МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. М. В. ЛОМОНОСОВА

Физический факультет

На правах рукописи

КИРЖАНОВ Дмитрий Викторович

Теоретическое исследование взаимосвязи флуоресценции фотосистемы II и состояния цепи электронного транспорта

Специальность: 03.00.02 – «биофизика»

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени кандидата физико–математических наук

Москва
2009

Работа выполнена на кафедре биофизики физического факультета Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова

Научный руководитель: доктор физ.–мат. наук, профессор
Кукушкин Александр Константинович

Официальные оппоненты: доктор биол. наук,
Бухов Николай Георгиевич

кандидат физ.-мат. наук,
Кузнецова Софья Алексеевна

Ведущая организация: **Учреждение Российской академии наук Институт химической физики им. Н. Н. Семенова РАН**

Защита состоится “17” декабря 2009 г. в 17 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 501.002.11 при Московском государственном университете имени М. В. Ломоносова по адресу: Москва, ГСП–1, 119991, Ленинские горы, МГУ, дом 1, строение 2, физический факультет, аудитория 5–19.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке физического факультета МГУ имени М. В. Ломоносова.

Автореферат разослан “17” ноября 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета Д 501.002.11,
доктор физ.–мат. наук Г. Б. Хомутов

Общая характеристика работы

Актуальность темы диссертации. К настоящему времени подробно исследованы пространственное строение и химический состав фотосинтетического аппарата. Однако, механизмы регуляции, влияющие на эффективность фотосинтеза в целом и способность фотосинтезирующих организмов защищать цепь электронного транспорта от повышенных концентраций восстановленных переносчиков, не изучены до конца. Повышение эффективности фотосинтеза необходимо для решения многих хозяйственных, экономических и экологических проблем. Поиск путей решения этой задачи связан с изучением регуляции фотосинтеза. В настоящее время математические модели стали важным инструментом для выполнения таких исследований. Практическое значение имеют модели использование которых позволяет объяснить разные проявления регуляции. Такие модели должны позволять исследовать взаимодействие световых и темновых стадий фотосинтеза в широком диапазоне времён и описывать зависимости стационарных скоростей стадий фотосинтеза от условий внешней среды. Для изучения регуляции фотосинтеза необходимо теоретически объяснить изменения, наблюдаемые в двух фотосистемах, цепи электронного транспорта и цикле Кальвина–Бенсона, наблюдаемые при резкой смене внешних условий. Математическая модель регуляции фотосинтеза позволит определять наиболее перспективные направления экспериментальных работ, направленных на изменение соотношения между концентрациями ферментов или изменение констант ферментативных реакций фотосинтеза. Некоторые данные из литературы позволяют предположить, что возникающие при фотосинтезе колебания вызваны регуляторными механизмами, определяющими эффективность этого процесса. При этом среди исследователей отсутствует согласие в описании причин возникновения колебаний. Отсюда следует необходимость создания математических моделей фотосинтеза, позволяющих описать наблюдаемые в экспериментах колебания. С использованием моделей аналогичных предложенной в настоящей работе, ранее были получены колебания быстрой и замедленной флуоресценции. Однако, наблюдаемые во многих экспериментах колебания концентрации окисленных реакционных центров фотосистемы I исследованы не были. В связи этим важно получение и объяснение с использованием математической модели новых колебательных режимов, в которых существуют колебания концентрации P_{700}^{+}. Состояние цепи электронного транспорта хлоропласта критически важно для эффективного фотосинтеза. В настоящее время многие исследователи определяют её состояние по изменениям флуоресценции фотосистемы II. Однако, используемые для этого формулы не нашли теоретического обоснования. Следовательно, актуально создание математической модели, которая позволила бы установить такую связь и подтвердить или опровергнуть существую-

щие предположения. Индукция фотосинтеза состоит из множества стадий с характерными временами от нескольких наносекунд до нескольких минут. Для исследования состояния цепи электронного транспорта на разных стадиях индукции необходима математическая модель, учитывающая все эти стадии. Отсюда следует необходимость создания математической модели, позволяющей исследовать фотосинтез в широком диапазоне времён.

Цель работы состоит в выявлении теоретической связи между индукционными изменениями, возникающими при фотосинтезе, и состоянием цепи электронного транспорта. Для достижения этой цели необходимо создать математическую модель фотосинтеза высших растений, пригодную для исследования как быстрых, так и медленных стадий этого процесса. Эта модель должна позволять исследовать фотосинтез как при постоянных, так и при меняющихся внешних условиях, и объяснять существующие экспериментальные данные.

Были поставлены следующие задачи:

1. Создание математической модели, описывающей взаимодействие световых и темновых стадий фотосинтеза и позволяющей исследовать процессы с существенно различными характерными временами. Модель должна учитывать процессы с характерными временами от нескольких наносекунд до нескольких минут. Создание программы для численного интегрирования системы дифференциальных уравнений этой модели.
2. Описание с использованием созданной математической модели при одном наборе параметров зависимостей флуоресценции фотосистемы II и сигнала ЭПР фотосистемы I от времени, наблюдаемых в экспериментах.
3. Поиск параметров, при которых возникают колебания переменной модели, соответствующей концентрации P_{700}^{+}, и объяснение полученных колебаний.
4. Поиск и обоснование связи интенсивности флуоресценции фотосистемы II и состояния цепи электронного транспорта.

Научная новизна работы заключена в создании математической модели, позволяющей исследовать взаимодействие световых и темновых стадий фотосинтеза в широком диапазоне времён. Впервые в созданной модели получен режим, в котором на индукционных зависимостях присутствуют колебания переменной, пропорциональной сигналу ЭПР фотосистемы I, и переменных, соответствующих интермедиатам цикла Кальвина–Бенсона. В то же время, в этом режиме отсутствуют периодические изменения переменных, которые описывают состояние фотосистемы II. Впервые получена формула, устанавливающая связь между интенсивностью

флуоресценции и концентрацией восстановленных первичных акцепторов этой фотосистемы II. Предложенная формула получена из системы дифференциальных уравнений модели с использованием нескольких дополнительных предположений.

Научная и практическая значимость работы заключена в создании математической модели, позволяющей исследовать взаимодействие световых и темновых стадий фотосинтеза в широком диапазоне времён, также программы для ЭВМ, упрощающей работу с этой моделью. С помощью созданной модели можно изучать различные переходные процессы при постоянных и изменяющихся внешних условиях. Получение и исследование нового колебательного режима имеет большое значение для исследования индукции фотосинтеза и поиска путей повышения его эффективности. Особенно важна с практической точки зрения предложенная нелинейная связь между интенсивностью флуоресценции и состоянием первичных акцепторов фотосистемы II. Эта связь может быть использована при анализе экспериментов по изучению индукции флуоресценции фотосистемы II с целью исследования состояния первичных акцепторов этой фотосистемы и цепи электронного транспорта. Такие исследования важны для изучения механизмов защиты цепи электронного транспорта хлоропласта от излишнего количества восстановленных переносчиков («перегрузки» электрон–транспортной цепи).

Апробация работы. Основные результаты работы доложены на 10–и научных конференциях, в том числе на Гордоновской исследовательской конференции «CO_2 assimilation in plants: genome to biome» (Биддефорд, 2008), Всероссийских научных конференциях «Преобразование энергии света при фотосинтезе» (XVIII Пущинские чтения по фотосинтезу, Пущино, 2005) и «Фотохимия хлорофилла в модельных и природных системах» (XIX Пущинские чтения по фотосинтезу, Пущино, 2009), научных конференциях «Ломоносовские чтения – 2008» (Москва, 2008) и «Ломоносовские чтения – 2009» (Москва, 2009), XII, XIV, XV и XVI Международных научных конференциях студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2005, 2007, 2008 и 2009 годы), а также VI ежегодной молодежной научной конференции «ИБХФ РАН–ВУЗы – Биохимическая физика» (Москва, 2006).

Объем и структура диссертации. Диссертация состоит из введения, четырёх глав, списка цитируемой литературы и одного приложения. Общий объем диссертации 137 страниц. Диссертация содержит 5 таблиц, 35 рисунков и список литературы из 123 наименований.

Содержание работы

Во **введении** дана краткая характеристика рассмотренной научной проблемы. Обоснована важность исследования фотосинтеза и поиска путей повышения его эффективности для решения ряда существующих хозяйственных, экономических и экологических проблем. Для поиска путей повышения эффективности фотосинтеза необходимо построение математической модели, описывающей взаимодействие световых и темновых стадий фотосинтеза, и их регуляцию. Такая модель должна объяснять существующие экспериментальные зависимости стационарных скоростей разных стадий фотосинтеза, а также различные виды индукции. Исследование состояния цепи электронного транспорта важно для понимания регуляции фотосинтеза. Излишнее восстановление переносчиков этой цепи может привести к фотоповреждению. В то же время, прямое измерение концентраций многих промежуточных соединений затруднено, а иногда – невозможно без разрушения образца. Поэтому необходимы соотношения, определяющие теоретическую связь состояния цепи электронного транспорта и величин, измеряемых в ходе экспериментов, выполняемых на живых образцах. Такая связь может быть установлена при помощи математической модели, объясняющей индукцию и регуляцию фотосинтеза.

Первая глава содержит обзор литературы по фотосинтезу. В разделе 1.1 описаны основные световые и темновые стадии фотосинтеза. В разделе 1.2 описаны некоторые индукционные изменения, наблюдаемые в экспериментах. В разделе 1.2.1 описана индукция фотосинтеза после длительной темновой адаптации. В разделе 1.2.2 описаны колебания некоторых величин, наблюдаемые во время индукции фотосинтеза в некоторых экспериментах. В разделе 1.2.3 описана замедленная люминесценция. Раздел 1.2.4 посвящён наиболее важным известным механизмам регуляции фотосинтеза. В разделе 1.3 упомянуты некоторые известные модели фотосинтеза. Важные теоретические исследования были выполнены с использованием моделей Лайска с соавторами, Беляевой с соавторами, Гирша, Хана, Недбала с соавторами и Фаркухара. В этом же разделе кратко описана модель фотосинтеза, разработанная на кафедре биофизики физического факультета МГУ. В разделе 1.4 сформулирована цель работы.

Во **второй главе** описаны методы теоретического исследования. В разделе 2.1 рассмотрены процессы, исследуемые в аналогичной модели, созданной ранее. Приведена схема реакций и описаны световые и темновые стадии фотосинтеза и их взаимодействие. В этой модели рассмотрены первичные процессы (поглощение света пигментами фотосистем, миграция возбуждений от пигментов светособирающих комплексов к пигментам реакционных центров, разделение зарядов), перенос электронов по цепи электронного транспорта, а также наиболее существенные стадии цикла

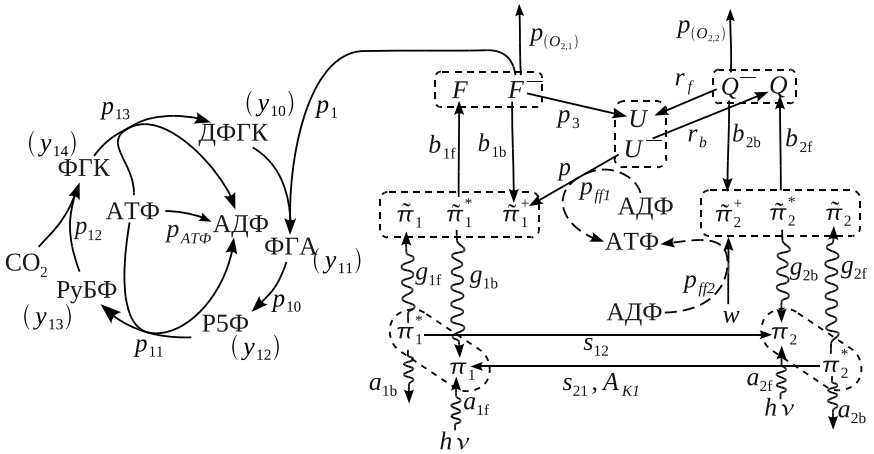

Рис. 1: Схема процессов, обсуждаемых в модели.

Кальвина–Бенсона. Схема процессов, обсуждаемых в модели, представлена на рис. 1. На этой схеме использованы следующие обозначения: АТФ – аденозинтрифосфорная кислота; АДФ – аденозиндифосфорная кислота; ФГА – фосфоглицеральдегид; Р5Ф – рибозо–5–фосфат; РуБФ – рибулозо–1,5–бисфосфат; ФГК – 3–фосфоглицериновая кислота; ДФГК – дифосфоглицериновая кислота; π_i и π_i^* – невозбуждённые и возбуждённые пигменты светособирающих комплексов двух фотосистем ($i = 1, 2$); $\tilde{\pi}_i$, $\tilde{\pi}_i^*$ и $\tilde{\pi}_i^+$ – невозбуждённые, возбуждённые и окисленные пигменты реакционных центров двух фотосистем ($i = 1, 2$); Q и Q^- – окисленные и восстановленные переносчики Q; U и U^- – окисленные и восстановленные переносчики U; F и F^- – окисленные и восстановленные переносчики F. Отличие предложенной модели от аналогичной, созданной ранее на кафедре биофизики, состоит в возможности исследовать быстрые процессы. Этого удалось достичь путём использования для описания быстрых процессов дифференциальных уравнений вместо алгебраических. В разделе 2.2 приведены дифференциальные уравнения для вероятностей процессов. В разделе 2.3 получены дифференциальные уравнения модели. Переменные этих уравнений соответствуют концентрациям промежуточных веществ на 1 реакционный центр, участвующих в реакциях, изображённых на рис. 1, следующим образом: $[\pi_2] \sim M_2 - y_1$, $[\pi_2^*] \sim y_1$, $[\tilde{\pi}_2] \sim N_2 - y_2 - y_3$, $[\tilde{\pi}_2^*] \sim y_2$, $[\tilde{\pi}_2^+] \sim y_3$, $[\pi_1] \sim M_1 - y_5$, $[\pi_1^*] \sim y_5$, $[\tilde{\pi}_1] \sim N_1 - y_6 - y_7$, $[\tilde{\pi}_1^*] \sim y_6$, $[\tilde{\pi}_1^+] \sim y_7$, $[Q] \sim Q_0 - y_4$, $[Q^-] \sim y_4$, $[U] \sim U_0 - y_9$, $[U^-] \sim y_9$, $[F] \sim F_0 - y_8$, $[F^-] \sim y_8$, [АТФ] $\sim y_{15}$, [АДФ] $\sim A_0 - y_{15}$, [ФГА] $\sim y_{11}$, [Р5Ф] $\sim y_{12}$, [РуБФ] $\sim y_{13}$, [ФГК] $\sim y_{14}$ и [ДФГК] $\sim y_{10}$. В перечисленных соотно-

шениях M_i и N_i – количество пигментов светособирающих комплексов фотосистемы и количество пигментов реакционных центров фотосистемы ($i = 1$ для фотосистемы I и $i = 2$ для фотосистемы II); Q_0, U_0 и F_0 – количество переносчиков Q, U и F в цепи электронного транспорта а A_0 – суммарное число молекул АТФ и АДФ. Система дифференциальных уравнений модели выглядит следующим образом:

$$
\begin{aligned}
\dot{y}_1 &= a_{2f}\left(1 - A_{K1}\frac{y_4}{Q_0}\right)(M_2 - y_1) - a_{2b}y_1 + g_{2b}y_2(M_2 - y_1) - \\
&\quad - g_{2f}y_1(N_2 - y_2 - y_3) + s_{12}y_5(M_2 - y_1) - s_{21}y_1(M_1 - y_5), \\
\dot{y}_2 &= g_{2f}y_1(N_2 - y_2 - y_3) - g_{2b}y_2(M_2 - y_1) + b_{2b}y_3y_4 - \\
&\quad - b_{2f}y_2(Q_0 - y_4), \\
\dot{y}_3 &= b_{2f}y_2(Q_0 - y_4) - wy_3 - b_{2b}y_3y_4, \\
\dot{y}_4 &= b_{2f}y_2(Q_0 - y_4) - b_{2b}y_3y_4 + r_by_9(Q_0 - y_4) - \\
&\quad - r_fy_4(U_0 - y_9) - p_{(O_2,2)}y_4, \\
\dot{y}_5 &= a_{1f}\left(1 + A_{K1}\frac{a_{2f}}{a_{1f}}\frac{y_4}{Q_0}\right)(M_1 - y_5) - a_{1b}y_5 + g_{1b}y_6(M_1 - y_5) - \\
&\quad - g_{1f}y_5(N_1 - y_6 - y_7) + s_{21}y_1(M_1 - y_5) - s_{12}y_5(M_2 - y_1), \\
\dot{y}_6 &= g_{1f}y_5(N_1 - y_6 - y_7) - g_{1b}y_6(M_1 - y_5) + b_{1b}y_7y_8 - \\
&\quad - b_{1f}y_6(F_0 - y_8), \\
\dot{y}_7 &= b_{1f}y_6(F_0 - y_8) - b_{1b}y_7y_8 - py_7y_9, \\
\dot{y}_8 &= b_{1f}y_6(F_0 - y_8) - b_{1b}y_7y_8 - p_1y_8y_{10} - p_3y_8(U_0 - y_9) - p_{(O_2,1)}y_8, \\
\dot{y}_9 &= r_fy_4(U_0 - y_9) - r_by_6(Q_0 - y_4)y_9 + p_3y_8(U_0 - y_9) - py_7y_9, \\
\dot{y}_{10} &= p_{13}y_{14}y_{15} - p_1y_8y_{10},\ \dot{y}_{11} = p_1y_8y_{10} - 2p_{10}y_{11}^2, \\
\dot{y}_{12} &= p_{10}y_{11}^2 - p_{11}y_{12}y_{15},\ \dot{y}_{13} = p_{11}y_{12}y_{15} - p_{12}P[\mathrm{CO_2}]y_{13}, \\
\dot{y}_{14} &= 2p_{12}P[\mathrm{CO_2}]y_{13} - p_{13}y_{14}y_{15}, \\
\dot{y}_{15} &= (p_{ff2}wy_3 + p_{ff1}py_7y_9)(A_0 - y_{15}) - (p_{ATP} + p_{11}y_{12} + p_{13}y_{14})y_{15}.
\end{aligned}
\tag{1}
$$

Наиболее существенные параметры системы уравнений (1) имеют смысл констант скоростей реакций, изображённых на рис. 1. Параметры p_{ff1} и p_{ff2} имеют смысл факторов сопряжения. Параметры N_1, N_2, M_1, M_2, Q_0, F_0, U_0, A_0 и $p_{\mathrm{CO_2}}$ определяют соотношения между концентрациями промежуточных соединений. Параметр A_{K1} определяет интенсивность редокс зависимого обмена энергией возбуждений между антеннами двух фотосистем. Подробно смысл параметров системы уравнений (1) описан в диссертации. Параметры A_{K1}, s_{21}, s_{12}, $p_{(O_2,1)}$ и $p_{(O_2,1)}$ в большинстве численных экспериментов положены равными нулю, в этом случае их значения мо-

гут быть не указаны. В отличие от системы уравнений модели, созданной на физическом факультете МГУ, система уравнений в настоящей работе получена без использования теоремы Тихонова о малом параметре. В разделе 2.4 обоснован выбор метода для её численного интегрирования. Численное интегрирование полученной системы уравнений выполнено методом BDF (backward differentiation formula) с переменным шагом по сетке времени. В разделах 2.5 и 2.6 обоснован выбор приблизительных значений параметров модели и описаны начальные условия. Во многих численных экспериментах начальные условия выбраны соответствующими длительной темновой адаптации зелёного листа. В этом состоянии все пигменты реакционных центров восстановлены, переносчики цепи электронного транспорта окислены, а в цикле Кальвина–Бенсона отличны от нуля концентрации рибозо–5–фосфата и 3–фосфоглицериновой кислоты, в строме присутствует небольшое количество АТФ: $y_1 = \cdots = y_9 = y_{11} = y_{13} = 0,\ y_{12} = 1,\ y_{14} = 2,\ y_{15} = 0.5$. В разделе 2.7 рассмотрены некоторые сложности, возникающие при использовании конечно–разностных схем, используемых для интегрирования с переменным шагом. В разделе 2.8 получены соотношения, устанавливающие связь между параметрами и переменными предложенной системы дифференциальных уравнений, с одной стороны, и параметрами и переменными системы дифференциальных и алгебраических уравнений модели, созданной раннее на кафедре биофизики, с другой стороны. Эти соотношения, связывающие переменные системы уравнений (1) с переменными $E_i,\ i = 1, \ldots, 4$ и $Z_i,\ i = 1, \ldots, 11$ системы уравнений с малыми параметрами выглядят следующим образом:

$$y_1(t) = 10^{-8} M_2 E_1(T), y_2(t) = 10^{-7} N_2 E_2(T), y_3(t) = N_2 Z_1(T),$$
$$y_4(t) = Q_0 Z_2(T), y_5(t) = 10^{-8} M_1 E_3(T), y_6(t) = 10^{-7} N_1 E_4(T),$$

$$y_7(t) = N_1 Z_3(T), y_8(t) = F_0 Z_4(T), y_9(t) = U_0 Z_5(T),$$
$$y_{10}(t) = Z_6(T), y_{11}(t) = Z_7(T), y_{12}(t) = Z_8(T),$$
$$y_{13}(t) = Z_9(T), y_{14}(t) = Z_{10}(T), y_{15}(t) = Z_{11}(T),$$

В них использовано обозначение $T = 10^3 t$. Следующие соотношения устанавливают связь между параметрами системы уравнений (1) и параметрами системы уравнений с малыми параметрами:

$$a_{2f} = 10A, a_{2b} = 10^9 B, g_{2f} = \frac{10^{10}}{N_2} C, g_{2b} = \frac{10^9}{N_2} C_1, b_{2f} = \frac{10^{11}}{N_2} D_1,$$
$$b_{2b} = \frac{10^3}{N_2} D_{1b}, s_{21} = \frac{10^9}{M_2} D_{12}, a_{1f} = 10F, a_{1b} = 10^9 G, g_{1f} = \frac{10^{10}}{N_1} H_0,$$

$$g_{1b} = \frac{10^9}{N_1}F_1, b_{1f} = \frac{10^{11}}{N_1}G_1, b_{1b} = \frac{10^3}{N_1}G_{1b}, s_{12} = \frac{10^9}{M_1}D_{21}, w = \frac{10^3}{N_2}P_2,$$
$$p_1 = \frac{10^3}{F_0}P_1, p = \frac{10^2}{N_1}P, p_3 = \frac{10^2}{U_0}P_3, r_f = \frac{10^3}{U_0}R, r_b = \frac{10^2}{E_0}R_b,$$
$$p_{10} = 10^3 P_{10}, p_{11} = 10^3 P_{11}, p_{12} = 10^3 P_{12}, p_{13} = 10^3 P_{13},$$
$$p_{(O_2,1)} = 10^3 P_{O21}, p_{(O_2,2)} = 10^3 P_{O22}, Q_0 = E_0 N_2.$$

Подробнее переменные и параметры системы уравнений модели, разработанной ранее на кафедре биофизики, описаны в диссертации. Применение этих соотношений при выполнении численных экспериментов показало, что системы уравнений с малыми параметрами и без малых параметров позволяют получить одинаковые результаты при исследовании процессов продолжительностью более 1 мкс. В то же время, во многих случаях система уравнений модели, ранее созданной на кафедре биофизики, не позволяет исследовать некоторые процессы продолжительностью менее 1 мкс. В **третьей главе** приведены основные результаты вычислений, выполненных с использованием созданной модели, и получены некоторые соотношения, связывающие переменные y_1 и y_4 системы дифференциальных уравнений модели. В разделе 3.1 определены значения параметров модели, которые позволяют описать колебательную индукцию сигнала ЭПР фотосистемы I:

$$\begin{aligned}
&a_{2f} = 0.0011,\ a_{2b} = 3 \cdot 10^9,\ g_{2f} = 4.5 \cdot 10^{11},\ g_{2b} = 5 \cdot 10^{10},\\
&b_{2f} = 2.5 \cdot 10^{11},\ b_{2b} = 4500,\ a_{1f} = 0.028,\ a_{1b} = 5 \cdot 10^9,\ g_{1f} = 10^{11},\\
&g_{1b} = 5 \cdot 10^{10},\ b_{1f} = 4 \cdot 10^{11},\ b_{1b} = 10,\ w = 10,\ p = 100,\ r_f = 6.28,\\
&r_b = 0.2,\ p_3 = 1,\ p_1 = 70,\ p_{10} = 3.5,\ p_{11} = 0.003,\ p_{12} = 1.6,\ p_{13} = 0.05,\\
&p_{ff1} = 0.0018,\ p_{ff2} = 0.0009,\ N_1 = N_2 = Q_0 = P\,[\mathrm{CO_2}] = 1,\\
&F_0 = U_0 = 10,\ A_0 = 50,\ M_1 = M_2 = 100.
\end{aligned} \tag{2}$$

В разделе 3.2 описаны колебания переменных модели, полученные при параметрах (2) и близких к ним. На рис. 2 показаны зависимости переменных y_9, y_7, y_8, y_{11}, y_{13}, и y_{15} от времени при значениях 0.0002, 0.0008, 0.0011, 0.00125 и 0.0014 параметра a_{2f}. Этот параметр определяет интенсивность света, поглощаемого пигментами антенны фотосистемы II. Остальные параметры заданы соотношениями (2), начальные условия соответствуют длительной темновой адаптации. В разделе 3.3 выполнено сравнение полученных теоретических зависимостей с результатами эксперимента, выполненного в работе [1]. В этом эксперименте была получена

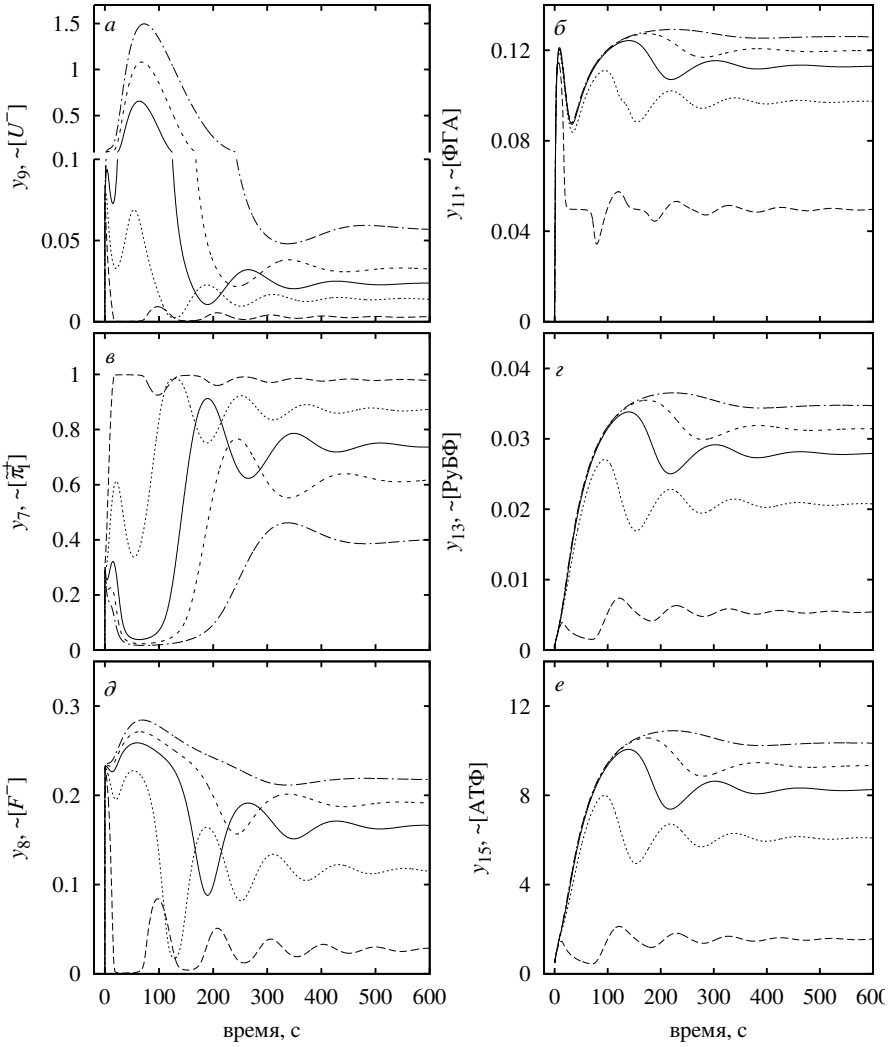

Рис. 2: Зависимости y_9 (*а*), y_{11} (*б*), y_7 (*в*), y_{13} (*г*), y_8 (*д*) и y_{15} (*е*) от времени, полученные при $a_{2f} = 0.0002$ (-----), $a_{2f} = 0.0008$ (·····), $a_{2f} = 0.0011$ (——), $a_{2f} = 0.00125$ (- - - - -) и $a_{2f} = 0.0014$ (-·-·-·-). Ось ординат на графике *а* изменяет масштаб при переходе через точку 0.1.

зависимость индукции сигнала ЭПР фотосистемы I от температуры. Эти изменения были описаны в модели при помощи изменения одного из параметров.

Зависимости сигнала ЭПР фотосистемы I от времени из экспериментальной работы [1] при −5°C, 0°C и +17°C показаны на рис. 3*б*. Уменьшение температуры листа в эксперименте [1] приводит к замедлению многих реакций фотосинтеза, в том числе, реакций цикла Кальвина–Бенсона. Изменение нескольких параметров модели в ходе одного численного эксперимента приводит к изменениям в зависимостях $y_{1\ldots15}(t)$, $i = 1, \ldots, 15$, которые сложно объяснить. Поэтому, в численном эксперименте выполнено изменение только одного параметра p_{11} для учёта влияния температуры на фотосинтез. Этому параметру даны значения 0.0085, 0.0067 и 0.0034. Таким образом было учтено замедление фосфорилирования рибозо–5–фосфата, вызванное уменьшением температуры листа. Остальные параметры заданы соотношениями (2), начальные условия соответствуют длительной темновой адаптации.

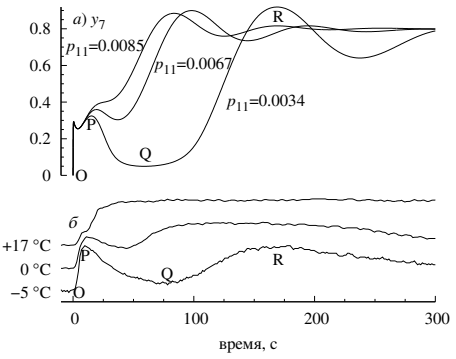

Рис. 3: Экспериментальные зависимости сигнала ЭПР фотосистемы I от времени (*б*), полученные в работе [1] при разных температурах, и теоретические зависимости y_7 от времени (*а*), вычисленные при разных значениях параметра p_{11} (указаны на графике *б*). Остальные параметры заданы соотношениями (2), начальные условия соответствуют длительной темновой адаптации.

На экспериментальной зависимости, полученной при −5°C (рис. 3*б*), буквами O, P, Q и R, так же, как и в работе [1], помечены стадии индукции сигнала ЭПР. Аналогичные стадии можно наблюдать при температуре 0°C. С ростом температуры происходит уменьшение интервала времени между стадиями P и R, а при температуре более +17°C они отсутствуют. Похожие изменения можно видеть и на показанных на графике *а* рис. 3 теоретических кривых. На зависимости, полученной при $p_{11} = 0.0034$, видны стадии, которые можно сопоставить стадиям O, P, Q, и R экспериментальных зависимостей. При $p_{11} = 0.0067$ стадия Q менее выражена, чем при $p_{11} = 0.0034$, а при $p_{11} = 0.0085$ она отсутствует. Времена наблюдения стадий P, Q и R при $p_{11} = 0.0034$ и$p_{11} = 0.0067$ соответствуют экспериментальным зависимостям, полученным при температурах −5°C и 0°C. В разделе 3.4 диссертации

описан численный эксперимент, выполненный при начальных условиях, соответствующих длительной темновой адаптации, и следующих значениях параметров:

$$
\begin{gathered}
a_{1f} = 0.1, a_{2f} = 0.01, a_{1b} = 10^9, a_{2b} = 2.5 \cdot 10^9, g_{1f} = 10^{10}, \\
g_{2f} = 1.8 \cdot 10^{10}, g_{1b} = g_{2b} = 10^7, b_{1f} = 10^{11}, b_{2f} = 6 \cdot 10^{10}, b_{1b} = 10, \\
b_{2b} = 10^7, w = 450, r_f = 10, r_b = 1.6, p = 250, p_3 = 6.3, \\
p_1 = p_{10} = 10, p_{11} = 0.05, p_{12} = 1, p_{ff1} = p_{ff2} = 0.018, \\
N_1 = N_2 = F_0 = P[\mathrm{CO_2}] = 1, Q_0 = U_0 = 10, M_1 = M_2 = 100, A_0 = 50.
\end{gathered} \tag{3}
$$

Анализ этого численного эксперимента показал сложную нелинейную связь интенсивности флуоресценции фотосистемы II и редокс состояния цепи электронного транспорта. Полученные в этом эксперименте зависимости переменных модели от времени показаны на рис. 4. Показанные на графиках *а*, *б* и *в* зависимости $y_1(t)$, $y_4(t)$ и $y_9(t)$ соответствуют воздействию на систему однократным мощным импульсом света продолжительностью 10 мс. Зависимость интенсивности света от времени показана на графике *д* рис. 4. На графике *г* показаны полученные при этих условиях зависимости y_4 и y_9 от y_1. Изменения переменных y_4 и y_9 (графики *б*, *в* и *г* рис. 4) на начальном подъёме флуоресценции (переменная y_1, графики *а* и *г* рис. 4) крайне малы. После достижения переменной y_1 величины около $5 \cdot 10^{-11}$ начался одновременный рост всех трех переменных. Он продолжился до момента выключения света. После прекращения потока фотонов в обе ФС концентрация возбужденных пигментов ФСI (y_1) уменьшилась за время около 10 мс почти до нуля (графики *а* и *г* рис. 4). При этом y_4 испытала слабое немонотонное изменение в пределах

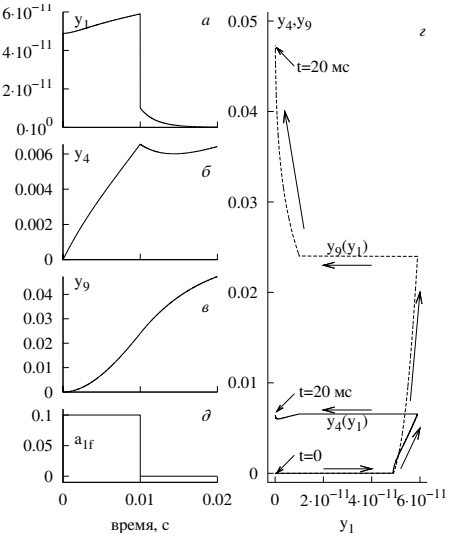

Рис. 4: Зависимости $y_1(t)$ (график а), $y_4(t)$ (*б*), $y_9(t)$ (*в*) и $y_4(y_1)$ и $y_9(y_1)$ (*г*). Параметры заданы соотношениями (3), а начальные условия соответствуют длительной темновой адаптации. На графике *д* показана зависимость интенсивности света от времени.

10% от достигнутого значения, а y_9 увеличилась приблизительно в 2 раза (рис. 4, *б*, *в*, *г*).

Необходимо отметить отсутствие линейной зависимости между переменной $y_1(t)$ с одной стороны, и переменными $y_4(t)$ и $y_9(t)$ – с другой (рис. 4*г*). Можно предположить, что линейная связь отсутствует вследствие различия констант скоростей переноса электронов в транспортной цепи с одной стороны, и констант скоростей миграции энергии и разделения зарядов – с другой. Различие значений этих констант достигает нескольких порядков.

Авторы работы [2] считали, что между интенсивностью флуоресценции фотосистемы II и концентрацией первичных акцепторов этой фотосистемы существует линейная связь. Полученные в настоящей работе данные позволяют предположить, что такая связь возможна не во всех случаях. Это означает, что определять квантовый выход «разделения» зарядов по индукционным кривым быстрой и медленной флуоресценции необходимо с большой осторожностью. В разделе 3.5 предложена формула, которая позволяет оценивать «начальную» интенсивность флуоресценции фотосистемы II при некоторых наборах параметров модели:

$$y_1(F_O) \approx \frac{a_{2f} M_2}{a_{2b} + a_{2f} + g_{2f} N_2 + M_1 s_{12}}. \tag{4}$$

«Начальной» интенсивностью флуоресценции здесь названа интенсивность, которую можно видеть на индукционных кривых в начале индукции. Анализ численных экспериментов, выполненных в настоящей работе, показал, что формула (4) может быть применима лишь в некоторых, весьма частных случаях. Для получения зависимости, применимой в более общем случае, необходимы другие предположения. Попытка получить эти предположения сделана далее. В разделе 3.6 получена формула, определяющая связь интенсивности флуоресценции и концентрации восстановленных реакционных центров фотосистемы II:

$$y_1(y_4) = \frac{A(y_4) + \sqrt{B(y_4)}}{2 b_{2f} g_{2f} (a_{2b} + M_1 s_{21})(Q_0 - y_4)}, \tag{5}$$

где

$$A(y_4) = g_{2f} M_2 (C(y_4) + D(y_4)) - E(y_4), \tag{6}$$

$$B(y_4) = (g_{2f} M_2 (C(y_4) - D(y_4)) + E(y_4))^2 - 4 a_{2f} g_{2f}^2 b_{2f}^2 M_2 N_2 w (Q_0 - y_4)^2. \tag{7}$$

Для сокращения записи в формулах (6)–(7) использовано обозначение

$$C(y_4) = a_{2f} b_{2f} (Q_0 - y_4), \tag{8}$$

$$D(y_4) = g_{2b} N_2 (w + b_{2b} y_4), \tag{9}$$

$$E(y_4) = (a_{2b} + g_{2f} N_2 + M_1 s_{21})(M_2 g_{2b}(w + b_{2b} y_4) + b_{2f} w (Q_0 - y_4)). \tag{10}$$

Формула (5) верна на тех участках индукционных кривых, на которых скорости изменения концентраций возбуждённых пигментов антенн, а также возбуждённых и окисленных пигментов реакционных центров фотосистемы II, равны нулю. На этих участках индукционных кривых она связывает значение интенсивности флуоресценции и концентрации восстановленных первичных акцепторов фотосистемы II при известных константах скоростей световых стадий фотосинтеза. Сделано предположение о том, что условия получения этой формулы выполнены при наблюдении стадий F_O и F_m на кривой индукции замедленной флуоресценции фотосистемы II.

В главе 3 приведены графики зависимостей переменных модели от времени, на которых видны некоторые интересные колебательные режимы, найденные в модели. Эти зависимости показывают, как изменение разных параметров модели влияет на колебательния.

В **четвёртой главе** приведено обсуждение результатов, полученных в настоящей работе, и дано их краткое сравнение с описанными в литературе. В разделе 4.1 выполнен анализ колебательного режима, найденного в модели. Для этого рассмотрены скорости элементарных реакций:

$$v_{7,1} = v_{8,1} = b_{1f} \cdot y_6 \cdot (F_0 - y_8), \quad \left(\tilde{\pi}_1^* + F \xrightarrow{v_{7,1}} \tilde{\pi}_1^+ + F^-\right);$$

$$v_{7,2} = v_{8,2} = -b_{1b} \cdot y_7 \cdot y_8, \quad \left(\tilde{\pi}_1^+ + F^- \xrightarrow{v_{7,2}} \tilde{\pi}_1^* + F\right);$$

$$v_{7,3} = v_{9,4} = -p \cdot y_7 \cdot y_9, \quad \left(\tilde{\pi}_1^+ + U^- \xrightarrow{v_{7,3}} \tilde{\pi}_1 + U\right);$$

$$v_{8,3} = -v_{9,2} = -p_3 \cdot y_8 \cdot (U_0 - y_9), \quad \left(F^- + U \xrightarrow{v_{8,3}} F + U^-\right);$$

$$v_{8,4} = -p_1 \cdot y_8 \cdot y_{10}, \quad \left(F^- + \text{ДФГК} \xrightarrow{v_{8,4}} F + \text{ФГА}\right);$$

$$v_{9,1} = r_f \cdot y_4 \cdot (U_0 - y_9), \quad \left(U + Q^- \xrightarrow{v_{9,1}} U^- + Q\right);$$

$$v_{9,3} = -r_b \cdot y_9 \cdot (Q_0 - y_4), \quad \left(U^- + Q \xrightarrow{v_{9,3}} U + Q^-\right).$$

Графики зависимостей скоростей этих реакций от времени вместе с зависимостями производных $\dot{y}_i$ $(i = 7, 8, 9)$ от времени показаны на рис. 5. Они получены при параметрах (2) и начальных условиях, соответствующих длительной темновой адаптации. Они соответствуют зависимостям,

изображённым на графиках *а–е* рис. 2 сплошными линиями. На графиках *а–в* рис. 5 также показаны линии $\dot{y}_i = 0$. Существенно, что точки пересечения этих линий с зависимостями $\dot{y}_i$ от времени соответствуют экстремумам (минимумам и максимумам) зависимостей $y_i\,(t)$.

На участке от 10^{-12} с до 10^{-4} с скорости $v_{9,1}$ и $v_{9,2}$ восстановления пула U (рис. 5*а*) малы, а сам пул не заполнен электронами, так как $y_9(0) = 0$. Поэтому вплоть до 10^{-4} с после включения света концентрация восстановленных переносчиков U^- не испытывает существенных изменений. За это время происходит быстрое окисление $\tilde{\pi}_1$ за счет высокой скорости реакции «разделения» зарядов $v_{7,1}$ (рис. 5*б*), поддерживаемой доступностью акцепторов F и высокой, по сравнению с фотосистемой I, интенсивностью освещения фотосистемы II ($a_{2f}/a_{1f} \approx 0.039$). Относительно большая скорость $v_{7,1}$ на начальных стадиях индукции определяет значение y_7, наблюдаемое вблизи начального момента времени на рис. 2*в*. Вплоть до 10^{-2} с восстановление $\tilde{\pi}_1^+$ не происходит, так как скорости «рекомбинации» зарядов ($v_{7,2}$, рис. 5*б*) и прямого потока электронов ($v_{7,3}$, рис. 5*б*) малы.

Так как интенсивность света, поглощаемого фотосистемой II, много меньше интенсивности света, поглощаемого фотосистемой I, восстановление пула Q происходит медленнее, чем восстановление пула F. Из–за этого переносчики Q^- начинают восстановление пула U ($v_{9,1}$, рис. 5*а*) через 10^{-2} с после включения света, то есть, несколько позже начала восстановления пула U переносчиками F^- ($v_{9,2}$, рис. 5*а*). Электроны от F^- начинают поступать в пул U через 10^{-3} с после включения света. В интервале времени от 10^{-2} с до 1 с заметно уменьшение скорости $\dot{y}_7$ окисления РЦ ФСI (рис. 2*б*) и увеличение скорости $v_{8,4}$ окисления пула F^- циклом Кальвина–Бенсона (рис. 5*в*).

Во временном интервале от 1 с до 30 с после момента включения света происходит немонотонное изменение производной $\dot{y}_7$, которое вызвано изменениями всех трёх её слагаемых, $v_{7,1}$, $v_{7,2}$ и $v_{7,3}$. Этой стадии соответствуют немонотонные изменения на зависимостях y_7, y_8 и y_9 (рис. 2*а*, *в*, *г*). На следующем временном интервале восстановление пула U в большей степени вызвано циклическим транспортом электронов, происходящим со скоростью $v_{9,2}$, и в меньшей – притоком $v_{9,1}$ электронов из ФСII. Увеличение концентрации U^- влечет за собой увеличение скорости $v_{7,3}$ (рис. 5*б*), и, как следствие, уменьшение концентрации $\tilde{\pi}_1^+$. Уменьшение концентрации $\tilde{\pi}_1^+$ вызывает уменьшение скорости «рекомбинации» зарядов $v_{7,2}$ (рис. 5*б*). Это уменьшение достаточно для изменения знака производной $\dot{y}_7$. Описанный процесс приводит к появлению первого минимума концентрации $\tilde{\pi}_1^+$ примерно через 60 с после включения освещения. Численный поиск экстремумов зависимостей, показанных на рис. 2, показывает, что времена появления минимума концентрации $\tilde{\pi}_1^+$ и максимума концентрации U^- (рис. 2*а*) приблизительно совпадают. Им соответствуют максимумы

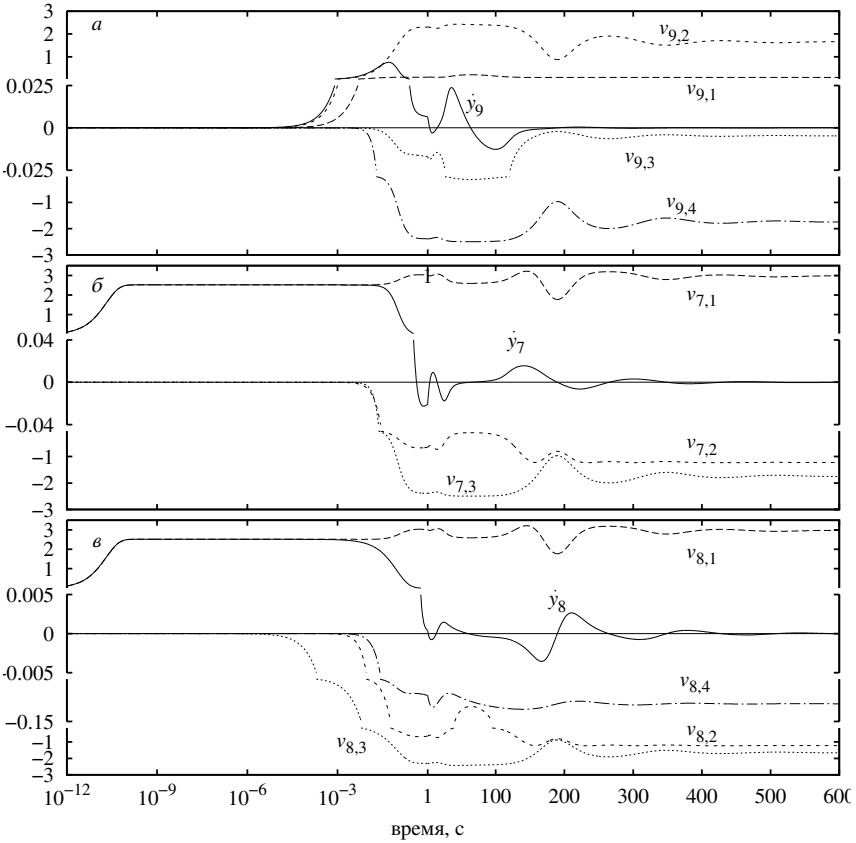

Рис. 5: Зависимости скоростей изменения переменных $\dot{y}_9$ (*а*), $\dot{y}_7$ (*б*) и $\dot{y}_8$ (*в*) от времени показаны сплошными линиями, зависимости скоростей элементарных реакций $v_{9,1}$, $v_{9,2}$, $v_{9,3}$, $v_{9,4}$ (*а*), $v_{7,1}$, $v_{7,2}$, $v_{7,3}$ (*б*), $v_{8,1}$, $v_{8,2}$, $v_{8,3}$, и $v_{8,4}$ (*в*) от времени показаны пунктиром. Для наглядного изображения процессов, происходящих на разных стадиях индукции, шкалы времени на графиках *а*–*в* логарифмические от 10^{-12} с до 1 с и линейные от 1 с до 600 с. Для наглядного изображения каждом из графиков *а*–*в* зависимостей $\dot{y}_i(t)$ и $v_{i,j}(t)$ оси ординат имеют вблизи нуля области с масштабом, отличным от масштаба остальной оси. Эти области соответствуют интервалам $[-0.025, 0.025]$ на графике *а* и $[-0.04, 0.04]$ на графике *б*, а на графике *в* – интервалам $[-0.15, -0.005]$ и $[-0.005, 0.005]$. Все шкалы ординат линейные.

концентрации Q^- и флуоресценции ФСII. Графики соответствующих им зависимостей, $y_4(t)$ и $y_1(t)$, похожи на рис. 2*а* (но не содержат выраженных колебаний) и не показаны. Тот же численный поиск показывает, что максимум концентрации F^- наступает немного раньше максимума концентрации U^-.

Затухающие колебания концентрации $\tilde{\pi}_1^+$ возникают примерно через 100 с после включения света. Их причина заключена в периодическом изменении скорости циклического переноса электронов от возбужденных к окисленным пигментам реакционных центров фотосистемы I посредством переносчиков F и U. Увеличение концентрации $\tilde{\pi}_1^+$ замедляет реакцию «разделения» зарядов, что приводит, с одной стороны, к уменьшению концентрации F^-, а с другой – ускоряет восстановление $\tilde{\pi}_1^+$ пулом U^- (так как $v_{7,3} \sim y_7$). Ускорение восстановления $\tilde{\pi}_1^+$ уменьшает концентрацию $\tilde{\pi}_1^+$. Из–за более интенсивного, по сравнению с фотосистемой I, освещения фотосистемы II уменьшение концентрации $\tilde{\pi}_1^+$ приводит к ускорению «разделения» зарядов и уменьшению скорости восстановления $\tilde{\pi}_1^+$. На амплитуду и скорость затухания колебаний значительное влияние оказывают значения констант скоростей прямого и циклического транспорта электронов, p и p_3.

Таким образом, колебания в модели возникают вследствие взаимодействия фотосистемы I с циклическим транспортом электронов через пулы переносчиков F и U. В хлоропластах фотосинтезирующего организма этому взаимодействию соответствует взаимодействие фотосистемы I с циклический переносом электронов от НАДФH_2 на хиноны цепи электронного транспорта.

Скорость реакции $\tilde{\pi}_2^+ \rightarrow \tilde{\pi}_2$ существенно меньше скорости реакции $U^- + \tilde{\pi}_1^+ \rightarrow U + \tilde{\pi}_1$, так как интенсивность света, поглощаемого ФСII много меньше интенсивности света, поглощаемой ФСI. Поэтому колебания скорости восстановления ФСI влекут за собой колебания скорости синтеза АТФ, которые вызывают периодические изменения концентрации АТФ (рис. 2*е*). При разных значениях параметра a_{2f} зависимости $y_{13}(t)$ и $y_{15}(t)$ (рис. 2*г* и *е*) весьма схожи. Это позволяет сделать вывод о том, что колебания концентраций ФГА и РуБФ (рис. 2*б* и *г*) вызваны колебаниями концентрации АТФ, так как реакции Р5Ф $\rightarrow$ РуБФ и ФГК $\rightarrow$ ДФГК протекают с потреблением АТФ (рис. 1). Колебания концентрации ДФГК можно наблюдать при $a_{2f} = 0.0008$ и $a_{2f} = 0.0002$, а колебания концентраций ФГК и Р5Ф очень малы. Следовательно, можно предположить, что источник колебаний в цикле Кальвина–Бенсона отсутствует или не оказывает влияния на исследуемый процесс. Следует отметить, что немонотонные изменения концентрации ФГА (рис. 2*б*) вызваны не только периодическими процессами в цикле Кальвина–Бенсона, но и колебаниями концентрации F^-. Потому наблюдаемые изменения концентрации ФГА

сложнее колебаний концентраций АТФ и РуБФ. Это особенно заметно при $a_{2f} > 0.0011$.

Раздел 4.2 посвящён обсуждению зависимости, устанавливающей связь интенсивности флуоресценции и концентрации восстановленных первичных акцепторов фотосистемы II. Анализ численных экспериментов, выполненных при разных параметрах, позволил выявить участки индукции, на которых применима формула, устанавливающая связь интенсивности флуоресценции и концентрации восстановленных реакционных центров фотосистемы II. Этот анализ позволяет предположить, что условия, при которых получено соотношение (5), выполнены в моменты наблюдения стадий некоторых стадий индукции. В частности, сделано предположение, что эти формулы позволяют оценить концентрацию первичных восстановленных акцепторов по интенсивности флуоресценции в начале индукции (обычно называемой F_O) и максимальной интенсивности флуоресценции (обычно обозначаемой F_m) фотосистемы II.

На рис. 6 приведены зависимости $y_1(y_4)$, полученные по формуле (5) и вычисленные путём численного интегрирования системы уравнений (1). Численное интегрирование было выполнено при параметрах (2) и начальных условиях, соответствующих длительной темновой адаптации. Параметры формулы (5) также определены соотношениями (2). Анализ показанных зависимостей позволяет сделать вывод о хорошем соответствии зависимости, следующей из предположения $\dot{y}_1 = \dot{y}_2 = \dot{y}_3 = 0$, и зависимости, полученной путём численного интегрирования. Удовлетворительное совпадение зависимостей можно наблюдать в области $0.0016 < y_4 < 0.0035$, соответствующей исследуемым стадиям индукции фотосинтеза. В этой области зависимость $y_1(y_4)$ может быть с удовлетворительной точностью аппроксимирована линейной зависимостью. Покажем, что это можно сделать не во всех случаях.

На рис. 7 приведены зависимости $y_1(y_4)$, полученные по формуле (5). Они получены при тех же параметрах, что и зависимости на графиках рис. 2. Графики зависимостей $y_1(y_4)$ на рис. 7 построены для всего диапазона возможных значений переменной y_4. Значение $y_4 = 0$ соответствует полностью окисленным первичным акцепторам, а значение $y_4 = Q_0$ – полностью восстановленным. Аппроксимировать зависимость $y_1(y_4)$ на всём диапазоне возможных значений переменной y_4 при помощи линейной функции затруднительно.

При выполнении условий получения формулы (5) она устанавливает однозначное соответствие между переменными y_1 и y_4 модели. Следовательно, существует обратная зависимость $y_4(y_1)$. Эта зависимость может быть использована для оценки концентрации восстановленных первичных акцепторов фотосистемы II с использованием известных констант скоростей световых стадий фотосинтеза, также величин F_O и F_m интенсивности

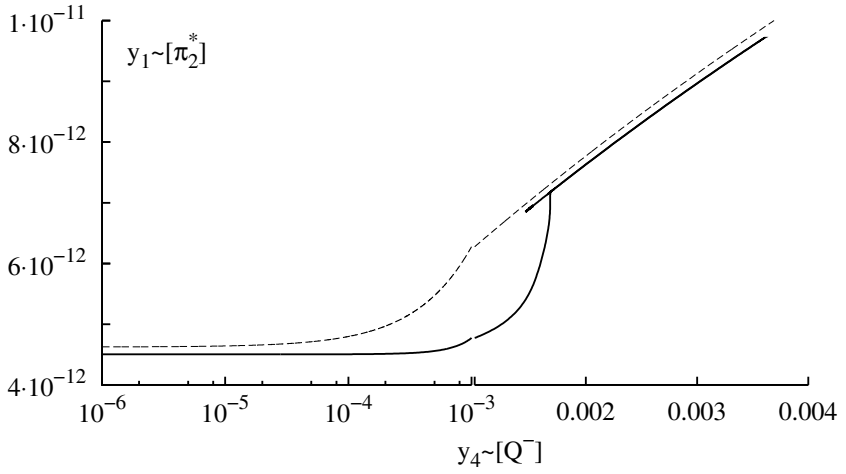

Рис. 6: Зависимости $y_1(y_4)$, полученные по формуле (5) (-----) и путём интегрирования системы уравнений (1) (———). Параметры системы дифференциальных уравнений (1) и формулы (5) выбраны соответствующими (2). Начальные условия, использованные при интегрировании системы дифференциальных уравнений, соответствуют длительной темновой адаптации. Ось абсцисс логарифмическая до точки 10^{-3} с и линейная после.

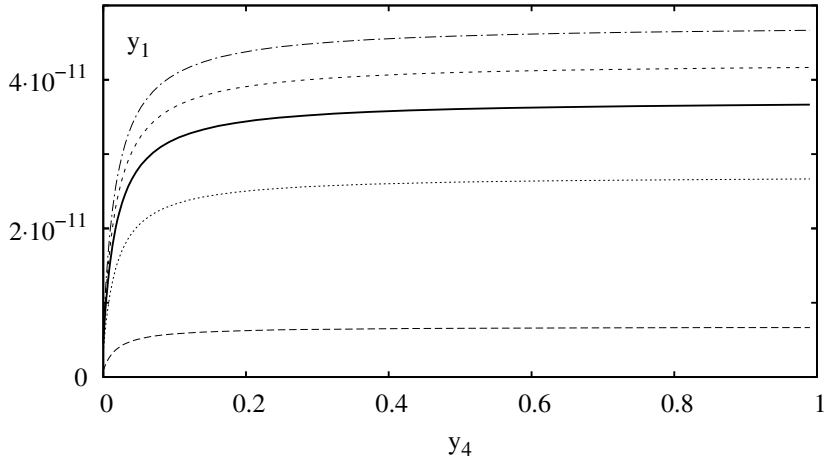

Рис. 7: Зависимости $y_1(y_4)$, полученные по формуле (5), при $a_{2f} = 0002$ (-----), 0008 (·····), 0011 (———), 00125(- - - - -) и 0014 (-·-·-·-). Остальные параметры соответствуют формулам (2). Шкалы двух осей линейные.

флуоресценции фотосистемы II.

В обсуждении в разделе 4.3 выполнено сравнение некоторых известных моделей фотосинтеза с предложенной в настоящей работе. Необходимо отметить, что существующие модели не были использованы для выявления связи между константами скоростей световых стадий фотосинтеза.

Результаты и выводы:

1. Создана математическая модель фотосинтеза высших растений, описывающая взаимодействие двух фотосистем, цепи электронного транспорта и цикла Кальвина–Бенсона. Эта модель позволяет исследовать процессы с характерными временами от 1 пс до нескольких часов. Создана программа для численного интегрирования системы дифференциальных уравнений этой модели.
2. С использованием созданной модели были теоретически получены и исследованы затухающие колебания концентрации окисленных реакционных центров фотосистемы I. Эти колебания вызваны воздействием дальнего красного света и возникают во время индукции фотосинтеза вследствие взаимодействия фотосистемы I с цепью электронного транспорта.
3. При помощи созданной модели объяснены изменения, наблюдаемые на зависимости сигнала ЭПР фотосистемы I листьев бобов при разных температурах. На основании этого объяснения сделано предположение возможности экспериментального наблюдения колебаний сигнала ЭПР фотосистемы I высших растений.
4. При некоторых дополнительных предположениях из уравнений модели получена формула, определяющая связь интенсивности флуоресценции фотосистемы II и состояния цепи электронного транспорта высших растений в некоторые моменты времени. Соответствующая зависимость в общем случае может быть нелинейной.

Цитируемая литература

[1] *Рууге Э.К.* Свободнорадикальные парамагнитные центры в тканях животных и листьях высших растений. Дис.... докт. физ.–мат. наук/МГУ им. М. В. Ломоносова. – М., 1980.

[2] *Genty B., Briantais J.M., Baker N.R.* The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence// Biochimica et biophysica acta. 1989. – V. 990. – N. 1. – P. 87–92.

Основное содержание диссертационной работы отражено в следующих публикациях:

1. *Киржанов Д.В., Кукушкин А.К.* Теоретическое исследование связи между флуоресценцией фотосистемы II и редокс состоянием цепи электронного транспорта высших растений// Вестник Московского Университета. Серия 3. Физика. Астрономия. 2009. – №6. – С. 65–69.

2. *Киржанов Д.В.* Кинетика быстрой и замедленной флуоресценции фотосистемы II высших растений в широком диапазоне времён: теоретическое исследование// Сборник трудов XII Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых по фундаментальным наукам Ломоносов. Москва. МГУ им. М.В.Ломоносова. 2005. – С. 68–69.

3. *Киржанов Д.В.* Кинетика поведения фотосинтетических систем и цикла Кальвина высших растений в диапазоне времён от 10 пс до 10 мс при импульсном освещении: теоретическое исследование// Сборник трудов всероссийской конференции «Преобразование энергии света при фотосинтезе» и «XVIII Пущинские чтения по фотосинтезу». Пущино. Институт фундаментальных проблем биологии РАН. 2005. – С. 24-25.

4. *Киржанов Д.В.* Исследование поведения математической модели фотосинтетических процессов высших растений на малых временах// Труды VI ежегодной молодежной конференции «ИБХФ РАН-ВУЗы Биохимическая физика». Москва. Институт биохимической физики им. Н.М. Эмануэля РАН. 2006. – С. 93–102.

5. *Киржанов Д.В.* Области применения математической модели фотосинтетических процессов, включающей описание световых и темновых стадий фотосинтеза// Материалы докладов XIV Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов». Секция «Биоинженерия и биоинформатика». Москва. МГУ им. М. В. Ломоносова. 2007. – С. 75-76.

6. *Кукушкин А.К., Киржанов Д.В.* Теоретическое исследование модели фотосинтеза высших растений в широком диапазоне времён// Научная конференция «Ломоносовские чтения – 2008». Секция физики. Сборник тезисов докладов. Москва. МГУ им. М. В. Ломоносова. 2008. – С. 134–138.

7. *Киржанов Д.В.* Изучение переходных процессов в математической модели фотосинтеза в диапазоне времён от 10пс до 100с// Материалы докладов XV Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов». Секция «Физика».

Москва: МГУ им. М. В. Ломоносова, 2008. – С. 7.

8. *Киржанов Д.В., Алексеев А.А.* Колебания сигнала ЭПР в модели первичных процессов фотосинтеза// Материалы докладов XVI Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов». Секция «Физика». Москва. МГУ им. М. В. Ломоносова. 2009. – С. 10–11.

9. *Киржанов Д.В., Алексеев А.А., Кукушкин А.К.* Возможные кинетики индукционных процессов в модели для описания фотосинтеза в широком диапазоне времён// Научная конференция Ломоносовские чтения 2009. Секция физики. Сборник тезисов докладов. Москва. МГУ им. М. В. Ломоносова. 2009. – С. 113–116.

10. *Киржанов Д.В., Карелина Т.А., Кукушкин А.К.* Модель фотосинтеза для описания немонотонных и переходных режимов// XIX Пущинские чтения по фотосинтезу и Всероссийская конференция «Фотохимия хлорофилла в модельных и природных системах», тезисы докладов. Ерохин Е. Ю., ред. Пущино. Институт фундаментальных проблем биологии РАН. 2009. – С. 25.

Подписано к печати 16.11.2009 Заказ Формат $60 \times 90/16$

Печ. л. 1.0 Уч.–изд. л. 1.0 Тираж 70

Отпечатано в ДЦ «Каретный Двор» «АллА Принт»,
м. Китай–город, Лубянский пр–д, д. 21, стр. 5