

토마토 식물에 있어서 광합성이 오존유도성의 에틸렌 생성에 미치는 영향

Effect of Photosynthesis on Ozone-Induced Ethylene Evolution from Tomato Plants

배 공 영

쓰쿠바대학 응용생물화학연구소

(1996년 1월 30일 접수, 1996년 7월 24일 채택)

Gong-Young Bae

Institute of Applied Biochemistry, Tsukuba University, Japan

(Received 30 January 1996; accepted 24 July 1996)

Abstract

The rate of evolution of ethylene by tomato plants was rapidly increased by ozone fumigation. In the present study, the mechanism of ethylene evolution by ozone was investigated in experiments with aminoethoxyvinylglycine (AVG) and tiron, which inhibit the formation of ethylene and peroxidation of lipids, respectively. Pretreatment with AVG significantly inhibited the ozone-induced ethylene evolution, but the treatment of plants with tiron did not inhibit. These results indicate that the induction of the evolution of ethylene by ozone involves the pathway via aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC), while not released as a result of the peroxidation of lipids.

Ozone-induced ethylene evolution was greater in dark- than light-incubated, intact tomato plants. The difference between dark- and light-ethylene evolution was examined with diuron, an inhibitor of photosynthetic electron transport. The inhibitor treatment promoted ethylene evolution. These results suggest that ethylene retention and metabolism in plants were regulated by internal CO₂ levels which, in turn, were controlled in large part by photosynthesis. Thus, ethylene was retained in illuminated leaf tissue under low internal CO₂ concentration which may develop in a sealed container without exogenously supplied CO₂.

Key word : aminoethoxyvinylglycine, aminocyclopropane-1-carboxylate, ethylene evolution, ozone, photosynthesis, tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.)

1. 서 론

산업의 발달, 도시화 등에 의한 화석연료의 소비가 증가되고 그에 따른 부산물로서 이산화황(SO₂), 이산화질소(NO₂) 및 광화학 옥시단트 등 대기오염물질의 발생

도 증가되어 왔다. 특히 광화학옥시단트의 주성분인 오존(O₃)은 식물에 생화학 및 생리적인 변화를 유도하고(Kangasjavi *et al.*, 1994; Telewski, 1992; Langebartels *et al.*, 1991; Mehlhorn, 1990), 그 결과로서 암갈색 혹은 백색 반점 등의 가시장해를 유도시킨다(Beckerson and Hofstra, 1980). 대기오염물

질에 의한 장애발현의 과정은 식물의 기공을 통해서 오염물질이 흡수되어 조직중에 있는 물과 반응하여 독성물질을 생성함으로써 시작된다(近藤矩朗, 佐治光, 1992). 독성물질은 지질대사의 장애 및 광합성 활성의 저하 등 여러가지 생화학 반응을 유도하며 최종적으로는 생장장애, 클로로필 파괴, 노화촉진, 고사에 이르게 한다(Heath, 1987; Athanassious, 1980). 이 장애발현 과정에는 활성산소 및 에틸렌 생성 등과 같은 여러가지 반응이 관계되어 있고(Elstner, 1987; Mehlhorn and Wellburn, 1987; Sakaki *et al.*, 1983), 이와 같은 물질을 2차독성물질로 분류하고 있다(近藤矩朗, 佐治光, 1992). 특히 2차독성물질 중의 하나인 활성산소는 여러 환경스트레스에 의한 식물장애와 밀접한 관계가 있으며 환경스트레스에 의한 식물장애에 관한 대부분의 연구가 활성산소에 치중되어 있다(佐治等 1993). 한편 오존 및 SO₂ 등의 대기오염물질에 의한 에틸렌 생성이 유도되며(Mehlhorn and Wellburn, 1987; Peiser and Yang, 1979), 이 에틸렌은 대기오염에 의한 식물피해 유도와 밀접히 관계하고 있다(Wenzel *et al.*, 1995; Langebartels *et al.*, 1991; Mehlhorn *et al.*, 1991; Elstner, 1987). Tingey 등(1976)은 약 30종의 식물에서 오존에 의한 에틸렌 생성과 식물피해 관계를 구명하여 에틸렌이 오존피해 유도에 밀접히 관계하고 있다는 것을 시사했다. 또한 Telewski (1992)는 오존에 의한 에틸렌생성과 오존에 의한 식물피해 판단기준으로 에틸렌 생성이 지표식물로서 적절하다고 지적함에 따라 최근 이 에틸렌의 역할이 중요하게 대두되고 있다.

환경스트레스에 의한 에틸렌 생성은 크게 2가지로 분류되어 왔다. 하나는 free-radical에 의한 지질과산화의 산물로서 생성되고(Sakaki *et al.*, 1988; Wise and Naylor, 1988; Mattoo *et al.*, 1980), 또 하나는 aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) 회로(에틸렌생성회로)에 의해 생성된다고 추측했다(Kende, 1993; Imaseki *et al.*, 1988; Hogsett *et al.*, 1981). 즉 후자의 경우 대기오염물질에 의해 생성되는 에틸렌은 전구물질이 L-methionine이라는 보고(Yang and Hoffman, 1984; Peiser and Yang, 1979)가 있는 후 에틸렌 생성의 저해제인 aminoethoxyvinylglycine (AVG) 처리에 의해 에틸렌 생성이 크게 억제됨을 보여(Mehlhorn and Wellburn, 1987; Hogsett *et al.*, 1981) 에틸렌 생성이 ACC회로에 의해 이루어지고 있음을 시사했다.

따라서 본 연구에서는 대기오염에 의한 식물피해 유도에 큰 영향을 미치고 있는 에틸렌 생성이 지질과산화에 의한 것인가 ACC회로에 의한 것인가에 대해 조사했으며, 대기오염 및 여러가지 환경스트레스에 의해 생성되는 에틸렌과 광합성과의 관계를 규명하고자 한다.

2. 재료 및 방법

2.1 식물재료

토마토 (*Lycopersicon esculentum* Mill cv. Fukuju NO.2)를 주간 25±0.5°C, 야간 20±0.5°C, 상대습도 70±5%로 유지된 유리온실에서 파종하여 3~4주간 생육시킨 후 실험에 공시하였다. 배양토는 버뮤클라이트, 피토모스, 펠라이트, 모래를 2:2:1:1의 비율로 혼합했다. 관수는 매일 1회 실시하고 비료의 첨가는 hyponex (0.1%, v/v, The Hyponex Co. Inc. OH, U.S.A)를 사용해 주 2회 공급했다.

2.2 오존처리

자연광 유리온실에서 생육시킨 토마토를 온도 25±0.5°C, 상대습도 70±5%로 제어된 인공광 생육실(230×190×170 cm)로 옮긴 후 오존처리를 행했다. 그 후 같은 환경조건이며 오존농도가 0.2 μl/l로 조절된 가스처리 챔버로 식물을 옮긴 후 오존처리를 행했다. 가스처리 챔버의 광원은 메탈 할라이드 램프(Yoko Lamp, 400w, Toshiba)를 사용했고 광도 약 400 μEm-2s⁻¹로 설정했다. 가스처리 챔버의 평균풍속은 0.22 m/s로 유지했다.

2.3 에틸렌 측정

오존처리 시작 후 경시적으로 토마토의 일정잎에서 콜크보라를 사용해 leaf disc (φ=10 mm, 40 discs)를 취한 후, 여과지가 들어있는 (물에 젖어 있는 상태) 30 ml 삼각플라스크에 넣어 실리코 고무로 밀폐한 후 가스처리와 같은 광 및 온도조건에서 2시간 인큐베이트했다. 가스분석은 1 ml 주사기를 사용해 삼각플라스크에서 1 ml 가스를 채취하여 가스크로마토그래피(島津, GC-7A, FID 검출기)에서 측정했다.

분석용 컬럼은 활성알루미눔으로 충전된 110×0.32 cm의 유리컬럼을 사용했다. 오븐의 온도는 70°C, carrier gas (N₂)의 유속은 50 ml/min으로 유지했다. 가스의 정성, 정량분석은 시료와 표준가스의 피크 보지(保持)시간과 피크의 면적을 비교하여 실시했다.

2.4 AVG, tiron 및 diuron처리

에틸렌 생성을 저해하기 위해 에틸렌 생성억제제인 AVG수용액 (0.1 mM)을 토마토 잎에 스프레이하고 약 1시간 후 오존처리를 했으며 대조구는 AVG처리했던 같은 부위의 잎에 증류수를 스프레이하고 약 1시간 후 오존처리를 실시했다.

한편, 활성산소의 소거물질로 알려져 있는 tiron처리는 오존처리를 2시간 했던 토마토 잎에서 leaf disc를 취한 후 이것을 10 mM tiron 5 ml가 들어있는 30 ml 삼각플라스크에 넣어 실리콘고무로 막은 후 가스처리와 같은 광 및 온도조건에서 2시간 처리를 행했다. 대조구는 오존을 처리하지 않은 토마토와 오존을 2시간 처리한 토마토의 잎에서 leaf disc를 취한 후 각각 5 ml 증류수가 들어있는 30 ml의 삼각플라스크에 넣어 실리콘고무로 밀폐한 후 가스처리 전과 같은 광도 및 온도조건에서 2시간 처리를 행했다. 광합성 억제제인 diuron처리는 tiron처리와 동일조건으로 행했으며 그 농도는 0.1 mM을 사용했다.

2.5 엽면확산저항 및 광합성 측정

오존처리에 의한 기공개폐의 변화 및 기공개도에 관한 AVG의 영향을 검토하기 위해 오존처리 개시 후 엽면확산저항의 변화를 측정했다. 엽면확산저항은 오존처리 중경시적으로 일정 잎에서 porometer (Licor, Li-1600)를 사용하여 측정했다.

오존처리에 의한 광합성활성의 저하를 조사하기 위해 오존처리 시작 후 경시적으로 일정잎에서 chlorophyll fluorometer (Howal, PAM-2000, Etteleich, Germany)를 사용했다. Terminology는 van Kooten and Snel (1990)의 방법을 따랐다.

3. 결 과

3.1 에틸렌 생성

0.2 µl/l 오존을 처리했던 토마토 잎에서 에틸렌생성은 오존처리 1시간내에 크게 증가되어 단기간 오존처리에 의해서 크게 유도됐다. 광조건에서 인큐베이트한 경우 에틸렌생성은 오존처리 4시간경에 최대에 달하고 그후 감소되었다. 암조건에서 인큐베이트한 경우는 오존처리 시작후 2~4시간경에 최대에 달하고 그후 급격히 감소하는 경향을 나타내 오존처리에 의한 에틸렌 생성은 매우 빠른 시간내에 유도된 후 감소했다(그림 1). 또한 오존처리에 의한 에틸렌 생성은 광조건보다는 암조건에서 인큐베이트한 경우가 크게 나타났다.

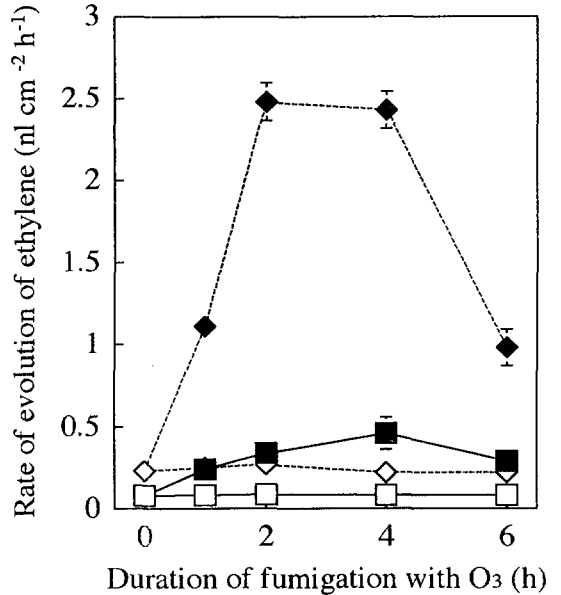


Fig. 1. Effect of O₃ fumigation on the evolution of ethylene in tomato leaves. Open symbols: control, closed symbols: O₃ fumigation. Plants were excised and incubated for 2 h in the light (□, ■) or in the darkness (◇, ◆) until ethylene measurement. Symbols and error bars represent the means of results of three sets of samples and standard errors of these means, respectively.

오존처리에 의한 에틸렌 생성이 ACC회로에 의해 유도되는가를 규명하기 위하여 에틸렌 생성의 주효소로 알려져 있는 ACC합성효소의 저해제인 AVG를 오존처리 전에 스프레이 한 후 오존에 2시간 처리했다(표 1).

Table 1. Effect of O₃ fumigation on ethylene evolution in tomato leaves that were either sprayed or were not sprayed with AVG before O₃ fumigation.

Treatment	Rate of evolution of ethylene (ml cm ⁻² h ⁻¹)
Control	0.08 ± 0.02
AVG	0.02 ± 0.01
O ₃	0.34 ± 0.08
O ₃ + AVG	0.06 ± 0.01

Plants were either fumigated with O₃ for 2h or not fumigated with O₃ and then leaf disc were excised. Leaf discs were incubated for 2h in the light. Means±SE of results from 3 sets of leaf discs are shown.

AVG를 처리한 경우 에틸렌 생성은 오존처리구나 대조구 모두 현저히 억제되었다. 즉 이 결과는 오존에 의한 에틸렌 생성이 ACC생성회로에 의해 이루어짐을 시사하고 있다.

한편 오존처리에 의한 에틸렌생성이 지질과산화의 산물로서 발생될 가능성이 있어 free-radical 의 소거제인 tiron처리에 의한 에틸렌 생성을 조사했다(표 2). 오존처리하지 않은 대조구의 경우 tiron처리에 의한 에틸렌 생성은 감소되는 경향을 보였지만 background level (실험했던 챔버내의 공기+G.C의 에러범위)의 농도가 ± 0.04 정도이므로 억제효과는 없었으며, 오존처리 후 tiron 처리한 경우도 에틸렌 생성억제효과는 없었다. 이 결과는 오존처리에 의한 에틸렌 생성이 free-radical에 의한 지질과산화의 산물로서 이루어지지 않는다는 것을 시사하고 있다.

Table 2. Effect of tiron on the evolution of ethylene by tomato plants treated with or without O_3 .

Treatment	Rate of evolution of ethylene (nl cm ⁻² h ⁻¹)
Control	0.097 \pm 0.021
Tiron	0.054 \pm 0.014
O_3	0.401 \pm 0.017
O_3 +tiron	0.348 \pm 0.021

Plants were either fumigated with O_3 for 2h or not fumigated with O_3 and then leaf discs were excised. Leaf discs were incubated with 5 ml of 10 mM tiron for 2h in the light. Means \pm SE of results from 3 sets of leaf discs are shown.

3.2 AVG 처리에 의한 확산저항

AVG 전처리에 의한 기공개폐의 변화 및 기공개도에 대한 영향을 조사하기 위해 오존처리 개시 후 엽면확산저항의 변화를 측정했다(그림 2). 확산저항은 오존처리 시간과 함께 급격히 증가되었다. 오존처리 1시간경의 기공개도는 오존처리 전과 비교하면 약 2배 이상 저하하여 단기간의 오존처리에 의해 기공개도는 큰 영향을 받았다. 그러나 오존을 처리하지 않은 대조구의 경우는 인큐베이트 시간과 관계없이 일정하게 유지됐다. AVG처리 후 오존을 처리한 경우의 기공개도는 AVG 처리하지 않고 오존만을 처리한 경우와 비교하여 거의 같은 경향을 나타내 AVG 처리가 오존흡수에 영향을 미치지 않는다는 것을 시사하고 있다.

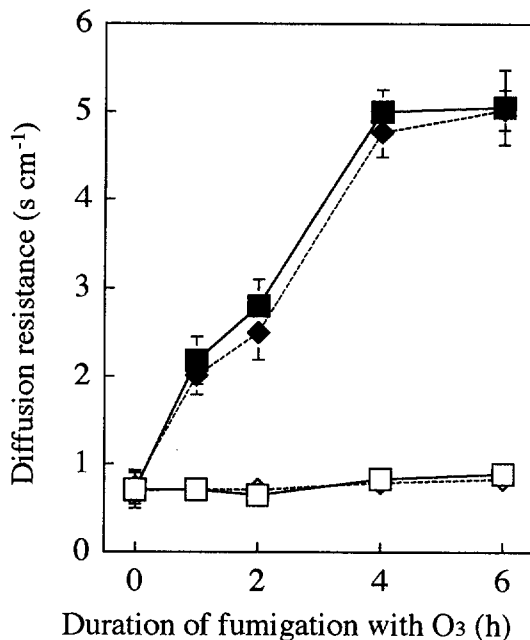


Fig. 2. Effect of AVG on changes in diffusion resistance. Plants were sprayed with AVG (◇, ◆) before O_3 fumigation. Control plants were only sprayed with water (□, ■). Open symbols: control, closed symbols: O_3 fumigation. Diffusion resistance was measured from the commencement of O_3 fumigation. Symbols and error bars represent the means of results of three sets of samples and standard errors of these means, respectively.

3.3 광합성 활성의 영향 및 diuron처리에 의한 에틸렌 생성

오존처리에 의한 광합성의 영향을 조사하기 위해 클로로필 형광의 측정에 의한 PS II의 광화학 효율을 조사했다. 오존을 처리하지 않은 대조구의 경우 광합성활성은 인큐베이트 시간과 관계없이 일정하게 유지했다. 그러나 오존을 처리한 경우의 광합성활성은 2시간 내에 크게 감소하였으며 그 감소 폭은 오존처리 시간에 비례하는 것으로 나타나(그림 3) 단기간 오존처리에도 광합성활성은 큰 영향을 받는다는 것을 알 수 있다.

그림 1의 결과에 의하면 오존처리에 의한 에틸렌 생성은 광조건에서 인큐베이트 한 경우 보다 암조건에서 인큐베이트 한 경우가 크게 나타났다. 이 결과는 광합성활성이 에틸렌 생성에 영향을 미칠 가능성이 있는 것을

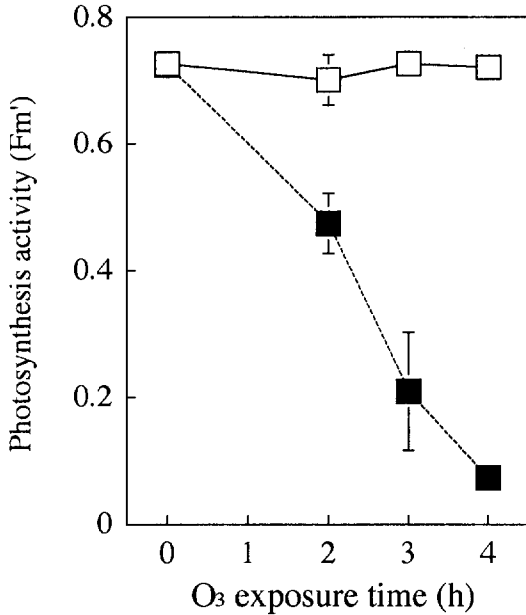


Fig. 3. Effect of O₃ on the property of PS II photochemistry. Open symbols: control, closed symbols: O₃ fumigation. The parameter Fm' is defined as the maximal fluorescence yield. Symbols and error bars represent the means of results of three sets of samples and standard errors of these means, respectively.

시사한다. 따라서 광합성 억제제인 diuron을 오존 2시간 처리한 토마토 잎에서 leaf discs을 한 후 2시간 광조건에서 처리했다. 에틸렌 생성은 diuron처리한 경우가 diuron을 처리하지 않고 오존만을 처리한 경우 보다 증가되는 경향을 나타내고 있다(그림 4). 즉 이는 광합성 활성의 억제로 인해 에틸렌 생성은 촉진됨을 시사하고 있다.

4. 고 찰

에틸렌 생성은 이산화황(SO₂)과 오존(O₃) 등의 대기오염물질에 의해 촉진된다고 보고되고 있다(Wenzel *et al.*, 1995; Tingey *et al.*, 1976). 즉 연구의 초기 단계에서 에틸렌과 에탄의 생성은 지질과산화의 산물로서 생성되며(Mattoo *et al.*, 1986; Bressan *et al.*, 1979; Peiser and Yang, 1979) 또 지질과산화는 여러가지 환경스트레스(Powels, 1984)와 오존처리에 의해 유도(Sakaki *et al.*, 1983) 된다고 보고되었다. 이

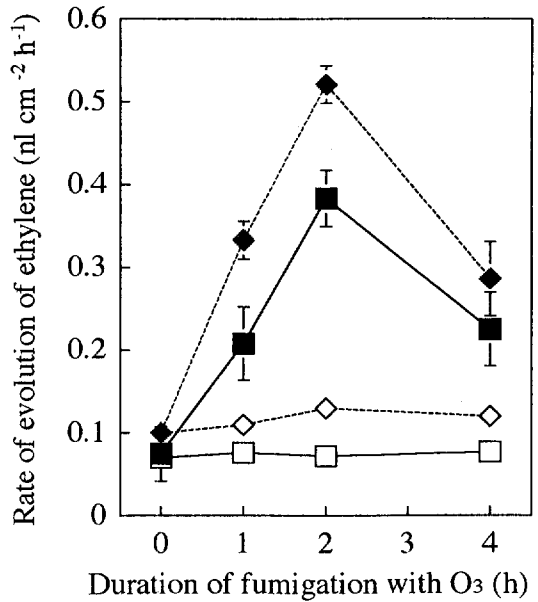


Fig. 4. Effect of diuron on the evolution of ethylene by tomato leaves. Plants were fumigated with O₃ and excised. Leaf discs were treated with diuron (◇, ◆) or were not treated (□, ■) and incubated for 2 h in the light. Open symbols: control, closed symbols: O₃ fumigation. Symbols and error bars represent the means of results of three sets of samples and standard errors of these means, respectively.

와 같은 환경스트레스는 에틸렌 합성을 유도하기 때문에 에틸렌 생성은 지질과산화의 직접적인 산물이라고 생각되어 왔다(Wise and Naylor, 1988; Mattoo *et al.*, 1986). 한편 에틸렌 생성은 에탄생성과는 달리 효소적으로 ACC산화에서 생성된다(Mehlhorn and Wellburn, 1987). ACC합성효소는 에틸렌으로의 전환에 유용한 ACC양을 조절하고, 많은 조직에 있어서도 에틸렌 생성을 조절하는 주요 효소이다. 또한 여러가지 자극에 의한 에틸렌 생성은 ACC합성효소 활성에 의해 조절된다(Imaseki *et al.*, 1988; Kende, 1983). 오존에 의한 에틸렌생성은 ACC 수준과 밀접한 관계가 있으며(Reddy *et al.*, 1993; Langebartels *et al.*, 1991), free-radical이 ACC에서 에틸렌으로 전환하는 것을 촉매한다는 것이 발표되었다(Wenzel *et al.*, 1995; Yang and Hoffman, 1984).

본 연구에서는 대기오염에 대해 감수성이고 에틸렌 생

성촉진이 민감한 토마토식물을 이용해 에틸렌 합성저해제인 AVG (Yang and Hoffman, 1984)와 지질과산화의 저해제인 tiron (Sakaki *et al.*, 1983)을 사용해 오존에 의한 에틸렌 생성 메커니즘을 조사했다. 오존에 의한 에틸렌생성은 AVG처리에 의해 현저히 억제되었으나 tiron처리에 의한 에틸렌 생성의 억제효과는 나타나지 않았다(표 1, 2). 이 결과는 오존에 의한 에틸렌 생성은 ACC회로에 의해 이행되며 지질과산화의 산물로서는 생성되지 않는다는 것을 시사한다. 또한 오존은 그 자체가 radical이지만 tiron의 결과로부터 free-radical이 ACC에서 에틸렌으로 전환하는 것에는 어떤 영향도 미치지 않았다는 것을 알 수 있었다.

본 실험의 결과 오존에 의한 토마토 식물에서의 에틸렌 생성은 광조건에서 보다는 암조건에서 인큐베이트한 경우가 크게 나타났다(그림 1). 광이 에틸렌 생성을 억제한다는 것은 두가지 원인으로 추측된다.

하나는 광이 ACC에서 에틸렌으로의 전환효소인 -SH기를 산화시키는 것에 의한다는(Kao and Yang, 1982; Gepstein and Thimann, 1980)것이고 또 하나는 광합성에 의해 저하되는 세포내의 CO₂ 농도에 의한다는 것이다(Gradzinski *et al.*, 1981). Kao와 Yang (1982)도 CO₂가 ACC에서 에틸렌으로 전환하는 전환효소활성(ACC산화효소)을 증대시킴으로 에틸렌생성이 촉진된다고 하였다. 따라서, 광조건보다 암조건에서 에틸렌생성 속도가 높은 이유는 광조건에서는 광합성작용으로 인한 세포내의 CO₂ 소비가 있어 저농도의 CO₂가 유지되지만 암조건에서는 세포내 CO₂ 농도가 높게 유지되기 때문이라고 하겠다. 즉 오존처리에 의한 에틸렌생성은 광합성활성의 저하를 유발시킴으로 식물세포내의 CO₂ 농도를 축적하여 에틸렌생성을 가속화시킬 가능성이 크다. 따라서 본 실험에서는 광합성활성저해제인 diuron을 처리하여 오존에 의한 에틸렌 생성의 영향을 조사했다. 그 결과 diuron처리구가 diuron을 처리하지 않은 구에 비하여 에틸렌 생성이 크게 나타나(그림 4) 광합성의 억제가 에틸렌생성을 촉진시킨다는 것을 알 수 있었다.

그러나, 본 실험에서의 오존처리에 의한 광합성활성의 저하는 처리시간과 비례하였지만 에틸렌생성은 오존처리 4시간 이후부터 억제되는 것으로 나타나 오존처리 4시간 이후부터는 광합성활성의 저하와 에틸렌생성이 비례하지 않았음을 보이고 있다(그림 1, 3). 이 점이 광합성활성의 저하가 에틸렌생성을 유도시킬지도 모른다는 의문점을 제기하지만 세포내의 CO₂ 농도가 에틸렌생성의 주요인이라는 점은 분명하다(Kende, 1993). 에틸렌생

성은 세포가 심한 스트레스를 받거나 죽게 되면 오히려 억제되는데(Bressan, 1979) 본 실험에서도 오존처리 4시간 이후부터 잎에 심한 탈수현상과 잎 가장자리에서 건조현상과 같은 가시장해를 관찰할 수 있었다. 즉 오존처리 4시간 이후부터의 에틸렌 생성의 감소는 세포의 심한 피해로 인한 에틸렌생성 능력의 감소에 기인된다고 생각된다.

식물에 있어서 에틸렌 생성은 ACC 합성효소 및 ACC 산화효소활성에 의해 조절되기 때문에 오존처리의 경우도 이들 효소의 활성과 밀접한 관계를 가지고 있다(Bae *et al.*, 1996). 따라서 오존에 의한 에틸렌 생성 원인을 좀 더 명확히 하기 위해서는 CO₂ 처리로 인한 이들 효소의 활성에 대한 규명이 필요하다고 판단된다.

5. 결 론

오존처리에 의한 에틸렌생성은 매우 빨리 유도되었다. 본 연구에서는 에틸렌 생성 메커니즘을 규명하기 위해 에틸렌생성억제제인 AVG와 지질과산화의 소거제인 tiron을 사용해 오존에 의한 에틸렌 생성을 조사했다. AVG전처리에 의한 에틸렌 생성은 크게 억제되었지만 tiron 처리의 경우는 억제효과가 나타나지 않았다. 이 결과는 오존에 의한 에틸렌 생성이 지질과산화의 산물로서 발생되는 것이 아니고 ACC 회로에 의해 이루어짐을 시사하고 있다.

오존처리에 의한 에틸렌 생성은 광조건보다는 암조건 의 경우가 크게 촉진됐다. 이 두 조건에서의 에틸렌생성의 차이를 규명하기 위해 광합성억제제인 diuron을 사용해 오존에 의한 에틸렌 생성을 조사했다. Diuron처리에 의해 에틸렌 생성은 촉진되었으며 이는 광합성활성억제로 인해 세포내의 CO₂가 축적된 것에 크게 기인된다고 판단된다.

참 고 문 헌

- 近藤拒朗, 佐 治光 (1992) 植物の大氣汚染耐性. 大氣汚染學會誌. 27(6), 273-288.
- 佐治光, 青野光子, 海老沼雄安, 宋永悅子, (1993) 大氣汚染耐性植物の開發, 植物細胞工學, 5(4), 29-35.
- Athanassious, R.(1980) Ozone effects on radish (*Raphanus sativus* L. cv Cherry Belle) gradient of ultrastructural changes, Z. Pflanzenphysiol., 97, 227-232.
- Bae, G. Y., N. Nakajima, K. Ishizuka, and

- N. Kondo, (1996) The role in ozone phytotoxicity of the evolution of ethylene upon induction of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase by ozone fumigation in tomato plants, *Plant Cell Physiol.*, 37(2), 129-134.
- Beckerson, D.W. and G. Hofstra, (1980) Effect of sulfur dioxide and ozone, single or in combination, on membrane permeability, *Can. J. Bot.*, 58, 451-457.
- Bressan, R.A., L. LeCureux, L.G. Wilson, and P. Filner, (1979) Emission of ethylene and ethane by leaf tissue exposed to injurious concentrations of sulfur dioxide or bisulfite ion, *Plant Physiol.*, 63, 924-930.
- Elstner, E.F. (1987) Ozone and ethylene stress, *Nature*, 328, 482.
- Gepstein, S. and K.V. Thimann, (1980) The effect of light on the production of ethylene from 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid by leaves, *Planta*, 149, 196-199.
- Gradzinski, B., I. Boesel, and K. Horton, (1981) Effect of light and CO₂ on the release of ethylene from leaves *Xanthium strumarium* (Abstr.), *Plant Physiol.*, (suppl.) 67, 272.
- Heath, R.L. (1987) The biochemistry of ozone attack on the plasma membrane of plant cells, *Adv. phytochem.*, 21, 29-54.
- Hogsett, W.E., R.M. Raba, and D.T. Tingey, (1981) Biosynthesis of stress ethylene in soybean seedling: similarities to endogenous ethylene production, *Physiol. Plant.*, 53, 307-314.
- Imaseki, H., N. Nakajima, and I. Todaka, (1988) Biosynthesis of ethylene and its regulation in plants, in *Biomechanisms regulating growth and development*, Edited by T.S. Ramsy, and C.L., Steffens, Kluwer Academic Press, Dordrecht, 205-227pp.
- Kangasjarvi, J., J. Talvinen, M. Utriainen, and R. Karjalainen, (1994) Plant defence systems induced by ozone. *Plant cell Environ.* 17, 783-794.
- Kao, C.H. and S.F. Yang, (1982) Light inhibition of the conversion of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid to ethylene in leaves is mediated through carbon dioxide, *Plant.*, 155, 261-266.
- Kende, H. (1993) Ethylene biosynthesis, *Annu. Rev. Plant Physiol., Plant Mol. Biol.*, 44, 283-307.
- Langebartels, C., K. Kerner, S. Leonardi, M. Schraudner, M. Trost, W. Heller, and H. Sandermann, (1991) Biochemical plant response to ozone. 1. Differential induction of polyamine and ethylene biosynthesis in tobacco, *Plant Physiol.*, 95, 882-889.
- Mattoo, A.K., J.E. Baker, and H.E. Moline, (1986) Induction by copper ions of ethylene production in *Spidela oligorrhiza*: evidence for a pathway independent of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid, *J. Plant Physiol.*, 123, 193-202.
- Mehlhorn, H. (1990) Ethylene-promoted ascorbate peroxidase protects plants against hydrogen peroxide, ozone and paraquat, *Plant Cell Environ.*, 13, 971-976.
- Mehlhorn, H., T.M. O'shea, and A.R. Wellburn, (1991) Atmospheric ozone interacts with stress ethylene formation by plants to cause visible plant injury, *J. Exp. Bot.*, 42, 17-24.
- Mehlhorn, H and A.R. Wellburn, (1987) Stress ethylene formation determines plant sensitivity to ozone, *Nature*, 327, 417-418.
- Peiser, G.D. and S.F. Yang, (1979) Ethylene and ethane production from sulfur dioxide-injured plants, *Plant Physiol.*, 63, 142-145.
- Reddy, G.N., R.N. Arteca, Y.R. Dai, H.E. Flores, F.B. Negm, and E.J. Pell, (1993) Changes in ethylene and polyamines in relation to mRNA levels of the large and small subunits of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase in ozone-stressed potato foliage, *Plant cell Environ.*, 16, 819-826.
- Sakaki, T., N. Kondo, and K. Sugahara, (1983) Breakdown of photosynthetic pigments

- and lipids in spinach leaves with ozone fumigation: role of active oxygens, *Physiol. Plant.*, 59, 28-34.
- Telewski, R.W.(1992) Ethylene production by different age class ponderosa and jeffery pine needles as related to ozone exposure and visible injury, *Trees*, 6, 195-198.
- Tingey, D.T., C. Standley, and R.W. Field, (1976) Stress ethylene evolution: a measure of ozone effects on plants, *Atmos. Environ.*, 10, 967-974.
- Van Kooten and J.F.H. Snel, (1990) *Photosynth. Res.*, 25, 147-150.
- Wenzel, A.A., H. Schlautmann, C.A. Jones, K. Koppers, and H. Mehlhorn, (1995) Aminoethoxy-vinylglycine, Cobalt and ascorbic acid all reduce ozone toxicity in mung beans by inhibition of ethylene biosynthesis, *Physiologia Plantarum*, 93, 286-290.
- Wise, R.R. and A.W. Naylor, (1988) Stress ethylene does not originate directly from lipid peroxidation during chilling-enhanced photooxidation, *J. Plant Physiol.*, 133, 62-66.
- Yang, S.F. and N.E. Hoffman, (1984) Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants, *Annu. Rev., Plant Physiol.*, 35, 155-189.