

옥수수 자엽초에서 옥옥신 유발 에틸렌 생성에 대한 Mannose의 억제작용

趙 晟 兮 · 金 炫 周 · 李 竣 承
(이화여자대학교 생물학과)

Inhibitory Effect of Mannose on Auxin-Induced Ethylene Production in Corn (*Zea mays* L.) Coleoptiles

Cho, Seong Hye, Hyeon Joo Kim and June Seung Lee
(Department of Biology, Ewha Womans University, Seoul)

ABSTRACT

Effect of mannose on auxin-induced ethylene production in corn (*Zea mays* L.) coleoptiles was studied. Auxin induced ethylene production decreased in proportion to mannose concentrations. The inhibitory effect of mannose appeared after 2 h of incubation. Ethylene production was significantly depressed by mannose at high concentrations (10^{-5} M- 10^{-4} M) of indole acetic acid (IAA), but not at low concentrations (10^{-8} M- 10^{-6} M). The inhibition of auxin-induced ethylene production by mannose was specific, since other sugars such as galactose, glucose, sucrose and mannitol did not have an inhibitory effect. In an effort to elucidate mechanisms of mannose the effect on the auxin induced ethylene production, effect of the sugar on ACC synthase activity and ACC induced ethylene production was studied. Mannose failed to inhibit ACC mediated ethylene production, but decreased both the ACC content and ACC synthase activity in the tissue.

These results suggest that the inhibitory effect of mannose on auxin induced ethylene production results from suppression of auxin induction of ACC synthase.

서 론

에틸렌은 식물의 생장, 과일의 성숙, 휴면, 낙엽, 노화 등 여러 가지 생리현상을 조절하는 식물 호르몬 중에 하나이며(Abeles, 1973), 그 생성은 온도, 압력 등 물리적 자극이나 여러 가지 화학약품, 가뭄 등의 환경변화에 의해서 민감하게 변한다(Yang and Pratt, 1978).

고등식물에서 에틸렌의 생성은 methionine→S-Adenosylmethionine(SAM)→1-Aminocyclopropane-1-carboxylic acid(ACC)→ C_2H_4 의 경로로 생성된다(Yu and Yang, 1980). 이 중에서 SAM→ACC의 단계는 ACC synthase에

의해서 촉매되는데 aminoethoxyvin glycine(AVG)(Yu *et al.*, 1979), L-canaline(Murr and Yang, 1975) 등 pyridoxal 효소계 억제제는 이 과정을 억제시킨다. 반면에 IAA는 이 효소의 활성을 촉진시키므로 에틸렌 생성을 촉진시킨다(Yu and Yang, 1978; Yoshii *et al.*, 1980). ACC→ C_2H_4 의 단계는 아직 순수분리되지 않은 ethylene forming enzyme(EFE)에 의해서 촉매되는 과정인데, Co^{2+} , Ni^{2+} 등 2가 양이온(Yu and Yang, 1980), DNP같은 uncoupler(Apelbaum *et al.*, 1981), n-propylgallate, sodium benzoate 등 free radical scavenger(Apelbaum *et al.*, 1981)는 이 과정을 억제시킨다. 뿐만 아니라 phospholipase D, Triton X 100 등 원형질막 구조에 영향을 주는 물질들이 이 과정을 억제시키는 것으로 보아 원형질막의 안정성은 에틸렌 생성에 중요하며 EFE도 이곳에 위치한다고 생각하고 있다(Odawara

이 연구는 1989년도 문교부 기초과학연구비 지원에 의하여 수행된 것임.

et al., 1977; Apelbaum *et al.*, 1981).

일반적으로 sucrose, glucose, galactose 등의 당류들은 에틸렌의 생성을 촉진시킨다고 알려져 있다(Meir *et al.*, 1985). 특히 galactose는 옥옥신에 의해서 유도되는 귀리 자엽초 등의 신장생장을 크게 억제시키는데 이것은 galactose가 에틸렌의 생성을 촉진시키기 때문이라고 한다(Yamamoto *et al.*, 1981). Meir 등(1985)에 의하면 담배의 잎절편에서 mannose는 에틸렌의 생성을 촉진시킨다고 하며 Riov와 Yang(1982)은 mannitol도 에틸렌의 생성을 촉진시키고 ACC의 합성도 촉진시킨다고 보고하고 있다. 그러나 Watkins와 Frenkel(1987)의 배의 과육에서 실험한 보고에 의하면 mannose는 에틸렌 생성을 억제시키고 따라서 과일의 성숙을 지연시킨다고 한다. 이와 같이 mannose가 에틸렌 생성에 미치는 영향에 대해서는 서로 엇갈린 결과들이 있으며 또한 이들은 mannose가 에틸렌 생성과정 중 어느 과정에 영향을 미치는가에 관한 연구는 보고되지 않았다.

본 연구는 당류들이 auxin의 작용에 어떤 영향을 미치는가를 확인하는 실험 중 옥수수 자엽초에서는 galactose가 앞서 보고된 바와 같이 에틸렌 생성을 촉진시키지 않을 뿐만 아니라 다른 당류도 에틸렌 생성에 큰 영향을 미치지 않으나 유독 mannose만이 에틸렌 생성을 억제시키므로 그 작용 기작이 어떤 것인가를 조사하여 보고하는 것이다.

재료 및 방법

실험 재료. 옥수수(*Zea mays* L.) 종자를 Mulkey 등(1981)의 방법에 의해 길러서 사용하였다. 옥수수를 12시간 정도 증류수에서 침액시킨 후 배양접시(27×20×2.5 cm; 길이, 넓이, 높이)에 증류수로 적신 휴지를 깔고 옥수수 종자를 일렬로 배열시킨다. 종자를 심은 배양접시는 증류수가 들어 있는 큰 사각용기(37×33×5.5× cm; 길이, 넓이, 높이)에 수직으로 세워서 습도가 90% 이상, 온도는 25±1℃로 유지되는 암실에서 3일간 발아시켰다. 옥수수 자엽초의 길이가 2-3 cm되는 황화조직의 정단부 바로 아랫부분을 절단기를 사용하여 1 cm로 잘라서 사용하였다.

Indole-3-acetic acid(IAA)와 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid(ACC)는 Sigma에서, S-adenosylmethionine(SAM)은 Serva(독일, 하이델베르크)에서 구입하였다.

에틸렌 생성량 측정. 에틸렌 생성량 측정은 15 ml vial에 완충용액(MES/Tris buffer, 5 mM, pH 6.3)과 필요한 시약을 혼합한 배지(1.5 ml)에 조직 절편 20개씩을 넣고 산소를 충전하여 실리콘 마개로 막아 암소(25±1℃)에서 배양시켰다. 일정한 시간 후에 용기내 기체 1 ml를 일회용 주사기로 취하여 Gas chromatography(Shimadzu GC-9A, Flame Ionization Detector, Porapak Q Column 100-200 mesh 90℃, Air : 0.5 kg/cm², Carrier 50 ml/min, H₂ : 0.5 kg/cm²)로 측정하였다.

조직내의 ACC 정량. Lizada와 Yang(1979)의 방법을

수정하여 ACC가 에틸렌으로 전화되는 것을 이용하여 생성된 에틸렌을 Gas chromatography로 정량하였다. 증류수에서 키운 옥수수 자엽초 조직절편 20개를 IAA가 첨가된 배지와 IAA와 mannose가 같이 첨가된 배지에서 각각 일정시간(22시간) 동안 배양시킨 후, 조직절편을 각각 수거하여 완충용액으로 잘 씻고, 5 ml의 3% sulfosalicylic acid를 넣어 막자사발로 같은 뒤에 10,000 rpm에서 30분간 원심분리 하였다. 원심분리한 후 상등액을 취하여 2 N HCl로 황산화시킨 이온교환 column(Dowex-50W, H⁺ form, bed volume 2 ml)에 아미노산을 흡착시켰다. 흡착된 아미노산은 4 ml의 2 N NH₄OH로 씻어내려 -50℃에서 급속건조시킨 후 2 ml의 증류수에 녹였다. 이 중 0.8 ml를 취하여 15 ml vial에 넣고, 0.1 ml의 10 mM HgCl₂를 첨가한 후 실리콘 마개로 막아 얼음에 10분간 채워둔 후 0.1 ml NaOCl(5% NaOCl : 포화된 NaOH, 2 : 1, v/v)를 주사기로 주입하여 다시 얼음에 채워두었다. 10분 후 기체 1 ml를 주사기로 취하여 생성된 에틸렌을 측정할 후 ACC 표준곡선을 이용하여 ACC 양을 계산하였다.

ACC synthase의 활성 측정. ACC synthase의 활성은 Boller 등(1979)의 방법에 의해 측정했다. 증류수에서 키운 옥수수 자엽초 조직을 10⁻⁴ M IAA가 첨가된 배지와 IAA와 50 mM mannose가 첨가된 배지에서 22시간 배양시킨 수 조직절편(3.8g)을 각각 수거하여 완충용액으로 잘 씻은 후 4 mM DTT, 0.5 μM PLP(pyridoxal phosphate), 10 mM EDTA, 0.1 mM PMSF, 2 M NaCl이 포함된 pH 8.5의 100 mM HEPES buffer 4 ml를 넣어 막자사발로 같은 뒤에 나일론 천으로 걸러낸 후 25,000×g에서 15분간 원심분리 하였다. 원심분리한 후 각 상등액 4 ml를 취하여 0.5 mM DTT, 0.5 μM PLP, 1 mM EDTA를 포함한 pH 8.5의 2 mM HEPES buffer로 평형시킨 Sephadex G-25 column(bed volume 30 ml)에 통과시킨다. 2.0 ml씩 받은 각 분획을 280 nm에서 흡광도를 측정하여 ACC synthase를 포함한 단백질이 많은 분획을 모았다. 0.4 ml씩 준비된 효소와 0.5 μM PLP를 포함한 pH 8.5의 50 mM HEPES buffer와 여러 농도의 SAM을 넣은 반응용액 0.2 ml를 15 ml vial에 넣고 30℃에서 15분간 효소와 기질을 반응시킨 후 0.1 ml의 10 mM HgCl₂를 넣어 실리콘 마개로 막아 얼음에 10분간 채우고, 다시 0.1 ml의 NaOCl을 주사기로 주입한 후 10분간 얼음에 채워둔 다음 기체 1 ml를 일회용 주사기로 취해서 에틸렌 생성을 측정하였다.

결 과

여러 가지 당류가 옥옥신유발 에틸렌 생성에 미치는 영향을 알아보기 위하여 옥수수 자엽초 조직을 10⁻⁵ M IAA와 50 mM의 galactose, mannose, glucose, sucrose, mannitol을 각각 첨가시킨 배지에 22시간 동안 배양시키면서 생성된 에틸렌의 양을 비교하였다. Fig. 1에서 보면 같은 농도(50 mM)의 당류에서 mannose만 약 40% 정도

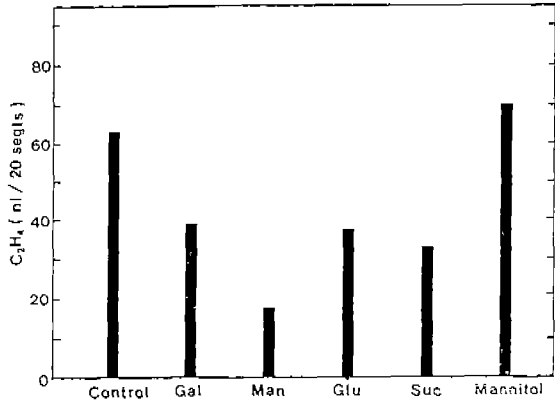


Fig. 1. Effect of sugars on IAA induced ethylene production. Twenty tissue segments were incubated with each of various sugars (50 mM) in the presence of 10^{-5} M of IAA for 22 h.

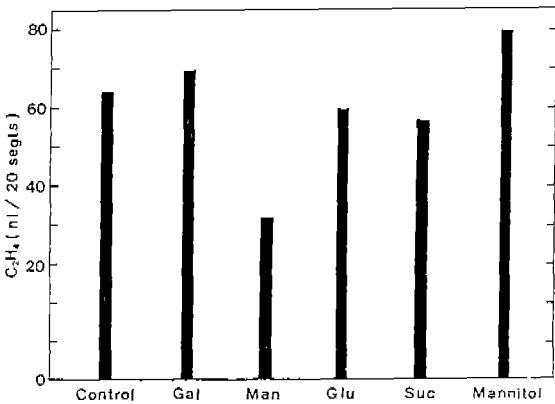


Fig. 2. Effect of sugars on IAA induced ethylene production. Twenty tissue segments were incubated with each of various sugars (100 mM) in the presence of 10^{-5} M of IAA for 22 h.

에틸렌 생성을 억제시키고 다른 당류는 에틸렌 생성에 거의 영향을 주지 않으며 mannitol의 경우는 오히려 약간 촉진시킨 것을 볼 수 있었다. Fig. 2에서와 같이 당류의 농도를 100 mM로 증가시켰을 때 mannose는 약 70% 억제시키고 다른 당류에서도 30-40% 억제시킨다. 그러나 같은 농도의 mannitol에서는 전혀 억제효과가 없는 것으로 보면 다른 당류에 의한 억제효과는 삼투충격 때문에 일어난 결과라고는 볼 수 없고 어떤 다른 기작으로 에틸렌 생성이 억제된 것으로 생각되며 그 중에서도 mannose에 의한 억제효과가 가장 현저하였다.

Fig. 3은 mannose 농도에 대한 에틸렌 생성억제 정도를 비교한 것으로 25 mM 까지의 농도에서는 억제효과가 나타나지 않으나 그 이상의 농도에서부터 억제시킴을 볼 수

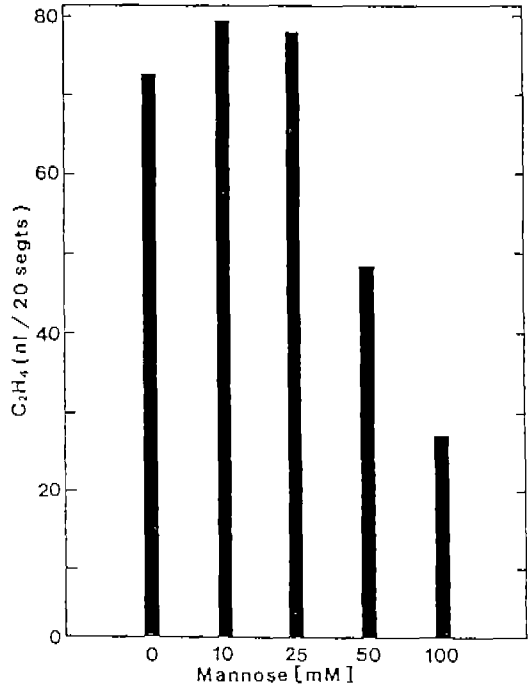


Fig. 3. Effect of mannose on IAA induced ethylene production from corn coleoptile segments. Tissue segments were incubated with various concentrations of mannose and 10^{-5} M IAA for 22h.

있었다. Fig. 4는 mannose에 의한 에틸렌 생성억제 효과가 IAA의 농도에 따라서 어떻게 변하는가를 조사한 것이다. 옥수수 자엽초 조직을 여러 농도의 IAA와 50 mM mannose가 들어 있는 배지와 mannose가 없는 배지(대조구)에서 22시간 배양시킨 후 에틸렌 생성량을 비교하였다. IAA 농도가 비교적 낮을 때(10^{-5} M 이하)는 에틸렌 생성량이 비교적 적으며 이 때에는 mannose에 의한 억제효과가 거의 나타나지 않으나 IAA 농도가 10^{-5} M- 10^{-1} M의 비교적 고농도에서는 mannose에 의한 억제효과가 현저하게 나타나서 40-70% 정도 억제됨을 볼 수 있었다. 그러나 IAA 농도 10^{-3} M에서는 mannose를 처리하지 않은 대조구에서도 에틸렌 생성이 크게 감소되어 억제효과가 감소된 것으로 나타났다. 녹두 하배축의 경우에는 10^{-3} M의 IAA에서는 에틸렌 생성이 감소되지 않았으나 옥수수 자엽초에서는 현저히 감소되는 것은 식물재료의 차이 때문으로 생각된다. Fig. 5는 옥수수유발 에틸렌 생성에 대한 mannose의 억제효과가 얼마나 빠른 시간에 나타나는가를 확인한 것으로 mannose를 처리한 후 2시간이면 억제효과가 나타나기 시작했으며 6시간에는 40% 정도가 억제됨을 볼 수 있다.

이와 같이 mannose가 옥수수유발 에틸렌 생성을 억제시킨다면 에틸렌 생성경로의 어디에서 mannose가 억제작용을 하는가를 확인하기 위해서 에틸렌의 전단계 전구체인

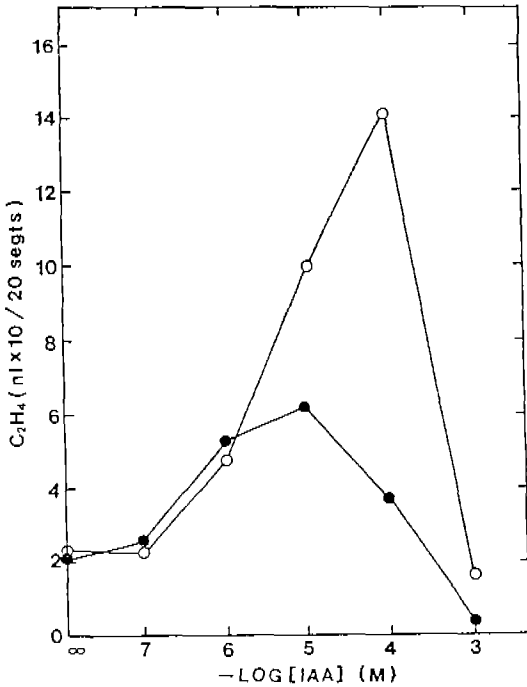


Fig. 4. Ethylene production from corn coleoptile segments as a function of auxin concentrations. Tissue segments were incubated with (●-●) or without (○-○) 50 mM of mannose for 22 h.

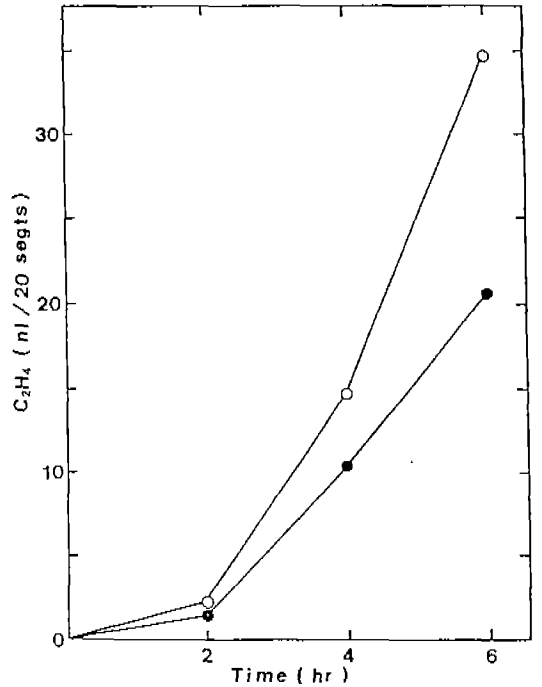


Fig. 5. Time course for the mannose effect on IAA induced ethylene production. Corn coleoptile segments were incubated with 10^{-4} M of IAA in the presence (●-●) or absence (○-○) of 50 mM mannose for 22 h.

ACC 매개 에틸렌 생성을 조사한 결과(Fig. 6), mannose는 ACC 유발 에틸렌 생성에는 그림에서와 같이 어떤 농도에서도 억제작용을 나타내지 않음을 알 수 있었고, Fig. 7에서와 같이 9시간까지 배양시킬 때에도 억제효과가 나타나지 않음을 확인할 수 있었다. 이것은 mannose에 의한 억제효과가 에틸렌 생성경로 중 ACC 전단계에서 작용함을 의미한다. 즉 다시 말하면 mannose는 ACC 합성과정을 억제하기 때문에 결과적으로 에틸렌 생성을 억제할 가능성이 있음을 의미한다. 따라서 50 mM의 mannose를 처리한 조직과 대조구의 조직내 ACC의 양을 비교한 결과, 22시간 배양 후 대조구에서는 ACC양이 7.19×10^{-5} M로서 mannose를 처리한 경우(1.06×10^{-5} M)보다 약 7배나 많은 양의 ACC가 있는 것을 알 수 있었으며(Table 1) 이것은 mannose가 ACC의 합성을 억제시키기 때문인 것으로 생각되었다.

Mannose가 옥신유발 에틸렌 생성을 억제시키나 ACC 매개 에틸렌 생성은 억제시키지 않는다는 것은 결국 mannose가 에틸렌 생성 경로 중 SAM→ACC의 단계에 작용한다는 것을 의미한다. IAA는 이 단계에서는 ACC synthase의 합성을 촉진시켜서 결국 에틸렌 생성을 촉진시키는 것으로 알려져 있는데(Yu *et al.*, 1979) 여기서 mannose가 작용할 가능성은 크게 2 가지로 생각할 수 있는데 그 중

하나는 mannose가 조직내 IAA 대사에 관여하여 free IAA level을 낮추므로 결과적으로 에틸렌 생성을 억제시킬 수가 있으며 또 한 가지 가능성은 IAA가 ACC synthase의 활성을 촉진시키는 과정에서 어떤 형태로 억제작용을 할 가능성이 있다. 첫번째 가능성을 확인하기 위하여 mannose가 IAA oxidase의 활성에 어떤 영향을 미치는가를 확인해보았으나 100 mM까지의 mannose 농도에서는 IAA oxidase의 활성에는 어떠한 영향을 주지 않았다(Data 제시치 않음). 따라서 mannose에 의한 조직내 ACC 양의 감소가 ACC synthase의 활성에 미치는 영향을 조사한 결과 Table 2에서와 같이 mannose는 ACC synthase 활성을 억제시킬 수 있었다. 이러한 결과는 mannose가 에틸렌 생성을 억제하는 것은 결국 옥신에 의한 ACC synthase의 유도를 억제시키기 때문인 것으로 추측되었다.

고 찰

일반적으로 탄수화물은 옥신유발 에틸렌 생성을 촉진시키는 것으로 알려져 있다. Meir 등(1985)은 담배잎에서 조사한 14종의 탄수화물 모두 50 mM의 농도에서 옥신유발 에틸렌 생성을 촉진시킨다고 보고하고 있다. 여러 가지 당류 중 특히 sucrose, galactose, mannitol에 의한

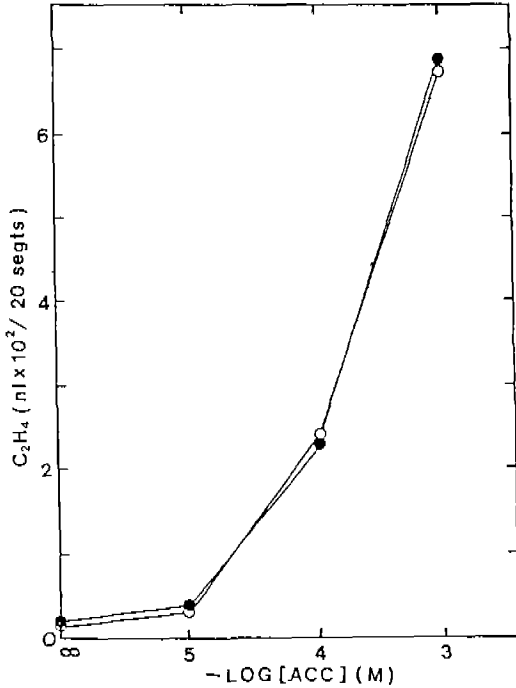


Fig. 6. Effect of mannose on ACC induced ethylene production as a function of ACC concentrations. Corn coleoptile segments were incubated with various concentrations of ACC in the presence (●-●) or absence (○-○) of 50 mM mannose for 22 h.

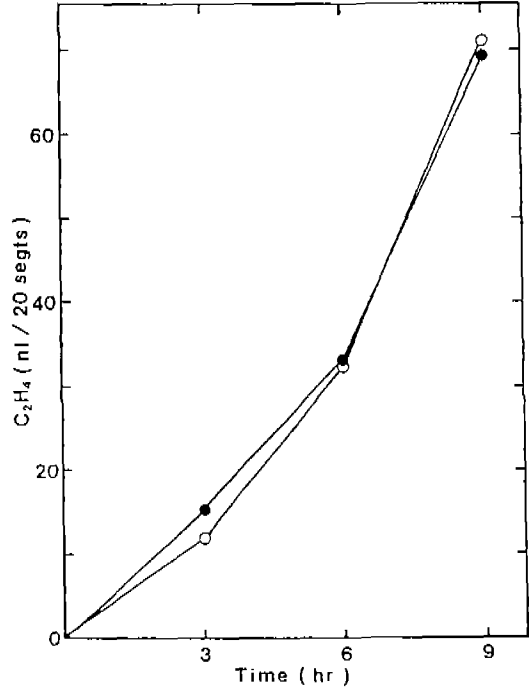


Fig. 7. Effect of mannose on ACC induced ethylene production as a function of incubation time. Corn coleoptile segments were incubated with 10⁻⁴ M of ACC in the presence (●-●) or absence (○-○) of 50 mM mannose for 22 h.

Table 1. Effect of mannose on ACC content in maize coleoptiles incubated in 10⁻⁴ M IAA for 22 h

	ACC content(M)
Control	7.19 × 10 ⁻⁵
Mannose(50 mM)	1.60 × 10 ⁻⁵

Table 2. Effect of mannose on ACC synthase activity

SAM(μM)	Activity(nmole/h)	
	Control	Man(50 mM)
1	1.2	0.6
3	2.0	0.9
5	2.2	1.1
10	2.25	1.2
20	2.25	1.2

에틸렌 생성 효과는 비교적 많이 연구 되어 있는데(Meir *et al.*, 1985; Philosoph-Hadas *et al.*, 1985) 이들 당류들은 모두 ACC의 합성을 촉진시켜서 결국 에틸렌 생성을 증가시키는 것으로 밝혀져 있다(Riov and Yang, 1982).

그러나 본 실험에서 옥수수 자엽초의 경우에는 위에서

말한 당류들이 같은 농도에서 에틸렌 생성을 촉진시키는 것을 관찰할 수 없고, 오히려 mannose가 에틸렌 생성을 현저히 억제시킨다는 것을 알았다(Fig. 1).

Mannose는 고등식물의 세포벽의 중요한 구성성분이기 하지만 생리적으로는 대체로 생리활성을 억제시키는 것으로 알려져 있다. 즉 mannose를 처리한 앞에서는 광합성 과정에서 형광 방출이 억제되며(Harris *et al.*, 1983), 해당당질에 관여하는 효소의 활성을 억제시키고(Wedding and Harley, 1976), 콩에서 phaseolin의 합성을 억제시킨다(Fuhrmann *et al.*, 1984; Vitale *et al.*, 1989). Watkins와 Frenkel(1987)은 이와 같은 mannose의 억제작용을 에너지 대사측면에서 설명하고 있는데, mannose를 처리한 조직에서는 세포내 mannose-6-phosphate가 축적되고 따라서 상대적으로 Pi, Glucose-6-phosphate, PEP 등의 감소로 ATP 수준이 낮아져서 억제작용이 나타난다고 보고하고 있다. 그들은 mannose가 배의 과육의 에틸렌 생성도 억제시키고, 따라서 과일의 성숙을 지연시키는데 그것은 조직내 mannose-6-phosphate가 축적되고 Pi의 감소로 호흡저해가 일어나 결국 에틸렌 생성도 억제된다고 한다. 그러나 호흡저해가 일어난 조직에서는 에틸렌 생성 뿐만 아니라 모든 대사과정이 억제되므로 그것이 mannose가 에

에틸렌 생성을 억제시킨다는 직접적인 설명은 될 수 없다. 본 실험의 결과에서 보면 mannose를 처리한 조직내에서도 ACC를 가해주면 에틸렌 생성이 전혀 억제되지 않았으며 (Figs. 6 and 7), 오히려 ACC→C₂H₄의 단계에서 산소가 직접 소모되는 것으로 보아 mannose가 에틸렌 생성을 억제시키는 것은 단순한 호흡저해로 일어난 결과는 아닌 것이 분명하다. 오히려 ACC를 합성하는 단계에 작용할 가능성이 더 크다고 생각할 수 있다. SAM에서 ACC로 전환되는 단계는 에틸렌 생성과정 중 가장 중요한 단계로 ACC synthase에 의해서 촉매되는 과정인데 ACC synthase는 IAA에 의해서 합성이 유도된다. 그러므로 이 과정은 세포내 free IAA 수준이 높으면 결국 에틸렌의 생성도 촉진되므로 mannose가 IAA 대사에 참여할 가능성도 있고 ACC synthase에 직접 억제작용을 할 가능성도 있으므로 2가지 가능성을 검토한 결과 mannose는 ACC synthase의 작용을 억제한다는 것을 알았으며 mannose를 처리한 조직에서 분리한 ACC synthase의 활성이 감소한 것은 mannose의 처리가 오옥신에 의한 ACC synthase 효소의 유도를 지해한 것으로 해석할 수 있다(Tables 1 and 2).

적 요

옥수수 자엽조에서 오옥신유발 에틸렌 생성과정에 mannose의 억제작용을 조사하였다. 50 mM 이상 농도의 mannose는 오옥신유발 에틸렌 생성을 현저히 억제시키며(6시간 40%) 억제효과는 2시간 이후부터 나타난다. Mannose는 ACC 유발 에틸렌 생성을 전혀 억제시키지 않으며 ACC synthase의 활성을 억제시켜 결국 조직내 ACC 양의 감소로 인하여 에틸렌 생성을 억제시키는 것으로 나타났다.

참 고 문 헌

- Abeles, F.B. 1973. Ethylene in plant biology. Academic Press, New York.
- Apelbaum, A., S.Y. Wang, A.C. Burgoon, J.E. Barker and M. Lieberman. 1981. Inhibition of the conversion of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid to ethylene by structural analogs, inhibitors of electron transfer uncouplers of oxidative phosphorylation and free radical scavengers. *Plant Physiol.* **67**: 74-79.
- Fuhrman, U., E. Baus, G. Leagler and H. Ploegh 1984. Novel mannose to complex oligosaccharides. *Nature* **307**: 755-758.
- Goldsworthy, A. and H.E. Street. 1965. The carbohydrates nutrition of tomato roots. 8. The mechanism of the inhibition of D-mannose of the respiration on excised roots. *Ann. Bot.* **29**: 37-45.
- Harris, G.C., P.B. Gibbs, G. Ludwig, U.N. Audrey, M. Sprengnether and N. Kolodny. 1986. Mannose metabolism in corn and its impact on leaf metabolites, photosynthetic gas exchange, and chlorophyll fluorescence. *Ann. Bot.* **82**: 1081-1089.
- Lizada, M.C.C. and S.F. Yang. 1979. A simple and sensitive assay for 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Anal. Biochem.* **100**: 140-145.
- Meir, S., S. Philosoph-hadas, E. Epstein and N. Aharoni. 1985. Carbohydrates stimulate ethylene production in tobacco leaf discs. I. Interaction with auxin and the relation to auxin metabolism. *Plant Physiol.* **78**: 131-138.
- 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.
- Murr, D.P. and S.F. Yang. 1975. Inhibition of *in vivo* conversion of methionine to ethylene by L-canaline and 2,4-dinitrophenol. *Plant Physiol.* **55**: 79-82.
- Odawara, S., A. Watanabe and H. Imaseki. 1977. Involvement of cellular membrane in regulation of ethylene production. *Plant Cell Physiol.* **18**: 569-575.
- Philosoph-Hadas, H., S. Meir and N. Aharoni. 1985. Carbohydrates stimulate ethylene production in tobacco leaf discs. II. Sites of stimulation in the ethylene biosynthesis pathway. *Plant Physiol.* **78**: 139-143.
- Riov, J. and S.F. Yang. 1982. Stimulation of ethylene production in citrus leaf disc by mannitol. *Plant Physiol.* **70**: 142-146.
- Vitale, A., M. Zoppe, and R. Bolini. 1989. Mannose analog 1-deoxymannojirimycin inhibits the Golgi-mediated processing of bean storage glycoproteins. *Plant Physiol.* **89**: 1079-1084.
- Watkins, B.C. and C. Frenkel. 1987. Inhibition of pear fruit ripening by mannose. *Plant Physiol.* **85**: 56-61.
- Wedding, R.T. and J.L. Harley. 1976. Fungal polyol metabolites in the control of carbohydrate metabolism of mycorrhizal roots of beech. *New Phytol.* **77**: 674-688.
- Yamamoto, R., and Y. Masuda. 1984. Galactose inhibition of auxin-induced cell elongation in oat coleoptile segments. *Physiol. Plant* **61**: 321-326.
- Yang, S.F. and H.K. Prati. 1978. The physiology of ethylene in plant tissue. In, Biochemistry of wounded plant tissue. G. Kahl (ed.), Walter de Gruyter, Berlin. pp. 596-622.
- Yoshii, H., A. Watanabe and H. Imaseki. 1980. Biosynthesis of auxin-induced ethylene in mung bean hypocotyls. *Plant Cell Physiol.* **21**: 279-291.
- Yu, Y.B., D.O. Adams and S.F. Yang. 1979. Regulation of auxin induced ethylene production in mung bean hypocotyls: Role of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Plant Physiol.* **63**: 589-590.
- Yu, Y.B. and S.F. Yang. 1980. Biosynthesis of wound ethylene. *Plant Physiol.* **66**: 281-285.