

Effects of Light Intensity on Development and Chlorophyll Content in the *Arabidopsis* Mutant Plants with Defects in Photosynthesis

E.Yu. Garnik^{1*}, D.V. Deeva², V.I. Belkov¹, V.I. Tarasenko¹,
Yu.M. Konstantinov^{1,2}

¹ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, SB RAS, Irkutsk, Russia

² Irkutsk State University, Irkutsk, Russia

*E-Mail: elga74@yandex.ru

Received November 25, 2015

The developmental stages and adaptability to different light intensity ($150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) in *Arabidopsis* mutant lines with defects of photosynthetic apparatus were analyzed. Plant development in the mutant lines depended on the light intensity to varying degrees. Lines *ch1-1* (lack of the chlorophyllide *a* oxygenase) and *rt16* (decreased chlorophyll *a* and *b* amounts) were the most susceptible to the light decrease. No one of the investigated lines demonstrated chlorophyll *a/b* rate alteration under the different light conditions. The depleted chlorophyll content has had the major effect on the mutant plants development under the different light conditions. The different chlorophyll *a/b* rate correlated with the different adaptability of mutant plants to low light.

Key words: *Arabidopsis thaliana*, chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, plant development, flowering index

Свет является важнейшим фактором, влияющим на развитие растительного организма. У высших растений энергия света улавливается антеннами светособирающих комплексов фотосистем I и II, с которыми связаны хлорофиллы *a* и *b*. Реакционные центры фотосистемы I содержат только хлорофилл *a*, реакционные центры фотосистемы II — хлорофилл *a* и его безмагнийный аналог феофитин. Хлорофилл *b* входит только в состав антенн светособирающего комплекса II (Biswal *et al.*, 2012). Эффективность работы пигментной системы зависит от соответствия ее структуры и функции климатическим и/или экологическим условиям, прежде всего условиям освещения. Тенелюбивые растения обычно имеют более высокое содержание хлорофиллов, чем светолюбивые, и более высокую долю хлорофилла *b*, повышающего светособирающую способность листа в области дальнего красного света (Ivanov *et al.*, 2013). При этом фотосинтетический аппарат растений способен адаптироваться к изменениям освещенности, позволяя скоординировать распределение ресурсов для достижения и поддержания оптимальных скоростей фотосинтеза (Valladares and Niinemets, 2008). Так, при акклимации субтропических растений семейств *Araceae* и *Liliaceae* к выращиванию в интерьере соотношение хлорофиллов *a/b* возрастало при снижении освещенности от 500-2500 лк до 72-124 лк у одних видов и, наоборот, снижалось у других; при этом у всех исследованных видов соотношение хлорофиллов *a/b* увеличивалось по мере адаптации

растений к пониженной освещенности (Turkina *et al.*, 2013). Поскольку как коровые комплексы, так и субструктуры светособирающих антенн связывают строго определенное число молекул хлорофилла, и при этом структуры фотосистемы I не содержат хлорофилла *b*, то соотношение хлорофиллов *a/b* косвенно отражает соотношение числа фотосистем I и II в тилакоидной мембране (Biswal *et al.*, 2012) - при условии, что у растения не нарушен биосинтез хлорофиллов. Таким образом, данные об изменении содержания и соотношения хлорофиллов могут нести важную информацию о структурных перестройках фотосинтетического аппарата.

Для арабидопсиса как модельного растения известно множество разнообразных мутаций, так или иначе затрагивающих структуру и функционирование фотосинтетического аппарата. Фенотипические проявления таких мутаций очень различны: от формирования бесцветных проростков до фенотипов, внешне не отличающихся от растений дикого типа. В настоящей работе проанализированы развитие и способность к адаптации к двум уровням освещенности у ряда мутантных линий арабидопсиса, дефектных по различным компонентам фотосинтетического аппарата.

MATERIALS AND METHODS

Выращивание растений и морфометрия.

Семена *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. экотип *Columbia-0* (далее *Col-0*), а также семена мутантных линий *ch1-1*, *rt16*, *psaL*, и *rpl35* были

получены из Arabidopsis Biological Resource Center (The Ohio State University, USA). Для морфометрических измерений растения выращивали на грунте с добавлением вермикулита (размер частиц 1-2 мм) в пластиковых горшочках. Режим светового дня составлял 16 часов света, 8 часов темноты, температура 22 °С в темное время и 24 °С в светлое. Освещенность составляла 150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (умеренная освещенность) и 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (слабая освещенность). Для определения содержания хлорофиллов растения выращивали стерильно на плотных средах следующего состава: соли MS (Sigma-Aldrich, США) – половинный состав, фитогель (Sigma-Aldrich, США) – 0,8%. После стратификации при +4 °С в течение трех суток чашки устанавливали в ростовой камере горизонтально и выращивали в тех же условиях, что и растения, выращиваемые на земле. Для морфометрических измерений брали по 5 растений из каждого горшочка на каждую точку измерения. Измерения проводили с интервалом 2-3 суток. Определяли цвет и количество настоящих листьев, диаметр розетки. Индексом цветения для растений, выращиваемых на земле, считали день раскрытия первого цветка в каждом горшочке.

Определение содержания хлорофиллов.

Экстракцию и измерение содержания хлорофиллов проводили согласно (Ni et al., 2009). Навеску листьев (50 мг) гомогенизировали в жидком азоте в фаянсовых ступках, затем заливали 2 мл 80% ацетона (ЗАО Реактив, Россия), экстрагировали хлорофиллы в темноте на льду 30 минут, затем центрифугировали при +4 °С при

15000 г 15 минут (Centrifuge 5415 R, Eppendorf, Германия). Супернатант разбавляли в 10 раз 80% ацетоном и измеряли оптическую плотность в диапазоне от 400 до 700 нм на спектрофотометре (УВИ-спектрофотометр СФ-56, ОКБ «Спектр», Россия). Содержание хлорофиллов *a* и *b* в экстракте рассчитывали по следующим формулам:

$$C_a \text{ (мг/мл)} = 12,7 \cdot OD_{663} - 2,69 \cdot OD_{645}$$

$$C_b \text{ (мг/мл)} = 22,9 \cdot OD_{645} - 4,86 \cdot OD_{663}$$

Содержание хлорофиллов *a* и *b* пересчитывали на сырой вес листьев, мг хлорофилла на г сырого веса листьев.

Статистическая обработка данных.

Статистическую обработку данных и построение диаграмм проводили с помощью пакета программ Microsoft Excel. Рассчитывали средние арифметические и стандартные отклонения. Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента при уровне вероятности $p < 0,05$.

RESULTS

Морфометрическое исследование растений *Arabidopsis thaliana* линии дикого типа и мутантных линий.

В экспериментах были использованы следующие мутантные линии арабидопсиса: *ch1-1* – мутант по ядерному гену AT1G44446, кодирующему хлорофиллид *a* оксигеназу. Мутация приводит к полному отсутствию хлорофилла *b* и уменьшению размеров антенны светособирающего комплекса II (Yamasato et al., 2005). Растения характеризуются замедленным развитием при умеренной освещенности (Oster et al., 2000). *rpl35* – мутант по ядерному гену AT2G24090,

кодирующему пластидный рибосомальный белок L35. Мутация приводит к нарушению пластидной трансляции (www.arabidopsis.org). *rtn16* – мутант по ядерному гену *RTNLB16* (AT3G10915), кодирующему белок из семейства ретикулонов. Растения характеризуются желто-зеленым цветом листьев и мелкими размерами розеток при умеренной и высокой освещенности. Причинно-следственная связь между мутацией и формированием такого фенотипа остается невыясненной (Tarasenko *et al.*, 2012). *psaL* – мутант по ядерному гену AT4G12800, кодирующему L-субъединицу корового комплекса фотосистемы I, фенотипические отличия от растений дикого типа не описаны (Pesaresi *et al.*, 2009).

Внешний вид растений четырех из пяти исследованных линий (*Col-0*, *rtn16*, *ch1-1*, *psaL*) на стадии вегетации при освещенности $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ представлен на рис. 1. Растения *psaL* практически не отличались от растений *Col-0* по внешнему виду. Растения *ch1-1* характеризовались значительно более светлой, зеленовато-желтой равномерной окраской листьев. У растений *rtn16* наблюдали неравномерную окраску листьев (зеленые центральные жилки, остальная площадь листа желтого цвета) (рис. 1). Растения линии *rpl35* отличались от растений *Col-0* несколько более светлой окраской листьев (данные не представлены).

Исследовали развитие проростков линии дикого типа и мутантных линий *psaL*, *rpl35*, *ch1-1* и *rtn16* при освещенности $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ и 150

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Выделяли следующие стадии развития: 1 – от прорастания до разворачивания семядольных листьев; 2 – от 1 до 2 настоящих листьев; 3 – от 3 до 4 настоящих листьев; 4 – от 5 до 7 настоящих листьев; 5 – от 8 настоящих листьев до начала цветения. Результаты представлены на рис. 2.

Для линии дикого типа при освещенности $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ развитие от прорастания до цветения занимало 28 суток. При освещенности $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ развитие замедлилось на 8 суток за счет удлинения стадий 1 и 5 (рис. 2A). Продолжительность развития растений всех мутантных линий от прорастания до начала цветения была увеличена при освещенности как $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, так и $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ по сравнению с растениями дикого типа. Наибольшее замедление развития при $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ по сравнению с линией дикого типа наблюдали для растений *rtn16* (на 14 сут), наименьшее – у растений *psaL* (на 2 сут). При освещенности $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ наибольшее замедление развития по сравнению с растениями дикого типа наблюдали у растений *ch1-1* (на 24 сут), наименьшее – у растений *psaL* (на 6 сут). Наиболее чувствительными к уровню освещенности оказались стадии 3 (от 3 до 4 настоящих листьев) и 5 (от 8 настоящих листьев до начала цветения): в большинстве случаев замедление развития происходило за счет именно этих стадий (рис. 2A).

Тенденция к снижению диаметра розетки при снижении освещенности наблюдалась у всех линий, кроме *rtn16* (рис. 2B). Растения *psaL* не

показали достоверных различий от растений *Col-0* по данному признаку при обоих значениях освещенности. Розетки остальных трех мутантных линий - *rtn16*, *rpl35* и *ch1-1* - имели достоверно меньшие диаметры розетки по сравнению с линией дикого типа при всех условиях освещенности (рис. 2B).

Индексом цветения в данной работе считали день раскрытия первого цветка в группе растений каждой линии. У растений *Col-0* цветение наступило на 28 сутки после прорастания при освещенности $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ и на 36 сутки при освещенности в $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. У всех мутантных линий цветение наступало позже, чем у *Col-0* в тех же условиях: при $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ задержка по сравнению с *Col-0* составила от 2 суток у *psaL* до 7 суток у *ch1-1*; при $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ - от 2 суток у *psaL* до 21 суток у *ch1-1*. Для всех линий наблюдали более позднее наступление цветения при освещенности $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, чем при $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Для растений дикого типа разница между индексом цветения при $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ и $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ составила 8 суток. Наименьшую разницу между индексом цветения при 150

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ и $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ наблюдали у растений *rtn16* (4 сут), наибольшую - у *ch1-1* (22 сут) (рис. 2C).

Состав хлорофиллов в листьях растений исследуемых линий при различной освещенности.

Определяли состав и соотношение хлорофиллов у растений линий *Col-0*, *psaL*, *rtn16* и *ch1-1*, выращенных при освещенности $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ и $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (рис. 3). Ни по одному из исследованных показателей (содержание хлорофилла *a*, хлорофилла *b*, соотношение хлорофиллов *a/b*) не обнаружили достоверных различий между растениями, выращенными при $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ и $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. При этом наблюдали достоверно более низкое по сравнению с растениями дикого типа содержание хлорофилла *a* у растений *ch1-1* и *rtn16*, хлорофилла *b* - у растений *rtn16* (растения *ch1-1* полностью лишены хлорофилла *b*). Несмотря на различия в содержании хлорофиллов *a* и *b*, их соотношение при обоих значениях освещенности у мутантных растений *psaL* и *rtn16* не отличалось от данного показателя у растений дикого типа (рис. 3A, 3B, 3C).

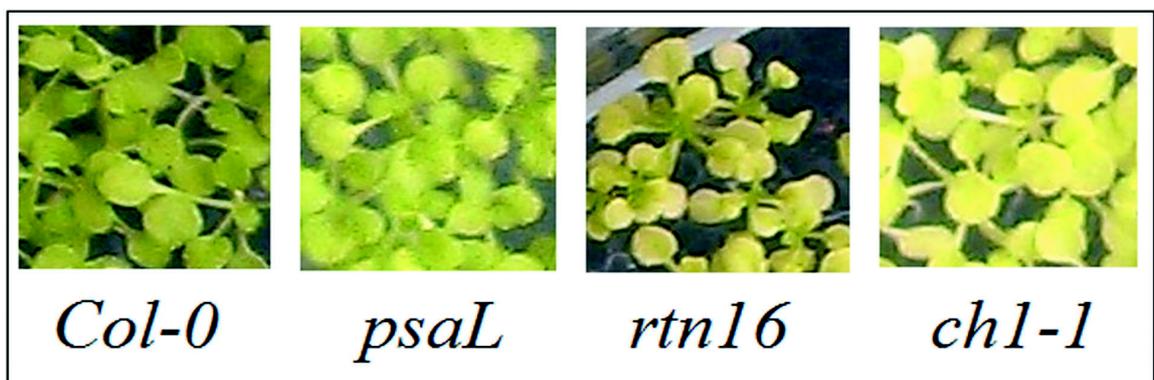


Figure 1. Внешний вид растений арабидопсиса линий *Col-0*, *rtn16*, *ch1-1*, *psaL*. Растения выращивали стерильно в чашках Петри, возраст растений – 20 суток.

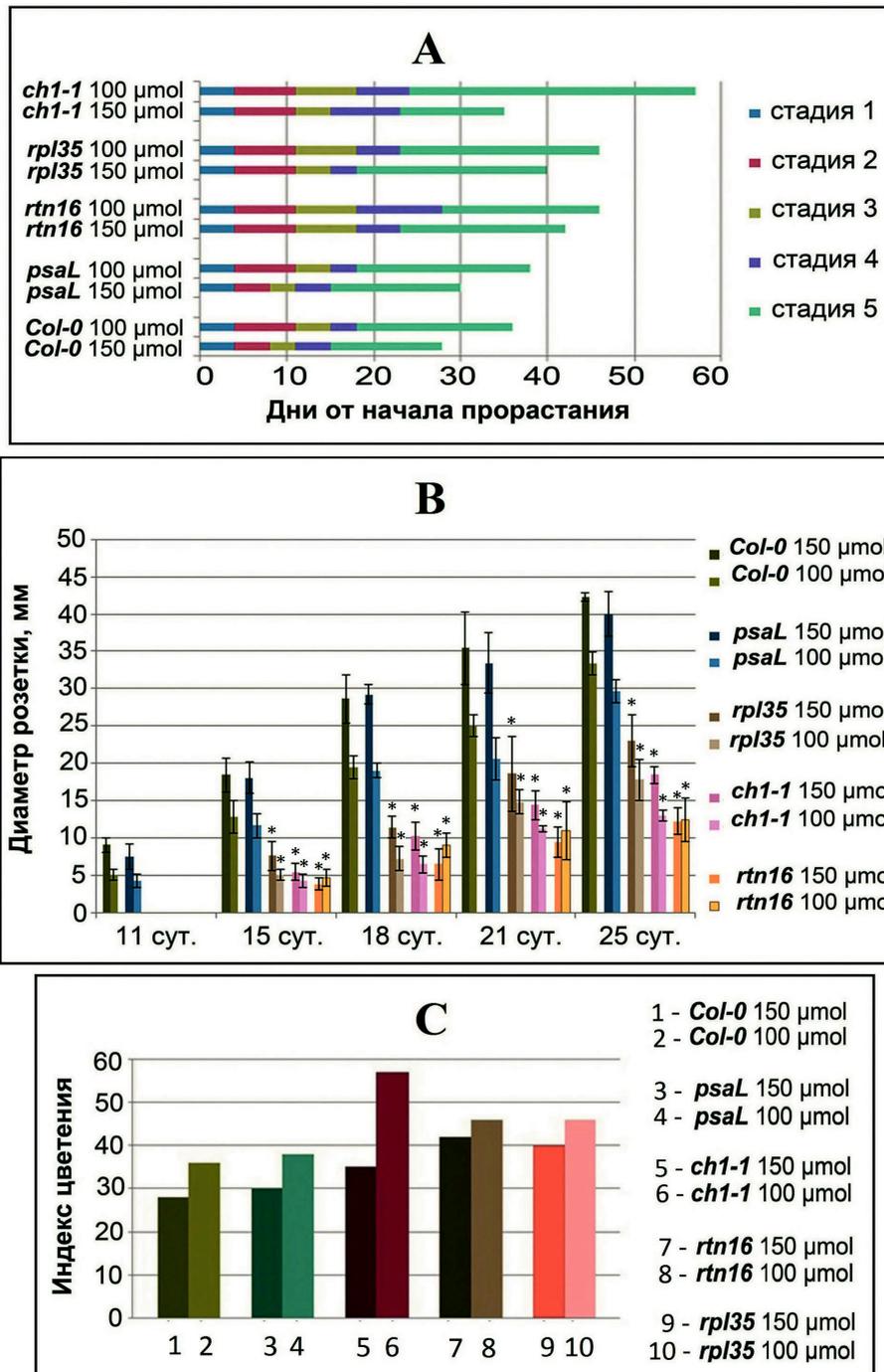


Figure 2. (A, B, C). Морфометрические показатели для растений линии *Col-0* и мутантных линий, выращенных на земле. (A) Продолжительность стадий развития растений. Стадия 1 – от прорастания до разворачивания семядольных листьев, стадия 2 – от 1 до 2 настоящих листьев, стадия 3 – от 3 до 4 настоящих листьев, стадия 4 – от 5 до 8 настоящих листьев, стадия 5 – от 9 настоящих листьев до начала цветения. Слева обозначены названия линий и уровень освещенности в $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. (B) Средний диаметр розетки растений в разном возрасте. Справа обозначены названия линий и уровень освещенности в $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Звездочкой обозначена достоверность различий с растениями линии *Col-0* в том же возрасте и тех же условиях. (C) Значения индекса цветения для исследуемых линий при различной освещенности. Справа обозначены названия линий и уровень освещенности в $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

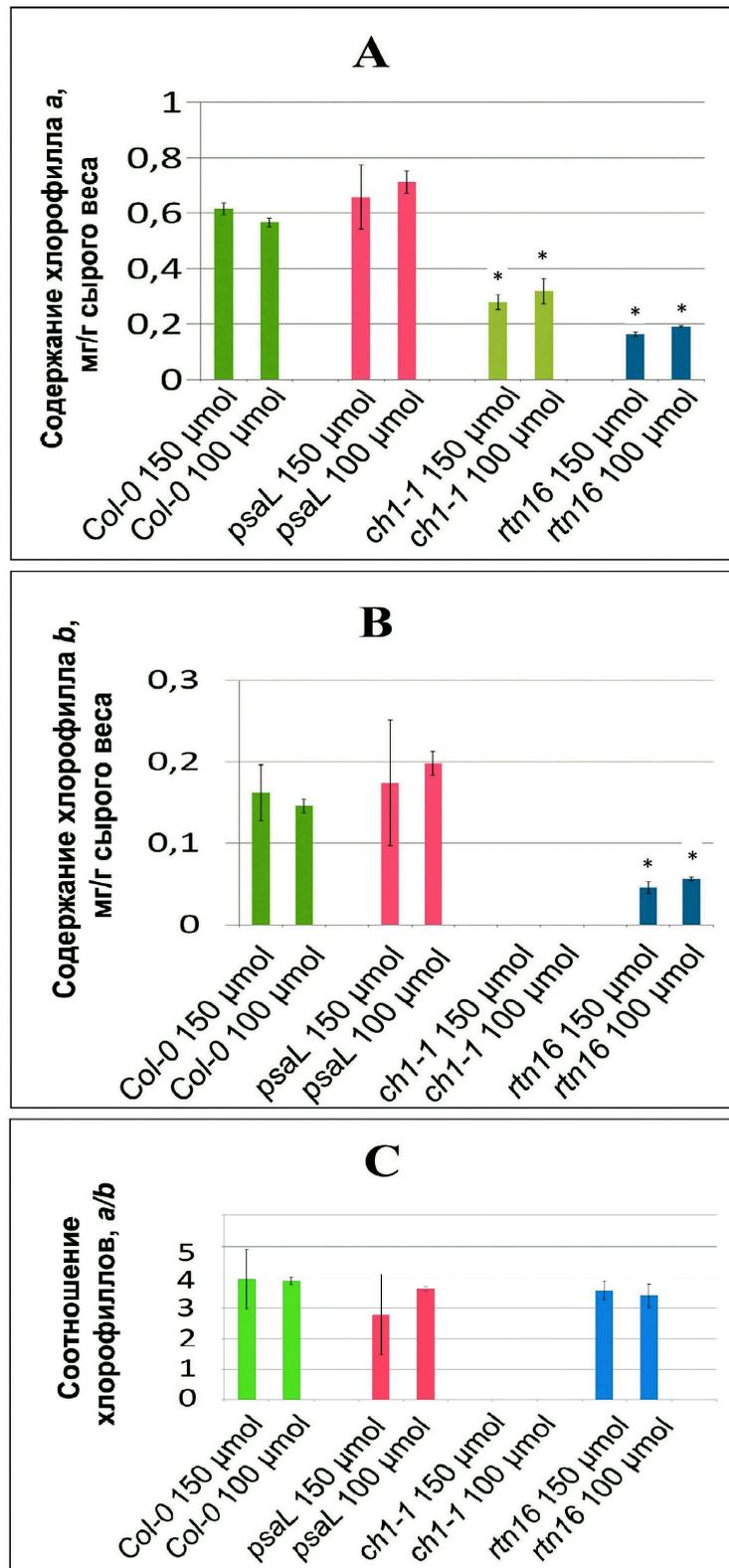


Figure 3. (A, B, C). Содержание хлорофиллов и соотношение хлорофиллов *a/b* в листьях растений исследованных линий при различной освещенности. (A) Содержание хлорофилла *a*. (B) Содержание хлорофилла *b*. (C) Соотношение хлорофиллов *a/b*. На всех диаграммах внизу обозначены названия линий и уровень освещенности. Звездочкой обозначена достоверность различий с растениями линии *Col-0* в тех же условиях.

DISCUSSION

Каждая из четырех взятых в исследование мутантных линий арабидопсиса несет какой-либо дефект фотосинтетического аппарата: отсутствие L-субъединицы корового комплекса фотосистемы I у растений *psaL*; отсутствие рибосомального белка, приводящее к нарушению пластидной трансляции, у *rp135*; полное отсутствие хлорофилла *b* у *ch1-1*; значительное снижение содержания хлорофиллов у *rtn16*. По внешнему виду наиболее яркие отличия от растений дикого типа наблюдали у растений с измененным составом хлорофиллов (*ch1-1*, *rtn16*) (рис. 1). По морфометрическим показателям также выделялись *ch1-1* и *rtn16*. Замедление развития у растений этих двух линий по сравнению с растениями дикого типа, вероятно, можно напрямую связывать со сниженным содержанием хлорофиллов и пониженной способностью к фиксации углерода.

Интересно, что способность растений *ch1-1* и *rtn16* к адаптации к освещенности оказалась контрастной: для растений *ch1-1* характерно сильное замедление развития и большая задержка начала цветения при понижении освещенности, тогда как для растений *rtn16*, напротив, наблюдали минимальную разницу в скорости развития при 150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ и 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Мы видим для таких различий несколько взаимодополняющих объяснений.

Хлорофилл *b* необходим для сборки и функционирования большинства белков светособирающего комплекса II и обеспечивает его стабилизацию в тилакоидной мембране. В

отсутствие хлорофилла *b* размер антенны уменьшается за счет деградации несвязанных с мембраной белков протеазами (Hooper and Eggink, 2001). Показано, что у растений *ch1-1* отсутствие хлорофилла *b* приводит к дестабилизации и уменьшению размеров антенны светособирающего комплекса II (Yamasato *et al.*, 2005), что, в свою очередь, снижает способность этих растений к фиксации углерода при слабой и умеренной освещенности. При этом повышение освещенности отчасти компенсирует уменьшенный размер антенн светособирающего комплекса II и уменьшает отставание *ch1-1* в развитии от растений дикого типа (Ogawa *et al.*, 2004). Любопытно, что небольшое (судя по отсутствию изменений в соотношении хлорофиллов у растений *Col-0*) снижение освещенности в наших экспериментах привело к такой значительной (22 суток) задержке цветения у растений *ch1-1* по сравнению с растениями дикого типа (рис. 2C).

Для растений линии *rtn16* нами были показаны ранее повышенный уровень активных форм кислорода и повышенная активность ряда антиоксидантных ферментов, причем все эти отличия от растений дикого типа были выражены у растений *rtn16* тем сильнее, чем выше была освещенность. Мы пришли к выводу, что растения *rtn16* на свету испытывают фотоокислительный стресс, сила которого возрастает с повышением уровня освещенности (Tarasenko *et al.*, 2012). Вероятно, это одна из причин, по которым более высокая освещенность в наших экспериментах не приводила к значительному ускорению развития

растений *rnt16* (рис. 2А), а по среднему диаметру розетки различия между растениями *rtn16*, выращенными при $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ и $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, вовсе не наблюдали (рис. 2В). С другой стороны, хотя по суммарному содержанию хлорофиллов растения линий *ch1-1* и *rtn16* очень близки, соотношение хлорофиллов *a/b* у них резко различается: у растений *rtn16* – не отличается от данного параметра у растений дикого типа, тогда как у растений *ch1-1* хлорофилл *b* отсутствует полностью. Известно, что соотношение хлорофиллов *a/b* косвенно отражает соотношение числа фотосистем I и II в тилакоидной мембране (Biswal et al., 2012). В случае мутанта *ch1-1* невозможно судить о соотношении числа фотосистем по содержанию хлорофиллов (при полном отсутствии хлорофилла *b* уменьшается размер антенн светособирающего комплекса II, но коровые комплексы фотосистемы II могут формироваться нормально), однако у растений *rtn16* соотношение числа фотосистем I и II, судя по соотношению хлорофиллов, остается таким же, как у растений дикого типа. Возможно, это объясняет высокую приспособляемость к пониженной освещенности у растений *rtn16*.

Наши данные позволяют сделать некоторые выводы о значимости отдельных компонентов фотосинтетического аппарата для адаптации растений к уровню освещенности. Очевидно, что наибольшее влияние на характер развития растений оказало пониженное содержание хлорофиллов (линии *ch1-1* и *rtn16*) и изменение соотношения хлорофиллов *a/b* (линия *ch1-1*).

Дефект пластидного рибосомального белка у растений линии *rp135* также приводил к замедлению развития и снижению среднего диаметра розетки во всех использованных условиях, но не приводил к существенному изменению (увеличению либо сокращению) разницы в сроках начала цветения при освещенности $150 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ и $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Отсутствие L-субъединицы фотосистемы I практически не отразилось ни на одном из исследованных признаков растений линии *psaL*. Эта линия оказалась фенотипически наиболее близка к линии дикого типа. Предполагается, что субъединица L у высших растений, как и у водорослей, отвечает за стабильность сборки корового комплекса фотосистемы I (Ihalainen et al., 2002). Однако отсутствие этой субъединицы, судя по нашим результатам, не является критичным для растений в условиях, близких к оптимальным.

ACKNOWLEDGMENT

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Иркутской области (постановление № 545-пп от 29 октября 2015) грант 14-44-04001 р_сибирь_a. В работе использовано оборудование Байкальского аналитического центра (ЦКП) СО РАН при Президиуме ИНЦ СО РАН, а также оборудование ЦКП Фитотрон СИФИБР СО РАН.

REFERENCES

Biswal A.K., Pattanayak G.K., Pandey S.S., Leelayathi S., Reddy V.S., Tripathy G., Tripathy B.C. (2012) Light intensity-dependent modulation of

- chlorophyll *b* biosynthesis and photosynthesis by overexpression of chlorophyllide *a* oxygenase in tobacco. *Plant Physiol.*, **159(1)**, 433-449.
- Hooper J.K., Eggink L. (2001) A potential role of chlorophylls *b* and *c* in assembly of light-harvesting complexes. *FEBS Letters*, **489(1)**, 1-3.
- Ihalainen J.A., Jensen P.E., Haldrup A., van Stokkum I.H.M., van Grondelle R., Scheller H.V., Dekker Y.P. (2002) Pigment organization and energy transfer dynamics in isolated photosystem i (psi) complexes from *Arabidopsis thaliana* depleted of the PSI-G, PSI-K, PSI-L, or PSI-N subunit. *Biophys. J.*, **83**, 2190-2201.
- Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K. (2013) Changes in the chlorophyll and carotenoid contents in the leaves of steppe plants along a latitudinal gradient in South Ural. *Rus. J. Plant Physiol.*, **60(6)**, 812-820.
- Ni Z., Kim E.-D., Yf M., Lackey E., Liu J., Zhang Y., Sun Q., Chen Z.J. (2009) Altered circadian rhythms regulate growth vigor in hybrids and allopolyploids. *Nature*, **457(7227)**, 327-331.
- Ogawa K., Hatano-Iwasaki A., Yanagida M., Iwabuchi M. (2004) Level of glutathione is regulated by atp-dependent ligation of glutamate and cysteine through photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*: mechanism of strong interaction of light intensity with flowering. *Plant Cell Physiol.* **45(1)**, 1-8.
- Oster U., Tanaka R., Tanaka A., Rudiger W. (2000) Cloning and functional expression of the gene encoding the key enzyme for chlorophyll *b* biosynthesis (CAO) from *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.*, **21(30)**, 305-310.
- Pesaresi P., Hertle A., Pribil M., Kleine T., Wagner R., Strissel H., Ihnatowicz A., Bonardi V., Scharfenberg M., Schneider A., Pfannschmidt T., Leister D. (2009) *Arabidopsis* STN7 kinase provides a link between short- and long-term photosynthetic acclimation. *Plant Cell*, **21**, 2402-2423.
- Tarasenko V.I., Garnik E.Yu., Katyshev A.I., Subota I.Yu., Konstantinov Yu.M. (2012) Disruption of *Arabidopsis* reticulon gene RTNLB16 results in chloroplast dysfunction and oxidative stress. *Proceedings of the 2nd International Conference «Plant Genetics, Genomics, and Biotechnology», Irkutsk, 2012* - p.69.
- Turbina I.N., Gorban M.V., Kravchenko I.V., Vdovkin R.S. (2013) Comparative characteristics of the photosynthetic pigments contents of some greenhouse plants under various conditions of illumination. *Vestnik OSU*, **12(161)**, 179-181.
- Valladares F., Zaragoza-Castells J., Sanchez-Gomez D., Matesanz S., Alonso B., Portsmouth A., Delgado A., Atkin O.K. (2008) Is shade beneficial for mediterranean shrubs experiencing periods of extreme drought and late-winter frosts? *Ann. Bot.*, **102(6)**, 923-933.
- Yamasato A., Nagata N., Tanaka R., Tanaka A. (2005) The N-terminal domain of chlorophyllide *a* oxygenase confers protein instability in response to chlorophyll *b* accumulation in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, **17**, 1585-1597.