

## 식물의 생장과 분화

### - 유전자 . 호르몬 . 환경의 조화 -

맹 주 선  
(서강대학교 이공대학 생물학과)

## Plant Growth and Differentiation - Concerto for Hormones, Environment and Genes -

Maeng, Jueson  
(Dept. of Biology, Sogang University, Seoul)

### Abstract

Plants are inherited spatial and temporal coordination systems in their growth and differentiation processes which are precisely governed by the two interlocked control systems; autogenous and environmental. Looking into the overall course of plant development from molecular to organismal level, it can be comparable to a concerto for plant hormones, environmental stimuli and plant genomic orchestra conducted by an unidentified virtuoso.

Some of the recent significant attempts to puzzle out the mystery of the life processes of plant development are briefly reviewed. The revolutionary advances in understanding the mystic processes are contemporarily achieved by the application of various molecular techniques. The characterization of plant genomes is now attained through recombinant DNA approaches, and the sensitive detection of specific gene products during the plant development is permitted by the immunochemical procedures.

However, along with the recognition of underlying molecular events such as developmental changes in gene expression and hormone-receptor interrelation associated with tissue sensitivity to hormones, more emphasis should be placed upon the physiological approaches of organismal level for the understanding the correlative systems of the developmental processes of plants as intact eukaryotic organisms.

## 서 론

발생(development)이란 수정에서 부터 죽음에 이르기 까지 생물의 일생을 거쳐 일어나는 개체의 complexity의 비가역적인 증가이며, 이는 수정란내에 들어있던 유전정보의 워힘으로 부터 시작되는데 개체가 계속 성장 분화하는 동안 특정한 부위에서 특정한 때를 맞추어 발현되는 유전정보에 바탕을 둔다. 성장(growth)과 분화(differentiation)로 이루어진 개체발생은 단계별로 질서 정연히 진행되는데 각 단계에서의 갈라짐(divergence)으로 인하여 분화의 방향과 형태가 결정(determination)된다. 그러나 이때에도 세포의 핵은 genome의 잃음이 없이 pluripotentiality를 지니고 있게 된다.

동물과는 다른 계통으로 진화해 내려 온 식물은 발생의 기본 틀에 있어서는 물과는 다른 계통으로 진화해 내려 온 식물은 발생의 기본 틀에 있어서는 동물과 여러 공통점을 가지고 있으나 성장분화의 pattern에서는 동물에서 찾아 볼 수 없는 많은 특징적인 현상을 나타낸다. 특히 고등식물 발생의 pattern이 동물의 그것과는 다른 형태로 발달되어 온 근본적인 원인은 고등식물의 비운동형 몸체와 독립영양형 영양요구라고 생각된다. 식물의 이러한 고유 특성 때문에 유전자 발현 - 단백질 합성으로 이어지는 성장분화의 기본 형태가 빛이나 중력과 같은 외부환경요인에 의하여 동물에서 보다 더 큰 폭으로 변형될 수 있도록 이의 조절체계가 발달되었다.

기관형성(organogenesis)에 대한 형태, 해부, 조직학적 연구를 중심으로 시작된 식물성장분화의 초기 연구는 식물성장조절물질의 발견, 조직배양 및 원형질체 배양기법의 개발로 이의 초점이 세포수준에 맞추어 졌고, 그 후

유전자의 분리, 변형을 가능케 한 재조합 DNA 기법과 더불어 유전자 발현의 산물인 단백질의 초정밀분석을 위한 면역화학적 기법이 *in vitro* 배양기법과 접목되어 식물생장분화의 기구를 분자 및 유전자 수준에서 규명하려는 시도가 근년에 활발히 전개되고 있다. 본고에서는 식물의 발생과정에서 나타나는 특징적인 주요 현상들을 개관하고, 식물의 생장분화에 있어서 근년에 특히 초점이 모아지고 있는 몇 가지 주제의 연구내용과 방향을 소개하고자 한다.

## 본 론

### 1. 식물생장분화의 특징

지구상의 환경요소 중에서 식물생장과 분화에 영향을 미치는 빛과 중력은 방향성을 가지고 편중되어 식물을 자극하기 때문에 필연적으로 식물에서는 수직으로 길게 늘어난 몸체를 이루기 위한 발생기구가 나타나게 된다. 줄기와 뿌리의 정단분열조직의 활동은 일평생 계속되며 결눈 및 결뿌리 등도 잠재적 분열능력을 보유하고 있다. 배(embryo) 단계가 뚜렷이 시기적으로 국한되어 있는 동물과는 달리 고등식물은 종자의 발아 -> 유년기를 포함하는 성체의 영양생장 -> 꽃눈형성으로 시작되는 생식기 -> 수분과 수정 -> 배 발생 -> 종자 및 과실형성 -> 노화 -> 개체의 죽음으로 이어지는 일생동안 생장과 분화가 계속된다.

#### 1) 발생의 조정(coordination)과 제어체계(control system)

식물의 발생은 개체의 여러 부위에서 끊임없이 일어나거나 또는 일어날 수 있기 때문에 생장분화되는 조직이나 기관의 위치, 공간적 배열 및 생장의

orientation을 조정하는 spatial coordination과 이들의 발생을 시기적으로 조정하는 temporal coordination이 발달되었다. 이러한 조정기구를 제어하는 요인으로는 식물체 내에 존재하는 autogenous control system과 외부환경요인인 environmental control system이 있다. 예를 들면, 춘화처리나 개화의 광주기 현상은 시간적 조정기구가 환경적 요인에 의해 제어된 결과이며 잎이나 꽃의 발생에는 시간적 조정기구에 내생적 제어체계가 작용한 것이다.

## 2) Cell Heterogeneity와 Polarity

수정란의 난할은 부등세포분열(unequal cell division)로 시작된다. 이는 식물발생에 있어서 cell heterogeneity를 형성하는 첫번째 단계이며 고등식물의 경우 short-root axis를 구성하는 기틀이 된다. 세포기관, 세포벽 구성물질의 비대칭적 편중분포가 gradient를 형성하고 이에 따라 mitotic spindle의 orientation이 정해져 식물체의 axis를 결정하는 극성현상이 나타나게 된다. 식물기관이 최종 형태로 분화되는 과정에서도 세포분열면의 방향이 결정적 요인으로 작용하는데 microtubule과 일차세포벽 내 cellulose microfibril의 배열 방향이 조정 변환된다(Hardham등, 1980).

## 3) 정단분열조직

고등식물 줄기의 정단분열조직은 지상부의 축을 형성하는 원천이 되며 이로부터 분열되는 세포들의 계통(cell lineage)은 매우 규칙적으로 나타난다. 수분 후 X-선을 조사한 옥수수 배로부터 발생된 개체의 잎이나 줄기조직세포의 pigmentation은 midrib이나 식물의 장축의 중앙경계면을 사이에 두고 그 정도가 다르게 나타나는 경우가 있는데 이러한 현상은 식물의 각 기 반쪽이 배의 초기 발생시 2개의 정단세포로부터 각각 cloning 되어 유래된 것임을 보여준다(Coe

와 Neuffer, 1977).

*Lupinus*와 *Dryopteris*의 정단조직, 완두뿌리의 정단부를 외과적으로 중단 한 후 통도조직의 분화를 조사한 몇 몇 고전적인 실험결과와 더불어 callus 조직으로 부터의 막눈, 막뿌리 발생은 정단분열조직이 self-organizing, self-determining property를 지니고 있음을 보여준다. 길이생장 분화의 유일한 근원인 정단분열조직이 외부환경에 노출되어 있는 식물체에서 이러한 고유 특성이 정단부에 보존되어 있음은 매우 의미있는 사실이라 하겠다.

## 2. 최근 연구의 주요 과제들

### 1) Hormone Receptor

식물호르몬은 외부환경의 information을 전도하여 식물발생에 사용가능한 형태로 정보를 변형하는 과정에 깊이 관여하고 식물발생상 coordinator로 작용 하므로써 개체내에 이미 정해져 있는 발생프로그램이 적절히 유지되고 발현 되도록 한다. 따라서 식물호르몬은 식물발생연구나 논의에 있어서 필수적이며 중심적인 과제로 등장한다.

식물발생에 있어서의 식물호르몬의 역할에 관한 연구는 다음과 같은 수준 에서 수행된다.

- (1) 호르몬의 signal이 최초로 인식되는 과정(hormone과 receptor의 상호작용)
- (2) Stimulus-response coupling의 정체와 이의 메카니즘
- (3) Primary response의 규명
- (4) 호르몬에 의해 조절되는 gene product의 분석
- (5) 궁극적으로 나타나는 생리적 영향의 특성분석

식물호르몬의 primary action을 규명하기 위해서는 과거에 주로 수행해 왔던

홀몬의 생리적 영향이나 홀몬들의 상호 작용에 관한 연구보다는 hormone receptor의 특성과 signal전도 메카니즘 규명에 초점을 모으는 것이 바람직하다. 1984년 Hornberg와 Weiler는 *Vicia faba* L.의 공변세포의 원형질체에 syntax error file -, between lines 199 and 199 -cis(+) ABA를 처리하고 빛을 조사한 결과 세포막 상에서 ABA receptor라고 판단되는 단백질을 확인하였다. 식물홀몬에 대한 조직의 민감도는 receptor의 수나 홀몬과의 결합 친화도에 따라 결정된다. 또한 receptor는 홀몬에 의해서 또는 발생과정을 거치는 동안 이의 기능이 조절되는 것이 밝혀졌다 (Bhattacharyya와 Biswas, 1982; Oostrom등, 1980; Vreugdenhil등, 1981). ABA에 대한 민감도가 감소된 옥수수(Robichaud등, 1980), *Arabidopsis* (Koornneef등, 1984)와 보리(Ho등, 1980), 그리고 auxin에 대한 *Arabidopsis* (Maher와 Martindale, 1980)등 mutant는 receptor 연구에 좋은 재료가 된다. Singh와 Paleg(1984)는 GA 민감도가 상실된 왜생 밀의 호분층을 저온처리한 결과 GA에 대한 민감도가 재생되었음을 발견하였고 저온처리가 GA가 결합할 수 있는 receptor site를 증가시켰다고 논의하였으나 막구조 변화에 따른 효과의 결과일지도 모른다는 가능성을 배제하지 못한 바있다. 홀몬에 대한 민감도를 실험적으로 변형시킬 수 있는 system을 개발하여 receptor의 작용을 연구하는 것이 식물발생의 기본 메카니즘을 이해하는데 큰 도움을 줄것이다.

Receptor 역할에 관한 직접적인 증거는 Löbler와 Klämbt(1985a)에 의하여 제시되었는데 이들은 20 kilodalton subunit의 dimer인 binding protein을 면역학적 방법으로 순수 분리하였다. 이 binding site는 auxin에 민감한 옥수수의 표피세포층에 국한되어 있으며 이 조직을 antiserum과 함께 incubation하면 auxin-dependent growth response가 봉쇄된다(Löbler와 Klämbt, 1985b). 따라서 이 binding site는 receptor의 기능을 가졌으며

세포확장에 관여하는 auxin receptor가 세포막 외측면에 위치하고 있을 것이라는 가능성을 제시하였다. 1987년 Venis는 monoclonal 및 polyclonal antibody를 얻기 위하여 매우 정제된 균질의 receptor를 얻는데 성공하였다. 앞으로는 hormone receptor antibody를 이용하여 receptor의 구조, 위치 및 기능, 그리고 signal의 전도 메카니즘을 규명하는 방향의 활발한 연구가 전망된다.

## 2) Hormone과 Gene Expression

Subcellular 및 분자수준에서의 식물호르몬의 작용부위는 primary effect를 나타내는 세포막과 secondary effect를 가져오는 유전자 수준이다. 식물호르몬은 식물발생과정을 변형시키며 발생과정의 여러 변화는 gene expression의 변화와 연관되어 있기 때문에 호르몬에 의한 변화는 대체로 gene expression과 연계되어 있다. 유전자 수준에서의 호르몬연구의 실험적 체계에는 콩이나 완두에서 auxin에 의한 gene expression의 변형과 밀이나 보리 호분층세포에서의 GA에 의한 유전자 조절등이 있다.

1960년 후반에 RNA합성이 auxin에 의해 촉진된다는 사실이 알려지니 이래 *Glycine max* 하배측에서 RNA polymerase I의 활성과 rRNA 합성을 증가시키는 auxin의 효과(Guilfoyle등, 1975), 완두 상배측에서 auxin에 의한 cellulase mRNA량의 증가(Verma등, 1975), auxin 처리한 *Glycine max* 하배측에서 poly-adenylated RNA의 in vitro translation product분석(Baulcombe등, 1980)등의 연구성과가 축적되어 왔는데 특히 Baulcombe과 Key(1980)는 *Glycine max* 하배 측에서 auxin-regulated polyadenylated RNA sequence가 포함된 recombinant plasmid를 만들고 이

sequence의 clone을 differential hybridization에 의해 분석한 결과 몇 개의 polyadenylated RNA sequence가 auxin의 RNA임이 밝혀졌다. Zurfluh와 Guilfoyle(1982) 그리고 Theologis와 Ray(1982)는 각각 *Glycine max* 또는 완두의 조직 성장분화 중 mRNA population이 auxin에 의해 질적, 양적으로 변화됨을 관찰하였다. 또한 Gantt와 Key(1985)는 *Glycine max*의 하배측에서 immunological cloning 기법을 이용하여 auxin 처리 직후 auxin-regulated ribosomal protein mRNA의 cDNA clone을 분리하는데 성공하였다. Auxin의 이러한 ribosome합성 증가효과는 단백질 합성을 통하여 auxin이 식물 성장분화의 여러 측면에서 영향을 끼치고 있다는 것을 시사하는데 이 단백질에 관한 정보는 sequence 분석이나 번역학적 방법을 이용한 생화학적 분석으로 얻어 질수 있을 것이다.

GA의 경우, 1970년 후반 Varner와 Jacobsen에 의하여 호분층의 alpha-amylase 합성 증가가 GA 처리로 유발되며 이 때 translatable mRNA의 양도 증가한다는 사실이 밝혀진 이래 호분층 세포내 mRNA를 in vitro translation analysis로 분석한 결과 alpha-amylase mRNA이외에 다른 mRNA도 GA에 의해 조절된다고 알려졌다 (Higgins등, 1976; Baulcombe과 Buffard, 1983). 그 후 GA-stimulated mRNA에 의하여 encode된 protein sequence를 분석하는 과정에서 1985년 Rogers등은 실제로 여러 형의 protease를 해독하는 3가지 mRNA sequence를 알아냈는데 이들은 GASup3를 처리한 보리의 호분층 세포 mRNA로부터 1400bp의 cDNA를 얻었고 이의 coding region으로 부터 구성될 아미노산의 순서가 쥐의 lysosomal thiol protease인 cathepsin H의 그것과 거의 같다는 사실을 발견하였으며 이 단백질을 rain'이라 명명하였다. 이밖에 2종의 mRNA sequence는 각각 cathepsin B 또는 yeast의 carboxypeptidase Y의 그것과 같음도 알아냈다. Koehler와 Ho(1988)는 보리의 무배 반쪽



종자에서 ammonium sulfate precipitation, gel filtration DEAE anion exchange HPLC를 이용하여 papain과 유사한 protease를 순수추출하였고 이를 보리의 endoprotease-A (EP-A)라 이름지었다.

### 3) Gene Transfer와 'Hormone Gene'

식물세포 또는 개체에 foreign gene을 전이하는 기법은 식물 생장과 분화에 관련된 조절 메카니즘을 밝히는데 좋은 도구로 이용된다. Transgenic plant는 *Agrobacterium tumefaciens*와 함께 배양하여 얻은 형질전환된 원형질체로부터 형성된 callus에서 재생되거나(Horsch등, 1984), *A. tumefaciens*를 이용한 leaf disc transformation system에서 얻을 수 있다(Horsch등, 1985; Horsch등, 1985). 또한 화분과 식물에서 *A. tumefaciens*를 이용한 DNA transfer 기법이 개발 안되었으므로 미세한 tungsten 입자표면에 원하는 gene을 coating한 후 옥수수 suspension culture에 고속으로 포격하는 방법이 고안되었는데 이 후 재생된 식물에서 전이된 유전자의 발현을 확인하였다(Klein등, 1987, 1988). *Phaseolus vulgaris* cv. Tendergreen 종자내 저장 단백질인 beta-phaseolin의 gene을 *A. tumefaciens*의 A66 Ti plasmid에 끼어넣고 이를 *Nicotiana tabacum* var. Xanthi의 형질전환에 사용하였는데 이렇게 얻은 담배의 종자내에는 다른 조직에 비하여 약 1000배의 phaseolin이 농축되어 들어 있고 이 b-phaseolin gene은 Mendelian 우성형질로서 유전됨이 밝혀졌다 (Sengupta-Gopalan등, 1985). 또한 *Glycine max*의 종자단백질인  $\beta$ -conglycinin 의 gene도 Ti plasmid vector를 이용하여 petunia에서 발현된다(Chen등, 1986). 이러한 결과는 계통학적으로 유연관계가 먼 식물에 전이된 후에도 tissue-specific expression을 결정하는 DNA의 부위가 여전히

보존될 수 있다는 사실을 보여준다.

*A. tumefaciens* Ti plasmid의 T-DNA는 IAA 합성과정에 참여하는 효소인 tryptophan monooxygenase와 indoleacetamide hydrolase의 gene(각기 *iaa M*과 *iaa H*라 함)을 가지고 있으며(Thomashow등, 1984, 1986), cytokinin인 isopentenyl adenosine의 합성효소인 isopentenyltransferase의 gene(*ipt*)을 함유하고 있다(Akiyoshi등, 1984). 이러한 'hormone gene'들의 분자적 생화학적 특성을 규명하는 것은 식물생장과 분화에 있어서 auxin과 cytokinin계 홀몬의 역할을 밝히는 귀중한 자료를 제공해 주는 것이다. 현재까지 이들 홀몬에 관한 지식은 주로 외부에서 식물체에 가한 홀몬의 영향등을 토대로 이루어진 것인데 이러한 경우에 외부에서 가한 홀몬의 흡수와 체내에서의 운반시 복잡한 system이 개재되기 때문에 홀몬의 진정한 역할을 규명하기 어려웠다. 이러한 난점을 최소화하기 위하여 식물줄기의 절편을 이용한다. 그러나 gene transfer 기법으로 얻은 transgenic plant에서는 내원적으로 홀몬이 생성되므로 이상의 문제점을 완전히 제거시킬 수도 있을 것이다. 그러나 transgenic plant에 전이된 '홀몬유전자'들은 auxin이나 cytokinin를 과잉생산하기 때문에 재생이 극히 어렵고 비정상적인 많은 특성이 나타난다(Barry등, 1985; Klee등, 1987). Auxin, cytokinin 이외에도 GA, ABA,  $C_2H_4$ 의 생합성에 관여하는 gene의 연구에 이 system을 이용한다면 식물생장분화의 형태를 변형시킬 수 있는 가능성을 예견할 수 있을 것이다.

#### 4) 생식발생(Reproductive Development)

생식발생이란 넓은 의미에서 꽃눈 형성(flower initiation 또는 evocation), 꽃의 생장분화(기관형성, 수분, 화분발아, 화분관의 생장), 성의 발현,

그리고 배, 종자, 과실의 생장분화 등을 포함한다(Bernier와 Kinet, 1985). 이 중 꽃눈형성은 춘화처리현상과 더불어 식물의 발생과정 중에서 환경요인에 가장 민감히 반응하여 나타나는 system이다. 1920년초 광주기성(photoperiodism)이 알려진 이래 꽃눈형성 유도에 관한 방대한 연구 결과가 축적되었으나 아직까지 식물발생분야 중 미개척지로 남아있다. 광주기식물의 개화과정을 단계별로 분류하면 다음과 같다.

- (1) 잎에서의 photoinduction (all-or-none이 아닌 quantitative nature)
- (2) 개화자극의 생성(한가지 이상의 요소)
- (3) 개화자극의 이동
- (4) 꽃눈형성 (줄기정단 분열조직)
- (5) 꽃의 발생(기관형성 수준)

분자수준에서의 개화연구의 최근 방향은 gene expression의 변화를 알아보기 위한 꽃눈형성유도시 정단분열조직에서의 단백질 변화 및 photo-induction이 일어나는 잎 조직에서의 mRNA변화 추적 등이다. *Arabidopsis thaliana*는 DNA합성을 억제하는 몇몇 DNA base analogue에 의해 개화가 촉진 되기 때문에 이 식물의 개화는 gene expression의 변화와 연관되어 있을 것이라고 믿어왔다(Bernier등, 1981). 이 식물의 개화에 대한 DNA base analogue의 촉진효과는 장일이나 어둠속에서 보다는 단일조건 하에서 더 잘 나타나는 것으로 보아 개화는 단일조건 하에서 나타나는 어떤 형태의 억제물질의 생성에 의해 조절되어 되는 것으로 추측된다(Gotô와 Hamada, 1988). DNA base analogue중 5-bromodeoxyuridine(BUdR)의 개화촉진효과는 단독으로 있을 때 보다 5-fluorodeoxyuridine(FUdR)과 함께 있을 때 더 크게 나타나는데 이때 peroxidase의 isozyme의 수가 증가한다. 이로서 개화억제물질 생성에 필수적인 단백질 합성을 제어하는 유전자 발현을 선택적으로 DNA

base analogue가 방해하는 것이라고 추측된다.

꽃눈형성 유도시 *Sinapis alba*의 줄기 정단분열조직의 단백질 변화를 조직면역학적 방법으로 추적한 결과 영양생장 중인 정단부에 있던 protein A라고 명명된 단백질의 농도가 개화유도처리 48시간 후에 증가되었으며 96시간 이후에는 소멸되었음을 알아 내었다(Pierard등, 1980). 단백질 B와 C는 영양형 정단부에는 없었던 것이나 개화유도 30-36시간에 나타나서 240시간까지 축적되었다. Lyndon등(1983)도 이와 유사한 단백질 조성의 변화를 관찰하였다. 단일식물인 *Pharbitis nil* Chois. cv. Violet의 개화가 유도될 때에도 잎조직내에 적어도 4종의 단백질이 새로 나타났음을 면역학적 방법으로 탐지하였으며(Maeng, 1982), 이 밖에 개화유도시 줄기정단부 내 acid phosphatase, peroxidase 및 isoperoxidase등 효소의 변화가 밝혀졌다.

이 밖에 최근에 발표된 주요한 업적은 Lay-Yee등(1987)에 의한 것이다. 이들은 *Pharbitis nil* Chois. cv. Violet의 한개 남은 자엽을 개화유도 또는 비유도 광주기로 처리한 후 자엽으로 부터 polyadenylated RNA를 얻어 개화유도에 특정적으로 관여하는 유전정보에 관하여 조사하였으며 wheat-germ system 으로 in vitro translation에 의해 얻은 translation product를 2-dimensional PAGE로 분석하였다. 개화유도된 자엽과 유도되지 않은 자엽내 mRNA간에는 서로 양적, 질적으로 분명한 차이를 분석할 수 있었는데 개화유도 과정에서 일어나는 gene expression의 변화가 비교적 적은 수의 유전자에 국한되어 나타난다는 증거를 보여준 이 실험결과는 분자수준에서의 개화유도 조절 연구를 더욱 자극할 것이다.

## 결 론

배 발생으로 부터 시작되어 개체가 살아 있는동안 끊임없이 진행되는 식물 의 성장과 분화는 근본적으로 장구한 세월동안 진화과정을 거쳐 형성된 유전자 행동의 산물이라 할 수있다. 생물은 이미 정해져 있는 발생의 program을 지니고 있는데 특히 식물의 경우에는 개체수준에서 외부환경에 의해 이러한 program의 발현이 변형되는 경우가 많다. 따라서 식물발생에 의하여 나타나는 형태적.기능적 구성은 유전자와 환경과의 공동작품이라 할 수있다. 식물은 일년생이거나 다년생이거나 주기적으로 환경요인이 변동하는 일년을 단위로 발생의 단계가 설정되어 있으며, 개체내에서는 각 조직.기관과의 발생과정이 적절히 조화를 이루고 일어난다. 이러한 시간적.공간적 조정작업은 식물홀본이 담당한다. 그러므로 식물의 성장과 분화는 유전자.홀본 그리고 환경간의 아름다운 하아모니로 이루어진 위대한 concerto에 비할 수 있다.

근년에 접어 들면서 유전공학적 기법의 급속한 발전으로 생명현상을 유전자 수준에서 규명하려는 시도가 활발히 진행되고 있으며 식물발생분야에서도 귀중한 업적이 축적되기 시작하고 있다. 그러나 다세포형 진핵생물인 고등식물 의 발생을 유전자 수준에서 규명하려는 접근방식만으로는 여러가지 난점이 수반 될 것이다. 유전자내에 간직되었던 정보가 언제, 어디에서, 어느정도로 발현 되느냐 하는 원초적인 과제는, 특히 고등식물발생에 있어서는 유전자 수준에서 의 연구와 더불어, 주어진 환경자극의 영향하에서 개체수준의 integrity를 유지 하려는 총체적인 coordination system을 대상으로 삼아 연구되어야 할 것이다. 더우기 개체발생 pattern이 진화적 유산의 일부라고 한다면 필연적으로 개체 수준을 넘어 집단유전학적.생태학적.계통학적 측면에서도 식물발생과 분화를 해석한다면 더욱 좋을 것이다.

## 참 고 문 헌

1. Akiyoshi, D., Klee, H., Amasino, R., Nester, E. and Gordon, M. (1984). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 81, 5994-5998.
2. Barry, G.F., Rogers, S.G., Hein, M., Niedermeyer, J. and Hoffman, N. (1985). *Curr. Top. Plant Biochem. Physiol.* 4, 101-109.
3. Baulcombe, D.C. and Buffard, D. (1983). *Planta* 157, 494-501.
4. Baulcombe, D.C., Giorgini, J. and Key, J.L. (1980). In : *Genome Organization and Expression in Plants* (Leaver, C.J., ed), pp.175- 186, Plenum Press, N.Y.
5. Baulcombe, D.C. and Key, J.L. (1980). *J. Biol. Chem.* 255, 8907-8913.
6. Bernier, G. and Kinet, J.M. (1986). In : *Plant Growth Substances, 1985*, (Bopp, M., ed), pp.293-302, Springer-Verlag.
7. Bernier, G., Sachs, R.M. and Kinet, J.M. (1981). "The Physiology of Flowering", Vol.2, CRC Press, Boca Raton, Florida.
8. Bhattacharyya, K. and Biswas, B.B. (1982). *Phytochemistry* 21, 1207- 1211.
9. Chen, Z.L., Schuler, M.A. and Beachy, R.N. (1986). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 83, 8560-8564.
10. Coe, E.H. and Neuffer, M.G. (1977). 36th Symposium of the Soc. Dev. Biol.
11. Gantt, J.S. and Key, J.L. (1985). *J. Biol. Chem.* 260, 6175-6181.
12. Goto, N. and Hamada, M. (1988). *Plant Cell Physiol.* 29, 683-688.
13. Guilfoyle, T.J., Lin, C.Y., Chen, Y.M., Nagao, R.I. and Key, J.L. (1975). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 72, 69-72.
14. Hardham, A.R., Green P.B. and Lang, J. M. (1980). *Planta.* 149, 181-195.
15. Higgins, T.J.V., Zwar, J.A. and Jacobsen, J.V. (1976). *Nature* 260, 166-169.
16. Ho, T.H.D., Shin, S.C. and Kleinhofs, A. (1980). *Plant Physiol.* 66, 153-157.
17. Hornberg, C. and Weiler, E. (1984). *Nature* 310, 321-324.
18. Horsch, R.B., Fraley, R.T., Rogers, S.G., Sanders, P., Lloyd, A. and Hoffmann, N.L. (1984). *Science* 233, 496-498.

19. Horsch, R.B., Fry, J.E., Hoffmann, N.L., Eichholtz, D., Rogers, S.G. and Fraley, R.T. (1985). *Science* 227, 1229-1231.
20. Horsch, R.B., Rogers, S.G. and Fraley, R.T. (1985). In : *Molecular Biology and Development, Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Volume L*. pp.433-437. Cold Spring Harbor Lab.
21. Klee, H., Horsch, R. and Rogers, S. (1987). *Ann. Rev. Plant Physiol.* 38, 467-486.
22. Klein, T.M., Gradziel, T., Fromm, M.E. and Sanford, J.C. (1988). *Bio/Tech.* 6, 559-563.
23. Klein, T.M., Wolf, E.D., Wu, R. and Sanford, J.C. (1987). *Nature* 327, 70-73.
24. Koehler, S. and Ho, T.H.D. (1988). *Plant Physiol.* 87, 96-103.
25. Koornneef, M., Reuling, G. and Karssen, C.M. (1984). *Physiol. Plant.* 61, 377-383.
26. Lay-Yee, M., Sachs, R.M. and Reid, M.S. (1987). *Planta* 171, 104-109.
27. Lobler, M. and Klambt, D. (1985 a). *J. Biol. Chem.* 260, 9848-9853.
28. Lobler, M. and Klambt, D. (1985 b). *J. Biol. Chem.* 260, 9854-9859.
29. Lyndon, R.F., Jacquard, A. and Bernier, G. (1983). *Physiol. Plant.* 59, 476-480.
30. Maeng, J. (1982). *Kor. J. Bot.* 25, 169-174.
31. Maher, E.P. and Martindale, S.J.B. (1980). *Biochem. Genetics* 18, 1041-1053.
32. Oostrum, H., Kulescha, Z., Van Vliet, T.B. and Libbenga, K.R. (1980). *Planta* 149, 44-47.
33. Pierard, D., Jacquard, A., Bernier, G. and Salmon, J. (1980). *Planta* 150, 397-405.
34. Robichaud, C.S., Wong, J. and Sussex, I.M. (1980). *Dev. Genetics* 1, 325-330.
35. Rogers, J.C., Dean, D. and Heck, G.R. (1985). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 82, 6512-6516.
36. Sengupta-Gopalan, C., Reichert, N.A., Barker, R.F., Hall, T.C. and Kemp, J.D. (1985). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 82, 3320-3324.
37. Singh, S.P. and Paleg, L.G. (1984). *Plant Physiol.* 74, 437-438.
38. Theologis, A. (1986). *Ann. Rev. Plant Physiol.* 37, 407-438.
39. Theologis, A. (1987). In : *Physiology of Cell Expansion during Plant Growth*, (Cosgrove, D.J. and Kniewel, D.P., eds), pp.133-144, Am. Soc. Plant Physiol.

40. Theologis, A. and Ray, R.M. (1982). Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 79, 418-421.
41. Thomashow, L.S., Reeves, S., S. and Thomashow, M.F. (1984). Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 81, 5071-5075.
42. Venis, M.A. (1987). In : Hormone Action in Plant Development, (Hoad, G.V., Lenton, J.R., Jackson, M.B. and Atkin, R.K., eds), pp.53-62, Butterowrths & Co. Ltd.
43. Verma, D.P.S., Maclashlan, G.A., Byrne, H. and Ewings, D. (1975). J. Biol. Chem. 250, 1019-1026.
44. Vreugdenhil, D., Burgers, A., Harkes, P.A.A. and Libbenga, K.R. (1981). Planta 152, 415-419.
45. Zurfluh, L.L. and Guilfoyle, T.J. (1982). Plant Physiol. 69, 332-337.

## 저 자 약 력

맹 주 선 (孟柱善) 박사

- 1937. 10. 5. 생
- 1961 서울대학교 사범대학 생물과 (이학사)
- 1969 미국 Northeastern대학교 생물학과 (이학석사)
- 1972 미국 Northeastern대학교 생물학과 (Ph. D.)
- 1972 - 73 미국 Northeastern대학교 조교수
- 1973 - 현재 서강대학교 생물학과 교수
- 1981 - 82 미국 New York주 보건국 연구부 방문연구원