

## ПРОВЕРКА ГИПОТЕЗЫ О МУТАГЕННОМ ДЕЙСТВИИ НИЗКОИНТЕНСИВНОГО ЛАЗЕРНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ ВИДИМОЙ ОБЛАСТИ СПЕКТРА

А.В. Будаговский<sup>1,2</sup>, доктор технических наук, Н.В. Соловых<sup>2</sup>, кандидат биологических наук, О.Н. Будаговская<sup>1,2</sup>, доктор технических наук, М.Б. Янковская<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Мичуринский государственный аграрный университет, 393760, Тамбовская обл., Мичуринск, ул. Интернациональная, 101  
<sup>2</sup>Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, 393774, Тамбовская обл., Мичуринск, ул. Мичурина, 30  
 E-mail: budagovsky@mail.ru

*Представления о лазерном мутагенезе растений получили широкое распространение в России и за рубежом. Основанием для подобного предположения послужило то, что вызванный когерентным светом стимуляционный эффект мог сохраняться в течение нескольких (2...9) периодов вегетации и даже передаваться по наследству. Однако параметры действующего фактора не соответствовали условиям индуцированной генетической изменчивости. С целью проверки гипотезы о мутагенном действии низкоинтенсивного лазерного излучения видимой области спектра стерильные экспланты ежевики и малины красной (*Rubus idaeus* L.) обрабатывали квазимонохроматическим (когерентным) светом и культивировали *in vitro* по стандартной методике в течение 30...90 дней. Источниками излучения служили гелий-неоновый лазер, генерирующий на длине волны 632,8 нм и светодиоды с максимумами спектральных линий 660 и 740 нм. Облучение проводили в течение 60, 120, 240, 480 и 960 с при плотности мощности 2...6 Вт/м<sup>2</sup>. С интервалом в 10 дней определяли число и длину побегов, образовавшихся на каждом экспланте. Действие красного (632,8 или 660 нм) квазимонохроматического света ускоряло ростовые процессы. У ежевики после 20 дней культивирования среднее количество образовавшихся на одном экспланте побегов достигло в варианте с облучением 1,2 шт., а в контрольном варианте (без облучения) – 0,39 шт. Дальне-красный свет (740 нм) вызывал противоположную реакцию. Через 30 дней вегетации число и длина образовавшихся побегов были меньше, чем в необлучённом варианте в 1,5 раза. Фотоиндуцированный эффект стимуляции или ингибирования, обусловленный фотоконверсией фитохрома, оставался хорошо заметным и математически значимым ( $P > 0,98$ ) в течение 30...50 дней культивирования. В более поздний период различия с контролем сглаживались и становились статистически недостоверными. Ограниченное время сохранения фенотипической изменчивости указывает на то, что она поддерживается не на генетическом, а на эпигенетическом уровне. Следовательно, гипотеза мутагенного действия низкоинтенсивного лазерного излучения несостоятельна.*

## TESTING THE HYPOTHESIS OF THE MUTAGENIC EFFECTS OF LOW-INTENSITY LASER RADIATION IN THE VISIBLE SPECTRUM

A.V. Budagovsky<sup>1,2</sup>, N.V. Solovykh<sup>2</sup>, O.N. Budagovskaya<sup>1,2</sup>, M.B. Yankovskaya<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Michurinsk State Agrarian University, 393760, Tambovskaya obl., Michurinsk, ul. Internatsional'naya, 101  
<sup>2</sup>I.V. Michurin Federal Scientific Center, 393774, Tambovskaya obl., Michurinsk, ul. Michurina, 30  
 E-mail: budagovsky@mail.ru

*The concept of laser mutagenesis of plants has become widespread in Russia and abroad. The reason for this was the stimulation effect caused by coherent light persisted, in some cases, for several periods of the growing season and even was inherited. However, the parameters of the acting factor did not correspond to the conditions of induced genetic variability. In order to test the hypothesis of the mutagenic effect of low-intensity laser radiation in the visible region of the spectrum, sterile explants of blackberry and red raspberry (*Rubus idaeus* L.) were treated with quasi-monochromatic (coherent) light and cultured *in vitro* according to the standard technique for 40...90 days. The sources of radiation were a helium-neon laser generating at a wavelength of 632.8 nm and light-emitting diodes with maxima of spectral lines of 660 and 740 nm. Irradiation was performed for 60, 120, 240, 480 and 960 seconds at a power density of 2÷6 W/m<sup>2</sup>. The number and length of shoots formed on each explant were measured with an interval of 10 days. It was found that the action of red (632.8 or 660 nm) quasi-monochromatic light accelerated the growth processes. For example, in blackberries after 20 days of cultivation, the average number of shoots formed on one explant reached 1.2 in the variant with irradiation, while in the control variant (without irradiation) it was 0.39. Far-red light (740 nm) caused the opposite reaction. After 30 days of vegetation, the number and length of the shoots formed lagged behind the morphological parameters of the unirradiated variant by 1.5 times. The photoinduced effect of stimulation or inhibition caused by the photoconversion of phytochrome remained clearly visible and mathematically significant ( $P > 0.98$ ) during 30-50 days of cultivation. In a later period, the differences with the control smoothed out and became statistically insignificant. The limited time of phenotypic variability retention indicates that it is maintained not at the genetic, but at the epigenetic level. Consequently, the hypothesis of the mutagenic effect of low-intensity laser radiation is untenable.*

**Ключевые слова:** лазерное облучение, мутагенез, фитохром, фотоиндуцированный эффект, экспланты, ежевика, малина красная (*Rubus idaeus* L.), коэффициент размножения.

**Key words:** laser irradiation, mutagenesis, phytochrome, photoinduced effect, explants, blackberry, red raspberry (*Rubus idaeus* L.), multiplication factor.

Низкоинтенсивное лазерное излучение (НИЛИ) определённых спектральных диапазонов используют в биотехнологии, медицине и сельском хозяйстве. Кратковременное (от единиц до сотен секунд) воздействие

такого неэнергетического фактора способно существенно повлиять на функциональную активность различных организмов от бактерий до человека. Происходит это посредством возбуждения особых белков – хромопро-

теидов, включённых в цепи регуляторных реакций: фитохромов, криптохромов, LOV (Light, Oxygen, Voltage) доменов и др. Спектр фотоиндуцированных эффектов весьма широк. Например, НИЛИ применяют для усиления ростовых, иммунных, репаративных, вегетативных и генеративных процессов [1].

Особый интерес вызывало то, что наблюдаемые изменения могли не только сохраняться в течение жизни одного организма, но и передаваться по наследству. На этом основании был сделан вывод о мутационной природе явления и закреплении возникших модификаций на генетическом уровне [2, 3, 4]. Само явление получило название «лазерный мутагенез». В нашей стране такие исследования были начаты ещё 50 лет назад [2] и продолжаются до сих пор [5, 6]. На пшенице [3], ячмене [3, 4], столовой свёкле [7] и других культурах стимуляционный эффект наблюдали в течение 2...9 поколений, то есть  $M_2$ - $M_9$ .

Аналогичные эксперименты проводят и за рубежом. Так, лазерное облучение семян бобов и лука репчатого (*Vicia faba* и *Allium cepa* L.) когерентным светом синей и зелёной областей спектра приводило к снижению митотического индекса и увеличению числа митотических аберраций [8]. Цитогенетические эффекты были обнаружены при обработке семян гороха посевного (*Pisum sativum* L.) с использованием гелий-неонового и аргонового лазеров [9]. Облучение семян пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* spp.) красным (632,8 нм) лазерным излучением улучшало морфофизиологические характеристики и урожайность растений в  $M_2$  и  $M_3$ . Для этого оказалось достаточным облучение с плотностью мощности 10 Вт/м<sup>2</sup> в течение 1...2 часов. Стимулирующий эффект был биологически значимым и прослеживался в течение трёх поколений, как полагают вследствие генетических изменений – мутаций [10]. Вывод о мутагенном действии низкоинтенсивного лазерного излучения делается и в работе [11]. Семена чины посевной (*Lathyrus sativus* var.) обрабатывали излучением гелий-неонового лазера с плотностью мощности 10 Вт/м<sup>2</sup> в течение 0,5...1,5 мин. Такое воздействие с привело к снижению как в  $M_1$ , так и  $M_2$  прорастаемости семян на 70 %, массы семян – на 35 %, числа стручков – на 20 %. При этом значительно возросло количество хромосомных аберраций и других цитогенетических нарушений. Возникает парадоксальная ситуация. Низкоинтенсивное лазерное излучение примерно с одинаковыми параметрами в одном случае вызывает хорошо выраженный стимуляционный эффект [10], в другом подавляет функциональную активность растительных организмов [11]. В ряде работ в качестве доказательства вызванной лазерным излучением генетической изменчивости приводят ускорение роста растений и их органов. Например, 5...25 минутное воздействие лазерного излучения синей, зелёной и красной областей спектра вызывало у эустомы крупноцветковой (*Eustoma grandiflora*) 1,5...2-кратное увеличение числа побегов и корней, их длины и площади листьев [12]. Причину связывают с индуцированным мутагенезом. Также считают, что дистанционное нехимическое взаимодействие семян между собой может привести к наследуемым изменениям генома [13].

Действительно, в экспериментах с НИЛИ проявлялись признаки мутагенеза: изменение количественных и качественных признаков, которое наблюдали в течение ряда поколений, образование хромосомных аберраций, анеуплоидия и др. Судя по литературным данным, такие изменения возникали при кратковременном, от 1 до 120 мин воздействии лазерного излучения видимой области спектра с плотностью мощности 0,2...10 Вт/м<sup>2</sup> [3, 11, 12].

Однако свет с указанными характеристиками не мог повредить генетические структуры клетки ни на тепловом (термокоагуляция), ни на молекулярном (разрыв ковалентных связей) уровнях. Он не поглощается ДНК, РНК или гистонными белками. В большинстве случаев изменение признаков происходило на сторону увеличения их выраженности и, следовательно, имело стимулирующий характер. Неповреждающее действие НИЛИ показано и на животных тканях [14]. Всё это противоречит практике мутагенеза и требует иного объяснения механизма длительного запоминания фотоиндуцированного эффекта.

Проблема так называемого «лазерного мутагенеза» крайне актуальна. Если НИЛИ действительно изменяет генетическую программу организма, то его использование в сельском хозяйстве повлечёт катастрофические последствия, в частности, потерю генофонда созданных сортов и пород. В то же время многолетний опыт применения низкоинтенсивного лазерного излучения в растениеводстве и животноводстве не дал отрицательных результатов. Для разрешения этого противоречия проведено специальное исследование. Его цель заключалась в оценке длительности сохранения фотоиндуцированного состояния растений, культивируемых *in vitro*. Для ее достижения необходимо получить статистически достоверный эффект действия НИЛИ. Если его выраженность будет снижаться во времени, это укажет на эпигенетическую природу явления, в противном случае – на генетическую.

**Методика.** В качестве биологической модели использовали микрочеренки ежевики сорта Блэк сэтин и малины красной (*Rubus idaeus* L.) сорта Оранжевое чудо. Их культивировали *in vitro*, что позволило снизить влияние нестабильности параметров внешней среды на ростовые процессы.

Введение эксплантов в стерильную культуру и размножение микрочеренков *in vitro* проводили по общепринятой методике [15]. При культивировании микрочеренков ежевики использовали среду с минеральным составом, сахарозой и витаминами по прописи MS, содержащую 1 мг/л 6-бензиламинопурина (6-БАП), 0,1 мг/л В-индолил-3-масляной кислоты (ИМК) и 1 мг/л гибберелловой кислоты (ГК). Для красной малины – среду MS, содержащую ½ макросолей, 20 г/л сахарозы, 0,5 мг/л 6-БАП, 0,1 мг/л ИМК и 0,5 мг/л ГК. Культивирование *in vitro* проводили при 16-часовой длине светового дня, освещённости 2500 люкс, температуре 23±2°C и относительной влажности 70 %.

Облучение квазимонохроматическим (когерентным) светом проводили на вторые-третьи сутки после пассажа. Источниками излучения служили гелий-неоновый лазер, генерирующий на длине волны 632,8 нм и светодиоды с максимумами спектральных линий 660 и 740 нм и шириной 25 нм. Для спектральных измерений использовали спектрометры ASP-150T (Россия) и S100 (Беларусь), обеспечивающие точность не ниже 1 нм. С помощью оптической системы формировали световой поток с плотностью мощности 2...6 Вт/м<sup>2</sup>. Для определения энергетических характеристик использовали полупроводниковый измеритель лазерного излучения VEGA Ophir (Израиль) и универсальный калориметрический измеритель ИМО-2Н (Россия). Облучение проводили в течение 60, 120, 240, 480 и 960 с. Для обеспечения большей равномерности облучения культуральные сосуды с микрочеренками размещали на вращающейся со скоростью 2 об/мин платформе. Перед этим все модельные объекты в течение 1 ч подвергали темновой адаптации.

Микрочеренки культивировали *in vitro* в течение 30... 90 дней и с периодичностью 10 дней фиксировали число микропобегов, образовавшихся из каждого экспланта, и их длину. Рассчитывали среднее число побегов на 1 эксплант (коэффициент размножения). В вариантах опыта высаживали не менее 30 микрочеренков. Повторность опытов 4...5 кратная. Для математической обработки данных использовали статистический пакет Microsoft Office Excel. На диаграммах приведены средние значения учётных показателей и их стандартные ошибки.

Исследование проходило последовательно в четыре этапа. На первом – микрочеренки ежевики сорта Блэк сэттин облучали гелий-неоновым лазером (632,8 нм) в течение 60, 120, 240, 480 и 960 с при плотности мощности 6 Вт/м<sup>2</sup>. Длительность культивирования 30 дней.

На втором этапе микрочеренки ежевики и малины красной облучали 240 с при плотности мощности 2 Вт/м<sup>2</sup> и длине волны 632,8 нм. Продолжительность культивирования 40 дней.

На третьем этапе микрочеренки ежевики облучали также, как и на втором, но культивирование *in vitro* проводили в течение 90 дней. Этот временной период был разделён на три субкультивирования, каждое по 30 дней. Во втором и третьем субкультивированиях использовали экспланты, полученные из побегов предыдущего субкультивирования, то есть второе и третье вегетативные поколения.

На четвёртом этапе осуществляли независимую обработку микрочеренков ежевики красным (660 нм) и дальне-красным (740 нм) квазимонохроматическим светом с плотностью мощности 2 Вт/м<sup>2</sup>. Длительность облучения 480 с. Период вегетации был разделён на два субкультивирования по 30 дней.

**Результаты и обсуждение.** На первом этапе исследований были выявлены режимы облучения, обеспечивающие стимуляцию ростовых процессов. При использовании красного квазимонохроматического света значительное увеличение коэффициента размножения микрочеренков зарегистрировано при длительности световой обработки 240 и 480 с (рис. 1), что хорошо согласуется с полученными ранее результатами [16]. Такие параметры облучения использовали в дальнейшем исследовании.

Эксперименты второго этапа показали, что у ежевики стимуляционный эффект оставался хорошо выраженным в течение 40 дней наблюдения. В этот период коэффициент размножения облучённых микрочеренков был в 1,6... 4,0 раза выше, чем у необлучённых. Например, через

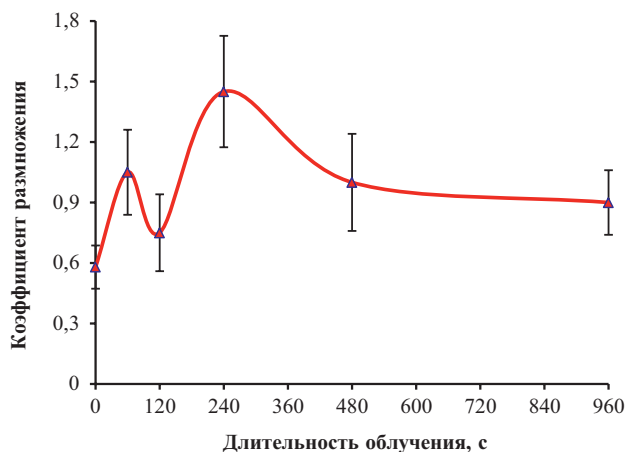


Рис. 1. Влияние длительности лазерного облучения на коэффициент размножения ежевики сорта Блэк сэттин.

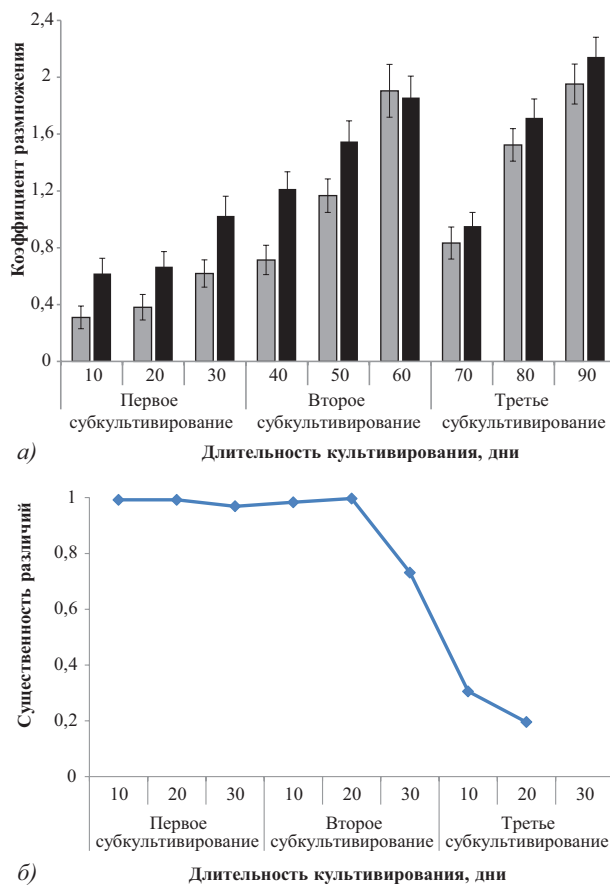


Рис. 2. Динамика фотостимуляционного эффекта, индуцированного излучением гелий-неонового лазера (632,8 нм), на микрочеренках ежевики сорта Блэк сэттин (а) и статистическая достоверность различий ростовых признаков между вариантами опыта с облучением красным квазимонохроматическим светом и без облучения (б); □ – без облучения; ■ – 632,8 нм.

20 дней после облучения среднее количество образовавшихся на одном экспланте побегов в контрольном варианте (без облучения) составило 0,39, в облучённом – 1,20. У малины красной первые 20 дней культивирования действие красного света было выражено слабо. Однако при продолжении вегетации различия с контролем постепенно возрастали и на 40 день превысили коэффициент размножения над показателем необлучённых эксплантов достигало 1,64 раза.

Из полученных данных следует, что фотоиндуцированный эффект может сохраняться по крайней мере 40 дней после светового воздействия. Но для того чтобы сделать вывод о механизме его устойчивости необходим более длительный период наблюдений, что и было учтено на третьем этапе исследования.

В эксперименте на эксплантах ежевики сорта Блэк сэттин биологически значимые различия коэффициентов размножения между вариантами с облучением и без сохранялись в течение 50 дней, постепенно снижаясь со 100 до 30 % (рис. 2 а). При большем сроке культивирования стимуляционный эффект становился незначительным (10...13 %) и низко достоверным:  $p < 0,75$  (рис. 2 б). Аналогичную тенденцию наблюдали как по числу, так и по длине побегов. Коэффициент корреляции между величинами этих показателей превышал 0,98.

Учитывая используемый спектральный диапазон можно сделать вывод, что наблюдаемая стимуляция роста и

развития эксплантов связана с phyB (фитохромом Б). Под действием красного света (600...700 нм) этот хромопротеид переходит в конформационное состояние Pfr (far-red light absorbing form), обеспечивающее повышение функциональной активности растений [17, 18, 19].

Как было показано ранее, такое состояние может длительное время (от нескольких месяцев до нескольких лет, в зависимости от наблюдаемого объекта) сохраняться в пострадиационный период, то есть после прекращения облучения.

Дальне-красный свет (700...750 нм) инициирует обратную фотоконверсию фитохрома из активной формы в пассивную Pr (red light absorbing form). При этом происходит снижение интенсивности обменных процессов. Эволюционно такой механизм обусловлен изменением спектрального состава солнечной радиации на поверхности Земли в течение суток и служит для синхронизации внутриклеточных процессов с параметрами внешней среды. На четвёртом этапе было важно установить, обладает ли обратная фотоконверсия фитохрома такой же «памятью», как и прямая. Из анализа отечественной и зарубежной научной литературы следует, что подобные исследования никогда ранее не проводили.

Для ответа на этот вопрос выполнен комбинированный эксперимент, в котором экспланты ежевики независимо облучали красным или дальне-красным квазимонохроматическим светом светодиодов. Фотоиндуцированный эффект был отчётливо выражен в течение 30 дней первого субкультивирования. Он проявлялся как в статистически достоверном ( $p > 0,98$ ) увеличении ростовых показателей под действием красного света, так и их торможении дальне красным светом (рис. 3). Например, на десятый день первого субкультивирования облучение красным светом повысило коэффициент размножения микрочеренков ежевики в 1,65 раза, относительно необлучённого контроля. Такое же по интенсивности и длительности воздействие дальне красного света привело к снижению коэффициента размножения в 1,68 раза. На 30 день культивирования световая стимуляция или ингибирование ростовых процессов стали несколько ниже, отличаясь от контроля в 1,5 раза. Во втором субкультивировании как при прямой, так и при обратной фотоконверсии phyB ростовые показатели микрорастений не имели статистически достоверных различий с контролем ( $p < 0,58$ ).

Излучение с характеристиками, применёнными в перечисленных экспериментах, не могло изменить наследственную программу клетки, но было в состоянии

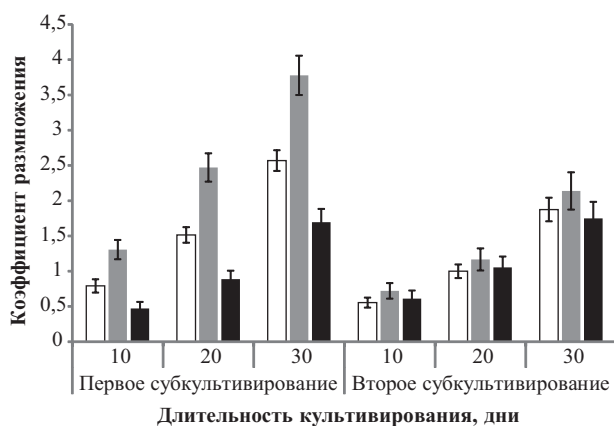


Рис. 3. Влияние излучения красного (660 нм) и дальне-красного (740 нм) светодиодов на коэффициент размножения микрочеренков ежевики сорта Блэк эштин в течение двух субкультивирований: □ – без облучения; ■ – красный свет; ■ – дальний красный свет.

повлиять на эпигенетические процессы, контролирующие экспрессию генов. Результат возбуждения растительных организмов когерентным светом сохранялся в течение периода существенно (в десятки тысяч раз) превосходящим время облучения. Столь длительное запоминание действия стимула возможно только при наличии некоторой бистабильной системы с устойчивыми обратными связями. В генетике этот эффект впервые был показан на лактозном опероне (lactose operon) бактерий [20]. Сущность явления заключается в возникновении обратной связи между двумя оперонами посредством их генных продуктов. Экспрессия генов одного оперона вызывает синтез белков-репрессоров, подавляющих транскрипцию генов другого оперона и наоборот. Такая форма сохранения информации получила название двухоперонного триггера [21]. Как показано в работах [21, 22], бистабильные биологические системы весьма устойчивы и способны долго существовать в диссипативной среде. Они весьма разнообразны по функциям и времени жизни. Например, фенотипическая изменчивость при определённых условиях сохраняется не только в течение одного поколения, но и передаётся по наследству на эпигенетическом уровне [21].

О таком механизме даже не упоминают в работах по так называемому «лазерному мутагенезу». Длительное запоминание действия света рассматривают только как вызванную им генетическую изменчивость. Но тогда фотоиндуцированные признаки должны наблюдаться в течение всего срока существования популяции с модифицированным геномом. Анализ наших экспериментальных данных эту гипотезу не подтверждает. Различия между ростовыми показателями облучённых и необлучённых растений были статистически достоверны только в течение первых 50 дней культивирования *in vitro*. Далее стимуляционный эффект снижался вплоть до полного исчезновения. Такой результат можно считать прямым доказательством некорректности представлений о мутагенном действии низкоинтенсивного лазерного излучения видимой области спектра.

Таким образом, исследования, проведенные на эксплантах ежевики и малины, показали, что кратковременное (до 10 минут) воздействие лазерного излучения приводит к выраженному фотоиндуцированному эффекту, который при культивировании *in vitro* может быть замечен в течение 1...3 вегетативных поколений. Ограниченное время сохранения фенотипической изменчивости указывает на то, что она поддерживается не на генетическом, а на эпигенетическом уровне. Следовательно, гипотеза мутагенного действия лазерного излучения оказывается несостоятельной.

Следует отметить, что фотоиндуцированные изменения наследственного аппарата клетки могут происходить, но только при существенно больших интенсивностях облучения или же в ультрафиолетовой области спектра. Такие воздействия в обсуждаемых работах и наших экспериментах не применяли.

Характер эффекта: стимуляция или торможение ростовых процессов зависел от длины волны действующего квазимонохроматического света, который вызывал прямую или обратную фотоконверсию phyB. На практике это может найти применение при ускоренном размножении растений *in vitro* или длительном сохранении биологических объектов, например, при их депонировании.

### Литература

1. Будаговский А. В. Теория и практика лазерной обработки растений. Мичуринск: ВНИИГиСПР, 2008. 548 с.

2. Мусаев М. А., Абдуллаева Т. Ю., Егизаров В. В. Мутагенный эффект лазерного излучения на томаты // *Цитология и генетика*. 1971. №. 3 (5). С. 207–208.
3. Лазеры и наследственность растений / В. Г. Володин, В. А. Мостовников, Б. И. Авраменко и др.; Науч. ред. В. Е. Бормотов. Минск: Наука и техника, 1984. 175 с.
4. Дудин Г. П. Мутагенное действие излучения гелий-неонового лазера на яровой ячмень // *Генетика*. 1983. № 10 (10). С. 1693–1699.
5. Навроцкая Л. В., Загинайлов В. И., Навроцкая С. Р. Воздействие лазерного излучения на семена сельскохозяйственных культур // *Международный технико-экономический журнал*. 2018. №. 1. С. 74–79.
6. Ренгартен Г.А., Емелев С. А., Черемисинов М. В. Использование индуцированного мутагенеза с целью создания исходного материала ячменя в Вятской сельскохозяйственной академии // *Вестник Вятской ГСХА*. 2020. №. 3. С. 4–14.
7. Литвинова М.К. Изучение мутагенного действия лазерного излучения на столовую свеклу // *Сборник трудов Всероссийской конференции «Проблемы фотоэнергетики растений»*. Алма-Ата. Изд. Казахского сельскохозяйственного института. 1978. С. 175–180.
8. *Lasers as mutagens* / P. U. Pillai, P. Nambisan, V. P. N. Nampoori, et al. // *Journal of scientific & industrial research*. 1998. Vol. 57. No. 10–11. P. 658–663.
9. Vasileva M. Cytogenetic effect of helium-neon and argon laser in *Pisum sativum* // *Genetika I Seleksiya*. 1991. Vol. 24. No. 2. P. 90–98.
10. *Inducing potential mutants in bread wheat using different doses of certain physical and chemical mutagens* / G. M. S. M. Abaza, H. A. Awaad, Z. M. Attia, et al. // *Plant Breeding and Biotechnology*. 2020. Vol. 8. No 3. P. 252–264. doi:10.9787/PBB.2020.8.3.252.
11. Ritambhara S., Girjesh K. Biostimulating effect of laser beam on the Cytomorphological aspects of *Lathyrus sativus* L. // *Annals of Plant Sciences*. 2013. Vol. 2. No. 5. P. 141–148.
12. *In vitro laser radiation induces mutation and growth in Eustoma grandiflorum plant* / A. D. M. Abou-Dahab, T. A. Mohammed, A. A. Heikal, et al. // *Bulletin of the National Research Centre*. 2019. Vol. 43. No. 3. P. 1–13. doi: 10.1186/s42269-018-0036-z
13. Позняк С.С. Возможности применения источников неионизирующих излучений в практической селекции растений // *Материалы 5-го международного симпозиума «Актуальные проблемы дозиметрии»*. Минск: МГЭУ им. А.Д. Сахарова 2005 – С. 242 – 245.
14. Москвин С. В., Хадарцев А. А. Лазерный свет – можно ли им навредить? (обзор литературы) // *Вестник новых медицинских технологий*. 2016. № 3 (23). С.265–283.
15. Калинин Ф.Л., Сарнацкая В.В., Полищук В.Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. Киев: Наукова думка, 1980. 488 с.
16. Реакция растительных организмов на воздействие квазимонохроматического света с различными длительностью, интенсивностью и длиной волны / А. В. Будаговский, Н. В. Соловых, О. Н. Будаговская и др. // *Квантовая электроника*. 2015. Т. 45. № 4. С. 345–350.
17. Фрайкин Г. Я., Страховская М. Г., Рубин А. Б. Биологические фоторецепторы светозависимых регуляторных процессов (обзор) // *Биохимия*. 2013. Т. 78. № 11. С. 1576–1594.
18. Burgie E. S., Vierstra R. D. Phytochromes: an atomic perspective on photoactivation and signaling // *The Plant Cell*. 2014. Vol. 26. No. 12. P. 4568–4583. doi: 10.1105/tpc.114.131623.
19. Wang H., Wang H. Phytochrome signaling: time to tighten up the loose ends // *Molecular Plant*. 2015. Vol. 8. No. 4. C. 540–551. doi: 10.1016/j.molp.2014.11.021.
20. Jacob F, Perrin D, Sánchez C, Monod J, Edelman S. The operon: a group of genes with expression coordinated by an operator. Paris : C.R.Acad. Sci, 1960. Vol. 250. P. 1727–1729. doi:10.1016/j.crv.2005.04.005
21. Ратнер В.А. Молекулярно-генетические системы управления. Новосибирск: Наука, 1975. 287 с.
22. Ge H., Wu P., Qian H., Xie X.S. Relatively slow stochastic gene-state switching in the presence of positive feedback significantly broadens the region of bimodality through stabilizing the uninduced phenotypic state // *PLoS Comput Biol*. 2018. Vol.14. No. 3. e1006051. doi: 10.1371/journal.pcbi.1006051.

Поступила в редакцию 27.08.2021  
 После доработки 19.11.2021  
 Принята к публикации 31.01.2022