

SMALL AUXIN UP RNA 유전자 집단의 기능과 조절 메커니즘에 대한 최근 연구 동향

이상호

Recent research progress on the functional roles and regulatory mechanisms of *SMALL AUXIN UP RNA* gene family

Sang Ho Lee

Received: 2 August 2018 / Revised: 21 August 2018 / Accepted: 28 August 2018
© Korean Society for Plant Biotechnology

Abstract The plant hormone auxin regulates the overall metabolic processes essential for plant growth and development. Auxin signaling is mediated by early auxin response genes, which are classified into three major families: *AUXIN/INDOLE ACETIC ACID (AUX/IAA)*, *GRETCHEN HAGEN3 (GH3)* and *SMALL AUXIN UP RNA (SAUR)*. The *SAUR* gene family is the largest family among early auxin response genes and encodes the small and highly unstable gene products. The functional roles of *SAUR* genes have remained unclear for many years. The traditional genetic and molecular studies on the *SAUR* functions have been hampered by their likely genetic redundancy and tandem arrays of highly related genes in the plant genome, together with the molecular characteristics of *SAUR*. However, recent studies have suggested possible roles of *SAUR* in a variety of tissues and developmental stages in accordance with the novel approaches such as gain-of-function and RNA silencing techniques. In this review, the recent research progress on the functional roles and regulatory mechanisms of *SAUR* and a set of possible future works are discussed.

Keywords Auxin, *SAUR*, Cell elongation, Gain-of-function, RNA silencing

서론

식물은 수정 후 초기 발생과정부터 이후 성장, 발달하고 사멸하는 생활사의 전 과정에서 다양한 식물 호르몬들의 조절을 받는다. 이러한 식물 호르몬들 중에서도 특히 옥신(auxin)은 식물 발생 및 발달의 전 단계, 그리고 식물을 구성하는 모든 조직 및 기관들의 형성 및 생리 대사가 이루어지는 과정에 전반적으로 관여하는 대표적인 식물 호르몬이다(Chapman and Estelle 2009; Lee 2013). 이러한 식물 호르몬 옥신의 중요성은 20세기 초반에 그 존재가 알려진 이후 지금까지 수행된 방대한 연구 과정을 통해 지속적으로 증명되어 왔으며, 이러한 과정을 통해 옥신의 생합성 경로, 대사 경로, 수송 과정, 신호전달 경로 및 다양한 작용 메커니즘 등이 구체적으로 규명되어 왔다. 특히 옥신 수용체인 TRANSPORT INHIBITOR RESPONSE1/AUXIN SIGNALING F-BOX PROTEINS (TIR/AFB1)의 발견은 그 동안 옥신의 조직 및 기관 수준의 다양한 반응들과의 연관성에 대한 표현형적인 추론을 넘어서, 세포 내에서 옥신이 어떠한 작용 메커니즘을 통해 조절을 수행하는지를 규명하기 위한 중요한 단초로서 작동했으며, 그 결과 옥신 분자가 핵에서 TIR1/AFB1과 AUXIN/INDOLE ACETIC ACID(AUX/IAA)에 결합한 후 다양한 후속 유전자들의 발현 과정을 조절하는 전사 수준의 조절 메커니즘이 규명되었고, 이들의 발현에 따른 다양한 옥신 반응들에 대한 분자 수준의 신호전달 경로가 지속적으로 규명되고 있는 상황이다(Wang and Estelle 2014).

옥신에 의해 진행되는 분자 수준의 조절 메커니즘을 이해하는데 있어서 일차적으로 중요한 것은 옥신에 의해 초기에 발현이 유도되는 유전자들에 대한 분석이다. 이러한 옥신 초기 반응 유전자들에는 *TIR1/AFB1*과 함께 옥신의 공동 수

S. H. Lee (✉)
목원대학교 의생명·보건학부
(Division of Biomedical Engineering and Health Management
Sciences, Mokwon University, Daejeon 35349, Korea)
e-mail: lsh1004@mokwon.ac.kr

용체로 작동하는 *AUX/IAA* 외에도 *GRETCHEN HAGEN3 (GH3)*와 *SMALL AUIN UP RNA (SAUR)* 등이 존재하며 이들은 모두 유전자 집단(gene family) 형태로 식물체 게놈 상에 존재하고 있다(Hagen and Guilfoyle 2002). 이 중 *GH3* 유전자들은 옥신에 아미노산을 결합시키는 acyl-acid-amido 합성효소를 암호화하고 있으며 이러한 효소 활성을 통해 옥신의 활성 등이 조절되는 것으로 알려져 있다(Chen et al. 2010). *AUX/IAA*와 *GH3*의 경우 일찌감치 이들 유전자들이 암호화하는 단백질의 생화학적 활성이 규명된 것과는 대조적으로, 옥신 반응 초기 유전자 집단 중에서도 가장 큰 규모로 존재하고 있는 *SAUR* 단백질 산물의 생화학적 활성과 관련해서는 규명이 되지 않은 채로 남아있었으나 최근 들어 원형질막 H⁺-ATPase의 활성과 관련된 가설이 본격적으로 제기됨으로써 이에 대한 연구가 본격적으로 전개되기 시작한 상황이다.

SAUR 유전자 집단은 앞서 언급한 바와 같이 옥신 반응 초기 유전자 집단들 중에서도 규모가 가장 큰 식물 특이적인 유전자 집단으로 존재한다(Ren and Gray 2015). 흥미로운 사실은 이들 *SAUR* 유전자들이 많은 식물체의 게놈상에 유사한 유전자들끼리 매우 인접하게 존재하는 특성을 보여주고 있다는 사실이며, 이러한 사실은 *SAUR* 유전자 집단의 큰 규모와 다양성이 유전자들의 근접 위치에서의 중복에 의해 나타났음을 시사해주는 결과라고 할 수 있다(Chen et al. 2014; Ren and Gray 2015; Wu et al. 2012). 한편으로 이러한 *SAUR* 유전자 집단의 게놈상의 인접 배열 양상은 *SAUR* 유전자의 작은 크기, 그리고 유전자 산물(mRNA와 단백질)의 불안정성 등의 특성들과 함께 전통적인 유전학적, 분자생물학적 유전자 분석방법을 적용하기가 매우 어렵게 만드는 요인으로 작용해왔으며, 그 결과 다른 옥신 초기 반응 유전자들에 비해 *SAUR* 유전자의 기능 규명은 매우 더디게 진행될 수밖에 없었다(Lee 2013).

최근 10여년간 많은 연구진들이 이러한 *SAUR* 유전자들에 대한 집중적인 연구 과정에서 전통적인 유전학적, 분자생물학적 접근법의 한계를 뛰어넘는 다양한 시도들을 수행해왔다. 작은 크기의 유사한 *SAUR* 유전자들이 게놈상에 인접하게 존재하는 현상으로 인해 기능 상실 돌연변이(loss-of-function mutation) 제작 및 분석이 매우 어려운 상황의 대안으로서 기능 획득 돌연변이(gain-of-function mutation) 분석이 수행되었고, 또한 다양한 방식의 RNA 발현 억제 분석법이 적용되면서 *SAUR* 유전자들의 기능은 점차 규명되기 시작했다. 또한 최근 *SAUR* 유전자들과 상호연관성을 가지는 단백질들을 찾아내고 연관 메커니즘들을 규명하기 위한 다양한 연구기법들의 적용을 통해 *SAUR* 유전자들의 식물체내 발현 조절 및 작용 메커니즘과 관련된 중요한 연구결과들이 제시하기 시작했다. 본 논문에서는 최근 급진전된 *SAUR* 유전자 및 유전자 산물의 기능에 대한 규명 현황을 정리하고, 최근 진행되고 있는 *SAUR* 유전자들의 발현 조절 및 작용 메커니즘에 대한 연구들을 고찰함과 동시에 *SAUR*의 식물체내 기능성을

최종적으로 규명하기 위한 향후 연구의 방향성에 대해 논의하고자 한다.

본 론

식물 성장 및 발달 과정에서 *SAUR* 유전자들의 기능

SAUR 유전자의 존재가 처음 보고된 이후 *SAUR* 유전자들의 식물체내 기능이 무엇인지에 대한 화두를 풀기 위한 시도는 주로 유전자 발현 양상 분석을 통해 진행되어왔으며, 그 결과 많은 *SAUR* 유전자들이 세포 또는 조직의 신장 과정에서 발현이 촉진된다는 결과들이 다수 보고됨으로써 *SAUR* 유전자들의 기능이 이러한 신장 과정과 밀접하게 연관되어 있을 가능성이 제기되었다(McClure and Guilfoyle 1989; Gee et al. 1991; Gil and Green 1997). 하지만 서론에서 언급한 바와 같이 전통적인 기능상실 돌연변이체 제작 및 분석법의 적용이 어려운 *SAUR* 유전자의 특성으로 인해 실제 기능 규명과 관련된 연구들은 답보 상태였으나, CaMV 35S 프로모터를 이용한 기능획득 돌연변이체(gain-of-function mutant)와 인공 마이크로 RNA (artificial micro RNA; amiRNA) 등을 이용한 RNA 발현 억제 분석법 등이 성공적으로 적용됨으로써 몇몇 *SAUR* 유전자들이 특정 조직 및 세포의 신장을 조절한다는 연구 결과들이 보고되기 시작하였다(Chae et al. 2012; Franklin et al. 2011; Park et al. 2007). 이러한 연구기법은 이후 다양한 *SAUR* 유전자들의 기능 분석에도 적용되어 쌍자엽 모델식물인 애기장대를 중심으로, 단자엽인 벼와 옥수수에 이르기까지 여러 식물체에 존재하는 다양한 *SAUR* 유전들의 조직 및 발달단계별 기능을 보다 구체적으로 밝혀내는 성과들로 이어지게 되었다. 최근까지 보고된 *SAUR* 유전자들의 기능들을 살펴보면 대부분의 *SAUR* 유전자들이 발현이 특정 조직 및 세포의 신장과 관련이 있음을 확인할 수 있으며 옥신 반응과 밀접한 관련성을 가지는 것으로 확인된다. 이를 보다 구체적으로 살펴보면 유식물에서 다양한 *SAUR*들의 기능이 쌍떡잎 생장, 하배축 신장, 뿌리의 과대 굵곡 신장, 뿌리 길이 생장, 정단부 후 발달 과정에 관여되어 있고, 이후 발달이 진행됨에 따라 측근 발달, 잎의 생장 및 형태 발생, 잎의 노쇠, 꽃기관 및 열매의 발달에 이르기까지 매우 다양한 조직 및 발달단계에서 다양한 *SAUR* 유전자들의 특정한 발현 및 기능을 확인할 수 있으며, 옥신에 의해 매개되는 굴성 반응에서도 일부 *SAUR* 유전자들의 관련성이 보고된 바 있다(Fig. 1).

식물의 다양한 발달단계 중 우선적으로 *SAUR*의 기능이 밝혀진 것은 애기장대의 유식물 발달단계이다. 특히 유식물 하배축의 경우 옥신에 의한 세포신장이 일어나는 장소로 잘 알려져 있으며 많은 수의 *SAUR* 유전자들이 특히 하배축에서 발현이 유도되는 현상을 통해 이들 *SAUR* 유전자들의 발현을 통해 옥신에 의한 하배축 세포 신장의 촉진이 일어날

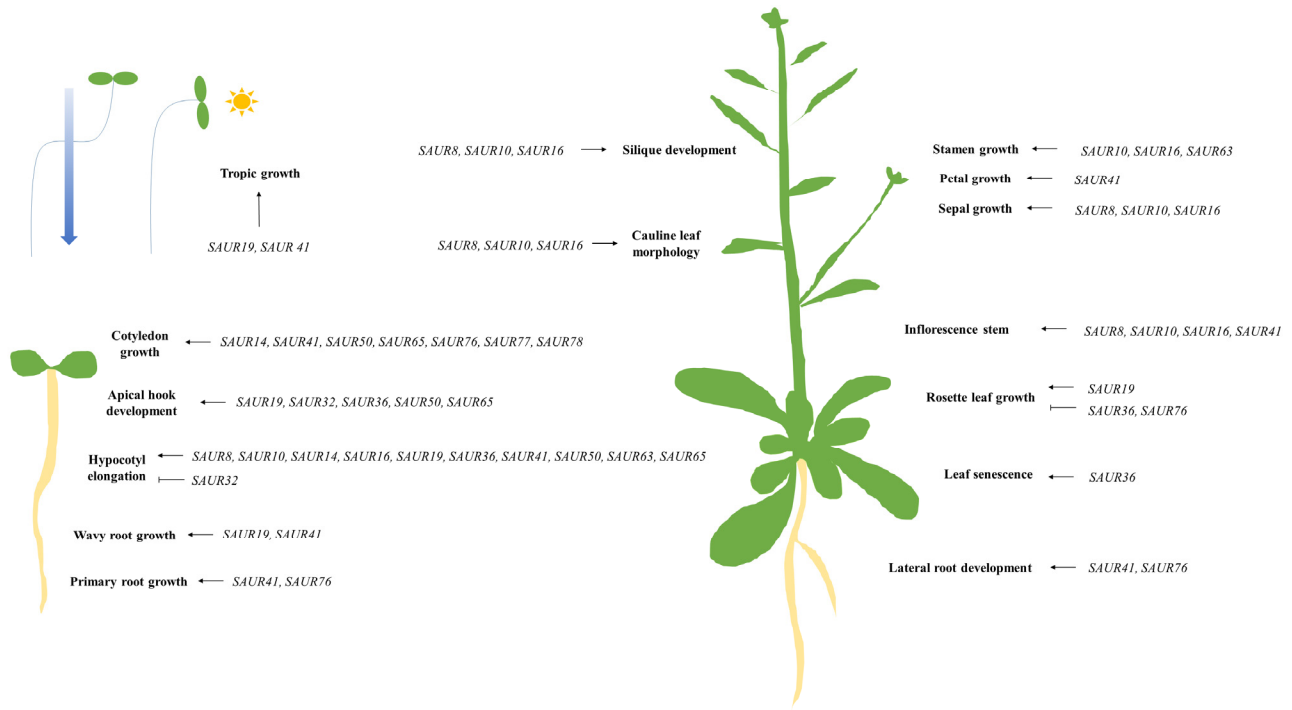


Fig. 1 Summary of the functions of *SAUR* genes in growth and development processes of *Arabidopsis thaliana*. Arrows and blunted lines indicate positive and negative regulation, respectively

가능성이 지속적으로 제시되어 왔다(Chae et al. 2012; McClure and Guilfoyle 1987; Spartz et al. 2012). 애기장대 유식물의 하배축에서 발현되는 다양한 유전자들 중에서도 기능획득 돌연변이 분석을 통해 최초로 하배축 신장 현상이 보고된 것은 *SAUR19* 유전자이다(Spartz et al. 2012). Spartz 등(2012)은 CaMV 35S 프로모터를 이용하여 *SAUR19*를 과다발현시킨 유식물들은 명조건에서 키웠을 때 야생형에 비해 하배축이 2배 정도 신장되며, 이러한 신장 현상이 세포 신장에 의해 나타난 결과임을 보고한 바 있다. 또한 이들은 *SAUR19* 및 유사 유전자들의 RNA 발현을 감소시킨 amiRNA 형질전환체의 경우 기능 획득 돌연변이체와는 반대로 야생형에 비해 하배축 신장이 억제됨을 보고하였다. 동일한 연구 기법을 적용한 *SAUR63*의 경우에도 *SAUR19*와 마찬가지로 과다발현시 하배축 신장이 촉진되고 amiRNA 발현 애기장대 유식물의 하배축 신장은 감소되는 현상이 동일하게 관찰되었다(Chae et al. 2012). *SAUR36* (Stamm and Kumar 2013)과 *SAUR41* (Kong et al. 2013)의 과다발현 형질전환 유식물 또한 명조건에서 배양시 하배축 신장이 촉진되는 현상이 보고되었다. 한편 유사한 소그룹으로 묶이는 *SAUR8*, *SAUR10*, *SAUR16* 유전자들과 (van Mourik et al. 2017) 빛조건에 따른 발현양상이 유사한 양상을 보이는 *SAUR14*, *SAUR50*, *SAUR65* 유전자들의(Sun et al. 2016) 기능획득 형질전환 유식물은 암조건에서 배양시 하배축 신장이 야생형에 비해 촉진되는 현상이 최근 보고되었다. 이러한 결과들은 이들 *SAUR* 유전자들이 세포신장을 통해 하배축 신장을 촉진하는 매우 유사한 생리적 활성을 가지

고 있음을 제시해주었고, 이 중 *SAUR19*의 경우 옥신에 의한 세포신장을 설명하는 “산-성장설(acid-growth theory)”의 주요 구성요소로서 작동하는 메커니즘이 제시되기도 하였다(Spartz et al. 2014). 하지만 이들 *SAUR* 유전자들의 하배축 신장 촉진 현상과는 정반대로 *SAUR32*의 과다발현 애기장대 유식물은 암조건에서 배양시 하배축 신장이 약간 감소하는 표현형이 보고되기도 하였다(Park et al. 2007).

흥미롭게도 애기장대 유식물의 하배축 신장과 연관된 *SAUR* 유전자들 중 많은 경우가 암소에서 자란 유식물의 정단혹(apical hook) 발달 과정에도 영향을 주는 것으로 보고되었다. 명조건 또는 암조건에서 하배축 신장을 촉진시키는 것으로 보고된 *SAUR19*, *SAUR36*, *SAUR50*, *SAUR65* 유전자들의 과다발현 유식물에서는 정단혹 형성 또한 억제되는 현상이 공통적으로 관찰되었다(Spartz et al. 2012; Stamm and Kumar 2013; Sun et al. 2016). 한편 하배축 신장 촉진의 생리적 활성을 가지는 이들과는 정반대로 하배축 신장 억제 활성을 나타냈던 *SAUR32* 과다발현 애기장대에서도 또한 정단혹 형성이 억제되는 유사한 표현형이 나타났다는 보고는 흥미로운 사실이다(Park et al. 2007). 정단혹 발달 과정이 비대칭적인 세포 신장에 의해 진행된다는 사실에 입각해볼 때 한가지 가능한 가설은 *SAUR* 유전자들의 과다발현으로 인해 정단혹의 세포신장이 촉진되는 것과 억제되는 것이 모두 이러한 정단혹 부위에서의 비대칭적 세포신장 현상을 약화시킴으로써 정단혹의 정상적인 형성 과정이 억제될 수 있다는 것이다.

하배축 신장과 연관된 *SAUR* 유전자들 중 일부는 뿌리의

발달 과정에도 영향을 주는 것으로 관찰되었다. *SAUR19*와 *SAUR41* 과다발현 애기장대 유식물의 뿌리 생장시 과도한 뒤틀린 생장 현상이 나타나며(Kong et al. 2013; Spratz et al. 2012), *SAUR41*과 *SAUR76*의 기능획득 돌연변이 유식물에서는 주근(primary root) 신장이 촉진되는 현상이 관찰되었고, 이 중 *SAUR41*은 측근(lateral root) 발달에도 영향을 주는 것으로 보고되었다(Kong et al. 2013; Markakis et al. 2013). 유식물 뿌리의 발달 과정 또한 옥신에 의해 주로 조절된다는 사실에 비춰볼 때 옥신에 의한 뿌리 생장 과정에서 이들 *SAUR* 유전자들의 발현이 일정한 역할을 수행할 가능성을 생각해볼 수 있다.

앞서 언급한 유식물의 하배축, 정단혹, 뿌리 외에 떡잎 발달 과정에도 *SAUR* 유전자의 생리적 활성이 관찰되었다. *SAUR76*, *SAUR77*, *SAUR78*의 과다발현 유식물을 명조건에서 키웠을 때 야생형에 비해 떡잎의 길이가 길어지는 현상이 관찰되었고, *SAUR76*의 T-DNA 삽입 기능상실 돌연변이체에서는 반대로 떡잎의 크기가 약간 감소하는 현상이 보고되었다(Li et al. 2015). 또한 명조건에서 배양한 *SAUR14*, *SAUR50*, *SAUR65* 과다발현 유식물의 떡잎의 크기가 야생형에 비해 상대적으로 커지는 현상과 이들을 암조건에서 키웠을 때 야생형에 비해 떡잎이 빨리 열리는 현상들이 관찰되었다(Sun et al. 2016). 한편 *SAUR41* 과다발현 애기장대의 경우에서는 떡잎의 잎자루(petiole)가 길어지는 현상이 관찰되기도 하였다(Qiu et al. 2013). 애기장대 유식물 발달과정에서 지금까지 보고된 *SAUR* 유전자들의 기능들을 정리해보면 대부분의 *SAUR* 유전자들의 기능이 세포신장 촉진에 따른 조직 및 기관의 생장 촉진과 밀접한 연관관계를 가지고 있음을 확인할 수 있다.

SAUR 유전자들의 생리적 활성은 단지 유식물 발달단계 뿐만 아니라 성체 식물로 발달하는 과정에서도 확인된다(Fig. 1). 애기장대에서 떡잎이후에 발달하는 로제트잎(rossette leaf)의 생장을 비교해보면 *SAUR19* 과다발현 형질전환 애기장대의 경우 야생형에 비해 크기와 무게가 증가하는 반면 amiRNA 기능억제 애기장대의 경우 반대로 크기와 무게가 감소하는 현상을 확인할 수 있다(Spartz et al. 2012). 흥미로운 것은 앞서 서술한 바와 같이 떡잎의 생장이 촉진된 표현형을 나타내는 *SAUR76* 과다발현 애기장대의 경우 로제트잎에서는 야생형에 비해 오히려 생장이 억제되는 현상이 관찰되었다는 사실이다(Markakis et al. 2013). 하배축 신장 촉진, 정단혹 형성 억제 등 *SAUR19* 과다발현 애기장대와 공통적인 특성을 나타냈던 *SAUR36* 과다발현체 또한 로제트잎의 생장은 억제되었으며, *SAUR36* 기능상실 돌연변이체에서는 반대로 생장이 촉진되는 현상이 보고되었다(Hou et al. 2013). 한편 *SAUR8*, *SAUR10*, *SAUR16* 과다발현체에서는 애기장대에서 영양생장 후 발달하는 추대(inflorescence stem)에서 발달하는 추대잎(cauline leaf)의 모양이 야생형에 비해 폭이 좁고 길이가 신장된 표현형이 나타난다(van Mourik et al. 2017). 이러

한 결과들은 이들 *SAUR*들이 잎의 생장을 조절하는 메커니즘이 유식물 발달단계에서의 단순 세포신장 촉진 메커니즘과는 다른 차별성을 가질 가능성을 제시한다. 특히 *SAUR36*의 경우 로제트잎의 생장을 억제하는 생리적 활성이 확인되는 한편 잎의 노쇠과정을 촉진하는 활성 또한 존재한다는 사실이 기능획득 형질전환체와 기능상실 돌연변이체 분석 결과 확인된 사실은 앞서 언급한 바와 같이 잎에서 작용하는 *SAUR* 유전자들의 기능적 다양성을 뒷받침해주는 결과라고 할 수 있다(Hou et al. 2013).

애기장대가 영양생장단계(vegetative stage)에서 생식단계(reproductive stage)로 전환하면서 생성되는 추대와 꽃기관 그리고 열매의 발달 과정에서도 몇몇 *SAUR* 유전자들의 활성이 보고되었다. 우선 *SAUR63*의 과다발현시 수술대(stamen)의 길이 신장이 촉진되는 반면 *SAUR63* 유사 유전자들의 RNA 발현을 억제하는 amiRNA 발현시에는 수술대의 신장이 억제되는 현상이 관찰됨으로써, *SAUR63*이 유식물의 하배축 신장을 촉진하는 한편 수술대의 길이 생장을 촉진하는 생리적 활성을 가지고 있음이 확인되었다(Chae et al. 2012). 또한 서로 계통적으로 인접한 유사 유전자들인 *SAUR8*, *SAUR16*, *SAUR50*의 경우 과다발현시켰을 때 꽃잎, 수술대, 열매(silique)의 신장이 촉진되는 현상과 더불어 추대의 굴곡 생장 표현형 또한 관찰되었다(van Mourik et al. 2017). 한편으로 *SAUR41*의 과다발현 애기장대에서도 또한 추대의 굴곡 생장, 꽃잎의 과팽창 등의 표현형이 보고되었다(Kong et al. 2013).

종합하여 상기에 서술된 *SAUR* 유전자들 대부분이 옥신에 의해 발현이 증가되는 특성을 보여주고 있다는 사실에 비춰볼 때, 이들 유전자들이 옥신에 의한 식물의 조직별, 발달단계별 생장 조절을 매개하는 중요한 조절 요소로서 작동할 가능성이 제시될 수 있다(Ren and Gray 2015). *SAUR19*와 *SAUR41*의 과다발현시 굴중성, 굴광성 등의 민감도가 변한다는 사실은 이들 *SAUR* 유전자들의 옥신과의 연관성을 뒷받침해주는 근거라고 할 수 있다(Spartz et al. 2012; Kong et al. 2013).

SAUR의 작용 및 발현 조절 메커니즘

앞서 고찰한 바와 같이 30여년전 *SAUR* 유전자가 처음으로 보고된 이후 이들의 식물체내 기능성을 규명하는 과정이 지부진한 상황에서 10여년전부터 기능획득 돌연변이체와 RNA 발현 억제 분석법 등의 새로운 접근법을 통하여 다양한 *SAUR* 유전자들의 식물체내 기능성이 일정 수준 밝혀지게 되었다. 하지만 보다 근본적인 *SAUR*의 생리적 활성을 밝히기 위해서는 *SAUR*가 어떠한 분자 수준의 활성을 통해서 하위 반응을 유도하는지에 대한 분자수준의 작용 메커니즘이 규명되어야 하는 한편 상위에서 *SAUR* 발현을 조절하는 조절 메커니즘이 함께 규명되어야 한다. 우선 *SAUR*의 분자수

준의 작용 메커니즘과 관련하여 Spartz 등(2014)은 SAUR 단백질이 “산-생장설”의 주요 구성요소로서 기능함을 보여주는 연구 결과를 발표하였다. 이들은 SAUR19 단백질이 단백질 탈인산화효소의 한 부류인 protein phosphatase 2C의 D-clade (PP2C-D) 단백질들과 상호작용하며 이러한 상호작용을 통해 PP2C-D의 효소 활성이 억제되고, 이에 따라 원형질막 H^+ -ATPase의 탈인산화가 억제됨으로써 H^+ -ATPase의 상대적 활성이 높아지는 분자수준의 작용 메커니즘을 제시하였다. 이러한 연구결과는 지금까지 옥신에 의해 원형질막 H^+ -ATPase의 활성이 촉진되어 세포내 pH가 낮아짐으로써 expansin 등의 단백질 활성이 증가하고 셀룰로오스 결합이 느슨하게 되어 세포 신장이 진행될 수 있다는 “산-생장설”의 핵심 구성요소로서 SAUR 단백질의 구체적인 분자수준의 기능성을 제시한 중요한 결과라고 할 수 있다. 이들은 또한 SAUR19외에도 몇몇 다른 SAUR 단백질들도 PP2C-D 단백질들과 상호작용한다는 사실을 확인함으로써 이러한 분자수준의 작용 메커니즘이 SAUR 단백질들의 공통적인 특성일 가능성을 제시하기도 하였다. 앞서 고찰한 바와 같이 대부분의 SAUR 단백질들의 식물체내 기능이 주로 세포 신장 촉진과 매우 밀접하다는 사실을 고려할 때 SAUR 단백질들이 옥신에 의한 세포신장을 매개하는 과정에서 원형질막 H^+ -ATPase 활성을 조절하는 분자적 활성을 공통적으로 가지고 있을 가능성은 대단히 높다고 할 수 있다. 향후 추가적인 연구를 통해 세포 신장과 밀접한 연관성을 가지는 다른 SAUR 단백질들도 단백질 탈인산화효소와의 상호작용 및 원형질막 H^+ -ATPase 활성 조절과 직접적으로 연관성이 있는지를 규명하려는 시도가 필요한 상황이다.

한편 최근 카사바의 한 SAUR 단백질이 전사 조절자로서 작동한다는 흥미로운 연구 결과가 제시되었다. Ma 등(2017)은 녹말 합성경로에서 첫번째 속도결정 단계에서 작용하는 ADP-glucose pyrophosphorylase의 구성 소단위체 중 하나인 MeAGPsl1a 단백질 암호화 유전자의 전사활성을 연구하는 과정에서 MeSAUR1 단백질이 이 유전자의 프로모터에 결합하여 전사활성을 촉진한다는 연구 결과를 발표하였다. 이러한 결과는 SAUR 단백질이 PP2C-D과 단백질-단백질 상호작용을 통해 세포 신장을 조절하는 활성 외에도 일부 SAUR 단백질들이 전사요소로서의 활성을 가질 수 있음을 처음으로 제시한 결과로서, 앞서 제시되었던 애기장대의 식물체내 기능성과 관련하여 세포신장과 직접적인 관련성이 없는 잎의 노쇠과정을 촉진하는 SAUR36의 분자수준의 작용메커니즘 또한 다른 SAUR들과는 차별적인 가능성을 또한 시사해준다.

SAUR 유전자의 상위에서 발현을 조절하는 메커니즘에 대한 연구 과정에서 지금까지 우선적으로 고려되어왔던 조절 인자는 식물 호르몬 옥신이다. 하지만 최근 다양한 연구들을 통해 옥신 외에도 다양한 호르몬들과 단백질들 또한 일부 SAUR 단백질들의 활성을 조절한다는 사실이 밝혀지게 되었다. 브라시노스테로이드(brassinosteroids; BR)는 많은 면에

서 옥신과 유사한 기능을 수행하는 것으로 밝혀져 있으며 특히 성장 촉진과 관련하여 BR과 옥신은 공통적인 효과를 가지는 경우가 많다(Wang et al. 2014). BR의 신호전달 경로상의 주요 구성요소인 BRI1-EMS-SUPPRESSOR1 (BES1)/BRASSINAZOLE RESISTANT1 (BZR1)은 전사요소로서 많은 유전자의 전사를 조절하는데 이 중에는 SAUR15, SAUR19, SAUR36과 SAUR59 등의 SAUR 유전자들도 포함되어 있다(Favero et al. 2017; Oh et al. 2012; Sun et al. 2010; Walcher and Nemhauser 2012; Yin et al. 2005; Yu et al. 2011). 특히 BZR1의 잠정적인 타겟 유전자들에 대한 분석과정에서 BZR1이 수십개의 SAUR 유전자들의 프로모터에 결합할 수 있다는 결과는 BR이 옥신과 함께 많은 SAUR 유전자들의 전사활성을 조절하는 중요한 조절인자일 가능성을 제시해주고 있다(Oh et al. 2012).

또 다른 성장 촉진 호르몬 중의 하나인 지베렐린(gibberellins; GA)의 신호전달 경로의 주요 구성요소인 DELLA 단백질의 분해 과정은 식물의 줄기 신장과 종자 발아를 촉진시키는 데, 이러한 DELLA 단백질의 분해 과정에서 SAUR 유전자의 전사가 직간접적으로 조절되는 것으로 밝혀졌다(Bai et al. 2012; Oh et al. 2014; Stamm et al. 2012).

흥미로운 것은 이러한 성장 촉진 호르몬들과는 다르게 스트레스와 관련된 호르몬들인 재스몬산(jasmonate; JA)과 앱시스산(Abscisic acid; ABA) 등은 많은 SAUR 유전자들의 발현을 억제하는 것으로 분석된다는 사실이다(Ren and Gray 2015). 이들 호르몬들에 의해 매개되는 다양한 스트레스 반응이 식물의 성장을 억제하는 효과를 가지고 있음을 고려할 때 이들에 의한 SAUR 유전자의 발현 조절이 세포신장 조절과 밀접한 관련성을 가질 수 있음을 충분히 생각해볼 수 있다.

이러한 호르몬에 의한 조절 외에도 아직 구체적인 메커니즘은 밝혀져 있지 않지만 빛(Roig-Villanova et al. 2007; Spartz et al. 2012; Sun et al. 2016), 온도(Franklin et al. 2011)등의 무기 환경 요인 또한 SAUR 활성을 조절한다는 여러 연구 결과들이 보고되어 왔으며, 최근에는 과실 발달 과정에서 중요한 역할을 수행하는 MADS 도메인 요소인 FRUITFULL (FUL) 단백질이 SAUR10과 SAUR16 유전자의 프로모터에 결합하여 직접적으로 이들 유전자들의 전사를 조절한다는 결과가 보고되는 등(Bemer et al. 2017) 구체적인 분자수준의 조절 메커니즘 또한 지속적으로 규명되고 있다.

상기에서 고찰한 사실들을 종합하여 볼 때 많은 SAUR 유전자들이 세포 신장과 관련된 조절 및 작용 메커니즘과 관련되어 있음을 다시 한 번 확인할 수 있으며, 향후 개별 SAUR 유전자 및 단백질 수준의 집중적인 연구 과정을 통해 보다 구체적인 분자수준의 조절 및 작용 메커니즘이 규명될 수 있을 것으로 기대한다. 또한 주요 조절인자로 알려진 옥신이 어떠한 분자수준의 조절 메커니즘을 통해 SAUR의 활성을 조절하는지에 대한 연구 결과는 미진한 상태로서 옥신 신호전달경로의 주요 구성요소인 AUX/IAA등과의 연관성 등에 대한 연구들도 본격적으로 진행되어야 할 것으로 생각된다.

앞으로의 전망

최근 10여년간 SAUR의 다양한 특성, 기능, 그리고 관련 메커니즘들에 대한 이해의 수준이 급속도로 높아진 배경에는 기존의 전통적인 연구기법들을 넘어서서 새롭게 도입된 다양한 유전학적, 분자생물학적, 생화학적 접근법의 도입의 효과가 매우 크다고 할 수 있다. 유사한 SAUR 유전자들이 게놈 상에 인접해서 존재하는 양상, 다른 유전자에 비해 상대적으로 매우 작은 크기를 가지고 있는 점, RNA와 단백질의 불안정성 등은 향후 연구과정에서도 SAUR의 기능을 규명하는데 있어서 큰 장벽으로 작용할 가능성이 높다. 따라서 향후 연구 과정에서는 이러한 장벽을 극복하기 위한 다양하고 새로운 연구기법들을 보다 적극적으로 적용하려는 노력이 필요할 것으로 판단된다. 최근 다양한 생물체에서 유전자들의 기능을 규명하는데 활용되는 유전체교정법인 CRISPR/Cas9 기법의 경우 이러한 장벽을 극복할 수 있는 하나의 중요한 연구기법으로 활용될 수 있다. 많은 경우에서 SAUR 유전자의 단일 돌연변이는 특별한 표현형의 변화를 나타내지 않는 유전적 축퇴성(genetic redundancy)이 나타나는 점을 극복하기 위하여, CRISPR/Cas9 시스템을 이용하여 유사한 SAUR 유전자들이 인접해서 존재하는 게놈 DNA 부위를 한꺼번에 절단함으로써 이들 SAUR 유전자 소그룹의 기능을 분석하는 연구들 또한 몇몇 연구그룹에서 현재 진행 중에 있다. 또한 최근 기술적으로 진일보 된 차세대 유전체 분석법(Next Generation Sequencing; NGS)의 일종인 RNA-sequencing (RNA-seq) 등의 적용을 통해서 표현형상으로는 분석이 불가능한 유전체 수준의 변화 양상을 확인하는 것과 생물정보학(bioinformatics)의 접근법을 이용한 SAUR의 전사체, 단백질체 네트워크를 분석하는 시도 등은 SAUR의 기능성과 조절 및 작용 메커니즘을 효과적으로 규명하기 위한 많은 정보들을 제공해줄 수 있는 중요한 접근법이라고 할 수 있다. 향후 이러한 다양하고 새로운 연구기법들의 도입을 통해 아직까지 구체적으로 규명되지 않은 다양한 SAUR 단백질들의 조직별, 발달단계별 식물체내 기능성의 규명과 분자수준의 조절 및 작용 메커니즘의 규명이 가능할 것으로 전망한다.

사 사

이 논문은 2017년도 정부(교육부)의 재원으로 한국연구재단의 지원을 받아 수행된 기초연구사업임(과제번호: NRF-2017R1D1A1B03030911).

References

Bai MY, Shang JX, Oh E, Fan M, Bai Y, Zentella R, Sun TP, Wang ZY (2012) Brassinosteroid, gibberellin and phytochrome

- impinge on a common transcription module in Arabidopsis. *Nat Cell Biol* 14:810-817
- Bemer M, van Mourik H, Muiño JM, Ferrándiz C, Kaufmann K, Angenent GC (2017) FRUITFULL controls SAUR10 expression and regulates Arabidopsis growth and architecture. *J Exp Bot* 68:3391-3403
- Chae K, Isaacs CG, Reeves PH, Maloney GS, Muday GK, Nagpal P, Reed JW (2012) *Arabidopsis SMALL AUXIN UP RNA63* promotes hypocotyl and stamen filament elongation. *Plant J* 71:684-697
- Chapman EJ, Estelle M (2009) Mechanism of auxin-regulated gene expression in plants. *Annu Rev Genet* 43:265-285
- Chen Y, Hao X, Cao J (2014) Small auxin upregulated RNA (SAUR) gene family in maize: identification, evolution, and its phylogenetic comparison with *Arabidopsis*, rice, and sorghum. *J Integr Plant Biol* 56:133-150
- Chen Y, Hoehenwarter W, Weckwerth W (2010) Comparative analysis of phytohormone-responsive phosphoproteins in *Arabidopsis thaliana* using TiO₂-phosphopeptide enrichment and mass accuracy precursor alignment. *Plant J* 63:1-17
- Favero DS, Le KN, Neff MM (2017) Brassinosteroid signaling converges with SUPPRESSOR OF PHYTOCHROME B4-#3 to influence the expression of *SMALL AUXIN UP RNA* genes and hypocotyl growth. *Plant J* 89:1133-1145
- Franklin KA, Lee SH, Patel D, Kumar SV, Spartz AK, Gu C, Ye S, Yu P, Breen G, Cohen JD, Wigge PA, Gray WM (2011) PHYTOCHROME-INTERACTING FACTOR 4 (PIF4) regulates auxin biosynthesis at high temperature. *Proc Natl Acad Sci USA* 108:20231-20235
- Gee MA, Hagen G, Guilfoyle TJ (1991) Tissue-specific and organ expression of soybean auxin-responsive transcripts GH3 and SAURs. *Plant Cell* 3:419-430
- Gil P, Green PJ (1997) Regulatory activity exerted by the SAUR-AC1 promoter region in transgenic plants. *Plant Mol Biol* 34:803-808
- Hagen G, Guilfoyle T (2002) Auxin-responsive gene expression: genes, promoters and regulatory factors. *Plant Mol Biol* 49:373-385
- Hou K, Wu W, Gan SS (2013) SAUR36, a small auxin up RNA gene, is involved in the promotion of leaf senescence in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 161:1002-1009
- Kong Y, Zhu Y, Gao C, She W, Lin W, Chen Y, Han N, Bian H, Zhu M, Wang J (2013) Tissue-specific expression of *SMALL AUXIN UP RNA41* differentially regulates cell expansion and root meristem patterning in *Arabidopsis*. *Plant Cell Physiol* 54:609-621
- Lee SH (2013) Auxin-responsive SMALL AUXIN UP RNA genes: recent research progress and its application for crop improvement. *J Plant Biotechnol* 40:59-64
- Li ZG, Chen HW, Li QT, Tao JJ, Bian XH, Ma B, Zjang WK, Chen SY, Zhang JS (2015) Three SAUR proteins SAUR76, SAUR77 and SAUR78 promote plant growth in *Arabidopsis*. *Sci Rep* 5:12477
- Ma P, Chen X, Liu C, Meng Y, Xia Z, Zeng C, Lu C, Wang W (2017) MeSAUR1, encoded by a Small Auxin-Up RNA Gene, acts as a transcription regulator to positively regulate ADP-

- Glucose pyrophosphorylase small subunit 1a gene in cassava. *Front Plant Sci* 8:1315
- McClure BA, Guilfoyle T (1989) Rapid redistribution of auxin-regulated RNAs during gravitropism. *Science* 243:91-93
- Markakis MN, Boron AK, Looock BV Saini K, Cirera S, Verbelen J-P, Vissenberg K (2013) Characterization of a small auxin-up RNA (SAUR)-like gene involved in *Arabidopsis thaliana* development. *PLOS One* 8:e82596
- Oh E, Zhu JY, Bai MY, Arenhart RA, Sun Y, Wang ZY (2014) Cell elongation is regulated through a central circuit of interacting transcription factors in the *Arabidopsis* hypocotyl. *Elife* 3:e03031
- Oh E, Zhu JY, Wang ZY (2012) Interaction between BZR1 and PIF4 integrates brassinosteroid and environmental responses. *Nat Cell Biol* 14:802-809
- Park JE, Kim YS, Yoon HK, Park CM (2007) Functional characterization of a small auxin-up RNA gene in apical hook development in *Arabidopsis*. *Plant Sci* 172:150-157
- Qiu T, Chen Y, Li M, Kong Y, Zhu Y, Han N, Bian H, Zhu M, Wang J (2013) The tissue-specific and developmentally regulated expression patterns of the *SAUR41* subfamily of *SMALL AUXIN UP RNA* genes. *Plant Signal Behav* 8:e25283
- Ren H, Gray WM (2015) SAUR proteins as effectors of hormonal and environmental signals in plant growth. *Mol Plant* 8:1-12
- Roig-Villanova I, Bou-Torrent J, Galstyan A, Carretero-Paulet L, Portolés S, Rodríguez-Concepción M, Martínez-García JF (2007) Interaction of shade avoidance and auxin responses: a role for two novel atypical bHLH proteins. *EMBO J* 26:4756-4767
- Spartz AK, Lee SH, Wenger JP, Gonzalez N, Itoh H, Inzé D, Peer WA, Murphy AS, Overvoorde P, Gray WM (2012) The *SAUR19* subfamily of *SMALL AUXIN UP RNA* genes promote cell expansion. *Plant J* 70:978-990
- Spartz AK, Ren H, Park MY, Grandt KN, Lee SH, Murphy AS, Sussman MR, Overvoorde PJ, Gray WM (2014) SAUR inhibition of PP2C-D phosphatases activates plasma membrane H⁺-ATPases to promote cell expansion in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 26:2129-2142
- Stamm P, Kumar PP (2013) Auxin and gibberellin responsive *Arabidopsis* *SMALL AUXIN UP RNA36* regulates hypocotyl elongation in the light. *Plant Cell Rep* 32:759-769
- Stamm P, Ravindran P, Mohanty B, Tan EL, Yu H, Kumar PP (2012) Insights into the molecular mechanism of RGL2-mediated inhibition of seed germination in *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biol* 12:179
- Sun N, Wang J, Gao Z, Dong J, He H, Terzaghi W, Wei N, Deng XW, Chen H (2016) *Proc Natl Acad Sci USA* 113:6071-6076
- Sun Y, Fan XY, Cao DM, Tang W, He K, Zhu JY, He JX, Bai MY, Zhu S, Oh E, Patil S, Kim TW, Ji H, Wong WH, Rhee SY, Wang ZY (2010) Integration of brassinosteroid signal transduction with the transcription network for plant growth regulation in *Arabidopsis*. *Dev Cell* 19:765-777
- van Mourik H, van Dijk ADJ, Stortenbeker N, Angenent GC, Bemer M (2017) Divergent regulation of *Arabidopsis* *SAUR* genes: a focus on the SAUR10-clade. *BMC Plant Biol* 17:245
- Walcher CL, Nemhauser JL (2012) Bipartite promoter element required for auxin response. *Plant Physiol* 158:273-282
- Wang R, Estelle M (2014) Diversity and specificity: auxin perception and signaling through the TIR1/AFB pathway. *Curr Opin Plant Biol* 21:51-58
- Wang W, Bai MY, Wang ZY (2014) The brassinosteroid signaling network—a paradigm of signal integration. *Curr Opin Plant Biol* 21:147-153
- Wu J, Liu S, He Y, Guan X, Zhu X, Cheng L, Wang J, Lu G (2012) Genome-wide analysis of SAUR gene family in Solanaceae species *Gene* 509:38-50
- Yin Y, Vafeados D, Tao Y, Yoshida S, Asami T, Chory J (2005) A new class of transcription factors mediates brassinosteroid-regulated gene expression in *Arabidopsis*. *Cell* 120:249-259
- Yu X, Li L, Zola J, Aluru M, Ye H, Foudree A, Guo H, Anderson S, Aluru S, Liu P, Rodermeil S, Yin Y (2011) A brassinosteroid transcriptional network revealed by genome-wide identification of BES1 target genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant J* 65:634-646