

벼의 내냉성과 잎조직인지질의 지방산 조성과의 상관관계

정 진·김 영 기·박 상 규

서울대학교 농과대학 농화학과
(1983년 2월 10일 수리)

Relationship between Fatty Acid Composition of Phospholipid from Leaves and Cold Tolerance of Rice Plants

Jin Jung, Young-Kee Kim and Sang-Gyu Park

Department of Agriculture, College of Agriculture
Seoul National University, Suwon, Korea

Abstract

The fatty acid composition of phospholipid from the leaves of rice plants grown at 28°C and harvested at the 3-4 leaf-stage was determined for 8 cultivars. Change among cultivars observed in the composition has been found to be correlative to the chilling susceptibility of the plants at the given leaf-stage. The chilling-resistant cultivars contain phospholipid with higher degree of unsaturation and larger relative proportion of unsaturated fatty acids than the chilling-sensitive ones. The indices for unsaturation of phospholipid from a cultivar are well in accordance with its resistance to cold damage, clearly demonstrating that the fluidity of biomembrane which is generally regarded as the prerequisite for a cell to maintain its membrane-related physiological activity at a low temperature is exclusively controlled by the fatty acid composition of phospholipid. Also identified were the components of phospholipid, which are phosphatidyl serine and phosphatidyl choline as major components and phosphatidyl inositol as minor component plus 3 phospholipids in trace proportion, from every cultivar at the early growth-stage.

서 론

빙점보다 높은 온도에서 나타나는 식물의 냉해 현상의 근본적인 원인(냉해의 초기기작)을 세포내 생체막들의 기능과 구조적 특성과의 상관관계에서 규명하려는 시도가 많이 있었다.^{1,2} 즉 식물이 냉해온도에 놓이게 되면 생체막의 정상적기능을 유지하는데 불가결한 액체결정상(liquid crystalline

phase)의 구조가 경직된 고체고질상(solid gel phase)으로 상전이를 일으키게 된다는 가정을 세우고, 이를 증명하기 위해 다각도의 연구가 이루어져 왔다. 그중에서도 특히 호흡계효소들의 활성화에 에너지가 현저히 증가하는 온도에서 미토콘드리아막의 상전이가 일어나고 NADP⁺의 광환원반응의 활성화에 에너지가 갑작스럽게 상승하기 시작하는 온도에서 크로로프라스트막의 상전이가 일어나는 것을 스핀라벨(spin label) 테크닉을 이용하여 확인

한 연구들은,^{8,4,5)} 상기 가정의 정당성을 입증한 셈이었다.

한편 상전이온도를 지배하는 생체막의 구조적 특성은 막의 구성물질들의 물리적 성질에 의해 좌우되며, 특히 막지질지방산의 불포화도 및 포화지방산/불포화지방산의 함량비가 상전이성질과 관련되어 가장 중요한 인자라고 하는 주장이 나왔고, 이를 지지하는 연구결과들이 상당량 보고되었다.^{6,7,8)} 그러나 대부분의 내병성-지방산조성의 관계를 다룬 연구가 주로 생장기간중의 변화,^{9,10,11)} 온도환경 적응(acclimatization)에 따른 변화^{12,13)} 및 내병성이 현저히 차이나는 다른 종(species)들간의 비교^{6,7,14,15,16)}에 집중되어 있을 뿐이며, 동일한 종에 속한 많은 품종들(varieties)간의 비교적 미소한 내병성의 상호간 차이가 그 막지질지방산조성에 반영될 것인가 하는 문제를 다룬 연구는 별로 한듯 하다. 이것은 두가지 관점에서 중요한 연구주제가 될 것이다. 첫째 간편하고 객관성있는 품종별내병검정의 지표를 얻게될지 모른다. 둘째 막지질지방산조성이 세포생체막의 상성질 및 나아가서 내병성을 지배하는 절대적인 인자가 또는 단순히 중요한 인자의 하나일 뿐인가 하는 의문에 그 해답을 찾게될지 모른다.

우리는 이를 위하여 벼를 일차적인 연구대상으로 선택하였다. 그 이유는, 벼의 냉해문제해결은 가장 중요한 농학적과제의 하나인데 반하여 그 기반이 될 수도생화학적지식의 축적은 극히 미미하다는 점과, 또한 많은 품종들이 육종되어 있다는 사실 때문이었다.

재료 및 방법

1. 실험재료

내병성의 강약에 따라 선발된 8종의 벼품종(Japonica계통의 진흥, 관악 및 실악과 Indica×Japonica계통의 밀양 23, 밀양 42, 태백, 셋별 및 이리 346)을 작물시험장, 국립종자보급소, 영남작물시험장 및 호남작물시험장에서 구입 내지 공여받았다. 이들을 28°C로 유지된 항온실에서 재배하여 병해에 민감하다고 알려진 3~4엽기에 일조적을 채취하여 -30°C의 냉동고에 보관하여 수시로 시료로 사용하였다.

2. 실험방법

벼잎으로부터 전지질을 추출하고, 이로부터 극

성지질을 분리하여, 각 지질성분을 동정하고, 지질지방산조성을 확인하는, 일련의 분석과정은 문헌에 알려져 있는 방법중에서 회수율과 재현성이 높다고 보고된 방법을 따랐고, 그것이 명확하지 않은 경우는 일단 예비실험을 실시하여 확인한 다음 채택하였다.

전지질추출 및 극성지질의 분리: 시료 100gr으로 출발하여 isopropyl alcohol과 chloroform-methanol(1:1, V/V)로 추출하는 지질추출과정은 Kates방법¹⁷⁾을 보완한 Michael과 Anthony의 방법¹⁸⁾에 따랐으며, 전지질로부터 인지질 및 당지질을 분리하기 위해서는 silica gel(Wako Q 12, 20~100mesh)과 hyflosupercel(Fischer)을 2:1로 혼합용 column chromatography를 응용하였으며 이는 Tajima의 방법¹⁹⁾에 준하였다. 인지질분리에 많이 이용되는 silicic acid column chromatography를 수차에 걸쳐 시행하여 보았으나, 소량의 당지질이 인지질에 항상 유입되어 지방산의 분석결과에 심한 오차를 초래하였다. 이는 혼입된 당지질의 양 자체는 무시할 수 있을지 모르나, 그 지방산 조성이 인지질과 판이하기 때문에 생긴 결과였음을 몇가지 품종의 당지질지방산 분석을 통해 확인할 수 있었다.

인지질의 성분확인: silica gel Q-60 TLC로 동정하였다. chloroform-methanol-water(65:25:4, V/V)를 전개용매로 사용하였고, ammonium molybdate를 기본시약으로 하여 다음과 같이 준비된 혼합용액을 박층막의 발색시약으로 사용하였다. 0.11M ammonium molybdate(8ml), Conc. HCl(4ml) 및 Hg(1ml)을 섞어서 30분간 혼들어준 다음 여과하고, 이 여액에 다시 0.11M molybdate(4ml)와 Conc. H₂SO₄(20ml)을 가하고 증류수로 희석하여 전체용적 100ml로 만들었다.

지방산의 분석: 지방산분석은 지질의 가수분해(지방산생성)→지방산의 메틸화반응(지방산메틸에스테르생성)→GLC의 과정을 거쳐서 행하였다

가수분해는 0.5N methanolic NaOH를, 메틸화반응은 13~14% BF₃-methanol을 쓰는 방법²⁰⁾을 이용하였다. methanolysis를 통해 지질로부터 직접 지방산메틸에스테르를 만드는 방법²¹⁾도 시도하여 보았으나 표준지질을 사용한 예비실험결과 그 수율이 낮은 것으로 판단되어 가수분해를 거치는 과정을 택하였다.

GLC용 기기는 schimadzu gas chromatograph GC-6A였고, 고정상(stationary phase)의 재료로

는 DEGS, FFAP 및 OV-17을 썼으며, 질소(60 ml/min)를 carrier gas로 사용하였다. injector 및 detector(FID)의 온도는 250°, column 온도는 225°C로 고정하였다.

결과 및 고찰

벼잎의 인지질

분리된 인지질의 박층크로마토그램(Fig. 1)을 표준인지질(supelco No 4-6430)의 그것과 비교하여 Rf치로서 각 성분을 동정한 결과를 Table 1에 정리하였다. 사용한 표준인지질에 포함되어 있지 않

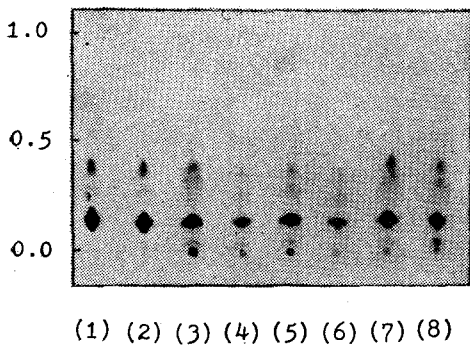


Fig. 1. Thin-layer chromatograms of phospholipids from rice plant.

(1) Jinheung (2) Gwanak (3) Seolak (4) Milyang 23 (5) Milyang 42 (6) Iri 346 (7) Saetbyol (8) Taebaek
Solvent system: Chloroform-Methanol-Water(65 : 25 : 4) Stationary phase: Silica gel G-60

Table 1. The components of phospholipid from leaves of rice plant at the 3-4 leaf-stage

Rice		General Phospholipids in Plant	
Rf Values	Abundance	Rf Values	Phospholipids
0.07	Trace		Unknown
0.10	Trace		Unknown
0.15	Mj	0.15	Phosphatidyl serine
0.23	Mi	0.23	Phosphatidyl inositol
0.33	Mj	0.33	Phosphatidyl choline
0.52	Trace	0.52	Phosphatidyl NN'-dimethyl ethanolamine

Mj: Major component, Mi: Minor component
Solvent system: Chloroform-methanol-water (65 : 25 : 4)

Stationary phase of TLC: Silica gel G-60

은 성분에 대해서는 문헌치²²⁾를 참조하였다.

선발된 8종의 벼에서 공히 phosphatidyl serine의 함량이 가장 높았고 phosphatidyl choline이 제 2의 주성분으로 나타났으며 phosphatidyl inositol 및 phosphatidyl NN'-dimethyl ethanolamine이 각각 소량 및 미량으로 검정되었다. 그 밖에도 최소한 두가지 이상의 미량성분이 존재하는 것으로 보였지만 이들의 Rf치에 해당하는 지질을 문헌상에서 찾을 수 없었다.

Table 1의 결과에서 주목되는 점은, 고등식물의 잎에는 미량으로 존재한다고 알려진¹⁷⁾ phosphatidyl serine이 유묘기 벼잎에서 제 1 주성분의 인지질로 검출된 사실이다. 그러나 쌀겨로부터 분리된 인지질에는 6mol%의 phosphatidyl serine이 함유되어 있다는 Hirayama의 보고²³⁾는 이 인지질이 벼 생체막의 구성분으로서 차지하는 위치를 말해 주며, 지금까지 알려진 다른 고등식물의 잎과는 상이한 지질조성을 갖는다는 점은 흥미있는 일이다. 이러한 상이점이 벼만의 특성인지 혹은 화분과식물의 공통적 특성인지 확인해볼 가치가 있다. 그런데 유묘기의 잎에서 최소한 50mol%이상의 구성비율을 보이는 phosphatidyl serine이 쌀겨에는 상대적으로 소량 함유되어 있다는 것은 조직의 차이에 그 이유를 찾아볼 수도 있으나,¹⁷⁾ 식물생장에 따라 인지질의 조성이 변한다는 Fong등¹¹⁾과 Choudbury등¹⁰⁾의 보고에서 찾을 수도 있다. 실제로 출수기 직전의 벼잎으로부터 얻은 인지질에는 phosphatidyl choline이 제 1 주성분으로 판명되어 다른 고등식물잎에서의 결과와 유사하였으며, 그 대신 phosphatidyl serine의 극성비율이 떨어지는 현상을(저자들이 실시한 비교실험에서) 볼 수 있었다.

전반적으로 보아서, 인지질의 종류 및 그 상대적분포에 있어서는 특별히 내병성과 연관지을만한 인자를 발견하지 못하였으며, Japonica계통의 벼가 Japonica×Indica 교배종의 벼보다 인지질의 미량성분함량이 다소 감소하는 경향을 보였으나 그것 역시 내병성과 관련시켜 해석하기는 어려울것 같다.

인지질의 지방산조성

GLC 컬럼의 고정상을 전술한 세가지 재료로 각각 준비하여 인지질로부터 제조된 지방산메틸에스테르(FAME)의 gas chromatogram을 얻고(Fig. 2), 이를 표준 FAME혼합물(Supelco No 4-7109)

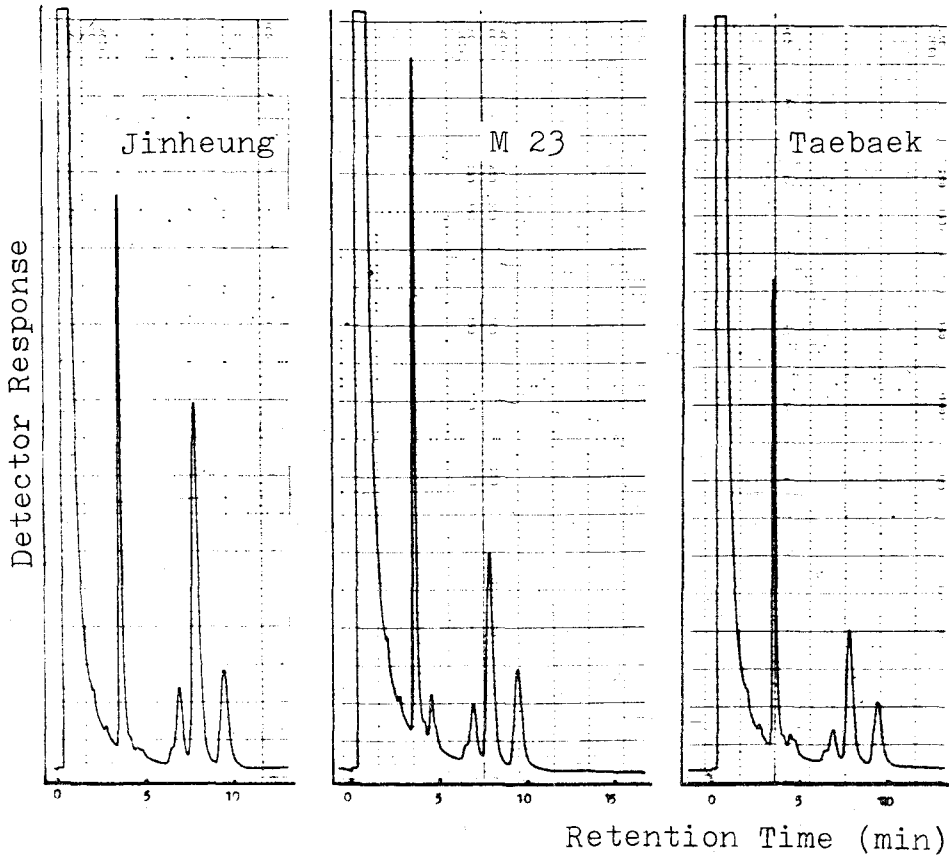


Fig. 2. Gas-liquid chromatograms of fatty acid methyl esters mixtures prepared from rice plants of 3 representative varieties. Stationary phase: 5% FFAP

Table 2. Fatty acid composition of phospholipid from leaves of rice plant at the 3-4 leaf-stage

Fatty acid	16:0	16:1	18:0	18:1	18:2	18:3
Retention time(min)	3.6	4.5	6.5	6.9	7.8	9.4
(variety)	(weight %)					
Jinheung	18.3	—	1.9	7.4	51.4	20.6
Gwanak	18.9	—	2.2	8.6	51.5	18.8
Seolak	24.5	0.9	2.4	7.8	35.4	28.9
Milyang23	28.3	1.8	1.9	7.2	34.7	26.2
Milyang42	30.3	—	2.2	6.2	34.4	26.7
Iri 346	29.1	2.7	2.3	7.6	33.5	25.1
Saetbyol	31.4	4.3	2.6	5.7	31.1	24.8
Taebaek	31.0	2.8	4.1	7.6	30.7	23.8

*Minute amounts of fatty acids with carbon less than 14 also present.

의 그것과 비교하여 지방산의 동정 및 정량을 실시한 결과를 Table 2에 정리하였다.

모든 품종에서 공통 palmitic acid(16:0) linoleic acid(18:2) 및 linolenic acid(18:3)가 3대 주지방산으로 확인되었고, 그밖에 stearic acid(18:0) 2~4%, oleic acid(18:1)가 6~9%의 구성 비율을 보였다. 몇 종류의 벼에서는 palmitoleic acid(16:1)가 소량 검출되었다. 한편 탄소수가 14 이하인 작은 지방산들이 극미량 검출되었으나 기기분해능의 제한때문에 정량하지는 못하였다. 그렇지만 극미량인 이들의 존재가 전체적인 지방산 조성의 계산에 미치는 수치상의 영향은 미미할 것이므로 데이터의 해석에는 문제되지 않을 것이다.

내냉성이 강한 진흥, 관악 등 Japonica계의 품종이 약내냉성의 셋별, 백백등 Indica×Japonica계의 품종보다 palmitic acid의 함량이 작은 반면 linoleic acid의 경우는 그 반대의 현상이 뚜렷히

Table 3. Indices for unsaturation of phospholipid

Variety	No. of Double Bond/Lipid Molecule	Double Bond Index	Unsat. Acid / Sat. Acid	Chilling Resistance at the 3-4 Leaf-Stage ²⁴⁾
<i>Jinheung</i> (J)	3.40	1.73	3.95	strong
<i>Gwanak</i> (J)	3.30	1.68	3.74	—
<i>Seolak</i> (J)	3.26	1.65	2.70	strong
<i>Milyang23</i> (IxJ)	3.06	1.57	2.31	—
<i>Milyang42</i> (IxJ)	3.04	1.56	2.08	medium
Iri 346 (IxJ)	2.98	1.52	2.20	—
<i>Saetbyol</i> (IxJ)	2.86	1.47	1.94	weak
<i>Taebaek</i> (IxJ)	2.78	1.43	1.85	weak

J: Japonica, I: Indica

Double bond index: the summation of weight percent of each acid multiplied by the number of double bonds it contains per molecule and divided by 100.

Dash(—) indicates data unavailable.

보인다. 그러나 주지방산의 하나인 linolenic acid를 위시하여 구성비율이 낮은 stearic acid와 oleic acid는 모든 품종에 걸쳐 거의 비슷한 값을 보여 내빙성과는 전혀 무관한 듯하다. palmitic acid 및 linoleic acid의 구성비율과 내빙성과의 상관성에 대해서는 다음에 논의하기로 한다.

Table 2의 데이터로부터 인지질의 불포화도를 나타내는 지표를 구하면 Table 3과 같이 요약된다. 강내빙성 품종들이 '인지질분자당 이중결합수'와 '이중결합지표'에서 각각 높은 값들(최고 3.40 및 1.73)을 갖는데 반해, 약내빙성으로 알려진 품종들은 낮은 값들(최저 2.78 및 1.43)을 보여준다. 한편 최근에 3~4엽기의 내빙성이 중간정도라고 밝혀진²⁴⁾ 품종(밀양 42)의 경우, 그것들이 강내빙성 품종과 약내빙성품종의 대략 중간치(3.04 및 1.56)를 보여준다는 사실은 특히 주목할만 하다. 또 다른 지표로서 불포화지방산/포화지방산(W/W)에서도 역시 품종들간에 전술한 바와 유사한 변화패턴을 보인다. 다만 밀양 42의 값이 강내빙성품종들보다는 약내빙성품종들의 것에 더욱 가깝다는 차이점이 있을 뿐이다.

공시된 8종의 벼품종들중에서, 3~4엽기에서의 내빙성정도에 대한 검정자료를 구할 수 없는 관악, 이리 346 및 밀양 23을 제외한 5종의 벼에서 인지질의 불포화도를 나타내는 지표들이 내빙성과 대단히 잘 일치되는 관계를 보인다. 이는 비록 5종의 품종에서 나타난 관계이지만, 내빙성정도에 대한 고려를 제외하고는 실질적으로 무작위로 선발한 품종들에서 내빙성의 품종간 차이가 인지질의

지방산조성에 한건의 예외도 없이 정확하게 반영되었다는 사실은 막지질지방산조성이 벼내빙성을 결정하는 절대적인자임을 강력히 시사한다. 따라서 Table 3의 결과에 의하면 진흥 및 설악과 함께 Japonica계통에 속한 관악은 내빙성-중으로 분류될 것이며, 밀양 23 및 이리 346은 밀양 42와 함께 내빙성-중으로 분류될 수 있을 것이다. 단 여기서 中이라 함은 强보다는 약하고 '태백'과 같이 전형적으로 유묘기의 내빙성이 약한 품종보다는 강함을 의미하며, 실제로 적묘정도 또는 묘고사육에 근거하여 좀더 세분한다면²⁴⁾ 中弱에 해당한다. 그리고 불포화지표들도 이를 분명히 지지하고 있다. 즉 편의상 中으로 분류한 밀양 23, 밀양 42 및 이리 346의 지표들은 强으로 분류된 진흥, 관악 및 설악보다는 弱으로 분류된 셋별 및 태백의 지표들에 더욱 근접함을 알 수 있다.

불포화도가 큰 지질은 용점이 낮으며 따라서 이러한 지질을 주성분으로하여 이루어진 생체막은 낮은 상전이온도를 갖게 되므로 상당한 저온에서도 막의 유동성 및 안정성을 유지하게된다는 가설은^{1,2)} 고온식물과 저온식물의 지방산조성의 비교로서 지지되었다. 그러나 냉해온도범위(ΔT) 10°대에서 상호간에 미소한 내빙성강약정도의 차이를 보이는 varieties들간에도 인지질불포화지표들이 내빙성과 잘 일치되는 단계적차이를 보인 Table 3의 결과는 상기한 가정의 정당성에 대해 이론의 여지를 남기지 않을 뿐아니라, 더 나아가 세포막의 여러가지 구성물질들 중에서 세포막의 유동성 및 안정성을 유지하는데 있어서 인지질이 차지하

는 비중의 크기를 역역히 보여준다.

벼 품종들간의 상대적내병성평가 는 문헌들에 따라서 약간의 차이를 보인다.^{24, 25, 26)} 그것은 병해검정 방법상의 차이에서 기인하기도 하겠으나, 동일한 방법일지라도 병해검정을 실시한 생장시기의 차이에서 오는 결과일 가능성도 높다. 유묘기에는 병해에 민감한 품종일지라도(예: 대백) 생장함에 따라서 내병성이 상당히 향상되기도하며, 그 반대의 경우에 해당하는 품종들도 있다. 바꾸어 말하면, 같은 유묘기에 내병성검정을 실시하였다해도 대상이 15일묘인가 30일묘인가에 따라서 어느 정도의 상대적인 내병성차이가 있을 수 있다. 따라서 본 연구에 사용된 품종들의 내병성 정도의 품종간차이를 3~4엽기 이외의 시기에 측정할 데이터^{25, 26)}는 Table 3의 결과와 반드시 일치하리라고 기대할 수 없다. 그렇다면, 생장시기에 따라 내병성이 변한다는 사실은 내병성과 인지질지방산조성과의 밀접한 상관관계로 미루어보아, 생장에 따른 지방산조성의 변화가 있다라는 사실로 증명되어야 할 것이다. 그런데 벼에 대해서는 아직까지 이에 대한 연구가 이루어져 있지않아 직접적인 증거는 찾을 수 없으나 여러가지 고등식물에서 관찰된 생장시기-지방산조성변화의 관계^{9, 10, 11)}를 감안할 때 벼의 경우도 그것은 사실일 수 있을 것이라는 가능성은 넉넉히 추측된다.

Table 3의 결과로부터 인지질불포화지표들은 곧 벼 품종들의 상대적내병성검정지표로 이용될 수 있음을 알 수 있다. 물론 지질분자당 이중결합수(또는 '이중결합지표')가 정확한 지표가 될지 혹은 불포화지방산/포화지방산(W/W)이 더욱 적절할지는 더 많은 품종들에 대한 광범위한 연구조사를 거친뒤에 결정되겠지만, 양자가 공히 생체막의 물리적상태를 지배하는 인자들이라는 점에서 상호보완적일 것으로 사료된다. 이들은 아마도 이론적배경과 실험적 증거를 동시에 확보한 최초의 객관성 있는 벼내병성검정지표로 발전될 것으로 기대된다.

Table 2의 결과를 검토할 때 palmitic acid(16:0) 및 linoleic acid(18:2)의 구성비와 품종, 내병성과의 상관관계를 언급하였었다. 한편 linoleic acid/palmitic acid(W/W)를 구해보면 불포화지방산/포화지방산(W/W)과 유사한 결과를 얻게 된다. 이는 상기 두가지 지방산을 제외하고는 나머지 지방산들의 총구성비가 모든 품종들에서 실질적으로 동일하다는(최소한 대차없다는) 사실에서 그 이유를 찾을 수 있다. 즉 인지질지방산조성의

품종간차이를 결정하는 지방산들은 포화지방산으로는 (palmitic acid이며 불포화지방산으로는 linoleic acid)이다. 따라서 불포화도가 높은 인지질은 palmitic acid의 구성비가 낮아지는 대신 linoleic acid의 구성비가 높아지게 된다. 이 사실은 지방산분석을 통한 내병성검정 과정을 상당히 단순화시킬 수 있는 가능성을 시사한다.

그러나 Table 2나 Table 3의 결과들을 근거로 하여 새로운 벼내병성검정법의 확립 및 그 실용화를 위해서는 대상품종을 광범위하게 확대선정하여 생장환경조건과 생장시기에 따른 내병성-지방산조성의 상관관계에 대한 체계적인 조사작업이 선행되어야 할 것이다.

초 록

28°C에서 자란 3~4엽기 벼 잎조직의 인지질지방산분석을 통해 벼 품종별 상대적내병성 정도와 인지질지방산조성간에 성립되는 밀접한 상관관계를 확인하였다. 즉 내병성이 강한 품종일수록 불포화도 및 불포화지방산의 구성비가 높은 인지질을 함유하고 있다. 인지질의 불포화상태를 나타내는 모든 지표들이 각 품종의 병해저항성과 잘 일치된다는 사실은, 곧 식물세포가 저온에서 생체막과 관련된 생리적활성을 유지하는데 있어서 필수조건으로 알려진 '생체막의 유동성'은 인지질지방산조성에 의해 절대적으로 지배된다는 것을 분명히 나타낸다. 한편 벼의 인지질은 최소한 유묘기의 일에서는 모든 품종에서 공히 phosphatidyl serine과 phosphatidyl choline을 주성분으로 phosphatidyl inositol을 부성분으로, 그밖에 3종의 미량성분을 포함하고 있으며, 인지질의 종류 및 조성은 내병성과 무관한 것으로 판단된다.

사 의

본 연구를 위해 gas chromatograph를 사용할 수 있도록 배려해주시고 또한 수도병해문제에 대한 유익한 토론에 많은 시간 할애해주신 농업기술연구소 유인수박사님과 황영수연구관께 감사의 말씀드립니다.

참 고 문 헌

1. Lyons, J.M.: Ann. Rev. Plant Physiol., 24 :

- 445(1973)
2. Lyons, J.M., Raison, J.K. and Steponkus, P.L.: In "Low Temperature Stress in Crop Plants", Lyons, J.M., Grapham, D. and Raison, J.K.(ed.), Academic Press, N.Y., 1-24 (1979)
 3. Raison, J.K., Lyons, J.M., Mehlhorn, R.J. and Keith, A.S.: J. Biol. Chem., 246 : 4036 (1971)
 4. Murata, N., Troughton, J.H. and Fork, D.C.: Plant Physiol., 56 : 508(1975)
 5. Schwertner, H.A. and Biale, J.K.: J. Lipid Res., 14 : 235(1973)
 6. Peoples, T.R., Koch, D.W. and Smith, S.C.: Plant Physiol., 61 : 472(1978)
 7. Friedman, K.J.: J. Membr. Biol., 32 : 33(1977)
 8. Lyons, J.M. and Smundson, C.M.A.: J. Am. Oil Chem. Soc., 42 : 1056(1965)
 9. Wilson, R.F. and Rinne, R.W.: Plant Physiol., 61 : 830(1978)
 10. Choudhury, N.H. and Juliano, B.O.: Phytochemistry, 19 : 1063(1980)
 11. Fong, F. and Heath, R.L.: Phytochemistry, 16 : 215(1977)
 12. Rivera, C.M. and Penner, D.: Phytochemistry, 17 : 1269(1978)
 13. Clarkson, D.T., Hall, K.C. and Roberts, J. K.M.: Planta, 149 : 464(1980)
 14. Tajima, K.: Proc. Crop Sci. Jap., vol. XXXX : 247(1971)
 15. Lyons, J.M., Wheaton, T.A. and Pratt, H.K.: Plant Physiol., 39 : 262(1964)
 16. Harris, P. and James, A.T.: Biochem. J., 112 : 325(1969)
 17. Kates, M.: Adv Lipid Res., 8 : 225(1970)
 18. Michael, J.F. and Anthony, J.W.: Phytochemistry, 16 : 1507(1977)
 19. Vaskovsky, V.E. and Kostetsky, E.Y.: J. Lipid Res. 9 : 396(1968)
 20. Metcalfe, L.O. and Schmitz, A.A.: Anal. Chem., 33(3) : 363(1961)
 21. Metcalfe, L.D., Schmitz, A.A. and Pelka, J.R.: Anal. Chem., 38(2) : 514(1966)
 22. Lepage, M.: J. Lipid Res., 5 : 587(1964)
 23. Hirayama, O. and Matsuda, H.: J. Japan Agr. Chem. Soc., 47(6) : 371(1973)
 24. 권용웅, 정진 : 수도의 지질인산합성능력에 대한 생화학적연구, 산학협동 81-14, 농진청(1981)
 25. 유인수 : 연구와 지도, 22권 2호 1981 하계호 pp. 8-11, 농촌진흥청(1981)
 26. 종자해설집, 농촌진흥청(1981)