

55. Searle A. G., Beecher C. V. *Mutat. Res.*, 147, 6, 357—362, 1985.
56. Shore Julie A., Wong Teresa K., Evans Bettie L. B., Cody David B. *Mutat. Res. Genet. Toxicol. Test.*, 172, 1, 77—87, 1986.
57. Sobels F. H. In: *Repair from Genetic Radiation Damage*. Oxi.—L.—N.—Y.—Paris, 179—185, 1963.
58. Stankowski L. F., Gudek E. G., Tuwan W. G., Bieszczyk M. J., Stec E. E., Polinsky T., Mathews R. J., Naismith R. W. *Environ. Mutagenes.*, 9, 8, 101, 1987.
59. Valencia R. M., Valencia J. I. *Radiation Res.*, 14, 513—517, 1961.
60. Waller Horst, Waller Margarete *Eur. J. Cell Biol. Suppl.*, 42, 15, 34, 1986.
61. Wolff J., Arutyunyan R. *Environ. Mutagenes.*, 1, 1, 5—13, 1979.

Поступило 26.VI 1989.

Биол. ж. Армении, № 9—10, (42), 1989

УДК 581.167:581.132.1

## МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПИГМЕНТНОЙ СИСТЕМЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

Ю. Е. ГИЛЛЕР

Институт физиологии и биофизики растений  
АН Таджикской ССР, г. Душанбе

*Ստուգանքային է քլորոֆիլի վիճակը (նատիվ ձևերի կազմը, պիգմենտի բաշխումն ըստ ձևերի և էներգիայի փոխադրումը նրանց միջև) միարջիչ շրմուռների և բարձրակարգ բույսերի մուտանտային զմեռի էյրոպլաստներում: Ցույց է տրվել, որ այդ հատկանիշների մուտացիոն փոփոխականությունը զուրա չի գալիս նրանց ֆիլոգենետիկական և օնոգենետիկական բազմազանության սահմաններից: Ստացված արդյունքները քննարկվել են ըստ Ն. Վ. Տիմոֆևե-Ռեսոյսկու էվոլյուցիոն կոնցեպցիայի:*

The chlorophylls state (content of native forms, distribution of the pigment between the forms and their donor—acceptor interaction during energy transfer) was studied in chloroplasts of mutant strains of unicellular green algae and higher plants. It was shown that mutation variability of these characteristics did not overstep the limits of its phylogenetic and ontogenetic variety. Obtained data are discussed in the light of N. V. Timofeyev—Resovskii evolutionary concepts.

Конверсия световой энергии в энергию химических связей при фотосинтезе представляет собой сенсibilизированный хлорофиллом окислительно-восстановительный процесс, протекающий в специализированных мембранных структурах хлоропластов высших растений и жидкородель и хромофоров бактерий. Целенаправленное управление фотосинтезом, как одно из важнейших условий получения высоких и устойчивых урожаев и поиска путей осуществления этого процесса в искусственных системах невозможны без ясного понимания принципов экологического управления молекулярной организацией фотосинтетического аппарата в растительном организме. Одно из центральных мест в этой проблеме занимает вопрос о природе нативного состояния хлорофилла, обеспечивающего его функциональную активность в процессе фотосинтеза.

Особенности нативного состояния хлорофилла—связь с белками пластидных мембран, структурная и функциональная гетерогенность характерны не только для зрелых хлоропластов, они прослеживаются на всех этапах формирования фотосинтетического аппарата. Эти особенности возникают при биогенезе мембран в результате сопряжения биохимических (синтезы молекул) и биофизических (самосборка надмолекулярных структур) процессов, ход которых определяется взаимодействием генетического потенциала организма с комплексом внешних условий. Следовательно, выяснение механизмов генетического управления состоянием хлорофилла в хлоропластах следует рассматривать как неотъемлемую часть общефизиологической проблемы регулирования свойств целостной биологической системы.

К настоящему времени накоплена обширная информация, позволяющая представить молекулярную организацию системы нативных форм хлорофилла, осуществляющей поглощение, перераспределение и первичную трансформацию энергии света при фотосинтезе [1—4].

Уже развиты представления о кооперированном взаимодействии генетических и белок-синтезирующих систем ядра, цитоплазмы и пластыд в биогенезе фотосинтетического аппарата [5—7] вплоть до локализации тенгов и биосинтеза ряда полипептидов реакционных центров фотосистем, светособирающего комплекса и компонентов системы переноса электронов [8—10]. В то же время имеющиеся сведения о наследственной детерминации нативного состояния хлорофилла чрезвычайно ограничены. Исходя из этого, для выяснения принципов генетического управления образованием системы нативных форм хлорофилла в фотосинтетических мембранах представлялось необходимым исследовать мутационную изменчивость признаков состояния пигмента в хлоропластах.

На основе учения Н. В. Тимофеева-Ресовского о микроэволюционном процессе, где важная роль отводится мутациям как элементарному эволюционному материалу [11], результаты таких исследований необходимы также для понимания путей эволюции механизмов фототрофного типа питания живых организмов.

*Объекты, выбор экспериментальных критериев, методы.* Пигментные мутанты и исходные штаммы хлореллы (*Chlorella vulgaris* Beijerinck) и хламидомонады (*Chlamydomonas reinhardtii* Dang.) были получены из Петергофской генетической коллекции зеленых водорослей Биологического НИИ ЛГУ [12]. Водоросли выращивали на жидкой агаризованной среде ФДАГА в темноте при 30° (хлорелла) или на среде 12, обогащенной в темноте или на свету (10 тыс. лк) при 25° (хламидомонада).

Листья мутантов и исходных линий гороха (*Pisum sativum* L.) из коллекции Института цитологии и генетики СО АН СССР [13], арабидопсиса (*Arabidopsis thaliana* L. Heynh.) и хлопчатника (*Gossypium hirsutum* L.) из коллекции Отдела общей генетики хлопчатника АН Таджикской ССР [14, 15] брали с растений коллекционных или экспериментальных посевов.

Анализ известных к началу наших исследований и подтвержденных в последующие годы экспериментальных фактов и выработанных на их основе представлений о природе нативного состояния хлорофилла убедительно показал, что основой компонентного пигментного аппарата хлоропластов—хлорофилла *a* входит в состав пигмент-белковых глобул пластидной мембраны в виде совокупности молекулярных агрегатов—

системы нативных форм. Характерными признаками состояния хлорофилла в хлоропластах являются:

—спектральные свойства нативных форм—признак, характеризующий типы образовавшихся в мембране упаковок молекул пигмента;

—распределение пигмента по нативным формам—признак, характеризующий различные условия для возникновения того или иного типа упаковки;

—особенности переноса энергии в системе нативных форм—признак, отражающий взаимное расположение и ориентацию форм, а также расстояние между ними в мембранных глобулах. В качестве экспериментальных критериев изменений этих признаков использовались соответственно: —положение максимумов полос в спектрах поглощения и низкотемпературной флуоресценции хлорофилла в исследуемых растениях.

Положение максимумов эмиссионных полос спектральных форм хлорофилла определялось по спектрам низкотемпературной ( $-196^{\circ}$ ) флуоресценции, абсорбционным полосам — на разностным спектрам поглощения листьев. Расстояния между обнаруженными полосами в подавляющем большинстве случаев были таковыми, что погрешность в определении положения их максимумов не превышала по известным данным [16],  $\pm 1-2$  нм.

Изменения относительной концентрации спектральных форм хлорофилла оценивались по разностным спектрам поглощения, что позволяло сделать заключение об изменении распределения пигмента по группам форм  $X_{668-670}^{668-670}$  (здесь и далее: верхний индекс — положение максимумов полос флуоресценции, нижний — поглощения),  $X_{662-664}^{668-670}$  и  $X_{675-681}^{668-670}$ . Качественные оценки изменений эффективности сенсбилизации флуоресценции одних спектральных форм хлорофилла другими формами или сопровождающими пигментами, а также особенностей донорно-акцепторных связей форм в процессах переноса энергии возбуждения основывались на результатах анализа трех типов спектров: флуоресценции, поглощения и возбуждения флуоресценции.

Спектральные измерения выполнялись на спектрофотометрах: СФ-10 и СФ-14 и регистрирующих спектрофлуориметрах, собранных в нашей лаборатории. Для количественного и качественного анализа пластидных пигментов применялась аналитическая хроматография на бумаге [17] или спектрофотометрия экстрактов [18].

*Результаты и обсуждение.* На рис. 1 и 2 показано положение полос поглощения и флуоресценции нативных форм хлорофилла, обнаруженных нами в пластидах мутантов [19-24], в сравнении с результатами



Рис. 1. Филогенетическая и мутационная изменчивость положения максимумов полос поглощения нативных форм хлорофилла. Среди зеленых водорослей отдельными строчками показаны данные для члореллы (1) и хламидомонады (2); среди высших растений—для гороха (1). Мутанты высших растений:  $\circ$  — горох,  $\bullet$  — арабидонис,  $\Delta$  — хлопчатник.

последования различных систематических групп растений [25—27]. У мутантов обнаружены нативные формы пигмента, свойственные данному роду или встречающиеся у растений иной таксономической принадлежности, но не найдены спектральные формы, которые существенно отличаются по положению абсорбционного и эмиссионного максимумов от форм, выявленных при изучении филогенетической изменчивости

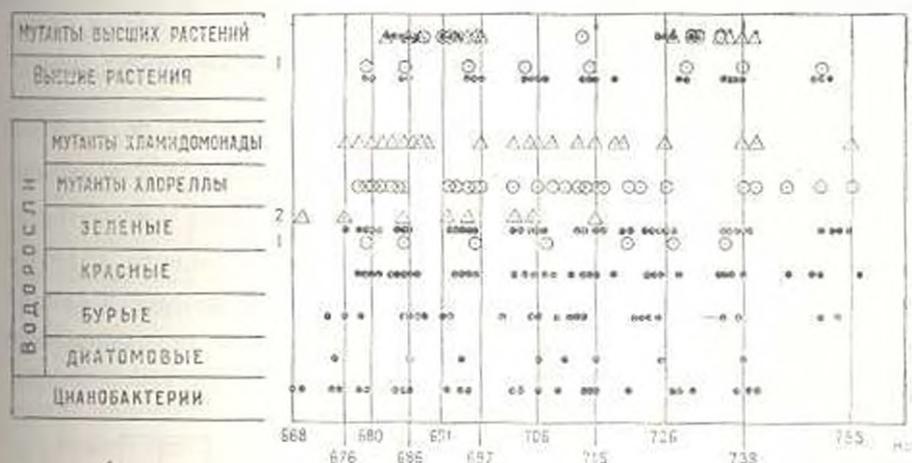


Рис 2. Филогенетическая и мутационная изменчивость положения максимумов полос низкотемпературной флуоресценции нативных форм хлорофилла. Обозначения—см. рис. 1.

нативного состояния хлорофилла. Кроме того, в пластидах мутантов высших растений и зеленеющих на свету мутантов хламидомонады нами обнаружены спектральные формы хлорофилла, ранее описанные [28] как промежуточные в процессе биогенеза системы его нативных форм. Следовательно, мутационная изменчивость спектральных свойств нативных форм пигмента не выходит за пределы филогенетического и онтогенетического многообразия этого признака. Сравнение имеющейся информации об особенностях спектральных характеристик хлорофилла в пластидах пигментных мутантов с результатами изучения филогенетической изменчивости этого признака [25—27] подтверждает этот вывод. Например, в спектрах низкотемпературной флуоресценции двух мутантов кукурузы обнаружены полосы с максимумами 682 или 690 нм и 729 или 712—717 нм [29], характерные не только для высших растений (713—715 нм и 729 нм), но и для водорослей — 681 и 691 нм [26]. Так вызываемые «инфракрасные» мутанты ячменя накапливают в пластидах форму хлорофилла *a* с максимумом поглощения при 745 нм [30]. Этой формы в пластидах высших растений нет [25,26], но абсорбционные полосы около 730—740 и 750—760 нм были обнаружены у водорослей [31]. В спектре низкотемпературной флуоресценции одного пигментного мутанта хламидомонады наблюдалась полоса с максимумом при 705 нм [32]. Такой полосы нет в спектрах клеток диких типов этой водоросли [27, 32], но она характерна для эмиссионных спектров хлорофилла в клетках водорослей родов *Enteromorpha* и *Euglena* [26]. В ря-

де работ также было установлено, что часто различия спектральных характеристик хлорофилла в клетках диких типов мутантов одноклеточных зеленых водорослей невелики и обусловлены изменениями в количественных соотношениях нативных форм пигмента [27,32,33—37].

Таким образом, рассмотренные данные показывают, что мутационные изменения типов нативных форм хлорофилла в пластидах зеленых одноклеточных водорослей и высших растений состоят в замене упаковки молекул пигмента, характерных для данного рода, на формы, присущие другим родам этой группы растений, или встречающиеся у представителей иных таксономических групп.

Мутационные изменения распределения хлорофилла по нативным формам состоят в увеличении доли пигмента в виде  $\text{Хл}_{662-675}^{668-675}$  уменьшении —  $\text{Хл}_{661-675}^{668-675}$  и отклонениях от нормы относительной концентрации  $\text{Хл}_{662-675}^{668-675}$ . Изменения в пластидах мутантов относительного содержания  $\text{Хл}_{662-675}^{668-675}$  и  $\text{Хл}_{661-675}^{668-675}$  одинаковы для зеленых водорослей и высших растений, а  $\text{Хл}_{662-675}^{668-675}$  — зависит от таксономической принадлежности организма (рис. 3).



Рис. 3. Мутационная изменчивость относительной концентрации нативных форм хлорофилла в пластидах одноклеточных водорослей и высших растений.

В литературе отсутствуют систематические данные о мутационной изменчивости распределения хлорофилла по нативным формам. Имеются лишь сведения об относительном содержании в пластидах пигментных мутантов культурного и дикого видов томатов и льняного зена двух групп упаковок молекул пигмента, ответственных за полосы с максимумами 673 и 684 нм в спектре второй производной оптической плотности листьев при невысоком разрешении [38, 39]. Установлено, что у мутантов в подавляющем большинстве случаев (38 из 41 обследованной линии) отношение концентраций  $\text{Хл}_{684}/\text{Хл}_{673}$  меньше, чем у диких типов [38]. Исследование больших коллекций пигментных мутантов зеленых одноклеточных водорослей показало, что у мутантных клеток в спек-

трах низкотемпературной флуоресценции преобладают коротковолновые полосы, а красный максимум поглощения сдвинут в область меньших длин волн по сравнению с таковым у клеток диких типов [40]. Описаны мутанты кукурузы с аномально высоким выходом флуоресценции хлорофилла при комнатной температуре [41], возможной причиной которой является увеличение относительного содержания в пластидах коротковолновых нативных форм пигмента. Получены мутантные штаммы одноклеточных зеленых водорослей с дефицитом длинноволновых упаковок Хл<sub>690</sub> [35, 36] или Хл<sub>704-705</sub> [35, 42], однако не известны мутанты, лишенные коротковолновых нативных форм хлорофилла. Более того, у мутанта гороха с дефицитом вскомогательного светособирающего пигмент-белковолипидного комплекса, в который, как известно [3], входит Хл<sub>662-665</sub>, обнаружено увеличение относительного содержания коротковолновых нативных форм хлорофилла в изолированных мембранных комплексах, обогащенных реакционными центрами фотосистемы II [33]. Эти факты не противоречат сделанному на основе полученных нами данных (рис. 3) заключению о характере мутационной изменчивости распределения хлорофилла по нативным формам в пластидах одноклеточных зеленых водорослей и высших растений.

Анализ результатов изучения особенностей сенсбилизации флуоресценции хлорофилла в пластидах пигментных мутантов растений [21, 23], [24], систематизированных в таблице, показал, что мутационная измен-

Мутационная изменчивость процессов переноса энергии и пигментной системе пластид одноклеточных водорослей и высших растений

Обнаруженные отклонения от нормы

Объекты	нарушен перенос энергии					Между длинноволновыми нативными формами	Коротковолновый сдвиг максимума красной полосы возбуждения низкотемпературной флуоресценции Хл <sub>731-735</sub>	Энергия передается только на самые длинноволновые формы хлорофилла
	от хлорофилла в и каротиноидов	от Хл <sub>670-668</sub>	от Хл <sub>680-675</sub>	от Хл <sub>686-681</sub>	от Хл <sub>691-687</sub>			
Хлорелла	+				+	+		+
Хламидомонада		+	+			+		+
Горох	+	+	-		+	+	+	
Арабидопсис					+			

чивость этого признака нативного состояния хлорофилла проявляется в виде количественных и качественных изменений. Количественная сторона обусловленных мутациями аномалий—это снижение эффективности переноса энергии между нативными формами хлорофилла и от сопровож-

дающих пигментов к хлорофиллу *a*. Этот тип мутационных изменений одиалков для одноклеточных водорослей и высших растений. Обусловленные мутациями качественные нарушения состоят в изменении характерных для диких типов донорно-акцепторных связей нативных форм хлорофилла в процессе переноса энергии.

В спектрах возбуждения флуоресценции клеток или листьев мутантов относительная интенсивность (в сравнении с полосой Соре хлорофилла *a*) полосы, обусловленной поглощением хлорофилла *b* и каротиноидов, была меньше, чем в спектрах исходных линий, даже в тех случаях, когда отношение  $X_l b/X_l a$  у мутанта увеличено. Следовательно, в результате мутаций снижается эффективность сенсibilизации сопрягающимися пигментами флуоресценции хлорофилла *a*.

В спектрах низкотемпературной флуоресценции клеток или листьев мутантов обнаружены (рис. 2) выявляемые только методами производной спектроскопии полосы минорных нативных форм хлорофилла, относительная концентрация которых не больше или даже меньше, чем у исходных линий. Увеличение доли пигмента в виде  $X_l^{676}$ ,  $X_l^{677}$  и группы форм  $X_l^{706-715}$  длинноволновых (рис. 3) только у некоторых мутантов приводило к появлению в эмиссионных спектрах полос этих форм. Поскольку известно, что низкий выход флуоресценции большинства нативных форм хлорофилла обусловлен стоком поглощенной энергии на основные флуоресцирующие формы, полученные данные, вероятно, указывают на снижение в пластидах мутантов эффективности переноса энергии между нативными формами пигмента.

Повышение в пластидах мутантов водорослей относительной концентрации  $X_l^{706-715}$  (рис. 3) в ряде случаев приводило к увеличению в спектрах флуоресценции клеток интенсивности полос с максимумами при 738—740 и 755 нм. У некоторых мутантов высших растений наблюдался коротковолновый сдвиг главного эмиссионного максимума листьев, что свидетельствует об увеличении выхода флуоресценции  $X_l^{725}$ , относительное содержание которого в листьях этих мутантов не больше или даже меньше, чем у исходных линий. Поскольку основными акцепторными формами пигмента в хлоропластах зеленых водорослей являются  $X_l^{715}$  и  $X_l^{725}$ , а в пластидах высших растений —  $X_l^{738}$  [42], полученные данные могут быть интерпретированы как результат мутационных изменений энергетических донорно-акцепторных связей нативных форм хлорофилла, приводящих у водорослей к переносу энергии на самые длинноволновые формы, минуя  $X_l^{715}$  и  $X_l^{725}$  (что характерно для высших растений), а у высших растений — к повышению эффективности сенсibilизации флуоресценции  $X_l^{725}$ , присущему водорослям.

В спектрах возбуждения низкотемпературной флуоресценции  $X_l^{725-735}$  в листьях мутантов гороха главный (красный) максимум был сдвинут относительно его положения в спектре контроля на 8—18 нм в коротковолновую область [21]. Это не связано с изменением распределения хлорофилла по донорным нативным формам (рис. 3), т. е. вероятной причиной сдвига являются изменения переноса энергии на  $X_l^{725-735}$  состоянии в переходе функций основного сенсibilизатора к более коротковолновым формам. Коэффициенты миграции энергии на основ-

ные акцепторные формы пигмента от  $\text{Хл}_{682-692}^{665-697}$  у зеленых водорослей примерно одинаковы (0,46—0,5), а у высших растений уменьшаются от 0,55 ( $\text{Хл}_{692}^{697}$ ) до 0,35 для  $\text{Хл}_{682}^{688}$  [42]. Следовательно, донорно-акцепторным связям нативных форм при переносе энергии в пластидах мутантов высших растений присущи определенные черты, характерные для водорослей.

Таким образом, мутационная изменчивость характеристик переноса энергии возбуждения в пигментной системе пластид проявляется в виде уменьшения эффективности этого переноса и изменений энергетических донорно-акцепторных связей нативных форм хлорофилла. Первый тип мутационных изменений универсален для исследованных групп растений. Второй сближает по этим характеристикам состояния пигмента мутанты высших растений с дикими типами водорослей и наоборот, т. е. мутационная изменчивость особенностей донорно-акцепторных связей нативных форм хлорофилла в процессах переноса энергии аналогична их филогенетическому разнообразию.

Рассмотренные данные показали, что у одноклеточных зеленых водорослей и высших растений имеет место параллелизм мутационной изменчивости признаков состояния хлорофилла. Обнаружено существенное сходство возникающего в результате пигментных мутаций многообразия спектральных характеристик нативных форм хлорофилла и их донорно-акцепторных связей в процессах переноса энергии с филогенетической и онтогенетической вариабельностью этих признаков. Такие результаты находятся в полном соответствии с законом гомологических рядов и наследственной изменчивости [43] и не противоречат сделанному позже выводу (фактически подтверждающему закон Вавилова), что при искусственном мутагенезе новые, не входящие в естественное разнообразие признаки возникают у растений крайне редко [44, 45].

Анализируя изменчивость фенотипических признаков у представителей семейства бобовых, Н. И. Вавилов обнаружил сходство видового разнообразия окраски листьев по крайним градациям (зеленая или желтая) [43]. Поскольку этот признак определяется соотношением скоростей биосинтеза и распада хлорофилла, зависящих от его состояния в пластидах, результаты этих наблюдений можно рассматривать как указание на возможность гомологической изменчивости параметров нативного состояния хлорофилла. Уже получены прямые доказательства применимости закона гомологических рядов к изменчивости признаков фотосинтетического аппарата. Обнаружена гомология филогенетической, онтогенетической и мутационной изменчивости ультраструктурной организации хромофоров и хлоропластов [46]. Установлен параллелизм мутационных изменений соотношения скоростей биогенеза функционально активных надмолекулярных комплексов фотосинтетических мембран зеленых водорослей [47].

Считается, что гомология морфологических (в рассматриваемом случае — молекулярно-структурных) признаков определяется гомологией на генетическом уровне [43, 48]. Так, гомологию изменчивости строения фотосинтетических мембран бактерий, водорослей и высших растений и параллелизм обусловленных мутациями отклонений от нормы темпов

биогенеза мембранных комплексов у различных родов зеленых водорослей авторы объяснили гомологией структуры генотипов растений [46, 47]. Следовательно, обнаруженные нами черты гомологии мутационной изменчивости признаков нативного состояния хлорофилла у одноклеточных водорослей и высших растений однозначно указывают на прямую наследственную детерминированность этих признаков и ее консервативный характер у представителей автотрофных эукариот.

В серии работ со специфическими ингибиторами биосинтеза РНК и белка было показано, что генетические системы растительного организма (ядерный геном и пластом) через биосинтез белков компонентов пластидных мембран управляют организацией хлорофилл-белковых комплексов и концентрацией пигмента в клетках, регулируя состав нативных форм хлорофилла, его распределение по формам и донорно-акцепторные связи форм в процессах перекачки энергии [49—53]. На основе этих данных становятся понятными механизмы мутационной изменчивости признаков нативного состояния хлорофилла, а сходство многообразия этих признаков, поставляемого мутагенезом, с их филогенетическим микробразием можно рассматривать как доказательство возможности «использования» мутаций эволюционным процессом. Это еще одно подтверждение справедливости микроэволюционных представлений Н. В. Тимофеева-Ресовского.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Красновский А. А. Преобразование энергии света при фотосинтезе. Молекулярные механизмы, М., 64, 1974.
2. Литвин Ф. Ф. Автореф. докт. дисс., 50, М., 1978.
3. Гиллер Ю. Е. *Studia biophysica*, 71, 2, 99—114, 1978.
4. Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. 109—182. М., 1986.
5. Насыров Ю. С. Фотосинтез и генетика хлоропластов. 144, М., 1975.
6. Shlyk A. A., Prudnikova I. V., Sauchenk G. E. et al. Genetic Aspects of Photosynthesis. (Nasyrov Yu. S., Šesták, eds.) *The Hague: Junk*, 119—132, 1975.
7. Ellis R. J. *Biochim. et Biophys. Acta*, 463, 1, 185—215, 1977.
8. Westhoff P., Alt J., Nelson N. et al. *Plant Mol. Biol.*, 2, 2, 95—107, 1983.
9. Орт Д. Р., Говинджи. Фотосинтез под ред. Говинджи. 8—89, М., 1987.
10. Семеновко Б. Е. Фотосинтез и продукционный процесс. Под ред. Ничипоровича А. А., 69—81, М., 1988.
11. Тимофеев-Ресовский Н. В. *Бот. журн.*, 43, 3, 317—336, 1958.
12. Квитко К. В., Борщевская Т. Н. Методы исследования структуры фотосинтетического аппарата, 139—154, Пушкино, 1972.
13. Сидорова К. К. Генетика мутантов гороха, 168, Новосибирск, 1981.
14. Касьяненко А. Г. Автореф. канд. дисс., 22, Душанбе, 1966.
15. Бикасияя Г. Р. Автореф. канд. дисс., 43, Баку, 1974.
16. Гуляев Б. А., Литвин Ф. Ф., Веденев Е. И. и др. *Биол. науки*, 4, 49—57, 1971.
17. Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Полова Н. А. и др. Пигменты пластов зеленых растений и методика их исследования, 121, Л., 1964.
18. Vernon L. P. *Analut. Chem.*, 32, 1144—1150, 1960.
19. Гиллер Ю. Е., Столбова А. В., Вахидова Л. Р. и др. *Биофизика*, 16, 1, 67—77, 1971.
20. Гиллер Ю. Е., Касьяненко А. Г., Вахидова Л. Р. и др. Фотосинтез и использование солнечной энергии, (под ред. Заленского О. В.), 247—254, Л., 1971.
21. Гиллер Ю. Е., Асоева Л. М. Биохимия и биофизика фотосинтеза, 52—58, Иркутск, 1971.

20. Гиллер Ю. Е., Асоева Л. М., Бободжанов В. А и др. Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук, 1 (46), 3—10, 1972.
21. Гиллер Ю. Е., Асоева Л. М. Биофизика, 18, 2, 299—306, 1973.
22. Чундоев А. С., Липкинд Б. И., Каитко К. В., Гиллер Ю. Е. Биол. науки, 6, 38—43, 1978; 11, 45—51, 1979; 11, 35—41, 1981.
23. Литвин Ф. Ф., Гуллев Б. А., Корнеева М. В. Биол. науки, 4, 95—105, 1970.
24. Литвин Ф. Ф., Стадничук И. Н., Шубин В. В. Биол. науки, 9, 36—46, 1976.
25. Лодыгин В. Г., Костиков А. П. Физиол. растений, 25, 3, 500—509, 1978.
26. Блявас О. Б., Корнеева И. В., Стадничук И. Н., Литвин Ф. Ф. Биохимия, 40, 5, 951—961, 1975.
27. Fritsch-Daniel A., Lang F., Fradkin I. I. Biochemistry of chloroplasts. (Goodwin T. W., ed.), London, New York: Acad. Press, 269—274, 1966.
28. Wittelstiel D., von, Heuntingsen K. W., Kannagara J. E., Nielsen O. F. Autonomy and biogenesis of mitochondria and chloroplasts. (Boardman N. K., Linnane A. W., Smillie R. M., eds.) Amsterdam, 205—223, 1971.
29. Windjje, Cederstrand C., Rabinowitch E. Science, 134, 3416, 391—392, 1961.
30. Аброськина Л. С., Воробьева Л. М., Каитко К. В. Физиол. раст., 26, 1, 383—397, 1979.
31. Вершинин А. В., Шутилова Н. И. Генетика, 16, 4, 667—676, 1980.
32. Воробьева Л. М., Аброськина Л. С., Каитко К. В., Красковский Л. А. Физиол. раст., 25, 1, 341—349, 1978.
33. Bennoit P., Jupin G. Biochim. et Biophys. Acta, 440, 1, 120—130, 1976.
34. Picaud A., Acker S. FEBS Letters, 54, 1, 13—17, 1975.
35. Powls R. Proc. of 2nd Int. Cong. on Photosynthesis Research. (Forti G., Avron M., Melandri A., eds.) The Hague: Dr. Junk W. Publishers., 3, 2611—2618, 1972.
36. Meister A. Exper. Techn. der Physik, 14, 3, 168—173, 1966.
37. Meister A. Die Kulturpflanze, 21, 295—311, 1973.
38. Аброськина Л. С. Автореф. канд. дисс., 20, М., 1980.
39. Miles C. D., Daniel D. J. Plant Physiol., 53, 4, 589—595, 1974.
40. Levine R. P. Annual Rev. of Plant Physiol., 20, 523—540, 1969.
41. Литвин Ф. Ф., Синещев В. А., Шубин В. В. Биофизика, 21, 4, 669—675, 1976.
42. Шубин В. В. Генетика, 2, 1, 9—30, 1966.
43. Тагеева С. В. Особенности организации функциональных структур растений в связи с процессами жизнедеятельности. 162, М., 1971.
44. Абдуллаев Х. А., Усманов П. Д., Тагеева С. В. Журн. общей биол., 40, 1, 43—49, 1979.
45. Каитко К. В. Автореф. докт. дисс., 47, Л., 1979.
46. Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции, 297, М., 1977.
47. Насыров Ю. С., Гиллер Ю. Е., Усманов П. Д. Хлорофилл (Под ред. Шлика А. А.), 256—268, Минск, 1974.
48. Гиллер Ю. Е. Автореф. докт. дисс., 48, Минск, 1982.
49. Giller Yu. E. Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin. Math.—Nat. R., 33, 4, 293—295.
50. Гиллер Ю. Е., Асоева Л. М., Коляго В. М., Фрайкин Л. И. Докл. АН СССР, 287, 2, 502—506, 1986.
51. Дудник Н. В., Вахидов Л. Р., Гиллер Ю. Е. Докл. АН Тадж. ССР, 32, 1, 68—72, 1989.

Поступило 26.VI 1989 г.