

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 581.1

DOI: 10.29235/1029-8940-2018-63-2-248-256

Поступила в редакцию 05.02.2018

Received 05.02.2018

Н. Г. Аверина, Л. Ф. Кабашникова, Н. В. Шалыго, И. Д. Волотовский

Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

НАУЧНЫЕ ДОСТИЖЕНИЯ БЕЛОРУССКОЙ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ: ИСТОРИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ (К 200-ЛЕТИЮ ОТКРЫТИЯ ХЛОРОФИЛЛА)

Аннотация. Изложены основные научные достижения всемирно известной белорусской фотосинтетической школы, основанной Т. Н. Годневым и А. А. Шлыком, в изучении процессов хлорофиллообразования, биогенеза и организации аппарата фотосинтеза в растительных организмах. Особое внимание уделено современному развитию представлений о биосинтезе хлорофилла и структурно-функциональном состоянии фотосинтетических мембран в работах белорусских биофизиков-фотосинтетиков. Охарактеризованы актуальные научные направления развития исследований в области фотосинтеза в Республике Беларусь.

Ключевые слова: хлорофилл, фотосинтез, фотосинтетические мембраны, растения, водоросли, белорусская фотосинтетическая научная школа

Для цитирования: Научные достижения белорусской фотосинтетической школы: история и перспективы (к 200-летию открытия хлорофилла) / Н. Г. Аверина [и др.] // Вестн. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2018. – Т. 63, № 2. – С. 248–256. DOI: 10.29235/1029-8940-2018-63-2-248-256

N. G. Averina, L. F. Kabashnikova, N. V. Shalygo, I. D. Volotovskii

*Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus*

SCIENTIFIC ACHIEVEMENTS OF THE BELARUS PHOTOSYNTHETIC SCHOOL: HISTORY AND PROSPECTS (TO THE 200th ANNIVERSARY OF OPENING CHLOROPHYLL)

Abstract. The main scientific achievements of the world famous Belarusian photosynthetic school, founded by T. N. Godnev and A. A. Shlyk, in the field of the study of the processes of chlorophyll biosynthesis, biogenesis and organization of the photosynthetic apparatus in plant organisms are presented. Particular attention is paid to the modern development of concepts of the biosynthesis of chlorophyll and the structural and functional state of photosynthetic membranes in the studies of Belarusian biophysicists specializing in photosynthesis. The scientific directions of research of current interest in the field of photosynthesis in the Republic of Belarus are characterized.

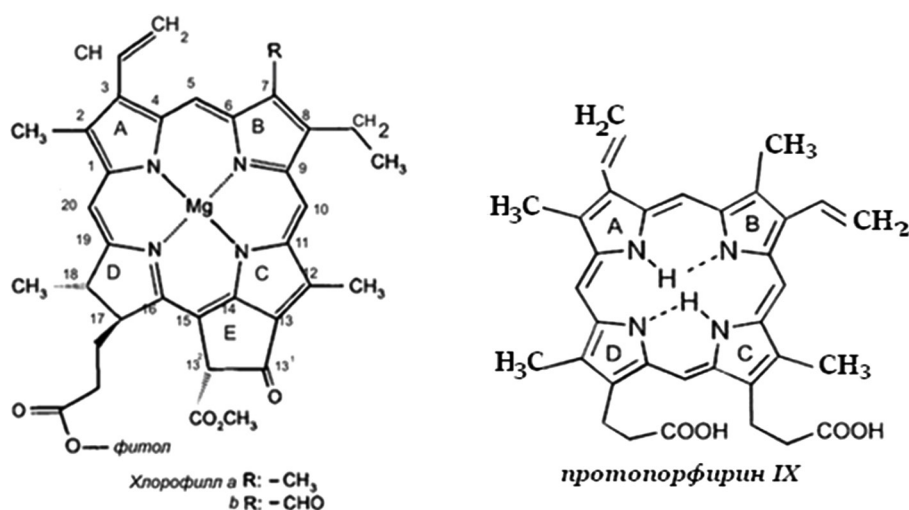
Keywords: chlorophyll, photosynthesis, photosynthetic membranes, plants, algae, belarusian scientific school for photosynthesis

For citation: Averina N. G., Kabashnikova L. F., Shalygo N. V., Volotovskii I. D. Scientific achievements of the belarus photosynthetic school: history and prospects (to the 200th anniversary of opening chlorophyll). *Vesti Natsyonal'noi akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2018, vol. 63, no. 2, pp. 248–256 (in Russian). DOI: 10.29235/1029-8940-2018-63-2-248-256

История создания белорусской фотосинтетической школы. В 2017 г. исполнилось 200 лет со дня открытия Жозефом Каванту (J. Caventou) и Пьером Пеллетье (P. Pelletier) хлорофилла, 50 лет со дня установления его стереохимии Яном Флемингом (I. Fleming) и 100 лет со дня рождения лауреата Нобелевской премии Роберта Вудворда (R. Woodward), осуществившего синтез хлорофилла *a* и *b*, в основе которых лежит циклический тетрапиррол – протопорфирин IX (см. рисунок).

«Зерно хлорофилла – исходная точка всего того, что мы понимаем под словом «жизнь», – писал в 1920 г. академик К. А. Тимирязев в книге «Солнце, жизнь и хлорофилл» (издана в 1923 г.). Именно возникновение фотосинтеза в процессе эволюции когда-то дало жизнь всему разнообразию живого мира на нашей планете. Этот процесс был открыт в 1771 г. английским естествоиспытателем Джозефом Пристли (J. Priestley).

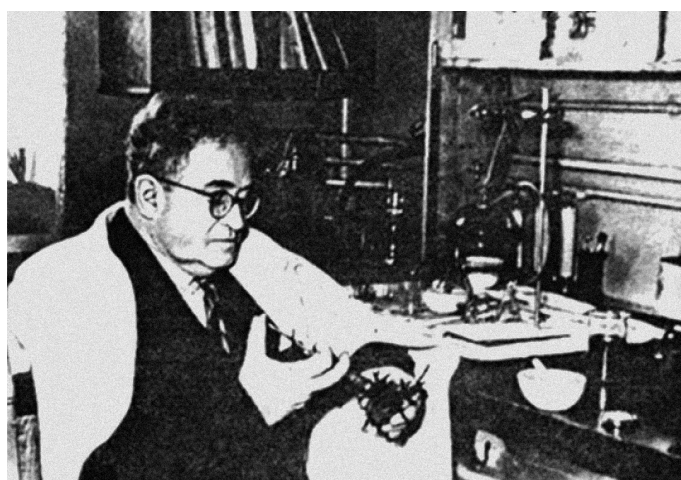
Используя энергию Солнца, растения обеспечивают животных и человека пищей и кислородом, противостоя тем самым смерти и разрушению органического вещества. Хлорофилл играет центральную роль в фотосинтетическом накоплении и преобразовании солнечной энергии в энер-



Структурные формулы молекул хлорофилла и его предшественника в биосинтезе – протопорфирина IX
 Structural formulae of a molecule of chlorophyll and its precursor in the biosynthesis – protoporphyrin IX

гию химических связей синтезируемых растениями органических веществ. В фотосинтезе хлорофилл выполняет две функции – собирает энергию солнечного света в виде фотонов, входя в состав хлорофилл-белковых светособирающих комплексов антенны (ССК), и передает ее хлорофилл-белковым комплексам реакционных центров (РЦ), где эта энергия используется для отрыва электронов от молекул хлорофилла и их передачи в электрон-транспортную цепь для синтеза соединений, участвующих в последующем усвоении атмосферного CO₂. Расшифровкой сложнейших биофизических, биохимических и молекулярных механизмов преобразования энергии в ходе фотосинтеза ученые всего мира занимаются вот уже почти 250 лет. Вопросу изучения хлорофилла, согласно числу публикаций о химических соединениях, отводится едва ли не первое место, и список работ по этой тематике непрерывно пополняется.

История становления науки о хлорофилле в Беларуси тесно связана с именами двух выдающихся ученых – академиком Белорусской академии наук, заслуженным деятелем науки БССР, доктором биологических наук, профессором Тихоном Николаевичем Годневым и его учеником – членом-корреспондентом Российской академии наук, доктором биологических наук, профессором Александром Аркадьевичем Шлыком. Благодаря им в республике сложилась и получила успешное развитие признанная во всем мире научная школа по исследованию процессов хлорофиллообразования и организации аппарата фотосинтеза.



Тихон Николаевич Годнев
 Tikhon Nikolayevich Godnev



Александр Аркадьевич Шлык
Shlyk Alexander Arkadyevich

Т. Н. Годнев (1893–1982) – крупнейший ученый в области теории образования и состояния хлорофилла в растении. Им были выдвинуты две блестящие гипотезы (задолго до их подтверждения экспериментальными данными) о первичном образовании хлорофилла через монопирролы и последующее объединение последних в систему порфина через лейкосоединения типа порфириногенов. Он развил представление о едином процессе синтеза хлорофилла и гема из углеводов и относительно постоянном количестве хлорофилла в единице объема хлоропластов. Под его научным руководством было исследовано влияние световых и температурных условий на состав фотосинтетических пигментов. Т. Н. Годнев подготовил много специалистов высокой квалификации, связавших свою научную жизнь с изучением хлорофилла и фотосинтеза. Им опубликовано более 300 научных работ, среди которых широко известная монография «Хлорофилл. Его строение и образование в растении» [1], за которую Т. Н. Годневу в 1967 г. была присуждена премия им. К. А. Тимирязева АН СССР. Т. Н. Годнев подготовил более 10 кандидатов и 5 докторов наук.

А. А. Шлык (1928–1984), основатель Института фотобиологии АН Беларуси (ныне Институт биофизики и кле-

точной инженерии НАН Беларуси), блестящий экспериментатор и энциклопедист в области растительной биохимии, осуществил глубокие исследования биосинтеза хлорофилла и регуляции этого процесса, признанные оригинальными не только в белорусской, но и в мировой науке.

Под его руководством впервые в Беларуси уже в 1951 г. для изучения биосинтеза хлорофилла был использован метод меченых атомов, что позволило доказать постоянное обновление хлорофилла на всех стадиях развития фотосинтетического аппарата у высших растений, водорослей и фотосинтезирующих бактерий, установить физиологическое значение этого процесса. Им были раскрыты механизмы биосинтеза хлорофилла и его регуляции, выявлена метаболическая гетерогенность хлорофилловых пигментов, а также фотосинтетических мембран, что дало представление о существовании особых участков мембран (названных «центрами биосинтеза хлорофилла» (ЦБХ)), функционирование которых обеспечивается высокоорганизованными полиферментными комплексами. В работах А. А. Шлыка и его учеников установлена гетерогенность ЦБХ, поставляющих хлорофиллы разным пигмент-белковым комплексам фотосинтетического аппарата – ССК и РЦ. Это открыло перспективы управления процессом формирования и функционирования фотосинтетического аппарата в конкретных условиях произрастания растений и в процессе адаптации при изменении условий окружающей среды. Выявлен новый класс субмембранных частиц хлоропластов, сохраняющих нативную молекулярную организацию и осуществляющих первичные фотофизические и фотохимические реакции фотосинтеза. А. А. Шлык – автор более 300 научных работ, в том числе 2 монографий: «Метод меченых атомов в изучении биосинтеза хлорофилла», «Метаболизм хлорофилла в зеленом растении» [2, 3]. Он подготовил 34 кандидата и 8 докторов наук.

Продолжение и развитие исследований фотосинтетической школы нашло отражение в работах многочисленных учеников Т. Н. Годнева и А. А. Шлыка. В 1981 г. в Институте фотобиологии АН БССР по инициативе А. А. Шлыка была создана лаборатория физиологии фотосинтетического аппарата, которую возглавила член-корреспондент НАН Беларуси, доктор биологических наук, профессор Мария Тихоновна Чайка (1929–1997).

Главным научным направлением работы новой лаборатории явилось изучение физиологических основ формирования фотосинтетического аппарата и его взаимосвязи с высокой продуктивностью и устойчивостью растений. Успешному развитию данного научного направления способствовали проводимые в лаборатории фундаментальные исследования биогенеза мембранной

системы фотосинтетического аппарата при переходе растений от гетеротрофного к автотрофному существованию. Сотрудниками лаборатории во главе с М. Т. Чайка установлено, что ранние этапы биогенеза фотосинтетических мембран в зеленеющих этиолированных проростках ячменя осуществляются главным образом на базе белков этиопластов. Получены доказательства возможности синтеза апобелков РЦ фотосистемы 1 (РЦ ФС 1) и светособирающего комплекса фотосистемы 2 (ССК-2) в отсутствие хлорофилла. Обнаружена несинхронность в накоплении хлорофилловых пигментов и апобелков РЦ ФС 1 и ССК-2 в ответ на активирование фитохромной системы в зеленеющих проростках, указывающая на разные механизмы фоторегуляции пигментной и белковой составляющих этих комплексов. Впервые установлено, что координация сборки ССК-2 регулируется на посттрансляционном уровне непосредственно в месте его локализации в мембране, а также доказано участие в синтезе хлорофилла в зеленых листьях протохлорофиллидоксиоредуктазы (ПОР), идентичной ферменту, присутствующему в этиопластах. ПОР была обнаружена



Мария Тихоновна Чайка
Maria Tikhonovna Chaika

в различных внутривнутрихлоропластных компартментах освещенных зеленых листьев, включая фотосинтетические мембраны и пластидную оболочку, и не являлась интегральным компонентом пигмент-белковых комплексов. Установлено также, что стадия включения ПОР в систему биосинтеза хлорофилла является определяющей в регуляции процесса его синтеза при переходе от темноты к свету. Под руководством М. Т. Чайка в лаборатории получены новые данные об органоспецифических особенностях регуляции пластидогенеза и биогенеза пигментного аппарата и установлена иерархия основных регуляторных процессов. Полученные результаты нашли отражение в монографии М. Т. Чайка, Г. Е. Савченко «Биосинтез хлорофилла в процессе развития пластид» [4] и в коллективной монографии Н. Г. Аверина, А. Б. Рудой, Г. Е. Савченко, Л. И. Фрадкин, М. Т. Чайка и др. «Биогенез пигментного аппарата фотосинтеза» [5]. М. Т. Чайка подготовила 8 кандидатов наук.

Следует отметить большой вклад в развитие фотосинтетической школы лауреата Государственной премии Республики Беларусь академика НАН Беларуси, доктора биологических наук, профессора Игоря Дмитриевича Волотовского, который возглавлял Институт с 1984 по 2010 г. Под руководством академика И. Д. Волотовского наряду с изучением фотосинтеза значительно расширены исследования и других фотобиологических процессов в растениях. В институте получило развитие новое научное направление, связанное с раскрытием механизмов действия в растительной клетке фоторегуляторных рецепторных пигментов и в первую очередь фитохрома, который участвует в сигнальном контроле биосинтеза пигментов и биогенеза фотосинтетического аппарата [6].

Современные научные достижения белорусских биофизиков-фотосинтетиков. В конце XX в. в Институте фотобиологии НАН Беларуси получили развитие новые научные направления, связанные с выяснением молекулярной организации пигмент-белковых ансамблей, регуляторных аспектов биосинтеза хлорофилла, формирования аппарата фотосинтеза и его функциональной активности [7, 8]. Основные достижения белорусских фотобиологов и биофизиков в области фотосинтеза обобщены в коллективной монографии «Фотобиология и мембранная биофизика», подготовленной в связи с 25-летием Института фотобиологии НАН Беларуси и 70-летием его первого директора – члена-корреспондента АН СССР А. А. Шлыка и изданной в 1999 г. под редакцией академика И. Д. Волотовского [9]. С момента выпуска данной монографии прошло 18 лет. Сейчас пришло время задуматься о подготовке новой коллективной монографии, отражающей развитие института за последующие годы его существования.

Большое внимание последние 25 лет уделялось изучению взаимосвязи структурных перестроек аппарата фотосинтеза на молекулярном и мембранном уровнях организации и изменению его функциональной активности при воздействии повреждающих (экстремальных) факторов разной природы, что стало особенно актуально в связи с глобальным изменением климата и загрязнением окружающей среды. Результаты изучения основных компонентов системы биосинтеза хлорофилла, их пространственной локализации и регуляторных аспектов биогенеза фотосинтетических мембран хлоропластов послужили основой для исследований фотосинтетической функции на уровне клетки, целого растения и посева. В лаборатории прикладной биофизики и биохимии под руководством члена-корреспондента Л. Ф. Кабашниковой были установлены закономерности процессов формирования и функционирования фотосинтетического аппарата (ФСА) хлебных злаков на разных уровнях системной организации и этапах онтогенетического развития растений при действии стрессовых факторов и роль ФСА в реализации потенциала продуктивности злаковых растений в изменяющихся условиях внешней среды. Важным научным достижением явилась разработка концепции повышения продуктивности и устойчивости растений хлебных злаков на основе оптимизации структурно-функционального состояния ФСА. Кроме того, с целью разработки биофизических методов диагностики структурно-функционального состояния культурных растений в изменяющихся условиях окружающей среды, а также адаптивных технологий для сельского хозяйства в лаборатории активно развивается новое научное направление – биофизика стресса растений. Полученные результаты нашли отражение в двух монографиях Л. Ф. Кабашниковой – «Фотосинтетический аппарат и потенциал продуктивности хлебных злаков» [10] и «Фотосинтетический аппарат и стресс у растений» [11].

Чрезвычайно плодотворным оказалось направление, связанное с изучением метаболизма промежуточных продуктов биосинтеза хлорофилла – порфиринов. В лаборатории биофизики и биохимии фотосинтетического аппарата под руководством доктора биологических наук, профессора Н. Г. Авериной было установлено, что молекулы порфиринов, в частности протопорфирина IX (см. рисунок) и его магниевого хелата, находятся в мономерном состоянии и энергетически изолированы от каротиноидов, что делает их потенциальными фотосенсибилизаторами окислительных деструктивных процессов в растениях. Исследованы фотофизические и фотохимические процессы, лежащие в основе фотодинамических повреждений растительных клеток с нарушенным метаболизмом порфиринов, разработаны композиции фотодинамических гербицидов, в основе действия которых лежит индукция сверхнакопления порфиринов, изучена природа их селективности. По итогам этой серии исследований получено 5 авторских свидетельств.

Установлены выработанные растениями в процессе эволюции механизмы, защищающие их от избыточного накопления порфиринов на генетическом уровне. К этим механизмам можно отнести пластидно-ядерную сигнализацию, вызывающую ингибирование экспрессии ядерных генов, кодирующих ключевые ферменты системы биосинтеза хлорофилла, а также эффективный перенос энергии возбуждения от порфиринов к агрегированной форме предшественника хлорофилла – фотодинамически неактивным молекулам протохлорофиллида, благодаря чему снижается уровень порфиринов в триплетном состоянии, из которого и происходит генерация активных форм кислорода. Выявлена перспективная мишень в системе синтеза хлорофилла для действия фотодинамических гербицидов – уропорфириноген III-декарбоксилаза. Наряду с этим экспериментально обоснована возможность повышения устойчивости растений к фотодинамическим процессам, а также установлены механизмы регуляции функционирования последних. Эти достижения отражены в монографиях члена-корреспондента Н. В. Шалыго «Биосинтез хлорофилла и фотодинамические процессы в растениях» [12] и Н. Г. Авериной, Е. Б. Яронской «Биосинтез тетрапирролов в растениях» [13].

Доктором биологических наук, профессором Н. Г. Авериной совместно с доктором биологических наук Е. Б. Яронской детально изучено функционирование в растительной клетке систем биосинтеза хлорофилла и гема. Постулировано, что в хлоропластах высших растений эти две системы функционируют независимо и пространственно разобщены, раскрыты механизмы контроля их активности. Установлен новый принцип управления активностью ферментов, который, в отличие от хорошо известного *feed back* механизма, представляет собой *feed forward* механизм,

в основе которого лежит «подгонка» активности ферментов промежуточных этапов биосинтеза хлорофилла через посттрансляционную модификацию белков к активности начального звена – синтеза молекул 5-аминолевулиновой кислоты (АЛК). Получены новые данные о характере взаимодействия пластидных сигналов между пластидой и ядром. Обнаружено, что контроль функционирования ключевых ферментов синтеза хлорофилла, участвующих в образовании АЛК и магний-протопорфирина IX, осуществляется в результате взаимодействия сигнальных цепей, инициируемых светом, цитокининами и пластидным сигналом. Сформулирована концепция функциональной гетерогенности АЛК в хлоропласте, которая является не только универсальным предшественником всех тетрапирролов в растении, но и обладает свойствами фотогербицида, регулятора роста растений и адаптогена. Показано, что в основе рострегулирующей активности АЛК лежит связь ее метаболизма с метаболизмом фитогормонов цитокининов, что позволяет управлять ростом, развитием и продуктивностью растений с помощью экзогенной АЛК посредством направленного изменения уровня эндогенных цитокининов. В основе адаптогенного действия АЛК лежит стимуляция белкового метаболизма через активацию ассимиляции неорганического азота за счет повышения экспрессии гена нитратредуктазы, количества фермента, его активности, а также вследствие переключения метаболизма глутаминовой кислоты с пути синтеза эндогенной АЛК на путь синтеза стресс-протектора пролина, стимуляции биосинтеза последнего и возрастания стрессоустойчивости растений. Эти достижения отражены в монографии Н. Г. Авериной и Е. Б. Яронской «Биосинтез тетрапирролов в растениях» [13].

В настоящее время в рамках фотосинтетической научной школы получили развитие новые направления. Одно из них – это прикладная альгология, развитию которой положил начало кандидат биологических наук С. С. Мельников, а с 2002 г. исследования в этом направлении продолжил заведующий лабораторией биофизики и биохимии растительной клетки член-корреспондент Н. В. Шалыго. Ранее микроскопические водоросли использовались как модельные объекты для решения фундаментальных проблем фотосинтеза. Однако проведенный цикл фундаментальных и прикладных работ, в ходе которых были оптимизированы продуктивность водоросли и каротиногенез (накопление β -каротина), позволил разработать малозатратную технологию получения суспензии хлореллы – кормовой добавки для сельскохозяйственных животных, птицы и рыб. В октябре 2015 г. постановлением Президиума НАН Беларуси при лаборатории биофизики и биохимии растительной клетки создан Республиканский центр альгологии (РЦА). Центр имеет собственное производство кормовой добавки (суспензии хлореллы) с расчетной мощностью 250 т/год и коллекцию хозяйственно полезных водорослей Института биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси, насчитывающую более 50 альгообразцов. Основу кадрового состава РЦА составили представители научной школы по фотосинтезу. Руководство РЦА возложено на члена-корреспондента Н. В. Шалыго. В РЦА активно ведутся работы по оптимизации накопления хлорофилла *a* клетками сине-зеленой водоросли спирулины с целью использования ее биомассы в качестве источника феофитина *a*, из которого получают хлорин e_6 – действующее вещество отечественного препарата Фотолон, используемого для фотодинамической терапии онкологических заболеваний.

В лаборатории биофизики и биохимии растительной клетки под научным руководством Н. Г. Авериной выявлен комплекс защитных механизмов, запускаемых в растениях озимого рапса, выращиваемых в присутствии индуктора фотодинамических процессов (высоких концентраций экзогенной АЛК), включающих подавление поступления экзогенной АЛК в систему синтеза тетрапирролов хлорофильной природы, индукцию накопления антиоксидантов – антоцианов, что обеспечивает практически двукратное возрастание активности дигидрофлавонолредуктазы, повышение содержания антистрессора пролина, а также возрастание активности супероксидредуктазы, антиоксидантной и антирадикальной активности и в целом приводит к существенному снижению уровня перекисного окисления липидов внутриклеточных мембран [14]. На фоне подавления фотосинтетической активности и нарушения структурной организации ФСА выявлено развитие компенсаторных реакций, выражающееся в возмещении нарушений фотосинтетической функции за счет увеличения дыхательной активности, обеспечиваемой стимуляцией биосинтеза нековалентно связанного с белками гема, и возрастанием активности гем-содержащего фермента цитохром *c*-оксидазы и альтернативной оксидазы.

В этой же лаборатории под научным руководством члена-корреспондента Н. В. Шалыго установлено, что ФСА растений огурца адаптируется к свету красных (630–650 нм) и синих (450–465 нм) светодиодов, используемых как по отдельности, так и совместно, что проявляется в активации нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, уменьшении размера внешних антенн ФС 2 и увеличении числа ее реакционных центров. Такая адаптация протекает более интенсивно и оказывается эффективнее при использовании синего света, а также в случае совместного применения красных и синих светодиодов. Показано, что при выращивании растений огурца под светильниками, в которых используются одновременно красные, синие, желтые (590–595 нм) и голубые (465–485 нм) светодиоды, активность ФСА достигает значений, регистрируемых при свете белых люминесцентных ламп [15]. Полученные результаты являются научной основой для создания энергосберегающих светодиодных источников света, оптимизированных для выращивания сельскохозяйственных культур в закрытом грунте.

В лаборатории прикладной биофизики и биохимии под научным руководством члена-корреспондента Л. Ф. Кабашниковой изучено влияние β -1,3-глюкана на структурно-функциональное состояние фотосинтетических мембран томата при фузариозном увядании. Установлено, что инфицирование растений томата *Fusarium oxisporum* вызывает существенные изменения структурно-функционального состояния фотосинтетических мембран, что выражается в снижении содержания Хл *a*, соотношения Хл *a*/Хл *b*, нарушении процессов поглощения и утилизации световой энергии в ФС 2 фотосинтеза. Предобработка растений β -1,3-глюканом нормализует протекание фотохимических процессов в хлоропластах инфицированных листьев, что свидетельствует о защитной активности препарата [16].

Достижения белорусской школы биофизиков-фотосинтетиков высоко оценены научной общественностью. В 2013 г. за цикл работ «Система биосинтеза хлорофилла и фотосинтетический аппарат как факторы повышения устойчивости и продуктивности сельскохозяйственных культур» коллективу авторов в составе Н. Г. Авериной, Л. Ф. Кабашниковой, Н. В. Шалыго присуждена премия НАН Беларуси.

В перспективе основное внимание белорусских биофизиков-фотосинтетиков планируется сосредоточить на следующих актуальных научных направлениях:

изучение биофизики стресса растений с целью разработки адаптивных и диагностических технологий для сельского хозяйства;

развитие информационных и космических технологий с целью использования фотосинтетических показателей для оценки состояния агроэкосистем и природных растительных сообществ, прогнозирования урожая и контроля эффективности агротехнических мероприятий;

моделирование биосистем и создание интеллектуальных программ для диагностики физиологического состояния растений;

разработка новых альтернативных сырьевых растительных источников антоцианов для нужд пищевой и фармакологической отраслей промышленности.

получение методами метаболической инженерии обогащенных биологически активными соединениями штаммов микроводорослей, значимых для сельскохозяйственного производства, практической медицины и фармакологии, и использование биомассы водорослей и продуктов ее переработки в разных отраслях экономики.

Список использованных источников

1. Годнев, Т. Н. Хлорофилл. Его строение и образование в растении / Т. Н. Годнев. – Минск : Изд-во Акад. наук БССР, 1963. – 318 с.
2. Шлык, А. А. Метод меченых атомов в изучении биосинтеза хлорофилла / А. А. Шлык. – Минск : Изд-во Акад. наук БССР, 1956. – 299 с.
3. Шлык, А. А. Метаболизм хлорофилла в зеленом растении / А. А. Шлык. – Минск : Наука и техника, 1965. – 396 с.
4. Чайка, М. Т. Биосинтез хлорофилла в процессе развития пластид / М. Т. Чайка, Г. Е. Савченко. – Минск : Наука и техника, 1981. – 168 с.
5. Биогенез пигментного аппарата фотосинтеза / Н. Г. Аверина [и др.] ; науч. ред. Ф. Ф. Литвин. – Минск : Наука и техника, 1988. – 319 с.

6. Волотовский, И. Д. Фитохром – регуляторный фоторецептор растений / И. Д. Волотовский. – Минск : Наука и техника, 1992. – 168 с.
7. Чайка, М. Т. Биосинтез хлорофилла и биогенез фотосинтетического аппарата : доложено на 54-м ежегодном Тимирязевском чтении 3 июня 1993 г. / М. Т. Чайка ; Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева Рос. акад. наук. – Минск : Ротапринт, 1996. – 79 с.
8. Averina, N. G. Mechanisms of regulation and interplastid localization of chlorophyll biosynthesis / N. G. Averina // *Membrane and Cell Biology*. – 1998. – Vol. 12, N 5. – P. 627–643.
9. Фотобиология и мембранная биофизика / Н. Г. Аверина [и др.] ; под ред. И. Д. Волотовского – Минск : Технопринт, 1999. – 349 с.
10. Кабашникова, Л. Ф. Фотосинтетический аппарат и потенциал продуктивности хлебных злаков / Л. Ф. Кабашникова. – Минск : Беларус. навука, 2011. – 327 с.
11. Кабашникова, Л. Ф. Фотосинтетический аппарат и стресс у растений / Л. Ф. Кабашникова. – Минск : Беларус. навука, 2014. – 267 с.
12. Шалыго, Н. В. Биосинтез хлорофилла и фотодинамические процессы в растениях / Н. В. Шалыго. – Минск : Право и экономика, 2004. – 154 с.
13. Аверина, Н. Г. Биосинтез тетрапирролов в растениях / Н. Г. Аверина, Е. Б. Яронская. – Минск : Беларус. навука, 2012. – 413 с.
14. Индукция накопления антоцианов и состояние защитной системы в растениях озимого рапса, обработанных 5-аминолевулиновой кислотой / Н. Г. Аверина [и др.] // *Физиология растений*. – 2017. – Т. 64, № 3. – С. 173–182.
15. Вязов, Е. В. Активность фотосинтетического аппарата и защитная система растений огурца (*Cucumis sativus* L.) при узкополосном освещении различного спектрального состава / Е. В. Вязов, Н. В. Шалыго // *Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук*. – 2016. – № 4. – С. 19–26.
16. Кабашникова, Л. Ф. Действие β -1,3-глюкана на структурно-функциональное состояние фотосинтетических мембран томата при фузариозном увядании / Л. Ф. Кабашникова, Л. М. Абрамчик // *Докл. Нац. акад. наук Беларусі*. – 2017. – Т. 61, № 6. – С. 66–72.

References

1. Godnev T. N. *Chlorophyll. Its structure and synthesis in plants*. Minsk, Publishing of the Academy of Sciences of the Belorussian SSR, 1963. 318 p. (in Russian).
2. Shlyk A. A. *The method of labeled atoms in the study of the biosynthesis of chlorophyll*. Minsk, Publishing of the Academy of Sciences of the Belorussian SSR, 1956. 299 p. (in Russian).
3. Shlyk A. A. *Metabolism of chlorophyll in a green plant*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1965. 396 p. (in Russian).
4. Chaika M. T., Savchenko G. E. *Biosynthesis of chlorophyll in the development of plastids*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1981. 168 p. (in Russian).
5. Litvin F. F. (ed.). *Biogenesis of the pigmentary apparatus of photosynthesis*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1988. 319 p. (in Russian).
6. Volotovskii I. D. *Phytochrome – regulatory photoreceptor of plants*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1992. 168 p. (in Russian).
7. Chaika M. T. *Biosynthesis of chlorophyll and biogenesis of photosynthetic apparatus: reported at the 54th annual Timiryazev reading on June 3, 1993*. Minsk, Rotaprint Publ., 1996. 79 p. (in Russian).
8. Averina N. G. Mechanisms of regulation and interplastid localization of chlorophyll biosynthesis. *Membrane and Cell Biology*, 1998, vol. 12, no. 5, pp. 627–643.
9. Volotovskiy I. D. (ed.). *Photobiology and membrane biophysics*. Minsk, Tekhnoprint Publ., 1999. 349 p. (in Russian).
10. Kabashnikova L. F. *The photosynthetic apparatus and the productivity potential of cereals*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2011. 327 p. (in Russian).
11. Kabashnikova L. F. *Photosynthetic apparatus and stress in plants*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2014. 267 p. (in Russian).
12. Shalygo N. V. *Biosynthesis of chlorophyll and photodynamic processes in plants*. Minsk, Pravo i ekonomika Publ., 2004. 154 p. (in Russian).
13. Averina N. G., Yaronkaya E. B. *Biosynthesis of tetrapyrroles in plants*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2012. 413 p. (in Russian).
14. Averina N. G., Shcherbakov R. A., Emel'yanova A. V., Domanskaya I. N., Usatov A. V. Induction of anthocyanin accumulation and the state of the defense system in plants of winter rapeseed treated with 5-aminolevulinic acid. *Fiziologiya rastenii = Plant Physiology*, 2017, vol. 64, no. 3, pp. 173–182 (in Russian).
15. Vyazov E. V., Shalygo N. V. Photosynthetic apparatus and defense system of cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants under LED lighting of different spectral composition. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2016, no. 4, pp. 19–26 (in Russian).
16. Kabashnikova L. F., Abramchik L. M. Influence of β -1,3-glucan on the structural-functional state of photosynthetic tomato membranes during fusarium wilt. *Doklady Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi = Reports of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2017, vol. 61, no. 6, pp. 66–72 (in Russian).

Информация об авторах

Аверина Наталья Георгиевна – д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: averina@ibp.org.by.

Кабашникова Людмила Федоровна – член-корреспондент, д-р биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kabashnikova@ibp.org.by.

Шалыго Николай Владимирович – член-корреспондент, д-р биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: shalygo@ibp.org.by.

Волотовский Игорь Дмитриевич – академик, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: volotovski@yahoo.com.

Information about the authors

Natalia G. Averina – D. Sc. (Biol.), Professor, Chief researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: averina@ibp.org.by.

Liudmila F. Kabashnikova – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Associated Professor, Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kabashnikova@ibp.org.by.

Nikolai V. Shalygo – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Associated Professor, Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: shalygo@ibp.org.by.

Igor D. Volotovskii – Academician, D. Sc. (Biol.), Professor, Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: volotovski@yahoo.com.