

## Stomatal Closure due to Water Stress in Plants

Joon Sang Lee\*

Department of Biology Education, Chungbuk National University, Cheongju 28644, Korea

Received April 25, 2024 / Revised June 15, 2024 / Accepted June 18, 2024

The environmental stress that plants are most susceptible to is water stress. Abscisic acid (ABA) is a plant hormone synthesized by plants to counteract environmental stress. The role of stomata in plants is to allow the synthesis of sucrose by absorbing CO<sub>2</sub>, which greatly affects photosynthetic activity. In addition, stomata are pathways for transpiration, which releases H<sub>2</sub>O and help establish a water potential gradient that allows plant roots to continuously absorb water and inorganic substances from the soil. Plants have a mechanism to minimize water loss by closing their stomata when exposed to water-stressed environments. The most well-studied hypothesis concerning the mechanism of stomatal closure is the response to water stress. When a plant receives sufficient water, its stomata open during the day and close at night due to its circadian rhythm. In addition, stomatal closure occurs when the concentration of CO<sub>2</sub> in the intercellular space increases. However, the mechanism of stomatal closure due to circadian rhythm and increased CO<sub>2</sub> concentration in the intercellular space is not well understood. When plants undergo water stress, the increased concentration of ABA in the guard cell cytoplasm induces an increase in Ca<sup>2+</sup> concentration, resulting in cytoplasmic depolarization. As a result, the outward K<sup>+</sup>-channel of the tonoplast and the slow-type anion channels SLAC1 and SLAH3 are activated, releasing K<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup>, and malate<sup>2-</sup>, causing the stomata to close. Therefore, in this paper, the mechanism of stomatal closure caused by water stress was investigated.

**Key words :** Abscisic acid, depolarization, ion channels, stomatal closing, water stress

### 서 론

기공의 가장 기본적인 역할은 식물 생리의 중심적인 역할들인 증산작용과 광합성반응을 조절하는 것이다. 광합성 반응을 위해 CO<sub>2</sub>를 흡수하고 H<sub>2</sub>O를 방출하여 증산작용이 일어난다. 따라서 식물은 일반적으로 수분 공급이 충분할 때, 빛을 받으면 기공이 열리고 밤이 되면 기공이 닫힌다. 엽록체는 공기 중의 CO<sub>2</sub>와 세포 내의 H<sub>2</sub>O와 결합하여 포도당을 합성하는 놀라운 기능을 가지고 있다. 기공은 어떠한 메커니즘을 통해서 닫히는 것일까?

기공 열림을 유도하는 추진력으로 작용하는 삼투 물질은 슈크로스과 K<sup>+</sup>이다. 일반적으로 기공 닫힘의 메커니즘은 기공 열림의 메커니즘과 반대되는 특성을 가지고 있을 것으로 추측하고 있다. Lee와 Bowling [31]은 닭의장풀 (*Commelina communis*)의 온전한 잎들(intact leaves)에 빛

처리를 하였다. 그 후 기공은 10분 이내에 약 4.5 μm까지 열렸으며, 1.5시간 후, 잎을 암 처리하자 온전한 잎의 기공은 빠르게 닫히기 시작했다. 암실로 옮기자 암실 아래 기공 구경은 10분에 약 8 μm로 감소했다. 이것은 기공이 최대로 열렸을 때의 구경 크기인 16 μm의 1/2이었다[31]. 이 결과는 기공 열림에 비해 기공 닫힘의 반응이 훨씬 더 빠르다는 것을 나타낸다. 녹말-당 가설(starch-sugar theory)은 20세기 초 기공 생리학의 기본 개념이었다. 이 이론은 1856년 Mohl에 의해 도입되었다[37]. 식물이 빛을 받으면 광합성이 일어나 세포 내 CO<sub>2</sub> 양이 감소하여 공변세포의 pH가 증가한다. 높은 pH에서는 녹말이 슈크로스로 분해하는 녹말 인산화효소(starch phosphorylase)가 활성화되고 공변세포 내 액포의 삼투압이 증가하면서 기공이 열린다. 반면, 암 처리된 잎에서는 광합성이 일어나지 않아 CO<sub>2</sub> 농도가 증가한다. 결과적으로, 낮은 pH에서는 녹말이 슈크로스로 분해가 되지 않아 기공이 닫힌다. 낮 동안 광합성을 통해 동화된 탄소는 엽록체 내부의 녹말 합성에 사용되거나 세포질로 이동하여 슈크로스의 합성에 사용된다. 그러나 녹말-당 가설은 1943년 일본인 Imamura의 논문이 발표되자 잊혀지기 시작하였다[20].

1943년 Imamura는 엽육세포로부터 표피를 분리하고, 분리된 표피(isolated epidermis) 절편을 고농도의 KCl 용액에서 배양하였다[20]. Imamura는 분리된 표피의 공변세포

#### \*Corresponding author

Tel : +82-43-261-3360, Fax : +82-43-260-3361

E-mail : [jslee0318@chungbuk.ac.kr](mailto:jslee0318@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.

에서  $K^+$  농도가 증가하는 것을 관찰하였다. 1976년에 Imamura와 같은 방법의 실험을 한 Hsiao [19]는  $K^+$ 의 축적으로 인해 기공이 열린다고 발표하였다. 이 시점부터  $K^+$ 를 기공 열림의 주요 삼투압을 유도하는 물질로 인식하기 시작했다[57]. 현재 기공 닫힘의 메커니즘은  $K^+$ ,  $Cl^-$ , 그리고  $malate^{2-}$  등이 액포로부터 세포질로 방출되는 원리에 집중되어 연구가 이루어져 왔다[9, 11, 21].

그러나 최근 녹말-당 가설이 다시 조명을 받으면서, 슈크로스가 기공 열림을 유도하는 주요 삼투 물질이라고 발표되었다[3, 12, 28, 29, 33, 34, 38, 39, 54]. 이러한 기공 연구의 진전에도 불구하고 아직도 많은 기공 생리학자들은 기공 닫힘에 대한 메커니즘은  $K^+$ 의 방출로 인해 유도되는 것으로 알고 있다. De Silva 등[9]은 기공 닫힘이 ABA와  $Ca^{2+}$ 에 의해 유도될 수 있다는 것을 알린 최초의 실험을 하였다. ABA와 함께 분리 표피 배양액에  $CaCl_2$ 를 첨가했을 때 기공 닫힘의 효과가 크게 향상되었다. 분리 표피 배양액에  $10^{-5}$  mM의 ABA를 처리했을 때는 기공의 크기가 약  $8.6 \mu m$ 이며  $10^{-1}$  mM의  $CaCl_2$ 를 첨가했을 때 기공의 크기는 약  $8.8 \mu m$ 이었다. 그리고  $10^{-5}$  mM의 ABA와  $0.25$  mM의  $CaCl_2$ 를 함께 첨가했을 때의 기공의 크기는  $0.5 \mu m$ 이었다[9]. 이 결과는 기공은  $Ca^{2+}$ 에 의해 유도되지만,  $Ca^{2+}$ 과 무관한 ABA에 의한 기공 닫힘 메커니즘이 존재할 수 있다는 것을 의미한다. 따라서 ABA와  $Ca^{2+}$ 과의 상호 의존적이거나 독립적인 신호전달체계에 의한 기공 닫힘의 메커니즘을 조사하였다.

## 본 론

### $Ca^{2+}$ -신호전달체계를 통한 기공 닫힘

$Ca^{2+}$ 에 의해서 기공이 닫힐 수 있다는 것이 알려지자, 세포질 내에  $Ca^{2+}$  농도의 증가가 어떤 메커니즘을 통해서 기공 닫힘을 유도하는지에 대한 연구들에 관심이 집중되었다. 기공 닫힘 반응에서는 액포막(tonoplast)에서 세포질로  $K^+$ 가 방출된다. 기공 닫힘 동안에 공변세포에서 방출되는  $K^+$ 의 90% 이상이 공변세포 액포에서 유래되었다고 발표하였다[63].  $0.1$  mM과  $1$  mM의  $CaCl_2$ 를 첨가한 배양액 속의 닭의장풀(*C. communis*)의 분리표피에서는 빛과 KCl에 의해서 유도된 기공 열림이 억제되었으며[9, 21], 열린 기공은 단계 하였고[18], 공변세포 원형질체의 크기가 감소하였다[11].  $0.3 \mu M$ 의  $Ca^{2+}$  농도에서는  $H^+$ -ATPase의 활성이 50% 감소하였으며,  $1 \mu M$ 의  $Ca^{2+}$  농도에서는  $H^+$ -ATPase의 활성이 나타나지 않았다[24]. Gilroy 등[15]은 공변세포의 세포질 내에 약  $600$  nM의  $Ca^{2+}$  농도를 처리했을 때는 기공 닫힘을 관찰하였으나,  $500$  nM로  $Ca^{2+}$ 의 농도를 낮추었을 경우에는 기공이 닫히지 않는다고 보고하였다[15].  $Ca^{2+}$  킬레이터(chelator)인  $2$  mM EGTA (ethylene glycol-bis( $\beta$ -aminoethyl ether)-*N,N,N',N'*-tetraacetic acid)를

닭의장풀(*C. communis*)에서 잎을 떼어낸 뒤에, 잎의 하부 부위를 분리한 표피(lower epidermis) 배양액에 처리하였더니, 기공이 열리는 시간을 단축하고, 기공의 크기를 증가시켰으며, 빛이 없는 암실에 놓았을 때에는 기공 닫힘이 저해되었다[52]. 식물에서  $Ca^{2+}$ 는 성장과 발달에 관련된 다양한 세포 기능을 중재하는 이차신호전달물질로 알려졌다. 그 작용 방식은 종종  $Ca^{2+}$  결합 단백질인 칼모듈린(calcium modulated protein, CaM)과의 결합을 통해 이루어진다[18].

$Ca^{2+}$ 이 공변세포의 액포 내에 존재하는 삼투물질들의 방출이 어떻게 일어나는지 초기에는 잘 알지 못했다. 액포막에는 세포질로  $K^+$ 을 방출하는 두 종류, 외향성(outward)-TPK/VK 채널과 외향성 TPC1/SV 채널들이 있다[29]. 이 중 외향성 TPC1/SV 채널은  $K^+$ 과  $Ca^{2+}$  두 종류의 이온들을 세포질로 방출할 수 있으며, 외향성 TPC1/SV- $K^+$  채널은  $Ca^{2+}$ 에 의해서 활성화되었다[53]. 따라서 기공 닫힘은  $Ca^{2+}$ 이 액포막의 세포질로 외향성  $K^+$  채널의 활성화를 증가시켜서, 세포질로의  $K^+$  방출에 의해서 일어난다고 생각하게 되었다. SLAC1 (slow anion channel-associated 1)은 오존에 민감한 돌연변이와  $CO_2$ 에 민감한 돌연변이에 대한 선별에서 S형 음이온 채널로 확인되었다고 발표되었다[3, 40]. SLAC1의 기능 상실 돌연변이는 애기장대(*Arabidopsis thaliana*) 공변세포의 S-유형 음이온 채널 활성을 크게 손상시켰다[3]. SLAC1은 애기장대(*A. thaliana*)에 4개의 상동체(a homologue of the slow type anion channel, SLAH1-SLAH4)를 포함하는 알려졌다[3]. SLAH3은 음이온 채널로서 기공 닫힘을 유도하며, SLAC1 또한 기공 닫힘을 중재하는 애기장대 공변세포의 S형 음이온 채널이다[13]. R형(rapid) 및 S형(slow) 음이온 전류는 패치클램프(patch-clamp) 방법을 사용하여 잠두(*Vicia faba*)의 공변세포 원형질막에서 처음으로 관찰되었다[23, 50]. 공변세포의 삼투압의 형성은 액포에서 일어나므로 액포막에도 음이온 채널이 존재하여야 한다[10]. 만약에 액포막에 이들 음이온 채널들이 존재하지 않는다면, 기공 닫힘은 일어날 수가 없다. 채널들이 활성화되면, 채널들을 통해 1초에  $10^8$ 개의 이온들을 빠르게 수송할 수 있는 것으로 알려졌다. 채널의 개폐는 전압의 변화, 호르몬 결합, 빛, pH와 이온들에 의해 조절될 수 있다[5]. 칼모듈린은 모든 진핵생물 세포에서 다양한 기능을 수행하는  $Ca^{2+}$  결합 매신저 단백질이다. 이는 2차 전달자인  $Ca^{2+}$ 의 세포 내 표적이며, 칼모듈린의 활성화를 위해서는  $Ca^{2+}$ 의 결합이 필요하다.  $Ca^{2+}$ 에 결합되면 칼모듈린은 키나제들(kinases) 또는 포스파타제들(phosphatases)과 같은 다양한 표적 단백질과의 상호작용을 변형하여 칼슘 신호 전달 경로의 일부로 작용한다[7].

식물의 굴광성 반응에서  $Ca^{2+}$ 과 결합한 칼모듈린은 IAA (indole 3-acetic acid)의 수송체 단백질인 핀(pin)을 활

성화하여 IAA 수송을 증가시킨다[61].  $Ca^{2+}$ 이 단독적으로, 또는  $Ca^{2+}$ 과 결합한 칼모듈린이  $K^+$  채널의 활성화에 영향을 줄 가능성도 존재한다. CAMK (calcium/calmodulin modulated kinase)는 CDPK (calcium dependent protein kinase)의 한 종류로, CDPK 슈퍼패밀리는 6가지 유형의 단백질 키나아제로 구성되며, 각 유형에는 포함된 조절 도메인이 다른 것으로 알려졌다[16, 26, 55, 61, 63, 66].  $Ca^{2+}$ 에 의해서 활성화된 CDPK는 SLAC1 및 S형 음이온 채널 3을 자극하는 동시에 inward- $K^+$  채널을 통한  $K^+$  유입을 억제한다[3]. Talbott와 Zeiger [57]는 기공이 열렸을 때 공변세포 내에서 상상을 초월하는 800 mM의  $K^+$ 이 축적되었다고 발표하였다. 분리 표피의 사용은 자연적인 온전한 잎에서 반응하는 기공 메커니즘과 매우 다르다고 보고되었다[31]. 분리된 표피의 공변세포는 환경적 요인보다 배양액(KCl 또는  $CaCl_2$ )에 더 민감하게 반응하였다. Grantz와 Schwartz [17] 그리고 Lee와 Bowling [31]은 분리된 표피와 온전한 잎 사이에서 일어나는 기공 반응의 차이를 보고하였다. Mott 등[38]은 잡두(*V. faba*)의 분리된 표피를 이용하였을 때, 기공이 빛의 광도와  $CO_2$  농도의 변화에 반응하지 않는다고 발표하였다.

따라서 분리된 표피와 손상되지 않은 잎의 기공 반응은 이 두 가지 주요 이유에 의해 다를 수 있다. 첫째, 분리된 표피는 엽육세포벽과 표피세포벽 사이의 중간라멜라(middle lamella)에 의해 단단하게 결합되어 있기 때문에, 분리과정에서 표피세포의 손상이 일어난다. 둘째, 엽육세포의 제거로 인해 엽육세포와 표피세포 사이의 원형질연락사가 차단되었기 때문인 것으로 추정된다. 따라서  $Ca^{2+}$ 에 의한 기공 닫힘이 실제로 일어나는지에 대한 의문은 완전히 사라지지 않았다.

#### 뿌리로부터 신호전달체계를 통한 기공 닫힘

ABA의 가장 중요한 기능들에는 종자의 휴면 조절, 유관속 형성증 활성의 억제, 환경적 스트레스에 대한 저항 반응 그리고 기공 닫힘을 유도하는 것이다. ABA는 식물 성장을 늦추고, 추운 계절에 휴면 새싹을 보호하기 위해 눈비늘들(bud scales)을 발달시킨다. ABA는 또한 유관속 형성증의 세포 분열을 억제하여 1차 및 2차 세포벽의 합성을 억제하여 겨울의 추운 조건에 대한 적응능력을 증가시킨다[62]. 색소체에서 피루브산과 글리세르알데히드-3-인산이 반응하여 이소펜타닐이인산(Isopentenyl pyrophosphate, IPP)이 합성된다. IPP는 ABA를 합성하는 중간산물로써 IPP는 카로티노이드에 속하는 9'-시스 네오크산틴으로 화학적 과정을 통해 최종적으로 ABA가 합성될 수 있도록 작용하는 중간산물이다[56]. ABA의 전구체인 IPP는 색소체와 세포질에서 모두 합성될 수 있으며, 세포질에서 합성된 IPP는 색소체로 들어가서 ABA의 전구체로 반응한다[36].

식물이 수분스트레스를 받으면 공변세포 내에 ABA의 농도가 증가하여 기공 닫힘을 유도하는 신호전달시스템이 시작된다[8, 53, 58, 60, 63-65]. ABA는 기공 닫힘 이전에 공변세포 세포질 내의  $Ca^{2+}$ 의 농도를 증가시킨다[35, 48]. 수분스트레스를 받았을 때, ABA의 합성 과정에 참여하는 NCED (9'-cis-epoxycarotenoid dioxygenase)는 식물의 모든 조직에서 활성화되었다. 반면에, ZEP (zeatin epoxidase)는 뿌리에서만 활성화된다[2]. 이렇듯, 식물이 수분스트레스를 받으면 ABA의 합성이 증가하는 것으로 알려져 있다[8, 58, 60, 64, 65]. 그러나 닭의장풀(*C. communis*) 식물을 10-17°C에서 재배할 때 대부분의 공변세포의 기공은 닫혀 있음에도 불구하고, ABA에 의해 유도된 세포질  $Ca^{2+}$  농도의 증가를 나타내지 못했다는 보고도 있다[1]. 이 결과는 ABA에 의한 기공 닫힘이 반드시 세포질 내의  $Ca^{2+}$  농도의 증가를 유도하는지에 대하여 의문이 제기될 수 있다. ABA로 인한 기공 닫힘의 메커니즘은 매우 다양하며 반응 분석에 사용되는 방법에 따라 ABA가 세포질 내의  $Ca^{2+}$  농도 증가에 효과가 있거나 또는 미미한 것으로 나타나기도 했다[60].

뿌리의 가장 중요한 기능들은 식물의 지지와 지탱 등이 포함된다. 식물은 무기 물질인  $H_2O$ 와  $CO_2$ 를 이용하여 광합성 작용을 통해 슈크로스를 생산하므로 독립 영양을 한다. 따라서 뿌리의 주된 기능은 토양으로부터 물과 무기 영양 물질들을 흡수하여 식물의 성장과 발달을 위한 광합성을 비롯한 단백질 합성, 유전자의 복제 및 세포분열 등이 가능하게 하는 것이다. 그 외에 뿌리는 토양의 수분 상태를 감지하는 기능이 있는 것으로 알려졌다[8, 58, 60, 64, 65]. 토양 속에 수분 함유량이 감소하여 가뭄 상태에 이르면, 토양과 식물 사이의 수분퍼텐셜(water potential)의 기울기가 깨지고 식물은 뿌리로부터 물을 흡수할 수가 없다. 이러한 식물의 수분 상태에서, 식물을 보호하는 가장 중요한 기능은 기공을 닫아 더 이상의 수분 손실을 차단하는 것이다.

수분 스트레스에 의한 기공 닫힘은 뿌리 내의 ABA 합성의 증가로부터 신호전달체계가 시작된다. 증가된 뿌리 내의 ABA는 유관속 조직, 즉 물관을 통해 잎으로 수송된다. 생합성만이 조직 내에서 ABA의 농도를 결정하는 유일한 요인은 아니다. 세포질 내의 ABA 농도는 잎에서의 합성, 엽육세포 내의 재분배 그리고 뿌리로부터의 흡수에 의해서 증가한다[56]. ABA는 물관부를 통해 수송된다. 식물은 수분스트레스 상태에 놓이면 물관부 수액의 pH는 더욱 알칼리 화되어 pH 6.3에서 pH 7.2로 높아진다. 알칼리 상태에서는 ABA<sup>-</sup> 형성이 선호되어서 막을 쉽게 통과하지 못하므로 공변세포가 있는 곳까지 멀리 수송이 될 수 있다고 가정하였다. 그러나 물관부의 알칼리화는 ABA를 공변세포로의 수송을 촉진한다는 이론에 의문점이 생긴다. ABA는 공변세포의 원형질막에서도 수송이 저해되

기 때문이다. 체관을 통한 수용액의 수송 속도는 평균적으로  $1 \text{ mh}^{-1}$ 이다[56]. ABA는 물관부와 체관부 모두에 의해 운반되지만 일반적으로 체관부 수액에 풍부한 것으로 알려졌다[54]. 애기장대(*A. thaliana*)에서는 수분 스트레스에 반응하는 수많은 유전자가 확인되고 분류되었다. 수분 스트레스에 대한 반응으로 유전자 발현에 대한 최소한 4개의 독립적인 조절 시스템이 있는 것으로 밝혀졌다. 그 중 두 개는 ABA에 의존적이고 다른 하나는 ABA에 독립적이었다[1, 2, 54].

$\text{Ca}^{2+}$ 은 세포막의  $\text{Ca}^{2+}$  이온 채널을 통해 세포벽, 소포체 그리고 액포로부터 방출되는 것으로 보인다. 세포질의  $\text{Ca}^{2+}$  농도는  $100 \text{ nM}$  수준인 반면 액포( $10 \text{ mM}$ )와 소포체( $1 \text{ mM}$ )의  $\text{Ca}^{2+}$  농도는 상대적으로 높아서 세포질과의 큰 농도 기울기로 인하여 확산이 유도된다[15, 18, 24, 51]. 세포질 내에 존재하는 대부분의 효소들이  $\text{Ca}^{2+}$ 에 민감하므로 세포질 내  $\text{Ca}^{2+}$ 의 농도는 정교하게 조절된다. 세포질 내의  $\text{Ca}^{2+}$  농도는 낮게 유지되어야 하며,  $\text{Ca}^{2+}$  농도의 변화는 새로운 반응의 시작 또는 새로운 신호의 전달로 이어진다. 이와 같이 세포질의  $\text{Ca}^{2+}$  농도가 낮게 유지되는 것은 원형질막에 있는  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase의 활성을 통해  $\text{Ca}^{2+}$ 을 능동적으로 세포 밖으로 방출할 수 있기 때문이다. 기공이 닫히는 동안  $\text{K}^{+}$  및 음이온 유출을 매개하는 공변세포 액포막의 이온 채널이 확인되었다[22, 49]. 수분 스트레스 조건에서 잎의 ABA 농도는 최대 40배까지 증가할 수 있다고 보고를 했지만[43], 이러한 수치의 ABA 농도 증가는 다른 실험에서는 관찰되지 못했다. ABA와 같은 외부 신호가 오면  $\text{Ca}^{2+}$  채널이 활성화되어 세포질의  $\text{Ca}^{2+}$  농도가 증가한다.  $1 \mu\text{M}$ 의 ABA 처리는 약 2-10(약 200-1,000  $\text{mM}$ )배로  $\text{Ca}^{2+}$ 의 농도를 증가시켰다[14, 35].

세포질의  $\text{Ca}^{2+}$  농도는 *fura-2* 또는 *indo-1*과 같은 색소로 측정하는데, 이들 염색 시약은 액포를 강하게 염색하여 실제 세포질의  $\text{Ca}^{2+}$ 을 정확하게 측정하기가 어려운 것으로 알려졌다. 다만, 동물세포는 액포가 없어 이들 염색 시약을 이용하여 측정한다. 따라서 ABA에 의한 세포질의  $\text{Ca}^{2+}$  농도 변화는 실험하는 방법에 따라 결과가 다를 수 있다. 최근 잠두(*V. faba*)를 재료로 패치클램프 기법을 이용한 실험에서 ABA로 활성화되는  $\text{Ca}^{2+}$  채널이 전체의 1/3 정도인 것으로 나타났다[35].  $\text{Ca}^{2+}$  염색 시약을 통한 실험에서는 의미 있는 세포질 내에  $\text{Ca}^{2+}$  농도의 변화가 관찰되지 않았다[56]. 닭의장풀(*C. communis*)에서 엽육세포로부터 분리된 하표피(lower epidermis)를 사용한 실험에서 기공의 열림과 닫힘은  $\text{KCl}$  및  $\text{CaCl}_2$ 의 농도에 크게 좌우되었다[3].  $\text{CaCl}_2$  ( $0.1-1 \text{ mM}$ )의 첨가는 광 조건 그리고  $\text{KCl}$ 에 의해 유발된 기공 열림을 크게 억제하고, 열린 기공을 닫게 유도하였으며[52], 공변세포 원형질체의 크기가 억제되었다[38].

세포질의  $\text{Ca}^{2+}$  농도가 증가하면 공변세포의 전기적 퍼

텐셜이 탈분극(depolarization)된다.  $\text{Ca}^{2+}$ 에 의한 공변세포의 탈분극은 음이온 채널을 활성화하여 음이온의 방출을 촉진한다.  $\text{Ca}^{2+}$ 에 의해 유도된 탈분극은  $\text{Cl}^{-}$  등의 음이온을 세포 밖으로 방출하여 더욱 더 탈분극된다. 이와 같은 탈분극은 내향성  $\text{K}^{+}$  채널의 활성을 억제한다. 또한 세포질에서 증가한  $\text{Ca}^{2+}$ 은 CAMK를 활성화하여 내향성  $\text{K}^{+}$  채널의 활성을 억제하는 것으로 보고되었다[16, 26]. 외향성  $\text{K}^{+}$  채널은  $\text{Ca}^{2+}$ 에 민감하지 않고, 막의 탈분극에 의해  $\text{K}^{+}$ 을 세포 밖으로 방출한다[56].  $\text{Ca}^{2+}$ 는 RBOH (respiratory burst oxidase homolog)-D/F를 활성화하고 ROS 농도를 증가시킨다[41, 59]. RBOH로도 알려진 식물 NADPH 산화효소는 광범위한 기능을 수행하는 ROS를 생성한다. 애기장대(*A. thaliana*)에 존재하는 10개의 RBOH 유전자 중 2개인 RBOH-D 및 RBOH-F는 다면발현효과(pleiotropic effect)를 나타내며 스트레스에 대한 반응을 포함한 다양한 생리학적 과정을 중재하는 것으로 알려졌다[41, 59].

동물 세포의  $\text{Ca}^{2+}$  의존적인 신호전달에 따르면, 리간드(ligand)가 세포막의 수용체에 결합하면  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  소단위로 구성된 G-단백질이 활성화된 다음 활성화된  $G\alpha$ -소단위는 PLC (phospholipase C)를 활성화시킨다. PLC가 활성화되면 포스파티딜이노시톨 4, 5-이인산(phosphatidylinositol 4,5-diphosphate,  $\text{PIP}_2$ )이 DAG (diacylglycerol)와  $\text{IP}_3$  (inositol 1,4,5-trisphosphate)로 해리된다.  $\text{IP}_3$  방출에 미치는 ABA의 효과를 알아보기 위해서는  $\text{IP}_3$ 로부터 인산기를 신속하게 제거하는 이노시톨 인산가수분해효소(inositol phosphatase)의 저해제인  $\text{Li}^{+}$ 를 배양 배지에 포함시키는 것이 필요하다. 이들 조건에서 ABA 처리 후 10초 만에  $\text{IP}_3$ 의 농도가 증가하였다[32]. 애기장대(*A. thaliana*)에서 ABA에 의해서 유도되는 PLC의 발현을 차단하는 안티센스(antisense) DNA를 사용하는 연구로 ABA가 발아, 성장 및 유전자 발현에 영향을 미치려면 PLC의 활성화가 일어나야 한다[32]. 담배에서 PLC를 안티센스하면 공변세포에서 부분적으로 ABA 신호전달이 일어나지 않았다[56]. 그러나 식물에서의 G-단백질 신호전달이 동물세포와는 다르다는 것이 알려졌다[42]. 따라서 ABA에 의해  $\text{IP}_3$  농도가 증가했다는 연구는 더 많은 증거가 필요하다.  $\text{Ca}^{2+}$ 의 증가는 CDPK를 활성화하여 외부로부터  $\text{Ca}^{2+}$ 의 추가 유입을 촉진할 수 있다.  $\text{Ca}^{2+}$ 에 의해 활성화된 CDPK는 SLAC1 및 S형 음이온 채널들을 자극하는 동시에  $\text{K}^{+}$  유입을 억제한다[16, 26, 61].

PRK (PPCK related kinase)는 수퍼패밀리의 다른 구성원과 유사성이 없는 카르복실 말단 도메인을 가지고 있다[16, 56]. 촉매 또는 조절 도메인의 아미노산 서열로 구성된 계통수는 CDPK와 CRK가 밀접하게 관련되어 있으며 공통 조상을 공유할 수 있다. 식물 CAMK는 식물 CDPK보다 원생동물과 더 밀접하게 관련된 그룹을 형성한다. 애기장대(*A. thaliana*)의 42개 CDPK, CRK, PPCK 및 PRK 유전자에 대한 intron 분석은 PPCK/PRK가 CDPK 슈퍼패

밀리에 속할 가능성을 뒷받침하며, 진화 과정에서 여러 인트론(intron)이 추가되었음을 의미한다[3, 6, 26, 27, 30, 44-46, 55, 63]. 기공이 닫히는 동안  $K^+$  및 음이온 유출을 매개하는 공변세포 액포막의 이온 채널이 존재하는 것이 확인되었다[22, 27, 47, 49]. 4개의 분절적으로 복제된 쌍에 속하는 13개의 CDPK 유전자 사이에는 유의미한 관계가 있다. 결과적으로, OST1은 NADPH 산화효소, 빠른 음이온 채널 1(quack-AC1) 그리고 느린 음이온 채널 1(slow-AC1) 등의 활성화는 음이온 유출을 유도한다.

## 결론

식물에서 수분 스트레스 신호전달을 최초로 인지하는 부분은 뿌리이다[8, 58, 60, 64, 65]. 물관은 기본적으로 뿌리가 흡수할 수 있는  $H_2O$ , 무기 영양물질들 그리고 ABA를 수송할 수 있다. 체관은 광합성 산물인 포도당, 아미노산, 유기산, 단백질,  $K^+$  그리고 호르몬 등을 수송할 수 있다. 그러나 체관은 광합성산물들과 다양한 대사 물질들을 수송하는 것으로 보아 ABA의 효율적인 수송 통로는 물관 부보다는 체관부로 알려졌다[56]. 키가 큰 교목이나 관목과 같은 목본류의 경우에는 뿌리에서 합성된 ABA가 길고 두꺼운 물관부를 지난 수관(canopy)에 있는 잎의 공변세포까지의 수송은 오랜 시간이 걸릴 것으로 추측할 수가 있다.

토양의 수분 함유량(soil water moisture)은 강수의 양과 환경적인 변화에 따라 정해진다. 우기인 장마 기간 동안에 강수량이 증가하면 토양의 표토는 물로 포화가 된다. 따라서 토양 수분의 결핍 현상은 갑자기 일어날 수가 없다. 토양 내의 수분이 충분한 상태에서 햇빛이 있을 때에는 기공이 열린다. 토양 내의 수분 함유량이 낮으면 햇빛이 비쳐도 기공은 열리지 않는다. 토양에서의 수분 함유량의 변화는 시간의 차이를 가지고 일어난다. 토양의 포장 용수량(soil water field capacity)이 최고점인 상태 즉, 토양이 물로 포화되어 있을 때에는 식물은 수분 스트레스를 받지 않는다. 토양의 수분퍼텐셜이 높으면 식물의 수분퍼텐셜도 높게 유지된다. 토양 수분퍼텐셜이 낮아지면 식물의 수분퍼텐셜도 낮아진다. 수분이 감소되는 현상을 감지하는 부위는 식물의 모든 기관일 가능성이 있다. 식물체 내의 수분퍼텐셜이 감소함에 따라 식물의 모든 대사 작용등인 광합성, 단백질 합성, 유전자의 합성 그리고 세포분열과 성장 등이 억제된다. 고등동물은 신경계를 가지고 있어 특정 자극이나 환경에 즉각 반응할 수 있지만, 식물은 환경 변화에 대한 다른 신호 전달 시스템을 가진다. 식물은 환경적인 변화나 자극에 빠르게 반응하거나 느리게 반응하기도 한다.

끈끈이주걱(*Drosera rotundifolia* L.), 파리지옥풀(*Dionaea muscipula*) 및 통발(*Utricularia vulgaris*) 등과 같은 식

충식물 등은 동물 신경계의 전달 시스템의 속도와 비슷하게 자극에 즉시 반응한다[30]. 파리지옥풀의 경우에는 곤충이 열린 잎의 안쪽과 접촉하면 먹이(주로 곤충과 거미류)의 움직임으로 인한 진동을 감지한 잎의 안쪽에 위치한 두 개의 감각모들(trigger hairs 또는 sensitive hairs)을 통해서 잎이 닫히게 된다. 곤충이나 거미가 이 털들 중 하나에 닿으면 잎들이 닫힐 준비를 하고, 첫 번째 접촉 후 약 20초 이내에 두 번째로 털에 접촉하는 경우에만 잎이 닫힌다. 감각모는 초기 접촉 후 1/10초만큼 빠르게 반응하는 것으로 보고되었다[4]. 감각모는 잎의 안쪽에 위치한 한 개의 세포로 구성되어 있으며, 입 내부로 들어온 물질이 생물인지 무생물인지를 구분하는 역할을 한다. 파리지옥풀(*D. muscipula*)의 경우 한번 잎이 닫히면 일주일 동안 그 기간이 유지된다. 따라서 영양분이 없는 물체가 들어오면 막대한 에너지 손실을 볼 수 있다. 감각모는 곤충이나 거미 종류인지를 구분하는 방법을 진화시켜 왔다. 파리지옥풀(*D. muscipula*)의 예는 세포수준에서의 신호 감지와 신호전달체계가 일어날 수가 있다는 것을 보여주는 좋은 증거이다[4]. 닭의장풀(*C. communis*)이나 잠두(*V. faba*)의 기공은 환경적인 변화에 비교적 빠르게 반응하는 경우이다. 식물은 땅에 뿌리를 내리고 움직이지 않고 고정된 형태로 산다. 이동하지 못하는 것은 식물의 생존과 번식에 가장 큰 장애물이다. 식물은 움직이지 않는 환경에서 최적의 생존 방법을 진화시켜야 했다. 그것은, 식물이 고정된 환경에서 생존하기 위해서는 정상세포가 줄기세포의 특성을 갖도록 하는 것이다. 또한 식물은 살아 있는 동안 줄기 세포를 만들 수 있는 능력이 있다[30]. 식물 줄기세포는 식물의 분열 조직과 배아에 위치한 선천적으로 미분화된 세포이다. 따라서 그들은 평생 동안 식물의 성장과 새로운 기관의 재생산을 촉진하는 재생 능력을 갖춘 전능 세포이다. 식물은 움직임으로 위험에서 벗어날 수 없기 때문에 다양하고 때로는 예측할 수 없는 환경 스트레스를 견딜 수 있는 특별한 메커니즘이 필요하다. 여기에서 가혹한 외부의 영향을 견디고 생명을 보존할 수 있는 힘을 주는 것은 바로 줄기세포이다. 고착된 식물에게 가장 필요한 것은 독립 영양을 할 수 있는 세포 내에 엽록체 존재의 필요성이었다. 자가 영양이 최적화되려면 새싹이나 잎이 태양을 향해 끊임없이 자랄 수 있어야 하고 뿌리는 땅속 깊이 지속적으로 성장하여 물과 미네랄들을 흡수해야 한다.

잎은 엽신(leaf blade)이 입사광에 수직일 때 빛을 가장 많이 흡수한다. 여러 식물들은 엽신이 햇빛에 수직적으로 배열되도록 잎의 방향을 끈임 없이 조정하는 태양추적(solar tracking)에 의하여 빛의 흡수를 조절한다[25]. 자주개자리(*Medicago sativa*), 목화(*Gossypium hirsutum*), 대두(*Glycine max*), 루핀(*Lupinus polyphyllus*) 그리고 이욱과(Malvaceae)의 일부 야생종은 태양추적을 할 수 있는 식물

들이다[56]. 라바테라속(*Lavatera* spp.)의 종에서 광 감지 부위는 주맥(midrib)이거나 그 인근에 위치하는 것으로 보인다[56]. 다섯 장 이상의 소엽을 가진 루핀(*L. polyphyllus*)의 잎에서 빛 감지 부위는 각 소엽의 엽신 기부에 위치한다. 잎의 운동은 주로 엽신과 엽병 사이의 접합점에 있는 옆침(pulvinus)에서 이루어진다[56].

Lee [27]는 ABA에 의한  $Ca^{2+}$  증가로 인한 기공 반응의 시작은 잎 내의 엽육세포 수준에서 일어날 가능성이 높다고 발표하였다. 따라서 식물이 노출되기 가장 쉬운 수분 스트레스는 토양의 수분퍼텐셜의 감소에서 시작되지만, 이런 상황에서 식물체의 모든 기관이나 세포들은 이미 수분 스트레스에 대한 감지와 반응이 동시에 진행되어야만 식물은 혹독한 가뭄에 대한 적응력이 증가될 수 있을 것으로 추측된다.

### The Conflict of Interest Statement

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

### References

- Allan, A. C., Fricker, M. D., Ward, J. L., Beale, M. H. and Trewavas, A. J. 1994. Two transduction pathways mediate rapid effects of abscisic acid in *Commelina* guard cells. *Plant Cell* **6**, 1319-1328.
- Bensmihen, S., To, A., Lambert, G., Kroj, T., Giraudat, J. and Parcy, F. 2004. Analysis of an activated ABI5 allele using a new selection method for transgenic *Arabidopsis* seeds. *FEBS Lett.* **561**, 127-131.
- Bharth, P., Gahir, S. and Raghavendra, A. S. 2021. Abscisic acid-induced stomatal closure: An important component of plant defense against abiotic and biotic stress. *Front. Plant Sci.* **12**, 615114.
- Böhm, J., Scherzer, S., Krol, E., Kreuzer, I., von Meyer, K., Lorey, C., Müller, T. D., Shabala, L., Monte, I., Solano, R., Al-Rashed, K. A. S., Rennenberg, H., Shabala, S., Neher, E. and Hedrich, R. 2016. The venus flytrap *Dionaea muscipula* counts prey-induced action potentials to induce sodium uptake. *Curr. Biol.* **26**, 286-295.
- Buchanan, B. B., Gruissem, W. and Jones, R. L. 2000. *Biochemistry & molecular biology of plants*, pp. 1367, American Society Plant Phytologists, MD, USA.
- Chang, J. H., Yuan, Y. X. and Wang, D. 2020. Mental health status and its influencing factors among college students during the epidemic of COVID-19. *J. Southern Med. Univ.* **40**, 171-176.
- Chin, D. and Means, A. M. 2000. Calmodulin: a prototypical calcium sensor. *Trends Cell Biol.* **10**, 322-328.
- Davies, W. J. and Zhang, J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **42**, 55-76.
- De Silva, D. L. R., Hetherington, A. M. and Mansfield, T. A. 1985. Synergism between calcium ions and abscisic acid in preventing stomatal opening. *New Phytol.* **100**, 473-482.
- Eric, D., Vincill, E. D., Szczyglowski, K. and Roberts, D. M. 2005. GmN70 and LjN70. anion transporters of the symbiosome membrane of nodules with a transport preference for nitrate. *Plant Physiol.* **137**, 1435-1444.
- Fizsimons, P. J. and Weyers, J. D. B. 1986. Volume changes of *Commelina communis* guard cell protoplasts in response to light and CO<sub>2</sub>. *Physiol. Plant.* **66**, 463-468.
- Fujita, T., Noguchi, K. and Terashima, I. 2013. Apoplastic mesophyll signals induce rapid stomatal responses to CO<sub>2</sub> in *Commelina communis*. *New Phytol.* **199**, 395-406.
- Geiger, T., Wisniewski, J. R., Cox, J., Zanivan, S., Kruger, M., Ishihama, Y. and Matthias, M. 2011. Use of stable isotope labeling by amino acids in cell culture as a spike-in standard in quantitative proteomics. *Nat. Protoc.* **6**, 147-157.
- Gilroy, S., Fricker, M. D., Read, N. D. and Trewavas, A. J. 1991. Role of calcium in signal transduction guard cells of *Commelina*. *Plant Cell* **3**, 333-344.
- Gilroy, S., Read, N. D. and Trewavas, A. J. 1990. Elevation of cytoplasmic calcium by caged calcium or caged inositol trisphosphate initiates stomatal closure. *Nature* **346**, 769-771.
- Grandellis, C., Fantino, E., Muñoz García, M. N., Bialer, M. G., Santin, F. and Capiati, D. A. 2016. StCDPK3 phosphorylates *in vitro* two transcription factors involved in GA and ABA signaling in potato: StRSG1 and StABF1. *PLoS ONE* **11**, e0167389.
- Grantz, D. A. and Schwartz, A. 1988. Guard cells of *Commelina communis* L. do not respond metabolically to osmotic stress in isolated epidermis: implications for stomatal responses to drought and humidity. *Planta* **174**, 166-173.
- Hepler, P. K. and Wayne, R. O. 1985. Calcium and plant development. *Annu. Rev. Plant Physiol.* **36**, 397-439.
- Hsiao, T. C. 1976. *Stomatal ion transport: transport in plants*, pp. 195-221. In: Luttge, U. and Pitman, M. G. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology: Transport in Plants. Tissues and Organs*. Springer-Verlag: Berlin, Germany.
- Imamura, S. 1943. Untersuchungen über den mechanismus der turgorschwankung der spaltöffnungs-schliesszellen. *Japanese J. Bot.* **12**, 251-346.
- Inoue, H. and Katoh, Y. 1987. Calcium inhibits ion-stimulated stomatal opening in epidermal strips of *Commelina communis* L. *J. Exp. Bot.* **38**, 142-149.
- Keller, M. D., Bellows, W. K. and Guillard, R. R. L. 1989. *Dimethyl sulfide production in marine phytoplankton*, pp. 167-182. In: Saltzman, E. S. and Cooper, W. J. (eds.), *Biogenic sulfur in the environment*. American Chemical Society, USA.
- Kelly, G., Moshelion, M., David-Schwartz, R., Halperin, O., Wallach, R., Attia, Z., Belausov, E. and Granot, D.

2013. Hexokinase mediates stomatal closure. *Plant J.* **75**, 977-988.
24. Kinoshita, T., Inoue, N. and Takeda, J. 1995. Defective glycosyl phosphatidylinositol anchor synthesis and paroxysmal nocturnal hemoglobinuria. *Adv. Immun.* **60**, 57-103.
25. Koller, D. 2000. Plants in search of sunlight. *Adv. Bot. Res.* **33**, 3566.
26. Lee, H. D., Ganguly, A., Baik, S. and Cho, H. T. 2021. Calcium-dependent protein kinase 29 modulates PIN-FORMED polarity and *Arabidopsis* development via its own phosphorylation code. *Plant Cell* **33**, 3513-3531.
27. Lee, J. S. 2013. Do really close stomata by soil drying ABA produced in the roots and transported in transpiration stream? *American J. Plant Sci.* **4**, 169-173.
28. Lee, J. S. 2019. The sustainable reasons of controversy over the mechanisms for the stomatal opening. *J. Plant Biol.* **62**, 254-262.
29. Lee, J. S. 2021. The stomatal openings occurred from blue light photoreceptors mediated signal transduction pathway may be enhanced by a blue light stimulated photosynthesis. *Russian J. Plant Physiol.* **68**, 818-827.
30. Lee, J. S. 2023. To overcome the limitations of fixed life patterns, plants can generate meristems throughout life. *J. Plant Physiol.* **291**, 154097.
31. Lee, J. S. and Bowling, D. J. F. 1992. Effect of the mesophyll on stomatal opening in *Commelina communis*. *J. Exp. Bot.* **43**, 951-957.
32. Lee, Y., Choi, Y. B., Suh, S., Lee, J. S., Assmann, S. M., Keller, J. F. and Crain, R. C. 1996. Abscisic acid-induced phosphoinositide turn over in guard cell protoplasts of *Vicia faba* L. *Plant Physiol.* **8**, 987-996.
33. MacRobbie, E. A. C. 1992. Calcium and ABA-induced stomatal closure. *Phil. Trans. Royal Soc.* **338**, 5-18.
34. McAdam, S. A. and Brodribb, T. J. 2012. Stomatal innovation and the rise of seed plants. *Ecol. Lett.* **15**, 1-8.
35. McAinsh, M. R., Brownlee, C. and Hetherington, A. M. 1990. Abscisic acid-induced elevation of guard cell cytosolic  $Ca^{2+}$  precedes stomatal closure. *Nature* **343**, 186-188.
36. Milborrow, B. V. 2001. The pathway of biosynthesis of abscisic acid in vascular plants: a review of the present state of knowledge of ABA biosynthesis. *J. Exp. Bot.* **52**, 1145-1164.
37. Mohl, H. V. 1856. Causes of opening and closure of stomata (in German) - Erweiterung und Verengung der Spaltöffnungen. *Botanische Zeitung* **14**, 697-721.
38. Mott, K. A. 2009. Opinion: stomatal responses to light and  $CO_2$  depend on the mesophyll. *Plant Cell Environ.* **32**, 1479-1486.
39. Mott, K. A., Sibbersen, E. D. and Shope, J. C. 2008. The role of the mesophyll in stomatal responses to light and  $CO_2$ . *Plant Cell Environ.* **31**, 1299-1306.
40. Nagai, S., Dubrana, K., Tsai-Pflugfelder, M., Davidson, M. B., Roberts, T. M., Brown, G. W., Varela, E., Hediger, F., Gasser, S. M. and Krogan, N. J. 2008. Functional targeting of DNA damage to a nuclear pore-associated SUMO-dependent ubiquitin ligase. *Science* **322**, 597-602.
41. Neill, S., Barros, R., Bright, J., Desikan, R., Hancock, J., Harrison, J., Morris, P., Ribeiro, D. and Wilson, I. 2008. Nitric oxide, stomatal closure, and abiotic stress. *J. Exp. Bot.* **59**, 165-176.
42. Pandey, H., Pandey, V., Nandi, S. K. and Palni, L. M. S. 2019. Role of plant growth substances in regulating pseudomonocotly and correlative inhibition in some alpine Himalayan rosettes. *South African J. Bot.* **125**, 493-498.
43. Raschke, K., Shabahang, M. and Wolf, R. 2003. The slow and the quick anion conductance in whole guard cells: Their voltage dependent alternation, and the modulation of their activities by abscisic acid and  $CO_2$ . *Planta* **217**, 639-650.
44. Sagi, M., Davydov, O., Orazova, S., Yesbergenova, Z., Ophir, R., Stratmann, J. W. and Fluhr, R. 2004. Plant respiratory burst oxidase homologs impinge on wound responsiveness and development in *Lycopersicon esculentum*. *Plant Cell* **16**, 616-628.
45. Sagi, M. and Fluhr, R. 2001. Superoxide production by plant homologues of the gp91(phox) NADPH oxidase: modulation of activity by calcium and by tobacco mosaic virus infection. *Plant Physiol.* **126**, 1281-1290.
46. Sagi, M. and Fluhr, R. 2006. Production of Reactive Oxygen Species by Plant NADPH Oxidases. *Plant Physiol.* **141**, 336-340.
47. Schroeder, K. W., Tremaine, W. J. and Ilstrup, D. M. 1987. Coated oral 5-aminosalicylic acid therapy for mildly to moderately active ulcerative colitis. A randomized study. *N. Engl. J. Med.* **317**, 1625-1629.
48. Schroeder, J. I. 1992. Plasma membrane ion channel regulation during abscisic acid-induced closing of stomata. *Philos. Trans. Royal Soc. B.* **338**, 83-89.
49. Schroeder, J. I. and Hagiwara, S. 1989. Cytosolic calcium regulates ion channels in the plasma membrane of *Vicia faba* guard cells. *Nature* **338**, 427-430.
50. Schroeder, J. I. and Keller, B. U. 1992. Two types of anion channel currents in guard cells with distinct voltage regulation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **89**, 5025-5029.
51. Schurr, U., Gollan, T. and Schulze, E. D. 1992. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. *Plant Cell Environ.* **15**, 561-567.
52. Schwartz, A. B. 1985. The role of  $Ca^{2+}$  and EGTA on stomatal movements in *Commelina communis* L. *Plant Physiol.* **79**, 1003-1005.
53. Schwartz, A. B., Kettner, R. E. and Georgopoulos, A. P. 1988. Primate motor cortex and free arm movements to visual targets in three-dimensional space. I. Relations between single cell discharge and direction of movement. *J. Neurosci.* **8**, 2913-2927.
54. Seo, M. and Koshiba, T. 2002. Complex regulation of ABA biosynthesis in plants. *Trends Plant Sci.* **7**, 41-48.
55. Swulius, M. T. and Waxham, M. N. 2008.  $Ca^{2+}$ /calmodulin-dependent protein kinases. *Cell Mole. Life Sci.* **65**, 2637-2657.

56. Taiz, L. and Zeiger, E. 2015. *Plant Physiology and Development*, pp. 616-621, 4th ed., Sinauer Assoc. Inc: Sunderland, MA, USA.
57. Talbott, L. D. and Zeiger, E. 1996. Central roles for potassium and sucrose in guard-cell osmoregulation. *Plant Physiol.* **111**, 1051-1057.
58. Tardieu, F. and Davies, W. J. 1992. Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiol.* **98**, 540-545.
59. Torres, M. A., Jeffery, L. and Dangle, J. I. 2005. Functions of the respiratory burst oxidase in biotic interactions, abiotic stress and development. *Curr. Opin. Plant Biol.* **8**, 397-403.
60. Trejo, C. L., Davies, W. J. and Ruiz, L. M. P. 1993. Sensitivity of stomata to abscisic acid. *Plant Physiol.* **102**, 497-502.
61. Waidyarathne, P. and Samarasinghe, S. 2018. Boolean calcium signaling model predicts calcium role in acceleration and stability of abscisic acid-mediated stomatal closure. *Sci. Rep.* **8**, 17636.
62. Wang, T., Hamann, A., Spittlehouse, D. and Carroll, C. 2016. Locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for North America. *PLoS ONE* **11**, e0156720.
63. Xiao, X. H., Yang, M., Sui, J. L., Fang, Y. J., Hu, S. N. and Tang, C. R. 2017. The calcium-dependent protein kinase (CDPK) and CDPK-related kinase gene families in *Hevea brasiliensis*-comparison with five other plant species in structure, evolution, and expression. *FEBS Open Bio.* **7**, 4-24.
64. Zhang, J. and Davies, W. J. 1989. Sequential response of whole plant water relations to prolonged soil drying and the involvement of xylem sap ABA in the regulation of stomatal behavior of sunflower plants. *New phytol.* **113**, 167-174.
65. Zhang, J. and Davies, W. J. 1990. Changes in the concentration of ABA in the xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant Cell Environ.* **13**, 277-285.
66. Zhang, L., Wang, L., Chen, X., Zhao, L., Liu, X., Wang, Y., Wu, G., Xia, C., Zhang, L. and Kong, X. 2022. The protein phosphatase 2C clade A TaPP2CA interact with calcium-dependent: *Lupinus polyphyllus* dependent protein kinases, *TaCDPK5/TaCDPK9-1*, that phosphorylate *TabZIP60* transcription factor from *Triticum aestivum* L. *Plant Sci.* **321**, 111304.

## 초록 : 수분 스트레스에 의한 식물의 기공 닫힘

이준상\*

(충북대학교 사범대학 생물교육과)

식물이 가장 쉽게 노출되는 환경적 위험은 수분 스트레스이다. Abscisic acid (ABA)는 환경 스트레스에 적응하기 위해 식물에서 생성되는 식물 호르몬이다. 식물에서 기공의 가장 중요한 역할은 광합성 활성에 크게 영향을 주는 CO<sub>2</sub>를 흡수하여 슈크로스의 합성을 활발하게 유도하는 것이다. 또한 기공은 증산작용을 통해 H<sub>2</sub>O를 방출하는 통로이며, 식물의 뿌리가 토양에서 물과 무기 물질을 지속적으로 흡수할 수 있도록 수분퍼텐셜의 기울기를 형성하는 기능을 한다. 식물은 수분 스트레스 환경에 노출되면, 기공을 닫아 수분 손실을 최소화하는 메커니즘을 가진다. 환경에 따른 기공 닫힘 메커니즘들과 관련하여 가장 잘 밝혀진 가설은 수분 스트레스에 대한 기공 반응이다. 식물이 충분한 수분을 공급받은 상태일 때, 기공은 일주기 리듬에 따라 낮에는 열리고 밤에는 닫힌다. 또한 세포간극 안에 CO<sub>2</sub> 농도가 증가하면 기공이 닫힌다. 그러나 일주기 리듬과 세포간극 안의 CO<sub>2</sub> 농도 증가로 인한 기공 닫힘 메커니즘은 명확하게 알려져 있지 않다. 식물이 수분 스트레스에 놓이면, 공변세포 세포질의 ABA 농도 증가는 동일한 세포질 내에 Ca<sup>2+</sup> 농도 증가를 유도하여 원형질막에서 탈분극이 발생한다. 그 결과, 액포막에 있는 외향성 K<sup>+</sup>-채널과 느린 음이온 채널들인 SLAC1, SLAH3가 활성화되어 K<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup>, 그리고 malate<sup>2-</sup>를 방출하여 기공이 닫히는 것으로 알려져 있다. 따라서 본 논문은 수분 스트레스로 인한 기공 닫힘 메커니즘에 대하여 조사하였다.