

고구마 전분 대사공학 연구 동향

안영옥 · 양경실 · 김선형 · 곽상수 · 이행순

Current status on metabolic engineering of starch in sweetpotato

Young Ock Ahn · Kyoung-Sil Yang · Sun-Hyung Kim · Sang-Soo Kwak · Haeng-Soon Lee

Received: 7 September 2009 / Accepted: 15 September 2009

© Korean Society for Plant Biotechnology

Abstract Starch serves not only as an energy source for plants, animals, and humans but also as an environmentally friendly alternative for fossil fuels. Progress in understanding of starch biosynthesis, and the isolation of many genes involved in this process have enabled the genetic modification of crops in a rational manner to produce novel starches with improved functionality. Starch is composed of two glucose polymers, amylose and amylopectin. The amylose and amylopectin ratio in starch affects its physical and physicochemical properties. Alteration in starch structure can be achieved by modifying genes encoding the enzymes responsible for starch biosynthesis and starch hydrolysis. Here, we describe recent findings concerning the starch modification in sweetpotato. Sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam] ranks seventh in annual production among food crops in the world as an important starch source. To develop transgenic sweetpotato plants with modifying starch composition, we constructed transformation vectors overexpressing granule bound starch synthase I and inhibiting amylopectin synthesis genes such as starch branching enzyme and isoamylase under the control of 35S promoter, respectively. Transformation of sweetpotato (cv. Yulmi) is in progress.

서론

전분은 식물에서 가장 많은 저장 탄수화물로서 식량 및 다양한 용도로 이용되고 있으며 최근 들어 바이오에탄올 및 여러 가지 산업적 신소재로 주목을 받고 있다. 또한 전분은 유용한 폴리머일 뿐만 아니라 값싸고 물성을 바꿀 수 있는 특성이 있다. 최근 들어 전분 생합성에 관여하는 효소들의 유전자들이 분리되고 작물 형질전환을 통하여 전분의 구조를 바꾸는 연구가 진행되고 있다.

대부분 작물의 전분은 20-30%의 아밀로스와 70-80%의 아밀로펙틴으로 이루어져있으며 아밀로스와 아밀로펙틴 비율에 따라 전분의 물리·화학적 특성이 달라진다. 이중 아밀로스는 선형구조의 α -1,4-D-glucan polymer로 granule-bound starch synthase (GBSS)에 의해 ADP-glucose로부터 합성되며, 아밀로펙틴은 α -1,6 linkages로 연결된 가지형 구조로 glucan polymer isoamylase, starch synthase (SS), starch branching enzyme (SBE), isoamylase 등 여러 가지 효소 작용으로 합성되며 이중 glucose unit의 5% 정도가 가지형태로 되어 있다 (Jobling 2004, Fig. 1).

고구마 [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.]는 아시아 및 아프리카 지역의 중요한 전분작물 중 하나이다. 고구마의 전분 함량은 건중량의 70% 정도 차지하며 15% 아밀로스와 85% 아밀로펙틴으로 이루어져있다. 바이오에탄올 생산에 많이 이용되는 전분작물인 옥수수의 경우는 아밀로스 20-30%와 아밀로펙틴 70-80%로 이루어져있다. 바이오에탄올과 같은 바이오연료가 화석연료의 대체에너지로 떠오르면서 이러한 바이오연료를 생산하기 위한 바이오매스 이용이 관심을 받고 있다. 고구마는 단위면적당 생산량이 높은 대표적인 전분작물이다. 2008년 미국 USDA 보고에 의하면 메리랜드와 알라바마 지역에서 생산되는 고구마의 탄수화물 양은 사탕수수와 비슷하며 이것은 옥수수에서 생산되는 양보다 두 세배 높은 것이다 (www.ars.

Y. O. Ahn · K.-S. Yang · S.-S. Kwak · H.-S. Lee (✉)
한국생명공학연구원 환경바이오연구센터
(Environmental Biotechnology Research Center, Korea Research Institute of Bioscience and Biotechnology (KRIBB), Gwahangno 111, Yuseong-gu, Daejeon 305-806, Korea)
e-mail: hslee@kribb.re.kr

S.-H. Kim
서울시립대학교 환경원예학과
(Department of Environmental Horticulture, University of Seoul, 90 Jeonnon-gong, Dongdaemun-gu, Seoul 130-743, Korea)

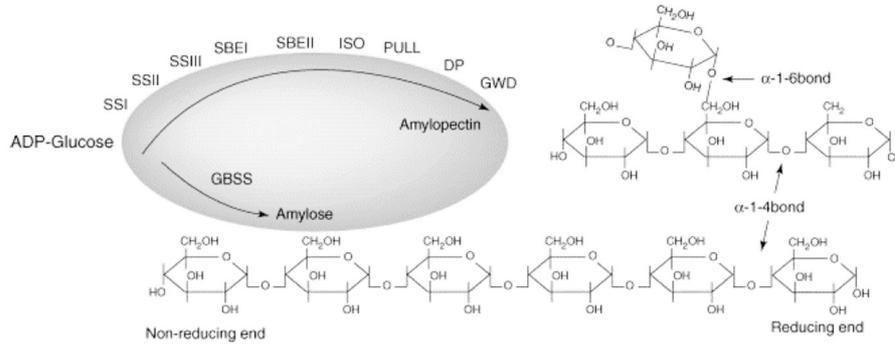


Fig. 1 Starch biosynthetic enzymes. Schematic view of enzymes involved in the biosynthesis of amylopectin and amylose, together with the molecular structure of these glucans. GBSS, granule bound starch synthase; SS, starch synthase; SBE, starch-branching enzyme; ISO, isoamylase; PULL, pullulanase; DP, disproportionating enzyme; GWD, α -glucan water dikinase (Jobling 2004)

usda.gov). 즉 고구마는 식량수급에 영향을 주지 않고서 한계농지에서 전분 생산용으로 재배하기에 적절한 전분 작물이라는 것이다.

식량, 사료 및 연료의 수요가 증가하면서 전분의 기능과 생산성이 향상된 작물의 개발이 요구되고 있다. 전분을 원하는 목적에 맞게 재설계하기 위한 방법으로 전분 합성에 관여하는 효소들의 유전자를 변형시킴으로써 아밀로스과 아밀로펙틴으로 구성된 전분조성을 변형시키거나 또는 전분분해에 필요한 에너지를 감소시키는 전략이 있다 (Jobling et al. 2002; Jobling 2004). 또한 전분의 특성을 변형시키거나 또 다른 바이오매스 전환효소를 도입하여 전환과정을 보다 효과적으로 하는데 도움을 주는 방법이 있다 (Chiang et al. 2005). 최근 바이오에탄올을 경제적 또는 효율적으로 생산하기 위한 전략이 필요하면서 전분의 물성을 전환시키는데 에너지가 적게 소모되는 방향으로 연구가 진행되고 있다. 이와 같이 전분구조 변화에 관한 대부분의 연구는 형질전환 방법으로 전분 생합성 유전자들의 발현을 과발현 또는 억제시킨 것으로 주로 감자, 벼에서 많이 보고되었다 (Table 1). 이렇게 감자와 벼 등에서 연구가 많이 이루어진 것은 감자, 벼가 주요 식량작물이면서 비교적 형질전환이 용이하기 때문인 것으로 생각된다. 하지만 고구마의 경우 감자에 비해 전분함량이 높지만 형질전환 등이 어려워 비교적 연구가 많이 이루어지지 않은 것으로 생각된다.

저자들은 고구마의 장점을 인식하면서 산업용 고구마 개발을 위한 분자육종 연구를 수행하여 왔다. 주요 국내 품종을 대상으로 식물체 재분화 및 형질전환 시스템을 확립하였으며 (Kwon et al. 2002; Lim et al. 2004), 항산화 효소 유전자를 도입하여 스트레스 내성 고구마를 개발하였을 뿐만 아니라 (Lim et al. 2007; Kim et al. 2009) 돼지 유행성 설사병 바이러스 항원단백질을 생산하는 고구마를 개발한 바 있다 (Yang et al. 2005). 현재는 고구마 전분 조성을 변형시키는 연구를 진행 중이다. 본 논문에서는 아밀로스과 아밀로펙틴으로 구성된 전분 합성에 관련된

효소 및 이들의 유전자 도입으로 전분의 조성 및 구조를 변형시킨 사례들을 고구마를 중심으로 살펴보고자 한다.

전분 생합성 효소 및 유전자

전분 생합성

전분은 두 개의 glucose 중합체가 아밀로스와 아밀로펙틴으로 구성된 간단한 구조로 되어있지만 합성은 복잡한 편이다. 아밀로스는 glucose 분자가 α -1,4 결합으로 된 구조이고, 아밀로펙틴은 α -1,6 결합의 glucose 골격에 약 5% 정도의 α -1,6 결합의 가지구조로 되어있다. 전분생합성에는 최소한 4 종류의 효소활성이 관여된다. AGPase는 전분생합성의 glucose 공여체로서 ADP-glucose를 합성한다. Starch synthase (SS)는 α -1,4 결합으로 glucose 중합체를 길게 하는데 관여하며 starch branching enzyme (SBE)는 glucose polymer의 α -1,6 결합을 형성하는 반면 starch debranching enzyme (DSBE)는 α -1,6 결합을 분해하는데 관여하는 중요한 효소이다.

ADP-glucose pyrophosphorylase (AGPase)

고등식물의 ADP-glucose pyrophosphorylase (AGPase)는 전분생합성 경로의 첫 번째 효소로 glucose-1-phosphate와 ATP로부터 ADP-glucose와 pyrophosphate를 생성하는 반응을 촉매한다. AGPase는 2개의 small subunit와 2개의 large subunit으로 이루어진 heterotetramer로 존재하며 전분대사의 중심적 위치를 차지하며 sink-source의 탄소분배를 결정하는 주요인자이다. 이 AGPase 활성은 3-phosphoglycerate에 의해 촉진되지만 pyrophosphate에 의해 저해되는 allosteric 속성이 있다.

AGPase 조절인자를 변화시켜 전분의 양을 조절하기 위한 시도가 감자, 옥수수, 밀, 벼 등과 같은 전분작물에서 많이 보고되고 있으며 AGPase 유전자를 도입한 벼, 밀, 옥수수 등에서 20-30% 정도 바이오매스가 증가하였다 (Smidansky et al. 2002). 고구마에서는 전분생합성 조

Table 1 Modification of starch components and structure by genetic engineering of starch biosynthesis-related genes in starch crops

Crop	Gene expression	Phenotype	Reference
Sweet-potato	GBSSI overexpression	Amylose-free starch	Kimura et al. 2001
	GBSSI inhibition	Amylose-free starch	Otani et al. 2007
	SBEII inhibition	High-amylose starch	Shimada et al. 2006
	SRFI overexpression	High-starch, low-glucose and fructose	Tanaka et al. 2009
	AGPase inhibition	Low-amylose starch	Min et al. 2007
Potato	SBE A inhibition	Middle-amylose starch	Jobling et al. 1999
	SBE A/B inhibition	High-amylose starch	Schwall et al. 2000
	Starch synthase inhibition	Amylose-free, freeze-thaw-stable starch	Jobling et al. 2002
	SSII/SSIII inhibition	Increase of short chain in amylopectin	Edwards et al. 1999
Rice	β -amylase overexpression	Increase of sugar content	Lin et al. 2008
	Amylopullulanase overexpression	Reduction of amylose	Chiang et al. 2005
	GBSSI overexpression	Increase of amylose	Itoh et al. 2003
	SBE inhibition	Increase of short chain in amylopectin	Satoh et al. 2003
Maize	AGPase overexpression	Increase of seed weight	Wang et al. 2007
Wheat	AGPase overexpression	Increase of seed yield	Smidansky et al. 2002

질을 조사하고자 AGPase small subunit를 antisense 방법으로 도입시킨 결과 전분생합성이 저해되었음이 보고되었다 (Min et al. 2007).

Granule bound starch synthase (GBSS)

선형구조인 아밀로스 생합성에 관여하는 효소로 waxy 단백질로 알려져 있으며 최근 아밀로스 생합성뿐만 아니라 아밀로펙틴 분자의 특성에도 영향을 미친다고 알려져 있다 (Kitahara et al. 2007). 또한 GBSSI 유전자가 벼에서 아밀로펙틴의 extra-long unit 가지 합성에 관여하는 것으로 보고되었다 (Hanashiro et al. 2008).

전분조성 변형 형질전환 식물체

아밀로스 고함유 전분

전분조성 변화에 관한 연구는 감자에서 많이 이루어졌다. 아밀로스 함량이 높은 전분은 식품소재로 유용하다. 또한 아밀로스 함량이 높은 전분은 영양학적으로 이점이 있는 ‘resistant starch’로 가공될 수 있으며 접착제나 골판지 제조에 이용된다. 이와 같은 아밀로스 함량이 높은 전분이 아밀로펙틴 생합성에 관여하는 SBE 발현을 억제시켜 감자에서 개발된 바 있다 (Jobling et al. 1999; Schwall et al. 2000). 또한 감자에서 SBE A 유전자의 발현을 antisense로 억제시켰을 때 아밀로스 함량이 약간 증가된 전분이 만들어졌다 (Jobling et al. 1999). 그러나 SBEI 과 SBEII 두가지를 억제시킨 경우 아밀로스 수준이 60% 이상 증가된 전분을 생성하였다 (Schwall et al. 2000). 최

근에는 SBEII의 single-domain 항체를 이용하여 아밀로스 함량이 증가된 전분을 만드는 보다 효과적으로 유전자 발현을 억제시키는 방법이 보고되었다 (Jobling et al. 2003).

SSIIa 활성이 없어서 아밀로펙틴 합성이 감소되어 고 아밀로스 함량이 높은 전분이 보리 sex6 돌연변이에서 보고되었다 (Morell et al. 2003). 일반적으로 아밀로스 함량이 높은 전분의 아밀로펙틴은 긴 가지를 가지고 있으며 이러한 전분은 젤라틴화 되는 온도가 높다. 즉 호화온도가 높다. 그러나 SBE 활성이 억제되어 만들어진 sex6 고아밀로스 전분의 아밀로펙틴은 비교적 짧은 가지를 가지고 있으며 낮은 온도에서 젤라틴화 되었다 (Morell et al. 2003).

지금까지 보고된 바에 의하면 아밀로스 함량이 높은 전분을 생산하는 작물은 정상 전분을 생산하는 작물에 비해 생산량이 낮은 편이다. 따라서 전분 생산량 및 sink strength을 증가시키는 전략으로 전분 생합성에서 첫 번째로 작용하는 조절효소인 AGPase 활성을 증가시키거나 (Smidansky et al. 2002) 또는 adenylate pool을 증가시켜 전분 함량을 증가시키는 연구가 진행되었다 (Regierer et al. 2002). 또한 전분조성 변화 이외에 아밀로스와 아밀로펙틴의 구조를 바꾸는 방향으로 관심이 모아지고 있다. 옥수수 또는 감자에서 SBEI 유전자 발현이 감소되었지만 아밀로스 수준에는 변화가 없었고, 벼의 경우 아밀로펙틴 구조가 약간 변화하였다 (Satoh et al. 2003). 이 경우 아밀로펙틴은 가지가 짧고 긴 가지가 거의 없는 구조를 나타내었다. 이러한 전분은 정상 전분에 비해 젤라틴화

가 약간 낮았고 urea에 녹는 경향이 있었다. 또한 3개의 전분합성 관련 유전자인 starch synthase II, III 및 GBSSI 발현을 antisense로 억제하여 freeze-thaw-stable 감자전분이 개발되었는데 이 경우는 아밀로스 길이와 아밀로펙틴의 가지가 짧아진 전분 구조를 보였다 (Jobling et al. 2002). 이러한 전분은 냉동 또는 낮은 온도에서 보존할 수 있어 식품산업에 유용하게 이용될 수 있다.

아밀로펙틴 고함유 전분

아밀로스가 없는 전분 또는 아밀로펙틴 함량이 높은 전분을 개발하는 연구도 주로 감자에서 많이 이루어졌다. 아밀로스 생합성에 관여하는 효소인 GBSSI 유전자의 발현을 억제시켜 amylose-free (waxy) 전분 감자가 개발된 바 있다 (Visser et al. 1991). 또한 아밀로펙틴 생합성에 관여하는 효소 중 하나인 SSII 및 SSIII를 단독 혹은 두 가지 모두 억제시켰을 때 아밀로스 함량이 약간 변화하였고 아밀로펙틴의 가지 길이가 변화하였다 (Edwards et al. 1999).

감자 괴경에서의 waxy 전분은 GBSSI 유전자의 발현을 antisense로 감소시켜서 개발된 결과이지만 (Visser et al. 1991), 고구마에서는 이 유전자를 sense 방향으로 과발현시켰을 때 유전자 발현이 co-suppression 되어 아밀로스가 없이 아밀로펙틴만으로 구성된 전분을 가진 고구마가 개발된 바 있다 (Kimura et al. 2001; Noda et al. 2002). 이런 전분은 아밀로스가 없기 때문에 일반 전분에 비해 freeze-thaw가 향상되어 있다.

아밀로펙틴 구조 변형

아밀로스는 GBSSI 한 가지 효소에 의해 합성되는 반면에 아밀로펙틴 생합성에는 SS, SBE 등 여러 가지 효소가 관여하고 있으며 이들 유전자들의 발현을 억제시켜 새로운 아밀로펙틴 전분을 만들 수 있다. SBEI 유전자의 발현을 감소시킨 감자의 경우 아밀로펙틴 함량과 가지 길이에 변화가 없었으나 (Safford et al. 1998), 벼에서는 아밀로펙틴의 구조가 변화하였다 (Satoh et al. 2003). 마찬가지로 SS 유전자를 변형시켰을 때 감자 전분의 아밀로펙틴의 가지 길이는 변화되었으며 (Edwards et al. 1995; Marshall et al. 1996) SSII와 SSIII를 동시에 억제시켰을 때 함량까지 변화되었다 (Edwards et al. 1999).

바이오매스 전환효소를 도입하여 전분의 특성을 변형시키는 방법으로 amylopullulanase 유전자를 벼에 도입한 결과 낱알의 수확량은 변화가 없으면서 아밀로스 함량이 줄어들었으며 이렇게 변형된 전분이 85°C에서 완전히 수용성 당으로 전환되었다 (Chiang et al. 2005). 이 amylopullulanase는 α -amylase와 pullulanase 활성을 동시에 가지고 있어 다당류의 α -1,4 결합과 α -1,6 결합을 가수분해시킬 수 있다. 또한 β -amylase는 전분의 α -1,4 결합을 분해하여 maltose를 만들어내는 효소인데 이 유전자를 도입시킨

감자를 포장에서 생육시킨 결과 괴경에서 이 효소는 60°C에서 안정하였으며 활성을 나타내었다 (Lin et al. 2008).

전분조성 변화 형질전환 고구마 개발

전분조성 변형 형질전환 고구마 개발 현황

아밀로스 생합성 효소 GBSSI 유전자가 CaMV 35S 프로모터 조절하에 과발현 되도록 제작된 벡터를 도입한 형질전환 고구마 저장뿌리에서 GBSSI 유전자의 발현이 co-suppression되어 아밀로스가 없이 아밀로펙틴만으로 이루어진 전분 고구마가 개발된 바 있다 (Kimura et al. 2001). 이러한 전분은 일반 고구마 전분에 비해 glucoamylase 분해에 민감하고 아밀로펙틴의 가지 길이가 짧을 뿐만 아니라 젤라틴화 되는 온도가 높았다 (Noda et al. 2002). 또한 전분생합성 단계에서 처음 관여하는 AGPase small subunit 유전자의 발현을 antisense 방법으로 억제시킨 결과 형질전환 고구마 식물체의 저장뿌리에서 전분생합성이 감소되었다 (Min et al. 2007). 따라서 전분 생합성에 관여하는 여러 종류의 효소들의 발현을 조절하여 고구마 전분의 조성 및 함량을 변화시킬 수 있음을 알 수 있었다.

현재 유전자의 발현양상 조절을 위하여 특정 유전자를 억제시키는 antisense RNA 기술이 널리 이용되었지만 특정유전자의 억제 정도가 약하고 또한 세대가 진전함에 따라 억제 양상이 점점 약해지는 단점이 있다. 최근 double strand RNA degradation 기법을 이용한 RNA interference (RNAi) 기법이 개발됨에 따라 이 기술을 이용하여 특정유전자를 특이적으로 knock-out시키고 있다. 이러한 기술을 이용하여 전분의 조성을 변형시킨 고구마가 개발되고 있다. 즉, *oce* (RNA생합성 효소 on 기법)를 이용한 RNA억제시킨 결과 아밀로스 함량이 비형질전환체에 비해 25% 증가된 고구마가 개발되었고 (Shimada et al. 2006) GBSSI 유전자 발현을 RNAi 기법으로 억제시킨 결과 아밀로펙틴으로만 구성된 전분이 생산되었다 (Otani et al. 2007).

전분조성 변형 발현벡터 제작

GBSSI 과발현 벡터

아밀로스 함량이 증가 또는 감소된 고구마 개발을 위하여 아밀로스 생합성에 관여하는 GBSSI 유전자를 과발현 또는 co-suppression 시키는 방법이 있다. 연구팀은 아밀로스 함량이 변화된 고구마를 개발하기 위하여 고구마 저장뿌리로부터 1.8 kb GBSSI 유전자를 클로닝한 후 35S 프로모터 및 고구마 저장뿌리에서 특이적으로 과발현하는 aquaporin 프로모터에 각각 조절되도록 연결시켜 pEarleyGate 202 벡터를 이용하여 과발현하는 벡터를 제작하였다. 이 벡터를 *Agrobacterium tumefaciens* EHA105에

도입하여 고구마 울미 품종의 배발생캘러스를 재료로 하여 형질전환 고구마를 개발하고 있다.

isoamylase와 starch binding enzyme I RNAi 벡터

연구팀에서는 아밀로펙틴 생합성에 관여하는 효소들의 발현을 조절하여 전분조성이 변형된 고구마 또한 개발하고자 하였다. 아밀로펙틴 생합성에 관여하는 isoamylase 유전자의 발현을 억제하는 벡터를 제작하기 위하여 기존에 알려진 isoamylase 염기서열로부터 상동성이 높은 부위에서 프라이머를 제작하고 이를 이용하여 PCR로 합성하였다. 합성한 약 500 bp의 isoamylase를 pFGC5941 dsRNA 벡터를 이용하여 CHSA 단편을 spacer로 이용하여 각각 antisense와 sense 방향으로 클로닝하였다. 아밀로펙틴 생합성에 관여하는 또 다른 효소 SBEI 유전자의 RNAi 벡터를 제작하였다. 또한 고구마로부터 SBEI 유전자의 300 bp 절편을 PCR로 합성하고 이것을 pH7GWI WG2(1) RNAi 벡터에 도입하였다. 이들 각각의 벡터를 *Agrobacterium tumefaciens* EHA105에 각각 도입한 후 고구마 배발생캘러스에 형질전환하여 식물체를 유도하고 있다.

결론

고구마는 세계 7대 식량작물로 아시아 지역에서는 주된 탄수화물 공급원일 뿐만 아니라 사료, 산업용으로 중요하다. 또한 대표적인 뿌리 전분작물로 단위면적당 생산량이 높고 재배시 농약과 비료를 거의 필요로 하지 않은 친환경 작물이다. 고구마에는 비타민 C, 베타카로틴 등 항산화물질이 많이 함유되어 있으며 최근에는 가장 좋은 식품으로 각광받고 있다. 식량, 사료 연료에 대한 소비가 증가하면서 전분치환형 성 향상이 필요할 뿐만 아니라 바이오에너지 열풍으로 인하여 친환경바이오에탄올환경 치환주요 대체에너지원으로 떠오르고 있다. 따라서 대표적인 뿌리전분작물인 고구마의 전분함량 및 기능성 향상 연구가 필요하다.

전분의 생산성을 향상시키기 위해서는 바이오매스 증가가 필요하고 이를 위하여 AGPase 유전자 도입 등의 방법으로 고구마의 sink strength를 강화시키거나 또는 스트레스에 대한 내성이 증가된 고구마를 개발하는 일도 중요하다. 또한 전분의 효율적인 이용을 위하여 전분의 조성을 변형시키거나 thermostable β -amylase 등의 유전자 도입 등 전분 분해 효소를 이용하여 에너지 소모가 적은 조건에서 전분을 분해할 수 있어야 한다. 그러나 가장 중요한 점은 식량 수급에 영향을 주지 말아야 하므로 한계 농지 등 조건불리지역에서 재배될 수 있는 고구마 개발이 필요하다.

적요

전분은 에너지원 일뿐만 아니라 친환경 대체 연료이다. 전분 생합성과 이 과정에 관여하는 유전자들에 관한 연구는 기능이 향상된 새로운 전분의 생성을 가능하게 한다. 전분은 선형의 아밀로스과 가지형의 아밀로펙틴으로 이루어져 있으며 이들의 비율에 의해 전분의 성질이 결정된다. 따라서 전분생성과 분해에 관여하는 유전자들을 이용하여 전분구조를 변화시킬 수 있다. 이 논문에서는 고구마를 중심으로 전분대사공학에 관한 최근의 연구 동향을 살펴보았다. 고구마는 중요한 식량작물이며 대표적 뿌리 전분작물이다. 연구팀에서는 고구마 전분에서 아밀로스 함량을 다양하게 변형시키고자 아밀로스 생합성에 관여하는 granule bound starch synthase I 유전자를 과발현시키거나 아밀로펙틴 생합성에 관여하는 starch branching enzyme 또는 isoamylase 유전자 발현을 억제하는 RNAi 벡터를 각각 제작하였다. 현재 아그로박테리움을 매개로 한 형질전환 방법으로 고구마 (cv. 울미) 배발생캘러스를 이용하여 형질전환하고 있으며 앞으로 새로운 형태의 전분을 가진 형질전환 고구마를 개발할 수 있을 것으로 기대한다.

사사

본 연구는 친환경바이오에너지사업 연구비 지원 (2007-0201030040), 한국생명공학연구원 주요사업 지원으로 수행된 연구결과이다.

인용문헌

- Chiang CM, YH FS, Huang LF, Tseng TH, Chung MC, Wang CS, Lur HS, Shaw JF, Yu SM (2005) Expression of a bi-functional and thermostable amylopullulanase in transgenic rice deeds leads to autohydrolysis and altered composition of starch. *Mol Breeding* 15:125-143
- Edwards A, Fulton DC, Hylton CM, Jobling SA, Gidley M, Rossner U, Martin C, Smith AM (1999) A combined reduction in activity of starch synthase II and III of potato has novel effects on the starch of tubers. *Plant J* 17:251-261
- Edwards A, Marshall J, Sidebottom C, Visser RG, Smith AM, Martin C (1995) Biochemical and molecular characterization of a novel starch synthase from potato tubers. *Plant J* 8: 283-294
- Hanashiro I, Itoh K, Kuratomi Y, Yamazaki M, Igarashi T, Matsugasako J, Takeda Y (2008) Granule-bound starch synthase I is responsible for biosynthesis of extra-long unit chains of amylopectin in rice. *Plant Cell Physiol* 49:925-933
- Itoh K, Ozaki H, Okada K, Hori H, Takeda Y, Mitsui T (2003)

- Introduction of Wx transgene into rice wx mutants leads to both high- and low- amylose rice. *Plant Cell Physiol* 44: 473-480
- Jobling SA (2004) Improving starch for food and industrial applications. *Current Opinion in Plant Biol* 7:210-218
- Jobling SA, Jarman C, Teh MM, Holmberg N, Blake C, Verhoeven ME (2003) Immunomodulation of enzyme function in plants by single-domain antibody fragments. *Nat Biotechnol* 21: 77-80
- Jobling SA, Schwall GP, Westcott RJ, Sidebottom CM, Debet M, Gidley MJ, Jeffcoat R, Safford R (1999) A minor form of starch branching enzyme in potato (*Solanum tuberosum*) tubers has a major effect on starch structure: cloning and characterization of multiple forms of SBE A. *Plant J* 18: 163-171
- Jobling SA, Westcott RJ, Tayal A, Jeffcoat R, Schwall G (2002) Production of a freeze-thaw-stable potato starch by antisense inhibition of three starch synthase genes. *Nat Biotechnol* 20:295-299
- Kim YH, Lim S, Yang KS, Kim CY, Kwon SY, Lee HS, Wang X, Zhou Z, Ma D, Yun DJ, Kwak SS (2009) Expression of Arabidopsis NDPK2 increases antioxidant activities and enhances tolerance to multiple environmental stresses in transgenic sweetpotato plants. *Mol Breeding* 24:233-244
- Kimura T, Otani M, Noda T, Ideta O, Hsimada T, Saito A (2001) Absence of amylose in sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] following the introduction of granule-bound starch synthase I cDNA. *Plant Cell Rep* 20:663-666
- Kitahara K, Hamasuna K, Nozuma K, Otani M, Hamada T, Shimada T, Fujita K, Suganuma T (2007) Physicochemical properties of amylose-free and high-amylose starches from transgenic sweetpotato modified by RNA interference. *Carbohydrate Polymers* 69:233-240
- Kwon EJ, Kwon SY, Kim MZ, Lee JS, Ahn YS, Jeong BC, Kwak SS, Lee HS (2002) Plant regeneration of major cultivars of sweetpotato (*Ipomoea batatas*) in Korea via somatic embryogenesis. *Korean J Plant Biotechnol* 29: 189-192
- Lim S, Kim YH, Kim SH, Kwon SY, Lee HS, Kim JS, Cho KY, Paek KY, Kwak SS (2007) Enhanced tolerance of transgenic sweetpotato plants that express both CuZnSOD and APX in chloroplasts to methyl viologen-mediated oxidative stress and chilling. *Mol Breeding* 19:227-239
- Lim S, Yang KS, Kwon SY, Paek KY, Kwak SS, Lee HS (2004) *Agrobacterium*-mediated genetic transformation and plant regeneration of sweetpotato (*Ipomoea batatas*). *Korean J Plant Biotechnol* 31:267-271
- Lin KH, Fu H, Chan CH, Lo HF, Shin MC, Chang YM, Chen LF (2008) Generation and analyses of the transgenic potatoes expressing heterologous thermostable β -amylase. *Plant Sci* 174:649-657
- Marshall J, Sidebottom C, Debet M, Martin C, Smith AM, Edwards A (1996) Identification of the major starch synthase in the soluble fraction of potato tubers. *Plant Cell* 8:1121-1135
- Min SR, Bae JM, Harn CH, Jeong WJ, Lee YB, Liu JR (2007) Inhibition of starch biosynthesis by antisense expression of cDNAs encoding ADP-glucose pyrophosphorylase small subunit in sweetpotato. *J Plant Biotechnol* 34:277-283
- Morell MK, Kosar-Hashemi B, Cmiel M, Samuel MS, Chandler P, Raham S, Buleon A, Batey IL, Li Z (2003) Barley sex6 mutants lack starch synthase IIa activity and contain a starch with novel properties. *Plant J* 34:173-185
- Murashige T, Skoog F (1962) A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol Plant* 15: 473-497
- Noda T, Kimura T, Otani M, Shimada T, Saito A, Suda I (2002) Physicochemical properties of amylose-free starch from transgenic sweetpotato. *Carbohydr Polym* 49:253-260
- Otani M, Hamada T, Katayama K, Kitahara K, Kim SH, Takahata Y, Suganuma T, Shimada T (2007) Inhibition of the gene expression for granule-bound starch synthase I by RNA interference in sweetpotato plants. *Plant Cell Rep* 26:1801-1807
- Regierer B, Fernie AR, Springer F, Perez-Melis A, Leisse A, Koetl K, Willmitzer L, Geigenberger P, Kossmann J (2002) Starch content and yield increase as a result of altering adenylate pools in transgenic plants. *Nature Biotechnol* 20:1256-1260
- Safford R, Jobling SA, Sidebottom CM, Westcott RJ, Cooke D, Tober KJ, Stronglitharm BH, Russell A, Gidley MJ (1998) Consequences of antisense RNA inhibition of starch branching enzyme activity on properties of potato starch. *Carbohydr Polym* 35:155-168
- Satoh H, Nishi A, Yamashita K, Takemoto Y, Tanaka Y, Hosaka Y, Sakurai A, Fujita N, Nakamura Y (2003) Starch branching enzyme -1-deficient mutation specifically affects the structure and properties of starch in rice endosperm. *Plant Physiol* 133: 1111-1121
- Schwall GP, Safford R, Westcott RJ, Feffcoat R, Tayal A, Shi YC, Gidley MJ, Jobling SA (2000) Production of very-high- amylose potato starch by inhibition of SBE A and B. *Nat Biotechnol* 18:551-554
- Shimada T, Otani M, Hamada T, Kim SH (2006) Increase of amylose content of sweetpotato starch by RNA interference of the starch branching enzyme II gene (IbSBEII). *Plant Biotechnol* 23:85-90
- Smidansky ED, Clancy M, Meyer FD, Lanning SP, Blake NK, Talbert LE, Giroux MJ (2002) Enhanced ADP-glucose pyrophosphorylase activity in wheat endosperm increases seed yield. *Proc Natl Acad Sci* 99, 1724-1729
- Tanaka M, Takahata Y, Nakayama H, Natatani M, Tahara M (2009) Altered carbohydrate metabolism in the storage roots gene, which encodes a Dof zinc finger transcription factor. *Planta* (Published online)
- Torney F, Moeller L, Scarpa A, Wang K (2007) Genetic engineering approaches to improve bioethanol production from maize. 18: 193-199
- Visser RG, Somhorst I, Kuipers GJ, Ruys NJ, Feenstra WJ, Jacobsen E (1991) Inhibition of the expression of the gene for granule-bound starch synthase in potato by antisense constructs. *Mol Gen Genet* 225:289-296
- Wang Z, Chen X, Wang J, Liu T, Liu Y, Zhao L, Wang G (2007) Increasing maize seed weight by enhancing the cytoplasmic

ADP-glucose pyrophosphorylase activity in transgenic maize plants. *Plant Cell Tiss Organ Cult* 88:83-92
Yang KS, Lim S, Kwon SY, Kwak SS, Kim HS, Lee HS (2005)

Transgenic sweetpotato (*Ipomoea batatas*) expressing spike gene of porcine epidemic diarrhea virus. *Korean J Plant Biotechnol* 32:263-268