

옥신 반응 *SMALL AUXIN UP RNA* 유전자의 최근 연구 동향 및 작물 개량을 위한 적용

이상호

Auxin-responsive *SMALL AUXIN UP RNA* genes : recent research progress and its application for crop improvement

Sang Ho Lee

Received: 13 June 2013 / Accepted: 20 June 2013
© Korean Society for Plant Biotechnology

Abstract Auxin is a key plant hormone which regulates overall plant growth development. A number of researches to investigate auxin signaling identified three major classes of early auxin response genes: *AUX/IAA*, *GH3* and *SMALL AUXIN UP RNA (SAUR)*. Among these genes, *in planta* functions of *SAUR* gene family are largely ambiguous, while both *AUX/IAA* and *GH3* genes are analyzed to mediate negative feedback on auxin response. *SAUR* genes encode small plant-specific proteins. *SAUR* gene products are highly unstable and transiently expressed in the tissue- and developmental-specific manners in response to auxin and various environmental stimuli. In the decades, molecular and genetic approaches to elucidate *in planta* functions of SAURs have been hampered by several factors such as the unstable molecular features and functional redundancy among them. However, a series of recent studies focusing on several subgroups of *SAUR* gene family made significant progress in our understanding of its biochemical and physiological functions. These works suggest that many SAUR proteins mainly regulate auxin-related cell expansion and auxin transport. In this review, the recent progress in SAUR research and prospects for crop improvement through its genetic manipulation are discussed.

서론

식물 호르몬 옥신(auxin)은 식물의 전반적인 성장과 발달을 조절하는 성장조절인자이다(Vanneste and Friml 2009). 옥신에 의해 조절되는 식물의 성장 발달 과정은 배의 초기 발생 과정부터, 종자 발달 및 발아, 유식물의 하배축 및 뿌리 성장, 측근 형성을 포함하여 식물 영양 기관의 성장 및 분열, 굴성 및 생식 기관 및 열매 발달 과정까지 식물의 생활사 전체에 걸쳐 매우 다양하다(Teale et al. 2006; Chapman and Estelle 2009). 특히, 세포 수준에서 옥신의 기능을 살펴보면, 주로 차등적인 극성 신장의 촉진과 발달 단계에 따라 세포의 분열 및 분화 과정을 조절하는 것으로 알려져 있다(Ljung 2013).

옥신의 작용 메커니즘을 분자 수준에서 살펴보면, 옥신이 옥신 수용체에 결합한 후 다양한 신호전달 경로가 존재하는 것으로 알려져 있으며, 신호전달 경로상의 다양한 하위 유전자들의 발현을 통해 옥신의 생리적 효과가 나타나게 된다. 현재까지의 연구 결과들을 통해, 옥신의 신호전달 경로에서 1차적으로 옥신과 결합하는 수용체로서 TIR1/AFB 계열의 수용체와 ABP1 계열의 수용체가 밝혀졌으며, 최근 수년간의 집중적인 유전학, 분자생물학 연구를 통해 TIR1/AFB와 AUX/IAA 이후 ARF 단백질들로 이어지는 몇몇 주요 옥신 신호전달 경로의 분자 수준의 조절 메커니즘이 규명된 바 있다(Napier et al. 2002; Dharmasiri et al. 2005; Kepinski and Leyser 2005; Leyser 2006; Quint and Gray 2006; Cho et al. 2007; Tan et al. 2007; Kim and Lee 2011). 하지만, 이러한 일련의 성과에도 불구하고, 아직까지도 옥신에 의해 매개되는 다양한 식물 발달의 조절 양상에 대한 분자 수준의 메커니즘이 완전히 규명되지 않는 상태이다. 주요 옥신 수용체로 밝혀진

Sang Ho Lee (✉)
목원대학교 바이오건강학부
(Division of Bio and Health Sciences, Mokwon University,
Daejeon 302-729, Korea)
e-mail: lsh1004@mokwon.ac.kr

TIR1/AFB 단백질들의 기능을 완전히 억제하더라도 여전히 옥신에 의한 세포 신장이 촉진되는 현상, 그리고, TIR1/AFB와 AUX/IAA, 그리고 ARF 단백질로 이어지는 발현 조절 메커니즘만으로 옥신에 의해 급속히 진행되는 세포 신장을 설명할 수 없다는 여러 연구 결과들, 또한 최근 마이크로어레이(microarray)와 RNA 염기서열 분석(RNA sequencing) 등의 대규모 유전체 발현 분석을 통해 밝혀진 옥신에 의해 발현이 조절되는 다양한 유전자들의 존재 등은, 옥신에 의한 식물 생리 발달 조절 기작이 지금까지 알려진 것보다 훨씬 복잡하고 다양하게 이루어지고 있음을 제시해주고 있다(Badescu and Napier 2006; Paponov et al. 2008; Yang et al. 2012).

지금까지 밝혀진 옥신에 의해 반응이 조절되는 유전자들 중, 초기에 발현이 급속히 증가되는 1차적인 옥신 반응 유전자들에는 앞서 언급한 *AUX/IAA*를 포함하여, *GH3*, *SMALL AUXIN UP RNA (SAUR)*의 세가지 대표적인 유전자 집단이 존재한다(Hagen and Guilfoyle 2002). 분자 수준의 옥신 작용 메커니즘을 완전히 규명하기 위해서 필수적으로 선행되어야 할 연구 주제가 이들 1차적인 옥신 초기 반응 유전자들의 기능 분석이라고 할 수 있다. 이들 옥신 초기 반응 유전자들 중 *AUX/IAA*와 *GH3* 유전자들의 경우 지금까지 많은 연구 그룹들의 선행 연구들을 통해 옥신과 관련된 분자 생리적 기능 및 조절 메커니즘의 많은 부분이 규명된 상태이지만, *SAUR* 유전자 집단의 경우는 최근에서야 그 특성과 기능에 대한 본격적인 연구가 진행되기 시작한 상태이다. 따라서 본 논문에서는 이러한 *SAUR* 유전자들의 기능 및 특성, 그리고 옥신과 관련된 식물체내 기능에 대한 최근 연구 동향을 소개하고 연구 결과들을 분석함으로써, 옥신에 의해 매개되는 식물 성장 조절 기작의 새로운 분자 수준의 메커니즘을 고찰하고, *SAUR* 유전자의 발현 조절을 통한 작물의 형질 개선 가능성을 제시하고자 한다.

SAUR 유전자의 구조 및 발현 특성

SAUR 유전자는 콩과식물인 대두(*Glycine max*)에서 합성 옥신인 2,4-D (2,4-dichloropenoxyacetic acid) 처리에 의해 신속하게 발현이 유도되는 전사체로서 처음 보고되었다(McClure and Guilfoyle 1987). 이후 다양한 식물체의 계놈 분석 과정을 통해 식물체에 광범위하게 존재하는 것으로 규명되었으며, 쌍떡잎 식물인 애기장대(*Arabidopsis thaliana*)의 경우 78개, 외떡잎 식물인 벼(*Oryza sativa*)의 경우 58개, 그리고 이끼(*Physcomitrella patens*)는 모두 18개의 유전자들을 가지고 있는 것으로 밝혀졌다(Spartz et al. 2012). 이들 *SAUR* 유전자들은 매우 작은 크기의 단백질을 암호화하고 있는 것으로 밝혀졌다. 대표적인 예로서, 쌍떡잎 모델식물인

애기장대의 경우 각 *SAUR* 유전자들이 암호화하는 단백질의 구성 아미노산 수는 86개에서 189개 정도이다(Spartz et al. 2012). 한편, 식물을 제외한 다른 생물체에서는 유사한 유전자가 존재하지 않는 식물체 특이적인 유전자 집단으로 알려져 있으며, 기존에 알려진 특별한 생리적 기능과 관련된 기능성 서열(motifs)을 찾을 수 없어 유전자 정보만으로는 암호화하는 단백질들의 실제 생화학적 기능을 추론하는 것이 불가능한 상태이다(Spartz et al. 2012).

SAUR 유전자들의 구조와 관련하여 초기에 진행된 분자생물학 연구 과정에서 흥미롭게도 많은 수의 *SAUR* 유전자들의 3'-비암호화부위(3'-untranslated region, 3'-UTR)에 공통적으로 특정 서열(downstream element, DST)이 보존되어있고, 이 서열이 *SAUR* 유전자로부터 전사된 mRNA의 불안정성과 관련되어 있다는 연구 결과들이 보고되었다(Newman et al. 1993; Gil and Green 1996). 또한, Knauss 등(2003)은 옥수수 ZmSAUR2 단백질의 반감기가 불과 7분 정도로 매우 불안정하다는 사실을 보고했으며, Zenser 등(2003)의 연구에서도 이와 같은 *SAUR* 단백질의 불안정성이 보고된 바 있다. 모델 식물인 애기장대를 중심으로 진행된 다양한 *SAUR* 유전자들에 대한 최근의 여러 연구들에서도 *SAUR* 유전자로부터 합성된 mRNA와 단백질이 매우 불안정하다는 사실이 공통적으로 보고되었으며, 이러한 사실들로부터 *SAUR* 유전자들의 발현이 분자 수준에서 다양하게 조절된다는 사실과 함께, 주로 옥신에 반응하여 일시적으로 발현된 후 급속하게 진행되는 옥신 관련 생리 반응을 수행할 가능성을 유추할 수 있다(Spartz et al. 2012; Chae et al. 2012; Hou et al. 2013).

한편, 애기장대와 옥수수의 일부 *SAUR* 단백질에 대한 연구 과정에서 이들이 칼모듈린(calmodulin) 단백질과 결합할 가능성이 제시되었지만, 이러한 결합과 관련된 N-말단 부위가 다른 *SAUR* 단백질들에 공통적으로 존재하지 않는 것으로 밝혀지는 등 아직 명확한 생리학적 의미를 규명하지는 못한 상태이다(Yang and Poovaiah 2000; Reddy et al. 2002; Knauss et al. 2003; Popescu et al. 2007).

SAUR 단백질의 식물체내 기능

McClure와 Guilfoyle (1987)에 의해 처음 존재가 보고된 이후 수십년의 세월이 지났음에도, 최근까지 *SAUR* 단백질들이 실제로 식물체에서 어떠한 기능을 수행하는지에 대한 규명 작업은 매우 더디게 진행되어왔다. 앞서 고찰한 바와 같이, 유전자의 구조에 대한 분자생물학적인 접근법을 통해 *SAUR* 유전자에 지금까지 알려진 기능성 서열이 존재하지 않는다는 점, 그리고 mRNA, 단백질 수준에서의 불안정성 등이 분석되기는 하였지만, 이러한 결과들로부터 *SAUR* 단백질의 실제 생리적 기능을 유추하

지는 못했다. SAUR 단백질의 식물체내 기능과 관련된 한 가지 흥미로운 가능성이, 앞서 제시한 분자 수준의 연구 결과들이 아닌, 이들 유전자들이 발현되는 조직들에 대한 유전자 발현 분석 연구들로부터 제시되었다. 옥신 반응 초기 유전자 산물로 처음 밝혀진 이후로, 다양한 연구진들에 의해 이러한 옥신 반응 SAUR 유전자들의 발현이 어떠한 생장 조건, 어떠한 조직에서 촉진되는지에 관한 연구들이 진행되었고, 그 결과 흥미롭게도 새롭게 신장(expansion)이 진행되는 조직들에서 발현이 증가한다는 공통적인 연구결과들이 보고되었다(McClure and Guilfoyle 1989; Gee et al. 1991; Li et al. 1991; Gil and Green 1997). 이러한 보고들은 SAUR 유전자 산물이 옥신에 의한 세포 신장과 관련될 가능성을 처음으로 제시해주었다.

하지만, 이러한 가능성을 규명하기 위한 본격적인 연구는 이후 10여년간 제대로 진척이 이루어지지 못했고, 이러한 배경에는 SAUR 유전자의 특성과 관련된 몇 가지 연구 제한 요인들이 존재한다. 우선, SAUR 유전자가 식물체내 계층상에 대규모의 유전자 집단으로 존재함에 따라 이들 사이에 존재할 수 있는 유전적, 기능적 중복성(genetic and functional redundancy)을 첫 번째 요인으로 들 수 있다. 실제로 현재까지 식물체에 존재하는 특정 유전자의 기능 규명은 유전자의 기능상실 돌연변이체(loss-of-function mutant)에 대한 분석을 통해 이루어진 경우가 많았는데, SAUR 유전자의 경우 일부 유전자의 기능 상실 돌연변이체가 보고되었음에도 실제로 생리적 표현형에서 야생형(wild type)과 차이가 없는 경우가 많이 존재한다. 대표적인 예로서, 애기장대의 SAUR32 유전자의 T-DNA 삽입 돌연변이체의 경우 빛조건에서 키웠을 때 야생형과 특별한 차이점이 나타나지 않았다(Park et al. 2007). 이러한 사실은 유사한 SAUR 단백질들끼리 상호 기능 보완의 가능성을 제시해주며, 단일 유전자의 돌연변이에 대한 분석만으로는 기능 규명이 어렵다는 사실을 단편적으로 보여주고 있다. 한편, 유사한 아미노산 상동성을 가지는 SAUR 단백질들을 암호화하는 유전자들이 계층상에 매우 근접하게 위치하는 경우가 많고, 유전자의 크기가 매우 작다는 점 또한 유사한 SAUR 유전자들의 기능을 동시에 억제한 기능상실 돌연변이체들의 제작 및 이를 통한 SAUR 단백질의 기능 규명 연구의 한계점이 되어왔다(Spartz et al. 2012).

유전자의 기능 상실을 통한 기능 규명이 힘들 때, 대안으로 이용할 수 있는 방법이 유전자의 기능 획득 돌연변이체(gain-of-function mutant)의 제작, 즉, 유전자의 과다발현체 제작을 통해 그 기능을 밝혀내는 것으로서, 애기장대의 SAUR32 (AAMI) 유전자를 CAMV 35S 프로모터를 이용하여 과다발현 시킨 결과, 암조건에서 키웠을 때 하배측과 떡잎의 신장이 약간 감소하는 표현형이 관찰되었으며, 유식물 줄기 정단부의 혹(hook) 형성 후 유지과정에

서의 결함이 보고된 바 있다(Park et al. 2007). 또한, SAUR32의 전사체가 혹의 안쪽에 주로 발현되는 양상을 관찰함으로써, Park 등(2007)은 SAUR32 유전자의 발현이 정단 혹의 유지과정과 밀접한 관련이 있음을 주장하였다. 하지만, 같은 연구에서 SAUR32 유전자의 발현이 옥신에 의해 유도되지는 않는 것으로 밝혀졌다. 한편, 벼에서 OsSAUR39 유전자를 과다발현시킨 경우 측근 형성이 저해되고, 줄기와 뿌리의 신장이 억제되는 등의 표현형이 관찰되었으며, 흥미롭게도 이 식물체에서 옥신 수송 및 옥신 농도가 감소되는 양상 또한 보고되었다(Kant et al. 2009). 이러한 일부 단일 SAUR 유전자의 과다발현 형질전환 식물체의 제작 및 분석 결과들은, 앞서 야생형에서의 유전자 발현 분석 결과들에서 제시된 바와 같이, SAUR 단백질이 특정 조직의 생장 또는 옥신 대사와 관련하여 생리적인 활성을 가지고 있음을 재확인한 의미 있는 성과로 여겨진다.

이러한 단일 SAUR 유전자의 기능 획득 돌연변이체들에 대한 연구 성과들에 이어, 최근에는 모델식물인 애기장대의 SAUR 유전자 집단에 대한 대규모 분석을 수행한 연구 결과들이 발표되었고, 이러한 과정에서 SAUR 단백질의 식물체내 기능이 보다 구체적으로 규명되기 시작했다. 애기장대에 존재하는 78개의 SAUR 유전자들은 계통수 분석을 통해 몇 개의 소규모 유전자 집단으로 나뉘어진다. 이 중 SAUR19-24 유전자집단(SAUR19, 21, 22, 23, 24)과 SAUR61-68 및 SAUR75로 구성되는 소규모 유전자집단에 대한 연구 결과들이 두 그룹의 연구진에 의해 발표되었는데, 흥미롭게도 이들 두 유전자집단이 매우 유사한 옥신 관련 생리 현상을 촉진한다는 사실이 규명되었다(Franklin et al. 2011; Spartz et al. 2012; Chae et al. 2012).

SAUR19-24를 과다발현시킨 애기장대 유식물의 경우 빛조건에서 키웠을 때 하배측의 신장이 야생형에 비해 약 2배 정도 촉진되고, 잎의 크기가 커지며, 측근의 길이가 신장하면서, 뿌리의 과대한 굴곡 성장이 나타나는 현상이 나타났으며, 이러한 현상은 모두 세포 신장 촉진의 결과임이 규명되었다(Spartz et al. 2012). 또한, SAUR19-24는 모두 조직 특이적으로 옥신에 의해 발현이 급속히 유도되었으며, 암조건과 음지조건 및 고온 조건 등 하배측의 세포 신장이 촉진되는 환경 조건들에서 키운 경우 하배측에서 발현이 급속히 증가됨을 확인함으로써, SAUR19-24 유전자의 발현이 세포 신장 촉진 메커니즘과 직접적인 연관이 있음을 보여주었다(Franklin et al. 2011; Spartz et al. 2012). 한편, SAUR19를 과다발현시킨 유식물의 하배측에서 옥신 수송능이 크게 증대되고, 옥신 수송 저해제인 1-naphthylphthalamic acid (NPA) 처리시 뿌리 굴중성 반응이 매우 민감하게 저해되는 현상을 보고함으로써, 이들 SAUR의 발현이 옥신 수송을 조절함으로써 세포 신장을 조절하는 메커니즘을 제시하였다. 이러한 Spartz 등(2012)의 연구에서 획기적인 성과는 과다발현을 통해 제시된 이러

한 가설을 뒷받침해주기 위한, *SAUR19-24*의 기능 억제 돌연변이 식물체의 제작 및 그 분석 결과라고 할 수 있다. 이들은 *SAUR19, 23, 24*의 세 유전자의 전사체를 특이적으로 분해하는 인공 마이크로 RNA (artificial micro RNA; amiRNA)를 애기장대에서 발현시키는 방법을 통해, 처음으로 다수의 연관된 *SAUR*들을 한꺼번에 기능을 억제시킨 돌연변이체를 제작하였고, 이들 amiRNA 유식물들의 하배축 길이와 잎의 크기가 감소되는 현상 및 하배축에서 옥신 수송능이 저해되는 현상 등 과다발현체와는 정반대되는 특성이 나타남을 보고함으로써, *SAUR19-24* 단백질의 식물체내 기능이 실제로 세포 신장 및 이와 관련된 옥신 수송의 조절과 관련되어 있음을 최종적으로 증명하였다.

한편, Chae 등(2012)의 연구에서도 Spartz 등(2012)의 연구와 유사하게 *SAUR61-68* 및 *SAUR75*의 발현을 억제하는 amiRNA 발현 애기장대를 제작하였고, 그 표현형을 분석한 결과 하배축 길이 및 수술의 길이가 감소되는 현상을 보고하였으며, *SAUR63*을 과다발현시킨 애기장대 유식물의 경우는 정반대로 하배축 및 수술의 길이가 증가하는 현상을 보고함으로써, 이들 *SAUR*들 또한 세포 신장 촉진에 직접적으로 연관되어 있음을 보여주었다. 이들은 또한 *SAUR63* 과다발현 애기장대의 하배축에서 옥신 수송능이 증가되고, *SAUR61-68* 및 *SAUR75*가 모두 세포 신장이 촉진되는 줄기 조직에서 발현이 유도된다는 사실을 규명하였다. 이러한 Chae 등(2012)의 연구 결과들과 앞서 고찰한 Spartz 등(2012)의 연구 결과들을 종합해볼 때, 최소한 *SAUR19-24* 유전자 그룹과 *SAUR61-68, SAUR75*로 구성되는 그룹의 식물체내 기능은 조직 특이적인 발현에 의한 세포 신장의 촉진 조절 및 관련된 옥신 수송의 조절 메커니즘과 직접적인 연관 관계가 있음을 확인할 수 있다. 최근에는 *SAUR41*을 과다발현시킨 애기장대 또한 하배축 신장, 생체량 증가, 측근 발달 촉진, 꽃잎 신장의 촉진 등의 세포 신장 촉진 표현형을 보여주고 하배축에서 옥신 수송을 촉진한다는 앞서 두 그룹에서 보고된 현상과 공통적인 결과가 발표되었으며(Kong et al. 2013), 이를 통해 *SAUR* 유전자가 암호화하는 단백질들 중 상당수가 세포 신장 및 옥신 수송 조절과 관련된 식물체내 기능과 관련되어 있다는 사실들을 재확인할 수 있다.

한편, 또 다른 최근의 연구 결과는 *SAUR* 유전자가 식물체에서 또 다른 기능을 수행할 가능성을 제시해주고 있다. Hou 등(2013)은 *SAUR36*이 잎의 노쇠 과정(senescence)에서 발현이 특이적으로 증가되고, 합성옥신인 1-naphthaleneacetic acid (NAA)에 의해서 발현이 역시 촉진된다는 사실을 보고하였다. 또한, 이들은 *SAUR36* 기능 상실 돌연변이체의 경우 잎의 노쇠가 지연되고, 이와는 정반대로 *SAUR36*과 다발현 애기장대에서는 잎의 노쇠가 촉진되는 현상을 관찰함으로써, 이 유전자가 암호화하는 단백질이 옥신에 의해 매개되는 잎 세포의 노쇠 과정과 관련될 가능성을

제시하였다. 흥미로운 사실은 또 다른 *SAUR36*에 대한 연구 결과에서는 이 유전자의 과다발현체에서 앞서 제시한 *SAUR19-24* 등의 연구결과들과 동일하게 빛조건에서 하배축이 신장되는 현상 및 옥신 수송과의 관련성이 관찰되었다는 점이다(Stamm and Kumar 2013). 이러한 결과는 *SAUR61-68* 및 *SAUR75*에 대한 연구에서 보고된 수술 특이적인 표현형 등과 더불어 많은 *SAUR*들이 세포신장 및 옥신 수송 등의 공통적인 특성을 가지는 한편, 발현되는 조직에 따라 특화된 생리적 기능을 식물체내에서 수행할 수 있음을 제시해주고 있다(Chae et al. 2012).

지금까지 고찰한 바와 같이, 최근 몇 년간 활발히 진행된 연구들을 통해 일부 *SAUR* 유전자들의 식물체내 기능이 본격적으로 규명되기 시작했지만, 아직까지 구체적인 분자 수준의 메커니즘이 완전히 규명되지 못한 상태이다. 앞서 밝혀진 결과들을 토대로 이들 *SAUR* 단백질들이 옥신에 의한 조직 특이적인 세포 신장과 노쇠 현상을 조절하는 구체적인 분자 수준의 메커니즘 규명이 중요한 후속 과제가 되어야 할 것이며, 이와 병행하여 아직 전혀 관련 연구 결과가 보고되지 않은 다른 *SAUR* 유전자들의 기능 규명 역시 시급히 진행되어야 할 중요한 연구 과제라고 할 수 있다. 한편, 최근 진행된 차세대 유전체 분석 과정들을 통해 *SAUR* 유전자들의 발현이 옥신 외에도 다른 식물 호르몬들에 의해, 그리고 다양한 환경 조건에 의해 조절될 가능성들이 또한 제시되고 있다(Stavang et al. 2009; Chapman et al. 2012; Oh et al. 2012). 식물체에서 대규모 유전자 집단으로 존재하는 *SAUR*들의 조절 메커니즘과 이들이 암호화하는 단백질들의 발현 및 다양한 생리적 기능 활성을 규명하는 작업은 식물의 성장, 발달, 분화 과정을 이해함에 있어서 매우 중요한 연구 과제라고 할 수 있다.

SAUR 발현 조절에 의한 작물의 형질 개선

아직까지 *SAUR* 유전자들의 기능 및 발현 메커니즘이 완전히 규명되어 있지는 않지만, 옥신에 의한 세포 신장의 촉진 현상 및 옥신 수송 조절, 그리고 노쇠 과정과 같은 몇몇 옥신 관련 대사 과정에서의 역할이 일정 수준 규명됨에 따라, 이들 *SAUR* 유전자들의 발현을 조절함으로써 형질을 개선한 작물의 개발 가능성 또한 높아지고 있는 상황이다. Franklin 등(2011)은 고온 조건에서 PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 4 (PIF4)에 의해 조절되는 애기장대의 옥신 관련 성장 과정이 특정 *SAUR* 유전자들의 발현에 의해 조절됨을 보고하였다. 전세계적으로 지구 온난화 현상이 문제가 되고 있고, 특히 곡물의 성장 과정 및 생산성이 지표면 온도의 상승에 의해 저해되고 있는 현실을 고려하면, 고온 적응성 곡물의 개발은 중요한 당



Fig. 1 Genetic manipulation of SAUR19 regulates leaf size. Gain-of-function of SAUR19 (*SAUR19ox*) increases leaf size compared to wildtype *Arabidopsis* (*WT*), while loss-of-function of SAUR19/23/24 (*amiSAUR19/23/24*) decreases leaf size

면 과제라고 할 수 있다. 이러한 측면에서 볼 때, 이들 고온 생장과 관련된 특정 SAUR 유전자들의 발현을 조직 특이적으로 촉진하거나 억제한 형질 개선 곡물의 개발이 중요한 대안이 될 수 있을 것으로 기대된다. 또한, 지금까지 진행된 SAUR 과다발현 형질전환 식물의 연구 결과들을 통해, SAUR가 조직 특이적인 세포 신장을 촉진한다는 사실이 규명되고 있는 상황에서, 조직 특이적인 SAUR 단백질의 발현 조절을 통해 특정 조직의 세포 신장이 촉진된 작물의 개발 가능성도 매우 높다고 할 수 있다. 일례로 애기장대의 SAUR19 유전자를 과다발현시키면 잎의 신장이 특이적으로 촉진되는 효과가 나타나는 것을 볼 수 있는데(Fig. 1), 이를 채소 작물 형질 개선에 적용한다면 채소 크기의 증대를 통한 생산성 증대 효과를 기대할 수 있다. 한편, 노쇠 과정과 관련된 SAUR36 유전자의 특성과 SAUR61-68 및 75의 수술 길이 신장과 관련된 특성 또한 노쇠 과정의 조절을 통한 작물 수확 시기의 조절 및 수분(pollination) 조절을 통한 개화 및 열매 발달 과정의 조절을 통해 작물 형질 개선이 가능한 연구 분야이다(Chae et al. 2012; Hou et al. 2013).

이러한 SAUR 관련 형질 개선 작물의 개발 과정과 관련하여 해결해야 할 중요한 문제점 중의 하나가 SAUR 유전자 산물의 불안정성이다. SAUR 단백질의 안정적인 발현은 특히 SAUR 유전자의 과다발현을 통한 형질 개선 작물의 개발 과정에서 반드시 해결해야 할 과제이다. 이와 관련하여 Spartz 등(2012)과 Chae 등(2012)은 작은 표지 단백질을 융합시켰을 때, SAUR 단백질의 분해가 억제되고 안정적으로 존재한다는 사실을 규명함으로써, 향후 이러한 융합 SAUR 단백질의 도입 및 발현 조절을 통해 안정적으로 생산성이 개선된 작물 개발의 가능성을 제시해주고 있다.

현재까지 SAUR와 같은 대규모 유전자 집단이 조직 특이적으로 세포 신장이라는 공통된 과정을 촉진하는 현상

은 식물체내 다른 유전자들에서는 거의 보고되지 않은 상황이다. 이러한 사실은 세포 신장의 조절과 관련하여 SAUR 유전자 집단이 매우 세밀하게 조직 특이적으로 환경 조건에 의해 발현 조절됨을 제시해주고 있으며, 역으로 다양한 SAUR 단백질의 조직 특이적인 발현 특성을 조절함으로써 특정 조직 및 기관의 발달이 중요한 작물 생산성의 증대를 도모하는 응용 연구의 가능성을 발견할 수 있다. 아직까지 그 발현 특성이 규명되지 않은 수많은 SAUR 유전자들을 분석하고 분자 수준의 메커니즘을 보다 구체적으로 규명하는 기초 연구들과, 이들을 이용한 작물 형질 개선 응용 연구들은 향후 농업 생산성 증대와 관련한 중요한 연계 과제가 될 수 있을 것으로 전망된다.

사 사

이 논문은 2012년도 정부(교육부)의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행된 것임(과제번호: NRF-2012R1A1A 2041366)

인용문헌

- Badescu GO, Napier RM (2006) Receptors for auxin: will it all end in TIRs? Trends Plant Sci 11:217-223
- Chae K, Isaacs CG, Reeves PH, Maloney GS, Muday GK, Nagpal P, Reed JW (2012) *Arabidopsis* SMALL AUXIN UP RNA63 promotes hypocotyl and stamen filament elongation. Plant J 71:684-697
- Chapman EJ, Estelle M (2009) Mechanism of auxin-regulated gene expression in plants. Annu Rev Genet 43:265-285
- Chapman EJ, Greenham K, Castillejo C, Sartor R, Bialy A, Sun TP, Estelle M. (2012) Hypocotyl transcriptome reveals auxin regulation of growth-promoting genes through GA-dependent

- and-independent Pathways. PLoS ONE 7(5):e36210
- Cho M, Lee OR, Ganguly A, Cho H-T (2007) Auxin signaling: short and long. *J Plant Biol* 50:79-89
- Dharmasiri N, Dharmasiri S, Estelle M (2005) The F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature* 435:441-445
- Franklin KA, Lee SH, Patel D, Kumar SV, Spartz AK, Gu C, Ye S, Yu P, Breen G, Cohen JD, Wigge PA, Gray WM (2011) PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 4 (PIF4) regulates auxin biosynthesis at high temperature. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:20231-20235
- Gee MA, Hagen G, Guilfoyle TJ (1991) Tissue-specific and organ-specific expression of soybean auxin-responsive transcripts GH3 and SAURs. *Plant Cell* 3:419-430
- Gil P, Green PJ (1996) Multiple regions of the *Arabidopsis SAUR-AC1* gene control transcript abundance: the 3' untranslated region functions as an mRNA instability determinant. *EMBO J* 15:1678-1686
- Gil P, Green PJ (1997) Regulatory activity exerted by the *SAUR-AC1* promoter region in transgenic plants. *Plant Mol Biol* 34:803-808
- Hagen G, Guilfoyle T (2002) Auxin-responsive gene expression: genes, promoters and regulatory factors. *Plant Mol Biol* 49:373-385
- Hou K, Wu W, Gan SS (2013) *SAUR36*, a small auxin up RNA gene, is involved in the promotion of leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 161:1002-1009
- Kant S, Bi YM, Zhu T, Rothstein SJ (2009) *SAUR39*, a small auxin-up RNA gene, acts as a negative regulator of auxin synthesis and transport in rice. *Plant Physiol* 151:691-701
- Kepinski S, Leyser O (2005) The *Arabidopsis* F-box protein TIR1 is an auxin receptor. *Nature* 435:446-451
- Kim D, Lee K (2011) Improvement of crop traits using auxin binding protein gene *abp57*. *J Plant Biotechnol* 38:137-142
- Knauss S, Rohrmeier T, Lehle L (2003) The auxin-induced maize gene *ZmSAUR2* encodes a short-lived nuclear protein expressed in elongating tissues. *J Biol Chem* 278:23936-23943
- Kong Y, Zhu Y, Gao C, She W, Lin W, Chen Y, Han N, Bian H, Zhu M, Wang J (2013) Tissue-specific expression of *SMALL AUXIN UP RNA41* differentially regulates cell expansion and root meristem patterning in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol* 54:609-621
- Leyser O (2006) Dynamic integration of auxin transport and signaling. *Curr Biol* 16:R424-R433
- Li Y, Hagen G, Guilfoyle TJ (1991) An auxin-responsive promoter is differentially induced by auxin gradients during tropisms. *Plant Cell* 3:1167-1175
- Ljung K (2013) Auxin metabolism and homeostasis during plant development. *Development* 140:943-50
- McClure BA, Guilfoyle T (1987) Characterization of a class of small auxin-inducible soybean polyadenylated RNAs. *Plant Mol Biol* 9:611-623
- McClure BA, Guilfoyle T (1989) Rapid redistribution of auxin-regulated RNAs during gravitropism. *Science* 243:91-93
- Napier RM, David KM, Perrot-Rechenmann CA (2002) Short history of auxin-binding proteins. *Plant Mol Biol* 49:339-348
- Newman TC, Ohme-Takagi M, Taylor CB, Green PJ (1993) DST sequences, highly conserved among plant SAUR genes, target reporter transcripts for rapid decay in tobacco. *Plant Cell* 5:701-714
- Oh E, Zhu JY, Wang ZY (2012) Interaction between BZR1 and PIF4 integrates brassinosteroid and environmental responses. *Nat Cell Biol* 14:802-809
- Paponov IA, Paponov M, Teale W, Menges M, Chakrabortee S, Murray JA, Palme K (2008) Comprehensive transcriptome analysis of auxin responses in *Arabidopsis*. *Mol Plant* 1:321-337
- Park JE, Kim YS, Yoon HK, Park CM (2007) Functional characterization of a small auxin-up RNA gene in apical hook development in *Arabidopsis*. *Plant Sci* 172:150-157
- Popescu SC, Popescu GV, Bachan S, Zhang Z, Seay M, Gerstein M, Snyder M, Dinesh-Kumar SP (2007) Differential binding of calmodulin-related proteins to their targets revealed through high-density *Arabidopsis* protein microarrays. *Proc Natl Acad Sci USA* 104:4730-4735
- Quint M, Gray WM (2006) Auxin signaling. *Curr Opin Plant Biol* 9:448-453
- Reddy VS, Ali GS, Reddy AS (2002) Genes encoding calmodulin-binding proteins in the *Arabidopsis* genome. *J Biol Chem* 277:9840-9852
- Spartz AK, Lee SH, Wenger JP, Gonzalez N, Itoh H, Inzé D, Peer WA, Murphy AS, Overvoorde P, Gray WM (2012) The *SAUR19* subfamily of *SMALL AUXIN UP RNA* genes promote cell expansion. *Plant J* 70:978-990
- Stamm P, Kumar PP (2013) Auxin and gibberellin responsive *Arabidopsis SMALL AUXIN UP RNA36* regulates hypocotyl elongation in the light. *Plant Cell Rep* 32:759-769
- Stavang JA, Gallego-Bartolomé J, Gómez MD, Yoshida S, Asami T, Olsen JE, García-Martínez JL, Alabadi D, Blázquez MA (2009) Hormonal regulation of temperature-induced growth in *Arabidopsis*. *Plant J* 60:589-601
- Tan X, Calderon-Villalobos LI, Sharon M, Zheng C, Robinson CV, Estelle M, Zheng N (2007) Mechanism of auxin perception by the TIR1 ubiquitin ligase. *Nature* 446:640-645
- Teale WD, Paponov IA, Palme K (2006) Auxin in action: Signalling, transport and the control of plant growth and development. *Nat Rev Mol Cell Biol* 7:847-859
- Vanneste S, Friml J (2009) Auxin: A trigger for change in plant development. *Cell* 136:1005-1016.
- Yang T and Poovaiah BW (2000) Molecular and biochemical evidence for the involvement of calcium/calmodulin in auxin action. *J Biol Chem* 275:3137-3143
- Yang X, Zhang X, Yuan D, Jin F, Zhang Y, Xu J (2012) Transcript profiling reveals complex auxin signalling pathway and transcription regulation involved in dedifferentiation and redifferentiation during somatic embryogenesis in cotton. *BMC Plant Biol* 12:110
- Zenser N, Dreher KA, Edwards SR, Callis J (2003) Acceleration of Aux/IAA proteolysis is specific for auxin and independent of AXR1. *Plant J* 35:285-294