

UV-B 강도 변화가 오이의 성장 및 항산화 물질 함량과 관련 효소의 활성에 미치는 영향

김학윤 · 신동현¹⁾ · 김길웅¹⁾

경북대학교 농업과학기술연구소 · ¹⁾경북대학교 농과대학 농학과

Effects of Different UV-B Levels on Growth, Antioxidant Contents and Activities of Related Enzymes in Cucumber (*Cucumis sativus* L.).

Hak-Yoon Kim · Dong-Hyun Shin¹⁾ · Kil-Ung Kim¹⁾ (Institute of Agricultural Science and Technology, Kyungpook National University, Taegu, 702-701, Korea. e-mail: hakyoonkim@hanmail.net ¹⁾Department of Agronomy, College of Agriculture, Kyungpook National University, Taegu, 702-701, Korea.)

ABSTRACT : To investigate the effects of different UV-B levels on growth and biochemical defense response in plants, cucumber plants were subjected to three levels of biologically effective ultraviolet-B (UV-B_{BE}) radiation [daily dose: 0.03 (No), 6.40 (Low) and 11.30 (High) kJ·m⁻², UV-B_{BE}] in the growth chambers for 3 weeks during the early growth period. Enhanced UV-B radiation drastically decreased both dry weight and leaf area of cucumber. With increasing UV-B intensity, chlorophyll content was decreased, however the level of malondialdehyde was highly increased linearly. Total contents of ascorbic acid and glutathione were tended to increase by UV-B, while the ratios of dehydroascorbate/ascorbate and oxidized glutathione/reduced glutathione were significantly increased with increasing UV-B intensity in cucumber. All the enzyme activities investigated (superoxide dismutase, ascorbate peroxidase, dehydroascorbate reductase, guaiacol peroxidase etc.) in cucumber were increased by the UV-B enhancement. These results suggested that enhanced UV-B irradiation caused photooxidative stress in cucumber plant and resulted in significant reduction in plant growth. Biochemical protection responses might be activated to prevent the leaves from damaging effects of oxidative stress generated by UV-B irradiation.

Key words : Antioxidants, Antioxidative enzymes, Cucumber, Growth, Malondialdehyde, UV-B.

서론

최근, 오존층 파괴에 의해 지표면에 도달하는 자외선(UV-B; ultraviolet-B radiation: 280~320 nm)량의 증가가 심각한 지구환경문제로 대두되고 있다¹⁾.

UV-B의 증가는 식물의 광합성 억제, 호르몬 분해, DNA의 직접적인 손상, 지질과산화 등을 일으켜 생육 저해 및 주요 농작물의 수량 감소로 이어지며²⁾, 이러한 피해는 식물의 종·품종뿐만 아니라 생육환경 조건에 의해서도 다양하게 나타난다^{3,4)}. 식물은 UV-B에 의한 피해를 경감시키거나 방어하는 능력을 가지고 있다. 예를 들어 잎 두께의 증가는 UV-B의 생리학적 표적기관에 UV-B의 침투량을 줄여주며⁵⁾, UV-흡수물질인 flavonoid는 자외선을 흡수하여 UV-B의 표적 기관을 자외선으로부터 보호하는 역할을 하는 것으로 알려져 있다⁶⁾. 최근 벼와 콩 등 일부식물에서 UV-B에 의한 활성산소 생성과 이로 인한 산화스트레스의 가

능성이 제기되고 있다^{7,8)}. 식물은 각종 스트레스로부터 생성된 활성산소를 해독하기 위한 생화학적 방어기구를 가지고 있으며, 여기에는 superoxide dismutase (SOD), ascorbate peroxidase (AP) 등의 항산화효소와 ascorbate, glutathione 등의 저분자 물질들이 관여되어 있는 것으로 알려져 있다⁹⁾. 따라서 이러한 식물의 생화학적 방어능력 차이에 의해서도 UV-B에 대한 피해 정도가 다를 것으로 추측된다.

본 연구는 장래 고(高) UV-B 환경 하에서의 실제적인 식물의 성장반응을 이해하기 위하여 오이 식물을 대상으로 UV-B 강도 변화에 따른 성장 반응 및 UV-B 증가가 오이 식물에 활성산소 생성에 의한 산화 스트레스를 일으키는지를 조사함과 동시에 UV-B 강도 변화와 식물의 생화학적 방어반응과의 관련성을 조사하고자 수행하였다.

재료 및 방법

식물 재료

오이(*Cucumis sativus* L.) 종자를 1일간 25℃의 광 상태에서 발아시킨 후, 500 g의 배양상토(N : P₂O₅ : K₂O = 0.21 : 0.41 : 0.38)를 담은 플라스틱 포트에 1개체씩 파종하여 인공기상실에서 생육 시켰다. 인공기상실 내의 온도는 낮(7시~18시)이 28℃, 밤(18시~7시)이 20℃였으며, 습도는 주야간 공히 70±5%를 유지하였다.

UV-B 조사

Kim 등에 의해 고안된 자외선 조사 장치를 사용하여 3단계의 UV-B[무처리(No UV-B), 저(低)UV-B, 고(高)UV-B] 조사 실험을 수행하였다⁷⁾. UV-B 조사장치는 각 처리구 당 8개의 자외선 램프(Toshiba sunlamp, FL 20 SE, Japan)로 구성되어 있다. 자외선 램프는 UV-B (280~320 nm) 영역뿐만 아니라 UV-C (200~280 nm) 영역의 광도 포함하고 있기 때문에 무처리구에는 0.13 mm 두께의 Mylar D 필름(DuPont Co., Wilmington, DE, USA)을 램프에 감아 313 nm 이하의 자외선을 제거하였으며, 고UV-B 처리구에는 0.13 mm 두께의 cellulose diacetate 필름(Cadillac Plastics Co., Baltimore, MD, USA)을 램프에 감아 290 nm 이하의 자외선을 제거하였다. 또한 저UV-B 처리구에는 램프와 cellulose diacetate 필름 사이에 차광용 흰색 천을 넣어 UV-B의 양을 줄였다. 필름은 1주에 1회 교환하였으며 파종 10일 후부터 1일 6시간(10시~16시)씩 3주간 조사하였다. 자외선 램프와 식물체와의 간격은 식물 생장에 맞추어 40 cm를 유지시켰다. UV-B의 강도는 분광방사계(MSR-7000, OptResearch Co., Tokyo, Japan)로 측정하여, Caldwell에 의해 제시된 UV-B의 생물학적 영향량(UV-B_{BE}, biologically effective UV-B)으로 환산하여 나타내었다¹⁰⁾.

생장 및 chlorophyll 함량 측정

3주간의 UV-B 처리 후 각 처리별 6개체를 수확하여 건물중 및 엽면적을 조사하였다. Chlorophyll 함량은 10 cm²의 제 3본엽을 채취하여 99.5% ethanol에 넣고 4℃의 암 상태에서 48시간 추출한 후 Knudson 등의 방법에 따라 조사하였다¹¹⁾.

Malondialdehyde (MDA) 함량 측정

MDA 함량은 Heath와 Packer의 방법에 따라 1 g의 제 3본엽을 채취하여 6 ml의 증류수를 넣어 마쇄한 후, 20% trichloroacetic acid와 0.5% thiobarbituric acid로 반응시킨 후, 532 nm와 600 nm에서의 흡광도를 조사하여 그 함량을 측정하였다¹²⁾.

Ascorbic acid 및 glutathione 함량 측정

약 1 g의 제 3본엽을 채취하여 10 ml의 methaphosphoric acid 용액으로 추출하여 Bolin과 Book의 방법에 의해 환원형인

ascorbic acid (AsA)와 산화형인 dehydroascorbic acid (DHA)의 함량을 측정하였다¹³⁾. Glutathione 함량은 Law 등의 방법에 따라 환원형 glutathione (GSH) 및 산화형 glutathione (GSSG)의 함량을 측정하였다¹⁴⁾.

항산화효소의 활성 측정

제 3본엽 1 g을 potassium phosphate buffer (pH 7.8)로 추출하여 활성분석에 사용하였다. SOD의 활성은 Schoner과 Krause¹⁵⁾의 방법에 따라 cytochrome c의 감소를 A₅₅₀에서 측정하였으며, AP의 활성은 A₂₉₀ (2.8 mM⁻¹cm⁻¹)에서 H₂O₂에 의한 ascorbate의 산화를 조사하였다¹⁶⁾. Monodehydroascorbate reductase (MDHAR)의 활성은 Hossain 등의 방법에 의해 A₃₄₀ (6.2 mM⁻¹cm⁻¹)에서 NADH의 산화를 조사하였으며¹⁷⁾, dehydroascorbate reductase (DHAR)의 활성은 A₂₉₀ (2.8 mM⁻¹cm⁻¹)에서 dehydroascorbate에서 ascorbate로의 환원을 조사하는 Tanaka 등의 방법에 따라 측정하였다¹⁶⁾. Glutathione reductase (GR)의 활성은 A₃₄₀ (26.6 mM⁻¹cm⁻¹)에서 NADPH의 감소량을 측정하였으며¹⁵⁾, guaiacol peroxidase (GP)의 활성은 H₂O₂ 존재 하에서의 guaiacol의 산화를 A₄₇₀ (26.6 mM⁻¹cm⁻¹)에서 측정하였다¹⁸⁾.

결과 및 고찰

실험기간 중 각 처리구별 일일 평균 UV-B_{BE} 량은 무처리구에서 0.03 kJ·m⁻², 저UV-B 조사구에서 6.42 kJ·m⁻², 고UV-B 조사구에서 11.30 kJ·m⁻²이었다(Table 1). 본 실험에서의 UV-B_{BE} 강도를 Björn과 Murphy의 모델에 의해 계산하면, 고UV-B 조사구에서의 강도는 서울 상공 오존층의 약 35% 감소 시에 지상에 도달하는 UV-B 량에 상응하며, 저UV-B 조사구에서의 UV-B 강도는 하지 경에 서울에 도달하는 UV-B 량에 상응했다¹⁹⁾.

UV-B 조사는 오이 식물의 생장 억제 및 극심한 황백화현상(chlorosis)을 일으켰다(Fig. 1). 본엽 출현 2~3일 후부터 황색 반

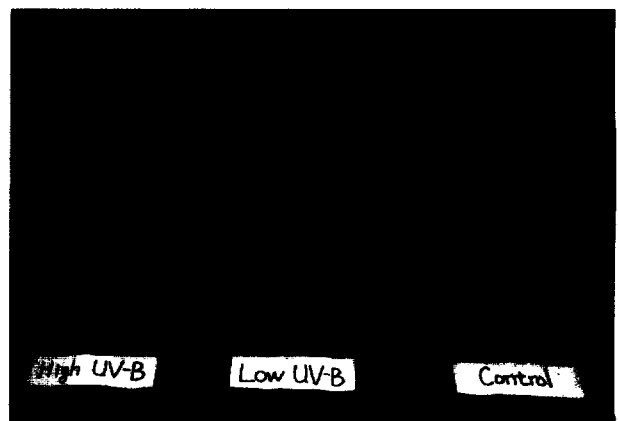


Fig. 1. Injury symptoms of cucumber plants affected by enhanced UV-B irradiation.

Table 1. Average daily integral of UV-B_{BE}^{a)} during the irradiation period. The UV-B irradiation was conducted for 6 hours daily (from 10:00 to 16:00 h).

Treatments	Mean daily integral UV-B _{BE} (kJ·m ⁻²)
No UV-B	0.03
Low UV-B	6.42
High UV-B	11.30

a) UV-B_{BE} : biologically effective UV-B radiation

Table 2. Dry weight, leaf area and chlorophyll content in cucumber plants irradiated with enhanced UV-B for 3 weeks.

Parameters	UV-B treatments		
	No UV-B	Low UV-B	High UV-B
Leaf area, cm ²	798.3±21.4	486.7±39.2*	331.6±38.1*
Leaf dry weight, g	2.42±0.07	1.49±0.13*	1.01±0.09*
Stem dry weight, g	0.56±0.01	0.31±0.03*	0.19±0.01*
Root dry weight, g	0.53±0.03	0.28±0.04*	0.15±0.02*
Chlorophyll content, µg·cm ⁻²	46.4±1.20	40.1±1.30*	37.0±2.40*

(Each value is mean±SE of 6 plants. *represents significant difference at p < 0.05.)

점의 가시피해가 나타났으며, 잎이 확대됨에 따라, 또한 UV-B의 강도에 높아짐에 따라 황색 반점도 확대되었다. 이러한 황백화현상은 자엽에서는 전혀 나타나지 않았으며, 제 1본엽에서 가장 심하게 나타났고, 또 상위엽으로 올라갈수록 피해는 감소되었다. UV-B에 의한 황백화현상은 콩 등의 일부 식물에서 보고되어 있으나, 아직 정확한 메커니즘에 대해서는 알려져 있지 않다⁴⁾.

UV-B 조사 개시 후 3주 제 각 처리별 6개체를 선발하여 건물중을 조사한 결과, 전체적으로 고UV-B 처리에 의해 약 60%, 저UV-B 처리에 의해 약 40%의 감소를 보였으며, 엽면적도 건물중 감소와 비슷한 경향을 나타내었다(Table 2). 이와 같은 성장 감소는 벼를 이용한 3주간의 UV-B(13.0 kJ·m⁻² d⁻¹) 실험에서 약

20%의 건물중 및 엽면적 감소를 보인 Dai 등의 결과와 콩을 이용한 UV-B(11.6 kJ·m⁻² d⁻¹) 실험에서 약 30% 전후의 엽면적 및 건물중 감소를 보인 김 등의 결과보다 큰 감소를 나타내었다¹³⁾. 따라서 식물 종간에 UV-B에 대한 감수성이 다양한 것으로 나타났다. 오이는 벼나 콩보다 UV-B에 대한 감수성이 높은 것으로 나타났다. 본 실험에서 건물중 및 엽면적 감소는 UV-B 강도가 증가할수록 큰 감소를 나타내었는데, 특히 저UV-B 처리에서도 통계학적 유의한 감소를 나타낸 것으로 보아, 현재 자연상태에서의 태양 UV-B에 의해서도 오이 식물은 생육 억제에 영향을 받고 있는 것으로 사료된다.

엽록소의 파괴 및 생합성 억제는 UV-B의 전형적인 피해 현상으로 보고되어 있다. 벼를 이용한 실험에서 UV-B 조사에 의한 엽록소 함량의 감소와 각 엽록소 단위당 광합성 활력의 저하가 보고되어 있다²¹⁾. 본 실험에서 UV-B 조사에 의해 엽록소 a와 b의 비율에는 변화가 없었으나, 총 엽록소 함량은 고UV-B 처리에서 약 20%, 저UV-B 처리에서 약 13%의 감소를 보여, UV-B 강도가 증가함에 따라 감소하는 것으로 나타났다(Table 2). 엽록소는 빛에너지를 흡수하는 광 수용체이므로, UV-B 조사에 의한 엽록소 함량의 감소는 광합성 저하 및 건물생산의 저하로 이어졌을 가능성이 있다.

식물은 여러 가지 환경스트레스에 노출되었을 때 활성산소 생성에 의한 산화스트레스를 일으키는 것으로 보고되어 있으며, 생체의 막지질은 산화스트레스에 민감하게 반응하는 부분으로 알려져 있다¹²⁾. 본 실험에서 UV-B 증가에 의한 MDA(지질과산화 산물) 함량 변화를 조사한 결과, 저UV-B 및 고UV-B 처리에 의해 각각 36% 및 50% 전후의 높은 증가를 나타내었다(Table 3). 이러한 결과는 생체 막지질이 UV-B의 잠재적인 표적임을 시사하며, 또한 UV-B 증가가 오이 잎에 산화스트레스를 일으키며 그로 인해 막지질의 조성이 크게 변화된 것으로 사료된다.

일반적으로 ascorbate와 glutathione은 대기오염물질이나 건조 등 환경스트레스에 의해 생성된 활성산소(O₂ 또는 H₂O₂ 등)의 무독화에 관여하는 항산화물질로 알려져 있으며²¹⁾ 일부 식물에서 항산화물질의 함량 차이는 환경스트레스에 대한 감수성 차이와 깊은 관련이 있는 것으로 알려져 있다⁷⁾. 본 실험에서 UV-B 강도의 증가에 따라 AsA의 함량이 감소하고 DHA와 total ascorbic

Table 3. The contents of malondialdehyde, ascorbate and glutathione in cucumber leaves subjected to enhanced UV-B radiation for 3 weeks.

Treatment	MDA (µg·g ⁻¹ f.w.)	Ascorbate (µg·g ⁻¹ f.w.)			Glutathione (µg·g ⁻¹ f.w.)		
		AsA+DHA	AsA	DHA/AsA	GSH+GSSG	GSH	GSSG/GSH
No UV-B	16.7±1.9	22.5±1.7	14.2±0.8	0.6±0.1	17.0±2.1	8.1±0.7	1.1±0.2
Low UV-B	22.8±2.7*	27.7±2.3*	11.3±0.3*	1.4±0.2*	17.1±1.8	7.8±0.5	1.2±0.2
High UV-B	25.3±2.1*	28.8±3.1*	10.2±0.5*	1.8±0.1*	18.3±1.9	7.4±0.6	1.5±0.1*

(Each value is mean±SE of 6 plants. *represents significant difference at p < 0.05. MDA, malondialdehyde; AsA, ascorbic acid; DHA, dehydroascorbic acid; GSH, reduced glutathione; GSSG, oxidized glutathione.)

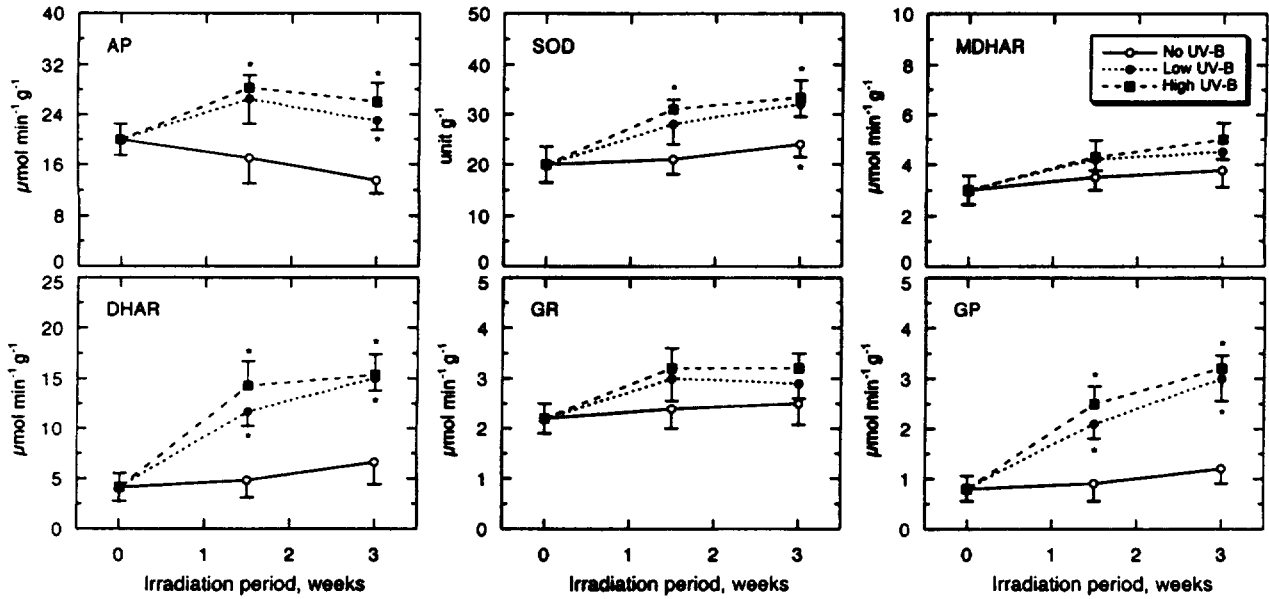


Fig. 2. Effects of enhanced UV-B irradiation on activities of ascorbate peroxidase (AP), superoxide dismutase (SOD), monodehydroascorbate reductase (MDHAR), dehydroascorbate reductase (DHAR), glutathione reductase (GR) and guaiacol peroxidase (GP) in cucumber leaves. Each symbol is the mean of 4 plants and the vertical bars represent the standard error for the mean. Statistically significant differences between the means are indicated by * ($P < 0.05$).

acid (AsA+DHA) 함량이 증가하는 것으로 나타났다(Table 3). 또한 산화스트레스에 의한 피해 정도를 나타내는 DHA/AsA의 비율이 무처리에 비하여 저UV-B 처리에서 2배, 고UV-B 처리에서 약 3배 전후의 증가를 보여 UV-B 강도의 증가에 따라 높아진 것으로 나타났다(Table 3). 이와 같은 DHA/AsA 비율의 증가는 UV-B에 의해 활성산소가 생성되어 산화스트레스가 일어남을 시사하며, 이를 무독화하기 위해 AsA가 산화된 것으로 사료된다. 그러나 UV-B 증가에 의한 glutathione 함량 변화는 ascorbate와 유사한 경향을 보였으나, 고UV-B 처리에서 GSSG/GSH의 비율의 증가를 제외하고는 UV-B 강도 변화에 따른 큰 변화는 나타나지 않았다.

식물은 각종 환경스트레스에 의해 생체내의 산소가 superoxide radical 등의 반응성이 높은 활성산소로 변하여 생체내의 생리적 장애를 나타내는 것으로 알려져 있다⁹⁾. 이에 대하여 식물은 SOD, AP, DHAR, 등의 항산화효소에 의해 체내에 생성된 활성산소를 효과적으로 제거하는 방어기구를 가지고 있다⁹⁾. 본 실험에서 UV-B 증가에 의한 SOD의 활성은 저UV-B 및 고UV-B 처리구에서 공히 증가하였는데, UV-B 증가에 의해 체내에 superoxide가 생성되고 이를 무독화시키기 위해 SOD의 활성이 증가한 것으로 사료된다(Fig. 2). AP의 활성도 UV-B 조사에 의해 증가하는 것으로 나타났으며, 특히 3주간의 고UV-B 처리에 의해 약 2배 정도의 증가를 보여 SOD에 의해 생성된 H_2O_2 의 무독화를 위하여 AP의 활성이 증가된 것으로 사료된다(Fig. 2). 또한 MDHAR과 GR의 활성은 UV-B 조사에 의해 증가하는 경향

을 보인 반면, DHAR과 GP의 활성은 UV-B 강도가 증가함에 따라 크게 증가하는 것으로 나타났다(Fig. 2). 본 실험에서 UV-B 강도와 항산화효소의 활성 변화와의 정확한 관련성은 나타나지 않았지만, 대체적으로 UV-B 증가에 따라 항산화효소의 활성도 증가하는 것으로 나타났다. 이러한 항산화효소의 활성 증가는 대기오염물질이나 여러 가지 환경 스트레스에 의해서도 보고되어 있으며^{14,15,18)}, UV-B 증가에 의해 오이 잎에 활성산소가 생성되고 이를 무독화하기 위해 식물의 생화학적 방어반응이 작용한 것으로 사료된다.

요 약

UV-B 증가가 식물의 생장에 미치는 영향과 식물의 생화학적 방어반응을 조사하고자 오이를 이용하여 3단계의 UV-B[일일 평균 UV-B_{FE}: 무처리(0.03), 저UV-B(6.42), 고UV-B(11.30) kJ m^{-2}] 조사 실험을 수행하였다. UV-B 강도가 증가함에 따라 오이식물에 극심한 생육억제, chlorophyll 감소 및 황백화현상이 나타났다. AsA 및 GSH 함량은 UV-B 강도가 증가함에 따라 감소하는 경향을 보였으나, MDA 함량과 DHA/AsA 및 GSSG/GSH의 비율은 크게 증가하였다. 또한 항산화효소인 SOD, AP, DHAR, GP 등의 활성도 UV-B 조사에 의해 증가하는 것으로 나타났다. 이상의 결과로 볼 때 UV-B 증가에 의해 오이 식물에 활성산소 생성에 의한 산화스트레스가 일어나며, 이를 무독화하기 위해 식물의 생화학적 방어반응이 작용하는 것으로 사료된다.

감사의 글

이 논문은 2000년도 경북대학교 Post-Doc. 연수지원에 의하여 연구되었음.

참고 문헌

- Madronich, S., R.L. McKenzie, M.M. Caldwell, and L.O. Björn (1995) Changes in ultraviolet radiation reaching the earth's surface. *AMBIO*, 24:143~152.
- Tevini, M. (1990) Molecular biological effects of ultraviolet radiation. In *UV-B radiation and ozone depletion*. Lewis Publisher, pp. 125~154.
- Murali, N.S., and A.H. Teramura (1986) Intraspecific differences in *Cucumis sativus* sensitivity to ultraviolet-B radiation. *Physiol. Plant.*, 68:673~677.
- Kim, H.Y., C.H. Lee, I.J. Lee, D.H. Shin, and K.U. Kim (1998) Intraspecific Differences in sensitivity to UV-B irradiation in soybean [*Glycine max* (L.) Merrill]. *J. Kor. Environ. Sci.*, 7(4):487~492.
- Mirecki, R.M., and A.H. Teramura (1984) Effects of ultraviolet-B irradiance on soybean. V. The dependence of plant sensitivity on the photosynthetic photon flux density during and after leaf expansion. *Plant Physiol.*, 74:475~480.
- Caldwell, M.M., R. Robberecht, and S.D. Flint (1983) Internal filters: prospects for UV-acclimation in higher plants. *Physiol. Plant.*, 58:445~450.
- Kim, H.Y., K. Kobayashi, I. Nouchi, and T. Yoneyana (1996) Differential influences of UV-B radiation on antioxidants and related enzymes between rice (*Oryza sativa* L.) and cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves. *Environ. Sci.*, 9:55~63.
- Kim, H.Y., Y.S. Park, I.J. Lee, D.H. Shin, and K.U. Kim (1998) Effects of antioxidants on UV-B susceptibility in soybean. *J. Kor. Environ. Sci.*, 7(5):633~638.
- Elstner, E.F. (1982) Oxygen activation and oxygen toxicity. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 33:73~96.
- Caldwell, M.M. (1971) Solar UV radiation and the growth and development of higher plants. In *Photophysiology* (Giese, A.C. ed.). Academic Press, N.Y., 6:131~177.
- Knudson, L.L., T.W. Tibbitts, and G.E. Edwards (1977) Measurement of ozone injury by determination of chlorophyll concentration. *Plant Physiol.*, 60:606~608.
- Heath, R.L., and L. Packer (1968) Photoperoxidation in isolated chloroplasts. 1. Kinetic and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Arch. Biochem. Biophys.*, 125:189~198.
- Bolin, D.W., and L. Book (1974) Oxidation of ascorbic acid to dehydroascorbic acid. *Science*, 106, 451.
- Law, N.Y., S.A. Charles, and B. Halliwell (1983) Glutathione and ascorbic acid in spinach (*Spinacia oleracea*) chloroplasts. The effect of hydrogen peroxide and paraquat. *Biochem. J.*, 210:899~903.
- Schoner, S., and G.H. Krause (1990) Protective systems against active oxygen species in spinach: response to cold accumulation in excess light. *Planta*, 180:383~389.
- Tanaka, K., N. Kondo, and K. Sugahara (1982) Accumulation of hydrogen peroxide in chloroplasts of SO₂ fumigated spinach leaves. *Plant Cell Physiol.*, 23:999~1007.
- Hossain, M.A., Y. Nakano, and K. Asada (1984) Monodehydroascorbate reductase in spinach chloroplasts and its participation in regeneration of ascorbate for scavenging hydrogen peroxide. *Plant Cell Physiol.*, 25:385~395.
- Tanaka, K., and K. Sugahara (1980) Role of superoxide dismutase in defense against SO₂ toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO₂ fumigation. *Plant Cell Physiol.*, 21:601~611.
- Björn, L.O., and T.M. Murphy (1985) Computer calculation of solar ultraviolet radiation at ground level. *Physiol. Veg.*, 23:555~561.
- Dai, Q., V.P. Coronel, B.S. Vergara, P.W. Barnes, and A.T. Quintos (1992) Ultraviolet-B radiation effects on growth and physiology of four rice cultivars. *Crop Sci.*, 32:1269~1274.
- Teramura, A.H., L.H. Ziska, and A.E. Szein (1991) Changes in growth and photosynthetic capacity of rice with increased UV-B radiation. *Physiol. Plant.*, 83:373~380.
- Foyer, C.H., P. Descourvieres, and K.J. Kunert (1994) Protection against oxygen radicals an important defense mechanism studied in transgenic plants. *Plant Cell Environ.*, 17:507~523.