

Polyamine이 옥수수 지엽초 절편에서 오옥신 이동에 미치는 영향

許允禎·鄭恩朱·李峻承

(梨花女子大學校 自然科學大學 生物科學科)

Effect of Polyamine on Auxin Polar Transport in Corn Coleoptile Segments

Heo, Yoon Jeoung, Eun Joo Chung and June Seung Lee

(Department of Biology, Ewha Womans University, Seoul)

ABSTRACT

The effects of polyamines on auxin polar transport were studied in corn coleoptile segments. Among putresine, spermidine and spermine tested in labelled auxin transport, spermidine inhibited auxin polar transport most strongly. Its inhibitory effect appeared after 1 h of transport period. Spermidine inhibited labelled auxin and ^{14}C -benzoic acid accumulation into the tissue in the various pH range tested (pH 4.0-pH 8.0). These results suggest that the inhibition of auxin transport may not be due to decrease in pH by spermine the effect of decreased pH in the extracellular space.

서론

Polyamine은 동물, 식물 및 미생물 등 모든 생명체에서 발견되며 다양한 생리적 기능을 갖는 것으로 알려져 있다. Polyamine의 생합성 능력이 결여된 돌연변이체나 polyamine 생합성 억제제를 처리한 세포는 정상적으로 성장, 분화하지 않는다(Slocum *et al.*, 1984; Smith, 1985). 이러한 돌연변이체에 polyamine을 첨가하였을 때 정상적인 성장 및 분화가 회복되는 것으로 보아 polyamine이 모든 세포의 성장 분화에 중요한 역할을 한다는 것을 암시한다. 식물에서 polyamine은 꽃의 형성(Kaur-Sawhney *et al.*, 1988)과 발달(Slocum and Galston, 1985)을 촉진하고 세포분열(Walker *et al.*, 1988)과 callus로부터 배발생(Frienberg *et al.*, 1984) 그리고 뿌리 형성을 촉진하고(Palavan-Unsal, 1987) 노화를 억제하는(Kaur-Sawhney *et al.*, 1982; Cheng and Kao, 1983) 등 식물의 성장과 분화 및 발생에서 전반적인 생리과정을 조절하는 내생물질이다.

Polyamine이 다양한 생리작용을 나타내는 근본적인 기작이 무엇인지 아직 밝혀져 있지는 않으나 생리적인 pH에서 polyamine이 다가양이온으로 존재하기 때문에 세포내

중요한 다가음이온인 DNA나 RNA에 결합하여 이들에 암호화된 정보의 전사나 번역에 영향을 미치거나(Gallo *et al.*, 1986) 세포막의 인지질과 같은 음이온 부위와 결합하여 세포막 성분의 분해를 유발시키는 조건에서 막을 안정시킨다는 작용기작이 제시되고 있다.

Polyamine이 식물의 성장과정에서 여러 가지 역할을 한다면 성장조절 물질로 가장 중요한 역할을 하는 auxin의 작용이나 이동에 직접 또는 간접적으로 관여할 가능성이 있다. 따라서 본 실험은 polyamine이 auxin의 이동에는 어떤 영향을 미치는지 그 영향이 auxin 이동계에 직접적으로 작용하는지 또는 간접적인 영향을 미치는지를 조사하기 위해서 수행하였다.

재료 및 방법

실험재료. 옥수수(*Zea mays* L. Golden×Bantam) 종자를 Mulkey *et al.*(1981)의 방법에 의하여 증류수에 6시간 동안 침액시킨 다음 사각형의 배양접시(27×20×2.5 cm; 길이, 넓이, 높이)에 증류수로 적신 휴지를 깔고 세로 4-5 cm 간격으로 옥수수 종자를 일렬로 배열시켰다. 종자를 심은 배양접시는 증류수가 들어 있는 큰 사각용기(37×33×3.5 cm)에 수직으로 세워서 3일 동안 26±1°C 암실에서

이 논문은 과학재단 목적기초 연구비지원에 의해서 수행된 것임.

발아시켜서 자엽초의 길이가 2 cm 정도 될 때 실험재료로 사용하였다.

Indolyacetic acid- $5\text{-}^3\text{H}$ (^3H -IAA, 1.0 Ci/mmol)은 Israel의 Rotem Industries Ltd.에서, [$7\text{-}^{14}\text{C}$]-benzoic acid(16.0 mCi/mmol)은 E.I. du Nemours & Co.에서 구입하였다. Putrescine(No. P-7505), spermidine(No. S-2501) 그리고 spermine(No. S-3256)은 Sigma 제품을 사용하였다.

오옥신 이동. 이동 실험은 Keitt and Baker(1966)의 방법으로 하였다. 50 mM potassium-phosphate 완충용액(pH 6.4)을 이용하여 1.5% 한천배지를 만든 다음 직경 6 cm인 petri 접시에 3 ml를 붓고 원하는 시약을 첨가하여 굳힌다. 같은 방법으로 만든 일정농도의 (10^{-7} - 10^{-3} M) polyamine이 함유된 한천조각($2\times 2\times 2$ mm)을 receiver block으로 사용하고, ^3H -IAA가 함유된 같은 크기의 한천조각을 donor block으로 사용하였다. 오옥신의 이동은 옥수수 자엽초의 tip 2 mm를 제거한 뒤 10 mm 길이로 자르고 원하는 농도의 polyamine이 포함된 50 mM potassium-phosphate 완충용액(pH 6.4)에 $26\pm 1^\circ\text{C}$ 암실에서 90분간 incubation시켰다. 전처리한 끝난 조직은 가운데 부분을 5 mm로 자르고 receiver agar block 위에 수직으로 세운 뒤 조직의 상반부에 ^3H -IAA가 함유된 donor block을 얹어 $26\pm 1^\circ\text{C}$ 암실에서 오옥신 이동실험을 수행하였다. 일정시간이 지나면 donor block과 조직을 제거하고 receiver block만을 취하여 scintillation fluid(100 g Naphthalene + 0.25 g POPOP + 1 g PPO/1000 ml Dioxane) 5 ml에 넣고 1시간 이상 방치한 다음 Liquid Scintillation Counter(Beckman LS 6800)로 방사능도를 측정하였다.

조직내에 축적된 오옥신의 양 측정. Edward and Goldsmith(1980)의 방법을 수정하여 수행하였다. 길이 5 mm인 옥수수 자엽초 조직을 ^3H -IAA를 포함한 완충용액에 넣고 12시간 동안 $26\pm 1^\circ\text{C}$ 의 암실에서 incubation한 다음 조직 절편을 50 mM potassiumphosphate 완충용액(0°C)으로 3회 정도 씻고 물기를 제거한 후 위와 같은 방법으로 방사능도를 측정하였다.

pH에 대한 영향. pH 변화에 따른 ^3H -IAA와 ^{14}C -benzoic acid의 축적을 관찰하고자 potassium-phosphate와 citrate를 섞어 pH 4.0-pH 8.0까지의 완충용액을 만들었다. 각각 pH가 다른 완충용액에 ^3H -IAA, ^{14}C -benzoic acid와 5 mm의 조직절편을 넣고 앞의 실험과 같은 방법으로 수행하였다.

결 과

일반적으로 동식물에서 가장 흔히 검출되고 있는 polyamine은 putrescine(Put), spermidine(Spd), spermine(Spm)으로써 본 실험에서도 이 세 가지 polyamine을 사용하여 오옥신 이동에 미치는 영향을 조사하였다. 각각 10^{-3} M의

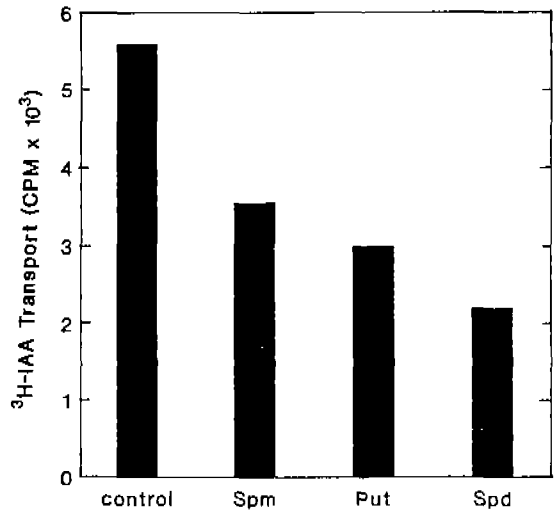


Fig. 1. Effect of polyamines on auxin polar transport in corn coleoptile segments. Transport represents the radioactivity (cpm) collected in the receiver agar blocks at the end of 4 h transport period. Donor blocks containing ^3H -IAA (30,000 cpm/block) were placed on the apical end of a coleoptile segment. Spm (10^{-3} M); Put (10^{-3} M); Spd (10^{-3} M).

polyamine이 포함된 완충용액에 90분간 전처리한 옥수수 자엽초 조직에서 ^3H -IAA의 이동을 조사한 결과 Fig. 1과 같은 결과를 얻었다.

Fig. 1에 의하면 polyamine은 모두 오옥신의 이동을 억제시켰으며 특히 Spd는 65%로 가장 큰 억제효과를 보였다. 따라서 이후의 이동 실험은 Spd만을 사용하여 실험하였다. Fig. 2는 Spd의 농도 변화에 따른 오옥신 억제효과를 비교한 것으로 10^{-4} M까지는 약 20% 정도로 큰 억제효과는 없었으나 10^{-3} M에서는 가장 효과적인 억제작용이 나타났다. 일반적으로 식물세포에 존재하는 polyamine의 양은 호르몬의 양과는 달리 10^{-3} M 정도로 비교적 고농도로 존재하는 것으로 알려져 있는데 본 실험에서 10^{-3} M에 의한 억제효과도 어떤 생리적 의미가 있는 현상일 수 있다고 생각한다. Fig. 3은 Spd에 의한 억제효과가 시간의 경과에 따라서 어떻게 나타나는지 조사한 것이다. 10^{-3} M의 Spd가 포함된 완충용액에 90분간 전처리한 자엽초 조직의 오옥신 이동은 Spd에 의해 처음 1시간 이내에 이미 60% 정도로 큰 억제효과를 보였으며, 이 효과는 6시간 지속적으로 나타나고 있었다.

세포 수준에서 오옥신의 이동은 세포질내로 오옥신이 유입되는 과정(uptake)과 세포질에서 세포막으로 유출되는 과정(efflux)으로 나눌 수 있고 조직에서 오옥신의 이동량은 결국 이 두 과정에 의해서 조절되는데, Spd도 위의

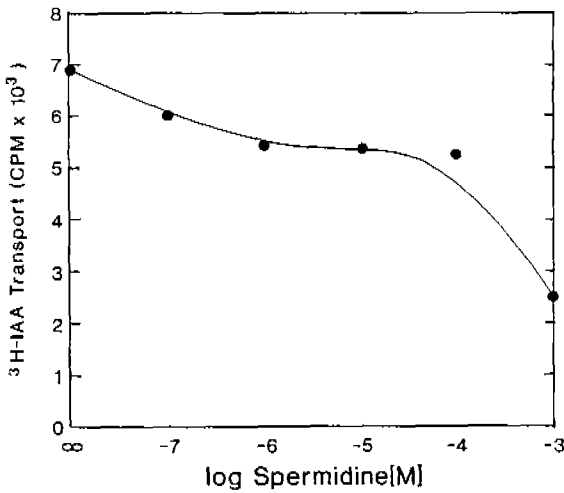


Fig. 2. Transport of labelled auxin as a function of various concentrations of Spd. Transport represents the radioactivity (cpm) collected in the receiver blocks as the end of a 4 h transport period.

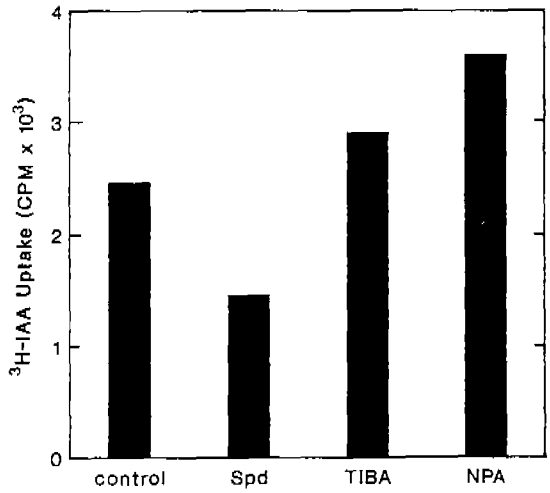


Fig. 4. Effect of auxin transport inhibitors on labelled auxin uptake in corn coleoptile segments. Five mm slices of the coleoptiles were floated on the buffer containing ³H-IAA (20,000 cpm/ml) and the radioactivity taken up by the 5 tissues was measured after 12 h of incubation period. Spd (10⁻³ M); TIBA (10⁻⁵ M); NPA (10⁻⁶ M).

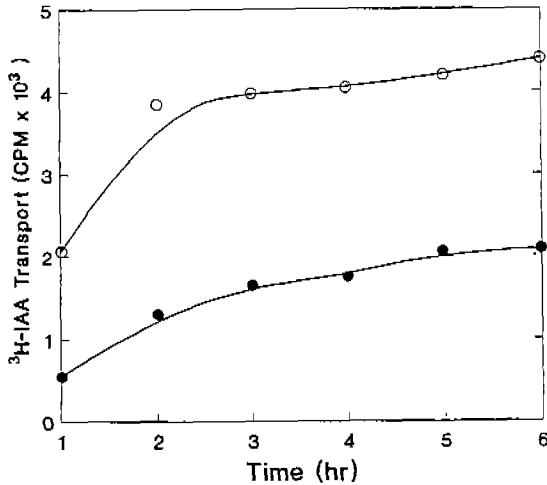


Fig. 3. Time course for labelled auxin transport in corn coleoptile segments preincubated with 10⁻³ M Spd for 90 min. Transport represents the radioactivity (cpm) collected in the receiver blocks at the end of indicated transport periods.

유입과정이나 유출과정 혹은 이 두 과정 모두에 영향을 미쳐서 결과적으로 옥옥신 이동을 억제하였다고 생각할 수 있다. 1-N-Naphthylphthalamic acid(NPA)나 2,3,4-triiodobenzoic acid(TIBA)는 옥옥신의 이동을 특이하게 효과적으로 억제시키는 물질로 알려져 있는데 이들은 옥옥신 유출 운반체(efflux carrier)에 작용하여 옥옥신의 이동을 저해

Table 1. Effect of spermidine and NPA on labelled auxin uptake in 5 mm-long corn coleoptile segments in the presence or absence of 10⁻⁵ M NPA

Accumulated ³ H-IAA (CPM*)	
Control	2504.2
SPD (3×10 ⁻³ M)	2095.2
NPA (10 ⁻⁵ M)	3054.5
SPD (3×10 ⁻³ M) + NPA (10 ⁻⁵ M)	2095.2

*Radioactivity taken up by the 5 tissues. Averages from four experiments with five slices each. Incubation time, 12 h.

하며, 따라서 이들 물질들을 처리한 조직에서는 옥옥신의 세포내 축적이 일어난다. Spd에 의한 옥옥신 이동 억제작용이 위의 NPA나 TIBA와 같은 유출과정에 작용하는지 알아보기 위해서 Spd에 의해서도 옥옥신이 조직내에 축적되는 가를 확인하였다. Fig. 4에서 보면 각각의 물질이 옥옥신 이동을 50% 정도 억제시키는 농도로 NPA(10⁻⁶ M), TIBA(10⁻⁵ M)를 처리한 조직에는 대조구보다 적어도 10-30%나 많은 양의 옥옥신 축적이 일어났으나 Spd를 처리한 조직에서는 오히려 대조구보다도 약 40% 적은 양이 축적되었다. 이것은 Spd가 NPA 등과는 달리 옥옥신의 유입과정을 억제시키므로 결과적으로 옥옥신의 이동을 억제시키는 것을 의미한다. 이러한 사실을 확인하기 위하여

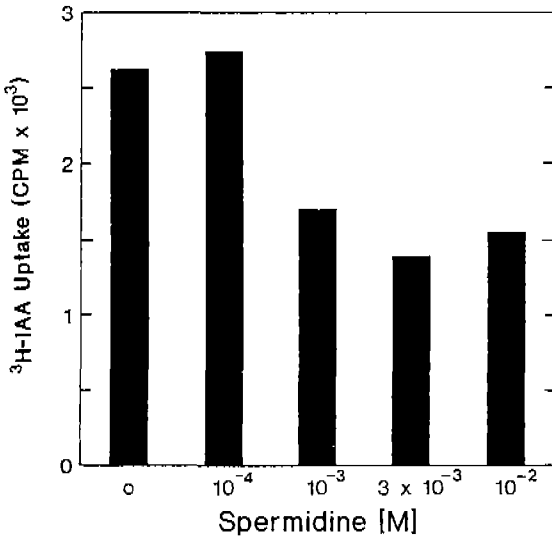


Fig. 5. Effect of Spd concentrations on the labelled auxin uptake in corn coleoptile segments. 5 mm slices of the corn coleoptiles were floated on the buffer containing ³H-IAA (20,000 cpm/ml). The radioactivity taken up by the 5 tissues was measured after 12 h of incubation period.

NPA와 Spd를 동시에 처리하여 측정되는 양을 비교하였다. Table 1에 의하면 Spd를 처리한 조직에는 대조구의 약 80%, NPA를 처리한 조직에는 120%의 오옥신이 축적되었으나 Spd와 NPA를 동시에 처리한 조직에는 약 83%가 축적되었다. 즉 Spd만을 처리한 조직이나 Spd와 NPA를 동시에 처리한 조직에 축적되는 오옥신의 양이 비슷한 양상을 보인 것은 Spd가 오옥신의 흡입 자체를 억제시켰기 때문에 NPA에 의한 유출 억제효과가 사라진 결과로 이것은 Spd이 오옥신의 흡입과정을 억제시킨다는 증거가 된다.

Fig. 5는 Spd의 각 농도에 대한 오옥신의 유입 억제효과가 어떻게 나타나는가를 조사한 것으로서 Spd의 농도가 10⁻⁴ M까지 유입의 억제효과는 현저하지 않았으나 10⁻³ M부터는 포화효과를 보이고 있어 Fig. 2의 Spd 농도에 대한 오옥신 이동 억제 양상과 상당히 비슷한 것으로 관찰되고 있다.

세포안으로 향한 오옥신의 유입은 세포밖의 pH에 따라 크게 영향을 받는데 약산(pKa=4.7)인 오옥신이 해리되지 않은 상태(IAAH)가 해리된 상태(IAA⁻)보다 세포막에 대한 투과성이 높기 때문에 외부의 pH가 산쪽에 가까울수록 상대적으로 오옥신 유입은 효과적이다. Spd에 의한 오옥신 유입 억제효과가 세포밖 또는 세포밖의 pH에 어떤 영향을 주어서, 즉 pH를 높이기 때문에 흡입이 억제될 가능성이 있다. Fig. 7은 각각의 다른 pH 조건에서 오옥신의 흡입

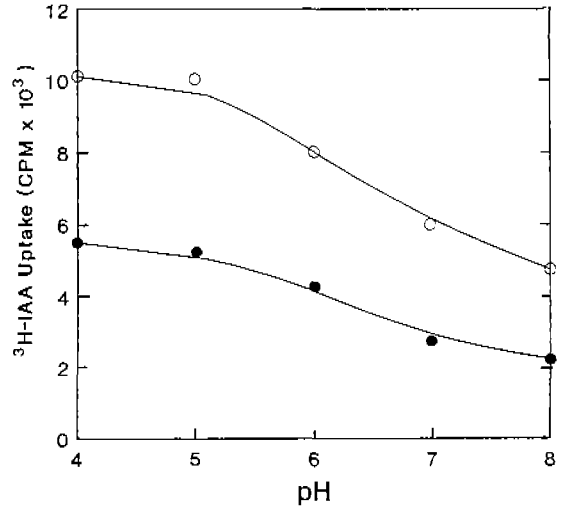


Fig. 6. pH dependence on labelled auxin uptake into the corn coleoptile segments in the presence (open circle) or absence (closed circle) of 3 × 10⁻³ M Spd. The radioactivity taken up by the 5 tissues was measured of 12 h of incubation period.

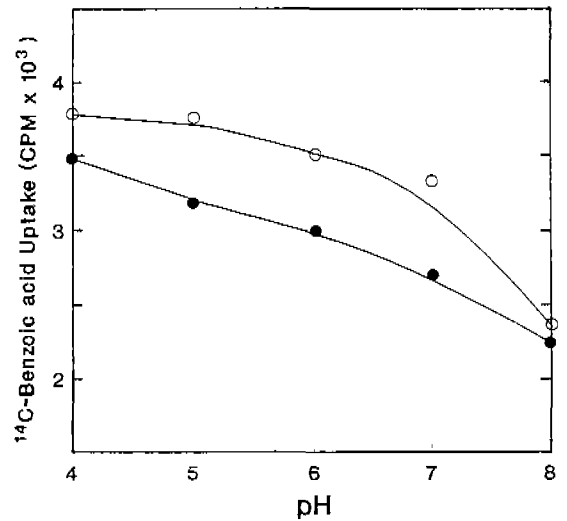


Fig. 7. pH dependence on ¹⁴C-benzoic acid uptake into the corn coleoptile segments in the presence (open circle) or absence (closed circle) of 3 × 10⁻³ M Spd. The radioactivity taken up by the 5 tissues was measured.

과정에 Spd이 어떻게 영향을 미치는가를 조사한 것이다. 그림에서와 같이 대조구에서 pH가 증가할수록 흡입되는 양이 현저히 감소하는 것을 관찰할 수 있는데 Spd를 처리한 경우에도 각각의 pH에서 대조구의 약 40-50% 작은 양으로 거의 비례하여 감소함을 볼 수 있다. 이 결과는 Spd이

세포밖의 pH에 영향을 주어 옥옥신 유입을 억제시킨 것이 아님을 시사한다.

Spd이 세포밖이나 세포벽의 pH에는 어떤 영향도 주지 않는 사실을 다시 확인하기 위하여 옥옥신과 비슷한 양상으로, 즉 pH 의존적으로 세포안으로 흡입되는 ^{14}C -Benzoic acid의 흡입량을 조사하였다. Fig. 8에서도 pH 4-pH 7까지는 앞의 Fig. 7의 옥옥신의 흡입과 비슷한 양상으로 pH 증가에 따라서 흡입이 감소하며 Spd를 처리했을 때 약 30% 정도 적은 양의 옥옥신이 같은 기온기로 pH에 따라 감소됨을 알았다.

고 찰

옥옥신이 식물의 성장과 분화를 조절하는 가장 중요한 호르몬이며, 옥옥신의 극성 이동이 세포내 옥옥신의 미세 분포를 결정한다는 점에서 옥옥신의 극성이동이 다양한 생리현상을 조절한다는 실험 결과가 보고되어 왔다(Goldsmith, 1977). Polyamine은 식물 성장, 발생, 분화 등의 생리과정 전반에 관여하며, 또한 이런 생리과정을 조절하는 여러 가지 호르몬에 의해 내생 polyamine의 양이 변한다는 점에서 식물의 성장조절 물질로서 최근 많은 관심을 끌고 있다(Evans and Malmberg, 1989). 식물성장, 조직분화 등의 생리과정에서 공통적으로 작용하는 옥옥신과 polyamine이 어떤 상호작용이 있으리라 쉽게 추측할 수 있음에도 불구하고 이에 대한 보고는 제한적이어서 주로 옥옥신에 의한 내생 polyamine의 양적 변화에 대한 몇 가지 실험 결과만이 보고되어 있을 뿐이다(Palavan-Unsal *et al.*, 1984).

본 연구는 옥옥신 극성이동에 대한 polyamine의 효과를 조사함으로써 polyamine과 옥옥신간의 상호작용에 대한 이해를 돕고자 수행한 것이다. 본 연구결과 옥수수 자엽초 조직 절편에서 농도(10^{-3})의 polyamine은 모두 옥옥신 이동을 억제하였다(Fig. 1). 시간에 따른 옥옥신 이동량을 비교해 보면 Spd는 처음 1시간부터 현저히 억제효과를 보이고 있으나(Fig. 3), 3시간 이후의 옥옥신 이동곡선의 기울기는 Spd를 처리한 조직에서 대조구나 큰 차이를 보이지 않았다. 옥옥신 이동곡선의 기울기가 옥옥신 이동실험 시작 3시간 후 현저히 감소하는 것은 조직 자체의 노화나 옥옥신 대사(de La Funte and Leopold, 1970)와 관련된 현상일 가능성이 있는데 Spd의 처리가 3시간 이후의 기울기에 영향을 주지 않았다는 사실(Fig. 3)은 그 옥옥신 이동 억제효과가 2차적인 것이 아니라 옥옥신 이동과정에 직접 영향을 준 결과임을 시사한다.

세포수준에서 옥옥신 이동은 세포질내로 옥옥신이 유입되는 과정(uptake)과 세포질에서 세포밖으로 유출되는 과정(efflux)으로 이루어져 있으며 이 두 과정 모두 세포막의 운반체 단백질에 의해 조절된다. 현재 옥옥신 이동을 특

정하게 억제하는 효과를 가진 물질로 NPA, TIBA, morpha-ctin 등은 옥옥신 유출 운반체(efflux carrier)에 작용하여 식물 조직에서 옥옥신 이동을 저해하는 것으로 알려져 있다. 이들 물질이 옥옥신의 유출과정을 특이하게 억제한다는 증거는 조직 절편에서 이들이 옥옥신 이동을 억제하는 것과는 달리 조직 절편이나 세포, 세포막 vesicle에서 옥옥신의 축적은 오히려 증가시키는 때문이다(Sussman and Goldsmith, 1981a, b; Hertel *et al.*, 1983). 이는 이들 물질이 세포질에서 세포밖으로의 옥옥신 유출을 억제한 결과 조직내에는 더 많은 양의 옥옥신이 축적된 것으로 해석된다.

그러나 Spd의 옥옥신 이동 억제 효과가 NPA나 TIBA처럼 옥옥신의 유출과정을 억제한 결과가 아님은 옥옥신 축적을 실험한 결과에서 분명히 나타난다. 즉, NPA나 TIBA가 옥수수 자엽초 조직 절편에서 ^3H -IAA의 축적에 대조구보다 촉진한 것과 달리 NPA와 Spd 효과의 차이는 약산인 ^{14}C -benzoic acid의 축적에 대한 작용에서도 나타난다. Sussman and Goldsmith(1981a, b)의 보고에 따르면 NAP는 benzoic acid의 축적에는 아무런 영향을 주지 않는데 본 실험 결과에서 Spd는 benzoic acid의 축적을 억제하는 효과를 보였다(Fig. 8). 특히 Spd과 NPA가 ^3H -IAA 축적을 촉진하는 효과가 사라지는 것을 관찰할 수 있었는데 이는 Spd이 옥옥신의 유입을 저해한다는 사실을 보여주고 있다(Table 1).

따라서 Spd의 옥옥신 이동 억제효과는 옥옥신의 유출보다는 유입과정에 작용한 결과일 가능성이 있다. 식물세포에서 옥옥신의 유입은 세포안과 밖의 pH 차이에 매우 민감한 과정으로 세포밖의 pH가 낮을수록 세포내로 들어오는 옥옥신의 양이 증가한다. 이는 약산인 옥옥신이 해리되지 않는 형태(IAAH)에서 해리된 형태(IAA $^-$)보다 세포막에 대한 투과성이 높기 때문이다. 본 실험 결과에서 Spd이 IAA 뿐만 아니라 Benzoic acid의 축적 역시 억제하였으며, 비교적 농도에서 그 억제효과를 보였기 때문에 Spd이 염기로 작용하여 배양액의 pH를 증가시킴으로써 약산의 유입을 억제할 가능성이 있을 것이다. 만약 그렇다면 Spd의 옥옥신 유입 억제효과는 pH가 높아질수록 현저히 감소할 것으로 생각된다. 그러나 배양액의 pH를 4에서 8로 높여도 Spd의 억제효과는 큰 영향을 받지 않았다. 그 뿐만 아니라 Spd를 처리한 조직이나 처리하지 않은 조직이나 옥옥신의 유입은 pH 의존적인 양상을 보였다(Fig. 7). 이런 결과는 Spd에 의한 옥옥신 억제가 pH를 변화시킨 결과가 아님을 보여준다. 그 보다는 Spd이 옥옥신 유입 운반체에 영향을 주었을 가능성이 있다고 생각된다. *In vitro* system을 이용하여 옥옥신 유입을 연구한 최근 보고에 의하면 옥옥신 유입 운반체는 전기발생적(electrogenic)이므로 세포막 포텐셜의 변화에 민감하게 영향받는다(Sabater and Rubery, 1987). 또한 강한 양이온을 띠는 Spd이 세포막의 특성을 변화시킨다는 실험적 증거가 보

고되어 있다(Roberts *et al.*, 1986). 따라서 Spd은 세포막 포텐셜에 영향을 줌으로써 오옥신 유입 운반체에 작용할 수 있을 것이다.

이러한 결과로 볼 때 세포내 polyamine 양의 변화는 오옥신 유입에 영향을 줌으로써 결과적으로 세포내 오옥신 농도에 영향을 줄 수 있을 것으로 생각된다. 한편 외부에서 처리한 polyamine이 비교적 고농도에서만 오옥신 이동 억제효과를 나타낸 본 실험 결과는 이들의 uptake가 제한적이기 때문(Young and Galston, 1983)으로 추측된다. 그러나 내생 polyamine이 어떻게 오옥신 이동과정을 조절하여 오옥신과 상호작용하는 가는 더 많은 연구가 필요하다.

적 요

Polyamine이 옥수수 자엽초 절편에서 오옥신 이동에 미치는 영향을 조사하였다. 동식물에서 흔히 검출되는 polyamine으로서 putrescine(Put), spermine(Spm), spermidine(Spd)은 모두 오옥신의 이동을 억제시키며 그 중에서 Spd가 65%로 가장 큰 억제효과를 나타내었다. Spd는 오옥신의 세포내로 향한 흡입과정을 억제시키므로써 오옥신 이동을 억제시켰다. 오옥신의 흡입과정은 세포벽을 포함한 세포외부의 pH에 민감한 반응인데, Spd는 pH 4-pH 8의 범위내에서 모두 같은 비율로 오옥신의 흡수를 억제시켰다. 또한 오옥신과 같은 양상으로 pH 의존적으로 세포내로 흡수되는 ^{14}C -benzoic acid의 흡수도 Spd에 의해서 같은 비율로 억제되는 것으로 보아 Spd가 세포벽의 pH를 변화시키므로 오옥신 이동을 억제시키는 것은 아니라고 생각한다.

참 고 문 헌

- Cheng, S.H. and C.H. Kao. 1983. Localized effect of polyamines on chlorophyll loss. *Plant Cell Physiol.* **24**: 1463-1467.
- de la Funte, R.K. and A.C. Leopold. 1970. Time course of auxin stimulation of growth. *Plant Physiol.* **46**: 186-189.
- Edwards, K.L. and M.H.M. Goldsmith. 1980. pH-dependent accumulation of indoleacetic acid by corn coleoptile sections. *Planta* **147**: 457-466.
- Evans, P.T. and R.L. Malmberg. 1989. Do polyamines have roles in plant development? *Ann. Rev. Plant Physiol.* **40**: 235-269.
- Fienberg, A.A., J.H. Choi, W.P. Lubich and Z.R. Sung. 1984. Developmental regulation of polyamine metabolism in growth and differentiation of carrot culture. *Planta* **162**: 532-539.
- Gallo, C.T., R.A. Koza and E.J. Herbst. 1986. Polyamines and HeLa-cell DNA replication. *Biochem. J.* **238**: 37-42.
- Hertel, R., T.L. Lomax and W. Briggs. 1983. Auxin transport in membrane vesicles from *Curcubita pepo* L. *Planta* **157**: 1983-2001.
- Kaur-Sawhney, R., L.M. Shin, H.E. Flores and A.M. Galston. 1982. Relation of polyamine synthesis and titer to aging and senescence in oat leaves. *Plant Physiol.* **69**: 405-410.
- Keitt, G.W. and R.A. Baker. 1966. Auxin activity of substituted benzoic acids and their effect on polar auxin transport. *Plant Physiol.* **41**: 1561-1569.
- Mulkey, T.J., K.J. Kuzmanoff and M.L. Evans. 1981. Correlations between proton efflux patterns during geotropism and phototropism in maize and sunflower. *Planta* **152**: 239-241.
- Palavan-Unsal, N. 1987. Polyamine metabolism in the roots of *Phaseolus vulgaris*-interaction of inhibitors of polyamine biosynthesis with putrescine in growth and polyamine biosynthesis. *Plant Cell Physiol.* **28**: 565-572.
- Roberts, D.R., E.B. Dumbroff and J.E. Thomson. 1986. Exogenous polyamine alter membrane fluidity in bean leaves. *Planta* **167**: 395-401.
- Sabater, M. and P.H. Rubery. 1987. Auxin carrier in *Cucurbita* vesicles I. Imposed perturbations of transmembrane pH and electrical potential gradients characterised by radioactive probes. *Planta* **171**: 501-506.
- Slocum, R.D. and A.W. Galston. 1985a. Changes in polyamine biosynthesis associated with postfertilization growth and development in tobacco ovary tissue. *Plant Physiol.* **79**: 336-343.
- Slocum, R.D., R. Kaur-Sawhney and A.W. Galston. 1984. The physiology and biochemistry of polyamines in plants. *Arch. Biochem. Biophys.* **235**: 283-303.
- Smith, T.A. 1985. Polyamines. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **36**: 117-143.
- Sussman, M.R. and M.H.M. Goldsmith. 1981. Auxin uptake and action of *N*-1-naphthylphthalamic acid in corn coleoptiles. *Planta* **150**: 15-25.
- Sussman, M.R. and M.H.M. Goldsmith. 1981. The action of specific inhibitors of auxin transport on uptake of auxin and binding of *N*-1-naphthylphthalamic acid to a membrane site in maize coleoptiles. *Planta* **152**: 13-18.
- Young, N.D. and A.W. Galston. 1983. Are polyamines transported in etiolated peas? *Plant Physiol.* **73**: 912-914. (1991. 11. 5 接受)