

Е. В. Тютерева, А. Н. Иванова, О. В. Войцеховская

Фотосинтез без хлорофилла *b*: уникальная организация фотосинтетического аппарата мутанта ячменя *chlorina 3613*

E. V. Tyutereva, A. N. Ivanova, O. V. Voitsekhovskaja

Photosynthesis without chlorophyll *b*: Unique organization of the photosynthetic apparatus in barley mutant *chlorina 3613*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
ovoitse@yandex.ru

Исследования хлорофилла *b* в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН внесли большой вклад в развитие представлений о роли хлорофиллов в адаптации растений к световым условиям произрастания (Любименко, 1963). К настоящему времени выявлены следующие функции этого пигмента как специального хлорофилла антенных комплексов: участие в увеличении светосбора на низком свете и в диссипации избытка поглощенной световой энергии на высоком свете; регуляция сборки антенных комплексов фотосинтетических мембран, поддержание стэкинга гранальных тилакоидов, а также поддержание стабильности пигмент-белковых комплексов антенны. Последний аспект оказывает влияние на регуляцию онтогенетического старения растений. Неспособность к синтезу хлорофилла *b* у мутантов затрагивает в первую очередь фотозащиту фотосинтетического аппарата, вызывая снижение уровня фотосинтеза и продуктивности, а также изменяет регуляцию онтогенетических процессов. Однако обнаруженный уникальный фенотип лишённого хлорофилла *b* мутанта ячменя *chlorina 3613* демонстрирует высокий уровень фотосинтеза и продуктивности, сравнимый с диким типом (Тютерева, Войцеховская, 2011). В обзоре кратко обсуждаются возможные механизмы, которые позволяют этим растениям обходиться без хлорофилла *b*.

Ключевые слова: хлорофилл *b*, ячмень, *Hordeum vulgare* L., фотосинтез, тилакоидные мембраны, урожайность, световой стресс, фотозащита, малая антенна.

В Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН традиционно проводятся функциональные исследования растений. Крупный вклад в мировую науку о растениях внесли исследования пигментов фотосинтетического аппарата, среди которых следует особо отметить работы В. Н. Любименко, посвященные изучению «теневого» хлорофилла *b*, а также открытие виолаксантинного цикла Д. И. Сапожниковым (Любименко, 1963; Сапожников и др., 1957). Эти исследования высоко оценены международным научным сообществом, так как они способствовали пониманию глобального процесса защиты фотосинтетического аппарата оксигенных фототрофов от избытка световой энергии (Go-

vindjee, 1999; Yamamoto, 2008; Jahns, Holzwarth, 2012; Ruban et al., 2012).

В процессе фотосинтеза энергия квантов солнечного света преобразуется и запасается в виде энергии химических связей. Однако избыток солнечной энергии, поглощенный фотосинтетическим аппаратом, но не использованный в фотосинтезе, может активировать молекулы атмосферного кислорода, находящиеся в невозбужденном триплетном состоянии. В результате образуется возбужденная активная форма кислорода — синглетный кислород, который ингибирует синтез белка в хлоропластах, что приводит к накоплению дефектов фотосинтетического аппарата и снижению скорости фотосинтеза — т. наз. фотоингибированию (Nishiyama et al., 2011). Фотосинтетический аппарат способен к перестройкам, которые в непрерывно меняющихся условиях освещения обеспечивают успешный рост и развитие растений. В то же время ключевые компоненты фотосинтетического аппарата — пигмент-белковые комплексы — характеризуются постоянством состава и структуры, а адаптивные перестройки осуществляются путем изменения их числа и соотношения в мембранах тилакоидов. Пигмент-белковые комплексы — фотосистема I (ФС1), фотосистема 2 (ФС2), светособирающий антенный комплекс 1 (ССК1), светособирающий антенный комплекс 2 (ССК2), комплекс «малой антенны» и цитохромный b_6/f комплекс — различаются по составу входящих в них хлорофиллов и каротиноидов (табл.). Фотосистемы содержат реакционные центры, где возбужденный светом электрон молекулы хлорофилла восстанавливает молекулу соседнего пигмента, преобразуя энергию света в энергию химической связи, и коровую часть (от англ. core — ядро), выполняющую роль внутренней антенны. Светособирающие антенные комплексы (ССК1, ССК2, малая антенна) направляют световую энергию к фотосистемам, а также регулируют распределение энергии между ФС1 и ФС2. Эта роль особо важна при недостатке света. В условиях избыточного освещения антенные комплексы выполняют еще более важную роль: они обеспечивают защиту фотосинтетического аппарата от фотоингибирования (фотозащиту) путем диссипации избытка поглощенной световой энергии в форме тепла.

Таблица

Состав основных пигмент-белковых комплексов фотосинтетического аппарата
(по: Jansson, 1999; Jensen et al., 2007; Amunts et al., 2010; Caffarri et al., 2014)

Пигмент-белковый комплекс	Количество молекул хлорофиллов и каротиноидов		Полипептиды
ФС1 (реакционный центр и коровая антенна)	173 Хла; 15 β-каротина		18 белков PsaA–PsaR (хлоропластные и ядерные гены)
ССК1	Димер Lhca1/4	30 Хл (Lhca1: 15 Хл, Хла/Хлб = 4.0; Lhca4: 15 Хл, Хла/Хлб = 2.3); Виолаксантин; лютеин; β-каротин	Lhca1, Lhca4 (ядерные гены)
	Димер Lhca2/3	31 Хл (Lhca2: 14 Хл, Хла/Хлб = 1.85; Lhca3: 17 Хл, Хла/Хлб = 6.2); Виолаксантин; лютеин; β-каротин	Lhca2, Lhca3 (ядерные гены)
ФС2	Реакционный центр	4–6 Хла; 1–2 β-каротина	PsbA, D–R (хлоропластные и ядерные гены)
	Коровая антенна CP47	20–22 Хла; 2–4 β-каротина	PsbB (ген хлоропластной ДНК)
	Коровая антенна CP43	20 Хла; 5 β-каротина	PsbC (ген хлоропластной ДНК)
ССК2	Хла/Хлб = 1.33; по крайней мере 12 Хл, 2 лютеина, 1 неоксантина, некоторое количество виолаксантина		Lhcb1, Lhcb2, Lhcb3 (ядерные гены)
Малая антенна	Lhcb4: Хла/Хлб = 2.3–3.1; Lhcb5: Хла/Хлб = 1.8–3.3; Lhcb6: Хла/Хлб = 0.9–1.6 8–10 Хл, лютеин, неоксантин и виолаксантин		Lhcb4, Lhcb5, Lhcb6 (ядерные гены)
Цитохромный <i>b₆</i> -комплекс	1 Хла; 1 β-каротин		Pet 1-D, G, L, M (хлоропластные и ядерные гены)

В состав фотосинтетического аппарата высших растений входят два хлорофилла: хлорофилл *a* (Хла) и хлорофилл *b* (Хлб). Хла — это универсальный пигмент организмов, осуществляющих окислительный фотосинтез, к которым относятся и растения. Хла в виде димера входит в состав всех известных в настоящее время реакционных центров окислительных фотосинтетиков (за исключением прокариотического окислительного фотосинтетика *Acaryochloris marina*; Hu et al., 1998). Именно Хла осуществляет преобразование энергии света в энергию разделения зарядов, т. е. первый этап превращения энергии в ходе окислительного фотосинтеза. В коровой части фотосистем встречается только Хла. Он также находится в светособирающих антенных комплексах совместно с Хлб (табл.). Несмотря на то что различия в структуре молекул Хла и Хлб очень малы, Хлб никогда не встречается в составе фотосистем, а присутствует лишь в светособирающих антенных комплексах (табл.), где составляет от 35 до 43 % в ССК2 и 31–46 % на белках малой антенны (Caffarri et al., 2005, 2014) от суммарного количества хлорофиллов. Хлб распространен менее широко, чем Хла: он встречается у Viridiplantae, эвгленовых водорослей и цианобактерий рода *Prochlorothrix* (*Prochlorophyta*). Таким образом, Хлб возник в эволюции независимо несколько раз у *Eukaryota* и по крайней мере один раз у *Bacteria* (Turner, 1997).

В то время как путь биосинтеза Хла был расшифрован к 1963 г., фермент, синтезирующий Хлб, был обнаружен только в 1998 г. Было показано, что Хлб образуется из Хла под действием хлорофилл-*a*-оксигеназы (CAO) (Tanaka et al., 1998; Espineda et al.,

1999). Обратный переход от Хлб к Хла осуществляется под действием ферментов хлорофилл-*b*-редуктазы и 7-гидроксиметил-хлорофилл-*a*-редуктазы. Взаимопереходы Хла и Хлб известны как цикл хлорофиллов (Tanaka et al., 1998; Ruediger, 2002; Tanaka, Tanaka, 2011). В трансгенных растениях *Arabidopsis thaliana* со сверхэкспрессией гена CAO из *Prochlorothrix hollandica* накапливался необычно высокий уровень Хлб. У этих растений Хлб встраивался не только в светособирающие антенные комплексы, но и в коровую часть фотосистем (Hirashima et al., 2006). Замещение 40 % Хла на Хлб в фотосистемах таких растений не приводило к снижению их фотосинтетической активности по сравнению с диким типом (Hirashima et al., 2006). Отметим, что обратное, т. е. способность Хла структурно и функционально замещать Хлб, пока не показано. На основании этих данных можно было бы предполагать, что оба хлорофилла функционально взаимозаменяемы. Тем не менее, в природе до сих пор не выявлены нарушения «правила», согласно которому Хлб не встречается в составе фотосистем.

В настоящем мини-обзоре мы остановимся на роли Хлб в фотосинтезе, которую он выполняет как специальный хлорофилл антенных комплексов. В зависимости от условий освещения Хлб в составе ССК1, ССК2 и малой антенны участвует в увеличении светосбора на низком свете и в диссипации избытка поглощенной световой энергии на высоком свете. Однако этим не ограничивается роль Хлб: он необходим для правильной сборки и стабильности антенных комплексов фотосинтетических мембран, а также для поддержания надмолекулярной организации тилакоидных мембран.

Мы рассмотрим, каким образом неспособность к синтезу *Хлb* у мутантов по гену *CAO* влияет на структуру и функцию фотосинтетического аппарата. Затем мы остановимся на новом, обнаруженном нами, уникальном фенотипе лишённого *Хлb* мутанта ячменя *chlorina* 3613, который демонстрирует высокий уровень фотосинтеза и продуктивности, сравнимый с диким типом. Наконец, мы обсудим возможные механизмы, которые позволяют этим растениям обходиться без *Хлb*.

Роль хлорофилла *b* в формировании и функционировании светособирающих антенных комплексов

Хлорофилл *in vivo* встречается только в составе пигмент-белковых комплексов, поскольку вне связи с белком хлорофилл является сильнейшим фотосенсибилизатором и вызывает разрушение окружающих компонентов тилакоидной мембраны и стромы хлоропласта за счет фотодинамического эффекта. Чтобы исключить накопление свободного хлорофилла в клетке, необходима координация биосинтезов хлорофиллов и хлорофилл-связывающих белков. Эта задача усложняется тем, что гены, кодирующие ферменты биосинтеза хлорофиллов, белки антенных комплексов и часть белков фотосистем (как правило, более гидрофильные белки), располагаются в ядре, в то время как большая часть белков фотосистем (главным образом гидрофобные компоненты) кодируется генами хлоропластной ДНК (табл.). Детали механизма координации биосинтеза хлорофиллов и белков еще предстоит раскрыть. Основные данные, проливающие свет на этот процесс, к настоящему времени получены для *Хлb* и белков периферического антенного комплекса ССК2.

Процесс фолдинга синтезируемых в цитозоле белков ССК2 в тилакоидной мембране происходит в несколько этапов, которые рассмотрим на примере основного белка ССК2 — *Lhcb1* (Popot, Engelman, 2000; Bowie, 2005). После синтеза в цитозоле предшественник *Lhcb1* импортируется в хлоропласт для отщепления N-концевой транзитной последовательности, формирования первого из трех характерных для этого белка трансмембранных α -спиральных доменов и закрепления во внутренней мембране хлоропласта. На этом этапе *Хла* присоединяется к лигандам полипептидной цепи. Однако этого недостаточно для стабильного закрепления белка во внутренней мембране тилакоидов, требуется присутствие *Хлb*. Молекулы *Хлb* удерживают белок в мембране достаточно долго для того, чтобы оставшаяся часть белка, содержащая высококонсервативную последовательность третьей трансмембранной спирали, встроилась в мембрану, присоединила дополнительные молекулы хлорофиллов и ксантофиллы. Способность *Хлb* более прочно и длительно удерживать белок на мембране, вероятно, связана с химическими свойствами *Хлb*: 7-формильная группа в молекуле *Хлb* оттягивает электронную плотность центрального атома магния к периферии моле-

кулы, и поэтому положительный заряд магния оказывается в меньшей степени экранирован электронным облаком, чем в молекуле *Хла*. В связи с этим *Хлb* легче, чем *Хла*, формирует электростатические связи с основаниями Льюиса, такими как карбонильные группы пептидной цепи. Между белком и 7-формильной группой возможно образование водородных связей. Эти дополнительные сильные взаимодействия с *Хлb* необходимы для формирования стабильных ССК2 (Hooper et al., 2007). В отсутствие *Хлb* белок поступает обратно в цитозоль и далее в вакуоль, где подвергается деградации, и формирования ССК2 в хлоропластах не происходит.

В работе Reinbothe et al. (2006) были получены данные в пользу тесной ассоциации *CAO* с системами транспорта апопротеинов антенных комплексов из цитоплазмы в хлоропласты ТИС и ТОС. Согласно этим данным, *CAO* локализуется во внутренней мембране хлоропластов, так что синтез *Хлb* и его связывание с апопротеинами происходит в процессе импорта белка в органеллу. Последующие работы показали, что импорт *in vitro* транслированных ^{35}S -меченых предшественников апопротеинов в хлоропласт у *CAO* мутантов арабидопсиса происходит не менее эффективно, чем в диком типе, несмотря на дисфункцию *CAO*. Однако вследствие отсутствия *Хлb* у таких мутантов не происходит стабилизации зрелых белков и не образуются полноценные антенные комплексы (Kuttkat et al., 1995; Tanaka, Tanaka, 2011; Nick et al., 2013).

ССК1 состоит из двух отдельных димеров, которые формируют структуру в виде полумесяца (Ben-Shem et al., 2003). Все белки ССК1 связывают гораздо больше *Хла*, чем *Хлb*; в состав этого комплекса также входят молекулы виолаксантина, лютеина и бета-каротина (табл.). В недавней работе показано, что ССК1 может связывать и молекулы зеаксантина, что увеличивает способность ССК1 к диссипации избыточной световой энергии в ходе фотозащиты ФС1 (Ballotari et al., 2014). Отличительной чертой ССК1 по сравнению с другими антенными комплексами является наличие в его составе т. наз. красных форм хлорофиллов, у которых полосы поглощения и флуоресценции сдвинуты в дальнюю красную область (Croce et al., 1998). Красные формы хлорофиллов представляют собой димеры *Хла* и *Хлb*, расположенные на белках ССК1 *Lhca3* и *Lhcb4*. Они отвечают не только за диссипацию избыточной световой энергии в дальнем красном диапазоне «по градиенту» энергии на высоком свете, но и за улавливание световой энергии в этом диапазоне и ее дальнейшую передачу к реакционным центрам ФС1 «против градиента» на низком свете. Это становится возможным в условиях физиологических температур за счет тепловой энергии, которая помогает перекрыть «энергетический зазор» между донором в дальней красной и акцептором в красной области (Croce, Amerongen, 2014). Сравнительно недавно в составе ССК1 были идентифицированы белки *Lhca5* и *Lhca6*, которые предположительно обеспечивают связь ФС1 с NADPH-дегидрогеназой,

образуя суперкомплекс, опосредующий циклический транспорт электронов (Peng et al., 2009). Они не содержат красных форм хлорофиллов, но могут замещать Lhca4 у мутантов без Хл b (Wientjes et al., 2009).

ССК2, как правило, существует в виде тримеров. Каждый мономер ССК2 связывает 14 молекул хлорофилла: восемь Хл a и шесть Хл b , две молекулы лютеина, одну неоксантина и некоторое количество молекул виолаксантина (Kühlbrandt et al., 1994; Liu et al., 2004). ССК2 образует суперкомплексы с ФС2, в которых с одной ФС2 связаны от двух до четырех тримеров ССК2 (Dekker, Boekema, 2005; Nield, Barber, 2006; Pagliano et al., 2014). В то же время ССК2 присутствует в мембране и вне связи с фотосистемами, образуя полимерные агрегаты (Peter, Thornber, 1991; Ruban et al., 1999; Johnson et al., 2011). ССК2 на низком свете участвует в балансе распределения световой энергии между фотосистемами, что также является одним из механизмов фотозащиты. Когда ФС2 получает больше света, чем ФС1, восстановленный пул пластохинонов активирует киназу ССК2. Фосфорилирование ССК2 приводит к его миграции к ФС1 и усилению светосбора в ФС1 (т. е. совершается переход из состояния 1 в состояние 2). Это усиливает нециклический транспорт электронов, который снимает восстановление пластохинонового пула. В результате происходит активация фосфатазы, дефосфорилирование ССК2 и его возврат к ФС2 (в состояние 1).

В условиях избытка света ССК2 переходит из светособирающей конформации в диссипативную (Ruban et al., 2007). Этот конформационный переход связан с изменением конфигурации молекулы неоксантина (важно отметить, что молекулы неоксантина связывают все антенные белки, и, вероятно, роль этого пигмента заключается в «переключении» комплексов между светособирающей и диссипативной конформациями). В диссипативной конформации кластер трех молекул Хл a становится ближе к молекуле лютеина L1 и передает ей энергию, которую лютеин рассеивает в форме тепла. Хл b в составе ССК2 является участником светосбора на низком свете, а в диссипативном состоянии увеличивает поглощение энергии в красной области и передачу ее по экситонному механизму на центры диссипации. Такими центрами, кроме молекул лютеина, по-видимому, могут быть и молекулы хлорофилла (Muller et al., 2010).

Долгое время оставался открытым вопрос о роли виолаксантинового цикла (Сапожников и др., 1957; Yamamoto et al., 1962; Jahns et al., 2009) в фотозащите и его взаимосвязи с функционированием ССК2. Работы Demmig-Adams с соавторами показали, что взаимопревращения виолаксантина и зеаксантина зависят от рН люмена тилакоидов и что накопление зеаксантина связано с развитием процесса тепловой диссипации энергии (Demmig-Adams, 1990). Dreuw (2006) показал принципиальную возможность передачи энергии от синглетных возбужденных состояний хлорофилла на зеаксантин (но не виолаксантин) *in vitro*. В дальнейшем

была показана роль белка PsbS в фотозащите *in vivo* и его возможная кооперация с зеаксантином. Протонирование PsbS при закислении люмена тилакоидов ниже рН 6.0 приводит к связыванию им зеаксантина, ассоциации с ССК2, образованию суперкомплекса ФС2–ССК2 и эффективному тушению избыточной энергии с ФС2, возможно, с прямым участием зеаксантина (Li et al., 2004; Kiss et al., 2008). При защелачивании люмена происходит потеря PsbS зеаксантина и диссоциация образовавшихся суперкомплексов (Betterle et al., 2009; Goral et al., 2012). PsbS содержит несколько молекул Хл a и Хл b (Funk et al., 1995), однако точная роль этих пигментов в механизме действия PsbS неизвестна. Альтернативная гипотеза о роли PsbS и зеаксантина в фотозащите ФС2 была выдвинута Ruban с соавторами (Ruban et al., 2012). Согласно ей, в тепловой диссипации энергии участвуют только лютеины и хлорофиллы ССК2, а роль зеаксантина и PsbS состоит, во-первых, в сдвиге рН-зависимости этого процесса в области более высоких значений рН люмена, и в способствовании тримеризации ССК2 и образования его более крупных агрегатов (Johnson et al., 2011). Сдвиг рН-зависимости при связывании именно зеаксантина, по мнению этих авторов, возможен за счет изменения рКа аминокрупп вблизи сайта связывания, так как зеаксантин — наиболее гидрофобный из ксантофиллов, а в гидрофобном окружении рКа увеличиваются (Thurlkill et al., 2006). Во-вторых, протонирование PsbS, по мнению Ruban с соавторами, ведет к частичной диссоциации суперкомплексов ФС2–ССК2 и агрегации ССК2 друг с другом. Таким путем поддерживается текучесть тилакоидной мембраны, необходимая для перемещения комплексов ССК2 и ФС2, реализации переходов 1–2 состояний и репарации белка D1, а также многократно увеличивается тепловая диссипация избыточной энергии света в агрегатах ССК2 (Kiss et al., 2008; Betterle et al., 2009; Johnson et al., 2011; Goral et al., 2012).

В то же время, согласно модели Bassi et al. (1985), образование зеаксантина в виолаксантиновом цикле и его участие в тепловой диссипации энергии происходит исключительно на белках малой антенны, где он образует ассоциации с Хл a и Хл b (Morosinotto et al., 2002). Малая антенна состоит из трех белков-мономеров CP29, CP26 и CP24 (Lhcb4, Lhcb5 и Lhcb6). Содержание Хл b в малой антенне намного ниже, чем в ССК1 и ССК2 (табл.). В ее состав входят лютеин, неоксантин и виолаксантин, который полностью способен вовлекаться в виолаксантиновый цикл. Малая антенна связана с ФС2 и, в отличие от ССК2, не обладает свойством мигрировать между фотосистемами в зависимости от фосфорилированного статуса, по крайней мере у цветковых растений. Однако у плаунов Ferroni et al. (2014) обнаружили обратимое светозависимое фосфорилирование одного из белков малой антенны — CP24 (Lhcb6), что обуславливало ассоциацию этого белка либо с ФС2, либо с ФС1. У покрытосеменных обнаружено обратимое фосфорилирование белка CP29 (Lhcb4), которое вызывает латеральную миграцию это-

го белка между ламеллами стромы и гран (Chen et al., 2013). Выход фосфорилированного CP29 из гран предположительно помогает «размягчить» граны и облегчить доступ к поврежденным ФС2 в гранах с целью их репарации (Chen et al., 2013). В настоящее время все очевиднее становится ведущая роль малой антенны в фотозащите ФС2 (Caffari et al., 2007; Passarini et al., 2009; Dall'Osto et al., 2010; de Bianchi et al., 2011; Ballotari et al., 2013; Ramel et al., 2013a, b). Эти работы ведутся на мутантных белках, экспрессированных в *E. coli* и фолдированных *in vitro*, а также на трансгенных растениях со сниженным уровнем антенных белков — нокдаунов и нокаутов. *In vivo* выявлена роль малой антенны в тушении синглетных состояний хлорофилла: так, 30 и 50 % тушения связано с Lhcb4 и Lhcb6 соответственно (Andersson et al., 2001), и лишь 35 % — с ССК2 (Andersson et al., 2003). Кроме того, малой антенне принадлежит важная роль в тушении триплетных состояний хлорофилла; в этом процессе также принимает участие зеаксантин (Betterle et al., 2010; Dall'Osto et al., 2012; Ballotari et al., 2013). Роль каждого из хлорофиллов, связанных с белком Lhcb5, в тушении триплетных состояний хлорофилла была оценена Ballotari et al. (2013). Обнаружено, что ключевыми являются хлорофиллы, расположенные наиболее близко к сайтам связывания лютеина: Хла А2, А3, А4, А5, а также Хлб В3 и В5. Однако максимальное значение для фотозащиты имеет Хлб В6 вблизи сайта связывания неоксантина. Поскольку неоксантин и Хлб В6 не играют прямой роли в тепловой диссипации энергии, то Хлб В6, вероятно, необходим для поддержания непрерывной цепочки молекул хлорофиллов, передающей энергию на центры диссипации.

Недавние исследования выявили неожиданный аспект, связанный с функциями малой антенны в растениях: оказалось, что уровень белков малой антенны связан с изменениями в АБК-сигналинге и АБК-чувствительности (Xu et al., 2012). Это может быть обусловлено тем, что биосинтез ксантофиллов виолак-сантина и неоксантина, которые являются биохимическими предшественниками АБК, скоординирован с уровнем биосинтеза белков малой антенны.

Надмолекулярная организация тилакоидных мембран: ее значение для фотосинтеза и роль хлорофилла *b*

Внутренняя мембрана хлоропластов формирует стопки плоских дископодобных мешочков — тилакоидов, которые плотно прилегают друг к другу, образуя граны. Тилакоиды одной граны соединены с тилакоидами другой граны одиночными стромальными тилакоидами. Тилакоидная мембрана хлоропластов высших растений является одной из наиболее сложных и динамичных живых систем (Staehelin, van der Staay, 1996; Chow et al., 2005; Nevo et al., 2012). Состыкованность в граны или свободное состояние мембраны — это две среды с разными физико-химическими

условиями (Chow et al., 2005). Возможно, именно с этим связан тот факт, что основные пигмент-белковые комплексы фотосинтетического аппарата неравномерно распределены в тилакоидных мембранах: примерно 85 % ФС2 и 90 % ССК2 локализованы в гранах, в то время как 90 % ФС1 и ССК1 сосредоточены в стромальных ламеллах (Andersson, Anderson, 1980; Vallon et al., 1986). АТФ-синтетаза практически полностью локализована в стромальных тилакоидах, а цитохромный b6f-комплекс равномерно распределен между тилакоидами гран и стромы (Cox, Andersson, 1981; Allred, Staehelin, 1986). Несмотря на то что в изучении организации отдельных пигмент-белковых комплексов — участников световых реакций фотосинтеза — наблюдается значительный прогресс, по-прежнему не много известно о том, каким образом происходит кооперация их работы на надмолекулярном уровне гранальных и стромальных тилакоидов.

В стромальных тилакоидах ФС1 присутствует в двух формах: либо в ассоциации со светособирающим комплексом ФС1–ССК 1, либо в виде суперкомплекса ФС1–ССК1–ССК2. Суперкомплекс образуется путем присоединения одного тримера ССК2 к PsaA, -H, -K, -L белковым субъединицам корового комплекса ФС1, который с противоположной своей стороны конститутивно связан с ССК1 (Lunde et al., 2000; Zhang et al., 2004). Соотношение этих двух форм динамически изменяется, но при этом количество суперкомплексов преобладает не только при преимущественном возбуждении слабым светом ФС2, когда реализуется состояние 2, но и в широком диапазоне изменения интенсивности света (Wientjes et al., 2013). Показано, что на низком и среднем свету более половины всех комплексов ФС1 (65 и 54 % соответственно) тесно ассоциированы с тримером ССК2, и около 40 % таких суперкомплексов продолжают функционировать на высоком свету. Таким образом, ассоциации тримеров ССК2 с ФС1 являются универсальной надмолекулярной структурой и несут гораздо большую функциональную нагрузку, чем предполагалось ранее.

Большой интерес представляет состав пигмент-белковых комплексов гран. У *Arabidopsis* в состав суперкомплексов гранальных участков входят димеры ФС2, связывающие по две копии мономерных белков малой антенны Lhcb4, Lhcb5 и Lhcb6, и от двух до четырех тримеров ССК2 (Boekema et al., 1998, 1999; Dekker et al., 1999). Периплазматическая (протоплазматическая, внутренняя) и экзоплазматическая (наружная) стороны гранальной мембраны различаются: если во внутреннюю часть (люмен) экспонированы димеры ФС2, связанные с комплексом фотолиза воды (Staehelin, 1976; Armond et al., 1977), то на наружной стороне преимущественно локализуются тримеры ССК2 (Miller et al., 1976; Simpson, 1979; рис. 1, А, Б). Для упаковки суперкомплексов гран характерна упорядоченность, которая обнаруживается на препаратах мембран, полученных методом замораживания-скальвания, а также на мембранах, выделенных с помощью

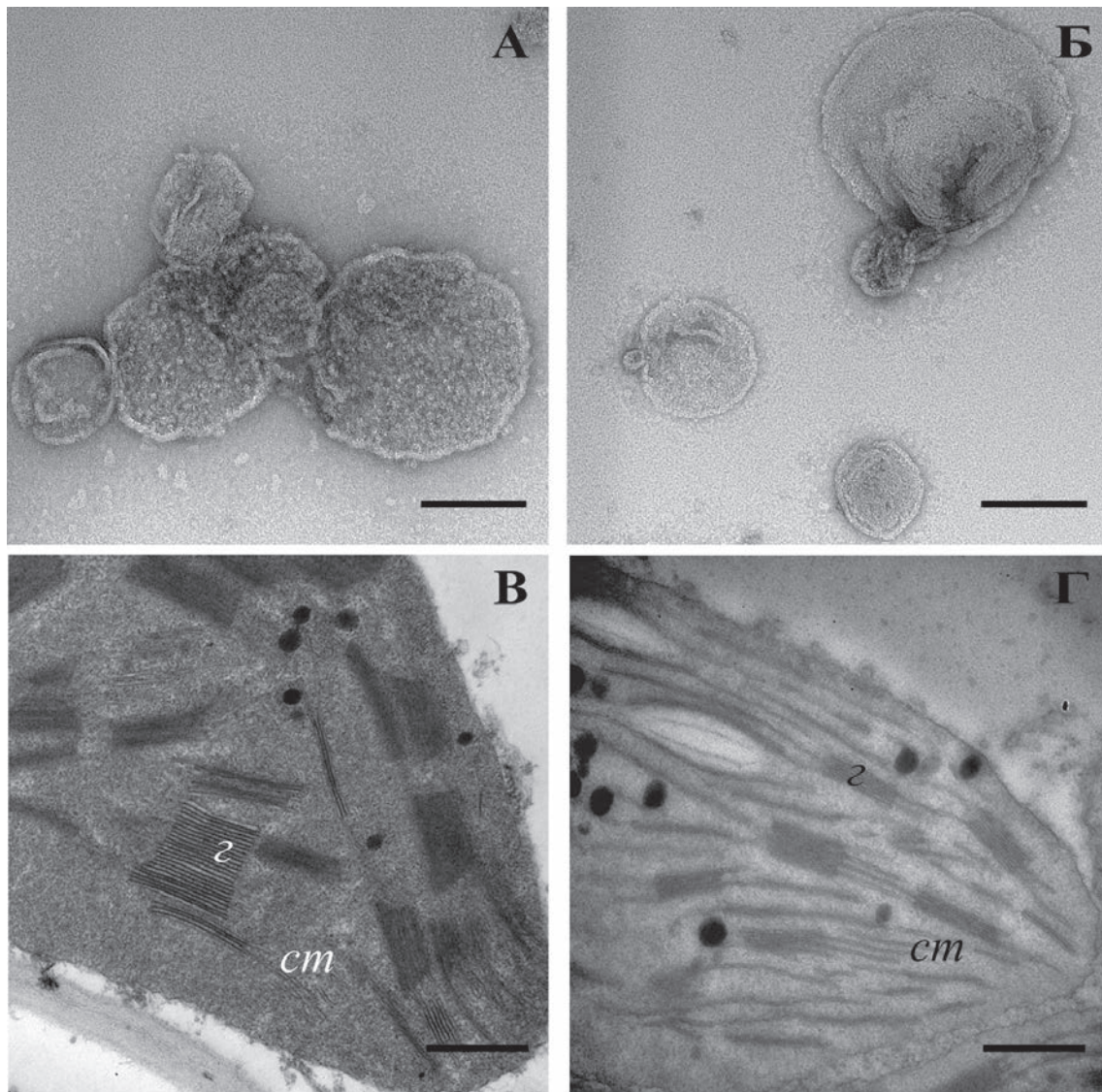


Рис. 1. Детали ультраструктуры хлоропластов клеток мезофилла у растений ячменя дикого типа (А, Б) и лишенных хлорофилла *b* (В, Г).

А — периплазматическая сторона гранальной мембраны хлоропласта мезофилла ячменя дикого типа; Б — экзоплазматическая сторона гранальной мембраны хлоропласта мезофилла ячменя дикого типа; В — ультраструктура хлоропластов клеток мезофилла недавно описанного светостойчивого фенотипа мутанта *chlorina 3613*, лишенного хлорофилла *b*; Г — ультраструктура клеток мезофилла хлоропластов светочувствительного фенотипа мутанта *chlorina 3613*; лишенного хлорофилла *b*.

g — грана; st — стромальные тилакоиды. Масштабная линейка: А, Б — 100 нм; В, Г — 0.5 мкм.

мягких детергентов (рис. 1, Б). Стэкинг гранальных тилакоидов, по-видимому, опосредован главным образом электростатическими взаимодействиями между тримерами ССК2, и в меньшей степени между димерами ФС2 и белками малой антенны (Daum et al., 2010).

Примечательно, что для осуществления эффективного фотосинтеза необходим определенный, по-видимому, строго консервативный тип пространственного расположения пигмент-белковых комплексов в гранальных участках. Ярким примером этого являются растения, лишенные ССК2, которые, тем не менее, поддерживают регулярную упаковку суперкомплексов гранальных участков тилакоидной мембраны (Andersson et al., 2003; Ruban et al., 2003). У этих растений в результате антисенс-экспрессии участка гена *Lhcb2* не

синтезировались белки ССК2 *Lhcb1* и *Lhcb2*. Однако электронно-микроскопические исследования показали, что у таких растений сохранялся характер упаковки пигмент-белковых комплексов в гранах, идентичный таковому растений дикого типа: расположение в рядах, расстояния между комплексами, плотность комплексов на единицу площади мембраны (Ruban et al., 2003). Это было возможным благодаря формированию тримеров *Lhcb5* — белков, у дикого типа не подвергающихся тримеризации, — которые замещали отсутствующие тримеры ССК2, выполняя как их структурную, так и их антенную функцию. Эти данные указывают на важность надмолекулярной организации для сохранения функций фотосинтетической мембраны. Наряду с изменениями белкового состава, эти растения характеризовались незначительным снижением содержания Хлб

(Хла/Хлб = 4.3 у трансгенных растений, 3.3 у дикого типа; Andersson et al., 2003) и некоторых других пигментов фотосинтетического аппарата, но их фотосинтетические характеристики в контролируемых условиях были снижены несущественно. Однако в условиях открытого грунта такие растения демонстрировали снижение роста и семенной продуктивности (на 70 % по сравнению с контролем; Andersson et al., 2003), поскольку у них не осуществлялись переходы состояний и была существенно снижена способность к нефотохимическому тушению флуоресценции.

Из всех компонентов суперкомплексов первоочередную роль в формировании стэкинга тилакоидных мембран, по-видимому, играет ССК2. Было показано, что у мутантов, лишенных Хлб, таких как мутант ячменя *chlorina f2* (Bossmann et al., 1997; Chow et al., 1991), мутанты *Arabidopsis ch-1* (Murray, Kohorn, 1991) и *ch-1-3* (Kim et al., 2009), отсутствие или снижение содержания ССК2 связано со снижением способности к образованию гран. Более того, свойства адгезии изолированных тилакоидов мутанта *chlorina f2* были изменены по сравнению с диким типом: рестэкинг требовал более высоких концентраций Mg (Bassi et al., 1985). В то же время, некоторые мутанты с заблокированным биосинтезом Хлб могут образовывать многотилакоидные граны (мутанты риса *VG28-1*, *VG30-5* согласно Lin et al., 2009; мутант арабидопсиса *ch-1* согласно Murray, Kohorn, 1991). Очевидно, наличие Хлб-содержащих тримеров ССК2 является не единственным детерминирующим фактором стэкинга тилакоидов гран (Ruban et al., 2003). Об этом говорят и данные Andersson et al. (2003) для растений с антисенс-экспрессией *Lhcb2*: в условиях климатических камер стэкинг тилакоидов в граны оказывается не нарушен, несмотря на отсутствие ССК2. В нашей работе возможность образования многотилакоидных гран была показана для хлоропластов мутанта ячменя *chlorina 3613*, лишенного ССК2 (Тютерева, 2011; Тютерева и др., 2014; рис. 1, В, Г).

Роль хлорофилла *b* в клеточном сигналинге

Фотосинтетическая функция хлоропластов осуществляется в тесной интеграции с другими органеллами растительной клетки. Хлоропласты взаимосвязаны общими метаболическими путями с митохондриями и пероксисомами, но они, кроме того, являются важнейшим источником сигналов для органелл и ядра. В некоторых работах хлоропластам отводится роль источника информации, которая может дирижировать развитием целого растения (Murchie et al., 2009; см. также Burch-Smith et al., 2011).

Антероградный и ретроградный сигналинг хлоропластов связан с их фотосинтетической функцией, подверженной влиянию множества внешних факторов и являющейся своеобразным клеточным сенсором условий среды (Jung, Chory, 2010). В качестве возможных источников сигналов ретроградного пластидного сигналинга до недавнего времени рассматривались че-

тыре группы процессов: 1) биосинтез тетрапирролов, 2) белковый синтез, 3) изменение редокс-состояния компонентов ЭТЦ и редокс-активных водорастворимых молекул и 4) образование активных форм кислорода (op den Camp et al., 2003, Laloi et al., 2007; Klein et al., 2009; Kobayashi et al., 2009). Однако в недавних работах ряда исследователей было показано, что важными источниками клеточных сигналов, несущих информацию не только о благоприятности условий внешней среды, но и о возрасте клетки, являются стабильность пигмент-белковых комплексов фотосинтетического аппарата и активность экспрессии генов ферментов биосинтеза хлорофилла (Kusaba et al., 2007; Horie et al., 2009; Sakuraba et al., 2010, 2012).

Одним из ведущих факторов стабильности пигмент-белковых комплексов фотосинтетических мембран является Хлб (см. обзор Tanaka, Tanaka, 2011). Более того, метаболиты и ферменты цикла хлорофиллов, прежде всего САО, находятся под пристальным вниманием исследователей на предмет их роли в регуляции развития старения листьев и растительного организма в целом. Сверхэкспрессия САО приводила к сверхпродукции Хлб, инкорпорированию Хлб в коровую антенну фотосистем 1 и 2, к максимальному увеличению размеров и необычайно высокой стабильности светособирающей антенны (Sakuraba et al., 2010, 2013). Фенотипически трансформанты становились «устойчивозелеными» (*stay-green plants*) и отличались от растений дикого типа отсроченным наступлением старения листьев как при выращивании на низком свете, так и при выдерживании растений в темноте (Sakuraba et al., 2012). Вероятно, стабилизация Хлб пигмент-белковых комплексов светособирающих систем и пролонгация их активного функционирования изменяет уровень сигнальных молекул, что приводит к модулированию экспрессии генома, в том числе экспрессии групп генов, ассоциированных со старением (*non-TF senescence-associated genes* — SAGs). Работы в этой области исследований пока только начинаются.

Особенности фотосинтеза мутантов, лишенных хлорофилла *b*

Как рассмотрено выше, Хлб играет ключевую роль в формировании антенных комплексов, в светосборе на низком свете, в фотозащите на высоком свете, в стэкинге гран, а также в клеточном сигналинге, связанном по неясному пока механизму с регуляцией онтогенеза в целом. Поэтому неудивительно, что все исследованные к настоящему времени мутанты и трансгенные формы высших растений с нарушениями биосинтеза Хлб отличаются снижением фотосинтеза и продуктивности вследствие существенных дефектов макроорганизации фотосинтетического аппарата (см., напр. Highkin, 1950; Highkin, Frenkel, 1962; Apel, 1967; Sagromsky, 1974). Снижение эффективности фотосинтеза у таких растений заметно и в контролируемых условиях климатических камер, но особенно выражено при выращивании

растений на полях в условиях открытого грунта. Это связано в первую очередь с резким повышением световой нагрузки (excitation pressure; Huner et al., 2012) на растения при выращивании в поле, что требует максимальной фотозащиты фотосинтетического аппарата, где *Hlb* как специальный антенный хлорофилл играет важную роль. Мутанты, вегетирующие и воспроизводимые в отсутствие *Hlb*, известны для ряда видов: ячменя, кукурузы, гороха, риса, сои, донника, пшеницы, *Arabidopsis*, а также зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* (Yang et al., 1993; Bevens et al., 1992). Как правило, мутанты, лишенные *Hlb*, обладают сильно редуцированной по составу периферической антенной ССК2 и ССК1 (Ghirardi et al., 1986; Harrison et al., 1993; Terao, Katoh, 1996). Так, например, в составе пигмент-белковых комплексов аллельных мутантов ячменя *chlorina-f2²* и *chlorina-f2¹⁰¹* полностью отсутствуют три белковых компонента: один из трех апопротеинов главной светособирающей антенны *Lhcb1*, белок ССК1 *Lhca4* и белок малой антенны *Lhcb6*, а белки *Lhcb2* и *Lhcb4* присутствуют в сниженных количествах (Bossman et al., 1999). Такие мутанты характеризуются повышенной чувствительностью к фотоингибированию. Примечательно, что даже накопление зеаксантина (как конститутивное, так и в ходе виолаксантинового цикла) не защищает фотосистемы этих мутантов от фотоингибирования (Leverenz et al., 1992; Peng et al., 2002).

Мутант *chlorina* 3613 (*clo-f2³⁶¹³*) в результате делеции в единственной копии гена, кодирующего САО, образует фермент с неполным каталитическим С-доменом, неспособный к синтезу хлорофилла *b* (Mueller et al., 2012). У *chlorina* 3613 не образуются тримеры ССК2 (поскольку компонент *Lhcb3* отсутствует полностью, а два других, *Lhcb1* и *Lhcb2*, обнаруживаются на уровне нижнего предела детекции). Отсутствуют также два белка минорной антенны *Lhcb4* и *Lhcb6*, а один из апопротеинов ССК1, *Lhca2*, содержится в следовых количествах (Leverenz et al., 1992; Härtel et al., 1996). Вследствие этого мутант формирует светочувствительный фенотип с низким уровнем фотосинтеза и продуктивности (Leverenz et al., 1992). В хлоропластах совершается почти полное превращение виолаксантина в зеаксантин (Härtel et al., 1996; Тютерева, Войцеховская, 2011б). Несмотря на это, уровень фотозащиты у этого мутанта существенно ниже, чем в листьях ячменя дикого типа (Härtel et al., 1996; наши неопубликованные данные). По нашим неопубликованным данным, ключевыми факторами снижения фотосинтеза и продуктивности у этого мутанта выступают низкий уровень фотозащиты и нарушения устьичного контроля. Известно, что возбужденный триплетный хлорофилл реакционного центра ФС2 при значительном избытке света становится сверхпродуктом синглетного кислорода (Krieger-Liszkay et al., 2008; Triantaphylidès, Navaux, 2009). Мы показали, что у мутанта *chlorina* 3613 на свету эта активная форма кислорода продуцируется в огромном количестве и, по-видимому, является одной из основных причин на-

рушения фотосинтетической функции хлоропластов (Тютерева et al., 2014). Кроме того, нами показана аномально слабая реакция замыкающих клеток устьиц мутанта в ответ на изменения интенсивности света и водный дефицит (Тютерева et al., 2014). Представляет интерес изучить уровень биосинтеза эндогенной АБК и экспрессии пластинного рецептора АБК СНЛН/АВАР, подавление которых может вызывать выявленные нарушения устьичного контроля и развитие водного стресса, усугубляющих окислительный стресс, который испытывают клетки мезофилла листа *chlorina* 3613 на свету.

Путем подбора условий выращивания нами впервые был получен светоустойчивый фенотип с высоким уровнем фотосинтеза и продуктивности (на уровне родительского сорта или выше; Тютерева, Войцеховская, 2011а, б; Тютерева и др., 2014; рис. 2; неопубликованные данные авторов). Этот фенотип отличается от исходного мутантного фенотипа высоким уровнем накопления *Хла* (Тютерева, Войцеховская, 2011а), а также увеличением содержания белков малой антенны *Lhcb5* и *Lhcb4* и появлением белка *Lhcb6*. В клетках мезофилла этого фенотипа обнаруживаются две популяции хлоропластов: 1) с низкими гранами и многочисленными стромальными тилакоидами и 2) с развитой мембранной системой, включающей много-тилакоидные граны с высокой степенью стэкинга (Тютерева, 2011; рис. 1, В, Г). Совокупность полученных данных позволяет высказать предположение, что у высокопродуктивного фенотипа мутанта *chlorina* 3613 реализуется отличный и от дикого типа, и от исходного мутантного типа вариант макроорганизации суперкомплексов тилакоидных мембран хлоропластов, который обеспечивает необходимый уровень фотозащиты и высокую энергетическую эффективность фотосинтеза и вследствие этого достаточный уровень адаптации для успешной вегетации и плодоношения в условиях открытого грунта (рис. 2).

Какие же механизмы могут обеспечивать высокий уровень фотозащиты в отсутствие одного из ключевых компонентов, *Хлб*? Хотя у *chlorina* 3613 отсутствуют тримеры ССК2, у этого мутанта присутствуют белки малой антенны. Можно предполагать, что накопившийся *Хла* у высокопродуктивного светоустойчивого фенотипа замещает пустующие сайты связывания, предназначенные для *Хлб* (см. выше). Это замещение позволило бы восстановить непрерывность передачи энергии на центры диссипации в пределах антенной системы ФС2 и снизить продукцию синглетного кислорода (Ballotari et al., 2013; Ramel et al., 2013a). Кроме того, замещение пустующего сайта связывания В6 способствовало бы лучшему удерживанию белками малой антенны молекулы неоксантина, которая с большой вероятностью является «ключом» перехода между светособирающей и диссипативной конформациями антенных белков (Ballotari et al., 2013). Также можно предположить, что у высокопродуктивного светоустойчивого фенотипа мутанта *chlorina* 3613 белки ма-

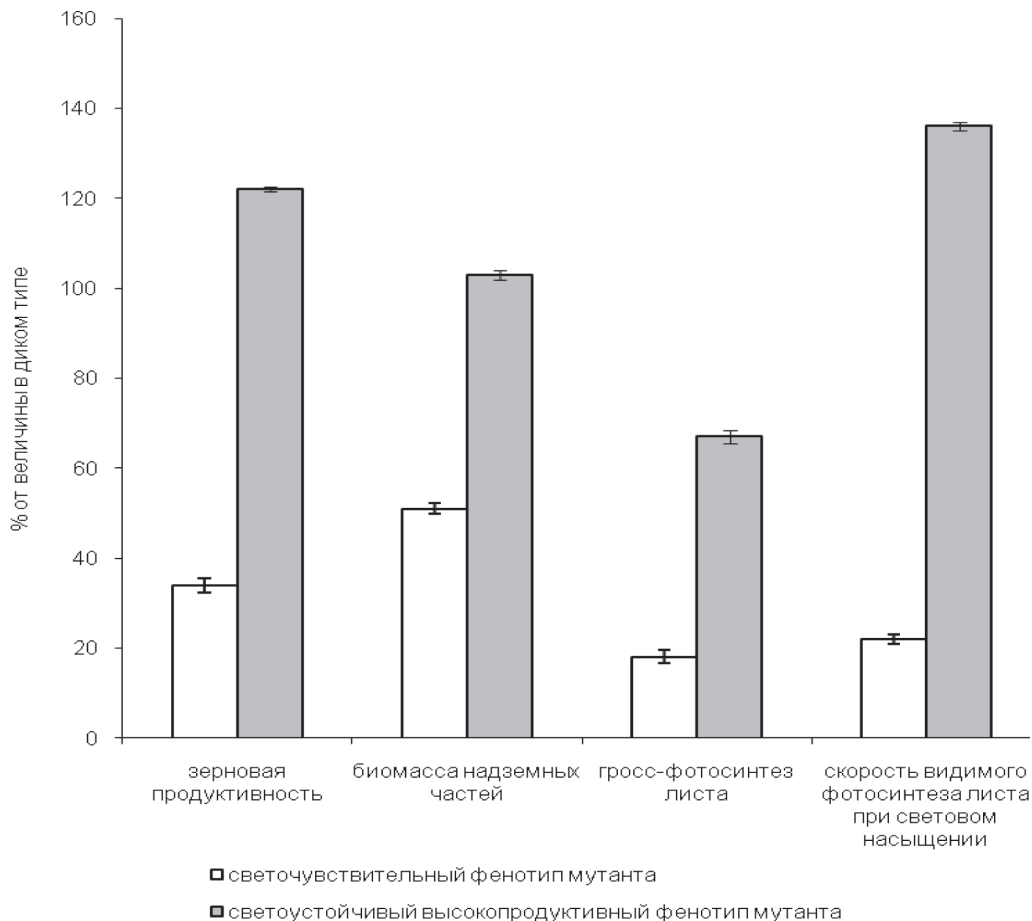


Рис. 2. Величины зерновой продуктивности, вегетативной продуктивности, gross-фотосинтеза и скорости видимого фотосинтеза двух фенотипов мутанта ячменя *clo-f2³⁶¹³*, выраженные в процентах от соответствующих показателей растений дикого типа *Donaria*.

лой антенны могут выступать коннекторами не только между ФС2 и ССК2, но и между ФС2 и ФС1, обеспечивая передачу части избыточной энергии с ФС2 на ФС1 по механизму spillover (Caffari et al., 2014). Известно, что реакционные центры ФС1, в отличие от ФС2, эффективно рассеивают избыточную световую энергию. Это значительно увеличило бы фотозащиту ФС2. Кроме того, такая передача энергии от ФС2 к ФС1 частично компенсировала бы отсутствующий у мутанта механизм перехода 1–2 состояний (Oegren, Oquist, 1984; Samuelsson et al., 1985; Caffari et al., 2014). Белки малой антенны даже в отсутствие тримеров ССК2 способны поддерживать формирование суперкомплексов ФС2 и гранальный стэкинг тилакоидных мембран (Ruban, 2003). Мы предполагаем, что подобный механизм может быть вовлечен и в формирование гран в хлоропластах светоустойчивого фенотипа. Накопление белка Lhcb4 у высокопродуктивного светочувствительного фенотипа позволяет предполагать, что фосфорилирование этого белка на свету может облегчать доступ к поврежденным комплексам ФС2 и их репарацию (предположительно затрудненную у исходного мутантного фенотипа). Наконец, важным фактором формирования светоустойчивого фенотипа могут быть изменения ядерно-хлоропластного сигналинга, вызванные снижением уровня сигналов деградации

(в том числе уровня синглетного кислорода и его вторичных мессенджеров) от дестабилизированных пигмент-белковых комплексов (Triantaphylidès, Navaux, 2009; Sakuraba et al., 2012). Изменения сигналинга, по нашим данным, предположительно обуславливают предотвращение ускоренного старения, которому подвержен низкопродуктивный светочувствительный фенотип мутанта (Tyutereva et al., 2014).

Перспективы исследований

Представляет интерес: (1) дальнейшее изучение уникальной пространственной организации суперкомплексов фотосинтетического аппарата тилакоидных мембран хлоропластов светоустойчивого высокопродуктивного фенотипа мутанта ячменя *chlorina 3613*, (2) исследование регуляторных процессов, запускающих формирование этого фенотипа, а также (3) возможность использовать направленные изменения стехиометрии малой антенны и ФС2 в тилакоидных мембранах хлоропластов для повышения устойчивости к водному и световому стрессам, продуктивности фотосинтеза и урожайности у сортов ячменя дикого типа. Анализ результатов микрочипирования транскриптомов высокопродуктивного и низкопродуктивного фенотипов *chlorina 3613* на матрицах Affymetrix GenChip®Barley

Геноме Аггау позволит выявить дифференциально экспрессирующиеся гены, определяющие формирование высокопродуктивного фенотипа. Совокупность этих исследований поможет глубже понять роль хлорофилла *b* в структурно-функциональной организации процесса фотосинтеза и пластидно-ядерном сигналинге фотосинтезирующих клеток наземных растений.

Благодарности

Исследования поддержаны Федеральной целевой программой «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» Министерства образования и науки Российской Федерации (соглашения № 8716 и 8133), Российским фондом фундаментальных исследований (РФФИ), проекты № 07-04-01707а, 10-04-01186а, 12-04-32068мол_а и Российским научным фондом (РНФ), проект № 14-16-00120. Мы благодарим Центр коллективного пользования научным оборудованием БИН РАН и ресурсный центр «Развитие молекулярных и клеточных технологий» СПбГУ.

Список литературы

- Любименко В. Н. К вопросу о физиологической характеристике световых и теневых листьев // Избр. тр. Киев, 1963. Т. 1. С. 194–202.
- Сапожников Д. И., Красовская Т. А., Маевская А. Н. Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленых листьев при действии света // Докл. Акад. наук СССР. 1957. Т. 113, № 2. С. 465–467.
- Тютерева Е. В. Реакция фотосинтетического аппарата *chlorina 3613* (*Hordeum vulgare* L.), лишённого хлорофилла *b*, на изменение уровня инсоляции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2011. 20 с.
- Тютерева Е. В., Войцеховская О. В. Реакции лишённого хлорофилла *b* мутанта ячменя *chlorina 3613* на пролонгированное снижение освещенности. 1. Динамика содержания хлорофиллов, рост и продуктивность // Физиология растений. 2011а. Т. 58, № 1. С. 3–11.
- Тютерева Е. В., Войцеховская О. В. Реакции лишённого хлорофилла *b* мутанта ячменя *chlorina 3613* на пролонгированное снижение освещенности. 2. Динамика каротиноидов в хлоропластах листьев // Физиология растений. 2011б. Т. 58, № 2. С. 186–194.
- Тютерева Е. В., Иванова А. Н., Войцеховская О. В. К вопросу о роли хлорофилла *b* в онтогенетических адаптациях растений // Успехи совр. биологии. 2014. Т. 134, № 3. С. 249–256.
- Allred D. R., Staehelin L. A. Implications of cytochrome *b6/f* location for thylakoidal electron transport // J. Bioenerget. Biomembr. 1986. Vol. 18. P. 415–432.
- Amunts A., Toporik H., Borovikova A., Nelson N. Structure determination and improved model of plant photosystem I // J. Biol. Chem. 2010. Vol. 285, № 5. P. 3478–3486.
- Andersson B., Anderson J. M. Lateral heterogeneity in the distribution of chlorophyll-protein complexes of the thylakoid membranes of spinach chloroplasts // Biochim. Biophys. Acta. 1980. Vol. 593. P. 427–440.
- Andersson J., Walters R. G., Horton P., Jansson S. Antisense inhibition of the photosynthetic antenna proteins CP29 and CP26: implications for the mechanism of protective energy dissipation // Pl. Cell. 2001. Vol. 13. P. 1193–1204.
- Andersson J., Wentworth M., Walters R. G., Howard C. A., Ruban A. V., Horton P., Jansson S. Absence of the Lhcb1 and Lhcb2 proteins of the light-harvesting complex of photosystem 2 — effects on photosynthesis, grana stacking and fitness // Pl. J. 2003. Vol. 35. P. 350–361.
- Apel P. Photosynthesemessungen an chlorophyllmutanten von gerste (lichtkurven, «light-atmung», starklichtempfindlichkeit) // Stud. Biophys. 1967. Vol. 5. P. 105–110.
- Armond P. A., Arntzen C. J. Localization and characterization of photosystem II in grana and stroma lamellae // Pl. Physiol. 1977. Vol. 59, № 3. P. 398–404.
- Ballottari M., Alcocer M. J., D'Andrea C., Viola D., Ahn T. K., Petrozza A., Polli D., Fleming G. R., Cerullo G., Bassi R. Regulation of photosystem I light harvesting by zeaxanthin // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2014. Vol. 111, № 23. P. 2431–2438.
- Ballottari M., Mozzo M., Girardon J., Hienerwadel R., Bassi R. Chlorophyll triplet quenching and photoprotection in the higher plant monomeric antenna protein Lhcb5 // J. Phys. Chem. B. 2013. Vol. 117, № 38. P. 11337–11348. DOI: 10.1021/jp402977y
- Bassi R., Hinz U., Barbato R. The role of the light harvesting complex and photosystem II in thylakoid stacking in the *chlorina-f2* barley mutant // Carlsberg Res. Commun. 1985. Vol. 50, № 6. P. 347–367.
- Ben-Shem A., Frolow F. Crystal structure of plant photosystem I // Nature. 2003. Vol. 426. P. 630–635.
- Betterle N., Ballottari M., Hienerwadel R., Dall'Osto L., Bassi R. Dynamics of zeaxanthin binding to the photosystem II monomeric antenna protein Lhcb6 (CP24) and modulation of its photoprotection properties // Arch. Biochem. Biophys. 2010. Vol. 504. P. 67–77.
- Betterle N., Ballottari M., Zorzan S., de Bianchi S., Cazzaniga S., Dall'Osto L., Morosinotto T., Bassi R. Light-induced dissociation of an antenna hetero-oligomer is needed for non-photochemical quenching induction // J. Biol. Chem. 2009. Vol. 284, № 22. P. 15255–15266.
- Bevins M., Yang C.-M., Markwell J. Characterization of a chlorophyll-deficient mutant of sweetclover (*Melilotus alba*) // Pl. Physiol. Biochem. 1992. Vol. 30, № 4. P. 371–504.
- Boekema E. J., van Roon H., Dekker J. P. Specific association of photosystem 2 and light-harvesting complex 2 in partially solubilized photosystem 2 membranes // Fed. Eur. Biochem. Soc. Lett. 1998. Vol. 424. P. 95–99.
- Boekema E. J., Van Roon H., Van Breemen J. F. L., Dekker J. P. Supramolecular organization of photosystem 2 and its light-harvesting antenna in partially solubilized photosystem 2 membranes // Eur. J. Biochem. 1999. Vol. 266. P. 444–452.
- Bossmann B. L., Grimme H., Knoetzel J. Protease-stable integration of Lhcb1 into thylakoid membranes is dependent on chlorophyll *b* in allelic *chlorina-f2* mutants of barley (*Hordeum vulgare* L.) // Planta. 1999. Vol. 207, № 1. P. 551–558.
- Bowie J. U. Solving the membrane protein folding problem // Nature. 2005. Vol. 438, № 1. P. 581–589.
- Burch-Smith T. M., Brunkard J. O., Choi Y. G., Zambryski P. C. Organelle-nucleus cross-talk regulates plant intercellular communication via plasmodesmata // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2011. Vol. 108, № 51. P. 1451–1460.
- Caffarri S., Frigerio S., Olivieri E., Righetti P. G., Bassi R. Differential accumulation of Lhcb gene products in thylakoid membranes of *Zea mays* plants grown under contrasting light and temperature conditions // Proteomics. 2005. Vol. 5. P. 758–768.

- Caffarri S., Passarini F., Bassi R., Croce R. A specific binding site for neoxanthin in the monomeric antenna proteins CP26 and CP29 of Photosystem II // Fed. Eur. Biochem. Soc. Lett. 2007. Vol. 581. P. 4704–4710.
- Chen Y.-E., Zhao Z.-Y., Zhang H.-Y., Zeng X.-Y., Yuan S. The significance of CP29 reversible phosphorylation in thylakoids of higher plants under environmental stresses // J. Exp. Bot. 2013. Vol. 64, № 5. P. 1167–1178.
- Chow W. S., Kim E. H., Horton P., Anderson J. M. Granal stacking of thylakoid membranes in higher plant chloroplasts: the physicochemical forces at work and the functional consequences that ensue // Photochem. Photobiol. Sci. 2005. Vol. 4. P. 1081–1090.
- Chow W. S., Miller C., Anderson J. M. Surface charges, the heterogeneous lateral distribution of the two photosystems, and thylakoid stacking // Biochim. Biophys. Acta. 1991. Vol. 1057. P. 69–77.
- Cox R. P., Andersson B. Lateral and transverse organisation of cytochromes in the chloroplast thylakoid membrane // Biochem. Biophys. Res. Commun. 1981. Vol. 103. P. 1336–1342.
- Croce R., Amerongen H. Light-harvesting and structural organization of Photosystem II: From individual complexes to thylakoid membrane // J. Photochem. Photobiol. B: Biol. 2011. Vol. 104. P. 142–153.
- Croce R., Zucchelli G., Garlaschi F. M., Jennings R. C. A thermal broadening study of the antenna chlorophylls in PSI-200, LHCI, and PSI core // Biochemistry. 1998. Vol. 37, № 50. P. 17355–17360.
- Dall'Osto L., Cazzaniga S., Havaux M., Bassi R. Enhanced photoprotection by protein-bound vs free xanthophyll pools: a comparative analysis of chlorophyll b and xanthophyll biosynthesis mutants // Molec. Pl. 2010. Vol. 3, № 3. P. 576–593.
- Dall'Osto L., Holt N. E., Kaligotla S., Fuciman M., Cazzaniga S., Carbonera D., Frank H. A., Alric J., Bassi R. Zeaxanthin protects plant photosynthesis by modulating chlorophyll triplet yield in specific light-harvesting antenna subunits // J. Biol. Chem. 2012. Vol. 287, № 50. P. 41820–41834.
- Daum B., Nicastro D., Austin J., McIntosh J. R., Kuehlbrandt W. W. Arrangement of photosystem 2 and ATP synthase in chloroplast membranes of spinach and pea // Pl. Cell. 2010. Vol. 22. P. 1299–1312.
- De Bianchi S., Betterle N., Kouril R., Cazzaniga S., Boekema E., Bassi R., Dall'Osto L. Arabidopsis mutants deleted in the light-harvesting protein Lhcb4 have a disrupted photosystem II macrostructure and are defective in photoprotection // Pl. Cell. 2011. Vol. 23, № 7. P. 2659–2679.
- De Bianchi S., Dall'Osto L., Tognon G., Morosinotto T., Bassi R. Minor antenna proteins CP24 and CP26 affect the interactions between photosystem 2 subunits and the electron transport rate in grana membranes of *Arabidopsis* // Pl. Cell. 2008. Vol. 20, № 3. P. 1012–1028.
- Dekker J. P., Boekema E. J. Supramolecular organization of thylakoid membrane proteins in green plants // Biochim. Biophys. Acta. 2005. Vol. 1706. P. 12–39.
- Dekker J. P., van Roon H., Boekema E. J. Heptameric association of light-harvesting complex 2 trimers in partially solubilized photosystem 2 membranes // Fed. Eur. Biochem. Soc. Lett. 1999. Vol. 449. P. 211–214.
- Dreuw A. Influence of geometry relaxation on the energies of the S1 and S2 states of violaxanthin, zeaxanthin, and lutein // J. Phys. Chem. A. 2006. Vol. 110. P. 4592–4599.
- Eggink L. L., Park H., Hooper J. K. The role of chlorophyll b in photosynthesis: Hypothesis // BMC Plant Biology. 2001. Vol. 1, № 2. P. 450–465.
- Espineda C. E., Linford A. S., Devine D., Brusslan J. A. The At-CAO gene, encoding chlorophyll a oxygenase, is required for chlorophyll b // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1999. Vol. 96. P. 10507–10511.
- Ferroni L., Angeleri M., Pantaleoni L., Pagliano C., Longoni P., Marsano F., Aro E.-M., Suorsa M., Baldisserotto C., Giovannardi M., Cella R., Pancaldi S. Light-dependent reversible phosphorylation of the minor photosystem II antenna Lhcb6 (CP24) occurs in lycophytes // Pl. J. 2014. Vol. 77. P. 893–905.
- Funk C., Schroder W. P., Napiwotzki A., Tjus S. E., Renger G., Andersson B. The PSII-S protein of higher plants: A new type of pigment binding protein // Biochemistry. 1995. Vol. 34, № 35. P. 11133–11141.
- Ghirardi M. L., McCauley S. W., Melis A. Photochemical apparatus organization in the thylakoid membrane of *Hordeum vulgare* wild type and chlorophyll b-less chlorina-f2 mutant // Biochim. Biophys. Acta. 1986. Vol. 851. P. 331–339.
- Goral T. K., Johnson M. P., Duffy C. D. P., Brain A. P. R., Ruban A. V., Mullineaux C. W. Light-harvesting antenna composition controls the macrostructure and dynamics of thylakoid membranes in *Arabidopsis* // Pl. J. 2012. Vol. 69. P. 289–301.
- Govindjee. Carotenoids in photosynthesis: a historical perspective // H. A. Frank, A. J. Young, G. Britton, R. J. Cogdell (eds.). The photochemistry of carotenoids: Applications in biology. Dordrecht, 1999. P. 1–19.
- Harrison M. A., Nemson J. A., Melis A. Assembly and composition of the chlorophyll a-b light-harvesting complex of barley (*Hordeum vulgare* L.): Immunochemical analysis of chlorophyll b-less and chlorophyll b-deficient mutants // Photosyn. Res. 1993. Vol. 38. P. 141–151.
- Härtel H., Lokstein H., Grimm B., Rank B. Kinetic studies on the xanthophyll cycle in barley leaves (Influence of antenna size and relations to nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching) // Pl. Physiol. 1996. Vol. 110, № 2. P. 471–482.
- Highkin H. R. Chlorophyll studies on barley mutants // Pl. Physiol. 1950. Vol. 25, № 2. P. 294–306.
- Highkin H. R., Frenkel A. W. Studies of growth & metabolism of a barley mutant lacking chlorophyll b // Pl. Physiol. 1962. Vol. 37, № 6. P. 814–820.
- Hirashima M., Satoh S., Tanaka R., Tanaka A. Pigment shuffling in antenna systems achieved by expressing prokaryotic chlorophyllide a oxygenase in *Arabidopsis* // J. Biol. Chem. 2006. Vol. 281. P. 15385–15393.
- Hooper J. K., Eggink L. L., Chen M. Chlorophylls, ligands and assembly of light-harvesting complexes in chloroplasts // Photosyn. Res. 2007. Vol. 94. P. 387–400.
- Horie Y., Ito H., Kusaba M., Tanaka R., Tanaka A. Participation of chlorophyll b reductase in the initial step of the degradation of light-harvesting chlorophyll a/b-protein complexes in *Arabidopsis* // J. Biol. Chem. 2009. Vol. 284. P. 17449–17456.
- Hu Q., Miyashita H., Iwasaki I., Kurano N., Miyachi S., Iwaki M., Itoh S. A photosystem I reaction center driven by chlorophyll d in oxygenic photosynthesis // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1998. Vol. 95. P. 13319–13323.
- Hüner N. P., Bode R., Dahal K., Hollis L., Rosso D., Krol M., Ivanov A. G. Chloroplast redox imbalance governs phenotypic plasticity: the “grand design of photosynthesis” revisited // Frontiers Pl. Sci. 2012. Vol. 20, № 3. DOI: 10.3389/fpls.2012.00255
- Jahns P., Holzwarth A. R. The role of the xanthophyll cycle and of lutein in photoprotection of photosystem II // Biochim. Biophys. Acta. 2012. Vol. 1817. P. 182–193.

- Jahns P., Latowski D., Strzalka K. Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle: the role of antenna proteins and membrane lipids // *Biochim. Biophys. Acta*. 2009. Vol. 1787. P. 3–14.
- Jansson S. A guide to the Lhc genes and their relatives in *Arabidopsis* // *Trends Pl. Sci.* 1999. Vol. 4. P. 236–240.
- Jensen P. E., Bassi R., Boekema E. J., Dekker J. P., Jansson S., Leister D., Robinson C., Vibe S. H. Structure, function and regulation of plant photosystem I // *Biochim. Biophys. Acta*. 2007. Vol. 1767. P. 335–352.
- Johnson M., Goral T. K., Duffy C. D. P., Brain A. P. R., Mullineaux C. W., Ruban A. V. Photoprotective energy dissipation involves the reorganization of photosystem II light-harvesting complexes in the grana membranes of spinach chloroplasts // *Pl. Cell*. 2011. Vol. 23. P. 1468–1479.
- Jung H.-S., Chory J. Signaling between chloroplasts and the nucleus: can a systems biology approach bring clarity to a complex and highly regulated pathway? // *Pl. Physiol.* 2010. Vol. 152. P. 453–459.
- Kiss A. Z., Ruban A. V., Horton P. The PsbS protein controls the organization of the photosystem II antenna in higher plant thylakoid membranes // 2007. *J. Biol. Chem.* 2008. Vol. 283. P. 3972–3978.
- Kleine T., Voigt C., Leister D. Plastid signalling to the nucleus: messengers still lost in the mists? // *Trends Genet.* 2009. Vol. 25. P. 185–192.
- Kobayashi Y., Kanesaki Y., Tanaka A., Kuroiwa H., Kuroiwa T., Tanaka K. Tetrapyrrole signal as a cell-cycle coordinator from organelle to nuclear DNA replication in plant cells // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2009. Vol. 106. P. 803–807.
- Krieger-Liszkay A., Fufezan C., Trebst A. Singlet oxygen production in photosystem 2 and related protection mechanism // *Photosyn. Res.* 2008. Vol. 98. P. 551–564.
- Kühlbrandt W., Wang D. N., Fujiyoshi Y. Atomic model of plant light-harvesting complex by electron crystallography // *Nature*. 1994. Vol. 367. P. 614–621.
- Kusaba M., Ito H., Morita R., Iida S., Sato Y., Fujimoto M. Rice NON-YELLOW COLORING1 is involved in light-harvesting complex 2 and grana degradation during leaf senescence // *Pl. Cell*. 2007. Vol. 19. P. 1362–1375.
- Kuttkat A., Grimm R., Paulsen H. Light-harvesting chlorophyll a/b-binding protein inserted into isolated thylakoids binds pigments and is assembled into trimeric light-harvesting complex // *Pl. Physiol.* 1995. Vol. 109. P. 1267–1276.
- Laloi C., Stachowiak M., Pers-Kamczyc E., Warzych E., Murgia I., Apel K. Cross-talk between singlet oxygen and hydrogen peroxide-dependent signaling of stress responses in *Arabidopsis thaliana* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007. Vol. 104. P. 672–677.
- Leverenz J. W., Öquist G., Winglase G. Photosynthesis and photo-inhibition in leaves of chlorophyll b-less barley in relation to absorbed light // *Physiol. Pl.* 1992. Vol. 85, № 3. P. 495–502.
- Li X. P., Gilmore A. M., Caffarri S., Bassi R., Golan T., Kramer D., Niyogi K. K. Regulation of photosynthetic light harvesting involves intrathylakoid lumen pH sensing by the PsbS protein // *J. Biol. Chem.* 2004. Vol. 279, № 22. P. 22866–22874.
- Lin Z.-F., Lin G.-Z., Peng C.-L. Enhancement of susceptibility to photoinhibition and photooxidation in rice chlorophyll b-less mutants // *Photosynthetica*. 2009. Vol. 47, № 1. P. 46–54.
- Liu Z., Yan H., Wang K., Kuang T., Zhang J., Gui L., An X., Chang W. Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution // *Nature*. 2004. Vol. 428. P. 287–292.
- Lokstein H., Härtel H., Hoffmann P., Renger G. Comparison of chlorophyll fluorescence quenching in leaves of wild-type with a chlorophyll b-less mutant of barley (*Hordeum vulgare* L.) // *J. Photochem. Photobiol.* 1993. Vol. 19, № 3. P. 217–225.
- Lunde C., Jensen P. E., Haldrup A., Knoetzel J., Scheller H. V. The PSI-H subunit of photosystem I is essential for state transitions in plant photosynthesis // *Nature*. 2000. Vol. 408. P. 613–615.
- Miller K. R., Miller G. J., McIntyre K. R. The light-harvesting chlorophyll-protein complex of photosystem II. Its location in the photosynthetic membrane // *J. Cell Biol.* 1976. Vol. 71, № 2. P. 624–638.
- Morosinotto T., Baronio R., Bassi R. Operation of the xanthophyll cycle proteins in vivo and in vitro during dynamics of chromophore binding to Lhc // *J. Biol. Chem.* 2002. Vol. 277. P. 36913–36920.
- Mozzo M., Dall'Osto L., Hienerwadel R., Bassi R., Croce R. Photoprotection in the antenna complexes of photosystem 2 — role of individual xanthophylls in chlorophyll triplet quenching // *J. Biol. Chem.* 2008. Vol. 283. P. 6184–6192.
- Mueller A. H., Dockter C., Gough S. P., Lundqvist U., von Wettstein D., Hansson M. Characterization of mutations in barley *feh2* encoding chlorophyllide a oxygenase // *Pl. Cell Physiol.* 2012. Vol. 53, № 7. P. 1232–1246.
- Muller M. G., Lambrev P., Reus M., Wientjes E., Croce R., Holzwarth A. R. Singlet energy dissipation in the photosystem 2 light-harvesting complex does not involve energy transfer to carotenoids // *ChemPhysChem*. 2010. Vol. 11. P. 1289–1296.
- Murchie E. H., Pinto M., Horton P. Agriculture and the new challenges for photosynthesis research // *New Phytol.* 2009. Vol. 181. P. 532–552.
- Murray D. L., Kohorn B. D. Chloroplasts of *Arabidopsis thaliana* homozygous for the ch-1 locus lack chlorophyll b, lack stable LHCP2 and have stacked thylakoids // *Pl. Molec. Biol.* 1991. Vol. 16. P. 71–79.
- Nevo R., Charuvi Da., Tsabari O., Reich Z. Composition, architecture and dynamics of the photosynthetic apparatus in higher plants // *Pl. J.* 2012. Vol. 70. P. 157–176.
- Nield J., Barber J. Refinement of the structural model for the photosystem 2 supercomplex of higher plants // *Biochim. Biophys. Acta*. 2006. Vol. 1757. P. 353–361.
- Nishiyama Y., Allakhverdiev S. I., Muratad N. Protein synthesis is the primary target of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II // *Physiol. Pl.* 2011. Vol. 142. P. 35–46.
- op den Camp R. G., Przybyla D., Ochsenbein C., Laloi C., Kim C., Danon A., Wagner D., Hideg E., Gobel C., Feussner I., Nater M., Apel K. Rapid induction of distinct stress responses after the release of singlet oxygen in *Arabidopsis* // *Pl. Cell*. 2003. Vol. 15. P. 2320–2332.
- Pagliano C., Nield J., Marsano F., Pape T., Barera S., Saracco G., Barber J. Proteomic characterization and three-dimensional electron microscopy study of PS2–LHC2 supercomplexes from higher plants // *Biochim. Biophys. Acta*. 2014. Vol. 1837, № 9. P. 1454–1462. DOI: 10.1016/j.bbabi.2013.11.004
- Passarini F., Wientjes E., Hienerwadel R., Croce R. Molecular basis of light harvesting and photoprotection in CP24: unique features of the most recent antenna complex // *J. Biol. Chem.* 2009. Vol. 284, № 43. P. 29536–29546.
- Peers G., Troung T. B., Ostendorf E., Busch A., Elrad D., Grossman A. R., Hippler M., Niyogi K. K. An ancient light-har-

- vesting protein is critical for the regulation of algal photosynthesis // *Nature*. 2009. Vol. 462. P. 518–521.
- Peng C.-L., Duan J., Lin G., Gilmore A. M. Correlation between photoinhibition sensitivity and the rates and relative extents of xanthophyll cycle de-epoxidation in *chlorina* mutants of barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Photosynthetica*. 2002. Vol. 40, № 4. P. 503–508.
- Peng L. W., Fukao Y., Fujiwara M., Takami T., Shikanai T. Efficient operation of NAD(P)H dehydrogenase requires supercomplex formation with photosystem I via minor LHCI in *Arabidopsis* // *Pl. Cell*. 2009. Vol. 21, № 11. P. 3623–3640.
- Peter G. F., Thornber G. P. Biochemical composition and organization of higher plant photosystem II light-harvesting pigment-proteins // *J. Biol. Chem.* 1991. Vol. 266. P. 16745–16754.
- Popot J.-L., Engelman D. M. Helical membrane protein folding, stability, and evolution // *Annual Rev. Biochem.* 2000. Vol. 69. P. 881–922.
- Ramel F., Ksas B., Akkari E., Mialoundama A. S., Monnet F., Krieger-Liszka A., Ravanat J.-L., Mueller M. J., Bouvier F., Havaux M. Light-induced acclimation of the *Arabidopsis chlorina1* mutant to singlet oxygen // *Pl. Cell*. 2013a. Vol. 25. P. 1445–1462.
- Ramel F., Mialoundama A. S., Havaux M. Nonenzymic carotenoid oxidation and photooxidative stress signalling in plants // *J. Exp. Bot.* 2013b. Vol. 64, № 3. P. 799–805.
- Reinbothe C., Bartsch S., Eggink L., Hooper J. K., Brusslan J., Andrade-Paz R., Monnet J., Reinbothe S. A role for chlorophyllide a oxygenase in the regulated import and stabilization of light-harvesting chlorophyll *a/b* proteins // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2006. Vol. 103. P. 4777–4782.
- Ruban A. V., Berera R., Iliaia C., van Stokkum I. H. M., Kennis J. T. M., Pascal A. A., van Amerongen H., Robert B., Horton P., van Grondelle R. Identification of a mechanism of photoprotective energy dissipation in higher plants // *Nature*. 2007. Vol. 450. P. 575–578.
- Ruban A. V., Johnson M. P., Duffy C. D. P. The photoprotective molecular switch in the photosystem 2 antenna // *Biochim. Biophys. Acta*. 2012. Vol. 1817. P. 167–181.
- Ruban A. V., Lee P. J., Wentworth M., Young A. J., Horton P. Determination of the stoichiometry and strength of binding of xanthophylls to the photosystem II light harvesting complexes // *J. Biol. Chem.* 1999. Vol. 274. P. 10458–10465.
- Ruban A. V., Wentworth M., Goodman H., Yakushevskaya A. E., Andersson J., Lee P. J., Keegstra W., Dekker J. P., Boekema E. J., Jansson S., Horton P. Plants lacking the main light-harvesting complex retain photosystem 2 macro-organization // *Nature*. 2003. Vol. 421. P. 648–652.
- Rüdiger W. Biosynthesis of chlorophyll *b* and the chlorophyll cycle // *Photosyn. Res.* 2002. Vol. 74, № 2. P. 187–193.
- Sagromsky H. Zur physiologischen Bedeutung von Chlorophyll *b* // *Biochem. Physiol. Pflanzen*. 1974. Vol. 166. P. 95–104.
- Sakuraba Y., Balazadeh S., Tanaka R., Mueller-Roeber B., Tanaka A. Overproduction of chl *b* retards senescence through transcriptional reprogramming in *Arabidopsis* // *Pl. Cell Physiol.* 2012. Vol. 53, № 3. P. 505–517.
- Sakuraba Y., Kim Y. S., Yoo S. C., Hörttensteiner S., Paek N. C. 7-Hydroxymethyl chlorophyll a reductase functions in metabolic channeling of chlorophyll breakdown intermediates during leaf senescence // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2013. Vol. 430, № 1. P. 32–37.
- Sakuraba Y., Yokono M., Akimoto S., Tanaka R., Tanaka A. De-regulated chlorophyll *b* synthesis reduces the energy transfer rate between photosynthetic pigments and induces photodamage in *Arabidopsis thaliana* // *Pl. Cell Physiol.* 2010. Vol. 51. P. 1055–1065.
- Simpson D. J. Freeze-fracture studies on barley plastid membranes. III. Location of the light-harvesting chlorophyll-protein // *Carlsberg Res. Commun.* 1979. Vol. 44, № 5. P. 305–336.
- Staehelein L. A., van der Staay G. W. M. Structure, functional organization and dynamic properties of thylakoid membranes // *Oxygenic photosynthesis: The light reactions* / D. R. Ort, C. F. Yocum (eds.). Dordrecht, 1996. P. 11–30.
- Staehelein L. A. Reversible particle movements associated with unstacking and restacking of chloroplast membranes in vitro // *J. Cell Biol.* 1976. Vol. 71. P. 136–158.
- Tanaka A., Ito H., Tanaka R., Tanaka N. K., Yoshida K., Okada K. Chlorophyll *a* oxygenase (CAO) is involved in chlorophyll *b* formation from chlorophyll *a* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1998. Vol. 95. P. 12719–12723.
- Tanaka R., Tanaka A. Chlorophyll *b* is not just an accessory pigment but a regulator of the photosynthetic antenna // *Porphyryns*. 2000. Vol. 9, № 1. P. 240–245.
- Tanaka R., Tanaka A. Chlorophyll cycle regulates the construction and destruction of the light-harvesting complexes // *Biochim. Biophys. Acta*. 2011. Vol. 1807. P. 968–976.
- Terao T., Katoh S. Antenna sizes of photosystem I and photosystem II in chlorophyll-*b* deficient mutants of rice. Evidence for an antenna function of photosystem II reaction centers that are inactive in electron transport // *Pl. Cell Physiol.* 1996. Vol. 37, № 3. P. 307–312.
- Thurlkill R. L., Grimsley G. R., Scholtz J. M., Pace C. N. Hydrogen bonding markedly reduces the pK of buried carboxyl groups in proteins // *J. Molec. Biol.* 2006. Vol. 362, № 3. P. 594–604.
- Tikkanen M., Aro E.-M. Thylakoid protein phosphorylation in dynamic regulation of photosystem 2 in higher plants // *Biochim. Biophys. Acta*. 2012. Vol. 1817. P. 232–238.
- Tikkanen M., Aro E.-M. Integrative regulatory network of plant thylakoid energy transduction // *Trends Pl. Sci.* 2014. Vol. 19. P. 10–17.
- Tikkanen M., Grieco M., Kangasjearvi S., Aro E.-M. Thylakoid protein phosphorylation in higher plant chloroplasts optimizes electron transfer under fluctuating light // *Pl. Physiol.* 2010. Vol. 152. P. 723–735.
- Tikkanen M., Grieco M., Nurmi M., Rantala M., Suorsa M., Aro E.-M. Regulation of the photosynthetic apparatus under fluctuating growth light // *Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B. Biol. Sci.* 2012. Vol. 367. P. 3486–3493.
- Triantaphylidès C., Havaux M. Singlet oxygen in plants: Production, detoxification and signaling // *Trends Pl. Sci.* 2009. Vol. 14. P. 219–228.
- Turner S. Molecular systematics of oxygenic photosynthetic bacteria // *Pl. Syst. Evol.* 1997. Vol. 11. P. 13–52.
- Tyutereva E. V., Brenner W. G., Ivanova A. N., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O. V. Changed stoichiometry of the minor antenna and PS2 reaction centres, a possible basis for increased photosynthesis productivity and increased tolerance to light and drought stress in barley // *Abstr. Int. Conf. "Photosynthesis Research for Sustainability-2014 in honor of Vladimir A. Shuvalov, June 2–7 2014, Pushchino, Russia"*. 2014. P. 56.
- Vallon O., Wollman F. A., Olive J. Lateral distribution of the main protein complexes of the photosynthetic apparatus in *Chlamydomonas reinhardtii* and in spinach — an immunocytochemical study using intact thylakoid membranes and a

- PS-II enriched membrane preparation // Photobiochem. Photobiophys. 1986. Vol. 12. P. 203–220.
- Wientjes E., Amerongen van H., Croce R.* LHCII is an antenna of both photosystems after long-term acclimation // Biochim. Biophys. Acta. 2013. Vol. 1827. P. 420–426.
- Wientjes E., Oostergetel G. T., Jansson S., Boekema E. J., Croce R.* The role of Lhca complexes in the supramolecular organization of higher plant photosystem I // J. Biol. Chem. 2009. Vol. 284. P. 7803–7810.
- Xu Y.-H., Liu R., Zhi-Qiang L. Y. L., Jiang S.-C., Shen Y.-Y., Wang X.-F., Zhang D.-P.* Light-harvesting chlorophyll *a/b*-binding proteins are required for stomatal response to abscisic acid in *Arabidopsis* // J. Exp. Bot. 2012. Vol. 63, № 3. P. 1095–1106.
- Yamamoto H. Y.* A random walk to and through the xanthophyll cycle // B. Demmig-Adams, W. W. Adams III, A. K. Mattoo (eds.). Photoprotection, photoinhibition, gene regulation and environment: Advances in photosynthesis and respiration. Vol. 21. Dordrecht, 2008. P. 1–10.
- Yamamoto H. Y., Nakayama T. O. M., Chichester C. O.* Studies on the light and dark interconversions of leaf xanthophylls // Arch Biochem. Biophys. 1962. Vol. 97. P. 168–173.
- Yang C. M., Hsu J. C., Chen Y. R.* Light- and temperature-sensitivity of chlorophyll-deficient and virescent mutants // Taiwan. 1993. Vol. 38. P. 49–56.
- Zhang S. P., Scheller H. V.* Light-harvesting complex 2 binds to several small subunits of photosystem I // J. Biol. Chem. 2004. Vol. 279. P. 3180–3187.