

질소, 인산, 칼륨시비에 따른 오이의 자외선 감수성 변화†

배공영 · 이용범 · 박소홍

서울시립대학교 문리과대학 환경원예학과

Effect of Fertilization on UV-B Sensitivity of Cucumber Plant

Gong-Young Bae, Yong-Beom Lee and So-Hong Park(Dept. of Environ. Hort., Seoul City Univ. Seoul 130-743, Korea)

Abstract : Visible injury appeared 7 days after ultraviolet-B(UV-B) irradiation, but did not show any significant decline of growth in cucumber plant. However the growth of the first leaves of fertilized plants was suppressed by UV-B irradiation. Especially the most effective growth retardation appeared when supplied with nitrogen rather than phosphate and potassium. These results suggest that UV-B may play an important role in inhibiting nitrogen metabolism. Therefore we examined the effect of activity of nitrate reductase, and found that the nitrate reductase activity of the first leaves was increased by UV-B irradiation for 7 days and fertilization.

We examined the effect of plant hormone on the inhibition of growth in the first leaves. Benzyladenine promoted the growth of discs excised from the first leaves by fertilization and without UV-B, but did not promote the growth of leaf discs from UV-B irradiated plants. We conclude that the UV-B-induced decrease in the growth of the first leaves could be related to reduction in sensitivity to plant hormones.

Key words : 6-benzyladenine (BA), Cucumber, Fertilization, Nitrate reductase (NR), Photosynthetic activity, Ultraviolet-B irradiation.

서 언

최근 성층권의 오존층 파괴는 클로로플로로카아본(ClOx)과 같은 물질의 방출이 가중됨에 따라 가속화 되고 있다¹⁾. 실제 남극에서는 1989년 이후 6년 연속 오존층 홀이 발생하였으며, 1994년에 최대규모의 오존층 홀이 관찰되었다^{2,3)}. 이처럼 오존층의 파괴는 매년 진행되고 있으며 그 결과 자외선량의 증가로 인하여 동식물의 생태에 미치는 영향이 증가되고 있다. 자외선은 파장에 따라 크게 UV-A(320-400 nm), UV-B(280-320 nm) 및 UV-C(280 nm 이하)의 3가지로 구분된다. 이중 UV-A의 조사량은 성층권의 오존이 40% 정도 파괴되어도 거의 변화가 일어나지 않으며, UV-C는 지표면까지 도달되지 못하는 반면, UV-B는 성층권의 오존 파괴와 더불어 특이적으로 증가한다. 온대에서는 성층권의 오존이 1% 감소하면 UV-B_{BE}(생물학적 영향량)은 2% 증가되며⁴⁾, 캐나다의 토론토에서는 UV-B(300 nm)의 방사량이 1989년까지 연 7% 정도 증가되었다고 한다⁵⁾. 이와 같은 UV-B 방사량의 증가는 피부암을 유발시키는 것은 물론 주요 농작물에 피해를 일으킨다는 것으로 보고되고 있다^{6,7)}. 즉, UV-B는 감수성이 높은 식물에서 가시장해 발현, 광합성 속도 감소, 성장저해, 수확량 감소와 같은 여러 가지 악영향을 유발시킨다⁸⁾.

UV-B의 장해 발현은 환경에 따라 큰 영향을 받는다. 콩과 식물의 수확량에 대한 UV-B의 영향은 강수량에 따라 크게 좌우되며⁹⁾, 가시광선의 조사량 차이¹⁰⁻¹²⁾와 온도 조건에 의해서도 피해 발현은 다르게 나타난다^{13,14)}. 또한 수분 스트레스 조건하에서 UV-B의 영향은 감소되나^{15,16)} 인산시비 증가에 따라 UV-B의 영향은 증가된다¹⁷⁾. 이와 같이 UV-B 조사시 환경 조건의 차이가 UV-B의 영향을 크게 좌우한다는 것을 알 수 있으므로 식물에 대한 UV-B의 장해 메커니즘을 해명하기 위해서는 먼저 어떤 환경 조건에서 어떠한 영향이 발생할 것인가를 확실하게 구명할 필요가 있다.

현재 우리나라의 농업은 단위면적당 수확량의 증가를 위해 비료의 사용을 증대시키고 있으므로 비료 사용에 따른 UV-B의 영향을 검토하는 것은 중요한 문제이다. 따라서 본 연구는 특히 UV-B에 감수성인 오이를 선택하여 비료 사용에 따른 UV-B 조사가 오이의 생장 및 생리 기능에 미치는 영향을 해명하고자 수행되었다.

재료 및 방법

식물재료

오이(*Cucumis sativus* L.)를 버미컬라이트, 피트모스, 퍼얼라이트를 2:2:1의 비율로 혼합하여 플라스틱 포트에

† 이 논문은 서울시립대학교 연구비로 수행되었습니다.

(7×11cm)에 넣어 파종한 후 자연광 유리온실에서 6일간 생육시킨 다음 실험에 공시하였다. 자연광 유리온실의 생육 조건은 주간 온도 25±0.5°C, 야간 20±0.5°C, 상대습도 70±5%로 유지하였다. 관수는 매일 1회 실시하였고 비료는 질소, 인산, 칼리의 농도가 각각 4mM, 1mM, 1.5mM에 해당되는 0.1%(v/v) Hyponex(The Hyponex Co. Inc., Ohio, U.S.A.) 50ml를 2일 1회 각 포트에 처리하였다.

UV-B 조사 및 비료처리

자연광 유리온실에서 본엽 출현이 시작되는 생육 6일째에 오이 묘를 인공광 생육실(주간온도 20±0.5°C, 야간온도 15±0.5°C, 상대습도 70±5%)로 옮겨 1일간 순화시킨 후 UV-B 조사 및 비료 처리를 실시하였다. 챔버의 광원은 24메탈 할로이드 램프(400W; Yoko Lamp, Toshiba, Tokyo)를 사용하였으며 광강도는 약 300μmol m⁻² s⁻¹로 설정하였다. UV-B 조사 광원은 健康線用螢光燈(FL20SE, Toshiba, Tokyo)을 사용하였으며 방사광 중 290nm 이하의 파장을 차단하기 위해 컷트 필름(Cutting SITO 000C, Nakagawa Chemical, Tokyo)을 이용하였다(Takeuchi et al., 1989). UV-B의 광도는 0.1W m⁻²로 식물체로부터 약 30cm 위에 설치하여 1일 12시간 조사하였다.

질소, 인산, 칼리의 영향을 검토하기 위해 질소원은 질산 칼리(KNO₃), 인산은 인산칼륨 완충액(pH 7.0)을 이용하였다. 또한 칼리는 염화칼륨(KCl)을 대조구 및 UV-B 처리구에는 Hyponex의 1배로 처리하고, 비료 처리구에는 Hyponex의 10배 농도로 2일에 1회 각 포트에 50 ml씩 처리하였다.

생장해석

오이의 제 1엽의 생장 변화를 측정하기 위해 처리 개시후 14일째 엽면적, 생체중 및 건물중을 측정하였다. 엽면적(cm²)은 엽장(cm)×엽폭(cm)의 실측치와 계산치가 상관(r=0.99)을 보였기 때문에 아래의 계산식에 의해 구하였다.

$$\text{Leaf area (cm}^2\text{)} = 0.858 \times \text{length (cm)} \times \text{width (cm)} - 0.796$$

광합성 활성의 측정

광합성 활성 측정은 처리 개시후 7일 및 14일째에 제 1엽을 클로로필 형광측정장치(PAM-2000, H. Walz, Efeltrich, Germany)를 사용하여 오전 11시부터 오후 2 사이에 측정하였다.

질산환원효소 활성의 측정

초산환원효소(nitrate reductase, NR)의 활성은 처리 개시후 7일 및 14일째에 제 1엽을 사용하여 in vivo 로 측정하였다¹⁸⁾. 잎 디스크(φ=10mm, 5 discs)는 0.1M KNO₃, 0.01% 타지틀을 포함하고 있는 1M 인산칼륨완충액(pH 7.0) 5 ml가 들어 있는 50ml 삼각플라스크에 넣어 암흑하에서 減壓吸引한 후 30°C에서 1시간 진탕배양하였다. 배양후 이 반

용액 2ml에 2% sulfonylamide, 0.04% N-1-naphthylethylene-diaminodinuclotide를 각각 0.5ml 첨가한 후 30°C에 30분간 반응시켜 540nm에서 흡광도를 측정하여 NR활성을 구하였다.

6-Benzyladenine(BA) 첨가에 의한 생장촉진 비교 실험

식물호르몬의 감수성에 대한 영향을 조사하기 위해 처리 7일째에 각 처리구의 제 1엽으로부터 잎 디스크를 채취하여 적정 농도의 BA용액중에 6일간 배양한 후 잎 디스크의 생중량 증가를 비교함으로써 BA에 대한 감수성을 조사하였다. 적량의 BA는 몇 방울의 dimethylformamide를 첨가하여 용해시켰다. 또 농도 조절은 20mM KCl, 1mM Na₂EDTA을 포함하고 있는 20mM 인산칼륨완충액(pH 6.0)을 첨가하여 10⁻⁴M, 10⁻⁵M, 10⁻⁶M, 10⁻⁷M 및 10⁻⁸M로 하였다. 각 농도별 용액은 직경 9cm의 샐레에 3ml씩 넣어 6일간 배양한 후 잎 디스크의 생중량 증가를 조사하였다. 배양 조건은 온도 20°C/15°C(명기/암기), 광도 100μmol m⁻² s⁻¹로 유지시켰으며 광 조사는 12시간으로 하였다.

생장촉진물질에 의한 오이 제 1엽의 생체중 증가를 조사하기 위해 처리 7일째에 각 처리구의 제 1엽(5g)을 80% 에탄올로 homogenize한 후, 15,000×g에서 10분간 원심분리하여 나스형 플라스크에서 에탄올을 증발시켰다. 에탄올을 완전히 증발시킨 후 20mM KCl, 1mM Na₂EDTA을 포함하고 있는 20mM 인산칼륨완충액(pH 6.0) 3ml를 나스 플라스크에 첨가하여 플라스크 벽면에 붙어 있는 잔사를 녹혀 배양액으로 사용하였다. 배양 조건은 처리 13일째에 각 처리구에서 잎 디스크를 채취한 후 위의 BA 첨가에 의한 경우와 동일하게 하였다.

결과 및 고찰

UV-B 조사에 의한 제 1엽에서의 가시 장애는 처리 1주일 경부터 엽 가장자리가 탈색이 시작되어 점점 탈색반점이 증가되었다. 비료 첨가에 의한 가시 장애의 정도는 비료를 첨가하지 않은 구와 비교하여 큰 차이가 없었으나 생장저해 현상은 비료 첨가에 의한 UV-B의 영향이 관찰되었다. 따라서 비료 첨가에 따른 UV-B 조사 14일째에 오이의 제 1엽의 생장파라메타를 조사하였다(표 1). 비료를 첨가하지 않은 경우 UV-B조사에 의한 생체중, 건물중 및 엽면적은 대조구에 비해 유의차가 없었다. 한편 비료 첨가에 의한 생체중 및 건물중은 UV-B+비료 처리구에 의해 감소하였는데, 특히 엽면적이 크게 감소하였다. 그러나 엽두께의 지표인 Specific Leaf Weight(SLW)는 비료 처리와 관계없이 UV-B처리에 의해 증가하는 경향을 나타내었다.

UV-B 처리에 의한 엽면적의 감소가 비료 첨가구에서 크게 나타났으므로 어떤 성분이 가장 밀접히 관여하고 있는가를 측정하기 위하여 질소, 인산 및 칼리의 영향에 대해

Table 1. Growth parameters of first leaves of cucumber plant under UV-B and nutrient treatments.

Treatment	Fresh Weight(g)	Dry weight(g)	Leaf area(cm ²)	SLW*(mg cm ⁻²)
Control	0.86± 0.20b	0.13± 0.03b	42.5± 8.2b	20.3± 0.5b
UV-B	0.81± 0.23b	0.11± 0.03b	37.5± 8.9b	23.9± 1.2a
Control+ Nutrient	1.62± 0.21a	0.21± 0.03a	82.2± 7.4a	20.1± 0.7b
UV-B+ Nutrient	1.03± 0.21b	0.12± 0.03b	42.2± 8.1b	24.4± 1.2a

Cucumber plants were treated with nutrition and UV-B for 2 weeks.

Values are mean± SD(n=20). Means in each column followed by the same letter are not significantly different at p<0.05.

* Specific Leaf Weight.

조사하였다. 질소, 인산 및 칼리는 Hyponex에 포함되어 있는 농도의 10배 농도(40mM KNO₃, 10mM K-P buffer, 15mM KCl)로 처리하였다(표 2). 엽면적은 UV-B 처리에 의해 감소되는 경향을 나타내었으나 큰 차이는 없었다. 반면 비료 첨가구에 UV-B를 처리한 경우 엽면적의 감소는 질소, 인산 및 칼리 처리구 모두에서 나타났다. Murali와 Teramura¹⁷⁾는 UV-B의 영향이 인산질비료 처리에 따라 다르게 나타난다고 보고하였는데 본 실험에서도 같은 결과를 보였다. 그러나 이 비료성분중에서 질산칼륨 처리의 경우 UV-B 조사에 의한 엽면적 생장의 감소가 가장 크게 나타나 질소 대사에 관계하고 있을 가능성이 시사되었다. UV-B 조사에 의해 단백질의 합성 저해가 발생한다고 보고되고 있고²⁰⁾ 또한 질소 대사의 전단계의 경로가 저해될 가능성도 있다. 식물체내 단백질의 대부분은 Rubisco 단백질로 되어있어 UV-B 조사에 의해 Rubisco 단백질의 합성이 저해되면 광합성이 저해될 것으로 판단된다. 따라서 질소 대사계에 이상이 생기고 그 결과로 인해 광합성이 주로 저하 될 것으로 판단되어 UV-B가 질소 대사에 관계하는 중요효소인 NR활성의 변화를 살펴 보았다.

Table 2. Effects of UV-B irradiation on the leaf area of first leaves of cucumber plant with various nutrients.

Treatment	Leaf Area(cm ²)		
	KNO ₃	K-P buffer	KCl
Control	59.2± 2.3	55.3± 1.7	54.7± 3.1
Control+ Nutrient	77.4± 5.6	57.4± 2.8	55.6± 2.2
UV-B	52.3± 4.4	51.2± 3.1	51.9± 1.9
UV-B+ Nutrient	68.1± 3.7	51.9± 0.9	52.3± 1.7

Cucumber plants were irradiated with UV-B 7 days after sowing(12h a day).

UV-B 조사 7일째 제 1엽의 NR 활성은 UV-B 조사 유무에 관계없이 거의 차이를 나타내지 않았으나 비료 처리구에서는 UV-B 조사에 의해 크게 증가하였다. UV-B 조사 14일째의 경우도 UV-B와 비료 처리구에서 약간 상승하는 경향을 보였으나 그외의 처리구에서는 큰 차이가 없었다(표 3). 이러한 결과를 통하여 UV-B 조사에 의한 질소 대사의 변화는 처리 초기에 발생하는 것을 알 수 있으며, 이 변화가 제 1엽의 생장에 영향을 미치는 것으로 판단된다. 그러나 UV-B 조사에 의한 생장억제 효과는 처리 7일째보다는 처리 14일째에 나타나(표 1), 생장 저해를 받은 시기와 NR 활성의 변화시기가

일치하지 않음을 알 수 있었다. 본 실험의 결과에서는 UV-B+ 비료처리에서는 NR 활성이 증가됨을 볼 수 있었지만 UV-B 처리만으로 NR 활성이 감소된다는 보고도 있다¹⁵⁾. 또한 질산이온의 처리, 가시광 조사 및 UV-A 조사에 의해서는 NR 활성이 증가한다는 보고도 있다^{21~23)}. 그러나 UV-B 조사에 의한 NR 활성의 증가에 관한 연구는 아직 보고되어 있지 않다. 이번 실험에서는 제 1엽 전개초기에 비료 첨가구에서 UV-B조사에 의해 특이적으로 NR 활성이 증가되어 식물에 유독한 아질산 및 암모니아가 축적되어 결국 광합성 활성에 영향을 준 것으로 생각된다. 호박과 콩과 식물에서 대기 오염 혹은 NO₂ 처리에 의해 아질산 및 암모니아가 축적되어 가시광해가 나타난다고 보고되어 있다^{18,24)}. 그러나 본 실험에서는 아질산 및 암모니아가 검출되지 않았으며 (data not shown) UV-B 처리에 의한 광합성 활성의 저하도 볼 수 없었다(표 4). 이는 시료채취 시기가 명기였기 때문에 흡수된 질소가 아미노산, 단백질로 대사되어 검출되지 않았을 가능성이 있다. UV-B 조사에 의한 광합성 활성의 저하는 Hill 반응의 저해와 평행 관계가 있다는 것이 잠두²⁵⁾ 과 대두²⁶⁾ 에서 보고되어 있다. 따라서 UV-B 처리에 의한 질소 대사

Table 3. Effects of UV-B irradiation and nutrition on nitrate reductase activity in cucumber leaves.

Treatment	NR activity(nmol NO ₂ ⁻ disk ⁻¹ h ⁻¹)	
	7 days	14 day
Control	36± 0.9	33± 0.7
Control+ Nutrient	39± 2.8	37± 0.8
UV-B	34± 4.1	35± 2.0
UV-B+ Nutrient	72± 2.2	41± 2.4

Values are the means of 2 separate samples

Table 4. Effects of UV-B irradiation and nutrition on the photosynthetic activity of first leaves of cucumber plant.

Treatment	Yield*(ΔF/F'm)	
	7 days	14 days
Control	0.47± 0.02	0.61± 0.02
Control+ Nutrient	0.48± 0.02	0.63± 0.02
UV-B	0.43± 0.03	0.62± 0.01
UV-B+ Nutrient	0.47± 0.02	0.64± 0.02

* Quantum yield of the PSII electron transport

Values are the means of 10 plants

와 광합성 활성의 저하에 관해서는 좀 더 구명할 필요가 있다고 판단된다.

한편 오이 제 1엽의 엽면적 감소는 세포의 신장 성장, 분열 성장에 관여하고 있는 식물호르몬이 관계하고 있는 것으로 추측된다. 사이토키닌 등의 식물호르몬, DNA 및 단백질과 같은 물질은 UV-B를 포함한 자외선 영역의 파장을 흡수한다. 따라서 식물호르몬도 DNA나 단백질과 같이 UV-B 조사에 의해 분해 또는 손상될 가능성이 있다. 또한 비료 첨가에 의한 식물 조직중의 사이토키닌 양이 증가된다고 보고되어 있다^{27,28)}. 따라서 오이 제 1엽에서의 사이토키닌 양 및 사이토키닌에 관한 감수성에 초점을 두었다. UV-B를 7일간 처리했던 각 처리구로부터 잎 디스크를 채취하여 농도가 다른 BA 용액에 6일간 배양한 후 생체중의 변화를 측정하였다. BA 농도에 따른 생체중의 변화는 저농도보다는 고농도에서 처리간 차이를 볼 수 있었으며, 특히 대조구 및 대조구+비료 처리구에서는 BA 농도가 증가함에 따라 생체중이 크게 증가하는 경향을 나타냈다. 그러나 UV-B구 및 UV-B+비료구에서는 BA 농도에 따른 생체중의 변화를 볼 수 없었다(표 5). 이 결과는 *in vivo*에서의 오이 제1엽생장의 결과와 평형 관계에 있으며, UV-B는 제1엽의 사이토키닌에 대해 감수성이 저하됨으로써 생장이 저하된 것으로 판단된다.

Table 5. Effects of various concentration of benzyladenine on fresh weight of first leaves of cucumber plant.

Treatment	Relative fresh weight(mg)					
	0	10 ⁻⁸ M	10 ⁻⁷ M	10 ⁻⁶ M	10 ⁻⁵ M	10 ⁻⁴ M
Control	2.4	2.5	2.7	2.9	2.6	3.0
Control+Nutrient	2.4	2.4	2.4	2.3	3.0	3.8
UV-B	2.4	2.2	2.2	2.4	2.5	2.5
UV-B+Nutrient	2.4	2.3	2.2	2.2	2.3	2.4

Leaf discs were excised from first leaves treated with UV-B and nutrients for 7 day. Then leaf discs were incubated with benzyladenine for 6 days. Values are three means of 4 discs.

14일 처리한 각 처리구의 제 1엽으로부터 잎 디스크를 대조구, UV-B구, UV-B+비료 처리구의 추출액으로 6일간 배양했던 경우 인산-칼리완충액(blank)과 비교하여 생체중 증가의 차는 볼 수 없었으나 대조구+비료 처리구의 추출액으로 배양한 경우 생체중 증가는 크게 나타났다(표 6). 이는 엽면적의 증가가 현저했던 대조구+비료 처리구의 엽에서는 성장촉진물질이 많을 뿐만 아니라 성장촉진 물질에 대한 감수성이 높다는 것을 알 수 있었다. 그러나 UV-B 처리구에서는 성장촉진 물질의 양이 적고 성장촉진 물질에 대한 감수성도 낮다는 것을 알 수 있었다. 내성 오옥신인 Indoleacetic acid(IAA)는 해바라기 조직중에서 UV-B의 조사에 의해 산화되며, 이 산화는 생장에 영향을 미치는 것으로 보고되어 있다²⁹⁾. 본 실험의 결과로부터 UV-B 조사를 행했던

조직에서는 성장촉진 물질의 감소 및 식물호르몬에 대한 감수성의 저하가 보여 비료 첨가+UV-B구에서의 엽면적 감소가 크게 나타난 것으로 생각된다. 따라서 금후 비료 첨가에 의한 제1엽에서의 성장촉진 물질의 동정을 살필 뿐만 아니라 UV-B 조사에 의해 발생하는 엽면적의 저하와 사이토키닌 등의 식물호르몬 관계를 상세히 검토할 필요가 있다고 생각된다.

Table 6. Effects of extract from first leaves on increase in fresh weight of first leaves of cucumber plant.

Treatment	Fresh weight(mg)	
	Initial*	Incubated**
Blank***	17.3±1.4	43.8±2.9 b
Control	16.9±0.9	43.8±3.9 b
Control+Nutrient	17.2±1.6	45.0±2.6 b
UV-B	16.9±1.6	58.4±7.0 a
UV-B+Nutrient	16.3±1.2	45.4±4.5 b

Cucumber plants were treated with UV-B and nutrition for 7 days and then first leaves were excised and extracted with 80% ethanol. For bioassay, 15 discs(10mm in diameter, 0.79 cm²) were prepared from first leaves of 14 day-old cucumber plant and then the extracts of leaf discs were incubated with for 6 days. Values are mean ± SD(n=15). Means in each column followed by the same letter are not significantly different at P<0.05.

* Fresh weight of leaf discs before incubation.

** Fresh weight of leaf discs incubated for 6 days.

*** Leaf discs were incubated without extract from first leaves.

요 약

UV-B 조사에 의한 오이의 생장 및 생리 기능에 미치는 영향을 조사하기 위하여 비료처리에 의한 오이 제1엽의 UV-B의 영향을 조사하였다. UV-B 조사에 의한 가시장해는 처리 1주일부터 나타났으나 생장 저해 현상은 볼 수 없었다. 그러나 UV-B 조사에 의한 생장 저해 현상은 비료 첨가에 의해 나타났으며 가장 큰 저해 효과는 질소 시용에 의해 나타났다. 이 결과는 UV-B가 질소대사에 관여하고 있음을 시사한다. 따라서 질소대사에 관여하고 있는 주 효소인 질산 환원효소 활성을 조사한 결과 UV-B 조사 7일째에 비료 처리구에서 현저히 증가하는 경향을 나타냈다.

또한 UV-B 조사에 의한 엽면적의 성장감소는 세포의 신장, 분열 성장에 관여하고 있는 식물호르몬 활성에 영향을 미치는 것으로 보여 오이의 제 1엽에서의 BA 처리에 의한 사이토키닌의 감수성을 조사했다. UV-B 조사에 의한 사이토키닌의 감수성은 UV-B를 조사하지 않은 구에 비해 억제되었다. 이 결과에 의해 UV-B 조사가 식물 생장에 관여하고 있는 사이토키닌의 활성을 억제시켜 엽면적의 감소가 발생된 것으로 생각되었다.

참고문헌

1. Farman, J.C., B.G. Gardiner and J.D. Shanklin, 1985. Large losses of total ozone in antarctica reveal seasonal ClOx/NO₂ interaction. *Nature*, 315, 207~210.
2. 福田正人. 1993. 1993年のオゾンホールについて 気象. 440, 38~40.
3. 上田哲郎. 1995. 1994年のオゾンホールについて 気象. 454, 17~19
4. Caldwell, M.M. 1977. The effects of solar UV-B radiation(280~314nm) on higher plants : Implications of stratospheric ozone reduction. In : Research in Photobiology, ed. A. Castellani, Plenum Press, New York, pp. 597~607.
5. Kerr, J.B. and C.T. McElroy, 1993. Evidence of large upward trends of ultraviolet-B radiation linked to ozone depletion. *Science*, 262, 1032~1034.
6. Murali, N.S., A.H. Termura and S.K. Randall, 1988. Response differences between two soybean cultivars with contrasting UV-B radiation sensitivities. *Photochem. Photobiol.*, 48, 653~657.
7. Teramura, M., L.H. Ziska and A.E. Szein, 1991. Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation. *Physiol., Plant*, 83, 373~380.
8. Teramura, A.L. 1983. Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants. *Physiol. Plant*, 23, 1009~1018.
9. Teramura, A.L., J.H. Sullivan and J. Lydon, 1990. Effects of UV-B radiation on soybean yield and seed quality : a 6-year field study. *Physiol. Plant.*, 80, 5~11.
10. Cen, Y.P. and J.F. Bornman, 1990. The response of bean plants to UV-B radiation under different irradiance of background visible light. *J. Exp. Bot.*, 41, 1489~1495.
11. Kramer, G.F., D.T. Krizek and R.M. Mirecki, 1992. Influence of photosynthetically active radiation and spectral quality on UV-B-induced polyamine accumulation in soybean. *Phytochemistry*. 31(4), 1119~1125.
12. Mirecki, R.M. and A.H. Teramura, 1984. Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean : V. The dependence of plant sensitivity on the photosynthetic photon flux density during and after leaf expansion. *Plant Physiol.*, 74, 475~480.
13. Takeuchi, Y., S. Ikeda and H. Kasahara, 1993. Dependence on wavelength and temperature of growth inhibition induced by UV-B irradiation. *Plant Cell Physiol.*, 34, 913~917.
14. 竹内裕一. 1995a. オゾン層の破壊による紫外線の増加が植物におよぼす影響. 植物の化学調節. 30(1), 62~70.
15. Balakumar, T., V. Hani Babu Vincent and P. Kailash, 1993. On the interaction of UV-B radiation(280~315 nm) with water stress in crop plants. *Physiol. Plant.*, 87, 217~222.
16. Sullivan, J.H. and A.H. Teramura, 1990. Field study of the interaction between solar ultraviolet-B radiation and drought on the photosynthesis and growth in soybean. *Plant Physiol.*, 92, 141~146.
17. Murali, N.S. and A.H. Teramura, 1985. Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean : VI. Influence of phosphorus nutrition on growth and flavonoid content. *Physiol. Plant.*, 63, 413~416.
18. Green, J.F. and R.M. Muri, 1974. The effect of potassium on cotyledon expansion induced by cytokinins. *Physiol. Plant.*, 43, 213~218.
19. Jordan, B.R., P.E. James, A. Strid and R.G. Anthony, 1994. The effect of ultraviolet-B radiation on gene expression and pigment composition in etiolated and green pea leaf tissue : UV-B-induced changes are gene-specific and dependent upon the developmental stage. *Plant Cell Environment.*, 17, 45~54.
20. Timpo, E.E. and C.A. Neyra, 1983. Expression of nitrate and nitrite reductase activities under various forms of nitrogen nutrition in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol.*, 72, 71~75.
21. Hisamatsu, S., J. Nihira, Y. Takeuchi, S. Satoh, and N. Kondo, 1988. NO₂ suppression of light-induced nitrate reductase in squash cotyledons. *Plant Cell Physiol.*, 29, 395~401.
22. Tezuka, T., F. Yamaguchi, and Y. Ando, 1994. Physiological activation in radish plants by UV-A radiation. *J. Photochem. Photobiol. B : Biol.*, 24, 33~40.
23. Takeuchi, Y., J. Nihira, N. Kondo and T. Tezuka, 1985a. Change in nitrate-reductase activity in squash seedlings with NO₂ fumigation. *Plant Cell Physiol.*, 26, 1027~1035.
24. Shimazaki, K., S.W. Yu, T. Sakaki and K. Tanaka, 1992. Differences between spinach and kidney bean plants in terms of sensitivity to fumigation with NO₂. *Plant Cell Physiol.*, 33, 267~273.
25. Brandle, J.R., W.F. Campbell, W.B. Sisson and M.M. Caldwell, 1977. Net photosynthesis, electron transport capacity, and ultrastructure of *Pisum sativum* L. exposed to ultraviolet-B. *Plant Physiol.*, 60, 165~169.
26. Vu, C.V., L.H. Allen and L.A. Garrard, 1981. Effects of supplemental UV-B radiation on growth and leaf

- photosynthetic reaction of soybean(*Glycine max*). *Physiol. Plant.*, **52**, 352~362.
27. Yoshida, R. and T. Oritani, 1974. Studies on nitrogen metabolism in crop plants : VIII. Effects of nitrogen top-dressing on cytokinin content in the root exudate of rice plant. *Proc. Crop Sci. Japan*, **43**, 47~51.
28. Sattelmacher, B. and H. Marschner, 1978. Nitrogen nutrition and cytokinin activity in *Solanum tuberosum*. *Physiol. Plant.*, **42**, 185~189.
29. Tevini, M. and A.H. Teramura, 1989. UV-B effects on terrestrial plants. *Photochem. Photobiol.*, **50**, 479~487.