

УДК 581.132

ІСТОРІЯ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ДОСЯГНЕННЯ ВІДДІЛУ БІОХІМІЇ ФОТОСИНТЕЗУ ІНСТИТУТУ ФІЗИОЛОГІЇ РОСЛИН І ГЕНЕТИКИ НАН УКРАЇНИ У ВИВЧЕННІ УЛЬТРАСТРУКТУРИ ТА ДИНАМІКИ ХЛОРОПЛАСТІВ

В.В. ШЕВЧЕНКО

*Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України
03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17
e-mail: smk_off@mail.ru*

Стисло викладено історію вивчення світлової фази фотосинтезу в світі й у відділі біохімії фотосинтезу Інституту фізіології рослин і генетики НАН України з моменту його створення по теперішній час. Наведено основні результати фундаментальних і прикладних досліджень.

Ключові слова: фотосинтез, відділ біохімії фотосинтезу, історія.

Фотосинтез — унікальний глобальний процес, унаслідок перебігу якого утворюється біомаса на нашій планеті, а також підтримується газовий баланс атмосфери. Процес фотосинтезу здійснюють особливі, високо-спеціалізовані клітинні органели — хлоропласти. Ультраструктурна організація мембранної системи хлоропластів вищих рослин є однією з основних наукових проблем практично із часів встановлення складної просторової архітектури фотосинтетичних мембран.

Дослідження процесу фотосинтезу розпочались із 1771 р., коли англійський дослідник Дж. Прістлі встановив, що зелені рослини, які знаходяться в замкненому просторі, за наявності світла здатні «лагодити» повітря, «зіпсоване» внаслідок горіння свічки або дихання миші. Подальше накопичення знань стосовно фотосинтезу у XVIII—XIX ст. відбувалось переважно в таких напрямках: спостереження газообміну та засвоєння вуглекислого газу; вивчення властивостей хлорофілу; вплив різних параметрів світла на виділення кисню та структурна організація хлорофілу в клітині.

У цей час проводились також роботи зі встановлення локалізації процесу фотосинтезу в клітині. У 1881 р. Енгельман виділив із клітин хлорофільні «зерна», які були здатні виділяти кисень [47]. Згодом Штрассбургер назвав їх хлоропластами [65].

Найбільшого розвитку дослідження фотосинтезу набули у XX ст. Ще в 1940-х роках Рубен і Камен (США), а також Виноградов (СРСР) довели, що кисень, який виділяється в процесі фотосинтезу, походить із молекули води. Дещо пізніше співробітники лабораторії Кальвіна встановили цикл реакцій, унаслідок якого вуглекислий газ перетворюється на вуглеводи. Цей цикл отримав назву циклу Кальвіна, а сам автор був удостоєний Нобелівської премії (1957 р.). У 1966 р. Хетч і Слейк установили відмінний від циклу Кальвіна шлях фіксації CO₂, який має місце у так званих C₄-рослин. Наприкінці 1950-х років було отримано перші до-

кази існування двох фаз фотосинтезу, а в 1958 р. Требст [66] просторово розділив компоненти хлоропластів, відповідальні за проходження світлової й темної фаз фотосинтезу.

Після розкриття темнових циклів фіксації CO_2 переважну більшість подальших досліджень було спрямовано на розкриття світлової фази фотосинтезу. Було з'ясовано, що первинна трансформація енергії сонячного світла в енергію хімічних зв'язків відбувається у світловій фазі, причому з високою ефективністю. Розкриття принципу, що забезпечує це явище, було вкрай привабливим через перспективу створення штучних перетворювачів сонячної енергії з високим коефіцієнтом корисної дії. Тому одним із найпотужніших напрямів досліджень у 1960-ті роки було розкриття механізму первинної фотохімічної трансформації енергії в процесі фотосинтезу. Вагомий внесок у ці дослідження зробила ідея щодо існування електронтранспортного ланцюга (ЕТЛ) та його участі в первинній фототрансформації. Ця ідея, запропонована відомим біохіміком Арноном у 1959 р. [44], спочатку не була безпосередньо спрямована на виявлення механізму розділення та стабілізації розділених зарядів, однак згодом саме на її основі вдалося розробити механізм цього процесу як поступову витрату малими порціями енергії світлових квантів за швидкого перенесення електронів по переносниках заряду в ЕТЛ із поступовим збільшенням тривалості існування цих переносників у відновленому стані.

Доволі абстрактна ідея щодо існування ЕТЛ була підтримана експериментальними відкриттями кінця 1950-х років. Дані про те, що хлоропласти за наявності світла здатні відновлювати піридиннуклеотид (НАДФ), а також розщеплювати молекули води з виділенням кисню було покладено в основу реальнішої схеми ЕТЛ. Ця гіпотеза надала могутнього поштовху дослідженням її організації: пошуку біохімічних сполук, які б могли входити до ЕТЛ, послідовності їх розміщення, їхніх редокс-потенціалів та інших властивостей. Особливо незрозумілою була обставина, що в межах ЕТЛ функціонують системи, які продукують сильний окисник, що окиснює молекулу води, поряд із сильним відновником, здатним відновлювати НАДФ. Часткову відповідь на це питання давала гіпотеза щодо існування двох взаємопов'язаних фотореакцій, які функціонують у світловій фазі фотосинтезу, запропонована Хіллом і Бендалом у 1960 р. Згідно з нею, одна з фотореакцій розщеплює воду, інша — відновлює НАДФ. Однак при цьому поставало принципове питання стосовно реалізації просторового розділення окисника і відновника, необхідне для запобігання швидкій рекомбінації цих продуктів.

У цей час було сформовано уявлення про так звану фотосинтетичну одиницю. Згідно з цією гіпотезою, існує сукупність молекул хлорофілу, яка поглинає світло й переносить енергію світлових квантів до специфічних молекул хлорофілу, які саме і здійснюють фотохімічну трансформацію. Останні згодом було названо реакційними центрами. Перевірка цієї гіпотези потребувала розробки механізмів перенесення енергії між молекулами пігменту, а також її захоплення реакційними центрами.

Отже, на початку 1960-х років було сформульовано кілька загальних гіпотез щодо організації та функціонування світлової фази фотосинтезу, які потребували розробки. У зв'язку з цим 1964 р. за наказом Президії АН УРСР був заснований відділ біохімії фотосинтезу, основним завданням якого стало вивчення принципів організації та механізмів

функціонування світлової фази фотосинтезу. Професор Л.К. Островська, завідувачка відділу біохімії фотосинтезу, запропонувала оригінальний напрям досліджень, який не повторював жодного з розроблених в інших лабораторіях колишнього Радянського Союзу, а належав до числа найновітніших, що вивчалися у світі. Основним підходом стала фрагментація хлоропластів. Про перший успіх біло повідомлено в Доповідях АН США 1966 р. [46]. Отримано субхлоропластні фрагменти, що істотно відрізнялися за спектрами низькотемпературної флуоресценції. У 1969 р. опубліковано працю [33], де поряд зі спектрами флуоресценції субхлоропластних фрагментів наводились дані, які вказували на такі відміни характеру фотохімічних реакцій, що давали підставу ототожнювати ці частинки з матеріальними носіями двох фотосистем. Можна вважати, що в Україні вперше у світі отримано докази існування в хлоропластах вищих рослин двох фотосистем, що здатні функціонувати окремо.

Виділення фрагментів хлоропластів, задіяних у двох первинних фотореакціях, у досить короткі терміни дало інформацію щодо їх біохімічного складу, зокрема вмісту хлорофілів *a* і *b*, різних каротиноїдів, ліпідів, пігмент-білкових комплексів [4, 29, 38]. Участь певних ліпідних і білкових компонентів в організації пігмент-білкових комплексів фотосистем I і II (ФС I, ФС II) зондували за допомогою обробки різними ліпазами й протеїназами з наступним тестуванням зміни спектральних та фотохімічних властивостей [31, 32, 34, 58]. Було сформульовано і згодом підтверджено гіпотезу про існування двох типів ФС I, що міститься в різних просторово розділених ділянках і бере участь у двох гілках транспорту електронів: нециклічному або циклічному [3, 4, 27, 28, 59]. Співробітники відділу вперше отримали докази існування власного світлозбирального пулу пігментів у ФС I [12]. До наших досліджень вважалося, що такого не існує. Вперше продемонстровано здатність фрагментів міжгранальних тилакоїдів, що містять фотосистему I, здійснювати реакцію циклічного фотофосфорильовання [39]. У подальших дослідженнях вдалося досягти детальнішого розділення хлоропластів на функціонально визначені частинки. Так, отримано фракцію надважких фрагментів із майже цілісних гран [8]. Отримано також фрагменти крайових ділянок тилакоїдів гран, які містили фотосистему I, що відрізнялася від розміщеної у міжгранальних тилакоїдах і центральній частині грани [8, 12, 13, 23, 25]. Так було підтверджено запропоновану нами раніше гіпотезу про існування в хлоропластах двох типів ФС I. Детальне вивчення властивостей однієї з фракцій субхлоропластних фрагментів дало підставу сформулювати гіпотезу щодо існування в грані так званих нетипових тилакоїдів, які є продовженням у грану міжгранальних тилакоїдів [22].

Отримано електронно-мікроскопічні зображення структур, що відповідають локалізації двох фотосистем, у тому числі гран, в яких міститься ФС II, а також фрагментів міжгранальних тилакоїдів, які містять ФС I [40, 43]. Слід зазначити, що тільки у відділі біохімії фотосинтезу отримано зображення цілісних міжгранальних тилакоїдів [42]. Сформульовано оригінальну гіпотезу щодо формування гран у процесі біосинтезу хлоропластів із певних внутрішніх структур оболонки хлоропласта [43].

Розвиток методів низькотемпературної флуориметрії дав змогу, з одного боку, надійно тестувати належність субхлоропластних фрагментів до певної фотосистеми, а з іншого — досліджувати механізми перенесен-

ня енергії в пігментних комплексах мембран хлоропластів. Зокрема, вперше отримано температурні залежності виходів флуоресценції хлоропластів і субхлоропластних фрагментів, що належали до ФС I і II [12, 16, 45, 56, 57]. Це дало змогу розрахувати константи швидкості перенесення енергії та її захоплення реакційними центрами [12, 17]. За цю роботу співробітники відділу були удостоєні премії НАН України імені М.Г. Холодного. Слід зазначити, що низькотемпературні спектрофлуориметричні дослідження на теренах колишнього СРСР проводилися і проводяться лише в Україні, у відділі біохімії фотосинтезу. За кордоном їх почали систематично здійснювати в лабораторії професора Гронделла (van Grondell) в Інституті фізики та астрономії (Амстердам, Нідерланди) з 1980-х років. Ці експерименти базуються на досвіді з використання оптичної техніки для низькотемпературних вимірювань, розробленої в Лейдені, де вперше у світі було скраплено газу повітря.

Подальший розвиток досліджень у відділі біохімії фотосинтезу відбувався в напрямі вивчення динамічних можливостей фотосинтетичного апарату, зокрема розроблялись уявлення про зміни організації мембранних пігмент-білкових комплексів під час фосфорилування білків хлоропластів, а також зміни фотохімічної активності. Вперше отримано докази латерального переміщення фосфорильованого світлозбирального комплексу від ФС II до ФС I та асоціювання з нею [9, 14, 15, 28, 60, 61, 63, 64, 67]. Показано також, що переміщується тільки частина пулу світлозбирального комплексу, який містить специфічні ліпіди. За цикл робіт щодо фрагментації хлоропластів, вивчення їхніх властивостей та ефектів фосфорилування група співробітників відділу була нагороджена Державною премією України в галузі науки і техніки.

Отримано дані щодо змін фотосинтетичного апарату під дією мікрогравітації [10, 55]. Для цього досліджували рослини, вирощувані на борту космічного корабля «Columbia» при проведенні україно-американського космічного проекту (Collaborative Ukrainian Experiment, CUE, Space Shuttle Mission STS-87), в якому брали участь співробітники відділу.

Зафіксовано специфічні зміни фотосинтетичного апарату рослин томатів — ядерно-хлоропластних цибридів [6, 51]. Так було виявлено ядерно-хлоропластну взаємодію, що підтверджувало уявлення про подвійне кодування білків хлоропластів ядерним і хлоропластним геномами. Показано також, що рослини кукурудзи регенеруються з калюсної тканини тільки з клітин із повністю сформованим фотосинтетичним апаратом [19].

Подальші етапи наших досліджень були пов'язані з розробкою уявлень про початкові зміни структури й функції фотосинтетичного апарату, зумовлені дією підвищеної температури, освітлення або сумісним впливом обох чинників. Основний застосований підхід — короткочасний вплив діючого чинника підвищеної напруженості з тим, щоб відстежити переважне функціонування фізико-хімічних механізмів. Відкрито нові явища, зокрема зменшення розмірів хлоропластів, що могли бути зворотними або, навпаки, незворотними залежно від рівня напруженості чинника [1, 2, 20]. Згідно з результатами електронно-мікроскопічних досліджень, цей феномен зумовлений специфічними перебудовами ультраструктури хлоропластів. Зокрема, прогрівання хлоропластів у темряві призводило до просторового зміщення гран, а за вищих температур — до утворення значної кількості гран зі збільшеною кількістю тилакоїдів у

грані. Прогрівання за наявності світла спричинювало аналогічні зміни, але пакування тилакоїдів у модифікованих гранах було дещо відмінним [2]. Ці дані підтверджено результатами, отриманими при фрагментації хлоропластів після прогрівання. Вихід фракції гран зростає приблизно на 25 % через наявність модифікованих гран зі збільшеною кількістю тилакоїдів. Підвищувався також вихід фрагментів, що були крайовими ділянками гранальних тилакоїдів через зменшення площі стикованої частини сусідніх тилакоїдів у грані. Це явище також виявлено за електронно-мікроскопічними зображеннями [2].

За спектрами низькотемпературної флуоресценції зафіксовано зміни в обміні енергією у пігмент-білкових комплексах мембран [26, 52]. За високотемпературного прогрівання за наявності світла перенесення енергії з мінорної світлозбиральної антени на реакційні центри ФС II зменшується [52], що ослаблює пошкоджувальний вплив високотемпературного стресу. Такий захисний вплив світла виявило чимало авторів [48–50], а також і ми [41]. У ФС I, навпаки, за високотемпературного прогрівання перенесення енергії з мінорної антени на реакційні центри посилюється [26], що пришвидшує фотохімічну реакцію. Цей факт ми встановили за змінами кінетики окиснення реакційних центрів ФС I — пігменту P₇₀₀ [21].

Дослідження, проведені на хлоропластах і листках, відокремлених від рослини, продовжуються з цілими рослинами. Прогрівання дорослих рослин без видалення їх із ґрунту в перші хвилини призводить до змін, аналогічних спостережуваним при прогріванні хлоропластів і листків. Однак за його продовження виявляються явища, пов'язані з реакцією всього рослинного організму. Так, після 5-хвилинної експозиції за температури 45 °C за наявності світла фотохімічна активність знижується на 60–80 %. У разі подовження часу прогрівання вона починає відновлюватися і досягає майже контрольного рівня через 20 хв [24], причому первинне спадання активності супроводжується явищами, аналогічними спостережуваним при прогріванні хлоропластів: втрата енергії збудження у світлозбиральній антені, зменшення швидкості перенесення енергії на реакційні центри ФС II, зниження виходу електронів з найближчого локусу реакційних центрів ФС II. За подовження прогрівання відбувається релаксація цих явищ. Логічно припустити, що однією з причин такої динаміки є раптова втрата вологи листками з наступною її компенсацією внаслідок інтенсифікації роботи кореня і транспортної системи. Можлива також участь інших механізмів, наприклад, зміни стану пігментної системи. Ми отримали попередні дані щодо динаміки співвідношення хлорофілів *a* і *b*. Подальший розвиток цих досліджень буде спрямований на з'ясування всього спектра механізмів, що беруть участь у перебудові фотосинтетичного апарату рослин на шляху адаптації до високотемпературного стресу й посухи. Порівняння реакції рослинного організму на стрес дасть змогу добирати стійкі генотипи господарсько-корисних рослин, наприклад таких, як пшениця. Розробка швидких тестів для скринінгу селекційного матеріалу, а також засобів для підвищення стійкості рослин зумовлюють практичну цінність таких досліджень поряд з отриманням принципово нових фундаментальних результатів у галузі фізіології рослин.

Разом із фундаментальними дослідженнями у відділі вивчали прикладний напрям. Це розробка методів боротьби з вапняним хлорозом рослин винограду і плодових дерев, що зростають на ґрунтах із недостатнім вмістом заліза. Ця хвороба уражує фотосинтетичний апарат рос-

лин і залежно від ступеня захворювання може призвести до їх загибелі. Результати теоретичних досліджень з цієї проблеми викладено в кількох монографіях та оглядових статтях [30, 35—37]. Спільно зі співробітниками Інституту неорганічної хімії НАН України розроблено спеціальні добрива. Налагодження їх промислового виробництва на Шостківському хімкомбінаті забезпечило широкомасштабне впровадження. За цю розробку завідувачка відділу професор Л.К. Островська отримала Державну премію СРСР у галузі науки і техніки.

Друга робота прикладного напрямку — розробка методів дистанційної діагностики стану рослин у посівах на основі спектральних методів [7]. Запропоновано метод, який базується на розробленому нами оригінальному алгоритмі обробки спектра відбиття рослинності, що уможливує обчислення вмісту хлорофілу [53, 62]. У свою чергу, це дає змогу оцінювати низку важливих показників, таких як прогноз урожаю, ступінь зрілості, ранні ознаки хвороби рослин. За грантом Українського науково-технічного центру у співпраці із заводом «Арсенал» розроблено прилад для реалізації запропонованого алгоритму при польових вимірюваннях. На цей прилад отримано патент України [68]. Із залученням широкомасштабних випробувань приладу в польових умовах виявлено характер інформації, яку можна отримати при таких вимірюваннях, а також створено основи методології застосування приладу [5]. Показано, що за запропонованим нами алгоритмом можна успішно обчислювати вміст хлорофілу за спектрами відбиття рослинності, що вимірюються гіперспектральною технікою з борту космічного корабля [11, 54]. Отже, розроблену нами апаратуру, аналога якій поки що немає у світі, можна з успіхом використовувати у багатьох напрямках.

За роки існування у відділі підготовлено 5 докторів і 20 кандидатів наук. Оpubліковано 13 монографій, понад 400 статей у фахових журналах, у тому числі 100 в таких престижних англомовних, як «FEBS Letters», «Archives of Biochemistry and Biophysics», «Photosynthesis Research», «Photosynthetica», «Plant Science Letters», «Journal of Plant Physiology».

1. *Бондаренко О.Ю.* Изменение размеров хлоропластов листьев гороха, индуцированное кратковременным прогревом // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — **42**, № 1. — С. 79—83.
2. *Бондаренко О.Ю., Шевченко В.В.* Изменения структуры хлоропластов листьев гороха, индуцированные кратковременным прогревом // Там же. — 2012. — **44**, № 3. — С. 265—269.
3. *Гамаюнова М.С., Григора М.Ю., Островская Л.К.* Выделение и характеристика содержащих фотосистему I фрагментов из тилакоидов стромы и гран хлоропластов гороха // Там же. — 1973. — **5**, № 5. — С. 456—460.
4. *Гамаюнова М.С., Кочубей С.М., Островская Л.К. и др.* Фотохимические системы хлоропластов. — Киев: Наук. думка, 1975. — 206 с.
5. *Казанцев Т.А., Туменов Л.В., Кочубей С.М.* Дистанционные измерения динамики содержания хлорофилла в посевах озимой пшеницы // Физиология и биохимия культ. растений. — 2010. — **42**, № 6. — С. 544—549.
6. *Кочевенко А.С., Ратушняк А.И., Корнеев Д.Ю. и др.* Состояние фотосинтетического аппарата у цитоплазматического гибрида культурного томата, обладающего признаками ядерно-цитоплазматической несовместимости // Физиология растений. — 1999. — **46**, № 4. — С. 550—558.
7. *Кочубей С.М.* Аппаратура и методы дистанционного зондирования растительности в оптическом диапазоне // Космічна наука і технологія. — 2002. — **8**, № 2/3. — С. 271—275.
8. *Кочубей С.М., Бондаренко О.Ю., Шевченко В.В.* Новый тип субхлоропластных фрагментов, выделенных из хлоропластов гороха с помощью дигитонина // Биохимия. — 2007. — **72**, № 9. — С. 1255—1261.
9. *Кочубей С.М., Воловик О.И., Рубан А.В.* Перенос комплексов фотосистемы 2 в межграницы тилакоиды при фосфорилировании мембранных белков хлоропластов // Докл. АН СССР. — 1991. — **319**, № 3. — С. 763—767.

10. *Кочубей С.М.* Исследования фотосинтетического аппарата растений по программе совместного украинско-американского эксперимента «Шатл-97» // Физиология и биохимия культ. растений. — 1998. — **30**, № 3. — С. 235—238.
11. *Кочубей С.М., Казанцев Т.А.* Использование деривативных вегетационных индексов для оценки содержания хлорофилла в растительности по данным измерения из космоса // Космічна наука і технологія. — 2011. — **17**, № 3. — С. 54—59.
12. *Кочубей С.М.* Организация пигментов фотосинтетических мембран как основа энергообеспечения фотосинтеза. — Киев: Наук. думка, 1986. — 190 с.
13. *Кочубей С.М.* Особенности организации краевых участков гранальных тилакоидов гороха // Физиология растений. — 2001. — **48**, № 3. — С. 392—399.
14. *Кочубей С.М., Рубан А.В.* Взаимодействие фосфорилированного светособирающего комплекса фотосистемы 2 с фотосистемой 1 // Докл. АН СССР. — 1989. — **304**, № 5. — С. 1249—1252.
15. *Кочубей С.М., Рубан А.В., Воловик О.И., Мануильская С.В.* Фосфорилирование белков светособирающего комплекса и электронный транспорт в фотосистемах 1 и 2 // Там же. — 1988. — **302**, № 4. — С. 1020—1024.
16. *Кочубей С.М., Самохвал Е.Г., Мюллер И.* Температурные зависимости спектров флуоресценции хлоропластов и легких фрагментов // Stud. biophys. — 1976. — **54**, N 3. — С. 217—224.
17. *Кочубей С.М., Самохвал Е.Г., Сериков А.А., Хоменко Ю.М.* Модель донор-акцепторного энергопереноса в фотосистеме 1 // Докл. АН УССР. Сер. А. — 1977. — № 4. — С. 363—366.
18. *Кочубей С.М.* Физико-химические процессы фотосинтеза: история исследований и современное состояние // Физиология и биохимия культ. растений. — 1996. — **28**, № 1—2. — С. 73—87.
19. *Кочубей С.М., Чеченева Т.Н., Шевченко В.В.* Исследование состояния фотосинтетического аппарата в каллусных тканях кукурузы // Физиология растений. — 1994. — **41**, № 1. — С. 17—20.
20. *Кочубей С.М., Шевченко В.В., Бондаренко О.Ю.* Влияние кратковременного прогрева на изменения размеров хлоропластов // Физиология и биохимия культ. растений. — 2008. — **40**, № 2. — С. 426—434.
21. *Кочубей С.М., Шевченко В.В., Бондаренко О.Ю.* Динамические свойства структурных единиц хлоропластов. — Киев: Логос, 2010. — 176 с.
22. *Кочубей С.М., Шевченко В.В., Бондаренко О.Ю.* Особенности организации гран хлоропластов гороха // Физиология растений. — 2005. — **52**, № 4. — С. 499—506.
23. *Кочубей С.М., Шевченко В.В., Бондаренко О.Ю.* Особенности состояния комплексов фотосистемы I в центральной области гранальных тилакоидов гороха // Там же. — 2003. — **50**, № 3. — С. 325—331.
24. *Кочубей С.М., Шевченко В.В., Бондаренко О.Ю., Панас И.Д.* Динамика изменений функциональной активности фотосинтетического аппарата растений гороха, вызываемых высокотемпературным стрессом // Доп. НАН України. — 2013. — № 6. — С. 152—156.
25. *Кочубей С.М., Шевченко В.В., Бондаренко О.Ю.* Характеристики комплексов фотосистемы I в концевых мембранах гранальных тилакоидов гороха // Физиология растений. — 2004. — **51**, № 2. — С. 165—169.
26. *Кочубей С.М., Шевченко В.В., Казанцев Т.А.* Изменения антенны фотосистемы I, индуцируемые кратковременным прогревом // Биол. мембраны. — 2013. — **30**, № 1. — С. 69—80.
27. *Мануильская С.В., Гамаюнова М.С., Яковенко Г.М. и др.* Липидный состав препаратов комплексов реакционных центров фотосистемы I из гран и межгранных тилакоидов хлоропластов гороха // Физиология и биохимия культ. растений. — 1981. — **13**, № 1. — С. 53—58.
28. *Островская Л.К., Гамаюнова М.С., Кочубей С.М. и др.* Некоторые сравнительные характеристики фрагментов, содержащих фотосистему I, из ламелл стромы и ламелл гран хлоропластов // Докл. АН СССР. — 1973. — **209**, № 6. — С. 1457—1460.
29. *Островская Л.К., Гамаюнова М.С.* Хлорофилл-белковые комплексы фотосистемы I из тилакоидов и гран хлоропластов // Хлорофилл. — Минск, 1974. — С. 249—255.
30. *Островская Л.К.* Железо в растительном мире и карбонатный хлороз. — Киев: Наук. думка, 1993. — 148 с.
31. *Островская Л.К., Кочубей С.М., Мануильская С.В.* Изучение воздействия гидролитических ферментов на фотосинтетический аппарат высших растений // Физиология и биохимия культ. растений. — 1969. — **1**, № 1. — С. 27—32.
32. *Островская Л.К., Кочубей С.М., Мануильская С.В.* Спектральные проявления воздействия галактолипазы на нативные формы хлорофилла *a* // Докл. АН СССР. — 1969. — **186**, № 4. — С. 961—963.

33. *Островская Л.К., Кочубей С.М., Рейнгард Т.А.* Спектральные свойства и фотохимическая активность фрагментов хлоропластов, полученных с помощью дигитонина и Тритона X-100 // *Биофизика*. — 1969. — **14**, № 2. — С. 265—275.
34. *Островская Л.К., Кочубей С.М., Шадчина Т.М.* Действие фосфолипазы на спектральные и фотохимические свойства хлоропластов и их фрагментов // *Биохимия*. — 1975. — **40**, № 1. — С. 169—174.
35. *Островская Л.К., Макарова Г.М., Яковенко Г.М.* Карбонатный хлороз и хелатные удобрения. — Киев: Урожай, 1973. — 103 с.
36. *Островская Л.К.* Металлоорганические комплексы и фотосинтез // *Физиологическая роль и практическое применение микроэлементов*. — Рига, 1976. — С. 39—53.
37. *Островская Л.К.* Роль железа в растениях, нарушения его метаболизма и применение хелатных соединений в качестве железных удобрений // *Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине*. — М., 1974. — С. 95—110.
38. *Островская Л.К., Яковенко Г.М., Гамаюнова М.С. и др.* Липидный состав содержащих фотосистему I фрагментов межгранных тилакоидов и тилакоидов гран хлоропластов гороха // *Физиология и биохимия культ. растений*. — 1975. — **7**, № 5. — С. 451—455.
39. *Рейнгард Т.А., Воловик О.И., Зайцева Н.А. и др.* Влияние пируваткиназы и фосфоенолпирувата на скорость фотофосфорилирования дигитониновых фрагментов хлоропластов // Там же. — 1972. — **4**, № 4. — С. 345—349.
40. *Силаева А.М., Мошков Д.А., Гамаюнова М.С., Островская Л.К.* Структура гранных и межгранных тилакоидов хлоропластов кукурузы по данным метода криоскальвания // *Докл. АН СССР*. — 1976. — **226**, № 5. — С. 1192—1195.
41. *Шевченко В.В.* Свет низкой интенсивности защищает фотосистему 2 от ингибирования при кратковременном прогреве // *Физиология и биохимия культ. растений*. — 2011. — **43**, № 6. — С. 527—532.
42. *Ширяев А.И., Рейнгард Т.А., Полищук А.И., Островская Л.К.* Субмикроскопическая организация тилакоидов стромы хлоропластов гороха // *Докл. АН СССР*. — 1972. — **204**, № 5. — С. 1237—1240.
43. *Ширяев А.И.* Субмикроскопическая и макромолекулярная организация хлоропластов. — Киев: Наук. думка, 1977. — 160 с.
44. *Arnon D.I.* Conversion of light into chemical energy in photosynthesis // *Nature*. — 1959. — **184**, N 1. — P. 10—21.
45. *Avarmaa R.A., Kochubey S.M., Tamkivi R.P.* Low-temperature fluorescence decay and energy transfer in photosynthetic units // *FEBS Lett.* — 1979. — **102**, N 12. — P. 139—142.
46. *Boardman N.K., Thorn S.W., Anderson J.M.* Fluorescence properties of particles obtained by digitonin fragmentation of spinach chloroplasts // *Proc. Natl. Acad. Sci.* — 1966. — **21**, N 1. — P. 115—140.
47. *Engelmann T.W.* Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen // *Bot. Z.* — 1881. — **39**. — P. 441—447.
48. *Havaux M., Greppin H., Strasser R.* Functioning of photosystems I and II in pea leaves exposed to heat stress // *Planta*. — 1991. — **186**, N 1. — P. 1—15.
49. *Havaux M.* Short-term responses of Photosystem I to heat stress. Induction of PS II-independent electron transport through PS I fed by stromal components // *Photosynth. Res.* — 1996. — **47**, N 1. — P. 85—97.
50. *Kalituho L.N., Pshybytko N.L., Kabashnikova L.E., Jahns P.P.* Photosynthetic apparatus and high temperature: role of light // *Bulg. J. Plant Physiol.* — 2003. — Special iss. — P. 281—289.
51. *Kochevenko A.S., Ratushnyak A.Y., Kornyejev D.Y. et al.* Functional cybrid plants of *Lycopersicon peruvianum* var. *dentatum* with chloroplasts of *Lycopersicon esculentum* // *Plant Cell Rep.* — 2000. — **19**, N 6. — P. 588—597.
52. *Kochubey S.M.* Changes in antenna of photosystem II induced by short-term heating // *Photosynth. Res.* — 2010. — **106**, N 3. — P. 239—246.
53. *Kochubey S.M., Kazantsev T.A.* Changes in the 1-st derivatives of leaf reflectance spectra of various plants induced by variations of chlorophyll content // *J. Plant Physiol.* — 2007. — **164**, N 12. — P. 1648—1655.
54. *Kochubey S.M., Kazantsev T.A.* Derivative vegetation indices as a new approach in remote sensing of vegetation // *Front. Earth Sci.* — 2012. — **6**, N 21. — P. 188—195.
55. *Kochubey S.M., Kordyum E.L., Adamchuk N.I., Gaikema J.* Microgravity affects the photosynthetic apparatus of *Brassica rapa* L. // *Plant Biosystems*. — 2004. — **138**, N 1. — P. 1—9.
56. *Kochubey S.M., Samokhval E.G., Klimusheva G.V., Dellukov A.A.* Temperature dependence of absolute fluorescence yields of chloroplast fragments // *Arch. Biochem. Biophys.* — 1980. — **200**, N 1. — P. 65—71.
57. *Kochubey S.M., Samokhval E.G.* Long-wavelength chlorophyll forms in Photosystem I from pea thylakoids // *Photosynth. Res.* — 2000. — **62**, N 3. — P. 281—290.

58. Kochubey S.M., Shadchina T.M., Ostrovskaya L.K. Action of hydrolytic enzymes on the fluorescence spectra of pigment-lipoprotein complexes of photosystem I // *Photosynthetica*. — 1975. — **9**, N 4. — P. 391—394.
59. Kochubey S.M., Shadchina T.M., Ruban A.V. Organization of pigment system of PS I particles from grana thylakoids // *Ibid.* — 1983. — **17**, N 2. — P. 251—255.
60. Kochubey S.M., Shevchenko V.V., Volovik O.I. Fluorescence studies on interaction between phospho-LHCII and subchloroplast photosystem I preparations // *Photosynth. Res.* — 1993. — **38**, N 1. — P. 153—157.
61. Kochubey S.M., Volovik O.I., Sytnik S.K. Phosphorylation of photosystem 2 proteins and migration into intergrana thylakoids // *Photosynthetica*. — 1993. — **29**, N 2. — P. 219—225.
62. Kochubey S.M., Yatsenko V.A. Monitoring system for agricultural crops on chlorophyll basis // *Proced. SPIE 10th Intern. Symp. Remote Sensing.* — 2003. — **5232**, N 1. — P. 92—99.
63. Manuilskaya S.V., Volovik O.I., Kochubey S.M. Changes in lipid composition of photosystem I particles from chloroplasts phosphorylated under reductive or anaerobic conditions // *Photosynth. Res.* — 1995. — **43**, N 2. — P. 225—230.
64. Ruban A.V., Kochubey S.M. Changes in photosystem I characteristics induced by phosphorylation of chloroplast proteins of plants grown with various environment. 2. Emission and excitation spectra // *Photosynthetica*. — 1989. — **23**, N 2. — P. 173—180.
65. Strasburger E. *Das botanische Practicum. Anleitung zum Selbststudium der mikroskopischen Botanik.* — Jena: G. Fischer, 1884.
66. Trebst A.V., Tsujimoto H.Y., Arnon D.I. Separation of light and dark phases in the photosynthesis of isolated chloroplasts // *Nature*. — 1958. — **182**. — P. 351—355.
67. Volovik O.I., Kochubey S.M. Changes in photosystem I characteristics induced by phosphorylation of chloroplast proteins of plants grown with various environment. 1. Migration and incorporation of light-harvesting chlorophyll *a/b* protein // *Photosynthetica*. — 1989. — **23**, N 1. — P. 36—42.
68. UA 70505 U, GOIT 7/00. Польовий спектрометр для тестування стану рослинності / С.М. Кочубей, В.В. Донець, Т.А. Казанцев. — Опубл. 11.06.2012, Бюл. № 11.

Отримано 10.02.2016

ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ И ДОСТИЖЕНИЯ ОТДЕЛА БИОХИМИИ
ФОТОСИНТЕЗА ИНСТИТУТА ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕНЕТИКИ НАН
УКРАИНЫ В ИЗУЧЕНИИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ И ДИНАМИКИ ХЛОРОПЛАСТОВ

В.В. Шевченко

Институт физиологии растений и генетики Национальной академии наук Украины, Киев

Кратко изложена история изучения световой фазы фотосинтеза в мире и в отделе биохимии фотосинтеза Института физиологии растений и генетики НАН Украины с момента его создания по настоящее время. Представлены основные результаты фундаментальных и прикладных исследований.

HISTORY OF RESEARCHES AND ACHIEVEMENTS OF DEPARTMENT OF
BIOCHEMISTRY OF PHOTOSYNTHESIS OF INSTITUTE OF PLANT PHYSIOLOGY
AND GENETICS OF NAS OF UKRAINE IN THE STUDY OF CHLOROPLASTS
ULTRASTRUCTURE AND DYNAMICS

V.V. Shevchenko

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine

A brief history of the study of the light phase of photosynthesis in the world and the Department of Biochemistry of Photosynthesis of Institute of Plant Physiology and Genetics NAS since its inception to the present is reviewed. The main results of fundamental and applied research are discussed.

Key words: photosynthesis, Department of Biochemistry of Photosynthesis, history.