

高等植物におけるガラクト脂質の合成とその役割[§]

東京大学・大学院総合文化研究科

小林 康一*

1. はじめに

葉緑体は、シアノバクテリアの細胞内共生によって植物細胞にもたらされたと考えられている。実際、葉緑体の膜脂質組成は、細胞膜やミトコンドリア膜などその他の膜の脂質組成とは大きく異なっており、シアノバクテリアの膜脂質組成と非常によく似ている。すなわち、細胞膜やミトコンドリア膜などではグリセリン脂質が主要構成脂質であるのに対し¹⁻³⁾、葉緑体やシアノバクテリアではモノガラクトシルジアシルグリセロール (MGDG)、ジガラクトシルジアシルグリセロール (DGDG) といったガラクト脂質が膜脂質の大部分を占めている (図1)^{4,5)}。これらのガラクト脂質は、単純な化学構造であるにもかかわらず、非光合成生物ではほとんど見られない。そのため、植物のガラクト脂質は葉緑体の共生進化の際にもたらされた可能性が示唆されている⁶⁾。

葉緑体とシアノバクテリアは非常に類似した光合成装置を持っており、ともに酸素発生型の光合成を行う。このことから、両者の間でよく保存されてきたこれらの膜脂質も、酸素発生型の光合成に深く関与していると考えられている。実際、ガラクト脂質の光合成における役割について、近年様々な研究成果が報告されている。さらに最近の研究から、ガラクト脂質の光合成以外での役割も明らかとなってきた。特に、リン欠乏条件下では、DGDGがプラスチド外へ輸送され、減少したリン脂質を補っていることが明らかとなり、これらの糖脂質の機能が葉緑体の発達に限定されないことが分かってきた。本稿では、高等植物におけるガラクト脂質の生合成機構とその重要性について、最新の知見をまじえて紹介したい。

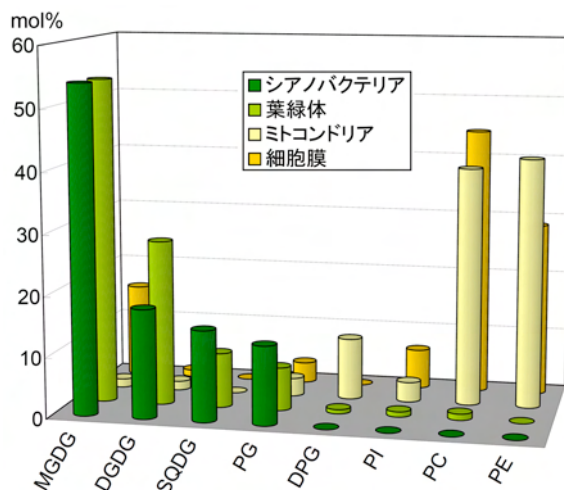


図1 シアノバクテリアと高等植物のオルガネラにおける脂質組成の比較

Synechocystis sp. PCC 6803の全抽出膜 (シアノバクテリア)⁵⁾、トウモロコシ葉肉細胞の葉緑体膜 (葉緑体)⁴⁾、シロイヌナズナ培養細胞のミトコンドリア膜 (ミトコンドリア)²⁾、およびオオムギ葉の細胞膜 (細胞膜)³⁾から得られたグリセロ脂質の組成。MGDG, モノガラクトシルジアシルグリセロール; DGDG, ジガラクトシルジアシルグリセロール; SQDG, スルホキノボシルジアシルグリセロール; PG, ホスファチジルグリセロール; DPG, ジホスファチジルグリセロール (カルジオリピン); PI, ホスファチジルイノシトール; PC, ホスファチジルコリン; PE, ホスファチジルエタノールアミン。

2. 高等植物におけるガラクト脂質合成

2-1. ガラクト脂質合成経路

ガラクト脂質の骨格となるジアシルグリセロール (DAG) の合成は、葉緑体内で完結する原核型経路と、小胞体を経由する真核型経路の二つの経路によって行われる⁷⁾。これらの経路で合成されたDAGは、ガラクト脂質をはじめ様々なグリセロ脂質合成に使われる。高等植物では、MGDG合成の最終ス

[§] 第9回日本光合成研究会シンポジウム ポスター賞受賞論文

* 連絡先 E-mail: ckk@mail.ecc.u-tokyo.ac.jp

トップは、UDP-ガラクトースからガラクトース分子をDAGに転移する反応によって行われる。この糖転移反応は、葉緑体包膜に局在するMGDG合成酵素(MGD)によって触媒される⁸⁾。MGDによって作られたMGDGは、膜の構成だけではなく、DGDG合成の基質としても利用される。つまりDGDG合成は、MGDGにもう1分子のガラクトースを転移することによって行われる。シロイヌナズナでは、ほとんどのDGDGはUDP-ガラクトースからMGDGへの糖転移反応により合成される。この反応は、MGDと同様に葉緑体包膜に局在するDGDG合成酵素(DGD)によって触媒される^{9,10)}。さらに、高等植物ではMGDGから別のMGDGにガラクトースを転移する(結果としてDGDGとDAGが生成される)酵素活性が単離葉緑体で見つかっている^{11,12)}。この酵素反応はさらに連続的におこり、オリゴガラクトシルジアシルグリセロールを生成することが分かっているが、この反応を担う酵素の正体はまだ分かっていない。DGDによって合成されたDGDGは2つ目のガラクトースが α 結合なのに対し、MGDG2分子から合成されるDGDGのガラクトースは β 結合であることから、DGDとはまったく異なった酵素によって行われると考えられる。

2-2. A-typeとB-typeのMGD

シロイヌナズナには、MGD1、MGD2、MGD3の3つのMGDアイソフォームが存在している。これらの酵素はアミノ酸配列の相同性から、A-type (MGD1) と B-type (MGD2/3) に分類される¹³⁾。A-typeとB-typeはアミノ酸配列だけでなく、以下の様々な点において異なった特徴を示す。i) MGD1はN端に葉緑体移行シグナルを持ち、葉緑体の内包膜に輸送されるのに対し、MGD2/3は明確な移行シグナルを持たず、外包膜に局在する。ii) MGD1は原核型経路と真核型経路のどちらの経路で合成されたDAGに対しても高い親和性を示すのに対し、MGD2/3は真核型経路で合成されたDAGに対してより高い特異性を示す。iii) MGD1タンパク質は葉緑体で蓄積が見られるが、MGD2/3タンパク質はほとんど検出できない。iv) MGD1の遺伝子発現は緑色組織で強く見られるが、MGD2/3は光合成組織でほとんど発現を示さず、根や花といった器官の組織で特異的に発現する。v) MGD1の遺伝子発現は光によって誘導されるのに対し、MGD2/3の発現は光の影響を受けず、一方でリン欠乏時に強く誘導される。

以上の特徴は、A-typeとB-typeのMGDはそれぞれ異なった役割を担っていることを示唆している。

2-3. DGD1とDGD2

シロイヌナズナには、DGD1とDGD2の二つのDGDアイソフォームが存在している^{9,14)}。DGD1とDGD2は共に、MGDGとUDP-ガラクトースからDGDGを合成する活性を有する。DGD2では、糖転移活性を担うC末端領域はDGD1と50.8%のidentityを示すのに対し、DGD1に見られるN末端部分は欠失している。このN末端領域は、DGD1が葉緑体外包膜に局在するのに必須であるが¹⁵⁾、それを欠失したDGD2も外包膜に局在することが確かめられている¹⁰⁾。DGD1は外包膜への局在にATPを必要としないのに対し¹⁵⁾、DGD2はATP依存的に輸送されることから¹⁰⁾、このN末端部位の違いにより、膜への輸送機構や局在の仕方の違いが生じている可能性がある。

2-4. MGD1-DGD1による内包膜経路

MGD1のノックアウト変異体(*mgd1-2*)では、MGDGだけでなくDGDGもほとんど検出されない¹⁶⁾。このことは、MGD1は膜構成に使われるMGDGだけでなく、DGDG合成に使われるMGDGの合成もメインに担っていることを示している。また、DGD1のノックアウト変異体(*dgd1*)ではDGDG含量が野生株の10%ほどにまで低下することから¹⁷⁾、DGDG合成の大部分はDGD1によって行われることが明らかとなっている。つまり、MGD1-DGD1がガラクト脂質合成の主要経路であり、通常生育条件下ではこの経路によってほとんどのガラクト脂質が合成されている(図2)。MGD1は内包膜局在であり、外包膜局在のDGD1と局在性の違いがあるが、DGD1に見られるN末端部位が、内包膜から供給されるMGDGの受け取りに関与しているのかもしれない。

2-5. MGD2/3-DGD2による外包膜経路

MGD2/3の二重変異体(*mgd2mgd3*)は、最適生育条件下では生長や脂質組成に野生株との違いをまったく示さない¹⁸⁾。このことから、B-type MGDは通常生育時にはガラクト脂質合成にほとんど寄与していないと考えられる。しかし、リンを欠乏した条件下では、野生株で見られるDGDGの蓄積が、*mgd2mgd3*二重変異体では大幅に低下していた。特に、根におけるDGDGの増加は、*mgd2mgd3*ではまったく見られな

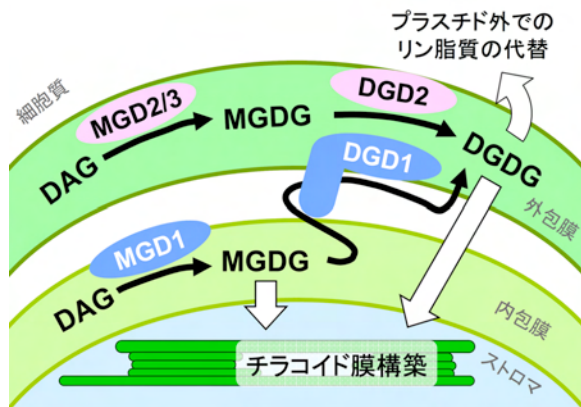


図2 シロイヌナズナ葉緑体包膜におけるガラクト脂質合成
 ガラクト脂質合成の大部分は、MGD1-DGD1経路によって行われる。この経路はチラコイド膜構築に必須である。それに対し、外包膜におけるMGD2/3-DGD2経路はリン欠乏時に活性化され、プラスチド外へのDGDGの蓄積に寄与している。プラスチド外へ輸送されたDGDGはリン脂質の代替を果たすことで、膜脂質におけるリンの使用を抑える。

かったことから、これらの酵素は、リン欠乏時の根でのDGDGの増加に必須であることが明らかとなった¹⁸⁾。さらに、DGD2においても同様の役割が報告されている。すなわち、DGD2は最適条件下ではそれほど大きな貢献をしないが、リン欠乏時には、特に根でのDGDGの蓄積に重要であることが変異体解析から示された^{10, 19)}。さらに、DGDGの脂肪酸解析から、MGD2/3によるMGDG合成は、DGD2によるDGDG合成と強くリンクしていることが明らかとなった^{10, 18)}。リン欠乏条件下においてもMGDGの増加はほとんど見られないことから、MGD2/3によって合成されたMGDGの大部分はDGD2によるDGDG合成に使われると考えられる(図2)。リン欠乏時にはDGDGはプラスチド外へ輸送されることが分かっているが^{1, 2, 19, 20)}、外包膜に局在するMGD2/3-DGD2経路は、このプラスチド外へのDGDGの輸送に有利なのかもしれない。

3. ガラクト脂質の光合成における役割

3-1. チラコイド膜構築における役割

植物やシアノバクテリアでは、チラコイド膜脂質の約80%がガラクト脂質で占められていることから、これらの脂質はチラコイド膜構築に必須の基礎要素となっている。実際、ガラクト脂質をほとんど欠失した*mgd1-2*では、チラコイド膜の形成がまったく起らない¹⁸⁾。また、MGDGの含量が野生株の42%にまで

減少したMGD1ノックダウン変異体²¹⁾では、強光下での光合成効率が大きく低下していた²²⁾。この変異体では、チラコイド膜におけるプロトン駆動力が減少しており、その結果pH依存的な非光化学消光が減少したと考えられる。この結果は、MGDGが膜間のプロトン勾配の形成・維持に重要であることを示している。一方、DGDG含量が大幅に減少した*dgd1*や*dgd1dgd2*二重変異体においても、チラコイド膜の減少や変形が見られている^{17, 23)}。MGDGは極性基の小さいコーン型の構造をしており、単独では脂質二重膜を形成できないノンラメラ脂質であるのに対し、DGDGはラメラ脂質であり、単独で脂質二重膜を形成できる。このような特性の違いなどから、MGDG:DGDG比がおおよそ2:1程度で存在していることが、チラコイド膜の安定的な層構造の形成に重要であると言われている²⁴⁾。ガラクト脂質を欠損した変異体では、そのような膜構造の安定性が損なわれていると考えられる。

3-2. 集光性クロロフィルタンパク質複合体 (LHC) における役割

LHCはグラナの形成など、チラコイド膜の構成に必須である。*in vitro*での再構成実験から、MGDGはノンラメラ脂質であるにもかかわらず、LHCIIと相互作用することでラメラ構造を取ることが示された²⁵⁾。凝集したLHCIIにMGDGを添加することでMGDG-LHCII複合体が形成されたことから、MGDGはアンテナ複合体の形成に重要であると考えられている。さらに、リボソーム内でのLHCII-光化学系IIの再構成実験から、MGDGはLHCIIと光化学系IIの相互作用を増加させ、これらの複合体間でのエネルギー伝達効率を上昇させることが報告されている²⁶⁾。DGDGも、LHCII複合体の形成に重要であることが示されている。ハウレンソウのLHCIIの結晶構造解析から、2分子のDGDGが3量体LHCII同士の接着面に局在していることが報告された²⁷⁾。また、エンドウの結晶化LHCIIでは、複合体の疎水性部位に3分子のDGDG分子が見つかった²⁸⁾。実際、シロイヌナズナ*dgd1*変異体の解析から、DGDGはLHCII三量体の安定化に重要であることが分かっている¹⁷⁾。*dgd1*に*Chloroflexus aurantiacus*の糖転移酵素を導入し、グルコシルガラクトシルジアシルグリセロール(β Glc β GalDG)を蓄積させた形質転換体でも、DGDG欠損に起因する三量体LHCIIの減少を完全には回復できなかったことか

ら、DGDGの α 結合したガラクトースとLHCII三量体との相互作用が、三量体の安定化に重要であると考えられている^{23,29}。

3.3. 光化学系における役割

シアノバクテリアにおける結晶構造解析により、光化学系複合体には多数の脂質分子が含まれていることが示されている。光化学系Iの反応中心近傍には、3分子のホスファチジルグリセロール (PG) と共に1分子のMGDGが存在している³⁰。また、光化学系 II 複合体ではより多くの脂質の存在が明らかとなっており^{31,32}、最新のデータでは、単量体あたり、11分子のMGDGと7分子のDGDGが、他の脂質と共に含まれていることが示された³³。特に、プラストキノン-プラストキノール交換キャビティに位置するMGDGは、プラストキノンの速やかな交換に関与している可能性が示唆されている。このように、MGDGが光合成反応に直接関わっている可能性が考えられているが、MGDGは膜の基礎要素として必須であることなどから、光化学系における直接的な役割はほとんど解明できていない。

それに対し、DGDGの欠失変異は、シアノバクテリア (*Synechocystis* sp. PCC 6803)、高等植物 (シロイヌナズナ) のどちらにおいても致死にならないため、これまでに様々な研究がなされている。シロイヌナズナの*dgd1*変異体では、光化学系 I タンパク質の減少やアクセプター側における阻害が観察されており、DGDGが光化学系Iの安定化や活性に重要なことが分かっている^{34,35}。また、*dgd1*や*dgd1dgd2*二重変異体の解析から、DGDGは光化学系II複体内での安定的な電荷分離に重要であることが示されている³⁶。これらの変異体では、光化学系IIのアクセプター側よりもドナー側により強い影響が見られたことから、DGDGは酸素発生系の反応に特に重要であると考えられている。DGDGの光化学系IIに対する重要性はシアノバクテリアでも調べられており、*Synechocystis* sp. PCC 6803のDGDG合成酵素欠損変異株の解析から、DGDGは表在性タンパク質を介した酸素発生複合体の安定化に重要であることが最近示された³⁷。また、DGDG欠損は光化学系IIにおける光傷害を増大させることが、シロイヌナズナと*Synechocystis*のどちらにおいても観察されている^{17,23,38,39}。DGDG欠損によるマンガクラーターの不安定化や、修復サイクルの

阻害が光傷害の増大を引き起こしている可能性が考えられている。特に、シロイヌナズナを用いた解析において、 β Glc β GalDGを蓄積するDGDG欠損変異体も、それを蓄積しない変異体と同様に強い光傷害を示したことから²³、 α 結合したガラクトースがこのようなDGDGの役割に重要であると考えられる。光化学系IIの結晶構造内において、DGDGは他の脂質と共にD1、D2を取り巻く脂質ベルトを構成していることから³³、DGDGは傷害を受けたD1の速やかな交換に重要である可能性が示唆されている。

4. ガラクト脂質の光合成以外での役割

4.1. リン欠乏適応におけるガラクト脂質の役割

DGDGを欠損した*Synechocystis*は、野生株に比べリン欠乏条件下での生育により強い阻害が見られたことから、DGDGは低リン条件下でのシアノバクテリアの生存に重要であることが示されている⁴⁰。生育に多量の光合成膜を必要とするシアノバクテリアは、リンの少ない生育環境下でより有利に生存するために、リンを用いないガラクト脂質代謝系を進化させてきたのかもしれない。一方、チラコイド膜形成がシアノバクテリアと植物に共通したガラクト脂質の役割であるのに対し、リン欠乏時に見られる、プラスチド外でのDGDGによるリン脂質の代替機構は、植物が葉緑体を獲得して以来、進化の過程で独自に発達させてきたシステムとすることができる。この代替機構がおかしくなった*mgd2mgd3*二重変異体では、リン欠乏時のみ生長の低下が見られた¹⁸。この結果は、DGDGによるリン脂質の代替機構が、低リン条件下での植物の生存に有利に働くことを示している。リンはアルミニウムや鉄などと結合し不溶性の化合物を形成しやすいため、土壌中での利用可能なリン酸の濃度は低く、10 μ Mを超えることはあまりないと言われている⁴¹。10 μ Mのリン酸濃度は、MGD2/3やDGD1/2の遺伝子発現誘導やDGDGの蓄積を引き起こすのに十分低い値であることから^{10,13}、自然界では頻繁にこの代替機構が働いていると予想される。実際、B-type MGDやDGD2はシロイヌナズナだけでなく、被子植物に広く保存されており、また、多くの植物でリン欠乏時にDGDGの蓄積が誘導されることが分かっている^{18,42}。植物は自由に動くことができないので、本来プラスチドの脂質であるDGDGをプラスチド外の膜構築に利用することで、低リン土壌における生存性を高めてきた

のだろう。同じ非リン脂質であるMGDGは、ノンラメラ脂質であり、またプラスチド外での存在が報告されていないことから、ラメラ脂質であるDGDGの特性が、プラスチド外でのリン脂質の代替に重要であると考えられている。

4-2. 根粒形成におけるガラクト脂質の役割

マメ科植物の根粒の細胞内に入り込んで共生している根粒菌は、ペリバクテロイド膜と呼ばれる、植物細胞に由来する膜に包まれ、活発に窒素固定を行うことが知られている⁴³⁾。ダイズやミヤコグサを用いた解析から、このペリバクテロイド膜にDGDGが多量に存在していることが示されている⁴⁴⁾。根粒形成の際には、多量の脂質がペリバクテロイド膜構築のために必要となることから、この時合成されるDGDGは、リン欠乏の場合と同様に、リン脂質を代替することで膜におけるリンの使用を制限している可能性が考えられている。

4-3. 生殖過程におけるガラクト脂質の役割

ペチュニアの花を用いた解析から、花の発達に伴ってMGDG合成活性が上昇し、最終的にDGDGの大幅な増加が起こることが示されている⁴⁵⁾。さらに、ユリ花粉を用いた解析によって、花粉管伸長時にガラクト脂質含量の増加が起こることが分かった⁴⁶⁾。花粉管伸長時には非常に長い細胞膜を形成する必要があるため、リン脂質に加え、ガラクト脂質もその膜構成に利用されているのかもしれない。実際、シロイヌナズナでのレポーター遺伝子を使った組織発現解析から、MGD2/3の発現が花粉管伸長時に強く誘導されることが分かっており⁴⁷⁾、外包膜経路が、花の発達、とくに受精の過程で機能している可能性が考えられる。mgd2 mgd3 二重変異体は生殖過程では特に異常な表現型を示さないが、この過程ではMGD1が B-type MGD を相補している可能性も考えられ、生殖過程におけるガラクト脂質の役割は、今後解明すべき課題として残されている。

Received July 16, 2009, Accepted July 17, 2009, Published August 31, 2009

参考文献

1. Andersson, M. X., Stridh, M. H., Larsson, K. E., Liljenberg, C. and Sandelius, A. S. (2003) Phosphate-

deficient oat replaces a major portion of the plasma membrane phospholipids with the galactolipid digalactosyldiacylglycerol, *FEBS Lett.* 537, 128-132.

2. Jouhet, J., Maréchal, E., Baldan, B., Bligny, R., Joyard, J. and Block, M. A. (2004) Phosphate deprivation induces transfer of DGDG galactolipid from chloroplast to mitochondria, *J. Cell Biol.* 167, 863-874.

3. Rochester, C. P., Kjellbom, P., Andersson, B. and Larsson, C. (1987) Lipid composition of plasma membranes isolated from light-grown barley (*Hordeum vulgare*) leaves: identification of cerebroside as a major component, *Arch. Biochem. Biophys.* 255, 385-391.

4. Poincelot, R. P. (1973) Differences in lipid composition between undifferentiated and mature maize chloroplasts, *Plant Physiol.* 51, 802-804.

5. Wada, H. and Murata, N. (1989) *Synechocystis* PCC6803 mutants defective in desaturation of fatty acids, *Plant Cell Physiol.* 30, 971-978.

6. Murata, N. and Nishida, I. (1987) Lipids of blue-green algae (cyanobacteria), in *The Biochemistry of Plants* (Stumpf P. K. Ed.) 9, pp 315-347, Academic Press, Orlando, Florida.

7. Joyard, J., Maréchal, E., Miège, C., Block, M. A., Dorne, A. J. and Douce, R. (1998) Structure, distribution and biosynthesis of glycerolipids from higher plant chloroplasts, in *Lipid in Photosynthesis: Structure, Function and Genetics* (Siegenthaler P. A. and Murata N. Eds.) pp 21-52, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

8. Shimojima, M., Ohta, H., Iwamatsu, A., Masuda, T., Shioi, Y. and Takamiya, K. (1997) Cloning of the gene for monogalactosyldiacylglycerol synthase and its evolutionary origin, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 333-337.

9. Kelly, A. A. and Dörmann, P. (2002) DGD2, an Arabidopsis gene encoding a UDP-galactose-dependent digalactosyldiacylglycerol synthase is expressed during growth under phosphate-limiting conditions, *J. Biol. Chem.* 277, 1166-1173.

10. Kelly, A. A., Froehlich, J. E. and Dörmann, P. (2003) Disruption of the two digalactosyldiacylglycerol synthase genes *DGD1* and *DGD2* in Arabidopsis reveals the existence of an additional enzyme of galactolipid synthesis, *Plant Cell* 15, 2694-2706.

11. van Besouw, A. and Wintermans, J. F. (1978) Galactolipid formation in chloroplast envelopes. I. Evidence for two mechanisms in galactosylation, *Biochim. Biophys. Acta* 529, 44-53.

12. Xu, C., Fan, J., Riekhof, W., Froehlich, J. E. and Benning, C. (2003) A permease-like protein involved in ER to thylakoid lipid transfer in Arabidopsis, *EMBO J.* 22, 2370-2379.

13. Awai, K., Maréchal, E., Block, M. A., Brun, D., Masuda, T., Shimada, H., Takamiya, K., Ohta, H. and Joyard, J. (2001) Two types of MGDG synthase genes, found widely in both 16:3 and 18:3 plants, differentially mediate galactolipid syntheses in

- photosynthetic and nonphotosynthetic tissues in *Arabidopsis thaliana*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 10960-10965.
14. Dörmann, P., Balbo, I. and Benning, C. (1999) Arabidopsis galactolipid biosynthesis and lipid trafficking mediated by DGD1, *Science* 284, 2181-2184.
 15. Froehlich, J. E., Benning, C. and Dörmann, P. (2001) The digalactosyldiacylglycerol (DGDG) synthase DGD1 is inserted into the outer envelope membrane of chloroplasts in a manner independent of the general import pathway and does not depend on direct interaction with monogalactosyldiacylglycerol synthase for DGDG biosynthesis, *J. Biol. Chem.* 276, 31806-31812.
 16. Kobayashi, K., Kondo, M., Fukuda, H., Nishimura, M. and Ohta, H. (2007) Galactolipid synthesis in chloroplast inner envelope is essential for proper thylakoid biogenesis, photosynthesis, and embryogenesis, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104, 17216-17221.
 17. Dörmann, P., Hoffmann-Benning, S., Balbo, I. and Benning, C. (1995) Isolation and characterization of an Arabidopsis mutant deficient in the thylakoid lipid digalactosyl diacylglycerol, *Plant Cell* 7, 1801-1810.
 18. Kobayashi, K., Awai, K., Nakamura, M., Nagatani, A., Masuda, T. and Ohta, H. (2009) Type-B monogalactosyldiacylglycerol synthases are involved in phosphate starvation-induced lipid remodeling, and are crucial for low-phosphate adaptation, *Plant J.* 57, 322-331.
 19. Härtel, H., Dörmann, P. and Benning, C. (2000) DGD1-independent biosynthesis of extraplastidic galactolipids after phosphate deprivation in *Arabidopsis*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97, 10649-10654.
 20. Andersson, M. X., Larsson, K. E., Tjellstrom, H., Liljenberg, C. and Sandelius, A. S. (2005) Phosphate-limited oat. The plasma membrane and the tonoplast as major targets for phospholipid-to-glycolipid replacement and stimulation of phospholipases in the plasma membrane, *J. Biol. Chem.* 280, 27578-27586.
 21. Jarvis, P., Dörmann, P., Peto, C. A., Lutes, J., Benning, C. and Chory, J. (2000) Galactolipid deficiency and abnormal chloroplast development in the *Arabidopsis* *MGD synthase 1* mutant, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97, 8175-8179.
 22. Aronsson, H., Schöttler, M. A., Kelly, A. A., Sundqvist, C., Dörmann, P., Karim, S. and Jarvis, P. (2008) Monogalactosyldiacylglycerol deficiency in *Arabidopsis* affects pigment composition in the prolamellar body and impairs thylakoid membrane energization and photoprotection in leaves, *Plant Physiol.* 148, 580-592.
 23. Hölzl, G., Witt, S., Gaude, N., Melzer, M., Schöttler, M. A. and Dörmann, P. (2009) The role of diglycosyl lipids in photosynthesis and membrane lipid homeostasis in *Arabidopsis*, *Plant Physiol.* 150, 1147-1159.
 24. Lee, A. G. (2000) Membrane lipids: it's only a phase, *Curr. Biol.* 10, R377-R380.
 25. Simidjiev, I., Stoylova, S., Amenitsch, H., Javorfi, T., Mustardy, L., Laggner, P., Holzenburg, A. and Garab, G. (2000) Self-assembly of large, ordered lamellae from non-bilayer lipids and integral membrane proteins in vitro, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97, 1473-1476.
 26. Zhou, F., Liu, S., Hu, Z., Kuang, T., Paulsen, H. and Yang, C. (2009) Effect of monogalactosyldiacylglycerol on the interaction between photosystem II core complex and its antenna complexes in liposomes of thylakoid lipids, *Photosynth. Res.* 99, 185-193.
 27. Liu, Z., Yan, H., Wang, K., Kuang, T., Zhang, J., Gui, L., An, X. and Chang, W. (2004) Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution, *Nature* 428, 287-292.
 28. Standfuss, J., Terwisscha van Scheltinga, A. C., Lamborghini, M. and Kühlbrandt, W. (2005) Mechanisms of photoprotection and nonphotochemical quenching in pea light-harvesting complex at 2.5 Å resolution, *EMBO J.* 24, 919-928.
 29. Hölzl, G., Witt, S., Kelly, A. A., Zähringer, U., Warnecke, D., Dörmann, P. and Heinz, E. (2006) Functional differences between galactolipids and glucolipids revealed in photosynthesis of higher plants, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 103, 7512-7517.
 30. Jordan, P., Fromme, P., Witt, H. T., Klukas, O., Saenger, W. and Krauss, N. (2001) Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution, *Nature* 411, 909-917.
 31. Loll, B., Kern, J., Saenger, W., Zouni, A. and Biesiadka, J. (2005) Towards complete cofactor arrangement in the 3.0 Å resolution structure of photosystem II, *Nature* 438, 1040-1044.
 32. Sakurai, I., Shen, J. R., Leng, J., Ohashi, S., Kobayashi, M. and Wada, H. (2006) Lipids in oxygen-evolving photosystem II complexes of cyanobacteria and higher plants, *J. Biochem. (Tokyo)* 140, 201-209.
 33. Guskov, A., Kern, J., Gabdulkhakov, A., Broser, M., Zouni, A. and Saenger, W. (2009) Cyanobacterial photosystem II at 2.9-Å resolution and the role of quinones, lipids, channels and chloride, *Nat. Struct. Mol. Biol.* 16, 334-342.
 34. Guo, J., Zhang, Z., Bi, Y., Yang, W., Xu, Y. and Zhang, L. (2005) Decreased stability of photosystem I in *dgd1* mutant of *Arabidopsis thaliana*, *FEBS Lett.* 579, 3619-3624.
 35. Ivanov, A. G., Hendrickson, L., Krol, M., Selstam, E., Oquist, G., Hurry, V. and Huner, N. P. (2006) Digalactosyl-diacylglycerol deficiency impairs the capacity for photosynthetic intersystem electron transport and state transitions in *Arabidopsis thaliana* due to photosystem I acceptor-side limitations, *Plant Cell Physiol.* 47, 1146-1157.

36. Steffen, R., Kelly, A. A., Huyer, J., Dörmann, P. and Renger, G. (2005) Investigations on the reaction pattern of photosystem II in leaves from *Arabidopsis thaliana* wild type plants and mutants with genetically modified lipid content, *Biochemistry* **44**, 3134-3142.
37. Sakurai, I., Mizusawa, N., Wada, H. and Sato, N. (2007) Digalactosyldiacylglycerol is required for stabilization of the oxygen-evolving complex in photosystem II, *Plant Physiol.* **145**, 1361-1370.
38. Mizusawa, N., Sakata, S., Sakurai, I., Sato, N. and Wada, H. (2009) Involvement of digalactosyldiacylglycerol in cellular thermotolerance in *Synechocystis* sp. PCC 6803, *Arch. Microbiol.* **191**, 595-601.
39. Mizusawa, N., Sakurai, I., Sato, N. and Wada, H. (2009) Lack of digalactosyldiacylglycerol increases the sensitivity of *Synechocystis* sp. PCC 6803 to high light stress, *FEBS Lett.* **583**, 718-722.
40. Awai, K., Watanabe, H., Benning, C. and Nishida, I. (2007) Digalactosyldiacylglycerol is required for better photosynthetic growth of *Synechocystis* sp. PCC6803 under phosphate limitation, *Plant Cell Physiol.* **48**, 1517-1523.
41. Schachtman, D. P., Reid, R. J. and Ayling, S. M. (1998) Phosphorus uptake by plants: from soil to cell, *Plant Physiol.* **116**, 447-453.
42. Kobayashi, K., Nakamura, Y. and Ohta, H. (2009) Type A and type B monogalactosyldiacylglycerol synthases are spatially and functionally separated in the plastids of higher plants, *Plant Physiol. Biochem.* **47**, 518-525.
43. Verma, D. P. and Hong, Z. (1996) Biogenesis of the peribacteroid membrane in root nodules, *Trends Microbiol.* **4**, 364-368.
44. Gaude, N., Tippmann, H., Flemetakis, E., Katinakis, P., Udvardi, M. and Dörmann, P. (2004) The galactolipid digalactosyldiacylglycerol accumulates in the peribacteroid membrane of nitrogen-fixing nodules of soybean and Lotus, *J. Biol. Chem.* **279**, 34624-34630.
45. Nakamura, Y., Arimitsu, H., Yamaryo, Y., Awai, K., Masuda, T., Shimada, H., Takamiya, K. and Ohta, H. (2003) Digalactosyldiacylglycerol is a major glycolipid in floral organs of *Petunia hybrida*, *Lipids* **38**, 1107-1112.
46. Nakamura, Y., Kobayashi, K. and Ohta, H. (2009) Activation of galactolipid biosynthesis in development of pistils and pollen tubes, *Plant Physiol. Biochem.* **47**, 535-539.
47. Kobayashi, K., Awai, K., Takamiya, K. and Ohta, H. (2004) *Arabidopsis* type B monogalactosyldiacylglycerol synthase genes are expressed during pollen tube growth and induced by phosphate starvation, *Plant Physiol.* **134**, 640-648.

Galactolipid Synthesis and Its Roles in Higher Plants

Koichi Kobayashi*

Department of General Systems Studies,
Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo