

植物长链脂酰辅酶A合成酶研究进展

吕佳斌, 谭晓风*, 龙洪旭, 李泽, 刘美兰

中南林业科技大学, 经济林培育与保护省部共建教育部重点实验室, 长沙410004

摘要: 长链脂酰辅酶A合成酶[long-chain acyl-coenzyme A (CoA) synthetase, LACS]在脂肪酸合成代谢和分解代谢中具有重要的作用, 可催化游离脂肪酸形成相应脂酰辅酶A, 进入其代谢途径。本文对LACS的作用功能、酶学特性、底物选择性及当前相关研究进展等方面进行了综述与总结, 并对今后研究的重点和方向进行了展望。

关键词: 脂肪酸代谢; 长链脂酰辅酶A合成酶; 研究进展; 植物

长链脂酰辅酶A合成酶[long-chain acyl-coenzyme A (CoA) synthetase, LACS]是包含在ACS家族中的一类酶, 在脂肪酸合成和分解代谢中具有重要的作用(李庆岗等2012)。外源脂肪酸以及内源脂肪酸在参加其代谢途径之前, 都必须像葡萄糖一样经过活化从而合成相应的脂酰辅酶A, 这类催化脂肪酸活化的酶称为脂酰辅酶A合成酶(王幼平等1998)。其具体催化反应的步骤分为以下两步: 首先, 游离的脂肪酸与ATP结合, 反应生成腺苷化的中间体, 之后该中间体再与辅酶A的硫酯键结合, 生成酰基辅酶A (Baker等2006) (图1)。脂酰辅酶A合成酶根据其参与代谢的脂肪酸特异性的不同底物长度, 可以分为以下几类: 短链脂酰辅酶A合成酶(C2~C4)、中链脂酰辅酶A合成酶(C4~C12)、长链脂酰辅酶A合成酶(C12~C20)以及超长链脂酰辅酶A合成酶(>C20)。近年来, 人们对于LACS基因家族的研究多集中在动物、细菌以及酵母上, 虽然在植物中的研究也取得了一定的进展, 但仍然具有很大的研究空间。本文重点对于植物LACS在作用功能、酶学特性、底物选择的特异性以及当前人们对于植物LACS基因家族的研究进展等方面进行综述, 并对今后LACS基因家族的研究重点进行展望。

1 长链脂酰辅酶A合成酶酶学研究进展

1.1 长链脂酰辅酶A合成酶的功能作用

在植物中, 人们对于脂酰辅酶A合成酶的研究大多着重于长链家族, 它们在脂肪酸分解代谢和合成代谢中均扮演着重要的角色, 可以催化脂肪酸合成相关的脂酰辅酶A (Gargiulo等1999)。LACS的功能作用主要有以下两方面: 第一是在合成三酰甘油(glycerol, TAG)的过程中, 利用Kenedy循环方式, 为脂酰辅酶A和甘油三酯的合成

提供中间产物(周丹等2012), 与此同时, 还参与TAG的整个装配过程(Somerville和Browse 1991); 第二是参与脂肪酸的 β -氧化(β -oxidation)过程。在油料植物中, TAG是油脂的主要贮存形式, 在种子萌发的过程中, 通过脂肪酶的作用释放出脂肪酸(Hills和Beevers 1986; Zhao等2010)。而这类游离的脂肪酸一般具有一定的毒性, LACS可将这类有毒的物质通过活化作用, 形成无毒的脂酰辅酶A, 从而进入 β -氧化途径(Mukherjee 1994)。由于脂肪酸的活化发生在细胞液中, 而线粒体里包含催化脂肪酸氧化的酶系, 因此活化后的脂酰辅酶A合成酶首先得进入线粒体之后, 才能够被氧化。C<10的活化脂肪酸不需要经过该过程, 可以直接进入线粒体, 完成氧化途径。LACS不可以在线粒体中直接转运, 必须利用一种叫做肉碱(camitine, L-3-羟-4-三甲基铵丁酸)的中间体, 才能完成转运过程, 从而进入线粒体。酶I和酶II是两种同功酶, 分别位于线粒体内膜的外侧和内侧, 前者可以促进脂酰辅酶A合成酶转化为脂酰肉碱, 脂酰肉碱利用线粒体内膜上的载体, 转运到内膜内侧, 之后再利用酶II, 催化脂酰肉碱得到肉碱, 之后又转化形成脂酰辅酶A合成酶。因此, 之前位于线粒体外的脂酰辅酶A合成酶就可以利用上述过程而穿过线粒体内膜进入细胞基质, 从而参与后续的氧化分解。

1.2 长链脂酰辅酶A合成酶的酶学特性

LACS是脂肪酸代谢过程中, 活化游离脂肪酸, 创建和维护细胞内酰基辅酶A含量, 对植物正

收稿 2017-02-22 修定 2017-06-15

资助 湖南省重点研发计划(2016NK2147)、湖南省研究生科研创新项目(CX2016B327)和中南林业科技大学研究生科技创新基金(CX2016B15)。

* 通讯作者(E-mail: tanxiaofengcn@126.com)。



图1 脂酰辅酶A合成酶的催化反应机制
Fig.1 Catalytic reaction mechanism of ACS

常生长发育必不可少的一类酶系物。根据相关分析表明, LACS均含有腺嘌呤核糖核苷酸(adenosine monophosphate, AMP)结合域标签。首先在动物身上发现相应的氨基酸保守联接域。Fulda等(1997)在油菜的LACS中也发现此类氨基酸保守联接域(Fujino和Yamamoto 1992), 但该氨基酸序列的功能目前尚未证实。Iijima等(1997)在其他的真核生物的LACS中也发现了此类联接域, 且该联接域只存在LACS中, 联接域中的特殊氨基酸序列长度不全相同。Shockey等(2002)在模式植物拟南芥中发现了2个LACS类似蛋白At3g23790和At4g14070, 它们与LACS相比具有很高的相似性, 但后续实验发现它们不具有LACS的活性, 推测可能由于该氨基酸的联接域长度(大约为70个氨基酸残基)过长所致。Fulda等(1994)在原核生物大肠杆菌(*Escherichia coli*)中也发现了具有LACS活性的一个被称为fadD的蛋白序列, 但此氨基酸序列不具有联接域。因此, AMPBP (AMP-binding protein)联接域经过分析, 认为具有明显的排他性, 只接受LACS, 可用作LACS特殊序列中的“探针”。

2 长链脂酰辅酶A合成酶基因家族研究进展

2.1 长链脂酰辅酶A合成酶基因家族成员对底物的选择性

在真核生物中, LACS主要是以家族的形式存在的, 由于LACS基因家族中的不同成员在脂肪酸代谢过程中的作用不同, 所以它们对于底物酶活性也具有较大的差异。在模式植物拟南芥中, LACS基因的含量很高, Shockey等(2002)成功克隆得到拟南芥LACS基因家族中的9个成员基因, 并对相应成员的特异性底物进行相关研究, 证明得到不同的LACS异构酶面对不同饱和度的脂肪酸和不同长度的脂肪酸链时, 催化活性是不一样的。LACS1定位在内质网上, 可以催化脂肪酸C16的活性, 认为其参与C16从单体合成角质的过程(Lü等2009)。同时LACS1对长链脂肪酸C20~C30也有较强的催化能力, 推测LACS1在蜡质代谢过程中, 是一类超长链脂酰辅酶A合成酶基因, 也是一种十分新颖的功

能酶基因, 不但对角质合成起作用, 而且还参与蜡质代谢(Lü等2009)。LACS2可以高效催化单体 ω -hydroxypalmitic acid (Schnurr等2004), 在生长速度快的细胞组织中大量表达, 由于突变体*lacs2*削弱了对角质单体代谢途径, 导致叶表面角质层的厚度减小, 认为LACS2主要参与催化角质(Bessire等2007)。从某种程度上, LACS1和LACS2具有一定的功能交叉性(Lü等2009)。LACS6和LACS7则编码氧化物酶体LACS蛋白并参与脂肪酸的 β -氧化, 可以催化大多数脂肪酸, 尤其是催化存在于种子当中的二十碳烯酸(Fulda等2002)。LACS9则属于叶绿体蛋白, 并与LACS1一起参与种子油脂的生物合成(Zhao等2010), 而且发现LACS9对于油酸的催化具有很高的活性, 大多数LACS在催化C16和C18脂肪酸方面都具有很重要的作用(Shockey等2002)。

2.2 长链脂酰辅酶A合成酶基因研究现状

LACS在真核生物中广泛存在, 很多生物体以及像质体、微体、线粒体以及过氧化体这类亚细胞结构中均能检测到LACS的活性(Black和DiRusso 2007; Schnurr等2002)。在酵母中, 有人发现了LACS的同功酶基因, 命名为*Faalp*和*Faa4p*, 主要功能为活化外源脂肪酸(Dahlqvist等2000), 在大肠杆菌中也发现了长链脂酰辅酶A合成酶基因, 命名为*FadD*, 推测可能为内膜结合蛋白, 主要在长链脂肪酸的转运过程中发挥着重要的作用(Black等1992)。此外, Visser等(2007)也对酵母中的LACS进行了研究, 发现在酵母中至少有5个ACS基因的同功酶, 也只有长链脂肪酸需要经过LACS的活化过程, 才能进入过氧化酶体, 而其他长度的脂肪酸可以直接进入过氧化酶体而不需要经过活化过程。

目前, 已经从多种高等植物中研究得到LACS基因, 其中在模式植物拟南芥的研究中发现, 拟南芥LACS基因家族共有9个基因成员, 酵母缺陷型有7个, 即互补YB525菌株(Katavic等2001)并且大部分LACS基因在花以及萌发的种子中大量表达, 这表明这些基因不仅参与花组织的油脂代谢, 而且

对种子甘油酯的合成起到关键作用(Shockey等2002)。通过对拟南芥的系统进化树上的不同分支来描述该基因家族的功能差异性以及结构相似性(图2)。其中, *LACS3*、*LACS4*和*LACS5*之间的相似性达到了72%~80%, *LACS6*和*LACS7*的相似程度在74%左右, *LACS8*和*LACS9*的相似性为67%, 在系统进化树中存在这多个分支, 可能是由于在一定的水平上存在着功能相似性(Shockey等2002)。拟南芥的*LACS1*和*LACS2*具有一定的重叠功能, 均定位在内质网上(Lü等2009), 在叶、根、角果以及花芽这些幼嫩的延伸组织中大量表达, 推测*LACS1*和*LACS2*参与叶片的角质层的生物合成(Trick和Finer 1998)。谭小力(2003)对拟南芥中的*LACS1*进行脂肪酸偏好性检验, 发现*LACS1*虽然参与脂肪酸的降解代谢, 但并没有参与过氧化酶体的 β -氧化途径, 利用亚细胞定位, 发现*LACS1*定位于细胞质中, 通过Northern和RT-PCR分析, 得到拟南芥*LACS1*基因的表达谱, 在种子萌发初期表达量最高, 证明*LACS1*对于种子萌发发挥一定的作用, 同时也影响着成熟期植株的生长发育。利用*LACS1*作为“探针”, 对油菜基因组文库进行筛选, 对启动子*Napin*进行研究, 揭示该启动子的表达模式。随后, 陈红等(2016)对拟南芥*AtLACS1*基因进行酵母表达研究, 使用GC-MS检测脂肪酸成分, 发现*AtLACS1*可以对游离的长链脂肪酸进行催化、活化, 对脂肪酸代谢有一定作用。于莉莉(2011)在大豆

中成功分离克隆得到*GmLACS1*和*GmLACS2*基因。利用缺陷型酵母YB525酵母互补研究, 证明*GmLACS1*和*GmLACS2*这两个基因的表达产物具有LACS活性, 属于LACS基因家族成员, 偏好于长链脂肪酸代谢(于莉莉等2011; Yu等2014)。通过GC-MS技术, 对转基因前后的植株进行油脂成分分析, 并获得表达谱, 认为*GmLACS2*在萌发的种子中和幼嫩的组织里表达量很高, 推测其参与大豆种子的脂肪酸代谢途径(于莉莉2011)。在花生的研究中, 获得花生*LACS1*基因表达谱, 推测LACS1参与花生的角质层油脂合成(徐日荣等2016)。在莱茵衣藻中, 也成功得到LACS基因家族中的2个基因(顾守来等2012), 推测*CrLACS1*在莱茵衣藻的油脂合成代谢中起作用, 但*CrLACS2*在莱茵衣藻的油脂分解代谢中起作用。宋燕子等(2015)对莱茵衣藻酰基辅酶A合成酶(ACS)基因克隆以及相应酵母互补研究, 证明莱茵衣藻*CrACS*基因的表达产物对于外源脂肪酸有一定的活化作用, 属于ACS家族成员。Jessen等(2011)发现*AtLACS1*和*AtLACS4*在花粉壁的形成中起一定作用。崇保强(2008)从油菜中克隆得到*BnLACS1*和*BnLACS4*基因并研究其基因表达谱, 证明*BnLACS1*在萌发的种子中没有表达, 只在花和茎中大量表达, 而*BnLACS4*在油菜叶、花、根还有茎中均显著高表达, 可推测*BnLACS1*和*BnLACS4*参与油菜的油脂合成代谢, 并且对种子的含油量有一定影响(崇保强等2009)。在对拟南芥*LACS2*基因进行了细致的研究后, 发现*SMA4*基因编码LACS2, 通过对拟南芥*sma4*突变体侵染含有*avrB*和*avrRpt2*致病基因的丁香假单胞菌(*Pst* DC3000), 使得拟南芥*LACS2*突变体生长缓慢, 种子萌发受到一定影响, 容易产生病害, 但却对真菌病原体灰霉菌的抗性有了一定的提高, 对灰霉菌孢子的生长产生抑制作用, 拟南芥的另一种角质突变体, 也对灰霉菌有同样的抗性提高, 这些研究均能说明植物角质层的结构与功能在灰霉菌的发病机制中有一定的作用(Tang等2007)。朱福各等(2009)对油菜长链脂酰辅酶A合成酶基因*pXT166*进行了克隆、鉴定和初步功能性分析, 通过酵母互补实验, 揭示*pXT166*具有编码LACS活性, 可以参与分解长链饱和脂肪酸, 利用RT-PCR技术得到该基因表达谱, 证实*pXT166*参与油菜种子中的油脂

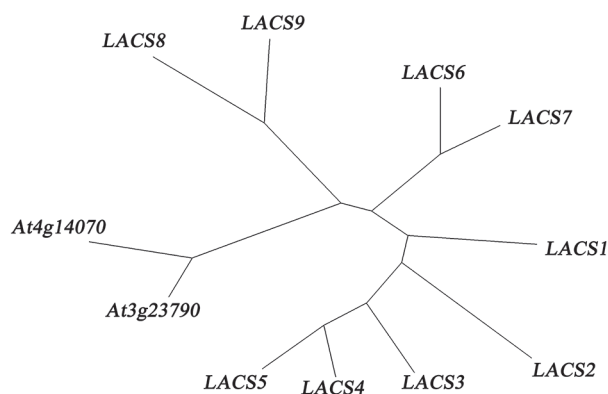


图2 拟南芥11个LACS基因的系统进化树
Fig.2 Phylogenetic comparison of 11 candidate LACS genes in *Arabidopsis thaliana*
引自Shockey等(2002)。

合成, 表达量与种子中的含油量成正相关。随后, 又在此基础上对*BnLACS1*、*BnLACS2*、*BnLACS3*和*BnLACS4*进行酵母缺陷型*pep4*异源表达研究, 确定出*BnLACS1*和*BnLACS2*参与了油脂的合成, 而且可以使得酵母的油脂含量提高。通过RT-PCR技术进行这4个基因的表达差异实验, 揭示出*BnLACS1*和*BnLACS2*均能在油脂代谢中扮演着重要的角色(朱福各2010)。在对酵母的研究中发现, *AtLACS1*、*AtLACS2*、*AtLACS3*和*AtLACS4*对提高脂肪酸的含量具有一定的作用(Pulsifer等2012)。顾守来(2012)通过烟草叶片瞬时表达来验证*BnLACS2*基因的定位, 利用转基因植株进行过量表达和抑制表达实验, 证实*BnLACS2*基因参与油脂合成, 最后利用二维电泳对*BnLACS2*调控油脂分子机制进行研究, 从而了解*BnLACS2*基因在油脂合成中的作用及地位。

*LACS5*只在花中大量表达, 而在其他组织部位和器官中均没有发现(Shockey等2002)。Fulda等(2002)通过预测以及定位实验, 对拟南芥*LACS6*和*LACS7*这2个基因进行研究, 发现过氧化酶体的定位信号标签是PTS1和PTS2, 并且拟南芥*LACS6*和*LACS7*都含有这2个信号标签, 证实这2个基因的产物定位在过氧化体中, 参与脂肪酸 β -氧化途径, 在萌发的种子和幼苗中均大量表达, 对*lacs6*和*lacs7*突变体的研究, 发现其油脂代谢途径受阻, 只有通过外源蔗糖, 种子才可以萌发, *LACS6*和*LACS7*在某种程度上具相似的功能, 均可以催化大部分脂肪酸(Fulda等2004)。Zhao等(2010)研究发现*LACS9*作为叶绿体中*LACS*家族的同功酶, 定位在质体膜上, 在幼嫩的叶子和萌发的种子中大量表达, 推测其参与种子萌发时的油脂合成。Fulda等(1997)在油菜中成功克隆得到6个*ACS*基因, 验证发现其中3个基因的表达产物具有*LACS*的活性, 而另外3个未能发现其具有*LACS*活性。Pongdontri和Hills(2001)对油菜中的这些基因进行研究, 发现*ACS6*基因在花、花芽以及胚乳中均大量表达, 推测*ACS6*可能参与油脂合成。赵欢欢等(2011)利用RT-PCR技术, 获得*AtLACS9*基因, 成功构建特异性表达载体和超表达载体, 利用组织培养获得再生植株, 得到含油率高的转基因大豆, 从而证实*LACS9*基因对于油脂代谢有一定的影响(赵欢欢2011)。郑香峰(2014)也对油菜中的*LACS9*基因进

行相应功能表达研究, 验证*BnLACS9*基因产物具有*LACS*活性, 属于*LACS*基因家族。通过过表达研究, 证实*BnLACS9*可以影响叶片TAG的合成, 从而能够对叶绿素的合成产生影响, 最后通过转录组测序揭示*BnLACS9*基因通过上调叶绿素合成途径, 从而提高叶绿素含量(郑香峰2014)。李捷宇等(2015)首次在木本油料树种油桐中也分离克隆得到了*LACS*基因家族中的2个成员*VfLACS4*和*VfLACS8*, 并获得相应基因表达谱, 为后续在木本植物中研究*LACS*基因家族提供了理论依据。

此外, 很多研究者在棉花(Wang和Li 2009)、蓖麻(He等2007; Jia等2013)、水稻(Ichihara等2003)、小麦(Chan等2010)、向日葵(Aznar-Moreno等2014)、牡丹(刘春英等2015)以及山羊草(Ling等2013)等植物中也相继发现了*LACS*基因家族的成员, 并对其进行了初步研究。

3 展望

*LACS*基因家族在油脂合成代谢和分解代谢中均扮演着重要的角色。近年来, 人们对于*LACS*基因家族的研究逐渐增多, 不断从不同植物体中分离获得该家族的基因成员, 也取得了一定的进展。本文重点对*LACS*基因家族的功能作用、酶学特性以及国内外的研究进展进行论述与总结。但*LACS*基因家族中每个成员的具体功能作用是什么? 植物中有多少新的*LACS*基因或者具有*LACS*活性的基因有多少? 这些问题都尚未被研究, 相信随着技术水平和研究方法的提高, 人们会越来越多地从其他植物中获得*LACS*基因家族成员, 并对其功能作用进行更为细致的研究。

参考文献

- Aznar-Moreno JA, Venegas Calerón M, Martínez-Force E, Garcés R, Mullen R, Gidda SK, Salas JJ (2014). Sunflower (*Helianthus annuus*) long-chain acyl-coenzyme A synthetases expressed at high levels in developing seeds. *Physiol Plant*, 150 (3): 363–373
- Baker A, Graham IA, Holdsworth M, Smith SM, Theodoulou FL (2006). Chewing the fat: β -oxidation in signalling and development. *Trends Plant Sci*, 11 (3): 124–132
- Bessire M, Chassot C, Jacquat AC, Humohry M, Borel S, Petétot JM, Métraux JP, Nawrath C (2007). A permeable cuticle in Arabidopsis leads to a strong resistance to *Botrytis cinerea*. *EMBO J*, 26 (8): 2158–2168
- Black PN, DiRusso CC (2007). Yeast acyl-CoA synthetases at the crossroads of fatty acid metabolism and regulation. *Biochim Biophys Acta*, 1771 (3): 286–298

- Black PN, DiRusso CC, Metzger AK, Heimert TL (1992). Cloning, sequencing, and expression of the *fadD* gene of *Escherichia coli* encoding acyl coenzyme A synthetase. *J Biol Chem*, 267 (35): 25513–25520
- Chan AP, Crabtree J, Zhao Q, Lorenzi H, Orvis J, Puiu D, Melake-Berhan A, Jones KM, Redman J, Chen G, et al (2010). Draft genome sequence of the oilseed species *Ricinus communis*. *Nat Biotechnol*, 28 (9): 951–956
- Chen H, Yu CE, Sun RH, Li DD, Zheng YS (2016). Cloning and yeast expression of *long-chain fatty acyl-coenzyme a synthetase 1 (LACSI)* gene from *Arabidopsis thaliana*. *Mol Plant Breed*, 14 (11): 1–10 (in Chinese with English abstract) [陈红, 余春娥, 孙汝浩, 李东栋, 郑育声(2016). 拟南芥长链脂酰辅酶A合成酶基因(*LACSI*)的克隆及其酵母表达. *分子植物育种*, 14 (11): 1–10]
- Chong BQ (2008). Molecular cloning and characterization of *Brassica napus LACSI* and *Brassica napus LACS4* (Master's thesis). Zhenjiang, Jiangsu: Jiangsu University (in Chinese with English abstract) [崇保强(2008). 油菜*LACSI*基因和油菜*LACS4*基因的克隆与鉴定(硕士论文). 江苏镇江: 江苏大学]
- Chong BQ, Tan XL, Zhou J, Yuan WW, Zhu FG (2009). In silicon cloning and analysis of *LACS4* gene in *Brassica napus*. *Jiangsu Agr Sci*, 25 (1): 38–43 (in Chinese with English abstract) [崇保强, 谭小力, 周佳, 袁伟伟, 朱福各(2009). 油菜长链脂酰辅酶A合成酶基因(*lacs4*)的电子克隆和表达分析. *江苏农业学报*, 25 (1): 38–43]
- Dahlqvist A, Stahl U, Lenman M, Banas A, Lee M, Sandager L, Ronne H, Stymne S (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 (12): 6487–6492
- Fujino T, Yamamoto T (1992). Cloning and functional expression of a novel long-chain acyl-CoA synthetase expressed in brain. *J Biochem*, 111: 197–203
- Fulda M, Heinz E, Wolter FP (1994). The *fadD* gene of *Escherichia coli* K12 is located close to *rdm* at 39.6 min of the chromosomal map and is a new member of the AMP-binding protein family. *Mol Gen Genet*, 242 (3): 241–249
- Fulda M, Heinz E, Wolter FP (1997). *Brassica napus* cDNAs encoding fatty acyl-CoA synthetase. *Plant Mol Biol*, 33 (5): 911–922
- Fulda M, Schnurr J, Abbadi A, Heinz E, Browse J (2004). Peroxisomal acyl-CoA synthetase activity is essential for seedling development in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell*, 16 (2): 394–405
- Fulda M, Shockey J, Werber M, Wolter FP, Heinz E (2002). Two long-chain acyl-CoA synthetases from *Arabidopsis thaliana* involved in peroxisomal fatty acid beta-oxidation. *Plant J*, 32 (1): 93–103
- Gargiulo CE, Stuhlsat-zkrouper SM, Schaffer JE (1999). Localization of adipocyte long-chain fatty acyl-CoA synthetase at the plasma membrane. *J Lipid Res*, 40 (5): 881–892
- Gu SL (2012). The functional identification of fat synthesis way of *BnLACS2* in *Brassica napus* (Master's thesis). Zhenjiang, Jiangsu: Jiangsu University (in Chinese with English abstract) [顾守来(2012). 油菜长链脂酰辅酶A合成酶*BnLACS2*在种子油脂合成途径中的功能鉴定(硕士论文). 江苏镇江: 江苏大学]
- Gu SL, Ma ZY, Tan XL (2012). Bioinformatics analysis of long chain acyl-coenzyme A synthetases homologous genes in *Chlamydomonas reinhardtii*. *J Biol*, 29 (4): 5–7 (in Chinese with English abstract) [顾守来, 马忠岩, 谭小力(2012). 莱茵衣藻长链脂酰辅酶A合成酶(*lacs*)同源基因的生物信息学分析. *生物学杂志*, 29 (4): 5–7]
- He X, Chen GQ, Kang ST, Mckee TA (2007). *Ricinus communis* contains an acyl-CoA synthetase that preferentially activates ricinoleate to its CoA thioester. *Lipids*, 42 (10): 931–938
- Hills MJ, Beevers H (1986). ATPase in lipid body membranes of castor bean endosperm. *Plant Physiol*, 82 (3): 671–674
- Ichihara K, Kobayashi N, Saito K (2003). Lipid synthesis and acyl-CoA synthetase in developing rice seeds. *Lipids*, 38 (8): 881–884
- Iijima H, Fujino T, Minekura H, Suzuki H, Kang MJ, Yamamoto T (1997). Biochemical studies of two rat acyl-CoA synthetases, ACS1 and ACS2. *Eur J Biochem*, 242 (2): 186–190
- Jessen D, Olbrich A, Knüfer J, Krüger A, Hoppert M, Polle A, Fulda M (2011). Combined activity of *LACSI* and *LACS4* is required for proper pollen coat formation in *Arabidopsis*. *Plant J*, 68 (4): 715–726
- Jia J, Zhao S, Kong X, Li Y, Zhao G, He W, Appels R, Pfeifer M, Tao Y, Zhang X, et al (2013). *Aegilops tauschii* draft genome sequence reveals a gene repertoire for wheat adaptation. *Nature*, 496 (7443): 91–95
- Katavic V, Friesen W, Barton DL, Gossen KK, Giblin EM, Luciw T, An J, Zou J, MacKenzie SL, Keller W, et al (2001). Improving erucic acid content in rapeseed through biotechnology. *Crop Sci*, 41 (3): 739–747
- Li JY, Long HX, Zhang L, Wang Z, Li Z, Tan XF (2015). Isolation and expression analysis of *LACS4* and *LACS8* from *Vernicia fordii*. *Plant Physiol J*, 51 (11): 1982–1990 (in Chinese with English abstract) [李捷宇, 龙洪旭, 张琳, 王哲, 李泽, 谭晓凤(2015). 油桐*LACS4*和*LACS8*基因克隆及其表达分析. *植物生理学报*, 51 (11): 1982–1990]
- Li QG, Tao Z, Yang YZ, Zhang B, Shi LH, Ban DM, Zhang H (2012). Research progress of long chain m-CoA synthetases. *Chin Anim Husb Vet Med*, 39 (6): 137–140 (in Chinese with English abstract) [李庆岗, 陶著, 杨玉增, 张博, 史利华, 班冬梅, 张浩(2012). 长链脂酰CoA合成酶(ACSL)的研究进展. *中国畜牧兽医*, 39 (6): 137–140]
- Ling HQ, Zhao SC, Liu DC, Wang JY, Sun H, Zhang C, Fan HJ, Li D, Dong LL, Tao Y, et al (2013). Draft genome of the wheat A-genome progenitor *Triticum urartu*. *Nature*, 496 (7443): 87–90
- Liu CY, Li FZ, Zhang YX, Lu XY (2015). Molecular cloning and bioinformatics analysis of *PsLACS* gene from tree peony (*Paeonia suffruticosa*). *Mol Plant Breed*, 13 (6): 1343–1348 (in Chinese with English abstract) [刘春英, 李方正, 张玉喜, 卢向阳(2015). 牡丹长链脂酰辅酶A合成酶基因*PsLACS*的克隆及生物信息学分析. *分子植物育种*, 13 (6): 1343–1348]
- Lü S, Song T, Kosma DK, Parsons EP, Rowland O, Jenks MA (2009). *Arabidopsis CER8* encodes long-chain acyl-CoA synthetase 1 (*LACS1*) that has overlapping functions with *LACS2* in plant wax and cutin synthesis. *Plant J*, 59 (4): 553–564
- Mukherjee KD (1994). Plant lipases and their application in lipid bio-

- transformations. *Prog Lipid Res*, 33 (1-2): 165–174
- Pongdontri P, Hills M (2001). Characterization of a novel plant acyl-CoA synthetase that is expressed in lipogenic tissues of *Brassica napus* L. *Plant Mol Biol*, 47 (6): 717–726
- Pulsifer IP, Kluge S, Rowland O (2012). Arabidopsis long-chain acyl-CoA synthetase 1 (LACS1), LACS2, and LACS3 facilitate fatty acid uptake in yeast. *Plant Physiol Bioch*, 51 (2): 31–39
- Schnurr J, Shockey J, Boer G, Browse J (2002). Fatty acid export from the chloroplast. Molecular characterization of a major plastidial acyl-coenzyme A synthetase from Arabidopsis. *Plant Physiol*, 129 (4): 1700–1709
- Schnurr J, Shockey J, Browse J (2004). The acyl-CoA synthetase encoded by *LACS2* is essential for normal cuticle development in Arabidopsis. *Plant Cell*, 16 (3): 629–642
- Shockey JM, Fulda MS, Browse JA (2002). Arabidopsis contains nine long-chain acyl-coenzyme A synthetase genes that participate in fatty acid and glycerolipid metabolism. *Plant Physiol*, 129 (4): 1710–1722
- Somerville C, Browse J (1991). Plant lipids: metabolism, mutants, and membranes. *Science*, 252 (5002): 80–87
- Song YZ, Jia B, Lin BC, Hu ZL, Huang Y (2015). cDNA cloning and yeast expression of acyl-CoA synthetase of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biotech Bull*, (9): 119–124 (in Chinese with English abstract) [宋燕子, 贾彬, 林柏成, 胡章立, 黄瑛(2015). 莱茵衣藻酰基辅酶A合成酶cDNA克隆及其酵母表达. *生物技术通报*, (9): 119–124]
- Tan XL (2003). Characterization of an Arabidopsis long chain fatty acyl-Coenzyme A synthetase, which is required for seedling establishment without exogenous sugar (PhD thesis). Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University (in Chinese with English abstract) [谭小力(2003). 拟南芥长链脂肪酰辅酶A合成酶基因的克隆及功能鉴定(博士论文). 陕西杨凌: 西北农林科技大学]
- Tang D, Simonich MT, Innes RW (2007). Mutations in *LACS2*, a long-chain acyl-coenzyme A synthetase, enhance susceptibility to avirulent *Pseudomonas syringae* but confer resistance to *Botrytis cinerea* in Arabidopsis. *Plant Physiol*, 144 (2): 1093–1103
- Trick HN, Finer JJ (1998). Sonication-assisted agrobacterium-mediated transformation of soybean [*Glycine max* (L.) Merrill] embryogenic suspension culture tissue. *Plant Cell Rep*, 17 (6): 482–488
- Visser WF, van Roermund CW, Ijlst L, Wanders R, Wanders RJ (2007). Metabolite transport across the peroxisomal membrane. *Biochem J*, 401 (2): 365–375
- Wang XL, Li XB (2009). The *GhACS1* gene encodes an acyl-CoA synthetase which is essential for normal microsporogenesis in early anther development of cotton. *Plant J*, 57 (3): 473–486
- Wang YP, Zeng Y, Luo P (1998). Fatty acid metabolism in plant engineering is reviewed. *Chin J Oil Crop Sci*, (4): 88–92 (in Chinese) [王幼平, 曾宇, 罗鹏(1998). 植物脂肪酸代谢工程研究进展. *中国油料作物学报*, (4): 88–92]
- Xu RR, Chen XY, Lin YS, Tang ZX (2016). Cloning, verification and tissue expression of long-chain acyl-CoA synthetase 1 (*LACS1*) gene in peanut (*Arachis hypogaea* L.). *Mol Plant Breed*, 11: 2944–2953 (in Chinese) [徐日荣, 陈湘瑜, 林栩松, 唐兆秀 (2016). 花生长链酰基辅酶A合成酶1基因(*LACS1*)的克隆、鉴定与组织表达. *分子植物育种*, 11: 2944–2953]
- Yu L, Tan X, Jiang B, Sun X, Gu S, Han T, Hou W (2014). A peroxisomal long-chain acyl-CoA synthetase from *Glycine max* involved in lipid degradation. *PLoS One*, 9 (7): e100144
- Yu LL (2011). Molecular cloning and preliminary function analysis of *GmLACS1* and *GmLACS2* from *Glycine max* (L.) (Master's thesis). Zhenjiang, Jiangsu: Jiangsu University (in Chinese with English abstract) [于莉莉(2011). 大豆*GmLACS1*和*GmLACS2*基因的克隆与功能初步分析(硕士论文). 江苏镇江: 江苏大学]
- Yu LL, Tan XL, Hou WX (2011). Enzyme activity analysis of *GmLACS* in *Saccharomyces cerevisiae*. *Soy Sci*, 30 (5): 719–722 (in Chinese with English abstract) [于莉莉, 谭小力, 侯文胜(2011). 大豆长链脂酰辅酶A合成酶基因*GmLACS*在酵母中的表达. *大豆科学*, 30 (5): 719–722]
- Zhao HH (2011). Cloning of *AtLACS9* and *AtGPAT9* from Arabidopsis and the transformation of soybean (Master's thesis). Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University (in Chinese with English abstract) [赵欢欢(2011). 拟南芥*AtLACS9*和*AtGPAT9*基因的克隆及大豆的遗传转化(硕士论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学]
- Zhao HH, Wu X, Zhang F, Li HW, Wang MY (2011). Cloning and plant expression vector construction of *AtLACS9* gene from *Arabidopsis thaliana*. *Soy Sci*, 30 (2): 190–193 (in Chinese with English abstract) [赵欢欢, 吴兴, 张锋, 李宏伟, 王茅雁(2011). 拟南芥*AtLACS9*基因的克隆及其植物表达载体构建. *大豆科学*, 30 (2): 190–193]
- 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 (6): 1048–1058
- Zheng XF (2014). The Long-chain acyl-CoA synthetase gene 9 (*BnLACS9*) was involved in the chlorophyll biosynthesis in *Brassica napus* (Master's thesis). Zhenjiang, Jiangsu: Jiangsu University (in Chinese with English abstract) [郑香峰(2014). 油菜长链脂酰辅酶A合成酶基因*BnLACS9*参与叶绿素的生物合成(硕士论文). 江苏镇江: 江苏大学]
- Zhou D, Zhao JZ, Bo Y, Zhang Q, Jing W, Zhang WH (2012). Research advance in triacylglycerol synthesis, metabolism, and regulation in plants. *J Nanjing Agric Univ*, 35 (5): 77–86 (in Chinese with English abstract) [周丹, 赵江哲, 柏杨, 张群, 井文, 章文华(2012). 植物油合成代谢及调控的研究进展. *南京农业大学学报*, 35 (5): 77–86]
- Zhu FG (2010). Molecular cloning and functional characterization of long-chain acyl-CoA synthetase gene from *Brassica napus* (Master's thesis). Zhenjiang, Jiangsu: Jiangsu University (in Chinese with English abstract) [朱福各(2010). 油菜长链脂酰CoA合成酶基因的克隆与功能鉴定(硕士论文). 江苏镇江: 江苏大学]
- Zhu FG, Tan XL, Chong BQ, Zhou J, Yuan WW (2009). Characterization and functional analysis of *pXT166* gene in *Brassica napus*. *Chin J Oil Crop Sci*, 31 (3): 274–278 (in Chinese with English abstract) [朱福各, 谭小力, 崇保强, 周佳, 袁伟伟(2009). 油菜脂酰CoA合成酶基因*pXT166*的鉴定和功能分析. *中国油料作物学报*, 31 (3): 274–278]

Research progress in the study of plant long-chain acyl-coenzyme A (CoA) synthetase (LACS)

LÜ Jia-Bin, TAN Xiao-Feng*, LONG Hong-Xu, LI Ze, LIU Mei-Lan

Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-Wood Forest Trees, Ministry of Education, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

Abstract: Long-chain acyl-coenzyme A (CoA) synthetase (LACS) plays an important role in metabolism and catabolism in fatty acid synthesis, which catalyzes free fatty acids to form corresponding fatty acyl-CoA and into the metabolic pathways. In this review, we covered function, enzymatic characters, selectivity on substrate, and the current research progress of LACS family. We also put forward the future research focus and research significance about the LACS family.

Key words: fatty acids metabolism; long-chain acyl-coenzyme A (CoA) synthetase (LACS); research progress; plant

Received 2017-02-22 Accepted 2017-06-15

This work was supported by Research and Development Plan of Hunan Province (Grant No. 2016NK2147), Graduate Student Research Innovation Project in Hunan Province (Grant No. CX2016B327), and Graduate Student Research Innovation Project in CSUFT (Grant No. CX2016B15)

*Corresponding author (E-mail: tanxiaofengcn@126.com).