

植物中的乙酰辅酶A羧化酶(AACase)

王伏林 吴关庭 郎春秀 陈锦清*

浙江省农业科学院病毒学与生物技术研究所, 杭州 310021

Acetyl-CoA Carboxylase in Plants

WANG Fu-Lin, WU Guan-Ting, LANG Chun-Xiu, CHEN Jin-Qing*

Institute of Virology and Biotechnology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China

提要 介绍乙酰辅酶A羧化酶(ACCase)的结构与功能、表达和调控、编码基因克隆及其基因工程的研究进展。

关键词 乙酰辅酶A羧化酶(AACase); 结构与功能; 表达和调控; 基因工程

乙酰辅酶A羧化酶(acetyl-CoA carboxylase, ACCase)属于生物素包含酶,它在生物体内催化乙酰辅酶A羧化形成丙二酰辅酶A,为脂肪酸和许多次生代谢产物的合成提供底物(Konishi等1996; Rawsthorne 2002)。业已证明,ACCase是脂肪酸生物合成的关键酶或限速酶,是碳流进入脂肪酸生物合成的重要调控位点(Slabas和Fawcett 1992)。此外,ACCase也是几类化学除草剂作用于植物的靶蛋白(Herbert等1997)。迄今为止,在动物、植物和微生物中相关ACCase的分子生物学研究已不少,本文就ACCase的结构与功能、表达和调控、编码基因的克隆及其基因工程研究进展进行介绍。

1 ACCase的结构

生物体中ACCase有2种类型。一种是异质型(heteromeric),也称多亚基或原核型ACCase,存在于细菌及双子叶植物和非禾本科单子叶植物的质体中(Kondo等1991; Li和Cronan 1992a, b)。异质型ACCase包含4个亚基,即生物素羧化酶(biotin carboxylase, BC)、生物素羧基载体蛋白(biotin carboxyl carrier protein, BCCP)以及羧基转移酶(carboxyltransferase, CT)的2个亚基 α -CT和 β -CT,其中前2个亚基组成BC和BCCP域,后2个亚基构成CT催化域。在有活性的状态下,异质型ACCase的BC和BCCP亚基呈现同型二聚体,而 α -CT和 β -CT亚基呈现异型二聚体(图1)。异质型ACCase不稳定,容易解离。

另一类ACCase称为同质型(homomeric),亦称多功能或真核型,存在于动物(Lopez-Casillas等1988; Takai等1988)、酵母(Walid等1992;

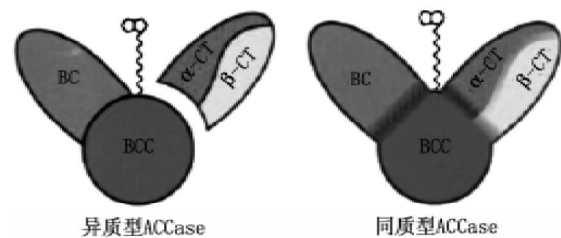


图1 异质型ACCase和同质型ACCase的BC、BCCP和CT各功能域分布形式(Nikolau等2003)

各亚基用黑线边界分开,相互接触的亚基为紧密结合的复合物,中间有间隙的亚基间容易解离。BCCP功能域上带有1个生物素辅基,它可以在BC和CT功能域间摇摆,分别结合在BC和CT上的活性位点。与BC上的活性位点结合后,生物素被羧化,而与CT上的活性位点结合后,羧基就会脱下并转移到底物上。

Hasslacher等1993)、藻类(Roessler和Ohlrogge 1993)及植物(Gornicki等1994; Roesler等1994; Schulte等1994; Shorrosh等1994; Yanai等1995)的胞质溶胶中,具有一个分子量为220~260 kDa的生物素包含亚基。这类单亚基ACCase含有3个功能域,在序列上对应于异质型ACCase的BC、BCCP、 β -CT和 α -CT组分,但与异质型ACCase不同,同质型ACCase的3个功能域融合成一条多肽链,并以同型二聚体的形式出现(图1)(Nikolau等2003),结构上更为稳定而难以解离。不同生物来源的同质型ACCase具有相同的组织结构形式: $\text{NH}_2\text{-BC-BCCP-CT-COOH}$ 。

收稿 2005-06-20 修定 2005-11-28

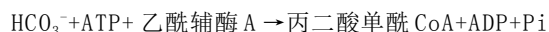
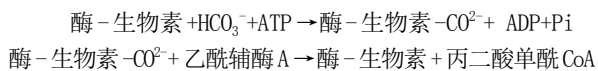
资助 国家自然科学基金(30370910)和浙江省自然科学基金(M303144、Y305251)。

*通讯作者(E-mail: j. q. chen@zaas. org, Tel: 0571-86404170)。

ACCase 在植物中的分布与定位也有例外, 如油菜叶绿体中同时包含有异质型和同质型 2 种 ACCase (Elborough 等 1996; Schulte 等 1997), 而禾本科单子叶植物的质体与胞质溶胶(cytosol)中, ACCase 都属于同质型 (Gengenbach 2001)。但研究表明, 禾本科单子叶植物质体与胞质溶胶中的同质型 ACCase 是十分不同的蛋白。小麦质体 ACCase 和胞质溶胶 ACCase 的氨基酸序列同源性的 67% (Gornicki 等 1997), 而其与玉米质体 ACCase 的同源性更高 (Podkowinski 等 1996)。另一方面, 小麦和玉米虽然都是单子叶植物, 但小麦胞质溶胶 ACCase 与玉米质体 ACCase 的同源性并不比其与双子叶植物胞质溶胶 ACCase 的同源性大。

2 ACCase 的功能

在生物体中, ACCase 催化由乙酰辅酶 A 产生丙二酰辅酶 A 的反应。此反应分两步完成, 首先是在 BC 域的催化和 ATP 的参与下发生生物素羧化作用, 使蛋白质结合的生物素辅基羧化, 然后在 CT 结构域的催化下, 将羧基从羧基生物素转移到乙酰辅酶 A, 形成丙二酰辅酶 A:



虽然质体和胞质溶胶中的 ACCase 催化上述同一反应, 其产物都为丙二酰辅酶 A, 但它们在植物中的功能并不完全相同。质体 ACCase 催化产生的丙二酰辅酶 A 用于脂肪酸的从头生物合成, 而胞质溶胶中 ACCase 催化产生的丙二酰辅酶 A 则用于脂肪酸链的延伸及类黄酮等许多次生代谢产物的合成 (图 2)。

3 ACCase 的表达与调控

在哺乳动物中, ACCase 基因的表达受多种机

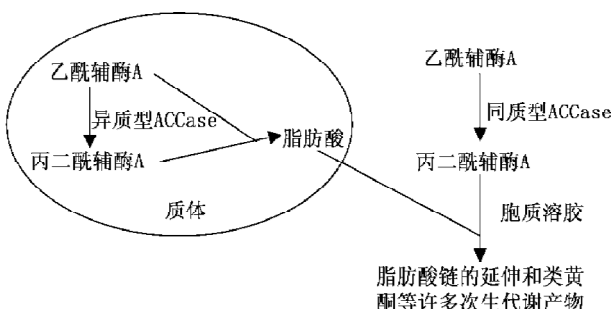


图2 ACCase的代谢功能(Nikolau等2003)

制的调控, 包括组织特异表达启动子、可逆磷酸化作用以及许多代谢产物的反馈调节等 (Kim 1997; Munday 和 Hemingway 2001)。大肠杆菌 ACCase 基因的转录与细胞生长速度相关 (Davis 等 2000), 酵母 ACCase 基因的表达则与磷脂代谢相协调 (Hasslacher 等 1993)。在植物中, 异质型 ACCase 的表达调控为翻译前和翻译后水平的调控 (Ke 等 2000)。翻译前水平的调控主要通过生长发育诱导 ACCase 数量与性质的长期变化来实现; 翻译后水平的调控包括: BCCP 亚基的生物素酰化, 3 个核基因编码亚基 (BC、BCCP 和 α -CT) 的定位、运输及与 β -CT 的装配, ACCase 的磷酸化, ACCase 活性的生化调节等。

光照诱导的叶绿体基质中 ATP/ADP、 Mg^{2+} 、pH 值等会发生变化, 从而导致 ACCase 活性改变, 如玉米叶片中叶绿体基质 ATP/ADP 和 Mg^{2+} 的变化可导致 ACCase 活性增加 24 倍 (Nikolau 和 Hawke 1984)。当 ADP 浓度近似于 ATP 的 K_m 时, 麦芽、玉米叶片和菠菜叶绿体中的 ACCase 活性受到抑制。在豌豆上, CT 亚基中半胱氨酸残基的二硫键经光诱导发生还原反应后, ACCase 活性被激活 (Kozaki 等 2001)。在光照条件下, 通过光信号转导途径后, ACCase 即处于活跃的还原状态, 进而催化脂肪酸的合成; 而在黑暗条件下, ACCase 处于不活跃的氧化状态, 催化效率降低。据此认为, 正是由于此种氧化还原级联系统将光合作用和脂肪酸合成联系在一起, 从而导致这两个生理反应的协同作用 (Kozaki 等 2000)。在欧芹中, ACCase 的表达还可以通过紫外线诱导 (Logemann 等 2000)。

植物 ACCase 的表达与活性受代谢产物的反馈调节。将外源脂肪酸添加到烟草悬浮细胞培养物中, 质体 ACCase 活性受到反馈抑制, 导致脂肪酸合成速度下降 (Shintani 和 Ohlrogge 1995)。在用真菌诱导物处理的苜蓿细胞培养物以及菜豆叶片和细胞培养物中, 胞质溶胶 ACCase 的表达显著增强 (Garcia-Ponce 和 Rocha-Sosa 2000)。这一增强由对丙二酰辅酶 A 的需求增加引发, 因为真菌诱导物处理诱发了植物防御反应, 而丙二酰辅酶 A 为合成类黄酮植物抗毒素所必需。

研究表明, 活性状态的 ACCase 可以人工组装, 将大豆 BC/BCCP 亚复合体与豌豆 α -CT/ β -CT 复合体混合后, ACCase 活性可提高 20 倍以上 (Reverdatto 等 1999)。

4 ACCase 基因的克隆

迄今已从多种微生物和植物中克隆到异质型 ACCase 亚基的编码基因, 包括大肠杆菌、拟南芥、大豆、豌豆、油菜、烟草、马铃薯等, 其中大肠杆菌、拟南芥和大豆异质型 ACCase 的所有 4 个亚基基因已全部克隆 (表 1)。在植物体异质型 ACCase 的 4 个亚基中, 只有 β -CT 由叶绿体基因组编码, 编码基因与大肠杆菌 *accD* 基因同源, 其它 3 个亚基则由核基因组编码 (Sasaki 等 1995)。3 个亚基编码基因先在胞质溶胶中转录、翻译成大的前体蛋白, 然后被分别转运到叶绿体中除去转移肽, 与叶绿体本身编码的 β -CT 亚基一起加工组装成高分子量的 ACCase 复合体 (Reverdatto 等 1999)。

表1 大肠杆菌和植物中已克隆的异质型 ACCase 酶 4 个亚基编码的基因

亚基	生物种类	编码基因	GenBank 登录号
BC	大肠杆菌 (<i>Escherichia coli</i>)	<i>accC</i>	M80458
	拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>CAC2</i>	U90879
	大豆 (<i>Glycine max</i> L.)	<i>accC</i>	AF007100
BCCP	大肠杆菌 (<i>Escherichia coli</i>)	<i>accB</i>	M80458
	拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>CAC1</i>	U62029
	大豆 (<i>Glycine max</i> L.)	<i>accB</i>	U40666
α -CT	大肠杆菌 (<i>Escherichia coli</i>)	<i>accA</i>	D83536
	拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>CAC3</i>	AF056970
	大豆 (<i>Glycine max</i> L.)	<i>accA</i>	U34392
β -CT	大肠杆菌 (<i>Escherichia coli</i>)	<i>accD</i>	M68934
	拟南芥 (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	<i>accD</i>	AF056971
	大豆 (<i>Glycine max</i> L.)	<i>accD</i>	U26948

单亚基的同质型 ACCase 基因的全长序列也已从多种植物中克隆获得, 如拟南芥 (Roesler 等 1994)、苜蓿 (Shorrosh 等 1994)、大豆 (Anderson 等 1995)、油菜 (Schulte 等 1994)、玉米 (Egli 等 1995)、小麦 (Podkowinski 等 1996)、野生燕麦 (GenBank 登录号 AF231336)、意大利黑麦草 (GenBank 登录号 AF325710) 等。编码同质型 ACCase 的基因组序列均在 10 kb 以上, 而其中的

开放阅读框架 (ORF) 都在 6 700~7 000 bp 之间, 因此基因组序列中含有大量的内含子。油菜同质型 ACCase 由一个基因家族编码, 该家族中至少有 5 个成员。

从硅藻 (*Cyclotella cryptica*) 基因组中分离出的同质型 ACCase 基因被认为是光合生物中该酶全长基因的首次克隆。硅藻 ACCase 基因含有 2 个 ORF, 相互靠得很近, 较大的 ORF 长 4.1 kb, 就在较小的 2.2 kb 的 ORF 下游, 2 个 ORF 之间存在 1 个 73 bp 的内含子 (Roessler 和 Ohlrogge 1993)。

5 ACCase 的基因工程

5.1 抗除草剂基因工程 现已证明, 植物同质型 ACCase 对两类化学除草剂即环己烯酮类 (cyclohexanediones, CHD) 和芳氧苯氧丙酸类 (aryloxyphenoxypropionic acids, APP) 敏感, 异质型 ACCase 则不敏感。由于植物脂肪酸生物合成是在质体中进行的, 而禾本科单子叶植物质体中的 ACCase 则均属同质型, 因此 CHD 和 APP 两类除草剂能抑制这类植物的质体 ACCase 活性和脂肪酸合成, 最终导致其死亡。双子叶植物和非禾本科单子叶植物质体中的 ACCase 为异质型, 两类除草剂对其基本上没有影响。Gengenbach (2001) 采用组织培养方法筛选出了抗 CHD 类除草剂拿捕净 (sethoxydim) 的玉米品系, 其 ACCase 对拿捕净的敏感性比野生型玉米品种下降 100 倍。他设想从该品系中克隆抗性形式的 ACCase 基因, 然后置于 CaMV 35S 启动子控制之下, 用以转化玉米材料, 以培育能抗或能耐除草剂的玉米新品种。此外, Tal 和 Rubin (2004) 也在一种黑麦草 (*Lolium rigidum*) 的 ACCase 基因中发现了能使其抗除草剂的点突变 (GenBank 登录号 AF482471)。

5.2 提高植物种子含油量基因工程 鉴于 ACCase 是脂肪酸生物合成的限速酶, 人们期望能通过超量表达 ACCase 基因提高油菜、大豆、芝麻和向日葵等油料作物的种子含油量。Roesler 等 (1997) 将油菜种子贮藏蛋白 napin 特异表达启动子与拟南芥同质型 ACCase 基因 *ACCI* 融合, 在大豆 Rubisco SSU 转移肽的转运下, 成功实现了定向将胞质溶胶 ACCase 导入于油菜叶绿体, 获得的转基因油菜 T₁ 代成熟种子中 ACCase 活性比对照提高 10~20 倍, 含油量增加 5% 并改变了脂肪酸组成。Davis

等(2000)将噬菌体 T_7 强启动子与大肠杆菌ACCCase酶4个亚基编码基因连接(*accB*、*accC*、*accD*和*accA*依次排列), 构建成一个细菌多顺反子, 用其转化大肠杆菌后, 脂肪酸含量增长6倍。不过, 迄今尚未见到用大肠杆菌ACCCase酶4个亚基编码基因转化植物以调控脂肪酸合成的报道。

5.3 提高藻类油脂含量基因工程 藻类的脂质含量较高, 最高可达60%左右, 而且其中大部分是三酰甘油酯, 另外, 藻类的光合效率也很高。由于这些特点, 将藻类作为制取生物柴油的原料加以开发利用深受重视, 美国能源部对这方面的研究给予了长期的资助。Roessler和Ohlrogge (1993)首先从硅藻中克隆了ACCCase基因, 该基因经修饰后转化到小环藻中, ACCCase活性可提高, 但可能由于反馈抑制等原因, 脂质含量未见明显增加(Dunahay等1995)。根据美国能源部提供的报告, 目前人们正进一步开展修饰表达载体、改变和扩大受体藻的种类等研究, 希望通过这些努力, 能够达到提高藻类中脂质含量的目标。

6 结束语

ACCCase作为脂肪酸生物合成限速酶, 在用基因工程提高油料作物和藻类的油脂含量研究中具有重要地位。但迄今为止, 这方面的研究进展并不很大, 主要原因是, 异质型ACCCase由4个亚基组成, 这些亚基分别由3个核基因和1个叶绿体基因编码, 采用基因工程使这些基因在目标生物中同时表达、定位于质体并组装成一种有活性的结构有很大的难度。同质型ACCCase属于单亚基酶, 虽然遗传操纵相对简单, 但可能其存在的反馈抑制作用会限制油脂含量的提高(Roessler等1997; Dunahay等1995)。尽管如此, 由于ACCCase的重要性, 人们对其的兴趣是有增无减, 相信随着植物基因工程研究的日益深入和技术的不断发展, 上述问题都能逐步得到克服。我们实验室采用原创性反义PEP基因技术已成功培育出了含油量高达52.8%的油菜新品系‘超油2号’(陈锦清等1999)。本实验室提出正向调控ACCCase的超量表达从两个方面着手: 其一, 克隆了拟南芥细胞溶胶中的ACCCase基因, 并将其与油菜种子贮藏蛋白napin特异表达启动子正向连接, 构建成ACCCase基因籽粒特异表达载体, 再将该载体转入

到‘超油2号’基因组中; 其二, 克隆大肠杆菌的ACCCase 4个亚基基因, 再将油菜种子贮藏蛋白napin特异表达启动子与大肠杆菌ACCCase 4个亚基基因正向连接, 在油菜转移肽*accB* (GenBank登录号X90731)的转运下, 定向将大肠杆菌ACCCase基因转入到油菜质体中。我们曾尝试将大肠杆菌ACCCase 4个亚基基因分别或共同转入到油菜质体中, 分析ACCCase基因表达对油菜含油量提高的正向调控作用。目前一系列的载体构建已经完成, 转化‘超油2号’的工作正在进行之中。

参考文献

- 陈锦清, 郎春秀, 胡张华, 刘智宏, 黄锐之(1999). 反义PEP基因调控油菜籽粒蛋白质/油脂含量比率的研究. 农业生物技术学报, 7(4): 316~320
- Anderson JV, Lutz SM, Gengenbach BG, Gronwald JW (1995). Genomic sequence for a nuclear gene encoding acetyl-coenzyme A carboxylase (accession no. L42814) in soybean (PGR95-055). *Plant Physiol*, 109: 338
- Davis MS, Solbiati J, Cronan JE (2000). Overproduction of acetyl-CoA carboxylase activity increases the rate of fatty acid biosynthesis in *Escherichia coli*. *J Biol Chem*, 275 (37): 28593~28598
- Dunahay TG, Jarvis EE, Roessler PG (1995). Genetic transformation of the diatoms *Cyclotella cryptica* and *Navicula saprophila*. *J Phycol*, 31: 1004~1012
- Egli MA, Lutz SM, Somers DA, Gengenbach BG (1995). A maize acetyl-coenzyme A carboxylase cDNA sequence. *Plant Physiol*, 108: 1299~1300
- Elborough KM, Winz R, Deka RK, Markham JE, White AJ, Rawsthorne S, Slabas AR (1996). Biotin carboxyl carrier protein and carboxyltransferase subunits of the multi-subunit form of acetyl-CoA carboxylase from *Brassica napus*: cloning and analysis of expression during oilseed rape embryogenesis. *Biochem J*, 315: 103~112
- Garcia-Ponce B, Rocha-Sosa M (2000). The octadecanoic pathway is required for pathogen-induced multi-functional acetyl-CoA carboxylase accumulation in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Sci*, 157: 181~190
- Gengenbach BG (2001). Transgenic plants expressing maize acetyl-CoA carboxylase gene and method of altering oil content. United States Patent, 6, 222, 099
- Gornicki P, Faris J, King I, Podkowinski J, Gill B, Robert H (1997). Plastid-localized acetyl-CoA carboxylase of bread wheat is encoded by a single gene on each of the three ancestral chromosome sets. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94: 14179~14184
- Gornicki P, Podkowinski J, Scappino LA, Dimaio J, Ward E, Haselkorn R (1994). Wheat acetyl-coenzyme A carboxylase: cDNA and protein structure. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91: 6860~6864
- Hasslacher M, Ivessa AS, Paltauf F, Kohlwein SD (1993). Acetyl-

- CoA carboxylase from yeast is an essential enzyme and is regulated by factors that control phospholipid metabolism. *J Biol Chem*, 268: 10946~10952
- Herbert D, Walker KA, Price LJ (1997). Acetyl-CoA carboxylase—a graminicide target site. *Pestic Sci*, 50: 67~71
- Ke JS, Wen TN, Nikolau BJ, Wurtele ES (2000). Coordinate regulation of the nuclear and plastidic genes coding for the subunits of the heteromeric acetyl-coenzyme A carboxylase. *Plant Physiol*, 122 (4): 1057~1071
- Kim KH (1997). Regulation of mammalian acetyl-coenzyme A carboxylase. *Annu Rev Nutr*, 17: 77~99
- Konishi T, Shinohara K, Yamada K, Sasaki Y (1996). Acetyl-CoA carboxylase in higher plants: most plants other than Gramineae have both the prokaryotic and the eukaryotic forms of this enzyme. *Plant Cell Physiol*, 37: 117~122
- Kondo H, Shiratsuchi K, Yoshimoto T, Masuda T, Kitazono A, Tsuru D, Anai M, Sekiguchi M, Tanabe T (1991). Acetyl-CoA carboxylase from *Escherichia coli*: gene organization and nucleotide sequence of the biotin carboxylase subunit. *Proc Natl Acad Sci USA*, 88: 9730~9733
- Kozaki A, Kamado K, Nagano Y, Iguchi H, Sasaki Y (2000). Recombinant carboxyltransferase responsive to redox of pea plastidic acetyl-CoA carboxylase. *J Biol Chem*, 275 (14): 10702~10708
- Kozaki A, Mayumi K, Sasaki Y (2001). Thiol-disulfide exchange between nuclear-encoded and chloroplast-encoded subunits of pea acetyl-CoA carboxylase. *J Biol Chem*, 276: 39919~39925
- Li SJ, Cronan JE (1992a). The gene encoding the biotin carboxylase subunit of *Escherichia coli* acetyl-CoA carboxylase. *J Biol Chem*, 267: 855~863
- Li SJ, Cronan JE (1992b). The genes encoding the two carboxyltransferase subunits of *Escherichia coli* acetyl-CoA carboxylase. *J Biol Chem*, 267: 16841~16847
- Logemann E, Tavernaro A, Schulz W, Somssich IE, Hahlbrock K (2000). UV light selectively coinduces supply pathways from primary metabolism and flavonoid secondary product formation in parsley. *Proc Natl Acad Sci USA*, 97: 1903~1907
- Lopez-Casillas F, Bai DH, Luo XN, Kong IS, Hermodson MA, Kim KH (1988). Structure of the coding sequence and primary amino acid sequence of acetyl-coenzyme A carboxylase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 85: 5784~5788
- Munday MR, Hemingway CJ (2001). The regulation of acetyl-CoA carboxylase: a potential target for the action of hypolipidemic agents. *Adv Enzyme Regul*, 39: 205~234
- Nikolau BJ, Hawke JC (1984). Purification and characterization of maize leaf acetyl-coenzyme A carboxylase. *Arch Biochem Biophys*, 228 (1): 86~96
- Nikolau BJ, Ohlrogge JB, Wurtele ES (2003). Plant biotin-containing carboxylases. *Arch Biochem Biophys*, 414: 211~222
- Podkowinski J, Sroga GE, Haselkorn R, Gornicki P (1996). Structure of a gene encoding a cytosolic acetyl-CoA carboxylase of hexaploid wheat. *Proc Natl Acad Sci USA*, 93: 1870~1874
- Rawsthorne S (2002). Carbon flux and fatty acid synthesis in plants. *Prog Lipid Res*, 41 (2): 182~196
- Reverdatto S, Beilinson V, Nielsen NC (1999). A multisubunit acetyl-coenzyme A carboxylase from soybean. *Plant Physiol*, 119: 961~978
- Roesler K, Shintani D, Savage L, Boddupalli S, Ohlrogge J (1997). Targeting of the *Arabidopsis* homomeric acetyl-coenzyme A carboxylase to plastids of rapeseeds. *Plant Physiol*, 113: 75~81
- Roesler KR, Shorrosh BS, Ohlrogge JB (1994). Structure and expression of an *Arabidopsis* acetyl-coenzyme A carboxylase gene. *Plant Physiol*, 105: 611~617
- Roessler P, Ohlrogge JB (1993). Cloning and characterization of the gene that encodes acetyl-coenzyme A carboxylase in the Alga *Cyclotella cryptica*. *J Biol Chem*, 268: 19254~19259
- Sasaki Y, Konishi T, Nagano Y (1995). The compartmentation of acetyl coenzyme A carboxylase in plants. *Plant Physiol*, 108: 445~449
- Schulte W, Schell J, Topfer R (1994). A gene encoding acetyl-coenzyme A carboxylase from *Brassica napus*. *Plant Physiol*, 106: 793~794
- Schulte W, Topfer R, Stracke R, Schell J, Martini N (1997). Multifunctional acetyl-CoA carboxylase from *Brassica napus* is encoded by a multi-gene family: indication for plastidic localization of at least one isoform. *Proc Natl Acad Sci USA*, 94: 3465~3470
- Shintani DK, Ohlrogge JB (1995). Feedback inhibition of fatty acid synthesis in tobacco suspension cells. *Plant J*, 7 (4): 577~587
- Shorrosh BS, Dixon RA, Ohlrogge JB (1994). Molecular cloning, characterization, and elicitation of acetyl-CoA carboxylase from alfalfa. *Proc Natl Acad Sci USA*, 91: 4323~4327
- Slabas AR, Fawcett T (1992). The biochemistry and molecular biology of plant lipid biosynthesis. *Plant Mol Biol*, 19: 169~191
- Takai T, Yokoyama C, Wada K, Tanabe T (1988). Primary structure of chicken liver acetyl-CoA carboxylase deduced from cDNA sequence. *J Biol Chem*, 263: 2651~2657
- Tal A, Rubin B (2004). Molecular characterization and inheritance of resistance to ACCase-inhibiting herbicides in *Lolium rigidum*. *Pest Manag Sci*, 60 (10): 1013~1018
- Walid AF, Chirala SS, Wakil SJ (1992). Cloning of the yeast *FAS3* gene and primary structure of yeast acetyl-CoA carboxylase. *Proc Natl Acad Sci USA*, 89: 4534~4538
- Yanai Y, Kawasaki T, Shimada H, Wurtele ES, Nikolau BJ, Ichikawa N (1995). Genomic organization of 251 kDa acetyl-CoA carboxylase genes in *Arabidopsis*: tandem gene duplication has made two differentially expressed isozymes. *Plant Cell Physiol*, 36: 779~787