

雜草種에 대한 Paraquat 毒性 : 耐性種과 感受性 種間의 反應 差異

姜炳華 · 沈相仁*

Paraquat Toxicity in Weed Species : Difference in Physiological Responses between Tolerant and Susceptible Species.

Kang, B.H. and S.I. Shim*

ABSTRACT

Paraquat, the representative bipyridilium herbicide, has high phytotoxic activity through generating toxic oxygen species such as superoxide, hydrogen peroxide and hydroxy radical. The response patterns of plants to paraquat were various. It was assumed that the different response was derived from different antioxidative mechanisms including antioxidative enzymes and antioxidant. Paraquat treatment increased reducing sugar content and malondialdehyde formation at 35 days after treatment in a dose-dependent manner but chlorophyll content decreased. Glutathione content increased by paraquat treatment and tolerant species showed more glutathione content than susceptible species. Superoxide dismutase activity increased with the increase in paraquat concentration and that was higher in tolerant species than susceptible species. Photosynthetic activity(PSII activity) was affected by paraquat, so the susceptible species showed more reduced oxygen evolving capacity than tolerant species. Catalase, NADPH-cytochrome C reductase, and malate dehydrogenase, the enzymes tested in this study, showed that the activities decreased by paraquat treatment. Further studies are necessary to determine whether antioxidative system cause the tolerance to paraquat.

Key words : Paraquat, Physiological response, Toxicity.

緒 言

代表的인 非選擇性 除草劑인 Paraquat는 作用機作이 毒性酸素를 발생시켜 植物體에 oxidative stress를 유발하는 除草劑로서 人爲的 oxidative stress 誘發源으로서 實驗에 이용되고

있다³⁾. Oxidative stress는 paraquat 뿐만 아니라 불량한 환경조건 하에서 일어나는 것으로 正 常的 酸素分子가 변하여 생기는 singlet oxygen, superoxide, hydrogen peroxide, hydroxy radical 등과 같은 毒性酸素의 작용으로 일어나는 것으로 植物體內의 生體膜의 破壞, 色素의 破壞, 酵素의 不活性化 등을 일으켜 植物體의 기능

* 高麗大學校 自然資源大學(College of Natural Resources, Korea University, Seoul 136-701, Korea)

<1995. 8. 18 접수>

을 저하시키거나 고사에 이르게한다^{5,8}). 植物體는 毒性酸素에 의한 oxidative stress에 대하여 다양한 防禦機構를 가지고 대처하는데, 抗酸化體系가 중요한 부분을 차지한다. 抗酸化體系는 抗酸化劑에 의한 것과 抗酸化酵素에 의한 것이 있는데, 이들은 서로 각각 기능을 발휘하거나 연계되어 抗酸化作用을 하여 毒性酸素를 無毒化시킨다^{5,15,17,18}). Paraquat에 대한 耐性이 植物體內的 抗酸化體系와 깊은 관련이 있으나 이와는 달리 paraquat에 대한 吸收의 差異, 體內的 隔離, 化學的 變換 등에 의해 耐性이 좌우될 수도 있다는 報告⁹)도 있다. Paraquat 외에 acifluorfen과 같은 diphenyl ether계 除草劑도 oxidative stress를 誘發한다는 報告¹³)도 있으므로 paraquat에 대한 耐性을 지닌 種들은 除草劑 중 光合成에 영향을 주는 다른 除草劑들과도 交叉 抵抗性을 지닐 것으로 보여진다. 즉 paraquat에 대한 연구는 다른 除草劑 분야의 연구는 물론 除草劑 抵抗性을 갖는 植物種의 探索에 있어서도 중요하고 나아가 oxidative stress에 대한 연구에도 많은 基礎資料를 제공할 것으로 思料된다.

本 研究은 paraquat에 대한 강한 耐성과 感受性이 있는 20여 種의 雜草를 供試하여 이들의 paraquat에 대한 반응과 體內的 抗酸化體系의 변화 그리고 몇가지 중요한 體內的 代謝作用과의 關係를 밝히고자 실시하였다.

材料 및 方法

1. 實驗材料

본 실험에 이용한 雜草種은 우리나라에 많이 발생하는 優占雜草 중 paraquat에 독특한 耐성과 感受성을 보인 것으로 報告¹²)된 種들을 공시하였다. 幼苗檢定은 砂耕栽培를 통하여 실시하였으며 paraquat처리는 hoagland's solution 내에 濃도가 0.05, 0.25, 0.5mM이 되도록 조절하고, 養液은 1週日에 한번 씩 갈아주었다. 幼苗의 生育은 晝夜間의 溫度가 28℃/25℃로 조절된 生育床 內에서 實施하였으며 光源은 自然光을 이용하였다. 처리 35일이 지난 후 試料

를 채취하여 분석을 실시하였다. 可視的 피해는 姜 等¹²)의 方法에 따라 累積被害率(cumulated visual injury rate; CVIR)을 구하여 被害率의 進行速度를 파악하였다.

2. 物質 分析

葉綠素의 分析은 80% aceton으로 추출한 다음 Arnon²¹)의 方法에 따라 실시하였고, 還元糖의 含量은 Bernfeld¹¹)의 方法에 따라 glucose를 標準物質로 하여 含量을 分析하였다. 抗酸化劑인 gluathione의 定量은 Anderson¹¹)의 方法을 應用하여 實施하였다.

3. 光合成能力 評價

光合成 能力은 Terashima and Inoue²¹)의 方法에 따라 Clark type oxygen electrode(Hansatech Instrument Ltd. UK.)를 利用하여 photosystem II에서 발생하는 酸素의 양을 測定함으로써 評價하였다.

4. 脂質過酸化 檢定

Cakmak and Horst⁶)의 方法에 따라 脂質의 過酸化를 thiobarbituric acid(TBA)를 利用하여 MDA의 形成을 測定하여 酸化 程度를 파악하였다.

5. 酵素 活性

Glutathione reductase는 Carlberg and Mannervik⁷)의 方法에 따라 조사하였고, Superoxide dismutase(SOD)는 McCord and Fridovich¹⁴)의 方法을 變形하여 실시하였다. Catalase의 活性은 Mishra et al.¹⁶)의 方法에 따랐으며, Malate dehydrogenase의 活性은 Habig and Racusen¹⁰)의 方法에 의하여 조사하였고, NADPH-cytochrome c reductase의 活性은 Hodges and Leonard¹¹)의 方法에 의하여 조사하였다.

結果 및 考察

1. 植物種間 被害率의 差異

Paraquat에 대한 反應은 表 1에서 보이는 것

Table 1. The cumulated visual injury rate of selected species treated with a series of paraquat concentration.

Species	Concentration(mM)		
	0.05	0.25	0.5
	----- CVIR ^{*)} -----		
<i>Digitaria sanguinalis</i>	46.9	65.0	82.5
<i>Paspalum thunbergii</i>	1.7	6.7	40.3
<i>Amaranthus lividus</i>	15.0	28.1	91.1
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	0.0	2.2	24.7
<i>Stellaria aquatica</i>	2.3	4.4	12.5
<i>Arabis glabra</i>	0.3	6.9	16.4
<i>Rorippa indica</i>	1.1	10.3	59.4
<i>Glycine soja</i>	13.6	42.8	70.6
<i>Oenothera odorata</i>	4.2	16.4	50.6
<i>Mosla dianthera</i>	0.0	0.0	2.8
<i>Solanum nigrum</i>	1.9	18.1	59.7
<i>Bidens bipinnata</i>	2.5	74.2	86.9
<i>Bidens frondosa</i>	13.9	42.2	76.9
<i>Galinsoga parviflora</i>	8.1	60.8	86.7
<i>Siegesbeckia glabrescens</i>	10.0	22.5	75.0
<i>Youngia sonchifolia</i>	8.6	20.6	35.3
<i>Sonchus oleraceus</i>	0.8	83.1	97.8
<i>Hemistepta lyrata</i>	0.8	6.7	70.3
<i>Aster pilosus</i>	1.7	12.8	62.5
<i>Artemisia princeps</i> <i>var. orientalis</i>	7.8	28.3	74.4

* cumulated visual injury rate(CVIR) were investigated for 24 days with 3 days interval. See materials and methods.

과 같이 바랭이, 개비름, 고들빼기, 방가지뚱, 미국가막사리, 별꽃아재비, 쑥, 진득찰 등에서 큰 피해를 나타내었고, 개갓냉이, 달맞이꽃, 미국쑥부쟁이, 벼룩이자리, 쇠별꽃, 쥐깨풀, 지칭개, 참새피, 장대나물은 다른 종들 보다 paraquat에 대한 피해가 작았다.

2. 光合成의 變化

Paraquat가 光合成에 주는 影響을 알아보기 위하여 光合成의 photosystemII(PSII)에서 發生하는 酸素의 量을 알아본 結果가 表 2에 나타나 있다. Paraquat를 處理한 경우 酸素發生의 阻害 程度가 작았고 感受性일수록 그 阻害 程度가 컸으며, 光合成 阻害 程度는 앞의 CVIR의

Table 2. The changes of photosynthetic capacity (oxygen evolving capacity) of leaf segment treated with different concentration of paraquat.

Species	Concentration(mM)		
	0.05	0.25	0.5
	--- % of control ---		
<i>Digitaria sanguinalis</i>	33	**	-
<i>Paspalum thunbergii</i>	105	109	47
<i>Amaranthus lividus</i>	-	-	-
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	130	62	-
<i>Stellaria aquatica</i>	55	74	18
<i>Arabis glabra</i>	113	122	63
<i>Rorippa indica</i>	69	71	-
<i>Glycine soja</i>	97	76	-
<i>Oenothera odorata</i>	94	85	38
<i>Mosla dianthera</i>	86	71	77
<i>Solanum nigrum</i>	104	-	-
<i>Bidens bipinnata</i>	74	-	-
<i>Bidens frondosa</i>	59	70	-
<i>Galinsoga parviflora</i>	33	**	-
<i>Siegesbeckia glabrescens</i>	50	-	-
<i>Youngia sonchifolia</i>	142	100	-
<i>Sonchus oleraceus</i>	29	24	-
<i>Hemistepta lyrata</i>	144	100	-
<i>Aster pilosus</i>	41	24	-
<i>Artemisia princeps</i>	41	166	-

** oxygen evolution was not detected

- dead

傾向과 비슷하여 쥐깨풀, 지칭개, 참새피, 장대나물의 경우 阻害 程度가 낮았다. 이러한 結果는 耐性 植物體의 경우 體內的 防禦 機作에 의해 PSII의 機能이 維持되고 이것이 感受性種과의 差異를 보이는 하나의 理由가 되는 것으로 思料된다. Paraquat에 의해서 發生되는 毒性 酸素가 光合成에 미치는 影響을 報告한 여러 研究 結果^{8,18)}들에 비추어 볼 때 耐性種의 體內 抗酸化 體系 등의 存在를 추정할 수 있다.

3. 物質 變化

Paraquat 處理가 葉內 還元糖의 含量에 미치는 影響은 表 3에 나타나 있다. paraquat 處理에 의해서 還元糖의 含量이 增加하였는데, 이러한 結果는 澱粉과 같은 다른 多糖類로의

Table 3. Effect of paraquat treatment on the reducing sugar content of tested plants.

Species	Concentration(mM)			
	Control	0.05	0.25	0.5
	mg/g FW			
<i>Digitaria sanguinalis</i>	10.33 ± 1.86	20.25 ± 0.28	15.08 ± 4.44	-
<i>Paspalum thunbergii</i>	10.68 ± 1.00	11.12 ± 0.59	15.51 ± 1.27	5.23 ± 0.00
<i>Amaranthus lividus</i>	9.65 ± 0.12	-	-	-
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	17.11 ± 2.60	8.20 ± 0.57	9.05 ± 3.66	-
<i>Stellaria aquatica</i>	7.66 ± 0.85	7.21 ± 0.54	4.83 ± 0.57	15.41 ± 0.00
<i>Arabis glabra</i>	10.47 ± 0.32	10.80 ± 0.00	11.44 ± 0.00	13.16 ± 2.62
<i>Rorippa indica</i>	7.35 ± 1.49	7.43 ± 0.69	8.95 ± 2.01	-
<i>Glycine soja</i>	18.52 ± 0.61	17.61 ± 0.71	18.72 ± 3.49	-
<i>Oenothera odorata</i>	9.68 ± 1.68	17.31 ± 2.27	13.76 ± 0.68	-
<i>Mosla dianthera</i>	6.76 ± 0.78	4.94 ± 0.69	3.55 ± 0.88	8.10 ± 1.17
<i>Solanum nigrum</i>	7.96 ± 0.72	7.63 ± 0.42	-	-
<i>Bidens bipinnata</i>	11.23 ± 2.04	13.14 ± 0.05	-	-
<i>Bidens frondosa</i>	13.96 ± 0.07	21.72 ± 3.45	88.45 ± 7.25	-
<i>Galinsoga parviflora</i>	5.62 ± 0.74	4.42 ± 0.28	11.57 ± 0.00	-
<i>Siegesbeckia glabrescens</i>	4.90 ± 1.69	13.19 ± 2.48	17.78 ± 7.08	-
<i>Youngia sonchifolia</i>	7.96 ± 1.65	7.55 ± 1.53	4.86 ± 0.00	-
<i>Sonchus oleraceus</i>	2.60 ± 0.22	3.30 ± 0.50	6.09 ± 0.00	-
<i>Hemistepia lyrata</i>	4.77 ± 0.94	7.40 ± 1.13	11.24 ± 1.04	-
<i>Aster pilosus</i>	8.05 ± 0.83	7.87 ± 1.41	12.22 ± 0.07	-
<i>Artemisia princeps</i>	8.34 ± 0.94	8.41 ± 0.07	13.59 ± 1.96	-

- dead

Table 4. Effect of paraquat treatment on the chlorophyll content of tested plant species.

Species	Concentration(mM)			
	Control	0.05	0.25	0.5
	mg/g FW			
<i>Digitaria sanguinalis</i>	0.73 ± 0.06	0.45 ± 0.11	0.46 ± 0.07	-
<i>Paspalum thunbergii</i>	0.67 ± 0.10	1.03 ± 0.28	0.93 ± 0.13	0.65 ± 0.22
<i>Amaranthus lividus</i>	1.22 ± 0.10	1.12 ± 0.04	-	-
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	1.28 ± 0.45	1.18 ± 0.07	1.08 ± 0.27	-
<i>Stellaria aquatica</i>	0.59 ± 0.02	0.90 ± 0.31	0.81 ± 0.11	0.47 ± 0.12
<i>Arabis glabra</i>	0.36 ± 0.06	0.37 ± 0.09	0.50 ± 0.01	0.26 ± 0.02
<i>Rorippa indica</i>	2.32 ± 0.83	2.19 ± 0.84	1.54 ± 0.62	-
<i>Glycine soja</i>	1.73 ± 0.28	2.10 ± 0.01	1.45 ± 0.11	-
<i>Oenothera odorata</i>	1.71 ± 0.06	1.53 ± 0.17	1.27 ± 0.04	-
<i>Mosla dianthera</i>	2.32 ± 0.38	2.68 ± 0.30	2.88 ± 0.02	3.75 ± 0.82
<i>Solanum nigrum</i>	1.04 ± 0.20	0.80 ± 0.37	-	-
<i>Bidens bipinnata</i>	2.76 ± 1.25	2.58 ± 0.18	-	-
<i>Bidens frondosa</i>	1.51 ± 0.37	2.24 ± 0.42	1.61 ± 0.50	-
<i>Galinsoga parviflora</i>	2.12 ± 1.02	2.81 ± 0.64	2.30 ± 0.25	-
<i>Siegesbeckia glabrescens</i>	1.91 ± 0.03	0.96 ± 0.51	1.26 ± 0.46	-
<i>Youngia sonchifolia</i>	0.91 ± 0.09	0.60 ± 0.07	0.96 ± 0.03	-
<i>Sonchus oleraceus</i>	1.13 ± 0.22	0.55 ± 0.10	0.63 ± 0.01	-
<i>Hemistepia lyrata</i>	0.83 ± 0.08	0.65 ± 0.21	0.74 ± 0.11	-
<i>Aster pilosus</i>	0.94 ± 0.35	1.25 ± 0.17	0.97 ± 0.15	-
<i>Artemisia princeps</i>	1.23 ± 0.12	1.25 ± 0.30	1.37 ± 0.50	-

- dead

轉換이 줄어들거나 呼吸이 增加하여 기존의 澱粉이나 다른 多糖類가 glucose 等으로 分解되기 때문인 것으로 思料된다. 種間的 還元糖의 變化樣相을 보면 耐性을 보이는 개갯냉이, 벼룩이자리, 쥐깨풀, 달맞이꽃, 참새피, 장대나물 等 耐性을 보인 種에서는 還元糖의 增加幅이 작았으나, 진득찰, 미국가막사리, 방가지뚥 등 感受性을 보인 植物에서는 還元糖의 增加幅이 크게 나타났다.

Paraquat에 대한 植物體의 反應 중 가장 可視的인 것은 葉綠素의 變化로서, paraquat의 處理는 葉綠素의 減少를 유발하였다. 表 4에 나타난 것과 같이 耐性을 보이는 달맞이꽃, 벼룩이자리, 쇠별꽃, 지칭개, 참새피, 장대나물 等은 葉綠素 含量의 減少幅이 적었으나 感受性인 바랭이와 방가지뚥, 진득찰, 바랭이 等에서는 濃도가 增加함에 따라 葉綠素의 減少幅이 컸다. 그러나 感受性인 개비름, 도깨비바늘, 미국가막사리, 별꽃야재비 等에서는 큰 含量의 低下가 일어나지 않았는데, 이러한 결과는 살아있는 조직의 葉綠素는 植物體가 致死量의 paraquat를 흡수하기 직전까지는 植物體 內부의 抗酸化 機作에 의해서 葉綠素의 分解가 抑制되고 그 이상의 量이 體內로 들어올 때 이 抗酸化 能力을 초과하여 급격한 分解가 일어나 枯死에 이르게 되는 것으로 볼 수 있다.

위의 結果를 土臺로하여 강한 耐性을 보인 쥐깨풀, 개갯냉이 그리고 感受性을 보인 도깨비바늘과 가막사리를 대상으로 대표적 抗酸化劑인 glutathione의 含量에 대한 paraquat의 影響은 表 5에 나타나 있다. Glutathione의 量은 處理 濃도가 增加함에 따라서 含量이 增加하

었다. 그러나 예상과는 달리 耐性種의 增加幅은 感受性種의 增加幅보다 작았으나 원래 內在하고 있는 量이 感受性 種에 비해 훨씬 많았으며 耐性을 보인 개갯냉이의 경우 生體 1g 當 287nmoles 程度로 극도로 많은 量을 含有하고 있어 이것이 개갯냉이의 抗酸化 能力을 附與하는 것으로 나타났다. 그러나 또다른 耐性種인 쥐깨풀의 경우 glutathione의 量도 많지 않고 증가폭도 작아 이 種에 있어서 glutathione의 量이 paraquat에 대한 耐性에 있어서 중요한 要因은 아닌 것으로 思料되었다.

4. Paraquat 處理에 의한 耐性種과 感受性種間的 脂質過酸化의 差異

Paraquat 處理시 lipid peroxidation의 變化는 그림 1과 같다. 感受性이 큰 미국가막사리와

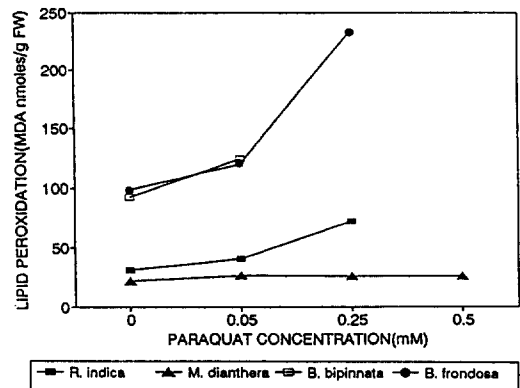


Fig. 1. Effects of paraquat on the lipid peroxidation of four selected species. The lipid peroxidation was determined by MDA production. R. indica ; *Rorippa indica*, M. dianthera ; *Mosla dianthera*, B. bipinnata ; *Bidens bipinnata*, B. frondosa ; *Bidens frondosa*,

Table 5. Effect of paraquat and treatment on the content of total(GSH+GSSG) glutathione in leaf.

Species	Concentration			
	Control	0.05mM	0.25mM	0.5mM
	Glutathione(nmol/g FW)			
<i>Rorippa indica</i>	287.3±33.0	295.6±39.8	542.0±118.7	-
<i>Mosla dianthera</i>	27.7±8.1	30.6±9.7	40.9±12.9	39.2±24.5
<i>Bidens bipinnata</i>	8.5±2.6	18.7±8.1	-	-
<i>Bidens frondosa</i>	10.0±2.7	31.4±21.1	205.2±105.9	-

- dead

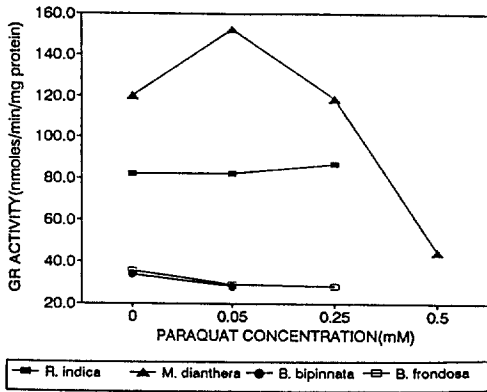


Fig. 2. Effect of paraquat treatment on the glutathione reductase activity of four selected species. R. indica ; *Rorippa indica*, M. dianthera ; *Mosla dianthera*, B. bipinnata ; *Bidens bipinnata*, B. frondosa ; *Bidens frondosa*.

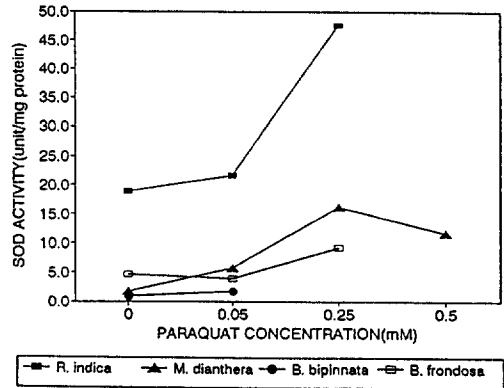


Fig. 3. Effect of paraquat treatment on the superoxide dismutase activity of four selected species. R. indica ; *Rorippa indica*, M. dianthera ; *Mosla dianthera*, B. bipinnata ; *Bidens bipinnata*, B. frondosa ; *Bidens frondosa*.

Table 6. The changes of catalase activity by paraquat treatment with a series of concentration.

Species	Concentration			
	Control	0.05mM	0.25mM	0.5mM
	Activity(Δ Abs 240nm/min/mg protein)			
<i>Rorippa indica</i>	0.27 \pm 0.10	0.23 \pm 0.05	0.16 \pm 0.00	-
<i>Mosla dianthera</i>	1.29 \pm 0.18	1.05 \pm 0.20	1.09 \pm 0.52	0.44 \pm 0.08
<i>Bidens bipinnata</i>	0.30 \pm 0.10	0.23 \pm 0.03	-	-
<i>Bidens frondosa</i>	0.14 \pm 0.08	0.16 \pm 0.06	0.09 \pm 0.12	-

- dead

도깨비바늘의 경우 脂質의 過酸化 程度가 커서 malondialdehyde(MDA)의 形成이 많았다. 그러나 耐性を 보이는 쥐깨풀과 개갓냉이의 경우 MDA의 形成量이 적어 脂質의 過酸化 程度가 낮은 것으로 보여졌다. 脂質過酸化는 細胞膜의 崩壞와 관련이 있다는 報告¹⁹⁾가 있으므로 耐性인 種은 paraquat 處理에 의해 發生하는 毒性酸素에 의한 被害가 작다고 볼 수 있다. 특히 쥐깨풀의 경우 MDA의 形成量이 paraquat의 濃도에 관계없이 安定되어 毒性酸素에 耐性이 큰 種으로 밝혀졌다.

5. 酵素活性的 種間 差異

代表的인 抗酸化 酵素인 glutathione reductase (GR)의 活性에 미치는 影響은 그림 2와 같다. 耐性を 보이는 개갓냉이와 쥐깨풀의 경우 活

性이 높았으나 感受性인 미국가막사리와 도깨비바늘에서는 活性이 미약하였다. 그러나 高濃度까지 생존하여 강한 耐性を 보인 쥐깨풀의 경우도 0.25mM 이상의 濃度에서는 活性이 급격히 감소하였다. 특히 GR의 活性을 glutathione 含量과 연관지워 볼 때 다른 報告^{17,20)}에서와 마찬가지로 paraquat에 대한 耐性에 있어서 抗酸化劑의 含量외에 抗酸化 酵素의 活性도 耐性부여에 중요한 기능을 하는 것으로 思料된다. 또다른 抗酸化 酵素 4인 superoxide dismutase(SOD)의 活性은 그림 3에 나타나 있다. SOD 活性의 경우 GR에 비해 耐性種과 感受性種間의 구별이 뚜렷하여 paraquat에 대한 耐性부여에 좀더 중요한 작용을 하는 것으로 思料된다.

Paraquat 처리에 의한 植物 細胞內 變化를 보

기 위하여 microbody, 소포체, 미토콘드리아에서 중요한 酵素들인 catalase, NADPH-cytochrome c reductase 그리고 malate dehydrogenase의 活性을 조사한 결과, 표 6의 catalase의 경우 paraquat의 濃度가 높아짐에 따라 모든 種이 活性이 低下되었으나 0.05mM의 低濃度에서는 活性 低下가 미약하였다. 그러나 표 7의 NADPH-cytochrome c reductase와 표 8의 malate dehydrogenase의 경우 catalase와는 달리 低濃度에서도 活性의 저하가 두드러지게 나타났는데, 이러한 결과는 catalase가 抗酸化 酵素인 관계로 그 活性이 細胞內 다른 酵素보다 活性이 유지되기 때문인 것으로 보인다. 그러나 耐性種과 感受性種간에 이들 酵素의 뚜렷한 차이는 나타나지 않았다. 이들 酵素들의 活性은 全般的으로 그 변화 양상이 耐性種과 感受性種 공히 비슷하여 paraquat는 細胞의 기능을 총체적으로 저하시키는 것을 보여준다.

摘 要

Paraquat에 대한 雜草種의 다양한 反應은 여

러 가지 요인에 의한다. Paraquat에 대하여 耐性種과 感受性種은 可視的인 被害率의 差異를 비롯하여 體內 物質 變化的 差異는 물론 體內 酵素 活性의 差異 등을 나타냈다. 耐性種은 paraquat에 의한 photosystem II의 活性 低下 정도가 感受性種보다 작았으며, 脂質의 過酸化程度 역시 耐性種에서 낮았다. 體內 物質 中 葉綠素는 paraquat에 의해 줄어들었으나 還元糖의 경우는 paraquat의 濃度가 높아질수록 증가하였다. 抗酸化劑인 glutathione의 경우 處理 濃度가 증가함에 따라 含量이 증가하는 경향이 있었으나 耐性種과 感受性種간의 구분은 뚜렷하지 않았다. 抗酸化酵素인 glutathione reductase의 活性은 耐性種에서 높게 나타났으며, superoxide dismutase의 경우는 paraquat의 處理 濃度가 증가함에 따라 그 活性이 증가하였다. 體內代謝의 주요 酵素들인 catalase, NADPH-cytochrome c reductase, malate dehydrogenase의 活性은 catalase의 경우 低濃度의 paraquat에 의해서는 活性 低下 程度가 낮은 반면 나머지 두 酵素는 低濃度에서부터 급격한 活性 低下가 나타났다.

Table 7. The changes of NADPH-cytochrome c reductase activity as a marker of endoplasmic reticulum by paraquat treatment with a series of concentration.

Species	Concentration			
	Control	0.05mM	0.25mM	0.5mM
	Activity(umoles cytochrome c/min/mg protein)			
<i>Rorippa indica</i>	10.65 ± 2.44	6.29 ± 1.82	2.66 ± 0.66	-
<i>Mosla dianthera</i>	9.82 ± 2.13	6.86 ± 0.48	8.86 ± 5.12	2.42 ± 1.50
<i>Bidens bipinnata</i>	3.49 ± 1.02	1.64 ± 0.58	-	-
<i>Bidens frondosa</i>	2.79 ± 0.40	2.33 ± 0.86	1.61 ± 1.42	-
- dead				

Table 8. The changes of malate dehydrogenase activity by paraquat, treatment with a series of concentration.

Species	Concentration			
	Control	0.05mM	0.25mM	0.5mM
	Activity(umoles NADH/min/mg protein)			
<i>Rorippa indica</i>	0.71 ± 0.11	0.44 ± 0.07	0.34 ± 0.01	-
<i>Mosla dianthera</i>	0.16 ± 0.02	0.18 ± 0.01	0.09 ± 0.02	0.06 ± 0.01
<i>Bidens bipinnata</i>	0.45 ± 0.03	0.31 ± 0.04	-	-
<i>Bidens frondosa</i>	0.22 ± 0.03	0.26 ± 0.05	0.10 ± 0.11	-
- dead				

引用文獻

1. Anderson, M.E. 1985. Determination of glutathione and glutathione disulfide in biological sample. *Methods Enzymol.* 113 : 548-555.
2. Arnon. D.I. 1949. Copper enzyme in isolated chloroplasts polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.* 24 : 1-15.
3. Babbs, C.F., J.A. Pham, and R.C. Coolbaugh. 1989. Lethal hydroxyl radical production in paraquat-treated plants. *Plant Physiol.* 90 : 1267-1270.
4. Bernfeld, P. 1955. Amylase, α and β . *Methods in enzymology* 1 : 149-158.
5. Bowler, C., M.V. Montagu, and D. Inzé. 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 43 : 83-116.
6. Cakmak, I., and W.J. Horst. 1991. Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean(*Glycine max*). *Physiol. Plant.* 83 : 463-468.
7. Carlberg, I., and B. Mannervik. 1985. Glutathione reductase. *Methods Enzymol.* 113 : 484-495.
8. Elstner, E.F. 1982. Oxygen activation and oxygen toxicity. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33 : 73-96.
9. Fuerst, E.P., and K.C. Vaughn. 1990. Mechanisms of paraquat resistance. *Weed Tech.* 4 : 150-156.
10. Habig, W., and D. Racusen. 1974. An apparent oligomer of malate dehydrogenase from bean leaves. *Plant Physiol.* 53 : 402-410.
11. Hodges, T.K., and R.T. Leonard. 1973. Purification of a plasma membrane-bound adenosine triphosphatase from plant roots. *Methods Enzymol.* 32 : 392-407.
12. 姜炳華 · 沈相仁 · 李相珏. 1995. 뿌리를 통하여 흡수된 paraquat에 대한 잡초종들의 반응. *韓雜草誌.* 15 : 1-12.
13. Kenyon, W.H., and S.O. Duke. 1985. Effects of acifluorfen on endogeneous antioxidants and Protective enzymes in cucumber(*Cucumis sativus* L.) cotyledon. *Plant Physiol.* 79 : 862-866.
14. McCord, J.M., and I. Fridovich. 1969. Superoxide dismutase : an enzymatic function for erythrocyte(hemocuprein). *J. Biol. Chem.* 244 : 6049-6055.
15. Mehdy, M.C. 1994. Active oxygen species in plant defense against pathogens. *Plant Physiol.* 105 : 467-472.
16. Mishra, N.P., R.K. Mishra, and G.S. Singhal. 1993. Changes in the activities of antioxidant enzymes during exposure of intact wheat leaves to strong visible light at different temperatures in the presence of protein synthesis inhibitors. *Plant Physiol.* 102 : 903-910.
17. Salin, M.L. 1987. Toxic oxygen species and protective systems of the chloroplast. *Physiol. Plant.* 72 : 681-689.
18. Scandalios, J.G. 1983. Oxygen stress and superoxide dismutase. *Plant Physiol.* 101 : 7-12.
19. Schmidt, G., and K.J. Kunert. 1986. Lipid peroxidation in higher plants : The role of glutathione reductase. *Plant Physiol.* 82 : 700-702.
20. Smith, I.K., T.L. Vierheller, and C.A. Thorne. 1989. Properties and function of glutathione reductase in plants. *Physiol. Plant.* 77 : 449-456
21. Terashima, I., and Y. Inoue. 1985. Palisade tissue chloroplasts and spongy tissue chloroplasts in spinach : Biochemical and ultrastructural differences. *Plant Cell Physiol.* 26 : 63-75.