ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Том 27, вып. 2 1980 г.

УДК 581.134.3.035.3

ЛИПИДНЫЙ ОБМЕН ХЛОРОПЛАСТОВ ПРИ АДАПТАЦИИ КЛЕТОК ХЛОРЕЛЛЫ К СНИЖЕНИЮ ОСВЕЩЕННОСТИ

Г. Л. КЛЯЧКО-ГУРВИЧ, А. Н. СЕМЕНОВА, В. Е. СЕМЕНЕНКО

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

На примере обмена моногалактозилдиацилглицеринов (МГДГ) — преобладающих и характерных липидов хлоропласта, изучали переходные процессы в обмене липидов при адаптации клеток хлореллы к снижению освещенности. Показано, что адаптация осуществляется в два этапа. На первом этапе прекращается накопление характерных для липидов хлоропласта жирных кислот: транс-3-гексадеценовой и триеновых кислот МГДГ (линоленовой и гексадекатриеновой); уменьшается общая скорость накопления молекул МГДГ. В то же время продолжается накопление триеновых кислот в пуле липидов, отличных от МГДГ. Анализ полученных данных позволяет предположить специфическое блокирование дегидрирования диеновых кислот МГДГ до триеновых. На втором этапе скорость накопления триеновых и особенно диеновых кислот МГДГ резко возрастает, превышая исходный уровень, что приводит к повышению концентрации МГДГ. Одновременно повышается содержание хлорофилла. В результате этих изменений формируется хлоропласт с липидным составом, характерным для клеток хлореллы при пониженной освещенности.

Хлорелла — снижение освещенности — адаптация — МГДГ — линоленовая кислота.

В большом числе работ показано, что одноклеточные зеленые водоросли могут расти в широком диапазоне освещенности и сравнительно легко приспосабливаются к изменению интенсивности света благодаря адаптивным перестройкам их фотосинтетического аппарата [1—5]. Наряду с другими параметрами состав и содержание липидов хлоропласта также зависят от освещенности. Показано, что при высокой интенсивности света выше концентрация транс-3-гексадеценовой и линоленовой кислот и ниже содержание преобладающих и характерных липидов фотосинтезирующей мембраны — моногалактозилдиацилглицеринов (МГДГ) [1, 2, 6—9]. Между отмеченными показателями и фотосинтетической активностью хлоропласта существует достаточно строгая корреляция. Но конкретная роль этих изменений в процессе фотосинтеза пока не определена.

Не менее сложным представляется вопрос о механизме приспособления хлоропласта, в частности его липидных компонентов, к изменению освещенности. Установлено, что отдельные параметры меняются с разной скоростью. Так, интенсивность фотосинтеза — малоинерционный процесс [10]. В то же время концентрация хлорофилла изменяется сравнительно медленно, в течение нескольких часов [11]. Относительно переходных процессов в обмене липидов данных практически нет. Однако появившиеся в последнее время работы по суточным колебаниям содержания и жирнокислотного состава липидов говорят о возможности сравнительно быстрого их изменения [12]. Для клеток хлореллы ранее было показано, что при резком повышении освещенности до оптимального уровня, как одна из реакций приспособления к новым условиям происходит перестройка жирнокислотного состава МГДГ, состоящая в том,

что путем дегидрирования диеновых кислот образуются молекулы МГДГ, обогащенные триеновыми кислотами [9]. Скорость этой реакции соизмерима со скоростью изменения концентрации хлорофилла [11]. Сопоставление этих результатов с данными по составу липидов клеток, выращенных при разной интенсивности света [2, 8], позволяет предположить, что при снижении освещенности произойдет снижение концентрации линоленовой кислоты и увеличение содержания МГДГ. На основании анализа литературы можно видеть, что при уменьшении интенсивности света не наблюдается простого обращения процессов, происходящих при ее повышении [1, 3, 13].

В данной работе рассматривается изменение содержания и жирнокислотного состава МГДГ в ходе адаптации клеток хлореллы к снижению освещенности и делается попытка проследить механизм этих изменений.

МЕТОДИКА

Культивирование водорослей. Работу проводили с одноклеточной зеленой водорослью *Chlorella sp. K*. Исходным материалом служил штамм *Chl. sp. K* из коллекции ИФР АН СССР. Водоросли культивировали в сосудах на минеральной среде Тамийя при 36° и круглосуточном освещении и барботировании смесью воздуха и CO_2 (1,5%) [14]. Культуру подращивали при освещенности 60 тыс. эрг/см^2·с, затем сосуды переносили на установку УИВ с ксеноновой лампой (6 кВт) и, постепенно поднимая напряжение на лампе, повышали освещенность до 300—450 тыс. эрг/см^2·с [14]. Интенсивность света увеличивали постепенно, чтобы избежать повреждения клеток при резком изменении света. Через 20—24 ч путем увеличения расстояния от сосудов до лампы снижали их освещенность до 90—150 тыс. эрг/см^2·с.

Определение ростовых параметров. Оптическую плотность суспензии контролировали на фотоэлектроколориметре. Число клеток определяли путем их подсчета в камере Горяева [14]. Удельную скорость размножения клеток (μ) рассчитывали по формуле $N_t = N_0 e^{\mu \Delta t}$, где N — число клеток в мл суспензии, Δt — интервал времени, за который проводилось измерение. Сухую массу суспензии устанавливали гравиметрически. Удельную скорость прироста биомассы ε определяли по формуле $P_t = P_0 e^{\varepsilon \Delta t}$, где P — количество сухого вещества в единице объема суспензии. При использовании этой формулы исходили из того, что клетки не содержат запасных веществ, и вся их масса является фотосинтетически активной.

Анализ липидов. Липиды экстрагировали по методике, разработанной в нашей лаборатории. Клетки разрушали в дезинтеграторе с помощью стеклянных бус в смеси изопропанол — хлороформ (1 : 1) с использованием ионола в качестве антиокислителя [8, 15]. Экстрагированные липиды переводили в бензол и хранили до анализа при отрицательной температуре.

МГДГ из экстракта липидов выделяли по модифицированной методике Таджима на колонке из силикагеля смесью хлороформ — ацетон (1 : 1) [8, 9]. В отдельных опытах на той же колонке выделяли фракцию нейтральных липидов хлороформом и фракцию липидов, более полярных чем МГДГ,— метанолом.

Методом газожидкостной хроматографии с применением гептадеценовой кислоты в качестве внутреннего стандарта определяли содержание жирных кислот общих липидов и отдельных фракций. Количество общих липидов и МГДГ выражали как суммарную массу жирных кислот, входящих в их состав.

Скорость «накопления» (см. Результаты) липидов и отдельных жирных кислот рассчитывали по формуле $V_m = \frac{\Delta m}{\Delta t P_{ср}}$, где Δm — изменение

количества липидов в объеме суспензии за время Δt, $P_{ср}$ — средняя величина содержания сухого вещества в том же объеме суспензии за то же время.

Для определения хлорофилла аликвотное количество экстракта липидов доводили метанолом до концентрации, необходимой для измерения, и устанавливали концентрацию хлорофилла спектрофотометрически. Для расчета использовали коэффициенты Мак Кинни [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменение ростовых параметров при снижении освещенности. Прежде чем анализировать изменение липидов, рассмотрим реакцию клеток хлореллы на снижение освещенности по ростовым параметрам. Можно видеть (рис. 1), что при уменьшении интенсивности света скорость прироста биомассы падает почти в 2 раза, что свидетельствует о понижении интенсивности фотосинтеза, а затем возрастает. Деление клеток несколько замедляется, но через 1,5—3 ч скорость деления достигает значительной величины, тем большей, чем больше перепад освещенности; это приводит к изменению возрастной структуры популяции и синхронизации культуры [10]. Появление большого числа молодых клеток не может не отразиться на биохимической характеристике культуры и, в частности, на составе липидов. Поэтому для работы использовали схему опыта со сравнительно малым (от 300 тыс. до 90 тыс. эрг/см^2·с) перепадом света, почти не оказывающим синхронизирующего действия.

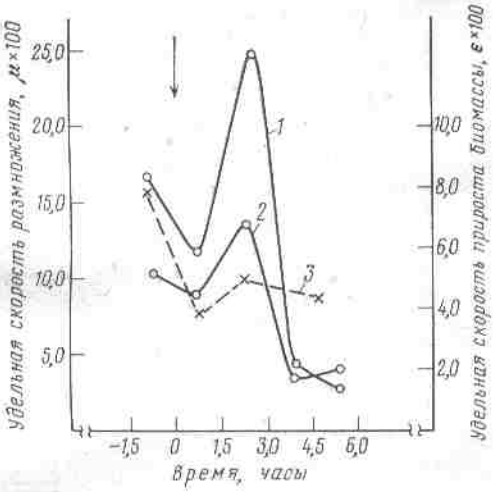

Рис. 1. Изменение удельной скорости размножения клеток (μ) и удельной скорости прироста биомассы (ε) при снижении освещенности

1 — изменение освещенности с 450 тыс. до 90 тыс. эрг/см^2·с, *2*, *3* — с 300 тыс. до 90 тыс. эрг/см^2·с. Сплошная линия — μ, пунктирная линия — ε. Стрелка — момент снижения освещенности

Содержание и жирнокислотный состав МГДГ при выращивании хлореллы в условиях различной интенсивности падающего света. Культивирование клеток хлореллы при разной интенсивности падающего света приводит к существенным различиям в жирнокислотном составе МГДГ и в содержании этих липидов. Как видно из табл. 1, при более низкой освещенности концентрация МГДГ в клетках выше, что коррелирует с повышенным содержанием хлорофилла в этом варианте. В то же время процентное содержание триеновых кислот в МГДГ понижено и преобладают диеновые кислоты. Надо подчеркнуть, что кислоты с одинаковым числом двойных связей изменяются независимо от числа атомов углерода в молекуле.

В ходе адаптации клеток, выращенных при высокой освещенности, к свету меньшей интенсивности содержание хлорофилла повышается, МГДГ — сначала падает, затем повышается; концентрация триеновых кислот в молекулах МГДГ уменьшается, диеновых — возрастает (табл. 1). В результате каких процессов происходят эти сдвиги в составе липидов, будет рассмотрено ниже.

Изменение обмена липидов при снижении освещенности. Для изучения переходных процессов обмена веществ при изменении условий необходимо уловить сравнительно малые сдвиги в содержании изучаемого

Таблица 1

Жирнокислотный состав МГДГ, содержание МГДГ и хлорофилла при культивировании клеток хлореллы в условиях различной освещенности и при адаптации к снижению интенсивности света

Соединение	Содержание			
	I **	II	III	IV
	мол. %			
Жирные кислоты *				
16:0	2,2	3,4	3,0	3,4
16:1	2,1	2,5	2,9	2,3
16:2	21,3	23,4	24,3	32,2
16:3	26,3	23,9	23,0	13,6
18:1	1,6	2,6	2,4	2,5
18:2	17,1	18,5	19,5	29,4
18:3	30,3	25,6	24,9	16,5
	% от сухого вещества			
Сумма жирных кислот МГДГ	2,64	2,53	3,10	3,07
Хлорофилл	2,44	2,95	3,03	3,39

* Жирные кислоты: 16:0 — пальмитиновая, 16:1 —пальмитолеиновая, 16:2—гексадекадиеновая, 16:3—гексадекатриеновая, 18:1 — олеиновая, 18:2 — линолевая, 18:3 — линоленовая.

** I — стационарная освещенность 300 тыс. эрг/см²·с; II — 2,5 ч после снижения освещенности с 300 тыс. до 90 тыс. эрг/см²·с; III — 5,0 ч после снижения освещенности; IV — стационарная освещенность 90 тыс. эрг/см²·с.

Таблица 2

Скорость накопления жирных кислот суммарных липидов при снижении освещенности

Жирные кислоты*	Скорость накопления, нмоль/мг сухого вещества в ч		Жирные кислоты*	Скорость накопления, нмоль/мг сухого вещества в ч	
	I **	II		I **	II
16:0	3,20	4,41	18:1	0,50	1,80
16:1	0,41	1,09	18:2	2,95	4,20
16:1 (3)	0,51	0,00	18:3	3,05	1,21
16:2	1,25	2,25	Сумма	13,96	15,45
16:3	2,11	0,51			

* Названия жирных кислот — см. табл. 1; 16:1 (3) — транс-3-гексадеценовая кислота.

** I и II — см. табл. 1.

Таблица 3

Изменение концентрации (C) и скорости накопления (v_m) жирных кислот МГДГ при снижении освещенности

Жирные* кислоты МГДГ	Концентрация (C)		t-критерий Стьюдента	Скорость накопления (v_m)	
	I **	II		I	II
	нмоль/мг сухого вещества			нмоль/мг сухого вещества в ч	
18:1	1,5±0,13	2,6±0,23	3,9	0,089	0,531
18:2	16,0±0,29	18,2±0,33	5,0	0,945	1,602
18:3	28,8±0,29	25,2±0,25	9,4	1,734	—0,312
Сумма жирных кислот МГДГ	99,9	98,3	—	5,920	3,505

* Названия жирных кислот — см. табл. 1.

** I и II — см. табл. 1.

соединения за относительно короткие интервалы времени. С этой целью обычно используют изотопный метод. Однако в известных нам работах, в том числе и в проведенных на хлорелле, для включения метки из предшественников в линоленовую кислоту была необходима длительная (4—24 ч) экспозиция, что значительно уменьшает преимущества этого метода в применении к данной задаче. Мы сделали попытку определять обмен липидов по изменению массы. При этом процесс характеризовали по скорости изменения количества отдельных компонентов, вычисленной по формуле, приведенной в разделе «Методика». Полученная при таком расчете величина v_m представляет баланс целого ряда процессов (синтез, распад, превращение промежуточных соединений в конечные продукты реакции и т. д.). Для краткости изложения обозначим эту вели-

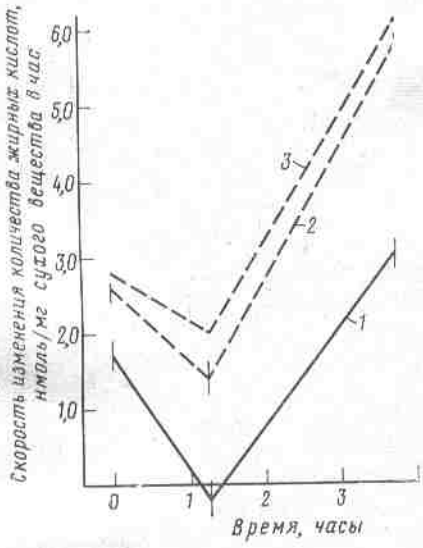

Рис. 2

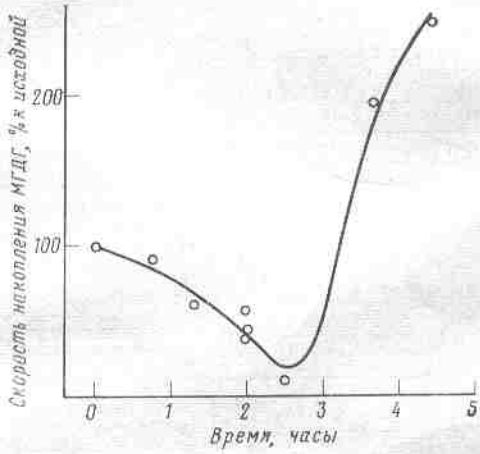

Рис. 3

Рис. 2. Скорость изменения количества жирных кислот МГДГ после снижения освещенности при условии последовательного дегидрирования

1 — линоленовая кислота, *2* — линолевая кислота, *3* — олеиновая кислота

Рис. 3. Скорость накопления МГДГ после снижения освещенности

Кривая построена на основании данных 4 опытов

чину как скорость «накопления» жирной кислоты, хотя в определенных условиях она может принимать отрицательное значение.

Как можно видеть из табл. 2, в начальный период после снижения освещенности (0—2 ч) суммарное накопление жирных кислот продолжается практически с прежней скоростью. Однако для отдельных соединений эта величина существенно меняется: прекращается накопление транс-3-гексадеценовой кислоты, скорость накопления триеновых кислот уменьшается в 2—4 раза, а насыщенных, моно- и диеновых — возрастает.

В то же время (табл. 3) скорость накопления МГДГ падает почти в 2 раза. В этой фракции измеряемый параметр также возрастает для олеиновой и линолевой кислот; накопление линоленовой кислоты прекращается (отрицательное значение практически не превышает ошибку, рис. 2). Это приводит к небольшому, но достоверному изменению концентрации соответствующих жирных кислот в клетке.

Данные по накоплению насыщенных, моно- и диеновых кислот как в суммарных липидах (табл. 2), так и во фракции МГДГ (табл. 3) формально свидетельствуют об усилении их образования при снижении

Таблица 4

Скорость изменения (нмоль/мг сухого вещества в ч) количества жирных кислот после снижения освещенности при условии их образования путем последовательного дегидрирования

Жирные * кислоты	Сумма липидов			МГДГ			Пул липидов без МГДГ		
	I **	II	II/I, %	I	II	II/I, %	I	II	II/I, %
18:1	6,49	7,20	110	2,77	1,82	65	3,87	5,41	139
18:2	6,00	5,40	90	2,68	1,29	48	3,47	4,12	118
18:3	3,05	1,21	40	1,73	—0,31	—18	1,32	1,54	116

* Названия жирных кислот — см. табл. 1.
** I и II — см. табл. 1.

освещенности. Однако если принять во внимание гипотезу о последовательном увеличении числа двойных связей в молекулах жирных кислот [17], то олеиновую и линолевую кислоты надо рассматривать как промежуточные продукты на пути образования линоленовой кислоты (см. «Обсуждение»). При таком подходе к вопросу можно видеть (табл. 4), что концентрация олеиновой и линолевой кислот повышается как следствие снижения скорости образования линоленовой кислоты при сравнительно малом изменении общего накопления жирных кислот (табл. 1). Альтернативные возможности объяснения этих фактов будут изложены при обсуждении результатов.

В табл. 4 скорость изменения количества отдельных жирных кислот во фракции МГДГ сравнивается с этой величиной в пуле остальных липидов. Бóльшую часть этого пула составляют фосфолипиды, так как в рассматриваемых опытах количество нейтральных липидов не превышало 10% от суммы липидов. Особенный интерес представляет то, что пониженная скорость накопления линоленовой кислоты определяется только (или преимущественно) подавлением этого процесса в МГДГ, но не в других липидах.

На более поздних этапах (3—6 ч) пул МГДГ возрастает с большой скоростью и повышается содержание МГДГ в клетках (рис. 3, табл. 1). Накопление линоленовой кислоты МГДГ возобновляется, но идет с меньшей скоростью, чем накопление менее насыщенных кислот. В результате образуются молекулы МГДГ с более высоким содержанием диеновых кислот (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании представленных данных можно выделить два этапа изменения обмена липидов при снижении освещенности. Первый этап можно рассматривать как непосредственную реакцию, связанную с падением интенсивности фотосинтеза. Эта реакция проявляется в прекращении накопления характерных для хлоропласта жирных кислот — транс-3-гексадеценовой, локализованной в фосфатидилглицерине [7, 18], и триеновых кислот МГДГ. Надо подчеркнуть, что интенсивность света, обозначенная в данной статье как низкая (90 тыс. эрг/см^2·с), в действительности достаточно высока для того, чтобы обеспечить эффективный фотосинтез.

Второй этап представляет, очевидно, собственно адаптацию. При этом усиливается накопление МГДГ, главным образом молекул, содержащих диеновые кислоты, возобновляется синтез транс-3-гексадеценовой кислоты, возрастает концентрация хлорофилла. Все это приводит к формированию структуры фотосинтетического аппарата, обеспечивающей активное его функционирование в новых условиях. Однако в данной статье мы не будем рассматривать значение наблюдающихся изменений

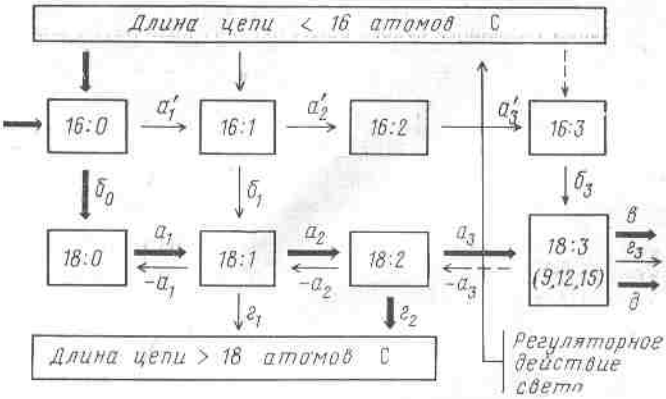

Рис. 4. Схема биосинтеза (9, 12, 15)-линоленовой кислоты

Толстые стрелки — хорошо доказанные реакции, тонкие стрелки — реакции, доказанные для отдельных случаев, пунктирные стрелки — недоказанные реакции. Названия жирных кислот см. табл. 1. Реакции *в* и *д* указаны только для линоленовой кислоты

для работы хлоропласта, а попытаемся проанализировать возможные реакции, обеспечивающие эти сдвиги в составе липидов.

Для того чтобы лучше понять механизм адаптивной перестройки жирнокислотного состава МГДГ, рассмотрим общую схему биосинтеза жирных кислот, составленную на основе данных современной литературы (рис. 4). Синтетазы жирных кислот продуцируют насыщенные кислоты с различной длиной цепи, чаще всего пальмитиновую кислоту. Из пальмитиновой кислоты при участии специального фермента образуется стеариновая кислота ($б_0$). Полиненасыщенные кислоты формируются в ходе удлинения и дегидрирования насыщенных кислот [18]. В настоящее время накоплен большой экспериментальный материал, подтверждающий выдвинутую еще в 1965 г. Джеймсом [17] гипотезу последовательного дегидрирования и свидетельствующий о возможности синтеза ненасыщенных жирных кислот у растений путем постепенного увеличения числа двойных связей (реакции a_1, a_2 и a_3) [19—23]. Аналогичная последовательность реакций (a_1', a_2' и a_3') показана и для кислот с 16 атомами углерода [21]. При этом реакции a_1 и a_2 доказаны на уровне выделения соответствующих ферментных систем [24—26]. Реакцию a_3 пока не удается осуществить in vitro [27]. В то же время показана возможность синтеза линоленовой кислоты путем удлинения гексадекатриеновой кислоты ($б_3$) и постулируется образование последней из триеновых кислот с короткой цепью [18, 28]. Анализ литературы и экспериментальные данные показывают, что реакция a_3 более обоснованна, чем $б_3$. Более того, хотя реакция $б_3$ осуществляется в хлоропласте, она протекает в темноте и при анаэробиозе, т. е. в условиях, когда, очевидно, нет фотосинтеза [28]. Следовательно, наиболее вероятно, что именно реакция a_3 определяет синтез линоленовой кислоты в фотосинтезирующей ткани.

Рассмотрим возможные реакции, ведущие к уменьшению пула линоленовой кислоты. Нет оснований видеть причину специфического уменьшения линоленовой кислоты вследствие ее энергетического окисления (*в*) или использования в качестве предшественника вторичных веществ (*г*) [18, 29]. Более вероятно перекисное окисление (*д*), которому жирные кислоты подвергаются тем легче, чем больше степень их ненасыщенности. Однако наряду с линоленовой кислотой, хотя и в меньшей степени, окислению подвергается и линолевая кислота [30]. С этой точки зрения трудно объяснить повышение скорости накопления линолевой кислоты при снижении освещенности (табл. 2). Кроме того, при перекисном окислении жирных кислот хлоропласта обычно разрушается и хлорофилл

[30], в то время как в представленных опытах количество его возрастало (табл. 1). Еще один путь уменьшения пула линоленовой кислоты — реакция биологического гидрирования ($-a_3$), принципиальная возможность которой установлена для некоторых микроорганизмов [31]. Эта реакция могла бы объяснить полученные результаты, однако для эукариотов она не отмечена ни в одной работе [31].

Таким образом, реакции, способные уменьшить пул линоленовой кислоты, неспецифичны, по крайней мере, по сравнению с соответствующими реакциями для линолевой кислоты, и ни одну из них нельзя рассматривать как ответственную за полученные результаты, хотя нет оснований и для полного их исключения, особенно реакции ($-a_3$). В то же время простое прекращение реакции a_3 — достаточное условие для объяснения представленных в статье данных, если мы примем систему реакций a_1, a_2 и a_3 как основной путь биосинтеза линоленовой кислоты. При этом олеиновую и линолевую кислоты можно считать предшественниками линоленовой. В таком случае фактическая скорость образования олеиновой кислоты $v_{a(18:1)}$ равна сумме скоростей реакций $a_1+a_2+a_3$ или с некоторым приближением $v_{a(18:1)}=v_{m(18:1)}+v_{m(18:2)}+v_{m(18:3)}$; $v_{a(18:2)}=v_{m(18:2)}+v_{m(18:3)}$ и $v_{a(18:3)}=v_{m(18:3)}$. Данные такого расчета, представленные в табл. 4, подтверждают, что при специфическом блокировании реакции a_3 концентрация олеиновой и линолевой кислот возрастает не в силу увеличения их синтеза, а из-за уменьшения расхода этих соединений как промежуточных продуктов.

Надо отметить, что при создании более благоприятных для фотосинтеза условий специфически активируется именно реакция a_3 [9]. Вероятно, регуляция светом реакции a_3 обеспечивает быстрые изменения жирнокислотного состава липидов при изменении условий освещения (рис. 4).

Представляет интерес то, что накопление линоленовой кислоты при снижении освещенности прекращается только (или преимущественно) во фракции МГДГ (табл. 4). Это согласуется с представлениями о возможности дегидрирования жирных кислот, входящих непосредственно в молекулы МГДГ [32], что нашло подтверждение в экспериментальном материале ряда исследований [6, 19, 20, 22, 23]. Однако это не единственно возможный механизм синтеза молекул МГДГ, содержащих линоленовую кислоту. Существует вероятность, что линоленовая кислота образуется при дегидрировании линолевой кислоты в других липидах и затем включается в молекулы МГДГ [19, 20, 23, 33]. Такой путь подразумевает активную работу ацилтрансфераз и действие света на этом уровне. Но в этом случае не снижалось бы суммарное накопление линоленовой кислоты (табл. 2, табл. 4), а наблюдалось ее перераспределение между различными фракциями липидов. Возможно, в небольшой степени это имело место в наших опытах (табл. 4). Помимо изменения активности ацилтрансфераз такое перераспределение можно объяснить активацией липолитических ферментов при уменьшении интенсивности света. Однако данные, представленные в табл. 2 и 4, позволяют предположить, что основной процесс в первый период после снижения освещенности — блокирование синтеза линоленовой кислоты МГДГ.

На более позднем этапе адаптации скорость накопления МГДГ резко возрастает (рис. 3). При этом увеличивается пул линоленовой кислоты МГДГ, хотя и в меньшей степени, чем линолевой. Это не сопровождается увеличением накопления суммарных липидов. Вероятно, на этом этапе для образования МГДГ могут использоваться полиненасыщенные кислоты, в том числе и линоленовая, синтезированные в пуле других липидов.

Таким образом, анализ полученных данных и литературы позволяет предположить как наиболее вероятный механизм изменения состава липидов в первый период после снижения освещенности — блокирование

светозависимого дегидрирования диеновых кислот МГДГ до триеновых и одновременное выключение синтеза транс-3-гексадеценовой кислоты фосфатидилглицеринов. На более позднем этапе значительно усиливается синтез МГДГ, прежде всего молекул, содержащих диеновые кислоты.

ЛИТЕРАТУРА

1. Семененко В. Е., Владимирова М. Г., Цоглин Л. Н., Таутс М. И., Филипповский Ю. Н., Клячко-Гурвич Г. Л., Кузнецов Е. Д., Кованова Е. С., Райков Н. И. Непрерывное управляемое проточное культивирование водорослей и физиолого-биохимическая характеристика продуктивности и эффективности утилизации лучистой энергии хлореллой при длительном интенсивном ее выращивании. В сб.: Управляемый биосинтез, 75. «Наука», 1966.
2. Constantapoulos G., Bloch K. Effect of light intensity on the lipid composition of *Euglena gracilis*. J. Biol. Chem., **242**, 3538, 1967.
3. Владимирова М. Г., Семененко В. Е., Жукова Т. С., Кованова Е. С. Сравнительное изучение зависимости роста и фотосинтетической продуктивности мезофильного и термофильного штаммов хлореллы от интенсивности света и температуры. В сб.: Управляемый биосинтез, 93. «Наука», 1966.
4. Владимирова М. Г. Изменение ультраструктурной организации при функциональных перестройках клетки *Chlorella sp. K*. Физиол. растений, **23**, 1180, 1976.
5. Владимирова М. Г. Ультраструктурная организация клетки *Dunaliella salina* и ее функциональные изменения в зависимости от интенсивности света и температуры. Физиол. растений, **25**, 571, 1978.
6. Tremolieres A., Mazliak P. Etude de la biosynthese des galactolipids dans de jeunes feuilles de pois. C. r. Acad. sci., **D275**, 1883, 1972.
7. Клячко-Гурвич Г. Л., Семененко В. Е., Верещагин А. Г. О содержании транс-3-гексадеценовой кислоты в клетках хлореллы. Биохимия, **35**, 808, 1970.
8. Клячко-Гурвич Г. Л., Семенова А. Н. Содержание и жирнокислотный состав моногалактозилдиглицеридов в зависимости от освещенности и фазы роста хлореллы в накопительной культуре. Физиол. растений, **23**, 726, 1976.
9. Клячко-Гурвич Г. Л., Семенова А. Н. Изменение содержания и жирно-кислотного состава моногалактозилдиглицеридов (МГДГ) при повышении освещенности клеток хлореллы. Физиол. растений, **24**, 75, 1977.
10. Цоглин Л. Н., Владимирова М. Г. Влияние особенностей жизненного цикла клетки на рост популяции микроводорослей. Физиол. растений, **20**, 960, 1973.
11. Семененко В. Е., Владимирова М. Г., Кованова Е. С., Рудова Т. С. Динамика и функциональная активность хлорофилла при адаптивных перестройках клеток хлореллы в интенсивной культуре. Матер. IX Всес. раб. совещ. по вопросу круговорота в-в в замкнутой системе на основе жизнедеятельности низших организмов, 121. Киев, «Наукова думка», 1976.
12. Heise K. P., Stottmeister A. Die diurnale Veränderung des Lipidmusters in Blättern von *Spinacia oleracea*. Ber. Dtsch. bot. Ges., **89**, 677, 1976.
13. Осипова О. П., Николаева М. К., Северина И. А., Романко Е. Г. Перестройка фотосинтетического аппарата при смене светового режима. Физиол. растений, **24**, 229, 1977.
14. Владимирова М. Г., Семененко В. Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. Изд-во АН СССР, 1962.
15. Клячко-Гурвич Г. Л., Семененко В. Е. О количественной экстракции нативных липидов из клеток хлореллы. Физиол. растений, **25**, 412, 1978.
16. Владимирова М. Г., Кованова Е. С., Семененко В. Е. Функциональная активность пигментного комплекса и вопросы количествененого определения хлорофилла у хлореллы. Матер. V Всес. раб. совещ. по вопросу круговорота в-в в замкнутой системе на основе жизнедеятельности низших организмов, 187. Киев, «Наукова думка», 1968.
17. Harris R. V., James A. T. Linoleic and α-linolenic acid biosynthesis in plant leaves and a green alga. Biochim. et biophys. acta, **106**, 456, 1965.
18. Stumpf P. K. Lipid metabolism. In: Plant Biochemistry, 428. (ed. Bonner) New York — San Francisco — London. Acad. Press., 1976.
19. Roughan P. G. Turnover of the glycerolipids of pumpkin leaves. The importance of phosphatidylcholine. Biochem. J., **117**, 1, 1970.
20. Tremolieres A., Mazliak P. Biosynthetic pathway of α-linolenic acid in developing pea leaves. Plant Sci. Letters, **2**, 193, 1974.
21. Cherif A., Dubacq J. P., Mache R., Qursel A., Trémolières A. Biosynthesis of α-linolenic acid by desaturation of oleic and linoleic acids in several organs of higher and lower plants and in algae. Phytochemistry, **14**, 703, 1975.
22. Heinz E., Harwood J. L. Incorporation of carbon dioxide, acetate and sulphate into the glycerolipids of *Vicia faba* leaves. Hoppe-Seyler's Z. physiol. Chem., **358**, 897, 1977.
23. Slack C. R., Roughan P. G., Balasingham N. Labelling studies *in vivo* on the meta-

bolism of the acyl and glycerol moieties of the glycerolipids in the developing maize leaf. Biochem. J., 162, 289, 1977.
24. Nagai J., Bloch K. Enzymatic desaturation of stearyl acyl carrier protein. J. Biol. Chem., 241, 1925, 1966.
25. Jaworski J. G., Goldschmidt E. E., Stumpf P. K. Fat metabolism in higher plants. Properties of the palmityl acyl carrier protein: stearyl acyl carrier protein elongation system in maturing safflower seed extracts. Arch. Biochem. and Biophys., 163, 769, 1974.
26. Kader J. C. Cyanide sensitivity and induction of the microsomal oleoyl-CoA desaturase of potato tuber. Biochim. et biophys. acta, 486, 429, 1977.
27. Roughan P. G., Slack C. R., Holland R. High rate of [1-^{14}C]-acetate incorporation into the lipid of isolated spinach chloroplasts. Biochem. J., 158, 593, 1976.
28. Jacobson B. S., Kannangara C. G., Stumpf P. K. The Elongation of medium chain trienoic acids to α-linolenic acid by a spinach chloroplast stroma system. Biochem. and Biophys. Res. Communs, 52, 1190, 1973.
29. Hatanaka A., Kajiwara T., Sekiya J. Seasonal variations in trans-2-hexenal and linolenic acid in homogenates of *Thea sinensis* leaves. Phytochemistry, 15, 1889, 1976.
30. Рубин Б. А., Мерзляк М. Н., Юферова С. Г. Окисление липидных компонентов в изолированных хлоропластах под действием света. Субстраты и продукты переокисления липидов. Физиол. растений, 33, 254, 1976.
31. Fulco A. J. Metabolic alterations of fatty acids. Annual Rev. Biochem., 43, 215, 1974.
32. Appleby R. S., Safford R., Nichols B. W. The involvement of lecitin and monogalactosyldiglyceride in linoleate synthesis by green and blue-green algae. Biochim. et biophys. acta, 248, 205, 1971.
33. Slack C. R., Roughan P. G. The kinetics of incorporation in vivo of [^{14}C]-acetate and [^{14}C]-carbon dioxide into fatty acids of glycerolipids in developing leaves. Biochem. J., 152, 217, 1975.

Поступила в редакцию
28.III.1979

LIPID METABOLISM OF CHLOROPLASTS DURING *CHLORELLA* CELL ADAPTATION TO ABRUPT DECREASE IN ILLUMINATION

G. L. KLYACHKO-GURVICH, A. N. SEMENOVA, V. E. SEMENENKO

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

Changes in the metabolism of monogalactosyl diacylglycerols (MGDG) — major and characteristic lipids of chloroplasts have been investigated during *Chlorella* cell adaptation to an abrupt decrease in illumination. The adaptation has been demonstrated to proceed in two steps. At the first step, the fatty acids characteristic of chloroplast lipids: trans-3-hexadecenoic acid (a component of phosphatidylglycerols) and the trienoic acids of MGDG (linolenic and hexadecatrienoic) cease to accumulate; the total rate of the MGDG molecule accumulation declines, while the trienoic acids keep on accumulating in lipid pools others than MGDG. According to the data obtained, the system for dehydrogenation of MGDG dienoic acids to trienoic acids is suggested to be blocked. At the second step, the rate of trienoic acid accumulation and, especially, that of dienoic acids of MGDG sharply rises thus exceeding their initial levels which results in MGDG concentration increase. Concurrently, chlorophyll content is also enhanced. The resultant changes lead to the formation of chloroplasts with a lipid composition characteristic of *Chlorella* cells grown under low illumination.