

DOI: 10.12731/2658-6649-2021-13-2-202-224

УДК 581.1:581.19: 574.5

**ЭФФЕКТЫ ДЕЙСТВИЯ  
ФИКОБИЛИПРОТЕИНОВ *ARTHROSPIRA  
PLATENSIS* (NORDSTEDT) GOMONT  
В РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЯХ: АНТИОКСИДАНТНАЯ  
АКТИВНОСТЬ В ГЛЮКОЗООКСИДАЗНОЙ  
ТЕСТ-СИСТЕМЕ И РАЗОБЩЕНИЕ ОКИСЛЕНИЯ  
И ФОСФОРИЛИРОВАНИЯ В МИТОХОНДРИЯХ**

***А.В. Степанов, А.А. Аксенова, Е.А. Полякова,  
И.В. Федосеева, О.И. Грабельных, Р.Г. Геворгиз***

**Обоснование.** Цианобактерия *Arthrospira (Spirulina) platensis* (спирулина) обладает уникальным биохимическим составом и находит широкое применение в различных сферах, в том числе в медицине и сельском хозяйстве. Основные фикобилипротеины (ФБП) спирулины – С-фикоцианин и аллофикоцианин защищают клетки животных от окислительного стресса и дисфункции митохондрий. В то же время мало сведений об антиоксидантных свойствах ФБП в растительной клетке и их влиянии на биоэнергетические параметры митохондрий растений.

**Цель.** Целью данной работы было изучение влияния экстракта ФБП *A. platensis* на глюкозооксидазную активность и функционирование митохондрий картофеля.

**Материалы и методы.** ФБП выделяли из сырой биомассы *A. platensis* (Nordstedt) Gomont (штамм IBSS–31) с помощью холодной экстракции и осаждения ацетоном. Белковый экстракт с высокой долей С-фикоцианина использовали в концентрациях 0,025 – 0,25 мг/мл. Об антиоксидантных свойствах ФБП судили по ингибированию глюкозооксидазной активности экстрактов картофеля с повышенной экспрессией гена *GOX*. Окислительную и фосфорилирующую активность митохондрий в присутствии ФБП оценивали полярографическим методом. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью SigmaPlot v. 14.0.

**Результаты.** Глюкозооксидазный тест выявил антиоксидантную активность экстракта ФБП, ярко выраженную при концентрации белка 0,25 мг/мл. В этой же концентрации экстракт вызывал разобщение процессов окисления

и фосфорилирования в митохондриях картофеля при окислении сукцината, связанное с повышением скорости дыхания в состоянии 4 и снижением коэффициента дыхательного контроля.

**Заключение.** Таким образом, фикобилипротеины *A. platensis* концентрационно-зависимым образом снижают генерацию пероксида водорода в глюкозооксидазной тест-системе и разобщают процессы окисления и фосфорилирования митохондрий растений.

**Ключевые слова:** *Arthrospira platensis*; фикобилипротеины; С-фикоцианин; глюкозооксидаза; пероксид водорода; митохондрии; разобщение процессов окисления и фосфорилирования

**Для цитирования.** Степанов А.В., Аксенова А.А., Полякова Е.А., Федосеева И.В., Грабельных О.И., Геворгиз Р.Г. Эффекты действия фикобилипротеинов *Arthrospira platensis* (Nordstedt) Gomont в растительных тканях: антиоксидантная активность в глюкозооксидазной тест-системе и разобщение окисления и фосфорилирования в митохондриях // *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*. 2021. Т. 13, № 2. С. 202-224. DOI: 10.12731/2658-6649-2021-13-2-202-224

## EFFECTS OF THE ACTION OF *ARTHROSPIRA PLATENSIS* (NORDSTEDT) GOMONT PHYCOBILIPROTEINS IN PLANT TISSUES: ANTIOXIDANT ACTIVITY IN THE GLUCOSE OXIDASE TEST SYSTEM AND UNCOUPLING OF OXIDATION AND PHOSPHORYLATION IN MITOCHONDRIA

*A.V. Stepanov, A.A. Aksenova, E.A. Polyakova,  
I.V. Fedoseeva, O.I. Grabelnykh, R.G. Gevorgiz*

**Background.** Cyanobacterium *Arthrospira* (*Spirulina*) *platensis* has a unique biochemical composition and is widely used in various fields, including medicine and agriculture. The main phycobiliproteins (PBPs) of *spirulina* – C-phycocyanin and allophycocyanin protect animal cells from oxidative stress and mitochondrial dysfunction. At the same time there is little information about the antioxidant properties of PBPs in a plant cell and their influence on the bioenergetic parameters of plant mitochondria.

**Purpose.** The aim of this study was to determine the effect of *A. platensis* PBPs extract on glucose oxidase activity and functioning of potato mitochondria.

**Materials and methods.** PBP<sub>s</sub> were isolated from the crude biomass of *A. platensis* (Nordstedt) Gomont (strain IBSS-31) using cold extraction and precipitation with acetone. The protein extract with a high proportion of C-phycoyanin was used at concentrations of 0,025 – 0,25 mg/ml. The antioxidant properties of PBP<sub>s</sub> were evaluated by the inhibition of the glucose oxidase activity of potato extracts with increased expression of the GOX gene. The oxidative and phosphorylating activity of mitochondria in the presence of PBP<sub>s</sub> was measured by the polarographic method. Statistical data processing was carried out using SigmaPlot v. 14.0.

**Results.** The glucose oxidase test revealed the antioxidant activity of the PBP<sub>s</sub> extract, which was pronounced at a concentration of 0,25 mg / ml. At the same concentration, the extract caused uncoupling of oxidation and phosphorylation in potato mitochondria during succinate oxidation, associated with an increase in the state 4 respiration rate and a decrease of the respiratory control coefficient.

**Conclusion.** Thus, phycobiliproteins of *A. platensis* in a concentration-dependent manner reduce the generation of hydrogen peroxide in the glucose oxidase test system and cause uncoupling of the oxidation and phosphorylation in the plant mitochondria.

**Keywords:** *Arthrospira platensis*; phycobiliproteins; C-phycoyanin; glucose oxidase; hydrogen peroxide; mitochondria; uncoupling of oxidation and phosphorylation

**For citation.** Stepanov A.V., Aksenova A.A., Polyakova E.A., Fedoseeva I.V., Grabelnykh O.I., Gevorgiz R.G. Effects of the action of *Arthrospira platensis* (Nordstedt) Gomont phycobiliproteins in plant tissues: antioxidant activity in the glucose oxidase test system and uncoupling of oxidation and phosphorylation in mitochondria. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 2021, vol. 13, no. 2, pp. 202-224. DOI: 10.12731/2658-6649-2021-13-2-202-224

Фикобилипротеины (ФБП) – пигмент-белковые комплексы фотосинтетического аппарата цианобактерий, красных и криптофитовых водорослей. Цианобактерии используют ФБП в качестве основных светособирающих пигментных комплексов, которые представляют собой ярко окрашенные и водорастворимые хромофорсодержащие белки, собранные в супермолекулярные комплексы (фикобилисомы), примыкающие к тилакоидам с цитоплазматической стороны [8]. У ФБП хромофорные простетические группы представлены линейными тетрапирролами близкими по химическому строению к билинам желчи [8]. Значительный интерес для биологических исследований вызывают ФБП цианобактерии *Arthrospira* (*Spirulina*) *platensis*. С давних пор *A. platensis* и ряд других видов этого рода употребляется в пищу человеком и животными под названием «спирулина». Спирулина богата белком, пигментами (каротиноидами и

фикоцианинами), полисахаридами, жирными кислотами, комплексом витаминов В, витамином Е и минеральными элементами [3, 21]. Благодаря такому составу она обладает противовоспалительной, антиоксидантной, противоопухолевой, гепатопротекторной, нейрозащитной, иммунологической и другими биологическими активностями [2, 9, 18, 23, 28-30]. Многие из этих свойств обусловлены присутствием в составе спирулины фикобилипротеина – С-фикоцианина. С-фикоцианин содержит ковалентно-связанный хромофор – фикоцианобилин, который обеспечивает максимум поглощения в видимой области спектра при длине волны 620 нм, и является преобладающим среди ФБП спирулины. С-фикоцианин является гасителем свободных радикалов и, благодаря этому свойству, активным антиоксидантом, предотвращающим образование активных форм кислорода (АФК) и развитие окислительного стресса, перекисное окисление липидов (ПОЛ), повреждение ДНК, разрушение клеточных мембран, дисфункцию митохондрий и гибель клеток [9, 10, 14, 15, 20, 22, 26, 27, 30, 31].

В литературе мало сведений об антиоксидантных свойствах ФБП в растительной клетке и отсутствуют данные об их влиянии на биоэнергетические параметры митохондрий растений. В то же время богатый компонентный состав спирулины определяет перспективу ее использования как биостимулятора для сельскохозяйственных растений. Показано, что филтрат и гомогенат спирулины оказывали положительное влияние на ростовые процессы и элементный состав растений редиса [16]. Белковый гидролизат спирулины стимулировал рост растений кукурузы, накопление в листьях и корнях макро- и микроэлементов, белков, фенольных соединений, хлорофиллов и других соединений [13]. С-фикоцианин, экстрагированный из *A. platensis*, проявлял антиоксидантную активность как в отношении синтетического радикала DPPH, так и ферментов плодов яблони, таких как полифенолоксидаза и пероксидаза [11]. Тест-системой для проверки антиоксидантных свойств ФБП у растений может стать глюкозооксидазная реакция, сопровождающаяся генерацией пероксида водорода. Фермент глюкозооксидаза (GOX) катализирует реакцию окисления б-D-глюкозы до б-D-глюконо-d-лактона и сопряженное восстановление молекулярного кислорода до пероксида водорода [6]. Получены [6, 7] и введены в культуру [17] растения картофеля, содержащие ген *GOX*, которые могут быть модельными объектами для проверки антиоксидантных свойств ФБП.

Целью данной работы было изучение влияния экстракта фикобилипротеинов *A. platensis* на глюкозооксидазную активность и функционирование митохондрий картофеля.

### Материалы и методы исследования

Экстракцию фикобилипротеинов проводили из биомассы альгологически чистой культуры спирулины (*A. platensis* (Nordstedt) Gomont, штамм IBSS-31) из коллекции культур микроводорослей Федерального исследовательского центра «Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского» РАН (Севастополь, Россия). Спирулину выращивали в колбах Эрленмейера объемом 250 мл на минеральной среде Заррук при pH 9,5 в объеме суспензии 100 мл в камере KBWF 400 (Binder, Германия) с температурой 35°C (14 часов день / 10 часов ночь) и освещенностью 200 мкмоль / (м<sup>2</sup> · с) фотосинтетически активной радиации (ФАР).

Для получения фикобилипротеинов использовали метод холодной экстракции [2]. Все этапы проводили при 4°C. ФПБ экстрагировали из 1 г сырой биомассы спирулины, общий объем экстракта составлял 10 мл. Спектр ФПБ отслеживали с помощью спектрофотометра S100 (Analytic Jena, Германия). Оптическая плотность водного экстракта фикобилипротеинов имела выраженный пик с максимумом поглощения при 620 нм, соответствующий максимуму поглощения С-фикоцианина. Содержание ФБП рассчитывали согласно [2]. Для определения чистоты ФБП использовали показатель отношения оптических плотностей при двух длинах волн ( $A_{620}/A_{280}$ ) [8]. Белок из полученного экстракта осаждали 2-х кратным объемом охлажденного ацетона в течение 30 мин при -20°C, затем центрифугировали при 10000 g в течение 10 мин и осадок растворяли в бидистиллированной воде. Концентрацию белка в полученном экстракте определяли по методу Лоури [24], используя бычий сывороточный альбумин (BSA) (Sigma, Германия) в качестве стандарта. Белковый спектр анализировали с помощью электрофореза в 15%-ом ПААГ с додецилсульфатом натрия (ДДС-Na) по Лэмбли, используя ячейку Mini-PROTEAN III Electrophoretic Cell (Bio-Rad, США) согласно [5]. Для определения молекулярных масс субъединиц С-фикоцианина применяли смесь белков (PageRuler Unstained Protein Ladder, Thermo Scientific, Литва).

В экспериментах по изучению влияния ФБП на активность глюкозооксидазы фермент экстрагировали из клубней картофеля (сорта Скарб) линии М, содержащих модифицированный ген глюкозооксидазы (*GOX-mod*) *Penicillium funiculosum* [7]. Клубни были получены от пробирочных растений картофеля [17] и хранились при 4°C. Об активности фермента судили по его способности генерировать H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> в присутствии глюкозы [7], согласно модифицированному методу количественного определения активности GOX в жидкой среде [1]. Экстракт фермента (0,9 мг белка)

добавляли к раствору, содержащему 25 мМ КJ, 0,5% крахмала и 100 мМ D-глюкозы. В результате окисления глюкозы глюкозооксидазой образуется  $H_2O_2$ , который окисляет КJ, в результате йодкрахмальной реакции происходит окрашивание среды в синий цвет, плотность которой определяли при 595 нм через 60 мин после начала реакции. Активность GOX выражали в усл. ед./г сырого веса. Для использования глюкозооксидазной реакции в качестве потенциальной тест системы для определения антиоксидантной активности ФБП, белковый экстракт с высокой долей С-фикоцианина добавляли в раствор для определения активности GOX в концентрациях 0,025, 0,0625, 0,125 и 0,25 мг/мл, измеряли начальную оптическую плотность при 595 нм (поскольку ФБП имеют синий цвет), добавляли экстракт фермента и инкубировали 60 мин. После инкубации измеряли оптическую плотность при 595 нм и определяли активность GOX, вычитая значение оптической плотности, связанное с окраской ФБП. По ингибированию глюкозооксидазной реакции судили о потенциальной антиоксидантной активности ФБП. В качестве контроля специфичности реакции применяли экзогенные аскорбиновую кислоту (100 мМ) и  $H_2O_2$  (100 мкМ). Стандартная кривая с различными концентрациями  $H_2O_2$  была использована для определения концентрации пероксида водорода в образцах.

Митохондрии выделяли из клубней картофеля (сорт Красное лето) при помощи дифференциального центрифугирования и очистки в градиенте плотности перколла (20 и 5 мл 23 и 45%-ных растворов перколла (v/v)) [4, 25]. Суспензию митохондрий ( $\approx 18$ –22 мг белка/мл) хранили на льду. Концентрацию митохондриального белка определяли по методу Лоури [24]. Интактность внешней мембраны митохондрий рассчитывали по скорости аскорбат-зависимого цитохром *c*-стимулируемого KCN-чувствительного поглощения кислорода в отсутствие и в присутствии 0,04%-ого Тритона X-100.

Скорость поглощения кислорода изолированными митохондриями определяли полярографически кислородным электродом Кларка, используя Oxytherm Oxygen Electrode Unit system (Hansatech Inst., Англия) в ячейке объемом 1,4 мл при 25 °С. Реакционная среда содержала 0,3 М сахарозу, 10 мМ KCl, 5 мМ  $MgCl_2$ , 20 мМ MOPS, 0,3% БСА, 10 мМ  $K_1K_2$  (смесь 1 М  $K_2HPO_4$  и 1 М  $KH_2PO_4$ , pH 7,5). В качестве субстрата окисления использовали 8 мМ сукцинат в присутствии 5 мМ глутамата (глутамат добавляли для устранения оксалоацетатного ингибирования). Для ингибирования комплекса I дыхательной цепи использовали 3 мкМ ротенона, комплекса IV – 0,4 мМ KCN, альтернативной оксидазы – 1 мМ бензгидроксамовой кислоты (ВНАМ). Максимальную скорость окисления сукцината измеря-

ли в присутствии 200 мкМ АДФ (состояние 3) или 0,5 мкМ карбонилцианид *m*-хлорфенилгидразона (КЦХФ). ФБП добавляли непосредственно в полярографическую ячейку к митохондриальной суспензии в концентрациях 0,025, 0,125 и 0,25 мг/мл реакционной среды (0,1, 0,5 и 1,0 мг/мг митохондриального белка). Из полярограмм рассчитывали скорость поглощения кислорода в метаболическом состоянии 3 ( $V_3$ , скорость окисления субстрата в присутствии АДФ), скорость поглощения кислорода в метаболическом состоянии 4 ( $V_4$ , скорость окисления субстрата после истощения АДФ), коэффициент дыхательного контроля по Чансу-Вильямсу (КДК =  $V_3/V_4$ ) и отношение АДФ:О (отношение молей фосфорилированного АДФ к количеству атомов поглощенного кислорода) [5]. Для расчета использовали показатели, полученные во 2 и 3 циклах фосфорилирования.

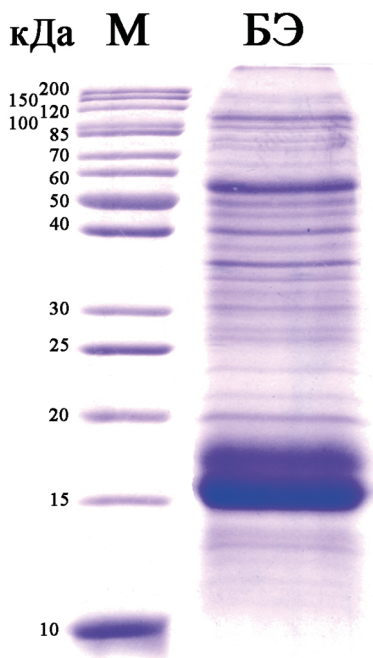
Статистическую обработку данных осуществляли с помощью программного пакета SigmaPlot 14.0. Эксперименты проводили не менее чем в трёхкратной повторности. Нормальность распределения проверяли с помощью критерия Шапиро-Уилки, наличие значимых отличий определяли по Н-критерию Краскела-Уоллиса. Данные представлены в виде средней арифметической ( $M$ ) и стандартного отклонения ( $\pm S.D.$ ) или в виде медианы ( $Me$ ) и интерквартильной широты [25%; 75%]. В случае нормального распределения для доказательства наличия значимых различий между средними значениями применяли однофакторный дисперсионный анализ с последующей процедурой множественного сравнения средних по методу LSD Фишера. При распределении отличном от нормального значимость отличий определяли по методу Тьюки. Различия между экспериментальными данными считали статистически значимыми при  $P < 0.05$ .

### Результаты и обсуждение

В работе было изучено влияние белкового экстракта, полученного холодной экстракцией фикобилипротеинов *A. platensis* и последующего осаждения ацетоном, на активность глюкозооксидазы и сопряжение процессов окисления и фосфорилирования в митохондриях картофеля.

Полученный экстракт фикобилипротеинов характеризовался выраженным пиком при 620 нм, что соответствовало максимуму поглощения С-фикоцианина с отношением  $A_{620}/A_{280}$ , равном 1,59-1,65. Содержание ФБП в биомассе составило  $11,63 \pm 0,25\%$  от абсолютно сухого вещества, в том числе С-фикоцианина  $8,48 \pm 0,18\%$  и аллофикоцианина  $3,15 \pm 0,07\%$ . После осаждения ацетоном получали белковый экстракт с концентрацией 50 мг/мл.

Электрофорез в 15%-ом ПААГе с ДДС-На по Лэммли подтвердил присутствие С-фикоцианина в качестве основного компонента белкового экстракта. Из электрофореграммы (рис. 1) видно, что полученный белковый экстракт содержит два мажорных полипептида с молекулярными массами субъединиц около 15 и 17 кДа, которые могут быть отнесены к  $\alpha$  и  $\beta$  субъединицам С-фикоцианина. Денситометрический анализ геля показал, что эти два указанных полипептида составляют около 70% от суммарного белка.



**Рис. 1.** Белковый экстракт (БЭ) *A. platensis*, полученный после холодной экстракции фикобилипротеинов и последующего осаждения ацетоном.

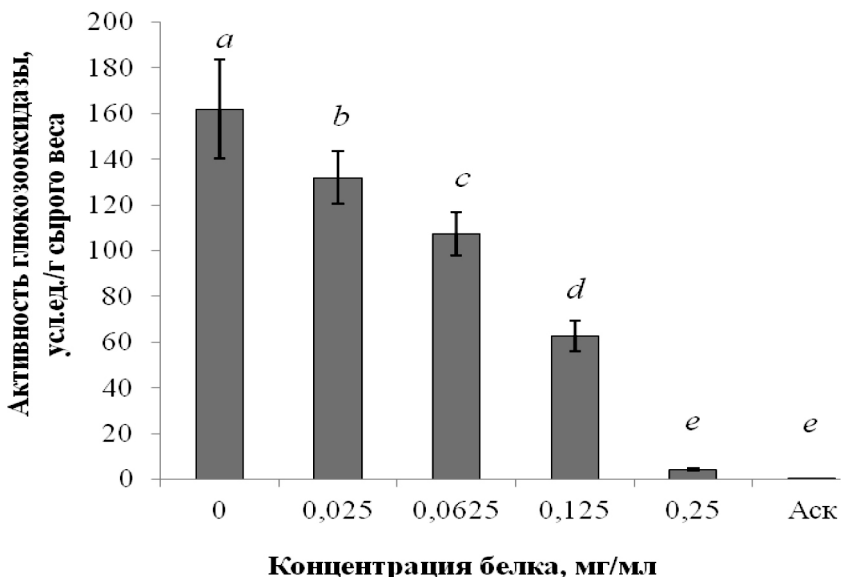
*Примечание:* разделение белков проводили с помощью электрофореза в 15%-ом ПААГе с ДДС-На, гель окрашивали Кумасси R-250; М – маркерные белки.

Далее мы оценивали антиоксидантную способность полученного из *A. platensis* белкового экстракта с высокой долей С-фикоцианина. Известно, что С-фикоцианин спирулины обладает антиоксидантным действием [14, 27-29], даже более выраженным по сравнению с действием таким



антиоксидантов как аскорбиновая кислота и тролокс [27]. Существуют различные подходы для определения антиокислительных свойств соединений, в том числе по ингибированию активности прооксидантных ферментов [11]. Глюкозооксидаза – один из ферментов, функционирование которого связано с генерацией активных форм кислорода [6] и поэтому ингибирование глюкозооксидазной реакции может быть использовано в качестве тест-системы для оценки антиоксидантного потенциала ФБП спирулины.

Глюкозооксидазу выделяли из клубней картофеля, полученных в условиях Фитотрона от пробирочных растений с повышенной экспрессией гена *GOX* (линия М) [17]. Применение модифицированного метода определения активности *GOX* в жидкой среде [1] выявило концентрационно-зависимый характер степени ингибирования глюкозооксидазной реакции под действием белкового экстракта с высокой долей С-фикоцианина (рис. 2).



**Рис. 2.** Ингибирование активности глюкозооксидазы под действием белкового экстракта *A. platensis* с высокой долей С-фикоцианина

*Примечание:* Ингибирование активности глюкозооксидазы указывает на снижение генерации пероксида водорода в глюкозооксидазной реакции. Аскорбиновая кислота (100 мМ, Аск) использована как эффективный антиоксидант, вызывающий 100%-ое ингибирование реакции. Статистически значимые различия при  $P < 0,05$  отмечены на диаграмме разными буквами ( $M \pm S.D.$ ,  $n = 3$ ).

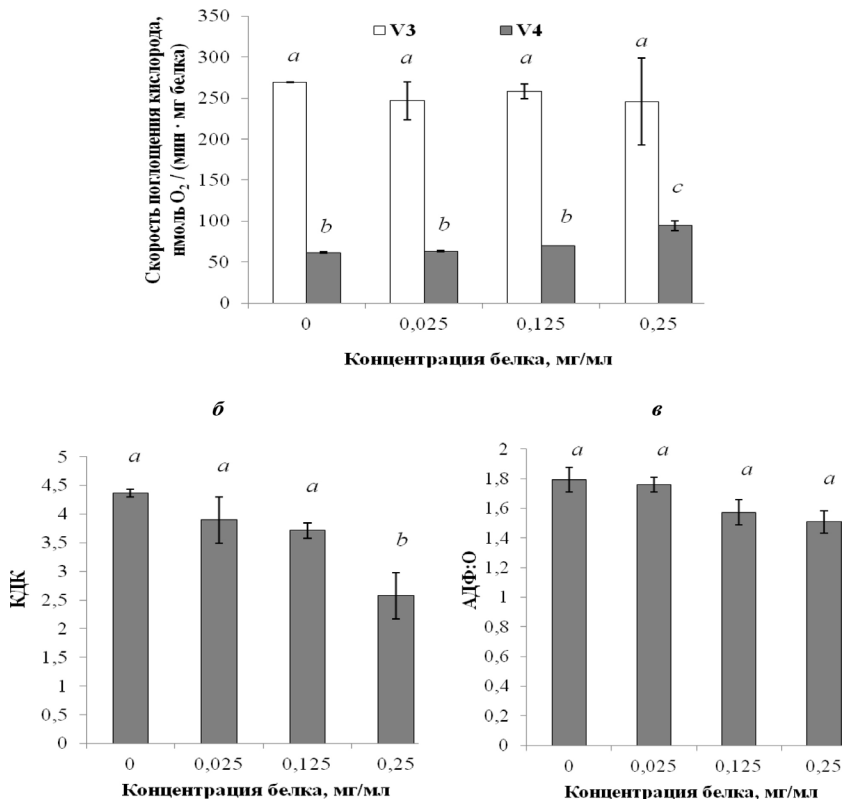
Все изученные концентрации белкового экстракта спирулины приводили к статистически значимому снижению активности глюкозооксидазы и, соответственно, снижению генерации пероксида водорода. Наиболее значительный эффект наблюдался при концентрации белка 0,25 мг/мл среды (рис. 2). В этой концентрации действие белкового экстракта с высокой долей С-фикоцианина было сопоставимо с антиоксидантным действием аскорбиновой кислоты. В отдельном опыте изучали влияние известных концентраций пероксида водорода на развитие окраски в реакционной среде для определения активности GOX. Как показали результаты, добавление 100 мкМ  $H_2O_2$  в реакционную среду вызывает развитие окраски до оптической плотности, равной таковой в присутствии фермента глюкозооксидазы. Это свидетельствует о том, что применяемая нами тест-система может быть использована для оценки антиоксидантных свойств соединений, в том числе ФБП.

Митохондрии выполняют важную роль в энергетическом метаболизме клетки, образовании биосинтетических предшественников, в процессах адаптации и гибели клеток. Имеются данные о влиянии ФБП спирулины на дыхание клеток животных и параметры функциональной активности митохондрий [14, 20, 26]. С другой стороны показано, что экстракты спирулины оказывают влияние на ростовые процессы и физиолого-биохимические параметры в растительной клетке [13, 16]. Направлено ли действие фикобилипротеинов на митохондрии растений неизвестно. В связи с этим нами изучено влияние белкового экстракта с высокой долей С-фикоцианина на функционирование растительных митохондрий.

Митохондрии, выделенные из клубней картофеля, характеризовались высокой интактностью внешней мембраны (96–98%) и прочным сопряжением процессов окисления и фосфорилирования. О прочном сопряжении окислительного фосфорилирования в изолированных митохондриях свидетельствует высокий КДК и значение АДФ:О, близкое к теоретически возможному при окислении сукцината (рис. 3б, в), а также стимуляция дыхания под действием искусственного разобщителя КЦХФ (не показано).

Следует заметить, что скорость поглощения кислорода митохондриями картофеля на 96–99% была чувствительна к KCN, что указывает на основной вклад цитохромоксидазы в дыхание митохондрий. Инкубация митохондрий картофеля *in vitro* с белковым экстрактом ФБП в концентрациях 0,025 и 0,125 мг/мл не приводила к значимому изменению окислительной и фосфорилирующей активности митохондрий (рис. 3), хотя в концентрации 0,125 мг/мл наблюдали тенденцию к снижению КДК на фоне неизменной скорости поглощения в состоянии 3 и некоторого усиления скорости поглощения

кислорода в состоянии 4. В концентрации экстракта 0,25 мг/мл происходило статистически значимое повышение скорости поглощения кислорода митохондриями в состоянии 4 (на 53%) и снижение КДК (на 41%) (рис. 3а, б). Ни при одной из изученных концентраций белкового экстракта не получено доказательств значимого снижения отношения АДФ:О, хотя тенденция к некоторому снижению данного показателя прослеживается (рис. 3в).



**Рис. 3.** Влияние белкового экстракта *A. platensis* с высокой долей С-фикоцианина на окислительную и фосфорилирующую активность митохондрий картофеля *in vitro*.

*Примечание:* а – скорость поглощения кислорода в метаболическом состоянии 3 (V<sub>3</sub>) и 4 (V<sub>4</sub>); б – коэффициент дыхательного контроля (КДК) по Чансу–Вильямсу; в – отношение АДФ:О. Статистически значимые различия при  $P < 0,05$  отмечены на диаграмме разными буквами (Me [25%; 75%], n = 3).

Из литературы известно о влиянии ФБП спирулины на функциональную активность митохондрий животных. Так, на культуре клеток почки собаки MDCK показано, что С-фикоцианин может значительно ингибировать индуцированное оксалатом образование свободных радикалов и ПОЛ, а также поддерживает потенциал на внутренней митохондриальной мембране и синтез АТФ [14]. В другом исследовании также установлено, что С-фикоцианин благотворно влияет на развитие партенотов свиней, предотвращая митохондриальную дисфункцию и развитие окислительного стресса, вызванного экзогенным пероксидом водорода [26]. В этом случае различные концентрации С-фикоцианина, добавленные к зиготам свиньи, предотвращали нарушение потенциала на митохондриальной мембране, выход цитохрома *c* из митохондрий и образование АФК, и, соответственно, снижали развитие апоптоза и аутофагии. Проведенное ими исследование обнаружило новое свойство ФБП спирулины – разобщение процессов окисления и фосфорилирования в митохондриях. Требуются дальнейшие исследования характеристик разобщающего действия фикобилипротеинов *A. platensis* и сопоставление вызываемого ими разобщения с известными механизмами разобщающего действия природных разобщителей, в том числе специализированных белков, подобных термогенину, одной из функций которых является регуляция продукции АФК [12, 19]. Разобщение окислительного фосфорилирования в митохондриях это сложный процесс, в котором задействованы различные механизмы, направленные на снижение потенциала на внутренней мембране митохондрий и диссипацию энергии в виде тепла. Возникновение такого состояния не только влияет на дыхание митохондрий, но также может активировать или препятствовать множеству других клеточных механизмов [12]. Обнаруженная нами способность фикобилипротеинов спирулины разобщать процессы окисления и фосфорилирования в митохондриях имеет перспективы использования для регуляции энергетического баланса как в растительных, так и животных клетках.

### **Заключение**

Таким образом, фикобилипротеины *A. platensis* концентрационно-зависимым образом проявляют антиоксидантный эффект и оказывают влияние на функционирование растительных митохондрий. Так, в глюкозооксиданной тест-системе белковый экстракт спирулины, обогащенный С-фикоцианином, эффективно ингибировал продукцию пероксида водорода и полностью предотвращал его образование в концентрации 0,25 мг/мл. При

инкубации *in vitro* с белковым экстрактом в концентрации, наиболее эффективной для проявления его антиоксидантного действия (0,25 мг/мл), митохондрии картофеля переходили в состояние мягкого разобщения процессов окисления и фосфорилирования. Механизм разобщения окислительного фосфорилирования в растительных митохондриях под действием фикобилипротеинов предстоит выяснить, возможно он связан непосредственно с антиоксидантными свойствами С-фикоцианина или обусловлен его действием как активатора разобщающих систем митохондрий. Можно заключить, что фикобилипротеины спирулины оказывают благоприятное воздействие на метаболизм растительной клетки, участвуя в поддержании ее про/антиоксидантного баланса и регулируя активность митохондрий.

**Информация о конфликте интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках государственного задания СИФИБР СО РАН (№ проекта 0277-2021-0002) и государственного задания ФИЦ ИнБЮМ (№ гос. регистрации 121030300149-0). В работе использованы коллекции ФИЦ ИнБЮМ и ЦКП «Биоресурсный центр» СИФИБР СО РАН и оборудование ЦКП «Биоаналитика» СИФИБР СО РАН.

### Список литературы

1. Гамбург К.З., Грабельных О.И., Боровик О.А., Боровский Г.Б. Влияние включения гена *GOX* из *Penicillium funiculosum* в геном картофеля сорта Скарб на его устойчивость к длительному охлаждению // Механизмы устойчивости растений и микроорганизмов к неблагоприятным условиям среды: Сборник материалов Годичного собрания Общества физиологов растений России, Всеросс. научн. конф. с междунар. участием и школы молодых ученых, Иркутск, 10–15 июля 2018 г., Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2018, В 2-х частях. Ч. II. С. 898-902. <https://doi.org/10.31255/978-5-94797-319-8-898-902>
2. Геворгиз Р.Г., Нехорошев М.В. Количественное определение массовой доли С-фикоцианина и аллофикоцианина в сухой биомассе *Spirulina (Arthrospira) platensis* North. Geitl. Холодная экстракция : учебно-методическое пособие / РАН, Ин-т морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского. Севастополь, 2017. 21 с. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/46>
3. Кедик С.А., Ярцев Е.И., Сакаева И.В., Жаворонок Е.С., Панов А.В. Влияние спирулины и ее компонентов на иммунную систему // Биофармацевти-

- ческий журнал. 2011. Т. 3, № 3. С. 3-10. <https://submit.biopharmj.ru/ojs238/index.php/biopharmj/article/view/84>
4. Клименко Е.С., Кулинченко М.В., Гребнев П.А., Дитриш А., Константинов Ю.М. Изучение импорта ДНК разной длины и структуры в митохондриях растений // *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*. 2014. V. 10, N 4. P. 78-84. <https://doi.org/10.31255/978-5-94797-319-8-1276-1279>
  5. Побежимова Т.П., Колесниченко А.В., Грабельных О.И. Методы изучения митохондрий растений. Полярография и электрофорез. М.: ООО «НПК Промэкспобезопасность», 2004. 98 с.
  6. Савчин Д.В., Панюш А.С., Картель Н.А. Генетическая трансформация растений векторными конструкциями с геном *GOX Penicillium funiculosum* // Сб. науч. тр. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, 2011. Т. 12. С. 49-55.
  7. Савчин Д.В., Вересова Т.Н., Межнина О.А., Панюш А.С., Вячеславова А.О., Голденкова-Павлова И.В. Оптимизация кодонового состава грибно-го гена *gox Penicillium funiculosum* для эффективной экспрессии в растениях *Solanum tuberosum* // *Вестні НАН Беларусі. Сер. Біял. Навук*. 2015. № 1. С. 50-55. <https://vestibio.belnauka.by/jour/article/view/99>
  8. Стадничук И.Н., Тропин И.В. Фикобилипротеины: строение, функции и использование в биотехнологии // *Прикладная биохимия и микробиология*, 2017. Т. 53, № 1. С. 5-15. <https://doi.org/10.7868/S0555109917010184>
  9. Bashandy S.A.E., El Awdan S.A., Ebaid H., Alhazza I.M. Antioxidant potential of *Spirulina platensis* mitigates oxidative stress and reprotoxicity induced by sodium arsenite in male rats // *Oxid. Med. Cell. Longev*. 2016. Vol. 2016. ID 7174351. <https://doi.org/10.1155/2016/7174351>
  10. Bhat V.B., Madyastha K.M. C-phycocyanin: a potent peroxyl radical scavenger *in vivo* and *in vitro* // *Biochem. Biophys. Res. Commun*. 2000. Vol. 275. P. 20–25. <https://doi.org/10.1006/bbrc.2000.3270>
  11. de Souza T.D., Prietto L., de Souza M. M., Furlong E.B. Profile, antioxidant potential, and applicability of phenolic compounds extracted from *Spirulina platensis* // *African Journal of Biotechnology*. 2015. Vol. 41. P. 2903-2909. <https://doi.org/10.5897/AJB2015.14926>
  12. Demine S., Renard P., Arnould T. Mitochondrial uncoupling: a key controller of biological processes in physiology and diseases // *Cells*. 2019. Vol. 8. P. 795. <https://doi.org/10.3390/cells8080795>
  13. Ertani A., Nardi S., Francioso O., Sanchez-Cortes S., Di Foggia M., Schiavon M. Effects of two protein hydrolysates obtained from chickpea (*Cicer arietinum* L.) and *Spirulina platensis* on *Zea mays* (L.) plants // *Front. Plant Sci*. 2019. Vol. 10. P. 954. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00954>

14. Farooq S.M., Boppana N.B., Asokan D., Sekaran S.D., Shankar E.M., Li C., Gopal K., Bakar S.A., Karthik H.S., Ebrahim A.S. C-Phycocyanin confers protection against oxalate-mediated oxidative stress and mitochondrial dysfunctions in MDCK cells // PLoS One. 2014. Vol. 4. P. e93056. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093056>
15. Fernández-Rojas B., Medina-Campos O.N., Hernández-Pando R., Negrette-Guzmán M., Huerta-Yepez S., Pedraza-Chaverri J. C-phycocyanin prevents cisplatin-induced nephrotoxicity through inhibition of oxidative stress // Food & function. 2014. Vol. 5. P. 480. <https://doi.org/10.1039/c3fo60501a>
16. Godlewska K., Michalak I., Pacyga P., Baśladyńska S., Chojnacka K. Potential applications of cyanobacteria: *Spirulina platensis* filtrate and homogenates in agriculture // World Journal Microbiol. Biotechnol. 2019. Vol. 35. P. 80. <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2653-6>
17. Grabelnych O. I., Borovik O. A., Lyubushkina I. V., Gamburg K. Z., Fedyaeva A. V., Fedoseeva I. V., Stepanov A. V., Rikhvanov E. G., Sauchyn D. V., Urbanovich O. Yu., Borovskii G. B. Biological effects of potato plants transformation with glucose oxidase gene and their resistance to hyperthermia // Journal of Stress Physiology & Biochemistry. 2017. Vol. 13, N 1. P. 5-14. [http://www.jspb.ru/issues/2017/N1/JSPB\\_2017\\_1\\_05-14.pdf](http://www.jspb.ru/issues/2017/N1/JSPB_2017_1_05-14.pdf)
18. Hongsthong A., Bunnag B. Overview of Spirulina: biotechnological, biochemical and molecular biological aspects. Chapter 2 In: Handbook on Cyanobacteria. Eds: P.M. Gault, H.J. Marler. Nova Science Publishers Inc., 2009. P. 51-103.
19. Ježek P., Holendová B., Garlid K.D., Jabůrek M. Mitochondrial uncoupling proteins: subtle regulators of cellular redox signaling // Antioxidants & Redox Signaling. 2018. Vol. 29, N 7. <https://doi.org/10.1089/ars.2017.7225>
20. Konícková R., Vanková K., Vaníková J., Vánová K., Muchová L., Subhanová I., Zadinová M., Zelenka J., Dvorák A., Kolár M., Strnad H., Rimpelová S., Ruml T., Wong R. J., Vítek L. Anti-cancer effects of blue-green alga *Spirulina platensis*, a natural source of bilirubin-like tetrapyrrolic compounds // Annals of Hepatology. 2014. Vol. 13, N 2. P. 273-283. [https://doi.org/10.1016/S1665-2681\(19\)30891-9](https://doi.org/10.1016/S1665-2681(19)30891-9)
21. Koru E. Earth Food *Spirulina (Arthrospira)*: Production and quality standards // Food Additive. 2012. P. 191-202. <https://doi.org/10.5772/31848>
22. Li Y.-J., Han Z., Ge L., Zhou C.-J., Zhao Y.-F., Wang D.-H., Ren J.G., Niu X.-X., Liang C.-G. C-phycocyanin protects against low fertility by inhibiting reactive oxygen species in aging mice // Oncotarget. 2016. Vol. 7, N 14. P. 17393-17409. <https://doi.org/10.18632/oncotarget.8165>
23. Liu Q., Huang Y., Zhang R., Cai T., Cai Y. Medical application of *Spirulina platensis* derived c-phycocyanin // Evid. Based Complement. Alternat. Med. 2016. Vol. 2016. ID 7803846. <https://doi.org/10.1155/2016/7803846>

24. Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. Protein measurement with the folin phenol reagent // J. Biol. Chem. 1951. Vol. 193. P. 265-275.
25. Neuburger M., Journet E.P., Bligny R., Carde J.P., Douce R. Purification of plant mitochondria by isopycnic centrifugation in density gradients of Percoll // Arch. Biochem. Biophys. 1982. Vol. 217, N 1. P. 312-323. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(82\)90507-0](https://doi.org/10.1016/0003-9861(82)90507-0)
26. Niu Y.-J., Zhou W., Guo J., Nie Z.-W., Shin K.-T., Kim N.-H., Lv W.-F., Cui X.-S. C-phycoyanin protects against mitochondrial dysfunction and oxidative stress in parthenogenetic porcine embryos // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. 16992, <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17287-0>
27. Romay C., Gonzalez R. Phycocyanin is an antioxidant protector of human erythrocytes against lysis by peroxy radicals // J. Pharm. Pharmacol. 2000. Vol. 52. P. 367-368. <https://doi.org/10.1211/0022357001774093>
28. Romay C., Gonzalez R., Ledon N., Ramirez D., Rimbau V. C-phycoyanin: a biliprotein with antioxidant, anti-inflammatory and neuroprotective effects // Curr. Protein. Pept. Sci. 2003. Vol. 4. P. 207-216. <https://doi.org/10.2174/1389203033487216>
29. ThaaKur S., Sravanthi R. Neuroprotective effect of Spirulina in cerebral ischemia-reperfusion injury in rats // J. Neural Transm. 2010. Vol. 117. P. 1083-1091. <https://doi.org/10.1007/s00702-010-0440-5>
30. Wu Q., Liu L., Miron A., Klímová B., Wan D., Kuča K. The antioxidant, immunomodulatory, and anti-inflammatory activities of Spirulina: an overview // Arch. Toxicol. 2016. Vol. 90. P. 1817-1840. <https://doi.org/10.1007/s00204-016-1744-5>
31. Zheng J., Inoguchi T., Sasaki S., Maeda Y., McCarty M.F., Fujii M., Ikeda N., Kobayashi K., Sonoda N., Takayanagi R. Phycocyanin and phycocyanobilin from *Spirulina platensis* protect against diabetic nephropathy by inhibiting oxidative stress // Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol. 2013. Vol. 304. P. R110-R120. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00648.2011>

### References

1. Gamburg K.Z., Grabelnykh O.I., Borovik O.A., Borovskij G. B. *Mehanizmy ustojchivosti rastenij i mikroorganizmov k neblagoprijatnym uslovijam sredy: Sbornik materialov Godichnogo sobranija Obshhestva fiziologov rastenij Rossii, Vseross. nauchn. konf. s mezhdunar. uchastiem i shkoly molodyh uchenyh, Irkutsk, 10-15 ijulja 2018 g.* [Mechanisms of resistance of plants and microorganisms to unfavorable environmental conditions: Collection of materials of the Annual Meeting of the Society of Plant Physiologists of Russia, All-Russian. scientific. conf. with int. participation and schools of young scientists, Irkutsk, July 10-15, 2018].



- Irkutsk: Izd-vo Instituta geografii im. V.B. Sochavy SO RAN, 2018, part II., pp. 898-902. <https://doi.org/10.31255/978-5-94797-319-8-898-902>
2. Gevorgiz R.G., Nehoroshev M.V. *Kolichestvennoe opredelenie massovoj doli S-fikocianina i allofikocianina v suhoj biomasse Spirulina (Arthrospira) platensis North. Geitl. Holodnaja jekstrakcija : uchebno-metodicheskoe posobie* [Quantification of the mass fraction of C-phycocyanin and allophycocyanin in dry biomass of Spirulina (Arthrospira) platensis North. Geitl. Cold extraction]. RAN, In-t morskih biologicheskikh issledovanij im. A.O. Kovalevskogo, Sevastopol', 2017, 21 p. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/46>
  3. Kedik S.A., Jarcev E.I., Sakaeva I.V., Zhavoronok E.S., Panov A.V. *Biofarmaceuticheskij zhurnal*, 2011, vol. 3, no. 3, pp. 3-10. <https://submit.biopharmj.ru/ojs238/index.php/biopharmj/article/view/84>
  4. Klimenko E.S., Kulinchenko M.V., Grebnev P.A., Ditrish A., Konstantinov Ju.M. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 2014, vol. 10, no. 4, pp. 78-84. <https://doi.org/10.31255/978-5-94797-319-8-1276-1279>
  5. Pobezhimova T.P., Kolesnichenko A.V., Grabelnykh O.I. *Metody izuchenija mitohondrij rastenij. Poljarografija i jelektroforez* [Methods for studying plant mitochondria. Polarography and electrophoresis]. M.: OOO «NPK Promjekspobezopasnost'», 2004, 98 p.
  6. Savchin D.V., Panjush A.S., Kartel' N.A. *Sb. nauch. tr., Institut genetiki i citologii NAN Belarusi* [Collection of scientific papers Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus]. Minsk, 2011, vol. 12, pp. 49-55.
  7. Savchin D.V., Veresova T.N., Mezhnina O.A., Panjush A.S., Vjacheslavova A.O., Goldenkova-Pavlova I.V. *Vesci NAN Belarusi. Ser. Bijal. Navuk*, 2015, no. 1, pp. 50-55. <https://vestibio.belnauka.by/jour/article/view/99>
  8. Stadnichuk I.N., Tropin I.V. Phycobiliproteins: structure, functions and biotechnological applications. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2017, vol. 53, no. 1, pp. 1-10. <https://doi.org/10.7868/S0555109917010184>
  9. Bashandy S.A.E., El Awdan S.A., Ebaid H., Alhazza I.M. Antioxidant potential of *Spirulina platensis* mitigates oxidative stress and reprotoxicity induced by sodium arsenite in male rats. *Oxid. Med.Cell. Longev.*, 2016, vol. 2016, id 7174351. <https://doi.org/10.1155/2016/7174351>
  10. Bhat V.B., Madyashta K.M. C-phycocyanin: a potent peroxy radical scavenger *in vivo* and *in vitro*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 2000, vol. 275, pp. 20-25. <https://doi.org/10.1006/bbrc.2000.3270>
  11. de Souza T.D., Prietto L., de Souza M. M., Furlong E.B. Profile, antioxidant potential, and applicability of phenolic compounds extracted from *Spirulina platensis*

- ensis. African Journal of Biotechnology*, 2015, vol. 41, pp. 2903-2909. <https://doi.org/10.5897/AJB2015.14926>
12. Demine S., Renard P., Arnould T. Mitochondrial uncoupling: a key controller of biological processes in physiology and diseases. *Cells*, 2019, vol. 8, no. 795. <https://doi.org/10.3390/cells8080795>
  13. Ertani A., Nardi S., Francioso O., Sanchez-Cortes S., Di Foggia M., Schiavon M. Effects of two protein hydrolysates obtained from chickpea (*Cicer arietinum* L.) and *Spirulina platensis* on *Zea mays* (L.) plants. *Front. Plant Sci.*, 2019, vol. 10, no. 954. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00954>
  14. Farooq S.M., Boppana N.B., Asokan D., Sekaran S.D., Shankar E.M., Li C., Gopal K., Bakar S.A., Karthik H.S., Ebrahim A.S. C-Phycocyanin confers protection against oxalate-mediated oxidative stress and mitochondrial dysfunctions in MDCK cells. *PLoS One*, 2014, vol. 4, pp. e93056. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093056>
  15. Fernández-Rojas B., Medina-Campos O.N., Hernández-Pando R., Negrette-Guzmán M., Huerta-Yepe S., Pedraza-Chaverri J. C-phycocyanin prevents cisplatin-induced nephrotoxicity through inhibition of oxidative stress. *Food & function*, 2014, vol. 5, no. 480. <https://doi.org/10.1039/c3fo60501a>
  16. Godlewska K., Michalak I., Pacyga P., Baśladyńska S., Chojnacka K. Potential applications of cyanobacteria: *Spirulina platensis* filtrate and homogenates in agriculture. *World Journal Microbiol. Biotechnol.*, 2019, vol. 35, no. 80. <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2653-6>
  17. Grabelnych O.I., Borovik O.A., Lyubushkina I.V., Gamburg K.Z., Fedyaeva A.V., Fedoseeva I.V., Stepanov A.V., Rikhvanov E.G., Sauchyn D.V., Urbanovich O.Yu., Borovskii G.B. Biological effects of potato plants transformation with glucose oxidase gene and their resistance to hyperthermia. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 2017, vol. 13, no. 1, pp. 5-14. [http://www.jspb.ru/issues/2017/N1/JSPB\\_2017\\_1\\_05-14.pdf](http://www.jspb.ru/issues/2017/N1/JSPB_2017_1_05-14.pdf)
  18. Hongsthong A., Bunnag B. Overview of *Spirulina*: biotechnological, biochemical and molecular biological aspects. Chapter 2 In: Handbook on Cyanobacteria. Eds: P.M. Gault, H.J. Marler. Nova Science Publishers Inc., 2009, pp. 51-103.
  19. Ježek P., Holendová B., Garlid K.D., Jabůrek M. Mitochondrial uncoupling proteins: subtle regulators of cellular redox signaling. *Antioxidants & Redox Signaling*, 2018, vol. 29, no. 7. <https://doi.org/10.1089/ars.2017.7225>
  20. Konická R., Vanková K., Vaníková J., Vánová K., Muchová L., Subhanová I., Zadinová M., Zelenka J., Dvorák A., Kolár M., Strnad H., Rimpelová S., Ruml T., Wong R. J., Vítek L. Anti-cancer effects of blue-green alga *Spirulina platensis*, a natural source of bilirubin-like tetrapyrrolic compounds. *Annals of*

- Hepatology*, 2014, vol. 13, no. 2, pp. 273-283. [https://doi.org/10.1016/S1665-2681\(19\)30891-9](https://doi.org/10.1016/S1665-2681(19)30891-9)
21. Koru E. Earth Food *Spirulina (Arthrospira)*: Production and quality standards. *Food Additive*, 2012. pp. 191-202. <https://doi.org/10.5772/31848>
  22. Li Y-J., Han Z., Ge L., Zhou C.-J., Zhao Y-F., Wang D-H., Ren J.G, Niu X-X., Liang C-G. C-phycoyanin protects against low fertility by inhibiting reactive oxygen species in aging mice. *Oncotarget*, 2016, vol. 7, no. 14, pp. 17393-17409. <https://doi.org/10.18632/oncotarget.8165>
  23. Liu Q., Huang Y., Zhang R., Cai T., Cai Y. Medical application of *Spirulina platensis* derived c-phycoyanin. *Evid. Based Complement. Alternat. Med.*, 2016, vol. 2016, id 7803846. <https://doi.org/10.1155/2016/7803846>
  24. Lowry O.H., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 1951, vol. 193, pp. 265-275.
  25. Neuburger M., Journet E.P., Bligny R., Carde J.P., Douce R. Purification of plant mitochondria by isopycnic centrifugation in density gradients of Percoll. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1982, vol. 217, no. 1, pp. 312-323. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(82\)90507-0](https://doi.org/10.1016/0003-9861(82)90507-0)
  26. Niu Y.-J., Zhou W., Guo J., Nie Z.-W., Shin K.-T., Kim N.-H., Lv W.-F., Cui X.-S. C-phycoyanin protects against mitochondrial dysfunction and oxidative stress in parthenogenetic porcine embryos. *Scientific reports*, 2017, vol. 7, article number: 16992. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-17287-0>
  27. Romay C., Gonzalez R. Phycocyanin is an antioxidant protector of human erythrocytes against lysis by peroxy radicals. *J. Pharm. Pharmacol.*, 2000, vol. 52, pp. 367-368. <https://doi.org/10.1211/0022357001774093>
  28. Romay C., Gonzalez R., Ledon N., Ramirez D., Rimbau V. C-phycoyanin: a biliprotein with antioxidant, anti-inflammatory and neuroprotective effects. *Curr. Protein. Pept. Sci.*, 2003, vol. 4, pp. 207-216. <https://doi.org/10.2174/1389203033487216>
  29. Thaakur S., Sravanthi R. Neuroprotective effect of *Spirulina* in cerebral ischemia-reperfusion injury in rats. *J. Neural Transm.* 2010, vol. 117, pp. 1083-1091. <https://doi.org/10.1007/s00702-010-0440-5>
  30. Wu Q., Liu L., Miron A., Klímová B., Wan D., Kuća K. The antioxidant, immunomodulatory, and anti-inflammatory activities of *Spirulina*: an overview. *Arch. Toxicol.*, 2016, vol. 90, pp. 1817-1840. <https://doi.org/10.1007/s00204-016-1744-5>
  31. Zheng J., Inoguchi T., Sasaki S., Maeda Y., McCarty M.F., Fujii M., Ikeda N., Kobayashi K., Sonoda N., Takayanagi R. Phycocyanin and phycocyanobilin from *Spirulina platensis* protect against diabetic nephropathy by inhibiting oxidative stress. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.*, 2013, vol. 304, pp. R110-R120. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.00648.2011>

**ВКЛАД АВТОРОВ**

**Степанов А.В.:** культивирование растений картофеля, планирование, обсуждение и анализ результатов, написание статьи.

**Аксенова А.А.:** культивирование спирулины, экстракция фикобилипротеинов.

**Полякова Е.А.:** выделение митохондрий, определение активности глюкозооксидазы, определение концентрации белка.

**Федосеева И.В.:** электрофорез белков, оформление рукописи.

**Грабельных О.И.:** схема эксперимента, полярографический анализ, планирование, обсуждение и анализ результатов, написание рукописи.

**Геворгиз Р.Г.:** анализ фикобилипротеинов, обсуждение и анализ результатов.

Все авторы прочитали и приняли участие в улучшении текста рукописи.

**AUTHOR CONTRIBUTIONS**

**Alexey V. Stepanov:** planning of experiments, performed cultivation of potato, discussed and analysis of the results obtained, writing a manuscript.

**Alisa A. Aksenova:** performed cultivation of spirulina and extraction of phycobiliproteins.

**Elizaveta A. Polyakova:** performed isolation of mitochondria, determination of glucose oxidase activity, determination of protein concentration.

**Irina V. Fedoseeva:** performed protein electrophoresis, manuscript formatting.

**Olga I. Grabelnykh:** planned, designed this study, performed polarographic analysis, analysis of results, writing a manuscript.

**Ruslan G. Gevorgiz:** performed analysis of phycobiliproteins, discussed and analysis of the results.

All authors read and approved the manuscript.

**ДАнные ОБ АВТОРАХ**

**Степанов Алексей Владимирович**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологической генетики *Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук*  
ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация  
[saw33@list.ru](mailto:saw33@list.ru)

**Аксенова Алиса Алексеевна**, магистрант; инженер 2 категории лаборатории физиологической генетики

*Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Иркутский государственный университет»; Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук  
ул. Карла Маркса, 1, г. Иркутск, 664003, Российская Федерация; ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация  
alisaksenova08@gmail.com*

**Полякова Елизавета Алексеевна**, магистрант; ведущий инженер лаборатории физиологической генетики

*Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Иркутский государственный университет»; Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук  
ул. Карла Маркса, 1, г. Иркутск, 664003, Российская Федерация; ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация  
polyackova.elizaveta727@mail.ru*

**Федосеева Ирина Владимировна**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологической генетики

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук  
ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация  
fedoseeva.irina2009@yandex.ru*

**Грабельных Ольга Ивановна**, доктор биологических наук, главный на-

*учный сотрудник лаборатории физиологической генетики; профессор кафедры физиологии растений, клеточной биологии и генетики  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук; Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Иркутский государственный университет»  
ул. Лермонтова, 132, г. Иркутск, 664033, Российская Федерация;  
ул. Карла Маркса, 1, г. Иркутск, 664003, Российская Федерация  
grolga@sifibr.irk.ru*

**Геворгиз Руслан Георгиевич**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела биотехнологий и фиторесурсов  
*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского» РАН*  
*пр. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация*  
*r.gevorgiz@yandex.ru*

#### DATA ABOUT THE AUTHORS

**Alexey V. Stepanov**, Ph.D., Senior Researcher of the Laboratory of Physiological Genetics  
*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS*  
*132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation*  
*saw33@list.ru*  
*ORCID: 0000-0002-0456-3690*  
*SPIN-code: 3572-8670*  
*ResearcherID: J-4355-2018*  
*Scopus Author ID: 57213473032*

**Alisa A. Aksenova**, Graduate Studies of the Departments of Plant Physiology, Cell Biology and Genetics; Lead Engineer of the Laboratory of Physiological Genetics  
*Irkutsk State University; Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS*  
*1, K. Marx Str., Irkutsk, 664003, Russian Federation; 132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation*  
*alisaksenova08@gmail.com*  
*ORCID: 0000-0002-0879-2183*

**Elizaveta A. Polyakova**, Graduate Studies of the Departments of Plant Physiology, Cell Biology and Genetics; Lead Engineer of the Laboratory of Physiological Genetics  
*Irkutsk State University; Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS*  
*1, K. Marx Str., Irkutsk, 664003, Russian Federation; 132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation*  
*polyakova.elizaveta727@mail.ru*  
*SPIN-code: 4597-1310*  
*ORCID: 0000-0002-4830-5888*

**Irina V. Fedoseeva**, Ph.D., Senior Researcher of the Laboratory of Physiological Genetics

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS*

*132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation*

*fedoseeva.irina2009@yandex.ru*

*ORCID ID: 0000-0001-6529-9304*

*ResearcherID: J-4468-2018*

*Scopus Author ID: 22956847000*

**Olga I. Grabelnykh**, Dr. Sci. (Biology), Principal research scientist of the Laboratory of Physiological Genetics; Professor of the Departments of Plant Physiology, Cell Biology and Genetics

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS; Irkutsk State University*

*132, Lermontov Str., Irkutsk, 664033, Russian Federation; 1, K. Marx Str., Irkutsk, 664003, Russian Federation*

*grolga@sifibr.irk.ru*

*SPIN-code: 1156-0511*

*ORCID ID: 0000-0003-4220-6608*

*ResearcherID: R-5190-2016*

*Scopus Author ID: 6602939392*

**Ruslan G. Gevorgiz**, Ph.D., Senior Researcher of the department biotechnology and phytoresources

*A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS*

*2, Nakhimov Ave., 299011, Sevastopol, Russian Federation*

*r.gevorgiz@yandex.ru*

*SPIN-code: 5327-4101*

*ORCID ID: 0000-0002-8017-5593*

*ResearcherID: D-4133-2016*

*Scopus AuthorID: 23389070200*