

# The Regulation of Stress Responses by Non-tandem CCCH Zinc Finger Genes in Plants

Hye-Yeon Seok<sup>1</sup>, Md Bayzid<sup>2</sup>, Swarnali Sarker<sup>2</sup>, Sun-Young Lee<sup>1</sup> and Yong-Hwan Moon<sup>1,2,3\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Systems Biology, Pusan National University, Busan 46241, Korea

<sup>2</sup>Department of Integrated Biological Science, Pusan National University, Busan 46241, Korea

<sup>3</sup>Department of Molecular Biology, Pusan National University, Busan 46241, Korea

Received October 9, 2023 /Revised November 14, 2023 /Accepted November 15, 2023

In plants, there are many CCCH zinc finger proteins consisting of three cysteine residues and one histidine residue, which bind to zinc ions with finger configuration. CCCH-type zinc finger proteins are divided into tandem CCCH-type zinc finger (TZF) and non-TZF proteins: TZF proteins contain exactly two tandem CCCH-type zinc finger motifs whereas non-TZF proteins have fewer or greater than two CCCH-type zinc finger motifs. The functions of TZF genes, especially plant-specific RR-TZF genes, have been well studied in several plants, whereas the functional roles of non-TZF genes have not been adequately researched compared to TZF genes. Many non-TZF genes have been identified as being involved in the responses to biotic and abiotic stresses, such as pathogen, high salt, drought, cold, heat, and oxidative stresses. Some non-TZF proteins bind to RNA and are involved in the post-transcriptional regulation of stress-responsive genes in the cytoplasm. In addition, other non-TZF proteins act as transcriptional activators or repressors that regulate the expression of stress-responsive genes in the nucleus. Despite these studies, stress signal transduction and upstream and downstream genes of non-TZF genes have not been sufficiently researched, suggesting that additional studies of the functions of non-TZF genes' functions in plants' stress responses are needed. In this review, we describe non-TZF genes involved in biotic abiotic stress responses in plants and their molecular functions.

**Key words :** Abiotic stress, biotic stress, CCCH zinc finger, non-TZF, plant

## 서 론

Zinc finger 단백질 패밀리는 아연이온( $Zn^{2+}$ )에 결합하는 손가락 구조를 가지는 단백질인데 이 손가락 구조에 있는 시스테인(cysteine, C) 아미노산과 히스티딘(histidine, H) 아미노산 잔기의 수와 배열에 따라 CCCH, C2H2, C2C2, C2HC, C2C2C2C2, C2HCCC2C2 등으로 다양하게 구분된다[9, 36]. CCCH zinc finger 단백질은 세 개의 시스테인 아미노산과 한 개의 히스티딘 아미노산으로 구성된 zinc finger 모티프를 가졌으며, 식물에는 많은 수의 CCCH zinc finger 유전자가 존재한다[9, 36]. 지금까지 CCCH zinc finger 유전자가 애기장대(*Arabidopsis thaliana*)에는 68개[48], 벼(*Oryza sativa*)에는 67개[48], 옥수수(*Zea mays*)에는 68개[34], 포플러(*Populus trichocarpa*)에 91개[6], 메디카

고(*Medicago truncatula*)에 34개[58], 야생염소풀(*Aegilops tauschii*)에 36개[20], 토마토(*Solanum lycopersicum*)에 80개[55], 포도(*Vitis vinifera*)에 69개[50], 병아리콩(*Cicer arietinum*)에 58개[38], 배추(*Brassica rapa*)에 103개[35] 등이 밝혀져 있다. CCCH zinc finger 유전자는 식물의 발달, 생물 스트레스 및 환경 스트레스 반응에 관여하는 등 식물의 다양한 생물학적 기능에 연관된 것으로 알려져 있다[14].

가장 먼저 CCCH zinc finger 단백질이 보고된 포유류에서는 C-X<sub>8</sub>-C-X<sub>5</sub>-C-X<sub>3</sub>-H의 배열을 가진 CCCH zinc finger 모티프 두 개가 18개 아미노산 간격을 두고 나란히 배열된 tandem CCCH zinc finger 단백질(TZF)이 확인되었다[3]. 식물에서도 이와 동일한 구조를 가진 TZF가 애기장대에서 보고되었으며, 그 외에도 여러 TZF가 밝혀졌다[11]. 특히, 식물에서는 C-X<sub>7-8</sub>-C-X<sub>5</sub>-C-X<sub>3</sub>-H-X<sub>16</sub>-C-X<sub>5</sub>-C-X<sub>4</sub>-C-X<sub>3</sub>-H 배열의 tandem CCCH zinc finger 모티프의 앞쪽에 아르기닌(arginine, R)이 풍부한 부위(R-rich, RR)가 존재하는 TZF가 많이 존재하는 것이 확인되었으며, 이들을 RR-TZF로 명명하였다[11]. CCCH zinc finger 단백질은 CCCH zinc finger 모티프의 배열과 숫자에 따라 TZF와 TZF가 아닌 non-TZF로 구분할 수 있다[44]. 예를 들어, 애기장대의 CCCH zinc finger 단백질은 26개의 TZF와 42개의

### \*Corresponding author

Tel : +82-51-510-2592, Fax : +82-51-513-9258

E-mail : [moonyh@pusan.ac.kr](mailto:moonyh@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.

non-TZF로 구분된다(Table 1) [44].

CCCH zinc finger 단백질은 세포질에 위치하며 RNA에 결합하여 RNA의 안정성을 조절하고 전사 후 단계에서 하위 유전자를 조절하는 것이 알려져 있으며[19, 25, 39], nuclear localization signal (NLS) 또는 nuclear export signal (NES)를 가지며 핵에 위치하고 전사 활성화 또는 전사 억제제를 통해 전사인자로서 기능을 하는 경우도 많이 보고

가 되었다[12, 33, 56]. 이처럼 CCCH zinc finger 단백질은 단백질에 따라 전사 단계 또는 전사 후 단계에서 다양한 방식으로 발달 또는 스트레스 반응 관련 유전자를 조절하는 것으로 알려져 있다[12, 19, 25, 33, 39, 56].

식물의 스트레스는 크게 생물 스트레스와 환경 스트레스로 나눌 수 있다. 생물 스트레스는 박테리아, 바이러스, 곤충 등에 의해 발생하며 식물의 면역 체계를 활성화시켜

Table 1. Non-TZF genes in *Arabidopsis*

Gene name	Locus ID	Subfamily	Number of CCCH motif
<i>AtC3H1</i>	At1g01350	3	1
<i>AtC3H3</i>	At1g04990	1	5
<i>AtC3H4/MAC5A</i>	At1g07360	5	1
<i>AtC3H6</i>	At1g19860	8	1
<i>AtC3H7/SOP1</i>	At1g21580	N/I <sup>1</sup>	5
<i>AtC3H9</i>	At1g29570	N/I	1
<i>AtC3H11/AtCPSF30</i>	At1g30460	N/I	3
<i>AtC3H12/CYR1</i>	At1g32360	6	3
<i>AtC3H16</i>	At1g75340	N/I	1
<i>AtC3H17</i>	At2g02160	N/I	3
<i>AtC3H18</i>	At2g05160	N/I	1
<i>AtC3H19/NERD</i>	At2g16485	N/I	1
<i>AtC3H21/DFRP1</i>	At2g20280	N/I	1
<i>AtC3H22</i>	At2g24830	N/I	1
<i>AtC3H24/TRM2B</i>	At2g28450	N/I	1
<i>AtC3H25/MAC5B</i>	At2g29580	5	1
<i>AtC3H26/ZFN2</i>	At2g32930	1	5
<i>AtC3H27/FES1</i>	At2g33835	N/I	1
<i>AtC3H32</i>	At2g47850	1	5
<i>AtC3H33/PNT1/ZFN1</i>	At3g02830	1	5
<i>AtC3H34</i>	At3g06410	1	5
<i>AtC3H35</i>	At3g08505	N/I	4
<i>AtC3H37/HUA1</i>	At3g12680	1	6
<i>AtC3H38</i>	At3g18640	N/I	1
<i>AtC3H39</i>	At3g19360	N/I	3
<i>AtC3H40</i>	At3g21810	N/I	1
<i>AtC3H41</i>	At3g27700	N/I	1
<i>AtC3H43</i>	At3g48440	1	5
<i>AtC3H44</i>	At3g51120	N/I	1
<i>AtC3H45</i>	At3g51180	8	1
<i>AtC3H46</i>	At3g51950	10	1
<i>AtC3H50</i>	At4g38890	N/I	1
<i>AtC3H51</i>	At5g06420	3	1
<i>AtC3H53/MAC5C</i>	At5g07060	5	1
<i>AtC3H55</i>	At5g12440	10	1
<i>AtC3H57/ZFN3</i>	At5g16540	1	5
<i>AtC3H58</i>	At5g18550	1	5
<i>AtC3H59/ZFWD3</i>	At5g40880	4	1
<i>AtC3H62/ZFWD4</i>	At5g49200	4	1
<i>AtC3H65</i>	At5g56930	N/I	3
<i>AtC3H67</i>	At5g63260	1	5
<i>AtC3H68</i>	At5g66270	8	1

<sup>1</sup>N/I, not included in any *Arabidopsis* CCCH zinc finger subfamily

방어 기작을 작동시킨다[13, 18, 30]. 식물의 방어 기작은 다양하고 복잡한 과정을 거쳐 유도되는데, 칼슘이온(Ca<sup>2+</sup>) 유입, 수소이온/칼륨이온(H<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>) 교환, 활성산소종 및 질소화합물 생성, 자스몬산(jasmonic acid, JA), 살리실산(salicylic acid, SA), 에틸렌(ethylene) 생성 등을 통해 다양한 신호전달 경로가 활성화된다. 활성화된 방어 기작은 방어 관련 유전자 활성화, 과민반응(hypersensitive response) 활성화 등을 유도하게 된다[13, 18, 30]. 환경 스트레스는 주로 고염, 건조와 같은 삼투 스트레스, 고온 및 저온 등의 온도 스트레스, 침수에 의한 저산소 스트레스, 메탈 스트레스 등이 포함된다[14]. 환경 스트레스는 다양한 신호전달 경로를 통해 스트레스 반응 유전자를 활성화시켜 식물이 스트레스에 저항성을 가지게 한다. 환경 스트레스 반응 경로는 주로 앱시스산(abscisic acid, ABA)에 의존적인 경로 또는 비의존적 경로로 나뉜다[43].

앞서 언급한대로 CCCH zinc finger 단백질은 TZF와 non-TZF로 구분이 되지만 지금까지의 CCCH zinc finger 단백질의 기능에 대한 연구는 주로 동물의 TZF와 유사하게 TZF, 특히 RR-TZF에 초점이 맞추어져 이를 중심으로 이루어져 왔다. 그러나 최근 애기장대의 *HUAL*을 포함하여 *AtC3H17*, 벼의 *OsLIC* 등 non-TZF 유전자에 대한 연구도 활발히 진행되고 있다[7, 22, 43, 44, 49]. 본 리뷰에서는 애기장대를 포함한 여러 식물종에서 non-TZF 유전자가 식물의 다양한 스트레스 반응에 어떻게 관여하며, 어떠한 기능을 하는지 지금까지 연구된 내용을 정리하고 앞으로의 연구 방향에 대해 제시하고자 한다.

## 본 론

### TZF 유전자에 의한 스트레스 반응 조절

TZF 유전자의 스트레스 반응에 대해서는 동물과 달리 식물에만 존재하는 RR-TZF 유전자의 기능이 매우 잘 알려져 있다. 예를 들어, 애기장대의 RR-TZF 유전자인 *AtTZF2*와 *AtTZF3*는 건조 스트레스 반응에 관여한다[16, 17, 24]. *AtTZF2*와 *AtTZF3*의 과발현체는 ABA에 대한 민감도가 증가하고 증산작용이 감소했으며 ABA 및 스트레스 반응에 관련된 유전자의 발현이 증가하여 건조 스트레스에 야생형보다 더 높은 저항성을 보였다[16, 17, 24]. 또 다른 애기장대의 RR-TZF 유전자인 *AtTZF1*은 ABA 및 저온 스트레스 반응 관련 유전자인 *KINI*, *RD29A*, *COR15A* 등의 발현을 증가시켜 애기장대의 저온 스트레스 저항성을 향상시키는 것으로 보고되었다[25]. 애기장대 외에 벼에서도 *OsTZF1*의 과발현체가 야생형에 비해 더 높은 고염 스트레스 저항성을 보였다. *OsTZF1*은 전사활성을 가지지 않으며 고염 스트레스 반응 유전자의 전사를 조절하지 않는다. 반면에 *OsTZF1*은 *Tic32*, *RNS4*, *WRKY45* 등의 고염 스트레스 반응 유전자를 전사 후 단계에서 조절하는 것이

확인되었다[19]. *OsTZF5*는 *PRI*, *salT*, *Gols2* 등을 전사 후 단계에서 조절하여 건조 스트레스 반응에 관여한다[40]. 이 외에도 면화의 *GhZFP1*과 브로콜리의 *BoC3H3*가 고염 스트레스[12, 21], 벼의 *OsC3H10*과 야생염소풀의 *AetTZF1*이 건조 스트레스 반응에 관여하는 것이 알려져 있다[20, 45].

### 애기장대의 non-TZF 유전자에 의한 스트레스 반응 조절

애기장대는 대표적인 모델 쌍떡잎식물로, 다양한 스트레스 반응 및 유전자 기능 연구에 이용되고 있다. 본 리뷰에서는 먼저 여러 스트레스 반응에서의 애기장대의 non-TZF 유전자의 역할에 대해 알아보고자 한다(Table 2).

### 애기장대의 non-TZF 유전자에 의한 생물 스트레스(biotic stress) 반응 조절

세포예정사(Programmed cell death, PCD)는 식물의 발달, 스트레스 반응 등의 식물의 생활사에 있어서 필수적인 요소이다[5]. 식물과 병원체의 상호작용에 의해 유도되는 과민반응에서도 국소적인 세포사멸이 발생한다[5]. 애기장대에서 살리실산-매개 세포사멸을 유도하는 *MIPS1*의 돌연변이체에서 non-TZF 유전자인 *AtC3H11/AtCPSF30*의 발현이 증가한 것을 확인하였다. 아울러 *AtC3H11/AtCPSF30*의 T-DNA 삽입 돌연변이체인 *ox16*에서 세포사멸이 억제되는 것이 확인되었다[5]. 이를 통해 *AtC3H11/AtCPSF30*이 *mips1*에서의 살리실산-매개 병변 형성에 필수적인 것을 확인하였으며, *AtC3H11/AtCPSF30*가 애기장대의 살리실산-매개 면역 반응에서 반드시 필요한 요소임을 알 수 있다. *ox16*는 *mips1*과 유사하게 병변을 형성하는 돌연변이체인 *lsd1*, *mpk4*, *cpr5*, *cat2*와의 이중 돌연변이체에서도 병변 형성을 억제하는 결과를 보였다[5]. mRNA의 3' 비번역부위에 위치한 폴리A 꼬리는 mRNA의 안정성, 이동, 번역 효율 등에 다양한 영향을 끼치는데, *AtC3H11/AtCPSF30*

Table 2. Stress-responsive non-TZF genes in *Arabidopsis*

Gene name	Stress type	Reference
<i>AtC3H4/MAC5A</i>	Biotic stress	[32]
<i>AtC3H7/SOP1</i>	Biotic stress	[29]
<i>AtC3H11/CPSF30</i>	Biotic stress, oxidative stress	[5, 60]
<i>AtC3H17</i>	Salt stress, oxidative stress	[43]
<i>AtC3H18</i>	Heat stress	[53]
<i>AtC3H19/NERD</i>	Salt stress	[15]
<i>AtC3H25/MAC5B</i>	Biotic stress	[32]
<i>AtC3H26/ZFN2</i>	Salt stress	[28]
<i>AtC3H53/MAC5C</i>	Biotic stress	[32]
<i>VOZ1</i>	Heat stress	[23]
<i>VOZ2</i>	Heat stress	[23]

는 pre-mRNA에서 3' 말단의 잘리는 위치 선정과 폴리A 꼬리 생성에 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다[60]. 따라서 AtC3H11/AtCPSF30는 다양한 애기장대의 번역 반응과 관련된 유전자의 mRNA에서 3' 말단 조절을 통해 번역 반응을 조절하는 것으로 생각된다.

MOS-연관 복합체(MOS-associated complex, MAC)는 스플라이소솜(spliceosome)과 연관된 핵단백질 복합체이다. 최근 애기장대의 non-TZF 유전자인 AtC3H4, AtC3H25, AtC3H53는 각각 MAC5A, MAC5B, MAC5C로 명명되었으며, 이들은 MAC 복합체를 구성하고 있다[32]. Suppressor of NPR1-1, constitutive1 (SNC1)은 nucleotide-binding (NB)-leucine-rich repeats (LRR)과 N-terminal Toll/interleukin1 receptor (TIR) 도메인을 가지는 단백질로, SNC1의 과발현체는 세포사멸이 없더라도 지속적인 방어를 보이는 것으로 알려져 있다[32]. SNC1-매개 방어 기작에 관련된 MAC를 알아보기 위하여 SNC1과 AtC3H4/MAC5A, AtC3H25/MAC5B, AtC3H53/MAC5C 각각의 이중 돌연변이체를 이용하여 *Pseudomonas syringae pathovar tomato (P.s.t.)* strain DC3000에 대한 반응을 분석하였다. 그 결과, *snc1 mac5a-1* 이중 돌연변이체에서만 *P.s.t.* DC3000의 생장이 더 억제된 것을 확인하였다[32]. 이를 통해 SNC1-매개 방어에 AtC3H4/MAC5A가 관련되어있으며 SNC1의 방어 기능을 억제하는 것으로 여겨진다.

지질다당류(Lipopolysaccharide, LPS)는 그람 음성 박테리아의 세포 표면에 필수적인 요소이다. 연구를 통해 지질A (lipid A)가 지질다당류 인식에 중요한 것이 알려졌으며, 식물 병원체인 *Burkholderia cepacia*의 지질다당류의 지질A를 이용하여 다양한 분석을 수행하였다[29]. 그 결과 애기장대에서 *B. cepacia*의 지질다당류 지질A 처리 후 AtC3H7의 발현이 높게 증가하였으며 AtC3H7이 애기장대의 생물 스트레스 반응에서 중요한 역할을 할 것으로 여겨진다[29].

#### 애기장대의 non-TZF 유전자에 의한 삼투 스트레스(osmotic stress) 반응 조절

삼투 스트레스는 고염, 건조 등의 삼투 현상을 일으키는 환경 스트레스를 포함한다. AtC3H17은 삼투 스트레스 반응과 관련하여 애기장대에서 가장 먼저 연구된 non-TZF 유전자로 고염, 건조 스트레스에 의해 발현이 증가하며 과발현체는 야생형에 비해 고염 스트레스에 더 높은 저항성을, 돌연변이체는 더 높은 민감성을 보였다[43]. 아울러 AtC3H17 과발현체에서 RAB18, COR15A, RD22 등 잘 알려진 ABA-의존 스트레스 반응 유전자의 발현이 야생형보다 더 높았다[43]. 따라서, AtC3H17이 ABA-의존 경로를 통해 애기장대의 고염 스트레스 저항성에 관여하는 것으로 생각된다.

애기장대의 또 다른 non-TZF 유전자인 AtC3H26는 고

염 스트레스를 처리한 뿌리를 이용한 마이크로어레이 분석에서 발현이 증가하였으며[28], AtC3H19은 담배의 에틸렌 수용체인 NTHK1을 과발현시킨 애기장대에서 발현이 감소하였다[15]. NTHK1 과발현체는 고염 스트레스에 대한 민감성을 증가시키는 것으로 알려졌으며[15], 이를 통해 애기장대의 non-TZF 유전자인 AtC3H26와 AtC3H19이 고염 스트레스 반응에서 기능을 할 것으로 기대된다.

#### 애기장대의 non-TZF 유전자에 의한 고온 스트레스(heat stress) 반응 조절

애기장대에는 기존에 밝혀진 CCCH zinc finger 유전자 외에 추가로 동정된 CCCH zinc finger 유전자도 있다. VOZ1과 VOZ2는 새로운 CCCH zinc finger 유전자로, 각각 1개씩의 CCCH zinc finger 도메인을 가지는 non-TZF 유전자이다[23]. VOZ2는 평상시에는 세포질에 퍼져서 존재하다가 고온 스트레스 조건에서는 핵으로도 이동을 하지만 일부는 스트레스 과립(stress granule)으로 이동하기도 한다[23]. 스트레스 과립에는 비번역 mRNA, 번역 개시인자, mRNA-연관 단백질, 번역 관련 단백질이 포함되어 있으며 전사체를 다양한 세포 내 목적지에 따라 분류하는 중추 역할을 하기도 한다[54]. VOZ1과 VOZ2의 이중 돌연변이체에서는 잘 알려진 스트레스 반응 유전자인 DREB2A의 발현이 야생형에 비해 증가하는 것도 확인되었다[23]. 이를 통해 VOZ1과 VOZ2가 DREB2A의 발현을 억제하며 고온 스트레스 반응을 조절하는 것으로 보인다.

최근 연구에 따르면 애기장대의 non-TZF 유전자인 AtC3H18은 고온 스트레스 조건에서 스트레스 과립 또는 처리체(processing body)에 위치하는 것이 밝혀졌으며, *atc3h18* 돌연변이체는 고온 스트레스에 더 민감한 표현형을 보였다[53]. 이를 통해 AtC3H18이 고온 스트레스 반응에 관여할 것으로 예상된다.

#### 애기장대의 non-TZF 유전자에 의한 산화 스트레스(oxidative stress) 반응 조절

AtC3H17은 앞서 언급된 삼투 스트레스 외에도 산화 스트레스 반응에도 관여하는 것으로 생각된다. 실제로 AtC3H17 과발현체는 야생형에 비해 산화 스트레스에 더 높은 저항성을, 돌연변이체는 더 높은 민감성을 보였다[43]. 아울러 AtC3H11/AtCPSF30의 T-DNA 삽입 돌연변이체인 *ox16*는 야생형에 비해 산화 스트레스에 더 높은 저항성을 보였다[60]. *ox16* 돌연변이체에서 티오레독신(thioredoxin)-연관 도메인 또는 글루타레독신(glutaredoxin)-연관 도메인 단백질의 유전자가 야생형보다 더 증가한 것을 확인하였으며[60], 산화 스트레스 저항성에 기여한 것으로 생각된다. 또한, 번역 반응 조절과 마찬가지로 AtC3H11/AtCPSF30가 티오레독신-연관 도메인 또는 글루타레독신-연관 도메인 단백질의 유전자의 mRNA에서 3' 말단 조절

Table 3. Stress-responsive non-TZF genes in other plant species

Gene name	Plant species	Stress type	Reference
<i>OsLIC</i>	Rice	Biotic stress	[22, 49]
<i>OsC3H32</i>	Rice	Cold stress	[9]
<i>DgC3H1</i>	Chrysanthemum	Cold stress	[2]
<i>IbC3H18</i>	Sweet potato	Salt stress, drought stress	[59]
<i>LIC3H18</i>	Lilly	Heat stress	[51]
<i>TaZnFP</i>	Wheat	Salt stress, drought stress	[31]

을 통해 산화 스트레스 반응에서도 중요한 역할을 하는 것으로 생각된다[60].

**애기장대 외 식물종의 non-TZF 유전자에 의한 스트레스 반응 조절**

애기장대 외에도 벼, 고구마, 보리, 콩 등 다양한 식물에서 non-TZF 유전자의 스트레스 반응에서의 역할이 밝혀지고 있다. 이번에는 애기장대 외에 다른 식물종에서 non-TZF 유전자의 스트레스 반응에 대해 알아보려 한다(Table 3).

**애기장대 외 식물종의 non-TZF 유전자에 의한 생물 스트레스(biotic stress) 반응 조절**

*OsLIC*은 벼의 non-TZF 유전자로 기존에 브라시노스테로이드(brassinosteroid, BR) 신호전달에 있어서 음성조절자로 알려져 있다. 최근 연구에서 *OsLIC*이 자스몬산 생합성에 관여하는 *AOS2*를 억제하여 벼의 면역 반응을 감소시키는 것으로 알려졌다[22]. *OsALDH2B1*이라는 알데하이드 탈수소효소(aldehyde dehydrogenase)에 의해 *OsLIC*의 전사가 직접적으로 조절되며 실제로 *OsALDH2B1*의 돌연변이체에서 곰팡이, 세균성 잎마름병 등의 다양한 질병 저항성이 더 증가한 것을 볼 수 있었다[22]. 반대로 *OsMAPK6*는 *OsLIC*을 인산화시켜 *OsLIC*의 DNA 결합력을 감소시킨다[49]. 원래 *OsLIC*은 벼의 또 다른 질병 저항성 유전자인 *OsWRKY30*의 프로모터에 결합하여 *OsWRKY30*의 전사를 억제시키는데, *OsMAPK6-OsLIC-OsWRKY30* 경로에 의해 벼의 면역 반응이 조절되는 것이다[49]. 이를 통해 *OsLIC*은 식물의 발달 조절뿐만 아니라 면역 반응에서도 중요한 역할을 하는 것으로 볼 수 있다.

**애기장대 외 식물종의 non-TZF 유전자에 의한 삼투 스트레스(osmotic stress) 반응 조절**

고구마(*Ipomoea batatas*)의 non-TZF 유전자인 *IbC3H18*은 과발현체에서 고염, 건조 스트레스에 더 높은 저항성을 보이는 것이 알려졌으며, RNA-간섭(RNA-interference, RNAi) 형질전환체는 반대로 더 민감한 반응을 보였다[59]. *IbC3H18*은 전사활성을 가진 전사인자로, 고염 스트레스 저항성 관련 유전자인 *SOS5*, 활성산소종 제거 유전

자인 *CCS*, ABA 수용체 유전자인 *PYL8*의 프로모터에 결합하여 발현을 조절하는 것으로 알려졌다[59]. 그 외에도 과발현체, RNAi 형질전환체와 야생형을 비교한 RNA-Sequencing (RNA-Seq) 분석을 통해 광합성 효율 증가, 활성산소종 제거 시스템 활성화, ABA 신호전달 경로 증가, 이온-삼투 균형 유지 등에 의해 *IbC3H18*이 고구마의 삼투 스트레스 저항성에 기여하는 것을 확인할 수 있었다[59].

포플러(*Populus alba* × *Populus glandulosa*)에서 고염 및 건조 스트레스를 처리하여 수행한 마이크로어레이 실험에서 애기장대의 non-TZF 유전자인 *AtC3H18*의 상동체의 발현이 고염에서 2.7배, 건조에서 7.0배 증가하였다[57]. 이는 포플러의 *AtC3H18* 상동체가 삼투 스트레스 반응에 중요한 역할을 할 가능성을 보여주며 아울러 애기장대 상동체인 *AtC3H18*도 애기장대의 삼투 스트레스 반응과 관련되어 있을 가능성을 제시한다.

밀(*Triticum aestivum*)에서 동정된 non-TZF 유전자인 *TaZnFP*는 세포질 단백질로, 고염, 건조, 저온, ABA에 의해 발현이 증가하였다[31]. 또한, 애기장대에 *TaZnFP*를 과발현시킨 형질전환체는 야생형과 비교하여 고염과 건조 스트레스에 더 높은 저항성을 보여 *TaZnFP*가 스트레스 반응에서 중요한 역할을 할 것으로 기대된다[31].

이 외에도 최근에 다양한 식물종에서 마이크로어레이나 RNA-Seq과 같은 대량 유전자 발현 분석을 통해 삼투 스트레스 반응에 관여할 것으로 예상되는 non-TZF 유전자를 밝히고 RT-PCR로 발현을 확인한 연구가 많이 보고되고 있다. 보리(*Hordeum vulgare*)에서는 *HvC3H8*, *HvC3H10*, *HvC3H18*, *HvC3H19*, *HvC3H22*가 고염 스트레스 조건에서 발현이 증가했으며[1], *HvC3H8*, *HvC3H10*, *HvC3H18*, *HvC3H50*가 건조 스트레스에 의해 발현이 증가했다[1]. 병아리콩에서는 *CarC3H22*, *CarC3H29*, *CarC3H31*, *CarC3H58*이 건조 스트레스 조건에서 발현이 증가한 것이 확인되었다[38]. 배(*Pyrus betulaefolia*)에서는 *PbeC3H2*, *PbeC3H47*, *PbeC3H67*, *PbeC3H92*, *PbeC3H113*이 고염 스트레스에 의해 증가하였다[26].

**애기장대 외 식물종의 non-TZF 유전자에 의한 저온 스트레스(cold stress) 반응 조절**

벼의 *OsC3H32*는 애기장대 *AtC3H17*의 상동체로 알려

저 있는데 최근 연구에서 OsC3H32는 E3 유비퀴틴 리가아제(ubiquitin ligase)인 OsCBE1의 기질로 밝혀졌다[8]. *OsCBE1*의 돌연변이체는 저온 스트레스에 더 높은 저항성을 가졌으며 ABA에 대한 민감도도 높았다[8]. 흥미롭게도, 기존 연구에서 OsC3H32의 애기장대 상동체인 AtC3H17이 ABA-의존 스트레스 반응 유전자를 조절하여 삼투 스트레스 저항성에 관여하는 것이 알려져 있는데[43], ABA-의존 스트레스 반응 유전자 중 하나인 RD22의 비 상동체인 OsBURP5의 발현이 *OsCBE1* 돌연변이체에서 더 증가한 것이 확인되었다[8]. 따라서 *OsC3H32*는 *AtC3H17*과 유사하게 ABA-의존 경로를 통하여 스트레스 반응에 관여할 것으로 여겨지며 *OsCBE1*이 *OsC3H32*를 조절할 것으로 생각된다.

국화(*Chrysanthemum morifolium*)의 non-TZF 유전자인 *DgC3H1*은 과발현체에서는 저온 스트레스에 야생형보다 더 높은 저항성을 보였으며, *DgC3H1*의 안티센스(antisense)를 발현시킨 형질전환체에서는 저온 스트레스에 대한 저항성이 감소하였다[2]. 아울러 *DgCOR413*, *DgDREBa*, *DgCSD1*, *DgCSD2* 등의 스트레스 반응 유전자의 발현이 *DgC3H1* 과발현체에서는 증가한 반면, 안티센스 형질전환체에서는 감소한 것을 통해 *DgC3H1*이 스트레스 반응 유전자 발현 조절을 통해 국화의 저온 스트레스 반응에 관여함을 알 수 있다[2].

저온 스트레스에서도 대량 유전자 발현 분석을 통해 저온 스트레스 반응에 관여할 것으로 예상되는 non-TZF 유전자를 밝히고 RT-PCR로 발현을 확인한 연구가 보고되고 있다. 고추(*Capsicum annuum*)에서 *PEPTY12*, *PEPTY16*, *PEPTY36*, *PEPTY57*, *PEPTY45*의 발현이 저온 스트레스에 의해 증가함이 확인되었다[46].

### 애기장대 외 식물종의 non-TZF 유전자에 의한 고온 스트레스(heat stress) 반응 조절

백합(*Lilium longiflorum*)에서 밝혀진 애기장대 AtC3H18의 상동체인 LIC3 H18은 평소에는 핵과 세포질에 위치해 있으나 AtC3H18과 유사하게 고온 스트레스에 의해 처리체와 스트레스 과립으로 이동한다[53]. 흥미롭게도 *LIC3H18*은 과발현체와 돌연변이체 모두 고온 스트레스에 민감한 반응을 보였으며[51], 이를 통해 적절한 *LIC3H18*의 발현이 백합의 고온 스트레스 반응에 중요하다는 것을 알 수 있다. *LIC3H18*은 RNA-결합 능력을 가졌으면서도 동시에 전사활성도 가진다. *LIC3H18*이 *LIWRKY33* 프로모터에 결합하여 전사를 활성화시키며, *LIMYB305*는 *LIC3H18*의 상위에서 *LIC3H18*의 발현을 조절하는 것이 확인되었다[51]. *LIMYB305*- *LIC3H18*-*LIWRKY33* 경로가 백합에서의 고온 스트레스 반응에 있어서 중요한 역할을 할 것으로 생각된다.

고온 스트레스에서도 대량 유전자 발현 분석을 통해 고온 스트레스 반응에 관여할 것으로 예상되는 non-TZF

유전자를 밝히고 RT-PCR로 발현을 확인한 연구가 보고되었다. 고추에서 *PEPTY4*, *PEPTY9*, *PEPTY27*, *PEPTY34*, *PEPTY51*, *PEPTY52*의 발현이 고온 스트레스 조건에서 증가하였다[46]. 감자(*Solanum tuberosum*)에서는 *StC3H6*, *StC3H14*, *StC3H19*, *StC3H20*, *StC3H23*, *StC3H29*, *StC3H32*, *StC3H33*, *StC3H41*, *StC3H42*, *StC3H44*, *StC3H47*, *StC3H50*의 발현이 고온 스트레스에 의해 증가함이 확인되었다[10].

### Non-TZF 유전자에 의한 스트레스 반응 조절 기작

연구 초기 CCCH zinc finger 단백질은 식물보다 사람에서 먼저 TTP와 BRF1이 알려졌으며 mRNA의 3' 비번역부위에 있는 AU-풍부 요소(AU-rich element, ARE)에 결합하는 것으로 알려져 있다[3]. 식물에서도 초기에 연구된 CCCH zinc finger 단백질은 TZF를 포함하여 대부분 전사 후 단계에서 RNA 결합 및 RNA 조절에 관여한다[39]. 특히 식물에 특이적으로 존재하는 RR-TZF의 RR 부위가 RNA 결합에 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있으며 그 외에도 다양한 RNA-결합 도메인이 식물에서 발견되었다[39, 53]. 애기장대의 AtC3H11/AtCPSF30는 pre-mRNA의 3' 말단의 잘리는 위치 선정과 폴리A 꼬리 생성에 중요한 역할을 하는 것이 잘 알려져 있으며 AtC3H11/AtCPSF30에 의해 3' 말단의 위치가 다양하게 바뀐다는 보고도 있다[60]. 따라서 AtC3H11/AtCPSF30는 다양한 애기장대의 면역 반응 또는 산화 스트레스 반응과 관련된 유전자의 mRNA에서 3' 말단 조절을 통해 면역 반응을 조절하는 것으로 생각된다. 또 다른 애기장대의 non-TZF인 AtC3H18은 고온 스트레스 조건에서 스트레스 과립 또는 처리체에 위치하며, AtC3H18의 상동체인 LIC3H18도 고온 스트레스에 의해 처리체와 스트레스 과립으로 이동한다[51, 53]. 스트레스 과립이나 처리체는 진핵생물에서 전령 리보핵단백질 과립(messenger ribonucleoprotein granule, mRNP granule)으로 잘 알려져 있는데, 처리체는 주로 스트레스가 없는 환경에서, 스트레스 과립은 스트레스 환경에서 생성된다[53, 54]. 스트레스 과립과 처리체는 주로 RNA 분해나 보관 역할을 하면서 mRNA의 번역을 억제하는 역할을 한다[25, 53, 54]. 따라서 AtC3H18이나 LIC3H18도 스트레스 과립이나 처리체를 통해 스트레스 반응 유전자의 mRNA를 조절하는 것으로 생각된다.

많은 CCCH zinc finger 단백질이 전사 후 단계 외에도 핵에 위치하며 전사 조절에 중요한 역할을 하는 것으로 알려져 있다. TZF 중에서도 애기장대의 AtTZF1이나 AtTZF6/PEI1 등이 전사인자로 알려져 있다[4, 37]. Non-TZF에서도 전사인자로 하위 유전자의 전사를 조절하여 스트레스 반응에 관여하는 종류가 잘 알려져 있다. 애기장대에서는 AtC3H17이 N-말단에 EELR-유사 모티프를 가지고 있으며 EELR-유사 모티프를 통해 하위 유전자의 전사를 활성

화시킨다[44]. VOZ1과 VOZ2도 전사인자로 확인되었다 [23]. 벼의 OsLIC은 non-TZF 중에 가장 먼저 밝혀진 전사인자이며 EELR 모티프가 전사활성화에 중요한 역할을 하는 것이 잘 알려져 있다[14]. 흥미롭게도 OsLIC은 전사억제자 역할도 하는 것이 밝혀졌는데 질병 저항성 유전자인 *OsWRKY30*의 프로모터에 결합하여 *OsWRKY30*의 전사를 억제한다[49]. 고구마의 IbC3H18은 RNA-결합 모티프를 가지면서 동시에 전사활성도 가지고 있는 non-TZF이며 RNA-결합 모티프가 포함된 C-말단이 전사활성화에 중요하다[59]. IbC3H18은 *SOS5*, *CCS*, *PYL8*과 같은 다양한 고염 스트레스 저항성 유전자의 프로모터에 결합하여 발현을 조절한다[59]. 백합의 LIC3H18은 RNA 결합 기능과 함께 전사인자로 확인되었는데 *LIWRKY33*의 프로모터에 결합하여 전사를 활성화시키고 백합의 고온 스트레스 반응을 조절한다[51].

### 결론

CCCH zinc finger 유전자는 식물의 발달, 생물 스트레스 및 환경 스트레스 반응에 관여하는 등 식물의 다양한 생물학적 기능에 연관된 것으로 알려져 있다. CCCH zinc finger 단백질은 CCCH zinc finger 모티프의 수와 배열, 서열의 유사도에 따라 다양한 서브패밀리로 구분되는데 애기장대에는 총 11개의 서브패밀리가 존재한다[48]. 한편,

CCCH zinc finger 모티프의 수에 따라 2개의 CCCH zinc finger 모티프를 가지는 TZF와 그 외에 나머지만 non-TZF로도 구분할 수 있다(Table 1) [44]. 지금까지 식물에서의 CCCH zinc finger 유전자의 기능에 대한 연구는 TZF, 특히 식물 특이적으로 존재하는 RR-TZF에 집중되어왔으며, non-TZF에 대한 연구는 거의 이루어지지 않았다. 최근 *AtC3H11/CPSF30*에 대한 연구를 시작으로 *AtC3H17* 등 애기장대에서 non-TZF의 기능에 대한 연구가 이루어지고 있으며, *OsLIC* 등 애기장대 외에 다른 식물종에서도 다양한 non-TZF의 기능이 보고되고 있다(Fig. 1). Non-TZF는 스트레스 반응 외에도 다양한 식물 발달에 관여하는 것이 알려져 있는데, *AtC3H59/ZFWD3*와 *AtC3H12*는 애기장대의 발아 및 유식물체 발달에 관여하며 *AtC3H6*와 *AtC3H68*은 배우체 발달에 관여하는 것으로 보고되었다[41, 42, 47]. 유채(*Brassica campestris*)의 *BcMF30*은 꽃가루 발달에 관여하는 것이 알려져 있다[27, 52].

그러나 이러한 연구에도 불구하고 식물에서의 생물 스트레스 및 환경 스트레스 반응에 대한 연구는 여전히 RR-TZF에 집중되어 있고, 특히, non-TZF를 통한 스트레스 신호전달 경로 및 상위 유전자, 하위 유전자는 거의 알려져 있지 않다. 따라서 CCCH zinc finger 유전자에 대한 이해를 넓히기 위해서는 TZF뿐만 아니라 non-TZF 유전자의 스트레스 반응에 대한 지속적이고도 집중적인 연구가 필요하다.

### 감사의 글

이 논문은 부산대학교 기본연구지원사업(2년)에 의하여 연구되었음.

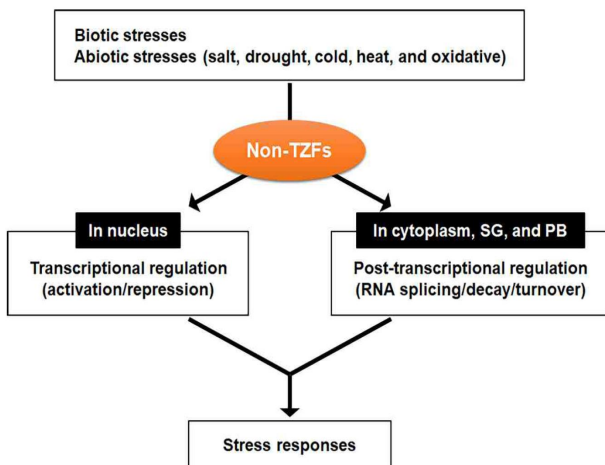
### The Conflict of Interest Statement

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

### References

1. Ai, Q., Pan, W., Zeng, Y., Li, Y. and Cui, L. 2022. CCCH Zinc finger genes in barley: genome-wide identification, evolution, expression and haplotype analysis. *BMC Plant Biol.* **22**, 117.
2. Bai, H., Lin, P., Li, X., Liao, X., Wan, L., Yang, X., Luo, Y., Zhang, L., Zhang, F., Liu, S. and Liu, Q. 2021. *DgC3H1*, a CCCH zinc finger protein gene, confers cold tolerance in transgenic chrysanthemum. *Sci. Hortic.* **281**, 109901.
3. Barreau, C., Paillard, L. and Osborne, H. B. 2005. AU-rich elements and associated factors: Are there unifying principles? *Nucleic Acids Res.* **33**, 7138-7150.

Fig. 1. The regulation of stress responses by non-tandem CCCH zinc finger proteins (non-TZFs) in plants. Biotic and abiotic stress activates signaling pathways regulated by non-TZFs. Non-TZFs are involved in transcriptional regulation as well as in post-transcriptional regulation. Transcriptional and/or post-transcriptional regulation by non-TZFs results in changes in stress-responsive gene expression. Plants ultimately respond to biotic and/or abiotic stress. SG and PB indicate stress granule and processing body, respectively.



4. Bogamuwa, S. and Jang, J. 2013. The Arabidopsis tandem CCCH zinc finger proteins AtTZF4, 5 and 6 are involved in light-, abscisic acid- and gibberellic acid-mediated regulation of seed germination. *Plant Cell Environ.* **36**, 1507-1519.
5. Bruggeman, Q., Garmier, M., de Bont, L., Soubigou-Taconnat, L., Mazubert, C., Benhamed, M., Raynaud, C., Bergounioux, C. and Delarue, M. 2014. The polyadenylation factor subunit cleavage and polyadenylation specificity factor30: a key factor of programmed cell death and a regulator of immunity in Arabidopsis. *Plant Physiol.* **165**, 732-746.
6. Chai, G., Hu, R., Zhang, D., Qi, G., Zuo, R., Cao, Y., Chen, P., Kong, Y. and Zhou, G. 2012. Comprehensive analysis of CCCH zinc finger family in poplar (*Populus trichocarpa*). *BMC Genomics* **13**, 253.
7. Cheng, Y., Kato, N., Wang, W., Li, J. and Chen, X. 2003. Two RNA binding proteins, HEN4 and HUA1, act in the processing of *AGAMOUS* pre-mRNA in *Arabidopsis thaliana*. *Dev. Cell* **4**, 53-66.
8. Choi, J., Lee, W., An, G. and Kim, S. R. 2021. OsCBE1, a substrate receptor of cullin4-based E3 ubiquitin ligase, functions as a regulator of abiotic stress response and productivity in rice. *Int. J. Mol. Sci.* **22**, 2487.
9. Ciftci-Yilmaz, S. and Mittler, R. 2008. The zinc finger network of plants. *Cell. Mol. Life Sci.* **65**, 1150-1160.
10. Deng, Z., Yang, Z., Liu, X., Dai, X., Zhang, J. and Deng, K. 2023. Genome-wide identification and expression analysis of C3H zinc finger family in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Int. J. Mol. Sci.* **24**, 12888.
11. D'Orso, F., De Leonardis, A. M., Salvi, S., Gadaleta, A., Ruberti, I., Cattivelli, L., Morelli, G. and Mastrangelo, A. M. 2015. Conservation of *AtTZF1*, *AtTZF2*, and *AtTZF3* homolog gene regulation by salt stress in evolutionarily distant plant species. *Front. Plant Sci.* **6**, 394.
12. Guo, Y. H., Yu, Y. P., Wang, D., Wu, C. A., Yang, G. D., Huang, J. G. and Zheng, C. C. 2009. GhZFP1, a novel CCCH-type zinc finger protein from cotton, enhances salt stress tolerance and fungal disease resistance in transgenic tobacco by interacting with GZIRD21A and GZIPR5. *New Phytol.* **183**, 62-75.
13. Hammond-Kosack, K. E. and Parker, J. E. 2003. Deciphering plant-pathogen communication: Fresh perspectives for molecular resistance breeding. *Curr. Opin. Biotechnol.* **14**, 177-193.
14. Han, G., Qiao, Z., Li, Y., Wang, C. and Wang, B. 2021. The roles of CCCH zinc-finger proteins in plant abiotic stress tolerance. *Int. J. Mol. Sci.* **22**, 8327.
15. He, X. J., Mu, R. L., Cao, W. H., Zhang, Z. G., Zhang, J. S. and Chen, S. Y. 2005. AtNAC2, a transcription factor downstream of ethylene and auxin signaling pathways, is involved in salt stress response and lateral root development. *Plant J.* **44**, 903-916.
16. Huang, P., Chung, M., Ju, H., Na, H., Lee, D. J., Cheong, H. and Kim, C. S. 2011. Physiological characterization of the *Arabidopsis thaliana* oxidation-related zinc finger 1, a plasma membrane protein involved in oxidative stress. *J. Plant Res.* **124**, 699-705.
17. Huang, P., Ju, H., Min, J., Zhang, X., Chung, J., Cheong, H. and Kim, C. S. 2012. Molecular and physiological characterization of the *Arabidopsis thaliana* oxidation-related zinc finger 2, a plasma membrane protein involved in ABA and salt stress response through the ABI2-mediated signaling pathway. *Plant Cell Physiol.* **53**, 193-203.
18. Jalali, B. L., Bhargava, S. and Kamble, A. 2006. Signal transduction and transcriptional regulation of plant defense responses. *J. Phytopathol.* **154**, 65-74.
19. Jan, A., Maruyama, K., Todaka, D., Kidokoro, S., Abo, M., Yoshimura, E., Shinozaki, K., Nakashima, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. 2013. OsTZF1, a CCCH-tandem zinc-finger protein, confers delayed senescence and stress tolerance in rice by regulating stress-related genes. *Plant Physiol.* **161**, 1202-1216.
20. Jiang, A. L., Xu, Z. S., Zhao, G. Y., Cui, X. Y., Chen, M., Li, L. C. and Ma, Y. Z. 2014. Genome-wide analysis of the C3H zinc finger transcription factor family and drought responses of members in *Aegilops tauschii*. *Plant Mol. Biol. Rep.* **32**, 1241-1256.
21. Jiang, M., Jiang, J., Miao, L. and He, C. 2017. Over-expression of a C3H-type zinc finger gene contributes to salt stress tolerance in transgenic broccoli plants. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* **130**, 239-254.
22. Ke, Y., Yuan, M., Liu, H., Hui, S., Qin, X., Chen, J., Zhang, Q., Li, X., Xiao, J., Zhang, Q. and Wang, S. 2020. The versatile functions of OsALDH2B1 provide a genic basis for growth-defense trade-offs in rice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* **117**, 3867-3873.
23. Koguchi, M., Yamasaki, K., Hirano, T. and Sato, M. H. 2017. Vascular plant one-zinc-finger protein 2 is localized both to the nucleus and stress granules under heat stress in Arabidopsis. *Plant Signal. Behav.* **12**, e1295907.
24. Lee, S. J., Jung, H. J., Kang, H. and Kim, S. Y. 2012. Arabidopsis zinc finger proteins AtC3H49/AtTZF3 and AtC3H20/AtTZF2 are involved in ABA and JA responses. *Plant Cell Physiol.* **53**, 673-686.
25. Lin, P., Pomeranz, M., Jikumaru, Y., Kang, S. G., Hah, C., Fujioka, S., Kamiya, Y. and Jang, J. 2011. The Arabidopsis tandem zinc finger protein AtTZF1 affects ABA- and GA-mediated growth, stress and gene expression responses. *Plant J.* **65**, 253-268.
26. Liu, C., Xu, X., Kan, J., Cheng, Z., Chang, Y., Lin, J. and Li, H. 2020. Genome-wide analysis of the C3H zinc finger family reveals its functions in salt stress responses of *Pyrus betulaefolia*. *Peer J.* **8**, e9328.
27. Liu, X., Xiong, X., Liu, W., Liu, T., Yu, Y. and Cao, J. 2020. BcMF30a and BcMF30c, two novel non-tandem CCCH zinc-finger proteins, function in pollen development and pollen germination in *Brassica campestris* ssp. *chinensis*. *Int. J. Mol. Sci.* **21**, 6428.
28. Ma, S., Gong, Q. and Bohnert, H. J. 2006. Dissecting salt stress pathways. *J. Exp. Bot.* **57**, 1097-1107.
29. Madala, N. E., Leone, M. R., Molinaro, A. and Dubery,



- I. A. 2011. Deciphering the structural and biological properties of the lipid A moiety of lipopolysaccharides from *Burkholderia cepacia* strain ASP B 2D, in *Arabidopsis thaliana*. *Glycobiology* **21**, 184-194.
30. McDowell, J. M. and Dangl, J. L. 2000. Signal transduction in the plant immune response. *Trends Biochem. Sci.* **25**, 79-82.
31. Min, D. H., Zhao, Y., Huo, D. Y., Li, L. C., Chen, M., Xu, Z. S. and Ma, Y. Z. 2013. Isolation and identification of a wheat gene encoding a zinc finger protein (*TaZnFP*) responsive to abiotic stresses. *Acta Physiol. Plant.* **35**, 1597-1604.
32. Monaghan, J., Xu, F., Xu, S., Zhang, Y. and Li, X. 2010. Two putative RNA-binding proteins function with unequal genetic redundancy in the MOS4-associated complex. *Plant Physiol.* **154**, 1783-1793.
33. Murata, T., Yoshino, Y., Morita, N. and Kaneda, N. 2002. Identification of nuclear import and export signals within the structure of the zinc finger protein TIS11. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **293**, 1242-1247.
34. Peng, X., Zhao, Y., Cao, J., Zhang, W., Jiang, H., Li, X., Ma, Q., Zhu, S. and Cheng, B. 2012. CCCH-type zinc finger family in maize: Genome-wide identification, classification and expression profiling under abscisic acid and drought treatments. *PLoS One* **7**, e40120.
35. Pi, B., He, X., Ruan, Y., Jang, J. C. and Huang, Y. 2018. Genome-wide analysis and stress-responsive expression of CCCH zinc finger family genes in *Brassica rapa*. *BMC Plant Biol.* **18**, 373.
36. Pomeranz, M., Finer, J. and Jang, J. C. 2011. Putative molecular mechanisms underlying tandem CCCH zinc finger protein mediated plant growth, stress, and gene expression responses. *Plant Signal. Behav.* **6**, 647-651.
37. Pomeranz, M., Hah, C., Lin, P., Kang, S. G., Finer, J. J., Blackshear, P. J. and Jang, J. 2010. The Arabidopsis tandem zinc finger protein AtTZF1 traffics between the nucleus and cytoplasmic foci and binds both DNA and RNA. *Plant Physiol.* **152**, 151-165.
38. Pradhan, S., Kant, C., Verma, S. and Bhatia, S. 2017. Genome-wide analysis of the CCCH zinc finger family identifies tissue specific and stress responsive candidates in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *PLoS One* **12**, e0180469.
39. Qu, J., Kang, S. G., Wang, W., Musier-Forsyth, K. and Jang, J. C. 2014. The *Arabidopsis thaliana* tandem zinc finger 1 (AtTZF1) protein in RNA binding and decay. *Plant J.* **78**, 452-467.
40. Selvaraj, M. G., Jan, A., Ishizaki, T., Valencia, M., Dedicova, B., Maruyama, K., Ogata, T., Todaka, D., Yamaguchi-Shinozaki, K., Nakashima, K. and Ishitani, M. 2020. Expression of the CCCH-tandem zinc finger protein gene *OsTZF5* under a stress-inducible promoter mitigates the effect of drought stress on rice grain yield under field conditions. *Plant Biotechnol. J.* **18**, 1711-1721.
41. Seok, H. Y., Bae, H., Kim, T., Mehdi, S. M. M., Nguyen, L. V., Lee, S. Y. and Moon, Y. H. 2021. Non-TZF protein AtC3H59/ZFWD3 is involved in seed germination, seedling development, and seed development, interacting with PPPDE family protein Des1l in Arabidopsis. *Int. J. Mol. Sci.* **22**, 4738.
42. Seok, H. Y., Kim, T., Lee, S. Y. and Moon, Y. H. 2022. Non-TZF transcriptional activator AtC3H12 negatively affects seed germination and seedling development in Arabidopsis. *Int. J. Mol. Sci.* **23**, 1572.
43. Seok, H. Y., Nguyen, L. V., Park, H. Y., Tarte, V. N., Ha, J., Lee, S. Y. and Moon, Y. H. 2018. Arabidopsis non-TZF gene *AtC3H17* functions as a positive regulator in salt stress response. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **498**, 954-959.
44. Seok, H. Y., Woo, D. H., Park, H. Y., Lee, S. Y., Tran, H. T., Lee, E. H., Nguyen, L. V. and Moon, Y. H. 2016. AtC3H17, a non-tandem CCCH zinc finger protein, functions as a nuclear transcriptional activator and has pleiotropic effects on vegetative development, flowering and seed development in Arabidopsis. *Plant Cell Physiol.* **57**, 603-615.
45. Seong, S. Y., Shim, J. S., Bang, S. W. and Kim, J. K. 2020. Overexpression of *OsC3H10*, a CCCH-zinc finger, improves drought tolerance in rice by regulating stress-related genes. *Plants (Basel)* **9**, 1298.
46. Tang, W., Hao, Y., Ma, X., Shi, Y., Dang, Y., Dong, Z., Zhao, Y., Zhao, T., Zhu, S., Zhang, Z., Gu, F., Liu, Z. and Chen, J. 2023. Genome-wide analysis and identification of stress-responsive genes of the CCCH zinc finger family in *Capsicum annuum* L. *Front. Plant Sci.* **14**, 1189038.
47. Valente, A. S., Tutone, M., Brodie, E., Peper, H. and Pillitteri, L. J. 2018. T-DNA associated reciprocal translocation reveals differential survival of male and female gametes. *Plant Gene* **15**, 37-43.
48. Wang, D., Guo, Y., Wu, C., Yang, G., Li, Y. and Zheng, C. 2008. Genome-wide analysis of CCCH zinc finger family in Arabidopsis and rice. *BMC Genomics* **9**, 44.
49. Wang, L., Chen, J., Zhao, Y., Wang, S. and Yuan, M. 2022. OsMAPK6 phosphorylates a zinc finger protein OsLIC to promote downstream *OsWRKY30* for rice resistance to bacterial blight and leaf streak. *J. Integr. Plant Biol.* **64**, 1116-1130.
50. Wang, X., Zhong, Y. and Cheng, Z. M. 2014. Evolution and expression analysis of the CCCH zinc finger gene family in *Vitis vinifera*. *Plant Genome* **2014**, 7.
51. Wu, Z., Liang, J., Li, T., Zhang, D. and Teng, N. 2023. A LIMYB305-LIC3H18-LIWRKY33 module regulates thermotolerance in lily. *Mol. Hort.* **3**, 15.
52. Xu, L., Liu, T., Xiong, X., Liu, W., Yu, Y. and Cao, J. 2020. Overexpression of two CCCH-type zinc-finger protein genes leads to pollen abortion in *Brassica campestris* ssp. *chinensis*. *Genes (Basel)* **11**, 1287.
53. Xu, L., Liu, T., Xiong, X., Liu, W., Yu, Y. and Cao, J. 2020. *AtC3H18L* is a stop-codon read-through gene and encodes a novel non-tandem CCCH zinc-finger protein that can form cytoplasmic foci similar to mRNP granules. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **528**, 140-145.

54. Xu, L., Liu, T., Xiong, X., Shen, X., Huang, L., Yu, Y. and Cao, J. 2023. Highly overexpressed AtC3H18 impairs microgametogenesis via promoting the continuous assembly of mRNP granules. *Front. Plant Sci.* **13**, 932793.
55. Xu, R. 2014. Genome-wide analysis and identification of stress-responsive genes of the CCCH zinc finger family in *Solanum lycopersicum*. *Mol. Genet. Genom.* **289**, 965-979.
56. Yan, Z., Jia, J., Yan, X., Shi, H. and Han, Y. 2017. Arabidopsis KHZ1 and KHZ2, two novel non-tandem CCCH zinc-finger and K-homolog domain proteins, have redundant roles in the regulation of flowering and senescence. *Plant Mol. Biol.* **95**, 549-565.
57. Yoon, S. K., Park, E. J., Choi, Y. I., Bae, E. K., Kim, J. H., Park, S. Y., Kang, K. S. and Lee, H. 2014. Response to drought and salt stress in leaves of poplar (*Populus alba* × *Populus glandulosa*): expression profiling by oligo-nucleotide microarray analysis. *Plant Physiol. Biochem.* **84**, 158-168.
58. Zhang, C., Zhang, H., Zhao, Y., Jiang, H., Zhu, S., Cheng, B. and Xiang, Y. 2013. Genome-wide analysis of the CCCH zinc finger gene family in *Medicago truncatula*. *Plant Cell Rep.* **32**, 1543-1555.
59. Zhang, H., Gao, X., Zhi, Y., Li, X., Zhang, Q., Niu, J., Wang, J., Zhai, H., Zhao, N., Li, J., Liu, Q. and He, S. 2019. A non-tandem CCCH-type zinc-finger protein, IbC3H18, functions as a nuclear transcriptional activator and enhances abiotic stress tolerance in sweet potato. *New Phytol.* **223**, 1918-1936.
60. Zhang, J., Addepalli, B., Yun, K. Y., Hunt, A., Xu, R., Rao, S., Li, Q. Q. and Falcon, D. L. 2008. A polyadenylation factor subunit implicated in regulating oxidative signaling in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS One* **3**, e2410.

## 초록 : 식물에서 non-tandem CCCH zinc finger 그룹 유전자에 의한 스트레스 반응 조절

석혜연<sup>1</sup> · 베이지드 엠디<sup>2</sup> · 살커 스와날리<sup>2</sup> · 이선영<sup>1</sup> · 문용환<sup>1,2,3\*</sup>

(<sup>1</sup>부산대학교 생명시스템연구소, <sup>2</sup>부산대학교 생명시스템학과, <sup>3</sup>부산대학교 분자생물학과)

CCCH zinc finger 단백질은 세 개의 시스테인(cysteine, C) 아미노산과 한 개의 히스티딘(histidine, H) 아미노산으로 구성된 아연이온( $Zn^{2+}$ )에 결합하는 손가락 구조의 zinc finger 모티프를 가졌으며, 식물에는 많은 수의 CCCH zinc finger 단백질 유전자가 존재한다. CCCH zinc finger 단백질은 2개의 CCCH zinc finger 모티프를 가지는 TZF와 그 외 나머지인 non-TZF로 구분되지만 지금까지의 CCCH zinc finger 단백질의 기능에 대한 연구는 주로 TZF, 특히 식물 특이적으로 존재하는 RR-TZF를 중심으로 이루어져 왔다. 그러나 최근 들어 non-TZF 유전자에 대한 연구도 활발히 진행되고 있다. Non-TZF는 생물 스트레스와 고염, 건조, 저온, 고온, 산화 스트레스 등 다양한 환경 스트레스 반응에 관여하는 것으로 알려졌다. Non-TZF는 다양한 방식으로 하위 유전자를 조절하여 식물의 스트레스 반응에 관여하는데, 세포질에 위치하며 RNA에 결합하여 RNA의 안정성을 조절하고 전사 후 단계에서 하위 유전자를 조절하거나 핵에 위치하고 전사 활성화 또는 전사 억제를 통해 전사인자로서 기능을 하기도 한다. 그러나 이러한 연구에도 불구하고 non-TZF를 통한 스트레스 신호전달 경로 및 상위 유전자, 하위 유전자는 거의 알려져 있지 않다. 따라서 CCCH zinc finger 유전자에 대한 이해를 넓히기 위해서는 TZF뿐만 아니라 non-TZF 유전자의 스트레스 반응에 관한 지속적이고도 집중적인 연구가 필요하다. 본 총설 논문에서는 지금까지 스트레스 반응 조절에 관여하는 것으로 밝혀진 non-TZF 유전자들과 그 유전자들의 분자적 기능을 서술하였다.