

## 식물에서 제초제의 양면성 촉진반응 연구동향

변종영<sup>1\*</sup>, 우딘<sup>2</sup>, 김상우<sup>1</sup>, 박기웅<sup>2</sup>

## Research Trends in Hormetic Stimulation Effects of Herbicides in Plants

Jong Yeong Pyon<sup>1\*</sup>, Md Romij Uddin<sup>2</sup>, Sang Woo Kim<sup>1</sup> and Kee Woong Park<sup>2</sup>

**ABSTRACT** Hormesis is a dose-response phenomenon that is characterized by low-dose stimulation and high-dose inhibition. This biphasic dose-responses have had a long and extensive history in the fields of chemical toxicology, radiation biology and pharmacology. Hormesis has been found from bacteria, fungi, plants and animals, but hormesis in plants has received relatively little attention. Thus principles, occurrence, factors affecting the expression of hormetic responses, and their mechanisms in plants induced by herbicides are reviewed to provide the potentials for crop enhancement. Bromacil, bromoxynil, chloramben, propachlor, terbacil, EPTC, MSMA, and glyphosate at low doses showed stimulatory response in growth. Subtoxic dose of glyphosate increased sucrose content in sugarcane that is used worldwide in sugarcane production. Low dose of protoporphyrinogen-inhibiting herbicides induced increased pathogen defence, and low dose of triazine herbicides improved nitrogen metabolism and increased protein content in some crops. Further researches on potential benefits and risks of hormesis and its mechanism are needed for application of crop enhancement in agriculture.

**Key words:** biphasic dose-response; growth stimulation; herbicide; hormesis; plants.

### 서 언

식물독소와 농약을 비롯한 제초제는 일반적으로 고농도에서 식물의 생장억제 또는 고사작용을 나타낸다. 그러나 일부 화합물은 양면성 농도반응(hormesis)을

나타내며, 고농도에서는 억제반응으로 병해충과 잡초를 억제하거나 고사시키는 반면, 저농도에서는 촉진반응을 나타내는 특징을 나타낸다(Duke 등 2006).

양면성 현상은 1888년에 독일 약학자인 Schulz가 효모의 생장은 소량의 독성물질에 의하여 촉진됨을 처

<sup>1</sup> 한국과학기술정보연구원 ReSEAT 프로그램, 대전광역시 유성구 과학로 335(ReSEAT Program, Korea Institute of Science and Technology Information, Daejeon 305-806, Korea).

<sup>2</sup> 충남대학교 식물자원학과, 305-764 대전광역시 유성구 대학로 99(Department of Crop Science, Chungnam National University, Daejeon 305-764, Korea).

\* 연락저자(Corresponding author) : Phone) +82-42-869-0682, Fax) +82-42-869-0699, E-mail) jyppyon@cnu.ac.kr

(Received August 2, 2012; Examined August 10, 2012; Accepted September 18, 2012)

음으로 관찰하였고, 양면성 용어는 Southam과 Ehrlich (1943)에 의하여 학술지에 처음 사용되었다.

양면성 농도반응은 동물, 식물, 미생물을 포함하는 모든 유기물에서 일반적으로 볼 수 있다(Calabrese 2005). 양면성 현상은 세균, 진균, 고등식물과 동물을 포함한 모든 유기물에서 발견되었으며, 이 현상은 동물과 포유동물에서 가장 관심이 많았고, 식물에서는 관심이 적었고 양면성의 작용기작에 관한 연구도 극히 제한되었다(Calabrese 2005).

제초제에 대한 연구는 잡초방제를 목적으로 연구되었으며, 양면성 반응은 보통 비대상 목적으로 언급되었으며(Streibig 1980), 식물에서 양면성 반응은 비교적 관심을 적게 받았다(Calabrese 2005; Calabrese와 Blain 2005).

우리나라에서 제초제는 잡초를 방제할 목적으로만 연구가 활발히 이루어지고 있지만 저농도에서 제초제의 촉진반응 현상에 관한 연구는 아직 거의 없는 실정이다. 그러나 외국에서는 glyphosate, simazine, terbutylazine, oxyfluorfen, acifluorfen, dalapon, bromoxynil, metsulfuron, terbacil, sulfosulfuron, MSMA 등을 포함하는 일부 제초제는 고농도에서는 잡초를 억제 또는 고사시키지만 낮은 농도에서는 작물생장을 촉진하였다(Duke 등 2006).

양면성 현상은 광합성, 아미노산 및 단백질 함량, 종자생산 증가 현상에서 나타났으며(Cedergreen 등 2007; Ries 등 1970), 보리, 밀, 콩, 완두, 호밀에서는 내병성의 증가 등 유용한 효과가 입증되었다(Nelson 등 2002). 특히 사탕수수에서 glyphosate 저농도 처리에 의한 설탕생산 증가효과는 상용화되어 활용되고 있다(Duke 등 2006; Dally와 Richard 2010). 그러므로 제초제의 저농도 촉진반응은 작물생장 촉진을 비롯한 많은 유용한 효과를 나타내게 됨으로써 부수적으로 작물재배에서 긍정적인 방향으로 활용할 가치가 매우 높을 것으로 생각된다.

따라서 제초제의 저농도 처리에 의한 식물생장 촉진현상을 작물생산 체계에서 효율적으로 활용할 수 있는 방안을 모색하기 위하여 이 분야 연구논문의 심층 분석을 통하여 작물에서 응용될 수 있는 기술동향을 파악하여 앞으로 제초제의 작물생장 촉진반응 현상에 관한 연구의 확대 및 활용을 촉구하고자 하였다.

## 양면성 촉진반응의 정의 및 개념

### 양면성의 정의

양면성 현상은 일반적으로 독소와 기타 스트레스 물질과 같은 자극에 노출되면 양방향 농도반응을 나타내며, 특히 저농도에서 유익한 생물반응을 나타내는 용어이다. 양면성 반응을 나타내는 공해물질이나 혹은 독소는 고농도에서는 저농도와 정반대 효과를 나타낸다(그림 1). 양면성 반응은 모든 생물에서 볼 수 있으며, 외부 물질에 의하여 유기된 조절메커니즘의 변화와는 독립적이다.

양면성 용어는 Southam과 Ehrlich(1943)가 미국측 백나무 추출물의 저농도에서 목재부패균의 생장이 촉진되고, 고농도에서는 강하게 억제되는 효과를 언급하면서 학술지에 처음 사용하였다. Calabrese(2005)는 박하에서 양면성 촉진현상을 정립하였다.

농도반응의 양면성 모델은 활발하게 토론되었으나 양면성이 생물계에서 널리 퍼지거나 매우 중요한 현상이라는 개념은 폭 넓게 수용되지 않았고, 양면성이 작용하는 생화학적 메커니즘은 잘 알려지지 않았다. 저농도의 독소 혹은 스트레스 물질은 생체의 회복 메커니즘을 활성화하는 것으로 추측되었다. 회복과정은 독소에 의하여 생긴 피해뿐만 아니라 회복 메커니즘이 작동되기 전에 축적된 다른 낮은 피해수준을 교정한다.

양면성 현상은 일반과학에서 뿐만 아니라 생물의학, 특히 독성학, 방사선 생물학, 보건물리 분야에서 점차 광범위하게 토론되기 시작하였다(Calabrese와 Baldwin 2001). 양면성 반응은 독성학자들이 한 환경제제가 저농도에서는 촉진 혹은 유용 효과, 그리고 고농도에서

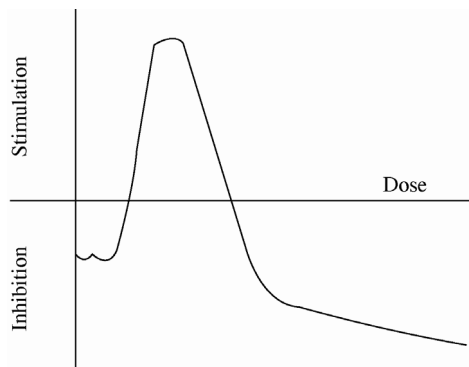


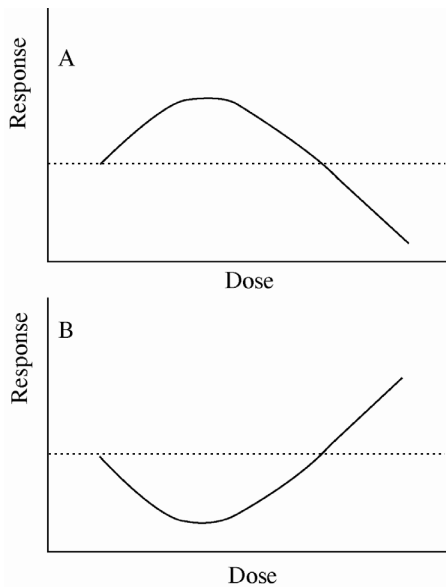
Fig. 1. Biphasic dose-response curve showing hormesis.

는 저해 혹은 독성효과를 나타내는 양면성 농도반응을 언급할 때 사용된 용어다. 그러나 생물 및 의학 분야에서는 양면성 반응은 적당한(중간) 스트레스에서 세포와 유기물의 적응반응으로서 정의된다.

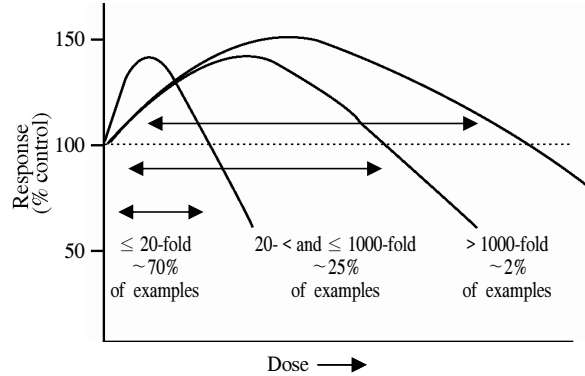
**양면성 농도반응의 개념**

양면성 반응은 직접적으로 유기되거나(예, 직접 촉진 양면성) 혹은 양면성 정체에서 초기의 파괴에 따른 보상생물과정의 결과(과다보상 촉진 양면성)를 나타내는 촉진반응의 정도 및 범위와 관련하여 일반적으로 비슷한 양적 특징의 양면 농도반응에 의하여 특징되는 적응반응이다.

Calabrese와 Blain(2005)에 의하면 양면성은 측정된 종점에 따라 U형 혹은 역U형 농도반응을 나타내는 농도반응 현상이다(그림 2). 예를 들면 U형 농도반응은 종점이 암 혹은 심장병과 같은 질병 발생을 조사할 경우에, 반면에 역U형 농도반응은 종점이 수명 혹은 생장을 측정할 경우에 관찰된다. 양면성은 저농도에서 촉진, 고농도에서 저해반응을 나타내어 양면성 농도반



**Fig. 2.** Inverted U (A) and J- or U-shaped dose-response curves. (A) The most common form of the hormetic dose-response curve depicting low-dose stimulatory and high-dose inhibitory response curve. (B) The hormetic response curve depicting low-dose reduction and high-dose enhancement of adverse effects (Calabrese and Blain 2009).



**Fig. 3.** Stylized dose-response curves reflecting the relative distribution of stimulatory dose ranges (Calabrese 2002).

응 곡선을 이끈다(Davis와 Svendsgaard 1992). 따라서 양면성은 U형 혹은 역U형의 양면성 농도반응 관계에 대한 일반적 용어이다. U형 농도반응은 화학독성학, 방사선 생물학, 미생물학, 식물생리학 및 약리학 분야에서 오래된 광범한 역사를 갖고 있다.

Calabrese(2002)는 일반적으로 저농도 촉진반응은 보통 대조 반응과 비교하여 최대반응에서 2배를 초과하지 않고, 단지 130~160% 높게 최대 촉진반응을 나타내는 특징이 있다고 기술하였다(그림 3). 그리고 저농도 촉진반응 범위의 폭은 약 10배이고, 매우 넓으므로 다중 메커니즘이 관련됨을 나타낸다고 하였다.

**제초제의 양면성 촉진반응**

**생장촉진 반응**

제초제 관련 양면성 현상은 t-test 혹은 회귀분석에 의하여 입증되며, 촉진반응은 건물중, 엽면적과 같은 생장 요소로부터 단백질함량과 같은 생리적 요소에 대하여 측정된다(Cedergreen 등 2005). 한 형질에서 촉진반응은 반드시 다른 형질에서 촉진반응과 상관관계가 있지는 않다. 예를 들면, 일부 제초제, 즉 bromacil, bromoxynil, chloramben, propachlor, terbacil, EPTC, MSMA는 저농도에서 뿌리 생장을 촉진하지만 일부 농도에서도 지상부 생장 촉진효과가 없었다(Weidman과 Appleby 1972). 비슷하게 보리에 metsulfuron-methyl을 처리하였을 때도 잎의 길이는 100% 증가되었으나 총건물중은 증가되지 않았다(Cedergreen 등

2005).

제초제가 식물의 생장촉진 반응을 나타내는 최초 제초제는 MCPA이며, 작물에서 수량을 증가시킬 목적으로 개발되었다(Allen 등 1978). 다른 합성옥신은 양면성 현상을 보였지만 mechlorprop에서는 나타내지 않았다. 저농도의 Asulox 제초제는 양치식물인 *Warnstorfia fluitans*에서 신장생장 효과를 나타냈다(Rowntree 등 2003).

양면성의 농도 결정은 매우 어려우며, 그 후 합성옥신은 주로 고농도에서 식물에 유독한 효과를 나타내는 것으로 인식되었다. 식물과 제초제에 대한 연구의 대부분은 잡초방제를 목적으로 이루어졌으므로 억제 효과에 초점이 맞추어졌고, 양면성 현상은 보통 시그모이드 농도반응 곡선에 관련된 전문가에 의하여 설명되었다(Streibig 1980). 그러므로 식물에서 양면성은 1975년 이전까지는 비교적 관심을 받지 못하였다.

아미노산 생합성저해 제초제인 metsulfuron과 glyphosate는 높은 촉진현상을 나타냈고, 광합성저해형 제초제인 acifluorfen과 terbuthylazine도 양면성 촉진반응을 보였다(Cedergreen 등 2007).

한편 제초제 표준처리량에서 잡초의 생장촉진은 절대적으로 바람직하지 않다. 그러나 이와 같은 효과는 제초제 저항성 혹은 내성 작물의 수량을 증대시키는 방법에서와 같이 바람직한 방향으로 전환시킬 수 있다(Belz 등 2011). 작물학적인 관점에서 볼 때 제초제 저항성작물에서 제초제의 촉진효과는 가장 흥미로운 면의 하나가 될 것이 있다. Glutamine synthase 저해형 제초제(bialaphos, glufosinate)와 glyphosate 및 그 유도체에 대한 관련 미국특허가 2건 있으며, 제초제에 저항성 혹은 내성을 나타내는 작물에서 통상 잡초를 방제하는 약량으로 처리하였을 때 작물수량은 50%까지 증가되었다(Belz 등 2011). 또한 잡초방제를 위한 최적시기와 생장촉진 최적시기가 일치한다면 살균제 strobilurin 경우와 같이 추천농도에서 작물생장 촉진 현상은 생장촉진제로 등록할 필요가 없이 사용할 수 있는 장점이 있다(Belz 등 2011).

### 생체량 증가

2,4-D와 metribuzin을 목화에 처리한 결과, 목화의 건물중은 각각 19%와 21.3% 증가되었고, 엽면적도 18.0%와 18.2% 증가되었으며, 양면성 생장반응을 유

**Table 1.** Dry weight of soybean and corn plants as affected by glyphosate concentrations (Velini *et al.* 2008).

Glyphosate rate (g ai. ha <sup>-1</sup> )	Soybean (% of control)	Corn (% of control)
0	100.0	100.0
1.8	107.8	99.3
3.6	113.9	102.1
7.2	118.1	122.8
18	128.7	122.4
36	101.2	113.9
72	65.0	67.0
180	41.7	5.0
360	29.3	1.4
720	23.6	0.0

도하는 기작은 calmodulin이 중요한 역할을 하는 Ca의 세포간극 유입 증가와 관련이 있다(Allender 등 1997).

Glyphosate를 낮은 농도인 14.2, 23.0g ha<sup>-1</sup>로 콩에 처리하였을 때 무처리 대비 콩의 지상부와 건물중은 각각 128, 122% 최대로 증가하였고, 옥수수에서도 비슷하게 glyphosate 22.6, 23.0g ha<sup>-1</sup>에서 지상부와 건물중을 각각 125%, 112% 증가하였다(표 1, Velini 등 2008). 또한 유카리나무는 glyphosate 1.9~3.7g ha<sup>-1</sup> 처리에서, 그리고 *Pinus caribea*도 2.0~14.6g ha<sup>-1</sup>에서 최대 건물중을 나타냈다. El-Shahawy와 Sharara(2011a, b)에 의하면 밀은 5.6g ha<sup>-1</sup>, *Vacia faba*는 11.2g ha<sup>-1</sup>에서 지상부 초장과 건물중은 가장 높았다고 보고하였으며, Wagner 등(2003)도 glyphosate 0.6μg를 흡수한 옥수수에 가장 높은 생체중을 나타내어 생장촉진 현상을 보였다고 보고하였다.

Sulfonylurea계 제초제 sulfosulfuron 3.33μg L<sup>-1</sup>은 수생잡초 *Glyceria maxima*, *Lagarosiphon major*, 이삭물수세미(*Myriophyllum spicatum*)에서 양면성 촉진반응을 나타냈다(Davies 등 2003).

Tetracyclines 처리에 의하여 이삭물수세미에서 생장이 촉진되어 초장이 증가되었으며, 생장은 전형적인 양면성 농도곡선을 나타냈다(Brian 등 2005). Terbuthylazine은 대형수생식물(macrophyte)에 처리에서 양면성 생장반응을 보였으며, 특히 수면에서 자란 착생식물에서는 terbuthylazine에 더 민감하였다고 한다

(Cedergreen 등 2004).

**질산환원효소 및 단백질 함량 증가**

Metsulfuron과 glyphosate는 아미노산 생합성에 양면성 증가반응을 나타냈다(Cedergreen 등 2007). Acifluorfen과 terbuthylazine은 광합성에 영향을 미치지 않지만 양면성 반응은 직접 혹은 간접적으로 아미노산 생합성과 관련된 기작에 의하여 유도 혹은 증대된다고 한다(Cedergreen 등 2007). Simazine은 호밀에서 질산환원효소 활성을 증가시켜 단백질을 증가시키며(표 2), terbacil 저농도 처리에서도 밀의 질소대사를 촉진하여 단백질 함량을 증가시킨다고 한다(DeDatta 등 1972; Pulver와 Ries 1973 : Ries 등 1967, 1970). 따라서 일부 국가에서는 simazine을 매우 낮은 농도로 작물에 처리하여 단백질원으로 하는 식량작물과 사료작물을 현저하게 개량할 수 있을 것이다.

**식물내병성 증가**

제초제는 잡초방제를 위하여 널리 사용되고 있지만 제초제가 환경에 접촉하게 되면 여러 종류의 산화작용이 나타나서 식물병의 발생을 증가 혹은 감소시키는 결과를 초래한다(Nelson 등 2002). 제초제는 병원균의 생장과 번식에 직접 영향을 미치거나(Hodges 1992) 혹은 병원균에 관련된 미생물에 영향을 미칠 수 있다(Marks와 Cerra 1991). 또한 제초제는 사전에 숙주식물에 접촉에 의하여 병 발생을 변화시킬 수 있다(Carson 등 1991).

Dann 등(1999)에 의하면 acifluorfen과 lactofen과 같은 protoporphyrinogen 산화효소 저해형 제초제는 저농

도 처리에 의하여 균핵병 병원균에 대한 방어를 유도하여 내병성이 증가되어 작물의 식물병을 보호할 수 있고, 상업적으로 활용될 수 있는 귀중한 작물학적 효과를 나타내며, 특히 acifluorfen과 lactofen을 처리하면 식물독소 생산을 증가시켜 균핵병 발생을 감소시킨다고 한다.

강낭콩 뿌리에 잘록병을 접종하면 뿌리의 리그닌 함량은 크게 증가하였지만, 접종 2일전에 glyphosate를 처리한 경우에는 강낭콩 뿌리에서 잘록병에 대한 반응에서 리그닌 축적이 크게 감소하게 됨으로써 glyphosate는 잘록병에 감염된 식물에서 목질화를 억제시킨다고 한다(Liu 등 1997).

한편 양면성 촉진반응은 바람직한 표현형 변화를 일으킨다면 작물생장 증진으로 전환될 수 있는 재현 현상이지만 양면성 촉진현상은 식물에 반드시 유익하지 않을 수도 있다. 예를 들면 지상부 신장 증가는 식물의 강건성이 희생되므로 더 약한 식물이 되거나 혹은 생물량 증가로 인하여 병원성 방어물질 생산이 감소되기 때문에 처리된 식물은 식물병에 더 약하게 될 수 있다(Belz 등 2011).

**당 함량 증가**

Glyphosate는 미국 하와이 설탕산업에서 사탕수수 성숙촉진제로서 널리 사용되고 있다(Nickell 1982). 사탕수수 수확 2개월 전에 사탕수수에 glyphosate를 처리하면 줄기에 설탕축적을 촉진하여 주스의 질과 설탕 수량을 증가시켰다(Hilton 등 1980).

Su 등(1992)은 4개월 된 사탕수수의 둘째 마디에 glyphosate 처리한 후 5일째에 5째 마디의 설탕함량은 7배 더 많이 축적되었으며(표 3), 사탕수수 생장점 부위를 제거하면 설탕축적은 촉진되지 않았으나 glyphosate 처리와 병행하여 처리하면 5배 증가하였다고 보고하였다. 또한 사탕수수에서 glyphosate의 저약량인 40~180g ha<sup>-1</sup> 처리에 의하여 설탕함량을 증가시켰다(McDonald 등 2001). 제초제 촉진효과의 효과적인 상업적 이용 사례는 사탕수수에서 설탕생산을 증진시키기 위한 저약량의 glyphosate 처리는 세계적으로 사용되고 있다(Dalley와 Richard 2010; Duke 등 2006).

Glyphosate에 의한 사탕수수 성숙촉진 메커니즘은 산성전화효소(acid invertase)의 감소에 의하여 이루어지며(Hilton 등 1980; Marezki 등 1976), glyphosate 처

**Table 2.** Effect of simazine concentration on protein content of rye (Ries *et al.* 1967).

Simazine concentration (µM)	Protein increase	
	Per plant (%)	Per dry weight (%)
0.0	-	-
0.05	10	10
0.10	45	57
0.20	24	68
0.40	31	71
0.80	31	140

Table 3. Sugar content in sugarcane 5 days after glyphosate treatment (Su *et al.* 1992).

	Day 0	Control Day 5	Glyphosate Day 5
5th internode (mmol.kg <sup>-1</sup> f.w.)			
Reducing sugar	184.6 ± 20.6	192.4 ± 12.9	193.8 ± 14.4
Sucrose	6.2 ± 0.5	8.9 ± 2.8	62.2 ± 15.2
8th internode (mmol.kg <sup>-1</sup> f.w.)			
Reducing sugar	232.2 ± 22.8	214.4 ± 25.9	229.8 ± 42.4
Sucrose	88.0 ± 30.5	143.0 ± 56.2	161.9 ± 71.4

\* Glyphosate was applied to the 2nd leaf. Mean±S.D. is expressed.

리는 산성전화효소의 활성을 크게 감소시킨다고 보고 하였다(Su 등 1992). 따라서 glyphosate 처리에 의한 설탕 축적량의 증가는 사탕수수 마디에서 탄수화물의 증가와 산성전화효소 활성의 감소에 기인하며, glyphosate 처리 식물에서 산성전화효소 활성의 감소는 옥신에 의하여 매개된다고 한다(Su 등 1992).

Glyphosate는 저농도에서 shikimic acid회로의 특정 유도체의 축적을 감소시키는 식물대사를 조절한다. 리그닌 생합성은 shikimic acid회로에 의존하기 때문에 저농도 glyphosate는 탄소가 설탕으로 분배되도록 목질화를 충분히 저해함으로써 설탕 축적을 증가시킨다고 한다(Liu 등 1997). 그리고 Glyphosate는 식물병원균에 의하여 감염된 식물에서 목질화를 감소시킨다(Liu 등 1997).

### 제초제의 양면성 촉진현상의 작용기작

식물의 성장에서 양면성 촉진현상을 나타내는 생리적 분자기작에 관한 연구는 아직 많이 이루어지지 않았다. 식물은 동물에서와 같이 호르몬을 갖고 있으며, 양면성 반응의 일부는 저농도에서 식물호르몬 체계 유도로부터 생길 가능성이 있다.

Wiedman과 Appleby(1972)는 여러 제2광계 저해형 제초제는 쿠리와 오이의 지상부와 뿌리의 건물중에서 양면성 촉진반응을 나타냈으나 생장 촉진현상을 호흡 작용, 광합성 혹은 단백질, 유리아미노산 혹은 수용성 탄수화물의 함량 변화로 설명할 수 없다고 하였다.

여러 연구에서 합성옥신은 양면성 촉진반응을 유도 하였다(Allender 1997; Moore 2000). 따라서 저농도 화합물이 천연옥신 혹은 다른 식물호르몬 체계의 생산과 활성을 촉진한다면 일부 식물형질에서 양면성 촉진반응은 예기되며, 세포의 신장생장을 증진하는 세포표면의 분자작용점은 식물세포에서 양면성 촉진작용과 관계가 있다(Moore 2000). 그리고 Ca을 세포막으로 수송하는데 영향을 미치는 물질은 목화와 옥수수에서 합성옥신이 유도하는 양면성 촉진현상을 향상시킬 수 있다(Allender 1997).

그리고 일부 화합물은 저농도에서 식물호르몬에 영향을 줄 수 있다. 예를 들면, 잎과 줄기 신장에 원인이 되는 호르몬 반응을 촉진하는 화합물은 저농도에서 이들 형질의 증가를 개시할 수 있는 반면, 고농도에서는 같은 혹은 다른 작용기구 때문에 해로운 효과를 나타낼 것이다.

비호르몬 작용기작도 양면성 반응을 끌어내는데 매우 중요하다. Glyphosate에서 볼 수 있는 양면성 기작은 glyphosate가 리그닌 전구물질의 출처인 shikimic acid회로를 저해하는 것과 관련이 있다. 제초활성이 없는 낮은 농도의 glyphosate에서 리그닌 생합성을 우선적으로 저해하여 성장기간에 더 오랜 기간 세포벽을 탄성이 있게 만들어 줌으로써 신장생장을 촉진한다고 한다(Velini 등 2008).

Glyphosate에 의한 양면성 촉진반응은 비형질전환공에서 일어나지만 shikimic acid회로가 glyphosate에 의하여 영향을 받지 않는 glyphosate 저항성 공에서는 일어나지 않는다(Duke 등 2003). 따라서 양면성 반응은 2차작용점이라기 보다 glyphosate는 분자작용점에



미치는 영향과 관련이 있다고 생각한다. 또한 glyphosate는 활성산소 소거능력은 없지만 산화스트레스 보호에 관련된 유전자 발현을 증진시키는 것으로 알려졌다(Ahsan 등 2008).

식물독소의 저농도에서 형태적 형질에서 관찰되는 성장촉진 반응은 화학적 스트레스를 회피 또는 보상하는 생리적 시도로 설명될 수 있다. Wiedman과 Appleby (1972)에 의하여 관찰된 뿌리생장에서 양면성 반응은 식물은 더 많은 종자의 생산에 의하여 다음 세대에 더 유리한 조건에서 발아할 기회를 제공함으로써 불량한 환경조건을 회피할 수 있다고 한다.

양면성 반응의 또 다른 이유는 여러 방어체계의 유도로 한 유기체에서 화합물들의 효과를 개선할 수 있다고 한다(Parson 2003). 예를 들면, 산소의 유리기에 의하여 유인된 방어체계의 유도는 독성 화합물의 낮은 농도에서 성장증가를 이끈다(Kovalchuck 등 2003).

양면성 농도반응의 분자 기작으로 수용체 체계와 관련해서는 약리학 분야에서 가장 철저하게 연구되었으며, 광범위한 주요 생리적, 행동반응에 영향을 미치는 여러 약리적 수용체 체계는 모두 양면성 농도반응 관계를 나타낸다(Calabrese와 Baldwin 2001). 많은 경우, 약리학 체계는 같은 내생 작용물질이 농도에 따라 촉진 혹은 저해 반응을 끌어낼 수 있는 매우 효율적인 생물조절 전략으로 진화되었다. 최근에는 kinase, deacetylases와 같은 효소, Nrf-2, NF- $\kappa$ B와 같은 전사 요인과 관련된 양면성 반응을 증대하는 세포신호경로와 분자기작이 밝혀졌다(Mathers 등 2004; Mattson 등 2004). 그 결과, 세포는 성장요인, 즉 phase 2, 항산화 효소, 단백질 chaperone을 포함하는 세포보호 및 복구 단백질 생산을 증가시킨다.

한편 성장촉진 반응을 나타내는 요인들에 대하여는 많이 밝혀졌으나 성장촉진을 화학적으로 유기하는 기작은 아직 완전히 밝혀지지 않았다.

## 제초제 촉진현상의 작물생산 응용기술 및 전망

양면성 촉진반응은 농업에서는 반드시 유익하거나 혹은 해롭지 않다. 양면성 반응의 유용성 판단은 무슨 결과가 바람직하고, 양면성이 어떻게 이를 증대하는가

에 달려있다. 바람직한 표현형 변화를 위하여 저농도의 제초제를 작물에 처리하는 것은 농민에게는 귀중한 것이다. 예를 들면, glyphosate의 저농도 처리는 사탕수수에서 설탕 농도를 증가시킨다(McDonald 등 2001). 이 효과는 농민에게는 매우 유익하고, glyphosate 저농도 처리는 사탕수수 생산을 위하여 전 세계적으로 사용되고 있다.

유용한 작물형질을 얻기 위하여 일부 제초제의 저농도 처리는 여러 논문과 특허에서 제안되었다. 예를 들면, protoporphyrinogen 산화효소 저해형 제초제를 저농도로 처리하면 병원균에 대한 방어를 이끌어내어 작물의 식물병을 보호한다(Nelson 등 2002).

그러나 대부분의 다른 제초제의 유익한 양면성 효과는 아직 많이 활용되지 않고 있는 것으로 알려졌으며, 그 주요한 이유는 양면성 촉진현상의 불충분한 예측가능성 때문으로 생각하였다(Appleby 1998).

작물생산에서 강조되고 있는 것은 작물보호 목적에서 작물성장 촉진 방향으로의 변화이며, 농약에 의한 성장촉진과 같은 새로운 기술에 의하여 쉽게 이루어질 수 있다. 그러나 제초제는 작물보호에 중요한 역할을 하고 있는 반면, 농약에 의한 작물성장 촉진현상은 살균제 혹은 종자처리제에 국한되고 있으며, 현재 Invinsa, Stratego, Quilt, Quadris, Stamina 등 살균제가 상용화되고 되고 있다(Rich 2008).

작물에서 한 특정 형질의 촉진현상이 농민에게 경제적으로 중요할 수 있기 때문에 양면성 촉진현상을 나타내는 제초제 농도에 노출된 비표적 식물의 자원분배 변화는 장기적인 면에서 식물의 적응도를 감소시킬 수 있다(Duke 등 2006). 이는 또한 식물병에 대한 저항성 유도와 같은 경우에는 적응도를 증가시킬 수 있다.

사용되고 있는 제초제 반응에 대하여 작물에서 양면성 현상은 약간 알려졌지만 실질적으로 양면성의 촉진반응과 비대상 식물 초종에서 적응도에 대한 장기적 효과는 전혀 알려지지 않았다(Parson 2003).

제초제의 성장촉진 반응에 의한 작물생산 촉진 가능성은 육종 혹은 최신 생물공학에 의하여 달성된 수준과 비슷하거나 더 높은 사례가 있다(Belz 등 2011). 유용한 표현형 변화를 유도하는 어떤 한 작물의 특성 혹은 여러 작물특성을 한 번에 증진하는 것은 농민을 위하여 경제적으로 매우 중요하다. 더욱이 성장을 촉진하는 제초제 처리농도에 노출된 잡초가 방제된다면

이와 같은 잡초방제 선택에 대한 전망은 농민에게 추가적인 이득을 제공하게 될 것이다(Belz 등 2011).

한편 제초제 표준처리량에서 잡초의 생장촉진은 분명 바람직하지 않다. 그러나 생장촉진 효과는 제초제 저항성 혹은 내성작물에서 작물수량을 증대시킬 수 있는 한 방법이 될 수 있는 것과 같이 바람직한 방향으로 변경시킬 수 있을 것이다(Belz 등 2011). 작물학적인 관점에서 볼 때 제초제 저항성작물에서 촉진효과는 제초제 촉진효과 중에서 가장 흥미로운 면이 될 것이다.

Glutamine synthase 저해형 제초제(특허번호 : 5,739,082)와 glyphosate 및 그 유도체(특허번호 : 6,083,878)에 대한 관련된 미국특허가 있으며, 제초제에 저항성 혹은 내성을 나타내는 작물이 개발되었다(Belz 등 2011). 이들 제초제를 잡초를 방제하는 농도로 처리하였을 때 작물의 수량이 증가된다고 하면 잡초방제 최적시기와 생장촉진 최적시기가 일치되면 추천농도에서 작물생장 촉진효과는 생장촉진제로 등록할 필요성 없이 사용이 가능할 것이다.

만약 양면성 촉진현상의 작용기작은 식물 초종 및 식물독소에 따라 다르다면 이들 화합물의 양면성 농도의 잠재적 유용성과 위험성을 밝히려면 상당한 연구가 필요할 것이다.

## 결 론

제초제에 의하여 유기되는 많은 양면성 촉진현상을 고려하면 촉진현상은 농가포장에서 제초제가 사용되거나 관련이 있다고 생각한다. 다양한 제초제 생장촉진 현상은 새로운 작물생산 체계를 위하여 촉진현상을 활용할 수 있는 여러 잠재적 시도로 전망할 수 있다. 제초제의 생장촉진현상을 활용하려는 시도는 과거에 이루어졌으나 사탕수수에서 설탕생산을 증대시키기 위하여 glyphosate를 사용한 것을 제외하면 상업화된 사례는 아직 없다.

이 분야에서 달성된 연구의 진전 결과로 생장촉진 반응을 나타내는 요인에 대하여 많이 밝혀졌으나 화학적으로 유기하는 생장촉진 기작은 아직 완전히 밝혀지지 않았다.

현재 생장촉진 현상의 화합물 특이성 때문에 촉진현상을 보이는 식물독소 혹은 상용되는 제초제가 모두

사용되기에 적합한 것은 아님을 알 수 있다. 촉진현상을 이용하려는 과거의 시도는 효과적인 잡초방제를 위하여 선발된 제초제를 주로 사용하였기 때문에 바람직한 화합물의 생장촉진을 위한 선발은 안정되고 일정한 촉진현상을 생산할 수 있는 화합물을 동정하거나 혹은 최소한 예상할 수 있는 효과를 확신할 수 있는 촉진현상의 적용을 가능하게 할 환경적 공간을 마련하는데 도움이 될 것이다.

그럼에도 불구하고 촉진현상 시도는 생장요인과 상호작용에 대한 민감성 때문에 제한적일 수 있다. 수량 증가를 달성할 수 없는 명백한 위험성은 입증될 처리비용의 정당함이 증명될 정도로 매우 낮아야 한다. 한편 농민은 대가를 지불하는 것보다 작물에 촉진처리를 생략함에 따라 오히려 무엇을 잃을 수 있는지를 스스로 자문해야 할 것이다.

앞으로 양면성 촉진현상을 효율적으로 그리고 합리적으로 새로운 작물생산 시스템에서 활용할 수 있는 방법에 관한 연구가 활발히 이루어져야 할 것으로 생각된다.

## 요 약

일부 화학물질은 고농도에서 독성을 나타내지만 낮은 농도에서는 촉진되거나 유익하게 이용될 수 있는데 이와 같은 양방향 농도반응 현상을 양면성이라고 하며, 많은 제초제와 식물독소에서 볼 수 있다. 양면성 농도반응은 동물, 식물, 미생물을 포함하는 모든 생물체에서 일반적으로 볼 수 있다. 이 현상은 동물과 포유동물에서 가장 관심이 많았으나 식물에서는 관심이 적었다. 2,4-D, metribuzin, bromacil, bromoxynil, chloramben, propachlor, terbacil, EPTC, MSMA, glyphosate, metsulfuron, acifluorfen, terbutylazine는 저농도에서 양면성 촉진반응을 나타냈다. Metsulfuron과 glyphosate는 아미노산 생합성에 양면성 반응을 나타냈고, terbacil과 simazine은 단백질 합량을 증가시켰다. 그리고 acifluorfen과 terbutylazine의 양면성 반응은 직접 혹은 간접적으로 아미노산 생합성과 관련된 기작에 의하여 유도 혹은 증대되었다. Sulfentrazone과 lactofen을 처리하면 식물독소 생산을 증가시켜 균핵병 발생을 감소시켰다. 사탕수수에서 glyphosate 저농



도 처리에 의한 설탕생산 증가효과는 설탕산업에서 상용화되어 활용되고 있다. 제초제의 생장촉진 반응을 나타내는 요인들에 대하여는 많이 밝혀졌으나 양면성의 작용기작에 관한 연구는 극히 제한되었고, 생장촉진을 화학적으로 유기하는 기작은 아직 완전히 밝혀지지 않았다.

## 인 용 문 헌

- Ahsan, N. D. G. Lee, and K. Lee. 2008. Glyphosate-induced oxidative stress in rice leaves revealed by proteomic approach. *Plant Physiol. & Biochem.* 46:1062-1070.
- Allen, H. P., R. C. Brian, J. E. Downes, G. C. Mees, and R. H. Springett. 1978. Selective herbicides. *In* : Peacock, F. C (ed). Fifty years of Agricultural Research (1928~1978), pp. 35-41. The Kynoch Press.
- Allender, W. J. 1997. Effect of trifluoperazine and verapamil on herbicide stimulated growth of cotton. *J. Plant Nutrition* 20:69-80.
- Appleby, A. P. 1998. The practical implications of hormetic effects of herbicides on plants. *Human & Experimental Toxicology* 17:270-271.
- Belz, R. G., N. Cedergreen, and S. O. Duke. 2011. Herbicide hormesis - can it be useful in crop production? *Weed Research* 51:321-332.
- Brain, R. A., C. J. Wilson, D. J. Johnson, H. Sanderson, K. Bestari, M. L. Hanson, P. K. Sibley, K. R. Solomon. 2005. Effects of mixture of tetracyclines to *Lemna gibba* and *Myriophyllum sibiricum* evaluated in aquatic microsoms. *Environmental Pollution* 138:425-442.
- Calabrese, E. J. 2002. Hormesis : changing view of the dose response, a personal account of the history and current status. *Mut. Res.* 551:181-189.
- Calabrese, E. J. 2005. Paradigm lost, paradigm found : The reemergence of hormesis as a fundamental dose response model in the toxicological sciences. *Environ. Pollution.* 138:378-411.
- Calabrese, E. J. and L. A. Baldwin. 2001. Hormesis : U-shaped dose responses and their centrality in toxicology. *Trends in pharmacological sciences.* 22:285-291.
- Calabrese, E. J. and R. B. Blain. 2005. The occurrence of hormetic responses in the toxicological literature, the hormesis database : overview. *Toxicol. & Applied Pharmacol.* 202:289-301.
- Carson, M. L., W. E. Arnold, and P. E. Todt. 1991. Predisposition of soybean seedlings to fusarium root rot with trifluralin. *Plant Disease* 75:342-347.
- Cedergreen, N., N. Ritz, and J. C. Streibig. 2005. Improved empirical models describing hormesis. *Environ. Toxicol. & Chem.* 24:3166-3172.
- Cedergreen, N., J. C. Streibig, and N. H. Spliid. 2004. Species specific sensitivity of aquatic macrophytes towards herbicides. *Environ. Toxicol. Environ. Safety* 58:314-323.
- Cedergreen, N., J. C. Streibig, P. Kudsk, S. K. Mathiassen, S. O. Duke. 2007. The occurrence of hormesis in plants and algae. *Dose response* 5(2): 150-162.
- Dalley, C. D. and E. P. Richard. 2010. Herbicides as ripeners for sugarcane. *Weed Science* 58:329-333.
- Dann, E. K, B. W. Diers, and R. Hammerschmidt. 1999. Suppression of *Sclerotinia* stem rot of soybean by latofen herbicide treatment. *Phytopathology* 89: 698-602.
- Davies, J., J. L. Honegger, F. G. Tencalla, G. Meregalli, P. Brain, J. R. Newman, and H. F. Pitchford. 2003. Herbicide risk assessment for non-target aquatic plants: sulfosulfuron - a case study. *Pest Manage. Sci.* 59:231-237.
- Davis, J. M., and D. J. Svendsgaard. 1992. U-shaped dose-response curves : curves : their occurrence and implications for risk assessment. *J. Toxicol. Environ. Health* 30:71-83.
- DeDatta, S. K., W. M. Obcemea, P. R. Jana. 1972. Protein content of rice grain as affected by nitrogen fertilizer and some triazines and substituted ureas. *Agronomy J.* 64:785-791.

- Duke, S. O., A. M. Rimando, P. F. Pace, K. N. Reddy, and R. J. Smeda. 2003. Isoflavone, glyphosate, and aminomethylphosphonic acid levels in seeds of glyphosate-treated, glyphosate-resistant soybean. *J. Agric. Food Chem.* 51:340-344.
- Duke, S. O., N. Cedergreen, E. D. Velin, and R. G. Belz. 2006. Hormesis : Is it an important factor in herbicide use and allelopathy?. *Outlooks on Pest Manage.* 17:29-33.
- El-Shahawy, T. A., F. A. A. Sharara. 2011. Hormetic effect of glyphosate on wheat and associated weeds. *International J. of Academic Research* 3(3):520-524.
- El-Shahawy, T. A., F. A. A. Sharara. 2011. Hormesis influence of glyphosate in between increasing growth, yield and controlling weeds in faba bean. *J. of American Sci.* 7:139-143.
- Hilton, H. W., R. V. Osgood, and A. Maretzki. 1980. Some aspects of Mon 8000 (glyphosate) as a sugarcane ripener to replace Polaris. *Proc. Int. Soc. Sugarcane Technol.* 17:652-661.
- Hodges, R. E. 1992. Vegetative growth and sporulation of *Bipolaris sorokiniana* on infected leaves of *Poa pratensis* exposed to postemergence herbicides. *Canadian Journal of Botany* 70:568-570.
- Kovalchuck, J., Filkowski, K. Smith, and O. Kovalchuck. 2003. Reactive oxygen species stimulate homologous recombination in plants. *Plant Cell. Environ.* 26:1531-1539.
- Liu, L., Z. K. Punja, and J. E. Rahe. 1997. Altered root exudation and suppression of induced lignification as mechanisms of predisposition by glyphosate of bean root to colonization by *Pythium* spp. *Physiol. Mol. Pathol.* 51:111-127.
- Maretzki, A., M. Thom, and P. H. Moore. 1976. Growth patterns and carbohydrate distribution in sugarcane plants treated with an amine salt of glyphosate. *Hawaiian Planters' Rec.* 59:21-32.
- Marks, G. C. and R. Cerra. 1991. Effects of propazine and chlorthal dimethyl on *Phytophthora cinnamomi* root disease of *Pinus radiata* seedlings and associated soil microflora. *Soil Biology and Biochem.* 23:157-164.
- Mathers, J., J. A. Fraser, M. McMahon, R. D. Saunders, J. D. Hayes, and L. I. McLellan. 2004. Antioxidant and cytoprotective responses to redox stress. *Biochem Soc. Symp.* 71:157-176.
- Mattson, M. P., S. Maudsley, B. Martin. 2004. A neural signaling triumvirate that influences aging and age-related disease : insulin/IGF-1, BDNF and serotonin. *Aging Res. Rev.* 3:445-464.
- McDonald, L., T. Morgan, and P. Jackson. 2001. The effect of ripeners on the CCS or 47 sugarcane varieties in the burdekin. *Proceeding Conf. Australian Society Sugar Cane Technologists* 23:102-108.
- Moore, D. J. 2000. Chemical hormesis in cell growth : A molecular target at the cell surface. *J. of Applied Toxicol.* 20:157-163.
- Nelson, A., K. A. Renner, and R. Hammerschmidt. 2002. Effects of protoporphyrinogen oxidase inhibitors on soybean response, *Sclerotinia sclerotiorum* disease development, and phytoalexin production by soybean. *Weed Technol.* 16:353-359.
- Nickell, L. G. 1982. Plant growth regulators in the sugarcane industry. *In* : McLaren, J. S. (ed.) : Chemical manipulation of crop growth and development, pp. 167-189. Butterworth, London.
- Parson, P. A. 2003. Metabolic efficiency in response to environmental agents predicts hormesis and invalidates the linear No-Threshold Premise : Ionizing radiation as a case study. *Crit. Rev. Toxicol.* 33: 443-450.
- Pulver, E. L. and S. K. Ries. 1973. Action of simazine in increasing plant protein content. *Weed Sci.* 21:233-237.
- Rich, D. 2008. Producers look for yield increases from fungicides and seed treatments. *High Plains Journal.* 03/24.
- Ries, S. K., H. Chmiel, D. R. Dilley, and P. Filner. 1967. The increase in nitrate reductase activity and protein content of plants treated with simazine.

- Proc. National Academy of Sci. 58:526-532.
- Ries, S. K., O. Moreno, W. F. Meggitt, C. J. Schweizer, S. A. Ashkar. 1970. Wheat seed protein : Chemical influence on and relationship to subsequent growth and yield in Michigan and Mexico. *Agron. J.* 62:746-751.
- Rowntree, J. K., K. F. Lawton, F. J. Rumsey, and E. Sheffield. 2003. Exposure of asulox inhibits the growth of mosses. *Annals of Botany* 92:547-556.
- Southam, C. M., and J. Ehrlich. 1943. Effects of extracts of western red cedar heartwood on certain wood-decaying fungi in culture. *Phytopathology* 33:517-524.
- Streibig, J. C. 1980. Models for curve-fitting herbicide dose response data, *Acta Agriculture Scandinavia* 30:59-64
- Su, L. Y., A. D. Cruz, P. H. Moore, and A. Maretzki. 1992. The relationship of glyphosate treatment to sugar metabolism in sugarcane : New physiological insights. *J. Plant Physiol.* 140:168-172.
- Velini, E. D., E. Alves, M. C. Godoy, D. K. Meschede, R. T. Souza, and S. O. Duke. 2008. Glyphosate at low doses can stimulate plant growth. *Pest Manage. Sci.* 64:489-496.
- Wagner, R., M. Kogan, and M. Parada. 2003. Phytotoxic activity of root absorbed glyphosate in corn seedlings. *Weed Biol. and Manage.* 3:228-232.
- Wiedman, S. J. and A. P. Appleby. 1972. Plant growth stimulation by sublethal concentrations of herbicides. *Weed Res.* 12:65-74.