

Cyclic-AMP와 탄닌이 지베렐린으로 유도되는 Amylase 생합성에 미치는 영향

II. Amylase

권영명 · 민경희* · 이진범 · 이춘환

(서울대학교 식물학과 *숙명여자대학교 생물학과)

Effects of Cyclic-AMP and Tannin on the Amylase Biosynthesis Induced by Gibberellin in Aleurone Layer. II. Amylase

Kwon, Young Myung, Kyung-Hee Min, Chin Bum Lee, and Choon Hwan Lee
(Department of Botany, Seoul National University and Department of
Biology, Sookmyung Womans Univesity, Seoul)

ABSTRACT

The effect of tannic acid on GA₃ and cyclic-AMP promoted amylase induction in barley aleurone layers was examined. Of a variety of adenine compounds, only cyclic-AMP and ADP showed significant activity, and these activities were promoted by addition of theophylline to the incubation medium. When aleurone layers of barley endosperm tissues were incubated with GA₃ in the presence of tannic acid, the amylase activity in the incubation medium was reduced. Cyclic-AMP induced amylase activity was also reduced by addition of tannic acid. The cyclic-AMP response promoted was more sensitive to tannin inhibition than GA₃ response. The inhibitory effect of tannic acid showed reversibility by addition of higher concentration of GA₃ or cyclic-AMP. The tannic acid effect on GA₃ response was also recovered by addition of a higher concentration of cyclic-AMP. Experiment with polyacrylamide disc electrophoresis showed different isozyme patterns according to the additions in the incubation medium. Inhibitory effects of decursinol and coumarin was compared with that of tannic acid. They showed different zymogram patterns.

緒 論

Cyclic-AMP가 大麥種子의 胚乳組織에서 gibberellin에 의하여 誘導되는 酵素合成에 관여될 것이라고 알려져 있으나 (Galsky와 Lippincott, 1969; Pollard, 1970; Nickelle 등, 1971; Earle와 Galsky, 1971; Vandepute 등, 1973), 高等植物에서의 cyclic-AMP의 作用에 對한 斷定的인 證據는 現在로서는 아직 不

確實한 狀況이다 (Amrhein, 1977). 동물세포, 박테리아 및 균류에서 cyclic-AMP가 代謝過程에 重要な 調節者(second messenger)로서 作用함은 잘 알려진 사실이며 (Jost와 Rickenberg, 1971), 보리의 배유조직 內에 pretease 및 α -amylase와 acid phosphatase 등의 加水分解 酵素 活性을 增進시킴이 알려져 있다 (Nickelle, 1971).

식물체에 널리 存在하는 tannin이 GA에 의하여 유도되는 seedling의 生長促進을 抑制함이 알려져 있으며

본 연구는 권영명이 1977년도 산학협동재단의 연구비로 수행한 연구결과의 하나이며 부제목 I. Acid phosphatase도 같은 연구비로 수행된 것임.

(Corcoran 등, 1972; Harada와 Nakayama, 1974; Green과 Corcoran, 1975), 보리의 배유조직과 호분층을 사용하여, α -amylase와 acid phosphatase의 활성에 tannin의 GA 작용작용에서 조절기능을 나타낼 수 있음을 보였고(Jacobson과 Corcoran, 1977), 또한 GA와 길항적으로 작용함을 보였다(Jacobson과 Corcoran, 1977; Kwon 등, 1978).

本 研究는 大麥種子의 호분층에서 GA, 및 cyclic-AMP에 의하여 유도되는 amylase의 합성에 미치는 tannin의 효과를 관찰하기 위하여 시도되었으며, polyacrylamide-disc 전기영동법에 의해 amylase pattern을 조사함으로써 서로 比較 檢討하였다.

Coumarin과 decursinol 역시 tannic acid와 효소 활성에 미치는 영향을 비교하기 위하여 사용하였다.

材料 및 方法

호분층의 분리 大麥種子(*Hordeum vulgare* var. Baedong)는 農村進興廳 목포지장에서 분양받았다.

호분층의 분리와 효소용액은 전보(前報) (Kwon 등, 1978)의 方法과 同一하게 사용하였다.

Amylase 活性 側定 Amylase 활성은 Lee 등 (1976)의 方法에 의하여 側定하였으며, soluble starch 용액은 20mM CaCl₂를 포함하는 1mM sodium acetate buffer (pH5.0)에 녹여 기질로 사용하였다. 反應은 효소溶液 0.3ml에 starch용액 0.3ml를 加하여 30°C 恒温수조에서 15分間 이루어졌으며, iodine용액으로 反應을 정지시켰다. Amylase 활성 측정은 Beckman DU spectrophotometer를 사용하여 620nm에서 optical

density로 側定하였다.

Amylase 활성 單位는 호분층당 配分 加水分解할 수 있는 starch의 量으로 表示하였다(1unit=1 μ g hydrolyzed starch/min/aleurone layer).

Polyacryamide disc 전기영동적 分析 전기영동은 前報(Kwon 등, 1978)와 同一한 方法으로 이루어 졌다.

Amylase isozyme bands를 보기 위하여 전기영동이 끝난 후, gel을 starch-acrylamide plate 위에 올려놓고 37°C 恒温기내에 1時間동안 放置하였다. 그런 다음 plate로부터 gel을 제거하고 plate를 iodine용액에 담구어 3分間 염색시킨 후, 증류수로 세척하고 즉시 사진을 찍어 보관하였다.

Starch-acrylamide plate는 Doane(1967)의 方法에 의하여 만들었다.

사용된 모든 nucleotide와 전기영동용 試藥은 Sigma company로 부터 구입하였으며, starch 및 효소활성 側定 시약은 Merck로부터, tannic acid는 和光純藥工業 株式會社(日本)에서 구입하여 사용하였다.

結果 및 考察

여러 濃度の GA₃와 cyclic-AMP를 보리 호분층에 처리하였다. GA₃와 cyclic-AMP에 의해 誘發된 酵素 合成의 最適濃度는 각각 10⁻⁴M과 10⁻⁶M농도에서 나타났으며(前報와 同一, Kwon 등, 1978), 이들 最適濃度에서 cyclic-AMP는 GA₃보다 낮은 活性을 보였는데, 이 結果는 Galsky와 Lippincott(1969) 또한 Nickelle 등(1971)의 發表와 유사함을 나타낸다.

Table 1. The effects of various adenine compounds on the induction of amylase activity by aleurone layers of barley*

Additions to incubation medium**	Amylase activity in medium	
	Unit***	Relative value
None	16.7	100
3',5'-Cyclic-AMP	32.5	189
5'-ATP	15.3	92
5'-ADP	22.8	137
5'-AMP	15.2	91
3'-AMP	17.3	104

*Incubation time of 24 hr.

**All adenine compounds were tested at 10⁻³M.

***The unit of amylase is 1 μ g starch hydrolyzed/min./aleurone layer.

Table 2. The effects of theophylline on the induction of amylase activity by cyclic-AMP and ADP in barley aleurone layers*

Additions to incubation medium**	Amylase activity in medium	
	Unit***	Relative value
None	21.9	100
Cyclic-AMP	35.2	161
Cyclic-AMP+theophylline(1mM)	44.8	205
ADP	27.7	127
ADP+theophylline(1mM)	32.1	147

*Incubation time of 24 hr.

**All adenine compounds were tested at 10^{-6} M.

***The unit of amylase is $1\mu\text{g}$ starch hydrolyzed/min/aleurone layer.

보리 호분층에서 amylase 활성 유도에 대한 여러 가지 nucleotides를 비교하기 위하여 cyclic-AMP의 최적농도인 10^{-6} M을 각각 처리하였다(Table 1). Table 1에서 볼 수 있듯이 cyclic-AMP와 ADP는 amylase 활성 증가를 가져왔으나, 그 외 다른 nucleotides(ATP, 5'-AMP와 3'-AMP)들은 불활성으로 나타났다.

보리층자에서 ADP가 cyclic-AMP처럼 α -amylase 및 protease의 합성을 유도함은 一般的으로 알려져 있으며(Galsky와 Lippincott, 1969; Nickelles등, 1971), acid phosphatase나 ATPase등의 합성에 있어서는 cyclic-AMP와 달리 아무런 영향을 주지 못한다(Nickelles등, 1971; Earle와 Galsky, 1971; Kwon 등, 1978). 이러한 差異는 胚乳組織內에서 ADP가 cyclic-AMP로 변화함으로써 효소활성의 促進效果를 나타낼 가능성(Galsky와 Lippincott, 1969)을 排除한다.

보리 胚乳組織에서 cyclic-AMP의 不活性을 促進하는 phosphodiesterase의 活性이 存在함이 알려져 있으므로(Vandepeute와 Huffaker, 1971), 이 효소의

활성 抑制物質로 알려진 theophylline (Robison등, 1968)을 cyclic-AMP 및 ADP와 병합하여 處理함으로써 theophylline의 효과를 볼 수 있었다(Table 2). ADP와 cyclic-AMP의 활성의 增加를 theophylline과 유사한 영향을 미친이 알려진 caffeine의 경우는 매우 안정성이 없어 뚜렷한 효과를 기대할 수 없었다.

GA₃와 cyclic-AMP에 의해 유도된 amylase 合成에 미치는 tannic acid의 효과를 조사하기 위하여, 여러 농도의 tannic acid를 GA₃와 cyclic-AMP에 併용처리 하였다(Table 3과 4). Tannic acid는 그 농도가 증가함에 따라 amylase 合成을 보다 억제하였는 데, tannic acid $3.46\mu\text{g/ml}$ 처리時, cyclic-AMP 또는 GA₃ 단독 처리에 비해 各各 70% 및 30%의 억제율을 나타냈다. 即 cyclic-AMP에 對한 tannic acid의 효과가 GA₃에 있어서의 효과보다 민감하게 나타났는 데, 이는 前報(Kwon등, 1978)와 同一한 결과로서, amylase 合成 촉진에 있어 cyclic-AMP의 활성이 GA₃의 활성에 크

Table 3. The effects of tannic acid on the induction of amylase activity by GA₃ in barley aleurone layers*

Additions to incubation medium	Amylase activity in medium	
	Unit**	% inhibition
None	40.9	
GA ₃ (10^{-6} M)	146.1	0
GA ₃ (10^{-6} M)+tannic acid($0.346\mu\text{g/ml}$)	126.8	20
GA ₃ (10^{-6} M)+tannic acid($3.46\mu\text{g/ml}$)	119.9	26
GA ₃ (10^{-6} M)+tannic acid($34.6\mu\text{g/ml}$)	113.3	32

*Incubation time of 24 hr.

**The unit of amylase is $1\mu\text{g}$ starch hydrolyzed/min/aleurone layer.

Table 4. The effects of tannic acid on the induction of amylase activity by cyclic-AMP in barley aleurone layers*

Additions to incubation medium**	Amylase activity in medium	
	Unit***	% inhibition
None	25.6	
Cyclic-AMP	30.1	
Cyclic-AMP+Theophylline (MTh)	47.1	0
MTh+tannic acid(0.346µg/ml)	36.6	49
MTh+tannic acid(3.46µg/ml)	31.5	73
MTh+tannic acid(34.6µg/ml)	30.3	78

*Incubation time of 24 hr.

**Cyclic-AMP; 10^{-6} M; theophylline; 1mM.

***The unit of amylase is 1µg starch hydrolyzed/min/aleurone layer.

계 못 미치는 데 反해, 同量의 tannic acid를 처리할 때 비릇된다고 사료된다. 보리에서 acid phosphatase 및 ATPase에 대한 abscisic acid(ABA)의 효과도 이

와 유사한 결과가 보고된 바 있다(Nickelles등, 1971; Earle와 Galsky, 1971; Gilbert와 Galsky, 1972). 또한 GA₃에 의하여 유도된 amylase 자체의 활성에 대한 tannic acid의 영향을 보기 위하여, media에 분비된 (GA₃처리) 효소용액에 tannic acid를 24時間 4°C에서 배양한 결과, 효소 자체의 활성은 아무런 抑制도 보이지 않았다. 그러므로 tannin이 단백질과 結合할 수 있으며, 一部 amylase와 結合될 수 있음은 알려진 사실이나, 본 연구결과 이미 유도되어 media에 分泌되어진 Amylase의 活性은 억제하지 않는 것으로 간주된다.

ADP에 의하여 유도되는 amylase 活性의 增加에 對한 tannic acid의 효과 또한 조사되었다. Table 5는 ADP의 경우도 cyclic-AMP와 같이 tannic acid에 의해 유사한 억제 現象을 보여준다. Jacobson과 Corcoran(1977)은 tannin의 억제효과가 GA₃에 의하여 유도되는 효소활성 촉진에 대하여 競爭的인을 보았으나, tannin의 GA와 구조상 차이때문에 tannin이 一般的이고 특이성이 없이 作用하기 보다는 GA를 要求하는 어떤 과정에 作用할 것이라고 제안한 바 있다. 이에 의해 ADP가 cyclic-AMP와는 다른 기작에 의해 amylase 生成을 促進한다면, ADP 역시 GA를 요구하는 어떤 과정에서 cyclic-AMP와는 달리 다른 과정에서 그 효과를 나타낼 수 있을 것이라 생각할 수 있다.

Tannic acid가 cyclic-AMP에 의하여 반응이 중계되어진다고 가정되는 GA₃에 대하여 길항적으로 作用을 한다면, tannic acid에 의한 억제효과는 고농도의 GA₃ 또는 cyclic-AMP의 첨가에 依하여 完全히 廻復될 수 있을 것이다. Table 6과 7에서 볼 수 있듯이 10^{-6} M의 GA₃ 처리와 5×10^{-6} M의 cyclic-AMP 처리

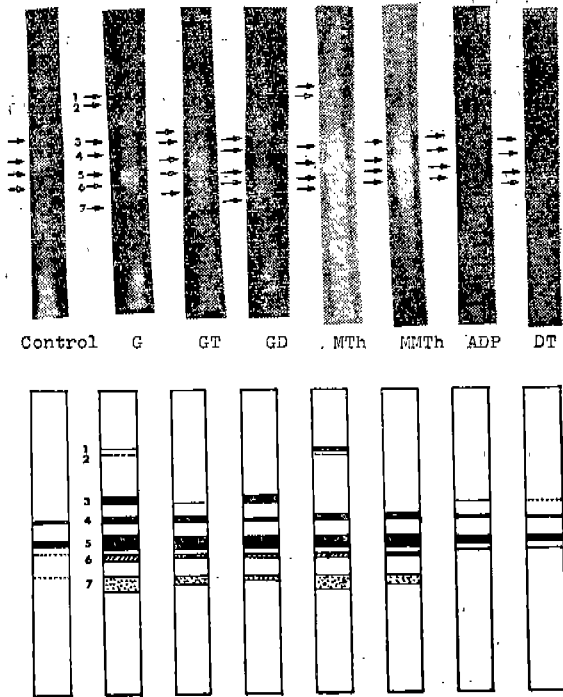


Fig. 1. Electrophoretic patterns of amylase in barley aleurone layers. G; GA₃(10^{-6}):GT;GA₃(10^{-6} M)+tannic acid(3.46µg/ml):GD; GA₃(10^{-6} M)+decursinol (3.46µg/ml): MTh; cyclic-AMP(10^{-6} M)+theophylline(1mM): MTTh; cyclic-AMP(10^{-6} M)+theophylline (1mM)+tannic acid(3.46µg/ml): ADP(10^{-6} M): DT; ADP(10^{-6} M)+tannic acid(3.46µg/ml).

Table 5. The effects of tannic acid on the induction of amylase activity by ADP in barley aleurone layers*

Additions to incubation medium	Amylase activity in medium	
	Unit**	% inhibition
None	29.3	
ADP(10^{-6} M)	34.7	
ADP(10^{-6} M)+theophylline(1mM)(DTh)	38.7	0
DTh+tannic acid(3.46 μ g/ml)	33.0	61

*Incubation time of 24 hr.

**The unit of amylase is 1 μ g starch hydrolyzed/min/aleurone layer.

로서 tannic acid에 의한 抑制를 회복시킬 수 있다. 또한 tannic acid에 의하여 억제된 amylase 활성이 cyclic-AMP의 첨가에 의하여 회복될 수 있음은 (Table. 8) cyclic-AMP의 作用機作이 GA₃의 작용기작과 매우 유사함을 지지한다.

Coumarin이 稔子の 發芽 및 生長에 抑制效果를 나타낸다는 사실은 이미 알려져 있으며 (Goodwin과

Taves, 1950; Goren과 Tomer, 1971; Hiromichi등, 1971), 또한 GA에 대하여 길항적으로 작용한다(Corcoran등, 1972). Pyranocoumarin 유도체인 decursinol 또한 종자의 발아 및 생장을 억제함이 알려졌다 (Lee등, 1976). 이들 化合物들은 tannic acid와 같이 GA₃에 의하여 유도되는 amylase 합성을 억제하였다 (Table 9).

Table 6. The reversibility of the inhibitory effect of tannic acid on GA₃-promoted amylase induction with additional GA₃ in barley aleurone layers*

Additions to incubation medium	Amylase activity in medium	
	Unit**	Relative value
None	32.4	
GA ₃ (10^{-6} M)	173.5	100
GA ₃ (10^{-6} M)+tannic acid(3.46 μ g/ml)	130.7	70
GA ₃ (10^{-6} M)+tannic acid(3.46 μ g/ml)	172.2	99

*Incubation time of 24 hr.

**The unit of amylase is 1 μ g starch hydrolyzed/min/aleurone layer.

Table 7. The reversibility of the inhibitory effect of tannic acid on cyclic-AMP-promoted amylase induction with additional cyclic-AMP in barley aleurone layers*

Additions to incubation medium	Amylase activity in medium	
	Unit**	Relative value
None	16.2	
Cyclic-AMP(10^{-6} M)+theophylline(1mM)	32.5	100
Cyclic-AMP(10^{-6} M)+theophylline(1mM) +tannic acid(3.46 μ g/ml)	26.2	61
Cyclic-AMP(5×10^{-6} M)+theophylline(1mM) +tannic acid(3.46 μ g/ml)	32.8	102

*Incubation time of 24 hr.

**The unit of amylase is 1 μ g starch hydrolyzed/min/aleurone layer.

Table 8. The reversibility of the inhibitory effect of tannic acid on GA₃-promoted amylase induction with additional cyclic-AMP in barley aleurone layers*

Additions to incubation medium	Amylase activity in medium	
	Unit**	Relative value
None	9.5	
GA ₃ (10 ⁻⁶ M)	52.6	100
GA ₃ (10 ⁻⁶ M) + tannic acid(3.46μg/ml)	40.4	72
GA ₃ (10 ⁻⁶ M) + tannic acid(3.46μg/ml) + cyclic-AMP(10 ⁻⁶ M)	50.1	94

*Incubation time of 24 hr.

**The unit of amylase is 1μg starch hydrolyzed/min/aleurone layer.

Table 9. The comparison of inhibitory effects of tannic acid, decursinol, and coumarin on GA₃-promoted amylase induction in barley aleurone layers*

Additions to incubation medium	Amylase activity in medium	
	Unit**	% inhibition
None	24.6	
GA ₃ (10 ⁻⁶ M)	110.0	0
GA ₃ (10 ⁻⁶ M) + tannic acid(3.46μg/ml)	85.7	29
GA ₃ (10 ⁻⁶ M) + decursinol(3.46μg/ml)	82.2	33
GA ₃ (10 ⁻⁶ M) + coumarin(3.46μg/ml)	66.1	51

*Incubation time of 24 hr.

**The unit of amylase is 1μg starch hydrolyzed/min/aleurone layer.

이들 화합물들에 의해, GA₃처리로 유도되는 amylase isozymes에 미치는 영향 및 cyclic-AMP와 ADP가 유도할 수 있는 amylase isozyme 또한 이들의 tannic acid에 의한 영향을 polyacrylamide disc 전기영동법에 의해 추궁하였다. Isozyme band의 수는 약간의 차이를 보이거나 대조구(buffer alone)의 경우 2개의 band가 확실히 나타났으며, 2개의 band (No. 6과 7)는 확실치는 않으나 여러번의 실험결과 약하게 나타남을 볼 수 있었다. GA₃에 의해, 다소의 변이는 있었으나 대체로 7개의 band로 분리가 가능하였으며, cyclic-AMP의 경우 6개, ADP는 4개의 band를 나타냈다. 그러나 GA₃에 비해서 나머지 처리구가 band의 수의 차이를 나타내는 것은 새로이 합성된 α-amylase isozyme band인지, 다른 처리구가 GA₃로 유도된 amylase 활성에 못 미치기 때문에 나타나지 않은 것인지는 확실치 않다. 대조구와 비교하여 강하게 유도된 isozyme은 GA₃ 처리시 No. 1, 2, 3, 6과 7의 5개의 band이며 cyclic-AMP는 No. 1, 2, 6과 7의

4개, ADP는 No. 3과 6의 2개가 강하게 나타났다. Tannic acid를 GA₃와併합처리시 No. 1과 2의 band를 거의 완전히 억제시켰으며, No. 3과 7의 band는 크게 억제되어 희미하게 나타났다. Decursinol의 경우도 tannic acid와 거의 대등소이하게 나타났으나 No. 3 band 대신 No. 4의 band를 억제함이 tannic acid의 경우와 달랐다. 이는 tannic acid와 decursinol이 GA₃에 의해 유도되는 amylase 합성에 서로 다르게 amylase 합성을 유도하는 과정에 作用함을 말하여 준다. Cyclic-AMP와 ADP에 의해 유도된 amylase isozymes도 역시 tannic acid에 의해 억제를 받았는데, GA₃에서와 마찬가지로 bands가 크게 합성의 억제를 받은 것으로 나타났다. Cyclic-AMP와 ADP에 의해 강하게 형성된 isozymes들이 모두 GA₃에 의해 형성된 것이라는 점과 앞시의 논의(Table 3, 4와 5)에서, cyclic-AMP와 ADP는 分明히 서로 다른 기작에 의해 amylase의 합성을 유도하며, GA를 요구하는 어떤 과정에 영향을 줄 수가 있을 것으로 사료된다.

以上的 결과를 要約하여 보면, 檢討된 여러 nucleotides 중 cyclic-AMP와 ADP만이 GA₃와 유사하게 amylase의 合成을 유도할 수 있으며, theophylline의 첨가는 이들 nucleotide의 효과를 보다 促進시킬 수 있었다. Tannic acid는 GA₃와 cyclic-AMP의 誘성에 阻害적으로 작용하나, 一部 isozyme을 더욱 크게 억제한다. 또한 cyclic-AMP와 ADP는 isozyme pattern을 볼 때, amylase 合成 유도 과정에서 서로 다른 작용기작을 가짐을 보여준다.

摘 要

Cyclic-AMP와 GA₃에 의해 誘導된 amylase의 活性을 보리의 糊粉層으로 檢討하였다. 사용된 여러 nucleotide들 중에서 cyclic-AMP와 ADP만이 amylase 活性에 영향을 미쳤으며, theophylline의 첨가는 이들의 活性을 보다 增進시켰다. Tannic acid는 GA₃와 cyclic-AMP에 의해 유도된 amylase 活性을 減少시켰으며, tannic acid에 의해 감소된 誘성은 농도의 GA₃와 cyclic-AMP의 처리로 完全한 廻復을 볼 수 있었다.

Polyacrylamide disc 전기영동을 통한 amylase isozyme pattern은 GA₃ 및 cyclic-AMP에 의해 誘導된 isozyme과 tannic acid에 의해 抑制된 isozyme의 樣狀을 볼 수 있었으며, decursinol과 coumarin은 tannic acid와의 比較로서 使用하였다.

參 考 文 獻

Amrhein, N. 1977. The current status of cyclic AMP in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28 : 123—132.
 Chrispeels, M. J. and J. E. Varner. 1967. On the mode of action of gibberellic acid and abscisic acid in aleurone layers of barley. *Plant Physiol.* 42 : 1008—1016.
 Corcoran, M. R., T. A. Geissman, and B. O. Phinney. 1972. Tannins as gibberellin antagonists. *Plant Physiol.* 49 : 323—330.
 Doane, W. W. 1967. Quantitation of amylases in *Drosophila* separated by acrylamide gel electrophoresis. *J. Exp. Zool.* 164 : 363—378.
 Earle, K. M. and A. G. Galsky. 1971. The action of cyclic AMP on GA₃ controlled responses. II. Similarities in the induction of barley endosperm ATPase activity by gibberellic acid and 3',5'-adenosine monophosphate.

Plant & Cell Physiol. 12 : 727—732.
 Galsky, A. G. and J. J. Lippincott. 1969. Promotion and inhibition of α -amylase production in barley endosperm by cyclic 3',5'-adenosine monophosphate and adenosinediphosphate. *Plant & Cell Physiol.* 10 : 607—620.
 Gilbert, M. L. and A. G. Galsky. 1972. The action of cyclic-AMP on GA₃ controlled responses. III. Characteristics of barley endosperm acid phosphatase induction by gibberellic acid and cyclic 3',5'-adenosine monophosphate. *Plant & Cell Physiol.* 13 : 867—873.
 Goodwin, R. H. and C. Taves. 1950. The effect of coumarin derivatives on the growth of *Avena* roots. *Am. J. Bot.* 37 : 224—231.
 Goren, R. and E. Tomer. 1971. Effects of seselin and coumarin on growth, indoleacetic acid oxidase, and peroxidase, with special reference to cucumber (*Cucumis sativa* L.) radicles. *Plant Physiol.* 47 : 312—316.
 Green, E. and M. R. Corcoran. 1975. The inhibitory action of five tannins on growth induced by several gibberellins. *Plant Physiol.* 56 : 801—806.
 Harada, J. and H. Nakayama. 1974. The inhibitory effect of tannic acid on gibberellic acid-induced growth of rice. *Proc. Crop. Soc. Jap.* 43 : 493—497.
 Hiromichi, O., I. Kozo, and M. Shingo. 1971. Inhibitory effects of coumarin on rice seed germination and seedling growth in relations to respirations. *Nippon Dojo-Hirogaku. Zasshi* 42 : 345—348.
 Jacobson, A. and M. R. Corcoran. 1977. Tannins as gibberellin antagonists in the synthesis of α -amylase and acid phosphatase by barley seeds. *Plant Physiol.* 59 : 129—133.
 Jost, J. P. and H. V. Rickenberg. 1971. Cyclic AMP. *Ann. Rev. Biochem.* 40 : 741—774.
 Lee, C. B., M. J. Lee, Y. M. Kwon, and H. J. Chi. 1976. The effect of decursin and decursinol on growth and germination of plants. *Kor. J. Bot.* 19 : 7—13.
 Nickells, M. W., G. M. Schaefer, and A. G. Galsky. 1971. The action of cyclic-AMP on GA₃ controlled response. I. Induction of barley endosperm protease and acid phosphatase activity by cyclic 3',5'-adenosine monophosphate. *Plant & Cell Physiol.* 12 : 717—725.
 Pollard, C. J. 1970. Influence of gibberellic acid on the incorporation of 8-¹⁴C adenine into adenosine 3',5'-cyclic monophosphate in barley aleurone layers. *Biochim. Biophys. Acta* 201 : 511—512.
 Robison, G. A., R. W. Butcher, and E. W. Sutherland. 1968. Cyclic AMP. *Ann. Rev. Biochem.* 37 : 149—174.
 Vandepuete, J. and R. C. Huffaker. 1971. Enzymatic hydrolysis of cyclic 3',5'-adenosine monophosphate in barley half-seeds. *Plant Physiol. suppl.* 47 : 33.
 _____, _____, and R. Alvarez. 1973. Cyclic nucleotide phosphodiesterase activity in barley seeds. *Plant Physiol.* 52 : 278—282.

(1978년 6월 25일 접수)