

**КИНЕТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ПЕРВИЧНЫХ ПРОЦЕССОВ
ФОТОСИНТЕЗА В ХЛОРОПЛАСТАХ.
МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА
ТИЛАКОИДНОЙ МЕМБРАНЫ**

Беляева Н.Е., Лебедева Г.В., Ризниченко Г.Ю.

(Москва)

Разработана кинетическая модель, описывающая систему генерации и потребления трансмембранного электрохимического градиента протонов $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ в первичных процессах фотосинтеза в хлоропластах. Использован принцип детального описания скоростей реакций. Учтена зависимость скоростей реакций электронного переноса от величины трансмембранного электрического потенциала. Модель каталитического цикла фотосистемы 2 (ФС2) является одним из блоков полной модели. Показано, что модель ФС2 дает реалистичное описание экспериментальных данных по регистрации быстрой фазы индукции флуоресценции в условиях изменения трансмембранного электрического потенциала.

**KINETIC MODEL OF PRIMARY PHOTOSYNTHETIC
PROCESSES IN CHLOROPLASTS. MODELING OF
ELECTRIC POTENTIAL ON THYLAKOID MEMBRANE**

Belyaeva N.E., Lebedeva G.V., Riznichenko G.Yu.

(Moscow)

Kinetic model is developed describing the system of generation and consumption of transmembrane electrochemic proton potential $\Delta\mu_{\text{H}^+}$ in primary photosynthetic processes. The model of catalytic cycle of photosystem II is one of the whole model blocks with the detailed description of the reactions rates. The dependence of the electron transfer rates on the value of transmembrane electric potential is taken into account. Then the photosystem II model is applied

to the description of experimental data on the registration of the fast phase of fluorescence induction curve when values of transmembrane electric potential are varied. The model is shown to give realistic description of the fast phase of fluorescence induction curve at different values of transmembrane electric potential.

Введение.

Первичные процессы фотосинтеза представляют собой сложную совокупность взаимосвязанных процессов, локализованных в мембране тилакоида хлоропластов и обеспечивающих преобразование энергии света в энергию химических соединений. При включении постоянного света происходит переход тилакоидной мембраны из состояния темновой адаптации в энергизованное состояние – процесс индукции фотосинтеза. К индукционным явлениям относятся изменения восстановленности редокс-компонент, индукция флуоресценции (ИФ), генерация светоиндуцированного электрохимического потенциала протонов на тилакоидной мембране.

Электрохимический потенциал протонов, $\Delta\tilde{\mu}_{H^+}$, или протон-движущая сила (*pmf* – *proton motive force*) включает электрическую и концентрационную составляющие:

$$\Delta\tilde{\mu}_{H^+} = pmf = \Delta\Psi_{i-o} + \frac{2.3 \cdot RT}{F} \cdot \Delta pH_{o-i}$$

Трансмембранная разность концентраций протонов ΔpH_{o-i} , вычисляется как стромальное значение pH_o (outside) минус люменальное pH_i (inside). $\Delta\Psi_{i-o}$ дает разность значений электрического потенциала между люменом и стромой тилакоида.

Ряд работ [1,2] посвящен исследованию влияния составляющих *pmf* электрического потенциала $\Delta\Psi_{i-o}$ и разности концентраций протонов ΔpH_{o-i} на выход ИФ. Для анализа экспериментальных данных часто применяются модельные представления о стадиях первичного разделения зарядов, например [1,3].

В работах [4,5,6,10,11] нами построена и исследована обобщенная модель процессов в тилакоидной мембране, включающая процессы электронного переноса в комплексах фотосистем 2 и 1 (ФС2, ФС 1) и цитохромном *bf* комплексе и взаимодействия между ними, процессы трансмембранного переноса ионов

(H^+ , K^+ , Cl^-), генерации электрического и электрохимического потенциала, работу АТФ-азы. Общая схема рассмотренных процессов представлена на рис.1. В рамках разработанной нами модели возможно теоретическое описание всех перечисленных выше процессов, входящих в индукцию фотосинтеза. В работе [5] подробно описаны принципы построения модели каталитического цикла ФС2, а в работах [6,10,11] – принципы построения общей модели процессов в тилакоидной мембране и моделирования кинетической кривой ИФ. Данная работа посвящена описанию моделирования электрического потенциала $\Delta\Psi_{i-o}$. Нами также исследуется воздействие внешнего приложенного электрического потенциала на процессы в тилакоидной мембране, в том числе, на ИФ.

Модельное описание $\Delta\Psi_{i-o}$.

Реакции светоиндуцированного векторного переноса электронов и протонов в направлении, поперечном плоскости тилакоидной мембраны, являясь электрогенными, т. е., создающими $\Delta\Psi_{i-o}$. В эксперименте электродные измерения позволяют получить динамику $\Delta\Psi_{i-o}(t)$ в течение индукционного периода фотосинтеза и на стационарном уровне в различных условиях [3,8,12]. На вставке рис.1. приводится полученная в [12] кинетика $\Delta\Psi_{i-o}(t)$, индуцированная длительным световым импульсом в хлоропластах растений *Peperomia metallica*. Начальный пик достигается за 20÷50 мс, затем происходит многофазный спад до стационарного уровня ~10мВ.

При векторном переносе электронов влияние $\Delta\Psi_{i-o}$ приводит к изменению разности свободной энергии $\Delta\Delta G$ реакции переноса [13]:

$$\Delta\Delta G = (d_{dipole} / d_{i-o}) \cdot e \cdot \Delta\Psi_{i-o} \quad (1)$$

d_{i-o} – расстояние, разделяющее объемные фазы; d_{dipole} – расстояние переноса электрона перпендикулярно плоскости мембраны.

Отношение d_{dipole} / d_{i-o} в формуле (1) можно рассматривать как **степень электрогенности** данной стадии и учитывать параметром $\alpha_i = d_{dipole} / d_{i-o}$ в описании константы равновесия и скоростей реакций [7]:

$$\tilde{K}_{eq} = \exp\left(\frac{nF}{RT} \cdot (\Delta E_m - \alpha_i \cdot \Delta \Psi)\right), \quad (2)$$

где $\frac{nF}{RT} \cdot \Delta E_m$ – разность свободной энергии переноса электронов в отсутствие приложенного электрического поля, $\Delta \Psi$ потенциал на мембране тилакоида. При моделировании процессов переноса заряда мы учитывали зависимость скоростей реакций от потенциала в форме (2) [10,11].

В нашей модели $\Delta \Psi_{i-o}(t)$ моделируется как результат векторного переноса зарядов системой мультиферментных комплексов мембраны, и определяется по балансу суммарной концентрации зарядов в строме и люмене. Электрический мембранный потенциал $\Delta \Psi_{i-o}(t)$ является переменной модели, и его зависимость от времени описывается дифференциальным уравнением следующего вида:

$$\frac{c_m}{F} \cdot \frac{d\Delta \Psi}{dt} = v(q_l) - v(q_s)$$

Здесь c_m – удельная емкость тилакоидной мембраны, F – постоянная Фарадея; $v(q_l)$, $v(q_s)$ – односторонние потоки ионов H^+ , K^+ , Cl^- в компартментах люмена и стромы.

В эксперименте одновременная регистрация характеристик системы, отражающих процессы переноса заряда и фотогенерации переменного потенциала, затруднена. Почти нет экспериментальных данных по воздействию переменного нативного мембранного потенциала $\Delta \Psi_{i-o}(t)$ на флуоресценцию Хл *a* [2]. Однако, проводились эксперименты по воздействию на флуоресценцию внешнего потенциала $\Delta \Psi_{i-o}$, не связанного с фотохимическими событиями ФС2 [9,12,13].

Особенности схемы состояний ФС 2.

Рассмотрим схему состояний полного каталитического цикла ФС2 (рис.2.). Кинетические состояния с одинаковым номером на схеме (*i*-тые редокс-состояния) характеризуются одинаковыми редокс-состояниями всех переносчиков ФС2, кроме состояния вторичного хинонного акцептора в Q_B -сайте (вертикальные ряды на рис.2.). Набор кинетических состояний комплекса ФС2 с одинаковыми редокс состояниями хлорофилла

(*Chl*) реакционного центра (**РЦ**), феофитина (Phe^-), первичного хинона (Q_A^-) объединим понятием пул. Величина концентрации пула для $i=1-7$:

$$[q_i] = [x_i] + [g_i] + [y_i] + [z_i] \quad (3)$$

Мгновенную интенсивность флуоресценции в модели будем полагать пропорциональной концентрации пула состояний с возбужденным хлорофиллом РЦ, для которых $i=2, 6$ на схеме ФС2 (рис.2.) .

$$Fl = \sum \chi_i \cdot ({}^{excited}_{states})_i,$$

где χ_i - константа флуоресценции i -того возбужденного состояния ФС2.

Пул закрытых РЦ ФС2 включает все формы с восстановленным Q_A^- : $Q_A^-Q_B$, $Q_A^-Q_B$, $Q_A^-Q_B^-$, $Q_A^-Q_B^{2-}$ (на схеме ФС2 – x, g, y, z -формы, соответственно). Суммарную концентрацию пула за-

крытых РЦ, учитывая (3), определим как: $\sum_{i=4}^7 [q_i]$.

Пул рекомбинирующей радикальной пары (РРП)- объединяет 7-ые состояния ($[q_7]$) с электронами на феофитине и на Q_A^- . Этот пул можно полагать соответствующим пулу полностью закрытых РЦ, так как из 7-х состояний электрон с феофитина не может быть далее перенесен по цепи электронного транспорта.

Электрогенные стадии разделения заряда (до Phe^-) и стабилизации заряда (до Q_A^-) это перенос электрона между пулами i -тых редокс- состояний для $i=2,3,4,6$:

$$[q_i] \Rightarrow [q_{i+1}]. \quad (4)$$

Степень электрогенности каждой стадии в модели ФС2 (см. (2)) задается параметром α_i . Параметр $\Delta\psi$ в (2) можно рассматривать как контролируемое напряжение на тилакоидной мембране. Изменение $\Delta\psi$, моделирует воздействие потенциала, приложенного извне к мембране, на электрогенные стадии.

Запаздывание фронта быстрой ИФ.

Кривая ИФ имеет сложный характер, ее особенности принято характеризовать точками изменения кривизны O - J - I - P . Расчеты на модели ФС2 показали, что воздействие электрического потенциала на уровнях O - J - I - P может быть различным в зависимости от интенсивности светового воздействия и от параметров системы модели ФС2, характеризующих воздействия на донорной и акцепторной сторонах ФС2. Но всегда верно то, что изменения стационарного P -уровня быстрой ИФ велики по сравнению с изменениями J - I -уровней.

Однако, для высоких значений световой константы ($kL > 2000 \text{с}^{-1}$) модель предсказывает, что увеличение потенциала от $\Delta\psi_{i-o}=0$ мВ до $\Delta\psi_{i-o}=+200$ мВ приводит к эффекту запаздывания фронта флуоресценции. А именно, при положительном потенциале, J - I -уровни снижены, как показывает кривая 3 по сравнению с контрольной (пунктирной) кривой для $\Delta\psi_{i-o}=0$ мВ на рис.3.а..

Сравним результат моделирования с экспериментальным [1], приведенным на рис.3.б.. При исследовании влияния валиномицина на кинетику ИФ в присутствии 100мМ KCl получено подавление ИФ на временах 0.2÷2 секунды, но слабое нарастание флуоресценции на малых временах (10÷200 мс) (рис.3.б. кривая 4). Предполагается, что K^+ -зависимые изменения ИФ связаны со снятием мембранного потенциала. Отсюда следует вывод, что воздействие потенциала приводит к нарастанию ИФ на больших временах и падению ИФ на малых временах (рис.3.б. кривая 2).. В эксперименте флуоресценцию индуцировали светом 600 Вт/м². Запаздывание фронта ИФ, то есть снижение J -уровня получено в модели ФС2 для световой константы выше $kL=900 \text{с}^{-1}$, что соответствует оценке 600 Вт/м²..

Результаты моделирования (рис.3.а.) позволяют анализировать изменение вклада кинетических компонент во временной ход ИФ при воздействии потенциала. Модель показывает, что запаздывание фронта флуоресценции под воздействием положительного потенциала, исследованное в работе [1], (рис.3.б. кривая 2), происходит за счет накопления в насыщающем свете 4-х форм, включающих окисленный хлорофилл

($P_{680}^+ Q_A^-$) (см. рис.3.б. кривая 3, серая, жирная). Для средней и малой интенсивности света в модели ФС2 запаздывания фронта флуоресценции не происходит.

Воздействие $\Delta\Psi_{i-o}$ на стационарный уровень быстрой ИФ.

В модели ФС2 P -уровень максимального подъема ИФ является стационарным. На временах >1000 мс модель ФС2 не дает немоного падения флуоресценции.

Относительные приращения стационарного уровня флуоресценции при воздействии потенциала вычисляли как:

$$\Delta F / F = \frac{F|_{\Delta\Psi \neq 0} - F|_{\Delta\Psi = 0}}{F|_{\Delta\Psi = 0}}$$

Зависимости $\Delta F / F = f(\Delta\Psi, kL)$ даны на рис.4.а. для световых констант $kL=4000 \text{ c}^{-1}$, $kL=400 \text{ c}^{-1}$, $kL=40 \text{ c}^{-1}$, $kL=300 \text{ c}^{-1}$, кривые 1, 2, 3, 4 соответственно.

Существует диапазон интенсивностей света, средних по величине, для которых зависимость флуоресценция – потенциал линейна (кривые 2, 3). То есть, справедливо соотношение:

$$F(kL, \Delta\Psi) = F(kL)|_{\Delta\Psi=0} + \beta(kL) \cdot \Delta\Psi \quad (200 \text{ c}^{-1} > kL < 600 \text{ c}^{-1}),$$

где $\Delta\Psi$ – разность потенциалов люмена относительно стромы, $\beta(kL)$ – зависящий от интенсивности света коэффициент пропорциональности.

Сравним результат моделирования с экспериментом [13]. Зависимость выхода флуоресценции от потенциала на тилакоидной мембране в [13] исследовали методом индуцированного солевого удара. Коэффициент тушения $q = (F_M - F) / (F_M - F_0)$ считали пропорциональным относительному количеству открытых РЦ ФС2 ($q=0$ соответствовало полному закрытию ловушек). Полагали, что при увеличении интенсивности света относительная величина закрытых реакционных центров (степень восстановления) нарастает. Линейная связь между выходом флуоресценции и тилакоидным напряжением наблюдалась в диапазоне от -70 мВ до +165 мВ для любой степени восстановления, определяемой количеством закрытых РЦ.

В диапазоне значений потенциала от -150 мВ до +150 мВ для

степени восстановленности акцепторной части РЦ

$(\sum_{i=4}^7 q_i) / \sum_{i=1}^7 q_i \approx 0.5$ (кривые 2 и 3 на рис.4.а.) полученные на-

ми результаты моделирования качественно, по характеру линейной зависимости флуоресценции от потенциала, соответствуют эксперименту [13]. Выход флуоресценции в зависимости от потенциала изменяется в модели на 15% на 100 мВ для $kL=300 \text{ с}^{-1}$ (рис.4.а. кривая 3), что больше величины 9% ($\pm 2\%$) на 100 мВ, полученной в [13] для состояния с открытыми реакционными центрами, т. е. для уровня флуоресценции F_0 .

Для положительного потенциала при увеличении моделируемой интенсивности света, от средних величин до высоких ($600 \text{ с}^{-1} > kL < 4000 \text{ с}^{-1}$) наклон кривых $\Delta F / F = f(\Delta\Psi, kL)$ последовательно уменьшается (ряд кривых 3, 2, 1) – чувствительность флуоресценции к потенциалу падает. Это совпадает с результатами [13].

Однако, для степени восстановленности $((\sum_{i=4}^7 q_i) / \sum_{i=1}^7 q_i)$ ни-

же $\sim 30\%$ ($kL < 200 \text{ с}^{-1}$) или выше $\sim 70\%$ ($kL > 600 \text{ с}^{-1}$) зависимость $\Delta F / F = f(\Delta\Psi, kL)$, получаемая в модели ФС2, как функция потенциала, нелинейна (кривые 1 и 4 на рис.4.а.). Покажем, что такой результат качественно совпадает с экспериментальными результатами работы Булычева и др. [9].

Симметрия и асимметрия изменений стационарного уровня быстрой ИФ под воздействием $\Delta\Psi_{i-o}$.

В [9] показано, что изменения флуоресценции хлорофилла одиночных хлоропластов мха *Anthoceros*, вызываемые пропусканием через микроэлектрод импульсов тока различной полярности (приведены на рис.4.в. кривая 4), носят симметричный или асимметричный характер в зависимости от окислительно-восстановительного состояния первичного хинонного акцептора ФС2 (рис.4.в. кривые 1,2,3).

В модели ФС2 (рис.4.а. кривые 2,3), как и в работе [9] (рис.4.в., кривая 1) для флуоресценции ниже F_M ответ в контро-

ле на положительное и отрицательное напряжение был противоположного знака, но одинаковой величины. Симметричные изменения флуоресценции при воздействии импульсов тока составили от 5 до 15%. Максимальные модельные смещения величины флуоресценции для положительного и отрицательного потенциалов составили 15% на 100 мВ (рис.4.а. кривая 3).

Для средней интенсивности света ($kL=400 \text{ с}^{-1}$) моделирование воздействия диурона (дополнительные реакции в ФС2 не приводятся) (рис.4.б. кривая 1), и гидроксилamina (уменьшение в 10 раз константы донирования электрона от воды) (рис.3.б. кривая 3), дает асимметричные сдвиги, аналогичные результатам Булычева А.А. [9], полученным при воздействии диурона (рис.4.в. кривая 2), либо гидроксилamina (рис.4.в., кривая 3).

Асимметрия модельной зависимости $\Delta F / F = f(\Delta\Psi, kL)$ при высокой и низкой интенсивности света (рис.4.а. кривые 1 и 4) качественно подобна асимметрии в условиях моделирования воздействия диурона (рис.4.б. кривая 1) либо гидроксилamina (рис.4.б. кривая 1). Модель подтверждает сделанное в [9] предположение о том, что характер зависимости определяется степенью восстановленности пулов ФС2. Действительно, восстановленность ФС2 достигает максимальных значений при воздействии высокой интенсивности света, либо при воздействии диурона. Наоборот, степень восстановленности минимальна при низких интенсивностях света.

Математическая модель ФС2 показывает, что воздействие потенциала, приложенного к тилакоидной мембране, на мгновенную интенсивность флуоресценции определяется воздействием потенциала на процессы переноса электрона между пулами кинетических состояний ФС2. Потoki электронов для реакций разделения и стабилизации зарядов, вычисленные согласно (4), под воздействием потенциала, положительного в люмене уменьшаются, что более выражено на высоких световых интенсивностях. Возможно, что посредством регуляции потенциалом, положительным в люмене, достигается **усреднение режимов работы** ФС2 в световых потоках различной интенсивности. Результаты могут быть использованы для анализа взаимного

влияния светоиндуцированных процессов генерации электрического потенциала и переноса заряда в тилакоидной мембране.

Авторы выражают благодарность А.А. Булычеву за предоставленные экспериментальные данные, а также А.А. Булычеву, О.В. Демину и А.Б. Рубину за полезные обсуждения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты РФФИ № 00-04-48919.)

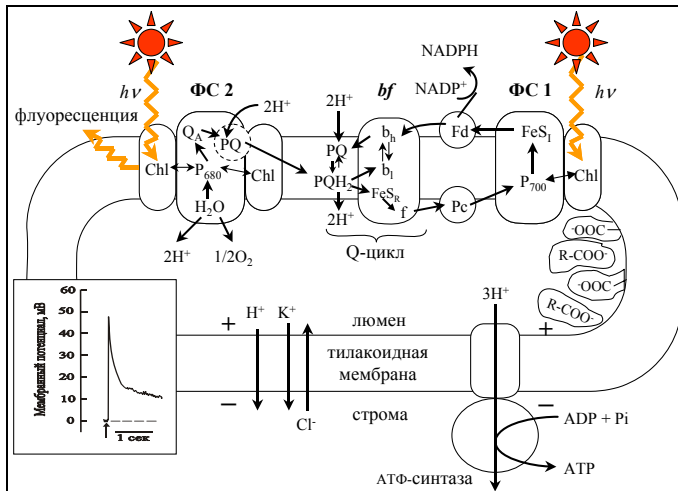


Рис.1. Общая схема процессов, рассматриваемых в обобщенной модели первичных процессов фотосинтеза. Пояснения в тексте и в работе [11]. На вставке приведена схема кривой индукции электрического потенциала. Стрелкой на оси абсцисс показан момент включения постоянного освещения.

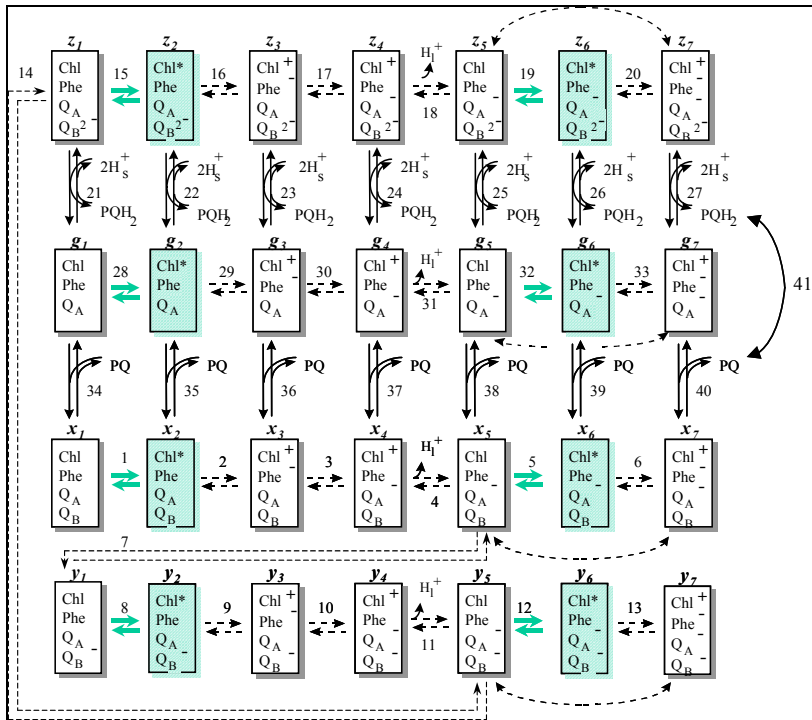


Рис.2. Схема каталитического цикла фотосистемы 2. Каждый прямоугольник представляет собой одно из кинетических состояний ФС2, определяемое редокс состоянием входящих в него переносчиков электронов. Штриховкой показаны состояния, способные к испусканию квантов флуоресценции. *Chl* – весь хлорофилл ФС2, включая пигменты антенны и пигмент реакционного центра *P680*; *Phe* – первичный акцептор электронов феофитин; *QA* и *QB* – первичный и вторичный хинонные акцепторы электронов. *PQ* – пластохинон; *PQH₂* – пластохинол; *H₁⁺* – протоны, выделяемые в люмен тилакоида, *H_s⁺* – протоны, поглощаемые из стромы тилакоида. Жирными стрелками показаны световые стадии. Цифры рядом со стрелками и буквы над прямоугольниками (*x_i*, *y_i*, *z_i*, *g_s*, *i*=1, ...7) соответствуют номерам реакций и обозначениям переменных модели.

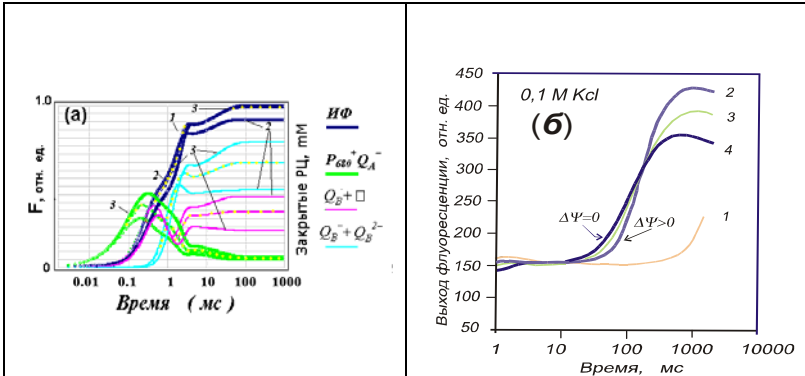
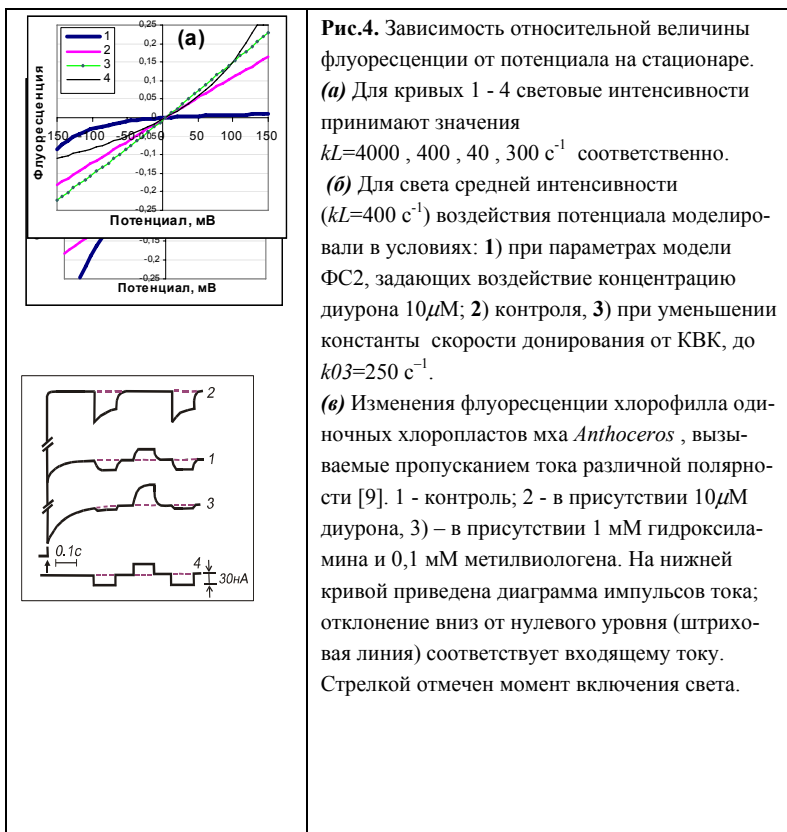


Рис.3. (а) Моделирование воздействия потенциала на кинетику ИФ (черные жирные кривые) и на заполнение 4-х форм, включающих окисленный хлорофилл ($P_{680}^+ Q_A^-$) (серые, жирные кривые) для света высокой интенсивности ($kL=3000\text{ с}^{-1}$). Кривые с номером 1 - моделирование кинетики для потенциала, равного нулю, с номером 3 - воздействие потенциала +100мВ, 2 - воздействие потенциала -100мВ. (б) Воздействие ионофоров на кривые ИФ тилакоидов, обработанных 0.1 мМ ГА и суспендированных в 0.1М K^+ -содержащей среде [1] : (1) без дополнительных добавок; (2) в присутствии метилвиологена (140μМ); (3) как 2), но с добавкой 2μМ валиномицина; (4) как 2), но с добавкой 2μМ валиномицина и 1μМ нигерицина .



Литература.

1. Bulychev A.A., Vredenberg W.J. *Bioelectrochemistry* 54 (2001) 157-168. Modulation of photosystem II chlorophyll fluorescence by electrogenic events generated by photosystem I.
2. Dau H., Windecker R. and Hansen U.P., *Biochim. Biophys. Acta.* 1991. V.1057. P.337-345. Effect of light-induced changes in thylakoid voltage on chlorophyll fluorescence of *Aegopodium podograria* leaves.
3. Gibasiewicz K., Dobek A., Breton J., and Leibl W.. *Biophys. J.*

- 2001, 80 No. 4 April 1617-1630. Modulation of Primary Radical Pair Kinetics and Energetics in Photosystem II by the Redox State of the Quinone Electron Acceptor Q_A .
4. Ризниченко Г.Ю., Лебедева Г.В., Демин О.В., Беляева Н.Е., Рубин А.Б. *Биофизика*. 2000. Т.45, вып. 3. С.452-460 Уровни регуляции процессов фотосинтеза.
 5. Лебедева Г.В., Беляева Н.Е., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б., Демин О.В. *Физ. химия*. 2000. Т.74. С.1897-1906. Кинетическая модель фотосистемы II высших растений.
 6. Беляева Н.Е., Лебедева Г.В., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б., Демин О.В. В сб. «Математика. Компьютер. Образование.» Вып.7, М., 2000, 606-614. Кинетическое моделирование индукции флуоресценции высших растений.
 7. Reynolds I.A., Johnson E.A. and Tanford C. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 1985. V. 82. P. 6869-6873, Incorporation of membrane potential into theoretical analysis of electrogenic ion pumps.
 8. O.Van Kooten, J.F.H. Snel, W.J. Vredenberg. in *Proceedings VII International Photosynthesis Congress 1986, John Biggins ed. Modelling of photosynthetic energy conversion*. I. Description and basic principles of the model. II. III. Electrochemical events at the membrane.
 9. Bulychev A.A., Niyazova M.M. *Biofizika* (1989)34 63-67. Modeling the potential-dependent changes of chlorophyll fluorescence in photosystem II.
 10. Беляева Н.Е., Демин О.В., Лебедева Г.В., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. *Математика. Компьютер. Образование. М.: Прогресс-Традиция*. 2001. Вып.8. С.587-595. Кинетическая модель первичных процессов фотосинтеза в хлоропласте зеленых растений.
 11. Лебедева Г.В., Беляева Н.Е., Демин О.В., Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. *Биофизика*, 2002, том 47, вып.6, с.1044-1058. Кинетическая модель первичных процессов фотосинтеза в хлоропластах. Описание быстрой фазы индукции флуоресценции хлорофилла при различной интенсивности света.
 12. Bulychev A.A., Vredenberg W.J. *Physiologia plantarum* (1999) 105 577-584. Light-triggered electrical events in the thylakoid membrane of plant chloroplast.
 13. Dau H., Sauer K. *BBA* (1991) 1098 49-60. Electric field effect on

chlorophyll fluorescence and its relation to photosystem II charge separation reactions studied by a salt-jump technique.