

Decursinol 처리에 따른 보리 유식물의 전자전달 활성과 엽록소-단백질 복합체의 변화에 대하여

全 鉉 植 · 李 鎭 範
(東義大學校 自然科學大學 生物學科)

Changes of Chloroplast-Mediated Electron Transport Activity and Chlorophyll-Protein Complexes in Barley Seedlings by Decursinol

Chun, Hyun Sik and Chin Bum Lee
(Department of Biology, Dongeui University, Pusan)

ABSTRACT

The effects of decursinol and decursin on chloroplast-mediated electron transport and phosphorylation in barley seedlings were investigated in comparison with coumarin in the dark or light. The changes of CP-complexes were also studied. Decursinol, decursin and coumarin caused marked inhibitory effects on germination of seed and electron transport and phosphorylation activity of seedling. The following order of inhibitory effectiveness was exhibited; decursinol > coumarin > decursin. Loss of chlorophyll and decrease of electron transport activity were retarded in the dark, but were reversely accelerated in the light by these three chemicals. The changes of CP-complex patterns were also similar to effects on chlorophyll content and the electron transport activity. These opposite effects in the dark and light suggest that these three chemicals act as natural growth retardants rather than cytokinins or growth inhibitors.

Abbreviation: BSA, bovine serum albumin; FeCy, potassium ferricyanide; LHCP, light harvesting chlorophyll protein complex; MV, methyl viologen; p-PD, p-phenylcnediamine; PS, photosystem; SDS-PAGE, sodium dodecyl sulfate polyacrylamide gel electrophoresis.

서 론

Secondary metabolite는 일반적으로 그들이 생성되는 생물체의 생장, 분화 및 생식에 수반되는 일차적인 생화학적 활성에 직접 기능을 하지 않는 자연산물로 알려졌으나, 최근 많은 이차대사산물이 진화과정중 종을 유지하는 필수적 역할을 담당한다는 증거가 많이 보고되고 있다 (Bell, 1981). 이들 수많은 이차대사산물들은 진화의 결과 식물에 의해 합성되어지나, 일부는 그들을 합성하는 식물의 경쟁적인 적응을 증가시키는 반면에 일부는 어떠한 선택적 장점을 식물체에 주지 못함으로써 그 식물체가 소멸되거나 보다 적응된 형태에 의해 대체되기도 한다

본 연구는 1987년도 한국과학재단 연구비에 의해 수행되었음.

(Bell, 1981). 현재 식물생화학적인 관점은 이들이 식물의 생장과 발달에 미치는 영향 및 식물체내에서의 생합성에 두고있다. 특히 coumarin은 자연계에 500여종이 발견되어졌으며 (Brown, 1978), 수백종이 실험실에서도 합성되어지고 있다. 이들은 항응고제등 약리적인 처리 등으로 사용되나, 생화학적인 특성은 아직 많이 이루어지지 않고 있는 실정이다. Coumarin이 식물의 대사과정에 미치는 영향을 IAA-oxidase활성 증대(Goren and Tomer, 1971; Lee *et al.*, 1976) 및 α -amylase 활성 억제등(Khan, 1969; Lee *et al.*, 1976) 여러 효소들에 대한 효과 뿐만 아니라, GA와 상호 경쟁함으로써 발아율을 감소시키고, 또한 식물색소의 생합성 억제등 다양한 대사과정에 관련되어 있는 것으로 알려지고 있다(Knypl and Kulaeva, 1970a). 한편 coumarin은 광합성과 광인산화반응에 영향을 미치는 것으로 보고된 바 있으며(Yakushkina and Starikova, 1977), 특히 발아중의 밑에서 plastoquinone 과 ubiquinone의 생합성을 감소시키는 것으로 알려졌고(Berndorfer-Kraszer and Telegdy-kovats, 1974), 전자전달계의 uncoupler로써 작용한다기 보다는 ATP합성을 직접 억제한다는 보고(Moreland and Novitzky, 1987)가 있었다.

Decursinol과 decursin은 pyranocoumarin의 유도체로서 *Angelica* 에서 발견되는 자연산물이다. 이들 역시 약리적인 활성은 몇가지 보고된 바 있으나(Chi *et al.*, 1970), 생물학적인 활성은 amylase활성 억제 및 측근 발생에 대한 보고(Lee *et al.*, 1976)이외는 아직 밝혀진 바가 없다.

따라서 본 연구는 decursinol과 decursin의 광화학활성과 광인산화반응에 미치는 영향을 coumarin과 비교하여 정상조건하에 생육된 보리 유식물에서 분리한 엽록체로서 조사하고, 암처에서 자란 보리 유식물을 이용하여 엽록소의 합성과 상실에 따른 엽록소-단백질 복합체 변화를 조사함으로써 이들 이차대사산물이 광반응계에 미치는 영향의 일부를 알아보고자 하였다.

재료 및 방법

재료식물의 확보. Light chamber(25°C)에서 vermiculite에 심은 보리종자(*Hordeum vulgare* L. cv Youngsan)를 암처에서 2일간 발아시킨 후, 7일간 배양하여 자란 보리 유식물의 잎 상층부 5cm를 1cm씩 찢은 잎절편을 10ml의 배지에 잎의 표면이 위로 향하도록 떠운 후 동일 조건의 배양기내에서 광 및 암처리를 하였다. 광처리는 daylight형광등 및 백열등을 사용하여 5,000lux의 연속광을 조사하였다.

엽록체의 분리. 보리잎에서 엽록체는 Lee등(1983)의 방법을 기초로 하여 분리하였다. 보리유식물의 잎 g 당 7ml의 50mM Tricine-KOH 완충용액(pH 7.9, 10 mM NaCl, 0.1% BSA 와 0.33M sorbitol 포함)으로 waring blender에서 고속으로 10초간 homogenize한 후, 6겹의 거즈로 여과시켜 200×g와 1,300×g에서 원심분리하여 50mM HEPES-KOH(pH 7.6)에 적당량 희석시켜 분리엽록체로 사용하였다.

광화학반응계 및 광인산화 활성 측정. 광화학반응계의 활성은 반응액내의 O₂ 변화량으로 측정하고, O₂의 변화는 25°C에서 clark-type oxygen electrode(YSI model-5300 monitor)를 이용하여 기록계에 기록하여 전자전달능을 계산하였다(Binder and Bachofen, 1979). 광인산화 반응의 활성은 ATP 형성시 엽록체 부유액의 pH가 상승함에 따른(Dilley, 1972) ΔH⁺량을 측정하여 ATP생성량을 산출하였다(Nishimura *et al.*, 1962).

엽록소-단백질 복합체 추출 및 전기영동.

전기영동 시료는 분리엽록체를 2회에 걸쳐

50mM Tricine-KOH 완충용액에서 1,300×g로 10분간 원심분리시킨 후, SDS를 처리하여 0.0625M Tris-HCl 완충용액에서 30분간 1,300×g로 원침한 후, 상정액을 적당량 희석하여 사용하였다. 전기영동은 Laemmli(1970) 방법을 변형하여 SDS-PAGE 방법으로 실시하였고, separation gel은 10% acrylamide^{*}, stacking gel은 4%를 사용하여 3-4시간 전기영동을 행하여 densitometer(Toyo, DMU 33C, Japan)로 scanning하였다.

엽록소함량 측정. 엽록소함량은 80% acetone으로 추출하여 663nm와 645nm에서 흡광도를 측정하였다(Harborne, 1973).

결과 및 고찰

Decursinol과 decursin이 발아에 미치는 영향을 알아 보기위하여 coumarin과 비교하여 본 결과, 광발아의 경우 대조구에 비하여 세 화합물 공히 10⁻³M에서는 90% 이상 억제됨을 보였으며, 암발아의 경우에는 decursinol과 coumarin이 45-50% 정도 억제한 반면, decursin은 15% 정도로 비교적 약하게 억제하였다(Table 1). 이와 같은 결과는 Lce등(1976)이 밀발아에 대한 보고와 유사한 결과로써, decursinol과 decursin이 coumarin과 마찬가지로 발아 억제제로써 작용함을 보여준다(Goren and Tomer, 1971; Miller *et al.*, 1975; Smith *et al.*, 1985). 한편 coumarin은 aflatoxin과 유사하게 엽록소에 대한 영향이 보고되었는데, 일조직에서 광하에서는 엽록소 및 단백질의 신속한 상실을 가져오며, 이는 *Brassica*와 *Hordeum*의 경우 단백질 합성의 억제와 관련되어진다고 한다(Knypl and Kulaeva, 1970a). 그러나 암처에서는 3×10⁻³M의 최적농도에서 엽록소의 상실을 반대로 지연시킴이 보고된 바 있다(Knypl and Kulaeva, 1970a). 본 실험의 경우도 그림 1과 2에서 보듯이 광하에서는 대조구에 비해 coumarin은 농도의 증가, 처리시간에 따라 심한 엽록소의 상실을 초래한 반면, 암처에서는 10⁻⁴M까지는 대조구에 비해 큰 차이를 보이지 않으나, 10⁻³M에서는 처리시간에 따라 노화에 따른 엽록소의 상실을 지연시키는 것을 알 수 있다. Decursinol과 decursin이 coumarin과 마찬가지로 노화에 따른 엽록소의 변화 양상에 어떤 영향을 미치는가를 보기위하여 10⁻³M의 각 화합물에 대한 처리시간에 따라 광 및 암 처리를 하여 보았다. 광하에서는 시간이 지남에 따라 세 화합물이 비슷하게 대조구에 비해 엽록소의 상실을 보다 가속화하였으나(Fig. 3), 암처리에서는 노화에 따른 엽록소의 상실을 저해하는 효과를 보였다(Fig. 4). 이는 coumarin이 일외 노화를 지연시키는 cytokinin과는 달리

Table 1. Effects of decursinol, decurin and coumarin on germination in barley seeds

Treatment	Light			Dark		
	Coumarin	Decursinol	Decursin	Coumarin	Decursinol	Decursin
control		46.0±4.24			95.7±3.30	
10 ⁻⁶ M	23.0±1.41	2.7±1.89	28.7±6.12	86.3±0.94	94.3±0.47	89.3±0.47
10 ⁻⁵ M	21.7±2.36	21.7±2.36	17.3±5.18	81.3±0.94	88.3±4.71	87.7±2.36
10 ⁻⁴ M	12.0±1.41	8.7±0.94	8.7±0.94	81.7±4.71	85.3±4.71	87.0±1.41
10 ⁻³ M	3.3±0.94	0.7±0.47	3.3±2.36	53.3±2.36	47.7±8.96	81.3±0.94

Sample of 100 seed were incubated for 48hrs at 25°C in light and darkness. Each data represents the mean of at least three experiment with three replicates each.

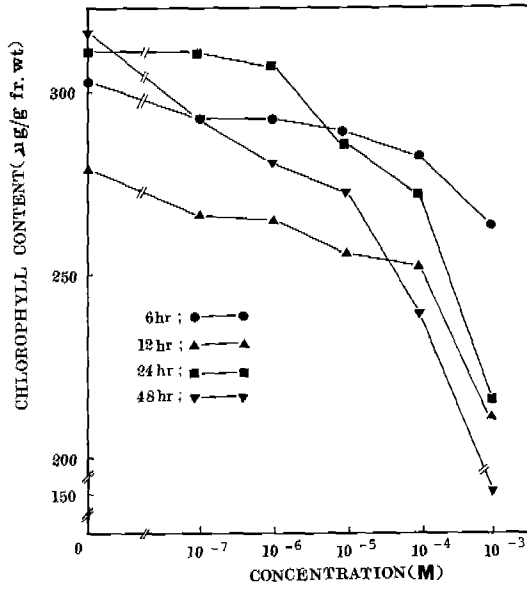


Fig. 1. Chlorophyll content treated with various periods and concentrations of coumarin in light. The apical 5cm portion of 7-day-old leaves was excised in the dark and divided into 1cm segments. The segments were incubated under illumination in the presence of coumarin during various periods.

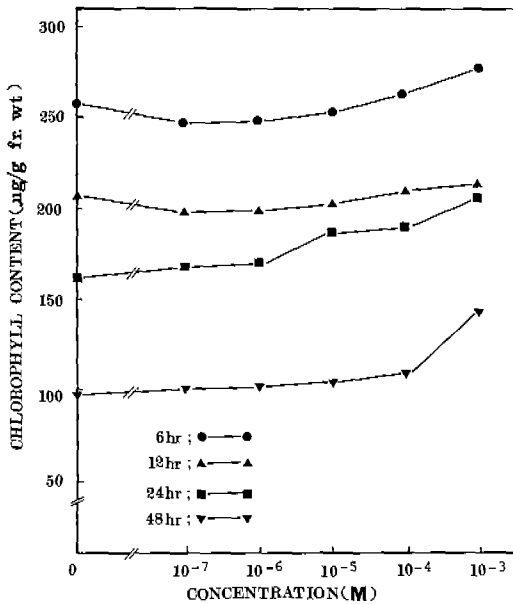


Fig. 2. Chlorophyll content treated with various periods and concentrations of coumarin in darkness. The apical 5cm portion of 7-day-old leaves was excised in the dark and divided into 1cm segments. The segments were incubated under darkness in the presence of coumarin during various periods.

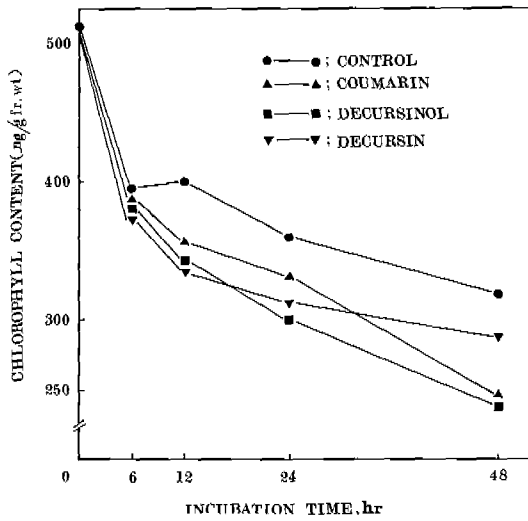


Fig. 3. Effects of 10^{-3} M decursinol, decursin and coumarin on the chlorophyll content in detached barley leaf segments under the light, during the various periods of treatment each.

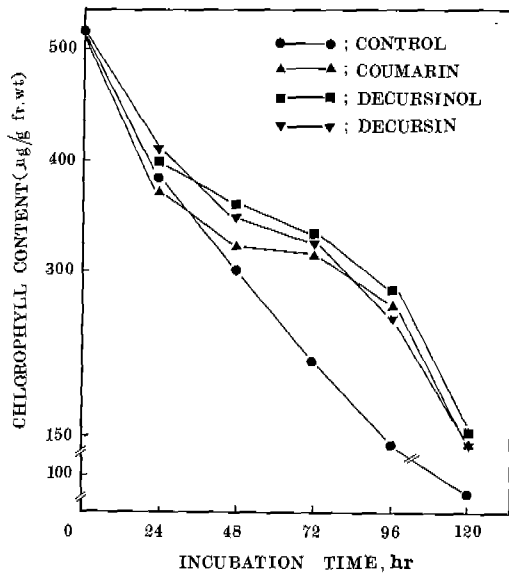


Fig. 4. Effects of 10^{-3} M decursinol, decursin and coumarin on the chlorophyll content in detached barley leaf segments in the darkness, during the various periods of treatment each.

Table 2. Effects of decursinol an coumarin on the electron transport activities of chloroplast isolated from barley leaf segments in the dark or light (5,000 lux) treatment at 25°C for 48 hrs

Treatment 10 ⁻³ M	O ₂ evolution(H ₂ O→FeCy)	
	Light	Dark
Origin	96.7±10.46	
Control	100.8±14.53	53.7±4.76
Coumarin	78.9±3.31	57.3±2.96
Decursinol	85.8±4.09	64.8±6.92

Origin indicated the electron transport activity of chloroplasts isolated from the segments of 7-day-old leaves, while control, coumarin and decursinol indicated the its activity of chloroplasts isolated from the segments treated under light or dark at 25°C for 48 hrs in the presence of D, W, coumarin and decursinol each.

Table 3. Effects of coumarin and decursinol on electron transport activities of chloroplasts isolated from barley leaves

Treatment	O ₂ evolution		O ₂ uptake
	H ₂ O→FeCy	H ₂ O→p-PD+FeCy	Asco. + DCPIP→MV
			O ₂ μmole/mg chl/hr
Control	130.3±3.12	202.2±6.64	219.9±3.20
Coumarin	10 ⁻⁷ M	131.5±4.23	199.7±3.21
	10 ⁻⁶ M	132.5±0	198.6±3.21
	10 ⁻⁵ M	130.8±1.69	197.5±0
	10 ⁻⁴ M	132.5±0	195.3±3.01
	10 ⁻³ M	128.1±3.12	191.2±5.04
	Control	148.3±1.53	175.5±5.66
Decursinol	10 ⁻⁷ M	146.8±2.99	170.4±14.97
	10 ⁻⁶ M	146.2±1.87	184.3±3.12
	10 ⁻⁵ M	143.8±0	181.2±18.20
	10 ⁻⁴ M	119.2±0.93	179.3±2.75
	10 ⁻³ M	107.8±11.30	161.9±6.75

synthetic growth retardant(phosphone D, CCC, AMO-1618)와 유사하게 natural growth retardant으로써 작용함이 보고(Knypl and Kulaeva, 1970b)된 점으로 미루어보아, decursinol과 decursin 역시 coumarin과 마찬가지로 엽록소와 단백질의 합성 및 파괴를 모두 지연시키는 natural growth retardant으로써 작용할 것으로 사료된다.

표 2는 10⁻³M 농도의 coumarin과 decursinol을 48시간 동안 명과 암에서 처리한 보리 잎의 전자전달능을 나타낸 것으로 광하에서는 각각 20% 및 15% 정도의 억제력을 보이나, 암처리외의 경우에는 오히려 7% 및 20%로 활성이 높게 나타났다. 이는 그림 3과 4에서 보인 엽록소의 상

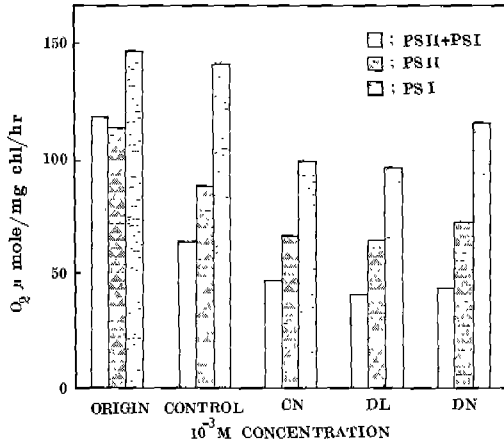


Fig. 5. Electron transport activities of chloroplast incubated with decursinol(DL), decursin (DN) and coumarin(CN) in light for 1 h. Origin indicated the electron transport activities of isolated chloroplasts of 7-day-old leaves, while control, CN, DL and DN indicated the its activity of leaf segments isolated chloroplasts incubated in light for 1 h in the presence of D.W, CN, DN and DN each.

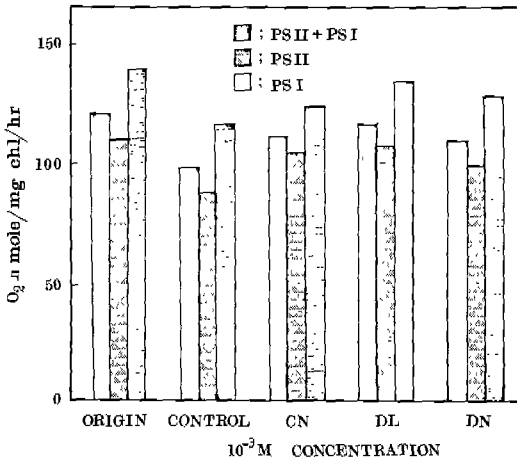


Fig. 6. Electron transport activities of chloroplast incubated with decursinol(DL), decursin(DN) and coumarin(CN) in the darkness for 1 h. Origin indicated the electron transport activities of isolated chloroplasts of 7-day-old leaves, while control, CN, DL and DN indicated the its activity of leaf segments isolated chloroplasts incubated in dark for 1hr in the presence of D.W, C N, DL and DN each.

실 촉진(광처리) 및 저해(암처리)로 이루어질 때, 암처리에서 엽록소의 상실을 지연함에 따라 노화를 지연시킨 결과로 해석될 수 있겠다. 한편 분리엽록체에 대한 이들의 영향은 표 3에서 볼 수 있는데, coumarin의 경우 농도에 관계없이 거의 영향을 미치지 않았으며, decursinol 역시 PS I과 PS II에 영향이 없음을 보였으나, FeCy를 전자수용체로 이용한 O₂ 방출에는 10⁻⁴M 이상에서 20% 이상의 억제를 보였다(Table 3). 그러나 10⁻³M의 decursinol, decursin 및 coumarin을 1시간 동안 분리엽록체에 광처리 또는 암처리하여 전자전달능을 측정할 결과, 광처리의 경우 PS I, PS II 및 PS II + I 모두 세 화합물에 의해 활성의 감소를 촉진하는 결과를 보였으며(Fig. 5), 암처리의 경우 활성의 감소가 지연되는 결과를 보였다(Fig. 6). 산소를 방출하는 system은 단백질과 관련되어 있고(Anderson *et al.*, 1985), 노화에 있어 비순환적 전자전달능의 감소는 cytochrome f와 b₆ 농도의 감소와 관계가 있음(Peter *et al.*, 1983)에 이루어

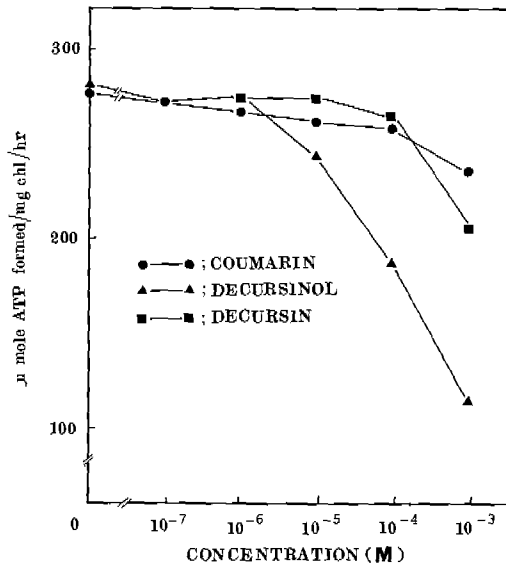


Fig. 7. Photophosphorylation activities of chloroplast isolated from barley grown with various concentrations of decursinol, decursin and coumarin.

볼 때, 이들 화합물이 전자전달계 과정에 직접 참여하여 전자전달능의 감소 및 지연을 가져온 다기보다는 틸라코이드 막의 조성 특히 막단백질과 관련되어 있을 것으로 사료된다. 한편 전자전달능에 대하여 decursinol, decursin 및 coumarin을 상호비교하여 볼 때, 일반적으로 decursinol > coumarin > decursin의 순으로 영향을 미치는 것으로 나타났다(Figs. 5 and 6). 이들 세 화합물은 불포화 lactone group을 가짐으로써 특별한 생물학적 활성을 나타내며(Kwon and Woo, 1975), decursin의 경우 isopentenyl group을 가짐으로써 lactone group에 대한 활성이 상쇄됨으로써 가장 낮은 영향을 미치는 것으로 생각할 수 있겠다(Lec *et al.*, 1976).

그림 7은 각 농도별 광인산화반응에 미치는 세 화합물의 영향을 알아본 것으로 전자전달능 경우와 마찬가지로 세 화합물 공히 농도에 따라 억제하였으나, 저농도에서는 크게 영향을 주지 않으며, 10⁻³M의 고농도에서 심한 억제 현상을 볼 수 있으며, decursinol이 가장 강한 영향을 미침을 알 수 있다. Moreland와 Novitzky(1987)는 coumarin이 1-10mM의 농도에서 전자전달과 인산화반응을 억제하며, 틸라코이드에서는 저농도에서 일차적으로 ATP생성에 영향을 미치고 고농도에서는 전자전달을 억제한다고 하였고, 미토콘드리아에서는 coumarin이 uncoupler와 같은 작용으로 억제하지 않으며, 일차적으로 전자전달 억제제로써 작용한다고 보고하였다.

광하에서 48시간 및 암처에서 72시간 동안 세 화합물에 대해 10⁻³M 농도에서 처리한 잎 절편을 SDS-PAGE에 의해 틸라코이드막 단백질을 검증하여 엽록소-단백질 복합체인 CPI band와 LHCP band를 비교 조사하였다(Figs. 8 and 9). CP I 및 LHCP band 둘 다 광하에서는 엽록소나 전자전달능과 마찬가지로 단백질의 파괴가 세 화합물에 의해 가속화되어 band의 감소를 가져왔으나(Fig. 8), 암처에서는 오히려 대조구보다 복합체의 단백질량이 보다 많음을 보여준다

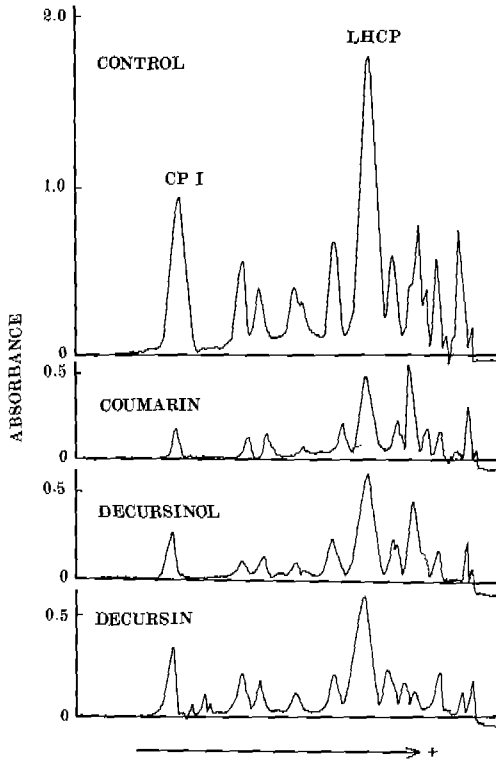


Fig. 8. Polypeptide patterns resolved by SDS-PAGE in thylakoid membranes isolated from detached barley leaf incubated with $10^{-3}M$ of decursinol, decursin and coumarin in the light (5,000lux) for 48 h at 25°C.

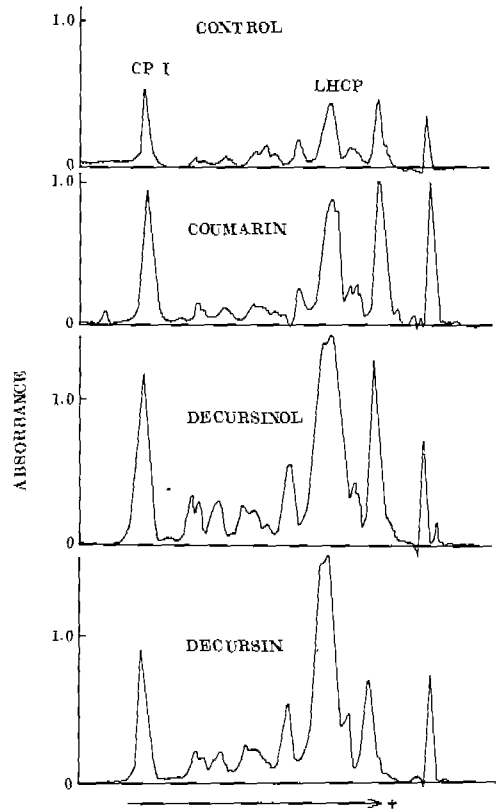


Fig. 9. Polypeptide patterns resolved by SDS-PAGE in thylakoid membranes isolated from detached barley leaf incubated with $10^{-3}M$ of decursinol, decursin and coumarin in the dark for 72 h at 25°C.

(Fig. 9). 엽록소-단백질 복합체의 apoprotein이 광처리시 감소가 촉진되고 암처리시 감소가 지연됨은 엽록소 함량의 감소의 촉진(Fig. 3) 및 지연(Fig. 4)과 상응되는 결과이나, apoprotein의 파괴에 의한 엽록소의 감소인지, 엽록소의 감소에 의한 apoprotein의 파괴인지는 확실치 않다. 그러나 엽록소 형성을 위한 DNA, RNA 및 단백질 합성이 coumarin에 의해 억제되고, 이에 따라 엽록소 형성이 억제된다는 보고(Knypl and Kulaeva, 1970a, b)로 미루어보아 이들 세 화합물에 의한 apoprotein의 파괴에 수반된 엽록소 함량의 감소가 이루어지지 않을까 사료된다. 또한 암처에서 두 band의 pattern의 변화를 비교하여 보면, 세 화합물을 처리하였을 때 LHCP 복합체가 CP I 복합체보다 pattern의 변화의 폭이 훨씬 큼을 볼 수 있는데, 이는 암조건에서는 Chl b가 우선적으로 파괴되고 이에 따라 Chl b가 다량 함유되어 있는 LHCP 역시 감소가 일어난다는 보고와 일치한다고 하겠다(Argyroudi-Akoyunoglou *et al.*, 1982; Tanaka and

Tsuji, 1983).

이상의 결과에서 decursinol과 decursin 역시 coumarin과 마찬가지로 발아 억제제로써 작용할 뿐만아니라, 광인산화반응의 억제제로써 작용하며, 광처리에 의한 엽록소의 상실, 전자전달능의 저해 및 엽록소-단백질 복합체의 감소에 대하여 암처리시 이들 현상의 상반된 작용은 이들 화합물들이 natural growth retardant로써 원래 상태의 세포의 에너지 대사활동을 고정함으로써, 엽록소와 단백질의 합성과 파괴를 모두 지연함에 기인하는 것으로 사료된다. 한편 엽록소-단백질 복합체의 변화에 대한 엽록소의 파괴가 우선하는지 복합체의 apoprotein의 파괴가 우선하는지의 여부는 앞으로 지속적인 연구가 필요하다고 하겠다.

적 요

보리 유식물에 있어서 전자전달과 광인산화활성에 대한 decursinol과 decursin의 영향을 암처리 및 광하에서 coumarin과 비교하였으며, 엽록소-단백질복합체의 변화 역시 조사하였다. 이들 세 화합물은 종자의 발아를 억제하였으며, 유식물의 분리 엽록체에서 전자전달능 및 광인산화활성을 저해하였다. 억제효과에 대한 세 화합물간의 비교는 decursinol > coumarin > decursin의 순으로 영향을 미쳤다. 한편 세 화합물을 암처에서 처리할 경우 엽록소의 상실이 지연되고 전자전달활성이 높게 나타난 것에 반하여, 광처리시에는 오히려 엽록소 상실이 촉진되고 전자전달활성이 낮게 나타났다. 엽록소-단백질 복합체 변화 양상 역시 암처리 및 광하에서 엽록소 상실과 전자전달활성에 미치는 영향과 유사하게 나타났다. 이와같은 상반된 영향으로 보아 세 화합물은 cytokinin과 같은 작용이나 성장억제제로써 작용한다기 보다는 natural growth retardant로써 영향을 미치는 것으로 사료된다.

참 고 문 헌

- Anderson, B., C. Sundby, H.E. Akerlund and P.A. Albersson. 1985. Inside-out thylakoid vesicles. An important tool for the characterization of the photosynthetic membrane. *Physiol. Plant.* **65**: 322-330.
- Argyroudi-Akoyunoglou, J.H., A. Aakoyunoglou, K. Kalosakas and G. Akoyunoglou. 1982. Reorganization of the photosystem II unit in developing thylakoids of higher plants after transfer to darkness. *Plant Physiol.* **70**: 1242-1248.
- Bell, E.A. 1981. The physiological role(s) of secondary(natural) Products. In, *The Biochemistry of Plants*. Vol. 7, Acad. Press, pp. 1-20.
- Berndorfer-Kraszner, E. and L. Telegdy-Kovats. 1974. *Elemeszep.*, **28**: 65-69. *Chem. Abstr.* 81; 88076.
- Binder, A. and R. Bachofen. 1979. Oxygen evolution and uptake as a measure of the light-induced electron transport in spinach chloroplasts. In, *Membrane Biochemistry*. eds. E. Carafiori and G. Semenza. pp. 144-153.
- Brown, S.A. 1981. Coumarins. In, *The Biochemistry of Plants*. Vol. 7, Acad. Press. pp. 269-300.
- Chi, H.J. and H.S. Kim. 1970. Studies on the components of umbelliferous plant in Korea. *Kor. J. Pharm.* **1**: 25-32.
- Dilley, R.A. 1972. Ion transport (H^+ , K^+ , Mg^{2+} exchange phenomena). In, *Methods in Enzymol.* eds. S.P. Colowick, and N.O. Kaplan. Acad. Press. New York, pp. 68-72.
- 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.
- Harborne, J.B. 1973. In, *Hytochemical Methods*. Chapman and Hall. London. pp. 204-208.
- Khan, A.A. 1969. Cytokinin-inhibitor antagonism in the hormonal control of α -amylase synthesis and growth in barley seed. *Physiol. Plant.* **22**: 94-103.
- Knypl, J.S. and O.N. Kulaeva. 1970a. Effect of coumarin and synthetic growth retardants on the chlorophyll and protein content of barley leaf segments in light and in darkness. *Sov. Plant Physiol.* (Engl. Transl.) **17**: 9-15.
- Knypl, J.S. and O.N. Kulaeva. 1970b. Effect of coumarin and synthetic growth retardants on synthesis and decomposition of RNA and protein in cut leaves during the aging process. *Biochemistry.* **35**: 1053-1061.
- Kwon, Y.M. and W.S. Woo. 1975. Phytotoxicity of alantolactone. *J. Pharmaceut. Soc. Kor.* **19**: 168-174.
- Laemmli, U.K. 1970. Cleavage of structural protein during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature* **227**: 680-685.
- Lee, C.B., M.J. Lee, H.J. Chi and Y.M. Kwon. 1976. Effects of decursinol on the germination and growth of plants. *Korean. J. Bot.* **19**: 7-13.
- Lee, C.B., Y.N. Hong, Y.D. Cho, S.H. Lee and Y.M. Kwon. 1983. Development of electron transport and photophosphorylation in greening barley seedlings. *Kor. Biochem. J.* **16**: 61-71.
- Miller, R.W., J.C. Sirois and H. Morita. 1975. The reaction of coumarins with horseradish peroxidase. *Plant Physiol.* **55**: 35-41.
- Moreland, D.E. and W. Novitzky. 1987. Effects of phenolic acids, coumarins and flavonoids on isolated chloroplast and mitochondria. *ACS Symp. Ser.* **330**: 247-261.
- Nishimura, M., T. Ito and B. Chance. 1962. Studies on bacterial photophosphorylation. III. A sensitive and rapid method of determination of photophosphorylation. *Biochim. Biophys. Acta* **59**: 177-182.
- Peter, J.H., D.J. Maclean and K.J. Scott. 198. Rate-limiting steps of electron transport in chloroplast during ontogeny and senescence of barley. *Plant Physiol.* **72**: 795-801.
- Smith, M.A., D.J. Davics and J.B. Reid. 1985. Polyamines and root formation in mung bean hypocotyl cutting. II. Incorporation of precursors into polyamines. *Plant Physiol.* **79**: 80-83.
- Tanaka, A. and H. Tsuji. 1983. Formation of chlorophyll-protein complexes in greening cucumber cotyledons in light and in darkness. *Plant Cell Physiol.* **25**: 101-108.
- Yakushkina, N.T. and V.T. Starikova. 1977. Effects of coumarin and gibberellin on certain aspects off the energy metabolism of corn seedlings. *Sov. Plant Physiol.* (Engl. Transl.) **24**: 975-979.

(1988. 4. 9. 接受)