

애기장대 *AtERF11* 유전자에 의한 *Pseudomonas syringae* 에 대한 병 저항성 유도

권택민 · 정윤희 · 정순재 · 이영병 · 남재성*

동아대학교 분자생명공학부

Received October 20, 2006 / Accepted November 16, 2006

AtERF11 is a positive regulator for disease resistance against a bacterial pathogen, *Pseudomonas syringae*, in *Arabidopsis thaliana*. Tackmin Kwon, Yunhui Jung, Soon-Jae Jeong, Young-Byung Yi and Jaesung Nam*. Division of Molecular Biotechnology, Dong-A University, Busan 604-714, Korea – AvrRpt2 protein triggers hypersensitive response (HR) and strong disease resistance when it is translocated from a bacterial pathogen *Pseudomonas* sp. to host plant cells containing a cognate RPS2 resistance protein through Type III Secretion System (TTSS). However, AvrRpt2 protein can function as the effector that suppresses a basal defense and enhances the disease symptom when functional RPS2 resistance protein is absent in the infected plant cells. Using Affymetrix *Arabidopsis* DNA chip, we found that many genes were specifically regulated by AvrRpt2 protein in the *rps2 Arabidopsis* mutant. Here, we showed that expression of *AtERF11* that is known as a member of B1a subcluster of AP2/ERF transcription factor family was down regulated specifically by AvrRpt2. To determine its function in plant resistance, we also generated the *Arabidopsis thaliana* transgenic plants constitutively overexpressing *AtERF11* under CaMV 35S promoter, which conferred an enhanced resistance against a bacterial pathogen, *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000. Thus, these results collectively suggest that *AtERF11* plays a role as a positive regulator for disease resistance against biotrophic bacterial pathogen in plant.

Key words – ethylene response element, disease resistance, *Pseudomonas syringae*, AvrRpt2

서 론

주변 환경에 존재하는 다양한 세균, 바이러스, 균류 등에 의한 병원균들의 침입으로부터 자신을 방어하기 위해서 식물체는 병원균의 침입을 인식하고 신속한 병 저항성 반응을 활성화하는 능동적인 방어기작들을 진화시켜 왔다. 그 중에서 가장 강력한 병 저항성 반응은 Flor의 유전자 대 유전자 (gene-for-gene) 가설로 설명되는 병원균 유래의 비병원성 (avr) 인자와 기주 식물체 내의 저항성 (R) 유전자들 간의 상호 작용에 의한 과민성 반응 (hypersensitive response)을 동반하는 병 저항성 반응이다[6]. 과민성 반응은 중요한 신호전달물질인 reactive oxygen species (ROS)의 생성, salicylic acid (SA) 생합성의 증가, 세포벽의 강화, nitric oxide (NO)의 방출과 함께 다양한 pathogenesis-related (PR) gene의 합성을 활성화한다. 그 결과로, 감염부위는 물론 식물체 전체에 병 저항성 반응을 활성화함으로써 재차 병원균의 침입에 식물체 전체가 저항성을 가지는 전신유도저항성 (systemic acquired resistance)을 유도 한다[10-12].

그러나 일반적으로 비 병원성 인자들은 이들을 특이적으로 인식하는 저항성 유전자들이 없는 기주 식물체에 감염하면 기주 식물체의 기초적 병 저항성 방어체계를 약화시키거

나, 세포사멸 과정을 방해함으로써 감염한 병원균의 증식에 유리한 환경을 만들어줌으로써 병증을 확대시키는 중요한 effector로 작용하는 것으로 보고되고 있다[1]. 최근엔 다양한 식물 병원균들의 전체 유전체 염기서열의 규명으로 밝혀지고 있는 많은 effector 분자들의 기주 식물체 내에서의 작용 기작, 특히 effector 분자들에 의해서 조절되는 기주 식물체의 단백질 또는 유전자들의 확인과 기능 분석을 통해서 병원균의 발병 원리를 분자생물학적으로 이해하려는 연구가 세계적으로 진행 중이다[14].

비 병원성 인자인 AvrRpt2 단백질은 애기장대에서 세균성 병원균인 *P. syringae* pv. *tomato* DC3000의 Type III secretion system을 통해서 기주의 식물세포로 전이되며, protease 활성을 가진다. 만약 기주 식물체가 AvrRpt2에 의한 세포내의 변화를 인지할 수 있는 저항성 유전자 RPS2가 없다면, AvrRpt2 단백질은 기주 식물체의 기초적 병 저항성 방어체계의 중요한 조절인자인 RIN4를 비롯한 다양한 식물체의 단백질의 분해를 유도하며 저항성 관련 유전자의 발현을 조절함으로써 기주 식물체의 기초적 병 저항성 방어체계의 활성을 낮춘다. 그 결과로, *P. syringae* pv. *tomato* DC3000의 감염에 의한 병증이 증가한다고 보고되고 있다. 이러한 결과들로 미루어 보아 AvrRpt2 단백질에 의해서 직·간접적으로 조절되는 유전자들의 기능 규명은 *P. syringae*에 의한 발병 원리의 분자생물학적 이해를 위한 중요한 단서를 제공할 것으로 생각된다.

*Corresponding author

Tel : +82-51-200-7518, Fax : +82-51-200-7505

E-mail : jnam@dau.ac.kr

본 연구는 Affymetrix Arabidopsis DNA chip을 이용하여 AvrRpt2 단백질에 의해서 특이적으로 전사과정이 억제 조절되는 애기장대 *AtERF11* 유전자를 확인하였고 기초 병 저항성 방어체계에서의 그 기능을 규명하고자 하였다.

재료 및 방법

식물재료 및 성장 방법

본 연구의 병원균 감염실험 또는 형질전환체 제작에 사용한 애기장대 (*Arabidopsis thaliana*)는 야생종인 Col-0 ecotype 또는 같은 유전적 배경에 *rps2* 유전자만 결함이 된 돌연변이체를 사용하였다. 무균 배양을 위해서는 애기장대 종자를 0.1% SDS가 포함된 50% bleach 용액에 5분간 담가서 1차 표면소독을 하고 난 후 멸균수로 5회 반복하여 세척을 하였다. 소독한 종자는 Gamborg's B5 (GIBCO) 배지에 파종하였다. 이틀간 4°C에서 춘화처리 후에 형광 빛에서 16시간 암주기, 8시간의 광주기, 22°C의 조건으로 2주일간 배양을 하여 자란 유식물체를 배양용 포트에 옮겨 심고 같은 조건에서 4주일간 더 배양한 식물체를 사용하였다.

형질전환용 vector 제작 및 애기장대의 형질전환

식물 형질전환용 vector를 제작하기 위하여 먼저 *AtERF11*의 coding 영역을 XbaI과 SalI 제한효소 작용 염기서열을 가진 primer (For; TTTCTAGAAATGGCACCCGACAGTAAA, Rev; AAGTCGACATCAGTTCTCAGGTGGAG)를 이용하여 PCR로 증폭하였다. 증폭된 DNA 단편을 XbaI과 SalI 제한효소로 절단시키고 같은 제한효소로 절단된 pBTEX binary vector에 연결시켰다. 애기장대의 형질전환은 개화하고 있는 애기장대의 꽃봉오리 전체를 *AtERF11*을 대량 발현하도록 제작된 binary vector를 가지고 있는 *Agrobacterium tumefaciens* (GV3101) 용액에 담그고 진공을 잠시 걸었다가 풀어주는 vacuum infiltration 방법을 사용하였다[4]. T₀ 세대 식물체에서 수확된 모든 씨앗을 hygromycin (20 µg/ml)이 들어있는 Gamborg's B5 배지에서 발아시켜서 형질전환체를 선별하였다.

RNA 분리 및 RNA blot 분석

RNA를 추출하기 위해서 먼저 배양토에서 3-4주 동안 자란 애기장대 형질전환체 또는 전 처리된 식물체로부터 잎 조직을 채취하고 액체질소로 완전히 얼린 후에 유발로 분쇄하였다. 전체 RNA를 TRIzol (Invitrogen) 용매를 사용하여 제공하는 방법에 따라서 추출하였다. RNA blot 분석을 위해서 10µg의 RNA를 1.2% formaldehyde-agarose gel에서 전기영동을 한 후, 모세관법에 의해서 Hybond N+ hybridization membrane (Amersham-Pharmacia Biotech, USA)에 RNA를 전이시켰다. UV cross-linkage를 하여서 RNA를 membrane

에 고정 시킨 후, 65°C에서 1시간가량 pre-hybridization을 하였다. 다시 새로운 hybridization 용액을 첨가한 후, ³²P로 label된 probe와 함께 16-20시간 반응하였다. *AtERF11* 특이적인 probe는 PCR로 증폭된 DNA 단편을 주형으로 random primer DNA labeling kit (Stratagene)를 사용해 α-[³²P]dATP로 표지하였다. Hybridization 반응 후, membrane은 washing buffer로 15분간 3회 반복해서 씻어주었다. Labeling된 membrane은 랩에 싸서 필름 카세트에 x-ray 필름과 함께 넣어 -70°C 정도에서 보관한 후에 현상하였다. 유전자의 발현 양상은 사진의 이미지를 사용하여 측정하였다.

병원균의 종과 접종

Pseudomonas syringae pv. *tomato* strain DC3000은 병원균 분석에 사용되었다. *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 (vector)는 단지 empty vector인 pVSP61을 가지고 있으며, *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 (*avrRpt2*)는 *avrRpt2*를 발현하는 pV288 vector를 가지고 있다[8]. 모든 *P. syringae* pv. *tomato* 병원균은 rifampicin (100µg/ml)과 kanamycin (50µg/ml)이 들어있는 King's B agar 배지나 액체 배지를 사용하여 28°C의 조건으로 24-32시간 배양하였다. 다 자란 bacteria cell은 10 mM MgCl₂에 현탁하고 3회 반복해서 씻어낸 후, OD_{600nm}=0.1 (5×10⁷ cfu/ml)의 농도로 희석시킨다. 식물체의 앞에서 *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 증식정도를 정량적으로 조사하기 위해서는 ~1×10⁵ cfu/ml의 농도로 더욱 희석시켰다. 3-4주 정도 된 야생종을 대조군으로, *AtERF11*을 대량 발현하는 형질전환 식물체를 실험 군으로 이용하여 최소한 4개의 개별 식물체로부터 4장 정도의 잎의 뒷면에 1ml 주사를 사용하여 박테리아 용액을 전체 잎의 반만 감염시키고 습도를 유지하였다. 감염 당일과 3일 후에 박테리아 증식 정도를 정량화하기 위해서 균이 감염된 4장의 잎으로부터 1cm²의 부위를 발취하고 10 mM MgCl₂ 용액에 갈아서 순차적으로 희석을 시킨 후에 rifampicin (100µg/ml)과 kanamycin (50µg/ml)이 들어있는 King's B agar 배지에서 배양하였다.

결과 및 고찰

AvrRpt2에 의한 *AtERF11* 유전자의 발현 조절

본 연구팀은 AvrRpt2 단백질에 의해서 직접 또는 간접적으로 그 발현이 조절되는 유전자들을 전체 유전체적 수준에서 확인하고 병 저항성 방어체계에서의 기능을 연구하기 위해서 Affymetrix Arabidopsis DNA chip을 이용하였다. 비병원성 유전자인 *avrRpt2*를 발현하는 *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 (*avrRpt2*) 현탁액을 RPS2 저항성 유전자의 기능이 결함이 된 애기장대 *rps2* 돌연변이체의 잎에 감염하고 6시간 후에 전체 RNA를 분리하였다. 대조군으로는 *avrRpt2* 유전자만이 없는 *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 현탁액을 처리

한 후에 동일한 시간대에 분리한 전체 RNA를 이용하였다. Affymetrix Arabidopsis DNA chip 분석 결과에 의하면, 애기장대의 22000개 유전자 중에서 469개의 유전자의 발현이 2배 이상 증가하였고 513개의 유전자의 발현은 2배 이상 감소하였다 (data not shown). 그 중에서 식물체에서만 존재하며 다양한 생물학적 또는 비생물학적 스트레스 반응에 관여하는 것으로 보고되고 있는 ERF/AP2 gene family의 하나인 *AtERF11* 유전자의 병 저항성 방어체계에서의 기능을 연구하였다.

AvrRpt2 단백질에 의해서 *AtERF11* 유전자의 발현이 감소된다는 DNA chip 결과를 재확인하고 이러한 현상이 AvrRpt2 단백질에 의해서 특이적으로 조절되는지를 조사하기 위해서 애기장대 *rps2* 돌연변이체 내에서 *avrRpt2* 유전자가 dexamethasone 유도성 promoter에 의해서 발현되도록 제작된 형질전환체에 dexamethasone을 처리함으로써 *avrRpt2* 유전자만을 특이적으로 발현되도록 한 후에, 또는 *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 (*avrRpt2*)를 감염함으로써 식물체로 AvrRpt2 단백질을 전이시킨 후에, 시간대 별로 *AtERF11* 유전자의 발현양상을 조사하였다. AvrRpt2 단백질만이 존재하는 전자의 경우에는 달리 후자의 경우는 감염균의 type III secretion system (TTSS)에 의해서 AvrRpt2 단백질 뿐 만 아니라 다른 TTSS effector들의 전이를 동반한다[5,13,22]. Fig. 1에서 보여주는 바와 같이, dexamethasone에 의한 *avrRpt2* 유전자만을 특이적으로 발현시킬 수 있는 형질전환 식물체와 직접적으로 *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 (*avrRpt2*)균을 감염시킨 식물체 모두에서 *AtERF11* 유전자의 발현이 시간이 지날수록 감소되는 것을 확인하였다. 이러한 결과는 *AtERF11* 유전자는 비병원성 인자인 AvrRpt2 단백질이 *RPS2* 저항성 유전자가 없는 기주 식물체의 기초적 병 저항성 방어체계를 낮추기 위해서 그 발현을 조절하는 중요한 target 유전자들 중의 하나이며 식물체의 병 저항성 반응에서 중요한 positive 조절자로서 작용한다는 가능성을 제시한다.

AtERF11 유전자의 진화적 유연관계

식물체에서만 발견되는 AP2/ERF gene family는 애기장대 전체 유전자의 6% 정도를 차지하고 있으며[21], 그 발현은 jasmonic acid, ethylene, salicylic acid 등과 같은 식물 호르몬이나 병원균의 침입에 의해 조절되어 진다[3,16]. 실제로 많은 ERF subfamily에 속하는 유전자들은 biotic과 환경적인 스트레스 반응의 신호 전달 경로에서 기능을 한다고 보고되고 있다[15,18,19].

ERF 단백질들은 다른 식물 중에서 동정되어진 ethylene responsive cis element인 GCC-box와 결합을 한다[7,17,25]. 애기장대에서 *AtERF11*이나 토마토 *Pti4*와 같은 ERF 유전자의 대량발현은 GCC-box를 포함하고 있는 유전자의 발현을 유도하고 지속적인 ethylene 반응을 나타낸다[9,23]. 이것은

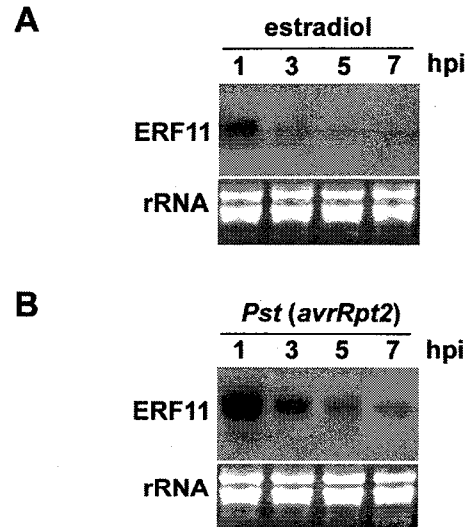


Fig. 1. *AtERF11* gene expression is down regulated by Type III effector, AvrRpt2, of *Pseudomonas syringae*. (A) Expression of *avrRpt2* was induced by spraying dexamethasone (20 μ g/ml) on the *Arabidopsis* transgenic plants expressing *avrRpt2* under control of dexamethasone-inducible promoter in the *rps2* mutant genetic background. (B) *P. syringae* pv. *tomato* strain DC3000 containing *avrRpt2* were directly infiltrated into abaxial side of leaf of *Arabidopsis rps2* mutant to deliver AvrRpt2 protein from bacteria into plant cells. Total RNA was extracted from collected at each time points and expression levels of *AtERF11* gene were investigated with RNA blot analysis.

ERF 단백질이 GCC-box를 가지고 있는 ethylene 반응 유전자들의 발현을 조절할 수 있다는 것을 가리킨다. ERF 단백질의 대부분이 전사의 활성인자로서 기능을 하는 것으로 알려졌다[7,23]. 그러나 최근의 연구에서 몇몇 ERF 단백질들이 전사의 억제인자로서 작용할 수 있다고 보고되었다. Tobacco *ERF3*, Arabidopsis *AtERF3* 와 *AtERF4* 가 GCC-box를 포함하는 유전자들의 발현을 억제하는 것을 보였다[19]. 그 중 하나인 *AtERF4*는 ethylene, jasmonic acid, abscisic acid에 의해 발현이 유도될 수 있으며 *AtERF4*를 발현하는 형질전환 식물체에서는 ethylene과 abscisic acid에 관련되어 반응하는 유전자들이 감소하는 것으로 나타났다. 따라서 *AtERF4*는 ethylene과 abscisic acid 반응에 있어서 negative regulator로서 작용하며 necrotrophic 병원균의 감염을 증대시키는 것으로 보고되었다[24]. 본 연구에서 사용된 *AtERF11* 유전자는 *AtERF4*를 포함하는 ERF 전사조절 유전자 family 중에서 B1a subfamily 그룹에 속한다(Fig. 2).

AtERF11 유전자가 항상 대량 발현하는 애기장대 형질전환체 제작

AtERF11 유전자는 biotrophic 병원균인 *Pseudomonas sy-*

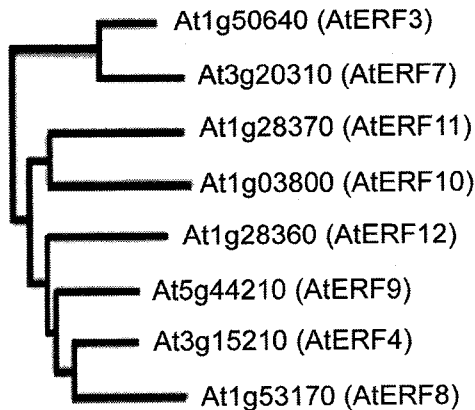


Fig. 2. Phylogenetic tree of B1a subcluster among AP2/ERF family. Eight ERFs containing one AP2 domain and one EAR motif that are known for repressor domain were named as locus numbers and their names are given in the parenthesis.

ringae 침입에 대한 애기장대의 병 저항성 방어체계에서 positive 조절인자로서 작용할 것이라는 가설을 직접적으로 증명하기 위해서 CaMV 35S promoter에 의해서 항상 *AtERF11* 유전자를 대량 발현하는 애기장대 형질전환 식물체를 제작하였다. 먼저 애기장대의 전체 genomic DNA에서 *AtERF11* 유전자의 coding 영역을 PCR 방법을 이용해서 분리하고 염기서열의 정확성을 확인한 후에 식물체의 대량발현용 binary vector 인 pBTEX vector 에 XbaI/SalI의 제한 효소를 이용하여 재조합 하였다(Fig. 3A). 이렇게 재조합 되어진 pBTEX-*AtERF11* construct는 vacuum infiltration 방법으로 애기장대 Col-0에 형질전환 시켰다. Hygromycin (20µg/ml)에 대한 저항성으로 선별된 형질전환체를 배양토에서 4-5주 정도 배양한 후에, 각각의 형질전환체로부터 잎의 조직을 채취해서 total RNA를 추출하고 northern blot 분석을 통하여 이 유전자의 발현정도를 분석하였다. 모본으로 사용된 애기장대 Col-0 에서는 *AtERF11* 유전자가 거의 발현되지 않지만 pBTEX-*AtERF11* construct로 형질전환된 애기장대에서는 이 유전자가 대량 발현되고 있는 것을 확인하였다(Fig. 3B). 이 형질전환 식물체들을 이용하여 *Pseudomonas syringae*에 대한 병 저항성 실험을 하기 위해서 자가수분을 통한 homozygote line을 선별하였다.

애기장대에서 *AtERF11* 유전자의 대량 발현에 의한 *P. syringae*에 대한 병 저항성 유도

AtERF11 유전자의 대량발현이 확인된 애기장대 형질전환체에 병원성 *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000를 감염시켰다. 4-5주 배양한 애기장대 야생종 Col-0를 대조군으로 사용하여서 *AtERF11*을 대량 발현하는 형질전환체에서 박테리아의 증식 정도를 비교하였다. 감염 후 3일간 박테리아를 증식시킨 후 각각의 감염된 부위의 조직을 채취하여 재

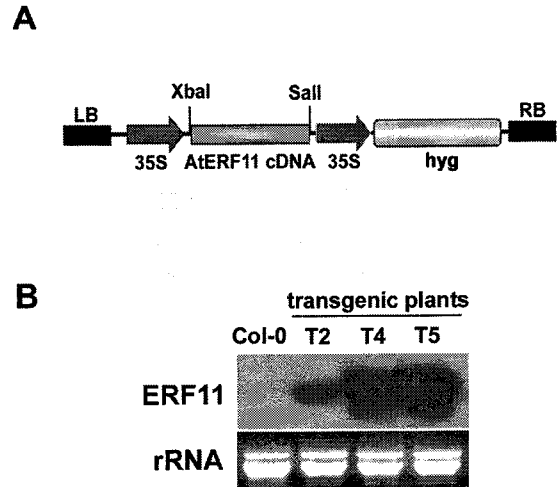


Fig. 3. Generation of *Arabidopsis* transgenic plants overexpressing *AtERF11*. (A) Schematic diagram of the recombinant plasmid used to generate transgenic *Arabidopsis* plants overexpressing *AtERF11* under the control of the CaMV 35S promoter. LB, left T-DNA border sequence; RB, right border sequence; 35S, CaMV 35S promoter. (B) Total RNA from 4 weeks old seedlings from the wild type Col-0 and transgenic plants overexpressing *AtERF11* was subjected to RNA gel blot analysis using ³²P-labeled *AtERF11* sequences as probes. Equal loading of RNA (10 µg) in each lane was confirmed by pre-staining the gel with ethidium bromide (lower; rRNA).

료 및 방법에 기술한 방법에 의해서 박테리아의 증식을 정량적으로 조사한 결과, 대조군인 Col-0에 비해서 *AtERF11*를 대량발현하는 형질전환체에서는 박테리아의 증식이 약 100배 정도 감소하였다(Fig. 4). 이러한 결과는 *AtERF11* 유전자는 biotrophic 병원균인 *Pseudomonas syringae* 침입에 대한 애기장대의 병 저항성 방어체계에서 중요한 positive 조절자로서 기능을 수행함을 증명한다.

식물체는 다양한 병원균의 감염에 대항하기 위한 정교한 방어기작을 진화해 왔으며 이러한 다양한 방어체계는 복잡하게 서로 얽혀있다. 방어 반응에 관련된 여러 조절 인자들은 서로 간에 상호작용을 통해 궁극적으로 병원균에 대한 저항성을 증대하는 것에 도움을 주고 있다[12]. 일반적으로 necrotrophic 병원균에 대한 병 저항성 반응은 jasmonic acid와 ethylene을 필요로 하는 신호전달 체계에 의해서 활성화되고, biotrophic 병원균에 대한 병 저항성은 salicylic acid를 매개로하는 신호전달 체계를 이용하는 것으로 알려져 있다[2]. Jasmonic acid/ethylene 의존성 병저항성 신호전달 경로와 salicylic acid를 매개로하는 신호전달 경로는 서로 길항적으로 조절된다. ERF 전사조절 유전자 family 중에서 ethylene과 abscisic acid 반응에 있어서 negative 조절자로서 작용하며 necrotrophic 병원균의 증식을 증대시키는 것으로 보고된

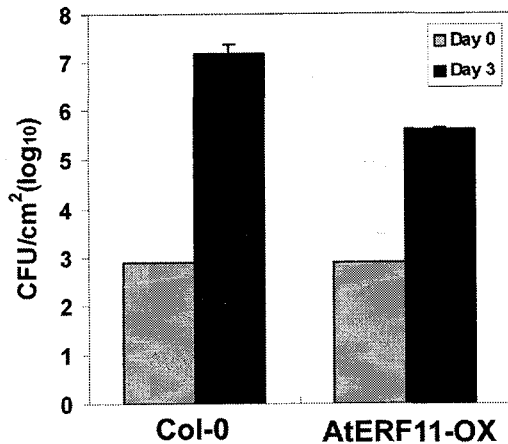


Fig. 4. AtERF11 is required for inhibition of bacterial growth. *P. syringae* pv *tomato* strain DC3000 (10^5 cfu/ml) was infiltrated into abaxial side of leaf of *Arabidopsis* wild-type Col-0 and transgenic plants overexpressing AtERF11. The number of bacteria per area of leaf (cfu/cm²) were plotted for day 0 (gray bars) and day 3 (black bars) post infiltration. This experiment is representative of three independent replicates.

B1a subfamily 그룹에 속하는 AtERF11 유전자의 대량발현에 의해서 biotrophic 병원균인 *Pseudomonas syringae*의 감염에 대한 저항성의 증가는 jasmonic acid/ethylene와 salicylic acid의 길항적 작용에 의한 salicylic acid를 매개로하는 신호 전달 경로의 활성화에 의한 것으로 생각된다.

요 약

본 연구는 Affymetrix *Arabidopsis* DNA chip을 이용하여 비 병원성 인자인 AvrRpt2 단백질에 의해서 특이적으로 전사 과정이 조절되는 애기장대 유전자들을 분리하고 병 저항성 방어체제와 관련한 이들 유전자들의 기능 분석을 시도하였다. 그 중에서 먼저 식물 호르몬인 ethylene의 신호 조절에 관여하는 ERFs (ethylene-responsive element binding factors) 전사조절 유전자 family 중에서 B1a subfamily 그룹으로 알려져 있는 AtERF11 유전자의 병 저항성 관련 기능을 규명하였다. 저항성 유전자 RPS2가 없는 경우에는 비 병원성 인자인 AvrRpt2 단백질은 기주 식물체내의 기초 병저항성을 감소시키고 병원성 세균의 증식을 향상시켜서 병증을 증대시키는 effector로 작용한다는 기존의 연구결과와 유사하게, 저항성 유전자 RPS2가 없는 조건에서 AtERF11 유전자의 발현이 AvrRpt2 단백질의 작용에 의해서 특이적으로 감소되는 것을 확인하였다. 이러한 결과를 바탕으로 AtERF11 유전자는 식물체의 병 저항성 방어기작에 있어서 positive regulator로서 작용하기 때문에 effector로 작용하는 AvrRpt2 단백질에 의해서 조절되는 것으로 추측하였다. 본 가설을 증

명하기 위해 AtERF11의 발현을 증폭시킨 애기장대 형질전환체를 제작하고 *P. syringae* pv. *tomato* DC3000에 대한 병 저항성을 실험하였다. AtERF11 유전자가 대량 발현하는 형질전환 된 애기장대에서는 야생종에 비해 대략 100배 이상 세균의 증식이 억제되는 강력한 기초 병저항성을 가진다는 것을 검증하였다.

감사의 글

본 논문은 2004학년도 동아대학교 학술연구비(공모과제)에 의하여 연구되었으며, 이에 감사드립니다.

참 고 문 헌

1. Abramovitch, R. and G. B. Martin. 2004. Strategies used by bacterial pathogens to suppress plant defenses. *Curr. Opin. Plant Biol.* **7**, 356 - 364.
2. Baker, B., P. Zambryski, B. Staskawicz and S. P. Dinesh-Kumar 1997. Signaling in plant-microbe interactions. *Science* **276**, 726-733
3. Brown, R. L., K. Kazan, K. C. McGrath, D. J Maclean and J.M. Manners. 2003. A role for the GCC-box in jasmonate mediated activation of the PDF1.2 gene of *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* **132**, 1020 - 1032
4. Clough, S. J. and A. F. Bent. 1998. Floral dip: a simplified method for *Agrobacterium*-mediated transformation of *Arabidopsis thaliana*. *Plant J.* **16**, 735-743
5. Dangl, J. L. and J. D. G. Jones. 2001. Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *Nature* **411**, 826-833
6. Flor, H. 1971. Current status of the gene-for-gene concept. *Annu. Rev. Phytopathol.* **9**, 275-296
7. Fujimoto, S. Y., M. Ohta, A. Usui, H. Shinshi and M. O. Takagi. 2000. *Arabidopsis* ethylene-responsive element binding factors act as transcriptional activators or repressors of GCC box-mediated gene expression. *Plant Cell.* **12**, 393-404
8. Grant, M. R., L. Godiard, E. Straube, T. Ashfield, J. Lewald, A. Stattler, R. W. Innes and J. L. Dangl. 1995. Structure of the *Arabidopsis* RPM1 gene enabling dual specificity disease resistance. *Science*, **269**, 843-846
9. Gu, Y., C. Yang, Y.K. Thara, J. Zhou and G.B. Martin. 2000. *Pti4* is induced by ethylene and salicylic acid, and its product is phosphorylated by the Pto kinase. *Plant Cell* **12**, 771 - 786
10. Hammond-Kosack, K.E. and J. Parker. 2003. Deciphering plant-pathogen communication: Fresh perspectives for molecular resistance breeding. *Curr. Opin. Biotechnol.* **14**, 177 - 193
11. Holt, B. F., D. A. Hubert and J. L. Dangl. 2003. Resistance gene signaling in plants-Complex similarities to animal innate immunity. *Curr. Opin. Immunol.* **15**, 20 - 25
12. Kwon, T. M. and J. S. Nam 2005. Molecular mechanism of

- plant immune response. *Korean J. Plant Biotechnol* **32**, 73-83
13. Lahaye, T. and B. Ulla. 2001. Molecular secrets of bacterial type III effector proteins. *Trends in Plant Science*. **6**, 479-485
 14. McDowell, J. M. and J. W. Bonnie. 2003. Plant disease resistance genes: recent insights and potential applications. *Trends in Biotechnol.* **21**, 178-183
 15. Nawrath, C. and J. Metraux. 1999. Salicylic acid induction-deficient mutants of *Arabidopsis* express *PR-2* and *PR-5* and accumulate high levels of camalexin after pathogen inoculation. *Plant Cell* **11**, 1393-1404
 16. Neal, G and T. L. Reuber. 2004 Regulation of disease resistance pathway by AP2/ERF transcription factors. *Current opinion in plant biology*. **7**, 1-7
 17. Ohme-Takagi, M. and H. Shinshi. 1995. Ethylene-inducible DNA binding proteins that interact with an ethylene responsive element. *Plant Cell* **7**, 173-182
 18. Onate-Sanchez, L. and K. B. Singh. 2002. Identification of *Arabidopsis* ethylene-responsive element binding factors with distinct induction kinetics after pathogen infection. *Plant Physiol.* **128**, 1313-1322
 19. Ohta, M., M. Ohme-Takagi and H. Shinshi. 2000. Three ethylene-responsive transcriptional factors in tobacco with distinct transactivation functions. *Plant Cell* **12**, 393 - 404.
 20. Riechmann, J. L. and E. M. Meyerowitz. 1998. The AP2/EREBP family of plant transcription factors. *Biol. Chem.* **379**, 633 - 646
 21. Sakuma, Y., Q. Liu, J. G. Dubouzet, H. Abe, K. Shinozaki and K. Yamaguchi-Shinozaki. 2002. DNA-binding specificity of the ERF/AP2 domain of Arabidopsis DREBs, transcription factors involved in dehydration-and cold-inducible gene expression. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **290**, 998 - 1009.
 22. Tao, Y., Z. Xie, W. Chen, J. Glazebrook, H. S. Chang, B. Han, T. Zhu, G. Zou and F. Katagiri. 2003. Quantitative nature of *Arabidopsis* responses during compatible and incompatible interactions with the bacterial pathogen *Pseudomonas syringae*. *Plant Cell* **15**, 317-330
 23. Wu, K., L. Tian, J. Hollingworth, D. Brown and B. Miki. 2002. Functional analysis of tomato *Pti4* in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **128**, 30-37
 24. Yang, Z., L. Tian, M. Latoszek-Green, D. Brown and K. Wu 2005. *Arabidopsis* *ERF4* is a transcriptional repressor capable of modulating ethylene and abscisic acid responses. *Plant Mol. Biol.* **58**, 585-596
 25. Zhang, H., Z. Huang, B. Xie, Q. Chen, X. Tian, X. Zhang, H. Zhang, X. Lu, D. Huang and R. Huang. 2004. The ethylene-, jasmonate-, abscisic acid- and NaCl-responsive tomato transcription factor *JERF1* modulates expression of GCC box-containing genes and salt tolerance in tobacco. *Planta* **220**, 262-270