

# ЗНАЧЕНИЕ ФОТОРЕЦЕПТОРОВ В ПЕРЕСТРОЙКАХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА *ARABIDOPSIS THALIANA*

В.И. Бельков, Е.Ю. Гарник, Ю.М. Константинов

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия, *anvad.irk@rambler.ru*

**Аннотация.** Работа посвящена анализу данных о структуре суперкомплексов тилакоидной мембраны *Arabidopsis thaliana*. Рассматривается механизм перемещения подвижного участка светособирающих антенн, сформированных белками ЛНСII (state transitions), и обсуждается возможная роль сигналов, опосредуемых фоторецепторами синего и красного/дальнекрасного света (криптохромами и фитохромами) в регуляции этого процесса.

**Ключевые слова:** *Arabidopsis thaliana*, фоторецепторы, хлоропласты, светособирающий комплекс II, фотосинтетический аппарат

**DOI:** 10.31255/978-5-94797-319-8-886-888

Первичное построение фотосинтетического аппарата происходит при прорастании растений в процессе фотоморфогенеза и регулируется пигмент-белковыми комплексами, фоторецепторами [Han et al., 2017]. Большую роль в этом процессе играют фоторецепторы красного/дальнекрасного (фитохромы PHYA и PHYB) и синего (криптохромы CRY1 и CRY2) света. Сигналы, опосредуемые фоторецепторами, влияют на работу фотосинтетического аппарата растений. Установлено, что фотосистема I (ФСI) чувствительна к красному и дальнекрасному свету, в то время как фотосистема II (ФСII) – к синему. Возбужденные молекулы фитохромов и криптохромов способны взаимодействовать с ядерными транскрипционными факторами семейства PIF (phytochrom interaction factor), изменяя экспрессию ядерных генов группы LHC (light-harvesting complex) [Klein et al., 2007; Ma et al., 2016; Kreslavski et al., 2017].

Мобильный светособирающий комплекс ЛНСII локализован на мембране тилакоидов и способен взаимодействовать лишь с одной фотосистемой в зависимости от условий освещенности, что в литературе описывается как state transitions [Goldschmidt-Clermont, Bassi, 2015]. Физиологический смысл этого процесса заключается во временном перераспределении белков антенн светособирающих комплексов в хлоропластах при нарушении скорости потока электронов по электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) вследствие более активной работы одной из фотосистем. Процесс state transitions состоит из двух посменных стадий (Стадии 1 и Стадии 2). При Состоянии 1 локализованные в мембране белки светособирающего комплекса ЛНСII (светособирающая антенна), связанные с ФСII, подвергаются фосфорилированию протеинкиназой STN7 [Longoni et al., 2015]. При фосфорилировании ЛНСII этот комплекс белков отсоединяется от ФСII и переносится на ФСI, повышая ее способность к светоабсорбции (Состояние 2). В результате этого достигается более равномерное распределение электронов по ЭТЦ при данных условиях освещенности [Caffari et al., 2014].

Механизм, приводящий к state transitions, непосредственно связан с передачей внутриклеточных сигналов. Установлено, что в регуляции этого процесса участвуют сигналы, поступающие при изменении редокс-состояния пула пластохинонов хлоропластов (PQ-пула). PQ-пул располагается между ФСI и комплексом цитохромов b6/f, имеет окисленное состояние в темноте и восстанавливается на свету, получая электроны преимущественно от ФСII [Caffari et al., 2014; Garab, 2014]. Когда ФСII

работает более активно, чем ФСІ, пул пластохинонов становится восстановленным за счет загруженности электрон-транспортной цепи хлоропластов (ЭТЦ). В результате образуется сигнал, который передается на мембраносвязанную киназу – state transition 7 (STN7) [Chi et al., 2013]. После чего STN7 отделяется от мембраны и фосфорилирует ЛНСІІ, связанный с ФСІІ. Как только PQ-пул возвращается в окисленное состояние и STN7 деактивируется, комплекс ФСІ-ЛНСІІ распадается под действием протеинфосфатазы PPH1/TAP38, что приводит к возвращению системы к Состоянию 1 (и взаимодействию ЛНСІІ с ФСІІ) [Dietzel et al., 2008; Chi et al., 2013].

Таким образом, в реальной ситуации каждая из фотосистем объединена с соответствующим светособирающим комплексом (ЛНСІ, ЛНСІІ), причем если ЛНСІ всегда присоединен к ФСІ, то в случае ЛНСІІ часть антенны может мигрировать от ФСІІ к ФСІ в зависимости от условий освещенности.

Объединение основных белков реакционного центра фотосистемы (core, С) с внешней антенной светособирающего комплекса называется суперкомплексом [Gao et al., 2018].

Известно о структуре внешних антенн светособирающих комплексов, их физическом расположении и устройстве относительно реакционных центров. Комплекс ЛНСІІ у арабидопсиса состоит из тримеров, которые соединяются с ФСІІ посредством мономерных субъединиц [Nosek et al., 2017]. Выделяют 2 основных типа тримеров белков ЛНС, взаимодействующих с основными белками фотосистемы (core): S (strong affinity) и M (medium affinity). Определена структура суперкомплексов следующих типов: C2S, C2M, C2S2, C2SM, C2S2M, C2S2M2 [Pagliano et al., 2014]. Выявление суперкомплексов дает возможность наблюдать перемещение мобильной части ЛНСІІ в процессе state transitions.

Остается открытым вопрос: принимают ли участие фоторецепторы в регуляции state transitions. Поскольку нет никаких данных о структуре суперкомплексов у мутантов *phyA*, *phyB*, *cry1*, *cry2* при state transitions, проведение соответствующих исследований поспособствует пониманию роли внутриклеточных сигналов, передаваемых с участием фоторецепторов.

*Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-34-00800.*

#### Литература

Caffarri S., Tibiletti T., Jennings R., Santabarbara S. A comparison between plant photosystem I and photosystem II architecture and functioning // *Current Protein and Peptide Science*. – 2014. – V. 15. – P. 296–331.

Chi W., Sun X., Zhang L. Intracellular signaling from plastid to nucleus // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2013. – V. 64. – P. 10.1–10.24.

Dietzel L., Brautigam K., Pfannschmidt T. Photosynthetic acclimation: state transitions and adjustment of photosystem stoichiometry – functional relationships between short-term and long-term light quality acclimation in plants // *FEBS Journal*. – 2008. – V. 275. – P. 1080–1088.

Gao J., Wang H., Yuan Q., Feng Y. Structure and function of the photosystem supercomplexes // *Frontiers in Plant Science*. – 2018 – V. 9. – Article No. 357. – P. 1–7.

Garab G. Hierarchical organization and structural flexibility of thylakoid membranes // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 2014. – V. 1837. – P. 481–494.

Goldschmidt-Clermont M., Bassi R. Sharing light between two photosystems: mechanism of state transitions // *Current Opinion in Plant Biology*. – 2015. – V. 25. – P. 71–78.

Han X., Tohge T., Laior P. et al. Phytochrome A and B regulate primary metabolism in *Arabidopsis* leaves in response to light // *Frontiers in Plant Science*. – 2017. – V. 8. – Article 1394.

Klein T., Kindgren P., Benedict C. et al. Genome-wide gene expression analysis reveals a critical role for CRYPTOCHROME1 in the response of *Arabidopsis* to high irradiance // *Plant Physiology*. – 2007. – V. 144. – P. 1391–1406.

Kreslavski V., Kosobryukhov A., Schmitt F.-J. et al. Photochemical activity and the structure of chloroplasts in *Arabidopsis thaliana* L. deficient in phytochrome A and B // *Protoplasma*. – 2017. – V. 254. – P. 1283–1293.

Longoni P., Douchi D., Cariti F. et al. Phosphorylation of the light-harvesting complex II isoform Lhcb2 is central to state transitions // *Plant Physiology*. – 2015. – V. 169. – P. 2874–2883.

Ma D., Li X., Guo Y. et al. Cryptochrome 1 interacts with PIF4 to regulate high temperature-mediated hypocotyl elongation in response to blue light // *PNAS*. – 2016. – V. 113, No. 1. – P. 224–229.

Nosek L., Semchonok D., Boekema E. et al. Structural variability of plant photosystem II megacomplexes in thylakoid membranes // *The Plant Journal*. – 2017. – V. 89. – P. 104–111.

Pagliano C., Nield J., Marsano F. et al. Proteomic characterization and three-dimensional electron microscopy study of PSII-LHCII supercomplexes from higher plants // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 2014. – V. 1837. – P. 1454–1462.

## **SIGNIFICANCE OF PHOTORECEPTORS IN STATE TRANSITIONS IN *ARABIDOPSIS THALIANA***

V.I. Belkov, E.Yu. Garnik, Yu.M. Konstantinov

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia, [anvad.irk@rambler.ru](mailto:anvad.irk@rambler.ru)

**Abstract.** The thesis is devoted to analysis of data concerning supercomplexes thylakoid membrane structure of *Arabidopsis thaliana*. The mechanism of redislocation of the mobile part of the light-absorbing antennas formed by LHCII proteins (state transitions) is considered, and the possible role of signals mediated by photoreceptors of blue and red/far-red light (cryptochromes and phytochromes) in the regulation of this process is discussed.

**Keywords:** *Arabidopsis thaliana*, photoreceptors, chloroplasts, light-harvesting complex II, photosynthetic apparatus