

## 다양한 환경스트레스에 대한 감자 2품종의 감수성 분석

탕리<sup>1,3</sup>, 권석윤<sup>2</sup>, 성창근<sup>3</sup>, 박상수<sup>2</sup>, 이행순<sup>1\*</sup>

한국생명공학연구원<sup>1</sup> 식물세포공학연구실, <sup>2</sup>환경생명공학연구실, <sup>3</sup>충남대학교 식품공학과

## Susceptibility of Two Potato Cultivars to Various Environmental Stresses

Li Tang<sup>1,3</sup>, Suk-Yoon Kwon<sup>2</sup>, Sang-Soo Kwak<sup>2</sup>, Chang K Sung<sup>3</sup>, Haeng-Soon Lee<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Laboratory of Plant Cell Biotechnology and <sup>2</sup>Laboratory of Environmental Biotechnology, Korea Research Institute of Bioscience and Biotechnology (KRIBB), 52 Eoeun-dong, Yuseong, Daejeon 305-806, Korea

<sup>3</sup>Department of Food Biotechnology, Chungnam National University, Daejeon 305-348, Korea

**ABSTRACT** Environmental stress is the major limiting factor in plant productivity. In order to evaluate the stress tolerance of potato plants, leaf discs of two potato cultivars, Atlantic and Superior, were subjected to various stress conditions of high temperature, methyl viologen, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, or NaCl. When potato leaf discs were exposed to high temperature at 37°C for 84 hr, Atlantic plants, a cultivar with high sensitivity to heat stress, showed about 20% higher membrane damage than Superior plants. When exposed to 2 μM methyl viologen (MV), a superoxide generating non-selective herbicide, for 36 hr, Atlantic plants also showed about 38% higher membrane damage than Superior plants, and were more susceptible up to 10 μM MV concentration tested. On treatment with 0.75 M NaCl, Atlantic plants also had about 45% less chlorophyll contents in leaf discs than Superior plants. There was, however, no difference in chlorophyll content of two cultivars at higher NaCl concentrations. The effect of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> on the two cultivars was mixed. At low H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> concentration (25 mM), Superior plants were more susceptible to H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> stress after 36 hr. However, at high H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> concentration (100 mM), Atlantic plants exhibited higher susceptibility after 36 hr. The results indicate that *in vitro* leaf discs reflecting the whole plants in this study will be useful for selection and characterization of elite transgenic potato plants with enhanced tolerance to environmental stress.

**Key words:** Cellular damage, ion conductivity, leaf disc, oxidative stress, potato plants, stress tolerance

### 서 론

식물체는 급격한 온도변화, 과도한 빛, 오염물질, 건조 등 각종 환경스트레스를 받게 되면 생체내 산소는 전자와 반응하여 superoxide anion radical, hydrogen peroxide, hydroxyl radical 등의 반응성이 높은 활성산소종 (reactive oxygen species, ROS)으로 변한다. ROS는 생체의 정상적인 대사과정에서도 어느 정도 발생하지만 외부스트레스를 받게 되면 과다하게 생성된다. ROS는 강한 산화력을 가지고 있어 지질 과

산화, 세포막 분해, DNA 합성저해, 광합성 억제, 엽록소 파괴, 노화촉진 등 생체내에서 생리적인 장애를 주며, 심할 경우는 세포사멸을 초래한다 (Alscher and Hess 1993; Inze and Van Montagu 1995; Asada 1996). 이와 같이 과도한 ROS에 인한 세포가 받는 스트레스를 산화스트레스 (oxidative stress)라 한다.

식물은 토양에 고착생활을 하기 때문에 외부 스트레스에 대한 환경적응능력이 다른 생물체보다 높으며 다른 생물에 비해 많은 종류의 항산화물질을 생산한다. 식물이 생산하는 공통적인 항산화물질로는 superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), ascorbate peroxidase (APX), glutathione peroxidase, catalase 등의 각종 항산화효소와 ascorbate, tocopherol, carotenoid 등의 각종 저분자 항산화물질 등이 있다

\*Corresponding author Tel 042-860-4439 Fax 042-860-4608

E-mail hlee@kribb.re.kr

(Allen 1995; Mittler 2002).

최근 급격한 인구증가와 산업화에 따른 환경문제는 매우 심각한 실정이다. 재배 작물 가운데는 각종 환경스트레스로 인하여 생산성이 문제가 되는 경우가 대두되고 있다. 최근 유전체 연구의 발전으로 특정 유전자만을 도입하는 분자유종에 의한 GMO 신제품 개발이 이루어지고 있다. 특히 환경스트레스에 대한 내성을 향상시키기 위하여 항산화기구를 강화시킨 형질전환 식물체 개발에 관한 많은 연구가 진행되고 있고 금후 환경재해에 강한 실용적인 농작물의 분자유종이 기대되고 있다 (Foyer et al. 1994; McKersie et al. 1996; Van Camp et al. 1996; Roxas et al. 1997; Oberschall et al. 2000; Kwon et al. 2002, 2003). 저자들은 CuZnSOD와 APX를 엽록체에 동시에 도입한 식물체가 복합스트레스에 강한 특성이 있음을 밝혔으며 (Kwon et al. 2002; Kim et al. 2003b), 현재 스트레스 유도성 POD (SWPA2) promoter (Kim et al. 2003a)에 CuZnSOD와 APX를 결합한 발현벡터를 제작하여 감자, 고구마 등 주요 작물에 형질전환체를 개발하고 있다. 또한 SWPA2 promoter에 복합재해내성 유전자로 규명된 nucleoside diphosphate kinase 2 (NDPK2)를 결합한 발현벡터를 이용한 농작물도 개발중에 있다 (Moon et al. 2003). 그러나 재해내성 식물이 개발되었을 때 간단하면서도 효율적으로 환경재해내성을 평가할 수 있는 *in vitro*의 스트레스내성 검정방법이 절실히 요구된다.

감자 (*Solanum tuberosum* L.)는 세계적으로 중요한 4대 식량작물에 속하며 남부 아시아, 라틴 아메리카에서는 주식으로, 유럽 및 북아메리카에서는 주로 가공용으로 이용되고 있다. 감자는 비교적 서늘한 지역에서 재배되고 있으며, 특히 가공용으로 국내에서 널리 이용되는 대서 (Atlantic) 품종은 고온에 매우 민감한 특징이 있어 여름철 고온장해를 초래하고 있다. 또한 최근 들어 심각하게 나빠지는 환경에 대비하여 고엽류, 건조 (가뭄), 급격한 온도변화 등의 복합스트레스에 저항성을 가지는 감자 품종을 개발할 필요가 대두되고 있다. 따라서 본 연구는 분자유종으로 환경스트레스에 내성을 지닌 형질전환 감자를 개발한 후 스트레스 내성 특성분석을 위한 기초 연구자료로 활용하기 위하여 국내에서 주로 재배되는 식용인 수미 (Superior)와 가공용인 대서 (Atlantic) 두 품종을 대상으로 고온 (high temperature), 활성산소를 생성하여 제초활성을 나타내는 methyl viologen (MV, paraquat)를 포함한 다양한 종류의 환경스트레스에 대한 감수성을 분석하였다.

## 재료 및 방법

### 식물재료 및 leaf disc

감자 (*Solanum tuberosum* L.)의 2품종인 대서 (Atlantic)와 수미 (Superior)를 경정배양하여 기내에서 증식시켰다. 배양조건은 MS배지 (Murashige and Skoog 1962)에 sucrose를 3% 첨

가하여 사용하였으며 16시간 일장,  $40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ 의 cool-white 형광, 25°C의 배양실에서 배양하였다. 증식된 식물체는 순화하여 pot로 옮긴 후 8주 된 식물체의 잎 (위로부터 3~4번째)을 절취하여 8 mm의 cork borer로 잎 절편체 (leaf disc)를 만들어 직경 5 cm의 Petri dish에 8개씩 띄워 여러 종류의 스트레스를 처리하였다.

### 각종 스트레스 처리

고온 (high temperature) 실험은 leaf disc를 37°C에서 96시간 동안 처리하면서 12시간 간격으로 잎의 손상정도를 조사하였다. 이때 대조구 샘플은 25°C에서 배양하였다.

Methyl viologen (MV) 처리실험은 0, 2, 5, 10  $\mu\text{M}$ 의 MV를 포함하고 있는 0.4 M sorbitol 용액 5 mL에 leaf disc 8개를 띄워 25°C의 암조건에서 12시간 동안 배양한 후 광조건에서 배양하였다 (Allen 1995).  $40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ 의 광조건에서 배양시간별로 12시간 간격으로 60시간째까지 용액의 이온전도도를 측정하여 leaf disc내의 cell damage를 측정하였다.

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 처리는 0, 25, 50, 100 mM의 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>를 포함한 용액에 leaf disc를 띄워 60시간까지 12시간 간격으로 이온전도도를 측정하였다.

NaCl 처리는 0, 0.75, 1.5, 2.5 M 농도의 용액에 72시간 동안 leaf disc를 띄운 후 잎의 엽록소 함량을 측정하였다.

### 이온전도도 측정

MV, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, 37°C의 스트레스를 처리한 용액의 이온전도도는 Orion사의 Model 162 이온전도도계로 측정하였다. 또한 스트레스가 처리된 leaf disc와 용액을 함께 121°C, 15분 동안 멸균하여 모든 용매가 유출되도록 한 후 이온전도도를 다시 측정하였다. 스트레스를 처리한 leaf disc의 손상정도는 샘플의 전도도 값을 평균시킨 샘플의 전도도 값으로 나누어 백분율로 나타내었다.

### 엽록소 함량 분석

NaCl을 처리한 leaf disc를 수거하여 80% 아세톤으로 추출한 후 Arnon 방법 (1949)에 의하여 663 nm와 645 nm에서 추출물의 흡광도를 측정하여 총 엽록소 함량을 결정하였다.

## 결과 및 고찰

### 고온에 대한 감수성

가공용으로 사용되는 대서 (Atlantic)는 고온에 민감하여 칩으로 이용할 경우 가운데 동공이 생기는 원인이 된다. 또한

감자는 고온 스트레스를 받았을 때 줄기가 가늘고 길게 자라는 특징이 있다. 용액의 전도도 (conductivity, electrolyte leakage)는 용액내의 이온물질 농도를 나타내는 값으로서 세포막의 손상, 즉 파괴가 많이 일어날수록 세포질 내 이온물질 (cytoplasmic solutes)이 세포밖으로 다량 누출되면서 용액의 이온전도도 값이 증가하게 된다. 즉, 외부 환경스트레스에 의해 용액내 전도도 값이 증가될수록 세포막이 많이 손상되었다는 것을 뜻하는 것이다.

25°C를 처리한 대조구의 경우에는 leaf disc 배양후 처리시간에 따라 용액내 이온전도도는 약간씩 증가하였으나 대서 및 수미 두 감자품종간에는 큰 차이를 나타내지 않았다 (Figure 1A). 대서와 수미의 두 품종의 leaf disc에 고온 (37°C)을 처리하였을 경우, 처리 12시간 이후부터 leaf disc가 피해를 받기 시작하였으며 50% ion leakage는 대서의 경우 60시간째에, 수미의 경우는 72시간째에 관찰되었고 84 시간째에 가장 많은 상해를 받았다 (Figure 1B). 따라서 대서가 수미보다 고온에 대해 민감하여 약 20% 정도 더 많은 상해를 받음을 알 수 있었다. 향후 스트레스내성 형질전환감자의 고온내성 분석에서는 72시간 조건을 활용하면 좋을 것으로 판단된다. 일반적으로 감자는 비교적 서늘한 지역에서 자라는 특징이 있어 대관령 고랭지, 평안지, 제주도에서는 가을에 재배한다. 저온

스트레스에 대한 민감도를 조사하기 위하여 두 품종 감자의 leaf disc를 같은 방법으로 -4°C까지 일주일 동안 처리하였을 때 모두 상해를 받지 않았으며 저온에 대해서는 상당한 정도 내성이 있는 것으로 판단되었다 (결과 미제시). 따라서 저온 처리에 대한 스트레스 실험은 더 낮은 온도 또는 3주 이상 장기간 처리를 할 필요가 있다고 생각된다.

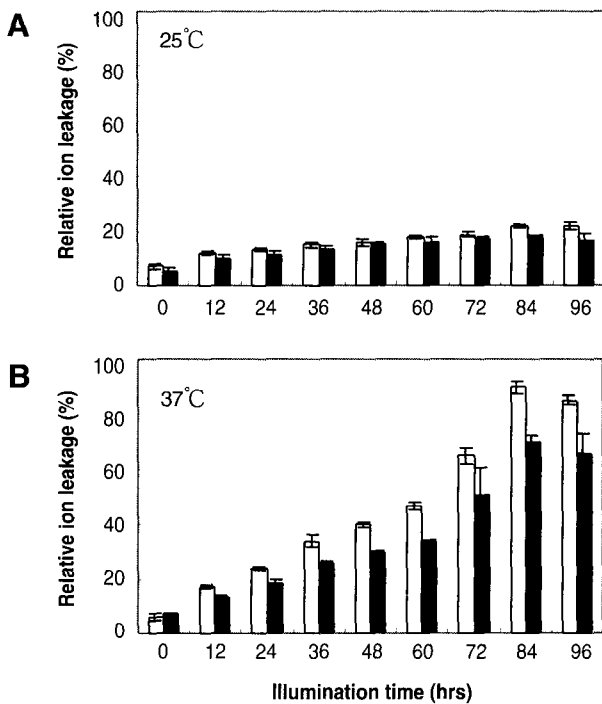
MV에 대한 감수성

MV는 빛 존재하에서 ROS를 다량으로 생성하여 세포손상을 유발시키는 비선택성 제초제이다 (Tepperman and Dunsmuir 1990; Slooten et al. 1995). 8주 성장한 감자식물체의 어린잎으로부터 만든 leaf disc를 MV용액이 든 Petri dish에 띄워 시간별로 배양하여 용액의 전도도를 측정하였다 (Figure 2). 2, 5, 10  $\mu$ M의 MV를 처리하였을 경우 leaf disc의 손상 정도는 MV 농도와 처리시간에 비례하여 증가하였으며 대서 품종이 수미 품종에 비해 MV에 대해 감수성이 높은 것으로 나타났다. 낮은 농도의 MV (2  $\mu$ M) 처리하였을 경우 대서와 수미 품종간에 감수성 차이가 뚜렷하게 나타났다. 2  $\mu$ M MV에 의해 유도되는 ion leakage의 증가는 처리 12시간 후부터 차이를 보이기 시작하였으며 대서는 24시간 후에 50%의 ion leakage를 보이는 반면 수미 품종은 48시간 처리 후에 같은 정도의 상해를 받았다 (Figure 2A). 즉, 대서가 수미에 비해 2  $\mu$ M MV처리에 대해서는 30% 이상 더 많은 피해를 받는 것을 알 수 있다. 5  $\mu$ M MV를 처리하였을 경우 대서는 36시간째에, 수미는 48시간째에 가장 많은 상해를 받았으며, 10  $\mu$ M 농도에서는 대서의 경우 24시간째에 100% ion leakage를 나타내었다 (Figure 2B, 2C). 앞으로 산화스트레스 유도성 SWPA2 promoter에 산화스트레스를 극복하는 내성유전자를 도입한 형질전환 감자 식물체에 대한 MV처리 실험에서는 2  $\mu$ M 처리후 48시간 이후나 5  $\mu$ M 농도를 12시간 처리하면 스트레스내성 특성을 규명할 수 있을 것으로 사료된다.

담배 식물체의 leaf disc와 POD 유전자를 도입시킨 형질전환 담배 식물체의 leaf disc에 100  $\mu$ M MV를 처리하였을 경우 처리 6시간 이후부터 손상이 증가하여 10시간째에 80% ion leakage를 나타내었다 (Yun et al. 2000). 이와 같이 식물체 종류에 따라, 도입한 유전자의 저항성에 따라 처리한 MV로부터 유도된 산화적 스트레스에 대한 저항성 정도가 조금씩 다르게 나타날 수 있다.

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>에 대한 감수성

적절한 농도의 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>는 스트레스 신호전달에 관여하며 생체를 보호하는 작용도 하지만 고농도의 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>는 ROS로 작용하여 세포에 산화스트레스를 유발한다 (Gechev et al. 2002). 감자 leaf disc에 25, 50 및 100 mM의 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>를 72시간까지 처리하였을 경우 처리시간에 비례하여 ion leakage가 비례적으로



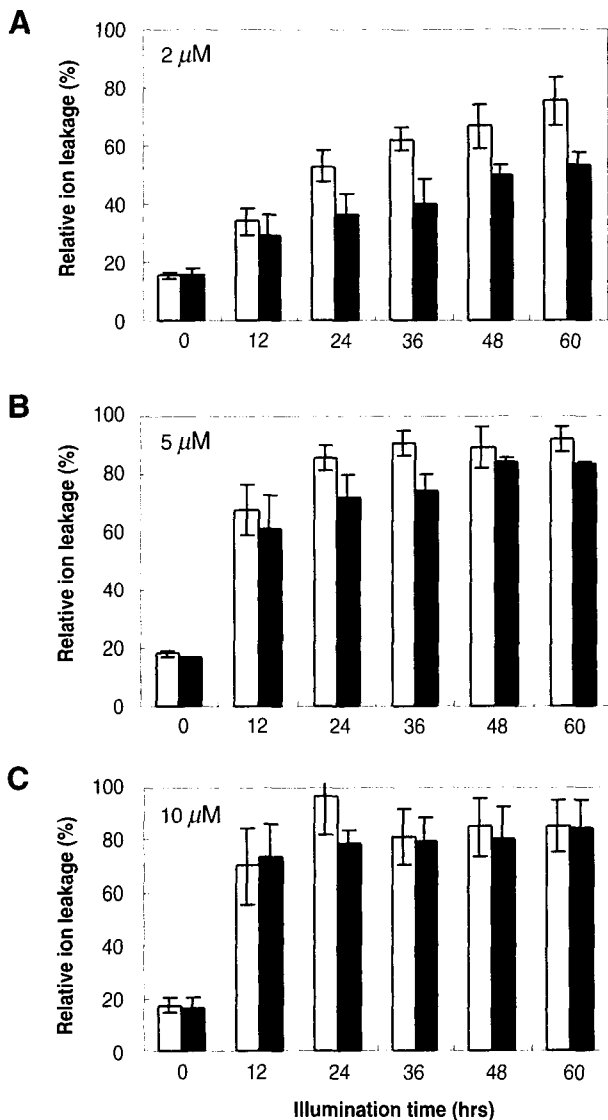
**Figure 1.** Time course of ion leakage from leaf discs of two potato cultivars (Atlantic, □ and Superior, ■) under heat stress conditions. Eight leaf discs (diameter 8 mm) in distilled H<sub>2</sub>O were incubated at 25°C which served as control (A) and at 37°C which represents a heat-stress condition (B) for 96 hr. Relative ion leakages were determined with respect to conductivity of the solution obtained on complete tissue disruption. Data are means ± SE of three replicates.

증가하였다 (Figure 3). 저농도 (25 mM)에서는 수미 품종이 대서에 비해 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>에 대해 감수성이 처리후 36시간에 약 20% 높은 것으로 나타났다 (Figure 3A). 25 mM H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 농도에서 수미는 48시간째에, 대서는 60시간째에 50%의 ion leakage를 보여 MV 처리와는 달리 수미가 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>에 대해 감수성이 높아 전반적으로 20% 정도의 더 많은 상해를 받는 것으로 나타났다. 그러나 50 mM, 100 mM 농도에서는 두 품종간의 감수성의 차이는 발견되지 않았다 (Figure 3B, 3C). 이러한 결과는 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>가 장기간 (30분 이상) 처리시 물에 해리되는 특성이 있어 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>에 대한 직접적인 효과보다는 간접적인 영향 때문인 것으로

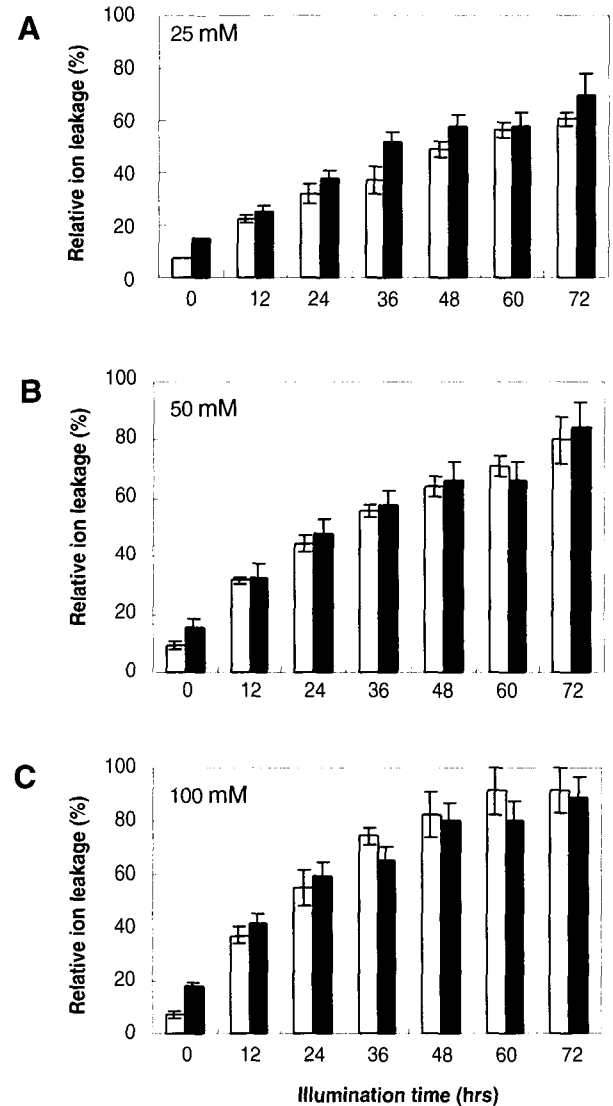
사료된다. 따라서 식물체는 스트레스 종류에 따라 감수성에 차이를 나타낸다는 것을 알 수 있으며 또한 수미와 대서는 MV와 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>에 대해서 서로 다른 스트레스 반응 기작을 가지고 있다고 생각된다. 향후 형질전환 감자에 대한 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 처리 실험에서는 50% ion leakage를 나타낸 50 mM 농도를 24시간 처리하면 스트레스 내성을 조사하는데 적절하리라 사료된다.

NaCl에 대한 감수성

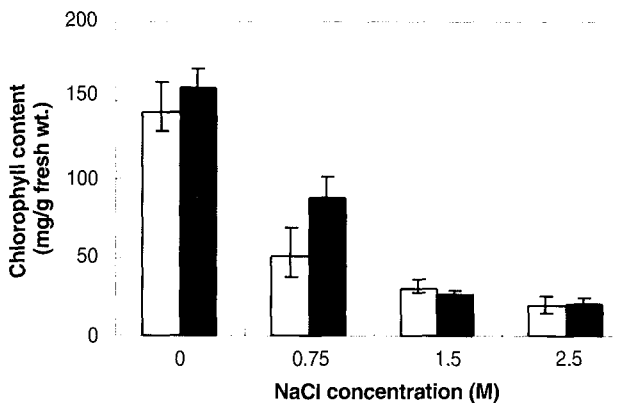
0.75 M, 1.5 M, 및 2.5 M의 NaCl를 처리하여 72시간 후에 감자 leaf disc의 엽록소 함량을 조사하였다 (Figure 4). NaCl를



**Figure 2.** Effect of methyl viologen (MV)-induced membrane damages in leaf discs of two potato cultivars (Atlantic, □ and Superior, ■). Eight leaf discs (diameter 8 mm) were floated on 2 μM MV (A), 5 μM MV (B), and 10 μM MV (C) solution, and then exposed to light for 60 hr. Non-treated leaf discs were floated on distilled H<sub>2</sub>O. Relative ion leakages were determined with respect to conductivity of the solution obtained on complete tissue disruption. Data are means ± SE of three replicates.



**Figure 3.** Effect of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> on membrane damages in leaf discs of two potato cultivars (Atlantic, □ and Superior, ■). Eight leaf discs (diameter 8 mm) were floated on 25 mM H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (A), 50 mM H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (B), and 100 mM H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> (C) solution for 60 hr. Non-treated leaf discs were floated on distilled H<sub>2</sub>O. Relative ion leakages were determined with respect to conductivity of the solution obtained on complete tissue disruption. Data are means ± SE of three replicates.



**Figure 4.** Effect of NaCl concentrations on chlorophyll content of leaf discs of two potato cultivars (Atlantic, □ and Superior, ■). Eight leaf discs were floated on NaCl solution of various concentrations (0 - 2.5 M) in MS basal medium, and incubated for 72 hr. Data are means ± SE of three replicates.

처리하지 않았을 경우 대서와 수미 품종의 총 엽록소 함량은 g fresh wt당 150 mg 정도였다. 0.75 M NaCl를 처리하였을 때 leaf disc 주변의 백화현상과 함께 손상이 관찰되었으며 이러한 현상은 품종간에 큰 차이를 나타내었다. 대서 품종은 엽록소 함량이 약 70%, 수미는 약 50% 감소하였으며 (Figure 4) 이 농도에서 대서가 NaCl에 대해 45% 정도 더 많은 상해를 받는 것으로 나타났다. 그러나 1.5 M 이상의 고농도에서는 두 품종 모두 심한 손상을 받았으며 품종간 차이를 보이지 않았다. 따라서 0.75 M 또는 이 보다 낮은 농도의 NaCl을 형질전환 감자에 적용하여 스트레스 내성을 분석하고자 한다. NaCl 스트레스에 대한 식물체의 저항성은 높은 수준의 Na<sup>+</sup>이온이 세포막의 결합력에 영향을 미쳐 Na<sup>+</sup>이온의 흡수를 유발시키기 때문인 것으로 보고된 바 있다 (Sunker et al. 2003). 이러한 이론으로 미루어 볼 때 대서 품종은 수미에 비해 세포막으로의 Na<sup>+</sup> 이온의 흡수가 약하여 많은 상해를 받는 것으로 사료된다.

국내에서 많이 재배되는 감자 두 품종 (대서와 수미)을 대상으로 여러 가지 환경스트레스 (고온, MV, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 및 NaCl)를 처리한 결과, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 이외의 모든 스트레스에 대해 대서 품종이 수미 품종에 비해 높은 감수성을 보여 상해를 많이 받았으며, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>에 대해서는 수미가 민감한 편으로 나타났다. 특히 leaf disc를 이용한 본 연구에서 고온에 장해를 입기 쉬운 대서가 수미에 비해 높은 감수성을 나타낸 것은 식물체의 결과를 잘 반영하는 것으로 leaf disc를 이용한 스트레스내성 테스트는 많은 형질전환 식물체를 대상으로 스트레스내성 식물체를 선발하고 평가하는데 유용할 것으로 사료된다.

또한 식물체는 스트레스 종류에 따라 다른 반응을 보이고 있어서 한 종류의 스트레스에 내성을 지닌 유전자를 도입하는 것으로는 환경재해 내성 형질전환체 개발이 어려울 것으로 판단된다. 따라서 한 가지 유전자를 도입함으로써 여러 종류

의 스트레스에 대해 종합적으로 내성을 지닌 형질전환체를 개발할 필요가 있겠다. 이러한 관점에서 현재 저자들은 복합 스트레스에 적응할 수 있는 발현시스템을 이용하여 감자를 비롯하여 각종 농작물을 개발하고 있다 (미발표 결과). 본 연구에서 밝혀진 각종 스트레스에 대한 감자의 감수성 조건을 활용하면 개발되는 재해내성 형질전환 감자의 특성규명에 유용하게 활용될 수 있을 것으로 기대된다.

**적 요**

환경스트레스는 식물의 생산성에 영향을 미치는 주된 제한 요인이다. 여러 종류의 환경스트레스에 대해 내성을 지닌 형질전환 감자식물체 개발에 활용하기 위하여 두 품종의 감자 (대서, 수미)의 leaf disc를 사용하여 고온을 포함하여 여러 가지 환경 스트레스에 대한 감수성을 조사하였다. 37°C에서 84 시간 고온처리에 대해서는 고온에 감수성 품종인 대서가 수미에 비해 약 20% 피해를 더 많이 받아 감수성이 높은 것으로 나타났다. 감자 식물체의 leaf disc는 2 μM methyl viologen (MV)을 처리하였을 때 대서가 수미에 비해 약 38% 더 많은 피해를 받았으며 10 μM MV에서는 감수성은 더 높았다. 0.75 M NaCl에 대해서는 대서 품종이 수미에 비해 약 45%의 낮은 엽록소 함량을 나타내어 감수성이 높은 것으로 나타났으나, 고농도에서는 큰 차이가 없었다. H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>에 대한 두 품종의 감수성은 복합적이었으며, 25 mM H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>에서는 수미가 대서에 비해 높은 감수성을 나타내었으나 100 mM H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>에서는 대서가 높은 감수성을 나타내었다. 본 연구에 사용한 leaf disc는 식물체의 활성을 잘 반영할 뿐 아니라 간편하기 때문에 복합 스트레스 내성 형질전환 감자식물체의 선발 및 특성규명에 유용하게 이용될 것으로 기대된다.

사사 - 본 연구는 바이오그린 21사업과 KRIBB 기관고유사업의 연구비 지원에 의해 수행되었습니다.

**인용문헌**

Allen RD (1995) Dissection of oxidative stress tolerance using transgenic plants. *Plant Physiol* 107: 1049-1054  
 Alscher RG, Hess JL (1993) Antioxidants in higher plants. CRC Press, Boca Raton, pp. 1-174  
 Amon DI (1949) Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenol oxidase in Beta vulgaris. *Plant Physiol* 24: 1-15  
 Asada K (1996) Radical production and scavenging in the chloroplasts. In: Beker NR, (ed.), *Photosynthesis and the Environment*, Dordrecht, the Netherlands, Kluwer Academic, pp 123-150  
 Foyer CH, Descourvieres P, Kunert KJ (1994) Protection against

- oxygen radicals: an important defense mechanism studied in transgenic plants. *Plant Cell Environ* 17: 507-523
- Gechev T, Gadjev I, Van Breusegem F, Inze D, Dukiandjuev S, Toneva V, Minkov I (2002) Hydrogen peroxide protects tobacco from oxidative stress by inducing a set of antioxidant enzymes. *Cell Mol Life Sci* 59: 708-714
- Kim KY, Kwon SY, Lee HS, Hur YK, Bang JW, Kwak SS (2003a) A novel oxidative stress-inducible peroxidase promoter from sweet potato: molecular cloning and characterization in transgenic tobacco plants and cultured cells. *Plant Mol Biol* 51: 831-838
- Kim YH, Kwon SY, Bang JW, Kwak SS (2003b) Photosynthetic efficiency in transgenic tobacco plants expressing both CuZnSOD and APX in chloroplasts against oxidative stress caused by highlight and chilling. *Korean J Plant Biotechnol* 30 (in press)
- Kwon SY, Choi SM, Ahn YO, Lee HS, Lee HB, Park YB, Kwak SS (2003) Enhanced stress-tolerance of transgenic tobacco plants expressing a human dehydroascorbate reductase gene. *J Plant Physiol* 160: 347-353
- Kwon SY, Jeong YJ, Lee HS, Kim JS, Cho, Allen RD, Kwak SS (2002) Enhanced tolerance of transgenic tobacco plants expressing both superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in chloroplasts against methyl viologen-mediated oxidative stress. *Plant Cell Environ* 25: 873-882
- Inze D, Van Montagu M (1995) oxidative stress in plants. *Curr Opin Biotechnol* 6: 153-158
- McKersie BD, Bowlwy SR, Harjanto E, LePrince O (1996) Water-deficit tolerance and field performance of transgenic alfalfa overexpression superoxide dismutase. *Plant Physiol* 111: 1177-1181
- Mittler R (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci* 7: 405-410
- Moon HJ, Lee BY, Choi G, Shin DJ, Prasad T, Lee OS, Kwak SS, Kim DH, Nam JS, Bahk JD, Hong JC, Lee SY, Cho MJ, Lim CO, Yun DJ (2003) NDP kinase 2 interacts with two oxidative stress-activated MAPKs to regulate cellular redox state and enhances multiple stress tolerance in transgenic plants. *Proc Natl Acad Sci* 100: 358-363
- Murashige T, Skoog F (1962) A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol Plant* 15: 473-497
- Oberschall A, Deak M, Torok K, Saa L, Vass I, Kovacs I, Feher A, Dudits D, Horvath GV (2000) A novel aldose/aldehyde reductase protects transgenic plants against lipid peroxidation under chemical and drought stresses. *Plant J* 24: 437-446
- Roxas VP, Smith RK, Jr Allen ER, Allen RD (1997) Overexpression of glutathione-S-transferase/glutathione peroxidase enhances the growth of transgenic tobacco seedlings during stress. *Nat Biotechnol* 15: 988-991
- Slooten L, Capiou K, Van Camp W, Van Montagu M, Sybesma C, Inze D (1995) Factors affecting the enhancement of oxidative stress tolerance in transgenic tobacco overexpressing manganese superoxide dismutase in the chloroplasts. *Plant Physiol* 107: 737-750
- Sunker R, Bartels D, Kirch HH (2003) Overexpression of a stress-inducible aldehyde dehydrogenase gene from *Arabidopsis thaliana* in transgenic plants improves stress tolerance. *Plant J* 35: 452-464
- Tepperman JM, Dunsmuir P (1990) Transformed plants with elevated levels of chloroplastic SOD are not more resistant to superoxide toxicity. *Plant Mol Biol* 14: 501-511
- Yun BW, Huh GH, Lee HS, Kwon SY, Jo JK, Kim JS, Cho KY, Kwak SS (2000) Differential resistance to methyl viologen in transgenic tobacco plants that express sweetpotato peroxidases. *J Plant Physiol* 156: 504-509
- Van Camp W, Capiou K, Van Montagu M, Inze D, Stoolen L (1996) Enhancement of oxidative stress tolerance in transgenic tobacco plants overproducing Fe-superoxide dismutase in chloroplasts. *Plant Physiol* 112: 1703-1714

(접수일자 2003년 10월 2일, 수리일자 2003년 11월 12일)