

## Quercetin이 보리 자엽초에서 옥신에 의해 유도되는 에틸렌 생성에 미치는 영향

李 城 承 · 郭 禎 娥

(梨花女子大學校 自然科學大學 生物科學科)

## Effect of Quercetin on Auxin-induced Ethylene Production in Barley Coleoptiles

Lee, June Seung and Jeong A Kwak

(Department of Biology, Ewha Womans University, Seoul)

### ABSTRACT

Effect of quercetin, a kind of natural plant flavonoids, on auxin-induced ethylene production in barley coleoptiles was studied. Auxin-induced ethylene production was apparently stimulated by quercetin. This stimulatory effect of quercetin appeared after 4 h of incubation period. Ethylene production was stimulated 200% over the control after 8 h of incubation by  $3 \times 10^{-5}$  M quercetin. The quercetin effect was most prominent at  $10^{-4}$  M of IAA. Ethylene production induced by the synthetic auxin, 2,4-D and NAA, was not significantly affected by quercetin. Also ACC-based ethylene production was unaffected by the flavonoid. In an effort to elucidate mechanisms of quercetin action on auxin-induced ethylene production, the effect of quercetin on IAA metabolism was studied. Data obtained from these experiments indicate that quercetin treatment resulted in about 90% inhibition of IAA oxidase activity. IAA ( $3 \times 10^{-5}$  M) conjugation was found to be not affected by quercetin. This results suggest that the stimulatory effect of quercetin on auxin-induced ethylene production may be due to the fact that quercetin inhibits IAA oxidase activity, thus increasing the free IAA level.

### 서 론

현화식물에서부터 곰팡이, 세균에 이르기까지 생물계에는 다양한 종류의 페놀화합물을 상당량 가지고 있으나 아직도 몇몇 중요한 페놀화합물을 제외하고는 대부분의 페놀화합물의 생리적기능에 대해서는 분명한 해답은 없다. 예를 들어 anthocyanin 등은 꽃의 색깔을 결정하고, pisatin, phaseollin 등은 phytoalexin으로 식물체의 저항성을 높여 주는 물질로 최근에 많은 관심을 모으고 있다(Darvill and Albersheim, 1984). 필수아미노산으로 phenylalanine, tyrosine, tryptophan도 생물체에 중요한 페놀화합물로서 특히 tryptophan은 옥신 전구체로 체내 옥신 함량 조절에 중요한 역할을 한다. 세포내 옥신의 함량은 합성된 옥신이 극성

이동되거나, IAA-aspartate, IAA-inositol 등으로 가역적으로 conjugation되거나 IAA oxidase에 의해서 비가역적으로 산화됨으로써 분해되기도 한다(Hangarter and Good, 1981). IAA oxidase는  $Mn^{2+}$ 뿐만 아니라 페놀화합물 중 monophenol인 p-coumaric acid나 ferulic acid를 cofactor로 사용하여 IAA의 분해를 촉진시키고, diphenol인 caffeic acid 등은 분해를 억제시켜서 생장을 촉진시킨다(Harbourne, 1980; Lee, 1980).

Stenlid(1976)은 quercetin 등의 페놀화합물이 세포내 유리 IAA의 양을 증가시키고 결합형 옥신의 양을 낮추므로 IAA의 이동을 촉진시킨다고 하였으며, Marigo와 Boudget(1977) 등은 Na-quinate 등을 처리한 식물은 체내 페놀화합물과 IAA의 양이 증가되고, IAA의 이동이 억제되므로 식물이 난장이로 된다는 보고를 한 바있다. 최근 Jacobs와 Rubery(1988) 및 Rubery와 Jacobs(1990) 등은 quercetin이

이 연구는 이화여자대학교 연구기금에 의하여 수행된 것임.

NPA 수용체에 결합하여 옥신의 극성 이동을 억제한다는 상반되는 결과를 보고하였다. 그러나 이러한 생리적 실험의 결과들은 주로 페놀화합물과 옥신 대사에 국한된 결과를 가지고 해석한 것이며 페놀 화합물에 의한 유리 IAA의 양적인 변화가 결국 에틸렌의 생성을 초래하여 또 다른 생리적 영향을 미칠 수도 있다는 사실과 연관지어 생각하지 않은 결과들이다. 따라서 본 실험은 페놀 화합물의 일종인 quercetin이 IAA 대사의 결과로 수반되는 에틸렌 생성에 어떠한 생리적 영향을 미칠 것인가를 조사하기 위한 것이다.

## 재료 및 방법

**실험재료.** 보리(*Hordeum vulgare* var. *hexastichon* ASCHERS.)를 Sakai와 Imaseki(1971)의 방법대로 표면을 0.1% NaOCl 용액으로 소독한 뒤 흐르는 물에 여러번 씻은 후 12시간 정도 침액시켰다. 침액시킨 종자를 0.5% 한천 배지에 심어 습기가 90% 이상, 온도는  $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$ 로 유지되는 암실에서 3일간 빌아시켜 보리 자엽초의 길이가 3-3.5 cm 되는 황화 조직의 정단부 바로 아래부분을 1 cm로 잘라서 사용하였다.

$^{3}\text{H}$ -indole-3-acetic acid( $^{3}\text{H}$ -IAA, 1.0 Ci/mmol)는 Rotem Industries(Israel)에서, indole-3-acetic acid(IAA), 3,5,7,3', 4'-OH-flavone(quercetin), 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid(ACC)와 2,4-dichlorophenoxyacetic acid(2,4-D), naphthaleneacetic acid(NAA)는 Sigma에서 구입하였다.

**에틸렌 생성량 측정.** 에틸렌 생성량 측정은 15 ml vial에 완충 용액(potassium/phosphate buffer, 50 mM, pH 6.4)과 필요한 시약을 혼합한 배지(1 ml)에 조직 절편을 25 개씩 넣어 산소로 충전한 뒤 실리콘 마개로 막아 밀봉하여 암소( $25 \times 1^{\circ}\text{C}$ )에서 배양시켰다. 일정 시간이 지난 후에 일회용 주사기로 용기내 gas를 1 ml 채취하여 gas chromatography(Shimazu GC-9A, flame ionization detector, porapak Q column 100-200 mesh 90°C, air: 0.5 kg/cm<sup>2</sup>, carrier: 50 ml/min)로 측정하였다.

**IAA oxidase 활성 측정.** IAA oxidase의 추출과 기질 조제 및 활성 측정은 Mato 등(1985)의 방법을 수정하여 사용하였다. 보리 자엽초 조직 절편(1 cm) 500 mg에 0.02 M, pH 6.1 potassium/phosphate 완충 용액 3 ml를 넣어 마쇄한 뒤 0-4°C에서 18,000×g, 30분간, 고속 원심 분리 하여 상정액을 효소액으로 사용하였다. 반응액은 0.02 M potassium/phosphate(pH 6.1) 완충용액에 IAA 0.5 mM, MnCl<sub>2</sub>·4H<sub>2</sub>O 0.05 mM를 포함한 것과, 같은 완충용액에  $3 \times 10^{-5}$  M quercetin을 포함하도록 조제하였다. Salkowski 용액은 Pilet와 Collet(1970)의 방법에 따라 0.5 M FeCl<sub>3</sub>를 포함하는 35% perclonic acid로 조제하였다. 효소 활성

측정은 효소 용액 0.2 ml에 반응액 3 ml를 혼합하여 30°C, 암소에서 1시간 동안 배양시킨 뒤 그 중 0.2 ml에 2 ml Salkowski 용액을 부어 다시 30°C, 암소에서 1시간 동안 발색시켜 spectrophotometer(UV/VIS, Hitachi U-2000)로 530 nm에서 흡광도를 측정한 후, IAA 표준 곡선을 이용하여 정량하였으며, 단백질 함량은 Lowry 등(1951)의 방법으로 측정하였다.

**조직내 유리형, 결합형- $^{3}\text{H}$ -IAA 양 측정.** 조직내  $^{3}\text{H}$ -IAA 양의 측정은 Lau와 Yang(1973)의 방법을 수정하여 사용하였다. 보리 자엽초 절편(1 cm) 25개는  $^{3}\text{H}$ -IAA와  $3 \times 10^{-5}$  M quercetin이 함유된 배지에 각각 16시간 동안 배양시켰다. 배양 후 조직 절편들을 차가운 완충 용액(4°C)으로 씻고 95% 에탄올 2 ml, 80% 에탄올 1 ml를 연속적으로 24시간씩 처리하여 추출하였다. 이 추출액을 N<sub>2</sub> gas를 흘려 완전히 말린 후, 99% 에탄올 0.2 ml에 녹여서 filter paper(Whatman No. 1)에 추출액을 한 점 찍어 butanol : 3% ammonia(1 : 1, v/v)에서 전개시켰다. 전개된 filter paper를 말려 0.5 cm 간격으로 자른 후 scintillation fluid(10 g PPO, 0.25 g POPOP, 100 g naphthalene, 100 ml dioxane)에 넣고, 일정 시간이 경과한 후에 liquid scintillation counter(Beckman, LS 6800)로 방사능을 측정하였다.

## 결 과

Quercetin이 옥신 유발 에틸렌 생성에 미치는 영향을 알아보기 위해  $10^{-4}$  M의 IAA가 첨가된 배지에 quercetin을 놓고 별도로 첨가한 후 조직을 넣고 8시간 배양한 다음 생성된 에틸렌의 양을 비교하였다(Fig. 1). IAA가 첨가된 배지에서의 에틸렌 생성은 quercetin의 농도가 증가함에 따라 촉진되어 quercetin이  $3 \times 10^{-5}$  M 때 IAA만 배지에 넣어 준 조직에 비해 약 280% 증가하였다. 반면에, IAA가 포함되지 않은 대조구는 quercetin의 농도에 관계 없이 거의 비슷하였다. 즉 quercetin 단독으로는 에틸렌 생성에 아무런 영향을 주지 않으며 quercetin에 의한 에틸렌 생성 촉진 작용은 IAA와 연관되어 일어남을 알 수 있었다. Fig. 2는 IAA는 넣지 않고 quercetin만 놓고 별도로 넣은 배지에 8시간 배양시킨 조직에서 에틸렌 생성량을 비교한 것이다. 이 경우에는 quercetin 농도  $3 \times 10^{-7}$  M에서 대조구에 비해 약 15% 정도 에틸렌 생성이 증가되었으나 그 이상의 농도에서는 오히려 에틸렌의 생성량이 약간 감소되었다. Fig. 3은 각각의 IAA 농도에 의한 에틸렌 생성에 미치는  $3 \times 10^{-5}$  M quercetin의 효과를 관찰한 것이다. 그림에서와 같이 대조구에서는 IAA의 농도가  $10^{-3}$  M까지 증가함에 따라 에틸렌의 생성도 비례하여 증가하는 전형적인 Dose-response curve를 볼 수 있는데 quercetin을 같이 넣을 때 IAA의 농도가  $10^{-3}$  M 이상이면 오히려 현저히 감소하였다. 그러나

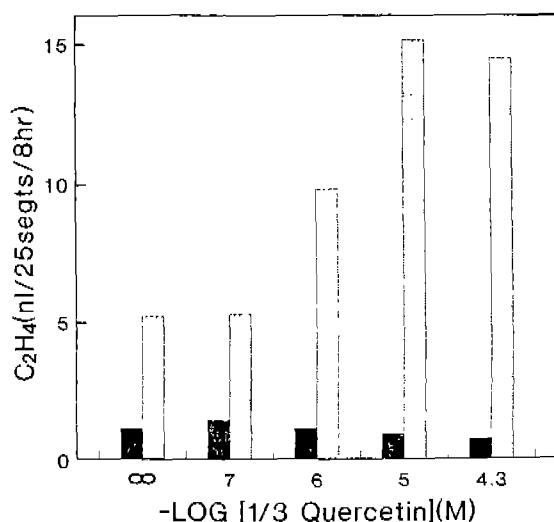


Fig. 1. Effect of various concentrations of quercetin on IAA-induced ethylene production from barley coleoptile segments. Tissue segments were incubated with various concentrations of quercetin in the presence (□) or absence (■) of 10<sup>-4</sup> M IAA for 8 h.

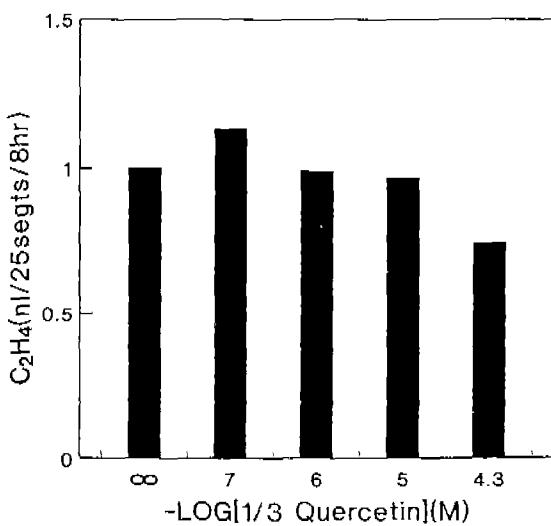


Fig. 2. Effect of quercetin on ethylene production from barley coleoptile segments. Tissue segments were incubated for 8 h in the medium containing various concentrations of quercetin in the absence of IAA.

IAA 10<sup>-4</sup> M과 quercetin을 처리했을 때는 IAA만 처리한 경우 보다 약 2배나 많은 양의 에틸렌이 생성 되었다. Fig. 4는 IAA 유발 에틸렌 생성에 quercetin이 효과를 나타내기 위해서 어느 정도 시간이 필요한지 조사한 것으로, 4시간

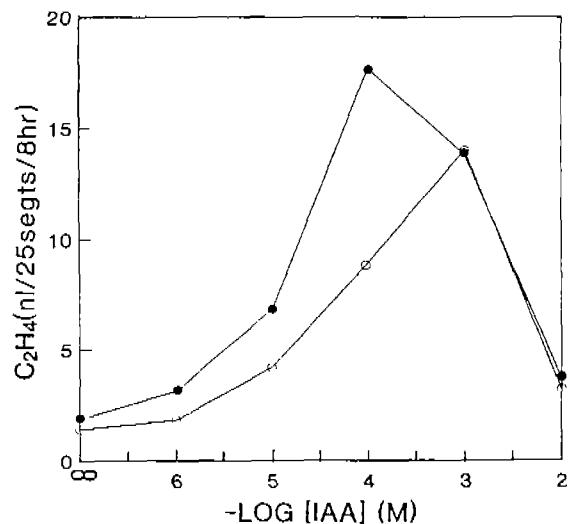


Fig. 3. Ethylene production of barley coleoptile segments as a function of IAA concentrations. Tissue segments were incubated for 8 h in the presence (●—●) or absence (○—○) of 3×10<sup>-5</sup> M of quercetin.

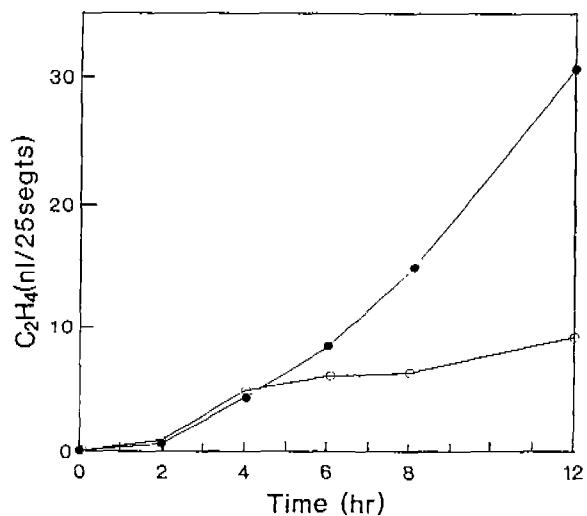


Fig. 4. Time course for IAA-induced ethylene production from barley coleoptile segments. Tissue segments were incubated in the medium containing 10<sup>-5</sup> M of IAA with (●—●) or without (○—○) of 3×10<sup>-5</sup> M of quercetin.

까지는 별 차이를 보이지 않다가 4시간 이후에는 quercetin이 첨가된 배지에 배양시킨 조직에서의 에틸렌 생성이 급격히 증진되어 quercetin이 첨가되지 않은 배지에서 배양시킨 대조구에 비해 8시간 후에는 2배, 12시간 후에는 4배 정도의 차이를 보였다.

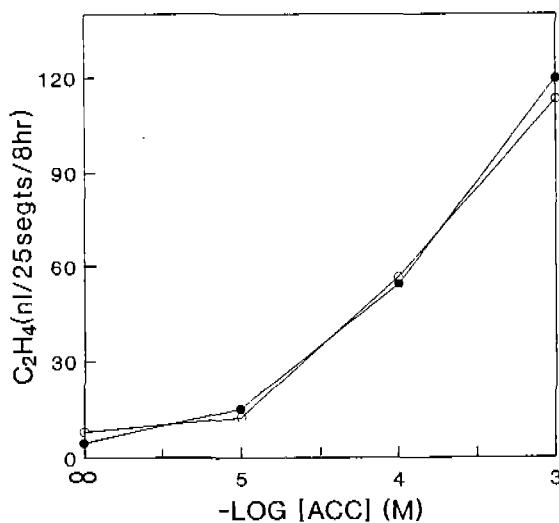


Fig. 5. Effect of quercetin on ACC-based ethylene production. Barley coleoptile segments were incubated with various concentrations of ACC in the presence (●-●) or absence (○-○) of  $3 \times 10^{-5}$  M of quercetin for 8 h.

Quercetin<sup>○</sup> IAA에 의한 에틸렌 생성을 촉진시킨다면, 에틸렌 전단계 물질로 IAA에 의해 합성이 촉진되는 ACC를 처리했을 때에도 촉진 효과가 있는지 알아보기 위해 여러 농도의 ACC와 quercetin을 첨가된 배지에 조작을 넣고 8시간 동안 배양시켜 에틸렌 생성량을 비교한 결과(Fig. 5) 실험농도 범위내에서 quercetin은 ACC에 의한 에틸렌 생성에는 아무런 영향을 주지 않았다.

앞의 Fig. 1에서 보면 quercetin은 단독으로 있을 때는 IAA에 의한 에틸렌 생성에는 아무런 영향을 주지 않았다. 이러한 사실을 재확인하기 위해서 quercetin의 농도를 달리하여 실험했을 때나,  $3 \times 10^{-5}$  M의 quercetin에서 12시간까지 배양시키면서 시간 경과에 따라 비교해도 quercetin을 첨가했을 때나, 하지 않았을 때의 생성된 에틸렌의 양은 차이가 없었다(data 제시 않음). 이러한 결과는 quercetin<sup>○</sup> IAA에 의한 에틸렌 생성에 영향을 주는 것은 IAA와 연관되어 있을 때만 효과가 나타난다는 것을 의미한다. Fig. 6과 Fig. 7은 합성 옥신인 2,4-D나 NAA에 의한 에틸렌 생성에 대한 quercetin의 작용을 비교한 것으로서 그림에서와 같이 전 농도 구간에서 quercetin은 에틸렌 생성에 아무런 영향을 주지 않았다. 2,4-D나 NAA는 합성 옥신으로써 식물체내에서 IAA oxidase 등에 의해서 거의 분해되지 않는 상당히 안정한 것이다. Quercetin<sup>○</sup> 2,4-D나 NAA에 의한 에틸렌 생성을 촉진하지 않는 것으로 미루어 볼 때 quercetin<sup>○</sup> IAA 대사에 연관되어 유리IAA의 양에 영향을 주므로 결과적으로는 에틸렌 생성이 영향을 받는다는 것을 의미한다.

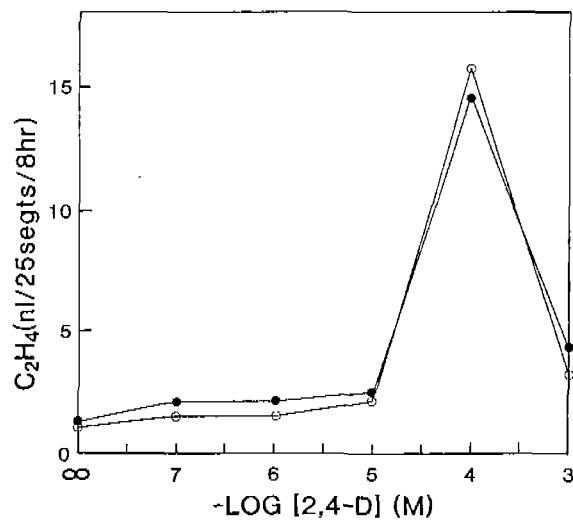


Fig. 6. Ethylene production from barley coleoptile segments as a function of 2,4-D concentrations. Tissue segments were incubated in the presence (●-●) or absence (○-○) of  $3 \times 10^{-5}$  M of quercetin for 8 h and ethylene produced from the tissue was measured at the end of this period.

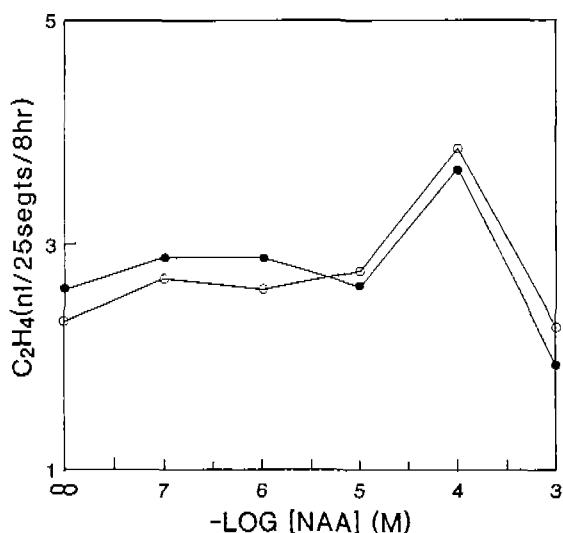


Fig. 7. Ethylene production from barley coleoptile segments as a function of NAA concentrations. Tissue segments were incubated in the presence (●-●) or absence (○-○) of  $3 \times 10^{-5}$  M of quercetin for 8 h and ethylene produced from the tissue was measured at the end of this period.

Table 1. Effect of quercetin on IAA oxidase activity

Pretreatment	Reaction mixture containig	IAA oxidase activity ( $\mu\text{g} \cdot \text{mg protein}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )
	IAA <sup>a</sup>	637
	IAA <sup>a</sup> + quercetin <sup>b</sup>	90
IAA <sup>a</sup>	IAA <sup>a</sup>	732
IAA <sup>a</sup> + quercetin <sup>b</sup>	IAA <sup>a</sup> + quercetin <sup>b</sup>	74

<sup>a</sup>IAA concentration in pretreatment solutions was  $10^{-4}$  M.

<sup>b</sup>Quercetin concentration in pretreatment solution and reaction mixture were  $3 \times 10^{-5}$  M. <sup>a</sup>IAA concentration in reaction mixture was  $5 \times 10^{-4}$  M.

Table 2. Effect of quercetin on IAA conjugation

Pretreatment	Free IAA (cpm)	Conjugated IAA (cpm)
<sup>3</sup> H-IAA <sup>a</sup>	806	1,032
<sup>3</sup> H-IAA <sup>a</sup> + quercetin <sup>b</sup>	3,576	1,041

<sup>a</sup>Total radioactivity in the preincubation medium was 292,024 cpm. <sup>b</sup>Quercetin concentration in preincubation medium was  $3 \times 10^{-5}$  M.

따라서 Table 1에서와 같이 quercetin이 IAA oxidase 활성에 어떤 영향을 미치는 가를 확인한 결과 IAA oxidase 활성은 quercetin에 의해서 현저히 억제됨을 알 수 있었다. 또한 이와 동시에 quercetin을 처리한 조직내에 유리IAA 수준을 조사한 결과(Table 2) quercetin은 IAA conjugation에는 아무런 영향을 미치지 않으나 유리IAA의 수준은 4배 이상 증가시키고 있음을 알 수 있었다.

## 고 칠

에틸렌의 생성은 온도, 압력 등 외부환경의 변화에 따라서 민감하게 변화하며 내적으로는 IAA에 의해서 가장 크게 영향을 받는다. 이는 IAA가 에틸렌 생성 경로 중 가장 속도 제한 단계의 효소인 ACC synthase의 합성을 조절 하므로 세포내 유리-IAA의 양은 에틸렌의 생성에 큰 영향을 미치게 된다. 따라서 오옥신과 에틸렌은 생리현상을 조절하는 과정의 여러 면에서 서로 길항적으로 작용한다.

본 실험의 결과를 보면 quercetin은 IAA에 의한 에틸렌의 생성만 촉진시킬 뿐(Figs. 1 and 2), 합성 옥신인 2,4-D나 NAA에 의한 에틸렌 생성에는 아무런 효과가 없었다. 이 것으로 quercetin에 의한 에틸렌 합성 촉진효과는 IAA

대사에 연관된 생리적인 현상을 분명히 알 수 있다. Jacobs와 Rubery(1988) 및 Rubery와 Jacobs(1990) 등에 의하면 quercetin은 처리 후 1시간 이내에는 IAA의 대사에 영향을 주지 않기 때문에 quercetin에 의한 옥신 이동 억제작용은 IAA 대사와 무관하다고 주장하였다. 본 실험의 경우에도 *in vivo*에서 1시간 이내에는 quercetin에 의한 유리-IAA 양의 변화를 관찰할 수 없었으나 *in vitro*에서는 큰 차이가 있었다(Table 1 and 2). *In vivo*와 *in vitro*에서의 이러한 차이는 이 실험만으로는 해석하기 어려우나 *in vivo*에서 복잡한 페놀화합물의 대사 과정에 의해서 mono-phenol과 poly-phenol의 평형이 상당히 유지되고 있기 때문이라고 생각된다. Fig. 4에서 보면 quercetin에 의한 에틸렌 생성 촉진 효과도 4시간 이후에 나타나는 것을 보면 1시간 이내에는 페놀화합물에 의한 IAA의 대사 결과 생성된 에틸렌이 전체적 생리현상에 큰 영향을 미치지는 않으리라고 생각된다.

Stenlid(1976)에 의한 옥신 이동 실험 결과에서도 quercetin은 내재 옥신인 IAA의 이동만 억제시킬 뿐 조직내에서 IAA와 같은 양상으로 구성 이동하는 2,4-D나 NAA의 이동에는 아무런 영향을 주지 않는 것으로 알려져 있다. 그는 이 결과를 quercetin이 IAA oxidase의 활성을 억제시켜서 결국 세포내 이동 가능한 IAA pool을 증가시키기 때문이라고 해석하고 있다. NPA는 세포내 옥신의 유출을 억제시켜서 결국 세포내 옥신의 축적을 초래하는데, Yoon과 Kang(1991) 등에 의하면 NPA는 에틸렌의 생성을 현저히 촉진시킨다. 그러나 이동 가능한 IAA pool의 증가로 옥신의 이동이 촉진될 수도 있으나 증가된 옥신에 의해서 에틸렌의 생성이 증가되며 또한 이 에틸렌에 의해서 옥신의 이동이 억제될 수도 있다(Kang, 1987). Fig. 5의 결과에 따르면 quercetin은 에틸렌의 생성 경로에 직접 참여할 가능성은 전혀 없다. 그 이유는 quercetin이 에틸렌 생성에 직접적으로 연관되어 있다면 ACC에 의한 에틸렌의 생성도 촉진시켜야 하기 때문이다.

이러한 결과들로 볼 때 전술한 Marigo와 Boudget(1977), Jacobs와 Rubery(1988) 및 Rubery와 Jacobs(1990) 등의 옥신 이동에 대한 quercetin 효과의 상반된 결과는 IAA의 대사 결과 생성된 에틸렌의 영향과 함께 겹증되어야 한다고 생각된다.

## 적 요

Quercetin(3,5,7,3',4'-OH-flavone)이 보리(*Hordeum vulgare* var. *hexastichon* ASCHERS.) 자엽초 조직에서 옥신 유발 에틸렌 생성에 미치는 영향을 조사하였다. Quercetin은 옥신 유발 에틸렌 생성을 현저히 촉진시켰다.  $3 \times 10^{-5}$  M의 quercetin에서 배양한 보리 자엽초 조직에서 옥신

유발 에틸렌 생성은 4시간 이후부터 증가되기 시작하여 8시간 이후에는 200%까지 증가되었다. Quercetin은 내재 옥신인 indol-3-acetic acid(IAA)에 의한 에틸렌 생성은 촉진하나 합성 옥신인 2,4-dichlorophenoxyacetic acid(2,4-D)과 naphthaleneacetic acid(NAA)에 의한 에틸렌 생성에는 아무런 영향을 주지 않았다. 또한, 에틸렌 전구체인 1-amino-cyclopropen-1-carboxylic acid(ACC) 유발 에틸렌 생성에도 촉진효과가 없었다. 이러한 결과는 에틸렌 생성에 대한 quercetin의 효과는 ACC 전단계에 작용한다는 것을 의미한다. Quercetin이 IAA 대사에 어떠한 영향을 미치는지 확인한 결과 조직을 quercetin에 1시간 배양시켰을 때 조직내 IAA oxidase 효소 활성이 90% 감소되었으며, IAA conjugation에는 별 영향을 미치지 않았다. 따라서, 옥신 유발 에틸렌 생성에 대한 quercetin의 촉진작용은 quercetin이 IAA oxidase의 활성을 억제시켜 높아진 IAA 수준이 옥신 유발 에틸렌 생성을 증가시키는 것으로 생각된다.

### 참 고 문 헌

- Darvill, A.G. and P. Albersheim. 1984. Phytoalexins and their elicitors-a defence against microbial infection in plants. *Ann. Rev. Plant physiol.* **35**: 243-275.
- Hangarter, R.P. and N.E. Good. 1981. Evidence that IAA conjugates are slow release sources of free IAA in plant tissues. *Plant Physiol.* **68**: 1424-1427.
- Harbourne, J.B. 1980. Secondary plant products-plant phenolics. *Encycl. Plant Physiol. New Ser.* **8**: 329.
- Jacobs, M. and P.H. Rubery. 1988. Naturally occurring auxin transport regulator. *Science* **241**: 346-349.
- Kang, B.G. 1987. Modification of auxin efflux carrier in the auxin transport system by diethyl ether and ethylene. In, *Plant Hormone Receptors*, D. Klammt (ed.), Vol.10, NATO ASI series. pp. 113-123.
- Lau, O-L. and S.F. Yang. 1973. Mechanism of synergistic effect of kinetin on auxin-induced ethylene production: Suppression of auxin conjugation. *Plant Physiol.* **51**: 1011-1014.
- Lee, T.T. 1980. Effects of phenolic substances on metabolism of exogenous indole-3-acetic acid in maize stems. *Physiol. Plant.* **50**: 107-112.
- Lowry, O.H., N.J. Rosebrough, A.L. Farr and R.J. Randall. 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* **193**: 265-275.
- Mariigo, G. and A.M. Boudget. 1977. Relations polyphenols-croissance: Mise en evidence d'un effect inhibiteur des composes phenoliques sur le transport polarise de l'auxine. *Physiol. Plant.* **41**: 197-202.
- Mato, M.C., A. Vazquez and M.D.V. Gestoso. 1985. Treatment of bean cuttings by chestnut extracts during rooting modifies their IAA-oxidase activity. *Physiol. Plant.* **65**: 63-66.
- Pilet, P.E. and R. Collet. 1970. Sur le dosage colométrique de l'acide  $\beta$ -indolyl-acétique. *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. D.* **271**: 1675-1678.
- Rubery, P.H. and M. Jacobs. 1990. Auxin transport and its regulation by flavonoids. In, *Plant Growth Substances*, R.P. Pharis and S.B. Rood (eds.). Springer-Verlag, Berlin. pp. 428-440.
- Sakai, S. and H. Imaeiki. 1971. Auxin-induced ethylene production by mungbean hypocotyl segments. *Plant Cell Physiol.* **12**: 349-359.
- Stenlid, G. 1976. Effects of flavonoids on the polar transport of auxins. *Physiol. Plant.* **38**: 262-266.
- Yoon, I.S. and B.G. Kang. 1991. Specificity of auxin action on ethylene production in corn coleoptile segments. *Korean J. Bot.* **34**: 325-330.

(1992. 10. 29 接受)