

УДК 581.174.1+192

421-429

Рез

**ОБМЕН ЛИПИДОВ В ХОДЕ ОНТОГЕНЕЗА ХЛОРЕЛЛЫ  
В СВЯЗИ С АКТИВНОСТЬЮ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО  
АППАРАТА**



*Г. Л. КЛЯЧКО-ГУРВИЧ, Л. Н. ЦОГЛИН, Г. И. МОЖАЙЦЕВА*

Установлены существенные различия в концентрации и жирнокислотном составе ацилсодержащих липидов на разных этапах онтогенеза хлореллы, коррелирующие с изменением концентрации хлорофилла и фотосинтетической активностью хлоропласта. Избирательное увеличение пула триеновых кислот моногалактозилдиацилглицериннов (МГДГ) в самом начале цикла сопровождалось усилением синтеза хлорофилла *a*; преимущественное накопление диеновых кислот МГДГ и хлорофилла *b* наблюдалось на более позднем этапе. Отмеченные закономерности отчетливо проявлялись и при развитии клеток в условиях пониженной концентрации CO<sub>2</sub>. В период максимальной удельной скорости прироста биомассы происходило интенсивное новообразование таких компонентов хлоропласта как хлорофилл и МГДГ. На этой стадии содержание МГДГ превышало 40% от суммы ацилсодержащих липидов. Снижению фотосинтетической активности в период выхода автоспор предшествовало специфическое выключение синтеза или распад части молекул МГДГ, преимущественно содержащих триеновые кислоты, и уменьшение концентрации хлорофилла. Отмеченные корреляции, очевидно, определяются непосредственным участием МГДГ в организации мембран тилакоидов и различной ролью видов МГДГ, различающихся по составу жирных кислот.

421

*Хлоропласт — хлорелла — фотосинтез — моногалактозилдиацилглицерины — хлорофилл — корреляция.*

В предыдущей статье [1] было показано, что при развитии клеток хлореллы в синхронной культуре от автоспоры до автоспоры изменение параметров, определяющих активность фотосинтетического аппарата, носит сложный, многоступенчатый характер и зависит от стадии онтогенеза. При этом наибольший интерес представляют периоды формирования хлоропласта при превращении автоспор в молодые клетки в начале цикла и нарушения функций хлоропласта главным образом при освобождении вновь образовавшихся автоспор [2—6]. Кроме того, в середине цикла может наблюдаться нарушение и последующее восстановление активности полностью сформированного хлоропласта, что связывают с процессом подготовки ядра к делению [4, 5].

Изменение в ходе клеточного цикла функциональной активности хлоропласта несомненно связано с состоянием его мембран. В структурной организации мембран, а возможно, и в регуляции фотосинтетической активности хлоропласта как существенные компоненты участвуют специфические липиды: галактолипиды, богатые полиненасыщенными кислотами, фосфатидилглицерины, содержащие транс-3-гексадеценовую кислоту и сульфоллипиды [7]. Конкретные функции липидов различных классов окончательно не выяснены, но постепенно накапливается информация по этому вопросу. В частности, можно считать установленным, что моногалактозилдиацилглицерины (МГДГ) — преобладающие липиды хлоропласта, локализованные почти исключительно в этой органелле, — играют роль в организации ближайшего окружения реакционного центра фотосистемы I (ФС I), включающего длинновол-

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Ранее в клетках синхронной культуры хлореллы была установлена корреляция между динамикой концентрации жирных кислот липидов и изменением активности фотосинтетического аппарата в течение цикла [15]. В настоящей работе представлены более детальные данные по содержанию суммарных липидов, МГДГ и их жирнокислотному составу. Результаты измерения концентрации жирных кислот суммарных липидов в расчете на сухое вещество даны на рис. 1 и 2. Можно видеть, что в начале цикла эта величина снижалась. Одновременно уменьшалась концентрация хлорофилла, при этом минимум концентрации жирных кислот и хлорофилла совпадал во времени с максимумом фотосин-

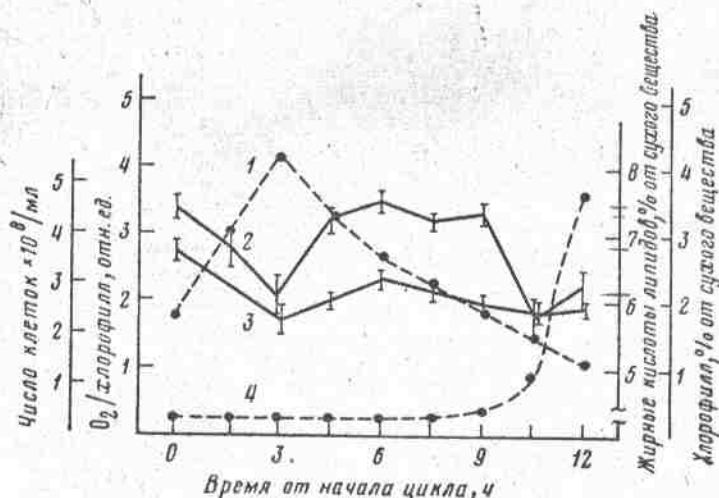


Рис. 1. Изменение концентрации жирных кислот ацилсодержащих липидов, хлорофилла и скорости выделения  $O_2$  в ходе клеточного цикла у хлореллы  
1 — скорость выделения  $O_2$  в расчете на хлорофилл, 2 — жирные кислоты ацилсодержащих липидов, 3 — хлорофилл, 4 — число клеток

тетической активности, охарактеризованной по выделению  $O_2$  (рис. 1) [1]. На следующем этапе цикла, который отличался высокой скоростью прироста биомассы (рис. 2) [1], происходило интенсивное новообразование липидов и хлорофилла и во многих случаях повышалась их концентрация (рис. 1—3). В конце цикла, в период освобождения автоспор, когда фотосинтетическая активность клеток мала, концентрация липидов и хлорофилла снова снижалась (рис. 1 и 2). Некоторое уменьшение этих величин наблюдали и в середине цикла. На рис. 2 показаны результаты одного из опытов, в котором концентрация липидов и хлорофилла заметно падала в интервале 4,5—6 ч. Как и в период выхода автоспор, это падение предшествовало снижению скорости накопления биомассы [1].

Картина изменения МГДГ в ходе онтогенеза несколько отличалась от динамики содержания суммарных липидов, хотя в значительной степени определяла последнюю (рис. 3). В первые часы цикла, когда общее количество липидов уменьшалось, происходило накопление МГДГ. В период интенсивного прироста биомассы (3,0—4,5 ч) общее увеличение количества липидов происходило главным образом в результате синтеза МГДГ. На следующем этапе (4,5—6 ч, максимум удельной скорости прироста биомассы [1]) количество МГДГ уменьшалось, но масса остальных липидов продолжала нарастать. При интенсивном делении клеток почти прекращалось накопление всех липидов, но затем с появлением в суспензии новых автоспор усиливался синтез МГДГ.

Изменение количества отдельных жирных кислот, входящих в суммарные ацилсодержащие липиды и во фракцию МГДГ, можно видеть на рис. 4. Снижение концентрации суммарных липидов на ранних этапах цикла (рис. 1 и 2) было следствием уменьшения абсолютного количества всех жирных кислот кроме транс-3-гексадеценовой (рис. 4, А). В то же время триеновые кислоты МГДГ накапливались, хотя пул диеновых кислот МГДГ не увеличивался (рис. 4, Б). Дальнейшее повышение содержания липидов (3,0—4,5 ч) происходило в результате возра-

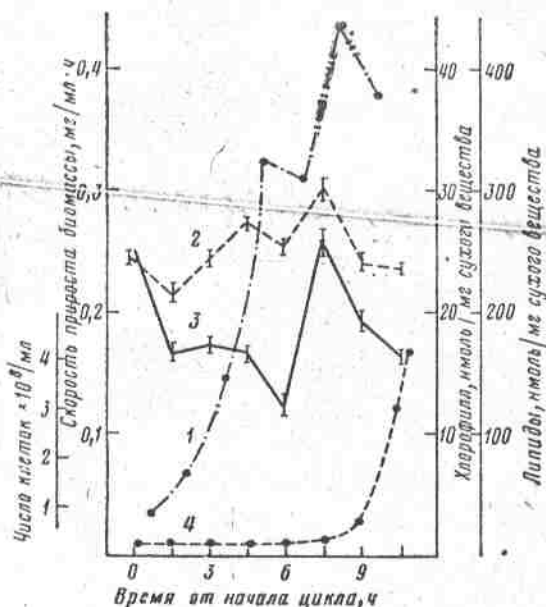


Рис. 2. Изменение концентрации ацилсодержащих липидов, хлорофилла и скорости накопления биомассы в ходе клеточного цикла у хлореллы

1 — скорость накопления биомассы, 2 — хлорофилла, 3 — сумма ацилсодержащих липидов, 4 — число клеток

стания количества всех полиненасыщенных кислот, прежде всего входящих в состав МГДГ.

В середине цикла (4,5—6 ч, рис. 3) и в период, предшествующий выходу автоспор (7,5—9 ч), накопление триеновых и, в меньшей степени, диеновых кислот МГДГ подавлялось, хотя общая масса полиненасыщенных кислот липидов увеличивалась (рис. 4). Выход автоспор

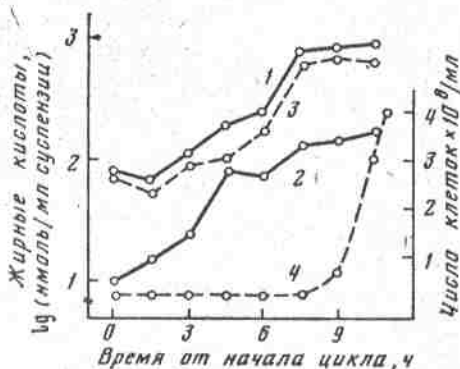


Рис. 3. Изменение количества суммы ацилсодержащих липидов и МГДГ в ходе клеточного цикла у хлореллы

1 — сумма ацилсодержащих липидов, 2 — МГДГ, 3 — сумма липидов без МГДГ (вычисленная величина), 4 — число клеток. Данные того же опыта, что и на рис. 2

(9,0—10,5 ч) сопровождался снижением суммарного накопления полиненасыщенных жирных кислот, особенно триеновых. Надо отметить, что в этот период количество триеновых и диеновых кислот МГДГ возрастало (рис. 4).

Как было показано [1], уменьшение концентрации  $CO_2$  ниже оптимального уровня приводит к задержке развития клеток на начальном

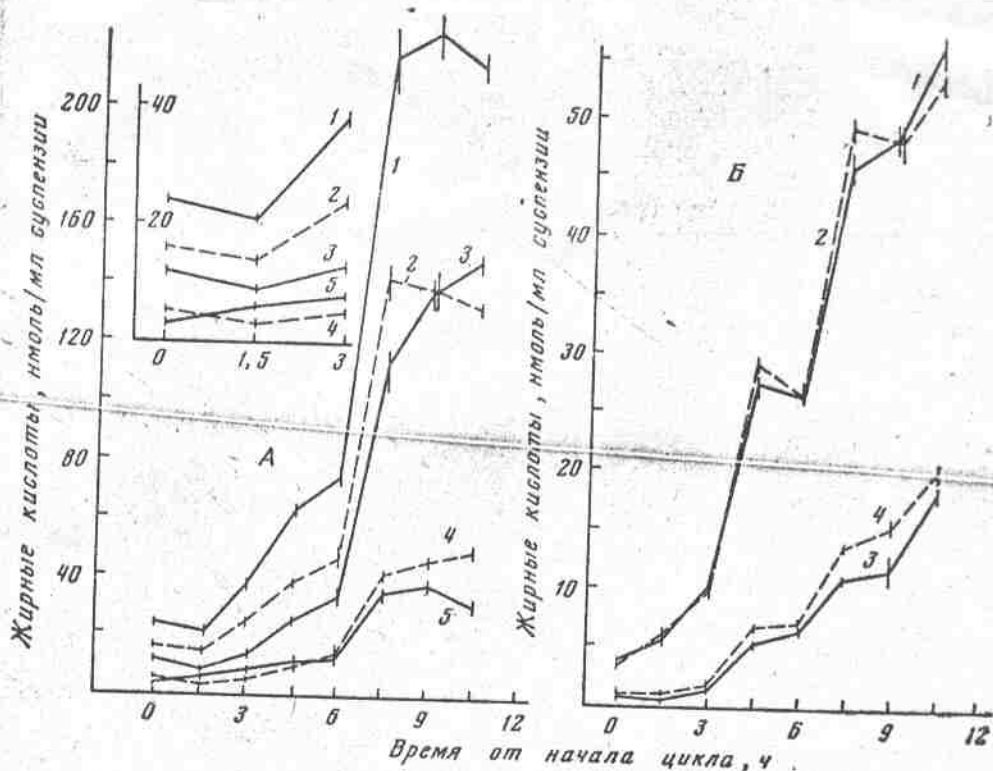
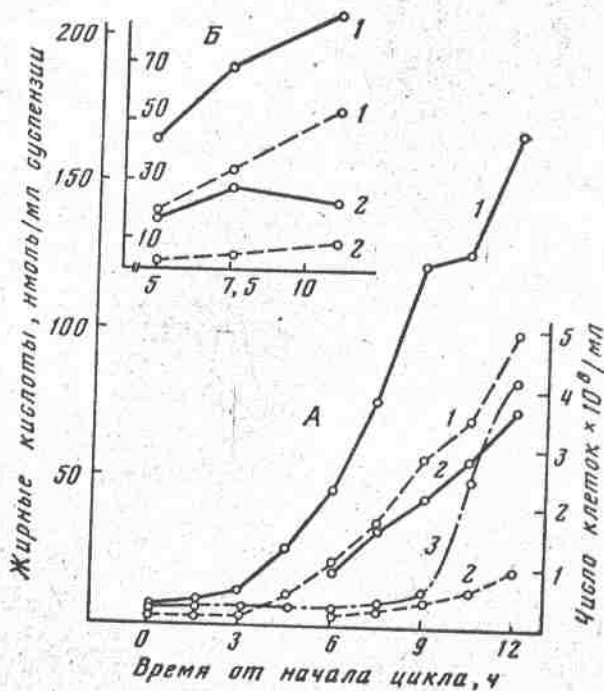


Рис. 4. Накопление отдельных жирных кислот, входящих в ацилсодержащие липиды и МГДГ, в ходе клеточного цикла у хлореллы  
 А — ацилсодержащие липиды; на вставке — то же в начале цикла в увеличенном масштабе, Б — МГДГ: 1 — линоленовая (18:3), 2 — гексадекатриеновая (16:3), 3 — линолевая (18:2), 4 — гексадекадиеновая (16:2), 5 — транс-3-гексадеценная (16:1(3)) кислоты. Данные того же опыта, что и на рис. 2 и 3

Рис. 5. Динамика содержания полиненасыщенных жирных кислот, входящих в ацилсодержащие липиды и МГДГ, в клетках хлореллы при культивировании в условиях оптимальной и пониженной концентрации  $CO_2$

А — концентрация  $CO_2$  — 1,7%, Б — концентрация  $CO_2$  — 0,25%; 1 — ацилсодержащие липиды, 2 — МГДГ, 3 — число клеток. Сплошная линия — линоленовая кислота, пунктир — линолевая кислота





этапе. При концентрации  $\text{CO}_2$  0,25% хлоропласт формируется, но дальнейшая жизнедеятельность клеток нарушается [1]. При этом повреждающее действие недостатка  $\text{CO}_2$  на обмен липидов проявлялось в уменьшении количества триеновых кислот МГДГ вследствие распада части молекул МГДГ или прекращения их синтеза, хотя в то же время синтез диеновых кислот МГДГ и полиненасыщенных, в том числе и триеновых, жирных кислот, входящих в другие липиды, продолжался (рис. 5). Следует отметить, что в контрольном варианте (рис. 5, А, Б) наблюдавшееся в этот период некоторое замедление накопления триеновых кислот МГДГ (7,5—9 ч) сменялось их усиленным новообразованием (9,0—11,5 ч). Еще большее снижение концентрации  $\text{CO}_2$  (до

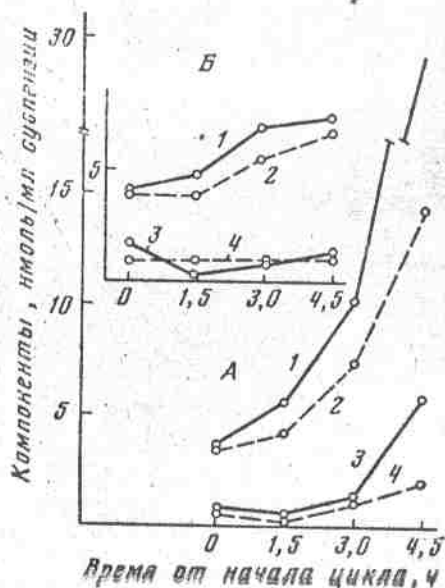


Рис. 6. Динамика содержания полиненасыщенных жирных кислот МГДГ и различных форм хлорофилла в начале клеточного цикла в условиях оптимальной и низкой концентрации  $\text{CO}_2$

А — концентрация  $\text{CO}_2$  — 1,7%, Б — концентрация  $\text{CO}_2$  — 0,03%; 1 — линоленовая кислота, 2 — хлорофилл а, 3 — линоленовая кислота, 4 — хлорофилл б

0,03%) приводит к тому, что клетки остаются в течение длительного времени на стадии автоспор, не проявляя признаков повреждения [1]. В этом случае, как и при нормальных условиях и 0,25%  $\text{CO}_2$ , в начале цикла избирательно увеличивался пул триеновых кислот МГДГ (рис. 6).

Выше (рис. 1 и 2) был отмечен сходный характер изменения концентрации липидов и хлорофилла в ходе онтогенеза клеток хлореллы. Однако корреляция может существовать и между отдельными формами липидов и хлорофиллов [9]. Как показывает рис. 6, в начале цикла накопление триеновых кислот МГДГ сопровождалось увеличением количества хлорофилла а, в то время как диеновых — хлорофилла б. При недостатке  $\text{CO}_2$  корреляция между содержанием триеновых кислот МГДГ и хлорофилла а, а также между концентрацией диеновых кислот МГДГ и хлорофилла б проявлялась еще более отчетливо (рис. 6). Сопоставление представленных здесь результатов по изменению содержания жирных кислот (рис. 4—6) с данными по концентрации различных форм хлорофиллов [1] позволяет выявить сходную закономерность и на более поздних этапах цикла. Следует подчеркнуть, что образование определенных жирных кислот несколько опережает синтез соответствующих форм хлорофилла.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные данные свидетельствуют о том, что в ходе клеточного цикла количественное содержание и жирнокислотный состав липидов существенно изменяются. Главной задачей данной работы было выяснение вопроса, имеется ли коррелятивная или причинная связь этих изменений с состоянием и активностью фотосинтетического аппарата.

Можно считать установленным, что в начале клеточного цикла хлореллы, как и при формировании хлоропласта из этиопласта у высших растений и водорослей, идет образование реакционных центров фотосистем, прежде всего ФС I, на более позднем этапе — светособирающей антенны [1—6, 23—25]. В данных опытах об этом свидетельствовало проявление максимума выделения  $O_2$  на единицу хлорофилла (рис. 1), усиление синтеза хлорофилла *a*, повышение отношения хлорофилл *a*/хлорофилл *b* (рис. 6) и усиление низкотемпературной флуоресценции длинноволновых форм хлорофилла *a* [1, 10]. Одновременно специфически усиливалось накопление триеновых кислот МГДГ, хотя суммарное количество полиненасыщенных жирных кислот и количество диеновых кислот МГДГ уменьшалось (рис. 4—6). Увеличение скорости синтеза МГДГ на самых ранних стадиях цикла показано для *Chlamydomonas* [13]. Корреляция между усилением синтеза триеновых кислот МГДГ и возрастанием концентрации хлорофилла *a* в начале цикла особенно отчетливо проявлялась при низкой (0,03%) концентрации  $CO_2$ , когда формирование хлоропласта было замедлено (рис. 6) [1].

В связи с отмеченными фактами заслуживают внимания представления об участии МГДГ в организации хлорофилл-белкового комплекса (ХБК), несущего реакционные центры ФС I [8, 9], и о преимущественной роли видов МГДГ, содержащих триеновые кислоты, в этом процессе [10]. Очевидно, избирательное усиление синтеза триеновых кислот МГДГ в начале цикла — необходимый этап формирования реакционных центров ФС I. То, что синтез триеновых кислот МГДГ предшествует накоплению хлорофилла *a* (рис. 6), можно рассматривать как довод в пользу включения МГДГ в механизм, контролирующей сборку мембран хлоропласта [13, 23—25].

Общее понижение количества жирных кислот в начале цикла отмечали ранее и связывали с их тратой как энергетического материала в период, когда активно протекают синтетические процессы, а фотосинтетический аппарат еще не в состоянии обеспечить клетку энергией [11, 12]. Возможно, что для образования триеновых кислот МГДГ в этот период частично используются предсуществующие молекулы жирных кислот. Не исключено также, что триеновые кислоты образуются в результате дегидрирования диеновых кислот МГДГ. Превращение диеновых кислот в триеновые может быть инициировано включением света [18, 19]. Однако интенсивное накопление триеновых кислот МГДГ при появлении новых автоспор на свету (рис. 4, Б, 9,0—11,5 ч) говорит о том, что рассматриваемые изменения могут быть обусловлены и внутриклеточными факторами.

В период 3,0—4,5 ч, когда происходит усиленное новообразование липидов и пигментов хлоропласта, обращает на себя внимание относительно более интенсивное накопление диеновых кислот МГДГ (рис. 3—5) [15] и хлорофилла *b* [1]. По существующим представлениям на этом этапе формируется светособирающий *a/b* ХБК ФС II I 6, 23, 24 I и не исключено, что диеновые кислоты МГДГ принимают участие в этом процессе.

Во многих работах было показано, что при делении клеток водорослей в них снижается интенсивность ряда синтетических процессов, в том числе и фотосинтеза [1—5]. Угнетение накопления жирных кислот в этот период обычно объясняют их использованием в процессе дыхания [11, 13, 14]. Однако в наших опытах было обнаружено, что непосредственно перед выходом автоспор, когда синтез полиненасыщенных жирных кислот, в том числе и триеновых, еще продолжался, происходило угнетение синтеза или даже частичный распад триеновых кислот МГДГ (рис. 4—6). Одновременно снижалась скорость накопления хлорофиллов, прежде всего хлорофилла *a* [1]. Эти изменения предшествовали падению скорости накопления биомассы (рис. 2) [1]. Можно пред-

положить, что установленное нарушение обмена липидов и пигментов хлоропласта служит одной из причин снижения активности фотосинтетического аппарата на завершающей стадии подготовки к выходу автоспор. Позднее при выходе автоспор из материнской клетки прекращалось накопление суммарных липидов (рис. 4, 5). Следует отметить возобновление синтеза МГДГ и хлорофилла в этот период, что, вероятно, связано с формированием дочерних автоспор (рис. 4, 5). Аналогичные результаты были получены ранее в опытах на том же штамме хлореллы, культивируемой при значительно более низкой освещенности [15].

Снижение активности полностью сформированного хлоропласта может проявляться и до наступления деления клеток [1, 4, 5]. При этом, как и на завершающих стадиях цикла, уменьшение количества МГДГ происходит главным образом за счет видов, содержащих триеновые кислоты, совпадает во времени (4,5—6,0 ч, рис. 4, 6) с замедлением накопления хлорофилла *a* [1] и предшествует снижению скорости накопления биомассы (рис. 2). Очевидно, совокупность этих изменений приурочена к периоду репликации ДНК или деления протопласта [4, 5]. Снижение продуктивности хлоропласта в данном случае, как и во время выхода автоспор, можно объяснить повреждением мембран тилакоидов, что в рассматриваемых опытах проявляется в блокировании синтеза или распаде таких характерных компонентов хлоропласта, как его липиды и фотосинтетические пигменты. Следует подчеркнуть, что эти сдвиги в обмене липидов и пигментов хлоропласта, обусловленные действием внутриклеточных факторов, аналогичны изменениям, вызванным условиями, неблагоприятными для фотосинтеза, например недостатком CO<sub>2</sub> или снижением освещенности (рис. 5) [10, 22].

Таким образом, сопоставление полученных результатов с представленными ранее данными по изменению активности фотосинтетического аппарата [1], а также анализ литературы показывают, что динамика содержания МГДГ и их жирнокислотного состава коррелирует с функциональными изменениями хлоропласта [8—10]. Более того, есть основания говорить о существовании причинной зависимости между этими показателями, так как отмеченные закономерности, очевидно, связаны с непосредственным участием МГДГ в организации мембран тилакоидов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Цоглин Л. Н., Клячко-Гурвич Г. Л., Изменение функциональной активности хлоропласта в клеточном цикле хлореллы.— Физиол. растений, 1980, т. 27, № 6, с. 1172.
2. Pirson A., Lorenzen H. Synchronized dividing algae.— Annual Rev. Plant Physiol., 1966, v. 17, p. 439.
3. Senger H., Bishop N. J. Changes in the photosynthetic apparatus during the synchronous life cycle of *Scenedesmus obliquus*.— In: Progress in photosynthesis research. Tubingen, Int. union biolog. sci., 1969, v. 1, p. 425.
4. Sellik I., Berková E., Doucha I., Kubín S., Vendlová J., Zachleder V. The coupling of synthetic and reproduction process in *Scenedesmus quadricauda*.— Arch. Hydrobiol., Suppl. 41, Algological studies, 1972, v. 7, № 2, p. 172.
5. Sellik I., Zachleder V., Doucha J., Berková E., Bartoš J. The nature of the temperature block in the sequence of reproduction process in *Chlorella vulgaris* Beijerinck.— Arch. Hydrobiol., Suppl. 49, Algological studies, 1975, v. 14, № 1, p. 70.
6. Чемерис Ю. К., Хитров Ю. А., Уголькова Н. Г., Венедиктов П. С. Исследование замедленной флуоресценции хлорофилла в культуре синхронно делящихся клеток хлореллы.— Физиол. растений, 1977, т. 24, № 5, с. 976.
7. Hitchcock C., Nichols B. W. Plant lipid biochemistry. London: Acad. Press, 1971.
8. Фотохимические системы хлоропластов. Киев: Наукова думка, 1975, с. 105.
9. Кочубей С. М., Шапчина Т. М., Яковенко А. М., Мануильская С. В., Островская Л. К. О роли липидов в организации ближайшего окружения центров фотосистемы I.— Молекул. биол., 1978, т. 12, № 1, с. 47.
10. Клячко-Гурвич Г. Л., Цоглин Л. Н., Семенова А. Н. Моногалактозилдиацилглицериды с различным составом жирных кислот и их участие в организации мембран хлоропласта.— В кн.: IV Всес. биохим. съезд. Тез. научн. сообщ. М.: Наука, 1979, т. 1, с. 216.
11. Otsuka H., Morimura J. Change of fatty acid composition of *Chlorella ellipsoidea* during its cell cycle.— Plant and cell physiol., 1966, v. 7, № 5, p. 663.
12. Reitz R. C., Hamilton J. G., Cole F. E. Fatty acid concentrations in synchronous cul-

- tures of *Chlorella pyrenoidosa*, grown in the presence and absence of glucose.—Lipids, 1967, v. 2, № 5, p. 381.
13. Beck J. C., Levine R. P. Synthesis of chloroplast membrane lipids and chlorophyll in synchronous cultures of *Chlamydomonas reinhardtii*.—Biochim. et biophys. acta, 1977 v. 498, № 3, p. 360.
  14. Абрамова С., Станчев П. Промени в състава на мастните киселини в липиден екстракт от *Scenedesmus* щам 1972/10—2 Илков в зависимост от фазата на развитие и температура на культивиране.—Хидробиология, 1978, № 7, с. 57.
  15. Клячко-Гурвич Г. Л., Цоглин Л. Н., Семенов В. Е. Динамика жирнокислотного состава липидов в связи с изменением фотосинтетической активности хлоропласта в ходе жизненного цикла хлореллы.—В кн.: Роль низших организмов в круговороте веществ в замкн. эколог. системах. Киев: Наукова думка, 1979, с. 188.
  16. Владимирова М. Г., Семенов В. Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. Изд-во АН СССР, 1962.
  17. Клячко-Гурвич Г. Л., Семенов В. Е. О количественной экстракции нативных липидов из клеток хлореллы.—Физиол. растений, 1978, т. 25, № 2, с. 412.
  18. Клячко-Гурвич Г. Л., Семенова А. Н. Содержание и жирнокислотный состав моногалактозилдиглицеридов в зависимости от освещенности и фазы роста хлореллы в накопительной культуре.—Физиол. растений, 1976, т. 23, № 4, с. 726.
  19. Клячко-Гурвич Г. Л., Семенова А. Н. Изменение содержания и жирнокислотного состава моногалактозилдиглицеридов (МГДГ) при повышении освещенности клеток хлореллы.—Физиол. растений, 1977, т. 24, № 1, с. 75.
  20. Жуков А. В., Верещагин А. Г. Прибор для количественной экстракции липидов из растительного материала.—Физиол. растений, 1974, т. 21, № 3, с. 659.
  21. Владимирова М. Г., Кованова Е. С., Семенов В. Е. Функциональная активность пигментного комплекса и вопросы количественного определения хлорофилла у хлореллы.—В кн.: Матер. I раб. совещ. по вопросу круговорота веществ в замкнутой экологической системе на основе жизнедеятельности низших организмов. Киев: Наукова думка, 1968, с. 187.
  22. Клячко-Гурвич Г. Л., Семенова А. Н., Семенов В. Е. Липидный обмен хлоропластов при адаптации клеток хлореллы к снижению освещенности.—Физиол. растений, 1980, т. 27, № 2, с. 370.
  23. Boardman N. K. Development of chloroplast structure and function.—In: Photosynthesis I. Encyclop. plant physiol., N. S. Berlin: Springer-Verlag, 1977, v. 5, p. 583.
  24. Anderson J. M. The molecular organization of chloroplast thylakoid.—Biochim. et biophys. acta, 1975, v. 416, № 2, p. 191.
  25. Wild A., Trostmann U., Kfelzmann I., Fuldner K.-H. Development of the photosynthetic apparatus during light-dependent greening of a mutant of *Chlorella fusca*.—Planta, 1978, v. 140, № 1, p. 45.

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

Поступила в редакцию  
17.III.1980

## LIPID METABOLISM IN CHLORELLA CELL CYCLE IN RELATION TO PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY

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

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

Essential differences in the concentration and fatty acid composition of acyl lipids at various stages of *Chlorella* ontogeny were observed to be correlated with the changes in chlorophyll concentration and in chloroplast photosynthetic activity. A selective increase in the trienoic acid pool of monogalactosyldiacylglycerols (MGDG) at the very beginning of the cell cycle was accompanied by an enhanced synthesis of chlorophyll *a*. A preferential accumulation of MGDG dienoic acids and of chlorophyll *b* was observed at later stages. The mentioned regularities were also seen in the developing cells grown under low CO<sub>2</sub>. At the period of maximal specific rate of biomass increment, a new-formation of such chloroplast components as chlorophyll and MGDG occurred. At this stage, the content of MGDG was about 40% of the total acyl lipids. At the period of autospore release, a specific derepression of the synthesis or partial degradation of MGDG containing trienoic acids predominantly, as well as a decrease in chlorophyll concentration, were followed by a decline in photosynthetic activity. The correlations observed were apparently due to a direct involvement of MGDG in thylakoid membrane organization and to a differential role of MGDG species differing in fatty acid composition.