

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 631.46:579.26

DOI: 10.5281/zenodo.18054243

EDN: CUXDBZ

АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ МИКРОБНОГО КОМПЛЕКСА РИЗОСФЕРЫ ТРАНСГЕННЫХ РАСТЕНИЙ ТОМАТА С ГЕНОМ ХОЛИНОКСИДАЗЫ

© 2025. А. А. Антонов, А. А. Ванькова, Е. Н. Баранова, А. А. Гулевич,
Л. В. Куренина, Е. В. Платонова

Возделывание ГМ-растений может угрожать почвенной микрофлоре. У генномодифицированных растений томата с геном холиноксидазы выявлено большее видовое разнообразие, чем на контроле. При схожести структуры филумов, у трансгенных растений из ризосферы исчезают многие роды и появляются новые, не выявленные на контроле. Существенные изменения обнаружены в филумах *Actinobacteria* и *Proteobacteria*. В первом обнаружены деструкторы полисахаридов *Acidothermus* (семейство *Acidothermaceae*), *Sporichthya* (*Sporichthyaceae*), *Arthrobacter* (*Micrococcaceae*), *Conexibacter* (*Conexibacteraceae*), при исчезновении *Gaiella* (семейство *Gaiellaceae*) и *Mycobacterium* (*Mycobacteriaceae*). В филуме *Proteobacteria* исчезли деструкторы сложных полимеров *Acidocella* (семейство *Acetobacteraceae*) и *Inquilinus* (*Rhodospirillaceae*); однако появились утилизаторы ксенобиотиков *Pandoraea*. В долгосрочной перспективе данные изменения могут повлиять на скорость разложения растительного опада и доступность элементов питания растениям.

Ключевые слова: трансгенные растения; томат; ризосфера; микроорганизмы; холиноксидаза.

Введение. Производство качественного продовольствия и сырья – первоочередная задача сельского хозяйства. Растущее население, изменение климата, техногенные катастрофы и экономическая нестабильность бросают аграриям новые вызовы. С 1980-х годов в качестве способа повышения урожайности предлагается активное возделывание генетически модифицированных растений. Можно получить растения с определенным химическим составом, обладающие высокой устойчивостью к биотическим и абиотическим стрессам. Параллельно в обществе ведется дискуссия о их биобезопасности для человека и окружающей среды [1, 2]. При этом мало внимания уделяется воздействию на почвенные микроорганизмы. Ранее нами были получены результаты исследования воздействия трансгенных растений томата с геном синтеза холиноксидазы на структуру ризосферного микробиома на уровне филумов. В ризосфере контрольных растений было обнаружено 948 таксономических операционных единиц (OTU), у генетически модифицированных растений – 1017. Индекс разнообразия Шеннона составил 8,62 и 8,77, Чао1 – 1075 и 1122 у контрольных и трансгенных растений соответственно [3]. Количество выявленных OTU и индексы разнообразия свидетельствовали о более высоком видовом богатстве в ризосфере трансгенных растений по сравнению с контролем. Анализ таксономического разнообразия и структуры бактериального сообщества ризосферы трансгенных растений выявил увеличение доли доминирующего филума *Proteobacteria* (с 62 % до 64 %) и снижение доли *Bacteroidetes* (с 19 % до 17 %) по сравнению с контролем. У остальных филумов различия составили менее процента. Классы *Spartobacteria* и *Chloroflexia*, присутствующие в контрольных растениях, в ризосфере генетически модифицированных растений не обнаружены, но выявлены новые классы *Caldilineae* и *Holophagae*. Был сделан лишь поверхностный анализ структуры доминирующих родов

в филуме *Proteobacteria*. Также внимание привлекло появление в ризосферном микробиоме трансгенных растений хищных бактерий р. *Micavibrio* [3]. Для более ясного понимания изменений требуется более подробно изучить структуру сообщества, в том числе остальных доминантных филумов.

Постановка задачи. Существует предположение, что новые гены изменяют состав корневых экзометаболитов, существуют доказательства того, что за изменением состава корневых экссудатов изменяется и структура ризосферного бактериального комплекса [4]. Накопленная информация по изучаемому вопросу достаточно противоречива: многие исследователи выявляли изменения [5–7], другие не находили достоверных различий [8, 9]. Также некоторые авторы высказывали скептическую точку зрения, что выявленные достоверные изменения сопоставимы с эффектом при смене возделывания сортов, полученных методами традиционной селекции [10]. Многие полученные результаты по данной теме, находящиеся в открытом доступе, противоречат друг другу. Еще, неоднозначность полученных результатов может быть вызвана составом экспрессионных векторов, используемых при трансформации, ведь практически везде в качестве гена-маркера используется устойчивость к антибиотикам. Дискуссия о безопасности генетически модифицированных растений остается открытой.

Целью настоящего исследования является оценка влияния генетически модифицированных растений томата с геном холиноксидазы *codA* на таксономическое разнообразие и структуру ризосферного микробиома.

Метод решения. Для проведения эксперимента в ФГБНУ ВНИИСБ (г. Москва) методом агробактериальной трансформации [11] получали трансгенные растения томата с геном синтеза холиноксидазы из актинобактерии *Arthrobacter globiformis*. В качестве контроля применяли исходную селекционную линию, выведенную на Селекционной станции им. Н.Н. Тимофеева (г. Москва), семена были любезно предоставлены Г.Ф. Монахосом. При трансформации использовали стандартный вектор pBI, содержащий целевой ген *codA* и маркерный *NPTII*. Растения микроклонально размножали на среде Мурасиге-Скуга в условиях *in vitro* [12]. После подтверждения трансгенности методом ПЦР по 3 растения высаживались в сосуды (300 мл) со стерильной смесью торфа и песка 3:1. Затем их пересаживали в сосуды с торфяной низинной окультуренной почвой на 20 недель (до начала массового цветения). Вегетация проходила в оранжерее при естественном освещении.

Молекулярно-генетический анализ. Подтверждение трансгенности растительного материала проводили с помощью ПЦР. Геномную ДНК выделяли из листовой ткани с помощью набора "ДНК-Экстран-4" (ЗАО «Синтол», Россия). Условия амплификации соответствовали указанным авторами конструкции [11]. Использовали праймеры: CHL-For (5'-ACAACCTCTCCTGCATCATCATCGCCTTCT-3') и CHL-Rev (5'-GCATCAACAGCTTCGGCGTAT-3') (ЗАО «Синтол», Россия).

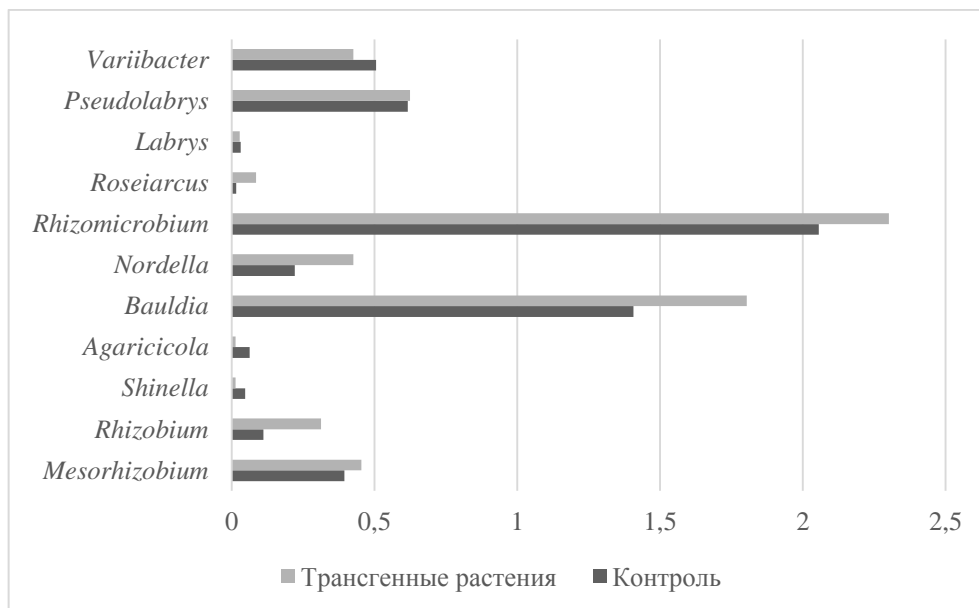
Метагеномный анализ почвы. Растения извлекали из сосудов вместе с почвой, отделяя крупные комья. Почву вручную стряхивали с корней, тщательно перемешивали и формировали усредненную пробу. Геномную ДНК выделяли с помощью набора FastDNA SPIN Kit for soil (MP Biomedicals, США), следуя рекомендациям производителя. Чтобы амплифицировать V3–V4 гипервариабельного участка гена 16S рибосомальной РНК использовали смесь праймеров GPro341F (5'-CCTACGGGNBGCASCAG-3') и GPro806R (5'-GGACTACNVGGGTWTCTAATCC-3') концентрацией 0,625 мкМ каждого. Амплификацию проводили в объеме 25 мкл, содержащей 5x KTN-mix (Евроген) 5 мкл, смесь праймеров 2 мкл, 5x SYBR (Евроген,

Россия) 0,5 мкл, в режиме реального времени на амплификаторе CFX96 Touch (Bio-Rad, США) при следующих условиях: 35 циклов: денатурация при 95 °С в течение 30 с, отжиг при 57 °С в течение 30 с, элонгация при 72 °С в течение 30 с; финальная элонгация при 72 °С в течение 5 мин.

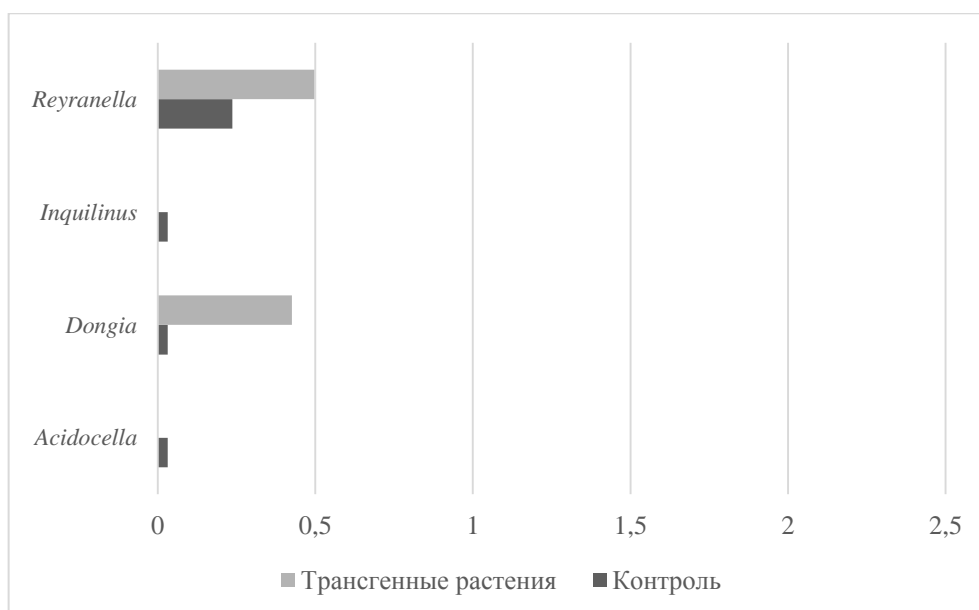
Синтез библиотек для секвенирования. Амплификацию ПЦР-продукта, полученного на первом этапе, проводили в объеме 25 мкл, состоящем из 5 мкл 5х смеси KTN (ЗАО «Евроген», Россия), 2 мкл смеси праймеров и 0,5 мкл 50х смеси SYBR (ЗАО «Евроген», Россия), в амплификаторе реального времени CFX96 Touch (Bio-Rad, США) при следующих условиях: денатурация праймеров – 3 мин при 95 °С; 7 циклов: денатурация – 30 с при 95 °С, отжиг – 30 с при 55 °С, элонгация – 30 с при 72 °С; финальная элонгация – 5 мин при 72 °С. Все манипуляции проводили по рекомендациям производителя: Nextera Index Kit (Illumina, США). Секвенирование проводили на платформе Illumina. После второго этапа ампликоны очищали с помощью магнитных частиц AMPure XP (KAPA Biosystems, США). Анализ библиотек проводили на секвенаторе Illumina MiSeq (Illumina, США) методом парного считывания, получая не менее 10 000 парных считываний для каждого образца, используя следующие реагенты: MiSeq Reagent Kit v2 nano и MiSeq Reagent Kit (500 Cycles PE) (Illumina, США). Результаты ампликонного секвенирования обрабатывались по алгоритму QIIME 1.9.1. Также применяли алгоритм классификации операционных таксономических единиц (ОТЕ) с открытым референсом (Open-reference OTU), при пороге классификации 97 % [3].

Анализ результатов. Рассмотрим изменения в структуре ризосферного микробиома трансгенных и контрольных растений томата на уровне родов. Установлено, что доминантным в почвенном микробном сообществе является филум *Proteobacteria*, представители которого выполняют важнейшие экологические функции, такие как симбиоз с растениями, паразитизм, продуцирование фитогормонов. Ранее был проведен анализ структуры доминирующих родов, относящихся к данному филуму. Доли преобладающих родов *Sphingomonas*, *Rhizomicrobium*, *Pseudolabris*, *Deviosia*, *Bauldia* варьируются от 2,1 до 6,7 %. В ризосферном комплексе трансгенных растений выявлено сокращение родов *Rhizomicrobium*, *Pseudolabris* и *Sphingomonas* на 0,6–1,2 %, а также увеличение долей *Deviosia* и *Bauldia* на 1,2–1,3 %. Внимание привлекло исчезновение из ризосферы генетически модифицированных растений родов *Sphingobium* и *Pedomicrobium* при обнаружении *Chryseolinea* и *Micavibrio*. Последние считаются хищными бактериями [3].

Так как структура филума *Proteobacteria* довольно объемна, более подробно рассмотрим ее на уровне порядков. В составе порядка *Caulobacterales* (класс *Alphaproteobacteria*) минимальные изменения: в ризосфере генномодифицированных растений сокращаются доли родов *Phenylobacterium* и *Caulobacter*, а *Brevundimonas* и *Asticcacaulis* – повышаются. Описанные роды являются типичными обитателями почв, часто встречаются на морских побережьях [13], а также могут являться условными патогенами [14]. Различия в структуре порядка *Hyphomonadales* минимальны: в ризосфере трансгенных растений наблюдается тенденция на увеличение доли рода *Woodsholea* и снижение *Hirschia* (семейство *Hyphomonadaceae*). Представители данного семейства являются солеустойчивыми и часто выделяются из морской воды и грунтов побережий [15]. Из-за минимальных различий в структуре порядка *Rhizobiales* можно заявить только о тенденции к снижению или возрастанию некоторых родов (рисунок 1). Стоит отметить, что в состав данного порядка входит множество азотфиксаторов, и от их количества в ризосфере зависит растительная продуктивность [16].

Рис. 1. Структура порядка *Rhizobiales* (филум *Proteobacteria*), %

Из состава порядка *Rhodospirillales* у трансгенных растений исчезают роды *Acidocella* (семейство *Acetobacteraceae*) и *Inquilinus* (*Rhodospirillaceae*) (рис. 2). Данные микроорганизмы способны утилизировать органические полимеры, в том числе ароматические соединения [17], и их исчезновение может затронуть циклы элементов питания в почве.

Рис. 2. Структура порядка *Rhodospirillales* (филум *Proteobacteria*), %

В структуре порядка *Sphingomonadales* не выявлено существенных изменений. Однако, так как в данном таксоне множество фототрофов [18], изменения в его структуре смогут повлиять на продуктивность растений.

В составе класса *Betaproteobacteria* из ризосферного комплекса трансгенных растений исчезают бактерии родов *Acidovorax* и *Delftia* (семейство *Comamonadaceae*), *Methylothera* (*Methylophilaceae*) (рис. 3). А также появляются новые члены сообщества,

не выявленные на контроле: *Pandoraea* (*Burkholderiaceae*), *Ramlibacter* (*Comamonadaceae*), *Herminiimonas* (*Oxalobacteraceae*). Среди исчезающих родов встречаются возбудители заболеваний растений [19] и метилотрофы [20]. А среди вновь обнаруженных – деструкторы ксенобиотиков [21] и целлюлозы [22]. Можно сделать вывод, что изменения в структуре данного филума позволят трансгенным растениям быть более устойчивыми к биотическим и абиотическим стрессам.

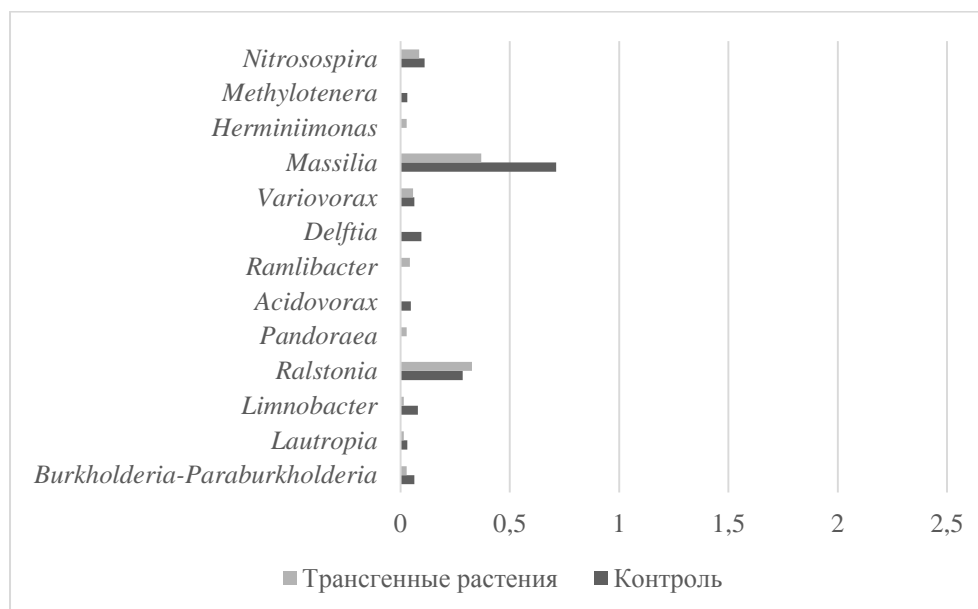


Рис. 3. Структура класса *Betaproteobacteria* (филум *Proteobacteria*), %

Из состава класса *Deltaproteobacteria* из ризосферного комплекса генномодифицированных томатов исчезают бактерии рода *Geobacter* (семейство *Geobacteraceae*) (рисунок 4). Данные микроорганизмы являются типичной почвенной микрофлорой и обладают целлюлозолитическими свойствами [22], и их исчезновение скорее всего повлияет на скорость деструкции опада в почве.

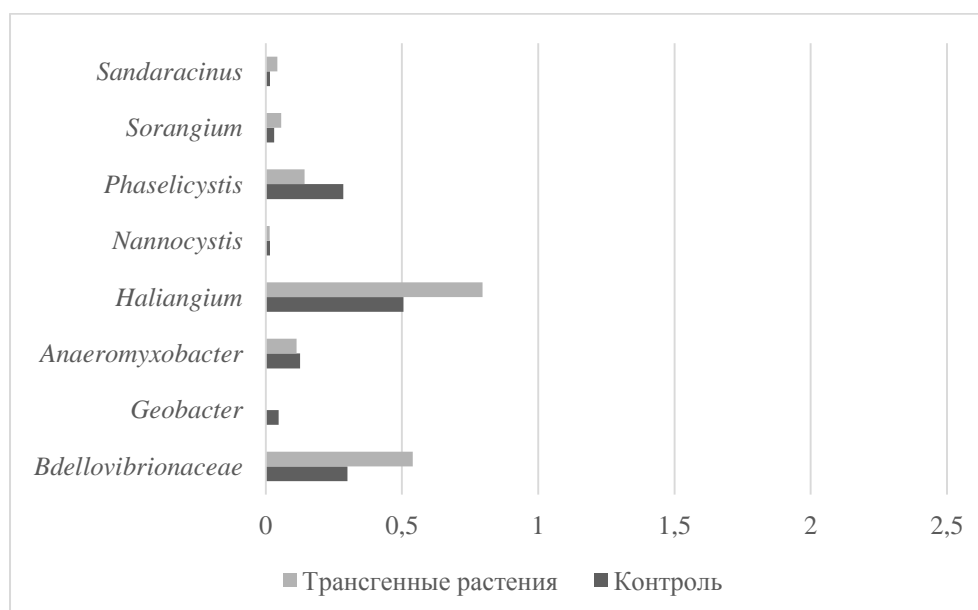


Рис. 4. Структура класса *Deltaproteobacteria* (филум *Proteobacteria*), %

У класса *Gammaproteobacteria* самые значимые изменения выявлены в порядке *Xanthomonadales* (рис. 5). Из ризосферного комплекса генетически модифицированных растений исчезают представители рода *Stenotrophomonas* – типичные микроорганизмы, которые являются азотфиксаторами и продуцентами антимикробных веществ и фитогормонов [23], но при этом выявляются новые – *Steroidobacter* и *Dyella* (семейство *Xanthomonadaceae*), которые являются почвенными и способны разлагать некоторые полимеры [24, 25]. Как уже было отмечено выше, данные изменения затрагивают разложение сложных органических веществ в почве и могут повлиять на устойчивость растений к стрессовым условиям. Также прослеживаются тенденции на увеличение долей родов *Rhodanobacter*, *Dokdonella* и *Luteimonas* (семейство *Xanthomonadaceae*).

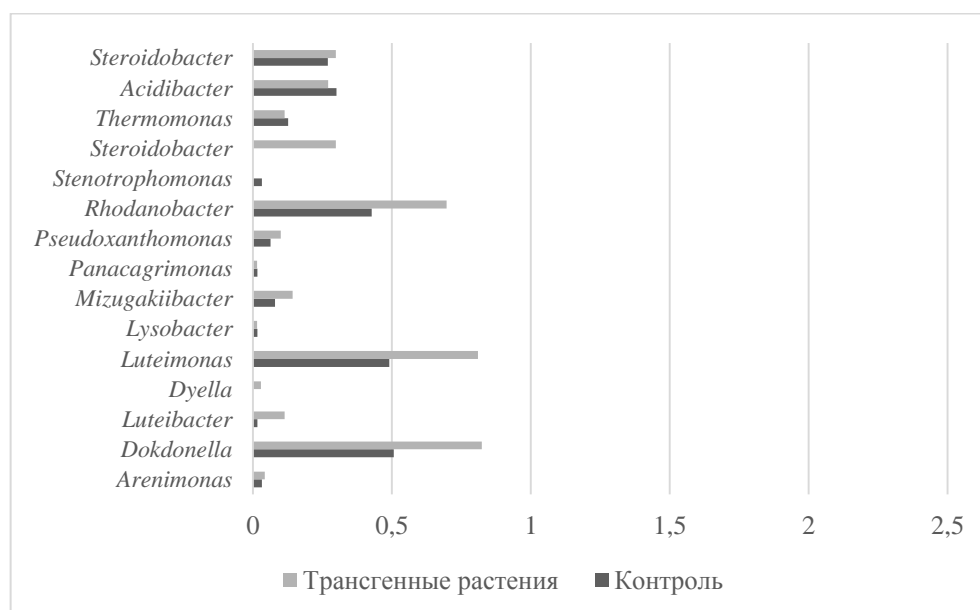


Рис. 5. Структура порядка *Xanthomonadales* (филум *Proteobacteria*), %

Среди остальных порядков, относящихся к классу *Gammaproteobacteria* выявлены следующие изменения: у трансгенных растений исчезает род *Aquicella* (семейство *Coxiellaceae*). Появляется тенденция на снижение доли рр. *Cellvibrio* (*Cellvibrionaceae*), *Pseudomonas* (*Pseudomonadaceae*) и *Acinetobacter* (*Moraxellaceae*). Первый род часто встречается в ризосфере растений и минеральных водах [26]. Остальные – типичная сапротрофная микрофлора [27].

Далее рассмотрим структуру филума *Bacteroidetes*, так как она довольно объемна, группировать будем по порядкам. В порядке *Cytophagales* из ризосферы трансгенных растений исчезают представители рода *Dyadobacter* (семейство *Cytophagaceae*), доли родов *Sporocytophaga*, *Cytophaga* и *Chryseolinea* существенно сокращаются (в 2 и более раз). Среди рода *Dyadobacter* присутствуют психротолерантные азотфиксаторы [28]. Остальные роды являются экологически важными активными деструкторами полисахаридов [29]. Подобные изменения, с одной стороны, дают трансгенным растениям конкурентное преимущество в виде доступного азота, но при этом в их ризосфере может замедляться разложение органических остатков.

В составе порядка *Flavobacteriales* из ризосферного комплекса трансгенных растений исчезает род *Chryseobacterium* (семейство *Flavobacteriaceae*), который широко распространен в природных экосистемах и в некоторых случаях является возбудителем госпитальных инфекций [30]. Доля рода *Moheibacter* (часто выделяется из компостов, природных объектов [31]) увеличивается более, чем в 2 раза.

В составе порядка *Sphingobacteriales* (семейство *Chitinophagaceae*) у трансгенных растений исчезают представители родов *Mucilaginibacter*, *Niastella*, *Pedobacter*, *Phaeodactylibacter* (рис. 6). Указанные микроорганизмы являются широко распространенными в окружающей среде и часто выделяются из болот, морских вод и почв [32–34]. При этом у генетически модифицированных растений в комплексе появляется род *Heliimonas*, представители которого часто выявляются в грунтовых водах [35]. Доли остальных родов снижаются, кроме *Parafilimonas*, *Chitinophaga*, *Taibaiella*. Указанные организмы являются типичной эпифитной и ризосферной микрофлорой [36, 37]. Выявленные изменения в ризосферном микробиоме способны изменить доступность некоторых элементов питания в почве для растений.

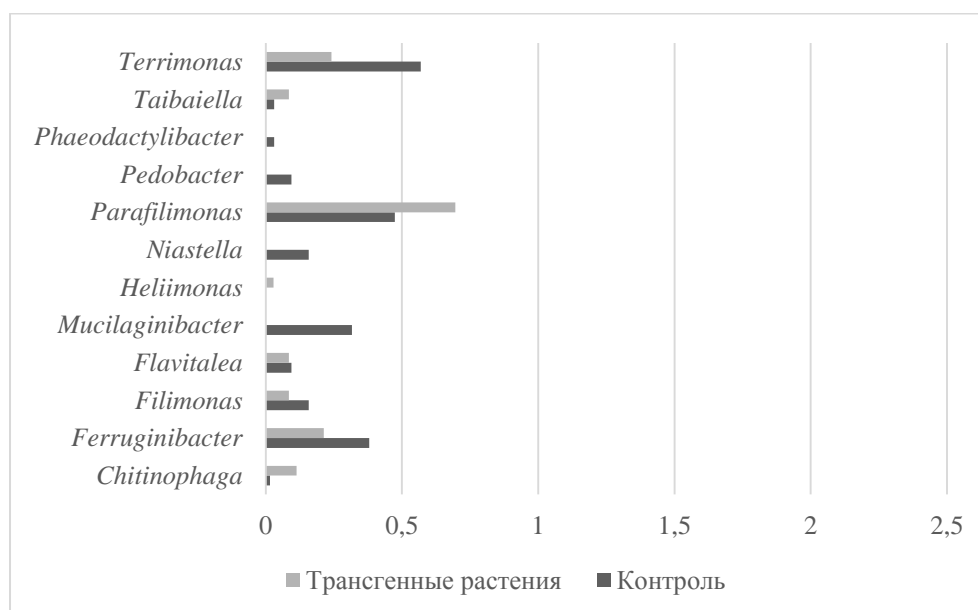


Рис. 6. Структура порядка *Sphingobacteriales* (филум *Bacteroidetes*), %

Довольно серьезные изменения происходят в структуре филума *Verrucomicrobia*. У трансгенных и контрольных растений выявленные культивируемые роды не пересекаются за исключением рода *Prostheco bacter*. На контроле выявлены только роды *Alterococcus*, *Opiritus* (семейство *Opiritaceae*), *Terrimicrobium* (*Chthoniobacteriales Incertae Sedis*). Род *Alterococcus* является галофильным и умеренно термофильным [38]. *Opiritus* – анаэроб, часто встречающийся в рисовых чеках, а также активный деструктор полисахаридов растительного происхождения [39]. Представители рода *Terrimicrobium* также выделялись из рисовых чеков и обладает способностью ферментировать углеводы [40]. При этом в ризосфере трансгенных растений был обнаружен представитель рода (не выявлен на контроле) *Haloferula*, который является типичным обитателем морских экосистем [41]. Подобные изменения в структуре могут объяснить повышенную солеустойчивость трансгенных растений, но при этом распад органических остатков в почве под такими растениями может замедлиться.

Многие представители филума *Actinobacteria* выполняют важные экологические функции – являются продуцентами антибиотиков и гидролитических ферментов. Из комплекса ризосферы трансгенных растений исчезают (рисунок 7) роды *Gaiella* (семейство *Gaiellaceae*) и *Mycobacterium* (*Mycobacteriaceae*), первые обитают в минеральных водах [42], вторые же являются возбудителями многих заболеваний человека и животных, в том числе туберкулеза [43]. Некоторые роды, наоборот, обнаруживаются только у трансгенных растений: *Acidothermus* (семейство

Acidothermaceae), *Sporichthya* (*Sporichthyaceae*), *Arthrobacter* (*Micrococcaceae*), *Conexibacter* (*Conexibacteraceae*). Среди них есть целлюлозолитические формы [44], а также формы способные утилизировать и другие сложные углеводы [45]. Стоит отметить, что из *Arthrobacter globiformis* был выделен ген холиноксидазы, использовавшийся при модификации опытных растений. Доли большей части остальных родов сокращаются, при этом среди них встречаются важнейшие продуценты вторичных метаболитов [46]. Таким образом, изменения в актинобактериальном комплексе могут существенно улучшить устойчивость трансгенных растений к абиотическим стрессам, а также ускорить разложение органических веществ в прикорневой зоне, тем самым обеспечивая растениям конкурентное преимущество.

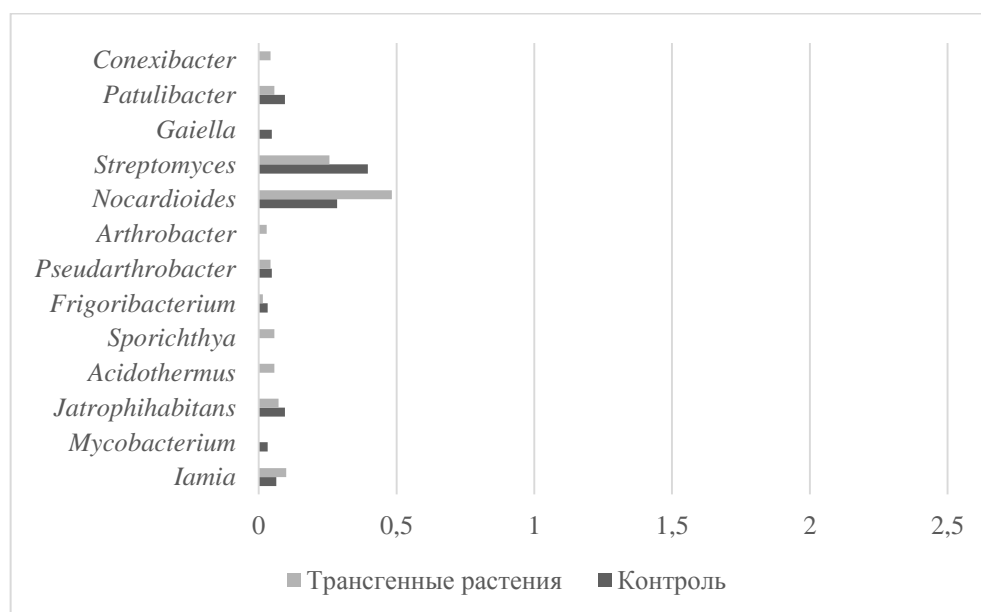


Рис. 7. Структура родов филума *Actinobacteria*, %

В филуме *Acidobacteria* в ризосферном комплексе трансгенных растений были обнаружены представители родов *Holophaga* (семейство *Holophagaceae*) и *Granulicella* (семейство *Acidobacteriaceae* (Subgroup 1)). При этом они не были выявлены на контроле. Представители рода *Holophaga* часто обитают в грязи и загрязненных пресноводных водоемах, обладают способностью разлагать ароматические соединения до органических кислот [47]. Его представители также представляют интерес для экологов, так как среди них обнаружено множество видов, разлагающих полимеры, их зона обитания – тундровые почвы и сфагновые болота [48]. Таким образом, в ризосфере трансгенных растений органические полимеры будут разлагаться гораздо быстрее.

Среди культивируемых форм в филуме *Chloroflexi* обнаружены только представители рода *Roseiflexus* (семейство *Roseiflexaceae*). Данные бактерии выявляются только у контрольных растений. Представители рода являются термофильными фототрофами, их часто выделяют из термальных минеральных вод [49]. Их наличие в ризосферном комплексе выглядит довольно странно, но может объяснять механизм устойчивости к засолению. В структуре филума *Gemmatimonadetes* не происходит серьезных изменений, примерно в 2 раза снижается доля рода *Gemmatimonas* (семейство *Gemmatimonadaceae*).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что генетически модифицированные растения томата с геном синтеза холиноксидазы могут оказывать воздействие на структуру ризосферного комплекса микроорганизмов. Исчезновение

многих деструкторов полисахаридов может в долгосрочной перспективе замедлить разложение органических веществ в почве. Также исчезают и возбудители заболеваний растений. При этом, в комплексе появляются новые деструкторы сложных органических полимеров, в том числе техногенного происхождения, что может нивелировать отрицательный эффект. Также среди вновь обнаруженных оказались солеустойчивые формы, а также продуценты фитогормонов и антимикробных соединений, что может отчасти объяснить усиление устойчивости таких растений к биотическим и абиотическим стрессам. Однако, по полученным данным нельзя дать ответа о безопасности подобных растений для почвенной микрофлоры. Требуется дополнительные исследования, в том числе и в сравнении с сортами, полученными методами традиционной селекции.

Выводы. Установлено, что различия в структуре ризосферного комплекса трансгенных и контрольных растений томата на уровне родов незначительны. Изменения составляют менее 1 %. Однако, из ризосферного комплекса трансгенных растений исчезли представители родов *Acidocella*, *Inquilinus*, *Acidovorax* и *Delftia*, *Methylothera*, *Geobacter*, *Stenotrophomonas*, *Aquicella* (филум *Proteobacteria*). В составе филума *Bacteroidetes* не выявлены роды *Dyadobacter*, *Chryseobacterium*, *Mucilaginibacter*, *Niastella*, *Pedobacter*, *Phaeodactylibacter*; филума *Verrucomicrobia* – *Alterococcus*, *Opitutus*, *Terrimicrobium*. Среди представителей филума *Actinobacteria* пропали pp. *Gaiella* и *Mycobacterium*; филума *Chloroflexi* – род *Roseiflexus*.

Также в составе ризосферного микробиома трансгенных растений обнаружены роды *Pandora*, *Ramlibacter*, *Herminiimonas*, *Steroidobacter*, *Dyella* (филум *Proteobacteria*). В структуре филума *Bacteroidetes* появляется род *Heliomonas*, филума *Verrucomicrobia* – р. *Haloferula*. У филума *Actinobacteria* выявили pp. *Acidothermus*, *Sporichthya*, *Arthrobacter*, *Conexibacter*; филума *Acidobacteria* – pp. *Holophaga* и *Granulicella*.

Учитывая, что многие исчезнувшие и вновь выявленные микроорганизмы выполняют важные экологические функции в почве, описанные изменения могут повлиять на скорость разложения органического вещества в почве, повлиять на стрессоустойчивость вегетирующих растений и доступность для них элементов питания.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГУМ-2025-0003 Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Mishra, V. Ribosome inactivating proteins – an unfathomed biomolecule for developing multi-stress tolerant transgenic plants / V. Mishra, R. Mishra, R. S. Shamra // International Journal of Biological Macromolecules. – 2022. – Vol. 210. – P. 107–122.
2. Chouhan, R. Overexpression of PR proteins with chitinase activity in transgenic plants for alleviation of fungal pathogenesis / R. Chouhan, S. Ahmed, S. G. Gandhi // Journal of Plant Pathology. – 2023. – Vol. 105, No. 1. – P. 69–81.
3. Структура бактериального сообщества ризосферы трансгенных растений томата (*Solanum lycopersicum* L.) / А. А. Антонов, А. А. Ванькова, Е. Н. Баранова и др. // Теоретическая и прикладная экология. – 2025. – № 1. – С. 151–157. DOI: 10.25750/1995-4301-2024-4-151-157
4. Allocation, stress tolerance and carbon transport in plants: how does phloem physiology affect plant ecology? / J. A. Savage, M. J. Clearwater, D. F. Haines et al. // Plant, Cell & Environment. – 2016. – Vol. 39. – P. 709–725.
5. Широких, И. Г. Изменение структуры комплексов актиномицетов в ризосфере трансгенных по гену Fe-COD 1 линий томата (*Solanum lycopersicum* L., *Solanaceae*, *Solanales*) / И. Г. Широких, Я. И. Назарова, С. Ю. Огородникова, Е. Н. Баранова // Поволжский экологический журнал. – 2016. – № 3. – С. 341–351.
6. Effects of drought-tolerant Ea-DREB2B transgenic sugarcane on bacterial communities in soil / X. Zhao, Y. Jiang, Q. Liu et al. // Frontiers in Microbiology. – 2020. – Vol. 11. – P. 704.
7. Impact of genetically modified crops and their management on soil microbially mediated plant nutrient transformations / P. P. Motavalli, R. J. Kremer, M. Fang, N. E. Means // Journal of Environmental Quality. – 2004. – Vol. 33. – P. 816–824.

8. Impact of β -carotene transgenic rice with four synthetic genes on rhizosphere enzyme activities and bacterial communities at different growth stages / P. Li, J. Dong, S. Yang et al. // *European Journal of Soil Biology*. – 2014. – Vol. 65. – P. 40–46.
9. Effects of T4 lysozyme release from transgenic potato roots on bacterial rhizosphere communities are negligible relative to natural factors / H. Heuer, R. M. Kroppenstedt, J. Lottmann et al. // *Applied and Environmental Microbiology*. – 2002. – Vol. 68, No. 3. – P. 1325–1335.
10. Actinomycetes in the prokaryotic complex of the rhizosphere of oats in a soddy-podzolic soil / I. G. Shirokikh, G. M. Zenova, O. V. Merzaeva et al. // *Eurasian Soil Science*. – 2007. – Vol. 40, No. 2. – P. 158–162.
11. 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.
12. Murashige, T. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture / T. Murashige, F. Skoog // *Physiologia Plantarum*. – 1962. – Vol. 15. – P. 473–497.
13. Oh, Y. S. *Phenylobacterium muchangponense* sp. nov., isolated from beach soil, and emended description of the genus *Phenylobacterium* / Y. S. Oh, D. H. Roh // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2012. – Vol. 62, Pt. 4. – P. 977–983.
14. Ryan, M. P. *Brevundimonas* spp.: emerging global opportunistic pathogens / M. P. Ryan, J. T. Pembroke // *Virulence*. – 2018. – Vol. 9, No. 1. – P. 480–493.
15. Abraham, W. R. The family *Hyphomonadaceae* / W. R. Abraham, M. Rohde // *The Prokaryotes*. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2014. – P. 283–299.
16. Rhizobiales as functional and endosymbiotic members in the lichen symbiosis of *Lobaria pulmonaria* L. / A. Erlacher, T. Cernava, M. Cardinale et al. // *Frontiers in Microbiology*. – 2015. – Vol. 6. – Art. no. 53.
17. Jones, R. M. *Acidocella aromatica* sp. nov.: an acidophilic heterotrophic alphaproteobacterium with unusual phenotypic traits / R. M. Jones, S. Hedrich, D. B. Johnson // *Extremophiles*. – 2013. – Vol. 17, No. 5. – P. 841–850.
18. *Magnetospirillum sulfuroxidans* sp. nov., capable of sulfur-dependent lithoautotrophy and a taxonomic reevaluation of the order *Rhodospirillales* / V. V. Koziaeva, D. Y. Sorokin, T. V. Kolganova, D. S. Grouzdev // *Systematic and Applied Microbiology*. – 2023. – Vol. 46, No. 3. – Art. no. 126406.
19. Burdman, S. *Acidovorax citrulli*: generating basic and applied knowledge to tackle a global threat to the cucurbit industry / S. Burdman, R. O. N. Walcott // *Molecular Plant Pathology*. – 2012. – Vol. 13, No. 8. – P. 805–815.
20. *Methylothera mobilis* gen. nov., sp. nov., an obligately methylamine-utilizing bacterium within the family *Methylophilaceae* / M. G. Kalyuzhnaya, S. Bowerman, J. C. Lara et al. // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2006. – Vol. 56, No. 12. – P. 2819–2823.
21. Comparative genomics of *Pandoraea*, a genus enriched in xenobiotic biodegradation and metabolism / C. Peeters, E. De Canck, M. Cnockaert et al. // *Frontiers in Microbiology*. – 2019. – Vol. 10. – Art. no. 2556.
22. Comparative genomic analyses of four novel *Ramlibacter* species and the cellulose-degrading properties of *Ramlibacter cellulosityticus* sp. nov. / M. Kang, G. Chhetri, I. Kim et al. // *Scientific Reports*. – 2022. – Vol. 12, No. 1. – Art. no. 21233.
23. Ghosh, R. *Stenotrophomonas* / R. Ghosh, S. Chatterjee, N. C. Mandal // *Beneficial Microbes in Agro-Ecology*. – Amsterdam: Academic Press, 2020. – P. 427–442.
24. The growth of *Steroidobacter agariperforans* sp. nov., a novel agar-degrading bacterium isolated from soil, is enhanced by the diffusible metabolites produced by bacteria belonging to *Rhizobiales* / M. Sakai, A. Hosoda, K. Ogura, M. Ikenaga // *Microbes and Environments*. – 2014. – Vol. 29, No. 1. – P. 89–95.
25. Wang, S. Microbial degradation of triclosan by a novel strain of *Dyella* sp. / S. Wang, Y. Yin, J. Wang // *Applied Microbiology and Biotechnology*. – 2018. – Vol. 102, No. 4. – P. 1997–2006.
26. Simarmata, R. Rhizosphere bacteriome of *Allium cepa* after the application of chemical and endophyte-based fertilizer / R. Simarmata, T. Widowati, M. Christita et al. // *Acta Ecologica Sinica*. – 2023. – Vol. 43, No. 6. – P. 1138–1148.
27. Gardner, J. G. Polysaccharide degradation systems of the saprophytic bacterium *Cellvibrio japonicus* / J. G. Gardner // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. – 2016. – Vol. 32, No. 7. – P. 121.
28. Plant growth promoting potential of psychrotolerant *Dyadobacter* sp. for pulses and finger millet and impact of inoculation on soil chemical properties and diazotrophic abundance / S. Kumar, D. C. Suyal, M. Bhoriyal, R. Goel // *Journal of Plant Nutrition*. – 2018. – Vol. 41, No. 8. – P. 1035–1046.
29. The FPase properties and morphology changes of a cellulolytic bacterium, *Sporocytophaga* sp. JL-01, on decomposing filter paper cellulose / X. Wang, Z. Peng, X. Sun et al. // *The Journal of General and Applied Microbiology*. – 2012. – Vol. 58, No. 6. – P. 429–436.
30. Clinical and microbiological characteristics of *Chryseobacterium indologenes* bacteremia / Y. T. Lin, Y. Y. Jeng, M. L. Lin et al. // *Journal of Microbiology, Immunology and Infection*. – 2010. – Vol. 43, No. 6. – P. 498–505.
31. *Moheibacter stercoris* sp. nov., isolated from an input sample of a biogas plant / T. Schauss, H. J. Busse, J. Golke et al. // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. – 2016. – Vol. 66, No. 7. – P. 2585–2591.

32. Baik, K. S. *Mucilaginibacter rigui* sp. nov., isolated from wetland freshwater, and emended description of the genus *Mucilaginibacter* / K. S. Baik, S. C. Park, E. M. Kim et al. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2010. – Vol. 60, No. 1. – P. 134–139.
33. *Pedobacter arcticus* sp. nov., a facultative psychrophile isolated from Arctic soil, and emended descriptions of the genus *Pedobacter*, *Pedobacter heparinus*, *Pedobacter daechungensis*, *Pedobacter terricola*, *Pedobacter glucosidilyticus* and *Pedobacter lentus* / Z. Zhou, F. Jiang, S. Wang et al. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2012. – Vol. 62, Pt. 8. – P. 1963–1969.
34. *Phaeodactylibacter xiamenensis* gen. nov., sp. nov., a member of the family *Saprospiraceae* isolated from the marine alga *Phaeodactylum tricorutum* / Z. Chen, X. Lei, Q. Lai et al. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2014. – Vol. 64, Pt. 10. – P. 3496–3502.
35. *Helimonas saccharivorans* gen. nov., sp. nov., a member of the family Chitinophagaceae isolated from a mineral water aquifer, and emended description of *Filimonas lacunae* / T. Leandro, L. Franca, M. F. Nobre et al. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2013. – Vol. 63, Pt. 10. – P. 3793–3799.
36. *Taibaiella smilacinae* gen. nov., sp. nov., an endophytic member of the family Chitinophagaceae isolated from the stem of *Smilacina japonica*, and emended description of *Flaviumibacter petaseus* / L. Zhang, Y. Wang, L. Wei et al. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2013. – Vol. 63, Pt. 10. – P. 3769–3776.
37. *Chitinophaga oryziterrae* sp. nov., isolated from the rhizosphere soil of rice (*Oryza sativa* L.) / E.J. Chung, T. S. Park, C. O. Jeon, Y. R. Chung // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2012. – Vol. 62, Pt. 12. – P. 3030–3035.
38. Shieh, W. Y. *Alterococcus agarolyticus*, gen. nov., sp. nov., a halophilic thermophilic bacterium capable of agar degradation / W. Y. Shieh, W. D. Jean // Canadian Journal of Microbiology. – 1998. – Vol. 44, No. 7. – P. 637–645.
39. Chin, K. J. *Opitutus terrae* gen. nov., sp. nov., to accommodate novel strains of the division 'Verrucomicrobia' isolated from rice paddy soil / K. J. Chin, W. Liesack, P. H. Janssen // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2001. – Vol. 51, No. 6. – P. 1965–1968.
40. *Terrimicrobium sacchariphilum* gen. nov., sp. nov., an anaerobic bacterium of the class 'Spartobacteria' in the phylum Verrucomicrobia, isolated from a rice paddy field / Y. L. Qiu, X. Z. Kuang, X. S. Shi et al. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2014. – Vol. 64, Pt. 5. – P. 1718–1723.
41. Directed evolution of a β -N-acetylhexosaminidase from *Haloferula* sp. for lacto-N-triose II and lacto-N-neotetraose synthesis from chitin / Y. Liu, Q. Yan, J. Ma et al. // Enzyme and Microbial Technology. – 2023. – Vol. 164. – Art. no. 110177.
42. *Gaiella occulta* gen. nov., sp. nov., a novel representative of a deep branching phylogenetic lineage within the class Actinobacteria and proposal of *Gaiellaceae* fam. nov. and *Gaiellales* ord. nov. / L. Albuquerque, L. França, F. A. Rainey et al. // Systematic and Applied Microbiology. – 2011. – Vol. 34, No. 8. – P. 595–599.
43. Reconstituting the genus *Mycobacterium* / C. J. Meehan, R. A. Barco, Y. H. E. Loh et al. // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2021. – Vol. 71, No. 9. – Art. no. 004922.
44. Complete genome of the cellulolytic thermophile *Acidothermus cellulolyticus* 11B provides insights into its ecophysiological and evolutionary adaptations / R. D. Barabote, G. Xie, D. H. Leu et al. // Genome Research. – 2009. – Vol. 19, No. 6. – P. 1033–1043.
45. Normand, P. *Sporichthya* / P. Normand, D. R. Benson // Bergey's Manual of Systematics of Archaea and Bacteria. – 2015. – P. 1–4.
46. Streptomyces: The biofactory of secondary metabolites / K. Alam, A. Mazumder, S. Sikdar et al. // Frontiers in Microbiology. – 2022. – Vol. 13. – Art. no. 968053.
47. Genome sequence of the homoacetogenic bacterium *Holophaga foetida* type strain (TMBS4T) / I. Anderson, B. Held, A. Lapidus et al. // Standards in Genomic Sciences. – 2012. – Vol. 6, No. 2. – P. 174–184.
48. Pankratov, T. A. *Granulicella paludicola* gen. nov., sp. nov., *Granulicella pectinivorans* sp. nov., *Granulicella aggregans* sp. nov. and *Granulicella rosea* sp. nov., acidophilic, polymer-degrading acidobacteria from *Sphagnum* peat bogs / T. A. Pankratov, S. N. Dedysch // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. – 2010. – Vol. 60, No. 12. – P. 2951–2959.
49. Biogeography of thermophilic phototrophic bacteria belonging to *Roseiflexus* genus / V. A. Gaisin, D. S. Grouzdev, Z. B. Namsaraev et al. // FEMS Microbiology Ecology. – 2016. – Vol. 92, No. 3. – P. 012.

Поступила в редакцию 13.10.2025 г.

ANALYSIS OF RHIZOSPHERE MICROBIAL COMPLEX STRUCTURE OF TRANSGENIC TOMATO PLANTS WITH THE CHOLINE OXIDASE GENE

A. A. Antonov, A. A. Vankova, E. N. Baranova, A. A. Gulevich, L. V. Kurenina, E. V. Platonova

Cultivation of transgenic plants poses a threat to soil microflora. Genetically modified tomato plants with the choline oxidase gene have been found to have a greater species diversity. Despite the similarity of the phylum structure, many genera disappear from the rhizosphere of transgenic plants and new ones, not detected in

the control, appear. Significant changes were found in the phyla *Actinobacteria* and *Proteobacteria*. In the former, polysaccharide destructors *Acidothermus* (family *Acidothermaceae*), *Sporichthya* (*Sporichthyaceae*), *Arthrobacter* (*Micrococcaceae*), *Conexibacter* (*Conexibacteraceae*) were found, with the disappearance of *Gaiella* (family *Gaiellaceae*) and *Mycobacterium* (*Mycobacteriaceae*). In the phylum *Proteobacteria*, complex polymer destructors *Acidocella* (family *Acetobacteraceae*) and *Inquilinus* (*Rhodospirillaceae*) disappeared; However, xenobiotic utilizers *Pandoraea* have emerged. In the long term, these changes may affect the rate of decomposition of plant litter and the availability of nutrients to plants.

Keywords: transgenic plants; tomato; rhizosphere; microorganisms; choline oxidase.

Антонов Алексей Алексеевич

аспирант кафедры микробиологии и иммунологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия. E-mail: antonov4B@yandex.ru
ORCID: 0000-0002-7684-0503

Antonov Alexey Alexeevich

graduate student of department of microbiology and immunology, Russian State Agrarian University – MTAA, Moscow, Russia.

Ванькова Анна Андреевна

кандидат биологических наук, доцент кафедры микробиологии и иммунологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия. E-mail: avankova@rgau-msha.ru
ORCID: 0000-0001-5473-9714

Vankova Anna Andreevna

candidate of biological sciences, associate professor of department of microbiology and immunology, Russian State Agrarian University – MTAA, Moscow, Russia.

Баранова Екатерина Николаевна

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории клеточной биологии ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии», г. Москва, Россия. Доцент кафедры микробиологии и иммунологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия. E-mail: greenpro2007@rambler.ru
ORCID: 0000-0001-8169-9228

Baranova Ekaterina Nikolaevna

candidate of biological sciences, leading researcher at the Laboratory of Cell Biology, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia. Associate professor of department of microbiology and immunology, Russian State Agrarian University – MTAA, Moscow, Russia.

Гулевич Александр Анатольевич

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории клеточной инженерии ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии», г. Москва, Россия. E-mail: a_gulevich@mail.ru
ORCID: 0000-0003-4399-2903

Gulevich Aleksandr Anatolyevich

candidate of biological sciences, senior researcher at cell engineering laboratory, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia.

Куренина Людмила Владимировна

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории генетической инженерии растений, ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии», г. Москва, Россия. Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, г. Москва, Россия. E-mail: ludmila.kur2208@gmail.com
ORCID: 0000-0001-5359-8665

Kurenina Ludmila Vladimirovna

candidate of biological sciences, leading researcher at the laboratory of plant genetic engineering, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia.

Платонова Екатерина Владимировна

научный сотрудник ООО «НПП Биосфера», г. Москва, Россия. E-mail: ix.ti.andr@mail.ru
ORCID: 0009-0000-7666-5453

Platonova Ekaterina Vladimirovna

researcher at LLC «NPP Biosfera», Moscow, Russia.