

## *Anabaena*의 광합성 전자전달 활성화에 미치는 Simazine의 억제효과

權赫東·李蕙珠·鮮于洋一·李鎭範\*·朴仁虎  
(동아대학교 자연대 생물학과, 동의대학교 자연대 생물학과\*)

### Inhibitory Effect of Simazine on Photosynthetic Electron Transport Activity in *Anabaena inaequalis*

Kwon, Hyuk Dong, Hae Joo Lee, Yangil Sunwoo, Chin Bum Lee\* and In Ho Park

(Department of Biology, College of Natural Sciences, Dong-A University, Pusan and

\*Department of Biology, College of Natural Sciences, Donggeui University, Pusan)

#### ABSTRACT

Effects of simazine [2-chloro-4,6-bis(methylamino)-s-triazine] on the photochemical reactions of isolated spinach chloroplasts and crude thylakoids of *Anabaena inaequalis* UTEX B-381 were compared.

Simazine inhibited photosynthetic O<sub>2</sub> evolution and increased the chlorophyll fluorescence in whole cells of *Anabaena*. The electron transfer from diphenylcarbazine to 2,6-dichlorophenolindophenol was inhibited by simazine treatment in spinach chloroplasts, but not in crude thylakoids of *Anabaena*. In spinach chloroplasts, the chlorophyll fluorescence was increased by simazine treatment in the presence of diphenylcarbazine and ferricyanide, but not in the presence of diphenylcarbazine and silicomolybdate. In crude thylakoids of *Anabaena*, simazine treatment did not increase the chlorophyll fluorescence in the presence of either diphenylcarbazine and silicomolybdate, or diphenylcarbazine and ferricyanide.

These results suggest that the inhibitory site of simazine on photosynthetic electron transport chain of *Anabaena* is different from that of spinach chloroplasts. And there may be a possibility that the inhibition site of simazine in *Anabaena* lies on the donor side of photosystem II, before the site of electron donation by diphenylcarbazine.

#### 서 론

상업적으로 사용되고 있는 제초제들이 식물의 세포분열과 생장을 저해하기도 하지만(Saxena and King, 1988), 대부분 제초제의 1차 작용은 식물체내의 광합성기구에 관계하는 화합물의 생합성과정을 방해하거나 광합성기능을 저해하는 것으로 알려져 있으며, 광합성과정 중에서도 특히 전자전달계를 강하게 억제하는 것으로 보고되고 있다 (Arntzen *et al.*, 1983; Oettmeir and

---

본 연구는 1987년도 문교부 기초과학 특성화연구비의 일부 지원에 의해 이루어짐.

Masson, 1980; Trebst and Draber, 1979; Trebst *et al.*, 1983). 이들 중 광범위하게 사용되는 triazine계, phcnol계와 urea계 제초제의 기능에 대하여 많은 연구가 이루어지고 있는데, 이 계통의 제초제들은 주로 고등식물에서 분리한 엽록체에서 전자전달활성을 저해하거나 (Nakatani *et al.*, 1983; Rau and Grimme, 1971; Oettmeier *et al.*, 1983) 엽록소형광을 증가시키거나 (Bohme *et al.*, 1981; Brewer *et al.*, 1979; Devlin *et al.*, 1983; Richard *et al.*, 1983) 카로테노이드, 엽록소 및 틸라코이드막구성 지질의 광산화를 촉진하거나 (Ridley, 1982; Sandmann and Boger, 1982), 광인산화과정을 저해하는 것으로 (Ridley, 1983) 알려져 있다.

한편 전자전달계에 대한 제초제의 저해부위와 작용양식에 대한 연구로서는, 제초제가 단백질질의 특수한 기능적인 결합부위에 결합함으로써 그 단백질의 형태적인 변화를 초래하게 되고 이로 인하여 PQ의 midpoint potential이 변화됨으로써 PQ의 재산화가 방해되거나 직접적인 PQ antagonist로 경쟁하는 등의 과정을 통해서 광계 II의 활성을 억제하거나 (Bouges-Bocquet, 1973; Velthuys and Amesz, 1974; Velthuys, 1981), 전자전달계의 2차 전자 수용체인 "B" 수준에 작용하여 "B"의 산화환원전위를 감소시킨 결과로 Q에 의한 "B"의 환원이 일어나지 않기 때문 (Mullet and Arntzen, 1981; Pfister and Arntzen, 1979; Renger, 1979)이라고도 주장되고 있다. 그런데 광계 II에 대한 제초제의 이와같은 연구의 대부분이 분리 엽록체를 대상으로 이루어져 왔으며 다른 여러가지 조류식물에서도 이같은 광합성저해현상이 나타나는 것으로 계속 보고되고 있기는 하나 (Astier *et al.*, 1979; Allen *et al.*, 1983), 일부 연구자들이 남조세포를 대상으로 광계 II에 대한 제초제의 광합성저해효과를 조사하는 과정에서 urea계인 DCMU[3-(3,4-dichlorophenyl)-N-N-dimethylurea]의 작용부위가 일반적으로 분리엽록체를 대상으로 한 연구에서 보고된 것처럼 광계 II의 환원부위에 있는 것이 아니라 산화부위에 작용하여 전자전달을 억제할 가능성도 있다고 보고되었다 (Codd and Cossar, 1978; Schmid and Lehmann-Kirk, 1977).

이에 본 연구는 남조류인 *Anabaena*의 광합성작용에 대한 simazine [2-chloro-4,6-bis(methylamino)-s-triazine]의 저해효과를 분리엽록체와 비교하여 조사함으로써, urea계 제초제와 그 작용성이 유사하다고 알려져 있는 triazine계 제초제의 광합성저해기작의 일부를 규명하고자 하였다.

## 재료 및 방법

**실험재료 및 배양조건.** 본 실험에 사용한 *Anabaena inaequalis* (UTEX B-381)는 텍사스 대학에서 분양받았고 시금치 (*Spinacia oleracea*)는 시중에서 구입하였다. *Anabaena*는 Steiner (1971)의 처방에 따른 배양액에 접종하여 5,000 lux의 광하에서 150 rpm의 속도로 25°C에서 진탕배양하였고 생장율은 685 nm에서의 흡광도로서 측정하였다.

**엽록체 및 틸라코이드 조분획 추출.** 시금치 엽록체의 추출은 Kuwabara와 Murata (1982)의 방법을 변형하여 사용하였다 (Park, 1987). *Anabaena*에서의 틸라코이드 조분획의 추출은 Allen 등 (1983)의 방법에 따라 시행하였는데, 5,000×g에서 15분간 원심분리하여 세포를 모은 후 5 mM MgCl<sub>2</sub>를 포함하는 50 mM Tricine-NaOH (pH 7.5) 완충액으로 세척한 후 다시 5,000×g에서 10분간 원심분리하고 같은 완충액으로 현탁한 다음 초음파마쇄기 (US-300, Japan)로서 30초 간격으로 3초간 3분 마쇄한 후 이를 동일한 양의 10 mM NaCl, 10 mM MgCl<sub>2</sub>, 100 mM

sorbitol을 포함하는 10 mM Tricine-NaOH (pH 7.5)완충액으로 재현탁하였다. 현탁액을 1,000×g에서 1분간 원심분리하여 세포파편을 제거한 다음 이 상등액을 27,000×g에서 10분간 원심분리하는 과정을 2번 시행한 후의 침전물을 틸라코이드 조분획으로 간주하여 본 실험에 사용하였다.

**전자전달계활성측정.** 전자전달 활성은 Clark형의 산소전극을 사용하여 산소발생량으로 측정하거나 (Park, 1987), 0.1 mM DPC (diphenylcarbazine)를 전자공여체로 한 경우의 DCIP (dichlorophenolindophenol) 환원율로써 측정하였다.

**엽록소형광측정.** 상온에서의 엽록소형광방출양상은 Satoh 등(1977)의 방법을 변형하여 측정하였다 (Park and Kwon, 1986).

**엽록소정량.** Mackinney (1941)의 방법에 따랐다.

### 결과 및 고찰

Fig. 1은 *Anabaena*를 6일간 배양하면서 배양액속에 첨가한 simazine의 농도에 따른 *Anabaena*의 성장정도를 비교한 것이다. 배양액에 첨가된 simazine의 농도가 증가함에 따라 *Anabaena*에

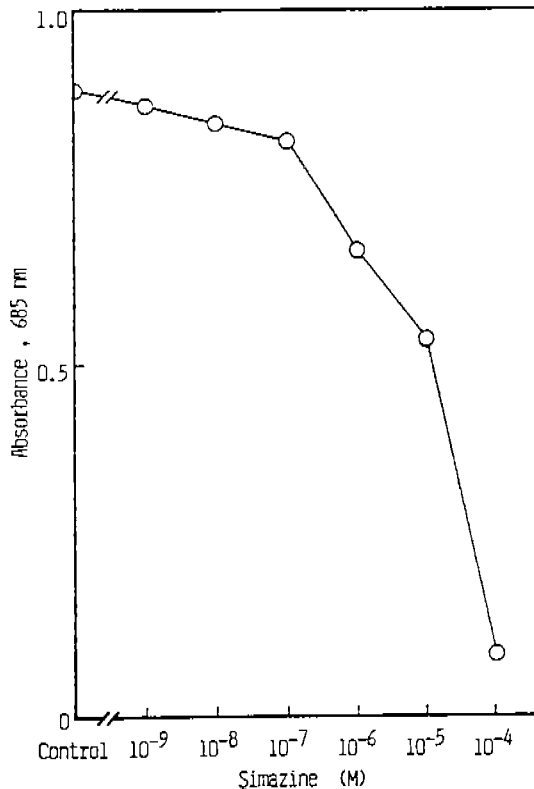
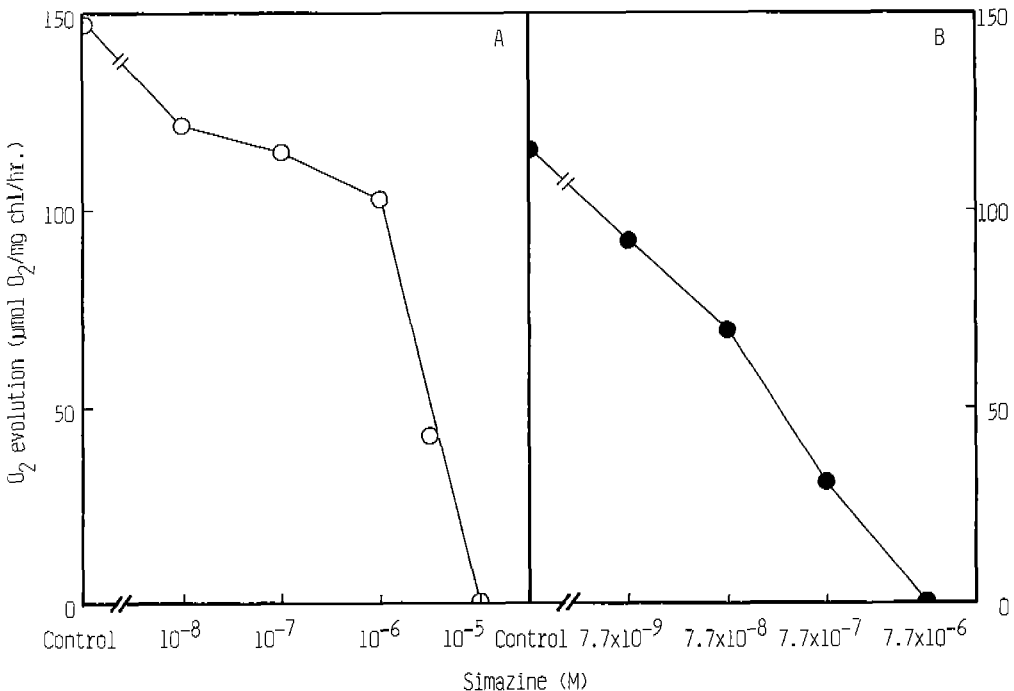


Fig. 1. Effect of simazine on the growth of *Anabaena*.

대한 성장저해효과가 점차 크게 나타났는데, 약  $10^{-5}$ M에서 50%의 성장저해효과가 있었고  $10^{-4}$ M에서 거의 완전히 생장이 억제되었다.

지금까지 조사된 바로는 triazine계 제초제는 분리엽록체에서 Hill반응을 억제한다고 알려져 있다(Ahrens *et al.*, 1981). 본 실험에서 분리한 시금치엽록체와 *Anabaena*세포의 산소발생반응에 대한 simazine의 효과를 조사한 결과는 Fig. 2와 같다. 시금치 엽록체와 6일 동안 정상배지에서 배양한 *Anabaena*세포에 simazine을 처리할 경우 공히 산소발생반응이 억제되었는데 시금치 엽록체의 경우 약  $7.7 \times 10^{-8}$  M에서 50%의 억제효과가 나타났고, *Anabaena*세포의 경우 약  $2.5 \times 10^{-6}$  M에서 50%의 억제효과를 볼 수 있었다.

Fig. 3는 정상배지에서 성장시킨 *Anabaena*세포에 simazine을 처리하였을 때의 엽록소형광치를 측정했던 것인데 처리한 simazine의 농도가 증가함에 따라 형광치가 점차 증가함을 볼 수 있었고  $10^{-4}$  M처리시 엽록소형광치가 약 1.3배 가량 증가하였다. 이같은 사실은 Richard등 (1983)이 atrazine처리시 콩잎조직의 형광이 증가함을 보고한 것과 유사하다고 보여진다. 일반적으로 엽록소형광은 광화학반응계의 전자전달기구가 단절될 때 증가하는데 엽록소형광이 증가하는 현상은 Q의 환원상태와 유관하다(Aoki and Katoh, 1983; Govindjee and Papageorgiou, 1971). 그러므로 이와 같은 엽록소형광증진효과는 simazine이 *Anabaena*세포의 전자전달반응을 저해한



**Fig. 2.** Effect of simazine on photosynthetic O<sub>2</sub> evolution in isolated spinach chloroplast (B) and *Anabaena* cells (A). Spinach chloroplasts were suspended in 50 mM HEPES-NaOH (pH 7.6) containing 300 mM sucrose, 10mM NaCl, and 0.05% BSA. *Anabaena* cell were harvested by centrifugation and suspended in fresh growth medium.

결과 Q의 상태에 영향을 미친 것으로 사료된다.

Fig. 4는 *Anabaena*의 틸라코이드 조분획과 시금치엽록체에서 DPC를 인공적 전자공여체로 하고 DCIP를 전자수용체로하였을 때의 전자전달활성을 측정하여 비교한 것이다. *Anabaena* 틸라코이드 조분획에 simazine을 처리하였을 때 DPC-DCIP로 이루어지는 전자전달반응에 대한 저해효과가 나타나지 않았다. 이에 비하여 시금치 분리엽록체의 경우 simazine의 농도가 점차 증가함에 따라 DCIP환원율이 현저히 감소하였는데  $7.7 \times 10^{-5}$  M에서 약 75%의 감소를 보였다. 이와같은 결과는 simazine이 분리엽록체에서는 DPC-DCIP로 이어지는 전자전달과정을 저해하지만 *Anabaena*의 틸라코이드 조분획에서는 DPC-DCIP사이에서는 저해부위가 없음을 시사하는데, 이것은 DCMU가 남조류에서 DPC-DCIP 혹은 DPC-FeCy (potassium ferricyanide)로 가는 과정을 저해하지 못한다고 보고한 사실 (Codd and Cossar, 1978; Schmid and Lehmann-Kirk, 1977)과 유사하다.

광합성기구가 빛을 받을 때 나타내는 현상의 하나로써 엽록소형광이 있는데 상온에서의 형광방출은 주로 광계 II의 변화를 추적하는데 중요한 수단이 된다 (Govindjee and Papageorgiou, 1971). Fig. 5는 분리한 시금치엽록체의 엽록소형광에 미치는 simazine의 영향을 조사한 것이다. 엽록체에 광을 조사하면 전자전달기구의 활성이 저해될때 형광이 증가하는데 본 실험에서 분리한 엽록체에 인공적인 전자수용체와 공여체인 DPC + SiMo (silicomolybdate)을 첨가하면 형광치가 감소함을 볼 수 있다. 그런데 여기에 simazine을 첨가한 결과 형광치에는 큰 변화가

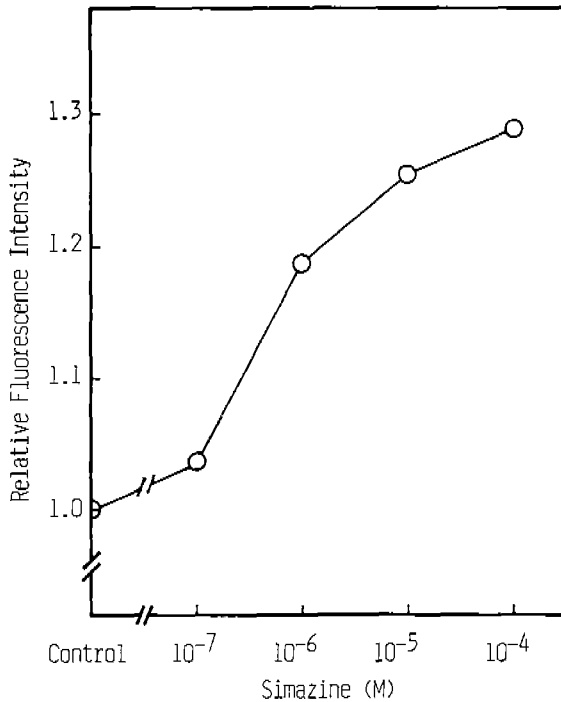


Fig. 3. Effect of simazine on fluorescence intensity in *Anabaena* whole cells.

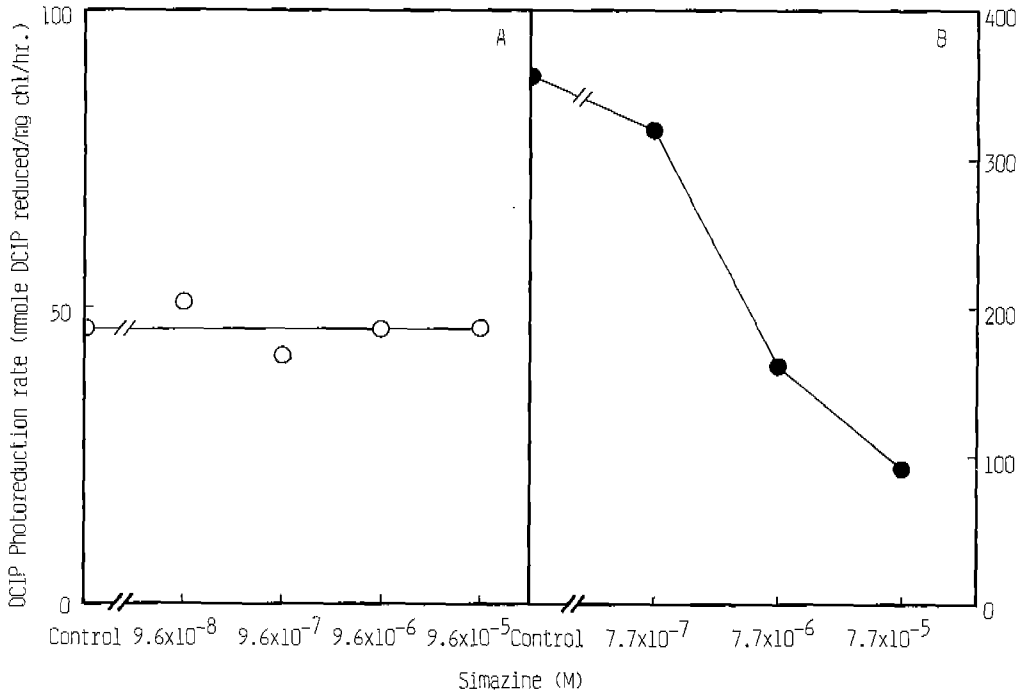
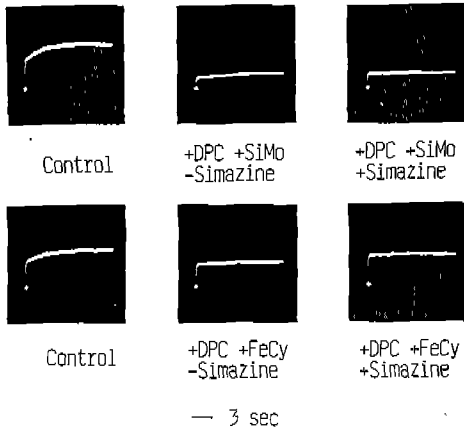


Fig. 4. Effect of simazine on electron transport (DPC → DCIP) activity in spinach chloroplasts (B) and crude *Anabaena* thylakoids (A).

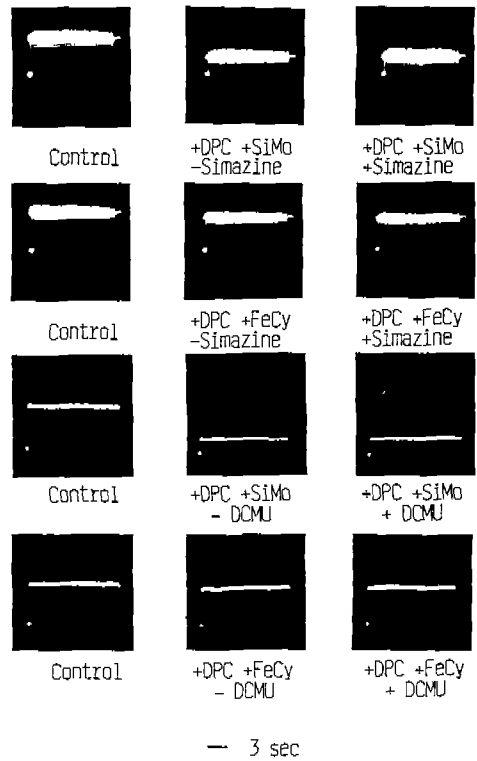
없었다. 이는 simazine이 DPC-SiMo로의 전자전달과정을 저해하지는 못한다는 것을 시사한다고 볼 수 있다. 이에 비하여 DPC+FeCy를 첨가한 후 다시 simazine을 처리한 경우를 보면, DPC-FeCy첨가시 역시 형광이 감소하나 여기에 다시 simazine을 첨가하면 형광치가 증가하는 것을 볼 수 있었는데 이는 simazine이 전자전달과정 중 SiMo가 전자를 받는 부위와 FeCy가 전자를 받는 부위 사이에 저해작용을 나타내는 것을 시사하는 것이다. 이것은 일반적으로 triazine계 제초제가 엽록체의 전자전달경로중의 "B" 혹은 "PQ"수준에서 그 저해작용을 나타낸다는 주장 (Trebst and Draber, 1979)과 일치한다.

Fig. 6은 *Anabaena*세포를 파괴하여 얻은 틸라코이드 조분획의 엽록소형광에 대한 simazine과 DCMU의 영향을 조사한 것이다. 틸라코이드분획에 DPC+SiMo를 첨가하면 형광치가 감소하였는데 여기에 다시 simazine이나 DCMU를 첨가하여도 형광치의 증가는 나타나지 않았다. 또 틸라코이드 조분획에 DPC+FeCy를 첨가하면 역시 약간의 형광치 감소가 나타났는데 여기에 다시 simazine이나 DCMU를 첨가하더라도 역시 형광치의 증가는 관찰되지 않았다. 이와같은 사실은 simazine이 *Anabaena*의 틸라코이드 조분획에서 일어나는 DPC-SiMo과 DPC-FeCy로의 전자전달과정에는 저해작용을 나타내지 않을 가능성을 시사한다고 볼 수 있다. 이것은 DCMU가 남조류의 광합성을 저해하는 부위가 고등식물과 다르다는 주장 (Codd and Cossar, 1978; Schmid and Lehmann-Kirk, 1977)과 같은 결과로 보여진다.

이상의 실험결과를 종합해 보면 simazine이 남조류의 광합성전자전달을 저해하는 기능은 분



**Fig. 5.** Effect of simazine (0.1mM) on fluorescence rise curve in isolated spinach chloroplasts in the presence of DPC (0.1 mM) and SiMo (0.1 mM)/FeCy (0.1 mM).



**Fig. 6.** Effect of simazine (0.1 mM) and DCMU (0.1 mM) of chlorophyll fluorescence in crude thylakoid membranes of *Anabaena* in the presence of DPC (0.1 mM) and SiMo (0.1 mM)/FeCy (0.1 mM).

리엽록체에서와는 달리, DPC에 의한 전자공여부위에서 SiMo, DCIP, 혹은 FeCy로의 전자수송경로에 대해서는 저해작용을 나타내지 못한다는 사실을 형광실험결과 (Figs. 5, 6)에서 볼 수가 있으며 이와같은 결과는 DCIP환원실험에서도 역시 나타나 있다 (Fig. 4). 그러므로 이같은 사실은 고등식물의 경우 simazine이 PQ부근에서 저해작용을 하지만 남조류에서는 광계 II의 산화부위 중에서 DPC에 의한 전자공여부위 이전의 과정을 저해한다는 것을 시사한다고 볼 수 있겠다.

### 적 요

Triazine계 제초제인 simazine이 분리엽록체와 남조류(*Anabaena inaequalis*)의 광합성 전자전달과정에 미치는 억제효과를 조사하였다. 배양 중에 simazine을 처리한 경우 생장이 크게 억제되었다. 그리고 남조세포에 simazine을 처리한 결과 광합성적 산소발생반응이 크게 억제되었으며 엽록소 형광치가 증가하였다.

분리한 시금치엽록체와 *Anabaena*의 틸라코이드 조분획에 simazine을 처리한 경우 엽록체의 경우 DPC-DCIP로의 전자전달이 저해를 받았으나 *Anabaena* 틸라코이드 조분획의 경우는 저해를 받지 않았다. 또 엽록소형광을 조사한 결과 분리엽록체에서는 DPC/SiMo가 존재하는 상태에서 simazine을 처리한 경우 엽록소형광치가 증가하지 않으나, DPC/FeCy가 존재하는 경우에는 형광치가 증가 되었다. 이에 반하여 *Anabaena* 틸라코이드 조분획의 경우 DPC/SiMo, 혹은 DPC/FeCy 존재하에서는 simazine의 형광증진효과가 나타나지 않았다. 이와같은 결과는 simazine의 전자전달제에 대한 저해부위가 고등식물의 엽록체와 남조류의 경우 다르다는 것을 시사한다고 볼 수 있으며 남조류에서의 저해부위는 DPC에 의한 전자공여위치 이전에 존재할 가능성이 많다고 하겠다.

### 참 고 문 헌

- Ahrens, et al. 1981. Chlorophyll fluorescence assay for the determination of triazine resistance. *Weed Science* **29**(3): 316-322
- Allen, M.M., A.C. Turnburke, E.A. Lagace and K.E. Steinback. 1983. Effects of photosystem II herbicides on the photosynthetic membranes of the cyanobacterium *Aphanocapsa* 6308. *Plant Physiol.* **71**: 388-392.
- Aoki, M. and S.Katoh. 1983. Size of the plastoquinone pool functioning in photosynthetic and respiratory electron transport of *Synechococcus* sp. *Plant Cell Physiol.* **24**(8): 1379-1386.
- Arntzen, C.J., K.E. Steinback, W. Vermaas and I. Ohad. 1983. Molecular characterization of the target sites for herbicides which affect photosynthetic electron transport. Pestic. Chem. Vol. 3. J. Miyamoto and P.C. Kearney (eds.). Pergamon Press, New York.
- Astier, C., C. Vernotte, M. Der-Vartanian and F.J. Espardellier. 1979. Isolation and characterization of two DCMU-resistant mutants of the blue-green alga *Aphanocapsa* 6714. *Plant Cell Physiol.* **20**(8): 1501-1510.
- Bohme, H., K.J. Kunert and P. Boger. 1981. Site of herbicidal action on photosynthesis: A fluorescence assay study. *Weed Science* **29**: 371-375.
- Bouges-Bocquet, B. 1973. *Biochim. Biophys. Acta* **314**: 250-256. Cited in Oettmeier, W. et al., 1983. Evidence for two different herbicide binding proteins at the reducing side of photosystem II. Pestic. Chem. Miyamoto, J. and P.C. Kearney (eds.). Vol. 3, Pergamon Press, New York.
- Brewer, P.E., C.J. Arntzen and F.W. Slife. 1979. Effects of atrazine, cyanazine, and procyazine on the photochemical reactions of isolated chloroplasts. *Weed Science* **27**(3): 300-308.
- Codd, G.A. and J.D. Cossar. 1978. The site of inhibition of photosystem II by 3-(3,4-Dichlorophenyl)-N-N'-Dimethylurea in thylakoids of the cyanobacterium *Anabaena cylindrica*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* **83**(1): 342-346.
- Dvlin, R.M., A.J. Murkowski, I.I. Zbiec, S.J. Karczmarczyk and E.M. Skorska. 1983. Influence of buthidazole, diuron, and atrazine on some light reactions of photosynthesis. *Weed Science* **31**: 879-883.
- Govinjee, R. and G. Papageorgiou. 1971. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: Fluorescence transients. In, *Photophysiology*. A.C. Giese (ed.). Vol. 6, Academic Press, New York. pp. 1-46.



- Kuwabara, T. and N. Murata. 1982. Inactivation of photosynthetic oxygen evolution and concomitant release of three polypeptides in the photosystem II particles of spinach. *Plant Cell Physiol.* **23**(3): 533-599.
- Mackinney, G. 1941. Absorption of light by chlorophyll solutions. *J. Biol. Chem.* **220**: 315-322.
- Mullett, J.E. and C.J. Arntzen. 1981. Identification of 32-34 kilodalton polypeptide as a herbicide receptor protein in photosystem II. *Biochim. Biophys. Acta* **635**: 236-248.
- Nakatani, H.Y., K. Satoh, K. Steinback and C.J. Arntzen. 1983. Characterization of a 32 kilodalton herbicide-binding polypeptide. *Pesticide Chemistry*. J. Miyamoto and P.C. Kearney (eds.). Vol 3, Pergamon Press, New York. pp. 171-176.
- Oettmeier, W. and K. Masson. 1980. Synthesis and thylakoid membrane binding of the radioactively labeled herbicide dinoseb. *Pestic. Chem. Physiol.* **14**: 86-97.
- Oettmeier, W., K. Masson, C. Fedtke, J. Konze, and R.R. Schmidt. 1983. Evidence for two different herbicide binding proteins at the reducing side of photosystem II. *Pestic. Chem. J.* Miyamoto and P.C. Kearney (eds.). Vol. 3, Pergamon Press, New York.
- Park, I.H. and Y.M. Kwon. 1986. Effect of cupric sulfate on the chlorophyll fluorescence in isolated chloroplasts from chinese cabbage. *Korean Biochem. J.* **19**(3): 207-212.
- Park, I.H. and Y.M. Kwon. 1986. Effect of cupric sulfate on the chlorophyll fluorescence in isolated chloroplasts from chinese cabbage. *Korean Biochem. J.* **19**(3): 207-212.
- Park, I.H. 1987. Effect of cupric ion on the PSII activity in isolated chinese cabbage chloroplasts. *Korean J. Bot.* **30**(3): 181-187.
- Pfister, K. and C.J. Arntzen. 1979. The mode of action of photosystem II-specific inhibitors in herbicide-resistant weed biotypes. *Z. Naturforsch.* **34c**: 996-1009.
- Renger, G. 1979. Studies about the mechanism of herbicidal interaction with photosystem II in isolated chloroplasts. interaction with photosystem II in isolated chloroplasts. *Z. Naturforsch.* **34c**: 1010-1014.
- Richard, E.P., J.R. Goss, C.J. Arntzen and F.W. Slife. 1983. Determination of herbicide inhibition of photosynthetic electron transport by fluorescence. *Weed Science.* **31**: 361-367.
- Ridley, S.M. 1982. Carotenoid and herbicide action. In, *Carotenoid Chemistry and Biochemistry*. G. Britton, and T.W. Goodwin (eds.). Pergamon Press, Oxford and New York. pp. 353-469.
- Ridley, S.M. 1983. Interaction of chloroplasts with inhibitors. *Plant Physiol.* **72**: 461-468.
- Sandmann, G. and P. Boger. 1982. Mode of action of herbicidal bleaching. In, *Biochemical Responses Induced by Herbicides*. Moreland, D.E. *et al.* (eds.). ACS Symposium Series No. 181. Amer. Chem. Soc. Washington D.C.
- Saxena, P.K. and J. King. 1988. Herbicide resistance in *Datura innoxia*: Cross-resistance of sulfonylurea-resistant cell lines to imidazolinones. *Plant Physiol.* **86**: 863-867.
- Schmid, G.H. and U. Lehmann-Kirk. 1977. Photooxidation reactions of diphenylcarbazide and their DCMU-sensitivity in thylakoids of the blue-green alga *Oscillatoria chalybea*. *Arch. Microbiol.* **115**: 265-269.
- Steiner, R.Y., R. Kisana, M. Mandel and G. Cohen-Bazire. 1971. *Bacteriol. Rev.* **35**: 171-205. Cited in Meidner, H. (1984). *Class Experimental Plant Physiology* George Allen & Unwin Pub., London. pp. 20-21.

- Trebst, A. and W. Draber. 1979. Structure activity correlations of recent herbicides in photosynthetic reactions. *In*, *Advances in Pesticide Science Part II. Synthesis of pesticides chemical structure and biological activity, natural products with biological activity.* H. Geissbuhler (eds.). pp. 223-234.
- Trebst, A., W. Draber, and W.T. Donner. 1983. Mode of action and MO calculation of two classes of herbicides interacting with the reducing side of photosystem II. *Pestic. Chem. J.* Miyamoto, and P.C. Kearney (eds.). Vol 3, Pergamon Press, New York. pp. 85-90.
- Velthuys, B.R. and J. Amesz. 1974. *Biochim. Biophys. Acta* **333**: 85-94. Cited in Oettmeier, W. et al. 1980. Evidence for two different herbicide binding proteins at the reducing side of photosystem II. *Pestic. Chem. J.* Miyamoto, and P.C. Kearney (eds.). Vol. 3, Pergamon Press, New York.
- Velthuys, B.R. 1981. *FEBS Lett.* **126**: 277-281. Cited in Trebst, A. et al. 1983. Mode of action and MO calculation of two classes of herbicides interacting with the reducing side of photosystem II. *Pestic. Chem. J.* Miyamoto and P.C. Kearney (eds.). Vol. 3, Pergamon Press, New York.

(1988. 5. 20. 接受)