

자작나무류 잎의 오존흡입률이 광합성 및 항산화효소 활성에 미치는 영향

이재천 · 한심희 · 장석성 · 조경진 · 김용율

임업연구원 임목육종부

(2002년 3월 27일 접수; 2002년 5월 4일 수락)

Effects of Ozone Uptake Rate on Photosynthesis and Antioxidant Activity in the Leaves of *Betula* Species

Jae-Cheon Lee, Sim-Hee Han, Suk-Sung Jang, Kyung-Jin Cho and Yong-Yul Kim

Department of Tree Breeding, Korea Forest Research Institute, Suwon 441-350, Korea

(Received March 27, 2002; Accepted May 4, 2002)

ABSTRACT

This study was conducted to compare the physiological and biochemical responses of four *Betula* species in response to ozone, and to find out the relationship between ozone uptake rate and photosynthesis or antioxidant activity. One-year-old seedlings of four *Betula* sp, *B. costata*, *B. davurica*, *B. platyphylla* var. *japonica*, and *B. ermani*, exposed to 100 ppb ozone concentration for 8h day⁻¹ for 5 weeks in fumigation chamber. Ozone uptake rate, photosynthesis, SOD and GR activity were measured in the leaves of four species once a week. Cumulative ozone uptake rate was largest in the leaves of *B. costata*(53.8 mmol m⁻²), smallest in the leaves of *B. davurica*(35.5 mmol m⁻²). Photosynthesis of four *Betula* sp. exposed to ozone reduced relative to control, but the photosynthetic responses with changing stomatal conductance were different among species. Ozone exposure increased SOD activities of four species at the early exposing period, but after a critical point SOD activity decreased gradually. GR activity of *B. costata* was similar to the change of SOD activity, but the others showed the different patterns from *B. costata*. In conclusion, decreasing both SOD and GR activity at the critical point, *B. costata* may be sensitive species in response to ozone. In contrast, the others may be resistant species, which gradually increase GR activity following ozone exposure. GR activity was not always in accord with the change of SOD activity against ozone uptake, and the different responses between species were supposed to be affected by the cumulative ozone uptake.

Key words : ozone uptake, photosynthesis, antioxidant, *Betula* sp, stomatal conductance, SOD, GR

서 론

오존은 강한 독성을 가진 이차 대기오염물질 중의 하나로 식물의 생장에 해로운 효과를 나타낸다. 오존이 식물체에 흡수되면 기공 폐쇄와 엽육 세포를 손상시켜 광합성 능력을 감소시키고(Pääkkönen *et al.*, 1996), 체내 대사 작용이 방해받기 때문에 이를

회복하는데 필요한 에너지 생산을 위해 호흡율이 증가하므로 결국 생장이 감소한다(Skärby *et al.*, 1987).

오존의 체내 유입에 대응하는 식물의 반응은 크게 두 가지로 볼 수 있다. 하나는 체내로의 오존 유입을 차단하기 위하여 기공을 닫는 것이고, 다른 하나는 유입된 오존으로부터 발생한 세포 내 각종 활성산소를 제거하는 것이다(Heath, 1980). 활성산소(activated

oxygen)는 식물의 대사과정에서 필연적으로 발생하지만(Lidon and Henriques, 1993), 오존과 같은 대기오염물질에 의해 세포내에서 발생한 활성 산소는 각종 산화적 장해를 일으킨다(Asada, 1999). 또한 활성 산소는 O_3 자체보다도 생체물질과 반응성이 높기 때문에 광합성 관련 색소들의 파괴, 핵산, 단백질, 지질 등의 변성을 일으키고, 결국 식물체를 고사하게 만든다. 그러나 식물체가 정상적으로 생장을 유지할 수 있는 것은 활성 산소의 독성을 중화시키는 기능을 갖고 있기 때문이다(Lidon and Henriques, 1993). 활성 산소에 대한 식물체의 방어기작은 활성 산소의 형성을 억제하거나 생성된 활성 산소를 제거하는 것인데(Sharma and Davis, 1994), 이것은 α -tocopherol, ascorbate, carotenoid, glutathione, phenolic compound 등의 항산화물질에 의한 방어기작과 SOD(superoxide dismutase), POD(peroxidase) 등의 효소에 의한 방어기작으로 구분할 수 있다(Shannon and Mulchi, 1974). 그러나 식물의 반응은 오존의 노출 농도, 노출 기간 뿐만 아니라 수종간, 가계간, 클론간에도 다르게 나타난다(Mortensen and Skre, 1990; Oksanen et al., 2001). 이것은 대기오염 물질에 대한 식물의 고유한 특성으로서 식물의 내성 및 민감성을 평가하는데 유용하게 이용할 수 있다.

최근 오존에 대한 수목의 내성 및 흡입 특성에 관한 연구는 선진국에서 많은 연구 결과를 보고해 왔으나(Nali et al., 1998; Bortier et al., 2001), 오존 흡입 능력과 생리 생화학적 반응의 연관성은 아직까지 정확하게 밝혀지지 않았다. 이것은 오존에 대한 생리 생화학적인 반응들이 복합적으로 나타나기 때문인데, 오존에 대한 수목의 내성 및 민감성을 정확히 평가하기 위해서는 이들의 연관성을 고려할 필요가 있다(Rao and Davis, 2001).

자작나무는 우리 나라의 고산지대에서 주로 자생하는 수종으로 최근 강원도 태백지역의 폐광지를 녹화하는데 주로 이용되고 있으며, 도심이나 공원의 정원수 및 조경수로도 많이 이용되고 있다. 이러한 환경은 각종 산화 스트레스가 존재하는 지역이기 때문에 산화 스트레스에 대한 자작나무류의 내성 특성이 우선적으로 조사되어야 한다.

따라서 본 연구는 자작나무류의 오존에 대한 생리 생화학적인 반응 특성을 비교하기 위하여, 수종별 오존 흡입 능력을 측정하고, 오존 흡입량과 광합성 능력

및 항산화효소 활성간의 연관성을 찾고자 하였다.

II. 재료 및 방법

2.1. 공시재료

시험 재료는 자작나무류 4개 수종으로 거제수나무(*Betula costata*), 물박달나무(*B. davurica*), 자작나무(*B. platyphylla* var. *japonica*), 사스래나무(*B. ermani*)를 이용하였으며, 임업연구원 임목육종부(경기도 수원시 권선구 오목천동 44-3)의 온실에 파종하여 양묘한 후 포트로 옮겨 심었다. 오존 처리 1주일 전에 생장이 균일하고 활력이 있는 묘목을 수종별로 50본씩 선발하여 임목육종부 환경제어실의 인공광 온실내에서 적응시켰다. 인공광 온실의 광 조건은 $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 온도는 $25 \pm 1^\circ\text{C}$, 습도는 RH $70 \pm 5\%$ 를 유지하였다. 1주일간 온실에서 적응한 자작나무류 4개 수종의 묘목은 대조구와 처리구에 각각 25본씩 임의로 배치하였다.

2.2. 오존 처리

오존 처리는 인공광 챔버를 이용하였으며(이재천 등, 2001), 처리 구분은 대조구인 clean room과 우리나라 오존의 1시간 평균 환경기준인 100 ppb 처리구로 하였으며, 처리 기간은 오전 9시부터 오후 5시까지 하루 8시간 씩 5주 동안(7월 16일~8월 19일) 계속하여 실시하였다. 실험기간 동안 대조구와 처리구 챔버내의 평균 오존 농도는 각각 5 ± 1 ppb, 98 ± 5 ppb로 기록되었다.

2.3. 광합성, 기공전도도 측정과 오존 흡입량 계산

광합성과 기공전도도는 LI-6400 휴대용 광합성 측정기(LI-COR Inc., USA)를 이용하여 측정하였다. 광합성 측정시 leaf chamber의 조건은 온도 25°C , 습도 RH 60%, 광량은 PPFD $1,100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 로 고정하였으며, 줄기 끝에서 4~6번 잎을 3회씩 측정하여 평균치를 이용하였다.

오존 흡입량은 Laisk et al.(1989)의 계산식인 $Q = Z_a \times g_{gw} / 1.68$ 을 이용하여 계산하였다. 여기서 Q는 오존 흡입량, Z_a 는 노출된 오존 농도, g_{gw} 는 기공전도도, 1.68은 대기 중의 수증기와 오존에 대한 확산 계수의 비이다. 일시적 오존 흡입량은 광합성 측정시 얻은 기공전도도를 이용하여 계산하였으며, 주별로 계산된 흡입량에 5주 동안의 총 오존 노출 시간을 곱하여 수종

별 누적 오존 흡입량을 계산하였다.

2.4. 항산화효소 활성 측정

Superoxide dismutase(SOD) 활성은 nitro blue tetrazolium (NBT)-환원법을 이용하였으며, 분광광도계로 530 nm에서 120초 동안의 흡광도 증가를 측정하였다(Beauchamp and Fridovich, 1971). 활성은 Asada *et al.*(1974)의 $V/v-1$ 의 식에 의해서 계산하였다. V 와 v 는 각각 SOD가 없을 때와 존재할 때, NBT의 환원 속도를 나타낸다. Glutathione reductase(GR) 활성은 DTNB (5,5'-dithiobis(2-nitrobenzoic acid) 환원법(Smith *et al.*, 1988)을 이용하였다. 생엽 0.1 g에 5% 5-sulfosalicylic acid와 6.3 mM DTPA로 제조한 추출액 1.5 ml를 첨가한 후 균질화시키고, 15,000×g에서 10분간 원심 분리한 후 상등액을 분석시료로 이용하였다. GR 활성은 20 mM GSSG 0.1 ml와 25 μ l의 시료를 첨가하여 반응을 개시하고, 412 nm에서 5분간 증가된 흡광도를 측정하여 계산하였다.

III. 결과 및 고찰

3.1. 수종별 오존 흡입량

Fig. 1은 오존 노출 기간 동안의 수종별 일시적 오존 흡입량과 누적 오존 흡입량을 나타낸 것이다. 모든 수종의 일시적 오존 흡입량은 처리기간 중 큰 변화를 보였으며, 특히 거제수나무의 변화가 가장 컸다. 일시적 오존 흡입량의 수종별 차이는 오존 노출 2주, 3주, 5주 후에 나타났으나 1주와 4주에서는 수종별 차이가 없었다. 5주 동안의 누적 오존 흡입량은 거제수나무가 53.8 mmol m⁻²로 가장 많았으며, 물박달나무가

35.5 mmol m⁻²로 가장 적었다.

본 연구의 오존 흡입량은 기공전도도를 기준으로 계산한 값이다(Laisk *et al.*, 1989). 따라서 일시적 오존 흡입량은 기공전도도에 따라 크게 좌우된다. 즉 오존이 노출되는 기간 동안 오존 흡입량의 변화가 심하게 나타나는 것은 기공전도도가 변하기 때문인데 오존 노출에 대한 기공의 반응은 수종마다 다르게 나타난다(Nali *et al.*, 1998). 특히 거제수나무의 경우처럼 일시적 오존 흡입량의 변화가 측정시기에 따라 큰 변화를 보이는 것은 기공의 개폐 정도가 측정시기마다 다르기 때문이다. 이것은 오존 노출에 따른 잎의 활력 변화의 영향으로, Evans *et al.*(1996)이 엽육 세포의 치사량은 잎의 가시적 피해와 직결되며 엽내 오존 축적과 밀접한 상관성이 있는 것으로 보고한 바 있다. 즉 초기 오존 노출시에는 지속적인 팽창을 보여 활력이 유지하던 잎이 오존의 체내 누적으로 노화됨으로써 기공전도도가 감소하였다는 것을 의미한다. 일반적으로 오존에 노출된 수목은 활력을 상실한 잎을 제거하고 새로운 잎을 형성함으로써 오존 스트레스에 대한 보상 반응을 보이는 것으로 알려졌는데(이재천 등, 2001), 거제수나무에서 감소하였던 오존 흡입량이 오존 노출 5주 후에 다시 증가하는 것은 신엽의 형성 때문인 것으로 추정된다. 오존에 노출된 자작나무류의 조기 낙엽현상은 Pääkkönen *et al.*(1997)의 연구 결과에서 제시되었는데, 특히 거제수나무는 오존 노출로 인해 잎의 단면적과 성장량이 급격하게 감소하였다고 보고한 바 있다(Lee *et al.*, 2002). 따라서 수목에 대한 오존 흡입량을 정확히 비교 평가하기 위해서는 잎의 단면적의 변화와 잎의 활력을 고려하는 것이 바람직하다고 판단된다.

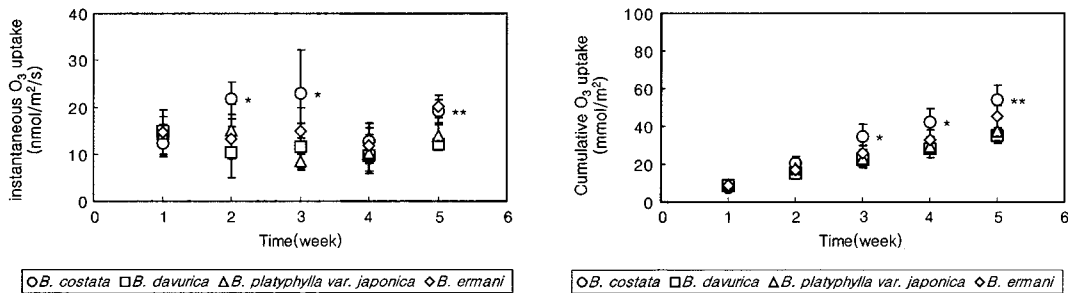


Fig. 1. Instantaneous and cumulative ozone uptake rate of one-year-old *Betula* species seedlings exposed to 100 ppb ozone for 5 weeks. Each data point represents the mean of 5 replicates \pm SD. Significant differences among species are indicated (* $P \leq 0.01$, ** $P \leq 0.001$).

3.2. 기공전도도와 광합성의 관계

오존에 노출된 자작나무류 4개 수종의 광합성 능력은 감소하는 것으로 나타났으며, 기공전도도에 따른 각 수종의 광합성 능력 변화는 Fig. 2와 같이 나타났다. 기공전도도의 변화에 따른 광합성 능력은 수종별로 다른 반응을 보였다. 거제수나무와 물박달나무의 대조구와 오존 처리구의 광합성 능력을 비교한 결과, 오존 처리구의 광합성 능력은 기공전도도가 증가하면서 대조구와의 차이가 커지는 것으로 나타났다. 이러한 차이는 물박달나무가 거제수나무보다 더 컸다. 그러나 자작나무와 사스래나무의 광합성 능력은 기공전도도가 증가하면서 앞의 두 수종과는 달리 대조구와의 차이가 작아지는 것으로 나타났다.

일반적으로 수목은 오존에 대한 피해를 방지하기 위하여 기공을 닫아 체내로 오존이 유입되는 것을 차단하거나 저항성 기작을 이용하여 체내 유입된 오존의 독성을 제거한다(Laisk *et al.*, 1989). 그러나 기공 폐쇄와 저항성 기작의 이용은 성장량의 감소를 유발하는 것으로 알려져 있다(Heath, 1980). 본 연구에서 거제수나무와 물박달나무는 기공전도도가 증가함에 따라 광합성 능력이 감소하는 경향을 보였다. 거제수나무의 광합성 능력이 감소하는 것은 많은 오존 흡입으로 잎 조직이 손상되었거나, 저항성 기작의 발현 때문인 것으로 판단된다(Skärby *et al.*, 1987). 또한 낮은 오존

흡입량을 보이는 물박달나무의 광합성 능력이 감소한 것은 오존에 의한 잎 조직의 손상 때문인 것으로 보인다. 이와 같이 오존 노출시 기공전도도의 증가에도 불구하고 광합성이 감소하는 현상은 기공이외의 다른 요인들에 의해 영향을 받고 있음을 의미한다(Nali *et al.*, 1998). 반면 자작나무와 사스래나무는 낮은 기공전도도에서 큰 차이를 보였던 광합성 능력이 기공전도도가 증가하면서 대조구와 유사하게 나타났다. 이것은 오존의 체내 유입을 막기 위해 기공을 닫음으로써 광합성 능력이 감소할 수 있지만, 오존의 장기적 노출시 새로 형성된 잎에 의해 광합성이 유지될 수 있음을 의미한다(Coleman *et al.*, 1995). 특히 잎의 가시적 피해를 보이지 않았던 사스래나무에서 이러한 현상은 뚜렷하였다.

3.3. 오존 흡입량에 따른 SOD 활성 변화

오존 흡입량에 따른 SOD 활성의 변화는 Fig. 3과 같다. 자작나무류 4개 수종에서 나타난 오존 흡입량에 따른 SOD 활성 변화는 수종간 매우 유사한 패턴을 보였다. 즉 모든 수종의 SOD 활성은 오존 흡입량이 증가하면서 초기에는 증가하다가 일정 수준을 넘어서면 감소하는 것으로 나타났다. 오존 흡입량에 따른 SOD 활성 변화는 거제수나무가 가장 심하였으며, 다른 수종에 비해 SOD 활성이 2배 정도 커서 오존에

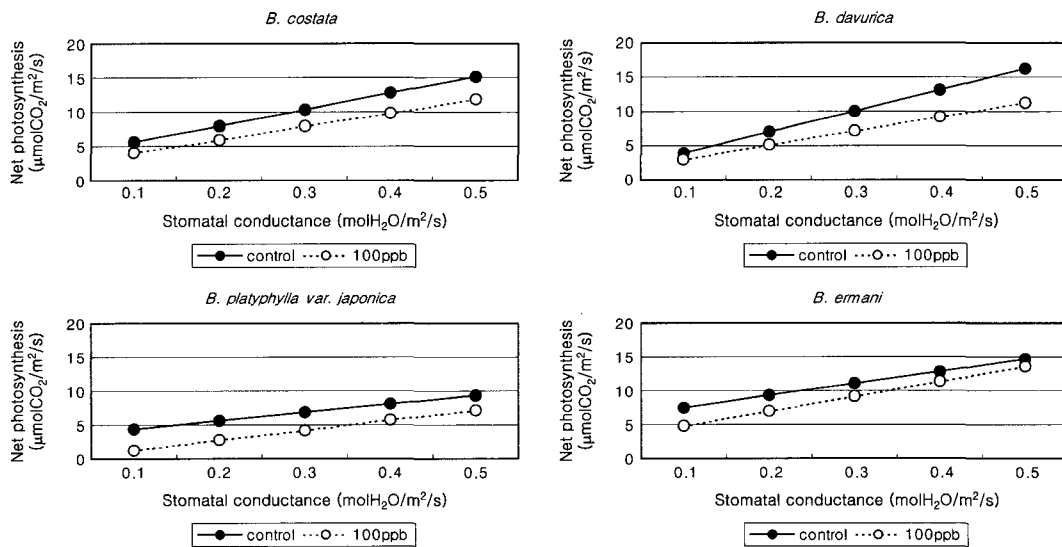


Fig. 2. The relationship between net photosynthesis and stomatal conductance of four *Betula* species exposed to 100 ppb ozone. Each data point represents the mean of 5 replicates.

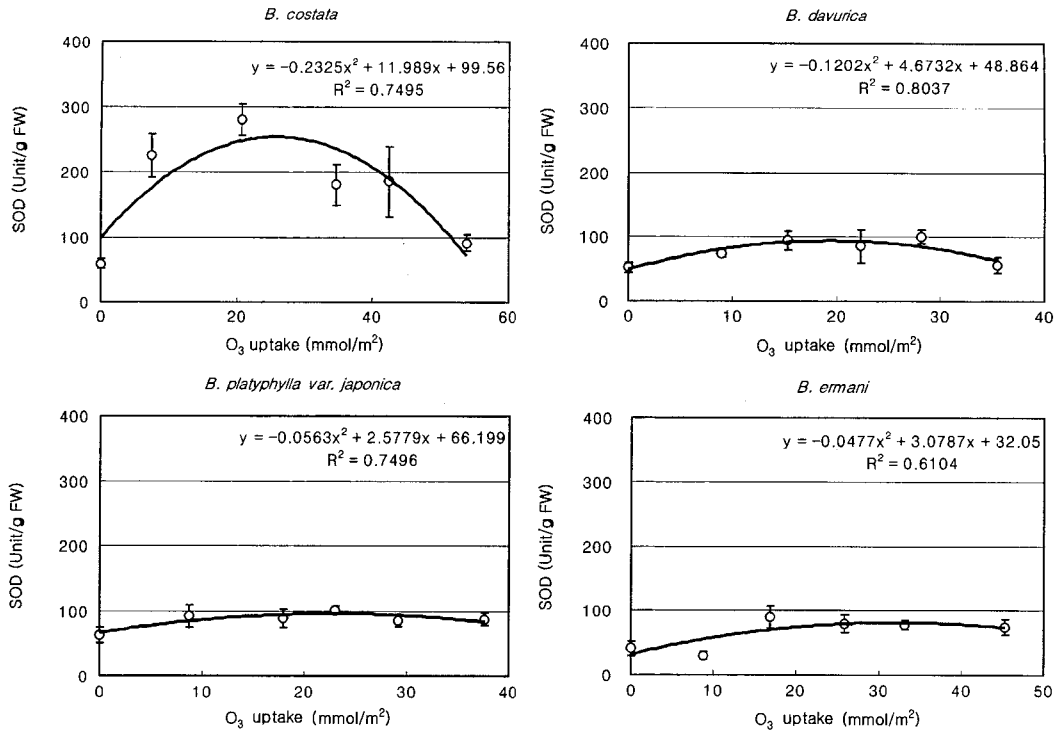


Fig. 3. Changes of SOD activities in the leaves of four *Betula* species in response to ozone uptake. Each data point represents the mean of 5 replicates \pm SD.

대한 민감성이 가장 큰 것으로 나타났다. 수종별로 SOD 활성이 감소하는 오존 누적 흡입량을 계산해 본 결과 사스래나무가 가장 많은 오존 흡입량인 32 mmol m⁻²에서 SOD 활성이 감소하였으며, 물박달나무가 가장 적은 오존 흡입량인 19.4 mmol m⁻²에서 SOD 활성이 감소하는 것으로 나타나 사스래나무는 오존에 대한 저항성이 다른 수종에 비해 큰 것으로 판단되었다.

일반적으로 다양한 스트레스 하에서 내성 수종들의 SOD 활성은 증가하지만(Sen Gupta *et al.*, 1991; Sheng *et al.*, 1997; 박용구 등, 1998), 스트레스가 장기간 지속되거나 과도한 스트레스가 가해지면 SOD 활성은 감소하게 된다(Bennet *et al.*, 1984; 김과 이, 1992; 한심희, 2000). 본 연구에서 4개 수종의 SOD 활성은 오존 흡입량이 증가함에 따라 증가하다가 일정 수준을 넘어서면서 감소하는 경향을 나타냈다. 그러나 오존에 대한 수종간 항산화효소의 반응은 다르게 나타났는데, 이것은 종간 내성 차이와 오존의 체내 축적량 때문이다(Sheng *et al.*, 1997; Tang *et al.*, 1999; Lee

et al., 2001). 본 연구에서 거제수나무의 SOD 활성이 다른 수종에 비해 높았던 것은 높은 가시적 피해율과 조기 낙엽 때문으로 판단된다(Chanway and Runeckles, 1984; Pitcher *et al.*, 1991). 한편 사스래나무는 오존 흡입량의 최고치가 다른 수종보다 높은 32.3 mmol m⁻²이었으나, 이 때 SOD 활성은 87 Unit g⁻¹으로 다른 수종에 비해 낮았다. 즉 사스래나무는 높은 오존 흡입량에서도 가시적 피해를 받지 않았기 때문에 SOD 활성이 다른 수종에 비해 높지 않았던 것으로 판단된다.

일반적으로 오존에 대한 SOD 활성은 내성 수종에서 증가하고, 민감성 수종에서 감소한다(Sheng *et al.*, 1997; Tang *et al.*, 1999). 그러나 SOD의 과다 발현은 가시적 피해로 나타나기 때문에(Sheng *et al.*, 1993), 결국 생장에 필요한 에너지가 손실되어 생장 감소와 고사에 이르게 한다(Skärby *et al.*, 1987). 따라서 오존에 대한 효소 활성 증가와 내성과는 반드시 일치하지 않는다. 또한 각 수종마다 오존에 대한 내성이 다르고, 오존의 독성을 제거하기 위한 기작은 다양하고 복잡적이기 때문에(Tepperman and Dunsmuir, 1990)

정확한 오존의 내성 평가를 위해서는 관련 효소들의 상호 관계를 파악할 필요가 있다.

3.4. 오존 흡입량에 따른 GR 활성 변화

Fig. 4는 오존 흡입량에 따른 GR 활성의 변화를 나타낸 것이다. 거제수나무를 제외한 3개 수종의 오존 흡입량에 따른 GR 활성의 변화는 SOD 활성 변화와는 다른 경향을 보였다. 거제수나무의 경우, 오존 흡입량에 따른 GR 활성이 SOD 활성과 마찬가지로 초기에 증가하다가 일정 수준에서 감소하는 경향을 보였다. 그러나 다른 세 수종의 GR 활성은 반대의 결과로 오존 흡입량이 증가할수록 GR 활성이 감소하다가 다시 증가하는 경향을 보였다. GR의 활성 변화를 일으키는 오존 누적 흡입량을 계산해 본 결과 SOD 활성과 마찬가지로 사스래나무가 가장 많은 오존 흡입량인 29.2 mmol m^{-2} 에서 GR의 활성이 다시 증가하였으며, 자작나무와 물박달나무는 각각 11.3 , 13.8 mmol m^{-2} 에서 GR의 활성이 다시 증가하였다. 즉 SOD 활성과 마찬가지로 오존에 대한 저항성은 사스래나무가 가장

크며, 거제수나무는 민감성을 가진 것으로 나타났다.

GR 활성도 SOD 활성과 마찬가지로 내성 수종에서 활성이 증가하나 민감성 수종에서는 감소하며, 수종간 내성 차이에 의해 다른 결과를 보여 준다(Sheng *et al.*, 1997). 본 연구에서 거제수나무의 경우 다른 연구자들의 결과에서 보여 준 것과 같이 오존 노출에 의해 GR 활성이 증가하였으나 오존 누적 흡입량이 22.1 mmol m^{-2} 을 넘으면서 활성이 다시 감소하는 경향을 나타냈다. 이러한 경향은 SOD 활성과 마찬가지로 다른 수종에 비해 높은 오존 흡입량을 나타냈기 때문에 누적된 오존에 의해 잎의 활력이 상실되었음을 알 수 있다. 그러나 다른 수종은 거제수나무와는 정반대의 결과를 보여 주었다. 즉 오존 노출 초기에 GR 활성이 점차 감소하다가 일정 수준에서 GR 활성이 다시 증가하는 저항성을 보여 주었다. 이것은 거제수나무와는 달리 다른 수종은 SOD 활성이 높지 않았기 때문에 SOD에 의해서 생산된 H_2O_2 가 적었고, 시간이 지남에 따라 누적된 H_2O_2 를 제거하기 위해 GR의 활성이 다시 증가한 것으로 판단된다. 즉 SOD 활성의

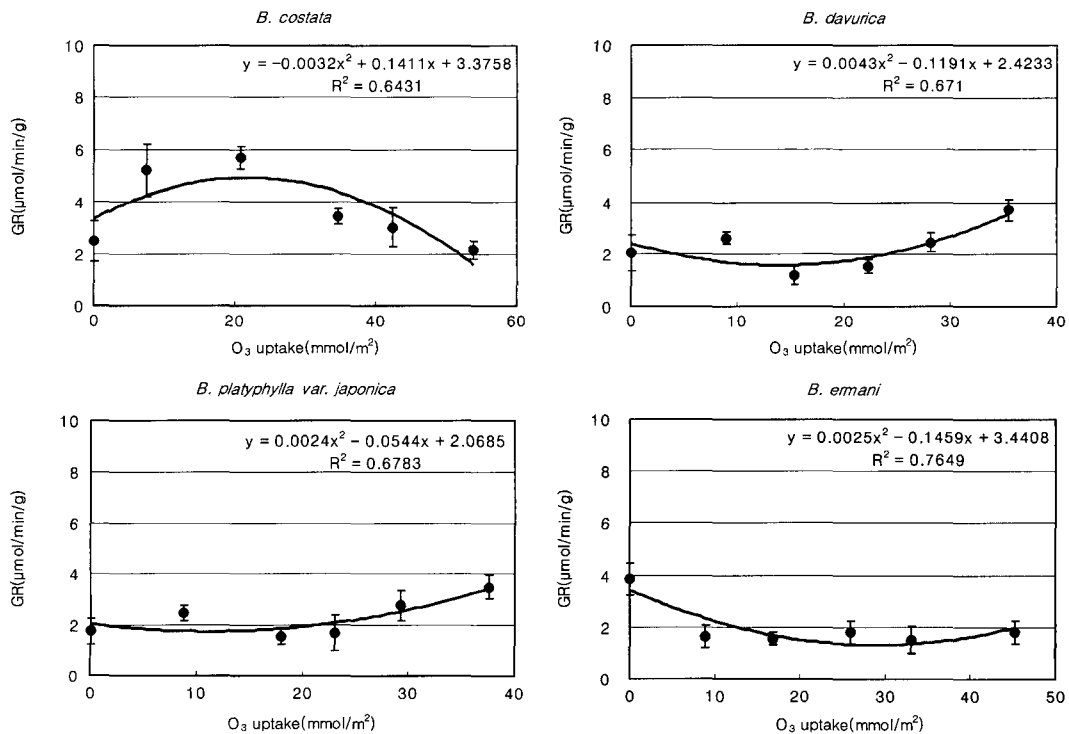


Fig. 4. Changes of GR activities in the leaves of four *Betula* species in response to ozone uptake. Each data point represents the mean of 5 replicates \pm SD.

증가가 반드시 다른 항산화 효소들의 활성을 증가시키지는 않는다(Allen, 1995).

위의 결과를 종합해 볼 때, 오존 흡입량은 자작나무류의 광합성 및 효소 활성에 영향을 주지만, 오존에 대한 수종별 반응은 다름을 알 수 있었다. 특히 오존 흡입량이 가장 많았던 거제수나무는 누적 오존 흡입량이 일정한 수준을 초과하면서 SOD와 GR 활성을 잃어버리는 민감성 수종으로 나타났다. 그러나 다른 세 수종은 누적 오존 흡입량이 일정 수준 이상 도달한 후 GR 활성이 지속적으로 증가하는 저항성을 보였다. 또한 SOD와 GR 활성은 오존 흡입량에 따른 반응이 일치하지 않으며, 수종별 오존 흡입량에 큰 영향을 받는 것으로 판단되었다.

IV. 적 요

자작나무류 4개 수종의 오존에 대한 생리 생화학적 인 반응 특성을 비교하고, 수종별 오존 흡입량과 광합성 능력 및 항산화효소 활성간의 연관성을 찾기 위하여 거제수나무, 물박달나무, 자작나무, 사스래나무 묘목에 5주 동안 100 ppb 오존을 노출시킨 후 오존 흡입량, 광합성, SOD, GR 활성을 측정하였다. 5주 동안의 누적 오존 흡입량은 거제수나무가 53.8 mmol m⁻²로 가장 많았으며, 물박달나무가 35.5 mmol m⁻²로 가장 적었다. 오존에 노출된 4개 수종의 광합성 능력은 감소하였으나 기공전도도에 따른 광합성 반응은 수종간 달랐다. 4개 수종의 SOD 활성은 누적 오존 흡입량이 증가함에 따라 증가하다가 감소하였다. GR 활성은 거제수나무의 경우 SOD 활성과 마찬가지로 점차 증가하다가 감소하였으나, 다른 세 수종은 누적 오존 흡입량이 증가하면서 지속적으로 증가하였다. 결론적으로 거제수나무는 누적 오존 흡입량의 증가로 SOD와 GR 활성을 잃어버리는 민감성 수종으로 나타났으나, 다른 세 수종은 GR 활성을 지속적으로 증가시키는 저항성을 보였다. 또한 오존 흡입량에 따른 SOD와 GR 활성 반응은 반드시 일치하지 않으며, 수종별 반응 차이는 오존 흡입량에 큰 영향을 받는 것으로 판단되었다.

인용문헌

김명희, 이수옥, 1992: 조경수목의 대기오염물질에 대한 방

어기능(I) -SOD 활성을 중심으로-. 한국임학회지, **81**, 164-176.

박용구, 설일환, 김학운, 정일경, 신동일, 1998: 단기간 오존치리에 의한 두 잡종포플러의 SOD 활성과 SOD 유전자 발현 변화. 한국육종학회지, **30**, 36-41.

이재천, 김인식, 여진기, 구영분, 2001: 잎의 가시적 피해에 따른 오존에 대한 미류나무(*Populus deltoides*) 클론간 감수성 비교. 한국임학회지, **90**, 10-18.

한심희, 2000: 중금속 오염 토양에서 포플러류 수종의 중금속 내성과 모래밭 버섯 균근균 접종에 의한 Cd 내성 변화. 서울대학교박사학위논문, 152 p.

Allen, R.D., 1995: Overexpression of chloroplastic Cu/Zn superoxide dismutase in plants. *Methods in Molecular Biology*, Vol.44: *Agrobacterium Protocols*., K.M.A. Gartland and M.R. Davey. (Eds) Humana Press Inc., 309-323.

Asada K, M. Takahashi and M. Nagate, 1974: Assay and inhibitors of spinach superoxide dismutase. *Agricultural and Biological Chemistry*, **38**, 471-473.

Asada, K., 1999: The water-water cycle in chloroplasts: Scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **50**, 601-639.

Beauchamp C. and I. Fridovich, 1971: Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, **44**, 276-287.

Bennet, J.H., E.H. Lee and H.E. Heggestad, 1984: Biochemical aspect of plant. *Gaseous Air Pollutants and Plant Metabolism*, M.J. Koziol and F.R. Whatley (Eds.) Butterworth England, 413-424.

Bortier, K., K. Vandermerien, L. De Temmerman and R. Ceulemans, 2001: Growth, photosynthesis and ozone uptake of young beech(*Fagus sylvatica* L.) in response to different ozone exposures. *Trees*, **15**, 75-82.

Chanway, C.P. and V.C. Runeckles, 1984: The role of superoxide dismutase in the susceptibility of bean leaves to ozone injury. *Canadian Journal of Botany*, **62**, 236-240.

Coleman, M.D., J.G. Isebrands, R.E. Dickson and D.F. Kamosky, 1995: Photosynthetic productivity of aspen clones varying in sensitivity to tropospheric ozone. *Tree Physiology*, **15**, 585-592.

Evans, L.S., J.H. Adamski and J.R. Renfro, 1996: Relationship between cellular injury, visible injury of leaves, and ozone exposure levels for several dicotyledonous plant species a great smoky mountains national park. *Environmental and Experimental Botany*, **36**, 229-237.

Heath, R.L., 1980: Initial events in injury to plants by air pollutants. *Annual Review of Plant Physiology*, **31**, 395-431.

Laisk, A., O. Kull and H. Moldau, 1989: Ozone concentration in leaf intercellular air species is close to zero. *Plant Physiology*, **90**, 1163-1167.

Lee, J.C., S.H. Han, C.S. Kim, S.S. Jang and P.G. Kim,

- 2002: Physiological responses and ozone uptake of five *Betula* sp. exposed to ozone. *Proceedings of the 2nd international workshop on advanced flux network and flux evaluation*, AsiaFlux, 84-86.
- Lee, J.C., S.H. Han, S.S. Jang and Y.P. Hong, 2001: Ozone uptake and tolerance test of five tree species exposed to ozone. *Plant Cell Biotechnology for Molecular Breeding*, 163.
- Lidon, F.C. and F.S. Henriques, 1993: Oxygen metabolism in higher plant chloroplasts. *Photosynthetica* **29**, 249-279.
- Mortensen, L. and O. Skre, 1990: Effects of low ozone concentrations on growth of *Betula pubescens* Ehrh., *Betula verrucosa* Ehrh. and *Alnus incana* (L.) Moench. *New Phytologist*, **115**, 165-170.
- Nali, C., L. Guidi, F. Filippi, G.F. Soldatini and G. Lorenzini, 1998: Photosynthesis of two poplar clones contrasting in O₃ sensitivity. *Trees*, **12**, 196-200.
- Oksanen, E., G. Amores, H. Kokko, J. M. Santamaria and L. Kärenlampi, 2001: Genotypic variation in growth and physiological responses of Finish hybrid aspen (*Populus tremuloides* × *P. tremula*) to elevated tropospheric ozone concentration. *Tree Physiology*, **21**, 1171-1181.
- Pitcher, L.H., E. Brennan, A. Hurley, P. Dunsmuir, J.M. Tepperman and B.A. Zilinskas, 1991: Overproduction of petunia chloroplastic copper/zinc superoxide dismutase does not confer ozone tolerance in transgenic tobacco. *Plant Physiology*, **97**, 452-455.
- Pääkkönen, E., J. Vahala, T. Holopainen, R. Karjalainen and L. Kärenlampi, 1996: Growth responses and related biochemical and ultrastructural changes of the photosynthetic apparatus in birch (*Betula pendula*) saplings exposed to low concentrations of ozone. *Tree Physiology*, **16**, 597-605.
- Pääkkönen, E., T. Holopainen and L. Kärenlampi, 1997: Differences in growth, leaf senescence and injury, and stomatal density in birch (*Betula pendula* Roth.) in relation to ambient levels of ozone in Finland. *Environmental Pollution*, **96**, 117-127.
- Rao, M.V. and K.R. Davis, 2001: The physiology of ozone induced cell death. *Planta*, **213**, 682-690.
- Sen Gupta, A., R.G. Alscher and D. McCune, 1991: Response of photosynthesis and cellular antioxidants to ozone in *Populus* leaves. *Plant Physiology*, **96**, 650-655.
- Shannon, J.G. and C.L. Mulchi, 1974: Ozone damage to wheat varieties at anthesis. *Crop Science*, **14**, 335-337.
- Sharma, Y.K. and K.R. Davis, 1994: Ozone-induced expression of stress-related genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*, **105**, 1089-1096.
- Sheng, W.S., B.I. Chevone and J.L. Hess, 1993: Photosynthetic inhibition and superoxide dismutase activity in soybean cultivars exposed to short-term ozone fumigations. *Environmental Pollution*, **80**, 45-52.
- Sheng, Y., G.K. Podila and D.F. Karnosky, 1997: Differences in O₃-induced superoxide dismutase and glutathione antioxidant expression in O₃ tolerant and sensitive trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones. *Forest Genetics*, **4**, 25-33.
- Skärby L., E. Troeng and C.A. Boström, 1987: Ozone uptake and effects on transpiration, net photosynthesis, and dark respiration in Scotch pine. *Forest Science*, **33**, 801-808.
- 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). *Analytical Biochemistry*, **175**, 408-413.
- Tang, Y., B.I. Chevone and J.L. Hess, 1999: Ozone-responsive proteins in a tolerant and sensitive clone of white clover (*Trifolium repens*). *Environmental Pollution*, **104**, 89-98.
- Tepperman, J.M. and P. Dunsmuir, 1990: Transformed plants with elevated levels of chloroplastic SOD are not more resistant to superoxide toxicity. *Plant Molecular Biology*, **14**, 501-511.