

УДК 577.3

## ТЕПЛОВАЯ ДИССИПАЦИЯ И ТРАНСПОРТ ЭЛЕКТРОНОВ КАК ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ФОТОИНАКТИВАЦИЮ ФОТОСИСТЕМЫ II

О.Ю. БОНДАРЕНКО,<sup>1</sup> В.В. ШЕВЧЕНКО,<sup>1</sup> Д.Ю. КОРНЕЕВ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины  
03022 Киев, ул. Васильковская, 31/17

<sup>2</sup>Калифорнийский университет  
95343 Мерсед, США

В обзоре рассмотрены экспериментальные данные о способности растений снижать степень фотоинактивации ФС II, регулируя распределение энергии возбуждения в антенне и реакционных центрах ФС II путем изменения тепловой диссипации и транспорта электронов. Обсуждены различные механизмы как фотоинактивации, так и защиты растений от избытка света. Результаты анализа могут быть учтены при выборе стратегии улучшения стрессоустойчивости культурных растений.

*Ключевые слова:* тепловая диссипация, фотосистема II, фотоингибирование.

Фотоингибированием фотосистемы II (ФС II) называется потеря функциональной активности комплексов ФС II в результате воздействия света [6]. Фотоингибирование может быть хроническим, что связано с повреждением комплексов ФС II, и динамическим, обусловленным регуляторными изменениями квантовой эффективности фотохимических процессов в комплексах ФС II. В отличие от динамического фотоингибирования хроническое фотоингибирование, или фотоинактивация, устраняется в темноте, так как для синтеза белков в хлоропластах используются первичные продукты фотосинтеза [11, 48]. Во многих экспериментальных исследованиях степень фотоинактивации ФС II оценивают, измеряя переменную флуоресценцию хлорофилла или интенсивность выделения кислорода у адаптированных в темноте образцов до и после освещения [3].

**Механизмы фотоингибирования ФС II.** Предложено несколько механизмов светоиндуцированной инактивации комплексов ФС II [30, 44, 47], которые можно разделить на две основные группы. Ряд моделей предполагают, что лишь суммарное количество падающего света (и его спектральные характеристики) определяют степень фотоинактивации ФС II. Таким образом, предполагается, что интенсивность использования световой энергии для транспорта электронов и тепловой диссипации либо вообще не влияет на фотоинактивацию ФС II, либо действуют, но очень незначительно. Другие модели признают важную роль упомянутых процессов в защите от избытка света [28]. Данная группа гипотез связывает фотоинактивацию с попаданием энергии возбуждения на реакционные центры ФС II, находящиеся в закрытом состоянии, т. е.

с окислением первичного акцептора ФС II ( $Q_A$ ). Такой механизм фотоинактивации называют «акцепторным».

Целью обзора является анализ экспериментальных данных, касающихся возможности минимизации степени фотоинактивации ФС II путем регулирования распределения световой энергии за счет изменения эффективности тепловой диссипации и транспорта электронов.

ФС II иногда называют «счетчиком фотонов», что подразумевает существование линейной зависимости между количеством поглощенных фотонов и фотоинактивацией ФС II. Авторы, которые предложили этот термин, полагали, что эффективность подсчета фотонов зависит от различных факторов, в том числе от градиента протонов и степени деэпоксидации виолаксантина [35]. Таким образом, признавалась возможность регулирования квантовой эффективности повреждающего воздействия света с помощью тепловой диссипации.

Представление о ФС II как о «счетчике фотонов» обрело иную форму в гипотезе, определяющей марганцевый кластер кислородвыделяющего комплекса ФС II основной мишенью для разрушительного действия света [37, 46]. Двухступенчатая модель фотоинактивации ФС II предполагает, что именно повреждение кислородвыделяющего комплекса при поглощении фотонов марганцевым кластером в дальнейшем вызывает разрушение реакционного центра ФС II [44]. Одной из ключевых особенностей этой модели является влияние спектрального состава света на эффективность фотоинактивации ФС II [46]. Авторы гипотезы считают, что линейная зависимость между константой скорости фотоинактивации ФС II и интенсивностью падающего света является свидетельством доминирующей роли механизма «марганцевого кластера» в фотоповреждении ФС II и слабого влияния как фотосинтетического транспорта электронов, так и тепловой диссипации [29].

Однако существует альтернативное объяснение такой линейности, основанное на предположении о том, что растения способны минимизировать количество энергии возбуждения, достигающей комплексов ФС II с закрытыми реакционными центрами [19, 21]. Происходит это за счет снижения эффективности передачи световой энергии по светособирающей антенне вследствие увеличения тепловых потерь в результате конформационных изменений (меньше энергии достигает реакционных центров [14]), а также благодаря более быстрому оттоку электронов от ФС II (уменьшение доли  $Q_A$  в восстановленном состоянии). Если та часть световой энергии, которая попадает к закрытым реакционным центрам, будет пропорционально минимальной, то скорость фотоинактивации ФС II будет линейно зависеть от интенсивности потока фотонов.

Таким образом, существуют две противоположные точки зрения на процесс фотоинактивации. Одни исследователи считают, что интенсификация тепловой диссипации и транспорта электронов способна защищать растения от фотоинактивации, другие — отрицают регуляторную роль этих процессов и полагают, что растения могут бороться с фотоинактивацией только путем корректировки спектрального состава, достигающего антенны ФС II (синтез веществ, поглощающих ультрафиолетовую радиацию), и ликвидации последствий фотоинактивации (синтез белков с последующей репарацией ФС II). Подробный анализ альтернативных моделей фотоинактивации ФС II важен для определения направления исследований, нацеленных на понимание и улучшение механизмов устойчивости растений к фотоинактивации и стрессовым

факторам в целом, поскольку во многих случаях фотоинактивация является последствием влияния неблагоприятных факторов окружающей среды (холод, засуха, повышенная температура и т.д.) [7, 8, 39].

ФС II представляет собой сложный комплекс, состоящий из большого числа компонентов, следовательно, могут реализовываться несколько механизмов фотоинактивации. При этом их вклад в снижение количества активных комплексов ФС II во время воздействия света зависит от условий среды и состояния фотосинтетического аппарата. Таким образом, повреждение светом кислородвыделяющего комплекса не исключает возможности того, что транспорт электронов и тепловая диссипация способны модулировать степень фотоингибирования ФС II. Ниже рассмотрены экспериментальные данные, которые доказывают этот тезис.

**Роль тепловой диссипации и транспорта электронов в защите от фотоинактивации ФС II.** Следует помнить, что тепловая диссипация приводит к снижению квантового выхода фотохимических реакций в ФС II, т.е. к динамическому фотоингибированию. Однако, ввиду обратимости этого процесса и возможности его «настройки» в зависимости от потребностей фотосинтетического аппарата, регулируемая тепловая диссипация способна играть защитную роль. В обзоре [40] приведен целый ряд экспериментальных доказательств роли тепловой диссипации (нефотохимического тушения) в защите от фотоингибирования. Естественно возникает вопрос: насколько эффективна такая защита? Ответ на него был получен с помощью мутантов арабидопсиса *prq-4*, которые не синтезируют PsbS — один из низкомолекулярных белков ФС II [25]. В нескольких независимых исследованиях показано, что эти растения имели низкий уровень тепловой диссипации в ФС II и в то же время — высокий процент потери функциональной активности ФС II [26, 38]. Полученные данные подтверждают гипотезу о том, что тепловая диссипация способна эффективно защищать ФС II от избытка света.

Аналогичный вывод можно сделать из результатов экспериментов, в которых обработка растений антимицином вызывала одновременно ингибирование тепловой диссипации в ФС II и повышение уровня фотоинактивации ФС II [43]. Существуют данные, которые, на первый взгляд, свидетельствуют в пользу гипотезы о незначительной роли тепловой диссипации в защите от фотоингибирования. Так, описан ряд мутантов арабидопсиса с нарушениями фотодыхания [42]. Уровень фиксации CO<sub>2</sub> у них был снижен, а тепловая диссипация — повышена. Тем не менее степень фотоинактивации ФС II при наличии хлорамфеникола — ингибитора синтеза белков — была одинаковой. Казалось бы, можно сделать заключение, что изменения тепловой диссипации не влияли на уровень фотоингибирования. Однако подробный анализ опытов вынуждает делать более осторожные выводы. Во-первых, исследовались растения, выращенные при низкой освещенности (150 мкмоль фотонов/(м<sup>2</sup>·с)), когда защитный потенциал тепловой диссипации может быть понижен. Во-вторых, если предположить, что снижение ассимиляции углекислого газа является фактором, способствующим фотоингибированию, повышенный уровень тепловой диссипации может способствовать поддержанию одинаковой степени фотоинактивации ФС II у растений разных вариантов. Отсюда следует важный вывод: при интерпретации данных необходимо учитывать действие как тепловой диссипации, так и транспорта электронов.

Например, в работе [36] мутанты с пониженной интенсивностью транспорта электронов не отличались от контроля по степени инактивации ФС II. Эти данные использованы как аргумент в пользу предположения о том, что транспорт электронов не влияет на уровень фотоинактивации ФС II [46]. Однако в той же работе [36] показано, что тепловая диссипация энергии возбуждения в ФС II у мутантов была повышена, и это могло привести к снижению потока энергии возбуждения, поступающей к реакционным центрам. В результате уровень окисленности  $Q_A$  оставался неизменным, как было экспериментально доказано в обсуждаемой работе.

Тепловая диссипация и транспорт электронов тесно взаимосвязаны. Снижение интенсивности транспорта электронов, как правило, сопровождается усилением тепловой диссипации [6]. Считается, что защитное действие тепловой диссипации осуществляется через поддержание низкого уровня окисленности  $Q_A$  путем снижения количества энергии возбуждения, достигающей реакционных центров ФС II [14, 19]. Поэтому для оценки чувствительности ФС II к интенсивности света предложено несколько комбинированных параметров флуоресценции хлорофилла, которые одновременно учитывают эффективность транспорта электронов и тепловой диссипации [20, 31, 33–35]. Возможность предсказания уровня фотоинактивации с помощью этих параметров является дополнительным аргументом в пользу гипотезы о роли тепловой диссипации и транспорта электронов в защите ФС II от фотоинактивации. Доказано, что параметр  $(1-q_p)(F'_v/F'_m)$  более надежно предсказывает уровень фотоинактивации, чем обычный подсчет фотонов (коэффициент фотохимического тушения  $q_p$  отражает уровень окисленности  $Q_A$ , а отношение вариабельной флуоресценции к максимальной  $(F'_v/F'_m)$  зависит от уровня тепловой диссипации [21]. Это также свидетельствует против гипотезы о доминирующей роли кислородвыделяющего комплекса в фотоинактивации ФС II, поскольку уровень фотоинактивации зависит не только от количества и качества освещения, но и от адаптационного потенциала растений. Отметим также, что интерпретация параметра  $(1-q_p)(F'_v/F'_m)$  недавно пересмотрена [18]. Теоретические выкладки, объяснявшие его как «избыточную световую энергию» или «неучтенную энергию» [12], оказались неправильными. Доказано, что параметр  $(1-q_p)(F'_v/F'_m)$  представляет собой разницу между потенциальным и реальным квантовыми выходами фотохимических процессов в ФС II в адаптированном к свету состоянии. Тем не менее этот параметр служит комбинированным показателем, объединяющим транспорт электронов и тепловую диссипацию, и хорошо коррелирует с уровнем фотоинактивации ФС II [15, 20].

Еще одним примером несоответствия экспериментальных фактов гипотезе «марганцевого кластера» является уменьшение константы скорости фотоинактивации ( $k_{PI}$ ) при увеличении времени освещения [4]. Это подразумевает наличие механизмов, снижающих квантовую эффективность фотоинактивации ФС II. В других экспериментах также обнаружены отклонения кинетики инактивации ФС II от простой экспоненциальной зависимости [11, 24]. Важно отметить, что исследования проводились в условиях ингибирования репарации ФС II. Если бы фотоинактивация комплексов ФС II происходила преимущественно в результате разрушения марганцевого кластера кислородвыделяющего комплекса, такие изменения  $k_{PI}$  не происходили бы.

Аналогичный вывод можно сделать на основании экспериментальных данных об увеличении  $k_{PI}$  при снижении температуры [21, 45]. С повышением температуры активность ферментов, инициирующих деградацию белков ФС II, возрастает, поэтому можно было бы ожидать уменьшения  $k_{PI}$  при более низких температурах. Однако низкие температуры также замедляют фиксацию углекислого газа и угнетают активность ферментов виолаксантинового цикла, что приводит к задержке запуска защитных механизмов и, как следствие, к еще более высокому уровню фотоинактивации ФС II. Отметим, что  $k_{PI}$  определяют при наличии ингибиторов синтеза белков, вследствие чего исключается влияние замедления репарации на фотоинактивацию ФС II. Таким образом, увеличение  $k_{PI}$  при снижении температуры свидетельствует против гипотезы о доминировании механизма фотоинактивации путем повреждения кислородвыделяющего комплекса и в пользу возможности модифицирования фотоинактивации ФС II за счет адаптивных процессов.

Имеется ряд доказательств влияния степени окисленности  $Q_A$  на фотоинактивацию ФС II [28]. Показано, что изменение газообмена способно модифицировать фотоиндукцию ФС II в условиях одинаковой интенсивности падающего света [41]. Измерения проводили на разных сторонах листа, что исключало влияние веществ, поглощающих ультрафиолетовый свет, поскольку более высокий квантовый выход фотоинактивации наблюдался с верхней стороны, где подобных веществ должно быть больше.

Однако существуют работы, в которых утверждается, что фотоинактивация ФС II не зависит от фотосинтетического транспорта электронов [29]. Этот вывод был сделан на основании данных, полученных при обработке метилвиологеном, который должен интенсифицировать линейный транспорт электронов [13]. В то же время известно, что вышеназванный гербицид обладает фитотоксичностью, обусловленной образованием активных форм кислорода [2, 10, 23]. Фитотоксический эффект может маскировать снижение фотоинактивации за счет повышения степени восстановленности пула  $Q_A$ .

В экспериментах, проведенных после обработки линкомицином — ингибитором репарации ФС II, метилвиологен значительно ускорял фотоинактивацию ФС II [19]. Изучением эффекта метилвиологена при температуре 4 °С, когда синтез белка по существу прекращается, установлено, что гербицид повышает степень фотоинактивации ФС II [16]. Эти наблюдения противоречат новой парадигме, согласно которой негативное воздействие активных форм кислорода при фотоинактивации ФС II состоит исключительно в ингибировании репарации ФС II [29]. Другим экспериментальным фактом, который противоречит новым представлениям о роли активных форм кислорода, является эффект повышенной активности антиоксидантных ферментов, наблюдаемый при наличии ингибиторов репарации ФС II [26, 47]. Таким образом, несмотря на то что влияние активных форм кислорода на синтез белков и восстановление активности ФС II может быть значительным, прямое воздействие этих веществ на компоненты ФС II тоже необходимо учитывать.

**Иерархия систем защиты ФС II от избытка света.** ФС II — ключевой компонент энергетической системы растительного организма. Выживание и продуктивность последнего во многом зависят от способности поддерживать пул активных комплексов ФС II. Для этого растения ис-

пользуют целый ряд механизмов, которые по типу воздействия можно разделить на несколько групп.

1. Предотвращение поглощения избыточного количества света (движение хлоропластов, изменение состава пигмент-белковых комплексов, интенсификация синтеза веществ, поглощающих ультрафиолетовые лучи (флавоноиды) или отражающих свет (воск), фосфорилирование белков светособирающего комплекса ФС II (ССК II) с последующим отделением его от ФС II).

2. Регулирование распределения энергии возбуждения в комплексах ФС II (поддержка низкого уровня окисленности пула  $Q_A$  за счет тепловой диссипации энергии возбуждения, а также за счет активации циклического транспорта электронов и альтернативных путей использования первичных продуктов фотосинтеза, таких как антиоксидантная система и фотодыхание).

3. Ликвидация последствий фотоинактивации (активирование синтеза протеинов, главным образом белка D1, входящего в состав комплекса ФС II).

Перечисленные выше процессы различаются по скорости, т.е. среди них есть те, которые являются механизмами быстрой или медленной адаптации. Быстрое (в течение минут) реагирование на повышение освещенности осуществляется в результате увеличения тепловой диссипации и подключения биохимических процессов, поддерживающих отток электронов от ФС II (первая линия защиты).

Почти так же быстро происходит перестройка пигментной системы за счет мобильности ССК II [5, 17]. Более медленным является синтез белков, восстанавливающий потери ФС II и регулирующий состав светособирающей антенны [1, 9].

У растений пшеницы сохранению активности фотосинтетического аппарата во время теплового стресса способствует высокая интенсивность фотодыхания благодаря изменениям гликолатного метаболизма, которые усиливают декарбоксилирование интермедиатов и потери ассимилированного углерода, но не изменяют соотношение потоков его метаболизации. Фотодыхание действительно имеет важное значение для защиты от фотоингибирования и поддержания активного состояния фотосинтетического аппарата при резком ограничении ассимиляции  $CO_2$  [7]. Так, в экспериментах по 4-часовому воздействию на флаговый лист разных сортов яровой пшеницы светом высокой интенсивности ( $400 \text{ Вт/м}^2$ ) в атмосфере без  $CO_2$  показано, что последующее ингибирование ассимиляции  $CO_2$  зависело от активности фотодыхания. Относительный уровень фотосинтеза после экспериментального воздействия тесно коррелировал с интенсивностью фотодыхания, измеренной при атмосферной концентрации  $CO_2$  в начале эксперимента и после экспозиции на свету высокой интенсивности [7, 8]. В работах [7, 39] убедительно доказано, что фотодыхание уменьшает фотоинактивацию ФС II, поддерживая активность линейного транспорта электронов в хлоропластах при высокой температуре.

Таким образом, анализ экспериментальных данных, представленных в литературе, позволяет сделать вывод, что фотоинактивация ФС II не может быть объяснена исключительно прямым воздействием света на кислородвыделяющий комплекс и ингибированием репарации ФС II активными формами кислорода. Необходима новая, комбинированная (объединенная) модель, которая должна учитывать разнообразие механизмов фотоинактивации ФС II, а также возможность влияния тепловой

диссипации и фотосинтетического транспорта электронов на квантовый выход фотоинактивации. Идея подобной модели уже появилась в литературе и была подтверждена экспериментальными данными [32].

Предположение о том, что фотоинактивация ФС II может вести к уменьшению интенсивности фотосинтеза, потребовало затраты значительных усилий на поиск доминирующих механизмов фотоинактивации ФС II. Однако у сельскохозяйственных культур, выращиваемых в полевых условиях, существенная часть поглощенной энергии все равно не может использоваться в фотосинтетических реакциях и должна быть рассеяна в виде тепла. Как было показано, регулирование уровня тепловой диссипации приводит к тому, что в случае умеренной потери активности ФС II (менее 50 %, что сравнимо с таковой при максимальной дневной интенсивности света), фиксация CO<sub>2</sub> и транспорт электронов сохраняют прежние уровни [22]. Тем не менее поддержание пула активных комплексов ФС II необходимо для выживания растений. Интересно, что скорость восстановления активности ФС II может достигать 70 %/ч [4]. Возможно, потери продуктивности при фотоинактивации связаны также с энергетическими затратами на поддержание синтеза белков, входящих в состав ФС II, а не только с прямым воздействием фотоинактивации. Проверка данного предположения станет предметом будущих исследований.

1. Дымова О.В., Головки Т.К. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания // Физиология растений. — 2007. — 54, № 1. — С. 47–53.
2. Ищенко А.А., Висльева Г.Г., Миронова Н.В., Глянько А.К. Влияние гербицида параквата на рост, содержание перекиси водорода и активность каталазы в корнях проростков гороха при инокуляции клубеньковыми бактериями // Агробиохимия. — 2006. — № 8. — С. 47–51.
3. Корнеев Д.Ю. Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. — Киев: Альтерпрес, 2002. — 188 с.
4. Корнеев Д.Ю., Логан Б.А., Холадэй А.С. Оценка скорости репарации фотосистемы II в полевых условиях // Физиология и биохимия культ. растений. — 2005. — 37, № 1. — С. 17–21.
5. Кочубей С.М. Организация фотосинтетического аппарата высших растений. — Киев: Альтерпрес, 2001. — 204 с.
6. Кочубей С.М., Шевченко В.В., Корнеев Д.Ю. Структурная организация и функциональные особенности световой фазы фотосинтеза. — Киев: Логос, 2007. — 176 с.
7. Стасик О.О. Реакція фотосинтетичного апарату C<sub>3</sub>-рослин на водний дефіцит // Физиология и биохимия культ. растений. — 2007. — 39, № 1. — С. 14–27.
8. Стасик О.О. Фотодихання і його фізіологічне значення // Физиология растений: проблемы та перспективи розвитку. — Т. 1. — К.: Логос, 2009. — С. 170–199.
9. Шадчина Т.М., Гуляев Б.И., Кірізіій Д.А. та ін. Регуляція фотосинтезу і продуктивність рослин. — К.: Фітосоціоцентр, 2006. — 384 с.
10. Babbs C.F., Pham J.A., Coolbaugh R.S. Lethal hydroxyl radical production in paraquat-treated plants // Plant Physiol. — 1989. — 90. — P. 1267–1270.
11. Chow W.S., Lee H.-Y., He J. et al. Photoinactivation of photosystem II in leaves // Photosynth. Res. — 2005. — 84. — P. 35–41.
12. Demmig-Adams B., Adams W.W. III, Baker D.H. et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation // Plant Physiol. — 1996. — 98. — P. 253–264.
13. Hakala M., Tuominen I., Keranen M. et al. Evidence of the role of the oxygen-evolving manganese complex in photoinhibition of photosystem II // Biochim. Biophys. Acta. — 2005. — 1706. — P. 68–80.
14. Horton P., Ruban A.V., Walter R.G. Regulation of light harvesting in green plants // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. — 1996. — 47. — P. 655–684.
15. Kato M.C., Hikosaka K., Hirotsu N. et al. The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in photosystem II // Plant Cell Physiol. — 2003. — 44. — P. 318–325.

16. Kim J.-H., Lee C.H. Mechanism for photoinactivation of PS II by methyl viologen at two temperatures in the leaves of rice (*Oryza sativa* L.) // J. Plant Biol. — 2003. — **46**. — P. 10–16.
17. Kochubev S.M., Shevchenko V.V., Volovik O.I. Fluorescence studies on interaction between phosphor-LHC II and subchloroplast photosystem I preparations // Photosynth. Res. — 1993. — **38**, N 1. — P. 153–157.
18. Kornyevev D., Holaday A.S. Corrections to current approaches used to calculate energy partitioning in photosystem II // Photosynthetica. — 2008. — **46**. — P. 170–178.
19. Kornyevev D., Holaday A.S., Logan B.A. Minimization of the photon energy absorbed by «closed» reaction centers of photosystem 2 as a photoprotective strategy in higher plants // Ibid. — 2004. — **42**. — P. 377–386.
20. Kornyevev D., Holaday A.S., Logan B.A. Predicting the extent of photosystem II photoinactivation using chlorophyll *a* fluorescence parameters measured during illumination // Plant Cell Physiol. — 2003. — **44**. — P. 1064–1070.
21. Kornyevev D., Logan B.A., Holaday A.S. Excitation pressure as a measure of the sensitivity of photosystem II to photoinactivation // Functional Plant Biol. — 2010. — **37**. — P. 943–951.
22. Kornyevev D., Logan B.A., Tissue D.T. et al. Compensation for photosystem II photoinactivation by regulated non-photochemical dissipation influences the impact of photoinactivation on electron transport and CO<sub>2</sub> assimilation // Plant Cell Physiol. — 2006. — **47**. — P. 437–446.
23. Kwon S.Y., Jeong Y.J., Lee H.S. et al. Enhanced tolerances of transgenic tobacco plants expressing both superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in chloroplasts against methyl viologen-mediated oxidative stress // Plant Cell Environ. — 2002. — **25**. — P. 873–882.
24. Lee H.-Y., Hong Y.-N., Chow W.S. Photoinactivation of photosystem II complexes and photoprotection by non-functional neighbours in *Capsicum annuum* L. leaves // Planta. — 2001. — **212**. — P. 332–342.
25. Li X.P., Bjorkman O., Shih C. et al. A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting // Nature. — 2000. — **403**. — P. 391–395.
26. Logan B.A., Kornyevev D., Hardison J., Holaday A.S. The role of antioxidant enzymes in photoprotection // Photosynth. Res. — 2006. — **88**. — P. 119–132.
27. Melis A. Dynamics of photosynthetic membrane composition and function // Biochim. Biophys. Acta. — 1991. — **1058**. — P. 87–106.
28. Melis A. Photosystem II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage in vivo // Trends Plant Sci. — 1999. — **4**. — P. 130–135.
29. Nishiyama Y., Allakhverdiev S.I., Murata N. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition // Biochim. Biophys. Acta. — 2006. — **1757**. — P. 742–749.
30. Noguchi T. Dual role of triplet localization on the accessory chlorophyll in photosystem II reaction center: photoprotection and photodamage of the D1 protein // Plant Cell Physiol. — 2002. — **43**. — P. 1112–1116.
31. Ogren E. Prediction of photoinhibition of photosynthesis from measurements of fluorescence quenching components // Planta. — 1991. — **184**. — P. 538–544.
32. Oquchi R., Terashima I., Chow W.S. The involvement of dual mechanisms of photoinactivation of photosystem II in *Capsicum annuum* L. plants // Plant Cell Physiol. — 2009. — **50**. — P. 1815–1825.
33. Osmond C.B., Baker N.R., Bowyer J.R. What is photoinhibition? Some insights from comparison of shade and sun plants // Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field. — Oxford: Bios Scientific, 1994. — P. 1–14.
34. Park Y.-I., Chow W.S., Anderson J.M., Hurry V.M. Differential susceptibility of photosystem II to light stress in light acclimated pea leaves depends on the capacity for photochemical and non-radiative dissipation of light // Plant Sci. — 1996. — **115**. — P. 137–149.
35. Park Y.-I., Chow W.S., Anderson J.M. The quantum yield of photoinactivation of photosystem II in pea leaves is greater at low than high photon exposure // Plant Cell Physiol. — 1995. — **36**. — P. 1163–1167.
36. Price G.D., Evans J.R., von Caemmerer S. et al. Specific reduction of chloroplast glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase activity by antisense RNA reduces CO<sub>2</sub> assimilation via reduction in ribulose biphosphate regeneration in transgenic tobacco plants // Planta. — 1995. — **195**. — P. 369–378.
37. Santabarbara S., Cazzalini I., Rivadossi A. et al. Photoinhibition in vivo and in vitro involves weakly coupled chlorophyll-protein complexes // Photochem. Photobiol. — 2002. — **75**. — P. 613–618.
38. Sarvikas P., Hakala M., Patsikka E. et al. Action spectrum of photoinhibition in leaves of wild type and *npq1-2* and *npq4-1* mutants of *Arabidopsis thaliana* // Plant Cell Environ. — 2006. — **47**. — P. 391–400.
39. Stasik O., Jones H.G. Response of photosynthetic apparatus to moderate high temperature in contrasting wheat cultivars at different oxygen concentrations // J. Exp. Bot. — 2007. — **58**, N 8. — P. 2133–2143.

40. *Stroch M., Spunda V., Kurasov I.* Non-radiative dissipation of absorbed excitation energy within photosynthetic apparatus of higher plants // *Photosynthetica*. — 2004. — **42**. — P. 323–337.
41. *Sun Z.L., Lee H.Y., Matsubara S. et al.* Photoprotection of residual functional photosystem II units that survive illumination in the absence of repair and their critical role in subsequent recovery // *Physiol. Plant.* — 2006. — **128**. — P. 415–424.
42. *Takahashi S., Bauwe H., Badger M.* Impairment of photorespiratory pathways accelerates photoinhibition of photosystem II by suppression of repair but not acceleration of damage process in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* — 2007. — **144**. — P. 487–494.
43. *Takahashi S., Milward S.E., Fan D.-Y. et al.* How does cyclic electron flow alleviate photoinhibition in *Arabidopsis*? // *Ibid.* — 2009. — **149**. — P. 1560–1567.
44. *Takahashi S., Murata N.* How do environmental stresses accelerate photoinhibition? // *Trends Plant Sci.* — 2008. — **13**. — P. 178–182.
45. *Tsonev T.D., Hikosaka K.* Contribution of photosynthetic electron transport, heat dissipation, and recovery of photoinactivated photosystem II to photoprotection at different temperatures in *Chenopodium album* leaves // *Plant Cell Physiol.* — 2003. — **44**. — P. 828–835.
46. *Tuystjarvi E.* Photoinhibition of photosystem II and photodamage of the oxygen evolving manganese cluster // *Coordination Chem. Rev.* — 2008. — **252**. — P. 361–376.
47. *Tuystjarvi E., Riikonen M., Arisi A.-C.M. et al.* Photoinhibition of photosystem II in tobacco plants overexpressing glutathione reductase and poplars overexpressing superoxide dismutase // *Physiol. Plant.* — 1999. — **105**. — P. 409–416.
48. *Wunschman G., Brand J.J.* Rapid turnover of a component required for photosynthesis explains temperature dependence and kinetics of photoinhibition in a cyanobacterium *Synechococcus* 6301 // *Planta*. — 1992. — **186**. — P. 426–433.

Получено 04.11.2010

#### ТЕПЛОВА ДИССИПАЦІЯ ТА ТРАНСПОРТ ЕЛЕКТРОНІВ ЯК ЧИННИКИ, ЩО ВПЛИВАЮТЬ НА ФОТОІНАКТИВАЦІЮ ФОТОСИСТЕМИ II

*О.Ю. Бондаренко,<sup>1</sup> В.В. Шевченко,<sup>1</sup> Д.Ю. Корнеев<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України, Київ

<sup>2</sup>Каліфорнійський університет, Мерсед, США

В огляді розглянуто експериментальні дані, що засвідчують здатність рослин знижувати ступінь фотоінактивації ФС II регулюванням розподілу енергії збудження в антені та реакційних центрах ФС II шляхом зміни теплової дисипації й транспорту електронів. Обговорено різні механізми як фотоінактивації, так і захисту рослин від надлишку світла. Результати аналізу можуть бути враховані під час вибору стратегії поліпшення стійкості культурних рослин до стресів.

#### THERMAL DISSIPATION AND ELECTRON TRANSPORT AS FACTORS AFFECTING PHOTOINACTIVATION OF PHOTOSYSTEM II

*O.Yu. Bondarenko,<sup>1</sup> V.V. Shevchenko,<sup>1</sup> D.Yu. Korniyev<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine

31/17 Vasylykivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

<sup>2</sup>University of California

Merced, CA 95343, USA

In the review the experimental data confirming the ability of plants to decrease the extent of PS II photoinactivation by regulation of energy partitioning in the antenna and reaction centers of PS II through modification of the thermal dissipation and electron transport are analysed. The various mechanisms of photoinactivation and plant protection against excessive light are discussed. The results of this analysis can be taken into account during selection of the strategies for improvement of the stress resistance of cultivated plants.

*Key words:* thermal dissipation, photosystem II, photoinactivation.