

날개하늘나리에 있어서 디니코나졸 처리가 스트레스 내성과 관련된 해부학적 및 생화학적 특성에 미치는 영향

엄선정¹ · 박경일¹ · 최영준² · 오 욱^{1,3*} · 김규원¹

¹영남대학교 자연자원대학 원예생명과학과, ²강진군농업기술센터, ³영남대학교 LED-IT융합산업화학연구센터

Effects of Diniconazole Application on Anatomical and Biochemical Characteristics Related to Stress Tolerance in *Lilium davuricum*

Sun Jung Eum¹, Kyeong Il Park¹, Young June Choi², Wook Oh^{1,3*}, and Kiu Weon Kim¹

¹Department of Horticultural Science, Yeungnam University, Gyeongsan 712-749, Korea

²Gangjin Agricultural Technology and Extension Center, Gangjin 527-853, Korea

³LED-IT Fusion Technology Research Center, Yeungnam University, Gyeongsan 712-749, Korea

Abstract. This study was carried out to examine the effects of foliar-sprayed diniconazole on the morphological characteristics and the contents of polyamines (PA) and proline, and to investigate their relationship with stress tolerance in *Lilium davuricum* native to Korea. Plants with 5 cm mean height were sprayed with 50 mg·L⁻¹ diniconazole or distilled water (control) and grown in a greenhouse maintained at 23/18°C (day/night) for 30 days. Diniconazole decreased plant height, leaf length, diameter and length of the pith and cortical cell of the stem, while it increased the thickness and epicuticular wax of leaves measured at 30 days after treatment. In polyamines contents, diniconazole increased spermidine content at 5-10 days after treatment and spermine content after the 10th day of treatment as compared with the control. Diniconazole decreased proline content after the 10th day of treatment as compared with the control. From these results, it was concluded that foliar-sprayed diniconazole might morphologically and biochemically improve the stress tolerance of this plant species.

Additional key words: Korean native lily, plant growth retardant, plant height control, polyamine, proline, triazole

서 언

Triazole계 화합물들은 식물생장조절 및 살균제 효과를 가지고 있을 뿐만 아니라, 다양한 환경 스트레스로부터 식물체를 보호하는 기능도 가지고 있다(Davis et al., 1988; Fletcher and Gilley, 2000). 이들 중 일부는 흰가루병, 건조, 저온, 오존, 열, 공해물질 등 다양한 생물적 및 비생물적 스트레스로 인한 손상으로부터 식물체를 보호하기 때문에 plant multi-protectants라고도 불린다(Fletcher and Gilley, 2000). Triazole계 화합물에 의한 스트레스 경감의 원인은 처리된 식물체의 형태해부학 및 생리학적 특성 변화, 호르몬 및 아미노산의 함량 변

화 등 여러 가지 측면에서 찾아볼 수 있다.

일반적으로 triazoles은 식물체의 초장을 감소시키는데 이는 절간장의 감소에 기인한다. 절간장의 감소는 줄기를 이루는 세포의 수와 길이와 관련이 있는데, paclobutrazol은 잇꽃 줄기의 세포수와 길이를 감소시켰으며(Potter et al., 1993), 국화 줄기의 피층(cortex)과 수(pith)의 세포들을 짧고 치밀하게 하였다(Burrows et al., 1992). 또한 triazoles은 식물의 잎의 형태에도 영향을 주는데, 엽면적은 감소시키고 표피의 왁스층과 잎의 두께는 증가시킨다(Gao et al., 1988). 엽면적의 감소는 세포의 수보다는 길이의 감소에 기인하며, 잎 두께의 증가는 직경이 작은 엽육세포층의 증가가 원인이라는

*Corresponding author: wookoh@ynu.ac.kr

※ Received 9 January 2012; Revised 25 February 2012; Accepted 28 February 2012. This research was supported by the Yeungnam University research grants in 2010.

보고들이 있었다(Fletcher and Gilley, 2000). 이러한 줄기와 잎의 형태해부학적인 변화들이 식물체를 강하게 만들어 주변 스트레스로부터 보호하는 역할을 한다.

Triazoles은 식물체 내의 GA, ABA, cytokinin, ethylene 등 호르몬의 생합성에 직접적 또는 간접적으로 영향을 주며, 식물의 스트레스 방어물질인 폴리아민(polyamines, PA)의 함량도 변화시킨다고 알려져 있다(Fletcher and Gilley, 2000). 식물체 내의 PA의 종류와 함량은 주변 환경, 즉 광, 온도 및 화학적 스트레스에 매우 민감하게 반응하며, 불량환경으로부터 식물 세포를 보호하는 역할을 한다(Galston and Sawhney, 1987, 1990). 각종 환경 스트레스 하에서 spermidine과 spermine의 함량이 증가하여 피해를 경감시킨다는 보고들(Kramer and Wang, 1990; Wang and Ji, 1989)이 있었다. Triazoles은 에틸렌의 생합성을 억제하고 PA의 생합성은 촉진하는데, 이는 두 물질의 전구체가 S-adenosylmethionine(SAM)으로 동일하기 때문에 ethylene의 감소가 PA의 증가로 이어진다고 할 수 있다(Yang and Hoffman, 1984). Paclobutrazol과 uniconazole을 처리한 사과나무와 녹두에서 spermidine과 spermine의 증가가 보고되었는데, 두 식물체 모두에서 뿌리의 양이 증가하였고 이는 스트레스 내성과 관련이 있다고 할 수 있다(Hofstra et al., 1989; Wang and Steffens, 1985).

프롤린(proline)은 식물체 내의 K^+ 이온의 흡수와 이동을 조절함으로써 스트레스의 정도를 나타내는 표지물질로 사용되고 있으며(Lee et al., 1996), 저온 민감성 식물에서 내저온성을 향상시킨다는 보고들이 있었다(Withers and King, 1979; Xin and Li, 1993). 프롤린 함량에 대한 triazoles의 효과에 대한 보고들은 있었으나 보통 처리 후 스트레스 환경에 둔 후 그 함량을 비교하는 실험들이 대부분으로, triazole이 처리된 식물체들이 스트레스 후 프롤린 함량이 높았다(Percival and Noviss, 2008). 반면 스트레스에 적응된 식물체는 그렇지 않은 식물체에 비해 스트레스 노출 후 프롤린 함량이 적은 것으로 보아(Percival and Noviss, 2008) 프롤린 함량이 스트레스 내성을 나타낼 수도 있지만 스트레스를 얼마나 받았는지를 보여주는 표지물질로 사용될 수도 있다(Lee et al., 1996).

Triazoles을 비롯한 식물생장억제제(plant growth retardant, PGR)는 절간신장 억제로 관상식물의 외관을 아름답게 할 뿐만 아니라 내건성을 증진시키는 등 불량환경에 대한 저항성을 향상시키기 때문에(Kim et al., 1994) 화단용 또는 분화용 화훼류의 품질 향상을 위해 많이 이용되고 있다(Fletcher and Gilley, 2000). 날개하늘나리(*Lilium davuricum*)는 우리나라 자생식물로 꽃이 아름다워 분화로서의 가능성이 높는데 초장이 커 바로 사용하기는 어렵다(Eum, 2004). 따라서

PGR 처리로 줄기신장을 억제하고 환경 스트레스에 대한 내성도 향상시키는 연구가 필요하다.

본 연구는 triazole계의 디니코나졸(diniconazole, DCZ) 분무처리가 날개하늘나리의 해부학적 구조와 PA와 프롤린의 함량에 미치는 영향을 구명하고, 식물의 스트레스 내성과의 관련성을 찾고자 수행되었다. Triazole계 생장억제제들의 스트레스 보호제 효과는 그 종류에 따라 정도의 차이가 있을 수 있으며(Gilley and Fletcher, 1997) 날개하늘나리의 왜화에는 ancymidol 관주처리, uniconazole 및 DCZ 침지 처리 등도 좋았으나, 본 연구에서는 처리의 편리성과 초장조절 효과가 좋고 왜화에는 영향을 주지 않았던 DCZ 엽면살포를 활용하였다(Eum et al., 2010a).

재료 및 방법

실험 재료

Eum et al.(2010b)의 방법으로 조직배양을 통해 얻은 날개하늘나리의 기내 소인경(in vitro bulblet)을 포장에서 1차 비대시킨 후 생체중이 3-4g인 구근을 실험 재료로 사용하였다. 1월 15일 직경 10cm의 플라스틱 화분에 정식하였고, 배지는 피트모스(Sunshine Peat Moss, Sun Gro Horticulture Inc., Bellevue, WA, USA)와 버미큘라이트(Misung Co., Yesan, Korea)를 7:3(v/v)로 혼합하여 사용하였다. 상토 10kg당 복합비료(N:P:K:Mg = 21:12:11:3, Hannong Plus 3-Su, Dongbu Hannong, Korea) 5g을 기비로 하고 주 1회씩 하이포넥스(N:P:K = 20:20:20; Hyponex 20-20-20, Hyponex Japan, Osaka, Japan) 1,000배액을 시비하였다. 정식 후에 주간 온도 $23 \pm 2^\circ\text{C}$, 야간 온도 $18 \pm 2^\circ\text{C}$ 로 조절된 유리온실에서 식물체를 관리하였다.

날개하늘나리(*L. davuricum*)의 초장이 5cm 정도 되었을 때 지상부가 충분히 젖도록 DCZ($\text{C}_{15}\text{H}_{17}\text{Cl}_2\text{N}_3\text{O}$, molecular wt. 326.22) $50\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 를 분무한 것을 처리구로, 증류수를 분무한 것을 대조구로 하여 처리 후 0, 5, 10, 20, 30일에 각각 잎과 줄기를 채취하여 분석용 시료로 사용하였다. 각 식물체에서 가급적 동일한 위치에 있는 경엽을 채취하였으며, 각 처리별로 5개체씩 사용하였다.

광학현미경 관찰

DCZ 및 증류수 분무처리 30일 후 식물체의 지상부를 길이 방향(초장)으로 3등분한 중간 부분의 경엽을 재료로 사용하였다. 시료의 크기는 0.5-1.0cm 정도로 하였으며, 이것을 FAA용액(formalin:acetic acid:50% ethanol = 5:5:90, v/v/v)으로 고정시켜 Kim et al.(1991)과 Kim and Byun(1988)이 수

행한 방법에 따라 에탄올과 t-butanol series로 탈수시킨 후 paraffin($55 \pm 1^\circ\text{C}$)에 포매한 다음 rotary microtome(HM-320, Heidelberg, Germany)을 이용하여 $10\mu\text{m}$ 두께의 연속절편을 만들었다. 절편체는 gelatin으로 코팅한 slide glass에 부착하였고, hematoxylin-safranin-fast green FCF로 삼중 염색한 후 관찰 및 촬영하였다.

폴리아민 및 프롤린 정량

생리활성물질 분석을 위해 처리별로 5개체를 무작위로 선정하였고, 12:00-13:00 사이에 정아로부터 5cm 이내에 있는 경엽을 채취하였다.

폴리아민(PA)

잎 2g을 perchloric acid 5% 용액으로 마쇄한 다음 $40,000\times\text{g}$ 로 20분간 원심분리를 실시하였다. 이 상정액에 NaOH 2N 용액 1mL를 첨가한 다음 benzoyl chloride $10\mu\text{L}$ 를 더하여 10초간 균질화한 후 상온에서 20분간 반응시켰다. 여기에 NaCl 포화용액 2mL를 첨가한 후 석유 에테르 2mL를 섞어 여러 번 흔들어주었다. 에테르 층을 1mL 취하여 감압여과한 후 methanol $100\mu\text{L}$ 를 넣어 녹인 다음 이 액을 HPLC로 분석하였다. HPLC 분석은 Reverse phase C_{18} column을 이용하여, 52% acetonitrile을 이동상으로, 유속 $1.2\text{mL}\cdot\text{m}^{-1}$ 하에서 UV detector를 이용하여 254nm에서 수행하였다. 이때 PA standard(Sigma Co.)를 동일한 조건에서 측정하여 정량하였다.

프롤린

Bates et al.(1973)의 방법에 따라 잎 1g을 채취해서 sulfosalicylic acid 3% 용액 10mL로 마쇄하였다. 여과지(Whatman No. 2)로 여과시킨 용액 2mL에 acid ninhydrin 2mL와 glacial acetic acid 2mL를 섞어 100°C 에서 1시간 반응시킨 후 얼음에 넣어 반응을 정지시켰다. 여기에 톨루엔 4mL를 첨가하여 20초간 볼텍스 믹서(VX-100, Montreal Biotech Inc., Canada)로 완전히 섞어준 다음 톨루엔 층을 분리하여 UV/Vis spectrophotometer(HP 8452A, Hewlett Packard, Palo Alto, CA, USA)로 520nm에서 흡광도를 측정하였다.

결과 및 고찰

형태적 특성

디니코나졸(DCZ) $50\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 처리는 날개하늘나리의 초장을 감소시켰는데, DCZ 처리 50일 후 초장을 대조구(27.5cm)와 비교하면 12.3cm 감소한 15.2cm였다(Fig. 1). 잎의 길이 또한 대조구의 65% 정도로 절간장과 엽장이 모두 감소하였

다. 대조구와 DCZ $50\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 분무처리구의 처리 30일 후 식물체의 줄기 횡단면을 광학현미경으로 관찰한 결과(Fig. 2A), 대조구에 비해 처리구 세포의 크기가 작았다. 줄기 횡단면 0.2mm^2 내의 세포 수를 측정한 결과, 대조구 26.8개, 처리구 42.0개로 처리구가 대조구에 비해 약 1.6배 정도 많았다(Fig. 3A). 줄기의 종단면을 보면, 대조구에 비해 처리구의 세포 길이가 짧아진 것을 관찰할 수 있었는데(Fig. 2B), 수조직의 세포 길이는 대조구 0.83mm, 처리구 0.52mm로 DCZ 처리에 의해 37% 정도 감소하였다(Fig. 3B). Eum(2004)은 날개하늘나리에 DCZ를 처리할 경우 GA₄의 함량이 감소하여 줄기신장을 억제하였다고 보고하였다. 이것으로 볼 때 DCZ 처리는 세포의 신장생장에 관여하는 GA의 생합성을 억제함으로써 세포신장을 저해하여 결과적으로 초장 감소 효과를 나타내는 것으로 생각된다.

Triazole계 PGR을 처리하면 엽면적이 감소하는 대신 잎이 두꺼워지며 표피의 큐티클 왁스가 증가하는데, 잎 두께의 증가는 세포층의 증가와 관련이 있다(Fletcher et al., 2000). Kim et al.(1994)은 필레아에 uniconazole 처리 16일 후 잎의 종단면을 관찰한 결과, 대조구에 비해 큐티클층과 책상



Fig. 1. Potted plants of *Lilium davuricum* at 50 days after foliar spray of distilled water (left) or $50\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ diniconazole (right). Final plant height was 27.5 and 15.2 cm, respectively.

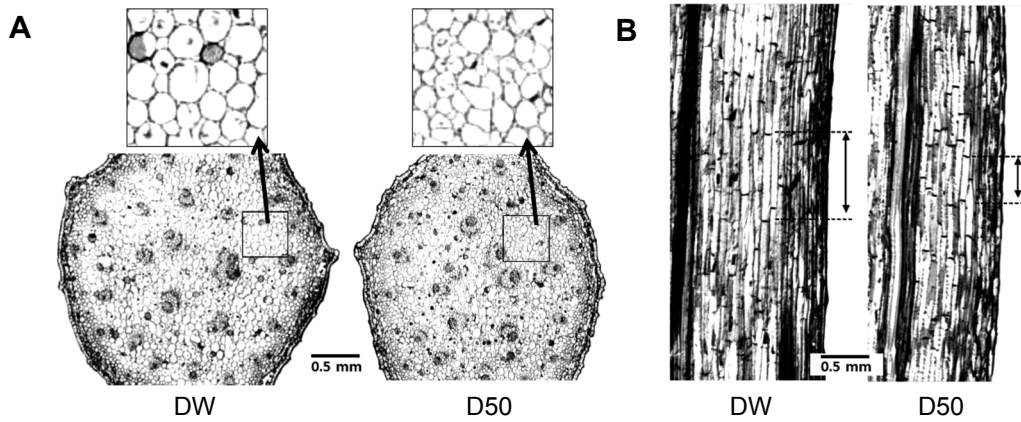


Fig. 2. Light microscopic observations ($\times 40$) of the transversal (A) and longitudinal (B) sections of the stem in *Lilium davuricum* at 30 days after foliar spray of distilled water (DW) or $50 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ diniconazole (D50).

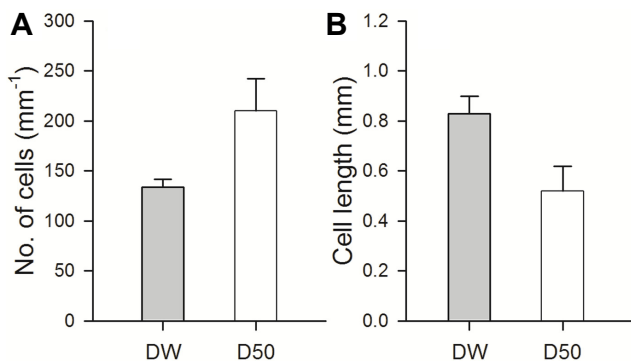


Fig. 3. Length (A) and number (B) of the pith cells of the stem at 30 days after foliar spray of distilled water (DW) or $50 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ diniconazole (D50) in *Lilium davuricum*. The cell length and number were measured and counted in A and B of Fig. 1, respectively. Vertical bars represent standard errors ($n = 5$).

조직이 두꺼워졌으며 책상조직은 보다 조밀하게 배열되어 있다고 하였다. 본 연구에서도 DCZ 처리에 의해 표피의 세포들이 커졌고, 잎도 약간 두꺼워졌음을 관찰할 수 있었다 (Fig. 4). DCZ 처리에 의해 줄기와 잎의 세포의 크기가 작아지고 치밀해지며 표피의 큐티클층이 증가하는 변화는 식물체의 스트레스 내성이 증가하는 일반적인 변화(Fletcher and Gillery, 2000)와 유사하다고 할 수 있다.

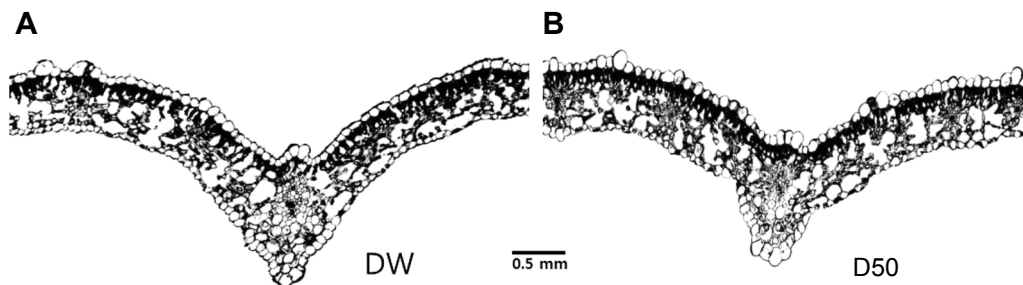


Fig. 4. Light microscopic observations ($\times 40$) of longitudinal sections of the leaf in *Lilium davuricum* at 30 days after foliar spray of distilled water (A, DW) or $50 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ diniconazole (B, D50).

폴리아민 함량 변화

DCZ 처리에 따른 폴리아민 함량의 변화를 살펴본 결과 (Fig. 1), putrescine과 spermidine의 함량은 처리 후 시간 경과에 따라 어느 정도 감소하다가 10-20일경부터 일정 수준을 유지하는 경향이 있었다(Figs. 5A and 5B). 이는 식물체의 생장단계상 처리 직후부터 생장이 빨라지면서 수분함량의 증가로 생긴 현상으로 보였다. Spermine 함량은 무처리구(증류수 분무구)에서는 거의 변화가 없었던 반면, DCZ 처리구에서는 큰 폭으로 증가하였다(Fig. 5C). DCZ 처리구의 경우, 10일 이후 putrescine의 함량이 대조구에 비해 약간 감소하는 경향이 있었으나 통계적 유의성은 없었던 반면, spermidine은 대조구에 비해 5일째에 약간 높은 경향이 있었다. Spermine의 경우, DCZ 처리구에서 무처리구에 비해 10일을 경과하면서 크게 증가하였다.

이 결과를 종합해 볼 때, DCZ 처리에 의해 에틸렌 발생이 감소하면서 전구체인 SAM이 폴리아민 생합성 경로로 유입되어 그 함량을 증가시켰고, 이는 putrescine + SAM \rightarrow spermidine + SAM \rightarrow spermine의 생합성 경로(Crozier et al., 2000)를 따라 가면서 가장 활성인 높은 spermine의 함량을 증가시켰다(Fletcher and Gillery, 2000)고 볼 수 있다. Putrescine 함

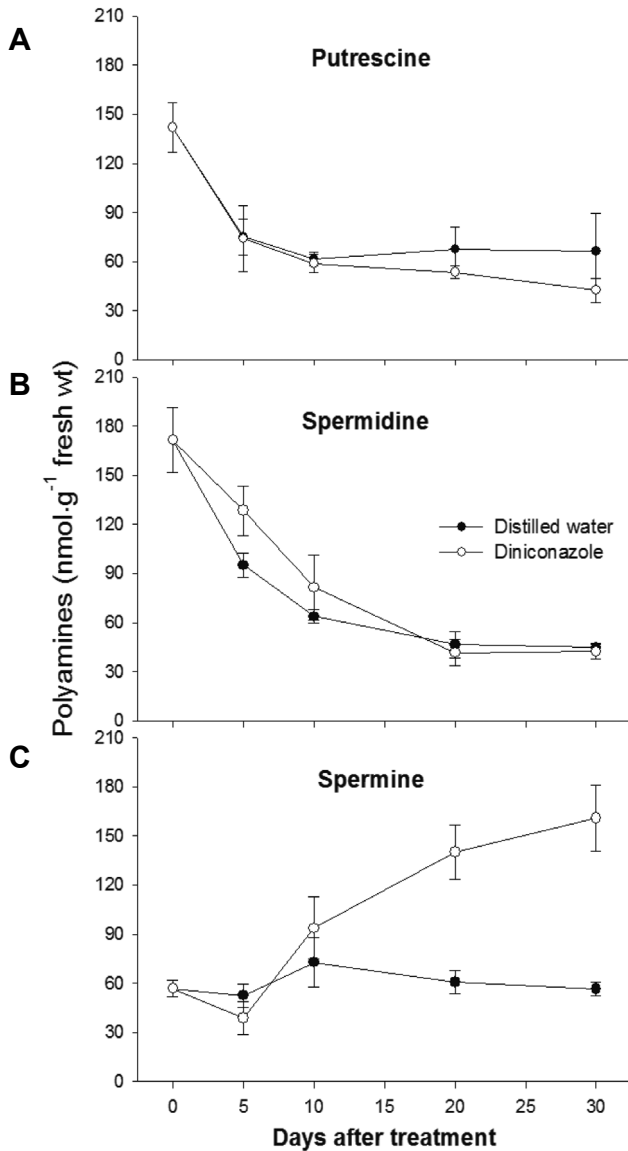


Fig. 5. Changes in the polyamines contents of *Lilium davuricum* leaves as influenced by foliar spray with distilled water or 50 mg·L⁻¹ diniconazole. Vertical bars represent standard errors (n = 5).

량은 SAM과 관련이 없으므로 처리간 차이가 없었던 것으로 판단되었다. 이와 같이 DCZ 처리구에서는 스트레스에 민감한 spermine의 함량이 증가한 반면, 대조구에서는 별다른 변화가 없는 것으로 보아 DCZ 처리가 식물체의 스트레스 내성을 증진시키는 효과가 있을 것으로 판단되었다. 같은 triazole 계통의 uniconazole이 식물체의 내건성을 증진시켰고(Aharoni et al., 1977; Steinberg et al., 1991), 염에 의한 세포의 손상방지에 효과가 있었다(Greenway, 1972; Munns and Termaat, 1986)는 보고가 있었다. 이를 통해 본 실험의 추론은 충분히 가능성이 있는 것으로 이후 인위적인 스트레스 조건 하에서 확인할 필요가 있다고 생각된다.

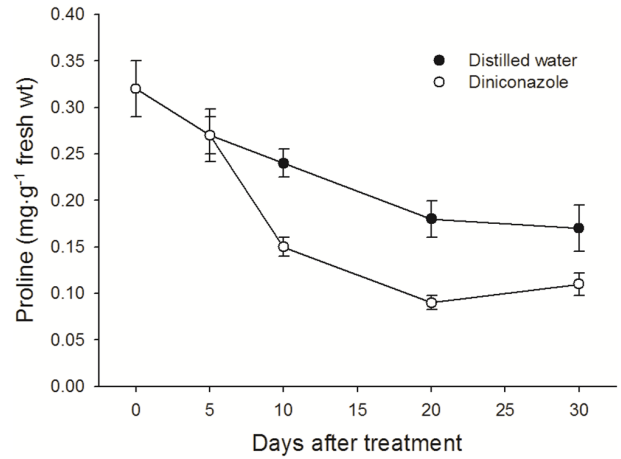


Fig. 6. Changes in the proline content of *Lilium davuricum* leaves as influenced by foliar spray with distilled water or 50 mg·L⁻¹ diniconazole. Vertical bars represent standard errors (n = 5).

프롤린 함량 변화

프롤린 함량은 처리 후 생장이 진전되면서 감소하는 경향이 있었으며, 대조구에 비해 DCZ 처리구에서 더 많이 감소하였다(Fig. 6). Park(1982)은 인위적인 스트레스 환경 하에서 프롤린이 대조구에 비해 5-50% 증가하였으나 내염성 품종보다 비내염성 품종에서 그 축적이 더 심하였다고 하였다. 또 Upadhyaya et al.(1989)도 uniconazole 처리로 오이 유묘의 저온장해를 감소시킬 수 있다고 하였다. 즉 식물체에 저온처리를 한 결과 대조구에 비해 uniconazole 처리구에서 프롤린의 함량이 약 25% 감소하였다고 하였다. 이는 본 실험과 같은 경향으로 DCZ 처리가 식물체를 강건하게 하는데 효과가 있는 것으로 생각된다.

한편, triazole 처리는 인위적인 스트레스 후 프롤린 함량을 증가시켰지만(Percival and Noviss, 2008), 스트레스에 적응된 식물체는 그렇지 않은 식물체에 비해 스트레스 노출 후 프롤린 함량이 적었다(Percival and Noviss, 2008). 이는 프롤린 함량이 스트레스 내성과 직접 관련이 있을 수도 있지만 스트레스를 얼마나 받았는지를 보여주는 표지물질로 사용될 수도 있다(Lee et al., 1996)는 것을 보여준다. 또한 프롤린의 축적이 적응성 기작인지, 아니면 피해의 징후인지에 대한 논란과 함께 내염성이 강한 품종보다 약한 품종에서 프롤린의 축적이 높은 경향이었던다는 보고(Lee et al., 1992)도 있으므로 프롤린도 PA와 함께 인위적인 스트레스 조건 하에서의 실험을 통해 실제 스트레스와의 관련성을 확인할 필요가 있다.

이상의 결과를 종합하여 볼 때, DCZ 처리는 형태학적 및 생화학적 측면에서 날개하늘나리의 스트레스 내성을 증가

시키는 것으로 보인다. 다만 실용적인 활용을 위해서는 자연적 또는 인위적인 스트레스 하에서 그 내성과 체내 스트레스 관련 물질들의 변화를 구명하는 연구가 필요하다고 생각된다.

초 록

본 연구는 디니코나졸(diniconazole, DCZ) 분무처리가 날개하늘나리(*Lilium davuricum*)의 형태학적 특성 및 폴리아민(polyamines, PA)과 프롤린(proline) 함량에 미치는 영향을 구명하여 식물 스트레스 내성과의 관련성을 파악하기 위해 수행되었다. 이를 위해 초장 5cm의 식물체에 DCZ 50mg·L⁻¹와 증류수(대조구)를 엽면살포한 후 23/18°C(주/야)의 온실에서 30일간 생육시켰다. 처리 30일 후 DCZ 처리에 의해서는 날개하늘나리의 초장과 엽장이 감소하였고, 줄기 세포의 크기와 길이가 줄어들었으며, 잎의 두께와 표피조직의 큐티클층의 두께는 증가하였다. PA의 함량에 있어서, DCZ는 처리 후 5-10일경 spermidine의 함량을 증가시켰고 처리 10일 이후에는 spermine의 함량을 크게 증가시켰다. 프롤린 함량은 대조구에 비해 DCZ 처리구에서 처리 10일 후부터 함량이 감소하였다. 이 결과들을 종합해 볼 때, DCZ 처리는 형태해부학적 및 생화학적 측면에서 날개하늘나리의 스트레스 내성을 향상시킬 것으로 판단되었다.

추가 주요어 : 자생나리, 식물생장억제제, 초장 조절, 폴리아민, 프롤린, 트리아졸

인용문헌

Aharoni, N., A. Blumenfeld, and A.E. Richmond. 1977. Hormonal activity in detached lettuce leaves as affected by leaf water content. *Plant Physiol.* 59:1169-1173.

Bates, L.S., R.P. Waldren, and I.D. Teare. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant Soil* 39:205-207.

Burrows, G.E., T.S. Boag, and W.P. Stewart. 1992. Changes in leaf, stem, and root anatomy of *Chrysanthemum* cv. Lillian Hoek following paclobutrazol application. *J. Plant Growth Regul.* 11:189-194.

Crozier, A., Y. Kamiya, G. Bishop, and T. Yokota. 2000. Biosynthesis of hormones and elicitor molecules, p. 850-929. In: B.B. Buchanan, W. Gruissem, and R.L. Jones (eds.). *Biochemistry and molecular biology of plants*. Amer. Soc. Plant Physiol., Rockville, MD.

Davis, T.D., G.L. Steffens, and N. Sankhla. 1988. Triazole plant growth regulators. *Hort. Rev.* 10:63-105.

Eum, S.J. 2004. The horticultural commercialization of Korean native lilies by tissue culture technology and plant growth retardant. PhD Diss., Yeungnam Univ., Gyeongsan, Korea.

Eum, S.J., K.I. Park, W. Oh, and K.W. Kim. 2010a. Plant growth retardants can inhibit stem elongation and improve flowering rate in *Lilium concolor* var. *parthneion* and *L. asuricum*. *Flower Res. J.* 18:38-43.

Eum, S.J., K.I. Park, W. Oh, and K.W. Kim. 2010b. Promotion of bulblet enlargement through liquid stationary culture in Korean native lilies in vitro. *Hort. Environ. Biotechnol.* 51:45-50.

Fletcher, R.A. and A. Gilley. 2000. Triazoles as plant growth regulators and stress protectants. *Hort. Rev.* 24:55-138.

Fletcher, R.A., C.R. Sopher, and N.N. Vettakkorumakankav. 2000. Regulation of gibberellins is crucial for plant stress protection, p. 71-87. In: A.S. Basra (ed.). *Plant growth regulators in agriculture and horticulture: Their role and commercial uses*. Food Products Press, Binghamton, NY.

Galston, A.W. and R.K. Sawhney. 1987. Polyamines as endogenous growth regulators, p. 280-290. In: P.J. Davis (ed.). *Plant hormones and their role in growth and development*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Galston, A.W. and R.K. Sawhney. 1990. Polyamines in plant physiology. *Plant Physiol.* 94:406-410.

Gao, J., G. Hofstra, and R.A. Fletcher. 1988. Anatomical changes induced by triazoles in wheat seedlings. *Can. J. Bot.* 66:1178-1185.

Gilley, A. and R.A. Fletcher. 1997. Relative efficacy of paclobutrazol, propiconazole and tetraconazole as stress protectants in wheat seedlings. *Plant Growth Regul.* 21:169-175.

Greenway, H. 1972. Salt responses of enzymes from species differing in salt tolerance. *Plant Physiol.* 49:256-259.

Hofstra, G., L.C. Krieg, and R.A. Fletcher. 1989. Uniconazole reduces ethylene and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid and increases spermine levels in mung bean seedlings. *J. Plant Growth Regul.* 8:45-51.

Kim, H.Y., B.J. Choi, and C.K. Sang. 1994. Effects of uniconazole on drought resistance of *Pliea cadieri*. I. Morphological changes and water loss in leaves. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 35:387-391.

Kim, K.W. and M.S. Byun. 1988. Physiological and morphological characteristics of the glaucous and vitreous carnation plantlets obtained in vitro. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 29:216-223.

Kim, K.W., M.S. Kang, and D.H. Goo. 1991. External and Histological characteristics of organogenesis from gladiolus callus. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 32:124-129.

Kramer, G.F. and C.Y. Wang. 1990. Effects of chilling and temperature preconditioning on the activity of polyamine biosynthetic enzymes in zucchini. *J. Plant Physiol.* 136:115-119.

Lee, J.J., S.W. Kwon, and J.C. Kim. 1996. Effects of field and shade culture on plastid, proline, protein, and polyamine content in aloes. *J. Kor. Soc. Hort. Sci.* 37:309-312.

Lee, K.S., J.S. Lee, and S.Y. Choi. 1992. Changes in contents of chlorophyll and free proline as affected by NaCl in rice seedling. *Korean J. Crop Sci.* 37:178-184.

Munns, R. and A. Termaat. 1986. Whole-plant responses to salinity. *Aust. J. Plant Physiol.* 13:143-160.

Park, R.D. 1982. Changes in the contents of some metabolites and ions and in some enzyme levels in rice plants grown under water-and salt-stressed condition. *J. Kor. Soc. Agric. Chem.* 25:135-141.

Percival, G.C. and K. Noviss. 2008. Triazole induced drought tolerance in horse chestnut (*Aesculus hippocastanum*). *Tree*

- Physiol. 28:1685-1692.
- Potter, T.I., K.P. Zanewich, and S.B. Rood. 1993. Gibberellin physiology of safflower: Endogenous gibberellins and response to gibberellic acid. *Plant Growth Regul.* 12:133-140.
- Steinberg, S.L., J.M. Zajicek, and M.J. McFarland. 1991. Short-term effect of uniconazole on the water relations and growth of *Ligustrum*. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116:460-464.
- Upadhyaya, A., T.D. Davis, R.H. Walser, A.B. Galbraith, and N. Sankhla. 1989. Uniconazole-induced alleviation of low-temperature damage in relation to antioxidant activity. *HortScience* 24: 955-957.
- Wang, C.Y. and Z.L. Ji. 1989. Effect of low oxygen storage on chilling injury and polyamines in zucchini squash. *Sci. Hort.* 39:1-7.
- Wang, S.Y. and G.L. Steffens. 1985. Effect of paclobutrazol on water stress-induced ethylene biosynthesis and polyamine accumulation in apple seedling leaves. *Phytochemistry* 24: 2185-2190.
- Withers, L.A. and P.J. King. 1979. Proline: A novel cryoprotectant for the freeze preservation of cultured cells of *Zea mays* L. *Plant Physiol.* 64:675-678.
- Xin, Z.G. and P.H. Li. 1993. Relationship between proline and abscisic acid in the induction of chilling tolerance in maize suspension-cultured cells. *Plant Physiol.* 103:607-613.
- Yang, S.F. and N.E. Hoffman. 1984. Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35: 155-189.