

20 µm

Foto: GSF, Institut für Bodenökologie

Übertragung von Erbmateriale

Horizontaler Gentransfer – ein natürlicher Prozess

Anton Hartmann

Ein zentrales Problem der Gentechnologie im Allgemeinen und der „Grünen Gentechnik“ im Besonderen ist die Möglichkeit einer unkontrollierten Ausbreitung von fremden oder modifizierten Genen aus transgenen Organismen in andere Lebewesen. Dieser Vorgang wird als horizontaler Gentransfer bezeichnet und ist seit über zwanzig Jahren Gegenstand intensiver Forschungsarbeit. Jetzt, da die Genome von zahlreichen Organismen – Mikroorganismen, Pflanzen, Tiere und Mensch – entschlüsselt sind, ist es möglich geworden, Einblicke in die Jahrtausende der Evolution von Organismen zu erhalten und Prozesse des Gentransfers, die Teil der natürlichen Evolution sind, detailliert zu untersuchen.

Übertragung von Erbmateriale

Horizontaler Gentransfer bezeichnet die Weitergabe von genetischem Material an andere – auch nicht verwandte – Arten und unterscheidet sich dadurch vom vertikalen Gentransfer, bei dem die Weitergabe von Erbmateriale auf die Nachkommen der gleichen Art beschränkt ist. Seit den ersten Freisetzungsversuchen mit transgenen Pflanzen Anfang der 1990er-Jahre wird das Phänomen horizontaler Gentransfer intensiv untersucht. Vorrangiges Ziel der Arbeiten ist es, die Ausbreitung von Genmateriale – insbesondere in ökologischen Systemen – zu erfassen und zu bewerten. Die genetische und molekularbiologische Grundlagenforschung hat unabhängig davon und bereits vor der Ära der Gentechnik ein breites Wissen über die natürlichen Prozesse des Gentransfers und des Austauschs von genetischem Materiale zwischen verwandten und nicht verwandten Organismen geschaffen. Da nun vollständige oder partielle Sequenzinformationen von zahlreichen Organismen vorliegen, kann die evolutionäre Bedeutung von natürlich vorkommendem horizontalem Gentransfer neu bewertet werden.

Gentransfer und die natürliche Evolution von Organismen

Zurzeit sind bereits mehr als einhundert Genome von Prokaryoten (Bakterien und Archaeen) und Eukaryoten (Pflanzen, Tiere und Mensch) sequenziert und über hundert sind in Bearbeitung (weitere Informationen im Internet: unter <http://eutils.ncbi.nlm.nih.gov/Genomes/index.html>).

Zunächst wurden die Genome von eng verwandten Organismen direkt miteinander verglichen. Dies

war das erste Mal 1997 zwischen zwei *Escherichia coli* Bakterienstämmen möglich, nämlich zwischen *E. coli* K12, dem genetisch und biochemisch meist untersuchten Bakterium, und dem pathogenen *E. coli*-Stamm O157:H7. Der pathogene Stamm besitzt 1387 Gene mehr als *E. coli* K12, das entspricht immerhin 26 Prozent des Gesamtgenoms. Der größte Teil dieser Gene wurde als Phagensequenzen oder virulenzrelevante Sequenzen identifiziert, die auch in anderen verwandten Bakterien vorkommen und vermutlich durch horizontalen Gentransfer aufgenommen worden sind (Phagen oder Bakteriophagen sind Viren, die Bakterien infizieren). Ein ähnliches Ergebnis brachte der Vergleich zwischen zwei pflanzenassoziierten *Xanthomonas* Bakterienarten. Mehr als 80 Prozent der Gene



Transgene Sojapflanzen im Lysimeterversuch. Das Projekt soll klären, ob veränderte Gene aus verrottendem Pflanzenmateriale auf Bodenmikroorganismen übergehen können.

Foto: Tobias Wagner

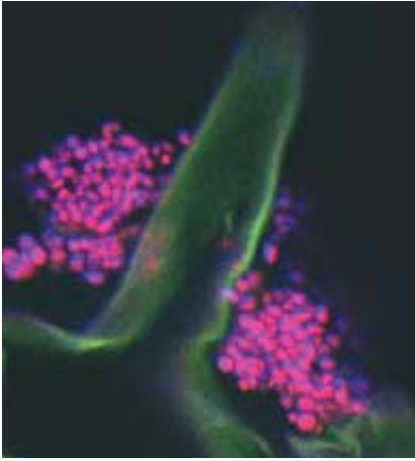
waren fast völlig identisch. Die artspezifischen Unterschiede konnten zumeist durch Gene erklärt werden, die die Wirtsspezifität und Virulenz der Stämme bestimmen und im Laufe der Evolution – zumindest zum Teil – durch horizontalen Gentransfer „eingesammelt“ worden sind. Nimmt man weitere Vergleiche von Bakteriengenomen hinzu, kann verallgemeinernd festgestellt werden, dass horizontaler Gentransfer beim Erwerb von ökologisch relevanten Genen eine wichtige Rolle spielt und die Anpassungsfähigkeit und Fitness der Bakterien fördert.

Ein weiterer, wenn auch indirekter Hinweis für die Bedeutung des

natürlichen horizontalen Gentransfers liefert ein Vergleich der Erbinformationen der intrazellulären tierpathogenen Bakterien *Brucella melintensis* und *Brucella suis*, die mit 3,3 Millionen Basenpaaren (Mbp) zu den kleinsten bakteriellen Genomen zählen. Diese zeigen nämlich kaum Hinweise auf den Erwerb externer Gene durch horizontalen Gentransfer und verdeutlichen im Gegenteil, dass eine Anpassung an eine sehr spezielle nährstoffreiche und homogene Umwelt sogar zu einer Reduktion der Genomgröße führen kann.

In komplexen und häufig wechselnden Umwelten könnte hingegen die Aufnahme von zusätzlicher DNA bei der Evolution der Arten zur Optimierung der Anpassung nützlich sein. Tatsächlich findet man viele dieser „adaptiven“ Gene auf mobilen genetischen Elementen (Transposons) oder auf Plasmiden (ringförmige extrachromosomale DNA-Moleküle). Beispiele dafür sind die pflanzensymbiontischen Bodenbakterien *Mesorhizobium loti* (7,6 Mbp) und *Sinorhizobium meliloti* (6,8 Mbp) und das pflanzenpathogene Bodenbakterium *Agrobacterium tumefaciens* (5,6 Mbp). Außer der symbiontischen oder pathogenen haben sie auch eine saprophytische (freilebende) Lebensphase im Boden, dem denkbar heterogensten Habitat. Diese Bakterien besitzen mehrere Plasmide, auf denen die wichtigsten Symbiosebeziehungsweise Virulenzeigenschaften auf mobilen genetischen Elementen lokalisiert sind. Darüber hinaus belegen auch zahlreiche populationsökologische Studien, dass horizontaler Gentransfer bei pflanzenassoziierten Bakterien dazu dient, die im Habitat verfügbare genetische Information aufzunehmen und so zu kombinieren, dass sie die Interaktion mit dem Pflanzenwirt optimiert.

Gene, die durch horizontalen Gentransfer erworben wurden, fallen in den Genomsequenzen der Organismen durch einen vom übrigen Genom unterschiedlichen Gehalt an Guanin- und Cytosin-Basen auf, der auf die Herkunft dieser Gene hinweist. Aufgrund einer solchen Analyse wurde ermittelt, dass *E. coli* 17 Prozent seiner Gene



Bakterien der Art *Azospirillum brasilense* (magenta) an der Basis eines Wurzelhaars von Weizen.

Foto: Michael Rothballer

durch horizontalen Gentransfer erworben hat, seit es sich vor zirka 100 Millionen Jahren aus dem nahe verwandten Bakterium *Salmonella typhimurium* entwickelt hat. Da sich die Guanin- und Cytosin-Gehalte der Gene jedoch durch fortwährende spontane Mutations- und Selektionsprozesse in einem Organismus verändern und fremde DNA somit nach und nach angeglichen wird, ist dieser Hinweis auf horizontalen Gentransfer in der Evolution differenziert zu betrachten, da es zu einer Unterschätzung des Anteils an fremder DNA kommen kann.

Beim Vergleich der Genome unterschiedlicher Organismen erweist sich der Großteil der Gene als typisch für die betreffende Art – dies

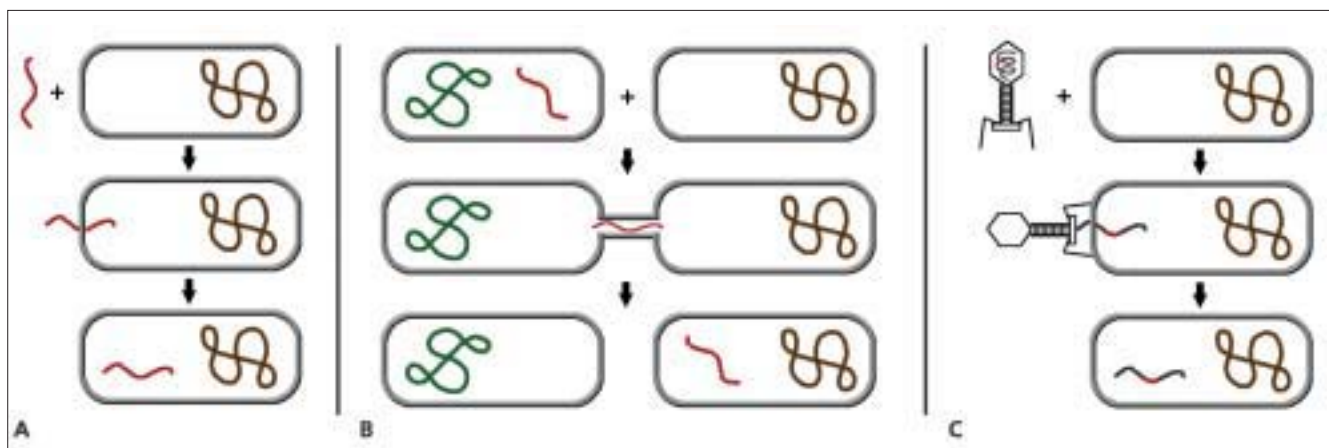
spiegelt die natürliche Evolution der Arten (Phylogenie) wider. Vergleicht man jedoch bestimmte Genklassen, zeigt sich, dass es auch über die Grenzen von phylogenetisch konservierten Domänen hinaus zu einem – wenn auch sehr seltenen – Gentransfer kommen kann. Das Enzym Phosphoglucose-Isomerase ist in 28 verschiedenen Sequenztypen in Bakterien, Pilzen, Pflanzen und Tieren bekannt. Ein Sequenzvergleich ergab, dass einige bakterielle Gene für dieses Enzym den eukaryotischen Sequenzen näher stehen als den bakteriellen. Abschätzungen der Divergenzzeit liegen zwischen 470 und 650 Millionen Jahren bei bakteriellen und tierischen Sequenzen; dies ist viel kürzer als die evolutionäre Gabelung von Eukaryoten und Bakterien vor 1,5 bis 1,8 Milliarden Jahren. Es muss also während der Evolution zu einem Transfer dieses zentralen Stoffwechsels gekommen sein. Ähnliches ist bei Detailuntersuchungen der Phylogenie von 70 Katalase-Enzymen bakteriellen, pilzlichen, pflanzlichen und tierischen Ursprungs gefunden worden. Eine Gruppe von eng verwandten Katalasetypen gibt es sowohl in Pilzen als auch in Bakterien. Interessanterweise haben die Bakterien und Pilze dieses Katalasetyps eines gemeinsam: sie kommen in Vergesellschaftung mit Pflanzen vor. Die gemeinsame Besiedlung der Phytosphäre (Pflanzen und ihre Umwelt) könnte für den Austausch dieser Katalasegene

durch horizontalen Gentransfer verantwortlich gewesen sein.

Es gibt Hinweise, dass ein Gentransfer zwischen *Agrobacterium* und Pflanzen – der biotechnologisch zur Erzeugung von transgenen Pflanzen genutzt wird – auch natürlicherweise zu transgenen Pflanzen geführt haben könnte. Vergleiche der *rol*-Gensequenzen in Tabakpflanzen (*Nicotiana glauca*) und in der T_L-DNA von *Agrobacterium rhizogenes* zeigen eine 75-prozentige Ähnlichkeit zwischen dem prokaryotischen und dem eukaryotischen Gen. Dieser Typ von *rolC*-Genen kommt nur in bestimmten Tabakarten vor, die einen gemeinsamen Vorfahren haben. Deshalb müsste der horizontale Gentransfer zu diesem gemeinsamen Tabakvorfahren stattgefunden haben. Außerdem ist bekannt, dass transformierte Tabakzellen, die *rol*-Gene enthalten, *in vitro* zu ganzen Pflanzen regenerieren und sich somit zu einer natürlich entstandenen transgenen Pflanze entwickeln können.

Schließlich gibt es auch Anzeichen auf einen horizontalen Gentransfer zwischen Tieren, zum Beispiel zwischen den Fliegenarten *Drosophila willistoni* und *D. melanogaster*. Beide Arten besitzen mobile genetische Elemente – die so genannten P-Elemente –, die in ihren Sequenzen weitaus ähnlicher sind als die Fliegenarten selbst. Da beide Arten sich in ihrem Lebensraum überschneiden und eine Ameise als gemeinsamen Parasiten

Mechanismen des horizontalen Gentransfers bei Bakterien. A. Transformation: Aufnahme freier DNA, B. Konjugation: Gentransfer zwischen Zellen, C. Transduktion: Gentransfer über Bakteriophagen. Grafik: A. Hartmann / H. Guldner



Übertragung von Erbmateriale

haben, nimmt man an, dass der Gentransfer durch ein Schmarotzen der Ameisen an unreifen Eiern beider Fliegenarten zustande gekommen ist.

Nach heutigem Wissen findet ein horizontaler Gentransfer zwischen sehr unterschiedlichen Organismen nur selten statt. Gleiches gilt für Gene, die zentrale Funktionen eines Organismus steuern (die sogenannten *house keeping genes*). Von Bakterien weiß man, dass diese einen zusätzlichen, sehr flexiblen Genpool besitzen, der ihre ökologische Fitness beeinflusst. Dieser Genpool kann mithilfe des horizon-

ten Gentransfer führen? Im wesentlichen unterscheidet man zwischen drei Mechanismen, die bei Bakterien recht detailliert untersucht sind: Transformation, Konjugation und Transduktion. Jeder dieser Mechanismen ist durch einen unterschiedlichen Wirtsbereich charakterisiert.

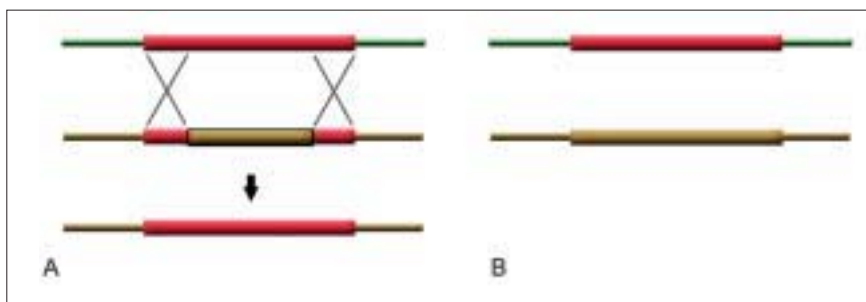
Bei der *Transduktion* handelt es sich um einen Gentransfer von einer Spenderzelle zu einer Empfängerzelle mithilfe von Viren beziehungsweise Bakteriophagen. Diese können Fremd-DNA, die sie in früheren Lebensphasen in Bakterienzellen erworben haben, in ihrem Genom tragen und sie durch Infektion einer neuen Bakterienzelle an diese weitergeben. Horizontaler Gentransfer durch Transduktion ist auf einen sehr engen Wirtsbereich (die selbe Bakterienart oder -gattung) beschränkt, der von der Wirtsspezifität der Viren abhängt. Deshalb wird die Transduktion nicht als ein Prozess angesehen, der zur

den oder Transposons übertragen werden. Da viele der für die bakterielle Konjugation nötigen Elemente einen relativ breiten Wirtsbereich haben und auch selbst auf übertragbaren Plasmiden lokalisiert sein können, ist die Konjugation eine wichtige Möglichkeit zur Weitergabe von genetischem Material.

Am bedeutungsvollsten für den horizontalen Gentransfer ist ein Prozess, bei dem freie DNA-Moleküle direkt vom Organismus aufgenommen werden können. Dieser als *Transformation* bezeichnete Mechanismus ist nicht selektiv und relativ weit verbreitet. Bakterienzellen, die freie DNA aufnehmen können, werden als „kompetent“ bezeichnet. Verschiedene Bakteriengattungen, wie zum Beispiel *Acinetobacter*, *Pseudomonas*, *Haemophilus*, *Pneumococcus*, *Streptococcus*, *Bacillus* und *Neisseria*, können einen Zustand „natürlicher Kompetenz“ einnehmen.

Nach Aufnahme einer Fremd-DNA muss diese allerdings noch durch Rekombination in die Erbsubstanz des Empfängers eingebaut werden, ansonsten würde sie nicht vervielfältigt und wieder verloren gehen. Das Vorhandensein von homologen – also sehr ähnlichen – Sequenzen fördert die Integration und Stabilisierung von fremder DNA entscheidend. Nukleinsäureabbauende Enzyme (Nukleasen) stehen in Konkurrenz mit diesen Prozessen und sind vor allem dann effektiv, wenn die importierte DNA aufgrund besonderer Merkmale als fremd erkannt wird. Bakterien schützen nämlich ihre eigene Erbsubstanz durch bestimmte Modifizierungs- und Restriktionssysteme vor einer „Kontamination“ durch Fremd-DNA. Bei *Streptomyces avermitilis* zum Beispiel bewirkt dieser Schutzmechanismus, dass der Transformationserfolg um den Faktor 1000 erniedrigt ist.

Natürlich kompetente Bakterien können also prinzipiell fremde DNA-Moleküle aufnehmen und unter bestimmten Umständen an ihre Nachkommen weitergeben. Aber woher könnte eine solche Fremd-DNA stammen, die zum Beispiel von kompetenten Bodenbakterien auf-



Schematische Darstellung der homologen Rekombination.

A. Aufgrund des Vorhandenseins von Bereichen mit ähnlicher Sequenz kann genetisches Material zwischen Donor-DNA (oben) und Empfänger-DNA (Mitte) ausgetauscht werden. Als Resultat entsteht eine Mischform, die DNA von beiden Ausgangsorganismen enthält.

B. Da hier keine ähnlichen (homologen) Sequenzen vorhanden sind, kann auch keine homologe Rekombination stattfinden. Grafik: A. Hartmann / H. Guldner

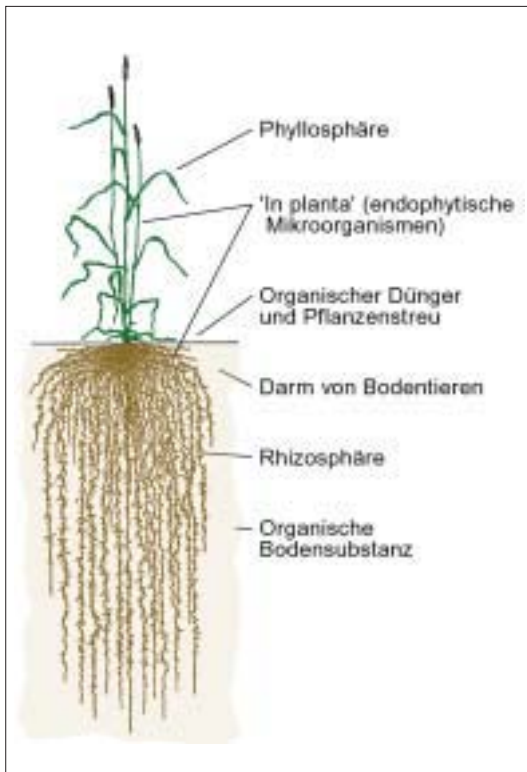
talent Gentransfers und speziellen mobilen genetischen Elementen – Plasmiden und Transposons – erworben und optimiert werden. In manchen Bakterienarten findet dieser Prozess mit einer großen evolutionären Geschwindigkeit statt.

Mechanismen des horizontalen Gentransfers

Welche molekulargenetischen Vorgänge können zu einem horizonta-

Ausbreitung von genetischem Material über Artgrenzen hinaus von Bedeutung ist.

Die *Konjugation* ist ein regulärer Genaustausch zwischen verwandten Organismen und ist den sexuellen Prozessen bei Eukaryoten vergleichbar. Über so genannte Pili kommt es zu einem direkten Zellkontakt und Transfer von genetischem Material. Hierbei kann in das Genom integrierte oder auch extrachromosomal vorliegende Fremd-DNA in Form von Plasmidi-



Orte für einen möglichen Gentransfer

Grafik: A. Hartmann / H. Guldner

genommen wird? Zahlreiche Studien belegen, dass DNA-Fragmente pflanzlichen Ursprungs recht lange – zwei und mehr Jahre – in Böden nachweisbar sind. Bei der Stabilisierung dieser sonst so empfindlichen Nucleinsäuren wirkt vor allem die Adsorption an Bodenkomponenten wie Tonpartikel schützend gegen einen Abbau durch die allgegenwärtigen Nucleasen. Findet ein direkter Kontakt eines pflanzlichen DNA-Fragments mit der Oberfläche einer kompetenten Bakterienzelle statt, kann diese DNA aufgenommen und durch homologe Rekombination in das bakterielle Genom beziehungsweise in autonom replizierende genetische Elemente (Plasmide) integriert werden. Unter bestimmten Voraussetzungen wird diese Fremd-DNA dann auch exprimiert, das heißt in Protein übersetzt. Kodiert die Fremd-DNA für ein Transgen, so kann dieses ebenfalls von der Empfängerzelle produziert werden.

Die Frage ist nun, ob in natürlichen Habitaten geeignete Voraussetzungen für einen horizontalen Gentransfer gegeben sind und wenn ja, wie häufig ein solcher stattfindet.

Horizontaler Gentransfer in der Phyllosphäre und anderen „hot spots“

Obwohl ein Gentransfer zwischen nicht verwandten Organismen durch natürliche Transformation aufgrund biologischer und physikalischer Barrieren also stark eingeschränkt ist, kann er nicht grundsätzlich ausgeschlossen werden. Das Ziel zahlreicher wissenschaftlicher Arbeiten der letzten Jahre war – und ist – der Nachweis und die Abschätzung der Wahrscheinlichkeit eines Gentransfers zwischen gentechnisch veränderten Pflanzen und pflanzenpathogenen beziehungsweise -assoziierten Mikroorganismen. Besonders wichtig sind in diesem Zusammenhang die ökologischen Bedingungen der Mikroflora, die Homologie des Transgens zu entsprechenden Genen in der bakteriellen Empfängerzelle und der Dosis-effekt. Für einen horizontalen Gentransfer im Boden/Pflanzen-System kommen verschiedene „hot spots“ infrage: Aggregate von organischem Material im Boden, der Verdauungstrakt von Bodentieren, die Rhizosphäre, also der Kontaktraum zwischen Wurzel und Boden, die Phyllosphäre – das ist die Oberfläche von Blättern und Stängeln – und das Innere von Pflanzengewebe, das durch Pathogene und saprophytische Endophyten besiedelt sein kann. Allen diesen Habitaten ist gemeinsam, dass sie einen relativ hohen Gehalt an organischer Substanz enthalten, der für hohe mikrobielle Aktivitäten sorgt.

Das pflanzenpathogene Bakterium *Erwinia chrysanthemi* und transgene Kartoffeln

Das pathogene Bakterium befällt Kartoffeln und lysiert die Pflanzenzellen durch Ausscheidung eines pektinolytischen Enzyms. Dadurch wird auch pflanzliche DNA frei und

kommt in Kontakt mit den Bakterien. Ein Transfer eines in der Kartoffel-DNA vorhandenen Transgens (Ampicillin-Resistenzgen mit einem bakteriellen Promotor) konnte jedoch nicht festgestellt werden. Vermutlich war die Aufnahmefähigkeit der Bakterien für Fremd-DNA eingeschränkt und/oder das transgene Markergen im gesamten Pflanzengenom zu sehr verdünnt, um effektive Transferraten nachweisen zu können. Die Wahrscheinlichkeit eines Gentransfers unter diesen Bedingungen wird als sehr gering (Transferrate 10^{-17}) angegeben; dies liegt weit unter der natürlichen Mutationsrate.

Der pflanzenpathogene Pilz *Aspergillus niger* und transgene *Brassica*-Pflanzen (Kreuzblüter)

Der filamentöse Pilz *Aspergillus niger* kann Pflanzenzellen infizieren, die danach schnell absterben. Die aus den zahlreich produzierten Pilzsporen gebildeten Kolonien wurden auf Resistenz gegen Hygromycin getestet – das Hygromycin-Resistenzgen war als Fremdgen in den *Brassica*-Pflanzen vorhanden. In einigen resistenten Pilzkolonien konnten tatsächlich diese Gene nachgewiesen werden, doch war die Resistenz instabil und das Resistenzgen ging wieder verloren. Es ist jedoch ein *A. niger*-Isolat belegt, das eine stabile Hygromycin-Resistenz enthielt, die durch horizontalen Gentransfer übertragen worden sein muss. Die Mechanismen, mit denen Pilze exogene DNA aufnehmen und integrieren, sind bisher noch nicht im Detail bekannt.

Das *Agrobacterium tumefaciens* Modell

Das pflanzenpathogene Bakterium *Agrobacterium tumefaciens* ist bekannt für natürlichen Gentransfer auf seine Wirtspflanzen, wobei so genannte T-DNA in die Pflanzenzellen übertragen und dort in das Genom integriert wird. Kann nun, da sich homologe Sequenzen im Ti-Plasmid von *A. tumefaciens* befinden, diese T-DNA über homologe Rekombination wieder zurück auf *A. tumefaciens* übertragen werden? Transgene Tabakpflanzen wurden mit *A. tumefaciens* infiziert, ein Gen-

Übertragung von Erbmateriale

transfer konnte jedoch nicht nachgewiesen werden. Wahrscheinlich erreicht *A. tumefaciens* in der Pflanze nicht den Zustand der Kompetenz, um extrazelluläre DNA aufzunehmen.

Das *Acinetobacter sp.* Modell

Acinetobacter sp. BD413 gehört zu denjenigen Bakterien, die natürlicherweise sehr effektiv DNA aufnehmen können. *In vitro* wird die sehr hohe Transformationsrate von 10^{-2} (Wahrscheinlichkeit von 1:100) erreicht. Die Häufigkeit des Gentransfers von transgener Pflanzen-DNA (Kanamycinresistenzgen *nptII* aus Kartoffeln) sank jedoch *in vitro* auf 10^{-11} und auf weniger als 10^{-16} in einer natürlichen Bodenumgebung. Allerdings waren in diesen Experimenten keine ähnlichen DNA-Sequenzen vorhanden, die eine homologe Rekombination ermöglicht hätten. Außerdem besaß die „Spender-DNA“ keine funktionellen regulatorischen Elemente (Replikationsstartstelle), mit deren Hilfe eine autonome Vervielfältigung möglich gewesen wäre. In experimentellen Ansätzen, in denen die Empfängerzellen homologe Sequenzen (ein mutiertes *nptII*-Gen) enthielten, konnten *in vitro* höhere Transferraten von 10^{-8} bis 10^{-9} erreicht werden. Diese sanken allerdings wieder auf Werte von 10^{-10} , wenn statt reiner Pflanzen-DNA eine Blatt-suspension verwendet wurde, in der die DNA verdünnt vorlag.

Das *Ralstonia solanacearum* Modell

R. solanacearum ist ein pflanzenpathogenes Bakterium, das Pflanzengewebe in hoher Zelldichte befallen kann – bis zu 10^9 Bakterienzellen pro Gramm Pflanzenfeuchtgewicht – und dabei *in planta* für DNA-Aufnahme kompetent wird. Es konnte jedoch ebenfalls keine Übertragung eines bakteriellen Transgens beob-

achtet werden, selbst wenn das Transgen Sequenzen für eine homologe Rekombination aufwies. Vermutlich war das Transgen in der gesamten Pflanzen-DNA nur in so großer Verdünnung vorhanden, dass die statistische Wahrscheinlichkeit einer homologen Rekombination sehr niedrig war.

Die Situation ist jedoch anders in so genannten transplastomischen Tabakpflanzen, die das Fremdgen im Chloroplastengenom integriert haben, um eine Ausbreitung durch Pollen zu unterbinden. Hier liegen 10.000 Kopien des Fremdgens pro Pflanzenzelle vor. In einer Serie von Experimenten wurden transplastomische Tabakpflanzen gleichzeitig mit dem pflanzenpathogenen Bakterium *Ralstonia solanacearum* und *Acinetobacter sp.* BD413 infiziert, wie dies durchaus auch in der Natur vorkommen kann. Es wurden *Acinetobacter*-Zellen verwendet, die zu einer homologen Rekombination mit dem Transgen *aadA* für Spectinomycin- und Streptomycin-Resistenz fähig waren. Hierbei konnten transformierte Zellen nachgewiesen und eine Transferrate von mindestens 10^{-8} ermittelt werden.

Zusammenfassung

Horizontaler Gentransfer zwischen nicht verwandten Organismen ist – selbst in langen evolutionären Zeiträumen – ein sehr seltenes Ereignis. Prinzipiell ist er jedoch möglich und durch verschiedene Bedingungen beeinflussbar. Wichtige Faktoren sind eine effiziente DNA-Aufnahme, die Möglichkeit zur Rekombination mit homologen Sequenzen im Empfängerorganismus, der Dosisseffekt sowie ein Selektionsdruck auf die Weitergabe des aufgenommenen Gens durch entsprechend vorteilhafte Bedingungen zur Förderung der Etablierung und Weitergabe des Transgens an zukünftige Generationen. In einem speziell darauf optimierten Versuchsdesign kann horizontaler Gentransfer durchaus experimentell induziert und nachgewiesen werden. Inwiefern natürliche Habitate wie die Rhizosphäre oder der Verdauungstrakt von Bodentieren „hot

spots“ für den horizontalen Gentransfer darstellen, wird in weiteren Forschungsarbeiten zu klären sein. Unter natürlichen Bedingungen ist jedoch der horizontale Gentransfer und die Etablierung von Genen in fremden Organismen im Allgemeinen als praktisch vernachlässigbar einzuschätzen. Insbesondere ist ein horizontaler Gentransfer an sich nicht als Gefährdung zu werten, da die Einschätzung einer Gefährdung immer von den Eigenschaften des fraglichen Gens abhängt. Die in der Praxis angewandten transgenen Pflanzen besitzen jedoch Fremdgene, die für keine gefährlichen Eigenschaften kodieren.

Literaturhinweise:

- Bertolla, F., Simonet, P.: Horizontal gene transfers in the environment: natural transformation as a putative process for gene transfers between transgenic plants and microorganisms. *Research Microbiology* 150, 375-384 (1999)
- Clerc, S., Simonet, P.: A review of available systems to investigate transfer of DNA to indigenous soil bacteria. *Antonie van Leeuwenhoek* 73, 15-23 (1998)
- De Vries, J., Heine, M., Harms, K., Wackernagel, W.: Spread of recombinant DNA by roots and pollen of transgenic potato plants, identified by highly specific biomonitoring using natural transformation of an *Acinetobacter sp.* *Applied and Environmental Microbiology* 69, 445-4462 (2003)
- Dröge, M., Pühler, A., Selbitschka, W.: Horizontal gene transfer as a biosafety issue: A natural phenomenon of public concern. *Journal of Biotechnology* 64, 75-90 (1998)
- Hoffmann, T., Golz, C., Schieder, O.: Foreign DNA sequences are received by a wild type strain of *Aspergillus niger* after co-culture with transgenic higher plants. *Current Genetics* 27, 70-76 (1994)
- Kay, E., Vogel, T.M., Bertolla, F., Nalin, R., Simonet, P.: *In situ* transfer of antibiotic resistance genes from transgenic (transplastomic) tobacco plants to bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 68, 3345-3351 (2002)
- Lorenz, M.G., Wackernagel, W.: Bacterial gene transfer by natural genetic transformation in the environment. *Microbiological Reviews* 58, 563-602 (1994)
- Mitten, D., Redenbaugh, K., Lindemann, J.: Evaluation of potential gene transfer from transgenic plants, transgenic organisms and biosafety. In: *Horizontal gene transfer, stability of DNA and expression of transgenes*. Eds.: Schmidt, E.R., Hankeln, T. pp. 95-100, Springer Verlag Heidelberg (1996)
- Nielsen, K.M., Bones, A.M., Smalla, K., van Elsas, J.D.: Horizontal gene transfer from transgenic plants to terrestrial bacteria – a rare event? *FEMS Microbiology Reviews* 22, 79-103 (1998)
- Van Elsas, J.D., Turner, S., Bailey, M.J.: Horizontal gene transfer in the phytosphere. *New Phytologist* 17, 525-537 (2003)