

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 633.161:58.036.1:577.355

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-2-153-162>

Поступила в редакцию 10.10.2019

Received 10.10.2019

Н. Л. Пшибытко¹, Т. С. Бачище², Л. Ф. Кабашникова²

¹Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

²Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ВЛИЯНИЕ ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ПЕРЕНОС ЭЛЕКТРОНОВ В ХЛОРОПЛАСТАХ ЯЧМЕНЯ

Аннотация. С использованием метода РАМ-флуориметрии оценена эффективность функционирования переносчиков электронов в тилакоидных мембранах необработанных и подвергшихся тепловому воздействию 7-дневных проростков ячменя. Исследованы переходные состояния темнота–свет в хлоропластах после теплового воздействия. Выявлены термоиндуцированные изменения протекания линейного и циклического транспорта электронов в хлоропластах. Показана активация НАД(Ф)Н-зависимого электронного потока после воздействия повышенной температуры. Высказано предположение о регуляторной роли ΔрН тилакоидных мембран в распределении потоков электронов и адаптации фотосинтетического аппарата к стрессовым воздействиям.

Ключевые слова: фотосинтетический аппарат, фотосистема 2, электронные потоки в хлоропластах, альтернативный транспорт электронов, НАД(Ф)Н-оксидаза, тепловой шок, РАМ-флуориметрия

Для цитирования: Пшибытко, Н. Л. Влияние повышенной температуры на перенос электронов в хлоропластах ячменя / Н. Л. Пшибытко, Т. С. Бачище, Л. Ф. Кабашникова // Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2019. – Т. 65, № 2. – С. 153–162. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-2-153-162>

Natallia L. Pshybytko¹, Tatsiana S. Bachyshcha², Liudmila F. Kabashnikova²

¹Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

²Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

INFLUENCE OF ELEVATED TEMPERATURE ON ELECTRON FLOWS IN CHLOROPLASTS OF BARLEY

Abstract. The efficiency of electron carriers in thylakoid membranes untreated and exposed to heat 7-day-old barley seedlings was evaluated with PAM fluorescence. Darkness–light transitional states in chloroplasts after heat exposure are studied. Thermoinduced changes in linear and cyclic electron transport chain of chloroplasts are revealed. The activation of NADPH-dependent electron flux after exposure to elevated temperatures is shown. We assumed that ΔpH of thylakoid membranes employed the regulatory role in the distribution of electron flows and the adaptation of the photosynthetic apparatus to stressful effects.

Keywords: photosynthetic apparatus, photosystem II, electron flows in chloroplasts, alternative electron transport, NADPH-oxidase, heat shock, PAM-fluorescence

For citation: Pshybytko N. L., Bachyshcha T. S., Kabashnikova L. F. Influence of elevated temperature on electron flows in chloroplasts of barley. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2020, vol. 65, no. 2, pp. 153–162 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2020-65-2-153-162>

Введение. Неотъемлемым свойством живого организма является его способность реагировать на любые изменения внешних условий. Способность адаптироваться к воздействию тех или иных факторов определяет выживаемость и продуктивность растений. К адаптационным механизмам относятся изменение экспрессии генов, содержания микро- и макромолекул в клетках, нарушение клеточного метаболизма и др. [1, 2]. Известно, что воздействие повышенных температур приводит к значительному изменению водного баланса растений, оказывает влияние на протекание биохимических и физиологических процессов, структуру мембран, ультраструктуру субклеточных органелл, нарушает процессы фотосинтеза [3]. Наибольшей чувствительностью

к повреждающим воздействиям отличается световая стадия фотосинтеза [4]. Природа этой стрессочувствительности определяется как сложным строением пигмент-белковых комплексов тилакоидных мембран, так и тонкими механизмами регуляции электронных потоков в хлоропластах, редокс-регуляцией и метаболической регуляцией.

В фотосинтетическом аппарате существует сложная система регуляции фотосинтетических реакций, препятствующая развитию свободнорадикальных процессов и повреждению тилакоидных мембран. Особенно отчетливо данные механизмы проявляются при переходе фотосинтетического аппарата из состояния полной адаптации к темноте к состоянию адаптации к свету [5]. При освещении адаптированных к темноте хлоропластов, в которых реакционные центры фотосистем (ФС) «открыты», энергия электронного возбуждения поглотивших кванты света молекул пигментов-светосборщиков передается в реакционный центр ФС2, где происходит разделение зарядов, а поглотивший два электрона пластохинон присоединяет два протона, отделяется от пигмент-белкового комплекса ФС2 и может диффундировать в липидном бислое к цитохром- b_6/f комплексу. В то же время в ФС1 происходит фотоиндуцированное разделение зарядов в реакционном центре, окисление пластоцианина, восстановление ферредоксина. Пластоцианин переносит окислительный эквивалент к цитохром- b_6/f комплексу, после чего посредством окисленных Fe-S-центра Риске и цитохрома f гидрохинон превращается в семихинон, а цитохром b участвует в превращении семихинона в хинон. Поскольку реакции разделения зарядов и окисления первичных и вторичных акцепторов происходят за пико-наносекунды, а перенос электронов подвижными переносчиками осуществляется на несколько порядков медленнее, то последний процесс может рассматриваться как процесс, который лимитирует и регулирует работу электрон-транспортной цепи хлоропластов (ΔpH-зависимая регуляция).

Координация работы обеих фотосистем осуществляется через фосфорилирование светособирающего комплекса ФС2 (ССК2) [6]. В темноте (состояние 1) мобильный тример ССК2 ассоциирован с ФС2. При освещении происходит перевосстановление пула пластохинонов и цитохромов b_6/f -комплекса, что активирует протеинкиназу, фосфорилирующую мобильный тример. В результате фосфорилирования поверхность ССК2 приобретает отрицательный заряд, что приводит к его диссоциации от ФС2. Фосфорилированный мобильный тример может присоединяться к ФС1. Состояние, при котором мобильный тример ассоциирован с ФС1, называется состоянием 2. При окислении пластохинонов происходит обратная реакция дефосфорилирования ССК2 протеинфосфотазой, возвращение его в район стекованных мембран гран и увеличение притока энергии к ФС2, что сопровождается переключением системы из состояния 2 в состояние 1 [6, 7]. В результате перехода из состояния 1 в состояние 2 энергия излучения перенаправляется от ФС2 к ФС1, которая более эффективно осуществляет циклический поток электронов.

Светозависимая регуляция активности АТФ-синтазы происходит по принципу редокс-регуляции. Восстановленные молекулы ферредоксина служат донорами электронов для тиоредоксина, который в свою очередь восстанавливает дисульфидные мостики субъединицы g , в результате чего фермент переходит в активное состояние. В темноте АТФсинтаза дезактивируется [8, 9].

Взаиморегуляция темновой и световой стадий фотосинтеза осуществляется через продукты фотохимической стадии фотосинтеза – АТФ + НАДФН, необходимые для ассимиляции углерода, и посредством редокс-регуляции ферментов. Активность ключевого фермента цикла Кальвина–Бенсона – рибулозодифосфат-карбоксилазы (РБФК) – контролируется состоянием ее тиоловых групп [8, 10]. В темноте, когда тиоловые группы окислены ($-S-S-$ мостики), РБФК находится в неактивном состоянии. При освещении хлоропластов РБФК переходит в активное состояние, при котором тиоловые группы восстанавливаются ($-SH$) с участием тиоредоксина. В хлоропластах тиоредоксин в свою очередь восстанавливается посредством ферредоксин-тиоредоксинредуктазы, принимая два электрона от двух восстановленных молекул ферредоксина. Активации РБФК способствуют также другие факторы: изменение рН и содержания ионов Mg^{2+} в строме хлоропластов, что наблюдается при освещении листа.

Цель данной работы – исследование механизмов регуляции потоков электронов в хлоропластах при умеренном тепловом воздействии, не приводящем к некрозу тканей и гибели растения.

Объекты и методы исследования. В качестве объектов исследования использовали 7-дневные проростки ячменя сорта Гонар. Зеленые проростки выращивали, используя специальные сетки, в лабораторных условиях на слое фильтровальной бумаги, увлажненной водопроводной водой. Для исследований использовали первый лист проростков. Тепловую обработку растений проводили в воздушном термостате ТС-80М-2 в течение 3 ч при 40 °С и постоянном освещении (120 мкмоль квантов·м⁻²·с⁻¹).

Флуоресценцию хлорофилла *a* регистрировали на флуориметре Dual-PAM-100 (Walz, Германия). Перед измерением листья адаптировали к темноте в течение 15 мин. Модулированный с низкой частотой (32 Гц) слабый свет (650 нм, 0,04 мкмоль квантов м⁻²·с⁻¹) возбуждал фоновую флуоресценцию (F_0), а световой импульс ($\lambda = 665$ нм) высокой интенсивности (3500 мкмоль квантов·м⁻²·с⁻¹) увеличивал квантовый выход флуоресценции до уровня F_m .

На основании кинетики флуоресценции хлорофилла *a*, измеренной при комнатной температуре с применением периодических коротких насыщающих импульсов на фоне актиничного света интенсивностью 120 мкмоль квантов·м⁻²·с⁻¹, были рассчитаны следующие показатели [11, 12]: потенциальный квантовый выход фотохимических реакций: ФС2 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$; эффективный квантовый выход фотохимических реакций ФС2: $\Phi_{\text{ФС2}} = (F'_m - F'_p)/F'_m$; скорость транспорта электронов: $\text{ETR2} = \text{PAR} \cdot \Phi_{\text{ФС2}} / (F_v/F_m)$; фотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла *a*: $qP = (F'_m - F'_p)/(F'_m - F'_0)$; нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла *a*: $qN = (F'_m - F'_0)/F'_m$, где F_0 – минимальный квантовый выход флуоресценции адаптированного к темноте образца после включения света низкой интенсивности; F_m – максимальный квантовый выход флуоресценции образца, предварительно инкубированного в темноте, после вспышки насыщающего света; F'_m – максимальный квантовый выход флуоресценции, регистрируемый после применения вспышки насыщающего света на фоне действия актиничного света; F'_0 – квантовый выход флуоресценции, измеряемый на фоне действия света низкой интенсивности после вспышки насыщающего света; PAR – фотосинтетически активная радиация.

Выделение хлоропластов второго класса осуществляли по методу, приведенному в работе [13]. Среда выделения включала холодный 0,05 М Трис-НСІ буфер (рН 8,0) с добавлением 0,4 М сахарозы, 10 мМ NaCl, 2 мМ ЭДТА, 15 мМ БСА или 50 мМ Трис-НСІ буфер (рН 8,0) с добавлением 0,35 М NaCl.

Скорость нециклического и циклического фотофосфорилирования определяли по методу [14], основанному на измерении количества неорганического фосфора в реакционной смеси до и после освещения. При определении скорости циклического фотофосфорилирования использовали реакционную смесь, содержащую 15 мМ Трис-НСІ буфер (рН 7,8), 20 мМ NaCl, 3 мМ MgCl₂, 3 мМ АДФ, 3 мМ K₂HPO₄, 30 мкМ феназинметасульфат и суспензию хлоропластов, эквивалентную 0,1 мг хлорофилла (*a* + *b*). Для определения скорости нециклического фотофосфорилирования, сопряженного с восстановлением феррицианида, использовали реакционную смесь, содержащую 15 мМ Трис-НСІ буфер (рН 7,8), 20 мМ NaCl, 4 мМ MgCl₂, 1 мМ АДФ, 4 мМ KН₂РO₄, 1 мМ K₃Fe(CN)₆ и суспензию хлоропластов, концентрация которой была эквивалентна 0,1 мг хлорофилла (*a* + *b*). Реакционную смесь освещали в течение 5 мин при температуре 18–20 °С светом с интенсивностью 400 мкмоль квантов·м⁻²·с⁻¹. Реакцию останавливали выключением света и добавлением в реакционную смесь трихлоруксусной кислоты до конечной концентрации 2 % и СН₃COONa до конечной концентрации 0,2 М. Содержание неорганического фосфора в пробах определяли методом Лоури [15]. Показателем фосфорилирующей активности хлоропластов служила убыль неорганического фосфора за время инкубации.

Активность НАДФН-оксидазы определяли, согласно приведенному в работе [16] методу, по окислению НАДФН. Реакцию проводили в реакционной смеси, содержащей 50 мМ НЕРЕС-КОН (рН 7,8), 0,1 мМ ЭДТА, 1 мкМ KCN и 100 мкМ НАДФН. Скорость окисления НАДФН определяли на спектрофотометре Shimadzu по уменьшению адсорбции при 340 нм и рассчитывали с использованием коэффициента экстинкции 6,22 мМ⁻¹·см⁻¹. Содержание белка во фракциях измеряли по методу Лоури [17].

Для обработки полученных результатов использовали стандартные пакеты программ Microsoft Excel 2010, STATISTICA 10. Основными статистическими характеристиками служили: среднее арифметическое (\bar{x}), среднее квадратичное отклонение (S), ошибка средней величины ($S_{\bar{x}}$). Различия между средними показателями оценивали при уровне значимости (p) не менее 0,05.

Результаты и их обсуждение. С целью выявления нарушений фотосинтетических реакций при действии повышенной температуры с помощью метода РАМ-флуориметрии изучено структурно-функциональное состояние ФС2 и ее акцепторов. Потенциальный (F_v/F_m) и эффективный ($\Phi_{\text{ФС2}}$) квантовые выходы фотохимических реакций ФС2, так же как и скорость потока электронов через ФС2 (ETR2), существенно не отличались в необработанных и прогретых проростках ячменя (см. таблицу), что свидетельствует об отсутствии повреждений пигмент-белкового комплекса ФС2 и нарушений в протекании первичных фотохимических реакций в реакционном центре ФС2 в результате температурной обработки.

Параметры индукции флуоресценции хлорофилла *a* необработанных и подвергшихся тепловому воздействию (3 ч, 40 °С) проростков ячменя

Chlorophyll *a* fluorescence parameters in untreated and heated (3 h, 40 °С) barley seedlings

Показатель	Вариант	
	Контроль	ТШ (тепловой шок)
F_0	0,793 ± 0,001	0,725 ± 0,001*
F_v/F_m	0,801 ± 0,005	0,820 ± 0,001*
$\Phi_{\text{ФС2}}$	0,681 ± 0,001	0,656 ± 0,001*
ETR2	37,50 ± 0,47	36,10 ± 0,60*
qN	0,266 ± 0,002	0,255 ± 0,001*
qP	0,892 ± 0,004	0,885 ± 0,002*

П р и м е ч а н и е. Представлены данные, полученные на основании 9 независимых измерений на разных проростках ячменя. * – различия между вариантами достоверны при $p \leq 0,05$.

О состоянии электрон-транспортной цепи хлоропластов судили по кинетической кривой переменной флуоресценции хлорофилла *a* (рис. 1). Изменения переменной флуоресценции обусловлены окислительно-восстановительными превращениями Q_A – первичного акцептора электрона ФС2. Восстановление Q_A вызывает возрастание флуоресценции, а его окисление вследствие дальнейшего транспорта электрона по электрон-транспортной цепи – ее уменьшение или

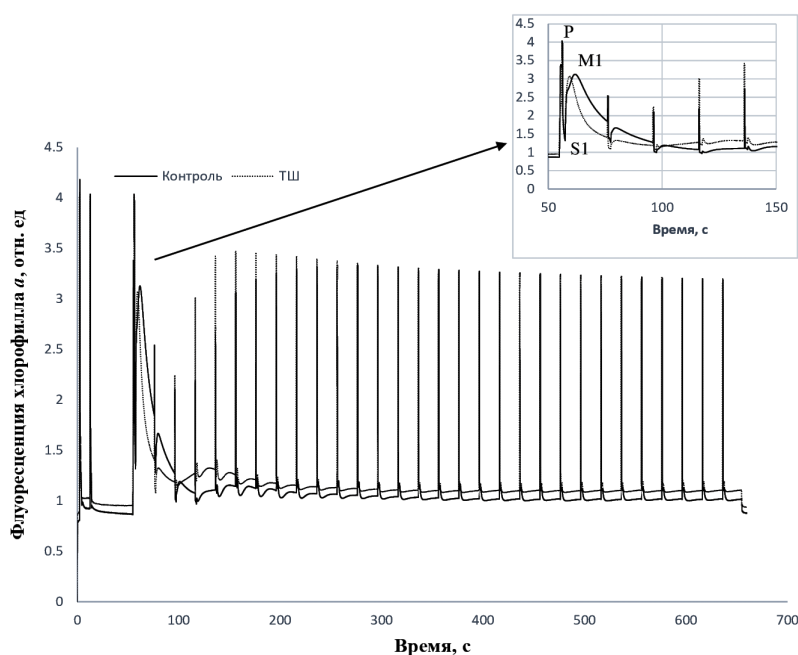


Рис. 1. Типичные кинетики флуоресценции хлорофилла *a* в необработанных и прогретых первых листьях проростков ячменя

Fig. 1. Kinetics of chlorophyll *a* fluorescence of first leaves of untreated and heated barley seedlings

тушение [11]. После включения актиничного света наблюдается быстрое восстановление всех первичных акцепторов ФС2 и рост переменной флуоресценции до максимального уровня Р (около 1 с). Затем при продолжающемся освещении свечение снижается до стационарного уровня Т в течение 10–20 мин. Индукция флуоресценции хлорофилла *a* имеет несколько пиков, которые обусловлены процессами, происходящими в фотосинтетическом аппарате. Продолжительное освещение адаптированных к темноте объектов приводит к постепенной активации ферментов цикла Кальвина. Наиболее быстро активируется на свету терминальный компонент электрон-транспортной цепи – фермент ферредоксин: НАДФ⁺-оксидоредуктаза (ФдОР). Уже через несколько секунд освещения она приобретает способность акцептировать электроны, и уровень переменной флуоресценции снижается от максимума Р до квазистационарного уровня S1. После начального участка светового спада PS1 переменная флуоресценция вновь растет на свету до второго максимума M1, появление которого связывают с возрастанием протонного градиента на тилакоидной мембране. Затем отмечается повторный спад флуоресценции до промежуточного минимума S2 и через 1,5–2 мин после начала освещения наблюдается третий кинетический максимум M2. Поскольку пик M2 специфически реагирует на присутствие CO₂ в газовой фазе, то его появление считается отражением полной активации ферментов темновой стадии фотосинтеза [18]. После пика M2 переменная флуоресценция снижается до низкого стационарного уровня Т. На рис. 1 представлены кинетические кривые флуоресценции хлорофилла *a*, зарегистрированные при освещении листьев постоянным актиничным и периодическими насыщающими вспышками света, которые полностью восстанавливают первичный акцептор ФС2 Q_A. После каждого насыщающего импульса наблюдался спад флуоресценции PS1, и затем рост S1M1. Сравнение кинетики флуоресценции хлорофилла *a* контрольных и прогретых проростков ячменя выявило более быстрые нарастание S1M1 и спад пика S1 в термообработанных листьях. Эти данные могут свидетельствовать о более интенсивном оттоке электронов на акцепторной стороне ФС1 и нарастании протонного градиента на тилакоидной мембране в прогретых проростках по сравнению с контрольными растениями.

Молекулярную природу затухания флуоресценции хлорофилла *a* позволяет выявить анализ компонентов тушения – фотохимического и нефотохимического. Фотохимическое тушение обусловлено окислением Q_A акцепторами электрон-транспортной цепи хлоропластов. Нефотохимическое тушение связано с безызлучательной диссипацией энергии электронного возбуждения, причинами которой являются ацидификация люмена и повышенный градиент концентрации протонов на тилакоидной мембране, разобщение светособирающего комплекса и ФС2, инактивация реакционных центров ФС2 вследствие фотоингибирования, образование зеаксантина и др. [11, 19, 20]. На рис. 2 представлены кинетики фотохимического и нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла *a*. Достоверные различия в ходе кинетики фотохимического тушения контрольных и прогретых листьев наблюдались в первые 60 с после включения актиничного света, нефотохимического – первые 160 с. Предварительное тепловое воздействие приводило к более интенсивному росту коэффициента фотохимического тушения в первые секунды после включения актиничного света. Подобный ход кинетической кривой *qP* может свидетельствовать о том, что тепловое воздействие ускоряет светоиндуцированный переход фотосинтетического аппарата из неактивного состояния в активное и формирование транстилакоидного протонного градиента.

Кинетика светоиндуцированного изменения нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла в прогретых проростках ячменя отличалась более высокой скоростью индуцированного светом роста *qN* с последующим сильно выраженным спадом по сравнению с контрольными растениями. Считается, что быстрый компонент нефотохимического тушения – «энергозависимое» тушение обусловлено внутритилакоидной ацидификацией во время светоиндуцированного перемещения протонов вдоль мембраны [18, 19]. Последующий спад *qN* связан с синтезом АТФ и активизацией ферментов цикла Кальвина. Таким образом, в прогретых проростках ячменя наблюдалось ускорение процесса ацидификации люмена по сравнению с контрольными в первые секунды освещения актиничным светом и быстрая активация темновой стадии фотосинтеза.

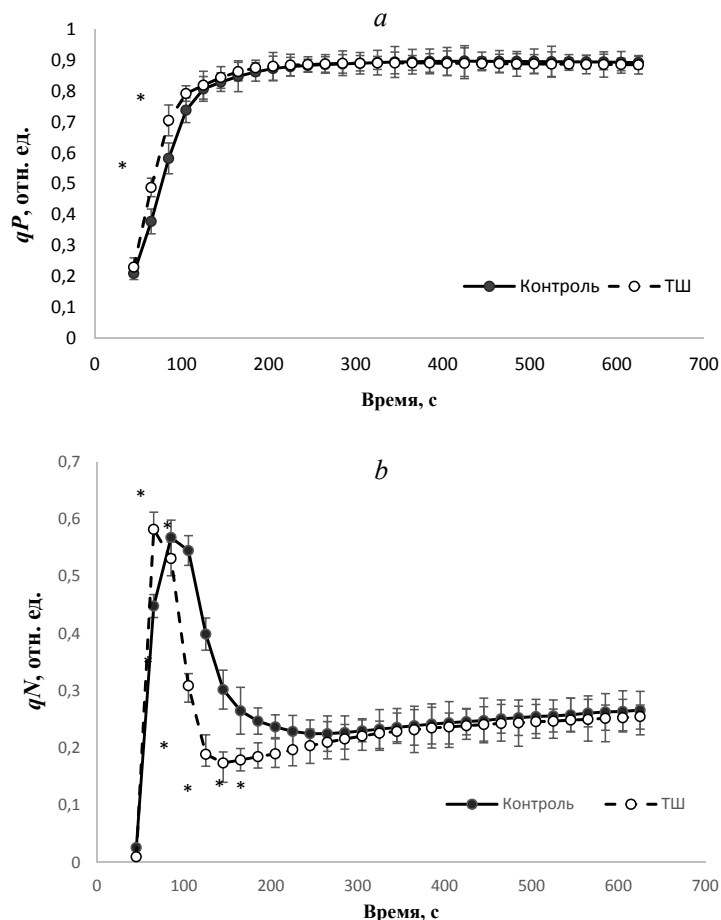


Рис. 2. Кинетики фотохимического (а) и нефотохимического (б) тушения флуоресценции хлорофилла *a* в контрольных и прогретых первых листьях проростков ячменя. * – различия между вариантами на рис. 2–4 достоверны при $p \leq 0,05$

Fig. 2. Kinetics of photochemical (a) and nonphotochemical (b) quenching of chlorophyll *a* fluorescence in control and heated first leaves of barley seedlings. * – differences between the variants in fig. 2–4 are significant at $p \leq 0,05$

Для ответа на вопрос, приводит ли термоиндуцированный рост транстилакоидного протонного градиента к повышению светоиндуцированного синтеза АТФ или активизирует альтернативные протекторные механизмы, была оценена скорость фотофосфорилирования. Тепловая обработка, наряду с существенным повышением скорости циклического фотофосфорилирования, вызвала незначительное снижение скорости нециклического фотофосфорилирования (рис. 3). Полученные нами результаты соответствуют литературным данным [21], согласно которым активация циклического пути транспорта электрона рассматривается как защитный механизм растений при воздействии ряда стрессовых факторов.

Существует несколько циклических потоков электронов через ФС1. Кроме классического циклического транспорта электронов, протекающего от ферредоксина через цитохром b_6/f -комплекс на пластоцианин, имеются и альтернативные потоки передачи электронов от ФС1 на пластохиноновый пул. Ферредоксин- и светозависимый транспорт электронов катализируется Фд:НАДФ-оксидоредуктазой, Фд:хинон-оксидоредуктазой и регулируется мембранными белками тилакоидов PGR5 и PGRL1 [22, 23]. Кроме того, Фд:НАДФ-оксидоредуктаза может поставлять электроны для восстановления пластохинонов в темноте через НАД(Ф)Н-дегидрогеназу [23, 24]. В настоящее время функциональная роль данного электронного потока активно изучается. Очевидно, что данный поток электронов играет важную роль в адаптации фотосинтетической электрон-транспортной цепи к изменяющимся условиям окружающей среды, будь то незначительные колебания освещенности или летальные стрессовые факторы [25, 26]. Изучение активности НАДФН-оксидазы показало, что в прогретых проростках она в 1,3 раза выше, чем в контроле (рис. 4).

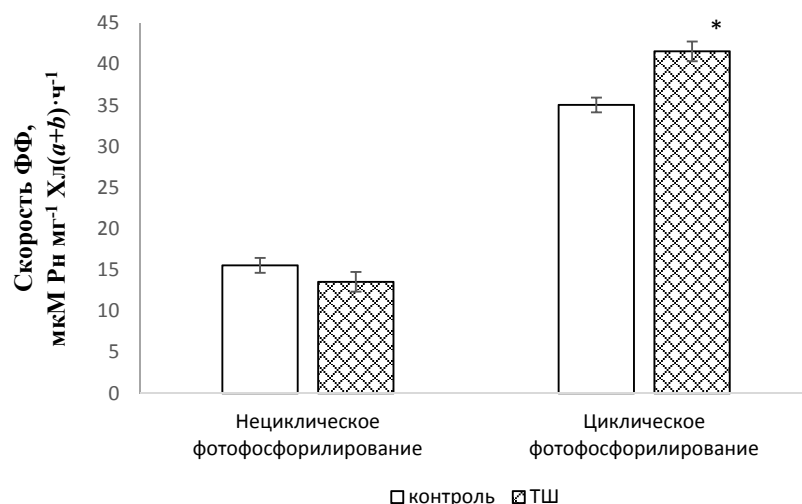


Рис. 3. Влияние повышенной температуры на скорость нециклического и циклического фотофосфорилирования в проростках ячменя

Fig. 3. Effect of elevated temperature on rate of cyclic and non-cyclic photophosphorylation in barley seedlings

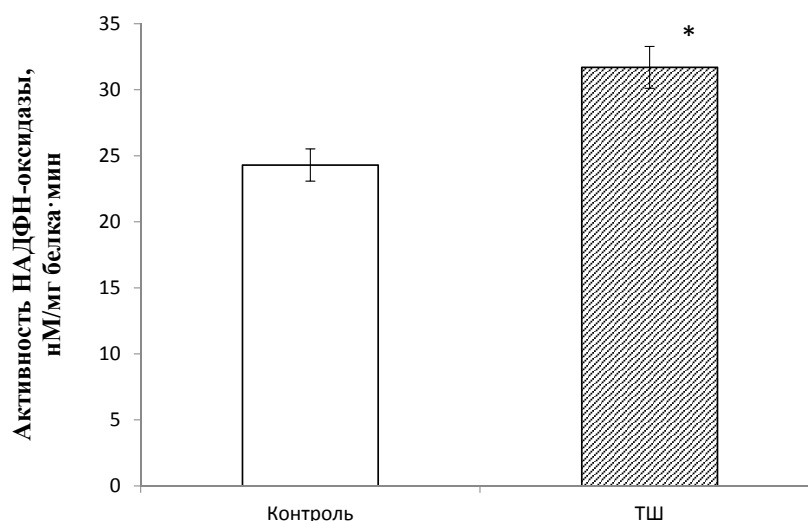


Рис. 4. Активность НАДФН-оксидазы в 7-дневных проростках ячменя в норме и при нагревании

Fig. 4. NADPH-oxidase activity in 7-days-old barley seedlings in norm and under heating

Заклучение. Суммируя полученные данные, можно заключить, что при тепловом воздействии (3 ч, 40 °С) процессы световой стадии фотосинтеза быстро адаптируются к изменяющимся условиям окружающей среды для предотвращения структурных повреждений основных пигмент-белковых комплексов. Изучение перехода фотосинтетических мембран из состояния 1 (адаптированные к темноте) в состояние 2 (адаптированные к освещению) позволило выявить, что в прогретых проростках после включения актиничного света наблюдается более интенсивный светозависимый рост транстилакоидного протонного градиента, чем в контрольных растениях. Генерация повышенного транстилакоидного протонного градиента может происходить в результате сокращения объема фотосинтетически активного пластохинонового пула, что было показано нами для 7-дневных прогретых проростков ячменя [27]. Однако повышенный уровень окисленности данного пула в исследуемых условиях теплового стресса [27] свидетельствует об активации альтернативного, циклического, потока электронов. Полученные данные подтверждают это предположение, при этом показана термоиндуцированная активизация альтернативного НАД(Ф)Н-зависимого потока электронов. Активация циклического транспорта электронов про-

исходит, как известно, для поддержания корректного отношения НАД(Ф)Н/АТФ и предотвращения перевосстановления стромальных носителей [28, 29]. Далее, по мере установления квазистационарного состояния фотосинтетического аппарата, активизируются ферменты цикла Кальвина, потребляющие АТФ и НАД(Ф)Н, достигается равновесие между функционированием электрон-транспортной цепи хлоропластов и темновой стадией фотосинтеза. Эффективность функционирования фотосинтетических процессов в предварительно прогретых (3 ч, 40 °С) и контрольных растениях в этот период достоверно не различалась. Нами сделано предположение, что регуляция функционирования электрон-транспортной цепи хлоропластов может происходить следующим образом. В соответствии с моделью латеральной организации тилакоидных мембран, предложенной в работах [29, 30], линейный и циклический потоки электронов проходят через различные типы ФС1 (ФС1_{линейн} и ФС1_{цикл}), которые локализованы в различных компартментах тилакоидных мембран. ФС1_{линейн} связана с ФдОР, через которую и передает электроны к НАДФ⁺. ФС1_{цикл} не связана с ФдОР и не способна передавать электроны на растворимый пул ферредоксина. В этом случае ФдОР формирует комплекс с цитохром b₆/f-комплексом, на стромальной стороне которого локализуется сайт связывания ферредоксина. Кроме того, электронные потоки через эти ФС обеспечиваются различными пулами пластохиновых молекул. В условиях активизации циклического электронного транспорта происходит высвобождение ФдОР от ФС1 и соотношение ФС1_{цикл}/ФС_{общ} увеличивается. Возрастает и количество пластохиновых молекул, участвующих в циклическом электронном транспорте. При этом количество окисленных пластохиновых молекул на акцепторной стороне ФС2 может не изменяться на фоне повышения общего количества окисленных пластохионов. В результате ΔpH снижается и ФдОР вновь может образовывать комплекс с ФС1.

Список использованных источников

1. He, M. Abiotic stresses: general defenses of land plants and chances for engineering multistress tolerance / M. He, Ch.-Q. He, N.-Zh. Ding // *Frontiers Plant Sci.* – 2018. – Vol. 9. – Art. 1771. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01771>
2. Enhancing the abiotic stress tolerance of plants: from chemical treatment to biotechnological approaches / H.-Ch. Nguyen [et al.] // *Physiologia Plantarum.* – 2018. – Vol. 164, N 4. – P. 452–466. <https://doi.org/10.1111/ppl.12812>
3. Plant responses and tolerance to high temperature stress: role of exogenous phytoprotectants / N. Kamrun [et al.] // *Crop production and global environmental issues* / ed. Kh. R. Hakeem. – Cham, 2015. – P. 385–435.
4. Carpentier, R. Effect of high-temperature stress on the photosynthetic apparatus / R. Carpentier // *Books in soils, plants, and the environment* / ed. M. Pessaraki. – New York, 1999. – P. 337–348.
5. Derks, A. Diverse mechanisms for photoprotection in photosynthesis. Dynamic regulation of photosystem II excitation in response to rapid environmental change / A. Derks, K. Schaven, D. Bruce // *Biochim. Biophys. Acta. Bioenergetics.* – 2015. – Vol. 1847, N 4–5. – P. 468–485. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2015.02.008>
6. During state 1 to state 2 transition in *Arabidopsis thaliana*, the photosystem II supercomplex gets phosphorylated but does not disassemble / E. Wientjes [et al.] // *J. Biol. Chem.* – 2013. – Vol. 288, N 46. – P. 32821–32826. <https://doi.org/10.1074/jbc.m113.511691>
7. Chloroplast remodeling during state transitions in *Chlamydomonas reinhardtii* as revealed by noninvasive techniques *in vivo* / G. Nagy [et al.] // *Proc. Nat. Acad. Sci.* – 2014. – Vol. 111, N 13. – P. 5042–5047. <https://doi.org/10.1073/pnas.1322494111>
8. Nikkanen, L. Chloroplast thioredoxin systems dynamically regulate photosynthesis in plants / L. Nikkanen, E. Rintamäki // *Biochem. J.* – 2019. – Vol. 476, N 7. – P. 1159–1172. <https://doi.org/10.1042/bcj20180707>
9. Thioredoxin redox regulates ATPase activity of magnesium chelatase CHL1 subunit and modulates redox-mediated signaling in tetrapyrrole biosynthesis and homeostasis of reactive oxygen species in pea plants / T. Luo [et al.] // *Plant Physiol.* – 2012. – Vol. 159, N 1. – P. 118–130. <https://doi.org/10.1104/pp.112.195446>
10. Regulation of Rubisco activase and its interaction with Rubisco / A. R. Portis [et al.] // *J. Exp. Bot.* – 2007. – Vol. 59, N 7. – P. 1597–1604. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm240>
11. Krause, G. H. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics / G. H. Krause, E. Weis // *Annu. Rev. Plant. Physiol. Mol. Biol.* – 1991. – Vol. 42, N 1. – P. 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.42.1.313>
12. Pfündel, E. Monitoring the effects of reduced PS II antenna size on quantum yields of photosystems I and II using the Dual-PAM-100 measuring system / E. Pfündel, Ch. Klughammer, U. Schreiber // *PAM Application Notes.* – 2008. – Vol. 1. – P. 21–24.
13. Robinson, H. H. Effect of manganese on the nuclear magnetic relaxivity of water protons in chloroplast suspensions / H. H. Robinson, R. R. Sharp, C. F. Yocum // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* – 1980. – Vol. 93, N 3. – P. 755–761. [https://doi.org/10.1016/0006-291x\(80\)91141-9](https://doi.org/10.1016/0006-291x(80)91141-9)
14. Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание / В. Ф. Гавриленко, М. Е. Ладыгина, Л. М. Хандобина. – М. : Высш. шк., 1975. – 392 с.

15. Lowry, O. H. The determination of inorganic phosphate in the presence of labile phosphate esters / O. H. Lowry, J. A. Lopez // *J. Biol. Chem.* – 1946. – Vol. 162. – P. 421–428.
16. Pinton, R. Zinc deficiency enhanced NAD(P)H-dependent superoxide radical production in plasma membrane vesicles isolated from roots of bean plants / R. Pinton, I. Cakmak, H. Marschner // *J. Exp. Bot.* – 1994. – Vol. 45, N 1. – P. 45–50. <https://doi.org/10.1093/jxb/45.1.45>
17. Protein measurement with the Folin phenol reagent / O. H. Lowry [et al.] // *J. Biol. Chem.* – 1951. – Vol. 193, N 1. – P. 265–275.
18. Карапетян, Н. В. Переменная флуоресценция хлорофилла как показатель физиологического состояния растений / Н. В. Карапетян, Н. Г. Бухов // *Физиология растений.* – 1986. – Т. 33, № 5. – С. 1013–1026.
19. A four state parametric model for the kinetics of the non-photochemical quenching in Photosystem II / J. J. Snellenburg [et al.] // *Biochem. Biophys. Acta. Bioenergetics.* – 2017. – Vol. 1858, N 10. – P. 854–864. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2017.08.004>
20. pH dependence, kinetics and light-harvesting regulation of nonphotochemical quenching in *Chlamydomonas* / L. Tian [et al.] // *Proc. Nat. Acad. Sci.* – 2019. – Vol. 116, N 17. – P. 8320–8325. <https://doi.org/10.1073/pnas.1817796116>
21. Ruban, A. V. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna / A. V. Ruban, M. P. Johnson, Ch. D. P. Duffy // *Biochem. Biophys. Acta.* – 2012. – Vol. 1817, N 1. – P. 167–181. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.04.007>
22. Miyake, Ch. Alternative electron flows (water–water cycle and cyclic electron flow around PSI) in photosynthesis: molecular mechanisms and physiological functions / Ch. Miyake // *Plant Cell Physiol.* – 2010. – Vol. 51, N 12. – P. 1951–1963. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq173>
23. Bukhov, N. Alternative photosystem I-driven electron transport routes: mechanisms and functions / N. Bukhov, R. Carpentier // *Photosynth. Res.* – 2004. – Vol. 82, N 1. – P. 17–33. <https://doi.org/10.1023/b:pres.0000040442.59311.72>
24. Mulo, P. Chloroplast-targeted ferredoxin-NADP⁺ oxidoreductase: structure, function and location / P. Mulo // *Biochem. Biophys. Acta. Bioenergetics.* – 2011. – Vol. 1807, N 8. – P. 927–934. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2010.10.001>
25. Cold stress effect on PSI photochemistry in *Zea mays*: differential increase of FQR-dependent cyclic electron flow and functional implications / L. V. Savitch [et al.] // *Plant Cell Physiol.* – 2011. – Vol. 52, N 6. – P. 1042–1054. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr056>
26. Abolition of photosystem I cyclic electron flow in *Arabidopsis thaliana* following thermal-stress / J. Essemine [et al.] // *Plant Physiol Biochem.* – 2011. – Vol. 49, N 3. – P. 235–243. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.11.002>
27. Function of plastoquinone in heat stress reactions of plants / N. Pshybytko [et al.] // *Biochim. Biophys. Acta. Bioenergetics.* – 2008. – Vol. 1777, N 11. – P. 1393–1399. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2008.08.005>
28. Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis / Y. Munekage [et al.] // *Nature.* – 2004. – Vol. 429, N 6991. – P. 579–582. <https://doi.org/10.1038/nature02598>
29. Joly, D. Regulation of energy dissipation in photosystem I by the redox state of the plastoquinone pool / D. Joly, R. Carpentier // *Biochemistry.* – 2007. – Vol. 46, N 18. – P. 5534–5541. <https://doi.org/10.1021/bi602627d>
30. Joliot, P. Cyclic electron transfer in plant leaf / P. Joliot, A. Joliot // *Proc. Nat. Acad. Sci.* – 2002. – Vol. 99, N 15. – P. 10209–10214. <https://doi.org/10.1073/pnas.102306999>

References

1. He M., He Ch.-Q., Ding N.-Zh. Abiotic stresses: general defenses of land plants and chances for engineering multistress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 2018, vol. 9, art. 1771. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01771>
2. Nguyen H.-Ch., Lin K.-H., Ho Sh.-L., Chiang Ch.-M., Yang Ch.-M. Enhancing the abiotic stress tolerance of plants: from chemical treatment to biotechnological approaches. *Physiologia Plantarum*, 2018, vol. 164, no. 4, pp. 452–466. <https://doi.org/10.1111/ppl.12812>
3. Kamrun N., Hasanuzzaman M., Uddin Ahamed K., Rehman Hakeem Kh., Ozturk M., Fujita M. Plant responses and tolerance to high temperature stress: role of exogenous phytoprotectants. *Crop production and global environmental issues*. Cham, 2015, pp. 385–435.
4. Carpentier R. Effect of high-temperature stress on the photosynthetic apparatus. *Books in soils, plants, and the environment*. New York, 1999, pp. 337–348.
5. Derks A., Schaven K., Bruce D. Diverse mechanisms for photoprotection in photosynthesis. Dynamic regulation of photosystem II excitation in response to rapid environmental change. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 2015, vol. 1847, no. 4–5, pp. 468–485. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2015.02.008>
6. Wientjes E., Drop B., Kouřil R., Boekema E. J., Croce R. During state 1 to state 2 transition in *Arabidopsis thaliana*, the Photosystem II supercomplex gets phosphorylated but does not disassemble. *Journal of Biological Chemistry*, 2013, vol. 288, no. 46, pp. 32821–32826. <https://doi.org/10.1074/jbc.m113.511691>
7. Nagy G., Ünneper R., Zsiros O., Tokutsu R., Takizawa K., Porcar L. [et al.]. Chloroplast remodeling during state transitions in *Chlamydomonas reinhardtii* as revealed by noninvasive techniques *in vivo*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, vol. 111, no. 13, pp. 5042–5047. <https://doi.org/10.1073/pnas.1322494111>
8. Nikkanen L., Rintamäki E. Chloroplast thioredoxin systems dynamically regulate photosynthesis in plants. *Biochemical Journal*, 2019, vol. 476, no. 7, pp. 1159–1172. <https://doi.org/10.1042/bcj20180707>
9. Luo T., Fan T., Liu Y., Rothbart M., Yu J., Zhou S., Grimm B., Luo M. Thioredoxin redox regulates ATPase activity of magnesium chelatase CHL1 subunit and modulates redox-mediated signaling in tetrapyrrole biosynthesis and homeostasis of reactive oxygen species in pea plants. *Plant Physiology*, 2012, vol. 159, no. 1, pp. 118–130. <https://doi.org/10.1104/pp.112.195446>

10. Portis A. R., Li C., Wang D., Salvucci M. E. Regulation of Rubisco activase and its interaction with Rubisco. *Journal of Experimental Botany*, 2007, vol. 59, no. 7, pp. 1597–1604. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm240>
11. Krause G. H., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, vol. 42, no. 1, pp. 313–349. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.42.1.313>
12. Pfündel E., Klughammer Ch., Schreiber U. Monitoring the effects of reduced PS II antenna size on quantum yields of photosystems I and II using the Dual-PAM-100 measuring system. *PAM Application Notes*, 2008, vol. 1, pp. 21–24.
13. Robinson H. H., Sharp R. R., Yocum C. F. Effect of manganese on the nuclear magnetic relaxivity of water protons in chloroplast suspensions. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 1980, vol. 93, no. 3, pp. 755–761. [https://doi.org/10.1016/0006-291x\(80\)91141-9](https://doi.org/10.1016/0006-291x(80)91141-9)
14. Gavrilenko V. F., Ladygina M. E., Khandobina L. M. *Great workshop on plant physiology. Photosynthesis. Respiration*. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1975. 392 p. (in Russian).
15. Lowry O. H., Lopez J. A. The determination of inorganic phosphate in the presence of labile phosphate esters. *Journal of Biological Chemistry*, 1946, vol. 162, pp. 421–428.
16. Pinton R., Cakmak I., Marschner H. Zinc deficiency enhanced NAD(P)H-dependent superoxide radical production in plasma membrane vesicles isolated from roots of bean plants. *Journal of Experimental Botany*, 1994, vol. 45, no. 1, pp. 45–50. <https://doi.org/10.1093/jxb/45.1.45>
17. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 1951, vol. 193, no. 1, pp. 265–275.
18. Karapetyan N. V., Bukhov N. G. Variable chlorophyll fluorescence as an indicator of the physiological state of plants. *Fiziologiya rastenii* [Plant physiology], 1986, vol. 33, no. 5, pp. 1013–1026 (in Russian).
19. Snellenburga J. J., Johnson M. P., Ruban A. V., van Grondelle R., van Stokkum I. H. M. A four state parametric model for the kinetics of the non-photochemical quenching in Photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 2017, vol. 1858, no. 10, pp. 854–864. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2017.08.004>
20. Tian L., Nawrocki W. J., Liu X., Polukhina L., van Stokkum I. H. M., Croce R. pH dependence, kinetics and light-harvesting regulation of nonphotochemical quenching in *Chlamydomonas*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2019, vol. 116, no. 17, pp. 8320–8325. <https://doi.org/10.1073/pnas.1817796116>
21. Ruban A. V., Johnson M. P., Duffy Ch. D. P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2012, vol. 1817, no. 1, pp. 167–181. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.04.007>
22. Miyake Ch. Alternative electron flows (water–water cycle and cyclic electron flow around PSI) in photosynthesis: molecular mechanisms and physiological functions. *Plant and Cell Physiology*, 2010, vol. 51, no. 12, pp. 1951–1963. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcq173>
23. Bukhov N., Carpentier R. Alternative photosystem I-driven electron transport routes: mechanisms and functions. *Photosynthesis Research*, 2004, vol. 82, no. 1, pp. 17–33. <https://doi.org/10.1023/b:pres.0000040442.59311.72>
24. Mulo P. Chloroplast-targeted ferredoxin-NADP+ oxidoreductase: structure, function and location. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 2011, vol. 1807, no. 8, pp. 927–934. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2010.10.001>
25. Savitch L. V., Ivanov A. G., Gudynaite-Savitch L., Huner N. P. A. Simmonds J. Cold stress effect on PSI photochemistry in *Zea mays*: differential increase of FQR-dependent cyclic electron flow and functional implications. *Plant and Cell Physiology*, 2011, vol. 52, no. 6, pp. 1042–1054. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcr056>
26. Essemine J., Govindachary S., Ammar S., Bouzid S., Carpentier R. Abolition of photosystem I cyclic electron flow in *Arabidopsis thaliana* following thermal-stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, vol. 49, no. 3, pp. 235–243. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.11.002>
27. Pshybytko N., Kruk J., Kabashnikova L., Strzalka K. Function of plastoquinone in heat stress reactions of plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 2008, vol. 1777, no. 11, pp. 1393–1399. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2008.08.005>
28. Munekage Y., Hashimoto M., Miyake C., Tomizawa K.-I., Endo T., Tasaka M., Shikanai T. Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis. *Nature*, 2004, vol. 429, no. 6991, pp. 579–582. <https://doi.org/10.1038/nature02598>
29. Joly D., Carpentier R. Regulation of energy dissipation in photosystem I by the redox state of the plastoquinone pool. *Biochemistry*, 2007, vol. 46, no. 18, pp. 5534–5541. <https://doi.org/10.1021/bi602627d>
30. Joliot P., Joliot A. Cyclic electron transfer in plant leaf. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2002, vol. 99, no. 15, pp. 10209–10214. <https://doi.org/10.1073/pnas.102306999>

Информация об авторах

Пишыбытко Наталья Ленгиновна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Белорусский государственный университет (пр. Независимости 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: pshybytko@bsu.by

Бачице Татьяна Сергеевна – мл. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: tatsiana.bachyshcha@gmail.com

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@mail.ru

Information about the authors

Natallia L. Pshybytko – Ph. D. (Biol.), Leading researcher. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: pshybytko@bsu.by

Tatsiana S. Bachyshcha – Junior 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: tatsiana.bachyshcha@gmail.com

Ljudmila F. Kabashnikova – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Assistant 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@mail.ru