

SOD와 APX를 동시에 엽록체에 발현시킨 형질전환 감자 (cv. Superior)의 산화스트레스 내성 증가

탕 리¹, 권석윤², 김명덕¹, 김진석³, 곽상수¹, 이행순^{1*}

¹한국생명공학연구원 환경생명공학연구센터, ²식물유전체연구센터, ³한국화학연구원 생물기능연구팀

Enhanced Tolerance to Oxidative Stress of Transgenic Potato (cv. Superior) Plants Expressing Both SOD and APX in Chloroplasts

Li Tang¹, Suk-Yoon Kwon², Myoung Duck Kim¹, Jin Seog Kim³, Sang-Soo Kwak¹, and Haeng-Soon Lee^{1*}

¹Environmental Biotechnology Research Center

²Plant Genomics Research Center, Korea Research Institute of Bioscience and Biotechnology (KRIBB),

Oun-dong 52, Yusong, Daejeon 305-806, Korea

³Biofunction Research Team, Bioorganic Science Division, Korea Research Institute of Chemical Technology (KRICT),

P.O. Box 107, Yusong, Daejeon 305-600, Korea

ABSTRACT Oxidative stress is a major damaging factor for plants exposed to environmental stresses. Previously, we have generated transgenic potato (cv. Superior) plants expressing both CuZnSOD and APX genes in chloroplast under the control of an oxidative stress-inducible *SWPA2* promoter (referred to as SSA plants) and selected the transgenic potato plant lines with tolerance against methyl viologen (MV)-mediated oxidative stress. When leaf discs of SSA plants were subjected to 3 μ M methyl viologen (MV), they showed approximately 40% less damage than non-transgenic (NT) plants. SSA plantlets were treated with 0.3 μ M MV stress, SSA plants also exhibited reduced damage in root growth. When 350 MV was sprayed onto the whole plants, SSA plants showed a significant reduction in visible damage, which was approximately 75% less damage than leaves of NT plants. These plants will be used for further analysis of tolerance to environmental stresses, such as high temperature and salt stress. These results suggest that transgenic potato (cv. Superior) plants would be a useful plant crop for commercial cultivation under unfavorable growth conditions.

서 론

환경스트레스는 식물의 생산성을 감소시키는 주요 요인이 되고 있다. 생체내 산소가 superoxide anion radical ($\cdot O_2$), hydrogen peroxide (H_2O_2), hydroxyl radical ($\cdot OH$) 등의 반응

성이 높은 독성의 활성산소종 (reactive oxygen species, ROS)으로 변하게 되고 (Allen 1995), ROS의 과다 발생은 세포막 분해, 단백질 분해, DNA합성 억제, 광합성 억제, 엽록체 파괴 등 생체 내에 생리적 장애를 주고 심할 경우 세포사멸을 초래한다 (Inze and Van Montagu 1995). 그러나 이러한 ROS는 superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) 등의 항산화효소와 ascorbic acid, α -tocopherol, glutathione 등의 저분자 항산화물질에 의해 효율적으로 제거된다 (Allen 1995).

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

E-mail: hslee@kribb.re.kr

엽록체는 광합성에 관련된 전자전달계가 있어 산화스트레스를 받기 쉬운 높은 세포소기관이다. ROS를 제거하기 위하여 엽록체에서 식물의 항산화기작을 잘 설명하는 Water-Water cycle (Asada 1999)은 대사과정 중 발생하는 superoxide anion radical 및 hydrogen peroxide이 다른 세포내 물질과 반응하기 전에 신속하고 효율적으로 제거되는 것을 보여준다. 이 Water-Water cycle에는 SOD, ascorbate peroxidase (APX), monodehydroascorbate reductase (MDHAR), dehydroascorbate reductase (DHAR) 및 glutathione reductase (GR)이 관여하고 있다. 하지만 보다 약화된 환경에서 이러한 항산화시스템은 식물체의 생산성이나 생존에 충분하지 않으며, 환경스트레스 조건에서 식물의 생산성을 유지하기 위해서 항산화효소 또는 저분자 항산화물질의 대사공학적인 방법에 의한 엽록체의 항산화기구를 강화하는 것이 중요하다.

환경스트레스에 대한 내성을 향상시키기 위하여 항산화기구를 강화시킨 형질전환 식물체 개발에 관한 많은 연구가 진행되고 있고 금후 환경재해에 강한 실용적인 농작물의 분자육종이 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 Copper/zinc SOD (CuZnSOD)와 APX를 동시에 엽록체에 발현시킨 담배 식물체가 복합스트레스에 강한 특성이 있음을 밝혔다 (Kwon et al. 2002). 또한 형질전환 감자의 스트레스 내성 특성분석에 활용하기 위하여 국내뿐만 아니라 전 세계적으로 많이 재배되는 식용 및 가공용인 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 분석하였으며 (Tang et al. 2003) 그중 대서 품종을 대상으로 CuZnSOD와 APX를 동시에 엽록체에 발현시킨 식물체 (Tang et al. 2004a; 2006) 및 nucleoside diphosphate kinase 2 (NDPK2, Moon et al. 2003)를 도입한 대서 감자가 복합스트레스에 내성이 증가됨을 조사하였다 (Tang et al. 2004b; Tang 2005). 형질전환 감자 연구는 제초제 저항성 유전자 도입하거나 (Choi et al. 1996), 경구백신 생산을 목적으로 주로 이루어지고 있다 (Arakawa et al. 1997; Chong and Langridge 2000; Youm et al. 2002). 대부분의 형질전환체 개발에는 항상 강하게 발현되는 CaMV 35S 프로모터가 주로 사용되었으나 환경스트레스 내성 형질전환체 개발에는 산화스트레스 조건에서 발현이 강하게 유도되는 *SWPA2* 프로

모터 (Kim et al. 2003)의 사용이 매우 중요하다 하겠다.

연구팀은 식용뿐만 아니라 가공용으로 많이 이용되는 수미 (Superior) 품종을 대상으로 산화스트레스에 의해 발현이 강하게 유도되는 *SWPA2* 프로모터 (Kim et al. 2003) 조절하에 SOD와 APX 유전자가 동시에 엽록체에 발현하는 식물체 (SSA 식물체, Tang et al. 2004a)를 개발한 바 있다. 본 연구에서는 기 개발한 형질전환 수미 감자 식물체를 대상으로 잎절편, 소식물체 및 식물체 수준에서 MV에 의해 유도되는 산화스트레스에 대한 내성 증가를 조사하고자 하였다.

재료 및 방법

식물재료

형질전환 SSA 감자 (*Solanum tuberosum* L. cv. Superior)는 shoot을 기내에서 증식시켜 유지하였으며 MS (Murashige and Skoog 1962) 배지에 sucrose를 3% 첨가하여 16시간 일장, 40 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ 의 cool-white 형광, 25°C의 배양실에서 배양하였다. 식물체는 뿌리가 유도된 소식물체를 화분으로 옮겨 4~5일간 순화시킨 후 배양기에서 재배하였다.

Methyl Viologen 처리

MV 처리를 위하여 기내에서 증식시킨 식물체 (NT 식물체, SSA 식물체)를 순화하여 pot로 옮겼다. 생육 8주 된 식물체의 잎 (위로부터 5-7번째)으로부터 8 mm 직경의 잎 disc을 10개씩 취해 0, 3, 5, 10 μM 의 MV를 포함하는 0.4 M sorbitol 용액 5 mL씩 들어있는 직경 5 cm의 Petri dish에 각각 띄웠다. 25°C의 암 조건에서 12시간 동안 배양하여 MV가 흡수되도록 한 후 연속 광 조건에서 48시간 배양하여 12시간 간격으로 전기전도도계 (model 455C, Istek, Co., Seoul Korea)를 이용하여 용액의 이온전도도를 측정하여 잎의 손상정도를 조사하였다. 형질전환 식물체 종류 당 10개체 이상을 이용하였으며, 실험은 3회 반복 실시하였다.

소식물체 수준에서의 MV 처리를 위하여 기내에서 증식시킨 3 cm 길이의 shoot (NT, SSA)를 0, 0.3 μM 의 MV를 포함하는 배지 (3 cm \times 15 cm test tube)에서 24일 동안 생장시켰다. 처리 24일 후에 소식물체의 뿌리 길이 및 뿌리의 건조량을 조사하였다. 건조량 조사를 위하여 길이를 측정한 후 뿌리를 70°C 건조기에서 48시간동안 건조시켰다.

식물체 수준에서 MV 처리는 생육 4주된 감자 식물체 (NT, SSA)를 이용하였다. MV 용액 (0, 250, 300, 350 μ M 농도로 0.1% Tween-20 용액 70 mL)을 한국화학연구원의 spray booth (Model SB-6, DeVries Manufacturing, Hollandale, MN, USA)를 이용하여 식물체에 골고루 살포하였으며 처리 5일 후에 잎 손상률과 손상되지 않은 건전한 잎의 건중량을 조사하였다. 잎 손상률은 손상받지 않은 잎을 100%로 하여 계산하였으며, 건전한 잎의 건중량은 MV를 처리하지 않은 식물체 잎의 무게를 기준으로 하여 백분율로 계산하였다.

결과 및 고찰

잎 절편 수준에서의 Methyl Viologen (MV) 내성 분석

제초제 파라quat (methyl viologen, MV)은 PSI에서 광환원되어 전자를 산소로 전달하여 세포독성이 있는 산소 라디칼 ($O_2^{\cdot-}$)를 생성시켜 결과적으로 재산화되는 산화환원 (redox) 활성 물질로서 (Tepperman and Dunsmuir 1990; Slooten et al. 1995), 환경스트레스에 대한 내성을 증가시킨 형질전환 식물체의 산화스트레스 내성을 검정하는 산화스트레스원으로

많이 사용되고 있다 (Foyer et al. 1994; McKersie et al. 1996; Van Camp et al. 1996; Roxas et al. 1997; Oberschall et al. 2000).

Pot에서 약 8주 성장한 형질전환 감자식물체 5-7번째 잎을 취하여 0, 3, 5, 10 μ M MV 용액이 든 Petri dish에 띄워 48시간 배양하여 잎의 손상정도를 관찰하였다 (Figure 1). MV를 처리하여 광 조건에서 배양한 지 24시간 경과 후부터 잎의 손상이 관찰되기 시작하였다. 3 μ M MV를 처리한 SSA 식물체의 경우 NT 식물체에 비해 36시간 후에는 39.5%, 48시간 후에는 39% 적게 손상되었다 (Figure 1B). 5 μ M MV 처리에서는 SSA 식물체에서 29.3%, 22% 내성이 증가하였으며, 10 μ M MV를 처리하였을 경우 NT 식물체보다 26%, 11% 정도 적은 손상을 입었다 (Figure 1C, D). 그러나 MV를 처리하지 않은 경우 NT와 SSA 식물체 모두 이온전도도에 차이를 나타내지 않았다 (Figure 1A).

MV를 처리한 후 NT와 SSA 식물체의 가시적인 손상정도를 조사하였다. 3 μ M MV 처리시 두 식물체간의 가시적인 손상은 관찰되지 않았으나 NT 식물체의 경우 5 μ M MV 처리 96시간 경과 후 엽록소가 탈색되었고 10 μ M MV 처리구에서는 심한 손상이 나타났다. 그러나 SSA 식물체의 잎절편

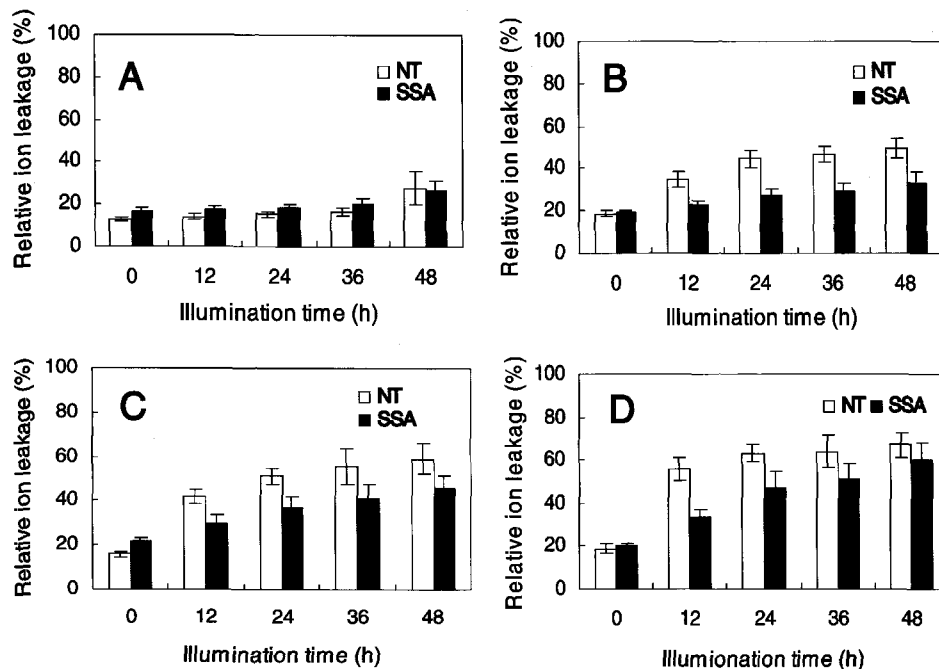


Figure 1. Analysis of cellular damage in MV-treated leaf discs of both NT and SSA plants (cv. Superior). Relative ion leakage from the leaf discs of NT and SSA plants floated on 0 (A), 3 (B), 5 (C), 10 μ M (D) MV solution was determined based on the measurement of electrolyte leakage over time post-treatment. The electrical conductivity of the MV solution was compared with the total conductivity of the solution following tissue destruction. Data are means \pm SE of three replicates. NT, non-transgenic plants; SSA, pSSA-K transformed plants.

은 녹색을 선명하게 유지하였다 (Figure 2). 일반적으로 수미 품종은 대서품종 보다는 여러 가지 환경스트레스에 덜 민감한 것으로 보고된 바 있다 (Tang et al. 2003). 본 연구에서 비슷한 결과를 관찰할 수 있었는데, 10 μM MV 농도로 12시간 처리하였을 때 대서의 경우는 80% 손상이 되었지만 (Tang 2005) 수미는 60% 정도 손상을 받은 것으로 나타났다. 이와 같은 결과로부터 SSA 식물체가 MV에 대해 내성을 갖은 것은 산화 스트레스 유도성 *SWPA2* 프로모터가 도입유전자인 SOD와 APX의 발현을 강하게 유도한 결과라 판단된다. 이것은 본 논문의 SSA 수미 식물체 제작에 이용된 pSSA-K 벡터가 도입된 다른 식물체 (대서 감자, 고구마)에서 SOD와 APX 유전자가 스트레스에 의해 강하게 발현되었을 뿐만 아니라 엽록체에서 높은 활성을 나타내어 산화스트레스에 내성이 증가된 것으로 확인된 바 있다 (Tang et al. 2006; Lim et al. 2007).

소식물체 수준에서의 Methyl Viologen (MV)에 대한 내성 분석

MV에 대한 내성을 식물체 성장으로 조사하기 위하여 기내에서 배양한 약 3 cm 크기의 shoot를 0.3 μM MV 첨가배

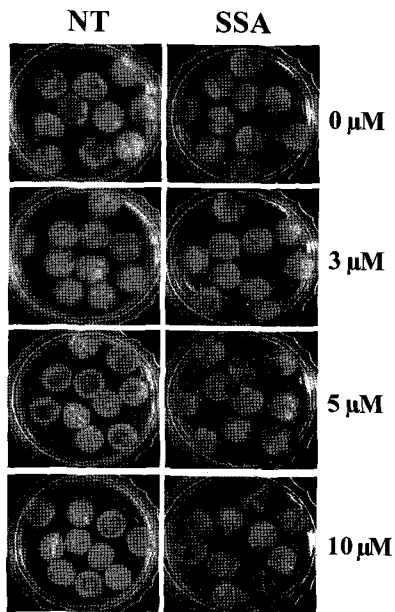


Figure 2. Differential visible damage in the leaf discs of NT and SSA plants (cv. Superior). Leaf discs were treated with 0, 3, 5, 10 μM MV for 96 hours. NT, non-transgenic plants; SSA, pSSA-K transformed plants.

지에서 24일 동안 배양한 후 뿌리 성장을 조사하였다. MV를 처리하지 않은 NT와 SSA 식물체의 경우 뿌리길이와 뿌리 건중량의 차이는 관찰되지 않았다 (Figure 3). 그러나 0.3 μM MV 처리 24일 후에 NT 식물체의 뿌리생장은 처리전에 비해 40% 감소하였으며 뿌리 건중량은 80% 감소하였다. 그러나 SSA 식물체의 경우 MV 처리에 의해 뿌리 생장은 10%, 뿌리 건중량은 53% 감소한 것으로 나타났다. 즉, SSA 식물체는 소식물체 수준에서도 MV에 의해 유도되는 산화스트레스에 대해 NT 식물체에 비해 뿌리길이는 75%, 뿌리 건중량에서는 34% 내성이 증가된 것으로 확인되었다.

식물체 수준에서의 MV에 대한 내성 분석

온실에서 4주 성장한 감자 식물체에 0, 250, 300, 350 μM MV를 각각 처리하고 5일 후에 스트레스에 대한 내성을 일

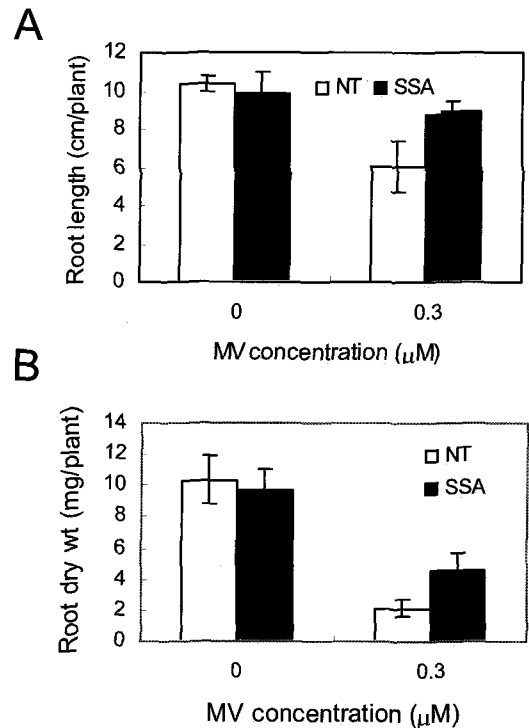


Figure 3. Effects of MV on root growth of NT and SSA plants (cv. Superior) at 24 days after treatment with 0, 0.3 μM MV. A, Root length; B, Root dry weight. Plantlets, about 3 cm in height, were transplanted into the test tubes containing MS medium with MV. The dry weight was measured after drying the sample in an oven at 70 $^{\circ}\text{C}$ for 48 hours. The root length was determined as the length from basal part to meristem part. Data are means \pm SE of three replicates. NT, non-transgenic plants; SSA, pSSA-K transformed plants.

의 손상 정도 및 상해를 받지 않은 건전한 잎의 건중량으로 조사하였다 (Figure 4). SSA 식물체는 MV 무처리에 비해 250, 300, 350 μM 농도에서 각각 7.5%, 8.8%, 및 12.5% 상해를 받았으나 NT 식물체는 같은 농도 처리시 18.8%, 32.5%, 48.8%로 훨씬 심한 손상을 받았다. 즉, 350 μM MV 처리시에 SSA 식물체의 내성은 NT 식물체보다 약 75% 높은 것으로 나타났다 (Figure 4A). MV를 처리한 후 상해를 받지 않은 건전한 잎의 건중량을 조사하였다. 350 μM MV를 처리하였을 때 NT 식물체의 건전한 잎의 건중량은 MV 처리전에 비해 34% 감소한 반면, SSA 식물체의 경우는 3.4%만이 감소하였다 (Figure 4B). 따라서 SSA 식물체는 높은 농도의 MV에 대해 내성이 증가하였음을 알 수 있다.

여러 농도의 MV를 처리한 지 5일 후에 나타난 가시적인 식물체의 손상을 조사하였다 (Figure 5). NT 식물체는 250 μM MV 처리 시에 잎에 반점이 나타나기 시작하였고 MV 농도

가 증가할수록 가시적인 손상정도가 심하게 나타났으며 이러한 손상은 어린 잎보다는 오래된 잎에서 관찰되었다. 그러나 SSA 식물체의 잎은 높은 농도의 MV 처리에서도 건전한 상태를 유지하였다.

SOD와 APX를 도입한 형질전환 감자 (품종 대서)가 MV에 의한 산화스트레스 및 고온 스트레스에 내성 증가를 보였으며, 이러한 내성증가는 도입한 항산화효소 유전자의 과발현에 의한 결과로 보고된 바 있다 (Tang et al. 2006). 이와 같은 결과는 동일한 벡터를 도입한 대서 품종과 고구마에서 확인된 바 있다 (Tang et al. 2006; Lim et al. 2007). 따라서 본 연구의 결과는 도입된 SOD와 APX가 MV에 의해 유도되는 활성산소를 효과적으로 제거하여 산화스트레스에 대한 내성이 증가된 것으로 사료된다. 향후 온도, 고염 스트레스 등 복합스트레스에 대한 내성을 조사하고 도입 유전자의 발현 및 효소 활성을 분석할 계획이다.

완두 SOD와 APX를 동시에 엽록체에 발현시킨 형질전환 담배 식물체 및 leaf disc가 MV에 대해 내성이 있음이 보고되었다 (Kwon et al. 2002). POD 유전자를 도입시킨 형질전환 담배 식물체의 leaf disc에 100 μM 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.

이상의 결과로부터 항산화효소 SOD 및 APX 유전자가 안정적으로 도입된 형질전환 감자 식물체는 MV에 의해 발생하는 산화스트레스에 내성이 있음이 확인되었다. 따라서 최근 들어 심각하게 나빠지는 환경에 대비하여 고염, 건조,

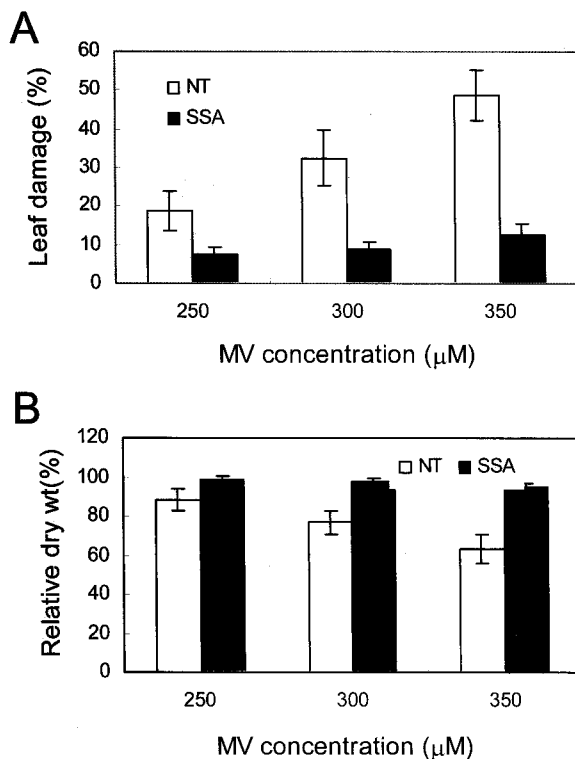


Figure 4. Effect of MV on the NT and SSA plants at 5 days after treatment with 0, 250, 300, or 350 μM MV. A, Quantitative estimate of visible damage that appeared on leaves from NT and SSA plants. B, Relative dry weight of leaves from non-damaged parts in NT and SSA plants. The percentage of dry weight was calculated on the basis of the content untreated plants (0 μM MV) under the same light conditions. Data are means \pm SE of three measurements. NT, non-transgenic plants; SSA, pSSA-K transformed plants.

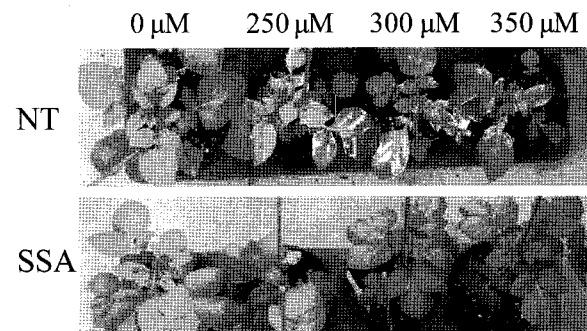


Figure 5. Differential visible damage in the leaves on NT and SSA potato plants (cv. Superior) at 5 day after treatment with different MV dosage (0, 250, 300, 350 μM). NT, non-transgenic potato plants; SSA, pSSA-K transformed plants.

저온 스트레스 등의 복합스트레스에 저항성을 가지는 감자 품종이 개발될 수 있을 것이다.

적 요

산화스트레스 유도성 *SWPA2* 프로모터 조절하에 항산화 효소 SOD와 APX 유전자를 동시에 엽록체에 발현시킨 형질 전환 감자 (품종 수미)를 대상으로 methyl viologen (MV) 처리에 의해 유도되는 산화스트레스 내성을 잎절편체, 소식물체 및 식물체 수준에서 조사하였다. 잎 절편에 3 μ M MV를 처리하였을 때 SSA 식물체의 잎절편체는 비형질전환 (NT) 식물체에 비해 40% 정도 상해를 적게 받았다. 소식물체 수준에서 MV에 의한 산화스트레스 내성을 조사하기 위하여 SSA감자 shoot을 0.3 μ M MV 첨가 배지에 배양하였을 때 뿌리의 성장에서 내성이 나타났다. 또한 온실에서 4주 생장한 식물체에 350 μ M MV를 처리하였을 경우에도 SSA 식물체는 NT 식물체에 비해 약 75% 손상을 적게 입은 것으로 나타났다. 추후 SSA 식물체를 이용하여 건조, 고온 등의 복합재해에 내성을 분석이 진행되어야 할 것이며 그 결과 복합스트레스 내성 감자 품종 (수미)을 개발할 수 있을 것으로 기대한다.

사 사

본 연구는 바이오21사업 연구비 지원 (20070301034015), 2007년도 과학기술부 재원으로 국제과학기술협력재단의 지원을 받아 수행된 연구결과이다.

인용문헌

Allen RD (1995) Dissection of oxidative stress tolerance using transgenic plants. *Plant Physiol* 107: 1049-1054
 Arakawa T, Chong DKX, Merritt JL, Langridge WHR (1997) Expression of cholera toxin B subunit oligomers in transgenic potato plants. *Transgenic Res* 6: 403-413
 Asada K (1999) The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50: 601-639
 Choi KH, Jeon JH, Kim HS, Joung YH, Cho SJ, Lim YP, Joung H (1996) Development of herbicide-resistant transgenic potato. *Korean J Plant Tissue Culture* 23: 161-165
 Chong DK, Langridge WH (2000) Expression of full-length

bioactive antimicrobial human lactoferrin in potato plants. *Transgenic Res* 9: 71-78
 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
 Inze D, Van Montagu M (1995) Oxidative stress in plants. *Curr Opin Biotechnol* 6: 166-172
 Kim KY, Kwon SY, Lee HS, Hur YK, Bang JW, Kwak SS (2003) 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
 Kwon SY, Jeong YJ, Lee HS, Kim JS, Cho KY, Allen RD, Kwak SS (2002) Enhanced tolerances 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
 Kwon SY, Choi SM, Ahn YO, Lee HS, Lee HB, Park YM, Kwak SS (2003) Enhanced stress-tolerance of transgenic tobacco plants expressing a human dehydroascorbate reductase gene. *J Plant Physiol* 160: 347-353
 Lim S, Kim YH, Kim SH, Kwon SY, Lee HS, Kim JS, Cho KY, Paek KY, Kwak SS (2007) Enhanced tolerance of transgenic sweetpotato plants that express both CuZnSOD and APX in chloroplasts to methyl viologen-mediated oxidative stress and chilling. *Mol Breeding* 19: 227-239
 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
 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
- Tang Li (2005) Development and characterization of transgenic potato plants with enhanced tolerance to environmental stress. PhD thesis, Chungnam National University, Daejeon
- Tang Li, Kwon SY, Kim SH, Kim JS, Choi JS, Cho KY, Sung CK, Kwak SS, Lee HS (2006) Enhanced tolerance of transgenic potato plants expressing both superoxide dismutase and ascorbate peroxidase in chloroplasts against oxidative stress and high temperature. *Plant Cell Rep* 25: 1380-1386
- Tang Li, Kwon SY, Kwak SS, Sung CK, Lee HS (2003) Susceptibility of two cultivars to various environmental stresses. *Korean J Plant Biotechnol* 30: 405-410
- Tang Li, Kwon SY, Kwak SS, Sung CK, Lee HS (2004a) Selection of transgenic potato plants expressing both CuZnSOD and APX in chloroplasts with enhanced tolerance to oxidative stress. *Korean J Plant Biotechnol* 31: 109-113
- Tang Li, Kwon SY, Yun DJ, Kwak SS, Lee HS (2004b) Selection of transgenic potato plants expressing NDP kinase 2 gene with enhanced tolerance to oxidative stress. *Korean J Plant Biotechnol* 31: 191-195
- 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
- Van Camp W, Capiou K, Van Montague 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
- Youm JW, Jeon JH, Jung JY, Lee BC, Kang WJ, Kim MS, Kim CJ, Joung H, Kim HS (2002) Production of VP6 gene into potato plants by Agrobacterium-mediated transformation and analysis of VP6 expression in transgenic potatoes. *Korean J Plant Biotech* 29: 93-98
- 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 sweet-potato peroxidases. *J Plant Physiol* 156: 504-509

(접수일자 2007년 10월 12일, 수리일자 2007년 11월 9일)