

Einfluß von DCMU auf die Bildung von Lipiden und Fettsäuren und auf die Ultrastruktur von *Euglena gracilis*

Influence of DCMU on the Formation of Lipids and Fatty Acids,
and on the Ultrastructure of *Euglena gracilis*

Edward Göbel

Institut für Vergleichende Tropenmedizin und Parasitologie, München

Ruth Riessner und Peter Pohl

Institut für Pharmazeutische Biologie, Kiel

(Z. Naturforsch. 31 c, 687–692 [1976]; eingegangen am 9. März/20. September 1976)

Euglena gracilis, Fatty Acids, Lipids, Ultrastructure, Chloroplasts, Mitochondria

Euglena gracilis Klebs (strain Z) was grown heterotrophically in the dark for 6 days. Subsequently, the cells were grown photoautotrophically under white fluorescent light with varying amounts of 3-(3,4-dichlorophenyl)-1,1-dimethyl urea (DCMU) (1.7×10^{-9} – 1.0×10^{-5} mol/l) added to the nutrient medium. Under non-photosynthetic conditions (addition of 10^{-6} – 10^{-5} mol DCMU/l), the cells still produced chloroplast structures and a considerable percentage of compounds typical for chloroplasts, such as galactolipids (40–50%), chlorophylls (40%), and polyunsaturated C_{16} and C_{18} fatty acids (16:2, 16:3, 16:4, 18:2, 18:3) (65%). The results indicate that under these conditions the above compounds are synthesized from carbon sources outside the chloroplasts.

Die Bildung von Fettsäuren und Lipiden und die Ultrastruktur von *Euglena gracilis* werden stark von den Lichtverhältnissen beeinflusst. Im Dunklen wächst die Alge heterotroph und farblos und benötigt eine organische Kohlenstoffquelle, wie z. B. Acetat, Citrat, Glucose o. ä.^{1–3}. Jede Zelle bildet bei Dunkelwachstum etwa 30 farblose Proplastiden und synthetisiert vorwiegend gesättigte und einfach-ungesättigte Fettsäuren (vor allem 14:0, 15:0, 16:0, 16:1 und 18:1) sowie Neutrallipide (vor allem Wachsester)^{4–9}.

Bei Belichtung solcher im Dunkeln gezüchteten *Euglena*-Zellen tritt eine auffallende Änderung ein: *Euglena* bildet aus den Proplastiden etwa 10–12 Chloroplasten¹⁰. Die Wachsester werden abgebaut^{11, 12}. Die Zelle bildet nun Chlorophylle, Chloroplastenlipide (Monogalactosyldiglycerid, Digalactosyldiglycerid, Sulfolipid und Phosphatidylglycerin) und höher-ungesättigte C_{16} - und C_{18} -Fettsäuren (16:2, 16:3, 16:4, 18:2 und 18:3). Letz-

tere sind vor allem in den vorher erwähnten neu gebildeten Galactolipiden der Chloroplasten-Thylakoide lokalisiert^{6, 13–18}.

Bei den oben erwähnten Untersuchungen zeigte sich übereinstimmend, daß in *Euglena gracilis* die Biosynthese der Chlorophylle ähnlich beeinflusst wurde wie die der höher-ungesättigten C_{16} - und C_{18} -Fettsäuren und der Glycolipide. Ähnliche Übereinstimmungen hatten sich auch bei Untersuchungen über den Einfluß von NH_4^+ ⁹ und von Mn^{2+} ¹⁹ ergeben: Bei niedrigen Konzentrationen von NH_4^+ (400 μM N) und von Mn^{2+} (9×10^{-2} μM Mn) bildete *Euglena* nur geringe Mengen an Chlorophyllen, höher-ungesättigten C_{16} - und C_{18} -Fettsäuren und an Galactolipiden.

Schiff *et al.*^{20–22} hatten berichtet, daß *Euglena gracilis* var. *bacillaris* bei Blockierung der Photosynthese durch DCMU noch 70% der Chlorophylle bilden kann. Nach den Angaben von Erwin und Bloch²³ blockiert DCMU in belichteten *Euglena*-Zellen den Einbau von Acetat in die ungesättigten, nicht aber in die gesättigten Fettsäuren. Die genannten Veröffentlichungen geben jedoch keine Hinweise darauf, ob und wie stark die Biosynthese von höher-ungesättigten C_{16} - und C_{18} -Fettsäuren und von Galactolipiden beeinträchtigt wird, wenn die Photosynthese durch DCMU ausgeschaltet ist. Ziel dieser Arbeit war es deshalb, die Bildung von Fettsäuren,

Abkürzungen: DC, Dünnschichtchromatographie; DCMU, 3-(3,4-Dichlorphenyl)-1,1-dimethyl-Harnstoff; GC, Gaschromatographie; NL, Neutrallipide; MGDG, Monogalactosyldiglycerid; DGDG, Digalactosyldiglycerid; SL, Sulfolipid (Sulfochinovosyldiglycerid); PG, Phosphatidylglycerin; PE, Phosphatidyläthanolamin; PI, Phosphatidylinositol; PC, Phosphatidylcholin.

Sonderdruckanforderungen an Prof. Dr. P. Pohl, Institut für Pharmazeutische Biologie, Grasweg 9, D-2300 Kiel.

Lipiden und auch Chlorophyllen in belichteten *Euglena*-Zellen unter dem Einfluß unterschiedlicher DCMU-Konzentrationen zu studieren. Außerdem sollte durch elektronenmikroskopische Untersuchungen geklärt werden, wie weit *Euglena gracilis* bei den verschiedenen eingesetzten DCMU-Konzentrationen noch in der Lage ist, Chloroplastenstrukturen aufzubauen.

Material und Methoden

Kultur der Algen

Euglena gracilis Klebs (Stamm Z, leg. de Saedeler) wurde als bakterienfreie Agarkultur von der Algensammlung des Pflanzenphysiologischen Instituts, 34 Göttingen, Nikolausberger Weg 18, bezogen. Als Nährlösung diente das Medium von Cramer und Myers²⁴ in der von uns früher beschriebenen modifizierten Form⁹. Der Stickstoffgehalt der Nährlösung betrug 0,05% NH_4Cl (entspr. etwa 10,7 mM N). Die Algen wurden als 500-ml-Kulturen in 1-l-Erlenmeyerkolben bakterienfrei bei 23 °C 6 Tage im Dunkeln gezüchtet (Algentrockengewicht nach dieser Zeit: 106 mg). Dann wurde die Nährlösung mit unterschiedlichen Mengen DCMU (s. Schemata A–C) versetzt und die Algen anschließend weitere 6 Tage unter Tageslicht (ca. 800 lx) gezüchtet. Die Kulturen wurden durch regelmäßiges Schütteln belüftet. Die Beleuchtungsstärke wurde mit einem Uva-Lux Beleuchtungsmesser (Fa. Gossen) bestimmt.

Aufarbeitung der Lipide

Die Zellen wurden nach Erreichen der stationären Wachstumsphase abzentrifugiert, gefriergetrocknet und die Gesamtlipide mit Chloroform-Methanol (1–2, v/v) extrahiert.

DC der Lipide: Laufmittel: Aceton-Benzol-Wasser (91:30:8) (Kammersättigung mit Papier)²⁵ und Chloroform-Methanol-Wasser (65:25:4). Um gute Trennungen zu erreichen, war es notwendig, die Lösungsmittel über eine Säule zu destillieren. DC-Platten: 6 g Kieselgel HF 254 Merck wurden mit 15 ml Wasser suspendiert, in einer Schichtdicke von 0,25 mm auf Glasplatten (20 × 20 cm) ausgestrichen, 2 h bei 120 °C aktiviert und dann im Vakuum-Exsikkator über P_2O_5 aufbewahrt. Die Lipide wurden strichförmig aufgetragen und nach der DC durch Besprühen mit alkalischer Rhodamin-6G-Lösung (gleiche Volumina von 0,006% Rhodamin 6G in Wasser und 8% KOH, frisch gemischt) im UV-Licht (365 nm) sichtbar gemacht. Die einzelnen Lipide wurden mit Hilfe von Testsubstanzen und auf Grund ihres Gehalts an Galactose²⁶ und an Phosphor²⁷ identifiziert. Die Fettsäuremethylester wurden durch

Transmethylierung mit Na-Methylat erhalten²⁵. Die Chlorophyll-Bestimmungen erfolgten nach der Methode von Arnon²⁸, die Phosphor-Bestimmungen nach der von Franck et al.²⁷.

Zur Bestimmung der Lipid-Galactose (Galactose-Gehalt der Gesamtlipide) wurden 4 mg Gesamtlipide mit Hilfe der DC aufgetrennt. Die Lipidzonen des MGDG und DGDG wurden nach dem Besprühen unter dem UV-Licht umrandet, aus der DC-Platte eluiert und nach der Methode von Roughan und Batt²⁶ auf ihren Gehalt an Galactose untersucht.

¹⁴C-Messungen: Zur Bestimmung des Einbaus von ¹⁴CO₂ wurden 10 ml Algensuspension unter sterilen Bedingungen mit 10 μCi $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ versetzt, 30 min belichtet und dann in einer Tischzentrifuge abzentrifugiert. Der Algen-Niederschlag wurde mit 5 ml methanolischer Ameisensäure (5%) aufgekocht und abmals abzentrifugiert. Die überstehende Lösung wurde in einem 10-ml-Meßkolben abdekantiert und mit Methanol auf 10 ml aufgefüllt. Der abzentrifugierte Niederschlag wurde mit 2 ml Soluene 100 (Packard Sample Solubilizer) vollständig gelöst und mit Methanol auf 5 ml aufgefüllt. Von beiden Lösungen gelangte jeweils 1 ml zur ¹⁴C-Messung, die an einem Tri-Carb Liquid Scintillation Spectrometer durchgeführt wurde. Meßkanäle: A: 70–1000; B: 70–200; C: 200–1000. $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ wurde von New England Nuclear, 6072 Dreieichenhain bezogen.

Gaschromatographie: Modell Packard, a) 20% Reoplex 400 auf Chromosorb WS (45–60 mesh), Säule 3 m × 4 mm; b) 15% EGSS-X auf Gaschrom P (100–120 mesh), Säule 2 m × 5 mm, Säulentemperatur 190°, Durchfluß 60 ml Argon/min, Einspritzmenge 0,01 mg.

Elektronenmikroskopie

Eine Kultur von *Euglena gracilis* wurde wie oben angegeben unter Zusatz von 10^{-5} M DCMU gezüchtet, eine weitere als Kontrollversuch ohne DCMU-Zusatz. Die Algen wurden danach abzentrifugiert und 90 min bei 4 °C in 6-prozentigem Glutaraldehyd in Phosphatpuffer (pH 7,2) fixiert. Nach wiederholtem Abzentrifugieren wurden die Zellen über Nacht in Phosphatpuffer (pH 7,2) bei 4 °C gewaschen und dann mit 1% Osmiumtetroxid in Phosphatpuffer für eine Stunde nachfixiert. Nach Dehydrierung in aufsteigender Alkoholreihe und zweimaliger Behandlung mit Propylenoxid erfolgte die Einbettung des Zentrifugats in Durcupan ACM (Fluka, Heidelberg). Die Polymerisationszeit betrug 24 h. Die Ultradünnschnitte wurden mit einem LKB-Ultramikrotom III mit Glasmessern hergestellt und nach Reynolds²⁹ nachkontrastiert. Die Auswertung erfolgte an einem Siemens Elmiskop 101. Die Beschleunigungsspannung betrug 80 KV.

Resultate

Nach Züchtung der Algen im Dunkeln (6 Tage) und anschließend im Tageslicht (weitere 6 Tage) unter Zugabe unterschiedlicher Mengen DCMU wurden die Trockengewichte der gefriergetrockneten Algen und der Gehalt an Gesamtlipiden, Chlorophyllen und Lipid-Galactose sowie die Photosyntheserate bestimmt.

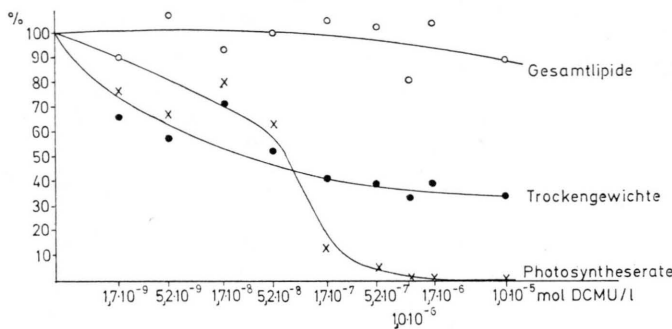
Photosyntheserate (Einbau von $^{14}\text{CO}_2$ im Vergleich zum Kontrollversuch): Die Photosyntheserate nahm im Verhältnis zum Kontrollversuch bei geringen DCMU-Konzentrationen ($1,7 \times 10^{-9}$ bis $5,2 \times 10^{-8}$ M DCMU) zunächst gleichmäßig und langsam ab (von 100 auf 63%), um dann im Bereich zwischen $5,2 \times 10^{-8}$ und $1,7 \times 10^{-7}$ M DCMU sehr rasch abzufallen (von 63 auf 13 und dann auf

5,3%). Ab einer Konzentration von 10^{-6} M DCMU betrug die Photosyntheserate weniger als 1% des Kontrollwertes.

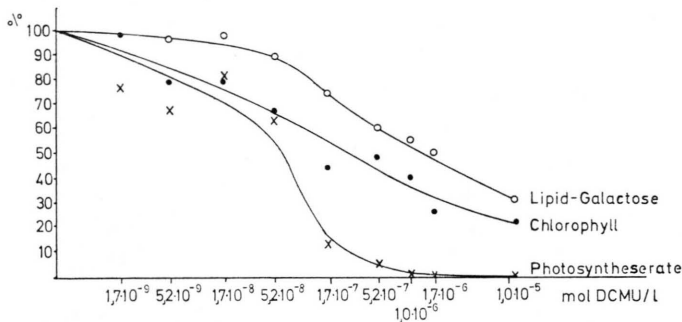
Trockengewichte: Im Vergleich zum Kontrollversuch zeigte sich mit zunehmender DCMU-Konzentration eine Abnahme der Trockengewichte auf etwa 61–66%.

Chlorophyllbildung: Die Chlorophyllwerte verringerten sich bei steigenden DCMU-Konzentrationen bis auf etwa 22%, verglichen mit dem Kontrollversuch. Zu beachten ist jedoch, daß bei Zugabe von $1,7 \times 10^{-7}$ bis 10^{-6} M DCMU noch etwa 40% des im Kontrollversuch gebildeten Chlorophylls synthetisiert wurden.

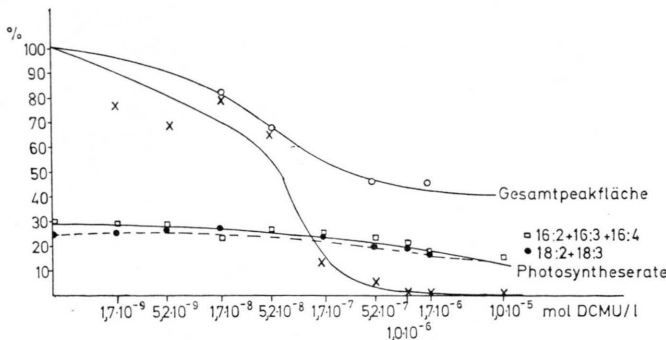
Gesamtlipide: Die absoluten Gewichtsmengen an Gesamtlipiden verringerten sich bei steigenden



Schema A. Trockengewichte, Gesamtlipide und Photosyntheserate von *Euglena gracilis*. (Zuerst Züchtung im Dunkeln, danach Züchtung im Licht unter Zugabe unterschiedlicher Mengen DCMU.)



Schema B. Chlorophyll, Lipid-Galactose und Photosyntheserate *Euglena gracilis*. (Zuerst Züchtung im Dunkeln, danach Züchtung im Licht unter Zugabe unterschiedlicher Mengen DCMU.)



Schema C. Gesamtfettsäuren (Gesamtpeakfläche) und höher-ungesättigte C_{16} - und C_{18} -Fettsäuren sowie Photosyntheserate von *Euglena gracilis*. (Zuerst Züchtung im Dunkeln, danach Züchtung im Licht unter Zugabe unterschiedlicher Mengen DCMU.)

Tab. 1. Photosyntheserate, Trockengewichte, Gesamtlipide, Chlorophylle, Lipid-Galactose, Lipid-Phosphor und Fettsäuren von *Euglena gracilis* bei Dunkelzüchtung mit anschließender Züchtung im Licht (A: ohne DCMU, Kontrollversuch; M: unter Zugabe von 10^{-6} M DCMU).

	A	B
Photosyntheserate (Einbau von $^{14}\text{CO}_2$) (dpm)	1.843.000	14.000
Trockengewicht (mg)	187,0	72,1
Gesamtlipide (mg)	36,0	15,1
Chlorophylle ($\mu\text{g}/\text{mg}$ Gesamtlipide)	108,8	44,1
Lipid-Galactose ($\mu\text{g}/\text{mg}$ Gesamtlipide)	146,3	81,1
Lipid-Phosphor ($\mu\text{g}/\text{mg}$ Gesamtlipide)	14,5 (0,04%)	8,4 (0,055%)
Fettsäuren:		
12:0	0,3	0,1
14:0	4,2	3,6
14:1	2,6	1,1
16:0	10,0	10,4
16:1	6,9	7,0
16:2	8,8	2,7
16:3	4,7	4,7
16:4	16,9	12,2
18:0	0,4	0,1
18:1	3,4	3,6
18:2	9,7	5,2
18:3	16,0	12,0
18:4	4,8	3,6
20:4	7,2	15,4
20:5	5,5	9,0
Nicht identifiziert	2,3	4,2

DCMU-Konzentrationen etwa im gleichen Verhältnis wie die Trockengewichte. Hinsichtlich des prozentualen Gehalts an Gesamtlipiden (bezogen auf die Trockengewichte) war dementsprechend keine eindeutige Änderung festzustellen. Er lag bei allen Kulturen zwischen 23 und 27%.

Lipid-Galactose (Galactosegehalt der Gesamtlipide): Diese Galactosewerte als Maß für den Anteil an Galactolipiden innerhalb der Gesamtlipide veränderten sich annähernd so wie die Chlorophyllwerte. Auch hier erreichte die Galactosebildung bei Zugabe von $1,7 \times 10^{-7}$ bis 10^{-6} M DCMU noch 40–50% des Kontrollwertes.

Lipid-Phosphor (Phosphorgehalt der Gesamtlipide): Diese Werte stiegen bei zunehmenden DCMU-Konzentrationen von 0,04% bis auf 0,067%, was auf eine prozentuale Zunahme von Phospholipiden innerhalb der Gesamtlipide hindeutet.

Zusammensetzung der Gesamtlipide: Abb. 1 zeigt die DC der Gesamtlipide von vier der untersuchten neun Kulturen. Obwohl mit der DC keine quantitativen Aussagen gemacht werden konnten, ergab sich für die Lipid-Galactose, daß ohne Zugabe von DCMU und bei geringen DCMU-Konzentrationen ($1,7 \times 10^{-9}$ M DCMU) vor allem Galactolipide (MGDG und DGDG) gebildet wurden. Bei hohen DCMU-Konzentrationen ($1,7 \times 10^{-7}$ bis 10^{-6} M DCMU) wurden diese Lipide in geringeren Mengen gebildet. Unter diesen Bedingungen wurden lt. DC vor allem Neutrallipide synthetisiert.

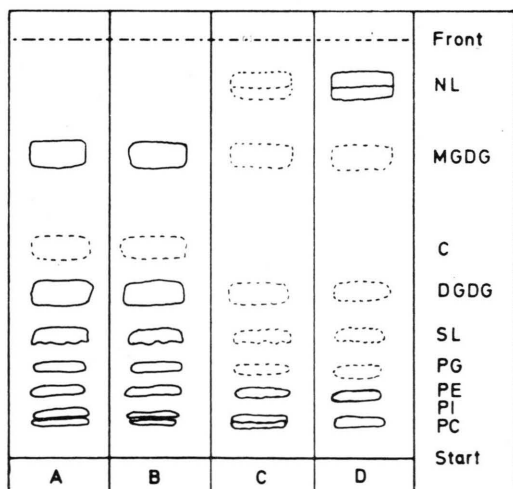


Abb. 1. DC der Gesamtlipide von *Euglena gracilis* bei unterschiedlichen Konzentrationen von DCMU. A: Kontrollversuch (ohne Zusatz von DCMU); B: $1,7 \times 10^{-9}$ M DCMU; C: $1,7 \times 10^{-7}$ M DCMU; D: $1,0 \times 10^{-6}$ M DCMU.

Fettsäuren

a. **Gesamtfettsäuren:** Als Maß für die Gesamtmenge an Fettsäuren wurden hier die bei der GC von aliquoten Fettsäure-Mengen unter Standard-Bedingungen erhaltenen „Gesamtpeakflächen“ eingesetzt. Wie aus Schema C hervorgeht, verminderte sich bei steigenden DCMU-Konzentrationen die Gesamtmenge an Fettsäuren. Bei abgeschalteter Photosynthese (10^{-6} bis 10^{-5} M DCMU) wurden aber noch etwa 40–43% der Gesamtfettsäuren gebildet (bezogen auf den Kontrollversuch).

b. **Zusammensetzung der Fettsäuren:** Da aus früheren Arbeiten^{6, 13–18} bekannt ist, daß die höher ungesättigten C_{16} und C_{18} -Fettsäuren überwiegend in den Chloroplasten lokalisiert sind, wurde in Schema C der DCMU-Einfluß auf diese Fettsäuren verdeutlicht. In diesem Schema sind die Werte der 16:2-, 16:3- und 16:4-Fettsäuren sowie der 18:2- und 18:3-Fettsäuren in je einer Kurve zusammen-

gefaßt. Es ergibt sich daraus, daß der prozentuale Anteil dieser Fettsäuren an den Gesamtfettsäuren im Kontrollversuch etwa bei 30 bzw. 25% lag und bei Zugabe von DCMU in dem Bereich, in dem die Photosyntheserate besonders stark abfiel ($5,2 \times 10^{-8}$ bis $5,2 \times 10^{-7}$ M DCMU), sich nur relativ wenig verringerte (auf etwa 20 bzw. 17%), was einer Verminderung auf etwa 65% des Kontrollwertes entspricht. Erst bei noch höheren DCMU-Konzentrationen sank der Anteil dieser ungesättigten Fettsäuren auf ca. 13% ab.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen

Da die hier untersuchten Fettsäuren und Lipide von *Euglena gracilis* als charakteristische Bestandteile von Chloroplasten gelten^{6, 13-18}, war es notwendig, die oben beschriebenen Resultate durch elektronenmikroskopische Untersuchungen zu untermauern. Diese sollten bestätigen, daß bei den hier eingesetzten Versuchsbedingungen tatsächlich Chloroplasten gebildet wurden. Die Abb. 2* und 3 zeigen Schnitte durch *Euglena*-Zellen aus dem Kontrollversuch (ohne DCMU-Zugabe) und aus dem Versuch mit der größten eingesetzten DCMU-Menge (10^{-5} M DCMU). Abb. 2 (Kontrollversuch) zeigt eine *Euglena*-Zelle mit 9 Chloroplasten, die vor allem entlang der Zellwand orientiert waren. Bei Zugabe von 10^{-5} M DCMU (Abb. 3) führte *Euglena gracilis* keine meßbare Photosynthese mehr durch. Aus der Abbildung geht jedoch hervor, daß auch unter diesen Bedingungen noch Chloroplasten gebildet wurden.

Diskussion

Ähnliche Untersuchungen wie die hier beschriebenen wurden bisher von Schiff und Mitarb.²⁰⁻²² veröffentlicht, und zwar im Hinblick auf den Einfluß von DCMU auf die Chlorophyllbildung in *Euglena gracilis*, var. *bacillaris*. Was diese Farbstoffe betrifft, so stimmen unsere Ergebnisse mit denen von Schiff überein, wenngleich wir nicht die von ihm publizierten hohen Chlorophyllwerte bestätigen können. Schiff teilte mit, daß bei Blockierung der Photosynthese durch 10^{-5} M DCMU sogar noch 70% der Chlorophylle synthetisiert wurden, während bei unseren Versuchen der Wert bei 40% lag. Schiff

machte aber keine Angaben über den Einfluß von DCMU auf die Bildung der Lipide und Fettsäuren.

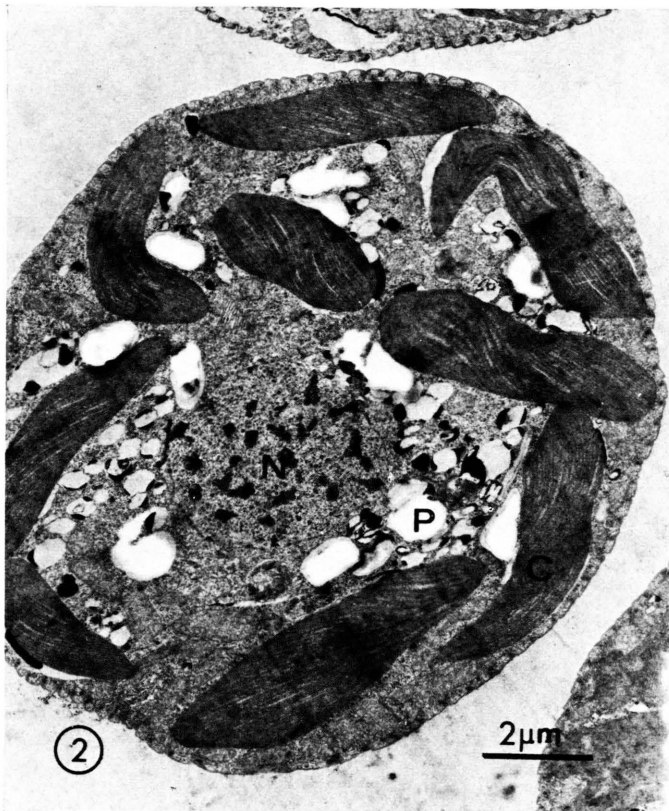
Aus den hier beschriebenen Untersuchungen geht hervor, daß *Euglena gracilis* bei praktisch abgeschalteter Photosynthese (ab 10^{-6} M DCMU) im Vergleich zum Kontrollversuch noch 40–50% der Galactolipide, 65% der höher-ungesättigten C_{16} - und C_{18} -Fettsäuren sowie Chlorophylle (40%) und Chloroplastenstrukturen bildet. Von einigen anderen Organismen ist ebenfalls bekannt, daß sie Chlorophylle und Chloroplasten ohne Beteiligung der Photosynthese bilden können: So entwickelt *Chlorella protothecoides* Plastidstrukturen in Gegenwart von Photosynthesehemmstoffen (z. B. CMU)³⁰. Keimlinge von *Pinus jeffreyi* können im Dunkeln für eine gewisse Zeit Chlorophyll bilden³¹. Klein und Neumann³² berichteten über das Ergrünen und die Entwicklung von Chloroplasten in gebleichten Bohnenblättern bei Abwesenheit der Photosynthese.

Was *Euglena gracilis* betrifft, so führen die obigen Befunde zu der Frage, aus welchen Kohlenstoffquellen dieser Organismus die genannten Fettsäuren, Lipide und Strukturen aufbaut. Die Zelle muß unter diesen Bedingungen (Belichtung dunkel-gezüchteter *Euglena*-Zellen unter Zugabe photosynthesehemmender DCMU-Mengen) offensichtlich Kohlenstoffquellen mobilisieren, die außerhalb der sich neu bildenden Chloroplasten liegen. Das bedeutet, daß zum Aufbau der Chloroplasten und der in ihnen enthaltenen Lipide und Fettsäuren Baumaterial aus dem übrigen Teil der Zelle geliefert wird. Dieser Befund ergänzt unsere früheren Untersuchungen, nach denen bei Belichtung von dunkel-gezüchteten *Euglena*-Zellen ein Fettsäure-Transfer von den im Dunkeln gebildeten Wachsestern zu den bei Belichtung entstehenden Galactolipiden induziert wird. Auch andere Autoren lieferten inzwischen Hinweise für Transfervorgänge beim Aufbau der Chloroplasten: So zeigte Douce³³, daß in Spinat-Chloroplasten die Galactolipide in der Außenmembran („envelope“) gebildet werden, sich dann aber hauptsächlich in den Membranen der weiter innen gelegenen Thylakoide anreichern. Die Biosynthese eines anderen typischen Chloroplastenlipids, des Phosphatidylglycerins, erfolgt bei Spinatblättern außerhalb der Chloroplasten in einer mikrosomalen Zellfraktion³⁴.

Unser besonderer Dank gilt Frau H. Meyer für ihre wertvolle technische Mitarbeit.

* Abb. 2–3 siehe Tafel auf Seite 692 a.

- ¹ B. Heinrich u. J. R. Cook, *J. Protozool.* **14**, 548 [1967].
- ² J. J. Wolken, *Euglena*, Appleton-Century-Crofts, New York 1967.
- ³ D. E. Buetow, *The Biology of Euglena*, Academic Press, New York 1968.
- ⁴ A. Rosenberg, *Biochemistry* **2**, 1148 [1963].
- ⁵ A. Rosenberg u. M. Pecker, *Biochemistry* **3**, 254 [1964].
- ⁶ P. F. Guehler, L. Peterson, H. M. Tsuchija u. R. M. Dodson, *Arch. Biochem. Biophys.* **106**, 294 [1964].
- ⁷ A. Rosenberg u. J. Gouaux, *J. Lipid Res.* **8**, 80 [1967].
- ⁸ P. E. Kolattukudy, *Biochemistry* **9**, 1095 [1970].
- ⁹ P. Pohl u. H. Wagner, *Z. Naturforsch.* **27b**, 53 [1972].
- ¹⁰ H. T. Epstein u. J. A. Schiff, *J. Protozool.* **8**, 427 [1961].
- ¹¹ P. Pohl, *Z. Naturforsch.* **28c**, 264 [1973].
- ¹² P. Pohl, *Z. Naturforsch.* **28c**, 270 [1973].
- ¹³ J. Erwin u. K. Bloch, *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **9**, 103 [1962].
- ¹⁴ B. W. Nichols, *Biochim. Biophys. Acta* **106**, 274 [1965].
- ¹⁵ C. F. Allen, P. Good, H. F. Davies, P. Chisum u. S. D. Fowler, *J. Amer. Oil Chemist's Soc.* **43**, 223 [1966].
- ¹⁶ G. Constantopoulos u. K. Bloch, *J. Biol. Chem.* **242**, 3538 [1967].
- ¹⁷ B. W. Nichols, *Lipid* **3**, 354 [1968].
- ¹⁸ B. W. Nichols u. R. S. Appleby, *Phytochemistry* **8**, 1907 [1969].
- ¹⁹ G. Constantopoulos, *Plant Physiol.* **45**, 76 [1970].
- ²⁰ J. A. Schiff, M. H. Zeldin u. J. Rubman, *Plant Physiol.* **42**, 1716 [1967].
- ²¹ J. A. Schiff u. M. H. Zeldin, *J. Cell Physiol. (Suppl. 1)* **72**, 103 [1968].
- ²² J. A. Schiff, *Stadler Symposia* **3**, 89 [1971].
- ²³ J. Erwin u. K. Bloch, *Biochem. Z.* **338**, 496 [1963].
- ²⁴ M. Cramer u. J. Myers, *Arch. Mikrobiol.* **17**, 384 [1952].
- ²⁵ P. Pohl, H. Glasl u. H. Wagner, *J. Chromatogr.* **49**, 488 [1970].
- ²⁶ P. G. Roughan u. R. D. Batt, *Anal. Biochem.* **22**, 74 [1968].
- ²⁷ H. P. Franck, J. Hölzl u. H. Wagner, *Z. Naturforsch.* **23b**, 439 [1968].
- ²⁸ D. I. Arnon, *Plant Physiol.* **24**, 1 [1949].
- ²⁹ E. S. Reynolds, *J. Cell Biol.* **17**, 208 [1963].
- ³⁰ M. Matsuka u. E. Hase, *Plant Cell Physiol.* **7**, 149 [1966].
- ³¹ L. Bogorad, *Bot. Gaz.* **111**, 221 [1950].
- ³² S. Klein u. J. Neumann, *Plant Cell Physiol.* **7**, 115 [1966].
- ³³ R. Douce, *Science* **183**, 852 [1974].
- ³⁴ M. O. Marshall u. M. Kates, *Biochim. Biophys. Acta* **260**, 558 [1972].



E. Göbel, R. Riessner u. P. Pohl, *Einfluß von DCMU auf die Bildung von Lipiden und Fettsäuren und auf die Ultrastruktur von Euglena gracilis* (S. 687)

Abb. 2. *Euglena gracilis*, Kontrollversuch (ohne DCMU). C, Chloroplast; M, Mitochondrium; N, Nucleus; P, Paramylum.

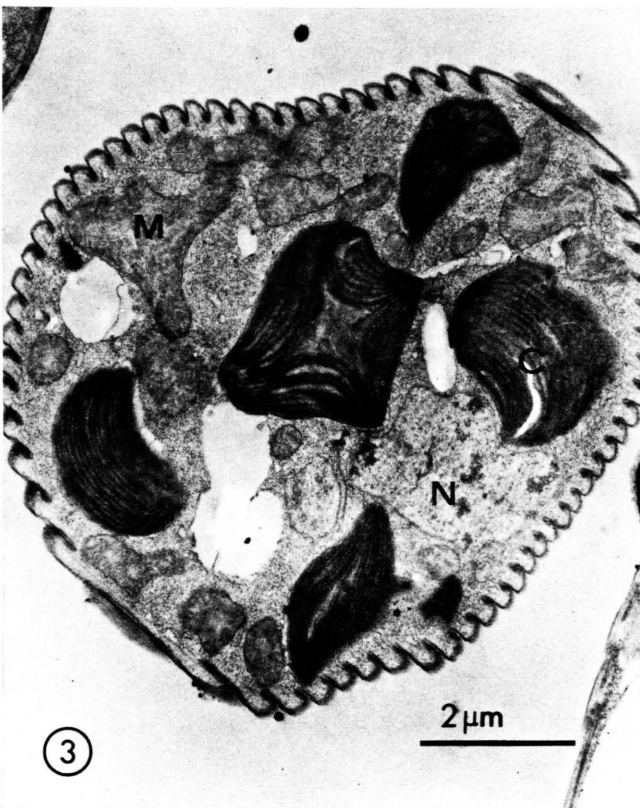


Abb. 3. *Euglena gracilis*, Zusatz von 10^{-5} M DCMU.

