

УДК 575.1

ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ГОРИЗОНТАЛЬНОМ ПЕРЕНОСЕ ГЕНОВ НА РУБЕЖЕ XX И XXI ВЕКОВ

© 2025 г. И. Ю. Щит¹, А. В. Кузнецов^{2, 3, *}

¹Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии, Московская область, Серпухов, пос. Оболенск, 142279 Россия

²Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук, Севастополь, 299011 Россия

³Севастопольский государственный университет, Севастополь, 299053 Россия

*e-mail: kuznet61@gmail.com

Поступила в редакцию 27.12.2024 г.

После доработки 29.01.2025 г.

Принята к публикации 04.02.2025 г.

Горизонтальный перенос генов (HGT) является ключевым процессом в эволюции прокариотических, так и, возможно, эукариотических организмов, который разрешает обмен генетическим материалом между различными видами и группами организмов, минуя традиционные пути наследования. В результате исследований на рубеже XX и XXI вв. появились данные, подтверждающие, что HGT не только влияет на диверсификацию и адаптацию прокариот, но и играет определенную роль в эволюции сложных эукариотических форм жизни. В данном миниобзоре рассматриваются различные механизмы HGT, такие как трансформация, трансдукция и конъюгация среди прокариот, а также специфические примеры HGT у эукариот. Обсуждаются новые методы обнаружения HGT, включая молекулярные подходы, основанные на секвенировании геномов и анализе их эволюционной истории. При этом акцентируется внимание на структуре сети HGT и роли микроорганизмов-хабов в этом процессе. Обозначены потенциальные применения HGT в биотехнологии и важные вопросы, касающиеся потенциальных рисков для здоровья человека. Эта работа подчеркивает необходимость дальнейшего изучения механизма HGT и его влияния на геномную эволюцию, включая возможности и ограничения, которые он создает для адаптации организмов к изменениям окружающей среды.

Ключевые слова: вертикальный (VGT), горизонтальный (HGT) или латеральный (LGT) переносы генов, прокариоты, эукариоты, молекулярная эволюция, сети HGT, адаптация.

DOI: 10.31857/S0016675825060033 EDN: SWXEWL

Горизонтальный перенос генов (Horizontal Gene Transfer, HGT) – это процесс, при котором генетический материал перемещается между организмами, минуя стандартные пути наследования. Считается, что HGT – распространенное явление у прокариот и может происходить в результате различных процессов, таких как конъюгация и перенос плазмид, трансформация свободной ДНК, а также трансдукция ДНК бактериофагами [1]. Предполагается, что HGT может иметь значительное влияние на эволюцию организмов, поскольку он способствует расширению генетического разнообразия, рекомбинации генов и поставляет генетический материал для адаптации к новым средам обитания [2]. С другой стороны, HGT может быть ограничен определенными биологическими барьерами, такими как различия в системах рекомбинации и в специфических механизмах экспрессии

генов у доноров и реципиентов [3]. Помимо того, что HGT широко распространен среди прокариот, вероятно, он также имеет место у эукариот, хотя и в меньшей степени. В целом HGT может играть важную роль в эволюции и разнообразии органической материи на нашей планете.

В настоящем обзоре мы вкратце рассматриваем взгляды конца XX в. относительно горизонтального переноса генов, а также новые методы и появляющиеся данные, ведущие к сдвигу в эволюционной парадигме XXI в. Для этого первоначально обращаемся к проблеме происхождения вирусов, архей, прокариот и эукариот, затем даем основные определения, вспоминаем историю, рассматриваем примеры этого явления у архей, прокариот и эукариот, приводим методы выявления HGT между разными таксонами, а также освещаем феномен опосредованного сперматозоидами переноса

чужеродных генов и заканчиваем возможностями и ограничениями HGT в связи с адаптацией и эволюцией.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИРУСОВ, АРХЕЙ, ПРОКАРИОТ И ЭУКАРИОТ

Эволюционная история вирусов представляет собой темное пятно для вирусологов и клеточных биологов. Из-за огромного разнообразия вирусов биологи не могут прийти к соглашению, как классифицировать эти организмы и как соотносить их с традиционным древом жизни [4]. Возможно, вирусы возникли из мира РНК и рибозимов и являются предшественниками жизни в том виде, в котором мы ее знаем, о чем свидетельствует единство генетического кода для всей биоты на планете Земля. С другой стороны, вирусы могли быть свободно живущими организмами, которые впоследствии стали паразитами. Возможно, что вирусы представляют собой генетические элементы, получившие способность перемещаться между клетками. Открытие ДНК-содержащих вирусов и исследования полноразмерных геномов указывают на то, что вирусы участвовали в формировании ядер эукариотических клеток, т.е. вирусы могут быть предками современных эукариот. Все это предполагает безудержный обмен генетическим материалом на начальных этапах эволюции [5–7].

Карл Везе (Carl Woese) полагал, что археи, бактерии и эукариоты представляют собой три раздельные линии, рано отделившиеся от общей предковой группы организмов [8]. Это разделение, возможно, произошло до клеточной эволюции, когда отсутствие клеточной мембраны способствовало неограниченному горизонтальному переносу генов между компартментами. Однако такое предположение порождает неудобный вопрос: почему, мембраны архей и бактерий отличаются друг от друга? Различие может свидетельствовать, что свойства мембран сформировались как до, так и после разделения линий в результате самоорганизации в разных условиях.

В этом контексте становится важным другой вопрос: как неограниченный горизонтальный перенос генов сочетался со стабильными и функциональными наборами генов у предков трех доменов. Предположение о неограниченном горизонтальном переносе генов подразумевает, что генетическая информация свободно обменивалась между различными «организмами», способствуя высокой степени вариативности и адаптивности их генетических наборов. Однако это не противоречит концепции стабильных и функциональных наборов генов, поскольку они могут формироваться и сохраняться в результате естественного отбора в рамках отдельных линий. Таким образом, неограниченный горизонтальный перенос генов может

сочетаться с эволюционной консервацией за счет структуризации геномов, сочетающих переменные и стабильные области.

Позже горизонтальный перенос генов был дополнен явлениями клеточного симбиоза. В целом происхождение вирусов, бактерий, архей и эукариот до сих пор остается загадкой и продолжает обсуждаться. Основу для изучения происхождения вирусов и других ветвей примордиальной жизни предоставляют данные в области генетики и филогенетики. Считается, что прокариоты и эукариоты имеют общего предка, называемого LUCA (Last Universal Common Ancestor), который имел общие черты всех царств первородной жизни и дал начало современным жизненным формам [9].

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ГОРИЗОНТАЛЬНОГО И ВЕРТИКАЛЬНОГО ПЕРЕНОСОВ ГЕНОВ

Горизонтальный (HGT) и *вертикальный (VGT)* переносы генов — это два разных механизма передачи генетической информации от одного организма к другому [10]. Вертикальный перенос генов осуществляется посредством деления клеток и наследования ДНК хромосом, цитоплазмы, митохондрий или пластид от одного поколения организмов к другому. Исторически он был изучен раньше и считается основным механизмом генетического наследования в организмах с митозом или мейозом, т.е. с бесполом или половым размножением. Горизонтальный перенос генов, также более известный как *латеральный* (Lateral Gene Transfer, **LGT**), означает перемещение генетической информации через барьеры спаривания между более или менее отдаленно родственными организмами и, таким образом, отличается от стандартной вертикальной передачи генов от родителей к потомству [3].

С другой стороны, LGT позиционируется с передачей генетической информации между разными особями одного и того же вида или между особями разных видов. LGT может осуществляться посредством нескольких механизмов, таких как обмен генами между организмами, или конъюгация, а также посредством трансформации или трансдукции. Под *трансформацией* понимают приобретение генетического материала от других видов посредством поглощения свободной ДНК или РНК, под *трансдукцией* — перенос генетического материала между особями разных видов или разными группами внутри одного вида посредством бактериофагов, под *конъюгацией* — перенос посредством межклеточного контакта с помощью пилей (иногда конъюгацию интерпретируют как половой процесс у бактерий). Считается, что горизонтально передаются эволюционно более молодые гены [11]. LGT позволяет объединять генетический материал из разных источников в одном организме, что приводит к генетическому разнообразию. В природе

поддерживается баланс между горизонтальным и вертикальным потоками генов [12, 13].

ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ ЛАТЕРАЛЬНОГО ПЕРЕНОСА ГЕНОВ

Эксперимент, о котором в 1928 г. сообщил Фредерик Гриффит (Frederick Griffith), стал первым свидетельством того, что бактерии способны передавать генетическую информацию друг другу без деления клеток, что привело позднее к открытию ДНК и расшифровке ее структуры. Новая эра наступила недавно с появлением эффективных методов секвенирования [14], благодаря которым находят новые свидетельства обмена чужеродной генетической информацией между всеми ветвями жизни [15]. И если раньше основой сомнений было предположение о контаминации образцов чужеродной ДНК, то с неизбежным развитием молекулярных технологий и появлением крупномасштабного секвенирования, подкрепленного биоинформатикой, число достоверных примеров HGT стало нарастать [16].

Стоит отметить, что существует также множество наглядных доказательств LGT, выполненных с помощью других методов. Наиболее ярким примером является ДНК-гибридизация *in situ*, демонстрирующая встраивание полного генома вольбахии (*Wolbachia*) в одну из хромосом плодовой мушки дрозофилы *Drosophila ananassa* [17]. Другим экстремумом может считаться полный сиквенс генома утконоса (*Ornithorhynchus anatinus*), который подтвердил наличие общих черт пресмыкающегося, птицы и млекопитающего в одном организме-химере, имеющем ядовитые железы в шпорах на задних лапах, «утиный» клюв и одновременно основные атрибуты млекопитающего, такие как шерсть и секреция молока [18]. Присутствие генов, кодирующих такие признаки в одном организме, вызывает больше вопросов, чем ответов.

ЛАТЕРАЛЬНЫЙ ПЕРЕНОС ГЕНОВ У ПРОКАРИОТ И ПРИРОДА БАКТЕРИАЛЬНЫХ ИННОВАЦИЙ

Предполагают, что латеральный перенос генов существенно повлиял на эволюцию бактерий с момента зарождения жизни [19]. Ныне считается общепринятым, что горизонтальный перенос генов — это главная эволюционная сила, которая постоянно изменяет микробные геномы. LGT совместно с рекомбинацией помог бактериям создать лабильные, модульные геномы на основе отдельных оперонов и позволяет отдельным клеткам быстро формировать адаптивные фенотипы [20]. С помощью LGT передаются признаки антибиотикорезистентности, детерминанты вирулентности, гены устойчивости к металлам, способность к выживанию в экстремальных условиях среды, к

специализированному метаболизму, фотосинтезу, люминесценции, расщеплению токсинов, синтезу витаминов и т.д. [21].

Природа бактериальных инноваций заключается в комбинировании генетического материала из разных источников с использованием механизмов конъюгации, трансформации и трансдукции. LGT играет важную роль в эволюции прокариот, позволяя организмам приобретать новый генетический материал, который может быть полезен для существования в новых условиях окружающей среды [22]. События LGT привели к появлению многих уникальных особенностей, которые делают прокариоты такими биохимически разнообразными. Развитая сеть LGT позволяет прокариотам приобретать новые метаболические пути, что позволяет им расти в разных средах и в часто меняющихся условиях [23].

Теоретические исследования, основанные на геномных данных, показывают, что основная часть генетической информации передается вертикально, но также существуют значительные горизонтальные потоки генов, напоминающие «вьющуюся виноградную лозу» [24]. Эти потоки связаны с организмами-хабами, которые играют ключевую роль в быстром распространении генов между различными видами микробов. Новая парадигма подразумевает, что эволюция геномов бактерий имеет сетевую природу, а не иерархическую, что предполагает отход от традиционного понятия о филогении бактерий в виде дерева к модели, которая представляет собой сеть с критическими узлами, где происходит обмен генами.

ЛАТЕРАЛЬНЫЙ ПЕРЕНОС ГЕНОВ У АРХЕЙ

Секвенирование и последующий биоинформационный анализ выявляют высокий уровень горизонтального переноса генов между разными линиями архей или между археями и бактериями [25–27]. По сходству и различиям ДНК разных видов архей можно определить, был ли ген перенесен горизонтально или получен от общего предка. Некоторые исследователи предполагают, что отдельные особи могут быть объединены в видоподобные популяции, учитывая высокую степень сходства геномов и редкий перенос генов «в» или «из» клеток с менее родственными геномами, как, например, в археях рода *Ferroplasma*. С другой стороны, исследования *Halorubrum* выявили значительный генетический обмен с неродственными популяциями. Сохранение порядка генов между *T. maritima* и Archaea во многих кластеризованных областях позволяет предположить, что между термофильными зубактериями и Archaea мог также происходить латеральный перенос генов [28].

ЛАТЕРАЛЬНЫЙ ПЕРЕНОС ГЕНОВ МЕЖДУ ПРОКАРИОТАМИ И ЭУКАРИОТАМИ

В то время как LGT уже несколько десятилетий официально признается происходящим в пределах домена бактерий, все чаще описываются междоменные переносы генов. LGT между бактериями и сложными многоклеточными организмами представляет интерес, поскольку он опровергает давно устоявшуюся догму о том, что такой перенос может происходить только в близкородственных одноклеточных организмах. По мере того, как секвенируется все больше разнообразных организмов, например эндосимбионты, колонизирующие членистоногих, ставится под сомнение наше прежнее понимание LGT. В литературе существует достаточно доказательств латерального переноса генов от прокариот к эукариотам [29]. Такие утверждения обычно основываются на анализе геномных последовательностей [30, 31].

Бесспорно то, что многие гены попали в эукариот в результате приобретения митохондрий и пластид из-за симбиоза на заре эволюционного процесса. Другой яркий пример — это Ti-плазмида почвенной бактерии *Agrobacterium tumefaciens*, с помощью которой бактерия вызывает образование узелков на клубнях низших бобовых растений. Участок Ti-плазмиды, известный как T-ДНК, может встраиваться в геном растения и содержит гены для биосинтеза фитогормонов и опинов, которые инициируют образование опухолей [32].

ЛАТЕРАЛЬНЫЙ ПЕРЕНОС ГЕНОВ У ЭУКАРИОТ

Как уже отмечалось, передача генетического материала между видами признана одним из основных механизмов эволюции прокариот. В последнее время накапливаются данные, указывающие на то, что этот процесс происходит и в эволюции отдельных эукариот. В результате парного выравнивания генома человека и 53 геномов позвоночных было обнаружено, что 1467 областей генома человека (2.6 млн оснований) из всех хромосом оказались более консервативными у немлекопитающих, чем у большинства млекопитающих. Эти области генома человека включают 642 известных гена, которые обогащены последовательностями, кодирующими белки для связывания ионов. В сравнении с известными областями горизонтального переноса генов оказалось, что горизонтальный перенос генов встречается чаще в геноме человека, чем ожидалось [33].

К. Li с соавт. [34] выявили некоторые пути горизонтального переноса генов с участием кровососущих насекомых. Авторы предполагают, что кровососущие паразиты, апикомплексные возбудители, микроорганизмы и вирусы являются узлами 226 путей передачи ДНК между отдаленно

родственными эукариотами [34]. Тем не менее полного понимания горизонтального переноса генов у эукариот до сих пор не существует [35–38]. Так, между группами эукариот наблюдаются значительные различия в скорости LGT. Животные и грибы, за редким исключением, практически не подвержены этому процессу, в то время как у протистов, ведущих фаготрофный образ жизни, LGT происходит часто, возможно, со скоростью, сравнимой с прокариотическими организмами [31]. Перенос генов нередко способствует приобретению эукариотическими организмами функций, закодированных в прокариотических геномах, что позволяет им заселять новые среды обитания [39, 40].

Большинство примеров LGT у эукариот связаны с простым переносом одного гена или кластера генов от индивидуального донора к отдельному реципиенту [38, 41]. Тем не менее цитрусовый мучнистый червец *Planococcus citri* отличается очень сложным паттерном LGT. Отметим, что многие насекомые из отряда Hemiptera, например *P. citri*, используют эндосимбионтов для биосинтеза аминокислот, которых не хватает в соке растений, которыми они питаются. Так, похожий мучнистый червец *Phenacoccus avenae* содержит эндосимбионт *Tremblaya*, в котором выявлены гены пути биосинтеза восьми аминокислот: триптофана, фенилаланина, гистидина, аргинина, изолейцина, метионина, треонина и диаминопимелиновой кислоты.

Напротив, *P. citri* содержит эндосимбионт *Tremblaya* с сильно редуцированным геномом, в котором отсутствуют гены, необходимые для синтеза этих аминокислот. Данный эндосимбионт (*Tremblaya*) также является хозяином для бактериального симбионта *Moranella endobia*. Предполагалось, что *M. endobia* может содержать недостающие гены и обеспечивать синтез этих аминокислот. Однако оказалось, что в *P. citri* пути биосинтеза этих восьми аминокислот кодируются комбинацией генов *Tremblaya*, *Moranella* и по меньшей мере 22 генами в ядерном геноме *P. citri*, что является результатом предполагаемого LGT из трех разных бактериальных таксонов: α -Proteobacteria, γ -Proteobacteria и Bacteroidetes. Пока не ясно, как белковые продукты этих генов, находящиеся в разных компартментах, могут создавать функциональные метаболические пути [42]. Тем не менее во многих статьях перенос генов эукариотами ставят под сомнение [43–45].

МЕТОДЫ ВЫЯВЛЕНИЯ ПАРАЛЛЕЛЬНОГО ПЕРЕНОСА ГЕНОВ МЕЖДУ РАЗНЫМИ ТАКСОНАМИ

Разработка новых алгоритмов биоинформатики и использование количественных генетических подходов, основанных на тотальном секвенировании геномов и высокопродуктивных вычислениях,

помогает искать случаи горизонтального переноса генов как у близкородственных, так и у неродственных таксонов [46, 47]. Признаки LGT обычно находят с помощью биоинформатики путем выявления нетипичных последовательностей или путем обнаружения сильных расхождений между эволюционной историей конкретных последовательностей и историей их хозяев. Обычно, переданный ген (ксенолог), обнаруженный у реципиентного вида, более тесно связан с генами вида-донора, чем того можно ожидать. Предложен общий алгоритм для выявления горизонтальной составляющей в суммарном трансфере генов [48].

К прямым методам наблюдения результатов LGT относят методы гибридизации с хромосомной ДНК олигонуклеотидных зондов, которые несут радиоактивную, флуоресцентную или дигоксигениновую метку. Таким способом удается отследить передачу больших участков ДНК между отдаленными видами [17].

Следует подчеркнуть, что экспериментальные исследования горизонтального переноса генов связаны с насущными потребностями генетической модификации биологических объектов для потребностей человека. Работы ведутся на представителях разных систематических групп от вирусов до млекопитающих, включая многие таксоны, представители которых стали объектами биотехнологии, как бактерии, грибы, одноклеточные водоросли, культурные растения и сельскохозяйственные животные [49–51].

Разработаны генетические векторы для введения фрагментов ДНК в разные организмы с учетом молекулярных механизмов захвата чужеродного генетического материала клетками, законов рекомбинации и генной экспрессии в реципиентном хозяине. К ним относятся известные методики трансдукции с помощью бактериофагов или вирусов, генетическая трансформация бактерий и трансфекция эукариотических клеток в культуре векторной ДНК с вставкой гена интереса, а также всевозможные методы трансгенеза, т.е. введения искусственной генетической информации в клетки зародышевого пути многоклеточных [52].

Надо отметить, что наши знания до сих пор не отличаются полнотой, о чем свидетельствует низкая эффективность получения трансгенных особей. Кроме того, дифференциальная экспрессия генов зародышевого пути и в эмбриогенезе до конца не изучена. Также не определены досконально актеры и механизмы регуляции ранней пространственно-временной экспрессии генов. Неожиданно весомая регуляторная роль вирусных, в частности ретровирусных последовательностей в раннем эмбриогенезе [53, 54].

Нельзя оставить без внимания и то, что LGT представляет определенный интерес для

медицины, как источник потенциально инфекционной и канцерогенной ДНК или РНК. Имеются доказательства передачи молекул некодирующей регуляторной РНК с пищей в клетки реципиентных организмов, что может иметь адаптивное значение [55]. Этот феномен перекликается с открытием РНК-интерференции (RNAi), описанным в пионерской работе А. Fire с соавт. (1998) [56], где было показано, что двуцепочечная РНК (dsRNA) способна специфически подавлять экспрессию генов. RNAi, как и LGT, может быть связана с передачей регуляторных молекул РНК между организмами, что подчеркивает их потенциальную роль в межклеточной и межорганизменной коммуникации. В медицинском контексте это открывает новые перспективы для изучения инфекционных процессов и разработки терапевтических подходов, направленных на подавление патогенных генов или регуляцию собственных генов организма-хозяина. Таким образом, сочетание исследований LGT и RNAi может привести к более глубокому пониманию молекулярных основ заболеваний и созданию инновационных методов их лечения.

Свидетельства попадания чужеродной ДНК в клетки зародышевого пути являются достаточно немногочисленными. Тем не менее ведутся систематические исследования по усовершенствованию методов переноса ДНК, часть из которых проводится в рамках академических исследований, а часть имеет коммерческую направленность.

ФЕНОМЕН ОПОСРЕДОВАННОГО СПЕРМАТОЗОИДАМИ ПЕРЕНОСА ГЕНОВ

Остановимся более подробно на опосредованном сперматозоидами переносе генов (Sperm-Mediated Gene Transfer, SMGT), который базируется на способности сперматозоидов спонтанно связывать чужеродную ДНК (чДНК), доставлять ее в ядро и переносить в яйцеклетку во время оплодотворения [57, 58]. С помощью SMGT были получены трансгенные животные, но воспроизводимость этого метода считается низкой [59].

Известно, что экзогенная ДНК взаимодействует с ДНК-связывающими белками (DNA-Binding Proteins, DBPs) на поверхности сперматозоидов [60]. В норме сперматозоиды защищены от проникновения посторонних молекул ДНК, так как в присутствии ингибирующего фактора IF-1 DBPs теряют способность связываться с экзогенной ДНК. Напротив, в отсутствие ингибирующего фактора IF-1 расположенные на поверхности спермия DBPs способны взаимодействовать с чДНК и затем транспортировать ее внутрь сперматозоида. Экзогенная ДНК может интегрироваться в геном после оплодотворения во время активации ооцита, деконденсации хроматина сперматозоида и формирования пронуклеусов [61].

Применение SMGT для получения трансгенных животных не стало надежным методом из-за существенных перестроек чДНК. Общий скептицизм также основан на предположении, что если бы сперматозоиды могли переносить молекулы чДНК, то возник бы эволюционный хаос [62]. Поскольку в репродуктивных путях присутствуют свободные молекулы ДНК, разумно предположить, что сперматозоиды должны быть защищены от риска захватить чДНК. В естественных условиях существуют механизмы против SMGT. Так, уже упомянутый ингибирующий фактор IF-1 в семенной жидкости предотвращает связывание молекул ДНК, а эндогенная нуклеазная активность сперматозоидов стремительно возрастает при взаимодействии сперматозоидов с чДНК. Однако действие ингибиторов чДНК не абсолютно, что и объясняет противоречивые результаты в экспериментах по SMGT [62].

С 1989 по 2004 г. было опубликовано более 30 сообщений о получении с помощью SMGT жизнеспособных трансгенных животных, включая млекопитающих, птиц, рыб и насекомых, но только в четвертой части из них была зафиксирована передача трансгенов от поколения F0 потомству F1. Тем не менее, в некоторых удачных экспериментах частота получения позитивных животных и изменение фенотипа достигали 80% [63]. В отличие от других методов трансгенеза, особенно микроинъекции в пронуклеус зиготы, SMGT — это не травматичный и эффективный метод доставки генов [64]. Но, несмотря на некоторые успехи и потенциальную пользу, SMGT пока не является надежной формой генетической модификации [65]. Резюмируя сказанное, необходимо упомянуть и о клинической составляющей данной проблемы, связанной с потерей мужской фертильности из-за проникновения вирусной ДНК в сперматозоиды [66].

ВОЗМОЖНОСТИ И ОГРАНИЧЕНИЯ ЛАТЕРАЛЬНОГО ПЕРЕНОСА ГЕНОВ

Ранее считалось, что внутриклеточные бактериальные паразиты не подвержены LGT, поскольку они изолированы от потенциальных доноров. Однако профаги, плазмиды и транспозоны встречаются у многих внутриклеточных бактерий, включая *Buchnera*, которые демонстрируют признаки LGT. У внутриклеточного паразита *Rickettsia felis* имеются конъюгативные плазмиды [67], которые могут быть причиной распространения вирулентности. Существуют доказательства обширной межштаммовой рекомбинации у внутриклеточного паразита *Chlamydia trachomatis*, хотя многие встроенные последовательности слишком длинные, чтобы быть акцептированными в ходе единичных трансформаций, а потенциальный генетический вектор до сих пор не идентифицирован [68].

Допускается, что ключевым ограничением для передачи генетического материала является необходимость присутствия донора и реципиента либо в одной и той же среде обитания, либо в двух средах обитания, связанных биотическим или абиотическим «мостиком». Виды-космополиты, такие как *Pseudomonas aeruginosa*, имеют относительно большие геномы и могут выживать в широком диапазоне изменения среды обитания, легко расширяя и сокращая свой генетический контент для облегчения новых адаптаций [69]. Ярким примером геномной пластичности является обнаружение в клиническом штамме *P. aeruginosa* генов деградации вторичных метаболитов.

Возможно также, что экологические рамки видов во многих случаях оценены неверно. Так, хламидии недавно были обнаружены внутри амёб и в сточных водах, а риккетсии оказались жизнеспособны в амёбах [70]. Оба этих вида, вероятно, являются «горячими точками» LGT. К тому же вирусы способны перемещаться между разными средами обитания [71]. Нельзя исключить, что происходит эффективный обмен ДНК во всей биосфере. Так, бурые водоросли играют важную роль в экосистемах прибрежных зон. Анализ множества геномов позволил получить глубокое понимание эволюционной истории данного таксона [72]. В частности, возникновение бурых водорослей коррелирует с увеличением частоты горизонтального переноса генов, а также с приобретением новых сигнальных молекул и ключевых метаболических путей. Исследование выявило, что интеграция крупных вирусных геномов оказывала значительное воздействие на структуру генома бурых водорослей на протяжении всего процесса их эволюции.

Возможные ограничения LGT могут быть принципиальными и, вероятно, обусловлены селективным преимуществом малого размера генома или случайными причинами, как, например, неудачная структура геновой сети взаимодействий в отдельных клетках [73, 74]. Вопрос о регуляции пропускной способности LGT также остается открытым [75]. В целом LGT предоставляет преимущества организмам, если они приобретают новый генетический материал, который полезен в их среде обитания [40]. Однако LGT оказывается нежелательным, если приводит к приобретению вредных для организма генов [76, 77].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подведем итог. Горизонтальный перенос генов (HGT) является распространенным явлением среди прокариот, но может быть ограничен биологическими барьерами, такими как различия в системах рекомбинации и регуляции экспрессии генов у доноров и реципиентов. Несмотря на то что HGT является более распространенным среди

прокариот, он может иметь место и у эукариот, например у коловраток [78–81]. HGT играет важную роль в эволюции, поскольку он способствует увеличению генетического разнообразия, рекомбинации генов и адаптации к новым средам обитания.

Авторы признательны Михаилу Шейнману за внимательное прочтение рукописи, замечания, предложения и творческую дискуссию, а также главному рецензенту за полезные советы.

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение № 075-15-2019-1671 от 31.10.2019).

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Прозоров А.А.* Генетическая трансформация и трансфекция. М.: Наука, 1980. 248 с.
2. *Грант В.* Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории. М.: Мир, 1991. 488 с.
3. *Хесин Р.Б.* Непостоянство генома. М.: Наука, 1985. 472 с.
4. *Koonin E.V., Dolja V.V., Krupovic M., Kuhn J.H.* Viruses defined by the position of the virosphere within the replicator space // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2021. V. 85. № 4. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00193-20>
5. *Koonin E.V., Martin W.* On the origin of genomes and cells within inorganic compartments // *Trends Genet.* 2005. V. 21. № 12. P. 647–654. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2005.09.006>
6. *Forterre P.* The origin of viruses and their possible roles in major evolutionary transitions // *Virus Res.* 2006. V. 117. № 1. P. 5–16. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2006.01.010>
7. *Koonin E.V.* On the origin of cells and viruses: primordial virus world scenario // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 2009. V. 1178. № 1. P. 47–64. <https://doi.org/10.1073/pnas.1600338113>
8. *Koonin E.V.* Carl Woese's vision of cellular evolution and the domains of life // *RNA Biol.* 2014. V. 11. № 3. P. 197–204. <https://doi.org/10.4161/rna.27673>
9. *Krupovic M., Dolja V.V., Koonin E.V.* The LUCA and its complex virome // *Nat. Rev. Microbiol.* 2020. V. 18. № 11. P. 661–670. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0408-x>
10. *Ravenhall M., Škunca N., Lassalle F., Dessimoz C.* Inferring horizontal gene transfer // *PLoS Comput. Biol.* 2015. V. 11. № 5. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1004095>
11. *Nagies F.S.P., Brueckner J., Tria F.D.K., Martin W.F.* A spectrum of verticality across genes // *PLoS Genet.* 2020. V. 16. № 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1009200>
12. *Kunin V., Ouzounis C.A.* The balance of driving forces during genome evolution in prokaryotes // *Genome Res.* 2003. V. 13. № 7. P. 1589–1594. <https://doi.org/10.1101/gr.1092603>
13. *Shapiro B.J., Leducq J.B., Mallet J.* What is speciation? // *PLoS Genet.* 2016. V. 12. № 3. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1005860>
14. *Zaneveld J.R., Nemergut D.R., Knight R.* Are all horizontal gene transfers created equal? Prospects for mechanism-based studies of HGT patterns // *Microbiology (Reading)*. 2008. V. 154. Pt. 1. P. 1–15. <https://doi.org/10.1099/mic.0.2007/011833-0>
15. *Hirt R.P., Alsmark C., Embley T.M.* Lateral gene transfers and the origins of the eukaryote proteome: a view from microbial parasites // *Curr. Opin. Microbiol.* 2015. V. 23. P. 155–162. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2014.11.018>
16. *Soucy S.M., Huang J., Gogarten J.P.* Horizontal gene transfer: Building the web of life // *Nat. Rev. Genet.* 2015. V. 16. № 8. P. 472–482. <https://doi.org/10.1038/nrg3962>
17. *Dunning Hotopp J.C., Clark M.E., Oliveira D.C. et al.* Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes // *Science*. 2007. V. 317. № 5845. P. 1753–1756. <https://doi.org/10.1126/science.1142490>
18. *Warren W.C., Hillier L.W., Marshall Graves J.A. et al.* Genome analysis of the platypus reveals unique signatures of evolution // *Nature*. 2008. V. 453. № 7192. P. 175–183. <https://doi.org/10.1038/nature06936>
19. *Gillings M.R.* Lateral gene transfer, bacterial genome evolution, and the Anthropocene // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 2017. V. 1389. № 1. P. 20–36. <https://doi.org/10.1111/nyas.13213>
20. *Dmitrijeva M., Tackmann J., Matias Rodrigues J.F. et al.* A global survey of prokaryotic genomes reveals the eco-evolutionary pressures driving horizontal gene transfer // *Nat. Ecol. Evol.* 2024. V. 8. P. 986–998. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02357-0>
21. *Ochman H., Lerat E., Daubin V.* Examining bacterial species under the specter of gene transfer and exchange // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 2005. V. 102. Suppl. 1. P. 6595–6599. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502035102>
22. *Wiedenbeck J., Cohan F.M.* Origins of bacterial diversity through horizontal genetic transfer and adaptation to new ecological niches // *FEMS Microbiol. Rev.* 2011. V. 35. № 5. P. 957–976. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2011.00292.x>

23. *Toussaint A., Chandler M.* Prokaryote genome fluidity: Toward a system approach of the mobilome // *Methods Mol. Biol.* 2012. V. 804. P. 57–80. https://doi.org/10.1007/978-1-61779-361-5_4
24. *Kunin V., Goldovsky L., Darzentas N., Ouzounis C.A.* The net of life: Reconstructing the microbial phylogenetic network // *Genome Res.* 2005. V. 15. № 7. P. 954–959. <https://doi.org/10.1101/gr.3666505>
25. *Faguy D.M.* Lateral gene transfer (LGT) between Archaea and *Escherichia coli* is a contributor to the emergence of novel infectious disease // *BMC Infect. Dis.* 2003. V. 3. P. 13. <https://doi.org/10.1186/1471-2334-3-13>
26. *Rest J.S., Mindell D.P.* Retroids in Archaea: Phylogeny and lateral origins // *Mol. Biol. Evol.* 2003. V. 20. № 7. P. 1134–1142. <https://doi.org/10.1093/molbev/msg135>
27. *Leu A.O., McIlroy S.J., Ye J. et al.* Lateral gene transfer drives metabolic flexibility in the anaerobic methane-oxidizing archaeal family methanoperedenaceae // *mBio.* 2020. V. 11. № 3. <https://doi.org/10.1128/mBio.01325-20>
28. *Nelson K.E., Clayton R.A., Gill S.R. et al.* Evidence for lateral gene transfer between Archaea and bacteria from genome sequence of *Thermotoga maritima* // *Nature.* 1999. V. 399. № 6734. P. 323–329. <https://doi.org/10.1038/20601>
29. *Sieber K.B., Bromley R.E., Dunning Hotopp J.C.* Lateral gene transfer between prokaryotes and eukaryotes // *Exp. Cell. Res.* 2017. V. 358. № 2. P. 421–426. <https://doi.org/10.1016/j.yexcr.2017.02.009>
30. *Ahmed M.Z., Breinholt J.W., Kawahara A.Y.* Evidence for common horizontal transmission of *Wolbachia* among butterflies and moths // *BMC Evol. Biol.* 2016. V. 16. № 1. P. 118. <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0660-x>
31. *Sibbald S.J., Eme L., Archibald J.M., Roger A.J.* Lateral gene transfer mechanisms and pan-genomes in eukaryotes // *Trends Parasitol.* 2020. V. 36. № 11. P. 927–941. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2020.07.014>
32. *Van Montagu M., Schell J.* The Ti plasmids of *Agrobacterium* // *Curr. Top. Microbiol. Immunol.* 1982. V. 96. P. 237–254. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68315-2_13
33. *Huang W., Tsai L., Li Y. et al.* Widespread of horizontal gene transfer in the human genome // *BMC Genomics.* 2017. V. 18. № 1. P. 274. <https://doi.org/10.1186/s12864-017-3649-y>
34. *Li K., Yan F., Duan Z. et al.* Widespread of horizontal gene transfer events in eukaryotes // *bioRxiv.* 2022. P. 1c38. <https://doi.org/10.1101/2022.07.26.501571>
35. *Danchin E.G.* Lateral gene transfer in eukaryotes: tip of the iceberg or of the ice cube? // *BMC Biol.* 2016. V. 14. № 1. P. 101. <https://doi.org/10.1186/s12915-016-0330-x>
36. *Martin W.F.* Too much eukaryote LGT // *BioEssays.* 2017. V. 39. № 12. <https://doi.org/10.1002/bies.201700115>
37. *Leger M.M., Eme L., Stairs C.W., Roger A.J.* Demythifying eukaryote lateral gene transfer // *BioEssays.* 2018. V. 40. № 5. <https://doi.org/10.1002/bies.201700242>
38. *Cote-L'Heureux A., Maurer-Alcalá X.X., Katz L.A.* Old genes in new places: A taxon-rich analysis of interdomain lateral gene transfer events // *PLoS Genet.* 2022. V. 18. № 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1010239>
39. *Hibdige S.G.S., Raimondeau P., Christin P.A., Dunning L.T.* Widespread lateral gene transfer among grasses // *New Phytol.* 2021. V. 230. № 6. P. 2474–2486. <https://doi.org/10.1111/nph.17328>
40. *Raimondeau P., Bianconi M.E., Pereira L. et al.* Lateral gene transfer generates accessory genes that accumulate at different rates within a grass lineage // *New Phytol.* 2023. V. 240. № 5. P. 2072–2084. <https://doi.org/10.1111/nph.19272>
41. *Marti H., Suchland R.J., Rockey D.D.* The impact of lateral gene transfer in *Chlamydia* // *Front. Cell Infect. Microbiol.* 2022. V. 12. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2022.861899>
42. *Husnik F., Nikoh N., Koga R. et al.* Horizontal gene transfer from diverse bacteria to an insect genome enables a tripartite nested mealybug symbiosis // *Cell.* 2013. V. 153. № 7. P. 1567–1578. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2013.05.040>
43. *Artamonova I.I., Lappi T., Zudina L., Mushegian A.R.* Prokaryotic genes in eukaryotic genome sequences: When to infer horizontal gene transfer and when to suspect an actual microbe // *Environ. Microbiol.* 2015. V. 17. № 7. P. 2203–2208. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12854>
44. *Ku C., Martin W.F.* A natural barrier to lateral gene transfer from prokaryotes to eukaryotes revealed from genomes: The 70% rule // *BMC Biol.* 2016. V. 14. № 1. P. 89. <https://doi.org/10.1186/s12915-016-0315-9>
45. *Koutsovoulos G., Kumar S., Laetsch D.R. et al.* No evidence for extensive horizontal gene transfer in the genome of the tardigrade *Hypsibius dujardini* // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2016. V. 113. № 18. P. 5053–5058. <https://doi.org/10.1073/pnas.1525838113>
46. *Douglas G.M., Langille M.G.I.* Current and promising approaches to identify horizontal gene transfer events in metagenomes // *Genome Biol. Evol.* 2019. V. 11. № 10. P. 2750–2766. <https://doi.org/10.1093/gbe/evz184>
47. *Sheinman M., Arkhipova K., Arndt P.F. et al.* Identical sequences found in distant genomes reveal frequent horizontal transfer across the bacterial domain //

- Elife. 2021. V. 10.
<https://doi.org/10.7554/eLife.62719>
48. *Sheinman M., Arndt P.F., Massip F.* Modeling the mosaic structure of bacterial genomes to infer their evolutionary history // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2024. V. 121. № 13.
<https://doi.org/10.1073/pnas.2313367121>
 49. *Серов О.Л.* Перенос генов в соматические и половые клетки. Новосибирск: Наука, 1985. 120 с.
 50. *Щелкунов С.Н.* Клонирование генов. Новосибирск: Наука, 1986. 228 с.
 51. *Щелкунов С.Н.* Конструирование гибридных молекул ДНК. Новосибирск: Наука, 1987. 168 с.
 52. *Газарян К.Г.* Микроинъекция генов в зиготы и эмбрионы: интеграция в геном и генетические эффекты // *Успехи соврем. генетики.* 1985. Т. 75. № 13. С. 32–36.
 53. *Giordano R., Magnano A.R., Zaccagnini G. et al.* Reverse transcriptase activity in mature spermatozoa of mouse // *J. Cell Biol.* 2000. V. 148. № 6. P. 1107–1113.
<https://doi.org/10.1083/jcb.148.6.1107>
 54. *Sciamanna I., Barberi L., Martire A. et al.* Sperm endogenous reverse transcriptase as mediator of new genetic information // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2003. V. 312. № 4. P. 1039–1046.
<https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2003.11.024>
 55. *Dinger M.E., Mercer T.R., Mattick J.S.* RNAs as extracellular signaling molecules // *J. Mol. Endocrinol.* 2008. V. 40. № 4. P. 151–159.
<https://doi.org/10.1677/JME-07-0160>
 56. *Fire A., Xu S., Montgomery M.K. et al.* Potent and specific genetic interference by double-stranded RNA in *Caenorhabditis elegans* // *Nature.* 1998. V. 391. P. 806–811.
<https://doi.org/10.1038/35888>
 57. *Гершензон С.М.* Пассивный перенос экзогенных молекул ДНК или синтетических полинуклеотидов сперматозоидами *Drosophila* в оплодотворенные яйца // *Цитология и генетика.* 1996. Т. 30(1). С. 5–8.
 58. *Lavitrano M., Giovannoni R., Cerrito M.G.* Methods for sperm-mediated gene transfer // *Meth. Mol. Biol.* 2013. V. 927. P. 519–529.
https://doi.org/10.1007/978-1-62703-038-0_44
 59. *García-Vázquez F.A., Ruiz S., Grullón L.A. et al.* Factors affecting porcine sperm mediated gene transfer // *Res. Veterinary Sci.* 2011. V. 91. № 3. P. 446–453.
<https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2010.09.015>
 60. *Lavitrano M., Busnelli M., Cerrito M.G. et al.* Sperm-mediated gene transfer // *Reprod., Fertility and Development.* 2006. V. 18. P. 19–23.
<https://doi.org/10.1071/rd05124>
 61. *Кузнецов А.В., Кузнецова И.В.* Подвижный вектор. М., 1998. 189 с.
 62. *Smith K., Spadafora C.* Sperm-mediated gene transfer: Applications and implications // *BioEssays.* 2005. V. 27. № 5. P. 551–562.
<https://doi.org/10.1002/bies.20211>
 63. *Kuznetsov A.V., Kuznetsova I.V., Schit I.Y.* DNA interaction with rabbit sperm cells and its transfer into ova *in vitro* and *in vivo* // *Mol. Reprod. Dev.* 2000. V. 56(2). Suppl. 1. P. 292–297.
[https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2795\(200006\)56:2+<292::AID-MRD18>3.0.CO;2-Z](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2795(200006)56:2+<292::AID-MRD18>3.0.CO;2-Z)
 64. *Collares T., Campos V.F., de Leon P.M. et al.* Transgene transmission in chickens by sperm-mediated gene transfer after seminal plasma removal and exogenous DNA treated with dimethylsulfoxide or N,N-dimethylacetamide // *J. Biosciences.* 2011. V. 36. № 4. P. 613–620.
<https://doi.org/10.1007/s12038-011-9098-x>
 65. *Smith K.* Gene therapy: The potential applicability of gene transfer technology to the human germline // *Int. J. Med. Sci.* 2004. V. 1. № 2. P. 76–91.
<https://doi.org/10.7150/ijms.1.76>
 66. *Bocharova E.N., Zavalishina L.E., Bragina E.E. et al.* Detection of herpes simplex virus genomic DNA in spermatozoa of patients with fertility disorders by *in situ* hybridization // *Dokl. Biol. Sci.* 2007. V. 412. P. 82–86.
<https://doi.org/10.1134/s0012496607010279>
 67. *Gillespie J.J., Beier M.S., Rahman M.S., Ammerman N.C.* Plasmids and rickettsial evolution: insight from rickettsia felis // *PLoS One.* 2007. V. 2. № 3.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000266>
 68. *Wan W., Li D., Li D., Jiao J.* Advances in genetic manipulation of *Chlamydia trachomatis* // *Front. Immunol.* 2023. V. 14.
<https://doi.org/10.3389/fimmu.2023.1209879>
 69. *Stover C.K., Pham X.Q., Erwin A.L. et al.* Complete genome sequence of *Pseudomonas aeruginosa* PAO1, an opportunistic pathogen // *Nature.* 2000. V. 406. № 6799. P. 959–964.
<https://doi.org/10.1038/35023079>
 70. *Ogata H., La Scola B., Audic S. et al.* Genome sequence of *Rickettsia bellii* illuminates the role of amoebae in gene exchanges between intracellular pathogens // *PLoS Genet.* 2006. V. 2. № 5. P. e76.
<https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0020076>
 71. *Sano E., Carlson S., Wegley L., Rohwer F.* Movement of viruses between biomes // *Appl. Environ. Microbiol.* 2004. V. 70. № 10. P. 5842–5846.
<https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2003.11.024>
 72. *Denoeud F., Godfroy O., Cruaud C. et al.* Evolutionary genomics of the emergence of brown algae as key components of coastal ecosystems // *Cell.* 2024. V. 187. № 24. P. 6943–6965.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2024.10.049>
 73. *Popa O., Dagan T.* Trends and barriers to lateral gene transfer in prokaryotes // *Curr. Opin. Microbiol.* 2011. V. 14. № 5. P. 615–623.
<https://doi.org/10.1016/j.mib.2011.07.027>

74. Guan Z., Shi S., Diaby M. et al. Horizontal transfer of Buster transposons across multiple phyla and classes of animals // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2022. V. 173. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2022.107506>
75. Kuznetsov A. DNA interaction with sperm cells: ODE model // *BMC Systems Biology.* 2007. V. 1. Suppl. 1. P. P42. <https://doi.org/10.1186/1752-0509-1-S1-P42>
76. Ragan M.A., Beiko R.G. Lateral genetic transfer: open issues // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 2009. V. 364. № 1527. P. 2241–2251. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0031>
77. Emamalipour M., Seidi K., Zununi Vahed S. et al. Horizontal gene transfer: From evolutionary flexibility to disease progression // *Front. Cell Dev. Biol.* 2020. V. 8. <https://doi.org/10.3389/fcell.2020.00229>
78. Gladyshev E.A., Meselson M., Arkhipova I.R. Massive horizontal gene transfer in bdelloid rotifers // *Science.* 2008. V. 320. № 5880. P. 1210–1213. <https://doi.org/10.1126/science.1156407>
79. Eyres I., Boschetti C., Crisp A. et al. Horizontal gene transfer in bdelloid rotifers is ancient, ongoing and more frequent in species from desiccating habitats // *BMC Biol.* 2015. V. 13. P. 90. <https://doi.org/10.1186/s12915-015-0202-9>
80. Debortoli N., Li X., Eyres I. et al. Genetic exchange among bdelloid rotifers is more likely due to horizontal gene transfer than to meiotic sex // *Curr. Biol.* 2016. V. 26. № 6. P. 723–732. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.031>
81. Park J.C., Kim D.H., Kim M.S. et al. The genome of the euryhaline rotifer *Brachionus paranguensis*: Potential use in molecular ecotoxicology // *Comp. Biochem. Physiol. Part D. Genomics Proteomics.* 2021. V. 39. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2021.100836>

Concepts of Horizontal Gene Transfer at the Turn of the 20th and 21st Centuries

I. Yu. Shchit¹, A. V. Kuznetsov^{2, 3, *}

¹State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology, Moscow oblast, Obolensk, 142279 Russia

²Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011 Russia

³Sevastopol State University, Sevastopol, 299053 Russia

*e-mail: kuznet61@gmail.com

Horizontal gene transfer (HGT) is a fundamental process in the evolution of prokaryotic and, potentially, eukaryotic organisms. It facilitates the exchange of genetic material across diverse species and groups, bypassing traditional inheritance pathways. Research conducted at the turn of the 20th and 21st centuries has demonstrated that HGT not only drives the diversification and adaptation of prokaryotes but also plays a significant role in the evolution of complex eukaryotic life forms. This mini-review explores the various mechanisms of HGT, including transformation, transduction, and conjugation in prokaryotes, as well as specific instances of HGT in eukaryotes. It also discusses modern methods for detecting HGT, such as molecular approaches based on genome sequencing and the analysis of evolutionary history. The review highlights the structure of HGT networks and the role of microbial hubs in facilitating gene transfer. Additionally, it addresses potential applications of HGT in biotechnology and raises important questions regarding its potential risks to human health. This work emphasizes the need for further research into HGT mechanisms and their impact on genome evolution, including the opportunities and constraints they impose on the adaptation of organisms to environmental changes.

Keywords: vertical (VGT), horizontal (HGT) or lateral (LGT) gene transfer, prokaryotes, eukaryotes, molecular evolution, HGT networks, adaptation.