

고등식물에서 IAA 합성과 Polyamine 대사에 관한 연구: 대두의 유식물에서 IAA가 Diamine Oxidase의 활성에 미치는 영향

金 度 均 · 金 明 苑* · 康 榮 燾

(延世大學校 理科學科 生物學科, *文理大學 生物學科)

IAA Synthesis and Polyamine Metabolism in Higher Plants: Effect of IAA on the Activity of Diamine Oxidase in Seedlings of Soybean

Kim, Do Gyoon, Myeong Won Kim* and Young Hee Kang

(Department of Biology, Yonsei University, Seoul and

*Department of Biology, Yonsei University, Wonju)

ABSTRACT

We investigated the effect of indole acetic acid (IAA) on diamine oxidase (DAO; EC 1.4.3.6) in the seedling of soybean (*Glycine max* L. forma Paldalkong). DAO activity was not detected in the resting soybean seeds. During germination it appeared in the elongating zone on day 3, increased up to day 4 and decreased thereafter. Endogenous IAA content has been shown the same pattern as DAO activity. However, cadaverine content was reduced on day 4. To investigate the effect of IAA on DAO activity, the segments of hypocotyl on day 3 were soaked in various concentration of IAA. The activity increased at low concentrations (10^{-7} – 10^{-6} M) of IAA as compared to that of control but not at high concentrations (10^{-5} – 10^{-4} M) of IAA. Differing from DAO activity, cadaverine content increased as concentrations of IAA increased. On the other hand, ethylene was induced by IAA at high concentrations. To study the effect of ethylene on DAO activity, we cotreated IAA and 2,5-Norbornadiene (NDE). In this case, DAO activity was not affected.

서 론

Polyamine은 배발생을 유도하고(Feirer *et al.*, 1984), 세포 분열에 관여하며(Torrigiani *et al.*, 1987), 발근을 촉진(Jarvis *et al.*, 1985)하는 등 식물의 발생 및 생장에 관여한다. 특히, diamine은 초기 발아단계에서 생장이 촉진될 때 세포내 함량이 급격히 증가한다(Smith, 1975; Goren *et al.*, 1982). 식물의 diamine은 putrescine($\text{NH}_3^+(\text{CH}_2)_4\text{NH}_3^+$)과 cadaverine ($\text{NH}_3^+(\text{CH}_2)_6\text{NH}_3^+$)이 있으며 cadaverine의 경우 주로 콩과 식물에서 높은 함량으로 존재한다(Lin,

1984; Ickson *et al.*, 1986). 대두의 경우 발아 초기 자엽의 아미노산이 하배축으로 이동, 분해된 다음 diamine의 전구물질로 사용된다. 이 후 생장이 진행됨에 따라 arginine decarboxylase와 ornithine decarboxylase에 의하여 diamine으로 합성이 되어 축적된다(Ramakrishna and Adiga, 1975; Lin, 1984).

Diamine oxidase(DAO)는 diamine을 분해하는 효소로 주로 쌍떡잎 식물에서 발견되며(Smith, 1985a, b) 완두(Floris *et al.*, 1983), Lens(Federico, 1985), clover(Delhaize and Webb, 1986), 대두(Suzuki, 1973), 땅콩(Sindhu and Desai, 1980) 등 콩과식물에서 주로 연구되어 왔다. DAO는 두개의 소단위(subunit)로 구성되어 있으며 (Yamasaki *et al.*, 1970), 이것의 분자량은 170-185 kDa으로 Cu^{2+} 나 carbonyl기를

본 연구는 1989년도 교육부 학술진흥재단 연구비에 의하여 수행되었음.

cofactor로 가지고 있다(Smith, 1985 a, b). 대두의 경우 pH 7에서 최고의 활성을 나타내며 cadaverine에 대하여 가장 높은 기질 특이성을 가진다(Suzuki, 1973).

DAO는 분해산물로 alkaloid를 만들며(Hashimoto *et al.*, 1990), 세포벽의 합성에도 관여하지만(Angelini *et al.*, 1990) 생리적 기능은 아직 명확하게 밝혀져 있지않을 뿐 아니라 식물 호르몬과의 관계에 대하여서는 연구가 부진하다. 특히, IAA와의 관계에 있어 DAO가 IAA에 의하여 생합성이 억제된다는 보고(Srivastava, 1977)는 있으나 모든 식물에서 조사되지는 않고있다. 그러나, 이 효소는 IAA에 의하여 활성이 영향을 받고, 세포벽에서 발견되며(Federico and Angelini, 1986), 초기 발아시 활성이 증가하고(Hirasawa, 1988), 세포내 diamine의 양을 조절하는 것으로 보아 IAA가 식물의 생장을 촉진시킬 때 관여할 것으로 생각된다. 물론, 황화된 유식물조직에서 IAA 함량은 hook 부위에서 가장 많지만 본 실험실에서 예비실험 결과 hook 부위는 발아 단계에 따라 효소활성에 거의 변화가 없기 때문에 효소 활성의 변화와 함께 polyamine 농도변화가 심한 길이생장이 일어나는 부위인 hook 바로 밑부분을 사용하여 내생 IAA와 내생 polyamine 관계를 조사하려 했다.

따라서, 본 실험에서는 대두의 발아 후 초기 생장중인 조직에서 DAO의 활성 변화를 살펴보고, 내생 IAA와 polyamine의 조직내 함량 변화를 조사함으로써 생장과 관련된 DAO의 기능에 대하여 살펴보고, 또한 IAA를 외부에서 처리하여 DAO의 활성 변화와 polyamine의 함량 변화에 미치는 IAA의 효과에 대하여 살펴보고 이때 IAA에 의하여 유도된 에틸렌이 DAO의 활성에 미치는 영향을 조사하여 봄으로써 IAA에 의한 DAO의 활성 변화가 에틸렌을 통한 작용의 결과인지를 조사하고자 하였다.

재료 및 방법

실험재료. 대두(*Glycine max* L. for. Paldalkong)를 증류수에 담가 24시간 동안 놓아둔 다음 암실(28°C)에서 재배하면서 하배축 중 생장부위에서 날짜별로 효소의 활성을 조사하였다. 하배축에서 생장부위의 구별은 발아 후 일정간격으로 유성펜으로 점을 찍어 표시한 후 시간이 경과함에 따라 점사이의 간격이 늘어나는 부위를 생장부위로 하였다. IAA 처리구는 발아 후 3일째된 하배축의 생장부위를 선택하여 1 cm 길이로 잘라 2% sucrose와 각각의 IAA농도(10^{-7} - 10^{-4} M)를 포함한 5 mM K-phosphate 완충용액을 처리한 후 20시간이 지난 조직을 사용하였다.

내생 IAA 함량 측정. Weiler 등(1981)의 방법에 따라 수행하였다. 조직의 무게 0.5 g당 2 ml의 80% acetone(10 mg BHT(Butyl hydroxy toluene)/l를 포함한 용액)으로 조직을 마쇄하여 추출액을 얻었다. 완전히 추출되도록 30

분간 놓아둔 다음 12,000 rpm으로 20분간 원심분리하여 상징액을 얻어, 이 상징액을 질소 가스를 사용하여 농축시킨 다음 1 N HCl을 소량 넣어 용액의 pH를 pH 2.5 이하로 낮추었다. Ethyl ether 1 ml을 넣어 충분히 섞어준 다음 분리된 ether층만을 얻었다. 질소 가스를 사용하여 ether을 날려 완전히 말린 후, 시료에 ethereal diazomethane을 과량 넣어 IAA를 메틸화시켰다. 메틸화된 시료를 질소 가스를 사용하여 완전히 말린 후 TBS(Tris Buffered Saline) 1 ml에 녹였다. 이 용액에서 100 μ l 인어 IAA에 대한 단클론 항체가 발라져 있는 well에 넣고, IAA tracer를 각 well 마다 100 μ l 씩 넣어, well의 용액이 넘치지 않도록 봉한 후 4°C 냉장고에서 3시간 동안 방치하였다. 3시간 후 용액을 버리고 washing solution으로 각 well을 세척하였다. 이 well에 기질 용액을 넣고 37°C에서 60분간 방치한 후, 반응 중지액을 넣어 반응을 중지시켰다. 5분 후 ELISA reader로 파장 405 nm에서 O.D.값을 측정하여 이 값을 표준 곡선과 비교하여 정확한 IAA 함량을 구하였다. 단클론 항체는 phytodetek에서 구입하여 사용하였다.

Polyamine의 추출 및 정량. Thin layer chromatography에 의한 polyamine의 검출 및 정량은 Goren 등(1982)의 방법을 변형하여 시행하였다. 시료에 5% perchloric acid를 가하고 막자사발을 이용하여 4°C에서 마쇄하였다. 마쇄한 용액을 12,000×g로 20분간 원심분리하여 그 상징액을 시료원으로 사용하였다. 정량은 시료원 100 μ l에 dansyl chloride(5 mg/ml in acetone) 200 μ l와 과포화된 Na_2CO_3 100 μ l를 첨가한 후 잘 섞어서 12시간 이상 상온에서 암 처리하여 실시하였다. 처리된 시료에 50 μ l proline(100 mg/ml)를 첨가하여 30분간 암실에서 방치한 후 벤젠으로 dansyl유도체를 추출하여 100 μ l를 TLC plate에 점적하였다. 전개용매의 조성은 chloroform : triethylamine (25 : 2, v/v)으로 하였으며 자외선으로 표준시료와 비교하여 끊어 내어서 ethylacetate 4 ml로 용출시켜 electron photofluorometer($\lambda_{EX}=360$, $\lambda_{EM}=500$)에서 형광강도를 측정하였다.

DAO의 추출 및 활성도 측정. DAO의 추출은 Kaur-Sawhney 등(1981)의 방법을 변형하여 사용하였다. 조직 0.1 g에 대하여 0.1 M K-phosphate 완충용액(pH 6.5) 0.8 ml을 섞어 막자사발을 사용하여 조직을 마쇄하였다. 마쇄용액을 12,000×g에서 30분간 원심분리하여 얻은 상징액을 효소원으로 사용하였다. 효소의 활성도는 Smith 및 Wilshire (1975)의 방법을 변형하여 측정하였으며, putrescine과 cadaverine을 기질로 하여 효소에 의하여 방출된 H_2O_2 가 peroxidase에 의하여 환원되면서 guaiacol이 tetraguaiacol로 산화되는 정도를 470 nm에서 흡광도의 증가로 측정하였다. 효소 반응액은 0.1 M K-phosphate 완충용액 (pH 6.5)과 25 mM guaiacol 및 peroxidase(10.2 unit/mg)와 효소액을 넣은 부피가 2.8 ml가 되게 하여 35 \pm 2°C에서 1분간 전자

리한 다음, 20 mM cadaverine 0.2 ml을 가하여 효소반응을 시작하였다. 효소 활성도는 tetraguaiacol 생성량을 470 nm에서 흡광도의 증가로 측정된 후 tetraguaiacol의 몰흡광계수인 $26.6 \text{ cm}^{-1} \text{ mM}^{-1}$ (Chance and Maehly, 1955)에 의하여 산출하였다.

에틸렌 생성량 측정. 발아 후 2일째된 대두 하배측의 생장부위를 1 cm로 절단하여 2% sucrose와 각농도별 IAA를 포함한 K-phosphate 완충용액이 담긴 50 ml 삼각플라스크에 띄운다음 실리콘마개로 밀봉한 후 20시간동안 암실(28°C)에 놓아둔 다음 플라스크내의 기체를 1 ml 주사기로 1 ml 채취하여 Gas chromatography (Shimadzu, Model GC-3BF)로 측정하였다 (Yu and Yang, 1979).

에틸렌과 NDE 처리. 3,500 ml의 desiccator에 시료가 담긴 petridish를 넣고 밀폐시킨 후 에틸렌을 주사기로 주입시켜 원하는 최종농도를 맞추었다. 액상인 2,5-norbornadiene (NDE) 51 μl 를 주사기로 desiccator에 주입하였다. 이 때 농도는 3,000 ppm으로 맞추었다.

단백질 정량. 단백질은 Lowry 등(1951)의 방법을 이용하여 정량하였다.

결과 및 고찰

발아 후 생장중인 조직에서 DAO의 활성 변화와 내생 IAA의 함량 변화 및 polyamine의 함량변화. 완두의 경우 DAO는 발아전 자엽에서는 활성을 나타내지 않으나 (Suzuki and Yamasaki, 1971) 발아 후 초기 생장동안 활성의 증가가 나타난다 (Suzuki, 1973). 이와 같은 결과는 발아전 자엽에서는 콩깍질의 방해로 인하여 DAO의 활성이 나타나는데 필요한 산소의 공급이 차단된 반면, 발아 후에는 콩깍질이 파괴됨에 따라 산소가 공급되어 DAO의 활성이 나타나게 되기 때문이다 (Hirasawa, 1988). 그러나, 발아 후 생장이 진행됨에 따른 DAO의 활성 증가는 산소에 의한 효과 외에 다른 요인도 작용할 것으로 생각되며 식물 호르몬 특히, 생장을 촉진하는 IAA가 영향을 미칠 것으로 사료된다. 따라서, 본 실험에서는 대두 하배측에서 DAO의 활성이 나타나기 시작하는 발아 후 3일된 조직에서부터 6일된 조직까지를 실험구로 사용하여 발아 후 초기 생장시 조직내 IAA 함량 변화가 DAO의 활성에 미치는 영향에 대하여 살펴보았다. DAO의 활성은 3일된 조직에서보다 4일된 조직에서 2배 증가하였다 (Fig. 1). 특히 4일된 조직은 생장이 왕성히 진행되고 있으며 (Fig. 2), IAA의 함량도 다른 시기에서보다 높았다 (Fig. 3). 즉, 생장이 진행되는 동안 조직내 IAA 함량 변화와 DAO의 활성 변화가 서로 일치된 양상을 보였다. DAO의 활성 변화는 cadaverine의 조직내 함량에도 영향을 주어 DAO의 활성이 가장 높은 4일된 조직에서 다른 시기보다 함량이 2배 감소하였다 (Table 1).

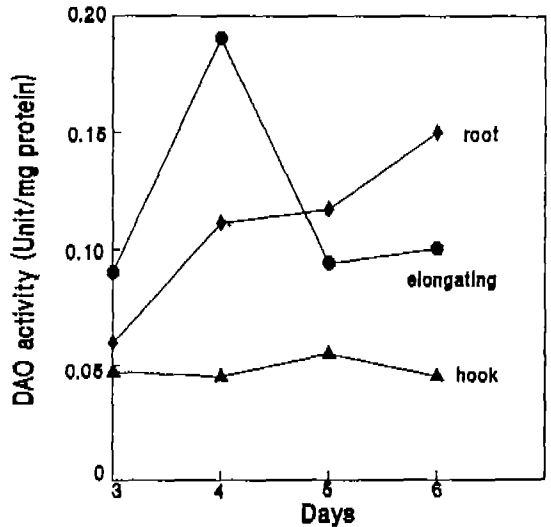


Fig. 1. Changes in diamine oxidase activities in soybean hypocotyl as a function of days after germination.

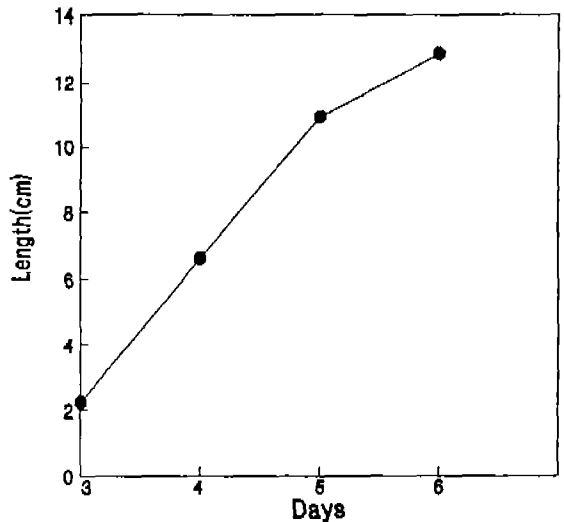


Fig. 2. Growth of soybean hypocotyl as a function of days after germination.

그러나, 같은 diamine인 putrescine에 비하여 10배 정도 많이 존재하였으며, spermidine이나 spermine에 비하여서도 20배 이상 높았다 (Table 1). 4일 이후에는 DAO의 활성이 감소함에 따라 cadaverine의 함량도 회복되어 다른 polyamine에 비하여 20-60배 정도 높은 함량을 유지하는 것으로 나타났다 (Table 1). 완두의 경우 cadaverine이 초기 생장 단계에서 축적되며 (Lin, 1984; Shen and Galston, 1985), 초기 생장에 필요한 질소원의 공급에 diamine이 효과적으로 사용되는데 (Smith, 1975), 본 실험구에서는 putrescine

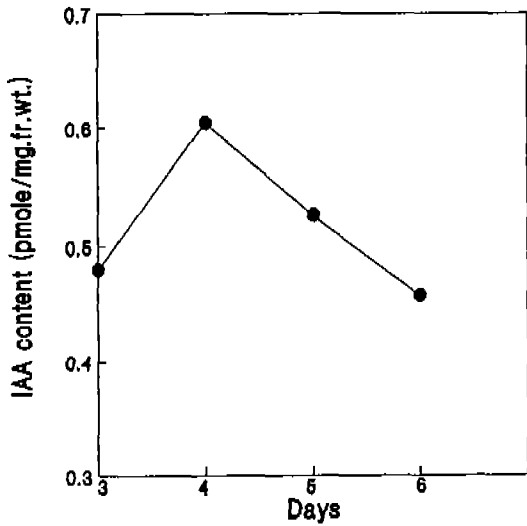


Fig. 3. Changes of endogenous IAA content in elongating zone of soybean hypocotyl as a function of days after germination.

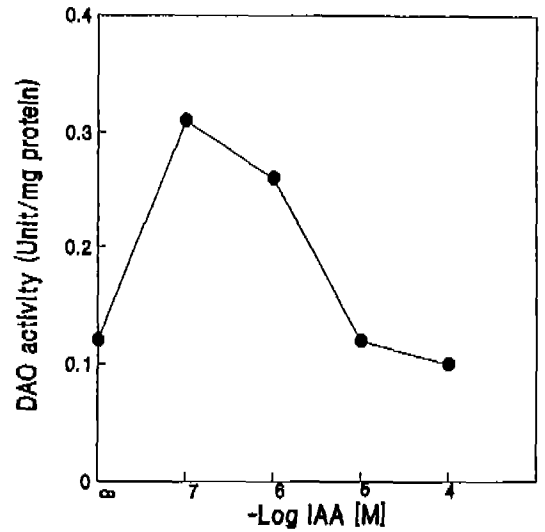


Fig. 4. The effect of IAA on diamine oxidase activities in elongating zone of soybean hypocotyl.

Table 1. Polyamine contents in elongating zone of soybean hypocotyl during growth days

Days	Polyamine titers (nmol/g.fr.wt)			
	cadaverine	putrescine	spermidine	spermine
3	4880	200	90.6	154.2
4	2107	200	87	125
5	4683	212	71	179
6	3534	243	52	120

보다 많이 축적되는 cadaverine이 초기 생장에 필요한 질소원의 공급에 관여할 것으로 생각된다.

이상의 여러 결과로 대두 하배축의 생장 단계에서 DAO의 활성변화와 IAA의 함량 변화사이에는 상관관계가 있는 것으로 보이며, DAO의 활성변화에 따라 diamine의 조직내 함량도 변화되어 발아 후 초기 생장을 촉진하는 효과를 나타내게 되는 것으로 생각된다.

조직내 DAO의 활성 및 polyamine의 함량에 미치는 IAA의 효과. IAA와 DAO의 관계를 보다 구체적으로 살펴 보기 위하여 다양한 농도의 IAA를 외부에서 처리하여 보았다. Srivastava 등(1977)은 완두의 자엽에 2,4-D를 고농도(10^{-3} M) 처리한 결과 DAO의 활성이 억제되는 것을 조사하였다. 그러나, 본 실험구에서는 DAO의 활성이 저농도(10^{-7} - 10^{-6} M) IAA 처리구에서 대조구에 비하여 활성이 3.2배 증가하였으며 고농도(10^{-5} - 10^{-4} M) IAA 처리구에서도 대조구에 비하여 억제되지는 않았다(Fig. 4). 완

두의 경우 고농도 오옥신 처리구에서 DAO의 활성이 억제되는 것은 오옥신에 의한 feed-back inhibition에 의하여 DAO의 생합성이 억제된 결과로 보고 되어 있다(Federico *et al.*, 1985; Srivastava *et al.*, 1977). 즉, 고등식물에서 IAA가 합성되는 과정에서 하나는 tryptamine을 경유하는 것으로 tryptamine이 탈아미노 반응을 거쳐 indolacetaldehyde로 된 다음 IAA로 합성이 되는데(Goren and Nieva, 1949), 이 때 DAO가 탈아미노 반응을 촉매하는 효소로 제시되었다. 따라서 Srivastava는 완두의 경우 고농도 오옥신을 외부에서 처리한 경우 DAO의 생합성을 억제시킴으로써 tryptamine을 경유한 IAA의 합성 경로를 억제하여 조직내 오옥신의 농도를 일정하게 유지하게 되는 것으로 생각하였다. 그러나, 대두의 경우 DAO의 기질로서 tryptamine의 특이성은 putrescine보다는 3배, cadaverine보다는 5.2배 정도 낮다(Suzuki, 1973). 더구나 본 실험에서는 모든 실험구에서 tryptamine이 검출되지 않았다(Fig. 5). 이상의 결과로 보아 대두의 경우 IAA의 합성은 tryptamine을 경유하지 않으며 따라서 DAO는 IAA 합성에 직접적으로 관여하지는 않는 것으로 사료된다. 한편, 이러한 DAO의 활성 변화는 조직내 diamine의 함량에 영향을 주어 고농도 IAA 처리구에서는 cadaverine의 함량이 저농도 처리구에 비하여 2-3배 증가하였다(Table 2). 이러한 결과는 IAA 처리구에서 polyamine이 축적될 때 DAO 활성의 변화가 중요한 요인중의 하나임을 시사한다.

Diamine oxidase의 활성에 미치는 에틸렌의 효과. 고농도 오옥신 처리구에서는 에틸렌이 발생하는데(Kang *et al.*, 1971), 본 실험구에서도 고농도(10^{-5} - 10^{-4} M) IAA

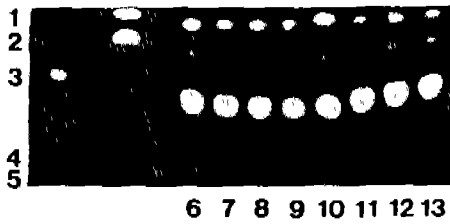


Fig. 5. Thin layer chromatography of polyamine. 1-5, standard(1, spermine; 2, spermidine; 3, cadaverine; 4, putrescine; 5, tryptamine) 6, 3 day; 7, 4 day; 8, 5 day; 9, 6 day; 10, 10^{-7} M IAA; 11, 10^{-6} M IAA; 12, 10^{-5} M IAA; 13, 10^{-4} M IAA.

Table 2. The effect of IAA on polyamine contents in elongating zone of soybean hypocotyl. Polyamine content was measured 20 hr after IAA treatment

IAA treatment (M)	Polyamine titers (nmol/g·fr·wt)			
	cadaverine	putrescine	spermidine	spermine
Control	2100	290	91	123
10^{-7}	1780	288	84	135
10^{-6}	3789	259	72	68
10^{-5}	5039	393	125	121
10^{-4}	4289	262	103	111

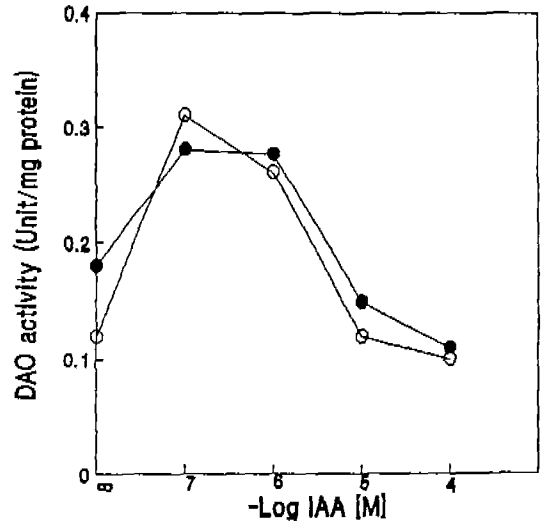


Fig. 7. The effects of IAA and 2,5-Norbornadiene on diamine oxidase activities in elongating zone of soybean hypocotyl. ○-○, IAA; ●-●, IAA + 2,5-Norbornadiene.

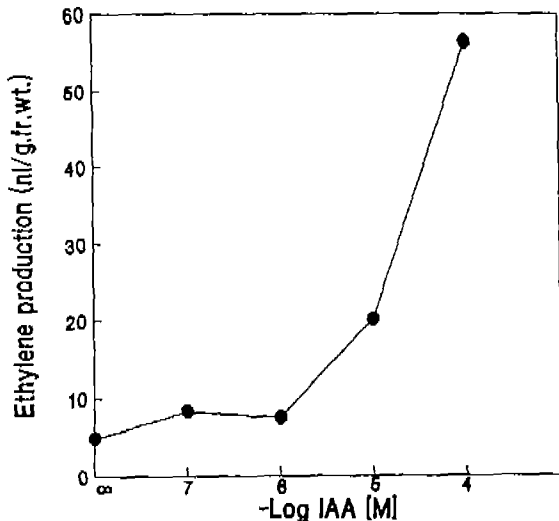


Fig. 6. Ethylene production induced by IAA in elongating zone of soybean hypocotyl.

처리구에서 저농도(10^{-7} - 10^{-6} M)에 비하여 2-6배 많은 에틸렌이 발생되었다(Fig. 6). 따라서 고농도(10^{-5} - 10^{-4} M) IAA 처리구에서 저농도(10^{-7} - 10^{-6} M) IAA 처리구에 비

하여 DAO의 활성이 억제된 것이 에틸렌의 영향도 있을 것이라 생각되어 에틸렌을 외부에서 100 ppm 처리하여 보았다. 그 결과 에틸렌을 처리한 조직과 처리하지 않은 조직에서 DAO 활성은 별다른 차이가 나타나지 않았다. 또한, 에틸렌 작용 억제제인 NDE를 포화 농도인 3000 ppm 처리하여 DAO 활성을 조사한 결과 대조구에 비하여 활성의 차이가 나지않았다(Fig. 7). 이러한 결과는 에틸렌을 발생시키는 ethrel과 ethylene chlorohydrin을 땅콩의 자엽에 처리한 결과 DAO의 활성이 억제된다고 보고한 Sindhu와 Desai(1980)의 결과와 일치하지 않았다. Ernest와 Valdovinos(1971)는 에틸렌에 의해 IAA의 생합성이 억제된다고 보고하였는데, Sindhu와 Desai(1980)는 그 억제기작이 에틸렌이 DAO의 활성을 억제시킴으로써 tryptamine을 경유한 IAA 합성을 감소시키는 것으로 생각하였다. 그러나, 본 실험에서는 tryptamine이 검출되지 않았기 때문에 고농도(10^{-5} - 10^{-4} M) IAA 처리구에서의 DAO 활성 변화는 에틸렌을 경유하지 않은 IAA 자체의 직접적인 효과로 사료된다.

적 요

대두의 발아 후 초기 생장 단계의 조직에서 IAA가 DAO에 미치는 영향에 관하여 조사하였다. DAO의 활성은 발아전 자엽에서는 나타나지 않으나 발아 후 3일된 조직에 나타나기 시작하여 4일된 조직에서 가장 높았고 이후 다시 감소되는 경향을 보였다. 내생 IAA 함량도 4일된 조직에

서 가장 높았다. 그러나, cadaverine의 함량은 4일된 조직에서 감소하였다. IAA가 DAO에 미치는 영향을 조사하기 위하여 3일된 조직에 다양한 농도로 처리하였다. 저농도(10^{-7} – 10^{-6} M) IAA 처리구에서는 대조구에 비하여 활성이 증가하였으나 고농도(10^{-5} – 10^{-4} M) IAA 처리구에서는 대조구와 유사한 활성이 조사되었다. DAO의 활성 변화와는 달리 cadaverine의 함량은 고농도 IAA 처리구에서 증가하였다. 한편, 고농도 IAA 처리구에서는 에틸렌이 발생하였다. 따라서, 에틸렌이 DAO의 활성에 미치는 영향을 보기 위하여 NDE를 처리한 결과 DAO의 활성에는 아무런 영향도 미치지 않는 것으로 나타났다.

참 고 문 헌

- Angelini, A., F. Manes, and R. Federico. 1990. Spatial and functional correlation between diamine oxidase and peroxidase activities and their dependence upon de-etiolation and wounding in chick-pea stems. *Planta* **182**: 89-96.
- Chance, B. and A.C. Machly. 1955. Assay of catalase and peroxidase. *Methods Enzymol.* **2**: 764-775.
- Delhaize, E. and J. Webb. 1986. Purification and characterization of diamine oxidase from clover leaves. *Phytochemistry* **26**: 641-643.
- Ernest, L.C. and J.G. Valdovinos. 1971. Regulation of auxin levels in *Coleus blumei* by ethylene. *Plant Physiol.* **48**: 402-406.
- Federico, R., R. Angelini, A. Cesta and C. Pini. 1985. Determination of diamine oxidase in lentil seedlings by enzyme activity and immunoreactivity. *Plant Physiol.* **79**: 62-64.
- Federico, R. and R. Angelini. 1986. Occurrence of diamine oxidase in the apoplast of pea epicotyls. *Planta* **167**: 300-302.
- Feirer, R., G. Mignon and J. Litvay. 1984. Arginine decarboxylase and polyamine required for embryogenesis in the wild carrots. *Science* **223**: 1433-1435.
- Floris, G., A. Giartosio and A. Rinaldi. 1983. Diamine oxidase from *Lens esculenta* seedlings: purification and properties. *Phytochemistry* **22**: 1871-1874.
- Goren, R., N. Palavan, H. Flores and A.W. Galston. 1982. Changes in polyamine titer in etiolated pea seedlings following red light treatment. *Plant Cell Physiol.* **23**: 19-26.
- Hashimoto, T., A. Mitani, and Y. Yamada. 1990. Diamine oxidase from cultured roots of *Hyoscyamus niger*. *Plant Physiol.* **93**: 216-221.
- Hirasawa, E. 1988. Diamine oxidase in cotyledons of *Pisum sativum* develops as a result of the supply of oxygen through the embryonic axis during germination. *Plant Physiol.* **88**: 441-443.
- Icekson, I., M. Bakhanashvili and A. Apelbaum. 1986. Inhibition by ethylene of polyamine biosynthetic enzymes enhanced lysine de-carboxylase activity and cadaverine accumulation in pea seedlings. *Plant Physiol.* **82**: 607-609.
- Jarvis, B.C., S. Yasmin and M.T. Coleman. 1985. RNA and protein metabolism during adventitious root formation in stem cuttings of *Phaseolus aureus* cultivar berkin. *Physiol. Plant.* **64**: 53-59.
- Kang, B.G., W. Newcomb and S.P. Burg. 1971. Mechanism of auxin-induced ethylene production. *Plant Physiol.* **47**: 504-509.
- Kaur-Sawhney, R., H.E. Flores and A.W. Galston. 1981. Polyamine oxidase in oat leaves: A cell wall-localized enzyme. *Plant Physiol.* **68**: 494-498.
- Lin, P.P.C. 1984. Polyamine anabolism in germinating *Glycine max* (L.) seeds. *Plant Physiol.* **76**: 372-380.
- Lowry, O.H., N.J. Rosebrough, A.L. Farr and J.R. Randall. 1951. Protein measurement with Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* **193**: 265-275.
- Ramakrishna, S. and P.R. Adiga. 1975. Amine levels in *Lathyrus sativus* seedling during development. *Phytochemistry* **14**: 63-68.
- Shen, H. and A.W. Galston. 1985. Correlations between polyamine ratios and growth patterns in seedling roots. *Plant Growth Regulation.* **3**: 353-363.
- Sindhu, R.K. and H.V. Desai. 1980. Partial purification and characterization of diamine oxidase from groundnut embryo. *Indian J. Biochem. Biophys.* **17**: 194-197.
- Smith, T.A. 1975. Recent advances in the biochemistry of plant amines. *Phytochemistry* **14**: 865-890.
- Smith, T.A. and G. Wilshire. 1975. Distribution of cadaverine and other amines in higher plants. *Phytochemistry* **14**: 2341-2346.
- Smith, T.A. 1985a. The di- and poly-amine oxidases of higher plant. *Biochem. Soc. Trans.* **13**: 319-326.
- Smith, T.A. 1985b. Polyamines. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **36**: 117-143.
- Srivastava, S.K., V. Prakash and B.I. Naik. 1977. Regulation of diamine oxidase activity in germination pea seeds. *Phytochemistry* **16**: 185-187.
- Suzuki, Y. and K. Yamasaki. 1971. Effects of some inhibitors of nucleic acid and protein synthesis on the development of amine oxidase in germinating pea cotyledons. *Physiol. Plant.* **24**: 441-445.
- Suresh, M.R., S. Ramakrishna and P.R. Adiga. 1976. Diamine oxidase of *Lathyrus Sativus* seedlings. *Phytochemistry* **15**: 483-485.
- Suzuki, Y. 1973. Some properties of the amine oxidase of soybean seedlings. *Plant Cell Physiol.* **14**: 413-417.
- Torrigiani, P., D. Serafini-Fracassini and N. Bagni. 1987. Pol-

- yamine biosynthesis and effect of dicyclohexylamine during the cell cycle of *Helianthus tuber*. *Plant Physiol.* **84**: 148-152.
- Weiler, E.W., P.S. Jourdan and W. Conrad. 1981. Level of indole-3-acetic acid in intact and decapitated coleoptiles as determined by a specific and highly sensitive solid-phase enzyme immunoassay. *Planta* **153**: 561-571.
- Yamasaki, E.F., R. Swindell and D.J. Reed. 1970. Some aspects of catalysis by the amine oxidase of pea seedlings. *Biochemistry* **9**: 1206-1210.
- Yu, Y.B. and S.F. Yang. 1979. Auxin-induced ethylene production and its inhibition by aminoethoxyvinylglycine and cobalt ion. *Plant Physiol.* **64**: 1074-1077.

(1991. 8. 3 接受)