of genomics. *Syst Appl Microbiol.* 2015;38(4):287–291. DOI: 10.1016/j.syapm.2014.12.002

2. Chilton MD. *Agrobacterium* Ti plasmids as a tool for genetic engineering in plants. In: Rains DW, Valentine RC, Hollaender A, editors. *Genetic Engineering of Osmoregulation, Basic Life Sciences*. Boston: Springer, MA, 1980;14:23–31. DOI: 10.1007/978-1-4684-3725-6_3

3. Nester EW. *Agrobacterium*: nature's genetic engineer. *Front Plant Sci.* 2014;5:730. DOI: 10.3389/fpls.2014.00730

4. Matveeva TV. *Agrobacterium*-mediated transformation in the evolution of plants. *Curr Top Microbiol Immunol.* 2018;418:421–441. DOI: 10.1007/82_2018_80

5. Aubin E, El Baidouri M, Panaud O. Horizontal Gene Transfers in Plants. *Life (Basel).* 2021;11(8):857. DOI: 10.3390/life11080857

6. Koonin EV, Wolf YI. Evolution of microbes and viruses: a paradigm shift in evolutionary biology? *Front Cell Infect Microbiol.* 2012;13(2):119. DOI: 10.3389/fcimb.2012.00119

7. Richardson AO, Palmer JD. Horizontal gene transfer in plants. *J Exp Bot.* 2007;58(1):1–9. DOI: 10.1093/jxb/erl148

8. Husnik F, McCutcheon JP. Functional horizontal gene transfer from bacteria to eukaryotes. *Nat Rev Microbiol.* 2018;16(2):67–79. DOI: 10.1038/nrmicro.2017.137

9. White FF, Garfinkel DJ, Huffman GA, et al. Sequences homologous to *Agrobacterium rhizogenes* T-DNA in the genomes of uninfected plants. *Nature.* 1983;3012:348–350. DOI: 10.1038/301348a0

10. 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. *PNAS.* 2015;112(18):5844–5849. DOI: 10.1073/pnas.1419685112

50. Clément B., Perot J., Geoffroy P., et al. Abnormal accumulation of sugars and phenolics in tobacco roots expressing the Agrobacterium T-6b oncogene and the role of these compounds in 6b-induced growth // Mol Plant Microbe Interact. 2007. Vol. 20. No. 1. P. 53–62. DOI: 10.1094/MPMI-20-0053

51. Matveeva T., Berezina E., Isaeva I., et al. Influence of some *rol* genes on sugar content in *Nicotiana* and *Vaccinium* // BIO Web of Conferences. 2020. Vol. 18. ID00020. DOI: 10.1051/bioconf/20201800020

52. Chen K., Dorlhac de Borne F., Julio E., et al. Root-specific expression of opine genes and opine accumulation in some cultivars of the naturally occurring GMO *Nicotiana tabacum* // Plant J. 2016. Vol. 87. No. 3. P. 258–269. DOI: 10.1111/tbj.13196

53. Zhang Y., Wang D., Wang Y., et al. 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. DOI: 10.1007/s11427-019-1588-x

54. Beauchamp C.J., Chilton W.S., Dion P., Antoun H. Fungal catabolism of crown gall opines // Appl Environ Microbiol. 1990. Vol. 56. No. 1. P. 150–155. DOI: 10.1128/aem.56.1.150-155.1990

55. Sokornova S.V., Matveeva T.V. Phylogenetic Relationships of Ascomycetes Opine Synthases // BMC Bioinformatics. (accepted for publication).

56. Geddes B.A., Paramasivan P., Joffrin A., et al. Engineering transkingdom signalling in plants to control gene expression in rhizosphere bacteria // Nat Commun. 2019. Vol. 10. ID3430. DOI: 10.1038/s41467-019-10882-x

11. Matveeva TV, Bogomaz DI, Pavlova OA, et al. Horizontal gene transfer from genus *Agrobacterium* to the plant *Linaria* in nature. *Mol Plant Microbe Interact.* 2012;25(12):1542–1551. DOI: 10.1094/MPMI-07-12-0169-R

12. Matveeva TV, Kosachev PA. Sequences homologous to *Agrobacterium rhizogenes rolC* in the genome of *Linaria acutiloba*. Proceedings of 2013 International Conference on Frontiers of Environment, Energy and Bioscience (ICFEEB2013). China, Beijing: 2013. P. 541–546.

13. Matveeva TV, Sokornova SV. Biological traits of naturally transgenic plants and their evolutionary roles. *Russian Journal of Plant Physiology.* 2017;64(5):635–648. (In Russ.) DOI: 10.1134/S1021443717050089

14. Matveeva TV, Otten L. Widespread occurrence of natural genetic transformation of plants by *Agrobacterium*. *Plant Mol Biol.* 2019;101:415–437. DOI: 10.1007/s11103-019-00913-y

15. Matveeva TV. New naturally transgenic plants: 2020 update. *Biol Commun.* 2021;66(1):36–46. DOI: 10.21638/spbu03.2021.105

16. Lutova LA, Matveeva TV. *Gennaya i kletchnaya inzheneriya v biotekhnologii vysshikh rastenii: uchebnik*. Tikhonovich IA, editor. Saint Petersburg: Eco-Vector, 2016. 167 p. (In Russ.)

17. <https://www.plantarium.ru/> [Internet]. Plantarium. Rasteniya i lishainiki Rossii i sopredel'nykh stran: otkrytyi onlain atlas i opredelitel' rastenii [cited 1 November 2021]. Available from: <https://www.plantarium.ru/>. (In Russ.)

18. Morton J. Surinam cherry. In: *Fruits of warm climates*. Miami, 1987. P. 386–388.

19. Murav'eva DA. *Tropicheskie i subtropicheskie lekarstvennye rasteniya 2-e izd. pererab. i dop.* Moscow: Meditsina, 1983. 336 p. (In Russ.)

20. Elenevskii AG. *Botanika. Sistematika vysshikh, ili nazemnykh, rastenii*. Moscow: Akademiya, 2004. (In Russ.)
21. Vladimirov IA, Matveeva TV, Lutova LA. Opine biosynthesis and catabolism genes of *Agrobacterium tumefaciens* and *Agrobacterium rhizogenes*. *Russian Journal of Genetics*. 2015;51(2):137–146. (In Russ.) DOI: 10.1134/S1022795415020167
22. Chen K, Dorlhac de Borne F, Siervo N, et al. 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;94(2):274–287. DOI: 10.1111/tj.13853
23. Chen K, Otten L. Natural *Agrobacterium* transformants: recent results and some theoretical considerations. *Front Plant Sci*. 2017;8:1600. DOI: 10.3389/fpls.2017.01600
24. Matveeva TV, Otten L. Opine biosynthesis in naturally transgenic plants: Genes and products. *Phytochemistry*. 2021;189:112813. DOI: 10.1016/j.phytochem.2021.112813
25. 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;80(4):669–682. DOI: 10.1111/tj.12661
26. Otten L. Natural *agrobacterium*-mediated transformation in the genus *Nicotiana*. In: Ivanov N, Siervo N, Peitsch MC, editors. *The Tobacco Plant Genome*. Springer, 2020. P. 195–209. DOI: 10.1007/978-3-030-29493-9_12
27. Levesque H, Delepelaire P, Rouze P, et al. Common evolutionary origin of the central portions of the Ri TL-DNA of *Agrobacterium rhizogenes* and the Ti T-DNAs of *Agrobacterium tumefaciens*. *Plant Mol Biol*. 1988;11:731–744. DOI: 10.1007/BF00019514
28. Altamura MM, Capitani F, Gazza L, et al. The plant oncogene *rolB* stimulates the formation of flower and root meristemoids in tobacco thin cell layers. *New Phytol*. 1994;126(2):283–293. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1994.tb03947.x
29. Koltunow AM, Johnson SD, Lynch M, et al. Expression of *rolB* in apomictic *Hieracium piloselloides* Vill. causes ectopic meristems in planta and changes in ovule formation, where apomixis initiates at higher frequency. *Planta*. 2001;214:196–205. DOI: 10.1007/s004250100612
30. Schmülling T, Schell J, Spena A. Single genes from *Agrobacterium rhizogenes* influence plant development. *EMBO J*. 1988;7(9):2621–2629. DOI: 10.1002/j.1460-2075.1988.tb03114.x
31. Casanova E, Trillas MI, Moysset L, Vainstein A. Influence of *rol* genes in floriculture. *Biotechnol Adv*. 2005;23(1):3–39. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2004.06.002
32. Gorpenchenko TY, Kiselev KV, Bulgakov VP, et al. The *Agrobacterium rhizogenes rolC*-gene induced somatic embryogenesis and shoot organogenesis in *Panax ginseng* transformed calluses. *Planta*. 2006;223:457–467. DOI: 10.1007/s00425-005-0102-2
33. Hansen G, Vaubert D, Heron JH, et al. Phenotypic effects of overexpression of *Agrobacterium rhizogenes* T-DNA ORF13 in transgenic tobacco plants are mediated by diffusible factor(s). *Plant J*. 1993;4(3):581–585. DOI: 10.1046/j.1365-313X.1993.04030581.x
34. Lemcke K, Schmülling T. Gain of function assays identify non-*rol* genes from *Agrobacterium rhizogenes* TL-DNA that alter plant morphogenesis or hormone sensitivity. *Plant J*. 1998;5(3):423–433. DOI: 10.1046/j.1365-313X.1998.00223.x
35. Stieger PA, Meyer AD, Kathmann P, et al. The *orf13* T-DNA gene of *Agrobacterium rhizogenes* confers meristematic competence to differentiated cells. *Plant Physiol*. 2004;135(3):1798–1808. DOI: 10.1104/pp.104.040899
36. Kodahl N, Müller R, Lütken H. The *Agrobacterium rhizogenes* oncogenes *rolB* and ORF13 increase formation of generative shoots and induce dwarfism in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Plant Sci*. 2016;252:22–29. DOI: 10.1016/j.plantsci.2016.06.020
37. Matveeva TV, Lutova LA. Horizontal gene transfer from *Agrobacterium* to plants. *Front Plant Sci*. 2014;5:326. DOI: 10.3389/fpls.2014.00326
38. Aoki S, Kawaoka A, Sekine M, Ichikawa T, et al. Sequence of the cellular T-DNA in the untransformed genome of *Nicotiana glauca* that is homologous to ORFs 13 and 14 of the Ri plasmid and analysis of its expression in genetic tumours of *N. glauca* × *N. langsdorffii*. *Mol Gen Genet*. 1994 Jun 15;243(6):706–710. DOI: 10.1007/BF00279581
39. Matveeva TV, Bogomaz OD, Golovanova LA, et al. Homologs of the *rolC* gene of naturally transgenic toadflaxes *Linaria vulgaris* and *Linaria cretica* are expressed *in vitro*. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(2):273–278. (In Russ.) DOI: 10.18699/VJ18.359
40. Quispe-Huamanquispe DG, Gheysen G, Yang J, et al. The horizontal gene transfer of *Agrobacterium* T-DNAs into the series *Batatas* (Genus *Ipomoea*) genome is not confined to hexaploid sweetpotato. *Sci Rep*. 2019;9:12584. DOI: 10.1038/s41598-019-48691-3
41. Aoki S, Syono K. Function of *ngrol* genes in the evolution of *Nicotiana glauca*: conservation of the function of NgORF13 and NgORF14 after ancient infection by an *Agrobacterium rhizogenes*-like ancestor. *Plant Cell Physiol*. 1999;40(2):222–230. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029531
42. Aoki S, Syono K. Horizontal gene transfer and mutation: *ngrol* genes in the genome of *Nicotiana glauca*. *PNAS*. 1999;96(23):13229–13234. DOI: 10.1073/pnas.96.23.13229
43. Mohajjel-Shoja H, Clément B, Perot J, et al. Biological activity of the *Agrobacterium rhizogenes*-derived *trnC* gene of *Nicotiana tabacum* and its functional relationship to other plast genes. *Mol Plant Microbe Interact*. 2011;24(1):44–53. DOI: 10.1094/MPMI-06-10-0139
44. Fründt C, Meyer AD, Ichikawa T, Meins F. A tobacco homologue of the Ri-plasmid *orf13* gene causes cell proliferation in carrot root discs. *Mol Gen Genet*. 1998;259:559–568. DOI: 10.1007/s004380050849
45. Matveeva TV, Sokornova SV, Lutova LA. Influence of *Agrobacterium* oncogenes on secondary metabolism of plants. *Phytochem Rev*. 2015;14:541–554. DOI: 10.1007/s11101-015-9409-1
46. Matveeva T, Sokornova S. *Agrobacterium rhizogenes* Mediated Transformation of Plants for Improvement of Yields of Secondary Metabolites. In: Pavlov A, Bley T, editors. *Reference Series in Phytochemistry. Bioprocessing of Plant in vitro Systems*. Springer, 2016. 1–42 p. DOI: 10.1007/978-3-319-32004-5_18-1
47. Palazon J, Cusido RM, Gonzalo J, et al. Relation between the amount the *rolC* gene product and indole alkaloid accumulation in *Catharanthus roseus* transformed root cultures. *J Plant Physiol*. 1998a;153(5–6):712–718. DOI: 10.1016/S0176-1617(98)80225-3
48. Palazon J, Cusido RM, Roig C, Pino MT. Expression of the *rolC* gene and nicotine production in transgenic roots and their regenerated plants. *Plant Cell Rep*. 1998b;17:384–390. DOI: 10.1007/s002990050411
49. Amini G, Sokornova SV, Mohajjel-Shoja H, et al. Induced expression of *rolC* for study of its effect on the expression of genes associated with nicotine synthesis in tobacco. *Ecological genetics*. 2020;18(4):413–422. DOI: 10.17816/ecogen33768
50. Clément B, Perot J, Geoffroy P, et al. Abnormal accumulation of sugars and phenolics in tobacco roots expressing the *Agrobacterium* T-6b oncogene and the role of these compounds in 6b-induced growth. *Mol Plant-Microbe Interact*. 2007;20(1):53–62. DOI: 10.1094/MPMI-20-0053

- 51.** Matveeva T, Berezina E, Isaeva I, et al. Influence of some *rol* genes on sugar content in *Nicotiana* and *Vaccinium*. *BIO Web of Conferences*. 2020;18:00020. DOI: 10.1051/bioconf/20201800020
- 52.** Chen K, Dorthac de Borne F, Julio E, et al. Root-specific expression of opine genes and opine accumulation in some cultivars of the naturally occurring GMO *Nicotiana tabacum*. *Plant J*. 2016;87(3):258–269. DOI: 10.1111/tpj.13196
- 53.** Zhang Y, Wang D, Wang Y, et al. Parasitic plant dodder (*Cuscuta* spp.): a new natural *Agrobacterium*-to-plant horizontal gene transfer species. *Sci China Life Sci*. 2020;63:312–316. DOI: 10.1007/s11427-019-1588-x
- 54.** Beauchamp CJ, Chilton WS, Dion P, Antoun H. Fungal catabolism of crown gall opines. *Appl Environ Microbiol*. 1990;56(1):150–155. DOI: 10.1128/aem.56.1.150-155.1990
- 55.** Sokornova SV, Matveeva TV. Phylogenetic Relationships of Ascomycetes Opine Synthases. *BMC Bioinformatics*. (accepted for publication)
- 56.** Geddes BA, Paramasivan P, Joffrin A, et al. Engineering transkingdom signalling in plants to control gene expression in rhizosphere bacteria. *Nat Commun*. 2019;10:3430. DOI: 10.1038/s41467-019-10882-x

ОБ АВТОРЕ

Татьяна Валерьевна Матвеева, д-р биол. наук, профессор; адрес: Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7-9; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8569-6665>; eLibrary SPIN: 3877-6598; Scopus: 7006494611; e-mail: radishlet@gmail.com

AUTHOR'S INFO

Tat'yana V. Matveeva, Dr. Sci. (Biol.), Professor; address: 7-9, Universitetskaya emb., Saint Petersburg, 199034, Russia; ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8569-6665>; eLibrary SPIN: 3877-6598; Scopus: 7006494611; e-mail: radishlet@gmail.com