

УДК 577.352.3

НАД(Ф)Н-ДЕГИДРОГЕНАЗНЫЙ КОМПЛЕКС ХЛОРОПЛАСТОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Е.Б. ОНОЙКО, Е.К. ЗОЛОТАРЕВА

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины
01601 Киев, ул. Терещенковская, 2
e-mail: membrana@ukr.net*

В обзоре представлены сведения о структуре, субъединичном составе и функциях НАД(Ф)Н-дегидрогеназного (NDH) комплекса хлоропластов. Мультисубъединичный NDH комплекс тилакоидных мембран высших растений, гомологичный бактериальному комплексу I, принимает участие в хлоропластном дыхании и циклическом электронном транспорте (ЦЭТ) вокруг фотосистемы I (ФС I) от стромальных доноров (НАДН или НАДФН) к пластохинону. В NDH комплексе хлоропластов с помощью протеомных, генетических и биоинформационных методов выявлено 28 субъединиц, образующих пять субкомплексов: А, В, мембранный, люменальный и каталитический, связывающий ферредоксин. Люменальный субкомплекс и субкомплекс В специфичны для высших растений. Через минорные белки светособирающего комплекса I (ССК I) Lhca5 и Lhca6 NDH комплекс взаимодействует с ФС I, образуя NDH-ФС I суперкомплекс. Сделано предположение, что физиологическая роль NDH комплекса состоит в предотвращении образования активных форм кислорода и синтезе дополнительного количества АТФ за счет активации ЦЭТ. NDH комплекс вовлечен также в хлоропластное дыхание, защищающее фотосинтетический аппарат от окислительного повреждения.

Ключевые слова: фотосинтез, хлоропласт, НАД(Ф)Н-дегидрогеназный (NDH) комплекс, транспорт электронов, фотосистема I.

НАД(Ф)Н-дегидрогеназный комплекс тилакоидов высших растений так же, как и комплекс I дыхательной цепи митохондрий НАДН дегидрогеназа (КФ 1.6.5.3), катализирует перенос электронов от восстановленных пиридиннуклеотидов к пластохинону [7, 8, 45]. Восстановление и окисление пластохинона происходят в процессе фотосинтетического электронного транспорта и хлоропластного дыхания в хлоропластах. Комплекс NDH локализуется в стромах хлоропластов и участвует в циклическом транспорте электронов вокруг ФС I, который защищает пластохинон от чрезмерного восстановления и контролирует соотношение АТФ/НАДФН. В процессе хлоропластного дыхания пластохинон участвует в нефотохимическом переносе электронов на кислород [36, 43].

Цель настоящей работы — обобщить сведения о структуре, субъединичном составе и функционировании НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса хлоропластов высших растений.

Известно, что в тилакоидных мембранах существуют два пути циклического электронного транспорта вокруг ФС I [19, 26, 27, 47]. Первый

путь, в котором участвуют белки PGR5 и PGRL1 [9, 27], сопряжен с дополнительным синтезом АТФ, что обеспечивает повышение соотношения АТФ/НАДФН в соответствии с потребностями метаболизма. Кроме того, он играет важную роль в защите фотосинтетического аппарата от фотоингибирования, поскольку поддерживает дополнительный уровень протонного градиента, индуцирующего нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла [26, 27, 47]. Этот путь чувствителен к ингибирующему воздействию антимицина А. Второй путь ЦЭТ вокруг ФС I связан с участием НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса, функционирующего также в хлоропластном дыхании [7, 43, 47–49, 55].

Два пути ЦЭТ эффективно работают в C_4 -растениях [28]. В C_3 -растениях перенос электронов вокруг ФС I осуществляется главным образом при участии белков PGR5 и PGRL1, по крайней мере, в оптимальных для фотосинтеза условиях [47]. При этом скорость ЦЭТ с участием NDH комплекса очень низкая, что может быть связано с его незначительным содержанием в хлоропластах — всего лишь 0,2 % общего протеома тилакоидных мембран [44], а соотношение NDH : ФС II составляет, согласно оценкам, 1 : 50...100 [7]. В связи с этим вклад данного комплекса в величину протонного градиента и синтеза АТФ не может быть значительным [35].

Однако в стрессовых условиях роль НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса сильно возрастает. При температурном и водном стрессах, высокой интенсивности света [8, 12, 15, 21, 29, 43, 45, 58], а также в условиях лимитирования фотосинтеза по CO_2 активность фотосинтетической фиксации CO_2 снижается, в строме накапливаются избыточные количества восстановленного ферредоксина и НАДФН. В таких условиях из-за значительного снижения концентрации стромальных акцепторов электронов (НАДФ⁺ и окисленного ферредоксина) возрастает вероятность сброса электронов на кислород с образованием активных форм кислорода, индуцирующих процессы окислительной деструкции компонентов электронтранспортной цепи и мембранных липидов. В этом случае НАД(Ф)Н-дегидрогеназный комплекс, регулируя окислительно-восстановительное состояние пула пластохинонов, предотвращает «перевосстановление» стромальных акцепторов электронов [36, 43] и, таким образом, вносит существенный вклад в защиту фотосинтетического аппарата от окислительного стресса [8, 12, 15, 21, 29, 43, 45, 58].

Особенности НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса хлоропластов. Существование НАД(Ф)Н-дегидрогеназы в хлоропластах высших растений впервые предположено после успешного проведения полного секвенирования двух пластидных геномов *Nicotiana tabacum* и *Marchantia polymorpha* [33, 51]. В пластомах этих организмов идентифицированы 11 генов (*ndhA—ndhK*), кодирующих также гомологичные субъединицы митохондриальной НАДН-дегидрогеназы (комплекс I), что позволило рассматривать предполагаемый комплекс — продукт экспрессии данных генов в хлоропластах — как НАД(Ф)Н-дегидрогеназу [34, 54]. В дальнейшем было показано, что этот комплекс более подобен бактериальному NDH-1 и, особенно, цианобактериальному комплексу [4, 13, 47, 49].

Такое родство согласуется с общепринятой в настоящее время теорией эволюционного происхождения хлоропластов из цианобактерий. Именно в цианобактериях впервые экспериментально продемонстриро-

вали участие NDH-1 комплекса в циклическом электронном транспорте вокруг ФС I [23, 25], что положило начало пониманию функций соответствующего комплекса в хлоропластах. Так, в дефектном по гену *ndhB* мутанте *M55* цианобактерии *Synechocystis* sp. PCC6803, для роста которого необходима высокая концентрация CO₂ [30], наблюдалось нарушение ЦЭТ вокруг ФС I [23–25, 30].

В результате протеомных исследований, проведенных с *Synechocystis* sp. PCC6803, выявлены два функционально различных субкомплекса: NDH-1L и NDH-1MS (образуются из субкомплексов NDH-1M и NDH-1S в условиях низкой концентрации CO₂). Установлено, что необходимый для фотогетеротрофного роста организма комплекс NDH-1L функционирует в дыхании и циклическом электронном транспорте вокруг ФС I, тогда как NDH-1MS участвует в поглощении CO₂ [4, 5, 32].

Кроме того, определено, что геном *Synechocystis* sp. PCC6803 содержит множественные *ndhD* и *ndhF* гены, тогда как хлоропластный геном — только по единичной копии каждого гена, которые соответствуют генам *ndhD1/D2* и *ndhF1* цианобактерий. Поскольку субъединицы, кодирующиеся генами *ndhD1/D2* и *ndhF1*, являются компонентами цианобактериального субкомплекса NDH-1L, это послужило убедительным доказательством участия НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса в циклическом переносе электронов вокруг ФС I и хлоропластном дыхании [4, 32, 47]. Эксперименты по направленному разрушению хлоропластных *ndh* генов в *N. tabacum* подтвердили эту гипотезу [7, 20, 48].

Известно, что бактериальный комплекс I в *Escherichia coli* содержит минимальный набор из 14 субъединиц [59], из которых 11 (NuoA-D, NuoH-N) соответствуют субъединицам NdhA—NdhK хлоропластного и цианобактериального NDH комплексов [4, 49]. Три другие субъединицы NuoE-G, функционирующие в связывании и окислении НАДН [14], в соответствующих комплексах хлоропластов и цианобактерий не обнаружены. Не удалось выявить ортологов НАДН-связывающих субъединиц в хлоропластном NDH комплексе (за исключением комплекса I) даже при полном секвенировании ядерного генома *Arabidopsis thaliana*.

Кроме того, в этом комплексе до сих пор не обнаружены субъединицы, участвующие в связывании и окислении НАДФН. Поэтому природа непосредственного донора электронов для НАД(Ф)Н-дегидрогеназы до настоящего времени остается невыясненной.

Недавно получены данные, свидетельствующие о том, что в изолированных тилакоидах *A. thaliana* ферментный комплекс взаимодействует с ферредоксином, а не с НАД(Ф)Н. Так, пластохинон восстанавливался экзогенно добавленным ферредоксином, который, в свою очередь, восстанавливался НАДФН через мембраносвязанную ферредоксин: НАДФ⁺-оксидоредуктазу (рис. 1) [61]. Таким образом, экспериментально установлено, что NDH комплекс функционирует как ферредоксин: пластохиноноксидоредуктаза, в связи с чем было предложено считать его НАДН-дегидрогеназоподобным комплексом.

Структура и субъединичный состав НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса хлоропластов. Методом электронной микроскопии установлено, что NDH-1 комплекс в цианобактерии *Thermosynechococcus elongatus* имеет L-образную структуру, состоящую из двух частей: гидрофобной погруженной в мембрану и гидрофильной периферической [1]. Подобная структура характерна для бактериального NDH-1 комплекса, а также для

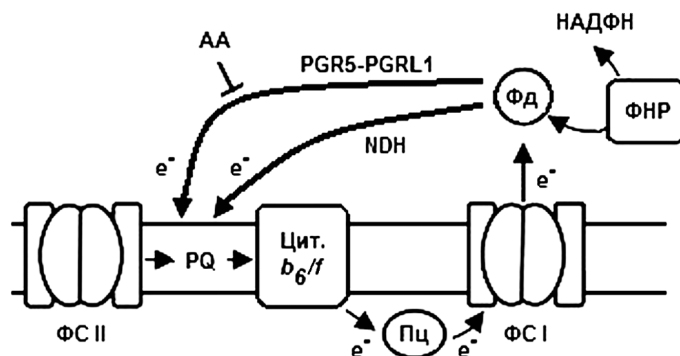


Рис. 1. Схематическая модель циклического электронного транспорта вокруг ФС I. В высших растениях существуют два пути ЦЭТ: с участием белков PGR5/PGRL1 и с участием NDH комплекса. Первый путь ингибируется антимицином А (AA). В изолированных тилакоидах пластохинон (PQ) акцептирует электроны от ферредоксина (Фд). Цит. b_6/f — комплекс цитохромов b_6/f ; Пц — пластоцианин; ФНР — ферредоксин:НАДФ⁺-редуктаза

митохондриального комплекса I [10]. Такое сходство структуры в этих организмах дало основание предположить ее наличие и у НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса хлоропластов [49, 55]. В настоящее время на основании результатов генетических, протеомных, биохимических исследований структурной характеристики бактериальных NDH-1 комплексов ученые считают, что НАД(Ф)Н-дегидрогеназный комплекс хлоропластов высших растений представляет собой мультисубъединичный комплекс, локализованный в тилакоидах стромы. Он состоит из субкомплексов А, В, мембранного, люменального и каталитического, связывающего ферредоксин (рис. 2) [16, 37, 61].

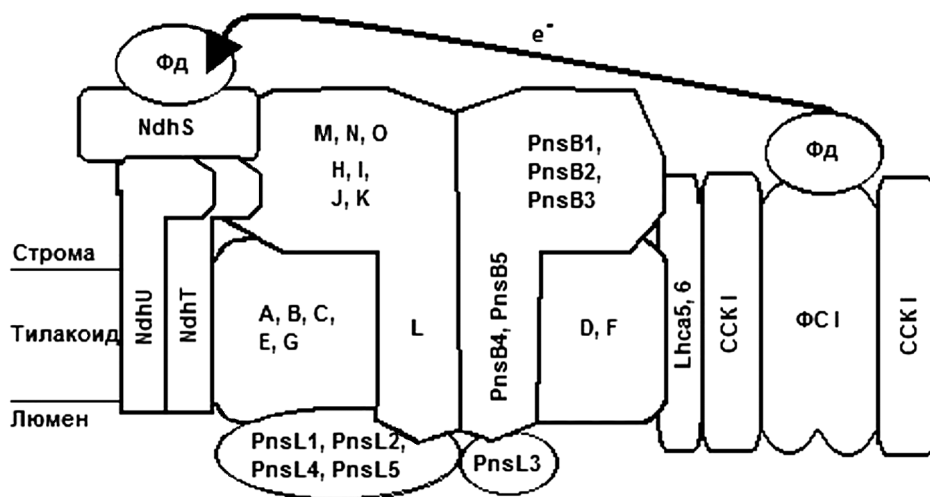


Рис. 2. Схематическая модель NDH-ФС I суперкомплекса в хлоропластах. NdhA-NdhG — субъединицы мембранного субкомплекса; NdhH-NdhO — субъединицы субкомплекса А; PnsB1-5, PnsL3 — субъединицы субкомплекса В; PnsL1,2,4,5 — субъединицы люменального субкомплекса; NdhS-NdhT — субъединицы каталитического субкомплекса; NDH комплекс через минорные белки светособирающего комплекса I (ССК I) Lhca5 и Lhca6 взаимодействует с ФС I с образованием NDH-ФС I суперкомплекса; электроны транспортируются от ФС I к NDH комплексу через ферредоксин (Фд)

Мембранный субкомплекс формируют семь гидрофобных субъединиц NdhA—NdhG, кодирующихся хлоропластными генами. Все субъединицы являются высококонсервативными в различных типах NDH комплексов, включая бактериальные NDH-1 комплексы и митохондриальный комплекс I [40]. Недавно получена кристаллическая структура периферической и мембранной частей NDH-1 комплексов из термофильной бактерии *Thermus thermophilus*, а также *E. coli* [3, 10, 11, 46]. Полагают, что структура NDH-1 комплекса в *E. coli*, имеющего минимальный субъединичный состав с высокой степенью гомологии аминокислотных последовательностей мембранных субъединиц, представляет собой наипростейшую модель для понимания молекулярного механизма функционирования данного комплекса как протонтранслоцирующей НАД(Ф)Н:хиноноксидоредуктазы в различных организмах. Анализ трехмерной структуры мембранной части NDH-1 комплекса в *E. coli* показал, что субъединицы NuoL, NuoM и NuoN, соответствующие субъединицам NdhF, NdhD и NdhB хлоропластного NDH комплекса, представляют собой антипортерподобные белки. Каждая субъединица содержит по 14 консервативных трансмембранных спиралей, включая две прерывистые спирали, играющие важную роль в функционировании переносчиков и каналов [3, 10, 11]. Такие спирали участвуют в переносе протонов или ионов, обеспечивая некоторую структурную гибкость и введение заряда в центр мембраны. Субъединица NuoL, локализованная на удаленном от гидрофильной области участке, содержит длинную амфипатическую α -спираль, простирающуюся почти на всю длину мембранной области.

Предполагают, что субъединица NdhF хлоропластного NDH комплекса также содержит длинную α -спираль этого типа, непосредственно контактирующую с одной из прерывистых спиралей субъединиц NdhB, NdhD и NdhF [10, 11]. Субъединицы NuoA, NuoJ и NuoK комплекса NDH-1 в *E. coli* соответствуют субъединицам NdhC, NdhG и NdhF хлоропластного NDH комплекса. Эти субъединицы содержат в целом 11 трансмембранных спиралей, образующих мультиспиральный пучок, который располагается на краю мембранной области [10, 11]. В субъединице NuoH, соответствующей хлоропластной субъединице NdhA, 8 трансмембранных спиралей, она слабо связана с субъединицами NuoA, NuoJ и NuoK.

Согласно рабочей модели механизма сопряжения электронного транспорта с транслокацией протонов в NDH-1 комплексе, предложенной Ефремовым и соавт. [10], перенос электронов от НАДН к хинону сопряжен с конформационными изменениями в гидрофильной периферической области. Далее изменения передаются через субъединицу NuoH и субъединицы NuoA, NuoJ, NuoK, образующие мультиспиральный пучок, к длинной амфипатической α -спирали в субъединице NuoL, что приводит к пистонподобному движению данной спирали вдоль мембранной области. Этот вид движения вызывает наклон трех ближайших прерывистых спиралей в субъединицах NuoI, NuoM и NuoN, обеспечивая в конечном счете транслокацию трех протонов. Предполагают, что перенос четвертого протона осуществляется на границе мембранной и периферической областей и также может быть связан с конформационными изменениями с участием субъединиц NuoJ, NuoK и, возможно, NuoN. В результате NDH-1 комплекс акцептирует два электрона от НАДН и переносит 4 протона из цитоплазмы в периплазму [10]. Если

этот расчет корректен и в отношении хлоропластного NDH комплекса, то через тилакоидную мембрану должны транслоцироваться в целом 8 протонов (другие 4 протона транспортируются через Q-цикл цитохромного b_6/f комплекса) сопряженно с переносом двух электронов от стромального электронного донора к пластохинону через NDH комплекс, а затем к ФС I через комплекс цитохромов b_6/f . В этом случае ЦЭТ вокруг ФС I при физиологической необходимости может эффективно продуцировать дополнительный протонный градиент. С помощью масс-спектрометрического анализа NDH-ФС I суперкомплекса в *A. thaliana* были идентифицированы все мембранные субъединицы, кроме субъединицы NdhG [37], что является прямым доказательством их наличия в NDH комплексе хлоропластов высших растений. Поскольку субъединица NdhG обнаружена в цианобактериальных NDH-1 комплексах, предполагается также ее наличие и в NDH комплексе хлоропластов [4, 41].

Субкомплекс А содержит четыре гидрофильные субъединицы NdhH—NdhK, кодируемые хлоропластными генами. Как и мембранные субъединицы NdhA—NdhG, они являются консервативными у различных типов NDH комплексов, в том числе и у бактериальных комплексов [5, 10, 16]. Кристаллическая структура гидрофильной части NDH-1 комплекса, изолированного из *T. thermophilus*, показала, что полость, образованная субъединицами Nqo4, Nqo6, Nqo8 (гомологичны хлоропластным субъединицам NdhH, NdhK, NdhA) и субъединицами Nqo7, Nqo10, Nqo11 (соответствуют хлоропластным субъединицам NdhC, NdhG, NdhE), содержит центр, связывающий хинон [10]. Электроны транспортируются от НАДН к первичному электронному акцептору флавинмононуклеотиду и затем через семь железо-серных кластеров к хинону. Гомологи хлоропластных субъединиц NdhH—NdhK связывают три [4Fe-4S]-кластера, участвующих в переносе электронов в комплексе *T. thermophilus* [46].

Для идентификации новых субъединиц субкомплекса А были применены несколько подходов. Один из них включал протеомные методы исследования, основанные на очистке His-меченных NDH комплексов [42] и разделении белков NDH комплекса в двумерном BN-электрофорезе [6, 39, 52] с последующим анализом субъединичного состава с помощью масс-спектрометрии и иммуноблоттинга.

Другим успешным подходом оказался генетический скрининг с оценкой активности NDH комплекса по кратковременному повышению уровня флуоресценции хлорофилла *a* после выключения актиничного света, индуцируемого с помощью NDH-зависимого восстановления пластохинона стромальным электронным пулом в темноте [2, 23]. Результатом применения этих подходов стала очистка методом пластидной трансформации гидрофильной части NDH комплекса хлоропластов *N. tabacum* с His-меченной субъединицей NdhH [42]. His-меченный субкомплекс, содержащий кодируемые хлоропластными генами субъединицы NdhA, NdhH—NdhK, был очищен способом афинной хроматографии на никелевых ионных колонках, а последующая идентификация полипептидов с помощью масс-спектрометрии привела к обнаружению новых гидрофильных субъединиц NdhM, NdhN и NdhO, кодирующихся ядерными генами [42]. Отсутствие любой из этих субъединиц вызывало дестабилизацию целого субкомплекса А [42]. Субъединицы NdhM—NdhO являются специфическими для фотосинтетических NDH комплексов, их

гомологи обнаружены также в цианобактериальном NDH-1 комплексе, но не в дыхательном комплексе I [6, 41].

Ген *ndhI* был первоначально открыт в *Synechocystis* sp. PCC6803 на основании ее ответа на низкие концентрации CO₂ [31]. Позднее в результате протеомных исследований был идентифицирован и сам белок NdhL [6]. Его ортолог, который кодировался ядерным геном, был выявлен в *A. thaliana* при характеристике мутантов по гену *crr23/ndhI*, а генетическими и биохимическими методами доказано, что он представляет собой субъединицу NDH комплекса хлоропластов [50].

Дальнейшие исследования показали, что у *A. thaliana* субъединица NdhL необходима для накопления и стабилизации субкомплекса A и наоборот [37]. Полагают, что субъединица NdhL участвует в связывании субкомплекса A и люменального субкомплекса, которые разделены тилакоидной мембраной в хлоропластах [37].

Субкомплекс В включает субъединицы PnsB1—PnsB3, а также два трансмембранных белка PnsB4 и PnsB5 [16, 37, 40]. Все они являются специфическими для высших растений, поскольку их гомологи не идентифицированы ни в цианобактериях, ни в *Chlamydomonas reinhardtii* [37, 40]. Анализом генов *in silico*, а также масс-спектрометрическим методом открыты белки, кодирующиеся ядерными генами *Atlg15980* и *Atlg64770* [52, 57]. Согласно новой номенклатуре [16], эти белки обозначили как PnsB1 (ранее обозначался как NDF1/NDH48) и PnsB2 (NDF2/NDH45).

Экспериментально установлено, что белки PnsB1 и PnsB2 являются субъединицами NDH комплекса хлоропластов. Так, они мигрируют вместе с ним в полиакриламидном геле при BN-электрофорезе [52, 57]. Отсутствие любого из этих белков в мутантных растениях *A. thaliana* приводило к нарушению накопления NDH комплекса и потере им активности, что свидетельствует об их важной роли в формировании стабильной структуры и функционировании данного ферментного комплекса. Кроме того, показано, что субъединицы PnsB1 и PnsB2 становятся нестабильными в мутантах, в которых отсутствует мембранный субкомплекс, что подтверждает взаимодействие данных субъединиц с мембранным субкомплексом [37, 52, 57].

Поскольку белок PnsB1 оказался чувствительным к мягкой обработке трипсином, полагают, что он локализуется на наружном экспонированном в строму участке субкомплекса В. Считается, что белок PnsB2, устойчивый к действию протеазы, погружен в субкомплекс В или тилакоидную мембрану [52], хотя и не содержит трансмембранных спиралей так же, как и белок PnsB1. Высказано мнение, что субкомплекс А частично защищает субъединицу PnsB1 от атаки протеазой, что указывает на его взаимодействие с субкомплексом В [52].

Субъединица PnsB3 (NDF4), открытая анализом *in silico* [57], выявлена в составе NDH-ФС I суперкомплекса при BN-электрофорезе и классифицирована как возможный компонент субкомплекса В [37].

Анализ *in vitro* рекомбинантного белка PnsB3 показал, что субъединица PnsB3 содержит редокс-активный железо-серный кластер, что свидетельствует о возможном ее участии в переносе электронов внутри NDH комплекса хлоропластов [57].

PnsB4 (NDF6) и PnsB5 (NDF18), содержащие по одной трансмембранной спирали, представляют собой внутренние мембранные белки

субкомплекса В [18, 37]. Обнаружено, что эти белки нестабильны в мутантах, в которых отсутствуют субъединицы NdhD или NdhB.

В мутантах по генам *ndf6* и *ndf18* активность NDH комплекса не регистрировалась, а субъединица PnsB1 полностью исчезала [18, 37], что указывает на тесное взаимодействие белков PnsB4 и PnsB5 с другими субъединицами субкомплекса В — PnsB1—PnsB3. В отсутствие люменального субкомплекса и, возможно, субкомплекса А субкомплекс В частично нестабилен и полностью распадается при удалении мембранной субъединицы NdhD и, по-видимому, субъединицы NdhF [37].

Результаты, полученные при изучении мутантов NDH комплекса с измененным субъединичным составом, дают основание считать, что субкомплекс В образует вторую гидрофильную часть, содержащую субъединицы PnsB1—PnsB3 и прикрепленную к мембранному субкомплексу двумя трансмембранными белками PnsB4 [18] и PnsB5 [37].

Следует отметить, что PsbQ-подобный белок PnsL3 (PQL1/PsbQ-F1), кодирующийся геном *At3g01440*, ранее классифицировали как компонент люменального субкомплекса [37], тогда как в настоящее время полагают, что он локализуется на внутренней выступающей в люмен тилакоида стороне субкомплекса В [56, 60]. Этот белок полностью отсутствовал в мутантах по гену *ndf6*, и наоборот, в отсутствие белка PnsL3 накопление других субъединиц субкомплекса В также резко уменьшалось. На этом основании данный белок считают субъединицей NDH комплекса, тесно связанной с субкомплексом В, как предполагают, через субъединицу PnsB4 [56, 60].

Люменальный субкомплекс образуют четыре белка, кодирующихся ядерными генами [40]. Два из них являются гомологами субъединиц PsbP и PsbQ кислородвыделяющего комплекса фотосистемы II. Установлено, что эти гомологи — не только структурные компоненты NDH комплекса, но и необходимы для обеспечения его активности [17, 56, 60]. Из двух PsbP-подобных белков, обнаруженных в хлоропластах *A. thaliana*, только белок PnsL1 (PPL2) является субъединицей люменального субкомплекса [17], а из трех PsbQ-подобных белков — только белок PnsL2 (PQL2/PsbQ-F2), который кодируется геном *Atlg14150*, принадлежит к данному субкомплексу [40]. Белок PnsL3 относят сейчас к субкомплексу В [56, 60]. Обнаружено, что белки PnsL1 и PnsL2 локализируются вместе с субъединицами NDH комплекса в BN-гелях и выявляются масс-спектрометрическим анализом суперкомплекса NDH-ФС I [37, 56, 60]. Данные белки важны для накопления интактного NDH комплекса [17, 56, 60].

Кроме PsbQ- и PsbP-подобных белков люменальный субкомплекс включает иммунофилины, относящиеся к семейству пептидилпролил *цис-транс*-изомераз [22]. В NDH комплексе обнаружено два типа иммунофилинов: PnsL4 (FKBP16-2) и PnsL5 (CYP20-2) [37, 53]. Показано, что в мутанте по гену *FKBP16-2* нарушалось накопление субкомплекса А и люменального субкомплекса. В то же время белок PnsL4 отсутствовал в мутантах, в которых не регистрировалась активность NDH комплекса [37].

Белок PnsL5 выявлен в NDH-ФС I суперкомплексе в BN-гелях [37, 53]. Полагают, что он является периферической субъединицей люменального субкомплекса, поскольку в мутанте по гену *sup20-2* активность комплекса не нарушалась и он не обнаруживался в мутанте по гену *Atlg14150* [56].

Считают, что люменальный субкомплекс необходим для накопления и стабилизации субкомплекса А [37, 53, 56, 60]. Предполагают также, что он играет важную роль в сборке, стабилизации и функционировании всего NDH комплекса, а возможно, и в сборке NDH-ФС I суперкомплекса. Все субъединицы люменального субкомплекса являются специфическими для высших растений, их гомологи отсутствуют в цианобактериях и в *C. reinhardtii* [37, 40].

В состав **каталитического субкомплекса** входят субъединицы NdhS (CRR31), NdhT (CRRJ) и NdhU (CRRL) [16, 61]. Все три субъединицы необходимы для обеспечения активности ферментного комплекса. Периферическая субъединица NdhS взаимодействует с субъединицами NdhT и NdhU, содержащими по одной трансмембранной спирали, и, возможно, с субкомплексом А. Субъединица NdhU нестабильна в отсутствие субъединицы NdhT. Установлено, что на субъединице NdhS, содержащей С-концевой участок с SH₃-подобной структурой, локализован высокоафинный центр связывания с ферредоксином [61]. Взаимодействие NDH комплекса с ферредоксином подтверждено в экспериментах *in vitro*. Тем не менее, для подтверждения локализации этого центра и стабильного связывания ферредоксина с NDH комплексом *in vivo* необходимы и другие биохимические доказательства. Кроме того, по-прежнему остается невыясненным маршрут электронов от ферредоксина к переносчикам субкомплекса А.

Структурная модель NDH-ФС I суперкомплекса. У высших растений NDH комплекс взаимодействует с ФС I с образованием NDH-ФС I суперкомплекса [37, 39, 52]. В этом взаимодействии важную роль играют минорные белки ССКI — Lhca5 и Lhca6 [37, 38]. Они являются консервативными для высших растений, поскольку их гомологи не обнаружены ни у цианобактерий, ни у *C. reinhardtii* [37].

Характеристика мутантов *A. thaliana* по генам *lhca5/lhca6* показала, что в отсутствие данных белков интактный NDH-ФС I суперкомплекс не обнаруживается, при этом в BN-гелях наблюдается меньший по молекулярной массе суперкомплекс, который, как предполагают, содержит только одну копию ФС I [37]. Для образования же интактного NDH-ФС I суперкомплекса фермент должен взаимодействовать, по крайней мере, с двумя копиями ФС I [40]. Считают, что образование такого суперкомплекса в высших растениях необходимо для стабилизации NDH комплекса *in vivo* [40] и его эффективного функционирования, особенно в стрессовых условиях, в частности, при высокой интенсивности света [38]. Показано, что в мутантах по гену *crr23/ndh1* белки Lhca5 и Lhca6 остаются связанными с NDH комплексом [37].

Таким образом, для взаимодействия между ФС I и NDH комплексом субкомплекс А не требуется. В мутанте по гену *crr2-2*, в котором подавлена экспрессия мембранной субъединицы NdhB, обнаружен субсуперкомплекс, который включал субъединицы субкомплекса В и Lhca6, а также субъединицу PsaA [37]. Следовательно, субкомплекс В или (и) мембранный субкомплекс может участвовать в связывании Lhca6 и, вероятно, Lhca5.

Некоторые люменальные субъединицы (например, субъединица PnsL2) могут также участвовать во взаимодействии с ФС I, связывая люменальные петли белков Lhca5 и Lhca6 [56]. Интересно, что на первых этапах формирования хлоропластов из этиопластов присутствует только мономер NDH комплекса. В процессе зеленения комплекс начинает

взаимодействовать с ФС I, и после 48 ч освещения сборка NDH-ФС I суперкомплекса полностью завершается [39]. Так как в этиопластах отсутствует ФС I, NDH комплекс должен функционировать исключительно в их дыхании. Другие исследователи полагают, что NDH комплекс в этиопластах является функционально неактивным до появления своего «партнера» по сборке суперкомплекса — ФС I [55].

Заключение. Применение генетических и протеомных методов исследований в сочетании с биохимическими подходами, а также сведения о структуре бактериальных NDH-1 комплексов дали возможность расширить наши представления о НАД(Ф)Н-дегидрогеназном комплексе хлоропластов высших растений. Идентифицированы новые субъединицы NDH комплекса, в том числе специфические для высших растений. Значительным успехом явилось открытие субъединиц каталитического субкомплекса. Установлено, что субъединица NdhS этого субкомплекса несет ферредоксинсвязывающий центр, т.е. NDH комплекс акцептирует электроны от ферредоксина. К сожалению, весь маршрут электронов от ферредоксина к пластохинону еще не ясен.

Обнаружено также, что в высших растениях хлоропластный NDH комплекс с участием минорных белков ССК I — Lhca5 и Lhca6 — взаимодействует по крайней мере с двумя копиями ФС I с образованием NDH-ФС I суперкомплекса, что требуется для эффективного функционирования NDH комплекса *in vivo* и для стабилизации NDH комплекса, особенно при высокой интенсивности света. Причины, вызывающие дестабилизацию NDH комплекса высших растений в мономерном состоянии пока не выяснены.

Кроме того, из-за проблем выделения и очистки нативного комплекса тилакоидных мембран его кристаллическая структура до сих пор не получена. NDH комплекс отличается высокой лабильностью, можно сказать даже хрупкостью, так как некоторые субъединицы могут легко диссоциировать в процессе его выделения.

Несмотря на большое сходство между цианобактериальным NDH комплексом и хлоропластным NDH комплексом, последний содержит люменальный и субкомплекс В, которые не обнаружены в цианобактериях. Более того, в этих организмах, вероятно, используются различные механизмы для образования суперкомплекса с ФС I, о чем свидетельствует отсутствие в цианобактериях белков Lhca5 и Lhca6.

Приобретение в процессе эволюции наземных растений хлоропластным NDH комплексом специфических субкомплексов, а также применение соответствующих линкерных белков для образования NDH-ФС I суперкомплексов возможно вызвано необходимостью индукции альтернативных путей транспорта электронов в хлоропластах, например в стрессовых условиях, что является одним из вариантов проявления адаптационной стратегии высших растений. В этой связи важным может оказаться выяснение механизма участия НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса в защите фотосинтетического аппарата от окислительного стресса.

1. Arteni A., Zhang P., Battchikova N. et al. Structural characterization of NDH-1 complexes of *Thermosynechococcus elongatus* by single particle electron microscopy // Biochim. Biophys. Acta. — 2006. — 1757, N 11. — P. 1469–1475.
2. Asada K., Heber U., Schreiber U. Electron flow to the intersystem chain from stromal components and cyclic electron flow in maize chloroplasts, as detected in intact leaves by monito-

- ring redox change of P700 and chlorophyll fluorescence // *Plant Cell Physiol.* — 1993. — **34**, N 1. — P. 39–50.
3. *Baradaran R., Berrisford J.M., Minhas G.S., Sazanov L.* Crystal structure of the entire respiratory complex I // *Nature.* — 2013. — **494**, N 7438. — P. 443–448.
 4. *Batchkova N., Aro E.-M.* Cyanobacterial NDH-1 complexes: multiplicity in function and subunit composition // *Physiol. Plant.* — 2007. — **131**, N 1. — P. 22–32.
 5. *Batchkova N., Eisenhut M., Aro E.-M.* Cyanobacterial NDH-1 complexes: novel insights and remaining puzzles // *Biochim. Biophys. Acta.* — 2011. — **1807**, N 8. — P. 935–944.
 6. *Batchkova N., Zhang P., Rudd S. et al.* Identification of NdhL and Ss11690 (NdhO) in NDH-1L and NDH-1M complexes of *Synechocystis* sp. PCC 6803 // *J. Biol. Chem.* — 2005. — **280**, N 4. — P. 2587–2595.
 7. *Burrows P.A., Sazanov L.A., Svab Z. et al.* Identification of a functional respiratory complex in chloroplasts through analysis of tobacco mutants containing disrupted plastid *ndh* genes // *EMBO J.* — 1998. — **17**, N 4. — P. 868–876.
 8. *Casano L., Martin M., Sabater B.* Hydrogen peroxide mediates the induction of chloroplastic NDH complex under photooxidative stress in barley // *Plant Physiol.* — 2001. — **125**, N 3. — P. 1450–1458.
 9. *DalCorso G., Pesaresi P., Masiero S. et al.* A complex containing PGRL1 and PGR5 is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in *Arabidopsis* // *Cell.* — 2008. — **132**, N 2. — P. 273–285.
 10. *Efremov R., Baradaran R., Sazanov L.* The architecture of respiratory complex I // *Nature.* — 2010. — **465**, N 7297. — P. 441–445.
 11. *Efremov R., Sazanov L.* Structure of the membrane of respiratory complex I // *Ibid.* — 2011. — **476**, N 7361. — P. 414–420.
 12. *Endo T., Shikanai T., Takabayashi A. et al.* The role of chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in photoprotection // *FEBS Lett.* — 1999. — **457**, N 1. — P. 5–8.
 13. *Friedrich T.* The NADH: ubiquinone oxidoreductase (complex I) from *Escherichia coli* // *Biochim. Biophys. Acta.* — 1998. — **1364**, N 2. — P. 134–146.
 14. *Friedrich T., Weiss H.* Modular evolution of the respiratory NADH: ubiquinone oxidoreductase and the origin of its modules // *J. Theor. Biol.* — 1997. — **187**, N 4. — P. 529–540.
 15. *Horvath E.M., Peter S.O., Joet T. et al.* Targeted inactivation of the plastid *ndhB* gene in tobacco results in an enhanced sensitivity of photosynthesis to moderate stomatal closure // *Plant Physiol.* — 2000. — **123**, N 4. — P. 1337–1350.
 16. *Ifuku K., Endo T., Shikanai T., Aro E.-M.* Structure of the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex: Nomenclature for nuclear-encoded subunits // *Plant Cell Physiol.* — 2011. — **52**, N 9. — P. 1560–1568.
 17. *Ishihara S., Takabayashi A., Ido K. et al.* Distinct functions for the two PsbP-like proteins PPL1 and PPL2 in the chloroplast thylakoid lumen of *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* — 2007. — **145**, N 3. — P. 668–679.
 18. *Ishikawa N., Takabayashi A., Ishida S. et al.* NDF6: a thylakoid protein specific to terrestrial plants is essential for activity of chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in *Arabidopsis* // *Plant Cell Physiol.* — 2008. — **49**, N 2. — P. 1066–1073.
 19. *Joet T., Cournac L., Horvath E.M. et al.* Increased sensitivity of photosynthesis to antimycin A induced by inactivation of the chloroplast *ndhB* gene. Evidence for a participation of the NADH-dehydrogenase complex to cyclic electron flow around photosystem I // *Plant Physiol.* — 2001. — **125**, N 4. — P. 1919–1929.
 20. *Kofer W., Koop H.U., Wanner G., Steinmuller K.* Mutagenesis of the genes encoding subunits A, C, H, I, J and K of the plastid NAD(P)H-plastoquinoneoxidoreductase in tobacco by polyethylene glycol-mediated plastome transformation // *Mol. Gen. Genet.* — 1998. — **258**, N 1–2. — P. 166–173.
 21. *Li X.G., Duan W., Meng Q.W. et al.* The function of chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco during chilling stress under low irradiance // *Plant Cell Physiol.* — 2004. — **45**, N 1. — P. 103–108.
 22. *Majeran W., Zybailov B., Ytterberg A.J. et al.* Consequences of C4 differentiation for chloroplast membrane proteomes in maize mesophyll and bundle sheath cells // *Mol. Cell Proteomics.* — 2008. — **7**, N 9. — P. 1609–1638.
 23. *Mi H., Endo T., Ogawa T., Asada K.* Thylakoid membrane-bound, NADPH-specific pyridine nucleotide dehydrogenase complex mediates cyclic electron transport in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 68038 // *Plant Cell Physiol.* — 1995. — **36**, N 4. — P. 661–668.

24. *Mi H., Endo T., Schreiber U. et al.* Electron donation from cyclic and respiratory flows to the photosynthetic intersystem chain is mediated by pyridine nucleotide dehydrogenase in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803 // *Ibid.* — 1992. — **33**, N 4. — P. 1233–1237.
25. *Mi H., Endo T., Schreiber U. et al.* NAD(P)H-dehydrogenase dependent cyclic electron flow around photosystem I in the cyanobacterium *Synechocystis* PCC 6803: a study of dark-starved cells and spheroplasts // *Ibid.* — 1994. — **35**, N 2. — P. 163–173.
26. *Munekage Y., Hashimoto M., Miyake C. et al.* Cyclic electron flow around photosystem I is essential for photosynthesis // *Nature.* — 2004. — **429**, N 6991. — P. 579–582.
27. *Munekage Y., Hojo M., Meurer J. et al.* PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis* // *Cell.* — 2002. — **110**, N 3. — P. 361–371.
28. *Munekage Y.N., Eymery F., Rumeau D. et al.* Elevated expression of PGR5 and NDH-H in bundle sheath chloroplasts in C₄ flaveria species // *Plant Cell Physiol.* — 2010. — **51**, N 4. — P. 664–668.
29. *Munne-Bosch S., Shikanai T., Asada K.* Enhanced ferredoxin-dependent cyclic electron flow around photosystem I and α -tocopherol quinone accumulation in water-stressed *ndhB*-inactivated tobacco mutants // *Planta.* — 2005. — **222**, N 3. — P. 502–511.
30. *Ogawa T.* A gene homologous to the subunit-2 gene of NADH dehydrogenase is essential to inorganic carbon transport of *Synechocystis* PCC 6803 // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 1991. — **88**. — P. 4275–4278.
31. *Ogawa T.* Identification and characterization of the *ictA/ndhL* gene product essential to inorganic carbon transport of *Synechocystis* PCC 6803 // *Plant Physiol.* — 1992. — **99**, N 4. — P. 1604–1608.
32. *Ogawa T., Mi H.* Cyanobacterial NADPH dehydrogenase complexes // *Photosynth. Res.* — 2007. — **93**, N 1–3. — P. 69–77.
33. *Ohyama K., Fukuzawa H., Kohchi T. et al.* Chloroplast gene organization deduced from complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* chloroplast DNA // *Nature.* — 1986. — **322**, N 6079. — P. 572–574.
34. *Ohyama K., Kohchi T., Sano T., Yamada Y.* Newly identified groups of genes in chloroplasts // *Trends Biochem. Sci.* — 1988. — **13**, N 1. — P. 19–22.
35. *Okegawa Y., Kagawa Y., Kobayashi Y., Shikanai T.* Characterization of factors affecting the activity of photosystem I cyclic electron transport in chloroplasts // *Plant Cell Physiol.* — 2008. — **49**, N 5. — P. 825–834.
36. *Peltier G., Cournac L.* Chlororespiration // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2002. — **53**. — P. 523–550.
37. *Peng L., Fukao Y., Fujiwara M. et al.* Efficient operation of NAD(P)H dehydrogenase requires supercomplex formation with photosystem I via minor LHCI in *Arabidopsis* // *Plant Cell.* — 2009. — **21**, N 11. — P. 3623–3640.
38. *Peng L., Shikanai T.* Supercomplex formation with photosystem I is required for the stabilization of the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* — 2011. — **155**, N 4. — P. 1629–1639.
39. *Peng L., Shimizu H., Shikanai T.* The chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex interacts with photosystem I in *Arabidopsis* // *J. Biol. Chem.* — 2008. — **283**, N 50. — P. 34873–34879.
40. *Peng L., Yamamoto T., Shikanai T.* Structure and biogenesis of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex // *Biochim. Biophys. Acta.* — 2011. — **1807**, N 8. — P. 945–953.
41. *Prommeeate P., Lennon A.M., Markert C. et al.* Subunit composition of NDH-1 complexes of *Synechocystis* PCC 6803: identification of two new *ndh* gene products with nuclear-encoded homologues in the chloroplast *ndh* complex // *J. Biol. Chem.* — 2004. — **279**, N 27. — P. 28165–28173.
42. *Rumeau D., Becuwe-Linka N., Beyly A. et al.* New subunits NDH-M, -N, and -O, encoded by nuclear genes, are essential for plastid *ndh* complex functioning in higher plants // *Plant Cell.* — 2005. — **17**, N 1. — P. 219–232.
43. *Rumeau D., Peltier G., Cournac L.* Chlororespiration and cyclic electron flow around PSI during photosynthesis and plant stress response // *Plant Cell Environ.* — 2007. — **30**, N 9. — P. 1041–1051.
44. *Sazanov L.A., Burrows P., Nixon P.J.* Detection and characterization of a complex I-like NADH-specific dehydrogenase from pea thylakoids // *Biochem. Soc. Trans.* — 1996. — **24**, N 3. — P. 739–743.
45. *Sazanov L.A., Burrows P., Nixon P.J.* The chloroplast NDH complex mediates the dark reduction of the plastoquinone pool in response to heat stress in tobacco leaves // *FEBS Lett.* — 1998. — **429**, N 1. — P. 115–118.

46. Sazanov L.A., Hinchliffe P. Structure of the hydrophilic domain of respiratory complex I from *Thermus thermophilus* // Science. — 2006. — **311**, N 5766. — P. 1430—1436.
47. Shikanai T. Cyclic electron transport around photosystem I: genetic approaches // Annu. Rev. Plant Biol. — 2007. — **58**, N 4. — P. 199—217.
48. Shikanai T., Endo T., Hashimoto T. et al. Directed disruption of the tobacco *ndhB* gene impairs cyclic electron flow around photosystem I // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 1998. — **95**, N 16. — P. 9705—9709.
49. Shikanai T. The NAD(P)H dehydrogenase complex in photosynthetic organisms: subunit composition and physiological function // Funct. Plant Sci. Biotech. — 2007. — **1**, N 1. — P. 129—137.
50. Shimizu H., Peng L., Myouga F. et al. CRR23/NdhL is a subunit of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex in *Arabidopsis* // Plant Cell Physiol. — 2008. — **49**, N 5. — P. 835—842.
51. Shinozaki K., Ohme M., Tanaka M. et al. The complete nucleotide sequence of the tobacco chloroplast genome: its gene organization and expression // EMBO J. — 1986. — **5**, N 9. — P. 2043—2049.
52. Sirpio S., Allahverdiyeva Y., Holmstrom M. et al. Novel nuclear-encoded subunits of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex // J. Biol. Chem. — 2009. — **284**, N 2. — P. 905—912.
53. Sirpio S., Holmstrom M., Battchikova N., Aro E.-M. AtCYP20-2 is an auxiliary protein of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex // FEBS Lett. — 2009. — **583**, N 14. — P. 2355—2358.
54. Sugiura M. The chloroplast genome // Plant Mol. Biol. — 1992. — **19**, N 1. — P. 149—168.
55. Suorsa M., Sirpio S., Aro E.-M. Towards characterization of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex // Mol. Plant. — 2009. — **2**, N 6. — P. 1127—1140.
56. Suorsa M., Sirpio S., Paakkarinen V. et al. Two proteins homologous to PsbQ are novel subunits of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase // Plant Cell Physiol. — 2010. — **51**, N 6. — P. 877—883.
57. Takabayashi A., Ishikawa N., Obayashi T. et al. Three novel subunits of *Arabidopsis* chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase identified by bioinformatics and reverse genetic approaches // Plant J. — 2009. — **57**, N 2. — P. 207—219.
58. Wang P., Duan W., Takabayashi A. et al. Chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress // Plant Physiol. — 2006. — **141**, N 2. — P. 465—474.
59. Weidner U., Geier S., Ptocek A. et al. The gene locus of the proton-translocating NADH: ubiquinone oxidoreductase in *Escherichia coli*: organization of the 14 genes and relationship between the derived proteins and subunits of mitochondrial complex I // J. Mol. Biol. — 1993. — **233**, N 1. — P. 109—122.
60. Yabuta S., Ifuku K., Takabayashi A. et al. Three PsbQ-like proteins are required for the function of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex in *Arabidopsis* // Plant Cell Physiol. — 2010. — **51**, N 6. — P. 866—876.
61. Yamamoto H., Peng L., Fukao Y., Shikanai T. An Src homology 3 domain-like fold protein forms a ferredoxin binding site for the chloroplast NADH dehydrogenase-like complex in *Arabidopsis* // Plant Cell. — 2011. — **23**, N 1. — P. 1480—1493.

Получено 23.06.2014

НАД(Ф)Н-ДЕГИДРОГЕНАЗНИЙ КОМПЛЕКС ХЛОРОПЛАСТІВ ВИЩИХ РОСЛИН

О.Б. Онойко, О.К. Золотарьова

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України, Київ

В огляді наведено відомості про структуру, субодиничний склад і функції НАД(Ф)Н-дегідрогеназного (NDH) комплексу хлоропластів. Мультисубодиничний NDH комплекс тилакоїдних мембран вищих рослин, гомологічний бактеріальному комплексу I, бере участь у хлоропластному диханні і циклічному електронному транспорті (ЦЕТ) навколо фотосистеми I (ФС I) від стромальних донорів (НАДН або НАДФН) до пластохінону. В NDH комплексі хлоропластів за допомогою протеомних, генетичних і біоінформаційних методів виявлено 28 субодиниць, що утворюють п'ять субкомплексів: А, В, мембранний, люменальний і каталітичний, що зв'язує ферредоксин. Люменальний субкомплекс і субкомплекс В специфічні для вищих рослин. Через мінорні білки світлозбирального комплексу I (СЗК I) Lhca5 і Lhca6 NDH комплекс взаємодіє з ФС I з утворенням NDH-ФС I

суперкомплексу. Зроблено припущення, що фізіологічна роль NDH комплексу полягає в запобіганні утворенню активних форм кисню і синтезі додаткової кількості АТФ за рахунок активації ЦЕТ. NDH комплекс залучений також до хлоропластного дихання, що захищає фотосинтетичний апарат від окиснювального пошкодження.

THE CHLOROPLAST NAD(P)H-DEHYDROGENASE COMPLEX OF THE HIGHEST PLANTS

E.B. Onoiko, E.K. Zolotareva

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01601, Ukraine

The data concerning the structure, subunit composition and function of the chloroplast NDH complex are presented in the review. Multisubunit NDH complex of thylakoid membranes of higher plants, homologous bacterial complex I, is involved in chloroplast respiration and cyclic electron transport (CET) around photosystem I (PS I) from stromal donors (NADH or NADPH) to plastoquinone. 28 subunits that form five subcomplexes, the A, B, membrane, lumen and ferredoxin-binding catalytic complexes, were identified in the chloroplast NDH complex using proteomic, genetic and bioinformatics methods. The lumenal subcomplex and subcomplex B are specific for higher plants. NDH complex interacts with PS I to form the NDH-PS I supercomplex via proteins Lhca5 and Lhca6 — the minor light-harvesting complex I (LHC I). It is assumed that the physiological role of the NDH complex consists in preventing the formation of reactive oxygen species and the additional amount of ATP synthesized through activation of CET. NDH complex also involved in chlororespiration protecting the photosynthetic apparatus from oxidative damage.

Key words: photosynthesis, chloroplast, NAD(P)H-dehydrogenase (NDH) complex, cyclic electron transport, photosystem I.