

## ПРИМЕНЕНИЕ МОДЕЛИ ФС2 ДЛЯ АНАЛИЗА ВЫХОДА ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ, РЕГИСТРИРУЕМОЙ ПОСЛЕ НАСЫЩАЮЩЕГО СВЕТОВОГО ИМПУЛЬСА

Беляева Н. Е., Пашенко В. З., Ренгер Г., Ризниченко Г. Ю.,  
Рубин А. Б.

(Россия, Москва)

*Сигнал флуоресценции, возбуждаемый насыщающим импульсом длительностью 10 нс, измерен на препаратах термофильного штамма водоросли *Chlorella pyrenoidosa* Chick (нативных и с диуроном) в диапазоне от 100 нс до 10 с и проанализирован в математической модели процессов ФС2. При имитации короткого светового воздействия важен детальный учет процессов рекомбинации, в том числе безызлучательной, в ФС2, дальнейшие процессы в электронно-транспортной цепи тилакоидной мембраны описываются одной реакцией повторного окисления хинолов. Включение в модель реакций блокирования ингибитором акцепторной части ФС2 позволило описать кривые ИФ, регистрируемые в присутствии диурана.*

**Введение.** Интенсивность флуоресценции (ФЛ) хлорофилла фотосинтезирующих объектов определяется как совокупностью процессов в антенных комплексах, так и процессами электронного транспорта и другими, более медленными, реакциями в фотосинтетической мембране. Изменение интенсивности ФЛ можно наблюдать в широком временном интервале – от единиц пикосекунд до десятков секунд. При этом используются специальные протоколы измерений, включая возбуждение постоянным светом, а также насыщающими импульсами разной длительности на фоне постоянно действующего света разной интенсивности.

Наиболее быстрые из процессов, связанных с флуоресценцией – с характерными временами до 1 нс, происходят в светособирающей антенне и в пределах ближайшего окружения реакционного центра (РЦ) фотосистемы 2 (ФС2). На временах больше 1 нс для анализа вкладов отдельных состояний РЦ ФС2 в регистрируемый сигнал как быстрой, так и рекомбинантной, или замедленной, ФЛ требуется рассмотрение процессов переноса электрона в комплексе ФС2, связанных с восстановлением хлорофилла РЦ (P680<sup>+</sup>) или повторным окислением первичного хинонного акцептора Q<sub>A</sub><sup>-</sup> [1-3]. Анализ упрощается, если образец возбудить насыщающим импульсом, который способен окислить P680 одновременно во всех комплексах ФС2 образца.

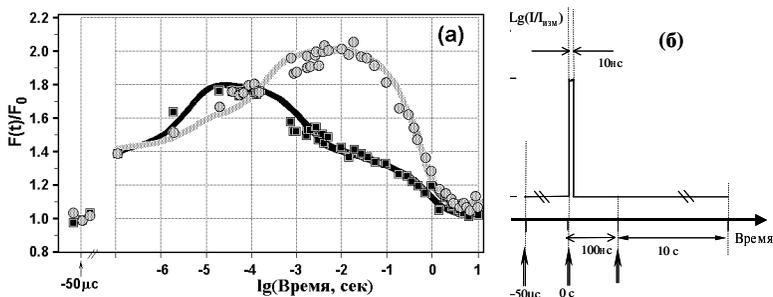
Для анализа комплекса процессов переноса и рекомбинации зарядов в ФС2 необходима математическая модель. Обобщенная модель первичных процессов фотосинтеза (модель тилакоида), разработанная ранее на кафедре биофизики Биологического ф-та МГУ [7-11], включает блок модели ФС2, описывающий кинетику процессов на донорной и на акцепторной сторонах ФС2.

Детализированный вариант модели ФС2 использован при анализе экспериментальных данных по измерению сигнала ФЛ, возбуждаемой насыщающим импульсом длительностью 10 нс, которые получены в диапазоне времени от 100 нс до 10 с помощью детекторной системы, разработанной в лаборатории профессора Ренгера [2].

**Регистрация флуоресценции после импульсного возбуждения.** Культуру одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella pyrenoidosa* Chick, термофильный штамм CALU-175 S-39, выращивали на 20% среде Тамия в цилиндрических стеклянных культиваторах при освещении люминисцентными лампами с интенсивностью света 30 Вт/м<sup>2</sup> на поверхности культиватора при температуре 37°C и постоянной аэрации.

Образец в кювете возбуждался активным одиночным импульсом света  $\lambda_{\text{акт}}=532$  нм длительностью 10 нс. Энергия активного света составляла 0.4 мДж/см<sup>2</sup>, что обеспечивало 100%

возбуждение клеток (насыщающий импульс). Временной ход индукции флуоресценции (ИФ) регистрировался с помощью слабого измерительного света во временном диапазоне 100 нс – 10 с [2]. Уровень сигнала  $F_0$  определялся с помощью измерительного света, подаваемого на образец за 50 мс до возбуждения образца активным светом.



**Рис. 1.** (а) Экспериментальные данные по регистрации кривых ИФ для культуры клеток зеленой водоросли *Chlorella pyrenoidosa* Chick, термофильный штамм CALU-175 S-39, нативного образца (квадраты) и в среде с диуроном (круги) после измерения  $F_0$  ( $-50 \mu\text{s}$ ) уровня ФЛ и воздействия насыщающего светового импульса длительностью 10 нс на временах от 100 нс до 10 с. Теоретические кривые (сплошные) получены для условий, моделирующих воздействие наносекундного импульса высокой интенсивности (световая константа  $kL=6 \cdot 10^8 \text{ с}^{-1}$ ), включенного после измерительного света ( $kL=0.6 \text{ с}^{-1}$ ), на нативный образец (черная линия) и образец в среде с диуроном (серая линия). (б) Схема эксперимента. По горизонтальной оси показаны моменты времени, когда изменяли способы светового воздействия при регистрации флуоресцентных данных. По вертикальной оси – логарифм соотношения интенсивностей света, задаваемых при имитации воздействия импульса и измерительного света

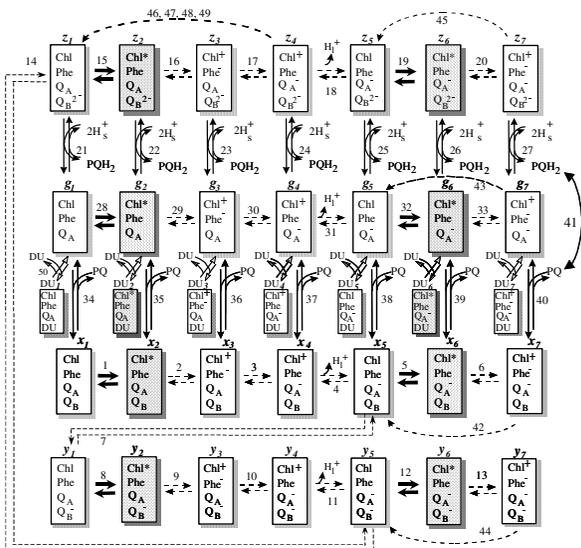
Экспериментальные данные приведены на рис. 1(а) для точки  $-50 \mu\text{s}$  до включения насыщающего импульса света и затем для точек после воздействия светового импульса от 100 нс до 10 с: квадраты – контроль, круги – в присутствии диурона.

**Описание модели ФС2.** Схема состояний ФС2 и переходов между ними изображена на рис.2. В модели рассмотрены редокс-состояния переносчиков ФС2 (хлорофилла антенны и РЦ (P680) – Chl, феофитин – Phe, первичный хинон –  $Q_A$ , вторичный хинонный акцептор –  $Q_B$ ) и переходы между ними согласно схеме, приведенной на рис. 2 [8–10]. Детально проанализированы процессы разделения зарядов (реакции 2,9,16,29), стабилизации заряда (3,4,10,11,17,18,30,31), переноса его в пул хинолов ( $PQH_2$ ) с освобождением  $Q_B$ -сайта (7,14,21–27) и заполнения пустого  $Q_B$ -сайта окисленными хинонами (PQ) (34–40). Полагали, что на каждый электрон, переданный (4,11,18,31) от кислородо выделяющего комплекса (КВК) на окисленный  $P680^+$  (на схеме  $Chl^+$ ), во внутритилакоидное пространство выделяется один протон. Термин "формы" используется нами далее для обозначения типов состояний ФС2. Например, 5-е формы ( $x_5, g_5, y_5, z_5$ ) – означает набор состояний ФС2, для которых электрон стабилизирован на  $Q_A^-$ .

Переход Chl в возбуждённое состояние  $Chl^*$  задавали световой константой  $kL=k_i, i=1, 5, 8, 12, 15, 19, 28, 32$  ( $i$  — номер реакции на схеме ФС2, рис. 2). Количество попаданий квантов света в РЦ в секунду  $kL=1500 \text{ с}^{-1}$  соответствовало интенсивности света (600 нм)  $1000 \text{ Вт/м}^2$ . Обратный процесс распада  $Chl^*$  происходит с испусканием квантов ФЛ (константа флуоресценции  $k_F=k_i$ ). Выход ФЛ вычисляли как произведение суммы концентраций флуоресцирующих состояний ФС2 и отношения константы флуоресценции  $k_F$  к световой константе  $k_L$  :

$$F = \frac{k_F}{k_L} \cdot (x_2 + y_2 + z_2 + g_2 + x_6 + y_6 + z_6 + g_6). (1)$$

Концентрации протонов в строме и люмене ( $[H_S^+]$  и  $[H_L^+]$ ) и трансмембранный электрический потенциал [9–11] являются параметрами модели. Повторное окисление подвижного переносчика  $PQH_2$  описывали одной реакцией ( $V_{41}$ , рис. 2).



**Рис. 2.** Схема каталитического цикла фотосистемы 2. Каждый прямоугольник представляет собой одно из кинетических состояний ФС2, определяемое редокс-состоянием входящих в него переносчиков электрона. Затенены состояния, способные к испусканию квантов ФЛ. Chl – весь хлорофилл ФС2, включая пигменты антенны и пигмент реакционного центра P680; Phe – первичный акцептор электронов феофитин; QA и QB – первичный и вторичный хинонные акцепторы. PQ – пластохинон; PQH<sub>2</sub> – пластохинол; H<sub>L</sub><sup>+</sup> и H<sub>S</sub><sup>+</sup> – протоны, выделяемые в люмен и поглощаемые из стромы тилакоида. Пунктирными стрелками показаны быстрые (с характерным временем менее 0.1 мс) стадии цикла, сплошными – медленные (не менее 1 мс), жирными – световые стадии. Цифры рядом со стрелками соответствуют номерам реакций, над прямоугольниками обозначены переменные модели (x<sub>i</sub>, y<sub>i</sub>, z<sub>i</sub>, g<sub>i</sub>, du<sub>i</sub>, i=1, ...7). Ряд с переменными du<sub>i</sub> обозначает состояния с Q<sub>B</sub>-сайтом, занятым ингибитором (DU), не способные к переносу электрона на Q<sub>B</sub>. Пунктирными дугами показаны реакции безызлучательной рекомбинации Phe<sup>-</sup> с P680<sup>+</sup> (42–45), Q<sub>A</sub><sup>-</sup> с P680<sup>+</sup> (46–49)

Два типа необратимых реакций безызлучательной рекомбинации обозначены на схеме пунктирными дугами. Заряд на Phe<sup>-</sup> рекомбинирует с окисленным хлорофиллом закрытых РЦ. Эти реакции (42–45) включены в модель как переходы из 7-х состоя-

ний в 5-е.  $Q_A^-$  может рекомбинировать с окисленными донорами электронов: хлорофиллом РЦ ( $P680^+$ ), тирозином ( $Y_Z^+$ ) либо состояниями КВК. В модели это реакции (46–49) рекомбинации  $Q_A^-$  с  $Chl^+$  (переход 4-х форм в 1-е).

Моделирование блокировки переноса электрона на пул хинонов описано двумя способами. В первом варианте уменьшали константы скорости переноса на  $Q_B$ , что аналогично подходу, принятому в литературе [4,5]. Во втором варианте проводили расчет для конкретной концентрации ингибитора ( $DU$ ), взаимодействующего с состояниями ФС2 с пустым  $Q_B$ -сайтом ( $g_i$ ) (рис. 2). При этом модель переходов между состояниями ФС2 включила горизонтальный ряд из 7-ми состояний ( $du_i$ ), которые содержат молекулу ингибитора в  $Q_B$ -сайте.

**Схема эксперимента.** Протокол измерений представлен в виде схемы на рис. 1(б). Объект освещается слабым измерительным светом в течение 10 с (на рис. не показано). За 50  $\mu$ с до вспышки ( $-50 \mu$ с) измеряется величина ФЛ для определения уровня сигнала  $F_0$ . Насыщающая вспышка длительностью 10 нс ( $t_1=0$ ,  $t_2=10$ нс) переводит все РЦ в возбужденное состояние. Измерения ФЛ образца (индукционная кривая) начинают через 100 нс ( $t_3=100$  нс) после включения вспышки и проводят в течение 10 с ( $t_4=10$  с). Этапы режимов освещения имитировали на модели процессов ФС2, получив для опорных моментов времени значения концентраций состояний ФС2, приведенные в таблице 1 для нативных образцов (полный вариант в [12] ).

Перед включением измерительного света распределение концентраций состояний ФС2 определяется условиями темновой адаптации, когда значения световых констант в модели равны нулю. При этом заполнены нейтральные состояния  $x_1$  и  $g_1$  (1-й столбец табл. 1) согласно параметрам взаимодействия акцепторной части ФС2 с подвижными молекулами хинонного пула. Измерительный свет ( $0.4 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ ) имитировали, принимая световую константу  $kL=0.6 \text{ с}^{-1}$ . При длительном (10 сек) воздействии (столбец

2) слабого света открытые РЦ на 35% заполнены состояниями с восстановленным  $Q_B$  ( $y_1 + z_1, Q_A Q_B^{(2-)}$ ). Мы полагали, что эти величины описывают ФС2 образцов, адаптированных к темноте, в состоянии с начальным уровнем ФЛ  $F_0$  перед включением импульса ( $-50 \mu\text{с}$  на рис.1).

**Таблица 1.** Концентрации редокс-состояний, рассчитанные при моделировании процессов ФС2 для условий контроля

Параметры эксперимента и модели ФС2	Темновая адаптация $kL=0$	Слабый свет, измерение $F_0$ $kL=0.6 \text{ с}^{-1}$	1-е измерение после импульса $kL=6 \cdot 10^8 \text{ с}^{-1} t < 10 \text{ нс}$
x1	0.82	0.45	0.10
x4	0.0	0.0	0.35
x5	0.0	0.03	0.03
g1	0.8	0.50	0.11
g4	0.0	0.0	0.37
g5	0.0	0.03	0.03
y1	0.0	0.55	0.12
y4	0.0	0.0	0.42
y5	0.0	0.0	0.03
z1	0.0	0.06	0.01
z4	0.0	0.0	0.05

Воздействие насыщающего импульса имитировали, принимая  $kL=6 \cdot 10^8 \text{ с}^{-1}$  для интервала времени от 0 с до 10 нс (интенсивность света  $4 \cdot 10^8 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ ). Через 100 нс после начала импульса преобладают состояния с окисленным  $P680^+$ , суммарно ( $x_4+g_4+y_4+z_4$ ) заполненные на 73% (табл. 1, столбец 3).

**Кинетические фазы ИФ и оценка параметров моделируемых процессов.** Набор значений переменных (столбец 3, табл. 1), полученный для момента времени  $t_3=100 \text{ нс}$ , использовали как начальный при имитации процессов ФС2 после выключения импульса. Расчеты проводили при световой константе, равной  $kL=0.6 \text{ с}^{-1}$  (измерительный свет), в интервале времени от 0 до 10 секунд. На рис. 1(а) результаты расчетов сопоставлены с экс-

периментальными данными, полученными на нативных препаратах (контроль) и в присутствии диурона. Модельные кривые для контрольных препаратов показаны черным, а для образцов в присутствии [DCMU]=5  $\mu\text{M}$  – серым.

По результатам эксперимента (рис.1(a)) выделяют и анализируют [1–3] кинетические стадии (фазы) подъема и спада величины сигнала ФЛ. В модели получено описание временных характеристик наблюдаемых кинетических фаз путем подбора величин параметров, описывающих реакции как на донорной, так и на акцепторной сторонах ФС2.

**Фаза нарастания величины ФЛ.** Сигнал ФЛ достигает максимальной величины на временах  $\sim 50$   $\mu\text{s}$  (квадраты, рис.1(a)) для нативных образцов, а при воздействии диурона нарастание медленнее, максимум наблюдают на временах  $\sim 10$  мс (круги, рис.1(a)). В модели предполагали, что восстановление  $\text{P680}^+$  (константа скорости  $k_{\text{OEC}}=k_i$ ,  $i=4,11,18,31$ ) в нативном образце происходит быстрее, чем в образце с диуроном. Моделируя процессы в нативном образце, принимали  $k_{\text{OEC}}=10^5 \text{ c}^{-1}$ , что превышает скорость самого быстрого восстановления тирозина в циклах КВК ( $10^3 \div 3 \cdot 10^4 \text{ c}^{-1}$ ), но меньше скорости восстановления  $\text{P680}^+$  тирозином ( $3 \cdot 10^6 \div 10^9 \text{ c}^{-1}$ ). При имитации воздействия [DCMU]=5  $\mu\text{M}$  наблюдаемое время достижения максимума получено для значений  $k_{\text{OEC}} 5 \cdot 10^3 \div 2.5 \cdot 10^4 \text{ c}^{-1}$ .

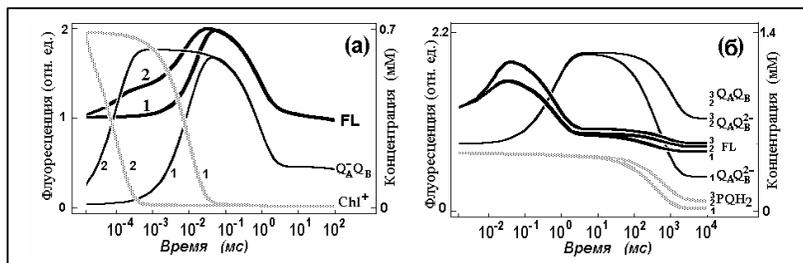
Результаты моделирования показывают, что состояния ФС2 с  $\text{P680}^+$  (4-е формы, рис. 2) преобладают на момент времени 100 нс после начала импульса (столбец 3 табл. 1). На рис. 3(a) падение концентрации 4-х форм (кривые 1 и 2,  $\text{Chl}^+$ ) на три порядка на временах до 1  $\mu\text{s}$  (и 100  $\mu\text{s}$ ) для  $k_{\text{OEC}}=5 \cdot 10^4 \text{ c}^{-1}$  (и  $10^7 \text{ c}^{-1}$ ) коррелирует с увеличением до максимального значения величины ФЛ и концентрации 5-х форм с восстановленным хлорофиллом РЦ ( $x_5+g_5$ , кривые 1 и 2  $\text{Q}_\text{A}^- \text{Q}_\text{B}$ , рис. 3(a)).

**Фазы спада величины ФЛ.** Для нативного образца термофильной одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella pyrenoidosa* Chick на временах после 100 мс регистрируют три фазы снижения величины ФЛ к стационарному уровню, близкому по величине к  $F_0$  (до 1мс величина сигнала падает на 45%, до 100 мс, падение составляет ~20% и на временах до 1–10 с – 35%). Теоретическая кривая (черная) хорошо описывает фазы спада. Спад величины флуоресценции, регистрируемой в среде с диуроном на временах от 100 мс до 1 с, описан однофазной «диуриновой» кривой (серая кривая, рис. 1(а)).

**Описание кинетики ИФ на фазах спада в нативном образце.** Трехфазный спад величины ФЛ получен в модели путем подбора величин параметров, описывающих перенос электрона на акцепторной стороне ФС2 в пул хинонов в предположении, что рН стромы превышает 7.3. Рассчитываемые характеристики фаз спада наиболее чувствительны к величине начальной восстановленности пула хинонов и к скорости процесса повторного окисления пула хинолов. Получено, что переход от состояния темновой адаптации к состоянию с начальным уровнем ФЛ ( $F_0$ ) увеличивает восстановленность пула от нулевой величины до 0.25%, и это значение принимали в качестве начального при описании кинетики регистрируемой ИФ. Константа скорости повторного окисления хинолов при этом находится в диапазоне от  $2 \text{ с}^{-1}$  до  $10 \text{ с}^{-1}$ .

**Кинетика спада величины ФЛ в образце с диуроном.** Модель ФС2 с описанием посадки молекулы диурина в пустой  $Q_B$ -сайт позволяет объяснить однофазный спад хода ИФ в образце с диуроном. Спад величины ИФ при этом в отличие от нативного образца не связан с переносом электрона на  $Q_B$ . Характеристики однофазного спада «диуриновой» кривой ИФ определяются процессами рекомбинации состояний ФС2 с  $Q_B$ -сайтом,

занятым молекулой ингибитора, а именно состояний  $Q_A^-DCMU$  с окисленными переносчиками донорной стороны [3].



**Рис. 3.** Теоретические кривые получены при имитации воздействия наносекундного импульса высокой интенсивности (световая константа  $kL=6 \cdot 10^8 \text{ c}^{-1}$ ), включенного после измерительного света ( $kL=0.6 \text{ c}^{-1}$ ), на нативный образец. Индукция флуоресценции – FL; концентрация редокс-состояний ФС2 с  $P680^+$  ( $x_4+g_4+y_4+z_4$ ) –  $Chl^+$ , концентрация восстановленного пластохинола –  $PQH_2$ . Концентрации РЦ с  $P680$ :  $Q_A^-Q_B^{2-}$  – сумма  $y_1$  и  $z_1$ ;  $Q_A^-Q_B$  – сумма  $x_5$  и  $g_5$ . (а) Кинетические кривые для двух значений константы скорости ( $k_i, i=4,11,18,31$ ) восстановления  $P680^+$   $10^5 \text{ c}^{-1}$  (кривые 1) и  $10^7 \text{ c}^{-1}$  (кривые 2). (б) Наборы кинетических кривых 1 и 2 получены при уменьшении константы скорости реакции безызлучательной рекомбинации  $Q_A^-$  с  $P680^+$  от  $2000 \text{ c}^{-1}$  до  $200 \text{ c}^{-1}$  для константы скорости реакции безызлучательной рекомбинации  $Phe^-$  с  $P680^+$ , равной  $10^5 \text{ c}^{-1}$ , при уменьшении которой до  $10^4 \text{ c}^{-1}$  получен набор кривых 3

**Процессы безызлучательной рекомбинации и характерные уровни величины ФЛ.** Согласно модели, превышение выхода ФЛ над начальным уровнем обусловлено излучением возбужденных форм (6-х) закрытых РЦ ФС2. Воздействие процессов безызлучательной рекомбинации на величину выхода ФЛ различно для реакции 42÷45 и 46÷50. Усиление рекомбинации  $Phe^-$  с  $P680^+$  ( $k_{Phe}=k_i, i=42÷45$ ) приводит к уменьшению заселенности состояний с электронами на феофитине и  $Q_A$  (7-е формы, рис. 2). Как следствие, уменьшается максимальный выход ФЛ, что показано на рис. 3(б) как переход от кривой 3 к 2. Процесс рекомби-

нации  $Q_A^-$  с окисленными переносчиками донорной стороны (с  $P680^+$ ,  $k_{Q_A} = k_i$ ,  $i = 46 \div 50$ ) влияет на перенос электрона на акцепторную сторону. Увеличение  $k_{Q_A}$  до значений, больших константы скорости переноса электрона с  $Q_A^-$  на  $Q_B^-$  (сотни  $\mu\text{с}$ ), ведет на секундных временах к уменьшению концентрации состояний с  $Q_B^{(2)-}$  ( $y_1 + z_1$ , кривые  $Q_A Q_B^{2-}$ ) и восстановленности пула (кривые  $PQH_2$ ). Сопутствующее снижение уровня ФЛ показано на рис. 3(б) как переход от кривой 2 к 1.

В расчетах максимальное превышение выхода ФЛ по отношению к начальному уровню  $F_0$  близко к экспериментальным величинам:  $1.8 \cdot F_0$  — для контроля и  $2.1 \cdot F_0$  — в среде с диуроном. При этом константы скоростей реакций безызлучательной рекомбинации получены равными  $k_{\text{phe}^-} = 10^5 \text{ с}^{-1}$  и  $k_{Q_A^-} = 200 \text{ с}^{-1}$ .

**Заключение.** Протокол освещения образца (темновая адаптация, слабый измерительный свет, насыщающий импульс) имитировали с помощью модели процессов в ФС2 [7-11]. Количественные характеристики системы — усредненная скорость срабатывания КВК, скорости реакций безызлучательной рекомбинации, начальная восстановленность пула хинонов, рН стромы и др. подобраны в модели [12] таким образом, чтобы оптимально описать величины и длительности отдельных фаз кинетической кривой, минимальный и максимальный уровни ( $F_0$ ,  $F_m$ ) ФЛ, регистрируемой для термофильных зеленых водорослей.

Авторы благодарны к.ф.-м.н. О.В. Демину и к.б.н. Г.В. Лебедевой за обсуждение результатов, д.б.н. Ю.К. Чемерису за подготовку культуры клеток хлореллы, Dr. R. Steffen (TU, Berlin) за измерение индукционных кривых, проф. А.А. Булычеву за полезные дискуссии.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 05-04-48606, 05-04-48912, 04-07-90278, 03-04-49048).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Christen G., Steffen R., Renger G. // FEBS Lett, 2000. — V. 475. — P. 103.
2. Steffen R., Christen G., Renger G. // Biochemistry, 2001. — V. 40. — P. 173.
3. Christen G., Seeliger A., Renger G. // Biochemistry, 1999. — V. 38. — P. 6082.
4. Stirbet A., Govindjee, Strasser B.J., Strasser R.J. // J. Theor. Biol., 1998. — V. 193. — P. 131.
5. Lazar D. // J. Theor. Biol., 2003. — V. 220. — P. 69.
6. Schreiber U., Krieger A. // FEBS Letters., 1996. — V. 397. — P. 131.
7. Riznichenko G.Yu., Lebedeva G.V., Demin O.V., Belyaeva N.E., Rubин A.B. // Journal of Biological Physics, 1999. — V. 25. — P. 177.
8. Лебедева Г.В., Н.Е. Беляева, Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин, О.В. Дёмин // Физ. химия, 2000. — Т. 74. — С. 1897.
9. Беляева Н.Е. // Дисс. к-та физ.-мат. наук. М.: Биологический ф-т МГУ, 2004.
10. Лебедева Г.В., Беляева Н.Е., Дёмин О.В., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. // Биофизика, 2002. — Т. 47. — С.1044.
11. Беляева Н.Е., Лебедева Г.В., Ризниченко Г.Ю. // В сб. «Математика. Компьютер. Образование». — М., 2003. — Вып.10. — С. 263.
12. Н.Е. Беляева, В.З. Пашенко, Г. Ренгер, Г.Ю. Ризниченко, А.Б. Рубин // Биофизика в печати.

**PS II MODEL APPLICATION FOR ANALYSIS OF  
FLUORESCENCE YIELD TRANSIENTS INDUCED BY  
ACTINIC SINGLE TURNOVER FLASH**

**Belyaeva N. E., Paschenko V. Z., Renger G., Riznichenko G. Yu.,  
Rubin A. B.**

(Russia, Moscow)

*Flash induced fluorescence yield changes of thermophilic Chlorella pyrenoidosa Chick cells preparations (native and in the presence of DCMU) were investigated in the time range from 100 ns to 10 sec with the newly developed measuring system. The results were analysed by mathematical modeling of PS II processes. The detailed description of recombination (including nonradiative) PS II processes is important to simulate the fluorescence yield transients induced by an actinic single turnover flash. The model PS II were modified to describe the light-induced effects in the presence of DCMU.*