

옥수수 일차뿌리에서 TIBA가 brassinolide에 의해 유도된 굴중성 반응에 미치는 영향

강병희 · 박지혜 · 김종식 · 장수철² · 김성기¹ · 김순영*

안동대학교 생명과학과, ¹중앙대학교 생명과학과, ²연세대학교 학부대학

Received May 21, 2009 / Accepted June 24, 2009

Effect of TIBA on the Brassinolide-induced Gravitropic Response in the Primary Roots of Maize.

Byung Hee Kang, Jea Hye Park, Jong Sik Kim, Soo Chul Jang², Seung-Ki Kim¹ and Soon Young Kim*. Department of Biological Science, Andong National University, Andong 760-749, Korea, ¹Department of Life Science, Chung-Ang University, Seoul 156-756, Korea, ²University College, Yonsei University, Seoul 120-749, Korea - It has been known that brassinolide (BL) increased the positive gravitropic response and ethylene production in maize roots. This study examined the relationship between the BL-induced gravitropic response and ethylene production. The ethylene production was inhibited to about 90% of the control by the treatment of 10^{-4} M aminoethoxyvinylglycine (AVG), the ethylene synthesis inhibitor. However, the gravitropic response did not show any significant changes compared to the control at 10^{-4} M AVG. In the case of treatment of AVG with BL, the ethylene production decreased to 60% of the control. However, the gravitropic response increased to the level which was induced by BL. Cobalt ions, another ethylene biosynthesis inhibitor, inhibited ethylene production, but not gravitropic response. When roots were treated with BL and cobalt ions, they showed the inhibition of ethylene production and promotion of gravitropic response. To elucidate the possibility that the effect of BL is related to auxin transport, roots were treated with TIBA (2,3,5-triiodobenzoic acid), an auxin transport inhibitor. Both treatment of TIBA alone and TIBA with BL stimulated ethylene production to about 96% and 132%, respectively. However, gravitropic response was completely inhibited in both treatments. Further, roots treated with BL in the presence of TIBA and IAA showed a negative gravitropic response, which means that IAA accumulates in the upper side of horizontal roots. Root elongation was also stimulated in this treatment. Taken together, these results suggest that BL might affect the differential distribution of internal IAA on roots, causing the regulation of positive gravitropic response.

Key words : Brassinosteroid, TIBA, ethylene biosynthesis inhibitors, gravitropic response

서 론

Brassinolide (BL)는 1979년 유채(*Brassica napus* L.) 꽃가루에서 처음으로 존재가 확인되었고, 7-membered lactone ring을 함유하고 있는 고도로 활성이 높은 식물생장 조절물질이다[7]. 50 가지 이상의 Brassinosteroids (BRs) 유사체가 잘 알려져 있으며 그 중에서 Brassinolide [2,22(R)23(R)-tetrahydroxy-24(S)-methyl-B-homo-7-oxa-5 α -cholestane-6-one]가 가장 널리 분포하고 생리적 활성이 큰 것으로 밝혀졌다[4]. BRs는 고등식물 뿐만 아니라 녹조류, 양치류와 같은 하등 식물에 이르기까지 광범위하게 발견되고 거의 모든 조직이나 기관들, 예를 들면 화분, 종자, 과육, 꽃눈, 줄기, 잎, 초(sheath)에서 다양한 수준으로 존재하며 다양한 생리적 반응에 관여한다고 알려져 있다[5,6].

뿌리에서 굴중성 인지 메커니즘을 제공하는 것은 특수화된 세포인 statocyte 내에 있는 amyloplast이며[3], 이것은 근관의 collumella에 존재한다[17]. 식물체가 중력을 받으면 amylo-

plast는 statocyte의 새로운 바닥으로 침전되어 식물이 자극을 인지하는 것으로 알려져 있다[16,17]. 굴중성 반응은 뿌리 끝에서 6 mm 정도 떨어진 신장대에서 일어나며, 굴중성 굴곡은 뿌리나 줄기의 반대면에서 차등생장이 일어난 결과이며, 그것은 Cholodny-Went 가설에서 기본적으로 제안된 auxin 기울기에 의해 조절된다고 알려졌다[13]. Auxin은 줄기에서는 생장을 촉진하는 반면 뿌리의 생장은 억제하는 것으로 알려져 있고, 결과적으로 중력 자극이 되는 식물체의 아랫 면에 auxin 농도의 증가는 줄기는 위로, 뿌리는 아래로 휘게 한다[3]. 또한 이러한 auxin의 생리적인 작용은 ethylene을 통하여 일어난다고 알려져 있다[8].

Ethylene은 methionine으로부터 S-adenosyl-L-methionine (AdoMet)과 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC)를 거쳐 합성된다. AdoMet으로부터 ACC 형성은 pyridoxal 효소인 ACC synthase에 의해 조절되는데, 이 효소는 세포질에 존재하며 pyridoxal phosphate-mediated 효소 작용의 억제제로 알려진 AVG에 의해 강하게 억제된다[1]. 한편, ACC는 ACC oxidase에 의하여 ethylene으로 전환되는데, ACC oxidase는 Co^{2+} 에 의해 억제된다[1].

Auxin은 ACC 합성 과정에 작용하여 ethylene 생합성을

*Corresponding author

Tel : +82-54-820-5647, Fax : +82-54-823-1627

E-mail : kimsy@andong.ac.kr

촉진하며[1], auxin이 뿌리 성장을 억제하는 것은 auxin에 의해 유도된 ethylene 생합성의 결과로 알려져 있다[8,9]. 또한 ethylene도 뿌리의 굴중성 반응에 중요한 역할을 하는데, ethylene 생성 억제제를 전처리하면 굴중성 반응의 형태가 변화된다. 이러한 결과들은 뿌리에서 굴중성 반응을 일으키기 위하여 조직 내에 적정 수준의 ethylene이 필요하며, 이를 auxin이 조절할 가능성을 제시하고 있으며 옥수수 뿌리의 신장은 ethylene 생성 변화에 의해 조절 될 수 있다는 것을 제시하였다[8].

본 연구실에서 수행한 이전의 결과에 따르면 BL은 옥수수 뿌리에서 ethylene 생성을 촉진하였고[12], BL과 IAA가 ethylene 생성에 상호작용할 수 있다는 것을 제시하였다. 또한 Chang 등은 BL과 ethylene의 상호작용에 대하여 연구하여 BL이 ACC synthase에 작용한다는 것을 밝혔다[2]. 또한 *Arabidopsis*에서 BL과 IAA는 굴중성 반응을 조절한다고 발표되었다[11].

따라서 본 연구에서는 옥수수 식물의 일차 뿌리를 실험 재료로 사용하여 굴중성 반응에 미치는 BRs의 효과를 auxin transport와 에틸렌 생성과의 상호 관계를 중심으로 조사하였다. 이 결과를 확인하기 위하여 에틸렌 생합성 억제제인 Co^{2+} 와 AVG를 처리하여 뿌리 굴중성 반응을 측정하였다.

재료 및 방법

식물 재료

옥수수 종자(*Zea mays* L., Golden cross bantum 70)를 흐르는 물에 충분히 세척하고 27°C 암 상태에서 15시간 동안 물에 불린 후, 불투명한 플라스틱 쟁반에 젖은 종이 타월을 깔고 옥수수 종자의 배(embryo) 부분이 쟁반 바닥에 닿게 하여 일렬로 배열한 다음 그 위에 종이 타월을 덮고 적신다. 쟁반을 포개어 물이 들어 있는 통 안에 수직 방향으로 세우고 27°C 암실에서 42시간 동안 발아시켰다. 옥수수 뿌리는 15-20 mm 정도인 것을 골라 실험 재료로 사용하였다.

실험 방법

에틸렌 생성량 측정

25 ml vial에 완충용액(1 ml potassium - phosphate buffer, 50 mM, pH 6.8, 50 µg/ml chloramphenicol)에 test chemical을 처리한 후, 옥수수 일차뿌리 조직절편(1 cm; root cap 포함) 40개를 넣어 실리콘 마개로 막고 27°C, 암소에서 진탕 배양하였다. 2시간 간격으로 기체 1 ml씩을 채취하여 gas chromatography (Hewlett Packard, 5890 series II, USA; 80/100 Porapak-Q column, oven temp: 120°C, injector temp: 150°C, detector temp: 280°C)를 이용하여 측정하였다.

굴중성 반응 및 뿌리 성장률 측정

각 시약이 들어있는 1.5 ml tube에 15-20 mm 정도 곧게

자란 옥수수 뿌리 끝이 2 mm 잠기도록 수직 방향으로 고정시킨 후 습도가 95% 이상 유지되는 통 안에서 15시간 동안 전처리 하였다. 그리고 전처리된 뿌리를 습도가 95% 이상 유지되는 유리 상자에 수평 혹은 수직으로 부착시켜 그 변화를 접사 렌즈를 부착한 CCD camera (Samsung Aerospace, SAC-410NDX, Korea)를 이용하여 촬영한 영상을 time-lapse video cassette recorder (Samsung, STLU-36D, Korea)로 8시간 동안 지연 녹화한 후, TV 수신카드(Sasem, On-Air TV Little, Korea)의 정지영상 capture program을 사용하여 매 30분 간격으로 저장하고 관찰한 다음 Image Tool program을 이용하여 뿌리의 굴중성 굴곡 혹은 성장률을 측정하였다.

통계분석

모든 실험은 최소한 3회 이상 반복하였고, 각 실험 처리구 당 40개의 옥수수 일차뿌리를 사용하였다. $p < 0.05$ 유의성을 검사하기 위하여 mean value는 Student *t* test에 따라 계산하였다.

결과 및 고찰

콩과 토마토의 줄기에 BL을 처리하면 굴중성 반응이 촉진되며[14,15], 옥수수 뿌리에서도 BL이 굴중성 반응을 촉진한다고 보고되었다[10]. 옥수수 뿌리에서 굴중성 반응에 미치는 BL의 효과를 조사하여 본 결과, 2시간 이후부터 BL 처리구는 대조구에 비해 굴중성 반응이 촉진되었으며, 특히 10^{-7} M BL을 처리하면 1시간 후부터 촉진되기 시작하여 4시간 경과 후에는 대조구와 비교하여 32% 촉진 효과를 나타냈다(data not shown). 따라서 뿌리의 굴중성 반응에 가장 뚜렷한 효과를 나타내는 10^{-7} M BL을 실험에 사용하였다.

한편, 옥수수 뿌리에서 BL의 농도가 증가함에 따라 ethylene 생성은 증가하였고, BL은 ethylene 생합성 단계에서 AdoMet가 ACC로 전환되는 단계에 작용하는 ACS의 활성을 촉진하여 ethylene 생성을 촉진한다고 보고되었다[12]. BL이 뿌리의 굴중성 반응에 미치는 영향이 BL이 미치는 ethylene 생성과 관계가 있는 알아보기 위하여 ethylene 생성 억제제인 AVG를 처리하여 굴중성 반응과 ethylene 생성을 조사하였다.

10^{-4} M AVG는 대조구와 비교하여 뿌리 굴중성 반응에 거의 영향을 주지 않고 대조구와 같은 수준의 굴중성 반응을 보였다(Fig. 1A). 4 시간에서 5시간 사이에 AVG에 의해 유도된 굴중성 반응은 대조구에 비하여 약 13% 정도 감소되었으나 전체적으로 거의 대조구와 비슷한 양상을 나타내었다. 10^{-7} M BL을 처리한 뿌리는 굴중성 반응이 대조구와 비교하여 43% 정도 증가하였다. 한편 AVG와 BL을 함께 처리한 뿌리는 BL만 처리한 뿌리와 같은 수준의 굴중성 반응을 나타내었다. Fig. 1B에서, 10^{-4} M AVG를 처리하면 옥수수 뿌리의 ethylene 생성

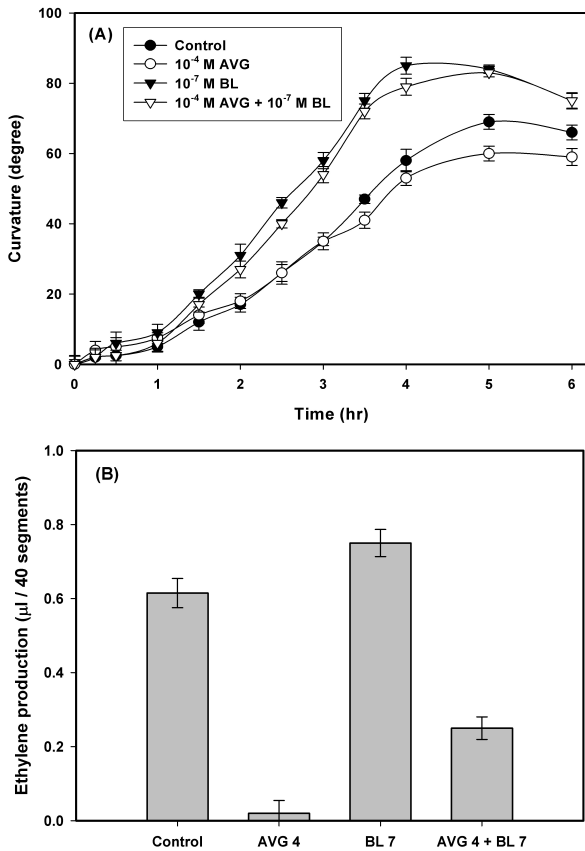


Fig. 1. Effect of AVG, ethylene biosynthesis inhibitor, and BL on the time course of (A) gravitropic curvature and (B) the ethylene production of primary roots of maize. (A) Root tips (2 mm) of intact roots were incubated in a solution containing potassium phosphate buffer (50 mM, pH 6.8) with the indicated concentrations of AVG and/or BL for 1.5 hr in vertical position. Then intact roots were transferred to the humidified chamber (RH>95%), and placed in horizontal position to measure the gravitropic responses with CCD camera equipped with the time lapse video recorder for 6 hr. The images were analysed with Image Tool program. Bars in the graph denote S.E. of nine independent experiments. (B) Root segments (1 cm) were incubated in a solution containing potassium phosphate buffer (50 mM, pH 6.8) with the indicated concentrations of AVG and/or BL. After incubation for 4 hr, one mL of air was withdrawn and subjected to measurement of ethylene content using a gas chromatograph. Bars in the graph denote S.E. of six independent experiments. AVG4: 10⁻⁴ M AVG; BL7: 10⁻⁷ M BL.

은 97% 억제되어, ethylene 생성이 거의 일어나지 않았다. BL 만을 처리한 경우에는 예상한 대로 ethylene 생성이 증가되었다. 또한, BL과 AVG를 함께 처리한 경우에도 ethylene 생성이 약 60% 정도 억제되었다(Fig. 1B). 이 결과에 따르면 10⁻⁴ M AVG를 처리하면 ethylene 생성이 완전하게 억제되어도 굴중

성 반응은 대조구와 차이가 없이 나타났다. 이 결과는 옥수수 뿌리의 굴중성 반응이 ethylene에 의해서만 조절될 가능성을 배제하고 있다.

이러한 결과를 다시 확인하기 위하여 ethylene 생성 억제제로 알려진 cobalt ion을 이용하여 ethylene 생성과 굴중성 반응을 측정하였다. Cobalt ion은 ethylene 생합성 단계에서 ACC가 ethylene으로 전환되는 단계에 작용하는 ACO 활성 억제제로 알려져 있다[1]. 10⁻⁴ M Co²⁺를 처리한 뿌리는 초기에는 대조구와 비교하여 약간 억제되는 경향을 나타냈으나, 4시간 이후에는 대조구와 같은 정도의 굴중성 반응을 보였다(Fig. 2A). BL만을 처리한 뿌리는 예상대로 굴중성 반응이 촉진되었으나 10⁻⁴ M Co²⁺과 BL을 함께 처리한 경우, 굴중성 반응은 대조구는 물론 BL만을 처리한 뿌리보다 약 60% 정도 촉진되었고, 5시간까지 계속 촉진되는 양상을 나타내었다.

Cobalt ion을 처리하여 ethylene 생성을 측정하였다(Fig. 2B). Ethylene 생성은 약 10% 정도 억제되었다. 그러나 Co²⁺와 BL을 함께 처리하여도 AVG 처리시와 마찬가지로 ethylene 생성에는 BL의 상승효과가 나타나지 않았고 Co²⁺ 만을 처리한

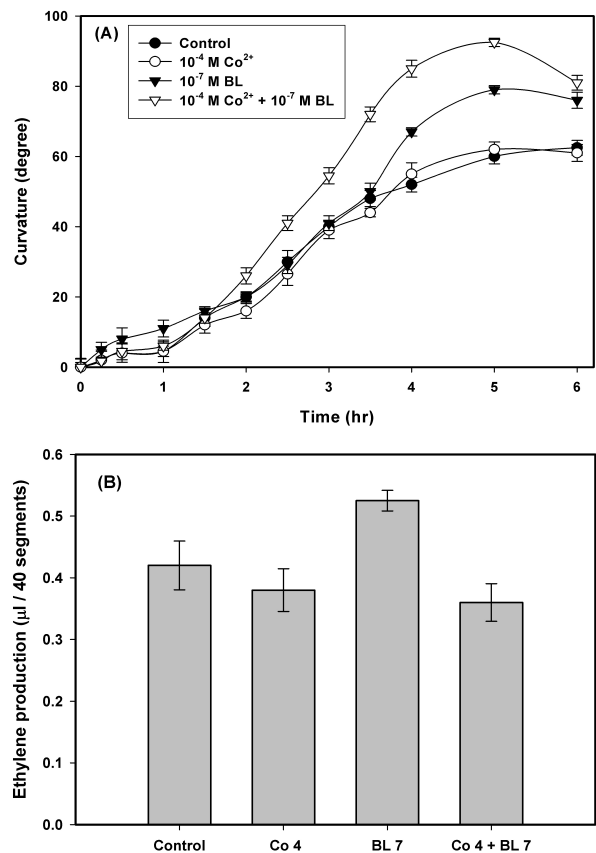


Fig. 2. Effect of cobalt ions and BL on the time course of (A) gravitropic curvature and (B) the ethylene production of primary roots of maize. Detailed description of methods are referred to the "Fig. 1". Co4: 10⁻⁴ M cobalt ions; BL7: 10⁻⁷ M BL.

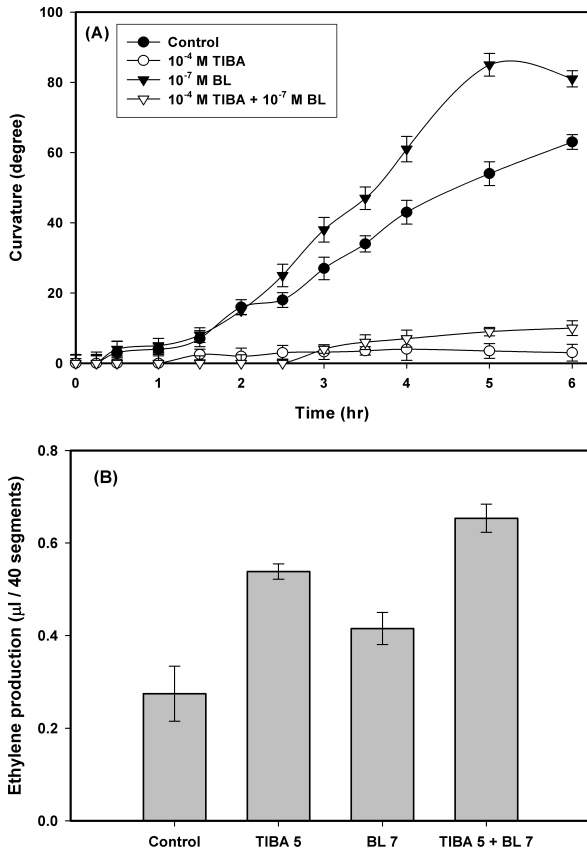


Fig. 3. Effect of TIBA and BL on the time course of (A) gravitropic curvature and (B) the ethylene production of primary roots of maize. Detailed description of methods are referred to the "Fig. 1". TIBA5: 10⁻⁵ M TIBA; BL7: 10⁻⁷ M BL.

것과 같은 정도의 ethylene이 생성되었다. 즉, Co²⁺ BL의 뿌리는 굴중성 반응이 60% 정도 촉진되었으나, ethylene 생성은 약 15% 정도 억제되었다(Fig. 2B).

이러한 BL의 효과가 auxin transport와 관계가 있는지 알아보기 위하여 auxin transport inhibitor인 TIBA를 처리하여 굴중성 반응을 조사하였다(Fig. 3A). 10⁻⁵ M TIBA를 전처리한 뿌리는 거의 굴중성 반응을 나타내지 않고, 6시간 동안 거의 수평을 유지하였다. BL만을 처리한 뿌리는 굴중성 반응이 촉진되었으나, BL과 TIBA를 함께 처리한 뿌리도 TIBA만을 처리한 뿌리와 마찬가지로 굴중성 반응을 거의 나타내지 않았다(Fig. 3A).

TIBA가 옥수수 뿌리 굴중성에 미치는 영향이 ethylene 생성과 관계가 있는지 조사하기 위하여 TIBA를 처리하여 ethylene 생성을 측정하였다. 10⁻⁵ M TIBA를 처리한 결과, ethylene 생성이 대조구와 비교하여 96% 증가를 나타내었다(Fig. 3B). 이러한 증가는 10⁻⁷ M BL 만을 처리한 뿌리보다 약 50% 정도가 증가 된 것이다. 한편 TIBA와 BL을 함께 처리한 뿌리에서 ethylene 생성은 대조구의 132% 증가를 나타내었다(Fig. 3B).

이러한 결과는 BL이 뿌리 굴중성을 촉진하는 반응은 BL이 ethylene 생성을 촉진하여 일어날 가능성이 거의 없다는 것을 제시하고 있다. 따라서 BL과 뿌리 굴중성 반응과의 관계는 auxin transport와 관계가 있을 가능성을 제시하고 있다. Fig. 5에서 auxin transport inhibitor인 10⁻⁵ M TIBA가 존재할 경우에는 ethylene 생성량과는 무관하게 굴중성 반응이 완전하게 억제되 었다. 그러나 ethylene 생성을 억제하는 AVG와 Co²⁺는 ethylene 생성량을 감소시키기는 하였으나 굴중성 반응에는 전혀 영향을 미치지 않았다.

이러한 결과는 BL이 옥수수 뿌리에 존재하는 내적인 auxin (IAA)의 차등 분포에 영향을 주어 BL이 굴중성 반응을 촉진할 가능성을 제시하고 있다. 이러한 가능성을 확인하기 위하여 BL과 TIBA, 그리고 IAA를 처리하여 굴중성 반응을 측정하였다(Fig. 4). 10⁻⁵ M TIBA를 처리한 결과 뿌리 굴중성 반응은 대조구의 90% 정도 억제가 되었다. 10⁻⁷ M BL과 10⁻⁵ M TIBA를 처리하여도 뿌리의 굴중성 반응은 10⁻⁵ M TIBA를 처리한 뿌리와 마찬가지로 약 90% 정도 억제되었다. 그러나 BL과 10⁻⁵ M IAA를 함께 처리한 뿌리는 BL만 처리한 뿌리보다는 굴중성 반응이 억제되었으나 대조구와 같은 정도의 반응을 보였다. 이 결과는 BL에 의해 수평으로 놓인 뿌리의 윗면과 아랫면에 형성된 IAA의 차등분포가 외부에서 처리한 IAA에 의해 차등분포가 감소되었을 가능성을 제시하고 있다. 한편, BL, 10⁻⁵ M IAA, 그리고 10⁻⁵ M TIBA를 함께 처리한 뿌리는 오히려 뿌리가 위로 휘는 음성굴중성 반응을 보였다. 이 결과는 외부에서 처리하여 높아진 내부 IAA transport가 auxin transport inhibitor인 TIBA에 의해 억제되어 아랫면보다는 뿌리의 윗면에 더 많은 IAA가 분포할 가능성을 제시하고 있다.

굴중성 반응은 수평으로 놓인 뿌리의 윗면과 아랫면의 차등 성장에 의하여 일어나는 반응이다. BL이나 TIBA가 뿌리 성장

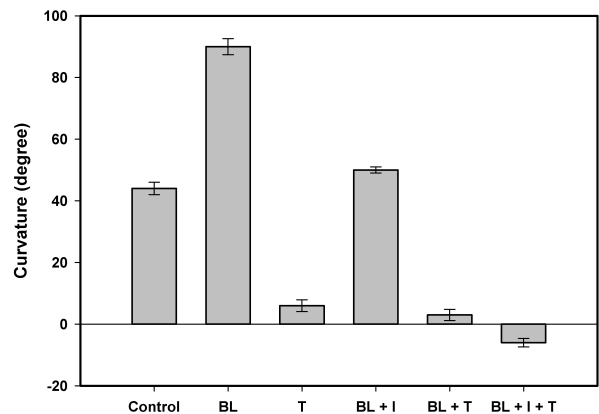


Fig. 4. Effect of IAA and TIBA on BL-induced gravitropic curvature of primary roots of maize at 4 hr. Detailed description of methods are referred to the "Fig. 1". BL: 10⁻⁷ M BL; T: 10⁻⁵ M TIBA; I: 10⁻⁵ M IAA.

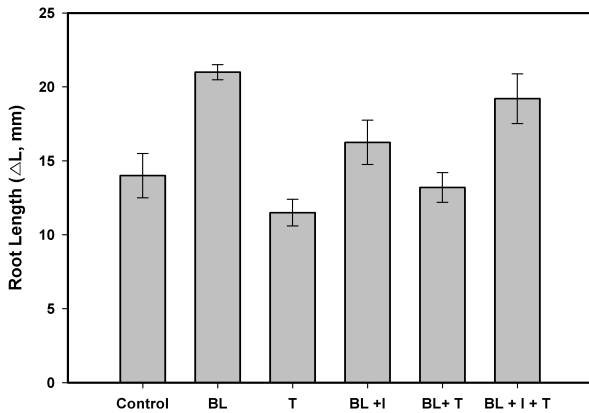


Fig. 5. Effect of IAA and TIBA on BL-induced root growth of primary roots of maize at 4 hr. Detailed description of methods are referred to the "Fig. 1". BL: 10^{-7} M BL; T: 10^{-5} M TIBA; I: 10^{-5} M IAA.

에 영향을 주어 굴중성 반응을 나타내는지 알아보기 위하여 수직으로 놓인 뿌리의 성장률을 4시간 동안 측정하였다(Fig. 5). 10^{-7} M BL은 대조구와 비교하여 뿌리 성장률을 약 50% 정도 촉진시켰다. 그러나 BL, IAA, TIBA를 함께 처리한 뿌리에서도 성장률은 억제되지 않고 오히려 증가되어 BL만 처리한 뿌리와 같은 정도의 성장률을 나타내었다. 그러나 BL, IAA, TIBA를 함께 처리한 뿌리에서는 음성굴중성 반응을 보였다(Fig. 4). 그러므로 BL에 의하여 일어난 굴중성 반응은 뿌리 자체의 성장률이 억제되어 일어나는 것이 아니라 뿌리 내부에 존재하는 IAA의 차등생장에 영향을 주어 일어날 가능성을 제시하고 있다. 즉, BL을 처리하면 수평으로 놓인 뿌리에서 auxin transport에 영향을 주어 굴중성 반응을 촉진하는 것으로 예상된다.

감사의 글

이 논문은 2006년도 안동대학교 특성화추진지원사업에 의하여 연구되었음.

요약

옥수수 뿌리에 BL을 처리하면 양성굴중성 반응이 촉진되고, ethylene 생성도 증가한다는 것이 알려져 있다. BL에 의해 유도된 굴중성 반응과 ethylene 생성과의 관계를 조사하였다. ethylene 생성 억제제인 10^{-4} M AVG를 처리하면 ethylene 생성은 90% 이상 억제되었으나, 굴중성 반응은 13% 정도 억제되었다. AVG를 BL과 함께 처리한 뿌리는 ethylene 생성은 약 60% 억제되었으나 굴중성 반응은 대조구 보다 증가하였다. 다른 ethylene 생성 억제제인 cobalt ion을 처리하면 ethylene 생성은 약 10% 정도 억제되었으나 굴중성 반응은 억제

되지 않았다. BL과 cobalt ion을 함께 처리한 뿌리는 ethylene 생성이 억제되었으나 굴중성 반응은 증가되었다. 이러한 BL의 효과가 auxin transport와 관계가 있는지 알아보기 위하여 auxin transport inhibitor인 TIBA를 처리하였다. 10^{-5} M TIBA와 BL과 TIBA를 함께 처리한 경우(BL+TIBA), ethylene 생성은 각각 96%, 132% 증가하였으나 굴중성 반응은 모두 일어나지 않았다. 또한, BL, TIBA 그리고 IAA를 함께 처리한 뿌리(BL+TIBA+IAA)는 음성굴중성 반응을 나타냈으나 뿌리 생장은 오히려 증가시켰으며, 이는 수평으로 있는 뿌리에서 IAA가 아랫면으로 transport 되지 못하고 윗면에 축적된 것을 의미한다. 이러한 결과는 BL이 뿌리 내에 존재하는 IAA의 차등분포에 영향을 주어 양성굴중성 반응을 촉진할 가능성을 제시한다.

References

1. Abeles, F. B., P. W. Morgan, and M. E. Saltveit. 1992. *Ethylene in Plant Biology*. pp. 56-248, 2nd eds, Academic Press, San Diego, California.
2. Chang, S. C., Y. S. Kim, J. Y. Lee, P. B. Kaufman, A. Kirakosyan, H. S. Yun, T-W. Kim, S. Y. Kim, M. H. Cho, J. S. Lee, and S-K. Kim. 2004. Brassinolide interacts with auxin and ethylene in the root gravitropic response of maize (*Zea mays*). *Physiol. Plant* **121**, 666-673.
3. Chen, R., E. Rosen, and P. H. Masson. 1999. Gravitropism in higher plants. *Plant Physiol.* **120**, 343-350.
4. Clouse, S. D. and J. M. Sasse. 1998. Brassinosteroid: essential regulators of plant growth and development. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* **49**, 427-451.
5. Fujioka, S. 1999. *Natural occurrence of brassinosteroid on plant kingdom* pp. 21-45, In Sakurai, A., T. Yokota, and S. D. Clouse (eds.), *Brassinosteroids, Steroidal Plant Hormones*. Springer-Verlag, Tokyo.
6. Fujioka, S. and A. Sakurai. 1997. Brassinosteroids. *Nat. Prod. Rep.* **14**, 1-10.
7. Grove, M. D., G. F. Spencer, W. K. Rohwedder, N. B. Mandava, J. F. Worley, J. D. Warthen Jr., S. L. Steffens, J. I. Flippen-Anderson, and J. C. Cook Jr. 1979. Brassinolide, a plant growth-promoting steroid isolated from *Brassica napus pollen*. *Nature* **281**, 216-217.
8. Kim, S. Y. and T. J. Mulkey. 1997a. Effect of ethylene antagonists on auxin-induced of intact primary root elongation in maize (*Zea mays* L.). *J. Plant Biol.* **40**, 256-260.
9. Kim, S. Y. and T. J. Mulkey. 1997b. Effect of auxin and ethylene on elongation of intact primary roots of maize (*Zea mays* L.). *J. Plant Biol.* **40**, 249-255.
10. Kim S-K., S. C. Chang, E. J. See, W. S. Chung, Y. S. Kim, S. B. Hwang, and J. S. Lee. 2000. Involvement of brassinosteroid in the gravitropic response of primary root of maize. *Plant Physiol.* **123**, 997-1004.
11. Kim, T.-W., S. M. Lee, S.-H. Joo, H. S. Yun, Y. Lee, P. B. Kaufman, A. Kirakosyan, S.-H. Kim, K. H. Nam, J. S. Lee,

- S. C. Chang, and S.-K. Kim. 2007. Elongation and gravitropic response of Arabidopsis roots are regulated by brassinolide and IAA. *Plant Cell Environ.* **30**, 679-689.
12. Lim, S. H., S. C. Chang, J. S. Lee, S.-K. Kim, and S. Y. Kim. 2002. Brassinosteroids affects ethylene production in the primary roots of maize (*ZeamaysL.*). *J. Plant Biol.* **45**, 148-153.
13. Lomax, T. L. 1997. Molecular genetic analysis of plant gravitropism. *Gravitational Space Biol.* **10**, 75-82.
14. Meudt, W. J. 1987. Investigation on the mechanism of the brassinosteroid response. VI. Effect of brassinolide on gravitropism of bean hypocotyls. *Plant Physiol.* **83**, 195-198.
15. Park, W. J. 1998. Effect of epibrassinolide on hypocotyl growth of the tomato mutant diageotropica. *Planta.* **207**, 120-124.
16. Perbal, G., D. DrissEcloe, M. Tewinkel, and D. Volkmann. 1997. Statocyte polarity and gravisensitivity in seedling roots grown in microgravity. *Planta.* **203**, 57-62.
17. Sather, N. and T.-H. Iversen. 1991. Gravitropism and strach statolith in an Arabidopsis mutant. *Planta.* **184**, 491-497.