

Effects of CsCl on the Early Root Growth of Maize (*Zea mays*)

Woong June Park*

Department of Molecular Biology, BK21 Graduate Program for RNA Biology, Dankook University, Yongin 448-701, Korea

Received January 20, 2010 / Accepted February 22, 2010

In this work, the effects of Cs^+ on root growth of 2-day-old maize seedlings were scrutinized. CsCl (5 mM - 30 mM) decreased the fresh weight of the primary root and of the shoot above the coleoptilar node. The elongation growth of the primary root was also inhibited by CsCl. The CsCl-inhibited growth was partially restored by 60 mM KCl. Lineweaver-Burk plot of the reaction in the presence and absence of 60 mM KCl displayed competitive interaction of CsCl (at higher than 10 mM). However, the Reversal of the inhibition by 60 mM KCl did not follow the competitive relationship with 5 mM CsCl, indicating the presence of differential mechanisms of K^+ influence depending on the concentration of CsCl. The differential effects of CsCl dependent on the concentrations were also observed in the CsCl-evoked radial expansion of the subapical region of the root. In spite of the decrease in length of the root, shrinkage of the root apical meristem was not observed. CsCl above 10 mM induced the expression of *ZmKUP1*, indicating functional deficiency of K^+ due to competition with Cs. However, the expression of *ZmKUP1* by 5 mM CsCl was unclear. Conclusively, exogenously applied Cs^+ decreased root elongation and fresh weight and caused radial expansion of the subapical region of the primary root in 2-day-old maize seedlings by complex mechanisms including competitive and noncompetitive interactions with K^+ . Because the shrinkage of the root apical meristem was not observed, it is concluded that the effects of CsCl on maize root growth was mainly related to cell expansion.

Key words : CsCl KCl, Maize (*Zea mays*), *ZmKUP1*, root growth

서론

세슘(Caesium: Sc)이 식물체에 흡수되거나 수용액 중에 존재하는 형태는 이온(Cs^+) 상태이며, Cs^+ 는 그 특성이 K^+ 와 유사하여 Rb^+ 와 마찬가지로 K^+ 를 세포 내로 흡수하는 고친화도 경로(high affinity pathway)와 저친화도 경로(low affinity pathway) 모두를 통하여 흡수되는 것으로 알려져 있기 때문에 [5,6], K^+ 흡수 경로의 특성을 확인하기 위한 도구로도 활용되었다 [19,18]. Cs^+ 는 세포 내로의 흡수 및 식물체에서의 이동 특성이 K^+ 와 유사하지만 K^+ 의 기능을 대신하지는 못하는 것으로 생각되며 [1], 여러 효소 단백질에서 음전하를 띠고 있는 K^+ 결합부위에 K^+ 대신 결합하여 효소 기능을 방해함으로써 독성을 나타내는 것으로 제안되었다 [1,8]. 실제로 Cs^+ 에 무감한 *Arabidopsis* 돌연변이체 *csi52*는 K^+ uptake에 이상이 있으며 고친화도 흡수경로와 저친화도 흡수 경로의 기능이 모두 저하되어 있는 것으로 보고되었다 [13].

Cs^+ 을 인위적으로 외부에서 처리하면 *Arabidopsis* [8], 콩 [4], 토마토 [11] 등에서 생장이 감소하며, K^+ 처리에 의하여 그 독성 피해가 일부 회복되는 것으로 알려져 있다 [11]. Cs^+ 은 식물에 독성을 나타내는 물질이기는 하지만 자연 상태에서는 그 농도

가 매우 낮고, 식물이 흡수하는 비율도 3% 이하에 불과하여 비정상적으로 Cs^+ 농도가 높은 일부 지역을 제외하면 Cs^+ 독성이 나타나는 일은 드문 편이다 [21]. 그러나 인공적인 핵분열의 주요 부산물 중 하나인 방사성 동위원소 $^{134}\text{Cs}^+$ 와 $^{137}\text{Cs}^+$ 는 식물의 뿌리에서 흡수되고 지상부로 이동한 다음 생태계의 먹이 사슬에 편입된다 [23]. 그 결과 이를 섭취한 포식자에 생물 농축을 일으키기 때문에 방사성 Cs^+ 의 흡수에 관한 연구가 중요하게 취급되었다. 이 연구는 방사성 Cs^+ 가 먹이 사슬로 유입되는 것을 차단하기 위한 목적도 있지만 식물의 방사성 Cs^+ 흡수 기능을 활용하여 방사성 Cs^+ 오염을 제거하고자 하는 환경정화의 목적도 있어 응용 가능성이 기대되는 분야이기도 하다 [22].

Cs^+ 에 의하여 작용에 방해받게 되는 K^+ 는 식물체의 다양한 생리작용에 관여하는 필수 다량 원소로서 생체막 내부와 외부에서 불균형을 이루어 막전위차에 의존하는 세포 기능에 중요한 역할을 하며 세포 내로 능동적 흡수를 일으켜 세포내 농도가 100 - 200 mM까지도 축적될 수 있는 것으로 보고되었다 [12]. K^+ 를 세포 내로 유입하는 과정은 저농도의 K^+ 가 존재할 때에는 고친화도의 carrier가 [19], 고농도의 K^+ 가 존재할 때에는 저친화도의 channel [18]이 관여하는 것으로 알려져 있다. *Arabidopsis*의 고친화도 carrier인 HKT1 (High-affinity K Transporter 1)은 $\text{K}^+ > \text{Cs}^+ > \text{Rb}^+ > \text{Na}^+ > \text{NH}_4^+$ 순의 친화도를 나타내고 [19], 저친화도 channel인 KAT1은 $\text{K}^+ > \text{Rb}^+$

*Corresponding author

Tel : +82-31-8005-3192, Fax : +82-31-8005-3191

E-mail : parkwj@dku.edu

> Na⁺ > Cs⁺ 순의 친화도를 나타내어[18], 이 두 가지 모두가 Cs⁺ 흡수 및 이동에 관여할 가능성을 보여주는 생화학적 특성을 지니고 있다. 그 외에도 *Arabidopsis*에는 다양한 K⁺ 흡수 경로가 있으며, *Arabidopsis*에서 inward rectifying channel인 AKT1이 주요한 K⁺ 흡수 경로라고 보고되었다[10]. 그러나 돌연변이체인 *akt1*에서 Cs⁺ 흡수가 감소하지 않으므로 Cs⁺가 모든 K⁺ 통로를 경유하여 흡수되는 것은 아니며 AKT1이 Cs⁺의 주요 흡수경로는 아닌 것으로 생각된다[3]. 이와 같이 K⁺와 Cs⁺의 특성이 유사함에도 Cs⁺가 모든 K⁺ 흡수 경로를 통과할 수는 없으므로 실제로 Cs⁺가 통과할 수 있는 흡수경로가 무엇인지에 관한 관심이 고조되었다. 식물체에서 K⁺이 결핍되면 고친화도 K⁺ transporter family인 *KUP/HAK/KT* (*K⁺ Uptake Permease/High Affinity K⁺ Transporters/K⁺ Transporter*)에 속하는 *AtHAK5*의 발현이 유도되는데[7] 이 *AtHAK5*가 Cs⁺을 통과시킬 수 있으며[15] Cs⁺의 생리학적 이동 경로라는 것이 [14] 밝혀졌다. 그러나 경제적으로 중요한 단자엽 작물에서는 옥수수 정단 하부에서 Cs⁺ 흡수가 가능하다고 알려져 있을 뿐[16] Cs⁺ 흡수의 주요 경로와 관련된 연구들이 아직 많이 이루어지지 않고 있다.

Cs⁺에 관한 연구는 K⁺ uptake에 관한 모델을 탐색하는 도구로 사용되는 경우와 방사성 Cs⁺의 흡수 및 이동 경로를 중심으로 연구되어 왔을 뿐, 식물체의 발달에 미치는 Cs⁺의 영향은 단순히 생장이 감소한다는 정도의 막연한 기술이 전부였다. 최근에 *Arabidopsis*를 대상으로 Cs⁺ 독성에 관한 연구[8]와 Cs⁺에 의한 유전자 발현에 관한 연구[17]가 이루어지기는 하였으나 주로 shoot에 관한 내용이었으며 실질적으로 Cs⁺를 흡수하는 기관인 뿌리에 관한 연구는 거의 없었다. 본 연구에서는 옥수수 발아 시 어린 식물의 초기 뿌리 생장에 미치는 Cs⁺의 효과를 자세히 관찰하고, Cs⁺ 독성과 K⁺와의 관련성을 뿌리 생장 변화와 K⁺ uptake에 관련된 *ZmKUP1* 유전자의 발현 조사를 통하여 탐색하고자 하였다.

재료 및 방법

식물재료

옥수수(*Zea mays* cv. Golden Cross Bantum 70) 종자를 증류수에 세척한 후 증류수에 넣고 실온의 진탕기에서 4시간 이상 침지시킨 후 paper roll [9]에 파종한 후 이를 말아 60 ml의 배양 용액이 담겨있는 100 ml 비이커에 세우고 이를 28°C가 유지되는 성장상에 옮겨 2일간 키웠다(낮 16시간; 밤 8시간).

시약의 처리

준비된 paper roll을 비이커에 담그기 전에 배양 용액에 1 M 또는 2 M의 CsCl, KCl stock 용액을 시험할 최종 농도로 희석하여 처리하였으며, 이 때 첨가되는 부피만큼 증류수를

미리 제거하여 대조군과 용액의 총량이 동일하도록 준비하였다.

뿌리의 관찰과 측정

발아 후 2일된 뿌리의 전체 길이는 자를 이용하여 해부 현미경 하에서 mm 단위로 측정하였다. 뿌리 정단으로부터 7 mm 떨어진 부위의 지름은 해부현미경으로 이미지를 촬영하여 이미지 분석 프로그램(ITPro™, Sometech, Korea)을 이용하여 측정하였다. 뿌리의 무게는 건조되지 않도록 증류수로 적신 여과지 위에 올려 저울(Scientech, USA)을 이용하여 소수점 셋째 자리까지 측정하였다. 근단 분열조직은 70% 에탄올에 고정된 뿌리를 배경 조명하에 생성되는 음영을 이용하거나 Fulegen 반응으로 염색한 후 해부현미경으로 촬영하여 영상 분석 프로그램(ITPro™, Sometech, Korea)으로 측정하였다. Fulegen 반응은 뿌리 끝 절편을 70% 에탄올에 2시간 고정한 후 60°C의 1N HCl에 15분간 담가 두었다가 Schiff's reagent (Merck, USA)에 넣고 붉은 색이 나타날 때까지 30분간 어둠 속에서 반응시켰다.

ZmKUP1의 RT-PCR

측정이 끝난 옥수수 뿌리의 정단 7 mm 부위를 절단하고 액체질소 존재하에 막사사발로 파쇄 하여 1.5 ml 튜브에 준비된 RNA 추출용액(easy-Blue™, iNtron, Korea) 1 ml에 넣고 잘 섞은 후 공급자의 표준 프로토콜에 따라 RNA를 분리하여 30 µl의 증류수에 녹였다. RNA 농도를 spectrophotometer (DU 7500, Beckman, USA)를 이용하여 측정 후 각각 2 µg의 total RNA를 M-MLV reverse transcriptase (Promega, USA)를 이용하여 cDNA를 제작하였다. PCR은 f-Taq (Solgent, Korea)을 이용하여 수행하였는데, 단 10x 완충용액은 f-Taq과 함께 공급된 것을 사용하지 않고 별도의 조성(670 mM Tris, pH 8.8, 167 mM (NH₄)₂SO₄, 0.7% β-mercaptoethanol, 67 mM MgCl₂)으로 제작하여 사용하였다. *ZmKUP1* (GeneBank FN257301)의 primer는 다음과 같다.

Forward primer: GCC TTC CGT CAG AGT TCA AG

Reverse primer: TTG GTT CTG CCA CCA CAT TA

결과 및 고찰

CsCl 처리에 의한 옥수수 유식물 뿌리와 shoot의 생중량 (fresh weight) 감소

발아 후 2일된 옥수수 유식물의 뿌리의 생중량은 CsCl의 농도가 증가함에 따라 감소하여 대조군의 0.081 ± 0.023 g에 비하여 30 mM의 CsCl의 처리시에는 0.027 ± 0.007 g으로 66.7% (p < 0.001, n > 31) 감소하였다(Fig. 1A). 동일한 식물체에서 식물에 따른 변이가 심한 중배엽(mesocotyl) 부분을 제외하고 자엽초 마디(coleoptilar node) 위쪽 부분의 생중량

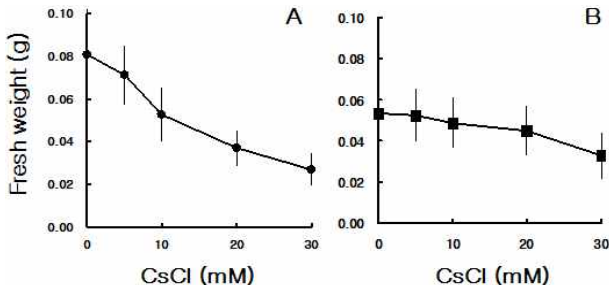


Fig. 1. Effects of CsCl on the fresh weight of the primary root (A) and the shoot (B) of 2-day-old maize seedling. The shoot weight was measured only with the parts above the coleoptilar node. Vertical bars indicate the standard deviations.

을 측정된 결과 대조군은 0.053 ± 0.019 g인데 반하여 30 mM CsCl 처리시 0.033 g으로 37.7% ($p < 0.001$, $n > 31$) 감소하였다 (Fig 1B). 이상의 측정치는 CsCl이 뿌리 생장의 지표 중 하나인 생중량을 감소시키는 것을 보여주며, CsCl을 뿌리 부분에만 처리하였음에도 shoot 부분의 생중량도 함께 감소시키는 것으로 보아 흡수된 Cs^+ 이 지상부로 이동하여 영향을 미치는 것으로 사료된다. 5 - 30 mM CsCl의 용해시 생성되는 Cl^- 의 생장에 대한 효과는 동일한 농도의 KCl을 처리하였을 때 옥수수 뿌리의 생장이 억제되지 않았으므로 논의에서 제외하였다 (data not shown).

CsCl에 의한 옥수수 뿌리의 길이 성장 감소

CsCl 처리시 그 농도 증가에 따라 뿌리의 길이 생장이 감소하였다. 2일된 옥수수 대조군 유식물의 뿌리는 75.6 ± 10.8 mm 였으나 30 mM CsCl 처리시 17.5 ± 3.9 mm로 76.9% ($pP=0.001$, $n > 28$) 감소하였다(Fig. 2A, closed circles). 이는 Fig. 1A에서 관측된 생중량의 감소가 옥수수 뿌리의 길이 성장 감소에 기인하는 것을 보여주는 것이다. 기존의 논문에서 Cs^+ 은 potassium carrier나 potassium channel에 의하여 흡수될 수 있으며 [18,19] Cs^+ 에 의하여 유도된 토마토 shoot의 성장 억제는 K^+

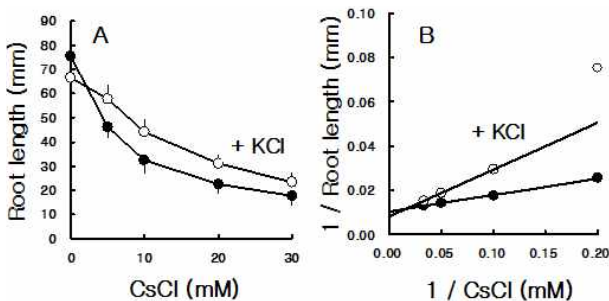


Fig. 2. Influence of KCl on the growth inhibition that was induced by CsCl in the primary root of maize (A). The relationship between KCl and CsCl was revealed by the Lineweaver-Burk plot (B). The concentration of KCl was 60 mM. Vertical bars show the standard deviations.

처리에 의하여 회복될 수 있다고 보고되었으므로[11] 옥수수 뿌리에서도 Cs^+ 에 의한 성장 억제를 회복시키는 K^+ 의 효과를 시험하였다. 그 결과 60 mM의 KCl을 CsCl과 동시에 처리한 경우 CsCl처리에 의하여 감소되던 길이 생장이 일부 회복되는 것을 확인하였다(Fig. 2A, open circles). 기존의 논문에서는 Cs^+ 이 성장 억제를 일으키는 이유가 Cs^+ 가 K^+ 와 성질이 비슷하여 여러 단백질의 K^+ 결합 부위에 대신 결합하기 때문이라고 제안하였다[1]. 그리고 고농도의 K^+ 를 처리하면 CsCl처리에 의해 억제된 생장이 회복되므로[11] Cs^+ 와 K^+ 는 경쟁 관계에 있다는 제안[1]과 일치하는 것으로 생각되었다. 옥수수 뿌리에서도 길보기에는 KCl 처리에 의하여 CsCl에 의한 길이 성장 억제가 회복되기는 하지만 실제로 KCl과 CsCl이 경쟁 관계에 있는지 Lineweaver-Burk plot으로 분석하였다(Fig. 2B). CsCl의 농도가 증가할수록 뿌리의 길이는 점점 감소하지만 농도 증가에 따른 감소 폭 자체는 점차 줄어들었으므로 (Fig. 2A) CsCl의 효과는 포화되는 것으로 가정하였다. 그리고 KCl이 없는 경우와 존재하는 경우 각각에 대한 각 농도별 CsCl의 억제 효과를 반응으로 보고 각각의 역수를 취하여 plot을 얻었다(Fig. 2B). 그 결과 10-30 mM CsCl 범위에서 KCl은 CsCl과 경쟁 관계에 있는 것으로 나타났다. 그러나 5 mM CsCl에 의한 성장 억제를 회복시키는 KCl의 효과는 경쟁 관계에서 벗어나 있는 것을 알 수 있었다. 따라서 Cs^+ 가 뿌리의 성장을 억제 시킬 때, K^+ 와의 경쟁 외에 비경쟁 기작이 더 존재하거나, 경쟁을 하기는 하지만 친화도가 다른 기작이 추가로 존재할 것이라는 점을 추론할 수 있었다. *Arabidopsis*에서 세포 외부의 K^+ 농도에 따라 고친화도의 carrier가 주로 작용하거나 저친화도의 channel이 주로 작용하는 등 작용 모드가 다르다는 점과[21], K^+ channel로 작용하는 KAT1이 Cs^+ 에 의하여 억제된다는 사실[2]은 농도에 따라 Cs^+ 와 K^+ 의 상호작용이 달라질 것이라는 가설을 뒷받침하는 것이다.

CsCl에 의한 옥수수 뿌리의 횡축 팽창(radial expansion)

CsCl 처리에 의하여 생중량 및 길이는 감소하였지만 뿌리의 직경은 오히려 증가하였다(Fig. 3). CsCl에 의한 횡축 팽창 양상은 5 mM에서 1.958 ± 0.128 mm 이었는데 반해 10 mM에서 1.844 ± 0.318 mm로 약간 작게 나타났다가 다시 농도 증가에 따라 증가하는 이면성(biphasic)을 나타내었다. 이는 농도에 따라 일관되게 감소하는 생중량이나(Fig. 1A, closed circles) 길이성장 감소(Fig. 2A)에서 나타난 것과는 확연히 다른 특징으로 5 mM의 CsCl과 그 이상의 농도에서 CsCl이 뿌리 생장에 미치는 영향이 다를 것이라는 분석 결과를 뒷받침하는 것이었다. 그러나 길이생장에 5 mM CsCl이 KCl과의 경쟁에서 벗어나 있다는 결과(Fig. 2B)와 5 mM에서 특히 뿌리의 횡축 팽창이 두드러진다는 사실 사이에 어떠한 분자생물학적 상관관계가 있는지는 확인되지 않았다.

CsCl처리에 의하여 나타나는 뿌리의 횡축 팽창이 KCl에

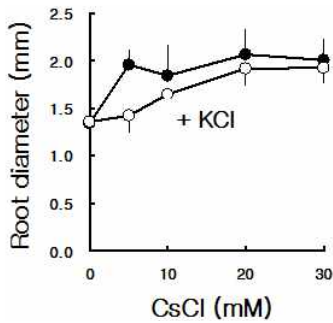


Fig. 3. CsCl-induced radial expansion of the primary root of maize. The diameter of the root was measured 7 - 10 mm apart from the tip. The concentration of KCl was 60 mM. Vertical bars represent the standard deviations.

의하여 회복되는지 확인하였는데 KCl 처리는 CsCl에 의한 횡축 팽창을 감소시키는 것으로 나타났다. 주목할 점은 두드러지던 5 mM CsCl에 의한 횡축 팽창(1.958±0.128 mm)이 60 mM KCl에 의하여 1.425±0.176 mm까지 감소하여 대조군과 동일한 수준인 1.354±0.145 mm (pP=0.146, n=23)까지 감소하여 완전히 회복되는 양상을 나타내는 것이었다. 그러므로, 5 mM CsCl 존재 하에서는 KCl 회복 효과가 고농도 CsCl 존재 하에 작용하는 기작과는 다른 기작을 통하여 나타나는 것으로 사료된다. *Arabidopsis*에서는 세포 주변에 K⁺가 저농도(<0.3 mM)로 존재할 때 고친화도의 carrier가 작용하고, 고농도 (0.5-1 mM)의 K⁺가 존재할 때에는 저친화도의 channel이 작용한다고 알려져 있다[21]. 그러므로 생리 반응 수준에서 Cs⁺와 K⁺의 상호작용이 Cs⁺ 농도에 따라 다르게 나타나는 것은 K⁺의 절대 농도가 아닌 Cs⁺에 대한 상대 농도에 따라 K⁺의 uptake나 작용이 달라지기 때문일 가능성이 분자 수준에서 검토되어야 할 것으로 사료된다.

근단 분열조직의 크기 불변

CsCl에 의한 뿌리의 생장량과 길이생장 감소가 세포분열의 감소에 의한 것인지 확인하기 위하여 근단 분열조직의 길이를 측정하였다(Fig. 4). 그 결과 CsCl에 의하여 뿌리의 길이가 현

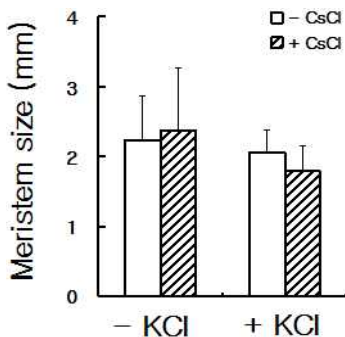


Fig. 4. Impact of CsCl on the expression of *ZmKUP1*. The gene expression was analyzed by RT-PCR.

저하게 감소하는 조건에서도 근단 분열조직의 길이에는 차이가 없는 것으로 나타났다. 그러므로 뿌리에서 CsCl의 효과는 세포분열을 감소시킨다기 보다는 세포의 팽창 방향을 종에서 횡으로 바꾸거나 세포 신장을 억제하기 때문에 나타나는 것으로 사료된다. 옥수수의 자엽초 등에서는 세포의 신장에 K⁺이 필요하다는 보고[20]와 같이 뿌리에서도 K⁺가 세포의 크기 변화에 관여하는 것으로 생각된다.

CsCl에 의한 *ZmKUP1* 유전자의 발현 유도

CsCl의 뿌리 생장 억제 효과가 K⁺의 기능적 결핍 때문인지 확인하기 위하여 *Arabidopsis*에서 K⁺ 결핍시 발현이 유도되는 K⁺ Uptake Permease (*KUP*) 유전자의 옥수수 homologue인 *ZmKUP1* (GeneBank FN257301)의 발현에 대한 CsCl의 영향을 조사하였다. 그 결과 10 mM 이상의 CsCl 이상의 농도에서 *ZmKUP1*의 발현이 CsCl의 농도에 비례하여 증가한다는 것을 확인하였다(Fig. 5). 그리고 CsCl에 의한 *ZmKUP1*의 발현은 60 mM KCl에 의하여 완화되었다. 발아 2일된 식물은 생장에 필요한 모든 영양분을 배유(endosperm)로부터 공급받고 있으므로 일반적으로 영양분 결핍증이 나타나는 시기가 아니지만 CsCl에 의하여 K⁺가 제 작용을 못하여 기능적으로 결핍되었다는 것을 알 수 있었다. 따라서 뿌리 생장을 억제하는 CsCl의 영향은 상당 부분 K⁺의 기능적 결핍에 의한 것으로 사료된다. 그러나 5 mM의 CsCl은 뿌리의 생장에 현저한 영향을 주면서도 *ZmKUP1*의 발현은 약하게만 유도하므로 저농도에서 CsCl의 영향은 단순히 K⁺의 결핍만으로는 설명되지 않았다.

한편 본 실험에서 고농도의 CsCl을 처리하면 경쟁에 의하여 K⁺이 제 기능을 발휘하지 못하여 기능적으로 결핍된다는 사실이 발견되었으므로, 일반적으로 K⁺ 결핍증을 볼 수 없는 어린 식물에서 CsCl을 이용하여 기능적으로 K⁺ 결핍증을 유도하는 것이 가능하게 되었다. 이러한 연구법은 식물체의 초기 발달에 미치는 K⁺의 영향을 조사하는데 유용하게 활용될 수 있을 것으로 사료된다.

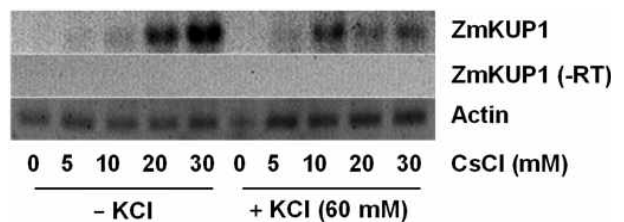


Fig. 5. Meristem size of the primary root in the presence and absence of CsCl. The effect of KCl was also tested combined with CsCl. The concentrations were 20 mM and 60 mM for CsCl and KCl, respectively. Vertical bars indicate the standard deviations. PCR reaction without reverse transcription showed no contamination of DNA. Actin was also amplified as the control.

감사의 글

이 연구는 2008년도 단국대학교 대학연구비의 지원으로 연구되었음.

References

1. Avery, S. V. 1995. Caesium accumulation by microorganisms: uptake mechanisms, cation competition, compartmentalization and toxicity. *J. Ind Microbiol.* **14**, 75-84.
2. Becker, D., I. Dreyer, S. Hoth, J. D. Reid, H. Busch, M. Lehnen, K. Palme, and R. Hedrich. 1996. Changes in voltage activation, Cs⁺ sensitivity, and ion permeability in H5 mutants of the plant K⁺ channel KAT1. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **93**, 8123-8128.
3. Broadley, M. R., A. J. Escobar-Gutiérrez, H. C. Bowen, N. J. Willey, and P. J. White. 2001. Influx and accumulation of Cs⁺ by the *akt1* mutant of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. lacking a dominant K⁺ transport system. *J. Exp. Bot.* **52**, 839-844.
4. Cline, J. F. and F. P. Hungate. 1960. Accumulation of potassium, cesium-137 and rubidium-86 in bean plants grown in nutrient solutions. *Plant Physiol.* **35**, 826-829.
5. Collander, R. 1941. Selective absorption of cations by higher plants. *Plant Physiol.* **16**, 691-720.
6. Epstein, E. and C. E. Hagen. 1952. A kinetic study of absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiol.* **27**, 457-474.
7. Gierth, M., M. Pascal, and J. I. Schroeder. 2005. The potassium transporter *AtHAK5* functions in K⁺ deprivation-induced high-affinity K⁺ uptake and *AKT1* K⁺ channel contribution to K⁺ uptake kinetics in *Arabidopsis* roots. *Plant Physiol.* **137**, 1105-1114.
8. Hampton, C. R., H. C. Bowen, M. R. Broadley, J. P. Hammond, A. Mead, K. A. Payne, J. Pritchard, and P. J. White. 2004. Cesium toxicity in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* **136**, 3824-3837.
9. Han, D., Y. N. Lee, Y. J. Kim and W. J. Park. 2008. Gravitropism in the salt-stressed primary root of maize (*Zea mays*). *J. Life Sci.* **18**, 1164-1168.
10. Hirsh, R. E., B. D. Lewi, E. P. Spalding, and M. R. Sussman. 1998. A role for the *AKT1* potassium channel in plant nutrition. *Science* **280**, 918-921.
11. Kordan, H. A. 1987. Reversal of caesium inhibition of growth by potassium in hypocotyls of tomato seedlings (*Lycopersicon esculentum* L.). *New Phytol.* **107**, 395-401.
12. Leigh, R. A. and R. G. Wyn Jones. 1984. A hypothesis relating critical potassium concentrations for growth to the distribution and functions of this ion in the plant cell. *New Phytol.* **97**, 1-13.
13. Maathuis, F. J. M. and D. Sanders. 1996. Characterization of *csi52*, a Cs⁺ resistant mutant of *Arabidopsis thaliana* altered in K⁺ transport. *Plant J.* **10**, 579-589.
14. Qi, Z., C. R. Hampton, R. Shin, B. J. Barkla, P. J. White, and D. P. Schachtman. 2008. The high affinity K⁺ transporter *AtHAK5* plays a physiological role in planta at very low K⁺ concentrations and provides a caesium uptake pathway in *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* **59**, 595-607.
15. Rubio, F., G. E. Santa-Maria, and A. Rodríguez-Navarro. 2000. Cloning of *Arabidopsis* and barley cDNAs encoding HAK potassium transporters in root and shoot cells. *Physiol. Plant.* **109**, 34-43.
16. Sacchi, G. A., L. Espen, F. Nocito, and M. Cocucci. 1997. Cs⁺ uptake in subapical maize root segments: mechanism and effects on H⁺ release, transmembrane electric potential and cell pH. *Plant Cell Physiol.* **38**, 282-289.
17. Sahr, T., G. Voigt, H. G. Paretzke, P. Schramel, and D. Ernst. 2005. Caesium-affected gene expression in *Arabidopsis thaliana*. *New Phytol.* **165**, 747-754.
18. Schachtman, D. P., J. I. Schroeder, W. J. Lucas, J. A. Anderson, and R. F. Gaber. 1992. Expression of an inward rectifying potassium channel by the *Arabidopsis* KAT1 cDNA. *Science* **258**, 1654-1658.
19. Schachtman, D. P. and J. I. Schroeder. 1994. Structure and transport mechanism of a high-affinity potassium uptake transporter from higher plants. *Nature* **370**, 655-658.
20. Tode, K. and H. Lüthen. 2001. Fusicocin- and IAA-induced elongation growth share the same pattern of K⁺ dependence. *J. Exp. Bot.* **52**, 251-255.
21. White, P. J. and M. R. Broadley. 2000. Mechanisms of caesium uptake by plants. *New Phytol.* **147**, 241-256.
22. Willey, N. J. and M. H. Martin. 1997. A comparison of stable caesium uptake by six grass species of contrasting growth strategy. *Environmental Pollution* **95**, 311-317.
23. Zhu, Y. G. and E. Smolders. 2000. Plant uptake of radio-caesium: a review of mechanisms, regulation and application. *J. Exp. Bot.* **51**, 1635-1645.

초록 : 옥수수(*Zea mays*) 뿌리의 초기 생장에 미치는 CsCl의 영향

박 응 준*

(단국대학교 분자생물학과)

본 연구에서는 발아 후 2일된 옥수수 유식물의 뿌리 생장에 미치는 영향을 조사하였다. 5 mM에서 30 mM에 이르는 CsCl을 처리하였을 때 옥수수 뿌리와 자엽초 마디 위쪽 shoot의 생중량이 감소하였다. 뿌리의 길이 생장도 역시 동일한 농도 범위의 CsCl에 의하여 감소하였는데 CsCl을 처리할 때 60 mM의 KCl을 함께 처리하면 CsCl에 의하여 감소되었던 신장 생장이 일부 회복되었다. CsCl과 KCl의 관계를 Lineweaver-Burk plot으로 분석한 결과 10 mM - 30 mM CsCl은 KCl과 경쟁 관계에 있는 것으로 나타났지만 5 mM CsCl은 경쟁관계에서 벗어나는 것으로 나타나 주변의 CsCl 농도에 따라 KCl의 작용 모드가 다른 또 하나의 메커니즘이 존재하는 것으로 사료되었다. CsCl의 농도에 따라서 KCl과의 상호작용 모드가 달라지는 현상은 CsCl에 의하여 유도되는 옥수수 뿌리 정단 하부의 횡축 팽창에서도 관찰되었다. 또한, CsCl은 10 mM 이상에서 농도 증가에 비례하여 K^+ transporter인 *ZmKUP1*의 발현을 유도하였지만 5 mM CsCl의 *ZmKUP1* 발현 효과는 뚜렷하게 관찰되지 않았다. 한편, CsCl 존재 하에서도 근단 분열 조직의 수축은 관찰되지 않았다. 종합하면, 외부에서 처리된 CsCl은 2일된 옥수수 유식물의 뿌리의 생중량과 신장을 감소시켰으며 정단 하부의 횡축 팽창을 유도하고 *ZmKUP1*의 발현을 촉진하였다. 그러나 근단 분열조직의 수축은 없었으므로 CsCl의 효과는 주로 세포 팽창과 관련되는 것으로 판단되며 Cs^+ 와 K^+ 의 경쟁 및 비경쟁적 상호작용을 모두 포함하는 복합적인 메커니즘이 존재하는 것으로 사료된다.