

Development of Cucumber Cotyledon in View of Metabolic Pathways and Organelle

Dae-Jae Kim*

Department of Biology Education, College of Education, Chungbuk National University, 1 Chungdae-ro, Seowon-gu, Cheongju, Chungbuk 28644, Korea

Received June 29, 2021 / Revised July 13, 2021 / Accepted July 13, 2021

The germination of cucumber seeds begins with the degradation of reserved oil to fatty acids within the lipid body, which are then further metabolized to acyl-CoA. The acyl-CoA moves from the lipid body to the glyoxysome following β -oxidation for the production of acetyl-CoA. As an initial carbon source supplier, acetyl-CoA is an essential molecule in the glyoxylate cycle within the glyoxysome, which produces the metabolic intermediates of citrate and malate, among others. The glyoxylate cycle is a necessary metabolic pathway for oil seed plant germination because it produces the metabolic intermediates for the tricarboxylic acid (TCA) cycle and for gluconeogenesis, such as the oxaloacetate, which moves to the cytosol for the initiation of gluconeogenesis by phosphoenolpyruvate carboxykinase (PEPCK). Following reserved oil mobilization, the production and transport of various metabolic intermediates are involved in the coordinated operation and activation of multiple metabolic pathways to supply directly usable carbohydrate in the form of glucose. Furthermore, corresponding gene expression regulation compatibly transforms the microbody to glyoxysome, which contains the organelle-specific malate synthase (MS) and isocitrate lyase (ICL) enzymes during oil seed germination. Together with glyoxylate cycle, carnitine, which mediates the supplementary route of the acetyl-CoA transport mechanism via the mitochondrial BOU (A BOUT DE SOUFFLE) system, possibly plays a secondary role in lipid metabolism for enhanced plant development.

Key words : Cotyledon development, cucumber, germination, lipid mobilization, metabolic pathway

서 론

생물의 관점에서 식물 씨앗의 발아는 새로운 생명활동의 출발점이기도 하다. 발아의 과정 초기에는 씨앗에 저장된 영양소를 활용해야만 하는 매우 제한적인 에너지 공급의 상태에 있다. 즉, 배유에 저장된 탄수화물, 지방 또는 단백질을 대사하여 탄소원을 공급하고 ATP를 생산하는 한시적 타가영양 상태에 놓여있다. 발아 시 저장 지방을 주로 사용하는 박과식물(*Cucurbitaceae*)에서의 발아과정과 노쇠화 과정을 포함한 관련된 대사현상은 오랜 기간 연구가 이루어져 왔다[2-7, 9, 20, 25-27, 29, 30, 45, 48]. 특히 포괄적으로 미소체(microbody)라 불리는 퍼옥시좀(peroxisome 또는 glyoxysome)을 중심으로 일어나는 글라이옥실산 회로(glyoxylate cycle)의 acetyl-CoA를 매개로 한 탄소원의 유동에 관한 연구는 관련 효소의 활성화와 유전자의 발현을 배경으로 하여 많은 연구와 조사가 이루어

어졌다[6, 9, 34, 35]. 또한 글라이옥실산 회로의 주요 효소인 말산 합성효소(malate synthase, MS)와 이소시트르산 분해효소(isocitrate lyase, ICL)의 효소 활성화와 유전자 발현이 노쇠화 떡잎에서도 확인되면서 지방의 대사와 관련된 글라이옥실산 회로의 역할에 대한 새로운 작용이 추가로 연구되기도 하였다[17, 21, 29, 30]. 뿐 만 아니라 세포질을 배경으로 이루어지는 당신생 과정의 핵심 효소인 PEPCK (phosphoenolpyruvate carboxykinase)의 유전적 특성이 밝혀지면서 글라이옥실산 회로와 연관되어 일어나는 지방 유동의 연동성을 더욱 명확하게 이해할 수 있었다[6, 25, 26, 29]. 최근에는 발아중인 오이의 떡잎에서 저장 지방의 유동 및 대사와 관련하여 식물의 핵심 대사물질인 acetyl-CoA를 중심으로 한 탄소원의 공급 과정에 카니틴(carnitine)의 관련성에 관한 연구가 이루어지고 있으며, 탄소원의 유동에 카니틴이 중개하는 경로로써 미토콘드리아의 내막과 외막을 통로로 하는 BOU (A BOUT DE SOUFFLE)의 중요성이 한층 높아지고 있다[6, 7]. 나아가 하나의 완전한 기관의 형태로써 오이 떡잎은 발아에서 노쇠화에 이르기까지의 전체 발달 과정과 여러 관련 대사과정을 연구하고 이해하는데 매우 유용한 연구 재료로 사용되어 왔다. 특히 떡잎의 발아와 노쇠화까지의 과정이 불과 5~6주 내외에 불과하여 발달의 마지막 단계인 노쇠화에 관한 연구를 위한 유용한 실험 재료로 사용되었다[26-28].

*Corresponding author

Tel : +82-43-261-3260, Fax : +82-43-260-3361

E-mail : djkim@chungbuk.ac.kr

This is an Open-Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution Non-Commercial License (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc/3.0>) which permits unrestricted non-commercial use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

본 연구에서는 식물의 발아과정에서 글라이옥실산 회로를 중심으로 한 지방의 대사와 유동 과정 및 카니틴을 매개로 하는 2차 지방 대사 통로의 존재 가능성을 예견하고, 이들 대사 경로의 노쇠화 과정에 참여 가능성을 포함하여 오이 떡잎의 발달에 관한 물질대사적 관점을 논의하고자 한다.

본 론

오이 떡잎의 발달

오이(*Cucumis sativus* L.)와 같은 박과 식물의 종자는 중성 지방인 triacylglycerol (TAG)을 종자 내 저장 양양소의 50% 가까이 저장하여[7] 이것을 다음 세대의 발아에 필요한 에너지 원으로 이용한다. 오이 떡잎은 지상자엽발아형 생장(epigeous growth) 식물의 형태로서 발아 3~4일이 지나면 대부분의 저장 지방이 탄수화물로 전환되어 그 에너지로 발아를 완성하고, 떡잎은 지상으로 올라와 첫 번째 잎이 출현하기까지 광합성 기능을 수행하고 유식물체로서의 성장을 이어간다(Fig. 1) [3, 20, 29]. 떡잎의 발달에 따른 세포 내 소기관의 구조와 기능의 변화는 관련 유전자 발현과 함께 생리-화학적 변화를 동반한다. 발아 초기 글라이옥실산 회로(glyoxylate cycle)를 가동하는 특별한 미소체인 글라이옥시좀이 발아 이후 광합성을 시작하며 퍼옥시좀으로의 전환이 일어나는 것은 미소체 내부의 효소 구성 변화에 따른 역동적 전이현상의 하나이다[41, 47]. 퍼옥시좀으로의 전환 이후 가장 큰 변화는 퍼옥시데이스(peroxidase)와 카탈레이스(catalase)로 대표되는 과산화물 관련 효소들이 광합성을 통해 생산되는 부산물인 활성산소를 가진 과산화물과 결합하여 산화반응을 중화시키는 핵심적 기구가 되는 것이다. 이처럼 떡잎은 발아 과정을 지나며 유전적, 생리적 및 구조-기능적으로 다양한 변화를 이어간다[5, 21]. 또한 유식물의 잎이 발달하며 떡잎은 노쇠화 단계로 접어들고 파종 후 5주를 전후로 완전히 노쇠화 하면 저장 및 광합성 기관으로서의 역할을 다하고 발달을 마감한다(Fig. 1). 또한 종자의 파종을 시작으로 발아와 떡잎의 전 발달과정에서의 생체중량의 변화, 불포화지방산의 변화 및 카니틴의 함량 변화 등이 최근



Fig. 1. Epigeous growth of cucumber cotyledons from day 1 to senescence up to 35 days after seeds were sown in wet vermiculite. The cotyledons of cucumber seedlings develop to a leaf-like photosynthetic organ until the seedling establishes as a young plantlet ~30 days after sowing, then they undergo senescence.

의 연구에서 종합적으로 조사되어 저장 지방의 유동과 관련된 대사와 추가적인 유동 통로의 가능성을 한 층 높여 주었다[4].

발아와 저장지방의 분해: 지방체와 글라이옥시좀

지방 저장 종자식물의 발아와 물질대사 및 유전자 발현에 관한 많은 연구는 주로 오이를 통하여 이루어져 왔다[6, 7, 25, 26, 29, 30]. 발아를 위한 저장지방 유동의 시작은 씨앗이 충분한 수분에 의해 침윤된 후 씨앗에 저장된 지방의 분해를 통해 지방체내 중성지방이 지방산으로 분해된 후 acyl-CoA로 대사된다. Acyl-CoA는 특화된 퍼옥시좀(미소체)의 하나인 글라이옥시좀으로 이동하여 베타 산화(β-oxidation) 과정을 거쳐 활성형 acetyl-CoA로 전환되면[41, 44-46] 글라이옥시좀, 미토콘드리아 및 세포질을 경유하는 지방의 탄수화물로의 유동이 진행된다(Fig. 2).

지방 유동의 첫 단계에서 생성되는 acetyl-CoA는 곧 바로 글라이옥실산 회로의 초기 반응을 위한 필수 요소인 기질이 되며, ATP의 생산을 통한 에너지의 공급과 함께 여러 대사과정을 거치며 생성되는 다양한 중간 대사물질을 생산하고 공급하는 지방 유동의 핵심적 역할을 담당하게 된다[13, 14, 18]. 무엇보다도 이것은 발아 초기 광합성이 불가능한 떡잎에서 다양한 대사물질의 흐름과 에너지의 공급을 가능하게 한다. Acetyl-CoA 생산에 의하여 지방 유동의 제1단계가 이루어지면 오이 떡잎 내 저장 지방은 탄수화물(포도당)로 급속한 전환이 진행되어 파종 후 3일 이내에 대부분 저장 지방은 포도당으

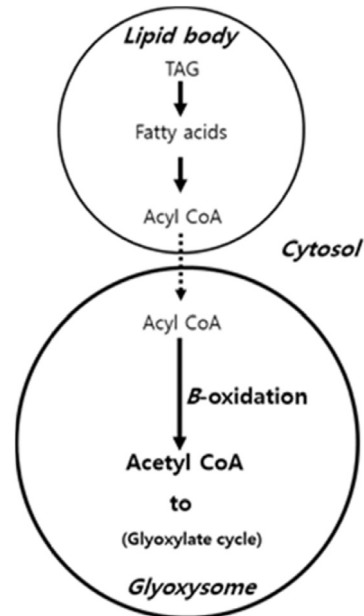


Fig. 2. The first stage of lipid catabolism during oil-seed germination in lipid body for fatty acids degradation to acyl-CoA by acyl-CoA synthetase then it moves to glyoxysome for four-step cycle of β-oxidation substrate to produce acetyl-CoA [8, 44].

로 대사되고 초기 발아의 성립에 필수적인 탄소 에너지원으로 제공된다.

대사물질의 생산과 이동: 글라이옥실산 회로

오랜 연구를 통하여 확립된 저장 지방 대사의 중심은 글라이옥시좀을 배경으로 일어나는 글라이옥실산 회로를 경유하는 제2단계 저장 지방의 이동이다(Fig. 3). 이 회로는 말산 합성효소(MS)와 이소시트르산 분해효소(ICL)로 특화된 미소체인 글라이옥시좀의 발달로 이루어진다. 이 회로에서 생성되는 글라이옥실산이 중간 대사물질로 나타나는 것과 함께 글라이옥실산 회로의 핵심 효소인 말산 합성효소 및 이소시트르산 분해효소의 활성화와 더불어 해당 유전자의 발현이 파종 후 2~3 일째에 폭발적으로 증가한다[3, 30]. 이러한 말산 합성효소 및 이소시트르산 분해효소의 최대 효소 활성화와 해당 유전자 발현의 최대 발현은 발아 이후 떡잎 발달 과정의 어떤 단계에서도 관찰되지 않는 독특한 현상이다[3, 21, 29]. 발아 초기 두 핵심 효소의 최대 활성화는 이들 효소를 암호화하는 MS 유전자와 ICL 유전자의 최대 발현과도 매우 잘 부합한다[6, 29]. 발아 초기 글라이옥실산 회로의 작동은 지방체에서 분해된 중성 지방으로부터 acyl-CoA의 공급이 있어야만 가능하므로 발아의 직후 저장 지방의 고갈은 글라이옥실산 회로의 작동이 종결됨을 의미한다. 그러나 노쇠화 떡잎에서의 MS와 ICL 유전자의 재활성화는 지방체내의 저장 지방의 대사로 보기는 어려우며 노쇠화 과정에서 일어나는 세포내막의 붕괴와 그 결과로 축적된 지방산의 유입의 결과로 해석된다[37, 43]. 즉, 노쇠화기에 진입한 떡잎의 경우 광합성 기능이 급격히 저하되면서 내막의 붕괴 과정에 들어선 엽록소와 이들을 둘러싼 엽록체 및 여러

내막구조가 파괴되며 촉발되는 제2차 지방의 이동이라 할 수 있다. 식물 노쇠화의 관점에서 이러한 제2차 지방의 이동은 발달의 마지막 단계에서도 요구되는 열매와 종자의 성숙에 필요한 탄소 에너지의 공급원이 된다고 할 수 있다[7, 37, 43].

저장지방 이동의 중개자: Acetyl-CoA 역할

저장 지방 이동의 제3단계는 글라이옥실산 회로의 중간 대사 물질들인 말산 및 옥살초산 등의 생성과 미토콘드리아로의 유입과 유출 과정이다(Fig. 4). 무엇보다도 글라이옥시좀으로부터 이러한 중간 대사물질이 제공되는 과정은 앞서 언급한 지방 이동의 첫 단계인 베타 산화에 의해 저장 지방으로부터 생산되는 acetyl-CoA의 충분한 공급이 있어야 가능해진다. 지방산의 분해로 공급되는 조효소이며 식물에서의 대사과정에 중심적 역할을 담당하는 acetyl-CoA는 글라이옥실산 회로 내에서 최소 두 개의 중합반응에 사용된다. 하나는 말산 합성효소와의 공조를 통한 글라이옥실산(glyoxylate, 2C)의 말산(4C)으로의 전환이며, 다른 하나는 앞서 생성된 말산이 말산 탈수소효소(glyoxysomal malate dehydrogenase, gMDH)에 의하여 옥살초산(oxaloacetate, 4C)으로 산화된 후 시트르산 합성효소(citrate synthase)와의 공조를 통해 시트르산(citrate, 6C)으로 중합되는 과정이다(Fig. 3). 즉, 저장 지방의 분해를 통한 다량의 acetyl-CoA 공급이 없다면 발아 초기 글라이옥실산 회로의 폭발적인 가동은 일어나기 어렵다[38]. 중간 대사물질로 생산된 말산은 다음 단계로의 물질대사를 위하여 미토콘드리아로 이동해야만 한다. 말산의 수송은 말산-아스파르트산 왕복 수송계(malate-aspartate shuttle system)를 통해 퍼옥시좀의 환원력 평형을 미토콘드리아로 전달하는 단계의 하나이며

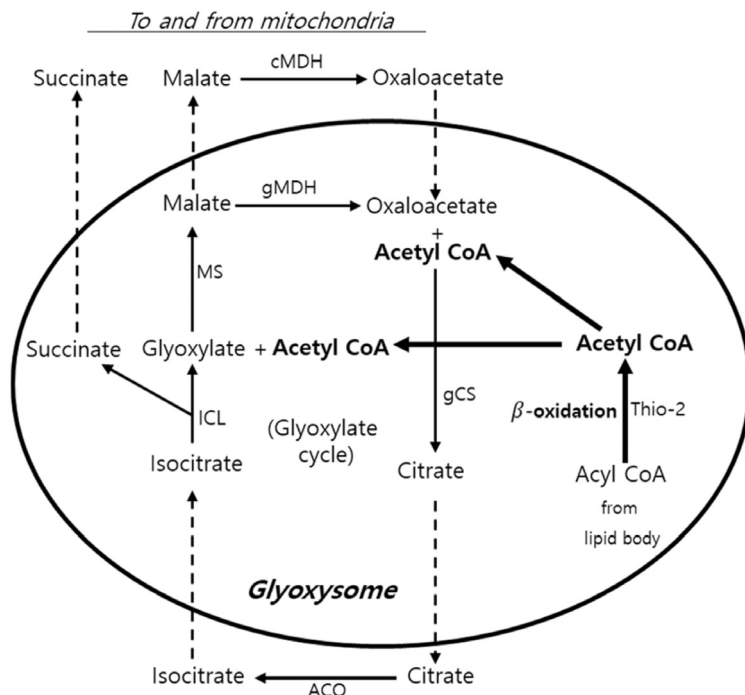


Fig. 3. The second stage of lipid mobilization in oil-seed germination by glyoxylate cycle in the glyoxysome [3, 8]. Carbon sources are supplied by acetyl-CoA from fatty acids as an essential metabolite for the support of glyoxylate cycle. ACO, aconitase; gCS, glyoxysomal citrate synthase; cMDH, cytosolic malate dehydrogenase; gMDH, glyoxysomal malate dehydrogenase; ICL, isocitrate lyase; MS, malate synthase; Thio-2, thiolase.

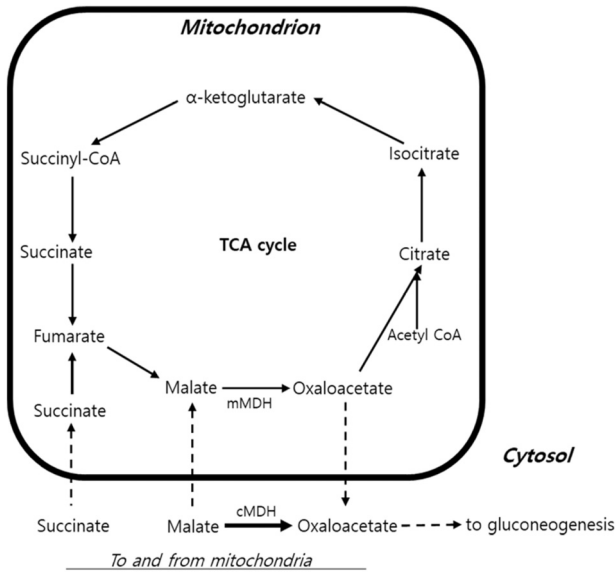


Fig. 4. The third stage of lipid mobilization in mitochondria for C4 oxaloacetate reproduction which is a substrate for the primary gluconeogenic enzyme of phosphoenolpyruvate carboxykinase (PEPCK).

옥살초산이 이 과정에 반드시 필요한 이유이기도 하다[1, 8, 40, 46]. 글라이옥시좀으로부터 환원력의 방출은 베타 산화 과정에서 acyl-CoA가 acetyl-CoA로 분해된 후 글라이옥실산과 만나 말산이 합성되며 시작된다. 그러나 옥살초산은 미토콘드리아로 직접 유입이 불가능하기 때문에 미토콘드리아로 이동하기 위해서는 gMDH의 촉매 활동에 의하여 말산으로 환원력을 넘겨주게 된다. 미토콘드리아로 이동한 말산은 또 다른 미토콘드리아의 말산 탈수소효소(mitochondrial MDH, mMDH)에 의한 가역적 촉매 활동에 따라 옥살초산으로 산화된다(Fig. 4). 미토콘드리아내의 옥살초산 또한 세포질의 직접 이동이 불가능하기 때문에 글루탐산(glutamate, 5C)과의 반응으로 아스파르트산(4C)으로 전환된 후 미토콘드리아 막을 통과하는 말산-아스파르트산 왕복 수송계를 통해 이루어진다[11]. 또한 이소시트르산 분해 효소의 작용으로 생성되는 또 하나의 중간 대사물질인 숙신산(succinate)은 환원력의 평형과 무관하게 곧 바로 미토콘드리아 막을 통과할 수 있어 TCA 회로(tricarboxylic acid cycle)로의 대사과정에 참여할 수 있다(Fig. 4). 따라서 초기 발아의 에너지원 제공을 위한 지방의 대사과정에서 베타 산화와 글라이옥실산 회로는 acetyl-CoA와 옥살초산을 생산하고 공급하는 핵심의 대사 경로로써 필수적인 과정이라 할 수 있다(Fig. 3). 그러나 앞서 언급한 것처럼, 노쇠화 단계에서 일어나는 글라이옥실산 회로의 2차적 가동은 발아 초기와 비교하면 낮은 수준이지만, 노쇠화 과정에 들어선 떡잎 세포의 내막 구조물 파괴는 추가로 다량의 지방산을 유출하며 글라이옥실산 회로의 재가동을 일으키고, 광합성 중단에 따른 떡잎에 탄소 에너지를 제공하는 유일한 공급원으로

로 작용할 것이다[10, 19, 28, 33].

당신생 과정: 세포질과 PEPCK의 역할

중간대사 물질의 생성을 위한 글라이옥실산 회로의 열쇠효소가 말산 합성효소, 이소시트르산 분해효소 및 조효소 acetyl-CoA라 한다면, 이후 세포질에서 말산과 옥살초산을 통한 포도당의 합성 과정(당신생)은 PEPCK (phosphoenolpyruvate carboxykinase)가 핵심적인 역할을 담당한다. 글라이옥시좀과 미토콘드리아를 오가는 과정에서 세포질의 말산은 세포질의 말산 탈수소효소(cytosolic MDH, cMDH)의 촉매로 옥살초산으로 산화된다. 이 옥살초산은 PEPCK의 기질로 사용되어 당신생의 첫 번째 반응을 시작할 수 있다(Fig. 5). 여기서 생산된 PEP (phosphoenolpyruvate)는 총 8단계 반응을 거치는 일련의 과정을 통하여 포도당을 생성하는 당신생 과정을 완료한다. 결과적으로 식물 씨앗의 저장 지방의 유동은 중성지방으로부터 세포 내 여러 소기관과 다양한 대사회로를 경유하는 탄수화물로의 전환을 의미한다. 즉, 식물 종자의 발아 시 즉시 사용할 수 있는 에너지원인 포도당의 생성으로 귀결된다. 발아의 성립 후 떡잎 스스로 광합성이 가능해지면 acetyl-CoA의 주공급원은 이제 저장 지방이 아니라 Calvin 회로의 3-phosphoglycerate (PGA)로부터 파생되는 피루브산(pyruvate)으로 대체된다[12, 15]. 광합성으로부터 공급되는 acetyl-CoA는 주로 TCA 회로로 유입되어 최초 생성물인 시트르산(citrate, 6C)의 합성에 사용된다[16, 29, 47]. 여기서 주목할 것은 글라이옥실산 회로가 미토콘드리아 기질에서 작동하는 전형적인 세포 호흡의 중심 회로인 TCA 회로의 축소판[6]이라는 점이다(Fig. 4, Fig. 5). 또한 PEPCK의 작용은 C4 식물에서의 광합성뿐만 아니라 토마토 등 과육이 성숙하는 노쇠화 과정에서도 그 작용이 폭넓게 확인되고 있다[2, 16]. 그러나 미토콘드리아와 달리 내막구조를 갖지 않는 미소체는 글라이옥실산 회로의 가동을 위해 필연적으로 주요 대사물질인 말산과 옥살초산 왕복수송계(malate-oxaloacetate shuttle system)를 활용하여 회로의 가동을 지속할 수 있다. 특히 주목할 부분의 하나는 미토콘드리아, 미소체 및 세포질 등 각 세포 소기관 및 구획에 특이적인 말산탈수소 효소(MDH)가 있고, 이들이 소기관과 세포질을 오가는 대사물질의 전환과 왕복을 담당하는 주요 역할을 수행하는 것이다(Fig. 4). 이 효소들을 암호화하는 세 가지 다른 유전자(mMDH, cMDH 및 gMDH)의 발현은 오이의 발아, 떡잎의 발달과 성장기 및 노쇠화 단계에 이르기까지 모두 높은 활성을 지속적으로 유지한다[6, 22, 23, 36, 37, 39].

지방 유동의 또 다른 통로: 미토콘드리아와 BOU

발아 초기 지방산의 분해로부터 유래한 acetyl-CoA의 또 다른 유동 경로는 카니틴을 매개로 하는 통로[7] 일 가능성이 매우 크다(Fig. 6). 오이 종자의 발아 시 저장 지방의 유동에 있어 아세틸 단위(acetyl unit)의 통로에 대한 가능성은 아세틸

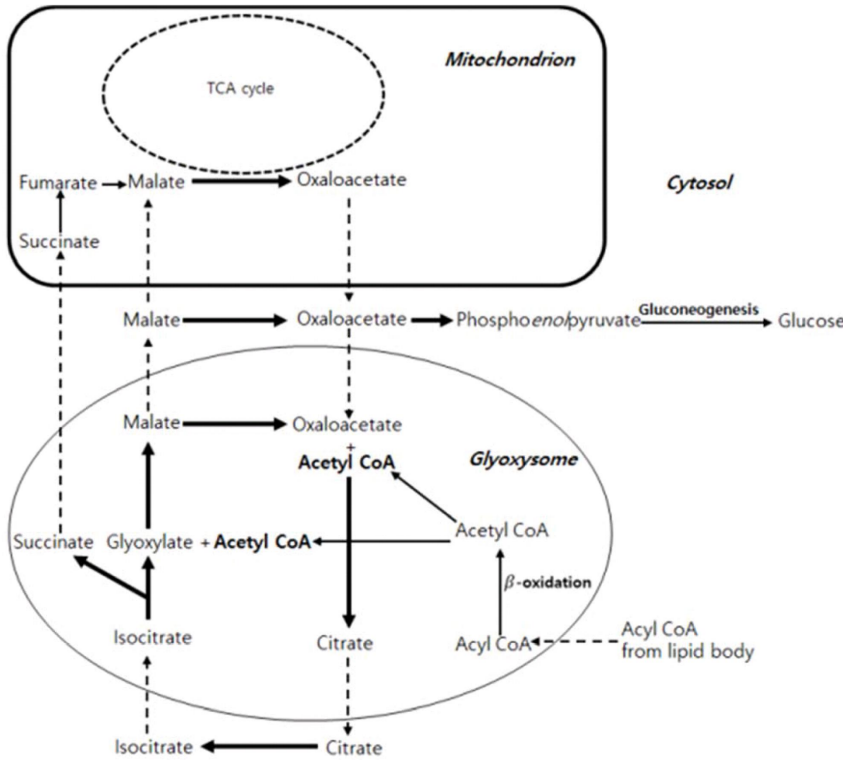


Fig. 5. The overall and last stage of storage lipid mobilization in the cytosol through gluconeogenesis which finally produces glucose [6].

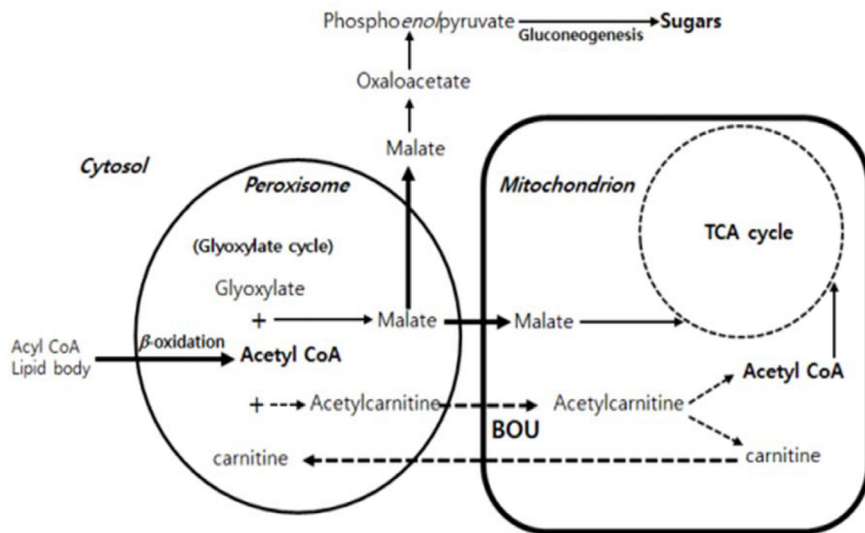


Fig. 6. A possible secondary route of acetyl-CoA transport pathway through BOU system that may operate during cucumber seed germination for lipid mobilization [7, 31]. The glyoxylate cycle and major lipid mobilization reactions are marked with thick solid arrows. Possible ways are marked by broken arrows.

카니틴(acetylcarnitine) 운반 체계와 직접 연관되어 있는 오이 BOU 유전자들의 발현에서 확인할 수 있었다[6]. 또한 발아 초기와 노쇠화 떡잎에서 미토콘드리아 내막의 BOU가 카니틴을 매개로 하는 통로로 작용할 것이라는 연구결과들이 있다[6, 7, 27, 31, 42]. 인체에서도 BOU 시스템은 카니틴을 매개로 미토콘드리아 외막과 내막 단백질인 carnitine palmitoyl transferase I과 II (CPT I과 CPT II)를 활용하여 아세틸 단위를 세포질로부터 미토콘드리아로 운반하는 수송체계로 잘 알려져 있으며, 카니틴 운송 체계의 결손으로 인한 지방 대사의 부조화

가 발생하면 비만 등 신체의 여러 부작용을 동반한다[24]. 이러한 수송 체계는 균계와 동물계에 더욱 잘 발달되어 있다[42]. 식물계에 있어서 지방 저장 종자의 발아 또는 노쇠화 발달 등과 관련된 특정 발달 과정에서의 세부적인 역할의 규명에는 추가적인 연구가 필요하다. 그러나 현재까지의 연구 결과들만 종합해 보아도 카니틴을 매개로 한 미토콘드리아로의 acetyl-CoA 유동 체계인 BOU 또한 고등식물의 발달과 지방의 대사에 중요하게 작용할 것이라는 추정은 충분히 가능하다고 할 수 있다[7, 32].

결 론

지방 저장 종자의 발아는 특수화된 미소체인 글라이옥시좀의 글라이옥실산 회로로 대표되어 왔다. 즉, 글라이옥실산 회로를 통해 씨앗의 저장 지방이 발아 시 즉시 가용한 에너지원인 포도당으로의 전환이 가능하기 때문이다. 이 지방 유동의 과정은 지방체, 미소체, 미토콘드리아 및 세포질을 관통하는 여러 단계의 대사회로와 대사물질의 유통은 파종 직후 짧은 시간내에 폭발적으로 이루어진다. 이 흐름의 핵심은 탄소원인 acetyl-CoA의 생성과 유통 및 참여에 있다. 지방산의 분해로 생성되는 acetyl-CoA는 활성형 조효소로서 뿐 만 아니라 여러 반응을 통하여 탄소를 공급하는 대사 활동에서 역동적 중간체의 역할을 담당한다. 지방 저장 종자의 발아 초기에 그 활동의 중심은 글라이옥실산 회로나 동물이나 균에서와 같이 카니틴을 매개로 하는 acetyl-CoA 유통에 BOU의 참여 가능성은 매우 높다. 즉, 식물의 저장 지방의 유통과정에서 acetyl-CoA의 활동영역이 미소체의 글라이옥실산 회로에 집중되지만, 미토콘드리아 내막과 외막을 관통하는 BOU 시스템을 활용하는 통로의 존재는 BOU 유전자의 활성과 카니틴의 검출로 확인되었다[6, 7]. 고등식물에서의 BOU 시스템은 고등동물과 같은 기관계의 구성이 없어 제한적일 수 있으나 씨앗의 발아과정에서의 역할은 분명하며 노쇠화 발달단계에서의 추가적 활동은 후속 연구를 통하여 규명되어야 할 영역으로 사료된다.

감사의 글

이 논문은 2020학년도 충북대학교 연구년제 사업의 연구비 지원에 의하여 연구되었음.

The Conflict of Interest Statement

The authors declare that they have no conflicts of interest with the contents of this article.

References

- Alani, A. A., Luster, D. G. and Donaldson, R. P. 1990. Development of endoplasmic reticulum and glyoxysomal membrane redox activities during castor bean germination. *Plant Physiol.* **94**, 1842-1848.
- Bahrami, A. R., Chen, Z. H., Walker, R. P., Leegood, R. C. and Gray, J. E. 2001. Ripening-related occurrence of phosphoenolpyruvate carboxykinase in tomato fruit. *Plant Mol. Biol.* **47**, 499-506.
- Becker, W. M., Leaver C. J., Weir, E. M. and Riezman, H. 1978. Regulation of glyoxysomal enzymes during germination of cucumber: I. Developmental changes in cotyledonary protein, RNA, and enzyme activities during germination. *Plant Physiol.* **62**, 542-549.
- Beevers, H. 1979. Microbodies in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **30**, 159-193.
- Behrends, W., Birkhan, R. and Kindl, H. 1990. Transition form of microbodies: Overlapping of two sets of marker proteins during the rearrangement of glyoxysomes into leaf peroxisomes. *Biol. Chem. Hoppe-Seyler* **371**, 85-94.
- Cha, H. J. and Kim, D. J. 2014. Metabolic Gene expression in lipid metabolism during cotyledon development in cucumbers and the possibility of a secondary transport Route of Acetyl Units. *J. Life Sci.* **24**, 1055-1062.
- Cha, H. J. and Kim, D. J. 2019. Measurement of and changes in L-carnitine levels in developing cucumber cotyledon. *J. Life Sci.* **29**, 421-427.
- Cornah, J. E. and Smith, S. 2002. Synthesis and Function of Glyoxylate Cycle Enzymes. In A. Baker, & I. A. Graham (Eds.), *Plant Peroxisomes* (pp. 57-101). Kluwer Academic Publishers.
- De Duve, C. 1969. The peroxisome: a new cytoplasmic organelle. *Proc. Roy. Soc. B.* **173**, 71-83.
- Delorme, V. G., McCabe, P. F., Kim, D. J. and Leaver, C. J. 2000. A matrix metalloproteinase gene is expressed at the boundary of senescence and programmed cell death in cucumber. *Plant Physiol.* **123**, 917-927.
- Eastmond, P. J. and Graham, I. A. 2001. Re-examining the role of the glyoxylate cycle in oilseeds. *Trends Plant Sci.* **6**, 72-78.
- Edwards, G. E., Kanai, R. and Black, C. C. 1971. Phosphoenolpyruvate in leaves of certain plants which fix CO₂ by the C₄ - dicarboxylic acid cycle of photosynthesis. *Biochem. Biophys. Res. Commu.* **45**, 278-285.
- Eising, R. and Gerhardt, B. 1989. Catalase synthesis and turnover during peroxisome transition in the cotyledons of *Helianthus annuus* L. *Plant Physiol.* **89**, 1000-1005.
- Eising, R., Trelease, R. N. and Ni, W. 1990. Biogenesis of catalase in glyoxysomes and leaf-type peroxisomes of sunflower cotyledons. *Arch. Biochem. Biophys.* **278**, 258-264.
- Finnegan, P. M. and Burnell, J. N. 1995. Isolation and sequence analysis of cDNAs encoding phosphoenolpyruvate carboxykinase from the PCK-type C₄ grass *Urochloa panicoides*. *Plant Mol. Biol.* **27**, 365-376.
- Finnegan, P. M., Suzuki, S., Ludwig, M. and Burnell, J. N. 1999. Phosphoenolpyruvate carboxykinase in the C₄ monocot *Urochloa panicoides* is encoded by four differentially expressed genes. *Plant Physiol.* **120**, 1033-1042.
- Footitt, S., Slocombe, S. P., Larner, V., Kurup, S., Wu, Y., Larson, T., Graham, I., Baker, A. and Holdsworth, M. 2002. Control of germination and lipid mobilization by COMATOSE, the Arabidopsis homologue of human ALDP. *EMBO J.* **21**, 2912-2922.
- Gietl, C. 1992. Partitioning of malate dehydrogenase isoenzymes into glyoxysomes, mitochondria and chloroplasts. *Plant Physiol.* **100**, 557-559.
- Graham, I. A., Baker, C. J. and Leaver, C. J. 1994. Analysis of the cucumber malate synthase gene promoter by transient expression and gel retardation assays. *Plant J.* **6**, 893-902.
- Graham, I. A., Smith, L. M., Leaver, C. J. and Smith, S. M.

1990. Developmental regulation of expression of the malate synthase gene in transgenic plants. *Plant Mol. Biol.* **15**, 539-549.
21. Graham, I. A., Leaver, C. J. and Smith, S. M. 1992. Induction of malate synthase gene expression in senescent and detached organs of cucumber. *Plant Cell* **4**, 349-357.
 22. Gut, H. and Matile, P. 1988. Apparent induction of key enzymes of the glyoxylic acid cycle in senescent barley leaves. *Planta* **176**, 548-550.
 23. Gut, H. and Matile, P. 1989. Breakdown of galactolipids in senescent barley leaves. *Bot. Acta* **102**, 31-36.
 24. Hoppel, C. 2003. The role of carnitine in normal and altered fatty acid metabolism. *Am. J. Kidney Dis.* **41**(Suppl4), S4-12.
 25. Kim, D. J. 2003. Molecular cloning and structural analysis of cucumber (*Cucumis sativus* L.) phosphoenolpyruvate carboxykinase (CsPCK) gene. *J. Plant Biol.* **46**, 231-244.
 26. Kim, D. J. 2004. A study of cotyledon senescence of cucumber (*Cucumis sativus* L.) from expressed sequence tags and their gene expression. *J. Plant Biol.* **47**, 244-253.
 27. Kim, D. J. 2020. A study of lipid mobilization and metabolism in senescing cucumber cotyledon. *Bull. Nat. Sci.* **34**, 19-24.
 28. Kim, D. J., Do, T. K. and Yi, G. Y. 2005. Coordinate expression of senescence-associated genes both cotyledon and petal development in cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Integr. Bios.* **9**, 127-133.
 29. Kim, D. J. and Smith, S. M. 1994. Molecular cloning of cucumber phosphoenolpyruvate carboxykinase and developmental regulation of gene expression. *Plant Mol. Biol.* **26**, 423-434.
 30. Kim, D. J. and Smith, S. M. 1994. Expression of a single gene encoding microbody NAD-malate dehydrogenase during glyoxysome and peroxisome development in cucumber. *Plant Mol. Biol.* **26**, 1833-1841.
 31. Lawand, S., Dorne, A. J., Long, D., Coupland, G., Mache, R. and Carol, P. 2002. Arabidopsis A BOUT DE SOUFFLE, which is homologous with mammalian carnitine acyl carrier, is required for postembryonic growth in the light. *Plant Cell* **14**, 2161-2173.
 32. Nguyen, P. J., Rippa, S., Rossez, Y. and Perrin, Y. 2016. Acylcarnitines participate in developmental processes associated to lipid metabolism in plants. *Planta* **243**, 1011-1022.
 33. Nooden, L. D., Guiamet, J. J. and John, I. 1997. Senescence mechanisms. *Physiol. Plant.* **101**, 746-753.
 34. Penfield, S., Penfield-Wells, H. M. and Graham, I. A. 2006. Storage reserve mobilization and seedling establishment in *Arabidopsis*. *Arabidopsis Book* **4**, 1-17.
 35. Pinfield-Wells, H., Rylott, E. L., Gilday, A. D., Graham, S., Job, K., Larson, T. R. and Graham, I. A. 2005. Sucrose rescues seedling establishment but not germination of Arabidopsis mutants disrupted in peroxisomal fatty acid catabolism. *Plant J.* **43**, 861-872.
 36. Pistelli, L., De Bellis, L. and Alpi, A. 1991. Peroxisomal enzyme activities in attached senescing leaves. *Planta* **184**, 151-153.
 37. Pistelli, L., Perata, P. and Alpi, A. 1992. Effect of leaf senescence on glyoxylate cycle enzyme activities. *Aust. J. Plant Physiol.* **19**, 723-729.
 38. Pracharoenwattana, I., Cornah, J. E. and Smith, S. M. 2005. Arabidopsis peroxisomal citrate synthase is required for fatty acid respiration and seed germination. *Plant Cell* **17**, 2037-2048.
 39. Rocha, V. and Ting, I. P. 1970. Tissue distribution of microbody, mitochondrial and soluble malate dehydrogenase isozymes. *Plant Physiol.* **46**, 754-756.
 40. Rylott, E. L., Hooks, M. A. and Graham, I. A. 2001. Co-ordinate regulation of genes involved in storage lipid mobilization in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem. Soc. Trans.* **29**, 283-287.
 41. Sautter, C. 1986. Microbody transition in greening watermelon cotyledons. Double immunocytochemical labeling of isocitrate lyase and hydroxypyruvate reductase. *Planta* **76**, 144-148.
 42. Schwadbedissen-Gerbling, H. and Gerhardt, B. 1995. Purification and characterization of carnitine acyltransferase from higher plant mitochondria. *Phytochemistry* **39**, 39-44.
 43. Smart, C. M. 1994. Gene expression during leaf senescence. *New Phytol.* **126**, 419-448.
 44. Thomas, D. R. and Wood, C. 1986. The two β -oxidation sites in pea cotyledons. *Planta* **168**, 261-266.
 45. Thomas, S. M. and Rees, T. Ap. 1972. Gluconeogenesis during the germination of *Cucurbita pepo*. *Phytochemistry* **11**, 2177-2185.
 46. Titus, D. E. and Becker, W. M. 1985. Investigation of the glyoxysome-peroxisome transition in germinating cucumber cotyledons using double-label immunoelectron microscopy. *J. Cell Biol.* **101**, 1288-1299.
 47. Trevanion, S. J., Brooks, A. L. and Leegood, R. C. 1995. Control of gluconeogenesis by phosphoenolpyruvate carboxykinase in cotyledons of *Cucurbita pepo* L. *Planta* **196**, 653-658.
 48. Weir, E. M., Riezman, H., Grienberger, J. M., Becker, W. M. and Leaver, C. J. 1980. Regulation of glyoxysomal enzymes during germination of cucumber. Temporal changes in translatable mRNAs for isocitrate lyase and malate synthase. *Eur. J. Biochem.* **112**, 469-477.

초록 : 세포내 소기관과 물질대사의 관점에서 오이 떡잎의 발달

김대재*

(충북대학교 사범대학 생물교육과)

오이 씨앗의 발아는 세포의 지방체내 저장지방의 분해 결과인 acyl-CoA의 글라이옥시좀으로 이동 후 베타 산화의 결과물인 acetyl-CoA의 글라이옥실산 회로의 유입과 지방의 유동으로 촉발된다. Acetyl-CoA는 글라이옥실산 회로의 가동을 위한 탄소원을 제공하며 시트르산과 말산을 생성하며 글라이옥실산 회로의 작동을 유도한다. 지방 저장 종자의 발아에 있어서 글라이옥실산 회로는 필수적 요소이며, 그 결과물인 말산 및 숙신산의 미토콘드리아로의 이동은 TCA 회로의 가동과 옥살초산의 생성 및 세포질로의 유동으로 PEPCK에 의한 당신생을 가능하게 한다. 즉, 저장 지방을 원료로 여러 대사물질의 생산 및 이동과 다중의 대사경로를 통하여 발아 시 사용 가능한 에너지원인 포도당의 형태로 전환이 이루어진다. 이에 동반하여 많은 유전자의 발현 조절이 이루어지고, 세포내 소기관 특히 미소체로 대표되는 글라이옥시좀은 말산 합성효소(malate synthase)와 이소 시트르산 분해효소(isocitrate lyase)로 특화된다. 또 다른 acetyl-CoA의 유동은 carnitine을 매개로 하는 BOU (A BOUT DE SOUFFLE)의 작동이다. 이것은 카니틴의 대사와 관련하여 고등식물의 발달과 대사과정에서의 중요성이 확인된 것으로 사료된다.