

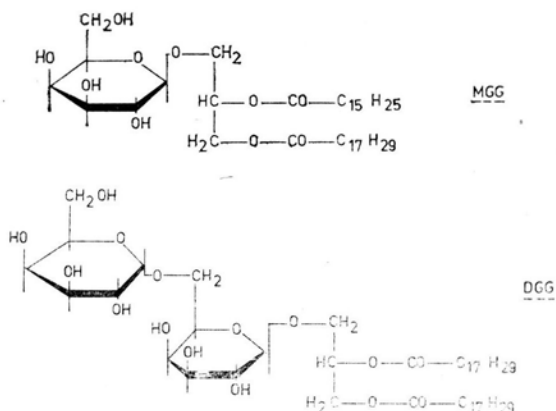
ZBIGNIEW KRUPA, DANUTA KRUPA

GALAKTOLIPIDY CHLOROPLASTÓW

Chloroplasty — fotosyntetyzujące organelle komórkowe roślin wyższych i glonów eukariotycznych, są niezwykle bogate w materiał lipidowy. W porównaniu z innymi organellami komórkowymi są to ilości znaczne, sięgające 50% suchej masy (Zill, Cheniar 1962, Lichtenthaler, Park 1963, James, Nichols 1963). Przeważającą większość stanowią lipidy amfipatyczne — chlorofile, glikolipidy, fosfolipidy i lipochinony. Ze względu na swe zarówno hydrofobowe, jak i hydrofilne własności, związki te warunkują prawidłową strukturę i funkcje błon chloroplastowych. Wyniki badań ostatnich lat dostarczają danych dotyczących przede wszystkim ilościowych zależności między lipidami chloroplastowymi a kwasami tłuszczowymi wchodzącymi w ich skład. Przy zastosowaniu ekstrakcji rozpuszczalnikami organicznymi, chromatografii cienkowarstwowej na żelu krzemowym (Nichols 1963, Gardner 1968, Pohl i wsp. 1970), kolumnowej na kwasie krzemowym (Zill 1962, Vorbeck, Marinetti 1965, Rosenberg i wsp. 1966) i DEAE-celulozie (Allen i wsp. 1964, Roughan, Batt 1968) stwierdzono, że dominującymi lipidami chloroplastów są glikolipidy (galaktolipidy i roślinny sulfolipid) oraz fosfatydyloglicerol. Najbardziej charakterystycznymi lipidami chloroplastów są galaktolipidy (Rodionow i wsp. 1974).

I. Galaktolipidy

Rok 1956 przyniósł ważne odkrycie w badaniach nad lipidami roślinnymi. Carter, McCluer i Slifer (1956) badając lipidy mąki pszennej wyodrębnili z frakcji lipowęglowodorowej dwa składniki. Jednym z nich lepiej rozpuszczalnym w acetonie okazał się β -D-galaktopiranozylo-1-glicerol, zaś gorzej rozpuszczalnym α -D-galaktopiranozylo-1,6- β -D-galaktopiranozylo-1-glicerol. W ten sposób uzyskano po raz pierwszy produkty hydrolizy dwóch galaktolipidów roślinnych — monogalaktozylodwuglicerydu (MGG) (ryc. 1a) i dwugalaktozylodwuglicerydu (DGG) (ryc. 1b). Oba te związki stanowią łącznie około 80% glikolipidów w lipoproteidowych lamellach chloroplastów (Park, Pon 1963, Bishop, Smillie 1970, Poincelot 1971, Zelitch 1971).



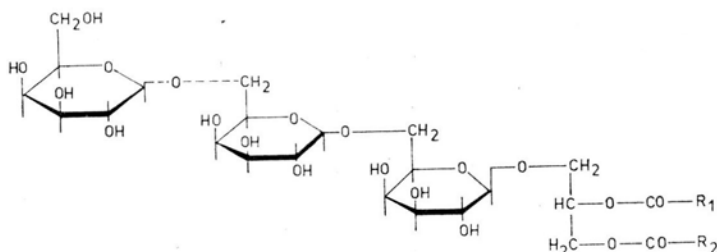
Ryc. 1. Galaktolipidy. a — Monogalaktozyłodwugliceryd (MGG); b — Dwugalaktozyłodwugliceryd (DGG)

Charakterystyczną cechą galaktolipidów chloroplastowych jest duża zawartość w nich nienasyconych kwasów tłuszczowych (Mazliak 1973, Trémolières, Mazliak 1974). W galaktolipidach izolowanych z liści szpinaku, lucerny i fasoli 67—95% stanowi kwas α -linolenowy (18 : 3). Pozostałą ilość stanowi głównie kwas heksadekatrienowy (16 : 3) (Debuch 1961, Wolf i wsp. 1962, Mudd 1967). Jedynie monogalaktozyłodwugliceryd zawiera kwasy tłuszczowe o krótszym łańcuchu, w tym około 25% wspomnianego już kwasu heksadekatrienowego (Nichols, James 1968, Benson 1971). Monogalaktozyd (MGG) z autotroficznych komórek *Euglena gracilis* zawiera również kwas heksadekadienowy (16 : 2) i heksadekatetraenowy (16 : 4) (Rosenberg i wsp. 1966, Benson i wsp. 1971). Stosunek molarny monogalaktozyłodwuglicerydu i dwugalaktozyłodwuglicerydu w dojrzałych i aktywnych fotosyntetycznie chloroplastach wynosi około 2 (Appelqvist i wsp. 1968, Bishop i wsp. 1971). Galaktolipidy, powszechne w glonach i roślinach wyższych, rzadko występują w fotosyntetyzujących bakteriach (Constantopoulos, Bloch 1967). Badania Maruo i Bensaona (1959) oraz Neufelda i Halla (1964) wskazują na to, że w roślinach występują jeszcze inne galaktolipidy. Benson i wsp. (wg. Webster, Chang 1969) opisali syntezę trójgalaktozyłodwuglicerydu przez komórki *Chlorella vulgaris* fotosyntetyzujące w atmosferze ¹⁴CO₂. Nieznane galaktolipidy zaobserwował również Galliard (wg. Webster, Chang 1969) w bulwie ziemniaka. W 1969 roku Webster i Chang wyizolowali z chloroplastów szpinaku dwa poligalaktozydowe oznaczając je jako składniki A i B. Analiza chemiczna wykazała, że składnik A to trójgalaktozyłodwugliceryd (ryc. 2), natomiast składnik B to czterogalaktozyłodwugliceryd. Dominującym kwasem tłuszczowym tych poligalaktozydów był kwas α -linolenowy.

Wzajemne stosunki galaktolipidów w chloroplastach szpinaku wynoszą:

$$\text{MGG} : \text{DGG} : \text{składnik A} : \text{składnik B} = 60 : 30 : 5 : 1$$

Rezerwuarem lipidów w chloroplastach są osmofilne globule chloroplastowe. Globule skupiają się w obszarze aktywnej biosyntezy lipidów. Zmniejszają się podczas przekształcania się ciał prolamellarnych w lamelle gran i powiększają w czasie



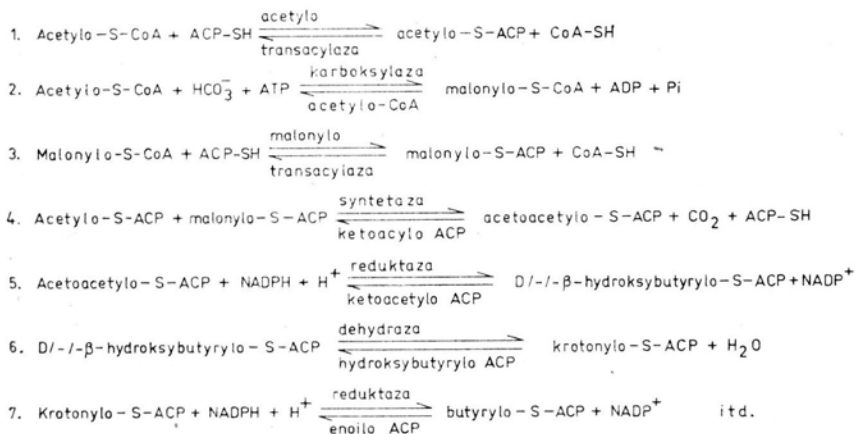
Ryc. 2. Trójgalaktozydługliceryd

intensywnej fotosyntezy na silnym świetle (Bailey, Whyborn 1963, Greenwood i wsp. 1963). Zdjęcia z mikroskopu elektronowego przedstawiające kontrastowane osmem chloroplasty wykazują obecność czarnych globul o średnicy 100—5000 Å. Te pozatylakoidowe zgrupowania lipidów służą prawdopodobnie do budowy lipoproteidowych błon tylakoidów (Lichtenthaler, Peveling 1966, Sprey, Lichtenthaler 1966, Amesz 1973).

II. Biosynteza i rozkład galaktolipidów

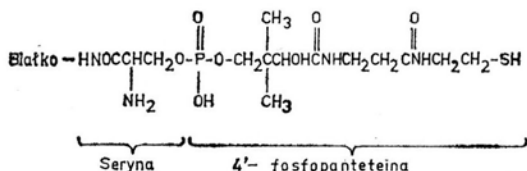
1. Biosynteza nienasyconych kwasów tłuszczowych

Charakterystyczną cechą galaktolipidów w chloroplastach roślin wyższych jest obecność w nich kwasów tłuszczowych 18-węglowych di-, tri- i tetraenowych (Crombie 1958, Sastry, Kates 1963, Weenink 1964, Bolling, El Bayâ 1972a, b, Kannangara i wsp. 1973, Leech i wsp. 1972, 1973, Newman i wsp. 1973). W chloroplastach glonów dominują kwasy tłuszczowe 16-węglowe (Erwin, Bloch 1962, 1963, 1964, Bloch i wsp. 1967, Khan, Kolattukudy 1973). Długołańcuchowe kwasy tłuszczowe syntetyzowane są przez chloroplasty z acetylo-CoA i malonylo-CoA (Goldberg, Bloch 1972). Mudd (1967) i Stumpf (1969) opracowali schemat podstawowych reakcji tej syntezy (schemat 1).



Schemat 1. Biosynteza nasyconych kwasów tłuszczowych w chloroplastach z udziałem acylowego nośnika białkowego (ACP) (wg. Stumpf 1969)

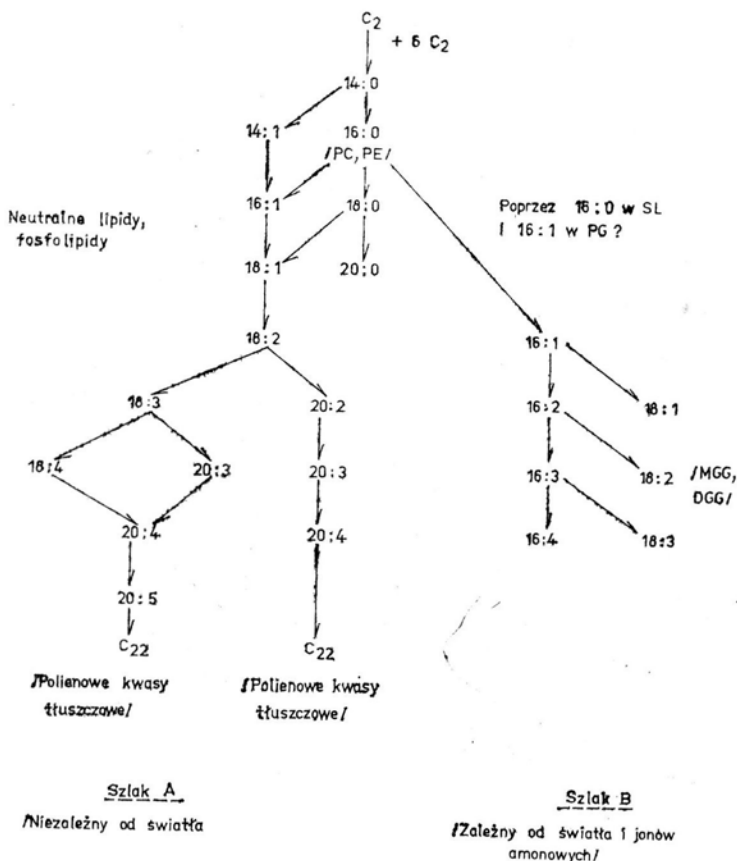
We wszystkich reakcjach szlaku syntezy kwasów tłuszczowych bierze udział substrat związany tioestrowo z białkowym nośnikiem acylowym (ACP). Białko to zawiera około 80 aminokwasów, a jego masa cząsteczkowa wynosi około 10000. Białkowy nośnik acylowy pochodzenia bakteryjnego (z wyjątkiem liści szpinaku) otrzymano w formie wysoko oczyszczonej (Simoni i wsp. 1967, Goldberg, Ailhaud 1971). Grupa prostetyczna białkowego nośnika acylowego (ryc. 3) zawiera



Ryc. 3. Acylowy nośnik białkowy (ACP) wg. Simoni i wsp. 1967

fosfopanteteinę związaną estrowo z seryną (Majerus i wsp. 1965, Pugh i wsp. 1965, Simoni i wsp. 1967). Włączenie znakowanego acetylo-CoA przez frakcję lamellarną chloroplastów szpinaku nasuwa przypuszczenie powiązania syntezy kwasów tłuszczowych z lamellami (Devor, Mudd 1968). Mechanizm biosyntezy nienasyconych kwasów tłuszczowych nie jest całkowicie wyjaśniony. Przypuszcza się, iż synteza kwasu olejowego zachodzi przez proste odwodorowanie estru tiołowego kwasu stearynowego i białkowego nośnika acylowego (Harris i wsp. 1967). Nagai i Bloch (1966) przeprowadzili tę reakcję w rozpuszczalnym układzie enzymatycznym otrzymanym z *Euglena gracilis*, a zawierającym oksydazę NADP, ferredoksynę i enzym „desaturazę”. Podobny układ funkcjonuje w komórkach *Chlorella vulgaris*, gdzie przekształca kwas olejowy do linolowego i linolenowego (Harris, James 1965). Pohl i Wagner (1972a, b, c) podjęli próbę wyjaśnienia mechanizmu biosyntezy nienasyconych kwasów tłuszczowych obierając jako obiekt badań komórki *Euglena gracilis* rosnące w różnych warunkach oświetlenia i różnych dawkach jonów amonowych w pożywce. Jony amonowe, podobnie jak światło, niezbędne są do syntezy czterech podstawowych lipidów chloroplastowych (monogalaktozydodwuglicerydu, dwugalaktozydodwuglicerydu, fosfatydyloglicerolu i sulfolipidu) oraz nienasyconych kwasów tłuszczowych. Dobre warunki świetlne i optymalna ilość jonów amonowych w pożywce wpływały szczególnie na syntezę kwasu tłuszczowego 16 : 4. Pohl i Wagner (1972a, b, c) zaproponowali schemat syntezy nienasyconych kwasów tłuszczowych u *Euglena gracilis* (schemat 2).

Schemat ten obejmuje 2 szlaki biosyntezy, każdy związany ze specyficznymi kwasami i lipidami. Szlak A — prowadzi od octanu do wielonienasyconych kwasów tłuszczowych 18-, 20- i 22-węglowych. Tworzą się tu jedynie niewielkie ilości kwasów 18 : 2 i 18 : 3; nie powstają kwasy 16 : 2, 16 : 3 i 16 : 4. Szlak ten, niezależny od światła, funkcjonuje w ciemności przy niskich stężeniach jonów amonowych. Kwasy tłuszczowe powstałe w wyniku reakcji szlaku A wbudowywane są do neutralnych lipidów (woski, trójglicerydy) i fosfolipidów (fosfatydylocholina, fosfatydyloglicerol). Szlak B — prowadzi do syntezy nienasyconych kwasów tłuszczowych 16 : 2, 16 : 3, 16 : 4 oraz dominujących ilości kwasów 18 : 2 i 18 : 3. Jest on stymulowany przez



Schemat 2. Szlaki biosyntezy nienasyconych kwasów tłuszczowych u *Euglena gracilis* zaproponowane przez Pohla i Wagnera (1972a, b, c). PC — fosfatydylocholina; PE — fosfatydyloetanolamina; PG — fosfatydyloglicerol; SL — sulfolipid; MGG — monogalaktozydylodwugliceryd; DGG — dwugalaktozydylodwugliceryd

światło i jony amonowe. Charakter chemiczny powstających tu kwasów wskazuje na powiązanie szlaku B z późniejszą syntezą cząsteczek glikolipidów.

Deficyt mineralny ma istotny wpływ na syntezę nienasyconych kwasów tłuszczowych i lipidów. Jony manganowe działają tu na równi z jonami amonowymi. Ich niedobór hamuje syntezę kwasu α -linolenowego i galaktolipidów (Constantopoulos 1970).

Wyniki badań ostatnich lat pozwalają przypuszczać, że lipidy mogą pełnić rolę intermediatów lub substratów w biogenezie kwasów tłuszczowych bakterii, glonów i roślin wyższych. Gurr i wsp. (1969, 1970) sugerują udział lecytyny w syntezie linolenianu we frakcji subkomórkowej *Chlorella vulgaris*. Zaproponowano dwie alternatywne hipotezy dotyczące udziału lecytyn i monogalaktozydylodwuglicerydu w syntezie nienasyconych kwasów tłuszczowych w glonach i roślinach wyższych (Gurr 1969, Safford, Nichols 1970):

- a) grupa acylowa modyfikuje się strukturalnie w obrębie kompleksu lipidowego, w skład którego wchodzi,
- b) grupa acylowa odłącza się od lipidu i w formie acylo-CoA ulega odwodorowaniu. Powstały w ten sposób nienasycony kwas tłuszczowy powraca do macierzystego lipidu. Obecność tego mechanizmu wykryto w siewkach *Carthamus tinctorius* (Vijay, Stumpf 1971).

Pohl (1973a, b) badał metabolizm lipidowy komórek *Euglena gracilis* przeniesionych z warunków heterotroficznych do autotroficznych. Proces ten wiąże się z metaboliczną degradacją wosków, utworzeniem chloroplastów z proplastydów i produkcją lipidów chloroplastowych (monogalakto lipid, dwugalakto lipid, sulfolipid, fosfatydyloglicerol) oraz nienasyconych kwasów tłuszczowych 16- i 18-węglowych charakterystycznych dla tych lipidów. Lipidy działają prawdopodobnie jako części „mostu lipidowego” przenoszącego kwasy tłuszczowe. Zgodnie z chronologią pojawiania się maksimów radioaktywności w poszczególnych lipidach „most” ten mógłby zawierać lipidy ułożone w następującej kolejności:

1. Lipidy neutralne (głównie woski).
2. Fosfolipidy (fosfatydylocholina, fosfatydyloetanolamina).
3. Lipidy chloroplastowe (monogalakto lipid, dwugalakto lipid, sulfolipid, fosfatydyloglicerol).

Część „mostu lipidowego” (lipidy neutralne, fosfatydylocholina, fosfatydyloetanolamina) prawdopodobnie zawsze występują w ciemności, natomiast pozostała część (lipidy chloroplastowe) budowana jest podczas oświetlania komórek *Euglena gracilis*.

Dane uzyskane przez Pohla wydają się wskazywać na istnienie następujących etapów indukowanej przez światło biosyntezy nienasyconych kwasów tłuszczowych u *Euglena gracilis* (schemat 3):

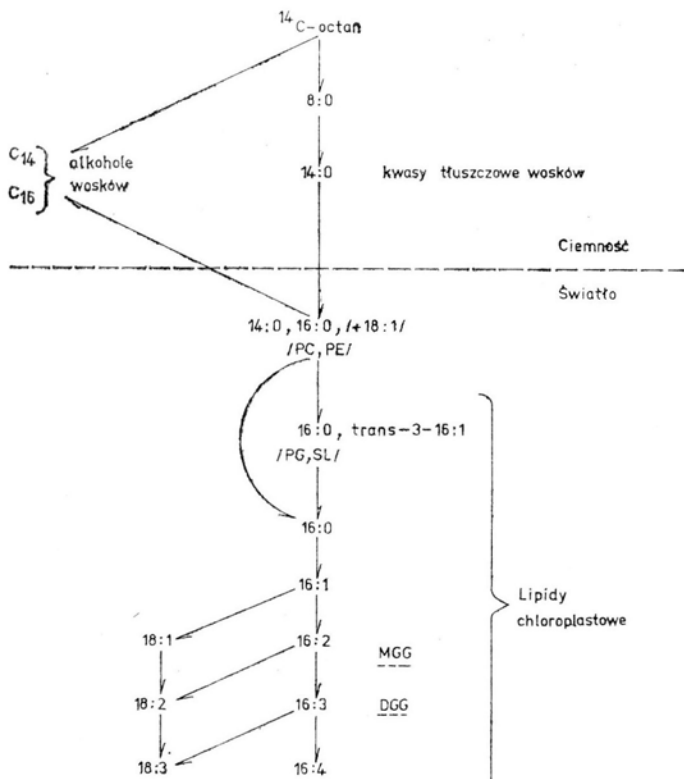
— podczas oświetlania woski są hydrolizowane z uwolnieniem mirystynianu (14C),

— część mirystynianu jest prawdopodobnie przenoszona wprost do fosfatydylocholine i fosfatydyloetanolaminy. W pozostałej części łańcuch 14-węglowy ulega wydłużeniu do 16-węglowego (palmitynian) i przenoszony jest do innych lipidów. Szybki wzrost aktywności w kwasach tłuszczowych 14 : 0 i 16 : 0 w fosfatydylocholinie i fosfatydyloetanolaminie w czasie pierwszych 24 godzin oświetlania sugeruje, że lipidy te są pierwszymi akceptorami kwasów tłuszczowych pochodzących z hydrolizy wosków,

— następny etap to przeniesienie kwasu palmitynowego do sulfolipidu i fosfatydyloglicerolu połączone z odwodorowaniem tego związku do kwasu trans- Δ^3 -heksadecenowego (16 : 1) w fosfatydyloglicerolu,

— w odróżnieniu od sulfolipidu i fosfatydyloglicerolu, galaktolipidy charakteryzują się akumulacją nasyconych i nienasyconych kwasów 16- i 18-węglowych co sugeruje, że monogalaktozydodwugliceryd i dwugalaktozydodwugliceryd są ostatnim etapem „mostu lipidowego”.

Z doświadczeń Pohla wynika, że lipidy są specyficznie związane z biochemicznymi przekształceniami kwasów tłuszczowych, takimi jak wydłużenie łańcucha

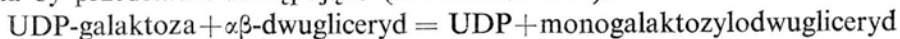


Schemat 3. Model indukowanego przez światło przenoszenia kwasów tłuszczowych przez „most lipidowy” u *Euglena gracilis* (Pohl, Wagner 1973a, b). PC — fosfatydylocholina; PE — fosfatydyloetanolamina; PG — fosfatydyloglicerol; SL — sulfolipid; MGG — monogalaktozydylodwugliceryd; DGG — dwugalaktozydylodwugliceryd

acylowego i jego odwodorowanie. Można by zadać pytanie, jak przenośniki kwasów tłuszczowych opisane tutaj działają *in vivo*? Takie przeniesienie można sobie wyobrazić uwzględniając udział enzymów przenoszących grupy acylowe z jednego lipidu na drugi. W konsekwencji tego lipidy i białka w tym układzie powinny być ściśle ze sobą związane. Połączenia białek z lipidami w kompleksy lipoproteidowe istnieją we wszystkich błonach organelli komórkowych. Możemy więc mówić o nowej funkcji tych błon jako miejsca przenoszenia i przekształcania grup acylowych.

2. Biosynteza cząsteczki galaktolipidów

Biosyntezę galaktolipidów w chloroplastach szpinaku badali po raz pierwszy Neufeld i Hall (1964) dostarczając chloroplastom ^{14}C -D-UDP-galaktozy (donator glikozylowy) i niezbędnych akceptorów endogennych. Końcowy etap szlaku można by przedstawić następująco (Goodwin 1971):



Ongun i Mudd (1968) uzyskali niemal 100% aktywności układu syntetyzującego galaktolipidy, usuwając ze środowiska rozpuszczalne galaktozydazy degradujące UDP-galaktozę i czyniące ją nieprzydatną w biosyntezie cząsteczek galaktolipidów. Wielu interesujących faktów dostarczyły badania nad syntezą monogalaktozylodwuglicerydu w komórkach fotoauksotroficznej *Euglena gracilis* (Renkonen, Bloch 1969). Zdaniem autorów ważną rolę w syntezie tego lipidu odgrywa α -glicerofosforan. Długołańcuchowe grupy acylowe przenoszone są z białkowego nośnika acylowego (ACP) i tioestrów koenzymu A na α -glicerofosforan z utworzeniem kwasów fosfatydowych. Produkty te ulegają następnie defosforylacji do 1,2-dwuglicerydów i w takiej postaci wchodzi do reakcji z UDP-galaktozą.

Wyłączną zdolność chloroplastów do syntezy galaktolipidów podaje w wątpliwość van Hummel (1974). Autor ten oparł się na fakcie, iż galaktolipidy mogą występować pozachloroplastowo, na przykład w bulwach ziemniaka czy też w zarodkach jęczmienia (Galliard 1973, Hølmer i wsp. 1973). Badając aktywność galaktozylotransferazy w różnych frakcjach subkomórkowych van Hummel stwierdził, że w porównaniu z frakcją chloroplastową frakcja mitochondrialno-mikrosomalna wykazuje 5-krotnie wyższą aktywność tego enzymu. Mogłoby to znaczyć, że galaktolipidy syntetyzowane są *in vivo* w dużej mierze pozachloroplastowo, a następnie prawdopodobnie przenoszone do chloroplastów. Dalsze prace tego autora przyniosą być może wytłumaczenie mechanizmu przenoszenia tych stosunkowo dużych cząsteczek przez błony chloroplastowe.

Zainteresowanie wielu badaczy wzbudza problem przemiany monogalaktozylodwuglicerydu w dwugalaktozylodwugliceryd. Ferrari i Benson (1961) przedstawiając wyniki włączania $^{14}\text{CO}_2$ do galaktozylodwuglicerydów przez komórki *Chlorella vulgaris* postulują istnienie mechanizmu bezpośredniej przemiany monogalaktolipidów w dwugalaktolipidy. Donatorem drugiej cząsteczki cukru byłaby w tym przypadku UDP-galaktoza. Inni autorzy (Ongun, Mudd 1968) postulują istnienie dwóch odrębnych enzymów syntetyzujących te dwa galaktolipidy. Synteza monogalaktozylodwuglicerydu jest według nich związana z błonami tylakoidów, natomiast dwugalaktozylodwugliceryd syntetyzowany jest przez rozpuszczalny enzym stromy. Podobne rezultaty uzyskali Lenarz i Talamo (1966) w odniesieniu do syntezy mono- i dwumannozyldwuglicerydów w komórkach *Micrococcus lysodeikticus*. Pewne trudności w interpretacji przemiany monogalaktolipidu w dwugalaktolipid stwarza fakt różnego stopnia nasycenia kwasów tłuszczowych w resztach dwuglicerydowych galaktolipidów (dwugalaktolipidy zawierają więcej nasyconych kwasów tłuszczowych). Stwierdzono jednakże (Ongun, Mudd 1968) wysoką swoistość galaktozylotransferazy, która przenosi drugą cząsteczkę galaktozy przede wszystkim na akceptor zawierający nasycone kwasy tłuszczowe. Potwierdzają to badania Pierringera (1968) nad syntezą glikozylodwuglicerydów w komórkach *Streptococcus faecalis* oraz Bosmanna (1969) nad biosyntezą mannozyldwuglicerydów i fukozyldwuglicerydów w komórkach HeLa. Wpływ zmian temperatury podczas okresu wegetacyjnego rośliny na kierunek wzajemnych przemian galaktolipidów badali Kuiper (1970), Bervaes i wsp. (1972), Kylin i wsp. (1972). U roślin mrozoodpornych lub też poddanych działaniu niskich temperatur na początku okresu

wegetacyjnego zachodzi przemiana monogalaktozyłodwuglicerydu w dwugalaktozyłodwugliceryd. Proces odwrotny zachodzi w chloroplastach sosny przy zmianie temperatury środowiska z -5°C na $+30^{\circ}\text{C}$. Następuje wówczas przemiana dwugalaktolipidu w monogalaktolipid. Tak powstałe cząsteczki galaktolipidów zawierają długołańcuchowe estry kwasów tłuszczowych (26-węglowe) charakterystyczne dla dwugalaktolipidów roślin szpilkowych. Prawdopodobnie mamy tu do czynienia z degalaktozylacją dwugalaktolipidów.

3. Aktywność galaktolipazy chloroplastowej

W 1964 roku Sastry i Kates stwierdzili, że homogenaty z liści *Phaseolus multiflorus* hydrolizują galaktolipidy i uwalniają kwasy tłuszczowe. Enzym katalizujący tę reakcję, nazwany galaktolipazą, otrzymano z liści *Phaseolus multiflorus* i oczyszczono go 50-krotnie (Helmsing 1969). Końcowe produkty działania galaktolipazy nie akumulują się w komórkach roślinnych; ulegają one dalszej degradacji. Wolne kwasy tłuszczowe powstałe w tym procesie powodują ograniczenie funkcji chloroplastów, prawdopodobnie hamując szybkość jednej z reakcji transportu elektronów (Bamberger 1966). McCarty i Jagendorf (1965) przypuszczają, że rozkład galaktolipidów przez endogenne galaktolipazy jest jednym z objawów rozpadu struktury chloroplastów wywołanego przez starzenie się. W procesie starzenia się roślin, wraz z zanikiem struktury tylakoidalnej, spadała gwałtownie ilość chlorofilu i galaktolipidów (Krupa 1972, Ferguson 1973, Newman 1973).

III. Funkcje galaktolipidów chloroplastowych

Struktura galaktolipidów jest dobrze znana, lecz nie określono jednoznacznie ich roli w fotosyntetyzujących chloroplastach. Lipidy te działają przypuszczalnie jako chemiczne i strukturalne komponenty systemu fotochemicznego. Wielu badaczy obserwowało synchroniczny przebieg syntezy składników lipidowych i rozwoju struktury lamellarnej. Ilość monogalaktozyłodwuglicerydu i dwugalaktozyłodwuglicerydu zwiększała się podczas zielenienia glonów i siewek roślin wyższych (Goldberg, Ohad 1970, Trémolières, Lepage 1971, Roughan, Boardman 1972, Rodionow 1973).

Tevini (1971) na przykładzie zieleniących siewek jęczmienia wykazał, że w okresie od 6—48 godzin od chwili wystawienia na światło etiolowanych siewek poziom mono- i dwugalaktolipidu wzrasta o 40% (tabela I).

Warunki, w jakich przebiega fotosynteza, istotne są dla układu enzymatycznego syntetyzującego galaktolipidy (Matson i wsp. 1970). Synteza galaktolipidów wiąże się z syntezą chlorofilu, a co za tym idzie, z powstawaniem struktury lamellarnej chloroplastów. Przebadano skład lipidowy chloroplastów grochu i fasoli podczas ich rozwoju indukowanego przez światło (Roughan, Boardman 1972). Wszystkie

główne lipidy, z wyjątkiem chlorofilu, obecne są w etioplastach, prawdopodobnie w ciałach prolamellarnych. Innymi słowy, składniki ciał prolamellarnych są materiałem budulcowym dla wytworzenia fotosyntetycznie aktywnych tylakoidów. Szybki wzrost ilości monogalaktozylodwuglicerydu w późniejszych stadiach zielnienia może odgrywać istotną rolę w łączeniu się tylakoidów w grana (Crane

Tabela I

Ilości lipidów w $\mu\text{g/l}$ g świeżej masy w zielonych (A_0) i etiolowanych (B_0) siewkach po 6 (B_6), 12 (B_{12}), 24 (B_{24}), 48 (B_{48}) godzinach oświetlania (wg Tevini 1971)

	Chl a	Chl b	$\frac{\text{chl a}}{\text{chl b}}$	MGG	DGG
A_0	540	203	2,66	4000	2300
B_0	0	0	—	2300	1550
B_6	105	30	3,50	2040	1620
B_{12}	182	60	3,04	2500	1490
B_{24}	285	100	2,85	2900	1600
B_{48}	470	181	2,60	3200	1880

i wsp. 1971, Radunz 1972, Heise, Jacobi 1973a, b). Dowodzi tego również niższy stosunek monogalaktozylodwuglicerydu do dwugalaktozylodwuglicerydu w agralnych chloroplastach pochewek okołowiązkowych kukurydzy i sorgo (Bishop i wsp. 1971). W starzejących się liściach wraz z rozpadem chloroplastów i obniżeniem zawartości chlorofilu zmniejsza się wyraźnie ilość monogalaktozylodwuglicerydu (Krupa 1972, Ferguson 1973, Newman 1973). Uwidacznia się to w niższym stosunku monogalaktolipidu do dwugalaktolipidu.

Interesującą hipotezę tłumaczącą rolę galaktolipidów w chloroplastach opracował Rosenberg (1967). Przypuszcza on, że galaktolipidy chloroplastów są tymi komponentami, które utrzymują łańcuchy fitolowe chlorofilu. Częsteczki chlorofilu muszą tworzyć cienką warstwę monomolekularną, aby nie utracić własności fotoreceptywnych. Stabilność takich błonek złożonych z samych tylko cząsteczek chlorofilu jest bardzo mała. Tworzą one wówczas agregaty krystaliczne słabo absorbujące światło widzialne. Rozproszenie ich w lipidowej matrix oddziela te cząsteczki i zwiększa zdolność od absorpcji światła. Jest to możliwe, ponieważ łańcuchy węglowodorowe mogą tworzyć silne połączenia z fitolem. Analizując „kwantasomy” chloroplastów szpinaku stwierdzono, że na 1 cząsteczkę chlorofilu przypadają z reguły 2 cząsteczki galaktolipidów. Ta ilość galaktolipidów zapewnia właściwe rozmieszczenie cząsteczek chlorofilu w warstwie monomolekularnej i powoduje maksymalne wykorzystanie własności fotoreceptywnych porfirynowych pierścieni chlorofilu.

Trwa obecnie dyskusja nad kilkoma modelami struktury błony tylakoidu i powiązaniem występujących tam galaktolipidów z aktywnością fotosystemów. Jeden

z modeli przedstawił Kreutz (wg. Wintermans 1971). Jego zdaniem monogalaktozyłodwugliceryd związany byłby w większości z fotosystemem 2, natomiast dwugalaktozyłodwugliceryd i sulfolipid z fotosystemem 1.

Inny pogląd reprezentują Kenyon i Stanier (wg. Wintermans 1971). Autorzy ci wskazują na fakt, że dwugalaktolipid znajduje się tylko w organizmach wydzielających tlen w fotosyntezie, a więc posiadających fotosystem 2. Można by więc spodziewać się, że fotosystem 1 pozbawiony jest dwugalaktozyłodwuglicerydu.

Prace Wintermansa (1971) oraz Allena i wsp. (1972) zaprzeczają obu wymienionym hipotezom. Wzajemne stosunki galaktolipidów w obydwu fotosystemach były identyczne. Wprawdzie stosunek galaktolipidów do chlorofilu w PS 1 jest około 1,4 razy wyższy niż w PS 2, lecz wynika to z mniejszej całkowitej ilości chlorofilu w tym fotosystemie. Tak więc poszczególne galaktolipidy prawdopodobnie nie są związane specyficznie z określonym fotosystemem.

Niewątpliwy jest natomiast udział polienowych kwasów tłuszczowych w reakcjach fotochemicznych. Interesującym przykładem jest kwas α -linolenowy (18 : 3), dominujący kwas tłuszczowy galaktolipidów. Związany ściśle z reakcją Hilla, nie występuje u anaerobowych bakterii fotosyntetyzujących oraz w mutantach glonów niezdolnych do fotosyntetycznego wydzielania tlenu (Bishop 1958; Scheuerbrandt 1962, Levin i wsp. 1964, James, Nichols 1966).

Euglena gracilis rosnąca na świetle wykazuje znacznie wyższe stężenie α -linolenianu niż komórki rosnące w ciemności i bezbarwne mutanty (Erwin, Bloch 1962). Tę samą zależność stwierdzono w przypadku zielonych glonów *Scenedesmus* oraz ich bezchlorofilowych mutantów (Appleman i wsp. 1966). Dane te sugerują możliwość udziału kwasu α -linolenowego jako kofaktora reakcji Hilla. Inne, zewnętrzne czynniki również mogą wpływać pośrednio na poziom tego kwasu tłuszczowego. Czynnikiem takim może być stężenie CO_2 w atmosferze. Wraz ze zmniejszaniem się stężenia CO_2 maleje ilość α -linolenianu w komórkach glonu (Warburg, Krippahl 1963). Istnieją też wyjątki w uniwersalnym występowaniu α -linolenianu w tlenowych organizmach fotosyntetyzujących. Sinica *Anacystis nidulans* nie ma α -linolenianu, a mimo to aktywność reakcji Hilla jest u niej bardzo wysoka (Nichols i wsp. 1965). Kilka rodzajów okrzemek, krasnorosty i *Chrysomonadales* zawierają również bardzo mało α -linolenianu (Erwin, Bloch 1963, 1964). Być może podobną rolę spełnia kwas trans- Δ^3 -heksadecenowy, składnik galaktolipidów sinic *Anacystis* i zielonej *Chlorelli* (Nichols 1965, Nichols i wsp. 1965). Mechanizm udziału kwasów tłuszczowych w reakcji Hilla nie został jeszcze poznany. Być może są one kofaktorami reakcji redox lub przenośnikami elektronów do innych reakcji fotosyntezy.

Na udział nienasyconych 18-węglowych kwasów tłuszczowych w procesie starzenia się roślin wskazują prace Siegenthalera (1972, 1973, 1974). Egzogenne nienasycone kwasy tłuszczowe powodowały pęcznienie błon chloroplastowych i inhibicję fotosystemu 2 (wydzielanie tlenu, niecykliczny transport elektronów, synteza ATP) — objawy charakterystyczne dla procesu starzenia. W trakcie starzenia przebiegającego in vivo powyższe objawy mogłyby wywoływać kwasy tłuszczowe uwalnianie w efekcie hydrolizy lipidów błon chloroplastowych.

IV. Uwagi końcowe

Mimo szybkiego rozwoju i poważnych osiągnięć w badaniach nad galaktolipidami chloroplastów wiele problemów pozostaje jeszcze do rozwiązania. Dokładnych badań wymaga zagadnienie biosyntezy cząsteczki galaktolipidów i lokalizacji enzymów katalizujących tę reakcję, w błonach chloroplastowych. Szczegółowego opracowania doczeka się z pewnością hipoteza Pohla i Wagnera dotycząca biosyntezy polienowych kwasów tłuszczowych — integralnych składników cząsteczki galaktolipidu. Istnieje nadal wiele niejasności w mechanizmie wzajemnych przemian galaktolipidów i funkcji tych związków w aktywnych fotosyntetycznie chloroplastach. Rozwiązywanie tych problemów musi być jednak ściśle związane z tezą, że struktura i funkcja są dwoma aspektami tego samego zagadnienia.

MGR ZBIGNIEW KRUPA,

Zakład Fizjologii Roślin, Instytutu Biologii Uniwersytetu Marii Curie-Skłodowskiej, Lublin

MGR DANUTA KRUPA,

Zespół Dydaktyczny Botaniki,

Instytut Przyrodniczych Podstaw Produkcji Roślinnej,

Akademia Rolnicza, Lublin

LITERATURA

- Allen C. F., Good P., Davis H. F., Chisum P., Fowler S. D., 1966. *Methodology for separation of plant lipids and application to spinach leaf and chloroplast lamellae*. J. Am. Oil Chem. Soc. 43, 223—231.
- Allen C. F., Good P., Trosper T., Park R. B., 1972. *Chlorophyll, glycerolipid and protein ratios in spinach grana and stroma lamellae*. Biochem. Biophys. Res. Commun. 48, 907—913.
- Amesz J., 1973. *The function of plastoquinone in photosynthetic electron transport*. Biochim. Biophys. Acta 301, 35—51.
- Appelqvist L. A., Boynton J. E., Henningsen W., Stumpf P. K., von Wettstein D., 1968. *Lipid biosynthesis in chloroplast mutants of barley*. J. Lipid Res., 9, 513—524.
- Appleman D., Fulco A. J., Shugarman P. M., 1966. *Correlation of α -linolenate to photosynthetic O_2 production in Chlorella*. Plant Physiol. 41, 136—142.
- Bailey J. L., Whyborn A. G., 1963. *The osmiophilic globules of chloroplast. II. Globules of the spinach-beet chloroplast*. Biochim. Biophys. Acta 78, 163—174.
- Bamberger E. S., Park R. B., 1966. *Effect of hydrolytic enzymes on the photosynthetic efficiency and morphology of chloroplasts*. Plant Physiol. 41, 1591—1600.
- Benson A. A., 1971. *Lipids of chloroplasts* [w:] Structure and Function of Chloroplasts, red. M. Gibbs, Springer Verlag, Berlin—Heidelberg—New York, 129—148.
- Benson A. A., Gee R. W., Ji T. H., Bowes G. W., 1971. *Lipid-protein interactions in chloroplast lamellar membrane as bases for reconstitution and biosynthesis* [w:] Autonomy and Biogenesis of Mitochondria and Chloroplasts, red. N. K. Boardman, A. W. Linnane, R. M. Smillie, North Holland Publishing Co., Amsterdam—London, 18—26.
- Bervaes J. C. A. M., Kuiper P. J. C., Kylin A., 1972. *Conversion of digalactosyl diglyceride (extra long carbon chain conjugates) into monogalactosyl diglyceride of pine needle chloroplast upon dehardening*. Physiol. Plant. 27, 231—235.
- Bishop N. I., 1958. *The influence of the herbicide, DCMU on the oxygen-evolving system of photosynthesis*. Biochim. Biophys. Acta 27, 205—206.
- Bishop D. G., Smillie R. M., 1970. *The effect of chloramphenicol and cycloheximide on lipid synthesis during chloroplast development in Euglena gracilis*. Arch. Biochem. Biophys. 137, 179—189.

- Bishop D. G., Andersen K. S., Smillie R. M., 1971. *The distribution of galactolipids in mesophyll and bundle-sheath chloroplasts of maize and sorghum*. Biochim. Biophys. Acta 231, 412—414.
- Bloch K., Constantopoulos G., Kenton C., Nagai J., 1967. *Lipid metabolism of algae in the light and in the dark* [w:] Biochemistry of Chloroplasts, red. T. W. Goodwin, Academic Press, New York, t. II, 197—212.
- Bolling H., El Bayâ A. W., 1972a. *Veränderung der Fettsäure-Zusammensetzung in den Galaktolipiden des Weizens während der Reife*. Chem. Phys. Lipids 8, 102—111.
- Bolling H., El Bayâ A. W., 1972b. *Einfluss des Lichtes auf die Veränderung der Lipide im Mais und Synthese von ungesättigten Fettsäuren während der Keimung*. Getreide, Mehl und Brot 26, 207—210.
- Bolling H., El Bayâ A. W., 1973. *Veränderung der Kartoffellipide während des Wachstums der Pflanze unter Berücksichtigung der Biosynthese der Fettsäuren*. Z. Pflanzenphysiol. 69, 402—408.
- Bosmann H. B., 1969. *Glycolipid biosynthesis: Biosynthesis of mannose- and fucose-containing glycolipids by HeLa cells*. Biochim. Biophys. Acta 187, 122—132.
- Carter H. E., McCluer R. H., Slifer E. D., 1956. *Lipids of wheat flour. I. Characterization of galactosyl-glycerol components*. J. Am. Chem. Soc. 78, 3735—3738.
- Constantopoulos G., Bloch K., 1967. *Effect of light intensity on the lipid composition of Euglena gracilis*. J. Biol. Chem. 242, 3538—3542.
- Constantopoulos G., 1970. *Lipid metabolism of manganese-deficient algae. I. Effect of manganese deficiency on the greening and the lipid composition of Euglena gracilis*. Z. Plant Physiol. 45, 76—80.
- Crane F. L., Arntzen C. J., Hall J. D., Ruzicka F. J., Dilley R. A., 1971. *Binary membranes in mitochondria and chloroplasts* [w:] Autonomy and Biogenesis of Mitochondria and Chloroplasts, red. N. K. Boardman, A. W. Linnane, R. M. Smillie, North Holland Publishing Co., Amsterdam—London, 53—69.
- Crombie W. M., 1958. *Fatty acids in chloroplasts and leaves*. J. Exp. Bot. 9, 254—261.
- Debuch H., 1961. *Über die Fettsäuren aus Chloroplasten*. Z. Naturforsch. 16b, 246—248.
- Devor K. A., Mudd J. B., 1968. *Acetate binding of spinach chloroplasts as a facet of fatty acid synthesis*. Plant Physiol. 43, 853—858.
- Erwin J., Bloch K., 1962. *The α -linolenic acid content of some photosynthetic microorganisms*. Biochem. Biophys. Res. Commun. 9, 103—108.
- Erwin J., Bloch K., 1963. *Polyunsaturated fatty acids in some photosynthetic microorganisms*. Biochem. Z. 338, 496—511.
- Erwin J., Bloch K., 1964. *Biosynthesis of unsaturated fatty acids in microorganisms*. Science 143, 1006—1012.
- Ferguson C. H. R., Simon E. W., 1973. *Membrane lipids in senescing green tissues*. J. Exp. Bot. 24, 307—316.
- Ferrari R. A., Benson A. A., 1961. *The paths of carbon in photosynthesis of the lipids*. Arch. Biochem. Biophys. 93, 185—192.
- Galliard T., 1973a. *Lipids of potato tubers. I. Lipid and fatty acid composition of tubers from different varieties of potato*. J. Sci. Fd Agric. 24, 617—622.
- Galliard T., Matthew J. A., 1973b. *Lipids of potato tubers. II. Lipid-degrading enzymes in different varieties of potato tuber*. J. Sci. Fd Agric. 24, 623—627.
- Gardner H. W., 1968. *Preparative isolation of monogalactosyl and digalactosyl diglycerides by thin-layer chromatography*. J. Lipid Res. 9, 139—141.
- Goldberg I., Ohad I., 1970. *Biogenesis of chloroplast membranes. IV. Lipid and pigment changes during synthesis of chloroplast membranes in a mutant of Chlamydomonas reinhardtii y-1*. J. Cell Biol. 44, 563—571.
- Goldberg I., Bloch K., 1972. *Fatty acid synthetases in Euglena gracilis*. J. Biol. Chem. 247, 7349—7357.
- Goldfine H., Ailhaud G. P., 1971. *Fatty acyl-acyl carrier protein and fatty acyl-CoA as acyl donors in the biosynthesis of phosphatidic acid in Clostridium butyricum*. Biochem. Biophys. Res. Commun. 45, 1127—1133.
- Goodwin T. W., 1971. *Biosynthesis by chloroplasts* [w:] Structure and Function of Chloroplasts, red. M. Gibbs, Springer Verlag, Berlin—Heidelberg—New York, 215—276.
- Greenwood A. D., Leech R. M., Williams J. P., 1963. *The osmiophilic globules of chloroplasts. I. Osmio-*

- philic globules as a normal component of chloroplasts and their isolation and composition in Vicia faba* L. Biochim. Biophys. Acta 78, 148—162.
- Gurr M. I., Robinson M. P., James A. T., 1969. *The mechanism of formation of polyunsaturated fatty acids by photosynthetic tissue. The tight coupling of oleate desaturation with phospholipid synthesis in Chlorella vulgaris.* Eur. J. Biochem. 9, 70—78.
- Gurr M. I., Brawn P., 1970. *The biosynthesis of polyunsaturated fatty acids by photosynthetic tissue. The composition of phosphatidyl choline species in Chlorella vulgaris during the formation of linoleic acid.* Eur. J. Biochem. 17, 19—22.
- Harris R. V., James A. T., 1965. *Linoleic and α -linolenic acid biosynthesis in plant and a green algae.* Biochim. Biophys. Acta 106, 456—464.
- Harris R. V., James A. T., Harris P., 1967. *Synthesis of unsaturated fatty acids by green algae and plant leaves [w:] Biochemistry of Chloroplasts, red. T. W. Goodwin, Academic Press, New York, t. II, 241—254.*
- Heise K. P., Jacobi G., 1973a. *Vergleichende Untersuchungen über die Lipidzusammensetzung von Etioplasten und Chloroplasten aus einer Mutante von Nicotiana.* Planta 111, 137—148.
- Heise K. P., Jacobi G., 1973b. *The correlation of lipid release and photochemical activities in isolated spinach chloroplasts.* Z. Naturforsch. 28c, 120—127.
- Helmsing P. J., 1969. *Purification and properties of galactolipase.* Biochim. Biophys. Acta 178, 519—533.
- Hølmer G., Ory R. L., Høy C. E., 1973. *Changes in lipid composition of germinating barley embryo.* Lipids 8, 277—283.
- Hummel van H. C., 1974. *Some observations on biosynthesis and ratio regulation of mono- and digalactosyl glycerides by chloroplasts and other subcellular fractions from spinach leaves.* Z. Pflanzenphysiol. 71, 228—241.
- James A. T., Nichols B. W., 1966. *Lipids of photosynthetic systems.* Nature 210, 372—375.
- Kannangara C., Gamini M., Jacobson B. S., Stumpf P. K., 1973. *Fat metabolism in higher plants LVII. A comparison of fatty acid-synthetising enzymes in chloroplasts isolated from mature and immature leaves in spinach.* Plant Physiol. 52, 156—161.
- Khan A. A., Kolattukudy P. E., 1973. *Control of synthesis and distribution of acyl moieties in etiolated Euglena gracilis.* Biochemistry 12, 1939—1948.
- Krupa D., 1972. *Galaktolipidy w chloroplastach roślin wyższych.* Praca magisterska. UMCS, Lublin.
- Kuiper P. J. C., 1970. *Lipids in alfalfa leaves in relation to cold hardiness.* Plant Physiol. 45, 684—686.
- Kylin A., Kuiper P. J. C., Hansson G., 1972. *Lipids from sugar beet in relation to the preparation and properties of (sodium + potassium)-activated adenosine triphosphatase.* Physiol. Plant. 26, 271—278.
- Leech R. M., Rumsby M. G., Thomson W. W., Crosby W., Wood P., 1972. *Lipid changes during plastid differentiation in developing maize leaves [w:] Proceedings of the 2nd International Congress on Photosynthesis Research, red. G. Forti, M. Avron, A. Melandri, Dr W. Junk N. V. Publishers, The Hague, 2479—2488.*
- Leech R. M., Rumsby M. G., Thomson W. W., 1973. *Plastid differentiation, acyl lipids and fatty acids changes in developing green maize leaves.* Plant Physiol. 52, 240—245.
- Lenarz W. J., Talamo B., 1966. *The chemical characterization and enzymatic synthesis of manolipids in Micrococcus lysodeikticus.* J. Biol. Chem. 241, 2707—2719.
- Levin E., Lenarz W. J., Bloch K., 1964. *Occurrence and localization of α -linolenic acid containing galactolipids in the photosynthetic apparatus of Anabaena variabilis.* Biochim. Biophys. Acta 84, 471—474.
- Lichtenthaler H. K., Park R. B., 1963. *Chemical composition of chloroplast lamellae from spinach.* Nature 198, 1070—1072.
- Lichtenthaler H. K., Peveling E., 1966. *Osmiophile Lipideinschlüsse in den Chloroplasten und Cytoplasma von Hoya carnosa.* Naturwissenschaften 53, 534—535.
- Majerus P. W., Albers A. W., Vagelos P. R., 1965. *Acyl carrier protein. VII. The primary structure of the substrate-binding site.* J. Biol. Chem. 240, 4723—4726.
- Maruo B., Benson A. A., 1959. *Cyclic glycerophosphate formation from glycerophosphatides.* J. Mol. Biol. 234, 254—256.
- Matson R. S., Fei M., Chang S. B., 1970. *Comparative studies of biosynthesis of galactolipid in Euglena gracilis strain Z.* Plant Physiol. 45, 531—532.

- Mazliak P., 1973. *Lipid metabolism in plants*. Ann. Rev. Plant. Physiol. 24, 287—310.
- Mc Carty R. E., Jagendorf A. T., 1965. *Chloroplast damage due to enzymatic hydrolysis of endogenous lipids*. Plant Physiol. 40, 725—735.
- Mudd J. B., 1967. *Fat metabolism in plants*. Ann. Rev. Plant Physiol. 18, 229—252.
- Nagai J., Bloch K., 1966. *Enzymatic desaturation of stearyl acyl carrier protein*. J. Biol. Chem. 241, 1925—1927.
- Nichols B. W., 1963. *Separation of the lipids of photosynthetic tissues: Improvements in analysis by thin-layer chromatography*. Biochim. Biophys. Acta 70, 417—422.
- Nichols B. W., 1965. *Light induced changes in the lipids of Chlorella vulgaris*. Biochim. Biophys. Acta 106, 274—279.
- Nichols K. E., Harris P., James A. T., 1965. *The biosynthesis of trans- Δ^8 -hexadecenoic acid by Chlorella vulgaris*. Biochem. Biophys. Res. Commun. 21, 473—479.
- Nichols B. W., James A. T., 1968. *Acyl lipids and fatty acids of photosynthetic tissue [w:] Progress in Phytochemistry*, red. L. Reinhold, Y. Liwshitz, Interscience Publishers, London, t. I, 1—48.
- Neufeld E. F., Hall C. W., 1964. *Formation of galactolipids by chloroplasts*. Biochem. Biophys. Res. Commun. 14, 503—508.
- Newman D. W., Rowell B. W., Byrd K., 1973. *Lipid transformations in greening and senescing leaf tissue*. Plant Physiol. 51, 229—233.
- Ongun A., Mudd J. B., 1968. *Biosynthesis of galactolipids in plants*. J. Biol. Chem. 243, 1558—1566.
- Park R. B., Pon N. G., 1961. *Correlation of structure with function in Spinacia oleracea chloroplasts*. J. Mol. Biol. 3, 1—10.
- Park R. B., Pon N. G., 1963. *Chemical composition and the substructure of lamellae isolated from Spinacia oleracea chloroplasts*. J. Mol. Biol. 6, 105—114.
- Pierringer R. A., 1968. *The metabolism of glyceride glycolipids. I. Biosynthesis of monoglucosyl diglyceride and diglucosyl diglyceride by glucosyltransferase pathways in Streptococcus faecalis*. J. Biol. Chem. 243, 4894—4900.
- Pohl P., Glasl H., Wagner H., 1970. *Zur Analytik pflanzlicher Glyko- und Phospholipide und ihrer Fettsäuren. I. Eine neue dunnschichtchromatographische Methode zur Trennung pflanzlicher Lipide und quantitativen bestimmung ihrer Fettsäure-Zusammensetzung*. J. Chromatog. 49, 488—492.
- Pohl P., Wagner H., 1972a. *Control of fatty acid and lipid biosynthesis in Euglena gracilis by ammonia, light and DCMU*. Z. Naturforsch. 27b, 53—61.
- Pohl P., Wagner H., 1972b. *Fettsäuren im Pflanzen- und Tierreich (eine Übersicht) I: Gesättigte und cis-ungesättigte Fettsäuren*. Fette, Seifen, Anstrichmittel 74, 424—435.
- Pohl P., Wagner H., 1972c. *Fettsäuren im Pflanzen- und Tierreich (eine Übersicht) II: Trans-ungesättigte, Alkin-, Hydroxy-, Epoxy-, Oxo-, Cyclopropan- und Cyclopropen Fettsäuren*. Fette, Seifen, Anstrichmittel 74, 541—550.
- Pohl P., 1973a. *Light-induced changes of radioactivities in the ^{14}C -labelled lipids and fatty acids of dark grown Euglena gracilis*. Z. Naturforsch. 28c, 264—269.
- Pohl P., 1973b. *Some evidence for light-induced transfers of fatty acids in Euglena gracilis*. Z. Naturforsch. 28c, 270—284.
- Poincelot R. P., 1971. *Differences in lipid composition between intact and membrane-stripped spinach chloroplasts*. Biochim. Biophys. Acta 239, 57—60.
- Pugh E. L., Wakil S. J., 1965. *Studies on the mechanisms of fatty acids synthesis. XIV. The prosthetic group of acyl carrier protein and the mode of its attachment to the protein*. J. Biol. Chem. 240, 4727—4733.
- Radunz A., 1972. *Lokalisierung des Monogalaktosyldiglycerids in Thylakoid-membranen mit serologischen Methoden*. Z. Naturforsch. 27b, 822—826.
- Renkonen O., Bloch K., 1969. *Synthesis of monogalactosyl diglycerides in photoauxotrophic Euglena gracilis*. J. Biol. Chem. 244, 4899—4903.
- Rodionow W. S., 1973. *Izmienjenje koncentraciji galakto- i fosfolipidow w listiach kartofelia w zawisimosti ot oswieszczennosti*. Fizjol. Rast. 20, 753—756.
- Rodionow W. S., Niupiewa K. A., Zacharowa Ł. S., 1974. *Wnutrikletocznoje raspredienije galakto- i fosfolipidow w listiach szpinata i kartofelia*. Biochimia 39, 215—223.

- Rosenberg A., Gouaux J., Milch P., 1966. *Monogalactosyl and digalactosyl diglycerides from heterotrophic, hetero-autotrophic and photobiotic Euglena gracilis*. J. Lipid Res. 7, 733—738.
- Rosenberg A., 1967. *Galactosyl diglycerides; Their possible function in Euglena chloroplasts*. Science 157, 1191—1196.
- Roughan P. G., Batt R. D., 1968. *Quantitative analysis of sulfolipid (sulfoquinovosyl diglyceride) and galactolipids (monogalactosyl and digalactosyl diglycerides) in plant tissues*. Anal. Biochem. 22, 74—88.
- Roughan P. G., Boardman N. K., 1972. *Lipid composition of pea and bean leaves during chloroplasts development*. Plant Physiol. 50, 31—34.
- Safford R., Nichols B. W., 1970. *Positional distribution of fatty acids in monogalactosyl diglyceride fraction from leaves and algae*. Biochim. Biophys. Acta 210, 57—64.
- Sastry P. S., Kates M., 1963. *Lipid components of leaves. III. Isolation and characterization of mono- and digalactosyl diglycerides and lecithin*. Biochim. Biophys. Acta 70, 214—216.
- Sastry P. S., Kates M., 1964. *Hydrolysis of monogalactosyl and digalactosyl diglycerides by specific enzymes in runner bean leaves*. Biochemistry 3, 1280—1287.
- Scheuerbrandt G., Bloch K., 1962. *Unsaturated fatty acids in microorganisms*. J. Biol. Chem. 237, 2064—2068.
- Siegenthaler P. A., 1972. *Aging of the photosynthetic apparatus. IV. Similarity between the effect of aging and unsaturated fatty acids on isolated spinach chloroplasts as expressed by volume changes*. Biochim. Biophys. Acta 275, 182—191.
- Siegenthaler P. A., 1973. *Change in pH dependence and sequential inhibition of photosynthetic activity in chloroplasts by unsaturated fatty acids*. Biochim. Biophys. Acta 305, 153—162.
- Siegenthaler P. A., 1974. *Inhibition of photosystem II electron transport by fatty acids and restoration of its activity by Mn²⁺*. FEBS Letters 39, 337—340.
- Simoni R. D., Criddle R. S., Stumpf P. K., 1967. *Fat metabolism in higher plants. XXXI. Purification and properties of plant and bacterial acyl carrier protein*. J. Biol. Chem. 242, 573—581.
- Sprey B., Lichtenthaler H. K., 1966. *Zur Frage der Beziehungen zwischen Plastoglobuli und Thylakoid-genese in Geisteskeimlingen*. Z. Naturforsch. 21b, 697—699.
- Stumpf P. K., 1969. *Metabolism of fatty acids*. Ann. Rev. Plant Physiol. 38, 159—212.
- Tevini M., 1971. *Die Phospho- und Glycolipidänderungen während des Ergrünens etiolierter Hordeum Keimlinge*. Z. Pflanzenphysiol. 65, 266—272.
- Trémolières A., Lepage M., 1971. *Changes in lipid composition during greening of etiolated pea seedlings*. Plant Physiol. 47, 329—334.
- Trémolières A., Mazliak P., 1974. *Biosynthetic pathway of α -linolenic acid in developing pea leaves*. Plant Science Letters 2, 193—201.
- Vijay I. K., Stumpf P. K., 1971. *Fat metabolism in higher plants. XLVI. Nature of the substrate and the product of oleyl coenzyme A desaturase from Carthamus tinctorius*. J. Biol. Chem. 246, 2910—2914.
- Vorbeck M. L., Marinetti G. V., 1965. *Separation of glycosyl diglycerides from phosphatides using silicic acid column chromatography*. J. Lipid Res. 6, 3—6.
- Warburg O., Krippahl G., 1963. *Über den Einfluss des Kohlensäuredrucks auf den Quantenbedarf der Photosynthese*. Acta Chem. Scand. 17, S1—S8.
- Webster D. E., Chang S. B., 1969. *Polygalactolipids in spinach chloroplasts*. Plant Physiol. 44, 1523—1527.
- Weenink R. O., 1964. *Lipids of the acetone-insoluble fraction from red clover (Trifolium pratense) leaves*. Biochem. J. 93, 606—611.
- Wintermans J. F. G. M., 1971. *On the galactolipid composition of subchloroplast fragments*. Biochim. Biophys. Acta 248, 530—535.
- Wolf F. T., Coniglio J. G., Davis J. T., 1962. *Fatty acids of spinach chloroplasts*. Plant Physiol. 37, 83—85.
- Zelitch I., 1971. *Photosynthesis, Photorespiration and Plant Productivity*. Academic Press, New York.
- Zill L. P., 1962. *Lipids of photosynthetic tissue. I. Silicic acid chromatography of the lipids from whole leaves and chloroplasts*. Biochim. Biophys. Acta 57, 573—583.
- Zill L. P., Chenier G. M., 1962. *Lipid metabolism*. Ann. Rev. Plant Physiol. 13, 225—264.