

<https://doi.org/10.15407/frg2024.06.463>

УДК 581.1

РОЛЬ ПРОТЕЇНІВ РОДИНИ 20—22 кД У ЗАХИСТІ СУБКЛІТИННИХ СТРУКТУР ЗА ДІЇ АБІОТИЧНИХ СТРЕСОРІВ

О.Ю. БОНДАРЕНКО, В.В. ШЕВЧЕНКО

Інститут фізіології рослин і генетики Національної академії наук України

03022 Київ, вул. Васильківська, 31/17

e-mail: biochemkiev@ukr.net

Розглянуто молекулярні й функціональні особливості групи протеїнів молекулярною масою 20—22 кД та їхню роль у регуляції й захисті молекулярних внутрішньоклітинних процесів за дії стресових чинників. Серед них — шаперонін 20 кД (Hsp20), який є кофактором фізіологічного фолдингу основних білків фотосистем за водного, температурного, світлового та холодового стресів у рослинних організмах. Інший представник цієї групи — білок теплового шоку Crp20, або хлоропластний шаперонін, який в даний час визначається як білок, що забезпечує правильний фолдинг інших білків, а в деяких випадках — їх збирання в олігомерні структури. Також проаналізовано функціональну роль водорозчинних хлорофіл-білків (water-soluble chlorophyll-proteins, WSCP), індукованих посухою протеїнів BnD22 (drought-induced 22 kD protein). Вважають, що вони виконують захисну функцію в умовах екологічних обмежень. Так, деякі з них індукуються в умовах абіотичних стресів. WSCP мають потенційну функцію інгібування серинових та/або цистеїнових протеаз, BnD22 впливає на фотостабільність хлорофілу. Висвітлено роль цих протеїнів, як одного з механізмів стійкості клітинних процесів до екстремальних чинників навколишнього середовища.

Ключові слова: молекулярні шаперони, білки теплового шоку, водорозчинні хлорофіл-білки, фотосинтез, субклітинні структури, абіотичні стресори.

Рослини виявляють надзвичайну здатність пристосовувати ріст і розвиток до умов навколишнього середовища. Ця пластичність помітна не тільки в швидкості росту органів, а й у розвитку структур тканин і морфології клітин. Абіотичні чинники можуть змінювати фізіологічні та біохімічні ознаки [1, 2], шаблон експресії генів [3], а також структуру протеомів рослин [4]. Одним з найважливіших питань у рослинництві є наявність доступної води, яка впливає на цикли росту рослин. Низька вологість призводить до дефіциту води, який найчастіше спостерігається в районах із малою кількістю опадів і низьким рівнем зрошення [5].

Відомо, що на пшеницю (*Triticum aestivum* L.), як на одну з найважливіших сільськогосподарських культур у світі, припадає близько

Цитування: Бондаренко О.Ю., Шевченко В.В. Роль протеїнів родини 20—22 кД у захисті субклітинних структур за дії абіотичних стресорів. *Фізіологія рослин і генетика*. 2024. 56, № 6. С. 463—481. <https://doi.org/10.15407/frg2024.06.463>

20 % калорій, які споживає людина [6]. Проте через глобальне потепління та обмеження доступних водних ресурсів продуктивність пшениці щорічно зменшується. Останніми роками численні праці були присвячені вивченню дії посухи на рослини озимої пшениці. Показано, що для підвищення стійкості до дії водного дефіциту необхідні дослідження генетичного різноманіття ознак [7]. Нестача води призводить до зменшення врожаю та якості зерна пшениці, крім того, вона спричинює складні реакції на клітинному й фізіологічному рівнях рослини [8, 9, 10]. Отримання та ідентифікація високоврожайних рослин разом із дослідженням і вдосконаленням молекулярних механізмів за умов нестачі води можуть бути найкращою стратегією боротьби з негативним впливом посухи [9, 10, 11].

Вищі рослини здатні справлятися зі змінами інтенсивності світла та підтримувати свій гомеостаз тонким налаштуванням поглинання світла й економного спрямування енергії збудження молекул хлорофілу до реакційних центрів фотосинтетичного апарату [12, 13] в умовах коливання інтенсивності сонячного світла й змін його спектра [14]. Фотосинтез — це природний процес, який базується на поглинанні сонячної енергії та її перетворенні в енергію хімічних зв'язків [15]. Добре організована система білків і пігментів (хлорофілів і каротиноїдів) допомагає фотосинтезувальним організмам виживати під таким досить нестабільним джерелом енергії, як сонячне світло. У вищих рослин реакційні центри розташовані в ядрах великих білкових комплексів, які називаються фотосистемами I (ФС I) і II (ФС II), де ініціюється виробництво хімічної енергії. Фотони вловлюються периферійними антенами (світлозбиральними комплексами (СЗК)), які є сукупністю білків, що зв'язують пігменти.

Фотозахисний механізм розвинувся в природі як відповідь на раптовий надлишок освітлення, переважно для уникнення окиснювального стресу [16, 17]. Різні аспекти пластичності розвитку можуть бути взаємопов'язані, але генетично розділені [18]. Так, хлоропласт загалом досить самостійна та автономна органела. Виконуючи певну фізіологічну роль у рослинній клітині, він відокремлений від вмісту клітини мембраною, що дає змогу тільки обмеженій кількості речовин потрапляти всередину та/або вивільнюватися назовні в цитоплазму. Хлоропласт має свій геном, що кодує більшість протеїнових молекул, потрібних для його нормального функціонування. За всіх цих відомих можливостей, є групи речовин, в яких хлоропласт має потребу, але не здатен їх синтезувати. При формуванні та функціонуванні пігмент-білкових комплексів у листках вищих рослин спостерігається двобічний зв'язок між двома генетичними системами в клітині — ядерною та хлоропластною — в регуляції та збиранні окремих частин і компонентів фотосинтетичної системи.

Реакція фотосинтезу на тепловий стрес охоплює складні фізіологічні та біохімічні процеси. Вони контролюються сигнальними молекулами, індукованими теплом, і додатково опосередковуються генетичними та епігенетичними програмами експресії генів, що призводить до формування специфічних для певної стадії розвитку профілів транскриптомів, протеомів і метаболітів. Протеомний аналіз є

популярним і корисним інструментом для дослідження механізму відповіді рослин на тепловий стресор [19].

Фотозахист активується кількома механізмами. Щоб уникнути перезбудження за надмірного освітлення, задіюються зміни конформатції головної антени ФС II, які можуть бути пов'язані з переходом від світлозбирального до фотозахисного стану [17]. Захисна відповідь на непередбачувані коливання світла досягається індукцією енергозалежного гасіння (qE), яке є основним компонентом процесу, відомого як нефотохімічне гасіння (NPQ) флуоресценції хлорофілу. qE контролюється роботою ксантофілового циклу та накопиченням специфічних типів білків за підкислення внутрішньотилакоїдного простору. Білкові кофактори, які на даний момент визначені для модуляції qE у фотосинтезувальних еукаріотів, це субодиниця S ФС II (PsbS) і світлозбиральні білки, пов'язані зі стресом, (LHCSR/LHCSX). Перехід від LHCSR- до PsbS-залежного qE відбувся під час еволюції Viridiplantae (організми «зеленої лінії»), таких як зелені водорості, мохи та судинні рослини. Численні дослідження показали, що білки LHCSR і PsbS мають різні функції в процесі qE [20].

Протеоміка відома як ефективний метод ідентифікації потенційно значимих білків, представлених у тканинах, клітинах або субклітинних компартментах [9, 21]. Це потужний метод для безпосередньої оцінки наповнення та стану білків за впливу певних чинників навколишнього середовища, ідентифікації біохімічних шляхів і комплексної реакції рослин на екологічний стрес [9]. Білки є важливими біомолекулами в організмах, які впливають на всі функції клітин, і визначення їхньої експресії може забезпечити широкий огляд молекулярних подій і конкретних фізіологічних станів [22].

Одним із методів дослідження протеому є електрофоретичне розділення білків у ПААГ. При дослідженні білкового складу листків вищих рослин вирізняють білки, які утворюють смугу в зоні 20–22 кД. Відповідно до різних літературних джерел, в цій зоні різними методами їх визначають як Hsp20, Cpn20, — білки теплового шоку (heat-shock proteins), хлоропластний шаперонін, WSCP — водорозчинні хлорофіл-білки (water-soluble chlorophyll-proteins), індуковані посухою BnD22 (drought-induced protein) та ELIP — ранні світлоіндуковані білки (early light-induced proteins).

Є перелік фундаментальних клітинних процесів, які прогнозують тимчасовий вплив навколишнього середовища на взаємодійні поверхні, такі як заряджені області або гідрофобні домени. Ці процеси полягають у синтезі білків, транспортуванні білків, роботі комплексів, що беруть участь у реплікації ДНК, збиранні комплексів органел із субодиниць, створених у більш ніж одному субклітинному відділі, та відновленні після дії стресових чинників. Гіпотеза самоскладання припускає, що всі взаємодії між такими відкритими поверхнями є абсолютно специфічними, тобто необхідні та достатні для створення функціональної конформатції [23]. Під час процесу складання та фолдингу існує певна імовірність того, що відбудуться неспецифічні взаємодії, які можуть призвести до формування неправильних структур, що будуть нефункціональними. Там, де ця імовірність низька,

молекулярні шаперони можуть не знадобитися, але там, де вона висока, їхня участь обов'язкова в разі формування функціональних структур. Підтвердження цього припущення знаходять під час спостережень за збиранням таких різноманітних структур, як нуклеосоми, фагові частинки та олігомерні ферменти, наприклад Рубіско, де за відсутності зовнішніх чинників формуються неправильні структури. Цей зовнішній чинник — нуклеоплазмін, необхідний для правильного складання нуклеосом, для якого вперше був запропонований термін «молекулярний шаперон» [24].

Багато й інших клітинних процесів потребують посередництва родини білків, які називаються молекулярними шаперонами [25]. Упродовж багатьох років накопичилось багато доказів, які доводять, що молекулярні шаперони забезпечують універсальні клітинні функції [26]. Ідентифікується все більше й більше білків, які виконують роль шаперонів у різноманітних клітинних процесах. Особливо доцільно згадати концепцію шаперону у зв'язку з дослідженнями збирання важливого фотосинтетичного ферменту Рубіско, які проводились в Університеті Уоріка з 1979 р. [26]. Молекулярні шаперони сьогодні визначаються як білки, що забезпечують правильний фолдинг інших білків, а в деяких випадках їх збирання в олігомерні структури, але вони не є компонентами цих кінцевих структур. Припускається, що основною функцією молекулярних шаперонів є запобігання утворенню неправильних структур і розшифровування будь-яких, що виникають, зокрема внаслідок дії високої температури. Переважна парадигма щодо збирання та фолдингу білка, яка припускала, що ці процеси відбуваються спонтанно, без допомоги зовнішніх чинників, базувалась винятково на дослідженнях *in vitro* [27]. Найвідповідніше середовище для збирання та фолдингу білків, це те, що існує всередині клітини, й інтуїтивно прийнятно, що шляхи фолдингу для новосинтезованих білків, можливо, розвинулися на основі взаємодії з уже існуючими білками [26].

Срp20, Hsp20 — хлоропластний шаперонін, критичний регулятор опосередкованого шапероном фолдингу білка, який бере участь у згортанні, деградації та захисті новоутворених білків під час їх транспортування в органели як в оптимальних, так і в несприятливих умовах. Hsp (білки теплового шоку), як молекулярні шаперони, поширені в різноманітних організмах і відіграють вирішальну роль у сприянні фолдингу та запобіганні агрегації білка [28].

Наразі також відомо, що вони функціонують на всіх стадіях розвитку й реагують на абіотичні стресори, такі як низька температура, посуха, засолення та спричинений дією цих чинників окиснювальний стрес [29, 30, 31]. Більшість білків досягають свого природного функціонального стану спонтанно, після виходу з рибосоми, але частина білків потребує допомоги шаперонів для фолдингу. Шаперони є важливими для підтримання гомеостазу клітинного білка та наявні у всіх царствах біоти. Система шаперонінів є родиною шаперонів із структурою циліндричної форми, що містить 14—16 субодиниць, які утворюють два кільця, розташовані один за одним [32]. Кожне кільце містить центральну порожнину, де відбувається згортання широкого

спектра новосинтезованих або денатурованих за впливу зовнішніх чинників поліпептидів [33]. За впливу високих температур порушується диференційна експресія білків, пов'язаних з фотосинтезом, синтез хлорофілу, енергетичний статус фотосистем, активація транспорту електронів і Рубіско, а також регуляція циклу Кальвіна. У цьому випадку також реалізуються захисні механізми хлоропластів, включно генерація членів родини білків теплового шоку (HSP) для фолдингу та повторного згортання пошкоджених білків, активація системи поглинання АФК для окисно-відновного гомеостазу й інші, задіяні у ретроградних сигнальних шляхах для захисту цілісності клітини та нормального росту рослин [19, 32]. Ця група шаперонів регулюється АТФ і розпізнає сегменти відкритих гідروفобних амінокислотних залишків [34].

Загалом Hsp можна класифікувати на п'ять родин білків відносно до молекулярної маси й гомології послідовності: Hsp100s/ClpB, Hsp90s, Hsp70s/DnaK, Hsp60s та Hsp20s [35, 36]. Hsp20 також називають малими Hsp (sHsp), а їхня молекулярна маса становить приблизно від 12 до 42 кД [35]. Як правило, Hsp20 захоплюють субстратні білки АТФ-незалежним способом і запобігають необоротній агрегації денатурувальних стрес-білків [37]. Вивільнення та згортання комплексів Hsp20-субстрат не є спонтанним і АТФ-залежні шаперони, включно Hsp70s і Hsp100s, можуть взаємодіяти в цих процесах [38]. Послідовності Hsp20 містять центральний консервативний α -кристаліновий домен (ACD), оточений варіабельною N-кінцевою областю та коротким C-кінцевим розширенням [39, 31]. ACD є характерним доменом Hsp20 з вмістом 80–100 амінокислот, і його структура в рослинах є « β -сендвічем», що містить три та чотири ланцюги в антипаралельному напрямку й подовжений ланцюг [40, 41].

На відміну від інших родин Hsp, родина Hsp20 є варіабельнішою і розбіжнішою у царстві рослин [41]. В *Arabidopsis* на основі субклітинного розташування були спочатку визначені сім підродин (CI, CII, CIII, M, P, ER і Px) [40]. До попередньої класифікації було додано ще п'ять підродин, включно чотири цитоплазматичні підродини (CIV, CV, CVI і CVII) й одна мітохондріальна підродина MII [42]. Загалом білки Hsp20 можна розділити на 12 підродин (CI, CII, CIII, CIV, CV, CVI, CVII, MI, MII, ER, P і Po) [40, 42, 43]. Підродини від CI до CVII локалізовані в цитоплазматичному/ядерному шарі, підродини M (MI і MII) — в мітохондріях, а підродини ER, P і Po — в ендоплазматичному ретикулумі (ER), пластидах (Ps) і пероксисомах (Pos), відповідно [31].

Шаперонін 20 кД (Cpn20) є добре відомим ко-шапероніном, локалізованим у хлоропласті, який допомагає шапероніну Cpn60s у згортанні білка в АТФ-залежній реакції [44]. Дослідження у хлоропластах *Arabidopsis* показали, що Cpn20 опосередковує активацію антиоксидантного ферменту (Fe-SOD) [45] і негативно регулює передавання сигналів абсцизової кислоти [46].

Останнім часом було секвеновано багато геномів рослин. Родини генів Hsp20 було ідентифіковано в багатьох видах рослин, зокрема в арабідопсисі (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) [42], африканській

бермудській траві (*Cynodon transvaalensis* Burt Davy) [47], рисі (*Oryza sativa* L.) [48], сої (*Glycine max* (L.) Merr.) [49], пшениці (*Triticum aestivum* L.) [50], картоплі (*Solanum tuberosum* L.) [51], яблуні (*Malus domestica* (Suckow) Borkh.) [52] тощо. Серед цих видів в *Arabidopsis* є 19 генів Hsp20, рису — 39, сої — 51, пшениці — 163, картоплі — 48, у яблуні — 41 [47].

Незважаючи на подібність за загальною організацією субодиноць, серед шаперонінів певних видів були виявлені відмінності в структурі. Наприклад, хлоропласти рослин містять атипові шапероніни та ко-шапероніни. На відміну від мітохондрій і більшості еубактерій, які мають лише один тип субодиноць Crn60 [53], хлоропласти містять два поліпептиди Crn60 (називаються α і β) з приблизно 50 % ідентичністю [54]. Два поліпептиди Crn60, можливо, еволюціонували, щоб виконувати різні функції всередині пластиди або просто представляти різні білки з ідентичною функцією. Невідомо, чи утворюють субодиноць α і β Crn60 хлоропластів гомо- чи гетероолігомерні тетрадекамери. З огляду на це, хлоропласти мають містити подвійний домен ко-шапероніну [55], який утворює залежний від аденіну нуклеотидний комплекс як з α , так і з β субодиноцями Crn60.

На основі гомології послідовності між кожним доменом у Crn21 ідентифікували потенційний олігопептидний лінкер [56]. Цей олігопептид має склад, дуже сприятливий для зв'язування домену [57], і він ефективно розташований посередині вздовж поліпептиду Crn21, щоб забезпечити внутрішню вісь симетрії, навколо якої може утворитися псевдосиметрична структура після стресу та згортання двох доменів. Як з'ясовано, кожен домен Crn21 є функціональним, внаслідок чого підвищується імовірність того, що субодиноць α і β Crn60 хлоропласта можуть потребувати різних взаємодій ко-шапероніна для максимальної активності. Це означає, що два домени ко-шапероніна мають переважні сайти зв'язування на різних молекулах Crn60, або на різних сторонах однієї молекули. Можливо, структура злитого домену ко-шапероніна хлоропласта задовольняє цю вимогу, демонструючи дві диференційно активні поверхні для Crn60 у реакції виділення цільового поліпептиду.

Злиття доменів Crn10 з утворенням Crn21 було ранньою еволюційною подією, що підтверджує його наявність у всіх досліджених фотосинтетичних еукаріотах. Таке злиття було висококонсервативним, і це в свою чергу доводить перевагу збереження дводоменної структури в хлоропластах. Інші білки, очевидно, еволюціонували дублюванням та злиттям доменів [58]. Процес злиття доменів, імовірно, був би ефективнішим під час транслокації в хлоропласти, оскільки для транспортування двох функціональних доменів був би потрібний лише один транзитний пептид, і він справді є механізмом для забезпечення еквімолярних кількостей двох активних частин ко-шапероніна.

Однак інші переваги злиття доменів можуть бути більш значущими. Наприклад, домени є автономними одиницями кооперативного фолдингу. Виявлено, що злиття доменів підвищує швидкість

згортання та може підвищити стабільність зменшенням ентропії розгорнутого стану [59]. Це відбувається тому, що два ланцюги більше не є незалежними один від одного, Cpn21 стабільніший. Можливо, найвагомішою причиною злиття доменів є те, що воно забезпечує механізм правильного об'єднання різнорідних, але споріднених субодиниць [60]. Оскільки кожен домен руйнується до своєї нативної структури, він прив'язується до іншого домену пептидним лінкером, забезпечуючи в такий спосіб високу локальну концентрацію злитих субодиниць із фіксованою полярністю. Ця полярність може бути важливою для загального збирання олігомера Cpn21. Найпростішою моделлю збирання субодиниць в олігомери є випадкові зіткнення між субодиницями, що спричинює асоціацію і перемішування для отримання нативної четвертинної структури [61].

Фотосинтез залежить від світла. Однак надлишок світла може бути шкідливим для фотосинтетичного апарату, оскільки при цьому утворюються активні форми кисню (АФК), які спричинюють фотогальмування. Кисневі організми розвинули механізми фотозахисту для протидії світлозалежному утворенню АФК, зокрема превентивне розсіювання збуджених станів хлорофілу (1Chl*) у тепло в процесі, який називається нефотохімічним гасінням (NPQ). Він полягає в активації реакцій гасіння 1Chl*, коли рН люменальної частини тилакоїда знижується понад 5,2. Також підкислення відбувається, коли швидкість циклу відновлення CO₂ насичена й не може регенерувати ADP+P_i, пригнічуючи активність АТФ-ази та повернення протонів (H⁺) у стромальний компартмент. Основним і найшвидшим компонентом NPQ є гасіння енергії qE, яке, наприклад у водоростей, залежить від пов'язаних зі стресом білків LHCSR (light-harvesting complex stress-related) [16].

Нефотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу регулює розсіювання тепла збуджених станів хлорофілу та визначає ефективність кисневих фотосинтетичних систем. NPQ регулюється рН-чутливим білком, реагуючи на підкислення просвіту хлоропласта, спричинене надлишком світла, з'єднаним із субодиницею хлорофілу/ксантофілу, де каталізуються реакції гасіння. У рослин датчиком є PsbS, тоді як два пігментзв'язувальні білки Lhcb4 (також відомий як CP29) і СЗК ІІ є активаторами. У водоростях і мохах пов'язані зі стресом білки LHCSR виконують обидві функції сенсора та активатора в одній субодиниці. Повідомляється про експресію гена *Lhcsr1* у кількох мутантів *Arabidopsis thaliana* npq4, у яких відсутній рН-чутливий білок PsbS, необхідний для активності NPQ. Цей ген був виділений з рослин моху *Physcomitrella patens* (Hedw.) Bruch & Schimp. і перенесений у геном *Arabidopsis thaliana*. Гетерологічний білок LHCSR1 накопичується в тилакоїдах *A. thaliana*, і активність NPQ може бути частково відновлена. Комплементация подвійних мутантів, у яких, окрім PsbS, відсутні специфічні ксантофіли, дала змогу проаналізувати потребу в хромофорі для LHCSR-залежної активності гасіння. Було показано, що часткове відновлення NPQ здебільшого пов'язане з нижчими рівнями зеаксантину в *A. thaliana* порівняно з *P. patens*. Комплементовані мутанти npq2npq4, у яких, окрім PsbS, відсутні зе-

аксантинепоксидаза, показали відновлення NPQ до 70 % порівняно з *A. thaliana* дикого типу. Крім того, стало відомо, що лютеїн не є необхідним ні для згортання, ні для активності гасіння LHCSR1 [62].

Зелені рослини розвинули фотозахисні механізми для адаптації до коливань інтенсивності світла в природному середовищі. Субодиниця S ФС II (PsbS) і пов'язані зі стресом білки (LhcSR) світлозбирального комплексу необхідні для запуску фотозахисту в судинних рослин і зелених водоростей, відповідно. Активність обох білків посилюється в моху *Physcomitrella patens* за умов високої освітленості [16]. У мохах білки LHCSR залишаються основними каталізаторами розсіювання енергії, але незначний вплив також відбувається через гомологічний білок, субодиницю PsbS. Однак у судинних рослинах LHCSR зник і PsbS є єдиним рН-чутливим тригером qE. Заміна PsbS LHCSR відбулася на пізніших етапах еволюції наземних рослин. PsbS і LHCSR належать до світлозбирального комплексу і мають спільні властивості, такі як утримування протонованих залишків, які накопичуються в люмені хлоропласту, що є важливим для визначення рН. Проте є також помітні відмінності — LHCSR зв'язує хлорофіли та ксантофіли, а PsbS — ні. Це означає, що перший цілком може каталізувати реакції гасіння, тоді як другому для функції гасіння потрібні партнери, які зв'язують пігмент [63].

Було знайдено два види водорозчинних білків, які за якісного аналізу білкового складу методом електрофорезу в ПААГ концентруються в зоні 20—22 кД, здатних «витягувати» хлорофіл із пігмент-білків тилакоїдів, що індукуються в несприятливих умовах середовища. Зокрема до них відносять підродину Cab та PsbS (мала субодиниця ФС II). WSCP (water-soluble chlorophyll-proteins) — водорозчинні хлорофіл-білки. Їх було ідентифіковано в клітинах рослин родів *Chenopodium*, *Atriplex*, *Polygonum* і *Amaranthus* (клас I) та родів *Brassica*, *Raphanus* і *Lepidium* (клас II). Водорозчинний білок WSCP, що зв'язує хлорофіл, є єдиним відомим зразком носія хлорофілу в зелених рослинах. Нещодавно фотозахисна функція WSCP була продемонстрована вимірюваннями ЕПР: індуковане світлом утворення синглетного кисню хлорофілом у тетрамері WSCP приблизно в чотири рази нижче, ніж у незв'язаного хлорофілу. З метою з'ясування механізму його фотозахисної функції описано кристалічну структуру комплексу WSCP-хлорофіл, виділеного з листків *Lepidium virginicum* (L.) (віргінського перцю). Цей комплекс є гомотетрамером, що складається з чотирьох білкових ланцюгів із 180 амінокислот і чотирьох молекул хлорофілу. У центрі комплексу утворюється одна гідрофобна порожнина, в якій усі чотири молекули пігменту щільно упаковані та ізольовані від розчинника [64].

WSCP класу II є водорозчинними білками ~20 кД, які утворюють тетрамерну збірку після зв'язування молекул хлорофілу із співвідношенням пігменту до білка одиниця або менше, та виявляють високу термічну здатність і фотостабільність [65]. Фізіологічна функція WSCP досліджується. Хоча WSCP мають подібність послідовності приблизно на 30 % з інгібіторами протеїнази типу Кюніца, жодної істотної інгібіторної активності WSCP ще не було виявлено [66].

Низький вміст хлорофілу на білок робить мало ймовірним те, що WSCP беруть участь у світловій реакції фотосинтезу. Тим часом, на початку досліджень, з'явилися припущення [67], що WSCP діє як поглинач вільного хлорофілу, транспортуючи його з тилакоїдної мембрани до оболонки хлоропласту, де, як вважають, знаходиться фермент, який ініціює катаболізм хлорофілу [68].

WSCP класів I і II відрізняються переважно своєю фотоперетворюваністю. WSCP класу I показують зміну поглинання, спричинену світлом, тоді як у WSCP класу II цього не зафіксовано. Молекулярні та функціональні властивості WSCP класу I здебільшого невідомі. Проте дослідження адаптації рослин до осмотичного стресу виявили участь індукованих посухою білків із молекулярною масою 20–22 кД, що мають подібність послідовності з WSCP класу II [69].

Зв'язування хлорофілу з WSCP повністю залежить від координаційного зв'язку між карбонільним киснем Pro-36 і центральним іоном Mg^{2+} хлорофілу, оскільки феофітин, похідне хлорофілу без центрального іону Mg^{2+} , не може зв'язуватися з WSCP [65]. Однак електронна густина зв'язку та його довжина 0,21 нм вказують на те, що зв'язок досить міцний для підтримання зв'язування хлорофілу [64]. У дослідженнях було показано кристалічну структуру тетрамерного комплексу WSCP-хлорофіл, який складається з чотирьох мономерів цього розчинного білка та чотирьох молекул хлорофілу [64]. Він має чітку структуру, яка забезпечує транспорт гідрофобного хлорофілу у водному середовищі. Існує виразна відмінність між структурною роллю хлорофілу в комплексі WSCP-хлорофіл і в мембранно-інтегрованих комплексах хлорофіл-білок, таких як світлозбиральний комплекс ФС II [70] та ФС I [71]. Білкова архітектура фотосинтетичного апарату значно залежить від наявності молекул хлорофілу, вбудованих у спіралі, що охоплюють мембрану. У комплексі WSCP молекула хлорофілу приєднана до молекулярної поверхні білкового мономера, що вказує на її незначний вплив у фолдингу білка WSCP. Молекули хлорофілу в світлозбиральному комплексі II зв'язуються з білковою матрицею зі сторони *anti* частіше, ніж з боку *syn* у співвідношенні 11 : 3. *Syn* й *anti* позначають орієнтацію магнієвого ліганду щодо 17-пропіонової кислоти, етерифікованої фітиловим «хвостом». Така ж тенденція спостерігається й у ФС I [72] та з білками бактеріохлорофілу [73]. З іншого боку, аксіальний ліганд хлорофілу у WSCP (Pro-36) знаходиться на стороні *syn*. Повідомлялося, що аро-WSCP здатен видаляти хлорофіл із тилакоїдної мембрани *in vitro*, але молекулярний механізм ще не зрозумілий. Цілком можливо, що причиною такого незвичайного режиму зв'язування хлорофілу є те, що аро-WSCP (Pro36) може утворювати координаційний зв'язок, необхідний для видалення пігменту безпосередньо з фотосинтетичних систем, наближаючись із сторони *syn*, протилежної білковій матриці СЗК II [64].

Було виявлено, що мономер WSCP стехіометрично зв'язує одну молекулу хлорофілу в тетрамерному комплексі WSCP-хлорофіл. Гідрофобна порожнина, яка зв'язує хлорофіл, утворюється серед поверхонь розподілу всіх чотирьох мономерів у центрі тетрамеру, де всі чо-

тири молекули пігменту щільно упаковані. Водночас у порожнині виникає гідрофобна взаємодія між чотирма фітиловими хвостами, що можна вважати рушійною силою тетрамеризації WSCP [64]. Насправді олігомеризація не відбувається, коли мономер WSCP зв'язує хлорофілід, який є похідним хлорофілу [65]. Тут і завбачаються можливі механізми фотозахисної функції. Порожнина, що зв'язує хлорофіл, не є повністю закритою, оскільки в її стінці є чотири пороподібні отвори. Однак надходження розчинника через ці отвори можна виключити, оскільки кластер пігменту закупорює їх зсередини порожнини. Доступна для розчинника площа поверхні молекул хлорофілу обмежена складноефірним зв'язком. Вважають, що утворення синглетного кисню відбувається шляхом прямого контакту, особливо з центральним іоном Mg^{2+} -хлорофілу [74]. З огляду на це припускають, що механізм фотозахисту комплексу WSCP-хлорофіл буде залежати від тетрамерної збірки, яка містить молекули цього пігменту у водонепроникній порожнині, позаяк корпус зменшує імовірність прямого контакту між молекулами хлорофілу й молекулярним киснем [64].

Разом з тим виникає питання, як індукована світлом енергія збудження хлорофілу розсіюється в гідрофобній порожнині WSCP. Раніше повідомлялося, що молекули хлорофілу в комплексі WSCP випромінюють флуоресценцію [75]. Це означає, що енергія збудження, принаймні частково, розсіюється цим випромінюванням. Крім того, структура передбачає дві інші можливості. Одна з них полягає в тому, що гасіння енергії збудження може бути спричинене послідовністю обміну електронами між молекулами хлорофілу й сусідніми ароматичними залишками Trp-90 та Trp-154. Такий механізм гасіння збуджуваного світлом хромофора був добре продемонстрований у білках, які зв'язують рибофлавін, у яких ефективний обмін електронами відбувається з двома сусідніми ароматичними залишками (Trp-75 і Trp-156), що зміщують рибофлавін у гідрофобній щілині [76]. Припускається можлива участь ароматичних залишків у гасінні флуоресценції бактеріохлорофілу та молекул хлорофілу вищих рослин [77, 78].

Інший варіант полягає в тому, що близьке розташування двох молекул пігменту в димері хлорофілу, який утворюється в тетрамерному комплексі WSCP-хлорофіл, може спричинити гасіння флуоресценції, яке призводить до розсіювання енергії. Було припущено, що димери пігменту можуть мати потенціал для потужного гасіння, оскільки димери в штучних умовах демонстрували гасіння флуоресценції *in vitro* [79]. Гасіння флуоресценції, яке приводить до розсіювання енергії, може бути спричинене передаванням енергії між молекулами пігменту. У хлорофілзв'язувальній порожнині комплексу WSCP-хлорофіл дві молекули хлорофілу димеру пов'язані майже точною 2-кратною симетрією, де вони утворюють відкриту структуру типу «сендвіч» на відстані 1 нм між центрами молекул хлорофілу. Геометрично оцінена сила диполь-дипольного зв'язку 96 см^{-1} означає, що дві молекули хлорофілу можуть вважатися димером екситонного зв'язку, який забезпечує передавання енергії між ними. Ці результати узгоджуються з результатами спектроскопічних досліджень круго-

вого дихроїзму [65] та магнітного кругового дихроїзму [80]. З огляду на це цікавою є гіпотеза, що передавання енергії між молекулами пігменту може сприяти фотозахисту молекул хлорофілу в WSCP [64].

Фотозахисний білок PsbS, який належить до WSCP, взаємодіє як з малою, так і з головною антенами СЗК ІІ [81, 82, 17], а також може регулювати значення рКа відкритих у люмені залишків СЗК ІІ й чутливість СЗК ІІ до протонів, впливати на рухливість білків у тилакоїдній мембрані. Просторова реорганізація та конформаційні зміни головного СЗК ІІ за наявності PsbS у тилакоїдних мембранах або зміни в морфології мембрани, що впливають на конформацію СЗК ІІ і, можливо, індуюють зміну орієнтації лютеїнів в СЗК ІІ, все ще є предметом дискусій [83, 84]. Не беручи на себе пряму роль у гасінні енергії, PsbS може контролювати амплітуду qE [85–89]. Для білка PsbS також було запропоновано роль «мембранного мастила», що індукує рухливість білка, оскільки відсутність PsbS (мутант prq4) сприяє утворенню впорядкованих (кристалічних) фаз, де білки іммобілізовані [88]. Показано, що PsbS швидко реагує на зміни рН і діє як ефективний датчик коливань світла [90, 91, 92], легко змінюючи свою конформацію, щоб зв'язуватися з СЗК ІІ [93]. Тому ефект PsbS може бути складнішим, ніж проста індукція першого порядку розсіювального стану СЗК ІІ [94]. Оскільки WSCP здатні витягувати хлорофіл із тилакоїдів, припускається, що вони можуть діяти як носії цього пігменту в процесі реорганізації фотосинтетичного апарату за впливу несприятливих умов середовища та як поглиначі хлорофілу під час пошкодження клітин [95, 96, 97], а склад білків, таких як СЗК ІІ, ранні світлоіндуковані білки (ELIP) і PsbS, змінюється залежно від сезону [98].

Пізніше було показано, що WSCP класу ІІ з *Brassicaceae* підрозділяються на клас ІІА та клас ІІВ відповідно до їх очевидного співвідношення зв'язування хлорофілів *a/b*. Їхня селективність зв'язування Хла/Хл_b була частково охарактеризована, але афінність до хлорофілів ще точно не визначена. Наприклад, WSCP ІІА не виявляють переваг зв'язування хлорофілів, тоді як WSCP ІІВ мають велику спорідненість до хлорофілу *b*. У дослідженні [99] представлено новий метод оцінки зв'язування хлорофілів з WSCP, заснований на відмінностях швидкості фотовідбілювання хлорофілів у широкому діапазоні співвідношень хлорофіл-білок. Білок, який був обраний для дослідження WSCP — BnD22, WSCP ІІА, індукований у листках *Brassica napus* за умов дефіциту води. BnD22 утворював олігомерні комплекси після зв'язування з хлорофілом *a* та/або хлорофілом *b*, що забезпечували захисний ефект проти фотоповшкодження. Константи зв'язування вказують на те, що BnD22 зв'язується з високою спорідненістю з хлорофілами та із сильною селективністю — з хлорофілом *a*. Крім того, залежно від співвідношення хлорофіл-білок після відновлення, було виявлено два варіанти зв'язування в результаті різниці стехіометрії хлорофілу всередині олігомерних комплексів [99].

Білки WSCP класу ІІ, специфічні для *Brassicaceae*, різко відрізняються від інших хлорофілзв'язувальних білків. Вони водорозчинні, не містять каротиноїдів і не беруть участь у фотосинтезі. WSCP кла-

су II можна розділити на два підкласи: клас ПА із співвідношенням Хл a/b вище 6 і клас ПВ із співвідношенням Хл a/b нижче 3,5 [69, 100]. Очікується, що вони виконують захисну функцію в умовах екологічних обмежень. Наприклад, деякі з них індукуються в стресових абіотичних умовах [101, 102]. Крім того, було показано, що AtWSCP з *Arabidopsis thaliana* бере участь у захисті від травоядних і відіграє роль у запрограмованій загибелі клітин під час розвитку квітки [103]. Будучи членами родини інгібіторів протеаз типу Кюніца, WSCP мають потенційну функцію інгібування проти серинових та/або цистеїнових протеаз, при цьому AtWSCP та BnD22 здатні інгібувати цистеїнові й серинові протеази, відповідно [102, 104–106]. BnD22 впливає на фотостабільність хлорофілу. Зниження фотовідбілювання хлорофілів за наявності BnD22 доводить здатність BnD22 захищати зв'язані хлорофіли від фотодинамічного пошкодження, як було показано раніше для кількох WSCP [107, 108]. Ця захисна роль може бути зумовлена саме упаковкою хлорофілів у добре захищене гідрофобне ядро [64, 107–109]. В роботі [99] найвищий фотозахист хлорофілу a порівняно з хлорофілом b у комплексах BnD22 міг бути наслідком різниці у зв'язуванні хлорофілів з BnD22. Водночас показано, що хлорофіл a та хлорофіл b також захищені від фотоокиснення в обох типах комплексів BnD22-хлорофіл у напівпігментованих і повністю пігментованих станах [110]. Але, на відміну від праці [110], де спостерігали однакові швидкості фотознебарвлення, незалежно від стехіометрії хлорофілу a всередині комплексів WSCP, результати роботи [99] показали кращий фотозахист хлорофілів a та b у комплексі 4BnD22-2хл, ніж у комплексах 4BnD22-4хл. Різницю в результатах цих робіт можна пояснити часом освітлення (одна година проти кількох секунд, відповідно).

Таким чином, останнім часом дослідження молекулярних механізмів захисту клітин від дії різних стресових чинників набуває все більшої актуальності у зв'язку із глобальними змінами клімату та техногенним навантаженням на довкілля. Важливе місце серед цих досліджень займає пошук різних сполук, які синтезуються у відповідь на стресовий вплив для захисту живих організмів і збереження їх високого функціонального стану. Серед них — білки теплового шоку, шаперони та шапероніни, пролін тощо. Родина білків 20–22 кД є яскравим представником таких захисних макромолекул, протекторна функція яких ще до кінця не з'ясована та потребує додаткових досліджень.

REFERENCES

1. Goharrizi, K.J., Baghizadeh, A., Kalantar, M. & Fatehi, F. (2020). Combined effects of salinity and drought on physiological and biochemical characteristics of pistachio rootstocks. *Sci. Hortic.*, 261, 108970. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108970>
2. Goharrizi, K.J., Moosavi, S.S., Amirmahani, F., Salehi, F. & Nazari, M. (2020). Assessment of changes in growth traits, oxidative stress parameters, and enzymatic and non-enzymatic antioxidant defense mechanisms in *Lepidium draba* plant under osmotic stress induced by polyethylene glycol. *Protoplasma*, 257, pp. 459–473. <https://doi.org/10.1007/s00709-019-01457-0>

3. Goharrizi, K.J., Wilde, H.D., Amirmahani, F., Moemeni, M.M., Zaboli, M., Nazari, M., Moosavi, S.S. & Jamalvandi, M. (2018). Selection and validation of reference genes for normalization of qRT-PCR gene expression in wheat (*Triticum durum* L.) under drought and salt stresses. *J. Genet.*, 97, pp. 1433-1444. <https://doi.org/10.1007/s12041-018-1042-5>
4. Nazari, M., Moosavi, S.S. & Maleki, M. (2018). Morpho-physiological and proteomic responses of *Aegilops tauschii* to imposed moisture stress. *Plant Physiol. Biochem.*, 132, pp. 445-452. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.09.031>
5. Wang, F.Z., Wang, Q.B., Kwon, S.Y., Kwak, S.S. & Su, W.A. (2005). Enhanced drought tolerance of transgenic rice plants expressing a pea manganese superoxide dismutase. *J. Plant. Physiol.*, 162, pp. 465-472. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.09.009>
6. Brenchley, R., Spannagl, M., Pfeifer, M., Barker, L.A. G. D'Amore, R., Allen, A.M., McKenzie, N., Kramer, M., Kerhornou, A., Bolser, D., Kay, S., Waite, D., Trick, M., Bancroft, I., Gu, Y., Huo, N., Luo, M.-C., Sehgal, S., Gill, B., Kianian, S., Anderson, O., Kersey, P., Dvorak, J., McCombie, W.R., Hall, A., Mayer, K.F.X., Edwards, K.J., Bevan, M.W. & Hall, H. (2012). Analysis of the bread wheat genome using whole-genome shotgun sequencing. *Nature*, 491, pp. 705-710. <https://doi.org/10.1038/nature11650>
7. Hameed, A., Bibi, N., Akhter, J. & Iqbal, N. (2011). Differential changes in antioxidants, proteases, and lipid peroxidation in flag leaves of wheat genotypes under different levels of water deficit conditions. *Plant Physiol. Biochem.*, 49 (2), pp. 178-185. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.11.009>
8. Nazari, M., Goharrizi, K.J., Moosavi, S.S. & Maleki, M. (2019). Expression changes in the TaNAC2 and TaNAC69-1 transcription factors in drought stress tolerant and susceptible accessions of *Triticum boeoticum*. *Plant Genet. Resour.*, 17 (6), pp. 471-479. <https://doi.org/10.1017/S1479262119000303>
9. Nazari, M., Moosavi, S.S., Maleki, M. & Goharrizi, K.J. (2020). Chloroplastic acyl carrier protein synthase I and chloroplastic 20 kDa chaperonin proteins are involved in wheat (*Triticum aestivum*) in response to moisture stress. *J. Plant Interact.*, 15 (1), pp. 180-187. <https://doi.org/10.1080/17429145.2020.1758812>
10. Morgun, V.V., Stasik, O.O., Kirizy, D.A. & Sokolovska-Sergienko, O.G. (2019). Effect of drought on photosynthetic apparatus, activity of antioxidant enzymes, and productivity of modern winter wheat varieties. *Reg. Mech. Bios.*, 10, pp. 16-25. <https://doi.org/10.15421/021903>
11. Kamal, A.H.M., Kim, K.H., Shin, K.H., Choi, J.S., Baik, B.K., Tsujimoto, H. & Woo, S.H. (2010). Abiotic stress responsive proteins of wheat grain determined using proteomics technique. *Aust. J. Crop. Sci.*, 4 (3), pp. 196-208.
12. Pascal, A.A., Liu, Z., Broess, K., van Oort, B., Wang, C., van Amerongen, H., Horton, P., Robert, B., Chang, W. & Ruban, A. (2005). Molecular basis of photoprotection and control of photosynthetic light-harvesting. *Nature*, 436, pp. 134-137. <https://doi.org/10.1038/nature0379>
13. Belgio, E., Kapitonova, E., Chmeliov, J., Duffy, C.D.P., Ungerer, P., Valkunas, L. & Ruban, A.V. (2014). Economic photoprotection in photosystem II that retains a complete light-harvesting system with slow energy traps. *Nat. Commun.*, 5 (1), 4433. <https://doi.org/10.1038/ncomms5433>
14. Scholes, G.D., Fleming, G.R., Olaya-Castro, A. & van Grondelle, R. (2011). Lessons from nature about solar light harvesting. *Nat. Chem.*, 3, pp. 763-774. <https://doi.org/10.1038/nchem.1145>
15. Croce, R. & van Amerongen, H. (2020). Light harvesting in oxygenic photosynthesis: structural biology meets spectroscopy. *Science*, 369. <https://doi.org/10.1126/science.aay2058>
16. Gao, S., Pinnola, A., Zhou, L., Zheng, Z., Li, Z., Bassi, R. & Wang, G. (2022). Light-harvesting complex stress-related proteins play crucial roles in the acclimation of *Physcomitrella patens* under fluctuating light conditions. *Photosynth. Res.*, 151 (1), pp. 1-10. <https://doi.org/10.1007/s11120-021-00874-8>
17. Navakoudis, E., Stergiannakos, T. & Daskalakis, V. (2023). A perspective on the major light-harvesting complex dynamics under the effect of pH, salts, and the photoprotective PsbS protein. *Photosynth. Res.*, 156 (1), pp. 163-177. <https://doi.org/10.1007/s11120-022-00935-6>
18. Ramachandran, P., Augstein, F., Mazumdar, S., Van Nguyen, T., Minina, E.A., Melnyk, C.W. & Carlsbecker, A. (2021). Absciseic acid signaling activates distinct VND

- transcription factors to promote xylem differentiation in *Arabidopsis*. *Curr. Biol.*, 31 (14), pp. 3153-3161. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.04.057>
19. Wang, W., Ma, Y., Zhou, Y., Li, L., Xu, D., Luo, S., Zhuang, W., Zhang, W. & Xie, Y. (2023). Physiological and proteomic analyses of *Malus crabapples* exposed to long-term warming and short-term heat shock treatments reveal the response characteristics of photosynthetic apparatus. *Sci. Hortic.*, 308, 111565. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111565>
 20. Giovagnetti, V. & Ruban, A.V. (2018). The evolution of the photoprotective antenna proteins in oxygenic photosynthetic eukaryotes. *Biochem. Soc. Trans.*, 46 (5), pp. 1263-1277. <https://doi.org/10.1042/BST20170304>
 21. Ghatak, A., Chaturvedi, P. & Weckwerth, W. (2017). Cereal crop proteomics: systemic analysis of crop drought stress responses towards marker-assisted selection breeding. *Front. Plant. Sci.*, 8 (757). <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00757>
 22. Ngara, R. & Ndimba, B.K. (2014). Understanding the complex nature of salinity and drought-stress response in cereals using proteomics technologies. *Proteomics*, 14, pp. 611-621. <https://doi.org/10.1002/pmic.201300351>
 23. Pain, R. (1987). Protein folding for pleasure and for profit. *Trends Biochem. Sci.*, 12, pp. 309-312. [https://doi.org/10.1016/0968-0004\(87\)90148-4](https://doi.org/10.1016/0968-0004(87)90148-4)
 24. Laskey, R.A., Honda, B.M., Mills, A.P. & Finch, J.T. (1978). Nucleosomes are assembled by an acidic protein which binds histones and transfers them to DNA. *Nature*, 275, 4160-4200. <https://doi.org/10.1038/275416a0>
 25. Ellis, J. (1987). Proteins as molecular chaperones. *Nature*, 328, pp. 378-379. <https://doi.org/10.1038/328378a0>
 26. Ellis, R.J., van der Vies, S. & Alldrick, S. (1990). Molecular chaperones and chloroplast biogenesis. *Curr. Res. Photosynth.*, 3, pp. 2577-2584. https://doi.org/10.1007/978-94-009-0511-5_582
 27. Creighton, T.E. (1984). *Proteins. Structures and molecular properties*. New York: W.H. Freeman and Company.
 28. Becker, J. & Craig, E.A. (1994). Heat-shock proteins as molecular chaperones. *Eur. J. Biochem.*, 219, pp. 11-23. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1994.tb19910.x>
 29. Smirnov, N. (1998). Plant resistance to environmental stress. *Curr. Opin. Biotechnol.*, 9, pp. 214-219. [https://doi.org/10.1016/s0958-1669\(98\)80118-3](https://doi.org/10.1016/s0958-1669(98)80118-3)
 30. Yadav, R., Juneja, S. & Kumar, S. (2021). Cross priming with drought improves heat-tolerance in chickpea (*Cicer arietinum* L.) by stimulating small heat shock proteins and antioxidative defense. *Environ. Sustain.*, 4, pp. 171-182. <https://doi.org/10.1007/s42398-020-00156-4>
 31. Cui, F., Taier, G.X. & Wang, K.W. (2021). Genome-wide analysis of the HSP20 gene family and expression patterns of HSP20 genes in response to abiotic stresses in *Cynodon transvaalensis*. *Front. Genet.*, 12. <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.732812>
 32. Hu, C., Yang, J., Qi, Z., Wu, H., Wang, B., Zou, F., Mei, H., Liu, J., Wang, W. & Liu, Q. (2020). Heat shock proteins: Biological functions, pathological roles, and therapeutic opportunities. *Med. Comm.*, 3 (3), 161. <https://doi.org/10.1002/mco2.161>
 33. Bai, C., Guo, P., Zhao, Q., Lv, Z., Zhang, S., Gao, F., Gao, L., Wang, Y., Tian, Z., Wang, J., Yang, F. & Liu, C. (2015). Protomer roles in chloroplast chaperonin assembly and function. *Mol. Plant*, 8 (10), pp. 1478-1492. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2015.06.002>
 34. Møller, A.L., Kehlet, S.N., Siebuhr, A.S., Gudmann, N.S. & Karsdal, M.A. (2024). Collagen chaperones. *Biochemistry of collagens, laminins and elastin (Third Edition)*, structure, function and biomarkers, pp. 351-369. <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-15617-5.00040-8>
 35. Wang, W., Vinocur, B., Shoseyov, O. & Altman, A. (2004). Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends Plant Sci.*, 9, pp. 244-252. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2004.03.006>
 36. Waters, E.R. (2013). The evolution, function, structure, and expression of the plant sHSPs. *J. Exp. Bot.*, 64, pp. 391-403. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers355>
 37. Cashikar, A.G., Duennwald, M. & Lindquist, S.L. (2005). A chaperone pathway in protein disaggregation. Hsp26 alters the nature of protein aggregates to facilitate reactivation by Hsp104. *J. Biol. Chem.*, 280 (25), pp. 23869-23875. <https://doi.org/10.1074/jbc.M502854200>

38. Haslbeck, M. & Vierling, E. (2015). A first line of stress defense: small heat shock proteins and their function in protein homeostasis. *J. Mol. Biol.*, 427 (7), pp. 1537-1548. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2015.02.002>
39. Kriehuber, T., Rattei, T., Weinmaier, T., Bepperling, A., Haslbeck, M. & Buchner J. (2010). Independent evolution of the core domain and its flanking sequences in small heat shock proteins. *FASEB J.*, 24, pp. 3633-3642. <https://doi.org/10.1096/fj.10-156992>
40. Scharf, K.D., Siddique, M. & Vierling, E. (2001). The expanding family of Arabidopsis thaliana small heat stress proteins and a new family of proteins containing alpha-crystallin domains (Acid proteins). *Cell Stress Chaperones*, 6, pp. 225-237. <https://doi.org/10.1379/1466-1268>
41. Basha, E., O'Neill, H. & Vierling, E. (2012). Small heat shock proteins and α -crystallins: dynamic proteins with flexible functions. *Trends Biochem. Sci.*, 37, pp. 106-117. <https://doi.org/10.1016/j.tibs.2011.11.005>
42. Siddique, M., Gernhard, S., Von Koskull-Doring, P., Vierling, E. & Scharf, K.D. (2008). The plant sHSP superfamily: five new members in Arabidopsis thaliana with unexpected properties. *Cell Stress Chaperones*, 13, pp. 183-197. <https://doi.org/10.1007/s12192-008-0032-6>
43. Ma, C., Haslbeck, M., Babujee, L., Jahn, O. & Reumann, S. (2006). Identification and characterization of a stress-inducible and a constitutive small heat-shock protein targeted to the matrix of plant peroxisomes. *Plant Physiol.*, 141, pp. 47-60. <https://doi.org/10.1104/pp.105.073841>
44. Horwich, A.L., Fenton, W.A., Chapman, E. & Farr, G.W. (2007). Two families of chaperonin: physiology and mechanism. *Annu Rev. Cell Dev. Biol.*, 23, pp. 115-145. <https://doi.org/10.1146/annurev.cellbio.23.090506.123555>
45. Kuo, W.Y., Huang, C.H., Liu, A.C., Cheng, C.P., Li, S.H., Chang, W.C. & Jinn, T.L. (2013). CHAPERONIN 20 mediates iron superoxide dismutase (FeSOD) activity independent of its co-chaperonin role in Arabidopsis chloroplasts. *New Phytol.*, 197 (1), pp. 99-110. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04369.x>
46. Zhang, X.F., Jiang, T., Wu, Z., Du, S.Y., Yu, Y.T., Jiang, S.C. & Zhang, D.P. (2013). Cochaperonin CPN20 negatively regulates abscisic acid signaling in Arabidopsis. *Plant Mol. Biol.*, 83, pp. 205-218. <https://doi.org/10.1007/s11103-013-0082-8>
47. Cui, F., Taier, G.X. & Wang, K.W. (2021). Genome-Wide Analysis of the HSP20 gene family and expression patterns of HSP20 genes in response to abiotic stresses in Cynodon transvaalensis. *Front. Genet.*, 12. <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.732812>
48. Ouyang, Y., Chen, J., Xie, W., Wang, L. & Zhang, Q. (2009). Comprehensive sequence and expression profile analysis of Hsp20 gene family in rice. *Plant Mol. Biol.*, 70, pp. 341-357. <https://doi.org/10.1007/s11103-009-9477-y>
49. Lopes-Caitar, V.S., Carvalho, M.D., Darben, L.M., Kuwahara, M.K., Nepomuceno, A.L., Dias, W.P., Abdelnoor, R.V. & Marcelino-Guimarães, F.C. (2013). Genome-wide analysis of the Hsp 20 gene family in soybean: comprehensive sequence, genomic organization and expression profile analysis under abiotic and biotic stresses. *BMC Genomics*, 14 (577). <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-577>
50. Muthusamy, S.K., Dalal, M., Chinnusamy, V. & Bansal, K. C. (2017). Genome-wide identification and analysis of biotic and abiotic stress regulation of small heat shock protein (HSP20) family genes in bread wheat. *J. Plant Physiol.*, 211, pp. 100-113. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.01.004>
51. Zhao, P., Wang, D., Wang, R., Kong, N., Zhang, C., Yang, C., Wu, W., Ma, H. & Chen, Q. (2018). Genome-wide analysis of the potato Hsp20 gene family: identification, genomic organization and expression profiles in response to heat stress. *BMC Genomics*, 19. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4443-1>
52. Yao, F., Song, C., Wang, H., Song, S., Jiao, J., Wang, M., Zheng, X. & Bai, T. (2020). Genome-wide characterization of the HSP20 gene family identifies potential members involved in temperature stress response in apple. *Front. Genet.*, 11, 609184. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.609184>
53. Hemmingsen, S.M., Woolford, C., van der Vies, S.M., Tilly, K., Dennis, D.T., Georgopoulos, C.P., Hendrix, R.W. & Ellis, R.J. (1988). Homologous plant and bacterial proteins chaperone oligomeric protein assembly. *Nature*, 333 (6171), pp. 330-334. <https://doi.org/10.1038/333330a0>
54. Martel, R., Cloney, L.P., Pelcher, L.E. & Hemmingsen, S.M. (1990). Destroys the composition of plastid chaperonin-60: alpha and beta polypeptide-encoding genes are

- highly divergent. *Gene* (Amst.), 94 (2), pp. 181-187. [https://doi.org/ 10.1016/0378-1119\(90\)90385-5](https://doi.org/10.1016/0378-1119(90)90385-5)
55. Bertsch, U., Soll, J., Seetharam, R. & Viitanen, P.V. (1992). Identification, characterization, and DNA sequence of a functional «double» groES-like chaperonin from chloroplasts of higher plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89, pp. 8696-8700. <https://doi.org/10.1073/pnas.89.18.8696>
 56. Baneyx, F., Bertsch, U., Kalbach, C.E., van der Vies, S.M., Soll, J. & Gatenby, A.A. (1995). Spinach chloroplast cpn21 co-chaperonin possesses two functional domains fused together in a toroidal structure and exhibits nucleotide-dependent binding to plastid chaperonin 60. *J. Biol. Chem.*, 270 (18), pp. 10695-10702. <https://doi.org/10.1074/jbc.270.18.10695>
 57. Andersson, J., Wentworth, M., Walters, R.G., Howard, C.A., Ruban, A.V. & Argos, P.J. (1990). An investigation of oligopeptides linking domains in protein tertiary structures and possible candidates for general gene fusion. *Mol. Biol.*, 211, pp. 943-958. [https://doi.org/10.1016/0022-2836\(90\)90085-Z](https://doi.org/10.1016/0022-2836(90)90085-Z)
 58. McLachlan, A.D. (1987). Gene Duplication and the Origin of Repetitive Protein Structures. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 52, pp. 411-420. <https://doi.org/10.1101/SQB.1987.052.01.048>
 59. Liang, H., Sandberg, W.S. & Terwilliger, T.C. (1993). Genetic fusion of subunits of a dimeric protein significantly increases its stability and folding speed. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 90, pp. 7010-7014. <https://doi.org/10.1073/pnas.90.15.7010>
 60. Tang, J., James, M.N.G., Hsu, I.N., Jenkins, J.A. & Blundell, T.L. (1978). Structural evidence for gene duplication in the evolution of the acid proteases. *Nature*, 27, pp. 618-621.
 61. Jaenicke, R. (1991). Protein stability and molecular adaptation to extreme conditons. *Biochemistry*, 202 (3), pp. 3147-3161. <https://doi.org/10.1111/j.1432-1033.1991.tb16426.x>
 62. Dikaios, I., Schiphorst, C., Dall'Osto, L., Alboresi, A., Bassi, R. & Pinnola, A. (2019). Functional analysis of LHCSR1, a protein catalyzing NPQ in mosses, by heterologous expression in *Arabidopsis thaliana* *Photosynth Res.*, 142 (3), pp. 249-264. <https://doi.org/10.1007/s11120-019-00656-3>
 63. Pinnola, A. (2019). The rise and fall of Light-Harvesting Complex Stress-Related proteins as photoprotection agents during evolution. *J. Exp. Bot.*, 70 (20), pp. 5527-5535. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz317>
 64. Horigome, D., Satoh, H., Itoh, N., Mitsunaga, K., Oonishi, I., Nakagawa, A. & Uchida, A. (2007). Structural mechanism and photoprotective function of water-soluble chlorophyll-binding protein. *J. Biol. Chem.*, 282 (9), pp. 6525-6531. <https://doi.org/10.1074/jbc.M609458200>
 65. Schmidt, K., Fufezan, C., Krieger-Liszkay, A., Satoh, H. & Paulsen, H. (2003). Recombinant water-soluble chlorophyll protein from *Brassica oleracea* var. *Botrys* binds various chlorophyll derivatives. *Biochemistry*, 42, pp. 7427-7433. <https://doi.org/10.1021/bi034207r>
 66. Nishio, N. & Satoh, H. (1997). A water-soluble chlorophyll protein in cauliflower may be identical to BnD22, a drought-induced, 22-kilodalton protein in rapeseed. *Plant Physiol.*, 115 (2), pp. 841-846. <https://doi.org/10.1104/pp.115.2.841>
 67. Takamiya, K.I., Tsuchiya, T. & Ohta, H. (2000). Degradation pathway(s) of chlorophyll: what has gene cloning revealed? *Trends Plant Sci.*, 5 (10), pp. 426-431. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01735-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01735-0)
 68. Matile, P., Schellenberg, M. & Vicentini, F. (1997). Localization of chlorophyllase in the chloroplast envelope. *Planta*, 1, pp. 96-99. <https://doi.org/10.1007/bf01258685>
 69. Satoh, H., Uchida, A., Nakayama, K. & Okada, M. (2001). Water soluble chlorophyll protein in Brassicaceae plants is a stress-induced chlorophyll-binding protein. *Plant Cell Physiol.* 42, pp. 906-911. <https://doi.org/10.1093/pcp/pce117>
 70. Liu, Z., Yan, H., Wang, K., Kuang, T., Zhang, J., Gui, L., An, X. & Chang, W. (2004). Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution. *Nature*, 428, pp. 287-292. <https://doi.org/10.1038/nature02373>
 71. Jordan, P., Fromme, P., Witt, H.T., Klukas, O., Saenger, W. & Krauss, N. (2001). Tree-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. *Nature*, 411 (6840), pp. 909-917. <https://doi.org/10.1038/35082000>

72. Balaban, T.S., Fromme, P., Holzwarth, A.R., Krauss, N. & Prokhorenko, V.I. (2002). Relevance of the diastereotopic ligation of magnesium atoms of chlorophylls in photosystem I. *Biochim. Biophys. Acta*, 1556, pp. 197–207. <https://doi.org/10.1007/s11120-007-9181-1>
73. Oba, T. & Tamiaki, H. (2002). Which side of the π -macrocyclic plane of (bacterio)chlorophylls is favored for binding of the fifth ligand? *Photosynth. Res.*, 74, pp. 1–10. <https://doi.org/10.1023/A:1020816128794>
74. Drzewiecka-Matuszek, A., Skalna, A., Karocki, A., Stochel, G. & Fiedor, L. (2005). Effects of heavy central metal on the ground and excited states of chlorophyll. *J. Biol. Inorg. Chem.*, 10, pp. 453–462. <https://doi.org/10.1007/s00775-005-0652-6>
75. Satoh, H., Nakayama, K. & Okada, M. (1998). Molecular cloning and functional expression of a water-soluble chlorophyll protein, a putative carrier of chlorophyll molecules in cauliflower. *Biol. Chem.*, 273 (46), pp. 30568–30575. <https://doi.org/10.1074/jbc.273.46.30568>
76. Zhong, D. & Zewail, A.H. (2001). Femtosecond dynamics of flavoproteins: Charge separation and recombination in riboflavine (vitamin B₂)-binding protein and in glucose oxidase enzyme. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 98, pp. 11867–11872. <https://doi.org/10.1073/pnas.211440398>
77. Dashdorj, N., Zhang, H., Kim, H., Yan, J., Cramer, W.A. & Savikhin, S. (2005). A single chlorophyll a molecule in the cytochrome b 6 f complex: unusual optical properties protect the complex from singlet oxygen. *Biophys. J.*, 88, pp. 4178–4187. <https://doi.org/10.1529/biophysj.104.058693>
78. Peterman, E.J.G., Wenk, S.O., Pullerits, T., Pelsson, L.O., Grondelle, R.V., Dekker, J.P., Rögner, M. & Amerongen, H.V. (1998). Fluorescence and absorption spectroscopies of the shelly fluorescent chlorophyll and cytochrome b₆f of *Synechocystis* P6803. *Biophys. J.*, 75, pp. 389–398. [http://doi.org/10.1016/C0006-3495\(98\)77523-X](http://doi.org/10.1016/C0006-3495(98)77523-X)
79. Beddard, G.S. & Porter, G. (1976). The sub-nanosecond regime in photosynthesis. *Nature*, 260, pp. 366–367. https://doi.org/10.1007/978-94-009-6427-3_1
80. Hughes, J.L., Razeghifard, R., Logue, M., Oakley, A., Wydrzynski, T. & Krausz, E. (2006). Homologous plant and bacterial proteins Chaperone oligomeric assembly of proteins. *J. Am. Chem. Soc.*, 128 (11), pp. 3649–3658. <https://doi.org/10.1021/ja056576b>
81. Dall'Osto, L., Cazzaniga, S., Bressan, M., Paleček, D., Židek, K., Niyogi, K.K., Fleming, G.R., Zigmantas, D. & Bassi, R. (2017). Two mechanisms for dissipation of excess light in monomeric and trimeric light-harvesting complexes. *Nat. Plants*, 3 (5), 17033. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.33>
82. Sacharz, J., Giovagnetti, V., Ungerer, P., Mastroianni, G. & Ruban, A.V. (2017). The xanthophyll cycle affects reversible interactions between PsbS and light-harvesting complex II to control non-photochemical quenching. *Nat. Plants*, 3, 16225. <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.225>
83. Duffy, C.D.P., Valkunas, L. & Ruban, A.V. (2013). Light-harvesting processes in the dynamic photosynthetic antenna. *Phys. Chem. Chem. Phys.*, 43, pp. 18752–18770. <https://doi.org/10.1039/C3CP51878G>
84. Wilson, S. & Ruban, A.V. (2020). Rethinking the influence of chloroplast movements on non-photochemical quenching and photoprotection. *Plant Physiol.*, 183 (3), pp. 1213–1223. <https://doi.org/10.1104/pp.20.00549>
85. Li, Y.-F., Zhou, W., Blankenship, R.E. & Allen, J.P. (1997). Crystal structure of the bacteriochlorophyll a protein from *Chlorobium tepidum*. *J. Mol. Biol.*, 271, pp. 456–471. <https://doi.org/10.1006/jmbi.1997.1189>
86. Johnson, M.P. & Ruban, A.V. (2011). Restoration of rapidly reversible photoprotective energy dissipation in the absence of PsbS protein by enhanced Δ pH. *J. Biol. Chem.*, 286 (22), pp. 19973–19981. <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.237255>
87. Johnson, M.P., Goral, T.K., Duffy, C.D.P., Brain, A.P.R., Mullineaux, C.W. & Ruban, A.V. (2011). Photoprotective energy dissipation involves the reorganization of photosystem II light-harvesting complexes in the grana membranes of spinach chloroplasts. *Plant Cell*, 23 (4), pp. 1468–1479. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.081646>
88. Goral, T.K., Johnson, M.P., Duffy, S.P., Brain, A.P.R., Ruban, A.V. & Mullineaux, C.W. (2012). Light antenna composition controls the macrostructure and dynamics of thylakoid membranes in *Arabidopsis*. *Plant J.*, 69 (2), pp. 289–301. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2011.04790.x>

89. Wentworth, M., Ruban, A.V. & Horton, P. (2003). Thermodynamic investigation into the mechanism of the chlorophyll fluorescence quenching in isolated photosystem II light-harvesting complexes. *J. Biol. Chem.*, 278, pp. 21845-21850. <https://doi.org/10.1074/jbc.M302586200>
90. Ruban, A.V., Johnson, M.P. & Duffy, C.D.P. (2012). The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. *Biochim. Biophys. Acta*, 1817, pp. 167-181. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.04.007>
91. Ruban, A.V. (2016). Non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence quenching: the mechanism and effective protection of plants from fotodamage. *Plant Physiol.*, 170 (4), pp. 1903-1916. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01935>
92. Ruban, A.V. (2018). Light harvesting control in plants. *FEBS Lett*, 592, pp. 3030-3039. <https://doi.org/10.1002/1873-3468.13111>
93. Daskalakis, V. & Papadatos, S. (2017). The Photosystem II Subunit S under Stress. *Biophysical J.*, 113 (11), pp. 2364-2372. <https://doi.org/10.1016/j.bpj.2017.09.034>
94. Steen, C.J., Morris, J.M., Short, A.H., Niyogi, K.K. & Fleming, G.R. (2020). Complex roles of PsbS and xanthophylls in the regulation of nonphotochemical quenching in *Arabidopsis thaliana* under fluctuating light. *J. Phys. Chem. B*, 124 (46), pp. 10311-10325. <https://doi.org/10.1021/acs.jpcc.0c06265>
95. Takahashi, S., Yanai, H., Nakamaru, Y., Uchida, A., Nakayama, K. & Satoh, H. (2012). Molecular cloning, characterization and analysis of the intracellular localization of a water soluble chlorophyll binding protein from brussels sprouts (*Brassica oleracea* var. gemmifera). *Plant Cell Physiol.*, 53, pp. 879-891. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs031>
96. Takahashi, S., Yanai, H., Oka-Takayama, Y., Zanma-Sohtome, A., Fujiyama, K., Uchida, A., Nakayama, K. & Satoh, H. (2013). Molecular cloning, characterization and analysis of the intracellular localization of a water soluble chlorophyll-binding protein (WSCP) from Virginia pepperweed (*Lepidium virginicum*), a unique WSCP that preferentially binds chlorophyll b in vitro. *Planta*, 238, pp. 1065-1080. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1952-7>
97. Allen, J.F. & Forsberg, J. (2001). Molecular recognition in thylakoid structure and function. *Trends Plant Sci.*, 6, pp. 317-326. [https://doi.org/10.1016/s1360-1385\(01\)02010-6](https://doi.org/10.1016/s1360-1385(01)02010-6)
98. Zarter, C.R., Adams, W.W., Ebbert, V., Cuthbertson, D.J., Adamska, I. & Demmig-Adams, B. (2006). Winter down-regulation of intrinsic photosynthetic capacity coupled with up-regulation of Elip-like proteins and persistent energy dissipation in a subalpine forest New Phytol., 172, pp. 272-282. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01815.x>
99. Bouargalne, Y., Raguénès-Nicol, C., Guilbaud, F., Cheron, A., Clouet, V., Deleu, C. & Le Cahérec, F. (2022). New insights into chlorophyll-WSCP (water-soluble chlorophyll proteins) interactions: The case study of BnD22 (*Brassica napus* drought-induced 22 kDa) *Plant Physiol. Biochem.*, 181, pp. 71-80. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2022.03.023>
100. Prabahar, V., Afriat-Jurnou, L., Paluy, I., Peleg, Y. & Noy, D. (2020). New homologues of Brassicaceae water-soluble chlorophyll proteins shed light on chlorophyll binding, spectral tuning, and molecular evolution. *FEBS J.*, 287, pp. 991-1004. <https://doi.org/10.1111/febs.15068>
101. Downing, W.L., Mauxion, F., Fauvarque, M-O, Revirion, M-P, De Vienne, D., Vartanian, N. & Giraudat, J. (1992). A *Brassica napus* transcript encoding a protein related to the Kunitz protease inhibitor family accumulates upon water stress in leaves, not in seeds. *Plant J.*, 2, pp. 685-693. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1992.t01-11-00999.x>
102. Desclos, M., Dubousset, L., Etienne, P., Le Cahérec, F., Satoh, H., Bonnefoy, J., Ourry, A. & Avice, J-C. (2008). A proteomic profiling approach to reveal a novel role of *Brassica napus* Drought 22 kD/ water-soluble chlorophyll binding protein in young leaves during nitrogen remobilization induced by stressful conditions. *Plant Physiol.*, 147, pp. 1830-1844. <https://doi.org/10.1104/pp.108.116905>
103. Boex-Fontvieille, E., Rustgi, S., Reinbothe, S. & Reinbothe, C. (2015). A Kunitz-type protease inhibitor regulates programmed cell death during fower development in *Arabidopsis thaliana*. *J. Exp. Bot.*, 66, pp. 6119-6135. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv327>
104. Halls, C.E., Rogers, S.W., Oufattole, M., Ostergard, O., Svensson, B. & Rogers, J.C. (2006). A Kunitz-type cysteine protease inhibitor from cauliflower and *Arabidopsis*. *Plant Sci.*, 170 (6), pp. 1102-1110. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.01.018>

105. Boex-Fontvieille, E., Rustgi, S., von Wettstein, D., Reinbothe, S. & Reinbothe, C. (2015). Water-soluble chlorophyll protein is involved in herbivore resistance activation during greening of *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 112 (23), pp. 7303–7308. <https://doi.org/10.1073/pnas.1507714112>
106. Rustgi, S., Boex-Fontvieille, E., Reinbothe, C., von Wettstein, D. & Reinbothe, S. (2017). Serpin1 and WSCP differentially regulate the activity of the cysteine protease RD21 during plant development in *Arabidopsis thaliana*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 114, pp. 2212–2217. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621496114>
107. Agostini, A., Palm, D.M., Schmitt, F.J., Albertini, M., Di, V.M., Paulsen, H. & Carbonera, D. (2017). An unusual role for the phytyl chains in the photoprotection of the chlorophylls bound to water-soluble chlorophyll-binding proteins. *Sci. Rep.*, 7, pp. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-07874-6>
108. Palm, D.M., Agostini, A., Pohland, A.C., Werwie, M., Jaenicke, E. & Paulsen, H. (2019). Stability of water soluble chlorophyll protein (WSCP) depends on phytyl conformation. *ACS Omega*, 4, pp. 7971–7979. <https://doi.org/10.1021/acsomega.9b00054>
109. Lemke, O. & Götze, J.P. (2019). On the stability of the water-soluble chlorophyll-binding protein (WSCP) studied by molecular dynamics simulations. *J. Phys. Chem. B.*, 123 (50), pp. 10594–10604. <https://doi.org/10.1021/acs.jpcc.9b07915>
110. Palm, D.M., Agostini, A., Tenzer, S., Gloeckle, B.M., Werwie, M., Carbonera, D. & Paulsen, H. (2017). Water-soluble chlorophyll protein (WSCP) stably binds two or four chlorophylls. *Biochem.*, 56, pp. 1726–1736. <https://doi.org/10.1021/acs.biochem.7b00075>

Received 26.11.2024

THE 20–22 kD FAMILY PROTEINS ROLE IN THE SUBCELLULAR STRUCTURES PROTECTION UNDER THE ACTION OF ABIOTIC STRESSORS

O.Y. Bondarenko, V.V. Shevchenko

Institute of Plant Physiology and Genetics, National Academy of Sciences of Ukraine
31/17 Vasylkivska St., Kyiv, 03022, Ukraine
e-mail: biochemkiev@ukr.net

The review considers the molecular and functional features of the group of proteins with a molecular weight of 20–22 kD and their role in the regulation and protection of molecular intracellular processes under the influence of stress factors. Among them is the 20 kD chaperonin (Hsp20), which is a cofactor of the physiological folding of the main proteins of photosystems under the influence of moisture, temperature, light and cold stress on plant organisms. Another representative of this group is the heat shock protein Cpn20, or chloroplast chaperonin, which is currently defined as a protein that ensures the correct folding of other proteins, and in some cases their assembly into oligomeric structures. The functional role of water-soluble chlorophyll-proteins (WSCP), drought-induced proteins (BnD22) is also considered. It is assumed that they perform a protective function under conditions of environmental restrictions. Some of them are induced under abiotic stress conditions. WSCP have a potential function of inhibiting serine and/or cysteine proteases, BnD22 affects the chlorophyll photostability. The role of these proteins as one of the mechanisms of resistance of cellular processes to extreme environmental factors is revealed.

Key words: molecular chaperones, heat shock proteins, water-soluble chlorophyll-proteins, photosynthesis, subcellular structures, abiotic stressor.

ORCID

БОНДАРЕНКО О.Ю. — O.Y. Bondarenko <https://orcid.org/0000-0002-6859-7136>

ШЕВЧЕНКО В.В. — V.V. Shevchenko <https://orcid.org/0000-0001-9889-4249>