

옥신 호르몬 결합단백질 ABP57 유전자를 이용한 작물의 형질개선

김동현 · 이근표

Improvement of crop traits using auxin binding protein gene *abp57*

Donghem Kim · Keunpyo Lee

Received: 25 May 2011 / Accepted: 3 June 2011
© Korean Society for Plant Biotechnology

Abstract Auxin is a group of small natural and synthetic molecules having diverse regulatroy funtions in plant growth and development. In this review, two auxin binding proteins identified by biochemical experiements to measure their auxin binding activities and biochemical funtions are described. ABP1, a 22 kDa auxin binding protein, shows strong auxin binding affinity and possibly plays an important role in plant development, althouth its biochemical funtion are still unclear. ABP57, a 57 kDa soluble protein from rice shoots, has both of IAA binding activity and the plasma membrane proton pump activation. Although it is yet to be accomplished, the improvement of agronomic traits using auxin binding proteins is worth to be considered, since auxin is known to be related to such a diverse crop traits.

서 론

작물은 생애의 전 주기를 통해 생물체 내외부의 환경과 자극에 대응하여 다양한 생리적 반응을 보인다. 예를 들어 종자는 적당한 수분과 온도 및 빛 자극에 반응하여 발아하여 줄기와 뿌리를 성장시킨다. 줄기와 뿌리는 빛과 중력자극에 따라 지상과 지하의 양 방향으로 자라며, 온도, 일장 등 다양한 환경 및 생체 자극에 반응하여 꽃 기관이 분화된다.

옥신 (Auxin)은 식물의 성장과 발달에 관여하는 식물호르몬이다. 식물의 성장과 발달은 세포의 분열 (division)과 크기증가 (enlargement)의 비가역적인 과정을 거쳐 일어나게 되는데, 세포의 크기 증가는 비교적 잘 알려진 옥신 호르몬의 생리기작 중 하나이다 (Teale et al. 2006). 식물 세포의 크기 증가와 길이 증가에 의한 줄기의 신장, 굴광성 및 굴지성 반응 이외에도, 옥신 호르몬은 정단 우세 (apical dominance), 측근발달촉진, 잎의 탈락 (abscission), 도관 발달, 개화 및 과실 발달 등의 식물 발달과정에 관여한다 (Taiz and Zeiger 2002). 뿐만 아니라 옥신 호르몬은 세포막의 전위차 조절, 세포벽 공간의 산도 변화 등 생리적 특성 변화에도 관여하며, 기공의 개폐, 병원균과의 상호작용 등 무생물 및 생물 스트레스 반응에도 관여하는 것으로 알려져 있다.

생물의 자극에 대한 반응은 크게 자극의 수용 (reception), 신호의 전달 (signal transduction) 및 반응 (response)의 단계로 나눌 수 있다. 빛, 온도, 수분 등 다양한 물리적 혹은 화학적 자극을 생물이 인식하기 위해서는 자극을 선택적으로 수용하여 생체 신호로 전환하는 첫 번째 단계를 거쳐, 신호의 증폭과 전달이 이루어지며 이러한 신호 전달에 따라 유전자 발현과 생리/생화학적 반응이 일어나게 된다. 식물의 분화, 발달, 성장과 무생물 혹은 생물적 스트레스에 대응하는 내재해 반응 역시 신호의 인식, 전달과 조절반응을 거쳐 이루어지게 된다. 많은 연구자들이 이러한 자극에 대한 식물의 반응 기작을 규명하고 이를 이용하는 생물 기술을 개발하려는 연구를 추진하고 있다. 옥신 호르몬의 경우에도 호르몬의 다양한 조절 기능으로 인해 신호전달과정 전반의 이해와 이용기술 개발이 활발하게 이루어지고 있다. 본 고찰에서는 옥신 호르몬의 조절 기작 중 세포막과 관련된 옥신 신호전달에 관여하는 옥신 수용체의 연구 현황을 소개하고 이를 이용한 작물 형질개선 가능성을 고찰하고자 한다.

D. Kim (✉)
농촌진흥청 국립농업과학원 신작물개발과
(Bio-crop Development Division, National Academy of
Agricultural Science, Rural Development Administration)
e-mail: donghem@korea.kr

K. Lee
농촌진흥청 국제협력과
(International Technology Cooperation Center, Rural
Development Administration)

옥신 호르몬

옥신히르몬은 1880년 찰스 다윈이 카나리아풀 자엽의 굴광성 연구를 통해 식물 줄기의 광에 의한 성장방향 조절 신호가 있음이 처음으로 제시된 후, 1930년대 중반에 가서야 이 신호 물질이 indole-3-acetic acid (IAA) 임이 밝혀졌다 (Darwin 1880; Went and Thimann 1937). 옥신히르몬의 'auxin'은 그리스어로 '성장'을 뜻하는 'auxein'에서 비롯된 것으로 초기에는 식물의 자엽과 줄기의 길이성장(신장)을 촉진하는 모든 자연 혹은 합성물질을 지칭하는 용어였다. 그러나 옥신이 조직의 길이신장 이외에 다양한 기능을 하는 것이 알려진 후에는, IAA와 유사한 생물학적 기능을 가진 화합물로 옥신을 정의하고 있다 (Lee 2008).

IAA는 식물이 생산하는 기본적인 옥신히르몬으로 잘 알려져 있으나 이외에도 완두의 4-chloroindole-3-acetic acid (4-Cl-IAA), 옥수수의 indole-3-butyric acid (IBA)와 indole-3-pyruvic acid (IPA), and indole-3-acetonitrile (IAN), phenylacetic acid (PPA) 등 식물이 생산하는 유사화합물도 옥신과 관련된 생리적 기능을 보이고 있다 (van Huizen et al. 1997; Zolman et al. 2000; Ozga et al. 2002; Woodward and Bartel, 2005). 식물이 생산하는 옥신 이외에도 1-naphthaleneacetic acid (NAA), 2,4-dichlorophenoxyacetic acid (2,4-D), 2-Methoxy-3,6-dichlorobenzoic acid (dicamba) 등 합성물질도 옥신과 유사한 생리 조절 작용을 하는 것으로 알려져 있는데 이러한 합성물질을 식물이 생산하는 옥신히르몬과 구별하기 위하여 옥신 생장조절제 (plant growth regulator)라고 지칭한다. 대부분의 옥신류 생장조절제는 제초제로 이용되고 있으며 dicamba와 2,4-D는 매우 안정적인 화합물로 식물이 분해할 수 없어 조직배양 등 원예 분야에서 널리 사용되고 있으며, NAA의 경우 뿌리 발근효과가 탁월하여 발근제로서 이용되고 있다.

이와 같이 옥신의 기능을 보이는 물질은 다양하지만 이들은 구조적 공통점을 가지고 있다. 우선 생리적인 pH 범위에서 옥신류 화합물은 한쪽에 강한 음전하 (carboxyl group)를, 반대쪽에는 약한 양전하를 띠는 환형구조를 취하고 있으며 이러한 양전하와 음전하를 띠는 작용기는 약 0.5 nm 정도 떨어져 있다 (Porter and Thimann 1965; Farrimond et al. 1978). 이러한 전하의 분리가 옥신 화합물의 가장 중요한 구조적 특징일 것으로 생각되며 IAA에서 보이는 indole ring은 옥신히르몬에 절대적으로 필요한 것이 아니고 일정 크기의 방향족 계통의 환형구조로 대체될 수 있다.

옥신히르몬에 의한 세포막 수소이온 수송의 촉진

옥신의 다양한 생리적 조절 기능 중 세포벽의 산성화

(acidification of apoplasts) 및 세포막의 탈분극화 (depolarization of plasma membrane)는 식물 세포의 옥신에 대한 가장 빠른 반응에 속하는 것이다 (Rück et al. 1993; Hager 2003). 이와 관련하여 Scherer (1981, 1984) 및 Gabathuler와 Cleland (1985)는 다양한 식물 시료로부터 제조한 세포막을 사용하여 옥신이 세포막의 ATP 가수분해 활성과 수소이온 수송을 촉진함을 보인다. 담배 잎 유래의 세포막 (plasma membrane)에 저농도의 IAA를 처리하면 수소이온의 수송이 촉진되며 고농도로 처리하였을 경우에는 반대의 효과를 보여, 농도에 따라 옥신은 세포막 ATPase의 활성을 촉진하거나, 아무 영향을 미치지 못하거나 저해한다는 것이다 (Santoni et al. 1990). 따라서 옥신 농도에 따른 세포막 수소이온 수송활성은 저농도에서는 옥신 농도 증가에 따라 증가하고 고농도에서는 옥신 농도 증가에 따라 감소하는 종모양의 dose-response curve를 보이게 된다. 식물 자엽의 옥신에 대한 반응도 수소이온 수송과 마찬가지로 종모양의 dose-response curve를 보인다.

식물 세포의 원형질막에는 에너지대사의 중추적 역할을 하는 P-type의 H^+ -ATPase가 존재하고, 그 기능은 ATP 분해 시 생기는 에너지를 이용하여 수소이온을 세포 밖으로 수송함으로써 막 사이에 수소이온구배를 형성하는데 있으며, 이는 곧 원형질막 포텐셜 (membrane potential)의 근원이 된다. 원형질막 포텐셜은 식물의 다양한 생리활성을 유지하는데 직접 이용되는 대표적인 에너지 형태이다. 예컨대, 원형질막 H^+ -ATPase 유전자의 발현이 억제된 식물에서는 기공의 열림이 억제되고 뿌리의 양분흡수가 저해되며 잎 조직의 sucrose 농도가 증가되고, phloem loading 속도가 저하되며, 식물의 성장이 심하게 저하된다 (Palmegren 2001).

옥신에 의한 세포막 H^+ -ATPase 활성조절 기작은 아직 확실하게 밝혀지지 않았으나 대략 3가지 정도의 과정을 통해 이루어질 가능성이 있다. 첫 번째는 옥신에 의한 수소펌프 유전자의 발현에 의해 세포막 수소펌프의 합성을 증가시켜 그 활성을 증가시키는 것이다. 단백질 합성저해제 cycloheximide를 처리할 경우 옥신에 의한 수소이온 수송증가 효과가 사라진다는 연구 결과는 이러한 가능성을 뒷받침하는 증거라 할 수 있다 (Cleland 1973). 두 번째 가능성은 세포막 수소펌프 C-말단 부위에 위치하는 autoinhibitory domain의 인산화에 의한 활성화를 들 수 있다. 도메인 내에 있는 threonine이 인산화되면 세포질의 14-3-3 단백질이 결합하여 인산기가 안정화되며 인산화된 도메인은 수소펌프의 활성자리로부터 유리되어 효소의 활성화가 이루어진다고 제안되었다. 이 과정에 옥신이 관여하는 지는 잘 알려져 있지 않으나 NAA에 의한 수소펌프의 인산화 증가와 관련된 연구결과는 이러한 가능성을 뒷받침하는 증거가 될 수 있다 (Hager 2003). 마지막 가능성은 옥신 결합단백질과 세포막 수소펌프 사이의

단백질-단백질 상호작용에 의한 활성조절이다. 김 등 (2001)이 정제하여 특성을 분석한 벼 줄기 유래의 57 kD 수용성 단백질 ABP57은 옥신에 의한 벼 세포막의 H^+ -ATPase 활성 조절에 관여하는 것으로 보고되었다. ABP57과 세포막 H^+ -ATPase의 단백질간 결합이 유력한 활성화 기작으로 여겨지고 있으며 H^+ -ATPase 활성화의 옥신 dose response curve는 종모양을 보이고 있어 이전에 보고된 세포막 수소이온 수송, 식물조직의 길이신장의 옥신 dose response curve와 일치하는 결과를 보였다. 결론적으로 식물 세포막 에너지대사의 핵심자인 H^+ -ATPase는 단백질의 합성뿐만 아니라 다양한 활성화 기작을 통해 조절되며 이 과정에서 옥신 호르몬은 중요한 역할을 담당하고 있다고 할 수 있다.

옥신 수용체

생물이 내외부의 신호에 반응하는 과정은 신호의 수용, 전달 및 반응의 3단계로 이루어져 있다. 호르몬에 의한 식물의 성장, 발달, 생리적 조절 등도 수용체에 의한 호르몬 신호 인식, 일련의 신호 증폭 및 전달과 유전자발현, 세포내 인자의 활성 변화 등의 과정을 거쳐 일어난다. 호르몬을 인식하여 신호를 수용하는 호르몬 수용체는 이 후의 과정을 일으키는 첫 번째 단계로서 호르몬의 작용기작을 연구하는 연구자들은 이를 규명하고 이용하기 위한 연구에 많은 노력을 경주하고 있다.

옥신 호르몬이 보이는 다양한 생리적 조절 기능으로 인해 복수의 호르몬 수용체가 존재할 것이라는 점에 많은 연구자들이 공감하고 있으며 다양한 생화학, 유전학적 연구기법을 활용하여 이를 찾기 위한 노력을 경주하고 있다. 본 고찰에서는 이 중 생화학적 접근을 통해 연구된 종의 잠재적인 옥신 수용체에 대해 고찰하고자 한다.

ABP1

옥신 수용체를 탐색하기 위한 연구의 초기에는 옥신과 강하게 결합하는 단백질을 찾는 생화학연구가 주를 이루었다. C^{14} -IAA와 결합하는 옥수수과 애기장대 유래의 22 kDa 단백질 ABP1은 이러한 생화학적 측면에서 접근한 초기 연구의 성과라고 하겠다 (Lobler and Klambt 1985; Palmegren et al. 1990). ABP1은 pH 5.5에서 최적의 결합력을 보여 NAA의 K_d 값은 $5.7 \times 10^{-8}M$ 이며 생체 내에서는 두 개의 펩타이드로 이루어진 40 kDa 정도의 dimer로 존재한다 (Jones, 1994; Napier et al., 2002). ABP1은 식물의 배발생 혹은 세포분열에 있어 중요한 역할을 하는 것으로 보인다 (Chen et al. 2001). ABP1 유전자의 첫 번째 exon에 T-DNA가 삽입된 애기장대 변이체를 가지고 수행한 연구 결과에 의

하면 homo 계통의 확보가 불가능하였으며 종자 배 발달 과정 중 배자루와 배구 조직의 세포분열이 이루어지지 않았다. 담배의 배양세포에 ABP1 anti-sense 유전자를 도입하면 성장 속도가 줄어들고 옥신에 의한 세포의 길이 증가와 세포분열의 감소를 야기한다. 담배 BY2세포에 ABP1 특이 항체 단백질 단편 유전자 (ScFv)를 도입하여 ABP1 활성을 저해한 연구결과를 바탕으로 ABP1이 옥신 유도성 cell cycle 조절에 핵심적인 역할을 담당한다고 보고된 바도 있다 (Karine et al. 2007). 배양세포가 아닌 식물 조직에서도 ABP1 활성을 줄일 경우 세포분열의 감소, endocycle induction 패턴변화, 세포 크기증가의 감소 및 옥신 유도 유전자 발현 감소 등으로 인한 잎 성장의 감소가 일어난다 (Braun et al. 2008).

이와 같이 ABP1이 옥신과 관련된 중요한 조절 기작에 참여한다는 다수의 연구결과가 있음에도 불구하고 생화학적 기능과 옥신 신호전달 기작에 대해서는 잘 규명되어 있지 않다. 우선 ABP1 대부분이 위치한 세포내 ER은 적절한 옥신 호르몬 결합이 일어나기에는 pH가 너무 높다 (Henderson et al. 1995). ER 이외에 ABP1이 발견되는 세포막 외부의 경우 항체와 agonistic 펩티드를 이용한 실험의 결과 ABP1의 기능과 밀접한 관련이 있는 것으로 알려져 있어 세포 밖에 있는 ABP1과 옥신의 결합 신호가 어떻게 세포내로 전달되는지에 대한 의문이 여전히 남아 있다 (Napier et al. 2002). Napier 등은 이러한 문제점을 해결하기 위해 세포막 외부에 결합된 가상의 단백질 존재를 가정하여 ABP1과 옥신의 결합신호를 세포내로 전달하는 역할을 담당할 것을 제안하였다 (Napier et al. 2002). 그러나 아직까지 ABP1의 신호를 중계하는 단백질의 존재가 밝혀진 바가 없어 ABP1 신호전달체계와 ABP1이 진정한 옥신 수용체인지에 대한 명확한 결론이 내려지지 않은 상태이다.

ABP57

ABP1의 발굴은 옥신 결합력이라는 생화학 특성을 기준으로 단백질 탐색을 통해 이루어졌다. 따라서 옥신과의 결합력을 보이고, 유전적 혹은 생화학적 방법을 통해 그 활성을 감소시키는 실험을 통해 식물의 성장과 발달에 중요한 역할을 담당한다는 것을 보여준 잠재적인 옥신 수용체가 발굴되었음에도 불구하고 ABP1의 작용기작에 대한 실마리를 확보하는데에는 어려움을 겪고 있다. 앞서서도 언급한 바와 같이 식물의 옥신에 대한 빠른 반응 중 하나는 세포막의 수소이온 수송과 세포막 수소펌프의 활성변화라고 할 수 있다. 즉 세포막의 수소이온을 수송하는 생화학과정이 유전자발현 혹은 효소의 활성화 등 단수 혹은 복수의 과정을 거쳐 활성화될 가능성이 있다. 김 등 (1997)은 벼 황화유묘의 줄기와 뿌리로부터 수용성 단백질 조추출물과 세포막 분획 (microsome)을 섞었

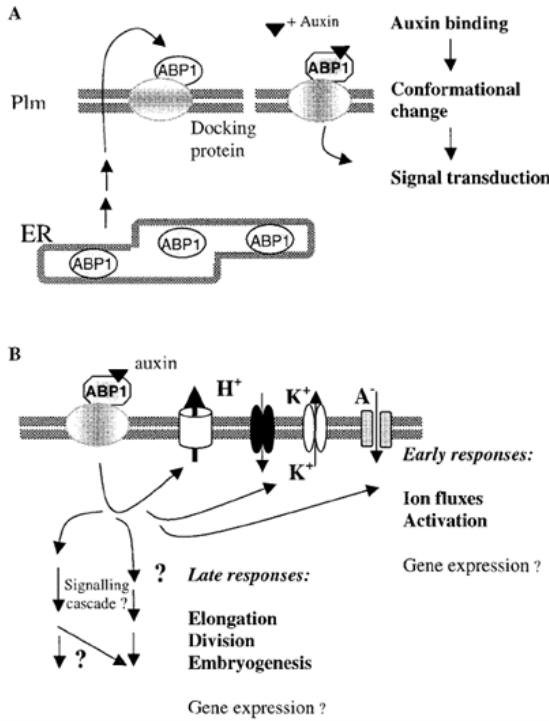


Fig. 1 Model for auxin signal transduction by ABP1 (Napier et al., 2002) ABP1 is located at the outside of plasma membrane. Thus, to function as a receptor, it probably associates with a hypothetical membrane-bound ‘docking’ protein

을 때 세포막의 P-type H⁺-ATPase의 활성이 증가하며 효소활성 측정 용액의 IAA 농도를 변화시키면 종모양의 biphasic dose-response curve를 보임을 보고하였다. 이후 이들은 후속연구를 통해 Tryptophan affinity chromatography로 벼 줄기 유래 수용성 H⁺-ATPase 활성화 단백질을 정제한 결과 K_d = 1.9 × 10⁻⁸ M 정도인 4개의 IAA 결합자리를 가진 약 57 kD의 단백질을 보고하였고 이 단백질을 ABP57로 명명하였다 (Kim et al. 1998).

ABP57은 식물체 내에서 최소 2종 이상의 isoform으로 존재한다. 벼 유묘의 줄기와 뿌리에는 각각 옥신 친화도에 차이를 보이는 ABP57 isoform이 존재하며 각 isoform의 IAA에 대한 친화도와 수소펌프 활성화에 대한 IAA dose-response curve의 분포는 정확히 일치한다. 따라서 ABP57은 옥신에 의한 식물 세포막 수소펌프의 활성 조절과 이로 인한 생체 에너지대사 및 2차 신호전달을 담당하는 옥신 수용체로서의 기능을 수행할 것으로 추정된다. 또한 chemical cross-linker를 사용한 실험을 통해 김 등은 ABP57에 의한 H⁺-ATPase활성화가 직접적인 단백질간 결합을 통해 이루어짐을 보여주었고 ABP57의 IAA 고친화도 결합자리와 저친화도 결합자리가 종모양의 IAA-dose response H⁺-ATPase 활성화 기작에 대한 가설을 제시하였다 (Fig. 2) (Kim et al. 2000, 2001). 가설에 의하면 ABP57은 IAA 결합에 따라 3가지 서로 다른 상태로 존재한다. 우

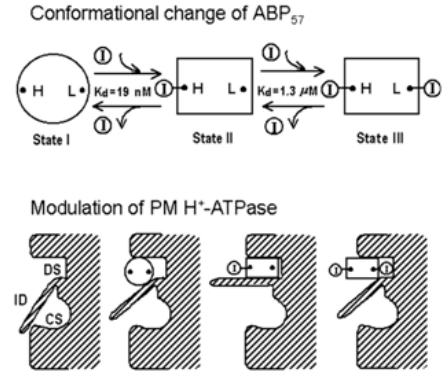


Fig. 2 Model for the ABP₅₇-mediated IAA effect on the activation of PM H⁺-ATPase (Kim et al. 2001)

선 IAA가 없거나 매우 낮은 농도에서는 ABP57에 있는 IAA 고친화 및 저친화 결합자리 모두 비어있는 상태 (상태 I)로 H⁺-ATPase와 느슨한 결합을 하며 H⁺-ATPase 활성화 정도는 낮다. IAA의 농도가 증가하면 ABP57의 IAA 고친화 결합자리를 채우게 되며 (상태 II), 이는 ABP57과 H⁺-ATPase의 결합을 통한 활성화 증가로 이어진다. IAA 농도가 더 높아져 ABP57의 저친화 결합자리에 IAA가 결합하면 (상태 III) ABP57과 H⁺-ATPase간의 강한 결합을 방해하여 H⁺-ATPase의 활성화 정도가 낮아지게 된다.

정제된 ABP57의 아미노산 서열 분석을 통해 얻은 정보를 바탕으로 벼 유전체 염기서열 정보를 탐색하여 ABP57을 코딩하는 유전자를 발굴할 수 있었다. 벼의 유전체에는 ABP57 및 염기서열이 비슷한 유사유전자 4종이 있으며 유전자의 코딩 부위에는 기능이 알려져 있지 않은 도메인이 있다 (Lee et al. 2009). ABP57과 유사한 유전자가 옥수수에서도 확인되었으나 유전체 염기서열 분석이 완료된 애기장대에는 없어, ABP57 유전자가 식물내 보편적인 옥신 호르몬 수용체인지에 대해서는 추가적인 연구가 필요하다고 하겠다.

작물의 형질 개선

본 고찰에서 소개한 옥신 수용체를 코딩하는 유전자를 이용한 작물의 형질개선은 아직 개발되고 있지 않다. ABP1의 발견은 오래전에 이루어졌지만 ABP1이 참여하는 세포내 신호전달 기작이 완전하게 규명되지 못한 상태이며 이를 작물의 형질개선에 이용하기 위한 생명공학 기술의 개발도 이루어지지 않은 상태이다. 다만 Baully 등 (2000)이 보고한 바와 같이 ABP1 유전자의 과발현을 통해 식물 기공 개폐에 미치는 옥신 호르몬의 영향을 증가시킬 가능성이 있다. 식물의 기공은 광합성을 위한 이산화탄소 이동 통로이며 증발산 등 수분 관련 형질 등에 영향을 미쳐 작물의 생산성과 스트레스 반응을 조절하는

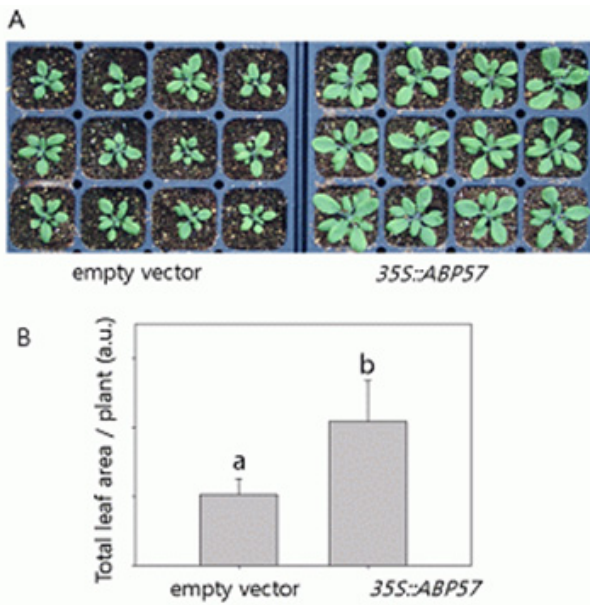


Fig. 3 Comparison of growth of transgenic Arabidopsis expressing ABP57 gene and nontransgenic control (Lee 2009)

중요 기관임을 고려한다면 향후 연구의 진전에 따라 작물 기능의 개선에 이용될 수 있을 것이다. 식물 세포막 수소펌프의 활성화의 기능을 수행하는 옥신 결합단백질 ABP57의 경우에도 현재 까지 농업형질이 개선된 형질 전환체의 개발은 이루어지지 않았다. 다만 ABP57 유전자를 애기장대에 과발현시키면 비형질 전환체에 비해 성장이 2배 정도 빠름이 관찰되었다 (Fig. 3) (김 등 미발표 결과). 또한 벼에 과발현 시킬 경우 종자의 크기가 약 10% 정도 증가하였고 종자의 발아력 개선 등 일부 형질의 개선이 이루어졌다 (김 등 미발표 결과). 현재 ABP57 유전자 전환 벼 계통을 이용하여 식물 세포막 수소펌프가 관여하는 염해저항성, 양분 흡수성 등의 형질에 대한 변화를 관찰하고 있다.

옥신 호르몬은 다양한 조절 기능을 담당하고 있으며 생산성 등 주요 농업형질에 관여한다. 따라서 옥신과 관련된 신호인식, 신호전달 및 반응 메커니즘의 규명을 통한 작물의 농업형질 개선은 향후 농업생명과학 및 농업생명공학 연구의 주요 테마가 될 것임에 틀림이 없을 것이다.

사 사

본 연구는 농촌진흥청 국립농업과학원 농업과학기술 연구개발사업 (과제번호: PJ0067582011)의 지원에 의해 이루어졌음을 밝힙니다.

인용문헌

- Bauly J., Sealy I., Macdonald H., Brearley J., Dröge S., Hillmer S., Robinson D., Venis M., Blatt M., Lazarus C. and Napier R. (2000) Overexpression of Auxin-Binding Protein Enhances the Sensitivity of Guard Cells to Auxin. *Plant Physiol* 124: 1229-1238
- Braun N., Wyrzykowska J., Muller P., David K., Couch D., Perrot-Rechenmann, C. and Fleming A.J. (2008). Conditional repression of auxin binding protein1 reveals that it coordinates cell division and cell expansion during postembryonic shoot development in arabidopsis and tobacco. *Plant Cell* 20:2746-2762
- Chen J.-G., Ullah H., Young J.C., Sussman M.R. and Jones A.M. (2001). ABP1 is required for organized cell elongation and division in *Arabidopsis* embryogenesis. *Genes & Development* 15:902-911
- Cleland R. (1973). Auxin-induced hydrogen ion excretion from *Avena* coleoptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 70:3092-3093
- Darwin C. (1880). *The power of movement in plants*. London: John Murray
- Farrimond J. A., Elliott M. C. and Clack D. W. (1978) Charge separation as a component of the structural requirements for hormone activity. *Nature* 274:401-402
- Gabathuler R. and Cleland R.E. (1985). Auxin regulation of a proton translocating ATPase in pea root plasma membrane vesicles. *Plant Physiol*. 79:1080-1085
- Hager A. (2003) Role of the plasma membrane H⁺-ATPase in auxin-historical and new aspects. *J Plant Res* 116:483-505
- Henderson J., Atkinson A.E., Lazarus C.M., Hawes C.R., Napier R.M., Macdonald H. and King L.A. (1995). Stable expression of maize auxin-binding protein in insect cell lines. *Febs Letters* 371:293-296
- Jones A.M. (1994). Auxin-binding proteins. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45:393-420
- Karine M. David, D.C., Nils Braun, Spencer Brown, Jeanne Grosclaude, Catherine Perrot-Rechenmann, (2007). The auxin-binding protein 1 is essential for the control of cell cycle. *The Plant Journal* 50:197-206
- Kim D., Kim Y.-S. and Jung J. (1997). Involvement of soluble proteinous factors in auxin-induced modulation of P-type ATPase in rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Febs Letters* 409:273-276
- Kim Y.S., Kim D.H. and Jung J. (1998). Isolation of a novel auxin receptor from soluble fractions of rice (*Oryza sativa* L.) shoots. *Febs Letters* 438:241-244
- Kim Y.S., Kim D. and Jung J. (2000). Two isoforms of soluble auxin receptor in rice (*Oryza sativa* L.) plants: Binding property for auxin and interaction with plasma membrane H⁺-ATPase. *Plant Growth Regulation* 32:143-150
- Kim Y.S., Min J.K., Kim D. and Jung J. (2001). A soluble auxin-binding protein, ABP₅₇ -Purification with anti-bovine serum albumin antibody and characterization of its mechanistic role in the auxin effect on plant plasma membrane H⁺-ATPase.

- Journal of Biological Chemistry 276:10730-10736
- Koegl F and Kostermans D. (1934) Heteroauxin als Stoffwechselprodukt niederer pflanzlicher Organismen. Isolierung aus Hefe. Hoppf Seyler's Z Physiol Chem 228:113-121
- Lee K., Kim M-I., Kwon Y-J., Kim M., Kim Y-S. and Kim D. (2009) Cloning and characterization of a gene encoding ABP57, a soluble auxin-binding protein. Plant Biotech Reports 3:293-299
- Lee G. (2009) Gene cloning and characterization of novel auxin-binding protein. PhD Thesis, Seoul National University, Korea
- Lobler M. and Klambt D. (1985). Auxin-binding protein from coleoptile membranes of corn (*Zea mays* L.). I. Purification by immunological methods and characterization. J. Biol. Chem. 260:9848-9853.
- Napier R.M., David K.M. and Perrot-Rechenmann C. (2002). A short history of auxin-binding proteins. Plant Mol Biol 49:339-348.
- Ozga J.A., van Huizen R. and Reinecke, D.M. (2002). Hormone and seed-specific regulation of pea fruit growth. Plant Physiol. 128:1379-1389.
- Palmegren M.G. (1990). An H^+ -ATPase Assay: Proton Pumping and ATPase Activity Determined Simultaneously in the Same Sample. Plant Physiol. 94:882-886.
- Palmegren M.G (2001). Plant Plasma Membrane H^+ -ATPases: Powerhouses for Nutrient Uptake. Ann Rev Plant Biol 52:817-845
- Porter W. L. and Thimann K. V. (1965) Molecular requirements for auxin action. Halogenated indoles and indoleacetic acid. Phytochemistry 4:229-243
- Rück A., Palme K., Venis M., Napier R. and Felle H. (1993) Patch-clamp analysis established a role for an auxin binding protein in the auxin stimulation of plasma membrane current in *Zea mays* protoplasts. Plant J 4:41-46
- Santoni V.o., Vansuyt G.a. and Rossignol M. (1990). Differential auxin sensitivity of proton translocation by plasma membrane H^+ -ATPase from tobacco leaves. Plant Science 68:33-38
- Scherer G.F.E. (1981). Auxin-stimulated ATPase in membrane fractions from pumpkin hypocotyls (*Cucurbita maxima* L.). Planta 151:434-438
- Scherer G.F.E. (1984). Stimulation of ATPase activity by auxin is dependent on ATP concentration. Planta 161:394-397
- Taiz L. and Zeiger E. (2002). Plant physiology. Third Edition. Plant physiology. Third Edition
- Teale W.D., Paponov I.A. and Palme K. (2006). Auxin in action: signalling, transport and the control of plant growth and development. Nat Rev Mol Cell Biol 7:847-859
- van Huizen R., Ozga J.A. and Reinecke D.M. (1997). Seed and Hormonal Regulation of Gibberellin 20-Oxidase Expression in Pea Pericarp. Plant Physiol. 115:123-128
- Went F. and Thimann K. (1937) Phytohormones. Mcmillan, New York
- Woodward A.W. and Bartel B. (2005). Auxin: Regulation, action, and interaction. Annals of Botany 95:707-735
- Zolman B.K., Yoder A. and Bartel B. (2000). Genetic Analysis of Indole-3-butyric Acid Responses in *Arabidopsis thaliana* Reveals Four Mutant Classes. Genetics 156:1323-1337