

형질전환 들깨잎의 품질 및 관능적 특성

이현숙¹, 김경태², 손재근¹, 김경민^{3*}

¹경북대학교 식물생명공학부, ²동아대학교 생명자원과학대학 분자생명과학부, ³상주대학교 생명자원과학대학 환경원예학과

Quality and Sensory Characteristics of Transgenic Perilla (*Perilla frutescens*) Overexpressing *Rot 3* gene

Hyeon-Suk Lee¹, Kyung-Tae Kim², Jae-Keun Sohn¹ and Kyung-Min Kim^{3*}

¹Division of Plant Biosciences, Kyungpook National University, Daegu, 702-701, Republic of Korea

²Division of Molecular Biotechnology, College of Natural resources and Life Science, Dong-A University, Busan, 604-714, Republic of Korea

³Department of Environment Horticulture, College of Life Science and Natural Resources, Sangju National University, Sangju, Kyungbuk, 742-711, Republic of Korea

ABSTRACT This study was carried out to establish genetic transformation of *Rot 3* gene into perilla plants and to evaluate aromatic compounds, brightness, anthocyanin contents and leaf index in *Rot 3* overexpressing transgenic lines. *Rot 3* transmitted successfully from T₁ to T₂ generation showing stable gene expression. It revealed that there was no difference between transgenic and non-transgenic plants in major agronomic characteristics of progeny analysis. There was not much difference in aromatic compounds and leaf brightness did not showed variations between transgenic and non-transgenic, but leaf index was distinguished, respectively.

Key words: Anthocyanin contents, aromatic compounds, brightness, leaf index, *Rot 3*, transgenic plant

서 론

최근 생활수준이 향상됨에 따라 식생활의 다양화와 생식용 채소의 수요 증가와 더불어 모양의 기호성 등에 대한 관심이 높아지고 있다. 특히 채소 재배기술의 발달과 식생활이 서양화 되어 감에 따라, 채소의 잎모양은 기호성을 구성하는 중요한 요소가 되고 있다. 따라서, 생식용 채소의 잎모양 발현에 관계하는 기구는 조직학적인 관점에서 중요한 의미를 지닌다.

채소의 잎 모양은 세포분열에 의한 세포수의 증대와 부피생장의 방향성에 의하여 결정되는데, 잎은 길이생장(longitudinal), 중심 및 측면(transverse), 그리고 두께(adaxial-abaxial)생장에 의해 형태가 결정되는 것으로 알려져 있다. (Bowman et al. 2002). 최근에 와서 잎의 형태 발달에 관여

하는 유전자에 대한 연구가 활발히 수행되고 있는 데, Han et al. (2005)은 애기장대에서 CDK inhibitor (Huntley et al. 1999; Swaminathan et al. 2000)의 일종인 ACK1 유전자를 과대발현 시킨 바, cyclin dependent kinase family의 발현이 조절되어 식물체의 생장이 저해되고 잎의 모양이 톱니모양으로 변형되었다고 하였다. Bromodomain protein인 general transcription factor group 6 유전자(GTF 6)는 asymmetric leaves 1 (AS1)를 조절하여 잎의 길이 생장(proximodistal growth)을 촉진한다고 하였으며 (Chua et al. 2005), Hp-pyrophosphatases (Hp-PPases) AVP1 유전자는 indole acetic acid (IAA)를 조절하여 잎의 모양을 rosettes 형으로 변화시키는 것으로 알려져 있다 (Libiakova et al. 2001). Kim et al. (2002)은 애기장대에서 분리한 *Angustifolia 3* (An3) 유전자가 knockout된 변이체는 폭 방향의 세포 생장이 억제되어 잎의 폭이 줄었지만 형질전환된 개체는 모식물체와 큰 형태적 차이가 없었다고 하였다. 잎의 길이 방향(proximal-distal)의 생장을 조절하는 cytochromeP450 유전자 군에 속하는

*Corresponding author Tel 054-530-5233 Fax 054-530-5239
E-mail: kkm@sangju.ac.kr

Rot 3 (Tsukaya 2002와 *Rot 3* homolog (Kim et al. 1998) 유전자는 'brassinosteroid (BR)'의 활성을 조절하여 잎의 길이 생장에 관여 하는 것으로 알려져 있다. 애기장대의 세엽 (narrow-leaf) 변이체 (*Angustifolia, An*)와 단엽 (short-leaf) 변이체 (*rotundifolia 3, rot 3*)를 분석한 결과 잎의 장축 (longitudinal axis) 과 횡축 (transverse axis) 방향의 성장에는 각각 다른 유전자가 관여하는 것으로 보고 하였다 (Tsukaya 1998). Kim et al. (2002)는 *Rot 3* 유전자 변이체는 잎 세포의 신장이 억제되어 잎의 길이가 짧아졌으며, 이 유전자를 과대발현 시킨 형질전환 계통은 반대로 잎이 길어져서 인위적인 잎 모양의 변형이 가능하다고 하였다.

들깨의 경우 신선 잎채소로서의 수요와 재배면적이 증가하고 있는 데 국내에서는 년간 4~5 만 톤 정도가 생산되고 있으며, 금액으로는 약 1,000억원 (www2.rda.go.kr)에 이르고 있을 정도의 고수익성 환금작물로 부각되고 있어서 향후 재배면적이 증가할 것으로 전망된다. 이러한 엽실용 들깨의 용도 다양화를 위해서는 리놀렌산 (linolenic acid) 함량 (Lee et al. 2002)과 항산화작용을 하는 안토시아닌 색소 (Jung et al. 1998)와 같은 유용 성분 증대도 중요 하지만 잎의 모양과 같은 형태적 특성도 다양한 소비자의 기호 향상에 크게 기여할 것으로 추정된다.

또한 형질전환체의 작물학적 특성을 규명하는 방법으로 포장에서의 내병·내충성 검정과 수량성 평가에 앞서 향기 측정, 엽색의 명도 차이, 천연 항산화물질 중 하나인 안토시아닌 색소 함량, 형태적인 특성 조사는 유전자 안정성 확보를 위한 형질전환체의 방향 제시에 대한 기초 자료로 검정하고자 하였다.

재료 및 방법

본 실험의 재료는 *Rot 3* 유전자가 발현된 형질전환 개체들과 이후 계속적으로 본 실험실에서 만들어진 형질 전환 개체들을 이용하였다 (Kim et al. 2006). 형질전환 들깨 (donor plant)는 만백들깨이고, 사용된 *Agrobacterium tumefaciens* 균주는 binary vector pBI121 에 *Rot 3* (Kim et al. 1998) 유전자를 가진 LBA4404를 사용하였다. 육성된 T₁과 식물체들은 leaf index로 모양의 차이를 보인 개체들로, Southern 분석이나 PCR에 의해 *Rot 3* 유전자를 보유한 것으로 확인되었다 (Kim et al. 2006).

잎의 모양

형질전환체의 잎 모양을 조사하기 위해서 T₁ 및 T₂ 식물과 모식물을 온실에서 재배하여 5번째 출현한 잎의 폭과 길이

를 vernier caliper (Mituto, Japan)로 개체당 10개씩 3반복으로 측정 후 길이와 폭의 비율로 엽지수 (leaf index)를 계산하였다.

잎의 조직 구조

잎의 세포조직학적인 관찰은 SEM (scanning electron microscope, S3000M, Hitachi)과 TEM (Transmission Electron Microscope, H7500, Hitachi)으로 하였으며, TEM 시료제작은 잎을 약 1x3 mm 크기로 잘라 2.5% glutaraldehyde (2.5% GA in a 50 mM phosphate buffer, pH 7.0) 용액에서 2시간 동안 상온에서 고정하였다. 그 후 1% osmium tetroxide로 상온에서 2시간 처리 및 uranyl acetate 로 4°C에서 overnight 처리한 다음 30~100% 알코올 시리즈로 탈수하여 spurr 수지에 포매시켰다. 포매된 시료는 Ultramicrotome (LKB)으로 초박절편을 만들었고 lead citrate 및 uranyl acetate 에서 전자 염색 후 전자현미경에서 관찰하였다. SEM 시료제작은 TEM과 동일하게 2.5% glutaraldehyde로 고정한 후 알코올 시리즈로 탈수 한 다음 이온 코팅하여 전자현미경으로 관찰 하였다.

방향성 성분 측정

형질전환체의 방향성 성분 측정을 위해서 온실에서 재배한 형질전환체의 5 번째 출현 잎 1g 을 분석 직전 가위로 잘라 vial bottle에 넣어 사용하였다. 방향성 성분은 SAW센서가 장착된 PHGC (Z-NOSE M 4100, Electronic Sensor Technology, Newbury Park, CA, USA)로 측정 하였으며 습도와 상온의 온도가 일정하게 유지되는 밀폐된 공간에서 실시하였다. PHGC의 He (99.999%)가스, column은 DB-5 capillary (Supelco, Bellefonte, PA, USA)를 사용하였다. 분석조건은 펌프에 의해 흡입되어진 휘발성 물질의 밸브 온도는 110°C, GC injection port의 온도는 130°C, column 온도는 30~120°C 까지 3°C/sec 속도로 상승시켰으며, SAW 센서의 온도는 30°C이었다. 향기분석을 위한 시료는 40mL vial (Supelco, Bellefonte, PA, USA)에 담고 teflon 으로 코팅되어진 septa (PTFE/silicone septa, Supelco)로 밀봉하여 분석하였다. PHGC에 내장된 펌프를 통한 휘발성 물질의 흡입시간은 10초, 컬럼을 통과하는 시간 (Rt: retention time)은 35초였으며 한 개의 시료 분석 후 column의 세척시간은 20초로 하였다. SAW 센서로부터 얻은 frequency pattern과 이를 미분하여 얻은 derivative pattern의 크로마토그램을 Vapor Print™ 이미지 소프트웨어를 이용하여 360° 원형의 vapor print로 변환하였다.

Table 1. Leaf shape of transgenic plants with Rot 3 in perilla.

| Plants | Leaf length (mm,A) | Leaf width (mm,B) | Leaf index (A/B) |
|--------------------|--------------------|-------------------|------------------|
| NT ^a | 94.04±1.03 | 71.83±3.04 | 1.30±0.21 |
| T ₁ -1 | 91.74±4.20 | 90.16±5.42 | 1.01±0.04 |
| T ₁ -2 | 92.29±4.92 | 88.73±3.92 | 1.04±0.13 |
| T ₁ -3 | 89.92±2.71 | 87.65±1.07 | 1.02±0.33 |
| T ₁ -4 | 97.58±3.31 | 87.02±3.81 | 1.12±0.27 |
| T ₁ -5 | 90.53±4.02 | 85.87±1.52 | 1.05±0.40 |
| T ₁ -6 | 89.73±5.73 | 86.51±5.17 | 1.03±0.07 |
| T ₁ -7 | 91.74±4.31 | 55.16±4.61 | 1.66±0.37 |
| T ₁ -8 | 92.29±6.04 | 58.73±2.62 | 1.57±0.16 |
| T ₁ -9 | 89.92±3.73 | 60.65±1.23 | 1.48±0.41 |
| T ₁ -10 | 97.58±6.75 | 67.02±1.68 | 1.45±0.72 |
| T ₁ -11 | 90.53±3.32 | 55.87±3.08 | 1.62±0.16 |
| T ₁ -12 | 93.73±2.80 | 56.51±5.43 | 1.65±0.09 |

a: NT; nontransgenic plant, T₁-1~T₁-12; transgenic plants.

색도계 및 anthocyanin 색소 검증

들깨 잎의 표면 색도는 광학원리에 의해 보다 객관적으로 측정되는 색차계 (Brightmeter Micro S-5, Technidyne corporation, USA)로 엽색을 L(Lightness; Black=0, White=100), a (Red-Green; Red=40, Green=-60), b(Yellow-Blue; Yellow=+60, Blue=-60)값으로 조사하였다. 측정에 사용된 시료는 온실에서 재배된 5번째의 잎을 5장씩 포개어 3반복으로 측정하였다. 잎의 안토시아닌 함량은 잎 1g 을 액체질소를 이용 마쇄한 다음, 1% HCl-MeTH를 20 mL에 현탁 후 filter paper (Toyo, Ltd No. 3)로 30분 동안 여과하였다. 여과액의 흡광도는 pH 2.0 과 pH 3.4 에서 동량을 3반복으로, 500 nm 와 642.5 nm 에서 분광광도계 (Jenway 6105, USA)로 측정하였다. 흡광도는 mg/L 로 나타냈으며 7.12×500 nm의 흡광도에 7.12를 곱한 값에 642.5 nm의 흡광도를 더하여 계산하였다.

결과 및 고찰

잎의 모양

형질전환체 (T₁)의 잎 모양에 대한 형태적 특성을 육안으로 관찰한 바 (Table 1), 정상형, 둥근형 그리고 장타원형으로 분류할 수 있었다. 5번째 출현 잎에서의 엽지수는 모본인 '만백들깨' 는 1.30 이었으나 형질전환체는 평균이 1.01~1.66 사이에 분포하여 Rot 3 유전자 도입에 의하여 잎 모양이 변형된 것을 알 수 있었다. 잎의 크기는 가변성의 형질로서 모식

물의 재배환경이나 생리적인 상태에 영향을 받는 것으로 알려져 있다 (Tsukaya 2002). 한편, 엽장과 엽폭의 비인 엽지수는 엽형을 분류하는 기준이 되며, 엽지수가 클 경우 장타원형이 되고 엽지수가 적을 경우는 둥근형이 된다. 엽지수는 식물의 종이나 품종에 따라 차이를 나타내는 기준이 되며, 엽형의 다양성은 일반적으로 특정한 환경에 적응하기 위한 것으로 알려져 있다 (Gurevitch 1988).

잎의 조직구조

Rot 3 유전자가 도입된 개체의 세포조직학적 특징을 조사하기 위하여 SEM으로 관찰 한 바 (Fig. 1), pavement cell의 크기와 모양이 모식물, 둥근형 및 장타원형에서 각각 다르게 관찰되었다. SEM 그림에서 donor plants (Fig. 1-C)의 pavement cell의 크기와 모양이 long-round type (Fig. 1-A) 및 round type (Fig. 1-B)과는 다르게 관찰되었으며, 이를 단면으로 자른 TEM 그림에서도 잎의 모양이 변형된 형질전환체 (Fig. 1-A,B)의 조직은 세포벽을 따라 배열된 세포의 크기 및 모양이 donor plants와 큰 차이를 보였다.

이러한 세포의 조직학적 차이는 Rot 3 유전자를 과대발현시킨 애기장대의 형질전환체에서 책상세포 (palisade cell)의 길이 생장이 정상형보다 증가하여 장방형이 되었다고 한 Kim et al. (2003)의 보고와 일치하는 경향이였다.

방향성 성분 측정

형질전환체와 모식물간 향의 패턴을 인식하여 분별이 가

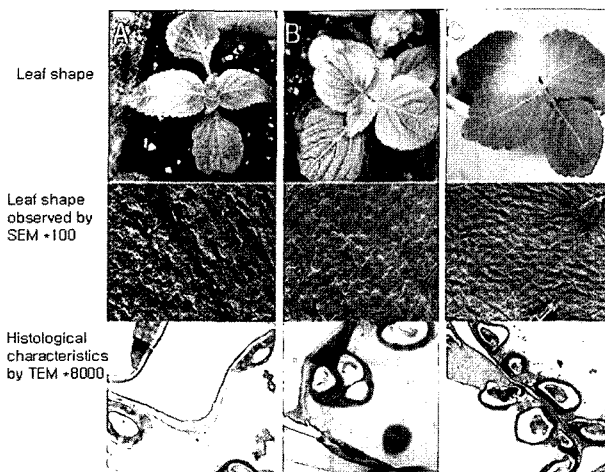


Fig. 1. Morphology and cytologic characterization of transgenic plants that expressed the *Rot 3* transgenic plants. A and B; Transgenic plants, C; Non-transgenic plant.

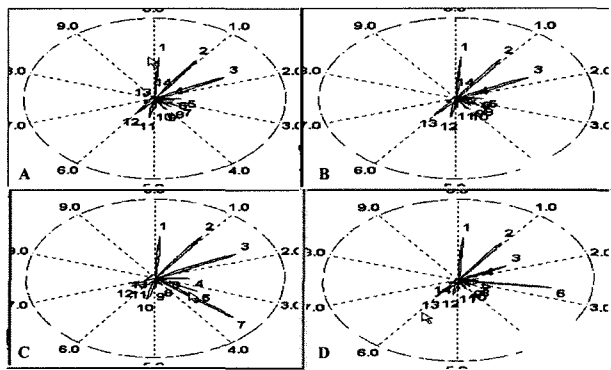


Fig. 2. Polar derivative patterns of chromatograph for transgenic (T_1 , T_2) and non-transgenic perilla using Vapor Print™. A, C; Non-transgenic B, D; Transgenic plants T_1 (B) and T_2 (D).

능한 전자코를 이용하여 향기의 차이를 알아보았다. 들깨잎의 방향성 성분을 인간의 후각기능을 디지털화 하여 물리 화학적인 신호를 다중센서 배열의 전자신호로 바꾸어 분석시간별로 면적으로 나타내어 주는 PHGC 로 측정하였다. 분석시간별 추출된 양의 면적에서 차이를 보이지 않았다 (Fig. 2). 이러한 결과는 도입한 *Rot 3* 유전자가 잎의 형태적 특성 외에 방향성 성분에는 영향을 미치지 않는 예로 형질전환체와 모식물간 향의 패턴보다 잎의 저장기간, 저장온도 차이에 따른 분석시간대별 추출된 양의 면적에 차이를 보였을 뿐이다 (data not shown).

색도계 및 anthocyanin 색소 검정

형질전환체와 모식물체간의 잎 표면의 색도변화를 색차계로 측정한 바, 형질전환체의 CIE system에 따라 밝기 정도, 적색 정도, 황색 정도로 나타내었다. 표준배색판의 L^* , a^* , b^* 값은 각각 35~37, -14.5~-19.7, 27.3~30.6 의 범위를 나타

Table 2. Comparison of leaf brightness between transgenic and non-transgenic plants in perilla.

| Plants | Leaf surface | | |
|----------|-------------------------|--------------------------|------------------------|
| | L^1 | a^2 | b^3 |
| NT | 38.01±1.6 ^a | -16.91±8.3 ^a | 22.81±0.1 ^a |
| T_1 -1 | 35.74±1.0 ^{ab} | -19.74±8.1 ^a | 30.62±3.6 ^a |
| T_1 -2 | 36.96±0.4 ^{ab} | -13.80±2.7 ^{ab} | 29.44±3.8 ^a |
| T_1 -3 | 34.27±9.4 ^a | -17.23±3.2 ^a | 27.39±1.2 ^a |
| T_1 -4 | 35.02±2.2 ^a | -14.76±3.9 ^{ab} | 28.45±9.7 ^a |
| T_1 -5 | 36.25±0.5 ^a | -15.61±6.5 ^a | 31.02±3.5 ^b |
| T_1 -6 | 35.85±2.7 ^a | -16.85±3.7 ^a | 30.05±7.4 ^a |

* L^1 represents the values of lightness (0-100), a^2 ; red to green, b^3 ; yellow to blue. NT; non-transgenic plant, T_1 -1~ T_1 -6; transgenic plants.

Table 3. Content of anthocyanin in leaf of transgenic perilla plants.

| Plants | pH 2.0 (mg) | pH 3.4 (mg) |
|----------|--------------------------|-------------|
| NT | 12.70±2.34 ^{a)} | 11.90±1.37 |
| T_1 -1 | 15.03±1.51 | 14.20±1.17 |
| T_1 -2 | 16.02±0.45 | 14.30±1.52 |
| T_1 -3 | 12.50±1.33 | 13.10±2.56 |
| T_1 -4 | 13.00±1.24 | 11.70±1.89 |
| T_1 -5 | 13.50±1.19 | 12.60±1.13 |
| T_1 -6 | 11.57±1.40 | 13.80±1.77 |

^{a)} Mean±SD. NT; non-transgenic plant, T_1 -1~ T_1 -6; transgenic plants.

내어 모식물체 (38,-16.91, 22.81)과 큰 차이가 없는 것으로 나타났다 (Table 2).

Koezuka 등(1985)은 들깨잎의 착엽 위치에 따른 안토시아닌 함량을 조사한 결과 계통과 착엽위치에 따라서도 달랐다고 하는데 첫 번째 잎보다 나중에 나온 상위엽으로 갈수록 함량이 높다고 한 바, 형질전환된 들깨잎의 5번째 잎의 안토시아닌 함량을 보았을 때, 각각 11.57~16.02 mg/L (pH 2.0)의 범위와 11.70~14.30 mg/L (pH 3.4)를 보여 일정한 경향이였다 (Table 3).

형질전환체의 잎모양을 대상으로 엽지수 (Table 1, Fig. 1), 엽형의 변화 (Table 1)와 농업적인 형질 (Fig. 1) 등을 조사한 바, 잎 모양에서 모식물은 심장형인데 비해 형질전환에서는 둥근것과 장타원형의 잎을 가진 개체가 T_1 및 T_2 세대에서 관찰되었다. 형질전환체와 모식물간의 세포학적 특성은 pavement cell의 크기와 모양 그리고 세포벽을 따라 배열된 세포의 크기와 모양이 다른 것이 확인 되었는데, 이는 애기장대에서 *Rot 3* 유전자를 가진 형질전환 계통은 책상세포 (palisade cell)의 폭은 변하지 않았지만 길이는 늘어났다고 한 Kim et al. (2002)의 보고와 잎의 형태면에서 유사한 경향이였다. 일

부 잎의 성분 분석 결과로 볼 때, 형질전환체에서 분석된 잎의 방향성 성분 (Fig. 2), 색도 (Table 2), 그리고 안토시아닌 함량 (Table 3)을 모식물체의 잎과 비교했을 때 유의성이 인정되지 않았다. 이 결과로부터 *Rot 3* 유전자가 잎의 형태적 특성 변화에는 관여를 하였지만 이들 성분의 변화에는 영향을 미치지 않은 것으로 판단되며 (Lee et al. 2002) 조사된 형질들이 *Rot 3* 유전자와는 다른 생화학적 대사경로에 있는 것에 기인 한 것으로 생각된다.

이상에서 실험결과를 보면 잎 들깨의 상업적 가치를 높이기 위하여 *Rot 3* 유전자의 도입으로 잎모양이 변형된 형질전환체와 모식물의 후대검정에서 방향성, 색도, 안토시아닌 함량 등은 모식물체와 같은 양상을 보였으나, 형질전환체의 엽지수와 SEM과 TEM에 의해 관찰된 세포조직학 특성은 모식기능성 잎들깨 품종을 개발하기 위해서는 *Rot 3* 유전자의 발현에 따른 후대의 작물학적인 특성을 계속 분석할 필요성이 있으며, 일반적인 재배특징과 잎모양이 변형된 개체를 개발하기 위해서는 잡종 집단을 만들어 분자마커로서 screening하여 유용한 유전자를 조기에 고정하는 분자육종체계를 확립하는 한편 획득한 형질전환체의 포장재배시 다양한 환경조건에 따른 도입유전자의 안정성 검토를 계속 연구되어야 할 것으로 사료된다.

적 요

Rot 3 유전자로 형질전환된 들깨를 이용하여 aromatic compounds, brightness, 안토시아닌 함량, leaf index를 조사하여 모본과의 품질적인 차이가 있는가를 조사하여 형질전환체의 안정성을 확보하기 위한 연구이다. *Rot 3* 유전자는 T₁ 과 T₂ 세대에서 유전자발현이 되었으며, 형질전환이 확인된 개체는 주요 농업형질이 형질전환 되지 않은 들깨와는 차이가 없는 것으로 나타났다. 또한 aromatic compounds와 leaf brightness도 차이를 나타내지 않았다. 그러나 leaf index는 유전자의 표현을 나타내어 형질전환체와 형질전환되지 않은 들깨잎의 모양은 차이가 나타났다.

인용문헌

Bowman JL, Eshed Y, Baum SF (2002) Establishment of polarity in Angiosperm lateral organs. *Trends Genet* 18: 134-141

- Chua YL, Channeliere S, Mott E, Gray JC (2005) The bromodomain protein GTE6 controls leaf development in *Arabidopsis* by histone acetylation at ASYMMETRIC LEAVES. *Genes Dev* 19: 2245-54
- Gurevitch J (1988) Variation in leaf dissection and leaf energy budgets among population of *Achillea* from an altitudinal gradient. *Anner J Bot* 75: 1298-1306
- Han W, Rhee HI, Cho JW, Ku MS, Song PS, Wang MH (2005) Overexpression of *Arabidopsis* ACK1 alters leaf morphology and retards growth and development. *Biochem Biophys Res Commun* 13: 887-890
- Huntley RP, Murray JA (1999) The plant cell cycle. *Curr Opin Plant Biol* 2: 440-446
- Jung CS, Kwon YC, Kim BJ, Han WY, Kwack YH, Lim MS (1998) A new vegetable perilla variety "amcheon dlkkae" characterized by short stem and middle-large leaf with high antioxidizing activity. *Korean J Breed* 30: 403
- Kim GT, Tsukaya H, Uchimiya H (1998) the *Rotundifolia 3* gene of *Arabidopsis thaliana* encodes a new member of the cytochrome P-450 family that is required for the regulated polar elongation of leaf cells. *Genes Dev* 12: 247-251
- Kim KI, Hong SD (2002) Relationship between soil color characteristics and measurement values by colorimeter. *Korean J Soil Sci Fert* 35: 77-86
- Kim KM, Lee HS, Kim KT, Sohn JK (2006) Ectopic expression of *Arabidopsis* *Rotundifolia 3* gene in perilla (*Perilla frutescens* L.). *Plant Cell Report*, submitted
- Kim YJ, Lee KS, Chon SU, Oh YJ, Kim KY, Choi JS, Lee MH (2003) Photosynthesis and leaf anatomical morphology on different leaf shape of soybean. *Korean J Crop Sci* 48: 248-251
- Kozuka Y, Honda G, Tabata M (1985) An intestinal propulsion promoting substance from *Perilla frutescens* and its mechanism of action. *Planta Med* 6: 480-482
- Lee BH, Ryu SN, Kwak TS (2002) Current status and prospects of quality evaluation in *Perilla*. *Korean J Crop Sci* 47: 150-162
- Libiakova G, Jorgensen B, Palmgren P, Ulvskov P, Johanson E (2001) Efficiency of an intron-containing kanamycin resistance gene as a selectable marker in plant transformation. *Plant Cell Reports* 20: 142-148
- Swaminathan K, Yang Y, Grotz N, Campisi L, Jack T (2000) An enhancer trap line associated with a -class cyclin gene in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 124: 1658-1667
- Tsukaya H (2002) The Leaf Index : Heteroblasty, Natural Variation, and the Genetic Control of Polar Processes of Leaf Expansion. *Plant Cell Physiology* 43: 372-378

(접수일자 2006년 4월 26일, 수리일자 2006년 6월 10일)