

엽록체 지질 소기관의 기능과 지질대사에서의 역할

김현욱 · 김은하 · 이경렬 · 정수진 · 노경희 · 김종범

Plastoglobule in chloroplast and its role in prenylquinone metabolism

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

Received: 8 September 2013 / Accepted: 22 September 2013
© Korean Society for Plant Biotechnology

Abstract Lipid droplets called plastoglobules are present in all plastid types. In chloroplasts, they are surrounded by the outer lipid monolayer from and connected to thylakoid membrane. The plastoglobule core contains the neutral lipids, which includes prenylquinones, triacylglycerols, and carotenoids. During stress and various developmental stages such as senescence, the size and number of plastoglobules increase due to the accumulation of lipids. Plastoglobules proteome revealed the presence of metabolic enzymes as well as structural proteins, plastoglobulins/fibrillins. Among the metabolic enzymes, the tocopherol cyclase, VTE1 and the NADPH quinone dehydrogenase, NDC1 have demonstrated that these participate in isoprenoid lipid metabolic pathways at the plastoglobule, notably in the metabolism of prenylquinones (tocopherol, plastoquinol and phyloquinone).

서 론

색소체(Plastid)에 존재하는 구형의 소기관인 플라스토글로불(Plastoglobule; PG)은 사산화오스뮴(Osmium tetroxide)에 염색이 쉽게 되어 오래전부터 전자현미경으로 관찰할 수 있었으나 그 기능에 대해서는 제대로 밝혀지지 않았다. 최근 들어 플라스토글로불은 지질물질을 저장하는 기능 이외에 아이소프레노이드(Isoprenoid) 대사에 관여할 가능성이 제시되고 있다.

플라스토글로불에서 발견된 최초의 단백질은 피브리

린(Fibrillin; FBN)으로 고추의 잡색체(Chromoplast)에서 카로티노이드(Carotenoid)와 결합하여 섬유구조를 형성한다(Deruere et al. 1994). 그 이후에 피브리린과 구조가 유사한 단백질들이 잎의 엽록체(Chloroplast)의 플라스토글로불에서 발견이 되어 플라스토글로불린(Plastoglobulin; PGL) 또는 색소체 지질결합단백질(Plastid lipid-associated protein; PAP)이라고 명명되었다(Deruere et al. 1994; Pozueta-Romero et al. 1997; Kessler et al. 1999).

플라스토글로불의 기능은 식물의 색소체에서 지질물질의 저장에 관여할 것으로 추정되어 왔으나 최근에 애기장대(*Arabidopsis*) 엽록체와 고추의 잡색체로 부터 분리한 플라스토글로불의 프로테오(Proteome)분석 결과 지질결합단백질인 플라스토글로불린 이외에 지질대사에 관여된 효소 단백질이 발견되어 지질대사 물질의 합성 장소일 가능성이 부각되고 있다(Vidi et al. 2006; Ytterberg et al. 2006).

플라스토글로불은 30 nm에서 2 μ m 크기의 구형으로 생물학적(Biotic) 또는 환경(Abiotic) 스트레스에 의해 그 크기와 숫자가 증가하는 특성이 있다(Lichtenthaler 1968; Thomson and Platt 1973; Austin et al. 2006). 그 구조는 엽록체의 틸라코이드 외막(Thylakoid outer membrane)의 돌출에 의해 형성된 단일 인지질막으로 그 내부에 소수성 물질을 저장할 수 있는 특성이 있다. 틸라코이드 외막으로부터 일차로 구형이 형성되면 그 표면으로부터 다시 이차 플라스토글로불이 추가 형성되어 포도 모양의 군락이 형성된다(Austin et al. 2006). 이와 같이 상호 연결된 구조는 틸라코이드와 플라스토글로불 간에 지질대사 물질의 이동 가능성을 제시한다.

식물의 노화에 따라 플라스토글로불의 크기와 수가 변화됨이 보고되었다. 시금치의 노화된 잎에는 엽록체당 직경이 0.1 ~ 0.2 μ m로 매우 작은 크기의 플라스토글로불이 수백 개씩 발견되는 반면(Lichtenthaler 2007) 너도밤나무

H. U. Kim (✉) · E. H. Kim · K. R. Lee · S. J. Jung
K. H. Roh · 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

와 참나무의 노화된 잎에는 그 수가 감소하지만 크기가 커짐이 보고되었다(Lichtenthaler 1969).

플라스토글로불 내부에는 중성지질인 프레닐퀴논(Prenyl-quinone)과 트리아실글리세롤(Triacylglycerol; TAG) 그리고 카로티노이드가 발견된다. 프레닐퀴논 중 플라스토크놀-9 (Plastoquinol-9; PQH₂-9)와 토코페롤(Tocopherol: vitamin E)이 주요 성분으로 발견되며(Lichtenthaler and Peveling 1966; Tevini and Steinmuller 1985; Austin et al. 2006; Vidi et al. 2006) 파일로퀴논(Phylloquinone: vitamin K1)은 소량 발견된다(Lohmann et al. 2006).

애기장대의 플라스토글로불의 프로테오믹 분석 결과 약 36개 단백질이 발견되었는데 그들을 구조적 특징으로 구분하면 구조단백질인 플라스토글로불린과 엽록체 대사 관련 효소 그리고 기능 미확인의 단백질로 구성된다(Vidi et al. 2006; Ytterberg et al. 2006).

구조단백질은 애기장대 유전체에 존재하는 13개의 플라스토글로불린 유전자중 8종이 플라스토글로불에서 발견되었다(Table 1). 엽록체 대사관련 효소에는 토코페롤 합성에 관련된 토코페롤 고리화효소(cyclase)인 VTE1 (At4g32770), 카로티노이드 대사와 관련된 카로티노이드 절단효소인 CCD4 (At4g19170), 그리고 캘빈(Calvin cycle)에 관여하는 3종의 fructose biphosphate aldolase (At2g21330, At4g38970, and At2g01140)와 자스몬산(Jasmonate) 합성에 관여하는 allene oxide synthase (AOS) (At5g42650)가 있다(Kazan and Manners 2011). 마지막 그룹에 속하는 기능 미확인 단백질 중 일부는 지질대사에 관여할 것으로 추측된다. 그 예로 지질분해효소(Lipase)와 상동성을 보이는 ETL1과 ETL2 (Esterase/lipase/thioesterase)은 틸라코이드 지질 대사에 관

여할 것으로 추정되며, ABC1-like 카이네이즈(Kinase)는 프레닐퀴논 대사에 관여할 것으로 추정된다(Yang et al. 2006).

본 총설에서는 다양한 스트레스에 대한 플라스토글로불의 반응과 그 구조단백질인 플라스토글로불린의 특성을 기술하였으며, 특히 고광 스트레스 조건에서 플라스토글로불이 항산화 지질물질인 토코페롤, 플라스토크놀, 파일로퀴논의 합성에 관여하는 장소인 동시에 이들 항산화 물질의 교차로 역할을 함을 기술 하였다.

플라스토글로불의 구조 단백질 플라스토글로불린

애기장대 유전체에서 존재하는 13종의 플라스토글로불린(Table 1) 유전자중 8개가 플라스토글로불에서 발견되었고 그 중 PGL34/FBN7a (At3g58010)와 PGL35/FBN1a (At4g04020)가 플라스토글로불과 물리적으로 결합함이 증명되었다(Vidi et al. 2006, 2007). 그 기능은 중성지질과 구조적인 결합을 할 것으로 추정되었다. 광합성 세균인 남세균(Cyanobacteria) *Synechocystis* 유전체에는 두 개의 플라스토글로불린 유전자, *sl1568*과 *slr1024*가 존재하는데, 이 유전자의 돌연변이체를 분석한 결과 플라스토글로불이 광산화 손상(Photooxidative damage)으로부터 세포를 보호하는 기능이 있음을 알 수 있었다(Cunningham et al. 2010). 플라스토글로불린은 호르몬 변화, 생물학적 또는 환경스트레스에 의해 그 발현이 조절된다(Brehelin and Kessler 2008). 그 예로 벼 잎에 저온 처리시 플라스토글로불린 유전자 발현이 증가 되었고(Lee et al. 2007), *Pseudomonas syringae*

Table 1 List of 13 plastoglobulins/fibrillins (PGL/FBN) identified in *Arabidopsis* genome. Plastoglobulins also called fibrillins

Accession number	Name	Cellular localizaton	Functions
At4g04020	PGL35/FBN1a	PG*	ABA-mediated photoprotection (Yang et al. 2006) Light/cold stress-related JA synthesis (Youssef et al. 2009)
At4g22240	PGL33/FBN1b	PG	Light/cold stress-related JA synthesis (Youssef et al. 2009)
At2g35490	PGL40/FBN2	PG	Light/cold stress-related JA synthesis (Youssef et al. 2009)
At4g00030	PGL24/FBN9	ND**	ND
At3g23400	PGL30.4/FBN4	PG	PG development, Stress resistance (Singh et al. 2010)
At2g46910	PGL31/FBN8	PG	ND
At5g09820	PGL30.5/FBN5		ND
At2g42130	PGL32/FBN7b	PG	ND
At3g58010	PGL34/FBN7a	PG	ND
At3g26070	PGL25/FBN3a	PG	ND
At3g26080	PGL29/FBN3b	ND	ND
At5g19940	PGL26/FBN6	ND	ND
At1g51110	PGL45/FBN10	ND	ND

PG*: Plastoglobule

ND**: Non-determined

pv. Tomato DC3000 병원균에 반응하여 유도되는 인산화 단백질로 애기장대 PGL30.4/FBN4 (At3g23400)이 발견되었다(Jones et al. 2006). 애기장대 플라스토글로불린 중 4개가 고광(High light) 스트레스하에서 그 발현이 촉진되었다(Giacomelli et al. 2006). Abscisic acid (ABA)는 애기장대 PGL35/FBN1a를 포함한 몇몇 플라스토글로불린의 발현을 유도하였다. 최근에는 플라스토글로불린이 고광과 저온 스트레스조건에서 자스몬산(Jasmonate) 합성 유도와 연관되어 있음이 보고되었다(Table 1) (Gillet et al. 1998; Yang et al. 2006).

플라스토글로불과 연관성이 없는 나머지 5개의 플라스토글로불린은 엽록체의 틸라코이드, 스트로마(Stroma) 및 잡색체에 존재하여 스트레스에 의해 생성되는 생성되는 활성산소로부터 지질의 안정화에 관여할 것으로 추정된다.

플라스토글로불과 스트레스

과실 성숙단계 및 잎의 노화에 따라 색소체에 존재하는 플라스토글로불은 그 수가 증가하고 그 크기가 변할뿐 아니라(Kaup et al. 2002) 건조, 염분농도 증가, 질소부족, 고광 조건, 바이러스 감염, 저온, 오존과 같은 산화 스트레스에 의해 그 크기와 수가 증가한다(Nordby and Yelenosky 1985; Locy et al. 1996; Rey et al. 2000; Oksanen et al. 2001; Gaude et al. 2007; Lichtenthaler 2007). 이와 같은 노화 및 스트레스에 의해 유도되는 엽록체 틸라코이드 막의 분해 산물인 지질(Fatty acid phytyl esters; FAPes)의 증가를 수용하기 위하여 플라스토글로불의 수와 그 크기가 증가한다(Gaude et al. 2007; Brehelin and Kessler 2008).

광합성 능력 이상의 빛에너지를 엽록소(Chlorophyll)가 흡수했을 때 광계I (Photosystem I: PSI)과 광계II (Photosystem II: PSII)에서 활성산소(Reactive oxygen species; ROS)가 발생되어 틸라코이드 막에 축적된다(Pospisil 2011). 식물은 산화 스트레스에 대해 프레닐퀴논(prenylquinones)과 같은 항산화물질 생산으로 대응한다(Gruszka et al. 2008). 파일로퀴논은 광계I에서, 플라스토퀴논은 광계II에서 각각의 전자전달 운반체로써의 기능 이외에 항산화제 역할을 한다. 토코페롤은 두 물질과는 달리 전자전달 운반체 기능은 없지만 고광 스트레스하에서 지질에 대한 주요 항산화 기능을 한다(Munne-Bosch 2005).

프레닐퀴논이 플라스토글로불에 축적되지만 실질적으로 활성산소를 제거하고 광합성시스템을 보호하는 역할은 틸라코이드 막에서 수행할 것으로 추정된다. 플라스토글로불의 프로테옴 분석에서 발견된 토코페롤 고리화효소(VTE1) (Vidi et al. 2006) 와 NADPH quinone dehydrogenase C1 (NDC1) (Eugeni Piller et al. 2011)은 프레닐퀴논 대사에 관여하는 효소이기 때문에 플라스토글로불에서 프레닐퀴

논 합성이 부분적으로 이루어질 가능성을 시사하고 있다.

플라스토글로불과 토코페롤 합성 대사

토코페롤은 양극성(amphipathic)을 갖는 토코크로마놀(Tocochromanol) 그룹에 속한다(Falk and Munne-Bosch 2010). 토코페롤은 광합성 생물인 식물, 녹조류 및 남조류에서 합성되며 그 구조는 친수성 부분은 아미노산인 타이로신과 소수성 부분은 아이소프레노이드 대사에서 합성된 폴리프레닐(Polyprenyl side chain)로 구성된다(Valentin and Qi 2005).

토코페롤은 크로마놀의 고리에 존재하는 메틸(Methyl)기의 수와 위치에 의해 알파(α -), 베타(β -), 감마(γ -), 델타(δ -)의 4가지로 구분된다(Mene-Saffrane and DellaPenna 2010). 앞에는 주로 알파-토코페롤이 존재하는 반면 종자, 꽃 그리고 뿌리에는 감마-토코페롤이 주로 존재한다(Horvath et al. 2006). 토코페롤은 색소체 막과 틸라코이드 막에 삽입되어 있는데 극성을 띠는 크로마놀 고리 부위는 친수성을 나타내는 막 표면에 인접한다(Dormann 2007). 애기장대 경우 엽록체에 존재하는 총 토코페롤의 약 1/3이 플라스토글로불에 존재한다(Vidi et al. 2006). 고광에 의한 산화 스트레스에서 지질막과 광계II를 보호하기 위해 토코페롤의 합성량이 증가한다(DeLong and Steffen 1997; Havaux et al. 2005). 노화 잎의 고광 스트레스에서 알파-토코페롤의 양이 4배 이상 증가함이 보고되었다(Szymanska and Kruk 2010). 이 결과와 일치하게도 광합성 세균에서 토코페롤의 부재는 고광 스트레스에 대한 저항성을 감소시켰다(Maeda et al. 2005). 또한 노화 잎에서 알파-토코페롤의 축적과 잎의 플라스토글로불의 크기와 수의 증가와 상관관계를 보였다(Vidi et al. 2006; Brehelin et al. 2007).

토코페롤 합성 전체 대사중 3 단계의 반응이 엽록체 내막(inner envelope)에 존재하는 VTE2, VTE3 (Cheng et al. 2003), VTE4에 의해 이루어진다(Soll et al. 1985). 하지만 상기 3개의 일련의 반응 중간단계 효소인 토코페롤 고리화 효소인 VTE1은(Porfirova et al. 2002) 플라스토글로불에서 발견되었다(Vidi et al. 2006; Ytterberg et al. 2006) (Fig. 1). VTE1이 플라스토글로불의 단일지질막에 삽입되어 있음이 항체전자현미경 방법과 VTE1-형광단백질결합에 의해 확인되었다(Vidi et al. 2006). 이것은 VTE1이 플라스토글로불안에 존재하는 기질과 반응할 수 있음을 시사한다(Austin et al. 2006).

VTE1은 토코페롤의 크로마놀 고리 형성에 관여하는 효소로 2,3-dimethyl-5-phytyl-1,4-benzoquinol (DMPBQ)를 감마-토코페롤로 전환한다(Soll et al. 1985) (Fig. 1, Fig. 2). 만약 VTE1이 플라스토글로불에 특이적으로만 존재한다면 DMPBQ 기질은 엽록체 내막에서 플라스토글로불로

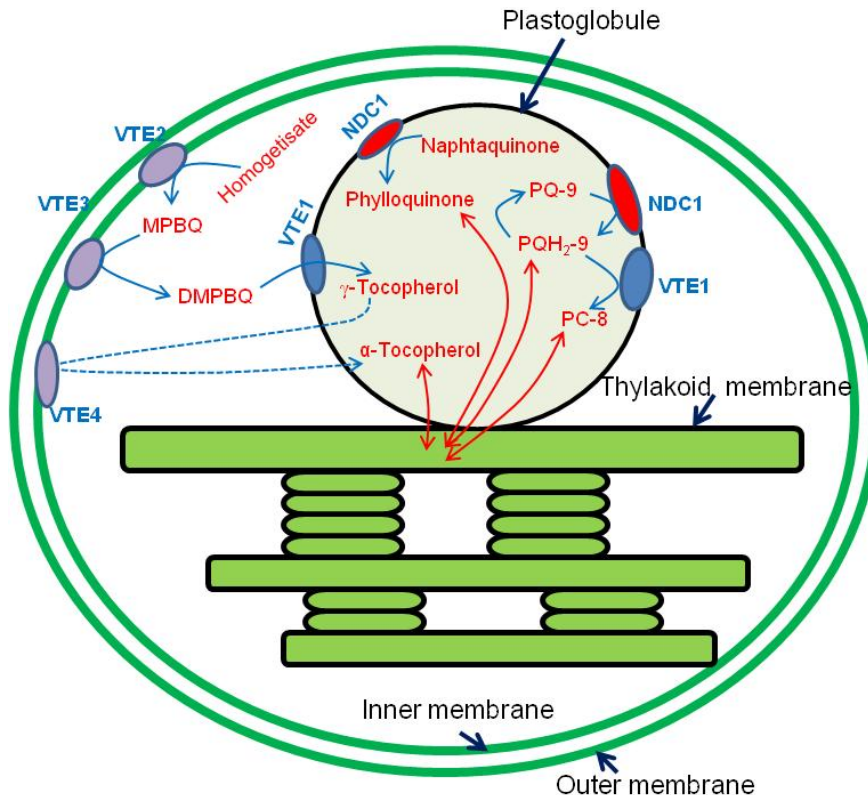


Fig. 1 Function of plastoglobule-localized enzymes in prenylquinone metabolic pathway. During the high light stress, VTE1 and NDC1 are implicated in the synthesis and the recycling of prenylquinones. Prenylquinones are represented by red, enzymes by blue. Bidirectional trafficking between the PG and the thylakoid membrane is represented by red arrows. PQ-9, plastoquinone; PQH₂-9, plastoquinol; PC8: plastochromanol-8; MPBQ, 2-methyl-6-phytyl-1,4-benzoquinol; DMPBQ, 2,3-dimethyl-5-phytyl-1,4-benzoquinol. VTE1 and NDC1 localized in plastoglobule membrane whereas VTE2, VTE3, and VTE4 are localized in chloroplast inner membrane

이동해야 감마-토코페롤 생성 반응이 이루어진다. 기질 이동을 입증하는 증거로 *vtel* 돌연변이체의 플라스토글로불에서 매우 높은 DMPBQ의 양이 측정되었다.

알파-토코페롤 생성 마지막 단계는 엽록체 내막에 존재하는 토코페롤 메틸-전달효소(Methyl transferase)인 VTE4에 의해 합성된다(Zbierzak et al. 2010) (Fig. 1). 다시 말해 플라스토글로불에 존재하는 VTE1에 의해 합성된 감마-토코페롤은 엽록체 내막으로 이동되어 VTE4에 의해 알파-토코페롤로 전환된다(Zbierzak et al. 2010) (Fig. 1). 배제할 수 없는 또 하나의 가능성은 감마-토코페롤 합성에 필요한 충분한 양의 VTE1이 내막에 존재하거나 플라스토글로불에 존재하는 VTE1에 의한 토코페롤 산화물의 재활용이다(DellaPenna and Kobayashi 2008).

플라스토글로불과 토코페롤 산화물 재활용 대사

고광 스트레스에 대한 반응으로 토코페롤 산화물질이 생성된다(DellaPenna and Kobayashi 2008). *In vitro* 실험에서 화학물질 처리시 알파-와 감마-토코페롤로부터 23개의 다양한 산화물질이 생성되지만 *in vivo*에서는 단지 그 중

두 종만이 발견되었다. 야생형 애기장대 경우 고광 스트레스 조건에서 알파-토코페롤퀴놀(α -TQH₂)이, 감마-토코페롤만 존재하는 *vtel* 돌연변이체에서는 감마-토코페롤퀴놀(γ -TQH₂)이 축적되었다(DellaPenna and Kobayashi 2008). α -TQH₂가 분해되어 제거되는지 또는 다시 알파-토코페롤로 재활용되는지를 검정하기 위해 야생형과 *vtel* 돌연변이체에서 분리한 엽록체와 ¹⁴C로 표지된 α -TQH₂를 반응한 결과 야생형 엽록체에서는 알파-토코페롤이 축적된 반면(DellaPenna and Kobayashi 2008; Mene-Saffrane and DellaPenna 2010), *vtel* 돌연변이체의 엽록체에는 VTE1의 기질인 trimethylphytylbenzoquinone (TMPBQ)가 탐지되었다(DellaPenna and Kobayashi 2008). 이 결과는 고등식물에서 토코페롤 산화물질이 재활용된다는 명확한 증거이다. 알파-토코페롤퀴논(α -TQ) 산화물은 엽록체의 틸라코이드, 엽록체막 그리고 플라스토글로불에 존재한다(Kruk and Nowicka 2010).

알파-토코페롤 redox 사이클에 대한 가설은 두 단계 산화에 의해 진행된다(Mene-Saffrane and DellaPenna 2010) (Fig. 2). 첫 단계에서는 알파-토코페롤이 지질 과산화라디칼(Lipid peroxy radical: LOO[•])에 의해 알파-토코페롤 라디칼로 산화된다. 이 산화물은 비타민 C (Ascorbate)로 추정되

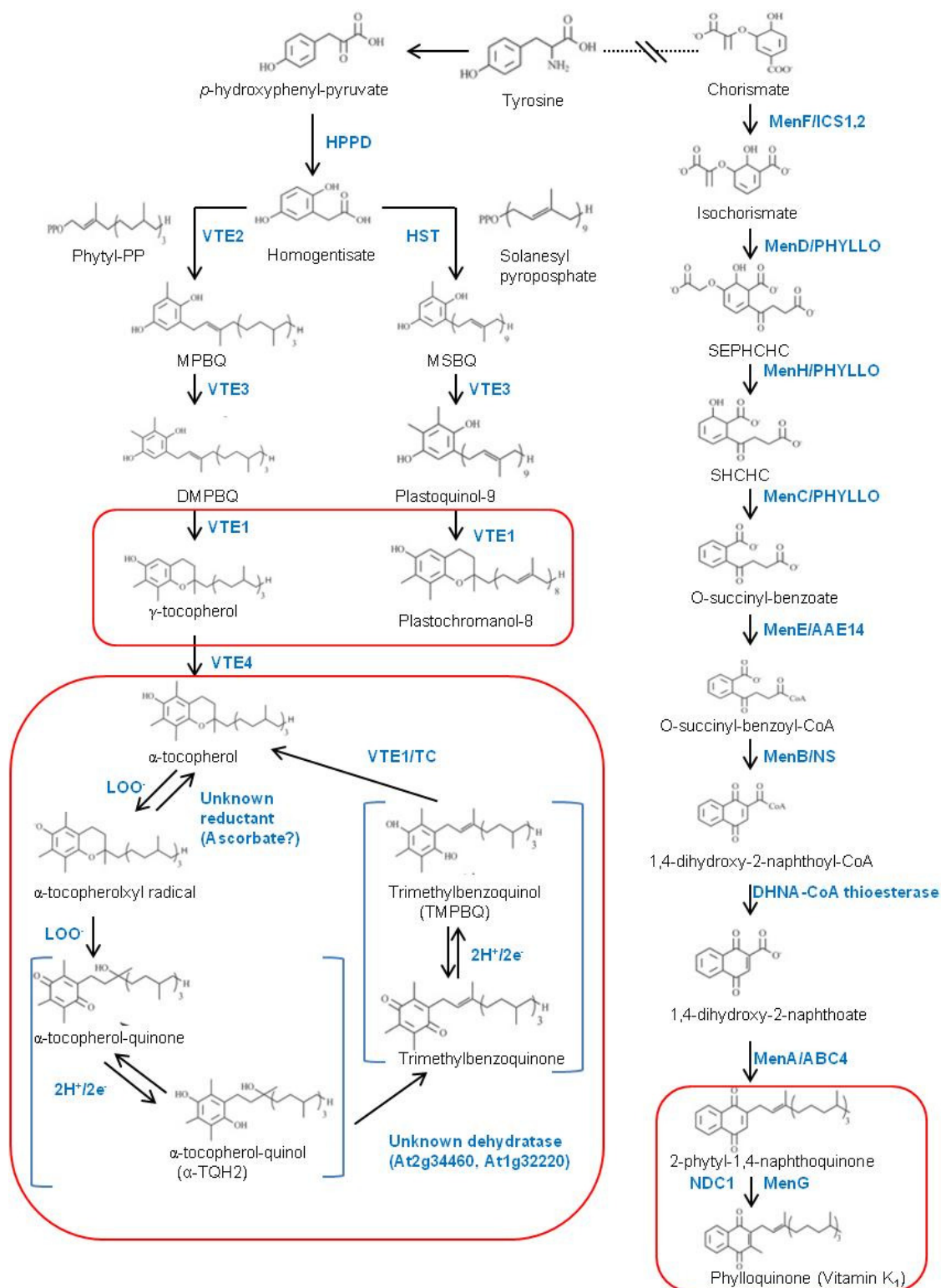


Fig. 2 Summary of biosynthetic pathway of prenylquinones (tocopherol, plastoquinol, plastrochromanol, and phylloquinone) in *Arabidopsis*. The enzyme abbreviations are indicated in blue. TAT, tyrosine aminotransferase; HPPD, *p*-hydroxyphenyl-pyruvate dioxygenase; HST, homogentisic acid solanesyl transferase; VTE, enzymes of vitamin E synthesis; LOO[•], lipid peroxy radical; TC, tocopherol cyclase; Men, menaquinone synthesis; ICS 1/2, isochorismate synthase 1 and 2; AAE14, acyl-CoA activating enzyme isoform 14; NS, naphthoate synthase; DHNA-CoA thioesterase, 1,4-dihydroxy-2-naphthoyl-CoA thioesterase; PP, pyrophosphate; MPBQ, 2-methyl-6-phytyl-1,4-benzoquinone; DMPBQ, 2,3-dimethyl-6-phytyl-1,4-benzoquinone; MSBQ, 2-methyl-6-solanesyl-1,4-benzoquinone; PQH₂, plastoquinol; SEPHCHC, 2-succinyl-5-enolpyruvyl-6-hydroxy-3-cyclohexene-1-carboxylate; SHCHC, 2-succinyl-6-hydroxy-2,4-cyclohexadiene-1-carboxylate. Red rectangles represent metabolic pathways in plastoglobule

는 아직 밝혀지지 않은 환원제에 의해 알파-토코페롤로 전환되거나 또는 두 번째 지질 과산화라디칼에 의해 더욱 산화되어 알파-토코페롤퀴놀(α -TQH₂)이 생성된다. 알파-토코페롤로 재생산되기 위해서는 밝혀지지 않은 탈수 효소(dehydratase)에 의해 α -TQH₂의 물 분자가 빠지면서 TMPBQ가 될 것이다. TMPBQ는 VTE1에 의해 알파-토코페롤로 재활용될 수 있다. 플라스토글로불의 토코페롤 재활용 기능에 대한 가능성은 VTE1의 존재뿐 아니라 (Austin et al. 2006; Vidi et al. 2006; Ytterberg et al. 2006) 프로테옴 분석에서 두 개의 탈수효소(At2g34460과 At1g32220)의 발견이 뒷받침하고 있다.

플라스토글로불과 플라스토퀴논 대사

플라스토퀴논의 환원형인 PQH₂-9은 광계II와 cytochrome *b6f* complex 사이의 전자와 양자 전달운반체로 알려져 있다(Muh et al. 2011). 플라스토퀴논 자체가 항산화 활성이 있는 것으로 보고된다(Szymanska and Kruk 2010). 플라스토퀴논은 알파-토코페롤과 구조적으로 유사하며 고광 스트레스하에서 클로로필에서 발생하는 활성산소를 제거함으로써 막지질의 과산화를 막아 광계II를 보호하는 역할을 한다(Kruk and Trebst 2008; Hundal et al. 1995). 플라스토퀴논을 구성하고 있는 헤드 그룹과 아이소프레노이드 꼬리 구조가 토코페롤보다 더 큰 항산화 효과를 보인다(Gruszka et al. 2008).

플라스토퀴논-9 (Plastoquinone-9: PQ-9)은 광계II의 QA와 QB 위치에 결합되어있으며 또한 틸라코이드막에 유리(free) 형태로 존재한다. 이는 광계와 틸라코이드에 공급되는 두 개의 다른 플라스토퀴논 저장고(pool)가 있음을 의미한다(Strzalka and Kruk 1999). 또한 플라스토퀴논-9은 플라스토글로불에도 존재한다(Szymanska and Kruk 2010; Zbierzak et al. 2010) (Fig. 1). 플라스토글로불에 존재하는 플라스토퀴논-9은 광합성 전자 전달에 직접적으로 관여하지 않으며(Eugeni Piller et al. 2011) 틸라코이드막으로 재공급되어 항산화물질로 사용될 수 있다(Zbierzak et al. 2010) (Fig. 1).

고광 스트레스하에서 애기장대 잎의 플라스토퀴논 양이 급속히 증가한다. 환원형태의 플라스토퀴논인 PQH₂-9의 양이 노화 잎과 어린 잎에서 각각 16배와 9배 증가했다. 환원형과 산화형태의 총 플라스토퀴논의 양은 8배와 11배로 각각 증가했다(Szymanska and Kruk 2010). 고광 조건에서 대부분의 플라스토퀴논은 광합성 활성이 불활성화되고 플라스토글로불로 축적된다. 이것은 활성산소에 의해 틸라코이드막에서 플라스토퀴논이 회복 불가능하게 분해되기 때문에 플라스토글로불로부터 재공급 받을 가능성을 제시한다(Szymanska and Kruk 2010). 이와 같은 이

유가 고광 스트레스하에서 왜 플라스토퀴논의 양이 증가되는지 설명할 수 있다. 플라스토글로불에 존재하는 NDC1은 HADPH-dependent quinone dehydrogenase C1기능 효소로 산화된 플라스토퀴논을 환원한다. 그 기능을 증명하는 예로 *ndc1* 돌연변이체에서는 야생형보다 산화된 파일로퀴논이 증가했다(Eugeni Piller et al. 2011). 그러므로 NDC1은 NAD(P)H dehydrogenase (NDH) complex 또는 PROTON GRADIENT REGULATION 5 (PGR5)에 조절되는 전자 전달시스템과는 구별되는 시스템으로(Shikanai 2007; Peng et al. 2010), 플라스토글로불의 플라스토퀴논 양을 조절한다.

플라스토클마놀-8 (Plastochromanol; PC-8)은 토코페롤 고리화 효소인 VTE1에 의해 PQH₂-9으로부터 합성된다(Fig. 1, Fig. 2). 플라스토클마놀-8은 애기장대의 잎, 종자 및 그 외 조직에서 발견되며(Mene-Saffrane and DellaPenna 2010; Szymanska and Kruk 2010; Zbierzak et al. 2010), 총 토코코로마놀의 5-10% 비율을 차지한다(Szymanska and Kruk 2010). 플라스토클마놀-8의 50%가 플라스토글로불에 존재한다(Zbierzak et al. 2010). 플라스토클마놀-8은 감마-토코페롤과 휴면종자의 발아에 관여함을 보였다(Mene-Saffrane and DellaPenna 2010). 플라스토클마놀-8은 노화와 고광 스트레스에서 그 양이 증가하며 활성산소를 제거하여(Gruszka et al. 2008) 지질의 과산화를 억제한다(Olejnik et al. 1997). 플라스토클마놀-8은 감마-토코페롤과 동일한 크로마놀 헤드그룹과 C40의 불포화 solanesyl 꼬리 구조를 가지고 있어 항산화 효과는 토코페롤의 효과 이상이다(Olejnik et al. 1997). 플라스토클마놀-8의 대부분은 플라스토글로불내에서 VTE1에 의해 PQH₂-9으로부터 합성될 것으로 추정된다(Kumar et al. 2005; Kruk and Trebst 2008) (Fig. 2).

ndc1 돌연변이체에서는 야생형에 비해 플라스토클마놀-8이 감소했는데 이것은 VTE1의 반응의 전구체인 PQH₂-9의 감소에 기인한 것으로 예측된다(Grutter et al. 2006). 플라스토클마놀-8을 생산하지 못하는 *vte1* 돌연변이체에서 VTE1의 과발현시켰을 때 플라스토클마놀-8이 2.4배 증가되었다. 플라스토클마놀-8의 증가는 플라스토글로불의 갯수의 증가와 클러스터 형성을 유도하였다(Kanwischer et al. 2005; Zbierzak et al. 2010).

플라스토글로불과 파일로퀴논 대사

광합성의 광계I 전자전달 기능을 하는 파일로퀴논(Phylloquinone: 2-methyl-3-phytyl-1,4-naphthoquinone)은 비타민K1이라고도 불리우는 프레닐퀴논의 한 종류로 naphthoquinone 고리와 phytyl-diphosphate로부터 유도된 프레닐 꼬리 (Prenyl side chain)로 구성된다(Joyard et al. 2009) (Fig. 2). 광계I 1 mol 당 3 mol의 파일로퀴논이 예측되지만 실제로 광계I

에는 단지 2분자의 파일로퀴논이 존재한다. 이것은 파일로퀴논이 다른 곳에도 존재함을 의미한다(Lohmann et al. 2006; Brehelin and Kessler 2008). 상기의 예측과 일치하게도 애기장대 플라스토글로불에 전체 파일로퀴논의 30%가 존재한다(Lohmann et al. 2006) (Fig. 1).

파일로퀴논 생합성 과정이 엽록체 내막에서 이루어진다고 보고되었으나(Schultz et al. 1981) 최근에는 퍼옥시좀(Peroxisome)에서의 일부 과정이 진행될 가능성이 제시되고 있다. 파일로퀴논 생합성 전 과정에 관여하는 일련의 Men 유전자군(MenF, MenD, MenH, MenC, MenE, MenB, MenA)이 남세균과 홍조류에서 밝혀졌다(Fig. 2). 대사의 첫반응에 관여하는 MenF는 chorismate를 isochorismate로 전환하는 효소인데 애기장대에서 엽록체 스트로마에 존재하는 ICS1과 ICS2가 MenF와 상동성을 보인다(Ausubel et al. 2001; Gross et al. 2006; Garcion et al. 2008; Metraux et al. 2008). *ics1 ics2* 이중 돌연변이체는 파일로퀴논이 생산되지 않으며 식물체가 작고 연한 녹색을 나타낸다(Ausubel et al. 2001; Metraux et al. 2008).

남세균에서는 Isochorismate로부터 o-succinyl-benzoate (OSB)까지 합성에는 3개의 각기 다른 효소, MenD, MenH, MenC가 관여하는 반면 고등식물인 애기장대에는 상기 3개의 효소 유전자는 단일 유전자로 구성된 PHYLLLO에 의해 수행된다(Gross et al. 2006). OSB를 o-succinyl-benzoyl-CoA로 전환하는 효소인 MenE의 기능을 하는 애기장대 상동체는 acyl-activating enzyme 14 (AAE14)로 밝혀졌다(Kim et al. 2008). *aae14* 돌연변이체는 파일로퀴논의 부족으로 성장할 수 없었다. 최근에 MenE/AAE14이 엽록체와 퍼옥시좀에 이중으로 존재함이 보고 되었다(Reumann et al. 2010). 다음 합성단계인 OSB-CoA가 1,4-dihydroxy-2-naphthoyl-CoA로 전환 되는데 관여하는 MenB와 상동성을 보이는 naphthoate synthase (NS/ECHid) 유전자(At1g60550)가 애기장대에 한 개가 존재하는데 그 단백질이 퍼옥시좀에 존재함이 보고 되었다(Kim et al. 2008; Babugee et al. 2010). 1,4-dihydroxy-2-naphthoyl-CoA로부터 1,4-dihydroxy-2-naphthonyl-CoA(DHNA)로 전환되는 데에는 DHNA-CoA thioesterase가 관여하는데 이 효소는 퍼옥시좀에 존재할 가능성이 제시되었다. 이상의 발견들은 고등식물에서 파일로퀴논 합성이 부분적으로 퍼옥시좀에서 이루어질 가능성을 제시하고 있다(Reumann 2004; Reumann et al. 2010).

마지막 파일로퀴논 합성 단계는 DHNA에 MenA/ABC4 효소에 의해 phytyl 꼬리를 붙여주는 단계와(Shimada et al. 2005) 2-phytyl-1,4-naphthoquinone에 MenG 효소에 의한 메틸화이다(Lohmann et al. 2006). 파일로퀴논 합성대사의 유전학적 분석 과정에서 *AtmenA* 돌연변이체가 발견되었다(Shimada et al. 2005). DHNA phytyltransferase 기능을 상실한 *AtmenA* 돌연변이체는 파일로퀴논 생산의 부재로 성장에 영향을 받았고 광계II와 플라스토퀴논-9 축적이

매우 감소하였다.

이와 반대로 정상 광세기에서는 *AtmenG* 돌연변이체에는 성장과 광합성 능력에 약간의 손실만 보였다. 이것은 2-phytyl-1,4-naphthoquinone이 파일로퀴논을 대신하여 광계I의 전자전달기능을 할 수 있음을 보여준다. 고광 스트레스하에서 *AtmenG* 돌연변이체는 광계I의 산화에 의해 그 복합체가 감소했다. 이로 인하여 광계II 활성화에도 악영향을 주어 전체적 광합성 전자전달시스템에 문제를 주었다(Lohmann et al. 2006).

홍미류계도 *AtmenG* 돌연변이체에서 증가된 2-phytyl-1,4-naphthoquinone이 플라스토글로불에 존재하였다. *ndc1* 돌연변이체의 리피도믹스(lipodomix) 분석에서 *AtmenG* 돌연변이체와 유사하게 파일로퀴논이 검출되지 않았으며 그 대신 2-phytyl-1,4-naphthoquinone이 축적되었다(Eugeni Piller et al. 2011). *ndc1* 돌연변이체에서는 AtMenG가 정상으로 발현되기 때문에 설명하기는 어렵지만 AtMenG이 메틸화과정에 NDC1과 플라스토글로불이 관여함을 시사한다(Fig. 1, Fig. 2).

PHYLLLO와 AtMenG를 GFP와 결합하여 발현했을 때 엽록체에서 punctuate 형광을 보이며(Gross et al. 2006; Lohmann et al. 2006; Eugeni Piller et al. 2011) 이것은 NDC1가 플라스토글로불에 존재하는 것과 매우 유사한 패턴이다. 하지만 PHYLLLO와 AtMenG는 플라스토글로불의 프로테옴 분석에서 발견되지 않았다. 그 이유는 이들 단백질이 플라스토글로불에 매우 느슨하게 또는 일시적으로 연결되어 있을 가능성이 있다. 이상의 결과는 NDC1인 플라스토글로불에서 파일로퀴논 합성에 있어 아직 밝혀지지 않은 새로운 역할을 함을 시사한다.

적 요

최근 연구에서 엽록체의 미지의 소기관으로 알려졌던 플라스토글로불이 지질 대사에서 중요한 역할을 함이 제시되고 있다. 애기장대 플라스토글로불의 프로테옴 단백질 분석은 플라스토글로불이 단순히 지질 저장 기관으로써의 기능 뿐만 아니라 지질 합성 대사에 능동적으로 관여하는 소기관임을 제시하고 있다.

애기장대 플라스토글로불에서 34개의 단백질이 발견되었다. 이들을 세 그룹으로 나누어 보면 구조단백질인 플라스토글로불린과 엽록체 대사에 관여하는 효소, 그리고 기능이 미확인된 단백질로 구분 된다. 이들 단백질 유전자의 돌연변이체와 리피도믹스 분석으로 이들 단백질의 기능 규명 연구가 필요하다.

토코페롤 합성의 마지막 단계에 관여하는 VTE1과 VTE4는 엽록체에서 각기 다른 위치에 존재하여 VTE1은 플라스토글로불에 존재하나 VTE4는 엽록체 내막에 존재한다.

다. 이 같은 사실은 프레닐퀴논 대사물질이 엽록체 내에서 이동할 가능성을 시사한다.

플라스토크로불이 엽록체의 기능을 유지하는데 있어 필수적인지에 대한 유전학 연구가 앞으로 진행되어야 한다. 다양한 스트레스와 발달단계에 따른 플라스토크로불의 프로테오믹 분석은 지질대사에서 중요한 기능을 하는 신규 단백질을 발견하는데 도움을 줄 것이다. 지금까지 결과로는 플라스토크로불은 프레닐퀴논 대사에 있어서 교차로 역할을 함을 제안하고 있다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 기관고유과제(과제번호 PJ008556)와 차세대 바이오그린21사업, 시스템합성농생명공학사업단 과제(SSAC과제번호 PJ009484)의 연구비지원으로 수행되었습니다.

인용문헌

- Austin JR 2nd, Frost E, Vidi PA, Kessler F, Staehelin LA (2006) Plastoglobules are lipoprotein subcompartments of the chloroplast that are permanently coupled to thylakoid membranes and contain biosynthetic enzymes. *Plant Cell* 18:1693-1703
- Ausubel FM, Wildermuth MC, Dewdney J, Wu G (2001). Isochorismate synthase is required to synthesize salicylic acid for plant defence. *Nature* 414:562-565
- Babujee L, Wurtz V, Ma C, Lueder F, Soni P, van Dorsselaer A, Reumann S (2010) The proteome map of spinach leaf peroxisomes indicates partial compartmentalization of phyloquinone (vitamin K1) biosynthesis in plant peroxisomes. *J Exp Bot* 61:1441-1453
- Brehelin C, Kessler F (2008) The plastoglobule: a bag full of lipid biochemistry tricks. *Photochem Photobio* 84:1388-1394
- Brehelin C, Kessler F, van Wijk KJ (2007) Plastoglobules: versatile lipoprotein particles in plastids. *Trends Plant Sci* 12:260-266
- Cheng Z, Sattler S, Maeda H, Sakuragi Y, Bryant DA, DellaPenna D (2003) Highly divergent methyltransferases catalyze a conserved reaction in tocopherol and plastoquinone synthesis in cyanobacteria and photosynthetic eukaryotes. *Plant Cell* 15:2343-2356
- Cunningham FX Jr, Tice AB, Pham C, Gantt E (2010) Inactivation of genes encoding plastoglobuli-like proteins in *Synechocystis* sp. PCC 6803 leads to a light-sensitive phenotype. *J Bacteriol* 192:1700-1709
- DellaPenna D, Kobayashi N (2008) Tocopherol metabolism, oxidation and recycling under high light stress in *Arabidopsis*. *Plant J* 55:607-618
- DeLong JM, Steffen KL (1997) Photosynthetic function, lipid peroxidation, and alpha-tocopherol content in spinach leaves during exposure to UV-B radiation. *Can J Plant Sci* 77:453-459
- Deruere J, Romer S, d'Harlingue A, Backhaus RA, Kuntz M, Camara B (1994) Fibril assembly and carotenoid overaccumulation in chromoplasts: a model for supramolecular lipoprotein structures. *Plant Cell* 6:119-133
- Dormann P (2007) Functional diversity of tocopherols in plants. *Planta* 225:269-276
- Eugeni Piller L, Besagni C, Ksas B, Rumeau D, Brehelin C, Glauser G, Kessler F, Havaux M (2011) Chloroplast lipid droplet type II NAD(P)H quinone oxidoreductase is essential for prenylquinone metabolism and vitamin K1 accumulation. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:14354-14359
- Falk J, Munne-Bosch S (2010) Tocopherols in plants: antioxidation and beyond. *J Exp Bot* 61:1549-1566
- Garcion C, Lohmann A, Lamodièrè E, Catinot J, Buchala A, Doermann P, Metraux JP (2008) Characterization and biological function of the ISOCHORISMATE SYNTHASE2 gene of *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 147:1279-1287
- Gaude N, Brehelin C, Tischendorf G, Kessler F, Dormann P (2007) Nitrogen deficiency in *Arabidopsis* affects galactolipid composition and gene expression and results in accumulation of fatty acid phytyl esters. *Plant J* 49:729-739
- Giacomelli L, Rudella A, van Wijk KJ (2006) High light response of the thylakoid proteome in *Arabidopsis* wild type and the ascorbate deficient mutant *vtc2-2*. A comparative proteomics study. *Plant Physiol* 141:685-701
- Gillet B, Beyly A, Peltier G, Rey P. (1998) Molecular characterization of CDSP 34, a chloroplastic protein induced by water deficit in *Solanum tuberosum* L. plants, and regulation of CDSP 34 expression by ABA and high illumination. *Plant J* 16:257-262
- Gross J, Cho WK, Lezhneva L, Falk J, Krupinska K, Shinozaki K, Seki M, Herrmann RG, Meurer J (2006) A plant locus essential for phyloquinone (vitamin K1) biosynthesis originated from a fusion of four eubacterial genes. *J Biol Chem* 281:17189-17196
- Gruszka J, Pawlak A, Kruk J (2008) Tocopherols, plastoquinol, and other biological prenyllipids as singlet oxygen quenchers—determination of singlet oxygen quenching rate constants and oxidation products. *Free Radic Biol Med* 45:920-928
- Grutter C, Alonso E, Chougnè A, Woggon WD (2006) A biomimetic chromanol cyclization leading to alpha-tocopherol. *Angew Chem Intl Ed Engl* 45:1126-1130
- Havaux M, Eymery F, Porfirova S, Rey P, Dormann P (2005) Vitamin E protects against photoinhibition and photooxidative stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell* 17:3451-3469
- Horvath G, Wessjohann L, Bigirimana J, Jansen M, Guisez Y, Caubergs R, Horemans N (2006) Differential distribution of tocopherols and tocotrienols in photosynthetic and non-photosynthetic tissues. *Phytochemistry* 67:1185-1195
- Hundal T, Forsmark-Andree P, Ernster L, Andersson B (1995) Antioxidant activity of reduced plastoquinone in chloroplast thylakoid membranes. *Arch Biochem Biophys* 324:117-122
- Jones AM, Bennett MH, Mansfield JW, Grant M (2006) Analysis of the defence phosphoproteome of *Arabidopsis thaliana*

- using differential mass tagging. *Proteomics* 6:4155–4165
- Joyard J, Ferro M, Masselon C, Seigneurin-Berny D, Salvi D, Garin J, Rolland N (2009) Chloroplast proteomics and the compartmentation of plastidial isoprenoid biosynthetic pathways. *Mol Plant* 2:1154–1180
- Kanwischer M, Porfirova S, Bergmuller E, Dormann P (2005) Alterations in tocopherol cyclase activity in transgenic and mutant plants of *Arabidopsis* affect tocopherol content, tocopherol composition, and oxidative stress. *Plant Physiol* 137:713–723
- Kaup MT, Froese CD, Thompson JE (2002) A role for diacylglycerol acyltransferase during leaf senescence. *Plant Physiol* 129:1616–1626
- Kazan K, Manners JM (2011) The interplay between light and jasmonate signalling during defence and development. *J Exp Bot* 62:4087–4100
- Kessler F, Schnell D, Blobel G (1999) Identification of proteins associated with plastoglobules isolated from pea (*Pisum sativum* L.) chloroplasts. *Planta* 208:107–113
- Kim HU, van Oostende C, Basset GJC, Browse J (2008) The *AAE14* gene encodes the *Arabidopsis* o-succinylbenzoyl-CoA ligase that is essential for phylloquinone synthesis and photosystem-I function. *Plant J* 54:272–283
- Kruk J, Nowicka B (2010) Occurrence, biosynthesis and function of isoprenoid quinones. *Biochim Biophys Acta* 1797:1587–1605
- Kruk J, Trebst A (2008) Plastoquinol as a singlet oxygen scavenger in photosystem II. *Biochim Biophys Acta* 1777:154–162
- Kumar R, Raclaru M, Schusseler T, et al (2005) Characterisation of plant tocopherol cyclases and their overexpression in transgenic *Brassica napus* seeds. *FEBS Lett* 579:1357–1364
- Lee DG, Ahsan N, Lee SH, Kang KY, Lee JJ, Lee BH (2007) An approach to identify cold-induced low-abundant proteins in rice leaf. *C Rendus Biol* 330:215–225
- Lichtenthaler HK (1968) Plastoglobuli and the fine structure of plastids. *Endeavour* 27:144–149
- Lichtenthaler HK (1969) Plastoglobuli of spinach—their size and composition during chloroplast degeneration. *Protoplasma* 68:315–326
- Lichtenthaler HK (2007) Biosynthesis, accumulation and emission of carotenoids, alpha-tocopherol, plastoquinone, and isoprene in leaves under high photosynthetic irradiance. *Photosynth Res* 92:163–179
- Lichtenthaler HK, Peveling E (1966) Osmiophilic lipid inclusions in the chloroplasts and in the cytoplasm of *Hoya carnosa* R. *Br. Naturwissenschaften* 53:534
- Locy RD, Chang CC, Nielsen BL, Singh NK (1996) Photosynthesis in salt-adapted heterotrophic tobacco cells and regenerated plants. *Plant Physiol* 110:321–328
- Lohmann A, Schottler MA, Brehelin C, Kessler F, Bock R, Cahoon EB, Dormann P (2006) Deficiency in phyloquinone (vitamin K1) methylation affects prenyl quinone distribution, photosystem I abundance, and anthocyanin accumulation in the *Arabidopsis AtmenG* mutant. *J Biol Chem* 281:40461–40472
- Maeda H, Sakuragi Y, Bryant DA, DellaPenna D (2005) Tocopherols protect *Synechocystis* sp. strain PCC 6803 from lipid peroxidation. *Plant Physiol* 138:1422–1435
- Mene-Saffrane L, DellaPenna D (2010) Biosynthesis, regulation and functions of tocopherols in plants. *Plant Physiol Biochem* 48:301–309
- Metraux JP, Garcion C, Lohmann A, Lamodièrè E, Catinot J, Buchala A, Doermann P (2008) Characterization and biological function of the *ISOCHORISMATE SYNTHASE2* gene of *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 147:1279–1287
- Muh F, Glockner C, Hellmich J, Zouni A (2011) Light-induced quinone reduction in photosystem II. *Biochim Biophys Acta* 1817:44–65
- Munne-Bosch S (2005) The role of alpha-tocopherol in plant stress tolerance. *J Plant Physiol* 162:743–748
- Nordby HE, Yelenosky G (1985) Change in citrus leaf lipids during freeze–thaw stress. *Phytochemistry* 24:1675–1679
- Oksanen E, Sober J, Karnosky DF (2001) Impacts of elevated CO₂ and/or O₃ on leaf ultrastructure of aspen (*Populus tremuloides*) and birch (*Betula papyrifera*) in the Aspen FACE experiment. *Environ Pollut* 115:437–446
- Olejnik D, Gogolewski M, Nogala-Kalucka M (1997) Isolation and some properties of plastoquinone-8. *Nahrung-Food* 41:101–104
- Peng L, Yamamoto H, Shikanai T (2010) Structure and biogenesis of the chloroplast NAD(P)H dehydrogenase complex. *Biochim Biophys Acta* 1807:945–953
- Porfirova S, Bergmuller E, Tropf S, Lemke R, Dormann P (2002) Isolation of an *Arabidopsis* mutant lacking vitamin E and identification of a cyclase essential for all tocopherol biosynthesis. *Proc Natl Acad Sci USA* 99:12495–12500
- Pospisil P (2011) Molecular mechanisms of production and scavenging of reactive oxygen species by photosystem II. *Biochim Biophys Acta* 1817:218–231
- Pozueta-Romero J, Rafia F, Houline G, Cheniclet C, Carde JP, Schantz ML, Schantz R (1997) A ubiquitous plant housekeeping gene, *PAP*, encodes a major protein component of bell pepper chromoplasts. *Plant Physiol* 115:1185–1194
- Reumann S (2004) Specification of the peroxisome targeting signals type 1 and type 2 of plant peroxisomes by bioinformatics analyses. *Plant Physiol* 135:783–800
- Reumann S, Babujee L, Wurtz V, Ma C, Lueder F, Soni P, van Dorsselaer A (2010) The proteome map of spinach leaf peroxisomes indicates partial compartmentalization of phyloquinone (vitamin K1) biosynthesis in plant peroxisomes. *J Exp Bot* 61:1441–1453
- Rey P, Gillet B, Romer S, Eymery F, Massimino J, Peltier G, Kuntz M (2000) Over-expression of a pepper plastid lipid-associated protein in tobacco leads to changes in plastid ultrastructure and plant development upon stress. *Plant J* 21:483–494
- Schultz G, Ellerbrock BH, Soll J (1981) Site of prenylation reaction in synthesis of phyloquinone (vitamin K1) by spinach chloroplasts. *Eur J Biochem* 117:329–332
- Shikanai T (2007) Cyclic electron transport around photosystem I: genetic approaches. *Annu Rev Plant Biol* 58:199–217
- Shimada H, Ohno R, Shibata M, Ikegami I, Onai K, Ohto MA, Takamiya K (2005) Inactivation and deficiency of core proteins of photosystems I and II caused by genetical phyloquinone and plastoquinone deficiency but retained

- lamellar structure in a T-DNA mutant of *Arabidopsis*. *Plant J* 41:627-637
- Singh DK, Maximova SN, Jensen PJ, Lehman BL, Ngugi HK, McNellis TW (2010) FIBRILLIN4 is required for plastoglobule development and stress resistance in apple and *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 154:1281-1293
- Soll J, Schultz G, Joyard J, Douce R, Block MA (1985) Localization and synthesis of prenylquinones in isolated outer and inner envelope membranes from spinach chloroplasts. *Arch Biochem Biophys* 238:290-299
- Strzalka K, Kruk J (1999) Dark reoxidation of the plastoquinone-pool is mediated by the low-potential form of cytochrome b-559 in spinach thylakoids. *Photosynth Res* 62:273-279
- Szymanska R, Kruk J (2010) Plastoquinol is the main prenyllipid synthesized during acclimation to high light conditions in *Arabidopsis* and is converted to plastochromanol by tocopherol cyclase. *Plant Cell Physiol* 5:537-545
- Tevini M, Steinmuller D (1985) Composition and function of plastoglobuli. 2. Lipid-composition of leaves and plastoglobuli during beech leaf senescence. *Planta* 163:91-96
- Thomson WW, Platt K (1973) Plastid ultrastructure in barrel cactus, *Echinocactus-Acanthodes*. *New Phytol* 72:791-797
- Valentin HE, Qi Q (2005) Biotechnological production and application of vitamin E: current state and prospects. *Appl Microbiol Biotechnol* 68:436-444
- Vidi PA, Kanwischer M, Baginsky S, Austin JR, Csucs G, Dormann P, Kessler F, Brehelin C (2006) Tocopherol cyclase (VTE1) localization and vitamin E accumulation in chloroplast plastoglobule lipoprotein particles. *J Biol Chem* 281:11225-11234
- Vidi PA, Kessler F, Brehelin C (2007) Plastoglobules: a new address for targeting recombinant proteins in the chloroplast. *BMC Biotechnol* 7:4
- Yang Y, Sulpice R, Himmelbach A, Meinhard M, Christmann A, Grill E (2006) Fibrillin expression is regulated by abscisic acid response regulators and is involved in abscisic acid-mediated photoprotection. *Proc Natl Acad Sci USA* 103:6061-6066
- Youssef A, Laizet Y, Block MA, Marechal E, Alcaraz JP, Larson TR, Pontier D, Gaffe J, Kuntz M (2010) Plant lipid associated fibrillin proteins condition jasmonate production under photosynthetic stress. *Plant J* 61:436-445
- Ytterberg AJ, Peltier JB, van Wijk KJ (2006) Protein profiling of plastoglobules in chloroplasts and chromoplasts. A surprising site for differential accumulation of metabolic enzymes. *Plant Physiol* 140:984-997
- Zbierzak AM, Kanwischer M, Wille C, et al (2010) Intersection of the tocopherol and plastoquinol metabolic pathways at the plastoglobule. *Biochem J* 425:389-399