

Understanding of Drought Stress Signaling Network in Plants

Jae-Hoon Lee*

Department of Biology Education, Pusan National University, Busan 46241, Korea

Received January 29, 2018 / Revised March 27, 2018 / Accepted March 27, 2018

Among a variety of environmental stresses heat, cold, chilling, high salt, drought, and so on exposed to plants, drought stress has been reported as a crucial factor to adversely affect the growth and productivity of plants. Therefore, to understand the mechanism for the drought stress signal transduction pathway in plants is more helpful to develop useful crops that display the enhanced tolerance against drought stress, and to expand crop growing areas. The signal transduction pathway for the drought stress in plants is largely categorized into two types; ABA-dependent pathway and ABA-independent pathway. It has been reported that two transcription factors, AREB/ABF and DREB2, play predominant roles in ABA-dependent and ABA-independent pathways, respectively. In addition to transcriptional regulation mediated by AREB/ABF and DREB2 transcription factors, post-translational modification (such as phosphorylation and ubiquitination) and epigenetic control are importantly involved in the signal transduction for drought stress. In this paper, we review current understanding of signal transduction pathway on drought stress in plants, especially focusing on the biological roles of a variety of signaling components related to drought stress response. Further understanding the mechanism of drought resistance in plants through this review will be useful to establish theoretical basis for developing drought tolerant crops in the future.

Key words : ABA-dependent and ABA-independent pathways, drought stress signaling, epigenetic control, post-translational modification, transcriptional regulation

서 론

식물이 맞닥뜨리는 환경 스트레스 가운데, 물부족 스트레스(drought stress)는 식물의 생장, 생산량 등을 제한하는 대표적인 비생물학적 스트레스(abiotic stress)로 보고되어 왔다[7, 16]. 이러한 물부족 스트레스는 2050년까지, 경작 가능 지역 중 50% 이상 지역의 식물 생장 및 작물 생산량에 심각한 문제를 초래할 것으로 예상된다[80]. 이에, 식물이 발달시켜 온 물부족 스트레스 저항성 기작에 대한 분자생물학적, 생화학적, 유전학적인 이해와 이를 응용한 저항성 작물 개발은 작물의 재배 지역 확대 및 이를 통한 생산량 증대와 직결되는 중요한 연구분야라 할 수 있다.

물부족 스트레스는 기본적으로 식물의 수분 포텐셜 및 팽압에 영향을 미치게 되며, 그결과 식물의 정상적인 기능 수행을 방해한다[55]. 물부족 스트레스로의 노출시, 식물은 활성산소종(ROS, reactive oxygen species)의 생성, 필요 단백질의 변성/응집/분해 과정 등을 통해 물리적 손상을 입게 되며, 이러한

물부족 환경이 지속될 경우 야기되는 세포 손상은 궁극적으로 개체의 죽음을 유발하게 된다[58]. 또한 물부족 스트레스는 토양에 존재하는 양분(nutrient)의 수송 및 가용성에 영향을 미치며, 그 결과 식물 생장을 위해 요구되는 다양한 양이온(cation), 질소원(nitrogen source) 등의 식물내로의 유입을 감소시킴으로써, 식물의 적절한 성장을 저해한다.

물부족 스트레스에 대한 저항성을 증가시키기 위하여 식물은 증산작용(transpiration)의 감소, 지상부(aerial part)의 성장 지연, 다양한 삼투물질(osmolyte)들의 축적, 항산화(antioxidant) 체계 개선 등의 다양한 과정을 발달시켜왔다[33, 58]. 물부족 스트레스 감지시에 식물 세포 내에서 일어나는 가장 초기 변화 중 하나는 내부 앱시스산(endogenous ABA)의 급격한 증가이다. 실제로 물부족 스트레스 및 이와 연관된 고염 스트레스(high salt stress), 삼투 스트레스(osmotic stress) 등에 노출시, 영양조직에서 약 40배에 이르는 앱시스산 농도 증가가 일어나는 것을 관찰할 수 있다[87]. 앱시스산의 물부족 스트레스 저항성과 관련된 역할은 기공의 개폐와 기능적으로 연관되어 있다. 즉 앱시스산은 기공의 닫힘을 유도하여 증산물을 억제함으로써 물부족 스트레스로부터 야기되는 세포 내 손상을 지연시키게 된다. 애기장대의 경우, 전체 단백질 코딩 유전자의 약 10%가 앱시스산에 의해 조절받는 것으로 알려지고 있으며, 이러한 앱시스산 조절 유전자 중 상당수가 물부족 스트레스 저항성에 관여하는 것으로 알려져 있다. 상기 앱시스산에 의한 조절 유전자의 비율은 다른 식물 호르몬에 의한

*Corresponding author

Tel : +82-51-510-2700, Fax : +82-51-514-8576

E-mail : jhlee72@pusan.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.

조절 유전자 비율보다 더 높은데, 이는 식물의 다양한 생리학적 반응을 위해 앱시스산이 주도적인 역할을 하고 있음을 암시한다[47, 49, 75]. 식물은 물부족 스트레스 저항성을 위해, 앱시스산 의존적인(ABA-dependent) 신호 과정뿐 아니라, 앱시스산 비의존적인(ABA-independent) 신호 전달 체계 역시 확립해 왔다[85](Fig. 1). 물부족 스트레스 신호 전달 과정의 앱시스산 의존적 경로와 비의존적인 경로는 각각 ABRE (ABA-responsive element)라 불리는 *cis*-acting element에 결합하는 AREB/ABFs (ABRE-binding protein/ABRE-binding factors) 전사조절인자와 DRE/CRT (dehydration-responsive element/C-repeat)라 불리는 *cis*-acting element에 결합하는 DREBs (DRE-/CRT-binding proteins) 전사조절인자에 의해 주로 매개되는 것으로 보고되어 왔다[82, 85]. 이러한 주요 전사조절인자 그룹 외에도 NAC (NAM, ATAF, and CUC),

WRKY, MYB/MYC, NF-Y (nuclear factor-Y)와 같은 전사조절인자들 역시 물부족 스트레스 저항성에 관여하는 것으로 알려지고 있다[66](Fig. 1). 물부족 스트레스 신호 전달 과정에는 앞서 언급한 다양한 전사조절인자들에 의해 매개되는 전사 수준의 조절(transcriptional regulation), 인산화(phosphorylation) 및 유비퀴틴화(ubiquitination) 등에 의해 매개되는 번역 후 변형 과정(post-translational modification)에 의한 조절, 그리고 염색질(chromatin) 변형에 의해 매개되는 후성유전학적 조절(epigenetic control) 등의 다양한 조절 기작이 관여하는 것으로 알려져 있다[24, 50, 66]. 본 총설에서는 현재까지 알려져 있는 식물의 물부족 스트레스 저항성을 위한 신호 전달 과정을 앱시스산 의존, 비의존적인 과정으로 크게 나누어 알아보고, 해당 과정에 관여하는 신호 전달 물질들의 상세 조절 기작 및 이들의 세포 내에서의 세부 기능을 알아보고자

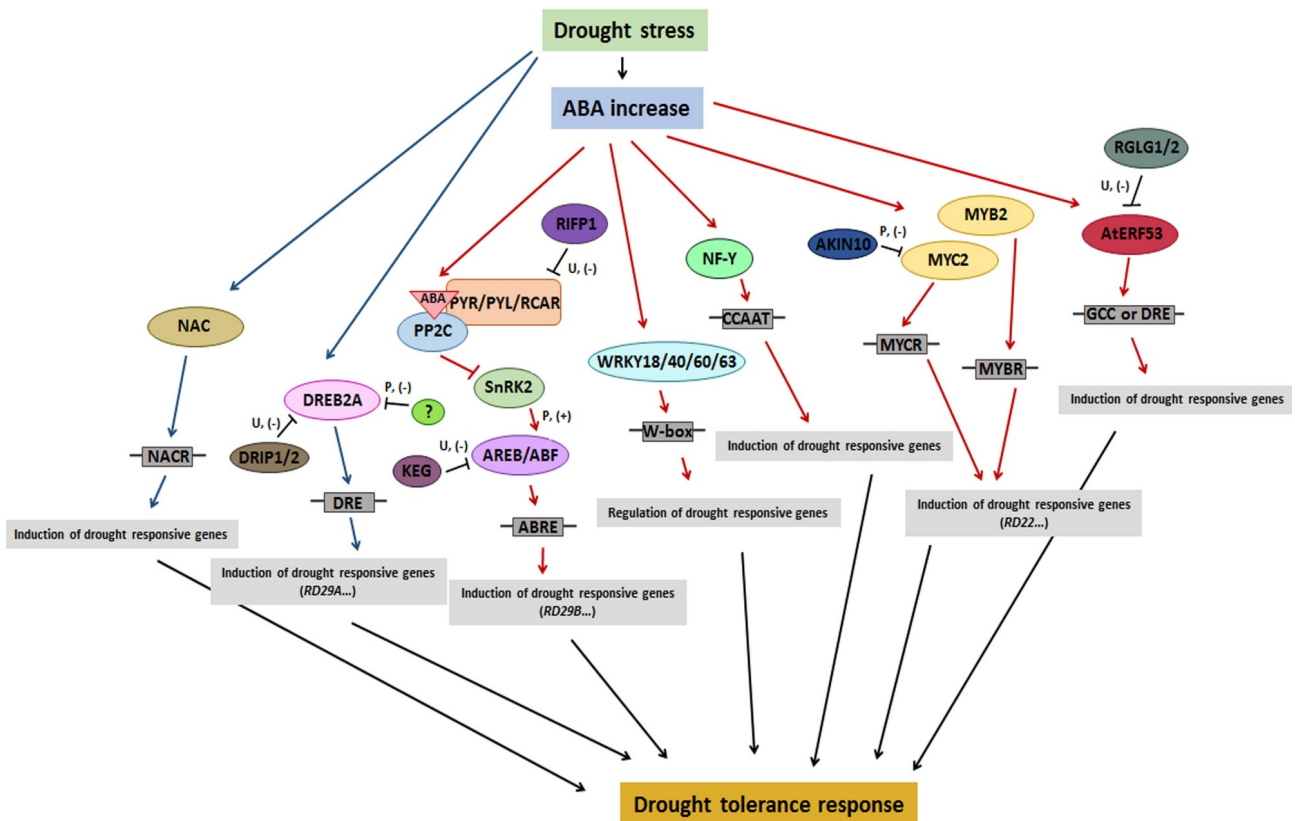


Fig. 1. ABA-dependent and ABA-independent drought signal transduction pathway in plants. Core ABA-dependent drought signaling are composed of PYR/PYL/RCARs as ABA receptor, PP2Cs as negative regulator, SnRK2s as positive regulator, AREB/ABF transcription factors as positive regulator and AREB/ABF regulon. AREB/ABF transcription factors utilize ABRE as a *cis*-acting element to express downstream drought-inducible genes. In the case of ABA-independent drought signaling, DREB2A transcription factor functions as a central regulator through binding to DRE *cis*-acting element. In addition to AREB/ABF and DREB2A, several transcription factors (such as NAC, WRKY, NF-Y, MYC2, MYB2 and AtERF53) and their regulons are involved in drought tolerance response in plants. The activities of AREB/ABF, DREB2A and MYC2 are regulated by phosphorylation. The stabilities of AREB/ABF, DREB2A and AtERF53 are negatively regulated by UPS (ubiquitin-proteasome system). Red and blue lines indicate ABA-dependent drought signaling and ABA-independent drought signaling, respectively. 'U' and 'P' mean ubiquitination and phosphorylation, respectively. '(+)' and '(-)' represent positive and negative regulation, respectively.

한다. 이에 대한 상세한 탐색은 향후 물부족 스트레스에 대해 저항성이 증진된 유용 작물들을 개발하는데 있어 유용한 지적 기반으로 활용될 수 있을 것이라 기대된다.

본 론

앱시스산 의존적인 물부족 스트레스 신호 전달

물부족 스트레스 저항성과 관련된 다수의 연구는 식물 호르몬 중 하나인 앱시스산과 연관되어 이루어져 왔다. 앞서 기술하였듯 앱시스산은 물부족 스트레스 감지시 내생적 축적량의 증가를 통해 기공의 닫힘을 유도함으로써 식물의 증산 작용을 억제하기 때문이다[15]. 이에 앱시스산 의존적인 물부족 스트레스 신호 전달 과정은 세포내 앱시스산 신호 전달 과정의 연구와 그 맥락을 같이 한다. 물부족 스트레스에 의해 증가된 앱시스산은 앱시스산 수용체인 PYR/PYL/RCARs(pyrabactin resistance/PYR-like/regulatory components of ABA receptors) 그룹의 단백질들에 의해 초기 인지된다[45, 51]. 이러한 앱시스산과 수용체간의 결합은 수용체와 ABI1 (ABA insensitive 1), ABI2 등으로 대표되는 type 2C protein phosphatases (PP2Cs) 간의 결합을 유발하고, 앱시스산 부재시 PP2C와 결합되어 활성이 억제되던 SnRK2 (sucrose non-fermenting 1-related protein kinase 2)의 유리를 촉진함으로써 SnRK2의 활성화에 기여하게 된다[15, 46, 76, 83]. 활성화된 SnRK2 단백질은 하위 단계의 bZIP (basic leucine zipper) 전사조절인자 그룹 단백질인 AREB/ABFs 전사조절인자들의 인산화 및 활성화에 기능하는 것으로 알려져 있다[21, 22]. 애기장대 (*Arabidopsis*)의 경우, 해당 bZIP 그룹 단백질은 총 9종이 존재하며 AREB/ABFs 및 ABI5/DPBFs (ABA insensitive 5/Dc3 promoter binding factors)라 불리는 두개의 세부 그룹(subgroup)으로 다시 나누어진다. 이 중 ABI5/DPBF subgroup이 씨앗의 발아 및 발달에 주로 관여하는 반면, AREB1/ABF2, AREB2/ABF4, ABF1, ABF3가 포함된 AREB/ABFs subgroup의 경우 앱시스산에 의해 매개되는 물부족 스트레스에 주요한 역할을 하는 것으로 보인다[77, 84]. 활성화된 AREB/ABFs 전사조절인자들은 다양한 하위단계 물부족 스트레스 반응 유전자의 상향 조절에 관여하며, 그 결과 해당 스트레스 저항성 획득에 기여하게 된다. SnRK2 인산화효소 중 하나인 SnRK2.6는 bZIP 단백질 외에도 음이온 통로(anion channel)인 SLAC1 (slow anion channel-associated 1), K⁺ 수송체인 KAT1 (potassium channel in *Arabidopsis thaliana* 1)의 인산화에도 관여하는 것으로 알려져 있다. 이러한 대상 단백질들의 인산화를 통한 활성 변화는 공변세포막의 탈분극과정 및 포타슘 이온의 움직임 조절을 유발하고, 궁극적으로 물부족 스트레스 저항성 과정 중 빠른 반응으로의 개입을 가능하게 한다[59, 78]. AREB/ABFs 전사조절인자들의 가뭄저항성 관련성에 대한 연구는 애기장대뿐 아니라 다른 종에서도 보고되었다. 예를 들어, 애

장대의 AREB/ABF 상동 유전자인 *OsbZIP23*의 과다발현체는 증가된 앱시스산 감수성 및 물부족 스트레스와 연관된 고염 스트레스에 대해 증가된 저항성을 보이며, *OsbZIP23*의 subfamily에 속하는 *OsbZIP46*의 항시적 활성화형태인 *OsbZIP46 CA1* 과발현체 역시 증가된 물부족 스트레스 저항성을 보인다[70]. 이는 애기장대와 벼의 AREB/ABF 전사조절인자들이 물부족 스트레스 저항성을 증가시키는데 있어 중간에 유사한 기능을 보유하고 있음을 암시한다.

앱시스산 비의존적인 물부족 스트레스 신호 전달

앱시스산 의존적인 물부족 스트레스 신호 전달 과정에 주로 관여하는 전사조절인자 그룹이 AREB/ABFs인 반면, 앱시스산 비의존적인 물부족 스트레스 신호 전달 과정의 경우 DREBs 전사조절인자 그룹이 관련된 유전자 발현에 주요 역할을 하는 것으로 알려져 있다[66]. 물부족 스트레스 반응 유전자의 cis-acting element 중 하나인 DRE/CRT에 결합하는 단백질로서 분리된 DREB는, 식물에만 특이적으로 존재하는 전사조절인자 그룹인 AP2/ERF (APETALA2/ethylene-responsive factor) family의 하위 그룹으로 존재하며, 애기장대에 6개의 DREB1/CBF-type, 8개의 DREB2-type 유전자를 보유하고 있다. DREB1 subgroup 유전자의 일부(DREB1D/CBF4, DREB1E/DDF2, DREB1F/DDF1)가 물부족 스트레스에 의해 증가된 발현 양상을 보임에 의거할 때, 해당 유전자들과 물부족 스트레스 간의 연관성을 예상할 수 있다[26, 60]. 그럼에도 불구하고, 주요한 DREB1 subgroup 유전자인 DREB1A/CBF3, DREB1B/CBF1, DREB1C/CBF2의 경우, 물부족 스트레스보다는 저온(cold) 스트레스에 의한 급격한 상향조절을 통해 저온 스트레스 저항성에 관여하는 보고에 근거할 때, 세포내 DREB1 subgroup 전사조절인자들은 저온 스트레스에서 주로 기능을 하는 것으로 생각된다[48]. 반면 8개의 DREB2-type 유전자 중, DREB2A와 DREB2B는 물부족 스트레스에 의해 강하게 상향 조절되며, 해당 스트레스 저항성에 양성 조절자(positive regulator)로서 작용함이 보고되었다[60, 61]. DREB2에 의해 매개되는 물부족 스트레스 반응 유전자의 상향조절은 앱시스산 비의존적으로 이루어지는데, 이는 DRE cis-acting element가 앱시스산 비의존적인 방식으로 물부족 스트레스에 의해 유도되는 다수의 유전자 발현에 관여한다는 보고와 맥락을 같이 한다[82]. DREB2A 유전자의 발현은 GRF7 (growth-regulating factor 7)이라 불리는 전사조절인자에 의해 음성 조절(negatively regulation)되며, 그 결과 GRF7은 DREB2A에 의해 조절되는 하위 유전자의 발현 억제에 기능을 한다[37]. 한편, DREB2 subgroup에 속하지 않는 AP2/ERF 단백질 중 하나인 ERF53 역시 물부족 스트레스, 고염 스트레스, 앱시스산에 의해 전사량이 증가하며, 물부족 스트레스 저항성을 위한 양성 조절자로 관여함이 보고되었는데, 이는 DREB2외에도 별도의 AP2/ERF family 전사조절인자들이 스트레스에 기능적으로 연관될

수 있음을 보여준다[29]. AREB/ABF의 경우와 마찬가지로, AP2/ERF family의 물부족 스트레스 연관성은 애기장대뿐 아니라 벼에서도 발견된다. AP2/ERF 그룹 전사조절 인자인 벼의 OsERF3, OsERF4a 등은 해당 스트레스에 대한 식물의 저항성을 조절하는 단백질로 보고되었다[32, 89]. 이러한 결과들은 물부족 스트레스 인지에 의해 일어나는 식물 내 스트레스 적응 과정이 여러 종에 걸쳐 유사한 기작으로 발달되어 왔음을 의미한다.

기타 물부족 스트레스 신호 전달

물부족 스트레스 신호 전달 과정에 관여하는 두 종류의 전사조절인자 그룹인 AREB/ABFs, DREB 외에도, 추가적인 전사조절인자들이 해당 스트레스 저항성에 관여하고 있음이 보고되어 왔다. NAC 유전자족은 식물에 특이적으로 존재하며 식물 내에 가장 다량으로 존재하는 그룹이다[53, 65]. 해당 전사조절인자의 물부족 스트레스 저항성 관련 연구는 특히 벼에서 활발하게 진행되었는데, 벼에 존재하는 151 종의 해당 유전자들 중 약 40 종의 유전자들이 물부족 스트레스 저항성과 연계되어 있는 것으로 알려져 있다[65]. 예를 들어 NAC 전사조절인자 중 하나인 SNAC1 (stress-responsive NAC 1)의 경우 앱시스산 비의존적인 경로를 통해 OsPP18 유전자 발현을 조절함으로써 해당 스트레스 저항성 증가에 관여한다[86]. OsNAC5, OsNAC6/SNAC2 유전자의 발현량 조절 또한 물부족 스트레스 저항성의 변화를 유발하는 것으로 보아, 해당 전사조절인자 역시 관련 스트레스 저항성에 기능적으로 연관되어 있음을 알 수 있다[68, 71]. 애기장대의 경우, 총 117 종의 NAC 유전자 중 ANACO19, ANACO55, ANACO72의 발현량 증가가 물부족 스트레스 저항성 형질 획득을 초래하는 것으로 알려져 있다[73].

식물 특이적인 WRKY 전사조절인자 역시 물부족 스트레스 신호 과정에 관여하는 것으로 알려지고 있다. W box라 불리는 cis-acting element에 결합하여 유전자를 조절하는 WRKY 그룹은 원래 생물학적 스트레스(biotic stress)에 주요 역할을 하는 인자로 초기 동정되었으나, 최근 들어 물부족 스트레스와의 연관성이 보고되고 있다. WRKY18, WRKY40, WRKY60의 경우 물부족 스트레스에 의해 유전자가 상향 조절되는데, 이들의 기능소실 돌연변이체, 과발현체들이 앱시스산에 의해 감수성 변화를 보임에 의거할 때, 앱시스산 의존적인 물부족 스트레스 신호 과정을 통한 스트레스 저항성에 역할을 하는 것으로 예상된다[9]. 이중 WRKY40의 경우, DREB2A 유전자의 프로모터 부위에 결합하여 해당 유전자의 발현을 억제하는 것으로 볼 때, 해당 전사조절인자는 앱시스산 의존적, 비의존적인 신호 전달 간의 crosstalk을 위한 분지점 중 하나로 작용할 수 있을 것으로 사료된다[64]. AREB1/ABF2 유전자의 상향적 전사 조절에 관여하는 WRKY63 역시 상기 스트레스 저항성에 양성 조절자로 관여하고 있다[56].

일부의 MYC, MYB 전사조절인자 역시 물부족 스트레스 신호 전달과 연계되어 있다. 애기장대의 MYC2, MYB2 단백질은 각각 MYCRS (MYC-recognition sequence), MYBRS (MYB-recognition sequence)를 cis-acting element로 사용하여 앱시스산 매개 스트레스 신호 전달에 역할을 한다[1, 2]. AtMYB2, AtMYC2 유전자 과다 발현시, 해당 형질전환체는 앱시스산에 대한 과다감수성을 야기하며 앱시스산과 연계된 삼투 스트레스 저항성을 보인다. 또한, AtMYB2에 의해 다수의 앱시스산 반응 유전자의 상향 조절이 관찰되며, AtMYC2의 경우 대표적인 앱시스산 반응 유전자인 RD22의 발현 조절에 직접적으로 관여한다[1]. 뿐만 아니라, 앱시스산 신호 전달 과정의 음성 조절자로 알려진 DWA1, DWA2의 이중 돌연변이체의 경우 앱시스산에 의해 AtMYC2의 축적 증가가 일어나며, 동시에 물부족 스트레스 저항성 증진 형질을 보인다[40]. 이러한 결과들에 의거할 때, 상기 두 전사조절인자는 물부족 스트레스 저항성 관련 유전자의 상향조절을 통해 해당 스트레스 저항성 증가에 기여하고 있음을 알 수 있다.

이중 삼량체(heterotrimeric complex)의 형태로 존재하는 NF-Y 전사조절인자 역시 물부족 스트레스 저항성 과정의 양성 조절자로서 보고되었다. 애기장대의 NF-Y 유전자 중 하나인 NFYA5의 경우 앱시스산에 의해 상향 조절되며, 과다발현체는 감소된 수분 소실을 통해 물부족 스트레스 저항성 형질을 보인다[42].

물부족 스트레스 신호 전달과 번역 후 변형 과정의 연계성

앞서 살펴본바와 마찬가지로 물부족 스트레스 신호 전달 과정에는 다양한 그룹의 전사조절인자가 관여하며, 이들은 하위단계 물부족 스트레스 저항성 관련 유전자의 상향 조절을 통해 관련 형질 획득에 기능한다. 해당 과정에는 이러한 전사 수준의 조절뿐 아니라 인산화(phosphorylation), 유비퀴틴화(ubiquitination) 등으로 대표되는 번역 후 변형 과정 또한 관여한다(Fig. 1).

번역 후 변형 과정 중 가장 광범위하게 알려진 기작은 단백질의 인산화 과정이다. 상기 언급한 바와 같이, 앱시스산 의존적인 물부족 스트레스 신호 전달 기작의 경우 PP2C 그룹의 탈인산화 효소들은 대상 단백질인 SnRK2 인산화 효소의 탈인산화를 매개함으로써 해당 효소의 비활성화를 유도하고 그 결과 관련 스트레스 신호 전달을 억제한다. SnRK 단백질들은 자가 인산화(autophosphorylation) 과정을 통해 활성을 유지할 뿐 아니라 하위 단계의 전사 조절 인자들인 AREB/ABF 전사조절 인자들의 인산화를 통해 활성을 증가시킴으로써 물부족 스트레스 신호를 전달한다[25, 75]. 앱시스산 비의존적인 물부족 스트레스 신호 과정의 주요 전사조절 인자로 작용하는 DREB2A의 경우, Pennisetum glaucum 종의 해당 단백질인 PgDREB2A의 인산화가 관찰되었다. PgDREB2A 단백질의 인산화는 DRE로의 결합을 억제하는 것으로 알려져 있는데, 이

는 DREB2A의 경우 AREB/ABF의 경우와는 반대로 인산화 과정이 음성 조절에 관여할 수 있음을 암시한다[5]. AtMYC2의 경우 단백질 인산화 효소 중 하나인 AKIN10에 의한 인산화가 AtMYC2에 의해 매개되는 고염 스트레스 저항성 및 RD22 유전자의 발현을 음성적으로 조절하는데, 이는 물부족 스트레스 신호 과정에 AtMYC2 단백질의 인산화가 매개될 수 있음을 암시한다[31].

유비퀴틴화 과정과 물부족 스트레스 신호 전달 과정 간의 연관성은 전사조절 인자를 대상 단백질로 한 연구에서 다양하게 보고되어 왔다. 유비퀴틴화 과정은 E1 (ubiquitin-activating enzyme), E2 (ubiquitin-conjugating enzyme), E3 (ubiquitin ligase)라 불리는 3종류의 효소가 개입하는 일련의 과정을 통해 일어나며, 유비퀴틴화된 단백질은 이후 26S 프로테아좀 (proteasome) 복합체로 이동한 뒤 아미노산 수준으로 분해된다[28, 79]. 유비퀴틴화 효소 중 분해할 대상과정에 최종적인 유비퀴틴 사슬(ubiquitin chain)을 전달하는 효소는 E3이며, 이에 대부분의 유비퀴틴화 매개 단백질 분해에 대한 연구는 E3 ligase를 중심으로 이루어지고 있다. RING-type E3 ligase로 알려진 KEG (keep on going) 단백질은 엡시스산 신호 과정의 주요한 bZIP 전사조절인자들인 ABI5, ABF1, ABF3의 분해에 관여한다[10, 69]. 상기 AREB/ABF 그룹에 속한 ABF1, ABF3가 엡시스산 의존적인 물부족 스트레스 저항성에 관여하는 반면, ABI5의 경우 엡시스산 매개 신호 과정 중 물부족 스트레스보다는 씨앗의 발아 억제 등 씨 발생의 초기 단계에 관여하는 것으로 보고되었는데, 이러한 결과는 한 종류의 E3 ligase가 서로 다른 종류의 대상 기질 단백질에 작용하여 단백질의 수명을 조절할 수 있음을 보여준다. DWA1 (DWD hypersensitive to ABA 1), DWA2와 ABD1 (ABA-hypersensitive DCAF 1)는 KEG의 경우와 유사하게 ABI5를 분해하는 E3 ligase로 보고되었다[40, 63]. KEG가 단일 단백질로서 기능을 수행하는 RING-type E3 ligase인 반면, DWA1, DWA2, ABD1은 복합체 형태의 E3 ligase인 CRL4 (cullin4-RING ubiquitin ligase 4)의 기질수용체로 기능한다[39, 40, 63]. DWA1과 DWA2는 이중 이량체(heterodimer) 혹은 동종 이량체(homodimer)의 복합체 형태로 작용하는 것으로 보이며 이중 돌연변이체인 *dwa1 dwa2*의 경우 증가된 엡시스산 감수성 및 물부족 스트레스에 대해 저항성을 보인다[40]. ABD1의 기능소실 돌연변이체 역시 엡시스산 과다감수성, 기공 닫힘 증가 및 해당 스트레스 저항성 형질을 보이는데, 이러한 결과들은 DWA1, DWA2, ABD1들이 엡시스산 의존적인 물부족 스트레스 저항성 과정을 음성 조절함을 의미하며, ABI5뿐 아니라 AREB/ABF bZIP 전사조절인자의 안정성 조절에도 관여할 수 있음을 암시한다[63]. 엡시스산 비의존적인 물부족 스트레스 신호 전달 과정에도 유비퀴틴화 과정은 연계되어 있다. Yeast two hybrid assay 를 통해 DREB2A에 직접적으로 결합하는 단백질인 DRIP1 (DREB2A-interacting protein 1)와 이의 상동 단백질인

DRIP2가 동정되었다. C3HC4-type RING E3 ligase으로 알려진 DRIP1, DRIP2는 DREB2A를 대상 기질로 하여 해당 단백질의 분해에 관여하는 것으로 알려져 있다. 과발현체와 기능소실 돌연변이체를 통한 연구 결과, 해당 단백질은 DREB2에 의해 매개되는 다양한 물부족 스트레스 반응성 유전자를 음성 조절한다[54]. 상기 언급한 물부족 스트레스 저항성의 양성 조절자인 ERF53와 결합하는 RGLG1 (RING domain ligase 1), RGLG2의 경우, DRIP1과 마찬가지로 C3HC4-type RING E3 ligase로서 동정되었는데, 이는 ERF53 역시 유비퀴틴화 과정을 통해 음성 조절됨을 보여준다[11]. RGLG1, RGLG2의 이중 돌연변이체에서 ERF53 단백질 축적량 증가 및 물부족 스트레스 저항성 증가 형질은 실제로 해당 E3들이 UPS (ubiquitin-proteasome system)을 통한 ERF53 분해과정에 직접적으로 개입하고 있음을 나타낸다[11]. RING type E3 ligase 중 하나인 NERF (NFYA5 enhancing RING finger)은 miR169과 함께 기능하여 NFYA5 전사량의 증가를 유발하는 것으로 알려져 있다. 해당 단백질의 분해 대상이 확실히 규명되지 않았음에도 불구하고, 상기 결과는 단백질 분해에 관여하는 유비퀴틴화 과정이 NFYA5 전사에 관여하고 있음을 보여준다[23].

앞서 언급한 물부족 스트레스 관련 전사조절인자들을 분해하는 E3 ligase 외에도, 해당 스트레스에 관련된 다양한 E3 ligase가 애기장대를 중심으로 보고되어 왔다. RING-type E3 ligase의 변형된 형태인 U-box E3 ligase 그룹에 속하는 AtPUB18 (*Arabidopsis thaliana* plant U-box 18), AtPUB19, AtPUB22, AtPUB23의 경우 엡시스산 의존적인 물부족 스트레스 신호의 음성 조절자로 관여하며, 이중 AtPUB22, AtPUB23은 RPN6, RPN12a의 유비퀴틴화과정을 통해 해당 과정에 기능하는 것으로 알려졌다[12, 14, 44, 62]. 반면 또 다른 U-box E3 ligase인 PUB46 and PUB48의 경우에는 이와 반대로 물부족 스트레스 저항성을 증진시키는 것으로 보여진다[4]. 애기장대에 존재하는 U-box 유전자가 64여종에 국한됨을 감안할 때, 이러한 다수의 U-box 유전자들이 물부족 스트레스 저항성에 연루되고 있음은 매우 주목할만하다[81]. 해당 스트레스 저항성에 기여하는 다양한 RING type E3 ligase들 또한 추가적으로 보고되어 왔다. RING-type E3 ligase인 SDIR1 (salt- and drought-induced RING-finger 1)의 경우, 과발현체가 엡시스산 비감수성 및 물부족 스트레스 저항성을 증진시키는데, 이는 SDIR1이 엡시스산 의존적인 물부족 스트레스 신호과정의 양성 조절자로 작용함을 의미한다. ABF3, ABF4의 유전자 발현이 SDIR1 기능소실 돌연변이체의 형질을 회복시킴에 의거할 때, SDIR1은 상기 유전자들의 상위에서 작용하는 듯하다[90]. SDIR1의 분해대상 단백질인 SDIRIP1 (SDIR1-interacting protein 1)이 동정되었음에도 불구하고, 해당 단백질이 물부족 스트레스에 관여하는 ABF3, ABF4의 유전자 발현보다는 ABI5의 발현을 조절함에 의거할 때, 물부족 스트레스 신호과정을 위한 SDIR1의 기질은 별개로 존재하는 것으로 보인다[88].

AtAIRP1 (Arabidopsis ABA-insensitive RING protein 1), AtAIRP2, AtAIRP3 역시 유전자 발현 조절 형질 전환체 연구를 통해 앱시스산 매개 물부족 스트레스 저항성을 양성 조절함이 밝혀졌다[13, 34, 57]. RING-H2 finger E3 ligase인 RHA2a, RHA2b의 경우 ABI2의 하위 단계에서 앱시스산 신호 전달 과정을 경유하여 물부족 스트레스 저항성을 증진시키는 것으로 알려져 있다[41]. 또 다른 RING zinc-finger 단백질인 CHYR1 (CHY zinc-finger and RING protein 1)도 물부족 스트레스 저항성을 증가에 역할을 하는데, 흥미롭게도 이들은 앱시스산 매개 물부족 스트레스 신호 과정의 주요 인산화 단백질인 SnRK2.6을 통한 인산화에 의해 활성이 조절된다. 이는 SnRK2 인산화 효소가 bZIP 전사조절인자뿐 아니라 특정 E3 ligase의 활성을 조절하는 방식으로 앱시스산 매개 물부족 스트레스 신호 과정에 기여할 수 있다는 점에서 주목할 만한 결과이다 [17]. F-box 단백질은 복합체 형태의 E3 ligase인 CRL1 (cullin1-RING ubiquitin ligase)의 기질수용체로 작용하는데, 이러한 F-box 단백질 중, RIFP1 (RCAR3 interacting F-box protein 1)는 앱시스산 수용체 단백질 중 하나인 RCAR3의 분해 과정을 통해 앱시스산 신호를 음성 조절하고 그 결과 물부족 스트레스 저항성을 감소시킨다. 해당 결과는 단량체 형태의 E3 ligase (RING-type E3 ligase, U-box E3 ligase 등)뿐 아니라 복합체 형태의 E3 ligase 또한 물부족 스트레스 저항성에 기여할 수 있음을 보여준다[43]. ATL78 (Arabidopsis Tóxicos en Levadura 78)로 명명된 RING type E3 ligase의 경우, knock-down 형질전환체가 저온 스트레스(cold stress)에 대해서는 저항성을, 물부족 스트레스에 대해서는 과다 감수성 형질을 보였다. 이는 해당 단백질이 저온 스트레스에 대해 음성 조절자로, 물부족 스트레스에 대해 양성 조절자로 작용함을 보여 준다[38]. 상기 두 스트레스가 신호 전달 과정의 일부를 공유하여, 일련의 공통된 유전자 발현 조절에 유사한 영향을 미칠 수 있음을 감안할 때, ATL78이 보여주는 두 스트레스에 대한 상반된 역할은 매우 흥미로운 결과라 할 수 있다[6]. 물부족 스트레스와 관련되어 다수의 E3 ligase들이 활발히 보고되고 있음에도 불구하고, 이들이 앱시스산 의존적/비의존적인 물부족 스트레스 신호 전달의 어떠한 지점에서 관여하는지의 여부는 대부분 알려져 있지 않다. 대상 기질 단백질의 동정 및 기능 분석은 이러한 의문을 해소시키는데 도움이 될 것으로 사료된다. 물부족 스트레스 신호 전달과 관계된 E3 ligase에 대한 동정 및 기능 연구는 애기장대 이외에도 고추(*Capsicum annuum*), 벼(*Oryza sativa*) 등의 다양한 작물을 통해서도 활발히 진행되고 있다. 해당 연구는 단백질 분해 유비퀴티네이션 과정을 관련 스트레스 반응과 연관시킴으로써 물부족 스트레스 하에서의 생존률이 높은 양질의 작물 산출에 적절히 응용될 수 있다.

물부족 스트레스와 관련된 기공 특이적 신호 전달

상기 기술한 물부족 스트레스 저항성에 가장 직접적인 영향을 미치는 식물의 형태적 변화는 기공 직경의 조절이다. 즉, 식물은 물부족 스트레스 감지시 기공의 직경 감소에 의한 기공 닫힘을 통해 증산작용으로부터 야기되는 수분의 손실을 최소화한다. 이에, 공변세포(guard cell) 내에서 진행되는 해당 스트레스의 인지 및 신호 전달에 대한 연구는 물부족 스트레스 신호 과정을 이해하기 위해 매우 중요한 분야이다. 관련 스트레스 노출시 변화하는 기공 조절을 위해 초기 단계에서 중요한 역할을 하는 것은 활성산소종(ROS, reactive oxygen species) 생성과 이온(ion)의 흐름이다. Hua 등에 의해 동정된 GHR1 (guard cell hydrogen peroxide-resistant 1)은 애기장대의 원형질막에 존재하는 수용체 인산화 효소(receptor kinase)로서, 앱시스산과 H₂O₂ 신호 전달 과정을 연계시켜주는 것으로 알려져 있으며, S-type 음이온 채널(anion channel)의 활성을 조절함으로써 이온의 항상성(ion homeostasis)에 기능하는 것으로 알려져 있다[30]. 앱시스산 의존적인 물부족 스트레스 반응의 중요 신호 전달 단백질인 SRK2E/SnRK2.6/OST1는 앱시스산 신호와 기공의 움직임에 연계시키는 중요 조절 인자로 알려져 있는데, 이들은 해당 신호 과정을 위해 NADPH oxidase, K⁺ channel과 같은 양이온 통로, SLAC1 음이온 통로 등을 인산화시킴으로써 ROS의 생성 및 다양한 이온의 이동(K⁺, Cl⁻ 등)을 조절한다[3, 67]. 이 중, SLAC1의 탈인산화 과정에는 ABI1 단백질이 관여하는 것으로 보인다[8]. 엽록체(chloroplast)에 존재하는 Mg-chelatase의 H subunit인 CHLH 또한 앱시스산 매개 기공 닫힘에 역할을 하는 것으로 알려져 있다. 앱시스산은 공변세포 내에 존재하는 H⁺-ATPase의 탈인산화/억제를 통해, 청색광에 의해 매개되는 기공의 열림 과정을 저해하는데, 이러한 과정에 CHLH이 개입하는 것으로 보인다[74]. 인 수송체(phosphate transporter)인 PHO1 역시 앱시스산 매개 기공 닫힘에 기능한다[91]. 종합하여 볼 때, 기공의 닫힘을 통한 물부족 스트레스 저항성 과정은 청색광 신호, 앱시스산 신호, 이온의 항상성, 활성산소종 간의 복잡한 상호 조절 네트워크를 통해 이루어지는 것으로 생각된다.

물부족 스트레스 신호 전달과 연계된 후성유전학적 조절

앞서 물부족 스트레스 저항성에 관여하는 다양한 전사조절 인자와 번역 후 변형 과정에 대해 알아보았다. 해당 스트레스 저항성 조절에는 전사 수준의 조절/전사, 번역 후 조절뿐 아니라 후성 유전학적 조절(epigenetic regulation) 또한 개입되어 있다. 이러한 후성 유전학적 조절은 주로 다양한 물부족 스트레스 유도 유전자(drought stress-inducible gene)를 둘러싸고 있는 히스톤(histone) 단백질의 변형과정 연구에 초점을 맞추어 진행되었다[50]. 강한 물부족 스트레스 조건하에서, 히스톤 H3의 4번째 라이신에 첨가되는 메틸기(H3K4me3) 및 9번째 라이신에 첨가되는 아세틸기(H3K9ac)는 대표적인 물부족 스

트레스 유도 유전자인 *RD20*, *RD29A* 유전자의 상향 조절에 관여한다. H3K9ac의 축적량은 물부족 스트레스 후 진행된 회복기간동안 급격하게 감소되는데, 이는 상기 두 유전자 지역에서의 RNA polymerase II 이탈을 유도함으로써, 해당 유전자의 발현량 억제에 기여한다[35, 36]. 히스톤 메틸기 전이효소(HMT, histone methyltransferase)의 일종인 ATX1 (*Arabidopsis trithorax-like factor 1*)에 의해 촉매되는 H3K4me3 과정은 엡시스산 합성의 주요 효소를 암호화하는 *NCED3* 상향 조절에 관여한다[18]. 실제로 물부족 스트레스 조건에서 *NCED3* 유전자 지역에서의 H3K4me3 증가가 관찰될 뿐 아니라, ATX1 기능소실 돌연변이체에서 물부족 스트레스 반응 유전자인 *RD29A*, *RD29B* 유전자 발현 감소가 일어나는 것을 볼 수 있는데, 이러한 결과들은 ATX1이 다양한 물부족 스트레스 유전자 발현을 위해 요구되는 H3K4me3 과정의 중요한 조절자로서 작용하고 있음을 보여준다[19]. 물부족 스트레스에 의한 후성 유전학적 조절은 상기 기술한 애기장대에서의 예뿐 아니라 벼에서도 유사하게 진행된다. H3 단백질 내 다양한 라이신 지역에서의 아세틸화(H3K9, H3K18, H3K27) 증가가 물부족 스트레스 조건에서 관찰되는데, 실제로 해당 스트레스조건하에서 상향 조절되는 4종류의 벼 히스톤 아세틸기 전이효소(HAT, histone acetyltransferase) 유전자들이 이러한 과정에 관여할 것으로 기대된다[20]. 물부족 스트레스와 후성 유전학적 조절자 중 하나인 염색질 리모델링 복합체(chromatin remodeling complex)간의 기능적 연관성은 SWI/SNF-type ATP-의존적 염색질 리모델링 복합체의 구성 단백질 중 하나인 BRM (brahma)를 중심으로 이루어졌다. BRM은 엡시스산 반응 유전자의 발현을 억제하는 것으로 알려졌는데, 해당 단백질의 활성화는 인산화에 의해 조절되며, 이들의 인산화/탈인산화에 엡시스산 주요 신호 전달자인 PP2C와 SnRK2가 관여한다[27, 52]. 엡시스산 부재시 활성화된 PP2C에 의해 탈인산화된 BRM은 활성 상태를 유지하며 엡시스산 반응 유전자를 하향 조절하는 반면, 엡시스산에 의해 활성화된 SnRK2로부터 인산화된 BRM은 그 기능이 억제된다[52].

결론

식물이 생활사동안 경험하게 되는 다양한 형태의 생물학적, 비생물학적 스트레스는 식물의 적절한 성장, 발달에 해로운 영향을 미친다. 비생물학적 스트레스는 환경 스트레스로 불리기도 하며, 이 중에서 물부족 스트레스는 작물의 생산량 감소에 가장 치명적인 영향을 미치는 요인으로 지적되어 왔다. 예를 들어 국내의 대표적인 소비 작물인 벼의 경우, 전세계 벼 재배 면적의 50%에 해당되는 지역이 물부족 스트레스에 의해 직접적으로 영향을 받는 것으로 알려져 있으며, 이에 해당 스트레스는 벼의 수확량 감소에 직접적인 원인으로 지목되고 있다. 물부족 스트레스에 대한 작물의 생존률, 생산물을 개선하기 위해 가장 먼저 선행되어야 할 것은 식물에 의한 물부족 스트레스에 인지 기작, 스트레스 인지로부터 최종 저항성 반응까지 진행되는 신호 전달 기작에 대한 명확한 이해이다. 해당 스트레스 신호과정에 대한 이해는 모델식물인 애기장대를 중심으로 폭넓게 수행되어 왔으며, 그 결과 관련된 다수의 신호 전달 단백질, 스트레스 반응 유전자들이 동정되었다(Table 1, Table 2). 상기 언급한바와 같이 물부족 스트레스 반응은 식물 호르몬인 엡시스산의 개입 여부에 따라 엡시스산 의존적/비의존적인 신호 과정으로 크게 분류되며, 각 신호 과정은 관여하는 주요 전사 조절인자인 AREB/ABF, DREB과 그들의 regulon에 대한 연구를 중심으로 진행되었다. 이러한 전사 수준에 대한 연구뿐 아니라, 최근에는 상기 전사 조절인자의 활성/안정성에 관여하는 번역 후 변형 과정, 스트레스 반응 유전자의 발현량 조절에 관여하는 후성 유전학적 조절에 대한 연구도 광범위하게 진행되고 있다. 이에, 관련된 새로운 신호 전달 단백질들에 대한 동정 및 기능 규명이 활발히 보고되고 있으며, 대상 단백질등의 발현량, 축적량 조절을 통한 형질전환체 제작을 통해 물부족 스트레스 저항성이 개선된 다수의 유용 유전 자원들의 확보가 이루어지고 있는 실정이다. 해당 유전자들의 작물 상동 유전자 확보 및 기능 규명, 상동 유전자 관련 형질 전환체 제작 등을 통해, 상기 연구결과

Table 1. *Arabidopsis* transcription factors involved in drought signal transduction pathway, listed in this study

TFs	Function	Regulation pattern	Reference
AREB	Upregulation of drought-stress genes (ex. <i>RD29B</i>)	positive regulation	77, 84
DREB2A	Upregulation of drought-stress genes (ex. <i>RD29A</i>)	positive regulation	60, 61
GRF7	Downregulation of <i>DREB2A</i> gene	negative regulation	37
AtERF53	Upregulation of drought-stress genes	positive regulation	29
ANACO19/55/72	Upregulation of drought-stress genes	positive regulation	73
WRKY18//60	Regulation of drought-responsive gene	positive regulation	9
WRKY40	Downregulation of drought-stress genes, Downregulation of <i>DREB2A</i> gene	negative regulation	9, 64
WRKY63	Upregulation <i>AREB1/ABF2</i> gene	positive regulation	56
AtMYB2	Upregulation of drought-stress genes (ex. <i>RD22</i>)	positive regulation	1, 2
AtMYC2	Upregulation of drought-stress genes (ex. <i>RD22</i>)	positive regulation	1, 2
NFYA5	Upregulation of drought-stress genes	positive regulation	42

Table 2. *Arabidopsis* E3 ligases involved in drought signal transduction pathway, listed in this study

E3 ligases	Functions	Regulation pattern	Reference
KEG	Degradation of ABF1 and ABF3	negative regulation	10
DWA1/2	Inhibition of drought tolerance	negative regulation	40
ABD1	Inhibition of drought tolerance	negative regulation	63
DRIP1/2	Degradation of DREB2A	negative regulation	54
RGLG1/2	Degradation of AtERF53	negative regulation	11
NERF	Upregulation of <i>NFYA5</i> gene	positive regulation	23
AtPUB18/19	Inhibition of drought tolerance	negative regulation	44, 62
AtPUB22/23	Degradation of RPN6 and RPN12a	negative regulation	12, 14, 62
PUB46/48	Enhancement of drought tolerance	positive regulation	4
SDIR1	Enhancement of drought tolerance	positive regulation	90
AtAIRP1/2/3	Enhancement of drought tolerance	positive regulation	13, 34, 57
RHA2a/2b	Enhancement of drought tolerance	positive regulation	41
CHYR1	Enhancement of drought tolerance	positive regulation	17
RIFP1	Degradation of RCAR3	negative regulation	43
ATL78	Enhancement of drought tolerance	positive regulation	38

를 유용 작물로 적용하는 것은 장기적으로 작물 재배 가능 지역의 확대를 유발하여 생산량 증대에 기여할 수 있다.

물부족 스트레스 신호 전달 과정에 관여하는 다수의 신호 전달 단백질들에 대한 규명과 비교할 때, 물부족 스트레스 형질의 최종 단계에서 기능하는 하위 스트레스 반응 유전자에 대한 연구는 상대적으로 미흡한 실정이다. 물부족 스트레스 저항성을 증진시키는 가장 효율적인 방법이 기공 폐쇄를 통한 증산 작용 감소임을 감안할 때, 물부족 스트레스시 공변 세포에서 일어나는 하위 유전자들의 expression profile 변화에 대한 추적은 보다 활발하고 심층적으로 이루어져야 할 필요가 있다. 앞서 소개된 다양한 유전자들의 경우 물부족 스트레스에서의 세부 역할 및 관련 스트레스 신호 전달 하에서의 명확한 위치가 아직 파악되지 않고 있다. 해당 유용 유전자(단백질)들의 상세 규명 및 물부족 스트레스 유전자들간의 genetic combination을 통한 복합적 형질 전환체의 산출은 각 유전자의 단일 형질전환체로서의 스트레스 저항성 형질을 보다 강화시킬 수 있을 것이며, 이에 스트레스 내성이 한층 개선된 유용 식물을 개발하는데 있어서 효율적인 연구 기반으로 활용될 수 있을 것이다.

감사의 글

이 논문은 부산대학교 기본연구지원사업(2년)에 의하여 연구되었음.

References

1. Abe, H., Urao, T., Ito, T., Seki, M., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2003. *Arabidopsis* AtMYC2 (bHLH) and AtMYB2 (MYB) function as transcriptional activators in abscisic acid signaling. *Plant Cell* **15**, 63-78.
2. Abe, H., Yamaguchi-Shinozaki, K., Urao, T., Iwasaki, T., Hosokawa, D. and Shinozaki, K. 1997. Role of *Arabidopsis* MYC and MYB homologs in drought- and abscisic-acid-regulated gene expression. *Plant Cell* **9**, 1859-1868.
3. Acharya, B. R., Jeon, B. W., Zhang, W. and Assmann, S. M. 2013. Open Stomata 1 (OST1) is limiting in abscisic acid responses of *Arabidopsis* guard cells. *New Phytol.* **200**, 1049-1063.
4. Adler, G., Konrad, Z., Zamir, L., Mishra, A. K., Raveh, D. and Bar-Zvi, D. 2017. The *Arabidopsis* paralogs, *PUB46* and *PUB48*, encoding U-box E3 ubiquitin ligases, are essential for plant response to drought stress. *BMC Plant Biol.* **17**, 8.
5. Agarwal, P., Agarwal, P. K., Nair, S., Sopory, S. K. and Reddy, M. K. 2007. Stress-inducible DREB2A transcription factor from *Pennisetum glaucum* is a phosphoprotein and its phosphorylation negatively regulates its DNA-binding activity. *Mol. Genet. Genomics* **277**, 189-198.
6. Agarwal, P. K., Agarwal, P., Reddy, M. K. and Sopory, S. K. 2006. Role of DREB transcription factors in abiotic and biotic stress tolerance in plants. *Plant Cell Rep.* **25**, 1263-1274.
7. Boyer, J. S. 1982. Plant productivity and environment. *Science* **218**, 443-448.
8. Brandt, B., Brodsky, D. E., Xue, S., Negi, J., Iba, K., Kangasjärvi, J., Ghassemian, M., Stephan, A. B., Hu, H. and Schroeder, J. I. 2012. Reconstitution of abscisic acid activation of SLAC1 anion channel by CPK6 and OST1 kinases and branched ABI1 PP2C phosphatase action. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **109**, 10593-10598.
9. Chen, H., Lai, Z., Shi, J., Xiao, Y., Chen, Z. and Xu, X. 2010. Roles of *Arabidopsis* WRKY18, WRKY40 and WRKY60 transcription factors in plant responses to abscisic acid and abiotic stress. *BMC Plant Biol.* **10**, 281.
10. Chen, Y. T., Liu, H., Stone, S. and Callis, J. 2013. ABA and the ubiquitin E3 ligase KEEP ON GOING affect proteolysis of the *Arabidopsis thaliana* transcription factors ABF1 and ABF3. *Plant J.* **75**, 965-976.
11. Cheng, M. C., Hsieh, E. J., Chen, J. H., Chen, H. Y. and

- Lin, T. P. 2012. *Arabidopsis* RGLG2, functioning as a RING E3 ligase, interacts with AtERF53 and negatively regulates the plant drought stress response. *Plant Physiol.* **158**, 363-375.
12. Cho, S. K., Bae, H., Ryu, M. Y., Yang, S. W. and Kim, W. T. 2015. PUB22 and PUB23 U-BOX E3 ligases directly ubiquitinate RPN6, a 26S proteasome lid subunit, for subsequent degradation in *Arabidopsis thaliana*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **464**, 994-999.
 13. Cho, S. K., Ryu, M. Y., Seo, D. H., Kang, B. G. and Kim, W. T. 2011. The *Arabidopsis* RING E3 ubiquitin ligase AtAIRP2 plays combinatorial roles with AtAIRP1 in abscisic acid-mediated drought stress responses. *Plant Physiol.* **157**, 2240-2257.
 14. Cho, S. K., Ryu, M. Y., Song, C., Kwak, J. M. and Kim, W. T. 2008. *Arabidopsis* PUB22 and PUB23 are homologous U-Box E3 ubiquitin ligases that play combinatorial roles in response to drought stress. *Plant Cell* **20**, 1899-1914.
 15. Cutler, S. R., Rodriguez, P. L., Finkelstein, R. R. and Abrams, S. R. 2010. Abscisic acid: emergence of a core signaling network. *Annu. Rev. Plant Biol.* **61**, 651-679.
 16. Dai, A. 2012. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nat. Clim. Chang.* **3**, 52-58.
 17. Ding, S., Zhang, B. and Qin, F. 2015. *Arabidopsis* RZFP34/CHYR1, a ubiquitin E3 ligase, regulates stomatal movement and drought tolerance via SnRK2.6-mediated phosphorylation. *Plant Cell* **27**, 3228-3244.
 18. Ding, Y., Avramova, Z. and Fromm, M. 2011. The *Arabidopsis* trithorax-like factor ATX1 functions in dehydration stress responses via ABA-dependent and ABA-independent pathways. *Plant J.* **66**, 735-744.
 19. Ding, Y., Fromm, M. and Avramova, Z. 2012. Multiple exposures to drought 'train' transcriptional responses in *Arabidopsis*. *Nat. Commun.* **3**, 740.
 20. Fang, H., Liu, X., Thorn, G., Duan, J. and Tian, L. 2014. Expression analysis of histone acetyltransferases in rice under drought stress. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **443**, 400-405.
 21. Fujita, Y., Nakashima, K., Yoshida, T., Katagiri, T., Kidokoro, S., Kanamori, N., Umezawa, T., Fujita, M., Maruyama, K., Ishiyama, K., Kobayashi, M., Nakasone, S., Yamada, K., Ito, T., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2009. Three SnRK2 protein kinases are the main positive regulators of abscisic acid signaling in response to water stress in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol.* **50**, 2123-2132.
 22. Fujita, Y., Yoshida, T. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2013. Pivotal role of the AREB/ABF-SnRK2 pathway in ABRE-mediated transcription in response to osmotic stress in plants. *Physiol. Plant.* **147**, 15-27.
 23. Gao, W., Liu, W., Zhao, M. and Li, W. X. 2015. NERF encodes a RING E3 ligase important for drought resistance and enhances the expression of its antisense gene NFYA5 in *Arabidopsis*. *Nucleic Acids Res.* **43**, 607-617.
 24. Gollack, D., Li, C., Mohan, H. and Probst, N. 2014. Tolerance to drought and salt stress in plants: Unraveling the signaling networks. *Front. Plant Sci.* **5**, 151.
 25. Guo, J., Yang, X., Weston, D. J. and Chen, J. G. 2011. Abscisic acid receptors: past, present and future. *J. Integr. Plant Biol.* **53**, 469-479.
 26. Haake, V., Cook, D., Riechmann, J. L., Pineda, O., Thomas, M. F. and Zhang, J. Z. 2002. Transcription factor CBF4 is a regulator of drought adaptation in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* **130**, 639-648.
 27. Han, S. K., Sang, Y., Rodrigues, A. Wu, M. F., Rodriguez, P. L. and Wagner, D. 2012. The SWI2/SNF2 chromatin remodeling ATPase BRAHMA represses abscisic acid responses in the absence of the stress stimulus in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **24**, 4892-4906.
 28. Hershko, A. and Ciechanover, A. 1998. The ubiquitin system. *Annu. Rev. Biochem.* **67**, 425-479.
 29. Hsieh, E. J., Cheng, M. C. and Lin, T. P. 2013. Functional characterization of an abiotic stress-inducible transcription factor AtERF53 in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Mol. Biol.* **82**, 223-237.
 30. Hua, D., Wang, C., He, J., Liao, H., Duan, Y., Zhu, Z., Guo, Y., Chen, Z. and Gong, Z. 2012. A plasma membrane receptor kinase, GHR1, mediates abscisic acid- and hydrogen peroxide-regulated stomatal movement in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **24**, 2546-2561.
 31. Im, J. H., Cho, Y. H., Kim, G. D., Kang, G. H., Hong, J. W. and Yoo, S. D. 2014. Inverse modulation of the energy sensor Snf1-related protein kinase 1 on hypoxia adaptation and salt stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ.* **37**, 2303-2312.
 32. Joo, J., Choi, H. J., Lee, Y. H., Kim, Y. K. and Song, S. I. 2013. A transcriptional repressor of the ERF family confers drought tolerance to rice and regulates genes preferentially located on chromosome 11. *Planta* **238**, 155-170.
 33. Joshi, R., Wani, S. H., Singh, B., Bohra, A., Dar, Z. A., Lone, A. A., Pareek, A. and Singla-Pareek, S. L. 2016. Transcription factors and plants response to drought stress: current understanding and future directions. *Front. Plant Sci.* **7**, 1029.
 34. Kim, J. H. and Kim, W. T. 2013. The *Arabidopsis* RING E3 ubiquitin ligase AtAIRP3/LOG2 participates in positive regulation of high-salt and drought stress responses. *Plant Physiol.* **162**, 1733-1749.
 35. Kim, J. M., To, T. K., Ishida, J., Matsui, A., Kimura, H. and Seki, M. 2012. Transition of chromatin status during the process of recovery from drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* **53**, 847-856.
 36. Kim, J. M., To, T. K., Ishida, J., Morosawa, T., Kawashima, M., Matsui, A., Toyoda, T., Kimura, H., Shinozaki, K. and Seki, M. 2008. Alterations of lysine modifications on the histone H3 N-tail under drought stress conditions in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol.* **49**, 1580-1588.
 37. Kim, J. S., Mizoi, J., Kidokoro, S., Maruyama, K., Nakajima, J., Nakashima, K., Mitsuda, N., Takiguchi, Y., Ohme-Takagi, M., Kondou, Y., Yoshizumi, T., Matsui, M., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2012. *Arabidopsis* growth-regulating factor7 functions as a transcriptional repressor of abscisic acid- and osmotic stress-responsive genes, including DREB2A. *Plant Cell* **24**, 3393-3405.
 38. Kim, S. J. and Kim, W. T. 2013. Suppression of *Arabidopsis*

- RING E3 ubiquitin ligase AtATL78 increases tolerance to cold stress and decreases tolerance to drought stress. *FEBS Lett.* **587**, 2584-2590.
39. Lee, J. H., Terzaghi, W., Gusmaroli, G., Charron, J. B., Yoon, H. J., Chen, H., He, Y. J., Xiong, Y. and Deng, X. W. 2008. Characterization of *Arabidopsis* and rice DWD proteins and their roles as substrate receptors for CUL4-RING E3 ubiquitin ligases. *Plant Cell* **20**, 152-167.
 40. Lee, J. H., Yoon, H. J., Terzaghi, W., Martinez, C., Dai, M., Li, J., Byun, M. O. and Deng, X. W. 2010. DWA1 and DWA2, two *Arabidopsis* DWD protein components of CUL4-based E3 ligases, act together as negative regulators in ABA signal transduction. *Plant Cell* **22**, 1716-1732.
 41. Li, H., Jiang, H., Bu, Q., Zhao, Q., Sun, J., Xie, Q. and Li, C. 2011. The *Arabidopsis* RING finger E3 ligase RHA2b acts additively with RHA2a in regulating abscisic acid signaling and drought response. *Plant Physiol.* **156**, 550-563.
 42. Li, W. X., Oono, Y., Zhu, J., He, X. J., Wu, J. M., Iida, K., Lu, X. Y., Cui, X., Jin, H. and Zhu, J. K. 2008. The *Arabidopsis* NFYA5 transcription factor is regulated transcriptionally and posttranscriptionally to promote drought resistance. *Plant Cell* **20**, 2238-2251.
 43. Li, Y., Zhang, L., Li, D., Liu, Z., Wang, J., Li, X. and Yang, Y. 2016. The *Arabidopsis* F-box E3 ligase RIFP1 plays a negative role in abscisic acid signalling by facilitating ABA receptor RCAR3 degradation. *Plant Cell Environ.* **39**, 571-582.
 44. Liu, Y. C., Wu, Y. R., Huang, X. H., Sun, J. and Xie, Q. 2011. AtPUB19, a U-box E3 ubiquitin ligase, negatively regulates abscisic acid and drought responses in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Plant* **4**, 938-946.
 45. Ma, Y., Szostkiewicz, I., Korte, A., Moes, D., Yang, Y., Christmann, A. and Grill, E. 2009. Regulators of PP2C phosphatase activity function as abscisic acid sensors. *Science* **324**, 1064-1068.
 46. Meyer, K., Leube, M. P. and Grill, E. 1994. A protein phosphatase 2C involved in ABA signal transduction in *Arabidopsis thaliana*. *Science* **264**, 1452-1455.
 47. Mizuno, T. and Yamashino, T. 2008. Comparative transcriptome of diurnally oscillating genes and hormone-responsive genes in *Arabidopsis thaliana*: Insight into circadian clock-controlled daily responses to common ambient stresses in plants. *Plant Cell Physiol.* **49**, 481-487.
 48. Nakashima, K., Ito, Y. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2009. Transcriptional regulatory networks in response to abiotic stresses in *Arabidopsis* and grasses. *Plant Physiol.* **149**, 88-95.
 49. Nemhauser, J. L., Hong, F. and Chory, J. 2006. Different plant hormones regulate similar processes through largely nonoverlapping transcriptional responses. *Cell* **126**, 467-475.
 50. Pandey, G., Sharma, N., Sahu, P. P. and Prasad, M. 2016. Chromatin-based epigenetic regulation of plant abiotic stress response. *Curr. Genomics* **17**, 490-498.
 51. Park, S. Y., Fung, P., Nishimura, N., Jensen, D. R., Fujii, H., Zhao, Y., Lumba, S., Santiago, J., Rodrigues, A., Chow, T. F., Alfred, S. E., Bonetta, D., Finkelstein, R., Provart, N. J., Desveaux, D., Rodriguez, P. L., McCourt, P., Zhu, J. K., Schroeder, J. I., Volkman, B. F. and Cutler, S. R. 2009. Abscisic acid inhibits type 2C protein phosphatases via the PYR/PYL family of START proteins. *Science* **324**, 1068-1071.
 52. Peirats-Llobet, M., Han, S. K., Gonzalez-Guzman, M., Jeong, C. W., Rodriguez, L., Belda-Palazon, B., Wagner, D. and Rodriguez, P. L. 2016. A direct link between abscisic acid sensing and the chromatin-remodeling ATPase BRAHMA via core ABA signaling pathway components. *Mol. Plant* **9**, 136-147.
 53. Puranik, S., Sahu, P. P., Srivastava, P. S. and Prasad, M. 2012. NAC proteins: regulation and role in stress tolerance. *Trends Plant Sci.* **17**, 369-381.
 54. Qin, F., Sakuma, Y., Tran, L. S., Maruyama, K., Kidokoro, S., Fujita, Y., Fujita, M., Umezawa, T., Sawano, Y., Miyazono, K., Tanokura, M., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2008. *Arabidopsis* DREB2A-interacting proteins function as RING E3 ligases and negatively regulate plant drought stress-responsive gene expression. *Plant Cell* **20**, 1693-1707.
 55. Rahdari, P. and Hoseini, S. M. 2012. Drought stress, a review. *Int. J. Agron. Plant Prod.* **3**, 443-446.
 56. Ren, X., Chen, Z., Liu, Y., Zhang, H., Zhang, M., Liu, Q., Hong, X., Zhu, J. K. and Gong, Z. 2010. ABO3, a WRKY transcription factor, mediates plant responses to abscisic acid and drought tolerance in *Arabidopsis*. *Plant J.* **63**, 417-429.
 57. Ryu, M. Y., Cho, S. K. and Kim, W. T. 2010. The *Arabidopsis* C3H2C3-type RING E3 ubiquitin ligase AtAIRP1 is a positive regulator of an abscisic acid-dependent response to drought stress. *Plant Physiol.* **154**, 1983-1997.
 58. Sahoo, K. K., Tripathi, A. K., Pareek, A. and Singla-Pareek, S. L. 2013. Taming drought stress in rice through genetic engineering of transcription factors and protein kinases. *Plant Stress* **7**, 60-72.
 59. Sato, A., Sato, Y., Fukao, Y., Fujiwara, M., Umezawa, T., Shinozaki, K., Hibi, T., Taniguchi, M., Miyake, H., Goto, D. B. and Uozumi, N. 2009. Threonine at position 306 of the KAT1 potassium channel is essential for channel activity and is a target site for ABA-activated SnRK2/OST1/SnRK2.6 protein kinase. *Biochem. J.* **424**, 439-448.
 60. Sakuma, Y., Liu, Q., Dubouzet, J. G., Abe, H., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 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.
 61. Sakuma, Y., Maruyama, K., Qin, F., Osakabe, Y., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2006. Dual function of an *Arabidopsis* transcription factor DREB2A in water-stress-responsive and heat-stress-responsive gene expression. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **103**, 18822-18827.
 62. Seo, D. H., Ryu, M. Y., Jammes, F., Hwang, J. H., Turek, M., Kang, B. G., Kwak, J. M. and Kim, W. T. 2012. Roles of four *Arabidopsis* U-box E3 ubiquitin ligases in negative regulation of abscisic acid-mediated drought stress responses. *Plant Physiol.* **160**, 556-568.
 63. Seo, K. I., Lee, J. H., Nezames, C. D., Zhong, S., Song, E.,

- Byun, M. O. and Deng, X. W. 2014. ABD1 is an *Arabidopsis* DCAF substrate receptor for CUL4-DDB1-based E3 ligases that acts as a negative regulator of abscisic acid signaling. *Plant Cell* **26**, 695-711.
64. Shang, Y., Yan, L., Liu, Z. Q., Cao, Z., Mei, C., Xin, Q., Wu, F. Q., Wang, X. F., Du, S. Y., Jiang, T., Zhang, X. F., Zhao, R., Sun, H. L., Liu, R., Yu, Y. T. and Zhang, D. P. 2010. The Mg-chelatase H subunit of *Arabidopsis* antagonizes a group of WRKY transcription repressors to relieve ABA-responsive genes of inhibition. *Plant Cell* **22**, 1909-1935.
65. Shao, H., Wang, H. and Tang, X. 2015. NAC transcription factors in plant multiple abiotic stress responses: progress and prospects. *Front. Plant Sci.* **6**, 902.
66. Singh, D. and Laxmi, A. 2015. Transcriptional regulation of drought response: a tortuous network of transcriptional factors. *Front. Plant Sci.* **6**, 895.
67. Sirichandra, C., Gu, D., Hu, H. C., Davanture, M., Lee, S., Djaoui, M., Valot, B., Zivy, M., Leung, J., Merlot, S. and Kwak, J. M. 2009. Phosphorylation of the *Arabidopsis* AtrbohF NADPH oxidase by OST1 protein kinase. *FEBS Lett.* **583**, 2982-2986.
68. Song, S. Y., Chen, Y., Chen, J., Dai, X. Y. and Zhang, W. H. 2011. Physiological mechanisms underlying OsNAC5-dependent tolerance of rice plants to abiotic stress. *Planta* **234**, 331-345.
69. Stone, S. L., Williams, L. A., Farmer, L. M., Vierstra, R. D. and Callis, J. 2006. KEEP ON GOING, a RING E3 ligase essential for *Arabidopsis* growth and development, is involved in abscisic acid signaling. *Plant Cell* **18**, 3415-3428.
70. Tang, N., Zhang, H., Li, X., Xiao, J. and Xiong, L. 2012. Constitutive activation of transcription factor OsbZIP46 improves drought tolerance in rice. *Plant Physiol.* **158**, 1755-1768.
71. Todaka, D., Nakashima, K., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2012. Toward understanding transcriptional regulatory networks in abiotic stress responses and tolerance in rice. *Rice* **5**, 6.
72. Todaka, D., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2015. Recent advances in the dissection of drought-stress regulatory networks and strategies for development of drought-tolerant transgenic rice plants. *Front. Plant Sci.* **6**, 84.
73. Tran, L. S., Nakashima, K., Sakuma, Y., Simpson, S. D., Fujita, Y., Maruyama, K., Fujita, M., Seki, M., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2004. Isolation and functional analysis of *Arabidopsis* stress-inducible NAC transcription factors that bind to a drought-responsive *cis*-element in the *early responsive to dehydration stress 1* promoter. *Plant Cell* **16**, 2481-2498.
74. Tsuzuki, T., Takahashi, K., Tomiyama, M., Inoue, S. and Kinoshita, T. 2013. Overexpression of the Mg-chelatase H subunit in guard cells confers drought tolerance via promotion of stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*. *Front. Plant Sci.* **4**, 440.
75. Umezawa, T., Nakashima, K., Miyakawa, T., Kuromori, T., Tanokura, M., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2010. Molecular basis of the core regulatory network in ABA responses: sensing, signaling and transport. *Plant Cell Physiol.* **51**, 1821-1839.
76. Umezawa, T., Sugiyama, N., Mizoguchi, M., Hayashi, S., Myouga, F., Yamaguchi-Shinozaki, K., Ishihama, Y., Hirayama, T. and Shinozaki, K. 2009. Type 2C protein phosphatases directly regulate abscisic acid-activated protein kinases in *Arabidopsis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **106**, 17588-17593.
77. Uno, Y., Furihata, T., Abe, H., Yoshida, R., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2000. *Arabidopsis* basic leucine zipper transcription factors involved in an abscisic acid dependent signal transduction pathway under drought and high-salinity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **97**, 11632-11637.
78. Vahisalu, T., Kollist, H., Wang, Y. F., Nishimura, N., Chan, W. Y., Valerio, G., Lamminmäki, A., Brosché, M., Moldau, H., Desikan, R., Schroeder, J. I. and Kangasjärvi, J. 2008. SLAC1 is required for plant guard cells S-type anion channel function in stomatal signalling. *Nature* **452**, 487-491.
79. Vierstra, R. D. 2009. The ubiquitin-26S proteasome system at the nexus of plant biology. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* **10**, 385-397.
80. Vurukonda, S. S., Vardharajula, S., Shrivastava, M. and SkZ, A. 2016. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiol. Res.* **184**, 13-24.
81. Wiborg, J., O'Shea, C. and Skriver, K. 2008. Biochemical function of typical and variant *Arabidopsis thaliana* U-box E3 ubiquitin protein ligases. *Biochem. J.* **413**, 447-457.
82. Yamaguchi-Shinozaki, K. and Shinozaki, K. 2005. Organization of *cis*-acting regulatory elements in osmotic- and cold-stress-responsive promoters. *Trends Plant Sci.* **10**, 88-94.
83. Yoshida, R., Umezawa, T., Mizoguchi, T., Takahashi, S., Takahashi, F. and Shinozaki, K. 2006. The regulatory domain of SRK2E/OST1/SnRK2.6 interacts with ABI1 and integrates abscisic acid (ABA) and osmotic stress signals controlling stomatal closure in *Arabidopsis*. *J. Biol. Chem.* **281**, 5310-5318.
84. Yoshida, T., Fujita, Y., Sayama, H., Kidokoro, S., Maruyama, K., Mizoi, J., Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2010. AREB1, AREB2, and ABF3 are master transcription factors that cooperatively regulate ABRE-dependent ABA signaling involved in drought stress tolerance and require ABA for full activation. *Plant J.* **61**, 672-685.
85. Yoshida, T., Mogami, J. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2014. ABA-dependent and ABA-independent signaling in response to osmotic stress in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.* **21**, 133-139.
86. You, J., Zong, W., Hu, H., Li, X., Xiao, J. and Xiong, L. 2014. A STRESS-RESPONSIVE NAC1-regulated protein phosphatase gene rice protein phosphatase18 modulates drought and oxidative stress tolerance through abscisic acid-independent reactive oxygen species scavenging in rice. *Plant Physiol.* **166**, 2100-2114.
87. Zeevaart, J. A. and Creelman, R. A. 1988. Metabolism and physiology of abscisic acid. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant*

- Mol. Biol.* **39**, 439-473.
88. Zhang, H., Cui, F., Wu, Y., Lou, L., Liu, L., Tian, M., Ning, Y., Shu, K., Tang, S. and Xie, Q. 2015. The RING finger ubiquitin E3 ligase SDIR1 targets SDIR1-INTERACTING PROTEIN1 for degradation to modulate the salt stress response and ABA signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **27**, 214-227.
89. Zhang, H., Zhang, J., Quan, R., Pan, X., Wan, L. and Huang, R. 2013. EAR motif mutation of rice OsERF3 alters the regulation of ethylene biosynthesis and drought tolerance. *Planta* **237**, 1443-1451.
90. Zhang, Y., Yang, C., Li, Y., Zheng, N., Chen, H., Zhao, Q., Gao, T., Guo, H. and Xie, Q. 2007. SDIR1 is a RING finger E3 ligase that positively regulates stress-responsive abscisic acid signaling in *Arabidopsis*. *Plant Cell* **19**, 1912-1929.
91. Zimmerli, C., Ribot, C., Vavasseur, A., Bauer, H., Hedrich, R. and Poirier, Y. 2012. PHO1 expression in guard cells mediates the stomatal response to abscisic acid in *Arabidopsis*. *Plant J.* **72**, 199-211.

초록 : 식물의 물부족 스트레스 신호 전달 네트워크에 대한 이해

이재훈*

(부산대학교 생물교육과)

식물이 접하는 다양한 환경 스트레스(고온, 저온, 냉해, 고염, 가뭄 등) 중에서 물부족(가뭄) 스트레스는 식물의 생장 및 생산성을 저해하는 가장 주요한 요인으로 보고되어 왔다. 그러므로, 물부족 스트레스에 대한 식물의 반응 기작을 명확히 이해하는 것은 물부족 스트레스 저항성이 증가된 유용 작물 개발에 적용될 수 있을 것으로 기대되며, 그 결과 작물 재배 가능 지역의 확대에 기여할 수 있을 것으로 생각된다. 식물의 물부족 스트레스 신호 과정은 크게 식물 호르몬인 앱시스산 의존적인 과정과 비의존적인 과정으로 분류되며, 각각 AREB/ABF, DREB2 전사 조절 인자가 주요한 전사 조절 인자로 참여하여 하위 단계 반응 유전자의 발현 조절에 참여한다. 이러한 AREB/ABF, DREB2 의존적인 regulon에 대한 연구를 통해 물부족 스트레스 신호 과정 중 전사 수준의 조절에 대한 규명이 활발히 이루어지고 있다. 해당 신호 과정에는 전사 수준의 조절뿐만 아니라 인산화, 유비퀴틴화와 같은 번역 후 변형 과정 및 염색질 변형에 의해 매개되는 후성유전학적 조절도 연관되어 있다. 본 총설에서는 현재까지 보고된 물부족 스트레스 신호 전달 과정을, 이와 관련되어 보고된 다양한 신호 전달 단백질들의 기능과 연계시켜 알아보려고 한다. 이러한 물부족 스트레스 신호 전달 과정에 대한 명확한 이해는 향후 유용 내건성 작물 개발을 위한 이론적 기반 구축에 도움이 될 수 있을 것이라 생각된다.