

УДК 581.174.1

## ИЗМЕНЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ ХЛОРОПЛАСТА В КЛЕТОЧНОМ ЦИКЛЕ ХЛОРЕЛЛЫ

Л. Н. ЦОГЛИН, Г. Л. КЛЯЧКО-ГУРВИЧ

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева  
Академии наук СССР, Москва

Изучали динамику выделения кислорода, прироста биомассы и изменение содержания хлорофиллов в онтогенезе клеток синхронной культуры *Chlorella sp. K.* Показано, что удельные скорости этих процессов (в расчете на единицу биомассы) описываются кривыми с четко выраженными максимумами, не совпадающими между собой по времени. В процессе развития в течение короткого периода хлоропласт проходит через особое состояние, когда величина светового насыщения клеток по выделению кислорода резко возрастает с 200 до 600 Вт·м<sup>-2</sup>. В это же время достигает максимума скорость выделения кислорода и темновое дыхание клеток. Снижение концентрации CO<sub>2</sub> до 0,25 и 0,03% при прежних высоких интенсивности света и температуре суспензии замедляет развитие клеток на ранних этапах онтогенеза и повреждающе действует на клетки на более поздних стадиях.

*Хлорелла — хлоропласт — онтогенез — фотосинтез — хлорофилл.*

Изучение формирования и взаимодействия элементов фотосинтетического аппарата растительной клетки требует знания коррелятивной связи этих процессов с функциональной активностью хлоропласта. Одной из наиболее удобных моделей для таких исследований являются синхронные культуры микроводорослей, позволяющие благодаря относительно короткому жизненному циклу и наличию в клетке только одного хлоропласта получать более четкую картину процессов и накапливать большой экспериментальный материал.

Однако микроводоросли, как объект исследования, не избавлены от некоторых общих для всех растительных организмов недостатков, главный из которых — неадекватность клеточных процессов у различных форм, в том числе у разнообразных форм водорослей, применяемых в экспериментальной практике. Это существенно затрудняет сопоставление результатов, полученных разными исследователями, и является одной из причин широкого разброса экспериментальных данных практически по любому вопросу онтогенеза одноклеточных водорослей.

Имеются, например, исследования, показывающие относительное постоянство на световой стадии развития таких характеристик клетки, как скорость газообмена в расчете на единицу биомассы [1], удельная скорость прироста биомассы [2], концентрация хлорофилла (Хл) [3, 4], т. е. данные, свидетельствующие о постоянной фотосинтетической активности единицы биомассы клетки. Результаты ряда других работ [5—9] свидетельствуют об изменении качественного состава и концентрации Хл и различного рода динамике функциональной активности хлоропласта в процессе развития клетки микроводорослей.

Другая, не менее важная причина разброса экспериментальных данных заключается в применении различных способов выращивания и синхронизации культур, разных методов измерения параметров и в степени синхронности популяций. В результате даже для одних и тех же

штаммов микроводорослей существуют значительно различающиеся данные об изменении физиологических свойств клетки в онтогенезе [1, 5, 6, 10].

Перечисленные факторы затрудняют использование накопленных ранее экспериментальных данных и требуют комплексного подхода при изучении взаимосвязи между функциональными и структурно-биохимическими характеристиками фотосинтетического аппарата клетки.

В данной работе приводятся результаты измерений в онтогенезе клетки динамики фотосинтетической активности (выделение  $O_2$ , рост биомассы), темнового дыхания, концентрации хлорофилла, а также световых кривых фотосинтеза. Для ослабления воздействия светотемнового периодизма при синхронизации культуры на динамику развития клеток время пребывания водорослей в темноте строго соответствовало светонезависимой стадии развития.

#### МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на синхронной культуре *Chlorella sp.* К (*Chlorella vulgaris* Beijerinck [10]). Культуру предварительно выращивали в накопительном режиме в культуральных сосудах при освещении  $35 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ , температуре  $37^\circ$  и  $1,7\%$   $CO_2$  в газовой смеси [11]. Выращивание проводили на разбавленной в 2 раза среде Тамия с нитратным азотом [11], приготовленной на дистиллированной воде. Когда плотность суспензии достигала  $4,5\text{--}5,0 \text{ мг} \cdot \text{см}^{-3}$ , начинали периодические разбавления культуры свежей питательной средой, которые проводили 3 раза в сутки, так, чтобы плотность суспензии перед каждым разбавлением была близка к  $5 \text{ мг} \cdot \text{см}^{-3}$ . В этом режиме водоросли выращивали в течение четырех суток. Подготовленную таким образом культуру использовали для инокулирования культиватора, с плоскопараллельными стенками, освещаемого ксеноновой лампой ДКСТВ-6000. Интенсивность света на поверхности культиватора составляла  $350 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$  при толщине слоя суспензии 10 мм. Остальные параметры внешней среды сохраняли такими же, как в культуральных сосудах. Плотность суспензии в культиваторе после внесения инокулята составляла  $0,15\text{--}0,20 \text{ мг} \cdot \text{см}^{-3}$ . Для уменьшения адаптационных эффектов культиватор засеивали после стабилизации параметров среды на заданном уровне.

Десятикратное увеличение интенсивности света при пересеве водорослей из сосудов в культиватор приводило к перестройкам возрастного состава популяции [12], которые носили колебательный характер. Через 6—8 ч, когда численность взрослых и делящихся клеток достигала максимума, выключали свет. Использование для предварительной синхронизации переходных процессов в изменении возрастного состава популяции позволяло после 5-часового периода темноты получать достаточно высокий процент автоспор без обычного в таких случаях отстаивания или центрифугирования суспензии.

После предварительной синхронизации следовали два светотемновых цикла с 7 ч освещения и 4 ч темноты [6], что позволяло получить высокую степень синхронизации. В третьем, «рабочем» цикле, в течение которого измеряли физиологические характеристики клеток, свет в светонезависимый период развития клетки не выключали.

Разбавляли суспензию перед каждым циклом в период темноты постепенным добавлением питательной среды, подогретой до температуры суспензии в культиваторе ( $37^\circ$ ).

В экспериментах измеряли следующие параметры культуры: число клеток, сухую биомассу, газообмен культуры и световые кривые фотосинтеза по выделению  $O_2$  (в относительных единицах), темновое дыхание по поглощению кислорода (в относительных единицах), содержание в клетках хлорофилла.

Газообмен культуры измеряли непрерывно в течение «рабочего» цикла с помощью датчика парциального давления растворенного кис-

лорода. Для этого суспензию прокачивали микронасосом через ячейку с датчиком  $pO_2$ . Время нахождения суспензии в контуре циркуляции не превышало 5 с. Сигнал с датчика поступал на схему компенсации, усилитель и записывающий прибор.

Для измерения других параметров культуры из культиватора брали пробы через каждые 1,5 ч.

Световые кривые фотосинтеза (по выделению  $O_2$ ) измеряли с помощью описанной ранее [13] установки, позволявшей достигать интенсивности освещения ячейки с микроводорослями до  $1500 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ . Толщина слоя суспензии в измерительной ячейке составляла 10 мм. Плотность культуры при измерениях была постоянной, равной  $0,08 \text{ мг} \cdot \text{см}^{-3}$ . На этой же установке измеряли темновое дыхание культуры.

Сухую массу клеток в суспензии определяли гравиметрически по методике, описанной в работе [11].

Концентрацию Хл устанавливали спектрофотометрическим методом в экстрактах из клеток и рассчитывали с помощью коэффициентов МакКинни.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристики синхронной культуры *Chlorella sp.* К измеряли в ряде экспериментов при оптимальном сочетании параметров среды (интенсивность света  $350 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ , температура  $37^\circ$ , концентрация  $CO_2$  в газовой смеси 1,7%) и при пониженной концентрации  $CO_2$  (0,25 и 0,03%). Данные, полученные при оптимальной концентрации  $CO_2$ , представлены на рис. 1 и 2.

О степени синхронности культуры можно судить по кривой роста числа клеток (рис. 1). Полное деление всех клеток происходит примерно за 2,5 ч, причем без выключения света или снижения его интенсивности в светонезависимый период развития культуры. Из-за специфических особенностей штамма [10] нам не удалось получить однородной популяции по числу образующихся автоспор, деление происходило на 8 и 16 дочерних клеток при среднем числе автоспор, равном 14.

Сопоставление кривых (рис. 1) показывает, что среднее значение удельной скорости увеличения содержания Хл на световой стадии развития клетки выше удельной скорости роста биомассы. Через 5,5 ч цикла развития (что по времени соответствует началу репликации ДНК) происходит замедление роста биомассы (рис. 1, кривая 8). Второе уменьшение скорости роста биомассы наступает на 9-м ч жизненного цикла и связано, очевидно, с процессами цитокинеза и делением клеток [11, 14, 15]. Аналогичные снижения скорости синтеза Хл происходят на 1,5 ч раньше.

Синтез Хл также протекает неравномерно. Вначале цикла (первые 1,5 ч) наблюдается образование только Хл *a* при снижении концентрации Хл *b* (рис. 1), и отношение Хл *a*/Хл *b* резко возрастает. Затем начинается постепенное повышение концентрации Хл *b*. В конце световой стадии развития происходит почти полное прекращение синтеза Хл *a* при одновременном более интенсивном образовании Хл *b*. Такая динамика образования в клетке разных форм Хл отражается их отношением (рис. 1, кривая 6), причем величина этого отношения меняется в течение цикла развития клетки в довольно широких пределах (от 4,5 до 10,5). Опережение накопления Хл *a* по сравнению с синтезом Хл *b* и изменение их содержания в клетке были показаны ранее в работах [16, 17].

Особый интерес представляет сравнение динамики по циклу развития клетки скоростей выделения кислорода и прироста биомассы (рис. 1). Применение непрерывной записи выявляет ступенчатый характер увеличения скорости выделения кислорода с достаточно четко вы-

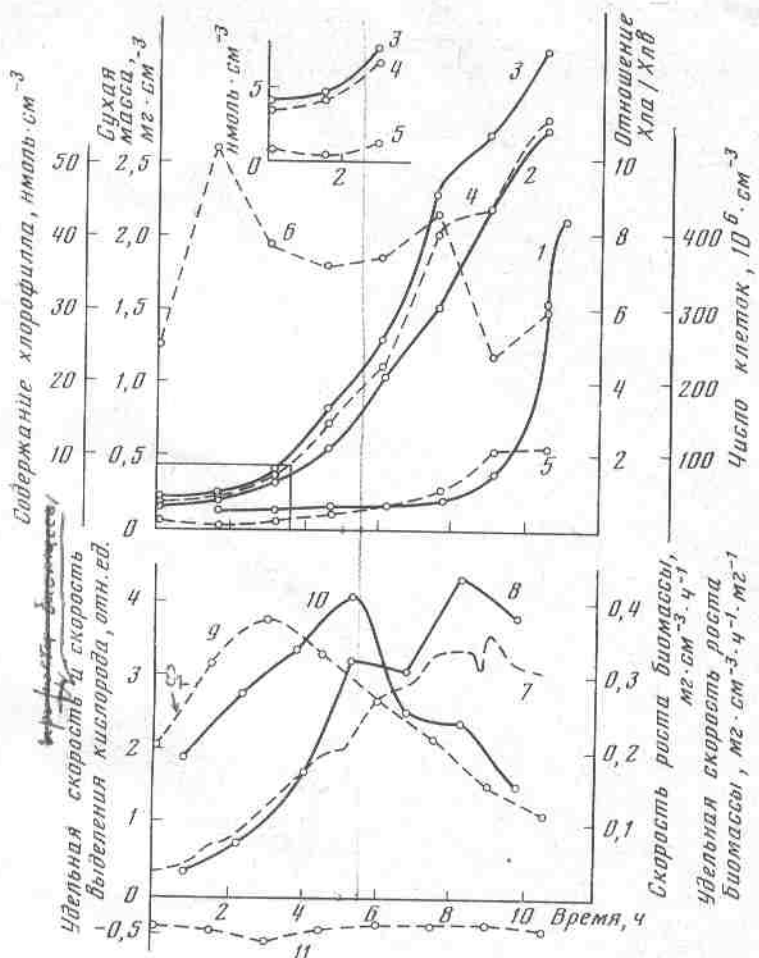


Рис. 1. Изменение параметров синхронной культуры *Chlorella* sp. К в онтогенезе при оптимальной концентрации  $\text{CO}_2$

1 — число клеток, 2 — биомасса, 3 — содержание хлорофилла, 4 — содержание Хл а, 5 — содержание Хл b, 6 — отношение содержания Хл а к Хл b, 7 — скорость выделения кислорода ( $\Delta\text{O}_2/\Delta t$ ), 8 — скорость прироста биомассы ( $\Delta P/\Delta t$ ), 9 — удельная скорость выделения кислорода ( $\Delta\text{O}_2/\Delta tP$ ), 10 — удельная скорость прироста биомассы ( $\Delta P/\Delta tP$ ), 11 — удельная скорость дыхания ( $-\Delta\text{O}_2/\Delta tP$ ).  
На вставке масштаб содержания хлорофиллов увеличен в 2 раза

раженными замедлениями этого процесса в точках, соответствующих 1,5, 4,5, 6,0 и 7,5 ч от начала цикла развития, что отмечалось также в исследованиях [10, 15]. Возможно, рост биомассы и содержания Хл в клетке носят такой же ступенчатый характер: измерения этих величин проводились с 1,5-часовыми интервалами, что не позволило отметить кратковременные изменения скоростей процессов. По той же причине не выявляется ступенчатый характер при расчете кривой удельной скорости выделения кислорода ( $\Delta\text{O}_2/\Delta tP$ ).

В период с 2 до 5,5 ч цикла развития увеличение скорости прироста биомассы происходит значительно быстрее, чем скорости выделения кислорода (рис. 1, кривые 7, 8). За указанный период скорости этих процессов возросли соответственно в 4,4 и в 2,4 раза. По-видимому, в начале цикла скорость выделения кислорода выше скорости прироста биомассы и коэффициент отношения  $\Delta\text{O}_2/\Delta P$  больше 1. Скорость прироста биомассы как бы «догоняет» скорость выделения кислорода за счет большего ускорения.



Максимумы скоростей выделения кислорода и прироста биомассы в расчете на клетку достигаются одновременно, примерно к 8 ч цикла развития. Однако в силу различного характера их динамики максимумы удельных скоростей этих процессов ( $\Delta O_2/\Delta tP$  и  $\Delta P/\Delta tP$ ) существенно сдвинуты по фазе, что в свою очередь свидетельствует о значительном изменении в процессе онтогенеза клетки коэффициента отношения  $\Delta O_2/\Delta P$  и, очевидно,  $\Delta O_2/\Delta CO_2$ . Существенные изменения фотосинтетического коэффициента

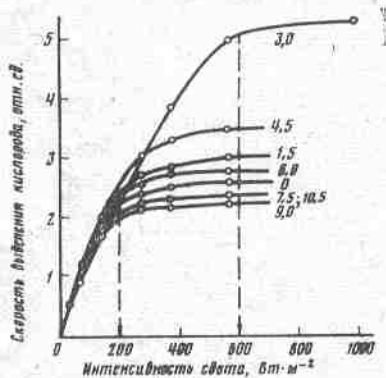


Рис. 2

Рис. 2. Световые кривые скорости выделения  $O_2$  (на единицу биомассы) на разных стадиях развития клеток культуры при оптимальной концентрации  $CO_2$ . Цифры около кривых обозначают время от начала цикла в часах.

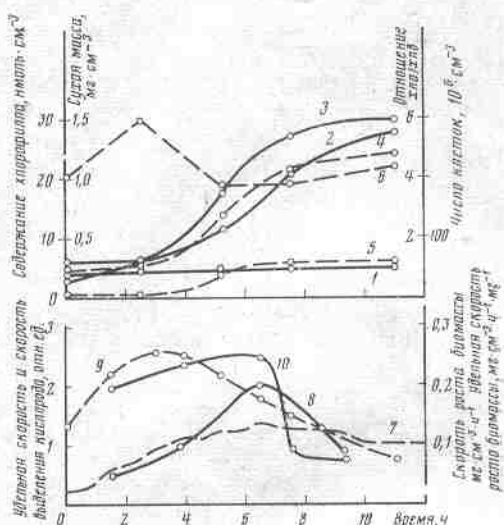


Рис. 3

Рис. 3. Изменение параметров синхронной культуры *Chlorella* sp. К в онтогенезе при концентрации  $CO_2$  0,25%.

1 — число клеток, 2 — биомасса клеток, 3 — содержание хлорофилла, 4 — содержание Хл а, 5 — содержание Хл б, 6 — отношение содержания Хл а к Хл б, 7 — скорость выделения кислорода, 8 — скорость прироста биомассы, 9 — удельная скорость выделения кислорода, 10 — удельная скорость прироста биомассы.

циента были отмечены ранее в работах [5, 9] с применением синхронных культур микроводорослей. Надо подчеркнуть, что максимумы удельных скоростей выделения кислорода в расчете на единицу биомассы и на единицу Хл по времени совпадают [18]. Измерение темного дыхания культуры при постоянном количестве биомассы ( $-\Delta O_2/P$ ) показало его незначительный рост (в 1,4 раза) в период, соответствующий максимуму удельной скорости выделения кислорода (рис. 1, кривая 11).

Необходимо особо отметить, что в это же время, когда наблюдается максимум скорости выделения кислорода, световое насыщение фотосинтеза увеличивается с 200 до 600 Вт·м<sup>-2</sup>. Как видно из сравнения световых кривых фотосинтеза клеток в возрасте 1,5 и 3,0 ч, изменение насыщающей интенсивности света происходит за очень короткий период времени (рис. 2).

Результаты экспериментов при концентрации  $CO_2$  1,7% и данные работы [5], показывающие более низкую фиксацию  $CO_2$  по сравнению с выделением кислорода в начале клеточного цикла микроводорослей, дают основание полагать, что первые фазы развития клетки могут нормально протекать при уровне  $CO_2$  в газовой смеси, значительно меньшем оптимального.

Действительно, снижение концентрации  $CO_2$  в газовой смеси до 0,25% в начале цикла мало влияет на характер протекающих в клетке

процессов (рис. 3) и вызывает лишь замедление развития: максимум отношения содержания Хл *a* к Хл *b* сместился с 1,5 к 2,5 ч. На более поздних фазах развития культуры было отмечено резкое угнетение фотосинтеза. Опыт не позволяет сделать заключение о причине угнетения — является ли оно следствием большей чувствительности «зрелых» клеток к снижению концентрации  $\text{CO}_2$  или же угнетение фотосинтеза на этих стадиях развития есть результат повышения уровня фиксации  $\text{CO}_2$  и голодания культуры по углекислоте.

Снижение концентрации  $\text{CO}_2$  до 0,03% (барботирование воздухом) привело к очень сильной задержке развития клеток (рис. 4). Максимум выделения кислорода не был достигнут, но опыт показал высокую жизнеспособность автоспор даже при таком резком отклонении концентрации углекислоты от оптимума (интенсивность света и температура суспензии в опыте сохранялись на прежнем высоком уровне). После 8 ч культивирования клетки морфологически мало отличались от автоспор и никаких признаков повреждения не наблюдалось. В этих условиях происходили некоторые первичные этапы формирования хлоропласта, что видно из повышения содержания Хл *a*. Отсутствие синтеза Хл *b* в этот период можно сравнить с началом развития клетки (первые 1,5 ч) при оптимальной концентрации  $\text{CO}_2$  (см. рис. 1).

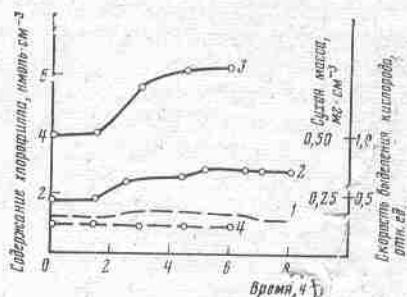


Рис. 4. Изменение параметров синхронной культуры *Chlorella* sp. K при концентрации  $\text{CO}_2$  0,03%

1 — скорость выделения кислорода, 2 — биомасса клеток, 3 — содержание Хл *a*, 4 — содержание Хл *b*

## ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты представленных экспериментов свидетельствуют о значительных изменениях функциональных свойств хлоропласта в процессе онтогенеза клеток культуры *Chlorella* sp. K. Подобные данные, показывающие существование максимумов удельной скорости выделения кислорода, ступенчатый характер этого процесса и рост насыщающей интенсивности света, получены в работе [10].

На первых фазах развития клетки, как показали наблюдения под световым микроскопом в наших опытах, а также в работе [19], происходит быстрый рост хлоропласта на фоне очень незначительного увеличения объема клетки. К 4—5 ч цикла хлоропласт занимает большую часть объема клетки (около 75%) и примерно к этому моменту удельная скорость прироста биомассы достигает максимума. Однако такой характер роста не объясняет полностью сложную динамику функциональных изменений в клетке и, в частности, рассогласование в положении максимумов удельных скоростей выделения кислорода и роста биомассы, а также резкий скачок насыщающей интенсивности света в узком интервале развития клетки. Несомненно, в онтогенезе клетки происходят существенные качественные изменения в фотосинтетическом аппарате. Об этом свидетельствуют изменение отношения Хл *a*/Хл *b*, сдвиг по времени между процессами синтеза хлорофилла, выделения кислорода и прироста биомассы, полученный ранее в исследованиях [14, 15] на культуре *Scenedesmus quadricauda*, изменение квантовых выходов (*Scenedesmus obliquus* St.D. [7, 20] и *Chlorella* 7-11-05 [9]), существование максимумов отношения активностей ФС I/ФС II через 6 и 12 ч развития клетки при цикле 14 : 10 [21] (*Chlorella pyrenoidosa* 211-8b) и ряд других данных.

Все это свидетельствует в пользу того, что в начале клеточного цикла микроводорослей идут процессы, сходные с формированием хлоропласта *de novo* у высших растений [22]. При зеленении этиопластов [22] также наблюдается различие во времени появления максимумов выделения  $O_2$  и поглощения  $CO_2$ , которое объясняют образованием на ранних этапах формирования хлоропласта «первичной мембраны», полагая, что в такой мембране проявляется активность реакционных центров ФС I и, несколько позднее, реакционных центров ФС II, но нет сопряжения между этими системами [22, 23].

Возможно, ФС I в «первичной мембране» работает преимущественно по циклическому механизму [22], создавая АТФ, но не направляя энергию на восстановление НАДФ и не обеспечивая эффективного восстановления  $CO_2$ . При работе ФС II без сопряжения с ФС I идет выделение  $O_2$ , а электроны передаются на акцепторы, отличные от обычных [22]. Не исключено, что в период интенсивных перестроек клетки существует достаточно большой пул акцепторов электронов и темновые реакции не лимитируют процесс.

Такая схема работы ФС I и ФС II и данные о высокой концентрации реакционных центров на первых этапах развития хлоропласта [22] могут объяснить резкое повышение интенсивности света, насыщающего выделение  $O_2$ .

Максимум скорости накопления биомассы совпадает с периодом завершения формирования хлоропласта и образованием *a/b* хлорофилл-белкового комплекса (усиление синтеза Хл *b* в наших опытах), который, возможно, не только выполняет роль светособирающей антенны, но и способствует сопряжению работы ФС I и ФС II. В пользу такого предположения говорят некоторые косвенные данные [22, 24].

Другая, не менее интересная проблема — снижение (по некоторым данным выключение) фотосинтеза при полностью сформированном хлоропласте в период деления клеток [9, 10]. Угнетение фотосинтеза в ряде случаев наблюдается и на более ранних этапах, совпадая с началом синтеза ДНК или с периодом деления ядер [8, 10, 19, 20]. В наших опытах [18, 25] установлено, что снижению скорости роста биомассы предшествует уменьшение скорости накопления Хл *a*, триеновых кислот МГДГ (будет показано в следующем сообщении), а также уменьшение низкотемпературной флуоресценции форм Хл *a*, соответствующих ближайшему окружению реакционных центров ФС I.

Сопоставление этих данных свидетельствует о нарушении структуры фотосинтезирующей мембраны хлоропласта, но не показывает исходных причин явления, которые, по-видимому, надо искать в связи состояния хлоропласта с событиями клеточного цикла на уровне ядерных изменений.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Kanazawa T., Kanazawa K., Kirk M. R., Bassam J. A. Regulation of photosynthetic carbon metabolism in synchronously growing *Chlorella pyrenoidosa*. *Plant and Cell Physiol.*, 11, 149, 1970.
2. Shibata K., Morimura Y., Tamiya H. Precise measurement of the change of statistical distribution of cell size occurring during the synchronous culture of *Chlorella*. *Plant and Cell Physiol.*, 5, 315, 1964.
3. Lorenzen H. Die photosynthetische Sauerstoffproduktion wachsender *Chlorella* bei langfristiger intermittierender Belichtung. *Flora*, 147, 382, 1959.
4. Senger H., Bishop N. I. Changes in fluorescence and absorbance during synchronous growth of *Scenedesmus*. In: II Intern. Congr. on Photosynthesis, 1241. Stressa, 1971.
5. Nichei T., Sasa T., Miyachi S., Suzuki K., Tamiya H. Change of photosynthetic activity of *Chlorella* cell during the course of their life cycle. *Arch. Mikrobiol.*, 21, 155, 1954.
6. Спекторова Л. В., Клешина А. Ф., Спекторов К. С. Исследование динамики процесса фотосинтеза на интактных суспензиях синхронных культур хлореллы. *Физиол. растений*, 15, 26, 1968.
7. Senger H. Quantum yield of photosynthesis in synchronous cultures of algae. In: I Europ. Biophys. Congr., 33. Baden near Vienna, 1971.

8. Setlik I., Ried A., Berková E., Bossert U. The effect of low irradiances on oxygen exchange in green and blue-green algae. 2. Variation in efficiency of steady-state oxygen exchange rates during the cell cycles of *Scenedesmus quadricauda*. *Photosynthetica*, 7, 177, 1973.
9. Sorokin C., Krauss R. W. Relative efficiency of photosynthesis in the course of cell development. *Biochim. et biophys. acta*, 48, 314, 1961.
10. Setlik I., Zachleder V., Doucha J., Berková E., Bartoš J. The nature of the temperature block in the sequence of reproduction processes in *Chlorella vulgaris* Beijerinck. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, 49 (Algological Studies), 14, 70, 1975.
11. Владимирова М. Г., Семенов В. Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. Изд-во АН СССР, 1962.
12. Цоглин Л. Н., Владимирова М. Г. Влияние особенностей жизненного цикла клетки на рост популяций микроводорослей. *Физиол. растений*, 20, 960, 1973.
13. Семенов В. Е., Цоглин Л. Н., Синицкий И. Г. Установка для изучения  $\text{CO}_2$ - $\text{O}_2$ -газообмена микроводорослей. В сб.: Материалы VII Всес. раб. совещ. по вопросу круговорота веществ в замкнутой системе, 26. Киев, «Наукова думка», 1972.
14. Setlik I., Berková E., Doucha J., Kubín S., Vendlová J., Zachleder V. The coupling of synthetic and reproduction process in *Scenedesmus quadricauda*. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, 41 (Algological Studies), 7, 172, 1972.
15. Berková E., Doucha J., Kubín S., Zachleder V., Setlik I. Variation in photosynthetic characteristics of *Scenedesmus quadricauda* during cell cycle. In: II Intern. Congr. on Photosynthesis, 2619, Stressa, 1971.
16. Шлык А. А. Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. Минск, «Наука и техника», 1965.
17. Чемерис Ю. К., Гришина Н. А., Венедиктов П. С. Различный характер синтеза хлорофиллов а и b в течение цикла развития хлореллы. *Физиол. растений*, 26, 578, 1979.
18. Клячко-Гурвич Г. Л., Цоглин Л. Н., Семенов В. Е. Динамика жирнокислотного состава липидов в связи с изменением активности хлоропласта в ходе жизненного цикла хлореллы. В сб.: Роль низших организмов в круговороте веществ в замкнутой экологической системе, 188. Киев, «Наукова думка», 1979.
19. Pirson A., Lorenzen H. Synchronized dividing algae. *Annual Rev. Plant Physiol.*, 17, 439, 1966.
20. Senger H. Quantum yield of photosynthesis and the Emerson enhancement effect. In: II Intern. Congr. on Photosynthesis, 723. Stressa, 1971.
21. Nelle R., Tischner R., Harnischfeger G., Lorenzen H. Correlation between pigment systems and photosynthetic activity during the developmental cycle of *Chlorella*. *Biochim. und Physiol. Pflanzen*, 167, 463, 1975.
22. Boardman N. K. Development of chloroplast structure and function. In: *Enycl. of Plant Physiol.*, Photosynthesis I, 583. Berlin — Heidelberg — New York, 1977.
23. Dubertret G., Joliot P. Structure and organization of system II photosynthetic units during the greening of a dark-grown *Chlorella mutant*. *Biochim. et biophys. acta*, 357, 399, 1974.
24. Davis D. J., Armond P. A., Gross E. L., Arntzen C. J. Differentiation of chloroplast lamellae onset of cation regulation of excitation energy distribution. *Arch. Biochem. and Biophys.*, 175, 64, 1976.
25. Клячко-Гурвич Г. Л., Цоглин Л. Н., Семенова А. Н. Моногалактазилдиацилглицерин с различным составом жирных кислот и их участие в организации мембран хлоропласта. В сб.: IV Всес. биохим. съезд, 1, 216. «Наука», 1979.

Поступила в редакцию  
29.XI.1979

## CHANGES IN FUNCTIONAL ACTIVITY OF THE CHLOROPLAST IN THE *CHLORELLA* CELL CYCLE

L. N. TSOGLIN, G. L. KLYACHKO-GURVICH

K. A. Timiriachev Institute of Plant Physiology,  
Academy of Sciences of the USSR, Moscow

The time course of oxygen evolution, biomass increment, and chlorophyll content were studied during the cell ontogeny of a *Chlorella* sp. K synchronous culture. The rates of the processes studied (per biomass unit) were shown to be described by curves with distinct maxima which did not coincide in time. In the course of its development, the chloroplast during a short period of time passes through a peculiar state when the oxygen evolution light saturation intensity increases sharply from 200 to 600  $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ . Simultaneously, the oxygen evolution and dark respiration rates of the cells reach their maximum values. A reduction in the  $\text{CO}_2$  concentration down to 0.25 or 0.03%, at the same high light intensities and the suspension temperature, leads to a suppression of cell development at its early stages, and exerts an injurious effect on the cells at later stages of development.