

Krzysztof Kulka, Ryszard J. Górecki

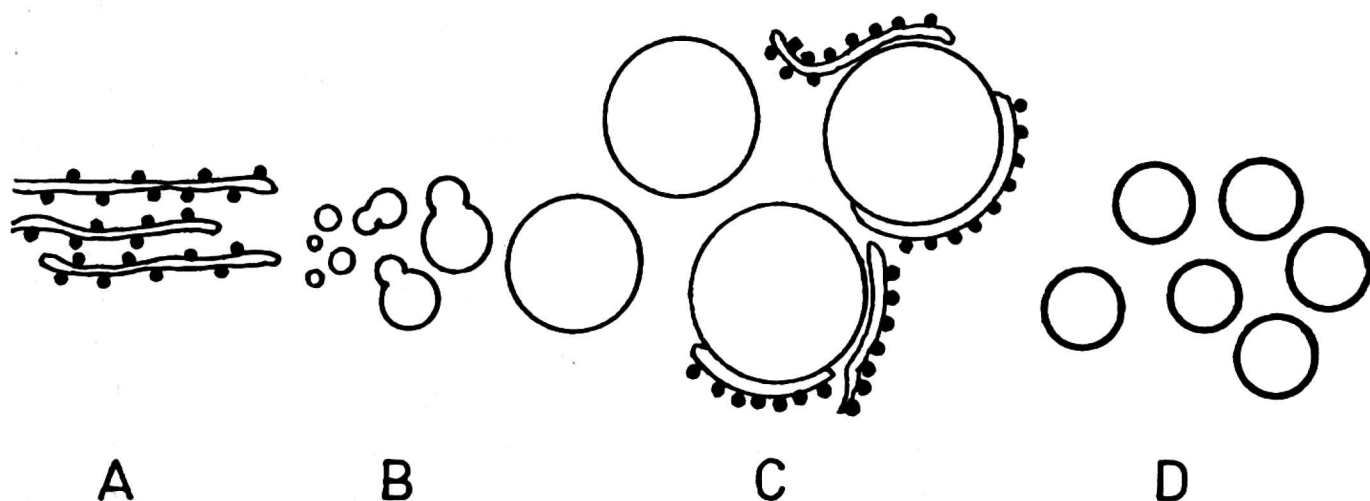
Katedra Fizjologii i Biochemii Roślin ART w Olsztynie

Lipidy rozwijających się nasion

Część II. Gromadzenie lipidów w nasionach

1. Formowanie się ciał tłuszczowych

Triacyloglicerole gromadzą się w nasionach w postaci tzw. ciał tłuszczowych (lipid bodies), zwanych też sferosomami, oleosomami, kroplami lipidowymi itp. Z dotychczasowych badań wynika, że wszystkie enzymy odpowiedzialne za modyfikację kwasów tłuszczowych oraz syntezę triacylogliceroli są zlokalizowane w obrębie retikulum endoplazmatycznego (ER), [14, 18]. Można więc sądzić, że wstępna faza formowania się ciał lipidowych dokonuje się na ER. Zaobserwowano mianowicie, że izolowane z krokosza barwierskiego mikrosomy mogą wydzielać do środowiska nieoblone krople lipidowe. Stwierdzono również, że w nasionach roślin oleistych (należących do krzyżowych) początkowo powstają duże krople lipidowe o średnicy 1–3 μm (rys. 1). Są one następnie otaczane przez szorstkie ER oraz formuje się równocześnie zewnętrzna błona (otoczka) zbudowana głównie z białek hydrofobowych zwanych oleosinami.



Rysunek 1. Model formowania się ciała tłuszczowego: A — gromadzenie triacylogliceroli na ER; B — sekrecja i zlewanie się małych kropli lipidowych; C — wytwarzanie oleosin z udziałem ER na powierzchni ciał tłuszczowych; D — pojawienie się dojrzałych ciał lipidowych z osmofilną otoczką zawierającą oleosiny [13]

Rozmiary ciał lipidowych wszystkich dotychczas badanych gatunków wynoszą ok. 1 μm i podczas rozwoju nasion nie ulegają istotnym zmianom [25]. Natomiast gromadzeniu lipidów zapasowych w nasionach towarzyszy wzrost liczby ciał lipidowych w komórce. Przyjmuje się, że ciała tłuszczowe otoczone są błoną grubości ok. 3 nm, co w przybliżeniu odpowiada połowie grubości błony elementarnej; strona hydrofobowa błony jest zorientowana w kierunku matriks organelli.

W zarodkach rozwijających się nasion rzepaku podczas formowania pierwotnych ciał tłuszczowych nie obserwuje się początkowo wyraźnie zarysowanej błony [12]. Takie niedojrzałe ciała tłuszczowe zawierają minimalną ilość lub nie zawierają w ogóle białek; wykrywa się jednak w nich znaczną ilość fosfolipidów. W toku embriogenezy na powierzchni ciał lipidowych wykształca się wyraźna błona, czemu towarzyszy wzrost ilości białek oleosinowych (10% masy organelli). Większość tych białek jest zbudowana z pojedynczych polipeptydów o masie 19–25 kDa [13]. Warto dodać, że rozmiary ciał tłuszczowych występujących w owocni (gromadzącej duże ilości triacylogliceroli) są ok. 20-krotnie większe niż w nasionach. Ponadto pozabawione są całkowicie oleosin [14].

2. Ogólne uwagi o gromadzeniu tłuszczów w nasionach

Dynamikę gromadzenia tłuszczów badano najczęściej u nasion rącznika, soi, rzepaku, lnu, krokosza i ziarniaków zbóż [1, 2, 14, 19].

U większości nasion roślin oleistych lipidy zapasowe gromadzą się w nasionach w pierwszej połowie ich rozwoju. Substancje te odkładają się w liścieniach zarodka (rzepak, słonecznik, len) lub głównie w bielmie (kolendra, marchew, seler), a niekiedy gromadzą się w znacznych ilościach zarówno w bielmie, jak i w zarodku (np. tytoń).

Ustalono, że w nasionach rzodkiewnika, modraka abisyńskiego, rzepaku i gorczycy gromadzenie tłuszczów zapasowych zaczyna się wkrótce po wygaśnięciu podziałów komórkowych. W wypadku roślin rzepaku uprawianych w warunkach polowych wstrzymanie podziałów komórkowych w zarodku obserwuje się po ok. trzech tygodniach po kwitnieniu. U wymienionych gatunków roślin krzyżowych podstawowa ilość tłuszczów zapasowych nagromadza się w nasionach przed rozpoczęciem syntezy białek zapasowych, np. u rzepaku w 4–5 tygodniu po kwitnieniu. Stwierdzono ponadto, że oleosiny intensywnie gromadzą się w zarodku dopiero po zakończeniu jego rozwoju, ale przed rozpoczęciem dehydratacji nasion [12, 20].

Przytoczone wyżej informacje dotyczące tempa i czasu odkładania tłuszczów zapasowych w nasionach znajdują również swoje potwierdzenie w badaniach molekularnych. W badaniach tych porównywano czas gromadzenia mRNA, kodującego enzymy odpowiedzialne za syntezę triacylogliceroli, z okresem pojawienia się mRNA, kodujących białka zapasowe (np. napiny rzepaku). Za specyficzne wskaźniki

syntezy tłuszczów zapasowych przyjęto ekspresję genów kodujących białka przenoszące acyle-(ACP) oraz reduktazę enoilo-ACP [11], które są istotnymi składnikami kompleksu syntetazy kwasów tłuszczowych.

Stwierdzono, że istnieje korelacja w czasie pomiędzy ilością mRNA odpowiedzialnego za syntezę enzymów biorących udział w powstawaniu lipidów w nasionach z okresem maksymalnego nagromadzenia się triacylogliceroli. Analogiczną prawidłowość zaobserwowano w odniesieniu do mRNA, kodujących napiny nasion rzepaku, których szczyt syntezy przypada na późniejszy okres rozwoju nasion. Innymi słowy, mRNA związane z syntezą lipidów wcześniej nagromadza podczas rozwoju nasion niż mRNA „napin”. Również synteza mRNA, kodującego desaturazę stearoilo-ACP w rozwijających się nasionach rzepaku, wyprzedza akumulację takich białek, jak: krucyferyny i oleosiny [14, 20].

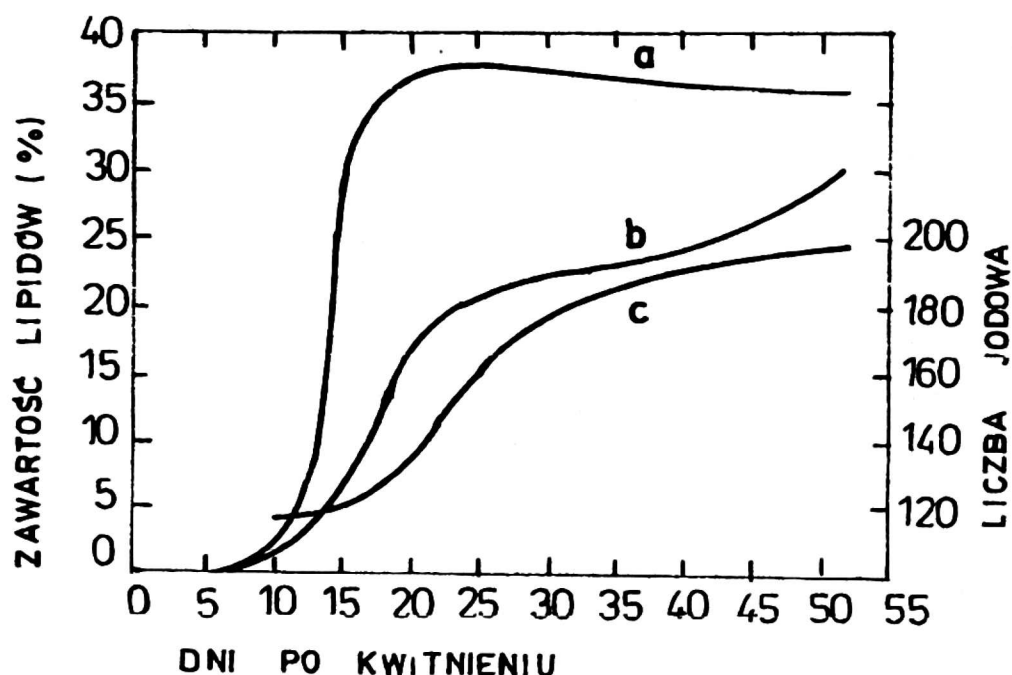
3. Zmiany ilości i składu lipidów podczas rozwoju nasion

W nasionach wkrótce po kwitnieniu roślin stwierdza się dużą zawartość (w suchej masie) węglowodanów i substancji białkowych, natomiast ilość substancji lipidowych jest niewielka. Podczas rozwoju nasion wielu gatunków roślin, zwłaszcza oleistych, można orientacyjnie wyróżnić trzy fazy natężenia syntezy tłuszczów zapasowych [2, 10, 14, 19].

1. Fazę słabego natężenia syntezy, trwającą zwykle kilkanaście dni (u rzepaku ok. 30 dni), licząc czas od chwili zawiązania nasion, kiedy owoce i nasiona szybko rosnąc osiągają prawie ostateczne rozmiary (rys. 2, tab. 1).

Tabela 1. Zawartość tłuszczu oraz poszczególnych kwasów tłuszczowych (mg/100 nasion) w nasionach rącznika podczas ich rozwoju [1]

Liczba dni po kwitnieniu	Tłuszcz	Kwasy				
		palmitynowy	oleinowy	linolowy	linolenowy	rycynolowy
6-9	40	17	3	18	1,2	0
12-15	90	22	22	27	2,5	16
18-21	550	41	63	86	14,3	345
24-27	1950	72	164	197	0	1532
30-33	5750	98	276	397	0	4945R
36-39	10170	122	285	590	0	9173
42-45	13210	132	462	726	0	11902
48-51	13240	119	357	760	0	11992
54-57	15320	138	490R	674	0	14178
60	15400	154	539	708	0	13983



Rysunek 2. Przebieg gromadzenia lipidów w nasionach lnu podczas ich rozwoju: a — zawartość lipidów w nasionach suchych; b — w nasionach świeżo zebranych; c — liczba jodowa tłuszczu nasion suchych [8]

2. Fazę intensywnej syntezy, kiedy zawartość tłuszczów w nasionach szybko wzrasta. Faza ta trwa ok. 20 dni (len, rzepak, rącznik). W tym okresie w nasionach nagromadza się ok. 90% tłuszczów zapasowych. Szybkiej syntezy tłuszczów towarzyszy zmniejszanie się ilości węglowodanów (sacharozy, skrobi, hemiceluloz). W tej fazie ilość triacylogliceroli szybko wzrasta, natomiast poziom wolnych kwasów tłuszczowych raptownie się zmniejsza (tab. 2). W rezultacie tych zmian lipidy dojrzałych nasion składają się w 90–95% z triacylogliceroli (tab. 2 i 3).

Tabela 2. Zmiany zawartości (mg/g lipidów) wolnych kwasów tłuszczowych i różnych acylogliceroli w rozwijających się ziarniakach pszenicy [9]

Zawartość wody w ziarnie [%]	Wolne kwasy tłuszczowe	Triacyloglicerole	Monoacyloglicerole	1,2-diacyloglicerole	1,3-diacyloglicerole
69,0	462	96	28	47	68
66,3	415	201	31	115	116
52,7	380	405	18	112	109
41,1	78	585	13	89	96
27,3	84	786	7	67	60
11,8	10	725	0	56	36

Tabela 3. Zmiany proporcji różnych grup lipidów (w % ogólnej zawartości lipidów) w rozwijających się nasionach soi [10]

Liczba dni po kwitnieniu	Lipidy obojętne		Glikolipidy		Fosfolipidy	
	%	mg na nasienie	%	mg na nasienie	%	mg na nasienie
9	17,0	0,01	29,2	0,02	49,0	0,03
18	46,4	0,42	14,7	0,13	36,5	0,33
40	78,1	6,0	5,3	0,4	16,5	1,3
60	90,0	36,6	2,3	0,9	5,5	2,2
80	92,4	32,8	1,6	0,6	3,8	1,3

3. Fazę szybko malejącej syntezy lipidów, trwającej u nasion większości gatunków najdłużej i przypadającą na okres desykcji nasion. Wówczas to ogólna ilość lipidów jest stała bądź nieznacznie zmniejsza się, co można zaobserwować w rzepaku [4].

W miarę rozwoju nasion zmienia się natężenie syntezy poszczególnych rodzajów lipidów prostych i złożonych. Dzięki temu zmienia się wówczas skład ilościowy różnych składników klas lipidów [8–10, 19]. W nasionach młodych przeważają lipidy złożone (związane z membranami), które reprezentowane są przez fosfolipidy (oraz glikolipidy). Formujące się liścienie zasobne w chloroplasty zawierają szczególnie dużo wymienionych lipidów polarnych, (modrak abisyński, rzepak i in.). Obie grupy lipidów złożonych mogą w niedojrzałych nasionach stanowić łącznie nawet ok. 80% ogólnej ilości lipidów (tab. 3).

W początkowym okresie rozwoju nasiona zawierają małe ilości triacylogliceroli lub nie zawierają ich wcale [1, 2, 10, 19]. Dopiero w drugiej fazie obserwuje się szybkie gromadzenie triacylogliceroli (tab. 2).

Glikoglicerolipidy reprezentowane przez diacylogalaktozyloglicerole oraz diacylogalaktozyloglicerole występują w szczególnie dużych ilościach w błonach plastydów, a zwłaszcza w błonach chloroplastów. Warto dodać, że glikoglicerolipidy zawierają dużo polienowych kwasów tłuszczowych, a szczególnie linolenowego oraz nieco mniej linolowego. W miarę rozwoju nasion chloroplasty zanikają, czemu towarzyszy zmniejszanie się w nasionach względnej ilości acylogalaktozylogliceroli (tab. 3–4). Mimo to absolutna ilość glikolipidów, podobnie jak fosfolipidów, wzrasta wyraźnie w drugiej fazie gromadzenia lipidów, po czym w okresie dojrzewania nasion (połączonego z ich dehydratacją) wskutek degradacji błon plastydów (w tym błon chloroplastów) — wyraźnie maleje (tab. 3, 4) [19].

W okresie rozwoju nasion duże zmiany zachodzą również w składzie fosfolipidów [1, 2, 19]. Na przykład fosfolipidy młodych nasion soi reprezentowane są głównie przez N-acylofosfatydyloetanoloaminę (65%), fosfatydynian (15%) oraz fosfatydylocholinę (8%). W dojrzałych natomiast nasionach dominują: fosfatydylocholina (46%), fosfatydyloetanoloamina (25%) i fosfatydyloinozytol (tab. 5).

Tabela 4. Zmiany zawartości glikolipidów (w mikromolach cukru na 100 ziaren) w rozwijających się ziarniakach kukurydzy [8]

Rodzaje galaktolipidów	Liczba dni po kwitnieniu				
	10	15	20	45	60
Diacylomonogalaktozyloglicerole	0,3	1,5	5,6	5,3	4,1
Diacylogalaktozyloglicerole	2,3	6,8	19,8	29,2	6,0
Cerebrozydy	0,9	1,9	2,1	2,2	2,4
Steryloglikozydy i ich estry	0,5	0,7	1,0	2,3	3,1
Sulfolipidy	0,1	0,6	3,6	13,5	5,4
Glikolipidy ogółem	4,1	11,5	32,1	52,5	21,0

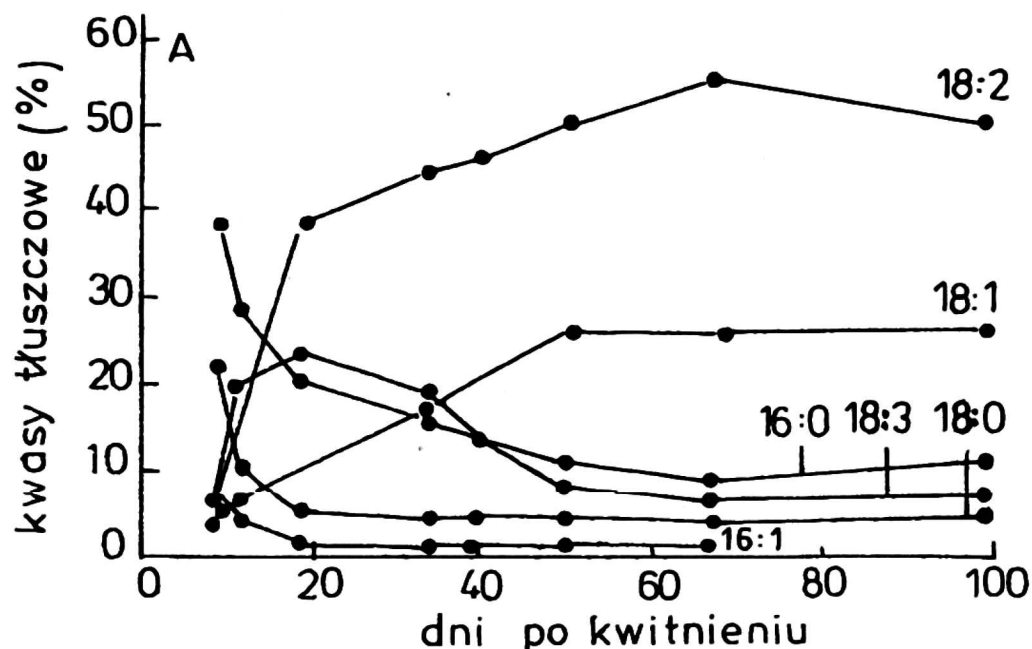
* Glukoza lub inna heksoza łączy się β -glikozydowo z odpowiednim steroidem (cholesterolem, sitosterolem) jako aglikonem, tworząc glikozyd steryl. Ponadto 6-pozycja glukozy może być zestryfikowana kwasem tłuszczowym.

Tabela 5. Zmiany zawartości fosfolipidów (w % molowych) w rozwijających się nasionach soi [22]

Rodzaj fosfolipidów	Liczba dni po kwitnieniu				
	30	40	50	60	75
Kwas fosfatydowy	14,8	14,9	15,1	9,1	0,0
Fosfatydyloinozytol	0,0	0,4	4,4	9,1	17,4
Fosfatydylocholina	8,2	10,2	8,5	9,8	46,0
Fosfatydyloglicerol	3,2	4,0	5,8	4,8	3,6
Difosfatydyloglicerol	2,7	4,0	3,4	4,1	3,4
Fosfatydyloetanolamina	5,3	10,3	8,5	8,6	25,0
N-acylofosfatydyloetanolamina	65,8	56,2	54,7	54,6	4,8

Szczególnie interesującym fosfolipidem występującym w znacznych ilościach w rozwijających się nasionach (groch) i ziarnie (np. owies, pszenica) wielu gatunków jest wspomniana N-acylofosfatydyloetanolamina (APE). Wysoki poziom APE utrzymuje się w nasionach soi do 60 dnia rozwoju (ok. 60%), po czym raptownie spada i w dojrzałych nasionach osiąga wartość zaledwie 5% ogólnej ilości fosfolipidów [22] (tab. 5). Jednocześnie w tym czasie (końcowej fazie dojrzewania) zwiększa się gwałtownie w nasionach procentowa zawartość fosfatydylocholiny (PC) (z 9,8 do 46%) oraz fosfatydyloetanolaminy-PE (z 8,6 do 25%). Wysłunięto więc sugestię, że podczas dojrzewania nasion APE jest przekształcana w PC i PE. Badania z radioaktywnym octanem wskazują ponadto, że APE może uczestniczyć pośrednio w syntezie triacylogliceroli.

Fosfolipidy tworzą się w nasionach najintensywniej w pierwszej połowie ich rozwoju, co wiąże się zapewne z udziałem tych substancji w formowaniu całego systemu cytomembran. W komórkach bielma obserwuje się wówczas szybkie namnażanie ER, plastydów mitochondriów itp. Występujące natomiast zmiany w składzie frakcji fosfolipidowej w końcowym okresie dojrzewania nasion wiążą się z



Rysunek 3. Zmiany składu kwasów tłuszczowych (w % sumy) triacylogliceroli w rozwijających się nasionach soi [1]

procesami desykacyjnymi, zachodzącymi w obrębie membran. Istnieją dane eksperymentalne [5, 21] wskazujące, że przekształcenia fosfolipidów pełnią istotną rolę w uzyskiwaniu przez dojrzewające nasiona tolerancji na wysychanie. Jak stwierdzono na przykładzie ziarniaków kukurydzy dla procesu stabilizacji membran w wysychających nasionach istotny jest wzrost stosunku ilościowego PC do PE. Wiadomo bowiem, że PC sprzyja formowaniu dwuwarstwowej (lamelarniej) struktury błon, natomiast PE dąży do utrzymywania heksagonnej [6].

W okresie rozwoju nasion zmienia się skład kwasów tłuszczowych lipidów prostych i złożonych, chociaż ilość większości kwasów tłuszczowych (w przeliczeniu na jedno nasienie) cały czas wolniej lub szybciej zwiększa się (tab. 1) [1, 2, 8, 9]. W miarę rozwoju nasion i ziarna większości zbadanych gatunków roślin (pszenicy, żyta, owsa, słonecznika, soi i in.) zmniejsza się w ich lipidach procentowa zawartość kwasu linolenowego, palmitynowego i stearynowego, systematycznie zaś zwiększa się ilość kwasu linolowego (rys. 2, tab. 6). Największe jednak zmiany w składzie kwasów tłuszczowych lipidów obserwuje się w okresie dojrzałości młocnej ziarniaków (tab. 6) i pierwszej połowie rozwoju nasion (rys. 3). W wyniku tych zmian w tłuszczach rozwijających się nasion zwiększa się wyraźnie procentowy udział sumy nienasyconych kwasów tłuszczowych.

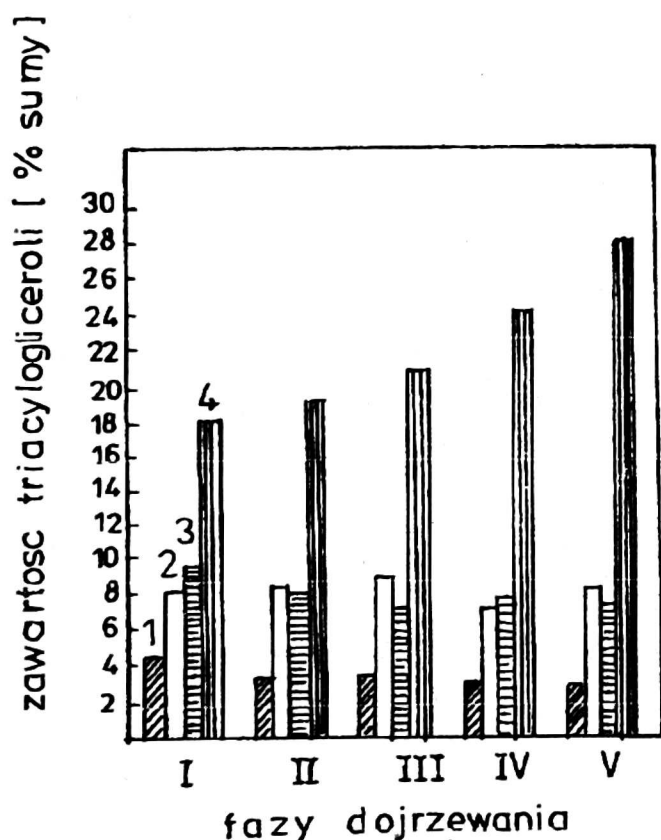
W nasionach roślin oleistych należących do rodziny krzyżowych (rzepak, modrak abisyński) w triacyloglicerolach zwiększa się ilość kwasu erukowego. W rzepaku tzw. zeroerukowym gromadzi się zamiast kwasu erukowego kwas oleinowy (do 50% ogólnej ilości kwasów). W tłuszczach dojrzałych nasion rącznika występuje prawie

Tabela 6. Skład kwasów tłuszczowych (%) lipidów zapasowych ziarniaków pszenicy podczas ich rozwoju [16]

Kwasy	Fazy dojrzałości			
	mleczna	mleczno-woskowa	woskowa	pełna
14 : 0	0,8	0,2	0,1	0
16 : 0	45,9	19,0	17,2	17,7
16 : 1	1,4	0,5	0,7	0,5
18 : 0	5,2	1,1	0,9	0,7
18 : 1	13,4	19,8	16,7	16,5
18 : 2	28,1	56,1	62,4	62,5
18 : 3	4,4	3,3	2,0	2,0
Suma nasyconych	53,7	20,3	18,2	18,5
suma nienasyconych	46,3	79,9	81,8	81,7

90% kwasu rycynolowego. Również w triacyloglicerolach oraz fosfatydylocholinach nasion mutantu słonecznika nagromadza się 83–89% kwasu oleinowego [7].

Przytoczone zmiany w składzie kwasów tłuszczowych lipidów formujących się nasion są spowodowane zmieniającą się szybkością biosyntezy poszczególnych form stereoizomerów triacylogliceroli (form molekularnych). Na przykład w lipidach obojętnych rozwijających się ziarniaków pszenicy wykryto ponad 80 różnych stereoizomerów triacylogliceroli, których zawartość waha się od 0,01 do 28% [10, 15]. Zmiany zawartości głównych triacylogliceroli w rozwijającym się ziarnie pszenicy przedstawiono na rysunku 4. Wynika z niego, że względna zawartość dominującego



Rysunek 4. Zmiany ilości dominujących triacylogliceroli ziarna pszenicy podczas rozwoju i dojrzewania [15]: 1 — 1-palmitoilo-2-linoilo-oleilo-*sn*-glicerol, 2 — 1-oleilo-2,3-dilinoilo-*sn*-glicerol, 3 — 1-palmitoilo-2,3-dilinoilo-*sn*-glicerol, 4 — trilinoiloilo-*sn*-glicerol; I — koniec formowania ziarna, II — dojrzałość mleczna, III — początek dojrzałości woskowej, IV — koniec dojrzałości woskowej, V — dojrzałość pełna

ilościowo trilinoloilo-*sn*-glicerolu wyraźnie wzrasta do pełnej dojrzałości ziarna; poziom 1-oleilo-2, 3-dilinoloilo-*sn*-glicerolu osiąga maksimum na początku fazy dojrzałości woskowej; natomiast zmniejsza się ilość 1-palmitoilo-2,3-dilinoloilo-*sn*-glicerolu i 1-palmitoilo-2-linoloilo-3-oleilo-*sn*-glicerolu.

4. Wpływ czynników siedliskowych na gromadzenie lipidów w nasionach

Zawartość tłuszczu w nasionach oraz jego skład zależą przede wszystkim od czynników natury genetycznej (gatunku, odmiany, genotypu; [10]). Duży wpływ na poziom i zmiany chemiczne lipidów w nasionach wywiera klimat, a zwłaszcza takie jego czynniki, jak temperatura, wilgotność powietrza, zaopatrzenie roślin w wodę itp. Klimat wilgotny i chłodny sprzyja większemu gromadzeniu tłuszczu niż ciepły i suchy [17].

W klimacie gorącym i suchym okres wegetacji roślin jest krótki i w nasionach gromadzi się stosunkowo dużo białka, a mało tłuszczów i węglowodanów. Rośliny rosnące w klimacie tropikalnym zawierają w nasionach tłuszcze o dużej ilości kwasów nasyconych. Przeciwnie, rośliny klimatu umiarkowanego, a zwłaszcza rosnące na północy, zawierają oleje o dużej liczbie jodowej, charakteryzujące się dużym odsetkiem kwasów polienowych. Zwiększenie temperatury z 10 do 30°C podczas wegetacji roślin lnu powoduje w nasionach duże zmniejszenie zawartości kwasu linolenowego, a wzrost kwasu oleinowego [1, 7, 10, 19]. Podobnie jest w przypadku słonecznika, gdzie wzrost temperatury otoczenia z 10 do 30°C podczas rozwoju nasion sprzyja gromadzeniu w triacyloglicerolach kwasu oleinowego, kosztem kwasu linolowego. Znane są jednak przypadki, kiedy wzrastająca temperatura nie powoduje w nasionach zmniejszenia się ilości kwasu 18:2 (krokosz) czy kwasu rycynolowego (rącznik) [10, 19].

Ilość i jakość gromadzonego tłuszczu w dojrzewających nasionach jest znacznie modyfikowana pod wpływem agrotechniki, a zwłaszcza nawożenia mineralnego. Stosowanie dużych dawek nawozów azotowych sprzyja zazwyczaj gromadzeniu białka, powodując jednocześnie obniżenie zawartości lipidów [3]. Pod wpływem działania azotu zwiększa się w tłuszczach zawartość nasyconych kwasów tłuszczowych. Natomiast zawartość potasu i fosforu w glebie sprzyja na ogół gromadzeniu cukrów i tłuszczów. Poza tym nawożenie fosforowe obniża ilość kwasów nienasyconych w lipidach [17].

Okazuje się, że zawartość i jakość tłuszczu w nasionach może zależeć również od terminu i sposobu zbioru nasion. Zbiór dwuetapowy nasion rzepaku wpływa korzystnie na jakość tłuszczu, zmniejszając jego liczbę kwasową [3].

- [1] Bewley J.D., Black M. 1978. Physiology and biochemistry of seeds. Spring-Verlag, Berlin, vol. 1: 69–77.
- [2] Bewley J.D., Black M.: Seeds. 1985. Physiology of development and germination. Plenum Press, New York: 45–52.
- [3] Budzyński W., Majkowski K. 1985. The effect of the time and method of harvesting on the yields and seed quality of doubly improved winter rape. *Acad. Agric. Techn. Olst.* 42: 81–92.
- [4] Budzyński W., Majkowski K., Horodyski A., i in. 1985. Wpływ poziomu i terminu wiosennego nawożenia azotem na plonowanie odmian rzepaku oziomego. *Biul. IHAR*, 157: 123–134.
- [5] Chen Y., Burris J.S. 1991. Dessication tolerance in maturing maize seed: membrane phospholipid composition and thermal properties. *Crop Sci.* 31: 766–770.
- [6] Gagne J., Stamatatos T., Diaeva S.W., i in. 1985. Physical properties and surface interactions of bilayer membranes containing N-methylated phosphatidylethanolamines. *Biochemistry* 24: 4400–4408.
- [7] Garcés R., Garcia J.M., Mancha M. 1989. Biochemical characterisation of high oleic acids mutant from sunflower. In: *Biological role of plant lipids* (P.A. Biaces, K. Gruiz, T. Kremmer, eds). Plenum Press, New York: 79–80.
- [8] Grzesiuk S., Kulka K. 1981. Fizjologia i biochemia nasion. PWRiL, Warszawa: 181–191.
- [9] Grzesiuk S., Kulka K. 1988. Biologia ziarniaków zbóż. PWN: 122–128.
- [10] Gurr M.I. 1980. The biosynthesis of triacyloglycerols. In: *The Biochemistry of Plants* (P.K. Stumpf, E.E. Conn, eds). Acad. Press, New York, vol. 4: 205–248.
- [11] Kater M.M., Koningstein G.M., Nijkamp J.J., Stuitje A.T. 1991. cDNA cloning and expression of *Brassica napus* enoyl-acyl carrier protein reductase in *Escherichia coli*. *Plant Molec. Biol.* 17: 895–909.
- [12] Murphy D.J., Cummins I.J. 1989. Biosynthesis of storage products during embryogenesis in rapeseed. *Plant Physiol.* 135: 63–69.
- [13] Murphy D.J., Cummins J., O'Sullivan J.N. 1989. The ontogeny of oil storage bodies during seed development in crucifers. In: *Biological role of plant lipids* (P.A. Biaces, K. Gruiz, T. Kremer, eds). Plenum Press, New York: 139–142.
- [14] Murphy D.J., Rawsthorne S., Hills M.J. 1993. Storage lipid formation in seeds. *Seed Sci. Research* 3: 79–95.
- [15] Nečajev A.P., Doronina O.D., Giejko N.S., Stojanova V.G. 1977. Izmenenije struktury trigliceridov semjan pšenicy vovremija sozrevanija. *Fiziol. i Błochim. Kult. Rast.* 9: 346–351.
- [16] Novikova N.G., Nečajew A.R., Eremenko T.W. 1973. Izmenenije soderzanija lipidov i ich žirkislotnogo sostava v processie sozrevanija zernorok pšenicy. *Fiziol. Rast.* 20: 896–899.
- [17] Pleškov B.P. 1987. Biochimja selskochozajstvennyh rastienij. Izd. „Kalos”, Moskva: 406–422.
- [18] Richards D.E., Taylor R.D., Murphy D.J. 1993. Localisation and possible substrate specificity of the oleate hydroxylase of developing castor bean seeds. *Plant Physiol. Biochem.* 31: 89–94.
- [19] Slack C.R., Browse J.A. 1984. Synthesis of storage lipids in developing seeds. In: *Seed Physiology Development*. (D.D. Murray, ed.). Acad Press, Sydney-Tokyo, vol. 1: 209–240.
- [20] Slocombe S.P., Cummins I., Jarvis P., Murphy D.J. 1992. Structure and temporal regulation of an embryospecific *Brassica napus* cDNA encoding a stearyl-acyl carrier protein (ACP) desaturase. *Plant Molec. Biol.* 20: 151–156.
- [21] Thompson G. A. 1985. Mechanism of membrane response to environmental stress. In: *Frontiers of membrane research in agriculture*. (J.B. St. John et al, eds.). Rowman and Allanheld, Ottawa: 347–357.
- [22] Wilson R.F., Rinne R.W. 1974. Phospholipids in developing soybean seed. *Plant Physiol.* 54: 744–747.

Lipids of developing seeds

Part. II. Accumulation of lipids in seeds

Summary

In this review article we give a brief account of what is known about the changes in lipid composition and content during seed development. Triacylglycerols accumulate in the cell cytoplasm as oil bodies. During seed development the size of the oil bodies remains almost constant and accumulation of triacylglycerols is accompanied by increase in the number of oil bodies within the cell. Many authors have concluded that oil bodies are lipid droplets bounded by one half of normal, tripartite unit membrane.

The accumulation of total lipids has been studied in a range of oil seeds including castor bean, crambe, soybean, rape, flax and safflower. Storage lipid accumulation in oil-rich seeds generally occurs in three distinct stages. During the initial stage, before the onset of rapid lipid accumulation, structural lipids (phospholipids and glycolipids) are the predominant lipid component while triacylglycerols are essentially absent. During the second stage, a rapid increase in total lipid is observed. The quantities of phospholipids and glycolipids usually also increase during this period (on a per seed basis) but they constitute only a small proportion (<10%) of the total lipids. By the end of this period triacylglycerols constitute about 90% of total lipids. During the final stage leading to full seed maturity, little change in lipid content occurs. There may also be some loss of phospholipids and glycolipids, especially in seeds that are green during development. This is related to the breakdown of chloroplasts and other organelles.