

중력에 의한 옥신의 횡적이동에 대한 에틸렌의 작용에 관한 연구

1. 세포내 전분체와 골지체의 이동

강빈구 · 정상진 · 민경화 · 박인범

(연세대학교 이공대학 생물학과)

Studies on the Action of Ethylene in Gravity-induced Lateral Auxin Transport

I. Intracellular displacements of amyloplasts and Golgi bodies

Kang, B. G., J. S. Chung, K. W. Min and I. B. Park

(Department of Biology, Yonsei University, Seoul)

ABSTRACT

Ethylene was found to reverse the direction of gravity-induced lateral auxin transport and to cause an accumulation of auxin in the physically upper sides of horizontally placed pea shoots. The pea shoot displayed a slightly positive (downward) geotropic curvature in the presence of applied ethylene. Golgi bodies were found to be distributed preferentially in the bottom halves of cells as against the top halves following geotropic stimulation, and this pattern of intracellular distribution of dictyosomes was also reversed by ethylene treatment. Intracellular displacement of amyloplasts as a result of geotropic induction was not reversed by the action of ethylene. In view of a positive correlation between the direction of auxin movement and the displacement pattern of dictyosomes, it is suggested that the Golgi bodies are involved in the perception of gravity and/or subsequent redistribution of auxin or differential elongation in geotropism.

서 론

식물의 굴지성(geotropism)은 그 과정에 있어서 세포에 의한 중력의 감수, 거기에 따르는 옥신(auxin)의 기관 내에서의 재분포, 그리고 차별적인 세포 신장의 단계들로 나누어 생각할 수 있다. 중력에 대한 식물 세포의 지각에 관련된 문제를 설명하는데 있어서 아직도 가장 널리 인정을 받고있는 이론은 중력작용에 의한 세포내의 전분체(amyloplast)의 이동에 관한 것이다(Audus, 1962; Filner, *et al.*, 1970; Iversen and Larsen, 1971). 그러나 여기에도 이론이 없지는 않은 것이다(Pickard and Thimann, 1966). 한편으로 전자 현미경의 관찰로 그밖의 세포내 소기관(organelle)들도 중력의 작용에 반응을 한다는 것이 알려졌다. 즉 귀리(*Avena*)의 자엽초(coleoptile)에서 골지체

(Golgi apparatus)(Shen-Miller and Miller, 1972a)가 또 미토콘드리아(mitochondria)(Shen-Miller and Miller, 1972b)가 굴지성 영향을 받은 세포에서 밀스로 이동하는 것을 발견하였다. 또 뿌리에 있어서 세포 내소포체(ER: endoplasmic reticulum)가 중력의 영향을 받고 재배치(reorientation)된다는 것을 관찰하였다(Juniper and French, 1970, 1973). 한가지 흥미있는 사실은 음성 굴지성을 나타내는 자엽초에서는 골지체가 밀스로(Shen-Miller and Miller, 1972a) 양성 굴지성을 나타내는 뿌리에서는 세포위르(Griffiths and Audus, 1964) 이동 한다는 것이다.

에틸렌(ethylene)은 식물의 굴지성 반응을 억제시킬 뿐만 아니라(Kang and Burg, 1972b) 실제로 있어서는 반응의 방향을 역전시킨다(Kang and Burg, 1974). ^3H -IAA(tritium-labelled indoleacetic acid)를 이용

한 실험에서 에틸렌은 완두콩(Pea)의 절간조직(internode)에서 중력에 의한 오옥신의 이동이 오히려 위트 향에 일어나고 있는 것을 발견하였다(Kang and Burg, 1974). 실체트 식물기관에서 오옥신의 재분포(redistribution)가 관계하는 반응 들은 대개 에틸렌에 의해서 영향을 받는다(Hansen and Bendixen, 1974; Kang et al., 1967; Kang and Burg, 1972a, Lyon, 1973; Zobel, 1973).

본 연구는 이와 같은 에틸렌의 특성을 이용해서 중력에 의한 오옥신의 이동방향을 조절하므로써 이것과 세포내 초기관들 특히 건분체와 골저체의 세포내 재분포와의 관계를 규명하여 중력감수체(geosensor) 또는 "statolith"에 관한 본질을 규명하는데 그 목적이 있는 것이다.

재 료 및 방 법

식물의 재료는 완전한 암소와 27°C에서 7일 동안 자란 완두콩(*Pisum sativum* L. cv. Alaska)의 종아(seedling)에서 줄기의 절단 3cm가량을 절단한 조직을 사용하였다. 이 조직절편을 1% agar에 꽂아 이것을 90°의 위치로 누임으로 골저성 자극을 주었다.

오옥신의 이동에 대한 실험은 이조직 절편의 절단 유엽(apical leaves)을 다시 자르고 그 표면에 5-³H-IAA(specific activity, 28 Ci/m mole)을 lanolin에 100μCi/g lanolin의 농도로 처리하여 3시간 골저성 자극을 준후에 절단 절간조직(subapical internode)을 중력의 방향에 따른 아래(lower)와 위(upper)의 1/4조직으로 잘라서 방사능도(radioactivity)를 Bray 용액으로 liquid scintillation counting(Nuclear Chicago)하였다.

건분체는 준절단 절간의 상부 즉 절단 곡부(apical hook)의 밑의 조직에서 내피(endodermis) 세포의 건분체를 KI-I₂용액으로 염색하여 현미경으로 고정과정을 거치지 않고 직접 관찰하였다.

골저체는 같은 부위의 조직의 cortical에서 관찰하였는데 glutaraldehyde(1.15%)와 osmium tetroxide(1%)로 이중 고정시킨후 ethanol series에 의한 탈수, Epon 812에 포매(embeding) 후에 절편을 만들고 uranyl acetate와 lead nitrate로 염색한 후 전자현미경(Hitachi)으로 조사하였다.

에틸렌 처리는 식물 조직을 데시케이터(desiccator)에 넣고 여기에 주사기로 에틸렌을 주입하여 농도가 100μl/l가 되게 하였다.

결 과

Table 1에서 보는 바와 같이 에틸렌을 처리하지 않

은 경우에는 조직을 정상적으로 음성 골저성 반응을 3시간 후에 나타냈다. 이 Table에서 또 이러한 조직에서 오옥신이 중력의 작용에 의해서 밑으로 이동했다는 것을 증명하여 주고 있고 이와 같은 오옥신의 이동이 골저성 반응을 유발시킨다는 것을 보여주고 있는 것이다 3시간 동안 중력의 자극을 주는 동안 에틸렌을 처리한 조직에서는 오옥신이 반대로 줄기의 위쪽으로 이동했다는 것이 이 결과에서 확실히 나타나 있다. 그 결과로 에틸렌의 영향하에서는 이 조직이 양성 골저성 즉 밑으로 골결된 것을 볼 수 있다(Table 1). 여기에서 골결 각도가 에틸렌을 처리하지 않았을때 보다 적은 것은 에틸렌이 오옥신의 이동에 작용한 것이기 보다 에틸렌이 세포신장 자체를 억제시키는 때문인 것이다. 이와 비슷한 현상은 굴광성(phototropism)에서도 볼 수 있는데(Kang and Burg, 1973), 여기서도 에틸렌은 골결

Table 1. Geotropic curvature response and distribution of ³H-IAA in gravity-induced etiolated pea subapical internodes with and without applied ethylene

	Air control	Ethylene
Curvature in Degrees	51±3.6	-13±4.5/ ^a
CPM/mg FR.WT.		
Upper	33.9	82.2
Lower	52.6	33.1
Ratio(L/U)	1.55	0.40

^a Negative degrees in geotropic response represent positive (downward) curvature.

Table 2. Intracellular displacement of amyloplasts in endodermal cells of geostimulated pea shoots with and without applied ethylene

	Air control	Ethylene
Amyloplast counts		
Top half	198	32
Bottom half	1328	977
% Displacement/ ^a	74.04	93.65
# of cells counted	180	120

^a A percent displacement denotes counts in the bottom half less than in the top half divided by the total counts and multiplied by 100. A zero percent displacement represents a complete symmetry, and a 100% displacement a complete displacement (see Hertel et al., 1969).

현상은 역제 시키지만 광선에 의한 오옥신의 횡적이동에는 아무 영향을 안 주는 것이다.

Table 2에 있는 결과는 전분체가 중력의 영향으로 거의 모두 세포의 밑 바닥에 이동한 것을 보여주고 있다. 그러나 에틸렌은 전분체의 이동 방향에는 조금도 이것을 역전시키는 작용을 하지 않는 것을 볼 수 있다 오히려, 에틸렌을 받은 세포에서는 밑으로 이동한 전분체의 재분포 상태가 더욱 현저한 것을 알 수 있다.

그러나 골지체의 재분포 상태는 오옥신의 이동 방향 또는 골지성 반응 방향과 뚜렷한 관계가 있는 것을 Table 3에서 보아 알 수 있다. 에틸렌을 처리하지 않은 조직에서는 귀리의 자엽조직에서와 마찬가지로(Shen-Miller and Miller, 1972a) 대개 세포 밑으로 이동한 것이다. 그러나 여기에 에틸렌을 처리하던 이와 같은 재분포상태는 완전히 역전 된 것을 볼 수 있다. 즉, 에틸렌은 골지체의 세포내 이동을 역전해서 위쪽으로 더 많이 분포되게 작용하는 것이다.

고 찰

본 연구의 실험 결과는 중력에 의한 오옥신의 횡적 이동(lateral transport) 또는 골지성 골결 반응이 전분체의 세포내 이동 보다는 골지체의 세포내 이동에 더 밀접한 상관 관계를 가지고 있는 것을 나타내 주고 있다. Shen-Miller와 Miller(1972a)는 세포내 골지체 이동을 골지성 자극의 시간과 관련시켜 동역학적으로 분석하여 골지체가 골지성 반응을 유발시키는데 관계한다고 제시하고 있다. 골지체는 특히 식물의 세포벽(cell wall)에서의 탄수화물(Ray, *et al.*, 1969) 또는 단백질 합성에(Gardiner and Chrispeels, 1975) 관계하여 세포의 성장에 참여하고 있는 소기관이다. 골지성은 세포 성장을 수반해야 하므로 골지체의 역할을 여기에 관련시켜 생각할 수도 있다. 그러나 식물기관의 골지성 반응이란 그 기관의 양쪽 세포들의 차별적 신장(differential cell elongation)에 의한 것이지만 세포 내에서의 차별적 신장에 의한 것은 아니다. 그러므로 여기서 골지체의 재분포의 의미는 세포벽 합성하고는 직접 관계가 있을 수 없는 것 같다.

Gawlik과 Shen-Miller(1974)는 오옥신이 골지체의 생성에 영향을 준다고 보고 하였다. 그러나 그들의 결과는 오옥신을 처리한 조직에서는 골지체의 수효가 감소한 것을 보여 주고 있다. 본 실험에서는 오옥신의 이동방향과 골지체의 분포가 긍정적 관계에 있는 것이다. 물론 여기서도 오옥신의 분포는 기관 전체에 대한 차이이고 골지체의 분포는 개개의 세포 내에서의 상태를 말하는 것이다. 그러나 어떤 기관에서의 오옥신의 일방적인 이

Table 3. Intracellular displacement of Golgi bodies in cortical cells of geostimulated pea shoots with and without applied ethylene

	Air control	Ethylene
Golgi counts		
Top half	48	184
Bottom half	167	57
% Displacement	55.34	-52.69/ ^a
# of Cells counted	105	102

^a A negative displacement value represents displacement in reverse, i.e. against the gravitational vector.

동은 개개의 세포에서의 일방적인 이동의 누적이라고 말할 수 있는 것이다. 예를 들면 Goldsmith와 Ray(1973)는 조직을 낮은 속도로 원심 분리해서 세포질이 모두 밑으로 쏠린 상태에서 오옥신의 하향성 이동(basipetal transport)이 증가하였다는 것을 말하고 있다.

우리는 여기서 세포내에서의 골지체의 이동을 에틸렌이 작용해서 오옥신의 이동을 조절하고 결국은 골지성 반응을 변화시킨다는 것을 제시하였다. 에틸렌에 의한 다른 타성 소기관(membranous organelle)인 ER에 대한 작용도 알려진바 있다(Sargent and Osborne, 1975). 이렇게 소기관들에 미치는 에틸렌의 작용이 에틸렌에 의해 유발되는 여러가지 생리적인 현상을 설명할 수 있을 수도 있는 것이다.

요 약

에틸렌은 황화(etiolated)완두콩의 증아의 절간조직에서 골지성 자극에 의한 오옥신의 횡적 이동(lateral transport)의 방향을 역전시키고 그 결과로 줄기의 양성 골지성 반응을 조태한다. 이와 같은 에틸렌의 작용은 중력 감수체(statolith)라고 알려진 전분체의 세포내 이동과는 별 본체를 찾아 볼 수가 없다. 그러나 전분체와 마찬가지로 중력의 작용으로 세포의 밑부분으로 이동하는 골지체는 에틸렌의 영향을 받으면 그 이동 방향이 역전되어 세포의 윗부분으로 돌리게 된다. 이와 같은 실험결과는 골지체의 이동이 골지성 자극의 감수, 또는 이로 인한 오옥신의 재분포와 차별적인 세포신장에 대해 어떤 인과 관계에 놓여 있다는 것을 제시해 주고 있는 것이다.

참 고 문 헌

Audus, L. J. 1962. The mechanism of the perception of gravity by plants. *Soc. Exp. Biol. Symp.* 16 : 197-226.

- Filner, B., R. Hertel, C. Steele, and V. Fan. 1970. Some aspects of geotropism in coleoptiles. *Planta* 94 : 333—354.
- Gardiner, M. and M. J. Chrispeels. 1975. Involvement of the Golgi apparatus in the synthesis and secretion of hydroxyproline-rich cell wall glycoproteins. *Plant Physiol.* 55 : 536—541.
- Gawlik, S. E. and J. Shen-Miller. 1974. Effects of indoleacetic acid on dictyosomes of apical and expanding cells of oat coleoptiles. *Ibid.* 54 : 217—221.
- Goldsmich, M. H. M. and P. M. Ray. 1973. Intracellular localization of the active process in polar transport of auxin. *Planta* 111 : 297—314.
- Griffiths, H. J. and L. J. Audus. 1964. Organelle distribution in the statocyte cells of the root-tip of *Vicia faba* in relation to geotropic stimulation. *New Phytol.* 63 : 319—333.
- Hansen, D. J. and L. E. Bendixen. 1974. Ethylene-induced tropism of *Trifolium fragiferum* L. stolons. *Plant Physiol.* 53 : 80—82.
- Hertel, R., R. K. de la Fuente, and A. C. Leopold. 1969. Geotropism and the lateral transport of auxin in the corn mutant amylo maize. *Planta* 85 : 204—214.
- Iversen, T. H. and P. Larsen. 1971. The starch statolith hypothesis and the optimum angle of geotropic stimulation. *Physiol. Plant.* 25 : 23—27.
- Juniper, B. E. and A. French. 1973. The distribution and redistribution of endoplasmic reticulum (ER) in geoperceptive cells. *Planta* 109 : 211—224.
- Kang, B. G. and S. P. Burg. 1972a. Ethylene as a natural agent inducing plumular hook formation in pea seedlings. *Ibid.* 104 : 275—281.
- _____ and _____. 1972b. Relation of phytochrome-enhanced geotropic sensitivity to ethylene production. *Plant Physiol.* 50 : 132—135.
- _____ and _____. 1973. Red light enhancement of the phototropic response of etiolated pea stems. *Ibid.* 53 : 445—448.
- _____ and _____. 1974. Ethylene action on lateral auxin transport, leaf epinasty, and horizontal nutation. In: *Plant Growth Substances, 1973. Proceedings of the 8th International Conference on Plant Growth Substances*, Tokyo. Hirokawa Publishing Co., Tokyo, pp. 1090—1094.
- _____, C. S. Yocum, S. P. Burg, and P. M. Ray. 1967. Ethylene and carbon dioxide; Mediation of hypocotyl hook opening response. *Science* 156 : 958—959.
- Lyon, C. J. 1970. Ethylene inhibition of auxin transport by gravity in leaves. *Plant Physiol.* 45 : 644—646.
- Pickard, B. G. and K. V. Thimann. 1966. Geotropic response of wheat coleoptiles in the absence of amyloplast starch. *J. Gen. Physiol.* 49 : 1065—1086.
- Ray, P. M., T. L. Shininger, and M. M. Ray. 1969. Isolation of β -glucan synthetase particles from plant cells and identification with Golgi membranes. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 64 : 605—612.
- Sargent, J. A. and D. J. Osborne. 1975. An effect of ethylene on the endoplasmic reticulum of expanding cells of etiolated shoots of *Pisum sativum* L. *Planta* 124 : 199—205.
- Shen-Miller, J. and C. Miller. 1972a. Distribution and activation of the Golgi apparatus in geotropism. *Plant Physiol.* 49 : 634—639.
- _____ and _____. 1972b. Intracellular distribution of mitochondria after geotropic stimulation of oat coleoptiles. *Ibid.* 50 : 51—54.
- Zobel, R. W. 1973. Some physiological characteristic of the ethylene requiring tomato mutant diageotropica. *Ibid.* 52 : 385—389.

(1976. 5. 24. 접수)