

### III. ГЕНЕТИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА

В.В.Тугаринов, О.В.Балашова, К.В.Квитко

#### ВКЛАД РИБОСОМНЫХ ГЕНОВ В ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ХЛОРОПЛАСТА У ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Кафедра генетики и селекции ЛГУ

#### В в е д е н и е

Система генотипа зеленых водорослей, так же как и высших растений, подразделяется по меньшей мере на три группы наследственных факторов: ядром (ядро), пластом, хондриом. Наличие такой сложной генетической системы выдвигает необходимость изучения кооперативного взаимодействия ядра и органелл в определении внутренней организации и механизма регуляции метаболических процессов в клетке. Подобное взаимодействие имеет место при формировании структуры и функции хлоропласта клетки водоросли.

Одноклеточные зеленые водоросли способны к гетеротрофному, миксотрофному и фотоавтотрофному росту. В условиях гетеротрофного и миксотрофного роста фотосинтетическая функция хлоропласта оказывается менее значимой для размножения клеток, что позволяет в эксперименте ингибиторным или мутационным путем блокировать как частные реакции фотосинтеза, так и функционирование белоксинтезирующих систем, участвующих в биогенезе хлоропласта. С другой стороны, переход на фототрофный способ питания сопровождается резким увеличением количества РНК и белка в хлоропласте, поскольку его функционирование предполагает интенсивное обновление структурных и ферментатических комплексов хлоропласта (Назе, 1971; Филлипович и др., 1974; Onad e.a., 1967).

Физиологические особенности зеленых водорослей позволяют биохимическими и генетическими методами изучать группу мутаций, фенотипический эффект которых выражается в изменении количества рибосом в клетке или структуры белков, входящих в состав частиц, т.е. мутаций, нарушающих биогенез рибосом. В данном сообщении проводится анализ известных к настоящему времени мутаций такого типа и определяется их влияние на признаки хлоропласта зеленых водорослей.

#### Локализация транскрипции и трансляции рибосомных генов

По нашему определению, рибосомными называются гены, кодирующие структурных компонентов всех видов рибосом (р-РНК и белков) и фермен-

тов, участвующих в последовательных этапах сборки частиц. Мутационные изменения могут затрагивать синтез р-РНК, структурных белков рибосом, а также ферментов, участвующих в биогенезе рибосом, нарушая образование функционально активных частиц.

В клетках зеленых водорослей и высших растений присутствуют три типа рибосом: цитоплазматические, хлоропластные и митохондриальные. Первые из них являются компонентом эукариотической белоксинтезирующей системы и имеют коэффициент седиментации 80 S. Рибосомы органелл очень близки по своим свойствам к бактериальным рибосомам типа 70 S.

О морфологической организации ядрышка - места синтеза цитоплазматической р-РНК - у хламидомонады данные литературы разноречивы. Джонсон считает, что в интерфазе видимое ядрышко отсутствует и в ядре рассеяны гранулы, напоминающие нуклеолярные компоненты (Johnson, Porter, 1968). Хауэлл, напротив, описывает в интерфазе одно большое ядрышко, разрушающееся перед ядерным делением и образующееся после него (Howell, 1972). Методом гибридизации р-РНК-ДНК было доказано, что ДНК ядрышка *Chlamydomonas reinhardi* кодирует синтез рибосом, имеющих коэффициент седиментации 80S (Bourque e.a., 1971; Jaffor, Keller, 1972; Sinclair, 1972).

Субъединицы цитоплазматических рибосом хламидомонады содержат 18S и 25S р-РНК (Burton, 1972). Синтез белков на 80S в рибосомах водоросли чувствителен к ингибитору эукариотической системы трансляции - циклогексимиду (Bishop e.a., 1973).

В 1962 г. Рис и Плаут обнаружили две ДНК-содержащие области в районе пиреноида хлоропласта хламидомонады (Ris, Plaut, 1962). Интересно, что в хлоропласте *Euglena gracilis* молекулы ДНК образуют кольца 40 мкм в длину (Vandrey, Stutz, 1973). Возможно, и у хламидомонады кольцевые молекулы ДНК сконцентрированы в двух феллгенположительных областях в районе пиреноида. Молекулы ДНК пластиды отличаются от молекул ядерной ДНК по третичной структуре, составу оснований и ряду других физико-химических свойств (Сэджер, 1975). Гамета хламидомонады содержит  $1,23 \cdot 10^{-13}$  г ДНК, из которых 6,9% составляет ДНК пластиды. Из ренатурационного анализа ДНК хлоропласта следует, что ДНК гаметы содержит 24-26 повторов генома хлоропласта (Bastia e.a., 1971). В настоящее время неизвестно, все ли эти повторы тождественны и представляют собой дубликации хлоропластного генома.

Установлено, что репликация ДНК хлоропласта в митозе и мейозе независима и отделена во времени от репликации ядерной ДНК. Опыты с изотопной меткой подтвердили полуконсервативный характер репликации ДНК пластиды (Chiang, Sueoka, 1967; Chiang, 1971). Синхронно с делением ядра в клетке хламидомонады происходит деление хлоропласта и его ДНК, которая передается обоим потомкам в ходе митоза (Goodenough, 1970). По данным Чанга, хлоропластная ДНК двух родителей сохраняется в процессе мейоза (Chiang, 1971). Сэджер оспаривает это, приводя аргументы в пользу разрушения в зиготе хлоропластной ДНК родителя (-) типа спаривания (Sager, Lane, 1972; Sager, Ramanis, 1973). Решение этого вопроса очень важно для объяснения факта однородительского наследования у хламидомонады.

Строго доказанной функцией хлоропластной ДНК является синтез р-РНК рибосом хлоропласта (Scott, 1973). У *Chlamydomonas reinhardi* это было подтверждено двумя методами. Рифампицин ингибирует хлоропластную ДНК-зависимую РНК-полимеразу водоросли. При росте клеток в присутствии антибиотика прекращается новообразование р-РНК и после нескольких клеточных

зеленых исчезают рибосомы в пластиде (Surzycki, 1969). Методом гибридизации р-РНК органеллы с ее ДНК у хламидомонады обнаружен район из 2-3 повторов генов р-РНК на каждую из множественных копий ДНК в хлоропласте. Этот участок из 2-3 tandemно расположенных пар генов, кодирующих 16S и 23S р-РНК, подразделен вставками ДНК между каждым из генов, и в каждой паре считывание информации для 16S р-РНК предшествует таковому для 23S р-РНК (Bastia e.a., 1971; Surzycki, Rochaix, 1971).

Константы седиментации хлоропластных рибосом сходны с таковыми бактериальных (70S), но плавучая плотность их отличается: хлоропластные рибосомы *Euglena gracilis* характеризуются более низкой величиной плавучей плотности, чем рибосомы прокариотического типа, и сходны с рибосомами хлоропластов высших растений. Не исключено, что рибосомы хлоропласта уникальны и отличаются от рибосом прокариотов (Гуликова и др., 1974).

ДНК митохондрий из клеток *Chlamydomonas reinhardi* удалось выделить лишь недавно (Ryan e.a., 1973) у мутанта без клеточной стенки. При центрифугировании в градиенте плотности CsCl митохондриальная ДНК имеет пик плотности  $1,706 \text{ г.см}^{-3}$  в отличие от ядерной ( $1,725 \text{ г.см}^{-3}$ ), ядрышковой ( $1,715 \text{ г.см}^{-3}$ ) и хлоропластной ( $1,695 \text{ г.см}^{-3}$ ) (Chiang, 1971). Молекулам ДНК митохондрий не свойственна гетерогенность, подобная хлоропластной ДНК; для них характерно высокое содержание ГЦ-пар (Ryan e.a., 1973). Какая из трех генетических систем клетки ответственна за синтез р-РНК большой и малой субъединиц митохондриальных рибосом, в настоящее время неизвестно. Сведений о характере локализации генов, детерминирующих образование 5S р-РНК цитоплазматических и органелльных рибосом у зеленых водорослей, не имеется. Расположение цистронов р-РНК митохондриальных рибосом в ДНК митохондрий можно предположить только по аналогии с другими эукариотическими организмами (Ashwell, Work, 1970).

Митохондриальные рибосомы хламидомонады отличаются от хлоропластных (хотя также имеют коэффициент седиментации 70S). Одним из доказательств этого факта является наличие ингибиторов, специфичных лишь в отношении митохондриальных частиц: акрифлавин, этидиумбромид, стрептолидагин (Grivell, Metz, 1973; Stegeman, Hooper, 1973; Alexander e.a., 1974).

Циклогексимид имеет сильный ингибирующий эффект на белоксинтезирующую систему цитоплазмы и синтез белков хлоропластных и цитоплазматических рибосом растений (Borgue, Wildman, 1973). Следовательно, некоторые белки цитоплазматических и хлоропластных рибосом кодируются ядерными генами. Митохондрии у зеленых водорослей изучены в меньшей степени, чем у других эукариотических организмов, для которых установлен синтез ряда митохондриальных структурных белков на рибосомах цитоплазмы (Künzler, 1969). В настоящее время не отвергается возможность существования структурных белков, общих для обоих типов органелльных рибосом (Boynard e.a., 1973).

В хлоропластной ДНК доказана локализация генов, кодирующих ряд белков хлоропластных рибосом (Surzycki, Gillham, 1971). Подтверждением этому, по мнению некоторых авторов, служит сходное расположение мутантных белков на субъединицах хлоропластных и бактериальных рибосом и низкий уровень перекрестной устойчивости между мутантами (Schlanger, Sager, 1974).

Генетический анализ в комплексе с результатами по использованию специфических ингибиторов транскрипции в хлоропласте (рифампицин), а

также трансляции на рибосомах 70 S (хлорамфеникол, спектиномицин, эритромицин, линкомицин, стрептомицин и др.) и 80 S (актидион, анизомицин и др.) позволяет предположить по меньшей мере четыре возможные системы транскрипции-трансляции генетической информации в клетке хламидомонады: 1) хлоропластная транскрипция - хлоропластная трансляция; 2) хлоропластная транскрипция - цитоплазматическая трансляция; 3) ядерная транскрипция - хлоропластная трансляция; 4) ядерная транскрипция - цитоплазматическая трансляция. Наличие всех четырех типов обмена доказывалось в первых публикациях (Armstrong e.a., 1971; Surzycki, Gillham, 1971). В последующих работах (Hooper, 1972; Boynton e.a., 1973) авторы более осторожны в трактовке возможности транспорта матриц.

В дополнение к этим основным комбинациям возможна такая ситуация, когда мультимерные белки могут контролироваться генами хлоропластной и ядерной ДНК. Очевидно также, что в указанные варианты не вошли схемы, в которых участвует митохондриальный геном с собственным белоксинтезирующим аппаратом (Gillham, Boynton, 1972; Behn, Arnold, 1973).

#### Модификационная и мутационная изменчивость рибосом в клетках зеленых водорослей

Факты модификационных изменений числа рибосом хламидомонады подтверждают существование различных генетических систем, контролирующих биогенез органелльных и цитоплазматических рибосом. В ходе митотического деления клетки содержание рибосом в ней колеблется, причем этот показатель для цитоплазматических рибосом не коррелирует с таковым для хлоропластных (Cattolico e.a., 1973). Свидетельством различного контроля пластидной и цитоплазматической р-РНК в клетке служит и тот факт, что при зеленении на свету этиолированных клеток мутанта *yellow-1 Chlamydomonas reinhardi* доля хлоропластных рибосом от их общего числа увеличивается с 34 до 42% (Hooper, Blobel, 1969).

В последнее время появляется все больше сведений о мутантах с пониженным содержанием хлоропластных рибосом в клетке. Такие формы известны у высших растений и водорослей. Мутанты с нарушением синтеза хлоропластных рибосом в клетке условно жизнеспособны, так как при наличии углерода в питательной среде они могут размножаться, имея нарушенный процесс фотосинтеза. При анализе нефотосинтезирующих форм *Chlamydomonas reinhardi* было обнаружено 5 менделевски наследуемых генов, уменьшающих количество хлоропластных рибосом. Один из них (ac-20) локализован в 13 группе сцепления ядра. По предварительным данным, эти рибосомные гены не сцеплены между собой. На основе фенотипического и генетического изучения проявления данных генов Харрисом с соавт. была построена модель сборки хлоропластных рибосом у хламидомонады (Harris e.a., 1974). По представлениям авторов, существуют общие этапы сборки обеих субъединиц рибосом пластыди, так как найдены 2 мутации, останавливающие процесс сборки на этапе накопления р-РНК обеих субъединиц (ac-20, cr-4). Мутация гена cr-4 нарушает продукцию структурных компонентов, а мутация ac-20 нарушает синтез неидентифицированного фермента общего этапа синтеза субъединиц. Каталитическую функцию могут, например, выполнять ферменты, модификаторы р-РНК, которые были обнаружены у *Euglena gracilis* (Heizmann, 1973).

нем, по-видимому, следует этап независимой сборки каждой из субъединиц. Известны 3 мутации, блокирующие биогенез малой субъединицы (41 S) хлоропластной рибосомы хламидомонады, *cr-1*, *cr-2*, *cr-3*. Все они оказались в различных локусах, что было доказано рекомбинационными и функциональными тестами, и затрагивают каталитическую функцию.

Факты мутационных нарушений хлоропластных рибосом свидетельствуют о возможности локализации рибосомных генов в ядерной и органелльной ДНК. Мутации хлоропластных рибосом в клетках высших растений и водорослей могут наследоваться менделевски (2:2) и однородительски (4:0 или 0:4). Некоторые менделевски наследуемые мутации локализованы в ядре, как, например, мутация *ac-20*, находящаяся в 13 группе сцепления ядра водоросли. Локализация однородительски наследуемых мутаций является спорным вопросом. По мнению Сэджера и сотрудников, такого типа мутации локализованы в ДНК пластиды (Schlanger, Sager, 1974). Арнольд с сотрудниками, напротив, доказывают митохондриальный характер их локализации (Behn, Arnold, 1973). Некоторые мутации, приводящие к изменениям рибосом хлоропласта у *Chlamydomonas reinhardi*, описаны в таблице.

У хламидомонады имеются мутации антибиотикоустойчивости, сравнительно хорошо изученные с генетико-биохимической точки зрения.

Методом двумерного электрофореза на хламидомонаде было показано, что малая и большая субъединицы хлоропластных рибосом включают в себя соответственно 22 и 26 белков; малая и большая субъединицы цитоплазматических рибосом — соответственно 26 и 39 белков (Hanson e.a., 1974).

Менделирующие мутации эритромицинустойчивости в локусе *ery-M1*, картированные в 11 группе сцепления ядра, сопряжены с изменениями в 1С6 компоненте большой хлоропластной субъединицы (Davidson e.a., 1974). Менделирующая мутация *ery-M2* также изменяет характеристику одного из белков большой хлоропластной субъединицы, однородительски наследуемая мутация *ery-U1a* сопровождается изменением характера агрегирования белка 1С4 этой же субъединицы (Metz, Bogorad, 1972).

Но не все мутации генов, участвующих в биогенезе хлоропластных рибосом, изучены столь разносторонне, как мутации эритромицинустойчивости.

На основе данных литературы можно сказать, что:

- 1) рибосомные гены строго специфично вызывают количественные и качественные изменения одной (*cr-1*, *ery-M1a* и др.) или обеих (*ac-20*, *cr-4*) субъединиц рибосом пластиды;
  - 2) мутация рибосомного гена может уменьшить количество (*cr-1* и др.) или вызвать изменение структуры (*ery-U1a* и др.) хлоропластных рибосом.
- В зависимости от характера мутации эти явления могут наблюдаться одновременно (*cr-2-60* и др.).

#### Плейотропный эффект рибосомных генов на признаки хлоропласта

Любая мутация независимо от характера ее локализации, связанная с изменением специфического белка хлоропластных рибосом или их количества, будет с большой долей вероятности плейотропно видоизменять проявление признаков хлоропласта, имеющих прямое отношение к фотосинтезу. Плейотропный эффект мутаций рибосомных генов и генов, связанных с функционированием рибосом, является следствием нарушения процесса трансляции генов на мутационно измененных рибосомах.

Т а б л и ц а

## Мутационные изменения хлоропластных рибосом хламидомонады

Мутация	Характер наследования	Изменения рибосом				Связывание рибосом с соответствующим антибиотиком	Автор		
		Затронутая субъединица	Количество рибосом	Седиментационные свойства	Белки рибосом				
ac-20	M	41S, 54S	+	+	?	Нет	Goodenough 1970		
cr-1	M	41S	+	?	?				
cr-2	M	41S	+	?	?				
cr-3	M	41S	+	?	?				
cr-4	M	41S, 54S	+	?	?	Нет	Harris e. a., 1974		
sr-2-60	O	41S	+	+	?				
sr-3	M	41S	?	?	?				
sr-35	O	41S	?	?	?				
ery-M1a	M	54S	-	-	+	Нет	Gillham e. a., 1970		
ery-M2a	M	54S	+	-	?				
ery-M2d	M	54S	+	-	+				
ery-U1a	O	54S	-	-	+				
sp-2-73	O	41S	+	+	?	Нет	Boschetti a. Bogdanov, 1973		
sm-2	O	41S	?	+	+				
nea	O	41S	?	?	?				
spr	O	41S	?	?	+				
car	O	54S	?	?	?	Нет	Metz a. Bogorad 1971, 1972.		
cleo	O	54S	?	?	?				
Дикий тип		-	-	-	-			Нет	Sager, 1974
		-	-	-	-				

\* Со всеми антибиотиками.

Данные по коэффициентам седиментации субъединиц рибосом взяты из работы Харриса с соавт. (Harris e. a., 1974). sm, sr - стрептомицинустойчивость, nea - неаминостойчивость, cleo - клеоцинустойчивость, ery - эритромицинустойчивость, car - карбомицинустойчивость, sp, spr - спектиномицинустойчивость, cr, ac - мутации понижения количества хлоропластных рибосом, «-» - нет изменения признака по сравнению с клетками дикого типа; «+» - есть; «?» - исследований не проводилось. Характер наследования: O - однородительский, M - менделевский.

При селективном ингибировании синтеза белков в хлоропласте наблюдается низкая активность рибулезодифосфаткарбоксилазы, нарушается организация мембран тилакоидов, блокируется синтез некоторых компонентов ЭТЦ, связанных с фотосистемой II (цитохром 559, фактор Q), и нарушается формирование пиреноида. В клетках мутанта с пониженным количеством хлоропластных рибосом эти нарушения наблюдаются без действия ингибитора, т.е. являются следствием мутации (Johnson, 1968; Levine, Paszewski, 1969; Armstrong e. a., 1971; Goodenough e. a., 1971).

Такие же нарушения признаков хлоропласта наблюдаются на фоне антибиотикорезистентного фенотипа. Сравнительная характеристика показателей активности рибулезодифосфаткарбоксилазы в условиях гетеротрофного роста на плотных и жидких средах чувствительного и двух стрептомицинустойчивых штаммов хламидомонады (sr-1, sr-2) вскрыла существенное снижение этого показателя для sr-2 без всяких воздействий антибиотика (Boschetti e.a., 1974). Подобный эффект в отношении рибулезодифосфаткарбоксилазы был обнаружен (правда, не обсужден авторами) на одном из двух спектиномицинустойчивых мутантах. Субклон sr-2-73 (однородительская схема наследования) имел сравнительно меньшую активность данного фермента по сравнению со штаммом дикого типа 137с и spr 1-27. Однако в условиях воздействия антибиотиком все три штамма в отношении этого показателя вели себя однотипно (Gillham, Boynton, 1972; Boynton e.a., 1973).

С помощью ингибиторного анализа удалось показать, что тотальный биосинтез каротиноидов осуществляется как на цитоплазматических, так и на хлоропластных рибосомах, хотя синтез каждого конкретного каротиноида по-разному ингибируется специфическими антибиотиками (Sirevag, Levine, 1973). Кроме того, биосинтез хлорофилла и других пластидных пигментов тесно коррелирует с формированием ламеллярной структуры хлоропласта. Синтез ламеллярных белков в свою очередь также осуществляется при кооперативном взаимодействии рибосом хлоропласта и цитоплазмы (Eytan, Ohad, 1970; Hooper, 1970; 1972). Эффект рибосомных генов должен проявиться в изменении фотосинтетической способности клетки в связи с изменением в ней содержания хлорофиллов и каротиноидов. Действительно, сравнительный анализ гетеротрофных культур двух мутантов (sr-1, sr-2) показал, что содержание хлорофиллов "а" и "б", каротиноидов, а также отношение каротиноиды/хлорофиллы резко меняется в зависимости от генотипа стрептомицинрезистентных штаммов у хламидомонады (Boschetti, Walz, 1973). Содержание хлорофилла, а также уровень фотосинтетической фиксации CO<sub>2</sub> у устойчивого к стрептомицину штамма эвглени в условиях 72-часового освещения в отсутствие антибиотика резко снижены по сравнению со штаммом дикого типа (Diamond, Schiff, 1972). В этой связи уместно упомянуть результаты изучения характера взаимодействия двух типов мутаций - светочувствительности (lts - гибель клеток хламидомонады в фото-, миксотрофных условиях) и резистентности к каждому из антибиотиков - ant<sup>R</sup> (стрептомицин, эритромицин, хлорамфеникол). Тетрадный анализ показал, что в скрещиваниях светочувствительных и антибиотикорезистентных штаммов часть потомства, характеризующаяся генотипами lts<sub>1</sub>, lts<sub>3</sub>, lts<sub>5</sub> / ant<sup>R</sup>, обнаруживает пониженную жизнеспособность, что наблюдается визуально на стадии 2-3 начальных делений зооспоры (Тугаринов, Левченко, 1973, 1976). Подобный эффект описывался Мэтсом и Богорадом при скрещивании эритромицинустойчивых штаммов между собой, имеющих различные схемы наследования этого признака (Metz, Bogorad, 1971). Далее, уровень мутабельности светочувствительных штаммов по признаку стрептомицинустойчивости показал их различную реакцию на воздействие нитрозоэтилмочевины: для салатного светочувствительного штамма (локус lts<sub>1</sub>) средние показатели частот мутирования достоверно снижены по сравнению со штаммом дикого типа (Тугаринов, 1972). Сравнительный цитофлуориметрический анализ группы салатных светочувствительных мутантов выявил снижение интенсивности свечения, характерного для комплекса акридин-оранжевый-РНК, что свидетельствует о снижении количества РНК или структурном изменении рибосом в клетке (Балашова, Квитко, 1974). Если принять, что определен-

ный тип светочувствительности связан со специфическим изменением структуры хлоропластных рибосом или уменьшением общего количества рибосом, то снижение темпа мутирования генов, детерминирующих резистентность к стрептомицину у этих форм, может быть объяснено летальным эффектом при сочетании двух типов мутаций.

Таким образом, приведенные факты комбинативной летальности, характера мутабельности штаммов определенного генотипа, данные цитофлуориметрического анализа свидетельствуют о возможности глубоких нарушений синтеза белка в хлоропласте, которые являются следствием антибиотикорезистентности и светочувствительности.

### З а к л ю ч е н и е

В данном сообщении сделана попытка систематизации и оценки группы мутаций, фенотипический эффект которых выражается в количественном изменении хлоропластных рибосом и структуры конкретных белков, входящих в состав частиц. Генетический анализ подобных мутаций свидетельствует о возможности ядерного и органельного контроля в определении ряда признаков хлоропласта зеленых водорослей. Этот тип мутаций является одним из примеров, демонстрирующих кооперативное взаимодействие генетических систем клетки.

Генетико-биохимическое изучение группы менделирующих мутаций, следствием которых является понижение количества рибосом в пластиде клетки (ас-20, сг), позволило построить предварительную схему последовательных этапов сборки хлоропластных рибосом и дало первую информацию о характере биогенеза этих структурных компонентов клетки хламидомонады.

В оценке роли мутаций, определяющих устойчивость водорослей к ряду антибиотиков - ингибиторов белкового синтеза на рибосомах типа 70 S, существенным является то, что структурные компоненты конкретных белков могут быть детерминированы генами, локализованными в различных генетически значимых структурах клетки. Кроме того, факты плеiotропного эффекта мутаций антибиотикорезистентности, видоизменяющих проявление признаков хлоропласта, расширяют наше представление о функциональной роли конкретных белков рибосом хлоропласта.

Таким образом, изучение мутаций рибосомных генов позволяет оценить их вклад в общий белковый синтез клетки и в формирование структурных компонентов хлоропласта зеленых водорослей.

### S u m m a r y

Unicellular green algae *Chlamydomonas* possess at least three kind of genophores: the nucleus, plastome and chondriome, all of them take part in determination of characters of chloroplast - a cell photosynthetic organella. The chloroplast just as mitochondria is genetically semi-autonomous organella and has their own apparatus of protein synthesis. By inhibition of protein synthesis on organellar or cytoplasmic ribosomes one can see the complex change in structure and function of chloroplast. The possible role of ribosomal apparatus in regulation of chloroplast construction and function processes was discussed.

## У к а з а т е л ь л и т е р а т у р ы

- Б а л а ш о в а О.В., К в и т к о К.В. Индивидуальная изменчивость относительных количеств нуклеиновых кислот в жизненном цикле *C.reinhardi* у дикого типа и пигментных мутантов. - Тезисы 9 научно-коорд. совещ. по теме 1-18. Л., 1974, с.5.
- Г у л и к о в а О.М., Б а х т а д з е Л.Н., П а х о м о в а М.В. и др. Седиментационная и плотностная характеристика рибосом *Euglena gracilis*. - "Докл.АН СССР", 1974, т.219, № 1, с.239.
- С э д ж е р Р. Цитоплазматические гены и органеллы. Л., 1975. 423 с.
- Т у г а р и н о в В.В. Изучение характера мутабельности светочувствительных штаммов *C.reinhardi*. - "Труды симпозиума "Генетические аспекты фотосинтеза" . Душанбе, 1972, с.70.
- Т у г а р и н о в В.В., Л е в ч е н к о А.Б. Взаимодействие мутаций светочувствительности и антибиотикорезистентности у *C.reinhardi*. - Матер. I Всесоюз.конф. по генетике промысл. микроорганизмов. Ереван, 1973, с.168.
- Т у г а р и н о в В.В., Л е в ч е н к о А.Б. Взаимодействие мутаций светочувствительности и антибиотикорезистентности у *C.reinhardi*. - "Генетика", 1976, т.12, № 3, с.103.
- Ф и л л и п о в и ч И.И., Н о з д р и н а В.Н., Б е с с м е р т - н а я И.Н. и др. Изучение локализации системы трансляции и транскрипции в тонкой структуре хлоропластов. - В кн.: "Генетические функции органоидов цитоплазмы". Л., 1974, с.49.
- A l e x a n d e r N.J., G i l l h a m N.W., B o y n t o n J.E. Induction of minute colony mutations and their inheritance. - "Mol. Gen. gen.", 1974, vol.130, N 4, p.275.
- A r m s t r o n g J.J., S u r z y s k i S.J., H o l l B. e.a. Genetic transcription and translation specifying chloroplast components in *Chlamydomonas reinhardi*. - "Biochem.", 1971, vol.10, N 4, p.692.
- A s h w e l l M., W o r k T.S. The biogenesis of mitochondria. - "Ann. Rev. Bioch.", 1970, vol.39, p.251.
- B a s t i a D., C h i a n g K.S., S w i f t H. e.a. Heterogeneity, complexity and repetitions of the chloroplast DNA of *Chlamydomonas reinhardii*. - "Proc. Natl. Acad. Sci. USA", 1971, vol.68, N 6, p.1157.
- B e h n W., A r n o l d C.G. Localisation of extranuclear genes by investigations of the ultrastructure in *Chlamydomonas reinhardi*. - "Arch. Microbiol.", 1973, vol.92, N 1, p.85.
- B i s h o p D.G., B a i n J.M., S m i l l e R.M. The effect of antibiotics on the ultrastructure and photochemical activity of a developing chloroplast. - "J. Exper. Botany", 1973, vol.24, N 79, p.361.
- B o s c h e t t i A., B o g d a n o v S. Binding of dihydrostreptomycin to ribosomal subunits from streptomycin-resistant mutants of *Chlamydomonas reinhardi*. - "FEBS Letters", 1973, vol.38, N 1, p.19.
- B o s c h e t t i A., W a l z A. Streptomycininduzierte, reversible Vergilbung bei *Chlamydomonas reinhardii*. - "Arch. fur Mikrobiologie", 1973, Bd.89, N 1, S.1.
- B o s c h e t t i A., N i g g l i V., O t z U. e.a. Resistance and sensitivity of chloroplast ribosomes to streptomycin in mutants of *Chlamydomonas reinhardi*. - "Physiol. Plant.", 1974, vol.31, N 3, p.169.
- B o u r g u e D.P., B o y n t o n J.E., G i l l h a m N.W. Studies

- on the structure and cellular location of various ribosomes and ribosomal RNA species in the green algae *Chlamydomonas reinhardi*. - "J. Cell. Sci.", 1971, vol.8, p.153.
- B o u r g u e D.P., W i l d m a n S.G. Evidence that nuclear genes code for several chloroplast ribosomal proteins. - "Bioch. Bioph. Res. Commun.", 1973, vol.50, N 2, p.532.
- B o y n t o n J.E., B u r t o n W.G., G i l l h a m N.W. e.a. Can a non-mendelian mutation effect both chloroplast and mitochondrial ribosomes? - "Proc. Natl. Acad. Sci. USA", 1973, vol.70, N 12, p.3463.
- B u r t o n W.G. Dihydrospectinomycin binding to chloroplast ribosomes from antibiotic-sensitive and resistant strains of *Chlamydomonas reinhardii*. - "Bioch. Bioph. Acta", 1972, vol.272, N 3, p.305.
- C a t t o l i c o R.A., S e n n e r J.W., J o n e s R.F. Changes in cytoplasmic and chloroplast ribosomal ribonucleic acid during the cell cycle of *Chlamydomonas reinhardtii*. - "Arch. Biochem. Biophys.", 1973, vol.156, N 1, p.58.
- C h i a n g K.S. Replication, transmission and recombination of cytoplasmic DNA in *Chlamydomonas reinhardi*. In: Autonomy and biogenesis of mitochondria and chloroplasts. Amsterdam - London, 1971, p.235.
- C h i a n g K.S., S u e o k a N. Replication of chromosomal and cytoplasmic DNA during metosis in the eucaryote *Chlamydomonas reinhardi*. - "J. Cell Physiol.", 1967, vol.70, suppl., p.89.
- D a v i d s o n J.N., H a n s o n M.R., B o g o r a d L. An altered chloroplast ribosomal protein in ery-M1 mutants of *Chlamydomonas reinhardi*. - "Mol. Gen. Gen.", 1974, vol.132, N 2, p.119.
- D i a m o n d J., S c h i f f I.A. Isolation and characterisation of mutants of *Euglena* resistant to streptomycin. - "Plant Sci. Letters", 1972, vol.3, p.289.
- E y t a n G., O h a d J. Biogenesis of chloroplast membranes. - "J. Biol. Chem.", 1970, vol.245, N 17, p.4297.
- G i l l h a m N.W., B o y n t o n J.E., B u r k h o l d e r B. Mutations altering chloroplast ribosome phenotype in *Chlamydomonas*. - "Proc. Nat. Acad. Sci. USA", 1970, vol.67, N 2, p.1026.
- G i l l h a m N.W., B o y n t o n J.E. Spectinomycin inhibition of ribulose diphosphat carboxylase (RuDPCase) synthesis in wild type and in a uniparentally inherited spectinomycin resistant mutant of *Chlamydomonas reinhardi*. - "J. Cell. Biol.", 1972, vol.55, N 2, Pt.2, Abstracts, p.85a.
- G o o d e n o u g h U.W. Chloroplast division and pyrenoid formation in *Chlamydomonas reinhardi*. - "J. Phycol.", 1970, vol.6, N 1, p.1.
- G o o d e n o u g h U.W. The effect of inhibition of RNA and protein synthesis on chloroplast structure and function in wild type *Chlamydomonas reinhardi*. - "J. Cell Biol.", 1970, vol.50, N 1, p.35.
- G o o d e n o u g h U.W., T o g a s a k i R.K., P a s z e w s k i R.P. e.a. Inhibition of chloroplast ribosome formation by gene mutation in *Chlamydomonas reinhardi*. - In: Autonomy and biogenesis of mitochondria and chloroplast. Amsterdam - London, 1971, p.224.
- G r i v e l l L.A., M e t z L. Inhibition by ethidium bromide of mitochondrial protein synthesis programmed by impotent poly-U. - "Biochim. Biophys. Res. Comm.", 1973, vol.55, N 1, p.125.
- H a n s o n M.R., D a v i d s o n J.N., M e t z L.J. e.a. Charac-

- terisation of chloroplast and cytoplasmic ribosomal proteins of *Chlamydomonas reinhardi* by two-dimensional gel electrophoresis. - "Mol. Gen. Gen.", 1974, vol.132, N 2, p.105.
- Harris E.H., Boynton J.E., Gillham N.W. Chloroplast ribosome biogenesis in *Chlamydomonas*. Selection and characterisation of mutants blocked in ribosome formation. - "J. Cell. Biol.", 1974, vol.63, N 1, p.160.
- Hase E. Studies on the metabolism of nucleic acid and protein associated with the processes of de- and regeneration of chloroplast in *Chlorella protothecoides*. - In: Autonomy and biogenesis of mitochondria and chloroplasts. Amsterdam - London, 1971, p.434.
- Heizmann P. Maturation of chloroplast r-RNA in *Euglena gracilis*. - "Bioch. Biophys. Res. Comm.", 1973, vol.56, N 1, p.112.
- Honeycutt R.C., Margulies M.M. Protein synthesis in *Chlamydomonas reinhardi*. Evidence for synthesis of proteins of chloroplastic ribosomes on cytoplasmic ribosomes. - "J. Biol. Chem.", 1973, vol.248, N 17, p.6145.
- Hoobler J.K. Sites of synthesis of chloroplast membrane polypeptides in *Chlamydomonas reinhardi* y-1. - "Biol. Chem.", 1970, vol.245, N 17, p.4327.
- Hoobler J.K. A major polypeptide of chloroplast membranes of *Chlamydomonas reinhardi*. - "J. Cell. Biol.", 1972, vol.52, N 1, p.84.
- Hoobler J.K., Blobel G. Characterisation of the chloroplastic and cytoplasmic ribosomes of *Chlamydomonas reinhardi*. - "J. Mol. Biol.", 1969, vol.41, N 1, p.121.
- Howell S.H. The differential synthesis and degradation of ribosomal DNA during the vegetative cell cycle in *Chlamydomonas reinhardi*. - "Nature New Biol.", 1972, vol.240, N 104, p.264.
- Jaffor U.A.H., Keller S.J. 83S ribosomal heterogeneity in *Chlamydomonas reinhardi*. - "J. Cell. Biol.", 1972, vol.55, N 2, p.264.
- Johnson U.G. Chloroplast ribosomes in *Chlamydomonas reinhardi*. 1. Their involvement in the structural organisation of the chloroplast and in the synthesis of ribulose-1,5 diphosphate carboxylase. - "J. Cell. Biol.", 1968, vol.39, N 2, p.68a.
- Johnson U.G., Porter K.K. Fine structure of cell division in *Chlamydomonas reinhardi*. Basal bodies microtubules. - "J. Cell. Biol.", 1968, vol.38, N 2, p.403.
- Küntzel H. Proteins of mitochondrial and cytoplasmic ribosomes from *Neurospora crassa*. - "Nature", 1969, vol.222, p.142.
- Levine R.P., Paszewski . Chloroplast ribosomes in *Chlamydomonas reinhardi*. 2. Their involvement in the formation of the photosynthetic electron transport chain. - "J. Cell. Biol.", 1968, vol.39, N 2, p.80a.
- Margulis M.M. Concerning the sites of synthesis of proteins of chloroplast ribosomes and of fraction 1 protein (ribulose-1,5-diphosphate carboxylase). - "Biochem. Biophys. Res. Commun.", 1971, vol.44, N 3, p.539.
- Metz L., Bogorad L. Mendelian and uniparental alterations in erythromycin binding by plastid ribosomes. - "Science", 1971, vol.174, N 4010, p.707.
- Metz L., Bogorad L. Altered chloroplast ribosomal proteins as-

- sociated with erythromycin-resistant mutations in two genetic systems of *Chlamydomonas reinhardi*. - "Proc. Natl. Acad. Sci. USA", 1972, vol.69, p.3779.
- O h a d J.P., S i e k e v i t z P., P a l a d e G.E. Biogenesis of chloroplast membranes. II. Plastid differentiation during greening of a dark-grown algae mutant (*Chlamydomonas reinhardi*). - "J. Cell. Biol.", 1967, vol.35, N 3, p.553.
- R i s H., P l a u t W. Ultrastructure of DNA containing areas in the chloroplast of *Chlamydomonas*. - "J. Cell. Biol.", 1962, vol.13, N 3, p.383.
- R y a n R.S., G r a n t D., C h i a n g K.S. e.a. Isolation of mitochondria and characterization of the mitochondrial DNA of *Chlamydomonas reinhardii*. - "J. Cell. Biol.", 1973, vol.59, N 12, p.297a.
- S a g e r R., L a n e D. Molecular basis of maternal inheritance. - "Proc. Natl. Acad. Sci. USA", 1972, vol.69, p.2410.
- S a g e r R., R a m a n i s Z. The mechanism of maternal inheritance in *Chlamydomonas*. Biochemical and genetic studies. - "Theor. Appl. Gen.", 1973, vol.43, p.101.
- S c h l a n g e r G., S a g e r R., R a m a n i s Z. Mutation of a cytoplasmic gene in *Chlamydomonas* alters chloroplast ribosome function. - "Proc. Natl. Acad. Sci. USA", 1972, vol.69, N 2, p.3551.
- S c h l a n g e r G., S a g e r R. Localization of five antibiotic resistances at the subunit level in chloroplast ribosomes of *Chlamydomonas*. - "Proc. Natl. Acad. Sci. USA", 1974, vol.71, N 5, p.1715.
- S c o t t N.S. Ribosomal RNA cistrons in *Euglena gracilis*. - "J. Mol. Biol.", 1973, vol.81, p.327.
- S i e r m a P.W., C h i a n g K.S. Conservation and degradation of cytoplasmic and chloroplast ribosomes in *Chlamydomonas reinhardi*. - "J. Mol. Biol.", 1971, vol.58, p.167.
- S i n c l a i r J.H. Buoyant density of ribosomal genes in *Chlamydomonas reinhardi*. - "Exptl. Cell. Res.", 1972, vol.74, N 2, p.569.
- S i r e v a g R., L e v i n e R.P. Transcription and translation for carotenoid synthesis in *Chlamydomonas reinhardtii*. - "Planta", 1973, vol.111, p.73.
- S t e g e m a n W.J., H o o b e r J.K. Stimulation of the synthesis of a mitochondrial gene product after exposure of dark grown *Chlamydomonas reinhardi* y-1 to light. - "J. Cell. Biol.", 1973, vol.59, N 2, p.11; 334 a.
- S u r z y c k i S.J. Genetic functions of the chloroplast of *Chlamydomonas reinhardi*. Effect of rifampin on chloroplast DNA-development RNA polymerase. - "Proc. Natl. Acad. Sci. USA", 1969, vol.63, p.1327.
- S u r z y c k i S.J., R o c h a i x . Transcriptional mapping of ribosomal RNA genes of the chloroplast and nucleus of *Chlamydomonas reinhardi*. - "J. Mol. Biol.", 1971, vol.62, N 1, p.89.
- S u r z y c k i S., G i l l h a m N.W. Organelle mutations and their expression in *Chlamydomonas reinhardi*. - "Proc. Natl. Acad. Sci. USA", 1971, vol.68, N 6, p.1301.
- V a n d r e y J.P., S t u t z S. Evidence for a novel DNA component in chloroplasts of *Euglena gracilis*. - "FEBS Letters", 1973, vol.37, N 2, p.174.