

고추 (*Capsicum annum* L.) 식물체 및 배양세포의 Capsidiol 생산 유도

권순태* · 정은아 · 박해영 · 손건호¹
안동대학교 생명자원과학부, ¹안동대학교 식품영양학과

Elicitation of Seedlings and Cultured Cells for the Production of Capsidiol in *Capsicum annum* L.

KWON, Soon-Tae* · JUNG, Eun-Ah · PARK, Hae-Young · SON, Kun-Ho¹

Department of Applied Life Sciences, Andong Nat'l University, Kyungpook, 760-749, Korea

¹Department of Food and Nutrition, Andong Nat'l University, Kyungpook, 760-749, Korea

ABSTRACT Effects of ultraviolet stress and elicitors, cellulase and jasmonic acid (JA), for the production of capsidiol, sesquiterpenoid phytoalexin, in seedlings and suspension cultures of pepper (*Capsicum annum* L. cv. Soobicho) were examined. Extracellular capsidiol in the medium of suspension cultures was absent from control cells, but accumulated in the elicitor treated cells with 0.05 $\mu\text{g}/\text{mL}$ of cellulase or 0.1 $\mu\text{g}/\text{mL}$ JA. Elicited cells gradually decreased their viability and eventually died within 48 hours of elicitor treatment by the toxicity of capsidiol accumulated in the culture medium. Capsidiol production in the leaves of pepper seedlings was markedly increased by the treatment of ultraviolet stress and reached maximum level at 48 hours of irradiation. Infiltration of elicitors, 0.05 $\mu\text{g}/\text{mL}$ cellulase or 1.0 $\mu\text{g}/\text{mL}$ JA, to the surface of leaf or fruit, stimulated the elicitation of the cells which resulted in the production of capsidiol and expansion of pathogene-like lesion around the elicitor treated region.

Key words: Cellulase, elicitor, jasmonic acid, sesquiterpenoid phytoalexin

서 론

고추를 비롯한 일부 가지과 식물의 세포는 역병균 (*Phytophthora capsici*)의 감염이나 elicitor의 처리에 의해 capsidiol을 자체방어물질로 합성하며, 역병에 대한 식물의 저항성 정도는 세포 내에서 합성되는 이 물질의 활성과 밀접한 관련이 있다고 한다 (Bailey et al. 1975; Hoshino et al. 1995).

Capsidiol은 탄소의 수가 15개 (C_{15})인 sesquiterpene 화합물로서 정상적인 환경 하에서 자라는 식물체에서는 전혀 생성되지 않고 역병이나 특성의 스트레스를 받은 식물체에서만 생성되는 것으로 알려져 있다 (Chappell 1995; Chappell and Nable 1987; Vögeli and Chappell, 1988). 즉, 정상상태에서

는 Farnesyl pyrophosphate (FPP, C_{15})라는 전구물질에서 squalene (C_{30})이 생성되는 경로를 유지하나, 역병균이나 elicitor를 처리하면 정상세포가 FPP를 이용하여 squalene을 합성하는 경로는 차단되고, FPP에서 capsidiol (C_{15})을 합성하는 방향으로 대사경로가 바뀌게 된다 (Figure 1). FPP에서 capsidiol이 합성되는 과정에는 크게 두 종류의 효소가 관여하는데 chain형 화합물인 FPP를 cycle형 화합물인 5-epi-aristolochene (5-EAS)으로 전환을 촉매하는 sesquiterpene cyclase와 5-EAS를 다시 최종산물인 capsidiol로 전환하는 효소인 5-EAS hydroxylase이다 (Chappell 1995; Chappell et al. 1987). 상기의 생합성 경로는 주로 담배세포를 이용하여 연구되어 왔으나 고추의 경우에서도 이 분야의 연구가 상당히 시도되어 왔다 (Hoshino et al. 1995; Kwon and Oh 1999). 병원균에 감염된 고추의 과육에서 capsidiol이 합성되는 것이 밝혀졌으며 (Stoessl et al. 1976), elicitor를 처리한 세포의 microsomal 부위에서 5-EAS hydroxylase의 효소활

*Corresponding author. Tel 054-820-5623 Fax 054-820-5785
E-mail skwon@andong.ac.kr

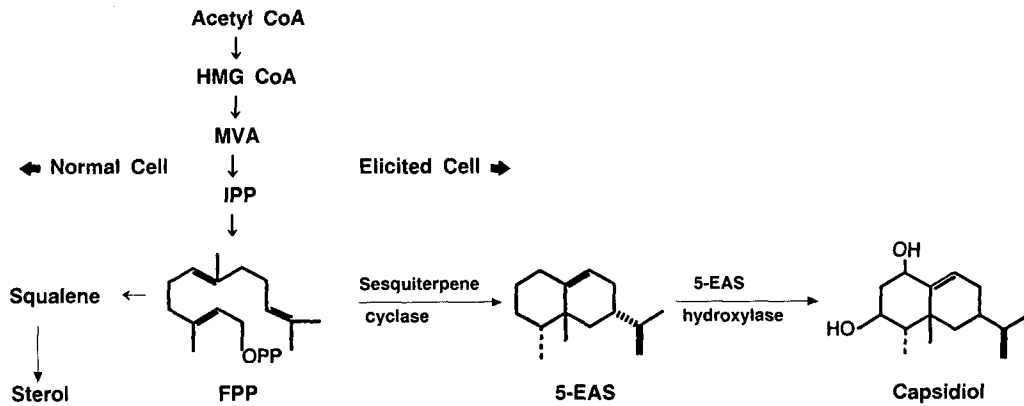


Figure 1. A model summarizing the response of plant cells to fungal elicitors with respect to terpenoid metabolism, and proposed reaction catalyzed by sesquiterpene cyclase and 5-epi-aristolochene hydroxylase (5-EAS) leading to the formation of capsidiol (Adapted from Vögeli and Chappell 1988).

성이 검정되었고 (Hoshino et al. 1995), 고추 배양세포에서 capsidiol의 생합성을 위한 elicitor가 연구된 바 있다 (Kwon and Oh 1999).

본 실험은 고추의 식물체와 배양세포가 capsidiol의 생합성을 위한 다양한 elicitation 조건을 밝힘으로써 고추에서 capsidiol의 생합성 경로를 확인하고 궁극적으로 이와 관련된 효소와 유전자를 탐색함으로써 고추의 역병저항성을 연구하기 위한 기초자료를 얻기 위해 수행되었다.

재료 및 방법

식물재료 및 세포배양

실험에 사용된 고추 (*Capsicum annum* L.)의 품종은 경상북도 영양지역의 재래품종인 수비초 (Soobicho)와 금탑 (Kumtop)이었다. 잎과 과실 재료를 확보하기 위해서는 종자를 상토에 파종하여 25°C 식물생장조절실에서 형광등의 조명으로 주야를 14/10시간으로 조절하여 재배하였다. 배양세포는 전보 (Kwon and Oh 1999)와 같이 잎 조직에서 유도한 캘러스를 사용하여 MS (Murashige and Skoog 1962) 기본염류에 2,4-D 1.0 mg/L, sucrose 30g/L, casein hydrolysate 1.0g/L를 첨가한 액체배지에 수 차례의 계대배양을 거쳐 배가주기가 1주일 정도 되도록 하여 유지하였다.

Capsidiol의 추출 및 동정

배양세포의 배지로부터 capsidiol의 추출은 Kwon과 Chappell (1998)의 방법에 따라 세포를 제거한 배지를 3배량의 CH₃Cl로 3회 추출하여 감압농축 후 다시 CH₃Cl로 녹여 내었다. 생체인 잎과 과실로부터 capsidiol의 추출은 500 g의 시료를 70% 에탄올에 24시간 추출하여 농축장치로 35°C에서 EtOH를 제거하고 수용액을 3배의 CH₃Cl로 3회

추출하였고, CH₃Cl을 다시 35°C에서 농축하여 완전히 농축시켰다. 농축된 시료는 CH₃Cl로 다시 녹여내어 acetone: cyclohexane (1:1) 용매로 thin layer chromatography (TLC)를 실시하였다. 전개가 완료된 TLC판을 5분간 상온 건조 후 발색액 [3.5% (w/v) vanillin + 0.625% (v/v) H₂SO₄ in MeOH]을 뿌려 spot를 발색하였고, capsidiol의 확인은 미국 Univ. of Kentucky에서 개발된 (Chappell 1995) capsidiol 생산성 담배세포주 (*Nicotiana tabacum* L. cv. KY21)가 생합성한 capsidiol을 함께 전개하여 비교하였다. Capsidiol의 생합성 정도는 TLC판에 나타난 spot의 강도를 측정 (Program: Quantity one, Bio-Rad)하여 상대값 (RI, relative intensity)으로 표시하였다.

Capsidiol 생합성을 위한 Elicitation

식물체와 과실 및 배양세포로부터 capsidiol 생합성을 위한 elicitation은 자외선처리, elicitor의 식물체 주입 (infiltration) 및 elicitor의 배치첨가 방법을 사용하였다. 자외선의 처리는 Gankyo GL20 자외선 등 (燈)을 사용하였는데 광원으로부터 30 cm 아래에 6~8엽기의 고추유묘를 놓고 일정한 시간 동안 조사하였다. Elicitor의 주입법은 cellulase 0.05 mg/L 또는 jasmonic acid (JA) 1.0 mg/L를 잎 표면에는 3 μL씩을 과실에는 10 μL씩을 미세주사기로 주입하였다. 배양세포는 최대생장기에 일정량의 elicitor를 배지에 직접 첨가하였다.

결과 및 고찰

Capsidiol의 동정 및 배양세포의 유도

고추 배양세포의 최대생장기에 elicitor로 cellulase 0.05 μg/mL을 배지에 처리하였다. Elicitor에 의해서 유도된 세포와 무처리 세포의 배지로부터 capsidiol을 추출하여 TLC를

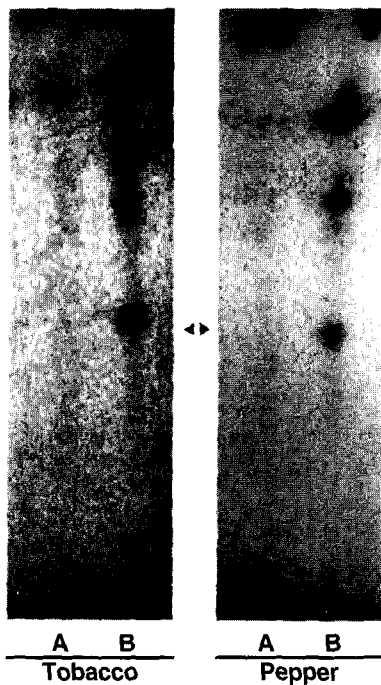


Figure 2. Identification of capsidiol extracted from the media of normal (A) and elicited (B) tobacco and pepper suspension cultured cells using thin layer chromatography. Capsidiol spots are indicated with arrowheads.

실시하였다 (Figure 2). 고추의 capsidiol을 확인하기 위해 미국 Univ. of Kentucky에서 개발된 (Chappell 1995) capsidiol 생산성 담배세포주 (*Nicotiana tabacum* L. cv. KY21)에서 추출한 것과 TLC패턴을 비교하였다. Elicitor의 자극으로 합성된 capsidiol은 세포외부로 방출되어 배지에 집적되는데, 담배의 경우 추출한 capsidiol을 cyclohexane:acetone (1:1)의 전개용매로 TLC를 실시하면 0.35±0.05 부근의 Rf값을 가지는 것으로 알려져 있다 (Chappell 1995). 본 실험에서 고추 세포배양액 추출물 중 elicitor를 처리하지 않은 곳에서는 capsidiol과 동일한 spot가 전혀 나타나지 않으나, elicitor를 처리한 배지추출물에서는 담배의 capsidiol과 동일한 Rf값을 가지는 spot가 나타났다 (Figure 2). 따라서 고추배양세포에서도 담배와 마찬가지로 elicitor를 처리하여 capsidiol의 기내 생합성 유도가 가능하였다.

Figure 3은 고추 배양세포에 cellulase 및 JA를 농도별로

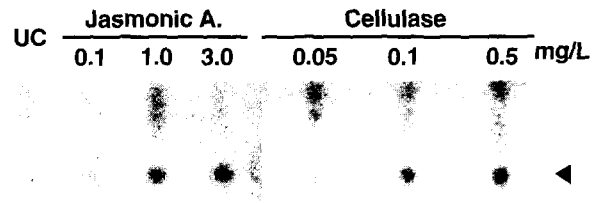


Figure 3. Effect of jasmonic acid and cellulase on the accumulation of extracellular capsidiol in the media of pepper suspension cultures extracted at 24 hours after elicitor treatment. UC: untreated control. Capsidiol spots are indicated with arrowhead.

처리하였을 때 생합성되는 capsidiol을 TLC로 나타낸 것이다. Cellulase뿐만 아니라 JA도 처리한 모든 농도에서 배지내에 capsidiol이 축적되는 것이 확인되었다. 24시간 동안 처리한 배지에서 추출한 capsidiol의 TLC 상에서 spot의 강도를 보면 JA는 1.0 mg/L, cellulase는 0.1 mg/L 처리로 세포의 유도에 충분하나, 처리시간을 48시간까지 연장할 경우에는 그 이하의 농도에서도 배양세포의 elicitation에 충분하였다.

담배세포를 이용한 연구에 의하면 capsidiol은 세포에서 합성된 즉시 방출되어 배지에 집적되므로 elicitor를 처리한 후 약 6시간이 경과하면 배지로 방출된 capsidiol의 독성 때문에 세포와 배지의 색이 황갈색으로 변하기 시작하며, 계속 배양하게 되면 세포는 자신이 생성한 capsidiol의 독성으로 사멸하게 된다고 한다 (Chappell and Nable 1987; Chappell et al. 1995). 본 실험에서도 고추배양세포에 cellulase를 처리한 후 경과한 시간별로 capsidiol의 생성 정도와 세포의 활력을 비교하였다 (Table 1). 처리 후 6시간째부터 배지 내에서 capsidiol이 검출되기 시작하여 24시간이 경과하면 최대에 도달하였고 처리 후 48시간에는 감소하였다. 한편 cellulase를 처리한 배양세포의 활력은 처리 후 12시간까지는 90% 이상을 유지하나 capsidiol의 함량에 최대에 도달하는 24시간째에는 33.5%로 급격히 떨어지고 48시간째에는 세포의 활력이 거의 없었다.

Capsidiol의 생합성에 관한 연구는 가지과 식물의 역병저항성 기작을 밝히는 데 결정적인 역할을 하였다 (Chappell 1995; Facchini and Chappell 1992). 즉, 정상적인 환경에서 자란 식물은 capsidiol을 전혀 합성하지 않으나 일단 식물세

Table 1. Changes in cell viability and capsidiol production from elicited and control pepper suspension cells.

| Hours after treatment | Elicited cells ^a | | Control cells | |
|-----------------------|-----------------------------|-----------|----------------|-----------|
| | Cell viability | Capsidiol | Cell viability | Capsidiol |
| 0 | 100.0 | 0.0 | 100.0 | 0.0 |
| 6 | 95.5 | 8.7 | - | 0.0 |
| 12 | 90.6 | 28.4 | - | 0.0 |
| 24 | 33.5 | 100.0 | - | 0.0 |
| 48 | 12.8 | 87.6 | 95.7 | 0.0 |

^aCells were elicited by cellulase 0.05 mg/L medium. Cell viability (%) is based on TTC test and capsidiol (%) is the relative intensity of the corresponding spot on the TLC plate.

포가 역병균이나 elicitor의 침입을 받게 되면 식물은 capsidiol을 합성하는 새로운 생화학적 경로를 작동하게 되고, 이 물질은 세포 외부로 방출되어 항균독성을 나타낼 뿐만 아니라 식물 스스로도 자체 독성에 의해 고사하게 된다. 따라서 식물이 역병균에 저항성을 발휘하는 기작은 역병에 감염된 식물세포가 항균독성물질인 capsidiol을 과다 생산함으로써 병균의 확산을 저해하는 방법인 hypersensitive resistance 방법을 택하게 된다고 알려져 있다 (Chappell and Nable 1987).

고추 배양세포에서 cellulase와 JA의 처리에 의해 capsidiol이 합성되는 것이 확인되어 고추의 식물에 이 물질의 합성을 유도하기 위한 elicitation 조건을 계속 연구하였다.

자외선 스트레스에 의한 유도

자외선 스트레스가 capsidiol의 생합성을 유도하는지를 알아보기 위하여 수비초 및 금탑고추 6~8엽기의 유묘에 자외선 (Gankyo GL20)을 조사하였다. 두 품종 모두 자외선에 48 시간동안 노출됨으로써 capsidiol의 함량이 뚜렷이 증가하는 것을 볼 수 있었다 (Figure 4A). 배양세포의 무처리 세포는 전혀 capsidiol을 생성하지 않았으나 식물체의 잎에서는 아주 미량이라는 하나 무처리에서도 capsidiol spot가 확인되었다. TLC 상에 나타난 capsidiol spot의 강도를 무처리에 대한 상대적 값으로 계산한 결과 수비초는 무처리보다 45.4배가 증가하였으며, 금탑고추도 무처리에 비해 약 10배가 증가하였다. 자외선을 인위적으로 처리하지 않은 무처리 식물체에서도 미량의 capsidiol이 검출되는 것은 식물체가 형광등 하에서 성장하는 과정에 미량의 자외선에 노출되었거나 이 물질의 생성을 유도하는 경미한 스트레스가 원인일 것으로 추정된다.

Figure 4B는 1시간 동안 자외선에 노출시킨 식물체를 다시

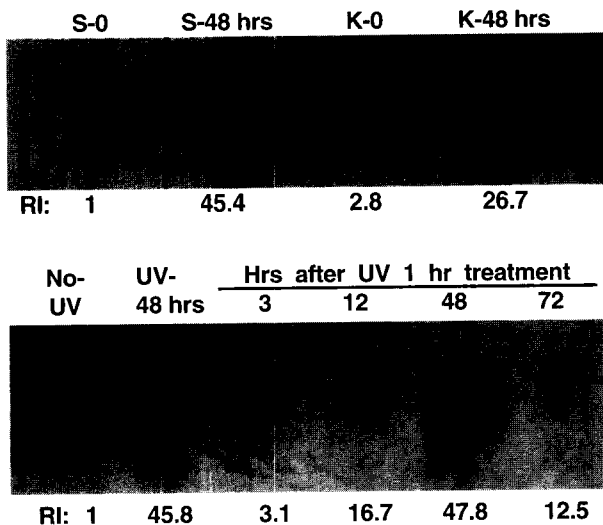


Figure 4. Biosynthesis of capsidiol in pepper leaf by UV irradiation. Upper: Capsidiol in Soobicho (S) and Kumtop (K) after 48 hours UV treatment, Lower: Post-irradiation synthesis of capsidiol in pepper leaf. RI: Relative intensity of the spot.

자외선이 없는 정상상태로 되돌려 일정시간이 경과한 후에 capsidiol을 추출하여 TLC를 한 것이다. 자외선에 1시간 노출 후 정상상태에서 3시간이 경과한 식물체의 capsidiol 생성은 미미하였으나, 정상상태에서 48시간까지는 시간이 경과함에 따라 계속적으로 증가하였다. 자외선 스트레스에 계속적으로 48시간 동안 노출한 식물체와 자외선에 1시간만 노출한 후 정상상태로 되돌려서 48시간이 경과한 식물체의 capsidiol 양이 거의 같은 수준에 도달하는 것을 알 수 있었다. 이 결과로 보면, 식물체가 일단 자외선 스트레스에 노출되면 식물세포는 capsidiol을 합성하는 기작을 작동하게 되고, 이것은 고추가 정상상태로 되돌려진 후에도 계속적으로 capsidiol을 생합성하는 쪽으로 진행되도록 하게 한다는 것을 보여주는 것이다. 즉, 자외선의 자극에 의해 세포 내에 capsidiol의 합성을 유도하는 유전자가 mRNA로 전사되고, 식물은 계속적인 유전자의 작동과 효소의 활성화로 독성 capsidiol을 생성하게 되는 것으로 추정할 수 있다.

자외선 스트레스가 식물의 phytoalexin 생성을 자극한다는 보고는 상당수 있다 (Shuler 1996). 벼에 자외선 스트레스를 주면 oryzalexin-E라는 diterpene phytoalexin이 생성되는데 이 물질은 벼의 도열병에 접종하였을 때 강한 항균작용을 나타내며, 자외선으로 유도된 flavnone phytoalexin인 sakuranetin은 도열병균의 포자 생성을 강력히 억제하는 물질로 이는 도열병에 감염된 벼에서 분리한 물질과 같은 것으로 보고되었다 (Kato, 1995). 본 실험에서도 고추의 역병균 침입에 의해서 생성되는 phytoalexin인 capsidiol이 자외선에 의해서도 생합성되어 벼에서의 phytoalexin 연구결과와 유사하였다.

Elicitor의 주입에 의한 유도

Capsidiol의 생합성을 유도하는 elicitor를 고추의 잎 표면

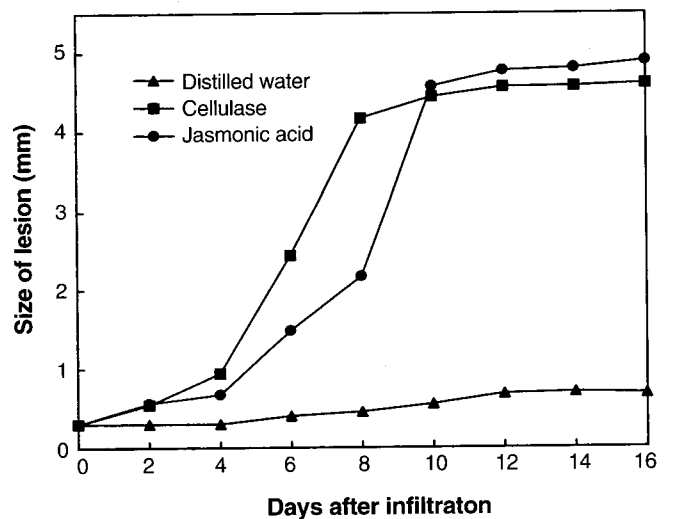


Figure 5. Progress of lesion expansion on leaf surface as affected by infiltration of elicitors, cellulase 0.05 µg/mL or jasmonic acid 1.0 µg/mL.

과 과실에 주입 (infiltration)하여 식물체가 나타내는 반응을 조사하였다.

잎의 처리는 elicitor인 cellulase 0.05 mg/L 또는 JA 1.0 mg/L를 엽육조직에 미세주사기로 3 μ L씩 주입하여 주입부위로부터 병반 (lesion)이 확산되어 가는 정도를 관찰하였다. Elicitor대신 증류수를 주입하였을 경우는 병반의 확산이 전혀 관찰되지 않았으나 elicitor를 처리한 경우는 시간이 지남에 따라 병반의 크기가 증가하는 것이 뚜렷이 관찰되었다 (Figure 5, Figure 6A). 병반의 크기는 처리 4일 후부터 급격하게 증가하나 처리 10일 이후에는 더 이상 증가하지 않았다 (Figure 5). 병반의 확산속도는 cellulase가 JA에 비해 빠른 것으로 나타났다. 잎 표면에 병반이 확산되는 것은 elicitor처리에 의해 합성된 capsidiol이 주입부위에 축적되므로 독성에 의해 잎이 고사하는 부위가 확산되기 때문일 것으로 추정된다.

고추 과실의 기부에 elicitor인 cellulase 0.05 mg/L 또는 JA 1.0 mg/L를 10 μ L씩 주입하여 병반이 퍼지는 정도와 과

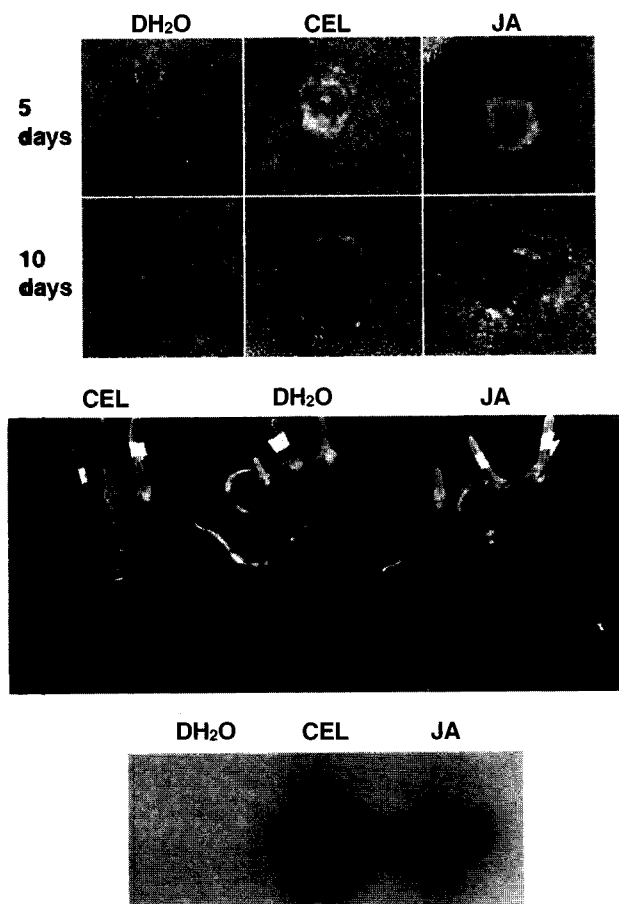


Figure 6. Elicitation of pepper leaf and fruit by infiltration of elicitor. Upper: Progress of lesion expansion on pepper leaf surface as affected by elicitors, cellulase (CEL, 0.05 μ g/mL) and jasmonic acid (JA, 1.0 μ g/mL) at 5 and 10 days after infiltration. Lower: Elicitation of pepper fruits by infiltration of elicitors, cellulase and jasmonic acid, at 10 days after treatment and TLC of capsidiol from elicited fruits.

실의 표면을 관찰하였다. 고추 잎에서와 같이 과실에서도 증류수를 주입한 것은 거의 반응을 나타내지 않으나 cellulase 처리에서는 작은 과실일수록 더욱 심한 반응을 보였고 JA에서는 비교적 큰 과실에서 elicitation 반응이 크게 나타났다 (Figure 6B). Elicitor에 대한 과실의 반응유형은 처리 후 5~6일 경부터 과실의 색이 적색과로 변하게 되나 더욱 진행되면 과실의 적색조차도 탈색이 되어 가는 것으로 관찰되었다.

Elicitor를 처리한 과실에서 capsidiol을 추출한 결과 TLC 상에서 이 물질의 합성이 확인되었다 (Figure 6B). 따라서 고추 과실이 elicitor의 처리에 의해서 조기 적색과가 되는 것은 본 실험에서 확인된 capsidiol의 생합성과 밀접한 관련이 있을 것으로 추정된다.

지금까지 보고된 역병에 대한 capsidiol의 저항성 기작을 보면, 역병균이 식물세포에 침입하면 식물세포의 receptor는 병균의 단백질 물질을 감지하며 핵으로 신호전달 (signal transduction)이 이루어지고 capsidiol을 생산하기 위한 관련 효소의 유전자 발현이 시작된다 (Bailey et al. 1975; Chappell 1995; Chappell et al. 1987). 역병에 대한 저항성은 capsidiol의 생합성을 빠르게 유도하는 과민성반응 (hypersensitive response)에 의한 것인데, 식물이 생합성한 capsidiol의 독성에 의해 역병균을 죽일 뿐만 아니라 식물 스스로도 자체 독성으로 그 부위가 고사하는 것이다. 고추뿐만 아니라 같은 가지과 식물에서도 역병에 대한 저항성 기작은 상당히 알려져 있다.

이상의 결과에서 고추의 역병유도성 phytoalexin이며 역병 저항성 물질로 알려진 capsidiol은 자외선뿐만 아니라 cellulase나 JA에 의해서도 유도가 가능하였다. 따라서 고추에서 인위적인 elicitation에 의한 capsidiol의 다양한 합성유도 방법을 확립함으로써 금후 고추의 역병저항성과 관련된 이 물질의 생합성 조절 기작을 연구하는 데 중요한 기초 자료가 될 것으로 사료된다. 특히 capsidiol의 기내 생합성 방법을 확립하여 배양세포 수준에서의 연구가 가능하게 되었다. 계속적으로 본 연구팀에 의해 고추 배양세포에서 capsidiol의 생합성 유전자의 cloning이 진행 중에 있다.

사사 - 이 논문은 한국과학재단 목적기초연구 (2000-1-22100-002-3) 지원으로 수행되었음.

적 요

고추 (*Capsicum annum* L.)의 잎, 과실 및 배양세포를 대상으로 capsidiol의 생산을 유도하기 위해 자외선, cellulase 및 jasmonic acid (JA)의 영향을 구명하였다. 배양세포는 cellulase 0.05 mg/L나 JA 0.1 mg/L처리로 세포의 capsidiol 생산을 위한 유도가 가능하였다. Elicitor를 처리한 배양세포는 자체 생성한 capsidiol의 독성에 의해 활력이 급격히 감소

하여 48시간 이후에는 세포활력을 거의 잃어버리는 것으로 나타났다. 자외선 스트레스의 처리는 48시간의 처리로 고추 잎의 capsidiol의 함량을 최고 45.4배까지 증가시켰다. Cellulase 0.05 mg/L 또는 JA 1.0 mg/L를 식물의 잎 표면이나 과실의 기부에 미세주사기로 주입하면, 잎은 elicitor를 주입한 부위로부터 합성된 capsidiol의 독성으로 병반이 확대되어 가는 것을 관찰할 수 있었으며, 과실에서도 elicitor의 주입에 의해 병반이 확산되며 elicitor를 주입한 과실에서 capsidiol의 생성이 확인되었다.

인용문헌

- Bailey JA, Burden RS, Vincent GG** (1975) Capsidiol: an antifungal compound produced in *Nicotiana tabacum* and *Nicotiana clevelandii* following infection with tobacco necrosis virus. *Phytochemistry* **14**:597
- Chappell J** (1995) Biochemistry and molecular biology of the isoprenoid biosynthetic pathway in plants. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **46**:521-47
- Chappell J, Nable R, Fleming P, Andersen RA, Burton HR** (1987) Accumulation of capsidiol in tobacco cell cultures treated with fungal elicitor. *Phytochemistry* **26**:2259-2260
- Chappell J, Nable R** (1987) Induction of sesquiterpenoid biosynthesis in tobacco cell suspension cultures by fungal elicitor. *Plant Physiol* **85**:469-473
- Facchini PJ, Chappell J** (1992) Gene family for an elicitor-induced sesquiterpene cyclase in tobacco. *Pro Natl Acad Sci USA* **89**:11088-11092
- Hoshino T, Yamaura T, Imaishi H, Chida M, Yoshizawa Y, Higashi K, Ohkawa H, Mizutani J** (1995) 5-epi-Aristolochene 3-hydroxylase from green pepper. *Phytochemistry* **38**:609-613
- Kato H, Kodama O, Akatsuka T** (1995) Characterization of an inducible P450 hydroxylase involved in the rice diterpene phytoalexin biosynthetic pathway. *Arch of Biochem Biophys* **316**:707-712
- Kwon ST, Chappell J** (1998) Elicitor-inducible 5-epi-aristolochene hydroxylase in suspension cultures of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) *Korean J Plant Tissue Culture* **25**:141-146
- Kwon ST, Oh SM** (1999) Elicitor-inducible phytoalexin from cell suspension cultures of pepper (*Capsicum annuum* L.) *Korean J Life Science* **9**:408-413
- Murashige T, Skoog F** (1962) Revised medium for rapid growth and bioassay with tobacco tissue culture. *Physiol Plant* **15**:473-479
- Schuler MA** (1996) Plant cytochrome P450 monooxygenases. *Critical Rev in Plant Sci* **15**:235-284
- Stoessel A, Stothers JB, Ward EWB** (1976) Sesquiterpenoid stress compound of *Solanacea*. *Phytochemistry* **15**:855-872
- Vögeli U, Chappell J** (1988) Induction of sesquiterpene cyclase and suppression of squalene synthetase activities in plant cell cultures treated with fungal elicitor. *Plant Physiol* **88**:1291-1296

(접수일자 2001년 8월 10일)