

Polyamine 합성 저해제와 Polyamine이 대두 자엽 부정근의 형성에 미치는 영향

韓泰鎭* · 李東原 · 李舜熙¹

翰林大學校 自然科學大學 生物學科, ¹延世大學校 理科學 生物學科

Effects of Polyamine Inhibitors and Polyamines on the Adventitious Root Formation from Soybean Cotyledons

Tae Jin HAN*, Dong Won LEE and Sun Hi LEE

Department of Biology, Hallym University, Chuncheon: and

Department of Biology, ¹Yonsei University, Seoul. *Corresponding author.

In order to study on the effect of polyamine inhibitors and polyamines on adventitious root formation, the correlation between adventitious root formation and polyamine levels were investigated in cultured soybean (*Glycine max* L.) cotyledons. Adventitious root formation was inhibited in medium containing 10^{-4} - 10^{-2} M polyamine inhibitors such as α -difluoromethylornithine (DFMO), α -difluoromethylarginine (DFMA), cyclohexylammonium sulfate (CHA), dicyclohexyl-amine (DCHA) and methylglyoxal-bis (guanylhydrazone) (MGBG). An inhibitory effects at 10^{-3} M MGBG were much higher than other treatments. Treatment with 10^{-3} M MGBG plus 10^{-5} M spermine led to reversal of the effects of MGBG alone. The polyamine levels were sharply increased in the first few days in each treatment compared to control. The remarkably increasing polyamine contents were observed in medium supplemented spermine.

Key word: adventitious root, polyamine inhibitor, soybean

서 론

Jarvis 등(1985)은 *Phaseolus aureus*에서 polyamine이 부정근의 유도과 초기 생장 과정에 필수적이라고 하였으며, Friedman 등(1985)은 녹두의 하배축에서 indole-3-butyric acid(IBA)에 의한 부정근 형성시 조직 내 polyamine의 양이 증가한다고 하였다. 그러나 이러한 polyamine은 그 생합성 과정은 비교적 상세히 밝혀져 있으나 기관의 분화 조절 작용에 대해서는 아직 충분한 연구가 이루어져 있지 않다.

식물에서의 polyamine 생합성은 arginine과 ornithine이 arginine decarboxylase(ADC)와 ornithine decarboxylase(ODC)를 통하여 putrescine이 합성되고(Evans and Malmberg,

1989) 이때 생성된 putrescine은 S-adenosyl-methionine decarboxylase(SAMDC)에 의하여 spermidine과 spermine으로 전환된다(Smith, 1985). 이러한 과정에서 polyamine의 합성을 저해하는 물질로 α -difluoromethylornithine(DFMO), α -difluoromethylarginine(DFMA), cyclohexylammonium sulfate (CHA), α -dicyclohexyl-amine(DCHA) 및 methylglyoxal-bis (guanylhydrazone)(MGBG) 등이 알려져 있는데 DFMO는 ODC를 저해(Metcalf, 1987)하고 DFMA는 ADC를 저해(Kallio, 1981)하여 putrescine의 생성을 저해하며 CHA(Evans and Malmberg, 1989)와 DCHA(Biond et al., 1990)는 spermidine의 합성을 저해하는 것으로 알려져 있다. 또한 MGBG는 spermidine과 spermine의 합성의 중요한 역할을

하는 SAMDC를 억제하여 이들의 합성을 저해하는 것으로 알려져 있다(Alhonen-Hongisto et al., 1980). 그러므로 polyamine의 생합성 과정 조절을 위하여 이러한 polyamine 합성 저해제를 적절히 사용하면 조직 내 polyamine 함량을 인위적으로 조절할 수 있게 되므로 부정근 형성시 polyamine의 작용 이해에 도움이 될 것이다.

이에 따라 본 실험은 polyamine 저해제와 polyamine이 부정근 형성에 미치는 영향을 알아 보고자 부정근 형성이 용이한 대두 자엽 절편을 이용하여 부정근 형성에 미치는 polyamine 저해제의 영향을 조사한 다음, spermidine과 spermine 저해제인 MGBG에 putrescine, spermidine 및 spermine 등의 polyamine을 함께 처리하여 MGBG의 부정근 형성 억제에 대한 polyamine의 부정근 회복 효과와 함께 자엽 절편 내의 polyamine 함량과의 관계를 조사하였다.

재료 및 방법

실험재료 및 기본배지

대두(*Glycine max* L. cv. '장엽') 종자를 강원도 농촌진흥원으로부터 분양 받아 살균하여 암소에서 5일간 발아 시킨 후 폭 3 mm의 자엽 절편을 만들어 실험 재료로 사용하였으며, 5×10^{-6} M NAA과 5×10^{-7} M kinetin으로 조성한 부정근 형성 배지(Ha et al., 1990)를 기본으로 실험 목적에 따라 polyamine 및 polyamine 합성 저해제를 농도 별로 처리하여 사용하였다.

Polyamine 저해제 영향 조사

Putrescine 합성 저해제인 DFMO와 DFMA, spermidine 합성 저해제인 DCHA와 CHA 및 spermidine과 spermine 합성 저해제인 MGBG를 10^{-4} - 10^{-2} M 농도로 부정근 형성 배지에 함께 처리하여 polyamine 합성 저해제가 부정근 형성에

미치는 영향을 조사하였다.

MGBG에 대한 Polyamine 영향 조사

Spermidine과 spermine의 합성 저해제인 MGBG를 부정근 형성에 대한 polyamine 저해제의 영향 조사 결과에 따라 부정근 형성이 완전히 억제된 10^{-6} M MGBG에 putrescine, spermidine, spermine을 각각 10^{-6} - 5×10^{-2} M 농도로 부정근 형성 배지에 함께 처리하여 polyamine이 MGBG의 부정근 억제에 대한 회복 효과를 조사하였다.

Polyamine 함량 변화 조사

MGBG에 대한 polyamine의 영향 조사 결과에 따라 부정근 형성 회복에 효과를 보인 10^{-5} M spermine을 기준으로 하여 동일 농도의 putrescine과 spermidine을 각각 10^{-3} M MGBG가 포함된 부정근 형성 배지에 함께 처리하여 자엽 절편을 배양하면서 절편 내 polyamine 함량 변화를 조사하였다.

Polyamine의 추출과 정량

Polyamine의 추출과 정량은 Goren 등(1982)의 방법을 이용하여 polyamine을 TLC로 분리한 후 ethylacetate 4 mL로 용출시켜 electron photofluorometer (λ EX=360, λ EM=500)에서 형광 강도로 측정하였다.

결 과

Polyamine 합성 저해제의 영향

부정근 형성 배지에 polyamine 합성 저해제를 처리하여 대조구 1 주일, 기타 처리구는 2주간 경시적으로 관찰하면서 부정근 형성 억제 정도를 조사하였다(Table 1). 대체로

Table 1. Effect of polyamine inhibitors on adventitious roots formation from soybean cotyledons after 2 weeks of incubation.

Treatment	Concentration(M)					
	0	10^{-4}	5×10^{-4}	10^{-3}	5×10^{-3}	10^{-2}
	Adventitious root numbers*					
Control	68.8±3.2	-	-	-	-	-
DFMO+DFMA	-	42.8±4.3	39.2±3.6	33.7±3.9	1.2±0.7	0.3±0.2
DCHA	-	23.3±2.2	18.7±2.5	14.3±2.1	5.2±0.8	2.3±0.6
CHA	-	29.5±3.9	19.0±2.6	8.0±1.4	2.5±0.8	0.6±0.1
MGBG	-	23.5±3.5	12.5±1.3	0.8±0.5	necrosis	necrosis

* Mean±S. E. M.

Table 2. Effect of polyamine and 10⁻³ M MGBG on adventitious roots formation from soybean cotyledons after 2 weeks of incubation.

Treatment	Concentration (M)					
	0	10 ⁻⁶	10 ⁻⁵	10 ⁻⁴	10 ⁻³	10 ⁻²
	Adventitious root numbers*					
Control	68.8±3.2	-	-	-	-	-
Putrescine	-	0.9±0.4	0.8±0.3	2.4±0.3	1.7±0.5	1.8±0.4
Spermidine	-	2.8±0.7	2.7±0.8	2.0±0.2	0.5±0.2	necrosis
Spermine	-	3.3±0.4	8.4±1.8	5.5±0.9	1.0±0.1	necrosis

* Mean±S. E. M.

모든 처리구에서 부정근 형성이 억제되었는데 10⁻⁴ M에서는 DCHA와 CHA 단독 처리구가 DFMO와 DFMA 혼용 처리구보다 부정근 형성 저해 정도가 커서 혼용 처리구가 대조구에 비하여 38% 정도 억제된 데 비하여 각각 66% 및 57% 정도 억제되었으며 5×10⁻³ M 이상에서는 거의 완전히 부정근 형성이 억제되어 농도에 따른 억제 정도는 CHA, DCHA 및 DFMO와 DFMA 혼용 처리구 순이었다. 한편 MGBG 처리구의 부정근 형성 저해 정도는 10⁻⁴ M에서 DCHA 처리구와 비슷하였으나 농도가 증가할수록 증가되어 10⁻³ M 처리시 다른 처리구와는 달리 완전히 부정근 형성이 저해되었으며 5×10⁻³ M MGBG 이상의 농도에서는 자엽이 괴사하였다.

MGBG에 대한 polyamine의 영향

대두의 자엽을 이용한 polyamine 저해제의 실험 결과 부정근 형성을 완전히 억제한 10⁻³ M MGBG를 포함하는 부정근 형성 배지에 각각의 polyamine을 별도로 처리하여 부정근 형성 정도를 관찰하였다(Table 2). Putrescine 동시 처리구에서는 10⁻³ M 농도에서 약간 부정근 형성이 회복되었을 뿐 그 외의 농도에서는 MGBG 단독 처리구와 비슷하여 부정근 회복 효과가 거의 없었으며 10⁻² M 처리구에서는 부정근은 자엽의 괴사 조직과 함께 비정상적으로 비후되어 나타났다. Spermidine 동시 처리구는 putrescine 동시 처리구와 비교하여 10⁻⁶ - 10⁻⁴ M 농도에서 약 2-3개의 부정근이 형성되다가 감소하였으며 10⁻² M 처리구에서는 자엽 절편이 괴사하였다. 한편 spermine 동시 처리구에서는 다른 polyamine 처리구보다 부정근이 많이 형성되었는데 10⁻⁵ M spermine 처리시 부정근이 가장 많이 형성되어 대조구에 비하여 12% 정도 회복되었으며 10⁻⁴ M 처리시에도 다른 polyamine의 처리구와 비교하여 2배 정도 부정근이 형성되었으나 10⁻² M 처리시에는 자엽 절편이 괴사하였다.

Putrescine 함량 변화

대조구인 부정근 형성구와 MGBG 처리구 및 MGBG와 polyamine 동시 처리구에서 putrescine 함량 변화 양상은 각 polyamine 동시 처리구가 서로 유사하게 나타났으며 MGBG 처리구는 다소 상이하였다(Fig. 1).

대조구의 putrescine 함량은 배양 1일의 증가 이후 일정하게 지속된 반면 MGBG 처리구는 배양 1일에는 대조구보다 putrescine 함량이 낮았으나 그 이후 급증하여 배양 3일에 대조구에 비하여 1.6배 증가한 후 큰 변화가 없었다. 한편 putrescine 동시 처리구는 배양 1일에 급증한 이후 완만히 증가하였으며 spermidine 동시 처리구와 spermine 동시 처리구는 그 변화 양상이 유사하여 배양 2일까지 급증한 이후 다소 감소하였는데 putrescine 함량은 전 배양 기간을 통하여 MGBG와 spermine의 동시 처리구가 가장 높아서 배양 2일에 대조구에 비하여 3.4배 가량 증가하였다.

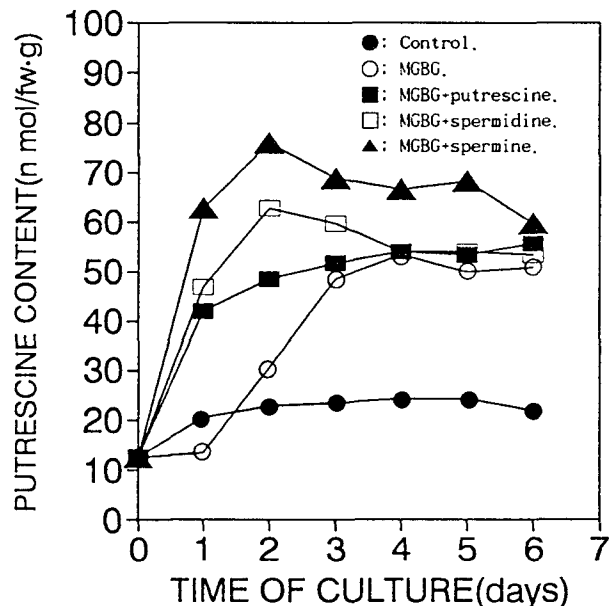


Figure 1. Changes in putrescine contents on the effect of 10⁻³ M MGBG and 10⁻⁵ M polyamines during the formation of adventitious roots in soybean cotyledon.

Spermidine 함량 변화

대조구 및 모든 처리구에서 나타난 spermidine 함량 변화 양상은 다소의 차이가 있었다(Fig. 2). 대조구에서는 배양 1 일째 다소 증가한 후 많은 양적인 변화 없이 일정한 수준을 유지하였으며 MGBG 처리구는 전배양 과정을 통하여 대조구보다 낮았으며 putrescine 동시 처리구는 대체로 대조구와 유사한 양상을 나타내었다. 한편 spermidine 동시 처리구와 spermine 동시 처리구는 유사한 양상을 나타내어 spermidine 동시 처리구의 경우 배양 1일에 대조구에 비하여 1.5배 급증한 이후 감소하였다가 배양 6일에 다시 증가하였으며 spermine 동시 처리구는 모든 실험구 중 가장 높아서 배양 2일까지 대조구에 비하여 2배 급증한 이후 감소하였다가 배양 6일에 다시 급증하였다.

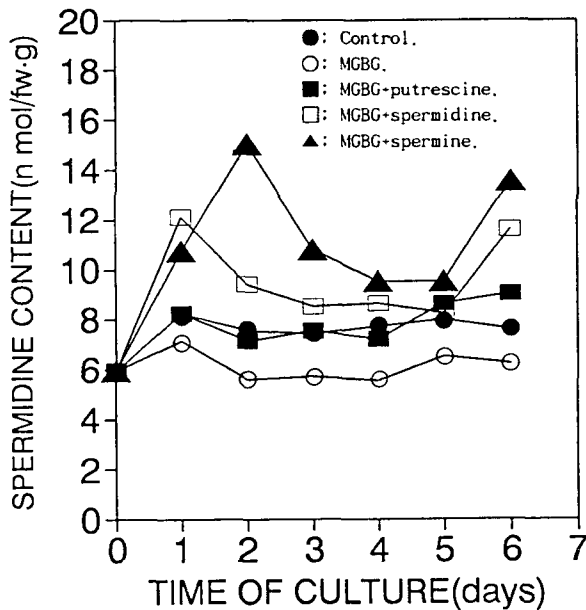


Figure 2. Changes in spermidine contents on the effect of 10^{-3} M MGBG and 10^{-5} M polyamines during the formation of adventitious roots in soybean cotyledon.

Spermine 함량 변화

MGBG과 spermine 동시 처리구를 제외한 대조구와 나머지 처리구에서 나타난 spermine의 함량 변화 양상은 서로 유사하였다(Fig. 3). 대조구에서는 전반적으로 다소 증가하는 양상을 보였으며, MGBG 처리구 역시 다소의 변화 폭이 있으나 대체적으로 증가하는 경향을 나타내었으나 대조구에 비하여 전배양 기간 동안 낮은 반면 putrescine 동시 처리구와 spermine 동시 처리구는 대체로 변화 양상은 대조

구와 유사하나 spermine 함량은 다소 높았다. 한편 spermine 동시 처리구는 배양 2일까지 대조구에 비하여 2배 가량 급증한 이후 점차 감소하다가 6일째 다시 증가하는 경향을 나타내었으며 전배양 과정을 통하여 spermine 함량이 가장 높았다.

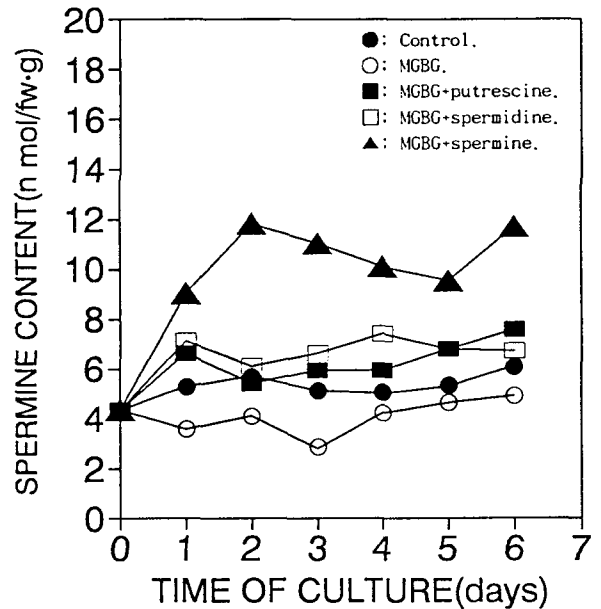


Figure 3. Changes in spermine contents on the effect of 10^{-3} M MGBG and 10^{-5} M polyamines during the formation of adventitious roots in soybean cotyledon.

고찰

대두 자엽에서의 polyamine 합성 저해제에 의한 부정근 형성 억제에는 DFMO와 DFMA 또는 DCHA나 CHA보다는 MGBG가 더 효과적이어서 10^{-3} M MGBG에서 부정근 형성이 보다 억제되는 것으로 나타났다(Table 1). 특히 부정근 형성을 심하게 억제한 MGBG는 spermidine과 spermine 합성 저해제이므로 MGBG에 의한 부정근 형성 억제는 polyamine 등을 첨가하여 조직 내부의 spermidine이나 spermine 함량을 조절하면 부정근 형성 억제가 회복될 것으로 기대된다. 이에 polyamine이 부정근 형성에 미치는 효과를 알아 보기 위한 방법의 일환으로 부정근 형성이 심하게 억제되었던 10^{-3} M MGBG와 함께 putrescine, spermidine, spermine 등의 polyamine을 각각 혼합 처리하여 부정근 형성에 미치는 영향을 조사하였다.

MGBG에 의한 부정근 형성 억제는 10^{-5} M spermine을 전후한 농도에서 putrescine이나 spermidine 처리구에 비하여 부정근 형성능이 상대적으로 회복되었는데(Table 2), 이러

한 spermine의 부정근 형성 회복 효과는 Kakkar와 Rai (1987)가 *Phaseolus vulgaris* 하배축에서 spermine 처리가 부정근의 수를 증가시킨다는 결과와도 일치한다. 따라서 이러한 실험 결과를 바탕으로 외부적인 spermine 처리가 어떻게 부정근 형성에 관여하는지 알아 보기 위하여 대조구를 비롯한 각 처리구에서 배양일 경과에 따른 자엽 절편 내의 polyamine 함량 변화를 조사한 결과, MGBG 처리구의 경우 putrescine 함량은 대조구와 비교하여 높게 나타난 반면 spermidine과 spermine의 함량은 낮게 나타났다(Fig. 1). 그런데 이 경우 putrescine 함량이 높게 나타난 것은 diamine인 putrescine의 분해 효소 diamine oxidase가 MGBG에 의하여 저해된 결과이며(Yanagisawa et al., 1981), spermidine과 spermine 함량이 낮은 것은 MGBG에 의하여 spermidine과 spermine의 합성 경로가 저해되었기 때문으로(Alhonen-Hongisto et al., 1980) 추정된다. 또한 spermidine에 비하여 spermine 함량이 상대적으로 낮았는데, 이것은 MGBG가 SAMDC의 활성을 강력하게 억제하여 spermidine과 spermine의 내재적 함량을 모두 감소시키지만 spermine의 양을 더욱 감소시킨다는 Torrigiani와 Scoccianti(1990)의 결과와 일치하였다.

한편 MGBG는 이러한 spermidine이나 spermine의 합성 저해와는 반대로 ethylene 생성을 증가시키기도 하는데(Lee and Park, 1988), 대두 자엽에 MGBG를 처리한 경우와 벼 자엽초에 ethylene을 처리한 경우에 있어서 polyamine의 함량 변화는 유사한 양상을 나타내었다. 즉 벼 자엽초는 ethylene 처리시 putrescine은 급증하고 spermidine과 spermine은 급감하는데(Lee and Chu, 1992), 대두 자엽 절편의 경우도 MGBG 처리시 putrescine(Fig. 1)은 급증하나 spermidine(Fig. 2)과 spermine(Fig. 3)은 감소하였다. 또한 이 경우 벼 자엽초는 현저히 신장한 반면 대두 자엽 절편의 경우는 부정근 형성이 극히 억제되었다.

MGBG에 각각의 polyamine을 혼합 처리하여 조직 내 polyamine 함량을 변화시켰을 때, putrescine 함량(Fig. 1)은 대조구에 비하여 모든 처리구에서 높았고, spermidine(Fig. 2)의 경우도 spermidine 동시 처리구와 spermine 동시 처리구 모두 대조구보다 함량이 많았으며, 그 증가 양상도 유사하였으나 부정근 형성은 spermine 동시 처리구에서만 회복되었다(Table 2). 그리고 이 경우 spermine만이 유일하게 그 함량이 급증하였는데(Fig. 3), 이로써 MGBG에 의하여 억제된 대두 자엽의 부정근 형성능은 spermine 처리에 의하여 부분적으로 회복되고, 이때 유일하게 spermine 함량만이 급증하는 것으로 미루어 spermine의 함량 증가가 부정근 형성과 밀접한 관련이 있음을 알 수 있다. 그러나 벼 자엽초 길이 생장의 경우 putrescine 함량은 급증한 반면 spermidine과 spermine은 급감하는 양상을 나타내며 이때 자엽초의 신장은 ethylene의 직접적인 작용이나 putrescine과

spermidine 함량 변화보다는 spermine의 감소와 밀접한 관련이 있는 것으로 나타나서(Lee and Chu, 1992) 부정근의 형성은 spermine 함량 증가에 영향을 받는 반면, 벼 자엽초의 신장은 오히려 spermine의 함량 감소에 영향을 받는 것으로 나타났다. 이처럼 벼 자엽초 신장시와 MGBG에 의한 부정근 형성 억제시에는 polyamine 함량 변화가 비슷한 양상을 나타낸 반면 부정근 형성시와 자엽초 신장시에는 서로 상이한 결과를 나타내어서 부정근 형성시에는 spermine 함량이 증가한 반면 벼 자엽초 신장시에는 그 반대로 감소하는 것이 특징적이라 할 수 있다. 이로써 spermine이 자엽초 신장이나 부정근 형성에 매우 중요한 작용을 하는 것을 알 수 있으나 특히 대두 자엽 절편의 부정근 형성에 있어서는 이러한 spermine의 함량 변화만으로는 부정근 형성의 억제와 회복을 충분히 설명할 수 없다. 즉 spermine에 의한 부정근 형성 회복 효과는 대조구에 비하여 충분하지 못하고 또한 spermine 함량도 대조구에 비하여 매우 높은 것으로 미루어 ethylene 등, 다른 요인에 의한 억제 작용도 클 것으로 추측된다.

한편 de Agazio(1991)는 spermidine 처리시 polyamine 함량이 증가한다고 하였으며 Galston과 Kaur-Sawhney(1990)는 ADC는 스트레스 효소로서 다양한 외부 자극에 반응하여 식물이 스트레스를 받으면 활성화되어 putrescine을 활발히 생성하며 ADC의 활성 증가에 따라 단백질 합성도 증가한다고 하였는데, 이러한 단백질 합성이 부정근 형성에 영향을 미칠 수 있을 것이나 본 실험에서는 spermidine은 물론 spermine 처리시에도 putrescine 함량이 증가되었으므로 ADC 활성 증가가 부정근 형성에 관여하였을 것으로 보기는 어렵다. 따라서 부정근 형성에 대한 spermine의 또다른 작용이 있을 것으로 기대되나 spermine은 기관 분화 특히 부정근 형성에만 특이하게 작용하는 것이 아니라 옥수수의 묘조 정단부에서도 세포분열을 촉진하는 것으로 미루어(Dumortier et al., 1983) spermine은 부정근 형성에만 특이하게 작용하기 보다는 일반적인 세포 분열 촉진(Heimer et al., 1979; Phillips et al., 1987) 등 2차적으로 부정근 형성에 관여하는 것으로 추정된다.

이상의 결과와 추론을 통하여 MGBG에 의하여 대두 자엽 절편의 부정근 형성능의 저해가 spermine에 의하여 부분적으로 회복되는 것은 조직 내 spermine 함량 증가와 관련이 있는 것으로 생각되며, 이에 관한 spermine과 ethylene의 역할에 대한 연구가 더욱 필요할 것으로 사료된다.

요 약

Polyamine 합성 저해제와 polyamine이 부정근 형성에 미치는 영향을 알아보고자 대두 자엽 절편을 이용하여 5×10⁻⁶

6 M NAA와 $5 \times 10^{-7} \text{ M}$ kinetin으로 조성한 부정근 형성 배지에 polyamine 합성 저해제와 polyamine을 처리하여 polyamine 저해제에 의한 부정근 형성 억제와 부정근 형성능 회복을 조사하였다. 부정근 형성 배지에 α -difluoromethylornithine (DFMO), α -difluoromethylarginine (DFMA), cyclohexyl ammonium sulfate(CHA), dicyclohexylamine (DCHA) 및 methylglyoxal-bis (guanylhydrazone)(MGBG) 등의 polyamine 합성 저해제를 10^{-4} - 10^{-2} M 농도로 단용 또는 혼용 처리한 결과 10^{-3} M MGBG에서 부정근 형성이 가장 억제되었으며 10^{-3} M MGBG에 각 polyamine을 처리한 결과 spermine 10^{-5} M 을 동시 처리시 부정근 형성능이 다소 회복되었다. Polyamine 함량은 대조구에 비하여 각 실험구에서 배양 초기에 급격히 증가하였으며 spermine 동시 처리구에서 각 polyamine 함량의 증가가 가장 현저하였다.

사 사

본 연구는 1992년도 교육부 기초과학연구조성비 지원에 의하여 수행되었습니다. 연구비 지원에 감사드립니다.

인 용 문 헌

- Alhonen-Hongisto L, Seppanen P, Janne J (1980) Intracellular putrescine and spermidine deprivation induces increased uptake of the natural polyamines and methylglyoxal-bis (guanylhydrazone). *Biochem J* **192**: 941-945
- Biondi S, Diaz T, Iglesias I, Gamberini G, Bagni N (1990) Polyamines and ethylene in relation to adventitious root formation in *Prunus avium* shoot cultures. *Physiol Plant* **78**: 474-483
- De Agazio M, De Cesare F, Grego S (1991) K^+ uptake: resistance to cutting injury and changes of endogenous polyamine metabolism after pretreatment with exogenous spermidine in roots from maize seedlings. *Atti del 31° Congresso della Societa'Italiana di Fisiologia Vegetale, Giornale Botanico Italiano*. **125**: 474-475
- Dumortier FM, Flores HE, Shekhawat NS, Galston AW (1983) Gradients of polyamines and their biosynthetic enzymes in coleoptiles and roots com. *Plant Physiol* **72**: 915-918
- Evans PT, Malmberg R (1989) Do polyamine have role in plant development? *Ann Rev Plant Physiol and Plant Mol Biol* **40**: 235-269
- Friedman R, Altman A, Bachrach U (1985) Polyamines and root formation in mung bean hypocotyl cuttings. II. Incorporation of precursors into polyamines. *Plant Physiol* **79**: 80-83
- Galston AW, Kaur-Sawhney R (1990) Polyamines in plant physiology. *Plant Physiol* **94**: 406-410
- Goren R, Palavan N, Flores H, Galston AW (1982) Changes in polyamine titer in etiolated pea seedlings following red-light treatment. *Plant Cell Physiol* **23**: 19-26
- Ha KS, Han TJ, Jo SH (1991) Effects of nitrogen sources and auxin on the formation of adventitious root and callus in soybean (*Glycine max* L.) tissue culture. *Korean J Plant tissue culture* **18**(1): 33-37
- Heimer Y, Mizrahi Y, Bachrach U (1979) Ornithine decarboxylase activity in rapidly proliferating plant cells. *FEBS Lett* **104**: 146-149
- Jarvis BC, Yasmin S, Coleman MT (1985) RNA and protein metabolism during adventitious root formation in stem cuttings of *Phaseolus aureus* cultivar berkin. *Physiol Plant* **64**: 53-59.
- Kakkar RK, Rai VR (1987) Effects of spermine and IAA on carbohydrate metabolism during rhizogenesis in *Phaseolus vulgaris*. I. Hypocotyl cuttings. *Indian J Exp Biol* **25**: 476-478
- Kallio A, McCann P, Bey P (1981) DL α -(difluoro-methyl) arginine: a potent enzyme-activated inhibitor of bacterial arginine decarboxylase. *Biochemistry* **20**: 3163-3166
- Lee SH, Park KY (1988) The mechanism of polyamines on ethylenebiosynthesis in tobacco suspension cultures. *Korean J Bot* **31**: 267-275
- Lee TM, Chu C (1992) Ethylene-induced polyamine accumulation in rice (*Oryza sativa* L.) coleoptiles. *Plant Physiol* **100**: 238-245
- Metcalf B, Bey P, Dauzin C, Jung J, Casara P, Vevert J (1987) Catalytic irreversible inhibition of mammalian ornithine decarboxylase (EC 4.1.1.1+) by substrate and product analogues. *J Am Chem Soc* **50c** **100**: 2551-2553
- Phillips R, Press MC, Eason A (1987) Polyamines in relation to cell division and xylogenesis in cultured explants of *Helianthus tuberosus*: lack of evidence for growth regulatory activity. *J Exp Bot* **38**: 164-172.
- Smith TA (1985) Polyamines. *Ann Rev Plant Physiol and Plant Mol Biol* **36**: 117-143
- Torrigiani P, Scoccianti V (1990) Inhibition of putrescine synthesis during the cell cycle in *Helianthus tuberosus* tuber explants. *Plant Physiol Biochem* **28**(6): 779-784
- Yanagisawa H, Hirasawa E, Suzuki Y (1981) Purification and properties of diamine oxidase from pea epicotyl. *Phytochemistry* **20**: 2105-2108

(1994년 1월 27일 접수)