

## 자외선-B 스트레스에 대한 담배 잎의 광합성 능의 변화

이해연\* · 박연일<sup>1)</sup> · 홍영남<sup>2)</sup>

서울대학교 기초과학연구원, <sup>1)</sup>충남대학교 생명과학부, <sup>2)</sup>서울대학교 생명과학부  
(2007년 8월 20일 접수, 2007년 9월 21일 수리)

### Effects of Ultraviolet-B Radiation on Photosynthesis in Tobacco (*Nicotiana tabacum* cv. Petit Havana SR1) Leaves

Hae-Youn Lee\*, Youn-Il Park<sup>1)</sup>, and Young-Nam Hong<sup>2)</sup> (The Research Institute of Basic Sciences, Seoul National University, Seoul, 151-742, Korea; <sup>1)</sup>Chungnam National University, Taejeon, 305-764, Korea; <sup>2)</sup>Seoul National University, Seoul, 151-742, Korea)

**ABSTRACT:** The effect of ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthesis was studied by the simultaneous measurements of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll (Chl) fluorescence in tobacco leaves. When the tobacco leaves were treated with UV-B (1 W·m<sup>-2</sup>), the maximal photosynthetic O<sub>2</sub> evolution (P<sub>max</sub>; 4.60 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>) at 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> was decreased with increasing time of UV-B treatment, showing 80% decline after 4 h treatment. Chl fluorescence parameters were also affected by ultraviolet-B. F<sub>o</sub> was increased while both F<sub>m</sub> and F<sub>v</sub> were decreased, resulted in the decreased of photochemical efficiency of PSII (F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>). Non-radiative dissipation of absorbed light as heat as estimated as NPQ (F<sub>m</sub>/F<sub>m</sub>' - 1) was also decreased with increasing time of UV-B treatment, while the extent of photochemical quenching (qP) was not changed. Thus, the ratio of (1-qP)/NPQ parameter was also increased with increasing time of UV-B treatment, indicating PSII is under the threat of photoinhibition. The results indicate that UV-B primarily decreases the capacity to dissipate excitation energy by trans-thylakoid pH, which in turn inhibits PSII activity.

**Key Words:** Ultraviolet-B Radiation, photosynthesis, Chlorophyll fluorescence, Photosystem II, Photochemical quenching (qP), Non-photochemical quenching (NPQ)

### 서 론

자연 상태에서 빛은 식물의 생장에 필수적인 요소이나 과다해질 경우 광합성 기구에 영향을 미쳐 광합성 효율이 감소되고 결국에는 생장이 저해된다. 광합성 생물에서 빛에 의해 광합성 능이 감소될 때 이러한 현상을 광억제라 한다<sup>1)</sup>. 광억제에 의해 주로 손상되는 부위는 광계II의 D1 단백질로 과도한 에너지는 D1단백질에 산화적인 손상을 가해 광계II를 통한 전자 전달 흐름에 영향을 미치는 것으로 보고되고 있다<sup>2-4)</sup>. 하지만 이러한 광억제 현상은 식물에게 전달되는 빛의 양뿐만 아니라 빛의 종류에 따라 서로 다르게 나타난다<sup>5,6)</sup>. 특히, 인구 증가와 산업화로 인해 중금속 및 대기 오염물질 등이 생태계로 꾸준히 방출되고 있으며 이로 인해 대기 중의 오존층이

파괴되고 그 결과 지구 표면으로 도달하는 자외선 양이 늘어나고 있다. 증가된 자외선은 식물의 광합성, 암호흡, 생장 발달 및 형태 등과 같은 생리·생화학적 과정에 손상을 입혀 식물의 생산성을 감소시킨다<sup>7-10)</sup>. 그 중 자외선-B(280-320 nm)는 총 태양에너지 복사의 약 1.5%를 차지하지만<sup>11)</sup> 대기의 혼탁도, 성층권의 오존 농도와 같은 요인에 의해 그 양이 변화될 수 있으며 최근 에어로졸 분무기나 냉장고의 냉매로 흔히 사용되는 프레온 사용의 증가로 인해 성층권의 오존 농도가 감소되어 지구 표면에 도달하는 자외선-B 복사량이 증가되고 있다. 즉, 대기 오염에 의해 성층권의 오존 농도가 1% 정도 감소하면 지구 표면에 도달하는 자외선-B 복사량은 2%나 증가되어 지구상의 많은 생물에 유해한 영향을 미치는 것으로 보고되고 있다<sup>12)</sup>. 자외선-B로 인해 주로 손상되는 부위와 광합성 효율이 감소되는 원인으로는 광억제 현상과 유사한 광계II의 손상을 들 수 있는데 한 예로, 30 Wm<sup>-2</sup> 정도의 자외선에 의해 물의 산화에 관여하는 Mn-cluster가 손상을 입게

\*연락처:

Tel: +82-2-880-6679 Fax: +82-2-872-6881  
E-mail: haeyoun@snu.ac.kr

되면 D1 단백질의 분해가 촉진되고 LHCP II가 변형되며 이후 일련의  $Q_A$ 가 손상되어 전자 전달률이 감소되는 것으로 알려져 있다<sup>13,14</sup>. 이 외에 광계II의 일차적인 전자 수용체인  $Q_A$ , 이차 수용체인  $Q_B$ , plastoquinone/plastoquinol, P680 그리고 TyrZ 또한 자외선에 의해 영향을 받는 것으로 보고되고 있다<sup>13-15</sup>. 한편, D2 단백질은 자외선에 의해 거의 영향을 받지 않는 것으로 보고되고 있으나 몇몇의 실험결과에서는 손상을 받는 것으로 나타났다<sup>16</sup>. 또한 자외선은 루비스코 활성을 감소시켜 암호흡에도 영향을 미치는 것으로 보고되고 있으며<sup>17,18</sup> DNA, 단백질, 그리고 광합성 색소 등에 의해 직접적으로 흡수되어지는 자외선-B는 시클로부탄 피리미딘 이합체와<sup>19</sup> 피리미딘 피리미돈 이합체를 형성하고 복제와 전사에도 심각한 영향을 미치는 것으로 알려져 있다<sup>9,20</sup>. 이러한 자외선에 의한 손상으로부터 광합성 기구가 회복되기 위해서는 저광 수준의 빛이 필요하고, D1 단백질 합성 억제제로 사용되는 lincomycin에 의해 광계II의 회복이 저해되는 것으로 보아 새로운 D1 단백질의 합성과 재생성된 광계III가 재조립되는 과정이 필요한 것으로 생각되고 있다<sup>21</sup>.

위에서 언급한 바와 같이 자외선에 의해 영향을 받는 부위가 식물의 종과 조건에 따라 다양하게 나타나며 일련의 과정들이 어떠한 순서로 일어나는지는 정확히 밝혀지지 않았다. 따라서 본 연구에서는 자외선-B가 담배 식물의 광합성 능에 어떠한 영향을 미치는 가와 자외선-B에 의해 우선적으로 영향을 받는 부위를 식물의 엽록소 형광과 산소 발생을 통하여 조사하였다.

## 재료 및 방법

### 시험 재료

본 실험에서는 야생형 담배(*Nicotiana tabacum* cv. Petit Havana SR1)를 사용하였다. 4°C 암소에 보관한 종자를 크기와 형태가 비슷한 것을 선별하여 140 g의 볼상토(바이오프리그 #2, 흥농종묘, 한국)와 증류수가 포함된 폴리에틸렌 용기에 파종하여 발아시킨 후 크기와 모양이 비슷한 담배를 선별하여 지름이 10 cm인 플라스틱 화분에 옮겨 심었다. 생장시의 환경 조건은 16h/8h의 광/암주기를 주면서 25°C의 온도 및  $110 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 광양자선속밀도 조건의 실내 배양기서 물을 공급하여 재배하였다.

### 자외선-B 처리

일정한 온도(25°C)가 유지되는 실내배양기(growth chamber)에서 페트리디쉬(petridish)에 원판 모양의 잎절편을 띄운 후 빛이 있는 상태에서 자외선-B를 처리하였다. 본 실험에서 사용한 자외선 광도는  $1 \text{ W/m}^2$ 로 서울 지역에서 5월에 측정된 일일 최대 양  $0.9 \text{ W/m}^2$ 보다 약간 높은 광량으로 조정하였다. 자외선-B 처리를 위한 광원으로는 UV-B 램프(XX-15B, Spectronics Corporation, USA)를 사용하였으며 처리시간

은 0~4시간이었다. 자외선-B의 광도는 Digital Radiometer (DRC-100X, Spectronics Corporation, USA)로 측정하였다.

### 산소 발생 측정

산소 발생은 잎절편을 산소 발생 측정기(Oxygen Electrode Chamber; Model LD2, Hansatech, England)에 넣어 25°C 기체 상태에서 측정하였다. 광합성을 위한 기질로 사용되는 이산화탄소는 1 M carbonate/bicarbonate 완충용액(pH 9)을 스폰지에 적셔 공급하였다<sup>22</sup>. 산소 발생 측정기에 잎절편을 넣고 30분 동안 방치하여 산소 전극을 안정화시켰다. 이때 나타나는 호흡 기울기를 통해 안정화된 상태를 확인한 뒤 빛을 조사하여 산소 발생을 측정하였다. 산소 발생 측정기의 윗부분은 산소 발생과 형광을 동시에 측정할 수 있게 하기 위하여 PAM system (Pulse Amplitude Modulation Fluorometer, H. Walz, Effeltrich, FRG)의 광원 줄기(fiber optic light guide)가 맞도록 변형되어 있어 산소 발생을 위한 광원으로 PAM system을 사용하였다. 광합성을 구동시키는 활성광(Actinic Light)은 PAM system의 KL 1500 lamp를 사용하였다.

### 실은 엽록소 형광 측정

광계II에 의한 엽록소 형광 유도는 PAM system (Pulse Amplitude Modulation Fluorometer, H. Walz, Effeltrich, FRG)을 이용하여 측정하였다. 자외선 처리 후 잎절편을 산소 발생 측정기(Oxygen Electrode Chamber; Model LD2, Hansatech, England) 안에서 30분 동안 암적응을 시켰다. 일정 형광 측정은 PAM 101로 조사하고, 광합성을 구동하는 활성광은 KL 1500 lamp에 Schott RG 630 필터를 사용하여 630 nm 이상의 적색광을 사용하였다. 포화광으로는 KL 1500 lamp를 사용하여 광계II의 일차적인 수용체인  $Q_A$  풀을 완전히 환원시킬 수 있는  $3700 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 광량을 PAM 103을 통하여 일정 시간 간격으로 조사하였다. 엽록소 형광 소멸은 actinic light 조건에서 잎 절편이 지속적으로 광합성을 수행하는 동안 포화광을 조사하여 분석하였다. 비광화학 소멸 계수는 Schreiber 등<sup>23</sup>의 정의에 따라 계산하였다.

$$\text{NPQ(nonphotochemical quenching)} = (\text{Fm}' - \text{Fm}') / \text{Fm}'$$

$$\Phi_{\text{PSII}}(\text{effective quantum yield of PSII}) = (\text{Fm}' - \text{F}) / \text{Fm}'$$

### 엽록소 정량

막자사발에 지름이 1.7 cm인 잎 절편과 3 ml의 5 mM HEPES가 포함된 80% 아세톤 완충용액을 넣은 후 잎을 마쇄하였다. 아세톤 완충용액으로 최종 부피를 5 ml로 맞춘 후 3500 rpm에서 5분간 원심 분리하여 잎으로부터 엽록소를 추출하였다. Porra 등<sup>24</sup>의 방법에 의하여 엽록소 a, 엽록소 b 및 총 엽록소량을 계산하였다.

엽록소 a =  $13.71A_{663.6} - 2.85A_{646.6}$   
 엽록소 b =  $22.39A_{646.4} - 5.42A_{663.6}$   
 총 엽록소량 =  $19.54A_{646.6} + 8.29A_{663.6}$

**결과 및 고찰**

**산소 발생**

광자선속밀도에 따른 각각의 잎의 광합성 반응은 다양한 환경에서 자란 식물체의 차이를 설명해주는 좋은 파라미터이다. Bjorkman 등<sup>25)</sup>은 *Atriplex patula*를 식물 배양기내에서 16시간 광주기를 주면서 각기 다른 광도 : 높은( $920 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 중간( $290 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 그리고 낮은( $92 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 광량에서 성장시켰다. 그 결과 높은 광량에서 자란 잎인 경우 다른 중간 광과 낮은 광량에서 자란 식물체에 비해 더 높은 호흡률과, 광 보상점(Light compensation)을 보였으며 광합성도 가장 높은 광량에서 포화된 것으로 나타났다. 따라서 본 실험에서도 실내 배양기 조건의 광량에서 자란 담배 식물체의 광자선속밀도(photon fluence rate, PFR)에 따른 광합성 특성을 조사하기 위하여 광량에 따른 산소발생을 조사하였다. Fig. 1에서 보는 바와 같이 담배 잎의 산소 발생은 대략  $300\text{-}400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 의 광량에서 포화되는 것으로 나타났으며 이 때 포화광에서의 산소 발생은  $6.70 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 였다. 식물의 성장에 영향을 미치는 여러 가지 요인 들 중에 빛에 대한 효과를 보고한 논문에 따르면 낮은 광량( $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )에서 자란 완두는  $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 의 광량에서, 중간 정도( $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )의 광량에서 자란 완두는  $450 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 정도에서 광합성 능이 포화되는 것으로 나타났다<sup>26)</sup>.

**자외선-B 처리에 따른 산소발생 및 호흡률의 변화**

자외선-B가 담배 식물체의 광합성 능에 미치는 영향을 알아보기 위하여 잎 절편에 자외선을 시간을 달리하여 처리한

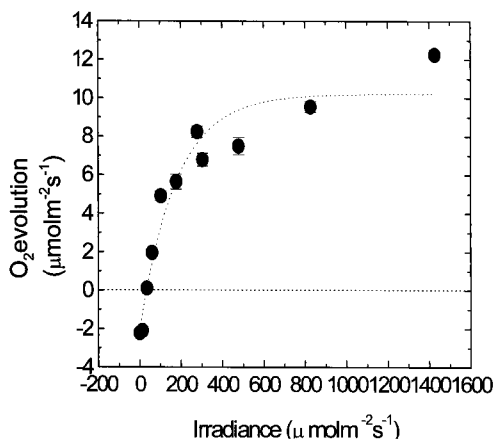


Fig. 1. Light response curves of net CO<sub>2</sub>-saturated rates of oxygen evolution from leaves of tobacco grown under an irradiance of  $110 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

후 산소발생을 통해 측정되는 Pmax를 조사하였다. Fig. 2a에서 보는 바와 같이 자외선-B 스트레스가 길어짐에 따라 감소되는 경향을 보이며, 1시간 처리 시 14%, 2시간은 67% 그리고 4시간을 처리한 경우  $0.71 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 자외선-B를 처리하지 않은 대조구의 산소 발생( $4.60 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )에 비해 대략 80%의 감소를 보였다.

식물은 광합성을 통해 탄수화물을 만들고 호흡 과정에 의해 탄수화물을 소비하면서 식물의 성장과 발달 그리고 유지에 필요한 에너지를 얻게 된다. 따라서 식물에게 있어서 광합성과 더불어 호흡 과정은 중요한 과정이며 식물의 생산량과도 밀접하게 관련이 있다. Fig. 2b에서 보면 호흡률의 경우 자외선 스트레스가 증가함에 따라 감소되는 경향을 보이며 대조구  $4.55 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 에 비해 스트레스를 4시간 처리했을 때  $2.27 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 로 대조구에 비해 1/2배정도 감소되는 것으로 나타났다. Krause 등<sup>27)</sup>에 의하면 음지에서 적응된 열대성 유식물에 자외선을 처리한 경우 이산화탄소 흡수율과 암호흡율이 감소되는 것을 관찰하였으며 이러한 이산화탄소 흡수율의 감소는 엽록체 내의 효소 반응이 제한되어 야기되는데 이는 자외선 하에서 루비스코(Rubisco)와 같은 효소 단백질이 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>와 같은 활성 산소 중에 의해 손상되기 때문이라고 보고하였다.

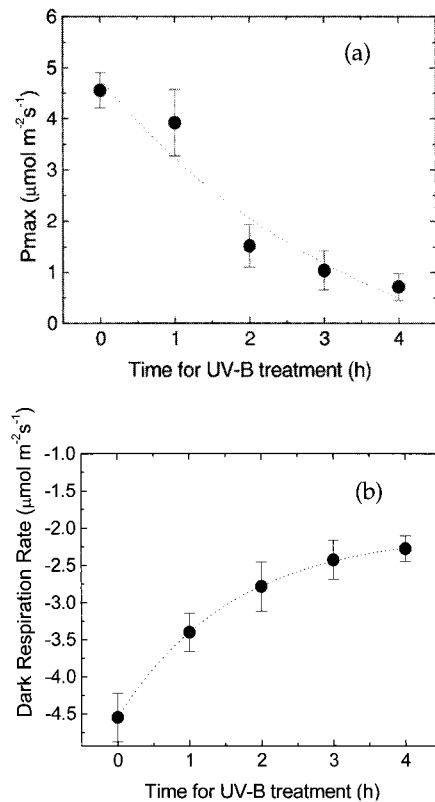


Fig. 2. Changes in the Pmax (a) and dark respiration (b) in the UV-B treated tobacco leaves. Data presented are mean values  $\pm$  S.E. for 5 measurements.

### 엽록소 함량 변화

자외선-B 처리에 의해 담배의 광합성 능이 감소되는 이유 중 하나는 아마도 Table 1에서 보는 바와 같이 자외선에 의해 엽록소가 감소되었기 때문인 것으로 보인다. 자외선-B를 3시간 처리했을 때까지는 광합성 색소인 엽록소 a, b의 양이 변하지 않았다(Table 1). 이는 담배 식물체의 경우 자외선-B를 처리한 후 초기에 감소되는 광합성 능이 엽록소 양과는 무관하게 감소되는 것을 의미한다. 그러나 자외선-B를 4시간 처리 했을 때 엽록소 a가 대략 10% 감소된 반면, 엽록소 b는 자외선-B를 4시간 처리했을 때까지 거의 변화가 없는 것으로 나타났다.

### 자외선-B 스트레스에 따른 형광 값의 변화

담배 식물체의 자외선-B 처리 대한 반응 변화를 알아보기 위하여 자외선-B를 잎 절편에 처리한 뒤 엽록소 형광을 측정하였다. 주로 엽록소 a에서 방출되는 엽록소 형광과 광합성 메커니즘 사이의 관계는 1931년 Kautsky가 암적응된 잎에 빛이 조사될 경우에 독특한 양상으로 형광이 방출된다는 것을 밝힘으로써 연구되기 시작한 이후 광합성의 생물·물리학적 측면을 측정하는데 편리하게 사용되어져 왔다<sup>28)</sup>. 반응중심이 열려 있을 때의 최소 형광을 Fo라고 하며 광계 II에 있는 엽록소 a 분자가 들뜬 후 에너지가 반응중심으로 이동하기 이전에 나오는 형광을 말한다. QA를 완전히 환원시킬 수 있는 포화광을 조사했을 때 유도되는 최대 형광을 Fm이라 하며 Fm에서 Fo를 빼준 값을 Fv라 한다. 일반적으로 Fo와 Fv/Fm은 광계II의 활성을 나타내주는 지표로 환경 스트레스에 대한 식물의 반응 양상을 측정하는데 사용되며 광계II가 손상을 입게 되면 Fo의 증가와 함께 Fv/Fm이 감소된다. 따라서 Fo의 변화는 광계II 안테나의 구조적 변화를 나타내주는 반면, Fv/Fm은 광계II에서 들뜬 에너지 포획 능력을 나타내준다. Fig. 3a에서 보는 바와 같이 자외선-B 스트레스가 진행됨에 따라 Fv/Fm이 감소되는 경향을 보이며 대조구의 경우 0.77인 반면, 자외선-B를 4시간 처리하였을 때 Fv/Fm의 값이 0.43 정도로 스트레스를 처리하지 않았던 잎에 비해 40% 정도 감소되었다. 광계II의 광양자 수율(QY) 나타내는  $\Phi_{PSII}$ 는 대조구의 경우 0.11였

Table 1. Changes in the amount of chlorophyll after UV-B treatment in tobacco leaves.

Time (h)	Chl a	Chl b	Chl content ( $\mu\text{mol}/\text{m}^2$ )
0	5.48 ± 0.45	1.89 ± 0.18	160 ± 13
1	5.16 ± 0.50	1.85 ± 0.14	152 ± 13
2	5.47 ± 0.42	1.91 ± 0.08	161 ± 9
3	5.48 ± 0.45	1.92 ± 0.13	161 ± 12
4	4.95 ± 0.46	1.74 ± 0.36	145 ± 17

\* Data presented are mean values ± S.E. for 5 measurements.

고, 자외선-B를 4시간 처리했을 때는 0.09로 자외선-B를 처리하지 않은 담배 잎에 비해 대략 20% 감소하였다(Fig. 3b).

이러한 자외선에 의한 광계II의 손상은 Fo의 증가와 Fm의 감소를 수반하는데 본 실험에서도 자외선-B 스트레스가 진행됨에 따라 Fo는 증가한 반면 Fm은 감소하는 경향을 보였다(Fig. 4a, 4b). Fm의 경우 자외선-B를 4시간 처리했을 때 5.73으로 대조구 11.23에 비해 50% 정도 감소하였고 Fo는 4시간 처리 시 3.27로 대조구 2.1에 비해 56% 증가하였다. 반응 중심에 에너지를 전달할 수 없는 엽록소 분자들이 많아지면 Fo는 증가하는데 대체적으로 식물이 스트레스를 받을 때 증가되는 것으로 보고되고 있다<sup>29)</sup>. 특히 빛이 있는 상태에서 자외선-B를 처리할 경우 광계II의 D1/D2 단백질의 손상이 가속화되므로<sup>30)</sup> 본 실험에서 Fo의 증가는 자외선-B 스트레스로 인해 광계II의 반응중심이 손상되었거나 혹은 안테나로부터 반응중심으로의 들뜬 에너지의 전이가 지체되기 때문인 것으로 생각된다. 자외선-B에 대한 손상 정도를 측정하는데 있어 사용되는 다른 지표로 Fv를 들 수 있는데 스트레스가 진행됨에 따라 감소하는 Fv는 손상된 반응 중심(Reaction Center)에서 형광 소광자(quencher)가 형성되기 때문이라고 알려져 있다<sup>31)</sup>. 본 실험에서도 자외선-B 스트레스가 진행됨에 따라 Fv가 감소되는 경향을 보였으며 자외선-B를 4시간 처리했을 때 Fv값이 2.47로 대조구 9.13에 비해 70% 정도 감소되었다(Fig. 4c).

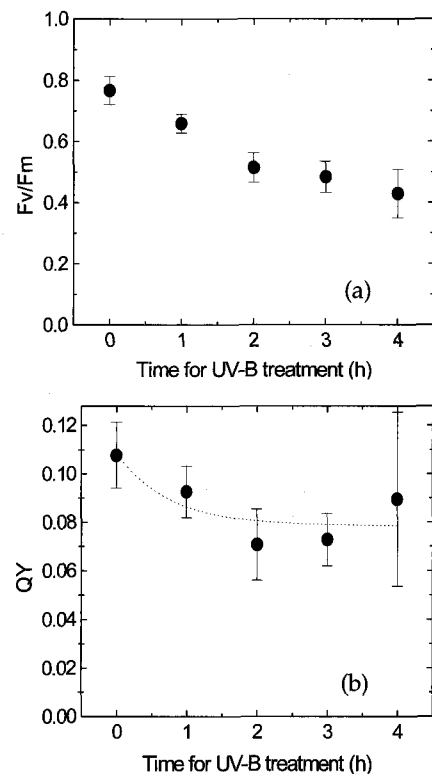


Fig. 3. Changes in the maximal photochemical efficiency of PSII (Fv/Fm) (a) and quantum yield (QY) (b) in the UV-B treated tobacco leaves.

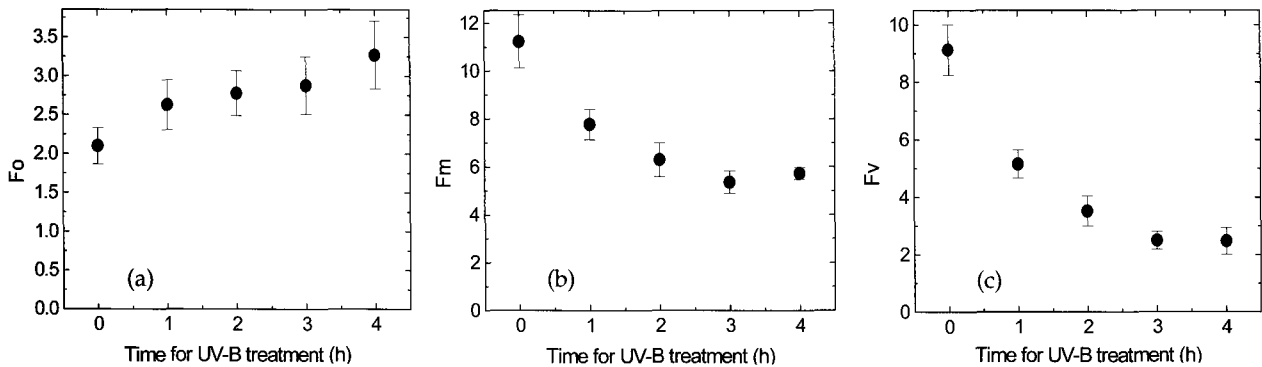
**자외선-B 스트레스에 따른 엽록소 형광 소멸의 변화**

식물은 흡수된 빛을 광화학 반응에 이용하거나 비광화학적 과정을 통해 에너지를 발산 시키기 때문에 광화학적 소멸과 비광화학적 소멸을 측정하여 담배 식물체의 에너지 분산의 변화를 조사하였다. 환원되어 있던 QA가 산화되면서 엽록소 형광이 감소되는 성분을 광화학 소멸이라하며 이러한 반응은 광화학적 소멸을 통한 들뜬 에너지의 광화학 반응계로의 이동을 촉진한다. 비광화학적 소멸은 엽록체의 루멘과 스트로마간의 pH의 차이를 나타내주며 잎의 에너지 상태나 광계II의 광양자 효율을 조절하는데 중요한 역할을 하고 광역제로 인한 손상으로부터 광계II를 보호한다고 보고되고 있다<sup>32)</sup>. Fig. 5a에서 광화학적 소멸(qP)은 대조구나 자외선-B를 4시간 처리했을 때 거의 차이가 없는 것으로 나타났으나 틸라코이드 막을 가로질러 형성되는 ΔpH와 밀접한 관련이 있는 비광화학적 소멸(NPQ)은 스트레스가 진행됨에 따라 감소되는 경향을 보이며 자외선-B를 4시간을 처리했을 때 0.53으로 대조구 1.78에 비해 70% 감소되었다(Fig. 5b). 광화학적 소멸과 안테나 소멸(antenna quenching)을 진행시키는 능력간의 평형상태를 말해주는 (1-qP)/NPQ는 이전에 광계II의 빛 스트레스에 대

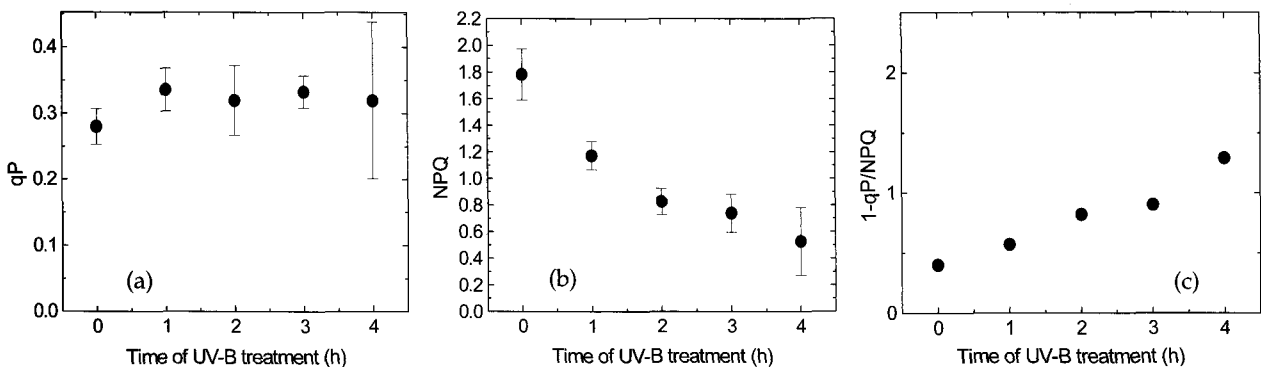
한 민감성을 나타내주는 지표로 사용되어 왔다<sup>4)</sup>. 본 실험의 결과를 보면 자외선-B 스트레스가 진행됨에 따라 두 메커니즘간의 평형상태가 유지되지 못하고 흥분압(excitation pressure)의 증가와 함께 자외선에 대한 광계II의 민감성이 증가하는 것으로 나타났다(Fig. 5c). 따라서 본 실험에서는 자외선-B에 의해 QA의 재산화를 통한 에너지 분배는 영향을 받지 않았으나 ΔpH와 밀접한 관련이 있는 비광화학적 소멸(NPQ)이 감소되는 것으로 보아 틸라코이드막을 가로질러 형성되는 ΔpH에 의한 에너지 분배가 제대로 이뤄지고 있지 않은 것으로 생각된다. 비광화학적 소멸을 나타내는 qE, qT, qI 등은 여러 스트레스에 의한 생리적 조건에 따라 다르게 나타나며 주로 qE에 의한 영향을 가장 많이 받는다<sup>33)</sup>. 감소되는 비광화학적 소멸은 자외선-B 스트레스에 의해 ATPase가 영향을 받아 ΔpH의 형성을 저하시킨다는 보고도 있다<sup>34)</sup>.

**감사의 글**

이 논문은 2004년도 한국학술진흥재단의 지원에 의하여 연구되었음(KRF-2004-050-C00020).



**Fig. 4.** Changes in various Chl fluorescence parameters in the UV-B treated tobacco leaves: the initial (Fo) (a), maximal (Fm) fluorescence (b) and the variable (Fv) fluorescence(c). Fo, Fm and Fv are given in arbitrary units. Data presented are mean values ± S.E. for 5 measurements.



**Fig. 5.** Changes in the photochemical quenching (qP) (a), nonphotochemical quenching (NPQ) (b) and (1-qP)/ NPQ (c) in the UV-B treated tobacco leaves. Data presented are mean values ± S.E. for 5 measurement.

## 참고문헌

1. Aro, E. M., Virin, I., and Andersson, B. (1993) Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover, *Biochim. Biophys. Acta* 1143, 113-134.
2. Barber, J. 1995. Molecular basis of the vulnerability of photosystem II to damage by light, *Aust J Plant Physiol.* 22, 201-208.
3. Chow, W. S. (1994) Photoprotection and photoinhibitory damage, *Advances in Molecular and Cell Biology* 10, 151-196.
4. Osmond, C. B. (1994) What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker N. R. and Bowyer J. R. (eds) *Photoinhibition of photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field*, pp. 1-24. BIOS Scientific Publishers, Oxford.
5. Adamska, I., Ohad, I., and Klopstech, K. (1992) Synthesis of the early light-inducible protein is controlled by blue light and related to light stress, *Proc Natl Acad Sci USA.* 89, 2610-2613.
6. Roleda, M. Y., Wiencke, C., and Luder, U. H. (2006) Impact of ultraviolet radiation on cell structure, UV-absorbing compounds, photosynthesis, DNA damage, and germination in zoospores of Arctic *Saccorhiza dermatodea*, *J. Exp. Bot.* 57, 3847-856.
7. Sisson, W. B. and Caldwell, M. M. (1976) Photosynthesis, dark respiration, and growth of *Rumex patientia* L. exposed to ultraviolet irradiance (288-15 nm) simulating a reduced ozone column, *Plant Physiol.* 58, 563-568.
8. Teramura, A. H., Biggs, R. H., and Kossuth, S. (1980) Effect of ultraviolet-B irradiance on soybean II. Interaction between ultraviolet-B and photosynthetically active radiation on net photosynthesis, dark respiration, and transpiration, *Plant Physiol.* 65, 483-488.
9. Quate, F. E., Sutherland, B. M., and Sutherland, J. C. (1992) Action spectrum for DNA damage in alfalfa lowers predicted impact of ozone depletion, *Nature* 358, 576-578.
10. Caldwell, C. R. (1993) Ultraviolet-induced photodegradation of cucumber (*Cucumis sativus* L.) microsomal and soluble protein tryptophanyl residues in vitro, *Plant Physiol.* 101, 947-953.
11. Frederick, J. E., Snell, H. E., and Haywood, E. K. (1989). Solar ultraviolet radiation at the earth's surface, *Photochem. Photobiol.* 50, 443-450.
12. Murali, N. S. and Teramura, A. H. (1985). Effects on ultraviolet-B irradiance on soybean. VI. Influence of phosphorus nutrition on growth and flavonoid content. *Physiol. Plant.* 63, 413-416.
13. Greenbreg, B. M., Gaba, V., Canaani, O., Malkin, S., Mattoo, A. K., and Edelman, M. (1989) Separate photosensitizers mediate degradation of the 32-kDa photosystem II reaction center protein in the visible and UV spectral regions, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 86, 6617-6620.
14. Melis, A., Nemson, J. A., and Harrison, M. A. (1992) Damage to functional components and partial degradation of photosystem II reaction center proteins upon chloroplast exposure to ultraviolet-B radiation, *Biochim. Biophys. Acta* 1100, 312-320.
15. Renger, G., Volker, M., Eckert, H. J., Fromme, R., Hohm-Veit, S., and Gräber, P. (1989) On the mechanism of photosystem II deterioration by UV-B irradiation., *Photochem. Photobiol.* 49, 97-105.
16. Jensen, M. A. K., Gaba, V., Greenberg, B. M., Mattoo, A. K., and Edelman, M. (1996) Low threshold levels of ultraviolet-B in a background of photosynthetically active radiation trigger rapid degradation of the D2 protein of photosystem II, *Plant J.* 9, 693-699.
17. Strid, Å., Chow, W. S., and Anderson, J. M. (1990) Effects of supplementary ultraviolet-B radiation on photosynthesis in *Pisum sativum*, *Biochim. Biophys. Acta* 1020, 260-268.
18. Jordan, B. R., Chow, W. S., Strid, A., and Anderson, J. M. (1991) Reduction in cab and psb A RAN transcriptions in response too supplementary ultraviolet-B radiation, *FEBS Lett.* 284, 5-8.
19. Teramura, A. H. (1980) Effect of ultraviolet-B irradiance on soybean. I. Importance of photosynthetically active radiation in evaluating ultraviolet-B irradiance effects on soybean and wheat growth, *Physiol. Plant.* 48, 333-339.
20. Mitchell, D. L. and Nairn, R. S. (1989) The biology of the (6-4) *photoproduct*. *Photochem. Photobiol.* 49, 805-819.
21. Bergo, E., Segalla, A., Glacometti, G. M., Tarantino, D., Soave, C., Andreucci, F., and Barbato, R. (2003) Role of visible light in the recovery of photosy-

- stem II structure and function from ultraviolet-B stress in higher plants, *J. Exp. Bot.* 54, 1665-1673.
22. Öquist, G., Chow, W. S., and Anderson, J. M. (1992) Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II, *Planta* 186, 450-460.
  23. Schreiber, U., Schliwa, U., and Bilger, W. (1986) Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer, *Photosynth. Res.* 10, 51-62.
  24. Porra, R. J., Thompson, W. A., and Kriedemann, P. E. (1989) Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophyll and b with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll by atomic absorption spectroscopy, *Biochim. Biophys. Acta* 975, 384-394.
  25. Bjorkman, O., Boardman, N. K., Anderson, J. M., Thorne, S. W., Goodchild, D. J., and Phiotis, N. A. (1972) Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplasts components and structure, *Carnegie Inst. Wash. Year Book* 71, 115-35.
  26. Park, Y. I., Chow, W. S., and Anderson, J.M. (1995). Light inactivation of functional photosystem II in leaves of peas grown in moderate light depends on photon exposure, *Planta* 196, 401-411.
  27. Krause, G. H., Grube, E., Virgo, A., and Winter, K. (2003) Sudden exposure to solar UV-B radiation reduces net CO<sub>2</sub> uptake and photosystem I efficiency in shade-acclimated tropical tree seedlings, *Plant Physiol.* 131, 745-752.
  28. Holzwarth, A. R. (1987) Picosecond fluorescence spectroscopy and energy transfer in photosynthetic antenna pigments, *In the Light Reactions*, J. Bafber (ed.), Elsevier, Amsterdam. p.95-158.
  29. Critchley, C. and Smillie, R. M. (1981) Leaf chlorophyll fluorescence as an indicator of high light stress(photoinhibition) in *Cucumis sativa* L., *Aust. J. Plant Physiol.* 8, 133-141.
  30. Isabelle, B. J., Dube, S. K., Jansen, A. D., Edelman, M., and Mattoo, A. K. (2000) Ultraviolet- B radiation impacts light-mediated turnover of the photosystemic reaction center heterodimer in *Arabidopsis* mutants altered in phenolic metabolism, *Plant Physiol.* 124, 1275-1283.
  31. Larkum, A. W. D. and Wood, W. F. (1990) The effect of UV-B radiation on photosynthesis and photosystem II of phytoplanktonic and benthic algae and seagrass, *Curr. Res. Photosynth.* 2, 385-388.
  32. Demmig, B. and Klaus, W. (1988) Characterization of three components of non-photochemical quenching and their response to photoinhibition, *In Ecology of photosynthesis in Sun and Shade*, J. R. Evans, S. von Caemmerer and W. W. Adams III (eds), CSIRO, Melbourne. p.163-177.
  33. Briantais, J. M., Verrotte, C., Picaud, M., and Krause, G. H. (1979) A quantitative study of the slow decline of chlorophyll a fluorescence in isolated chloroplasts, *Biochim. Biophys. Acta* 548, 128-138.
  34. Imbrie, C. W. and Murphy, T. M. (1984) Mechanism of photoinactivation of plant plasma membrane ATPase, *Photochem. Photobiol.* 40, 243-248.