

## 環境的 스트레스 紫外線-B 照射에 의한 피나무 幼苗의 初期生長 特性

金鍾眞 · 洪性珏

### Charateristics of Initial Growth of *Tilia Amurensis* Rupr. Seedlings by an Environmental Stress Ultraviolet-B Irradiation

Jong-Jin Kim and Sung-Gak Hong

#### Abstract

This studies was carried out to know the effects of ultraviolet-B(280~320nm) irradiation on the initial growth of *Tilia amurensis* Rupr. seedlings. UV-B irradiation inhibited the hypocotyl elongation, height growth, leaf growth, and chlorophyll formation. The inhibition was dose-dependent, and consequently those growths were more inhibited depending on the increase of UV-B levels. Morphological change such as leaf length/leaf width ratio was also observed in the leaves of irradiated seedlings . UV-B irradiation produced scorching, glazing or chlorosis, and stunting or dwarfing in the first or second leaf of the seedlings.

#### 緒 論

산업이 발달하면서 사용되어온 몇 종류의 염화불화탄소가스(CFC gas)들은 지구 성층권의 오존층을 파괴 감소시켜왔다. 1980년대 중반 남극상공에서 오존홀이 발견된데 이어 최근에는 북반구 상공에서도 오존홀이 관측되고 있다. 이러한 오존층 감소와 오

존홀의 계속적인 확장으로 태양으로부터 지구표면에 도달하는 紫外線-B(ultraviolet-B, 280-320nm)의 양은 날로 증가하고 있다<sup>1)</sup>.

자외선-B는 지구상의 거의 모든 생명체에 많은 영향을 끼치며 현재 도달하는 수준으로도 사람의 피부노화를 일으키고 피부암도 유발할 수 있다고 한다<sup>2)</sup>. 자외선-B가 인간, 동물, 식물체 등 여러 생명

건국대학교 농과대학 산림자원학과

Dept. of Forest Resources, College of Agriculture, Kon-Kuk University, Seoul 143-701, Korea

체에 미치는 영향에 대하여 많은 연구가 수행되고 있고, 특히 식물에 관해서는 근래 10여년 동안 지속적인 연구가 이루어졌다. 하지만 식물에 관한 연구는 주로 作物類 등 草本植物에 관한 연구가 대부분이고 森林이나 樹木 등 木本植物에 관한 연구는 아직 미미한 실정이다<sup>3,4)</sup>.

자외선-B가 식물의 初期發達 및 生長段階에 어떠한 영향을 미치는가에 대하여는 여러 연구자에 의하여 탐구되어져 왔다. 빛에 의한 식물형태발생의 制御를 光形態發生이라고 하며 광형태발생을 일으키는 데 효과적인 빛을 흡수하는 식물의 光受容體系는 적어도 3가지가 알려져 있다. 즉, phytochrome, cryptochrome, 자외선을 흡수하는 色素 등이다<sup>5)</sup>. 식물체내에 흡수된 자외선-B는 잎과 줄기조직의 伸長抑制를 포함한 식물형태에도 많은 변화를 일으킨다. 또한 잎의 위축, 뒤틀림, 변색 같은 외부 형태적인 변화도 자외선-B에 의하여 나타나는 증상 등이다<sup>6)</sup>. 그리고 자외선-B는 외부형태적인 변화 뿐만 아니라 光合成 機構의 손상, 단백질 함량과 酵素活力의 변화, 원형질막의 변형, 잎의 화학적 성분변화 등 식물의 생리, 생화학적 대사에 깊은 영향을 미친다<sup>7)</sup>.

위에서 보는 바와 같이 자외선-B는 식물의 여러 성장단계 및 부위에 영향을 미치는 것을 알 수 있고 이러한 결과는 식물의 物質生産 감소로 이어진다<sup>8)</sup>. 하지만 이러한 肉眼的 성장감소와 형태적 변화가 물질생산 감소와 꼭 일치하지 않는다는 연구도 보고되고 있다<sup>4,9)</sup>. 따라서 앞으로 자외선-B양의 증가에 따라 식물의 더 많은 피해가 예상되지만, 한편으로 물질생산 감소와 같은 식물 자신의 실질적인 피해 없이 잎을 두껍게 한다든지 잎의 反射力증가 또는 자외선 吸收色素증가 등과 같은 자외선-B에 대한 適應力 또는 保護反應機作<sup>10)</sup>에 의하여 식물들이 높은 자외선 環境條件을 견디어 내는 경우도 예상된다. 이러한 식물의 耐紫外線 機作을 밝힘으로서 高紫外線 환경조건에서의 식물의 재배방법을 모색할 수도 있을 것이다.

근래에와서 국내에서도 자외선-B에 대한 관심이 높아지고 있으나 주로 피부병과 같은 사람에 관한

내용이며 식물에 대한 연구는 거의 보고되지 않고 있는 실정이며 최근에 피나무 hook열림에 관한 연구가 보고된 정도이다<sup>3)</sup>. 따라서 본 연구는 자외선-B에 대한 수목의 초기성장반응과 피해정도에 대한 기초자료를 얻기 위하여, 또한 피해에 대한 適應反應을 관찰하여 온실 또는 실내에서 재배된 어린 묘목이 苗圃地 또는 造林地에 식재될 때 예상되는 강한 빛-주로 자외선에 의한 피해를 방지할 수 있는 育苗방법을 개발하는 기초자료를 얻기 위하여 피나무(*Tilia amurensis* Rupr.)를 대상으로 자외선-B를 照射하여 수행하였다.

## 材料 및 方法

본 실험에 사용한 피나무 종자는 1993년 9월 경기도 소요산에서 채취하여 5°C에서 습식저온처리한 후, 1994년 4~5월에 피트모스와 질석을 1:1(v:v)로 섞은 배양토를 넣은 pot(상부직경 9cm, 하부직경 6cm, 높이 17cm)에 파종하였다. 파종한 pot들은 건국대학교 수목생리학실험실에 암조건을 갖춘 UV Growth Chamber에 두었다. 엽록소 측정을 위한 피나무 유묘는 저온처리한 종자를 1994년 4월말에 묘포장에 직접 파종하여 자란 유묘를 사용하였다.

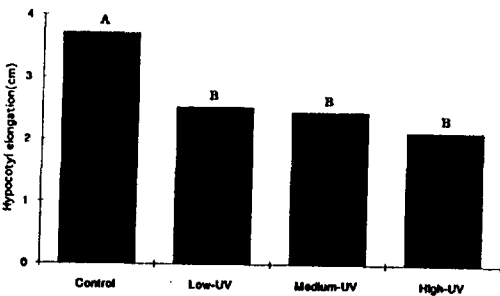
자외선-B照射는 암조건하에서 hook의 상부가 표토를 1~2mm 뚫고 나오기 시작한 유묘를 TL 20/12(Philips) 자외선-B lamp를 사용하여 실시하였다. Lamp와 유묘상부와의 거리는 유묘의 성장과 관계 없이 lamp를 이동시켜 50cm를 유지하였으며 照射量은 상기 lamp를 1개, 2개, 3개씩을 연결하여 3水準으로 하여 각각 Low-UV, Medium-UV, High-UV로 명명하였다. 照射量은 Microvolt Integrator(Type MV2, Delta-T Devices Ltd, UK)에 연결된 UV Sensor(Type UV-B, Delta-T Devices Ltd, UK)와 LI-1800 Spectroradiometer(LI-COR, USA)로 측정하였으며 각각 0.38, 0.7, 1.0 J m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> 수준을 나타내었다. 照射시간은 16시간 연속적으로 하였다. 자외선-B를 照射한 잎의 엽록소 측정을 위한 자외선 처리는 상기 lamp들을 묘포장에 설치하여 1994년 7월

29일 실시하였다. 자외선-B 照射시간 및 照射량은 chamber에서와 동일하였다.

자외선-B처리가 끝난 유묘들은 건국대학교 농과 대학 온실에서 생육하였다. 재배온실의 온도는 24±2°C이었으며 맑은날 주간의 온실내 광조건 PAR (photosynthetically active radiation)는 500~600 μmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>이었다. 충분한 관수처리를 하였고 시비는 복합비료 0.1%를 1주일 간격으로 처리하였다.

유묘생장조사를 위해 하배축 길이, 수고, 절간수 및 자엽이후 첫 번째 잎의 엽장과 엽폭을 측정하였다. 각 처리구당 유묘수는 8~15본이었으며 4회 이상 반복 실시하였다.

4월 말에 파종하여 묘포장에서 자란 유묘들은 자외선 처리시기인 7월 29일에는 본엽이 6~7장 정도 자란 묘목으로서, 엽록소측정은 엽장이 3~4cm정도 되는 새잎을 대상으로 Chlorophyll Meter SPAD-502(Minolta, Japan)를 이용하여 잎을 채취하지 않고 같은 잎을 3~4일 간격으로 실시하였다. 처리 하루 후인 첫 번째(7월 30일) 측정치를 0으로 간주하여 이후의 관측치를 엽록소 증가율로 계산하여 표시하였다. 엽록소측정은 한잎을 3반복 이상 측정하여 평균값을 얻었으며 각 처리구당 스무잎 이상으로 하였다.



Low-UV : 0.38 Jm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>(280~320nm), Medium-UV : 0.7 Jm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, High-UV : 1.0 Jm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, Different letters indicate significant differences according to Duncan's multiple range test (P=0.05).

Fig. 1. Effect of uv-B irradiation on the hypocotyl elongation of *Tilia amurensis* seedlings.

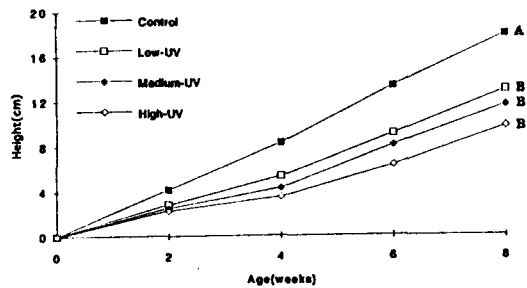
본 실험 각 처리구의 평균값은 'Anova'로 Duncan 다중검정을 실시하였다.

## 結 果

자외선-B가 피나무 유묘의 초기생장에 미치는 영향을 알고자 유묘발아 초기에 자외선-B를 照射한 결과 유묘의 下胚軸(hypocotyl)伸長과 수고생장을 억제하였다(Fig. 1,2). 하배축의 신장은 자외선-B 양이 증가할수록 더욱 그 신장이 억제되었는데 가장 높은 자외선-B 수준에서 발아 3주후 2.15cm를 기록하였고 control구에서는 3.72cm로 높은 유의성이 인정되었다. 하배축 신장을 발아 6주후까지 관찰하였는데 발아 3주후부터는 하배축 신장이 거의 일어나지 않았다.

유묘의 수고생장도 하배축 신장과 같이 자외선-B 양이 증가할수록 생장율이 낮았다(Fig. 2). 이러한 결과는 8주간의 관찰기간 내내 비슷한 양상을 나타냈으며 8주후의 control구의 수고생장은 18cm를 나타낸 반면 상대적으로 가장 높은 수준에서는 9.7cm로 거의 절반 수준의 생장율을 보였다.

자외선-B는 유묘의 잎발달과 성장에도 영향을 미



Low-UV : 0.38 Jm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>(280~320nm), Medium-UV : 0.7 Jm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, High-UV : 1.0 Jm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, Different letters indicate significant differences according to Duncan's multiple range test (P=0.05).

Fig. 2. Effect of uv-B irradiation on the height growth of *Tilia amurensis* seedlings.

처 子葉이후 자라나온 1차엽을 조사한 결과 자외선-B 처리를 받은 잎의 길이와 폭의 생장이 낮았다 (Table 1). 엽장과 엽폭의 성장 역시 자외선-B양이 증가할수록 성장속도가 느렸으며 엽장과 엽폭의 비율을 조사한 결과 control구에서는 1주후부터 3주까지 1.84, 1.52, 1.50으로 대체적으로 엽장이 엽폭보다 1배반에서 거의 2배 정도까지 긴 잎모양으로 자랐으나 자외선-B 처리를 받은 유묘의 잎들은 엽장의 성장속도보다 엽폭의 생장이 빠른 옆으로 넓은 잎모양을 보여주었다. 한편 자외선-B 처리를 받은 유묘의 잎들에서 형태적인 피해증상이 관찰되었는데 1차엽 또는 2차엽까지 부분적인 변색, 반짝거림, 위축현상이 나타났고 상대적으로 높은 처리구에서는 變色後 뒤틀려 오그러드는 현상이 관찰되었다.

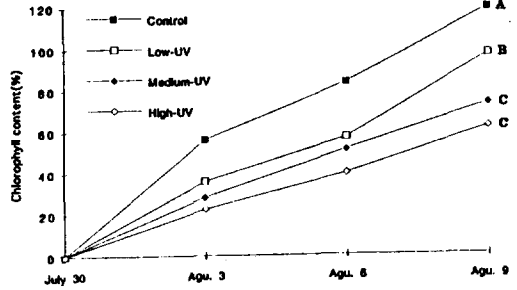
자외선-B 처리 6주후 줄기 절간발달을 조사한 결과 control구에서는 평균 6.6개의 절간수를, low-uv 구에서는 5.4개, medium-uv구에서는 5.1개, high-uv 구에서는 4.1개로 자외선-B 처리에 따른 줄기 절간의 분화도 영향을 받음이 관찰되었다(Table 1).

Table 1. Effects of uv-B irradiation on the leaf growth and node differentiation of *Tilia amurensis* seedlings.

Treatment	Leaf length(cm)			Leaf width(cm)			Leaf length/width			Nodes
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
Control	0.86	4.02	5.52A	0.48	2.65	3.68A	1.84	1.52	1.50A	6.6A
Low-UV	0.43	2.13	3.53B	0.21	1.72	2.67B	1.94	1.26	1.32B	5.4B
Medium-UV	0.32	1.95	3.43BC	0.16	1.45	2.69B	1.94	1.35	1.28B	5.1B
High-UV	0.22	1.38	2.89C	0.11	1.27	2.53B	1.83	1.13	1.17C	4.1C

Low-UV :  $0.38 \text{ Jm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (280~320nm), Medium-UV :  $0.7 \text{ Jm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , High-UV :  $1.0 \text{ Jm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , Different letters in column indicate significant differences according to Duncan's multiple range test ( $P=0.05$ ).

자외선-B 처리후 잎을 채취하지 않고 같은 잎을 대상으로 계속적으로 엽록소를 측정된 결과 엽록소 함량의 증가속도가 자외선-B 처리를 받은 잎에서 낮게 나타났다(Fig. 3). Fig. 3을 보면 상대적으로 가장 높은 수준의 자외선-B 처리를 받은 잎들의 엽록소 증가속도는 처리를 받지 않은 잎들보다 거의 절반 정도의 수준을 나타내었다.



Low-UV :  $0.38 \text{ Jm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (280~320nm), Medium-UV :  $0.7 \text{ Jm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , High-UV :  $1.0 \text{ Jm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , Different letters indicate significant differences according to Duncan's multiple range test ( $P=0.05$ ).

Fig. 3. Changes of chlorophyll content in the first leaf of *Tilia amurensis* seedlings after uv-B irradiation.

### 考 察

피나무 종자가 어두운 토양속에서 발아한후 토양을 뚫고 바깥으로 나오면서 접촉하게되는 여러파장의 빛중에서 자외선-B에 의하여 유묘의 초기생장발

달에 어떠한 특성이 나타나는 가를 시험한 결과 유묘의 여러 기관의 성장에서 자외선-B가 영향을 미친 것을 관찰하였다(Fig. 1,2,3 and Table 1). 앞서의 연구<sup>3)</sup>에서 보면 토양을 뚫고 나온 최초의 부위인 hook가 자외선-B에 노출될 때 그 열림이 억제되었고, 이어지는 본 연구의 결과로 볼 때 hook의 열림 억제는 다음 성장단계인 하배축의 신장, 자엽의 발

달, 초잎의 출현시기 및 성장, 수고생장에 연속적으로 그 영향을 끼친 것으로 사료된다. 특히 잎조직의 발달저하 또는 형태적인 변형은 광합성과 전체 물질생산의 감소로 이어진다. 하지만 줄기나 잎의 성장억제가 단순히 자외선-B에 의한 특정한 광형태발생효과인지 또는 광합성 억제에 의한 일반적인 성장력 감소에 따른 것인지는 분명치 않다<sup>7)</sup>. 광합성 능력과 직접적으로 관련된 엽록소의 변화는 Fig. 3에서 볼 수 있듯이 자외선-B에 의하여 엽록소 형성이 크게 영향받는 것을 알 수 있고, 최근에 Day와 Vogelmann<sup>11)</sup>은 엽록소형광분석법으로 관측한 결과 자외선-B처리 잎의 엽록소는 처리를 받지 않은 잎의 70% 수준인 것으로 나타났다. 자외선-B가 직접적으로 식물조직이나 세포에 피해를 입힌다는 사실은 널리 알려져 있고 특히 분열조직이나 신장세포 부위에 타격을 가함으로써 성장저하를 초래한다<sup>12,13)</sup>.

자외선-B에 의한 식물의 성장억제 기작에 대하여, Ballare등<sup>14)</sup>은 자외선-B가 오이 하배축신장을 억제한다고 했는데 이 억제효과는 phytochrome과는 관련이 없으며 어떤 특별한 자외선-B 수용체가 관련되어 있다고 제안하였다. de Zeeuw와 Leopold<sup>15)</sup>은 자외선이 오옥신에 대한 식물반응력을 방해하거나 직접 오옥신이나 오옥신 전구물질을 파괴한다고 하였고, Koeppel등<sup>16)</sup>은 자외선이 성장억제물질을 증가시키는 것을 관찰하였다.

위에서 보듯이 자외선-B는 식물체 내, 외의 여러 경로를 통하여 성장억제를 유발하고 있다. 그 중에서도 가장 뚜렷이 육안적으로 나타나는 억제효과는 잎에서 볼 수 있다. 잎은 식물의 여러 기관 중에서 환경적 스트레스에 가장 민감한 기관이다. 염면적은 일반적으로 온도, 수분 또는 양분 스트레스에 의해 감소하며 자외선-B와 같은 스트레스에 의해서도 감소한다. Biggs와 Kossuth<sup>17)</sup>은 70여종의 식물을 대상으로 한 연구결과 대상식물의 60%이상에서 식물의 염면적이 자외선-B처리후 감소함을 보고하였고, 가장 민감한 식물의 경우 엽팽창이 60~70%나 감소하였다고 하였다. 피나무를 대상으로 한 본 실험에서도 자외선-B처리를 받지 않은 유묘의 잎생장보다

처리를 받은 유묘의 잎생장이 크기와 성장속도에서 훨씬 작았고 느렸다(Table 1). 또한 정상적인 잎의 성장 양상은 엽장이 엽폭보다 긴 형태로 자라는데 자외선-B처리를 받은 잎의 모양은 정상적인 잎과 비교했을 때 엽폭의 신장이 상대적으로 엽장의 신장보다 더 빠랐고 형태적으로 넓은 잎 모양을 발달시켰다. 잎 개체발생과 최종 잎의 크기는 두가지 요소의 영향을 받는데 세포팽창과 세포분열의 속도와 기간이다. 두가지 요소중 자외선-B에 의한 영향은 세포팽창보다 세포분열에서 먼저 일어나고 세포분열단계에서는 분열기간보다 속도를 변화시킨다<sup>19)</sup>.

일반적으로 자외선-B에 의하여 나타나는 잎의 변화는 성장억제 뿐만 아니라 변색과 형태의 변화를 들 수 있다. 반짝거림, 햇빛에 탄듯한 변색, 반점, 위황화, 위축, 뒤틀림 등과 같은 증상들이 특징적으로 나타난다. 위의 증상들은 자외선-B에 의한 피해와 관련된 변화도 있지만 자신의 생명을 자외선-B로부터 보호하기 위한 스스로의 변화도 들 수 있다. 특히 잎표면의 광택은 왁스물질의 생성축적으로 일어나며 자외선-B의 반사에 관여하여 자신을 보호하는 기작의 하나로 사료된다. 자외선-B에 대한 식물의 적응 또는 보호반응에 대해서도 근래에 와서 많은 연구가 수행되었는데<sup>20)</sup> 주로 잎의 표피조직이 함유하고 있는 광흡수색소의 변화에 대한 관심이다.

최근의 흥미있는 보고<sup>21)</sup>는 토마토유묘가 토양표면을 막 뚫고 나올 때 자외선-B에 의해 유묘의 생장이 억제되는데 이것은 유묘가 자외선-B에 대한 보호색소반응이 형성될 때까지 자외선-B에 최소한으로 노출시킬려는 진화적반응이라고 설명하고 있다.

지금까지의 고찰을 통해서 볼 때 자외선-B에 의해 식물의 성장 특히 초기발달단계에서의 생장은 깊은 영향을 받음을 볼 수 있었다. 하지만 아직까지도 수종에 따라 또는 품종에 따라 성장반응이 다르고 때론 반대적인 결과도 나타난다. 따라서 근래에 와서 날로 증가하고 있는 자외선-B양을 고려할 때 자외선-B에 관한 연구는 지속적으로 수행하여야 할 필요가 있다. 결론적으로 본 연구를 통해 아직까지 수목에 대한 연구가 미미하지만 앞으로 예상

되는 많은 의문에 대한 조그만 기초자료를 제공하는 기회로 삼고자 하며 또한 자외선-B에 대한 식물의 적응력과 보호반응에 관하여 지속적으로 자료를 구축하여 높은 자외선 환경조건에 적응하는 식물의 재배방법 개발에 기여하고자 한다.

### 要 約

본 연구는 자외선-B 照射가 피나무 유묘의 초기 생장에 미치는 영향을 알고자 수행되었다. 자외선-B는 유묘의 하배측 신장, 수고생장, 잎의 생장 및 엽록소 함량증가를 억제하였다. 이러한 억제 효과는 자외선-B 照射량이 증가할수록 더욱 높았다. 잎생장 감소 뿐만 아니라 형태적 변화도 나타났으며 엽장의 생장보다 엽폭의 생장이 빠르게 일어난 것이 관찰되었다. 자외선-B 처리를 받은 유묘의 1차엽 또는 2차엽에 변색, 반점, 반짝거림, 위축 또는 오그러듬의 피해증상이 관찰되었다.

### 參考文獻

- Blumthaler, M. and Ambach, W.(1990). Indications of increasing solar ultraviolet-B radiation flux in alpine region, *Science*, **248** : 206~208.
- Frederick, U.(1989). The biological effects of increased ultraviolet radiation : An update, *Photochem. Photobiol.*, **50** : 439~441
- 김종진, 홍성각.(1993). 자외선-B照射가 피나무 유묘의 hook 열림에 미치는 영향, *임산에너지*, **13** : 78~84.
- Sullivan, J.H. and Teramura, A.H.(1988). Effect of ultraviolet-B irradiation on seedling growth in the Pinaceae, *Amer. J. Bot.*, **75** : 225~230.
- Mohr, H.(1986). Coaction between pigment systems. In *Photomorphogenesis in Plants*, R.E. Kendrick and G.H.M. Kronenberg, eds., Martinus Nijhoff, Dordrecht, p. 547~564.
- Teramura, A.H.(1983). Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants, *Physiol. Plant.*, **192** : 141~146.
- Tevini, M. and Teramura, A.H.(1989). UV-B effects on terrestrial plants, *Photochem. Photobiol.*, **50** : 479~487.
- Teramura, A.H., Sullivan, J.H. and Lydon, J. (1990). Effect of UV-B radiation on soybean yield and seed quality : a 6 year field study, *Physiol. Plant.* **80** : 5~11.
- Barnes, P.W., Flint, S.D. and Caldwell, M.M. (1990). Morphological responses of crop and weed species of different growth forms to ultraviolet-B radiation, *Amer. J. Bot.*, **77** : 1354~1360.
- Li, J., Ou-Lee, T.M., Raba, K., Amundson, R. G., and Last, R.L.(1993). Arabidopsis flavonoid mutants are hypersensitive to uv-B irradiation, *Plant Cell*, **5** : 171~179.
- Day, T.A. and Vogelmann, T.C.(1995). Alterations in photosynthesis and pigment distribution in pea leaves following UV-B exposure, *Physiol. Plant.*, **94** : 433~440.
- Levitt, J.(1980). Responses of Plants to Environmental Stresses, Vol. II, Academic Press, New York, p. 283~303
- Steinmetz, V. and Wellmann, E.(1986). The role of solar UV-B in growth regulation of cress(*Lepidium sativum* L.) seedlings, *Photochem. Photobiol.* **43** : 189~193
- Ballare, C.L., Barnes, P.W. and Kendrick, R.E. (1991). Photomorphogenic effects of UV-B radiation on hypocotylelongation in wild type and stable-phytochrome-deficient mutant seedlings of cucumber, *Physiol. Plant.*, **83** : 652~658
- de Zeeuw, D. and Leopold, A.C.(1957). The prevention of auxin responses by ultraviolet

- light, *Amer. J. Bot.*, **44** : 225~228
16. Koeppe, D.E., Rohrbaugh, L.M. and Wendar, S.H.(1969). The effect of varying uv intensities on the concentration of scopolin and caffeoylquinic acids in tobacco and sunflower, *Phytochem.*, **8** : 889~896
17. Biggs, R.H. and Kossuth, S.V.(1978). Effects of ultraviolet-B radiation enhancements under field conditions, In *UV-B Biological and Climatic Effects Research, Final Report*18. Tevini, M., Iwanzik, W., and Thoma, U.(1981). Some effects of enhanced UV-B irradiation on the growth and composition of plants, *Planta* **153** : 388~394.
19. Dickson, J.G. and Caldwell, M.M.(1978). Leaf development of *Rumex patientia* L.(Polygonaceae) exposed to uv irradiation(280~320nm), *Amer. J. Bot.*, **65** : 857~863.
20. Flint, S.D., Jordan, P.W. and Caldwell, M.M. (1985). Plant protective response to enhanced UV-B radiation under field conditions : leaf optical properties and photosynthesis, *Photochem. Photobiol.*, **41** : 95~99.
21. Ballare, C.L., Barnes, P.W., Flint, S.D. and Price, S.(1995). Inhibition of hypocotyl elongation by ultraviolet-B radiation in de-etiolating tomato seedlings. II. Time-course, comparison with flavonoid responses and adaptive significance, *Physiol. Plant.*, **93** : 593~601.