

Effects of Water Deficit and UV-B Radiation on Accumulation of Functional Metabolites in Crops: A Review

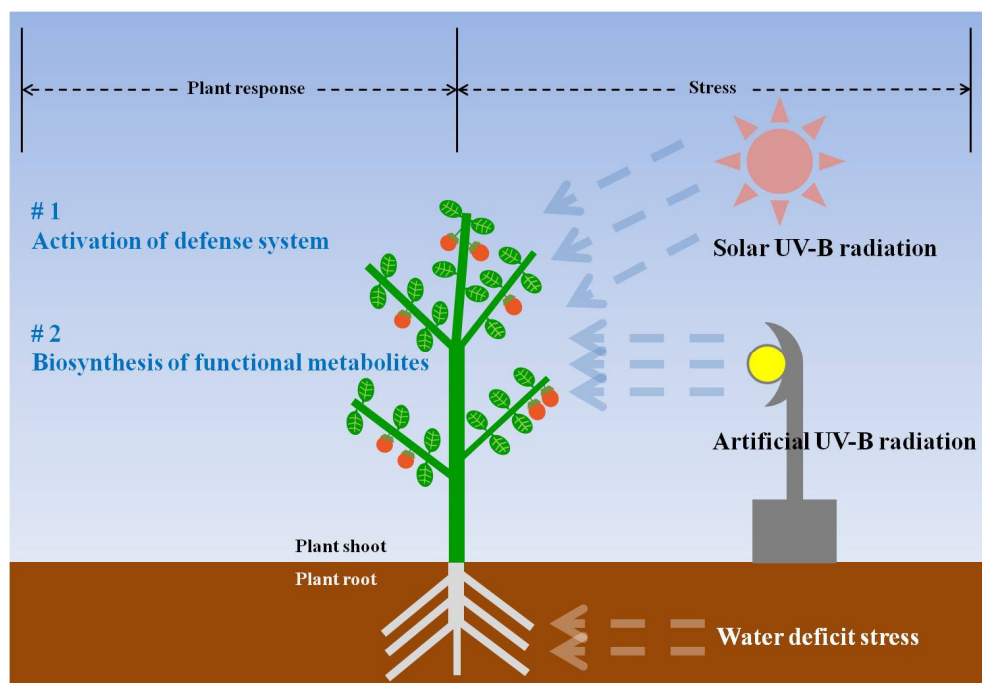
Jung-Eun Lim, Seul-Bi Lee, Ye-Jin Lee, Min-Ji Cho, Hye-Jin Yun, Deog-Bae Lee,
Suk-Young Hong, and Jwa-Kyung Sung*

Division of Soil & Fertilizer, National Academy of Agricultural Science, Wanju 55365, Korea

(Received: July 15 2016, Revised: August 24 2016, Accepted: September 6 2016)

With increasing social concerns for healthy food, the studies on the cultivation of crops to increase accumulation of functional metabolites in crops have been investigated. Accumulation of the metabolites in crops is highly affected by various types of stress, such as nutrient deficiency, water deficit (WD), extreme temperature and UV-B radiation as well as their own life cycle. This review summarizes the previous studies on the effects of environmental stresses, especially WD and UV-B radiation, on accumulation of functional metabolites in crops. UV-B radiation and WD during specific period (mainly at maturation stage) activates the adaptation and/or defense system in crops, thereby increasing biosynthesis of the metabolites. Although WD and UV-B radiation tend to decrease in crop yield, the decrease can be compensated by the production of high value crops having high content of functional metabolites.

Key words: Antioxidants, Deficit irrigation, Phytochemicals, Plant stress, UV-B radiation



Conceptual figure of plant response to environmental stresses (water deficit and UV-B radiation).

*Corresponding author: Phone: +82632382445, Fax: +82632383822, E-mail: jksung@korea.kr

§Acknowledgement: This work was carried out with the support of "Cooperative Research Program for Agriculture Science & Technology Development (Project No. PJ010899)" Rural Development Administration, Republic of Korea.

Introduction

전 세계적인 인구 고령화 및 건강관리 중심의 의료패러다임 변화와 함께 국내 농업분야에서도 질병 및 건강개선에 긍정적인 효과를 나타내는 기능성 대사물질 (functional metabolites)들을 다량으로 함유한 작물들에 관한 연구들이 진행되고 있다 (Han et al., 2012; Jang et al., 2015; Lee et al., 2014a; 2014b; Qin et al., 2015). 작물에 함유된 기능성 대사물질은 암, 심혈관계 질환 등의 발병 위험성을 낮출 뿐만 아니라 항암, 항염증, 항균, 항노화, 혈당저하 작용 등 건강 개선에 유익하다 (Chenard et al., 2005; Dai and Mumper, 2010; Duthie et al., 2000). 대표적 물질로는 flavonoid, anthocyanin과 같은 페놀성 화합물 (phenolics), carotene, lycopene과 같은 카로티노이드계 화합물 (carotenoids) 등이 있으며, 이러한 기능성 대사물질들은 주로 과일이나 채소에 다량 함유되어 있다 (Åkerström et al., 2009; Chenard et al., 2005; Kopsell et al., 2007; Lim et al., 2016; Reif et al., 2012; Soubeyrand et al., 2014).

작물의 기능성 대사물질은 식물화학물질 (phytochemical)로 구분되며, 이는 작물체 내의 2차 대사물질 (secondary metabolites)로 세분될 수 있다. 작물의 2차 대사물질은 작물 생육과정 중에 생성되며, 작물이 영양결핍, 온도, 수분 및 자외선 (Fig. 1) 등의 스트레스에 대응하는 과정에서 생성된다. 작물 스트레스 반응은 생육환경이 통상적인 상황과는 다르게 전개되었을 때의 작물의 반응으로 정의할 수 있으며, 이는 작물이 스트레스에 따른 잠재적 위해성에 대응하기 위한 것이다 (Shao et al., 2008). 특히, 작물 조직 내 대사경로

(metabolic pathway)는 작물-재배환경 간 다양한 상호작용에 영향을 받게 되므로 미미한 수준의 환경적 변화일 지라도 이는 각종 대사물질의 함량에 상당한 영향을 줄 수 있다 (Becatti et al., 2009).

최근 농업분야에서는 물 부족 현상 대처를 위해 부족관개 (DI, deficit irrigation) 방법을 활용하고 있다. DI와 같이 농작물 생산에 물 사용을 최소화하는 경우 생산비 감소효과와 함께 지하로의 양분 및 영양 유출 등 환경오염을 방지할 수 있다. 또한 DI를 적절히 활용하여 작물을 고기능성, 고품질로 재배할 수 있다 (Stefanelli et al., 2010; Vallverdu et al., 2012). 대표적인 DI 방법에는 1)작물 뿌리를 건조와 습한 조건에 번갈아 노출하여 생육시켜서 기공전도도는 감소하나 수분 스트레스의 증상은 없게 하는 부분뿌리관리법 (PRD, partial root zone drying)과 2)수분 스트레스에 대한 작물 반응이 전체 생장기간 동안 지속되지 않고 수분 결핍을 특정 생육 시기에 함으로써 수분이용효율을 높여 물 이용량 절약과 수확 품질을 높이는 제한관수법 (RDI, regulated deficit irrigation)이 있으며, 이를 통해 토양에서 작물 뿌리의 물 이용효율을 증대시킨다 (Conesa et al., 2016; Costa et al., 2007; Ripoll et al., 2016). 한편, 작물은 수분 부족 조건에서 활성산소종 (ROS, reactive oxygen species)의 형성을 통해 발생하는 산화적 스트레스 대응을 위해 페놀성 화합물과 같은 항산화 물질 생성을 증대시킨다 (Rebey et al., 2012). 그러므로 작물 생산에 DI를 적절히 활용한다면 물 이용효율 증대와 함께 당축적 및 항산화활성 증대 등 작물의 품질에 긍정적 영향을 불러올 수 있다 (Ripoll et al., 2016).

자외선 (UV, ultraviolet)은 파장에 따라 UV-A (315-400

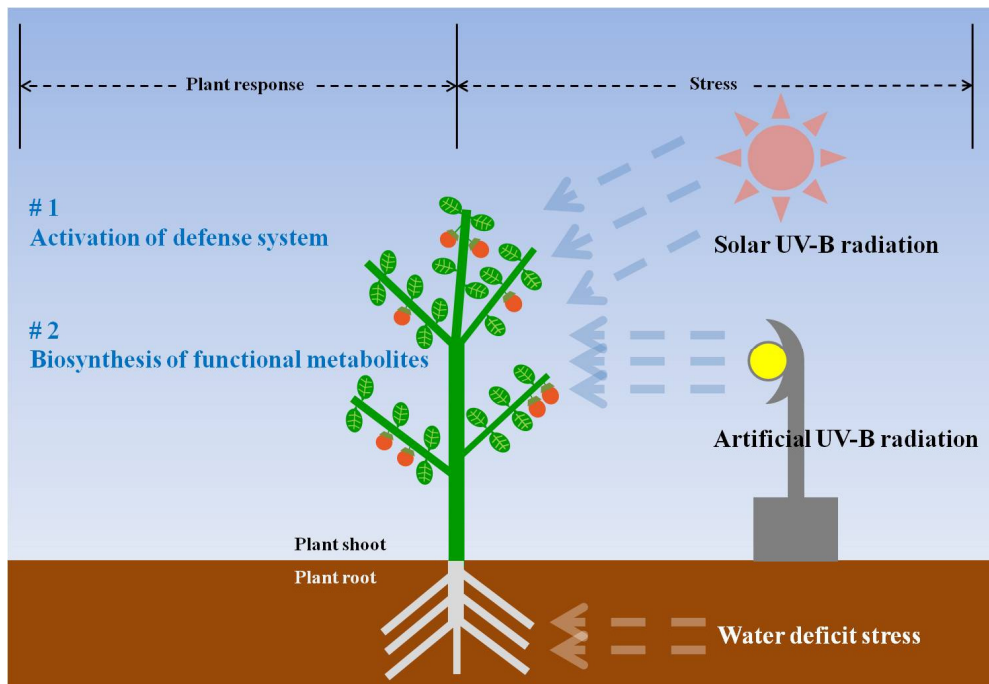


Fig. 1. Conceptual figure of plant response to environmental stresses (water deficit and UV-B radiation).

nm), UV-B (280–315 nm), UV-C (200–280 nm)로 구분되는데, 이 중 UV-B는 지표면에 도달하는 전체 태양복사에너지의 0.5%로 태양광복사에서 작은 부분을 차지하지만, 고등 식물에 있어 다양한 반응들의 원인이 된다 (Becatti et al., 2009; Gil et al., 2012). UV-B는 상대적으로 낮은 수준이 작물에 조사되어도 DNA, 지질, 단백질, 지방질막, 광합성기구 등에 손상을 주며 심한 경우 조직괴사를 야기하는 등 작물세포의 구성물질에 직/간접적 손상의 원인이 된다 (Berli et al., 2012; Gil et al., 2012). UV-B에 의한 스트레스는 작물의 방어체계를 활성화하여 작물 조직 내 tocopherol, polyamine, flavonoid와 같은 2차 대사물질의 축적을 변화시킨다. 이러한 축적 변화는 ROS에 대응하는 항산화반응을 통해 작물세포의 손상을 방지한다 (Eichholz et al., 2011; Hectors et al., 2014; Nenadis et al., 2015). 이와 같이 UV-B 스트레스는 수분 스트레스와 마찬가지로 기능성 대사물질 축적 증대와 같은 품질적 요소에는 긍정적 영향을 나타낸다.

본 연구에서는 작물 스트레스의 원인이 되는 환경 요인들 중 수분결핍과 UV-B 처리가 작물체 내 2차 대사물질 축적에 미치는 영향을 다룬 지난 20년 간의 주요 연구결과들을 정리하였다. 이를 토대로 향후 국내에서 환경조건 제어를 통해 기능성 대사물질을 다량 함유한 농작물 생산을 위한 기초 자료로 활용하고자 하였다.

수분 스트레스에 의한 항산화물질 축적 (Effects of water deficit on accumulation of functional metabolites)

수분 스트레스에 대한 작물의 반응은 작물 종 (species), 작물 생육단계, 스트레스의 지속시간과 강도에 좌우된다 (Shao et al., 2008). 일반적으로 적절한 수준의 수분 결핍 처리를 통해 수분 공급량을 절약할 수 있으며, 과실의 중량과 수량이 감소하더라도 단맛 (sweetness), 과즙 (juiciness), 과일 향과 같은 관능적 특성 및 기능성 대사물질의 증대를 통해 고품질, 고기능성 농산물을 생산할 수 있다 (Lahoz et al., 2016; Vallverdu et al., 2012). 이에 대한 내용들은 Table 1 및 아래와 같다.

작물별 수분 스트레스의 영향 Veit-Köhler et al. (1999)은 토마토 (*Lycopersicon esculentum* Mill.)의 과실 발달 시작부터 수분을 최대수분보유량 (maximum water holding capacity)을 기준으로 70% 처리 (대조구), 50% 처리하였을 때 생육 및 품질을 평가하였다. 연구결과, 50% 수분 처리구에서 착과수는 감소하였고, 과실의 당, vitamin C 함량은 증가하여 과실 성숙기에 증가 수준이 가장 높았다. Ali et al. (2010)은 수분 스트레스 처리가 옥수수 (*Zea mays* L.) 종자 오일 내 항산화물질 함량에 미치는 영향을 평가하였다. 관개는 포장용수량에 맞추어 모상제 (emergence) 발생 8일 후부터 15일 간격으로 실시하였으며, 수분 스트레스 처리구는 21

일 간격으로 관개를 실시하였다. 연구결과, 종자 오일에 함유된 페놀성 화합물 함량은 감소하였는데, 이는 발달 초기 단계 및 개화과정 동안의 수분결핍이 페놀성 화합물의 축적을 감소시킨 것에 기인한다 (Ali et al., 2010). 반면에 flavonoid 함량은 증가하였는데, 이는 종자 발달 및 성숙 단계 동안 수분결핍에 의한 flavonoid 생합성 증대에 기인한다 (Ali et al., 2010). Rebey et al. (2012)는 지중해 지역의 향신료로 사용되는 커민 (*Cuminum cyminum* L.)에 대한 수분 결핍 처리 시 TPC (total phenolic content)를 평가하였다. 수분 결핍 처리는 포장용수량의 100% 수준 (대조구), 50% 수준 (MWD, moderate water deficit), 25% 수준 (SWD, severe water deficit)으로 처리하였다. 연구결과, 커민 종자의 수량은 대조구와 MWD사이에는 통계적 차이가 없었다. TPC는 대조구에 비해 MWD와 SWD에서 각각 43.77%, 15.28% 증가하였다. 이는 작물이 수분 부족과 같이 생육에 불리한 환경조건에서 ROS의 형성을 통해 발생하는 산화적 스트레스에 대응하기 위해 필연적으로 생성하는 페놀성 화합물과 관련한다 (Rebey et al., 2012). Oh et al. (2010)은 수분 스트레스의 횡수 및 시점에 따른 상추 (*Lactuca sativa* L.)의 페놀성 화합물 및 ascorbic acid, α -tocopherol 함량을 평가하였다. 연구결과, 파종 6주 후 수확 직전에 1회 수분 스트레스 (OD, one-time water stress) 및 파종 후 3회에 걸친 수분 스트레스 처리 (MD, multiple water stress)시 TPC가 대조구에 비해 상당량 증가하였다. 페놀성 화합물 중 chicoric acid는 MD 처리에는 감응하여 증대되었으나 OD 처리구에서는 변화가 없었다. 특히 수분 스트레스에 감응하여 phenylpropanoid 경로의 핵심 효소인 PAL (phenylalanine ammonia lyase)의 활성 증대가 관찰되었는데 이는 페놀성 화합물의 높은 축적과 연관된다 (Oh et al., 2010). 한편 상추 생육과 관련해서는 OD 처리가 상추의 지상부, 지하부 생육에 영향을 주지 않았으나 MD 처리의 경우 악영향을 주어 건중을 제외한 생중, 엽면적이 감소하였다. 그러므로 작물체 내에서 항산화물질의 함량을 증진하기 위한 수분 스트레스 처리는 작물 생육에 악영향을 주지 않는 수준으로 처리되어야 한다 (Oh et al., 2010). Galieni et al. (2015)은 수분 스트레스에 의한 상추 (*Lactuca sativa* L.) 내 페놀성 화합물 함량을 평가하였다. 연구결과, 수량은 수분 스트레스 처리구에서 38.9 g plant⁻¹으로 대조구 (91.0 g plant⁻¹) 대비 57% 감소하였다. 이와 함께 수분 스트레스 처리는 TPC에 영향을 주지 않았다. 그러나 bounds caffeic acid, caftaric acid, chicoric acid, rutin 함량은 대조구 대비 급격하게 증대되었다. 이는 다양한 생물적, 비생물적 스트레스에 의해 세포벽으로 polyphenol이 축적되는 목질화와 관련된 내성/방어 반응과 관련된다 (Galieni et al., 2015). Stagnari et al. (2014)은 수분 스트레스에 의한 적근대 (*Beta vulgaris* var. *conditiva* Alef.) 뿌리의 TPC 및 betalains (betacyanin, betaxanthin) 함량을 평가하였다. 토양용적수분함량은 대조

Table 1. Effects of water deficit stress on accumulation of functional metabolites in selected plants.

Crops	Stress treatments	Plant parts	Functional metabolites	Effects	References
Barley (<i>Hordeum vulgare</i> L.)	RDI ^{a)}	Leaf	Violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, lutein, β -carotene, α -, γ -tocopherol, glutathione, ascorbic acid	Increase	Marok et al., 2013
Cumin (<i>Cuminum cyminum</i> L.)	RDI	Seed	TPC ^{c)}	Increase	Rebey et al., 2012
Durum wheat (<i>Triticum durum</i> L.)	RDI	Cereal	1) Carotenoids 2) Total tococls (tocotrienols, tocopherols)	1) Increase 2) Increase	Fратиanni et al., 2013
Grapevine (<i>Vitis vinifera</i> L.)	RDI	Berry skin	Anthocyanins (delphinidin, petunidin, malvidin, tri-hydroxylated malvidin-, petunidin-, delphinidin-3-glucosides)	Increase	Castellarin et al., 2007
Grapevine (<i>Vitis vinifera</i> L.)	RDI, PRD ^{b)}	Berry	Flavonols, flavan-3-ol, stilbenoids, anthocyanins, SPC ^{d)}	Increase	Conesa et al., 2016
Lettuce (<i>Lactuca sativa</i> L.)	RDI	Leaf	TPC	Increase	Oh et al., 2010
Lettuce (<i>Lactuca sativa</i> L.)	RDI	Leaf	1) TPC 2) Phenolics (bounds caffeic acid, caftaric acid, chicoric acid, rutin)	1) No effect 2) Increase	Galieni et al., 2015
Maize (<i>Zea mays</i> L.)	RDI	Seed oil	1) Phenolics 2) Tocopherols (α , γ , δ) 3) Flavonoids	1) Decrease 2) Increase 3) Increase	Ali et al., 2010
Peanut (<i>Arachis hypogaea</i> L.)	RDI	1) Leaf, Stem 2) Seed	Phenolics	1) Increase 2) Decrease	Aninbon et al., 2016
Red beet (<i>Beta vulgaris</i> var. <i>conditiva</i> Alef.)	RDI	Root	1) TPC 2) Betalains (betacyanin, betaxanthin)	1) Increase 2) Increase	Stagnari et al., 2014
Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.)	RDI	Fruit	Vitamin C	Increase	Veit-Köhler et al., 1999
Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.)	PRD	Fruit	Lycopene	No effect	Stikic et al., 2003
Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i> L. Mill)	RDI	Fruit	1) Vitamin C 2) Carotenoids (lycopene, β -carotene)	1) Increase 2) Increase	Favati et al., 2009
Tomato (Not available)	RDI	Fruit	Carotenoids	Increase	Pernice et al., 2010
Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill)	RDI	Fruit	Vitamin C	Increase	Patanè and Concentino, 2010
Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i> Mill)	RDI	Fruit	Lycopene and vitamin C	Increase	Wang et al., 2011
Tomato (<i>Solanum lycopersicum</i> L.)	RDI	Fruit	Lycopene	No effect	Lahoz et al., 2016
Tomato (<i>Solanum lycopersicum</i> L.)	RDI	Fruit	1) Lutein 2) β -carotene 3) Ascorbic acid	1) Decrease 2) Increase 3) No effect	Ripoll et al., 2016

^{a)}RDI: regulated deficit irrigation, ^{b)}PRD: partial root zone drying, ^{c)}TPC: total phenolic content, ^{d)}SPC: soluble phenolic content

구가 WHC (water holding capacity)의 100% (W100), 수분 스트레스 처리구는 WHC 50% (W50), WHC 30% (W30) 처리하였다. 연구결과, TPC는 W100 대비 W30에서 58%, W50에서 86% 증

가하였다. 이는 수분결핍이 PAL과 같은 phenylpropanoid 경로효소의 활성을 자극한 것에 기인한 결과이다 (Stagnari et al., 2014). 이와 함께, W100 대비 betacyanin 함량은 W50에

서 52%, W30에서 47% 증가하였고, betaxanthin 함량은 W50에서 70%, W30에서 69% 증가하였다. 이는 생리적 기능의 유지 역할을 하는 삼투물질의 기능을 하는 betalains가 수분결핍조건 하에서 축적된 결과이다 (Stagnari et al., 2014).

생육시기별 수분 스트레스의 영향 과실 수확을 목적으로 하는 작물에 대한 선행 연구들은 주로 과실의 성숙시기 중심의 수분 결핍처리 결과를 제시하고 있다. 예를 들면, 포도열매가 색을 띠고 비대해지는 단계인 베레중 (veraison) 이후 줄기 수분포텐셜 -1 MPa의 유지는 포도열매의 품질과 적색와인의 품질 개선을 위한 방법으로 제안되었다 (Leeuwen et al., 2009). 또한 베레중과 성숙기간 사이의 수분 결핍은 포도열매의 크기를 감소시키나 페놀성 화합물의 생합성을 증대시켰다 (Ojeda et al., 2002). Stikic et al. (2003)도 토마토 (*Lycopersicon esculentum* Mill.)에 대한 PRD 처리연구를 실시하였다. PRD 처리는 뿌리를 2부분으로 나누어 영양생장기와 생식생장기 동안에 절반은 건조상태 (정상의 30% 저감 처리)로, 절반은 수분을 공급하여 10일간 처리한 후 10일 이후에는 반대로 처리하였다. 연구결과, 토마토 과실의 건조량은 대조구와 PRD 처리에서 유의한 차이를 나타내지 않았으며, 당 함량은 PRD 처리구에서 높았다. Lycopene 함량의 경우도 대조구와 PRD 처리에서 유의한 차이를 나타내지 않았다. Castellarin et al. (2007)은 포도 (*Vitis vinifera* L.)에 대해 열매가 맺힌 후 베레중 종료 시까지 수분 결핍 처리 (ED, early deficit) 및 베레중 종료 후 수분 결핍 처리 (LD, late deficit)한 결과, 수확기 수량은 대조구, ED, LD 처리구에서 각각 6.73, 6.48, 5.62 kg grape vine⁻¹이며, 열매의 무게는 각각 1.11, 1.06, 0.969 g으로 나타났다. 이와 함께, 수분 결핍 처리를 통해 anthocyanin 생합성에 관여하는 다양한 효소들 (F3H/DFR/UGFT/GST)의 발현이 촉진되어 포도껍질 내 anthocyanins (delphinidin, petunidin, malvidin, tri-hydroxylated malvidin-, petunidin-, delphinidin-3-glucosides)의 함량이 증대되는데, 특히 ED가 LD 처리보다는 anthocyanin 생합성 증진에 큰 영향을 나타내며, 성숙 시작 전 일시적인 수분 결핍은 성숙과정에 지속적으로 영향을 주었다 (Castellarin et al., 2007). Favati et al. (2009)은 토마토 (*Lycopersicon esculentum* L. Mill) 생육 시기별 최대 증발산량을 기준으로 제한, 정상관개한 연구에서 열매 수량은 제한관개 (관개수량 100% 처리 후 열매의 베레중부터 50% 처리)는 정상관개 (수확시점까지 100% 처리)와 비교할 때 수량의 90% 이상이며, vitamin C 및 lycopene, β -carotene 등 카로티노이드계 화합물의 함량이 제한관개가 정상관개에 비해 높은 수준이었다. Pernice et al. (2010)은 토마토 재배 시 착과 (fruit setting, 정식 40일 후) 후 무관개 처리, 제한관개 처리 (15일 1회 200 m³ ha⁻¹씩, 총 관개량 1200 m³ ha⁻¹), 정상관개 처리 (1주일 1회 200 m³ ha⁻¹씩, 총 관개량 2400 m³ ha⁻¹)하여 항산화물질

축적을 평가하였다. 연구결과, 무관개 처리는 토마토의 카로티노이드계 화합물 함량을 증진시켰다. 제한된 수분 공급 조건에 의해 야기된 abscisic acid 증가가 에틸렌 (ethylene) 생성에 영향을 주었고 이 때 카로티노이드계 화합물 생합성이 증대되었다 (Pernice et al., 2010). Patané and Consentino (2010)은 토마토 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 재배 시 주요 생육단계에서 제한 관개에 따른 연구를 실시한 결과, 과육의 vitamin C 함량은 제한된 토양 수분 조건에서 높았다. 특히 개화기 시작 시 증발산량의 50% 처리구가 대조구 (100% 처리)에 비해 높았는데, 총 수량, 상품수량 등에서 대조구와 차이 없이 vitamin C 함량이 14.09 mg 100 g FW⁻¹에서 39.51 mg 100 g FW⁻¹로 증대되었다. 또한 Wang et al. (2011)은 토마토 (*Lycopersicon esculentum* Mill.) 재배 시 생육단계별 (T1: 정식시기 1/3 수준관개, T2: 정식시기 2/3 수준관개, T3: 개화 및 과실발달 시기 1/3 수준관개, T4: 개화 및 과실발달 시기 2/3 수준관개, T5: 성숙 및 수확시기 1/3 수준관개, T6: 성숙 및 수확시기 2/3 수준관개) 관개 수준에 따른 수량, 영양성분 등을 평가하였다. 연구결과, '봄~여름' 및 '겨울~여름' 작기에서 T3, T5, T6의 lycopene, vitamin C 함량은 대조구에 비해 9.8~29.6%까지 증가하였다. 이와 같은 결과는 수분 결핍에 따른 에틸렌 함량 증가가 토마토의 lycopene 함량을 증대시킨 결과이다 (Wang et al., 2011). 한편, 엽면적이 낮을 경우 과실에 대해 빛 세기와 노출 지속성이 증가하기 때문에 vitamin C와 lycopene의 형성을 촉진시키게 되는데, T3, T5, T6의 경우 엽면적이 낮아 vitamin C와 lycopene 축적 증대에 영향을 주었을 것이라고 하였다 (Wang et al., 2011). 반대로 100% 관개의 경우 과실에 대한 그늘효과 (shading effect)를 증대시키므로 vitamin C와 lycopene 함량이 상대적으로 낮아지게 된다 (Toor et al., 2006; Wang et al., 2011). 그러므로 Wang et al. (2011)은 물 절약 용량, 수량, 포괄적 품질 등을 고려할 때 좋은 관개방법은 개화기와 과실발달 단계에서 1/3 또는 2/3 관개 수준으로 하는 것을 추천하였다. Conesa et al. (2016)은 적포도 (*Vitis vinifera* L.) 재배 시 대조구 (증발산량의 110% 관개), RDI (베레중 이후 대조구의 50% 관개), PRD (베레중 이후 대조구의 50%를 부분뿌리관리법 처리), NI (무관개, 자연강우 및 줄기 수분포텐셜에 따른 간헐적 관개) 처리에 따른 기능성 대사물질 함량을 평가하였다. 연구결과, flavonols, flavan-3-ol, stilbenoids, anthocyanins, SPC (soluble phenolic content) 함량은 수분 결핍 처리구에서 증대되었으며, 특히 PRD 처리의 경우 기능성 대사물질 함량 증대효과가 가장 큰 것으로 나타났는데, RDI와 PRD 처리에서 공급된 수분량이 동일하더라도 PRD 처리가 포도 껍질의 anthocyanins와 resveratrol의 함량을 더 높이는 것으로 나타났다. Ripoll et al. (2016)은 토마토 (*Solanum lycopersicum* L.) 과실의 발달단계별[cell division (CD), cell expansion (CE), maturation (MT)]로 대조구의 60% 수준으

로 수분을 공급한 결과, 건중 기준 lutein 함량은 감소 (CD: 18.3, CE: 28.1, MT: 43.6%)하고, β -carotene 함량은 CD 처리구에서 증가하였다. 그러나 타 카로티노이드계 화합물, ascorbic acid 등은 큰 증가 경향을 나타내지 않았다 (Ripoll et al., 2016).

품종, 유전형질별 수분 스트레스의 영향 Fratianni et al. (2013)은 듀럼밀 (*Triticum durum* L.) 재배 시 관개 (I), 무관개 (NI, 자연강우만 허용)에 따른 항산화물질 함량을 평가한 결과, Simeto 품종이 NI 조건하에서 총 카로티노이드계 화합물 함량이 15~20% 증대, total tocopherols (tocotrienols 및 tocopherols)은 10~15% 증대됨을 보고하였다. 다른 품종의 경우에는 영향을 받지 않아 Simeto 품종과 경향이 달랐는데 이는 듀럼밀 품종간의 수분이용 효율성 및 작물 조직의 생합성과 저장용량 차이에 기인한다고 하였다. Marok et al. (2013)은 보리 (*Hordeum vulgare* L.) 2개 품종 (Express, Saida)에 대해 수분결핍 처리가 2차 대사물질 함량에 미치는 영향을 평가하였다. 수분결핍 처리는 파종 15일 후부터 실시하였다. 대조구의 경우 8일간 적정 관수를 실시하였으며, 수분결핍 처리구는 수분을 8일간 공급하지 않았다. 연구결과, 대조구에 비해 수분결핍 처리구에서 violaxanthin, antheraxanthin, zeaxanthin, lutein, β -carotene, α -, γ -tocopherol, glutathione, ascorbic acid 함량이 증가하였다. Express 품종의 경우 Saida 품종에 비해 glutathione과 ascorbic acid 함량이 더 높았으며, Saida 품종의 경우 ascorbic acid 함량은 대조구에 비해 수분결핍 처리 시 감소하였다. 이는 2개의 유전자 형이 수분 스트레스에 대해 다른 동태를 나타내어 항산화 기작에 있어 구별됨을 보여준다 (Marok et al., 2013). Aninbon et al. (2016)은 땅콩 (*Arachis hypogaea* L.)에 대한 재배 후반부 수분 결핍이 땅콩의 부위별 페놀성 화합물 함량에 미치는 영향을 평가하였다. 연구결과, 재배 후반부 수분결핍 처리는 유전자형과 관계없이 종실의 페놀성 화합물 함량을 감소시켰다. 잎과 줄기에서는 페놀성 화합물 함량이 모두 증대되었다. 그러므로 수분결핍에 따른 작물체 내 페놀성 화합물 함량은 품종, 작물체 부위, 유전자형에 따라 각기 다르게 나타난다 (Aninbon et al., 2016). Lahoz et al. (2016)은 관개 수준이 토마토 (*Solanum lycopersicum* L.) 품종별 품질에 미치는 영향을 평가한 결과, 토마토 과실 내 lycopene 함량은 관개량, 시험연도에 관계없이 유전자 형에 따라 차이를 나타냈다. lycopene 함량이 높은 것으로 알려진 품종은 관개량이 높은 처리구에서 lycopene이 낮아지는 경향이였다. 일반적으로 표준처리 (100% ETc)와 수분결핍 처리 (75%)간 lycopene 함량차이가 유의한 수준은 아니었으나 ETc의 100%가 넘는 경우 lycopene 함량이 감소하는 경향이었는데 이는 100% ETc 이상의 관개량 처리가 총 용해성 고형물과 lycopene 함량을 감소시키는 희석효과 (dilution effect)를 유발한다고 하였다.

한편, 수분결핍 처리 (75% ETc)는 수분 사용을 평균 28.2% 감소시켰으나, 생산량을 16.4% 감소시켰고, soluble solids 함량을 8.4% 증대시켰다.

수분 스트레스 종합 수분의 결핍은 작물 생육저하로 인한 수량 감소와 연결될 수 있으며 작물체 내 ROS 형성을 통해 산화적 스트레스를 야기한다. 작물은 스트레스 대응을 위해 2차 대사경로 내 PAL과 같은 효소를 활성화하여 항산화 물질의 체내 축적을 증대시킨다. 특히 선행연구에서 제시된 수분결핍에 따른 2차 대사물질의 축적 정도는 작물 종류, 품종, 유전형질, 수분결핍의 시기 및 정도 등의 인자에 따라 매우 다른 것으로 나타났다. 그러므로 국내에서 기능성 대사물질 다량 함유 농작물의 생산을 위한 수분결핍처리는 다양한 재배 조건별 (작물종류, 품종, 수분결핍 조건 등)로 연구결과와 축적이 충분히 이루어진 후에 적용이 가능할 것으로 판단된다.

UV-B 스트레스 (Effects of UV-B radiation on accumulation of functional metabolites) UV-B는 작물체 내에서 ROS를 생성함으로써 세포손상과 같은 광생물학적 스트레스를 일으키고 작물의 방어체계를 활성화하여 작물 조직 내 2차 대사산물의 축적을 유도한다 (Eichholz et al., 2011; Martínez-Lüscher et al., 2015; Nenadis et al., 2015). 작물의 UV-B에 대한 보편적인 보호반응은 세포의 액포 (vacuole) 내에 축적되는 UV-B 흡수화합물들의 생합성 증대이며, 이러한 흡수화합물에는 주로 UV-B의 작물 조직 관통을 감소시키는 페놀성 화합물이 있다 (Berli et al., 2012). UV-B는 작물 생육과 과실 수량의 감소를 야기할 수 있으나 phenylpropanoid, flavonoid 생합성 경로 내 몇 가지 핵심효소 (PAL, CHS (chalcone synthase) 등)의 활성을 증대시켜 사과껍질, 포도열매 내 flavonoid 함량을 높인다 (Alonso et al., 2015; Berli et al., 2012). 이에 대한 내용들은 Table 2 및 아래와 같다.

일레로 Becatti et al. (2009)은 토마토 (*Lycopersicon esculentum* L.)에서 태양광 UV-B 처리가 토마토 열매의 카로티노이드계 화합물 축적에 미치는 영향을 평가하였다. 토마토의 열매의 녹색기 (mature green stage), 변색기 (breaker stage), 완숙기 (red ripe stage)에 열매를 채취하여 함량을 평가한 결과, UV-B 제한처리에 비해 UV-B 처리가 완숙기 열매에서 총 카로티노이드, lycopene, β -carotene, lutein 함량이 높았다. Becatti et al. (2009)는 UV-B 처리가 에틸렌 생성을 조절함으로써 열매의 카로티노이드계 화합물 축적에 영향을 주며, 다른 품종에서는 이러한 반응이 다르게 나타날 수 있어 UV-B가 에틸렌 신호전달과는 독립적으로 카로티노이드계 화합물 함량에 영향을 줄 수 있다고 하였다.

Eichholz et al. (2011)은 UV-B 처리가 블루베리 (*Vaccinium corymbosum* L.) 열매의 페놀성 화합물 함량에 미치는 영향

Table 2. Effects of UV-B radiation on accumulation of functional metabolites in selected plants.

Crops	Stress treatments	Plant parts	Functional metabolites	Effects	References
Arabidopsis (<i>Arabidopsis thaliana</i>)	Artificial UV-B	Leaf	α -tocopherol, polyamine, flavonoid	Increase	Hectors et al., 2014
Barley (<i>Hordeum vulgare</i> L.)	Artificial UV-B	Leaf	Anthocyanin, Flavonols	Increase	Bandurska et al., 2012
Blueberry (<i>Vaccinium corymbosum</i> L.)	Artificial UV-B	Fruit	Phenolics	Increase	Eichholz et al., 2011
Grape (<i>Vitis vinifera</i> L.)	Artificial UV-B	Leaf	α -tocopherol, γ -tocopherol, phytol	Increase	Gil et al., 2012
Grapevine (<i>Vitis vinifera</i> L.)	Solar UV-B	Fruit	Total anthocyanins	Increase	Berli et al., 2012
Grapevine (<i>Vitis vinifera</i> L.)	Solar UV-B	Leaf	α -pinene, 3-carene, terpinolene	Increase	Alonso et al., 2015
Grapevine (<i>Vitis vinifera</i> L.)	Artificial UV-B	Fruit	1) Neoxanthin, β -carotene 2) Zeaxanthin	1) Increase 2) Decrease	Martínez-Lüscher et al., 2015
Mulberry (<i>Morus alba</i> L.)	Artificial UV-B	Leaf	Chalcomoracin	Increase	Gu et al., 2010
Strawberry tree (<i>Arbutus unedo</i>)	Solar UV-B	Leaf	1) Total flavanol 2) Quercitrin	1) Decrease 2) Increase	Nenadis et al., 2015
Sweet wormwood (<i>Artemisia annua</i> L.)	Artificial UV-B	Leaf	1) Carotenoid 2) Total phenolics, flavonoid, anthocyanin	1) Decrease 2) Increase	Pandey and Pandey-Rai, 2014
Tomato (<i>Lycopersicon esculentum</i> L.)	Solar UV-B	Fruit	Carotenoids (lycopene, β -carotene, lutein)	Increase	Becatti et al., 2009

을 평가하였다. 실험조건은 블루베리의 수확 후 30 cm 거리에서 UV-B를 저수준 (0.075 Wh m⁻²), 고수준 (0.150 Wh m⁻²)으로 2, 24 시간씩 처리하였다. 연구결과, UV-B 처리시간에 대한 큰 영향은 없었으나 총 페놀성 화합물의 함량은 고수준의 UV-B를 2시간 처리하였을 때 가장 높았다. 이는 UV-B 처리가 phenylpropanoid 경로의 핵심 효소인 PAL의 증가를 야기하여 페놀성 화합물의 생합성을 가속화함으로써 항산화 활성이 증대된다고 하였다.

Gil et al. (2012)은 포도나무 (*Vitis vinifera* L.)잎에 대한 UV-B 영향을 평가하였다. 처리구는 대조구 (95% 이상 UV-B 흡수 및 배제), 저수준의 UV-B (16시간 8.25 μ W cm⁻²), 고수준의 UV-B (4시간 33 μ W cm⁻²)로 하였으며, UV-B 처리 후에는 어린잎과 성숙잎을 채취하여 항산화물질 함량을 평가하였다. 연구결과, 산화 스트레스로부터 세포를 보호하는 항산화성의 diterpene 물질인 α -tocopherol, γ -tocopherol, phytol은 포도나무 잎에 고수준의 UV-B가 처리될 때 증가하였다. 고수준의 UV-B 처리구는 저수준의 UV-B와 비교할 때 γ -tocopherol이 어린잎에서 1.9배 증대, 성숙잎에서는 3.3배 증대되었으며, 대조구와 비교 시에는 어린잎에서 3.6배, 성숙잎에서 6.1배 증대되었다. 한편, sesquiterpene (α -farnesene, *trans* α -bergamotene)은 어린잎과 성숙잎 간에 차이가 없었

다. 휘발성의 monoterpene인 α -pinene, terpinolene, carene은 UV-B 처리구에서 검출되었으나 대조구에서는 검출되지 않았다. 또한 이들 물질은 어린잎, 성숙잎 간에 차이는 없었으나 저수준의 UV-B 처리구 대비 고수준의 UV-B 처리구에서 모두 약 2배 가량 증가하였다. 이는 작물 조직에 대한 UV-B 노출에 따른 ROS 발생이 작물 조직 내에서 방어반응의 초기화를 위한 신호분자로 작용하면서 2차 대사물질의 생성이 활성화된 것에 기인한 결과이다 (Gil et al., 2012).

Bandurska et al. (2012)은 UV-B 처리에 따른 보리 (*Hordeum vulgare* L.) 유묘의 2차 대사물질 축적 연구를 실시하였다. UV-B 처리는 2주 정도된 보리 유묘에 대해 24 kJ m⁻² day⁻¹ 수준으로 1일 8시간씩 10일간 실시하였다. 연구결과, UV-B 처리는 보리에서 4CL (4:coumarate-CoA ligase)의 활성을 증대시켰는데 이는 anthocyanin 및 flavonol의 축적과 양의 상관성을 나타냈다. 특히 flavonoid 화합물은 *trans*-CA (*trans*-cinnamic acid)로부터 4CL의 촉매작용 등에 의해 생합성되는데, 이를 통해 UV-B 처리구에서 anthocyanin의 함량은 UV-B 무처리구와 비교할 때 UV-B 처리구에서 약 4배 증가, flavonol 함량은 약 38% 가량 증가하였다.

Berli et al. (2012)는 포도나무 (*Vitis vinifera* L, cv. Malbec)의 열매 껍질에 대한 태양광 UV-B 처리 (+UV-B)와 UV-B

무처리 (-UV-B)에 각각 ABA (abscisic acid) 처리 유 (+) · 무 (-)에 따른 페놀성 화합물을 평가하였다. 연구결과, 개화 후 72일 및 126일 (수확) 후 +UV-B/+ABA 처리구의 총 anthocyanin 수치는 -UV-B/-ABA 처리구 대비 96.8%, 29.7% 상승하였다. +UV-B 처리는 모든 anthocyanin 배당체 (glucoside)를 증대시켰으나 +ABA는 총 nonacylated, total delphinidin, cyanidin, petunidin, peonidin에 대한 증대효과만 나타났다. Berli et al. (2012)는 +UV-B와 +ABA 처리가 베레종 이전의 anthocyanin 축적에 긍정적 영향을 나타내며 수확시점까지 높은 수준의 anthocyanin을 유지시킨다고 하였다. 또한 +ABA와 +UV-B는 포도잎의 phenylpropanoid와 flavonoid 생합성 경로의 핵심효소 (PAL, CHS)를 활성화함으로써 높은 항산화 용량을 보유한 페놀성 화합물의 함량을 증대시킨다고 하였다 (Berli et al., 2012).

UV-B는 매우 동적인 환경 요소로 이것의 수준은 하루 중 시간, 계절, 날씨 조건에 따라 다르다 (Hectors et al., 2014). Hectors et al. (2014)는 작물의 UV-B 적응반응을 평가하기 위해 애기장대 (*Arabidopsis thaliana*)에 대해 UV-B를 12일 동안 같은 시간 (1, 2, 3, 4, 8, 12일경 정오)에 2시간 처리하고 20시간의 회복기간 후에 대사물질 함량을 조사하였다. 연구결과, UV-B 무처리와 비교할 때 UV-B처리는 α -tocopherol, polyamine, flavonoid의 축적 증대가 나타났다. 특히, 지용성 항산화물질인 α -tocopherol은 빠르게 축적되고 이는 계속 증대되었으나 polyamine의 경우에는 일시적으로 빠르게 축적되었다. 한편, flavonol은 지속적으로 축적되었다. 이러한 2차 대사물질의 축적패턴은 작물의 UV-B에 대한 적응과정이 동적인 과정이며, 보편적으로 타 연구들에서 제시되는 단일시점에 대한 분석결과들은 작물의 UV-B 적응과정의 모든 것을 명확하게 밝힐 수 없다고 하였다.

Nenadis et al. (2015)은 UV-B 노출에 따른 딸기나무 (*Arbutus unedo*) 잎의 페놀성 화합물 함량을 평가하였다. 연구결과, 딸기나무를 UV-B에 자연수준 ($4.2\sim 34.4 \text{ kJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)으로 노출하였을 때 잎의 총 flavanol 함량은 UV-B가 차단된 처리구와 비교하여 감소하였다. 이는 UV-B가 flavanol의 생합성 저하 또는 분해에 영향을 주기 때문이다. 한편 잎에서 quercetin의 배당체인 quercitrin 함량은 증가하였는데, 이는 quercitrin이 보유한 높은 항산화 효과 및 UV-B 스트레스에 대한 형태적 작물 반응을 작동시키는 quercitrin의 기능과 관련된다 (Nenadis et al., 2015).

Alonso et al. (2015)는 포도나무 (*Vitis vinifera* cv. Malbec) 잎에 대한 UV-B 영향 연구에서 자연광 UV-B 처리 시 잎에서 monoterpene계열의 α -pinene, 3-carene, terpinolene 함량 증대를 보고하였다. 이는 작물체가 UV-B에 의한 손상을 최소화하기 위해 보호역할을 하는 테르펜계 화합물 (terpenes)을 증대시키는 동화기작이라고 하였다.

Martínez-Lüscher et al. (2015)는 수분 결핍 조건하에서

UV-B에 대한 포도나무 (*Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo) 적응 반응을 연구하였다. 포도나무 열매는 착과에서부터 성숙시기까지 UV-B를 3수준 ($0, 5.98, 9.66 \text{ kJ m}^{-2} \text{ day}^{-1}$)에 노출시켰으며, 수분 조건은 정상처리 (포장용수량의 약 80%) 및 결핍처리 (정상처리의 50%)로 하였다. 연구결과, UV-B가 수분결핍과 혼합 처리될 때 포도나무 잎의 neoxanthin을 증대시키며, zeaxanthin 농도를 감소시켰다. β -carotene은 통계적 유의성은 없었으나 UV-B 처리를 통해 증가하였다. 특히, 메탄올 추출성 UV-B 흡수 화합물 (MEUVAC, methanol extractable UV-B absorbing compounds)과 항산화효소인 SOD (superoxide dismutase)도 증대되었다.

과수, 채소류의 약용작물에 있어서의 UV-B 처리 활용도 보고되고 있다. Gu et al. (2010)는 혈당을 낮추는 것으로 알려진 뽕나무 (*Morus alba* L.) 잎에 대한 UV-B 처리연구를 수행하였다. 연구결과, UV-B를 처리했을 때 뽕나무 잎에서 항균활성을 나타내는 chalconoracin과 그 전구물질인 moracin N의 함량을 각각 $0.818, 0.352 \text{ mg g}^{-1}$ 으로 생성시켰다. Gu et al. (2010)은 UV-B 처리가 약용작물의 질을 증대하기 위해 사용될 수 있다고 보고하였다. Pandey and Pandey-Rai (2014)는 UV-B 처리 시 개똥쑥 (*Artemisia annua* L.)의 2차 대사물질 축적 연구를 실시한 결과, UV-B를 2.8 W m^{-2} 수준으로 2시간 처리한 후 개똥쑥 잎의 카로티노이드계 화합물 함량은 UV-B 무처리구 대비 감소하였다. 개똥쑥에 존재하는 sesquiterpene계열의 artemisinin은 카로티노이드계 화합물과 생합성 상위경로를 공유하는데 UV-B 처리에 의해 artemisinin의 생합성이 우세해지면서 카로티노이드계 화합물 함량이 상대적으로 감소하게 된다고 하였다. 반면, 총 페놀성 화합물, flavonoid, anthocyanin은 UV-B 무처리와 비교할 때, UV-B 2시간 처리 후 각각 97, 103, 15% 증가하였고, 3시간 처리 후 각각 98, 103, 44% 증가하였다. 이는 UV-B 처리에 따른 총 페놀성 화합물, flavonoid, anthocyanin과 같은 UV-B 흡수 분자 생성에 기인한다고 하였다. 한편, 총 chlorophyll 함량은 UV-B 3시간 처리부터는 유의한 수준으로 감소하였는데, 이와 같은 결과를 종합할 때, 개똥쑥에 대한 UV-B 3시간까지의 노출은 가벼운 스트레스로 작용하여 광합성 기구의 손상을 없게 할 뿐만 아니라 2차 대사물질의 축적을 높임으로써 효과적이라고 보고하였다.

UV-B 스트레스 종합 UV-B 노출 시 작물체 내 ROS가 생성되어 세포손상 등을 야기하며 작물은 대응을 위해 UV-B에 대한 방어체계를 활성화한다. 이 때 항산화효소 및 항산화물질 증대, UV-B 흡수화합물들이 생성된다. 선행연구에서는 작물의 생육단계 중 주로 베레종 시기에 UV-B를 처리함으로써 과실에 다량의 기능성 대사물질 축적을 유도하고 있다. 이 같은 경우 전반적으로 그 축적이 증대되나 작물의 종류와 부위, UV-B의 강도, 처리시간 등의 조건에 따라

축적 정도는 다르게 나타났다. 그러므로 향후 기능성 대사물질 다량 함유 농작물의 생산을 위한 UV-B 활용은 여러 조건 별로 연구가 이루어진 후에 적용이 가능할 것으로 판단된다.

Conclusion

본 논문에서는 환경조건 (수분 및 UV-B)의 제어가 작물 내 기능성 대사물질의 함량에 미치는 영향에 관한 국외 선행 연구결과들을 고찰하여, 기능성 대사물질 다량 함유 농작물 생산을 위한 기초 연구자료로 활용하고자 하였다. 선행연구들은 주로 생육단계별로 환경 스트레스 조건을 조성하여 작물의 기능성 대사물질 증대에 관한 연구결과들을 제시하고 있다. 작물종류, 품종, 스트레스 적용 강도 및 시기에 따라 차이가 있으나 작물은 수분 결핍 및 UV-B 처리에 대한 적응-방어기작의 활성화를 통해 2차 대사물질의 생합성을 급격히 증대시키는 경향을 나타낸다. 비록 수분결핍 및 UV-B 처리를 통해 작물 생육에 악영향을 초래할 수 있으나 이는 기능성 대사물질의 축적이 증대된 고부가가치 작물 생산이라는 목적 달성 등 작물의 경제적 가치 상승을 통해 충분히 보완될 수 있는 부분으로 판단된다. 향후 기능성 대사물질 다량 함유 농작물 생산을 위해서는 선행연구결과들을 응용하여 국내에서 재배되는 기존 작물 (특히, 과채류, 엽채류)에 대해 다양한 재배 환경조건별로 연구결과들의 축적이 필요할 것으로 판단된다.

Abbreviations

- 4CL, 4-coumarate-CoA ligase
- ABA, abscisic acid
- CHS, chalcone synthase
- DI, deficit irrigation
- ED, early deficit
- ETc, crop evapotranspiration
- GST, glutathione S-transferase
- LD, late deficit
- MD, multiple water stress
- MEUVAC, methanol extractable UV-B absorbing compounds
- MWD, moderate water deficit
- OD, one-time water stress
- PAL, phenylalanine ammonia lyase
- PRD, partial root zone drying
- RDI, regulated deficit irrigation
- ROS, reactive oxygen species
- SOD, superoxide dismutase
- SPC, soluble phenolic content

- SWD, severe water deficit
- TPC, total phenolic content
- trans*-CA, *trans*-cinnamic acid
- UFGT, UDP-glucose:flavonoid 3-O-glucosyltransferase
- UV, ultraviolet
- WD, water deficit
- WHC, water holding capacity

References

Åkerström, A., Å. Forsum, K. Rumpunen, A. Jäderlund, and U. Bång. 2009. Effects of sampling time and nitrogen fertilization on anthocyanidin levels in *Vaccinium myrtillus* fruit. *J. Agric. Food Chem.* 57:3340-3345.

Ali Q., M. Ashraf, and F. Anwar. 2010. Seed composition and seed oil antioxidant activity of maize under water stress. *J. Am. Oil Chem. Soc.* 87:1179-1187.

Alonso, R., F.J. Berli, R. Bottini, and P. Piccoli. 2015. Acclimation mechanisms elicited by sprayed abscisic acid, solar UV-B and water deficit in leaf tissues of field-grown grapevines. *Plant Physiol. Biochem.* 91:56-60.

Aninbon, C., S. Jogloy, N. Vorasoot, A. Patanothai, S. Nuchadomrong, and T. Senawong. 2016. Effect of end of season water deficit on phenolic compounds in peanut genotypes with different levels of resistance to drought. *Food Chem.* 196:123-129.

Bandurska, H., M. Pietrowska-Borek, and M. Cieślak. 2012. Response of barley seedlings to water deficit and enhanced UV-B irradiation acting alone and in combination. *Acta. Physiol. Plant.* 34:161-171.

Becatti, E., K. Petroni, D. Giuntini, A. Castagna, V. Calvenzani, G. Serra, A. Mensuali-Sodi, C. Tonelli, and A. Ranieri. 2009. Solar UV-B Radiation influences carotenoid accumulation of tomato fruit through both ethylene-dependent and -independent mechanisms. *J. Agric. Food Chem.* 57:10979-10989.

Berli, F.J., M. Fanzone, P. Piccoli, and R. Bottini. 2012. Solar UV-B and ABA are involved in phenol metabolism of *Vitis vinifera* L. increasing biosynthesis of berry skin polyphenols. *J. Agric. Food Chem.* 59:4874-4884.

Castellarin, S.D., M.A. Matthews, G. Di Gaspero, and G.A. Gambetta. 2007. Water deficits accelerate ripening and induce changes in gene expression regulating flavonoid biosynthesis in grape berries. *Planta.* 227:101-112.

Chenard, C.H., D.A. Kopsell, and D.E. Kopsell. 2005. Nitrogen concentration affects nutrient and carotenoid accumulation in parsley. *J. Plant Nutr.* 28:285-297.

Conesa, M.R., N. Falagán, J.M. de la Rosa, E. Aguayo, R. Domingo, and A.P. Pastor. 2016. Post-veraison deficit irrigation regimes enhance berry coloration and health-promoting bioactive compounds in 'Crimson Seedless' table grapes. *Agric. Water Manag.* 163:9-18.

Costa, J.M., M.F. Ortuno, and M.M. Chaves. 2007. Deficit

- irrigation as a strategy to save water: Physiology and potential application to horticulture. *J. Integr. Plant Biol.* 49:1421-1434.
- Dai, J. and R.J. Mumper. 2010. Plant phenolics: Extraction, analysis and their antioxidant and anticancer properties. *Molecules.* 15:7313-7352.
- Duthie, G.G., S.J. Duthie, and J.A.M. Kyle. 2000. Plant polyphenols in cancer and heart disease: implications as nutritional antioxidants. *Nutr. Res. Rev.* 13:79-106.
- Eichholz, I., S. Huyskens-Keil, A. Keller, D. Ulrich, L.W. Kroh, and S. Rohn. 2011. UV-B-induced changes of volatile metabolites and phenolic compounds in blueberries (*Vaccinium corymbosum* L.). *Food Chem.* 126:60-64.
- Favati, F., S. Lovelli, F. Galgano, V. Miccolis, T. Di Tommaso, and V. Candido. 2009. Processing tomato quality as affected by irrigation scheduling. *Sci. Hortic.* 122:562-571.
- Fratianne, A., L. Giuzio, T. Di Criscio, F. Zina, and G. Panfilo. 2013. Response of carotenoids and tocopherols of durum wheat in relation to water stress and sulfur fertilization. *J. Agric. Food Chem.* 61:2583-2590.
- Galièni, A., C. Di Mattia, M. De Gregorio, S. Speca, D. Mastrocola, M. Pisante, and F. Stagnari. 2015. Effects of nutrient deficiency and abiotic environmental stresses on yield, phenolic compounds and antiradical activity in lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Sci. Hortic.* 187:93-101.
- Gil, M., M. Pontin, F. Berli, R. Bottini, and P. Piccoli. 2012. Metabolism of terpenes in the response of grape (*Vitis vinifera* L.) leaf tissues to UV-B radiation. *Phytochemistry.* 77:89-98.
- Gu, X.D., M.Y. Sun, L. Zhang, H.W. Fu, L. Cui, R. Z. Chen, D. W. Zhang, and J.K. Tian. 2010. UV-B induced changes in the secondary metabolites of *Morus alba* L. leaves. *Molecules.* 15:2980-2993.
- Han, S.J., S.W. Kwon, S.H. Chu, and S.N. Ryu. 2012. A new rice variety 'Keunnujami', with high concentration of cyaniding 3-glucoside and giant embryo. *Korean J. Breed. Sci.* 44:185-189.
- Hectors, J., S.V. Oevelen, J. Geuns, Y. Guisez, M.A.K. Jansen, and E. Prinsen. 2014. Dynamic changes in plant secondary metabolites during UV acclimation in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol. Plant.* 152:219-230.
- Jang, S.W., J.N. Lee, J.S. Kim, M.H. Cheon, M.H. Seo, M.G. Song, M.J. Um, H.D. Kim, and S.B. Ko. 2015. Breeding of anthocyanin expression and high yield of lettuce 'Misun' in cool season. *Korean J. Breed. Sci.* 47:154-158.
- Kopsell, D.A., T.C. Barickman, C.E. Sams, and J.S. McElroy. 2007. Influence of nitrogen and sulfur on biomass production and carotenoid and glucosinolate concentrations in watercress (*Nasturtium officinale* R. Br.). *J. Agric. Food Chem.* 55: 10628-10634.
- Lahoz, I., A. Pérez-de Castro, M. Valcárcel, J.I. Macua, J. Beltrán, S. Roselló, and J. Cebolla-Cornejo. 2016. Effect of water deficit on the agronomical performance and quality of processing tomato. *Sci. Hortic.* 200:55-65.
- Leeuwen, C.V., O. Tregoeat, X. Chone, B. Bois, D. Pernet, and J.P. Gaudillere. 2009. Vine water status is a key factor in grape ripening and vintage quality for red bordeaux wine. How can it be assessed for vineyard management purposes? *J. Int. des Sci. de la Vigne du Vin.* 43:121-134.
- Lee, M.J., Y.K. Kim, J.C. Park, M.J. Kim, J.N. Hyun, J.S. Choi, and K.H. Park. 2014a. Hull-less waxy barley (*Hordeum vulgare* L.) cultivar 'Boseokchal' with high anthocyanin content and purple lemma. *Korean J. Breed. Sci.* 46:456-462.
- Lee, W.M., M.J. Kwon, L.S. Song, S. Kim, H.J. Lee, E.Y. Yang, H.S. Choi, Y.C. Huh, D.K. Park, and M.K. Yoon. 2014b. Screening of lycopene-rich germplasm using microplate method in watermelon (*Citrullus Lanatus* (thunb.) Matsum. & Nakai). *Korean J. Breed. Sci.* 46:37-43.
- Lim, J.E., M.J. Cho, H.J. Yun, S.K. Ha, D.B. Lee, and J.K. Sung. 2016. The relation between fertilization practices and functional metabolites of crops: a review. *Korean J. Soil Sci. Fert.* 49:168-180.
- Marok, M.A., L. Tarrago, B. Ksas, P. Henri, O. Abrous-Belbachir, M. Havaux, and P. Rey. 2013. A drought-sensitive barley variety displays oxidative stress and strongly increased contents in low-molecular weight antioxidant compounds during water deficit compared to a tolerant variety. *J. Plant Physiol.* 170: 633-645.
- Martínez-Lüscher, J., F. Morales, S. Delrot, M. Sánchez-Díaz, E. Gomés, J. Aguirreolea, I. Pascual. 2015. Characterization of the adaptive response of grapevine (cv. Tempranillo) to UV-B radiation under water deficit conditions. *Plant Sci.* 232:13-22.
- Nenadis, N., L. Llorens, A. Koufogianni, L. Diaz, J. Font, J.A. Gonzalez, and D. Verdager. 2015. Interactive effects of UV radiation and reduced precipitation on the seasonal leaf phenolic content/composition and the antioxidant activity of naturally growing *Arbutus unedo* plants. *J. Photochem. Photobiol. B.* 153:435-444.
- Oh, M.M., E.E. Carey, and C.B. Rajashekar. 2010. Regulated water deficits improve phytochemical concentration in lettuce. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 135:223-229.
- Ojeda, H., C. Andary, E. Kraeva, A. Carbonneau, and A. Deloire. 2002. Influence of pre and postveraison water deficit on synthesis and concentration of skin phenolic compounds during berry growth of *Vitis vinifera* cv. Shiraz. *Am. J. Enol. Vitic.* 53:261-267.
- Pandey, N. and S. Pandey-Rai. 2014. Modulations of physiological responses and possible involvement of defense-related secondary metabolites in acclimation of *Artemisia annua* L. against short-term UV-B radiation. *Planta.* 240:611-627.
- Patanè, C., and S.L. Consentino. 2010. Effects of soil water deficit on yield and quality of processing tomato under a Mediterranean climate. *Agric. Water Manage.* 97:131-138.
- Pernice, R., M. Parisi, I. Giordano, A. Pentangelo, G. Graziani, M. Gallo, V. Fogliano, and A. Ritieni. 2010. Antioxidants profile of small tomato fruits: Effect of irrigation and industrial process. *Sci. Hortic.* 126:156-163.

- Qin, Y., S.J. Kweon, Y.S. Chung, S.H. Ha, K.S. Shin, M.H. Lim, T.R. Kwon, H.S. Cho, S.K. Kim, and H.J. Woo. 2015. Selection of β -carotene enhanced transgenic soybean containing single-copy transgene and analysis of integration sites. *Korean J. Breed. Sci.* 47:111-117.
- Rebey, I.B., I. Jabri-Karoui, I. Hamrouni-Sellami, S. Bourgou, F. Limam, and B. Marzouk. 2012. Effect of drought on the biochemical composition and antioxidant activities of cummin (*Cuminum cyminum* L.) seeds. *Ind. Crop. Prod.* 36:238-245.
- Reif, C., E. Arrigoni, R. Neuweiler, D. Baumgartner, L. Nyström, and R.F. Hurrell. 2012. Effects of sulfur and nitrogen fertilization on the content of nutritionally relevant carotenoids in spinach (*Spinacia oleracea*). *J. Agric. Food Chem.* 60:5819-5824.
- Ripoll, J., L. Urban, B. Brunel, and N. Bertin. 2016. Water deficit effects on tomato quality depend on fruit development stage and genotype. *J. Plant Physiol.* 190:26-35.
- Shao, H.B., L.Y. Chu, C.A. Jaleel, and C.X. Zhao. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *C.R. Biol.* 331:215-225.
- Soubeyrand, E., C. Basteau, G. Hillbert, C. van Leeuwen, S. Delrot, and E. Gomès. 2014. Nitrogen supply affects anthocyanin biosynthetic and regulatory genes in grapevine cv. Cabernet-Sauvignon berries. *Phytochemistry.* 103:38-49.
- Stagnari, F., A. Galieni, S. Speca, and M. Pisante. 2014. Water stress effects on growth, yield and quality traits of red beet. *Scientia Horticulturae.* 165:13-22.
- Stefanelli, D., I. Goodwin, and R. Jones. 2010. Minimal nitrogen and water use in horticulture: Effects on quality and content of selected nutrients. *Food Res. Int.* 43:1833-1843.
- Stikic, R., S. Popovic, M. Srdic, D. Savic, Z. Jovanovic, Lj. Prokic, and J. Zdravkovic. 2003. Partial root drying (PRD): A new technique for growing plants that saves water and improves the quality of fruit. *Bulg. J. Plant Physiol. Special issue:*164-171.
- Toor, R.K., G.P. Savage, and A. Heeb. 2006. Influence of different types of fertilisers on the major antioxidant components of tomatoes. *J. Food Comp. Anal.* 19:20-27.
- Vallverdu, X., J. Girona, G. Echeverria, J. Marsal, M.H. Behboudian, and G. Lopez. 2012. Sensory quality and consumer acceptance of 'Tardibelle' peach are improved by deficit irrigation applied during stage II of fruit development. *HortScience.* 47:656-659.
- Veit-Köhler, U., A. Krumbein, and H. Kosegarten. 1999. Effect of different water supply on plant growth and fruit quality of *Lycopersicon esculentum*. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 162:583-588.
- Wang, F., S. Kang, T. Du, F. Li, and R. Qiu. 2011. Determination of comprehensive quality index for tomato and its response to different irrigation treatments. *Agric. Water Manage.* 98: 1228-1238.