

식물세포 미토콘드리아막에서 일어나는 청색광 Photosensitization

김 경 현·김 중 평·정 진*
(1987. 11. 13 접수)

Blue Light Photosensitization in Mitochondrial Membrane of Plant Cells

Kyung-Hyun Kim, Jong-Pyung Kim and Jin Jung*

Abstract

Plant mitochondria, irradiated with blue-colored sunlight(350~500nm) under aerobic and anaerobic conditions, were assayed as to the electron transfer activity of respiratory enzyme system, and compared with those irradiated with orange-colored light(white sunlight minus blue-colored light). The respiratory activity of mitochondria was most seriously inhibited by illumination with blue-colored light under aerobic condition. Deaeration of mitochondrial suspension resulted in substantial decrease of the photoinhibition by blue-colored light. Meanwhile, orange-colored light demonstrated much less effectiveness-almost ineffectiveness-in causing the inhibition of mitochondrial respiration system.

The results of enzymatic assay revealed a strong possibility that FMN in NDH and heme group at least in cytochrome c oxidase, but not FAD in SDH, are the photodynamic sensitizers in mitochondrial inner membrane. Also worthwhile to note is the significant difference from the others of SDH in its photoinhibitory response to the light quality of visible light; that the inhibition of SDH by irradiation was not affected by atmospheric condition and that orange-colored light gave rise to considerable extents of inhibition to the enzyme. This observation was tentatively interpreted in terms of photosensitized reaction not involving molecular oxygen possibly catalyzed by Fe-S centers in the enzyme. The superoxide production and the membrane peroxidation of mitochondria under various treatments also indicated that there was blue-light photodynamic reaction in mitochondria involving active oxygens.

* 서울대학교 농과대학 농화학과(Dept. of Agricultural Chemistry, Seoul National University, Suwon, Korea)

I. 서 론

청색광장영역의 청색광이 어느 정도 걸여된 태양광 하에서 지배되는 작물이 그 물질생산성과 내병성에 관목할 만한 향상이 있었음을 관찰하고,^{1,2)} 그 이유를 청색광이 세포생리에 미치는 '부정적 효과'가 감소된 결과라고 해석하였다. 그리고 이 '부정적 효과'는 식물세포이하의 소기관 수준에서 일어난 광역학적 작용(photodynamic action)에 기인한다는 기본적 가정 아래 간접적으로 이를 뒷받침할 만한 자료들을 수집하여 보고한 바 있다.^{3,4)}

본 연구에서는 광역학 작용이 실제로 식물세포의 소기관에서 일어나고 있다는 것을 직접 확인하기 위하여 수행되었다. 그리고 그것은 청색광에 의해서 매우 효율적으로 일어난다는 증거를 보이고, 그리고 가능하다면 광역학적 증감제(photodynamic sensitizer)가 소기관내에 어떤 물질인지 확인하려는 것도 연구의 중요한 목적이었다.

일차적으로 연구대상의 소기관으로는 미토콘드리아를 택하였다. 세포의 동력원으로서 사활과 관계되는 가장 중요한 소기관이기 때문만 아니라 식물의 내병성과 관련하여 광역학작용의 결과라고 해석할 만한 정보를 미토콘드리아에서 이미 얻었기 때문이다.³⁾

II. 재료 및 방법

1. 재 료

시중에서 구입한 대두종자를 항온(25~30°C) 압소에서 7일간 재배하여(콩나물 재배) 신선한 유경조직을 시료로 사용하였다. 일반적인 화학시약은 Kanto, Wako, Junsei 및 Hawana 제품의 ER 내지 GP grade였고 생화학시약은 Sigma 사 제품이였다. 물은 유리용기로 만든 이차중류수였다.

2. 방 법

미토콘드리아와 submitochondrial particles를 전보^{2,4)}에서 동일한 방법으로 준비하여 실험에 사용하였다.

광처리 : 청색광과 주황색광의 대조적 효과를 보기에 적합한 광질을 얻을 수 있는 유색셀로판지를 구입하여 광처리에 이용하였다. (Fig. 1) 광원은 9월 말경의 태양광이었다. 짧은 시험관에 미토콘드리아 또는 SMP의 분산액을 넣고 질소 또는 압축공기로 purging 시킨 다음 parafilm 으로 밀봉하였다. 시험관 표면을 셀로판지로 한겹 싸서 시료를 각각의 광질하에 노출할 수

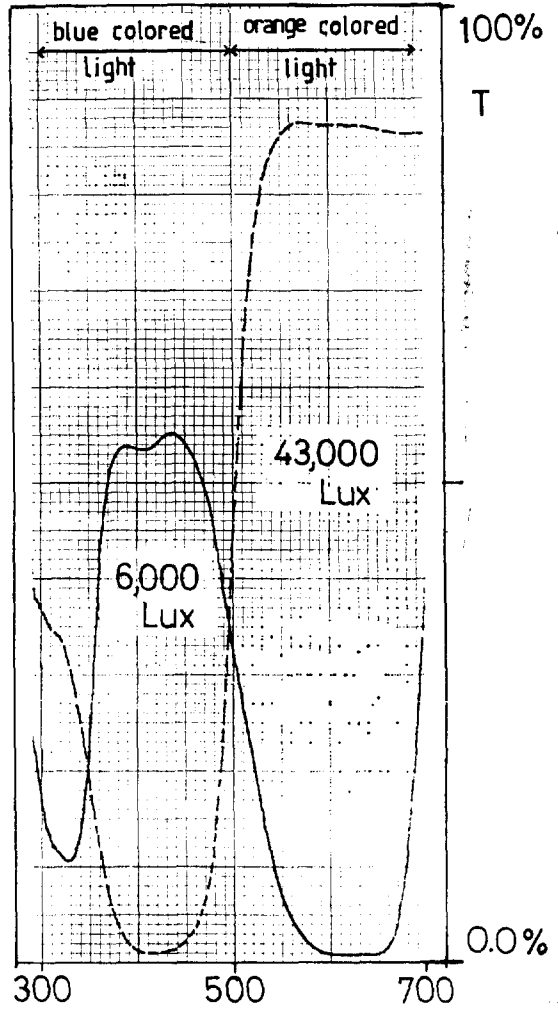


Fig. 1. Absorption spectra of colored cellophane sheets used as filters to obtain blue-colored light and orange-colored light from sunlight. Spectra are in % transmittance scale.

있도록 하였다. 대조구의 것들은 셀로판대신 알루미늄 foil로 싸서 차광(암)조건을 주었다. 온도효과를 줄이기 위해 넓은 금속대야에 수돗물(~17°C)을 흐르도록 만들고(대야 양옆의 상부에 물의 출입구를 만들었다.) 그 안에 시험관들을 비스듬히 세워 햇빛에 내놓았다(20~25 분).

미토콘드리아 호흡활성의 측정 : succinate를 기질로 하여 분산액중 O₂의 감소속도를 polarographic technique로 측정하여 호흡활성을 구하는(전보⁴⁾에서와 같은) 방법을 이용하였다.

NADH dehydrogenase 활성의 측정 : 미토콘드리아를 초음파 처리하여 crude SMP를 만든 다음, DCIP(ox)

+NADH^E→DCIP_(Red)+NAD⁺(KCN 존재하)의 반응에 수반되는 DCIP의 600nm 흡광도 변화를 측정하는 방법⁹⁾에 기초하였으며 전보⁹⁾에서와 같다.

succinate dehydrogenase 활성의 측정 : PMS(phenazine methosulfate)을 mediator로 하여 최종적으로 DCIP(dichlorophenol indophenol)을 환원시키는 PMS-DCIP 방법에^{7,8)} 준하여 측정하였다. 기질은 succinate이다.

cytochrome c oxidase 활성의 측정 : detergent(deoxycholate)로 SMP를 처리하여 효소를 membrane으로부터 분리시킨 후 원심분리하여, 상등액중의 효소활성을 cyt. c(Fe²⁺)→cyt. c(Fe³⁺)에 수반되는 550nm 흡광도 변화로부터 측정하였다.^{9,10)}

superoxide(O₂⁻) 발생수준의 측정 : 미토콘드리아 분산액에 함유되어 있을 가능성이 있는 superoxide dismutase를 불활성화시키기 위하여 SOD의 저해제중의 하나인 KCN¹¹⁾을 첨가하고(최종농도 5mM), nitroblue tetrazolium(NBT)를 첨가(최종농도 40μM)한 다음 곧 광처리를 실시하였다. NBT+2O₂⁻+2H⁺→NBTH₂+O₂ 반응에 수반되는 530nm 흡수도증가를 측정하는 방법¹²⁾에 준하여 O₂⁻수준을 조사하였다.

Membrane peroxidation의 조사 : 막지질의 과산화생성물인 malone dialdehyde를 TBA-MDA adduct로 변형시켜 이 adduct의 532nm 흡수도를 측정하는 방법¹³⁾에 준하였다. TCA-TBA-HCl 용액을 첨가한 다음 가열하는 시간은 최소한 15분 이상이 필요한 것을 알았다.

III. 결과 및 고찰

먼저, 태양을 광원으로 하고 유색 세포판지를 필터로 사용하여 얻은 청색광 및 주황색광의 광도가 상호간 현저한 차이가 있었음을 상기하면서(Fig. 1) 다음 결과들을 검토하기로 한다. 테이블은 각 대기조건(O₂ 및 N₂)하에서 암처리구에 대비한 광처리구에서의 호흡 및 효소활성의 상대저해율로 나타났다. O₂⁻는 1시간동안에 발생된 총량을 Δ[O₂⁻]=광처리구의 [O₂⁻]-암처리구의 [O₂⁻]로 나타내었다.

미토콘드리아에서 photosensitized reaction¹³⁾이 일어났다면 그것이 야기할 수 있는 여러가지 화학적·생화학적 결과들 중의 하나는 미토콘드리아 호흡활성의 저해이다. 따라서 각 처리구에서의 호흡활성 수준을 비교하였던 바, 미토콘드리아에는 endogeneous photosensitizer(s)가 존재하며 이 sensitizer(s)는 청색광에 보다 예민한 물질(들)이라는 결론을 도출할 수 있는 결과를

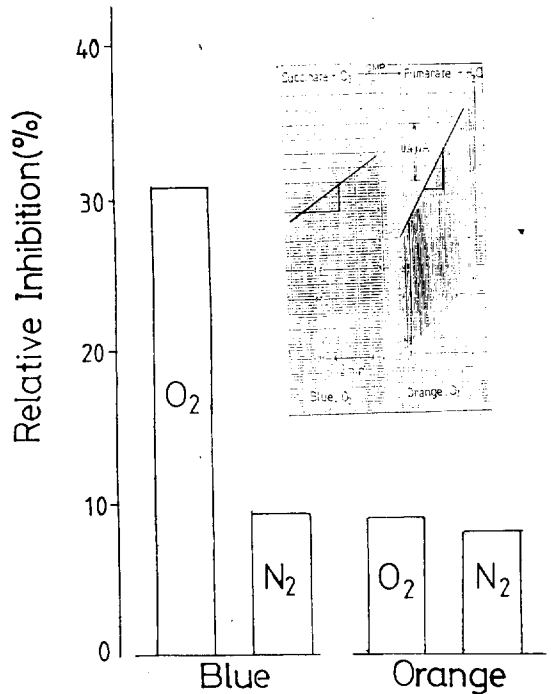


Fig. 2. Relative inhibition of mitochondrial respiratory activity caused by irradiation with blue light and orange-colored light under O₂ and N₂. Controls are dark-treated under O₂ and N₂ respectively. Inserts are typical polarographic tracings which are used to measure the respiratory activity.

얻었다.(Fig. 1) 질소대기하에서도 어느 정도 활성저해가 일어나는 것으로 보아 산소가 관여하지 않는 photosensitized reaction이 일어나고 있음을 알 수 있으나 청색파장영역에서의 photoinhibition은 주로 산소가 관여하는 photodynamic sensitization 즉 photodynamic action¹³⁾에 기인하였다고 해석된다.

그런데 N₂ 하에서 일어나는 photoinhibition을 반드시 photodynamic action과 무관한 현상이라고 단언할 수는 없다. 왜냐하면 free radical mechanism을 통해 일어나는 photodynamic action인 경우에는 그 첫번째 반응이 *S*+A→S⁺+A⁺(여기서 *S*은 빛을 흡수하여 들떠있는 3중상태의 색소분자이고, A는 amino group 같이 *S*에 전자 1개를 쉽게 빼앗길 수 있는 물질임)이므로,¹³⁾ 만일 A가 어떤 효소의 active site 아미노산 잔기라면 이 반응단계에서 이미 active site 산화에 의한 효소의 저해는 일어날 수 있기 때문이다. 물론 free radical mechanism인 경우에도 산소가 존재하면 주로 superoxide(O₂⁻)의 이차적 생성에 의해 photodynamic action은 촉진된다.

Fig. 2에 의하면, 산소가 관여하는 photoinhibition

은 청색광하에서 절대적으로 우세하게 나타나며 산소가 관여하지 않는 photoinhibition은 주황색광하에서도 상당히 일어나고 있음을 알게 된다. 그러나 두 광의 상대적 광도(Fig. 1)을 고려하면 후자의 photoinhibition의 경우도 청색광에 의한 유도효율이 월등하게 크다는 것을 알 수 있다.

미토콘드리아에는 가시광선을 흡수하는 물질들이 inner membrane에 결합되어 있는 전자전달계에 몰려 있다. 이들은 전자전달효소들의 cofactor 또는 prosthetic group들로서 flavins(FAD, FMN), cytochromes의 hemes, 및 Fe-S center이다. 이들 색소들의 주요흡수대는 청색광영역에 놓여 있다. Fe-S center에 대해서는 아직 알려진 바가 없지만, flavins와 hemes에 관한 한 단백질의 prosthetic group으로 결합되어 있을 때는 photosensitizer로서의 기능이 무시할 만큼 미미하다고 일반적으로 알려져 있다.¹³⁾ 그러나 미토콘드리아가 photoinhibition으로 해석되는 호흡저해를 받았고, 그리고 미토콘드리아(특히 SMP)에는 달리 가시광 photosensitizer로 내세울만한 색소가 없다는 점을 감안하면 강도높은 가시광하에서는 상기한 색소들이 photosensitizers일 수 밖에 없다고 생각된다.

전자전달효소들의 active site에 위치한 색소분자(flavins, hemes, 및 Fe-S centers)들이 진정으로 endogenous photosensitizers라 하면 photosensitized reaction의 일차적 피해대상은(active site의 화학적 변형에 기인한) 효소 바로 그 자체일 것이다. 산소가 관여하지 않는 photosensitized reaction의 경우라면 sensitizer와 substrate간의 물리적인 접촉이 반드시 있어야 하며, 산소가 관여하는 photodynamic reaction의 경우라 해도 반응초기에 생성된 active oxygens(O₂과 O₂⁻)가 수명이 짧고 매우 반응성이 커서 발생처 바로 근처에 있는 substrate가 일차적인 공격대상이 될 것이기 때문이다.

이와 같은 가정하에서 호흡계 효소들 중에서 두가지 종류의 hemes를 함유한 cytochrome c oxidase(complex IV)와 flavins와 Fe-S center를 함께 갖고 있는 NADH dehydrogenase(complex I)와 succinate dehydrogenase(complex II)의 photoinhibition을 조사하였다.

Fig. 3으로 정리한 cytochrome c oxidase의 photoinhibition은 전반적으로 호흡활성저해를 보인 Fig. 2의 결과와 유사함을 알 수 있다(저해율은 두 결과에서 광치러시의 태양광의 세기가 다르므로 두 레이타의 수치를 비교하는 것은 무의미하다.) cytochrome c oxidase의 효소활성이 전체 호흡계의 활성을 지배한다는 사실⁶⁾과 부합되는 현상이다. cytochrome은 주황색광

(황색광과 적색광을 포함)영역에 α band와 β band로 불리는 작은 흡수대가 있고 청색광영역에 상대적으로 매우 큰 γ band가 있다. 따라서 heme group이 sensitizer의 기능을 갖고 있다면 흡수도가 큰 γ band에서의 흡수(따라서 청색광의 흡수)가 보다 효율적인 photosensitization을 일으킬 것이며, 이는 Fig. 3의 결과에 어긋나지 않는다.

cytochrome c oxidase의 photoinhibition에 산소와 무관한 반응이 상당히 높은 수준으로 일어났음을 주목할 만한 일이다. 이것은 두가지 가능성을 제시한다. 그 하나는, heme group에 의한 photosensitization은 앞에서도 언급한 바 있는 free radical mechanism을 거쳐 일어나는 것이 아닌가 하는 가능성이다. 또 다른 하나는, Fe의 존재때문에 생기는, 산소와 무관한, photosensitization이 어느 정도 경정할만큼 일어나고 있는지도 모른다는 가능성이다. 수용액 중에서 complex ion으로 있게 되는 Fe²⁺의 존재시 핵산염기들이 혐기적 조건에서 310nm 이상의 광조사를 받으면 파괴되었다는 관찰이나¹⁴⁾ 유사한 관찰이 tobacco mosaic virus RNA에서도 이루어졌다는 점¹⁵⁾에 비추어 볼 때 heme 중에서 complex ion 상태에 있는 Fe가 photosensitization에 관여하였을지도 모른다고 추정된다.

FMN과 Fe-S centers를 함유하는 NADH dehydrogenase(NDH)의 photoinhibition인 경우(Fig. 4)에는 청색광의 저해유도효율이 훨씬 크다는 점에서 앞의 결과들과 유사하다. 그러나 O₂ 존재하에서의 효과가 혐기조건하에서의 효과에 비해 상대적으로 cytochrome

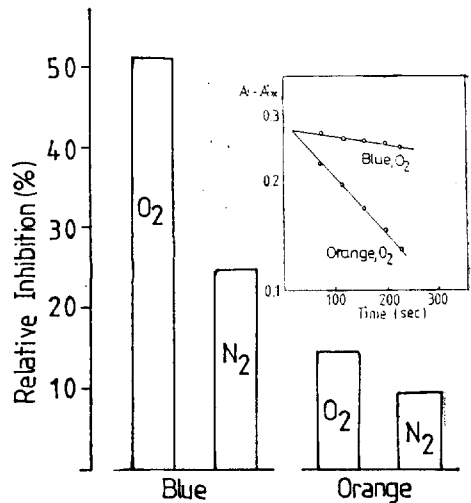


Fig. 3. Relative inhibition of cytochrome c oxidase activity in mitochondria. For details, refer to Fig. 2. Inserts are typical kinetics of cyt. c reduction by the enzyme monitored with the 550nm absorption.

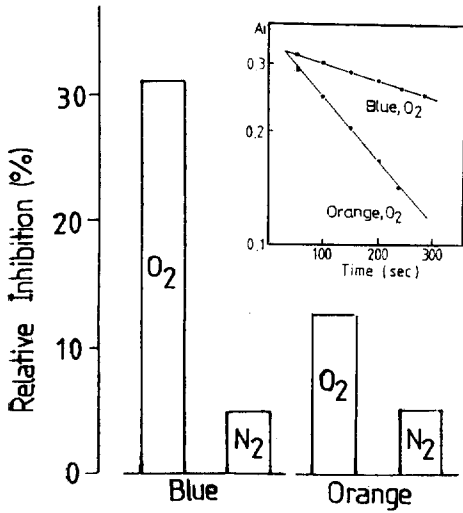


Fig. 4. Relative inhibition of NDH activity in mitochondria. For details, refer to Fig. 2. Inserts are typical kinetics of DCIP reduction by NDH monitored with the 600nm absorption.

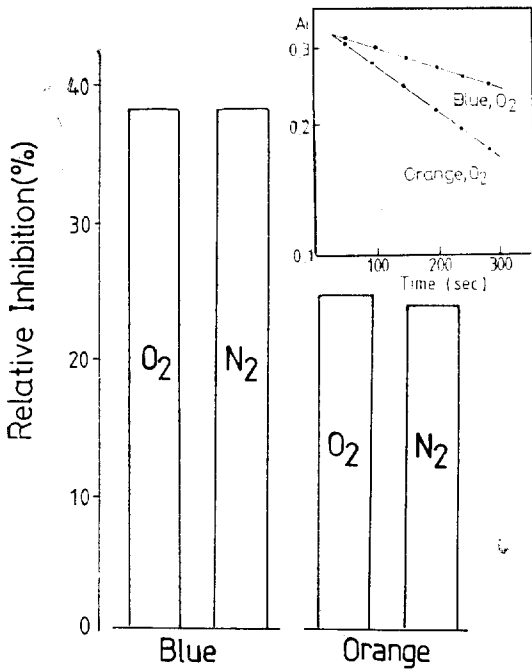


Fig. 5. Relative inhibition of SDH activity in mitochondria. For details, refer to Fig. 2. Inserts are typical kinetics of DCIP reduction by SDH monitored with the 600nm absorption.

c oxidase 에서 보다 2배 정도 높게 나타났다. 즉 NDH 에서 일어나는 photoinhibition 은 photodynamic action 이 지배적임을 시사한다. NDH 의 photosensitization 에 FMN 과 Fe-S 가 각각 얼마만큼이나 기여하는지 Fig. 4 로서는 알 수 없다. 다만 다음에 검토하게 될 결과(Fig. 5)와 비교하여 볼 때 FMN 이 주기능을 행사한 것이 아닐까 하는 추정만 가능한 일이다. FMN 은 유리상태에서는 잘 알려진 photodynamic sensitizer 이다.

succinate dehydrogenase(SDH)의 photoinhibition 은 전술한 두 효소 complex 들과는 두가지 측면에서 주목 할 만한 상이점을 갖는다. 첫째, SDH 의 photoinhibition 은 산소와는 전혀 무관하다는 점이다. 둘째, 주황색광 영역에서의 반응이 상당히 활발하다는 점이다. SDH 는 FAD 와 Fe-S centers 를 색소로 함유하고 있는데, 만약 flavin 인 FAD 가 효소내에서 sensitizer 의 역할을 맡고 있다면 당연히 그것은 flavin 으로서 photodynamic sensitizer 이어야 한다. Fig. 5 의 결과가 제시하는 바가 SDH 중에 photodynamic sensitizer 의 존재를 배제하는 이상, 이 결과는 flavin 이외의 sensitizer 가 효소내에 존재하고 있다는 점을 시사한다. 즉 Fe-S centers 의 sensitizer로서의 가능성을 시사하는 것이다.

Fe-S centers 의 흡수스펙트라는 아직 정확하게 알려져 있지 않다. SDH 및 NDH 의 subunit 들 중에 일부 포함되어 있는 이들의 광흡수성질은 효소중에 공존하는 flavin 들의 강한 흡수대에 묻혀 용이하게 노출되지 않기 때문이다. 그러나 flavin 과 스펙트라 영역을 공유하고 있다는 사실로 미루어 보아 가시광선 photosensitizer 가 될 수 있는 분광학적 성질은 일단 갖추었다고 본다. 다만 Fe-S centers 가 전자적으로 들뜬 상태에서 광화학반응을 일으킬 수 있는 구조적·물리적 성질을 갖추었는가 하는 의문에 대해서는 대답할만한 아무런 근거를 현재까지는 갖지 않고 있다. 다만 Fig. 5 의 결과에 의거하여 그 가능성만은 배제되지 않는다. 주황색광 영역에서 photoinhibition 이 상당히 활발한 사실로 보아, 만약 Fe-S 가 옳다면 그것의 흡수스펙트럼은 flavin 보다는 좀 더 장파장부에 흡수대를 갖고 있을 것이다.

이상의 결과들을 종합적으로 검토하여 다음의 결론을 도출하였다. 미토콘드리아내막에 결합된 효소들 중에는 photosensitizer로서의(바람직하지 않는) 기능을 보유한 색소단백질들이 있다. flavo-protein 중에서는 NADH dehydrogenase 의 FMN-protein, 그리고 cytochrome 계 단백질중에서 최소한 cyt. a~a₃ 는 photodynamic sensitizers 이다. Fe-S protein 들중에도 sen-

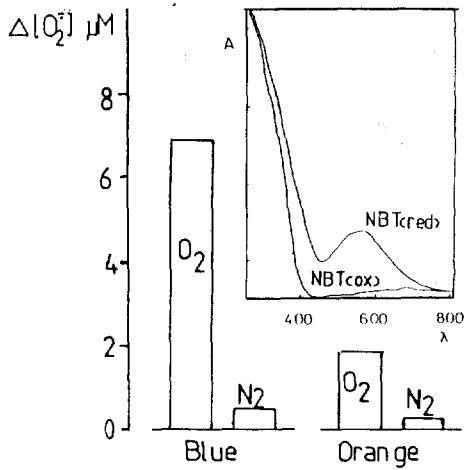


Fig. 6. Increase of superoxide level in SMP suspension exposed under light. Increase is from the control for each treatment. Inserts are absorption spectra of NBT in oxidized and reduced states respectively.

sitizer 가 있는 것으로 생각되며 cytochrome heme group 중 Fe 도 역시 photosensitization 에 기여하는 것으로 추정된다. 이들은 산소와 무관한 photosensitized reaction 을 일으키는 것으로 보인다. 미토콘드리아 전체로 볼 때 산소가 관여하는 photodynamic reaction 에 의한 생화학적 피해가 지배적이며, 청색광영역에서 主흡수대를 갖는 색소의 효과가 절대적이다.

미토콘드리아 내막에서 photodynamic reaction 이 일어나고 있고 그 결과가 Fig. 2~5 에 나타난 것이라는 점을 입증하고 다시 강조하기 위하여 반응과정의 한 단계에서 반드시 생겨야 하는 active oxygen species 의 생성을 확인하고자 하였다. 여기에 제시하는 결과 (Fig. 6) 는 일차로 O₂⁻ 의 생성을 확인한 것이다.

O₂⁻ 는 photodynamic reaction 이 free radical mechanism 을 통해 일어날 때 생기는 active oxygen이다.¹⁴⁾ 혐기적 조건하에서 그 생성이 거의 완전히 억제되었으며 O₂ 존재하의 청색광에 의해 높은 수준으로 생성되었다는 것은 앞의 결과들과 대체로 일치되는 점이다. 특히 FMN 이 主 photosensitizer 일 것이라고 제안한 NADH dehydrogenase 의 광저해 (Fig. 4) 와 O₂⁻ 생성을 보인 Fig. 6 의 결과가 대단히 유사한 패턴으로 나타난 점은, FMN 이 free radical mechanism 을 따르는 photodynamic sensitizer 라는 사실을 감안할 때, 매우 의미있는 사실이다.

미토콘드리아막에 존재하는 photosensitizer 의 후보 들은 전자전달계 효소들의 cofactor 또는 prosthetic group 일 수 밖에 없다는 점에서 photosensitized reaction 은 이들 효소 자체 (특히 active site) 에서 일차적

으로 일어난다고 앞에서 가정하였다. 그러나 감지할 수 있을 정도의 active oxygen species 가 생성된다는 Fig. 6 의 결과로 미루어 보아 이들에 의한 막의 또 다른 성분물질의 화학적 파괴를 상정하지 않을 수 없다. 가장 가능한 것으로는 막지질 불포화지방산성분의 과산화이다.¹⁷⁾

소위 TBA-방법¹⁹⁾으로 상대적 과산화정도를 측정 한 결과를 Fig. 7 에 보여 주었다. 막의 과산화를 충분히 유기하기 위하여 미토콘드리아 분산액의 광조사시간을 3 시간까지로 늘리고 경시적으로 TBA-MDA adduct 의 흡수도증가를 조사한 결과는, 청색광/O₂ 조건하에서 가장 심한 과산화가 일어났음을 나타내었다. 그리고 그 정도는 백색광/O₂ 하에서의 크기와 엇비슷하였다. 바꾸어 말하면 광조사의 효과는 실질적으로 청색광에 의한다는 것을 뜻한다. 이러한 사실은 청색광이 결여된 광질의 환경하에서 재배된 작물 잎의 미토콘드리아가 불포화도가 (백색광하에서 재배된 작물잎의 미토콘드리아에 비해) 현저히 높은 막을 갖고 있다는 전보²⁰⁾의 관찰과 논리적으로 일치점을 갖는다.

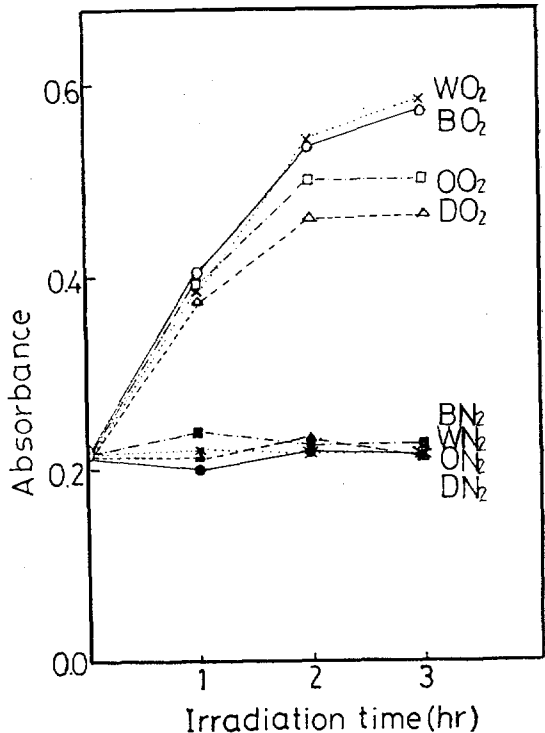


Fig. 7. Membrane peroxidation of mitochondria as a function of irradiation time. Membrane peroxidation is monitored with 532nm absorbance of TBA-MDA adduct.

WO₂ ; White light/O₂, BO₂ ; Blue light/O₂, OO₂ ; Orange light/O₂ DO₂ ; Dark/O₂. The others are various light treatments under N₂.

한편, 암조건하에서도 O₂의 존재는 상당한 정도로 막의 과산화를 일으키는 요인이 되며, 이는 불포화지방산의 과산화가 active oxygens와는 무관한 경로로 든 일어나고 있음을¹⁷⁾ 적절히 시사한다.

IV. 적 요

미토콘드리아는 가시광선의 조사에 의해 그 고유한 생화학적 기능에 장애를 받게 되며 그것은 주로 파장영역 350~500nm의 청색광이 유발하는 광역학적 작용(photodynamic action)의 결과라는 가정을 입증하는 자료를 수집하였다. 미토콘드리아막에 결합되어 있는 전자전달계효소들 중에서 NADH dehydrogenase, succinate dehydrogenase, 및 cytochrome c oxidase의 광저해(photoinhibition)를 조사하였던 바, 모든 효소들이 청색광에 의해 상대적으로 심한 활성상실을 보였다. NADH dehydrogenase의 FMN과 cytochrome c oxidase의 heme group은 산소가 관여하는 photosensitizer(photodynamic sensitizer)임에 반해, succinate dehydrogenase의 FAD는 sensitizer로서의 기능을 보이지 않는 대신 Fe-S center가 산소와 무관한 photosensitizer일 것이라고 해석되었다. heme group에 들어 있는 Fe도 역시 산소와 무관한 광화학반응에 어느 정도 기여하리라고 추정되는 결과도 얻었다. 미토콘드리아 전체로 볼 때 생리적 활성저해에 가장 크게 기여하는 가시광은 산소존재 조건하의 청색광이었으며, 그 저해기작에는 active oxygens가 관여되어 있다는 것을 O₂의 분석을 통해 확인하였다. 한편 active oxygens의 생성은 미토콘드리아막의 과산화를 초래하였으며, 역시 청색광/O₂ 조건에서 그 정도가 가장 심하였다.

참 고 문 헌

1. 정 진(1984) : 한국환경농학회지, 3(1), 71.

2. 정 진, 김종범, 민봉기(1986) : 한국환경농학회지, 5(2), 141.
 3. 정 진, 김창숙(1986) : 한국환경농학회지, 5(2), 149.
 4. 정 진, 박상규, 이상기, 김세호(1985) : 한국농화학회지, 28(4), 271.
 5. Singer, T.P.(1974): Methods Biochem. Anal., 22, 123.
 6. 정 진, 김세호(1986) : 서울대학교 농학연구, 11(1-1), 13.
 7. Ackrell, B.A.C., Kearney, E.B. and Singer, T.P. (1978): Methods in Enzymol., 53, 466.
 8. Hatefi, F. and Stiggall, D.L.(1978): Methods in Enzymol., 53, 21.
 9. Smith, L.(1955): Methods Biochem. Anal., 2, 427.
 10. 정 진, 이상기, 인만진(1985) : 서울대학교 농학연구, 10(1), 51.
 11. Gianopolitis, C.N. and Ries, S.K.(1979): Plant physiol., 64, 220.
 12. Colowick, S.P. and Kaplan, N.O.(1984): Methods in Enzymol., 105, 15.
 13. Buege, J.A. and Aust, S.D.(1978): Methods in Enzymol., 52, 302.
 14. Spikes, J.D.(1977): in "Science of photobiology (Smith, K.D. ed.)" Plenum Press, N.Y., pp. 87~122.
 15. Cernohorsky, I.J. and Blackburn G.M.(1971): "Radiation Biophysics, Free Radicals" Proc. First Eur. Biophy. Congr. 2, 29~31.
 16. Singer, B. and H. Fraenkel Conrat(1965): Biochemistry 4, 226~233.
 17. Imai, Y.(1979): Vitamins(Jpn), 53(12), 533.