

УДК 581.13/14. 035.2/3

**ВЛИЯНИЕ СВЕТОТЕМНЫХ ПЕРИОДОВ И ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА НА ФОТОСИНТЕЗ, ПРИРОСТ БИОМАССЫ И СКОРОСТЬ ДЕЛЕНИЯ АВТОТРОФНЫХ КЛЕТОК ЭВГЛЕНА****В. И. ШУШАНАШВИЛИ, В. Е. СЕМЕНЕНКО***Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева Академии наук СССР, Москва*

Изучали фотосинтетическое выделение кислорода, продуктивность и скорость деления клеток эвглены, выращенных при светотемных периодах длительностью 6/18, 12/12, 18/6 и 24/0 ч и интенсивностях света 15, 30 и 60 Вт/м<sup>2</sup>. Показано, что для клеток эвглены, как и для высших растений, существенное значение имеет длительность светотемных периодов. Степень влияния длительности светотемных периодов зависит от интенсивности света и является наименьшей при интенсивности света 30 Вт/м<sup>2</sup>, которая соответствует полунасыщению световых кривых фотосинтеза клеток эвглены и является оптимальной для роста данной культуры. Возрастание длительности фотопериодов в суточном цикле выращивания клеток вызывает уменьшение эффективности накопления биомассы и увеличение дозы энергии, требуемой для их деления. Падение эффективности накопления биомассы сопровождалось снижением интенсивности фотосинтеза. Наибольшая скорость прироста биомассы наблюдалась у культуры, выращенной при светотемных периодах 18/6 ч. Скорость деления клеток была прямо пропорциональна интенсивности фотосинтеза, сумме световых периодов за время генерации и обратно пропорциональна массе клеток.

*Эвглена — фотопериод — освещенность — фотосинтез — продуктивность.*

Одним из основных факторов, влияющих на скорость деления клеток, является количество энергетических эквивалентов, получаемых клеткой в процессе метаболизации субстратов [1]. Фотосинтезирующие организмы эту энергию получают в виде энергии света и накапливают в новообразованной биомассе. Эффективность использования световой энергии зависит от взаимной согласованности всех звеньев фотосинтетической деятельности, процессов роста и развития растений [2, 3]. Применительно к одноклеточным фотосинтезирующим организмам важное значение приобретает сопоставление временных характеристик и количественных показателей таких микроциклов, как фотосинтетическое выделение кислорода, восстановление двуокиси углерода и других, со скоростями их клеточных циклов или временем генерации.

В данной работе изучены взаимосвязь между массой клеток и скоростью их деления, с одной стороны, и интенсивностью фотосинтеза, с другой, у клеток эвглены при разных режимах освещения.

**МЕТОДИКА**

Клетки *Euglena gracilis* штамм Z культивировали на автотрофной среде Хатнера, модифицированной Айзенштадом с соавт. [4], при 28°, в 250-миллилитровых термостатируемых стеклянных культуральных сосудах при непрерывном барботировании газовой смеси, содержащей 2% CO<sub>2</sub>.

Культуру клеток выращивали при трех интенсивностях света: 15, 30 и 60 Вт/м<sup>2</sup> с различными светотемными периодами — 6 ч света/18 ч темноты, 12/12, 18/6 и 24/0. Было показано, что скорость роста культуры клеток эвглены не зависит от совпадения светотемных перио-

дов по фазе со сменой естественных дней и ночей [5]. Поэтому смену светотемновых периодов проводили в удобное для нас время суток.

Численность клеток определяли посредством их подсчета под микроскопом в камере Горяева и по изменению оптической плотности суспензии на предварительно проградуированном фотокolorиметре.

Скорость деления клеток вычисляли как величину, обратную времени генерации ( $\text{ч}^{-1}$ ), а время генерации — как время удвоения числа клеток.

Сухую массу эвглены определяли после отмывки клеток от культуральной среды и высушивания при  $85^\circ$  [6].

Интенсивность фотосинтеза измеряли по выделению  $\text{O}_2$  с помощью платинового электрода на специальной установке в термостатируемой ячейке объемом 40 мл при постоянном перемешивании суспензии клеток. Измерения проводили как «открытым» способом, т. е. при непрерывном продувании газовой смеси с 2%  $\text{CO}_2$ , так и «закрытым» — в этом случае ячейку с культурой герметически закрывали и измеряли скорость накопления кислорода в ячейке [7].

«Закрытым» способом измеряли следующим образом: суспензию клеток помещали в измерительную ячейку в полной темноте и в течение 6 мин на самописце регистрировали изменение потенциала электрода, вызываемого поглощением кислорода клетками из среды. Изменение потенциала электрода в темноте принимали за скорость дыхания клеток эвглены. Затем клетки в ячейке освещали светом той же интенсивности, при которой выращивали культуру, и в течение 4 мин регистрировали относительную скорость фотосинтетического выделения кислорода. Эту величину принимали за видимый фотосинтез эвглены.

Для перевода относительной скорости накопления кислорода в ячейке в абсолютные величины были определены значения потенциала электрода при изменении концентрации кислорода в растворе от 0 (продувание ячейки азотом) до насыщения раствора кислородом при продувании ячейки воздухом и установлена цена деления шкалы самописца в  $\text{мг O}_2$  на мл среды.

«Открытым» способом определяли световые кривые фотосинтетического выделения кислорода клетками эвглены. В этом случае культуру помещали в ячейку при полной темноте и после того, как устанавливалось стационарное состояние изменения концентрации кислорода, ячейку освещали светом разной интенсивности — от 16 до  $635 \text{ Вт/м}^2$ , изменяемой дискретно с помощью нейтральных светофильтров. Для каждой интенсивности света находили стационарный уровень насыщения фотосинтетического выделения кислорода и по этим значениям строили световую кривую фотосинтеза.

В опытах использовали культуру клеток после шести генераций. Измерения проводили в разное время светозависимой стадии роста культуры при плотности клеток порядка  $2 \text{ млн/мл}$  ( $\approx 0,7 \text{ мг/мл}$  сухой массы).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для получения культуры эвглены с разной интенсивностью фотосинтеза и скоростью роста изменяли освещенность и длительность светотемновых периодов в суточном цикле, поскольку такой цикл близок к естественному биологическому ритму эвглены — циркадианному [8].

На рис. 1 представлены световые кривые скорости деления клеток эвглены, выращенных при различных длительностях светотемновых периодов (кривые *a*–*в*). Видно, что увеличение интенсивности света при различных светотемновых периодах по-разному влияло на скорость деления клеток. При непрерывном освещении скорость деления максимальна при интенсивностях света, близких к  $30 \text{ Вт/м}^2$ . Введение 12- и 18-часового темного периода в суточный цикл приводило к пониже-

нию скорости деления клеток. Вместе с тем максимальная скорость деления для культуры со светотемновыми периодами 12/12 наблюдалась при той же интенсивности света, что и при непрерывном освещении. Для культуры с периодами 6/18 максимум скорости деления приходится на интенсивность света выше 30 Вт/м<sup>2</sup>, что, видимо, обусловлено недостатком получаемой клеткой энергии из-за короткого светового периода.

Таким образом, при непрерывном освещении и 12-часовом темновом периоде оптимальной для роста культуры клеток эвглены является интенсивность света порядка 30 Вт/м<sup>2</sup>. Эти результаты хорошо согласуются с данными других авторов [9, 10].

Можно также отметить, что и для культуры *Scenedesmus* были получены кривые зависимости скорости деления клеток от интенсивности освещения, сходные приведенным на рис. 1, т. е. с максимумом при 30 Вт/м<sup>2</sup> [11].

Учитывая, что энергию для накопления биомассы фототрофная клетка получает в период освещения, из времени генерации клеток формально исключили время нахождения клеток в темноте и скорость деления клеток рассчитали относительно суммы световых периодов за время генерации. Скорость деления клеток после исключения суммы темновых периодов из времени генерации при постоянстве средней массы клетки в популяции можно рассматривать как эффективность накопления биомассы, или как экономический коэффициент, поскольку продолжительность нахождения клеток на свету пропорциональна количеству получаемой ею энергии (субстрата). С увеличением отношения светотемновых периодов в следующем порядке: 6/18, 12/12 и 24/0 — эффективность накопления биомассы уменьшалась (рис. 1, кривые А—В).

Увеличение интенсивности света с 15 до 30 Вт/м<sup>2</sup> для изученных светотемновых периодов вызывало почти одинаковое увеличение эффективности накопления биомассы (кривые А—В на этом участке интенсивности света почти параллельны). Свыше 30 Вт/м<sup>2</sup> ингибирующее влияние 12- и 24-часовой продолжительности световых периодов начинает проявляться более существенно. Однако в то время как для культуры с периодами 24/0 и 12/12 скорость деления клеток падала, у культуры с периодами 6/18 она продолжала расти, причем в культуре с периодами 24/0 эффективность накопления биомассы понижалась в большей степени, чем у клеток с периодами 12/12.

Следовательно, эффективность накопления биомассы водорослями эвглена зависит как от интенсивности света, так и от длительности освещения клеток.

Характер влияния длительности светотемновых периодов на скорость деления клеток эвглены можно установить из зависимости времени генерации клеток, выращенных при разных интенсивностях света, от времени нахождения клеток в темноте (рис. 2). Если, например, время генерации клеток, выращенных при светотемновых периодах 18/6 составило 52 ч, то в этом случае в темноте клетки находились  $6 \cdot 52 / 24 = 13$  ч. Как видно из рис. 2, с увеличением темновых периодов, что равносильно уменьшению световых периодов, при всех исследованных ин-

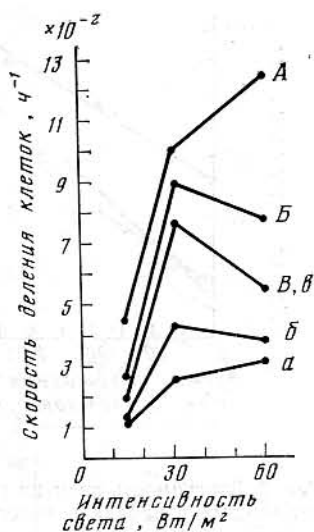


Рис. 1. Зависимость скорости деления клеток эвглены от интенсивности света и светотемновых периодов

А, Б, В — рассчитанная относительно суммы световых периодов за время генерации, а, б, в — за полное время генерации. А, а — культура, выращенная при светотемновых периодах 6/18; Б, б — при периодах 12/12 и В, в — при периодах 24/0 ч

генсивностях света время генерации эвглени изменялось линейно. Тангенсы углов наклона прямых на рис. 2 для культур, выращенных при 15, 30 и 60 Вт/м<sup>2</sup>, соответственно равны 0,6, 0,94 и 0,6. Таким образом, только для культуры, выращенной при 30 Вт/м<sup>2</sup>, тангенс угла наклона близок к 1, т. е. время генерации клеток с увеличением времени нахождения клеток в темноте увеличивалось почти пропорционально. Это значит, что при выращивании эвглени при освещении 30 Вт/м<sup>2</sup> влияние длительности темновых периодов на длительность световой стадии роста культуры наименьшее.

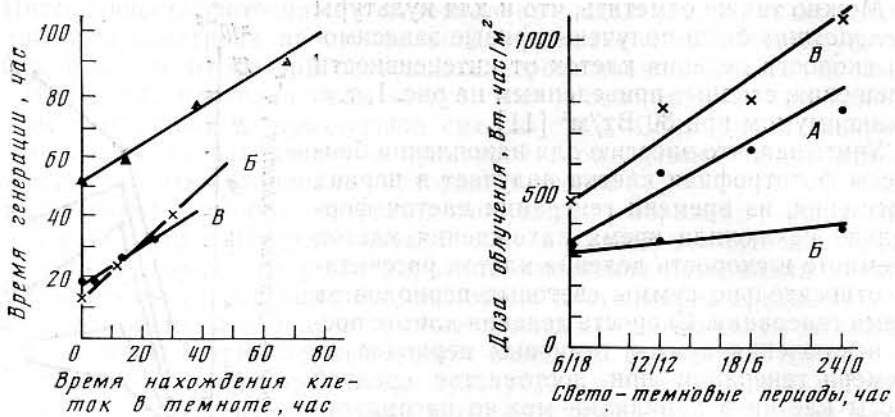


Рис. 2. Зависимость времени генерации клеток эвглени, выращенных при различных светотемновых периодах и интенсивностях света, от длительности темновой стадии роста культуры

А — клеток, выращенных при интенсивностях света 15 Вт/м<sup>2</sup>, Б — при 30, В — при 60 Вт/м<sup>2</sup>

Рис. 3. Зависимость дозы облучения, требуемой для деления клеток эвглени, от длительности светотемновых периодов, при которых выращивалась культура

А — клеток, выращенных при 15 Вт/м<sup>2</sup>, Б — при 30, В — при 60 Вт/м<sup>2</sup>

Аналогичные результаты были получены при анализе дозы облучения, т. е. суммарного количества энергии, требуемой для деления клеток, выращенных при разных световых режимах. На рис. 3 видно, что доза энергии, которая требуется для роста культуры эвглени при светотемновых периодах 6/18, минимальна. При интенсивностях света 15 и 30 Вт/м<sup>2</sup> минимальные дозы облучения по величине близки между собой и соответственно равны 340 и 300 Вт·ч/м<sup>2</sup>, а при 60 Вт/м<sup>2</sup> — 480 Вт·ч/м<sup>2</sup>. С увеличением световых периодов с 6 до 24 ч доза облучения увеличивалась: при интенсивностях света 30 Вт/м<sup>2</sup> — на 23%, а при 15 и 60 Вт/м<sup>2</sup> — на 56%.

Отсюда следует, что степень влияния светотемновых периодов на рост культуры эвглени зависит от интенсивности света и является минимальной при 30 Вт/м<sup>2</sup>. Видимо, при этой интенсивности света расход энергии и ее аккумуляция сбалансированы, а при других интенсивностях света согласованность нарушается.

Хотя с введением и увеличением темновых периодов скорость деления клеток падала (см. рис. 1, кривые А—В), тем не менее доза энергии, требуемая для деления клеток, также уменьшалась (см. рис. 3) и, следовательно, повышалась эффективность накопления биомассы.

Эти результаты противоречат данным Халинга [5], который показал что длительность темновых периодов в суточном цикле не ингибирует и не стимулирует деление фототрофных клеток *Euglena bacillaris*, а

контролирующим митоз фактором является количество энергии света, полученное клеткой за время генерации.

В связи с этим представлялось целесообразным исследовать влияние длительности светотемновых периодов при выращивании эвглены с различной интенсивностью освещения на фотосинтетическое выделение  $O_2$  как интегрального процесса, характеризующего активность использования энергии света культурой клеток. Как видно из рис. 4, уровни насыщения световых кривых фотосинтеза зависят как от длительности светотемновых периодов, так и интенсивности света, при которой выращивались клетки. Степень воздействия светотемновых периодов различной

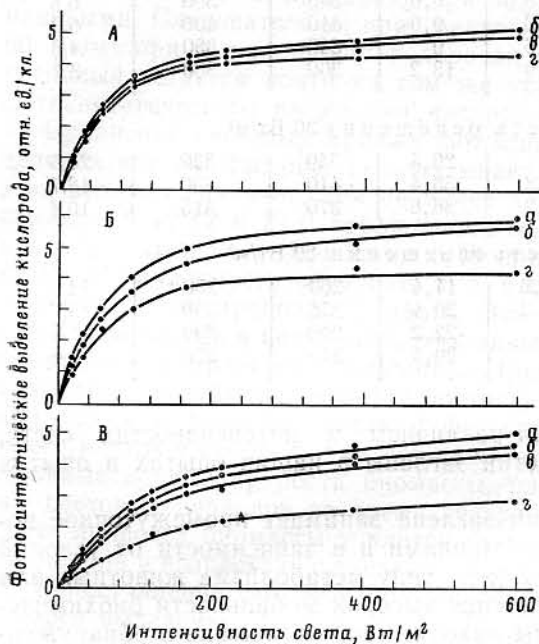


Рис. 4.

Рис. 4. Световые кривые фотосинтеза клеток эвглены, выращенных при интенсивностях света 15 (А), 30 (Б) и при 60 Вт/м<sup>2</sup> (В) со светотемновыми периодами 6/18 (а), 12/12 (б), 18/6 (в) и 24/0 (г) ч

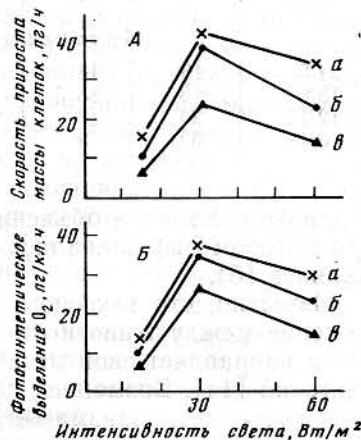


Рис. 5.

Рис. 5. Зависимость от интенсивности света скорости прироста массы клеток (А) и фотосинтетического выделения  $O_2$  (Б) эвглены, выращенной при светотемновых периодах 6/18 (а), 12/12 (б) и 24/0 (в) ч

длительности на фотосинтетическое выделение  $O_2$  возрастала с увеличением интенсивности света, при которой культивировалась эвглена, и является особенно высокой для клеток, выращенных при непрерывном освещении. В случае выращивания водоросли при интенсивности света 30 Вт/м<sup>2</sup> введение темновых периодов приводило к увеличению уровня насыщения световых кривых фотосинтеза в 1,4 раза (рис. 4, Б), а при 60 Вт/м<sup>2</sup> — почти вдвое (рис. 4, В). Вместе с тем насыщение световых кривых фотосинтеза у культуры, выращенной при 15 и 30 Вт/м<sup>2</sup>, наступало при интенсивностях света менее 200 Вт/м<sup>2</sup> аналогично  $C_3$ -растениям умеренных широт, адаптированным к слабому освещению [12], а у культуры, выращенной при 60 Вт/м<sup>2</sup>, — при больших интенсивностях света, что характерно для  $C_4$ -растений [12, 13]. У клеток, выращенных при интенсивности света 15 Вт/м<sup>2</sup>, с переменной светотемновых периодов различие в световых кривых фотосинтеза незначительно (рис. 4, А). Видимо, отмеченное выше расхождение между нашими результатами

**Фотосинтетическое выделение кислорода, дыхание, время генерации и сухая масса клеток эвглены, выращенных при разных световых режимах**

Свет/темнота	Время генерации	Сумма световых периодов за время генерации ( $\Sigma T_{\text{св}}$ )	Дыхание	Фотосинтез		Сухая масса, $\text{мкг}/10^6$ клеток	Средняя скорость прироста массы клетки, $\text{пг}/\text{ч}$
			$\text{O}_2$ , $\text{мкг}/10^6$ клеток				
			в час	за $\Sigma T_{\text{св}}$			
<b>Интенсивность освещения 15 Вт/м<sup>2</sup></b>							
24/0	52	52	7,8	6,6	340	300	5,8
18/6	58	43	6,6	9,6	410	400	6,9
12/12	76	38	6,6	9	340	350	4,6
6/18	90	22,5	3,9	13,2	300	330	3,7
<b>Интенсивность освещения 30 Вт/м<sup>2</sup></b>							
24/0	13	13	3	26,4	340	320	24,5
12/12	23	11,5	4,8	35,4	410	430	18,7
6/1	40	10	4,2	36,6	370	415	10,4
<b>Интенсивность освещения 60 Вт/м<sup>2</sup></b>							
24/0	18	18	12,6	14,4	260	250	14
18/6	18	13,5	10,2	20,4	275	300	16,7
12/12	26	13	12	22,2	290	300	11,5
6/18	32	8	8	29,4	240	270	8,4

и данными Халинга объясняется различием в интенсивностях света, при котором выращивались клетки эвглены в наших опытах и опытах Халинга [5].

Известно, что таксономически эвглена занимает промежуточное положение между животными и растениями и в зависимости от условий роста направляет свой метаболизм по типу метаболизма животных или растений [14]. Возможно, проявление высокой мобильности биохимических путей метаболизма эвглены находит свое отражение в обнаруженном изменении уровней светового насыщения фотосинтеза после перемены режима освещения, при котором выращивалась культура. С другой стороны, полученные результаты (возрастание степени влияния темновых вставок на уровень фотосинтеза с увеличением интенсивности света, при которой культивировали клетки) могут указывать на то, что активность фотосинтетического аппарата и скорость накопления ассимилятов превышают скорость их эвакуации из хлоропласта, обусловленную скоростью размножения клеток. Накопление избыточных ассимилятов ограничивает в этом случае фотосинтез [15]. При введении темновых вставок хлоропласт успевает разгружаться, что и приводит к большему их фотосинтезу. Из этого следует, что фактором, лимитирующим продуктивность эвглены, является скорее всего не фотосинтез, а скорость деления клеток этих организмов.

Таким образом, полученные результаты показывают, что для нормального роста эвглены важное значение имеют темновые периоды, поскольку выращивание клеток при непрерывном освещении приводит к ингибированию фотосинтеза. Одной из наиболее вероятных причин ингибирующего действия длительного освещения, видимо, является накопление продуктов фотосинтеза, отток которых происходит в темноте [15].

Для определения количественной связи между фотосинтезом и скоростью деления клеток эвглены, выращенных при разных световых режимах, фотосинтетическое выделение  $\text{O}_2$  исследовали по «закрытой» схеме. Из таблицы видно, что независимо от интенсивности света с вве-

дением и увеличением темновых периодов значительно возросло фотосинтетическое выделение  $O_2$ , тогда как дыхание изменялось незначительно. С увеличением интенсивности света с 15 до 30 Вт/м<sup>2</sup> фотосинтез клеток эвглены, выращенных при одинаковых светотемновых периодах, возрастал, а при увеличении с 30 до 60 Вт/м<sup>2</sup> — уменьшался. Однако с падением фотосинтеза увеличилось дыхание. Если принять во внимание, что при изучении фотосинтетического выделения  $O_2$  по «закрытой» схеме мы наблюдаем видимый фотосинтез, а истинный будет больше на величину, соответствующую поглощенному при дыхании количеству кислорода, то суммы фотосинтетически выделенного и поглощенного при дыхании клеток кислорода при 30 и 60 Вт/м<sup>2</sup> окажутся почти одинаковыми. Следовательно, при увеличении интенсивности света с 30 до 60 Вт/м<sup>2</sup> при выращивании водоросли видимый фотосинтез падает, а истинный остается почти на том же уровне, т. е. световое насыщение фотосинтетического выделения кислорода происходит при 30 Вт/м<sup>2</sup>.

Сравнение световых кривых фотосинтеза (рис. 5, Б) со скоростью деления клеток (см. рис. 1) показывает, что хотя динамика изменения этих величин различна, тем не менее для культуры со светотемновыми периодами 12/12 и 24/0 наблюдается прямая зависимость, в то время как для культуры с периодами 6/18 при интенсивностях света свыше 30 Вт/м<sup>2</sup> зависимость обратная, т. е. с падением фотосинтеза скорость деления клеток продолжает расти. Это обусловлено изменением средней массы клеток в популяции, вызванным переменной светового режима выращивания культуры (таблица). Принимая во внимание, что средняя масса эвглены не является постоянной величиной, при сопоставлении скорости деления клеток и фотосинтеза важно учитывать сухую массу клеток и скорость прироста биомассы. На рис. 5, А представлены световые кривые прироста биомассы, рассчитанные относительно суммы световых периодов за время генерации культуры. Видно, что скорость прироста биомассы у клеток была наименьшей при непрерывном освещении и возрастала с введением темновых периодов.

Сопоставление световых кривых прироста биомассы и фотосинтетического выделения  $O_2$  (рис. 5, А и Б) показывает, что характер их изменения одинаков. Следовательно, изменение прироста биомассы клеток эвглены, рассчитанное относительно суммы световых периодов за время генерации, должно коррелировать с фотосинтезом. Действительно, как видно из таблицы, суммарная масса кислорода, выделяемая клеткой за сумму световых периодов генерации, равна ее сухой массе, т. е. при увеличении сухой массы клеток в среднем на 1 мг выделяется 1 мг кислорода. Эта эмпирическая зависимость выражается следующим соотношением:

$$P = K\Phi T_{\text{св}}, \quad (1)$$

где  $P$  — сухая масса клетки, мг,  $\Phi$  — фотосинтетическое выделение  $O_2$ , мг/кл·ч,  $T_{\text{св}}$  — сумма световых периодов за время генерации, ч,  $K$  — коэффициент пропорциональности, имеющий размерность  $O_2^{-1}$ , равный 1.

Разделив обе части уравнения (1) на полное время генерации  $T = T_{\text{св}} + T_{\text{т}}$ , где  $T_{\text{т}}$  — сумма темновых периодов за время генерации, получим уравнение, устанавливающее зависимость между скоростью деления, средней массой клетки, фотосинтезом и светотемновыми периодами, при которых выращивалась культура клеток эвглены:

$$P/T = K\Phi \frac{T_{\text{св}}}{T_{\text{с}} + T_{\text{т}}}, \quad (2)$$

где  $0 < T_{\text{св}} \leq 1$ .

Уравнение (2), в котором длительность световых периодов за время генерации  $T_{\text{св}}$  формально можно принять за величину, пропорциональную количеству субстрата, аналогично уравнению Моно [16], выража-

ющему количественное соотношение между удельной скоростью роста микроорганизмов и концентрацией субстрата.

Относительно зависимости скорости роста от размеров клетки существуют противоречивые мнения: в одних случаях показано, что водоросли с крупными клетками характеризуются большей продукцией [17] и при высоких интенсивностях света растут быстрее [18], в других наоборот [19, 20]. Из уравнения (2), которое получено для клеток эвглены, выращенных при низких ( $15 \text{ Вт/м}^2$ ) и высоких насыщающих фотосинтетическое выделение кислорода интенсивностях света ( $30$  и  $60 \text{ Вт/м}^2$ ), видно, что скорость деления клеток эвглены обратно пропорциональна массе клеток.

Сопоставление скорости деления клеток эвглены, выращенных при разных светотемновых периодах и интенсивностях света, с фотосинтезом (уравнение (2)) показывает, что эти параметры являются звеньями двух тесно взаимодействующих циклов, периодичность которых строго коррелирует между собой, и при заданном светотемновом периоде по интенсивности фотосинтеза можно количественно с точностью более 90% определить скорость роста культуры клеток эвглены. Это, с другой стороны, может свидетельствовать, что активность фотосинтетического аппарата, который находится в донорно-акцепторных отношениях с клеткой, подчинена потребностям клетки и определяется ее аттрагирующей активностью.

Таким образом, из результатов исследования влияния светотемновых периодов длительностью 6/18, 12/12, 18/6 и 24/0 ч на рост культуры эвглены, выращенной при интенсивностях света 15, 30 и  $60 \text{ Вт/м}^2$ , можно заключить, что чем большее время клетки находятся на свету, тем менее эффективно они накапливают биомассу и тем большая доза облучения требуется для их деления. Степень влияния светотемновых периодов зависит от интенсивности света и является наименьшей при оптимальной интенсивности света ( $30 \text{ Вт/м}^2$ ), которая соответствует полунасыщению фотосинтетического выделения кислорода.

Следовательно, для эвглены, как и для высших растений, существенное значение имеет длительность светотемновых периодов, хотя механизмы их действия на клетки водоросли могут различаться.

Из полученных данных следует, что для наибольшей экономии энергозатрат клетки эвглены лучше выращивать с темновыми периодами порядка 18 ч, а для получения наибольшей скорости прироста биомассы — при светотемновых периодах 18/6 ч (см. таблицу).

Эти данные могут иметь важное значение при оптимизации режима выращивания эвглены в искусственных условиях.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Bullough W. S. The energy relation of mitotic activity.— Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc., 1952, v. 27, № 2, p. 133.
2. Ничипорович А. А. Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности.— В сб.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.: Наука, 1972, с. 511.
3. Семеновко В. Е., Владимирова М. Г., Ничипорович А. А. Некоторые принципы интенсификации фотосинтетической продуктивности культур одноклеточных водорослей.— В сб.: Проблемы космической биологии, 1962, т. 2, с. 326.
4. Eisenstadt J. M., Brawerman G. Isolation of chloroplasts from *Euglena gracilis*.— Methods Enzymol., 1967, v. 12(A), p. 476.
5. Huling R. T. The effects of various photoperiods on population increases of *Euglena gracilis* var. *bacillaris* prings.— Trans. Amer. Microscop. Soc., 1960, v. 79, № 4, p. 384.
6. Владимирова М. Г., Семеновко В. Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 48.
7. Семеновко В. Е., Сеницкий И. Г., Цоглин Л. Н. Установка для изучения  $\text{CO}_2$ — $\text{O}_2$ -газообмена микроводорослей.— Матер. VII Всесоюз. рабоч. совещ. по вопросу круговорота веществ в замкнутой системе. Киев: Наук. думка, 1972, с. 26.
8. Edmunds L. N., Jr., Tay O. E., Laval-Martin D. L. Cell division cycles and circadian clocks.— Plant Physiol., 1982, v. 70, № 1, p. 297.

9. Cook J. R. Adaptations in growth and division in *Euglena* effected by energy supply.— J. Protozool., 1963, v. 10, № 2, p. 436.
10. Cook J. R. Photo-inhibition of cell division and grows in *Euglenoid flagellates*.— J. Cell Physiol., 1968, v. 71, № 1, p. 177.
11. Senger H., Fleichhacker P. H. Adaptation of the photosynthetic apparatus of *Scenedesmus obliquus* to strong and weak light conditions.— *Physiol. plantarum*, 1978, v. 43, № 1, p. 35.
12. Jolivet E., Moysse A. Les types metaboliques vegetaux du point de vue photosynthetique.— C. r. Acad. agric. France, 1982, v. 68, № 11, p. 859.
13. Zelitch I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield.— *Bio-Science*, 1982, v. 32, № 10, p. 796.
14. Buetov D. E. The Biology of *Euglena*. New York — London. Acad. Press, 1968. v. 2, 480 p.
15. Семененко В. Е. Механизмы эндогенной регуляции фотосинтеза и адаптивные свойства хлоропластов.— В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 164.
16. Monod J. Recherches sur la Croissance des Cultures Bacteriennes. 1942. Hermann, Paris. 2 nd edn. 205 p.
17. Gutelmacher B. L., Petrova N. A. Production of phytoplankton in Ladoga Lake.— *Internat. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1982, v. 67, № 5, p. 613.
18. Parsons T. R., Takahashi N. Environmental control of phytoplankton cell size.— *Limnol. Oceanogr.*, 1973, v. 18, № 2, p. 511.
19. Gunther B. Dimensional analysis and theory of biological similarity.— *Physiol. Rev.*, 1975, v. 55, p. 659.
20. Schlesinger D. A., Molet L. A., Shuter B. J. Specific growth rates of freshwater algae in relation to cell size and light intensity.— *Canad. J. Fisheries and Aquatic Sci.*, 1981, v. 38, № 9, p. 1052.

Поступила в редакцию  
23.V.1984

#### EFFECTS OF LIGHT/DARK PERIOD DURATION AND LIGHT INTENSITY ON PHOTOSYNTHESIS, BIOMASS ACCUMULATION AND THE RATE OF CELL DIVISION IN AUTOTROPHIC *EUGLENA*

V. I. SHUSHANASHVILI, V. E. SEMENENKO

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

Photosynthetic oxygen evolution, productivity and cell division rates were studied in *Euglena* grown under the light/dark periods of 6/8, 12/12, 18/6, or 24/0 hours and light intensities of 15, 30, or 60 W/m<sup>2</sup>. The duration of photoperiods was shown to be of great importance to *Euglena*; its influence depended on light intensities and was the least at 30 W/m<sup>2</sup> which was correspondent to the half light-saturating rates of photosynthesis and was optimal for culture growth. The highest rate of biomass accumulation was observed in the culture grown at the photoperiod of 18/6 h. Further extension of light period led to decreases in biomass accumulation and in energy consumption for cell divisions. The drop in the rate of biomass accumulation was concomitant with photosynthetic rate decrease. The rate of cell division was proportional to the rate of photosynthesis and total light hours during plant growth, and was inversely proportional to cell mass.