

## 식물 종자지방 합성대사 연구의 최근 동향

김현욱 · 이경렬 · 김은하 · 정수진 · 노경희 · 강한철 · 김종범

### Current research on seed oil biosynthesis

Hyun Uk Kim · Kyeong-Ryeol Lee · Eun Ha Kim · Su-Jin Jung · Kyung Hee Roh · Han Chul Kang · Jong-Bum Kim

Received: 4 February 2014 / Revised: 21 February 2014 / Accepted: 26 March 2014  
© Korean Society for Plant Biotechnology

**Abstract** Seed oils (triacylglycerols) of plants are used as a source of essential fatty acids and nutrition for human. In addition, triacylglycerols have been used as industrial raw materials and biofuels. Triacylglycerols are mainly accumulated in seeds by complicated biochemical pathways. Fatty acids are synthesized in the plastids and transported into the endoplasmic reticulum for synthesizing triacylglycerols. It is known for a long time that biosynthesis of triacylglycerols is performed by a de novo synthesis, the Kennedy pathway. However recent studies have revealed that phosphatidylcholine, a major component of cell membrane, plays a central role for triacylglycerols biosynthesis. Phosphatidylcholine is a key regulator determining the relative proportions of unsaturated fatty acids in seeds. It may be a major carrier for the fluxes of fatty acids from the plastid to the endoplasmic reticulum. This finding further suggests that studies of the functions of enzymes involved in the fluxes of fatty acids from phosphatidylcholine to triacylglycerols elucidate the specialized subdomains in the endoplasmic reticulum for triacylglycerols biosynthesis.

#### 서론

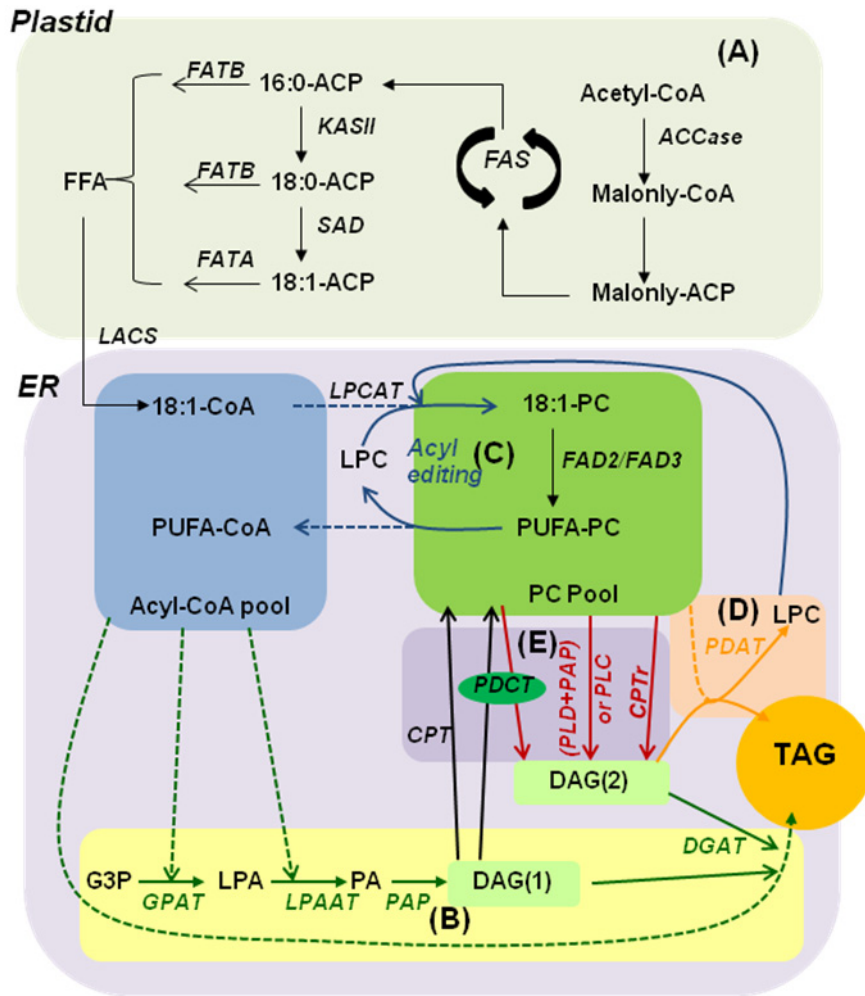
식물 지방(vegetable oil)은 인간의 필수지방산(essential fatty acid)의 공급원이며 에너지 효율이 가장 높은 탄소 고분자의 영양원이다. 식물지방의 핵심 성분인 지방산(fatty acid)

은 석유원료와 유사한 탄소사슬 구조이기 때문에 전세계 식물지방 생산량의 10% 이상이 식품 이외의 산업원료와 바이오 연료로 사용되고 있다. 식물지방은 주로 식물의 종자에서 합성되어 축적되어 있는 중성지방(TAG: triacylglycerol)을 말한다. 2011년 전세계 식물지방 소비량은 대략 1.5억 톤이였으며(World Vegetable Oil Consumption, 2011: <http://soystats.com/international-world-vegetable-oil-consumption/>) 그 가치는 1,800억 달러에 달하였다(Price of Commodity Oils: <http://lipidlibrary.aocs.org/market/prices.htm>). 식물지방의 수요는 계속 증가되어 2040년에는 현재 생산량의 두 배 이상이 필요할 것으로 예상된다(World Agriculture: Towards 2015/2030: <http://www.fao.org/docrep/005/y4252e/y4252e05c.htm>). 식물지방의 식품과 산업원료로서의 두 가지 측면의 중요한 가치는 식물지방 합성 대사의 연구의 중요성을 시사한다. 현재까지 식물의 지방합성 대사는 주로 모델식물인 애기장대(Arabidopsis)의 돌연변이체를 기반으로 한 분자생물학 연구에 의해 관련된 유전자들이 발견되었고 그 기능이 규명되어 왔다. 현재 미시간 주립대학의 식물지방대사연구실에서 운영하는 웹사이트([aralip.plantbiology.msu.edu](http://aralip.plantbiology.msu.edu))에서 식물지방 합성대사에 관련된 유전정보를 가장 자세하게 제공하고 있다. 본 총설에서는 식물 종자지방 합성 대사연구에 대한 최근 새롭게 밝혀진 정보를 중점적으로 기술하고 앞으로 연구되어야 할 과제를 제시하고자 한다.

#### 지방산 합성대사

종자지방(seed oil)의 핵심 성분인 지방산은 종자 세포의 색소체(plastid)에서 합성된다(Fig. 1A). 색소체에서 합성된 지방산은 소포체(ER: endoplasmic reticulum)로 이동하여 글리세롤(glycerol)과 결합하여 중성지방으로 전환되어 지

H. U. Kim (✉) · K.-R. Lee · E. H. Kim · S.-J. Jung · K. H. Roh · H. C. Kang · J.-B. Kim  
농촌진흥청, 국립농업과학원, 농업생명자원부  
(Department of Agricultural Biotechnology, National Academy of Agricultural Science, Rural Development Administration, Suwon 441-707, Republic of Korea)  
e-mail: [hukim64@korea.kr](mailto:hukim64@korea.kr)



**Fig. 1** The major reactions involved in fatty acid synthesis, acyl editing and triacylglycerol synthesis. (A) Fatty acid synthesis in plastid. (B) Acyl-CoA dependent de novo TAG synthesis. (C) Acyl editing between acyl-CoA and PC pools. (D) PDAT mediated TAG synthesis (E) PC derived DAG synthesis. Acyl transfer reactions are dotted lines. Green lines are de novo TAG synthesis, red lines are PC-derived DAG synthesis, blue lines are acyl editing, and orange represents phospholipid:diacylglycerol acyltransferase (PDAT). DAG(1) is de novo synthesized DAG and DAG(2) is PC-derived DAG. Abbreviations: substrates are in bold: ACP, acyl carrier protein; DAG, diacylglycerol; FFA, free fatty acid; G3P, glycerol-3-phosphate; LPA, lyso-phosphatidic acid; LPC, lysophosphatidylcholine; PA, phosphatidic acid; PC, phosphatidylcholine; PUFA, polyunsaturated fatty acids; TAG, triacylglycerol. Enzymatic reactions are in italics: ACCase, acetyl-CoA carboxylase; CPT, CDP-choline:DAG cholinephosphotransferase; DGAT, acyl-CoA:DAG acyltransferase; FAD, fatty acid desaturase; FAS, fatty acid synthase; FATA, acyl-ACP thioesterase A; FATB, acyl-ACP thioesterase B; GPAT, acyl-CoA:G3P acyltransferase; KASII, ketoacyl-ACP synthase II; LACS, long chain acyl-CoA synthetase; LPAAT, acyl-CoA:LPA acyltransferase; LPCAT, acyl-CoA:LPC acyltransferase; PAP, PA phosphatase; PDCT, PC:DAG cholinephosphotransferase; PLC, phospholipase C; PLD, phospholipase D; SAD, stearyl-ACP desaturase. This major scheme for figure is modified from results of Bates and Browse (2012)

질체(oil body)에 축적된다(Chapman and Ohlrogge 2012; Chapman et al. 2012; Liu et al 2012). 이 과정을 세분화하면 해당과정(glycolysis)을 거쳐 6탄당 또는 3탄당으로 전환된 탄소분자는 색소체로 이동되어 지방산으로 합성된다. 한편 종자발달 시기에는 종자 세포에서 해당과정을 거치지 않고 광합성에 의해 NADPH와 ATP를 생산, 공급하여 지방산 합성에 필요한 탄소를 색소체로 공급한다. 광합성에 의한 탄소 공급대사는 해당과정을 통한 탄소 공급 보다 지방산 합성에 필요한 acetyl-CoA를 20% 이상 더

욱 공급하는 효율성을 보인다(Hay and Schwender 2011). 색소체의 지방산 합성대사에서 종자 지방산의 길이와 탄소의 이중결합 정도를 나타내는 포화도(saturation)가 결정된다. 지방산 합성에 관여하는 첫 번째 효소는 ACCase (acetyl-CoA carboxylase)이다. ACCase 효소는 세균 및 동식물의 지방산 합성의 시작 단계를 결정하는 역할을 함으로써 지방산 합성을 조절한다(Nikolau et al. 2003). ACCase 효소의 활성은 인산화, 산화환원상태, PII 상호작용(Bourrellier et al. 2010) 그리고 지방산 합성의 최종 지방산인 18:1-ACP

(acyl carrier protein)에 의해서도 피드백 조절을 받는다 (Andre et al. 2012). 지방산의 중합반응은 아실운송단백질인 ACP와 결합한 malonyl-ACP와 acetyl-CoA간에 4개의 효소반응으로 구성된 중합반응에 의해 탄소2개가 계속적으로 증가되면서 이루어진다. 7회 연속적인 중합반응에 의해 탄소 16개의 포화지방산인 acyl-ACP가 형성되며, FATB (fatty acyl-ACP thioesterase B)라는 지방산-ACP 절단효소에 의해 자유지방산과 ACP로 분리되어 중합반응이 정지된다. 일부 지방산은 KASII 중합반응 효소에 의해 18:0-ACP로 길이가 늘어난 후 FATB에 의해 중합반응이 정지되며, 또한 불포화지방산인 18:0-ACP desaturase (SAD) 효소에 의해 18:1-ACP로 된 후 FATA에 의해 반응이 정지된다 (Li-Beisson et al. 2013). 색소체의 지방산합성 대사에서 합성되는 주요 지방산인 16:0과 18:1은 소포체로 이동된다 (Fig. 1A).

### 지방산의 색소체에서 소포체로 이동대사

색소체에서 FATA와 FATB 효소에 의해 중합반응이 정지되고 합성이 완성된 지방산은 색소체로부터 소포체로 이동하게 된다. 색소체 막의 통로를 통하여 색소체 밖으로 이동되는 증거가 제시되었지만(Koo et al. 2004; Schnurr et al. 2002), 이 과정에 관여하는 수송체(transporter)의 존재는 아직 밝혀지지 않았다. 색소체에서 이동하는 지방산은 색소체 외막(outer envelope)에 존재하는 LACS (long-chain acyl-CoA synthetase)에 의해 acyl-CoA 형태로 전환되어 glycerolipid 합성의 기질로 사용된다. 색소체의 외막에 존재하는 것으로 알려진 LACS9 돌연변이 애기장대의 분석 결과 종자지방 합성에 있어 큰 표현형이 없어 아마도 유전자 군으로 존재하는 다른 LACS 유전자가 LACS9의 기능을 보완할 가능성이 있다(Zhao et al. 2010). 기존에 밝혀진 LACS 효소에 의한 색소체에서 지방산 이동대사 이외에 다른 종류의 효소 반응이 지방산을 색소체에서 소포체로의 이동에 관여할 가능성이 있다. 새로 합성된 지방산이 색소체 막에서 LPCAT (acyl-CoA:lysophosphatidylcholine acyltransferase) (Tjellstrom et al. 2012)의 acyl-editing 기작에 의해 소포체에 존재하는 인지질인 PC (phosphatidylcholine)로 곧바로 전환될 가능성을 배제할 수 없다. 색소체와 소포체가 직접 연결된 부분에서 PC가 지방산을 색소체에서 소포체로 이동시키는 운반체 역할을 할 가능성이 있다(Andersson et al. 2007). 또한 세포막 수송체에 의해 색소체와 소포체간의 지방산의 이동이 이루어질 수 있다. 최근 지질합성과 관련하여 지방산을 소포체로 이동시키는 ABC 수송체가 발견되었다(Kim et al. 2013). 하지만 마이크로어레이와 RNA 염기서열 분석결과 이 ABC 수송체는 다른 ABC 수송체보다 종자에서 발현이 매우 약하였다. 또한 돌연

변이 종자를 이용한 동위원소  $^{14}\text{C}$ 로 표지된 지방산의 TAG로의 이동 실험이 탄소의 공급 없이 암조건에서 수행되었기 때문에 다른 ABC 수송체들이 TAG 합성에 관여할 가능성을 배제할 수 없다. 따라서 종자 오일합성에서 색소체로부터 지방산을 이동시키는 데에 관여하는 수송체 연구가 더욱 진행되어야 한다.

### 종자 지방(TAG) 합성 대사

종자지방의 de novo 합성과정은 G3P (glycerol-3-phosphate)에 acyl-CoA가 결합되는 일련의 반응으로 일명 케네디 경로(Kennedy pathway)로 알려져 있다. 케네디 경로는 4단계의 효소반응으로 이루어져 있다. G3P의 sn-1에 acyl-CoA가 GPAT (glycerol-3-phosphate acyltransferase)에 의해 결합하고 이렇게 생성된 lysophosphatic acid의 sn-2 위치에 acyl-CoA가 LPAAT (lysophosphatidic acid acyltransferase)에 의해 연속적으로 결합된 후, PAP (phosphatidic acid phosphatase)에 의한 탈인산화 반응에 이어, sn-3 위치에 acyl-CoA가 마지막으로 DGAT (diacylglycerol acyltransferase)에 의해 결합되어 TAG가 형성되는 반응이다(Fig. 1B). 케네디 경로는 50년 전에 동물에서 발견된 이후(Kennedy 1961; Weiss et al. 1960) 식물에서도 발견되었다(Barron and Stumpf 1962). 생화학, 분자유전학의 발전은 최근 케네디 경로 이외에 식물에서 보다 복잡한 지방합성 대사의 존재를 밝히게 되었다. 세포막 인지질인 PC가 지방산 이동의 중심역할을 하며, 또한 인지질과 TAG 합성의 중간체인 DAG가 TAG 합성의 핵심적인 중간체 역할을 함이 발견되었다(Bates and Browse 2012). PC의 sn-2 위치에 존재하는 지방산은 소포체에 존재하는 다양한 지방산 변형 효소(예; desaturases, hydroxylase 등)의 반응 기질이다(Sperling et al. 1993; van de loo et al. 1995) (Fig. 1C). 그러므로 PC에 지방산이 결합하고 방출됨은 종자 지방의 최종 지방산 조성에 큰 영향을 준다. 즉 종자지방의 지방산 불포화도가 PC에 존재하는 지방산의 불포화도에 의해 결정될 수 있다. 지방 합성에 있어 식물의 종에 따라 케네디 경로에 전적으로 의존하는 식물체가 있는 반면에 어떤 식물체는 지방산의 90% 이상이 PC를 통해 TAG로 전환되는 대사에 의존한다(Bates and Browse 2012).

### 종자 지방합성 케네디 대사 관련 유전자

지방 합성에 있어 TAG의 sn-1 위치에 지방산을 전환시키는 GPAT는 아직 발견되지 않았다. 하지만 그 후보로 소포체에 존재하는 GPAT9가 그 역할을 할 가능성이 있다(Gidda et al. 2009). GPAT9는 동물과 효모의 TAG 합성에

관여하는 GPAT (Chen et al. 2011; Wendel et al. 2009)와 가장 유사성이 높은 유전자이다. 애기장대로부터 8개의 GPAT (GPAT1~8) 유전자가 발견되었는데 그 중 5개는 glycerolipid의 sn-1이 아닌 sn-2 위치에 지방산을 붙여주는 역할을 하며 세포막 밖의 표피 지질인 큐틴과 슈베린 합성에 관여하는 것으로 확인되어 세포막과 TAG 합성에 관계가 없다 (Yang et al. 2012). 케네디 경로의 두 번째 단계에 관여하는 LPAAT 유전자가 여러 식물로부터 발견되었으나 (Maisonneuve et al. 2010; Snyder et al. 2009) DAG 합성에 관여하는 PAP는 아직 발견되지 않았다. 애기장대에는 최소 11개의 PAP 효소를 코딩하는 유전자가 발견되었다. 그 중 PAH1 (phosphatidic acid phosphohydrolase 1)과 PAH2 유전자의 이중 돌연변이는 종자 지방의 15% 감소를 보였다 (Eastmond et al. 2010). 이는 다른 PAP 효소 유전자가 또한 TAG 합성에 관여할 가능성을 시사한다. 식물의 TAG 합성의 마지막 단계에 관여하는 DGAT 효소 유전자는 다양한 종류가 발견되었다. 이는 다양한 조직에서의 TAG 합성에 DGAT가 관여함을 시사한다 (Liu et al. 2012). 일반적으로 DGAT1과 DGAT2는 동물과 곰팡이에서 TAG 합성에 관여한다 (Liu et al. 2012; Lung and Weslake 2006; Turchetto-Zolet et al. 2011). 애기장대의 DGAT1은 종자 TAG 생산에 중요한 역할을 함이 밝혀졌다 (Katavic et al. 1995; Zou et al. 1999; Zhang et al. 2009). 애기장대의 DGAT2의 기능은 아직 명확하지 않으나 피마자과 *Vernica fordii* DGAT2는 종자 성숙단계에서 DGAT1보다 높은 발현을 보이며 TAG 합성에 관여한다 (Shockey et al. 2006; Kroon et al. 2006). *Euonymus alatus*에서 발견된 DGAT는 왁스 합성에 관여하며 장쇄 acyl-CoA 보다는 acetyl-CoA에 특이적이며 DAG의 sn-3 위치에 acetyl 그룹을 전환시킨다 (Durrett et al. 2010). 또한 DGAT 활성이 있는 soluble DGAT3가 땅콩의 유묘에서 발견이 되었다 (Saha et al. 2006). 이 효소와 상동성을 보이는 애기장대 DGAT3는 발아된 유묘에서 TAG recycling에 관여하는 것으로 추정된다 (Hernández et al. 2012). 최근 DGAT 효소 활성을 갖는 두 개의 유전자가 애기장대에서 발견되었으나 종자지방 합성과는 관계가 없었다 (Rani et al. 2010; Lippold et al. 2012).

### 종자 지방합성에서 PC의 역할

PC는 지방산을 TAG로 전이시키는 데에 있어 3가지 다른 대사기작을 통하여 종자 지방의 합성을 조절한다. 첫 번째는 acyl-editing 기작으로 지방산 합성 과정에서 생성된 18:1-CoA 부터 LPCAT 효소가 18:1 지방산을 PC의 sn-2 위치에 결합시킨 후, sn-2 위치의 18:1 지방산을 불포화지방산 합성효소가 18:2, 18:3의 다중불포화 지방산으로 다시 변형된 후 LPCAT 효소의 역활성으로 추정되는 반응에 의해

다중불포화 지방산-CoA (PUFA-CoA)로 전환시켜 TAG 합성에 관여한다 (Fig. 1C). 두 번째는 PDAT (phosphatidylcholine: diacylglycerol acyltransferase) 효소에 의해 PC의 sn-2에 존재하는 불포화지방산을 DAG의 sn-3 위치로 직접 전이시켜 TAG를 합성하는 대사이다 (Dahlqvist et al. 2000) (Fig. 1D). 세 번째는 PC가 PDCT (phosphatidylcholine: diacylglycerol cholinephosphotransferase) 효소에 의해 phosphocholine이 제거 됨으로써 바로 DAG로 전환되어 TAG 합성의 전구체로 TAG를 합성에 관여 한다 (Fig. 1E). 그러면 PC가 TAG 합성에 기여하는 3가지 다른 대사경로에 대해서 자세히 보도록 하겠다.

### Acyl editing 기작

Acyl editing은 PC의 sn-2 위치의 지방산을 acyl-CoA pool로 이전시키고 동시에, 생성된 LPC (lysophosphatidylcholine)에 acyl-CoA pool로부터 지방산을 다시 결합시켜 다시 PC로 전환되는 대사이다 (Fig. 1C). 이 반응에서는 PC가 생성되거나 분해되지 않는다. Acyl editing은 색소체에서 합성된 지방산이 PC와 결합된 후 PC에 결합된 상태로 불포화된 후 PC로부터 방출되어 acyl-CoA pool에 함유하게 된다. Acyl-CoA pool의 지방산은 케네디 경로를 통해 TAG 생성에 포함된다 (Fig. 1B). 다양한 식물조직에서 PC로의 지방산 출입과 방출은 LPCAT 효소의 정방향과 역방향 반응에 의해 조절된다 (Stymne and Stobart 1984). 애기장대의 *lpcat1 lpcat2* 이중 돌연변이체는 종자에서 새로 합성된 지방산이 PC에 결합되지 못함을 통해 LPCAT가 최소한 acyl editing cycle 의 LPC-reacylation에 관여함을 제시하였다 (Bates et al. 2012). Lysophosphatidylethanolamine acyltransferase (Stalberg et al. 2009)를 포함해서 다른 lysophospholipid acyltransferase는 애기장대 종자의 LPCAT의 돌연변이로 인한 acyl editing 상실 기능을 회복시키지 못했다 (Bates et al. 2012). Acyl editing 기작에서 PC-deacylation에 관여하는 효소를 아직 발견하지 못했다. 이것은 LPCAT의 역방향 활성 (Stymne and Stobart 1984; Bates et al. 2012) 또는 phospholipase에 의해 이루어질 수 있다 (Chen et al. 2011).

### 종자 지방합성의 PDAT의 역할

PDAT는 PC의 sn-2 위치에 존재하는 지방산을 DAG의 sn-3 위치에 직접 전달시켜 TAG를 합성하는 효소이다 (Fig. 1D). TAG 합성에 관여하는 DGAT 또는 PDAT 효소에 의해 지방산이 TAG의 sn-3 위치로 얼마만큼의 비율로 전환되는지는 아직 모른다. 애기장대 *dgat1* 돌연변이 종자 지방은 야생형 대비 20-30% 감소한 반면 (Katavic et al. 1995; Zou

et al. 1999), *pdatl* 돌연변이체 종자의 경우 TAG 함량에 변화를 주지 않았다(Mhaske et al. 2005). 이 결과는 DGAT와 PDAT 간에 종자지방 생산기능의 중복성으로 설명할 수 있다. PDAT는 DGAT의 기능을, 완벽하지는 않지만 부분적으로 보상한 반면, DGAT는 PDAT의 기능을 완전히 보상하였다. 두 유전자의 이중 돌연변이체인 *dgatl pdatl* 식물체의 경우 화분치사(pollen lethal) 표현형을 보였기 때문에, 종자에서 두 유전자의 기능을 보기 위해 *dgatl* 돌연변이체에 종자특이적인 PDAT RNAi를 통해 두 유전자의 발현을 억제시킨 경우 종자지방이 야생형 대비 80%까지 감소되었다(Zhang et al. 2009). 또한 애기장대 *dgatl* 돌연변이체에서는 PDAT 발현이 증가되었다(Xu et al. 2012). 아마도 PDAT의 발현 증가가 종자 TAG 수준을 야생형의 80%까지 회복할 수 있었다고 추정된다(Katavic et al. 1995; Zou et al. 1999; Zhang et al. 2009). 야생식물에 존재하는 PDAT는 효모의 경우와 유사하게 세포막의 항상성(homeostasis)에 역할을 할 수 있다(Mora et al. 2012). 반면에 애기장대의 PDAT는 TAG 합성에서 주요 역할을 한다(Banas et al. 2013). 야생 식물에서 분리된 PDAT들은 특이지방산(unusual fatty acid)을 포함하고 있는 PC에 대한 특이적인 활성을 보인다. 이것은 PDAT가 세포막에 존재하는 손상된 지방산 또는 특이적 지방산을 세포막으로부터 TAG로 축적하는 역할을 함을 제시한다.

## PC에서 DAG 생산 대사

PC의 sn-1과 sn-2 위치의 지방산은 직접 TAG로 전환될 수 있다. 이 반응은 PC가 바로 DAG로 변환되어 지방산 사슬의 위치 변화 없이 TAG로 전환되기 때문이다. PC에서 DAG로 전환은 세가지 다른 반응에 의해 이루어질 수 있다(Fig. 1E). 첫 번째 경우는 PDCT에 의해 PC와 DAG 사이에서 phosphocholine를 교환하는 반응이다(Lu et al. 2009). 두 번째 경우는 CPT (CDP-choline:diacylglycerol cholinephosphotransferase)에 의한 역방향 반응으로 DAG 생산 반응이다(Slack et al. 1985; Slack et al. 1983). 세 번째 경우는 phospholipase C, 또는 phospholipase D와 PAP 두 효소의 일련의 작용에 의해 PC에서 DAG로 전환되는 반응이다.

## TAG 지방산 조성과 PC의 역할

PC에서 변화된 지방산은 TAG의 지방산 조성에 영향을 준다. 지방산의 불포화도는 PC의 sn-2 위치에 위치하는 지방산에 지방산 불포화효소가 반응하여 불포화도가 증가된 지방산으로 변화된 후 TAG로 전환되기 때문이다. 식물의 종에 따라 PC에서 변화된 지방산의 TAG로의 이동 정도가 다르다. 예를 들면 애기장대 종자에서 *pdctl* 단

일 유전자와 *pdctl lpcat1 lpcat2* 삼중 유전자 돌연변이체 분석결과는 LPCAT 효소반응에 의한 acyl editing과 PDCT 효소 반응에 의해 PC로부터 생성된 DAG로부터 TAG로 전체 불포화지방산 이동의 최소 2/3를 담당하고 있음을 제시한다(Bates et al. 2012). 나머지 TAG에 존재하는 다중 불포화지방산(PUFA: polyunsaturated fatty acid)는 PC-derived DAG와 Phospholipase D에 의해 PC로부터 이동될 가능성이 있다(Fig. 1E). 상기와 같이 PC의 불포화 지방산이 TAG로 이동하는 것은 대두 종자의 주요 기작이다(Mhaske et al. 2005). 모든 식물종자의 TAG에 존재하는 지방산이 PC에서 불포화되어 TAG로 이동되는 것은 아니다. Coriander와 Thumberhia 종자에서는 PC의 acyl editing에 의해 TAG로 이동하는 지방산에 변화가 없다(Cahoon and Ohlrogge 1994; Schultz and Ohlrogge 2000). 대두 종자의 경우 TAG로 이동하는 지방산의 최대 90%이 acyl-editing 또는 PC-derived DAG 기작에 의해 이동된다(Bates et al. 2009). 애기장대는 대두와 유사하게 매우 높은 효율의 PC acyl editing (Tjellstrom et al. 2012; Bates et al. 2012)과 PC에서 유래된 DAG에 의해 TAG로 전환된다(Bates and Browse 2011). 지방산의 불포화도에 변화가 없는 acyl editing에 의한 지방산 이동은 색소체로부터 세포질로 지방산을 이동할 때 관여한다(Tjellstrom et al. 2012). 특정 소포체 위치에서 PC를 경유하여 지방산의 TAG로의 전환과 특이지방산의 세포막으로부터 제거하여 세포막의 항상성을 유지할 수 있다(Bates and, Ohlrogge 2007).

## 지방 합성에 관여하는 두 가지 DAG의 존재

대두에서 지방 합성 대사 분석 결과 de novo 합성에 의한 DAG와, PC로부터 합성되는 DAG pool이 구별되어 생성됨이 제시되었다(Bates et al. 2009). 또한 많은 식물 종의 PC에서 특이적으로 변형된 지방산(예, 하이드록시 지방산 등)이 합성되지만 이들 특이지방산은 세포막 인지질에 축적되지 않고 특이지방산의 90% 이상이 TAG에 축적된다(Millar et al. 2000). 이 두 경우를 종합해 볼 때 이들 식물은 TAG로 이동되는 지방산 pool은 세포막 인지질 합성과 분리되어 있을 가능성을 제시하고 있다. 이와 같은 지방산의 이동에 대해선 아직 명확히 밝혀져 있지 않지만 소포체 막의 다른 도메인에서(Shockey et al. 2006; Gidda et al. 2011) 특이지방산의 TAG로 이동에 관여할 가능성이 제시되고 있다(van Erp et al. 2011; Kim et al. 2011; Li et al. 2010; Burgal et al. 2008; Hu et al. 2012). 만약 소포체의 PC에서 유래된 DAG와 케네디 경로에 의한 de novo DAG가 공간적으로 분리되어 있다면 PC는 소포체 막에서 케네디 경로에서 생성된 DAG와는 다른 DAG 합성에 관여하는 역할을 할 가능성이 있다(Fig. 1B, 1E).

## 종자 지방량을 결정하는 인자

종자지방 합성에 중요한 역할을 하는 전사조절인자 WRINKLED1 (WRI1)은 (Cernac and Benning 2004) 피루브산 탈수소효소 (pyruvate dehydrogenase), ACCase와 일부 지방산합성에 관여하는 효소유전자들, 그리고 해당경로(glycolytic pathway)에 관여하는 효소를 포함하여 적어도 15개의 효소유전자를 조절한다. *wril* 돌연변이체의 종자 지방 생산량은 야생형에 비해 80%로 감소하였으며 옥수수에서 WRI의 과발현은 종자 지방을 야생형 대비 30% 이상 증가시켰으며 단위면적당 10%의 생산량 증진을 보였다. 하지만 현재까지 WRI1이 종자지방의 형성에 중요한 역할을 하는 아실전달효소(acyltransferases) 또는 다른 지방의 중합에 관여하는 효소유전자의 발현을 조절한다는 보고는 없다 (To et al. 2012). 흥미있는 점은 종자 발달과정 동안 지방산의 합성과 TAG 중합에 관여하는 효소의 시간적 발현이 매우 다르다는 것이다. 아직 지방합성 대사의 후기 단계에 관여하는 효소 유전자 발현 조절과 효소 활성에 대한 연구가 미흡한 실정이다.

종자 오일 생산량의 증가는 육종가와 분자유전학자에게 매우 중요한 목적 형질이다. 단위면적당 단지 몇 %의 지방 생산량 증가라도 연간 전세계 식물지방 생산량에 큰 기여를 할 수 있다. 대사조절에 있어 상위단계의 지방산 기질 공급의 증가 또는 마지막 단계의 저장기관의 지방 축적 수요 증가를 조절할 수 있다. WRI1 전사조절인자의 과발현에 의한 옥수수의 지방증가(Shen et al. 2010)와 지방 합성의 마지막 단계 효소 유전자인 DGAT 발현에 의한 대두와 유채에서의 지방 증가(Lardizabal et al. 2008; Taylor et al. 2009)는 각각 상위 단계 source와 하위단계 sink 수준의 조절에 의한 대표적인 지방 증가 결과이다. 다양한 유전자 발현 조절에 의한 지방증가 결과가 보고되었지만(Weselake et al. 2009) 매우 적은 경우만이 포장 실험에서 그 효과가 인정되었다. 앞으로 지방 합성에 있어 중요한 교차로 역할을 하는 것으로 밝혀진 PC를 통한 지방산의 이동 조절에 의한 종자지방 생산량을 증진시키는 연구가 진행되어야 한다.

## 연구되어야 할 과제

종자지방 생산 대사에 관여하는 몇몇 효소에 대한 유전자가 아직 밝혀져 있지 않다. 첫째로 색소체에서 지방산을 방출하는 데에 관여하는 유전자를 모르고 있다. 두 번째로는 케네디 경로의 첫번째 acyltransferase인 GPAT 효소를 코딩(coding)하는 유전자와 PA에서 DAG로의 전환하는데 관여하는 PAP 유전자가 아직 밝혀져 있지 않다. 세 번째는 acyl editing에서 PC deacylation에 관여하는 효

소유전자를 모른다. 또한 종자 지방의 중합과정이 어떻게 이루어지는지에 대한 세포화학적 정보는 매우 미흡한 상태이다. 구체적으로 종자 지방합성 대사에서 해결되어야 할 과제는 첫째로 PC가 세포 소기관간에 FA/DAG의 운반체로 역할에 관여하는지에 대한 세포학적 연구가 이루어져야 한다. 두번째는 지방 합성에 있어서 3종류의 지방 기질인 DAG, PC, acyl-CoA가 얼마의 비율로 관여하는지 밝혀져야 한다. 세 번째는 세포막 인지질과 지방 합성이 소포체에서 각각 다른 위치의 도메인에 존재하는 효소에 의해 이루어지는지에 대한 세포화학적 연구결과가 확립되어야 한다. 네 번째는 세포막에 악영향을 주는 특이지방산은 어떻게 세포막의 인지질부터 제거되어 저장 지방으로 축적되는지에 대한 연구가 필요하다. 다섯 번째는 PC를 통해 어느 정도의 양의 포화지방산이 지방으로 이동되는지 연구되어야 하며 마지막으로 DGAT를 포함하여 지방 축적에 관여하는 효소유전자들의 전사 및 단백질 합성 수준과 효소 활성이 어떻게 조절되는지 연구되어야 한다. 상기 제시된 질문에 대한 연구가 완성된다면 식물지방 생산 증진에 있어 보다 효율적으로 유전 공학적인 조절이 가능하리라 기대된다.

## 적 요

식물지방은 인간의 필수지방산과 영양 공급원 이외에 산업원료와 바이오 연료로 사용되고 있다. 식물지방은 색소체에서 지방산이 합성되어 소포체로 이동되어 최종적으로 중성지방으로 합성 축적되는 복잡한 대사과정을 거친다. 최근 연구결과에 의하면 종자지방 합성에 있어서 기존에 알려진 케네디 경로 이외에 세포막의 주요 인지질인 PC가 종자지방 합성에 있어 중요한 역할을 하며 종자지방에 존재하는 지방산의 불포화도를 조절하는데 핵심 역할을 함이 밝혀졌다. 또한 색소체로부터 소포체로의 지방산 이동에 PC가 직접적인 운반체 역할을 할 가능성이 제시되고 있다. PC가 종자지방 합성에 중요한 역할을 한다는 결과는 앞으로 PC가 어떤 기작에 의해 지방산을 종자로 이동시키며 소포체의 어느 특정부위에서 지방을 합성하는지에 대한 연구가 이루어져야 한다.

## 사 사

본 연구는 농촌진흥청 기관고유과제(과제번호 PJ008556)와 차세대 바이오그린21사업, 시스템합성농생명공학사업단 과제(SSAC과제번호 PJ009484012014)의 연구비지원으로 수행되었습니다.

## References

- Andersson MX, Goksoy M, Sandelius AS (2007) Optical manipulation reveals strong attracting forces at membrane contact sites between endoplasmic reticulum and chloroplasts. *J Biol Chem* 282:1170–1174
- Andre C, Haslam RP, Shanklin J (2012) Feedback regulation of plastidic acetyl-CoA carboxylase by 18:1-acyl carrier protein in *Brassica napus*. *Proc Natl Acad Sci USA* 109:10107–10112
- Banas W, Garcia AS, Banas A, Stymne S (2013) Activities of acyl-CoA: diacylglycerol acyltransferase (DGAT) and phospholipid: diacylglycerol acyltransferase (PDAT) in microsomal preparations of developing sunflower and safflower seeds. *Planta* 237:1627–1636
- Barron EJ, Stumpf PK (1962) Fat metabolism in higher plants. XIX. The biosynthesis of triglycerides by avocado-mesocarp enzymes. *Biochim Biophys Acta* 60:329–337
- Bates PD, Browse J (2011) The pathway of triacylglycerol synthesis through phosphatidylcholine in *Arabidopsis* produces a bottleneck for the accumulation of unusual fatty acids in transgenic seeds. *Plant J* 68:387–399
- Bates PD, Browse J (2012) The significance of different diacylglycerol synthesis pathways on plant oil composition and bioengineering. *Front Plant Sci* 3:147
- Bates PD, Durrett TP, Ohlrogge JB, Pollard M (2009) Analysis of acyl fluxes through multiple pathways of triacylglycerol synthesis in developing soybean embryos. *Plant Physiol* 150:55–72
- Bates PD, Fatimi A, Snapp AR, Carlsson AS, Browse J, Lu C (2012) Acyl editing and headgroup exchange are the major mechanisms that direct polyunsaturated fatty acid flux into triacylglycerols. *Plant Physiol* 160:1530–1539
- Bates PD, Ohlrogge JB, Pollard M (2007) Incorporation of newly synthesized fatty acids into cytosolic glycerolipids in pea leaves occurs via acyl editing. *J Biol Chem* 282:31206–31216
- Bourrellier ABF, Valot B, Guillot A, Ambard-Bretteville F, Vidal J, Hodges M (2010) Chloroplast acetyl-CoA carboxylase activity is 2-oxoglutarate-regulated by interaction of PII with the biotin carboxyl carrier subunit. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:502–507
- Burgal J, Shockey J, Lu CF, Dyer J, Larson T, Graham I, Browse J (2008) Metabolic engineering of hydroxy fatty acid production in plants: RcDGAT2 drives dramatic increases in ricinoleate levels in seed oil. *Plant Biotechnol J* 6:819–831
- Cahoon EB, Ohlrogge JB (1994) Apparent role of phosphatidylcholine in the metabolism of petroselinic acid in developing umbelliferae endosperm. *Plant Physiol* 104:845–855
- Cernac A, Benning C (2004) WRINKLED1 encodes an AP2/EREB domain protein involved in the control of storage compound biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant J* 40:575–585
- Chapman KD, Dyer JM, Mullen RT (2012) Biogenesis and functions of lipid droplets in plants: thematic review series: lipid droplet synthesis and metabolism: from yeast to man. *J Lipid Res* 53:215–226
- Chapman KD, Ohlrogge JB (2012) Compartmentation of triacylglycerol accumulation in plants. *J Biol Chem* 287:2288–2294
- Chen G, Snyder CL, Greer MS, Weselake RJ (2011) Biology and biochemistry of plant phospholipases. *Crit Rev Plant Sci* 30:239–258
- Chen X, Snyder CL, Truksa M, Shah S, Weselake RJ (2011) sn-Glycerol-3-phosphate acyltransferases in plants. *Plant Signal Behav* 6:1695–1699
- Dahlqvist A, Stahl U, Lenman M, Banas A, Lee M, Sandager L, Ronne H, Stymne H (2000) Phospholipid: diacylglycerol acyltransferase: An enzyme that catalyzes the acyl-CoA independent formation of triacylglycerol in yeast and plants. *Proc Natl Acad Sci USA* 97:6487–6492
- Durrett T, McClosky D, Tumaney A, Elzinga D, Ohlrogge J, Pollard M (2010) A distinct DGAT with sn-3 acyltransferase activity that synthesizes unusual, reduced-viscosity oils in *Euonymus* and transgenic seeds. *Proc Natl Acad Sci USA* 107:9464–9469
- Eastmond PJ, Quettier A-L, Kroon JTM, Craddock C, Adams N, Slabas AR (2010) PHOSPHATIDICACIDPHOSPHOHYDROLASE1 and 2 regulate phospholipid synthesis at the endoplasmic reticulum in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 22:2796–2811
- Gidda SK, Shockey JM, Falcone M, Kim PK, Rothstein SJ, Andrews DW, Dyer JM, Mullen RT (2011) Hydrophobic-domain-dependent protein-protein interactions mediate the localization of GPAT enzymes to ER subdomains. *Traffic* 12:452–472
- Gidda SK, Shockey JM, Rothstein SJ, Dyer JM, Mullen RT (2009) *Arabidopsis thaliana* GPAT8 and GPAT9 are localized to the ER and possess distinct ER retrieval signals: functional divergence of the dilysine ER retrieval motif in plant cells. *Plant Physiol Biochem* 47:867–879
- Hay J, Schwender J (2011) Computational analysis of storage synthesis in developing *Brassica napus* L. (oilseed rape) embryos: flux variability analysis in relation to <sup>13</sup>C metabolic flux analysis. *Plant J* 67:513–525
- Hernández ML, Whitehead L, He Z, Gazda V, Gilday A, Kozhevnikova E, Vaistij FE, Larson TR, Graham IA (2012) A cytosolic acyltransferase contributes to triacylglycerol synthesis in sucrose-rescued *Arabidopsis* seed oil catabolism mutants. *Plant Physiol* 160:215–225
- Hu Z, Ren Z, Lu C (2012) The phosphatidylcholine diacylglycerol cholinephosphotransferase is required for efficient hydroxyl fatty acid accumulation in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 158:1944–1954
- Katavic V, Reed DW, Taylor DC, Giblin EM, Barton DL, Zou JT, Mackenzie SL, Covello PS, Kunst L (1995) Alteration of seed fatty-acid composition by an ethyl methanesulfonate-induced mutation in *Arabidopsis thaliana* affecting diacylglycerol acyltransferase activity. *Plant Physiol* 108:399–409
- Kennedy EP (1961) Biosynthesis of complex lipids. *Fed Proc* 20:934–940
- Kim HU, Lee K-R, Go YS, Jung JH, Suh M-C, Kim JB (2011) Endoplasmic reticulum-located PDAT1-2 from castor bean enhances hydroxy fatty acid accumulation in transgenic

- plants. *Plant Cell Physiol* 52:983-993
- Kim S, Yamaoka Y, Ono H, Kim H, Shim D, Maeshima M, Martinoia E, Cahoon EB, Nishida I, Lee Y (2013) AtABCA9 transporter supplies fatty acids for lipid synthesis to the endoplasmic reticulum. *Proc Natl Acad Sci USA* 110:773-778
- Koo AJK, Ohlrogge JB, Pollard M (2004) On the export of fatty acids from the chloroplast. *J Biol Chem* 279:16101-16110
- Kroon JTM, Wei W, Simon WJ, Slabas AR (2006) Identification and functional expression of a type 2 acyl-CoA:diacylglycerol acyltransferase (DGAT2) in developing castor bean seeds which has high homology to the major triglyceride biosynthetic enzyme of fungi and animals. *Phytochemistry* 67:2541-2549
- Lardizabal K, Effertz R, Levering C, Mai J, Pedroso MC, Jury T, Aasen E, Gruys K, Bennett K (2008) Expression of *Umbelopsis ramanniana* DGAT2A in seed increases oil in soybean. *Plant Physiol* 148:89-96
- Li-Beisson Y, Shorosh B, Beisson F, Andersson M, Arondel V, Bates P, Baud S, Bird D, DeBono A, Durrett T et al. (2013) Acyl lipid metabolism. *The Arabidopsis Book*. e0161
- Li R, Yu K, Hatanaka T, Hildebrand DF (2010) *Vernonia* DGATs increase accumulation of epoxy fatty acids in oil. *Plant Biotechnol J* 8:184-195
- Lippold F, vom Dorp K, Abraham M, Holz G, Wewer V, Yilmaz JL, Lager I, Montandon C, Besagni C, Kessler F et al. (2012) Fatty acid phytol esters synthesis in chloroplasts of *Arabidopsis*. *Plant Cell* 24:2001-2014
- Liu Q, Siloto RMP, Lehner R, Stone SJ, Weselake RJ (2012) Acyl-CoA: diacylglycerol acyltransferase: molecular biology, biochemistry and biotechnology. *Prog Lipid Res* 51:350-377
- Lu C, Xin Z, Ren Z, Miquel M, Browse J (2009) An enzyme regulating triacylglycerol composition is encoded by the *RODI* gene of *Arabidopsis*. *Proc Natl Acad Sci USA* 106:18837-18842
- Lung SC, Weselake RJ (2006) Diacylglycerol acyltransferase: a key mediator of plant triacylglycerol synthesis. *Lipids* 41:1073-1088
- Maisonneuve S, Bessoule J-J, Lessire R, Delseny M, Roscoe TJ (2010) Expression of rapeseed microsomal lysophosphatidic acid acyltransferase isozymes enhances seed oil content in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 152:670-684
- Mhaske V, Beldjilali K, Ohlrogge J, Pollard M (2005) Isolation and characterization of an *Arabidopsis thaliana* knockout line for phospholipid: diacylglycerol transacylase gene (At5g13640). *Plant Physiol Biochem* 43:413-417
- Millar AA, Smith MA, Kunst L (2000) All fatty acids are not equal: discrimination in plant membrane lipids. *Trends Plant Sci* 5:95-101
- Mora G, Scharnewski M, Fulda M (2012) Neutral lipid metabolism influences phospholipid synthesis and deacylation in *Saccharomyces cerevisiae*. *PLOS One* 7:e49269.
- Nikolau BJ, Ohlrogge JB, Wurtele ES (2003) Plant biotin-containing carboxylases. *Arch Biochem Biophys* 414:211-222
- Rani SH, Krishna THA, Saha S, Negi AS, Rajasekharan R (2010) Defective in Cuticular Ridges (DCR) of *Arabidopsis thaliana*, a gene associated with surface cutin formation encodes a soluble diacylglycerol acyltransferase. *J Biol Chem* 285:38337-38344.
- Saha S, Enuguti B, Rajakumari S, Rajasekharan R (2006) Cytosolic triacylglycerol biosynthetic pathway in oilseeds. Molecular cloning and expression of peanut cytosolic diacylglycerol acyltransferase. *Plant Physiol* 141:1533-1543
- Schnurr JA, Shockey JM, de Boer GJ, Browse JA (2002) Fatty acid export from the chloroplast. Molecular characterization of a major plastidial acyl-coenzyme A synthetase from *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 129:1700-1709
- Schultz DJ, Ohlrogge JB (2000) Biosynthesis of triacylglycerol in *Thunbergia alata*: additional evidence for involvement of phosphatidylcholine in unusual monoenoic oil production. *Plant Physiol Biochem* 38:169-175
- Shen B, Allen WB, Zheng PZ, Li CJ, Glassman K, Ranch J, Nubel D, Tarczynski MC (2010) Expression of ZmLEC1 and ZmWRI1 increases seed oil production in maize. *Plant Physiol* 153:980-987
- Shockey J, Gidda S, Chapital D, Kuan J, Dhanoa P, Bland J, Rothstein S, Mullen R, Dyer J (2006) Tung tree DGAT1 and DGAT2 have nonredundant functions in triacylglycerol biosynthesis and are localized to different subdomains of the endoplasmic reticulum. *Plant Cell* 18:2294-2313
- Slack CR, Campbell LC, Browse JA, Roughan PG (1983) Some evidence for the reversibility of the cholinephosphotransferase catalysed reaction in developing linseed cotyledons in vivo. *Biochim Biophys Acta* 754:10-20
- Slack CR, Roughan PG, Browse JA, Gardiner SE (1985) Some properties of cholinephosphotransferase from developing safflower cotyledons. *Biochim Biophys Acta* 833:438-448
- Snyder CL, Yurchenko OP, Siloto RMP, Chen X, Liu Q, Mitkiewska E, Weselake RJ (2009) Acyltransferase action in the modification of seed oil biosynthesis. *New Biotechnol* 26:11-16
- Sperling P, Linscheid M, Stocker S, Muhlbach HP, Heinz E (1993) In vivo desaturation of cis-delta-9-monounsaturated to cis-delta-9,12-diunsaturated alkenylether glycerolipids. *J Biol Chem* 268:26935-26940
- Stalberg K, Stahl U, Stymne S, Ohlrogge J (2009) Characterization of two *Arabidopsis thaliana* acyltransferases with preference for lysophosphatidylethanolamine. *BMC Plant Biol* 9:60
- Stymne S, Stobart AK (1984) Evidence for the reversibility of the acyl coA-lysophosphatidylcholine acyltransferase in microsomal preparations from developing safflower (*Carthamus tinctorius* L.) cotyledons and rat-liver. *Biochem J* 223:305-314
- Taylor DC, Zhang Y, Kumar A, Francis T, Giblin EM, Barton DL, Ferrie JR, Laroche A, Shah S, Zhu W et al. (2009) Molecular modification of triacylglycerol accumulation by overexpression of DGAT1 to produce canola with increased seed oil content under field conditions. *Botany Botanique* 87:533-543
- Tjellstrom H, Yang Z, Allen DK, Ohlrogge JB (2012) Rapid kinetic labeling of *Arabidopsis* cell suspension cultures: implications for models of lipid export from plastids. *Plant Physiol* 158:601-611



- To A, Joube's J, Barthole G, Le' cureuil A, Scagnelli A, Jasinski S, Lepiniec L, Baud S (2012) WRINKLED transcription factors orchestrate tissue-specific regulation of fatty acid biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 24:5007–5023
- Turchetto-Zolet A, Maraschin F, de Moraes G, Cagliari A, Andrade C, Margis-Pinheiro M, Margis R (2011) Evolutionary view of acyl-CoA diacylglycerol acyltransferase (DGAT), a key enzyme in neutral lipid biosynthesis. *BMC Evol Biol* 11:263
- van Erp H, Bates PD, Burgal J, Shockey J, Browse J (2011) Castor phospholipid: diacylglycerol acyltransferase facilitates efficient metabolism of hydroxy fatty acids in transgenic *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 155:683–693
- Vandello FJ, Broun P, Turner S, Somerville C (1995) An oleate 12-hydroxylase from *Ricinus communis* L. is a fatty acyl desaturase homolog. *Proc Natl Acad Sci USA* 92:6743–6747
- Wang L, Shen W, Kazachkov M, Chen G, Chen Q, Carlsson AS, Szymne S, Weselake RJ, Zou J (2012) Metabolic interactions between the lands cycle and the Kennedy pathway of glycerolipid synthesis in *Arabidopsis* developing seeds. *Plant Cell* 24:4652–5669
- Weiss SB, Kennedy EP, Kiyasu JY (1960) Enzymatic synthesis of triglycerides. *J Biol Chem* 235:40–44
- Wendel AA, Lewin TM, Coleman RA (2009) Glycerol-3-phosphate acyltransferases: rate limiting enzymes of triacylglycerol biosynthesis. *Biochim Biophys Acta: Mol Cell Biol Lipids* 1791:501–506
- Weselake RJ, Taylor DC, Rahman MH, Shah S, Laroche A, McVetty PBE, Harwood JL (2009) Increasing the flow of carbon into seed oil. *Biotechnol Adv* 27:866–878
- Xu J, Carlsson A, Francis T, Zhang M, Hoffmann T, Giblin M, Taylor D (2012) Triacylglycerol synthesis by PDAT1 in the absence of DGAT1 activity is dependent on re-acylation of LPC by LPCAT2. *BMC Plant Biol*, 12:4
- Yang W, Simpson JP, Li-Beisson Y, Beisson F, Pollard M, Ohlrogge JB (2012) A land-plant-specific glycerol-3-phosphate acyltransferase family in *Arabidopsis*: substrate specificity, sn-2 preference, and evolution. *Plant Physiol* 160:638–652
- Zhang M, Fan J, Taylor DC, Ohlrogge JB (2009) DGAT1 and PDAT1 Acyltransferases have overlapping functions in *Arabidopsis* triacylglycerol biosynthesis and are essential for normal pollen and seed development. *Plant Cell* 21:3885–3901
- Zhao L, Katavic V, Li F, Haughn GW, Kunst L (2010) Insertional mutant analysis reveals that long-chain acyl-CoA synthetase 1 (LACS1), but not LACS8, functionally overlaps with LACS9 in *Arabidopsis* seed oil biosynthesis. *Plant J*, 64: 1048–1058
- Zou JT, Wei YD, Jako C, Kumar A, Selvaraj G, Taylor DC (1999) The *Arabidopsis thaliana* TAG1 mutant has a mutation in a diacylglycerol acyltransferase gene. *Plant J* 19:645–653