

옥수수 자엽초 생장에서 옥옥신과 Ca^{2+} 의 상호작용

嚴 惠 江·李 竣 承

(이화여자대학교 생물학과)

Interaction of Auxin and Ca^{2+} on Corn Coleoptile Segment Elongation

Eum, Hye Kang and June Seung Lee

(Department of Biology, Ewha Womans University, Seoul)

ABSTRACT

We investigated the interaction of auxin and Ca^{2+} on coleoptile segment elongation in seedlings of *Zea mays* L. Seedlings imbibed and raised either in the presence of 10 mM $CaCl_2$ (HC), or in the absence of Ca^{2+} (LC) were used. Exposure to 10^{-5} M auxin of coleoptiles from either HC or LC seedlings resulted in strong promotion of elongation. However, longer latent period (90 min) of the auxin effect was observed in HC than in LC seedlings (20 min). The length of latent period observed in HC coleoptiles was proportional to the concentration of $CaCl_2$. The latent period of auxin effect observed in HC seedlings was abolished by pretreatment of the coleoptiles with TMB-8 which inhibits IP_3 -induced Ca^{2+} release from the tonoplasts. In segments of LC seedlings, the promotive effect of IAA (10^{-5} M) was abolished by treatment with 5 mM calcium but was reversible upon treatment of the segments with 5 mM EGTA.

These results suggest that the effect of auxin on coleoptile elongation is closely related to intracellular Ca^{2+} level.

서 론

옥옥신은 식물의 생장과정에서 일어나는 여러 가지 생리현상을 조절하는 호르몬이다. 옥옥신의 여러 가지 작용 중 가장 잘 알려진 것은 식물세포의 신장생장을 촉진시키는 것이다. 옥옥신에 의한 신장 촉진 기작은 "acid growth hypothesis" (Cleland, 1980). "gene activation hypothesis" (Van der Zaal *et al.*, 1987; Theologis *et al.*, 1985) 등 몇 가지 측면에서 설명하고 있지만 아직 분명한 정설은 없으며, 옥옥신이 작용하는데는 Ca^{2+} 이 중요한 역할을 한다는 여러 가지 증거들은 제시되고 있다.

옥수수 자엽초나 해바라기의 하배축 등에서 옥옥신이 극성 이동을 할 때 Ca^{2+} 이 필요하다는 보고가 있으며 (de la Fuente, 1984), 대두 하배축의 생장부위에서 분리해낸

막구조에서 옥옥신에 의해 세포질내로 Ca^{2+} 의 방출이 촉진되고 (Kubowicz *et al.*, 1982), 옥수수 자엽초나 해바라기의 하배축 절편에서 옥옥신에 의해 세포밖으로 Ca^{2+} 의 방출이 촉진된다는 보고도 있다 (Guzman and Fuente, 1981). 또한 옥옥신이 ACC synthase 합성을 유도하는 과정에 Ca^{2+} 이 관여한다는 실험보고 (Burns and Evensen, 1986)도 있고, 식물의 뿌리와 줄기의 굴지성 반응에서 중력을 감지하고 전달하는 과정에 Ca^{2+} 이 중요한 역할을 한다는 실험결과들이 보고되었다 (Bangerth, 1979; Goswami and Audus, 1976; Daye *et al.*, 1984; Lec and Evans, 1985).

최근의 보고들에 의하면 auxin은 아마도 Ca^{2+} 를 second messenger로 이용할 것이라고 한다. 즉 이 이론에 의하면 옥옥신이 세포질내 IP_3 의 양을 증가시키고 (Ettlinger and Lehle, 1988), IP_3 가 세포내 Ca^{2+} pool인 액포로부터 Ca^{2+} 를 방출시켜서 (Kim and Lee, 1989) 결국 세포질내 높아진

이 연구는 이화여자대학교 연구기금에 의하여 수행된 것임.

Ca^{2+} 수준에 의해서 protein kinase C 등의 효소가 활성화되므로 여러 가지 생리적 효과가 나타난다는 것이다 (Morre *et al.*, 1984).

Hasenstein과 Evans(1986)의 보고에 의하면 10^{-8} M 정도의 저농도 auxin은 옥수수 뿌리의 성장을 억제시키는데 이 때 뿌리의 Ca^{2+} 를 고갈시키면 auxin에 의한 억제작용이 나타나지 않고 단지 Ca^{2+} 를 공급할 때 억제효과가 나타난다고 한다. 이 결과는 결국 auxin이 식물세포의 신장촉진 작용을 하는데는 Ca^{2+} 가 매우 중요하다는 증거가 된다.

본 연구는 이러한 결과들을 뒷받침하기 위하여 줄기조직의 성장에서 auxin이 작용할 때 Ca^{2+} 이 꼭 필요한 것 인지를 생리적 측면에서 확인하기 위한 것이다.

재료 및 방법

실험재료. 옥수수(*Zea mays* L. Golden Cross Bantam, 일본 시카다) 종자를 증류수와 $CaCl_2$ (1 mM, 5 mM, 10 mM) 용액에서 각각 8시간 동안 침액시킨 후 사각형 배양접시(27×20×2.5 cm : 길이, 넓이, 높이)에 증류수와 $CaCl_2$ 용액으로 적신 종이유지를 각각 깔고 그 사이에 세로 4.5 cm 간격으로 3줄을 심었다. 종자를 심은 사각형 배양접시를 증류수와 $CaCl_2$ (1 mM, 5 mM, 10 mM) 용액이 각각 들어 있는 큰 사각용기(37×33×5.5 cm : 길이, 넓이, 높이)에 수직으로 세워서 60시간 동안 $26 \pm 1^\circ C$ 의 암실에서 발아시켜 자엽초의 길이가 약 1.5-2 cm되는 것을 사용하였다. 증류수에서 침액, 발아시킨 자엽초를 LC(낮은 Ca^{2+} 농도; control)라고 하며, 10 mM $CaCl_2$ 용액에서 침액, 발아시킨 seedling을 HC(높은 Ca^{2+} 농도)라고 하였다. 8-(N,N-diethylamino)-octyl 3,4,5-trimethoxybenzoate hydrochloride(TMB-8)와 indole-3-acetic acid 등 그 외의 시약은 Sigma 제품을 사용하였다.

실험방법. 옥수수 자엽초의 성장율은 70배로 확대시킨 비데오 카메라와 비데오 모니터가 연결되어 있는 Apple personal 컴퓨터 시스템을 이용해서 측정했다. 확대경 비데오 카메라(Coamicar×2TV Extender Lens made in Japan, model No. OTC 1510, Serial No. 851504, volt 110, hertz 60, watte 12)는 Oriental Precision Co., (OPC)에서 구입하였고 컴퓨터 프로그램은 미국 Indiana 주립대학의 T. Mulkey 교수로부터 기증받았고, 본 대학의 전산학과 조동섭 교수께서 본 실험실의 컴퓨터에 맞게 프로그램을 제작하신 것을 사용하였다.

적당한 크기로 자란 옥수수 자엽초를 130 ml의 부피를 지닌 투명한 아크릴용기(7.5×5×6.5 cm : 길이, 넓이, 높이) 안의 한쪽면에 수직으로 고정시키고 자엽초가 충분히 잠기도록 MES buffer(5 mM, pH 6.2) 용액을 넣어 주었다. 준비된 아크릴 용기를 스텐드에 고정시키고 110 V, 60 W 전구로 된 조명을 켜고 난 뒤 확대 카메라를 이용해서 비데오 모니터상에 70배로 확대된 옥수수 자엽초가 선명하게 나타나도록 초점을 맞추었다. 컴퓨터를 작동시켜서

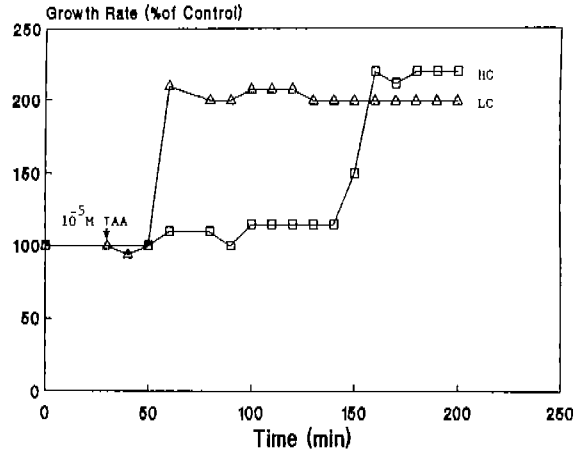


Fig. 1. Effect of IAA on HC and LC coleoptile segment elongation. 10^{-5} M of IAA was applied to both HC and LC coleoptiles as indicated by an arrow.

비데오 모니터상에 나타난 옥수수 자엽초가 컴퓨터 모니터에 잘 나타나도록 조절하였다. 컴퓨터에 나와 있는 커서를 자엽초의 가장 꼭대기에 맞추고 난 뒤 좌표를 기억시킨다. 계속해서 자라고 있는 자엽초의 꼭대기에 커서를 항상 맞추어서 10분간격으로 기억시켰다(커즈 1칸=1/120 mm). 아크릴 용기의 용액속에 계속해서 산소를 공급시켜주고 온도는 $26 \pm 1^\circ C$ 를 유지시켜 주었다.

자엽초의 성장 길이를 측정하는 도중에 원하는 시약들($CaCl_2$, Indole-3-acetic acid, EGTA, TMB-8 등)을 자엽초가 자라고 있는 용기의 용액속에 필요로 하는 농도가 최종농도가 되도록 넣어 주면서 성장율의 변화를 보았다. 모든 과정이 끝나면 컴퓨터에 연결되어 있는 프린터에서 10분 간격으로 기억시킨 것을 찍어냈다. 이런 과정을 3-5회 반복하고 평균을 내어 성장율을 측정했다.

결 과

HC, LC 자엽초의 오옥신에 대한 반응. 옥수수 자엽초의 성장율은 각각 개체마다 조금씩 다르게 나타나지만, LC 자엽초에서 0.5 mm/h, HC 자엽초에서 0.54 mm/h로 평균성장율은 거의 비슷하게 나타났다. 그러나 오옥신을 첨가했을 때 성장율이 증가하는 과정에 있어서 HC, LC 자엽초 사이에 현저한 차이가 있었다. LC 자엽초의 경우 10^{-5} M의 오옥신을 LC 자엽초가 자라고 있는 베지에 첨가했을 때 약 20분의 잠복기가 지난 후 성장율이 2배 이상 증가했으며, 증가된 성장율이 3시간 이후까지 지속되었다. HC 자엽초의 경우, 오옥신(10^{-5} M)을 첨가했을 때 약 90-100분인 것으로 나타났다(Fig. 1). 그러나 90-100분이 경과되고 난 뒤 증가하는 성장율은 LC 자엽초와 비슷했다.

HC 자엽초에 있어서 이러한 잠복기의 지연 현상이 Ca^{2+}

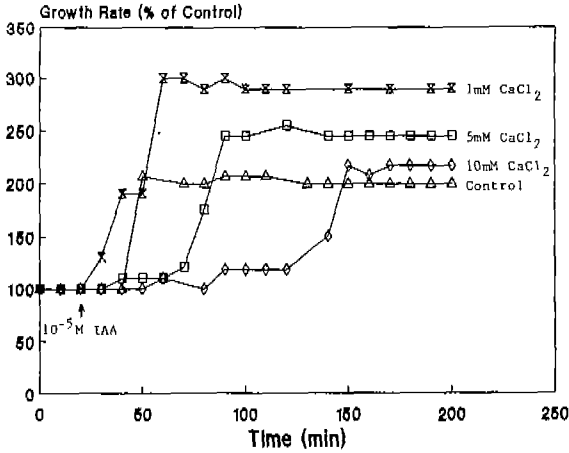


Fig. 2. Calcium dependence of IAA (10^{-5} M) action on corn coleoptile segment elongation. $\Delta - \Delta$, seeds were imbibed and seedlings grown in distilled H_2O ; $X - X$, Seeds were imbibed and seedlings were grown in the presence of 1 mM $CaCl_2$; $\square - \square$, Seeds were imbibed and seedlings were grown in the presence of 5 mM $CaCl_2$; $\diamond - \diamond$, Seeds were imbibed and seedlings were grown in the presence of 10 mM $CaCl_2$.

때문에 일어나는가를 확인하기 위해서 Ca^{2+} 의 농도를 다르게 한 배지(1-10 mM $CaCl_2$)에서 기른 자엽초들의 오옥신에 대한 반응을 조사하였다(Fig. 2). 각 농도에서 기른 자엽초에 오옥신을 처리했을 때 오옥신에 의해 모두 생장율이 증가되었지만 잠복기의 길이와 생장율의 증가 정도에 차이가 나타났다. 우선 1 mM의 $CaCl_2$ 가 첨가된 배지에서 기른 자엽초의 경우를 보면 배지에 10^{-5} M의 IAA를 처리하면 잠복기가 거의 없이 오옥신에 의한 생장율 증가가 일어났고, 약 40분이 경과된 후에는 생장율이 300% 이상 증가되어 3시간까지 지속되었다. 5 mM의 $CaCl_2$ 가 첨가된 배지에서 기른 자엽초의 경우를 보면 10^{-5} M의 IAA를 처리하고 약 40-50분의 시간이 지난 후 생장율이 증가되었고 그 증가율은 250% 정도로 1 mM의 $CaCl_2$ 에서 기른 자엽초보다 낮았다. 10 mM의 $CaCl_2$ 가 들어 있는 배지에서 기른 LC 자엽초의 경우는 Fig. 1에서 보여진 것과 마찬가지로 10^{-5} M의 IAA를 처리해 주면 약 90-100분의 잠복기가 지난 후 비로소 오옥신에 의한 생장율 증가가 유발되어 그 증가율을 200% 정도였다.

1 mM의 $CaCl_2$ 에서 기른 자엽초와 LC 자엽초(Control)의 오옥신에 대한 반응을 비교해 보면 1 mM의 $CaCl_2$ 에서 기른 자엽초에서 오옥신에 의한 유발된 생장율 증가가 LC 자엽초에서 유발된 생장율 증가보다 훨씬 크게 나타났으며 LC 자엽초에서는 잠복기가 20분 정도인데 비해 1 mM의 $CaCl_2$ 에서 기른 자엽초에서는 10^{-5} M의 IAA를 첨가하면 잠복기가 10분 미만으로 나타났다.

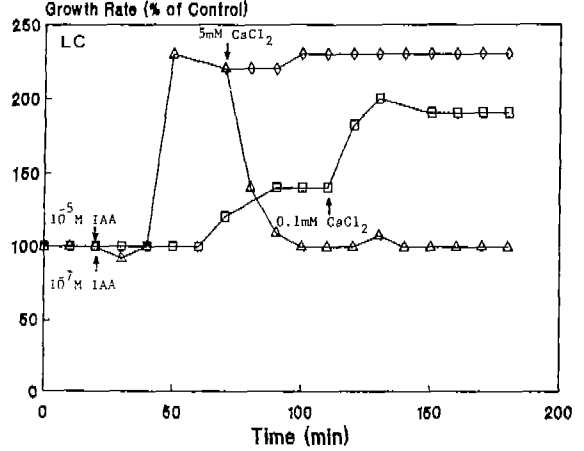


Fig. 3. Effect of $CaCl_2$ on IAA-induced corn coleoptile elongation. IAA (10^{-5} M or 10^{-7} M) was applied to LC coleoptiles at the time indicated by arrows. Either a high (5 mM) or a low (0.1 mM) concentration of $CaCl_2$ was applied to LC coleoptiles pretreated with IAA at 10^{-5} M ($\Delta - \Delta$) or 10^{-7} M ($\square - \square$), as indicated by the appropriate arrows. Open lozenges indicate the growth rate of coleoptiles treated with 10^{-5} M IAA.

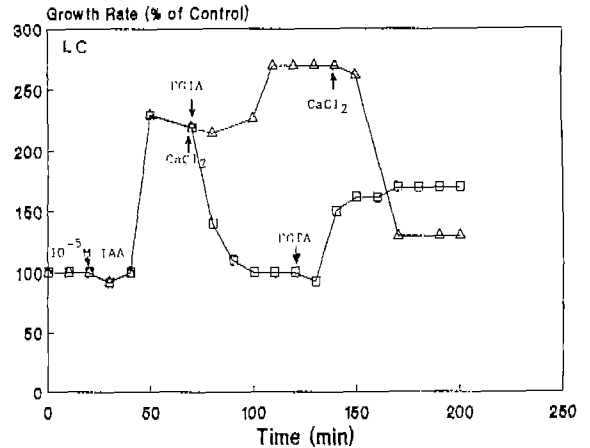


Fig. 4. Effect of $CaCl_2$ and EGTA on auxin-induced corn coleoptile elongation. IAA (10^{-5} M) was first applied to LC coleoptiles by an arrow on the far left. $CaCl_2$ (5 mM) was applied to the auxin-treated coleoptiles ($\square - \square$) as indicated by an arrow, and EGTA (5 mM) was further applied to these coleoptiles at 120 min as indicated. To the auxin-treated coleoptiles ($\Delta - \Delta$), EGTA (5 mM) was applied at 70 min as indicated by an arrow and $CaCl_2$ was further applied to these coleoptiles at 140 min as indicated.

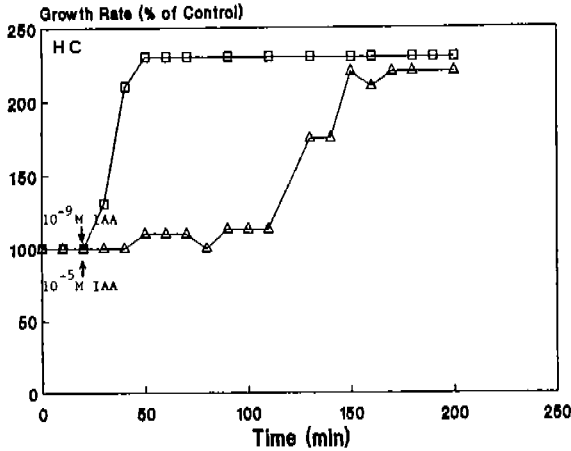


Fig. 5. Effect of two different concentrations of IAA on HC coleoptile segment elongation. IAA at 10^{-9} M ($\square - \square$) or 10^{-5} M ($\triangle - \triangle$) was added as indicated by arrows.

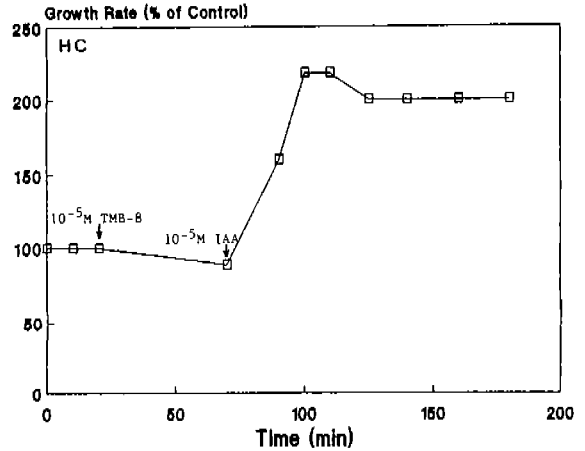


Fig. 6. Abolishment of the lag period for auxin-induced coleoptile elongation by TMB-8 pretreatment. IAA (10^{-5} M) was applied to HC coleoptiles pretreated with TMB-8 (10^{-5} M).

오옥신에 의해 유발되는 옥수수 자엽초의 생장을 증가에 대한 calcium의 효과. 10^{-5} M의 IAA를 LC 자엽초가 자라고 있는 배지에 첨가하고 IAA에 의해 생장율이 증가되고 난 뒤 그 배지에 5 mM의 $CaCl_2$ 를 첨가하면 생장율이 급격하게 감소해서 오옥신을 첨가하기 전의 생장율과 같아졌다(Fig. 3). 낮은 농도의 오옥신(10^{-7} M)을 LC 자엽초가 자라고 있는 배지에 첨가하면 약 40분의 잠복기가 지난 후 오옥신 반응이 일어나는데 10^{-5} M의 IAA를 첨가했을 때보다 생장을 증가량이 훨씬 낮았다. 그러나 10^{-7} M의 IAA에 의해 생장율이 증가 되었을 때 0.1 mM의 $CaCl_2$ 를 첨가하면 앞의 결과와는 다르게 생장율이 다시 증가하기 시작하였다.

Fig. 4는 LC 자엽초에서 오옥신(10^{-5} M)에 의해 증가된 생장율이 5 mM의 $CaCl_2$ 에 의해 감소되었는데 이런 Ca^{2+} 의 억제효과가 가역적으로 회복될 수 있는가를 관찰한 것이다. LC 자엽초가 자라고 있는 배지에 10^{-5} M의 IAA를 첨가시키고 생장율이 증가된 뒤 5 mM의 $CaCl_2$ 를 첨가하면 생장율이 급격하게 감소하였다. 이렇게 생장율이 감소하고 일정시간이 경과한 후(약 50분) 5 mM의 EGTA를 배지에 첨가하면 생장율이 가역적으로 증가, 회복되었다.

이러한 결과들은 오옥신이 작용하는 데에는 적당한 농도의 오옥신과 Ca^{2+} 의 상호작용이 중요하다는 것을 암시한다. 이러한 사실을 확인하기 위하여 Fig. 5에서 보여주는 바와 같이 HC 자엽초에 극히 낮은 농도의 오옥신(10^{-9} M)을 처리했을 때 HC 자엽초에서도 LC 자엽초와 같은 반응이 일어나는 것을 관찰하였다. HC 자엽초에 10^{-5} M의 IAA를 첨가했을 경우, 90-100분의 잠복기가 지난 후 오옥신 반응이 나타났는데 비해서 10^{-9} M의 IAA를 첨가하면 잠복기가 거의 없이 곧바로 오옥신에 의한 생장을 증가가 일

어났다.

HC 자엽초에서 오옥신에 의한 생장을 증가가 지연되어 나타나는 것이 세포질내의 Ca^{2+} 의 농도와 관계있는가를 확인하기 위해서 HC 자엽초를 TMB-8로 전처리한 뒤 10^{-5} M의 IAA를 첨가해 보았다(Fig. 6). IP_3 에 의해 Ca^{2+} 가 세포질내로 방출되는 것을 억제하는 것으로 알려진 8-diethylamino-octyl 3,4,5-trimethoxybenzoate hydrochloride (TMB-8)를 HC 자엽초가 자라고 있는 배지에 약 50분간 전처리하고 난 뒤 10^{-5} M의 IAA를 첨가하면 오옥신 반응이 지연되지 않고 곧바로 나타났다. 그리고 이 때 나타나는 오옥신에 의한 생장을 증가량은 TMB-8를 전처리하지 않은 HC 자엽초에 오옥신을 첨가했을 때 지연되어 나타나는 생장을 증가량과 비슷하였다.

고 찰

이 실험의 결과는 Ca^{2+} 이 오옥신에 의해서 유도되는 뿌리의 신장 뿐만 아니라 줄기의 신장에도 중요한 역할을 하며 세포질내의 Ca^{2+} 수준의 변화에 따라 auxin의 작용이 촉진 또는 억제를 다르게 나타낼 수 있다는 것을 의미한다.

외부에서 오옥신을 가하기 전에는 높은 농도(10 mM HC)의 $CaCl_2$ 에서 기른 조직이나 낮은 농도(종류수; LC)에서 기른 조직의 생장율이 0.5 mm/h로서 큰 차이가 없었으나 일단 외부에서 오옥신을 가해주면 HC에서는 오옥신에 의한 신장생장 촉진 효과가 바로 나타나지 않으나 LC에서는 바로 나타났다(Fig. 1). 이것은 외부에서 오옥신을 가하기 전에는 HC나 LC 모두 세포질내에 일정한 수준의 Ca^{2+} 이 유지되지만 HC의 경우에는 외부에서 오옥

신을 가해주면 그 오옥신에 의해서 세포내 Ca^{2+} pool로부터 많은 양의 Ca^{2+} 이 방출되어 오옥신과의 상호작용으로 또는 다른 기작으로 오히려 생장을 억제시킬 것으로 생각된다. 일반적으로 식물세포의 경우 세포내 Ca^{2+} pool은 액포라고 알려져 있는데 Kim과 Lee(1989)의 보고에 의하면 IP_3 는 액포로부터 Ca^{2+} 의 방출을 유도하고, 또한 Ettlenger와 Lehle(1988)은 오옥신이 세포질내 IP_3 의 수준을 높인다고 보고하고 있는데 이러한 일련의 결과로 미루어 보면 결국 auxin은 IP_3 의 level을 높이고 이어서 IP_3 에 의해서 액포로부터 Ca^{2+} 의 방출이 유도되어 세포질내에 고농도의 Ca^{2+} 수준을 유지하므로 오히려 생리적 활성이 억제될 가능성이 있다고 생각된다.

세포질내에서 Ca^{2+} 은 CaM(calmodulin)을 활성화 시키거나(Hertel, 1983) 또는 protein kinase C를 활성화 시켜서 여러 가지 생리적 효과를 나타내는데 이 과정에서 활성화된 CaM은 여러 가지 효소의 활성을 억제 또는 촉진시키므로 생리현상을 조절하게 되고 protein kinase C의 경우에는 세포질의 Ca^{2+} 의 농도가 10^{-6} M보다 고농도일 때는 오히려 활성이 억제된다고 알려져 있다(Morre *et al.*, 1984). 이러한 생화학적인 결과와 연관시켜 볼 때 HC의 조직에서 auxin에 의한 성장 촉진 억제효과는 auxin에 의해서 고농도의 Ca^{2+} 이 액포로부터 방출된 결과로 생각된다.

이러한 가능성은 Fig. 3과 4의 결과에서 뒷받침 될 수 있을 것 같다. 즉, Fig. 3에서 LC의 경우 10^{-5} M의 오옥신을 가했을 때 정상적인 성장촉진이 일어나지만 일정 시간 후 5 mM의 Ca^{2+} 를 가하면 즉시 억제효과가 나타나며 저농도 (10^{-7} M)의 오옥신에 의해서 일어난 성장 촉진 효과는 10^{-5} M에서 보다 작으나 이 때 Ca^{2+} 를 가하면 LC의 오옥신 효과가 증폭되어 나타난다는 것은 좋은 증거가 될 수 있다. 또한 Fig. 4의 EGTA에 의한 효과도 또 하나의 증거가 될 수 있으며 Fig. 5는 HC에서도 저농도(10^{-9} M)의 오옥신은 오히려 정상적인 효과를 나타내고 있다.

TMB-8은 액포로부터 세포질로의 Ca^{2+} 방출을 억제시키는 물질인데 TMB-8을 처리한 조직에서는 HC에서도 10^{-5} M의 고농도의 IAA를 가해도 IAA에 의한 성장 촉진 효과가 바로 나타나는 것을 볼 수 있었다(Fig. 6).

이와 같은 일련의 실험결과들을 종합하여 볼 때 오옥신에 의한 줄기조직의 성장촉진 작용에도 Ca^{2+} 이 중요하며 auxin이 Ca^{2+} 의 방출을 유도하므로 결국 여러 가지 생리적 효과가 나타날 것이라는 생각을 가능하게 한다.

적 요

옥수수 자엽초 조직의 신장 생장에서 오옥신의 작용에 Ca^{2+} 가 어떤 역할을 하는지를 조사하였다. 10 mM 농도의 $CaCl_2$ 에서 기른 자엽초(HC)나 종류수에서 기른 옥수수 자엽초(LC)는 외부에서 오옥신을 가하지 않은 때는 생장율이 0.5 mm/h로 비슷하나 외부에서 10^{-5} M의 오옥신을 가하면 LC는 20분의 잠복기가 지난 후 생장율이 300%까지

증가하지만 HC는 90분 정도의 잠복기가 지난 후 생장율의 증가가 있었다. 이러한 잠복기의 길이는 Ca^{2+} 의 농도에 비례하여 10 mM > 5 mM > 1 mM $CaCl_2$ 의 순서로 길어진다. LC의 조직에 10^{-5} M의 IAA를 처리하여 정상적인 성장촉진 현상이 나타날 때 5 mM의 $CaCl_2$ 를 처리하면 생장이 억제되며 이 때 5 mM의 EGTA를 처리하면 가역적으로 회복된다. HC 조직에 TMB-8을 전처리한 후 10^{-5} M의 IAA를 가했을 때는 잠복기가 거의 없이 정상적으로 성장 촉진된다. 이러한 결과는 IAA에 의한 자엽초의 성장촉진은 세포내 Ca^{2+} 의 수준이 중요한 역할을 한다는 것을 의미한다.

참 고 문 헌

- Bangerth, F. 1979. Calcium-related physiological disorders of plant. *Annu. Rev. Phytopathol.* **17**: 97-122.
- Cleland, R.E. 1980. Auxin and H^+ -excretion: The state of our knowledge. In: Plant Growth Substances, S. Skoog (ed.). Academic press, I.C. New York.
- Daye, S., R. Biro and S.J. Roux. 1984. Inhibition of gravitropism in oat coleoptiles by calcium chelator ethylene-glycol-bis (beta aminoethyle-ether)-N-N-tetra acetic acid. *Physiol. Plant.* **61**: 449-454.
- Ettlenger, C. and L. Lehle. 1988. Auxin induces rapid changes in phosphatidylinositol metabolites. *Nature* **331**: 176-178.
- Dela Fuente, R.K. 1984. Role of calcium in the polar secretion of indoleacetic acid. *Plant Physiol.* **76**: 342-346.
- Goswami, K.K.A. and L.J. Audus. 1976. Distribution of calcium, potassium and phosphorous in *Helianthus annuus* hypocotyls and *Zea mays* coleoptiles in relation to tropic stimuli and curvatures. *Ann. Bot.* **40**: 49-64.
- De Guzman, C.G. and R.K. dela Fuente. 1981. The polarity of calcium movement in young stems and its possible significance to the basipetal secretion of IAA. *Plant Physiol.* **67**(Suppl.): 2.
- Hasenstein, K.H. and M.L. Evans. 1986. Calcium dependence of rapid auxin action in maize roots. *Plant Physiol.* **81**: 439-443.
- Hertel, R. 1983. The mechanism of auxin transport as a model for auxin action. *Zpflanzenphysiol.* **112**: 53-67.
- Kim, H.J. and J.S. Lee. 1989. Action of inositol 1,4,5-trisphosphate *in vitro* transport of Ca^{2+} in isolated tonoplast vesicles. *Korean Biochem. J.* **22**: 367-372.
- Kubowicz, B.D., L.N. Vanderhoef and J.B. Hanson. 1982. ATP-dependent calcium transport in plasmalemma preparations from soybean hypocotyls. I. Effect of hormone treatment. *Plant Physiol.* **69**: 187-191.
- Lee, J.S. and M.L. Evans. 1985. Polar transport of $^{45}Ca^{2+}$ across the elongation zone of gravistimulated roots. *Plant Cell Physiol.* **26**: 1587-1595.

- Morre, D.J., J.P. Morre and R.T. Varnold. 1984. Phosphorylation of membrane-located proteins of soybean *in vitro* and response to auxin. *Plant Physiol.* **75**: 265-268.
- Theologis, A., T.V. Huynk and R.W. Davis. 1985. Rapid induction of specific mRNAs by auxin in pea epicotyl tissue. *J. Mol. Biol.* **183**: 53-68.
- Van der Zaal, E.J., J. Memelink, A.M. Mennes, A. Quint and K.R. Libbenga. 1987. Auxin-induced mRNA species in tobacco cell cultures. *Plant Mol. Biol.* **10**: 145-157
- (1990. 11. 5 接受)