

ГЕНЕТИКА

Обзорная статья
УДК 602.6:577.34:581.1:62-52:629.78
<https://doi.org/10.26897/2949-4710-2024-2-4-15-29>



Применение генной инженерии для повышения радиостойчивости растений в условиях космических полетов

Ирина Викторовна Чувинова, Валерия Владимировна Белова

Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина, Тамбов, Россия

Автор, ответственный за переписку: Валерия Владимировна Белова; vuz.lera@yandex.ru

Аннотация

В статье приведено потенциальное решение проблемы повышения радиостойчивости растений при их взаимодействии с галактической космической радиацией путем переноса прокариотических генов ферментов репарации ДНК и регуляторных генов путей репарации в растения. В частности, рассматривается возможность использования *Deinococcus radiodurans* в качестве донора необходимых генов ввиду высокой радиорезистентности данной бактерии. Нами предлагается применить для этой цели несколько генов *D. radiodurans* (*uvrD*, *irrE* и *pprM*) по причине наличия положительного опыта их использования. Использование гена *irrE* для трансформации растений уже доказано, тогда как применение генов *uvrD* и *pprM* нуждается в дополнительных исследованиях по причине наличия опытов только на прокариотах. Вместе с тем нужно отметить, что среди растительных белков существуют гомологи UvrD-хеликазы *Escherichia coli*, при этом растительные гомологи этого фермента содержат такие же консервативные домены, что и бактериальная UvrD-хеликаза. Это может облегчить работу данного прокариотического белка, который будет синтезироваться в растениях, полученных путем генной инженерии. Ввиду преобладающего негативного влияния космического излучения на растения, использование данного метода является многообещающим и открывает новые возможности для создания устойчивых к данному фактору сортов.

Ключевые слова

генная инженерия, горизонтальный перенос генов, *Deinococcus radiodurans*, *Escherichia coli*, космическая радиация, радиостойчивость растений

Для цитирования

Чувинова И.В., Белова В.В. Применение генной инженерии для повышения радиостойчивости растений в условиях космических полетов // *Тимирязевский биологический журнал*. 2024. Т. 2, № 4. С. 15-29.
<https://doi.org/10.26897/2949-4710-2024-2-4-15-29>

GENETICS

Review article
<https://doi.org/10.26897/2949-4710-2024-2-4-15-29>



Use of genetic engineering to improve radio tolerance of plants under space flight conditions

Irina V. Chuvanova, Valeria V. Belova

Derzhavin Tambov State University, Tambov, Russia

Corresponding author: Valeria V. Belova; vuz.lera@yandex.ru

Abstract

The article presents a potential solution to the problem of increasing the radiation resistance of plants in their interaction with galactic cosmic radiation by transferring prokaryotic genes of DNA repair enzymes and regulatory genes of repair pathways into plants. In particular, the possibility of using *Deinococcus radiodurans* as a donor of the necessary genes is being considered due to the high radioresistance of this bacterium. We propose to apply several *D. radiodurans* genes (*uvrD*, *irrE* and *pprM*) for this purpose due to the positive experience of their use. The use of the *irrE* gene for plant transformation has already been proven, while the use of the *uvrD* and *pprM* genes requires additional research due to the presence of experiments only on prokaryotes. At the same time, it should be noted that among plant proteins there are homologues of *Escherichia coli* UvrD helicase, while plant homologues of this enzyme contain the same conserved

domains as bacterial UvrD helicase. This can facilitate the work of this prokaryotic protein, which will be synthesized in plants obtained by genetic engineering. Due to the prevailing negative effects of cosmic radiation on plants, the use of this method is promising and opens up new opportunities for creating varieties resistant to this factor.

Keywords

genetic engineering, horizontal gene transfer, *Deinococcus radiodurans*, *Escherichia coli*, cosmic radiation, radiation resistance of plants

Conflict of interests

The authors declare no relevant conflict of interests.

For citation

Chuvanova I.V., Belova V.V. Use of genetic engineering to improve radio tolerance of plants under space flight conditions. *Timiryazev Biological Journal*. 2024;2(4):15-29. <https://doi.org/10.26897/2949-4710-2024-2-4-15-29>

Введение Introduction

Космическая радиация состоит из потока элементарных частиц (электронов, протонов), фотонов (рентгеновское и гамма-излучение), а также ядер атомов [1]. Как известно, гамма-излучение обладает мутагенным действием [2]. Вследствие этого в условиях космических полетов возникает необходимость защиты организмов от его действия. В частности, растения на орбитальных станциях, используемые в пищу космонавтами в целях обогащения рациона витаминами и микроэлементами, также подвергаются воздействию космической радиации. Результатом такого воздействия являются различные генетические нарушения, приводящие к снижению жизнедеятельности [2]. Поэтому повышение радиоустойчивости растений является востребованным решением данной проблемы.

Если в растении отсутствует врожденная склонность к радиоустойчивости, то ее можно «перенести» из другого организма. Это позволяет сделать генная инженерия, благодаря которой можно осуществить горизонтальный перенос генов между организмами, даже далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении.

Из мира микроорганизмов хорошо известна своей радиоустойчивостью бактерия *Deinococcus radiodurans* [3, 4], что позволяет использовать ее в качестве донора необходимых генов. Известны как видоспецифичные, так и консервативные белки репарации *D. radiodurans*, а также кодирующие их гены [3].

К настоящему времени имеются проработанные методы генной инженерии растений, позволяющие, в частности, перенести чужеродные гены прокариот в растительную клетку (рис. 1) [5]. Наиболее распространенными методами являются применение векторов на основе Ti-плазмид агробактерий и биобаллистика [5].



Рис. 1. Методы генной инженерии растений

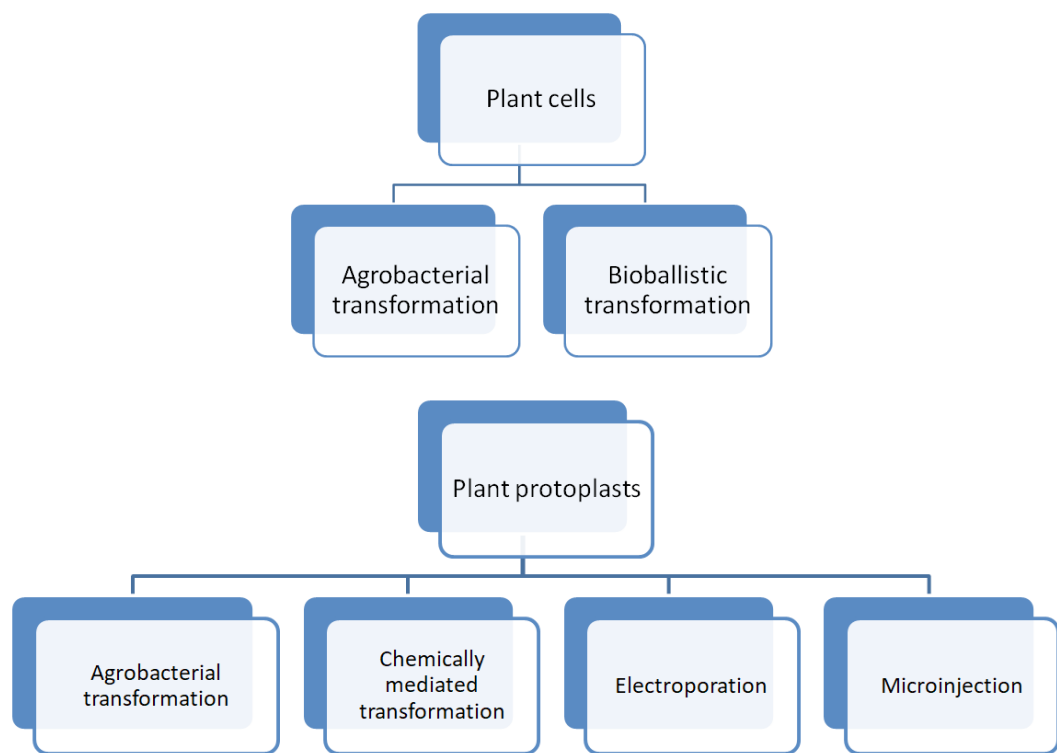


Fig. 1. Methods of plant genetic engineering

Об эффективности данных методов свидетельствует доказанная в ходе опытов возможность создания съедобных вакцин [6, 7] путем экспрессии бактериальных антигенов генномодифицированными растениями (табл. 1). Мы остановимся на бактериальных инфекциях (хотя имеются и растительные вакцины против вирусных заболеваний), так как нас интересует считывание генов прокариот в эукариотических организмах.

Можно предположить, что таким же образом удастся перенести прокариотические гены радиостойчивости в растительную клетку. Это

приведет к более высокой выживаемости растений в условиях космических полетов.

Цель исследований: обосновать возможность переноса генов ферментов репарации и генов регуляции путей репарации *D. radiodurans* в растения с целью повышения их радиостойчивости.

Задачи исследования:

1. Собрать данные о переносе генов ферментов репарации и генов регуляции путей репарации *D. radiodurans* в другие организмы.
2. Систематизировать информацию о реакциях растений на космическую радиацию.

Таблица 1

Пероральные (съедобные) вакцины растительного происхождения

№	Возбудитель и заболевание, которое он вызывает	Растительная экспрессионная система	Источник
1	<i>Mycobacterium tuberculosis</i> (туберкулез)	Резуховидка Таля (<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.)	[6]
		Салат-латук (<i>Lactuca sativa</i> L.)	
		Морковь посевная (<i>Daucus carota subsp. sativus</i> (Hoffm.) Schübl. & G. Martens)	
2	<i>Clostridium tetani</i> (столбняк)	Картофель (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	[7]
3	<i>Corynebacterium diphtheria</i> (дифтерия)	Картофель (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	[7]
4	<i>Escherichia coli</i> (энтерит)	Картофель (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	[7]
		Рис посевной (<i>Oryza sativa</i> L.)	
		Салат-латук (<i>Lactuca sativa</i> L.)	

Table 1

Peroral (eatable) vaccines of plant origin

№	Pathogen and disease caused by it	Plant expression system	Source
1	<i>Mycobacterium tuberculosis</i> (tuberculosis)	<i>Arabidopsis</i> (<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.)	[6]
		Lettuce (<i>Lactuca sativa</i> L.)	
		Carrot (<i>Daucus carota</i> subsp. <i>sativus</i> (Hoffm.) Schübl. & G. Martens)	
2	<i>Clostridium tetani</i> (tetanus)	Potato (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	[7]
3	<i>Corynebacterium diphtheria</i> (diphtheria)	Potato (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	[7]
4	<i>Escherichia coli</i> (enteritis)	Potato (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	[7]
		Rice (<i>Oryza sativa</i> L.)	
		Lettuce (<i>Lactuca sativa</i> L.)	

Методика исследований

Research method

Для поиска научной информации по теме исследований использовались 3 базы данных. Среди них к русскоязычным относились eLibrary.ru (<https://www.elibrary.ru/defaultx.asp?>) и Cyberleninka (<https://cyberleninka.ru/>), а к англоязычным – PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>). Поиск осуществляли по следующим ключевым словосочетаниям: «гены радиостойчивости микроорганизмов», «гены радиостойчивости бактерий», «влияние космической радиации на растения в условиях космических полетов», «влияние космической радиации на растения».

Критериями для отбора публикаций служили соответствие теме исследований, наличие ключевых слов в тексте публикации, полнота раскрытия нужных для исследований сведений. Не рассматривались тезисы докладов на конференциях, диссертации и их авторефераты, а также публикации без doi.

Ход отбора данных представлен в таблице 2.

По результатам отбора в список литературы было включено 25 публикаций по теме исследований. Среди них 13 публикаций приходилось на eLibrary.ru, 10 публикаций – на PubMed, 2 публикации – на Cyberleninka.

Результаты и их обсуждение

Results and discussion

Deinococcus radiodurans – это непатогенная мезофильная аэробная грамположительная бактерия, не образующая споры [3]. Клетки кокковидной формы формируют диады и тетрады. Колонии имеют розовый цвет. Была выявлена уникальная способность культуры *D. radiodurans* переносить высокие дозы ионизирующей радиации без гибели клеток. Так, эта бактерия выживает при облучении в дозе 10 000 Гр, что превосходит

радиорезистентность культуры клеток *Escherichia coli* в 30 раз, а культуры клеток человека – в 1000 раз. Впервые клетки *D. radiodurans* были выделены из мясных консервов, стерилизованных ионизирующим излучением в дозе 15 000 Гр [4]. Радиостойчивость клеток *D. radiodurans* связана с наличием как особых (видоспецифичных) ферментов репарации ДНК, так и классических бактериальных систем репарации (табл. 3) [3, 4]. Было отмечено, что видоспецифичные ферменты репарации повышают стрессоустойчивость клеток *D. radiodurans*, а классические ферменты имеют некоторые отличия.

После открытия этой бактерии появились перспективы встраивания ее уникальных генов радиостойчивости в другие организмы. Так, в русскоязычных источниках представлена серия опытов по переносу генов ферментов репарации ДНК (*recA* и *uvrD*) из *D. radiodurans* в *E. coli*. В случае с транспортом гена *recA* эксперименты потерпели неудачу.

По данным И.В. Бахлановой с соавт. [8], включенный в плазмидный вектор ген *recA* *D. radiodurans* не способен полностью заменить собой гомологичный ген *recA* из *E. coli* по причине сильного ферментативного контроля своей работы. Как предполагают авторы статьи, это объясняется тем, что ген *recA* *D. radiodurans* имеет отличный от своего гомолога механизм репарации, к которому не приспособлены энзиматические системы *E. coli*. Это подтверждает работа, опубликованная позднее [10].

По данным В.Н. Вербенко с соавт. [9], при переносе плазмид *pKS5* и *pKSrec30*, несущих, соответственно, аллель дикого типа и мутантный аллель гена *recA* *D. radiodurans* под контролем лактозного промотора в клетки *E. coli* с делецией генов *recA* и *SSB*, наблюдается некоторое восстановление радиостойчивости клеток *E. coli*. Однако радиозащитный эффект этих плазмид

Таблица 2

Схема отбора данных для исследований

Поисковый запрос	Ключевые слова	Период	Общее число результатов	Включено в список источников	Дубликаты
Запрос данных в eLibrary.ru					
№ 1	гены радиостойчивости микроорганизмов	за все время	130	3	0
№ 2	гены радиостойчивости бактерий	за все время	153	2	От запроса № 1: 3
№ 3	влияние космической радиации на растения в условиях космических полетов	за все время	1199	7	0
№ 4	влияние космической радиации на растения	за все время	4469	1	От запроса № 3: 6
Запрос данных в Cyberleninka					
№ 1	гены радиостойчивости микроорганизмов	за все время	3	0	От запроса № 1 и № 2 в eLibrary: 1
№ 2	гены радиостойчивости бактерий	за все время	5	0	От запроса № 1 и № 2 в eLibrary: 1
№ 3	влияние космической радиации на растения в условиях космических полетов	за все время	114	2	От запроса № 3 и № 4 в eLibrary: 2
№ 4	влияние космической радиации на растения	за все время	836	0	От запроса № 3 в Cyberleninka: 1; От запроса № 3 и № 4 в eLibrary: 2
Запрос данных в PubMed					
№ 1	genes of radioresistance of microorganisms Направление: transfer of <i>D. radiodurans</i> genes to other organisms	2000-2025	12	1	0
№ 2	bacterial radioresistance genes Направление: transfer of <i>D. radiodurans</i> genes to other organisms	2000-2025	84	6	0
№ 3	influence of cosmic radiation on plants in space flights	2000-2025	6	0	0
№ 4	influence of cosmic radiation on plants	2000-2025	58	3	0

Table 2

Data selection scheme for the research

Search query	Keywords	Period	Total number of results	Included in the list of sources	Duplicates
Request data in eLibrary.ru					
No1	genes of radioresistance of microorganisms	for all time	130	3	0
No2	bacterial radioresistance genes	for all time	153	2	From request No1: 3
No3	influence of cosmic radiation on plants in space flights	for all time	1199	7	0
No4	influence of cosmic radiation on plants	for all time	4469	1	From request No3: 6
Request data in Cyberleninka					
No1	genes of radioresistance of microorganisms	for all time	3	0	From request No1 and No2 in eLibrary: 1
No2	bacterial radioresistance genes	for all time	5	0	From request No1 and No2 in eLibrary: 1
No3	influence of cosmic radiation on plants in space flights	for all time	114	2	From request No3 and No4 in eLibrary: 2
No4	influence of cosmic radiation on plants	for all time	836	0	From request No3 in Cyberleninka: 1; From request No3 and No4 in eLibrary: 2
Request data in PubMed					
No1	genes of radioresistance of microorganisms Direction: transfer of <i>D. radiodurans</i> genes to other organisms	2000-2025	12	1	0
No2	bacterial radioresistance genes Direction: transfer of <i>D. radiodurans</i> genes to other organisms	2000-2025	84	6	0
No3	influence of cosmic radiation on plants in space flights	2000-2025	6	0	0
No4	influence of cosmic radiation on plants	2000-2025	58	3	0

не превышал 1.25 при переносе в клетки делеционных мутантов по гену *recA* и не выходил на уровень дикого типа AB1157. Также низкую восстановительную способность данные плазмиды проявили при встраивании в геном штамма *E. coli* с неправильно функционирующим белком SSB. В этом случае радиозащитный эффект составил только 1.13. В качестве контроля использовалась плаزمида pUC19-*recA*1.1 с геном *recA* *E. coli*. Радиозащитный эффект этой плазмиды составил 8.17 для делеционных мутантов *E. coli* по гену *recA* и почти был равен дикому типу. Следовательно, эта плаزمида вносила больший вклад в повышение радиоустойчивости по сравнению с остальными, несущими гомологичный

ген *recA* *D. radiodurans*. Таким образом, в проведенном опыте было доказано отсутствие вклада гена *RecA* *D. radiodurans* в повышение радиоустойчивости *E. coli*.

Вторая серия опытов по переносу гена *uvrD* дала положительные результаты. Ген *uvrD* кодирует репаративную ДНК-геликазу II. Как известно, геликаза II участвует в эксцизионной и рекомбинационной репарации, удалении неправильно спаренных оснований, а также в репликации [3, 10]. Этот фермент «сшивает» двунитевые разрывы ДНК путем образования комплементарных пар нуклеотидов, что повышает устойчивость организма к различным мутагенным факторам среды [10].

Результаты эксперимента, приведенного в работе [10], доказали стабильную работу гена *uvrD*

D. radiodurans в *E. coli*. В данном опыте клетки *E. coli* с удаленными генами *uvrD*, *helD* и *per*, кодирующими, соответственно, репаративную геликазу II, геликазу IV и репликативную геликазу Rep, восстанавливали способность к репарации повреждений ДНК, вызванных ультрафиолетовым светом и гамма-лучами, в случае встраивания в их геном плазмиды pCR2.1-*uvrD*⁺, несущий гомологичный ген *uvrD* *D. radiodurans*. Способность к радиоустойчивости была сопоставима с таковой у дикого типа AB1157 с функционирующим

геном *uvrD*. Следовательно, перенос гена *uvrD* *D. radiodurans* в клетки *E. coli* является не только осуществимым, но и функционально выгодным.

Обоснование возможности работы в растительном организме гена *UvrD*-хеликазы, выделенного из бактерий, имеется в работе [11]. В растениях (на примере резуховидки Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) и риса посевного (*Oryza sativa* L.) были обнаружены гомологи бактериального фермента репарации *UvrD*, полученного из *Escherichia coli*

Таблица 3

Белки репарации *D. radiodurans*

Гомологичные с <i>E. coli</i> белки репарации	Уникальные белки репарации
RecA <i>D. radiodurans</i> лучше присоединяется к двуцепочечной ДНК, чем к одноцепочечной (в отличие от гомологичного белка в <i>E. coli</i>). Это позволяет успешнее устранить большое число двуцепочечных разрывов ДНК.	RadA – гомолог RecA. Он участвует в гомологичной рекомбинации, однако не может заменять RecA в этом процессе. Повышает устойчивость клеток к ионизирующему излучению.
RecJ – экзонуклеаза, укорачивающая 5'-конец ДНК. Делеция гена <i>recJ</i> приводит к гибели клеток <i>D. radiodurans</i> .	RecD2, RecG, DR1572 – хеликазы, функции которых пока достаточно не изучены.
UvrD – хеликаза, гомологичная RecQ в <i>E. coli</i> . При повреждении ДНК эта хеликаза расплетает двойную спираль ближе к месту разрыва. В отличие от своего гомолога может работать в двух противоположных направлениях (начиная как от 3'-конца, так и от 5'-конца). Помимо гомологичной репарации, принимает участие в эксцизионной и пострепликативной репарациях.	Pol X активируется в присутствии ионов Mn, которые клетка накапливает при стрессе. Pol X обладает экзонуклеазной активностью, что позволяет удалять участки ДНК, образующие «шпильки» и межцепочечные сшивки.
Pol I и Pol III <i>D. radiodurans</i> выполняют такую же функцию, что и их гомологи в <i>E. coli</i> . Они участвуют в удалении разрывов ДНК, тем самым уменьшая чувствительность клеток к облучению. Важным отличием является зависимость действия Pol I от ионов Mn, накапливаемых клетками <i>D. radiodurans</i> при стрессе. Работа Pol III также имеет некоторые особенности. Так, на внутренней поверхности двух субъединиц Pol III наблюдается приблизительно равная концентрация положительных и отрицательных аминокислотных остатков, что уменьшает взаимное притяжение двух субъединиц и облегчает скольжение Pol III по ДНК. Комплекс <i>sbvCD</i> удаляет участки ДНК, образующие межцепочечные сшивки и «шпильки».	PrgA (ген <i>prgA</i>) устраняет двунитевые разрывы ДНК путем присоединения к концевым участкам двуцепочечной ДНК.
MutS1, MutL и UvrD принимают участие в устранении ошибочно спаренных оснований.	DdrA (ген <i>ddrA</i>) участвует в гомологичной рекомбинации ДНК, связывается с одноцепочечной ДНК (присоединяется к ее 3'-концу), препятствуя разрушению ДНК. DdrB (ген <i>ddrB</i>) является SSB-белком, сшивает двунитевые разрывы ДНК, связывается с одноцепочечной ДНК. DdrD (ген <i>ddrD</i>) отвечает за устойчивость к ультрафиолетовому облучению.
Белки, кодируемые генами <i>ugiD</i> и <i>ueaZ</i> , участвуют в удалении межцепочечных сшивок благодаря экзонуклеазным и хеликазным свойствам.	Белок UvsE является эндонуклеазой, активируемой ионами Mn. UvsE принимает участие в эксцизионной репарации. Эта эндонуклеаза устраняет пиримидиновые димеры, возникающие при ультрафиолетовом облучении.
	Потеря генов, кодирующих уникальные для <i>D. radiodurans</i> белки репарации, хотя и не приводит к гибели клетки, но снижает ее стрессоустойчивость.

Table 3

Repair proteins of *D. radiodurans*

E.coli-homologous repair proteins	Unique repair proteins
RecA repair proteins of <i>D. radiodurans</i> binds better to double-stranded DNA than to single-stranded DNA (in contrast to the homologous protein in <i>E. coli</i>). This makes it possible to eliminate a large number of double-stranded DNA breaks more successfully.	RadA is a homologue of RecA. It participates in homologous recombination, but cannot replace RecA in this process. It increases cell resistance to ionizing radiation.
RecJ is an exonuclease that shortens the 5' end of DNA. Deletion of the RecJ gene <i>recJ</i> leads to the death of <i>D. radiodurans</i> cells.	RecD2, RecG, DR1572 are helicases whose functions have not yet been sufficiently studied.
UvrD is a helicase homologous to RecQ in <i>E. coli</i> . When DNA is damaged, this helicase unwinds the double helix closer to the site of the break. Unlike its homologue, it can work in two opposite directions (starting from both the 3' end and the 5' end). In addition to homologous repair, it also participates in excisional and post-replicative repairs.	Pol X is activated in the presence of Mn ions, which the cell accumulates under stress. Pol X has exonuclease activity, which makes it possible to remove sections of DNA that form "hairpins" and cross-links.
Pol I and Pol III of <i>D. radiodurans</i> perform the same function as their homologues in <i>E. coli</i> . They are involved in the removal of DNA breaks, thereby reducing the sensitivity of cells to radiation. An important difference is the dependence of the action of Pol I on Mn ions, accumulated by <i>D. radiodurans</i> cells under stress. The work of Pol III also has some special features. Thus, an approximately equal concentration of positive and negative amino acid residues is observed on the inner surface of two Pol III subunits, which reduces the mutual attraction of the two subunits and facilitates the sliding of Pol III through DNA. The sbcCD complex removes sections of DNA that form inter-stranded cross-links and "hairpins".	PprA (<i>pprA</i> gene) eliminates double-stranded DNA breaks by attaching to the end sections of double-stranded DNA.
MutS1, MutL and UvrD take part in the elimination of incorrectly paired bases.	DdrA (<i>ddrA</i> gene) participates in homologous DNA recombination, binds to single-stranded DNA (attaches to its 3' – end), preventing DNA destruction.
Proteins encoded by the <i>ygiD</i> and <i>yeaZ</i> genes are involved in the removal of cross-links due to their exonuclease and helicase properties.	DdrB (the <i>ddrB</i> gene) is an SSB protein that cross-links double-stranded DNA breaks and binds to single-stranded DNA.
	DdrD (the <i>ddrD</i> gene) is responsible for UV resistance.
	The UvsE protein is an endonuclease activated by Mn ions. UvsE takes part in excision repair. This endonuclease eliminates the pyrimidine dimers produced by UV radiation.
	The loss of genes encoding repair proteins unique to <i>D. radiodurans</i> , although not leading to cell death, reduces its stress resistance.

и относящегося к хеликазам. Растительные варианты UvrD-хеликазы содержат такие же консервативные домены (4 домена), что и бактериальная UvrD-хеликаза, но отличаются в деталях. Например, молекулярная масса UvrD-хеликазы *E. coli* равна 73 кДа (720 аминокислот), а ее гомологов в *A. thaliana* и *O. sativa* – 129 и 130 кДа (1149 и 1165 аминокислот) соответственно.

В иностранных источниках также отражены результаты опытов по переносу генов *D. radiodurans*

в другие организмы. В этом направлении преуспели китайские ученые. Интересно то, что трансформации с равным успехом подвергались не только прокариоты, но и эукариоты.

Рассмотрим первую группу экспериментов по созданию трансгенных прокариот.

В исследовании Zhang Y. et al. [12] было показано положительное влияние экспрессии гена *irrE* *D. radiodurans* в *Zymomonas mobilis*.

Повышалась устойчивость этой трансгенной бактерии к различным абиотическим стрессам (осмотическому, тепловому, кислотному). Также было отмечено, что данный штамм мог существовать в условиях избытка этанола за счет увеличения активности алкогольдегидрогеназы.

В работе Zhao P. et al. [13] также подтверждалось защитное действие белка IrrE (PprI) *D. radiodurans* при его синтезе в *E. coli*. Этот штамм обладал повышенной солеустойчивостью благодаря активации ряда генов. В частности, в трансгенных организмах была отмечена экспрессия генов реакции на окислительный и осмотический стресс: *katE* (ответ на повреждение ДНК) и *osmBC* (ответ на стресс). Также в условиях избытка NaCl в питательной среде начали работать гены, связанные с выработкой трегалозы и глицерина (в частности, ген *otsAB*), и гены кислотоустойчивости (*gadABC* и *gadWX*).

По данным Park S.H. et al. [14], синтез в *E. coli* белка PprM *D. radiodurans* способствует повышению устойчивости данного трансгенного организма к окислительному стрессу. В присутствии перекиси водорода отмечали уменьшение образования такого свободного радикала, как высокоактивный гидроксильный радикал, а также снижение степени карбонилирования белков. Это было достигнуто увеличением активности переносчика марганца (*mntH*) в 9 раз, что способствовало возрастанию содержания марганца по отношению к железу (значение соотношения Mn/Fe было увеличено в 2 раза).

Таким образом, прокариоты, трансформированные генами *D. radiodurans*, обладали повышенной устойчивостью к различным абиотическим стрессам.

Вторая группа представлена результатами опытов по созданию трансгенных эукариот.

В исследовании Pan J. et al. [15] было доказано, что выработка белка IrrE (PprI) *D. radiodurans* у трансгенных организмов (*E. coli* и *Brassica napus*) позволяет им перенести абиотический стресс различной природы (тепловой, осмотический, окислительный). Так, трансгенные растения *B. napus* способны выживать при содержании в почве 350 mM NaCl, что для других сельскохозяйственных культур является неосуществимым. Поскольку и дегидратация, и космическая радиация вызывают окислительный стресс, который способны перенести данные трансгенные организмы, можно сделать вывод о том, что условия космических полетов не приведут к снижению жизнеспособности этих организмов.

В работе Shi Y. et al. [16] показано положительное влияние белка PprI *D. radiodurans* на выживаемость клеток эндотелия пупочной вены человека и лабораторных мышей линии BALB/c. Уменьшались показатели апоптоза, возрастала репарационная способность ДНК, увеличивалась выработка антиоксидантов. Также благоприятное воздействие белка PprI было подтверждено в эксперименте с облученными лабораторными мышами: усиливалось деление клеток костного мозга, возрастало количество тромбоцитов

и лейкоцитов, уменьшались радиационные повреждения органов, увеличивалась выработка антиоксидантов в тканях.

В работе Wen L. et al. [17] исследовалось влияние белка PprI *D. radiodurans* на выживаемость эпителиальных клеток легких человека BEAS-2B и лабораторных мышей линии BALB/c после облучения. В эпителиальных клетках легких человека BEAS-2B экспрессия белка PprI увеличивала их радиостойчивость, уменьшала процент апоптоза и предотвращала остановку клеточного цикла на фазе G2/M. У трансгенных лабораторных мышей линии BALB/c повышалась выживаемость после облучения за счет уменьшения радиационного повреждения кроветворной системы, легких, тонкой кишки и репродуктивной системы.

По сведениям Chen T.T. et al. [18], экспрессия гена *pprI D. radiodurans* в организме лабораторных мышей линии BALB/c повышала выживаемость после облучения в дозе 6 Гр, вызывающей гибель в контрольных условиях. Уменьшение смертности объясняется снижением степени апоптоза тимоцитов, а также клеток костного мозга и селезенки. При этом важную роль играет уменьшение времени сокращения содержания лимфоцитов. Полученный эффект радиостойчивости объясняется образованием белка Rad51 в легких, печени и почках. Белок Rad51 является гомологом белка RecA *D. radiodurans*.

Таким образом, рассмотренные опыты второй группы доказывают возможность эффективной трансформации эукариот генами *D. radiodurans*. Следовательно, придание радиостойчивости растениям с помощью такого метода подтверждается практикой.

Можно отметить, что ген *irrE* с успехом используется для трансформации как прокариот, так и эукариот, тогда как гены *pprM* и *uvrD* применяются пока только для генной модификации прокариот. Поэтому для трансформации растений более подходящим является ген *irrE*. Использование генов *pprM* и *uvrD* нуждается в дополнительных исследованиях.

Параллельно с этим приведем анализ собранных нами сведений по влиянию космического излучения на растения. В большинстве работ описывается негативное действие этого фактора, однако в единичных случаях говорится либо о его стимулирующем влиянии, либо об отсутствии видимых изменений в растительном организме под его влиянием.

Рассмотрим первую группу суждений.

В работе С.С. Юрова с соавт. [19] исследовалось влияние на семена томата (*Solanum lycopersicum* L.) космической радиации при их хранении на протяжении 6 лет в условиях космического орбитального комплекса «МИР». После нахождения на борту данного космического аппарата семена прорастивались в лабораторных условиях в течение 70 суток. Далее рассаду высаживали в открытый грунт под пленку. Семена из экспериментальной группы дольше проросли (через 14 суток) по сравнению

с контролем (через 5 суток). Также эти семена обладали пониженной всхожестью (выживаемость семян без скрытых и летальных мутаций составляла 26,8%) относительно контрольного варианта (58,3%). Благодаря применению вторичного биогенного излучения удалось добиться прорастания семян со скрытыми мутациями (их всхожесть составила 48,2% от общего количества семян). 25% семян имели летальные мутации и не взошли даже после воздействия вторичного биогенного излучения. При анализе проростков семян со скрытыми мутациями были обнаружены безлистные особи, причем эта мутация создавалась именно космической радиацией, так как в земных условиях не наблюдалось таких изменений как при спонтанном, так и при индуцированном мутагенезе.

В статье Е.И. Шагимардановой с соавт. [20] показано влияние космического излучения на антиоксидантный статус проростков ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Naruna Nijo. Семена ячменя, хранящиеся более 4-х месяцев на Международной космической станции (модуль «Звезда»), проращивали в условиях орбитальной оранжереи «Лада». В ходе эксперимента было отмечено накопление растением ряда ферментов-антиоксидантов (супероксиддисмутаза, каталаза, глутатионтрансфераза, аскорбатпероксидаза, фенилаланинаммонийлиаза), что указывает на развитие стресса под воздействием космической радиации. Однако космическое излучение не повлияло на всхожесть семян и морфометрические признаки проростков ячменя: энергия прорастания составила более 90%, а высота побегов и время появления кроющего листа не отличались от таковых в «земном» варианте. Это можно объяснить высокой стрессоустойчивостью ячменя: он успешно адаптируется к засухе и засоленной почве. Его мощная антиоксидантная система образовалась как приспособление к длительному обезвоживанию. Поскольку и дегидратация, и космическая радиация вызывают окислительный стресс [4], то эти негативные факторы не будут препятствием для полноценного роста и развития растений ячменя. Однако такое утверждение является верным только в отношении рассмотренного нами вида. В другом случае может наблюдаться иной результат. Следовательно, результаты, полученные в исследовании Е.И. Шагимардановой с соавт., не носят универсального характера.

В работе В.И. Абрашкина с соавт. [21] описано отрицательное влияние космической радиации на морфометрические признаки Melissa лекарственной (*Melissa officinalis* L.) и расторопши пятнистой (*Silybum marianum* (L.) Geartn). Семена Melissa лекарственной и плоды расторопши пятнистой были временно размещены на борту космического аппарата «БИОН-М № 1». Позже проводили их проращивание на опытном участке Ботанического сада Самарского государственного университета. Для Melissa лекарственной были характерны мелколистность и короткие боковые побеги, что привело к уменьшению накопления фитомассы на 20-25% по сравнению с контролем. У растений расторопши пятнистой наблюдалось появление двух фенотипических групп

в первом поколении: преобладали особи без бутонов с отставанием в развитии по морфометрическим признакам приблизительно в 2 раза относительно контрольной группы. Их доля составила 60%, причем было отмечено, что фитомасса этой первой опытной группы также в 2 раза уступает контролю. 40% составляли растения-гиганты, у которых длина цветоноса была меньше контрольных значений. Половина представителей данной опытной группы, как и в первом случае, отставала в морфологическом развитии.

В работе Ю.Н. Горелова с соавт. [22] дается пример неоднозначного влияния космической радиации на прорастание семян некоторых видов растений. Для проведения опыта использовались семена 9 видов растений. Семена находились 30 дней на борту космического аппарата «Бион-М № 1», после чего их высаживали в открытый грунт. В ходе проращивания семена 4-х видов имели низкую всхожесть в сравнении с нормой. Это было характерно для клематиса цельнолистного (*Clematis integrifolia* L.), гвоздики Андриеевского (*Dianthus andrzejowskianus* Kulcz.), синюхи голубой (*Polemonium caeruleum* L.) и прострела раскрытого (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.). Семена 3-х видов не дали проростков (астра альпийская (*Aster alpinus* L.), примула крупночашечковая (*Primula macrocalyx* Bunge) и лилия мартагон (*Lilium martagon* L.)). Однако всхожесть для семян льна многолетнего (*Linum perenne* L.) и касатика карликового (*Iris pumila* L.) составила 67 и 78% соответственно, что больше нормы (30-50%). Также среди проростков льна многолетнего и касатика карликового были замечены более крупные всходы, опережающие по своему развитию остальные проростки.

В работе Д.А. Петрашовой и Н.К. Белишевой [23] показано негативное влияние космической радиации на растения. Проростки лука репчатого (*Allium cepa* L.) помещали в парафиновую камеру и подвергали воздействию нейтронов с энергиями < 50 Мэв, которые моделировали нейтронную часть космических лучей. Парафиновая камера использовалась для защиты проростков от прямого облучения данными нейтронами, что позволяет приблизить условия эксперимента к реальному стрессовому воздействию на биологические объекты на протяжении космических миссий. После облучения нейтронами с высокими энергиями происходило увеличение нежелательных цитогенетических эффектов: снижение скорости делений клеток, образование хромосомных перемычек между двумя полюсами клеток в анафазе и телофазе, слипание хромосом, образование клеток с двумя ядрами или микроядрами.

В работе А.В. Зотова с соавт. [2] доказано генотоксичное действие космической радиации на проростки разных сортов лука, выраженное в отставании роста их корней. Для проведения опыта семена лука были временно размещены на космическом аппарате «ФОТОН-М № 4» в 2-х модулях: гипомангнитном и экранированном свинцом. Всего были исследованы 6 сортов лука репчатого

(*Allium cepa* L.) («Шаман», «Серебряный принц», «Карамель», «Стригуновский местный», «Белое перо», «Красный салатный») и 1 сорт лука-шалота (*Allium ascalonicum* L.) («Деликатес»). У проростков 6 сортов было замечено отставание роста корней. Данный эффект не наблюдался только у сорта «Белое перо». Авторы статьи связывают замедление роста корней с уменьшением скорости клеточных делений, что указывает на генотоксический эффект космической радиации.

В другой работе [24] описана неодинаковая реакция различных видов растений по отношению к космической радиации. Семена кизильника черноплодного (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex A. Blytt), аморфы кустарниковой (*Amorpha fruticosa* L.) и караганы древовидной (*Caragana arborescens* Lam.) находились приблизительно в течение 2-х месяцев на орбитальной станции «Фотон М № 4». После этого данные семена проращивали в лабораторных условиях, измеряли энергию прорастания и длину стебля. Было отмечено, что семена кизильника черноплодного и аморфы кустарниковой, выдержанные на борту космического аппарата, не взошли. Однако семена караганы древовидной имели более высокие показатели энергии прорастания по сравнению с контролем: 80% против 50%. Отмечали также увеличение линейных размеров проростков караганы древовидной из экспериментального варианта. Это указывает на неодинаковое действие космической радиации по отношению к различным растениям. Таким образом, среди них можно выделить чувствительные и устойчивые к данному негативному фактору виды.

В работе В.М. Лебедева с соавт. [1] исследовалось влияние смоделированной космической радиации (поток дейтронов с энергией 15.3 МэВ) на прорастание семян и длину корней салата-латука (*Lactuca sativa* L.) сорта Московский парниковый. Было установлено, что данное излучение подавляет энергию прорастания и всхожесть семян (ингибирующее действие было прямо пропорционально поглощенной дозе: 60% – при 65 Гр; 75% – при 0.55 кГр; 90% – при 5.5 кГр). Также было отмечено уменьшение длины корня проростков по сравнению с контролем. Однако при одновременном влиянии радиации и гипомангнитных условий (полноценная модель космического полета) наблюдается стимулирующий эффект на прорастание семян, и частично (при дозе 5.5 кГр) – на рост корней, что входит в противоречие с полученными ранее данными.

В работе В.А. Харченко с соавт. [25] была показана неравномерность реакции разных сортов салата-латука на воздействие космического излучения. Семена в течение года хранились на Международной космической станции. Затем осуществляли их проращивание в теплице. Всего в эксперименте было задействовано 6 сортов салата-латука (Петрович, Синтез, Московский парниковый, Пикник, Кавалер и Букет). Всхожие семена имело большинство сортов (за исключением сортов Кавалер и Букет). Несмотря на это, у 3-х сортов (Петрович, Синтез и Пикник) было

отмечено снижение урожайности. Лишь у одного сорта (Московский парниковый) выявили положительный ответ в виде увеличения урожайности. Также только у этого сорта наблюдали возрастание концентрации фотосинтетических пигментов и пролина в ответ на стресс, связанный с пребыванием на Международной космической станции.

Имеются работы, где высказывается противоположная точка зрения (либо отсутствие влияния космической радиации на жизнедеятельность растений, либо стимулирующее воздействие данного излучения), но они представляют собой единичные случаи. Так, М.А. Левинских с соавт. [26] доказывает в своей работе, что растения в условиях космических оранжерей полностью проходят цикл онтогенеза без каких-либо отличий от своего «земного» варианта существования. По результатам наблюдений, выполненных в период с 1990 по 2011 гг. на орбитальных оранжереях «Свет» и «Лада», было доказано отсутствие генетического полиморфизма у растений на протяжении 4-х поколений).

В эту группу суждений можно частично отнести и результаты исследований, полученные Е.И. Шагимардановой с соавт. [20] и В.М. Лебедевым с соавт. [1]. Так, во второй части эксперимента, проведенного В.М. Лебедевым с соавт., создавалась полноценная модель космического полета путем одновременного воздействия гипомангнитных условий и космической радиации на семена и проростки салата-латука. В этих условиях наблюдалась стимуляция всхожести семян и роста корней. В опыте Е.И. Шагимардановой с соавт. космическое излучение не повлияло на всхожесть семян и морфометрические признаки проростков ячменя, что объясняется адаптивными особенностями этого вида.

В иностранных источниках также опубликованы сведения о влиянии космической радиации на растения, но их результаты противоречивы. Однако и здесь можно увидеть данные, которые доказывают, что чувствительность к космической радиации зависит от вида и сорта растения.

В исследовании Zhang Y. et al. [27] была установлена видоспецифичная реакция растений на космическую радиацию. Опыт моделировал галактическое и солнечное космическое излучение путем использования различных заряженных частиц. Так, протоны, ионы гелия, кислорода, титана, кремния и железа применялись для искусственного создания галактической космической радиации. Степень облучения при этом составляла до 80 сГр. Для моделирования солнечной космической радиации использовались протоны с энергиями 50-150 МэВ/н (при этом сила облучения составляла 200 сГр). В ходе проведения опыта показана прямо пропорциональная зависимость снижения жизнеспособности семян от энергии заряженных частиц и их веса. Большую роль играл режим облучения: жизнеспособность больше всего уменьшалась при остром воздействии, чем при низкой мощности дозы. По результатам эксперимента

мизуна (*Brassica rapa* var. *japonica*) оказалась более чувствительной к облучению по сравнению с резуховидкой Таля (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.). Также было установлено, что сухие семена более радиоустойчивы по сравнению с гидратированными.

В работе Kuang Q. et al. [28] доказывалось стимулирующее действие космической радиации на растения люцерны посевной (*Medicago sativa* L.). Семена люцерны сорта «Дэцин» были помещены внутрь ракеты «Чанчжэн-5В» и пребывали на околоземном космическом пространстве 3 дня. После этого семена проращивали в земных условиях. Полученные растения затем размножали черенками, которые выращивались в условиях оранжереи. В ходе культивирования данного сорта выяснилось, что воздействие космической радиации на люцерну привело к появлению быстрорастущего мутанта. При помощи транскриптомного и протеомного анализа было доказано, что под влиянием космической радиации наблюдалась экспрессия генов, ответственных за стрессовый ответ (гены, кодирующие рецептор АВА PYL4 и белок, связанный с патогенезом). Анализ метаболома показал изменения в содержании гормонов, которые являются причиной ускоренного роста и быстрого набора биомассы.

Можно предположить, что уровень мутаций в семенах зависит от времени пребывания в космосе. Чем меньше срок, тем меньше количество мутаций, и наоборот. Чем больше накапливается мутаций в ходе длительного полета, тем сильнее снижается жизнеспособность. Стимулирующее влияние космической радиации на семена люцерны объясняется как особенностями вида, так и дозой полученных мутаций. Видимо, малые дозы радиации оказывают стимулирующий эффект, если учитывать короткий срок нахождения семян люцерны на борту ракеты (всего 3 дня).

Таким образом, в ходе ряда исследований, проведенных с целью изучения влияния космической радиации на растения, были получены противоречивые результаты. Реакция растений на данный фактор зависела от вида и сорта. Диапазон ответа варьировал от стимуляции роста и развития до угнетения этих процессов. Преобладающей реакцией было подавление жизнедеятельности растений.

Следовательно, перенос генов *D. radiodurans* в растения является перспективным решением проблемы повышения выживаемости растений в условиях космических полетов. Кроме того, в таких генномодифицированных растениях не будет происходить истощение пути глюकोзинолата. Глюкозинолаты участвуют в защите растений от различных повреждающих факторов окружающей среды (преимущественно абиотических). Однако известно, что сильный стресс приводит к снижению содержания глюкозинолатов. Так, в работе Dixit A.R. et al. [29] показано уменьшение образования глюкозинолатов при 40 сГр. Это объясняется тем, что для синтеза большинства глюкозинолатов

требуется глутатион, который также является ключевым компонентом антиоксидантной системы. Следовательно, при окислительном стрессе, который может быть вызван ионизирующей радиацией, очень важно поддерживать высокий уровень глутатиона. Поэтому иные пути его использования временно блокируются. То же самое распределение справедливо и для метионина, который является важной частью двух конкурирующих друг с другом путей. Таким образом, в случае трансформации растений генами *D. radiodurans* возможны не только сохранение адаптационного потенциала, но и его увеличение.

Выводы Conclusions

В ходе проведения исследований нами были изучены данные по трансформации клеток прокариот и эукариот генами *D. radiodurans*. Не все рассмотренные эксперименты закончились успехом (в частности, не удалось добиться стабильной работы гена *gcsA* *D. radiodurans* в *E. coli*). Однако в большинстве работ доказывается осуществимость данного процесса: использование генов *intE*, *uvrD* и *prgM* зарекомендовало себя как действенный способ приобретения устойчивости организмами-реципиентами ко многим абиотическим факторам. В будущем это направление исследований может привести к созданию радиоустойчивых форм организмов, полученных путем генной инженерии. К примеру, такие формы могут быть востребованы в условиях космических полетов, когда организм подвергается действию мутагенных факторов. В частности, это касается растений, которые служат одним из элементов системы жизнеобеспечения космонавтов. Можно подчеркнуть, что применение гена *intE* для трансформации растений уже доказано на практике.

Нами было выяснено, что реакция растений на космическую радиацию носит разнонаправленный характер, так как зависит от адаптивных возможностей вида и сорта. Однако преобладающим ответом является угнетение роста и развития организма, что является серьезным препятствием для существования растений на орбитальных космических станциях. Вследствие этого методы генной инженерии являются наиболее подходящим путем решения данной проблемы.

Предложенный нами способ приобретения растениями радиоустойчивости путем их трансформации генами *D. radiodurans* может помочь преодолеть снижение урожайности растений под воздействием мутагенных эффектов космической радиации.

В заключение можно отметить, что это направление научных исследований требует дальнейшего развития, так как преодоление негативных реакций растений на «космический» стресс путем генной инженерии открывает новые возможности по адаптации организмов к данным условиям. Считаем, что эта тема будет интересна для специалистов в области радиационной и космической биологии.

Список источников

1. Лебедев В.М., Платова Н.Г., Спасский А.В., Труханов К.А. и др. Использование 120 см циклотрона для исследования совместного воздействия ионизирующего излучения и гипомангнитных условий на семена салата // *Известия Российской академии наук. Серия физическая*. 2020. Т. 84, № 4. С. 487-491. <https://doi.org/10.31857/S0367676520040171>
2. Зотов А.В., Кавеленова Л.М., Курганская Л.В., Горелов Ю.Н. Влияние экспозиции на борту космического аппарата «ФОТОН-М» № 4 на всхожесть семян и рост корней проростков различных сортов лука // *Вестник молодых ученых и специалистов Самарского государственного университета*. 2015. № 2 (7). С. 69-73. EDN: WHPFNH
3. Агапов А.А., Кульбачинский А.В. Механизмы стрессоустойчивости и регуляция экспрессии генов у радиорезистентной бактерии *Deinococcus radiodurans* (обзор) // *Биохимия*. 2015. Т. 80, № 10. С. 1461-1479. EDN: UYGEYL
4. Кобялко В.О., Пименов Е.П. Действие радиации на микроорганизмы и чувствительность разных таксономических групп к облучению // *Актуальные вопросы сельскохозяйственной радиобиологии: Труды Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт радиологии и агроэкологии» (ФГБНУ ВНИИРАЭ)*. Вып. 2 / Под ред. С.А. Гераськина. Обнинск: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт радиологии и агроэкологии», 2019. С. 119-130. EDN: GTSLAK
5. Михель И.М., Халилуев М.Р. Трансгенные растения томата (*Solanum lycopersicum* L.): прямые методы введения генов и факторы, влияющие на эффективность трансформации (обзор) // *Сельскохозяйственная биология*. 2022. Т. 57, № 3. С. 518-541. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.3.518rus>
6. Татков С.И., Дейнеко Е.В., Фурман Д.П. Перспективы создания противотуберкулезных вакцин нового поколения // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2011. Т. 15, № 1. С. 114-129. EDN: NYPUED
7. Монахова Д.Д., Щеголева В.А., Самсонов И.Ю., Романтеева Ю.В. и др. Перспективы создания вакцин на растительной основе // *Modern Science*. 2022. № 1-1. С. 2015-2021. EDN: ZGWOMU
8. Бахланова И.В., Байтин Д.М. Рекомбиногенный потенциал белков КсесЛ: эволюционные возможности и последствия для бактериальной клетки // *Цитология*. 2016. Т. 58, № 11. С. 817-824. EDN: XXRUGZ
9. Вербенко В.Н., Кузнецова Л.В., Крупьян Е.П., Шалгуев В.И. Экспрессия гена *recA* *Deinococcus radiodurans* в клетках *Escherichia coli* // *Генетика*. 2009. Т. 45, № 10. С. 1353-1360. EDN: KWIRHP
10. Гулевич Е.П., Кузнецова Л.В., Киль Ю.В., Вербенко В.Н. Особенности ДНК-геликазы, кодируемой геном *uvrD* *Deinococcus radiodurans* R1, выявленные в клетках *Escherichia coli* K-12 // *Молекулярная генетика, микробиология и вирусология*. 2020. Т. 38, № 1. С. 34-39. <https://doi.org/10.17116/molgen20203801134>
11. Tuteja R., Tuteja N. Analysis of DNA repair helicase UvrD from *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*.

References

1. Lebedev V.M., Spassky A.V., Zagirdinova E.F., Platova N.G. et al. Study of the simultaneous exposure of lettuce seeds to ionizing radiation and hypomagnetic conditions: application of a 120-cm cyclotron. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya fizicheskaya*. 2020;84(4):373-377. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0367676520040171>
2. Zotov A.V., Kavelenova L.M., Kurganskaya L.V., Gorelov Yu.N. The effect of the exposition on board of the spaceship Foton M № 4 on seed germination and root growth of seedlings from the test object allium seeds. *Vestnik molodykh uchenykh i spetsialistov Samarskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2015;2(7):69-73. (In Russ.)
3. Agapov A.A., Kulbachinskiy A.V. Mechanisms of stress resistance and gene regulation in the radioresistant bacterium *Deinococcus radiodurans*. *Biokhimiya*. 2015;80(10):1461-1779. (In Russ.)
4. Kobyal'ko V.O., Pimenov E.P. Effect of radiation on microorganisms and sensitivity of different taxonomic groups to radiation. In: *Aktualnye voprosy selskokhozyaystvennoy radiobiologii: Trudy Federal'nogo gosudarstvennogo byudzhethnogo nauchnogo uchrezhdeniya "Vserossiyskiy nauchno-issledovatel'skiy institut radiologii i agroekologii" (FGBNU VNIIRAE)*. Obninsk, Russia: Russian Institute of Radiology and Agroecology of National Research Centre "Kurchatov Institute", 2019:119-130. (In Russ.)
5. Mikhel I.M., Khaliluev M.R. Transgenic tomato plants (*Solanum lycopersicum* L.): direct methods of gene transfer and factors affecting transformation efficiency (review). *Agricultural Biology*. 2022;57(3):518-541. (In Russ.) <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.3.518rus>
6. Tat'kov S.I., Deineko E.V., Furman D.P. Prospects for designing a new generation of anti-tuberculosis vaccines. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2011;15(1):114-129. (In Russ.)
7. Monakhova D.D., Shchegoleva V.A., Samsonov I.Yu., Romanteeva Yu.V. et al. Prospects for creating plant-based vaccines. *Modern Science*. 2022;1-1:2015-2021. (In Russ.)
8. Bakhlanova I.V., Baitin D.M. Recombinogenic potential of RecA protein: evolutionary opportunities and consequences for bacteria cell. *Tsitologiya*. 2016;58(11):817-824. (In Russ.)
9. Verbenko V.N., Kuznetsova L.V., Krupyan E.P., Shalguev V.I. Expression of *recA* gene of *Deinococcus radiodurans* in *Escherichia coli* cells. *Genetika*. 2009;45(10):1353-1360. (In Russ.)
10. Gulevich E.P., Kuznetsova L.V., Kil Y.V., Verbenko V.N. Peculiarities of the *Deinococcus radiodurans* *r1 uvrD* coded DNA helicase revealed in *Escherichia coli* k-12 cells. *Molekularnaa Genetika Mikrobiologiya i Virusologiya*. 2020;35(1):32-37. (In Russ.) <https://doi.org/10.17116/molgen20203801134>
11. Tuteja R., Tuteja N. Analysis of DNA repair helicase UvrD from *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*.

Plant Physiology and Biochemistry. 2013;71:254-260.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.07.022>

12. Zhang Y., Ma R., Zhao Z., Zhou Z. et al. irrE, an exogenous gene from *Deinococcus radiodurans*, improves the growth of and ethanol production by a *Zymomonas mobilis* strain under ethanol and acid stress. *Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2010;20(7):1156-1162.
<https://doi.org/10.4014/jmb.0912.12036>

13. Zhao P., Zhou Z., Zhang W., Lin M. et al. Global transcriptional analysis of *Escherichia coli* expressing IrrE, a regulator from *Deinococcus radiodurans*, in response to NaCl shock. *Molecular BioSystems*. 2015;11(4):1165-1171.
<https://doi.org/10.1039/c5mb00080g>

14. Park S.H., Singh H., Appukuttan D., Jeong S. et al. PprM, a Cold Shock Domain-Containing Protein from *Deinococcus radiodurans*, Confers Oxidative Stress Tolerance to *Escherichia coli*. *Frontiers in Microbiology*. 2017;7:2124.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.02124>

15. Pan J., Wang J., Zhou Z., Yan Y. et al. IrrE, a global regulator of extreme radiation resistance in *Deinococcus radiodurans*, enhances salt tolerance in *Escherichia coli* and *Brassica napus*. *PLoS One*. 2009;4(2): e4422.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004422>

16. Shi Y., Wu W., Qiao H., Yue L. et al. The protein PprI provides protection against radiation injury in human and mouse cells. *Scientific Reports*. 2016;6:26664.
<https://doi.org/10.1038/srep26664>

17. Wen L., Yue L., Shi Y., Ren L. et al. *Deinococcus radiodurans* pprI expression enhances the radioresistance of eukaryotes. *Oncotarget*. 2016;7(13):15339-15355.
<https://doi.org/10.18632/oncotarget.8137>

18. Chen T.T., Hua W., Zhang X.Z., Wang B.H. et al. The effects of pprI gene of *Deinococcus radiodurans* R1 on acute radiation injury of mice exposed to 60Co γ -ray radiation. *Oncotarget*. 2017;8(2):2008-2019.
<https://doi.org/10.18632/oncotarget.13893>

19. Юров С.С., Кожокару А.Ф., Дмитриевский И.М., Нечитайло Г.С. Генетико-физиологические и физико-химические исследования *Lycopersicon esculentum* Mill., выращенных из семян, экспонированных в длительном космическом полёте // *Современные проблемы науки и образования*. 2008. № 5. С. 18-24. EDN: JQQCRJ

20. Шагимарданова Е.И., Гусев О.А., Сычев В.Н., Левинских М.А. и др. Экспрессия генов стрессового ответа ячменя *Hordeum vulgare*, выросшего на борту Международной космической станции // *Ученые записки Казанского государственного университета. Серия «Естественные науки»*. 2010. Т. 152, № 1. С. 166-173. EDN: LRHYFF

21. Абрашкин В.И., Авдеева Е.В., Куркин В.А., Рыжов В.М. и др. О предварительных результатах космического эксперимента с семенами высших растений на КА «Бион-м» № 1 // *Вестник Самарского государственного университета. Естественнонаучная серия*. 2013. № 9-1 (110). С. 140-150. EDN: QBRFHP

22. Горелов Ю.Н., Кавеленова Л.М., Курганская Л.В., Розно С.А. и др. К начальным результатам космического эксперимента с семенами редких растений природной флоры на космическом аппарате «Бион-М» № 1 // *Известия Самарского научного центра РАН*. 2015. Т. 17, № 6-1. С. 294-298. EDN: VMFNLH

Plant Physiology and Biochemistry. 2013;71:254-260.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.07.022>

12. Zhang Y., Ma R., Zhao Z., Zhou Z. et al. irrE, an exogenous gene from *Deinococcus radiodurans*, improves the growth of and ethanol production by a *Zymomonas mobilis* strain under ethanol and acid stress. *Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2010;20(7):1156-1162.
<https://doi.org/10.4014/jmb.0912.12036>

13. Zhao P., Zhou Z., Zhang W., Lin M. et al. Global transcriptional analysis of *Escherichia coli* expressing IrrE, a regulator from *Deinococcus radiodurans*, in response to NaCl shock. *Molecular BioSystems*. 2015;11(4):1165-1171.
<https://doi.org/10.1039/c5mb00080g>

14. Park S.H., Singh H., Appukuttan D., Jeong S. et al. PprM, a Cold Shock Domain-Containing Protein from *Deinococcus radiodurans*, Confers Oxidative Stress Tolerance to *Escherichia coli*. *Frontiers in Microbiology*. 2017;7:2124.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.02124>

15. Pan J., Wang J., Zhou Z., Yan Y. et al. IrrE, a global regulator of extreme radiation resistance in *Deinococcus radiodurans*, enhances salt tolerance in *Escherichia coli* and *Brassica napus*. *PLoS One*. 2009;4(2): e4422.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0004422>

16. Shi Y., Wu W., Qiao H., Yue L. et al. The protein PprI provides protection against radiation injury in human and mouse cells. *Scientific Reports*. 2016;6:26664.
<https://doi.org/10.1038/srep26664>

17. Wen L., Yue L., Shi Y., Ren L. et al. *Deinococcus radiodurans* pprI expression enhances the radioresistance of eukaryotes. *Oncotarget*. 2016;7(13):15339-15355.
<https://doi.org/10.18632/oncotarget.8137>

18. Chen T.T., Hua W., Zhang X.Z., Wang B.H. et al. The effects of pprI gene of *Deinococcus radiodurans* R1 on acute radiation injury of mice exposed to 60Co γ -ray radiation. *Oncotarget*. 2017;8(2):2008-2019.
<https://doi.org/10.18632/oncotarget.13893>

19. Yurov S.S., Cozhocar A.F., Dmitrievskiy I.M., Nechitailo G.S. Genetics-physiological and physico-chemical studies of *Lycopersicon esculentum* Mill., growing from seeds, exposed to irradiation during the cosmic flight. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*. 2008;5:18-24. (In Russ.)

20. Shagimardanova E.I., Gusev O.A., Sychev V.N., Levinskikh M.A. et al. Stress defense genes expression of barley *Hordeum vulgare* grown onboard international space station. *Uchenye zapiski Kazanskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki*. 2010;152(1):166-173. (In Russ.)

21. Abrashkin V.I., Avdeeva E.V., Kurkin V.A., Ryzhov V.M. et al. Sconcerning the primary results of space experiment with the higher plants seeds exposed on spacecraft “Bion-M” № 1. *Bulletin of Samara State University. Natural Science Series*. 2013;9-1(110):140-150. (In Russ.)

22. Gorelov Yu.N, Kavelenova L.M, Kurganskaya L.V, Rozno S.A. et al. To the primary results of space experiment with seeds of natural flora rare plants on the “Bion-M” No 1 spacecraft. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2015;17(6-1):294-298. (In Russ.)

23. Петрашова Д.А., Белишева Н.К. Цитогенетические эффекты высокоэнергетической нейтронной компоненты космических лучей в клетках меристемы *Allium cepa* // Труды Кольского научного центра РАН. 2015. № 6 (32). С. 41-49. EDN: VSLZIV

24. Галабурда А.Е., Герич Р.В., Норенко Е.Е., Пашков А.Н. и др. Некоторые аспекты влияния факторов космического полета и космического пространства на высшие растения // Молодежный инновационный вестник. 2017. Т. 6, № 2. С. 255-256. EDN: YTOZH

25. Харченко В.А., Голубкина Н.А., Скрыпник Л.Н., Мурариу О.К. и др. Особенности биохимических показателей и элементного состава сортов салата *Lactuca sativa* L., выращенных из семян после длительного хранения на МКС // Овощи России. 2024. № 2. С. 37-42. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2024-2-37-42>

26. Левинских М.А., Нефедова Е.Л., Сигалова О.Б., Сычев В.Н. и др. Влияние экстремальных условий внешней среды на рост и развитие растений (опыт ГНЦ рф – ИМБП РАН по культивированию растений на борту орбитальных космических аппаратов и на антарктической станции «Восток») // А.Л. Чижевский. Вклад в науку и культуру: Материалы IV Международной научно-практической конференции, посвященной сохранению научного наследия и развитию идей А.Л. Чижевского. Калуга, 15-17 февраля 2024 г. Калуга: ИП Стрельцов И.А. (Эйдос), 2024. С. 93-96. EDN: MFCOYN

27. Zhang Y., Richards J.T., Feiveson A.H., Richards S.E. et al. Response of *Arabidopsis thaliana* and *Mizuna* Mustard Seeds to Simulated Space Radiation Exposures. *Life (Basel, Switzerland)*. 2022;12(2):144. <https://doi.org/10.3390/life12020144>

28. Kuang Q., He C., Huang H., Jiang H. Multi-omic analysis on the molecular mechanisms of rapid growth in 'Deqin' alfalfa after space mutagenesis. *BMC Plant Biology*. 2025;25(1):34. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06060-5>

29. Dixit A.R., Meyers A.D., Richardson B., Richards J.T. et al. Simulated galactic cosmic ray exposure activates dose-dependent DNA repair response and down regulates glucosinolate pathways in arabidopsis seedlings. *Frontiers in Plant Science*. 2023;14:1284529. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1284529>

23. Petrashova D.A., Belisheva N.K. The cytogenetic effects of the cosmic rays high-energy neutron component in the *Allium cepa* meristematic cells. *Trudy Kolskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2015;6(32):41-49. (In Russ.)

24. Galaburda A.Ye., Gerich R.V., Norenko Ye.Ye., Pashkov A.N. et al. Some aspects of the influence of space flight and space factors on higher plants. *Molodezhniy innovatsionniy vestnik*. 2017;6(2):255-256. (In Russ.)

25. Kharchenko V.A., Golubkina N.A., Skrypnik L.N., Murariu O.C. et al. Peculiarities of biochemical and mineral composition of lettuce *Lactuca sativa* L. grown from seeds after long-term storage in the international space station. *Vegetable Crops of Russia*. 2024;2:37-42. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2024-2-37-42>

26. Levinskikh M.A., Nefedova E.L., Signalova O.B., Sychev V.N. et al. Influence of extreme environmental conditions on plant growth and development (the experience of the scientific research center of the Russian Federation – IMBP RAS on plant cultivation on board orbiting spacecraft and at the Vostok antarctic station). *IV Mezhdunarodnaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya, posvyashchennaya sokhraneniuyu nauchnogo naslediya i razvitiyu idey A.L. Chizhevskogo 'A.L. Chizhevskiy. Vklad v nauku i kul'turu'. February 15-17, 2024*. Kaluga, Russia: IP Streltsov I.A. (Eydos), 2024:93-96. (In Russ.)

27. Zhang Y., Richards J.T., Feiveson A.H., Richards S.E. et al. Response of *Arabidopsis thaliana* and *Mizuna* Mustard Seeds to Simulated Space Radiation Exposures. *Life (Basel, Switzerland)*. 2022;12(2):144. <https://doi.org/10.3390/life12020144>

28. Kuang Q., He C., Huang H., Jiang H. Multi-omic analysis on the molecular mechanisms of rapid growth in 'Deqin' alfalfa after space mutagenesis. *BMC Plant Biology*. 2025;25(1):34. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-06060-5>

29. Dixit A.R., Meyers A.D., Richardson B., Richards J.T. et al. Simulated galactic cosmic ray exposure activates dose-dependent DNA repair response and down regulates glucosinolate pathways in arabidopsis seedlings. *Frontiers in Plant Science*. 2023;14:1284529. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1284529>

Сведения об авторах

Ирина Викторовна Чувинова, кандидат педагогических наук, доцент кафедры медицинской биологии, Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина; 392036, Россия, г. Тамбов, ул. Интернациональная, 33; chuvinovair@yandex.ru; <https://orcid.org/0009-0005-2195-6137>

Валерия Владимировна Белова, старший лаборант кафедры медицинской биологии, Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина; 392036, Россия, г. Тамбов, ул. Интернациональная, 33; vuz.lera@yandex.ru; <https://orcid.org/0009-0006-7187-0558>

Information about the authors

Irina V. Chuvanova, CSc (Ed), Assistant Professor at the Department of Medical Biology, Derzhavin Tambov State University (33 Internatsionalnaya St., Tambov 392036, Russian Federation); e-mail: chuvinovair@yandex.ru; <https://orcid.org/0009-0005-2195-6137>

Valeria V. Belova, Senior Laboratory Assistant at the Department of Medical Biology, Derzhavin Tambov State University (33 Internatsionalnaya St., Tambov 392036, Russian Federation); e-mail: vuz.lera@yandex.ru; <https://orcid.org/0009-0006-7187-0558>

Статья поступила в редакцию 09.12.2024
Одобрена после рецензирования 24.12.2024
Принята к публикации 26.12.2024

The article was submitted to the editorial office December 09, 2024
Approved after reviewing December 24, 2024
Accepted for publication December 26, 2024