

Protoporphyrinogen oxidase 저해형 Oxyfluorfen에 대한 식물종간 내성차이

鞠龍仁* · 具滋玉*

Differential Tolerance of Plant Species to Protoporphyrinogen Oxidase-Inhibiting Oxyfluorfen

Yong-In Kuk*, Ja-Ock Guh*

Abstract

The four tolerant and one susceptible plants to oxyfluorfen were selected from 26 species and investigated for the inhibition of protox activity, the PPIX accumulation, and the activity of antioxidative enzymes by oxyfluorfen treatment.

When treated, the oxyfluorfen-tolerant plant species showed a less decrease in fresh weight and height than the susceptible one.

The susceptible barnyardgrass showed more inhibition of protox activity due to the treatment of oxyfluorfen than the tolerant species. Especially at the concentration of 10^{-6} M, protox activity of the susceptible barnyardgrass was inhibited completely, but tolerant species maintained 25~45% of the activity. Under the light and dark condition, the susceptible barnyardgrass showed more PPIX accumulation than the tolerant.

서 론

DPE(Diphenyl ether)계 제초제의 작용기작은 protoporphyrinogen oxidase(protox)의 저해 → pro-

toporphyrin IX(PPIX) 축적 → 일중항산소분자의 생성 → 막의 과산화라고 하는 활성발현의 과정이 정설로 받아들여지고 있다."

DPE계 제초제들은 식물체에 존재하는 protox의

*진남대학교 농학과(Dept. of Agronomy, Chonnam National University, Kwangju, 500-757)
본 논문은 과학재단 연구비 지원에 의하여 수행된 연구의 일부임.

활성을 저해하여¹²⁾ 식물체의 급격한 탈수와 탈색을 유기시켜 식물체를 고사시킴으로써 제초효과를 나타낸다. DPE계 화합물에 의하여 protox가 저해되면 protox의 기질인 protoporphyrinogen IX(protox)이 축적되어 엽록체 밖으로 이동되고 원형질막에 도달한 후 비효소적 작용에 의하여 PPIX은 광에 의하여 singlet oxygen을 만들고 식물체의 세포막을 파괴하는 것으로 알려져 있다.³⁻⁵⁾

Photobleaching 除草劑인 cyclic imide, oxadiazon, LS820340, RH5348, pyrazole phenyl ether, 3-alkyl 및 3-alkoxy-5-aryloxybenzothiazole 등도 protox 활성을 억제한다고 보고^{16,7)} 되었다. 옥수수 및 오이의 etioplast에서 추출한 protox는 DPE계 제초제인 acifluorfen-methyl에 대하여 I_{50} 농도가 4 nM 및 30 nM로 극히 낮은 농도이었으며⁸⁾, 벼, 오이, 밀, 무에서 추출한 protox는 oxyfluorfen에 대하여 I_{50} 농도가 1.4 30 nM 범위에 존재한다고 하였다.⁹⁾ DPE계 제초제인 chlornitrofen, nitrofen, chlomethoxynil, bifenoX 및 oxyfluorfen 등은 PPIX 축적량이 서로 다르고¹⁰⁾, PPIX 형성을 위해 산소가 없는데서는, ATP, NADP, Mg^{2+} 및 L-methionine이 필요한 것으로 알려져 있다.¹¹⁾ Acifluorfen에 내성인 겨자는 PPIX이 적게 축적되고 반면에 감수성인 velvetleaf는 많은 양이 축적되며, PPIX 축적 이외의 내성 차이는 대사, 침투 및 활성산소 방어계에 기인된다고 하였다.¹²⁾

Oxyfluorfen은 식물체내에서 PPIX을 축적시키며, 이것은 광증감에 따라 달리 활성산소가 발생된다.¹³⁾ 이들 활성산소종들은 i) 광합성 등에 관여하는 여러 가지 산소의 활성저하¹⁴⁾, ii) 엽록소와 같은 식물색소 파괴¹⁵⁾, iii) 식물체의 가장 중요한 작용을 하는 생체막의 구성물질인 지질산화를 통한 생체막의 기능 파괴 등¹⁶⁾의 유해한 작용을 하여 식물체를 손상시킨다. 식물체는 활성산소에 공격받기 쉬운 생리적, 형태적 조건을 구비하고 있는 반면, 이에 대한 대비책으로 활성산소를 소거시켜 주는 기구도 구비하고 있다. 즉 활성산소를 소거시켜 주는 항산화효소

중 superoxide(O_2^-)는 superoxide dismutase(SOD)¹⁷⁾와 catalase¹⁸⁾에 의해, hydrogen peroxide(H_2O_2)는 ascorbate peroxidase¹⁹⁾에 의해 무독화된다고 하였다.

Furusawa 등²⁰⁾은 paraquat에 저항성을 나타내는 ryegrass는 paraquat 처리로 SOD 활성이 증가되어 생성된 superoxide(O_2^-)를 분해시킨다고 보고하였다. 또한 paraquat 저항성은 활성산소종의 무독화에 관여하는 적어도 3가지의 효소, 즉 SOD, ascorbate reductase 및 glutathione reductase에 의해 기인된다고 보고하였다.²¹⁾

따라서 본 연구는 oxyfluorfen에 내성과 감수성 식물종간의 내성차이가 protox, PPIX, 및 수종의 항산화효소와 관련성을 알아보려고 하였다.

재료 및 방법

1. 선발 식물종간 생장량 차이

26종의 식물종중 식용작물 14종[콩(은하), 오이(만춘청장마디), 쑥갓(중엽), 시금치(쌈이나), 갯(목포재래종), 겨자(황겨자), 유채(내한), 무(진주대평), 당근(여름5촌), 토마토(영광), 배추(고산지), 강남콩(재래종), 옥수수(광산), 보리(무등쌀)]와 사료작물 5종[호밀(조춘), Tallfescue, Ryegrass, Redfescue, Alfalfa] 잔디 2종[Loard lawn, Weepinglovegrass], 잡초 7종[참방동사니, 매듭풀, 도깨비바늘, 흰독말풀, 개기장, 참소리쟁이, 피]를 공시하여 생장상(주간 $30 \pm 2^\circ C$, 야간 $23 \pm 2^\circ C$)에서 육묘후 육묘방법(유광, 무광조건) 및 엽령(발아기, 1엽기, 3엽기)을 각각 달리하여 oxyfluorfen을 10^{-7} , 10^{-6} , 10^{-5} , 10^{-4} 및 10^{-3} M 농도로 식물체 지상부 부위를 2시간 침지처리 한후 Vermiculite로 충전된 종이컵에 이식후 광조건($93.1 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)에 5일간 생육시킨후 달관평가에 의해 이상의 선발과정에서 공통적으로 내성을 보였던 갯, 겨자, 당근, Tallfescue, Ryegrass, Loard lawn, Weepinglovegrass 7종과 감수성을 보였던 피 1종을 최종 선발하였다.

이들 선발종중 내성 4종(Ryegrass, Tallfescue, Weepinglovegrass, Mustard)과 감수성 1종(피)을 성장상에서 1.5엽기가 되도록 육묘한후 상기와 동일하게 oxyfluorfen을 처리하여 내성과 감수성 식물종간에 초장 및 생체중을 조사하였다.

2. Protox 활성 및 PPIX 측정

가. Protox 활성

공식식물은 Vermiculite에 파종하고 25°C 압조건의 성장상에서 7일간 육묘한 다음 광조건(상기와 동일)에서 5시간 녹화시킨 후 잎을 잘라 plastid 조제에 사용하였다.

Plastid, protogen IX 합성 및 protox 활성 측정은 Jacobs 등²²⁾의 방법으로 수행하였다.

나. PPIX 측정량

상기 실험 "가"와 동일하게 생육시간 유묘를 세척하고 10⁻⁶ M oxyfluorfen용액에 2시간 침지처리 후 광·압조건에서 각각 2, 4, 6시간 배양 후 식물체 지상부를 채취하여 PPIX 측정량을 측정하였다. PPIX 추출 및 분석은 Duggan과 Gassman²³⁾ 방법을 약간 변형시켜 수행하였다.²⁴⁾

3. 항산화효소 활성

공식식물은 성장상에서 10일간 육묘하여 사용하였다. 약제처리는 oxyfluorfen을 10⁻⁶ M로 조제하여 식물체 전체를 2시간 침지처리하고 물로 3회 세척한 후 암상태에서 24시간 배양하였다. 그 후 광조건(93.1μE·m⁻²·s⁻¹)에 0, 2, 4, 6시간 생육시킨후에 항산화효소를 분석하였다.

항산화효소 활성측정은 각 식물체 0.25g을 조효소 추출액(0.1mM Na₂ EDTA를 함유한 50mM potassium phosphate buffer pH 7.8) 5ml로 마쇄하여 원심분리(8,000g, 15분, 4°C)한 후 상침액을 조효소액으로 하였다. 단백질 함량은 micro BCA방법으로 측정하였고, 표준단백질로 bovine serum albumin을 사용하였다.

각 효소의 활성은 다음과 같이 분석하였다.

Superoxide dismutase(SOD)는 McCord와 Fridovich¹⁷⁾의 방법에 의하여, peroxidase(POX)는 Yamasue²⁵⁾ 등의 방법에 의하여, glutathione reductase (GR)은 Smith 등²⁶⁾의방법, monodehydro ascorbate reductase(MDAR)는 Finckh와 Kunert²⁷⁾의 방법에 의하여 분석하였다.

결과 및 고찰

1. 내성 및 감수성식물의 생장량 차이

이미 다양한 선발방법(육묘조건, 엽령)에서 공통적으로 내성과 감수성을 보였던 식물종에 대한 oxyfluorfen 처리 후 초장 및 생체중의 변화는 Fig. 1과 같다. 내성인 식물종들에서는 처리농도가 증가함에 따라 완만히 감소하였으나, 감수성 피에서는 직선적으로 감소하였고, 내성식물종들보다 감소폭도 훨씬 컸다. 즉 내성식물종들은 10⁻³ M 처리에서도 40%이상의 생육량을 보였으나, 감수성 피에서는 식물체가 고사하는 경향이였다. 이처럼 내성종들보다 감수성 피에서 생육량 감소가 컸던 원인으로는 식물종별로 분자수준에서 내성인자의 유무, 세포벽 또는 식물체 표피구조, 흡수, 이행능력의 차이, 체내에

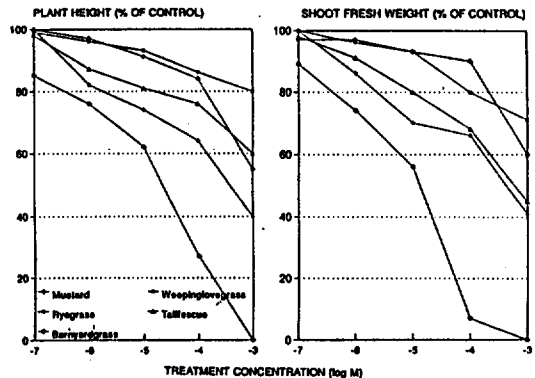


Fig. 1. Change in plant height and fresh weight of tolerant and susceptible plant species 5 days after treatment of oxyfluorfen.

서 대사능력의 차이 등의 다양한 요인에 의한 것으로 생각된다.

Oxyfluorfen은 다른 약제에 비해 극미량의 처리로도 탁월한 제초효과가 있고, 人畜에 대한 독성이 매우 적으며 殺草 spectrum도 광범위하나, 작물과 잡초간에 선택성이 결여되어 과수원과 비농경지에서 주로 사용되고 있다.²⁸⁾ 그러나 양파²⁹⁾, 고추³⁰⁾, 마늘³¹⁾, 양배추³²⁾의 포장에서 잡초발생전 및 잡초발생 후 처리로 사용이 가능한 것으로 보고되었고, oxyfluorfen에 내성으로 선발된 벼품종들은 논에 사용할 수 있는 가능성을 시사했던 바와³³⁾ 본 실험의 내성으로 선발된 결과와 이해를 같이 할 수 있었다.

2. Protox 활성 및 PPIX 측정

Protox의 活性은 protogen으로부터 효소작용에 의해 산화된 PPIX의 축적량을 측정함으로써 구할 수 있었다. 암상태에서 생육된 oxyfluorfen에 내성 및 감수성 식물종들에서 추출한 protox를 이용하여 oxyfluorfen처리에 의한 효소활성의 저해를 조사하였다(Fig. 2).

내성식물종들보다 감수성 피에서 oxyfluorfen 처리에 의한 protox 활성 저해는 컸으며, 특히 감수성 피에서는 10⁻⁶ M 처리에서부터 protox활성이 완전 억제되었으나, 내성인 식물종들에서는 식물종간에 상이하나 25~45%의 활성을 보였다.

옥수수 및 오이의 etioplast에서 추출한 protox는 acifluorfen-methyl에 대하여 I₅₀ 농도가 각각 4 nM과 30 nM로서 극히 낮은 농도이었고⁸⁾ 벼, 오이, 밀, 무에서 추출한 protox는 oxyfluorfen에 대하여 I₅₀ 농도가 1.4-30 nM 범위에 존재한다고 하였다.⁹⁾

본 실험에서는 식물종간에서도 I₅₀농도가 서로 상이하나 내성과 감수성종간의 차이가 큰 것으로 보아 식물에 대한 oxyfluorfen의 감수성 차이는 protox활성 저해정도와 상관이 높을 것으로 생각되었다.

선발식물종들에 대한 PPIX축적량을 oxyfluorfen 처리후 광·암조건에서 2, 4 및 6시간 배양후 조사하였다(Table 1).

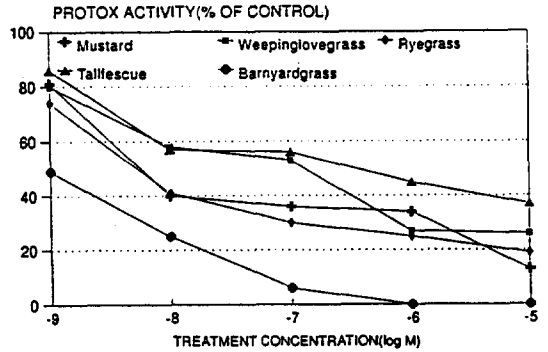


Fig. 2. Effects of oxyfluorfen on protoporphyrinogen oxidase(protox) activity in tolerant and susceptible plant species.

선발식물종의 PPIX 축적량은 암조건보다 광조건에서 전반적으로 다소 많았다. 이것은 광이 porphyrin 생합성 경로 즉, 엽록소 생합성계를 활성화하기 때문인 것으로 생각된다. 따라서 본 연구는 다른 보고들^{6,10)}과 유사한 경향이였다.

광조건하에서 무처리에 대비한 PPIX 축적량은 처리후 2, 4, 6시간 배양후에 내성식물종들은 2.9~9.7배, 5.7~9.9배, 5.2~14.3배가 축적되었던 반면, 감수성 피는 21.5, 23.0, 15.1배가 축적되었다. 이러한 현상은 암조건하에서도 유사한 경향을 보였다. 따라서 광 및 암조건하에서 내성식물종들보다 감수성 피에서 비교적 높은 축적량을 보였던 점으로 미루어 PPIX 축적량과 약제활성은 다소 높은 상관관계가 있었다. 앞의 다른 연구에서도 PPIX 축적량 및 전해질 누출 및 제초활성간에는 정의 상관^{1,10)}이 있었고 acifluorfen에 내성인 겨자는 PPIX이 적게 축적되었던 반면에 감수성 식물인 velvetleaf는 많이 축적되었다고 하여¹²⁾, 본 실험의 결과와 유사함을 볼 수 있었다.

3. Oxyfluorfen 처리 후 항산화효소 활성

Oxyfluorfen 처리 후 암조건에서 24시간 배양하고 광을 0, 2, 4, 6시간 조사한 후에 항산화효소 활성 변화를 조사하였다.

Table 1. Effects of oxyfluorfen(10^{-6} M) on protoporphyrin IX accumulation(n mole/g fresh weight).

Species	Incubation (hrs)	Light condition			Dark condition		
		C	T	T/C	C	T	T/C
Mustard	2	0.62	2.5	4.0	0.60	1.9	3.2
	4	0.65	3.7	5.7	0.75	3.9	5.2
	6	0.70	3.7	5.2	0.70	3.0	4.3
Ryegrass	2	0.60	4.8	8.01	0.80	3.6	4.5
	4	0.70	6.9	9.9	0.70	5.5	7.9
	6	0.70	5.7	8.1	0.90	8.9	9.9
Tallfescue	2	0.68	6.6	9.7	0.70	5.3	7.6
	4	0.78	6.4	8.2	0.72	8.5	11.8
	6	0.70	10.0	14.3	0.80	6.6	8.3
Weepinglovegrass	2	0.95	2.8	2.9	0.90	1.7	1.9
	4	1.10	8.5	7.7	1.00	3.4	3.4
	6	0.99	7.0	7.1	1.10	2.8	2.5
Barnyardgrass	2	0.20	4.3	21.5	0.25	4.8	19.2
	4	0.30	6.9	23.0	0.20	2.8	14.0
	6	0.35	5.3	15.1	0.20	3.0	15.0

*C : Control T : Treated T/C : Treated/Control

MDAR의 oxyfluorfen에 대한 영향을 조사한 결과 (Fig. 3), 내성식물종들의 MDAR 활성은 처리후 광노출 4시간까지 증가하다가 그 이후에는 감소하였다. 그러나 감수성인 피는 처리후 0시간부터 직선적으로 감소하는 경향을 보였다. 그리고 내성인 식물종들보다 감수성 피에서 활성의 감소폭이 훨씬 컸다. 따라서 MDAR 활성의 차이가 oxyfluorfen에 내성의 요인으로 관여하는 것으로 추측할 수 있었다.

Oxyfluorfen 처리에 따른 POX의 활성 변화는 Fig. 4에 제시한 바와 같다. 내성인 식물들은 처리후 광노출 시간이 경과될수록 POX활성이 증가하였으나, 감수성 피는 2시간이상 광노출시 활성이 감소하는 경향을 보였다.

오이에 oxyfluorfen³⁴⁾이나 acifluorfen³⁵⁾을 처리하므로써 POX의 활성이 증가되었다는 보고가 있다. 그리고 Ladonin 등³⁶⁾은 2,4-D에 대해 감수성인 완

두에 비하여 내성인 보리는 POX 활성의 변화가 없었다고 하였고, 鞠 등²⁴⁾은 oxyfluorfen에 내성인 벼 품종들 보다 감수성인 벼 품종들과 피에서 POX 활성 감소 폭이 컸다고 하였다. 본 연구에서도 내성 식물종들에서 POX 활성이 높았던 경향을 보여 이들 POX 활성의 차이는 oxyfluorfen의 식물종간의 내성차이와 관련이 있을 것으로 보였다.

GR³⁷⁾는 NADPH의 환원력을 이용하여 산화형의 glutathione을 환원형의 glutathione으로 바꾸어 항산화작용을 하는데, oxyfluorfen 처리에 따른 활성 변화는 Fig. 5과 같다.

내성식물종들은 무처리보다 효소의 활성이 높았으나 처리후 광노출 시간이 경과될수록 활성은 감소하였다. 그리고 내성인 식물종들은 감수성 식물들보다 활성의 감소폭이 적었으나, 내성인 Ryegrass와 감수성인 피의 활성차이는 크지 않았다.

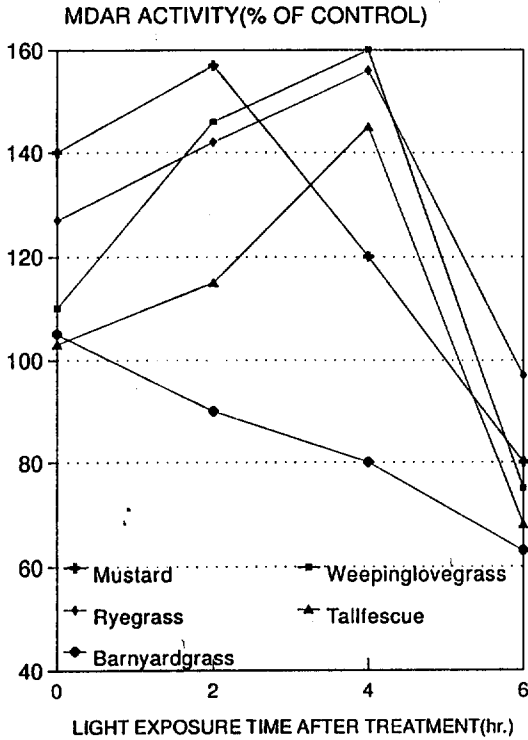


Fig. 3. Effects of oxyfluorfen on MDA reductase(MDAR) activity in tolerant and susceptible plant species.

Paraquat 내성은 활성산소종의 무독화에 관여하는 적어도 3가지 효소 즉 SOD, ascorbate reductase 및 GR에 의해 기인된다고 보고되었으며²¹⁾, 콩에서 acifluorfen에 의해 일어난 지질과산화는 GR활성이 증가됨에 따라 감소된다고 하였다.³⁸⁾ 또한 鞠 등²⁴⁾은 oxyfluorfen에 내성 및 감수성 벼품종간 차이도 GR활성이 관여된다고 하여 본 실험의 결과와 유사함을 알 수 있었다.

Oxyfluorfen 처리에 의한 SOD 활성 변화(Fig. 6)를 보면 내성 식물종인 겨자와 Weepinglovegrass는 처리후 광노출 시간이 경과할수록 활성이 증가하였으나, 내성인 Ryegrass, Tallfescue 및 감수성 피는 감소하는 경향이었다. 그러나 내성인 식물종들보다 감수성 식물종에서 활성의 감소폭이 큰 경향을 보

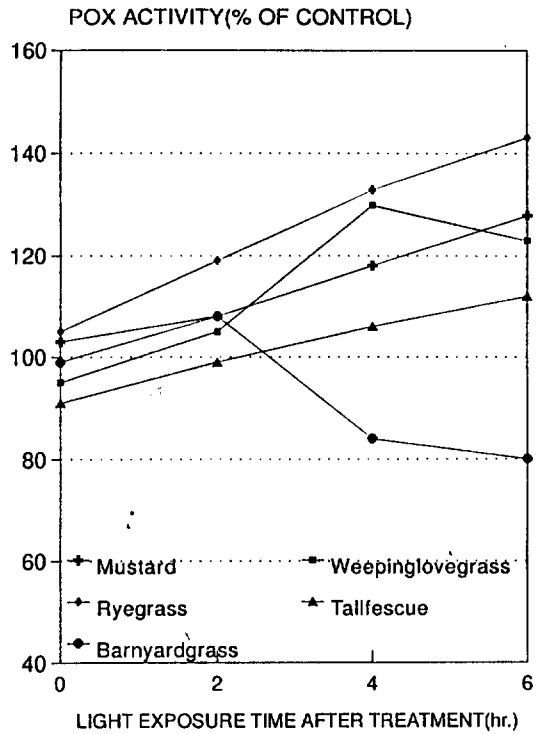


Fig. 4. Effects of oxyfluorfen on peroxidase (POX) activity in tolerant and susceptible plant species.

였다.

SOD는 활성부위에 금속이 붙어있는 metalloenzyme으로 superoxide(O₂⁻)를 과산화수소로 바꾸어 주는 효소로서^{17,38)}, Furusawa 등²⁰⁾은 paraquat에 내성을 나타내는 ryegrass가 paraquat 처리로 SOD활성이 증가됨으로 생성된 superoxide를 용이하게 분해시킨다고 보고하였다. 따라서 본 연구에서도 내성 식물종들에서 SOD 활성이 높았던 것으로 보아 oxyfluorfen 처리로 인하여 발생된 활성산소종을 분해시키는 능력이 뛰어났기 때문으로 생각된다.

이상의 결과로 볼 때, oxyfluorfen에 대한 식물종간 내성차이는 항산화효소로 알려진 MDAR, POX, GR, SOD 효소의 능력차이가 관여함을 알 수 있었다.

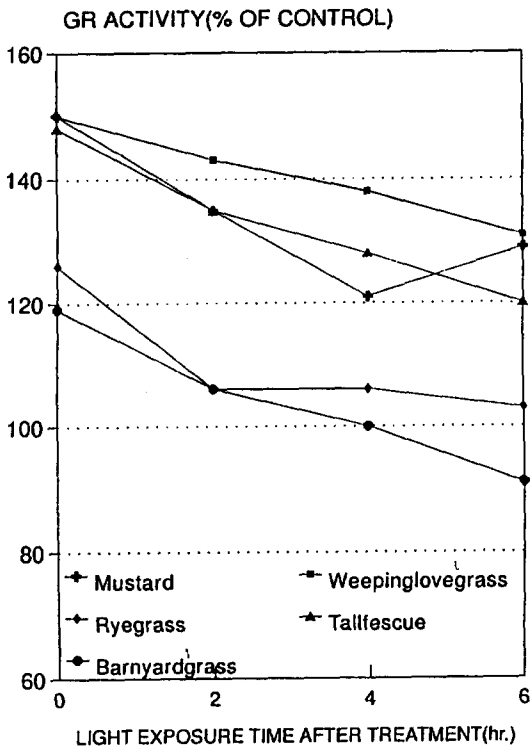


Fig. 5. Effects of oxyfluorfen on glutathione reductase (GR) activity in tolerant and susceptible plant species.

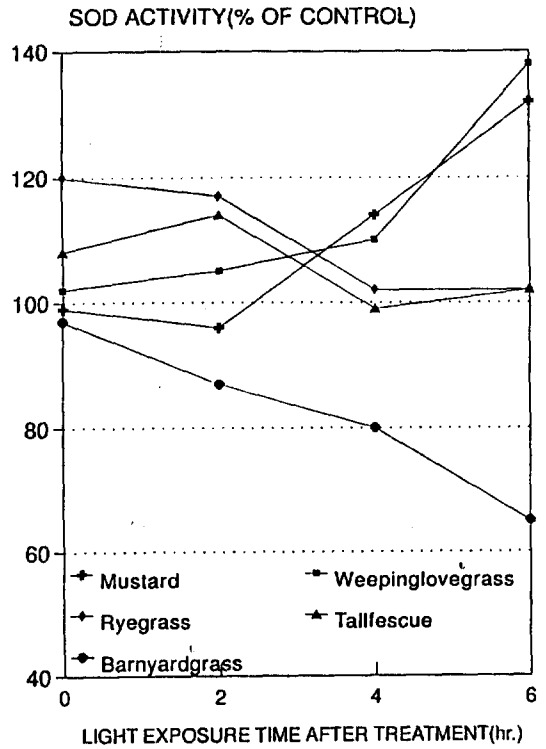


Fig. 6. Effects of oxyfluorfen on superoxide dismutase (SOD) activity in tolerant and susceptible plant species.

요 약

26종의 식물종을 공시하여 다양한 선발조건에 의해 oxyfluorfen에 내성 및 감수성식물을 선발하여 이들종에 대한 protox 활성 저해, PPIX 축적정도 및 항산화효소 활성을 체계적으로 연구하여 oxyfluorfen의 내성차이를 구명하고자 하였다.

Oxyfluorfen 처리에 따른 protox 활성 저해는 내성식물들 보다 감수성 피에서 컸다. 특히, 10^{-6} M 이상의 농도에서 감수성 피는 완전히 억제되었으나, 내성식물들은 25~45%의 활성을 보였다. 광·암조건에서 감수성 피는 내성식물종들 비하여 PPIX 축적량이 훨씬 많았다.

Oxyfluorfen 처리후 항산화효소인 MDAR, POX, GR 및 SOD의 활성은 내성식물종들이 감수성 피보

다 높았다.

참고문헌

1. Duke, S. O., J. Lydon, J. M. Becerril, T. D. Sherman, L. P. Lehnen, JR., and H. Matsumoto. 1991. Protoporphyrinogen oxidase-inhibiting herbicides. *Weed Sci.* **39** : 465-473.
2. Matringe, M., J. M. Camadro, P. Labbe and R. Scalla. 1989. Protoporphyrinogen oxidase as a molecular target for diphenyl ether herbicides. *Biochem. J.* **260** : 231-235.
3. Jacobs J. M., N. J. Jacobs, T. D. Sherman and S. O. Duke. 1991. Effect of diphenyl ether herbicides on oxidation of protoporphyrinogen to protoporphyrin organellar and plasma memb-

- rane enriched fractions of barley. *Plant Physiol.* **97** : 197-203.
4. Matringe, M. and R. Scalla. 1988. Studies on the mode of action of acifluorfen - methyl in nonchlorophyllous soybean cells. *Plant Physiol.* **86** : 619-622.
 5. Scalla R., M. Matringe. 1990. Recent advances in the mode of action of diphenyl ethers and related herbicides. *Z. Naturforsch.* **45c** : 503-511.
 6. Duke, S. O., J. M. Becerril, T. D. Sherman, J. Lydon, and H. Matsumoto. 1990. The role of protoporphyrin IX in the mechanism of action of diphenyl ether herbicides. *Pestic. Sci.* **30** : 367-378.
 7. Sherman, T. D., M. V. Duke, R. D. Clark, E. F. Sanders, H. Matsumoto and S. O. Duke. 1991. Pyrazole phenyl ether herbicides inhibit protoporphyrinogen oxidase. *Pesticide Biochemistry and Physiol.* **40** : 236-245.
 8. Witkowski D. A. and B. P. Halling. 1989. Inhibition of plant protoporphyrinogen oxidase by the herbicide acifluorfen - methyl. *Plant Physiol.* **90** : 1239-1242.
 9. 李增周. 1992. 光要求型ジフェニルテル系除草劑の選擇作用機構に關する研究. 日本博士學位論文 p156.
 10. Shuichi K., H. Matsumoto and K. Ishizuka. 1991. Protoporphyrin IX accumulation *Lemna paucicostata* Hegelm. caused by diphenyl ether herbicides and their herbicidal activity. *Weed Research, Japan.* **36(4)** : 318-323.
 11. Pardo A. D., B. M. Chereskin, P. A. Castelfranco, V. R. Franceschi and B. E. Wezelman. 1980. ATP requirement for Mg chelatase in developing chloroplasts. *Plant Physiol.* **65** : 956-960.
 12. Sherman, T. D., J. M. Becerril, H. Matsumoto, M. V. Duke, J. M. Jacobs, N. J. Jacobs and S. O. Duke. 1991. Physiological basis for differential sensitivities of plant species to protoporphyrinogen oxidase. *Plant Physiol.* **97** : 280-207.
 13. Lee, J. J., H. Matsumoto and K. Ishizuka. 1992. Light involvement in oxyfluorfen - induced protoporphyrin IX accumulation in several species of intact plants. *Pesticide Biochemistry and Physiology* **44** : 119-125.
 14. Brennan, T. and L. E. Anderson. 1980. Inhibition by catalase of dark-mediated glucose-6-phosphate dehydrogenase activation in pea chloroplasts, *Plant Physiol.*, **66** : 815.
 15. Rensen, V, J. J. S. 1975: Lipid peroxidation and chlorophyll destruction caused by diquat during photosynthesis in *Scenedesmus*. *Physiol. Plant.*, **33** : 42.
 16. Schobert, B., Elstner, E. F. 1980. Production of hexanal and ethane by *phaeodactylum tricornutum* and its correlation to fatty acid oxidation and bleaching of photosynthetic pigments. *Plant Physiol.* **66** : 215.
 17. McCord, J. M. and I. Fridorich. 1969. Superoxide dismutase. *J. Biol. Chem.* **244** : 6049-6055.
 18. Dodge. A. O. 1983. Toxic oxygen species and herbicide action, *Pest. Chem.* 59-66.
 19. Nakano, Y. and K. Asada. 1981 : Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplast. *Plant & Cell Physiol.* **22** : 867-880.
 20. Furusawa, I., K. Tanka, P. Thanutong, A. Mizuguchi, M. Yazaki and K. Asada. 1984. Paraquat resistant tobacco callus with enhanced superoxide dismutase activity. *Plant and Cell Physiol.* **25** : 1247-1254.
 21. Gressel. J. 1987. Appearance of single and multi-group herbicide resistances and strategies for their prevention. *British Crop Protection Conference-Weeds.* **5(3)** : 479-488.
 22. Jacobs N. J., J. M. Jacobs. 1982. Assay for enzymatic protoporphyrinogen oxidation, a late step in heme synthesis, *Enzyme* **28** : 206-219.
 23. Duggan J. and M. Gassman. 1974. Induction of porphyrin synthesis in etiolated bean leaves by chelators of iron. *Plant Physiol.* **53** : 206-215.
 24. 鞠龍仁. 1995. Oxyfluorfen에 대한 내성 및 감

- 受性 벼品種의 生理活性機構. 全南大學校 博士學位論文. P. 173.
25. Yamasue, Y., K. Ueki and H. Chisaka. 1987. Seed dormancy and germination of *Echinochloa oryzicola* Vasing: An observation through respiration and several enzyme activities. *Weed Research Japan*. **32**(3) : 188-197.
 26. Smith, I. K., T. L. Vierheller and C. A. Thorne. 1988. Assay of glutathione reductase in crude tissue homogenates using 5, 5'-dithiobis (2-nitrobenzoic acid). *Anal. Biochem.* **175** : 408-413.
 27. Finckh, B. F and K. J. Kunert. 1985. Vitamin C and E : An antioxidative system against herbicide-induced lipid peroxidation in higher plants. *J. Agric. Food Chem.* **33** : 574-577.
 28. 具滋玉, 卞鍾英, 全載哲. 1995. 新稿 雜草防除學. 鄉文社. P. 306.
 29. Gajraj, Singh., K. P. Singh and V. C. Pandey. 1982. Effect of weedicides on weed control and yield in onion. *Pesticides*. **16**(10) : 9-12.
 30. 崔根元. 1982. Mulching과 除草劑 lasso 및 goal 處理가 雜草生育 및 고추의 生育과 收量에 미치는 影響. 慶熙大學校 大學院 碩士學位論文 p. 31.
 31. Jung, J. W., K. B. Youn, J. T. Jo and Y. J. Song. 1983. Studies on the selection of effective herbicides in polyethylene film mulching culture of garlic (*Allium stirum* L.) *Kor. J. Weed Sci.* **3**(1) : 105-110.
 32. Gorske, S. F. and H. J. Hopen. 1979. Selectivity of nitrofen and oxyfluorfen between portulaca oleracea ecotypes and two cabbage (*Brassica oleracea* Var, Capitata) cultivars. *Weed Sci.* **26** : 640-642.
 33. 鞠龍仁, 具滋玉, 李恩京. 1996. Oxyfluorfen에 대한 耐性 및 感受性 벼品種의 生理活性機構 I. Callus, 單細胞 및 原形質體 反應. 한국잡초학회지 **16**(1) : 42-53.
 34. 金鎭石. 1992. 디페닐에테르계 化合物의 殺草類型別 作用機作과 選擇성에 관한 研究. 忠南大 博士學位論文 p 162.
 35. 金泰完, 姜炳華. 1988. Acifluorfen의 莖葉處理가 대두 및 바랭이의 葉組織에서 peroxidase 活性에 미치는 影響. 韓國環境農學會誌 **7** : 52-57.
 36. Ladonin, V. F. and N. B. Pronina. 1977. The influence of 2, 4-D on oxidase and peroxidase activity in barley and pea leaves. *Fiziologiya : Biokhimiya Kupturnykh Rastanii* **9**(3) : 249-253.
 37. 二木 銳雄. 1988. 活性酵素의 消去: 低分子化合物: 아스코르빈과 글루타치온. 蛋白質 核酸 酵素 臨時增刊「活性酵素」**33** : 2973-2978.
 38. Schmidt, A. and K. J. Kunert. 1986. Lipid peroxidation in higher plants. The role of glutathione reductase. *Plant Physiol.* **82** : 700-702.