

애기장대 잎 절편 배양시 NAA 농도에 따른 부정근, 모용 및 캘러스 형성에 미치는 Polyamine의 영향

한태진* · 홍종필 · 김준철¹ · 임창진¹ · 진창덕¹
한림대학교 생명과학부, ¹강원대학교 생명과학부

Effect of Polyamines on Formation of Adventitious Roots, Trichomes and Calli by NAA in Leaf Segment Cultures of *Arabidopsis thaliana*

HAN, Tae Jin* · Hong, Jong Pil · KIM, Joon Chul¹ · LIM, Chang Jin¹ · JIN, Chang Duck¹

Division of Biology, Hallym University, Chucheon 200-702, Korea

¹Division of Biology, kangwon National University, Chuncheon 200-701, Korea

ABSTRACT In order to study the role of polyamines on the formation of adventitious roots, trichomes and calli, the effects of putrescine, spermidine, spermine, cyclohexylamine (CHA) and methylglyoxal-bis(guanylhydrazone) (MGBG) were investigated in the leaf segment cultures from ecotype Columbia of *Arabidopsis thaliana*. When the leaf segments were cultured on the media for forming adventitious roots (0.1 mg/L NAA), trichomes (2.0 mg/L NAA) and calli (10.0 mg/L NAA), and then each cultures was treated with 1-100 mg/L of putrescine, spermidine and spermine, respectively. On the adventitious root-forming medium treated with polyamines the trichomes were induced with adventitious roots. And on the trichome-forming medium with polyamines calli were induced with trichomes. In orther hand each cultures was treated with 1-100 mg/L of CHA and MGBG, respectively. CHA promoted adventitious roots on the medium for adventitious roots, was not effected on media for trichomes and calli. MGBG inhibited adventitious roots, trichomes and calli in all cultures, and induced adventitious roots on medium for trichomes in high concentration.

key words: Putrescine, spermidine, spermine, cyclohexylamine (CHA), methylglyoxal-bis(guanylhydrazone) (MGBG)

사 론

Polyamine이 식물의 성장, 발달, 분화 등에 관여하는 것이 널리 알려져 되면서 (Palavan-Unsal and Galston, 1982) 식물의 생장 조절 물질로서 많은 연구가 이루어지고 있다. Polyamine은 녹두 (*Phaseolus radiatus*) (Jarvis et al. 1983)와 *Phaseolus aureus*의 줄기 (Jarvis et al. 1985), *Prunus avium*의 묘조 (Biondi et al. 1990), 담배 줄기 (Torrighiani et

al. 1993) 및 poplar 묘조 (Hausman et al. 1995) 등에서 부정근 형성을 촉진하는 것으로 알려져 있다. 또한 polyamine은 *Torenia*의 줄기 절편에서 부정아를 형성시키며 (Tanimoto et al. 1994), 배양 기간이 오래된 벼 캘러스에서 식물체 재분화를 효과적으로 촉진시키기도 한다 (Bajaj and Rajam 1995). 그런데 이러한 polyamine의 효과는 auxin이나 cytokinin과 같은 식물생장조절제에 의하여 촉발된 기관의 분화를 활성화시키기 때문인 것으로 알려져 있는데 (Tiburcio et al. 1985), cytokinin과 auxin에 의하여 각각 별도로 유도되는 묘조나 부정근 형성시 polyamine의 함량 변화가 유사한 양상을 나타내는 것으로 미루어 (Desai and Mehta 1985) polyamine은 식물생장조절제와 같은 직접적인 작용 없이 분화 진행 과정

* Corresponding author. Tel 033-240-1436

E-mail tjhan@sun.hallym.ac.kr

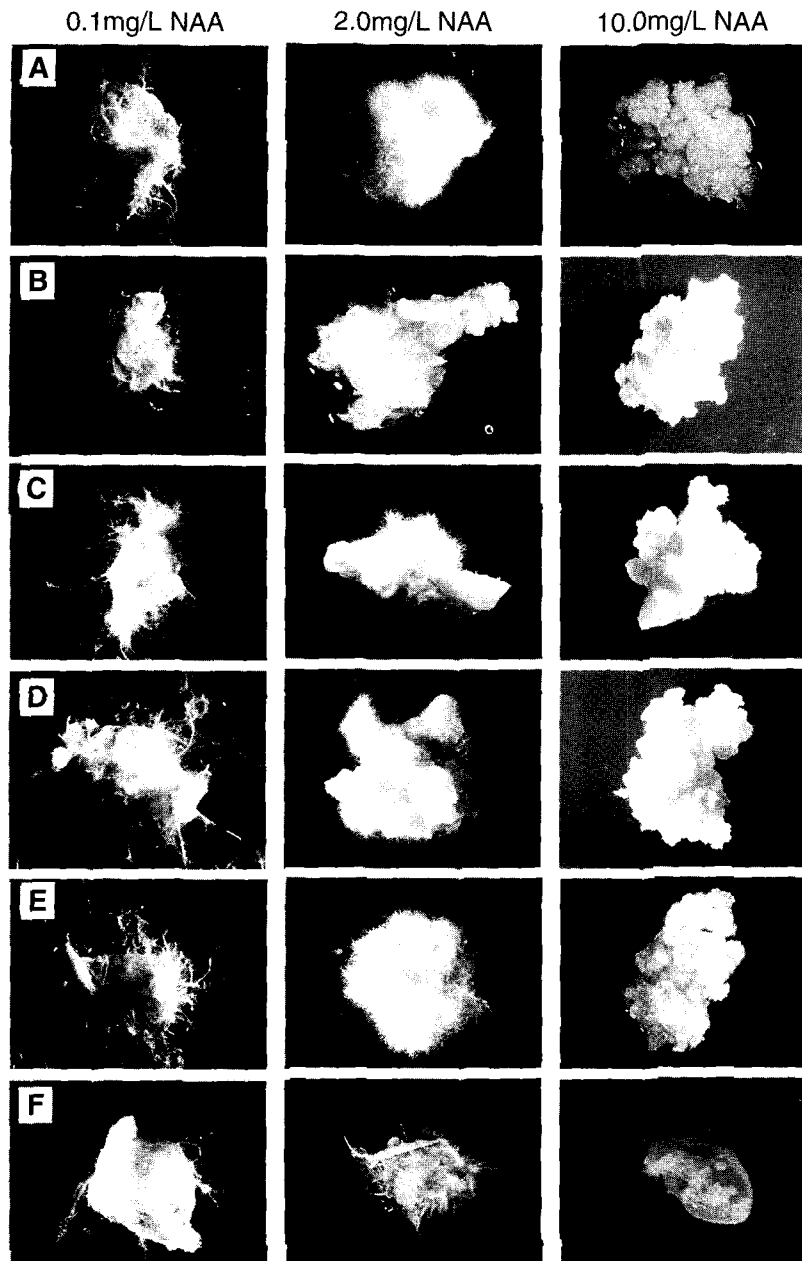


Figure 1. Morphological observation on the effect of polyamines and polyamine inhibitors on the formation of adventitious roots, trichomes and calli from the leaf segments of *Arabidopsis thaliana* cultured on MS agar media supplemented with 0.1 mg/L, 2.0 mg/L and 10.0 mg/L NAA after 4 weeks of culture, respectively. A, Control; B, 100 mg/L putrescine; C, 10 mg/L spermidine; D, 100 mg/L spermine; E, 100 mg/L CHA; F, 100 mg/L MGBG. CHA, cyclohexylamine; MGBG, methylglyoxal-bis(guanylhydrazone).

에 간접적으로 관련이 있는 것으로 추정되고 있다.

식물체 내에서 polyamine의 생합성은 putrescine의 경우 arginine으로부터 agmatine을 경유하여 합성되기도 하고 (Heimer et al. 1979), ornithine을 경유하여 합성되기도 한다 (Cohen et al. 1984). 그리고 spermidine과 spermine은 methionine에서 S-adenosylmethionine (SAM)을 경유한 decarboxylated S-adenosylmethionine (dSAM)이 putrescine을 spermidine과 spermine으로 전환시킨다

(Turano et al. 1997). 반면 이러한 polyamine의 생합성을 억제하는 물질로는 cyclohexylamine (CHA), dicyclohexylamine (DCHA) 및 methylglyoxal-bis(guanylhydrazone) (MGBG) 등이 있는데, CHA (Evans and Malmberg 1989)와 DCHA (Biondi et al. 1990)는 spermidine의 합성을 억제하며, MGBG는 spermidine과 spermine의 합성을 억제한다 (Pegg 1988).

애기장대는 식물의 초파리라고 불리는 식물로서 생리학, 생화학 특히 분자생물학의 재료로 많이 이용되고 있으며, 식물체 재분화에 재분화 재료로도 많이 이용되어 왔다. 애기장대의 생태종인 'Columbia'의 잎 절편은 NAA가 단독 함유된 MS (Murashige and Skoog 1962) 고형배지에서 배양하면 저농도에서는 부정근만 형성되나, 농도 증가에 따라 모용 (trichome)과 캘러스가 차례로 형성되는데 (Han et al. 1999), 이때 polyamine이나 polyamine 합성저해제를 사용하여 배양체의 polyamine 함량을 조절하면 Tiburcio 등 (1985)이 주장하는 것처럼 단순히 polyamine이 auxin에 의하여 촉발된 기관 형성을증대시키는 것인지 아니면 부분적으로 대체하는 것인지를 확인할 수 있게 될 것이다.

본 실험은 polyamine의 작용이 단순히 auxin에 의하여 결정된 분화 작용을 증대시켜 주는지 아니면 auxin의 분화 결정 작용을 일부분 대체하는지를 확인하기 위하여 애기장대 잎 절편을 부정근 (0.1 mg/L NAA), 모용 (2.0 mg/L NAA) 및 캘러스 (10.0 mg/L NAA)를 형성하는 MS 고형배지에 putrescine, spermidine 및 spermine 등의 polyamine을 각각 처리하거나, polyamine 생합성 저해제인 CHA나 MGBG를 처리하여 배양체에 polyamine의 영향이 증감하도록 하여 auxin에 의한 분화

에 미치는 polyamine의 역할을 조사하였다.

재료 및 방법

실험 재료

애기장대(*Arabidopsis thaliana* L. Heynh)의 야생형인

Table 1. Effect of polyamines on the formation of adventitious roots, trichomes and calli from the leaf segments of *Arabidopsis thaliana* on MS agar media supplemented with 0.1, 2.0 and 10.0 mg/L NAA for 4 weeks of culture, respectively.

Polyamines		NAA (mg/L)								
		0.1			2.0			10.0		
		R	T	C	R	T	C	R	T	C
Control		+++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
Putrescine (mg/L)	1	++++	-	-	-	++	++	-	-	+++
	5	++++	-	-	-	++	++	-	-	+++
	10	+++	-	-	-	++	++	-	-	+++
	25	+++	+	-	-	++	++	-	-	+++
	50	+++	+	-	-	+	+++	-	-	+++
	100	+++	+	-	-	+	+++	-	-	+++
Spermidine (mg/L)	1	+++	+	-	-	++	++	-	-	+++
	5	+++	+	-	-	+	++	-	-	+++
	10	+++	+	-	-	+	++	-	-	+++
	25	++++	-	-	-	++	++	-	-	+++
	50	++++	-	-	-	+	++	-	-	+++
	100	+++	-	-	-	+	++	-	-	+++
Spermine (mg/L)	1	++++	-	-	+	++	-	-	-	+++
	5	++++	-	-	+	++	-	-	-	+++
	10	++++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
	25	+++	-	-	-	+++	+	-	-	+++
	50	+++	+	-	-	++	++	-	-	+++
	100	+++	+	-	-	+	+++	-	-	+++

R: Adventitious roots, T: Trichome, C: Callus.
 ++++: Excellent, +++: Good, ++: Moderate, +: Rare, -: None.

'Columbia'의 종자를 70% (v/v) ethanol과 5% (v/v) NaOCl 용액에서 10분간 살균 처리한 후 멸균수로 5회 수세하였다. 그리고 수세한 종자를 식물생장조절제가 첨가되지 않은 MS 고형배지가 20 mL 씩 들어 있는 100 mL flask에 파종하여 25 ± 1°C, 2,000 형광 조명 하에서 3~4주 육성한 후, 잎 절편을 각각 실험구로 설정한 MS 고형배지에 치상하여 23 ± 1°C, 암소에서 배양하였다. 모든 실험은 Petri dish (9 cm) 당 4~5 개의 잎 절편을 치상한 실험을 5회 반복하여 시행하였다.

Polyamine과 Polyamine 저해제 영향 조사

부정근, 모용 및 캘러스 혼재 없이 유도하기 위하여 부정근은 0.1 mg/L NAA를 처리하고, 모용은 2.0 mg/L NAA, callus는 10.0 mg/L NAA로 조성한 MS 한천 배지에 putrescine, spermidine 및 spermine 등의 polyamine과 polyamine 합성저해제인 CHA와 MGBG를 각각 1, 5, 10, 25, 50 및 100 mg/L 농도로 처리하였다. 각 처리구에 애기장대 잎 절편을 4주간 암배양한 후, 각 처리구에서의 부정근, 모용, 캘러스 형성 정도 및 부정근의 수와 길이를 조사하였다.

결 과

Polyamine의 영향

부정근과 모용 및 캘러스만 형성되는 NAA 각 농도의 배지에 putrescine, spermidine 및 spermine 등의 polyamine을 각각 처리한 결과 저농도의 polyamine에서는 대체로 부정근이나 모용이 증가하였고 농도 증가에 따라 부정근 형성구에서는 모용이, 그리고 모용 형성구에서는 캘러스가 혼재되어 나타났으나 캘러스 형성구에서는 변화가 없었다 (Table 1; Figure 1B, 1C, 1D). 부정근만 형성되는 농도인 0.1 mg/L NAA에서 25, 50, 100 mg/L putrescine, 1, 5, 10 mg/L spermidine 및 50, 100 mg/L spermine에서 부정근 수가 다소 감소하면서 모용이 형성되었고, 모용만 형성되는 농도인 2.0 mg/L NAA에서 putrescine과 spermidine 전처리구와 25, 50, 100 mg/L spermine 처리구에서 캘러스가 함께 형성되었으며, 1, 5 mg/L spermine 처리구에서는 모용과 함께 부정근이 형성되었다. 그러나 캘러스만 형성되는 농도인 10.0 mg/L NAA에서는 모든 polyamine 처리구에서는 대조구와

Table 2. Effect of polyamine inhibitors on the formation of adventitious roots, trichomes and calli from the leaf segments of *Arabidopsis thaliana* on MS agar media supplemented with 0.1, 2.0 or 10.0 mg/L NAA for 4 weeks of culture, respectively.

Polyamine inhibitors		NAA (mg/L)								
		0.1			2.0			10.0		
		R	T	C	R	T	C	R	T	C
Control		+++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
CHA (mg/L)	1	+++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
	5	+++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
	10	+++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
	25	++++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
	50	++++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
	100	++++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
MGBG (mg/L)	1	++++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
	5	++++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
	10	+++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
	25	++	-	-	-	+++	-	-	-	+++
	50	++	-	-	+	++	-	-	-	++
	100	+	-	-	+	++	-	-	-	+

R: Adventitious roots, T: Trichome, C: Callus.
 ++++: Excelent, +++: Good, ++: Moderate, +: Rare, -: None.

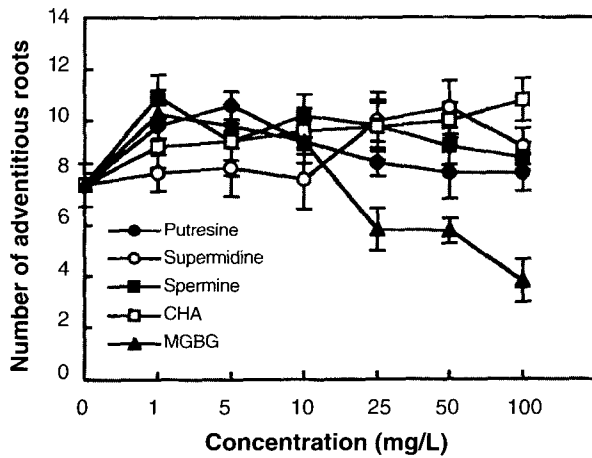


Figure 2. Effect of polyamines and polyamine inhibitors on the number of adventitious roots from the leaf segments of *Arabidopsis thaliana* on MS agar medium supplemented with 0.1 mg/L NAA after 4 weeks of culture. Bars represent standard errors of five replicates.

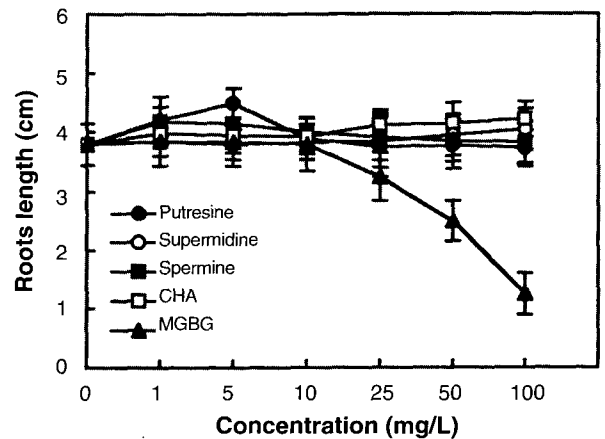


Figure 3. Effect of polyamines and polyamine inhibitors on the length of adventitious roots from the leaf segments of *Arabidopsis thaliana* on MS agar medium supplemented with 0.1 mg/L NAA for 4 weeks of culture. Bars represent standard errors of five replicates.

차이 없이 캘러스만 형성되었다.

한편, 부정근 형성구에서 부정근 수와 길이에 대한 polyamine의 영향을 조사한 결과 부정근 수는 spermine이 1 mg/L 농도에서 가장 부정근이 많이 생성되어 약 11.0개로 대조구 (0.1 mg/L NAA) 약 7.6개에 비하여 약 45%, putrescine은 5 mg/L에서 약 41%, 그리고 spermidine은 25

mg/L에서 약 39% 증가하였으나 농도 증가에 따라 점차 감소하였다 (Figure 2). 또한 부정근의 평균 길이는 putrescine이 5 mg/L 농도에서 가장 길게 성장하여 약 4.5 cm로 대조구 3.8 cm에 비하여 약 18%, spermidine은 100 mg/L에서 약 6.6%, spermine은 1 mg/L에서 약 10% 정도로 대조구에 비하여 다소 부정근의 길이가 길었다 (Figure 3).

CHA와 MGBG의 영향

부정근과 모용 및 캘러스만 형성되는 NAA 각 농도의 배지에 CHA와 MGBG를 각 농도별로 처리한 결과, 50, 100 mg/L MGBG를 처리한 모용 형성구에서만 부정근과 모용이 억제되는 결과가 나타났다 (Table 2; Figure 1E, 1F). CHA 처리시에는 모용 형성구와 캘러스 형성구에서는 큰 변화가 없었고, 부정근 형성구에서는 25 mg/L 이상 농도에서 부정근 형성이 다소 증가하였다. 그러나 MGBG 처리시 부정근 형성구에서는 1, 5 mg/L 농도에서 대조구에 비하여 부정근이 다소 증가하였으나 25 mg/L 이상에서는 감소하기 시작하여 100 mg/L에서는 거의 부정근이 형성되지 않았다. 모용 형성구에서는 50 mg/L 이상 농도에서 모용이 감소하면서 부정근이 함께 형성되었으며, 캘러스 형성구에서는 MGBG 농도 증가에 따라 캘러스 형성만 다소 저해되었다 (Table 2).

한편, 부정근 형성구에서 부정근 수와 길이에 대한 CHA와 MGBG의 영향을 조사한 결과 부정근 수는 CHA 농도 증가에 따라 부정근 수가 계속 증가하여 100 mg/L 농도에서는 대조구에 비하여 약 43%까지 많았으나 MGBG는 1 mg/L 농도에서는 대조구에 비하여 약 36% 정도 많았으나 농도가 증가함에 따라 점차 감소하여 100 mg/L에서 약 50%까지 감소하였다 (Figure 2). 또한 부정근의 평균 길이는 100 mg/L CHA 처리시 약 4.22 cm로 대조구에 비하여 약 33% 길었으나 MGBG 처리시에는 농도가 증가함에 따라 감소하기 시작하여 100 mg/L 처리시에는 대조구에 비하여 약 67%까지 짧았다 (Figure 3).

고 찰

Polyamine은 auxin이나 cytokinin처럼 농도비에 따라 기관의 분화에 1차적으로 관여하는 것이 아니라 2차적으로 관여하며, 부정근과 묘조 형성시 그 함량비에 따라서 관여한다고 알려져 있으나 (Desai and Mehta 1985) 아직 명확히 밝혀진 바 없다. Auxin은 그 농도 증가에 따라 부정근, 모용 및 캘러스 형성에 관여하지만 이에 관여하는 polyamine의 작용 역시 잘 알려져 있지 않다. 그런데 애기장대 생태종 'Columbia'의 잎 절편은 NAA를 단독으로 처리할 때 농도에 따라 부정근 (0.1 mg/L), 모용 (2.0 mg/L) 및 캘러스 (10.0 mg/L)가 형성되므로 (Han et al. 1999) auxin 농도에 따른 기관 형성과 polyamine의 관련성을 밝히는 데 적절한 실험 재료라고 생각된다. 비록 polyamine에 의한 분화 조절의 직접적인 영향은 auxin에 의한 것으로 보이지만 본 실험 결과는 polyamine의 양적 조절이 부정근, 모용 및 캘러스 형성을 부분적으로 조절하는 것으로 나타났다.

Polyamine은 일정한 농도 범위에서는 부정근 형성구와 모용 형성구에 영향을 미치나 캘러스 형성구에서는 영향이 없

는 것으로 나타났다 (Table 1; Figure 1). 부정근 형성구에서 putrescine은 5 mg/L, spermidine은 25, 50 mg/L 농도에서 대조구보다 부정근 형성을 촉진하였고 spermine은 1, 5, 10 mg/L 농도에서 부정근 형성을 촉진하였는데, 담배 잎 절편의 경우는 100 mg/L의 putrescine과 spermidine은 부정근 형성을 촉진하나 0.1 mg/L 이상의 spermine은 저해하며 (Jeon et al. 1998), CHA (Han and Jo 1994)나 MGBG (Han et al. 1994)와 같은 polyamine 합성저해제에 의하여 부정근 형성이 저해된 대두 자엽 절편에서는 spermidine과 spermine이 putrescine보다 월등하게 부정근 형성을 회복시킨 것으로 미루어 식물의 종과 조직 종류에 따라 부정근 형성에 작용하는 polyamine의 종류도 다른 것으로 추정된다. 또한 부정근 형성구에서 putrescine과 spermine은 농도가 높을수록 모용 형성을 촉진하였으나 spermidine은 저농도에서 모용 형성을 촉진한 것으로 보아 polyamine의 종류와 농도가 분화와 생장에 미치는 영향이 다를 수 있었다. 모용 형성구에서는 대체로 polyamine의 농도 증가에 따라 모용 형성이 저해되면서 캘러스 형성이 증가되었고, spermine의 경우 10, 25 mg/L 농도에서는 모용 형성을 증가시켰으나 농도 증가에 따라 모용이 감소하면서 캘러스가 증가되었는데, 이는 부정근 형성구에 NAA 농도를 증가시키면 부정근이 감소하면서 모용이 증가하고, 모용 형성구에 NAA 농도를 증가시키면 역시 모용이 감소하면서 캘러스가 증가하는 하는 것으로 미루어 (Han et al. 1999) polyamine이 어느 일정 농도에서는 부분적으로 NAA 농도 증가와 유사한 효과를 나타낸 것으로 나타났다. 특히 putrescine과 spermidine에 비하여 고농도의 spermine이 캘러스 형성을 증가시킨 것으로 미루어 NAA의 활성을 높이는 효과는 polyamine의 종류와 농도에 따라 다른 것을 알 수 있었다.

한편 polyamine 합성저해제인 CHA와 MGBG 처리시 부정근 형성구에서 CHA는 25 mg/L 이상에서 부정근 형성을 증가시켰고, MGBG는 1, 5 mg/L 저농도에서 부정근 형성을 증가시켰으나 농도가 증가함에 따라 부정근 형성을 억제시켰다 (Table 2; Figure 1). 또한 모용 형성구와 캘러스 형성구에서 CHA는 큰 영향이 없는 반면 MGBG는 모용 형성구와 캘러스 형성구 모두 50, 100 mg/L 고농도에서 모용과 캘러스 형성을 저해하였다. 이러한 MGBG의 부정근 저해 작용은 Friedman 등 (1985)이나 Shyr와 Kao (1985)의 녹두 하배축에서의 결과와 유사하였다. MGBG는 농도 증가에 따라 모용과 캘러스 형성을 저해하고 50, 100 mg/L 농도에서는 모용 억제와 함께 부정근을 형성시켰는데, 이러한 결과는 캘러스 형성구보다 NAA 농도를 감소시키면 캘러스가 감소하면서 모용이 증가하고 모용 형성구보다 NAA 농도를 감소시키면 역시 모용이 감소하면서 부정근이 증가하는 하는 것으로 미루어 (Han et al. 1999) MGBG는 어느 일정 농도 이상에서 polyamine 생성을 감소시켜 부분적으로 NAA 농도를 감소시킨 것과 유사한 효과를 나타낸 것으로 보인다.

그런데 polyamine 증가시 부정근 형성구에서는 부정근이 감소하면서 모용이 형성되고 모용 형성구에서는 모용이 감소하면서 켈러스가 형성된 것이나 고농도의 MGBG가 부정근, 모용 및 켈러스 모두를 억제하고 모용 형성구에서 모용을 억제하면서 부정근을 형성시킨 것은 기관 분화시 polyamine의 함량비가 관여한다는 것을 고려할 때 (Schwarz et al. 1986) 이러한 물질들의 첨가가 polyamine의 함량비에 영향을 미쳤기 때문일 것으로 추정된다. 특히 MGBG가 CHA에 비하여 모용 형성을 억제하고 부정근을 형성하게 한 것은 CHA가 단순히 spermidine 생성만 억제하여 기존의 spermidine이 decarboxylated SAM에 의하여 spermine이 어느 정도 생성될 수 있는 것에 비하여 (Smith 1985) MGBG는 SAM의 대사과정에 작용하는 효소인 SAMDC의 활성을 억제함으로써 spermidine과 spermine 합성을 동시에 저해하여 polyamine의 함량비에 영향을 크게 미쳤기 때문일 것으로 추정된다.

이상의 실험 결과와 추론을 통하여 애기장대 잎 절편에 있어서 NAA 농도 증가에 따른 부정근, 모용 및 켈러스 형성에 polyamine이 부분적으로 NAA의 작용을 대체하는 것으로 나타나 polyamine의 증가는 NAA의 증가 효과를 가져 오며 MGBG와 같은 polyamine 합성제해제는 NAA의 감소 효과를 가져 온 것으로 나타났다. 즉 polyamine은 부정근 형성구에서 모용을 증가시키고 모용 형성구에서 켈러스를 형성시켰으며, polyamine 저해제인 MGBG는 부정근, 모용 및 켈러스 모두를 감소시키고 특히 모용 형성구에서는 모용을 감소시키면서 부정근을 형성하게 하게 한 것으로 미루어 polyamine은 부정근이나 모용의 수적 변화만이 아니라 분화에 어느 정도 관여하는 것으로 나타났다. 그러므로 polyamine은 단순히 auxin에 의하여 유도된 기관 형성을 활성화시키는 데 머무르지 않고 (Hausman et al. 1995) auxin의 작용을 어느 범위 안에서 부분적으로 대신하거나 auxin의 효과를 조절하는 것으로 추정된다. 그러나 polyamine이 auxin의 작용을 직접 대체한다고 속단하기는 어려우므로 향후 좀 더 깊이 연구되어야 할 것으로 사료된다.

적 요

애기장대 (*Arabidopsis thaliana*) 생태종 'Columbia'의 잎 절편 배양시 부정근, 모용 및 켈러스 형성에 미치는 polyamine의 역할을 알아보기 위하여 putrescine, spermidine, spermine, cyclohexylamine (CHA) 및 methylglyoxal-bis(guanylhydrazone) (MGBG)의 영향을 조사하였다. 애기장대 잎 절편을 부정근 (0.1 mg/L NAA), 모용 (2.0 mg/L NAA) 및 켈러스 (10.0 mg/L NAA)를 형성하는 MS 배지 각각에 putrescine, spermidine 및 spermine을 1~100 mg/L 처리하였다. Polyamine 처리시 부정근 형성구에서는 부정근과 함께 모용이 형성되었으며, 모용 형성구에서도 모용과 함

께 켈러스가 형성되었다. 또한 CHA와 MGBG를 1~100 mg/L 범위에서 처리한 결과 CHA는 부정근 형성구에서 다소 부정근이 증가시켰으나 모용이나 켈러스 형성구에는 영향을 미치지 않았다. MGBG는 부정근 모용 및 켈러스 모두를 억제하였고 모용 형성구에서는 고농도에서 부정근을 형성시켰다.

사사 - 본 논문은 1998년 한국학술진흥재단의 학술연구비(과제번호: 98-015-000250)에 의하여 지원되었으며 연구비 지원에 감사드립니다.

인용문헌

- Bajaj S, Rajam MV (1995) Efficient plant regeneration from long-term callus cultures of rice by spermine. *Plant Cell Rep* 14:717-720
- 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
- Cohen E, Ard S, Heimer Y, Mizrahi Y (1984) Polyamine biosynthetic enzymes in the cell cycle of *Chlorella* correlation between ornithine decarboxylase and DNA synthesis at different light intensities. *Plant Physiol* 74:385-388
- Desai HV, Mehta AR (1985) Changes in polyamine levels during shoot formation, root formation, and callus induction in cultured *Passiflora* leaf discs. *J Plant Physiol* 119: 45-53
- Evans PT, Malmberg R (1989) Do polyamine have role in plant development? *Annu 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
- Han TJ, Jo HI (1994) Effect of cyclohexylamine and polyamines on the adventitious root formation from soybean cotyledons. *Kor J Plant Tiss Cult* 21(4):207-213
- Han TJ, Lee DW, Lee SH (1994) Effects of polyamine inhibitors and polyamines on adventitious root formation from soybean cotyledons. *Kor J Plant Tiss Cult* 21(2): 106-110
- Han TJ, Kim IH, Kim SL, Kim JC, Lim CJ, Jin CD (1999) Organ formation—the formation of adventitious roots, trichomes and calli from leaf segments of *Arabidopsis thaliana* by naphthaleneacetic acid concentrations, and their determination times. *Kor J Plant Tiss Cult* 26(3):211-217
- Hausman JF, Kevers C, Gasper T (1995) Auxin-polyamine interaction in the control of the rooting inductive phase of poplar shoots *in vitro*. *Plant Sci* 110:63-71
- Heimer Y, Mizrahi Y, Bachrach U (1979) Ornithine decarboxylase activity in rapidly proliferating plant cells. *FEBS Lett* 104:146-

149

- Jarvis EC, Shannon PRM, Yasmin S** (1983) Involvement of polyamines with adventitious root development in stem cuttings of mung bean. *Plant Cell Physiol.* **24**(4):677-683
- Jarvis EC, 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
- Jeon MG, Jo HI, Han TJ** (1998) Effect of polyamines on adventitious root formation from tobacco (*Nicotiana tabacum*) leaf segments. *J of Plant Biol* **41**(1):31-36
- Murashige T, Skoog F** (1962) A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol Plant* **15**:473-497
- Palavan-Unsal N, Galston AW** (1982) polyamine biosynthesis and inter during various development stages of *Phaseolus vulgaris*. *Physiol Plant* **55**:438-444
- Pegg AE** (1988) Recent advances in the biochemistry of polyamines in eucaryotes. *Biochem J* **234**:249-262
- Schwarz M, Alltman A, Cohen T, Arzee T** (1986) Localization of ornithine decarboxylase and changes in polyamine content in root meristems of *zea mays*. *Physiol Plant* **62**:485-492
- Smith TA** (1985) Polyamines. *Annu Rev Plant Physiol and Plant Mol Biol* **36**:117-143
- Shyr YY, Kao CH** (1985) Polyamines and root formation in mung bean hypocotyl cuttings. *Bot Bull Acad Sin (Taipei)* **26**:179-184
- Tanimoto S, Matsubara Y, Ishioka N** (1994) Significance of spermidine in the initiation of adventitious buds in stem segments of *Torenia*. *Plant Cell Physiol* **35**(7):1071-1077
- Tiburcio AF, Kaur-Sawhney R, Galston AW** (1985) Correlation between polyamines and pyrrolidine alkaloids in developing tobacco callus. *Plant Physiol* **78**:323-326
- Torrigiani P, Altmura MM, Scaramagli S, Capitani F, Falasca G, Bagni N** (1993) Regulation of rhizogenesis by polyamines in tobacco thin layers. *J Plant Physiol* **142**:81-87
- Turano FJ, Kramer GF, Wang CY** (1997) The effect of methionine, ethylene and polyamine catabolic intermediates on polyamine accumulation in detached soybean leaves. *Physiol Plant* **101**:510-518

(접수일자 2000년 1월 26일)