

Научная статья

Original article

УДК 632.93; 577.2

doi: 10.55186/2413046X_2023_8_11_576

**ПРИМЕНЕНИЕ ГЕННОЙ ИНЖЕНЕРИИ ДЛЯ РЕШЕНИЯ
ПРОБЛЕМЫ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ
APPLICATION OF GENE EDITING FOR CLIMATE CHANGE IN CROP
PRODUCTION**



Жиганова Л.П., кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института США и Канады Российской академии наук (ИСКРАН), Российская Федерация, 121069, Москва, Хлебный пер., д.2/3 (Larissa-Zhiganova@yandex.ru).

Zhiganova Larissa Petrovna, PhD in Biology, senior researcher, Institute of USA and Canada Studies, Russian Academy of Sciences (ISKRAN) 2/3 Khlebny pereulok, Moscow, Russian Federation 121069, e-mail: Larissa-Zhiganova@yandex.ru

Аннотация. Изменение климата представляет собой серьезную угрозу сельскохозяйственным системам, продовольственной безопасности и питанию человека. В этой связи учеными предпринимаются усилия по редактированию генов сельскохозяйственных культур и домашнего скота для улучшения показателей по целому ряду признаков. Многие признаки в фенотипах могут быть полезны при адаптации к новым условиям. Описаны примеры новых направлений генной инженерии сельскохозяйственных культур растений и животных, а также представлено обсуждение технических ограничений и возможностей метода. Несмотря на то, что случаи практического применения редактирования генов в

сельскохозяйственном производстве пока еще немногочисленны, огромное количество исследований уже продемонстрировали большой потенциал данного направления решения проблемы изменения климата в ближайшем будущем.

Abstract. Climate change imposes a severe threat to agricultural systems, food security, and human nutrition. Meanwhile, efforts in crop and livestock gene editing have been undertaken to improve performance across a range of traits. Many of the targeted phenotypes include attributes that could be beneficial for climate change adaptation. Here, are shown examples of emerging gene editing applications and research initiatives that are aimed at the improvement of crops and livestock in response to climate change, and discussed technical limitations and opportunities therein. While only few applications of gene editing have been translated to agricultural production thus far, numerous studies in research settings have demonstrated the potential for potent applications to address climate change in the near future.

Ключевые слова: ген-редактирование, изменение климата, продовольственная система, продовольственная безопасность, биоразнообразие, биотехнология сельскохозяйственных культур

Keywords: gene editing, climate change, food system, food security, biodiversity, biotechnology of agricultural crops

ВВЕДЕНИЕ

Изменение климата представляет серьезную угрозу будущему окружающей среды, поскольку оно касается сельского хозяйства, биоразнообразия, человеческого общества и почти всех аспектов нашей жизнедеятельности. Одной из основных причин изменения климата является антропогенный выброс парниковых газов в атмосферу. В результате с 1850 года средняя температура планеты выросла почти на 1°C. Даже если попытаться остановить потепление на уровне 1,5°C, это потребовало бы немедленных действий во всем мире, при этом долгосрочные последствия

от уже нанесенного ущерба окружающей среде сохранились бы столетия или тысячелетия. Масштабы климатических изменений зависят от объема выбросов парниковых газов; в целом планету ожидает рост регионов с засухами и наводнениями, устойчивое повышение уровня моря и глобальное повышение температуры. Действительно, многие из этих процессов уже наблюдаются и сегодня [1], [2], [3].

Как в природных экосистемах, так и в условиях сельскохозяйственного производства растения и животные вынуждены бороться с новыми условиями, которые меняются быстрее, чем скорость их адаптации. Повышение температуры и изменение режима осадков радикально меняют биологический ландшафт, что приводит к миграции, инвазии и исчезновению видов [3]. По оценкам научного обзора (более 130 исследований), из-за изменения климата может исчезнуть каждый шестой вид [4]. Ожидается, что при ряде сценариев потепления объем сельскохозяйственного производства снизится во всем мире. Урожайность основных сельскохозяйственных культур пострадает, особенно в низких широтах [1].

20 марта 2023 года был опубликован заключительный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК). Шестой оценочный доклад (AR6) это — восьмилетнее исследование самого авторитетного в мире научного органа по изменению климата. Основанный на выводах 234 ученых в области физических наук об изменении климата, 270 ученых в области воздействий, адаптации и уязвимости к изменению климата и 278 ученых в области смягчения последствий изменения климата, доклад МГЭИК содержит наиболее полную научную оценку климатических изменений.

По итогам проведенного исследования МГЭИК сделала десять глобальных выводов:

- 1. Вызванное деятельностью человека глобальное потепление на 1,1°C привело к беспрецедентным в новейшей истории**

человечества изменениям климата Земли. Каждое повышение глобальной температуры на $0,5^{\circ}\text{C}$ приведет к заметному увеличению частоты и показателей экстремальных температур, выпадению обильных осадков и возникновению региональных засух. Аналогичным образом волны тепла, которые в среднем возникали раз в 10 лет в климате с незначительным антропогенным влиянием, вероятно, будут возникать в 4,1 раза чаще при потеплении на $1,5^{\circ}\text{C}$, в 5,6 раза - при 2°C и в 9,4 раза при 4°C . При этом прогнозируется также увеличение интенсивности этих волн тепла на $1,9^{\circ}\text{C}$ (с $2,6^{\circ}\text{C}$ до $5,1^{\circ}\text{C}$, соответственно).

- 2. Воздействие климата на людей и экосистемы является более масштабным и серьезным, чем ожидалось, и будущие риски будут быстро возрастать с каждой долей градуса потепления.** Около половины населения Земного шара в настоящее время сталкивается с острой нехваткой воды, по крайней мере, в течение одного месяца в году. В то время как более высокие температуры способствуют распространению трансмиссивных заболеваний, таких как малярия, вирус Западного Нила и болезнь Лайма. Изменение климата также замедлило повышение производительности сельского хозяйства в средних и низких широтах, при этом рост урожайности сельскохозяйственных культур в Африке с 1961 года сократился на треть. При таком уровне потепления 950 млн человек в засушливых районах мира будут страдать от нехватки воды, теплового стресса и опустынивания, в то время как доля населения, проживающего в регионах, подверженных наводнениям, возрастет на 24%.
- 3. Адаптационные меры могут эффективно повысить устойчивость, но для масштабирования решений требуется больше финансовых средств.** Климатическая политика по меньшей мере в 170 странах предусматривает адаптацию к изменениям климата, однако

большинству - еще предстоит перейти от планирования к реализации. Меры по повышению устойчивости по-прежнему в основном направлены на устранение последствий или минимизацию краткосрочных рисков. Это несоответствие между практической реализацией и тем, что требуется, сохраняется в значительной степени из-за ограниченности финансирования. По данным МГЭИК, только развивающимся странам потребуется 127 млрд долларов в год к 2030 году и 295 млрд долларов в год к 2050 году для адаптации к изменению климата.

4. **Некоторые климатические воздействия уже настолько серьезны, что к ним невозможно адаптироваться.** Независимо от того, насколько жесткими являются ограничения адаптации, результаты произошедших перемен в окружающей среде для уязвимых сообществ часто становятся необратимыми и разрушительными. И ущерб будет только увеличиваться по мере потепления в мире. Например, при повышении глобальной температуры более, чем на 1,5°C регионы, зависящие от таяния снега и ледников, скорее всего, столкнутся с нехваткой воды. При повышении глобальной температуры на 2°C резко возрастет риск одновременных сбоев в производстве кукурузы в отдельных регионах. А при повышении глобальной температуры выше 3°C опасно высокая летняя жара будет угрожать здоровью населения в некоторых частях Южной Европы.
5. **Глобальные выбросы парниковых газов достигнут пика до 2025 года по траекториям, ориентированным на 1,5°C.** МГЭИК считает, что существует более чем 50% вероятность того, что глобальное повышение температуры достигнет или превысит 1,5°C в период с 2021 по 2040 год по изученным сценариям. Так, в частности, при высоком уровне выбросов мир может достичь этого порога еще

раньше — между 2018 и 2037 годами. Глобальное повышение температуры при таком углеродоемком сценарии может увеличиться до 3,3-5,7°C к 2100 году.

6. **Мир должен быстро отказаться от сжигания ископаемого топлива — причины климатического кризиса номер один.** При сценариях, которые ограничивают потепление до 1,5°C без превышения или с небольшим превышением, глобальное потребление угля должно сократиться на 95% к 2050 году, нефти — примерно на 60%, а газа — примерно на 45%. Эти цифры предполагают широкомасштабное внедрение технологий борьбы с выбросами, таких как улавливание и хранение углерода.
7. **Мы также нуждаемся в срочных общесистемных преобразованиях, чтобы обеспечить безуглеродное, устойчивое к изменению климата будущее.** Поскольку ископаемое топливо является главным источником выбросов парниковых газов, для борьбы с климатическим кризисом необходимо значительное сокращение выбросов во всем обществе. Производство электроэнергии, промышленность и транспорт ответственны почти за 80% глобальных выбросов, и только оставшаяся часть приходится на сельское хозяйство, лесоводство и другие виды землепользования.
8. **Удаление углерода в настоящее время необходимо для ограничения повышения глобальной температуры до 1,5°C.** Все подходы к удалению углерода имеют свои достоинства и недостатки. Например, лесовосстановление представляет собой легко доступную и относительно недорогую стратегию. Однако, углерод, сохраняющийся в этих экосистемах, может высвободиться при, например, лесных пожарах, частота и распространенность которых могут возрасти при глобальном потеплении. И хотя такие технологии, как биоэнергетика с улавливанием и хранением

углерода, выглядят как более надежное и долговременное решение, они сопряжены с риском вытеснения пахотных земель и, таким образом, угрожают продовольственной безопасности.

9. **Финансирование борьбы с изменением климата, как для смягчения последствий, так и для адаптации к ним должно резко увеличиться в текущем десятилетии.** Развивающимся странам, например, к 2030 году потребуется 127 млрд долл в год, а к 2050 году — 295 млрд долл в год. Хотя AR6 не оценивает потребности стран в финансировании для предотвращения, минимизации и устранения потерь и ущербов, последние оценки предполагают, что в ближайшие десятилетия расходы будут очень существенными.
10. **Изменение климата — а также наши коллективные усилия по адаптации к нему и смягчению его последствий — усугубят неравенство, если мы не сможем обеспечить справедливый переход.** Сегодня 3,3-3,6 млрд человек живут в странах, крайне уязвимых к климатическим воздействиям, причем самые быстро нагревающиеся точки сосредоточены в Арктике, Центральной и Южной Америке, Южной Азии, большей части Африки к югу от Сахары и на малых островных государствах. В рамках мер по смягчению последствий от изменения климата и по адаптации к ним главную роль будут играть инклюзивные, прозрачные стратегии. Широкое участие общества в принятии решений поможет укрепить общественное доверие и поддержку программ по преобразованию климата и избежать непреднамеренных последствий [25].

Среди десяти ключевых решений для смягчения последствий изменения климата МГЭИК предлагает остановку облесения и восстановление деградированных земель; сокращение образования пищевых отходов и совершенствование ведения сельского хозяйства; популяризацию растительного питания, сокращение потребления мяса.

Ответом на эти вызовы стало применение редактирования генов, также называемое **редактированием генома** или **генной инженерией**. Данный метод может помочь в адаптации организмов к изменению климата, либо смягчить последствия процесса для сельского хозяйства.

Редактирование генов — это метод модификации ДНК в определенных участках генома. Эти модификации могут привести к нокауту или нокдауну одного или нескольких генов без постоянной вставки какой-либо чужеродной ДНК. Также, гены одного организма могут быть перенесены в определенные участки генома другого организма, чтобы сформировать новый признак. Для точного редактирования генов используют ферменты, эффекторные нуклеазы, технологии TALEN (ТАЛЕН), цинк-пальцевые нуклеазы технологии ZFN и CRISPR/Cas [5]. Точность и эффективность внесения изменений значительно выросли, благодаря внедрению CRISPR/Cas технологий, хотя и другие редакторы генов также используются. Считается, что применение методов редактирования генов создает большой потенциал для получения сельскохозяйственных культур растений и животных, приспособленных к последствиям изменения климата.

ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА И ЭФФЕКТИВНОСТЬ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОГО ПРОИЗВОДСТВА

Негативные последствия изменения климата уже начали проявляться и, по прогнозам МГЭИК, будут усиливаться. В настоящее время урожайность сельскохозяйственных культур в регионах более низких широт начала снижаться, тогда как в регионах более высоких широт наблюдается рост урожайности [6]. Опустынивание, особенно в засушливых районах планеты, — один из основных негативных факторов. Районы, расположенные ближе к экватору (континенты Азии и Африки), будут наиболее уязвимы к снижению урожайности, при этом эти территории имеют наибольшую численность населения. В действительности, опустынивание усугубляется также и неустойчивым землепользованием и растущим демографическим давлением.

В глобальном масштабе, скорее всего, увеличится площадь, подверженная риску засоления. Изменение климата также будет способствовать уже идущей деградации земель с усилением засух (рисунок 1), наводнений, повышением уровня моря и более сильными тропическими штормами [1].

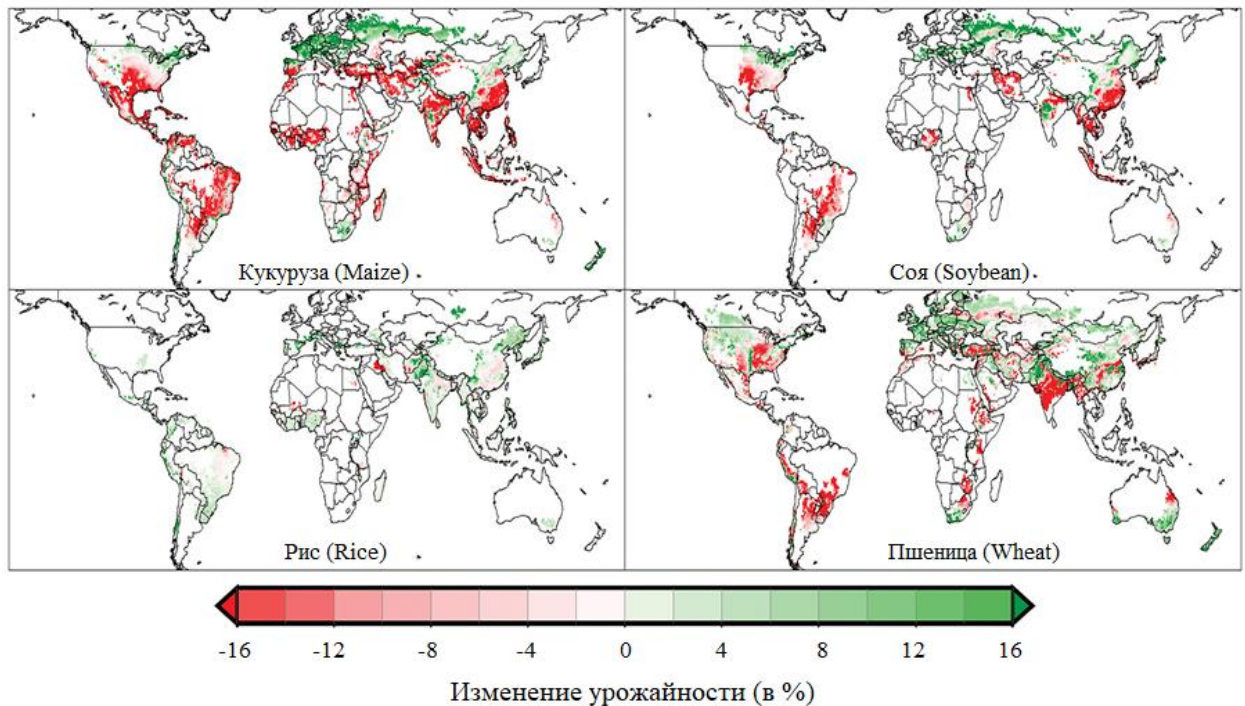


Рисунок 1. Оценка воздействия изменения климата на среднюю урожайность за период с 1981 по 2010 гг. Положительные значения (показаны зеленым) указывают на повышение урожайности, а отрицательные (показаны красным) указывают на снижение урожайности [6].

Влияние изменения климата на сельскохозяйственные культуры

Одним из основных парниковых газов, способствующих изменению климата, является углекислый газ (CO_2), который, в свою очередь, оказывает положительное влияние на рост растений из-за увеличения скорости фотосинтеза и ассимиляции углерода (эффект в физиологии растений, известный как подкормка двуокисью углерода) [7]. Вместе с тем, установлено, что одновременно питательные свойства продуктов снижаются, а ускорение роста нивелируется другими факторами окружающей среды.

Так, за последние 30 лет зафиксировано ослабление эффекта от CO₂, вероятно, из-за изменения концентрации питательных веществ и, прежде всего, снижения доступности воды [7]. Учитывая рост экстремальных температур и осадков в сочетании с расширением распространенности и спектра заболеваний организмов по всему миру, общее воздействие изменения климата на сельскохозяйственные культуры будет пагубным [6].

Влияние изменения климата на биоразнообразие и продовольственные системы

Помимо сельского хозяйства, последствия изменения климата для биоразнообразия не менее серьезны. Научный обзор (97 исследований) показал, что даже при умеренном повышении температуры на земном шаре биоразнообразие будет значительно сокращаться [3]. В сочетании с возрастающим спросом на сельскохозяйственную продукцию это приведет к обострению антагонистических отношений между сельскохозяйственными и природными ландшафтами. В целом, прямые и косвенные последствия изменения климата для продуктивности растений и животных в культивируемых системах будут крайне отрицательными.

ПРИМЕНЕНИЕ ГЕННОЙ ИНЖЕНЕРИИ В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ

В ответ на надвигающиеся климатические изменения уже опубликованы первые данные исследований по редактированию генов с целью повысить производительность сельского хозяйства. Следует отметить, что это научные эксперименты, которые находятся на этапе проверки результативности. В настоящий момент они не переведены в стадию коммерческого использования.

Контроль воздействия факторов абиотического стресса на сельскохозяйственные растения методами генной инженерии

Абиотический стресс подразумевает негативное влияние засухи, засоления почвы, наводнений и других природных факторов на культуры растений, и представляет собой одну из самых серьезных проблем сельского

хозяйства в условиях изменения климата (Таблица 1). Объектами исследований были выбраны распространенные и значимые для мировой продовольственной безопасности культуры, такие как рис, бананы, кукуруза.

Таблица 1. Методы редактирования генов для адаптации культур к абиотическому стрессу

Виды	Признак	Редактируемые гены	Метод	Год публикации
Бананы	Отставание в росте	Ma04g15900 Ma06g27710 Ma08g32850 Ma11g10500 Ma11g17210	CRISPR/Cas9	2019
Кукуруза	Засухоустойчивость	ARGOS8	CRISPR/Cas9	2016
Рис	Засухоустойчивость	EPFL9	CRISPR/Cas9, CRISPR/Cpf1	2017
	Раннее цветение	Hd2, Hd4, Hd5	CRISPR/Cas9	2017
	Устойчивость к засолению почв	OsRR22	CRISPR/Cas9	2019

Источник: [1].

Для эффективной агротехники **риса** критически важны достаточный полив, качество почвы (отсутствие засоления), достаточная освещенность, - именно эти параметры определили направления для создания устойчивых сортов методом редактирования генов:

- 1) метод CRISPR/Cas9; нокаут OsRR22 – гена, связанного с устойчивостью риса к засолению почвы. Полученные модифицированные сорта в условиях высокой засоленности (0,75% NaCl) незначительно (до 15%) отличались по росту и объему надземной части от диких сортов, растущих в благоприятном климате. А при оценке в условиях открытых посевов было отмечено, что по агрономической эффективности при наличии неблагоприятного природного фактора отредактированные сорта выигрывали у дикого типа [8].

2) метод CRISPR/Cas9; нокаут гена, регулирующего количество устьиц, через которые идет испарение воды в надземных частях растений. Было доказано, что сокращение количества устьиц имеет явный положительный эффект [9]. Линии риса с пониженной плотностью устьиц показали лучшую урожайность в условиях сильной засухи, поскольку справлялись с дефицитом воды более эффективно.

3) метод CRISPR/Cas9; гены Hd 2, 4 и 5, связанные с цветением. В результате генного редактирования был получен раннеспелый рис для выращивания в северных широтах. Цветение наступало значительно раньше, что имеет принципиальное значение в условиях короткого светового дня. Дополнительно, за счет сокращения жизненного цикла растения, уменьшается и потребность в воде. Сорты могут быть применены в условиях изменения климата в экваториальных регионах [1].

Одним из неблагоприятных абиотических факторов для культуры **бананов** является сильный ветер (тайфун, шторм), который уничтожает все плантации, попавшие в зону бедствия. Создание полукарликовых сортов, устойчивых к полеганию, позволяет эффективно выращивать бананы, как в будущем, так и сегодня, поскольку интенсивность подобных стихийных бедствий по всему миру нарастает (метод CRISPR/Cas9; нокаут генов биосинтеза гиббереллинов (фитогормоны контроля роста растения, прорастания семян, цветения)) [10].

Для повышения устойчивости к засухе у **кукурузы** понадобилось наоборот, усилить экспрессию определенных генов, то есть - «включить гены»: метод CRISPR/Cas9, ген ARGOS8 устойчивости к засухе. Был вставлен альтернативный промотор, что позволило повысить урожайность в условиях дефицита воды во время цветения [1].

Контроль заболеваемости сельскохозяйственных растений методами генной инженерии

Ожидается, что климатические изменения спровоцируют рост заболеваемости у растений: повышение температуры способствует размножению бактерий и вирусов, появятся новые переносчики, сопротивляемость патогенам упадет [1]. Несмотря на то, что в настоящее время открыто не так много генов, повышающих устойчивость к болезням, в этом направлении уже получены многообещающие результаты. Исследования проведены как по наиболее значимым болезням для конкретной сельскохозяйственной культуры, так и для получения множественной устойчивости одновременно к целому спектру патогенов [12] (Таблица 2).

Таблица 2. Редактирование генов для повышения устойчивости сельскохозяйственных растений к различным заболеваниям

Виды	Заболевания	Редактируемые гены	Метод	Год публикации
Бананы	Вирус банановой полосатости	eBSV	CRISPR/Cas9	2019
Ячмень	Общая устойчивость к заболеваниям	MORC1	CRISPR/Cas9	2018
Какао	Устойчивость к фитофторе	TcNPR3	CRISPR/Cas9	2018
Маниока	Болезнь коричневой полосатости маниоки	ncbp1/2	CRISPR/Cas9	2019
Хлопок	Вертициллез	Gh14-3-3d	CRISPR/Cas9	2018
Огурец	Вирусная устойчивость широкого спектра	eIF4e	CRISPR/Cas9	2016
Виноград	Мучнистая роса	VvMLO3	CRISPR/Cas9	2020
Грейпфрут	Цитрусовый рак	CsLOB1 промотоp; CsLOB	CRISPR/Cas9	2016, 2017
Картофель	Картофельный вирус Y	C-концевой участок колина	CRISPR/Cas9	2019
Рис	Устойчивость к бактериальному поражению	OsSWEET 14 промотоp; OsSWEET11 промотоp; OsSWEET13	CRISPR/Cas9	2013, 2015
	Устойчивость к ожогу листьев	OsERF922	CRISPR/Cas9	2016
	Мучнистая роса	TaEDR1	CRISPR/Cas9	2017
	Общая устойчивость к заболеваниям	bsr-k1	CRISPR/Cas9	2017, 2018
	Шаровидный вирус рисового тунгро	eIF4G	CRISPR/Cas9	2018

	Бактериальный ожог	SWEET11, 13,14 Промоторы	TALENs	2019
		SWEET11,13,14 Промоторы	CRISPR/Cas9	2019
		Os8N3	CRISPR/Cas9	2019
Томаты	Общая устойчивость к заболеваниям	SIDMR6	CRISPR/Cas9	2016
	Мучнистая роса	SIMLO1	CRISPR/Cas9	2017
	Вирус желтой курчавости листьев томата	Оболочечный протеин и репликаза TYCV	CRISPR/Cas9	2018
	Бактериальная пятнистость	SIJAZ2	CRISPR/Cas9	2018
Пшеница	Мучнистая роса	TaMLOs	TALENS, CRISPR/Cas9	2014

Источник: [1].

Множественная устойчивость культур к бактериальным и вирусным заболеваниям (рис, ячмень, томат)

Для борьбы с бактериальной пятнистостью и ожогом листьев у риса использовали метод CRISPR/Cas9, нокаут генов семейства OsSWEET (кодируют переносчики сахарозы, которые являются субстратом для болезнетворных агентов), нокаут гена Os8N3, нокаут гена OsERF922 (гена этиленового ответа, участвующий в устойчивости к ожогам). Отредактированные линии получили устойчивость ко многим возбудителям рода *Xanthomonas* (вызывают бактериальную пятнистость), а также показали выраженное снижение площади поражения при листовых ожогах [11]. Редактирование гена *bsr-k1* (ген иммунной системы риса) в полевых испытаниях показало повышение устойчивости модифицированных растений к различным формам ожогов листьев на 50% [1].

Аналогично, у ячменя методом CRISPR/Cas9 редактирование гена *MORC1* (ген устойчивости к заболеваниям) одновременно повысило устойчивость культуры к мучнистой росе и другим грибковым поражениям [1]. Модификация одного гена у томата обеспечила устойчивость к широкому спектру патогенов. Получены линии томатов, устойчивые к *Phytophthora syringae*, *Phytophthora capsici* и *Xanthomonas spp.*, что проявилось в более

легком течении заболеваний и в сниженном количестве титров патогенов у растений [1].

Борьба с вирусом коричневой полосы маниоки

Растения маниоки *Mánihot spp.* (семейство Молочайные) были отредактированы для борьбы с вирусом коричневой полосатости, который снижает урожайность на 70%. Изоформы гена eIF4E в геноме маниоки необходимы вирусам *Potyviridae* для заражения. Одновременное воздействие на два гена eIF4E повышало устойчивость растений: тяжесть заболевания корней и титр вируса оказались резко снижены в отредактированных линиях (метод CRISPR/Cas9) [13].

Генная устойчивость огурца к вирусам

В культуре огурца методом CRISPR/Cas9 произвели делеции в гене eIF4e для подавления вирусных инфекций. Линии с гомозиготными мутациями были устойчивы сразу к нескольким инфекциям - вирусу пожелтения огурца, вирусу желтой мозаики кабачков и к вирусу кольцевой пятнистости папайи-W, о чем свидетельствовало уменьшение симптомов и титров вирусов [1].

Борьба с мучнистой росой пшеницы

Ожидается, что мучнистая роса пшеницы станет более опасной для озимой пшеницы в Китае в связи с изменением климата. Чтобы предотвратить эту угрозу китайские ученые воспользовались генной инженерией. Они использовали редакторы TALEN и CRISPR/Cas9 и изменили ген устойчивости к плесени в геноме пшеницы. В результате в модифицированных линиях процент жизнеспособных возбудителей мучнистой росы составил 0% по сравнению с почти 20% в диком типе. Редактирование еще одного гена EDR1 также привело к уменьшению грибковых структур мучнистой росы у пшеницы [1].

Борьба с мучнистой росой у томатов и винограда

У томата ген устойчивости к мучнистой росе был отредактирован также с помощью CRISPR/Cas9. В результате были получены устойчивые элитные сорта, у которых после заражения повышалось накопление перекиси водорода, останавливавшее действие вируса. Аналогичные результаты были получены у винограда: наблюдалось снижение спорообразования мучнистой росы в редактируемой линии примерно в 2 раза [14]. Примечательно, что редактирование гомологичных генов у других видов сельскохозяйственных культур также приводило к устойчивости к мучнистой росе, что доказывает эффективность генной инженерии среди отдаленно родственных видов.

Повышение общей устойчивости томатов к заболеваниям

Вмешательство в генный аппарат томата позволило повысить устойчивость к бактериальной пятнистости и вирусной желтой курчавости листьев томата. Редактирование гена JAZ2 (метод CRISPR/Cas9) снизило заражение грамтрицательной бактерией *Pseudomonas syringae* pv. (возбудитель бактериальной пятнистости) за счет уменьшения открытия устьиц, вызываемого патогеном. Отредактированные растения сохраняли достоверно сниженные уровни возбудителя по сравнению с диким типом. Также, были получены модифицированные томаты, не подверженные вирусу желтой курчавости листьев. Примечательно, что данный признак длительно наследовался растениями многих последующих поколений [1].

Устойчивость бананов к вирусу полосатости

У бананов вирус полосатости (BSV) представляет собой серьезную проблему для селекции и распространения сортов (*Musa spp.*) в различных частях мира. Вирус интегрируется в ген банана и остается в латентном состоянии до тех пор, пока растения не попадут под воздействие стрессового фактора, например засухи. Многие сельскохозяйственные виды, такие как банан райский, поражены этим вирусом, а использование вида бананов *Musa balbisiana* для селекции ограничено именно в результате присутствия латентного вируса. Нокаут эндогенного вируса привел к появлению линий, в

которых 75% отредактированных растений оставались бессимптомными после воздействия водного стресса. Считается, что это первое исследование, показавшее эффективность воздействия на уже встроенный в геном растения вирус, и предлагающее перспективный механизм решения проблемы в выращивании и селекции бананов [15].

Повышение устойчивости культуры какао

У какао получено повышение устойчивости к *Phytophthora tropicalis* методом выключения генов. Растения, у которых проводили редактирование гена TcNPR3 (метод CRISPR/Cas9), гораздо меньше поражались фитофторой. Эта работа представляет собой первое применение генной инженерии какао и открывает путь для создания стабильно наследуемых отредактированных линий [1].

Устойчивость грейпфрута к язве цитрусовых

Язва (рак) цитрусовых — опасное заболевание большинства цитрусовых, коммерческие сорта которых остаются восприимчивыми к данной инфекции. Возбудителем является граммотрицательная бактерия *Xanthomonas citri subsp. citri*, которая способна увеличивать экспрессию гена CsLOB1, вызывая тем самым язвенные поражения. Методом CRISPR/Cas9 были отредактированы сайты связывания регуляторной и кодирующей области гена, что оказалось эффективным и привело к созданию устойчивых линий грейпфрута с выраженным снижением симптомов заболевания [1].

Повышение устойчивости картофеля к вирусам и абиотическому стрессу

Редактирование гена, кодирующего ядерный белок койлин у картофеля (метод CRISPR/Cas9) повысило устойчивость растений к картофельному вирусу Y. Койлин является основным структурным компонентом субъядерных телец Кахала, участвующих во взаимодействиях вирусов в растительных клетках. Его модификация значительно повысила сопротивляемость картофеля к Y-вирусу, полученные линии также показали хорошую устойчивость к засолению почвы и засухе [16].

Вертициллез хлопчатника или «рак хлопка» — это тяжелое заболевание хлопчатника, вызываемое *Verticillium dahliae* с малым количеством резистентной к вирусу зародышевой плазмы в диких популяциях. Были выявлены белки 14-3-3 с и d, которые вырабатываются при заражении и лежат в основе симптомов заболевания. При одновременном выключении генов, кодирующих эти два белка, получены растения хлопчатника, более устойчивые к вертициллезу (уменьшение симптомов и снижение присутствия патогена) [1].

Повышение урожайности сельскохозяйственных растений

Адаптация на основе экосистем поможет сохранить биоразнообразие, улучшить показатели здоровья, укрепить продовольственную безопасность, обеспечить экономические выгоды. Такие стратегии включают защиту, восстановление и устойчивое управление экосистемами, а также устойчивые методы ведения сельского хозяйства (например, интеграция деревьев в сельскохозяйственные угодья, увеличение разнообразия сельскохозяйственных культур), все они, – сегодня могут быть реализованы при относительно низких затратах.

Глобальное изменение климата будет и дальше приводить к значительному снижению урожайности сельскохозяйственных культур и животноводства. В некоторых широтах урожайность может повыситься, но в основном изменение климата приведет к ее снижению [1]. В сочетании с ростом численности населения потребуется расширение сельскохозяйственных земель, что создаст серьезную угрозу биоразнообразию и экологии территорий несельскохозяйственного назначения. Увеличение урожайности может смягчить пагубные последствия расширения сельского хозяйства, а генная инженерия может стать потенциальным инструментом для достижения этой цели (Таблица 3).

Таблица 3. Методы редактирования генов культур растений для рационального землепользования.

Виды	Признак	Редактируемые гены	Метод	Год публикации
Маниока	Урожайность	Восковидность	CRISPR/Cas9	2020
Томаты	Урожайность	SlCLV3, -S, -SP;	CRISPR/Cas9	2017
	Урожайность; накопление ликопина	SP, мультицветковость, споры, полосатость, вес плода 2.2, бета-циклаза ликопина	CRISPR/Cas9	2018
Кустарниковая вишня	Высокопитательная культура, модифицированная для улучшения агрономических свойств	Ppr -AGO7, -SP, -SP5g	CRISPR/Cas9	2018
Рис	Урожайность	DEP1, Gn1A	CRISPR/Cas9	2018
		PYL 1,4,6	CRISPR/Cas9	2018
		OsGs3, OsGW2, OsGn1A	CRISPR/Cas9	2019
Пшеница	Урожайность	GW2, LPX-1, MLO	CRISPR/Cas9	2018

Источник: [1].

Повышение урожайности риса

У культуры риса воздействие на различные комбинации генов позволило получить линии с повышенной урожайностью на 11–68% [17]. DEP1 и Gn1a – гены, связанные с продуктивностью, их модификации, полученные с помощью CRISPR/Cas9, дали значительно более высокие урожаи по сравнению с дикими типами. В другом случае одновременный нокаут трех связанных генов урожайности, GS3, GW2 и Gn1a, которые, как было установлено, уменьшают размер, ширину и количество зерен, соответственно, увеличил урожайность у трех разных сортов риса. Прирост составил до 68% для одного сорта. Таким образом, множественные выключения генов могут способствовать повышению урожайности [17].

Мутации, индуцированные CRISPR/Cas9 в генах PYL класса I, также повышают продуктивность. Это гены, которые кодируют рецепторы абсцизовой кислоты – фитогормона, необходимого для покоя семян и реакции на засуху. Одновременные мутации этих генов привели к тому, что

растения риса стали более урожайными: устьица гораздо меньше реагировали на добавление абсцизовой кислоты, сохраняя большую апертуру раскрытия, несмотря на присутствие сигнала о засухе. Таким образом, мутантные растения быстрее теряли воду. Также они имели более крупные метелки, больше побегов и в целом показывали рост урожайности при тестировании в полевых условиях. Это решение подходит для риса, выращиваемого на рисовых полях, но будет неэффективно в условиях ограниченного количества воды. Тройное выключение PYL 1,4,6 обеспечило рост урожайности на 30% в условиях хорошего полива.

Повышение урожайности кукурузы восковидной

У кукурузы использовали технологию CRISPR/Cas9 для создания сортов с высоким содержанием амилопектина (составляющая крахмала) из элитных сортов путем исключения воскового гена. Отредактированные сорта давали почти на 350 кг больше с гектара по сравнению с сортами с высоким содержанием амилопектина, полученными путем традиционной селекции. Отмечено, что на выведение растений было потрачено меньше времени, что подчеркивает эффективность редактирования генов по сравнению с традиционной селекцией для решения конкретных задач [18].

Изменение строения и окультурирование томатов для повышения урожайности

Получение линий томатов с использованием метода CRISPR/Cas9 позволило увеличить размер плодов и изменить морфологию растений, для лучшего соответствия городским условиям. Редактирование гена регуляции ствольных клеток цветка и гена строения соцветия, а также гена общего строения, увеличило размер плодов, изменило строение цветка и морфологию растения. Это исследование также обеспечило крупный прорыв в использовании цис-регуляторных элементов редактирования генов для улучшения сельскохозяйственных культур. Были предприняты усилия по увеличению урожайности, а также других агрономических свойств томатов с

использованием CRISPR/Cas9 для окультуривания дикого сорта томатов. Идентифицировав и отредактировав шесть генов, связанных с ключевыми селекционными признаками, исследователи смогли окультурить дикого родственника томата, увеличив размер плода в 3 раза, количество плодов в 10 раз. Помимо урожайности повысилась и устойчивость сорта к абиотическому стрессу и болезням. Полученные результаты заложили основу для одомашнивания диких культур с помощью редактирования генов в будущем [1].

Повышение качества питания при помощи методов генной инженерии

По состоянию на 2020 г. 690 миллионов человек во всем мире страдали от недостаточного питания или недостаточного потребления калорий [19]. Эта тенденция может продолжиться, поскольку изменение климата приводит к дефициту урожая и усиливает действие вредителей. Однако гораздо более распространенным является питание с дефицитом микроэлементов, от которого по состоянию на 2014 год страдает около 2 миллиардов человек [19].

Изменение климата, по прогнозам, внесет свой вклад в данную проблему. Длительные засухи, которые, по прогнозам, будут только усиливаться, уменьшают усвоение корнями водорастворимых питательных веществ, таких как нитраты, сульфаты, кальций, магний и кремний. Кроме того, по мере увеличения нерегулярности осадков ожидается, что из почвы будет вымываться больше нитратов [1].

Повышенный уровень CO₂ также отрицательно скажется на питательных качествах многих сельскохозяйственных культур [20]. Было обнаружено, что пшеница, выращенная при прогнозируемых уровнях CO₂ середины-конца XXI века, имеет пониженное содержание белка, цинка и железа [1]. Аналогичное снижение питательных веществ наблюдалось в рисе, бобовых и некоторых овощах [20]. Моделирование показало, что изменение климата грозит высоким риском исчезновения многим фруктовым и

овощным культурам. Кроме того, сокращение потребления фруктов и овощей, вызванное ограниченным доступом, может удвоить летальность, вызванную недостаточностью питания, к 2050 году [1]. Прогнозы показывают, что при нынешних темпах выбросов CO₂ 1,9% мирового населения будет испытывать дефицит цинка, 1,3% – дефицит белка, а 57% детей и женщин детородного возраста будут жить в регионах с высоким риском дефицита железа к 2050 году [1].

Считается, что редактирование генов, помимо повышения урожайности, может улучшить питательные характеристики сельскохозяйственных культур. Исследования, проведенные на растениях и домашнем скоте, показали, что генная инженерия может увеличить количество пищевых метаболитов, снизить содержание антинутриентов и изменить макронутриенты таким образом, чтобы это было полезно для здоровья человека (Таблица 4).

Таблица 4. Методы редактирования генов культур растений для повышения питательной ценности.

Виды	Признак	Редактируемые гены	Метод	Год публикации
Бананы	Повышенный бета-каротин	LCYε	CRISPR/Cas9	2020
Рапс	Повышенное содержание олеиновой кислоты	FAD2	CRISPR/Cas9	2018
Рыжик посевной	Снижение содержания линолевой кислоты и линоленовой кислоты	FAD2	CRISPR/Cas9	2017, 2017
Маниока	Пониженное содержание крахмала	PTST1, GBSS	CRISPR/Cas9	2018
Кукуруза	Снижение уровня фитатов	IPK1	ZFN	2009
	Сниженное содержание фитиновой кислоты	ZmPDS, ZmIPK1, ZmIPK, ZmMRP4	TALENs, CRISPR/Cas9	2014
Арахис	Повышенное содержание олеиновой кислоты	FAD2	TALENs	2018
Картофель	С пониженным содержанием крахмала	GBSS	CRISPR/Cas9	2017

Рис	Увеличение амилозы	SBEI, SBEI б	CRISPR/Cas9	2017
	Предотвращение поглощения кадмия	OsNramp5	CRISPR/Cas9	2017
	Увеличение каротиноидов	GR-1 & GR-2 кассеты биосинтеза каротиноидов, встроенные в GSH	CRISPR/Cas9	2020
Сорго	Уменьшенное количество кафиринов	Гены K1C	CRISPR/Cas9	2018
Соевые бобы	Измененный уровень масла	FAD2-1A, FAD2-1B, FAD3A	TALENs	2016
Клубника	Измененное содержание сахара	FvebZIPs1.1	CRISPR/Cas9	2020
Томаты	Повышенный уровень антоцианов	ANT1, PSY1	TALENs; CRISPR/Cas9	2015
Пшеница	Пшеница с низким содержанием глютена для снижения аллергенности	Альфа-глиадин, локус Gli-2	CRISPR/Cas9	2018

Источник: [1].

Увеличение полезных метаболитов

Цветовые пигменты сельскохозяйственных растений, такие как антоцианы, ликопин (каротиноидный пигмент), каротиноиды, известны высоким содержанием витаминов-антиоксидантов, необходимых для улучшения пищеварения и борьбы с болезнями. Антоцианы помогают уменьшить воспаление и предотвратить окислительное повреждение клеток, а бета-каротин (предшественник витамина А) необходим для зрения и других иммунных функций. В рисе редактирование методом CRISPR/Cas9 способствовало внедрению генов биосинтеза каротиноидов в определенный участок генома для увеличения накопления каротиноидов, что явилось шагом на пути к созданию «золотого риса». Эти обогащенные линии могут быть использованы беднейшим населением в развивающихся странах, в рационе которых преобладает рис (например, Бангладеш, и, в целом, Юго-Восток Азии). Аналогичным образом, исследовали увеличение количества проантоцианидинов и антоцианов в рисе [22] и других видах. В томатах

редактирование использовали для воздействия на ряд генов, в результате чего помидоры приобретали желтый, розовый и фиолетовый цвет, соответственно. Вставка регуляторной части гена с помощью CRISPR/Cas9 привела к накоплению антоцианов, проявляющемуся в интенсивном фиолетовом цвете плода. Ген фитоенсиназы и другие гены биосинтеза каротиноидов также стали объектами редактирования генома (значительно увеличилось содержание ликопина в томатах). Кроме того, в результате окультуривания диких томатов с помощью генной инженерии были получены растения с повышенным на 500% накоплением ликопина. Резкому повышению уровня бета-каротина в бананах способствовало выключение генов. Данный вариант имеет большой потенциал для привлечения потребителей с одновременным расширением потребления полезных для здоровья пигментов [1].

Чаще всего генные технологии применяют к сельскохозяйственным культурам. Однако большой потенциал заключается в улучшении фруктов и овощей, имеющих региональное значение. Например, одомашнивания и улучшения новых «суперпродуктов» от менее известных родственников томатов из рода физалис, таких как золотарник и земляника. Многие из этих видов богаты минералами, макро- и микроэлементами, а также биологически активными соединениями, такими как антиоксиданты, витаминами А, В и С, и уже давно используются в качестве народных средств от болезней. Первые результаты показывают, что CRISPR/Cas9-опосредованные мутации известных генов, определяющих агрономические характеристики, могут улучшить выращивание питательных ягод, таких как земляника, что повышает их экономическую выгоду для коммерческого производства [1].

Другим примером является ген десатуразы жирных кислот 2 (FAD2) (фермент, превращающий насыщенные жирные кислоты в ненасыщенные), который определяет уровни мононенасыщенных жиров в большинстве масличных культур. Инструменты редактирования генов использовались для

того, чтобы вызвать мутации в этом гене и изменить их экспрессию. В масличной культуре *Camelina sativa* после редактирования увеличился общий состав олеинового масла (олеиновая высшая жирная кислота – мононенасыщенная) в семенах более чем на 50%, и одновременно снизился уровень линолевой и линоленовой кислот. Аналогичным образом, содержание олеиновой кислоты было улучшено в культуре рапса *Brassica napus*. Считается, что изменения в составе масла семян полезны с точки зрения питания и продлевают срок годности масляных экстрактов [1]. При помощи технологии редактирования TALEN у соевых бобов создали линии с высоким содержанием олеиновой и низким содержанием линоленовой кислоты. Маслу, полученному из модифицированных сортов, может не потребоваться гидрогенизация, в результате которой образуются вредные для здоровья трансжиры. Соевые бобы HOLL (ХОЛЛ) разрабатываются компанией Calyxt Inc. (Каликст Инкорпорейшн). Аналогично предпринимаются попытки с помощью TALEN-опосредованного мутагенеза гена FAD2 увеличить содержание олеиновой кислоты в арахисе [1].

Модификация макроэлементов

Помимо увеличения уровня полезных метаболитов, редактирование генов сделало возможным улучшить и количество макронутриентов. У риса нокаут гена, связанного с биосинтезом амилопектина (разветвленная составляющая крахмала), снижает уровень амилопектина в пользу амилозы (составляющая крахмала) в эндосперме зерна. У других продовольственных культур, таких как маниока, было снижено содержание крахмала путем редактирования двух генов, участвующих в биосинтезе амилозы. Нокаут гена в картофеле с помощью CRISPR/Cas9 также привел к изменению содержания крахмала. В клубнике редактирование генов использовалось для изменения содержания сахара. Как было продемонстрировано во всех этих работах, редактирование генов использовалось для фундаментального изменения состава макронутриентов для улучшения питания [1].

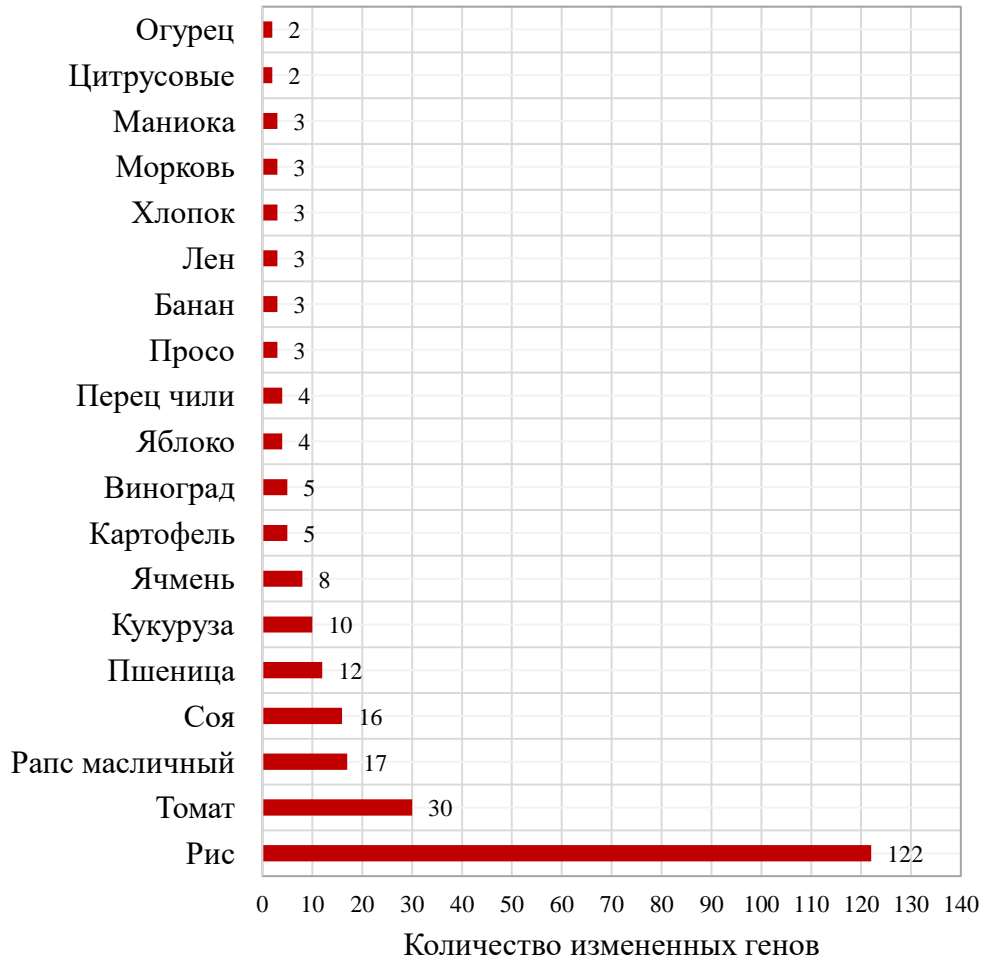


Рисунок 2. Количество генов, модифицированных с помощью системы CRISPR/Cas для повышения урожайности. Данные приведены за период с 2016 по 2020 гг. [23].

ОГРАНИЧЕНИЯ И ВОЗМОЖНОСТИ ГЕН-РЕДАКТИРОВАНИЯ В РАСТЕНИЕВОДСТВЕ

Редактирование генов успешно применяется у растений (рисунок 2) и животных в исследовательских целях для устранения последствий изменения климата (таблицы 1–4). Однако эффективность генной инженерии на сегодня имеет ряд ограничений. Активно применяются в исследовательских целях данные технологии лишь в ограниченном числе стран (рисунок 3).

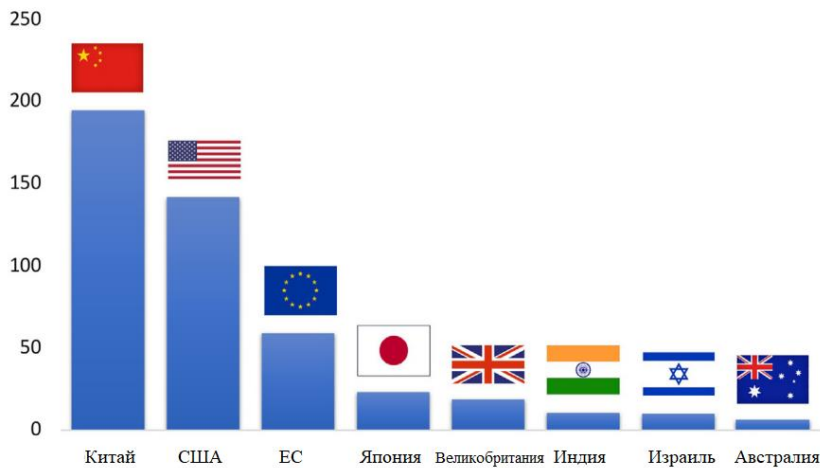


Рисунок 3. Распределение применения технологии геномного редактирования по странам в исследовательских целях в период 1996-2021 годах [24].

Одним из наиболее существенных – является узкий охват применения без использования внутри-, цис- и трансгенных технологий (внутригенный: организм, сконструированный таким образом, чтобы содержать только природные генетические элементы в новой комбинации; цисгенный: организм, сконструированный таким образом, чтобы содержать генетический материал, полученный от сексуально совместимого вида; трансгенный: организм, сконструированный таким образом, чтобы содержать генетический материал от организма, несовместимого с ним половым путем). В большинстве описанных примеров исследователи индуцируют мутации генов, выключение или изменение которых положительно влияет на признак. Однако чаще всего мутация, приводящая к потере функции, снижает работоспособность организма. Таким образом, стремление получить улучшенные растения исключительно за счет мутаций с потерей функции существенно ограничивает диапазон получаемых результатов. Редактирование генов в сочетании с внутри-, цис- и трансгенными подходами может изменить результаты селекции. Например, CRISPR/Cas9 использовался для точной вставки промотора, присутствующего в геноме кукурузы, непосредственно перед геном, который повышает устойчивость к

засухе. Эта новая рекомбинация генетических элементов посредством CRISPR/Cas9 улучшила устойчивость к засухе. Внутригенные, цисгенные и трансгенные растения доказали свою эффективность в исследованиях по улучшению продуктивности в различных средах и условиях.

Возможности решения проблемы изменения климата с помощью редактирования генов продолжают расширяться по мере появления новых методик. Так, например, разрабатываются альтернативы традиционному белку Cas9 для редактирования. Многообещающими кандидатами в этом отношении являются базовые редакторы с точной модификацией нуклеотидов – это модификаторы эпигенома, которые изменяют ДНК и связанные с ней уровни экспрессии, а также выполняют первичное редактирование для точной вставки коротких фрагментов ДНК (эпигеномом называется множество молекулярных меток, регулирующих активность генов, но не изменяющих первичную структуру ДНК) [21]. Кроме того, появляются новые методы, позволяющие повысить скорость гомологичной рекомбинации, которая в настоящее время является основным ограничением у растений.

Аналогичным образом, при регенерации растений культура тканей ограничивает разнообразие видов и эффективность. Чтобы обеспечить широкий спектр решений в этой области, необходимо разработать культуры тканей для более широкого набора видов. В настоящее время разрабатываются генетические инструменты для повышения трансформируемости неподатливых сортов и видов, которые, по мнению ученых, являются перспективными для применения в растениеводстве.

Обсуждение ограничений геной инженерии, не относящихся к собственно техническому процессу, очень актуально. Принятие потребителями, политические соображения и экономическая осуществимость, – все это будет влиять на конечный успех применения генных технологий.

ВЫВОДЫ

1. Получены растения методами ген-редактирования, обладающие устойчивостью к абиотическому стрессу (солености среды, засухе, температурному режиму), к различным патогенам бактериальной и вирусной природы, с измененными питательными свойствами в ответ на изменение внешних условий среды.
2. Наибольшим изменениям подверглись рис, томат, рапс, соя, пшеница, кукуруза, ячмень. Основным методом ген-редактирования служила технология CRISPR/Cas9.
3. Данные технологии активно применяются в исследовательских целях лишь в ограниченном числе стран: Китае, США, ЕС, Японии, Великобритании, Индии, Израиле, Австралии.
4. Технологии геномного редактирования имеют ряд ограничений и рисков, и на сегодняшний день не имеют коммерческого применения.
5. 20 марта 2023 года был опубликован заключительный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК), шестой оценочный доклад (AR6), в котором были сделаны 10 ключевых выводов и приведены 10 ключевых решений для смягчения последствий изменения климата, среди которых часть выводов касается совершенствования сельского хозяйства, сохранения биоразнообразия и обеспечения продовольственной безопасности.

Список источников

1. Nicholas G. Karavolias, Wilson Horner, Modesta N. Abugu, Sarah N. Evanega. (2021). Application of Gene Editing for Climate Change in Agriculture. *Frontiers*, Vol. 5, <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.685801>
2. IPCC (2018). "Summary for policymakers," in *Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5°C Above Pre-industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways*, in the

Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty, eds V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P. R. Shukla, et al. (Geneva: World Meteorological Organization), 32.

3. Nunez, S., Arets, E., Alkemade, R., Verwer, C., and Leemans, R. (2019). Assessing the impacts of climate change on biodiversity: is below 2 °C enough? *Clim. Change* 154, 351–365. doi: 10.1007/s10584-019-02420-x

4. Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science* 348, 571–573. doi: 10.1126/science.aaa4984

5. Khalil, A. M. (2020). The genome editing revolution: review. *J. Genet. Eng. Biotechnol.* 18:68. doi: 10.1186/s43141-020-00078-y

6. Iizumi, T., Shiogama, H., Imada, Y., Hanasaki, N., Takikawa, H., and Nishimori, M. (2018). Crop production losses associated with anthropogenic climate change for 1981–2010 compared with preindustrial levels. *Int. J. Climatol.* 38, 5405–5417. doi: 10.1002/joc.5818

7. Wang, S., Zhang, Y., Ju, W., Chen, J. M., Ciais, P., Cescatti, A., et al. (2020). Recent global decline of CO₂ fertilization effects on vegetation photosynthesis. *Science* 370, 1295–1300. doi: 10.1126/science.abb7772

8. Zhang, Y., Wang, Y., Yulin, B., Tang, B., Wang, M., Zhang, C., et al. (2019). CRISPR/Cas9-mediated sheep MSTN gene knockout and promote SSMSCs differentiation. *J. Cell. Biochem.* 120, 1794–1806. doi: 10.1002/jcb.27474

9. Caine, R. S., Yin, X., Sloan, J., Harrison, E. L., Mohammed, U., Fulton, T., et al. (2019). Rice with reduced stomatal density conserves water and has improved drought tolerance under future climate conditions. *New Phytol.* 221, 371–384. doi: 10.1111/nph.15344

10. Khush, G. S. (1999). Green revolution: preparing for the 21st century. *Genome* 42, 646–655. doi: 10.1139/g99-044

11. Oliva, R., Ji, C., Atienza-Grande, G., Huguet-Tapia, J. C., Perez-Quintero, A., Li, T., et al. (2019). Broad-spectrum resistance to bacterial blight in rice using genome editing. *Nat. Biotechnol.* 37, 1344–1350. doi: 10.1038/s41587-019-0267-z
12. Xu, Z., Xu, X., Gong, Q., Li, Z., Li, Y., Wang, S., et al. (2019). Engineering broad-spectrum bacterial blight resistance by simultaneously disrupting variable TALE-binding elements of multiple susceptibility genes in rice. *Mol. Plant* 12, 1434–1446. doi: 10.1016/j.molp.2019.08.006
13. Gomez, M. A., Lin, Z. D., Moll, T., Chauhan, R. D., Hayden, L., Renninger, K., et al. (2019). Simultaneous CRISPR/Cas9-mediated editing of cassava EIF4E isoforms NCBP-1 and NCBP-2 reduces cassava brown streak disease symptom severity and incidence. *Plant Biotechnol. J.* 17, 421–434. doi: 10.1111/pbi.12987
14. Wan, D.-Y., Guo, Y., Cheng, Y., Hu, Y., Xiao, S., Wang, Y., et al. (2020). CRISPR/Cas9-mediated mutagenesis of VvMLO3 results in enhanced resistance to powdery mildew in grapevine (*Vitis Vinifera*). *Hortic. Res.* 7, 1–14. doi: 10.1038/s41438-020-0339-8
15. Tripathi, L., Ntui, V. O., and Tripathi, J. N. (2019). Application of genetic modification and genome editing for developing climate-smart banana. *Food Energy Secur.* 8:e00168. doi: 10.1002/fes3.168
16. Makhotenko, A. V., Khromov, A. V., Snigir, E. A., Makarova, S. S., Makarov, V. V., Suprunova, T. P., et al. (2019). Functional analysis of coilin in virus resistance and stress tolerance of potato solanum tuberosum using CRISPR-Cas9 editing. *Dokl. Biochem. Biophys.* 484, 88–91. doi: 10.1134/S1607672919010241
17. Zhou, J., Xin, X., He, Y., Chen, H., Li, Q., Tang, X., et al. (2019). Multiplex QTL Editing of grain-related genes improves yield in elite rice varieties. *Plant Cell Rep.* 38, 475–485. doi: 10.1007/s00299-018-2340-3
18. Gao, H., Gadlage, M. J., Lafitte, H. R., Lenderts, B., Yang, M., Schroder, M., et al. (2020). Superior field performance of waxy corn engineered using CRISPR–Cas9. *Nat. Biotechnol.* 38, 579–581. doi: 10.1038/s41587-020-0444-0

19. Von Grebmer, K., Bernstein, J., Wiemers, M., Acheampong, K., Hanano, A., Higgins, B., et al. (2020). 2020 Global Hunger Index: One Decade to Zero Hunger - Linking Health and Sustainable Food Systems (Washington, DC), 80.
20. Soares, J. C., Santos, C. S., Carvalho, S. M. P., Pintado, M. M., and Vasconcelos, M. W. (2019). Preserving the nutritional quality of crop plants under a changing climate: importance and strategies. *Plant Soil* 443, 1–26. doi: 10.1007/s11104-019-04229-0
21. Lin, Q., Zong, Y., Xue, C., Wang, S., Jin, S., Zhu, Z., et al. (2020). Prime genome editing in rice and wheat. *Nat. Biotechnol.* 38, 582–585. doi: 10.1038/s41587-020-0455-x
22. Zafar, K., Sedeek, K. E. M., Rao, G. S., Khan, M. Z., Amin, I., Kamel, R., et al. (2020). Genome editing technologies for rice improvement: progress, prospects, and safety concerns. *Front. Genome Ed.* 2:5. doi: 10.3389/fgeed.2020.00005
23. Liu Q, Yang F, Zhang J, Liu H, Rahman S, Islam S, Ma W, She M. Application of CRISPR/Cas9 in Crop Quality Improvement. *Int J Mol Sci.* 2021 Apr 19;22(8):4206. doi: 10.3390/ijms22084206.
24. Dima O, Heyvaert Y, Inzé D. Interactive database of genome editing applications in crops and future policy making in the European Union. *Trends Plant Sci.* 2022 Aug;27(8):746-748. doi: 10.1016/j.tplants.2022.05.002.
25. www.ipcc.ch (2023) Sixth Assessment Report (accessed November 2023)

Для цитирования: Жиганова Л.П. Применение генной инженерии для решения проблемы изменения климата в растениеводстве // Московский экономический журнал. 2023. № 11. URL: <https://qje.su/selskohozyajstvennye-nauki/moskovskij-ekonomicheskij-zhurnal-11-2023-43/>

© Жиганова Л.П., 2023. *Московский экономический журнал*, 2023, № 11.