

ОГЛЯДИ

УДК 577.352.3

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ НАД(Ф)Н-ДЕГИДРОГЕНАЗНОГО КОМПЛЕКСА В ХЛОРОПЛАСТАХ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

© 2014 г. Е. Б. Онойко, Е. К. Золотарева

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

В цианобактериях НАД(Ф)Н-дегидрогеназные (NDH) комплексы участвуют в переносе электронов от дыхательных субстратов в электрон-транспортную цепь (ЭТЦ) тилакоидов. В хлоропластах высших растений NDH комплекс был обнаружен относительно недавно благодаря анализу полных геномов и его функциональная роль, а также точная локализация и структура полностью не установлены. Показано большее сходство NDH комплекса хлоропластов с цианобактериальным NDH-1, чем с митохондриальным комплексом I. Хлоропластный NDH комплекс восстанавливает пластохинон и участвует в циклическом транспорте электронов вокруг фотосистемы I (ФС I) и хлородыхании. NDH комплекс хлоропластов состоит из пяти субкомплексов: А, В, мембранного, люменального и каталитического. В обзоре представлены данные о структуре, субъединичном составе и функциях хлоропластного NDH комплекса, а также информация о процессе его сборки.

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

Оксигенный фотосинтез – преобразование CO₂ и воды в молекулы сахаров за счет энергии света, которое осуществляется в системе тилакоидных мембран цианобактерий или хлоропластов высших растений. Цианобактерии, возникшие около 3,5 млрд. лет тому назад (Schopf, 1993), рассматриваются как эволюционные предшественники хлоропластов высших растений. В отличие от фотосинтезирующих эукариотов, в клетках которых фотосинтез и дыхание протекают в специализированных органеллах – хлоропластах и митохондриях, у цианобактерий компоненты фотосинтетической и дыхательной ЭТЦ локализованы совместно в единой системе внутренних (тилакоидных) мембран, причем часть переносчиков участвует как в фотосинтетическом, так и в дыхательном транспорте. Общими переносчиками являются пул пластохинонов (PQ), комплекс цитохромов *b₆f* и пластоцианин. Электроны от

дыхательных субстратов поступают в ЭТЦ тилакоидной мембраны с участием НАД(Ф)Н-дегидрогеназ NDH-1 и NDH-2, а также сукцинатдегидрогеназы (Berry et al., 2002). NDH-1 цианобактерий гомологичен с 14-субъединичным NDH-1 комплексом *Escherichia coli* за исключением трех субъединиц, участвующих в связывании субстрата: НАДФН у цианобактерий и НАДН у *E. coli*. В геноме цианобактерий присутствует большое количество (4-6) изогенов для двух субъединиц NDH-1, что указывает на полифункциональность этого комплекса в зависимости от физиологического состояния клетки (Ohkawa et al., 2000).

В хлоропластах гены *ndh* были независимо обнаружены в пластомах мха *Marchantia polymorpha* (Ohyama et al., 1986) и табака *Nicotiana tabacum* (Shinozaki et al., 1986) и показано сходство последовательностей хлоропластных генов и генов, кодирующих митохондриальный комплекс I, который обеспечивает перенос электронов от НАДН к пулу убихинонов. Позднее гены *ndh* были найдены в пластомах многих покрытосеменных и голосеменных

растений и эукариотических водорослей, а также в геноме цианобактерий (Ogawa, 1991). В то же время эти гены отсутствуют у некоторых симбиотических растений (dePamphilis, Palmer, 1990), не способных к самостоятельному фотосинтезу. После выявления генов, кодирующих субъединицы NDH-1, у хлоропластов высших растений удалось обнаружить также небольшую НАД(Ф)Н-дегидрогеназную активность (Burrows et al., 1998).

Участие НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса в циклическом электронном транспорте

Циклический транспорт электронов на уровне ФС I осуществляется при восстановлении стромальных переносчиков – ферредоксина (Фд) или НАДФ⁺, способных передавать электроны к мембранным компонентам электрон-транспортной цепи, локализованным между ФС II и ФС I. Далее электроны переносятся к терминальному участку ФС I и могут быть акцептированы вновь Фд или НАДФ⁺. Сопряженно с циклическим электронным транспортом (ЦЭТ) вокруг фотосистемы I в тилакоидах происходит трансмембранный перенос протонов и формируется ΔрН, обеспечивающий синтез АТФ без накопления НАДФН.

С помощью генетического анализа у *Arabidopsis* выявлены два независимых типа ЦЭТ, точнее, два комплекта генов, участвующих в физиологически важных процессах регуляции фотосинтеза (Shikanai, 2007). Компонентами основного пути ЦЭТ у высших растений являются белки PGR5 и PGRL1, регулирующие протонный градиент (Munekage et al., 2002; DalCorso et al., 2008). В альтернативном пути ЦЭТ вокруг ФС I на свету в хлоропластах участвует НАД(Ф)Н-дегидрогеназный комплекс (Burrows et al., 1998; Kofer et al., 1998; Shikanai et al., 1998; 2007; Horvath et al., 2000), обеспечивая перенос электронов от восстановленного Фд обратно к PQ и затем к ФС I через комплекс цитохромов *b₆/f*. ЦЭТ, как предполагается, имеет важное значение для сохранения баланса АТФ/НАДФН и/или защиты фотосистемы от фотоингибирования, поскольку при циклическом транспорте электронов генерируется дополнительный градиент протонов, индуцирующий нефотохимическое тушение (NPQ) – механизм диссипации избыточно поглощенной световой энергии (Shikanai, 2007; Yamori et al., 2011).

В темноте NDH комплекс принимает участие в хлородыхании, в ходе которого электроны транспортируются от восстановленного

пластохинона к молекулярному кислороду, что сопровождается окислением пластохинола пластидной терминальной оксидазой (ПТОХ), т.е. происходит нефотохимическое восстановление и окисление пула пластохинонов (Peltier, Cournac, 2002; Rumeau et al., 2007). Несмотря на то, что NDH комплекс (вместе с цитохромным *b₆/f* комплексом) может генерировать трансмембранный электрохимический потенциал на тилакоидной мембране, его вклад в синтез АТФ при равновесном фотосинтезе считается незначительным (Okegawa et al., 2008), что связано с низкой скоростью соответствующего электронного транспорта. Однако роль НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса очень сильно возрастает в стрессовых условиях, например, при высокой интенсивности света, температурном и водном стрессе (Sazanov et al., 1998; Endo et al., 1999; Horvath et al., 2000; Casano et al., 2001; Li et al., 2004; Munne-Bosch et al., 2005; Wang et al., 2006; Rumeau et al., 2007). В этом случае ферментный комплекс, регулируя окислительно-восстановительное состояние пластохинонового пула в хлоропластах, вносит существенный вклад в защиту фотосинтетического аппарата от фотоингибирования (Peltier, Cournac, 2002; Rumeau et al., 2007). В условиях «перевосстановления» пула конечных электронных акцепторов НАДФ⁺/НАДФН активируется перенос электронов с ферредоксина или железо-серных центров на молекулы кислорода с образованием активных форм кислорода (АФК), вызывающих окислительный стресс (Sazanov et al., 1998; Endo et al., 1999; Horvath et al., 2000; Casano et al., 2001; Li et al., 2004; Munne-Bosch et al., 2005; Wang et al., 2006; Rumeau et al., 2007).

Структурная организация НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса хлоропластов

В состав мультисубъединичного НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса высших растений, локализованного в стромальных участках тилакоидных мембран (Peng et al., 2009; Ifuku et al., 2011; Yamamoto et al., 2011), входят 11 субъединиц, гомологичных субъединицам митохондриального комплекса I, а также бактериального NDH-1 комплекса (Suorsa et al., 2009; Peng et al., 2011b). Комплекс NDH хлоропластов имеет L-образную структуру, подобно NDH-1 комплексам из термофильной бактерии *Thermus thermophilus* и *E. coli*, кристаллическая структура периферической и мембранной части которых была недавно определена (Sazanov, Hinchliffe, 2006; Efremov et al., 2010; Efremov, Sazanov, 2011; Baradaran et al., 2013). На осно-

вании этой структурной информации, а также биохимической и генетической характеристики мутантных растений *Arabidopsis thaliana*, НАД(Ф)Н-дегидрогеназный комплекс хлоропластов высших растений разделяют на пять субкомплексов: мембранный, люменальный, экспонированные в строму субкомплексы А и В, а также каталитический, связывающий ферредоксин (Peng et al., 2009; Ifuku et al., 2011; Yamamoto et al., 2011). Мембранный субкомплекс формируют семь субъединиц NdhA-NdhG, кодирующихся хлоропластными генами, тогда как субкомплекс А содержит четыре субъединицы NdhA-NdhG и четыре субъединицы NdhL-NdhO, кодирующихся хлоропластными и ядерными генами, соответственно (Peng et al., 2009). Субкомплекс В включает субъединицы PnsB1-PnsB5 (Peng et al., 2009; 2011b; Ifuku et al., 2011), а также субъединицу PnsL3 (Suorsa et al., 2010; Yabuta et al., 2010), считавшуюся ранее компонентом люменального субкомплекса (Peng et al., 2009). Все субъединицы субкомплекса В кодируются ядерными генами. Люменальный субкомплекс образуют четыре субъединицы, кодирующиеся ядерными генами: PsbP-подобный белок PnsL1 (Ishihara et al., 2007), PsbQ-подобный белок PnsL2 (Peng et al., 2011b), а также иммунофилины PnsL4 и PnsL5 (Peng et al., 2009; Sirpio et al., 2009b). Субъединицы в субкомплексе В и люменальном субкомплексе являются специфическими для высших растений (Peng et al., 2009; 2011c). В состав каталитического субкомплекса входят субъединицы NdhS, NdhT и NdhU (Ifuku et al., 2011; Yamamoto et al., 2011). На периферической субъединице NdhS локализован высокоафинный центр связывания с ферредоксином. Взаимодействие NDH комплекса с ферредоксином подтверждено в экспериментах *in vitro* (Yamamoto et al., 2011) и показано, что NDH комплекс хлоропластов акцептирует электроны скорее от ферредоксина, чем от НАДФН. В стрессовых условиях, например при высокой интенсивности света, NDH комплекс высших растений стабилизируется за счет взаимодействия по крайней мере с двумя копиями ФС I с образованием суперкомплекса NDH-ФС I (Peng et al., 2008; 2009; Peng, Shikanai, 2011; Sirpio et al., 2009a). Для взаимодействия между NDH комплексом и ФС I требуются минорные белки светособирающего комплекса I (LHC I) – Lhca5 и Lhca6 (Peng et al., 2009; Peng, Shikanai, 2011).

Открытие несубъединичных белковых факторов

Несмотря на значительные успехи в понимании структуры НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса хлоропластов, существует лишь несколько сообщений, касающихся вопросов его сборки. К настоящему времени не удалось получить NDH комплекс хлоропластов высших растений в изолированном состоянии. Неудачи связаны с низким содержанием NDH комплекса в тилакоидах – всего лишь 0,2% от общего протеома тилакоидных мембран (Sazanov et al., 1996), причем его соотношение к ФС II оценивается как 1:50-100 (Burrows et al., 1998). Кроме того, комплекс оказался весьма лабильным – некоторые его субъединицы диссоциировали в ходе выделения и очистки. Прогресс в изучении процесса сборки NDH комплекса был достигнут только при совместном использовании генетических и биохимических подходов, в частности генетического скрининга при мониторинге активности NDH комплекса. Об уровне активности NDH комплекса судили по кратковременному увеличению флуоресценции хлорофилла *a* после выключения актиничного света (рис. 1), которое отражает NDH-зависимое восстановление пластохинона в темноте (Asada et al., 1993; Mi et al., 1995). Так, с помощью скрининга мутантов *A. thaliana*, специфически дефектных по активности NDH комплекса, удалось идентифицировать целый ряд несубъединичных белковых факторов, которые кодируются ядерными генами и необходимы для сборки и накопления NDH комплекса.

Несубъединичные белковые факторы, участвующие в биогенезе мембранных субъединиц NDH комплекса, объединяют в отдельную группу. Большинство из них относятся к семейству белков, содержащих пентатрикопептидные повторы (PPR белки). PPR белки могут функционировать на различных посттранскрипционных стадиях регуляции экспрессии хлоропластных генов, таких, например, как сплайсинг мРНК, а также расщепление, редактирование, трансляция и стабилизация мРНК (Suorsa et al., 2009; Peng et al., 2011b).

Другую группу несубъединичных факторов составляют белки, участвующие в сборке NDH комплекса хлоропластов. В результате генетического скрининга были открыты белки CRR6 и CRR7 (Munshi et al., 2005; 2006), локализованные в строме хлоропластов и играющие важную роль в накоплении субкомплекса А. В мутантах, не синтезирующих эти белки, суб-

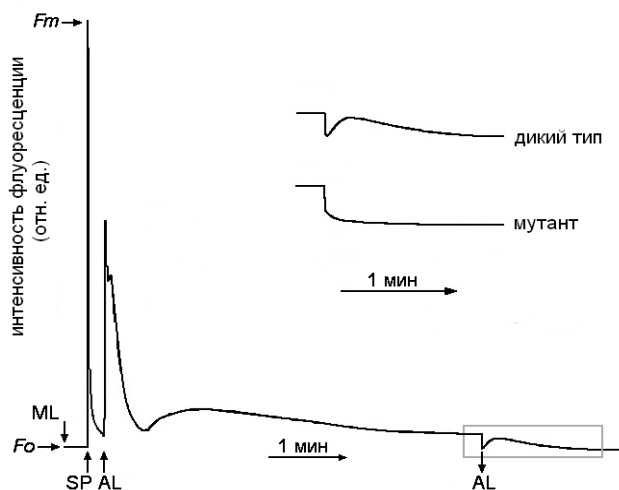


Рис. 1. Схема мониторинга активности NDH комплекса *in vivo* на основании анализа флуоресценции хлорофилла.

F_0 – минимальный уровень флуоресценции после темновой адаптации листьев; F_m – максимальный уровень флуоресценции при насыщающей интенсивности света; ML – измеряющий свет; SP – короткие вспышки насыщающего света; AL – актиничный свет.

комплекс А не образуется (Peng et al., 2010), хотя экспрессия хлоропластных генов, кодирующих его субъединицы, не нарушалась, что подтверждает участие в сборке субкомплекса А белков CRR6 и CRR7. В то же время показано, что CRR6 не может быть субъединицей данного субкомплекса, поскольку он присутствует в мутанте по гену *crr2* (Munshi et al., 2006), в котором NDH комплекс не образуется. В связи с этим было высказано предположение, что в сборку субкомплекса А белки CRR7 и CRR6 включаются на разных стадиях (Peng et al., 2010). В *Chlamydomonas reinhardtii* гомологичные CRR6 и CRR7 белки не обнаружены, однако они присутствуют в цианобактериях (Suorsa et al., 2009; Peng et al., 2011b), хотя их функции пока не выяснены.

Помимо белков CRR6 и CRR7 для накопления субкомплекса А необходим еще один стромальный белок – CRR1, имеющий некоторое сходство с дигидропиколилат редуктазой, функционирующей в биосинтезе лизина (Shimizu, Shikanai, 2007). Установлено, что он не является субъединицей хлоропластного NDH комплекса, хотя активность этого комплекса зависит от присутствия CRR1, и в мутанте по гену *crr1* с дефектным белком CRR1 она специфически подавлялась. Таким образом, белок CRR1 вовлекается скорее в биогенез NDH комплекса, чем в биосинтез лизина. Имеются данные о том, что белок CRR1 содержит

сайт возможного связывания НАД(Ф)Н (Shimizu, Shikanai, 2007).

In silico был идентифицирован белок NDF5 (Ishida et al., 2009), имеющий слабое сходство с субъединицей PnsB2 хлоропластного NDH комплекса, но, как показал масс-анализ суперкомплекса NDH–ФС I, не являющийся его субъединицей (Peng et al., 2009). Предполагают, что NDF5 может вовлекаться в стабилизацию или биогенез не только субкомплекса А, но и субкомплекса В, поскольку накопление субъединиц NdhH, PnsB1 и PnsB2 было нарушено в мутанте по гену *ndf5* (Ishida et al., 2009). Экспериментально продемонстрировано, что в отсутствие субкомплекса А белок NDF5 может связываться с субкомплексом В, играя роль фактора, необходимого для его сборки и/или стабилизации (Ishida et al., 2009; Peng et al., 2009). Гомологи белков NDF5 и PnsB1 обнаружены в высших растениях, но не в цианобактериях (Suorsa et al., 2009).

Недавно скрининг мутантов *A. thaliana* позволил открыть два новых белка CRR41 и CRR42, локализованных в строме хлоропластов (Peng et al., 2012). В мутантах по генам *crr41* и *crr42* субкомплекс А отсутствовал, тогда как накопление других частей NDH комплекса не изменялось. Экспериментально показано, что гены, кодирующие белки CRR41 и CRR42, экспрессируются вместе с генами, кодирующими субъединицы NDH комплекса, а также некото-

рые несубъединичные факторы. Это свидетельствует об участии CRR41 и CRR42 в сборке субкомплекса А. Белок CRR41 является консервативным в *Angiosperms*, но в цианобактериях и в *C. reinhardtii* его гомологи отсутствуют (Peng et al., 2012).

Сборка НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса хлоропластов

Как известно, НАД(Ф)Н-дегидрогеназный комплекс хлоропластов состоит из субъединиц, которые кодируются как ядерными, так и хлоропластными генами, поэтому его сборка требует согласованного взаимодействия между продуктами этих генов и, вероятно, происходит поэтапно, как и сборка других фотосинтетических комплексов (Rochaix, 2011). Несмотря на открытие и характеристику некоторых несубъединичных белковых факторов, сведения о самом процессе сборки NDH комплекса до сих пор остаются фрагментарными. Наибольшие успехи в этом направлении были получены при изучении субкомплекса А, сборка которого, как считают, происходит независимо от других субкомплексов NDH комплекса (Peng et al., 2011b) и осуществляется в строме хлоропласта до включения его в тилакоидную мембрану, тогда как субъединицы других субкомплексов обнаружены главным образом в тилакоидной мембране (Peng et al., 2009).

Протеомный анализ мутантов по генам *ndhI*, *ndhM*, *ndhN*, *ndhO*, *crr1*, *crr6*, *crr7*, *crr41*, *crr42* и *crr27* позволил выявить взаимодействия между несубъединичными факторами и субъединицами субкомплекса А (Peng et al., 2010; 2012). На основании полученных результатов была предложена модель сборки субкомплекса А (рис. 2), согласно которой в образовании этого субкомплекса последовательно участвуют три промежуточных комплекса, обозначенные в соответствии с предполагаемой молекулярной массой как NAI-800, NAI-500 и NAI400 (NAI – «NDH subcomplex A assembly intermediates»). Процесс сборки субкомплекса А инициируется формированием в строме хлоропласта первого промежуточного комплекса NAI-800 с неактивной (освобожденной из рибосомы) субъединицей NdhH, причем его образование не зависит от других субъединиц и несубъединичных факторов (Peng et al., 2012). NAI-800 переносит неактивную субъединицу NdhH к комплексу Cpn60, содержащему белок-шаперон Cpn60v4, который в высших растениях требуется для фолдинга этой субъединицы (Peng et al., 2011a). После надлежащего фолдинга нативная субъ-

единица NdhH, субъединица NdhO, несубъединичный белковый фактор CRR41 и, возможно, другие неизвестные факторы собираются в промежуточный комплекс NAI-500, стабилизация которого обеспечивается взаимодействиями между его компонентами (Peng et al., 2012). Далее в NAI-500 включаются субъединицы NdhJ, NdhK, NdhM и NdhI с образованием промежуточного комплекса NAI-400. Следует отметить, что порядок включения этих субъединиц остается еще спорным. Предполагают, что субъединица NdhJ включается в NAI-500 до или независимо от включения субъединиц NdhK и NdhM (Peng et al., 2012). В процессе образования NAI-400 участвуют несубъединичные белковые факторы CRR42, CRR1 и CRR6, из которых только белок CRR42 рассматривается как компонент NAI-400. Функция этого белка неясна, и, как считают, его включение в NAI-500 осуществляется после или независимо от включения субъединиц NdhI-NdhK и NdhM (Peng et al., 2012). Поскольку молекулярная масса NAI-500 больше молекулярной массы NAI-400, некоторые несубъединичные факторы должны освобождаться из NAI-500 в процессе перехода к NAI-400. Однако, эти факторы еще остаются до конца не идентифицированными. Экспериментально показано, что белок CRR1 требуется для накопления субъединиц NdhK и NdhM в строме хлоропласта и включения их в NAI-500 (Peng et al., 2012). Было высказано также предположение об участии CRR1 в образовании простетической группы субъединицы NdhK, так как этот белок содержит сайт возможного связывания НАД(Ф)Н (Shimizu, Shikanai, 2007). Белок CRR6, не являясь компонентом промежуточных комплексов, играет важную роль в накоплении субъединицы NdhI и способствует включению этой субъединицы после ее созревания в NAI-500 (Peng et al., 2012). Таким образом, CRR6 может выполнять двойную функцию. Подобную роль играют, например, белки LPA1 и PAM68 в *A. thaliana*, которые взаимодействуют с субъединицей D1 реакционного центра ФС II, обеспечивая надлежащий фолдинг и включение этой субъединицы в тилакоидную мембрану (Peng et al., 2006; Armbruster et al., 2010).

Исследования кристаллической структуры гидрофильной области NDH-1 комплекса из *T. thermophilus* показали, что субъединицы Nqo9 и Nqo6, соответствующие субъединицам NdhI и NdhK хлоропластного NDH комплекса, связывают три [4Fe-4S] кластера (Sazanov, Hinchliffe, 2006), для сборки которых в хлоропластах требуется белок HCF101 (Schwenkert et

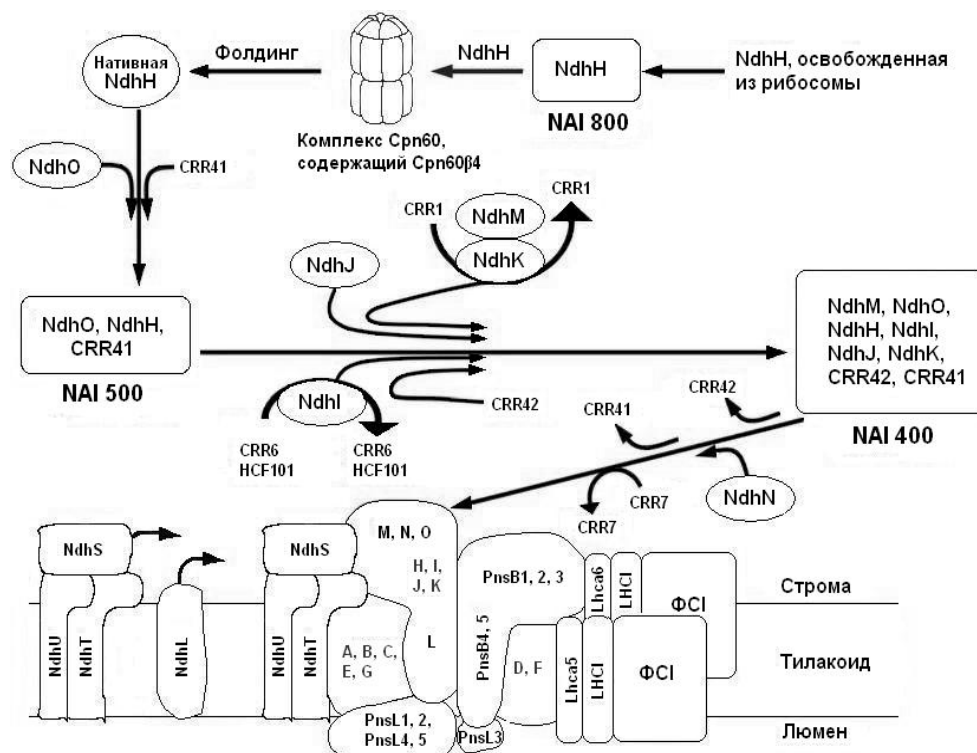


Рис. 2. Схематическая модель сборки NDH комплекса хлоропластов.

NAI-800, NAI-500 и NAI-400 – промежуточные комплексы, образующиеся в процессе сборки субкомплекса А. NAI-800, природа которого неизвестна, переносит неактивную субъединицу NdhH к комплексу Cprn60, содержащему белок-шаперон Cprn60β4, для последующего белкового фолдинга. Субъединица NdhO, CRR41, нативная субъединица NdhH и, возможно, другие неизвестные факторы собираются в NAI-500. Далее субъединицы NdhJ, NdhK, NdhM и NdhI включаются в NAI-500 с образованием NAI-400, который интегрируется с субъединицей NdhN на конечной стадии сборки и затем вместе с мембранной субъединицей NdhL и каталитическим субкомплексом, включающим субъединицы NdhS, NdhT и NdhU, встраивается в тилакоидную мембрану, образуя NDH комплекс. CRR41, CRR1, CRR6, HCF101, CRR42 и CRR7 – несубъединичные белковые факторы, участвующие в этом процессе. NDH комплекс через минорные белки LHC I, Lhca5 и Lhca6 взаимодействует с ΦC I с образованием суперкомплекса NDH–ΦC I.

NdhA–NdhG – субъединицы мембранного субкомплекса; PnsB1–5, PnsL3 – субъединицы субкомплекса В; PnsL1,2,4,5 – субъединицы люменального субкомплекса.

al., 2010). Этот белок был очищен вместе с CRR6, но не с CRR41, что указывает на его участие во включении железо-серных кластеров в субъединицу NdhI (Peng et al., 2012).

На следующей стадии процесса сборки субкомплекса А происходит интегрирование в промежуточный комплекс NAI-400 субъединицы NdhN (Peng et al., 2012). Этот процесс осуществляется после освобождения фактора CRR42, но до освобождения фактора CRR41. Белковый фактор CRR7, который как и CRR6 не является компонентом NAI-400, вовлекается на конечной стадии сборки субкомплекса А, когда полностью собранный NAI, включая субъединицу NdhN, встраивается в тилакоидную мембрану (Peng et al., 2012). Установлено, что отсутствие субкомплекса А не влияет на мембранные субъединицы, за исключением

субъединицы NdhL (Shimizu et al., 2008). Эта субъединица, содержащая три трансмембранные спирали, не обнаруживается в стромальной фракции (Peng et al., 2009) и, вероятно, служит рецептором для полностью собранного NAI (Peng et al., 2012). Наконец, субкомплекс А, включая субъединицу NdhL, стыкуется с другими частями NDH комплекса в тилакоидной мембране хлоропласта (рис. 2).

Полагают, что субъединицы каталитического субкомплекса NdhS, NdhT и NdhU накапливаются частично независимо от субкомплекса А и не выявляются в каких-либо промежуточных комплексах (Peng et al., 2012). Субъединица NdhS содержит центр, связывающий ферредоксин, а субъединицы NdhT и NdhU имеют трансмембранные спирали (Yamamoto et al., 2011). Эти субъединицы взаимодействуют

скорее всего с полностью собранным NDH комплексом.

Согласно Peng et al. (2012), сборка NDH комплексов в тилакоидной мембране представляет собой динамический циклический процесс, в котором субъединицы или промежуточные комплексы взаимодействуют с уже синтезированными субъединицами или промежуточными комплексами. В пользу этой идеи свидетельствует обнаружение в строме хлоропласта значительных количеств субъединиц субкомплекса А, а также то, что в отсутствие этого субкомплекса другие части суперкомплекса NDH-ФС I остаются стабильными в тилакоидах. Значение такого динамического механизма сборки заключается в том, что поврежденный субкомплекс А способен быстро замещаться другим без синтеза *de novo* мембранных частей NDH комплекса.

Некоторые аспекты эволюции НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса хлоропластов

В результате успешного секвенирования двух пластидных геномов *Marchantia polymorpha* и *Nicotiana tabacum* (Ohyama et al., 1986; Shinozaki et al., 1986) было идентифицировано 11 генов *ndhA-ndhK*, кодирующих гомологичные белки митохондриальной НАДН-дегидрогеназы, в результате чего предполагаемый комплекс в хлоропластах и получил название – НАД(Ф)Н-дегидрогеназный комплекс (Ohyama et al., 1988; Sugiura, 1992). Установлено, что гены *ndh* (*ndhA-ndhK*), а также L-образная структура базальной части NDH комплекса, сформированная продуктами этих генов, являются высококонсервативными в различных NDH комплексах, в том числе бактериальных (Efremov et al., 2010; Battchikova et al., 2011; Ifuku et al., 2011; Peng et al., 2011b). L-образная структура NDH комплекса хлоропластов вовлекается в выполнение его главной функции – осуществление электронного транспорта от гемов, локализованных на субъединице NdhI, к пластохинону сопряженно с транслокацией протонов через мембранные субъединицы (Efremov et al., 2010). Несмотря на широкое распространение генов *ndh* среди наземных растений (Martin, Sabater, 2010), в некоторых организмах они не обнаружены. Например, в хлоропластном геноме хвойного дерева *Pinus thunbergii* отсутствуют все гены *ndh* (Wakasugi et al., 1994). NDH комплекс не обнаружен в хлоропластах *C. reinhardtii* (Peltier, Cournac, 2002), в которых наблюдается высокая активность хлородыхания (Bennoun, 1982). Полага-

ют, что в *C. reinhardtii* функционирует NDH-2 комплекс, отличающийся структурно и функционально от NDH-1 (Mus et al., 2005).

В настоящее время считают, что хлоропластный NDH комплекс имеет большее сходство с цианобактериальным NDH-1 комплексом, чем с митохондриальным комплексом I (Friedrich T., Weiss H., 1997; Battchikova, Aro, 2007; Shikanai, 2007), что согласуется с общепринятым представлением об эндосимбиотическом происхождении хлоропластов в клетках растений от прокариотического предка, древнего предшественника современных цианобактерий. Так, на основании характеристики мутанта *M55 Synechocystis* sp. PCC6803 (Ogawa, 1991), а также сходства хлоропластных субъединиц NdhD и NdhF с их цианобактериальными ортологами, было сделано предположение об участии NDH комплекса хлоропластов в циклическом переносе электронов вокруг ФС I и хлородыхании. Эксперименты по направленному разрушению хлоропластных *ndh* генов в *N. tabacum* подтвердили эту гипотезу (Burrows et al., 1998; Kofer et al., 1998; Shikanai et al., 1998). С другой стороны, хлоропластный NDH комплекс содержит специфические для высших растений субкомплексы, В и люменальный, субъединицы которых не кодируются цианобактериальным геномом (Peng et al., 2009; 2011b).

При изучении ранних этапов эволюции наземных растений, в частности перехода от водного к наземному образу жизни, удобным модельным организмом для генетических исследований служит *M. polymorpha* (Ueda et al., 2012), считающаяся наиболее ранним ответвлением филогенетической ветви потомков наземных растений (Qiu et al., 2006). На ее примере можно в общих чертах проследить изменение структуры NDH комплекса в процессе эволюции от цианобактерий к высшим растениям. Установлено, что все субъединицы мембранного субкомплекса и субкомплекса А являются консервативными в NDH комплексах *Synechocystis* sp. PCC6803, *M. polymorpha* и *A. thaliana* (Ueda et al., 2012). Три субъединицы каталитического комплекса NdhS, NdhT и NdhU, участвующие в связывании ферредоксина с NDH комплексом у *A. thaliana*, обнаружены и у *M. polymorpha*. Субкомплекс В, который отсутствует в цианобактериальном NDH-1 комплексе, у *A. thaliana* включает субъединицы PnsB1-PnsB5, а также субъединицу PnsL3 (Suorsa et al., 2010; Yabuta et al., 2010). В хлоропластном NDH комплексе *M. polymorpha* об-

наружены функциональные ортологи субъединиц PnsB1-PnsB5, но не субъединицы PnsL3. Люменальный субкомплекс в *A. thaliana* состоит из четырех субъединиц PnsL1, PnsL2, PnsL4 и PnsL5. Все эти субъединицы отсутствуют в цианобактериальном NDH-1 комплексе, а также в хлоропластном NDH комплексе *M. polymorpha*, за исключением субъединицы PnsL5 (Ueda et al., 2012). Предполагают, что, в отличие от других люменальных субъединиц, PnsL5 может иметь иное эволюционное происхождение (Ueda et al., 2012).

Экспериментально показано (Peng et al., 2009), что в *A. thaliana* NDH комплекс через минорные белки светособирающего комплекса I (ЛНС I), Lhca5 и Lhca6, взаимодействует по крайней мере с двумя копиями ФС I с образованием суперкомплекса NDH–ФС I. Белки Lhca5 и Lhca6 не обнаружены ни в цианобактериальном NDH-1 комплексе, ни в соответствующем комплексе *M. polymorpha* (Ueda et al., 2012). Предполагают, что хлоропластный NDH комплекс в *M. polymorpha* выполняет специфическую функцию, контролируя редокс состояние пластохинонового пула в условиях низкой интенсивности света. Механизм такой регуляции требует дальнейших исследований. С другой стороны, не исключается также возможность функционирования NDH комплекса в *M. polymorpha* и при высокой интенсивности света (Ueda et al., 2012). Известно, что в *Angiosperms* хлоропластный NDH комплекс участвует в защите фотосинтетического аппарата от окислительного стресса, который может возникать, например, при высокой интенсивности света (Shikanai, 2007). В этом случае, как показано у *A. thaliana*, образование суперкомплекса NDH–ФС I необходимо для стабилизации NDH комплекса (Peng, Shikanai, 2011). Предполагают, что у *M. polymorpha* хлоропластный NDH комплекс не взаимодействует с ФС I, поэтому остается неясным, каким образом этот комплекс стабилизируется в этом организме.

Итак, в процессе эволюции эукариотических фототрофов происходит изменение структурной организации НАД(Ф)Н-дегидрогеназного комплекса. В высших растениях NDH комплекс приобретает новые специфические субкомплексы (В и люменальный) и использует белки Lhca5 и Lhca6 для взаимодействия с ФС I. Образование суперкомплекса NDH–ФС I, вероятно, требуется для эффективной работы NDH комплекса, особенно в стрессовых условиях. В этой связи функционирование в хлоропластах циклического электронного

транспорта вокруг ФС I с участием NDH комплекса может представлять собой один из механизмов физиологической регуляции, позволяющей растениям адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Armbruster U., Zühlke J., Rengstl B., Kreller R., Makarenko E., Rühle T., Schönemann D., Jahns P., Weisshaar B., Nickelsen J., Leister D. The Arabidopsis thylakoid protein PAM68 is required for efficient D1 biogenesis and photosystem II assembly // *Plant Cell*. – 2010. – V. 22, № 10. – P. 3439-3460.
- 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 monitoring redox change of P700 and chlorophyll fluorescence // *Plant Cell Physiol.* – 1993. – V. 34, № 1. – P. 39-50.
- Baradaran R., Berrisford J.M., Minhas G.S., Sazanov L. Crystal structure of the entire respiratory complex I // *Nature*. – 2013. – V. 494, № 7438. – P. 443-448.
- Batchkikova N., Aro E.M. Cyanobacterial NDH-1 complexes: multiplicity in function and subunit composition // *Physiol. Plant.* – 2007. – V. 131, № 1. – P. 22-32.
- Batchkikova N., Eisenhut M., Aro E.M. Cyanobacterial NDH-1 complexes: novel insights and remaining puzzles // *Biochim. Biophys. Acta.* – 2011. – V. 1807, № 8. – P. 935-944.
- Bennoun P. Evidence for a respiratory chain in the chloroplast // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1982. – V. 79, № 14. – P. 4352-4356.
- Berry S., Schneider D., Vermaas W.F.J., Rogner M. Electron transport routes in whole cells of *Synechocystis* sp. strain PCC 6803: the role of the cytochrome bd-type oxidase // *Biochemistry.* – 2002. – V. 41, № 10. – P. 3422-3429.
- Burrows P.A., Sazanov L.A., Svab Z., Maliga P., Nixon P.J. Identification of a functional respiratory complex in chloroplasts through analysis of tobacco mutants containing disrupted plastid *ndh* genes // *EMBO J.* – 1998. – V. 17, № 4. – P. 868-876.
- Casano L., Martin M., Sabater B. Hydrogen peroxide mediates the induction of chloroplastic Ndh complex under photooxidative stress in barley // *Plant Physiol.* – 2001. – V. 125, № 3. – P. 1450-1458.
- DalCorso G., Pesaresi P., Masiero S., Aseeva E., Schiönmann D., Finazzi G., Joliot P., Barbato R., Leister D. A complex containing PGRL1 and PGR5 is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in *Arabidopsis* // *Cell.* – 2008. – V. 132, № 2. – P. 273-285.
- dePamphilis C.W., Palmer J.D. Loss of photosynthetic and chlororespiratory genes from the plastid genome of a parasitic flowering plant // *Nature.* – 1990. – V. 348, № 6299. – P. 337-339.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ

- Efremov R., Baradaran R., Sazanov L. The architecture of respiratory complex I // *Nature*. – 2010. – V. 465, № 7297. – P. 441-445.
- Efremov R., Sazanov L. Structure of the membrane of respiratory complex I // *Nature*. – 2011. – V. 476, № 7361. – P. 414-420.
- Endo T., Shikanai T., Takabayashi A., Asada K., Sato F. The role of chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in photoprotection // *FEBS Lett.* – 1999. – V. 457, № 1. – P. 5-8.
- Friedrich T., Weiss H. Modular evolution of the respiratory NADH: ubiquinone oxidoreductase and the origin of its modules // *J. Theor. Biol.* – 1997. – V. 187, № 4. – P. 529-540.
- Horvath E.M., Peter S.O., Juet T., Rumeau D., Cournac L., Gabor V.H., Tony A.K., Christian S., Gilles P., Peter M. Targeted inactivation of the plastid *ndhB* gene in tobacco results in an enhanced sensitivity of photosynthesis to moderate stomatal closure // *Plant Physiol.* – 2000. – V. 123, № 4. – P. 1337-1350.
- 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. – V. 52, № 9. – P. 1560-1568.
- Ishida S., Takabayashi A., Ishikawa N., Hano Y., Endo T., Sato F. A novel nuclear encoded protein, NDH-dependent cyclic electron flow 5, is essential for the accumulation of chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complexes // *Plant Cell Physiol.* – 2009. – V. 50, № 2. – P. 383-393.
- Ishihara S., Takabayashi A., Ido K., Endo T., Ifuku K., Sato F. Distinct functions for the two PsbP-like proteins PPL1 and PPL2 in the chloroplast thylakoid lumen of *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2007. – V. 145, № 3. – P. 668-679.
- 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-plastoquinone oxidoreductase in tobacco by polyethylene glycol-mediated plastome transformation // *Mol. Gen. Genet.* – 1998. – V. 258, № 1-2. – P. 166-173.
- Li X.G., Duan W., Meng Q.W., Zou Q., Zhao S.J. The function of chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco during chilling stress under low irradiance // *Plant Cell Physiol.* – 2004. – V. 45, № 1. – P. 103-108.
- 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. – V. 36, № 4. – P. 661-668.
- Munekage Y., Hojo M., Meurer J., Endo T., Tasaka M., Shikanai T. PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis* // *Cell*. – 2002. – V. 110, № 3. – P. 361-371.
- Munne-Bosch S., Shikanai T., Asada K. Enhanced ferredoxin-dependent cyclic electron flow around photosystem I and 6-tocopherol quinone accumulation in water-stressed *ndhB*-inactivated tobacco mutants // *Planta*. – 2005. – V. 222, № 3. – P. 502-511.
- Munshi M.K., Kobayashi Y., Shikanai T. Chlororespiratory reduction 6 is a novel factor required for accumulation of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 141, № 2. – P. 737-744.
- Munshi M.K., Kobayashi Y., Shikanai T. Identification of a novel protein, CRR7, required for the stabilization of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex in *Arabidopsis* // *Plant J.* – 2005. – V. 44, № 6. – P. 1036-1044.
- Mus F., Cournac L., Cardellini V., Caruana A., Peltier G. Inhibitor studies on nonphotochemical plastoquinone reduction and H₂ photoproduction in *Chlamydomonas reinhardtii* // *Biochim. Biophys. Acta.* – 2005. – V. 1708, № 3. – P. 322-332.
- 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. – V. 88, № 10. – P. 4275-4278.
- Ohkawa H., Price G.D., Badger M.R., Ogawa T. Mutation of *ndh* genes leads to inhibition of CO₂ uptake rather than HCO₃⁻ uptake in *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 // *J. Bacteriol.* – 2000. – V. 182, № 9. – P. 2591-2596.
- Ohyama K., Fukuzawa H., Kohchi T., Shirai H., Sano T., Sano S., Umesono K., Shiki Y., Takeuchi M., Chang Z., Aota S., Inokuchi H., Ozeki H. Chloroplast gene organization deduced from complete sequence of liverwort *Marchantia polymorpha* chloroplast DNA // *Nature*. – 1986. – V. 322, № 6079. – P. 572-574.
- Ohyama K., Kohchi T., Sano T., Yamada Y. Newly identified groups of genes in chloroplasts // *Trends Biochem. Sci.* – 1988. – V. 13, № 1. – P. 19-22.
- 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. – V. 49, № 5. – P. 825-834.
- Peltier G., Cournac L. Chlororespiration // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2002. – V. 53. – P. 523-550.
- Peng L., Cai W., Shikanai T. Chloroplast stromal proteins, CRR6 and CRR7, are required for assembly of the NAD(P)H dehydrogenase subcomplex A in *Arabidopsis* // *Plant J.* – 2010. – V. 63, № 2. – P. 203-211.
- Peng L., Fukao Y., Fujiwara M., Shikanai T. Multistep assembly of chloroplast NADH dehydrogenase-like subcomplex A requires several nucleus-encoded proteins, including CRR41 and CRR42, in *Arabidopsis* // *Plant Cell*. – 2012. – V. 24, № 1. – P. 202-214.

- Peng L., Fukao Y., Fujiwara M., Takami T., Shikanai T. Efficient operation of NAD(P)H dehydrogenase requires supercomplex formation with photosystem I via minor LHC I in *Arabidopsis* // *Plant Cell*. – 2009. – V. 21, № 11. – P. 3623-3640.
- Peng L., Fukao Y., Myouga F., Motohashi R., Shinozaki K., Shikanai T. A chaperonin subunit with unique structures is essential for folding of a specific substrate // *PLoS Biol.* – 2011a. – V. 9, № 4. – e1001040.
- Peng L., Ma J., Chi W., Guo J., Zhu S., Lu Q., Lu C., Zhang L. LOW PS II ACCUMULATION1 is involved in efficient assembly of photosystem II in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell*. – 2006. – V. 18, № 4. – P. 955-969.
- 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. – V. 155, № 4. – P. 1629-1639.
- Peng L., Shimizu H., Shikanai T. The chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex interacts with photosystem I in *Arabidopsis* // *J. Biol. Chem.* – 2008. – V. 283, № 50. – P. 34873-34879.
- Peng L., Yamamoto T., Shikanai T. Structure and biogenesis of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex // *Biochim. Biophys. Acta.* – 2011b. – V. 1807, № 8. – P. 945-953.
- Qiu Y.L., Li L., Wang B., Chen Z., Knoop V., Groth-Malonek M., Dombrovskaya O., Lee J., Kent L., Rest J., Estabrook G.F., Hendry T.A., Taylor D.W., Testa C.M., Ambros M., Crandall-Stotler B., Duff R.J., Stech M., Frey W., Quandt D., Davis C.C. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2006. – V. 103, № 42. – P. 15511-15516.
- Rochaix J.D. Assembly of the photosynthetic apparatus // *Plant Physiol.* – 2011. – V. 155, № 4. – P. 1493-1500.
- Rumeau D., Peltier G., Cournac L. Chlororespiration and cyclic electron flow around PSI during photosynthesis and plant stress response // *Plant. Cell. Environ.* – 2007. – V. 30, № 9. – P. 1041-1051.
- 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. – V. 24, № 3. – P. 739-743.
- 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. – V. 429, № 1. – P. 115-118.
- Sazanov L.A., Hinchliffe P. Structure of the hydrophilic domain of respiratory complex I from *Thermus thermophilus* // *Science.* – 2006. – V. 311, № 5766. – P. 1430-1436.
- Schopf J.W. Microfossils of the Early Archean Apex chert – new evidence of the antiquity of life // *Science.* – 1993. – V. 260, № 5108. – P. 640-646.
- Schwenkert S., Netz D.J.A., Frazzton J., Pierik A.J., Bill E., Gross J., Lill R., Meurer J. Chloroplast HCF101 is a scaffold protein for [4Fe-4S] cluster assembly // *Biochem. J.* – 2010. – V. 425, № 1. – P. 207-214.
- Shikanai T. Cyclic electron transport around photosystem I; genetic approaches // *Annu. Rev. Plant Biol.* – 2007. – V. 58, № 4. – P. 199-217.
- Shikanai T., Endo T., Hashimoto T., Yamada Y., Asada K., Yokota A. Directed disruption of the tobacco *ndhB* gene impairs cyclic electron flow around photosystem I // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1998. – V. 95, № 16. – P. 9705-9709.
- Shimizu H., Peng L., Myouga F., Motohashi R., Shinozaki K., Shikanai T. CRR23/NdhL is a subunit of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex in *Arabidopsis* // *Plant Cell Physiol.* – 2008. – V. 49, № 5. – P. 835-842.
- Shimizu H., Shikanai T. Dihydrodipicolinate reductase-like protein, CRR1, is essential for chloroplast NAD(P)H dehydrogenase in *Arabidopsis* // *Plant J.* – 2007. – V. 52, № 3. – P. 539-547.
- Shinozaki K., Ohme M., Tanaka M., Wakasugi T., Hayashida N., Matsubayashi T., Zaita N., Chunwongse J., Obokata J., Yamaguchi-Shinozaki K., Ohto C., Torazawa K., Meng B. Y., Sugita M., Deno H., Kamogashira T., Yamada K., Kusuda J., Takaiwa F., Kato A., Tohdoh N., Shimada H., Sugiura M. The complete nucleotide sequence of the tobacco chloroplast genome: its gene organization and expression // *EMBO J.* – 1986. – V. 5, № 9. – P. 2043-2049.
- Sirpio S., Allahverdiyeva Y., Holmstrom M., Khrouchtchova A., Haldrup A., Battchikova N., Aro E.-M. Novel nuclear-encoded subunits of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex // *J. Biol. Chem.* – 2009a. – V. 284, № 2. – P. 905-912.
- Sirpio S., Holmström M., Battchikova N., Aro E.M. At-CYP20-2 is an auxiliary protein of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex // *FEBS Lett.* – 2009b. – V. 583, № 14. – P. 2355-2358.
- Sugiura M. The chloroplast genome // *Plant Mol. Biol.* – 1992. – V. 19, № 1. – P. 149-168.
- Suorsa M., Sirpiö S., Aro E.-M. Towards characterization of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex // *Mol. Plant.* – 2009. – V. 2, № 6. – P. 1127-1140.
- Suorsa M., Sirpiö S., Paakkarinen V., Kumari N., Holmström M., Aro E.-M. Two proteins homologous to PsbQ are novel subunits of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase // *Plant Cell Physiol.* – 2010. – V. 51, № 6. – P. 877-883.
- Ueda M., Kuniyoshi T., Yamamoto H., Sugimoto K., Ishizaki K., Kohchi T., Nishimura Y., Shikana T. Composition and physiological function of the chlo-

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РОЛЬ

- roplast NADH dehydrogenase-like complex in *Marchantia polymorpha* // *Plant J.* – 2012. – V. 72, № 4. – P. 683-693.
- Wakasugi T., Tsudzuki J., Ito S., Nakashima K., Tsudzuk, T., Sugiura M. Loss of all *ndh* genes as determined by sequencing the entire chloroplast genome of the black pine *Pinus thunbergii* // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 1994. – V. 91, № 21. – P. 9794-98.
- Wang P., Duan W., Takabayashi A., Endo T., Shikanai T., Ye J.Y., Mi H. Chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress // *Plant Physiol.* – 2006. – V. 141, № 2. – P. 465-474.
- Yabuta S., Ifuku K., Takabayashi A., Ishihara S., Ido K., Ishikawa N., Endo T., Sato F. Three PsbQ-Like proteins are required for the function of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex in *Arabidopsis* // *Plant Cell Physiol.* – 2010. – V. 51, № 6. – P. 866-876.
- 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. – V. 23, № 1. – P. 1480-1493.
- Yamori W., Sakata N., Suzuki Y., Shikanai T., Makino A. Cyclic electron flow around photosystem I via chloroplast NAD(P)H dehydrogenase (NDH) complex performs a significant physiological role during photosynthesis and plant growth at low temperature in rice // *Plant J.* – 2011. – V. 68, № 6. – P. 966-976.
- Martin M., Sabater B. Plastid *ndh* genes in plant evolution // *Plant Physiol. Biochem.* – 2010. – V. 48, № 8. – P. 636-645.

Поступила в редакцию
15.01.2014 г.

THE STRUCTURAL ORGANIZATION AND FUNCTIONAL ROLE OF THE CHLOROPLAST NAD(P)H-DEHYDROGENASE COMPLEX OF THE HIGHEST PLANTS

E. B. Onoiko, E. K. Zolotareva

*N.G. Kholodny Institute of Botany
of National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)
e-mail: membrana@ukr.net*

The NAD(P)H dehydrogenase (NDH) takes part in electron transfer in from respiratory substrates into electron transport chain in cyanobacteria. In chloroplasts, NDH complex was discovered relatively recently due to the analysis of complete genomes and its functional role as well as the exact location and the structure are not completely understood. It was shown greater similarity of chloroplast NDH complex with cyanobacterial NDH-1 than with mitochondrial complex I. NDH complex of chloroplasts reduces plastoquinone and is involved in photosystem I (PS I) cyclic electron transport and chlororespiration. The chloroplastic NDH complex consists of five subcomplexes, the A, B, membrane, lumen and catalytic. The data about structure, subunit composition and function of the chloroplast NDH complex, as well as some information on its assembly process were reported in the review.

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

ОНОЙКО, ЗОЛОТАРЕВА

**СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ТА ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ
НАД(Ф)Н-ДЕГІДРОГЕНАЗНОГО КОМПЛЕКСУ В ХЛОРОПЛАСТАХ
ВИЩИХ РОСЛИН**

О. Б. Онойко, О. К. Золотарьова

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної академії наук України
(Київ, Україна)
e-mail: membrana@ukr.net*

В ціанобактеріях НАД(Ф)Н-дегідрогенази (NDH) комплекси беруть участь у перенесенні електронів від дихальних субстратів в електрон-транспортний ланцюг (ЕТЛ) тилакоїдів. В хлоропластах вищих рослин NDH комплекс було виявлено відносно недавно завдяки аналізу повних геномів і його функціональна роль, а також точна локалізація та структура повністю не встановлені. Показано більшу схожість NDH комплексу хлоропластів з ціанобактеріальним NDH-1, ніж з мітохондріальним комплексом I. Хлоропластний NDH комплекс відновлює пластохінон та бере участь у циклічному електронному транспорті навколо фотосистеми I (ФС I) та хлородиханні. NDH комплекс хлоропластів складається з п'яти субкомплексів: А, В, мембранного, люменального та каталітичного. В огляді наведено дані про структуру, субодичний склад та функції NDH комплексу хлоропластів, а також інформацію щодо процесу його збирання.

Ключові слова: *фотосинтез, хлоропласт, НАД(Ф)Н-дегідрогеназний (NDH) комплекс, циклічний транспорт електронів, фотосистема I*