

Oxyfluorfen에 대한 耐性 및 感受性 벼品種의 生理活性 機構*

VI. 類似除草劑에 대한 反應

鞠龍仁 · 具滋玉**

Different Physiological Activity of Selected Rice Cultivars to Diphenylether Herbicide, Oxyfluorfen*

VI. Responses of Oxyfluorfen-Similar Herbicides

Kuk, Y.I. and J.O. Guh**

ABSTRACT

This study was conducted to investigate the protox activity, the PPIX accumulation and the activity of antioxidative enzymes of the oxyfluorfen-tolerant and -susceptible rice cultivars by oxyfluorfen and oxyfluorfen-similar herbicides treatment.

When treated with acifluorfen, bifenox or oxadiazon, the oxyfluorfen-tolerant rice cultivars showed less decreased in fresh weight than the susceptible rice cultivars.

The inhibition of protox activity was in the order of acifluorfen > oxyfluorfen > bifenox > oxadiazon, and the PPIX accumulation was in the sequence of oxadiazon > acifluorfen > oxyfluorfen > bifenox. The inhibition of protox activity and the PPIX accumulation by the herbicide was greater in the susceptible rice cultivars than in the tolerant rice cultivars. The effect inhibiting the decrease of chlorophyll content resulting from the treatment of GC, tetrapyrrole biosynthesis inhibitor, was in the order of oxyfluorfen > acifluorfen > bifenox > oxadiazon, and the tolerant rice cultivar had more than the susceptible rice cultivar.

In the treatment of DPE and oxadiazon, the activities of MDAR, POX and GR was higher in the tolerant rice cultivar than in the susceptible rice cultivar, and in the case of POX isozyme the activities of main D and E bands increased in the tolerant rice cultivars at tested herbicides but they didn't in the susceptible rice cultivar.

Key words : Diphenyl ether, tolerance, rice

* 본 연구는 한국과학재단 지원에 의하여 수행된 연구결과의 일부임.

** 全南大學校 農科大學(College of Agriculture, Chonnam National University, Kwangju 500-757, Korea)

<1996. 2. 6 접수>

緒 言

除草劑는 현대 농업에서 노동력과 에너지 절감효과를 증대시켜 농산물의 생산가를 낮추는데 크게 기여하고 있다. 그러나 환경과 농업 생태계의 보존이라는 새로운 차원의 사회적 요구가 대두되면서除草劑의 경우 極微量 사용에 의한 환경오염의 최소화와 고도의選擇性에 의한 작물손실 경감 및 가격의 최저화에 의한 생산성의 극대화라는 세가지 선결 과제를 동시에 해결토록 요구하고 있다. 이에 대하여, 세계적으로 제시되고 있는 새로운除草劑系統¹⁾으로 sulfonyleurea계, imidazolinone계 및 光活性 要求型의 diphenylether(DPE)계 화합물이 손꼽히고 있다.

DPE계가 엽록소의 生合成 과정에 관여할 것이라는 증거는 tetrapyrrole 生合成의 저해제를 사용하면 식물을 DPE계除草劑로부터 보호할 수 있다거나, DPE계를 처리할 경우 protoporphyrin IX(PPIX) 蓄積을 그 증거로 들 수 있다²⁵⁾. 특히 PPIX은 훌륭한 photosensitizer로서 반응성이 강한 singlet oxygen을 형성하는 점이 잘 알려져 있음을 고려할 때³⁾, DPE계除草劑의 원인물질이 PPIX이며, 作用點이 protoporphyrinogen oxidase(protox)일 것이라는 가설²⁶⁾이 일반적으로 받아들여지고 있다.

Matringe 등²⁶⁾은 DPE계除草劑인 acifluorfen methyl(AFM)을 처리한 콩의 培養細胞에서 엽록소 生合成 중간체인 tetrapyrrol 구조를 갖는 PPIX이 異常蓄積되는 것을 발견하였고, 또한 intact 식물에서도 DPE계^{12,13,23,24,29,33)} 뿐만 아니라 DPE계와 유사한 구조를 갖는 oxadiazon³⁾에서도 PPIX이 異常蓄積되는 동일한 결과를 발견하였으며, 이와 같은 PPIX의 蓄積程度는除草劑活性, 細胞內 被害 및 電解質 漏出과 매우 높은 상관^{6,7,32,33)}이 있음을 알게 되었다.

PPIX이 DPE계除草劑의 원인물질 여부를 알아보기 위해 tetrapyrrole 生合成 抑制劑^{5,7,24)}인 levulinic acid, gabaculine과 4, 6-dioxoheptanoic acid를 오이 줄기에 15시간 동안 전처리했을

때 oxyfluorfen의 活性이 강하게 억제되었고, 다른 DPE계 뿐만 아니라 oxadiazon에서도 같은 경향을 보임으로써 PPIX이 DPE계 生理活性 物質이라 하였다.

PPIX 蓄積은 주로 plasmalemma 등의 膜系에서 일어난다^{7,12,22)}. 독성 porphyrin 蓄積에 의해除草劑效果를 나타내는除草劑는 DPE계 이외에도 TNPP-ethyl, LS82556, S-23142, DLH-1777, chlorophthalim과 phenyl pyrazole 등³⁴⁾이 있다.

PPIX 蓄積은 protox의 活性 억제에 기인되며^{22,30)}, photobleaching除草劑인 cyclic imide, oxadiazon, LS820340, RH5348, pyrazole phenyl ether, 3-alkyl 및 3-alkoxy-5-aryloxybenzisothiazole 등이 protox 活性을 억제한다고 보고^{6,7)}되었다. DPE除草劑인 chlornitrofen, nitrofen, chlormethoxynil, bifenoxy 및 oxyfluorfen 등은 PPIX 蓄積量이 서로 다르고³³⁾, PPIX 형성을 위해 산소가 없는데서는, ATP, NADP, Mg²⁺ 및 L-methionine이 필요한 것으로 알려져 있다^{13,31)}. Acifluorfen에 耐性인 겨자는 PPIX이 적게 蓄積되고 반면에 感受性인 velvetleaf는 많은 양이 蓄積되며, PPIX 蓄積 이외의 耐性 차이는 代謝, 浸透 및 活性酸素 防禦系에 기인된다고 하였다³²⁾.

DPE계除草劑의選擇性은 어느 한 요인에 의해 결정되는 것이 아니고 PPIX 蓄積^{4,13,29)}, protox의 저해^{6,22,27,28)}, 抗酸化 低分子物質 및 酵素系 活性의 차이^{9,19)}, 잎 表面, 解剖 및 微細構造 차이^{2,10)}, 吸收, 移行, 代謝^{8,11)} 등 다양한 원인에 의해 유도하는 것으로 생각된다.

따라서 본 연구는 oxyfluorfen에 대한 벼品種의 耐性 및 感受性 차이를 유도하는 次要인들을 파악하여 체계화함으로써 DPE계 및 유사작용除草劑에 대한 식물의 抵抗性을 이해하고, 장차 유전공학적 연구의 기초자료를 제공할 목적으로 수행되었다.

材料 및 方法

1. 類似除草劑 反應

前報¹⁶⁾에서와 동일한 oxyfluorfen에 耐性 및 感受性 벼品種들을 공시하여 이들 종자를 침

중하고 최아시켜 1엽기까지 육묘하여 藥劑處理를 하였다. 藥劑는 oxyfluorfen을 대조로 하여 이와 유사 DPE계 除草劑인 acifluorfen(20.4 EC), bifenox(25 EC)와 oxadiazon(12 EC)를 10^7 , 10^6 , 10^5 및 10^4 M 용액에 전체 식물체를 2시간 침지처리 후, 暗狀態에서 12시간 치상하고 광조건의 성장상(온도: $25 \sim 28^\circ\text{C}$, 광도: $79.8 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$)에서 5일간 생육시킨 다음 생체중을 조사하였다.

2. Protox 활성, PPIX 축적 및 tetrapyrrole 생합성 억제제 효과

공시식물은 oxyfluorfen에 耐性 벼 Baru와 感受性 벼 Weldpally를 사용하여, 暗條件의 성장상에서 1주일간 자란 幼苗를 oxyfluorfen, acifluorfen, bifenox 및 oxadiazon의 10^6 M 용액에 식물체 전체를 2시간 동안 침지처리 후 光에 4시간 노출하여 PPIX를 분석하였다. Protox 活性은 plastid를 얻어 각 供試除草劑를 10^7 M로 처리하여 분석하였고, tetrapyrrole 生合成 抑制劑인 gabaculine 효과는 chlorophyll 함량을 측정하여 알아 보았다. 上記의 분석 방법은 前報¹⁷⁾와 동일하게 수행되었다.

3. 항산화효소 활성

上記 실험 2와 동일한 공시 벼품종들을 10일간 육묘하여 식물체 전체를 2시간 침지처리하고 물로 3회 세척한 후 암상태에서 24시간 배양하였다. 그 후 光($93.1 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)에 6시간 조사 후에 MDAR, GR 및 POX를 분석하였다. 분석방법은 前報¹⁸⁾와 동일하게 수행하였다. 또한, peroxidase isozyme 분석도 前報¹⁸⁾와 동일하게 수행되었다.

結果 및 考察

1. 類似除草劑 反應

Oxyfluorfen에 耐性 및 感受性인 벼품종들이 作用機作이 유사한 除草劑에 대하여 交叉抵抗性(cross-tolerance)이 있는지를 알아 보기 위하여 類似機作을 갖는 藥劑를 처리 후 생체중의

변화를 조사하였다(사진 1 및 그림 1).

Oxyfluorfen에 耐性 및 感受性 벼품종은 acifluorfen, bifenox 및 oxadiazon의 처리에서도 耐性 벼품종들보다 感受性 벼품종들의 생육량 감소가 민감하게 커지는 반응으로, 그리고 처리 농도가 증가할수록 그 차이는 커지는 반응으로 나타났다. 그러나 oxadiazon 처리에서는 다른 供試除草劑보다 耐性和 感受性 벼품종들간의 차이가 크지 않았다.

각 供試藥劑間 벼품종의 생체중 감소는 oxyfluorfen > bifenox > oxadiazon > acifluorfen 순이었다. 이상의 결과로 볼 때, oxyfluorfen에 耐性 벼품종들은 다른 DPE계 및 oxadiazon에 대해서도 耐性を 보일 것으로 예상된다.

作用機作이 다른 藥劑들에 대하여 交叉抵抗

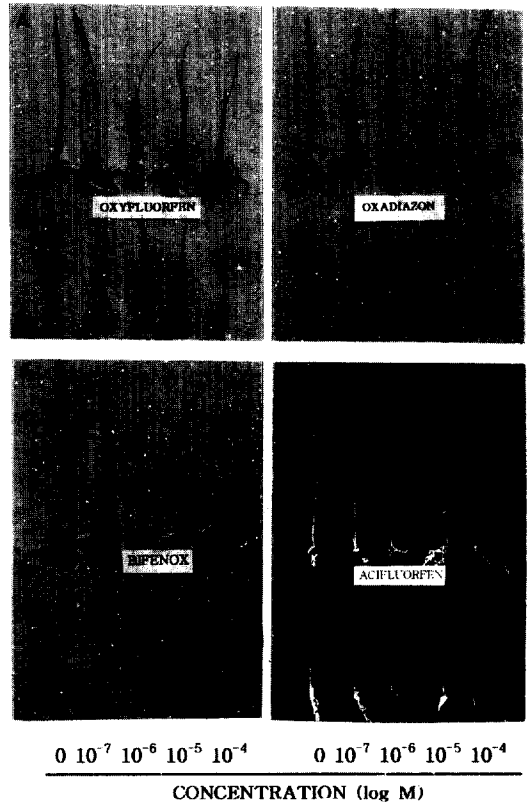


Plate 1. Comparison of growth inhibition of selected rice cultivars[A: Baru, tolerant B: Weldpally, susceptible] at 5 days after treatment of several herbicides, oxyfluorfen, oxadiazon, bifenox and acifluorfen.

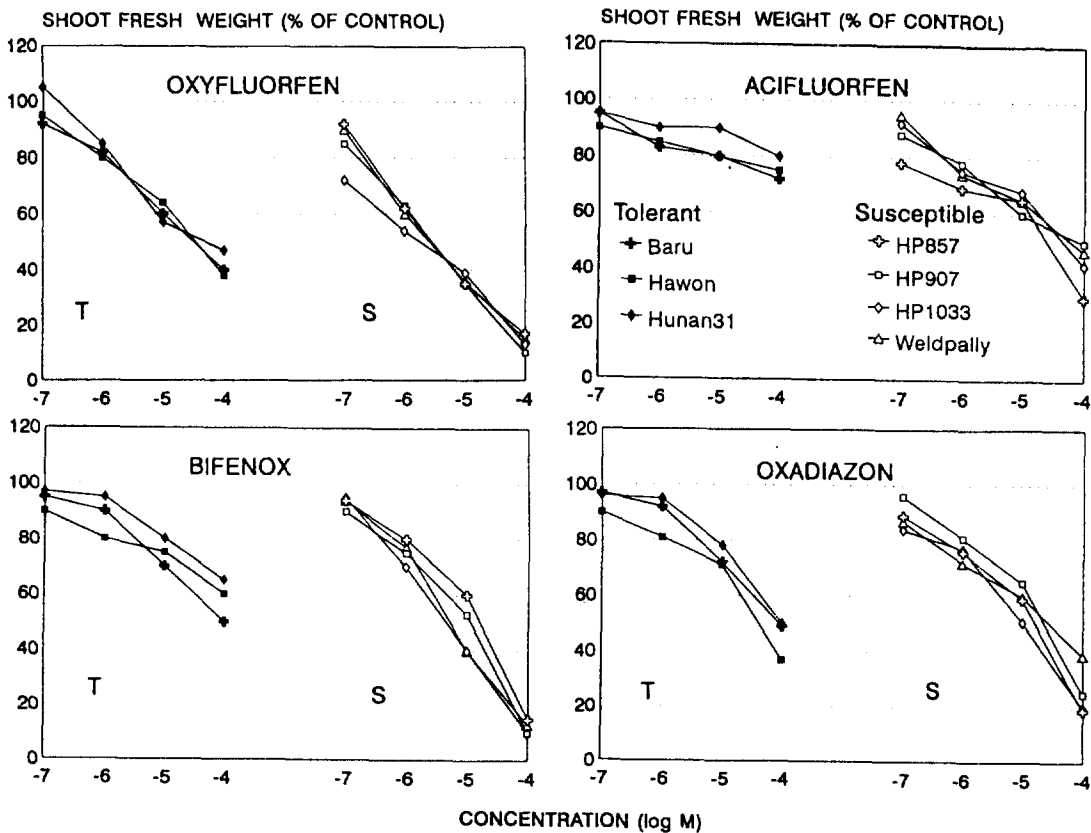


Fig. 1. Comparison of shoot fresh weight of selected rice cultivars at 5 days treatment in different *in vivo* concentrations of several herbicides.

성을 보이는 사례는 흔하지 않으나 대체로 生理活性 제어에 관여하는 동일 酵素體系의 藥種間에는 흔히 交叉抵抗性を 보이는 것으로 알려져 있다²¹⁾. 본 실험의 경우도 藥種 및 藥劑 차이는 있으나 현재까지는 동일 作用機作을 갖는 것으로 알려진 供試除草劑들의 耐性 반응이 유사하게 나타날 수 있었던 것으로 보인다.

2. Protox 활성, PPIX 축적 및 tetrapyrrole 생합성 억제제 효과

Oxyfluorfen에 耐性인 벼 Baru와 感受性인 벼 Weldpally에 대한 類似除草劑, 즉 다른 종류의 DPE계와 oxadiazole계의 oxadiazon 처리에 따른 protox 저해 정도를 비교 분석한 결과를 그림 2에 나타내었다.

Protox 活性 저해정도는 acifluorfen > oxyfluorfen

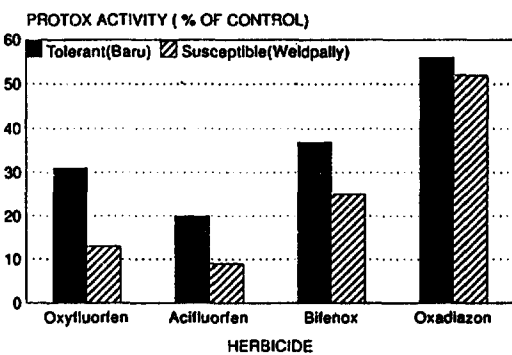


Fig. 2. Inhibition of protox activity after diphenyl ethers and oxadiazon treatment (100nM) on selected rice cultivars to oxyfluorfen.

> bifenox > oxadiazon 순이었고, 모든 供試除草劑에 대해 耐性 벼品種보다 感受性 벼品種에서 protox 活性 저해가 큰 경향이였다. 특히, oxyfluorfen, bifenox 및 acifluorfen에서는 耐性과

感受性 차이가 뚜렷하였으나 oxadiazon에서는 차이가 상대적으로 적었다. 따라서 protox 活性 저해 정도는 이들 藥劑間에 같지는 않았지만 공통적으로 耐性 벼品種보다 感受性 벼品種에서 그 저해 정도가 상대적으로 큰 경향을 알 수 있었다. 李²⁰⁾는 DPE계 除草劑중에서도 protox 活性 저해는 nitrofen, chlornitrofen, chlomethoxylin보다 oxyfluorfen이나 bifeno에서 컸다고 하였다. Protox 活性은 DPE계 이외에도 photobleaching를 나타내는 다른 除草劑인 cyclic imide, oxadiazon, pyrazole phenyl ether에 의해서도 억제되는 것으로 알려져 있다^{6,7)}.

PPIX 蓄積은 供試除草劑를 처리하므로써 무처리대에 대비하여 8~16배나 증가하였고, PPIX 蓄積의 영향은 oxadiazon > acifluorfen > oxyfluorfen > bifeno 순으로 컸으며 상대적으로 보아 耐性 벼品種보다는 感受性 벼品種에서 다소 PPIX 蓄積量은 많았다(그림 3). 오이 자엽에서 DPE계 除草劑 처리시 PPIX 蓄積은 nitrofen < flurodifen < oxyfluorfen < oxadiazon 순이었다고 보고⁷⁾된 바 있고, *Lemna pausicostata*에서도 PPIX 蓄積은 oxyfluorfen과 bifeno의 처리에서 많았고, chlornitrofen과 nitrofen에서는 적지만 chlomethoxylin에서는 그 중간 정도라는 보고도 있다³³⁾. DPE계와 유사한 구조를 갖는 oxadiazon에서도 PPIX이 異常蓄積되는 결과^{12,13,23,24)}가 알려져 있으며, PPIX 蓄積은 除草活性, 細胞內 被害 및 電解質 漏出과 매우 높은 상관을 보이는 것으로

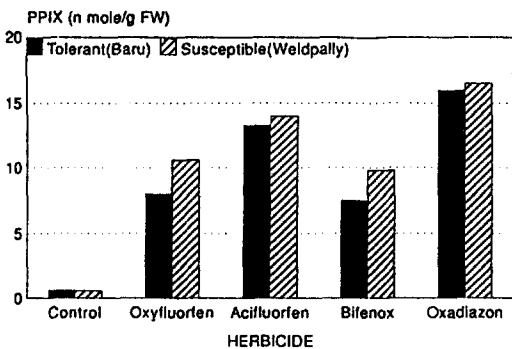


Fig. 3. Effect of PPIX accumulation at 4 hours after diphenyl ethers and oxadiazon treatment(1 μM) on selected rice cultivars to oxyfluorfen.

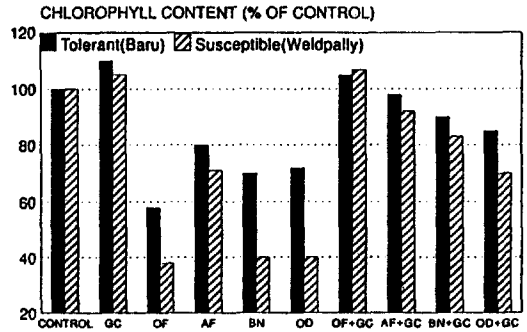


Fig. 4. Change in chlorophyll contents as affected by pre-treatment of gabaculine(GC) before oxyfluorfen(OF), acifluorfen(AF), bifeno(BN) or oxadiazon(OD) treatment on selected rice cultivars to oxyfluorfen.

로 보고되고 있다^{6,7,32,33)}. 본 연구에서도 각 供試藥劑間 PPIX 蓄積量은 서로 다르지만 전체적으로 보아 耐性 벼品種보다 感受性 벼品種에서 蓄積量이 상대적으로 많은 경향이어서 상기한 기존의 결과들과 유사한 것으로 판단되었다.

Tetrapyrrole 生合成 抑制劑인 GC 처리에 따른 chlorophyll 함량 변화를 그림 4에 나타내었다. GC 단독처리에 의해서는 chlorophyll 함량이 영향을 받지 않았다. 除草劑를 단독 처리하면 chlorophyll 함량은 감소하였으며, 그 정도는 oxyfluorfen > bifeno = oxadiazon > acifluorfen 순이었다. 그러나 除草劑에 GC를 혼합처리하면 除草劑에 의한 chlorophyll 함량 감소가 억제되었으며 그 효과는 oxyfluorfen + GC > acifluorfen + GC > bifeno + GC > oxadiazon + GC 순이었다. 뿐만 아니라 이들 어느 조합에서도 耐性 벼品種보다는 感受性 벼品種에서 chlorophyll 함량 감소 정도가 큰 편이었다. Tetrapyrrole 生合成 抑制劑인 levulic acid, gabaculine과 4, 6-dioxoheptanoic acid를 처리하게 되면 DPE계 除草劑 뿐만 아니라 oxadiazon에서도 除草活性을 강하게 억제시키는 것으로 알려져 있는 바^{5,7,24)}, 본 결과도 이러한 보고들과 유사한 것으로 해석되었다.

이상의 결과들로 보아 oxyfluorfen에 대한 耐性 및 感受性 발현 요인으로 관여할 수 있는 protox 活性 저해와 PPIX 蓄積量 정도 차이는

oxyfluorfen과 作用機作이 유사한 數種의 除草劑에 대해서도 유사하게 적용될 수 있는 것으로 보이며 본 연구에서 검토하는 耐性 및 感受性은 藥劑간 交叉耐性 및 交叉感受性を 보이는 것으로 생각되었다.

3. 항산화효소 활성

DPE계 除草劑나 oxadiazon과 같은 作用機作이 유사한 除草劑를 처리하면 MDAR의 活性이 감소하는 것으로 나타났으며(그림 5) 그 감소는 耐性 벼品種보다 感受性 벼品種에서 다소 컸다. 그러나 oxyfluorfen 처리의 경우, 耐性 벼品種은 무처리에 비하여 活性이 오히려 증가하였던 결과를 보여 보다 면밀한 검토가 요구되었다.

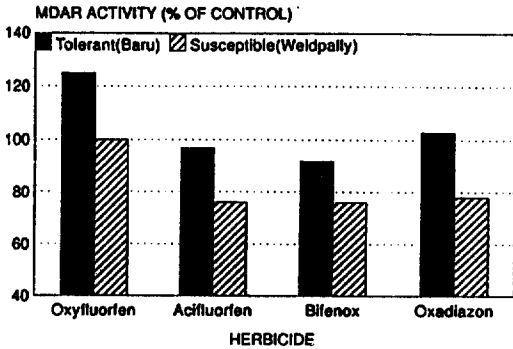


Fig. 5. Change of MDAR activity at 6 hours after diphenyl ethers and oxadiazon treatment(1 uM) on selected rice cultivars to oxyfluorfen.

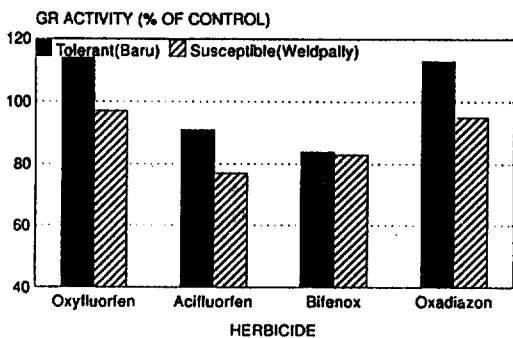


Fig. 6. Change of glutathione reductase(GR) activity at 6 hours after diphenyl ethers and oxadiazon treatment(1 uM) on selected rice cultivars to oxyfluorfen.

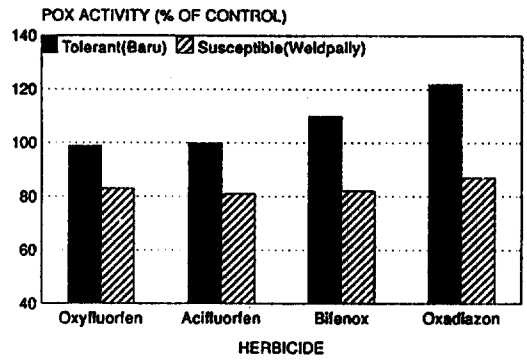


Fig. 7. Change of peroxidase(POX) activity at 6 hours after diphenyl ethers and oxadiazon treatment(1 uM) on selected rice cultivars to oxyfluorfen.

GR 活性(그림 6)은 除草劑의 처리에 따라 다소 억제되는 경향을 보였으나, 耐性 벼 Baru에서는 oxyfluorfen과 oxadiazon 처리로 다소 증가하였다. 그리고 전반적으로 보아 각 除草劑의 처리에 따른 GR 活性 감소는 MDAR의 그것과 마찬가지로 耐性 벼品種보다는 感受性 벼品種에서 더 큰 경향이었다.

類似除草劑 처리에 따른 POX 活性의 변화(그림 7)를 보면, 耐性 벼品種은 藥劑의 영향을 받지 않거나 다소 적게 유도되는데 비하여 感受性 벼品種은 유의적으로 감소되었으므로 전체적으로 보아 耐性 벼品種이 感受性 벼品種보다 活性이 높았다. Oxyfluorfen¹⁴⁾과 acifluorfen¹⁵⁾을 처리했을 때 peroxidase 活性이 증가되는 것으로 알려져 있는데 본 연구에서도 bifenox 및 oxadiazon 처리로 耐性 벼品種은 무처리보다 活性이 증가하는 경향으로 나타났다. 따라서 각 供試藥劑들이 MDAR, GR 및 POX 酵素 活性에 대하여 미치는 영향은 除草劑의 종류에 따라 다소 다르겠으나 전반적으로 보아 耐性 벼品種이 感受性 벼品種보다 높은 경향을 보였던 것으로 미루어 이들 酵素의 능력 차이가 DPE계 및 oxadiazon의 生理活性과 관계가 있을 것으로 예상되었다.

DPE계 및 oxadiazon 처리에 따른 peroxidase isozyme 변화를 조사하였던 바(그림 8), 각 식물종에서 6~7개 band가 분리되었다. 感受性

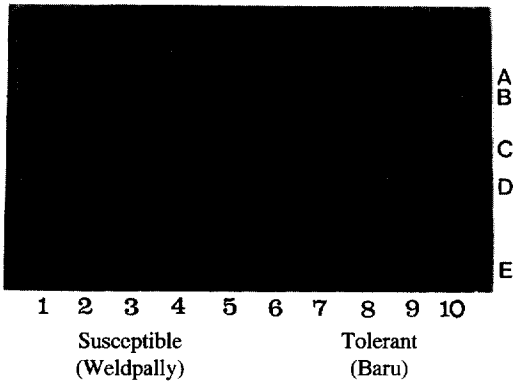


Fig. 8. Change of peroxidase isozyme at 6 hours after diphenyl ethers and oxadiazon treatment (1 μ M) on selected rice cultivars to oxyfluorfen. 1, 5: Control, 2, 6: Oxyfluorfen, 3, 7: Bifenox, 4, 8: Acifluorfen, 5, 10: Oxadiazon.

벼 Weldpally는 oxyfluorfen과 oxadiazon 처리시 minor A, B band가 무처리에서보다 활성 증가를 보였다. 그러나 bifenox와 acifluorfen 처리시는 A, B band 활성에 변화가 없었고 오히려 D band 활성이 다소 감소하였다. 또한 내성인 벼 Baru에서는 bifenox 처리시 A, B band가 소실되었으나, 각 供試除草劑 처리시 main D, E band 활성은 증가하였다.

이상의 결과들로 미루어 抗酸化 기능을 갖는 酵素들의 isozyme 변화 양상은 보다 복잡한 상호관련성 및 藥劑와 植物種의 영향에 의해서 결정될 것으로 보이며, 生理活性차이를 주도하는 요인으로 작용할 가능성은 일정하지 않을 것으로 생각되었다.

摘 要

Oxyfluorfen에 내성 및 감수성 벼품종들을 oxyfluorfen과 작용기작이 유사한 수종의 제초제에 대한 protox 활성, PPIX 축적 및 항산화 효소 활성을 조사하였다.

1. Oxyfluorfen에 내성 벼품종들은 acifluorfen, bifenox 및 oxadiazon 처리에서도 感受性 벼 품종들보다 생체중 감소가 적었다.
2. Protax 활성沮害는 acifluorfen > oxyfluorfen

> bifenox > oxadiazon 순이었고, PPIX 蓄積은 oxadiazon > acifluorfen > oxyfluorfen > bifenox 순이다. 藥劑에 의한 protax 활성沮害와 PPIX 蓄積은 내성 벼품종보다는 感受性 벼 품종에서 컸다.

3. Tetrapyrrole 生合性 抑制劑인 GC 처리에 따른 chlorophyll 함량의 감소 억제효과는 oxyfluorfen > acifluorfen > bifenox > oxadiazon 순이었고, 感受性 벼품종보다는 내성 벼 품종에서 컸다.
4. DPE계와 oxadiazon 처리시 MDAR, POX 및 GR 활성은 내성 벼품종이 感受性 벼품종보다 높았으며, POX 同位酵素는 각 공시약제에서 내성 벼품종은 main D, E band 활성이 증가하였으나 感受性 벼품종은 변화가 없었다.

引用 文 獻

1. Caseley, J. 1991. Mode of action and properties of some current and novel herbicides. Abst. of 10th Ann. Meeting. Korean J. Weed Sci. 6-7.
2. 千相旭·具滋玉·李榮萬·李度鎮. 1988. Oxyfluorfen에 내성 및 感受性 水稻品種에 대한 解剖學的 差異. 韓雜草誌. 8(2): 187-198.
3. Coss, G.S. and D.G. Whitten. 1983. Excites state interactions of protoporphyrin IX and related porphyrins with molecular oxygen in solutions and organized assemblies. In porphyrin photosensitization, D. Kassal. T.J. Dougherty, eds, pp 279-292. Plenum, New York.
4. Duggan J. and M. Gassman. 1974. Induction of porphyrin synthesis in etiolated bean leaves by chelators of iron. Plant Physiol. 53: 206-215.
5. Duke, S.O., J. Lydon and P.N. Paul. 1989. Oxadiazon activity is similar to that of p-nitro-diphenyl ether herbicides. Weed Sci.

- 37: 152-160.
6. Duke, S.O., J. Lydon, J.M. Becerril, T.D. Sherman, L.P. Lehnen, JR., and H. Matsumoto. 1991. Protoporphyrinogen oxidase- inhibiting herbicides. *Weed Sci.* 39: 465-473.
 7. Duke, S.O., J.M. Becerril, T.D. Sherman, J. Lydon, and H. Matsumoto. 1990. The role of protoporphyrin IX in the mechanism of action of diphenyl ether herbicides. *Pestic. Sci* 30: 367-378.
 8. Fadayomi O. and G.F. Warren. 1987. Differential activity of three diphenyl ether herbicides. *Weed Sci.* 25: 465-468.
 9. Finckh, B.F and K.J. Kunert. 1985. Vitamin C and E : An antioxidative system against herbicide-induced lipid peroxidation in higher plants. *J. Agric. Food Chem.* 33: 574-577.
 10. Grabowski, J.M. and H.J. Hopen. 1984. Evaluation of oxyfluorfen formulations for cabbage weed control. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 109(4) : 539-543.
 11. Guh, J.O., Y.M. Lee, and Y.J. Kim . 1988. *In vitro* responses of rice cultivar to oxyfluorfen and bensulfuron-methyl. *Korean J. Breed* 20(4): 306-313.
 12. Jacobs J.M. and N.J. Jacobs. 1993. Porphyrin accumulation and export by isolated barley (*Hordeum vulgare*) plastids. *Plant Physiol.* 101: 1181-1187.
 13. Keithly J.H. and K.D. Nadler. 1983. Protoporphyrin formation in rhizobium japonicum. *J. of Bacteriology.* 838-845.
 14. 金鎮石. 1992. 디페닐에테르계 化合物의 殺草類型別 作用機作과 選擇性에 관한 研究. 忠南大 博士學位論文 p.162.
 15. 金泰完 · 姜炳華. 1988. Acifluorfen의 莖葉處理가 대두 및 바랭이의 葉組織에서 peroxidase 活性에 미치는 影響. 韓國環境農學會誌 7: 52-57.
 16. 鞠龍仁 · 具滋玉 · 李恩京. 1996. Oxyfluorfen 에 대한 耐性 및 感受性 벼品種의 生理活性 機構. I. Callus, 單細胞 및 原形質體 反應. 韓雜草誌 16(1):인쇄중.
 17. 鞠龍仁 · 具滋玉 · 全載哲. 1996. Oxyfluorfen 에 대한 耐性 및 感受性 벼品種의 生理活性 機構. III. Protoporphyrinogen oxidase (Protox) 活性과 Protoporphyrinogen IX(PP IX) 蓄積. 韓雜草誌 16(2):인쇄중.
 18. 鞠龍仁 · 具滋玉 · 崔奎煥. 1996. Oxyfluorfen 에 대한 耐性 및 感受性 벼品種의 生理活性 機構 IV. 抗酸化酵素 活性. 韓雜草誌 16(2):인쇄중.
 19. Kunert, K.J. and P. Boger. 1984. The diphenyl ether herbicide oxyfluorfen : Action of antioxidants. *J. Agric. Food chem.* 32: 725-728.
 20. 李增周. 1992. 光要求型 ジフエニルーテル系 除草劑의 選擇作用 機構에 關する研究. 日本 博士學位 論文 p.156.
 21. Matthews, J.M., J.A.M. Holtum, D.K. Liljegren, B. Furness and S.B. Powles. 1990. Cross-resistance to herbicides in annual ryegrass(*Lolium rigidum*). 1. Properties of the herbicide target enzymes acetyl-coenzyme a carboxylase and acetolactate synthase. *Plant Physiol.* 94, 1180-1186.
 22. Matringe, M. 1993. Protoporphyrinogen oxidase the molecular target site of peroxidizing herbicides. Brighton Crop Protection Conference-Weeds. 703-712.
 23. Matringe, M., J.M. Camadro, P. Labbe and R. Scalla. 1989. Protoporphyrinogen oxidase as a molecular target for diphenyl ether herbicides. *Biochem. J.* 260: 231-235.
 24. Matringe, M. and R. Scalla. 1987. Induction of tetrapyrrole accumulation by diphenyl-ether-type herbicides. British Crop Protection Conference-Weeds. 981-996.
 25. Matringe, M. and R. Scalla. 1988. Studies on the mode of action of acifluorfen-methyl in nonchlorophyllous soybean cells. *Plant Physiol.* 86: 619-622.
 26. Matringe, M., D. Clair and R. Scalla. 1990.

- Effects of peroxidizing herbicides on protoporphyrin IX levels in nonchlorophyllous soybean cell culture, *Pestic. Biochem. Physiol.* 36: 300-307.
27. Matringe, M., J.M. Camadro, M.A. Block, J. Joyard, R. Scalla, Pierre, and R. Douce. 1992. Localization within chloroplasts of protoporphyrinogen oxidase, the target enzyme for diphenylether-like herbicides. *J. Biological. Chem.* 267(7): 4646-4651.
 28. Matringe, M., R. Mornet and R. Scalla. 1992. Characterization of [³H] acifluorfen to purified pea etioplasts, and evidence that protoporphyrinogen oxidase specifically binds acifluorfen. *J. Biochem.* 209: 861-868.
 29. Matsumoto, H. and S.O. Duke. 1990. Acifluorfen-methyl effects on porphyrin synthesis in *Lemna paucicostata* Hegelm. 6746. *J. Agric. Food Chem.* 38(11): 2066-2071.
 30. Nandihall, U.B., M.V. Duke and S.O. Duke. 1992. Quantitative structure-activity relationships of protoporphyrinogen oxidase-inhibiting diphenyl ether herbicides. *Pesticide Biochem. Physiol.* 43: 193-211.
 31. Pardo A.D., B.M. Chereskin, P.A. Castelfranco, V.R. Franceschi and B.E. Wezelman. 1980. ATP requirement for Mg chelatase in developing chloroplasts. *Plant Physiol.* 65: 956-960.
 32. Sherman, T.D., J.M. Becerril, H. Matsumoto, M.V. Duke, J.M. Jacobs, N.J. Jacobs and S.O. Duke. 1991. Physiological basis for differential sensitivities of plant species to protoporphyrinogen oxidase. *Plant Physiol.* 97: 280-207
 33. Shuuichi K., H. Matsumoto and K. Ishizuka. 1991. Protoporphyrin IX accumulation *Lemna paucicostata* Hegelm. caused by diphenyl ether herbicides and their herbicidal activity. *Weed Research, Japan.* 36(4): 318-323.
 34. Yanase D. and Andoh A. 1989. Porphyrin synthesis involvement in ether-diphenyl like mode of action of TNPP-ethyl, a novel, phenylpyrazole herbicide. *Pesticide Biochemistry and Physiology.* 35: 70-80.