



고등식물에서 설탕이 신호물질로 작용하는 기작 연구*

안 진 흥**

Study on sucrose signalling mechanisms in higher plants*

Gynheung An**

ABSTRACT

Sucrose produced from photosynthesis is used for plant growth and formation of cell structure, as well as for a signal molecule to regulate expression of diverse genes. Sucrose moves to actively dividing tissues or storage organs through a vascular bundle via sucrose transporter SUT that mediates sucrose movement between cells. Within storage organs, sucrose is converted to starch by several enzymes. Several genes encoding the starch biosynthesis are induced by high concentrations of sucrose. In addition, some storage protein genes are also induced by sucrose. Sucrose also induces genes that encode anthocyanin and flavonoid biosynthesis enzymes, especially dihydroflavonol 4-reductase and anthocyanin synthase in various tissues. While sucrose enhances *Cyc* genes that control cell cycles and the genes involved in ribosome synthesis, the sugar inhibits *ATH13* gene that controls the width of leaf and cotyledon as well as plastocyanin genes involved in photosynthesis. Sucrose signal appears to be involved

* 본 논문은 2022년도 대한민국학술원 전문학술활동 지원으로 이루어짐

** 대한민국학술원 자연과학부 제2분과 회원

in nutrient uptake in roots. For example, sucrose induces *AMT* genes that encodes the protein required for ammonia transport, as well as *Nrt1* and *Nrt2* genes responsible for NO_3^- transport. The sugar also enhances *Hst1* gene for SO_4^{2-} transport and *Pt2* gene for phosphorus transport. Plant defence system is induced by sucrose. Flowering time is promoted by sucrose in several species via promoting expression of florigen genes. The molecular mechanism of how sucrose controls diverse phenomena is not well elucidated. A sucrose receptor that mediates the sucrose signaling may present on the plasma membrane or cytoplasm. Sucrose may involve in protein stability by binding to E3 ligase, degrading a repressor molecule that interferes with gene expression or protein action. Alternatively, sucrose may alter protein structure or interaction. Climate changes influence photosynthesis efficiency, which alters plant growth and crop production. Understanding sucrose signaling mechanisms would help in overcoming unexpected effects from the changes.

Key Words: sucrose, signal, photosynthesis, flowering, protein stability

초 록

광합성에 의해 생산된 설탕은 생장에 필요한 에너지로 쓰이고 세포의 구조를 형성 하는데 사용되지만, 신호물질로도 작용하여 다양한 생명현상을 조절한다. 설탕은 관 다발을 통해 세포분열이 일어나고 있는 곳이나 저장 조직으로 이동하는데, 설탕의 이동을 돕는 설탕운반체 SUT 유전자 발현 및 단백질 안정성에 설탕이 관여하는 것으로 보인다. 설탕은 저장조직에 도착하면 여러 단계를 거쳐 녹말로 축적되는데, 이 과정에 관여하는 대부분의 유전자 발현이 설탕에 의해 증가한다. 또한 저장단백질 유전자 발현도 설탕에 의해 증가한다. 설탕은 플라보노이드 및 안토시아닌 생합성에 관여하는 여러 유전자의 발현을 촉진시키는데, 특히 dihydroflavonol 4-reductase와 anthocyanin synthase 유전자의 발현이 두드러지게 증가한다. 설탕은 세포분열에 관여하는 Cyt 유전자 및 리보솜 합성에 관여하는 유전자들을 활성화시키는 반면, 떡잎의 폭을 조절하는 ATH13 유전자와 광합성에 관여하는 plastocyanin 유전자의 발현을 억제한다. 설탕은 뿌리에서 암모니아를 흡수하는 AMT 유전자, NO_3^- 운반체인 Nrt1과 Nrt2 유전자, SO_4^{2-} 운반체인 Hst1 유전자 및 인(P) 운반체인 Pt2 유전자의 발현도 증가시킨다. 병저항성 관련 유전자들의 발현이 증가되어 다양한 병균에 대한 저항성이 설탕에 의해 증가된다. 설탕은 다양한 식물에서 개화시기를 촉진하는데,

이는 개화호르몬 유전자 발현 촉진에 의한 것이다. 이렇게 다양한 생명현상이 설탕에 의해 조절되지만, 어떻게 신호물질로 작용하여 설탕이 생장과 발달을 조절하는지 그 분자 기작은 잘 알려져 있지 않다. 설탕이 유전자 발현을 조절하기 위해서는 설탕을 인지하는 수용체가 있을 것이나 지금까지 밝혀진 것은 없다. 전사인자의 발현을 방해하는 억제인자가 E3 ligase에 의해 분해되는데 설탕이 관여할 가능성이 있다. 또는 설탕이 단백질의 구조를 바꾸는 데 관여하여 단백질 간의 결합을 방해하거나 변화시킬 수도 있다. 기후변화에 따라 광합성 효율이 바뀌면서 생산되는 설탕 함량의 변하고 있으며, 이는 식물의 생장과 생산량에 막대한 영향을 미치고 있다. 따라서 설탕이 어떻게 작용하는지 그 분자 기작을 밝힘으로써 변화하는 기후변화에 대비할 수 있을 것이다.

주제어: 설탕, 신호전달, 광합성, 개화시기, 단백질 안정성

목 차	
I. 서론	VII. 발달
II. 설탕 운반	VIII. 개화
III. 탄수화물 대사	IX. 신호전달 기작
IV. 저장단백질	X. 고찰
V. 안토시아닌	XI. 감사의 글
VI. 병저항성	참고문헌

I. 서론

생명체는 영양소의 양과 질에 따라 성장과 발달이 조절된다. 식물의 경우 이를 조절하는 가장 중요한 영양소는 당(sugar)이다. 당은 생장에 필요한 에너지로 쓰이고 세포의 구조를 형성하는 데 사용되며, 신호물질로도 작용하여 종자 발아, 어린 식물의 생장, 저장조직 발달, 개화시기, 배 발생, 노화 등 다양한 생명현상을 조절한다 (Li & Sheen 2016, Sakr et al. 2018, Wingler 2018). 식물에서 당은 녹색조직에서 광합성에 의해 생산되는데 이당류인 설탕(sucrose)과 설탕이 가수분해되어 생성되는 포도당(glucose)이 주된 신호물질로 작용한다.

포도당은 동물과 효모에서도 중요한 신호물질로 작용하여 그 기작이 잘 규명되어 있는데, 식물에서도 포도당이 다양한 생리활성의 신호물질로 작용하며 이의 분자적 기작은 동물 및 효모와 유사한 것이 밝혀졌다 (Halford & Paul 2003). 그러나 포도당 이외의 당이 식물에서 어떻게 신호물질로 작용하여 생장과 발달을 조절하는지 그 기작은 거의 밝혀지지 않았다. 광합성에 의해 만들어진 당은 녹말로 축적되어 보관하고 있다가 밤에 일어나는 세포 내 대사에 쓰이기 위하여 설탕으로 분해된다. 잉여 설탕은 관다발을 통해 뿌리, 꽃, 열매 등으로 이동하여 이 기관의 발달과 성장에 이용된다.

설탕이 어떻게 신호물질로 작용하는지 그 분자기작이 잘 밝혀져 있지 않은 이유는 설탕이 포도당과 과당(fructose)으로 분해되며, 외부에서 넣어준 포도당도 설탕으로 바뀌기 때문에 이들을 구분해서 연구하기가 힘들기 때문이다. 그럼에도 불구하고 설탕 특이의 기능이 다양한 식물 현상에서 발견되고 있다 (Eom et al. 2012, Rolland et al. 2010). 예를 들어 녹말이나 안토시아닌, 저장단백질 등의 생합성이 설탕에 의해 조절된다. 또한 설탕은 체관부를 통해 설탕이 이동하는 속도를 조절하고, 세포분열을 촉진하는 기능을 한다.

II. 설탕 운반

광합성 산물로서 생성된 설탕은 관다발을 통해 다른 조직으로 이동하여 식물이 자라는데 필요한 에너지와 세포의 구조를 만드는 데 쓰이는데, 대부분의 식물 세포막에는 여러 종류의 설탕운반체를 갖고 있어 설탕의 이동을 돕는다 (Lemoine 2000). 엽육세포에서 생산된 설탕은 세포를 연결하는 원형질연락사(plasmodesmata)를 통해 세포 사이를 이동하여 관다발에 있는 체관부유조직(phloem parenchyma)에 다다른다. 그런데 체관부유조직과 반세포(companion cell) 사이에는 원형질연락사가 없기 때문에 설탕은 체관부유조직 세포를 나와서 세포 사이의 공간을 지나 반세포 안으로 들어간다 (그림 1). 설탕은 유조직 세포막에 존재하는 막단백질인 SWEET에 의해 체관부유조직 세포 밖으로 나오며, 반세포 세포막에 존재하는 설탕운반체 SUT에 의해 반세포 안으로 들어가 체요소(sieve element)를 통해 체관으로 이동한다. 설탕이 목적지에 도착하면 관다발을 나와 주변 세포로 들

여가는데 이때에도 세포막을 통과해야 한다. 설탕이 세포막에 존재하는 SWEET 단백질에 의해 세포를 나와서 주변 세포로 SUT 단백질에 의해 이동한다 (그림 1). 경우에 따라서는 반세포와 주변세포 사이에 원형질연락사가 발달하여 막을 통하지 않고 직접 세포 간 설탕이동이 일어나는 경우도 있다 (Dhungana & Braun 2021). 공생하는 균근(mycorrhiza)이나 뿌리혹박테리아(rhizobium)에게 설탕을 공급하는 데에도 설탕운반체가 작용한다 (Kühn & Grof 2010).

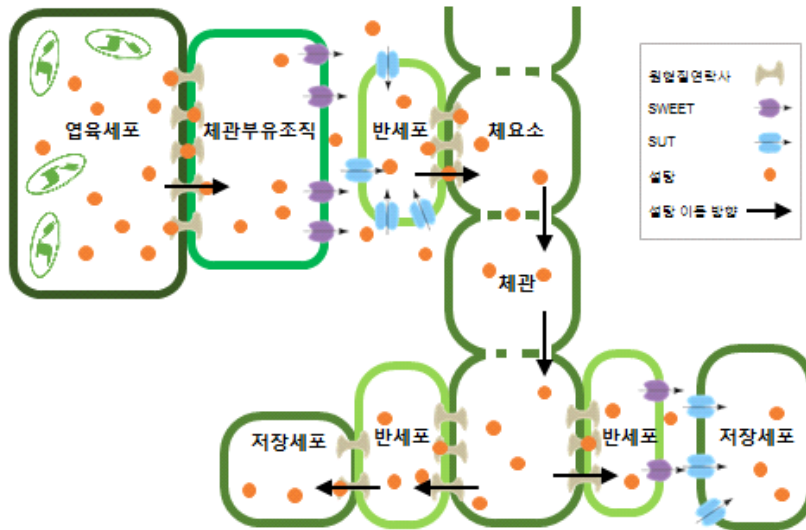


그림 1. 설탕이 잎에서 저장조직으로 이동하는 경로.

식물의 설탕운반체는 시금치에서 처음 발견되었다. 설탕을 흡수하지 못하는 효모 변이체에 시금치의 SoSUT1 단백질을 발현시킨 결과 효모가 설탕을 세포 안으로 흡수하여 정상적으로 성장하는 것을 관찰함으로써 SoSUT1이 설탕을 세포 안으로 이동시키는 역할을 하는 것을 증명하였다 (Riesmeier et al. 1992). 그 후 다양한 식물에서 SUT 유전자가 발견되었는데 벼에는 5 종류의 SUT 유전자가 있으며 (Aoki et al. 2003), 애기장대에는 9 종류의 SUT 유전자가 보고되었다 (The Arabidopsis genome initiative 2000). 다양한 식물의 SUT 유전자를 비교한 결과 이들은 5개의 그룹으로 나뉘는데 그중 한 그룹은 쌍떡잎식물에서만 발견되며 두 그룹은 외떡잎식물에서만 발견되고 나머지 두 그룹은 식물 전반에 걸쳐 광범위하게 존재한다 (Kühn & Grof 2010).

식물의 설탕운반체 SUT는 박테리아나 곰팡이에 존재하는 설탕운반체와는 구조적으로 매우 차이가 난다. 일부 콩과식물을 제외한 대부분 식물의 SUT 단백질은 설탕과 수소이온(H^+)을 같은 쪽으로 동시에 이동하는 동시수송체(symporter)로 밝혀졌다. 벼의 경우 5개의 SUT 중 4개(OsSUT1, OsSUT3, OsSUT4, OsSUT5)는 원형질막 단백질로 설탕을 세포 밖에서 원형질로 흡수하는 기능을 하며, OsSUT2는 액포막 단백질로 설탕을 액포에서 원형질로 이동하는 역할을 한다 (Eom et al. 2011). SUT 유전자가 설탕의 이동에 관여한다는 것은 돌연변이를 이용하여 다양한 식물에서 증명하였다. 옥수수의 ZmSUT1 유전자가 결여된 식물은 잎에서 설탕을 다른 곳으로 보내는 것이 감소되어 다량의 탄수화물이 잎에 축적되고 그 결과 일찍 노화가 일어났다 (Slewinski et al. 2009). 벼의 경우도 OsSUT1 유전자의 발현이 감소되면 설탕 이동이 저하되어 종자의 크기가 줄어들고 발아도 지연되었다 (Ishimaru et al. 2001).

설탕을 세포 밖으로 이동시키는 막단백질은 SWEET이다 (Chen et al. 2011). SWEET 단백질이 애기장대에서 발견된 후 동물을 포함한 모든 생명체에서 그 존재가 확인되었는데, 고등생물의 SWEET 단백질은 세포막을 7번 통과하는 데 반해 박테리아에서 발견되는 것은 막을 통과하는 부위가 한 곳이고 구조가 간단하여 semiSWEET라고 불린다. 식물의 SWEET 단백질은 체관으로 설탕을 이동하는 역할 이외에도 꽃가루에 설탕 공급, 꿀 분비, 병저항성 등 다양한 생리활동에 중요한 역할을 한다 (Jeena et al. 2019). SWEET 유전자는 SUT 유전자처럼 여러 개가 한 종에 존재하기 때문에 이들 중 한 유전자가 결여되어도 표현형 변화가 크게 일어나지 않는다. 그런데 OsDOF11은 여러 SWEET와 SUT 유전자를 동시에 조절하는 전사인자로, 이 유전자에 변이가 일어나면 설탕 이동이 감소하고 병에 대한 민감도가 줄어드는 것이 관찰되었다 (Wu et al. 2018). 물이 부족하면 식물은 가뭄을 견디기 위해 지상부 성장을 감소시키고 뿌리 성장을 촉진시키는데, 이는 설탕이 뿌리로 활발히 이동하기 때문이다. 가뭄이 들면 SWEET 단백질이 SnRK2에 의해 인산화되어 설탕 이동이 촉진된다 (Chen et al. 2022).

사탕무의 설탕운반체 BvSUT1의 mRNA 양 및 단백질 함량은 높은 농도의 설탕에 의해 감소한다 (Chiou & Bush 1998). 사탕무의 잎을 떼어서 100mM 설탕용액에 담가놓으면 하루 사이에 설탕이 이동하는 속도가 반 정도로 감소한다. 농도를 증가시켜 250mM 설탕물에 담가놓으면 이동 속도가 20-25%로 감소한다. 알라닌 및 포도당 이동에는 변화가 없었고, 원형질에 존재하는 ATPase 활성

도에도 변화가 없는 것으로 보아 설탕 이동의 감소는 외부 설탕에 대한 특이한 반응으로 보인다. 포도당과 과당에 의해서도 설탕운반은 감소하지만 그 정도는 매우 약하다. 약하게나마 감소하는 이유는 포도당과 과당이 세포 내에서 설탕으로 바뀌어서 일어나는 간접적인 영향일 수도 있다. 포도당으로 전달되는 신호전달 기작을 방해하는 mannoheptulose가 설탕에 의한 영향을 억제하지 않는 것으로 보아, 설탕이 포도당으로 바뀌어 그 하위에서 일어나는 영향으로 보이지 않고 보다 직접적인 역할로 유추된다. 이 결과는 설탕이 이용되는 조직에서 설탕이 빠르게 소진되지 않으면 관다발에 설탕 농도가 증가하여 체관부에서 설탕 이동 속도가 감소하고 그 결과 엽육세포에 탄수화물이 축적됨으로써 광합성 속도가 축소한다는 것을 암시한다. 반대로 관다발에서 설탕 농도가 낮아지면 SUT 유전자가 활성화되어 설탕 이동이 촉진된다.

애기장대의 설탕운반체 AtSUC2 유전자의 프로모터 부위를 GUS에 붙여서 조사한 결과, 체관부에서 특이하게 발현하는데 잎의 끝부분에서 발현이 시작되어 아랫부분으로 발현이 확장되고 뿌리와 열매에서도 발현되는 것으로 보아 AtSUC2는 설탕의 농도가 높은 곳에서 발현이 유도되는 것으로 보인다 (Truernit & Sauer 1995). 그러나 설탕 용액에 잎을 따서 24시간 넣어놓아도 GUS 발현이 증가하지는 않았으며, 설탕에 의해 GUS 발현이 감소하는지는 분석하지 않았다.

AtSUC2 단백질 분해와 인산화가 설탕을 운송하는 데 중요한 역할을 하는 것이 밝혀졌다 (Xu et al. 2020). 애기장대를 강한 빛 아래로 이동시키면 광합성이 증가되어 설탕 농도가 증가하는데, 설탕운반체인 AtSUC2의 mRNA 양에는 변화가 없으나 AtSUC2 단백질 함량이 증가한다. 빛이 적은 환경에서는 AtSUC2 단백질 빠르게 분해되나 빛이 많은 조건에서는 AtSUC2 단백질의 분해가 서서히 일어나기 때문인데, proteasome 억제제인 MG132를 넣어주면 분해가 억제되는 것으로 보아 E3 ligase에 의해 AtSUC2 단백질이 분해되는 것으로 보인다. AtSUC2 단백질이 ubiquitin-conjugating enzyme 34 (UBC34)에 의해 유비퀴틴화되어 분해되는 것이 밝혀졌다. UBC34 단백질이 결합된 변이체는 AtSUC2 단백질 함량이 많아지고 그 결과 체관부에 설탕을 적재하는 기능이 증가하여 생산성이 증가하는 것으로 보아 이 단백질이 설탕 운반에 중요한 역할을 하는 것으로 보인다. 또한 AtSUC2은 wall-associated kinase like 8 (WAKL8)에 의해 인산화되는데, AtSUC2의 인산화는 설탕의 이동 능력을 증가시킨다 (Xu et al. 2020). 그런데 AtSUC2 단백질의 유비퀴틴화 또는 인산화에 설탕이 관여하는지 여부는 분

석되지 않았다. 단백질 탈인산화효소(phosphatase) 억제제인 오카다산(okadaic acid)을 처리하면 원형질막을 통한 설탕 흡수가 감소하는 것으로 보아 설탕운반체의 인산화가 설탕 운반에 관여하는 것으로 보인다 (Robin et al. 1998).

III. 탄수화물 대사

광합성이 활발해지면 광합성 조직에서 생산된 설탕이 저장 조직으로 이동하여 녹말로 저장된다. 따라서 녹말 합성 경로에 관여하는 유전자의 활동은 설탕 농도에 민감할 것이다. 녹말이 만들어지는 경로에서 제일 첫 번째 단계는 설탕이 UDP와 반응하여 과당과 UDP-포도당으로 갈라지는 것이다. 생성된 UDP-포도당은 포도당 1-인산(G1P)으로 인산화 된다. 한편 과당은 인산화반응에 의해 과당 6-인산 (F6P)으로 전환되며, 다시 포도당 6-인산(G6P)으로 바뀌고, G6P는 G1P로 상호변환된다. G6P는 엽록체 안으로 들어가 G1P로 전환되어 ATP와 반응하여 ADP-포도당을 만든다. ADP-포도당은 중합반응에 의해 녹말로 축적된다 (그림 2).

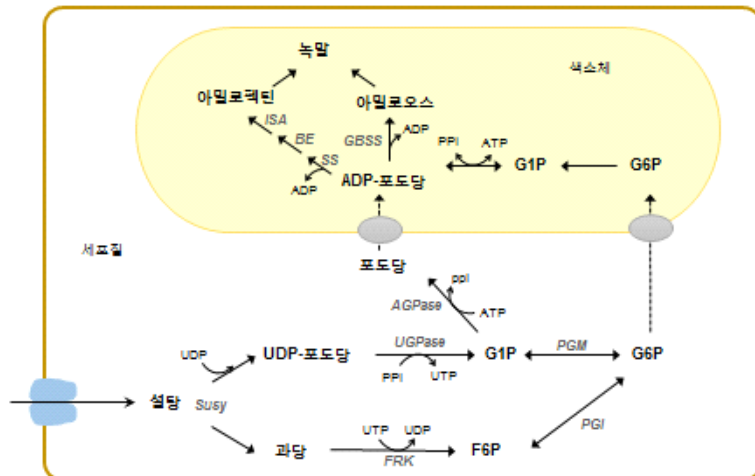


그림 2. 저장세포 내에서 녹말 생합성 경로. G1P, 포도당 1-인산; G6P, 포도당 6-인산; F6P, 과당 6-인산; AGPase, ADP-glucose pyrophosphorylase; BE, branching enzyme; DBE, debranching enzyme; FRK, fructokinase; GBSS, granule bound starch synthase; PGM, phosphoglucose mutase; SS, starch synthase; UGPase, UDP-glucose pyrophosphorylase.

녹말 합성의 첫 번째 단계는 이당류인 설탕이 단당류인 과당과 UDP-포도당으로 갈라지는 것인데, 이를 조절하는 효소는 sucrose synthase (SUS)이다. 감자의 잎에서 이 단백질을 전사하는 *Sus4* 유전자의 발현이 설탕에 의해 촉진된다 (Fu & Park 1995, Purcell et al. 1998). 이에 반해 *Sus3* 유전자는 설탕에 반응하지 않았다. 잎을 떼어서 설탕 용액에 넣고 암조건에서 실험을 하였는데, 처리한 기간이 3일간이어서 *Sus3* 유전자의 설탕반응은 간접적인 결과일 수 있다. 또한 다른 당류로 처리한 결과가 없어서 *Sus4* 유전자 발현 증가가 설탕 특이하게 올라갔는지 알 수 없다. *Sus4* 유전자의 프로모터 부위를 GUS 유전자에 붙여서 형질전환체를 만든 후 설탕을 처리하였더니 GUS의 발현이 올라갔다. 이 결과는 설탕이 *Sus4* 유전자의 전사 시작점에서 작용하는 것을 암시한다.

두 번째 단계는 UDP-포도당이 G1P로 전환되는 과정인데, 이를 촉진시키는 효소인 UDP-glucose pyrophosphorylase (UGP)를 생산하는 유전자의 발현도 설탕에 의해 촉진된다 (Ciereszko 2001). UGP 효소는 가역반응을 일으켜 G1P로부터 UDP-포도당을 만들기도 하여, 설탕과 섬유질을 합성하는 데 관여한다. 애기장대의 잎을 떼어서 암조건에서 10시간 설탕 처리를 하면 UGP 유전자 발현이 크게 증가한다. 이 유전자는 명조건에서 설탕이 없어도 발현이 강하게 일어나기 때문에 이 조건에서는 설탕의 효과를 볼 수 없다. UGP 유전자는 포도당, 솔비톨, 만니톨, PEG, KCl 등에 의해 발현이 증가하지 않고 설탕 특이하게 발현이 증가한다. Hexokinase 유전자의 발현이 증가되었거나 감소된 변이체에서 설탕에 의한 UGP 유전자 발현은 대조구에 비해 다른 점이 없는 것으로 보아 설탕이 분해되어 생성된 단당류가 신호전달 과정에 관여하지 않는 것으로 보인다.

G1P를 ADP-포도당으로 변화시키는 세 번째 단계를 조절하는 효소는 ADP-glucose pyrophosphorylase (AGPase)인데, 두 개의 대단위 단백질 AGPL과 두 개의 소단위 단백질 AGPS로 구성되어 있다 (Preiss 1991). 다양한 식물에서 분리한 유전자를 비교 분석한 결과, AGPS는 아미노산 서열이 매우 보존되어 있는 반면, AGPL의 서열은 상대적으로 덜 보존되어 있다.

고구마에는 3개의 유전자가 AGPL을 전사하는데 줄기에서 주로 발현하며 덩이 뿌리에서도 발현하지만 뿌리와 잎에서는 발현하지 않는다. 그런데, 12시간 암처리를 한 고구마 잎을 떼어서 동일 조건에서 잎자루를 3%의 설탕 용액에 담가두면 12시간 내에 AGPL 유전자의 발현이 증가한다 (Harn et al. 2000). 같은 농도의 포도당과 과당에 의해서 이 유전자의 발현이 올라가지 않음으로 고구마의

AGPL 유전자는 설탕 특이의 반응을 보이는 것으로 유추할 수 있다. 고구마의 AGPS를 전사하는 두 개의 유전자 중 하나인 sTL1의 발현은 설탕에 의해 크게 증가하는 반면 다른 유전자 sTL2의 발현은 약간 증가하였다 (Bae & Liu 1997). 빛에 의해서도 이 유전자들의 발현이 증가하는 것을 보였는데, 이는 광합성에 의해 설탕이 생성되어서 나타나는 현상일 것이다. 그런데 이 연구에서 설탕 대신 포도당 같은 다른 당을 사용한 대조구 실험이 결여되어 있어서 이 반응이 설탕 특이의 발현인지의 여부를 분석하지 않았다.

감자에서도 유사한 발견이 이루어졌다. 감자의 AGPL 단백질을 전사하는 유전자 agps1과 agps2의 발현이 잎에서는 약하게 일어나는데, 암조건에서 6%의 설탕 용액에 잎을 담가 놓으면 설탕이 없는 용액에 놓은 대조구에 비해 8~12시간 이내에 이 유전자들의 발현이 2배 이상 증가하였다. 그런데 다른 당에 의한 반응을 분석하지는 않았으며, 저농도 설탕에서의 반응을 연구하지도 않아 설탕 특이의 반응인지 알 수 없다 (Müller-Röber et al. 1990; Cognata et al. 1995).

애기장대의 경우 AGPL을 전사하는 두 개의 유전자 및 AGPS를 전사하는 한 개의 유전자가 설탕에 의해 잎에서 발현이 올라갔다 (Sokolov et al. 1998). 포도당에 의해서도 약하게 발현이 올라갔는데, 포도당이 잎으로 흡수되는 효율이 낮기 때문인지 아니면 포도당이 세포에서 설탕으로 바뀌어서 발현을 올렸는지에 대한 연구는 없다. 설탕에 의해 이들 유전자의 발현이 올라가는 현상은 암에서 자란 식물을 빛 아래로 옮겨도 비슷하게 일어난다. 광합성 산물인 설탕이 신호물질로 작용해서 일어나는 현상으로 해석된다. 이 연구에서도 설탕이 분해되어 생성된 포도당에 의해 발현이 올라갔는지 여부를 분석하지 않았다.

토마토의 경우 3개의 AGP 유전자가 설탕에 의해 발현이 올라갔다 (Li et al. 2002). AGPB와 AGPS1 유전자는 잎에서 거의 발현하지 않으나 설탕에 의해 7시간 만에 발현이 올라가는 것이 관찰되었으며, AGPS2의 경우는 설탕이 없는 조건에서도 발현이 어느 정도 일어나지만 설탕에 의해 발현이 증가되었다. 반면 AGPS3 유전자는 설탕 처리와 무관하게 발현되었다. AGPS1 유전자는 토마토 열매에서도 설탕에 의해 3시간 만에 발현이 올라가서 24시간까지 발현이 증가한 상태를 유지하지만 48시간이 지나면 발현이 감소하였다. 그러나 AGPS2와 AGPB 유전자는 설탕이 들어가기 전에 이미 높은 수준에서 발현이 되고 있었고 설탕이 들어가도 발현량의 변화는 없었다. 그런데 이 연구에서도 포도당이나 과당 등 다른 당에 의해서도 AGP 유전자의 발현이 증가하는지를 분석하지 않아서

설탕 특이의 반응인지 여부는 알 수 없다.

녹말 합성의 마지막 단계는 ADP-포도당에서 ADP를 떼어내고 포도당이 서로 붙어 길이 성장을 하는 것이다. 녹말은 두 종류의 효소에 의해 커지는데, 자라고 있는 탄수화물 사슬에 포도당을 붙여서 사슬 길이를 길게 하는 효소는 granule-bound starch synthase (GBSS)이며, 사슬이 곁가지를 치게 하는 효소는 starch synthase (SS)이다. 이 두 종류의 효소 중 GBSS를 만드는 유전자의 발현이 설탕에 의해 증가한다 (Wang et al. 2001). 고구마의 GBSSI 유전자의 발현을 분석한 결과, 암조건에서는 위에서 발현하지 않으나 빛을 쬌어주면 4시간 후에 강하게 발현하며 8시간 후에는 발현이 떨어지다가 12시간 후에는 발현이 거의 없어지는 것이 관찰되었다. 이 유전자의 발현은 암에서 24시간 처리한 위에서 6% 설탕에 의해서도 강하게 증가되는데, 포도당이나 과당을 단독으로 처리하면 반응하지 않으나 둘을 동시에 넣어주면 이 유전자의 발현이 증가된다. 세포 내에서 포도당과 과당이 합쳐 설탕이 되어서 유전자의 발현을 조절한 것으로 보인다. 포도당이 유전자의 발현을 조절하는 경로에는 hexokinase를 필요로 하는데, 이 효소의 기능을 억제하는 glucosamine을 처리하여도 설탕에 의한 발현 증가를 억제하지 않았다. 이는 포도당이 이 유전자의 발현 조절에 관여하지 않음을 암시한다. 그러나 오키다산은 설탕의 촉진 효과를 완전히 막는 것으로 보아 단백질의 인산화 반응이 설탕이 세포 안으로 들어가는데 필요하거나 설탕 신호전달 과정에 관여하는 것으로 보인다. 이상의 결과는 녹말 합성의 모든 단계를 설탕이 조절한다는 것을 암시한다.

프락탄(fructan)은 벼를 제외한 대부분의 화본과 식물의 줄기에 저장되는 탄수화물의 하나로 추위나 가뭄으로부터 식물을 보호하는 역할을 한다. 프락탄은 설탕으로부터 2단계에 의해 생성되는데, 그 두 번째 단계를 매개하는 6-sucrose:fructan fructosyltransferase (6-SFT) 유전자의 발현이 보리의 잎에서 설탕에 의해 촉진되어 프락탄 농도가 증가한다 (Nagaraj et al. 2001). 6-SFT 프로모터를 GUS에 연결하고 이를 발현하는 형질전환체를 만든 후 엽육세포를 관찰한 결과 설탕이 있는 배지에서만 발현되었으므로 설탕 신호를 받는 곳은 이 유전자의 프로모터 부위로 보인다. 만니톨을 대조구 실험으로 사용하였으나, 포도당 등 다른 당류에 의한 반응을 연구하지 않아서 설탕 특유의 발현 촉진인지는 규명하지 못했다.

밀에서도 프락탄의 함량이 설탕에 의해 증가하는데 이는 프락탄 합성에 관여

하는 6-SFT 유전자 및 그 전 단계에서 작용하는 1-sucrose:sucrose fructan fructosyltransferase (1-SST) 유전자의 발현이 설탕에 의해 증가하기 때문이다 (Martinez-Noël et al. 2001). 포도당과 과당도 프락탄 합성 유전자들의 발현을 증가시키나 그 정도가 크지 않았다. 이 단당류의 탄수화물이 세포 내에서 설탕으로 바뀌어 이 유전자의 발현을 자극하였을 것으로 추정된다. 그런데 이 설탕반응에 Ca^{2+} 이 관여하는 것으로 보인다 (Martinez-Noël et al. 2006). 칼슘 이온용해제 EDTA나 EGTA, BAPPT를 넣으면 설탕에 의한 프락탄 합성 증가가 감소한다. 칼슘통로 억제제 lanthanum chloride와 ruthenium red도 설탕에 의한 6-SFT 유전자 반응을 거의 대부분 억제한다. 또한 설탕은 칼슘 이온이 밀의 잎과 뿌리의 세포질로 들어가는 것을 촉진하는 것으로 보아 Ca^{2+} 이 세포 안과 밖에서 설탕 신호전달 과정에 관여함을 시사한다.

IV. 저장단백질

설탕은 저장 조직에서 탄수화물 이외에도 다른 영양분의 축적을 촉진하는데 그 중 하나는 저장단백질이다. 감자는 수용성 단백질의 30~40%가 patatin이라고 하는 저장단백질이다. 이 저장단백질을 만드는 유전자의 프로모터에 GUS 리포터를 달고 감자에 넣어서 만든 형질전환체를 분석한 결과, GUS 발현이 저장 조직인 덩이줄기에서 강하게 발현하지만 다른 조직에서는 발현하지 않는 것을 관찰하였다. 이 식물체의 줄기 절편이나 잎을 따서 설탕물에 담가 놓으면 GUS가 강하게 발현되었다 (Wenzler et al. 1989, Jefferson et al. 1990). 그런데 저농도(60mM)의 설탕에서는 발현 변화가 거의 없고 고농도(300mM)에서만 발현이 올라가는 것과 리포터 발현을 3주 후에 관찰한 점으로 보아 설탕이 신호물질로 작용하기 보다는 간접적으로 patatin 프로모터를 자극한 것으로 보인다.

고구마에는 수용성 저장단백질의 60~80%는 sporamin이며 약 5% 정도가 β -amylase이다. 고구마의 엽병을 잘라 설탕 용액에 담가 놓으면 잎과 잎자루에서 탄수화물 축적과 함께 sporamin과 β -amylase 단백질 함량이 증가하며 이 단백질의 유전자 발현도 증가한다 (Nakamura et al. 1991). 발현 정도는 설탕 농도에 비례하여 6% 용액에서 정점에 다다르며, 유전자 발현은 설탕 처리 후 6시간

에 관찰되기 시작하여 3주간의 실험기간 동안 지속적으로 증가한다. 포도당과 과당도 이 유전자들의 발현을 촉진하는 것으로 보아 감자에서와 마찬가지로 설탕이 신호물질로 저장단백질 유전자의 발현을 올렸다고보다는 간접적으로 이 유전자들을 활성화하는 것으로 보인다.

애기장대에서도 β -amylase 단백질 함량 및 유전자 발현이 설탕 처리에 의해 크게 증가한다 (Mita et al. 1995). β -amylase mRNA 축적은 설탕 처리 후 1일 만에 관찰되었으며 2일 및 3일 후에도 동일 양의 mRNA가 관찰되었다. 포도당과 과당도 이 유전자의 발현을 촉진하는 것으로 보아 앞서 감자와 고구마에처럼 설탕 특이의 신호는 아닌 것으로 보인다. 흥미롭게도 설탕에 의한 이 유전자 발현 촉진은 명조건에서만 관찰되고 암조건에서는 보이지 않았다. 반면 고구마에서는 명조건과 암조건에서 동일하게 설탕반응이 보였다. 따라서 애기장대에 β -amylase 유전자는 설탕과 빛이 모두 필요하지만, 고구마에서는 설탕만 필요해 보인다. 애기장대 β -amylase 프로모터를 GUS 리포터에 붙여 연구한 결과 설탕은 이 유전자의 프로모터에 작용하는 것으로 보인다.

V. 안토시아닌

안토시아닌은 꽃이나 열매에 축적되는 색소체로 곤충이나 새를 불러들여 꽃가루받이를 촉진하고 열매를 멀리 퍼지게 하는 역할을 한다 (Winkel-Shirley 2001). 또한 잎이나 뿌리 등에서도 생성되어 가뭄, 염분, 자외선 등의 환경 스트레스를 받으면 생기는 활성산소를 없애는 기능을 한다 (Gould et al. 2002). 안토시아닌 생합성 경로는 페닐알라닌에서 시작되어 여러 단계의 반응을 거쳐 다양한 종류의 분자가 생성된다 (Holton & Cornish 1995). 초기 단계에서는 phenylalanine ammonialyase (PAL), cinamate 4-hydroxylase (C4H), 4-coumarate-CoA ligase (4CL)에 의해 페닐알라닌이 4-coumaryl CoA로 바뀐다. 다음 단계는 chalcone synthase (CHS)에 의해 3 분자의 malonyl-CoA를 단계적으로 4-coumaroyl-CoA에 응축시켜 노란색을 띄는 naringenin chalcone이 형성된다. 이 색소는 chalcone isomerase (CHI)에 의해 무색의 naringenin으로 바뀐다. 다음은 dihydrokaempferol (DHK)을 생성하는 단계

로 flavanone 3'-hydroxylase (F3H)에 의해 이루어진다. DHK은 flavonoid 3'-hydroxylase (F3'H)에 의해 수산화되어 dihydroquercetin (DHQ)이 되거나, flavonoid 3'5'-hydroxylase (F3'5'H)에 의해 수산화되어 dihydromyricetin (DHM)이 된다. 생성된 dihydroflavonol (DHK, DHQ, DHM)은 최소 2단계의 화학 반응에 의해 다양한 색깔을 띤 anthocyanin으로 바뀐다. 첫 단계에서는 dihydroflavonol 4-reductase (DFR)에 의해 leucoanthocyanidin으로 환원되며, 그다음 단계에서는 anthocyanin synthase (ANS)에 의해 산화되어 붉은 색의 cyanidin, 붉은 벽돌색의 pelargonidin, 또는 푸른색의 delphinidin이 형성된다. 이 색소체들은 탈수와 당화 반응 등에 의해 다양한 색의 anthocyanin으로 전환된다 (그림 3).

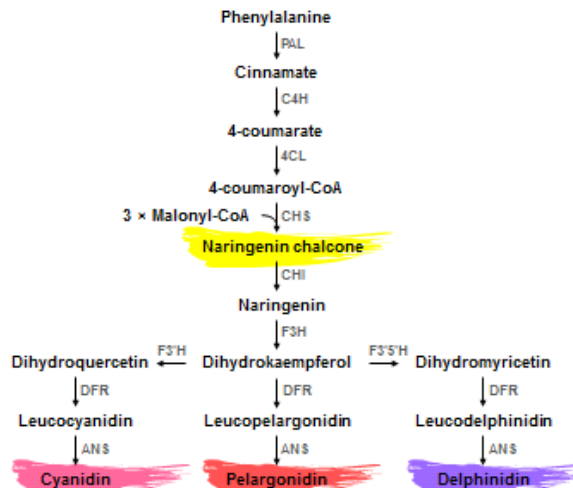


그림 3. 안토시아닌 생합성 경로. PAL, phenylalanine ammonia lyase; C4H, cinnamate 4-hydroxylase; 4CL, 4-coumarate CoA ligase; CHS, chalcone synthase; CHI, chalcone isomerase; F3H, flavanone 3-hydroxylase; F3'H, flavonoid 3' hydroxylase; F3'5'H, flavonoid 3'5' hydroxylase; FLS, flavonol synthase; DFR, dihydroflavonol 4-reductase; ANS, anthocyanidin synthase.

안토시아닌 생합성이 설탕에 의해 촉진되는 것이 여러 식물에서 보고되었다. 유럽종 포도인 *Vitis vinifera* 배양세포에서 안토시아닌 함량이 150mM 설탕에 의해 12배 증가하였다 (Larronde et al. 1998). 포도당과 과당에 의해서도 안토시아닌이 축적되는 것으로 보아 설탕 특이의 반응이라기보다는 단당류에 의한 반응일 가능성이 크다. 만노오스도 설탕과 유사한 반응을 보이며 mannoheptulose가

설탕반응을 억제하는 것으로 보아 HXK가 신호전달 물질로 작용하는 것으로 유추된다 (Vitrac et al. 2000). Ca^{2+} 채널을 막는 verapamil과 LaCl_3 가 설탕반응을 억제하며, EGTA 처리로 Ca^{2+} 기능을 차단하면 설탕반응이 감소하는 것으로 보아 Ca^{2+} 가 설탕에 의해 색소체 생산을 활성화하는 데 필요한 것으로 보인다. 단백질의 인산화 및 탈인산화를 억제하는 화학물질도 설탕반응을 저해하는 것은 이 반응에 단백질 인산화/탈인산화가 관여하는 것으로 유추된다 (Vitrac et al. 2000). 안토시아닌 생합성 과정에서 작용하는 DFR과 ANS를 만드는 유전자 발현이 설탕에 의해 증가된다 (Gollop et al. 2001, 2002).

설탕은 절화의 발달과 꽃 색깔 촉진에 흔히 사용된다 (Halevy & Mayak 1981). 장미, 히아신스, 리아트히스, 꽃도라지, 페튜니아 꽃잎을 떼어서 설탕 용액에 담가 놓으면 안토시아닌 생합성이 증가한다 (Weiss 2000). 설탕이 꽃 색깔을 증진시키는 것이 단순히 에너지 공급에 의한 것인지 또는 과량의 당이 스트레스로 작용해서인지 아니면 신호물질로 작용해서 인지는 연구되지 않았다. 페튜니아의 경우 만니톨은 꽃잎의 안토시아닌 축적을 촉진하지 않는 것으로 보아 다량의 당을 처리하여 생긴 삼투압 스트레스에 의한 것으로 보이지는 않는다. 그러나 포도당과 과당에 의해서도 안토시아닌 색소체가 축적되는 것으로 보아 높은 에너지 공급이 색소체 생합성을 촉진하는 것으로 보인다 (Weiss et al. 1992). 그런데 대사가 잘 일어나지는 않지만 HXK에 의해 인산화가 일어나는 만노오스에 의해 색소체가 축적되며, 탄수화물 대사가 일어나지는 않지만 HXK의 또 다른 기질인 2-deoxyglucose도 안토시아닌 유전자의 발현을 촉진하는 것으로 보아 당이 에너지로 쓰여 유전자의 발현이 증가하기 보다는 신호물질로 작용하는 것을 암시한다 (Neta-Sharir et al. 2000). 또한 HXK 기능을 억제하는 mannoheptulose는 당에 의한 안토시아닌 축진을 완전히 억제하는 것으로 보아 HXK가 당의 신호전달에 핵심적인 역할을 하는 것으로 보인다.

무의 하배축을 떼어내어 175mM 설탕 용액에 담가 놓으면 1일 후부터 안토시아닌 함량이 증가하기 시작하여 6일 후에는 그 함량이 10배 정도 증가한다 (Hara et al. 2003). 포도당과 과당도 안토시아닌 축적을 촉진한다. 그러나 만노오스나 3-O-methyl-D-glucose (OMG)에 의해서는 반응이 일어나지 않는 것으로 보아 삼투압에 의한 반응은 아니다. CHS와 ANS 유전자의 발현이 당에 노출된 후 1일 만에 증가하기 시작하여 6일간의 실험 기간 동안 지속적으로 상승하였다. 설탕, 포도당, 과당에 모두 반응하는 것으로 보아 설탕 특이의 신호전달이라기

보다는 포도당이나 포도당 대사산물이 신호물질로 작용하는 것으로 보인다. 그런데 HXK를 통한 신호전달은 아닌 것 같다. HXK 경로라면 HXK의 기질인 만노오스에 의해 안토시아닌 축적이 일어나야 하는데 그렇지 않았다.

애기장대에서도 설탕에 의해 안토시아닌 생합성 유전자의 발현이 증가하여 안토시아닌이 축적된다 (Teng et al. 2005, Solfanelli et al. 2006). 말토오스와 포도당도 안토시아닌을 축적시키나 그 정도는 설탕에 비해 약하고 느리다. 설탕 처리 후 12시간에서 이미 안토시아닌이 축적되기 시작하여 그 후 지속적으로 증가하지만 말토오스와 포도당은 처리 60시간 후까지 안토시아닌 함량에 큰 변화가 없었고 120시간이 지나야 색소체 함량이 올라갔다. 따라서 이 당들의 효과는 간접적인 영향으로 보인다. 설탕의 농도별 실험에서 10mM에서도 안토시아닌 축적이 촉진되며 100mM까지 농도에 비례하여 색소체의 양이 증가한 것으로 보아 설탕이 특이하게 신호 물질로 작용한 것으로 보인다 (Teng et al. 2005).

43개의 애기장대 자연적 변종을 조사한 결과 Cvi 변종은 설탕에 대한 반응이 가장 적은 것으로 나타났다. 설탕에 반응하여 안토시아닌을 축적하는 Ler 변종과 반응하지 않는 Cvi 변종을 교배하여 설탕에 반응하는 형질을 분석한 결과 4개의 QTL이 존재하는데 그중 가장 영향이 큰 자리에 있는 유전자를 mapping한 결과 AtMAP75가 유력한 후보 유전자로 지목되었다. AtMAP75 유전자에 변이가 일어난 식물을 분석한 결과 색소체가 축적되지 않는 것으로 보아 이 유전자가 설탕반응에 의해 색소 축적을 조절하는 것으로 보인다. 실제로 설탕은 AtMAP75 유전자의 발현을 증가시킨다 (Teng et al. 2005).

플라보노이드 및 안토시아닌 생합성에 관여하는 여러 유전자를 분석한 결과 대부분의 유전자가 설탕에 의해 발현이 유도 되었는데, 15mM 농도면 발현을 올리는 데 충분했으며 60-90mM에서 정점에 다다랐다 (Solfanelli et al. 2006). 설탕 처리 후 6시간 이내에 mRNA가 검출되었으며, 포도당, 과당, 만니톨 등 다른 당에는 반응하지 않았다. 포도당 신호인자로 알려진 HXK1은 안토시아닌 합성 유도에 관여하지 않는 것으로 보인다. 설탕이 다량으로 축적되는 돌연변이의 경우 외부에서 설탕을 가하지 않아도 안토시아닌 생합성 유전자의 발현이 증가한다. 그런데 애기장대에서 관찰한 설탕 특이의 반응은 앞서 기술한 *vitis vinifera* 배양세포와 피튜니아 꽃, 그리고 무의 하배축에서 안토시아닌 축적이 설탕 뿐 아니라 포도당과 과당에 의해서도 일어난 것과는 상반된다.

VI. 병저항성

설탕은 병저항성을 증가시킨다고 보고되었다. 옥수수 종자에서 분리한 병저항성 관련 PRms 유전자는 곰팡이 병원균의 감염에 의해 발현이 증가하는데 이 유전자를 담배에 발현시키면 다양한 병원균의 공격으로부터 식물을 보호하는 역할을 했다 (Murillo et al. 2003). 이 유전자를 벼에서 과발현한 경우에도 이와 유사한 결과가 나타나서 도열병균인 *Magnaporthe oryzae*와 또 다른 곰팡이 병을 일으키는 *F. moniliforme*에 저항성을 증가시키며, 병원성 세균인 *Erwinia chrysanthemi*에 대해서도 저항성이 증가되었다 (Gómez-Ariza et al. 2007). 흥미롭게도 PRms 유전자가 과발현된 벼를 분석한 결과 잎에서 설탕 농도가 증가되는 것이 관찰되었다. 이 결과를 토대로 벼를 키우는 용액에 300mM의 설탕을 넣어준 결과 PR1a, PR1b 등 병저항성 관련 유전자들의 발현이 6시간 후에 잎에서 크게 증가하는 것이 관찰되었다. 또한 300mM 설탕 용액을 잎에 뿌리고 1일 후 도열병균을 접종한 결과 설탕을 처리한 식물은 7% PEG나 물을 뿌려준 대조구에 비해 병저항성이 크게 증가하였다.

이와 유사한 결과가 애기장대에서도 관찰되었다 (Thibaud et al. 2004). 애기장대 식물이 자라는 용액에 설탕을 첨가하면 PR1, PR2와 PR5 등 병저항성 유전자 발현이 증가했다. 포도당도 PR2 유전자 발현을 올렸지만 그 정도가 약했다.

VII. 발달

설탕은 식물이 자라고 발달하는데 필요한 에너지원이며 구조를 형성하는데 필수적인 물질이다. 그뿐만 아니라 설탕은 세포분열을 촉진하고 리보솜 합성을 증가시키는 등 식물의 성장과 발달을 조절하는 신호물질로도 작용한다.

애기장대 배양세포 배양액에 설탕을 넣어주면 세포분열 과정 중 G1 시기를 촉진하는 CycD 유전자들의 발현이 상승한다 (Riou-Khamlichi et al. 2000). 1~3% 설탕을 넣어준 후 4시간 경과하면 CycD2 mRNA 양이 4배 증가하고 CycD3 mRNA 양은 9배 증가했다. 그런데 포도당에 의해서도 CycD3 mRNA 양이 증가하였다. 또한 발아 후 8일 된 애기장대 어린 식물에 설탕을 넣어주면

CycD2와 CycD3 유전자 발현이 6시간 후에 15배 증가했다. Protein serine-threonine phosphatase type 2A(PP2A)와 PP1의 억제제인 오카다산에 의해 설탕에 의한 CycD 유전자 발현 유도가 억제된다. 또한 PP1과 PP2B를 억제하는 tautomycin에 의해서도 발현이 저하한다. 이 결과는 당에 의해 CycD 유전자 발현을 올리는데 탈인산화 과정이 관여하는 것을 암시한다.

설탕은 리보솜 합성을 촉진한다 (Kojima et al. 2007). 애기장대 어린 식물에서 리보솜 단백질들의 합성을 전반적으로 조절하는 nucleolin 유전자의 발현이 6% 설탕에 의해 2시간 내에 상승하기 시작하여 6시간에 정점에 다다른다. 소량(10mM)의 포도당에 의해서도 이 유전자의 발현이 올라가나 만니톨, 2-deoxy-glucose, 3-O-methylglucose에 의해서는 발현이 유도되지 않는 것으로 보아 포도당을 통한 신호전달로 보인다. pre-rRNA를 성숙시키는데 작용하는 small nuclear ribonucleoprotein complex와 snoRNPs 유전자의 발현도 설탕에 의해 3~10배 증가한다. 또한 리보솜 단백질을 생산하는 유전자의 발현도 설탕에 의해 증가된다. 에너지가 도착하면 세포를 활성화하기 위해 당이 신호물질로 리보솜 합성에 관여하는 여러 유전자를 동시에 촉진하는 것으로 보이나 그 기작을 규명하지는 못했다.

설탕은 세포분열과 활성을 촉진하는 것 외에도 식물의 발달과 성장에 영향을 미친다. Homeodomain leucine zipper (HDZip) 유전자 중 하나인 ATH13을 과발현한 애기장대 식물을 설탕이 포함된 배지에 키우면 일반 야생형 식물보다 떡잎과 잎의 폭이 좁아진다 (Hanson et al. 2001). 과발현된 ATH13이 설탕의 신호를 받아 잎 팽창을 방해하는 것으로 보인다. 포도당이나 과당에서도 폭이 좁아지나 그 효과는 매우 작다. 또한 HXK1 유전자의 발현을 낮추거나 높이더라도 설탕이 떡잎에 미치는 영향을 바꾸지 않는 것으로 보아 hexokinase를 통한 신호전달이 관여하지는 않는 것 같다.

광합성 과정에서 전자전달에 관여하는 plastocyanin 유전자가 애기장대 생장 초기에 활성화되는데 1~3%의 설탕은 이 유전자 발현을 억제한다 (Dijkwel et al. 1996). 포도당도 억제하나 그 효과가 약하며 과당, trehalose, 만니톨은 아무런 영향을 주지 않는 것으로 보아 plastocyanin 억제는 설탕 특이의 반응으로 보인다. Plastocyanin 유전자 발현을 설탕이 억제하는 기작을 밝히기 위해 유전학적 방법을 추구했다 (Dijkwel et al. 1997). Plastocyanin 프로모터에 형광을 내는 단백질을 만드는 luciferase 유전자를 붙여서 애기장대에 형질전환 시켜 얻

은 식물체는 형광을 발산하는데 설탕에 의해 형광 발산이 억제된다. 이 식물의 종자에 돌연변이를 유도시킨 후 설탕에 의해 형광 발산이 억제되지 않는 4종류의 변이체를 분리했다. 이 변이체에서는 plastocyanin 발현이 설탕에 의해 억제되지 않는다. 흥미롭게도 plastocyanin 유전자 이외에도 광합성에 관련한 chlorophyll a/b-binding protein (CAB) 유전자와 RbcS 유전자의 발현도 야생형에서 설탕에 의해 발현이 억제되었는데 위에 기술한 변이체에서는 설탕에 의한 억제 현상이 일어나지 않았다.

애기장대 어린 식물을 설탕이 없는 배지에 키우며 암조건에서 키우다가 근적외선에 4시간 노출시키면 짧은 하배축에 노란색의 열린 떡잎 표현형을 보인다. 이러한 표현형은 토마토에서도 나타나는데 피토크롬A에 의한 반응으로 밝혀졌다 (Barnes et al. 1996). 이러한 반응은 어린 식물을 설탕이 있는 배지에 키우면 나타나지 않는다 (Dijkwel et al. 1997). 이 결과는 설탕과 광수용체 사이에 어떤 연관관계가 있으리라는 것을 암시한다. 설탕은 하배축 신장을 촉진하는 브라시노스테로이드 호르몬과도 상호작용한다. 애기장대 어린식물을 암조건에서 키우면 하배축이 신장하는데, 낮은 농도(30mM)의 설탕을 넣어주면 하배축 신장이 크게 촉진되며 이러한 현상은 브라시노스테로이드 호르몬에 의해서도 일어난다 (Sheng et al. 2021). 설탕은 브라시노스테로이드 수용체인 BRI1과 BAK1의 결합을 유도하여 BIN2의 기능을 억제하고, TOR-S6K2 경로를 통해 BIN2를 분해하여 하배축 신장을 촉진하는 것으로 보인다 (그림 4).

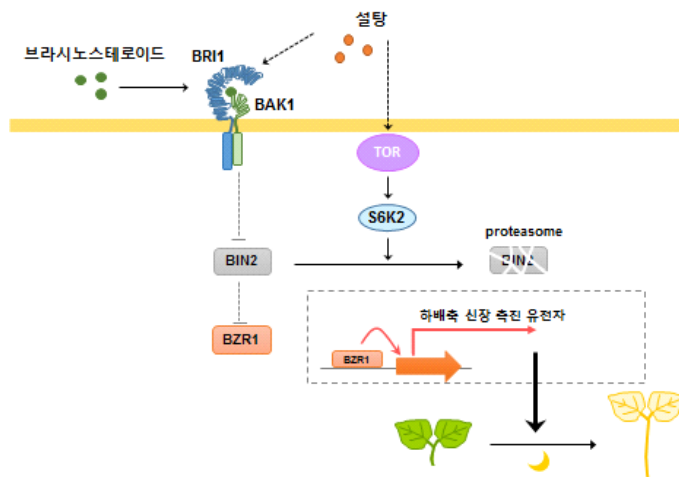


그림 4. 설탕이 브라시노스테로이드와 작용하여 하배축을 신장시키는 신호 전달 경로.

설탕은 뿌리에서 암모니아 흡수를 촉진하여 뿌리 성장을 돕는다. 감귤 뿌리에서 암모니아를 흡수하는데 작용하는 AMT 유전자의 발현이 1%의 설탕을 가한 후 5시간 이내에 2.5배 증가하였다 (Camanes et al. 2007). 그러나 포도당과 과당은 AMT 유전자의 발현 및 암모니아 흡수를 촉진하지 않았다. 광합성이 높아지면 뿌리에서 당의 농도가 증가하고 그 결과 AMT 유전자의 발현이 올라간다. 이러한 결과는 광합성에 의해 생성된 설탕이 뿌리로 이동하여 신호물질로 작용하여 AMT 유전자를 활성화시켜 암모니아 흡수를 촉진하고 이로 인하여 뿌리 성장이 왕성해진다는 것을 보여준다. 이보다 앞서 3종류의 애기장대 AMT 유전자도 설탕에 의해 발현이 올라가는 것이 보고되었다 (Lejay et al. 2003). 또한 NO_3^- 운반체 유전자인 Nrt1과 Nrt2도 설탕에 의해 발현이 증가했다 (Lejay et al. 1999). 그 외에도 SO_4^{2-} 운반체인 Hst1 유전자 및 인(P) 운반체인 Pt2 유전자의 발현도 암조건 상태의 뿌리에서 설탕에 의해 증가되었다. 그런데 Nrt2 발현이 설탕 이외에도 포도당과 과당에 의해서도 설탕과 비슷한 정도로 증가하는 것으로 보아, 이 유전자의 발현이 설탕 특이의 신호에 의한 것은 아닌 것으로 보인다. 애기장대 AMT 유전자의 발현이 다른 당에 의해서도 발현이 증가하는지 여부를 실험하지 않아서 결론을 내리기 어렵다.

감자 줄기를 잘라서 설탕이 들어있는 배지에 올려놓으면 엽액에서 가지가 나올 자리에 저장기관이 발달한다. 그런데 4~8%의 설탕에 의해서만 이러한 반응이 일어나고 2% 설탕에 의해서는 일어나지 않는 것으로 보아 설탕이 저장기관 발달을 촉진하는 신호물질로 작용하였다고 보기는 어렵다 (Xu et al. 1998).

VIII. 개화

줄기로 자라는 생장점이 꽃을 발달시키기 위한 생장점으로 바뀌는 데에는 많은 에너지가 필요하며, 이러한 발달 변화를 전반적으로 조절할 신호가 필요하다. 다양한 식물에서 꽃 발달로 바뀌는 시기에 관다발의 체관부에 설탕의 농도가 증가하며 줄기생장점에도 설탕의 함량이 증가한다. 설탕 농도 증가는 꽃 발달로 전환되기 직전에 일어나는 것으로 보아 설탕이 꽃 발달을 촉진하는 신호물질로 유추된다.

설탕이 개화 신호를 받아 줄기생장점에 축적되는 것이 백겨자(*Sinapis alba*)에서 처음 관찰되었다 (Bodson & Outlaw 1985). 백겨자는 낮의 길이가 8시간으로 유지되면 꽃피는 것이 억제되는데 이 조건에서 키우던 식물을 낮의 길이가 22시간으로 한번 처리거나 밤에 빛을 8시간 쪼여서 밤을 교란시켜 개화를 유도하면 10시간 이내에 줄기생장점 내의 설탕 농도가 50% 증가한다. 그러나 포도당과 과당의 농도는 매우 낮았기 때문에 증가를 가늠하기 어려웠다. 줄기 정상부의 체관액을 분석한 결과 개화 촉진 후 설탕 농도는 초기 8~12시간 후에는 3.5배 증가하고 12~16시간 후에는 5배 증가하는 것이 관찰되었다 (Lejune et al. 1993).

도꼬마리(*Xanthium strumarium*)는 단일성 식물이어서 여름에는 꽃피지 않다가 일장이 짧아지면 꽃이 피는데 인위적으로 밤의 길이를 짧게 하거나 밤에 5분 동안 빛을 쬐어주면 개화 신호가 생겨 꽃 발달이 유도된다. 광주기를 변화시켜 꽃 분화를 유도한 후 잎에서 나오는 체관액을 분석한 결과 설탕의 농도가 증가하는 것이 관찰되었다 (Houssa et al. 1991). 장일성 식물인 애기장대를 단일 조건에서 키우다가 장일조건으로 옮기면 잎에 총 탄수화물 함량이 증가하기 시작하여 처리 32시간 후에 가장 높게 오른 후 급격히 감소했다 (Corbesier et al. 1998). 잎의 체관액에 들어 있는 탄수화물의 함량도 급격히 상승하여 처리 후 16~24시간 후 2~3배 증가 후 감소했다. 탄수화물을 적게 축적하는 돌연변이 애기장대의 경우 장일조건으로 개화를 유도하여도 개화가 촉진되는 효율이 낮는데, 그 이유는 체관액에 존재하는 탄수화물 함량이 낮으며 장일조건으로 개화를 유도하더라도 그 함량이 증가하지 않기 때문이다. 이러한 실험 결과는 체관액에 존재하는 탄수화물 함량의 증가가 개화를 유도하는 데 필요하다는 것을 입증한다. 체관액에 존재하는 탄수화물 별 분석은 하지 않았으나 체관의 주된 탄수화물이 설탕임으로 설탕 농도의 변화가 개화를 촉진한다고 유추할 수 있다.

장일성 화본과 식물인 독보리(*Lolium temulentum*)의 경우도 단일조건에는 체관액에 설탕이 높은 양으로 존재하지 않으나, 장일로 처리한 잎에서 체관액 내의 설탕 농도가 빠르게 올라가는 것이 관찰되었으며, 빛을 쬐어주는 시기의 마지막에 체관액 내 설탕 농도가 가장 높은 양에 도달하는 것이 관찰되었다 (Perilleux & Bernier 1997). 이 결과는 개화를 촉진하는데 설탕이 관여하는 것을 암시한다.

설탕을 외부에서 식물에 가해주면 개화가 촉진되는 것이 배추(*Brassica campestris*)에서 보고되었다 (Friend et al. 1984). 빛이 부족한 상태에서 키운 식물의 경우 설탕의 개화촉진 효과가 더욱 강했다. 장일과 단일조건 모두에서 개

화촉진이 일어났는데 개화가 억제되는 조건인 단일 환경에서 설탕의 효과가 더 강했다. 질소는 개화를 억제하는데 설탕을 질소와 함께 넣으면 설탕 단독인 경우보다도 개화촉진 효과가 높았다. 개화촉진 효율은 설탕 농도 20mM에서부터 관찰되어 80mM까지 농도와 비례하였다. 만니톨, 폴리에틸렌글리콜(PEG), 소금 등은 개화를 촉진하지 않은 것으로 보아 삼투압 스트레스에 의한 것은 아닌 것 같다. 백겨자에 설탕을 외부에서 가해주어도 개화가 촉진되는 것이 관찰되었다 (Deltour 1967).

국화도 설탕에 의해 개화가 촉진된다 (Sun et al. 2017). 국화를 장일조건에서 키우면 꽃 피는 것이 지연되는데 50mM 설탕을 잎에 뿌려주면 개화가 촉진된다. 국화에서 개화호르몬으로 추정되는 유전자가 세 종류 있는데 그중 CmFTL2 유전자가 설탕 처리 후 24시간에 발현이 크게 증가하였다. 그런데 포도당이나 과당 등 다른 당도 개화호르몬 유전자를 촉진하고 개화를 유도하는지 분석하지 않아서 설탕 특이의 반응인지 여부는 분명치 않다.

설탕이 개화 유도에 관여한다는 가설은 유전학적 연구로도 증명하였다. 탄수화물 생합성에 중요한 역할을 하는 AGPase 유전자 발현을 낮춘 감자 변이체의 덩이줄기에서 탄수화물 축적은 일어나지 않지만 설탕 함량은 크게 증가하는 것이 관찰되었는데, 이 변이체는 2~4주 일찍 꽃이 폈다 (Müller-Röber et al. 1992). 탄수화물에서 녹말을 만드는데 작용하는 sucrose-phosphate synthase 유전자 발현을 잎에서 특이하게 과발현한 토마토 형질전환체에서 설탕의 함량이 50% 증가하였고 개화기까지 기간이 7일 정도 감소하였다 (Micallef et al. 1995). 애기장대에서 개화시기 촉진 유전자인 CONSTANS (CO), GIGANTEA (GI), FCA, FPA, FVE에 변이가 일어나면 변이가 없는 야생형에 비해 꽃이 늦게 피는데, 이 변이체를 설탕이 들어있는 배지에 키우면 야생형과 같은 때에 개화가 일어난다 (Roldan et al. 1999). 그러나 개화호르몬 유전자인 FT와 FWA에 변이가 일어난 식물체는 설탕을 넣어 주더라도 개화시기를 촉진하지 못한다. 이 결과는 설탕이 CO 및 GI 등 다양한 개화시기 촉진 유전자와 개화호르몬 유전자 사이에 작용한다는 것을 암시한다. 그런데 설탕 이외의 다른 당에 의한 효과를 연구하지 않은 것이 아쉽다.

설탕을 세포질 안으로 이동시키는 설탕운반체 SUT 유전자에 변이가 일어나면 개화시기가 영향을 받는다. 담배의 NtSUT1 유전자 발현이 감소한 변이체는 설탕이 잎에 축적되고 체관으로 이동하는 것이 많이 감소하여 제대로 성장하지 못

하고 개화시기도 크게 지연되었다 (Bürkle et al. 1998). 이에 반해 StSUT4 유전자를 억제시킨 감자 변이체는 체관액에서 설탕 농도가 증가했고 꽃이 일찍 피었다 (Chincinska et al. 2008). 담배의 경우 SUT 발현을 감소시키면 개화가 지연된 반면, 감자의 경우 SUT 유전자를 억제시키면 개화가 촉진되는 상반된 표현형을 보였다. 이 결과는 감자의 StSUT4가 다른 SUT 유전자의 기능을 방해해서 일어나는 현상으로 유추할 수 있으나 다른 식물의 SUT4도 감자처럼 행동하는지 연구할 필요가 있다. 토마토 LeSUT4 단백질이 LeSUT1과 서로 결합하는 것이 보고된 점으로 보아 두 SUT 단백질 간 상호작용이 일어나고 있음을 시사한다.

이상의 여러 연구 결과는 설탕이 신호물질로 작용하여 식물의 성장과 발달을 조절한다는 가설을 뒷받침한다. 설탕은 어떤 다른 수용성 당보다 안정적이어서 신호를 먼 곳을 이동시키기에 좋은 화학물질이다. 그러나 설탕은 단당류로 가수분해되기 때문에 설탕 자체적인 기능과 이의 대사물질의 기능을 구분하기 어렵다. 그러나 포도당에 의한 신호는 주로 어린 시기의 발달, 광합성, 녹말 분해, 노화 등을 조절하는 한편, 설탕은 성숙한 식물에서 개화와 저장 등의 기능을 조절하는 신호물질로 작용하는 것으로 보인다.

IX. 신호전달 기작

설탕이 신호물질로 작용한다는 여러 실험적 결과에도 불구하고 이 물질이 세포 내에서 어떻게 작용하여 유전자의 발현을 조절하는지 그 분자기작은 잘 알려져 있지 않다. 그 이유는 설탕이 분해되어 생성되는 단당류에 의한 효과와 설탕 자체가 나타내는 효과를 구분하기 어렵기 때문이다. 또 다른 이유는 설탕이 매우 다양한 방법으로 신호전달을 유도하는 것으로 보이기 때문이다. 아래에 설탕이 어떻게 신호물질로 작용하는지 각각의 경우를 예를 들며 분석한다.

첫 번째 경우는 설탕이 전사 시작 과정에 관여하는 것이다. 전사 시작을 조절하는지 여부를 연구하기 위해서는 주로 프로모터 부위를 분리해 내어 분석하기 용이한 리포터에 붙인 후 설탕에 의해 리포터 발현이 변화하는 지를 분석한다. 예를 들어 감자의 StSus4 유전자의 프로모터를 GUS 리포터에 붙여서 감자 형질전환체를 만든 다음 설탕 처리를 하면 리포터 발현이 올라갔다 (Fu & Park 1995).

이와 마찬가지로 감자의 저장단백질인 patatin 유전자의 프로모터 부위를 GUS 리포터에 붙여 제작된 형질전환체에서 리포터 발현이 설탕에 의해 증가했다 (Wenzler et al. 1989).

토양 박테리아의 하나로 식물에 종양을 일으키는 *Agrobacterium rhizogenes*에 내재하는 Ri 플라스미드에 존재하는 rolC 유전자도 설탕에 의해 발현이 증가하는데, 이 유전자의 프로모터를 GUS 리포터에 붙여서 담배에 형질전환시킨 후 GUS 발현을 분석한 결과 체관부 세포에서 설탕에 의해 특이하게 리포터 발현이 올라가는 것이 관찰되었다 (Yokoyama et al. 1994). 비교적 낮은 농도 (40mM)의 설탕에서도 유전자 발현이 유도되었으며 설탕 처리 후 8시간 이내에 발현이 시작되었다. 그런데 설탕 이외에도 포도당과 과당에 의해서도 발현이 증가하였는데, 처리 후 48시간 후에 발현을 조사하였으므로 그사이에 단당이 설탕으로 변환되어서 나오는 현상인지 아니면 설탕이 단당으로 가수분해되어 나오는 결과인지 구분하기 어렵다. 처리 후 짧은 시간 내에 유전자 발현을 조사하지 않은 것이 아쉽다. 이 연구에서는 프로모터 부위를 짧게 잘라서 분석함으로써 설탕에 반응하는 부위가 전사 시작점부터 상류지역 94~134bp 사이에 있다고 결론지었는데, 이 부위만 떼어내어 설탕에 의해 발현이 올라가는지 분석하지 않아서 이에 대한 확인이 필요하다.

위에 열거한 유전자의 전사 시작이 설탕에 의해 조절을 받는다는 것은 이 유전자들의 발현을 조절하는 전사인자가 설탕에 반응한다는 것을 의미한다. 전사인자로서 설탕에 조절을 받는 유전자의 예로 AtWRKY20을 들 수 있다. 이 전사인자는 AGPase를 전사하는 ApL3 유전자의 프로모터에 직접 결합하여 발현을 조절하는데, 설탕에 의해 발현이 상승한다 (Nagata et al. 2012). 따라서 설탕에 의해 AGPase 함량 증가는 AtWRKY20 전사인자의 활성화에 의한 것이다. 이 전사인자는 고구마에서 AGPase 기능을 하는 ibAGP1 유전자의 발현도 증가시킨다. 보리에서도 배유 특이 WRKY 전사인자인 SUSIBA2 유전자가 설탕에 의해 앞에서 발현이 유도된다 (Sun et al. 2003). 이 유전자는 보리 배유에서 탄수화물 합성에 관여하는 Isoamylase1 유전자를 조절하는 전사인자이다. 이러한 결과들은 WRKY 유전자들이 설탕에 반응하는 전사인자 그룹에 속하는 것을 암시한다 (그림 5). 그러나 설탕 이외의 당에 의해서도 상기한 WRKY 유전자들의 발현이 조절되는지 연구되어 있지 않아 설탕 특이의 신호전달에 관여하는 조절인자인지는 알 수 없다.

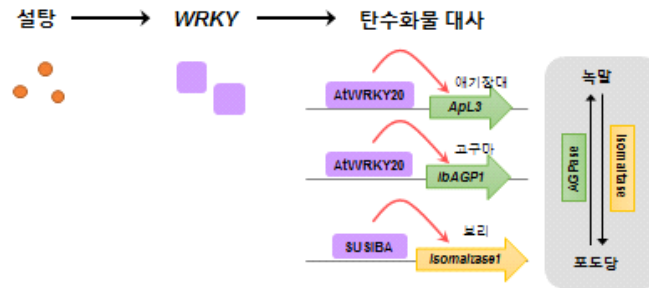


그림 5. 설탕이 WRKY 전사인자를 활성화시켜 탄수화물 대사를 조절하는 경로.

Myb도 설탕 신호에 관여하는 전사인자이다. 애기장대에 설탕을 넣어주면 다양한 안토시아닌 생합성 유전자의 발현이 올라가는데, 설탕 신호를 받아 이 유전자들을 조절하는 전사인자는 Myb75이다 (Teng et al. 2005). 그런데 설탕이 이 전사인자의 발현을 어떻게 증가시키는지에 대한 분석은 없다. 전사인자의 mRNA가 설탕에 의해 안정화되어 증가하는지 아니면 프로모터 부위가 증가 원인인지 분석할 필요가 있다. 만약 전사인자의 프로모터 부위 때문이라면 이를 조절하는 또 다른 전사인자가 설탕에 조절을 받을 것이고 그 경우 설탕의 역할을 규명해야 한다. 설탕은 전사인자 단백질에 작용하여 그 단백질을 안정화하거나 그 반대로 분해하는 데 관여할 수 있다. 아니면 설탕은 표적 단백질을 변화시켜 활성을 바꾸는 데 관여할 수도 있다.

단백질에 작용하여 설탕이 신호물질로 작용할 가능성을 제시한 논문이 있다. AGPase는 두 개의 작은 소단위 단백질(AGPS)과 큰 소단위 단백질(AGPL)이 결합하여 4개의 소단위로 구성되는데, 작은 소단위 단백질 간의 시스테인 결합에 의해 비활성화 상태로 밤에 존재한다. 설탕은 AGPS 간의 시스테인 결합을 분해하여 monomer로 변환하는데 작용하여 암 조건에서도 이 효소를 활성화시킨다 (Hendriks et al. 2003) (그림 6). 녹말을 축적하지 않아서 잎에서 설탕 농도가 높은 변이체에서는 작은 소단위 단백질의 monomer 함량이 높고 따라서 AGPase 활성도가 높은 것이 관찰되었다. 이는 설탕이 AGPase 단백질을 활성화하는 데 관여한다는 가설을 보완한다. 시스테인 결합을 분해하는데 티오레독신이 관여하는 것은 잘 알려져 있다. 따라서 설탕이 티오레독신을 활성화하거나 이의 기작을 방해하는 억제자를 제거하는데 작용할 것으로 유추되나 그 기작은 연구되지 않았다.

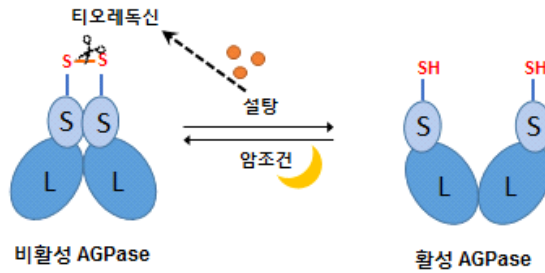


그림 6. 설탕이 AGPase 단백질을 활성화 시키는 모식도.

SUT가 세포막에서 설탕을 운반하는 기능 외에 설탕을 인식하여 신호전달 기능도 한다고 가설되었다 (Lalonde et al. 1999). 애기장대와 토마토의 SUT2 유전자가 효모에서 설탕 운반기능을 하지 못하는 것에 근거하여 이 단백질이 설탕 운반 이외의 다른 기능을 할 것이라고 주장하였다 (Baker et al. 2000). 애기장대와 토마토의 SUT2 단백질은 효모에서 당을 인지하는 SNF3 및 RGT2와 구조적으로 매우 흡사하다. 그러나 애기장대 SUT2가 효모에서 설탕을 운반한다는 것이 나중에 밝혀지면서 SUT 단백질이 설탕 신호물질이라는 가설이 약해졌다 (Schulze et al. 2000). 설탕운반체 SUT가 설탕 신호를 전달하는 막단백질로 작용한다는 가설은 유전적 실험 결과가 부족하여 논란의 여지가 많다. 그런데 SUT가 다른 단백질과 결합하는 것을 설탕이 방해하여 그 효과를 낸다는 결과가 있다. 사과의 설탕운반체인 MdSUT1은 cytochrome b5 (cytb5)와 결합하여 설탕 운반을 촉진하는 것으로 추정되는데, 애기장대의 SUT4도 cytb5와 결합한다. 애기장대 SUT4는 액포막에 존재하는 단백질로 세포질 내의 설탕 농도가 낮으면 cytb5와 SUT4 단백질 간의 결합이 촉진되어 액포로부터 세포질로의 설탕 수송이 향상되지만, 세포질 내 설탕 농도가 높아지면 이 두 단백질 간의 결합이 해리되어 설탕 수송이 느려진다 (그림 7). 고농도(1% 이상)의 설탕은 애기장대의 종자 발아를 저해하는데 이 과정에서 SUT4와 cytb5가 관여하는 것으로 추정된다. 그런데 포도당은 이 두 단백질 간의 결합을 방해하지 않는 것으로 보아 설탕 특이적 반응으로 보인다 (Li et al. 2012).

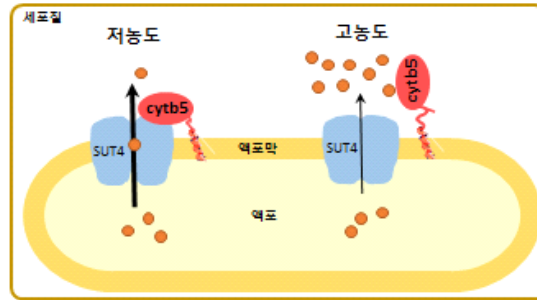


그림 7. 고농도의 설탕이 SUT4와 cytb5의 결합을 방해하여 설탕의 이동을 저하시키는 모식도.

설탕은 식물생장호르몬인 지베렐린 (GA)과 상호 작용하여 호르몬의 기능을 조절하는 역할도 한다 (Li et al. 2014). 앞에서 안토시아닌 합성 유전자들을 총괄적으로 조절하는 인자가 Myb75이며, 이 전사인자의 발현이 설탕에 의해 촉진되는 것이 밝혀졌다고 기술하였는데 (Teng et al. 2005), Myb75는 지베렐린에 의해서도 조절을 받는다 (Li et al. 2014). Myb75가 안토시아닌 생합성 유전자 프로모터에 작용하여 발현시키는 것을 방해하는 억제자를 DELLA 단백질이 간섭하여 안토시아닌 합성을 촉진하는데, GA는 GID라는 단백질을 DELLA에 작용하게 하여 분해시킨다. 설탕은 GID에 결합하여 GA가 GID를 DELLA에 붙어서 분해하는 것을 방해함으로써 안토시아닌 합성을 촉진한다고 가설되었다 (그림 8). Trehalose-6-P가 결여된 변이체에서 DELLA 단백질에 의해 조절되는 유전자들의 발현이 변화하지 않은 것으로 보아 trehalose-6-P는 이 GA 신호전달과는 연관이 없어 보인다.

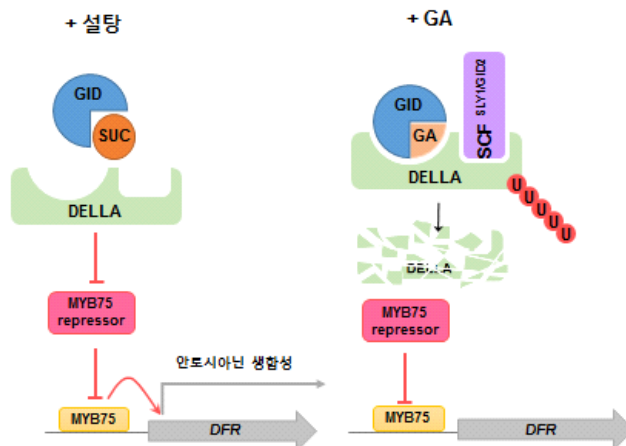


그림 8. 설탕이 GA 신호전달 과정을 방해하여 안토시아닌 생합성 유전자를 활성화 시키는 모식도.

설탕은 전사 후 mRNA의 번역 과정에서 작용하기도 한다. 애기장대의 bZIP 전사인자 중 하나인 bZIP11 유전자는 관다발 조직과 그 주변의 엽육조직에서 주로 발현하는 것으로 보아 대사물질의 이동에 작용하는 것으로 보인다. 이 유전자의 coding 부위를 떼어내고 프로모터와 5' UTR 그리고 3' UTR 부위를 GUS 리포터에 붙여서 만든 키메라 유전자를 애기장대에 형질전환한 후 GUS 발현을 분석한 결과 리포터 발현이 100mM 농도의 설탕에 의해 크게 억제되는 것이 관찰되었다 (Rook et al. 1998). 포도당과 과당 등 다른 당에 의해서는 GUS 발현 억제 현상이 일어나지 않았으며, HXK1 기능이 상실된 애기장대 변이체에서 여전히 설탕반응이 일어나는 것으로 보아 단당이 관여하기 보다는 설탕 특이의 반응으로 보인다 (Rahmani et al. 2009). 그런데 bZIP11 유전자의 mRNA와 GUS 리포터의 mRNA 함량은 설탕에 의해 감소하지 않고 오히려 증가한다. 따라서 설탕이 bZIP11 유전자 발현을 조절하는 것은 mRNA가 만들어진 후에 발생하는 것으로 결론지을 수 있다.

bZIP11 유전자에 존재하는 긴 5' UTR 부위를 제거하면 설탕에 의한 억제가 일어나지 않는다. 이 부위에는 여러 개의 open reading frame (ORF)이 있는데, 다양한 돌연변이를 일으켜 분석한 결과 28개의 아미노산을 만들 수 있는 ORF가 설탕반응에 관여하는 것으로 나타났다 (Wiese et al. 2004). 이 uORF는 실제로 단백질을 만들며, 이와 유사한 uORF 단백질이 다른 bZIP 유전자에서도 나타난다. 애기장대에는 다섯 개의 bZIP 유전자가 이 uORF와 유사한 서열을 갖고 있는데 그중 하나인 bZIP2를 연구한 결과 이 유전자도 설탕에 의해 단백질 합성이 억제되는 것이 발견되었으며, 이 유전자의 5' UTR 부위에 있는 uORF를 분석한 결과 이것도 설탕반응에 관여하는 것으로 보인다. bZIP11 유전자에서 설탕에 반응하는 uORF 단백질을 조금 짧게 하거나 약간 길게 하면 설탕반응을 잃는다. 이와 유사한 uORF 단백질과 비교하여 보존된 아미노산을 변화시키면 설탕반응을 상실한다 (Rahmani et al. 2009). 이러한 결과는 uORF 단백질의 구조가 설탕반응에 매우 중요한 역할을 하는 것을 암시한다. uORF의 번역 시작 코돈인 AUG 주변은 번역 효율이 낮은 염기서열로 구성되어 있는데, 이를 효율이 좋은 염기로 바꾸면 설탕반응은 유지되나 뒤에 있는 주 유전자의 번역 효율이 많이 감소한다. 이러한 결과는 bZIP 유전자의 5' UTR 부위에 있는 uORF의 번역이 뒤에 있는 bZIP ORF의 번역 효율을 감소시키는 것을 암시하며, 설탕은 uORF 단백질이 번역되는 과정에서 리보솜이 uORF mRNA에 오래 머물도록 하여 뒤에

있는 bZIP의 번역을 감소시키는 것으로 추정된다 (그림 9). 이 uORF 단백질이 리보솜에 결합하는지 그렇다면 설탕이 그 결합과정에 관여하는지 분석하면 설탕의 역할을 규명하는데 도움이 될 것이다.

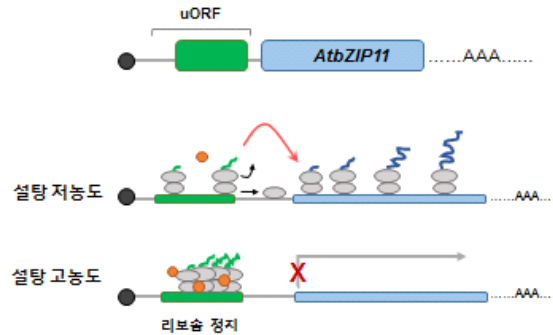


그림 9. 설탕이 고농도에서 AtbZIP11 mRNA의 5' UTR에 있는 uORF에 리보솜이 오래 머물도록 작용하는 기작 모식도.

효모에서 당의 농도를 인지하여 유전자 발현을 조절하는데 sucrose non-fermenting-1 (Snf1)이 관여하는 것으로 알려졌다 (Thevelein 1994). 식물에서 발견되는 Snf1 유사 단백질을 Snf-related protein kinase 1 (SnRK1)이라고 명명하였는데, 이 단백질은 발아, 개화, 노화 등 다양한 발달시기를 조절하는 신호물질로 작용한다 (Purcell et al. 1998; Baena-González & Hanson 2017). 스트레스 등에 의해 에너지가 필요하면 SnRK1이 활성화되어 에너지 대사를 촉진하고 에너지 축적을 저하한다. 당의 농도가 증가하면 SnRK1 신호전달이 억제되는데 trehalose-6-phosphate (T6P) 등 인산화된 당이 관여하는 것으로 보인다.

포도당을 인산화시켜 포도당-6-인산 (G6P)으로 축매시키는 HXK는 효소로 작용하는 것 이외에 포도당의 농도를 인지하여 포도당 신호전달 과정에 관여한다 (Rolland et al. 2006). HXK1의 축매 기능은 없어졌으나 신호전달 기능이 남아 있는 변이체를 활용하여 HXK1이 두 가지 기능을 하는 것을 증명하였다. HXK1은 광합성, 뿌리와 꽃의 발달, 잎의 생장과 노화 등 다양한 현상에 신호물질로 작용한다.

X. 고찰

다양한 생리현상이 설탕에 의해 조절을 받고 있다. 그러나 설탕 특이의 반응인지 아니면 설탕이 다른 당으로 변해서 효과를 내는지 구분하는 것이 어렵다. 많은 경우에 포도당에 의해서도 설탕에 의한 효과가 나타나는데 이는 포도당이 식물에 들어가서 설탕으로 바뀔 수 있고, 그 반대로 설탕이 포도당이나 다른 당으로 변환되어 나타나는 현상일 수도 있다. 담배의 잎을 떼어서 50mM 농도의 포도당액에 넣어놓고 8시간 후에 잎 안에 들어 있는 여러 가지 당류의 농도를 측정하였더니 $7.6\mu\text{M}$ 의 설탕과 $25.6\mu\text{M}$ 포도당, $16.9\mu\text{M}$ 과당이 검출되었다 (Morcuende et al. 1998). 또한, 50mM 농도의 설탕 용액에 담가놓은 담배 잎에서 $50.6\mu\text{M}$ 포도당과 $46.2\mu\text{M}$ 과당, $14.7\mu\text{M}$ 설탕이 측정되었다. 이는 설탕이 포도당과 과당으로 8시간 이내에 다량으로 분해되었다는 것을 보여주며, 이와 반대로 포도당도 설탕으로 바뀐다는 것을 입증한다. 이와 비슷한 현상이 명아주의 한 종인 *Chenopodium rubrum* 배양세포에서도 관찰되었는데 50mM 포도당을 배양액에 넣어주면 흡수된 포도당이 하루 후에 과당과 설탕으로 바뀌는 것이 관찰되었다 (Krapp et al. 1993). 또한 시금치 잎을 50mM 포도당액에 꽃아 담가놓으면 7일 후 잎 안의 설탕 농도가 10배 증가하지만 포도당의 농도는 변하지 않았다 (Knapp et al. 1991).

따라서 설탕 특이의 반응을 관찰하려면 설탕을 준 후 수 시간 이내에 변화를 측정해야 한다. 다른 방법은 포도당이나 다른 당이 신호전달로 작용하는 데 관여하는 HXK1의 기능을 억제하는 화학물질을 사용하는 것이다. 그 중 대표적인 것은 mannoheptulose인데 이 화학물질은 7개의 탄소 원자가 포함된 단당류로서 HXK1의 기능을 억제함으로써 포도당의 인산화를 저해한다.

설탕은 다양한 단계에서 유전자 발현을 조절하는데 그중 하나는 mRNA 생산을 증가시키거나 감소시키는 데 관여한다. 설탕에 의해 반응하는 유전자의 프로모터 부위를 떼어내어 GUS와 같은 리포터에 붙인 후 이를 발현하는 식물체를 만들어 설탕 반응을 관찰하는 방법인데 비교적 단순한 분석 방법으로 설탕 반응을 볼 수 있어 두루 사용되고 있다 (Wenzler et al. 1989; Yokoyama et al. 1994; Fu & Park 1995).

설탕이 프로모터 부위를 직접 인지하여 조절할 가능성은 적다. 프로모터 부위에 결합하여 이 유전자의 발현을 조절하는 전사 조절 인자를 설탕이 조절할 것이다.

애기장대의 AtWRKY20과 MYB75 등의 전사 조절 유전자는 설탕에 의해 발현이 증가되어 그 하위 유전자의 발현을 증가시킨다. 그러나 이 전사 조절 인자의 발현을 어떻게 조절하는지는 알려지지 않았다. 한 가능성은 이 전사 조절 인자의 발현을 억제하는 단백질을 설탕이 분해하는 데 관여할 수 있는데, 특정 단백질을 분해하는 데 관여하는 E3 ligase의 기능을 저해하는 화학물질인 MG132를 사용하여 설탕 반응이 영향을 받는지 분석한 연구가 수행되지 않은 것이 아쉽다.

설탕은 안정적인 구조를 가진 분자로 원형질막과 액포막에 있는 다양한 설탕운반체에 의해 원형질 내의 설탕 농도가 일정하게 유지된다. 따라서 설탕은 지베렐린, 옥신, 스트리고락톤 등 원형질 내에서 작용하는 식물생장호르몬과 같이 세포질 내에 설탕을 인지하여 결합하는 설탕수용체가 있을 가능성이 있다. 상기한 호르몬은 전사를 방해하는 인자와 E3 ligase의 결합을 촉진시켜 발현이 억제되고 있던 다양한 유전자의 발현이 상승하게 한다 (Leyser 2018, Hauvemale et al. 2012, Waters et al. 2017). 이와 마찬가지로 설탕은 유전자 발현을 억제하고 있는 단백질과 E3 ligase의 결합을 유도하여 억제자를 제거함으로써 하위 유전자의 발현을 촉진할 가능성이 있다. 이 경우에 해당된다면 설탕에 의해 안정성이 감소하는 전사 억제 인자가 있을 것이고 이 단백질의 분해는 MG132에 의해 방해를 받을 것이다.

다른 가능성은 앱시스산 신호전달의 경우처럼 단백질 인산화에 관여할 수 있다. 앱시스산은 앱시스산 수용체와 단백질 탈인산화효소 PP2C를 결합하여 안정화시킴으로써 SnRK2를 활성화시키고 그 결과 전사인자를 인산화시켜 활성을 갖게 한다 (Sah et al. 2016). Sus4 유전자의 발현을 설탕이 촉진하는데 SnRK1이 필요하다는 결과는 설탕이 앱시스산 경우처럼 단백질 인산화를 방해하는 데 관여할 수 있다는 가능성을 제시한다 (Purcell et al. 1998).

XI. 감사의 글

본 논문의 자료 수집을 도와준 Win Tun, 윤진미, 조래현 박사, 그림을 그려준 이자경 박사, 그리고 논문을 면밀하게 읽고 감수한 전종성, 정기홍 박사에게 감사한다.

참 고 문 헌

- Aoki N, Hirose T, Scofield GN, Whitfield PR, Furbank RT (2003) The sucrose transporter gene family in rice. *Plant Cell Physiol* 44: 223-232.
- Bae JM, Liu JR (1997) Molecular cloning and characterization of two novel isoforms of the small subunit of ADPglucose pyrophosphorylase from sweet potato. *Mol Gen Genet* 254: 179-185.
- Baena-González E, Hanson (2017) Shaping plant development through the SnRK1-TOR metabolic regulators. *Curr Opin Plant Biol* 35: 152-157.
- Barker L, Kuhn C, Weise A, Schulz A, Gebhardt C, Hirner B, Hellmann H, Schulze W, Ward JM, Frommer WB (2000) SUT2, a putative sucrose sensor in sieve elements. *Plant Cell* 12: 1153-1164.
- Barnes SA, Nishizawa NK, Quaggio RB, Whitelam GC, Chua NH (1996) Far-red light blocks greening of Arabidopsis seedlings via a phytochrome A-mediated change in plastid development. *Plant Cell* 8: 601-615.
- Bodson M, Outlaw WHJ (1985) Elevation in the sucrose content of the shoot apical meristem of *Sinapis alba* at floral evocation. *Plant Physiol* 79: 420-424.
- Bürkle L, Hibberd JM, Quick WP, Kühn C, Hirner B, Frommer WB (1998) The H⁺-sucrose cotransporter NtSUT1 is essential for sugar export from tobacco leaves. *Plant Physiol* 118: 59-68.
- Chen LQ, Qu XQ, Hou BH, Sosso D, Osorio S, Fernie A, Frommer WB (2012) Sucrose efflux mediated by SWEET proteins as a key step for phloem transport. *Science* 335: 207-211.
- Chen Q, Hu T, Li X, Song CP, Zhu JK, Chen L, Zhao Y (2022) Phosphorylation of SWEET sucrose transporters regulates plant root:shoot ratio under drought. *Nature Plants* 8: 68-77.
- Chincinska IA, Liesche J, Krügel U, Michalska J, Geigenberger P, Grimm B, Kühn C (2008) Sucrose transporter StSUT4 from potato affects flowering, tuberization, and shade avoidance response. *Plant Physiol* 146: 515-528.
- Chiou TJ, Bush DR (1998) Sucrose is a signal molecule in assimilate

- partitioning. Proc Natl Acad Sci USA 95: 4784-4788.
- Ciereszko I, Johansson H, Kleczkowski LA (2001) Sucrose and light regulation of a cold-inducible UDP-glucose pyrophosphorylase gene via a hexokinase-independent and abscisic acid-insensitive pathway in *Arabidopsis*. Biochem J 354: 67-72.
- Camanes G, Cerezo M, Primo-Millo E, Gojon A, Garcia-Agustin P (2007) Ammonium transport and *CitAMT1* expression are regulated by light and sucrose in *Citrus* plants. J Exp Bot 58: 2811-2825.
- Cognata UL, Willmitzer L, Müller-Röber B (1995) Molecular cloning and characterization of novel isoforms of potato ADP-glucose pyrophosphorylase. Mol Gen Genet 246: 538-548.
- Corbesier L, Lejeune P, Bernier G (1998) The role of carbohydrates in the induction of flowering in *Arabidopsis thaliana*: comparison between the wild type and a starchless mutant. Planta 206: 131-137.
- Deltour R (1967) Action du saccharose sur la croissance et la mise a fleurs de plantes issues d'apex de *Sinapis alba* L. cultives in vitro. C R Acad Sci Paris 264: 2765-2767.
- Dijkwel PP, Kock PAM, Bezemer R, Weisbeek PJ, Smeekeens SCM (1996) Sucrose represses the developmentally controlled transient activation of plastocyanin gene in *Arabidopsis thaliana* seedlings. Plant Physiol 110: 455-463.
- Dijkwel PP, Huijser C, Weisbeek PJ, Chua HNH, Smeekeens SCM (1997) Sucrose control of phytochrome A signaling in *Arabidopsis*. Plant Cell 9: 583-595.
- Dhungana SR, Braun DM (2021) Sugar transporters in grasses: Function and modulation in source and storage tissues. J Plant Physiol 266: 153541.
- Eom JS, Cho JI, Reinders A, Lee SW, Yoo Y, Tuan PQ et al. (2011) Impaired function of the tonoplast-localized sucrose transporter in rice, OsSUT2, limits the transport of vacuolar reserve sucrose and affects plant growth. Plant Physiol. 157: 109-119
- Eom JS, Choi SB, Ward JM, Jeon JS (2012) The mechanism of phloem loading in rice (*Oryza sativa*), Mol. Cells 33: 431-438.
- Friend DJC, Bodson M, Bernier G (1984) Promotion of flowering in *Brassica*

- campestris* L. cv Ceres by sucrose. Plant Physiol 75: 1085-1089.
- Fu H, Park WD (1995) Sink- and vascular-associated sucrose synthase functions are encoded by different gene classes in potato. Plant Cell 7: 1369-1385.
- Gollop R, Even S, Colova-Tsolova V, Peri A (2002) Expression of the grape dihydroflavonol reductase gene and analysis of its promoter region. J Exp Bot 53: 1397-1409.
- Gollop R, Farhi S, Peri A (2001) Regulation of the leucoanthocyanidin dioxygenase gene expression in *Vitis vinifera*. Plant Sci 161: 579-588
- Gould KS, McKelvie J, Markham KR (2002) Do anthocyanins function as antioxidants in leaves? Imaging of H₂O₂ in red and green leaves after mechanical injury. Plant Cell Environ 25: 1261-1269.
- Gómez-Ariza J, Campo S, Rufat M, Estopà M, Messeguer J, San Segundo B, Coca M (2007) Sucrose-mediated priming of plant defense responses and broad-spectrum disease resistance by overexpression of the maize pathogenesis-related PRms protein in rice plants. Mol Plant Micro Inter 20: 832-842.
- Halevy AH, Mayak S (1981) Senescence and postharvest physiology of cut flowers - part II. Hortic Rev 3: 59-143.
- Halford NG, Paul ML (2003) Carbon metabolite sensing and signaling. Plant Biotech J 1: 381-398.
- Hanson J, Johannesson H, Engstrom P (2001) Sugar-dependent alterations in cotyledon and leaf development in transgenic plants expressing the HDZhdip gene ATHB13. Plant Mol Biol 45: 247-262.
- Hara M, Oki K, Hoshino K, Kuboi T (2003) Enhancement of anthocyanin biosynthesis by sugar in radish (*Raphanus sativus*) hypocotyl. Plant Sci 164: 259-265.
- Harn CH, Bae JM, Lee SS, Min RM, Liu JR (2000) Presence of multiple cDNAs encoding an isoform of ADP-glucose pyrophosphorylase large subunit from sweet potato and characterization of expression levels. Plant Cell Physiol 41: 1235-1242.
- Hauvermale AL, Ariizumi T, Steber CM (2012) Gibberellin signaling: A theme and variations on DELLA repression. Plant Physiol 160: 83-92.

- Hendriks JHM, Kolbe A, Gibon Y, Stitt M, Geigenberger P (2003) ADP-glucose pyrophosphorylase is activated by posttranslational redox-modification in response to light and to sugars in leaves of *Arabidopsis* and other plant species. *Plant Physiol* 133: 838-849.
- Holton TA, Cornish EC (1995) Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis. *Plant Cell* 7: 1071-1083.
- Houssa P, Bernier G, Kinet JM (1991) Qualitative and quantitative analysis of carbohydrates in leaf exudate of the short-day plant, *Xanthium strumarium* L. during floral transition, *J Plant Physiol* 138: 24-28.
- Ishimaru K, Hirose T, Aoki N, Takahashi S, Ono K, Yamamoto S, Wu J, Saji S, Baba T, Ugaki M et al. (2001) Antisense expression of a rice sucrose transporter OsSUT1 in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Physiol* 42: 1181-1185.
- Jeena G. S., Kumar S, Shukla R. K. (2019) Structure, evolution and diverse physiological roles of SWEET sugar transporters in plants. *Plant Mol Biol* 100: 351-365.
- Jefferson R, Goldsbrough A, Bevan M (1990) Transcriptional regulation of a patatin-1 gene in potato. *Plant Mol Biol* 14: 995-1006.
- Kojima H, Suzuki T, Kato T, Enomoto K, Sato S, Kato T, Tabata S, Saez-Vasquez J, Echeverria M, Nakagawa T, Ishiguro S, Nakamura K (2007) Sugar-inducible expression of the nucleolin-1 gene of *Arabidopsis thaliana* and its role in ribosome synthesis, growth and development. *Plant J* 49: 1053-1063.
- Krapp A, Quick P, Stitt M (1991) Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase, other Calvin-cycle enzymes, and chlorophyll decrease when glucose is supplied to mature spinach leaves via the transpiration stream. *Planta* 186: 58-69.
- Krapp A, Hofmann B, Schäfer C, Stitt M (1993) Regulation of the expression of *rbcS* and other photosynthetic genes by carbohydrates: A mechanism for the 'sink regulation' of photosynthesis? *Plant J* 3: 817-828.
- Kühn C, Grof CPL (2010) Sucrose transporters of higher plants. *Curr Opin Plant Biol* 13: 287-297.

- Lalonde S, Boles E, Hellmann H, Barker L, Patrick JW, Frommer WB, Ward JM (1999) The dual function of sugar carriers: transport and sugar sensing. *Plant Cell* 11: 707-726.
- Larronde F, Krisa S, Decendit A, Cheze C, Merillon JM (1998) Regulation of polyphenol production in *Vitis vinifera* cell suspension cultures by sugars. *Plant Cell Rep* 17: 946-950.
- Lejay L, Gansel X, Cerezo M, Tillard P, Muller C, Krapp A, von Wiren N, Daniel-Vedele F, Gojon A (2003) Regulation of root ion transporters by photosynthesis: functional importance and relation with hexokinase. *Plant Cell* 15: 2218-2232.
- Lejay L, Tillard P, Lepetit M, Olive FD, Filleur S, Daniel-Vedele F, Gojon A (1999) Molecular and functional regulation of two NO₃⁻ uptake systems by N- and C-status of Arabidopsis plants. *Plant Physiology* 18: 509-519.
- Lejeune P, Bernier G, Requier MC, Kinet JM (1993) Sucrose increase during floral induction in the phloem sap collected at the apical part of the shoot of the long-day plant *Sinapis alba* L. *Planta* 190: 71-74.
- Lemoine R (2000) Sucrose transporters in plants: update on function and structure. *Biochim Biophys Acta* 1465: 246-262.
- Leyser O (2018) Auxin signaling. *Plant Physiol* 176: 465-479.
- Li Y, Li LL, Fan RC, Peng CC, Sun HL, Zhu SY, Wang XF, Zhang LY, Zhang DP (2012) *Arabidopsis* sucrose transporter SUT4 interacts with cytochrome *b5-2* to regulate seed germination in response to sucrose and glucose. *Mol Plant* 5: 1029-1041.
- Li L, Sheen J (2016) Dynamic and diverse sugar signaling. *Curr Opin Plant Biol* 33: 116-125.
- Li X, Xing J, Gianfagna TJ, Janes HW (2002) Sucrose regulation of ADP glucose pyrophosphorylase subunit genes transcript levels in leaves and fruits. *Plant Sci* 162: 239-244.
- Martinez-Noël G, Tognetti JA, Pontis HG (2001) Protein kinase and phosphatase activities are involved in fructan synthesis initiation mediated by sugars. *Planta* 213: 640-646.
- Martinez-Noël G, Tognetti JA, Nagaraj V, Wiemken A, Pontis H (2006)

- Calcium is essential for fructan synthesis induction mediated by sucrose in wheat. *Planta* 225: 183-191.
- Mita S, Suzuki-Fujii K, Nakamura K (1995) Sugar-inducible expression of a gene for β -amylase in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol* 107: 895-904.
- Morcuende R, Krapp A, Hurry V, Stitt M (1998) Sucrose-feeding leads to increased rates of nitrate assimilation, increased rates of α -oxoglutarate synthesis, and increased synthesis of a wide spectrum of amino acids in tobacco leaves. *Planta* 206: 394-409.
- Murillo I, Roca R, Bortolotti C, San Segundo B (2003) Engineering photoassimilate partitioning in tobacco plants improves growth and productivity and provides pathogen resistance. *Plant J* 36: 330-341.
- Müller-Röber B, Kossman J, Hannah LC, Willmitzer L, Sonnewald U (1990) Only one of two different ADP-glucose pyrophosphorylase genes from potato responds strongly to elevated levels of sucrose. *Mol Gen Genet* 224: 136-143.
- Müller-Röber B, Sonnewald U, Willmitzer L (1992) Inhibition of the ADP-glucose pyrophosphorylase in transgenic potatoes leads to sugar-storing tubers and influences tuber formation and expression of tuber storage protein genes. *EMBO J* 11: 1229-1238.
- Nagata T, Hara H, Saitou K, Kobashi A, Kojima K, Yuasa T, Ueno O (2012) Activation of ADP-Glucose Pyrophosphorylase gene promoters by a WRKY transcription factor, AtWRKY20, in *Arabidopsis thaliana* L. and sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) *Plant Prod Sci* 15: 10-18.
- Nagaraj VJ, Riedl R, Boller T, Wiemken A, Meyer AD (2001) Light and sugar regulation of the barley sucrose: fructan 6-fructosyltransferase promoter. *J Plant Physiol* 158: 1601-1607.
- Nakamura K, Ohto MA, Yoshida N, Nakamura K (1991) Sucrose-induced accumulation of β -amylase occurs concomitant with the accumulation of starch and sporamin in leaf-petiole cuttings of sweet potato. *Plant Physiol* 96: 902-909.
- Neta-Sharir I, Shoseyov O, Weiss D (2000) Sugars enhance the expression of gibberellin-induced genes in developing petunia flowers. *Physiol*

- plant 109: 196-202.
- Périlleux C, Bernier G (1997) Leaf carbohydrate status in *Lolium temulentum* during the induction of flowering, New Phytol 135: 59-66.
- Preiss J (1991) Biology and molecular biology of starch synthesis and its regulation. Oxford Surv Plant Mol Cell Biol 7: 59-114.
- Purcell PC, Smith AM, Halford NG (1998) Antisense expression of a sucrose nonfermenting-1-related protein kinase sequence in potato results in decreased expression of sucrose synthase in tubers and loss of sucrose-inducibility of sucrose synthase transcripts in leaves. Plant J 14: 195-202.
- Rahmani F, Hummel M, Schuurmans J, Wiese-Klinkenberg A, Smeekens S, Hanson J (2009) Sucrose control of translation mediated by an upstream open reading frame-encoded peptide. Plant Physiol 150: 1356-1367.
- Riesmeier JW, Willmitzer L, Frommer WB (1992) Isolation and characterization of a sucrose carrier cDNA from spinach by functional expression in yeast. EMBO J 11: 4705-4713.
- Riou-Khamlichi C, Menges M, Healy JMS, Murray JAH (2000) Sugar control of the plant cell cycle: Differential regulation of *Arabidopsis* D-type cyclin gene expression. Mol Cell Biol 20: 4513-4521.
- Roblin G, Sakr S, Bonmort J, Delrot S (1998) Regulation of a plant plasma membrane sucrose transporter by phosphorylation. FEBS Lett 424: 165-168.
- Roldan M, Gomez-Mena C, Ruiz-Garcia L, Salinas J, Martinez-Zapater JM (1999) Sucrose availability on the aerial part of the plant promotes morphogenesis and flowering of *Arabidopsis* in the dark. Plant J 20: 581-590.
- Rolland F, Baena-Gonzalez E, Sheen J (2006) Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. Annu Rev Plant Biol 57: 675-709.
- Rook F, Gerrit N, Kortstee A, van Kampen M, Borrias M, Weisbeek P, Smeekens S (1998) Sucrose-specific signalling represses translation of the *Arabidopsis* *ATB2* bZIP transcription factor gene. Plant J 15:

253-263.

- Sah SK, Reddy KR, Li J (2016) Absciscic acid and abiotic stress tolerance in crop plants. *Front Plant Sci* 7: 571.
- Sakr S, Wang M, Dédaldéchamp F, Perez-Garcia MD, Ogé L, Hamam L, Atanassova R (2018) The sugar-signaling hub: overview of regulators and interaction with the hormonal and metabolic network. *Int J Mol Sci* 19: 2506.
- Schulze W, Weise A, Frommer WB, Ward JM (2000) Function of the cytosolic N-terminus of sucrose transporter AtSUT2 in substrate affinity. *FEBS Lett* 485: 189-94
- Sheng H, Zhang S, Wei Y, Chen S (2021) Exogenous application of low-concentration sugar enhances brassinosteroid signaling for skotomorphogenesis by promoting BIN2 degradation. *Int J Mol Sci* 22: 13588.
- Slewinski TL, Meeley R, Braun DM (2009) Sucrose transporter1 functions in phloem loading in maize leaves. *J Exp Bot* 60: 881-892.
- Sokolov LN, Déjardin A, Kleczkowski LA (1998) Sugars and light/dark exposure trigger differential regulation of ADP-glucose pyrophosphorylase genes in *Arabidopsis thaliana* (thale cress). *Biochem J* 336: 681-687.
- Solfanelli C, Poggi A, Loreti E, Alpi A, Perata P (2006) Sucrose-specific induction of the anthocyanin biosynthetic pathway in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 140: 637-646.
- Sun C, Palmqvist S, Olsson H, Borén M, Ahlandsberg S, Jansson C (2003) A novel WRKY transcription factor, SUSIBA2, participates in sugar signaling in barley by binding to the sugar-responsive elements of the iso1 promoter. *Plant Cell* 15: 2076-2092.
- Sun J, Wang H, Ren L, Chen S, Chen F, Jiang J (2017) CmFTL2 is involved in the photoperiod-and sucrose-mediated control of flowering time in chrysanthemum. *Horti Res* 4: 17001.
- Teng S, Keurentjes J, Bentsink L, Koornneef M, Smeekeens S (2005) Sucrose-specific induction of anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis* requires the MYB75/PAP1 gene. *Plant Physiol* 139: 1840-1852.
- The Arabidopsis genome initiative (2000) Analysis of the genome sequence

- of the flowering plant *Arabidopsis thaliana*. *Nature* 408: 796-815.
- Thevelein JM (1994) Signal transduction in yeast. *Yeast* 10: 1753-1790.
- Thibaud MC, Gineste S, Nussaume L, Robaglia C (2004) Sucrose increases pathogenesis-related PR-2 gene expression in *Arabidopsis thaliana* through an SA-dependent but NPR1-independent signaling pathway. *Plant Physiol Biochem* 42: 81-88.
- Truernit E, Sauer N (1995) The promoter of the *Arabidopsis thaliana* SUC2 sucrose-H⁺ symporter gene directs expression of β -glucuronidase to the phloem: Evidence for phloem loading and unloading by SUC2. *Planta* 196: 564-570.
- Vitrac X, Larronde F, Krisa S, Decendit A, Deffieux G, Merillon JM (2000) Sugar sensing and Ca²⁺-calmodulin requirement in *Vitis vinifera* cells producing anthocyanins. *Phytochemistry* 53: 659-665.
- Wang SJ, Yeh KW, Tsai CY (2001) Regulation of starch granule-bound starch synthase I gene expression by circadian clock and sucrose in the source tissue of sweet potato. *Plant Sci* 161: 635-644.
- Waters MT, Gutjahr C, Bennett T, Nelson DC (2017) Strigolactone signaling and evolution. *Annu Rev Plant Biol* 68: 291-322.
- Weiss D (2000) Regulation of flower pigmentation and growth: multiple signaling pathways control anthocyanin synthesis in expanding petals. *Physiol Plant* 110: 152-157.
- Weiss D, van Blokland R, Kooter JM, Mol JNM, van Tunen AJ (1992) Gibberellic acid regulates chalcone synthase gene transcription in the corolla of *Petunia hybrida*. *Plant Physiol* 98: 191-197.
- Wenzler H, Mignery G, Fisher L, Park W (1989) Analysis of a chimeric class-I patatin-GUS gene in transgenic potato plants: High-level expression in tubers and sucrose-inducible expression in cultured leaf and stem explants. *Plant Mol Biol* 13: 347-354.
- Wiese A, Elzinga N, Wobbes B, Smeekens S (2004) A conserved upstream open reading frame mediates sucrose-induced repression of translation. *Plant Cell* 16: 1717-1729.
- Winkel-Shirley B (2001) Flavonoid biosynthesis: a colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology. *Plant Physiol*

126: 485-493.

- Wingler A (2018) Transitioning to the next phase: the role of sugar signaling throughout the plant life cycle. *Plant Physiol* 176: 1075-0184.
- Wu Y, Lee S, Yoo Y, Wei J, Lee S, Jeon JS, An G (2018) Rice transcription factor *OsDOF11* modulates sugar transport by promoting expression of Sucrose Transporter (SUT) and SWEET genes. *Mol Plant* 11: 833-845.
- Xu Q, Yin S, Ma Y, Song M, Song Y, Mu S, Li Y, Liu X, Ren Y, Gao C, Chen S, Liesche J (2020) Carbon export from leaves is controlled via ubiquitination and phosphorylation of sucrose transporter SUC2. *Proc Natl Acad Sci USA* 117: 6223-6230.
- Xu X, van Lammeren AAM, Vermeer E, Vreugdenhil D (1998) The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation in vitro. *Plant Physiol* 177: 575-584.
- Yokoyama R, Hirose T, Fujii N, Aspuria ET, Kato A, Uchimiya H (1994) The rolC promoter of *Agrobacterium rhizogenes* Ri plasmid is activated by sucrose in transgenic tobacco plants. *Mol Gen Genet* 244: 15-22.

