

Studi Literatur: Struktur Genome Dan Identifikasi Gen Yang Berperan Dalam Ketahanan *Deinococcus radiodurans* Terhadap Radiasi

A Literature Review: Genome Structure And Identification Of Genes Involved In The Radiation Resistance Of Deinococcus radiodurans

Andi Anisa Oktobianti¹, Nurbina Septiani Jamaluddin², Yusminah Hala³

^{1,2,3} Pendidikan Biologi, Pascasarjana, Universitas Negeri Makasar

Email: andianisaoktobianti01@gmail.com, nurbineseptiani07@gmail.com, yushala@unm.ac.id

Abstrak

Deinococcus radiodurans adalah bakteri ekstremofil dengan ketahanan luar biasa terhadap radiasi pengion, stres oksidatif, dan kondisi lingkungan ekstrim lainnya. Ketahanan ini didukung oleh struktur genom multipartit yang unik, sistem perbaikan DNA yang efisien, serta regulasi global yang kompleks. Gen-gen utama seperti *recA*, *ssb*, *pprA*, dan *irrE* berperan penting dalam perbaikan DNA dan perlindungan seluler. Bakteri ini mampu merekonstruksi genomnya setelah mengalami kerusakan akibat radiasi tinggi, menjadikannya model ideal untuk studi perbaikan DNA dan respons terhadap stres lingkungan. Berkat kemampuan luar biasa ini, *D. radiodurans* memiliki potensi aplikasi luas dalam bioremediasi limbah radioaktif, perlindungan terhadap radiasi dalam bidang medis, serta pengembangan bioteknologi dan rekayasa genetika. Studi lebih lanjut diperlukan untuk memahami mekanisme molekuler spesifik serta pengembangan teknologi berbasis *D. radiodurans* dalam industri, kesehatan, dan lingkungan.

Kata Kunci: *Deinococcus radiodurans*, ketahanan radiasi, perbaikan DNA, bioremediasi, bioteknologi

Abstract

Deinococcus radiodurans is an extremophilic bacterium with exceptional resistance to ionizing radiation, oxidative stress, and extreme environmental conditions. This resistance is supported by a unique multipartite genome structure, efficient DNA repair mechanisms, and complex global regulation. Key genes such as *recA*, *ssb*, *pprA*, and *irrE* play crucial roles in DNA repair and cellular protection. The bacterium can fully reconstruct its genome after severe radiation-induced damage, making it an ideal model for studying DNA repair and stress response mechanisms. Due to its remarkable resilience, *D. radiodurans* hold great potential for various applications, including radioactive waste bioremediation, radiation protection in medical fields, and advancements in biotechnology and genetic engineering. Further research is necessary to explore its molecular mechanisms and technological applications in industry, healthcare, and environmental sectors.

Keywords: *Deinococcus radiodurans*, radiation resistance, DNA repair, bioremediation, biotechnology

PENDAHULUAN

Mikroorganisme ekstremofilik memiliki berbagai potensi aplikasi karena kemampuannya bertahan dalam kondisi lingkungan yang ekstrem. *Deinococcus radiodurans* pertama kali diidentifikasi pada tahun 1956 oleh Anderson dan koleganya saat diisolasi dari kaleng daging kornet yang telah disterilkan menggunakan radiasi. Awalnya, bakteri ini diasosiasikan dengan genus *Micrococcus* karena kemiripan secara morfologi. Namun, penelitian lanjutan menetapkan bahwa *D. radiodurans* lebih

tepat ditempatkan dalam genus dan keluarga baru, yakni *Deinococcus* dan *Deinococcaceae* (Jin et al., 2019).

Bakteri ini dijuluki sebagai “bakteri terkuat di dunia” karena ketahanannya yang luar biasa terhadap berbagai ancaman seperti radiasi pengion (IR), radiasi ultraviolet (UV), kekeringan, oksidan kuat, dan bahan kimia. Karena karakteristik tersebut, *D. radiodurans* sering digunakan dalam penelitian terkait mekanisme resistensi, dekomposisi polusi logam berat, remediasi lingkungan, dan penelitian antitumor (Liu, Nuomin & Yongqia., 2023). Bakteri ini mengandalkan

strategi adaptasi yang luar biasa untuk bertahan hidup dari dosis IR yang tinggi dibandingkan dengan organisme lain (Qi Hui et al., 2020).

Ketahanan *Deinococcus* terhadap kekeringan dan stres hipertonik juga relatif tinggi. Oleh karena itu, *Deinococcus radiodurans* telah dipelajari secara luas sejak ditemukan, dan bahkan telah menjadi pusat penelitian dalam beberapa tahun terakhir, baik di Tiongkok maupun di luar negeri. Mekanisme ketahanan radiasinya telah dijelaskan, dan beberapa penelitian mengidentifikasi gen yang bertanggung jawab atas kapasitas ketahanannya terhadap radiasi dan memasukkannya ke dalam mikroorganisme lain melalui rekayasa genetika, sehingga dapat meningkatkan jangkauan aplikasinya (Jin et al., 2019).

Ketahanan ekstrim *D. radiodurans* telah menarik perhatian ilmuwan. Mekanisme rasio resistensinya yang kuat didukung oleh berbagai faktor, seperti dinding sel yang unik, struktur genom khusus, komposisi lipid polar, kemampuan perbaikan DNA yang efisien, sistem pertahanan antioksidan, serta faktor regulasi global yang unik (Liu et al., 2023).

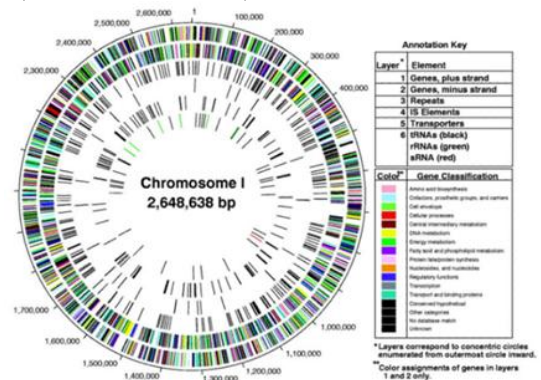
METODOLOGI

Penelitian ini menggunakan metode studi literatur, yaitu pengumpulan, analisis, dan sintesis informasi dari berbagai sumber ilmiah yang relevan (Muthia & Purwanti, 2022). Sumber data diperoleh melalui pencarian dengan kata kunci spesifik di basis data akademik. Artikel yang digunakan telah diseleksi berdasarkan relevansi topik, serta validitas metodologi (Putri et al., 2020). Teknik pengumpulan data melibatkan identifikasi, penyaringan, serta pengelolaan sumber pustaka yang mendukung kajian ini.

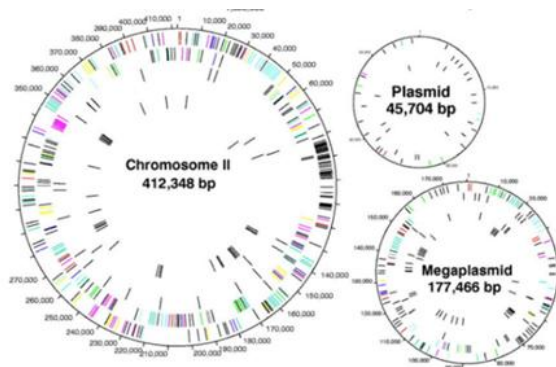
PEMBAHASAN

A. Struktur Genom dari *Deinococcus Radiodurans*

Genom DNA *Deinococcus radiodurans* terdiri dari dua kromosom dengan ukuran masing-masing 2.648,6 kbp dan 412,4 kbp, satu mega-plasmid sebesar 177,5 kbp, serta plasmid kecil dengan ukuran 45,7 kbp, sehingga total panjangnya mencapai 3,28 Mbp. Genom ini mengandung 3.187 protein yang dikodekan, dengan kandungan GC yang cukup tinggi, yaitu 66,8%. Kandungan GC ini menjadi karakteristik khas genom *Deinococcus*, yang umumnya memiliki kandungan GC dalam kisaran 60% hingga 70% (Banneville, 2021).



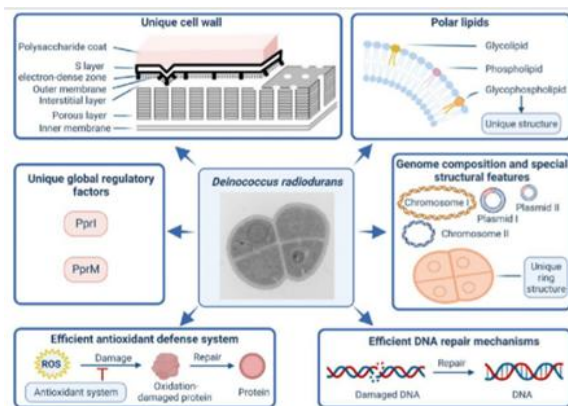
Gambar 1. Genome *Deinococcus radiodurans* (Chromosome I).



Gambar 2. Genome *Deinococcus radiodurans* (Chromosome II, Plasmid dan Megaplasmid).

Pada strain R1, genom *D. radiodurans* terdiri dari empat molekul melingkar: dua kromosom (kromosom I: 2,65 Mb; kromosom II: 412 kb), sebuah megaplasmid (177 kb), dan sebuah plasmid kecil (45,9 kb). Berbagai fitur genetik bakteri ini memegang peranan penting untuk bertahan dalam kondisi kelaparan, stres oksidatif, dan kerusakan DNA yang parah, sehingga

mendukung kemampuannya untuk hidup dalam lingkungan yang ekstrem. Genom *D. radiodurans* juga mengandung banyak urutan berulang yang berfungsi dalam degradasi DNA yang rusak. Berbeda dengan organisme lainnya, *D. radiodurans* menunjukkan redundansi gen yang signifikan, terutama dalam gen yang berperan pada perbaikan DNA atau penghilangan spesies oksigen reaktif (ROS). Redundansi gen ini meningkatkan kemampuan radio resistensi bakteri, karena mutasi pada gen-gen redundan tidak memengaruhi fungsinya. Selain itu, protein pleiotropik PprA, yang terkait dengan radioresistensi, dapat mengatur ploidi pada kromosom I dan II serta menghambat aktivitas protein promotor DnaA. Penghapusan gen pprA diketahui dapat meningkatkan kandungan genomik dan ploidi kedua kromosom. Hal ini menunjukkan bahwa protein PprA mungkin bertindak sebagai pengatur dan titik pemeriksaan untuk inisiasi replikasi DNA pada *D. radiodurans* (Liu, Nuomin & Yongqia., 2023).



Gambar 3. Mekanisme radioresistensi *D. radiodurans*.

1. Dinding Sel Yang Unik

Dinding sel *Deinococcus radiodurans* memiliki lapisan-lapisan yang tersusun secara kompleks. Lapisan terluar, yaitu S-layer, terhubung erat dengan bagian lain dari dinding sel, memberikan struktur yang kokoh untuk melindungi bakteri dari berbagai stres lingkungan (Farci et al., 2020). S-layer ini

terdiri dari protein besar berbentuk kompleks dengan fitur seperti porin, yang berfungsi sebagai saluran non-selektif untuk permeabilitas ion (Farci et al., 2020).

Selain itu, dinding sel *D. radiodurans* memiliki organisasi kristal tiga dimensi yang memberikan fleksibilitas baik secara struktural maupun fungsional. Selain berfungsi sebagai pelindung fisik, dinding sel ini juga berperan dalam mengatur respons imun. Salah satu komponen dinding sel, DeinoWall, diketahui dapat menghambat produksi sitokin Th2 serta meredakan gejala dermatitis atopik pada model tikus. Hal ini menunjukkan potensi pemanfaatannya dalam pengobatan penyakit alergi (Farci et al., 2022; Chen et al., 2022).

2. Komposisi Genom Dan Fitur Struktur Khusus

Genom *Deinococcus radiodurans* strain R1 memiliki ukuran 3,28 Mb, yang terdiri dari empat molekul melingkar: dua kromosom (kromosom I: 2,65 Mb; kromosom II: 412 kb), sebuah megaplasmid (177 kb), dan plasmid kecil (45,9 kb). Berbagai fitur genetiknya memiliki peran penting dalam menghadapi kondisi kelaparan, stres oksidatif, dan kerusakan DNA, sehingga memungkinkan bakteri ini bertahan dalam lingkungan yang sangat ekstrem.

3. Lipid Polar

Profil lipid polar *Deinococcus radiodurans* memiliki ciri khas yang unik, yaitu tidak mengandung fosfatidilgliserol, sehingga digunakan sebagai indikator dalam karakterisasi dan klasifikasi genus *Deinococcus* (Qion, 2013). Sebanyak sembilan jenis lipid polar telah diidentifikasi, terdiri dari tiga glikolipid, satu fosfolipid, dan lima fosfo glikolipid. Membran plasma dan membran luar bakteri ini mengandung jumlah lipid yang sama, meskipun komposisinya berbeda (Feng, Tian, & Hua, 2013).

B. Struktur Genom dari *Deinococcus Radiodurans*

1. Gen Perbaikan DNA

a. Rekombinasi Homolog (RH)

1) RecA

RecA dalam *D. radiodurans* sangat penting untuk memperbaiki kerusakan DNA untai ganda melalui rekombinasi homolog. RecA membentuk filamen nukleoprotein pada DNA, memfasilitasi pertukaran dan perbaikan untai. Tidak seperti *E. coli* RecA, *D. radiodurans* RecA membentuk filamen presinaptik pada DNA untai ganda daripada DNA untai tunggal, yang merupakan jalur baru untuk perbaikan DNA. Mekanisme unik ini didukung oleh perbedaan struktural yang diamati pada protein RecA *D. Radiodurans*. Struktur kristal RecA *D. radiodurans* menunjukkan filamen heliks dengan pitch terkompresi dan domain C-terminal yang direorientasi, yang berbeda dari RecA *E. coli*. Adaptasi struktural ini dapat berkontribusi pada peningkatan kemampuan perbaikan DNA (Pobegalov *et al.*, 2015; Warfel & Licata., 2015).

2) RecJ

RecJ pada *Deinococcus radiodurans* (drRecJ) memiliki peran penting dalam mekanisme perbaikan eksisi basa (BER), khususnya pada jalur long-patch BER. Protein ini menunjukkan sensitivitas yang tinggi terhadap hidrogen peroksida dan metil-methanesulfonat, serta memiliki tingkat mutasi spontan yang cukup tinggi, yang mengindikasikan perannya dalam memperbaiki situs abasic yang belum diperbaiki (Cheng *et al.*, 2020).

Selain itu, RecJ pada *D. radiodurans* memiliki domain C-terminal unik yang sangat krusial untuk interaksinya dengan protein lain, seperti HerA, yang berfungsi meningkatkan aktivitas nukleasenya. Domain ini juga memiliki peran vital

untuk fungsi protein secara *in vivo* (Cheng *et al.*, 2015).

b. Perbaikan dengan Sistem Eksisi (UvrA, UvrB, UvrC, UvrD, UvrE)

Sistem perbaikan eksisi nukleotida (NER) merupakan mekanisme penting yang berperan dalam menghilangkan kerusakan DNA akibat radiasi ultraviolet dan agen mutagenik lainnya. Pada *Deinococcus radiodurans*, protein-protein seperti UvrA, UvrB, dan UvrC berkolaborasi untuk mendeteksi dan memotong bagian DNA yang rusak, sedangkan UvrD berfungsi sebagai helikase yang bertugas melepaskan fragmen DNA yang telah mengalami kerusakan. Walaupun peran UvrE belum banyak diteliti, protein ini diduga memiliki fungsi dalam tahap akhir proses perbaikan DNA.

c. Perbaikan DNA Spesifik pada *Deinococcus radiodurans* (ddrA, ddrB, ddrC, ddrD)

DdrA berinteraksi dengan berbagai protein lain dalam jalur perbaikan DNA, termasuk RecA dan Ssb, yang menunjukkan adanya jaringan interaksi kompleks yang mendukung kemampuan perbaikan DNA yang luar biasa dari *D. radiodurans*. Struktur oligomerik DdrA yang kompleks juga berkontribusi pada spesifisitas substrat dan efisiensi perbaikan DNA (Ujaoney *et al.*, 2021).

DdrB berperan penting dalam perbaikan kerusakan DNA ganda melalui mekanisme annealing untai tunggal (SSA). Protein ini membantu dalam penyatuan kembali fragmen DNA yang terpecah akibat radiasi, berfungsi secara independen dari RecA, dan berinteraksi dengan protein pengikat untai tunggal DrSSB untuk memfasilitasi perbaikan DNA. DdrB juga terlibat dalam transformasi genetik alami *D. radiodurans*, terutama dalam penggabungan DNA plasmid yang diinternalisasi. Protein ini membantu dalam tahap awal transformasi dengan memfasilitasi annealing fragmen DNA untai tunggal (Ithurbide *et al.*, 2020). Meskipun peran DdrB dalam perbaikan DNA dan transformasi telah diidentifikasi, mekanisme molekuler yang tepat dan

interaksi dengan protein lain masih memerlukan penelitian lebih lanjut untuk pemahaman yang lebih komprehensif (Ujaoney *et al.*, 2021).

DdrC merupakan protein pengikat DNA yang memiliki karakteristik unik, yaitu kemampuan untuk mengenali dan menstabilkan DNA yang mengalami kerusakan. Protein ini mampu berinteraksi dengan DNA untai tunggal maupun ganda, meskipun lebih memiliki afinitas terhadap DNA untai tunggal, serta berfungsi melindungi DNA dari kerusakan akibat aktivitas nuklease (De La Tour *et al.*, 2017; Banneville *et al.*, 2021).

Selain itu, DdrC berperan dalam mengompaksi DNA serta mendorong proses sirkularisasi DNA linier, yang berkontribusi dalam menjaga integritas nukleoid dan mendukung mekanisme perbaikan DNA pasca kerusakan berat (Szabla *et al.*, 2024). Tidak hanya berperan penting dalam perbaikan DNA pada *Deinococcus radiodurans*, DdrC juga menunjukkan potensi aplikasi dalam bidang medis dan bioteknologi. Sebagai contoh, protein ini dapat digunakan untuk menghambat mekanisme perbaikan DNA pada sel tumor sehingga meningkatkan efektivitas terapi kanker. Kemampuannya dalam menstabilkan DNA juga dapat dimanfaatkan untuk mengurangi ketidakstabilan genom akibat penuaan serta melindungi neuron pada penyakit neurodegeneratif (Svanishvili., 2024).

DdrD berkontribusi pada proses penyusunan kembali genom setelah paparan radiasi, terutama di bawah kondisi kelaparan. Selain itu, DdrD juga memiliki potensi untuk terlibat dalam proses biologis lain di luar respons terhadap kerusakan DNA (Tour *et al.*, 2021).

Gen **ddrA**, **ddrB**, **ddrC**, dan **ddrD** diinduksi sebagai respons terhadap kerusakan DNA dan memainkan peran penting dalam mekanisme perbaikan unik yang dimiliki *D. radiodurans*. Sebagai contoh, DdrC diketahui mampu

mengenali dan menstabilkan DNA yang rusak, mencegah degradasi lebih lanjut, dan membantu proses perbaikan. Penelitian menunjukkan bahwa homolog gen-gen ini pada *Deinococcus deserti* juga sangat terinduksi setelah paparan radiasi, yang mengindikasikan adanya konservasi fungsi dalam genus *Deinococcus*.

2. Gen Proteksi Seluler

a. Gen *ssb*

Gen *ssb* pada *Deinococcus radiodurans* berperan krusial dalam perlindungan dan perbaikan DNA, terutama dalam menghadapi kondisi ekstrim seperti radiasi pengion dan pengeringan (Lockhart & Linda, 2013). Protein **Single-Stranded DNA Binding (SSB)** yang dikodekan oleh gen ini memiliki dua homolog, yaitu **Ssb**, yang membentuk homodimer, dan **DdrB**, protein pentamer unik yang sangat terinduksi setelah paparan radiasi (Molan & Zhur, 2022).

Selain itu, mutasi atau penurunan ekspresi *ssb* menyebabkan sensitivitas tinggi terhadap radiasi serta gangguan dalam replikasi DNA, yang menunjukkan bahwa protein ini memiliki peran ganda dalam stabilisasi kromosom dan perbaikan DNA (Misra *et al.*, 2023).

Eksresi *ssb* telah ditemukan terkait dengan jalur respons stres yang lebih luas, termasuk regulasi metabolisme dan adaptasi terhadap kondisi lingkungan ekstrem (Degroot & Blanchard, 2023). Dengan berbagai mekanisme tersebut, *ssb* menjadi komponen penting dalam ketahanan luar biasa *D. radiodurans* dan memiliki potensi besar dalam penelitian bioteknologi dan remediasi lingkungan (Maurya & Misra, 2020; Villa *et al.*, 2021).

b. *pprA*

Gen **pprA** (*Pleiotropic protein promoting DNA repair*) merupakan salah satu faktor utama yang berkontribusi terhadap ketahanan ekstrem *Deinococcus radiodurans* terhadap radiasi pengion dan kondisi lingkungan ekstrim lainnya (Rajpurohit., Sharma., & Misra, 2021). Protein **PprA** berperan dalam stabilisasi

DNA yang mengalami kerusakan dan mempercepat perbaikan **double-strand break (DSB)** melalui jalur **Extended Synthesis Dependent Strand Annealing (ESDSA)** (Maurya & Misra, 2020). Studi menunjukkan bahwa ekspresi **pprA** meningkat secara signifikan setelah paparan radiasi, yang menunjukkan bahwa protein ini adalah bagian dari sistem regulasi perbaikan DNA yang sangat terkoordinasi (Rajpurohit., Sharma., & Misra, 2021). Selain itu, mutasi pada **pprA** menyebabkan penurunan kelangsungan hidup setelah iradiasi, meskipun tidak seberat mutasi pada **recA**, yang menunjukkan bahwa kedua protein ini berkontribusi dalam jalur perbaikan DNA yang saling terkait (Misra & Rajpurohit, 2024).

Selain fungsinya dalam perbaikan DNA, **PprA** juga berperan dalam regulasi replikasi kromosom dengan berinteraksi langsung dengan **DnaA**, protein inisiator replikasi pada *D. radiodurans*, untuk memastikan replikasi yang stabil setelah kerusakan DNA (Maurya & Misra, 2020). Interaksi ini menunjukkan bahwa **PprA** memiliki peran lebih luas dalam menjaga integritas genom, tidak hanya sebagai faktor perbaikan tetapi juga sebagai regulator stabilitas kromosom (Rajpurohit., Sharma., & Misra, 2021).

3. Gen Mutasi dan Regulasi

a. Sistem Mismatch Repair (MMR)

Deinococcus radiodurans memiliki peran penting dalam menjaga stabilitas genom dengan memperbaiki kesalahan pasangan basa yang terjadi selama replikasi DNA (Pavlova *et al.* 2020). Seperti pada bakteri lainnya, sistem ini melibatkan tiga protein utama, yaitu **MutS**, **MutL**, dan **MutH**. **MutS** bertanggung jawab untuk mengenali dan mengikat pasangan basa yang tidak cocok, sementara **MutL** berinteraksi dengan kompleks **MutS**-ketidakcocokan dan memicu aktivitas endonuklease **MutH** pada situs diskriminasi untai DNA yang jauh

(Hao *et al.*, 2020). Berbeda dengan sistem MMR pada *Escherichia coli*, yang bergantung pada metilasi DNA untuk membedakan untai baru dan lama, *D. radiodurans* mengandalkan mekanisme alternatif dalam pengenalan untai yang salah (Pavlova *et al.* 2020).

Penelitian terbaru menunjukkan bahwa sistem MMR pada *D. radiodurans* bekerja secara sinergis dengan sistem perbaikan lainnya, seperti **nucleotide excision repair (NER)** dan **base excision repair (BER)**, untuk mempertahankan stabilitas genetik dalam kondisi lingkungan ekstrem (Lim *et al.* 2019).

b. Regulasi Ketahanan Radiasi

Gen **irrE** pada *Deinococcus radiodurans* merupakan regulator global yang berperan penting dalam ketahanan bakteri terhadap radiasi pengion, stres oksidatif, dan kondisi lingkungan ekstrim lainnya (Eugenie *et al.* 2021). Protein ini bertindak sebagai protease yang secara langsung mengontrol ekspresi berbagai gen yang terlibat dalam respons terhadap stres, termasuk gen **recA** dan **ssb**, yang berperan dalam perbaikan DNA dan pemulihan sel (Liu *et al.* 2023). Studi menunjukkan bahwa **IrrE** bekerja dengan memecah **DdrO**, protein repressor yang menghambat ekspresi regulon **radiation/desiccation response (RDR)** dalam kondisi normal (Qi *et al.* 2019). Setelah paparan radiasi, **IrrE** memotong **DdrO** sehingga memungkinkan aktivasi gen-gen yang terlibat dalam perbaikan DNA dan proteksi terhadap stres oksidatif (Eugenie *et al.* 2021). Selain itu, mutasi pada **irrE** menyebabkan peningkatan sensitivitas *D. radiodurans* terhadap radiasi dan menghambat proses pemulihan sel (Liu *et al.* 2023).

C. Pemanfaatan *Deinococcus radiodurans* Diberbagai Bidang

1. Bioremediasi Limbah Radioaktif

Deinococcus radiodurans telah digunakan dalam bioremediasi limbah radioaktif, terutama dalam menghilangkan uranium dari lingkungan (Li *et al.*, 2021).

Bakteri ini mampu mengakumulasi dan mengendapkan ion uranium melalui mekanisme biopresipitasi dan biosorpsi, yang dapat mengurangi dampak pencemaran radioaktif (Manobala *et al.* 2015). Selain itu, struktur lapisan permukaan yang hiperstabil berupa interdigitated immunoglobulin arrays pada *Deinococcus radiodurans* berkontribusi terhadap ketahanannya terhadap kondisi ekstrem, sehingga memungkinkan pemanfaatannya dalam bioremediasi lingkungan yang terkontaminasi radiasi tinggi, seperti limbah nuklir. (Kugelgen *et al.*, 2023).

Deinococcus radiodurans merupakan bakteri ekstremofil yang mampu bertahan dalam kondisi paparan radiasi tinggi karena sistem perbaikan DNA-nya yang sangat efisien (Ott *et al.*, 2020). Dalam bioremediasi, bakteri ini menyerap ion uranil (U(VI)) melalui interaksi dengan gugus bermuatan negatif di dinding sel seperti gugus karboksil dan fosfat (Li *et al.*, 2021). Selain itu, protein Dps1 dan Dps2 memainkan peran penting dalam melindungi biomolekul dari kerusakan oksidatif selama paparan uranium (Santos *et al.*, 2019).

Kemampuan *D. radiodurans* ditingkatkan dengan menyisipkan gen *phoN* dari organisme lain, yang mengkode enzim fosfatase dan memungkinkan pengendapan uranium dalam bentuk fosfat tak larut (Li *et al.*, 2021). Strain rekombinan tersebut menunjukkan efisiensi biopresipitasi uranium lebih tinggi dibandingkan *E. coli-phoN* bahkan setelah paparan hingga 6 kGy (Lockhart & DeVeaux, 2013). Di sisi lain, dalam kondisi stres oksidatif, bakteri ini secara aktif meredistribusi ion Mn dan Fe dalam sel untuk mempertahankan stabilitas seluler (Ott *et al.*, 2020).

Kompleks Mn^{2+} -pirofosfat yang terbentuk di dalam sel berfungsi sebagai pelindung biomolekul dari radikal bebas dan memperpanjang viabilitas sel (Santos *et al.*, 2019). Distribusi logam tersebut sangat dipengaruhi oleh keberadaan

protein Dps yang mengatur penyimpanan logam secara aman di dalam sel (Li *et al.*, 2021). Apabila salah satu protein Dps dihapus, seperti pada mutan *dps2*, respons perlindungan terhadap uranium menjadi jauh lebih rendah (Ott *et al.*, 2020).

2. Perlindungan terhadap Radiasi dan Aplikasi Medis

Bakteri ini juga memiliki potensi dalam perlindungan terhadap radiasi karena kemampuannya memperbaiki DNA yang rusak akibat paparan sinar ionisasi (Liu *et al.*, 2023). Studi menunjukkan bahwa protein RecA yang dimiliki oleh *D. radiodurans* dapat membantu meningkatkan ketahanan sel manusia terhadap efek radiasi ionisasi dalam terapi kanker (Eugénie *et al.*, 2021). Selain itu, enzim perbaikan DNA dari bakteri ini telah dikaji untuk diterapkan dalam terapi gen dan pengembangan perlindungan biologis terhadap radiasi (De Groot & Blanchard, 2023).

Deinococcus radiodurans memiliki mekanisme perlindungan radiasi yang sangat kompleks dan efisien, yang melibatkan kemampuan untuk memperbaiki kerusakan DNA dengan sistem homologous recombination, ESDSA, dan excision repair (Jin *et al.*, 2019). Bakteri ini juga mengandalkan protein Dps1 dan Dps2 dalam mengatur homeostasis ion logam seperti Mn dan Fe, yang sangat penting dalam mereduksi stres oksidatif akibat radiasi (Santos *et al.*, 2019). Selain itu, *D. radiodurans* membentuk struktur DNA yang menyerupai nukleus sirkular, yang menjaga ujung DNA tetap berdekatan saat mengalami double-strand break akibat radiasi pengion (Li *et al.*, 2021; Szabla *et al.*, 2024).

Mekanisme pertahanan ini tidak hanya memberikan ketahanan terhadap radiasi di lingkungan ekstrem, tetapi juga menjadikan *D. radiodurans* kandidat potensial dalam aplikasi medis, seperti terapi sel atau perlindungan jaringan terhadap radioterapi (Jin *et al.*, 2019). Salah satu protein kunci, PprI, telah berhasil ditransfer ke sel epitel paru-paru manusia (BEAS-2B) dan terbukti dapat mengurangi kerusakan akibat radiasi

dengan menurunkan tingkat apoptosis dan meningkatkan ekspresi gen perbaikan DNA. Penelitian lain menunjukkan bahwa transfer gen pprI ke otot tikus dapat meningkatkan tingkat kelangsungan hidup pasca-paparan radiasi serta memperbaiki kerusakan jaringan seperti paru-paru dan testis (Ithurbide *et al.*, 2020).

3. Pemanfaatan dalam Bioteknologi dan Rekayasa Genetik

D. radiodurans juga dimanfaatkan dalam bioteknologi, terutama dalam produksi enzim yang tahan terhadap kondisi ekstrem (Tabassum Khan, 2022). Rekayasa genetik telah dilakukan untuk mengintegrasikan gen dari mikroorganisme lain ke dalam *D. radiodurans* guna meningkatkan kemampuannya. Selain itu, bakteri ini telah dikembangkan untuk digunakan dalam produksi vaksin berbasis DNA karena kestabilan genetiknya yang tinggi (Eugénie *et al.*, 2021). Dengan berbagai potensi aplikasinya, *D. radiodurans* menjadi salah satu mikroorganisme yang paling menjanjikan dalam bidang bioremediasi, medis, dan bioteknologi (Tabassum Khan, 2022).

Salah satu mekanisme utama pemanfaatan *Deinococcus radiodurans* dalam bioteknologi adalah melalui enzim DNA polymerase I (DraLF-PolI) yang memiliki aktivitas strand-displacement, memungkinkan replikasi DNA tanpa bantuan helicase. Enzim ini mempertahankan aktivitasnya dalam suhu ruang dan kondisi pengeringan, sehingga cocok untuk aplikasi diagnostik berbasis LAMP tanpa perlu perangkat pemanas kompleks. Struktur 3D-nya menunjukkan stabilitas tinggi berkat prediksi model AlphaFold yang menampilkan domain aktif yang fleksibel namun tahan terhadap stres lingkungan (Manzo *et al.*, 2024).

Dalam rekayasa genetika, *D. radiodurans* menunjukkan efisiensi tinggi dalam transformasi alami dengan bantuan protein DprA dan DdrB, yang bertugas mengikat ssDNA asing dan mengarahkan

rekombinasi homolog. DdrB menjalankan peran penting dalam single-strand annealing (SSA) untuk menyatukan kembali fragmen DNA yang rusak akibat radiasi, tanpa perlu keterlibatan RecA. Kolaborasi DprA dan RecA memastikan bahwa DNA asing yang masuk dapat diintegrasikan secara stabil ke dalam genom (Ithurbide *et al.*, 2020).

Teknik konjugasi lintas spesies juga dimanfaatkan untuk mentransfer plasmid besar dari *E. coli* ke *D. radiodurans* menggunakan vektor seperti pDEINO1 dan pRadDEST, yang memungkinkan ekspresi gen heterolog dalam kondisi ekstrem. Sistem ini bekerja dengan memodifikasi gen restriksi-modifikasi agar tidak mengganggu DNA asing yang masuk. Hasilnya, strain baru dapat direkayasa untuk mengekspresikan protein fungsional secara efisien dalam lingkungan berkadar radiasi tinggi atau suhu ekstrem (Brumwell *et al.*, 2022).

Selain transformasi genetik, *D. radiodurans* juga dimanfaatkan dalam produksi vesikel membran luar (MVs) yang membawa protein pelindung seperti DdrA dan Dps untuk terapi dan pengiriman molekul bioaktif (Han *et al.*, 2023). Vesikel ini terbentuk dari lipid bilayer yang stabil dalam kondisi kering maupun panas, menjadikannya unggul sebagai sistem penghantar bioaktif (Khan *et al.*, 2021). MVs telah dikaji lebih lanjut sebagai kandidat pembawa vaksin berbasis protein rekombinan untuk aplikasi di lingkungan ekstrem atau radiasi tinggi (Brumwell *et al.*, 2022).

KESIMPULAN DAN SARAN

Kesimpulan

Deinococcus radiodurans adalah bakteri ekstremofil dengan ketahanan luar biasa terhadap radiasi dan stres lingkungan. Ketahanan ini didukung oleh struktur genom multipartit, sistem perbaikan DNA yang efisien, serta regulasi ketahanan melalui protein seperti RecA, SSB, PprA, dan IrrE. Bakteri ini memiliki potensi besar dalam bioremediasi limbah radioaktif, perlindungan terhadap radiasi, serta bioteknologi dan

rekayasa genetik. berisi rangkuman singkat atas hasil penelitian dan pembahasan

Saran

Penelitian lebih lanjut diperlukan untuk memahami mekanisme molekuler ketahanan D. radiodurans serta potensi rekayasa genetika untuk aplikasi biomedis dan lingkungan. Selain itu, eksplorasi penggunaannya dalam industri farmasi dan perlindungan biologis terhadap radiasi perlu dikembangkan lebih lanjut.

UCAPAN TERIMA KASIH

Penulis mengucapkan terima kasih kepada **Prof. Ir. Dr. Hj. Yusminah Hala, M.S** selaku pembimbing yang telah memberikan bimbingan, arahan, dan masukan berharga dalam proses penelitian serta penulisan artikel ini. Kami juga menyampaikan penghargaan kepada seluruh pihak yang telah berkontribusi dalam mendukung penelitian ini, baik secara langsung maupun tidak langsung. Semoga hasil penelitian ini dapat memberikan manfaat bagi pengembangan ilmu pengetahuan, khususnya dalam bidang mikrobiologi dan genetika.

REFERENSI

Banneville, A., De La Tour, C., Hognon, C., Colletier, J., Teulon, J., Roy, A., Pellequer, J., Monari, A., Dehez, F., Confalonieri, F., Servant, P., & Timmins, J. (2021). Structural and functional characterization of DdrC, a novel DNA damage-induced nucleoid-associated protein involved in DNA compaction. *Nucleic Acids Research*. Vol 50: 7680 - 7696. <https://doi.org/10.1093/nar/gkac563>

Banneville, A.-S. (2021). *Structural and functional characterization of nucleoid associated proteins of Deinococcus radiodurans and Deinococcus deserti*. Université

Grenoble Alpes. HAL Id: tel-03777648.

- Brumwell, S. L., Katherine D. V. B., Daniel J. G., David R. E., & Bogumil J. K. (2022). Conjugation-Based Genome Engineering in *Deinococcus radiodurans*. *ACS Synthetic Biology*. Vol. 11(3): 1068–1076.
- Chen, F., Ji, H., Choi, J., Han, S., Lim, S., Seo, H., & Ahn, K. (2022). Antiallergic function of the cell wall (DeinoWall) of *Deinococcus radiodurans*. *Molecular immunology*. Vol 151: 103-113. <https://doi.org/10.1016/j.molimm.2022.09.004>.
- Cheng, K., Xu, Y., Chen, X., Lu, H., He, Y., Wang, L., & Hua, Y. (2020). Participation of RecJ in the base excision repair pathway of *Deinococcus radiodurans*. *Nucleic Acids Research*. Vol 48: 9859 - 9871. <https://doi.org/10.1093/nar/gkaa714>.
- Cheng, K., Zhao, Y., Chen, X., Li, T., Wang, L., Xu, H., Tian, B., & Hua, Y. (2015). A Novel C-Terminal Domain of RecJ Is Essential for Interaction with HerA in *Deinococcus radiodurans*. *Frontiers in Microbiology*. Vol 6. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01302>.
- De Groot, A., & Blanchard, L. (2023). DNA Repair and Oxidative Stress Defense Systems in Radiation-Resistant *Deinococcus murrayi*. *Canadian Journal of Microbiology*. Vol 69: 416–431.
- De La Tour, B., Mathieu, M., Meyer, L., Dupaigne, P., Passot, F., Servant, P., Sommer, S., Cam, L., & Confalonieri, F. (2017). In vivo and in vitro characterization of DdrC, a DNA damage response protein in the bacterium *Deinococcus radiodurans*. *PLOS ONE*. Vol 12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177751>.
- De La Tour, C., Mathieu, M., Servant, P., Coste, G., Norais, C., & Confalonieri, F. (2021). Characterization of the DdrD protein from the highly radioresistant

- bacterium *Deinococcus radiodurans*. *Extremophiles*, 25, 343 – 355. <https://doi.org/10.1007/s00792-021-01233-0>
- Eugénie L., Petit M., Morel C., Saint-Pierre C., Vezinet J., & Servant, L. (2021). Mechanisms of *Deinococcus radiodurans* resistance and its potential applications in biotechnology. *Cells*. Vol 10(2536): 1-15.
- Eugenie N., Zivanovic Y., Lelandais G., Coste G., Bouthier de la Tour, C., Bentchikou, E., Servant, P., & Confalonieri, F. (2021). Characterization of the Radiation Desiccation Response Regulon of the Radioresistant Bacterium *Deinococcus radiodurans* by Integrative Genomic Analyses. *MDPI: Cells*. Vol. 10(2536): 1-28.
- Eugenie, N., Zivanovic, Y., Lelandais, G., Coste, G., De La Tour, C., Bentchikou, E., Servant, P., & Confalonieri, F. (2021). Characterization of the Radiation Drying Response Regulon of Radioresistant Bacteria *Deinococcus radiodurans* through Integrative Genome Analysis. *Cell*. <https://doi.org/10.3390/cells10102536>.
- Farci, D., Aksoyoglu, M. A., Farci, S. F., (2020). Structural Insights Into the Main S-Layer Unit of *Deinococcus radiodurans* Reveal a Massive Protein Complex With Porin-Like Features. *J Biol Chem*. Vol 295(13): 4224–4236.
- Farci, D., Aksoyoglu, M., Farci, S., Bafna, J., Bodrenko, I., Ceccarelli, M., Kirkpatrick, J., Winterhalter, M., Kereiche, S., & Piano, D. (2020). Structural insights into the major S-layer unit of *Deinococcus radiodurans* reveal a massive protein complex with porin-like features. *Journal of Biological Chemistry*. Vol 295(13): 4224-4236. <https://doi.org/10.1074/jbc.RA119.012174>.
- Farci, D., Haniewicz, P & Piano, D. (2022). The Structured Organization of *Deinococcus radiodurans* Cell Envelope. *Proc Natl Acad Sci USA*. Vol 119(45), e2209111119.
- Farci, D., Haniewicz, P., & Piano, D. (2022). Mesoscale organization of the cell wall in *Deinococcus radiodurans*. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2022.01.29.478271>.
- Farci, D., Haniewicz, P., Sanctis, D., et al. (2022). The Cryo-EM Structure of the S-layer Deinoxanthin-Binding Complex of *Deinococcus radiodurans* Informs Properties of its Environmental Interactions. *J Biol Chem*. Vol 298(6): 102-110.
- Farci, D., Kereiche, S., Pangeni, S., Haniewicz, P., Bodrenko, I., Ceccarelli, M., Winterhalter, M., & Piano, D. (2021). Structural analysis of the architecture and in situ localization of the major S-layer complex in *Deinococcus radiodurans*. *Structure*. <https://doi.org/10.1016/j.str.2021.06.014>.
- Han, J. M., Ha-Yeon S., Jong-Hyun J., Sangyong L., Ho S. S., Woo S. K., Seung-Taik L., & Eui-Baek B. (2023). *Deinococcus radiodurans*-derived membrane vesicles protect HaCaT cells against H₂O₂-induced oxidative stress. *Biological Procedures Online*, Vol. 25(17): 1-16.
- Hao, P., LeBlanc, S., Case, B., Elston, T., Hingorani, M., Erie, D., & Weninger, K. (2020). Repeat mismatch binding by the MutS mobile clamp on DNA localizes a nearby repair complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol 117: 17775 - 17784. <https://doi.org/10.1073/pnas.1918517117>.
- Ithurbide, S., Coste, G., Lisboa, J., Eugénie, N., Bentchikou, E., De La Tour, B., Liger, D., Confalonieri, F., Sommer, S., Quevillon-Cheruel, S., & Servant, P. (2020). Natural Transformation in

- Deinococcus radiodurans: Genetic Analysis Reveals Key Roles of DprA, DdrB, RecA, RecF, and RecO Proteins. *Frontiers in Microbiology*. Vol 11. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01253>.
- Ithurbide, S., Genevieve C., Jhonny L., Nicolas E., Esmá B., Claire B.D.L.T., Dominique L., Fabrice C., Suzanne S., Sophie Q-C., Pascale S. (2020). Natural Transformation in *Deinococcus radiodurans*: A Genetic Analysis Reveals the Major Roles of DprA, DdrB, RecA, RecF, and RecO Proteins. *Frontiers in Microbiology*. Vol.11(1253): 1-16.
- Jin, M., Anqi X., Liying Z., Zhidong Z., He H., & Ling J. (2019). The Diversity and Commonalities of the Radiation-Resistance Mechanisms of *Deinococcus* and its Up-to-Date Applications. *AMB Express*. Vol. 9:138.
- Jin, M., Anqi X., Liying Z., Zhidong Z., He, H & Ling, J. (2019). The diversity and commonalities of the radiation-resistance mechanisms of *Deinococcus* and its up-to-date applications. *AMB Expr*. Vol 9: 138.
- Khan T., Ahmed M. S., & Rahman S. (2022). Potential applications of *Deinococcus radiodurans* in biotechnology and medicine. *Journal of Radiation Protection and Research*. Vol. 47(2): 123-135.
- Khan, A., Guangxiu L., Gaosen Z., & Xiangkai L. (2024). Radiation-Resistant Bacteria In Desiccated Soil And Their Potentiality In Applied Sciences. *Frontiers in Microbiology*. Vol, 15:1348758.
- Kugelgen, A. v., Sofie V. D., Keitaro Y., Danielle L.S., Elitza I.T., Garib M., Vikram A., & Tanmay A. M. B. 2023. Interdigitated Immunoglobulin Arrays Form The Hyperstable Surface Layer Of The Extremophilic Bacterium *Deinococcus radiodurans*. *PNAS*. Vol. 120(16): 1-8
- Li X., Wang Y., Zhang H., Liu J., & Chen, Z. (2021). Mechanisms of heavy metal resistance in *Deinococcus radiodurans* and its potential for bioremediation. *Journal of Environmental Science and Technology*. Vol. 55(3): 215-229.
- Li, Shanshan., Qiqi Z., Jiaqi L., Yangzhen S., Kexin G., Jiangxi X., Fangzhu X., & Shuya H. (2021). Application Progress of *Deinococcus radiodurans* in Biological Treatment of Radioactive Uranium-Containing Wastewater. *Indian Journal of Microbiology*. Vol. 61(4): 417–426.
- Lim, S., Jong, H. J., Laurance, B & Arjan, D. G. (2019). Conservation and diversity of radiation and oxidative stress resistance mechanisms in *Deinococcus* species. *Journals Investing in Science*. Vol 43(1): 19-52.
- Liu, F., Nuomin L., Yongqian Z. (2023). *The Radioresistant and Survival Mechanisms of Deinococcus radiodurans*. Radiation.
- Manzo, M., Assunta S., Emilia P., Luciano P., Viviana S., Maririata D. F., & Matiarosaria D F. (2024). DNA Polymerase I Large Fragment from *Deinococcus radiodurans*, a Candidate for a Cutting-Edge Room-Temperature LAMP. *International Journal of Molecular Sciences*. Vol. 25(3): 1-17.
- Maurya, G. K., & Misra, H. S. (2020). PprA interacts with replication proteins and affects their physicochemical properties required for replication initiation in *Deinococcus radiodurans*. *BioRxiv*
- Misra, C. S., Neha p., Deepti A., & Devashish R. (2023). Effective Gene Silencing Using Type I–E CRISPR System in the Multiploid Radiation-Resistant Bacterium. *ASM Journal*. Vol.11(5): 1-13.
- Misra, H. S., & Rajpurohit, Y. S. (2024). DNA Damage Response and Cell Cycle Regulation in Bacteria: A Twist

- Around The paradigm. *Frontiers in Microbiology*. Vol 15: 1-5.
- Molan, K., & Zgur Bertok, D. (2022). Review: Small Prokaryotic DNA-Binding Proteins Protect Genome Integrity throughout the Life Cycle. *International Journal of Molecular Sciences*. Vol. 23(4008): 1-15.
- Ott, Emanuel., Yuko K., Denise K., Elke R., Petra R., Maximilian M., Christine M. E., Wolfram W., Akihiho Y., & Tetyana M. (2020). Molecular Repertoire Of *Deinococcus Radiodurans* After 1 Year Of Exposure Outside The International Space Station Within The Tanpopo Mission. *Microbiome*. Vol. 8 (150): 1-16
- Pavlova, A. V., Mayya V M., Anna M. O., Natalia A. A., Gennady Y. L Vladimir I. P., Elizaveta S. G., Maria I.Z., Marianna G. Y. Tatiana S. O., Elena A. K., Nina G. D. (2020). Responses of DNA Mismatch Repair Proteins to a Stable G-Quadruplex Embedded into a DNA Duplex Structure. *International Journal of Molecular Sciences*. Vol. 21: 1-25.
- Pobegalov, G., Cherevatenko, G., A., A., Kovaleva, O., Vedyaykin, A., Morozova, N., Baitin, D., & Khodorkovskii, M. (2015). *Deinococcus radiodurans* nucleoprotein RecA filaments characterized at the single-molecule level by optical tweezers. *Biochemical and biophysical research communications*. Vol 466(3), 426-30. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2015.09.042>.
- Qi, H., Wang, W., He, J., Ma, Y., Xiao, F., & He, S. (2020). Antioxidative system of *Deinococcus radiodurans*. *Research in Microbiology*, 171(1), 45–54.
- Qion, F. (2013). Progress in Polar Lipid Research from *Deinococcus Radiodurans*.
- Rajpurohit, Y. S., Sharma, D. K., & Misra, H. S. (2021). PprA Protein Inhibits DNA Strand Exchange and ATP Hydrolysis of *Deinococcus RecA* and Regulates the Recombination in Gamma-Irradiated Cells. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*. Vol. 9: 1- 15.
- Santos, S. P., Yang Y., Margarida T. G. R., Mafalda A. A. R., Clarie B. D. L., Suzanne S., Miguel T., Maria A. C., Peter C., Isabel A. Abereu., & Celia V. R. (2019). The Interplay Between Mn And Fe In *Deinococcus Radiodurans* Triggers Cellular Protection During Paraquat-Induced Oxidative Stress. *Scientific Reports*. Vol.9: 17217.
- Svanishvili, G. (2024). Stopping DNA Damage: A New Protein Discovered to Enhance DNA Repair Mechanisms. *Leading Science Journal* . <https://doi.org/10.70389/pjs.100040> .
- Szabla, R., Li, M., Warner, V., Song, Y., & Junop, M. (2024). DdrC, a unique DNA repair factor from *D. radiodurans*, detects and stabilizes DNA damage through a novel lesion recognition mechanism. *Nucleic Acids Research*. Vol 52: 9282 - 9302. <https://doi.org/10.1093/nar/gkae635> .
- Szabla, R., Mingyi L., Victoria W., & Murray Junop. 2024. DdrC, a unique DNA Repair From *D. radiodurans*, Sense and Stabilizes DNA Breaks Through A Novel Lesion-Recognition Mechanism. *Nucleic Acids Research*. Vol. 52(15): 9282-9302.
- Szabla, R., Mingyu, L., Victoria, W., Yifeng, S & Murray, J. (2024). DdrC, a Unique DNA Repair Factor From *D. R Adiodur Ans* , Senses And Stabilizes DNA Breaks Through A Novel Lesion-Recognition Mechanism. *Nucleic Acids Research*. Vol 52(15): 9282-9302.
- Tabassum Khan, M., Alam S., Patel R. K., & Das S. (2022). Advances in microbial biotechnology: The role of *Deinococcus radiodurans* in medicine and industry. *Biotechnology Reports*. Vol. 38: 100-472.

- Tour, C. B. D. A., Stephanie, B., Cedric, N., Magali, T., Esma, B., Francoise, V., Michael, M. Suzanne, S & Pazcale, S. (2011). The Deinococcal DdrB Protein Is Involved In An Early Step Of DNA Double Strand Break Repair And In Plasmid Transformation Through Its Single-Strand Annealing Activity. *NIH Public Access*. Vol 10(12): 1223-1231.
- Tour, C. B. D. I., Martine, M., Pascale, S., Genevieve, C., Cedric, N & Fabrice, C. (2021). Characterization of the DdrD protein from The Extremely Radioresistant Bacterium *Deinococcus radiodurans*. *Extremophiles*. Vol 25: 343-355.
- Tour, C., Mathieu, M., Servant, P., Coste, G., Norais, C., & Confalonieri, F. (2021). Characterization of the DdrD protein from the highly radioresistant bacterium *Deinococcus radiodurans*. *Extremophiles* , 25, 343 - 355. <https://doi.org/10.1007/s00792-021-01233-0>
- Ujaoney, A., Padwal, M., & Basu, B. (2021). In vivo DNA Repair Protein Interaction Network: An Overview of Double-Strand Break Repair in *Deinococcus radiodurans*. *Journal of Proteome Research* . <https://doi.org/10.1021/acs.jproteome.1c00078> .
- Villa, J. K., Runhua H., Chen-Hsun T., Angela C., Philip S., Gabriela F., Respina V., Rook T., Micheal J.D., Lydia M C. (2021). A small RNA regulates pprM, a modulator of pleiotropic proteins promoting DNA repair, in *Deinococcus radiodurans* under ionizing radiation. *Scientific Reports*. Vol. 11: 1-13.
- Warfel, J., & Licata, V. (2015). Enhanced DNA-binding affinity of RecA protein from *Deinococcus radiodurans*. *DNA Repair*. Vol 31, 91-6. <https://doi.org/10.1016/j.dnarep.2015.05.002> .