

식물 세포막의 지방산 조성에 미치는 고강도 청색광선의 효과

정 보경, 김 창숙, 정 진

Blue Light Effect on the Fatty Acid Composition of Membrane Lipid of Plant Leaves

Bo Kung Jung, Chang Sook Kim and Jin Jung

Abstract

The membranes of mitochondria and chloroplasts contain a number of pigments that can act as endogenous sensitizers to produce activated oxygen species, most efficiently in blue light, which, in turn, attack functional targets in membranes. Therefore, intense blue light from the sun can exert various adverse effects on the functional and structural integrity of the membranes: one of the biochemical events of these negative effects could be the oxidative degradation of the unsaturated fatty acid constituents of membrane polar lipid. It may be assumed that as a strategy to avoid the light induced fatty acid degradation in membranes plant cells, responding to high intensity blue light, change the fatty acid compositions of membrane lipid in such that more-unsaturated fatty acid constituents are replaced by less-unsaturated fatty acid constituents.

The results obtained in the present study, most importantly the measurements of double bond index of membrane polar lipid in concert with other measurements such as light quality-dependent membrane peroxidation and the activities of membrane-bound proteins, seem to support this assumption.

이 논문은 1991년도 교육부지원 한국학술진흥재단의 자유공모과제 학술연구조성비에 의하여 연구되었음..

* 서울대학교 농업생명과학대학 농화학과

Department of Agricultural Chemistry, College of Agriculture & Life science,
Seoul National University, Suwon 441-744, Korea.

서론

태양광선중에서 靑色光(파장 400 500nm)을 대부분 제거시킨 光質環境에서 자란 작물은 백색 자연광하에서 자란 對照區에 비하여 耐冷성이 향상되며, 이러한 생리기능의 변화는 미토콘드리아의 호흡활성 전이온도의 저하에 반영되는 것을 관찰한바 있다(1).

미토콘드리아의 호흡활성 전이온도는 그 膜의 相轉移온도와 일치하며(2,3), 또한 그 상전이온도는 막의 구성물질 특히 막지질의 지방산 조성에 지배받는다(3,4).

즉, 불포화도가 높은 지방산성분을 함유한 극성지질로 이루어진 막은 불포화도가 낮은 막보다 상대적으로 낮은 온도에서 상전이를 일으킨다(3,5,6).

따라서 광질환경의 변화가 식물세포의 호흡활성 전이온도에 미치는 효과 및 나아가서 내냉성에 미친 효과는 막지질의 불포화도에 변화를 일으킨 결과라고 해석되며, 우리는 이러한 해석의 타당성을 입증하기 위하여 청색광 缺如區와 자연광 대조구의 작물 앞에서 미토콘드리아를 각각 분리하여 그 막지질의 지방산 조성 및 불포화도를 측정하였던바 청색광 결여구에서 괄목할만한 불포화도 증가를 확인하였으며 이에 대해서도 이미 보고한바 있다(7).

청색광 결여구의 작물앞에서 막지질의 불포화도가 높게 나타나는 것은 역으로 막지질의 불포화도를 감소시키는 청색광(백색광에 포함되어 있는 청색광)의 독특한 광생물학적 효과에 기인한다고 가정할 수 있다.

이러한 가정이 합리적인가 하는 물음에 대한 대답은 성장중인 식물에 대한 청색광의 照射가 잎조직 중 막지질의 지방산 조성 및 불포화도에 어떤 변화를 야기하는지를 직접 조사하므로써 얻을수 있을 것이며, 나아가 청색광의 독특한 효과의 본질을 파악하기 위해서는 세포내에서 가시광선 흡수단을 대부분 함유하고 있는 엽록체와 미토콘드리아의 생리적 기능과 구조에 미치는 청색광의 효과를 다른 광질의 효과와 비교하는 것이 우선 필요한 일 일것이다.

이를 위하여 우리는 본 연구를 수행하였다.

재료 및 방법

작물의 재배 및 광처리

고추(금담:홍농교배), 오이(상춘백다다기:홍농교배), 호박(불암사철애호박:홍농교배), 및 상치(적치마상치:홍농교배)를 1992년 5월 22일부터 통풍이 잘되는 투명한 프라스틱하우스 내에서 관행의 방법으로 栽培 하였으며, 광처리는 동년 6월 7일부터 6월 27일 까지 20일간 실시하였다. 처리기간의 낮시간 평균 광세기는 230 w/m²였으며, 오전 10시부터 오후 1시까지 3시간동안 Fig. 1과 같은 光透過 스펙트라를 보이는 유색 셀로판지로 만든 상자를 재배 중인 작물위에 각각 덮어 줌으로써 청색광(세기:54 w/m²)과 황적색광(세기:130 w/m²)의 처리를 받도록 하였다. 이때 가능한 고온장애를 예방하기위해 상자측면의 하단부를 완전히 개방해 두었다.

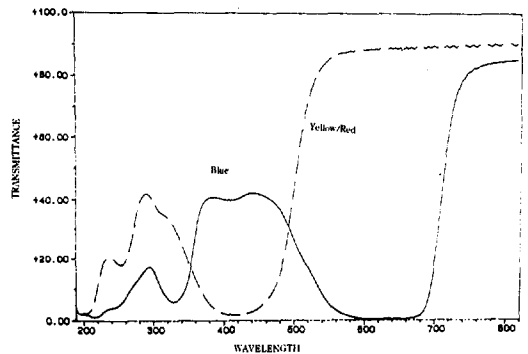


Fig.1 Absorption spectra of cellophane films used for experiments to obtain Blue and Yellow/Red light from sunlight

잎의 미토콘드리아와 엽록체의 분리

Douce등(8)의 방법에 준하여 미토콘드리아를, 그리고 Leegood와 Malkin의 방법(9)을 약간 변형시켜 엽록체를 전보(1)에서와 같이 분리하였다.

이들 세포소기관들은 최종적으로 분산매질[엽록체의 분산매질: 0.3M sucrose, 10mM mannitol, 5mM MgCl₂, 5mM NaCl, 2mM EDTA, 및 50mM HEPES(pH 7.6), 미토콘드리아 분산매질: 0.3mM mannitol, 5mM MgCl₂, 10mM

KCl, 및 10mM KPO₄(pH 7.2)]에 각각 분산시켜 사용하였다.

극성지질의 준비

준비한 소기관(엽록체 또는 미토콘드리아) 분산액에 chloroform-methanol(2:1)을 첨가하고 vortex mixing 한후 유기용매층을 분리하였다. 이것을 다시 0.05M CaCl₂ 수용액으로 두차례 씻어낸 다음 질소하에서 건조시켜 막지질을 얻었다. 막지질은 다시 chloroform-methanol(1:1)에 녹인 다음 silica gel G60 TLC(10x20cm, 두께 0.25mm)로 전개시켜 극성지질 band를 회수하고 이를 chloroform-methanol(1:1)로 추출하였다. 전개용매는 엽록체로 (10)부터의 지질인 경우는 acetone-benzene-water (91:30:8)이며 미토콘드리아(11)로부터의 지질의 경우는 acetone-acetic acid-water(100:2:1)이었다.

극성지질의 지방산 성분 분석

cap tube에 넣은 극성지질을 질소가스로 완전 건조시킨 후 0.5N methanolic NaOH(5ml)를 첨가하고 100 에서 20분간 가수분해시켰다. 여기에 BF₃methanol(2ml)을 가하고 70 에서 20분간 定置 시키므로써 메칠반응이 일어나도록 하였다. 다시 hexane(5ml)과 포화 NaCl수용액(3ml)를 넣고 잘 섞은 다음 hexane층을 수거하여 메칠화 지방산을 넣었다. 메칠화 지방산의 조성은 GLC분석을 통해 조사하였다. GLC분석 조건은 다음과 같다. column:2m stainless steel, column temp.:180 , stationary phase:DEGS 15%, solid support: chromosorb WAW 60/180mesh, detector:FID, gases and(flow rates): carrier N₂(30ml/min), fuel:H₂(25ml/min), oxidant air(300ml/min).

지질 과산화의 측정

분리한 엽록체 및 미토콘드리아 분산액을 1Kw Xe-lamp와 광학필터를 사용하여 얻은 청색광(파장 380-480nm, 강도 300w/m²)과 황적색광(파장 500nm, 강도 400w/m²)으로 1시간동안 25℃에서 조사한다음 전향에서와 같이 극성지질을 분리하였다. 분리한 극성지질의 과산화 정도는 Buege와 Aust가 기술한 과정(12)에 준하여 malondialdehyde-

thiobarbituric acid(MDA-TBA) 방법으로 측정하였다.

미토콘드리아에 함유된 α -tocopherol의 분석

AOAC의 방법(13)을 원용하여 다음과 같이 분석하였다. 미토콘드리아 분산액을 원심분리하여 얻은 pellet에 95% ethanol 50ml를 가하고 暗所에서 1 시간동안 soxhlet장치로 지질을 추출하였다. 원심분리하여 찌꺼기를 버리고 ascorbic acid(0.5g)와 포화 KOH용액(5ml)를 가하여 20분간 saponification시킨다음 급냉시키고, 물(10ml)과 petroleum ether (5ml)를 가하여 20분간 saponification시킨 다음 급냉시키고, 물(10ml)과 petroleum ether(5ml)를 가하여 잘 섞은후 petroleum ether층을 회수하였다. 이것을 질소 가스하에서 건조시킨 다음 ethanol에 녹이고 흡광도 0.1이하가 되도록 희석한 후 형광 스펙트라(λ Ex 295nm)를 측정하였다. 이 스펙트라로부터 λ Em 320nm에서 최대형광 파장을 보이는 α -tocopherol의 추출을 확인하고, 표준용액으로부터 얻은 형광 세기 표준곡선에 근거하여 α -tocopherol을 정량하였다.

엽록체로부터 β -carotene의 분석

AOAC의 방법(14)을 일부 변형하여 분석하였다. 엽록체의 pellet으로부터 acetone-hexane(4:6)을 사용하여 지질을 추출한 다음 질소 가스로 건조하였다. 이것을 다시 hexane-acetone-methanol-toluene (10:7:6:7)에 녹여 silicagel G-60 column에 가하고 hexane-acetone(96:4)를 용출제로 사용하여 β -carotene 분획을 얻었다. β -carotene은 그 흡수 spectrum으로 확인하였으며, 파장 453nm에서 흡광도로서 정량하였다.

미토콘드리아 및 엽록체 막의 전자전달 활성 및 ATP synthetase 활성의 측정

미토콘드리아의 전자전달계 활성은 succinate가 첨가된 미토콘드리아 분산액 호흡에 의해 소모되는 산소의 농도감소속도를 적하수는 polarograph로 측정하는 방법(15)에 준하고, 엽록체의 광합성 전자전달계의 활성은 actinic light 하에서 전자전달 반응에 의한 dichlorophenol-indophenol(DCIP)의 환원을

422nm의 흡광도 감소로써 증대하는 방법(16)에 준하여 측정하였다.

ATP synthetase의 활성은 NADP+가 첨가된 조건하에서 hexokinase와 glucose-6-phosphate dehydrogenase를 사용하는 Pullman과 Racker (17)가 기술한 연구실에서 개발한 방법을 이용하였으며 그 과정은 전보(18)에 기술한 바와 같다.

결과 및 고찰

강한 빛이 세포생리에 저해요인으로 작용한다는 것은 잘 알려진 사실이다. 이러한 광피해는 단파장의 자외선에 의해서 특히 심하게 나타나며, 이에 는 핵산, 탄수화물, 단백질 및 지질등 세포구성성분의 화학적 파괴가 수반되는 것이 관찰된다.(19) 그러나, 일반적으로 안정하다고 생각되는 가시광선도 역시 고강도 조건하에서는 세포에 무시할 수 없을 정도의 부정적 영향을 미치며, 식물의 경우에는 특히 광합성 능률의 현저한 저하로 나타난다(20).

자외선과는 달리 가시광선에 의한 광피해에 대해서는 아직도 그 기작이 세부적으로 밝혀져 있지 않으나 아마도 근본적으로 산화적 스트레스일 것이라는 인식이 지배적이다(20). 그렇다면 빛과 산화적 스트레스 간에는 어떤 개연성이 있는가? 이에 대하여, 세포의 광흡수라는 물리적 현상과 스트레스라는 생리적 현상을 연결하는 고리로서 활성산소의 발생을 직접적으로

생각할 수 있다. 세포에는 다양한 종류의 색소(가시광선 흡수단)들이 있다. 식물잎 세포인 경우에는 광에너지를 화학에너지와 물질로 전환시키기 위해 光收集子로 기능하는 광합성색소들도 아울러 함유하고 있지만 일반적으로 heme group, nonheme iron, flavins 등이 이에 속한다. 따라서 만약 세포가 가시광선에 의해 피해를 입게 된다면, 그것은 빛을 흡수하여 들뜬 상태가 된 이들 색소가 산소와 직·간접적으로 반응하여 반응성이 강한 活性酸素를 생성하고 이것이 세포구성물질의 구조에 산화적 변형을 야기하며 그 결과로 세포 기능상의 피해가 초래된다고 생각할 수 있다.

비광합성색소인 이들의 흡수스펙트라를 보면 주로 파장범위 350nm~500nm의 청색광영역에서 최대흡수대를 갖는다는 공통점이 있다. 아울러 이들 색소는 대부분이 membrane에 결합된 단백질의 prothetic group이라는 공통점도 있다. 따라서 이러한 두가지 공통점으로 부터 유추할 수 있는 것은 가시광선중에서도 특히 청색광의 흡수에 의한 membrane의 손상이 우선적으로 일어날 수 있을 것이라는 점이다. 실제로 본 연구실에서는 가시광선하에 노출시킨 식물의 미토콘드리아와 티라코이드막에서 활성산소가 발생하고 그 발생효율은 청색광하에서 특히 높으며, 또한 action spectra의 측정을 통해 nonheme iron(특히 Fe-S cluster), cytochrome계 및 flavoprotein이 이 광증감제로서 관여하고 있음을 관찰한 바 있다(21,22,23). 광발생한 활성산소에 의한 막의 손상은 일차적으로 막결합단백질의 불활성화와 막지질의 과산화로 하면 막지질의 불포화 지방산은 활성산소에 의해 쉽게

Table 1. Photoinhibition of electron transport (E T) and ATP synthetase activities of mitochondria and chloroplasts from cucumber leaves

Organelles	Light Treatment	Relative activity(%)	
		E T	ATP Synthetase
Mitochondria	Yellow/Red	93.4	90.5
	Blue	62.3	71.4
Chloroplasts	Yellow/Red	90.5	87.5
	Blue	37.6	32.3

The activities are presented as the percent of those in the organelles kept in the dark. Irradiation Conditions : Blue light (380-500nm at 800w/m² and Yellow/Red light(λ > 500nm) at 1000w/m² under aerobic conditions at 15 °C for 30 min.

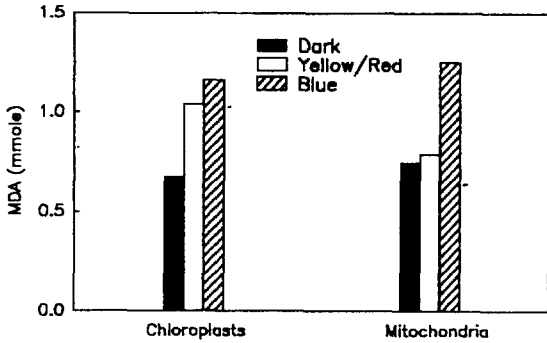


Fig.2 Membrane lipid peroxidation of cucumber chloroplasts and mitochondria caused by the exposure to Blue and Yellow/Red light
Irradiation conditions : Blue light (380-500 nm) at 300w/m² and Yellow/Red light (λ > 500nm) at 400w/m² under aerobic conditions at 25℃ for 1 hour

과산화하며 또한 단백질의 일부 아미노산잔기 역시 활성산소에 대해 화학적으로 매우 민감하기 때문이다 (24).

분리한 미토콘드리아와 엽록체를 이용하여 이를 확인한 결과, Fig.2에 보인 바와 같이 가시광선에 노출시킨 이들 소기관의 막은 과산화를 일으켰으며, 그 정도는 황적색광 보다 청색광하에서 팔모할 만큼 컸다. 막결합단백질의 활성을 검증한 실험을 통하여, 즉 미토콘드리아와 티라코이드의 전자전달계의 활성측정과 ATP synthetase 활성측정 결과(Table 1)로 부터, 청색광의 피해유발 효과가 현저히 높다는 사실을 알 수 있었다. 이들 결과와 전보(21, 22, 23)의 결과를 함께 미루어 보아 활성산소를 媒介子로 하는 광피해반응은 청색광에 의해 보다 효율적으로 일어나며, 세포

내에서 일차적 광피해 부위는 색소가 결합되어 있는 membran이라고 제안할 수 있다.

세포막이 세포의 정상적 생리기능을 유지하는데 있어서 절대적인 역할을 담당하고 있음을 감안할 때 막의 구조적 기능적 손상은 세포 자체의 죽음에까지 이르게 되는 심각한 결과를 초래할 것인데, 세포는 이에 대응하기 위한 어떤 전략을 마련하지 않을 수 없을 것이다.

일반적으로 세포막들은 α-tocopherol로 대표되는 지용성 항산화제를 함유하며, 티라코이드막에는 이밖에는 β-carotene을 위시한 각종 carotenoids를 다량 함유하므로써 막지질의 과산화를 방지하고 있다 (25). 즉 항산화제를 이용하여 활성산소의 공격을 막아내는 것이다.

그러나 식물과 같이 장기간 빛에 노출되는 생체로서는 항산화제만으로 계속적으로 발생하는 활성산소를 완벽하게 대처하기에는 한계가 있을 것으로 생각된다. 이와같은 상황에서 식물이講究할 수 있는 제2의 전략으로서 가정할 수 있는 것은 막지질의 지방산 조성을 변화시킴으로써 전체적인 불포화도를 감소시키는 것이다. 왜냐하면 불포화도가 높은 막지질 즉 2중결합의 함량이 높은 막지질 일수록 활성산소에 보다 민감하기 때문이다.

이와 같은 가정의 합리성을 검토하기 위하여 재배중인 식물을 주간 3시간(10:00-13:00 시)동안 청색광과 황적색광하에서 세워두는 광처리 실험을 20일간 실시한 후 채취한 잎으로 부터 분리된 미토콘드리아와 엽록체의 막지질지방산 분석을 수행하였으며, Table

Table 2 .Fatty acid composition of polar lipid from chloroplasts isolated from various vegetable crops exposed to colored lights for 3 hours every day during the treatment period of 20days

Plant	Light Treatment*	Fatty acid					
		16:0	16:1	18:1	18:1	18:2	18:3
		(weight %)					
Cucumber	Blue	29.0	0.83	5.54	3.12	2.81	58.7
	Yellow/Red	11.4	0.74	5.35	0.96	2.90	78.7
Zucchini	Blue	17.3	1.77	7.85	13.0	19.5	40.5
	Yellow/Red	13.9	1.30	7.32	7.69	9.30	60.4
Red pepper	Blue	21.8	0.13	3.96	2.25	24.2	46.8
	Yellow/Red	7.53	0.11	0.21	7.94	5.95	78.2
Lettuce	Blue	17.4	3.73	4.32	2.76	4.20	67.6
	Yellow/Red	9.54	3.10	1.95	1.07	7.25	77.1

*Blue: 54w/m² Yellow/Red : 130w/m²

2와 Table 3의 지방산 분석데이터로부터 계산한 분자당 이중결합수(No. of coable bond/molecule)를 비교한 결과 시험대상작물 4가지에서 공히 청색광처리구의 막지질지방산불포화도가 황적색광처리구의 그것보다 주목할 만큼 낮다는 점을 알 수 있었다(Fig 3).

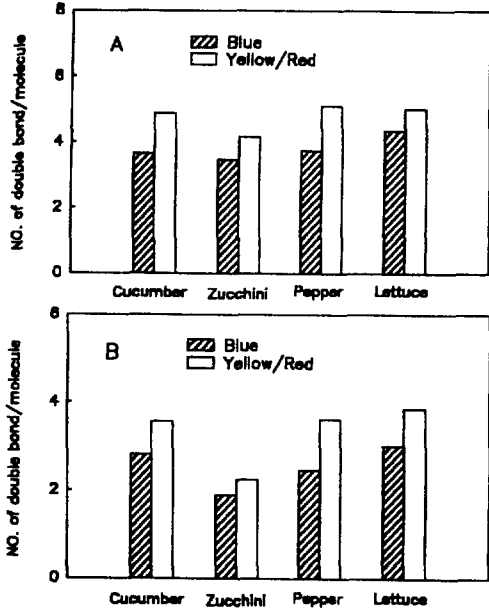


Fig. 3 Effect of light treatments of crop plants on the degree of unsaturation of membrane polar lipid from chloroplasts and mitochondria. The degree of unsaturation is presented as the number of double bond per polar lipid molecule. Light treatment conditions were same as in Table 2

불포화도의 감소는 불포화지방산의 과산화에 의한 2중결합의 파괴에 기인한다는 해석도 가능한 일이다.

그러나 이와같은 상황에서는 막지질의 지방산 조성에 탄화수소사슬의 일부가 떨어져 나간 짧은 사슬의

지방산이 상당량 포함되어 있어야 함에도 불구하고 실제로 GLC 분석결과에 의하면 이러한 짧은 사슬의 지방산이 거의 검출되지 않았다.

따라서 청색광처리구에서 불포화도가 낮아진 현상에 대하여 과산화에 의한 불포화지방산의 이중결합 파괴에서 그 이유를 찾기보다는 활성산소의 과잉발생을 하나의 signal로 감지한 세포가 세포분열과 형성시에 세포막의 생성에 쓰이는 재료로서 활성산소에 민감한 불포화도가 높은 지방산 대신 상대적으로 불포화도가 낮은 지방산을 합성하였으리라는 가정이 보다 합리적이라 생각된다.

이와같은 가정을 입증하기 위해서는 활성산소의 과잉발생이 어떤 기작을 통해 signal로 작용하는가, 그리고 signal감지의 생화학적 본질이 무엇인가하는 문제가 해결되어야 할 것이며, 우리는 활성산소에 의한 fatty acid unsaturase의 저해를 signal전달기작으로 상정하고 있으며 이에 대한 연구를 수행중이다.

앞에서도 언급한 바 있듯이, 세포막에 함유되어 있는 항산화제들은 활성산소의 소거반응에 참여한다.

이 반응자체가 비가역적인 항산화제의 산화적 파괴를 수반하므로 활성산소 발생수준이 높은 상황하(이를테면 청색광하)에서는 그 함량이 감소될 것으로 추정된다.

Table 3 .Fatty acid composition of membrane lipid from mitochondria isolated from various vegetable crops

Plant	Light Treatment*	Fatty acid					
		16:0	16:1	18:0	18:1	18:2	18:3
		(weight %)					
Cucumber	Blue	25.6	12.3	8.87	8.15	12.7	32.6
	Yellow/Red	26.8	1.15	8.46	4.49	6.82	52.9
Zucchini	Blue	46.0	7.48	4.64	12.1	10.8	18.9
	Yellow/Red	43.0	2.74	5.05	10.3	12.0	26.1
Red pepper	Blue	37.0	6.53	5.95	8.27	17.2	25.1
	Yellow/Red	27.4	2.34	3.95	5.52	13.9	46.7
Lettuce	Blue	30.0	4.33	7.26	5.42	21.8	31.1
	Yellow/Red	23.7	2.75	1.41	1.35	24.9	46.1

*Light treatment conditions were same as in Table 2

Table 4. Contents of α -Tocopherol of mitochondria and β -carotene of chloroplasts from vegetable crops

Plant	Treatment	α -Tocopherol(μ g/mg)	β -Carotene(μ g/mg)
Zucchini	Blue	1.79	2.74
	Yellow/Red	2.27	6.78
Cucumber	Blue	0.85	3.01
	Yellow/Red	0.95	5.61

Light treatment conditions were same as in Table 1

Table 4에 보여준 결과는 이를 뒷받침하는 것이라 볼 수 있다. 즉 예상하였던대로 청색광 처리구의 잎에서 분리한 미토콘드리아의 α -Tocopherol 함량과 엽록체의 β -carotene 함량이 황적색광 처리구의 그것들에 비하여 현저하게 낮음을 알 수 있었다.

요 약

식물 세포의 미토콘드리아와 엽록체는 광 증감제로 작용할 가능성이 있는 여러가지 색소들을 함유하고 있다. 이들 색소들은 대부분이 막에 결합되어있으며 청색광 영역에서 강한 흡수대를 갖으므로 청색광하에서 노출된 이들 소기관에서는 활성산소가 발생되어 막의 구조적, 기능적 피해를 유발하는 요인이 된다. 활성산소의 광발생에 따른 막구조의 변화는 일차적으로 막지질 지방산성분의 산화적 파괴에 기인할 것이다.

본 연구에서는, 식물이 고강도의 가시광선(특히 청색광선)하에서 일어나는 막지질 지방산의 산화적 파괴에 지방산 대신 상대적으로 둔감한 포화 지방산의 조성비를 높일 것이라고 가정하고, 이를 뒷받침 할만한 실험결과를 얻었다. 즉, 광질이 서로다른 가시광선 처리조건하에서 생장중인 식물 및 그 소기관들을 대상으로 막지질의 과산화, 지방산조성 및 불포화도, 막결합 단백질의 활성등을 측정하고 이를 제시하였다.

치는 효과: 1. 광합성 및 호흡의 전자전달계 활성의 변화, 한국환경농학회지 5, 141.

2. 정진, 박상규(1984): 벼의 냉해 메카니즘에 관한 생화학적 연구, 서울대학교 농학연구 9(1-1), 75.
3. Lyons, J. M. (1978): Chilling injury in plants, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 24, 445.
4. Peoples, T. R., D.W. Koch, & S. C. Smith, (1978): Relationship between Chloroplast membrane Fatty Acid Composition and photosynthetic Response to a Chilling Temperature in Four Alfafa Cultivars, *Plant physiol.*, 61, 472.
5. Friedman, K. J. (1977): Role of lipids in the *Neurospora crassa* membrane: I. Influence of fatty acid composition on membrane lipid phase transitions, *Membr. Biol.*, 32, 33
6. 정진, 김영기, 박상규 (1983): 벼의 내냉성과 잎조직 인지질의 지방산 조성과의 상관관계, 한국농화학회지 26(1), 58.
7. 정진, 김창숙 (1986) 청색파장 영역이 결여된 태양광이 작물의 생장성 및 내냉성의 향상에 미치는 효과: II. 미토콘드리아막의 인지질 불포화도의 증가, 한국환경농학회지 5, 149.
8. Douce, R., A.L. Moore & M. Neuburger (1977): Isolation and Oxidative Properties of Intact Mitochondria isolated from Spinach Leaves, *Plant Physiol.*, 60, 625.
9. Leegood, R. C. & R. Malkin (1986): Isolation of subcellular photosynthetic systems. In *photosynthesis energy transduction* Hipkins, M. F. & N. R. Baker eds., pp 9-26, IRL Press, Oxford.

참 고 문 헌

1. 정진, 김종범, 민봉기(1986): 청색파장 영역이 결여된 태양광이 작물의 생장성 및 내냉성의 향상에 미

10. Mobasher U. K. (1975) : Galactolipid Synthesis in *Vicia faba* Leaves. *Plant Physiol.* 55, 1038.
11. Tremoleres & M. Lepage(1971) : Changes in Lipid Composition during Greening of Etiolated Pea Seedlings. *Plant Physiol.* 47, 329.
12. Buege, J. A. & S. D. Aust (1978) : Microsomal lipid peroxidation. *Meth. Enzymol.* 52, 302
13. William, S. (1984) : Alpha-Tocopherol and Alpha-Tocopheryl Acetate(17). *AQAC.* (14th.ed)p855.
14. William, H. (1980) : Carotenes on flesh plant materials and stages(3). *AOAC.* (13th.ed) p738.
15. 정 진, 박상규, 이상기, 김세호 (1985) : 적하수은 전극을 이용한 미토콘드리아 및 Submitochondrial Particles의 호흡활성측정. *한국농화학회지* 28(4), 271.
16. Hieke, B. & R. Rodes(1986) : Duration and capacity of the rate-limiting step of electron transport in isolated chloroplasts of different cultivars of sugar can. *Photosynthetica* 20, 426.
17. Pullman, M. E. & E. Racker(1956) : Spectrophotometric studies of oxidative phosphorylation. *Science* 123, 1105.
18. Kim C. -S. & J. Jung(1991) : A Spectrophotometric method for Chloroplast ATP synthetase assay. *Photochem. Photobiol.* 53, 411.
19. Spikes, J.D.(1989) : Photosensitization, *In the science of Photobiology*(Edited by K.C. Smith). 2nd Ed, pp.79. plendm press, New York.
20. Powles, S. B(1984) : Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 35, 15.
21. Jung, J. & H.-S. Kim (1990) : The Chromophores as endogenous sensitizers involved in the photogeneration of singlet oxygen in Spiach Thylakoid. *Photochem. Photobiol.* 52, 1011.
22. Jung, J. & Y.-J. Kim(1990) : Inactivation of citric acid enzymes as a result of photodynamic sensitization by mitochondrial inner membrane. *Photochem. Photobiol.* 52, 1011.
23. Jung, J. & Y.-W. Kim(1991) : Involvement of thylakoid membrane dependent photosensitization in photoinhibition of the calvin cycle activity in spinach chloroplasts. *Photochem. Photobiol.* 54, 833.
24. Straight, R.C. & J.D.Spikes(1985) : Photosensitized oxidation of biomolecular. In *Singlet O₂* (Edited by A.A. Frimer), 4, pp. 91. (RC press, Boca Raton).
25. Halliwell, B. & J. M C. Gutteridge(1989) : Protection aganist radical damage: Systems with problems. In *free radicals in biy ology and medicine* (Edited by B. Halli and J. M.C. Gutteridge). pp.277. Clarendon press, Oxford.