

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 577.1

**КАРБОНИЛЦИАНИД-2-НИТРО-4-АЗИДОФЕНИЛГИДРАЗОН
(АЗИДО-ПРОИЗВОДНОЕ МИТОХОНДРИАЛЬНОГО РАЗОБЩИТЕЛЯ
СССР) КАК СВЕТОЗАВИСИМЫЙ ПРОТОНОФОР**

**Илюза Раисовна Яубасарова^{1,2}, Александр Михайлович Фирсов¹,
Людмила Самуиловна Хайлова¹, Надежда Константиновна Давыдова³,
Елена Аврамовна Котова¹, Галина Анатольевна Коршунова¹, Юрий
Николаевич Антоненко¹**

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Научно-исследовательский институт физико-химической биологии
имени А.Н. Белозерского;

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
химический факультет

³ Институт элементоорганических соединений им. А.Н. Несмеянова Российской
академии наук (ИНЭОС РАН), Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Юрий Николаевич Антоненко,
antonen@belozersky.msu.ru

Аннотация. Азидо-производное митохондриального разобшителя карбонилцианид-*m*-хлорфенилгидразона (СССР), а именно карбонилцианид-2-нитро-4-азидофенилгидразон (N₃ССР), ранее использовалось для изучения мест связывания разобшителей с белками митохондрий. В настоящей работе мы сравнили протониформное действие N₃ССР и СССР на искусственной бислойной липидной мембране (БЛМ) и разобшающее действие этих соединений на выделенных митохондриях печени крысы. Оба соединения индуцировали электрический ток через БЛМ в микромолярных концентрациях и разобшали митохондрии в субмикромолярном диапазоне концентраций. Как протониформная, так и разобшающая активность N₃ССР эффективно подавлялись УФ-светом, тогда как действие СССР было к нему нечувствительно. Полученные результаты свидетельствуют о модификации N₃ССР под действием УФ-освещения с образованием продуктов, не способных к переносу ионов водорода через искусственные или природные мембраны.

Ключевые слова: разобшитель, протонифор, бислойная липидная мембрана, митохондрии, фотопревращения

DOI: 10.55959/MSU0579-9384-2-2026-67-2-121-129

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова (№ АААА-А19-119031390114-5). Синтез 4-азидо-2-нитроанилина выполнен в рамках Государственного задания № 075-00276-25-00 Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

Для цитирования: Яубасарова И.Р., Фирсов А.М., Хайлова Л.С., Давыдова Н.К., Котова Е.А., Коршунова Г.А., Антоненко Ю.Н. Карбонилцианид-2-нитро-4-азидофенилгидразон (азидо-производное митохондриального разобшителя СССР) как светозависимый протонифор // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 2. Химия. 2026. Т. 67. № 2. С. 121–129.

ORIGINAL ARTICLE

**CARBONYLCYANIDE-2-NITRO-4-AZIDOPHENYLHYDRAZONE
(AN AZIDO DERIVATIVE OF THE MITOCHONDRIAL UNCOUPLER CCCP)
AS A PHOTOSENSITIVE PROTONOPHORE****Iliuza R. Iaubasarova^{1,2}, Alexander M. Firsov¹, Ljudmila S. Khailova¹, Nadejda K. Davydova³, Elena A. Kotova¹, Galina A. Korshunova¹, Yuri N. Antonenko¹**¹ Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991² Faculty of Chemistry, M.V. Lomonosov Moscow State University; Moscow 119991³ A.N. Nesmeyanov Institute of Organoelement Compounds, Russian Academy of Sciences (INEOS RAS), Moscow, 119334, Russia**Corresponding author:** Yuri N. Antonenko, antonen@belozersky.msu.ru

Abstract. An azido derivative of the mitochondrial uncoupler carbonyl cyanide-*m*-chlorophenylhydrazone (CCCP), namely carbonyl cyanide-2-nitro-4-azidophenylhydrazone (N₃CCP), has previously been used to study the binding sites of uncouplers on mitochondrial proteins. In this study, we compared the protonophore activity of N₃CCP and CCCP on an artificial bilayer lipid membrane (BLM) and the uncoupling activity of these compounds on isolated rat liver mitochondria. Both compounds induced electrical current through the BLM at micromolar concentrations and uncoupled mitochondria at submicromolar concentrations. Both protonophoric and uncoupling activities of N₃CCP were effectively inhibited by UV light, whereas CCCP was light-insensitive. These results indicate that N₃CCP is modified by UV light to form products incapable of hydrogen ion transport across artificial or natural membranes.

Keywords: uncoupler, protonophore, bilayer lipid membrane, mitochondria, photo-transformations

Financial Support. The study was conducted under the state assignment of Lomonosov Moscow State University (no. AAAA-A19-119031390114-5). The synthesis of 4-azido-2-nitroaniline and was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (No. 075-00276-25-00).

For citation: Iaubasarova I.R., Firsov A.M., Khailova L.S., Davydova N.K., Kotova E.A., Korshunova G.A., Antonenko Y.N. Carbonyl cyanide-2-nitro-4-azidophenylhydrazone, an azido derivative of the mitochondrial uncoupler CCCP, as a photosensitive protonophore // Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 2. Khimiya. 2026. T. 67. № 2. S. 121–129.

Карбонилцианид-*m*-хлорфенилгидразон (СССР) широко применяется как разобщитель окислительного фосфорилирования (ОКСФОС) митохондрий. Помимо ОКСФОС, митохондрии принимают участие в таких важных процессах в клетках, как программируемая клеточная смерть (апоптоз), и участвуют в процессе старения клеток. Для всех этих процессов очень важен мембранный потенциал митохондрий. СССР сбрасывает мембранный потенциал за счет переноса протонов через мембрану. В 70-е годы прошлого века был синтезирован азидо-аналог СССР (карбонилцианид-2-нитро-4-

азидофенилгидразон, N₃ССР) для изучения мест взаимодействия СССР с белками митохондрий [1]. Под действием УФ-света молекулы N₃ССР ковалентно присоединялись («пришивались») к неидентифицированным белкам митохондрий с молекулярной массой 10–15 килодальтон [2]. Нами было показано, что азидо-производное 2,4-динитрофенола (ДНФ) 2-азидо-4-нитрофенол (НРА) является более сильным протонофором, чем ДНФ, при этом, в отличие от ДНФ, его разобщающая активность подавляется при УФ-освещении [3], т.е. под действием света наблюдается респираторное сопряжение митохондрий, разобщенных

при добавлении НРА. Было показано также, что УФ-освещение подавляло антимикробную активность НРА.

Эти интересные свойства НРА заставили нас задуматься о светочувствительности разобщающего действия N_3CCP , который является азидо-аналогом наиболее применяемого разобщителя СССР. В настоящей работе мы синтезировали N_3CCP с использованием модифицированного метода и изучили действие света на разобщающую активность N_3CCP в митохондриях, а также протон-транспортное (протонофорное) действие на искусственных бислойных липидных мембранах (БЛМ). Оказалось, что свет подавляет протонофорные свойства N_3CCP на БЛМ и респирюет митохондрии после разобщения. С учетом данных капиллярного электрофореза (КЭ) можно заключить, что УФ-свет вызывает деструкцию N_3CCP , превращая эти соединения, подобно НРА, в продукты, не обладающие протон-транспортными свойствами. Такое свойство азидо-производных разобщителей может быть использовано в практических целях для локального управления разобщающим или антимикробным действием.

Экспериментальная часть

1H -ЯМР-спектры регистрировали в дейтерированном ДМСО (d_6 -ДМСО) на ЯМР-спектрометре Bruker Avance 400 с рабочей частотой 400 МГц.

Хромато-масс-спектры получены на хроматографе Acquity UPLC System (Waters, США) с квадрупольным масс-спектрометром TQD (Waters, США), ионизация распылением в электрическом поле, подвижная фаза – ацетонитрил : вода.

Тонкослойную хроматографию (ТСХ) проводили на пластинках с силикагелем Silica gel 60 F254 (Merck, Германия).

Колоночную хроматографию проводили на силикагеле MN Kieselgel 60 (Merck, Германия).

Синтез карбонилцианид-4-азидо-2-нитрофенилгидразона (N_3CCP)

Синтез N_3CCP проводили, как описано в работе [1], в три стадии, с некоторыми модификациями стадий 1 и 3. Кроме того, вещество 4-азидо-2-нитроанилин получали новым способом (стадия 2).

1. Синтез 4-фтор-3-нитрофенилазида

Раствор, содержащий 2 г 4-фтор-3-нитроанилина (0,0128 моль) в 20 мл воды и 6 мл концентрированной соляной кислоты, охлаждали на ледя-

ной бане и медленно при перемешивании добавляли предварительно охлажденный раствор 0,88 г $NaNO_2$ (0,0128 моль) в 4 мл воды. Через 5 минут реакционную смесь разбавляли охлажденным этанолом, а затем добавляли 1,25 г NaN_3 (0,0192 моль) в 1,5 мл воды. Выделяется желтый осадок 4-фтор-3-нитрофенилазида, который отделяли фильтрацией. Получили 1,7 г вещества. Выход: 74%. ТСХ в системе хлористый метилен : гексан (1:1), $R_f = 0,45$. ЖХ-МС: $\tau = 2,11$ мин, найденное $[M-N_2] = 151,94$, вычисленное $[M-N_2] = 154,11$.

2. Синтез 4-азидо-2-нитроанилина

В 50 мл 12%-го спиртового раствора аммиака помещали 0,88 г (0,0048 моль) 4-фтор-3-нитрофенилазида и нагревали в автоклаве при 60 °С в течение 20 ч [4, 5]. Контроль реакции осуществляли методом ТСХ в системе хлористый метилен : гексан (1:1). Реакционную массу охлаждали до комнатной температуры, а этанол упаривали в вакууме. Очистку полученного соединения 4-азидо-2-нитроанилина проводили на колонке с силикагелем в системе хлористый метилен : гексан с градиентом хлористого метилена (3:1, 2:1, 1:1). Получили 560 мг вещества. Выход: 65%. ТСХ в системе хлористый метилен : гексан (1:1), $R_f = 0,18$. ЖХ-МС: $\tau = 1,95$ мин, найденное $[M+H^+] = 180,21$, вычисленное $[M+H^+] = 180,14$. ИК-спектр: 3480, 3340 (NH_2), 2100, 2060. 1H -ЯМР (d_6 -DMSO), δ , ppm: 7,09 (d, $J = 9,08$ Hz, 1H, CH_{arom}), 7,26 (dd, $J = 2,49; 9,05$ Hz, 1H, CH_{arom}), 7,53 (broad s, 2H, NH_2), 7,60 (d, $J = 2,49$ Hz, 1H, CH_{arom}).

3. Синтез карбонилцианид-4-азидо-2-нитрофенилгидразона (N_3CCP)

Раствор, содержащий 23 мг 4-азидо-2-нитроанилина (0,13 ммоль) в 0,8 мл воды и 0,1 мл концентрированной соляной кислоты, охлаждали на ледяной бане и медленно при перемешивании добавляли охлажденный водный раствор 9 мг $NaNO_2$ (0,13 ммоль) в 0,15 мл воды и перемешивали в течение 1 ч. Затем к реакционной смеси добавляли по каплям при перемешивании охлажденный водный раствор 12,9 мг $CH_2(CN)_2$ (0,195 ммоль) в 1 мл воды и 241,8 мг ацетата натрия (3 ммоль) [6]. Реакционную смесь перемешивали 30–40 минут, затем оставляли на ночь в холодильнике. Желтый осадок центрифугировали и растворяли в этилацетате. Полученный раствор сушили безводным $MgSO_4$. После упаривания этилацетата

получили 26 мг карбонилцианид-4-азидо-2-нитрофенилгидразона. Выход: 78%. ТСХ в системе этилацетат : гексан (1:1), $R_f = 0,32$. ЖХ-МС: $\tau = 2,52$ мин, ESI+: найденное $[M-N_2+H^+] = 228,97$; вычисленное $[M-N_2+H^+] = 229,18$; ESI-: найденное $[M-H^+] = 254,86$, вычисленное $[M-H^+] = 255,18$; найденное $[M-N_2-H^+] = 226,86$; вычисленное $[M-N_2-H^+] = 227,18$. ИК-спектр: 3220 (NH), 2215, 2120 (2CN), 1600, 1520, 1420, 1340 (NO_2), 1280, 1220. 1H ЯМР (400 MHz, d_6 -DMSO) δ 7,74–7,68 (m, 2H); 7,49 (dd, $J = 9,0; 2,5$ Hz, 1H).

Капиллярный электрофорез (КЭ)

Использовали систему КЭ «Капель 104Т» («Люмекс», Санкт-Петербург), оснащенную УФ-детектором (254 нм), а также кассетой с кварцевым капилляром внутреннего диаметра 75 мкм и общей длиной 60 см. Прибор управлялся программой Эльфоран. Ввод пробы осуществляли гидростатически избыточным давлением 20 мБар в течение 5 с. Водное термостатирование капилляра было установлено на 20 °С.

Измерение тока через липидную мембрану

Индукцию тока через плоские БЛМ измеряли в тефлоновой ячейке с двумя отсеками, разделенными тефлоновой перегородкой с отверсти-

ем 0,6 мм в диаметре, на котором формировали мембрану по методу [7] из фосфолипида дифтанилфосфатидилхолина (Avanti Polar Lipids, США) в концентрации 20 мг на 1 мл декана. Измерения тока через мембрану осуществляли двумя AgCl-электродами, погруженными в ячейку по обе стороны мембраны, используя усилитель OES-2 (Opus, Москва).

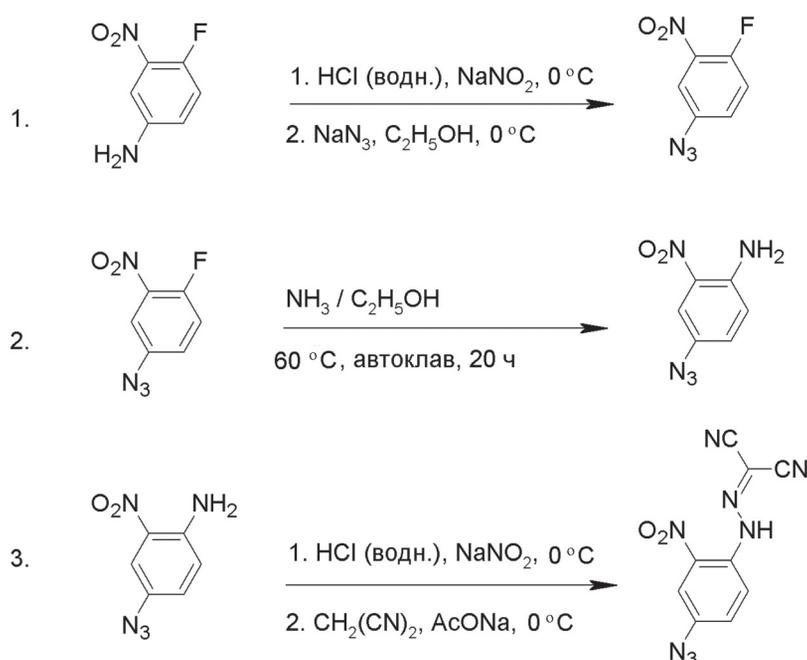
Выделение митохондрий

Выделение митохондрий из печени крыс проводили после их декапитации. Митохондрии из печени крыс получали, как описано ранее [8]. Полученные митохондрии суспендировали в среде, содержащей 250 мМ сахарозы, 5 мМ MOPS-KOH; pH 7,4; 1 мМ EGTA. Концентрацию белка измеряли биуретовым методом, используя БСА в качестве стандарта.

Измерение мембранного потенциала митохондрий

Мембранный потенциал митохондрий измеряли, используя в качестве индикатора сафранин О [9]. Среда измерения содержала 250 мМ сахарозу, 5 мМ MOPS-KOH (pH 7,4); 1 мМ KH_2PO_4 ; 1 мМ EGTA; 5 мМ сукцинат; 2 мкМ ротенон и 15 мкМ сафранин О. Концентрация митохондрий составляла 0,6–0,7 мг белка/мл. Поглощение измеряли при длинах волн 555 и

Схема синтеза N_3 ССР



523 нм на спектрофотометре Aminco DW-2000 в двуволновом режиме.

Измерение дыхания митохондрий

Дыхание митохондрий измеряли при 25 °С полярографическим методом: по уменьшению концентрации кислорода в среде инкубации с помощью кислородного электрода типа Кларка (Strathkelvin Instruments, UK) с использованием системного программного обеспечения. Среда инкубации содержала 250 мМ сахарозы, 5 мМ MOPS, 1 мМ KH_2PO_4 , 5 мМ сукцината, 2 мкМ ротенона, 2 мкг олигомицина, 1 мМ EGTA (рН 7,4). Концентрация митохондриального белка составляла 0,4 мг/мл.

Освещение УФ-светом

Для освещения УФ-светом использовали ручной фонарь Consoy S+, оснащенный светодиодом 365-нм Nichia LED с мощностью 0,4 Вт/см².

Результаты

В работе мы применили метод капиллярного электрофореза (КФ) для оценки стабильности N_3CCP под действием УФ-света. Для этого анализировали электрофореграммы N_3CCP и СССР до и после освещения. Электрофореграмма 60 мкМ N_3CCP (рис. 1, А, черная кривая) до освещения имеет один пик с временем миграции около 400 с, наряду с пиком на 260 с, который

соответствует пику электроосмотического потока (ЕОП), связанного с присутствием ДМСО в растворе. Пик на 400 с следует отнести к анионной форме N_3CCP , поскольку измерения проводили в боратном буфере при рН 10. При освещении образца N_3CCP в течение 20 с пик на 400 с практически полностью исчезает и появляется небольшой пик на 420 с (рис. 1, А, штриховая кривая). Это означает, что происходит практически полное превращение N_3CCP в один или несколько продуктов. В случае СССР пик на 440 с сохраняется после освещения в неизменном виде (рис. 1, Б, непрерывные и штриховые кривые). Эти результаты свидетельствуют о высокой чувствительности N_3CCP к УФ-свету, тогда как сам СССР устойчив к освещению.

В опытах, проведенных на искусственных липидных мембранах, добавление N_3CCP в концентрации 12 мкМ вызывало индукцию примерно такого же тока через БЛМ, как и добавление 12 мкМ СССР (рис. 2). Величина тока составляла несколько сотен пикоампер при приложении 50 мВ. Освещение БЛМ УФ-светом полностью подавляло ток, индуцированный N_3CCP (рис. 2, штриховая кривая), тогда как в случае СССР освещение не влияло на величину тока (рис. 2, непрерывная кривая).

В опытах с выделенными митохондриями мы исследовали действие N_3CCP и СССР на

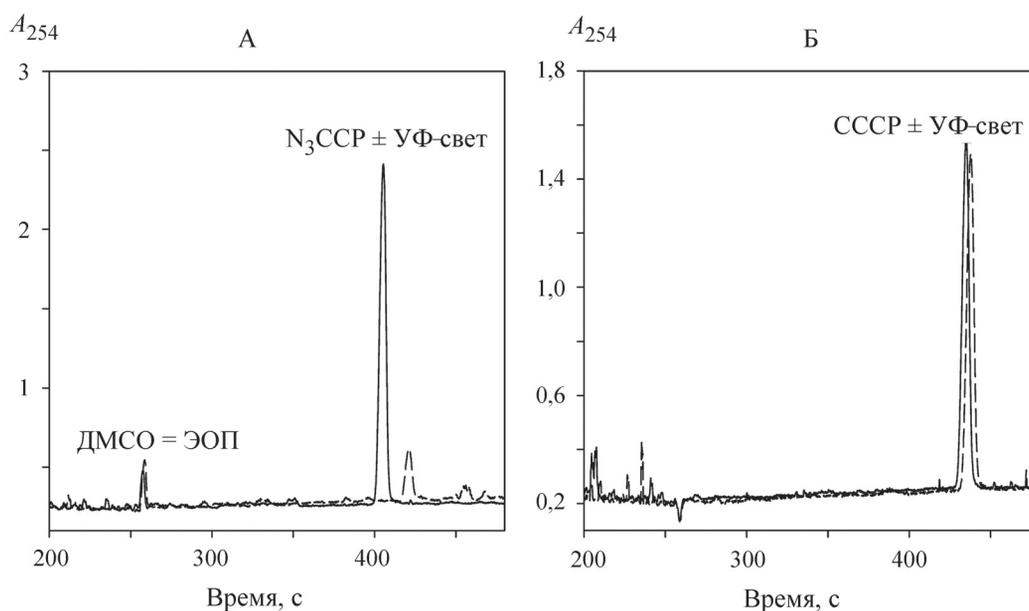


Рис. 1. Электрофореграмма N_3CCP (А) и СССР (Б) до (непрерывные кривые) и после (штриховые кривые) УФ-освещения в течение 20 с. 60 мкМ N_3CCP или СССР были введены в систему с 10 мМ боратным буфером при рН 10. Первый пик при 260 с соответствует растворителю ДМСО и соответствует электроосмотическому потоку (ЭОП, панель А). СССР вводили в систему из спиртового раствора (Б)

мембранный потенциал митохондрий печени крысы, который оценивали по поглощению потенциал-зависимого красителя сафранина (рис. 3, А). Последовательное добавление N_3CCP в концентрации 0,1 мкМ приводило лишь к слабому падению мембранного потенциала митохондрий (рис. 3, А, точечная кривая), а двукратное добавление 0,5 мкМ N_3CCP давало практически полный сброс мембранного потенциала (рис. 3, А, штриховая кривая). Последующее освещение УФ-светом в течение 15 с возвращало мембранный потенциал митохондрий к контрольным значениям. В случае СССР две добавки по 0,1 мкМ приводили к сильному снижению мембранного потенциала митохондрий, а освещение УФ-светом не влияло на уровень мембранного потенциала (рис. 3, А, непрерывная кривая).

Мы также наблюдали респондирующий эффект УФ-света при регистрации скорости дыхания митохондрий в присутствии N_3CCP (рис. 3, Б, штриховая кривая). На штриховой кривой рис. 3, Б видно, что при добавлении 0,5 мкМ N_3CCP скорость дыхания возрастала с 12 до 54 нмоль/мин на 1 мг белка, тогда как УФ-освещение возвращало скорость дыхания к исходному уровню. Важно подчеркнуть, что действие УФ-света не сводилось к подавлению работы дыхательных помп, поскольку последующая добавка 40 мкМ ДНФ приводила

к стимуляции дыхания до уровня 77 нмоль/мин на 1 мг белка. В случае стимуляции дыхания под действием СССР эффект УФ-света практически отсутствовал (рис. 3, Б, непрерывная кривая). На вставке к панели Б показана зависимость скорости дыхания от концентрации N_3CCP и СССР. Видно, что СССР стимулирует дыхание в значительно более низких концентрациях, что согласуется с его более мощным действием на мембранный потенциал митохондрий (рис. 3, А).

Обсуждение

Ранее N_3CCP (азидо-производное СССР) исследовали только на системе выделенных митохондрий. Однако его действие не сравнивали с таковым для СССР в одинаковых условиях. Судя по действующим концентрациям [1], разобщающее действие N_3CCP примерно соответствует таковому для СССР. В настоящей работе мы напрямую сравнили эти два разобщителя как на митохондриях, так и на искусственной БЛМ. Согласно нашим данным, N_3CCP стимулирует ток через БЛМ примерно в тех же концентрациях, что и сам СССР. При этом разобщает митохондрии N_3CCP в существенно больших концентрациях, чем СССР. Ранее на некоторой выборке разобщителей была получена хорошая корреляция в действующих концентрациях для этих двух систем [10]. Эта корреляция хорошо

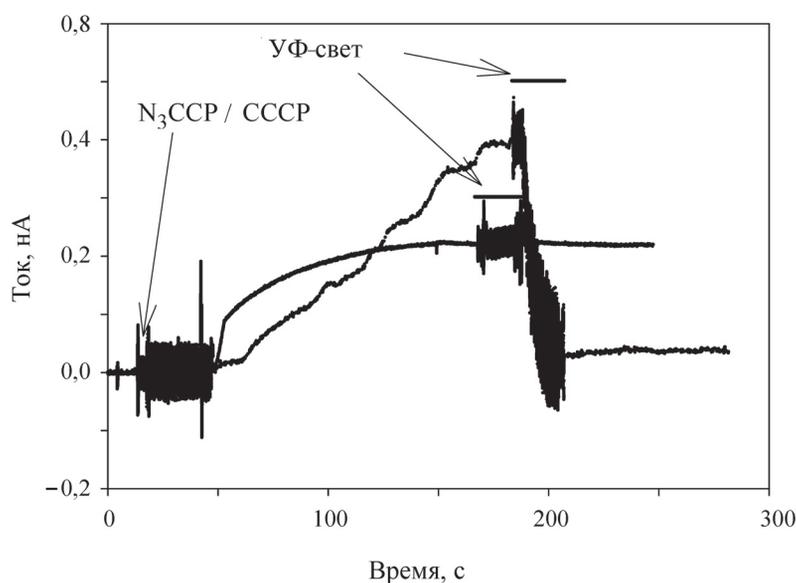


Рис. 2. Влияние УФ-света на электрический ток через БЛМ, индуцированный N_3CCP (12 мкМ, штриховая кривая) или СССР (12 мкМ, непрерывная кривая). БЛМ формировали в водном буфере состава 10 мМ трис, 10 мМ MES, 100 мМ KCl (pH 7,4). К мембране прикладывали напряжение 50 мВ. Мембрану освещали УФ-светом в течение 20 с (горизонтальные отрезки)

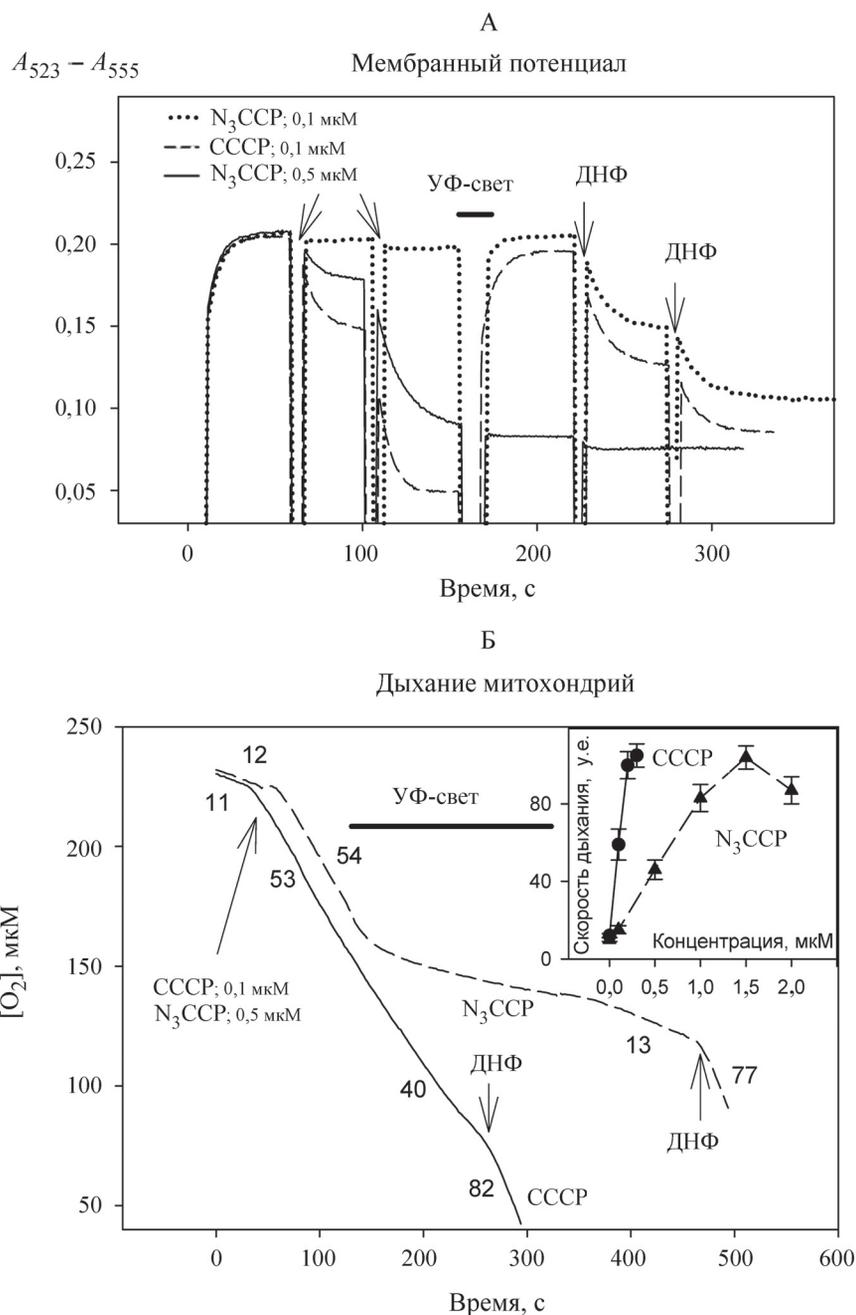


Рис. 3. Влияние освещения УФ-светом на разобщающую активность N_3CCP и $CCCP$ в митохондриях печени крысы. А. Нижняя кривая показывает, что две добавки по $0,5 \mu M$ N_3CCP существенно снижают мембранный потенциал митохондрий, тогда как освещение УФ-светом практически полностью восстанавливает значение мембранного потенциала. В конце опыта добавляли 2,4-динитрофенол (ДНФ) в концентрации $40 \mu M$. Штриховой кривой соответствует похожий эксперимент с двумя добавками $0,1 \mu M$ $CCCP$. В этом случае освещение УФ-светом не влияло на уровень мембранного потенциала. Мембранный потенциал митохондрий оценивали по разности поглощения потенциал-зависимого красителя сафранина ($15 \mu M$) при длинах волн 555 и 523 нм. Б. Влияние УФ-света на дыхание митохондрий, стимулированное 500 нМ N_3CCP (штриховая кривая) и 100 нМ $CCCP$ (непрерывная кривая). Время освещения показано горизонтальной черной линией. В конце опыта добавляли ДНФ в концентрации $40 \mu M$. Цифры на кривых соответствуют скоростям дыхания в нмоль/мин на 1 мг белка. В качестве субстрата использовали сукцинат в концентрации 5 мМ. На вставке к панели Б показана зависимость скорости дыхания митохондрий (нмоль O_2 /мин на 1 мг белка) от концентрации N_3CCP и $CCCP$

объясняется теорией Митчелла, которая предполагает, что сопрягающим фактором ОКСФОС в митохондриях является электрохимический градиент ионов водорода на внутренней мембране митохондрий. Однако несоответствие в действии ряда веществ на БЛМ и митохондрии ранее уже наблюдалось, такие примеры были обобщены в [11]. Основной причиной такого несоответствия может быть способность некоторых соединений взаимодействовать с белками внутренней мембраны митохондрий, которые участвуют в процессах переноса протона через мембрану [12, 13]. Так, было показано, что FCCP (ближайший аналог разобщителя CCCP) переносит протоны через мембрану митохондрий при участии белка-транслокатора адениновых нуклеотидов ANT1 [12]. Можно предположить, что в случае N_3CCP взаимодействие с ANT1 затруднено, и перенос протонов посредством N_3CCP происходит только в результате его протонофорного действия через липидную часть внутренней мембраны митохондрий. Дальнейшая работа должна подтвердить или опровергнуть такое предположение.

В настоящей работе показано, что продукты УФ-индуцированного разложения N_3CCP не способны переносить протоны через липидную

мембрану и разобщать митохондрии. Более того, чувствительность N_3CCP к УФ-свету настолько высока, что именно процесс разложения N_3CCP является наиболее быстрым по сравнению с другими процессами, такими как подавление процесса синтеза АТФ [14] и работы дыхательных ферментов [15] под действием УФ-света или процессом запуска перекисного окисления липидов, который обычно приводит к потере барьерных свойств мембран [16]. Такое свойство N_3CCP оказалось очень похожим на ранее описанную нами чувствительность к свету NPA – азидо-производного ДНФ [3]. Однако следует сказать, что NPA является намного более слабым разобщителем ОКСФОС по сравнению с N_3CCP и его действующие концентрации составляют несколько микромолей. Светочувствительность как N_3CCP , так и NPA, потенциально можно использовать на практике при необходимости проведения антибактериальной обработки с последующим быстрым подавлением антибактериальной активности с помощью УФ-света. Поскольку митохондрии в клетках животных играют важную роль во многих жизненно важных процессах, возможность локального выключения разобщающего действия под действием света может быть полезным инструментом для их изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Katre N.V., Wilson D.F. // Arch.Biochem.Biophys. 1977. Vol.184. N 2. P. 578.
- Katre N.V., Wilson D.F. // Arch.Biochem.Biophys. 1978. Vol.191. N 2. P. 647.
- Firsov A.M., Khailova L.S., Nazarov P.A., Ukraintsev M., Kirsanov R.S., Kovalchuk S.I., Lyamzaev K.G., Panteleva A.A., Korshunova G.A., Kotova E.A., Antonenko Y.N. // Bioelectrochemistry. 2025. Vol.167. P. 109055.
- Glushkov R.G., Davydova N.K., Marchenko N.B. // Chem.Heterocycl.Comp. 1989. Vol.25. N 2. P. 189.
- Glushkov R.G., Davydova N.K. // Pharm.Chem.J. 1992. Vol.26. N 4. P. 325.
- Le Corre L., Tak-Tak L., Guillard A., Prestat G., Gravier-Pelletier C., Busca P. // Org.Biomol.Chem. 2015. Vol. 13. P. 409.
- Mueller P., Rudin D.O., Tien H.T., Wescott W.C. // J. Phys. Chem. 1963. Vol. 67. P. 534.
- Johnson D., Lardy H. // Methods Enzymol. 1967. Vol. 10. P. 94.
- Akerman K.E., Wikstrom M.K. // FEBS Lett. 1976. Vol. 68. N 2. P. 191.
- Liberman E.A., Topaly V.P., Tsofina L.M., Jasaitis A.A., Skulachev V.P. // Nature. 1969. Vol. 222. № 5198. P. 1076.
- Kotova E.A., Antonenko Y.N. // Acta Naturae. 2022. Vol. 14. N 1. P. 4.
- Bertholet A.M., Natale A.M., Bisignano P., Suzuki J., Fedorenko A., Hamilton J., Brustovetsky T., Kazak L., Garrity R., Chouchani E.T., Brustovetsky N., Grabe M., Kirichok Y. // Nature. 2022. Vol. 606. N 7912. P. 180.
- Khailova L.S., Kirsanov R.S., Rokitskaya T.I., Krasnov V.S., Korshunova G.A., Kotova E.A., Antonenko Y.N. // Biochim.Biophys.Acta Bioenerg. 2024. Vol. 1865. N 4. P. 149506.
- Perez A.S., Inada N.M., Mezzacappo N.F., Vollet-Filho J.D., Bagnato V.S. // Photochem.Photobiol. 2025. Vol. 101. № 3. P. 697.
- Djavaheri-Mergny M., Marsac C., Maziere C., Santus R., Michel L., Dubertret L., Maziere J.C. // Free Radic.Res. 2001. Vol. 34. N 6. P. 583.
- Godar D.E., Lucas A.D. // Photochem.Photobiol. 1995. Vol. 62. N 1. P. 108.

Информация об авторах

Илюза Раисовна Яубасарова – вед. инженер лаборатории биологически свободного окисления отдела биоэнергетики Научно-исследовательского института физи-

ко-химической биологии имени А.Н. Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (maililuz@mail.ru);

Александр Михайлович Фирсов – ст. науч. сотр. лаборатории биологически свободного окисления отдела биоэнергетики Научно-исследовательского института физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (amfamf@yandex.ru);

Людмила Самуиловна Хайлова – ст. науч. сотр. отдела биоэнергетики Научно-исследовательского института физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (khailova@belozersky.msu.ru);

Надежда Константиновна Давыдова – ст. науч. сотр. отдела высокомолекулярных соединений лаборатории физической химии полимеров ФГУН Института элементоорганических соединений им. А.Н. Несмеянова РАН (ИНЭОС РАН) (davydova@ineos.ac.ru);

Елена Аврамовна Котова – вед. науч. сотр. отдела фотосинтеза и флуоресцентных методов исследований Научно-исследовательского института физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (kotova@belozersky.msu.ru);

Галина Анатольевна Коршунова – вед. науч. сотр. отдела химии белка Научно-исследовательского института физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (korsh@belozersky.msu.ru);

Юрий Николаевич Антоненко – зав. лабораторией биологически свободного окисления отдела биоэнергетики Научно-исследовательского института физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (antonen@belozersky.msu.ru).

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Содержание и манипуляции с животными проводились в соответствии с международными правилами работы с животными (European Communities Council Directive (86/609 EEC) и регламентировались стандартными операционными процедурами, разработанными в соответствии с требованиями ГОСТ 33044-2014 (Принципы надлежащей лабораторной практики).

Статья поступила в редакцию 10.09.2025;
одобрена после рецензирования 16.09.2025;
принята к публикации 25.10.2025.