

# 식물호르몬 연구의 최근 동향

홍영남

서울대학교 생물학과

식물은 그들이 처해 있는 환경에서 물질과 에너지를 이용하여 비교적 낮은 엔트로피를 유지할 수 있는 능력을 갖도록 잘 조직화되어 있다. 그렇기 때문에 사람들은 오래전부터 식물의 생장과 발달 능력에 관심을 기울이고 있었다. 71세의 다윈도 노년에 식물의 분화와 형태발생에 대한 연구를 그의 아들 프랜시스와 함께 수행했다.

다세포 생물은 하나의 기능적 단위를 형성하기 위하여 집합된 세포가 특수화된 기관과 조직으로 구성되어 있다. 유기체의 다양한 부분이 조화하여 기능하는 관계는 화학적 전달물질에 의하여 달성된다. 이 물질을 호르몬이라고 한다. 호르몬은 유기체내에서 합성되어야 하며 일반적으로 1  $\mu$ M이하의 농도에서 효과를 나타낸다. 식물의 생장과 분화를 유도하는 물질인 식물 호르몬은 근본적으로 동물 호르몬과 그 생화학적 작용이 다르지 않지만 기능적 차이가 있는 것으로 생각하고 있다.

1930년대에 이르러 비로소 옥신인 indoleacetic acid가 최초의 식물 호르몬으로 밝혀졌으며 1950년대에 와서 보다 많은 호르몬이 알려졌고 그것들의 영향 및 반응, 그리고 상호작용에 대한 연구가 진행되었다.

잘 알려진 식물 호르몬은 옥신, 지베렐린, 시토키닌, 엽시스산, 그리고 에틸렌이며 여기에서는 이들에 대한 연구내용을 간략하게 소개함으로써 식물 호르몬에 대한 연구동향을 살피고자 한다.

이들 식물 호르몬의 연구내용을 보면 다음과 같다.

## 1. 식물호르몬의 효과

옥신: ①세포의 증대와 줄기의 신장을 자극한다. ②형성층과 조직 배양에서 시토키닌과 함께 세포분열을 자극한다. ③체관부와 물관부의 분화를 자극한다. ④줄기의 절단 부위에서 뿌리의 개시, 곁뿌리의 발달, 그리고 조직 배양에서 뿌리의 분화를 자극한다. ⑤중력과 빛에 대한 뿌리와 줄기의 굴성 반응을 조절한다. ⑥정단의 눈(bud)으로 부터 방출되는 옥신은 측아(lateral bud)의 성장을 억제한다.

⑦잎의 노쇠를 지연한다. ⑧옥신은 source의 위치와 타이밍에 따라 잎이나 열매의 탈리를 저해하거나 에틸렌의 효과에 의해 촉진하기도 한다. ⑨과실의 형성과 성장을 유도한다. ⑩체관수송에 영향을 끼친다. 따라서 동화산물은 옥신 source 쪽으로 이동이 촉진된다. ⑪과실의 성숙을 지연시킨다. ⑫과인애플과의 개화를 촉진한다. ⑬꽃의 성장을 자극한다. ⑭자웅이주 꽃의 암컷화(femaleness)를 에틸렌을 매개로하여 촉진한다.

지베렐린: ①GA<sub>1</sub>은 세포의 분열과 신장을 자극하여 과신장을 초래한다. 그결과 키가 큰 식물이 생성된다. ②GAs는 장일식물에 반응하여 줄기의 신장을 야기한다. ③빛과 저온처리를 요하는 종자에서 종자 발아를 유도한다. 과실의 형성과 생장이 GAs를 외부에서 처리함으로써 유도되어 질수 있다. 그러나 체내에서의 역할은 확실하지 않다. ⑤자웅이주 꽃의 수컷화(maleness)를 유도한다. ⑥발아중인 곡류의 효소 특히  $\alpha$ -amylase의 생성을 자극한다.

시토키닌: ①시토키닌을 외부에서 처리하였을때 옥신이 있는 조직배양에서 세포의 분열을 유도한다. 이러한 것은 또한 식물에서 발생하는 crown gall tumor에서도 내재적으로 일어난다. 활발히 분열하는 세포의 조직에서 시토키닌이 발견되는 것으로 보아 시토키닌이 식물에서 이러한 기능을 수행하는

것으로 보인다. ②조직배양과 crown gall에서 시토키닌은 shoot의 개시를 촉진한다. 이끼에서는 눈의 형성을 유도한다. ③시토키닌의 처리 혹은 시토키닌의 생성을 증가시키는 유전자를 가지고 있는 transgenic 식물에서 시토키닌의 증가는 정단우성으로부터 측아의 방출을 야기한다. ④잎의 확장(expansion)은 단지 세포비대에 의한 것이다. shoot에 도달하는 시토키닌의 양은 근계내의 시토키닌양을 반영하므로, 뿌리의 성장에 잎의 총면적이 균형을 맞추는 메카니즘이라고 생각된다. ⑤잎의 노쇠를 지연한다. ⑥일부 종에서 기공 열림을 증가시킨다. ⑦시토키닌을 처리함으로써 엽록체가 축적되고 etioplast에서 엽록체로의 전환을 촉진한다.

에틸렌 : ①휴면상태로부터 해제 ②줄기와 뿌리의 성장과 분화 ③부정근 형성 ④잎과 과실의 탈리현상 ⑤일부 식물에서 꽃눈의 유도 ⑥자용이주 꽃의 암컷화 유도 ⑦개화 ⑧꽃과 잎의 노쇠 ⑨과실의 성숙을 촉진한다.

앱시스산: ①물의 부족은 기공의 닫힘을 유도하는 ABA의 증가를 초래 ②shoot의 성장을 저해한다. 이러한 것은 수분 스트레스에 대한 반응을 나타낸다. ③종자의 저장단백질 생성을 유도 ④발아하는 곡류에서  $\alpha$ -amylase 생성에 관여하는 지베렐린의 효과를 저해 ⑤종자의 휴면상태의 유도와 유지에 영향을 미친다. 그러나 낮은 온도나 빛에 의해 깨어지는 ' true dormancy ' 나 ' rest ' 의 조절 인자는 아닌 것 같다. ⑥상처에 반응하여 증가하는 ABA는 유전자의 전사를 유도하고 따라서 곤충의 공격에 대해 방어 역할을 한다.

폴리아민: 이 물질들을 호르몬으로 분류할 수 있는지는 아직 논란이 있다. 그러나 이물질은 모든 세포에 존재하며  $\mu\text{M}$ 농도에서도 세포의 성장과 발달에 영향을 끼친다. 또한 유전적으로 폴리아민의 농도가 변형된 식물체는 발달에 영향을 받는다. 예를 들어 당근이나 *Vigna*의 조직배양시 폴리아민

농도가 낮으면 칼루스만이 형성된다. 폴리아민의 농도가 높으면 embryoid가 형성된다. spermidine의 농도가 높은 담배 strain은 자방이 형성될 위치에 수술이 형성된다.

Jasmonate: 생장이나 종자발아를 저해한다. 또한 노화, 탈리, tuber형성, 과실성숙, 색소 형성, 덩굴손의 꼬임을 촉진한다. 중요한 역할중의 하나는 식물체의 방어인데 펩티드의 일종인 systemin에 의해 유도되는 방어회로의 중간체로서, proteinase inhibitor의 합성을 유도하여 곤충의 섭식을 방해한다.

Salicylic Acid: 이 물질은 *Arum*의 꽃에서 thermogenesis를 일으키는 calorogenic substance이다. 보다 일반적인 역할은 pathogenesis-related proteins의 합성을 유도하여 병원체에 대한 저항을 나타내는 것이다. 또한 꽃의 개화기간을 연장시키고, 에틸렌 합성과 종자 발아를 저해하며 상처에 따른 반응을 차단하고 ABA의 효과를 상쇄한다. 내재적 역할이 있는지는 알려지지 않았다.

Brassinosteroid: 줄기의 신장을 촉진하고 뿌리의 생장과 발달을 억제하며 에틸렌 합성과 상편생장을 촉진한다.

지난 반세기동안 식물의 발달에 미치는 식물호르몬의 효과를 연구했으나 기술적으로 어려움이 많았다. 대부분의 선구적 일은 기관을 절단하고 호르몬을 처리해서 효과를 조사하였고 호르몬들간의 조합에 의한 효과를 보았다. 아직까지도 이 수준을 넘어선것 같지 않다. 그러나 최근 식물호르몬의 작용에 대한 분자적 접근이 돌연변이를 이용하여 이루어짐으로써 호르몬의 역할에 대한 정보가 얻어지고 있으며 호르몬 생합성과 호르몬 작용에 대한 생화학적 연구가 이뤄지고 있다. 더욱이 몇종의 식물에서는 호르몬 과정에 요구되는 유전자를 분리하고 그 특성이 밝혀지고 있다. 그러나 식물호르몬은 식물의 생장에 복잡한 기능을 가지고 있기 때

문에 실질적으로 특정한 호르몬의 생합성, 대사 그리고 반응에 영향을 끼치는 돌연변이를 확인하는 것이 매우 어렵다.

최근 식물의 생장과 발달에 따른 생리현상과 그 조절메카니즘이 밝혀짐에 따라 특히 '신호 분자인 호르몬이 수용체와 상호작용하여 유도되는 분자적, 생화학적, 또는 생리적 사건들을 이끄는 반응요소로서의 효과', 즉 식물호르몬의 활성도를 깊이 다루고 있다.

## 2. 수송 메카니즘

식물 호르몬의 수송에 관한 생각은 귀리 유식물의 글광성 반응 실험을 하면서 다윈에 의해 제안 되었으나 식물 호르몬의 수송 메카니즘에 대해서는 아직 정확하게 알려져 있지 않다.

옥신은 세포에서 세포로 극성 수송되며 뿌리로 수송되는 옥신은 체관을 통하여 이루어지는 것 같다. 옥신의 수송 메카니즘의 가설로 화학 삼투설에 의한 수송이 제안되고 있다.

지베렐린은 체관부와 물관부가 모두 관여하는 것 같으며 시토키닌의 수송은 뿌리로부터 줄기로 물관부를 통해 이루어지는 것 같다.

가스 형태인 에틸렌은 합성되는 장소에서 확산에 의해 움직인다. ABA는 뿌리에서는 물관부, 잎에서는 체관부로 전해진다.

## 3. 호르몬 분석

생체내의 아주 적은 양으로 존재하는 호르몬의 정량은 최근까지도 매우 어려웠으며 다만 생물검정을 통하여 확인하였다. 그러나 HPLC, MS, 그리고 GC-MS를 통하여 호르몬을 정량하게 되었고 면역 분석방법으로 정량 및 순수분리를 할 수 있게 되면서 비록 느끼기는 하지만 식물 호르몬 연구에 면역학적 기술의 사용이

증가하고 있다. 특히 최근 전기화학적 면역분석은 생물센서기술의 새로운 기술혁신으로 각광을 받고 있다. 또한 호르몬 수용체의 확인도 면역학적 방법으로 이루어지고 있다.

#### 4. 신호 변환

세포는 외부로부터 많은 정보를 받고 정보에 따라서 반응한다. 이러한 반응은 세포의 생존방법이며 오랜 시간을 두고 진화에 온 결과로 생각된다. 세포의 반응은 막수용체를 거쳐 효과인자, 제2전령 등이 작용하고, 최종으로 전사인자, 유전자 등의 발현으로 나타난다. 이러한 세포의 반응은 신호 변환에 의해 이루어지며 대부분의 과정이 아직 밝혀지지 않은 상태이다.

최근의 연구 결과들에 의하면 식물에서도 동물의 신호변환 과정과 유사한 반응들이 일어나고 있음이 확인되고 있으나, 아직 확실한 반응경로는 어느 신호의 경우에서도 완전히 이해되고 있지는 못한 상황이다.

동물세포와 달리 식물세포의 신호변환 과정은 발달 프로그램이 보통 동물보다 더 융통성을 갖고 있고 불리한 환경조건으로부터 피할 수 없기 때문에 동물과는 다른 방법으로 조사해야 한다. 기초적 메카니즘을 제외하고는 신호작동장치의 구성과 그의 조절이 동물세포와 실질적으로 다르며 어떤 경우에는 세균과 유사한 것도 있다.

식물에서 지금까지 연구된 신호로서는 빛, 호르몬, 병원균, 중력 등을 들 수 있다. 빛의 경우 자외선, 청색광, 적색광을 신호로 이용하여 식물의 생장, 발달, 발아, 개화 및 결실 등의 생명 현상을 발현시키고 있으며, 식물 호르몬의 경우 옥신, ABA, 에틸렌 등의 신호변환 과정에 관한 연구 결과들이 보고되고 있다.

현재 식물에서의 신호 변환 연구는 신호와 현상 발현이 어떤 것이든간에 동물 신호 변환의 기본 반응들이 식물에서도 일어나고 있는지 확인하고 있는 단계이다. 그 연구 내용들을 요약하면 ①식물 세포에서도 G-단백질이 존재하며 그 역할이 무엇인지에 관한 연구, ②이노시톨 인지질 대사 과정에 관한 연구, ③세포질 내

Ca<sup>2+</sup> 농도 변화와 그 역할이 무엇인지에 관한 연구, ④단백질 인산화 반응과 단백질 키나제들에 관한 연구, ⑤신호에 의해 그 발현이 조절되는 유전자들에 관한 연구 등이 진행되고 있다.

식물 호르몬중, 옥신은 그것의 발견과 연구가 가장 오래되었음에도 불구하고 옥신이 거의 전 식물발달에 관여하므로 해서 옥신의 작용에 대한 이해에 매우 어려움이 있다. 최근 애기장대를 재료로 한 돌연변이로 옥신작용에 대한 억제유전자의 연구가 진행되고 있어 옥신에 의한 신호변환과정이 밝혀질 것으로 기대한다.

에틸렌의 삼중반응(하배축 신장억제, 하배축의 굽어짐, 혹은 단단해짐)에 대한 형태발생 돌연변이를 이용한 에틸렌의 신호변환에 대한 연구가 활발이 이루어지고 있다.

ABA에 대한 돌연변이 *abi1*을 이용한 연구로부터 ABA의 신호변환 과정에서 ABII의 역할에 대한 2가지 가능한 모델을 제안하고 있다. 특히 신호변환과정에서 Ca<sup>2+</sup>의 제2차전령으로써의 작용이 잘 알려지고 있다.

그러나 신호변환 과정에 대한 요인분석은 매우 어렵다. 왜냐하면 신호에 의한 반응양식이 다양하며 반응양식들 간의 상호작용이 복잡하게 일어나기 때문이다. 신호변환 과정은 직선적으로 일어나는 세트가 아니라 망상적으로 일어나는 세트이기 때문이다.

## 5. 식물의 형태

식물의 형태는 세포의 모양에 크게 의존한다. 각세포의 모양은 세포벽의 확장 방향과 세포벽의 섬유소 미세섬유의 방향지어짐에 의해 형성된다. 표층 미세소관이 섬유소 미세섬유의 방향지어짐과 식물세포벽의 확장방향을 조절할 것이라는 생각은 오래되었다. 그리고 식물호르몬이 미세소관의 재방향지어짐을 조절하므로 식물의 형태형성에 중요함이 제안된 후 최근 형광현미경의 발달로 미세소관과 식물의 형태에 관한 연구가 재조명을 받고 있다. 호르몬에 의해 유도되는 표층미세소

관 재방향형성에 대한 연구는 이에 의한 유전자 발현과 단백질 인산화와 같은 생화학적 사건들도 대상으로 삼고 있다.

## 6. 막수송

막수송이 식물 호르몬의 생리적 작용에서 중심적 역할을 하고 있음을 깨달은 것은 오래됐다. 특히  $H^+$ -ATPase의 생리적 조절에 대하여 많은 관심을 갖게 되었으며, 이 효소에 의한 세포의 이온환경의 변화가 식물 세포벽의 산성화를 일으키고 알려진지 오래다.

최근  $H^+$ -ATPase 유전자 발현과 관계해서 세포벽 산성 성장설에 대한 찬반 논쟁이 일고 있는데 이는 세포벽의 풀림인자(expansin)에 대한 연구에 박차를 가하고 있다. 현재 이 expansin 유전자의 발현과 expansin 순수분리가 이루어지고 있으며 오랜 세포벽 신장연구에 새로운 활기를 찾고 있다.

이온통로에 대한 호르몬 조절의 좋은 예는 ABA의 기공 공변세포에 대한 작용이다. 지난 10년 이상, 공변세포는 식물의 이온통로 기능과 신호를 보내는 기능에 대한 연구에 초점이 되어 왔다. ABA에 의한 공변세포의 삼투조절과  $K^+$  흐름은 ABA의 신호변환 과정 연구에 좋은 징표가 되고 있다.

## 7. 전망

다윈과 Julius von Sachs가 제안했던 ‘기관형성물질’이 식물의 발달에 유발요인으로 등장한지 100년이 넘었으나 지금까지 동물 호르몬과 달리 식물 호르몬의 효과에 대한 자세한 메커니즘은 아직도 명확하지 않다. 식물의 서로 다른 조직들은 같은 호르몬에 대하여 다른 반응을 하고 있으며 특히 호르몬의 농도의 차보다는 그 조직의 감수성의 차가 호르몬의 효과를 결정하는 것 같다. 그러므로 외부로부터 호르몬을 처리하여 그 효과를 조사하는데는 많은 문제가 따른다.

그러나 최근 분자생물학의 발전으로 식물 호르몬에 관한 연구도 다시 부흥기를



맞게 되었다. 즉, 호르몬의 작용을 식물을 그대로 두고 접근할 수 있는 기술이 개발되고 있으며 호르몬 돌연변이를 이용하여 호르몬에 의한 식물의 반응을 유전자 발현과 연결하여 체계적으로 분석할 수 있게 되었다.

앞에서 언급한 연구내용들에 대하여 호르몬의 효과를 재확인하는 작업과 식물의 분화 및 형태발생에 대한 요인분석이 이루어질 것이다.

## 참 고 문 헌

1. A. N. Binns. 1994. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 173-196.
2. M. R. Blatt and G. Thiel. 1993. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 543-567.
3. C. Bowler and N. H. Chua. 1994. *The Plant Cell.* 6: 1529-1541.
4. P. M. Chandler and M. Robertson. 1994. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 113-141.
5. P. J. Davies. 1995. *Plant Hormones: Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*, Kluwer Academic Publishers, London.
6. A. M. Jones. 1994. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 393-420.
7. H. Klee and M. Estelle. 1991. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 529-551.
8. H. Mohr and P. Schopfer. 1995. *Plant Physiology*, Springer-Verlag, Berlin.
9. G. Sembdner and B. Parthier. 1993. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 569-589.
10. H. Shibaoka. 1994. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 45: 527-544.