

廢石地內 光 沮害에 대한 사방오리나무 잎의 抗酸化 保護

韓心熙^{1*} · 李在千¹ · 李胃煥¹ · 朴永起¹ · 吳昌泳¹ · 金鍾甲²

¹국립산림과학원 산림유전자원부, ²경상대학교 산림과학부

Antioxidant Protection of *Alnus firma* Sieb. et Zucc Leaves against Photoinhibition in Tailings

Sim-Hee Han^{1*}, Jae-Cheon Lee¹, Wi Young Lee¹, Youngki Park¹,
Chang-Young Oh¹ and Jong-Kab Kim²

¹Department of Forest Genetic Resources, Korea Forest Research Institute, Suwon 441-350, Korea

²Faculty of Forest Science, Gyeongsang National University, Chinju 660-701, Korea

요 약: 광 저해에 대한 보호 메커니즘을 구명하기 위하여, 폐석지내 선구수종인 사방오리나무를 대상으로 수목의 활력과 잎 발달 단계에 따라 잎 내 엽록소 형광, 엽록소와 카로테노이드 함량 및 항산화 효소 활성을 분석하였다. 활력이 높은 개체는 오후 12시에 활력이 낮은 개체는 오후 2시에 가장 낮은 광화학효율을 나타냈으며, 두 개체 모두 오후 6시에 광화학효율을 완전히 회복하였다. 성숙 잎은 어린잎보다 전 측정 시간에 걸쳐 광화학 효율이 높았다. 엽록소, 베타카로틴 및 크산토펜 함량은 활력이 높은 개체와 성숙한 잎에서 높았으며, 특히 크산토펜 함량은 활력이 높은 개체가 활력이 낮은 개체보다 어린잎에서는 8.7배, 성숙 잎에서는 18.8배 높았다. 항산화효소는 SOD만이 활력이 높은 개체에서 잎의 연령 간 활성 차이를 나타냈다.

Abstract: To explore the development of photoprotective mechanisms, chlorophyll a fluorescence, chlorophyll and carotenoid content and antioxidant enzyme activity in leaves were investigated at different vitality and leaf development stage of *Alnus firma* Sieb. et Zucc under tailing condition. The lowest maximum photochemical efficiency (Fv/Fm) in leaves of high- and low-vitality plants were observed at 12:00 pm and 2:00 pm, respectively, and the decrease of Fv/Fm in leaves of all plants were almost completely restored at 6:00 pm. Fv/Fm of full-expansion leaves was higher than that of emergence leaves at all measurement time. Chlorophyll, β -carotene and xanthophyll content in leaves of high-vitality plants and in full-expansion leaves were higher when compared to those of low-vitality plants and emergence leaves. Especially xanthophyll contents in both stage leaves of high-vitality plants were higher than 8.7 times and 18.8 times those of low-vitality plants. Only SOD activity was seen significant difference between leaf stage in leaves of high-vitality plants.

Key words : carotenoid, maximum photochemical efficiency, carotene, xanthophyll

서 론

일반적으로 폐광산에 존재하는 폐석지 토양은 유기물 함량이 낮고, 양료가 결핍되어 있으며, 토성이 거칠고, 완충능력 및 수분 보유력이 낮은 것이 특징이다(Hossner and Hons, 1992). 이와 같은 환경 요인들은 식물에 스트레스를 유발하며, 결국은 식물의 성장을 감소시킨다(Logan, 1992; Han et al., 2004). 또한 폐석지내 자생 수목들은 낮은 생

산성 및 다양성 때문에 각각의 개체목들은 광에 노출되어 쉽게 피해를 받을 수 있다. 따라서 폐석지내 수목들은 토양에 존재하는 여러 가지 스트레스는 물론 광(irradiance)에 대한 손상으로부터 자신을 보호해야 한다. 특히 개방된 수관에 존재하는 잎들은 더 강한 빛을 견뎌야 하며, 그렇지 않으면 광에 의해 쉽게 피해를 받을 수 있다.

태양 빛을 흡수한 식물은 흡수한 빛 중 일부만이 탄소동화 작용을 거쳐 광화학 반응에 이용할 수 있기 때문에 과잉의 들뜬 에너지가 존재하게 된다. 식물의 광 포획 복합체(light harvesting complex, LHC)에 의해 흡수된 에너지 중 일부인 과잉의 들뜬 에너지는 열로 소멸되기도 하지만, 들뜬 에너지가 너무 많이 생산될 경우는 광합성의

*Corresponding author

E-mail: simhee02@foa.go.kr

연구는 2004년도 농림기술개발사업 첨단과제(과제관리번호 204099-03)의 연구비로 수행한 결과의 일부임.

부산물로 매우 해로운 활성산소들이 생산되어 광합성 기구에 손상을 입히게 된다(Osmond, 1994; Muller *et al.*, 2001).

그러나 식물은 과다하게 흡수된 광으로부터 세포의 손상(photodamage)을 방지하기 위한 여러 가지 방어 메커니즘을 가지고 있다. 가장 중요한 광 보호(photoprotective) 메커니즘은 과잉의 들뜬 에너지를 열로 방출시키는 것이다(Muller *et al.*, 2001). 이와 같은 에너지 분산은 광계 II (photosystem II, PSII)안에서 일어나며, 크산토펜 사이클에 존재하는 zeaxanthin(Z)와 antheraxanthin(A)에 의해 좌우된다(Kulheim *et al.* 2002; Ma *et al.* 2003). 한편 과잉의 들뜬 에너지는 크산토펜 사이클에 의해서 열로 분산되기도 하지만, 광합성 부산물인 활성산소들이 생산되기도 한다(Smirnoff, 1993). 식물들은 이러한 활성산소들을 제거하기 위해서 매우 효과적인 항산화효소의 방어시스템을 가지고 있다. 이러한 효소들은 superoxide dismutase (SOD), ascorbate peroxidase(APX), catalase(CAT), peroxidase (POD) 그리고 glutathione reductase(GR) 등이 있으며, 이것은 다른 스트레스 요인들에 대해서도 내성을 증가시키는 것으로 알려져 최근 몇 년 동안 매우 중요한 연구 주제가 되어 왔다(Loggini *et al.*, 1999; 오창영 등, 2004; 이재천 등, 2005).

이런 점들을 고려해 볼 때, 여러 가지 스트레스에 의해 쉽게 손상을 입을 수 있는 잎이 어떻게 방어시스템을 가동시키는지를 밝히는 것은 스트레스 내성 기작을 이해하는데 매우 중요하다. 따라서 본 연구의 목적은 여러 가지 스트레스 요인이 존재하는 폐광지역의 폐석지내에서 사방오리나무 잎의 광에 대한 저해 및 회복 메커니즘을 밝히고자 하였다. 이를 위해서 수목의 활력과 잎 발달 단계에 따라 광에 의한 저해 수준 및 보호 시스템의 활성을 분석하였다.

재료 및 방법

1. 연구대상지 및 공시재료

연구대상지는 최근 오염물질의 주변 농경지 확산오염 때문에 사회적 문제를 야기 했던 경남 고성에 위치한 폐금속광산으로 선정하였으며, 광구 주변의 폐석 더미 위에서 성장하고 있는 사방오리나무(*Alnus firma* Sieb. et Zucc)를 공시재료로 선택하였다. 광구 주변의 폐석지에는 사방오리나무와 해송만이 선구 수종으로 존재하였으며, 다른 식생으로는 덩굴성 식물들이 주를 이루었다. 주변 산림은 해송, 상수리나무, 사스레피, 아까시나무, 물오리나무 등으로 구성된 혼효림이었다.

광 저해에 대한 보호 메커니즘을 조사하기 위하여, 폐석지내 존재하는 개체 목 중 육안 판단과 간이 엽록소 측

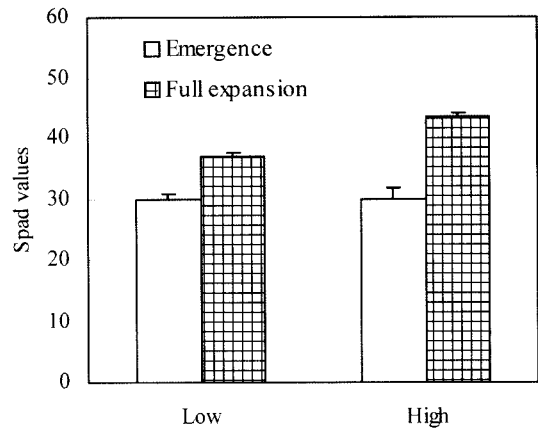


Figure 1. Differences of SPAD values, as chlorophyll content, in field *Alnus firma* leaves at emergence and full expansion according to tree vitality. Values are means \pm S.D. (n=3). Low-high vitality $P=0.001^{***}$, emergence-full expansion $P=0.001^{***}$; ***significant at $P\leq 0.001$.

정기(SPAD-502, Minolta, Japan)를 이용한 잎 내 엽록소 함량의 측정을 통하여 활력이 가장 좋은 개체와 가장 불량한 개체를 각각 3개체씩을 선정하였다(Figure 1). 건강한 개체의 평균 수고와 흉고 직경은 각각 3.2 m와 9.6 cm였으며, 불량한 개체의 평균 수고와 흉고 직경은 2.5 m와 7.8 cm였다. 모든 측정은 2005년 5월 16일부터 18일 사이에 실시되었다. 선정된 개체에서 분석에 사용하기 위해 발달 단계별로 20장의 잎을 임의로 선정하였다. 엽록소 및 엽록소 형광 반응의 측정이 끝난 잎은 채취하여 잎 면적을 측정하고, 개체별로 어린잎과 성숙 잎으로 구분하였다.

2. 엽록소 형광 측정

엽록소 형광 측정은 광량에 따른 효과 분석을 위하여 오전 9시, 오후 12시, 오후 2시 및 오후 6시에 Pulse-modulated Fluorometer를 이용하여 측정하였다. 최대 광화학효율(Fv/Fm)은 15분 동안 암 상태에 적응시킨 잎에서 측정하였으며, PSII의 실제 양자수율을 측정하여 잎 발달 단계별 광 저해 (photoinhibition) 수준을 비교 분석하였다. 모든 측정은 다른 잎에 의해 그늘이 만들어지지 않은 상태에서 수행하였으며, 측정 당시의 광량, 대기 온도 및 습도는 Table 1과 같았다.

3. 엽록소 및 카로테노이드 분석

잎 내 엽록소 함량 측정은 dimethyl sulfoxide(DMSO)를 이용하여 추출하는 Hiscox and Israelstam(1979)의 방법을 사용하였다. 0.1 g 생엽에 DMSO 10 ml를 첨가하고 70°C의 항온 수조에서 2시간 동안 유지하여 색소를 추출하였다. 추출액의 흡광도는 470, 645, 663 nm에서 측정하였다(Lichtenthaler, 1987).

카로테노이드 함량은 Öncel *et al.* (2004)의 방법을 따랐

Table 1. Environmental factors in field at that time when physiological parameters were measured.

	Measurement time			
	09:00	12:00	14:00	18:00
PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	745	1345	1250	670
Air temperature ($^{\circ}\text{C}$)	21.6	26.5	25.4	20.9
Relative air humidity (%)	54	43	37	55

다. 신선한 잎 0.5 g에 5 ml 아세톤과 200 mg Na_2SO_4 를 첨가하여 추출한 후 여과하였다. 여과액은 농축하여 1 ml chloroform으로 녹이고, 추출액 0.2 ml를 TLC 판에 올려 베타카로틴(β -carotene)과 크산토폴(xanthophyll)을 분리하였다. 크로마토그램 상에서 분리된 베타카로틴과 크산토폴은 5 ml 아세톤으로 녹인 후 5분간 원심분리하고, 상층액의 흡광도를 450 nm에서 측정하였다.

4. 항산화효소 활성 분석

발달 단계별로 채취된 잎 0.5 g은 50 mM phosphate buffer(pH7.0), 10 mM AsA와 1.0%(w/v) polyvinylpyrrolidone 혼합액 5 mL를 넣고 균질화시킨 후, $20,000\times$ g에서 30분 동안 원심분리한 후 상등액을 효소 활성 분석에 사용한다. Superoxide dismutase(SOD) 활성은 nitro blue tetrazolium(NBT)-환원법을 이용하였으며, 분광광도계로 530 nm에서 120초 동안의 흡광도 증가를 측정하였다 (Beauchamp and Fridovich, 1971). 활성은 Asada *et al.*(1974)의 V_v-1 의 식에 의해서 계산하였다. V와 v는 각각 SOD가 없을 때와 존재할 때, NBT의 환원 속도를 나타낸다. GR 활성은 Carlberg and Mannervik(1985)의 분석법을 따랐으며, 0.2 M potassium phosphate buffer(pH 7.0), 20 mM GSSG 및 2 mM NADPH의 반응액에 0.2 mL 효소 추출액을 첨가하고 340 nm에서 5분 동안의 흡광도 감소 비율을 측정함으로써 결정하였다.

결 과

1. 최대 광화학효율 및 양자수율

폐석지에서 자생하는 수목의 광 저해 및 회복 기구를 이해하기 위하여, 광의 세기를 고려해서 시간대별로 측정된 최대 광화학효율과 PSII의 양자 수율은 Figure 2와 같이 나타내었다.

최대 광화학효율의 초기 측정값은 비교적 높았다. 오전 9시에 측정된 최대 광화학효율은 수목의 잎 발달 단계에 따른 차이는 없었으나, 활력이 높은 개체의 측정값이 활력이 낮은 개체의 측정값보다 높았다. 오후 12시와 오후 2시에 측정된 최대 광화학효율은 수목의 활력은 물론 잎 발달 단계에 따라 차이를 나타냈으며, 활력이 낮은 개체의 경우 잎 발달 단계에 관계없이 오후 2시까지 지속적으로

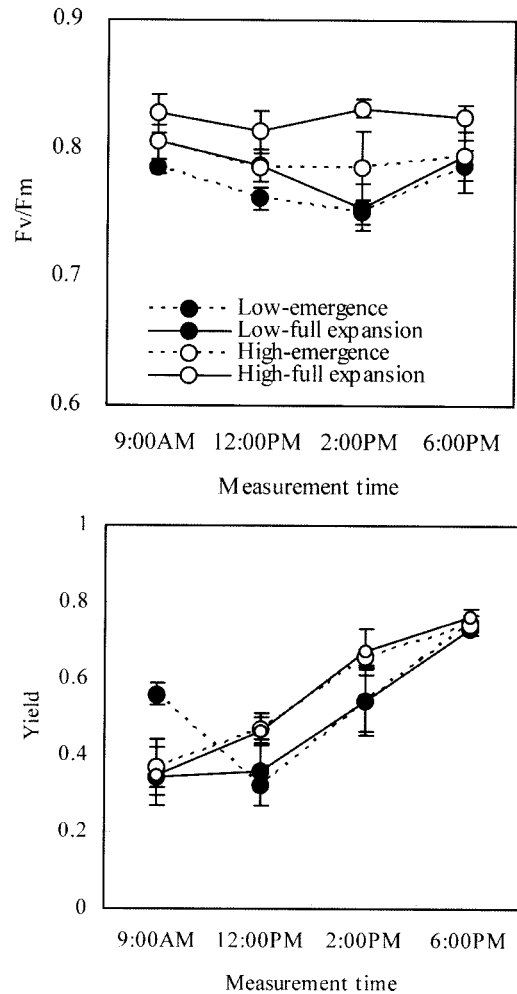


Figure 2. Changes of the maximum photochemical efficiency (above), and quantum yield of PSII (Yield) (below) in field *Alnus firma* leaves at emergence and full expansion according to tree vitality. Measures were performed at 9:00 a.m., 12:00 p.m., 2:00 p.m., and 6:00 p.m., respectively. Values are means \pm S.D. (n=3).

로 광화학효율이 감소하다가 오후 6시에 오전 9시의 측정값을 회복하였다. 이와는 달리 활력이 높은 개체는 오후 12시에 광화학효율이 가장 낮았지만, 이후 서서히 증가하여 오후 6시에는 오전 9시의 측정값까지 효율을 회복하였다. 한편 활력이 낮은 개체와 높은 개체 모두 어린잎의 광화학효율은 성숙 잎보다 낮았다.

PSII의 양자수율은 오전 9시 측정값을 제외하고는 잎 발달 단계와는 상관관계를 나타내지 않았으나, 수목의 활력에는 크게 영향을 받는 것으로 나타났다. 활력이 낮은 개체의 경우, 양자수율은 어린잎에서는 12시에 급격히 감소하다가 이후 지속적으로 증가하였으나, 성숙 잎은 12시 이후부터 지속적으로 증가하였으며, 활력이 높은 개체는 어린잎과 성숙 잎 모두 지속적으로 증가하여 오후 6에는 수목의 활력과 잎 발달 단계와는 무관하게 모든 측정값이 유사한 수준을 나타냈다.

Table 2. Changes of chlorophyll (Chl) content in field *Alnus firma* leaves at emergence and full expansion according to tree vitality. Values are means \pm S.D. (n=3).

Vitality	Leaf stage	Chl a	Chl b	Total chlorophyll	Chl a/b
		mg/g			
Low	Emergence	0.67 \pm 0.04	0.33 \pm 0.03	1.00 \pm 0.07	2.06 \pm 0.06
	Full expansion	0.98 \pm 0.07	0.40 \pm 0.02	1.38 \pm 0.09	2.45 \pm 0.07
High	Emergence	0.92 \pm 0.09	0.41 \pm 0.01	1.32 \pm 0.08	2.25 \pm 0.27
	Full expansion	1.27 \pm 0.05	0.36 \pm 0.06	1.63 \pm 0.11	3.57 \pm 0.41
Model		***	n.s.	**	**
Vitality		***	n.s.	**	**
Leaf age (vitality)		***	n.s.	**	*

***, **, and * significant at $P \leq 0.001$, 0.01, and 0.05; n.s.: not significant

2. 엽록소 및 카로테노이드

엽록소 a는 수목의 활력 및 잎 발달 단계와 매우 상관이 높았으나, 엽록소 b는 수목의 활력 및 잎 발달 단계에 전혀 영향을 받지 않았다(Table 2). 활력이 높은 개체의 엽록소 a는 활력이 낮은 개체의 엽록소 a 함량보다 높았으며, 성숙 잎의 엽록소 a는 어린잎의 엽록소 a 함량보다 높게 나타났다. 엽록소 a의 영향으로 엽록소 a와 b의 비는

활력이 높은 개체 일수록 높게 나타났고, 성숙 잎의 엽록소 a와 b의 비는 어린잎보다 크게 증가하였다. 또한 Figure 3에서 보여 주는 바와 같이 베타카로틴 함량은 수목의 활력 간에 큰 차이를 나타냈으며, 활력이 높은 개체일수록 잎 내 베타카로틴 함량이 증가하였다. 그러나 잎 발달 단계에 따른 차이는 활력이 높은 개체에서만 나타났고, 어

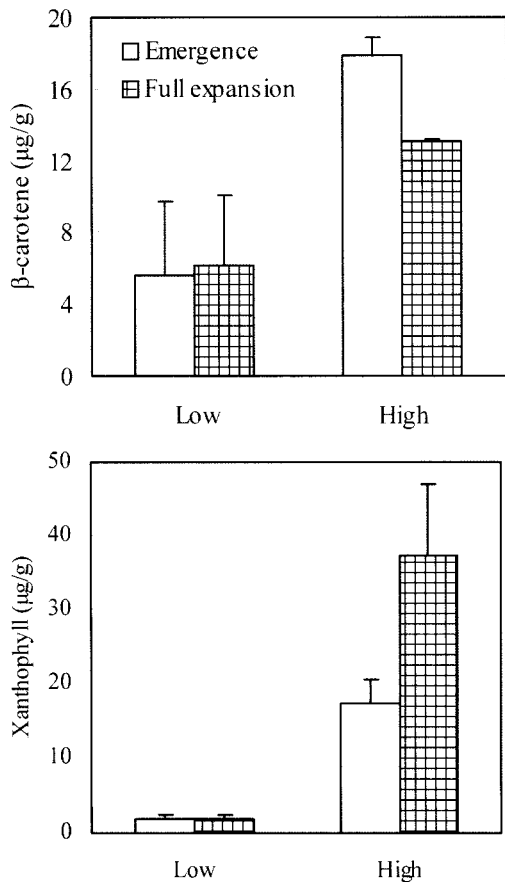


Figure 3. Changes of carotenoid in field *Alnus firma* leaves at emergence and full expansion according to tree vitality. Values are means \pm S.D. (n=3). β-carotene: low-high vitality $P=0.004^{}$, emergence-full expansion $P=0.19^{n.s.}$; Xanthophyll: low-high vitality $P=0.001^{***}$, emergence-full expansion $P=0.014^{*}$; ***, **, and *significant at $P \leq 0.001$, 0.01, and 0.05; n.s. not significant.**

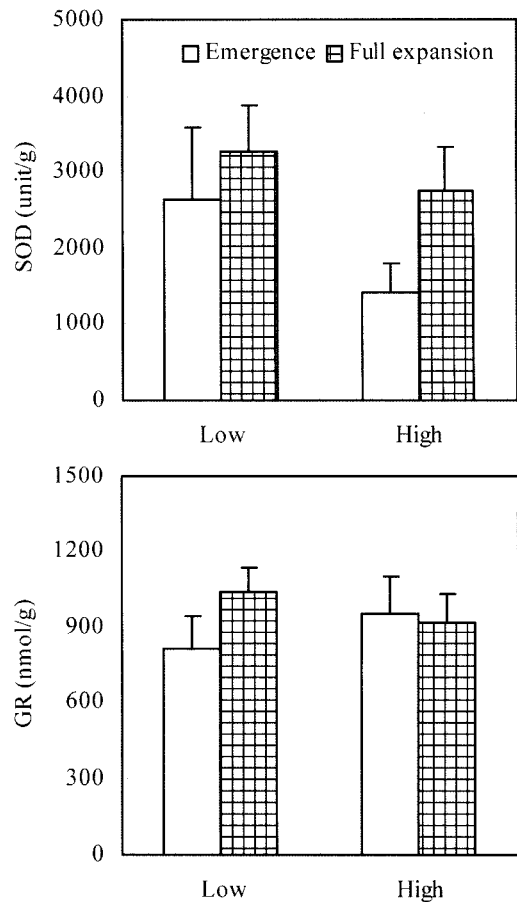


Figure 4. Changes of SOD (above) and GR (below) activity in field *Alnus firma* leaves at emergence and full expansion according to tree vitality. Values are means \pm S.D. (n=3). SOD: low-high vitality $P=0.0003^{*}$, emergence-full expansion $P=0.0004^{***}$; GR: low-high vitality $P=0.94^{n.s.}$, emergence-full expansion $P=0.005^{**}$; ***, **, and *significant at $P \leq 0.001$, and 0.01; n.s. not significant.**

린잎은 성숙 잎보다 높은 함량을 보였다. 크산토폴(xanthophyll)은 수목의 활력과 잎 발달 단계에 따라 크게 영향을 받아 활력이 높은 개체의 경우 활력이 낮은 개체보다 크산토폴 함량이 어린잎에서는 8.7배, 성숙 잎에서는 18.8배 높게 나타났다. 한편 활력이 낮은 개체의 어린잎은 성숙 잎과 크산토폴 함량 차이가 거의 없었으나, 활력이 높은 개체의 경우 성숙 잎이 어린잎보다 크산토폴 함량이 2.2배 정도 높아 베타카로틴(β -carotene)과는 대조를 보였다.

3. SOD와 GR 활성

사방오리나무의 어린잎과 성숙 잎에서 측정된 SOD 활성은 수목의 활력이 높을수록 낮았으며, 어린잎에서 성숙 잎으로 갈수록 높았다(Figure 4). 활력이 낮은 개체의 경우 어린잎과 성숙 잎의 SOD 활성은 뚜렷한 차이를 보이지 않았으나, 활력이 높은 개체의 SOD 활성은 성숙 잎이 어린잎보다 2배정도 높게 나타났다. GR 활성은 수목의 활력에는 큰 영향을 받지 않는 것으로 나타났으며, 잎 발달 단계에 따른 차이도 SOD 활력과 달리 활력이 낮은 개체에서만 뚜렷하게 나타났다.

고 찰

폐광산의 폐석지 토양은 유기물 함량이 낮고, 양료가 결핍되어 있으며(Hossner and Hons, 1992), 높은 중금속 함량과 같은 다양한 스트레스 요인들을 포함하고 있다(한심희 등, 1998). 폐석지 생성 초기부터 정착하여 생존하고 있는 수목들은 이와 같은 다양한 스트레스를 극복하면서 살아가며, 특히 주변에 경쟁 상대가 없이 수관 전체가 노출된 환경 조건에서는 지상부의 잎들이 광에 완전히 노출되기도 한다. 이와 같은 전광 노출은 잉여 에너지를 발생시키며, 적절하게 처리되지 않은 잉여 에너지는 광합성 기구의 손상을 가져온다(Osmond, 1994; Muller *et al.*, 2001). 그러나 식물들은 광 피해에 대한 광합성 기구의 보호 메커니즘을 가지고 있다(Muller *et al.*, 2001). 이러한 보호 메커니즘을 이용하여 스트레스를 극복한 개체들은 지속적으로 살아남지만, 스트레스를 극복하지 못한 개체들은 서서히 쇠퇴하여 고사하게 된다.

본 연구에서는 PSII의 활성을 나타내는 최대 광화효율(F_v/F_m)을 측정하여 활력이 높은 개체와 활력이 낮은 개체에서 광에 의한 광합성 기구의 광 피해와 회복에 관한 반응을 분석하였다. 그 결과 광에 대한 피해 수준 및 회복 단계는 수목의 활력과 잎의 발달 단계에 따라 다르다는 것을 알 수 있었다(Figure 2). 즉 활력이 높은 개체일수록 광에 의한 피해는 적어지는데, 활력이 높은 개체에서 잉여 에너지에 의한 광 피해 현상은 광량이 증가하는

초기 단계에서는 나타나지만, 어느 정도 적응단계에 들어가면 곧 회복한다. 이러한 회복 반응은 어린잎보다는 완전히 성숙된 잎에서 쉽게 관찰할 수 있으며, 본 연구에서 활력이 높은 개체의 광 피해에 대한 회복 시점은 오후 12시 이후로 나타났다(Jiang *et al.*, 2006).

반면 활력이 낮은 개체는 광에 의한 피해 기간이 활력이 높은 개체보다 더 길다. 즉 광에 의한 피해는 오후 2시까지 지속되며, 이후에 광의 세기가 줄어들면 서서히 회복한다. 또한 광에 의한 피해는 활력이 높은 개체와는 달리 어린잎보다 완전히 성숙한 잎에서 더 크게 나타난다. 이와 같이 광에 의한 광합성의 피해가 길어지면, 전자 수송이 느려지고, 양자수율이 낮아져 결국 식물의 성장을 감소시키게 된다(Prasil *et al.*, 1992; Melis 1999; Schansker and Van Rensen, 1999). Jiang *et al.*(2005)은 야외에서 자라는 콩과식물의 잎에서 광에 의한 효율 저하를 잎의 발달 단계별로 제시하였다. 이 결과에서 광에 의한 피해는 모든 잎에서 오후 2시에 가장 크게 나타났으며, 어린잎이 성숙 잎보다 최대광화효율이 약간 낮았고, 본 연구결과와 마찬가지로 오후 6시에는 감소되었던 효율이 완전히 회복되었다.

광에 의해 나타나는 피해를 회복하는 과정은 매우 복잡하다. 광에 의해서 발생한 잉여 에너지는 열로 방출되며, 이 과정에 관여하는 것이 카로테노이드이다 (Demming-Adams, 1990; Smirnov, 1993). 카로테노이드는 들뜬 3중 상태의 엽록소(3Chl)에 의해 생산된 O_2 의 활성을 없애거나, 간접적으로는 O_2 의 형성을 감소시켜 광 손상으로부터 광합성 기구를 보호한다 (Siefermann-Harms, 1987; Minkov *et al.*, 1999). 본 연구결과에서 나타난 바와 같이 카로테노이드 함량은 수목의 활력과 잎 발달 단계에 따라 매우 다른 반응을 보여 준다. 광 피해의 회복이 비교적 빨랐던 활력이 높은 개체는 높은 카로테노이드 함량을 나타내는데(Figure 3), 베타카로틴과 크산토폴 함량은 활력이 낮은 개체에 비해서 뚜렷하게 높다는 것을 알 수 있다. 이것은 광의 피해로부터 광합성 기구를 보호하기 위한 적응 전략으로 카로테노이드의 합성 능력을 가지기 때문인데 (Webb and Melis, 1995; Jung and Steffen, 1997), 이러한 능력은 활력이 높은 식물일수록 증가하는 것으로 판단된다. 한편 카로테노이드의 항산화 효과는 카로테노이드의 형태에 따라 다르게 나타나는 것으로 보인다. 즉 베타카로틴의 경우는 성숙 잎보다 어린잎에서 더 큰 항산화 효과를 보여 주며, 크산토폴은 성숙 잎에서 더 큰 항산화 효과를 보여준다. 그러나 활력이 낮은 개체는 활력이 높은 개체들만큼 카로테노이드의 항산화 효과가 크지 않다(Figure 3). 이러한 결과는 Figure 2와 같이 광에 의한 피해가 더 크고 길게 이어질 수 있음을 증명해 준다.

잉여 에너지에 의해 발생하는 활성 산소들을 제거하는

데 관여하는 또 다른 메커니즘은 항산화효소들과 관계가 있다(Biehler and Fock, 1996). SOD는 superoxide (O_2^-)를 제거하는 촉매 효소로서 최종적으로 O_2 와 H_2O_2 를 생성한다(Asada, 1999). 수목의 활력과 잎 발달 단계에 따른 활성 변화를 분석한 결과, SOD는 광에 매우 민감하다는 것을 알 수 있었다. 즉 SOD는 성숙 잎에서 활성이 증가하는데, 이러한 경향은 활력이 높은 수종에서 뚜렷하게 나타났다. 한편 활력이 낮은 개체는 활력이 높은 개체보다 SOD 활성을 높게 유지하고, 이것은 카로테노이드의 결과에서 나타난 바와 같이 잉여 에너지에 의해서 생산된 활성 산소들이 효과적으로 제거되지 못해 누적된 결과로 판단된다. 그러나 활력이 높은 개체의 경우는 잎 발달 단계에 매우 민감하게 반응하는데, 완전히 성숙한 잎에서의 SOD 활성이 어린잎보다 높게 나타난 것은 성숙 잎이 어린잎보다 더 많은 빛에 노출되었다는 것을 의미한다. 그러나 이러한 광 저해는 카로테노이드와 항산화 효소의 역할로 피해를 곧 회복하게 된다. 한편 GR 활성은 활력이 낮은 개체에서 약간의 변화를 보였지만, 본 연구에서는 광의 영향이 크게 작용하지 않은 것으로 판단되었다.

위의 결과들을 종합해 보면, 폐석지내 사방오리나무들은 광 저해에 대한 내성 능력을 가지며, 광에 대한 내성 능력에는 카로테노이드와 항산화 효소가 직접 관여한다는 것을 알 수 있다. 또한 광에 대한 내성은 수목의 활력과 잎의 발달 단계에 의해서 크게 좌우된다. 즉 활력이 높은 개체일수록 광에 대한 내성은 증가하고 피해에 대한 회복 또한 빠르게 나타나며, 성숙한 잎일수록 내성이 높다. 이것은 높은 활력을 가진 개체들과 성숙한 잎이 잉여 에너지를 분산시키는데 더 효과적으로 반응한다는 것을 의미한다. 그러나 스트레스 요인이 상시 존재하는 환경 조건에서 수목 생장이 지속되기 위해서는 스트레스 내성 유지에 요구되는 에너지의 효율이 적절하게 유지되어야 한다. 따라서 폐석지내 자생 수목의 스트레스 내성 메커니즘을 좀더 정확히 이해하기 위해서는 에너지의 이용과 배분에 관한 연구가 진행되어야 한다.

인용문헌

1. 오창영, 이경준, 이재천, 한심희. 2004. Cd 처리에 대한 박달나무의 가계간 생리적 피해 및 항산화 반응 차이. 한국임학회지 428-435.
2. 이재천, 오창영, 한심희, 김판기. 2005. 오존 노출 시간에 따른 버즘나무와 백합나무의 광합성과 SOD 활성 변화. 한국농림기상학회지 156-163.
3. 한심희, 현정오, 이경준, 조덕현. 1998. 아연폐광산 토양의 중금속 (Cd, Cu, Zn, Pb) 오염에 따른 5개 수종의 부위별 중금속 축적. 한국임학회지 87: 466-474.
4. Asada, K., Takahashi, M. and Nagate, M. 1974. Assay and

- inhibitors of spinach superoxide dismutase. Agricultural and Biological Chemistry 38: 471-473.
5. Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplast: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons, Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 50: 601-639.
6. Beauchamp, C. and Fridovich, I. 1971. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. Analytical Biochemistry 44: 276-287.
7. Biehler, K. and Fock, H. 1996. Evidence for the contribution of the Mehler peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat. Plant Physiology 112: 265-272.
8. Carlberg, I. and Mannervik, B. 1985. Glutathione Reductase. Methods in Enzymology 113: 485-490.
9. Demmig-Adams, B. 1990. Carotenoids and photoprotection in plants: a role of xanthophyll zeaxanthin. Biochimica et Biophysica Acta 1020: 1-24.
10. Foyer, C.H. and Halliwell, B. 1976. The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: proposed role in ascorbic acid metabolism. Plant 133: 21-25.
11. Han, S.-H., Lee, J.-C., Jang, S.-S. and Kim, P.-G. 2004. Composted sewage sludge can improve the physiological properties of *Betula schmidtii* grown in tailings. Journal of Plant Biology 47: 99-104.
12. Hiscox, J.D. and Israelstam, G.F. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. Canadian Journal of Botany 57: 1332-1334.
13. Hossner, L.R. and Hons, F.M. 1992: Reclamation of mine tailings. pp. 311-348. In: B.A. Stewart, ed. Advances in Soil Science. Vol. 17. Springer-Verlag, New York.
14. Jiang, C.D., Gao, H.Y., Zou, Q., Jiang, G.M. and Li, L.H. 2006. Leaf orientation, photorespiration and xanthophyll cycle protect young soybean leaves against high irradiance in field. Environmental and Experimental Botany 55: 87-96.
15. Jiang, C.D., Li, P.M., Gao, H.Y., Zou, Q. Jiang, G.M. and Li, L.H. 2005. Enhanced photoprotection at the early stages of leaf expansion in field-grown soybean plants. Plant Science 168: 911-919.
16. Jung, S. and Steffen, K.L. 1997. Influence of photosynthetic photon flux densities before and during long-term chilling on xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence quenching in leaves of tomato (*Lycopersicon hirsutum*). Physiologia Plantarum 100: 958-966.
17. Kulheim, C., Agren, J. and Jansson, S. 2002. Rapid regulation of light harvesting and plant fitness in the field. Science 297: 91-93.
18. Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. Methods in Enzymology 148: 350-382.
19. Logan, T.J. 1992. Chemical degradation of soil. pp. 13-35. In: B.A. Stewart, ed. Advances in Soil Science. Vol.

17. Springer-Verlag, New York.
20. Loggini, B., Scartazza, A., Brugnoli, E. and Navari-Izzo, F. 1999. Antioxidative defence system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiology* 119: 1091-1099.
21. Ma, Y.Z., Holt, N.E. Li, X.P. Niyogi, K.K. and Fleming, G.R. 2003. Evidence for direct carotenoid involvement in the regulation of photosynthetic light harvesting. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100: 4377-4382.
22. Melis, A. 1999. Photosystem II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage *in vivo*. *Trends in Plant Science* 4: 130-135.
23. Minkov I.N., Jahoubjan, G.T., Denev, I.D. and Toneva, V.T. 1999. Photooxidative stress in higher plants. pp. 499-525. In: M. Pessrakli, ed. *Handbook of Plant and Crop Stress*, 2nd edition. Marcel Decker, New York, Basel.
24. Muller, P., Li, X.P. and Niyogi, K.K. 2001. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology* 125: 1558-1566.
25. Öncel, I., Yurdakulol, E., Keleş, Y., Kurtm, L. and Yildiz, A. 2004. Role of antioxidant defence system and biochemical adaptation on stress tolerance of high mountain and steppe plants. *Acta Oecologia* 26: 211-218.
26. Osmond, C.B. 1994. What is photoinhibition? some insights from comparisons of shade and sun plants. pp. 1-24. In: N.R. Baker, and J.R. Bowyer, ed. *Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field*. Bios Scientific. Oxford.
27. Prasil, O., Adir, N. and Ohad, I. 1992. Dynamic of PSII: Mechanism of photoinhibition and recovery process. pp. 293-348. In: J. Barber, ed. *The Photosystems: Structure, Function and Molecular Biology*. Elsevier, Amsterdam.
28. Schansker, G. and Van Rensen, J.J.S. 1999. Performance of active Photosystem II centers in photoinhibited pea leaves. *Photosynthesis Research* 62: 175-184.
29. Siefermann-Harms, D. 1987. The light-harvesting and protective functions of carotenoids in photosynthetic membranes. *Physiologia Plantarum* 69: 561- 568.
30. Smirnov, N. 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New Phytologist* 125: 27-58.
31. Webb, M.R. and Melis, A. 1995. Chloroplast response in *Dunaliella salina* to irradiance stress. Effect on thylakoid membrane protein assembly and function. *Plant Physiology* 107: 885-893.

(2006년 1월 10일 접수, 2006년 3월 16일 채택)