

КИНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЦИТОХРОМНОГО *bf*-КОМПЛЕКСА. ОЦЕНКА КИНЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ

© 2004 г. М. Джалал Камали, Г.В. Лебедева*, О.В. Демин*, Н.Е. Беляева,
Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин

Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
119992, Москва, Воробьевы горы;

E-mail: lebed@biophys.msu.ru

* Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, 119992, Москва, Воробьевы горы

Поступила в редакцию 07.06.04 г.

Разработана кинетическая модель цитохромного *bf*-комплекса в предположении функционирования Q-цикла Митчелла. *bf*-Комплекс рассматривался как мембранный фермент, катализирующий перенос электронов от пластохинола на пластоцианин, сопряженный с переносом протонов из стромы хлоропласта в люмен тилакоида. В модели учтена зависимость скоростей реакций электронного переноса от величины трансмембранного электрического потенциала. Модель применена к описанию экспериментальных данных по регистрации кинетики окислительно-восстановительных превращений цитохрома *b*, пластоцианина, а также процесса закачки протонов в люмен тилакоида после насыщающей вспышки света. Произведена идентификация параметров модели.

Ключевые слова: цитохромный комплекс, модель, оценка кинетических констант.

Цитохромный *bf*-комплекс, наряду с фотосистемами I и II (ФС I и ФС II), является одним из основных пигмент-белковых комплексов, локализованных в тилакоидной мембране хлоропласта и вовлеченных в процесс фотосинтетической трансформации энергии. В электрон-транспортной цепи фотосинтеза цитохромный комплекс занимает положение между ФС II и ФС I, контролируя общую скорость транспорта электронов от первичного донора к терминальному акцептору и обеспечивая баланс между притоком электронов (от ФС II в случае нециклического и от ферредоксина в случае циклического транспорта) и оттоком электронов из ФС I. Важнейшей функцией цитохромного комплекса является сопряжение транспорта электронов по электрон-транспортной цепи с формированием электрохимического потенциала протонов ($\Delta\mu_{H^+}$) на мембране тилакоида, который используется для синтеза АТФ. С точки зрения энзимологии, *bf*-комплекс является пластохинол-пластоцианин оксидоредуктазой, т.е. катализирует окисление пластохинола и восстановление пластоцианина. Согласно современным данным [1–4], основными

структурными элементами цитохромного комплекса, участвующими в процессах транспорта электронов и транслокации протонов, являются железосерный центр Риска ($Fe-S_R$), цитохром *f*, два цитохрома *b* – высокопотенциальный (b_h) и низкопотенциальный (b_l), а также два центра связывания «р» (люменальный) и «п» (стромальный), в которых осуществляется окисление и восстановление молекул пластохинона.

При описании механизма переноса электронов и протонов с участием цитохромного комплекса большинство авторов поддерживают гипотезу о так называемом Q-цикле, в котором второй электрон от пластохинола используется для восстановления низкопотенциального гема цитохрома *b* (b_l) [1,2,5,6]. Однако существуют предположения о возможном функционировании SQ-цикла, где подразумевается, что молекулы семихинона могут диффундировать в мембране и восстанавливать окисленные гемы b_l и b_h [7]. Кроме того, существуют данные о возможности прямой передачи электрона (минуя цитохром *f*) от центра Риска на пластоцианин [8]. В *in vitro* экспериментах при оценке отношения H^+/e для линейного транспорта в изолированных тилакоидах разными авторами были получены различные величины – от 2 [9–11] до 3 [12,13]. Некоторые авторы предполагают,

Сокращение: ФС – фотосистема.

что Q-цикл и его протон-транспортующие реакции функционируют только при определенных условиях, и отношение H^+/e может варьировать от 3 до 2 с увеличением интенсивности света [12,14,15–19]. С другой стороны, ряд авторов высказывают сомнение, что отношение H^+/e может изменяться. Так, автор работы [20] повторил многие из экспериментов по оценке H^+/e -отношения, и получил, что отношение H^+/e остается постоянным и равным 3. В работе [21] исследованы специфические реакции электронного переноса в цитохромном комплексе, позволяющие не задействовать Q-цикл при переносе электрона, и обнаружено, что все эти реакции являются слишком медленными, чтобы иметь реальное физиологическое значение. Вычислена скорость закачки протонов в люмен тилакоида и скорость электронного транспорта в интактных и обработанных разобщителем тилакоидах [22], и получена величина $H^+/e = 3$. Авторы работы [22] утверждают, что это соотношение поддерживается постоянным при фиксации CO_2 . В работе [23] также было показано, что отношение $H^+/e = 3$ поддерживается постоянным в широком диапазоне интенсивностей освещения (от низкой до высокой), что предполагает постоянное функционирование Q-цикла в *bf*-комплексе. Таким образом, к настоящему времени нет единой точки зрения на механизм функционирования цитохромного комплекса, что отчасти обусловлено трудностью его экспериментального изучения.

Для понимания механизма переноса электронов и протонов в цитохромном комплексе хлоропластов, в дополнение к экспериментальным методикам применяются методы математического моделирования, позволяющие принять или отвергнуть различные гипотезы о функционировании *bf*-комплекса на основании критерия соответствия теоретических зависимостей экспериментальным данным [1,2,24–27], а также оценить ряд кинетических характеристик цитохромного комплекса (констант скоростей отдельных реакций), трудно поддающихся экспериментальному измерению.

В настоящей работе мы представляем кинетическую модель цитохромного *bf*-комплекса, построенную в предположении постоянного функционирования Q-цикла, и приводим результаты идентификации параметров модели по экспериментальным данным, опубликованным в [1].

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ *bf*-КОМПЛЕКСА

Мы рассмотрели *bf*-комплекс как мембранный фермент, катализирующий перенос элект-

тронов от пластохинола на пластоцианин, сопряженный с переносом протонов из стромы хлоропласта в люмен тилакоида. Модель строилась в предположении функционирования Q-цикла Митчелла. Соответствующая совокупность окислительно-восстановительных реакций изображена на рис. 1.

Подача электронов в Q-цикл может происходить как от ФС II, так и от ферредоксина (в случае циклического транспорта электронов). В нашей модели этому процессу соответствует реакция восстановления пластохинона, Q, до пластохинола, QH_2 , (показана на схеме жирной стрелкой без номера). Эта реакция происходит на стромальной «s» поверхности тилакоидной мембраны, после чего пластохинол диффундирует к люменальной «l» стороне мембраны (реакция 26, жирная пунктирная стрелка в левой части схемы). После связывания с центром «р» *bf*-комплекса пластохинол отдает один электрон на железосерный центр Риске, Fe-S, и освобождает один протон в люмен тилакоида с образованием комплекса протонированного семихинона с Fe-S (FeS^+-QH^+) (реакции 1, 2, 3, и 4 в зависимости от редокс-состояний Fe-S и гемов цитохрома *b*). Если низкопотенциальный гем цитохрома *b* (b_1) окислен (как в состояниях c_1 и c_2), семихинон в составе комплекса (FeS^+-QH^+) отдает гему b_1 электрон, превращаясь в свободный пластохинон, высвобождая второй протон в люмен тилакоида (реакции 5 и 6). Если b_1 восстановлен, семихинон остается связанным с центром Риске до тех пор, пока b_1 не станет окисленным (в результате реакций 7, 13 и 19) и, следовательно, способным принять второй электрон от семихинона. Затем пластохинон диффундирует со стромальной стороны на люменальную (реакция 28, жирная пунктирная стрелка в верхней части схемы). Трансмембранный перенос электрона между гемами цитохрома *b*: (от b_1 к b_h) осуществляется в реакциях 19–21. Восстановленный гем b_h восстанавливает пластохинон в стромальном центре связывания «п», с образованием семихинона Q_2^+ , (реакции 7–12). Образовавшийся семихинон берет второй электрон с гема b_h , превращаясь в пластохинол и поглощая при этом два протона из стромы хлоропласта (реакции 13–18). Электрон от восстановленного Fe-S-центра Риске передается на цитохром *f* и затем на пластоцианин (реакции 22–25). На схеме не показана стадия, соответствующая переносу электрона между Fe-S-центром и цитохромом *f*, так как между этими переносчиками устанавливается быстрое равновесие (константы прямого и обратного переноса $> 10^5$ с⁻¹, константа равновесия около 3 [1].)

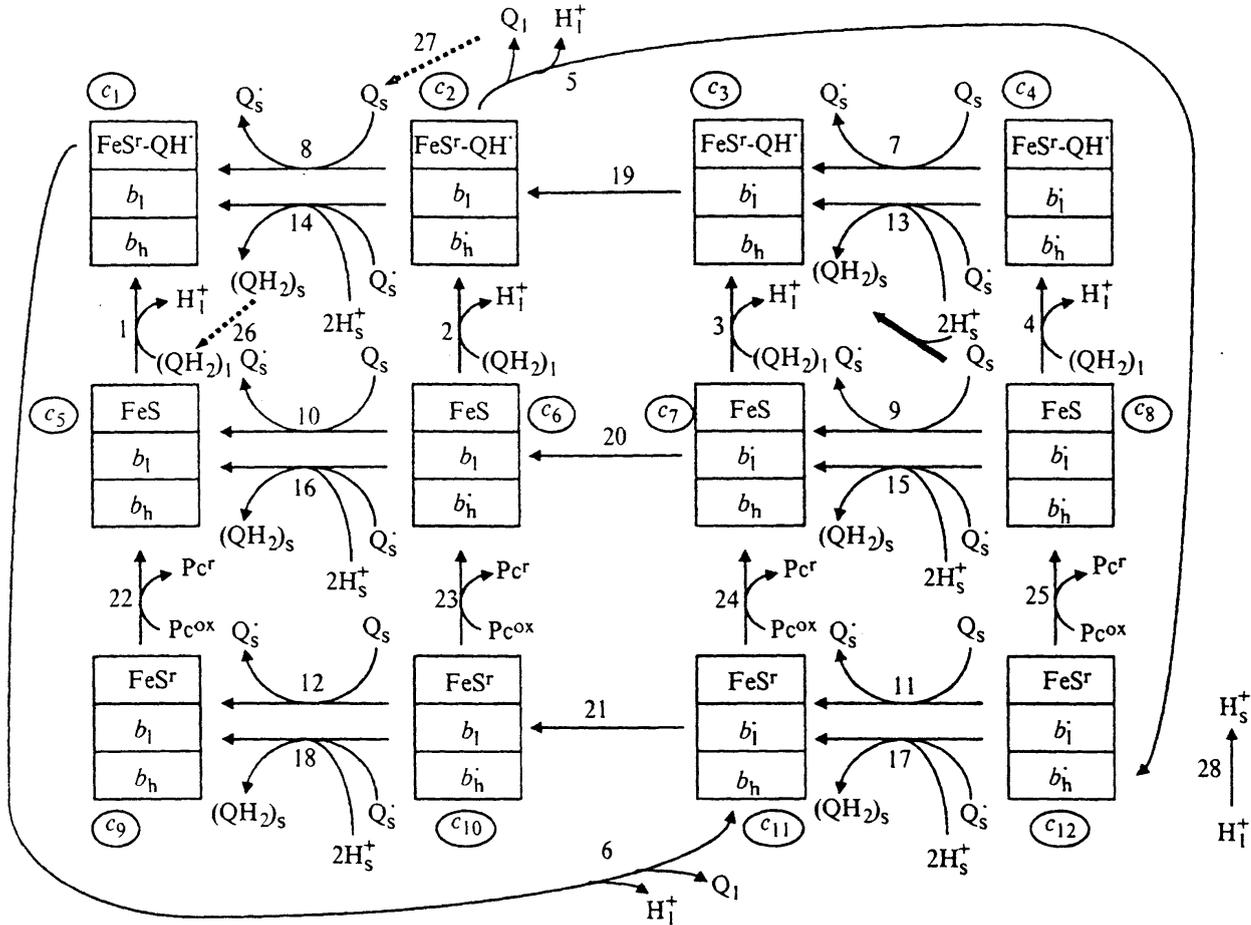


Рис. 1. Схема каталитического цикла цитохромного *b₆/f*-комплекса. FeS – железосерный центр Риске, *b_l* и *b_h* – низко- и высокопотенциальный геммы цитохрома *b*; QH₂ – пластохинол, Q – пластохинон, Q – семихинон, Pc^r и Pc^{ox} – восстановленная и окисленная формы пластоцианина. Индексы «l» и «s» обозначают люменальную и стромальную локализацию соответствующего компонента системы. Описание цикла приведено в тексте. Цифры рядом со стрелками и буквы над прямоугольниками (*c_i*, *i* = 1, ..12) соответствуют номерам реакций и обозначениям переменных модели.

Модель представляет собой систему обыкновенных дифференциальных уравнений для концентраций различных редокс-состояний цитохромного комплекса (*c₁*-*c₁₂*), пластоцианина (Pc^r, Pc^{ox}), люменальных и стромальных форм пластохинона (QH₂)_l, (QH₂)_s, Q_l, Q_s, Q_s⁺, а также концентраций протонов в люмене (H_l⁺) и строме (H_s⁺) тилакоида. Дифференциальное уравнение для каждого *i*-го компонента системы имело вид:

$$dX_i/dt = v_{\text{пр}}(X_i) - v_{\text{потр}}(X_i),$$

где *X_i* – концентрация *i*-го компонента системы, мМ; *v_{пр}*(*X_i*) и *v_{потр}*(*X_i*) – суммарные скорости его производства и потребления, мМ/с. Концентрации различных состояний цитохромного

комплекса рассчитывались как произведение вероятности данного состояния на общую концентрацию комплексов в мембране. Взаимодействие цитохромного комплекса с подвижными переносчиками описывалось по закону действующих масс в предположении бимолекулярной реакции.

При записи уравнений скорости отдельных реакций электронного переноса мы учитывали зависимость констант скорости и констант равновесия ряда из них от величины трансмембранного электрического потенциала ΔΨ:

$$K_{\text{eq}}(\Delta\Psi) = \exp(-\alpha\Delta\Psi/(RT/F))K_{\text{eq}},$$

$$k_+(\Delta\Psi) = \exp(-\delta\alpha\Delta\Psi/(RT/F))k_+,$$

$$k_-(\Delta\Psi) = \exp((1-\delta)\alpha\Delta\Psi/(RT/F))k_-.$$

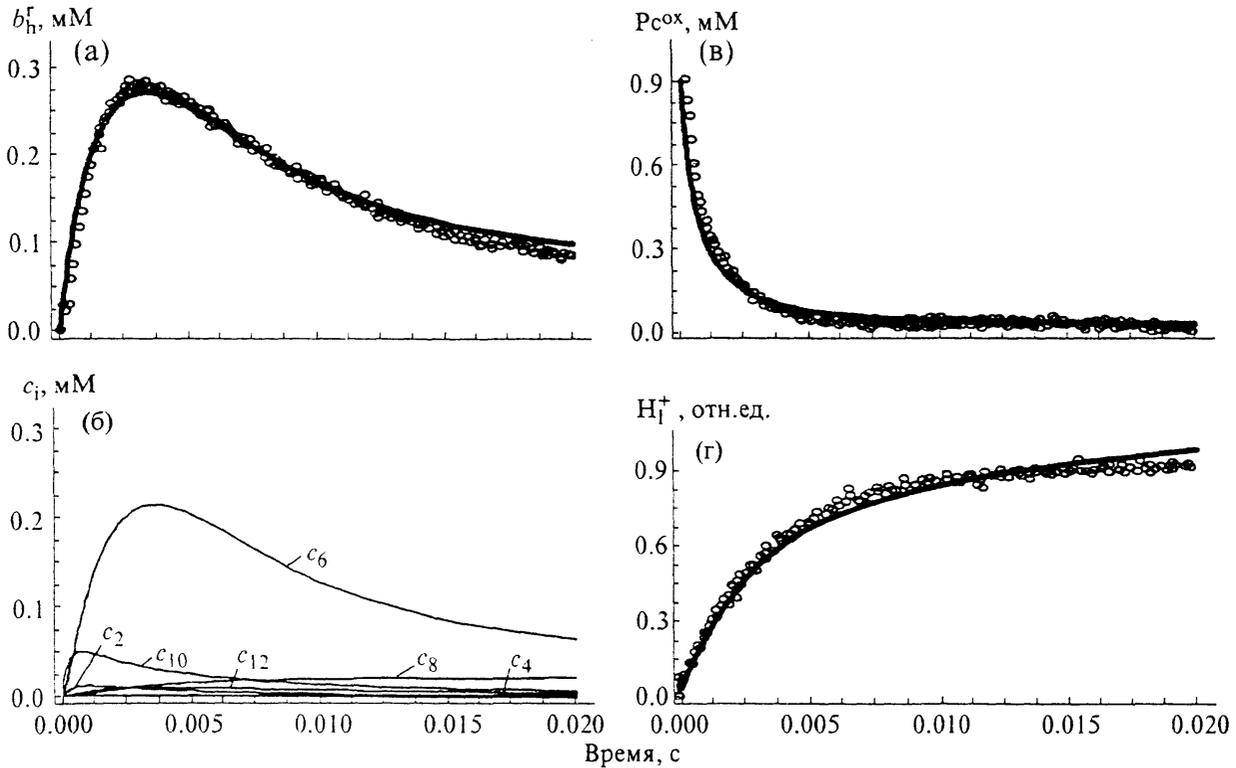


Рис. 2. Результаты идентификации параметров модели по экспериментальным данным, опубликованным в [1]. На графиках приведены изменения во времени концентраций восстановленного гема цитохрома b_h (а), окисленного платоцианина P_{cox} (в) и концентрации протонов в люмене тилакоида H^+ (г) после насыщающей вспышки света продолжительностью 15 нс. На графике (б) показаны изменения во времени концентраций различных состояний цитохромного b_f -комплекса, содержащих в своем составе восстановленный b_h . Круглыми знаками изображены экспериментальные точки, сплошными линиями – теоретические кривые.

Здесь α – та доля мембранного потенциала $\Delta\Psi$, которая генерируется рассматриваемой стадией при переносе заряда через мембрану, δ – та часть мембранного потенциала ($\alpha\Delta\Psi$), которая влияет на константу скорости прямой реакции; K_{eq} , k_+ и k_- – константа равновесия, константа скорости прямой и обратной реакций при $\Delta\Psi = 0$.

Предполагалось, что в Q-цикле электрогенными являются следующие стадии: трансмембранный перенос электрона от гема b_l на гем b_h (реакции 19–21); перенос протонов в реакциях восстановления пластохинона (реакции 13–18) и окисления пластохинола (реакции 1–6). Процессу межгемного переноса электрона отводилось 80% всего электрогенеза, а оставшиеся 20% делились поровну между протон-транспортными стадиями, что соответствует данным, полученным в работах [28–30] для цитохромного комплекса b_{c1} пурпурных бактерий.

Электрический мембранный потенциал $\Delta\Psi$ также являлся переменной модели, и его зависимость от времени описывалась дифференциальным уравнением следующего вида:

$$(c_m/F)(d(\Delta\Psi)/dt) = v(q_{lumen}) - v(q_{stroma}),$$

где c_m – удельная емкость тилакоидной мембраны (варьировалась от 2,0 до 10,0 Кл/(В·л) в соответствии с оценками [31]), F – постоянная Фарадея; $v(q_l)$, $v(q_s)$ – скорости производства объемной плотности заряда в люмене (q_l) и строме (q_s); q_l и q_s измеряются в миллимолях и являются функциями концентрации ионов H^+ в соответствующих компартментах хлоропласта.

В нашей модели мы учитывали, что люмен тилакоида обладает буферными свойствами, которые мы аппроксимировали тремя протонсвязывающими группами B_1 , B_2 и B_3 с рК для протонов, варьирующим от 6,7 до 8,7:

Таблица 1. Начальные значения переменных модели, соответствующие моменту времени сразу после насыщающей вспышки света

Переменная	Начальное значение, мМ	Переменная	Начальное значение, мМ
c_1	0,05	c_{11}	0,45
c_2	0,00	c_{12}	0,00
c_3	0,05	Pc^r	0,10
c_4	0,00	Pc^{ox}	0,90
c_5	0,00	$(QH_2)_1$	3,00
c_6	0,00	$(QH_2)_s$	3,00
c_7	0,00	Q_1	0,00
c_8	0,00	Q_s	0,00
c_9	0,45	Q_s^{\bullet}	0,00
c_{10}	0,00	(H_1^+)	10^{-4}

$$B_j + H_n^+ = B_j H, K_B^j = \frac{B_j H_n^+}{B_j H}, K_B^1 = 10^{-6.7} M,$$

$$K_B^2 = 10^{-7.7} M, K_B^3 = 10^{-8.7} M.$$

Значения K_B^j и концентрации буферных групп B_j , были выбраны таким образом, чтобы удовлетворить экспериментальным данным по буферной емкости люмена тилакоида [17]. Также в нашей модели мы учли пассивную утечку протонов через мембрану тилакоида (реакция 28 на рис. 1), аппроксимировав ее простой зависимостью: $v_{28} = V_{leak} H_1^+ / (K_h + H_1^+)$.

РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ И ИДЕНТИФИКАЦИИ ПАРАМЕТРОВ СИСТЕМЫ

К настоящему времени в литературе имеется большое количество данных о протекании реакций электронного переноса в bf -комплексе. Однако эти данные, как правило, получены на различных объектах (интактные клетки [32,33], изолированные тилакоиды [34–37], изолированные bf -комплексы [38,39]), в различных экспериментальных условиях, с использованием различных фотоспектрометрических методов. Такое разнообразие данных делает их трудно сравнимыми. Вместе с тем, ввиду сложности разработанной нами модели, для ее верификации необходим набор экспериментальных зависимостей, полученных в стандартизованных условиях. Такому требованию в наибольшей степени отвечают данные, опубликованные в [1], полученные на суспензии тилакоидов хлоро-

пластов гороха. В этой работе изучалось изменение во времени концентраций восстановленного гема цитохрома b_h , окисленного цитохрома f , окисленного пластоцианина Pc^{ox} и концентраций протонов в люмене тилакоида H_1^+ после насыщающей вспышки света продолжительностью 15 нс. Для ингибирования электронного транспорта от ФС II в экспериментальную суспензию добавляли диурон (окончательная концентрация в суспензии 10 мкМ). Восстановление пула пластохинонов достигалось добавлением дурухинола (400 мкМ). Полученные экспериментальные зависимости приведены на рис. 2а,в,г и были использованы нами для идентификации параметров модели. Для процедуры идентификации параметров нами были использованы данные, полученные в [1] на интервале измерений 20 мс. Отметим, что в работе [1] для идентификации параметров были использованы только первые 7 мс измерений.

При моделировании описанных экспериментальных зависимостей мы исходили из следующих начальных условий: пул пластохинонов полностью восстановлен, с учетом стехиометрии шести молекул пластохинона на один цитохромный комплекс; весь bf -комплекс находится в состоянии с восстановленным Fe-S центром Риске и окисленным b_h , т.е. в состояниях c_1, c_3, c_9 и c_{11} ; 90% пластоцианина – в окисленной форме; концентрация протонов в люмене и строме соответствует рН 7. Полный перечень начальных значений переменных модели приведен в табл. 1. Концентрация восстановленного цитохрома b описывалась как сумма концентраций состояний bf -комплекса, содержащих в своем составе восстановленный b_h , что соответствует данным [1] о том, что основной вклад в регистрируемый сигнал принадлежит гему b_h :

$$b_h^f = c_2 + c_4 + c_6 + c_8 + c_{10} + c_{12}.$$

Большинство параметров модели были «свободными» и уточнялись в результате процедуры идентификации параметров по экспериментальным данным. В качестве начальных оценок ряда констант скоростей использовались данные, полученные в работах [1,28,40,41]. Все расчеты проводились с использованием пакета программ DBsolve.

Результаты идентификации параметров системы по экспериментальным данным приведены в табл. 2, а соответствующие им теоретические кривые показаны на рис. 2а-г сплошными линиями. Как видно из таблицы, оценки, полу-

Таблица 2. Параметры модели, идентифицированные с использованием экспериментальных данных, опубликованных в [1]

Процесс	Константа скорости прямой реакции {константа равновесия}	Оптимизированное значение, с ⁻¹	Оценки других авторов, с ⁻¹
Перенос на Fe-S от пластохинола (QH ₂)	$k_i \{K_{eqi}\}$ $i = 1, \dots, 4$	500 {0,18}	476{1} [28] 200 [1] 7850[40]
Перенос на b ₁ от QH [•]	$k_i \{K_{eqi}\}$ $i = 5, 6$	900{1,29}	7668{108}[28] 650{1}[40]
Перенос от b _h на Q _s	$k_i \{K_{eqi}\}$ $i = 7, \dots, 12$	1500{450}	16000{3,2}[28] 407{2,4}[1] 2000{1,25}[40] {2,65}*[1]
Перенос от b _h на Q _s [•]	$k_i \{K_{eqi}\}$ $i = 13, \dots, 18$	1370{5}	7605{5,07}[28] 2000{1,25}[40]
Перенос от b ₁ на b _h	$k_i \{K_{eqi}\}$ $i = 19, \dots, 21$	527{10}	8224{22,6} [28] {30} [40] 100000{40}*[1]
Перенос от Fe-S на Pc	$k_{22} \{K_{eq22}\}$	1820{215}	82305{0,8} [28]
	$k_{23} \{K_{eq23}\}$	3050{215}	{4,8} [40]
	$k_{24} \{K_{eq24}\}$	1820{215}	2000{8}[1]
	$k_{25} \{K_{eq25}\}$	3050{215}	4000{10}[41]

Примечание. $\{K_{eq}\}$ – константа равновесия.

* Значение получено через редокс-потенциал.

ченые нами для большинства констант скоростей, близки к оценкам других авторов. Так, константы скорости переноса электрона от пластохинола к центру Риска (k_1 - k_4) в нашей модели имеют значение 500 с⁻¹, что близко к оценкам [1] (около 200 с⁻¹) и [28] (476 с⁻¹). Близкие оценки были получены также для констант скорости переноса электрона на пластоцианин (k_{22} - k_{25}): 2000 – 3000 с⁻¹ в нашей модели, 2000–4000 с⁻¹ в [1,41]. Кроме того, значения констант, полученные для переноса электрона от b_h на пластохинон 1500 с⁻¹ и на семихинон 1370 с⁻¹ близки к оценкам Веггу [40] (2000 с⁻¹). Поскольку все процессы в модели были описаны как обратимые, нам удалось оценить константы равновесия отдельных реакций электронного переноса. Для большинства реакций полученные значения констант равновесия близки к известным. Вместе с тем для процессов переноса электрона от b_h на пластохинон и восстановления пластоцианина получены более высокие значения констант равновесия (450 и 215), чем в работах [1,28,40] (< 10), что, возможно, связано с тем, что в нашей модели мы не рассматривали возможность оттока электронов от восстановленного пластоцианина, что могло иметь место в экспериментальной ситуа-

ции. Более детальное по сравнению с известными моделями [1,2,27] описание каталитического цикла цитохромного комплекса позволило нам оценить ряд констант электронного переноса, не поддающихся определению с использованием других моделей. Так, в моделях [1,2,27] исходно заложено предположение об очень быстром (> 10⁵ с⁻¹) переносе электрона между гемами b₁ и b_h, на основании чего и проведена редукция системы. В нашей модели получены более низкие оценки для констант скорости этого процесса (k_{19} - k_{21}): 500–600 с⁻¹.

Поскольку электрохимический потенциал протонов в нашей модели являлся переменной величиной, мы смогли оценить конечную концентрацию протонов в люмене тилакоида (2·10⁻³ мМ, что соответствует рН 5,7) и трансмембранный электрический потенциал (120 мВ). Кроме того, была уточнена оценка для емкости тилакоидной мембраны (1,5 Кл/(В·л)).

Детальное рассмотрение процессов переноса электронов в цитохромном *bf*-комплексе позволило нам проанализировать вклад кинетики отдельных состояний в форму теоретической кривой, описывающей кинетику восстановленного цитохрома *b* (рис. 26). Результаты анализа показали, что в предположении функциониро-

вания Q-цикла и при кинетических параметрах системы, приведенных в табл. 2, основной вклад в регистрируемый сигнал вносит состояние цитохромного комплекса c_6 (с восстановленным b_h и окисленными b_1 и Fe-S).

Таким образом, в рамках разработанной кинетической модели цитохромного bf -комплекса нам удалось добиться удовлетворительного описания кинетического поведения системы в предположении постоянного функционирования Q-цикла Митчелла. Использование процедуры идентификации параметров модели позволило оценить ряд констант скоростей и констант равновесия реакций, не доступных экспериментальному изучению. Вместе с тем следует отметить, что полученные оценки являются предварительными и для более точного определения параметров системы требуются дополнительные экспериментальные данные по кинетике компонентов цитохромного bf -комплекса.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 03-04-49048.

СПИТСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Hope A.B., Huilgol R.R., Panizza M., Thompson M., Matthews D.B. // Biochim. Biophys. Acta. 1992. V. 1100. P. 15–26.
- Hope A.B. // Biochim. Biophys. Acta. 1993. V. 1143. P. 1–22.
- Anderson J.M. // Photosynth. Res. 1992. V. 34. P. 341–357.
- O'Keefe D.P. // Photosynth. Res. 1988. V. 17. P. 189–216.
- Hauska G., Hurt E., Gabellini N., Lockau W. // Biochim. Biophys. Acta. 1983. V. 726. P. 97–133.
- Rich P.R. // Photosynth. Res. 1985. V. 6. P. 335–348.
- Wikstrom M., Krab K. // J. Bioeng. Biomembr. 1986. V. 18. P. 181–193.
- Fernandes-Velasko J.G., Jamshidi A., Gong X.-S., Zhou J., Ueng R.Y. // J. Biol. Chem. 2001. V. 276. P. 30598–30607.
- Witt H. // Biochim. Biophys. Acta. 1975. V. 505. P. 355–427.
- Trebst A. // Annu. Rev. Plant Physiol. 1974. V. 25. P. 423–458.
- Voltz E., Rumberg B. // Current Research in Photosynthesis / Eds. M. Baltscheffsky. The Netherlands: Kluwer, Dordrecht, 1990. V. 3. P. 275–278.
- Fowler C.F., Kok B. // Biochim. Biophys. Acta. 1976. V. 423. P. 510–523.
- Hope A.B., Handley L., Mathews D.B. // Aust. J. Plant Physiol. 1985. V. 12. P. 387–394.
- Berry S., Rumberg B. // Biochim. Biophys. Acta. 1999. V. 1410. P. 248–261.
- Graan T., Ort D.R. // J. Biol. Chem. 1983. V. 258. P. 2831–2836.
- Bouges-Bocquet B. // Biochim. Biophys. Acta. 1981. V. 635. P. 327–340.
- Van Kooten O., Snel J.F.H., Vredenberg W.J. // Photosynth. Res. 1986. V. 9. P. 211–227.
- Berry S., Rumberg B. // Photosynthesis: From Light to Biosphere / Eds. P. Mathis. The Netherlands: Kluwer, Dordrecht, 1995. V. 3. P. 147–150.
- Berry S., Rumberg B. // Biochim. Biophys. Acta. 1996. V. 1276. P. 51–59.
- Rich P.R. // Biochim. Biophys. Acta. 1988. V. 932. P. 33–42.
- Kramer D.M., Crofts A.R. // Biochim. Biophys. Acta. 1993. V. 1183. P. 72–84.
- Kobayashi Y., Neimanis S., Heber U. // Plant Cell Physiol. 1995. V. 36. P. 1613–1620.
- Sacksteder C.A., Kanazawa A., Jacoby M.E., Kramer D.M. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. P. 14283–14288.
- Mauro S., Lannoye R., Vanderloise R., Vander Donckt E. // Photobiochem. Photobiophys. 1986. V. 11. P. 83–84.
- Rich P.R., Heathcote P., Moss D.A. // Biochim. Biophys. Acta. 1987. V. 892. P. 138–151.
- Mitchell R., Spillman A., Haehnel W. // Biophys. J. 1990. V. 58. P. 1011–1024.
- Hope A.B., Liggins J., Matthews D.B. // Aust. J. Plant Physiol. 1989. V. 16. P. 353–364.
- Демин О.В., Вестерхофф Х.В., Холоденко Б.Н. // Биохимия. 1998. Т. 63. С. 755.
- Drachev L.A., Kaurov B.S., Mamedov M.D., Mulki-djanian A.Y., Semenov A.Y., Shinkarev V.P., Skulachev V.P., Verkhovskiy M.I. // Biochim. Biophys. Acta. 1989. V. 973. P. 189–197.
- Semenov A.Y. // FEBS Lett. 1993. V. 321. P. 1–5.
- Bulychev A.A., Vredenberg Wim J. // Physiologia Plantarum. 1999. V. 105. P. 577–584.
- Joliot P., Joliot A. // Biochim. Biophys. Acta. 1984. V. 765. P. 210–226.
- Sackstede C.A. // Photosynthesis Research. 2000. V. 66. P. 145–158.
- Moss D.A., Rich P.R. // Biochim. Biophys. Acta. 1987. V. 894. P. 189–197.
- Jones R.W., Whitmarsh J. // Biochim. Biophys. Acta. 1988. V. 933. P. 258–268.
- Heimann S., Klughammer Ch., Schreiber U. // FEBS Lett. 1998. V. 426. P. 126–130.
- Kirchhoff H., Horstmann S., Weis E. // Biochim. Biophys. Acta. 2000. V. 1459. P. 148–168.
- Nitschke W., Hauska G., Rutherford A.W. // Biochim. Biophys. Acta. 1989. V. 974. P. 223–226.
- Metzger S.U., Cramer W.A., Whitmarsh J. // Biochim. Biophys. Acta. 1996. V. 1319. P. 233–241.
- Berry S., Rumberg B. // Bioelectrochemistry. 2000. V. 53. P. 35–53.
- Hope A.B., Liggins J., Matthews D.B. // Plant. Physiol. 1989. V. 16. P. 353–364.