

## 자외선(UV-B)이 봉선화(*Impatiens balsamina* L.)의 항산화제 및 항산화 효소에 미치는 영향

김 학 윤<sup>1\*</sup>

### Effect of Ultraviolet (UV-B) on Antioxidants and Antioxidative Enzymes in Garden Balsam (*Impatiens balsamina* L.)

Hak Yoon Kim<sup>1\*</sup>

**ABSTRACT** To investigate the effects of ultraviolet(UV-B) on growth and biochemical defense responses of plant, garden balsam (*Impatiens balsamina* L.) was subjected to enhanced UV-B irradiation [daily dose : 0.02 (No UV-B) and 11.34 (enhanced UV-B) kJ m<sup>-2</sup> ; UV-B<sub>BE</sub>] for 3 weeks. Enhanced UV-B drastically inhibited leaf area as well as dry weight of garden balsam. The content of malondialdehyde was significantly increased by about 50% after 3 weeks of UV-B irradiation. The ratios of dehydroascorbate/ascorbate and oxidized glutathione/reduced glutathione were also considerably increased by UV-B irradiation. Three major polyamines of garden balsam leaves : putrescine, spermidine and spermine were observed. All polyamine contents were increased with UV-B irradiation. The enzyme (superoxide dismutase, ascorbate peroxidase *etc.*) activities of garden balsam were increased by the UV-B enhancement. Based on the results, enhanced UV-B caused oxidative stress in garden balsam and biochemical protection responses might be activated to prevent from damaging effects of oxidative stress generated by UV-B irradiation.

**Key words:** antioxidants; antioxidative enzymes; garden balsam; UV-B.

### 서 언

태양광선 중 자외선(Ultraviolet, UV) 영역은 크게 UV-A(400~320nm), UV-B(320~280nm), UV-C(280~100nm)의 3부분으로 나뉘지며 파장이 짧을수록

생체에 많은 변화를 가져온다. UV-B는 전체 자외선의 약 4~5%에 불과하지만 UV-A에 비하여 1,000배 이상의 일광화상을 일으키는 burning ray로 알려질 만큼 생물에 큰 위협이 되고 있다(김 등 2009). 최근 인구증가와 산업화로 오염물질의 대기 중 방출이

<sup>1</sup> 계명대학교 지구환경학과, 704-701 대구광역시 달서구 달구벌대로 2800(Department of Global Environment, Keimyung University, Daegu 704-701, Korea).

\* 연락저자(Corresponding author) : Phone) +82-53-580-5918, Fax) +82-53-580-5385, E-mail) hykim@kmu.ac.kr

(Received June 4, 2010; Examined June 14, 2010; Accepted June 21, 2010)

증가되고 그로 인해 오존층이 파괴되어 지표면으로 도달하는 UV-B의 양이 증가하고 있다(Ahm 등 2003).

UV-B 증가는 인간이나 동물뿐만 아니라 식물에도 여러 형태의 피해를 나타낸다. UV-B는 식물의 광합성 억제, 호르몬 분해, DNA 손상, 지질과산화 등의 생리·생화학적 대사에 장애를 일으키며 이를 통해 주요 농작물의 수량 감소를 초래한다(김 등 1998; Kakani 등 2003; Zeeshan과 Prasad 2009).

UV-B의 증가는 일부 식물에서 활성산소 생성으로 인한 산화스트레스를 일으킨다(Kim 등 1996; Gao와 Zhang 2008). 식물은 오존이나 건조 등 각종 스트레스로부터 생성되는 활성산소를 무독화하기 위한 생화학적 방어기구를 가지고 있으며, 여기에는 superoxide dismutase(SOD), ascorbate peroxidase(AP) 등을 포함한 여러 종류의 항산화효소와 ascorbic acid와 glutathione 등과 같은 저분자 항산화물질들이 관여되어 있다(Elstner 1982; Gao와 Zhang 2008; Zeeshan과 Prasad 2009).

식물체내에서 환경스트레스에 의해 활성산소가 생성되면 그 일차적인 표적은 생체막일 가능성이 높다(Kramer 등 1991; Foyer 등 1994; Zeeshan과 Prasad 2009). 특히 엽록체 막의 지질은 활성산소에 의해 쉽게 파괴 또는 변형되며(Elstner 1982; Yan 등 2010), 일부식물에서 UV-B에 의한 엽록체 지질의 감소와 개별 극성지질의 비율이 바뀌는 것으로 보고되어 있다(Kramer 등 1991; Zeeshan과 Prasad 2009).

Polyamine은 항산화물질로 알려져 있으며 생체막의 지질과산화 억제에 관여한다(Walters 2003). 특히 오존이나 산성비 등과 같은 환경스트레스에 의한 식물 피해가 외부에서 주입된 polyamine에 의해 경감되는 것으로 나타났다(Groppa 등 2001).

지금까지 지구규모의 환경문제인 자외선(UV-B) 증가에 대한 식물분야의 연구는 많이 이루어져왔으나, 주요 농작물 및 경제 수종에 대한 연구가 대부분이며 자생 식물에 대한 연구는 상대적으로 많이 이루어져 있지 않다.

본 연구는 우리나라 어디에서나 자생하며, 김 등(2000)에 의해 산성비에 비교적 높은 감수성을 보이는 것으로 보고된 초본식물인 봉선화를 대상으로 장

래 예상되는 UV-B 증가에 대한 봉선화의 성장반응과 활성산소 생성에 의한 산화스트레스 발생 여부를 조사함과 동시에 UV-B 대한 식물의 생화학적 방어 반응을 조사하고자 수행하였다.

## 재료 및 방법

### 공시식물

봉선화(*Impatiens balsamina* L.) 종자를 2% sodium hypochloride 용액으로 표면 살균하고 세척한 후, 500g의 배양상토(N : P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> : K<sub>2</sub>O = 0.21g : 0.41g : 0.38g)를 넣은 플라스틱 포트에 1개체씩 파종하여 인공기상실에서 생육시켰다. 인공기상실 내의 온도는 낮(7시~19시)이 30℃, 밤(19시~7시)이 20℃이었으며, 습도는 주야간 공히 70±5%를 유지하였다. 3주 동안 생육시킨 건전한 식물체를 선발하여 공시식물로 사용하였다.

### UV-B 조사

UV-B 조사는 Kim 등(1996)에 의해 고안된 자외선 조사장치를 사용하였다. UV-B 조사장치는 각 처리구 당 8개의 자외선 램프(Toshiba sunlamp, FL 20 SE, Japan)로 구성되어 있다. 자외선램프는 UV-B(320~280nm) 영역뿐만 아니라 UV-C(280~100nm) 영역의 광도 포함하고 있기 때문에 무처리구에는 0.13mm 두께의 Mylar D 필름(DuPont Co., Wilmington, DE, USA)을 램프에 감아 313nm 이하의 자외선을 제거하였으며, UV-B 처리구에는 0.13mm 두께의 cellulose diacetate 필름(Cadillac Plastics Co., Baltimore, MD, USA)을 램프에 감아 290nm 이하의 자외선을 제거하였다. 필름은 1주에 1회 교환하였으며 1일 6시간(10시~16시)씩 3주간 UV-B조사 실험을 수행하였다. 자외선 램프와 식물체와의 간격은 식물 생장에 맞추어 40cm를 유지시켰다. UV-B의 강도는 분광방사계(MSR-7000, OptResearch Co., Tokyo, Japan)로 측정하여, Caldwell(1971)에 의해 제시된 UV-B의 생물학적 영향량(UV-BBE, biologically effective UV-B)으로 환산

하여 나타내었다.

### Malondialdehyde(MDA) 및 total carotenoid 함량 측정

MDA 함량은 Heath와 Packer(1968)가 제시한 thiobarbituric acid(TCA) 반응방법을 이용하였다. 3주간 UV-B를 처리한 봉선화 잎 30cm<sup>2</sup>에 0.1% TCA를 첨가해 균질화하고, 원심분리(4℃, 10,000×g, 10분간)를 하였다. 상등액에 20% TCA를 가해 교반하고 95℃에서 30분간 가열한 후 냉각하여, 10,000×g로 10분간 재차 원심분리한 후 532nm에서의 흡광도를 측정했다. MDA 함량은 흡광계수 155mM<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>를 이용해 산출했다.

Total carotenoid 함량은 Lichtenthaler(1987)의 방법에 따라 3주간 UV-B를 처리한 봉선화 잎 30cm<sup>2</sup>에 50% methanol을 넣고 추출한 후 Whatman No. 1 여과지로 여과하고 잔사는 n-hexane : acetone(1 : 1)용액으로 2회 추출하였다. 이 추출액을 40℃에서 수분이 제거 될 때까지 감압농축하고, 무수Na<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>로 탈수시키고 chloroform에 용해시킨 후 최대 흡수 파장인 465nm에서의 흡광도를 측정하여 total carotenoid 함량을 결정하였다. 검량선은 β-carotene(Aldrich Co.) 표준품을 n-hexane에 용해한 후 449nm에서 검량곡선을 작성하여 실시하였다.

### Ascorbic acid 및 glutathione 함량 측정

Ascorbic acid 함량을 조사하기 위하여 3주간 UV-B를 처리한 봉선화 잎 30cm<sup>2</sup>를 채취하여 10ml의 methaphosphoric acid 용액으로 반응시킨 후 Bolin과 Book(1974)의 방법에 의해 환원형인 ascorbic acid(AsA)와 산화형인 dehydroascorbate(DHA)의 함량을 측정하였다. Glutathione 함량은 Law 등(1983)의 방법에 따라 환원형 glutathione(GSH) 및 산화형 glutathione(GSSG)의 함량을 측정하였다.

### Polyamine 함량 측정

Polyamine 함량을 조사하기 위하여 3주간 UV-B를 처리한 봉선화 잎 1g을 채취하여 10ml의 0.5M HClO<sub>4</sub>를 넣어 추출한 후, Walters(2003)의 방법에 따

라 HPLC(Shimadzu LC-6A)를 이용하여 분석하였다.

### 항산화 효소의 활성 측정

3주간 UV-B를 처리한 봉선화 잎 30cm<sup>2</sup>를 채취하여 potassium phosphate buffer(pH 7.8)로 추출하여 활성분석에 사용하였다. SOD의 활성은 Schoner과 Krause(1990)의 방법에 따라 cytochrome c의 감소를 A<sub>550</sub>에서 측정하였으며, AP의 활성은 A<sub>290</sub>(2.8mM<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>)에서 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>에 의한 ascorbic acid의 산화를 조사하였다(Tanaka 등 1982). Monodehydroascorbate reductase(MDHAR)의 활성은 Hossain 등(1984)의 방법에 의해 A<sub>340</sub>(6.2mM<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>)에서 Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate(NADPH)의 산화를 조사하였으며, dehydroascorbate reductase(DHAR)의 활성은 A<sub>290</sub>(2.8mM<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>)에서 dehydroascorbate에서 ascorbate로의 환원을 조사하는 Tanaka 등(1982)의 방법에 따라 측정하였다. Glutathione reductase(GR)의 활성은 A<sub>340</sub>(26.6mM<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>)에서 NADPH의 감소량을 측정하였으며(Schoner와 Krause 1990), guaiacol peroxidase(GP)의 활성은 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 존재 하에서 guaiacol의 산화를 A<sub>470</sub>(26.6mM<sup>-1</sup>cm<sup>-1</sup>)에서 측정하였다(Tanaka와 Sugahara 1980).

### 통계처리

측정치에 대한 통계처리는 one-way ANOVA에 의해 분석하고, 평균은 5% 유의 수준에서 Tukey LSD에 의한 다중비교를 하였다.

## 결과 및 고찰

일반적으로 UV-B가 생물에 미치는 영향량을 UV-B<sub>BE</sub>(biologically effective UV-B)로 나타낸다(Caldwell 1971). UV-B 처리가 봉선화에 미치는 영향을 조사하기 위해 수행된 각 처리구의 일일 평균 UV-B<sub>BE</sub>량을 표 1에 나타내었다. 무처리구는 0.02 kJ m<sup>-2</sup>, UV-B 처리구는 11.34 kJ m<sup>-2</sup>로 나타났으며, UV-B 처리구에서의 UV-B<sub>BE</sub> 강도를 Björn과 Murphy(1985)의 모델에 의해 계산하면, 서울 상공 오존층의

**Table 1.** Average daily integral of UV-B<sub>BE</sub><sup>1)</sup> 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-BBE (kJ m <sup>-2</sup> )
No UV-B	0.02
UV-B	11.34

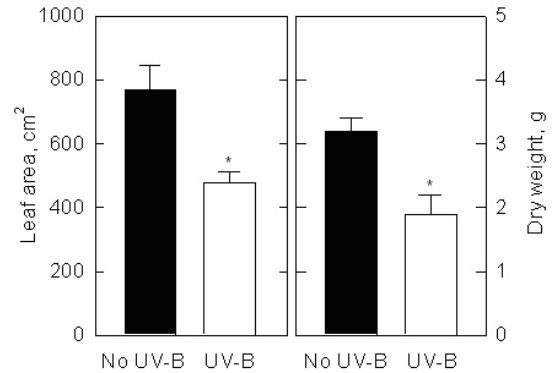
<sup>1)</sup> UV-B<sub>BE</sub> : biologically effective UV-B radiation.

약 35% 감소 시에 지상에 도달하는 UV-B 량에 상응한 것으로 나타났다.

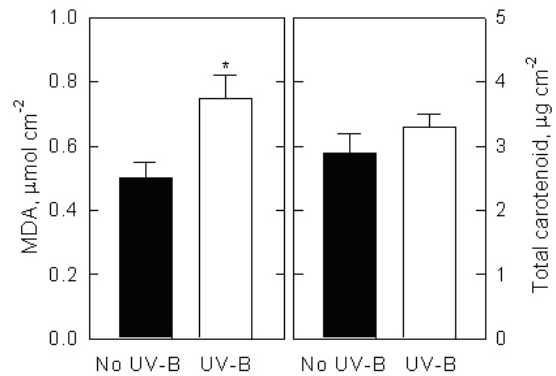
UV-B의 증가는 봉선화의 생육억제 및 극심한 황백화현상을 일으키는 것으로 나타났다. 3주간의 UV-B 처리 후 각 처리구별 6개체를 선발하여 엽면적 및 건물중을 조사한 결과를 그림 1에 나타내었다. 엽면적의 경우 UV-B 처리에 의해 약 38% 정도 감소하였으며, 건물중도 약 40% 감소한 것으로 나타났다. UV-B에 의한 봉선화 식물의 성장 감소는 강낭콩을 이용한 3주간의 UV-B(11.36 kJ m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) 실험에서 약 30%의 엽면적 및 건물중 감소를 보인 김(2006)의 결과보다 큰 것으로 나타났으나, 오이를 이용한 UV-B (13.0 kJ m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) 실험에서 약 60% 전후의 엽면적 및 건물중 감소를 보인 김 등(1998)의 결과보다 적은 것으로 나타나 식물 종에 따라 감수성의 차이가 있는 것으로 나타났다.

봉선화는 우리나라 전역에 자생하는 1년생 식물이다. 햇볕이 드는 곳이나 습지와 같은 열악한 환경에서도 잘 자라는 특징이 있어 자생식물을 대상으로 한 UV-B 실험에 적합한 식물이라 판단된다. 본 실험에서 UV-B 처리에 의한 봉선화의 생육억제로 볼 때 수많은 잡초들도 UV-B 증가에 의해 식생 변화를 초래할 가능성이 있을 것으로 추측된다. 따라서 장래 예상되는 UV-B 증가에 대한 잡초 식생의 변화를 예측하기 위해서는 여러 종류의 잡초를 대상으로 UV-B 실험이 수행되어야 할 것으로 사료된다.

식물은 여러 가지 환경스트레스에 노출되었을 때 활성산소 생성에 의한 산화스트레스를 일으키며(Elstner 1982; Kim 등 1996; Gao와 Zhang 2008), 특히 생체



**Fig. 1.** Effects of UV-B irradiation on leaf area and dry weight of whole plant of Garden Balsam. Each value is the mean of 6 plants and vertical bars represent the standard error for the mean. Statistically significant differences between the means are indicated by “\*” (p<0.05).



**Fig. 2.** Effects of UV-B irradiation on malondialdehyde (MDA) and total carotenoid contents in garden balsam leaves. Each value is the mean of 4 plants and vertical bars represent the standard error for the mean. Statistically significant differences between the means are indicated by “\*” (p<0.05).

막의 구성성분인 지질은 산화스트레스에 민감하게 반응하는 부분으로 알려져 있다(Foyer 등 1994; Zeeshan과 Prasad 2009). 본 실험에서 지질과산화 산물인 MDA 함량이 UV-B 처리에 의해 약 50% 정도 증가하는 것으로 나타났다(그림 2). 이 결과는 생체막의 지질이 UV-B의 잠재적인 표적임을 시사하며, UV-B 증가가 봉선화 잎에 산화스트레스를 일으켜 그로 인해 막지질의 과산화가 일어난 것으로 사료된다.

Carotenoid는 산화 작용으로부터 막지질을 보호하는 항산화 물질로 알려져 있다(Foyer 등 1994). 그리

**Table 2.** Effects of UV-B<sup>1)</sup> irradiation on ascorbic acid and glutathione contents of garden balsam leaves<sup>2)</sup>.

UV-B treatment	Ascorbic acid ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )			Glutathione ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ )		
	AsA+DHA <sup>3)</sup>	DHA	DHA/AsA	GSH+GSSG	GSSG	GSSG/GSH
No UV-B	13.6±0.7	7.6±0.5	1.3±0.2	10.4±0.9	5.4±0.3	1.1±0.2
UV-B	13.8±0.9	9.5±0.6 <sup>*4)</sup>	2.2±0.3 <sup>*</sup>	10.9±0.8	7.1±0.6 <sup>*</sup>	1.9±0.2 <sup>*</sup>

<sup>1)</sup> UV-B : Ultraviolet-B radiation.

<sup>2)</sup> Each value is means±SE of 6 plants.

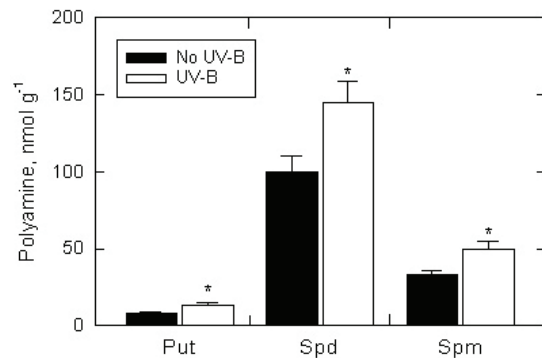
<sup>3)</sup> AsA, ascorbic acid; DHA, dehydroascorbic acid; GSH, reduced glutathione; GSSG, oxidized glutathione.

<sup>4)</sup> \*represents significant difference at  $p < 0.05$ .

나 본 실험에서 total carotenoid 함량은 UV-B에 의해 증가하는 경향을 보였으나 통계학적 유의성은 없었다(그림 2).

생물체에서 대표적인 항산화 물질로 알려져 있는 ascorbate acid와 glutathione은 여러 종류의 환경스트레스에 의해 생성된 활성산소( $\text{O}_2^-$  또는  $\text{H}_2\text{O}_2$  등)의 무독화에 관여하는 물질이다(Elstner 1982). 일부 식물에서 항산화물질의 함량 차이는 환경스트레스에 대한 감수성 차이와 깊은 관련이 있는 것으로 보고되어 있다(Kim 등 1996; Gao와 Zhang 2008). 본 실험에서 UV-B 처리에 의한 ascorbate acid와 glutathione의 함량 변화를 표 2에 나타내었다. UV-B 처리에 의해 total ascorbate acid(AsA+DHA) 함량은 큰 변화는 없는 것으로 나타났으나, 산화형인 DHA 함량이 증가하는 것으로 나타났다. 또한 산화스트레스에 의한 피해 정도를 나타내는 환원형에 대한 산화형의 비율(DHA/AsA)이 UV-B 처리에 의해 70% 정도 증가하는 것으로 나타났다(표 2). UV-B 조사에 의한 glutathione 함량 변화도 ascorbate acid와 유사한 경향을 나타내었다. 3주간의 UV-B 처리에 의해 환원형인 GSH 함량이 감소하고 산화형인 GSSG 함량이 증가하는 것으로 나타나, GSSG/GSH의 비율이 높아지는 것으로 나타났다(표 2). 이와 같은 환원형에 대한 산화형의 증가는 UV-B에 의해 활성산소가 생성되어 산화스트레스가 일어남을 시사하며, 이를 무독화하기 위해 AsA와 GSH가 산화된 것으로 사료된다.

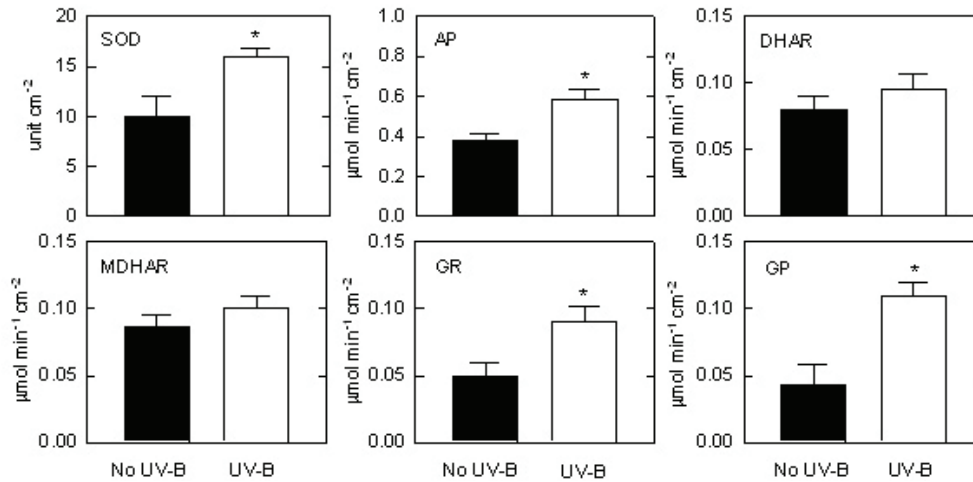
항산화물질인 polyamine은 생체막의 지질과산화물 억제하는 것으로 알려져 있다(Walters 2003). 본 실험



**Fig. 3.** Effects of UV-B irradiation on polyamine levels in garden balsam leaves. Each value is the mean of 4 plants and vertical bars represent the standard error for the mean. Statistically significant differences between the means are indicated by “\*” ( $p < 0.05$ ). Put, putrescine; Spd, spermidine; Spm, spermine.

험에서 봉선화 잎에는 putrescine(Put), spermidine(Spd), spermine(Spm)의 3종류의 polyamine이 존재하는 것으로 나타났다(그림 3). 3종류의 polyamine 모두 UV-B 조사에 의해 증가하는 것으로 나타났으며, 특히 가장 많이 존재하는 Spd 함량이 약 45% 증가하였다. Polyamine의 항산화작용은 외부에서 투입한 polyamine에 의해 산성비나 ozone의 피해가 경감된다는 보고에서 잘 나타나 있으며(Groppa 등 2001), polyamine의 피해 경감효과는 막구조의 안정화, 지질과산화의 억제와 깊은 관련이 있는 것으로 보고되어 있다(Kramer 등 1991; Walters 2003). 따라서 봉선화를 이용한 본 실험에서 UV-B 조사에 의한 polyamine 함량의 증가는 UV-B에 의한 지질과산화





**Fig. 4.** Effects of UV-B irradiation on activities of superoxide dismutase (SOD), ascorbate peroxidase (AP), dehydroascorbate reductase (DHAR), monodehydroascorbate reductase (MDHAR), glutathione reductase (GR) and guaiacol peroxidase (GP) in leaves of garden balsam. Each value is the mean of 4 plants. Statistically significant differences between the means are indicated by “\*” ( $p < 0.05$ ).

피해를 경감시키기 위한 방어작용으로 사료된다.

생물이 각종 환경스트레스를 받으면 생체내의 필수원소인 O<sub>2</sub>가 superoxide 등의 반응성이 높은 활성산소 종으로 변하여 DNA 합성억제, 호르몬파괴, 세포막분해, 단백질분해 등의 심각한 생리적 장애를 초래한다(Elstner 1982; Gao와 Zhang 2008; Zeeshan과 Prasad 2009). 그러나 생물은 오랜 진화과정을 통하여 체내에 생성된 활성산소를 효과적으로 제거하는 방어기구를 가지고 있다(Elstner 1982). 본 실험에서 UV-B 처리에 의해 SOD 활성이 60% 정도 증가한 것으로 나타났다(그림 4). 이는 UV-B에 의해 식물체내에 superoxide가 생성되고 이를 무독화 시키기 위해 SOD의 활성이 증가한 것으로 사료된다. AP의 활성도 UV-B 처리에 의해 약 65% 증가한 것으로 나타났다으며, SOD에 의해 생성된 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>의 무독화를 위하여 AP의 활성이 증가된 것으로 사료된다. 그러나 DHAR 및 MDHAR의 경우는 UV-B 처리에 의해 증가하는 경향을 보였으나 통계학적 유의성은 없으므로 나타났다. GR 및 GP의 활성은 UV-B 처리에 의해 각각 1.8배 및 2.6배의 큰 증가를 나타내었다. 이러한 항산화효소의 활성 증가는 대기오염물질이나 산성비 등 여러 가지 환경 스트레스에 의해서도 보고되어 있으며(Elstner 1982; Yan 등 2010), UV-B 처

리에 의해 봉선화에 활성산소가 생성되고 이를 무독화하기 위해 식물의 생화학적 방어반응이 작용한 것으로 사료된다.

이상의 결과를 종합해 볼 때, UV-B 조사는 봉선화 식물에 활성산소 생성에 의한 산화스트레스를 일으키며, 이를 무독화하기 위해 항산화물질과 관련효소들의 생화학적 방어반응이 작용하는 것으로 사료된다.

## 요 약

UV-B 처리가 봉선화 식물에 미치는 영향과 식물의 생화학적 방어반응을 조사하고자 3주간 UV-B (11.34 kJ m<sup>-2</sup>) 조사 실험을 수행하였다. UV-B 처리에 의해 봉선화의 엽면적 및 건물중이 약 40% 정도 감소하였으며, MDA 함량은 50% 정도 증가한 것으로 나타났다. Glutathione 및 ascorbate acid 함량은 UV-B에 의해 산화형이 증가하고 환원형이 감소하였다. 봉선화 잎에는 주로 3종류의 polyamine이 존재하였으며, 3종류 모두 UV-B에 의해 증가하는 것으로 나타났다. 항산화효소인 SOD, AP, GR 및 GP의 활성이 UV-B 처리에 의해 크게 증가하였다. 이상의 결과로 볼 때 UV-B 증가는 식물체내 산화스트레스를

일으키며, 이에 대해 식물의 생화학적 방어반응이 작용하는 것으로 사료된다.

## 인 용 문 헌

- 김중선, 이해준, 송명섭, 서홍식, 문창중, 김종춘, 배춘식, 조성기, 김성호. 2009. 자외선 B 조사 마우스에서 피부손상에 대한 보충익기탕의 효과. 대한수의학회지 49(1):17-22.
- 김학윤, 이인중, 신동현, 김길웅, 조문수. 2000. 산성비가 봉선화(*Impatiens balsamina* L.) 및 만수국(*Tagetes patula* L.)의 발아, 생장, 완충능력 및 양료용탈에 미치는 영향. 생명과학회지 10(6): 598-604.
- 김학윤, 이인중, 신동현, 김길웅. 1998. UV-B 강도 변화가 오이(*Cucumis sativus* L.)의 생장, 광합성 및 색소에 미치는 영향. 생명과학회지 8(3):272-278.
- 김학윤. 2006. UV-B가 강낭콩(*Phaseolus vulgaris* L.)의 지방산 구성, 지질과산화 및 polyamine 함량에 미치는 영향. 생명과학회지 16(3):522-526.
- Ahn, C., J. R. Ziemke, S. Chandra and P. K. Bhartia. 2003. Derivation of tropospheric column ozone from the Earth Probe TOMS/GOES co-located data sets using the cloud slicing technique. J. Atmo. Solar-Terrest. Physics. 65:1127-1137.
- Björn, L. O., and T. M. Murphy. 1985. Computer calculation of solar ultraviolet radiation at ground level. Physiol. Veg. 23:555-561.
- Bolin, D. W., and L. Book. 1974. Oxidation of ascorbic acid to dehydroascorbic acid. Science 106:451.
- Caldwell, M. M. 1971. Solar UV radiation and the growth and development of higher plants. pp. 131-177. In : A. C. Giese, ed. Photophysiology. Academic Press, New York.
- Elstner, E. F. 1982. Oxygen activation and oxygen toxicity. Ann. Rev. Plant Physiol. 33:73-96.
- 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.
- Gao, Q., and L. Zhang. 2008. Ultraviolet-B induced oxidative stress and antioxidant defense system responses in ascorbate-deficient vtc1 mutants of *Arabidopsis thaliana*. J. Plant Physiol. 165: 138-148.
- Groppa, M. D., L. T. Maria and M. P. Benavides. 2001. Polyamines as protectors against cadmium or copper-induced oxidative damage in sunflower leaf discs. Plant Sci. 161:481-488.
- 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.
- 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.
- Kakani, V. G., K. R. Reddy, D. Zhao and K. Sailaja. 2003. Field crop responses to ultraviolet-B radiation : a review. Agric. Forest Meteorol. 120:191-218.
- 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.
- Kramer, G. F., H. A. Norman, D. T. Krizek and R. M. Mirecki. 1991. Influence of UV-B radiation on polyamines, lipid peroxidation and membrane lipid in cucumber. Phytochemistry. 30:2101-2108.
- 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.
- Lichtenthaler, H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids : pigments of photosynthesis. *Methods Enzymol.* 148:305-352.
- 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., and K. Sugahara. 1980. Role of superoxide dismutase in defense against SO<sub>2</sub> toxicity and an increase in superoxide dismutase activity with SO<sub>2</sub> fumigation. *Plant Cell Physiol.* 21: 601-611.
- Tanaka, K., N. Kondo and K. Sugahara. 1982. Accumulation of hydrogen peroxide in chloroplasts of SO<sub>2</sub> fumigated spinach leaves. *Plant Cell Physiol.* 23:999-1007.
- Walters, D. R. 2003. Polyamines and plant disease. *Phytochemistry.* 64:97-107.
- Yan, K., W. Chen, X. He, G. Zhang, S. Xu and L. Wang. 2010. Responses of photosynthesis, lipid peroxidation and antioxidant system in leaves of *Quercus mongolica* to elevated O<sub>3</sub>. *Environ. Exp. Bot.* 69(2):198-204.
- Zeeshan, M., and S. M. Prasad. 2009. Differential response of growth, photosynthesis, antioxidant enzymes and lipid peroxidation to UV-B radiation in three cyanobacteria. *S. African. J. Bot.* 75(3):466-474.