

침수에 의한 식물의 성장 촉진과 호르몬들의 작용 네트워크

조영준 · 이영나 · 박웅준*

단국대학교 분자생물학과/나노센서 바이오텍 연구소

Received December 20, 2004 / Accepted February 1, 2005

Promotion of Plant Growth by Submergence and the Action Network of Hormones. Young Jun Cho, Young Na Lee and Woong June Park*. *Department of Molecular Biology & Institute of Nanosensor and Biotechnology, Dankook University, Seoul 140-714, South Korea* - Plants living riverside show diverse resistance responses to submergence. The promoted petiole elongation of semi-aquatic plants, e.g., such as *Ranunculus sceleratus* and *Rumex palustris*, is one of the adaptive responses mediated by the plant hormone ethylene. The gaseous hormone is trapped in submerged plant tissues and enhances the petiole growth by increasing sensitivity of the tissues to some plant hormones including auxin. Due to the stimulated growth of petioles, the leaves finally reach the water surface and can respire again. At the water surface, the accumulated ethylene diffuses out from the tissues to the air. As a result, the increased hormone sensitivity decreases again, and thus the growth rate reduces to the basal level as before. The increased auxin sensitivities by ethylene observed in *Ranunculus sceleratus*, revealed by the changes in the auxin dose-response curves, indicate the increase of affinities of the receptors to auxin. However, the molecular mechanism of the affinity regulation remains still largely unknown, because the identity of the auxin receptor is still unclear.

Key words – submergence, ethylene, auxin, plant hormone interaction

동물체는 부적절한 환경에 직면하게 되면 이에 대응하여 체내의 변화가 유발되거나 적절한 환경을 찾아 이동할 수 있다. 그렇지만 식물체는 자유로이 이동할 수 없기 때문에 고정된 장소에서 주어진 환경에 대응하기 위해 다양한 발달 (development) 및 생리작용의 변화를 통하여 생존의 확률을 높이게 된다[1]. 식물이 겪는 환경 스트레스는 매우 다양하며 고온, 저온, 빙결, 건조, 염류, 풍해 등 물리 및 화학적 속성을 지니는 스트레스를 모두 포함한다. 그 중에서 산소의 부족을 야기하는 자연 조건으로는 홍수 등으로 인한 침수(submergence)를 꼽을 수 있다. 한국과 같이 매년 우기가 반복되며 집중 호우가 내리는 지역에서는 하천 주변에 사는 식물들이 주기적으로 물 속에 잠기게 되므로 침수 가능지역에 사는 식물들에게 홍수에 대비한 방어기작은 매우 중요하다. 홍수에 의한 피해는 크게 물의 흐름에 의한 물리적 손상, 토사의 침적으로 인한 가스 교환 및 광합성 저해, 산소 부족에 의한 호흡의 저하, 영양물질 유출과 이물질 유입에 의한 이차적인 성장 저해 등으로 나누어 생각할 수 있는데 그 중 식물이 일차적으로 대응할 수 있는 스트레스는 저산소 상태이다. 즉, *Ranunculus* 속이나 *Rumex* 속 등에 속하는 여러 식물들에서 볼 수 있는 바와 같이, 침수 시에 이들 식물들은 급격히 성장하여 수표면에 이룸으로써 효과적으로 호흡할 수 있는 조건을 확보하게 된다. 이 과정에 식물호르몬 에틸렌과 다른 호르몬 사이의 상호작용이 중요한 역할을 하는 것으로 알려져

있다[1-4].

에틸렌은 매우 간단한 분자 구조(C_2H_4)를 갖는 기체 상태의 식물호르몬으로 과일의 성숙, 낙엽의 촉진, 쌍떡잎식물에서 하배축 hook의 형성, 파인애플의 개화 촉진, 노화 촉진, 잎의 상편 성장(epinasty) 등 다양한 식물의 생리반응 조절에 관여한다[5]. 또한 대표적인 에틸렌 반응으로 황백화된 어린 콩에서 줄기 신장의 억제, 줄기의 측면 팽창, 굴중성 반응의 저해 작용을 동시에 나타내는 이른바 '3중 반응(triple response)'을 들 수 있다. 에틸렌은 기체상태의 호르몬이므로 식물체 내에 그대로 저장하는 것이 불가능하며 대기 중으로 계속적으로 확산되어 나가므로[6] 에틸렌에 의한 생리반응의 조절에는 에틸렌 생합성의 조절이 중요하다. 에틸렌은 S-adenosylmethionine (AdoMet)으로부터 유래하여 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC)를 거쳐 형성되는데 (Fig. 1), 첫 단계는 ACC synthase에 의하여, 그리고 두 번째 단계는 ACC oxidase에 의하여 각각 촉매된다[7]. 에틸렌 생합성의 속도결정 단계는 ACC synthase에 의하여 촉매되는 반응이지만 전체적인 에틸렌 생합성의 조절은 ACC oxidase에 의하여 촉매되는 반응단계에서도 가능하다. 이들 두 효소의 활성은 다양한 조건에 의하여 조절되는데 침수 시에 겪게 되는 저산소 스트레스에 의해서 ACC synthase는 활성이 증가하고 ACC oxidase는 활성이 감소한다. 일반적으로 에틸렌 생합성은 다양한 스트레스 조건하에서 유도되며 에틸렌 작용이 많은 스트레스 반응을 매개하는 것으로 알려져 있다. 식물생장과 관련하여 에틸렌은 일반적으로 성장의 억제자로 다루어진다. 그러나 에틸렌이 항상 식물의 성장을 억제하는

*Corresponding author

Tel : +82-2-799-1133, Fax : +82-2-793-0176

E-mail : parkwj@dankook.ac.kr

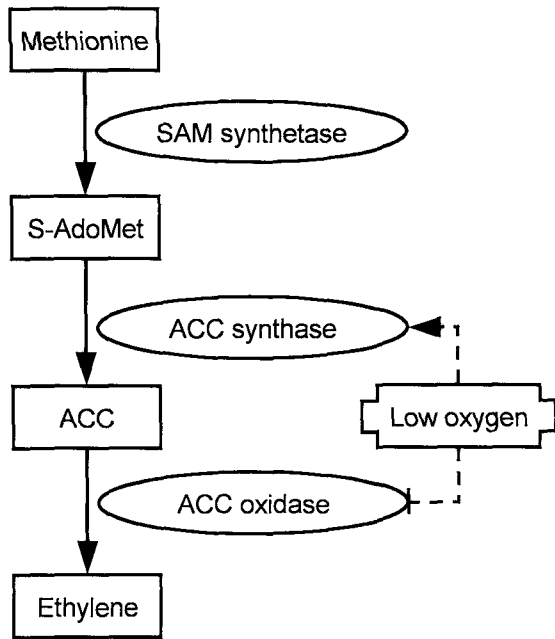


Fig. 1. Biosynthetic pathway of ethylene and its regulation by low oxygen. The synthesis of S-AdoMet (S-adenosylmethionine; SAM) is catalyzed by SAM synthetase. The S-AdoMet is then converted to ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid) by ACC synthase that is the rate-limiting enzyme of the ethylene biosynthesis. The produced ACC is finally oxidized to ethylene by ACC oxidase. Low oxygen promotes the formation of ACC, but inhibits its conversion to ethylene.

것은 아니고 *Arabidopsis*에서의 예와 같이 경우에 따라 촉진하는 경우도 있으며[8], 대표적으로 하천변에 사는 수생, 반수생 식물(semi-aquatic plants)들이 침수 시 나타내는 성장 반응이 에틸렌에 의하여 촉진된다. 본 연구에서는 침수 조건에서 나타나는 식물의 성장 반응을 살펴보고, 그 이면에 에틸렌과 다른 식물호르몬 작용의 네트워크가 어떻게 형성되어 있는지 살펴보고, 분자생물학적으로 식물호르몬 작용의 네트워크를 탐구하기 위한 생리학적 모델에 관하여 논하고자 한다.

본 론

저산소 스트레스와 식물의 성장 반응

식물체가 완전히 물 속에 잠기는 경우 저산소 스트레스에 대한 적응 기작이 없는 식물은 호흡 저하로 인해 심한 에너지 고갈을 겪게 되며 그 기간이 길어지면 사멸하게 된다[9]. 물 속에서 식물이 저산소 스트레스를 받는 이유는 기체의 확산 속도가 대기 중보다 수중에서 약 10,000 배 정도 느려지며, 대기 중 산소의 농도는 20.95%이지만 물에 대한 산소의 용해도는 20°C에서 약 3.1% 정도(The Merck Index의 oxygen 참조)에 불과하므로 대기 중의 산소가 확산에 의해 식물체로

공급되는 양이 매우 미미하기 때문이다. 그러나 수표면이 상승하는 환경에 적응한 식물들은 생존율을 높이기 위하여 침수에 대비한 적응 기작을 갖추고 있는데, 대표적인 현상이 *Ranunculus* 속이나 *Rumex* 속 등에 속하는 여러 식물에서 볼 수 있듯이 침수 시에 잎이 수표면에 이를 때까지 엽병이 급격히 성장하여 호흡할 수 있는 조건을 확보하는 것이다[1-4].

식물호르몬 에틸렌의 관련성

*Ranunculus sceleratus*는 어린 시기(juvenile phase)에 rosette형으로 발달하며 이 시기에 수표면이 상승하면 어린잎의 엽병(petiole)이 급격히 성장하여 잎을 수표면으로 밀어 올리게 된다. 이 현상은 공기 중에서도 에틸렌 처리에 의하여 재현되었고 에틸렌 작용 억제제인 은 이온(Ag⁺)에 의해서는 저해되어[10] 수중에서 *R. sceleratus*의 엽병이 성장하는 현상은 에틸렌에 의해 매개되는 것으로 파악되었다. 에틸렌은 물에 대한 용해도가 낮은 기체이며 식물체로부터 밖으로 확산되어 나가던 에틸렌의 흐름이 식물체 주변의 물에 의해 방해되므로 침수 조건에서 자연스럽게 식물체내에 에틸렌이 축적된다. *Rumex palustris*의 경우 침수가 되면 1시간 내에 식물체내의 에틸렌 농도가 0.05 ppm에서 1 ppm으로 증가되는데 이 농도는 일반적으로 에틸렌에 대한 식물체의 반응을 포화시킬 수 있는 정도이다[11]. 또한 침수에 의한 저산소 조건은 일반적으로 에틸렌 생합성 효소인 ACC synthase의 활성을 증가시키므로[12], 침수 시 식물체 내의 에틸렌 농도는 더욱 증가될 것으로 예측되었다. *R. palustris*의 경우 저산소 처리에 의한 엽병 생장은 에틸렌 생합성의 가장 중요한 효소인 ACC synthase를 억제하는 AVG (aminoethoxyvinylglycine)에 의하여 억제되었다. 또한, 침수에 의한 *R. sceleratus* 엽병의 생장은 AVG와(Park et al., unpublished data) ACC oxidase의 억제제인 Co²⁺에 의하여 억제되며(문헌[13]과 Park et al., unpublished data), 에틸렌을 별도로 처리하면 Co²⁺에 의한 억제 효과가 사라지므로[13] 침수에 의한 *R. sceleratus* 엽병의 성장에 에틸렌 생합성이 중요한 것으로 파악되었다. 그러나 *R. palustris*의 경우에는 침수에 의해 에틸렌 전구체인 ACC의 농도가 증가하였지만[11] 실질적인 에틸렌 합성율의 증가는 보이지 않았다. 따라서 에틸렌의 합성율이 침수에 의해 급격하게 증가하는 것이 아니라, 지속적으로 합성되는 에틸렌의 포획이 실질적인 체내 에틸렌 농도 증가의 원인으로 판단된다. 특히, *R. palustris*의 경우에는 침수 후에 24시간까지는 에틸렌 전구체인 ACC가 증가함에도 불구하고 에틸렌 생성량이 늘지 않는데, 그 이유는 O₂를 요구하는 ACC oxidase의 활성이 저산소 조건에서 제한되기 때문인 것으로 알려져 있다[14].

침수에 의한 세포 신장의 촉진

식물의 성장과 발달에는 세포의 크기 증가(예를 들어 길이

가 늘어나는 세포 신장)와 세포의 분열이 모두 중요하므로 침수 시에 세포 신장과 세포 분열이 어떻게 변화하는지 살펴 보는 것이 중요하다. 그런데, 분화된 식물에서 세포의 분열은 분열조직(meristem)에 제한되므로 엽병 조직에서는 세포 분열이 일어나지 않을 것을 예측할 수 있다. 실제로 보고된 바에 의하면 에틸렌이 침수 조건에서 생장을 유도하는 것은 세포 신장을 촉진시키기 때문이며, 세포의 분열을 유도하기 때문은 아니다[3]. *Ranunculus sceleratus*를 재료로 조사한 결과도 뿌리만 침수 시켰을 때 세포의 길이는 3일 간격으로 급수한 대조군에 비하여 약 37% 증가하였으며 에틸렌을 발생시키는 ethrel (2-chloroethylphosphonic acid)을[15] 100 ppm으로 처리하였을 때에는 약 170% 증가하였다(Fig. 2; Park *et al.*, unpublished data). 이와 같이 예상에 따라 세포의 신장이 증가하였고 세포 분열의 징후는 발견되지 않았지만, 결보기 생장이 세포의 신장만을 수반하는지 반드시 확인하여야 한다. 그 이유는 결뿌리(lateral root) 발생 과정에서 보듯이 이미 분화하였던 식물 세포들이 운명을 잃고 탈분화한 다음 분열 능력을 새로 획득하는 경우가 있기 때문이다[16].

에틸렌과 다른 호르몬들의 상호작용

Rumex 속의 예를 살펴보면 침수 저항성을 갖는 종(*R. palu-*

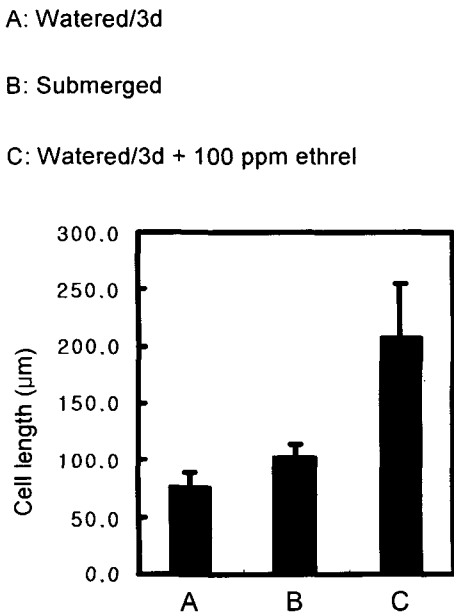


Fig. 2. Stimulation of petiole elongation by submergence and ethrel, an ethylene-releasing compound, in *Ranunculus sceleratus*. The growth of petioles in juvenile *R. sceleratus* was observed after 21 days under three different conditions: A, watered every three days; B, root-submerged; C, watered every three days and sprayed with 100 ppm ethrel (2-chloroethylphosphonic acid). Data are presented as M±SD, n=10. (Park *et al.*, unpublished data)

stris)과 저항성이 없는 종(*R. acetosa*) 모두에서 체내 에틸렌 농도의 증가가 관측되므로[17] 에틸렌의 축적 여부 자체가 반수생 식물의 침수 저항성을 결정짓는 요소는 아닌 것으로 보인다. 따라서 식물이 증가된 에틸렌 농도에 어떻게 반응하여 성장하는지는 에틸렌이 영향을 미치는 다른 식물호르몬의 작용에 의하여 결정될 것으로 추정되었다.

Ranunculus sceleratus 엽병의 생장은 에틸렌 처리에 의하여 증가되었으나 따로 엽병만을 분리하여 에틸렌을 처리하면 뚜렷한 성장 반응이 나타나지 않았다[18]. 그러나 분리된 *R. sceleratus* 엽병에 식물호르몬 옥신(auxin)을 처리하면 생장이 일어났으며, auxin이 존재할 때에는 에틸렌에 의한 성장 반응도 다시 나타났다. 따라서 에틸렌에 의한 *R. sceleratus* 엽병의 성장에서 직접적인 성장반응의 유도 요인은 에틸렌이 아니고 옥신이며, 에틸렌은 옥신 반응을 강화시킬 것이라는 점을 보여주었다[18]. *Rumex palustris*의 침수에 의한 엽병 성장에서 옥신의 역할은 크지 않을 것으로 생각되지만[19] *R. palustris*는 엽병은 신장 반응 외에도 엽병의 각도를 바꾸어 거의 수직으로 일으켜 세우는 하편성장(hyponastic growth)을 나타내는데 이 반응에 옥신이 관여하는 것으로 보고되었다[3].

침수에 의한 성장 촉진에서 옥신 이외의 식물 호르몬으로는 GA (gibberellic acid)가 에틸렌과 상호작용 하는 것으로 알려져 있다. *Ranunculus sceleratus*에서는 GA₃에 의한 엽병의 성장 반응이 에틸렌 처리에 의하여 증가하였으며, 에틸렌에 의해 유도되는 엽병의 성장 반응은 GA의 생합성 억제제인 CCC와 AMO-1618에 의하여 감소하였다[18]. Rijnders 등은 GC-MS 등을 이용한 분석을 통하여 침수된 *Rumex palustris*의 엽병에서 특히 GA₁의 함량이 증가한다는 것을 밝혀내었으며, 이러한 증가는 에틸렌 처리에 의해서도 이루어진다는 것을 발견하였다[20]. 반면 침수 저항성이 없는 *Rumex acetosa*에서는 침수나 에틸렌 처리에 의하여 GA의 함량이 증가하지 않았다. 더욱 흥미로운 점은 *R. palustris*에서는 침수나 에틸렌 처리에 의하여 엽병의 생장이 증가하는 반면 *R. acetosa*에서는 생장이 감소하는 것이었다. 이는 GA에 대한 반응 양상이 침수 저항성이 있는 종과 없는 종 사이에서 반대로 나타날 수 있다는 것을 보여준다.

한편, 일반적으로 옥신 및 GA 작용의 억제자로 작용하는 ABA (abscisic acid)를 처리하면 침수에 의해 촉진되는 엽병의 생장이 억제되므로, 생장을 촉진시키는 침수 조건에서 ABA의 농도 변화가 관심의 대상이 되었다. *Rumex palustris*에서는 침수 시키거나 에틸렌을 처리하면 ABA의 함량이 1 시간 이내에 급격히 감소하는 것으로 보고되었다[21]. 즉 침수 시 에틸렌이 급격한 엽병의 생장을 일으키는 현상에는 생장을 촉진하는 옥신 및 GA의 반응을 강화시키는 기작과, 이들 호르몬들과 길항작용을 하고 있는 ABA의 함량을 감소시키는 기작이 함께 작용하고 있는 것이다.

식물 호르몬들의 상호작용 - 감수성 조절 모델

에틸렌에 의한 다른 호르몬들의 감수성 변화

에틸렌이 여러 식물 호르몬들의 작용에 변화를 일으키는 현상은 비교적 자세히 탐구되어 왔으나 분자생물학적으로 에틸렌이 다른 식물 호르몬의 작용을 어떠한 방식으로 변화시키는지는 잘 알려지지 않았다. 현상적으로는 에틸렌이 *Rumex palustris* 엽병의 GA에 대한 감수성을 증가시키며[20], 침수에 의한 또 다른 반응으로 통기조직을 포함하는 부정근 (adventitious root) 형성을 유도할 때에는 에틸렌이 옥신에 대한 감수성을 증가시킨다고 보고되는[22] 등 에틸렌이 다른 식물호르몬에 대한 조직의 감수성을 조절하여 침수에 의한 성장 반응을 일으키는 것으로 생각된다. 에틸렌이 자극에 대한 감지적응(sensory adaptation)을 억제한다는 것은 이미 waterlogging에 의한 토마토 엽병의 상편성장(epinasty)을 모델로 제시되었으며, 식물은 외부에서 주어지는 결보기 자극(*I*)과 그 자극에 대한 감지적응(*A*)의 상대치인 실질자극(*i*; see equation)에 의해 결정되는데 에틸렌이 감지적응을 감소시키므로 에틸렌 존재 하에서는 식물체가 동일한 자극(*I*)에 대하여 더 크게 반응하기 때문에 감수성의 변화가 나타난다는 것이다[23].

$$i = I/A$$

그러나 감수성(sensitivity)라는 용어는 다양한 의미를 내포할 수 있는데 식물호르몬에 대한 감수성 변화의 양상은 최대 반응치, 변화 유도 이전과 이후 반응의 상대치, 반응을 유도할 수 있는 최소 자극치, 최대 반응에 필요한 자극치, 최대 반응의 50%를 유도하는 자극치 등의 변수를 고려하여 몇 가지 경우로 구분할 수 있다[24]. 예를 들어 식물호르몬의 선량 반응 곡선(dose-response curve)이 동일 농도 영역에서 나타나지만 전체적으로 반응이 낮아 아래로 내려앉은 것처럼 보이면 수용체의 수가 감소한 경우로 수용성(receptivity)이 감소한 것이며(Fig. 3A, 3B), 동일한 모양의 곡선이 좌측(즉, 저농도 구간)으로 이동하면 수용체의 친화도(affinity) 증가를 암시하는 것이다(Fig. 3A, 3C).

에틸렌에 의한 *Ranunculus sceleratus* 엽병의 생장은 옥신에 의존적이었지만 에틸렌에 의한 옥신 함량 증감의 징후는 관찰되지 않았으며(Park *et al.*, unpublished data), 옥신에 대한 *R. sceleratus* 엽병의 선량 반응 곡선은 Fig. 3B에서 보듯이 에틸렌 처리에 의하여 좌측으로 이동하였다(Park *et al.*, unpublished data). 에틸렌이 있고 없을 때 나타나는 선량 반응 곡선의 위치를 비교할 때 에틸렌에 의하여 *R. sceleratus* 엽병의 옥신에 대한 감수성이 약 1,000배 증가하는 것으로 판단된다. 따라서 침수 시 축적되는 에틸렌은 옥신에 대한 조직의 감수성을 약 1,000배 증가시키고 이에 따라 옥신에 대한 반응이 증폭되어 급격한 생장이 일어나는 것으로 침수에 의한 엽병 생장의 생리학적 기작을 설명할 수 있다.

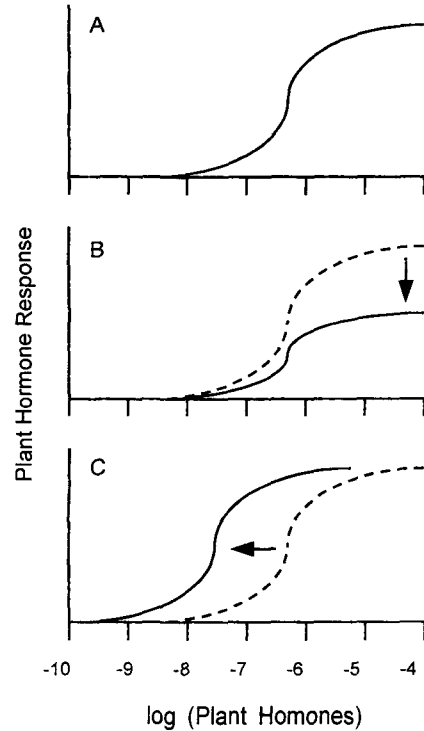


Fig. 3. Schematic illustrations for sensitivity changes to plant hormones appeared in dose-response curves following Firm [24]. For example, the changes of initial dose-response curve (A) imply the decrease of the 'receptivity' (B) or the increase of 'affinity' to the given hormone (C).

Firm의 모델에 의하면 *Ranunculus sceleratus* 엽병의 에틸렌에 의한 감수성 변화는 선량 반응 곡선이 좌측으로 이동하였으므로 수용체의 친화도(affinity) 증가를 의미한다[24]. 그러나 에틸렌에 의한 *R. sceleratus* 엽병의 옥신 감수성 변화는 분자생물학적으로 규명되지 않았다. 그 주된 이유는, 아직 옥신의 수용체가 무엇인지 확정되지 않았기 때문이다. 수용체 논란과 관련되어 22 kDa ABP1이 그 기능을 수행할 것으로 주장되어 왔지만[25] 아직 옥신 작용들에 관련되어 있다는 직접 증거가 없으며[26], 수용성인 ABP₅₇은 옥신에 의한 세포 신장에 관여하는 생체막 상의 H⁺-ATPase 활성화에 직접 관련되어 있지만 다양한 옥신 작용을 설명하는 수용체로 보기에 좀 더 많은 실험적인 증거가 필요할 것으로 보인다[27]. 최근에 옥신의 신호 전달에 관여하는 SCF complex와 Aux/IAA의 상호작용이 *in vitro*에서 옥신에 의해 촉진된다는 것이 밝혀져 수용체 발견의 기대를 모으고 있는데[28] 이것이 생리학적 의미를 지니는 발견인지는 더 연구되어야 할 것이다. 옥신 수용체가 밝혀지면 그에 따라 수용체의 친화도 조절 문제도 풀릴 수 있을 것이다.

에틸렌의 감수성 변화

침수 조건에서는 에틸렌 자체의 감수성이 변화할 가능성

도 제시되었다. 에틸렌은 two-component system 계열의 수용체에 의하여 감지되는데, *Arabidopsis*의 에틸렌 수용체 유전자인 ERS와 유사한 cDNA clone(*Rp-ERS1*)이 *Rumex palustris*에서 분리되었다[29]. *Rp-ERS1*의 발현은 침수 시에 증가하고 다시 공기 중으로 옮겼을 때에는 감소하는 양상을 나타내어 침수 시에 에틸렌에 대한 식물체의 감수성 변화도 동반될 수 있다는 것을 보여주었다.

결론

Ranunculus sceleratus, *Rumex palustris* 등 반수생 식물들은 주기적인 침수에 대한 적응 기작을 갖추고 있다. 침수 시 이들 식물들의 엽병은 급격히 성장하여 수표면까지 잎을 밀어 올림으로써 호흡할 수 있는 조건을 확보하는데 이는 수중에서 주변으로 확산되지 못하는 에틸렌이 축적됨으로써 나타나는 현상이다(Fig. 4). 축적된 에틸렌은 옥신, GA의 작용을 증폭하고, ABA의 함량을 낮추어 급격한 생장이 일어나도록 한다. 이에 의해 엽병이 신장하여 수표면에 이르면 공기와 접촉하게 되므로 호흡을 할 수 있게 되고, 동시에 축적된 에틸렌이 방출되어 생장률이 다시 감소한다. 에틸렌이 옥신 및 GA의 작용을 증폭하는 이유는 에틸렌이 이들 호르몬들에 대한 조직의 감수성을 증가시키기 때문인 것으로 설명된다.

이와 같이 침수에 의한 식물의 생장 촉진은 홍수라는 환경 조건의 변화에 식물체가 적응하는 과정에 식물호르몬들

의 네트워크가 작용하고 있다는 것을 보여주는 좋은 예이다. 환경에 적응하는 식물호르몬의 네트워크에 관한 분자생물학적 연구 결과가 축적되면 벼 등 작물의 개량에 적용되어 침수 조건에 강한 저항성을 갖는 극한 환경 저항성 작물 개발로도 이어질 수 있을 것으로 기대된다.

요약

하천변에 사는 식물들은 침수 저항성을 갖추고 있는데 그 중 *Ranunculus* 속이나 *Rumex* 속에 속하는 일부 반수생 식물들에서 볼 수 있는 것처럼, 엽병이 급격한 성장을 일으켜 잎이 수표면에 이르게 함으로써 호흡할 수 있는 조건을 확보하는 현상은 식물체내에 축적된 에틸렌에 의하여 매개되는 현상이다. 침수 조건에서는 식물 조직 내에 에틸렌이 축적되며, 축적된 에틸렌은 옥신 등 다른 식물호르몬에 대한 조직의 감수성을 증가시켜 성장을 촉진한다. 증가된 생장으로 잎이 수표면에 이르게 되면 다시 공기를 접촉하여 호흡할 수 있게 되고, 식물체내에 축적되었던 에틸렌은 대기 중으로 확산하여 나가게 되므로 체내 에틸렌 농도가 감소하여 생장률이 침수 이전 수준으로 되돌아간다. 에틸렌에 의한 옥신의 감수성 증가는 선량 반응 곡선에 비추어 수용체의 친화도 증가가 수반되는 것으로 생각되는데, 아직 옥신 수용체가 밝혀지지 않아 분자생물학적 기작은 연구되어야 할 과제로 남아있다. 최근 옥신 수용체 발견의 가능성이 높아지고 있으며, 따라서 에틸렌에 의한 옥신 수용체의 옥신에 대한 감수성 조절기작을 탐구할 수 있는 길이 열릴 것으로 기대된다.

감사의 글

이 연구는 2003학년도 단국대학교 대학연구비의 지원으로 연구되었음.

참고 문헌

1. Peeters, A. J. M., M. C. H. Cox, J. J. Benschop, R. A. M. Vreeburg, J. Bou and A. C. J. Voesenek. 2002. Submergence research using *Rumex palustris* as a model: looking back and going forward. *J. Exp. Bot.* **53**, 391-398.
2. Bloom, C. W. P. M., L. A. C. J. Voesenek, M. Banga, W. M. H. G. Engelaar, J. H. G. M. Rijnders, H. M. van de Steeg and E. J. W. Visser. 1994. Physiological ecology of river-side species: adaptive responses of plants to submergence. *Ann. Bot.* **74**, 253-263.
3. Voesenek, L. A. C. J., J. J. Benschop, J. Bou, M. C. H. Cox, H. W. Groeneveld, F. F. Millenaar, R. A. M. Vreeburg and A. J. M. Peeters. 2003. Interactions between plant hormones regulate submergence-induced shoot elongation in the flooding-tolerant dicot *Rumex palustris*. *Ann. Bot.* **91**, 205-211.

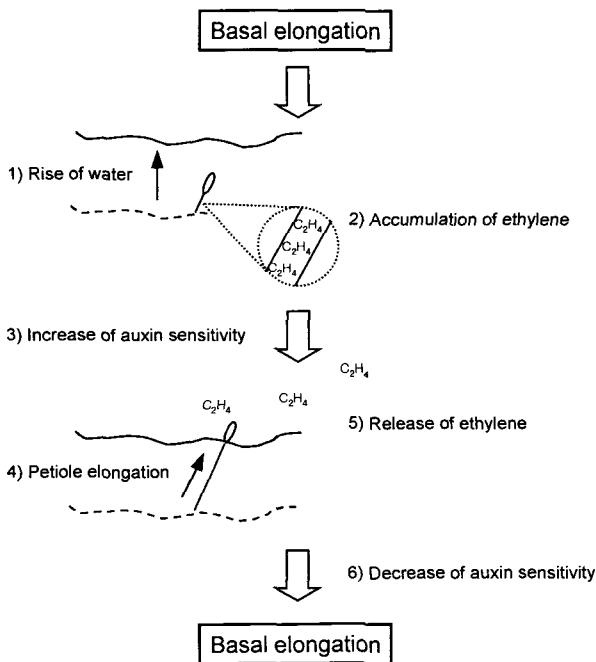


Fig. 4. The response of *Ranunculus sceleratus* petioles to flooding to avoid low oxygen stress. The sequential events in flooding-promoted growth and the underlying ethylene-mediated regulation of auxin sensitivity are illustrated.

4. Visser E. J. W., L. A. C. J. Voesenek, B. B. Vartapetian and M. B. Jackson. 2003. Flooding and plant growth. *Ann. Bot.* **91**, 107-109.
5. Moore, T. C. 1989. *Biochemistry and Physiology of plant Hormones*. pp. 228-254, 2nd eds., Springer-Verlag, Heidelberg.
6. Buchanan, B. B., W. Gruissem and R. L. Jones. 2000. *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. pp. 895-901, American Society of Plant Physiologists, Rockville.
7. Wang, K. L.-C., H. Li and J. R. Ecker. 2002. Ethylene biosynthesis and signaling networks. *Plant Cell* S131-S151, **Supplement 2002**.
8. Smalle, J., M. Haegman, J. Kurepa, M. van Montagu and D. van der Straeten. 1997. Ethylene can stimulate *Arabidopsis* hypocotyl elongation in the light. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **94**, 2756-2761.
9. Jackson, M. B. and W. Armstrong. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biol.* **1**, 274-287.
10. Horton, R. F. and A. B. Samarakoon. 1982. Petiole growth in the celery-leaved crowfoot (*Ranunculus sceleratus* L.): effects of auxin-transport inhibitors. *Aquat. Bot.* **13**, 97-104.
11. Banga, M., E. J. Slaa, C. W. P. M. Blom and L. A. C. J. Voesenek. 1996. Ethylene biosynthesis and accumulation under drained and submerged conditions. *Plant Physiol.* **112**, 229-237.
12. Taiz, L. and E. Zeiger. 2002, *Plant Physiology*, pp. 519-538, 3rd eds., Sinauer, Sunderland.
13. Samarakoon, A. B., L. Woodrow and R. F. Horton. 1985. Ethylene- and submergence-promoted growth in *Ranunculus sceleratus* L. petioles: the effect of cobalt ions. *Aquat. Bot.* **21**, 33-41.
14. Vriezen, W. H., R. Hulzink, C. Mariani and L. A. C. J. Voesenek. 1999. 1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase activity limits ethylene biosynthesis in *Rumex palustris* during submergence. *Plant Physiol.* **121**, 189-195.
15. Warner, H. L. and A. C. Leopold. 1969. Ethylene evolution from 2-chloroethylphosphonic acid. *Plant Physiol.* **44**, 156-158.
16. Hochholdinger, F., W. J. Park, M. Sauer and K. Woll. 2004. From weeds to crops: genetic analysis of root development in cereals. *Trends. Plant Sci.* **9**, 42-48.
17. Voesenek, L. A. C. J., M. Banga, R. H. Thier, C. M. Mudde, F. J. M. Harren, G. W. M. Barendse and C. W. P. M. Blom. 1993. Submergence-induced ethylene synthesis, entrapment, and growth in two plant species with contrasting flooding resistances. *Plant Physiol.* **103**, 783-791.
18. Samarakoon, A. B. and R. F. Horton. 1983. Petiole growth in *Ranunculus sceleratus*: the role of growth regulators and the leaf blade. *Can. J. Bot.* **61**, 3326-3331.
19. Rijnders, J. G. H. M., G. W. M. Barendse, C. W. P. M. Blom and L. A. C. J. Voesenek. 1996. The contrasting role of auxin in submergence-induced petiole elongation in two species from frequently flooded wetlands. *Physiol. Plant.* **96**, 467-473.
20. Rijnders, J. G. H. M., Y.-I. Yang, Y. Kamiya, N. Takahashi, G. W. M. Barendse, C. W. P. M. Blom and L. A. C. J. Voesenek. 1997. Ethylene enhances gibberellin levels and petiole sensitivity in flooding-tolerant *Rumex palustris* but not in flooding-intolerant *R. acetosa*. *Planta* **203**, 20-25.
21. Voesenek, L. A. C. J., J. H. G. M. Rijnders, A. J. M. Peters, H. M. van de Steeg and H. de Kroon. 2004. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology* **85**, 16-27.
22. Visser E. J. W., J. D. Cohen, G. W. M. Barendse, C. W. P. M. Blom and L. A. C. J. Voesenek. 1996. An ethylene-mediated increase in sensitivity to auxin induces adventitious root formation in flooded *Rumex palustris* Sm. *Plant Physiol.* **112**, 1687-1692.
23. Kang, B. G. 1979. Epinasty. pp. 647-667. In Haupt, W. and M. E. Feinleid (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*, New Series Vol. 7, Springer-Verlag, Heidelberg.
24. Firm, R. D. 1986. Growth substance sensitivity: The need for clearer ideas, precise terms and purposeful experiments. *Physiol. Plant.* **67**, 267-272.
25. Chen, J.-G., H. Ullah, J. C. Young, M. R. Sussman and A. M. Jones. 2001. ABP1 is required for organized cell elongation and division in *Arabidopsis* embryogenesis. *Genes Dev.* **15**, 902-911.
26. Hertel, R. 1995. Auxin binding protein 1 is a red herring. *J. Exp. Bot.* **46**, 461-462.
27. Kim, Y.-S., J.-K. Min, D. Kim and J. Jung. 2001. A soluble auxin-binding protein, ABP57. *J. Biol. Chem.* **276**, 10730-10736.
28. Estelle, M., 2004. Auxin response requires SCF-dependent degradation of the Aux/IAA proteins. IPCSA conference 2994-18th international conference on plant growth substances. Canberra, Australia.
29. Vriezen, W. H., C. P. E. van Rijn, L. A. C. J. Voesenek and C. Mariani. 1997. A homolog of the *Arabidopsis thaliana* ERS gene is actively regulated in *Rumex palustris* upon flooding. *Plant J.* **11**, 1265-1271.